

高等学校教材試用本

# 古生物学教程

楊遵儀 郝詒純 陈国达 著

地质出版社







58.3  
681

高等学校教材試用本

# 古生物学教程

楊遵儀 郝詒純 陈國达 著

地质出版社

1959·北京

中科院植物所图书馆



S0013800

本書係根據勘探專業的古生物學教學大綱而編寫的，由孫雲鑄、王恭蔭、徐仁三位先生審閱。適用於礦產地質及勘探、石油、天然氣地質及勘探、水文地質及工程地質等專業。

在緒論中是介紹一般的原理及方法；各論中對各門生物的基本構造、軟體與硬體的關係、分類的根據、生態的意義及可能演化的規律，均一一地作了詳細的介紹；同時在每門生物之後還附有時代分佈表，以便使學者易于掌握。書中插圖很多，約計有 661 幅，這對讀者及教者均有很大幫助。

最後希望用此書的同志，多提意見，以便再版時修訂。

## 古 生 物 學 教 程

---

著 者	楊 遵 儀 郝 詒 純 陳 國 達
出 版 者	地 質 出 版 社 北京宣武門外永光寺西街 3 號 北京市審判出版業營業許可証出字第 050 號
發 行 者	新 華 書 店
印 刷 者	農 業 雜 志 社 印 刷 廠

---

印數(京) 4501—5900	1957年10月北京第1版
開本 31"×43"1/25	1959年7月第3次印刷
字數 410,000字	印張 19 <sup>23</sup> / <sub>25</sub> 插頁 2
定價 (10) 2.50元	

## 目 錄

前 言.....	4
第 一 章 緒 論.....	7
第 二 章 原 生 動 物 門.....	37
第 三 章 海 綿 動 物 門.....	57
第 四 章 腔 腸 動 物 門.....	66
第 五 章 蠕 虫 超 門.....	114
第 六 章 苔 蘚 動 物 門.....	120
第 七 章 腕 足 動 物 門.....	132
第 八 章 軟 體 動 物 門.....	173
第 九 章 節 肢 動 物 門.....	237
第 十 章 棘 皮 動 物 門.....	280
第 十 一 章 筆 石 動 物.....	317
第 十 二 章 脊 索 動 物 門.....	348
第 十 三 章 古 植 物 學.....	395
第 十 四 章 結 束 語.....	490
參 考 文 獻.....	498

## 前 言

一、为了進一步貫徹教学改革、提高教學質量，編者在高等教育部工業教育司及地質部教育局指導下，編成了這本書。它的主要目的在滿足地質勘探及礦冶學院教學的需要，同時也考慮到一般地質工作者的要求。

二、本書內容和編排係以高教部批准的礦產地質及勘探專業的古生物學教學大綱（1954年）為根據，其分量適用於礦產地質及勘探、石油、天然氣地質及勘探、水文地質及工程地質等專業。為了照顧本資料的系統性，尤其是關於系統分類方面，本書比起教學大綱來，自然要包括更多的資料。凡非教學大綱所要求而僅有參考價值的部分，均用新五號字排出。其他部分的深度，也可由教員按照實際需要加以適當掌握，權衡取捨。

三、關於各章的分工，原來計劃是：俞建章寫腔腸動物門；張席禔寫脊索動物門；楊遵儀寫緒論、原生動物門、海綿動物門、蠕蟲動物超門、腕足動物門、軟體動物門、棘皮動物門；郝詒純寫苔蘚動物門、節肢動物門、筆石動物、結束話；陳國達寫古植物學。但由於俞建章、張席禔兩位同志因事未能執筆，腔腸動物門一章乃改由郝詒純同志編寫，脊索動物門則改由楊遵儀、郝詒純分擔—楊遵儀負責無顎綱至爬行綱，郝詒純負責鳥綱至哺乳綱。楊遵儀並負定稿之責，統一規格，但各部分改動不多。俞建章同志寄來原生、海綿、腔腸、節肢的古生物學講義，供參考，給編者許多幫助，編者還採用其中個別圖件。

四、本書緒論介紹一般原理及方法，各論分別闡述各門生物的基本構造、軟體與硬體的關係、分類根據及分類、生態意義、可能的演化規律及時代分佈。

五、本書特點：第一是在有限的篇幅內，盡量利用插圖來說明基本構造（共661幅），因此部分地解決各校標本不足、學習困難等

問題。在实际資料較為丰富的課程如本課，有意識地利用圖表等直觀教具是必要的，这样幫助學習可以收得較大的效果。

第二，每門生物均列有时代分布表，以便復習。原計劃利用圖版表示各时代有关生物部門的变化及分布，但由于時間限制，暫用表格代替；將來如有机会再版，再适当补充修正。

第三，注意与本科有关的最新科学成就，例如关于达尔文主义的論战是按苏联“植物学雜誌”編輯部的总结，指出有人把紡錘虫类分为紡錘虫、新希氏虫兩科的事实；提出腕足动物新分类的根据；肯定筆石为近于半索动物的动物。

第四，在緒論及其他有关章節介紹本國学者的成就，強調各門生物化石在我國產出情况；凡此都是初步貫徹愛國主义教育的实例。

第五，古生态是古生物学的一个新的研究方向，本書适当地結合；但是作的还不太夠，只是个良好的开端。

第六，多数例子均用完正的学名（二名法）并附上作者，这样使讀者随时体会古生物学的命名法則。学名均用斜体字，以符合公認体裁。

第七，插圖說明多数直接註在圖上，以便節省讀者上、下顧盼的时间。

#### 六、声明几点：

（1）編者們自1952年院系調整、参加地質教学工作以來，在各院有关教研室中通过集体討論与备課，逐步深入、擴大所学知識。得到北京地質勘探学院地史古生物教研室及中南礦冶学院地質教研室全体同志的很多帮助。孙云鑄教授經常給予督促指導。北京地質勘探学院方面應該提及張席禔、王鴻禎兩位教授；教研室年輕同志如刘本培、李樹岑、乔秀夫、刘嘉龍等歷次在講義編寫以及圖件选择及編制方面均曾付出很多劳动，而本書的大部分插圖底稿是直接由北京地質学院古生物教研室供給的。总之，这个集体力量推动了并成全了本書的編寫，在此致以衷心的感謝。

(2) 北京地質勘探學院教學設備科照相部佟志樹同志等為本書插圖照相在百張以上；繪圖室吳廣元同志代繪個別插圖，都為本書生色不少，謹此合併致謝！

七、最後而是非常重要的一點是請採用本書的教學兩方面的同志，把用書過程中所發現的錯誤和缺點，隨時向編者提出，以便改正，提高本書質量。

# 第一章 緒 論

## 古生物学及其目的和任务

古生物学是研究地質历史上生物和生物發展的科学。它包括現代以前的一切曾經生活在地球上的生物,这些生物在地壳發展过程中,由于地質作用而保存下來,所以古生物学就是地史时期的生物学,是与現代生物学相对并存的,它目前是生物科学中一門独立科学。

古生物学包括古动物学和古植物学,即如現代生物学可分为动物学和植物学一样。总之,古生物学可当为广义的生物学的一部分,它在生物学中的关系如下:

$$\text{生物学(广义的)} \begin{cases} \text{新生物学(現代生物学)} = \text{动物学} + \text{植物学} \\ \text{古生物学(地史的生物学)} = \text{古动物学} + \text{古植物学} \end{cases}$$

古生物学既然是研究地史上生物發展的科学,它就和生物学及地質学有着密切的联系。我們对过去生物的發展研究得愈詳細,就不僅能夠掌握生物演化規律,而且可以利用这些規律为地質学服务。在地質科学中,古生物学首先和地史学發生緊密的联系,因此它成为地質科学中基礎課程之一。古生物学是随着地質学的需要而發展的,从地質学观点看,它的主要目的在闡明过去生物的结构和生物演化規律,解决地層問題,为礦產勘探服务。从生物学观点看,沒有古生物学的研究,就不能充分全面地了解古动物、植物歷史变迁的原因和規律。对于地質勘探者說來,學習古生物学的具体任务,就是要体会古生物学在地質礦產勘探工作中的作用,通曉地史中生物界演变發展的階段和順序,了解生物的结构和生活环境的关系,以便闡明古地理情况。分析生物死后保存的条件和方式与層狀礦產的关系,認識重要的标准化石,以便根据它們來判定地層的时代。

## 古生物學的對象——化石

**化石的定義** 古生物學根據保存在岩層中的動植物的遺體和它們的遺跡來研究地質時代（地史上）的生物界。這些古代的生物遺體和遺跡叫做化石。嚴格地講它們必須具備一定的生物特征，例如結構大小、形狀、紋飾等等，它們必須能夠證明過去生物的存在，還必須保存於

岩層中，換句話說，它們是地史時期的生物。因此，岩層中某些粗看起來似乎有定形的結核或其他無機結構如樹枝石，不能認為化石（圖 1—1）；而現代泥砂層中埋藏着



圖 1—1. 具有一定形狀的結核及樹枝石

1—粘土結核；2—昌平灰岩層面上的氧化鐵樹枝狀結晶，河北昌平

的蚌蠟貝殼，儘管它是生物的遺體，仍不能當為化石，因為它們是現代的產物，不能算為地史上的化石<sup>①</sup>。

① 這里應用比較嚴格的化石定義。

**化石的保存条件** 生物怎能保存成为化石呢？首先原来生物本身必须具有一定的易于保存的硬体，如蚌蠕的贝壳、脊椎动物的骨骼等（圖 1—2，3），因为这些由礦物質組成的硬体比起軟体（皮膚、肌肉以及各种器官）來，不易毀滅。其次，生物的屍体如果暴露空中，則將受氧化作用或遭受其他生物吞食或破坏，即使具有硬体，終必毀坏。因此，生物死后，須得有某种沉積作用把它迅速埋藏起來，才能夠較好地保存。哪兒生物繁殖而地質沉積作用急剧進行，哪兒就保存着更多的化石。第三，是時間的因素，即埋藏着的生物要在一定時間內，經過固結、充填、換質等石化作用。

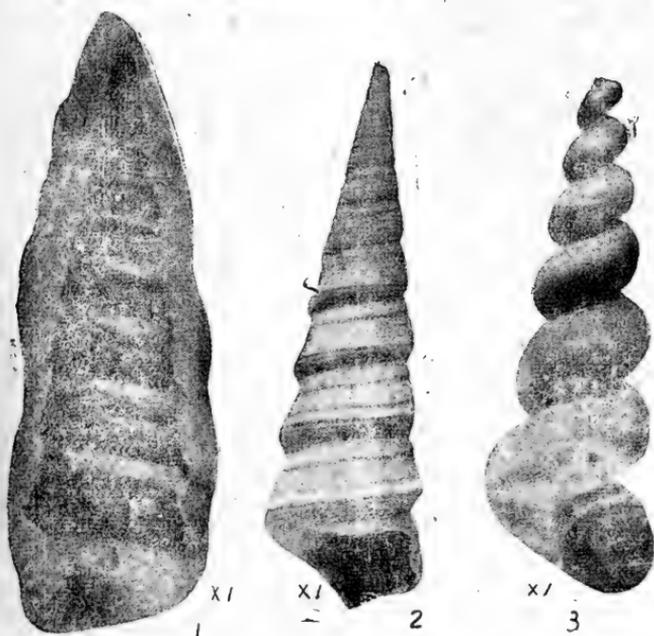


圖 1—2. 螺壳化石

1—外模；2—螺壳；3—内核

**化石的保存类型** 生物死后，經過不同的地質作用，形成各种类型的化石，大体上可分为遗体与遺跡兩类。在特別适宜的条件下，硬体和軟体几乎都全部保存不变。例如西伯利亞冻原上曾經發現兩万多

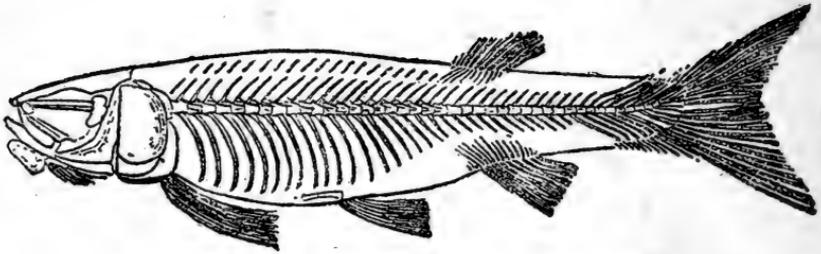


圖 1—3. 魚的骨骼 侏羅紀—白堊紀的狼翅魚  
(*Lycoptera sp.*)

年前的猛獁象，它的皮革血肉保存完好，甚至胃里半消化的草還保留着（圖1—4），但在多數情況下僅生物硬體部分保存成為化石。生物活動的遺跡如鳥卵（圖1—5）、蟲跡（圖1—6）、脊椎動物的足印圖（1—7）、新生代人類的用具、石器等（圖1—8）以及生物的排洩物如魚糞石、鳥糞石等則屬於遺跡一類（圖1—9）。

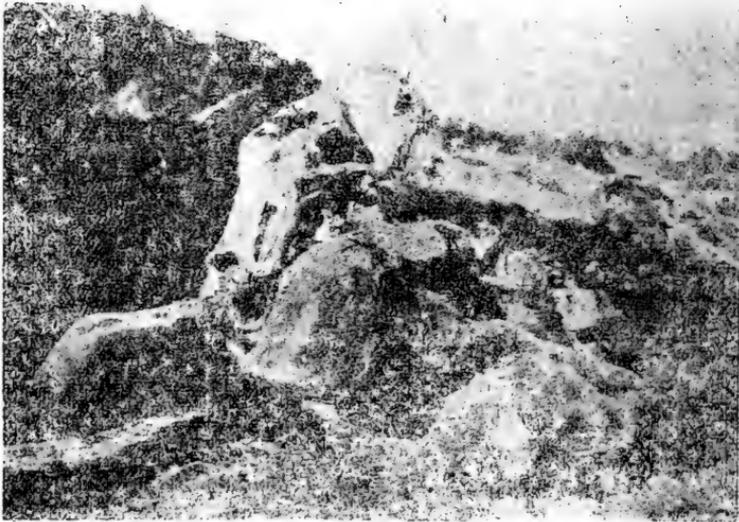


圖 1—4. 西伯利亞東部的猛獁象四肢上皮肉尚存



圖 1-5. 恐龍化石蛋, 上侏羅紀山東萊陽 $\times 0.65$

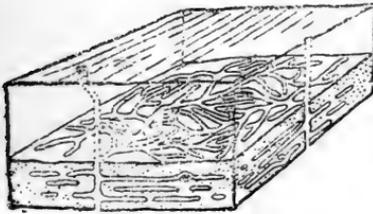


圖 1-6. 虫跡化石

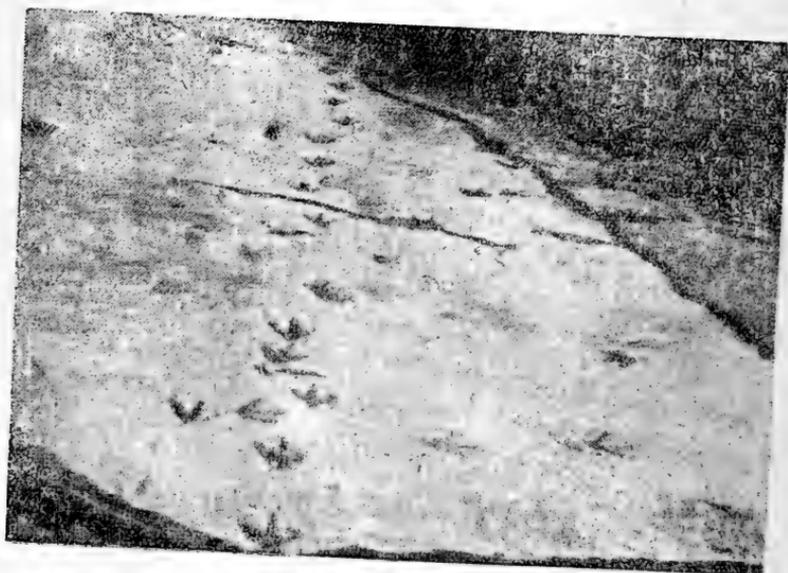
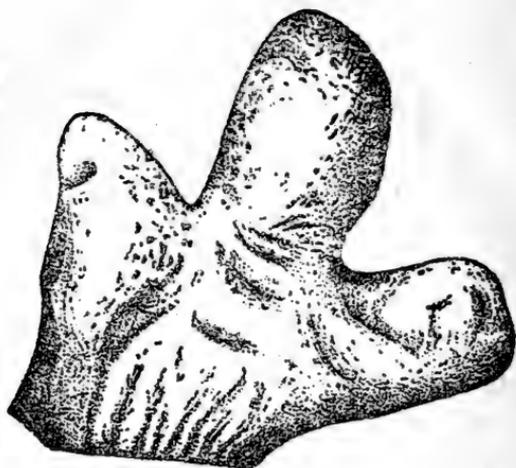


圖 1—7. 上：恐龍足印陝西神木縣禽龍足印；約原大  $\frac{1}{3}$   
 下：加拿大西部下白堊紀恐龍 (*Irenesauripus mclearnii*) 一系列足印

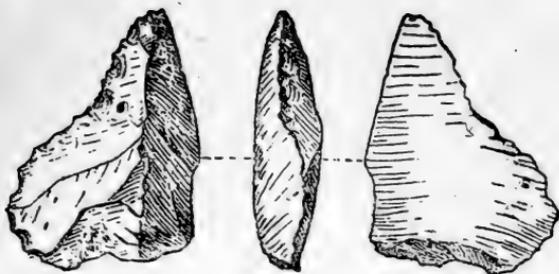


圖 1—8. 北京周口店山頂洞人的石器

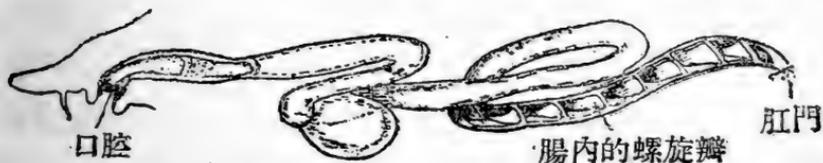
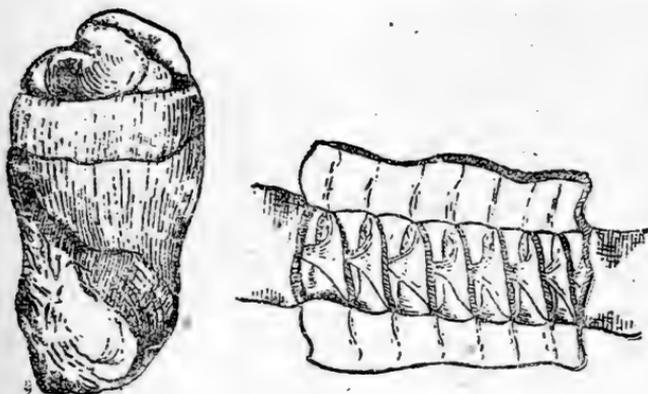


圖 1—9. 貴州桐梓青杠哨的魚糞化石(上左)  
及鱗的消化道(上右, 下)

生物遺體完全保存不變的極少，絕大部分化石多少都是經過石化作用。首先，原來生物遭受分解作用，將有機質全部破壞。硬體的成分有時是由一些特殊的有機質組成的，如某些腕足類的几丁質貝殼

以及软体动物介壳的几丁質表層（几丁質是一种氮化物）不是完全分解消失，就是僅只存着一層炭質薄膜。又如植物的叶子經過分解，僅炭質保存（圖1—10）。这种分解作用称为升溜作用。



圖 1—10. 植物化石（僅存炭質薄膜）

疏松多孔的貝壳或脊椎动物的骨骼往往为碳酸鈣、二氧化矽等礦質所填充而加重。这是因为貝壳和骨骼埋在泥砂中，經過地下水滲透，在适当情况下，地下水所含礦質沉淀于它們的細孔中。例如北京周口店新生代洞穴堆積中的許多哺乳动物骨骼就都是經過填充作用的。

生物遺体可先后經過地下水的溶解及沉淀作用，例如碳酸鈣的貝壳先經過溶解，形成孔洞，而后來經過沉淀，把孔洞填滿了。另一种

情况是在地下水作用下，原來硬体的礦質逐漸被其他礦質所代替、交換（即交代作用）。常見的交換礦質是方解石、白云石、二氧化矽、黃鐵礦，因而石化可分为方解石化、白云石化、矽化、黃鐵礦化等作用。通过这些作用，有时完全保存了原有硬体的微細組織，如華北石炭二疊系中的矽化木，这是真正物質交換的結果（圖1—11）；但大多数化石的微細組織，經過石化之后，就完全被破坏了，僅保存原物的形态，好象礦物的假像結晶一样；；这說明化石可能先經溶解而后沉積，就不是真正的交代。

生物遺体經溶解、換質之后，与其包圍岩層形成不同的关系，大別有印痕（內模、外模）內核、外核等，試以蚌壳为例說明（圖1—12）。如蚌壳埋在泥砂中，其內部也填以泥砂，当地下水把壳子溶解之后，空壳形的內、外兩面分別保存壳內壳外的特点，保存內部構造的印痕的称为內模，而保存着外面特点的可称为外模。原來壳內的泥砂充填物称为內核。如果泥砂在壳質溶解以后填入，則形成化石的外核。內核保存着貝壳的內部構造，而外核保存着貝壳的外形及壳飾。如果壳質全部先經過溶解（圖1—12.1）而后有另一种物質填入，則填入物保存壳的原形及大小这就成为鑄型（圖1—12.K）。



圖 1—11. 矽化木的細微構造（次生木質部的細胞及年輪極明顯）×35. 二疊紀。新疆烏魯木齊

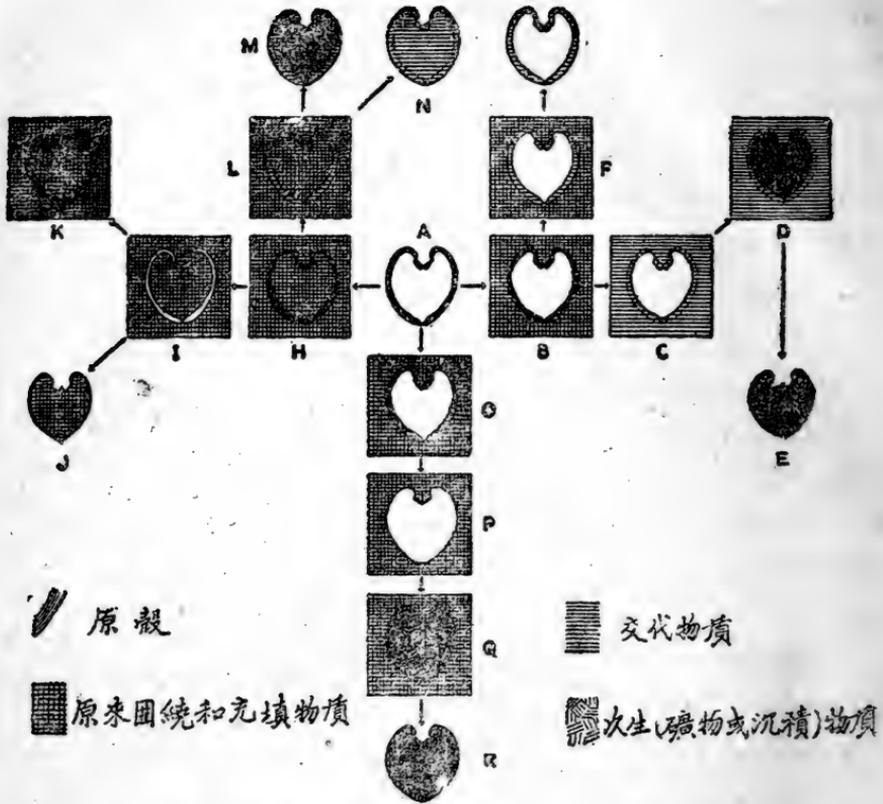


圖 1—12. 蚌壳印痕內模、外模P、內核E、J。外核R及鑄型K的形成过程，箭头表示各种可能的石化过程（据 Shrock 及 Twenhofel）

### 古生物学的地質学意义

古生物学与地質学有着密切的关系，首先表现在地質年代的划分和地層对比上。由于生物的每一个种或屬生存在地史上只有一次，而且滅亡后不再重复出現，換句話說，不同屬种生物的出現有其先后次序，因此保存于不同地層的化石，随着地層形成的先后，相应地表现为不同屬种。古生物学根据全球現有化石資料，加以綜合，指出化石出現規律，因而我們可以利用不同化石來鑑定地層的新老关系，并

進行地層對比工作。例如那些層是屬於古生代，那些屬於中生代；或更細緻地決定較短的一段時間，如寒武紀或奧陶紀等。生物與地層結合就是所謂生物地層學，而化石即是生物地層學的基礎。各時代的重要生物代表及生物進化概況可見圖 1—13。

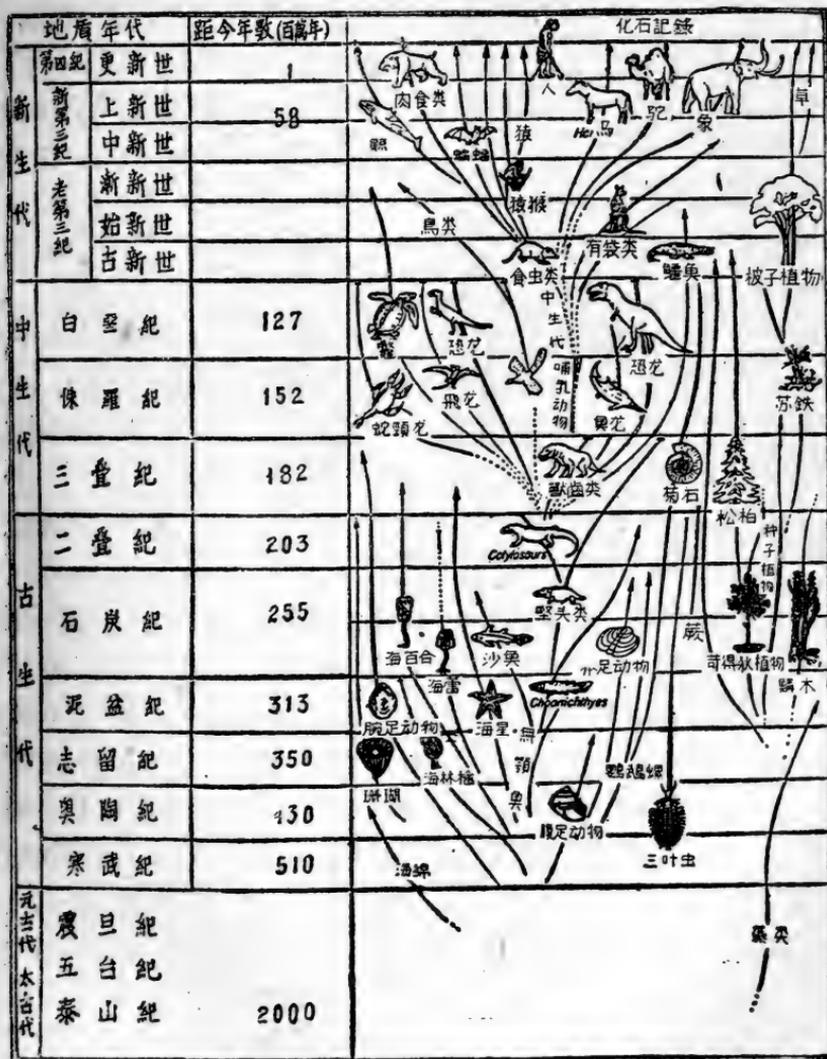


圖 1—13. 各時代重要生物及生物進化概況 (據 Dunbar 及 Schuchert 略改)

**标准化石** 在任何地区内，我們把地層划分得越細緻，就更能夠認識它的地質意义，而要把它和另一地区的地層对比起來，就越精確。能夠決定較細層位的化石，就是最有用的化石，称为**标准化石**。在某一地層中某标准化石分布的地区越广，它的价值越高。因此标准化石應該指那些時間分布短而空間分布广的化石，也就是說它必須代表演化迅速而地理分布广泛的生物。奧陶紀、志留紀的筆石，石炭二疊紀的紡錘虫都是絕好的例子。为了确定地史上大的年代單位，也可用古生物綱、目做标准，例如三叶虫是古生代的标准化石，筆石是下古生代的标准化石。每一个已經研究得很好的化石都是有用的，而在某种意义上說每一个种都或多或少可当为标准化石；不过最有用的标准化石應該符合于上述的定义。

必須指出，所謂标准化石的标准性往往取决于我們在某一时代的古生物学的知識水平。例如有孔虫类，現在被認為是絕好的标准化石，但数十年前却未被重視，因为当时对有孔虫研究不多，就未把它看作标准化石。

**古地理的意义** 生物与其生活环境結成統一體，在一定的环境，如海洋与陸地，分別繁殖着不同的生物，而从生物的結構大体上可以推断它的生活环境。应用现实主义到古生物学上來，我們總能夠根据化石类别推断化石的生存环境，例如現代的珊瑚、腕足动物、棘皮动物等，毫无例外都屬海產动物；因此當我們在地層中發現这些动物的化石时，我們便說当初这些化石和埋藏它的物質都在海水中形成。反之，如果地層中出現淡水貝壳化石，那就指明这些化石和沉積当初是屬於陸地上淡水环境的產物。因此根据各类化石的分布大体上可以說明古代海陸的分布。

**相的概念和指相化石** 化石与沉積的联系可以說明一定特殊的地質环境，这在古生物学和地史学中我們称为**相**，例如**海相**、**陸相**。海、陸环境又各是多种多样，因而有各种相。同时代的海底由于水的深度、溫度、鹽度和海底性質（泥砂質或灰質等）的差異，便決定不同

的生物組合。因此含有各式各樣的特別巨厚的貝殼砂岩，常常在年代上可能与含有小而薄型貝殼的粘土相當。某一時代的淺海珊瑚礁可與同一時代的礁外海底生物共生。這都說明不同相的存在（圖 1—14）。總之，代表特殊的地質環境，而且指示特殊岩相的生物化石組合，可稱為指相化石群。指相生物受環境控制，演化急劇，但分布範圍不廣，多不能成為理想的標準化石。然而在不同的相中，只要有一種或很少的幾種共有的標準化石存在，那麼，這也可以說明不同的沉積生物相是屬於同一時代的。由此可見，標準化石和指相化石各有其特別意義和用途，而兩者結合起來，對於地層時代和特殊地層形成的鑑定，具有頭等重要的意義。

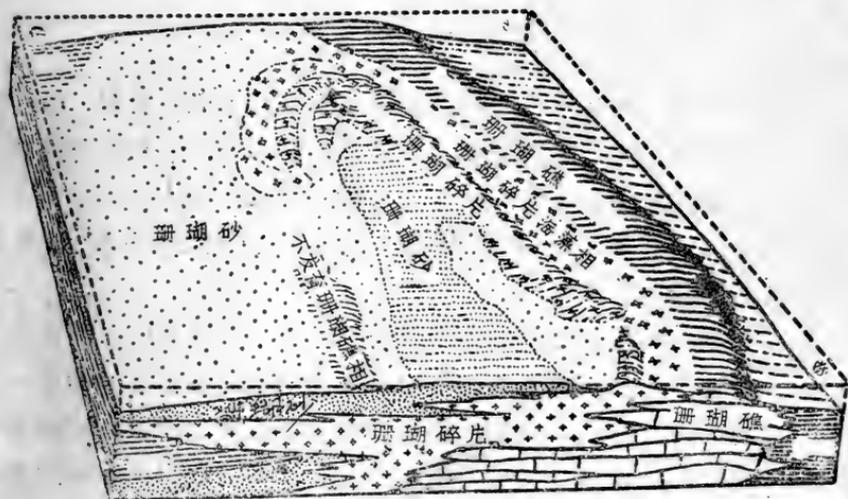


圖 1—14. 珊瑚礁相及其鄰近碎屑泥砂相（據 R. C. Moore）

**古氣候的意義** 地史中發現幾個造煤期，也就是陸地植物繁殖的時期，而植物繁殖即反映潮濕溫暖氣候的存在，因此富含植物化石的煤系說明古代的一定氣候條件。上面提及的珊瑚礁則是生長在溫暖的淺海中，應該是亞熱帶淺海的產物。總之，古生物學的研究，對於分析古代氣候是有一定重要意義的。

**古生物学与沉積礦床的关系** 在研究古生物时，可以闡明由某些生物形成的沉積礦床的成因及条件，例如煤、石油、油頁岩、矽藻土和某些磷灰岩。在其他情况下，另外一些化石，虽然它們并不是直接形成某种有用礦產的材料，但对于这些礦產形成过程的条件上是起重要的指示作用。

从以上說明，可知古生物学首先和地史学关系最为密切，其次古生物学对于沉積岩石学、煤田地質学、石油地質学等方面协同解决成因类型与層位对比等問題。古生物学还通过地史学为大地構造学提供分析資料。总之，古生物学在地質学方面的意义非常重大，是可以理解的。

## 古生物学与進化論

古生物学的生物学意义主要在提供生物進化的确鑿証据。从古生物学的研究可以充分理解到地球上生物是由簡而繁、由低級到高級。換句話說，生物是逐步進化的，正如生物演化圖（圖 1—13）所示。進化論者达尔文即曾注意到地層中的化石类型与現代的动物十分相像，由此証明物种的变化。

現在看來，物种变化是生物界公認的事实，无庸置辯；但在达尔文以前，多数生物学家認为动植物种是孤立隔絕的物种，物种是一种永恒不变的东西。总之，当时物种不变說占着优势。十八世紀最偉大的植物学家之一，物种二名法創始人林奈（1708—1778）在他的著作“植物学的哲学”中仍然保持着物种不变的形而上学观点。他以为上帝創造的原始物种的数量不易增進，只能由于这些物种互相雜交而使新种略有增加。

在生物科学中形而上学占統治地位的同时，進化的思想已开始萌芽，如当时的拉馬克（1744—1829）即达尔文以前的第一个科学的進化論者。拉馬克認为生物是由低級到高級，逐漸發展而來的，生物各器官進化乃受外界条件的影响。因此拉馬克以及当时其他進化論者的

思想初步奠定了达尔文主义的基础。拉馬克的主要錯誤在于他認為生物界中存在着一种特殊的“最高力量”，生物是順从着这种自然界的力  
量趋向其預定的完善方向。

同拉馬克对特的唯心学者是居維叶（1769—1832），他是自然科学形而上学时期的另一位偉大的自然科学家，他是古生物学家和比較解剖学家，但是他坚持物种不变的理論。他研究巴黎盆地的哺乳动物化石，認為这些化石是由于地壳上突然發生的災变引起的。旧的一群动物滅絕了，上帝重新創造了另一群动物。居維叶的学生迪·奧宾尼發展了災变說，他断定說地史过程中，地面曾發生过27次災变。

十八世紀末至十九世紀初，古生物学主要从事于实际資料的收集和分类，当时的最主要任务之一是建立分类系統。同时生物科学被形而上学的方法所控制，这个方法基本上就是一些現象的統計，并由此而更認定物种不变。例如居維叶就說过：“物种的永恒性是自然科学存在的必要条件。”

从1859年达尔文的著作“物种起源”問世后，生物界物种不变的信念澈底破產。在这以前自然科学的文献已經在分类学、生态学以及古动植物学等方面收集了大量的实际資料。关于地球上一切生物經過27次的創造史的說法已被事实所粉碎。在达尔文以前收集的許多系統知識恰好为進化論的勝利作了准备。

达尔文学說包括三个基本內容，就是：（1）生物的變異性和遺傳性；（2）人工选择 and 家畜品种起源；（3）自然选择 and 生存斗争。其总的結論是一切生物都發生變異，而生物的變異是与生活环境息息相关。茲略述要点如次。

**變異性** 达尔文指出一切農作物和家畜，自古迄今，在各种不同的气候条件下，發生了顯著的變異，例如家鴿、金魚、水稻、小麥等等都各有許多变种。他說有机体一切特征和特性都会發生變異，例如身体外部和內部的構造、生物特性、生命过程，甚至性格等。总之，變異性是所有生物的共同特性。至于發生變異的原因，达尔文認為改变了的环境对生物的影响是變異的主要原因，他寫道：

“變異性主要決定於生活條件的變更……”，“任何變化往往是由某種周圍條件的轉變而直接或間接引起的。”不過，達爾文不能正確地解釋環境和生物的相互作用，他認為在這個相互作用上生物的本性是主要的因素而環境是引起變異的主要因素，這種因素並不能影響這些變異的性質；“環境條件的特性只是等於火花引起燃料着火的作用而不能決定火燄的特性。”又因為當時科學上的限制，使達爾文不能揭露環境對生物所起作用的原因和規律。

**遺傳性** 如果引起變異原因的條件保存在有關生物的若干代中，最初出現的變異會在後代中累積和加強，而生物有繼續沿着已經開始變異的方向而變異的趨勢，並且逐步鞏固起來。達爾文指出：生物越變異得強烈，它越是傾向於這一方向去改變。延續變異遺傳若干代之後，就會產生新的品種，這就是選種家們在選育新的品種時所應用的法則。因此，變異是生物界一般的規律，也是生物進化動力之一。不過達爾文沒有解釋遺傳的原因，他寫道：“遺傳法則是不可思議的，這是未來科學的事情”，這些法則現正由蘇聯以及其他先進國家的創造性達爾文主義者加以研究。

**人工選擇** 達爾文研究過許多家畜和家禽的品種如牛、馬、羊、兔和鴿的品種（圖1—15）並且隨處發見它們彼此間的差異。研究這些品種的起源，就足以說明物種來源。馴化動物和栽培植物是長期的人工選擇工作，其方法是首先發現有利於人們的變異的生物，加以保留，不讓它雜交，而使後代與前代生活於同一環境條件之下，以便變異積累起來。

**自然選擇** 達爾文在研究野生狀態的動植物時，發現它們有廣泛的變異性，他認為變異性是自然界的自然法則，是極其普遍的。變異性本身不能創造新種，為了解釋在自然界中如何發生個體變異的積累現象，達爾文提出在自然界中發生着選擇和保留有利的變異個體的現象，也發生着淘汰那些不適應於生活條件的個體的現象。達爾文把這種一部分個體被保留而另一部分個體死亡的过程，稱為自然選擇。自然選擇的因素有三：（1）生物的變異性，即選擇材料；（2）遺傳即變異積累的过程；（3）生物的生存性，即適者生存。通過自然選擇，產生新種。

達爾文指出自然界的各種複雜現象唯有用自然選擇的作用，才可以得到正確的解釋。例如在太平洋某些島嶼上的昆蟲，有的沒有翅膀或具有發育不全的翅膀，有的則具有強有力的和發育良好的翅膀。這是由於適應風暴的結果。在經常發生風暴的島上，一種昆蟲是在颶風時不起飛，避在草里，有些很少飛翔的個體

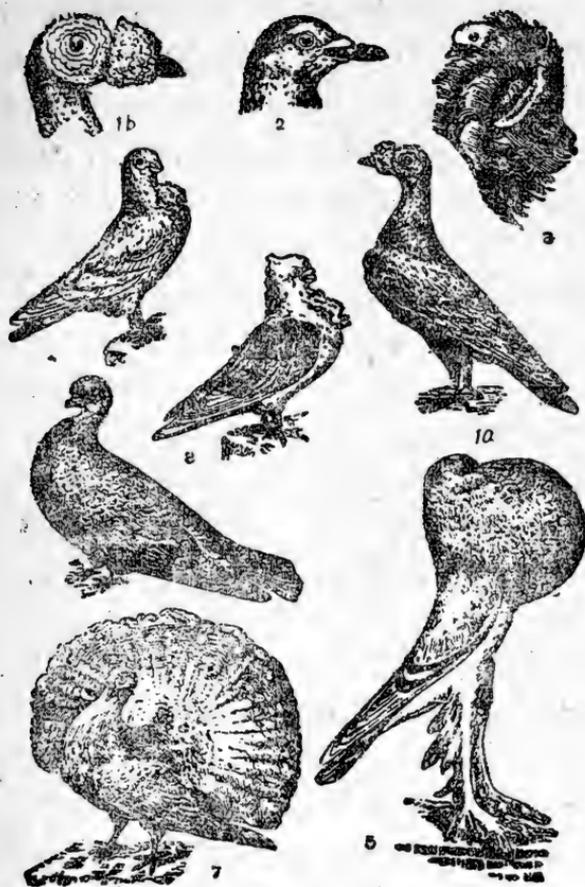


圖 1—15. 从野鴿演化而來的鴿的品種

- 1—英國傳信鴿 (a. 一般形狀; b. 頭大, 咀上有瘤); 2—純種鴿; 3—毛領鴿;  
4—非洲岩鴿; 5—球胸鴿; 6—英國短咀翻空鴿; 7—扇尾鴿; 8—鬚毛鴿

因而得以保存并繁殖飛翔更少的后代，終于產生翅膀發育不全或完全无翅膀的类型。反之，另一种昆虫迎風飛翔，加强翅膀的發育，于是具有强大翅膀而能与風作斗争的个体，同样得以保存下來并繁殖后代。

上面我們簡單地介紹了达尔文学說的内容，應該再次指出这个学說正确地解釋了生物对其生活条件的适应性的合理性，它論証了現代

生物界就是長期的歷史發展的結果，其合理性始終是經過自然規律的方法，經過自然選擇和人工選擇的方法而產生的，其中並沒有任何超自然的力量。馬克思說過：“物種起源一書為辯證唯物主義提供了自然史的基礎”。恩格斯也認為進化論是十九世紀科學界的三大成就之一，可與能量轉換定律及細胞學說比美。可知達爾文學說是正確的唯物主義在生物科學中的勝利，從本質上說，即是唯物主義宇宙觀的勝利。達爾文曾經提出古生物材料來論證進化學說，這就說明古生物學在進化論方面所起的作用，而古生物學者如果不用達爾文學說來武裝自己，就無法分析化石資料，無法闡明化石與環境的關係，也就不能指望古生物學為地質學服務了。

但是，必須指出，達爾文除揭發了動植物界的繁殖過剩和生存鬥爭之外，在人類關係上無條件地接受了馬爾薩斯的人口過剩學說，就不知不覺地為當時統治的資產階級的剝削制度服務了。這就是達爾文學說的主要錯誤。

進化是創造的過程，通過該過程一些性質可轉變為另一些性質。但在達爾文以後某些資產階級的學者企圖減少進化的創造意義。他們相信，在胚胎細胞中所遺傳的胚胎是不變的，在發展的任何階段上生物體中的特徵全不是新的，它們早就以隱蔽方式存在絕對不變的遺傳胚胎（基因）中而遺傳胚胎包含於生殖細胞的核內。這等子於在生物學上復活了不變說，因為他們繞過物種不變的信念，提出了胚胎不變的信念；這顯然是反達爾文學說的觀點。魏斯曼、摩爾根、孟德爾等就是這個學說的代表人物。

這個形而上學及唯心主義的學說在李森科、普列津特及其他蘇聯米丘林生物學家的著作中遭到致命的打擊。李森科<sup>①</sup>曾說過“在各個體生活的某一定條件下，如不承認生物獲得遺傳性的可能性，如沒有

① 李森科“新種學說”雖受批評，但他早期對於魏斯曼偽學說的澈底批評，仍是有貢獻的，因此仍引用他的幾句話。

獲得性的遺傳，生物界發展的唯物主义學說將是不可思議的”。“生物胚胎或生殖細胞是母體有機質生活活動的結果”。換句話說，生物細胞和體質細胞是不能分割的，體質細胞對於生殖細胞發生影響，因而遺傳特性包括整個生物的特性，不能單純取決於一種不變的基因。

在蘇聯米丘林創造性地發展了達爾文學說，因為他把達爾文學說應用到生產實踐中去。米丘林工作的目標是在改造自然界，為人類增進福利，正如他的名言所指出的，“我們不能等待自然界的恩賜，我們的任務是向自然界爭取”；這個心願米丘林親自付諸實現。

米丘林研究了有計劃地控制變異性的過程，即用改變環境的方法來獲得植物的必要的變異；他研究出控制對於人類所需要的生物類型的創造過程。他創造出了許多新類型，如梨形的蘋果、蘋果形的梨、紅色蘋果、許多新型的櫻桃、玫瑰、葡萄等。米丘林創造了定向培育和選擇的學說——人工選擇的最高形式。

繼承米丘林事業的人們，繼續從事於定向改變農、林、牲畜品種，在農作物中與莠草作鬥爭等，研究進化過程的一般程序、物種形成的規律、種內和種間的相互關係等問題。這些問題的解決不僅具有理論上的意義，並且對生產實踐也很重要。

蘇聯創造性的達爾文學說和原始的達爾文學說有下列幾點差別：

(1) 達爾文學說只是解釋自然界，而米丘林學說則是改造和創造自然界；米丘林學說則密切結合生產實踐，指導生產實踐。

(2) 達爾文學說僅只說明生物形態，而米丘林學說着重生理方面的解釋。

因此可以說，達爾文學說是基礎，而米丘林學說是從這基礎上發展起來的；所以稱它為創造性的達爾文主義，是很恰當的。

## 古生物分類

研究古生物和研究現代生物一樣，必須注意分類，從形形色色的

生物中找出它們的最根本的統一性，發現其親緣關係，分門別類，形成科學的體系以便我們掌握。古生物分類基本上應用現代生物分類，尤其是自然的即正確的系譜學的分類。

全部生物可分為動物界與植物界，每界各分成幾個普通的大類，稱之為門，每門可分為若干綱，每綱可分為若干目，每目可分為若干科，每科分為若干屬，屬再分為若干種（物種），每一個種包括許多個體。種是基礎的單位，但有時，種可分為若干亞種或變種。分類單位簡列如下：

門 (Phylum)

綱 (Classis)

目 (Ordo)

科 (Familia)

屬 (Genus)

種 (Species)

上舉的這些生物的劃分單位稱為分類學單位。有時也引用一些過渡的分類單位，例如：門分為亞門，綱分為亞綱，目分為亞目，有時若干科連成超科或科再分為亞科，屬再分亞屬，種可分為變種。

分類的根據涉及生物體的形態特性、生理特性、生物化學特性以及生態和地理分佈等。

屬種概念及命名法則 種（物種）是基礎本質單位，它是生物界發展中的歷史階段，不論種間有沒有間斷，都永遠是實際存在的生物單位。種包括許多個體，同種的個體應該具有下列三個特點：即形態特征上相似，生態相同，地理分佈相似。“物種是生物界逐步發展過程經科學與實踐所暴露出來的結果，而不是為分類方便而被分類學家們提出來的假設。”（李森科）“屬”則僅指形態上相似，且起源上有直接聯系的各個種的組合單位。

古生物學的知識，只限于硬體構造部分，所以種屬內容有時不能完全符合生物學上的定義，這裡難免帶有些人為成分。在實際工作

中，一个新种或新屬的建立，主要是通过化石資料的分析，是根据特性及其变化程度而提出的。

古生物命名法則如現代生物一样，采用二名法，或双名法。这个命名法是林奈于1758年提出的，現今通用于全世界的动物学、植物学和古生物学上。所謂二名法，即每一个物种各給以兩個名字（屬名加上种名）的学名。名字字源多出拉丁文和希臘文，字尾变化从拉丁文法。例如：家犬的学名是 *Canis familiaris* 一第一个名字是屬名而第二个名字是种名，兩名联用起來才算是种的完整学名。屬名和种名的含义有时代表生物特性，如家犬—*Canis* 是犬，*familiaris* 是家；有时可由人名变化而來，紀念知名学者或發現該种、屬的人，例如 *Yatsengia* 亞曾（珊瑚）乃紀念我國已故名古生物学家趙亞曾；或从地名变化以紀念發現地点，如 *Sinanthropus pekinensis*（北京中國猿人）的种名取之發現地点北京。屬名的第一个字母必須大寫，种名小寫。科名、目名往往即用典型屬名字首，变換字尾。如 *Fusulinidae*（紡錘虫科）是从 *Fusulina*（紡錘虫）一屬名变來的。动、植物界的种分別独立命名，本界內的种名不可重复；但动、植物种容許同名，虽然最好不要同名；例如 *Sinophyllum* 在古动物中于古生代的珊瑚一屬（中國珊瑚）而在古植物中，則指四川侏羅紀植物的一屬（中國葉）。

从生物的分类可以看出生物是由簡單進至复雜、由低級逐步發展到高級。所謂低級乃指生物組織簡單；反之，高級生物，其細胞結構以及器官發育等均較复雜。一切最低級的动物均由單細胞組成，称为原生动物門；其他动物是多細胞的动物，或称后生动物。后生动物可分为二类：一类是細胞只呈局部分工且連結成为低等組織；另一类是細胞分工，可以組成完全固定的組織及器官。海綿动物門屬於第一类，而其他的多細胞动物都屬於第二类。腔腸动物門具有明顯的外胚層和內胚層，形成固定的組織及器官，分工明顯（圖1—16）。这是一大進步。更高级的动物，除外胚層和內胚層之外，还發育沒有空腔的中

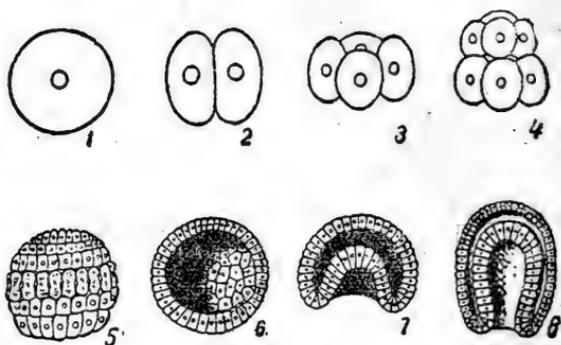


圖 1-16. 卵的發育及二胚層結構的形成  
 1—受精的卵； 2—4—細胞分裂：桑椹期； 5—6—囊胚期；  
 7—過渡到原腸期； 8—原腸：二胚層完成

胚層，如部分低級的蠕形動物（蠕蟲類）。中胚層進一步形成裂隙，即成體腔，如自高級蠕形動物以上各門，總稱為具體腔動物（圖 1-17）。蠕蟲類以上的動物大體循兩個方向演變；一個是分節，也即構造的重复，如環節動物門（蠕蟲類）及節肢動物門；一個是不分節，如其他各門。絕大多數體腔動物是兩側對稱的，只有少數呈似輻射對稱，如棘皮動物門。有些動物的外胚層分泌外骨骼，如珊瑚、三葉蟲、腕足類、軟體類；有些由中胚層分泌硬質，如棘皮動物及脊椎動

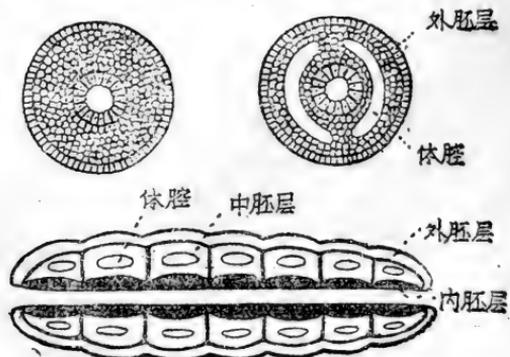


圖 1-17. 蠕蟲的三胚層結構

上圖一橫切：左上一中胚層無空腔；右上一中胚層出現體腔；下一具體腔蠕蟲的縱切面

物，叫做內骨骼。各类动物的親緣关系可見动物界發展譜系樹(圖1—18)。植物界分类見第十三章。

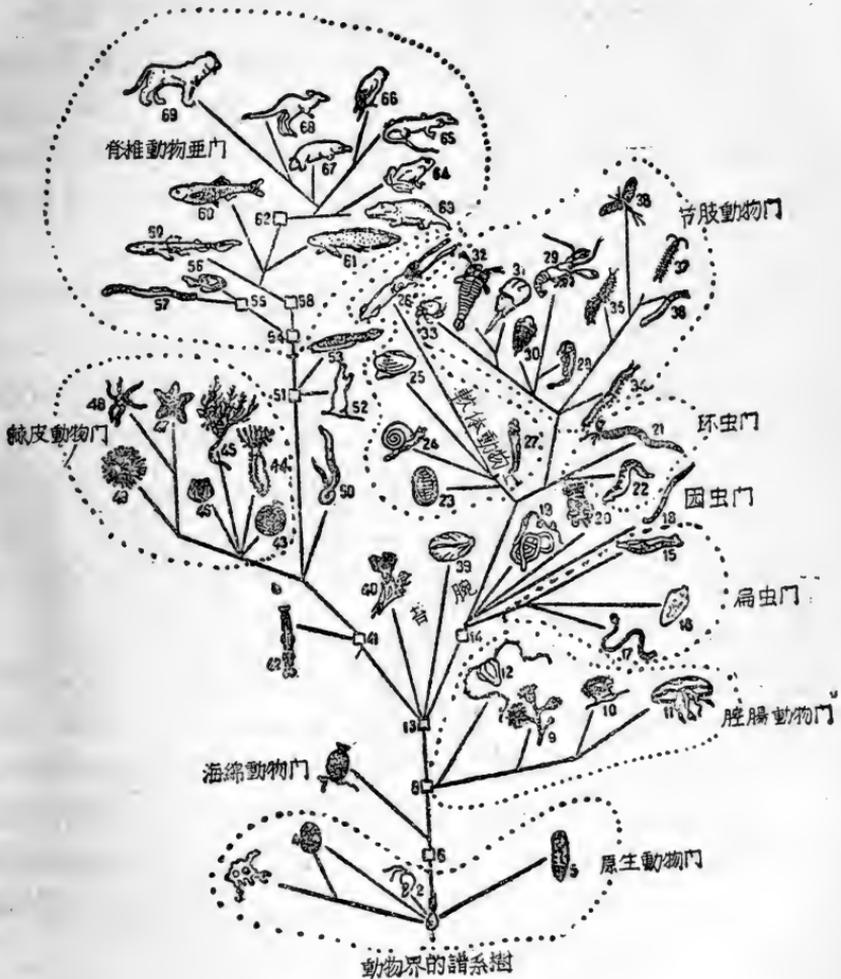


圖 1—18. 动物界譜系樹

### 生物与环境

生物与环境密切地結合，任何一种生物必处于一定領域，也就是

需要某些特殊的自然环境。这种結合生物学上称为生物的生态。研究生态必須了解生物的生活方式及其地理分布。按照生物習性，生物分佈区域可区别为水生和陸生兩类。水生生物有海水生活、淡水生活，而陸生生物又有陸上生活和空中生活等区别。海生生物种类繁多，大量生殖，其生活方式也各有不同。有的以种种方式固着于海底，或貼着海底移动爬行，这是底棲生物；有的能游泳，是游泳生物；还有的飄浮水中，沒有一定的行动器官，随波逐流，是飄浮生物。游泳生物与飄浮生物合称为浮（漂）游生物。

海洋环境的物理化学条件对生物的意义。海中生物有的僅只生活在正常鹹度（約3.5%）的海水中，有的則适应于較淡（淡化）或較鹹（鹹化）的水中。前者即鹹度固定的生物，如棘皮动物、腕足动物及头足动物；后者称为鹹度变化生物，如某些瓣鳃（斧足）类。

水体压力对生物也有影响，有的生物能夠上下移动，經受巨大的、迅速的压力变化，但有些則缺乏此适应能力。

温度是海生生物分佈的最重要因素，有的生物生活于差不多一致的温度中，但有的可以适应温度变化。

阳光透过海水只到达一定限度，再深的海則阳光不能射入。生活在黑暗深水的动物其眼睛往往退化，或者發育为特殊的望远眼。海水可按光度強弱分为三帶：第一帶是強光帶，自海面至水深30—80米左右，在这帶内光綫充足，植物能進行光合作用，海藻特別繁殖；第二帶是弱光帶，自30—80米以下至200米左右，在此帶中动植物不能大量發展；第三帶是无光帶。位于第二帶以下，植物完全絕跡，但仍有少数特殊的动物存在。

水中含氧及其他气体，这对于水中生物的分布有極重要影响，但各种生物对氧的需要是不一致的。硫化氢的積聚是不利于一般生物的生活。

海底的性質也影响着生物的分布。石質及一般坚硬的海底，对于固着生物如珊瑚类有利；反之，泥沙海底則往往适于掘孔动物，如某

些腕足类、瓣鳃类等。

总之，海水的鹹度、压力、温度、光綫透射、含氧量以及海底性質，都与生物息息相关，一定的海洋条件决定生物的种类及其分布。如果条件改变了，例如海水的淡化或鹹化，生物本身机能势必随之發生相应的变化，个体往往变小或生殖力弱，因而个体数量减少。

在遼闊的海洋中，由于各个分区的生活条件的差異，生物分布的情形也就不一致（圖 1—19）。

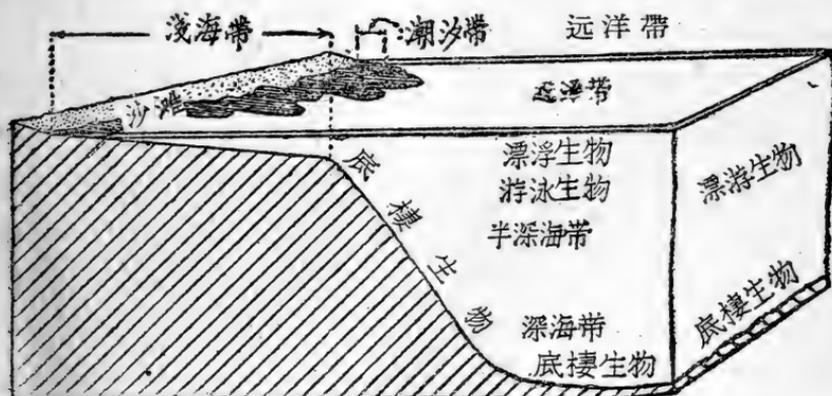


圖 1—19. 海的分區（据Shrock 及 Twenhofel簡化）

在高潮綫和低潮綫間的濱海区，由于潮汐和海浪冲刷，只有掘孔的或固着底棲的生物存在。生物死后，其遺体或因暴露水面以上，遭受自然营力破坏，或被海浪冲碎搬走，因而不易保存。自低潮綫至 200 米深处，适当于大陸边缘的陸棚地带淺海区，陽光和氧气充足，温度适中，海藻繁殖，所以也是动物最繁育的地带。底棲生物中有固着生活的如海百合等；有在海底爬行的如一部分節肢动物（包括三叶虫）；在游泳生物中則有头足类和魚类。陸棚地带的淺海区生物繁殖，且为比較平靜的沉積环境，生物死后遺体積聚，可以大量的保存成为化石。在富含碳酸鈣的淺海中，群体生物分泌灰質硬体，如珊瑚及藻类，因此遺体常形成珊瑚礁及藻礁，造成有机灰岩。分泌磷灰質或矽質硬体

的生物，也可造成有机磷灰岩或矽藻土等，成为有用的矿床。自200米以下至2500米称为半深海区，适当大陆斜坡地区，因阳光极少，植物不能存在，底栖及游泳动物种类不少，惟数量不丰。深度在2500米以上的深海区是安静的无光区，温度低而压力大，生物极为稀少。在广大的海面及洋面有充足的阳光，这里有大量的飘浮动物和少量的游泳动物。营飘浮生活的，如下古生代时的大部分笔石；具有外壳的头足类死后，其外壳在海面飘浮。还有一些动物，本身不营飘浮生活，但附在木片或其他动物身上，随波飘浮，可称假飘浮。这些广布海面的飘浮者可以沉入任何地点，而在不同的地区保留成为化石。

**生物群、尸体群、埋藏群、化石群** 上面已经提到，生物与其环境密切地联系着、适应着。在同一环境可以有不同的生物繁殖，互相适应，造成生物整体，这就是生物群（圖1—20）。由于某种原因而引起生物集体死亡，或由于某种原因先后死亡的生物集合体，即形成尸体群。尸体群经过及时埋藏，不遭破坏，就变为埋藏群。最后通过石化作用，部分的埋藏遗体才成为化石群。所以从尸体群开始，经过一系列变化过程，最后才可以构成化石群。

底栖生物由于依附底层生长，其死后遗体易于积聚在原来生活的处所；这些遗体如果经过迅速的埋藏，可以就地保存成为化石；但在受到海浪影响的浅水地区，底栖生物遗体往往被搬运到另外的地区，大多不能就地保存下来。飘浮生物的遗体可以沉积于飘流所到的任何地区。游泳生物也因活动的范围比较广泛，它们的遗体积聚的地方也不一定代表原来生活的地带。因此，化石群有的是由于当地埋藏而变成的，也有的代表异地迁移而来的。化石的一些特征，保存方式及其在沉积物中存在的条件等，可能帮助我们解决当地埋藏或异地埋藏的问题。例如同一点的地层中發現許多保存完整的、不滚圓的瓣鳃类外壳，可以推想原来动物就住在这里；或者是离该地很近。尤其是当鑽孔动物的贝壳仍保存在鑽孔时，就更可以推想原来动物就住在今天發現的地点。



圖 1—20. 黑海海底的生物群 (据达維塔什維里)

I—岩岸的生物群；II—砂底的生物群；III—海草中的（深海灣中）生物群；IV—牡蠣類的生物群；V—瓣鰓綱蛤貝屬軟泥的生物群；VI—*Phacolina* 軟泥的生物群；VII—硫化氫 $H_2S$ 环境的微生物；VIII—浮游生物群

## 古生物学發展簡史

最早認識化石意义的人，应首推十二世紀的我國南宋学者朱熹（1130—1200），他說：“曾見高山有螺蚌壳或生石中。此石即旧日之土，螺蚌即水中之物，下者却变而为高，柔者却变而为刚。”他对螺蚌化石的成因，作了正确而扼要的說明，不过由于当时中國的封建社会本質限制了对科学的研究，因此，这些銳敏的觀察和正确的解釋未能繼續發展。

在十五世紀以前歐洲的人們还不知道什么是化石或古生物。文化發達最早的埃及人們曾在其附近的山石中看到过蚌壳，于是有人以为埃及在古代曾有洪水氾濫，又有人看到这些石头中的蚌壳保存完整，花紋清晰，便以为这是“大自然的雕塑力”或“大自然的遊戲”等。

十六世紀时意大利北部开鑿运河，意大利学者达·芬奇（1452—1519）在运河工程中發現了許多化石，曾引起人們的热烈討論。許多人以为这些化石是自生的，而芬奇指出：“这些化石是曾經生活在淹盖当地大海中的生物遺体。”

十八世紀俄國偉大学者罗蒙諾索夫（1711—1765）給化石以正确的解釋，他認為这些是生活在另一个歷史时期的生物遺体。但当时正当教会控制一切學術的时代，他們把化石的發現当为大洪水曾經氾濫的科学証据。因此罗蒙諾索夫的正确观点并未立即得到应有的重視。虽然如此，十八世紀林納（1708—1778）的著作和他的二名法的建立，对古生物分类学及資料的收集大有帮助。

到上述的时间为止，中外学者僅对古生物概念的萌芽及确定起了一定作用；他們并未建立真正的古生物学；虽然已有了一些正确概念，且本期的后期已經收集了一些資料，但真正的古生物学的科学史还在这以后才开始，可分三个阶段：

古生物学史的第一階段（十八世紀后半至十九世紀初）是古生物地層学的建立时代。此階段是以英國的斯密特（1769—1839）、法國

拉馬克(1744—1829)及居維叶(1769—1832)為代表。斯密特青年時代曾作土地測量員，由於職業關係，曾旅行許多地區，在地層中發現化石，逐漸收集了許多不同層中的標本，因而發現不同地層中有不同的化石，這是第一次用化石來劃分地層。

法國居維叶是古脊椎動物學的創始人，他逐層研究了巴黎盆地中的脊椎動物化石。雖由此而倡唯心的災變說，但居氏對古脊椎動物比較解剖學的研究，貢獻是巨大的。拉馬克曾用進化觀點研究古無脊椎動物學。

古生物學史第一階段的特点是：首先利用古生物方法研究地層，收集了大量古生物資料，且為達爾文學說的創立打下了基礎。

古生物學史第二階段開始於達爾文學說的發表(1859)以至十九世紀末，這是進化古生物學時代。在這個階段利用了前一階段的大量資料加以整理，建立古生物各種屬間的聯繫，不再停留於形態的研究了。此階段的研究特點即是辯證的生物學與形而上學的鬥爭的開始。俄國偉大古生物學者甫·奧·科瓦列夫斯基(1842—1883)是本階段突出的代表。他證明化石是曾生活於某一定環境下的生物遺體，古生物隨着環境變化因而變化發展。他所研究的馬和象的演化系列是出名貢獻之一，無疑地他奠定了進化古生物學的基礎。卡爾賓斯基(1847—1936)是俄國科學院第一任院長，曾有許多古生物學著作，是本期另一位卓越的進化古生物學者。

古生物學史第三階段始於十九世紀九十年代迄今，是古生物學與生產實踐更密切結合的時代。此階段中仍是在大量地收集資料。由於資本主義世界向殖民地侵略，研究區域日益擴大，自本世紀初期起古生物學始成為名符其實的獨立科學。由於古生物學與工業的聯繫——尤其是石油及煤田工業發展以來，鑽井岩心的對比促進微體古生物學的大量發展。此外學者們進一步發現只研究古生物形態不能解決基本問題，因而注意到生物生活環境的研究。俄國的卡爾賓斯基(1847—1936)及比利時的道羅(1857—1931)是最早的古生態學者。因此，全面的

古生物学是最新阶段的基本特征。对古生物学者的要求，不單是認識古生物化石，而應該將生物發展与沉積环境、古地理变迁及大地構造發展全面联系起來。

上述古生物学史的几个阶段主要是國外的情况。若論我國，直至近代（1910年后）才有少数学者注意研究我國的古生物学，作出重要貢獻。如中國科学院副院長李四光关于紡錘虫的研究，趙亞曾关于腕足动物（尤其是長身貝类）的分类，不独方法嚴謹，而且結合華北、華东煤層層位問題，提出極有实际意义的結論。孙云鑄研究寒武紀和奧陶紀的三叶虫、奧陶紀的海林檎、奧陶紀和志留紀的筆石以及二叠紀的头足类，發表了許多有价值的專刊及論文。楊鍾健关于我國恐龍类，斯行健关于我國的古植物均各有特殊貢獻。裴文中發現中國猿人，并研究各期石器，对于人类远古文化提出重要結論。

**我國古生物学工作的現狀** 我國目前有兩個古生物学研究機構，都屬于中國科学院領導。一个是古生物研究所，所長斯行健是知名的古植物学專家。所內关于无脊椎动物重要各类，如头足綱、三叶虫、腕足动物、苔蘚虫、介形虫等均有專人从事研究，并有重要論文發表。另一个研究機構是古脊椎动物研究室，解放以來在楊鍾健主任領導下積極展开古脊椎动物及人类化石的研究，發表过若干重要論文，作出重要貢獻。

地質部的地質礦產研究所——地層古生物学研究室和孢子花粉研究室，在名古生物学家孙云鑄領導下正展开工作。

此外，北京地質勘探学院、長春地質勘探学院、成都地質勘探学院、北大、南大、西大、中南礦冶学院……等都分別設有古生物教研室或地史古生物教研室（組），指導古生物学的教学，編寫教材，并从事科学研究工作，为我國古生物的發展而奋斗。

总之，目前我國地質事業突飛猛進，在我國國民經濟發展中占着十分重要的位置，而古生物学和其他有关的地質学科一样，正發揮着它应有的作用，協助解决重要的地質礦產問題。

## 第二章 原生動物門 (Protozoa)

### 一般特征

原生動物是微小的單細胞動物，它由原生質與一個或幾個細胞核組成，因此與多細胞動物有顯著的區別。單細胞的原生動物是獨立活動的生物，具有完整的生物體所特有的一切主要生活機能，如新陳代謝、刺激感應性、運動、繁殖、對環境的適應等。因此它絕不等同於多細胞動物的任何一個細胞。

原生動物身體常可分成個別部分，每部分各營不同的生活機能，稱為類器官（小器官），以便與多細胞動物的真器官區別開來。

有些原生動物依賴變形的原生質的突起（偽足）運動；有的是靠着固定的細絲狀構造，即鞭毛或纖毛而運動。原生動物的類器官決定原生動物組織的複雜性，但卻不失其單細胞性。

原生動物多數生活在海水或淡水中，但也有生活在土壤里的。還有很多寄生在其他動物和人體內。

根據運動類器官的構造，原生動物一般分為四綱：即鞭毛蟲綱（Flagellata）、纖毛蟲綱（Ciliata）、孢子蟲綱（Sporozoa）和根足蟲綱（Rhizopoda）。

### 鞭毛蟲綱

身體前端具有一根或幾根鞭毛，作為運動類器官，例如眼蟲（圖2—1）。眼蟲原生質內充滿了葉綠素，能夠進行光合作用其營養與真正綠色植物相似，因此不少植物學家把鞭毛蟲綱列入低級植物範圍；

但由于鞭毛虫的能动性，且除了植物性营养外，它还包括动物性营养的代表，又显然可列入动物界。这正可说明鞭毛虫纲的原始性和低级性。本纲没有化石。

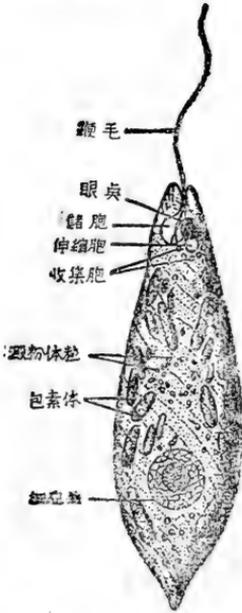


图 2-1. 眼虫  
(*Euglena viridis*)

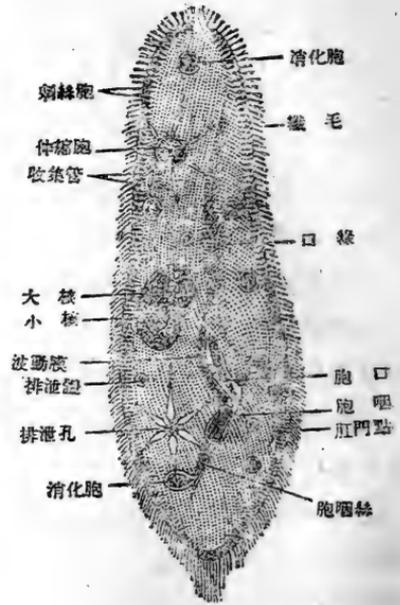


图 2-2. 草履虫  
(*Paramecium caudatum*)

## 纤毛虫纲

身体被以纤毛，赖纤毛颤动以运动，例如 *Paramecium* sp. (草履虫) (图 2-2)，无化石代表。

## 孢子虫纲

在个体生活史中有特殊繁殖孢子阶段的寄生原生动物，例如：日寇孢子虫 (*Plasmodium vivax*)。本纲无化石代表。

## 根足虫綱

身体各部能形成伪足，伪足变化，或伸或缩，因此使身体运动，例如变形虫 (*Amoeba proteus*) (圖2—3)。变形虫代表根足虫綱的一个目；此外还有太陽虫目、有孔虫目和放射虫目。太陽虫目偶具二氧化矽骨骼，但沒有化石。有孔虫目和放射虫目，因有各种外壳，可保存成为大量化石，也正是我們應該注意的。

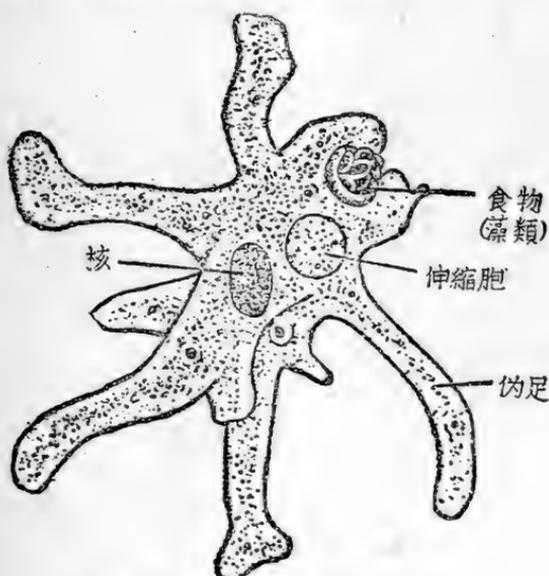


圖 2—3. 变形虫 (*Amoeba proteus*)

## 有孔虫目 (Foraminifera)

**有孔虫目的特征** 具網狀伪足，几乎都有外壳，壳内外均可見原生質 (圖2—4)。壳少数是單房，多数是多房，由几丁質、砂粒、碳酸鈣或二氧化矽 (較少) 組成。多数伪足通过壳上小口，向外伸出，

司运动和攝取食物的作用。細胞核一个或数个。

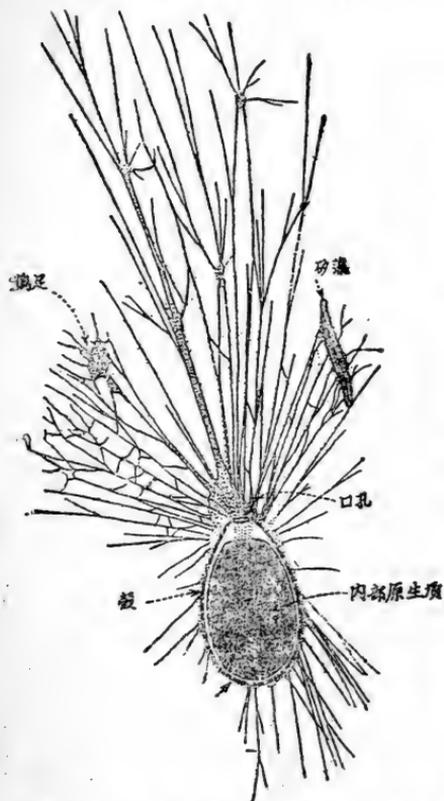


圖 2—4. 現代具几丁質壳的淡水有孔虫(*Allogromia*) (据 J. A. Cushman)

**有孔虫的生活史** 惹人注意的是世代交替的現象，即同一种的个体經過有性生殖与无性生殖互相交替的階段。有性生殖的个体分泌具有微小初房和較大的外壳，称为微球型；无性生殖的个体分泌具有大

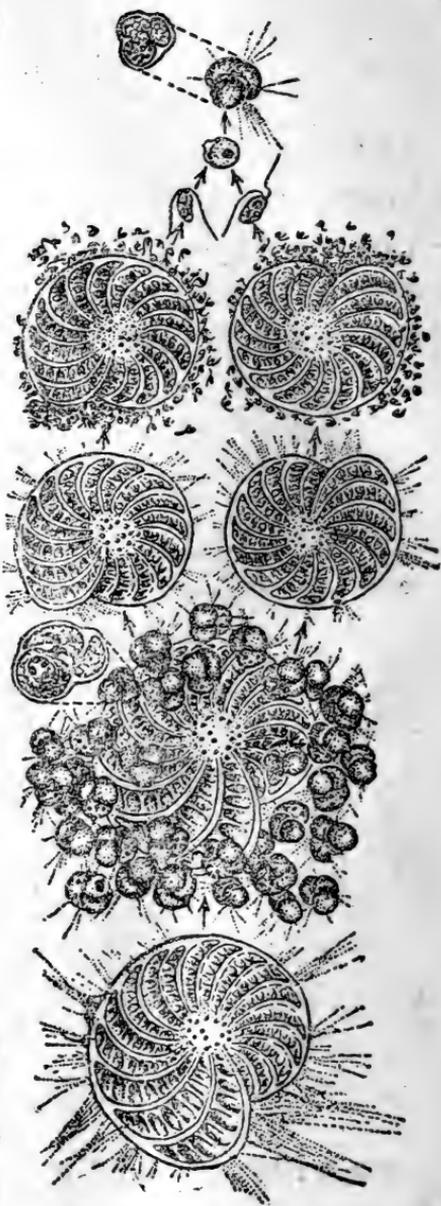


圖 2—5. 有孔虫 *Elphidium* (*Polystomella*) *crispum* 的生活史

的初房而形体較小的外壳，称为顯球型；換句話說，在有孔虫生活史中，微球型个体行无性生殖，產生顯球型个体，而顯球型个体行有性生殖，產生微球型个体；有性生殖与无性生殖交互出現，造成在同一地点許多代表同种的双形壳。如现代有孔虫 *Elphidium* (*Polystomella*) *crispum* (圖2—5)；古生物的例子，如貨幣虫 *Camerina* (*Nummulites*) sp. (圖2—6) 及紡錘虫。

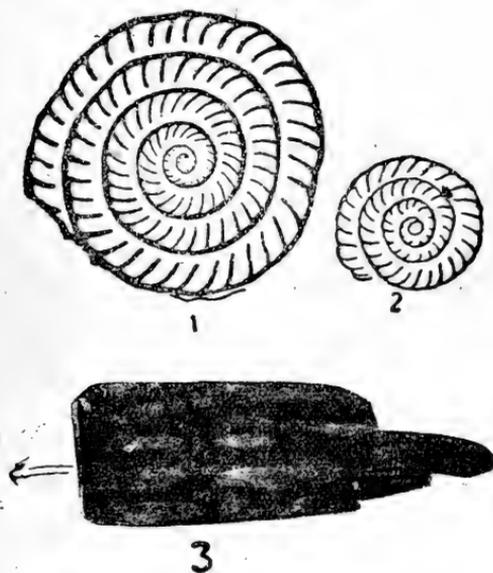


圖 2—6. *Camerina* sp. 及 *Parafusulina* (擬紡錘虫) (貨幣虫) 的双形現象

1—微球型壳； 2—顯球型壳

**个体發生与种族進化的重演** 有孔虫的硬体(外壳)，自幼至大，逐漸增長，每个阶段的外壳形成之后，便固定了，不受后来原生質活动的改变；因此，整个硬壳足以反映个体發生各阶段。根据生物發生律，大体上講，个体發生是种族進化急速的复演，因此我們研究各种有孔虫壳的变化，可以發現不同屬种的親緣关系。例如 *Pyrgo* (圖2—7) 的初期壳房(至少在微球型壳)似 *Quinqueloculina* (五块虫) (圖2—8)，中期似 *Triloculina* (三块虫) (圖2—9)，也就是說

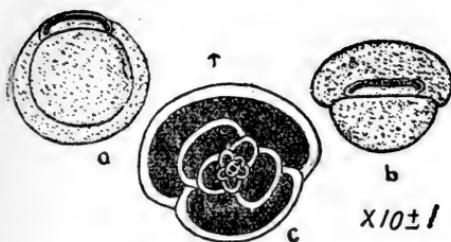


圖 2—7. 有孔虫 *Pyrgo bradyi*  
(Schlumberger)

*Pyrgo* 的个体發生反映了它祖先五块虫和三块虫的特征。

有孔虫壳的特征 有孔虫壳通常是極微小的，長由 1 毫米起以达数毫米，較大者如現代繁殖于热帶及亞热帶淺海中的个别屬种和化石中的貨幣虫，其直徑可达 30 毫米。

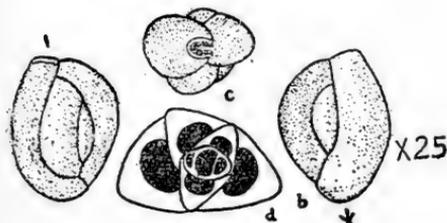


圖 2—8. *Quinqueloculina vulgaris*  
(五块虫)

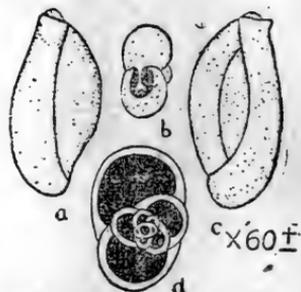


圖 2—9. *Triloculina laevigata*  
d'Orbigny (三块虫)

最早的壳是由原生質分泌的几丁質（一种有机化合物）組成的，其后几丁質外粘着外界的砂粒，即形成砂質壳。粘合砂粒的物質是由原生質分泌出來，可以是多样的，如几丁質、鐵質、矽質或鈣質。如果有孔虫分泌很多粘合物，它利用的外物便减少了，終于形成光滑的壳子。根据顧什曼（J.A. Cushman）的研究，从几丁質及砂粒壳演变成成为純灰質壳的过程，在个体發生中，可以觀察得到。

几丁質壳見于 *Allogromia*（圖 2—4）；砂質有孔虫如 *Saccammina*（砂囊虫）（圖 2—10）攝取海底的物質，如砂粒、海綿骨針或其他有孔虫的壳片等構成外壳。砂質壳也有，但極少。



圖 2—10.  
*Saccammina sphaerica* M.  
Sars. 現代

有孔虫壳大部由石灰質組成,就其結構,可分为无細孔石灰質壳及多細孔石灰質壳兩種。前者除壳口外,壳壁上沒有其他細孔,壳面緻密,具陶瓷狀光澤并呈褐(藍白)色,半透明,例如 *Quinqueloculina* (圖2—8)。多細孔有孔虫壳,除壳口外,有許多垂直壳面的細孔,壳質屬透明体(細孔直徑依种屬而有不同),例如 *Amphistegina* (圖2—11)的細孔直徑为0.01毫米而 *Carpenteria* 为0.1毫米。

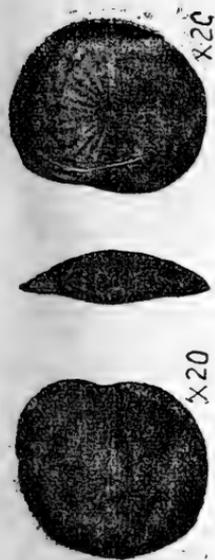


圖2—11. *Amphistegina lessonii* d'Orbigny 現代

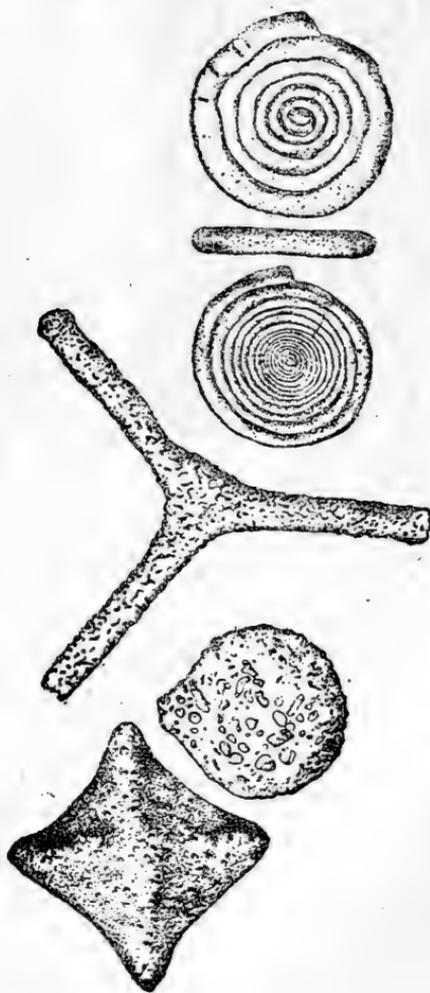


圖2—12. 有孔虫單房壳形 放大多倍

自左而右: 左2—*Saccannina*; 左3—*Rhabdaminina*; 左4、5、6—*Ammodiscus*

壳的结构有单房及多房之分：单房壳分直、弯、旋等形状（圖2—12）；多房壳也有直、弯、旋等形；多房壳又可分为单列、双列、三列及多列或早期双列而后期单列等；少数是不规则的（圖2—13）。多房壳的内部由多数隔壁分隔而成。隔壁与壳壁接触处称为隔壁线。旋壳中央凹陷则成脐（圖2—14）。



圖2—13. 有孔虫多房壳形

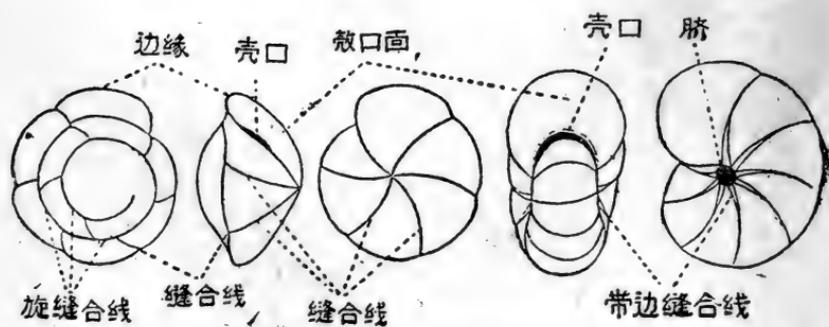


圖2—14. 有孔虫旋壳各部名称

有孔虫的壳口有圆形、裂隙状、排口状、筛状、瓣状等，且其位置也可有不同（圖 2—15）。

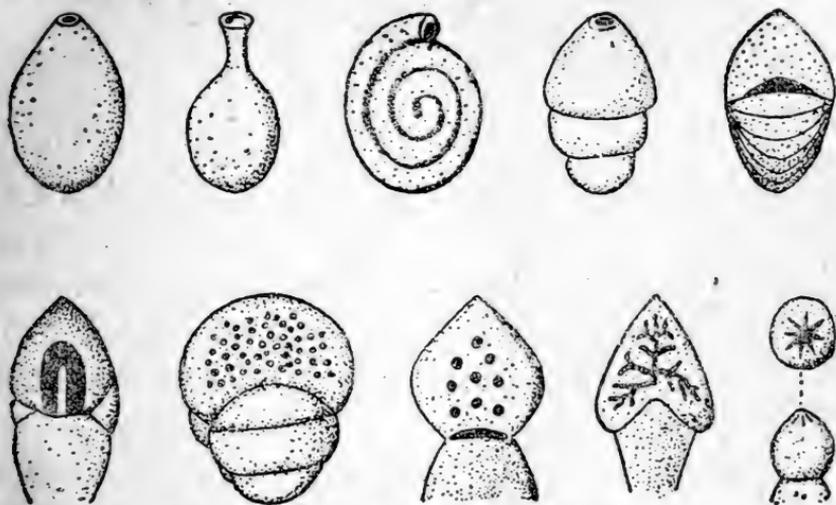


圖 2—15. 有孔虫壳口（塗黑处）的各种形状

**有孔虫的生态** 大多数有孔虫是底棲的，爬行于海底泥沙上或附着于海底其他物体上。几乎所有的有孔虫在發育初期均能自由移动，但也有自早即营固着生活的，如 *Carpenteria*（圖 2—16），少数是浮游的，如 *Globigerina*（抱球虫）（圖 2—17），*Rotalia*（車輪虫）（圖 2—18）。

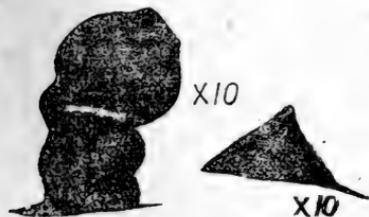
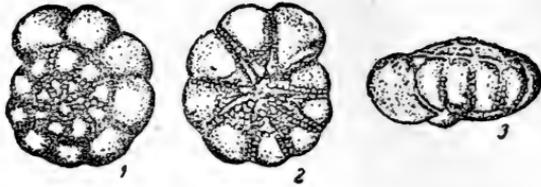


圖 2—16. *Carpenteria proteiformis*  
Goës 現代



圖 2—17. *Globigerina lulloides* d'Orbigny

圖 2—18. *Rotalia deccarii*

純几丁質壳可作为半鹹水有孔虫的特征。有时某些灰質有孔虫，例如 *Elphidium* 的一些种，当它們進入半鹹水或淡水以后，由于灰質壳中的石灰質喪失，便变成几丁質壳。砂質壳只能屬於底棲而海面浮游的有孔虫則有多孔的灰質壳。壳內有时具次生骨骼，增加壳的重量，这說明是底棲有孔虫的特性。由此可見，壳的成分和構造是同生活环境有密切关系。

**有孔虫目的分类** 根据壳質、壳形構造、个体發生以及各个屬种在地層中出現的順序等，可以确定各类有孔虫的親緣关系，提出系統分类。按照格拉士納 (M. F. Glaessner) 的綜合研究，整个有孔虫目可分为7个超科，包括37科。超科的主要特点及举例，見下表。內孔虫超科 (Endothyridea) 的紡錘虫科在我國特別重要，將比較詳細地介紹于后。我國学者李四光与陈旭研究中國有孔虫尤其紡錘虫类，在地層学上貢獻很大。

*Saccammina* M. Sars (砂囊虫) 壳一般非固着，砂粒質，近球狀；壳口單个且具短頸。志留紀至現代 (圖 2—12)。

*Textularia* DeFrance (串珠虫) 壳長形，側面叶狀、斧狀、三



圖 2—19. 左—中—*Cribrostomum textulariforme* Möller;  
右--*Textularia* DeFrance

超科	特點	壳壁成分及構造	隔壁性質	外壳構造	壳口性質	舉例	時代
Astrorhizidea	砂質	單房, 无隔壁	簡單, 位于前壁頂端	管狀、星狀、近球狀	簡單, 位于前壁頂端	<i>Saccamina</i>	侏羅紀→現代 志留紀→現代
Lituolidea	高級壳壳壁具不規則溝道	簡單	變化不定	直、單列、平旋、錐旋、双列或复雜	變化不定	<i>Textularia</i>	石炭紀→現代 石炭紀→現代
Endothyridea	低級壳砂質, 較高級壳为纖維狀或粒狀灰質	分層复雜, 細孔壳	位于前壁底或无	一般平旋(少数壳松旋)	位于前壁底或无	<i>Endothyra</i> <i>Fusulinidae</i> (紡錘虫科)	泥盆紀(?) 石炭紀→三疊紀 石炭紀→二疊紀
Miliolidea	灰質, 无細孔壳	一般簡單極少复雜	在壳前壁	一般沿不同平面旋曲或不旋	簡單、牙齒狀或篩狀	<i>Quinqueloculina</i> <i>Pyrgo</i>	石炭紀→現代 侏羅紀→現代
Lagenidea		簡單(很少为單房)	放射狀	單列、直、无、平旋、秘旋或沿縱軸排列	極少是簡單	<i>Lagena</i> <i>Nodosaria</i>	侏羅紀→現代 三疊紀→現代
Buliminidea	灰質細孔壳	簡單	位于前壁底部	錐旋→双列及單列	單或牙齒狀	<i>Bulimina</i>	白堊紀
Rotaliidea		簡單或复雜	一般位于前壁底部	錐旋以至平旋或不規則	有多數孔口	<i>Rotalia</i> <i>Globigerina</i> <i>Camarina</i>	上白堊紀→現代 白堊紀→現代 ←第三紀

角狀；橫切面為長方形。早期旋曲（至少在微球壳），后期为双列；壳口裂隙狀，位于前壁底部附近。石炭紀至現代（圖 2—19）。

*Endothyra* Phillips（內孔虫）壳旋卷，或多或少是包旋的，有臍，旋圈少（至多四个）；多房，在最后旋圈中有15个房室；壳口簡單，位于前壁底部。泥盆紀至二疊紀（圖 2—20）。



圖 2—20. *Endothyra boumani* Phillips ×35

*Quinqueloculina* d'Orbigny（五块虫）房室延長，沿橫短軸旋曲，每一旋圈有兩個房室，但前后各圈的房室發生在五个不同的平面上。侏羅紀至現代，始新世極盛（圖 2—9）。

*Pyrgo* Defrance（同义名：*Biloculina* d'Orbigny）（双块虫）透鏡狀以至球狀；初期房室（至少在微球型壳）排列如 *Quinqueloculina*，成長期每圈有兩個房室。侏羅紀（？），白堊紀至現代（圖 2—8）。

*Lagena* Walkes and Jacob（瓶虫）單房；球狀、橢圓形、紡錘形，壳面光滑或有紋飾；壳口單个，簡單或放射狀，常具口頸。侏羅紀至現代（圖 2—21）。

*Nodosaria* Lamarck（節房虫）壳由直列的球形、橢圓形或圓形房室組成，隔壁綫与壳軸垂直；壳光滑或具有各种紋飾；壳口位前壁正中，放射狀。泥盆紀（？），二疊紀至現代（圖 2—22）。

*Globigerina* d'Orbigny（抱球虫）圓錐旋狀，很少是平旋；早期扁平，后期球狀；壳面常具細網格及小刺；口大，有时在隔壁綫上出現副壳口，最后一圈壁薄，形狀不規則。侏羅紀（？），下白堊紀至

圖 2—21. *Lagena* sp.圖 2—22. *Nodosaria* sp. × 15

現代(圖 2—10)。

*Camerina* Brugueire (= *Nummulites* 貨幣虫) 壳圓盤狀，由無數包旋圈所組成，旋圈被隔壁分成許多房室。次生堆積物形成小柱或僅呈節瘤狀。軸切面可見壳邊緣加厚部分及水溝。始新世至漸新世(圖 2—6)。

### 紡錘虫科(瓣科) (*Fusulinidae*) ①

本科最早代表自中石炭紀出現，演化迅速，至二疊紀末絕滅。紡錘虫有很多屬種，在古生代后期形成絕好的分帶對比化石。我國學者李四光研究紡錘虫的細微構造及分類，有特殊貢獻。

紡錘虫一般大小如麥粒，但早期的較小，長僅約  $\frac{1}{2}$  毫米而后期的個別代表可達 35 毫米。一般是紡錘形，或呈橢圓形、球形或透鏡形，沿軸包旋，少數松卷；多房。

旋壁包括原壁及次生壁：原壁由一層清晰透明的方解石(透明層)和一層薄的黑色外層(緻密層)組成；次生壁(表壁)是半透明的灰色薄膜(內、外壁蓋)(絕大多數見於中石炭紀)(圖 2—23)。在進化的屬種中(上石炭紀起)透明層變為蜂巢層(圖 2—23)。旋壁可分四種，即(1)單層式：最近研究已指出以前認為低級紡錘虫的單一旋壁，在保存完好的標本，可分為 3—4 層；

① C. O. Dunbar 在 J. A. Cushman: *Foraminifera* (1948) 一書中把紡錘虫類劃分為紡錘虫科及新希氏虫科兩科，但本篇仍沿用廣義的紡錘虫科。

(2) 三層式，即外壁蓋(透光)，緻密層 隔膜(黑色)，內壁蓋(淡色)；  
 (3) 四層式，即外壁蓋及緻密層(黑色)，透明層(透明)，內壁蓋(黑色)；  
 (4) 二層式，即緻密層(黑色)及蜂巢層(淡色)。紡錘虫类的整个旋壁正常地具有細孔，蜂巢層的孔甚大，但緻密層的孔極小，很难辨出。蜂巢層細孔的直徑以及旋壁的厚度是鑑別种的根据之一。在保存完好的标本中透明層也有微小的孔，不易分辨。

旋壁在生長过程中多次內曲而成为隔壁(但僅由緻密層組成)，最后生成的則称为前壁，隔壁在壳面上表现为隔壁溝(圖 2—23)。

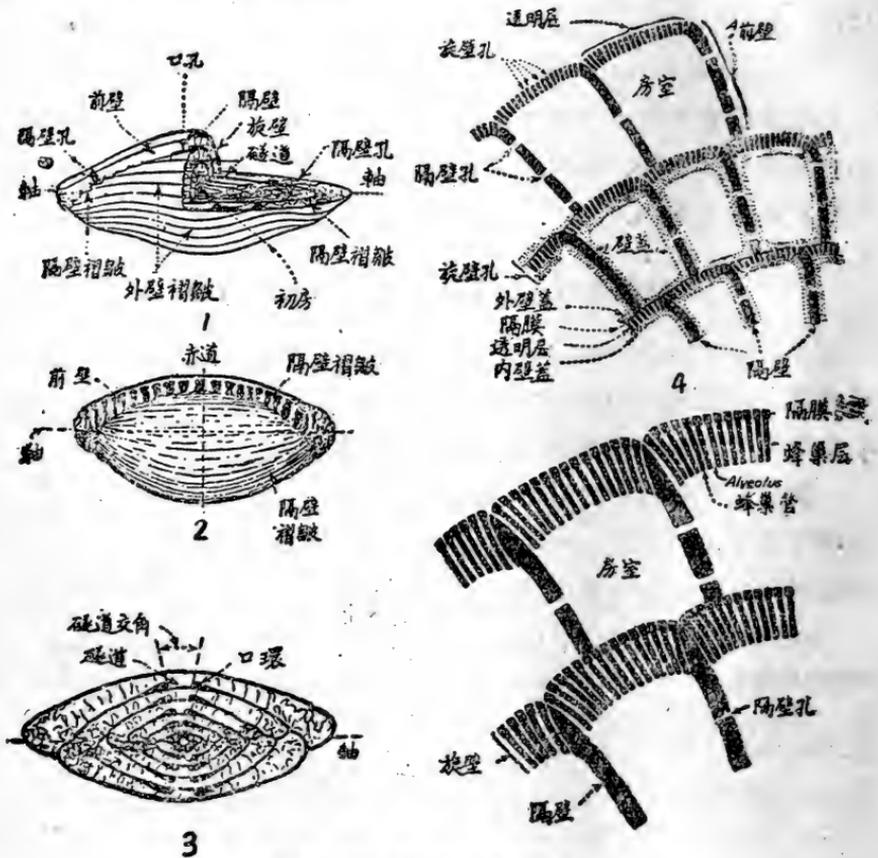


圖 2—23. 紡錘虫壳的結構

1—壳的1/4切去，示内外構造；2—口視圖；3—軸向切面；4—似紡錘虫旋壁構造(四層式)；5—希氏虫旋壁構造(蜂巢層二層式)

隔壁有的是平的，也有的在兩極褶皺或全部褶皺；褶皺特別強烈時，可以形成旋向溝（圖 2—24）；在進化屬種中房室有時由蜂巢層延長的旋向及（或）軸向小隔壁，分隔為小室（圖 2—25）。

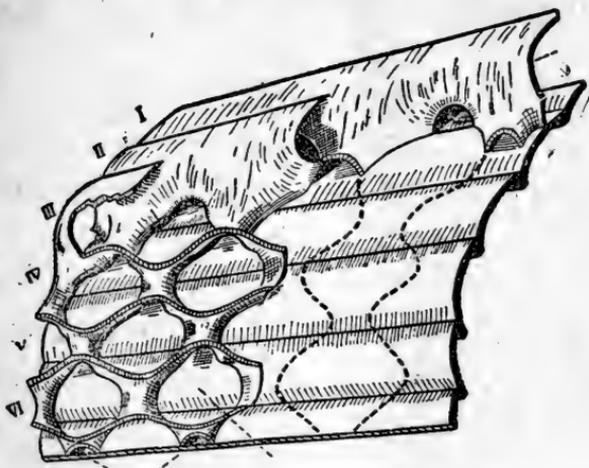


圖 2—24. *Parafusulina* 的旋向溝（虛綫內）

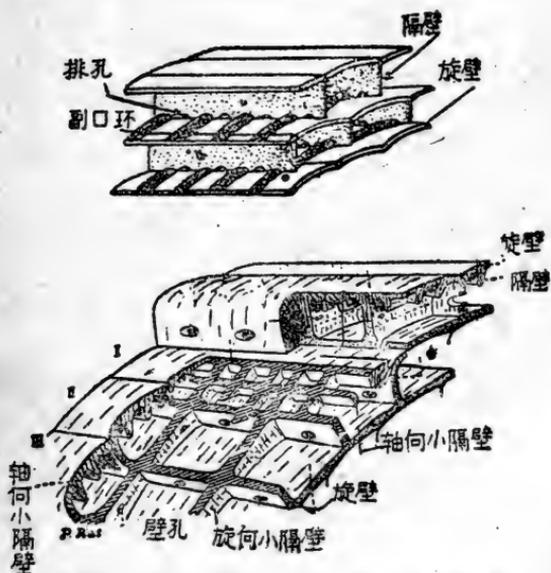


圖 2—25. *Neoschwagerina* 的立體結構圖

在壳内中心部分，隔壁底部每具一缺口，各缺口前后相通，形成旋向隧道。在若干屬中，緻密的次生壳質堆于隧道兩旁，称为口环（旋脊）（圖2—23）。在費氏虫和新希氏虫口环变为副口环（圖2—25）。这是一排口孔間連續的或不連續的旋脊。其他次生堆積充填着軸向房室的兩端。

壳中心初生部可呈双形的。微球型初房可以接着2—3个斜旋的旋圈（內孔虫式 Endothyroid）。在高级屬种中微球型壳与顯球型壳大小懸殊。根据構造特征，可分若干亞科，茲僅介紹重要代表屬如下。

*Staffella* Ozawa (斯氏虫)壳小，球狀或橢圓狀，臍部略露；旋軸一般是最短軸，邊緣寬圓；隔壁溝顯著；旋壁由緻密層、透明層、內壁盖、外壁盖組成；隧道底而窄，隧道頂角往往是小的；口环較其他紡錘虫發育，其長达房高  $\frac{1}{2}$  以上，長自口环至軸一端之半或全長。下石炭紀（苏联），中石炭紀至二疊紀末（圖2—26）。

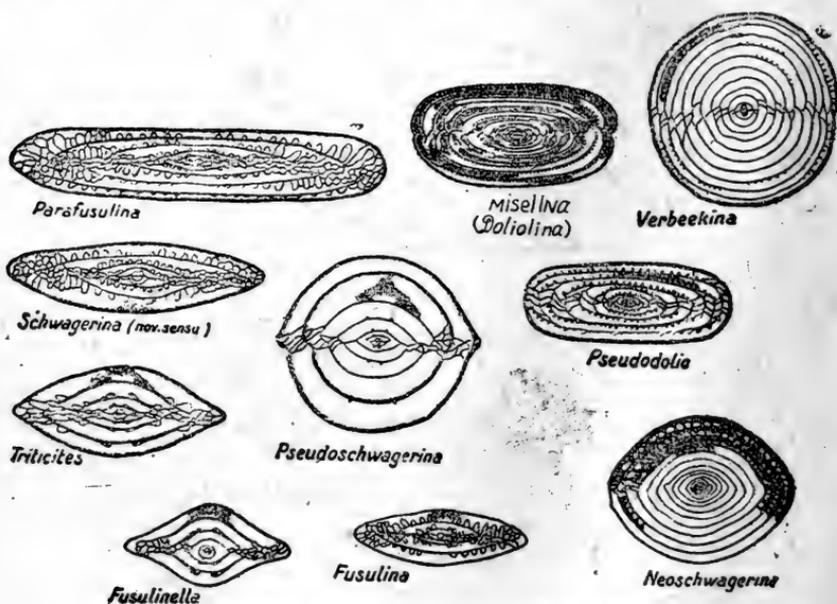


圖2—26. 紡錘虫科（Fusulinidae）各重要屬的軸切面

*Fusulinella* Möller (似紡錘虫) 壳小, 紡錘狀; 旋壁由緻密層、透明層及內外壁蓋組成; 隔壁中部几乎是平的, 兩極附近略有褶皺; 隧道及口环極發育。不同于 *Fusulina* 处是隔壁褶皺微弱, 而口环較發育。中石炭紀 (圖 2—26)。

*Fusulina* Fischer de Waldheim (同义名 *Schellwienella* Staff 及 *Wedekind*) 壳紡錘狀或近圓柱狀; 旋壁如 *Fusulinella*; 隔壁完全規則地褶皺, 構成稜形小房室; 口环变化, 一般不發育。中石炭紀 (圖 2—26)。

具有極薄旋壁的类似屬, 为 *Quasifusulina*, 見于上石炭紀二疊紀。

*Triticites* Girty (麥粒虫) 壳近球狀至橢圓狀; 旋壁由緻密層及蜂巢層組成, 时或有外壁蓋; 內數圈对称; 隔壁褶皺不顯著或強烈地只出現于軸部, 未形成小房室; 具有隔壁孔; 口环甚發育。上石炭紀至下二疊紀 (圖 2—26)。

*Schwagerina* (Möller) (希氏虫) 壳膨脹紡錘狀以至近圓柱狀; 旋壁由緻密層及蜂巢層組成; 內數圈近圓柱狀, 外數圈慢慢地擴大; 隔壁或多或少是褶皺的, 与相鄰隔壁褶皺接触, 因而划成圓的小房室; 隧道低; 口环缺, 或在初生<sup>①</sup>部僅有痕跡; 軸部發生次生沉積。上石炭紀至二疊紀初期 (圖 2—26)。

*Pseudoschwagerina* Dunbar 及 Skinner (假希氏虫) 壳膨脹紡錘狀以至近球狀; 旋壁由緻密層及比較薄的蜂巢層組成; 初生部 2—5 圈, 緊旋如 *Triticites*, 但成年各圈迅速擴大成为松卷; 隔壁几乎是平的或平緩, 不規則褶皺, 褶皺疏开, 前后未接触; 隧道低, 裂隙狀; 口环僅見于初生部或在后生圈上留着口环痕跡。分布广, 而層位在國外認為是僅限于二疊紀底部, 我國限于上石炭紀 (圖 2—26)。

*Parafusulina* Dunbar 及 Skinner (拟紡錘虫) 壳形延長, 紡錘

①初生部指初房及开始的几个旋圈。

狀至近圓柱狀；旋壁構造如 *Schwagerina*；隔壁褶皺規則而且很深，結合而成旋向溝；雙形現象顯著，微球型壳甚大。二疊紀（圖 2—26）。

*Verbeekina* Staff（費氏虫）壳大，球狀至近球狀；旋圈及房室均多；旋壁薄，由緻密層及蜂巢層組成；隔壁平，向前傾斜約  $70^\circ$ ；隔壁底部排孔低，橢圓狀，很多；副口環發育，自外而內其高度逐漸減少，几至消失（圖 2—26）。

僅在最外部各圈的副口環延伸達整個房室的寬度，使前後房室中的口環連成整條；初生部內孔虫式，十分緊旋。二疊紀。

*Misellina* Schenck 及 Thompson（瓜形筵）（同義名 *Doliolina* Schellwien）壳小，橢圓狀以至近球狀或兩側壓扁，初生部內孔虫式；旋圈常少於 8；房室極多；旋壁厚，由緻密層、厚蜂巢層及薄內層所組成；隔壁平，底部排孔及副口環全面發育。二疊紀（圖 2—26）。

*Neoschwagerina* Yabe（新希氏虫）壳大，肥厚的紡錘狀或橢圓至近球狀；旋圈多而低；旋壁由緻密層及改變的蜂巢層所組成；隔壁平，附有自蜂巢層下垂的小隔壁，每房室中有 1—3 條軸向及旋向小隔壁；隔壁底部的排口及副口環甚發育。二疊紀（圖 2—26）。

**紡錘虫的系統演化** 大體上講，紡錘虫的演化可分二個方向：第一個方向是旋壁構造自透明層演變為蜂巢層，隔壁褶皺由微弱轉趨強烈，口環從顯著到消失；上述各屬中，*Staffella*→*Fusulinella*→*Triticites*→*Schwagerina*→*Parafusulina* 代表這樣一系列的變化。第二個方向是旋壁構造的变化如上，即自透明層變為蜂巢層，但在若干種屬發展為小隔壁，隔壁除兩極外不發生褶皺，從有口環發展為具有副口環；從原始 *Staffella* 發展為 *Misellina* 或 *Neoschwagerina* 等。可以這樣假定，原始的 *Staffella* 一部分較為保守，自下石炭紀至二疊紀末均有其代表，但另一部分則分別沿上述兩條方向發展。個別代表在旋壁的变化方面顯示特殊。

**有孔虫目的分布** 現代絕大多數的有孔虫生活海中，屬淺海移動底棲動物。熱帶淺海中有孔虫最為豐富，但某些有孔虫如抱球虫 *Glo-*

*bigerina* 則為浮游生物，其外殼可沉積在很深的海底。

從地史分布看，石炭紀以前的有孔蟲為數不多，且鑑定上仍有問題。石炭紀地層中開始有很多不同屬種的代表，並且其外殼時或由於大量堆積，形成造岩原料，例如西歐英、比等國的 *Saecamina* 石灰岩。

在中國、蘇聯、越南、日本、地中海區及北美的石炭系中都有紡錘蟲灰岩。紡錘蟲外，還有 *Endothyra*（內孔蟲），*Textularia*（串珠蟲），*Cribrostomum*（櫛口蟲）等。二疊紀地層中紡錘蟲類及串珠蟲類仍多。

我國南部及西北地區的石炭系、二疊系以及北方的石炭系每富含紡錘蟲化石。由於有孔蟲類體積微小，分布廣泛，但大量出現，對鑑定層位尤其在岩心對比上，極為重要。

三疊紀的有孔蟲較少，僅有若干 *Endothyra*（內孔蟲），*Nodosaria*（節房蟲），*Textularia*（串珠蟲）的代表。侏羅紀的有孔蟲更不多見。

有孔蟲在白堊紀又大量出現，往往造成岩層（白堊），主要代表有 *Textularia*（串珠蟲），*Globigerina*（抱球蟲），*Quinqueloculina*（五塊蟲）等。

自始新世起，現代型的有孔蟲類繁盛起來了。第三紀地層中的許多有孔蟲，例如 *Camerina*（貨幣蟲）也起着顯著的造岩作用。

### 放射蟲目（Radiolaria）

放射蟲是具有輻射偽足的根足蟲類，原生質軟體被几丁質的硬中心囊分為囊內與囊外兩部，這兩部是通過中心囊上的小孔互相連結的（圖 2—27）。小孔的排列各有不同，可為劃分亞目的根據。

中心囊外原生質具有大格子的構造，大多數分泌美麗的砂質或硫酸鈣骨骼。骨骼的形狀是極端複雜的，它們或穿入全部原生質，或只位於囊外原生質中，由許多單獨的骨針組成；或具篩狀構造；有時形

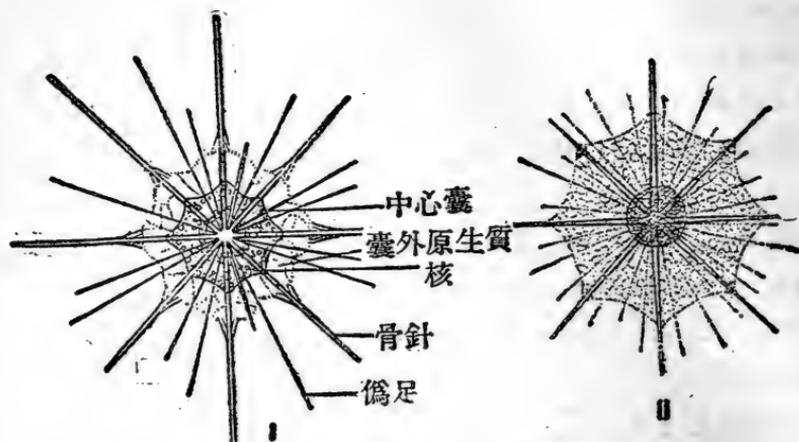


圖 2—27. 放射虫两种結構

成几个圓球，球与球間以放射小骨柱連結；有时則成为平盤狀（圖 2—28）。

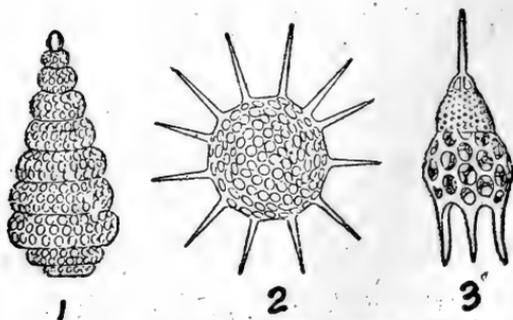


圖 2—28. 几种放射虫外形（放大，据 Woods）

- 1— *Lithocampe tschernyschewi* (泥盆紀)
- 2— *Trochodiscus longispinus* (石炭紀)
- 3— *Podocyrthis schomburgki* (第三紀)

放射虫屬純海產原生动动物，繁殖于海洋表層，它的骨骼沉入海底，形成放射虫軟泥。放射虫最早出現于前寒武紀地層，其后零星發見于古生代、中生代、新生代地層中；欧洲上白堊系中的燧石是放射虫骨骼不断堆積的結果，然而它們分布不广，完整化石不多，因此不能作为标准化石。

### 第三章 海綿動物門 (Porifera 或 Spongia)

#### 一般特征

海綿是最原始的多細胞動物，它的細胞分化為內、外兩層，外面的是外胚層，裡面的是內胚層。這兩層的細胞在結構與功能上各不相同，換言之，即具有不同的組織。由於所處位置不同，不同胚層的細胞，便具有不同的功能，或司運動，或司保護，或營新陳代謝。海綿的外層細胞組成低級的表皮組織，但還沒有肌肉、神經等組織，更沒有



圖 3-1. 現代指海綿 *Grantia* 一般形狀，體壁切去一小塊露出體內構造

特殊器官，所以它是最低等的多細胞動物。

海綿是水生動物，絕大多數產于海中。成年的海綿形成底棲固着的群體，外形通常是杯狀、囊狀、盤狀或呈不規則。體積大小不一，從幾毫米至 1.5 米（圖 3—1）。

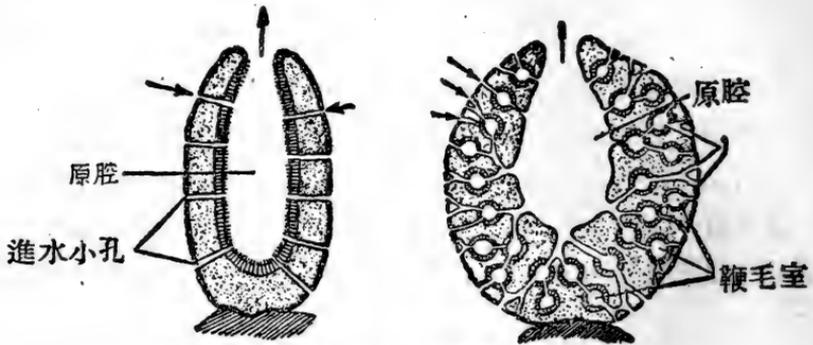


圖 3—2. 鈣質海綿縱剖面

箭頭示水自小孔進入體內而自頂部大孔排出

海綿體的外層有無數大小不一的孔；小的為進水孔，大的為出水孔（圖 3—2）。進出小孔間有輸水溝系貫穿着，水道局部擴大的部分則稱為鞭毛室（圖 3—3）。鞭毛室的牆壁復以鞭毛領細胞（圖 3—4）。領細胞一般構成海綿內胚層，鞭毛擺動可使食物微粒與需要的氧氣與水一起進入海綿體中，而新陳代謝的產物與流進的水一同自原腔經出水口排出體外。



圖 3—3. 鞭毛室

外胚層和內胚層之間有凍膠狀間體（中膠層）和源出外胚層各種類型的細胞，如生殖細胞與分泌骨骼的細胞。

大多數海綿具有骨骼，而骨骼大半是由單個的小的各種形狀的石灰質或矽質的骨骼針構成。某些海綿的骨骼則由有機質—海綿絲—構成。骨骼的形狀具有很大的分類意義，因為在海綿的每一屬中，骨骼是由一種或幾種骨針所組成。

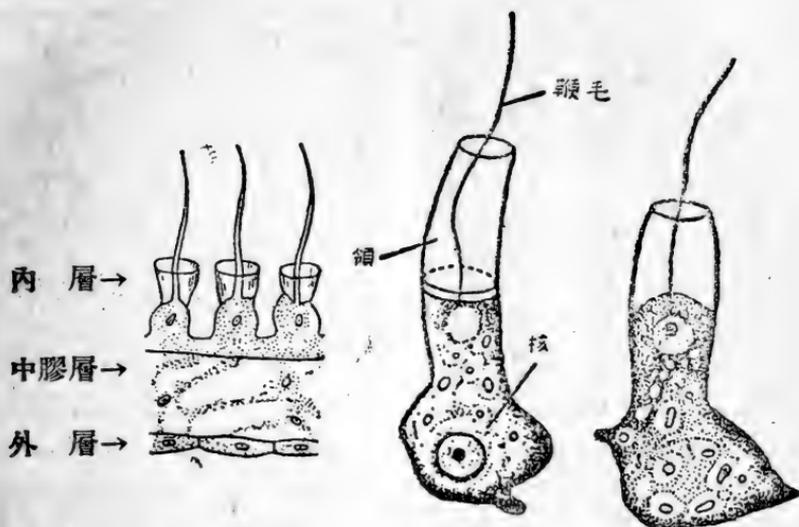


圖 3-4. 鞭毛領細胞

海綿骨針的基本类型可区别如下:

(1) 單軸型 骨針由一軸構成，杆狀或針狀，分單射即一軸單尖，或二射即一軸雙尖；直的或弯的均有（圖3—5.1—15）。

(2) 三軸型 骨針沿三个軸延伸，三軸通过共同中心，且互成直角相交，因而骨針是六射的（圖3—5.28—33）。

(3) 四軸型 骨針自一共同中心沿四个軸延伸，形成四射（圖3—5.16—23）。四針或大小長短相等，或一針長，三針短；有的变为三射骨針（圖3—5.24—27）。

此外尚有多射的或由小刺、節瘤或根狀突出物复盖着的骨針，或末端分叉的骨針（圖3—5.34—44）。骨針成分大致有矽質与灰質兩类。矽質骨針：分为大骨針及小骨針兩種，大者为構成体内骨骼的主要部分，常互相連結膠合而成骨架；小者多分散于中膠層內，不易保存为化石。矽質骨針包括單軸、三軸、四軸等型，未見有三射型。灰質骨針常較矽質者为小，包括單軸、三射及四軸。具有骨架的海綿体的外形能够保存为完整化石。分散的骨針也有化石代表。

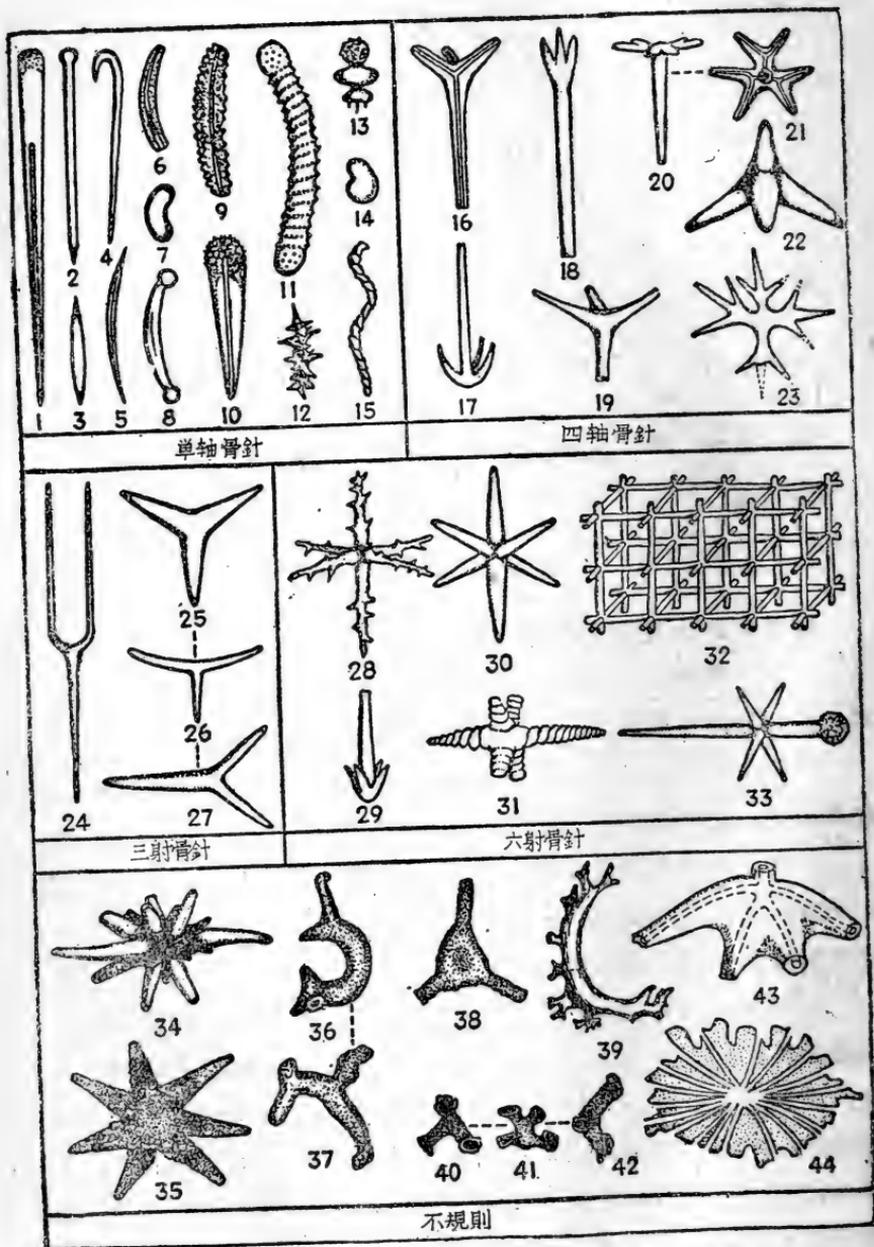


圖 3-5. 海綿骨針类型 (据 Twenhofel 及 Shrock)

根据骨骼的性質（以形狀为主）和成分，海綿可分为四綱：灰質海綿綱（Calcarea），六射海綿綱（Hexactinellida），普通海綿綱（Demospongia）和古杯海綿綱（Archaeocyathida 或 Pleospongia）。

## 灰質海綿綱

骨骼屬灰質，而以方解石为主，少数为文石組成。骨針是單軸、三軸、四軸、三射等等。

骨針零散或由石灰質粘結成骨架。現代灰質海綿完全生活在海中，且几乎全部限于淺海，分布广泛。化石不多，个别代表自寒武紀即开始出現。

*Amblysiphonella steinmanni*（鈍管海綿）單体或群体，呈圓柱形，为許多重叠的倒置的杯狀環節所組成。每節具較厚的壁，体壁有无数小水孔，体内有中管穿过，管内有橫板，經鈣化后骨針形狀不詳（圖3—6）。石炭紀—二疊紀。

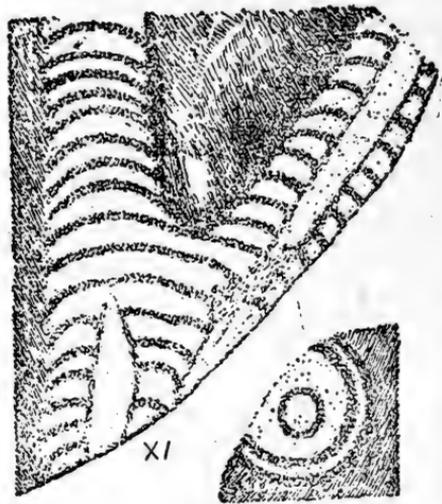


圖 3—6. *Amblysiphonella asiatica* Yü

## 六射海綿綱

六射海綿或称矽質海綿，具有三軸六射的骨針。骨針成分为二氧化矽和少量的有机質。骨骼或为分散的骨針或由骨針組成骨架。外形有圓柱狀、瓶狀、漏斗狀等。矽質海綿开始出現于寒武紀，繁盛于歐

洲白堊紀——是白堊系燧石結核的原料，而在現代海洋中仍產很多。

分散的骨針如我國上寒武紀的 *Protospongia* Salter (原海綿) (圖3—7)。上泥盆紀的 *Hydnoceras* Conrad (古花藍海綿) 往往保存為骨架的印痕，八面錐形(圖3—8)。

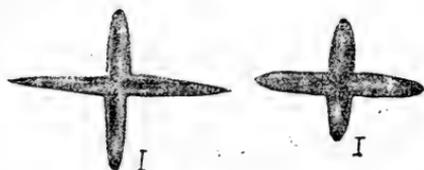


圖 3—7. *Protospongia*

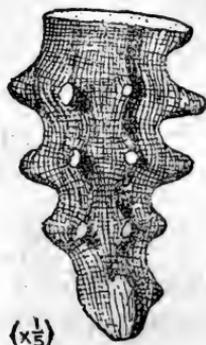


圖 3—8. *Hydnoceras bathensis* Hall et Clarke 上泥盆紀，美國紐約州

*Ventriculites* Mantell (胃海綿) 具有高杯狀以至圓筒狀的體形，其上部邊緣外卷，中央空大且深，內外壁均褶皺，因而分成許多縱溝，橫切面則成波狀。內外壁間有排列成行的小孔，各通于短的直溝。整個骨骼為六射骨針所組成。上白堊紀(圖3—9)。



圖 3—9. *Ventriculites striatus* Smith

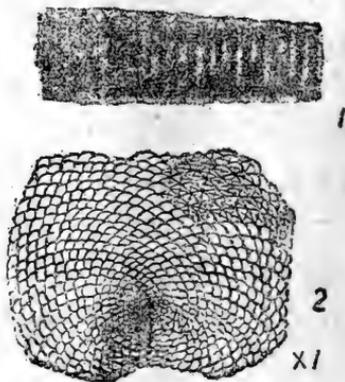


圖 3—10. *Receptaculites oweni* Hall 下、中奧陶紀及 *R. occidentalis* Salter 1—橫切，示骨針；2—頂面(下奧陶紀，美國)

*Receptaculites* DeFrance (盤海綿) 小碟狀、碗狀的海綿體，具有中央腔，表面(有時也在內面)為斜列的菱形小板所組成。這些板是由垂直于體壁的一軸兩射針的末端擴大而成，由此軸分出的其餘四針位于同一平面上，靠近體壁，或直角相交。但盤海綿的系統位置尚有問題。見于奧陶紀、志留紀及泥盆紀(圖 3—10)。

## 普通海綿綱

本綱包括各種外形的海綿；其骨骼多為矽質四軸骨針或單軸骨針組成(絕對沒有三軸骨針)，或有骨針與海綿絲或僅有海綿絲，甚或沒有骨骼。普通海綿自寒武紀開始出現，而現代海洋尚有不少代表，可分下列數目：

### 四射海綿目 (Tetractinellida)

四射的以及不規則矽質骨針，分散的或以海綿絲或二氧化矽連結成一定骨架。例如志留紀的 *Astylospongia praemorsa* (Roemer) (圖 3—11)。

### 單軸海綿目 (Monaxonida)

矽質單軸或海綿絲骨骼，大部分居于淺海，也發見于淡水中。寒武紀至現代。

### 角質海綿目 (Keratosa)

骨骼全屬海綿絲，大部生于淺海，尚難確定是否有化石。

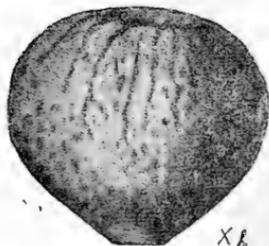
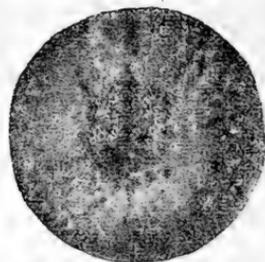


圖 3—11.

*Astylospongia praemorsa*  
(Roemer)

## 古杯海綿綱

古杯海綿是寒武紀初期廣布的灰質杯狀海綿，絕滅于奧陶紀。从前关于古杯类的生物分类位置有許多不同的說法——灰質藻、有孔虫、灰質海綿、矽質海綿、珊瑚。丁道衡于1937年研究古杯类，發見它与海綿近似的構造，且确有四射骨針，因此肯定它屬於海綿。最近苏联科学院沃罗格金則將古杯类列为另一特殊門类。

典型的古杯海綿具有單壁或双壁的灰質杯狀構造(圖 3—12)，中央腔寬狹及深淺各有不同。最簡單的是穿孔的單壁(*Monocyathus*)，較高級的具有双壁(內壁及外壁)，兩壁之間有輻射隔壁，隔壁之間或有橫柱，或有不規則泡沫，少数或具有橫板。



圖 3—12. 古杯类構造示意圖

內外壁都穿有小孔，外壁孔較細，內壁孔較粗。內外壁間的各种構造大都同样地穿孔。

*Cambroclyathus* Okulitch (寒武古杯) (圖 3—13) 这是揚子三

峽地区的下寒武紀標準化石，也見于澳洲及北美的下寒武紀。

*Archaeoscyphia* Hinde 與寒武古杯海綿相似，但缺內壁，見于我國北方奧陶系中（圖3—14）。

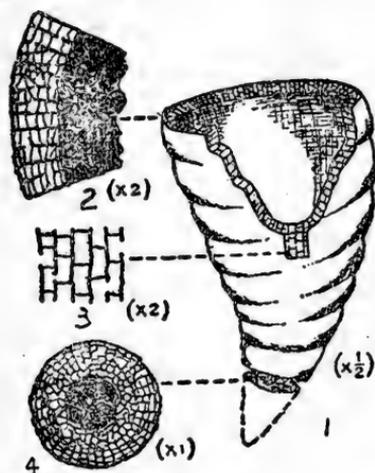


圖 3—13. *Cambrocyathus profundus* (Billings)

1—外形；2—上部橫切面一部放大；3—縱切面一部放大；4—近初生部橫切面放大

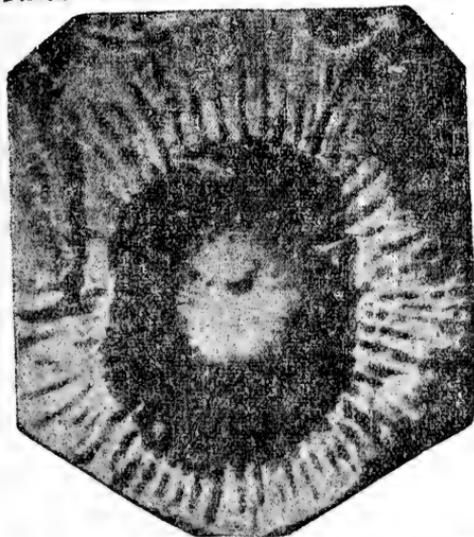


圖 3—14. *Archaeoscyphia chiliiense* Grabau  
橫切×1，河北開平下奧陶紀

## 第四章 腔腸动物門 (Coelenterata)

### 一般特点及分类

在細胞有了明确分工，具有一定組織器官的多細胞动物中，腔腸动物是最低等的一类，有的是营自由漂游生活的單体，有的則为固着生活的群体。軟体有水螅型和水母型兩種不同的形态，它們的共同特点是体壁为双胚層，体形多系輻射对称。

水螅型个体外形如瓶或圓筒狀，底部封閉用以固着，頂部中央开口；口的周圍生一圈或多圈捕着食物的触手；触手捕到食物，即由口送入体壁圍成的腔腸；腔腸進行消化作用，消化剩余的排泄物仍由口排出；因此水螅的口既是食物的入口，又是排泄孔。水母型为自由游泳的个体，外形如傘，环繞边緣生許多触手，口位于身体凹面中央（圖4—1）。

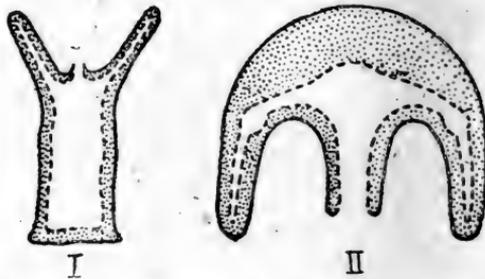


圖 4—1. 水螅型个体 I 与水母型个体 II 比較

腔腸动物的体壁由內胚層和外胚層組成，二者之間夾有膠質的中膠層，中膠層的厚薄不一。外胚層構成身体的外壁，內胚層圍成腔腸壁及触手的內壁，外胚層和內胚層主要由肌肉細胞組成，此外还有感觉細胞、神經細胞、分泌消化液及粘液的腺細胞。有的腔腸动物

还具有帮助捕食和禦敌的刺細胞，大多位于外胚層內。內胚層細胞在圍成腔腸壁的一端生鞭毛，但是沒有襟狀突起，这是与海綿內胚層細胞的顯著区别（圖4—2）。

腔腸动物的生殖方式分有性生殖和无性生殖，由无性生殖而形成群体。群体的 *Obelia* 通常是无性生殖的結果，且具有兩種不同的个体（营养体及生殖胞），生殖胞產生自由游泳的單体水母；有性生殖的結果產生群体固着的水螅。很多腔腸动物兼有水螅型和水母型，而且規律地互相更替出現，这是兩種生殖方式世代交替的結果。

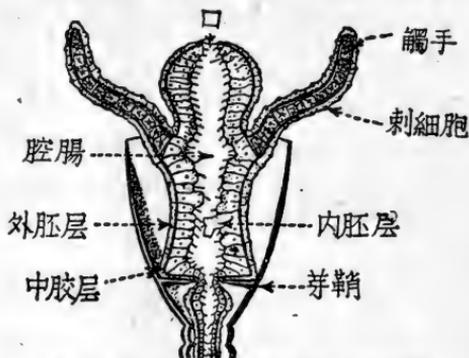


圖 4—2. *Obelia* (藪枝虫) 的水螅型个体

而且規律地互相更替出現，这是兩種生殖方式世代交替的結果。

腔腸动物的外胚層有分泌外骨骼的功能，大多数固着生長的代表都有外骨骼。外骨骼由灰質或角質構成，常常是形成軟体的底座或圍鞘。也有些腔腸动物骨骼不位于体外，而在中膠層內散布許多骨針，骨針堆積而成連續的骨軸。水母型个体都不具外骨骼。

腔腸动物絕大多数为海生，在淡水中所發現者僅为少数代表。最早的化石出現于下寒武紀；各地質时代的化石，根据其產狀及与其他化石組合的情况，也都是海生种类的代表。

根据种族系統發育史、軟体及生活史的特点，骨骼的性質及構造特征，可將腔腸动物門划分下列四綱：

第一綱 水螅綱 (Hydrozoa)：海產或淡水產的腔腸动物，水螅型与水母型世代交替，有些种类僅一个世代顯著，外骨骼以角質为主，灰質者較少。寒武紀——現代。化石較少。

第二綱 眞水母綱 (Scyphozoa)：海產腔腸动物，水螅世代交替沒有或極不顯著；以單体生活为主；沒有外骨骼；化石多为軟体印痕，虽在下寒武紀地層中已有發現，但極稀少。寒武紀——現代。

第三綱 珊瑚虫綱 (Anthozoa)：海產腔腸動物，只有水螅世代，沒有水母世代。軟體結構比較複雜，外骨骼構造複雜，變化多，以灰質為主，極少數為角質。化石極多，為本門最主要的一綱。奧陶紀—現代。

第四綱 櫛水母綱 (Ctenophora)：櫛水母全部為海產，只有水母世代，沒有水螅世代，軟體結構最複雜，沒有外骨骼，全部營單體自由漂浮生活，至今尚無化石發現。

## 第一綱 水螅綱 (Hydrozoa)

**一般特点及硬體構造** 水螅綱為微小的腔腸動物，以群體生活為主，具有水螅型及水母型兩種個體，個體的直徑一般不超過 2—3 毫米。

軟體的構造簡單，水螅型個體的口直接通入腔腸，內胚層與口緣相接，腔腸為簡單的空腔，內部沒有分隔。水母型個體的凹面近邊緣生有緣膜。

群體常由兩種以上的形狀和功用不同的個體構成。典型的水螅型為捕食和供給營養的水螅，此外還有專司防禦或生殖的個體共生在同一群體上，這種現象稱為**雙態或多態性**，同一群體上分散的個體常以**共體**相連。個體的外胚層分泌外骨骼，以角質為主，少數為灰質，共體的底部則分泌**共骨**，是連接各個體的骨骼。

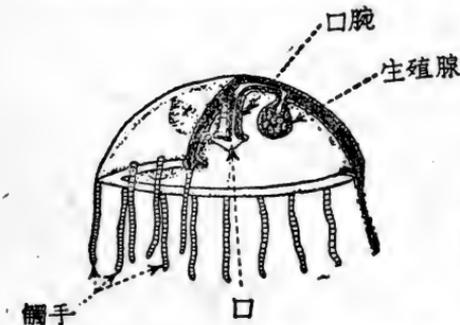


圖 4—3. *Obelia* (蕨枝虫) 的水母型個體

很多水螅綱的代表以世代交替的方式繁殖后代：有性世代的水母型以有性生殖方式產生無性世代的水螅型個體，水螅型個體以無

性生殖方式產生有性世代的水母型個體。

性的出芽生殖方式發育成群体，且于一定时期出芽生成小水母，發育成水母型个体。兩個世代互相更替。

具有角質外骨骼的水螅可以*Obelia*（藪枝虫）（圖4—4）为代表。

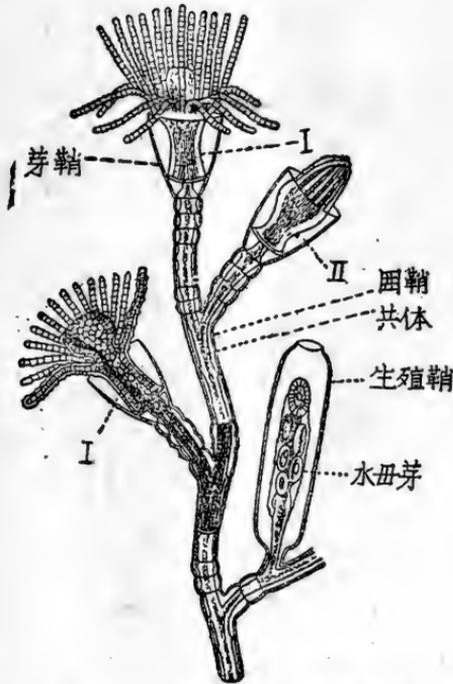


圖4—4. *Obelia*（藪枝虫）的群体及外骨骼  
I—触手伸張的水螅体； II—触手收縮的水螅体

*Obelia*（藪枝虫）的群体成小樹狀，高僅數厘米，往往由數百或數千个个体構成；水螅体的構造如圖4—2，底部生出細莖，用以与其他个体相連。于一定时期生子莖及水母芽，由水母芽生出小水母，脫离母体，發育成自由漂浮的水母型个体，水母体成長后行有性生殖，產生的幼虫固着海底，又以出芽方式發育成群体。外胚層分泌的角質外骨骼包圍着群体的各部分，水螅体的外骨骼成盃狀称为芽鞘。子莖及水母芽的外骨骼成瓶狀称生殖鞘，包圍着莖的外骨骼則称圍鞘。

*Obelia* 世代交替的生活如圖4—5所示。

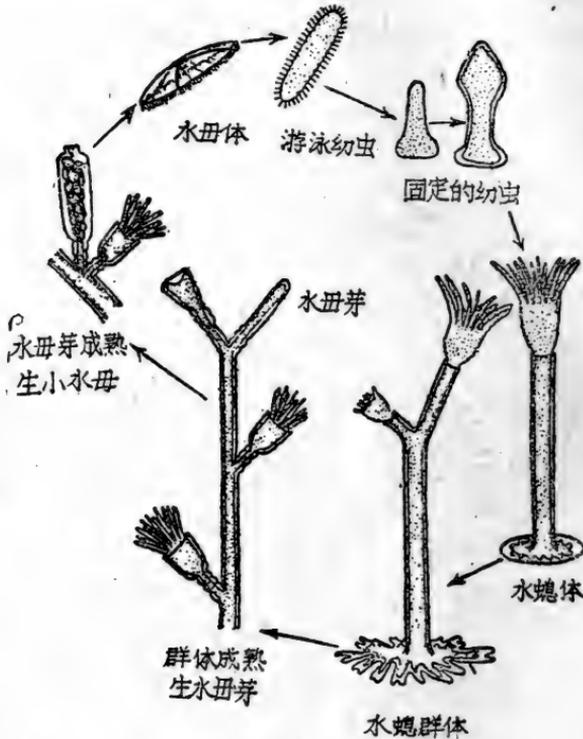


圖 4—5. *Obelia* (蕨枝虫) 世代交替的生活史

具塊狀灰質外骨骼的水螅可以 *Millepora* (千孔虫) 为代表。

*Millepora* (千孔虫) 为现代海洋中重要的造礁生物，因其巨大的群体所分泌的外骨骼成大規模的灰質礁。千孔虫具有大小两种水螅体，均呈管狀，由被复狀共体相連。大的为司营养的营养螅，小的为司保护作用的指形螅。共体底部和个体的外壁所分泌的外骨骼成不規則的塊狀，由排列成不規則網狀的灰質小柱組成，里面有大小两种空管，大的复管为营养螅棲息之所，中有橫板，將管隔成多段，小的指管为指形螅棲息之所，外骨骼中，除复管与指管之外，又为許多極不規則的小管所穿通，代表分枝的共体所留下的共体溝(圖4—6,7)。

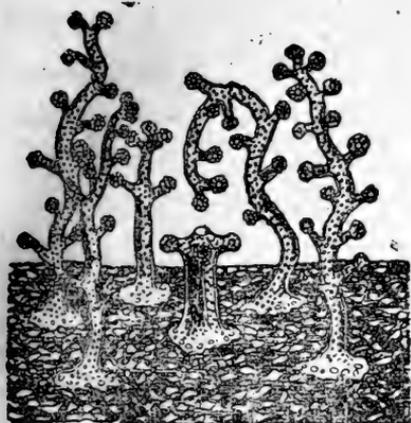


圖 4—6. *Millepora nodosa* E sp.  
(千孔虫)的群体

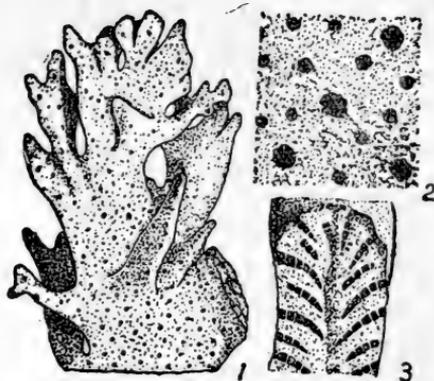


圖 4—7. *Millepora* (千孔虫)  
的骨骼構造

1—复体外形；2—橫切面；3—縱切面

層孔虫目 (*Stromatoporoidea*) 已經滅絕的古生代和中生代动物層孔虫类，其灰質骨骼的構造与千孔虫以及水螅綱某些其他代表很相似，因此，多数古生物学家將之列入水螅綱。

層孔虫类的灰質外骨骼外形变化極大，有球形、半球形、樹枝狀、被复狀及塊狀等，有时極不規則，均可达相当大的体積。外骨骼由作同心層狀排列的灰質層和許多垂直灰質層的灰質柱組成。灰質層彼此分开，每兩層之間有相当的距離。灰質柱有时很短僅連接相鄰的兩層灰質層，有时則較長，連續穿通許多灰質層。灰質層的上部表面常有凹陷的淺溝，作星射狀排列，称为星狀溝，成因可能与千孔虫的共体溝相同。整个外骨骼的基部常由一片緻密的灰質外皮包裹，表面常生同心皺。

層孔虫全部为海生，为古地質时代的造礁动物；最早的化石出現于寒武系，在奥陶、志留、泥盆等系中最为丰富，石炭紀以后的代表少，至白堊紀末期全部滅絕。

*Actinostroma* Nicholson (星狀層孔虫) 灰質柱長，穿过多数灰

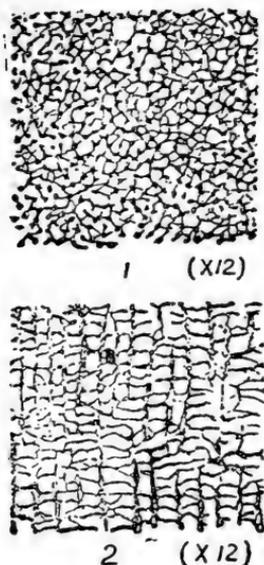


圖 4—8. *Actinostroma intertextum* Nich

1—垂直于灰質的切面  
(弦切面)；2—平行灰  
質柱的切面(縱切面)；  
志留紀，英國

質層，灰質層由作網狀排列的灰質纖維組成，灰質柱分布不均勻，灰質層的排列也不夠整齊，縱切面呈不很規則的網狀。灰質層表面具瘤粒，為灰質柱的柱頭突出層面所形成(圖4—8)。志留紀——泥盆紀。

*Stromatopora* Goldfuss (層孔蟲) 復體塊狀、半球形或不規則，灰質層及灰質柱均密而多，組成極細的網格；灰質層不平，常作波狀起伏；表面具瘤粒及星狀溝。具有與灰質柱平行分布的空管，是水螅體棲息的所在，由於管的大小一致，可以推測 *Stromatopora* 僅具一種形態的水螅體，可能沒有雙態性(圖4—9)。志留紀——泥盆紀。

*Clathrodictyon* Nicholson et Murie (方格層孔蟲) 復體形狀大小不定；灰質柱短，僅限於二灰質層之間；灰質層表面常具星狀溝(圖4—10)。志留紀——泥盆紀。

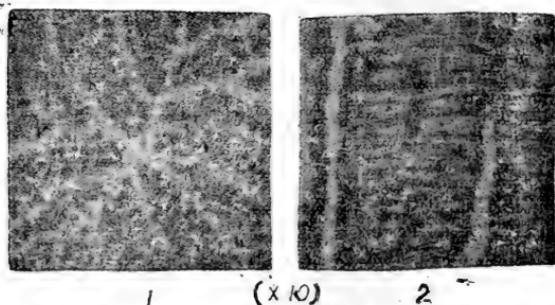


圖 4—9. *Stromatopora antiqua* Nicholson et Murie  
1—弦切面；2—縱切面；泥盆紀，北美

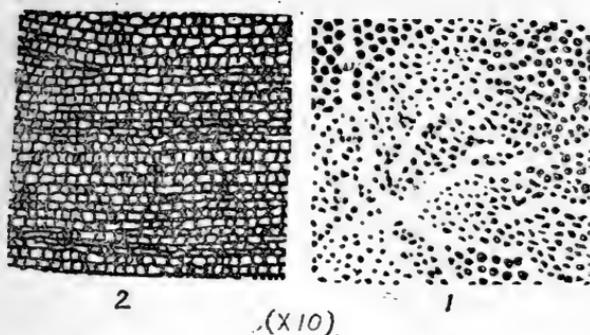


圖4—10. 2—*Clathrodiction vesiculosum* Nicholson et Murie (縱切面), 中志留紀, 加拿大 1—*Clathrodiction stratellum* d'Orbigny (弦切面), 中志留紀, 美國

## 第二綱 眞水母綱 (Scyphozoa)

眞水母綱是以水母型个体为主的海生腔腸动物, 水螅世代極其短暫而不顯著。身体構造比水螅綱的水母型个体复雜。呈明顯的四輻射对

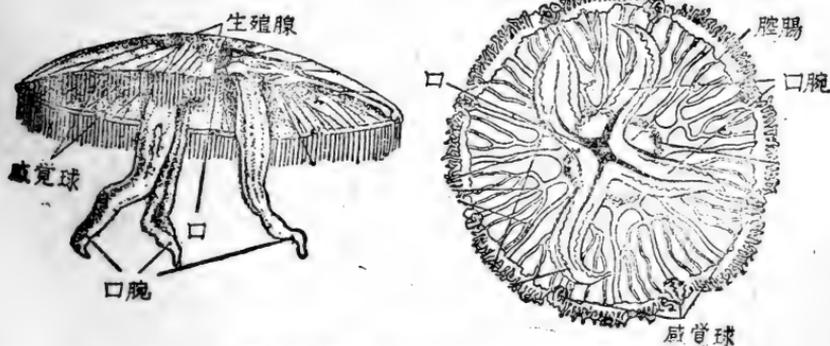


圖4—11. 眞水母綱的水月水母 (*Aurelia aurita*) 現代  
1—側面; 2—底面(口面)

称,腔腸的周圍部分被四片輻射隔膜分成四个大小、形狀相等的胃囊以及中央的胃腔,水母体的邊緣分裂成許多叶,以叶上生出触手,但是不具緣膜,口緣常生叶狀的口腕,用來捕捉食物(圖4—11)。

眞水母一般形体較大,最大者直徑达2米,触手长达40米。眞水母沒有硬体,軟体含水份可达96.5%,但因其有机部分由比較堅韌的膠狀物質組成,在有利的条件下,可在岩層中留下印痕,或者是泥沙填充到腔腸里面形成內核。

最早的类似眞水母的化石發現于美國科罗拉多大峡谷的前寒武系砂岩。此外,如苏联、瑞典、捷克斯洛伐克的中寒武系,加拿大和美國的上寒武系,德國的二叠系和侏罗系中都曾找到类似眞水母的印

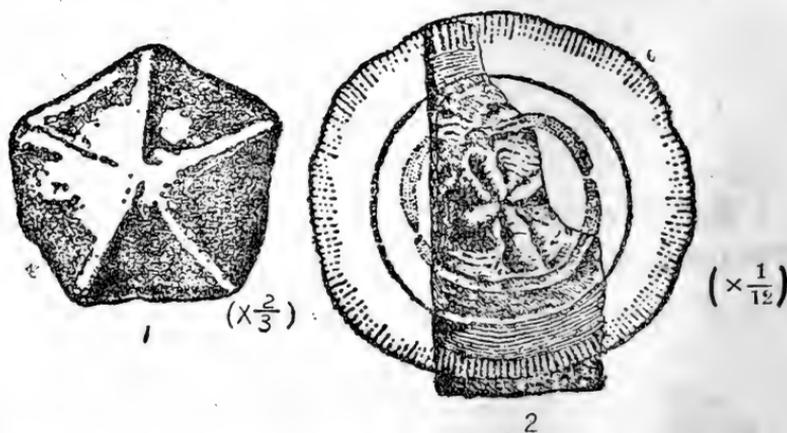


圖 4—12. 1—*Medusites lindstromi* Nathorst. 寒武紀, 爱沙尼亞,  $\times \frac{2}{3}$ , 可能是水母腔腸的內核, 2—*B. Rhizostomsites admirandus* Haeckel 上侏羅紀, 德國, 巴伐利亞,  $\times \frac{1}{12}$  为水母軟体的印痕

痕或內核(圖 4—12), 但化石水母常为輻射对称但也有五輻射对称者。

### 第三綱 珊瑚虫綱 (Anthozoa)

**軟体構造** 珊瑚虫是僅有水螅世代的海棲腔腸動物，身體呈兩側對稱，構造比水螅綱的水螅型個體複雜得多（圖4—14）。短而粗的筒狀或瓶狀個體，頂端的中央為口；口狹長或者呈橢圓形，口的周圍生一圈或數圈中空的觸手；由口要經過咽道才能進入腔腸；順咽道生有一條或多條纖毛溝，靠着纖毛擺動將含有食物的水流導入腔腸。腔腸被輻射排列的隔膜，分成許多間室，隔膜由體壁的内胚層向腔腸中央延伸而成，其外緣與體壁相連。內緣的上部固着于咽道周圍，下部游離。身體底部的體壁產生與隔膜間室相應的輻射褶皺（圖4—13）。珊瑚虫的每一片隔膜上都生有由肌肉加厚形成的肌旗，肌旗的排列與口的形狀明顯地表現出身體的兩側對稱（圖4—15）。

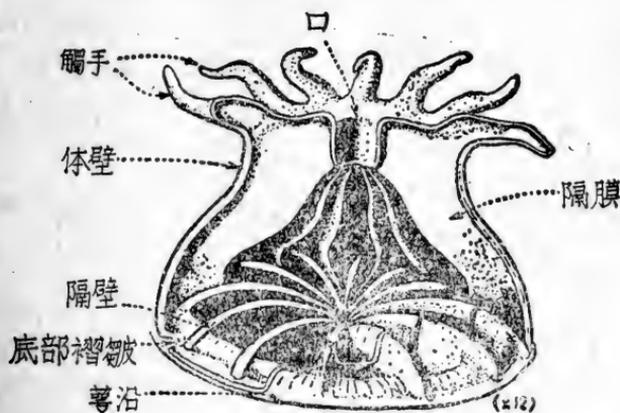


圖4—13. 珊瑚虫的軟体構造及軟体与骨骼的关系

(六射珊瑚)

珊瑚虫多数雌雄同体，即精細胞和卵細胞產生于同一个體。卵細胞受精之后，生成游泳的幼虫离开母体；幼虫漸漸成長，便固定下

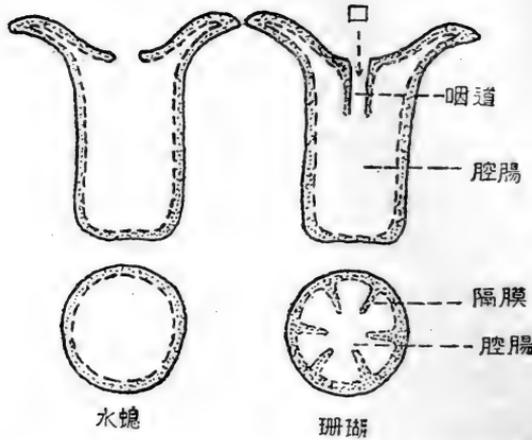


圖 4—14. 珊瑚虫与水螅的軟体構造比較

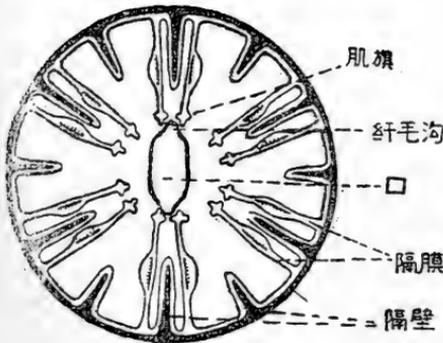


圖 4—15. 珊瑚虫兩側对称的体制  
(六射珊瑚近口部的橫切面)

來，成为一个新个体，这是有性生殖；由个体發展为群体时，采用无性生殖方法，即由母体生芽或分裂產生新的个体。新个体并不脫离母体，不断出芽和分裂便形成了群体。

**骨骼特点** 除海葵以外，其他的珊瑚虫都由外胚層分泌骨骼，成分以碳酸鈣为主，少数为角質。絕大多数骨骼位于体外，或为軟体的灰質座（圖4—13）。

少数成为分散的灰質骨針或者灰質或角質骨軸；灰質骨骼由骨針積聚而成，位于中膠層內。

單体珊瑚的骨骼称珊瑚体。群体珊瑚分泌的骨骼，由多数單体聚積起來，則称为复珊瑚体，其中每个个体称珊瑚單体。群体珊瑚大量發育，其骨骼在淺海中形成大規模的珊瑚礁。

**生态及分类** 現代珊瑚虫不論單体或群体都是海產，营底棲固着的生活；絕大多數生長于深度不超过 180 米的温暖淺海，僅少数生長于水温較低和深度較大的海洋。

造礁珊瑚主要分布于深度不超过 100 米的海底，在 30 米深度以內，水温  $20^{\circ}\text{C}$  左右的地帶發育最盛；水温低于  $18^{\circ}\text{C}$  时，一般都不易生存。因此現代珊瑚礁，絕大部分都分布于南北緯  $28^{\circ}$  之間的热帶及亞热带淺海。根据化石的產狀，古代珊瑚虫总是与其他典型淺海生物伴生，保存于典型的淺海沉積岩里面，由此可知其生活習性与現代珊瑚虫相似。

根据触手和隔膜的数量与排列、骨骼的構造及类型，可將珊瑚虫綱分类如下：

第一亞綱 多射珊瑚 (Zoantharia) 奧陶紀——現代。

第一目 四射珊瑚 (Tetracoralla 或 Rugosa) 奧陶紀——二叠紀

第二目 六射珊瑚 (Hexacoralla) 三叠紀——現代。

第二亞綱 八射珊瑚 (Octocoralla 或 Alcyonaria) 三叠紀——現代。

第三亞綱 板狀珊瑚 (Tabulata) 奧陶紀—白堊紀。

## 第一亞綱 多射珊瑚 (Zoantharia)

**一般特点及骨骼構造** 多射珊瑚有單体，也有群体；具有很多触手和隔膜，数目总是二的倍数（六射珊瑚的触手和隔膜的数量不僅是二的倍数且为六的倍数），触手簡單无羽狀分枝。少数（如海葵）沒有硬体，大多数由外胚層分泌灰質骨骼；有些群体多射珊瑚由外胚層分泌角質，形成包裹在軟体里面的中軸。但保存成为化石的都是灰質骨骼。

多射珊瑚的灰質骨骼是一个灰質座，为珊瑚虫棲息之所，分泌骨骼的主要部分是珊瑚虫体壁底部和底部邊緣的外胚層。

有性生殖的結果，產生浮游的幼虫，幼虫固定下來之后，底部体壁开始分泌骨骼。最初成为一个灰質小盤，托住身体底部。随着身体長大，不断向上移动，体壁底部邊緣連續分泌了外壁；在外壁的外面，軟体常有下垂部分，随着身体上移骨骼增高，这些下垂部分分泌具有环狀皺紋的薄層，形成表壁（圖 4—16）；外壁和表壁圍着珊瑚体中央的空腔。在空腔里面，由于体壁底部褶皺，与分泌外壁的同时，褶皺的上凸部分便分泌直立向上的隔壁來支持它們；因此隔壁的排列和数目完全与軟体底部褶皺符合（圖 4—13）。底部褶皺間平坦的部分

分泌橫板，橫板一般为平行排列的平板；有时由于軟体底部不平，橫板中央常有凸起或凹陷現象。完全橫板的邊緣达于珊瑚体的周部与外壁相切或与分布在周部的鱗板相接。不完全橫板的邊緣常达不到边缘，彼此互相叠复。鱗板为軟体底部邊緣局部上移的部分所分泌，限于珊瑚体的周部，介于隔壁之間，是些弯曲的小板，作复瓦狀排列



圖 4—16. 珊瑚虫軟体与骨骼的关系

- 1—刚刚固着的幼虫开始分泌圆形底盤；2—随着軟体成長周部上移形成杯狀珊瑚体；3—軟体長大逐步上移形成橫板；4—背板与隔壁的关系

(圖4—16)。四射珊瑚的骨骼中常有类似鳞板的小板，不規則地發育，切斷隔壁，阻碍后者的生長，称为泡沫板。泡沫板發育極盛时，充滿珊瑚体，因而隔壁、橫板等都不發育。有时垂直于隔壁兩旁的是短而弯的小隔板，这些隔板在珊瑚体的橫切面上穿插在隔壁上，称为脊板(圖4—16)。多射珊瑚骨骼的这些內部構造，大多沒有完全充滿整个珊瑚体中央的空腔，珊瑚体頂端开口处一般都有杯狀、漏斗狀或其他形狀的凹陷，称为萼部，是珊瑚虫棲居的地方。

**珊瑚体的外形及复体形成** 有的多射珊瑚自幼虫固定后，一直單獨發展成为單体。單体的骨骼呈圓錐狀、角錐狀、柱狀、盤狀、方錐狀或半錐狀等外形(圖4—17)。

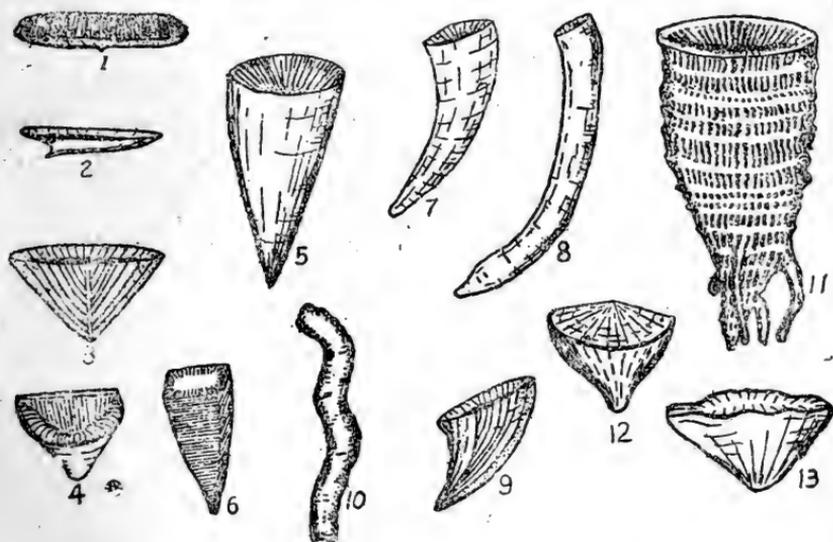


圖4—17. 多射珊瑚單体的各种类型

- 1—圓盤狀；2—荷葉狀；3—陀螺狀；4—鞋头狀；5—錐狀；6—方錐狀；  
7—角錐狀；8—弯柱狀；9—闊角錐狀；10—曲柱狀；11—長陀螺狀，帶  
根；12—拖鞋狀，具蓋；13—扁錐狀(据Hill 1935)

有的多射珊瑚，到幼虫長成后以无性生殖發育成群体。无性生殖有出芽及分裂兩种方式。有的珊瑚虫在其頂部触手圈之内出芽，称为

**幕內出芽。**幕內的芽出得很多時，新生的個體的骨骼緊密的擠在一起，成為塊狀復體。有的珊瑚蟲僅在觸手圈的中央出一個芽，發育成熟後，占據母體的整個幕部，經多次這樣的出芽之後，其復體好像幾個小杯層層疊疊。這樣出芽的結果，新個體生出之後，母體便漸漸衰

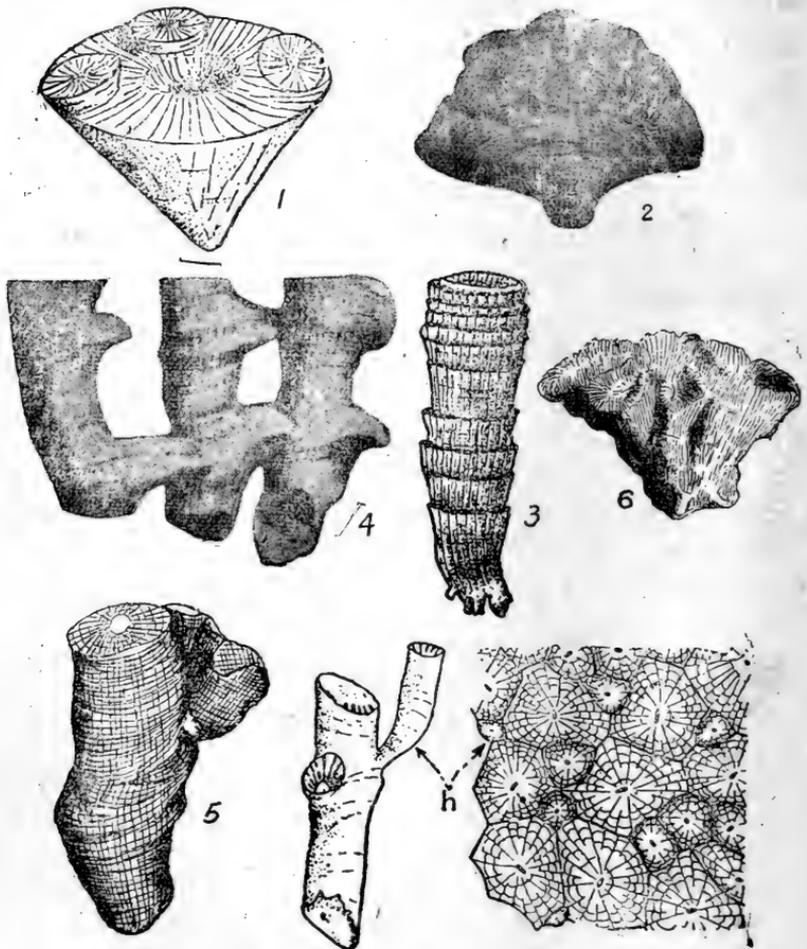


圖 4—18. 多射珊瑚復體的形成

- 1—幕內出芽；2—幕內出芽形成塊狀復體；3—幕內出芽形成的再生現象；4—幕外側方出芽形成的叢狀復體；5—幕外側方出芽形成的塊狀復體；6—分裂不完全的復體（縱列式復體）

亡，因此称为珊瑚虫的再生现象。另一些珊瑚虫用萼外出芽的方式繁殖，也就是在母体体壁的侧方出芽。如果新个体仅以基部与母体连接，则形成丛状群体，所分泌的骨骼成为丛状复体；丛状复体又有树枝状与蕨枝状之分。如果新生的个体除基部之外，并顺体壁与母体紧密连接，则形成块状群体，其骨骼也为块状复体；块状复体又分多角状、互通状、互嵌状等类型（圖4—18）（圖4—19）。行分裂生殖时，珊瑚虫身体靠顶端横向拉長，然后相对两侧的体壁向一起收缩，把一个个体从中央纵向地分裂为二；用这种方式同样可以形成丛状或块状群

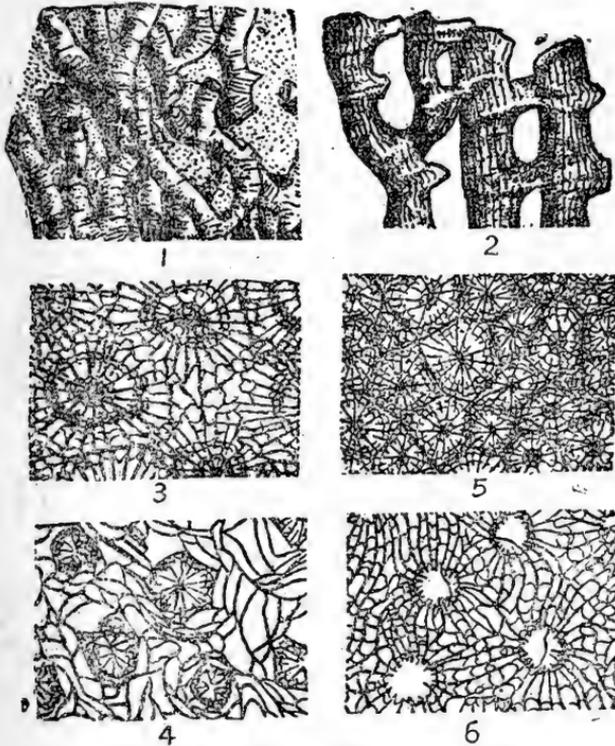


圖 4—19. 多射珊瑚复体的各种类型

1—分支状复体 (*Lithostrotion irregulare phill*)；2—蕨枝状复体  
*Eridophyllum seriale* (E. et H.)；3, 4, 5, 6 块状复体；3—多角形—  
互通形过渡式；4—互嵌形复体；5—多角形复体；6—互通形复体

体，相应地分泌叢狀或塊狀的复体骨骼；但分裂常不完全，因而形成縱列式的复体骨骼（圖 4—18）。

隔壁是多射珊瑚骨骼構造中最主要的部分，它們發生的方式和順序对珊瑚体的对称形式有着决定性影响，因此也是分类主要根据。根据隔壁發生与排列的不同以及其他骨骼構造上的差異，可將本亞綱划分为四射珊瑚及六射珊瑚等兩目。

### 第一目 四射珊瑚 (Order Tetracoralla)

**骨骼構造特点** 四射珊瑚已經滅絕，其生存時間限于古生代，骨骼構造呈兩側对称，有單体也有复体。珊瑚体一般均由外壁圍成，表壁發育或不發育；內部構造縱向排列者为隔壁，可称縱列構造；橫向排列者有橫板、鱗板及泡沫板等，可称橫列構造，其中鱗板与泡沫板不可能在同一个体中同时存在（圖 4—24）。

**隔壁的發生及排列** 四射珊瑚在其橫切面上常常明顯地表现出骨骼構造的兩側对称，这种对称形式决定于原生隔壁与一級隔壁的排列。

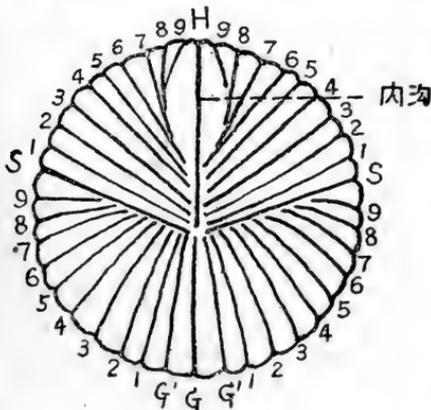


圖 4—20. 四射珊瑚隔壁的排列及生長順序

長順序

H—主隔壁；G—對隔壁；S—側隔壁；

G'—對側隔壁；1-9 是一級隔壁

四射珊瑚的六个原生隔壁中，主隔壁与对隔壁相对地位于对称面上，两个側隔壁，对称地位于主隔壁兩側，即两个對側隔壁緊靠着对隔壁排列。这六个原生隔壁把珊瑚体分成四部，主隔壁与两个側隔壁之間为两个主部，对隔壁兩側，對側隔壁与側隔壁之間为两个对部。两个主部的一級隔壁大致平行于側隔壁而与主隔壁相交；两个对部的一級隔壁約平行于对隔壁而与側隔壁相交（圖 4—20）。四射珊瑚隔壁外緣

与外壁相交，在外壁表面形成縱向排列的細溝，可称隔壁溝。隔壁的这种兩側对称式的排列，在某些珊瑚体的外壁上，可由隔壁溝反映出來（圖 4—21）。

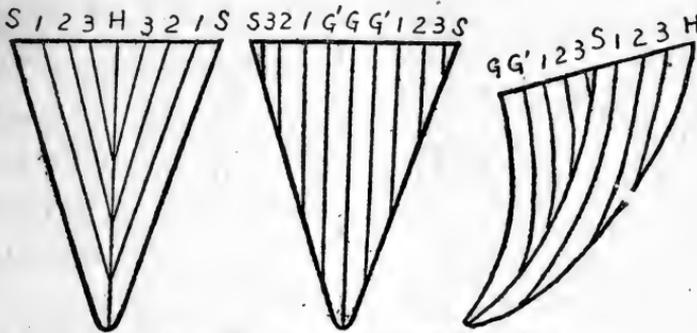


圖 4—21. 四射珊瑚隔壁溝的排列

H—主隔壁；G—对隔壁；S—側隔壁；1-3是一級隔壁

四射珊瑚的六个原生隔壁是順序發生的，以 *Zaphrentoides*（內溝珊瑚）为例，可从它的幼年到成年部分，逐段制作切片仔細观察。最幼小的珊瑚体内，只有一个占据整个对称面的隔壁。这是同时連在一起發生的主隔壁和对隔壁。随着珊瑚体的成長，不久就在它們的兩側發生一对側隔壁，繼側隔壁之后生出兩個对側隔壁。珊瑚体繼續成長，便在兩個主部和兩個对部內發生了一級隔壁；这时主隔壁与对隔壁已逐漸从中間分开，成为相对的两部分。一級隔壁也是順序發生的；在兩個主部內，隔壁的生長点靠近主隔壁，而在珊瑚体增長的过程中生長点与主隔壁之間的圓周部分擴大較快，因此当一級隔壁（1）在靠近主隔壁的生長点上發生之后，由于珊瑚体圓周擴大各部分不均的原故，（1）与主隔壁之間的距离很快地拉長，留下較大的空間，一級隔壁（2）便在（1）与主隔壁間靠近后者的生長点上長出，同样的情况（2）与主隔壁間的距离也会很快的增長，于是在（2）与主隔壁間發生了一級隔壁（3）。所以在成長的珊瑚体上則表现为愈靠近側隔壁的一級隔壁發生愈早，在兩個对部內隔壁的生長点靠近对側

隔壁，同时在珊瑚体增长的过程中对侧隔壁附近的圆周部分也扩大较快，因此在成年的珊瑚体上就表现为愈靠近对侧隔壁的一级隔壁发生

愈早（圖 4—22）。原生隔壁和一级隔壁顺序发生的方式称为序生。

珊瑚体成长到一定阶段后，一级隔壁不再增加，这时很多珊瑚都在每两个原生或一级隔壁之间发生一个次级隔壁，所有的次级隔壁差不多同时发生，也就是以轮生的方式发生（圖 4—20）。

上述情况说明，随着珊瑚体的成长隔壁不断加多，这乃是随着珊瑚虫的软体成长其底部褶皱日趋复杂化的结果。

一级隔壁向一定方向顺序发生的结果，引起了内沟的发生，紧靠主隔壁的一级隔壁发生最晚，使主隔壁两侧常有较大的空间，大量软体垂入，妨碍主隔壁的发育而使之逐渐变窄，形成明显的主内沟。两个对部里面，紧靠侧隔壁的一级隔壁最后发生，同样使得侧隔壁的一

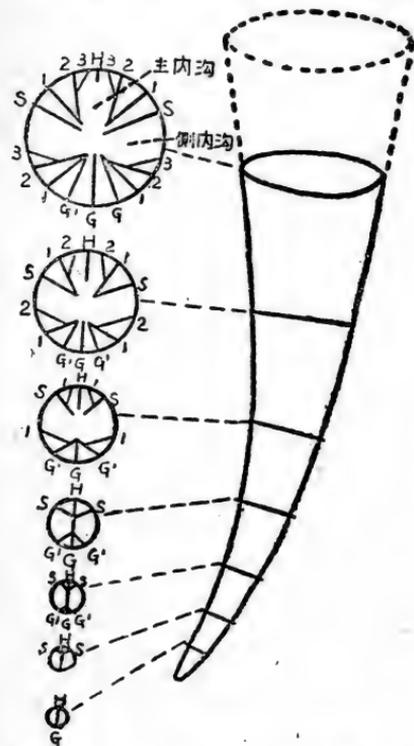


圖 4—22. 四射珊瑚原生隔壁及一级隔壁序生示意图

H—主隔壁；G—对隔壁；S—侧隔壁；  
G'—对侧隔壁；1-3为一级隔壁

边常有较大的空间，软体垂入，影响侧隔壁的发展，形成侧内沟。但侧内沟一般都不如主内沟显著。对隔壁的附近很少产生内沟，即使产生也是极不显著。不论主内沟或侧内沟，在珊瑚体的基部都表现为凹陷的小沟，在横切面上表现为主隔壁或侧隔壁附近较大的空间（圖 4—22）。有许多四射珊瑚不产生内沟，可能是由于原生隔壁两侧一级隔壁出现较快的原故。

根据苏联古生物学家恩·恩·雅可甫列夫 (Н. Н. Яковлев) 的研究, 四射珊瑚幼年时期躺臥在海底上生活, 成年趋向直立, 是导致其隔壁排列两侧对称的基本原因。由于先躺臥生長以后逐渐轉向直立的原故, 四射珊瑚的珊瑚体絕大多数是弯的, 一般都是主隔壁生于凸的一方, 对隔壁生于凹的一方, 侧隔壁則采取与珊瑚体一致的弯曲而生长。凹方的外壁与萼緣垂直, 对隔壁很自然地垂直萼緣而生长, 象现代的珊瑚一样。四射珊瑚的一級隔壁有垂直萼緣生长的趋势, 在两个对部它們很自然地适应这种趋势而生长, 因而产生了与对隔壁平行与侧隔壁相交的排列。两个主部的一級隔壁, 由于先生成的侧隔壁的阻擋, 不可能垂直萼緣生长, 因而采取了平行侧隔壁生长的方式, 这样就必然要和主隔壁相交 (圖4—23) (圖4—20)。

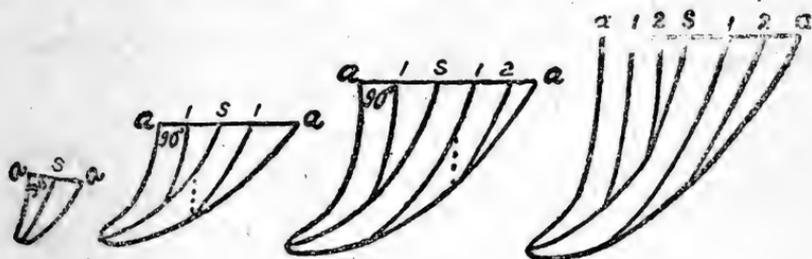


圖 4—23. 四射珊瑚隔壁生長示意圖 (側視)

a—a—萼緣; s—側隔壁; 1-2—一級隔壁

自幼年以至成年始終保持兩側对称的弯曲的單体珊瑚, 是四射珊瑚中原始的类型。很多四射珊瑚幼年期骨骼呈明顯的兩側对称, 随着珊瑚体成長变直, 隔壁增多, 兩側对称漸不明顯。

**軸部構造** 由于隔壁的变化, 常在珊瑚体中央形成軸部構造, 对隔壁延至珊瑚体中央, 內緣膨大成直立的实心小棍, 称为中軸, 如 *Sinophyllum* (圖 4—24.2)。中軸也可以由原生和一級隔壁延到軸部相交形成, 如 *Lithostrotionella* (圖 4—24.1)。一部分石炭紀和二叠紀的四射珊瑚, 由于隔壁延到軸部与橫板上凸的中央部分相交, 形成松

疏多孔的中柱，在橫切面上呈蛛網狀結構，如 *Lonsdaleia* (圖 4—24. 3, 4)。有的四射珊瑚隔壁內緣至軸部彎曲，互相扭接而成假中柱如 *Streptelasma*。

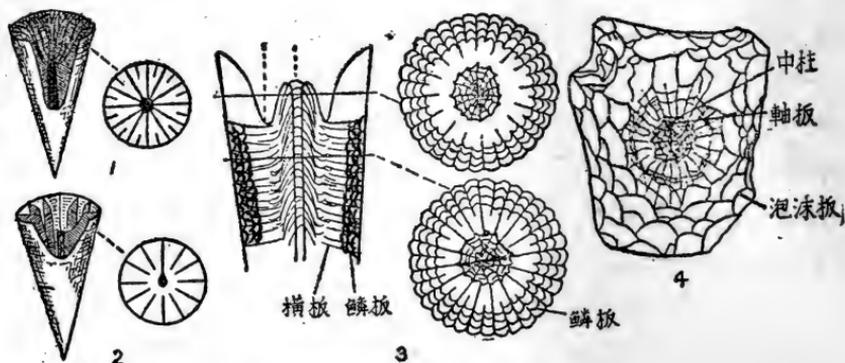


圖 4—24. 珊瑚骨骼的軸部構造

1—長隔壁相連形成的中軸；2—對隔壁內緣膨大形成的中軸；3—蛛網狀中柱形成示意圖；4—蛛網狀中柱 (*Lonsdaleia latidaysis*)

有的四射珊瑚在軸部附近具有內牆，其成因各有不同；有由一級隔壁內緣彎轉與相鄰的隔壁連接而成者，稱壁彎內牆；有由鱗板在近軸部層層密集而成者，稱鱗板內牆；有的由隔壁在近軸部加厚相連而成，稱厚壁內牆；還有些四射珊瑚橫板成復杯狀，層層復蓋，其周圍部分連接成內牆，稱橫板內牆 (圖 4—25)。

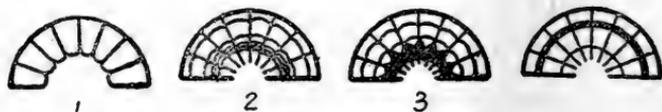


圖 4—25. 四射珊瑚的各種內牆 (據 Shrock & Twenhofel)

**構造類型及地史分布** 四射珊瑚的骨骼構造變化複雜，可以區別為四種不同的構造類型。只有隔壁和橫板的珊瑚構造最簡單，稱單帶型；隔壁不發育，珊瑚體完全被泡沫板充滿者，稱泡沫型；也可以說是一種特殊的單帶型；隔壁之外兼有橫板和鱗板 (或泡沫板) 者，稱雙帶型；除了隔壁、橫板、鱗板 (或泡沫板)，還具有中柱或中軸

者，称三帶型（圖 4—26）。

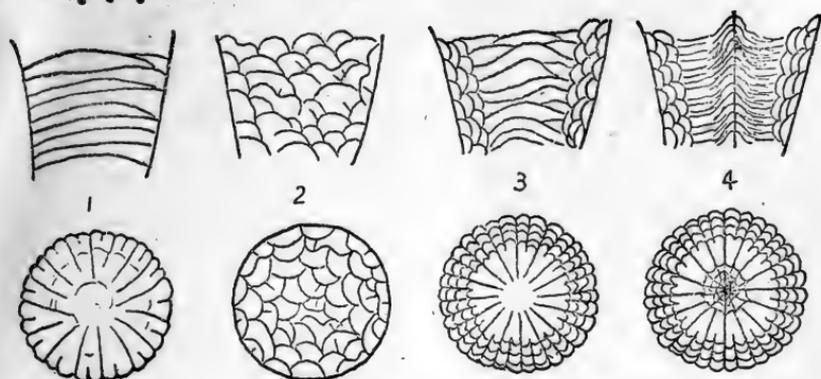


圖 4—26. 四射珊瑚的構造类型

1—單帶型；2—泡沫型；3—雙帶型；4—三帶型

最早的四射珊瑚出現于奧陶紀，志留、泥盆兩紀最為繁盛，至二疊紀末全部絕滅。在其發展过程中表現着由簡單到複雜，由單帶型到三帶型的變化。出現于奧陶紀的主要是單帶型的單體珊瑚；雙帶型自志留紀開始興盛，但直到二疊紀還有單帶型及雙帶型代表。三帶型限于上古生代，泡沫型僅存在于志留、泥盆兩紀。如將一個三帶型的單體珊瑚，從基部到萼部，切成許多平行的薄片，加以觀察，可以看到在珊瑚體的尖端，只有原生隔壁，沒有橫板、鱗板及中柱等構造；愈近萼部隔壁愈多，橫板、鱗板及中柱等也陸續出現。由單帶型經過雙帶型最後成為三帶型構造，這些個體發生的階段正好反映了種族系統演化的特點。

### 單帶型四射珊瑚

*Streptelasma* Hall. (扭心珊瑚) 單體，角錐狀或近柱狀；隔壁多，寬窄相間，寬者達于軸部，內緣成鋸齒狀，近圓周的部分加厚。常具狹窄的主內溝，橫板中央凸起，無鱗板（圖 4—27）。中奧陶紀—中泥盆紀。

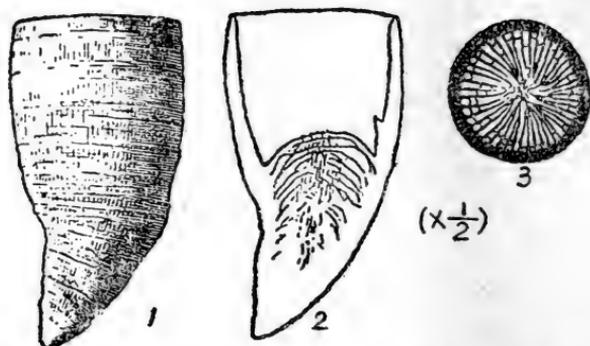


圖 4—27. *Sireptelasma corniculum* Hall 上奧陶紀，北美  
1—外形；2—縱切面；3—橫切面

*Zaphrentoides* Stuckenberg (內溝珊瑚) 單體，角錐狀或闊錐狀；原生隔壁及一級隔壁寬，次級隔壁極窄。具明顯的主內溝；橫板完全，稍凸起；無鱗板（圖 4—28）。下石炭紀—二疊紀。

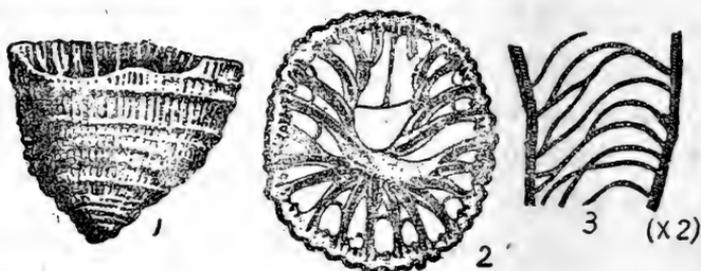


圖 4—28. *Zaphrentoides delanouei* Carruthers 石炭紀，比利時， $\times 2$   
1—外形；2—橫剖面；3—縱剖面

*Amplexoides* Wang (擬包珊瑚) 單體，小型；圓柱狀或圓錐狀；一級隔壁不成整片，斷續地生于橫板上，次級隔壁極短；橫板完全，水平；無鱗板（圖 4—29）。志留紀。

*Tachylasma* Grabau (厚壁珊瑚) 單體，小型，圓錐狀；側隔壁及對側隔壁特別發育，較其他隔壁寬且內側膨大，主隔壁窄小；橫板多，稍向上凸；無鱗板（圖 4—30）。二疊紀。

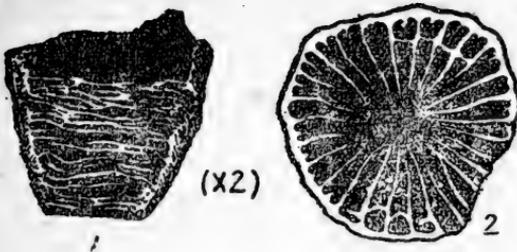


圖 4—29. *Amplexoides appendiculatus* Lindström 中志留紀，云南，×2  
1—縱切面；2—橫切面

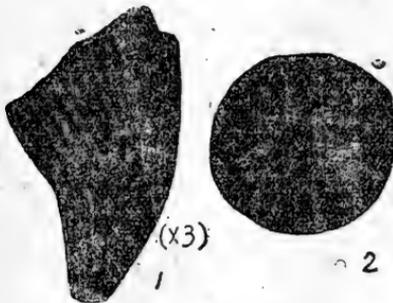


圖 4—30. *Tachylasma lopingensis* Grabau 二疊紀，江西，×3  
1—外形；2—橫切面

*Columnaria* Goldfuss (柱珊瑚) 板塊狀多角形复体；隔壁薄而寬窄不一；橫板平且完全，外壁厚；鱗板僅偶尔發育(圖 4—31)。中奧陶紀—中泥盆紀。

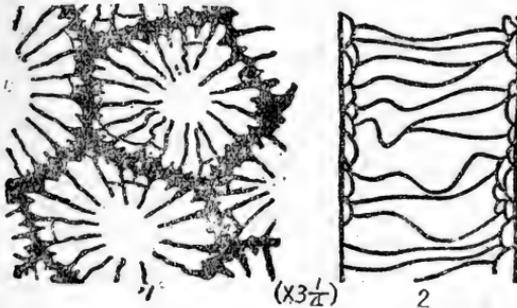


圖 4—31. *Columnaria sulcata* Goldfuss 泥盆紀，×3 1/4  
1—橫切；2—縱切

*Stauria* Edwards et Haime (十字珊瑚) 塊狀多角復體或蕨枝狀復體；主隔壁，對隔壁及側隔壁寬，至軸部相交成十字狀；次級隔壁極短；橫板不完全，鱗板極少發育(圖 4—32)。志留紀。

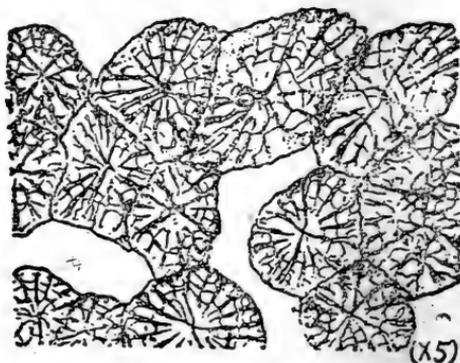


圖 4—32. *Stauria proliferata* Yin 志留紀。貴州， $\times 5$

*Dinophyllum* Lindström (卷心珊瑚) 單體，大型，闊錐狀或角錐狀；原生隔壁及一級隔壁寬，達到軸部且捲曲；橫板凸起，無鱗板(圖 4—33)。中志留紀—中泥盆紀。

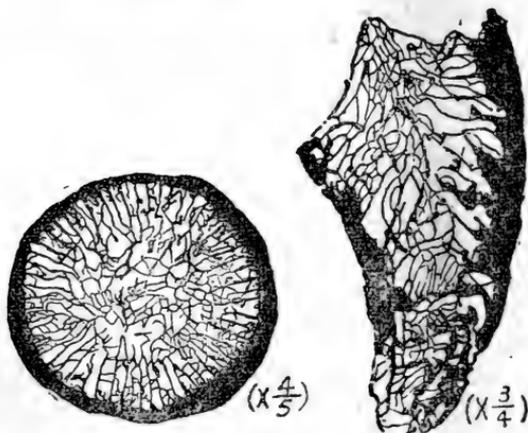


圖 4—33. *Dinophyllum involutum* Lindström 志留紀，哥德蘭

1—橫切面 $\times \frac{4}{5}$ ；2—縱切面 $\times \frac{3}{4}$

### 泡沫型四射珊瑚

*Cystiphyllum lonsdale* (泡沫珊瑚) 单体, 圆锥状、角锥状或圆柱状; 珊瑚体被泡沫板充满; 有时具小刺状隔壁(圖 4—34)。中志留紀—中泥盆紀。

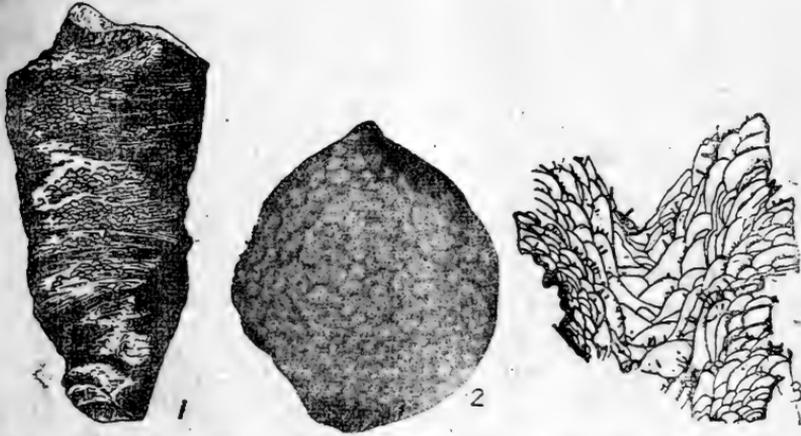


圖 4—34. 1—*Cystiphyllum* sp. (外形); 2—3 *Cystiphyllum Siluriensis* Lindström. 志留紀, 云南

*Holmophyllum* Wedekind (候氏珊瑚) 单体, 有时为复体; 隔壁呈断續成行的小刺, 軸部为橫板帶, 其周圍均为泡沫板所充填(圖 4—35) 志留紀。



圖 4—35. *Holmophyllum conicum* Wang 中志留紀, 云南

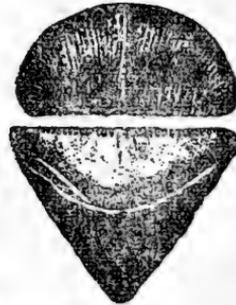


圖 4—36. *Calceola sandalina* Lamarck 中泥盆紀,  $\times 1$

*Calceola* Lamarck (拖鞋珊瑚) 單體，半錐狀，珊瑚體一側扁平，另一側凸出，具半圓形萼蓋；當萼蓋開啓時，形似一隻拖鞋，故名。內部泡沫板平面凸起，外壁厚，隔壁僅見於周部，呈縱脊狀(圖 4—36)。泥盆紀。

*Rhizophyllum* Lindström (根珊瑚) 外形似 *Calceala*，比較不規則，外壁表面生中空的鬚根狀芽，內部為泡沫狀構造，隔壁比 *Calceala* 發育(圖 4—37)。志留紀。

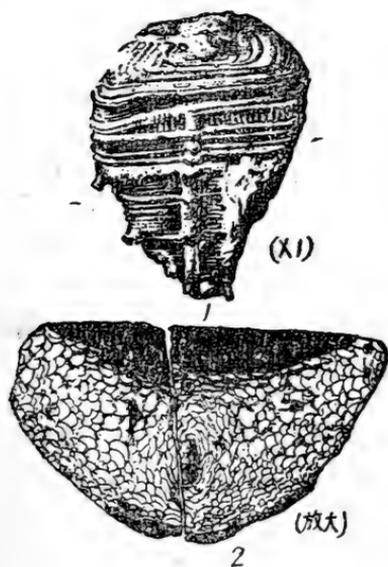


圖 4—37. *Rhizophyllum gotlandicum*  
Römer 志留紀，哥德蘭  
1—原大；2—放大

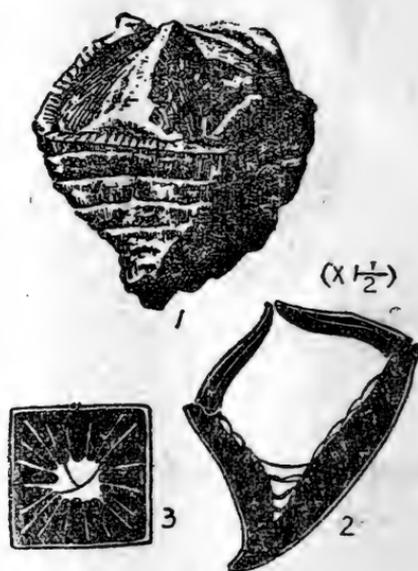


圖 4—38. *Goniophyllum pyramidalis*  
Hisinger 志留紀，哥德蘭  $\times 1\frac{1}{2}$   
1—外形；2—橫切面；3—縱切面

*Goniophyllum* Edwards and Haime (方錐珊瑚) 單體，方錐狀，具四片三角形萼蓋，外壁厚，內部為泡沫構造(圖 4—38)。志留紀。

四射珊瑚各重要屬地史分布表

类型	屬名	奧陶紀		志留紀			泥盆紀			石炭紀			二疊紀	
		中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	上
單帶型	<i>Streptelasma</i>													
	<i>Zaphrentoides</i>													
	<i>Amplexoides</i>													
	<i>Tachylasma</i>													
	<i>Columnaria</i>													
	<i>Stauria</i>													
	<i>Dinophylum</i>													
池沫型	<i>Cystiphyllum</i>													
	<i>Holrhophyllum</i>													
	<i>Calceola</i>													
	<i>Rhizophyllum</i>													
	<i>Goniophyllum</i>													



### 双帶型四射珊瑚

*Cyathophyllum* Goldfuss (杯珊瑚) 单体, 角錐狀或闊錐狀, 有时可成复体; 一級隔壁薄而寬达于軸部, 次級隔壁長度約为一級隔壁的 $\frac{2}{3}$ ; 橫板整齐, 中央向下凹; 鱗板多, 鱗板帶寬(圖4—39)。中泥盆紀。

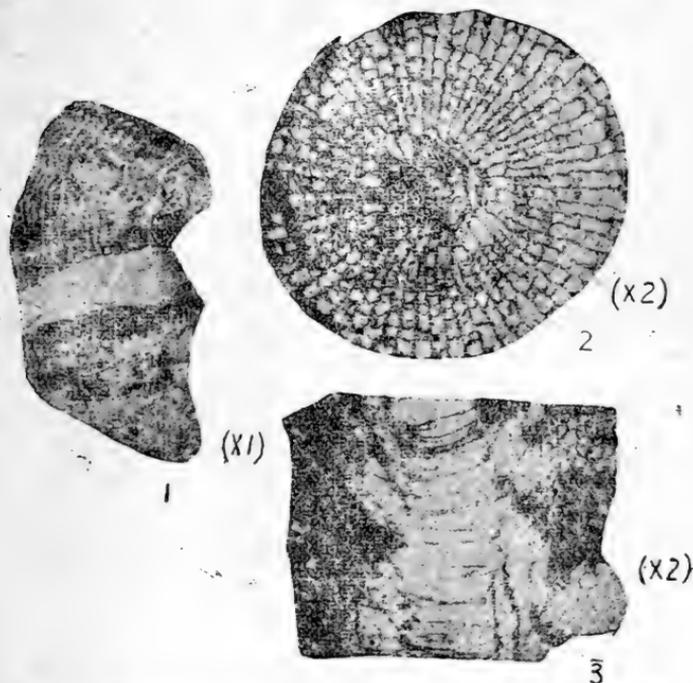


圖4—39. *Cyathophyllum normale* Wang中泥盆紀, 广西  
1—外形×1; 2—3—橫切面和縱切面×2

*Prismatophyllum* Simpson (多角珊瑚) 复体, 多角狀; 一級隔壁較寬, 內緣近軸部, 次級隔壁短; 隔壁有时具脊板; 橫板不完全, 分化为中部橫板及四周的边板<sup>①</sup>; 鱗板帶寬(圖4—40)。中及

①边板为中央橫板与鱗板帶之間的細碎小板, 相当于橫板的边緣部分。

## 上泥盆紀。

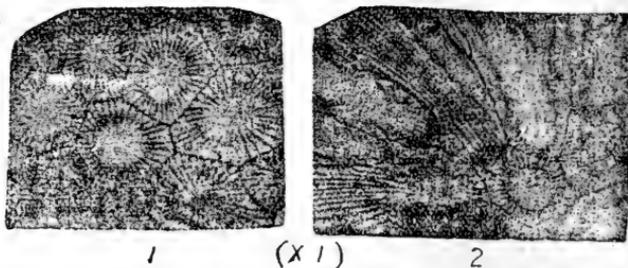


圖 4—40. *Prismaetophyllum hexagonum* Yoh 中泥盆紀, 广西  
1—橫切面; 2—縱切面×1

*Phillipsastraea* d'Orbigny (費氏星珊瑚) 复体, 互通狀, 隔壁多, 有时具脊板, 橫板帶窄, 鱗板多而不規則 (圖 4—41)。泥盆紀, 但我國限于泥盆紀。

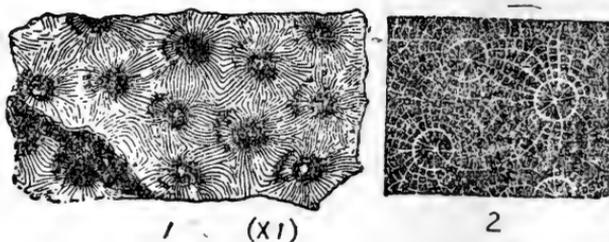


圖 4—41. *Phillipsastraea hennahi* Lonsdale 泥盆紀, 德國  
1—外形×1; 2—橫切面, 放大

*Endophyllum* Edwards and Haime (內板珊瑚) 單体或复体, 周部泡沫板發育, 隔壁限于中部, 橫板中央上凸, 周部略向下凹 (圖 4—42)。泥盆紀。

*Caninia* Michelin (犬齒珊瑚) 單体, 小型, 角錐狀; 隔壁幼年时寬几达軸部, 長成后变窄, 达不到軸部, 主隔壁不發育, 具寬而顯著的主內溝; 橫板平而完全, 周部略向下斜, 早期鱗板不發育 (圖

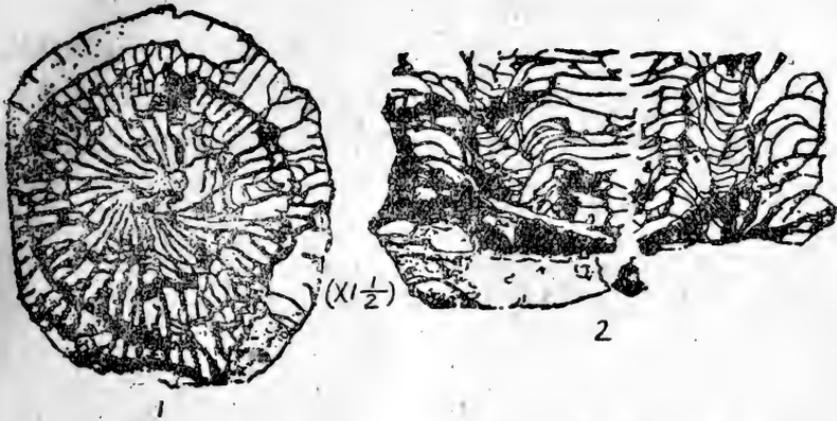


圖 4—42. *Endophyllum annuatum* Wang 中泥盆紀, 云南  
1—橫切面: 2—縱切面

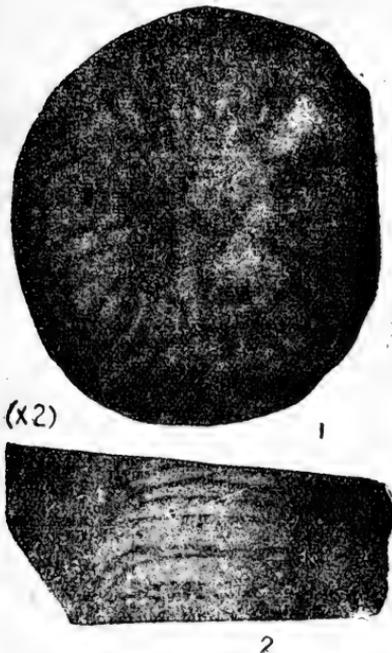


圖 4—43. *Canina mapingensis* Lee et Yü 上泥盆紀, 广西  
1—橫切面: 2—縱切面×2

4—43)。石炭紀一二疊紀。

*Pseudouralinia* Yü (假烏拉珊瑚) 單體，大型，近圓柱狀；萼極深。一級隔壁寬，對部隔壁尤寬，因此主部與對部的發育不均。主隔壁不發育，形成較窄的主內溝；對部具泡沫板，隔壁達不到周部(圖4—44)。下石炭紀。

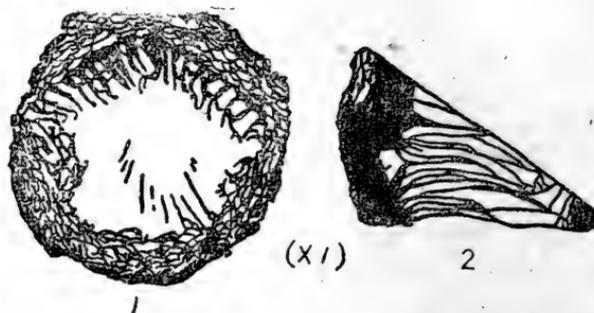


圖4—44. *Pseudouralinia tangpakouensis* Yü下石炭紀，貴州

1—橫切面；2—縱切面×1

*Cystiphrentis* Yü (泡沫內溝珊瑚) 單體、小型，角錐狀；主隔板不發育，形成明顯的主內溝，成年後泡沫板發育，對部的泡沫板較寬，周部隔壁成斷續狀(圖4—45)。下石炭紀。

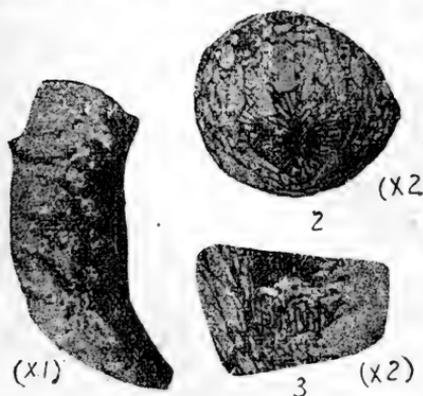


圖4—45. *Cystiphrentis kolaohoensis* Yü下石炭紀，貴州

1—外形×1；2，3—橫切面及縱切面×2

*Bothrophyllum* Traustchold (溝珊瑚) 單體，圓錐狀或柱狀；隔壁較窄，達不到軸部；橫板帶寬，橫板密而略向上凸，鱗板帶較窄；具不很顯著的主內溝。下石炭紀一二疊紀。

*Sinophyllum* Grabau (中國珊瑚) 單體，小型，角錐狀；隔壁厚，次級隔壁甚窄，對隔壁內緣膨大成中軸；橫板完全，向上

凸，无鳞板（圖 4—46）。*Sinophyllum* 由中軸及橫板構成特殊的双帶型，不同于一般情况。上石炭紀—二疊紀（圖 4—46）。

*Heliophyllum* Hall（脊板珊瑚） 單体，圓錐狀或近柱狀，有时为复体；隔壁多，內側常加厚，上具脊板，鳞板球形（圖 4—47），泥盆紀。

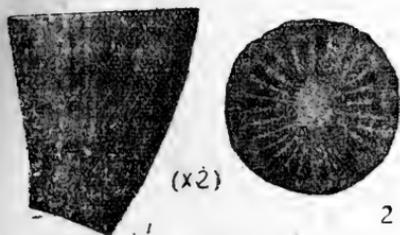


圖 4—46. *Sinophyllum pendulum*  
Grabau 二疊紀，江西， $\times 2$   
1—外形；2—橫切面



圖 4—47. *Heliophyllum halli*  
Edwards and Haime 泥盆紀，北美  
1—外形 $\times 1/2$ ；2，3—橫切面及縱切面 $\times 1$

*Kueichouphyllum* Yü（貴州珊瑚） 單体，大型圓錐狀或近柱狀；隔壁多而寬，主部隔壁加厚，具明顯的主內溝，橫板不完全，分中央的中板及周圍的边板；鳞板多呈球狀，鳞板帶寬。部分一級隔壁常至軸部扭曲形成不很顯著的中柱（圖 4—48）。下石炭紀。

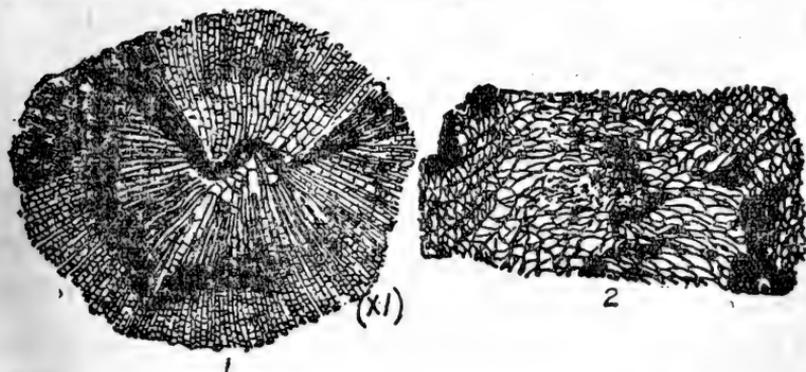
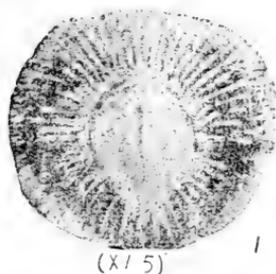


圖 4—48. *Kueichouphyllum sinense* Yü 下石炭紀，广西， $\times 1$   
1—橫切面；2—縱切面

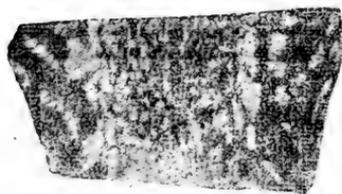
## 三帶型四射珊瑚

*Clisiophyllum* M'Coy (蛛網珊瑚) 單體，角錐狀或近柱狀；一級隔壁多而寬，次級隔壁較窄；由隔壁內緣與中凸的橫板組成中柱；鱗板小而多（圖4—49）。下—中石炭紀。

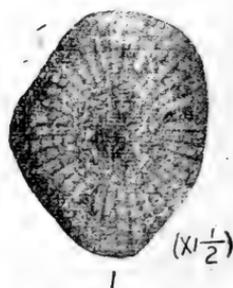


(X15)

1



2



(X1/2)

1



2

圖4—49. *Clisiophyllum multiplexum*Yü 下石炭紀，湖南， $\times 1\frac{1}{2}$ 

1—橫切面；2—縱切面

圖4—50. *Dibunophyllum yui* Chi下石炭紀，貴州， $\times 1\frac{1}{2}$ 

1—橫切面；2—縱切面

*Dibunophyllum* Thomson et Nicholson (棚珊瑚) 單體，較大，圓錐狀或近柱狀；一級隔壁多，常在近軸部加厚，次級隔壁極窄；鱗板密多，排列整齊。具中柱，成因與 *Clisiophyllum* 的中柱相同；一級隔壁內緣常延至軸部與中柱相連（圖4—50）。下石炭紀。

*Lithostrotion* Fleming (石柱珊瑚) 復體，樹枝狀或多角狀；對隔壁內緣膨大成中軸；橫板完全，中央凸起成帳篷狀；鱗板較少（圖4—51）。石炭紀。

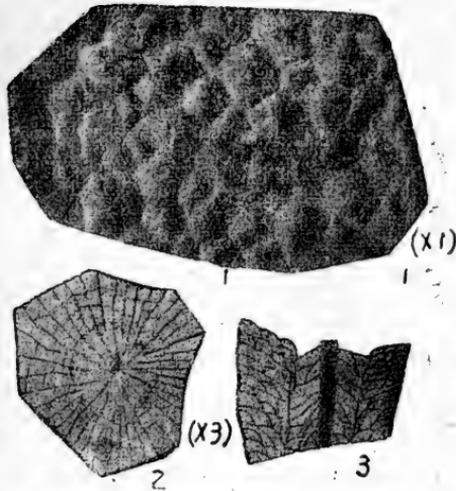


圖 4—51. *Lithostrotion Portlocki* 下石炭紀, 爱尔兰

1—外形×1; 2, 3—橫切面及縱切面. ×3

*Lonsdaleia* M'Coy (藍氏花珊瑚) 复体, 蕈枝狀或多角狀; 具發育完好的中柱, 泡沫板發育, 隔壁限于近軸部, 达不到圓周(圖 4—52)。下石炭紀一二疊紀。

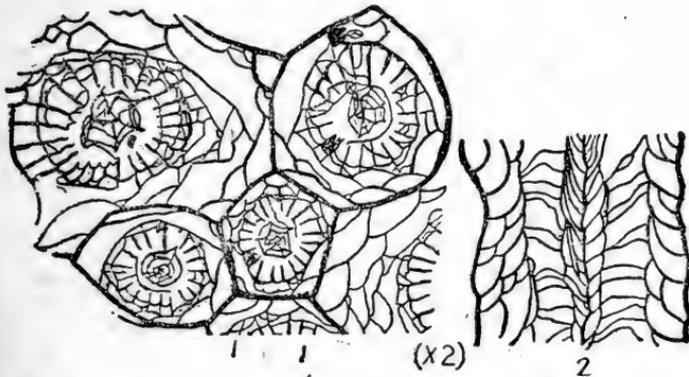


圖 4—52. 1—*Lonsdaleia floriformis* 石炭紀, 爱尔兰, ×2;

2—*Lonsdaleia duplicata* Martin 石炭紀, ×2, 英國

*Waagenophyllum* Hayasaka (衛根(瓦氏)珊瑚) 复体, 蕈

枝狀；隔壁微曲，外緣常加厚；橫板密，不完全，中部凸起；鱗板少，具明顯的中柱（圖4—53）。上石炭紀—二疊紀。

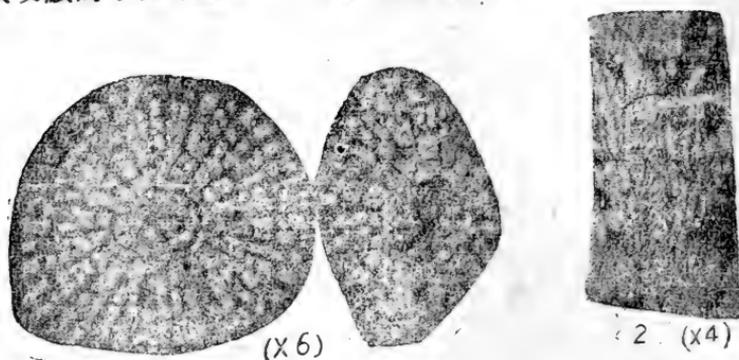


圖4—53. *Waagenophyllum indicum* var. *kueichouensis* Huang  
二疊紀，貴州  
1—橫切面；2—縱切面

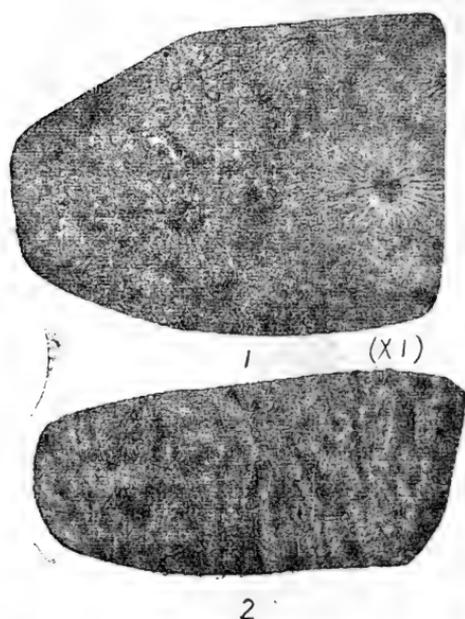


圖4—54. *Wentzelella szechuanensis* Huang 下二疊紀，四川  
1—橫切面；2—縱切面

*Wentzeiella* Grabau (文氏珊瑚) 复体, 多角状; 外壁常呈锯齿状弯曲; 隔壁多细而微曲, 具明显的中柱, 鳞板多, 鳞板带宽(图 4—54)。二叠纪。

## 第二目 六射珊瑚 (Order Hexacoralla)

六射珊瑚为现代海洋中相当繁殖的动物, 营单体或群体生活。触手和隔膜的数量为六的倍数。

一部分六射珊瑚如海葵, 不具硬体, 少数营群体生活者分泌角质, 造成裹在共体里面的骨轴。古生物学意义最大的是具有灰质骨骼的六射珊瑚, 这一项通常称为石珊瑚, 它们的骨骼和四射珊瑚一样, 也是一个灰质座, 为珊瑚虫棲息之所。但在构造上有许多地方与四射珊瑚不同。最大的区别在于六射珊瑚的隔壁全部为轮生。最先发生的六个原生隔壁在珊瑚体内平均排列成六幅射对称。随着珊瑚体的增大, 在每两个原生隔壁的间隙中发生一个第一轮次生隔壁, 这六个第一轮次生隔壁差不多同时发生; 以后又以同样的方式发生第二轮、第三轮以至更多的次生隔壁。因此六射珊瑚的第二轮次生隔壁数目是12, 第三轮是24, 第四轮是48..., 每轮次生隔壁的数目总是等于在它们以前发生的隔壁数目的总合, 也就是六射珊瑚每增加一轮次生隔壁, 其隔壁的总数增加一倍, 并且一定是六的倍数。轮生的方式使得六射珊瑚的隔壁采取了幅射对称的排列, 这种情况在珊瑚体的萼部或横切面上明显地表现出来; 同时, 在纵的方向, 在珊瑚体的任何部位, 隔壁都是彼此近乎平行地排列, 不同于四

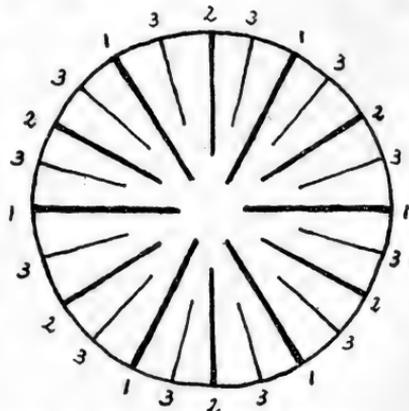


圖 4—55. 六射珊瑚隔壁的發生与排列

1—6个原生隔壁; 2—6个第一轮次生隔壁; 3—12个第二轮次生隔壁

射珊瑚的兩側對稱的排列形式（圖 4—55）。

六射珊瑚的隔壁輪生并且產生輻射式排列，是由于它們在海底上直立生長的原故。六射珊瑚以珊瑚體的基部固着于底層，直立向上地生長，各部分的隔壁都很自然地順着垂直于莖緣的方向發育，不會象四射珊瑚那樣；因為四射珊瑚早期是躺臥生長的，致使主部的隔壁受到限制不能垂直莖緣生長，終于產生兩側對稱的排列。

有些古生代後期的四射珊瑚，隔壁排列的兩側對稱極不顯著，常常在對隔壁和兩個對側隔壁之間也發生了一級隔壁。這種情況可以說明，六射珊瑚是由四射珊瑚演化而來的。四射珊瑚由早期的躺臥生長，轉向終生直立生長，便導致隔壁兩側對稱排列的因素消失，而產生了六射珊瑚。

六射珊瑚的隔壁常與四射珊瑚相反，凸出外壁表面而成隔壁脊，其原生隔壁和發生較早的次生隔壁常至軸部相連而成中軸。有時在軸部

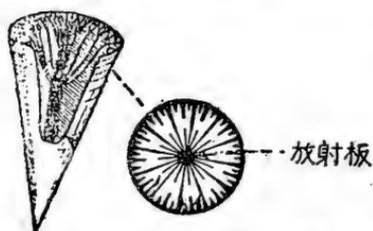


圖 4—56. 六射珊瑚的中軸及放射板

附近生許多放射狀縱向窄板，其外緣與某些隔壁的內緣相對，稱為放射板（圖 4—56）。

在橫列構造中，六射珊瑚的橫板、鱗板都不如四射珊瑚發育，而在隔壁的表面常生橫刺，相鄰兩隔壁上的橫刺常常相連。

群体六射珊瑚所分泌的骨骼往往造成大規模的珊瑚礁。其復體除象四射珊瑚一樣由出芽生殖形成外，有時還由分裂的方法產生；有時分裂不完全，相鄰的個體沒有徹底分開，常局部地相連，形成縱列式復體（圖 4—18）。有的六射珊瑚，其組成復體的單體是分散的，彼此之間以疏松多孔的共骨相連。

最早的六射珊瑚，出現于三疊紀，以復體的造礁珊瑚為主。單體的六射珊瑚至侏羅紀才漸趨繁盛，在白堊紀及新生代時發展迅速。現代六射珊瑚在清澈的淺海中分布極廣。

*Fungia* Goldfuss (菌珊瑚) 單體大型，珊瑚體扁圓形，基部稍向內凹；隔壁多而密，長短相間，隔壁表面生橫刺，橫刺有時彼此相連，沒有外壁(圖4—57)。白堊紀—現代。

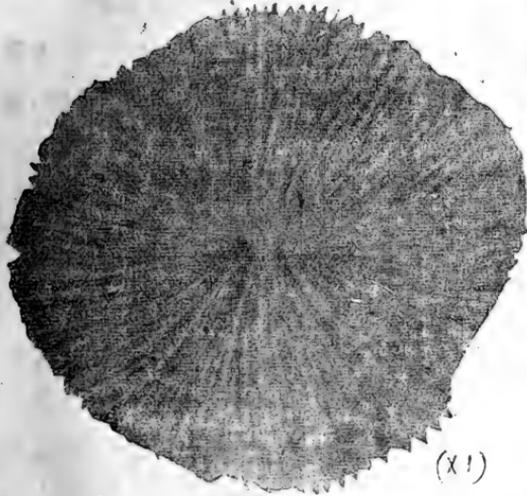


圖4—57. *Fungia patella* Ellis  
現代×1

*Montlivaltia* Lamouroux (高壁珊瑚) 單體，珊瑚體近柱形、錐形或陀螺形；隔壁多而寬，上緣常呈鋸齒狀，外壁發育，隔壁上部突



圖4—58. *Montlivaltia trochoides*  
白堊紀，英格蘭，×1/2

出外壁之上(圖4—58)。三疊紀—第三紀。

*Turbinolia* Lamark 單體小型的錐狀珊瑚，隔壁長短相間，外

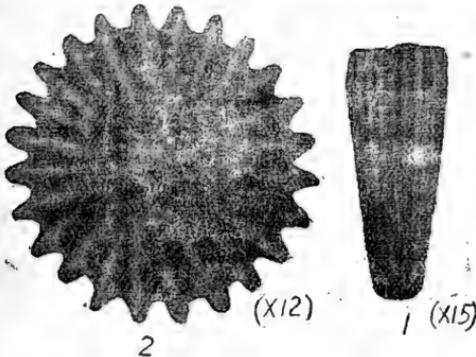


圖4—59. *Turbinolia pharetra* Lea 始新世，北美  
1—外形；2—橫切面

緣突出成隔壁脊，中軸發育（圖 4—59）。第三紀—現代。

*Thecosmilia* Edwards and Haime（厚壁珊瑚）復體，分枝狀，隔壁多，表面生橫刺，上緣突起呈鋸齒狀，萼部深陷，外壁厚，具隔壁脊，中軸不發育或完全消失（圖 4—60）。三疊紀—白堊紀。



圖 4—60. *Thecosmilia trichotoma*  
（Goldfuss）上侏羅紀，英格蘭

*Thamnasteria* Lesauvage（互通珊瑚）塊狀復體的互通式珊瑚，萼淺，隔

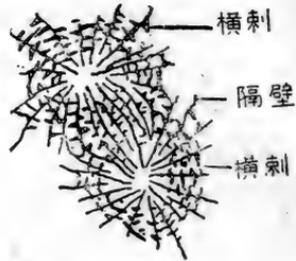


圖 4—61. *Thamnasteria rectilamellosa*  
Winkler 上三疊紀，北美

壁表面具瘤粒及橫刺，中軸細，有時不發育（圖 4—61）。三疊紀—第三紀。

## 第二亞綱 八射珊瑚亞綱（*Octocoralla* 或 *Alcyonaria*）

八射珊瑚全部營群體生活，每個珊瑚蟲具有八個隔膜和八個觸手，後者環口而生，圍成一個單圈，並且分枝成羽狀。

在八射珊瑚的群體中，珊瑚蟲彼此分開而以共體相連；相鄰的珊瑚蟲以腔腸壁延伸所成的管道互相溝通，這些管道穿插在共體中，使後者成為多孔狀。新的珊瑚蟲由管道發生，以其基部連接在共體上生長（圖 4—62）。

八射珊瑚的骨骼是多種多樣的，有的骨骼僅系許多包裹在中膠層內的分散的灰質骨針。有的（如 *Corallium* 紅珊瑚）則形成為共體和

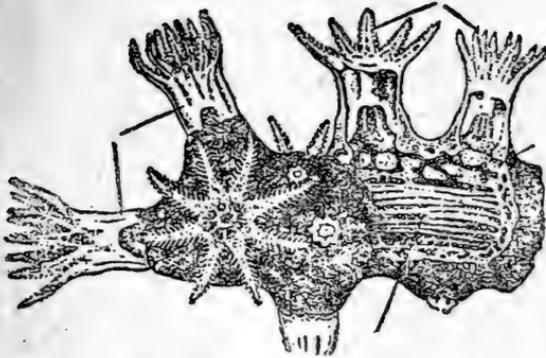


圖 4—62. 紅珊瑚群体的一部分

珊瑚虫所包圍的骨軸。紅珊瑚的骨軸由灰質組成，另外有些四射珊瑚的骨軸由角質組成，有时由灰質与角質互相摻雜。

此外如 *Tubipora* (管珊瑚) 及 *Heliopora* (蒼珊瑚) 等形成更加复雜的骨骼。

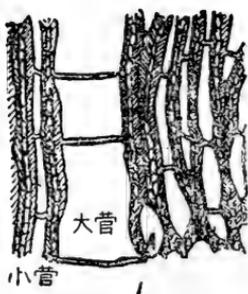
*Tubipora* (管珊瑚) 的复珊瑚体由許多平行排列的灰質管構成，灰質管間以多層灰質平板相連接，灰質板的方向大致与灰質管垂直。灰質管为珊瑚虫棲息之所，由珊瑚虫本身所分泌，內部以漏斗狀橫板隔成許多間段。灰質板应为共体的底部分泌的共骨，在珊瑚虫不断生長的过程中，共体与之同时向上移，每移动一段便分泌一層灰質板作为共体依附的底層，因此許多層灰質板，彼此相距一定的間隔而互相平行地排列 (圖 4—63)。

*Heliopora* (蒼珊瑚) 的复珊瑚体由大小兩种灰質管構成，大管为珊瑚虫所分泌，小管为共体底部的管狀突起所分泌，二者內部都被水平的橫板隔斷，大管里面具有类似隔壁的構造，数目常为15；在四射珊瑚中这种类似隔壁構造的数目与隔膜的数目不相符，因而称为假隔壁 (圖 4—64)。白堊紀—現代。

四射珊瑚自三叠紀开始出現，經中生代、新生代以至現在，日趨繁盛；但化石很少，古生物学意义不大。



圖 4—63. *Tubipora musica*  
現代



小管 2 大管



3

圖 4—64. *Heliopora caerulea*  
1—复体縱切面；2—复体的橫切面；  
3—軟体与骨骼的关系

### 第三亞綱 板狀珊瑚 (Tabulata)

板狀珊瑚是已經滅絕的動物，最早的代表出現于奧陶紀，至古生代几乎全部滅亡，僅極个別的代表延續至中生代。

板狀珊瑚的骨骼全部为复体，其特点为个体很小，个体中橫板發育，隔壁完全消失，或僅在外壁內面突起成縱脊狀，有时成短刺狀；如具縱脊狀的隔壁，其数目常为 6 或 12。鱗板、泡沫板、橫刺、中軸及中柱等構造在板狀珊瑚中完全消失。复体的形狀变化很多，最常見的有塊狀、分枝狀及叢枝狀等。

板狀珊瑚早已滅絕，对其軟体的特点一无所知；在骨骼中隔壁不發育，不象四射珊瑚能从隔壁的排列反映出隔壁發生的方式及順序。由于缺少足夠的根据，板狀珊瑚与其他各类珊瑚的关系以及确切分类位置至今沒有肯定。有人因某些板狀珊瑚的骨骼構造与四射珊瑚有相似之处，將它們附屬于四射珊瑚亞綱；也有人因为某些板狀珊瑚的隔壁数目为 6 或 12，認為它們与四射珊瑚的親緣关系較近。这些看法各

有一定的根据，也各具一定的缺点。因此要确定板状珊瑚的分类位置，尚有待于进一步的研究。我们暂将它列为一个独立的亚纲。

*Favosites* Lamarck (蜂窝珊瑚) 复体块状或分枝状，单体多角柱状；隔壁消失，成纵脊状或成刺状。横板非常发育，平而密，外壁薄，常具成排的壁孔(图4—65)。奥陶纪—二叠纪。

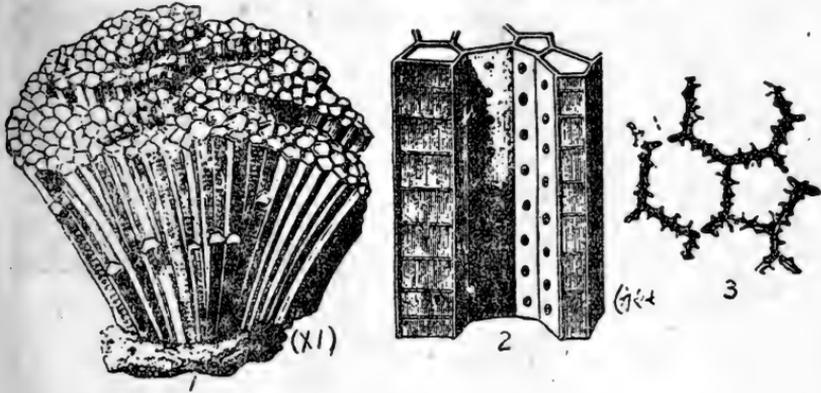


图4—65. *Favosites polymorpha* (Goldfuss) 泥盆纪，中欧  
1—复体外形；2—横板及壁孔；3—复体横切面，表示刺状隔壁

*Syringopora* Goldfuss (笛珊瑚) 复体藪枝状，单体圆管状，



图4—66. *Syringopora ramulosa* Goldfuss 石炭纪，中欧， $\times 1$ 。  
(我国贵州、湖南、江苏等地，下石炭纪)

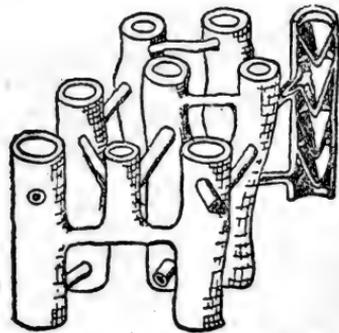


图4—67. *Syringopora*的复体结构及漏斗状横板

彼此相距一定間隔，近平行排列；相鄰的單體以橫管相連，隔壁刺狀；橫板中央向下凹，呈漏斗狀（圖4—66, 67）。志留紀—石炭紀。

*Hayasakaia* (= *Tetrapora*) Yabe and Hayasaka (方管珊瑚) 復體叢枝狀，結構與 *Syringopora* 同，惟單體成方管狀，橫板平或向下凹（圖4—74）。二疊紀。



圖4—68. *Hayasakaia* (= *Tetrapora*) *elegantula* Yabe & Hayasaka 二疊紀，貴州  
1—橫切面；2—縱切面

*Michelinia* de Koninck (米氏珊瑚) 復體圓盤狀，單體多角管狀，自復體基部中心放射排列；具極不發育的隔壁；橫板不規則；復體基部有表壁包裹，表壁上生有根狀突起（圖4—69）。泥盆紀—石炭紀。

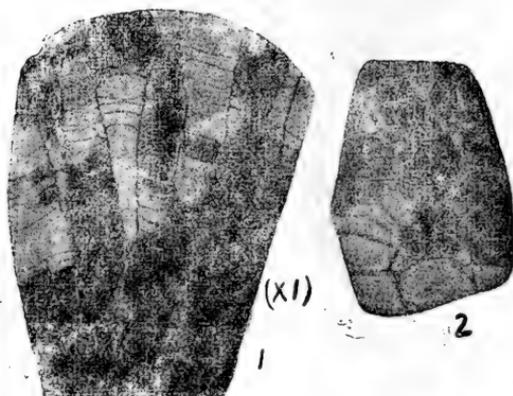


圖4—69. *Michelinia* *abnormis* Huang 二疊紀，貴州

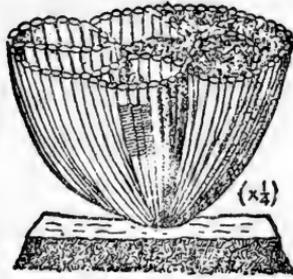


圖 4—70. *Halysites* 的复体外形

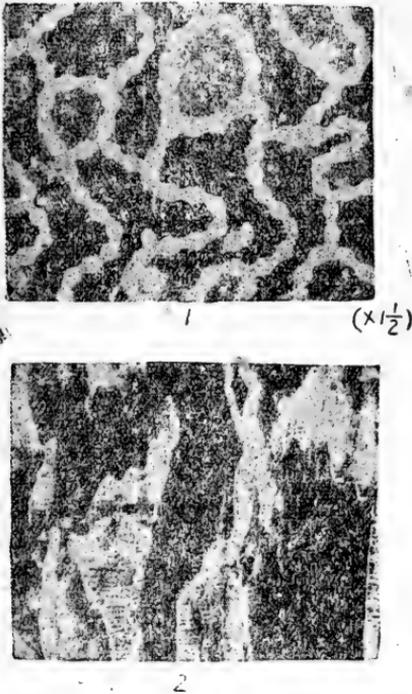


圖 4—71. *Halysites catenularia* (Linne) 中志留紀, 湖北,  $\times 1\frac{1}{2}$

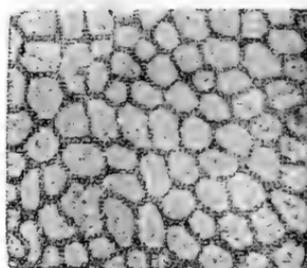
1—橫切面 2—縱切面

*Halysites* Fischer (鏈珊瑚) 單體橢圓管狀，有時粗細兩種管彼此相間排列。單體沿長軸相連，成單排，並且圍成許多橢圓形筒，互相連接成為複雜的復體；橫切面呈鏈狀。沒有隔壁或具刺狀隔壁；橫板密多，平或向下凹(圖4—69,70)。上奧陶紀—下泥盆紀。

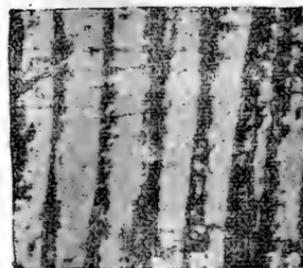
*Chaetetes* G. Fischer von Waldheim (刺毛珊瑚) 復體塊狀，由極細的多角管狀單體組成；沒有隔壁，橫板薄，排列疏密不一(圖4—72,73)。奧陶紀—侏羅紀(美洲)；泥盆紀—石炭紀(亞洲)。



圖4—72. *Chaetetes radians* 復體外形 下石炭紀, ×1  
1—橫切面; 2—縱切面



1 (X10)



2

圖4—73. *Chaetetes lungtanensis* Lee et Chu 中石炭紀, 江蘇  
1—橫切面; 2—縱切面, ×10

*Heliolites* Dana (日石珊瑚) 復體塊狀，常呈球形。有時為分枝狀，由大小兩種個體組成。大者圓管狀，可能是珊瑚蟲棲息之所；具極窄的隔壁，常為12個；橫板平而稀。小者多角管狀，可能是共體分泌的共骨，不具隔壁，橫板平而密(圖4—74)。奧陶紀—泥盆紀。

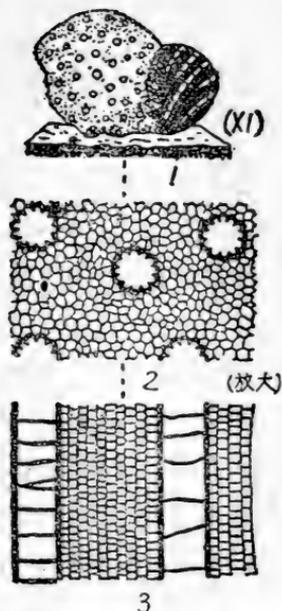


圖 4-74. *Heliolites interstinctus* (Linnaeus) 泥盆紀，北美  
1—外形×1；2—复体的橫切面，放大；3—复体的縱切面，放大

*Aulopora* Goldfuss 复体分枝狀，每个單体都以其一側附着于它物上生長，單体角錐狀或近圓管狀，以基部前一个單体相連，橫板稍弯曲（圖 4—75）。奧陶紀—石炭紀。

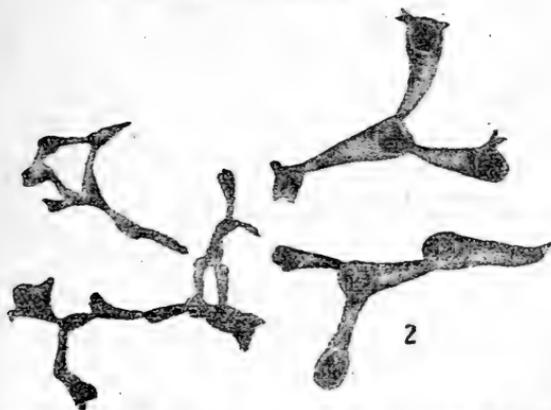


圖 4-75. *Aulopora elli* M. A. Fenton 中泥盆紀，北美

## 第五章 蠕虫超門 (Vermes)

蠕虫是許多形体延長并且兩側对称的动物，身体明确分化为前端和后端、背面和腹面以及左右兩側。一般沒有肢体，靠全身肌肉收縮而蠕動。但有些蠕虫动物身体兩側生有活动的突起（疣足）当为原始的肢体。由單層的上皮和構造复雜的肌肉形成包裹着內部器官的皮膚肌肉囊。中央为內胚層圍成的消化管。上皮由外胚層形成，肌肉則由中胚層形成，因此蠕虫已經和其他更高級的动物一样，是具有三个胚層的动物。高等的蠕虫还在中胚層內發育了体腔。

身体的兩側对称和中胚層的發育，使蠕虫獲得了較強的運動机能，各种器官系統也因之而發達，这些都标志着蠕虫比較海綿和腔腸动物更为進化了一步。

蠕虫能夠适应于各种生活环境，因而無論海水、淡水或者潮湿的土壤中都含有它們存在，还有許多蠕虫在动植物或者人体中营寄生生活，常常是寄生虫病的病源，因此在动物学中对于蠕虫的研究是具有重要意义。但在古生物学方面，蠕虫的化石很少，到現在为止，它們的遗体化石僅見于加拿大西部中寒武紀的布澤士頁岩 (Burgess shale) (圖 5—1)；至于遺跡也發現不多。

蠕虫种类繁多，可分为下列四門：

扁虫門 (Platyhelminthes) 發育了中胚層，但尚無体腔的蠕虫，身体背腹扁平，絕大多數营寄生生活，例如条虫。沒有化石。

圓虫門 (Nemathelminthes) 中胚層內已經發育了空腔，但为原腔，沒有特殊的体腔膜，內臟器官位于其中。身体呈圓綫条狀，橫切面圓形，表面被以緻密的角質層。圓虫生活于海洋、淡水或潮湿的土壤中，或者寄生于动植物体内。沒有化石。

紐虫門 (Nemertini) 身体帶狀、背腹扁平的蠕虫，体形与扁虫相似，但內部

結構有許多地方与扁虫不同。例如紐虫有血液系統与肛門，扁虫則二者均缺。紐虫多少为海產底棲动物。沒有化石。

环虫門 (Annelides) 环虫为蠕虫中構造最复雜、最高級的一类，身体細長，分成許多体節。除了最前端的头節和最末端的肛門節之外，其余的体節形狀相同。每一体節的兩側生着成束的剛毛，有时体節兩側生出肌肉突起，形成疣足，上生剛毛，是环虫的行動器官 (圖 5—1)。身体內部分節与外部所見的体節符合，各節內部構造相同，各种內部器官重复地分布于每節之中。中胚層內划分出真正的体腔，体腔內面由体腔膜圍成 (圖 5—2)。头節背面生触角及視觉器官；腹面有口，由口進入位于体腔中央的消化管；消化管由口一直通向身体末端的肛門，包括咽喉、腸、直腸等部分。



圖 5—1. 环虫身体的外形  
*Aysheaia pedunculata* 复  
原形圖中寒武紀加拿大  
1—体節；2—疣足；3—剛毛

現代海生食肉的多毛綱环虫，其咽喉具有坚硬似角質的齒狀顎板，形狀与沙魚的牙齒相似。

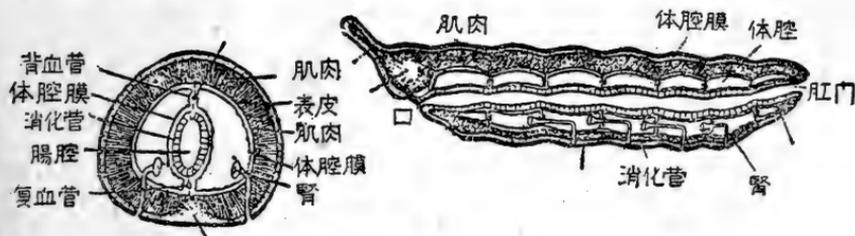


圖 5—2. 蠕虫身体的構造 *Polygordius* sp. 現代

环虫分布于海水、淡水或潮湿的土壤中；多数为海生，营游泳或底棲生活，常鑽入泥沙中，遺留鑽孔痕跡；有些营固着生活，分泌灰質或膠結外界物質，形成坚硬的保护管，以固定在海底或其他物体之上。

环虫是蠕虫唯一具有化石代表的一門，前面提到的加拿大西部布澤士頁岩中的蠕虫遺体就是环虫化石。計有 *Aysheaia* 及 *Canadia* 等

重要的屬(圖5—3)。

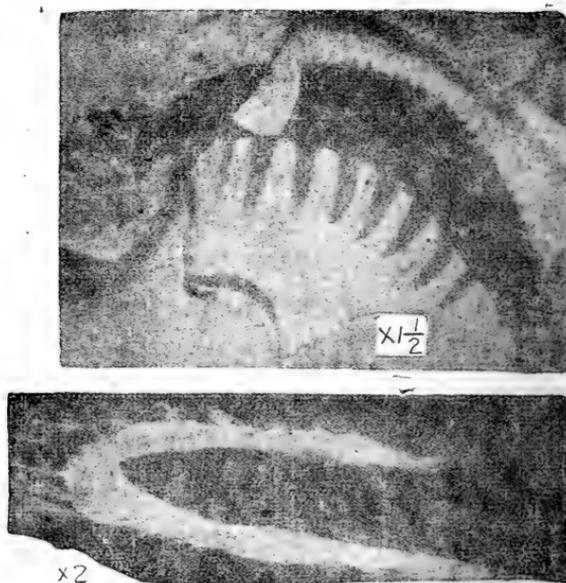


圖 5—3. 几种环虫遗体化石

1—*Aysheaia pedunculata*  $\times 1\frac{1}{2}$ ; 2—*Canadia setigera*  
均見于中寒武紀, 加拿大,  $\times 2$

环虫的保护管化石最常見者有 *Spirorbis* (蟠龍介) 及 *Serpula* (龍介) 等兩屬。

*Spirorbis* Lamarck (蟠龍介) 微小螺旋灰質虫管, 表面光滑或具同心紋、環節、瘤、刺等紋飾。以平的一面固着于其他物体之上, 如在軟体动物、腕足动物的介壳或在植物体上都常有 *Spirorbis* 固着(圖5—4)。奧陶紀—現代。

*Serpula* Linnaeus (龍介) 灰質小管, 呈不規則的弯曲或螺旋狀, 一端閉塞, 常常集聚成群, 固着于其他物体之上(圖5—5)。志留紀—現代。

环虫多毛綱牙狀顎板的化石自下古生代开始出現, 称为虫牙(See-

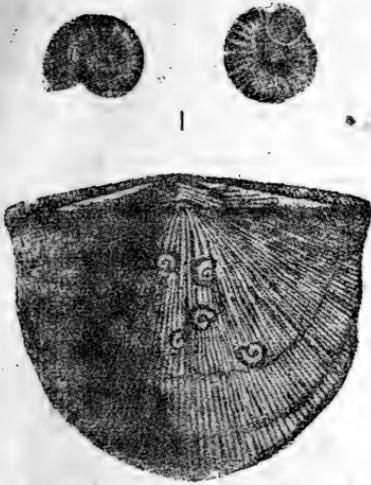


圖 5—4. 1—*Spirorbis laxus* 泥盆紀，  
北美，放大；2—*Spirorbis omphaalides*  
固着于腕足动物的壳上。中泥盆紀，  
德國愛菲爾

圖 5—5. *Serpula limax*  
中侏羅紀，德國，原大

tecodont)。虫牙屬微体化石，形狀变化不一，其成分以有机質（占50%）及二氧化矽（占45%）为主（圖5—6,7），化石均呈黑色。



圖 5—6. 虫牙化石  
1—*Arbellites cristatus* 奧陶紀，  
北美，×14；2—*Arbellites elegans* 志  
留紀，北美，×13

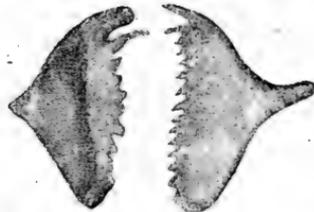
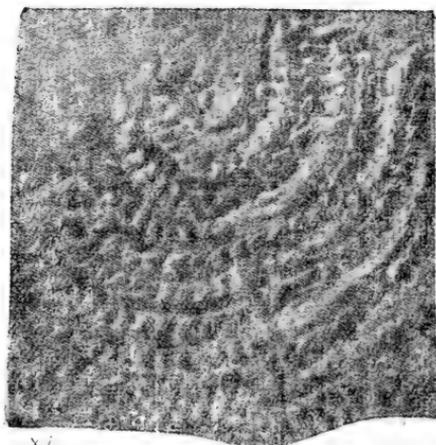


圖 5—7. 虫牙化石 *Oenonites fornicatus*  
志留紀，北美，×35

蠕虫生活活动的各种痕跡，最早的發現于前寒武系，以后也偶見于其他各时代地層，例如 *Nereites* 則为髮辮狀的爬痕，这种髮辮狀

花紋可能由于疣足的运动而形成(圖5—8)。 *Helminthoides* 是一种光滑的槽狀爬痕, 呈極規則的弯曲(圖5—9)。有些蠕虫鑽入泥沙底層造成 U 形或者分枝狀的虫孔(圖5—10)。U 字形的虫孔兩端向外开口, 根据現代的观察蠕虫鑽入其中常將身体兩端突出口外。



x 1

圖 5—8. 虫跡化石

*Nereites loomisi*, 中泥盆紀, 德國

x 1/2

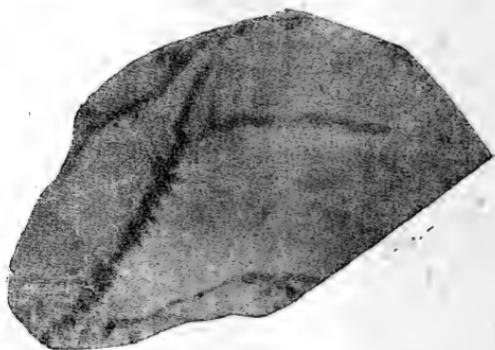
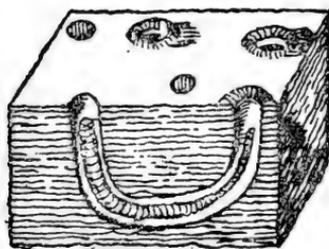
圖 5—9. 虫跡化石 *Helminthoides**labyrinthica* 始新世, 德國, x 1/2

圖 5—10. 虫孔

1—U 形虫孔立体圖解; 2—分枝狀虫孔 *Planolites corrugatus* 前寒武紀, 北美

此外还有牙形虫化石( *Conodonts* ) (圖5—11), 其分类位置尚未确定, 因与虫牙化石有相似之处, 有人認為可能是蠕虫的遺体。牙

形虫化石首由俄國的古生物學家潘第爾 (X. И. Пандер) 在 1856 年發現于俄國西北部奧陶系中；形体微小，長度一般不到 1 毫米，最大僅達 2 毫米，成分為磷灰質，極似磷灰石。微細構造大別分為纖維狀及層狀兩種，外形呈錐狀的化石，各層呈疊錐狀。化石保存為淡黃色至淺褐色 透明或近半透明。除色澤、形狀均可與虫牙化石區別外，最大的差異在成分方面。根據成分及增長情形的類似，以及錐狀齒常附着于顎板的事實，很多人認為牙形虫應為已絕跡的低等魚類的顎牙。總之，本類的分類位置尚待進一步研究。牙形虫化石出現時代自奧陶紀至二疊紀，與虫牙均屬微體化石，在地層對比上極為重要；但我國尚未發現，今後應當留意採集。

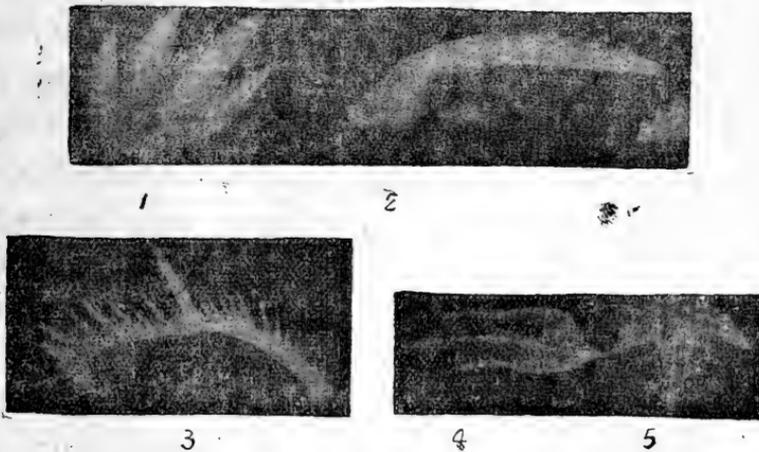


圖 5-11. 牙形虫化石

- 1—*Leptochiagnathus quadrata* 下白堊紀，北美； 2—*Multioistodus subdentatus* 中奧陶紀，北美； 3—*Angulodus demissus* 上泥盆紀，北美； 4—*Polygnathus lobata* 下石炭紀，北美； 5—*Scaliognathus anchoralis* 下石炭紀，北美

## 第六章 苔蘚動物門 (Bryozoa 或 Polyzoa)

### 一般特征及軟体構造

苔蘚虫是水生营固着生活的群体动物，大多数生活在海水中，少数几屬分布于淡水。个体微小，其橫切面直徑一般都不到一毫米，長度也不过数毫米。个体成圓筒狀或囊狀，由体壁圍成体腔，体壁为由上皮及肌肉組成。在体腔的上半部有 U 形消化管位于其間。消化管包括口、咽道、胃、腸及肛門，口和肛門同向身体的頂端开孔，位置很接近。口的周圍生許多細長的触手，触手上生纖毛，纖毛顫动使水流入口中，將食物微粒帶入其中。触手在口的周圍圍成圓圈或半圓圈狀，構成触手环。触手环和 U 形消化管的上部可以伸出体腔外面，也可以縮入体腔之中。在消化管的底部生有牽引肌，为成束的肌肉，一端固着于消化管的底部或兩側，一端固着于体壁內面。牽引肌收縮，即可將触手环及消化管上部拉入体

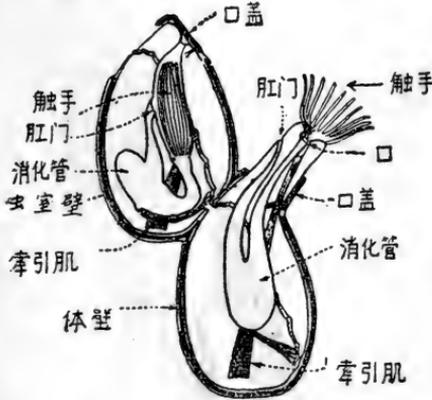


圖 6—1. 苔蘚虫軟体構造及軟体与硬体的关系(表示两个苔蘚虫个体) 1—一个体伸出虫室之外捕取食物的情况； 2—另一个体縮入虫室內，虫室口为口盖所掩閉，(据Shrock 及 Twenhofel)

端固着于消化管的底部或兩側，一端固着于体壁內面。牽引肌收縮，即可將触手环及消化管上部拉入体

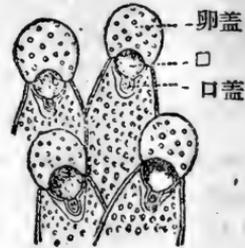


圖 6—2. 苔蘚虫虫室口、口盖及卵器 *Smithia laudhorovi* 現代的唇口目苔蘚虫

腔(圖6—1)。

**硬体構造及复体形成** 苔蘚虫由体壁的外層分泌角質或含鈣質的壳,称为虫室(6—1)。虫室上端开口为虫室口,是苔蘚虫伸出或縮入的口。有的苔蘚虫在虫室口上生着口盖,当身体縮入时即將室口关闭;有的苔蘚虫在虫室口的上方生一个突出的小室,为卵器(圖6—2)。还有的时候,在虫室口附近生有鳥头器或鞭器。前者为一鳥头狀空腔,具突出的喙部,好象鳥嘴,由固定的上顎及一片活动的下顎構成;下顎由于內部肌肉的牽引,經常作机械的开合运动,可以攫取游

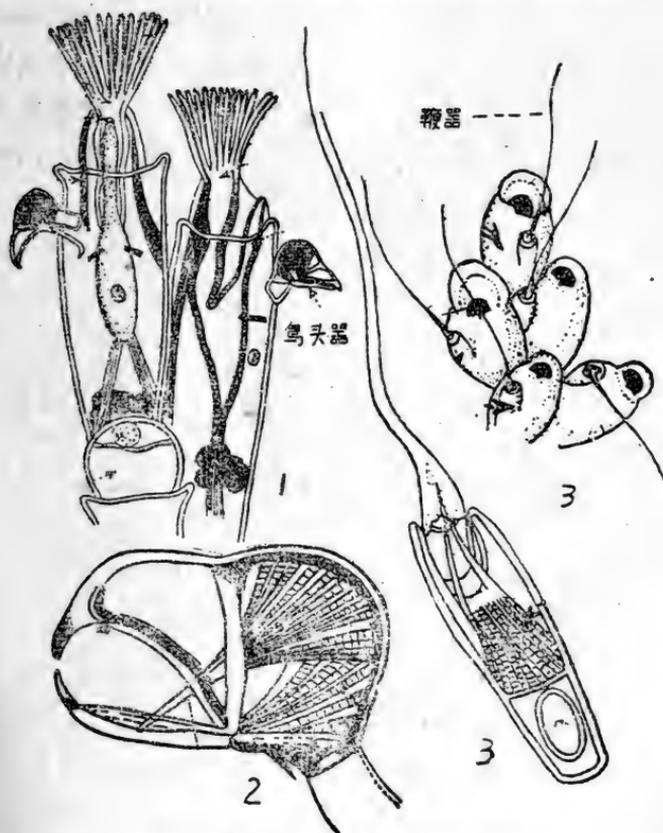


圖 6—3. 苔蘚虫的鳥头器及鞭器

1—*Bugula avicularia* 現代; 2—*Bugula* 的鳥头器; 3—*Scrupocellaria* 的鞭器

近群体的食物或者嚇退敌人(圖6—3)。后者成長鞭形,由于基部肌肉的牽引,經常擺动,能够嚇退進攻的敌人。烏头器和鞭器都是由于分工而特化了的个体。

苔蘚虫兼营有性生殖和无性生殖,大多数都是雌雄同体的。有性生殖所產生的幼虫,經過一段暫短的游泳时期,就固定下來,再經過变态發育成为成虫,成熟后以出芽生殖方式發育成群体。当苔蘚虫的幼虫固定下來以后,便分泌外壳保护身体,就形成虫室。头一个虫室,为原虫室,等到幼虫經過变态發育为成虫便放棄原室,另外分泌一个与原虫室連接的祖虫室。居住在祖虫室中的第一个成虫,以出芽方式生出它的第二代。每一个第二代的苔蘚虫都分泌一个虫室,并且都与祖虫室相連接。如此不断地出芽發展,虫室也愈發展愈多,逐漸形成苔蘚虫复体(圖6—4)。苔蘚虫复体可有各种外形,最常見者有分枝狀、樹叢狀、塊狀、蔽衣狀及扇面狀等。

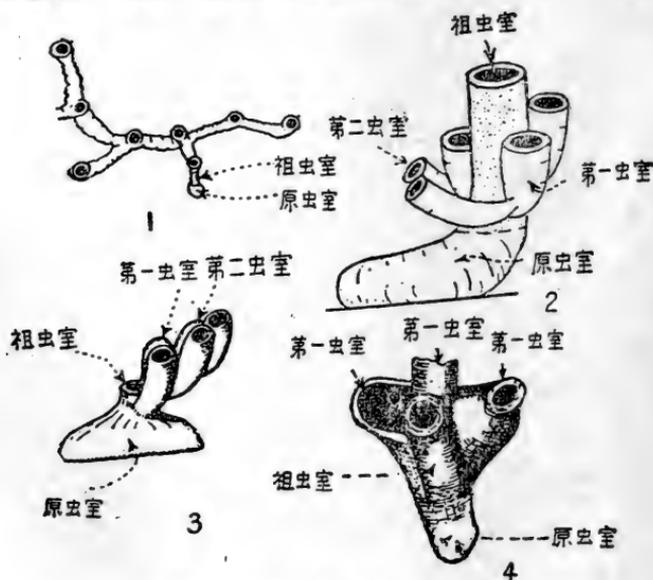


圖 6—4. 苔蘚虫复体的形成

1—*Stomatopora* (環口目); 2—*Prasopora* (變口目); 3—*Fenestella* (隱口目); 4—*Retepora* (唇口目) (据Shrock及Twenhofel)

苔蘚虫的虫室形狀与軟体符合，常成圓筒狀或囊狀，或因苔蘚虫成長上移，形成管狀叫做虫管，并由軟体底部分泌橫板將虫管隔成多段。橫板有时完整，有时中央具孔。在虫管的一边常生弯曲而互相叠复的小板叫做泡沫板。在苔蘚虫硬体中虫室和虫室間常常存在着空隙，形成間隙孔。間隙孔多为不規則的多边形細管。在虫室壁上，尤其是在相鄰虫室的接触角上常具刺孔，呈圓点狀或小圓圈狀（圖6—5）。

复体表面也有一些具分类及鑑定意义的特点，例如虫管之間的間隙孔有时規則的集中成为星紋，有时較大的虫室或虫管分布集中形成突起或凹陷，还有些苔蘚虫的复体表面生有顯著的節疣、小刺或縱稜（圖6—5）。

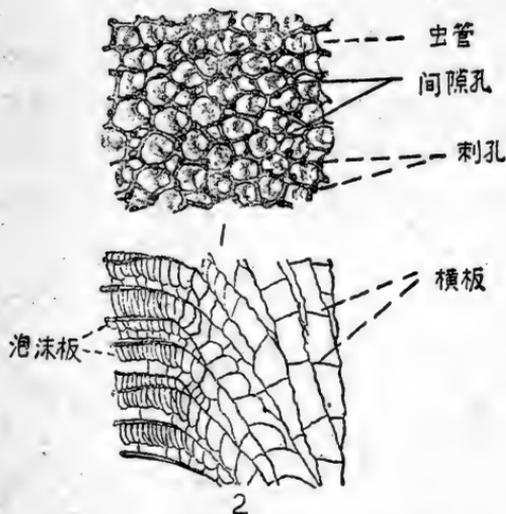


圖 6—5. 苔蘚虫复体的橫切面及縱切面

橫切面上虫管間的多边形小孔为間隙孔，管壁上的小黑点为刺孔。

縱切面上虫管之間的細管为間隙孔，虫管内具橫板及泡沫板。

**分类及各目特点与化石代表** 苔蘚动物根据其軟体及外壳構造特

点，分类如下：

**第一綱 內肛綱 (Entoprocta)** 肛門位于触手环內，无化石。

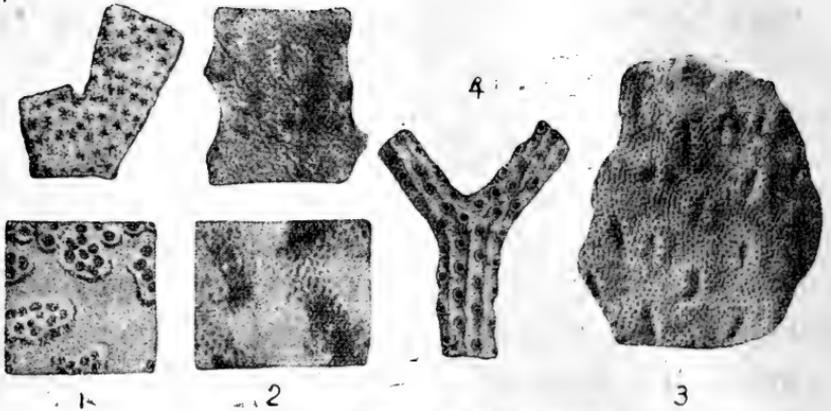


圖 6—6. 苔蘚虫复体表面的紋飾

1—星紋 *Constellaria florida* 奧陶紀；2—突起 *Anomalotoechus sp.* 奧陶紀；3—凹陷 *Ceramella casei* 泥盆紀；4—縱稜 *Thamniscus furcillatus* 下石炭紀

第二綱 外肛綱 (Ectoprocta) 肛門位于触手环之外。又可分兩個超目：护唇超目 (Phylactolaemata) 全部为淡水苔蘚虫，口的周圍为高起的触冠，触手环呈馬蹄形，不分泌硬壳，因此无化石。裸唇超目 (Gymnolaemata) 以海生苔蘚虫为主，口的周圍沒有触冠，触手

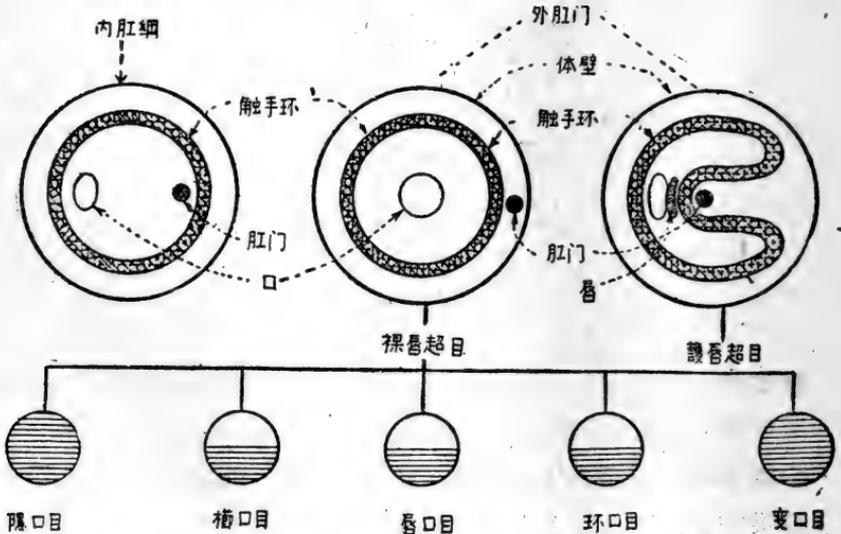


圖 6—7. 苔蘚动物門分类圖解 (据 Shrock 及 Twenhofel)

环成环状，能分泌硬壳，因此多保存为化石。裸唇超目又可划分五个目（圖6—7）。

### 第一目 櫛口目 (Ctenostomata)

具角質或膠質硬体，虫室圓管狀或錐狀；口圓形，位于虫室末端且具櫛狀口盖，因而得名。虫室間有間隙孔，虫室中无橫板及泡沫板等構造。櫛口目为苔蘚虫中最原始的一目，自奧陶紀开始出現，到現在仍为海洋中相当繁殖的生物；但演化迟慢，变化很少，故地質意义不大，在我國尚未發現此目化石。

### 第二目 环口目 (Cyclostomata)

具有灰質硬体，虫室多呈管狀，有时具有橫板，偶有間隙孔；虫室口为圓形或橢圓形，位于虫室末端，沒有口盖。上寒武紀—現代，但在古生代及中生代最为繁盛。

*Stomatopora* Bronn(錐管苔蘚虫) 复体小(圖6—8)，分枝狀或成为規則的綫網狀。虫室近圓管形或長橢圓形，虫室口近末端常小于虫室的圓周。奧陶紀—現代。

*Fistulipora* M'coy(笛苔蘚虫) 复体呈塊狀、分枝狀、蔽衣狀或圓筒狀，虫



圖 6—8. *Stomatopora dichotoma*  
(Lam.) 侏羅紀，中歐

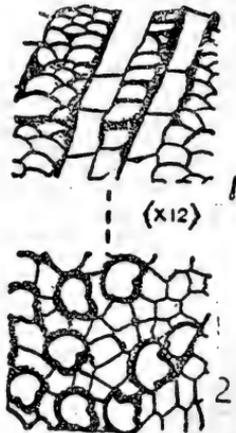


圖 6—9. *Fistulipora foordi*  
泥盆紀，北美  
1—縱切面；2—橫切面

管內具有少数橫板，有时甚至沒有橫板；相鄰的虫管之間具間隙孔或泡沫狀構造；虫室口上具錐狀突起，其向外凹的部分形成月牙形構造（圖6—9）。奧陶紀—二疊紀。

*Meekopora* Ulrich (米氏苔蘚虫) (圖6—10) 复体薄板狀或扁平的分枝狀；成叠合的兩層，虫管自兩層相叠合处相背地向兩側發展；管內常具橫板；虫管間以間隙孔相連；具有卵器，常在表面形成圓形突起，上具小孔。志留紀—二疊紀。

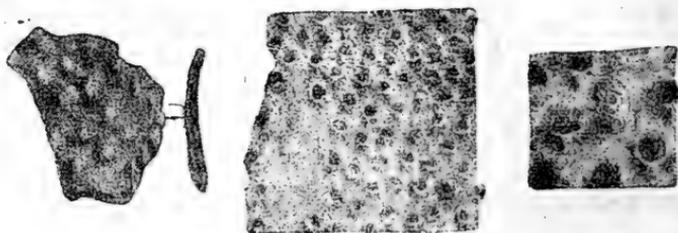


圖 6—10. *Meekopora cainia* Ulrich 下石炭紀，北美

### 第三目 變口目 (Trepotomata)

具有灰質硬體，虫管較長，圓管狀或多邊柱狀；里面有橫板及泡沫狀構造；虫管間多間隙孔，間隙孔內也具橫板，有些種屬刺孔發育；虫室口成圓形，多邊形或不規則，一般皆無口蓋。复体表面常生突起及凹陷。奧陶紀—二疊紀。

*Homotrypa* Ulrich (同管苔蘚虫) 复体分枝狀，表面具突起或凹陷，常由較大的虫室集中形成。虫管壁薄，橫切面多邊形；早期虫管具稀疏的橫板，成熟部分具泡沫板，間隙孔少，具刺孔（圖6—11）。奧陶紀—志留紀。

*Hallopora* Bassler 复体分枝狀，虫管橫切面多邊形，但成熟后常變為圓形；橫板密集，但在虫管中央部分較稀；具間隙孔，孔中也有橫板且很密集（圖6—12）。奧陶紀—泥盆紀。

*Orbignyella* Ulrich et Bassler 复体形狀不規則，變化甚

多；虫室多边形，內具弯曲的橫板，虫室壁很薄，有刺孔，虫室緊相

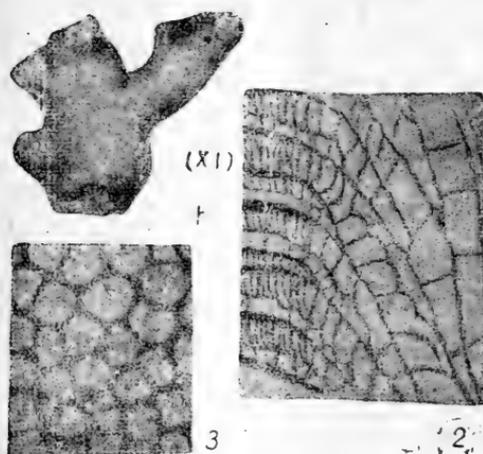


圖 6—11. *Homotrypa subramosa* Ulrich, 中奧陶紀, 北美  
1—复体外形×1; 2—縱切面, 放大; 3—橫切面, 放大

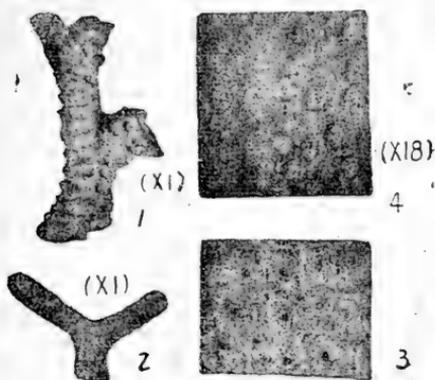
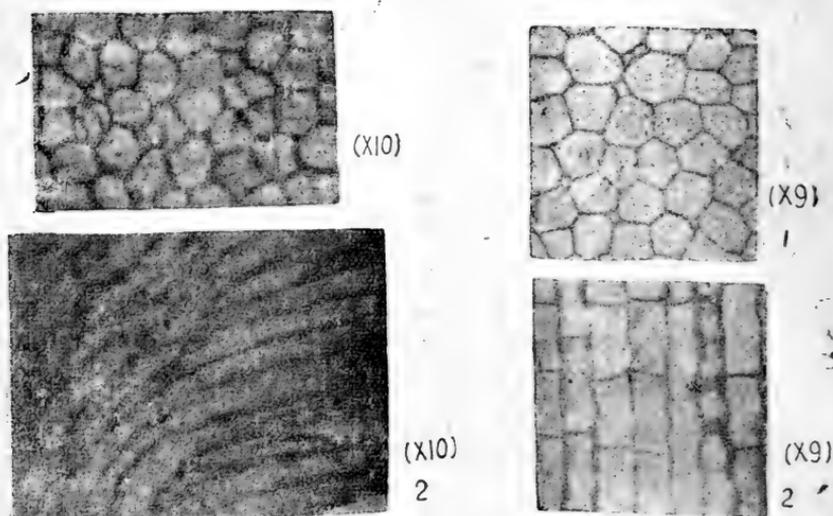


圖 6—12. *Hallopora ramosa* (E. et H.)  
1—复体外形上奧陶紀, 北美×1; 2,4—*Hallopora elegantula* Hall, 2—复体外形×1; 4—橫切面放大, 泥盆紀, 北美; 3—*Hallopora multitabulata* Ulrich 中奧陶紀, 北美, ×18, 虫管口部具中央穿孔的口蓋

鄰接，沒有間隙孔（圖 6—13）。奧陶紀。

圖 6—13. *Orbignyella mui yang*

中志留紀，四川

1—橫切面；2—縱切面

圖 6—14. *Monotrypa magna* Ulrich

中奧陶紀，北美，×9

1—橫切面；2—縱切面

*Monotrypa* Nicholson 复体球形、半球形或圓盤形；虫管長、橫切面多边形；管壁薄而具小褶皺，管内橫板較稀，无刺孔，間隙孔不發育或極少（圖 6—14）。奧陶紀—泥盆紀。

*Sinotabulipora* Yang (中國管狀苔蘚虫) 复体圓柱狀，虫管橫切面近多边形，多間隙孔及刺孔；虫管壁中常有黑点排列成行；管内橫板較密，中央具孔为穿孔橫板（圖 6—15）。下石炭紀。

*Satostomella* Ulrich 复体細小，分枝狀，虫管壁厚，虫室口圓形或橢圓形；内部橫板稀少，間隙孔及刺孔密多，間隙孔口近圓形（圖 6—16）。志留紀—二疊紀。

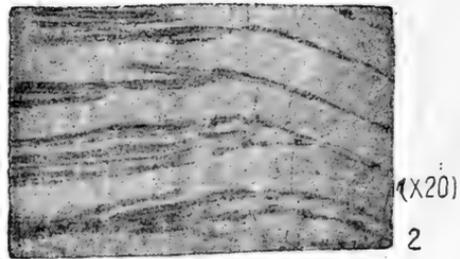
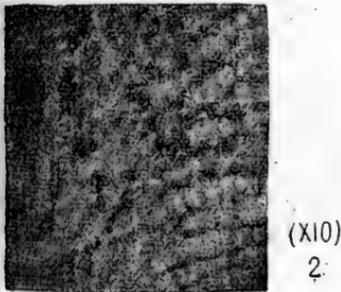
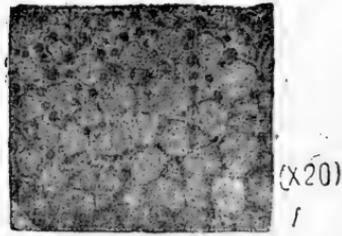
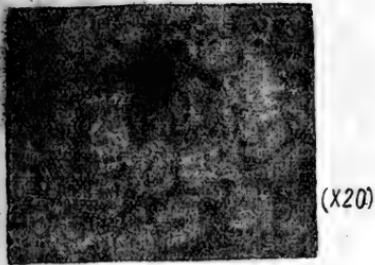


圖 6—15. *Sinotabulipora chaoi*  
Yang 下石炭紀，湖南  
上—橫切面；下—縱切面

圖 6—16. *Batostomella chinensis*  
Yang 二疊紀，四川  
1—橫切面 2—縱切面

#### 第四目 隱口目 (Cryptostomata)

具灰質硬體，虫室圓管狀，虫室向外的開口為圓形，但非真正的虫室口；真正的虫室口隱藏在內部（圖 6—17），由向外的開口經過短小的管狀通道，才達到真正的虫室口；生活時可能具几丁質口蓋，化石中未見保存。虫室中偶有橫板，無間隙孔及刺孔。上寒武紀—二疊紀。

*Fenestella Lonsdale* (網格苔蘚虫) 僅一面可見虫室外口，兩

列虫室間常有縱稜隔開，縱稜有時彎曲或生突起（圖 6—18）。志留紀一二疊紀。

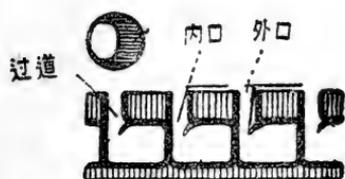


圖 6—17. 隱口目虫室的縱切面；  
1—外口；2—表示外口、內口，  
以及二者之間的小过道  
（据达維塔什維里）

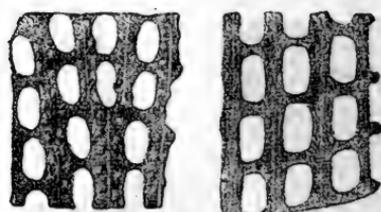


圖 6—18. *Fenestella yabei* Reed  
石炭紀，云南西部  
1—正面×12；2—反面×8

*Polypora* McCoy (多管苔蘚虫) 复体与 *Fenestella* 相象，每一分枝上生 2—8 排虫室，相鄰的兩排虫室間并無縱稜隔開，但有時兩排之間生一列突起（圖 6—19）。志留紀一二疊紀。

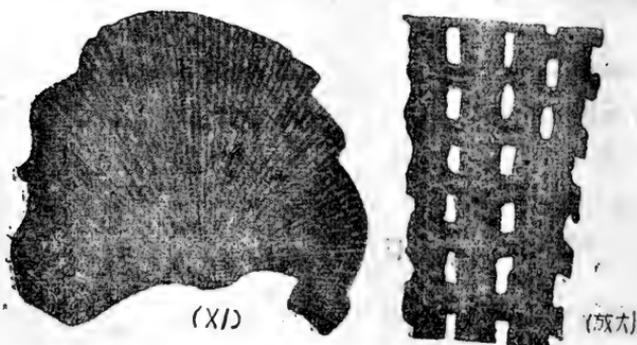


圖 6—19. *Polypora incepa* Hall 泥盆紀，北美

*Archimedes* Owen (亞氏苔蘚虫) 構造似 *Fenestella*，但作螺旋式生長，具堅硬的螺旋狀中軸，中軸部分常單獨保存成為化石（圖 6—20）。石炭紀。



圖 6—20. *Archimedes wortheni* Hall  
(1)及*Archimedes terebreformis* Ulrich (2); 下石炭紀, 北美

### 第五目 唇口目 (Cheilosomata)

具灰質、角質或膠質硬體，虫室多呈匣狀或囊狀，不成虫管，因而內部不具橫板；虫室口收縮，小於虫室的圓周；口部具角質口蓋，并常生鞭器或鳥頭器。唇口目的化石最早發現于侏羅紀地層，但至白堊紀才大量出現，在現代海洋中仍很繁殖。我國因三疊紀以后的海相地層很少，尚未發現此目化石。

**分布及地層學意義** 海產苔蘚虫為喜氧動物，分布于清澈流暢的淺海，常與珊瑚虫生活在一起。但苔蘚虫能夠適應于各種溫度。因而分布要比珊瑚虫廣，在珊瑚虫不能生存的較冷的海水中有苔蘚虫存在。苔蘚動物開始大量出現于下奧陶紀，北美方面有極少數上寒武紀的化石記錄。奧陶紀初期，有化石的五個目(環口目、變口目、櫛口目、隱口目、唇口目)中已有四目(上述前四目)的代表出現，直到二疊紀為苔蘚動物極盛時代。至二疊紀末，變口目與隱口目滅絕。侏羅紀末期唇口目興起，與環口、櫛口兩目一同延續到現在。苔蘚虫的地理分布既廣，在地質歷史中演化也比較迅速，變化較多，對鑑定地層時代有相當大的價值。又因形体微小，保存為微體化石，特別是在應用鑽探研究地下地質時，其他化石過於破碎無法鑑定，選擇很小一塊苔蘚虫碎片，其中可能包含許多完整的個體，便可以相當準確地鑑定地層時代。

## 第七章 腕足动物門 (Brachiopoda)

### 一般性質及特征

腕足类是具有体腔的、不分節而兩側对称的海生动物。体外被着大小不等的兩瓣壳，壳質屬几丁磷灰質或灰質。壳后端多有小孔，叫莖孔，肉莖自此穿出。肉莖長短粗細不一，用以附着海底岩石或其他物体上，少数可在泥沙底中鑽孔，还有少数代表缺少肉莖而直接將壳腺固着的(圖 7—1)。利用肉莖或壳附着的瓣一般是較大的，叫做腹瓣；和它相对的一瓣是比較小些，叫背瓣。关于兩瓣的啓閉、少数

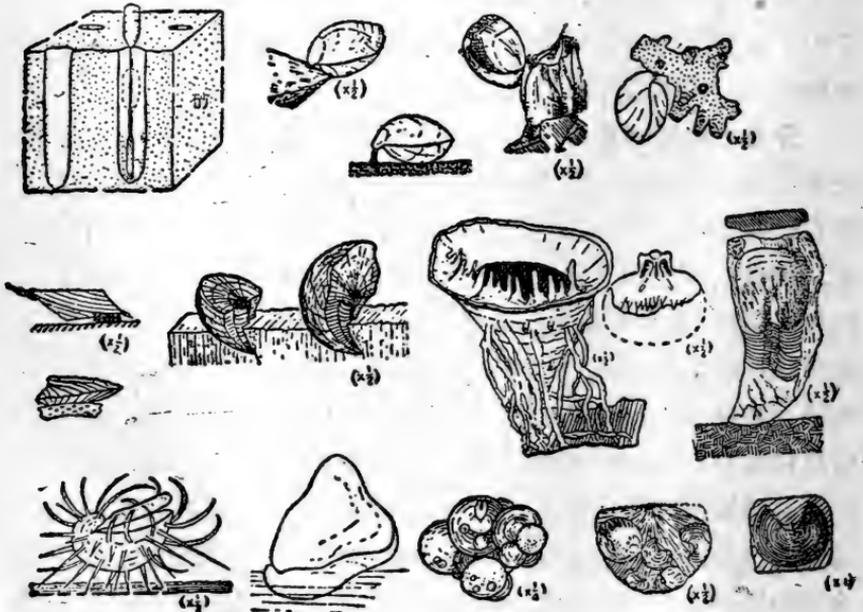


圖 7—1. 腕足类各种附着方式

僅賴肌肉，不需牙齒與齒槽（無鉸腕足類或稱無關節腕足類），但多數利用牙齒、齒槽與肌肉（具鉸腕足類或稱有關節腕足類）。

**殼的定向** 觀察腕足類時，通常把殼喙（莖孔一端）定為後方，相對的一面，即殼質增長較速的邊緣，定為前方（圖7—2）。兩瓣在後方鉸合，故鉸合處叫鉸合綫；這條綫的兩端叫基端，或圓，或方，或成銳角，有時伸展如翼，或成長刺。兩瓣在側方及前方接合處分別稱側緣及前緣。前緣或直或曲一彎向腹方或背方。

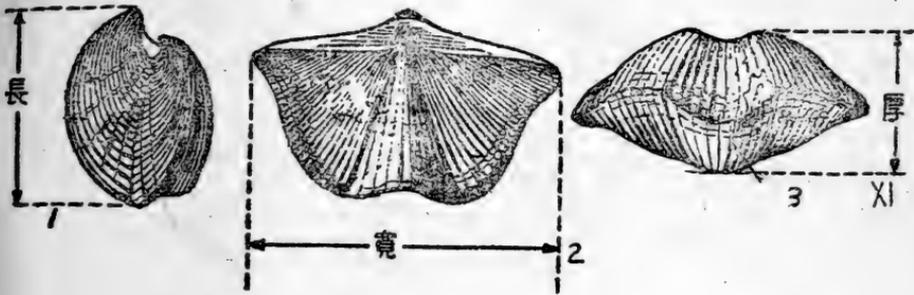


圖7—2. 腕足類的定向

腕足類的長度是從殼喙到前緣中間的距離；它的寬度是直交於長度的最大水平距離；它的厚度是垂直於長、寬的兩瓣最大距離。關於外壳圖解，一般是把腹瓣放在下方而背瓣在上，並且把前端指向圖面下端；通常在厚度方向上容易指出腹方或背方，在長度上容易定出前方或後方（圖7—2）。

**身體解剖** 腕足動物軟體居兩瓣間空腔內，它的最外部是兩片外套膜，套膜內空間被橫隔膜劃分為前大、後小的二個腔（圖7—3）。前面的叫腕腔，因卷曲腕（纖毛環）所在而得名。纖毛環一對分列口旁，當殼開啓時，海水進入腕腔，賴纖毛顫動，引導食物沿水溝進入口中（圖7—3, 4）。腕腔套膜中有時還可見後方內臟腔向前延伸的分枝（膜脈），其中大半為生殖腺所佔據。由於套膜分泌殼質，因而膜的形狀和特殊結構都反映在殼上。後面的內臟腔包藏消化器官（口、

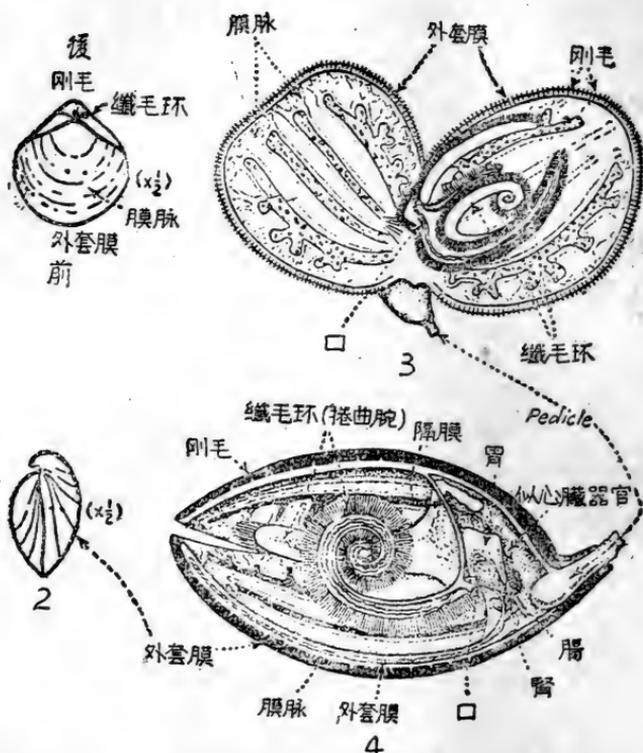


圖 7—3. 現代腕足类 *Magellania lenticularis* 的解剖  
 1—外壳背面；2—外壳侧面；3—去壳后软体結構；4—沿对称面所作切面示内部構造

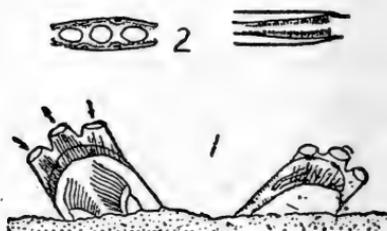


圖 7—4. 鑽孔腕足类前方水流之進出  
 1—外套膜前緣連成三个小管，以促水的進出；2—前緣小管橫切；  
 3—小管縱切

食道、胃、腸)、肌肉、心、肝、腎、生殖腺等內臟,部分腕足类的內臟向前分出,如上述。

腕足类是雌雄異体的动物,少数代表的生殖腺僅位于內臟腔,但較多数延伸至腕腔的膜脉中。

腕足类軟体如肌肉、生殖器、膜脉等都留有印痕在壳的内面,这些对于科和屬的分类具有重要意义(圖7—5)。

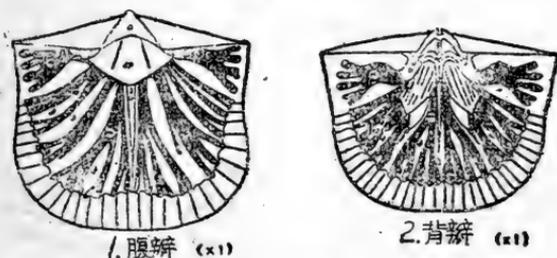


圖 7—5. *Estlandia marginata*的膜脉印痕(黑色)和肌肉  
(中間斜綫)1—腹瓣; 2—背瓣

**肌肉系統** 腕足类肌肉司壳的啓閉作用并調節肉莖的進退。无鉸腕足类的肌肉構造比較复雜,以現代 *Lingula* (舌形貝) 为例,共有开肌、閉肌、側动肌和伸縮肌等共五对半,見表1及圖7—6。

无鉸腕足类的肌肉構造和作用

表1

圖中代号	肌肉数目	名 称	作 用
1	1	开 肌	肌肉膨脹使壳开
2	2	閉 肌	肌肉收縮使壳閉
3	2	側 动 肌	使壳左右移动
4	2		
5	2	前后伸縮肌	使壳前后移动
6	2		

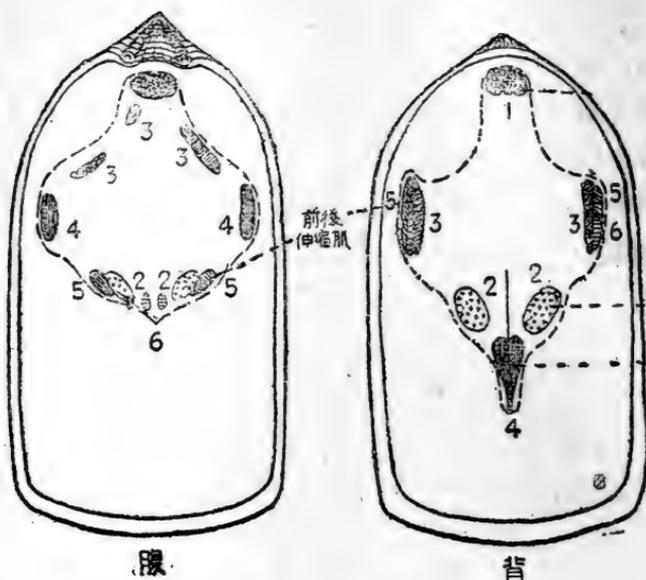


圖 7—6. 无铰腕足类的肌肉系統

具铰腕足类，以現代 *Magellania* (海杓貝) 为例，(圖 7—7) 有肌肉五对半。由于铰合作用，兩瓣不作左右或前后的移动，就沒有側动肌和前后伸縮肌，見表 2。

具铰腕足类的肌肉構造和作用

表 2

名 称	数 目	作 用
閉 肌	2	开肌松弛时，閉肌收縮使壳閉合；反之，閉肌伸張而壳开
主 开 肌	2	肌肉收縮而壳开
副 开 肌	2	
復 調 整 肌	2	調節肉莖的進退
背 調 整 肌	2	
單 腹 調 整 肌	1	

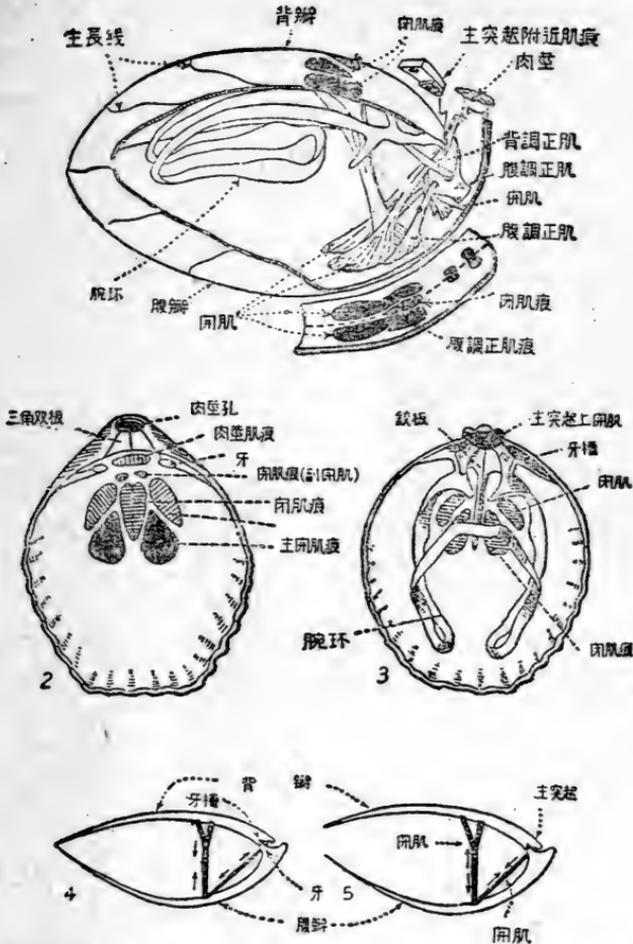


圖 7—7. 現代具鉸腕足类 *Magellania flavescens* 的肌肉系統

1—壳的一大半，十字綫示肌肉印痕位置（背瓣肌痕示意）；

2—腹瓣內部；3—背瓣內部；4、5—開肌、閉肌伸縮與兩瓣開閉的關係

壳內后部的五个肉莖調整肌遺留五个肌肉印痕（背 2，腹 3）。主副開肌共兩对，司壳的開啓，一端附着腹壳內面；主肌印痕往往保存在化石上，但副肌印痕不常見；開肌他端附着背瓣的主突起上。當開肌收縮，拉動背瓣時，主突起沿腹方轉動而閉肌伸長，使壳的前端

开启。但当开肌与闭肌都停止作用时，两瓣即行闭合。

**壳的成分和结构** 腕足类外壳的成分大体上可分为两种：(1) 几丁磷灰质壳，例如舌形贝 (*Lingula*)，它的表层是有肌质薄膜状的角质层，而内部是几丁质和磷灰质的互层 (图7—8<sub>1</sub>, 8<sub>2</sub>)；(2)

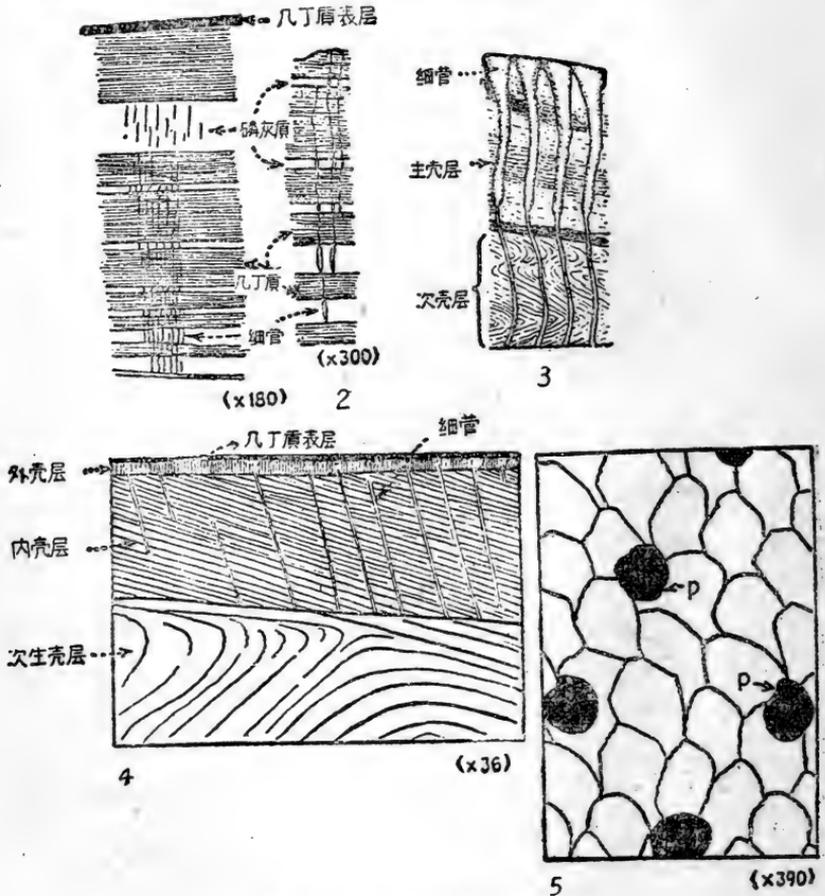


图 7—8. 腕足类壳的细微结构

1、2—*Lingula murphiana* 壳的横切面； 3—*Magellania australis* 壳的一小部横切面，示片状外层的喇叭状细管； 4—*Laqueus californicus* 腹壳纵切，右边为壳前方； 5—*Laqueus californicus* 背瓣弦切，示壳质纹理

灰質壳，例如現代的 *Laqueus*，除了薄的角質層外，全部几乎是碳酸鈣（98%以上）（圖7—8）。

几丁磷灰質壳的結構又可分成兩種类型：一种是磷灰質均匀地分散于几丁質中，如 *Discinisca*；另一种是几丁質和磷灰層交互成層，如舌形貝。灰質壳的結構比較复雜，一般为三層不同物質所組成：

（1）表層—是一層薄的有肌質層，容易破坏，因之化石上往往沒有保存；（2）灰質外層—由平行排列的細纖維狀薄片組成，沿壳緣生長，決定壳形和壳飾；（3）灰質內層—由較粗的柱狀層組成，与外層斜交；这是外套膜全面分泌的結果，可將外層起伏不平之处填平。柱狀層橫切面呈鱗片狀，有时可为辨別不同种之用。

腕足类外壳多半屬纖維狀，但不少具有細微管孔，叫細孔壳，例如現代的 *Laqueus*（圖7—8）。这些細管是从外套膜伸出的盲管。根据細管（孔）的有无，腕足类外壳可分为三类：

（1）細孔壳—外壳的內層具有細管（圖7—9）。

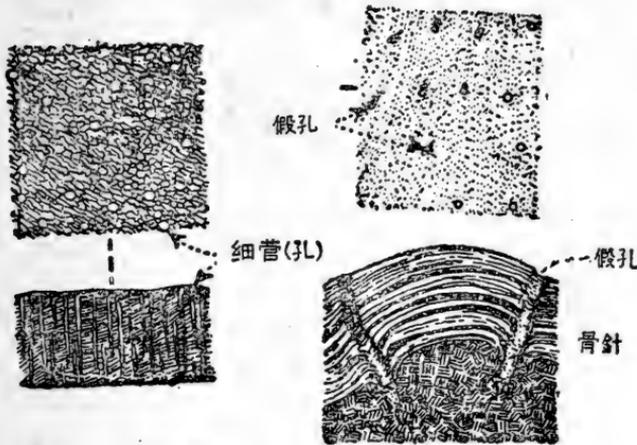


圖 7—9. 細孔壳（左）及假孔壳（右），上一橫切；  
下一縱切

（2）无孔壳—即一般致密纖維狀的外壳，占大多数。

（3）假孔壳—內層分散着灰質骨針，壳質圍繞骨針，形成尖

錐。当外層磨損后，骨針尖錐在壳面遺留凹孔，易誤为細孔，因此叫假孔壳，例如 *Rafinesquina* 及 *Juresania* (圖7—9)。

壳的外形和構造 腕足类的外壳是从胚壳(原壳)开始，然后由外套膜逐漸分泌壳質而成。胚壳很小，一般的直徑在0.05—0.60毫米之間，屬无孔的角質，但它在个体發育过程中經過鈣化，很少保存原

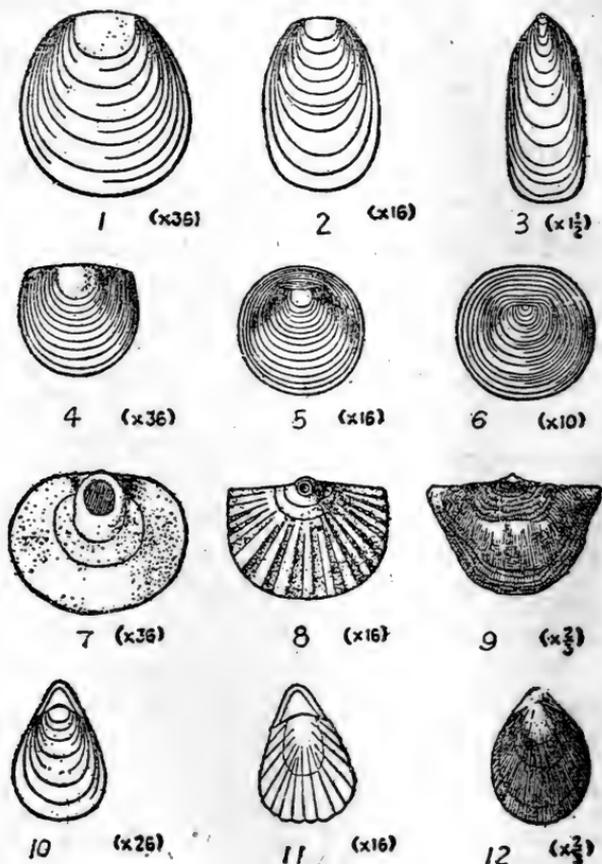


圖7—10 A. 外壳生長过程中壳形的变化

- 1, 2, 3—*Glottidia albida* 1—幼期，細点示原壳(胚壳)；2—幼期稍后；3—成長期。4, 5, 6—*Orbiculoidea minuta* (新孔目)；4—幼期，細点示原壳；5—幼期稍后；6—成年期。7, 8, 9—*Leptaena rhomboidalis* (前孔目)，7—幼期；8—半成年期；9—成長期。10, 11, 12—*Terebratulina septentrionalis* (終孔目) 10—幼期；11—半成年期；12—成年期

來性質。它的形狀和輪廓不能決定成長壳体的外形（圖7—10）；恰恰相反，壳在成長过程，由于新壳質在壳緣不同部分的分泌速度不一，可以呈現新的特点。壳的外形決定于壳緣各部增加的速度和方向。壳質可沿原壳的四周增長，如某些无鉸腕足类，終于形成圓形或橢圓形。如果壳質僅沿兩側及前緣均勻地增長，則成長壳的輪廓和原壳的一樣；不过有时側緣的增長或大于前緣或小于前緣，則分別成为橫圓形或舌形。有时除側、前方增大外，后緣沿着与本身成一定角度的方向增長，这样使腹瓣的后方形形成一小三角面叫假基面。

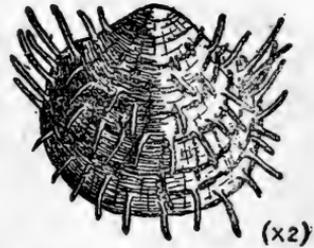


圖7—10B. 長身貝壳剖

腕足类外壳兩瓣各为左右对称，但大小不一，形狀各異，而腹瓣常略大于背瓣。当描述兩瓣輪廓时，須先提背瓣，后提腹瓣。无鉸腕足类壳的側影或呈平錐狀，即背瓣平而腹瓣成錐狀；或呈薄凸鏡狀，即背腹瓣均略凸。具鉸腕足类兩瓣凸度更多变化（圖7—11）；有双



圖7—11. 腕足类的側方壳形

凸型、平凸（即背平腹凸）、凹凸型（即背凹腹凸）、凸凹型（即背凸腹凹）、双曲型（即幼年与老年易型，如早期为凹凸而后期为凸凹）。

腕足类后方莖孔附近的構造相当复杂，是分类重要根据之一。兩瓣鉸合处叫基綫（鉸合綫），这綫或直或弯，長短不一（圖7—12，

13)。基綫兩側常有小板，板面或平或曲；腹瓣上的称腹基板，在背瓣上的称背基板。基板中央有一个三角孔，是肉莖外伸之处，叫三角孔。背基面有时也有三角孔，叫背三角孔。

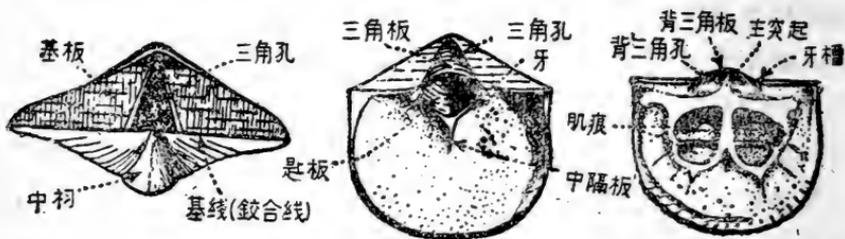


圖 7—12. 腕足类壳的結構特点

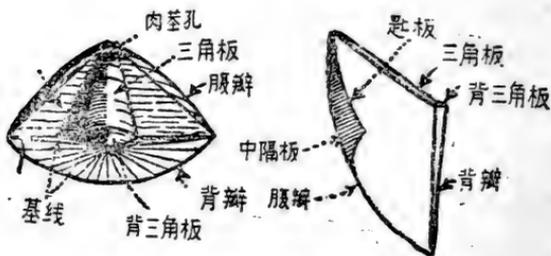


圖 7—13. 腕足类 *Vellamo Öpik* 的后方(右)及縱切面(左)

三角孔經常部分地或全部被复盖，复盖物的形成有兩種方式：第一种是以莖孔前方長出一个平的或凸形板，盖住三角孔的大部分或全

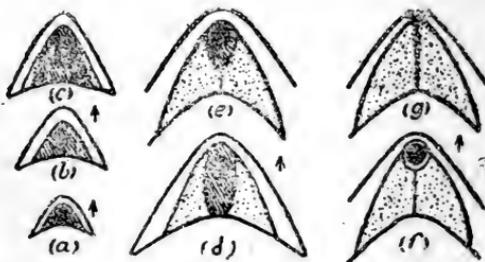


圖 7—14. 穿孔貝个体發生史中莖孔位置的变化及三角双板的發育

部；这是由肉莖分泌，在幼壳階段已經存在，叫三角板（假窗板）；在背瓣上的叫背三角板。第二种是肉莖前方，有兩塊三角板，自三角孔兩側，向中心生長，逐漸閉合，这是由外套膜分泌而成，与三角板的成因不同，叫三角双板（圖7—14）。

**壳面裝飾（壳飾）** 壳面花紋可分同心狀和放射狀兩类。沿幼壳的前緣及側緣增長而代表生長停頓迟滯階段的生長紋、綫，又叫同心紋、綫（圖7—10A）——細微的叫紋，粗強的叫綫；更粗時，叫同心層，如有顯著的起伏，則名同心褶（圖7—10A）。自壳喙附近向側緣及前緣放射的，叫放射狀壳飾；依粗細的程度而命名；如壳飾粗強，影响及壳面內部時，叫放射褶（圖7—10A）；如僅見于壳面外部而內部平滑時，叫放射綫；特別細小分叉多次時，叫放射紋。綫紋的排列和組合疏密不一，繁簡不同，或分枝或穿插或呈束狀。放射綫條的起伏代表外套膜前緣的褶皺情況。同心紋綫与放射紋綫可相交成方格狀或網狀；相交處有時發生壳刺或瘤粒（圖7—10B）。壳飾的类型及組合是种屬的分类根据之一。

兩瓣在前緣閉合之綫叫前緣綫。前緣綫有的略近平直，有的凹入在腹瓣成一中槽，而在背瓣則成一中褶，中槽及中褶中仍可有次級褶、槽或其他放射綫。总之，前緣綫曲直变化很多。

腕足类壳瓣，尤其是背瓣的内部特点，对于划定較大分类單位，如目，極為重要，必須加以注意。

**腹瓣內部構造** 三角孔兩側与基板相交處有一双板与其板約相垂直，叫牙板（圖7—15）；牙板前緣与鉸合綫相交突起處叫牙。牙板有時与壳底連合，但也有懸空的。它的前緣大半是向前傾斜的，但也有有的近于直立，有的反向后傾。牙板之間是肌肉及肉莖附着處，遺有肌肉印痕（見前）；其中有



圖7—15. *Clitambonites* Pander 示基板附近構造

时具長短不一的一个中隔板。有时兩牙板向壳底延伸以至匯合，形成一个匙形構造，叫匙板（圖7—12）。匙板下面可由一个單板或2—3板支持时，这些支板也可以叫中隔板。壳內除肌肉印痕外，还有膜脉管痕和生殖腺痕（圖7—5）。

**背瓣的内部構造** 背瓣内部最重要的構造都位于后方背三角孔附近，合称主基，包括牙槽、腕支板、鉸板及主突起等。在背鉸合綫上与腹瓣的牙相对的構造是一对牙槽。牙槽內緣有板，或平或凹，叫鉸板。中央部分有明顯的突起，一般呈圓形，有时分叉，叫主突起，是背瓣开肌附着处（圖7—7，12，15）。主突起發育程度对于超科的分類具有相当重要的位置。

背瓣内部更重要的構造是卷曲腕（纖毛环）的支持構造，共有三种：即腕基、腕鈎（腕棒）和腕骨。腕基是一个簡單粗短的棍狀物，位于两个牙槽以內的鉸板上（圖7—16）。腕鈎是細長弯曲的鈎狀物，位于主基前方（圖7—17）。以上两种構造，腕基和腕鈎，僅为

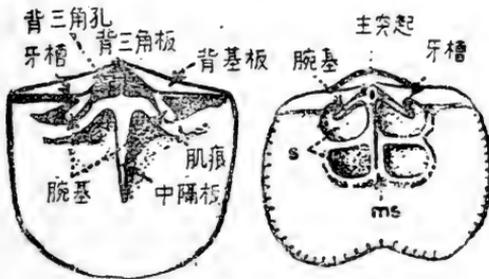


圖7—16. 腕足类背瓣的腕基



圖7—17. 腕足类背瓣的腕鈎

懸掛卷曲腕之用。腕骨却是真正支持卷曲腕的構造，由腕帶組成，可分环狀及旋狀两种。环狀腕骨（腕环）簡單时，二下垂腕帶僅由橫帶或环相連（圖7—18）；复雜时，腕帶前方又可轉为上卷，形成双層环，下層有时空懸，有时附着于背中隔板上（圖7—19）。旋狀腕骨（腕旋）最为复雜，旋卷的腕帶成空錐狀，旋向不同，有由中間旋向兩側的，有由兩側旋向中間的，更有由腹方旋向背方的。腕旋的中間



圖 7—18. 腕足类背瓣的簡單腕环

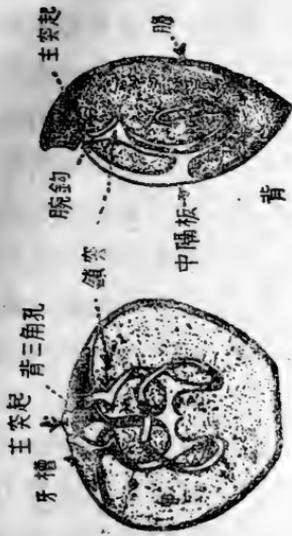


圖 7—19. 腕足类背瓣的复雜腕环



圖 7—20. 腕足类背瓣的腕旋  
1—无洞貝型; 2, 3—盤骨貝型; 4, 5—石燕型

下垂部分常有鎖骨（腕鎖）相連（圖7—20）。

在腕足类个体發生中有时可見腕骨类型的演化，例如 *Zygospira recurvirostra* 的个体在幼年时期腕鈎向前延伸，在前方融合，成簡單的

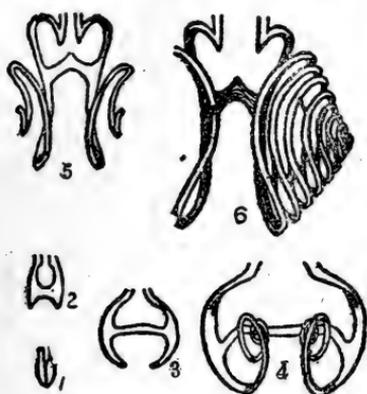


圖7—21. *Zygospira recurvirostra* (4) 及 *Retzia evax* (5, 6) 的腕骨类型的演化  
1—3 *Centronella* 期；4—*Zygospira* 成長型；5—*Retzia* 幼年个体 (2.5 mm 長) 的腕骨；6—*Retzia* 成長型

的环狀（圖7—21）。这个階級的腕骨与泥盆紀时 *Centronella* 的成年腕骨相似，叫 *Centronella* 期。其后腕骨的兩側部向前伸長，原來前部环狀帶变为相連的橫帶，即成鎖骨。前伸的兩支再向上卷起而成螺旋狀，即 *Zygospira* 型。如腕骨向外旋卷，則成 *Retzia*。根据重演律的原則，*Zygospira recurvirostra* 个体發生中可見腕骨由鈎狀变为环狀，再变为旋狀，这就代表腕足类演化中腕骨由簡而繁的几个階段，也可見腕骨構造类型对于作为分类根据之一的重要性。

## 分 类

根据壳質的成分、鉸合关系和胚壳的發生情况，腕足类可分为二綱，即无鉸綱和具鉸綱。

**无鉸綱 (Inarticulata)** 兩瓣之間无鉸合構造（牙及牙槽），基本上借肌肉相連結。壳質絕大部分是几丁質和磷灰質，極少数是灰質。在幼虫發育中，肉莖先發生于兩壳瓣內，后由腹部伸出壳外，因之，本綱也叫腹莖綱 (*Gastrocaulia*)。內臟具有肛門。

**具鉸綱 (Articulata)** 兩瓣后方基緣上具鉸合構造（牙及牙槽等）。壳質全是灰質。在幼虫發育中肉莖由胚壳尾節生出，故本綱也叫尾莖綱 (*Pygocaulia*)。現代代表中未見肛門。

根据壳的内部構造和壳形等变化，无铰綱又分无孔目及新孔目；具铰綱又分古孔目、前孔目及終孔目，共五目，分述如次：

**无孔目 (Atremata)** 肉莖芽出于兩瓣之間，无三角孔，但肉莖附着于腹瓣之处成一明顯的莖溝；壳体生長方式主要是向 前方和側方；壳質是几丁質和磷灰質。下寒武紀至現代 (圖 7—22)。

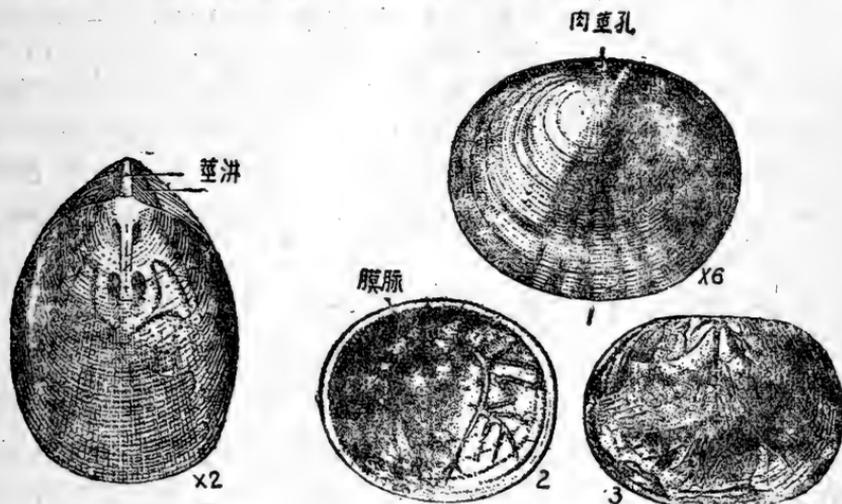


圖 7—22. *Lingulella davisi* McCoy 腹瓣內膜， $\times 2$ ，上寒武紀

圖 7—23. *Acrothele coriacea* Linnarson  
1—腹瓣頂視；2—腹瓣內部；3—背瓣內膜，  
中寒武紀

**新孔目 (Neotremata)** 肉莖孔限于腹瓣頂端附近，完全被腹瓣包圍，这是由于壳体向四周均匀分泌的結果。壳是几丁質和磷灰質組成的。下寒武紀至現代 (圖 7—23)。

**古孔目 (Palaeotremata)** 具有極原始簡單的铰合構造 (假基面及假三角孔)；壳屬灰質。僅有兩屬見于下寒武紀 (圖 7—24)。

**前孔目 (Protremata)** 兩瓣基面顯著，各有三角孔，腹背三角板或有或无；有

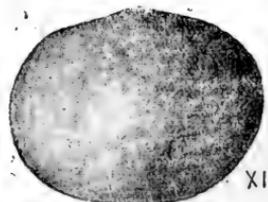


圖 7—24.  
*Rustella edisoni*

的具匙板、中隔板；僅有腕基是卷曲腕的支柱；壳屬灰質壳（圖 7—12）。

終孔目（*Teloiremata*） 腹瓣三角孔常為三角雙板掩蓋，但有時缺；背瓣內部具腕鈎、或腕環、腕螺等；壳屬灰質（圖 7—14, 17, 18, 19, 20）。

以上五目是舊日一般的分類，但事實上前孔目中曾經發現三角雙板而終孔目中個別代表則有三角板，此外還在前孔目的一個屬中發見腕環。這些都說明前孔目與終孔目不能夠截然分開，因此北美的 G. A. Cooper 主張取消這兩目而根據壳体細孔的性質分為：細孔具鉸類、無細孔具鉸類、與假細孔具鉸類三類。歐洲 Jean Roger 則根據三角板與壳体細孔分為：細孔前孔目、無細孔前孔目、假細孔前孔目、細孔終孔目和無細孔終孔目。

本篇暫照舊分類介紹一些代表如次：

## 無 孔 目

*Obolus* Eichwald（圓貨貝） 壳体肉莖附着處加厚並有條紋，腹肉莖溝明顯；生態可能類似現代的 *Lingula*，終生營固着生活；兩瓣相似且大小相等，輪廓圓或長圓，微凸，同心綫及細放射綫顯著。寒武紀—奧陶紀。

*Lingulella* Salter（似舌形貝） 舌形輪廓，兩瓣約相等，腹喙鈍尖，肉莖溝顯著；背瓣內喙加厚；具細同心綫；種多，但地層價值不大。下寒武紀—奧陶紀（圖 7—22）。

*Lingula* Bruguiere（舌形貝） 壳長卵形或舌形，壳質薄。具有粗大肉莖，鑽孔生活。奧陶紀—現代（圖 7—6）。

## 新 孔 目

*Acrothele* Linnarsson（頂孔貝） 壳几丁質；圓形；腹瓣平錐狀；莖孔靠近后方；背瓣緩凸；喙小，近壳緣；同心綫壳飾為主，有時腹壳面具低平放射紋。中寒武紀（圖 7—23）。

*Crania* Retzius (黏體貝) 壳灰質，輪廓近圓或橢圓形；成年壳肉垂失去作用，故无莖孔，以腹瓣附着其他腕足类壳面或其他物体上。志留紀—現代。不重要。

## 古 孔 目

*Rustella* Walcott (路斯特貝) 壳灰質，圓形，側面似凸鏡體；壳飾僅有同心綫及同心褶；肉莖溝極不發育。下寒武紀(圖7—24)。

## 前 孔 目

正形貝超科 无細孔壳；鉸合綫長；腹、背基面均顯著；主突起一般發育良好，但不分叉；少数屬具有三角板及背三角板；假匙板常見，但真匙板罕見；一般有放射紋或放射綫或放射褶。寒武紀初出現，極盛于奧陶紀，滅絕于泥盆紀。下寒武紀—中泥盆紀。

*Billingsella* Hall et Clarke 双凸，四方形至橢圓形；具放射綫；背瓣有中槽腹瓣基面寬廣，三角孔盖着三角板，牙壯大，膜脉顯著；背瓣內有原始腕柱，短中隔脊及背三角板。上寒武紀(圖7—25)。

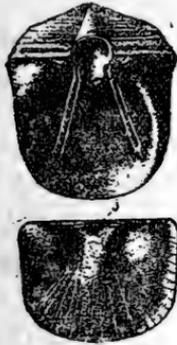


圖7—25. *Billingsella pepina* Hall  
1—腹瓣內部；2—背瓣內部，  
上寒武紀，×2



圖7—26. *Eoorthis remnicha* Winchell  
1—腹瓣基面；2—同上外視；3—同上側視；  
4—背瓣內部，上寒武紀，×1.5

*Eoorthis* Walcott (古正形貝) 輪廓近方或半圓形；鉸合綫直；基端闊方；腹瓣平錐狀，基面高大；背瓣微凸；腹背三角孔開闊；腹瓣內具短牙及發育后傾的牙板；背瓣內有小牙槽和細弱的主突起；壳飾是分叉的放射綫紋相間疊。上寒

武紀（圖7—26）。



圖7—27. *Orthis calligramma*  
奧陶紀, ×1

*Orthis* Dalman (正形貝) 輪廓半圓或近方; 兩瓣平凸型; 腹喙高聳而彎曲; 腹、背三角孔都露出, 沒有三角板; 牙及牙板均強大; 主基密集; 腕基短且簡單; 主突起刃狀, 很發育; 壳飾是粗大圓形不分叉的放射綫, 綫上另有細紋。下一中奧陶紀(圖7—27, 28)。

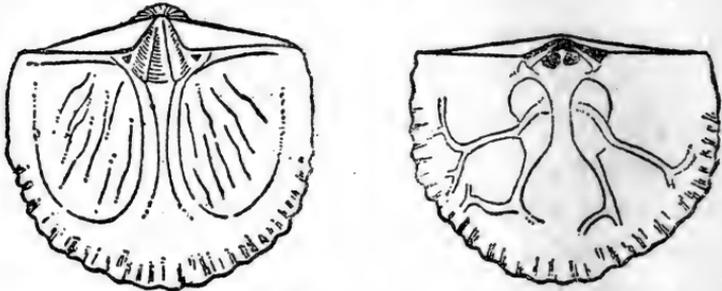


圖7—28. *Orthis* (左)腹瓣內部; (右)背瓣內部, 示膜脉

共凸貝超科 壳双凸型, 一般光滑, 腹瓣的中槽和背瓣中褶均極發育; 三角孔洞开; 腹瓣內部常具匙板; 中脉管痕外展; 背瓣內多數沒有主突起; 肌肉不被腕肌支板所包圍。中寒武紀一下奧陶紀。

*Yangtzeella* Kolarova (揚子貝) 壳橫方形; 鉸合綫直, 略短于壳寬; 基端闊圓; 兩瓣双凸型, 背瓣凸度略強; 前緣彎向背方, 腹中槽及背中褶顯著; 腹基面高于背基面; 喙小, 微彎; 三角孔洞开; 牙



圖7—29. *Yangtzeella poloi* Martelli

左—背視; 中—側視; 右—后視

板低，構成匙板；牙槽深，腕基鈍突，支板彎曲，底部相遇，因而形成一背匙板；無主突起；背匙板前有兩個分離鉸板，上有閉肌痕；板上各具有一高強支板，將壳內分成三個相等的空腔；各腔內尚有低板數個；壳面大体平滑，僅前部有少數同心綫。中奧陶紀（圖7-29）。

德姆貝超科 細孔壳，壳輪廓近圓或橢圓，平凸或雙凸型，似正形貝類；背瓣內具腕肌及分叉雙葉狀小主突起。下奧陶紀一二疊紀。

*Dalmanella* Hall et Clarke (德姆貝) 壳小至中等大小，輪廓圓，雙凸，腹瓣尤凸；腹肌痕面心狀；背瓣內中隔脊顯著，腕基和它連接，瘦長形；主突起葉狀；放射綫密。下志留紀（圖7-30）。



圖 7-30. *Dalmanella elegautula* (Dalman)

志留紀，瑞典哥特蘭

*Schizophoria* King (裂貝) 長圓形；鉸合綫短于壳寬，基端圓；平凸型或雙曲型，背瓣凸出特甚；前緣直或彎向背方；牙壯大，牙板粗高；肌痕面雙葉狀；中隔板低；背瓣內主基粗大；腕基直立，遠隔，前延作低板圍繞肌痕面；主突起大，莖短、頂粗；閉肌痕方形；放射綫發育。志留紀一二疊紀（圖7-31）。

扭月貝超科 壳具假細孔，半圓形，基綫直長，側面多數屬凹凸形，少數雙曲型；壳內無匙板；腹背三角孔常復有三角板；多數具粗大主突起；莖孔小，位腹瓣頂端；背瓣內腕基短；壳飾以放射綫、褶為主，有時具同心綫、褶。

*Rafinesquina* Hall et Clarke (拉氏貝) 壳大，有粗假孔；凹凸型或平凸型；莖孔位頂部；基面發育良好；三角板上凸；腹瓣內部具大扇狀肌肉印痕，背瓣內具雙叉主突起和短中脊；粗細放射綫相間排列。中—上奧陶紀（圖7-32）。

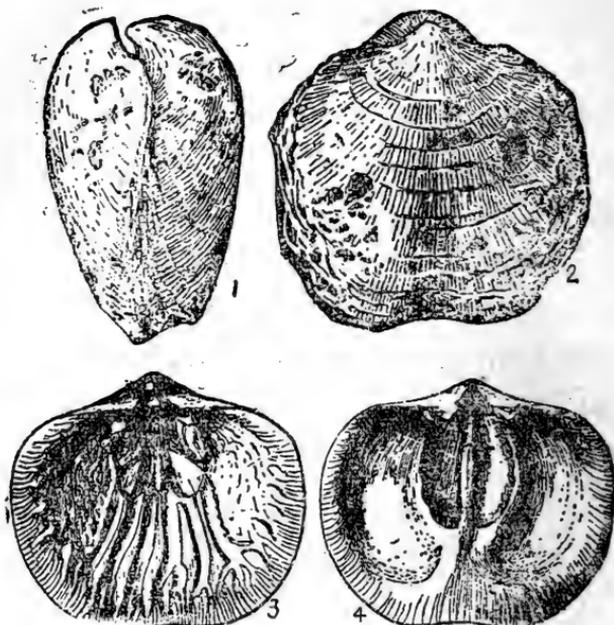


圖 7—31. *Schizophoria striatula* Schlotheim

1—側視；2—腹視；3—背瓣內部；4—腹瓣內部

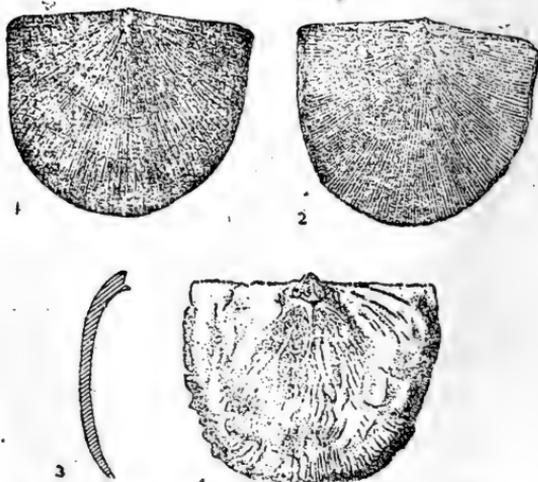


圖 7—32. *Rafinesquina trentonensis* Conrad

1—腹視；2—背視；3—側視；4—背內部，奧陶紀， $\times 7/10$

*Stropheodonta* Hall (鋸齒貝) 壳形与壳飾和*Rafinesquina*相似，但鉸合綫有鋸齒。泥盆紀 (圖7-33)。

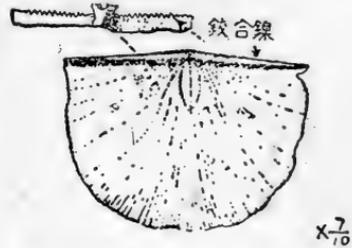


圖 7-33. *Stropheodonta* sp. 泥盆紀

*Strophomena* Blainville (扭月貝) 壳質及內部構造如 *Rafinesquina*，但壳側面屬凹凸或雙曲型。中上奧陶紀 (圖7-34)。

*Meekella* white et st. John (米克氏貝) 壳大；鉸合綫短；腹瓣形狀不

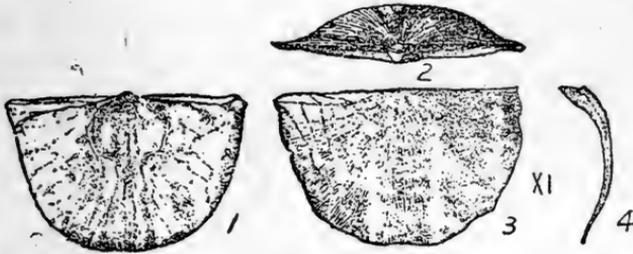


圖 7-34. *Strophomena* sp. 奧陶紀  
1-腹瓣內視；2-后視；3-背瓣內視；4-側視

定，常具高基面，及歪曲的喙部；腹瓣內有兩個薄而高大的牙板；背瓣內具分叉主突起，被外展的高大支板支住；壳飾有粗放射褶及細密放射紋。中石炭紀一二疊紀 (圖7-35)。



圖 7-35.

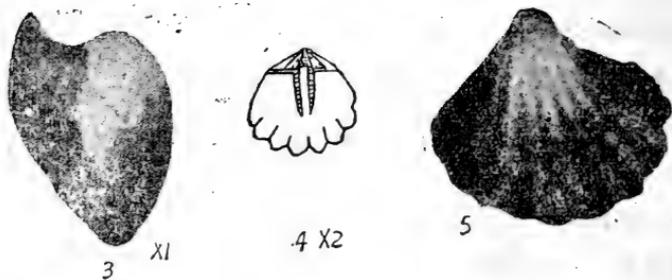


圖 7-35. *Meekella triatocostata* (Cox)

1—背視；2—腹視；3—側視；4—腹瓣內部圖解；5—壳飾（示放射褶及細紋）

*Leptodus* Kayser (= *Lyttonia* Waagen) (蕉叶貝) 壳体牡蠣狀，附着生活；輪廓長卵形；无壳飾；腹瓣基面矮而厚；中隔脊縱貫壳內全長，兩側各有許多橫溝及橫脊；背瓣特殊化，具一狹長而厚的中隔脊，脊的兩側分成橫板，复盖腹瓣橫溝上；橫板寬平，具鈍脊，前後緣均直立；主突起不發育。上二疊紀（圖 7-36）。

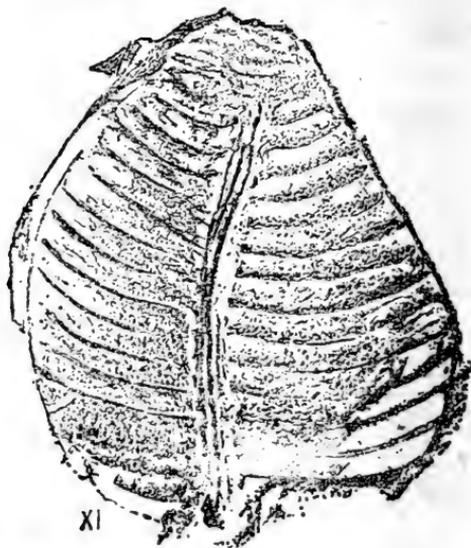


圖 7-36. *Leptodus nobilis* (Waagen)

*Oldhamina* Waagen (俄哈姆貝) 外形与外部隔脊、橫溝近似蕉葉貝，但有几点不同：(1) 牙顯著；(2) 主突起葉狀；(3) 背瓣內橫板薄，具銳脊，板頂面向前傾。

上二疊紀(圖7-37, 38)。



圖 7-37. *Oldhamina* sp.



圖 7-38. *Oldhamina decipiens*  
de Koninck 縱切面

長身貝超科兩瓣間體腔狹；基面不甚顯著；鉸合綫上或壳面具長短不一的壳刺，作為附着于海底之用；壳刺的大小、排列，是划分各屬根據之一。中泥盆紀一二疊紀。

*Chonetes* Fischer (漏斗貝) 壳或大或小，半圓或橢圓形，凹凸形；鉸合綫直；中褶中槽均不明顯；腹瓣內有大的扇形肌痕面及中隔板；背瓣具雙葉形主突起，較小的肌痕面及低中隔板；放射紋遍布；腹瓣后緣有斜傾的大體刺。

上志留紀一二疊紀(圖7-39)。

*Productella* Hall (小長身貝) 壳小、近圓形；腹瓣緩凸，背瓣低凹；腹、背基面均不甚發育；腹瓣面有刺，無放射綫；背瓣則僅有不明顯的同心褶；三角孔洞開，或蓋着三角板；牙及牙槽發育；主突起雙葉狀，高聳。泥盆紀一下石炭紀(圖7-40)。

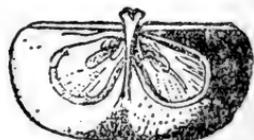
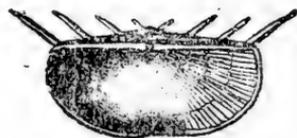


圖7-39. *Chonetes*. sp.  
上一背視；下一背瓣內部

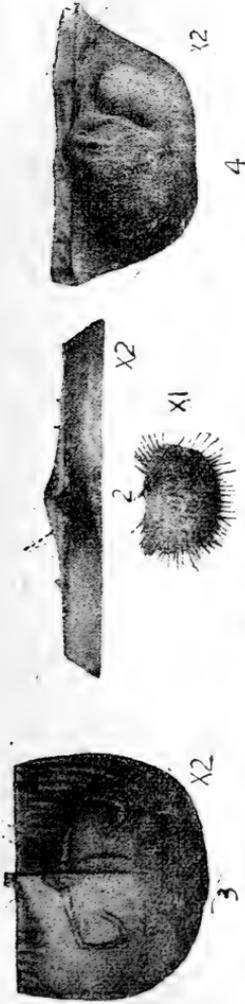


圖 7-40. *Productella*

1—腹視；2—腹基面；3—背瓣內膜；4—腹內膜；均產北美紐約州中泥盆紀

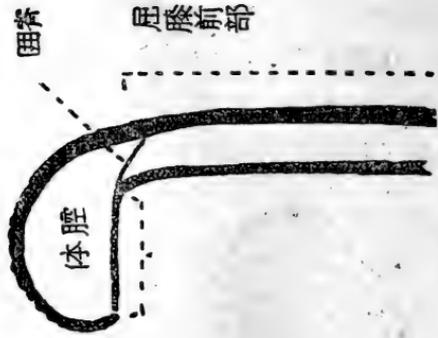


圖 7-42. *Productus*

s. s. 縱切面



圖 7-41. *Dictyoelostus taiyuanfuensis* (Chao)

1—腹前方；2—仰觀

*Dictyoclostus* Muir—Wood (方格長身貝) 壳近方圓; 鉸合綫直, 比壳寬微長; 基端展翼狀; 基面不發育; 平凸型, 前方急劇屈膝, 壳腔深闊; 放射綫密布; 同心綫在后部極顯著, 以致造成網格狀壳飾; 主突起強大; 牙和牙槽不顯著; 膝屈处內部无圍脊; 腹瓣上長着若干直立壳刺。石炭紀一二疊紀(圖7—41)。

*Productus* s. s. (長身貝) 与 *Dictyoclostus* 相似, 僅內部在膝屈处具有圍脊(圖7—42)。

*Echinoconchus* Weller (輪刺貝) 壳平凸型, 大体似 *Juresania*, 但壳体較大, 兩瓣表面均有明顯的同心綫褶和大小壳刺; 刺分兩組: 位于同心褶后緣的較粗大, 位于褶前緣的較細小; 放射綫缺; 背瓣主突起三叶狀; 閉肌痕面狹長。石炭紀(圖7—43)。

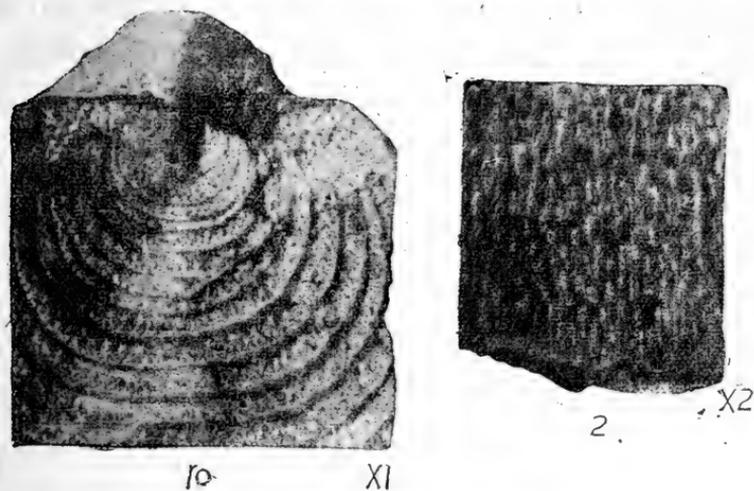


圖7—43. *Echinoconchus*

1—背視; 2—壳面部分放大, 示体刺排列

*Waagenoconcha* Chao (瓦岡貝) 壳平凸型或凹凸型; 鉸合綫較壳寬稍短; 腹中槽明顯; 壳面复以清晰的同心褶; 褶上有前傾的小壳刺, 呈五点形組合, 刺向前即逐漸变小并密集。上石炭紀一二疊紀(圖7—44)。

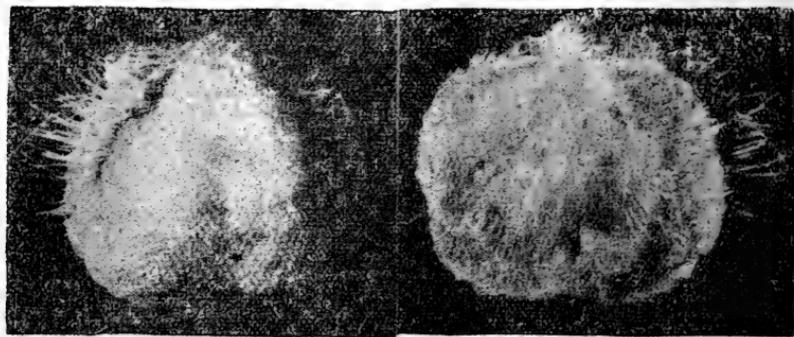


圖 7-44. *Waagenoconcha* sp.

1-腹視; 2-背視

*Linoproductus* Chao 壳大小不一，平凸型，前部膝折，基面不顯；一般具放射綫，弯曲繼續不定；喙部兩側及翼部呈同心皺，他處放射綫全缺，故无網格組合；腹瓣表面具分散壳刺；鉸合綫上有粗長壳刺兩排。石炭紀—二疊紀（圖 7—45）。

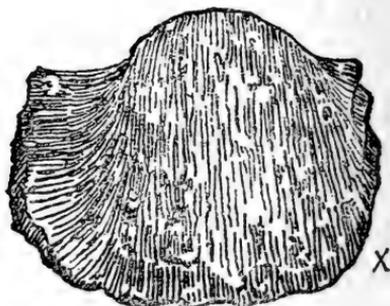


圖 7-45. *Linoproductus cora* d'Orbigny

*Gigantoproductus* Prentice (= *Gigantella* Sarytcheva) (大長身貝) 壳大，一般寬50—60毫米，最寬達250毫米；鉸合綫長；僅腹壳具不完整基面；腹壳曲度高；壳面具細密壳紋，并有一些縱長的粗脊；壳后部尚有同心皺。石炭紀（圖 7—46）。

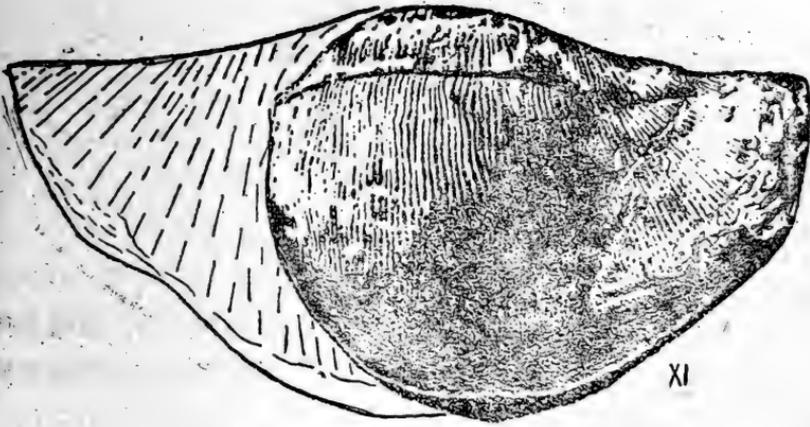


圖 7—46. *Gigantoproductus* 下石炭紀

*Richthofenia* Kayser (李氏貝) 特化的腕足類, 腹瓣圓錐形, 面着海底; 背瓣平, 蓋狀。二疊紀(圖 7—47)。

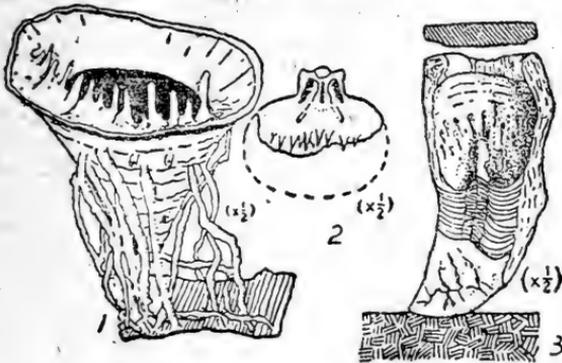


圖 7—47. *Richthofenia lawrenciana waagen* 二疊紀印度鹽嶺  
1—腹瓣固着; 2—背瓣; 3—背腹瓣縱切

五房貝超科 輪廓呈頭冑狀; 雙凸型; 鉸合綫甚短; 基面低小; 壳面光滑或具放射綫(或褶); 腹瓣內有簡單或複雜型匙板; 背瓣內肌痕面為腕基支板所限制; 多無主突起; 偶有腹三角板, 但未見背三角板。中奧陶紀—泥盆紀。

*Gypidula* Hall (盃貝) 長橢圓或近圓狀雙凸型; 腹喙曲向背喙; 腹中槽及背中褶均強; 背瓣內部具分離式腕基支板, 連于壳底; 平滑式有放射綫。中志留紀—上泥盆紀(圖 7—48)。

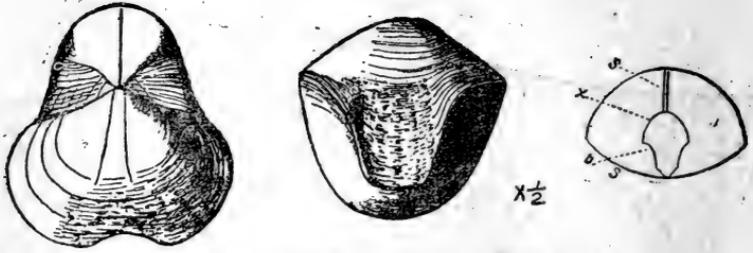


圖 7-48. *Gypidula galeata* (Dalman)

左—背視；中—前視；右—橫切×1/2

泥盆紀，德國愛非爾

*Pentamerus* Sowerby(五房貝) 壳大，橢圓雙凸型；腹喙曲向背喙；前緣常呈三葉狀；腹瓣內具雙柱匙板；背瓣內具有彎而長的腕基突起，其下部被近平行的隔板支住。中志留紀（圖 7—49,50）。

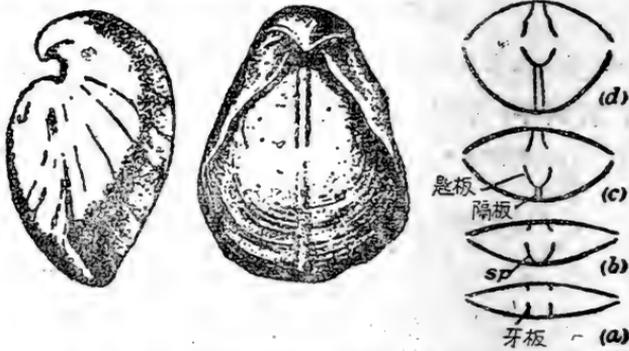


圖 7-49. *Pentamerus oblongus* Sowerby 中志留紀

左—側視；中—背視；右—一系列的橫切面，示匙板及側板的發育

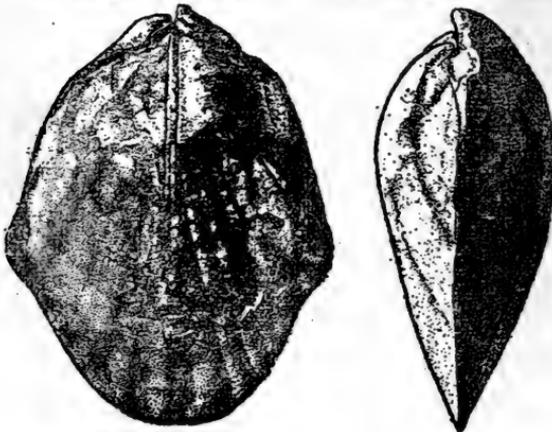


圖 7-50. 同上

左—背瓣內膜；右—側視

## 終孔目

小咀貝超科 无孔壳；三角狀；喙尖弯曲如鳥喙；鉸合綫短；多数无基面；主突起不發育；常具三角双板；莖孔位喙頂；背瓣內常具長而大的腕鈎；壳飾是放射綫或放射褶或兩者重疊。奧陶紀—現代。

*Camerotoechia* Hall et Clarke 一般三角狀，具粗放射綫，前緣曲向背方；腹瓣淺平，背瓣高凸；腹瓣內牙板甚發育；背瓣內具分离鉸板；无主突起；鉸板以支板联結在中隔板上，形成一短矮的背匙板，但常由于鉸板的生長加厚以至掩沒。泥盆紀—中石炭紀(圖 7—51)。

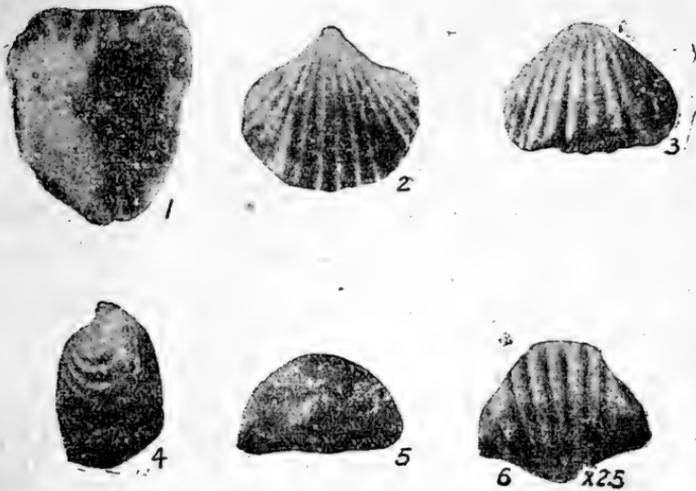


圖 7—51. *Camerotoechia*

1—內部構造，2—6—外部各面現

*Yunnanella* Grabau (云南貝) 體形似 *Camerotoechia* 但壳前部腹中槽及背中褶更顯得突出；壳面全被稜形放射綫；近前緣處若干放射綫融合而成粗強放射褶；中槽內放射褶5—1條；腹瓣內具遠處的牙

板；背瓣內有背匙板及短小的中隔板。上泥盆紀（圖7—52）。



圖7—b2. *Yunnanella hanburii* Grabau

1—側視；2—前視，上泥盆紀，湖南

*Hypothyridina* Buckman 前視近方形；側面近球形；背瓣凸度較大于腹瓣；腹中槽作長舌延伸；放射綫低平且圓，間隔狹；腹瓣內牙板短；肌痕面小，背瓣內无中隔板（圖7—53）。中、上泥盆紀。



圖7—53. *Hypothyridina procuboides*  
上泥盆紀初，云南  
上一前視；下一側視

无洞貝超科 壳体橢圓形；鉸合綫短彎；背瓣內具旋狀腕骨，腕帶旋進方向指向壳的对称面，旋頂則指向腹方或背方。奧陶紀—上泥盆紀。

*Atrypa* Dalman (无洞貝) 不等双凸型，腹方近平或微凸，背方



圖7—54. *Atrypa desquamata*

1—背視；2—側視；3—腕骨構造中泥盆紀，云南

高凸；壳面具放射綫或放射褶以及同心綫、同心褶等，有时作刺狀；腹瓣內肌痕面大，扇狀；背瓣具指向背方的旋狀腕骨及相距甚远的腕支。中志留紀—上石炭紀（圖7—54）。



圖7-55. *Zygospira*  
成群保存

*Zygospira* Hall 壳小，不等双凸型；腹瓣凸度稍大；腹中褶及背中槽不甚明顯，粗放射褶；腹瓣內具牙但无牙板；背瓣內具分离的铰板；腕骨旋狀，下垂腕帶相距甚远；腕鎖簡單，位置不定（圖7—21, 55）。

穿孔貝超科 細孔壳；背瓣具腕环；基面一般不發育，壳面光滑，或具壳綫及壳褶。奥陶紀—現代。*Terebratula*（穿孔貝）是本超科重要代表，中生代丰產。

*Stringocephalus*（鵝头貝）壳大，近圓形；一般寬大于壳長，双凸型；最大壳厚位后方；铰合綫短；腹喙長，弯曲似鼻喙；三角板复以三角双板，頂端具卵形莖孔；背喙隱掩；腹瓣內具高大的中隔板；背瓣內具分叉高長

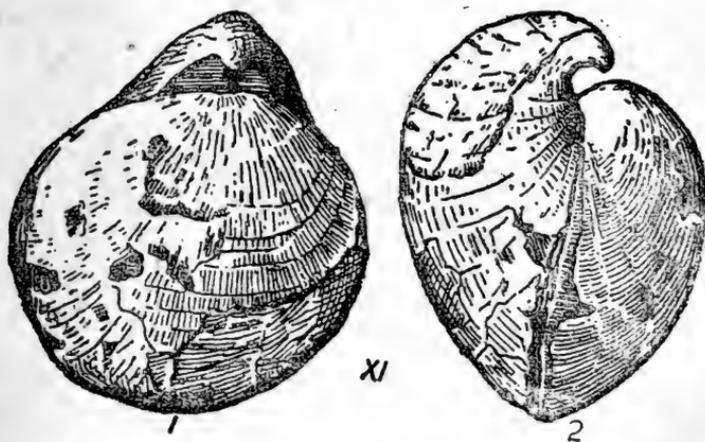


圖7-56. *Stringocephalus burtini* DeFrance 中泥盆紀，云南

1—背視；2—側視

的主突起；中隔板高，腕環寬長；壳面平滑。中泥盆紀（圖 7—56，57）。

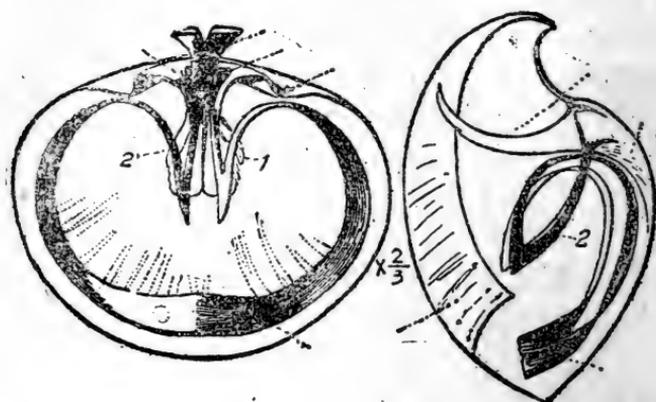


圖 7—57. *Stringocephalus burtini* DeFrance 內部構造

左—背瓣內部；右—側縱切面

石燕超科 壳面平滑少飾或具放射綫，褶與生長綫；基面寬窄不一；旋狀腕骨旋尖指向側后方；三角孔復以三角雙板、三角板或完全洞開。奧陶紀—侏羅紀。

*Eospirifer* (始石燕) 壳側方近等雙凸型，輪廓半橢圓或方形；壳面具放射細紋外，放射褶或有或無。三角孔蓋以三角板，孔旁具牙板；背瓣內具中隔板，長短不一。中志留紀—下泥盆紀（圖 7—58）。



圖 7—58. *Eospirifer tingi* Grabau 中志留紀，云南

左—腹視；中—側視；右—前視

*Rostrosyifer* Grabau (*Spirifer tonkinensis* 型) 壳側面近等雙凸型；沿中綫特厚，向基端漸漸變薄；中褶及中槽顯著，中槽前端截切狀；壳面僅兩側具疏散簡單的放射褶，稜形或平圓；間隔狹深；

腹瓣內有粗大牙板，展伸于肌痕面兩側。下一中泥盆紀(圖7—59)。



圖7—59. *Rostrospirifer tonkinensis* Mansuy

*Cyrtospirifer* Nalivkin(中國石燕=*Sinospirifer* Grabau) 壳中等大小，壳寬較壳長稍大或相等；側面双凸型，腹中槽及背中褶縱貫壳的前后；放射綫及同心紋并顯；基面發育，腹基面較高；三角孔闊大，无三角板或三角双板；腹瓣內牙板粗壯；旋狀腕骨附着于鉸板上；板下无支板。上泥盆紀(圖7—60)。

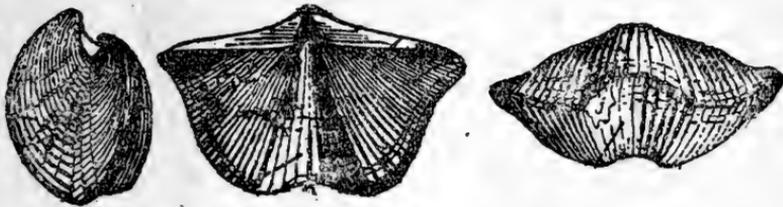


圖7—60. *Cyrtospirifer* (*Sinospirifer*) *sinensis* (Grabau)

上泥盆紀，湖南

*Cyrtiopsis* Grabau(弓石燕) 外形輪廓及凸度变化不定；鉸合綫短，約为壳寬 $1/2$ 或 $1/3$ ；腹基面高闊；三角孔狹長，盖有三角板；頂端具圓莖孔；背基面不顯著；中槽中褶或深或淺；粗細放射綫均有；中槽中褶上的放射綫分叉；牙板向前平行展伸或相向弯曲，环繞腎狀肌痕面。上泥盆紀(圖7—61,62)。

*Choristites* Fischer de Waldheim(分喙石燕) 方形；鉸合綫直，約等于壳寬；腹基面高大；喙部弯曲；壳側面近等凸型，腹方凸度稍大；中槽中褶不顯著；放射綫分叉，間隔狹而淺；同心綫明

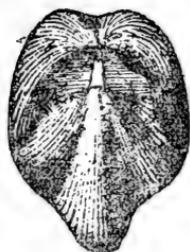


圖 7—61. *Cyrtiopsis davidsoni*  
Grabau

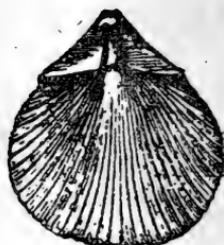


圖 7—62. *Cyrtiopsis graciosa*  
Grabau

顯；腹瓣內具略相平行的牙板，其后部联合为匙板，前部未达壳底；背瓣內中隔板或有或无。中—上石炭紀（圖 7—63）。

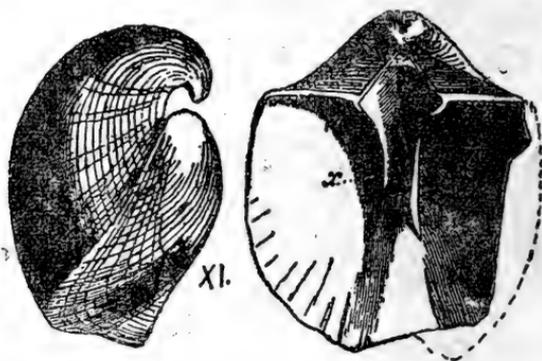


圖 7—63. *Choristites mosquensis* Fischer  
左—側面；右—腹瓣內部

*Spirifer* Sowerby (石燕) 壳大小不一；壳寬常大于壳長；鉸合綫最寬；基面不發育；壳喙弯曲，腹喙复于背喙上；壳側方近等双凸型；中褶中槽低淺；放射綫遍布全壳，偶有分叉；牙板粗短；鉸板环绕鉸窩；旋狀腕骨壯大，腕鎖不完全；主突起呈低的粗糙面。石炭紀—二叠紀（圖 7—64）。

*Neospirifer* Fredericks (新石燕) 三角形，鉸合綫最寬；中褶中槽極顯著；放射綫粗細不等，分叉多次，成束出現；同心綫密；內

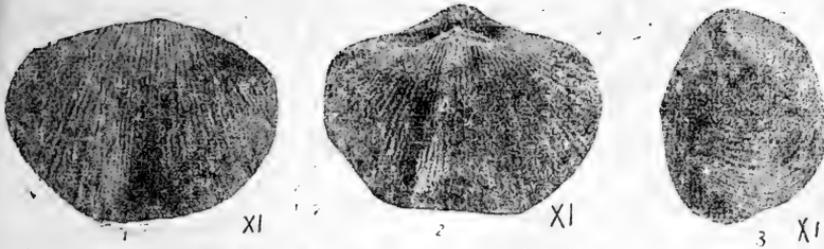


圖 7—64. *Spirifer liangchowensis* Chao

1—腹視；2—背視；3—側視 下石炭紀，甘肅吳牛澗

部構造如石燕（圖 7—65）。

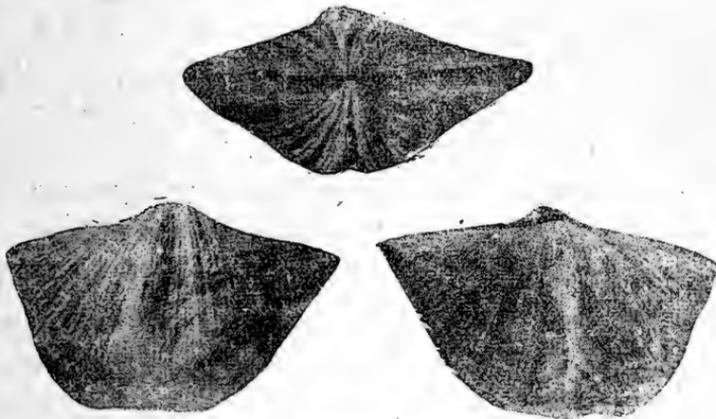


圖 7—65. *Neospirifer fasciger* Keyserling

前—後視；下左—腹視；下右—背視

*Athyris* McCoy (盤骨貝) 壳橢圓形或圓形；兩瓣凸度相似；基面不發育；鉸合綫短于壳寬，彎曲；莖孔圓；腹中槽、背中褶發育，或不甚發育；腹瓣牙板粗短；背瓣鉸板有洞并有低的中隔脊；腕鎖完全；壳面平滑；同心層完好。中泥盆紀—石炭紀（圖 7—66）。

**生态** 現代腕足类大多数是海洋底棲动物，其中百分之七十以上聚集在深不超过200米的淺海帶，少数生活到水深5,650米的海底。繁殖在熱帶与溫帶海中的 *Lingula* (舌形貝) 限于水深40米以內。关于現代腕足类生活深度的資料，收集的还不够充實，且已有資料說明某些代表生活深度的变化可达5,000米以上；因此在

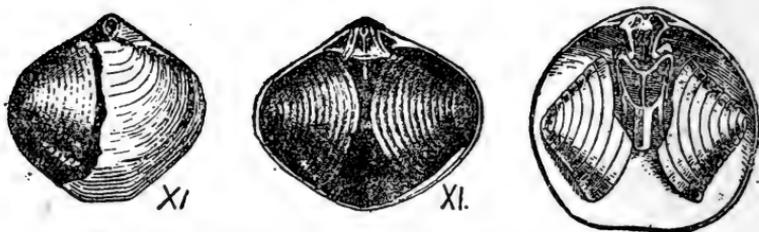


圖 7—66. *Athyris concentrica* (Von Buch) 泥盆紀，  
左—背視；中—腹視；右—背瓣內部示腕螺

分析化石時，單憑腕足類本身，不足以說明海水的深度，而必須進一步分析沉積物與化石的關係，以便互相應證，得出關於生活環境的結論。

現代腕足動物雖然比起其他動物各門不算重要，但作為一整體講，它們的分布還是相當廣泛，不論寒帶、溫帶與熱帶海洋都可以遇到——當然大多數生活在溫帶、熱帶的淺海里，例如溫帶的日本海即會發現現代種之29種。總之，必須注意，寒海中的種不能與暖海中的種共生。

如果對保存腕足類化石的沉積岩層進行分析，可以看到過去的腕足類能夠適應於多種環境的海底。有些種喜歡清澈的海水，有些生活在混濁海底，更有些如 *Lingula* 鑽孔在沙泥里。某些無孔目和新孔目的代表繁盛於黑色頁岩中，但關於它們和原來黑泥的關係，意見尚未趨於一致：有人認為黑色頁岩有 *Lingula* 說明它是近岸淺水沉積，貝殼是原地生長的；有的人則以為原來的黑泥沉積在深處而貝殼是搬運進去的。其實，兩種情況都有可能存在。如果發見許多腕足類貝殼的兩瓣是分離破碎的，就可以肯定它是異地埋藏的結果。

古生代岩層中富產腕足類化石，例如華南志留紀和泥盆紀的石燕類，石炭二疊紀的長身貝類。出現多時可以形成生物礁，有時充填珊瑚的空隙中。

腕足類死后肌肉失去作用而兩瓣緊閉，可作為其他動物如蠕蟲、苔蘚蟲、珊瑚等附着處所。泥盆紀的好多腕足殼上，即會發見 *Aulopora*（喇叭珊瑚），*Hederella*（苔蘚蟲）等化石。

現代腕足類，除了少數自由移動的代表，都是固着的。固着方式不同，有的以肉莖附着海底而背瓣也緊靠海底；有的僅在幼年具有肉莖，當成年時，肉莖失去作用，腹瓣粘着；有的自由仰臥，或借體刺托出泥沙之上或以腹喙插入泥中（圖7—1）。

現代 *Lingula*（舌形貝）是活動的腕足類，它廣布於溫帶潮汐漲落區，鑽孔

生活在沙泥中。根据化石舌形貝的產狀，很可以这样推測，即它过去和現在差不多是生活在类似的海区中。

成長的腕足类多数营底棲生活，因此它們的分布就只限于有自由活动的幼虫期。有人認為地史上某些广布的腕足类是由幼虫沿大陸边緣的淺海随着海浪或洋流迁移，有人則以为借某些尚未發現的原因幼虫可以通过广洋分布出去。我們同意前一种看法，因为現代腕足类自由活动的幼虫期一般只不过八、九天；推想过去本类幼虫期也是極短促的，如此短促的浮游生活要通过广洋分布是有不可克服的困难的。

**腕足类的地史分布** 真正的腕足类見于寒武紀，多数屬于无鉸类，如 *Obolus*, *Lingula*, *Lingulella*, *Aerothele* 等；寒武紀后期正形貝类如 *Eoorthis* 和共凸貝类开始出現。奥陶紀以正形貝，扭月貝等為多；中奥陶紀以后五房貝，德姆貝和小咀貝各类發生。中志留紀开始有長身貝和石燕兩超科代表，志留紀末出現低級穿孔貝类。泥盆紀是腕足类的全盛时代，大多数超科分头發展，石燕、小咀貝、穿孔貝等尤多，但前孔目已退居次要位置；无鉸綱更不重要，僅有舌形貝、圓盤貝与觸體貝等。石炭二叠紀时假細孔壳具鉸目如長身貝超科大量發展，种屬繁多而变化迅速；二叠紀后期并有特化代表如李希霍芬貝与焦叶貝等。

古生代后腕足类多数絕滅，前孔目中僅存扭月貝超科，但具鉸目如小咀貝超科穿孔貝超科仍比較繁盛。石燕类絕滅于侏羅紀末，小咀貝类至侏羅紀末大見减少。由于中生代以后海侵范围愈見縮小，环境变迁急剧，腕足类的發育也大受限制，因此本門对新生代地層时代的鑑定丧失其以前的重要性。





續表

	前寒武紀	寒武紀	奧陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二疊紀	三疊紀	侏羅紀	白堊紀	老第三紀	新第三紀	第四紀	現代
<i>Camarotoecchia</i>														
<i>Yunnanella</i>														
<i>Hypothyridina</i>														
无孔貝超科														
<i>Atrypa</i>														
<i>Zygospira</i>														
穿孔貝超科														
<i>Stringocephalus</i>														
石燕超科														
<i>Eospirifer</i>														
<i>Rostrospirifer</i>														
<i>Cyrtospirifer</i>														
<i>Cyrtospirifer</i>														
<i>Cyrtiopsis</i>														
<i>Choristites</i>														
<i>Spirifer</i>														
<i>Neospirifer</i>														
<i>Athyris</i>														

前孔目与修孔目各超科的时代分布系根据全面資料，但各屬的时代則照本章資料編排。

## 第八章 軟体动物門 (Mollusca)

### 一般特征

軟体动物在具体腔动物中是界限非常明顯的一門，它包括許多在基本構造上是一致的、但壳形極不相同的生物，例如我們熟識的蚌、蛤、田螺、蝸牛、烏賊等。現在已知的現代和石化的軟体动物約有150000种，因此它是动物界中第二大門，僅次于節肢动物。

动物体不分節；除多数腹足类成長体外，兩側对称；体外被着1或2（少数8）瓣硬壳，是富有腺細胞的外套膜所分泌的。身体腹面常發展为肌肉足，足的功用在各类中各有不同，或司爬行或挖掘或游泳等。由于足的發生，动物不可能構成分節体，因而不同于環節动物和節肢动物。許多种类的身体前部是头，头上有口和感觉器官（眼、

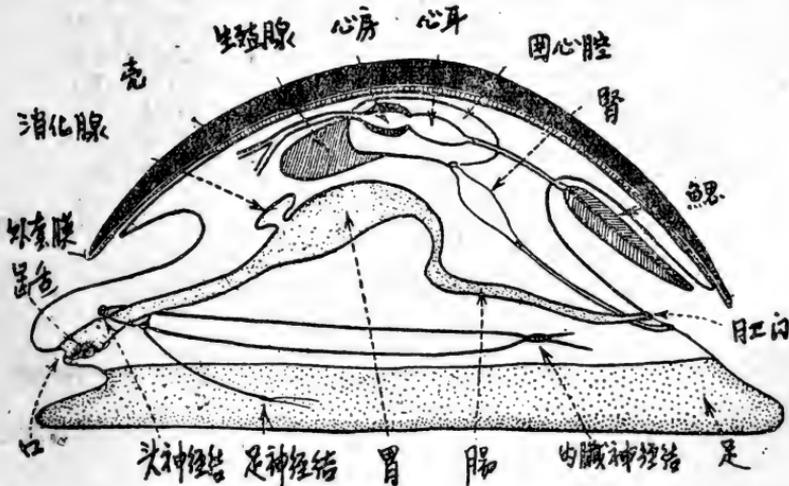


圖 8—1. 軟体动物原型（推想的）縱切面

听觉、触觉)有时还有捕食器官。多数软体类以鳃呼吸, 鳃位于身体与外套间的外套腔中。体内有比较简单的消化管, 常弯曲成V形,

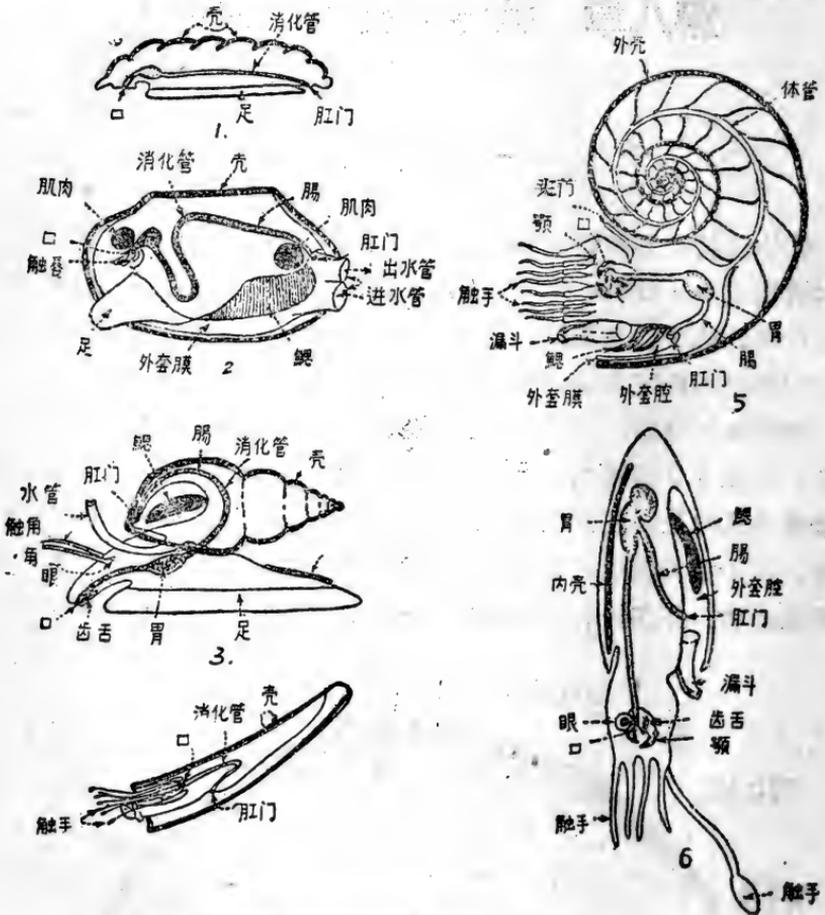


圖 8—2. 软体动物各綱結構比較 (均为縱切面)

(仿据 Shrock 及 Twenhofel)

1—原软体綱; 2—瓣鳃綱; 3—腹足綱; 4—掘足綱; 5—外壳亞綱; 6—内壳亞綱

口内且具顎或齒, 心臟發育, 由一个或二个、很少是四个心耳和心室所構成。鳃一对或更多对 (或其他呼吸器官)。腎一端开口于圍心腔, 另一端开口于外套腔。神經系統由神經結数对和縱橫神經索若干

条所構成。有很多種其前部的神經結聯合成腦。感覺器官大多很發達。各類軟體動物的軟體雖有各種改變，但內部組織大致相同(圖 8—1)。各種軟體類的基本結構如圖(8—2)所示。成長的軟體類大多是個體單獨生活的，但有時個體聚集成群。它們是雌雄異體，或雌雄同體。

軟體動物從寒武紀初開始出現，其後逐漸發展並適應於各種水體，甚至征服大陸；就現代代表看來，各種水體中發見有漂浮、游泳、固着底棲或移動底棲等生態。

軟體類個體大小不一，小的長不過 1 毫米，大的如某些頭足類長可達 15 米。殼本身同樣是大小不一的：小的長不過 1 毫米，大的長達  $4\frac{1}{2}$  米(如奧陶紀某些鸚鵡螺類；中生代某些菊石長達 2 米)，現代海產瓣鰓類 *Tridacna* 體重可達 225 公斤。由於軟體分泌硬殼，所以幾乎每個地質時期(至少是每紀)都曾發見豐富的軟體動物化石；其中許多屬種形成可靠的標準化石，在地質研究上起了很大的作用。

多數軟體類具有殼，殼質常為鈣質，有時是几丁質。鈣質可以是方解石、霏石或兩者的混合質。海生軟體類殼一般具方解石和霏石，但陸上和淺水殼多屬霏石。殼層結構是多样的，殼的數目多數是 1 或 2，極少數是 8 片。殼形變化多端，對稱或不對稱。絕大多數是外殼，即殼被體外，而少數是內殼，即殼深藏體內，但有很少是沒有殼的。

## 分 類

根據軟體及殼的特徵，如足、套膜、鰓、神經系統及體形對稱等情況，軟體動物可分為下列五綱：

- 第一綱 原軟體綱 (Amphineura)，例如石蠶；
- 第二綱 瓣鰓綱 (Lamellibranchiata) 或斧足綱 (Pelecypoda)，  
例如蚌、蛤；
- 第三綱 腹足綱 (Gastropoda)，例如田螺、蝸牛；

- 第四綱 頭足綱 (Cephalopoda), 例如烏賊、海鸚鵡;  
 第五綱 掘足綱 (Scaphopoda), 例如 *Dentalium* (角貝)。

### 第一綱 原軟体綱 (Amphineura)

原軟体綱是兩側对称的軟体动物，背面多被以八枚复瓦狀壳板 (圖8—2,3)，腹面有扁平脚掌狀的足。体前为不甚明顯的头部，头部有口，口腔內有齒舌；肛門位于身体末端；消化道几成一直管。神經系統由圍咽神經环和体側的四条神經干所構成。鰓位于体側足与外套之間的溝內。心耳一对与鰓相当。雌雄異体。

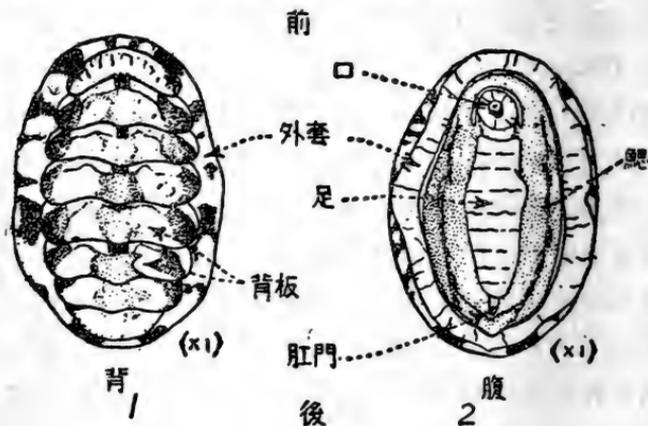


圖 8—3. *Chiton* sp. (石蠶) 結構

石蠶的 8 塊壳板排成單列，其中前、后兩板与中間六板形狀大不相同。每个壳板由二層不同物質組成：上層是滲透着碳酸鈣的几丁質，多孔，表面裝飾很多；下層堅实无孔，也是灰質組成的。各板上層的多孔性是由于層中大、小細孔的存在。下層常大于上層，故每伏于鄰板之下，如复瓦一般，因此整个身体可以前后卷起。

現代石蠶長自 1—16.5 厘米，潛居水深至 4,200 米的海底，但繁殖于潮汐漲落帶。

原軟体动物可分为Aplacophora(无壳原軟体目)及Polyplacophora(多壳原軟体目)兩目;前者沒有背壳,后者具背壳8片,可保存为化石,共百余种,自奥陶紀以至現代,均有零星發現。古生代石籠壳板缺乏關節構造。总之,本綱化石不多,古生物学上意义不大。

## 第二綱 瓣鰓綱 (Lamellibranchia)

### 或斧足綱 (Pelecypoda)

**一般結構** 本綱是兩側对称的軟体动物,習見的例子如牡蠣 (*Ostrea*),海扇 (*Pecten*),田蚌 (*Anodonta*),池蚌 (*Unio*)等。軟体的头部不發育,外套膜分为左右兩片,分泌双瓣的壳(圖8—6)。外套腔很發达,位于身体兩側,腔內有呼吸器官—鰓,其結構簡繁不同,可分原鰓、絲鰓、真瓣鰓和隔鰓四种(圖8—4)。

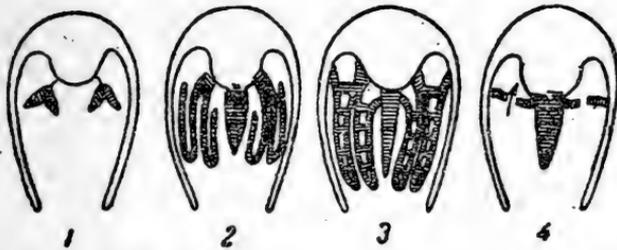


圖 8—4. 瓣鰓綱的鰓的構造类型(垂直于壳長及对称面的剖面)

1—原鰓; 2—絲鰓; 3—真瓣鰓; 4—隔鰓

原鰓質薄,叶狀,左右各一,上緣附着于足的基部下半展开而成內外兩叶,掛在足及外套膜之間。絲鰓由原鰓發展而來,即內外二鰓叶伸長,屈成V形,且鰓叶由多數絲狀叶片組成,外觀从左面或右面看,很像一排柵門,各叶片間有間隙,水可流通其間。如果內叶的內片附着在足的基部,外叶的外片附着在外套膜,叶片表面列生絲狀突起,分別將內外片連結起來而各片間僅留微孔,但鰓叶的接合部肥厚且分布血管,便形成真瓣鰓。如果鰓变为肌肉質而橫伸如橫板,就叫隔鰓。鰓叶片中空,鰓壁是單層細胞,充滿血液,易与外界交換气体。

足沒有扁平的足掌，位于身体前腹方，許多似楔形，伸出于兩瓣之間，用以鑽入土中。齒舌和顎都缺。有胃及消化腺—肝臟（圖8-5,6）。

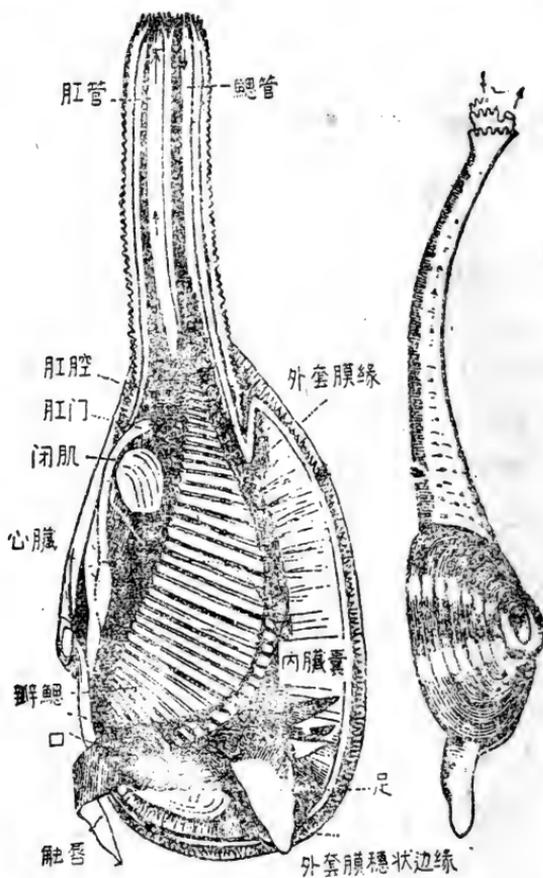


圖 8—5. *Mya arenaria* Linne (沙海螂)

左—左瓣、外套膜及半个水管撕去；右—外形

循环系統包括心臟（一心室二心耳）及动脉靜脉等。心臟位于背部，动脉沿固定血管自心臟分出，但靜脉沒固定血管而是渗透于体内各組織中，逐漸返回心臟。

神經系統由三对以神經索相联結的神經結組成。感覺器官極不發展。

肌肉以閉肌为主，司壳的閉合（圖8—5，7，8，9）。初期代表的肌肉有兩個（双柱类）：前閉肌位于口旁，后閉肌位于肛門旁。有的后期代表只有一个后閉肌。壳內肌肉附着处常呈深陷印痕（圖8—11,12）。兩個閉肌的大小或相等，或不相等，分別称为等肌（同柱类）和不等肌（異柱类）（圖8—12,13,14）。

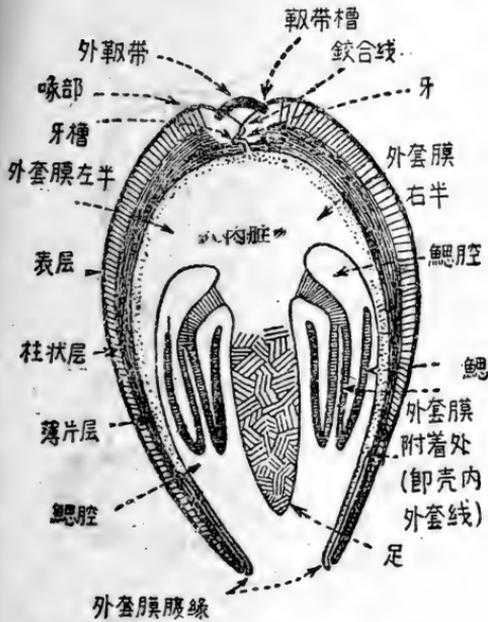


圖 8—6. 瓣鳃綱解剖  
(垂直于壳長的剖面)

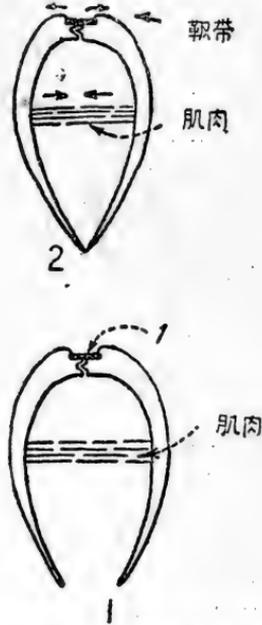


圖 8—7. 外韧带肌肉及壳的开閉  
上一韧带張，肌肉縮，則壳閉；  
下一兩者放鬆則壳开

左右外套膜在身体的背部互相連接，有时在边缘其他部分也可以互相連接；尤其是在体后，边缘連接結果可構成進水和出水的管子（圖8—5、8—10）。外套膜外緣附近往往貼在壳內，形成套膜綫，这条綫的末端通常和閉肌痕連在一起。当水管相当發展时，水管被外套膜肌肉拉入壳內；水管越大，肌肉随之越变大，水管也就更加向内部伸入，使外套膜綫向内弯曲。这一段曲綫称为外套弯（圖8—

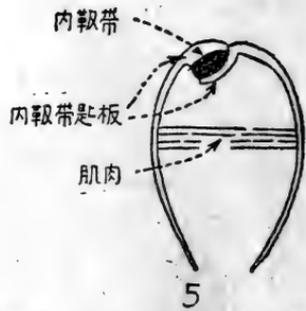
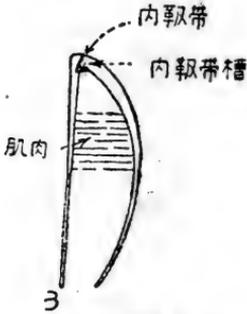
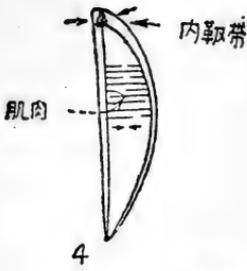


圖 8—8. 内韧带肌肉及壳的开闭

圖 8—9. *Mya* sp. 壳的开闭

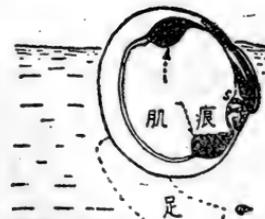
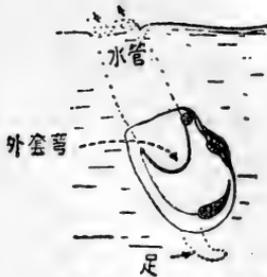
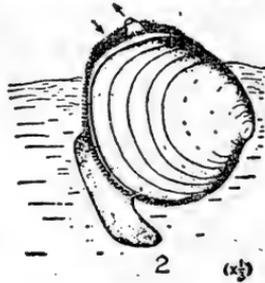
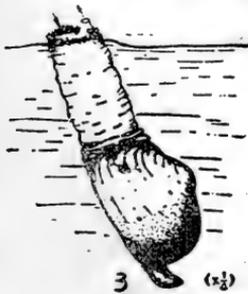


圖 8—10. 瓣總綱各类外套膜結合及水管發育情况 (据 S. 及 T.)  
 上排: 几种生活方式; 下排: 内部構造: 1—无水管; 2—3—水管自短而長

12)。很少具有水管的种类是没有外套弯的，这是因为这类代表失去把水管拉回壳内的机能。

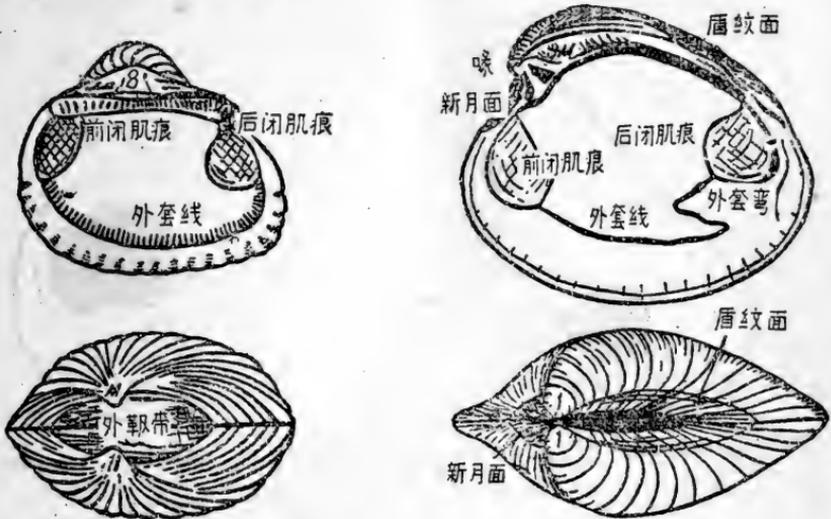


圖 8—11. 同柱类 *Arca* sp. 構造

圖 8—12. 同柱类 *Venus* sp. 構造

肌肉的变化取决于肌肉活动与壳内其他软体的相对位置的力学关系。在等肌（即同柱）的情况下联接两个闭肌的直线与两瓣的铰合线和腹缘平行；在不等肌（即异柱）的情况下（圖 8—13），上述一线与铰合线相交成一角度，即小的前肌比后肌较靠近铰合线。具有等肌的种属，其肌肉起着同样的作用，同样发展，而在单肌种属内（圖 8—14），肌肉最后位于壳内中心或近中心，因而它对壳的四周起着均匀拉曳的作用。

现代瓣鳃类多数生活在潮汐带以至水深 200 米的浅海；少数是深海生物。某些代表居住在半咸水中，另有三科繁殖在淡水环境。

壳是外套膜分泌的，左右两瓣，多数是左右（两侧）对称的，少数如海扇、牡蛎的壳不甚对称；多数是两瓣等大，但少数不等。最早形成壳尖称喙，常倾向前方，喙附近凸出部称喙部（圖 8—6，11，12）。

壳的定向 将两瓣壳的铰合部朝上（圖 8—16），开闭部朝下，

壳喙指向观察者的前方。如此拿定，则上是背面，下是腹面，口和足在前指向前方，肛門及水管等在后，因而壳的左右可定（与观察者

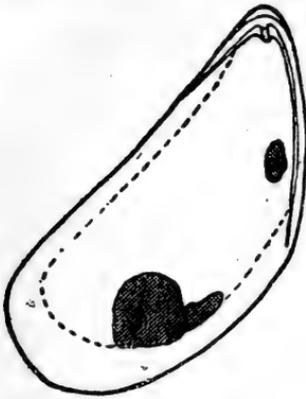


圖 8-13. 異柱类 (*Mytilus* sp.)

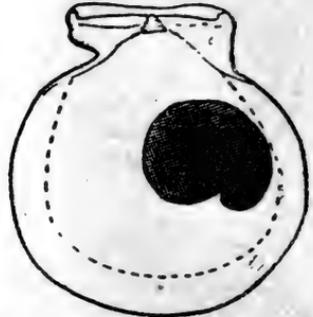


圖 8-14. 單柱类 (*Pecten* sp.)

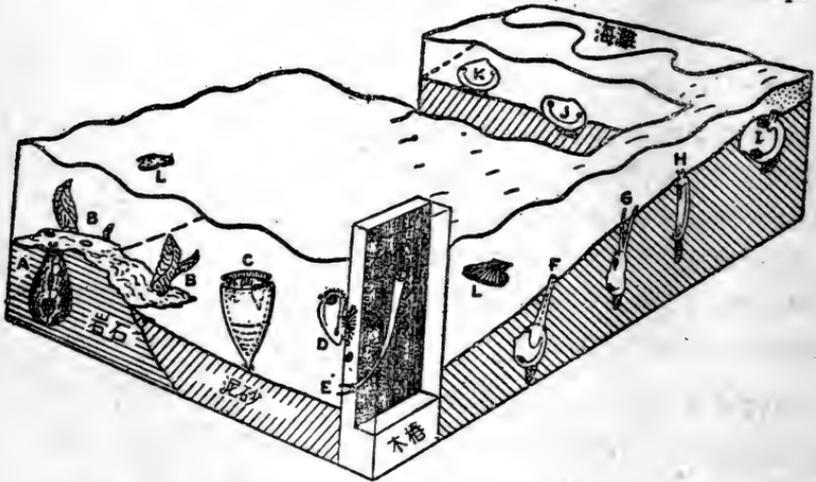


圖 8-15. 瓣鰓綱生活方式 (据 Shrock 及 Twenhofel)

D, F-K 僅示一瓣，肌肉塗黑。A—鑽孔的 (*Pholas*)；B—以壳附着 (*Ostrea*)；C—以錐形壳插入海底 (*Hippurites*)；D—絲足附着 (*Mytilus*)；E—鑽入木樁 (*Teredo*)；F—鑽入泥砂中 (*Mya*)；G—同上 (*Tagelus*)；H—同上 (*Ensis*)；I—同上 (*Venus*)；J—部分鑽入泥砂中 (*Crassatellites*)；K—棲止海底 (*Nucula*)；L—漂游 (*Pecten*)

的左右相同)。自壳的前端至其后端是壳的長度(壳長);上起喙,下至腹部邊緣,是壳高;兩壳最凸部的距離,垂直于壳長的左右綫,即是壳的厚度(壳厚)或寬度。

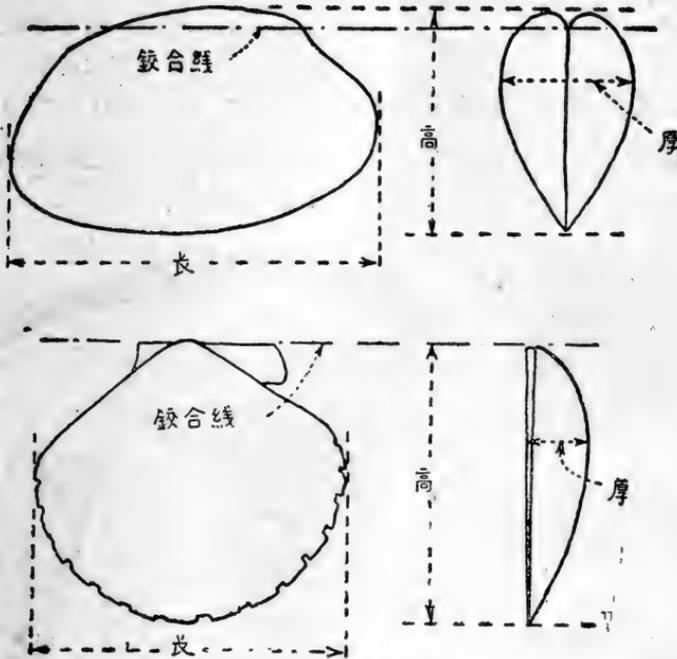


圖 8—16. 瓣鰓類壳的定向

瓣鰓綱的外壳，驟然看來，好象腕足动物的壳子，實則兩者有很多區別，茲對比如下：

#### 瓣鰓綱

1. 壳瓣兩側不對稱
2. 一般兩瓣大小相等
3. 瓣分左、右
4. 對稱面位于兩瓣鉸合及壳喙接合處
5. 肉莖缺，故無肉莖孔

#### 腕足动物門

1. 壳瓣兩側對稱
2. 一般兩瓣大小不相等
3. 瓣分腹、背
4. 對稱面垂直于鉸合綫及喙
5. 除低級及成長附着的代表外，具肉莖孔

6. 左、右瓣上各有牙及牙槽（如果有鉸合構造的話）
7. 壳的开啓賴韌帶，閉合賴肌肉
8. 典型的壳分三層——表層、柱狀層、薄片層
6. 除无鉸網外，牙及牙槽分列于腹、背瓣上
7. 壳的开閉均賴肌肉；无韌帶
8. 壳分三層或多層——表層、薄片層、柱狀層；还有表層、以及几丁質和磷灰質的互層

**壳的成分及構造** 壳自外而內大体可分三層（圖 8—17）。

1. 表質層或有机質層，甚薄——海生的極薄，陸地淡水的有些極厚——成年壳常不見此層，化石的壳子更少保存。

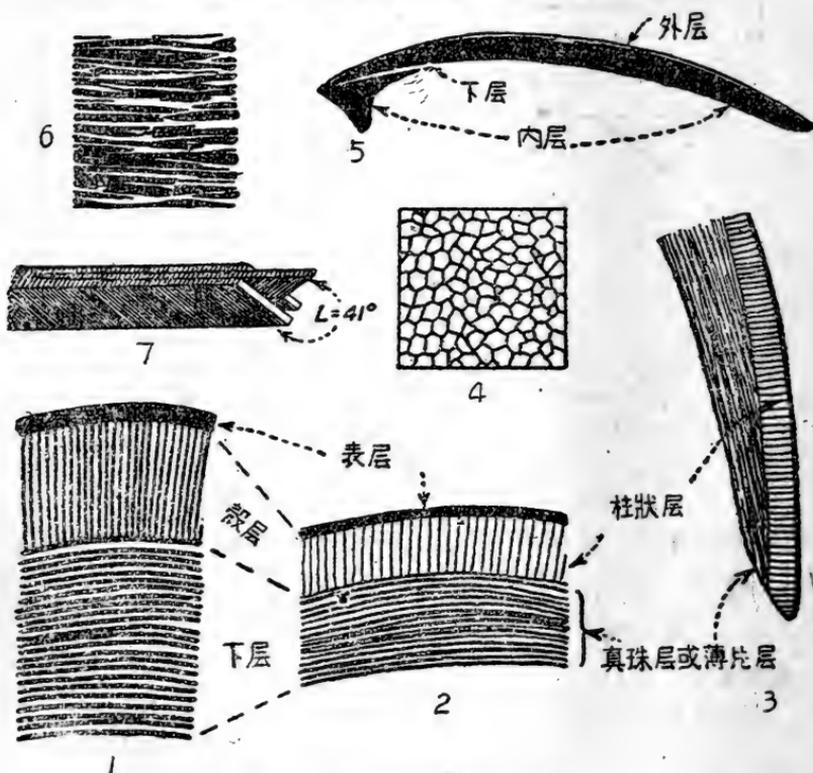


圖 8—17. 瓣總壳的微細構造

1—2—壳橫切面；3—壳邊緣部分示薄片層外薄內厚的情形；4—柱狀層的橫切面，示方解石柱体密集，但为壳質所分隔；5—占生代海扇壳縱切面，示三壳層，表層缺；外层为方解石，下层及内层为霏石；6—7交錯薄片層構造

2. 柱狀層——是許多微細方解石結晶和角質組成。

3. 薄片層——是密集的角質和碳酸鈣薄片所組成，或称眞珠層，由霏石及角質交織而成；如單純为霏石則称瓷層。

壳外部的兩層物質（表層及柱狀層）完全是由外套膜邊緣分泌的，因为这里有許多特殊分泌壳質的腺細胞。壳內薄片層的起源和外層稍有不同，是由全部外套膜上的分泌物組成的。所以壳的增厚完全是薄片層增加的結果。壳受到損傷之后，动物能自己重新添补，而所添补者完全是薄片層的組織。古生代后期的海扇类具有交錯薄片層構造（圖8—17，5，6，7）。

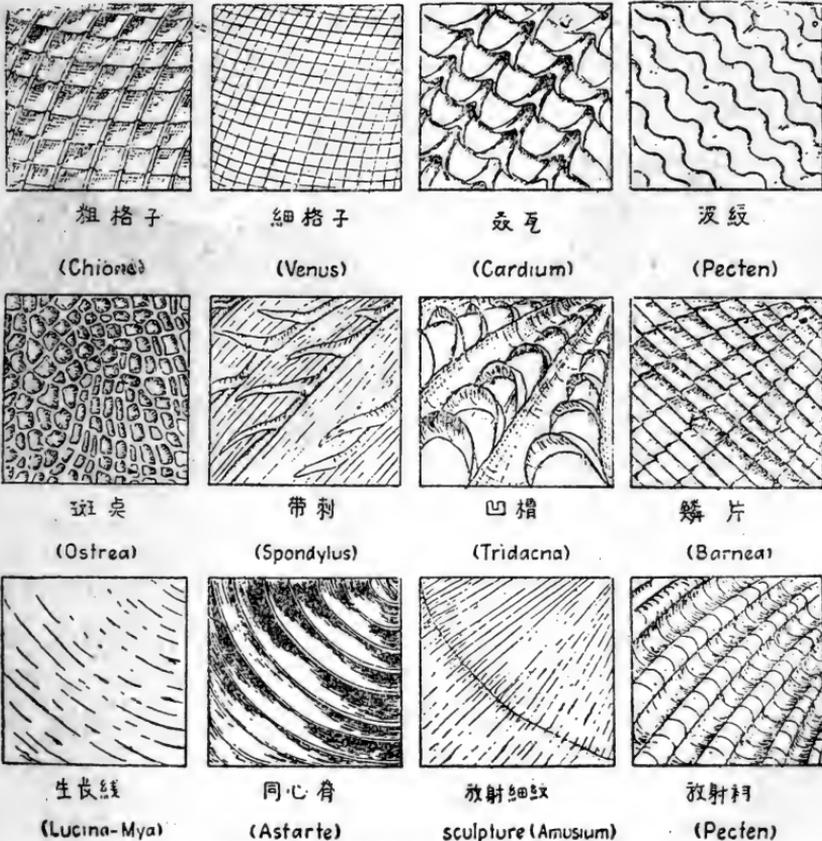


圖 8—18. 瓣鳃类的各种壳飾 (据 Shrock 及 Twenhofel)

**壳的裝飾** 壳的外面有的是光滑的，有的具各种裝飾。最常見的是以喙为中心的同心綫，即生長綫；同心綫粗、細、松、密不同，粗的叫同心脊。还有从喙开始的放射狀条飾，其大小及排列也有不同。有的同时具有以上兩種壳飾，交錯成網狀。此外，少数具瘤節或刺（圖8—18）。

多数瓣鳃壳的兩瓣在喙与鉸合綫之間有基面（圖8—11，12）。这个基面或平或略弯，其上裝飾和壳体其他各部不同。在有些种中，基面分为前、后兩部：前部呈心臟形，叫新月面；后部長槽形，叫肩紋面（圖8—12）。

瓣喙或朝上（即正喙）如海扇（圖8—19）或前傾（多数）或后傾如三角蛤（*Trigonia*）（圖8—20）。喙的位置和傾向影响了壳体中綫的傾向。

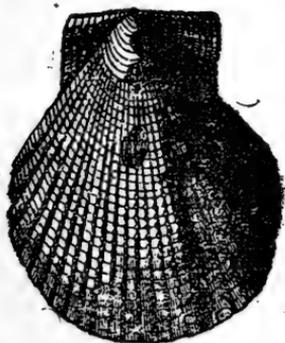


圖 8—19. *Pecten* sp. 正喙

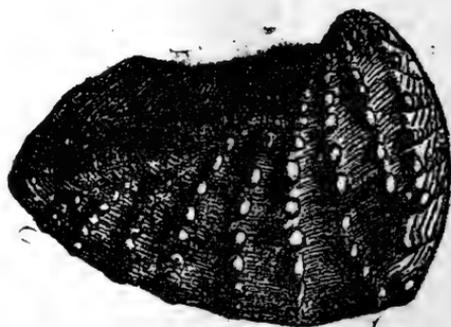


圖 8—20. *Trigonia* sp. 后傾喙

**壳的开閉** 壳的开啓賴韌帶，閉合賴肌肉，而开閉的關鍵是牙齒。多数瓣鳃壳在鉸合綫上有开壳的特別構造，即所謂韌帶。韌帶是有彈性的角質半圓柱体，延伸于鉸合綫兩旁。当壳閉合时，它就緊張着；当壳开啓时，它就松弛着。它是外套膜分泌的角素薄片，和表層連續着，兩端插入兩瓣基面的韌帶槽中（圖8—6）。

最原始的韌帶延展于全部基面上，叫全帶型（圖8—11）；少数是韌帶僅限于喙前，叫前帶型；但大多数的韌帶僅位于喙后，叫后帶型。以上三种都在壳

外，叫外韌帶（圖8—7，17）。后帶型韌帶往往成C—彈簧形。

內韌帶是另一種鉸合構造（圖8—8，9），位于鉸合綫下中央三角槽內，每瓣各一，總稱內韌帶槽。

內韌帶由纖維狀角質和鈣質骨針組成，具有緊縮的功能，就是有受壓彈性。當閉肌使壳閉合時，粗外韌帶的外層伸張而內層緊縮；反之，當韌帶將壳張開時，韌帶外層緊縮而內層伸張；內、外層之間有一緩衝帶，即當壳開閉時，該處不受影響，毫無伸縮作用。

*Arca transversa* Say 垂直于喙后鉸合綫的切面。上：×6，示三條彈性韌帶及附着基面的綫狀韌帶；下：×2，即上圖 a—b 切面。

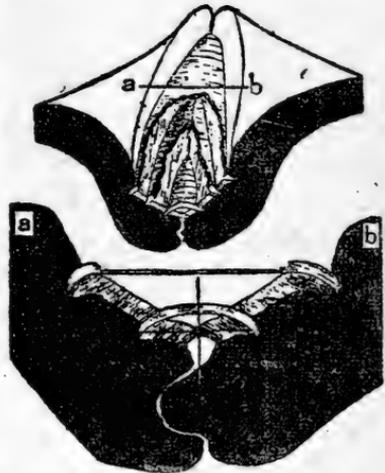


圖 8—21. 全帶型及 C 字形內彈簧式韌帶

內、外韌帶是在瓣總綱不斷發育中才發展起來的。初期它可能是壳質的一部分，後來才逐漸分化。有的代表如 *Macra* (馬珂蛤)

具有內韌帶和外韌帶而且外韌帶常與內韌帶相連接。原生韌帶位于喙的下面或在喙前與喙后；當繼續發育時，原生韌帶才集中到喙的后面。

兩瓣背緣（鉸合綫）具有牙及牙槽；以為鉸合之用。牙、牙槽以及某些有關構造總稱為牙系。少數是沒有牙系的。牙系類型對於鑑別化石與現代瓣總綱甚為重要，其中較重要的類型分述于后。

奧陶紀瓣總綱即已具有牙和牙槽。牙系，在最早階段只僅是基綫上一系列不規則的凸凹構造。接着就分化為二種牙系類型：第一種是櫛牙（taxodont, ctenodont），即牙的排列是集向壳中心，例如 *Ctenodonta*（櫛牙蛤）及 *Nucula*（瓣蛤）



圖 8—22. 左—櫛牙 (taxodont)；右—輻射櫛牙 (actinodont)

(圖8—22)。

第二種是輻射橈牙 (Actinodont) 即牙的排列是以喙放射出去, 例如 *Actinodonta* 及 *Lyrodesma* (圖 8—22)。

橈牙型 牙系似乎沒有進一步分化 而是保守至現代, 因為現代許多橈牙目 (taxodont) 屬種都具有這個類型; 反之, 輻射橈牙型牙系進行了一系列的分化。早期的牙系在中央的牙短且肥厚而外側或後方的牙瘦長。自此分兩個方向變化(1) 牙齒數目減少; (2) 保存的牙齒變大而突出。逐步分化, 牙系便由主牙與側牙組成—主牙位於韌帶下方, 側牙則位於韌帶範圍之外。瓣鰓綱大多數屬於這個類型。在古生代的僅有主牙, 沒有側牙, 稱前異牙型 (圖8—23); 古生代以後發育主牙和側牙, 稱異牙型 (圖8—24), 典型例子如 *Venus* (簾蛤) 每瓣的中央牙分為前後兩支。牙有时无定型, 稱為裂牙型, 是從輻射橈牙分出的分化不大的類型, 例如 *Myophoria* (褶翅蛤) 及 *Trigonia* (三角蛤)。



圖 8—23. 前異牙型牙系  
左: 右瓣; 右: 左瓣



圖 8—24. 異牙型牙系  
左: *Lucina*; 右: *Cyrena*

描述輻射橈牙及異牙牙系時, 可以簡單記號表示。例如 *Cyrena* 的異牙牙系是  $\frac{\text{右}-3a-1-3b}{\text{左}-2a-2b-4b}$  公式中阿拉伯數字代表主牙, 自牙系中部算起, 單數指右瓣的牙, 雙數指左瓣的牙; *a* 是位於喙前的, *b* 是喙後的。數目間的 (—) 號代表牙槽。平行於鉸合綫的兩端短綫為側牙。

櫛牙、異牙和裂牙是三个比較常用的牙系名詞。此外，还有好多名詞代表各种特別形式：（1）同牙型（isodont），即每瓣各具有二个牙，例如 *Pecten*（海扇）及 *Spondylus*（海菊）（圖8—25），發育不好，可能是从喙部附近的放射綫內卷而成的；（2）环牙型（cyclodont），即从喙下伸出的弯曲的牙，如 *Cardium*（烏蛤）等等（圖8—25）；（3）厚牙型，即特化的長巨牙（圖8—25）；（4）弱牙型，即牙系不發育（圖8—25）。

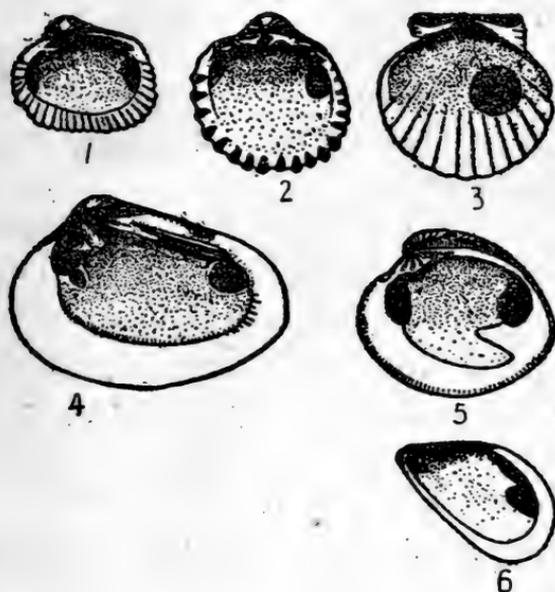


圖 8—25. 1—*Arca*（櫛牙及同柱）； 2—*Cardium*（环牙及同柱）； 3—*Pecten*（同牙單柱）； 4—“*Unio*”（裂牙及異柱）； 5—*Venus*（異牙及同柱）； 6—*Mytilus*（弱牙及異柱）

分类 瓣鳃綱的分类根据很多，主要的有下列各种：

1. 鳃及軟体的構造——动物学家据此而分五目：原鳃目、絲鳃目、假瓣鳃目、真瓣鳃目和隔鳃目。由于化石上没有什么構造反映鳃的类型，这种分类顯然不适用于古生物学。

2. 铰合構造——这是許多古生物学家划分本綱的主要根据。

3. 肌肉的數目和性質——據此可分(1)單柱目和(2)雙柱目(又分同柱亞目與異柱亞目)。由於化石上有肌肉痕,這也是很適用的根據之一。

茲根據牙系、肌肉痕等構造提出簡單分類如次:

### 第一目 櫛牙目 (Taxodonta)

同柱類,具有完好的外套綫,有時具發育不全的外套彎,金屬海相。奧陶紀—現代。

*Ctenodonta* Satter (櫛牙蛤)

壳橢圓或三角形,具同心圓壳飾;很多橫跨鉸合綫的短牙,分成兩排;具外韌帶。奧陶紀—志留紀。

*Nucula* Lamarck (彎錦蛤)

(圖8—26) 壳形、壳飾和牙系近似櫛牙蛤,但有喙下的內韌帶槽。志留紀—現代。

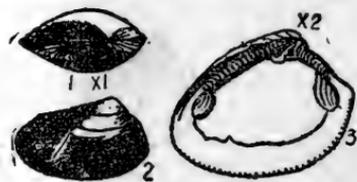


圖8—26. *Nucula* sp. 牙系及內韌帶槽

1—背視; 2—右視; 3—左內視

*Arca* Lamarck (魁蛤) (圖8—11) 具有輻射壳飾和無數斜交于鉸合面的短牙(三疊紀—現代)。

### 第二目 弱牙目 (Dysodonta)

柱類或異柱類,大多數用絲足附着他物上。絲足發育的,在壳前翼下有絲足缺口,因此兩瓣仍能緊密地閉合。奧陶紀—現代。

*Pteria scopoli* (= *Avicula* Brug)

(燕蛤) (圖8—27) 壳斜形,后腹部擴大;鉸合綫直,兩端成展翼狀(前翼和



圖8—27. *Pteria contorta* (Portl) 上三疊紀

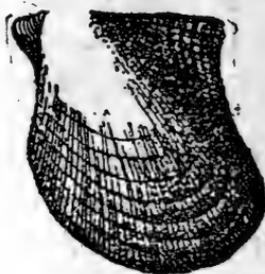


圖8—28. *Pterinea* sp.

后翼)；兩瓣大小不等，左瓣凸，右瓣較扁平且具絲足缺口；三角形外韌帶位于喙下三角基面的中部；古生代代表的牙齒發達，自喙部向前后散開；現代代表的牙齒不發達；壳飾成同心脊或放射脊。志留紀—現代。

*Pterinea* Goldf. (翼珠母) (圖8—28) 壳形与 *Pteria* 相似；全帶型，鉸合面寬長；前牙微弱，橫列；后牙長，平行于鉸合線；后肌痕大，前肌痕小，但很顯著。奧陶紀—石炭紀；其中志留紀、泥盆紀尤多。

*Pseudomonotis* Beyrich (假髻蛤) (圖8—29) 右瓣平，前翼不發育或微小，泥盆紀—白堊紀。

*Halobia* Bronn (= *Daonella* Mojs) (魚鱗蛤) (圖8—30) 兩瓣大小相等，兩翼不發育或僅具弱的前翼。三疊紀特別繁殖。



圖 8—29. *Pseudomonotis* sp.

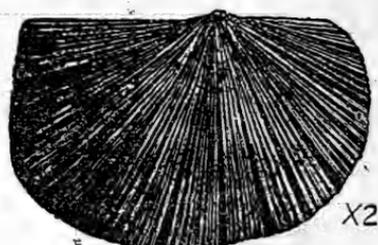


圖 8—30. *Halobia* sp.

*Pecten* Müller (海扇) 壳近圓形，右瓣凸，左瓣平或平凹，均具放射褶；前后翼大致相等。右瓣前方具絲足缺口。第三紀—現代 (圖 8—14)。

*Ostrea* Linne (牡蠣) (圖8—15) 固着生活，故外形不規則，左瓣特別大，右瓣复盖狀；壳厚；牙齒不發達；具不規則放射褶或同心褶。石炭紀—現代。

*Gryphaea* Lamarck (鷹喙蛤) 左瓣強烈凸出，喙部彎曲；右瓣复盖狀；幼年期固着，成年期移動。侏羅紀—現代 (中生代為主)。

### 第三目 前異牙目 (Pre-heterodonta)

兩瓣大小相等，前后不对称，同柱类；外套綫完整，无外套弯。壳內層眞珠質或瓷質。前異牙型牙系，即僅有主牙而沒有前后側牙；韌帶屬后帶型，泥盆紀—現代。分二亞目。

*Myophoria* Bronn (褶翅蛤) (圖8—31) 橢圓形或三角形；喙向前；同心粗綫或放射脊 (三疊紀的种)。泥盆紀—三疊紀。



圖 8—31. *Myophoria radiata* Loczy 中三疊紀，貴州

*Trigonia* Brug. (三角蛤) (圖 8—32) 壳飾突出，喙向后；牙齒側面上具有橫鋸齒。三疊紀—現代。

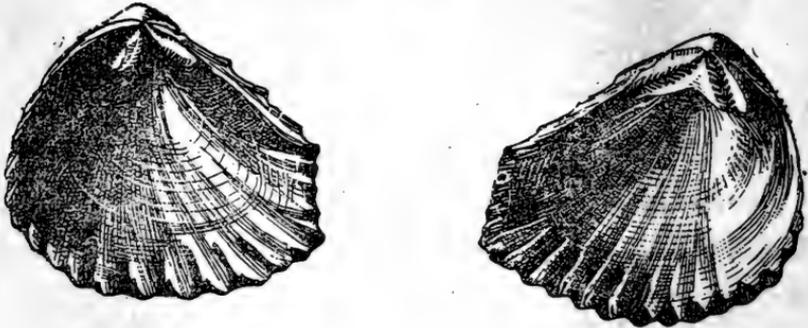


圖 8—32. *T. igonia* sp. 內部構造

左—右瓣；右—左瓣

*Unio* Philipsson (河蚌) 表層薄；喙向前；壳表光滑，具同心紋、同心溝或偶具体刺；鉸合綫具无定形的、放射假主牙及側牙；外韌帶；无套弯；淡水代表。三疊紀—現代 (圖 8—33)。



圖 8—33. *Unio stachei* Neumayr. 上新世  
左—左瓣外視 右—右瓣內視

#### 第四目 異牙目 (*Heterodonta*)

兩瓣大小相等或不等；同柱類；外套彎或有或無；壳內層瓷質；牙系由主牙、前側牙及後側牙（或無後側牙）組成；後韌帶型，一般屬外韌帶，但偶有內韌帶。壳飾多樣。侏羅紀—現代。分二亞目。

滿月蛤亞目 (*Lucinacea*) — 牙系公式：

$$\begin{array}{c} \text{— } 3a \text{ — } 3b \text{ — —} \\ \text{— — } 2 \text{ — } 4b \text{ — —} \end{array}$$

*Cardium* Linn (鳥蛤) (圖 8—25) 圓形，壳面全被以放射脊。三疊紀—現代。

*Lucina* Brug (滿月蛤) 圓形，雙凸或透鏡狀，常具前新月面；多具同心細綫，偶有放射紋。三疊紀—現代。

硯牙型亞目 (*Cyrenacea*) — 牙系公式：

$$\begin{array}{c} \text{— } 3a \text{ — } 1 \text{ — } 3b \text{ — —} \\ \text{— — } 2a \text{ — } 2b \text{ — } 4b \text{ — —} \end{array}$$

*Cyrena* Lamarck (硯) (圖 8—34, 35) 淡水產，同心綫壳飾；壳緣光滑；外套綫完整，無外套彎；前後側牙發達。侏羅紀—現代淡水產。

*Corbicula* Megerle (圓硯) 壳較小於 *Cyrena*；側牙具小鋸齒。始新世—現代。

*Venus* Linne (簾蛤) (圖 8—12, 25) 同心綫顯著，偶有放

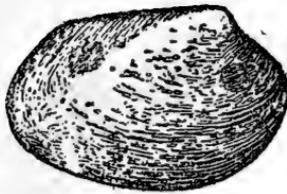


圖 8—34. *Cyrena hupehensis*  
Grabau



圖 8—35. *Cyrena* sp.  
左瓣內部及右瓣外視

射紋，鱗狀；壳緣鋸齒狀；側牙不發育；外套彎尖小。中生代—現代。

### 第五目 厚 牙 目

特化的瓣鰓類，一般以左瓣附着海底，右瓣成蓋狀。牙系及肌肉均特殊化。

*Hippurites* Lamarck (馬尾蛤) (圖8—36) 右瓣(下瓣)固着，圓錐狀，左瓣(上瓣)復蓋狀。牙系及肌肉痕都特殊化。上白堊紀。

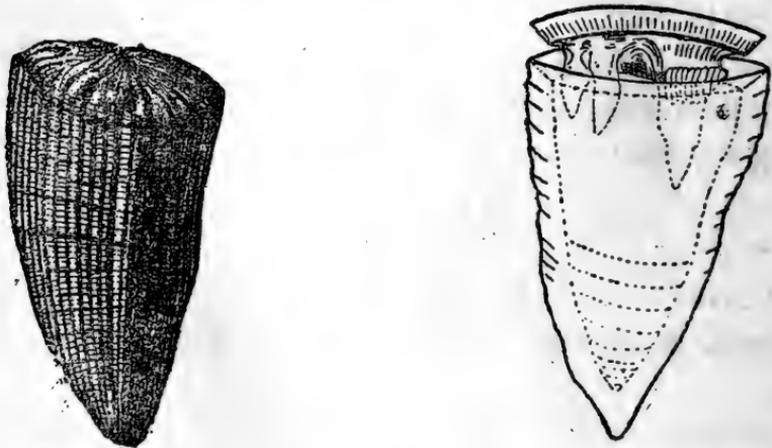


圖 8—36. *Hippurites gosaviensis* Douv.  $\times 1/2$  上白堊紀，奧地利  
左—外形；右—透視圖，示內部厚牙及分隔特點

## 第六目 貧牙目 (Desmodontia)

古生代貧牙目壳薄，具外套彎；有外韌帶，沒有牙齒；喙偏前方；壳光滑，或僅有同心綫。泥盆紀一二疊紀。例如 *Edmondia* 具有斜卵形壳。泥盆紀一二疊紀。

中生代貧齒目具有鉸合構造。例如 *Pleuromya* 在喙下鉸合面上有舌狀突起，左右瓣的突起互相夾緊；后韌帶型。三疊紀—白堊紀。

*Mya* Linne (海螂) (圖 8—5, 9) 左喙下具韌帶匙為內韌帶附着處。第三紀—現代。

貧牙目的水管極度發達，壳前方及后方又張開，兩瓣已不必經常開合，牙系不用而廢退，因之，貧牙目是適應特殊生態—挖掘生活—的結果。

**生態** 現代瓣鰓綱絕大多數屬水生生物，適應于淡水、半鹹水和海水各種不同環境，在各種水体中都大量產出。典型生活是底棲的，但又有各種活動方式，有的自由運動，以足挖泥，留下印痕；有的挖入軟泥之中，全賴一長水管維持對流；更有的鑽入岩石或木頭間；有的又暫時或半固定地以絲足把自己懸掛起來，或直接附着他物上(圖 8—15)。少數成蟲營游泳生活。現代屬多產于海水，但適應于水深和其他生活條件的能力各有不同。有的生活在潮汐動盪地帶，有的分佈于大陸棚及大陸坡上，而深水代表則能在 10,450 米深處活動。

海洋瓣鰓動物主要賴洋流散佈游泳的幼蟲。淡水小蚌科的某些寄生幼蟲寄生在魚類而得到傳佈。

挖穴與鑽孔的瓣鰓動物吞食大量泥砂、碎木，這些泥砂、木屑在通過腸胃之後，發生物理的和化學的變化，因而促成海底物質的微細改變。

瓣鰓動物在取食與居住方面有和其他動物相依為命的現象。某些居住在甲壳綱或蠕蟲類的鑽孔內，有的長在棘皮動物的壳上。

瓣鰓動物的壳，是各種底棲生物附着的良好處所，因此往往在壳上可以發見藻類、蟲管、苔蘚蟲硬體、小牡蠣等被復着。

化石記錄說明過去地史的瓣鰓類和現代的同樣曾經歷各種生活方

式。

**地史分布** 最早的瓣鰓類出現于奧陶紀初期，例如 *Ctenodonta*（櫛牙蛤）它們是小的簡單的壳。奧陶紀中期和末期許多屬種繼起，構成底棲生物的重要成員。志留紀、泥盆紀時有大約壳。泥盆紀開始有淡水代表、石炭紀、二疊紀則有大量半鹹水的屬種。

瓣鰓綱在古生代末經歷巨大的變革，三疊紀時許多古老的屬絕滅，代之而起的是許多新屬，其中有的持續發育以至現代。總之，自三疊紀起瓣鰓綱逐漸呈現新的特點。

石炭紀以前的瓣鰓化石一般保存為印模、內核等；反之，石炭紀及以後的代表較多保留，這是因為前期壳屬霏石質而後期屬方解石質。霏石是比較不穩定的碳酸鈣，容易溶去而方解石較為穩定，它通過整個石化過程，但不至溶盡。石炭紀起介壳少數可有保留。白堊紀時刺偏口蛤（*Chama*）及厚壳蛤繁殖，以至造成生物礁。許多屬局部繁殖，壳体堆積很多，終於構成岩石。*Gryphaea*（螺螄）、*Exogyra*（彎喙螺）豐產于侏羅紀及白堊紀。牡蠣自白堊紀起發展直至現代。

總之，古生代瓣鰓類由於壳質保存不易，鑑定困難，因此瓣鰓綱一般不能算為好的標準化石，特別是泥盆紀以前的代表。古生代後期及以後才發現相當多的良好標準化石。

**我國瓣鰓動物的發展概況** 奧陶紀開始有全帶型的近稜心蛤（*Cypricardinia*），志留紀有裂牙類的（*Pterinea*）（翼珠母）及櫛牙目的 *Nuculana*；石炭紀起等肌類特別發育，如刺海扇、飛海扇等以及裂牙目的（*Pseudomonotis*）（假髻蛤）等大量出現，但和其他無脊椎動物比較，不是很好的標準化石，而是較好的指相化石。中生代開始裂牙目的 *Dacrydella*（魚鱗蛤）及 *Myophoria*（褶翅蛤）繁殖，其特別種可作為三疊紀的分帶化石，特別重要。侏羅紀除西藏外，是陸相成煤時期，海產瓣鰓綱絕跡；僅有淡水代表。白堊紀起有淡水的蚌及蜆，華北及西北中生代地層中有時豐產。新生代的若干淡水瓣鰓類則多與現代屬種相差不遠，且有若干重要代表。



### 第三綱 腹足動物綱 (Gastropoda)

**一般結構** 腹足動物分佈極廣，水生（海水、半鹹水、淡水）及陸生均有。習見的如蝸牛、田螺、海螺等。

腹足動物的身體可分三部：頭、足及內臟囊（圖8—37, 2—3）。內臟囊外被外套膜，外套膜分泌一個螺殼。許多成長螺的身體由於部

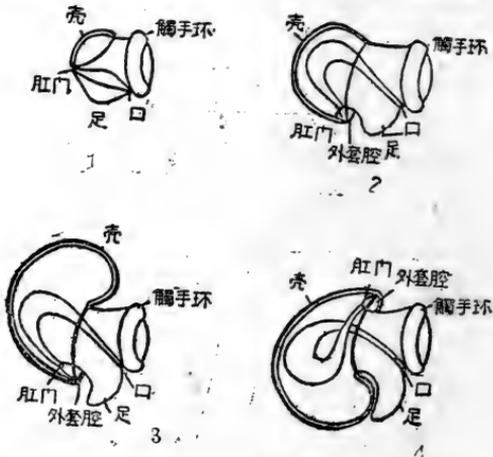


圖 8—37. 腹足動物個體發生史（側面）  
1, 2, 3—軀體扭曲前各階段；4—軀體扭曲後情形

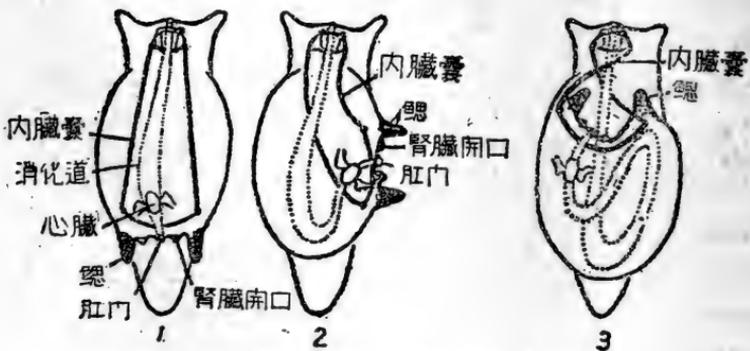


圖 8—38. 腹足動物個體發生階段（背面）

1—軀體扭曲以前；2—扭曲中；3—扭曲完成；鰓向前，神經系及消化管略成8字

分軟体扭轉而形成不对称，但个体發育早期的基本構造仍然是兩側对称，像其他軟体动物一样。

头部顯著，口位于腹面，头上有眼一对且常具柄，触角1—2对。口內为口腔（喉道），中含几丁質齒舌，齒舌上裝着橫列的小牙，为咀嚼食物之用。牙的数目、排列和形狀各有不同，但在同类的代表中是类似的，因此齒舌是现代腹足动物的重要分类根据之一。

某些腹足动物在口腔背面还有角質的顎，与腹面的齒舌相对，它們一起是撕裂食物的器官，还可用以鑽入其他介壳之內（酸蝕法）。

足部位于头后腹面，是典型的扁平爬行器官。底棲的以足爬行，但浮游的如翼足目（Pteropoda）的足变为双翼狀。

內臟囊包括各种內臟器官（消化管、肝、腎、鰓等）。多数腹足类在个体發育中，为了避免逐漸擴大的軟体及外壳，对后部器官（尤其鰓及肛門）所施的压力，每沿一平面向前扭轉，因而引起身体的不对称。不对称的軟体和螺壳便是本綱的基本特征（圖8—37，38）。

据多数学者的意見，腹足綱假想的祖先是兩側对称的（圖8—1），其后端內臟囊有一个心室和兩個側心耳以及成对的鰓、腎臟等。肛門也位于后端。具有一个碗狀的背壳。在腹足綱的演化过程中，內臟囊以及外套膜开始發达，壳也增大，成为高圓錐形。这种壳妨碍軟体动物的运动，因此壳随着軟体增長，开始在沿一个平面逐漸呈螺旋狀捲曲，終于移置于身体的前端。螺旋壳与圓錐壳同样大时，并没有錐形壳那样高，自然对軟体动物的活动較少妨碍。

消化管在幼年期近直管，口、肛对立。但成年期由于軟体后部內臟囊向前扭轉，消化管曲成环狀而使肛門位于头之上方。

肝、腎及某些腺体一般是集結于消化道后部，但由于軟体扭轉，它們的位置也改变了。除了最原始的代表，心臟僅有心耳、心室各一，血液通过复雜的血管而循环。少数賴外套膜呼吸，多数用鰓或肺呼吸。鰓基本上是成对的，但由于身体扭轉，許多失去右鰓。鰓片狀、羽毛狀，位于外套腔。适应陸地生活的腹足动物（有肺目）沒有鰓，外套腔內飽含血管，营肝的功用。若干有肺目重新适应于水中生活，但仍用肺呼吸；它們經常浮至水面，直接通过皮膚呼吸空气。为了鰓的清洗，必須有流水通过外套腔。通常，水自外套膜前部腹方流進，因而冲洗鰓，以及套腔中雜質，然后排出腔外（圖8—39）。許多特殊結構的發育可分隔

清、濁水流；例如，某些代表在外套膜前部發育一條水管，以便水流入套腔之內。這種水管類似瓣鰓動物的水管，具有水管的腹足動物其螺殼上也有相應的構造（圖 8—40）。



圖 8—39. 腹足綱的鰓與水流的關係  
1—左右鰓完整；2—右鰓消失

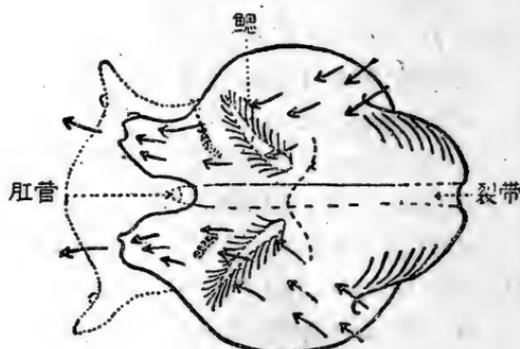


圖 8—40. *Knightites multicoronatus*  
(石炭紀) 殼形及軟體各部關係  
箭頭示水流方向

大多數海產腹足動物是雌雄異體的，陸地屬種則屬雌雄同體。受精的卵發育為幼蟲而後成為成長體。

**螺殼** 一個完整的螺殼由尖端小的胚殼及壳体本部組成。胚殼一般光滑，和壳体本部十分不同。

幼蟲期的螺殼是一個碗狀石灰質板，殼質沿整個邊緣分泌，但身體發生扭轉之後，前緣分泌快，後緣分泌緩，因而壳体沿一平面向包旋。除了神螺科 (*Bellerophonidae*)，這種包旋作用的过程很短促，而跟着形成蝸牛式的旋曲。因此胚殼一般經過三個階段 (1) 簡單的碗狀板；(2) 平旋式；(3) 蝸牛旋式。某些下寒武紀的腹足類 (*Scenella*) 具碗狀螺殼，就像現代螺殼第一階段的胚殼。成長螺殼的最後形式取決於殼質增長的方法 (圖 8—41)。

螺殼內一般是不分隔的空殼。殼旋軸一周稱為螺環，最後旋成的螺環，稱體環。除去體環的螺殼全部稱螺塔，兩個螺環的接觸綫，叫縫合綫。縫合綫可與其他殼面平，或較凹凸。殼的開口稱壳口，可有

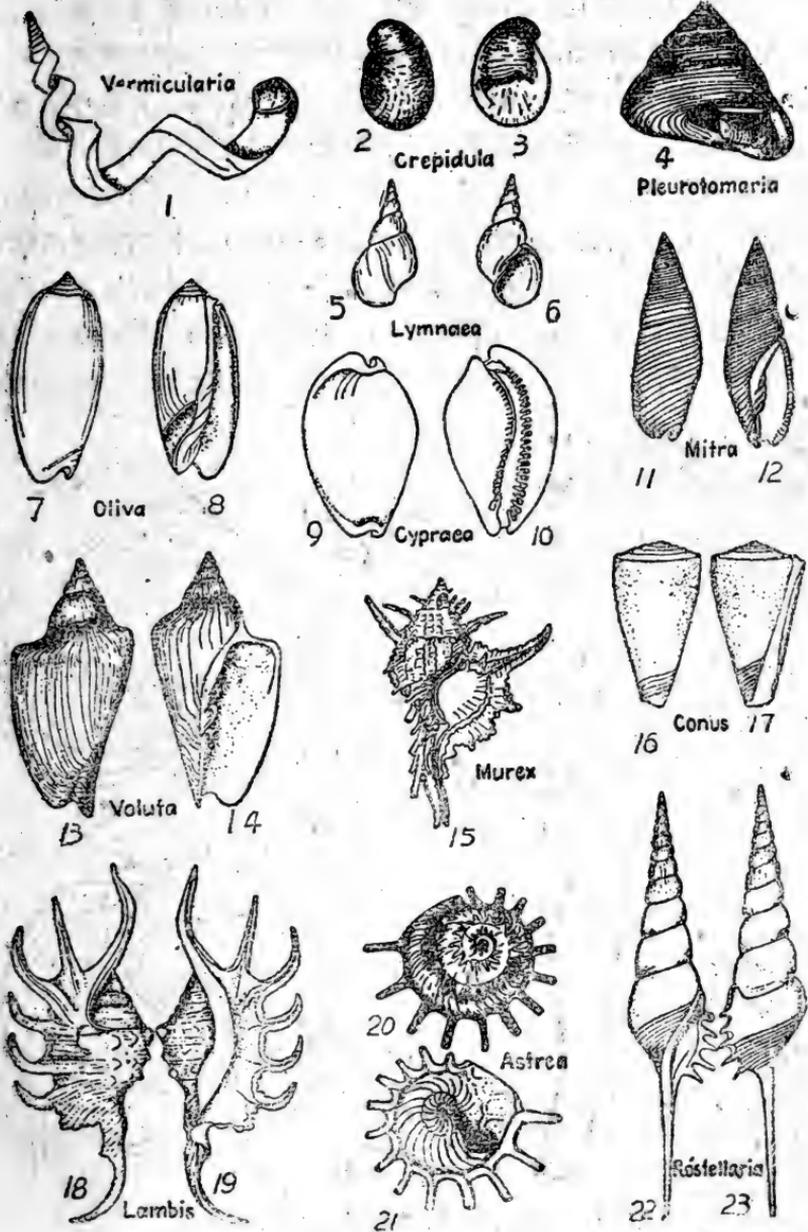


圖 8—41. 腹足綱的各種螺壳形狀 (據 Shrock 及 Twenhofel)

口盖(角質或鈣質)或无口盖。壳口周圍的外緣称外唇,其內緣称內唇。壳口前方的溝狀缺口,是原來進水管的所在,称为前溝;后方的溝狀缺口是原來出水管(肛管)的所在,称为后溝。外唇中央有时呈一裂口,是原來肛管所在。在螺壳上,此裂口逐漸为壳質所填補,即成裂帶。螺旋部的意想中軸有时中空;这种壳称有孔壳(或有脐壳);如中軸为緊接的壳質,則称无孔壳(圖8—42)。軸部有时具褶皺,是肌肉附着的痕跡。內唇由于外套膜叠复分泌更多壳質,可成內唇結繭。螺塔塔頂角度(頂角)各有不同。其他構造和各种壳飾可見綜合圖(圖8—43)。大体上講,原始腹足动物的壳飾簡單;較高級的,

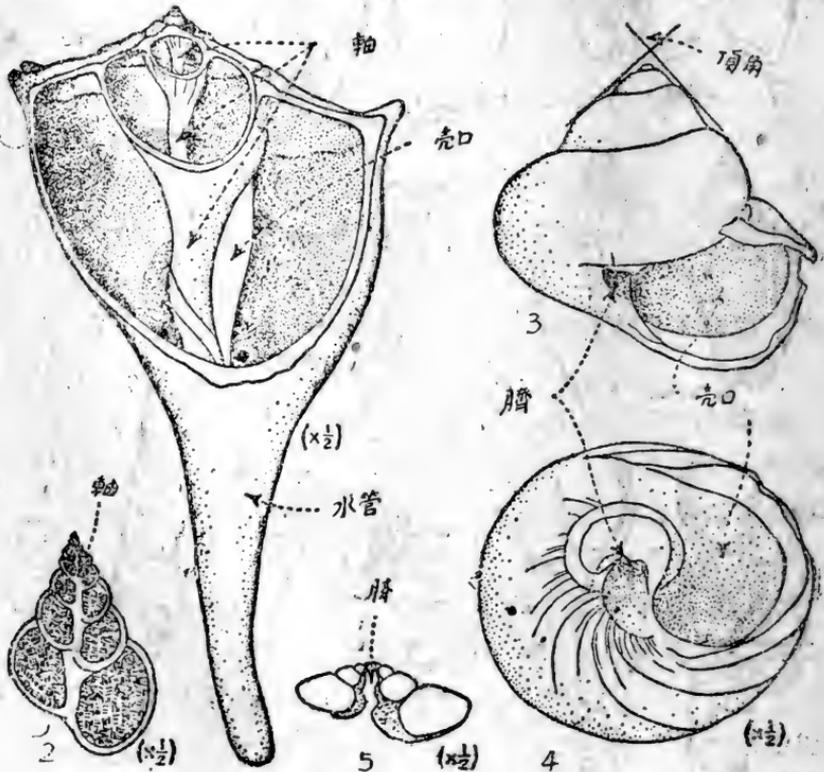


圖8—42. 腹足綱螺壳構造(据S.及T.)

1,2—有軸螺壳; 3—右旋壳; 4—同上脐面; 5—有脐壳(有孔壳)

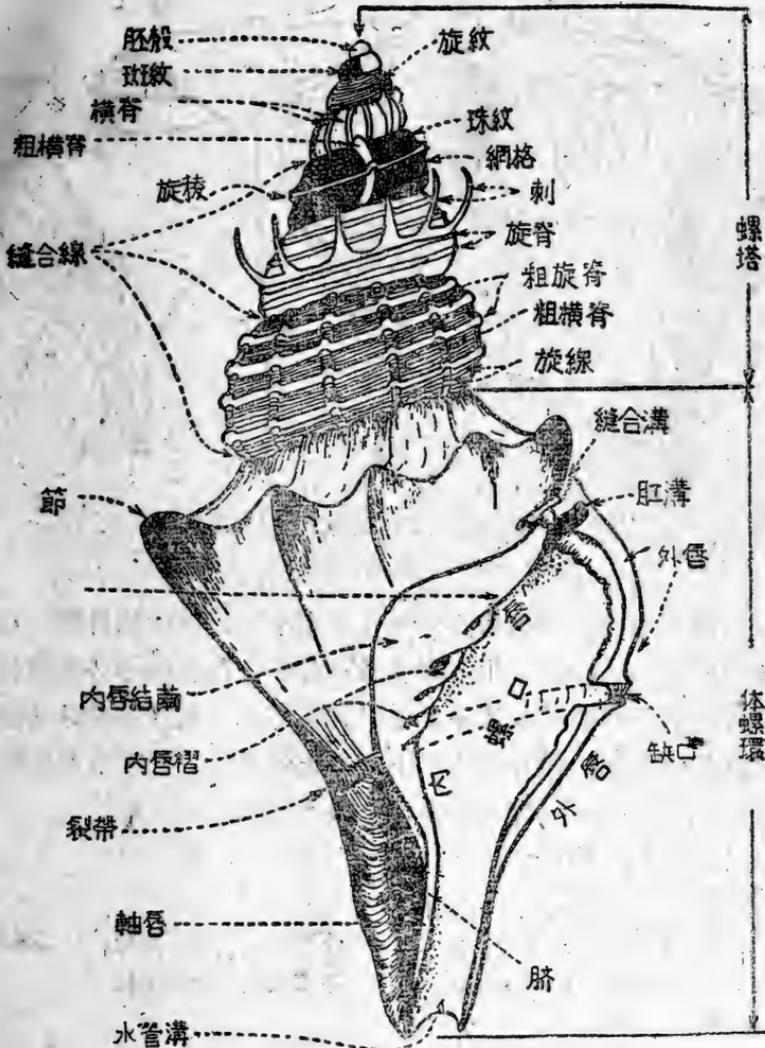


圖 8-43. 腹足綱各部構造及螺紋綜合圖 (据S.及T.)

壳飾複雜，也有例外。

螺環橫切面各有不同，其頂面或平，或凹或凸。將壳頂朝上，壳口朝下；若壳口在觀察者的左方，叫左旋壳，壳口在觀察者右方叫右旋壳（圖 8-44）。

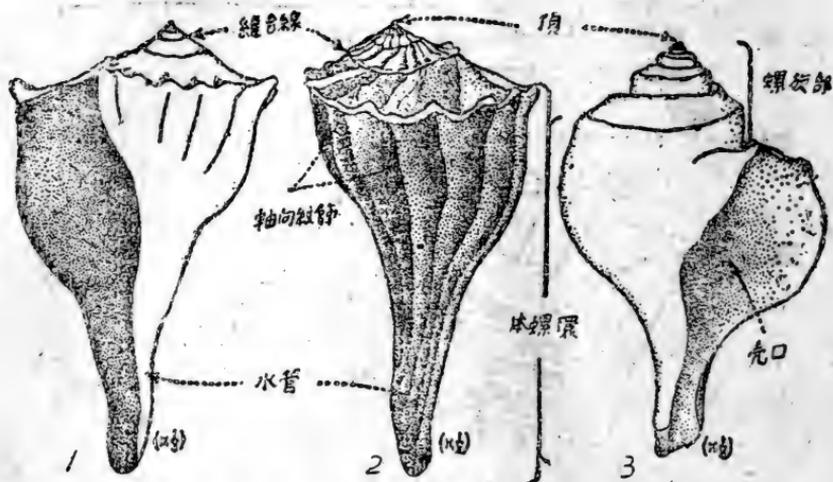


圖 8-44. 腹足綱螺壳構造 (据S.及T.)

1—左旋壳；2—左旋壳背面；3—右旋壳

**分 类** 现代腹足动物的分类几乎完全根据软体的性质，如呼吸器官、神经系统、心脏、生殖器官及齿舌等；仅在较小分类单位，如科、属等才应用螺壳特征为分类根据。有不少人把腹足纲分为曲神经亚纲及直神经亚纲，但古生物学上不用此分类法。近来趋势是按Thiele, Wenz, 和Knight 等人的分类 (圖 8—45) 如下表\*：

分 类		时 代
原腹足亞綱		
第一目	犬牙壳目 Cynostraca	下寒武紀——石炭紀；？二疊紀
第二目	旋壳目 Cochliostraca	下寒武紀——奧陶紀
前鰓亞綱		
第一目	古腹足目 (櫛鰓目) Archaeogastropoda (Aspidobranchia)	上寒武紀——現代
第二目	中腹足目 (Mesogastropoda) (Taenioglossa.)	下奧陶紀——現代
第三目	新腹足目 (Neogastropoda) (Stenoglossa)	奧陶紀——現代

后鳃亞綱

第一目 肋腸目 (Pleurocoela)

第二目 翼足目 (Pteropoda)

石炭紀——現代

? 下寒武紀——? 二疊紀; 白堊紀

——現代

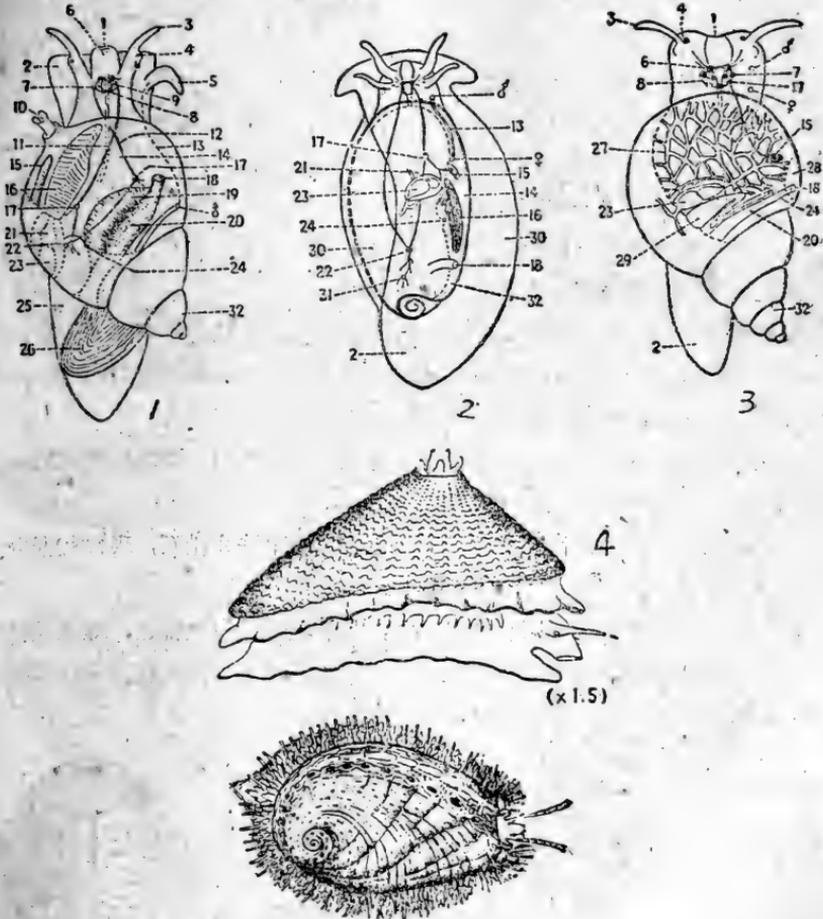


圖 8—45. 腹足綱亞綱圖解 (重要部分) (据S.及F.)

- 1—口; 2—足; 3—触角; 4—眼; 6—腦神經結; 7—胸神經結; 8—足神經結;  
 9—平衡器; 10—水管; 11—12 神經索; 13—生殖管; 14—外套腔; 16—鰓;  
 18—肛門; 20—直腸; 21—心耳; 25—足; 26—壳盖; 29—腎; 32—壳  
 1—前鳃亞綱; 2—后鳃亞綱; 3—有肺亞綱; 4、5前鳃兩個代表, 示壳与軟体關係

第三目 (Sacoglossa)

現代

第四目 无腸目 (Acoela)

始新世——現代

有肺亞綱

石炭紀——現代

原腹足亞綱——出現最早的絕滅的腹足綱，壳圓錐形或平旋；可能未經過扭轉作用，因此可認為近于原始軟体类型。下寒武紀—石炭紀；(?)二疊紀。

第一目 犬牙壳目——壳形簡單圓錐狀，壳面光滑或具生長綫及橫脊。認為是最原始的腹足动物，可能接近于軟体母型的結構。絕滅于石炭或二疊紀。

*Scenella* Billings (圖 8—46)。

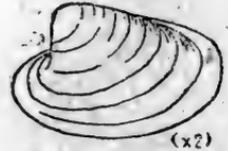


圖 8—46. *Scenella* sp  
Billings 下寒武紀，華北

第二目 旋壳目——包括最早的螺旋壳，出現于下寒武紀，滅絕于奧陶紀。*Pelagiella* Matthew.

前鰓亞綱——主要是海產，內臟囊經扭轉，因而鰓及肛門移至前方。在最簡單的超科如 *Pleurotomaria* (可能还包括 *Bellerophon*) 鰓是成对的(圖 8—40)；但其他超科，由于內臟囊扭轉，右鰓及其他右側器官都不發育。

螺壳多屬蝸牛式，右旋，少数杯狀，碟狀，或牛角形。簡單的沒有裂口，較進化的具裂口，常具角質或鈣質口蓋。

前鰓亞綱包罗最廣，自寒武紀末期起每紀都留下許多化石，現代代表仍多，可分三目如下：

第一目 古腹足目 最原始的前鰓类，多数古生代代表屬之。螺壳結構很多变化，但裂帶普遍存在，口蓋或有或无，最早螺壳見于上寒武紀。本目主要是海生的，現代海洋仍繁殖，少数生于淡水及陸地上。



圖 8—47. *Cyrtolites ornatus*  
Conrad 奧陶紀，北美，  
(原大)

左一臍視；右一口視

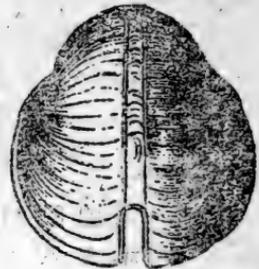
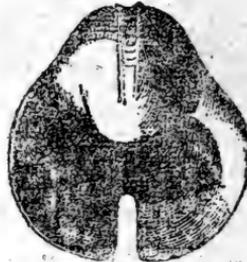


圖 8—48. *Bellerophon bicaremus* Lèveillé  
下石炭紀，比利时

*Cyrtolites* Conrad (圖8—47) 平旋螺壳, 对称面上生一尖稜, 兩側有时也呈旋稜, 故螺环横切面近四方形; 无裂帶。奥陶紀。

*Bellerophon* Montfort (神螺) (圖8—48) 壳包旋, 近球形, 左右对称, 对称面上具有裂口和裂帶。位裂帶內生長綫是向后弯的弧形; 壳面僅有生長綫。奥陶紀—三叠紀。

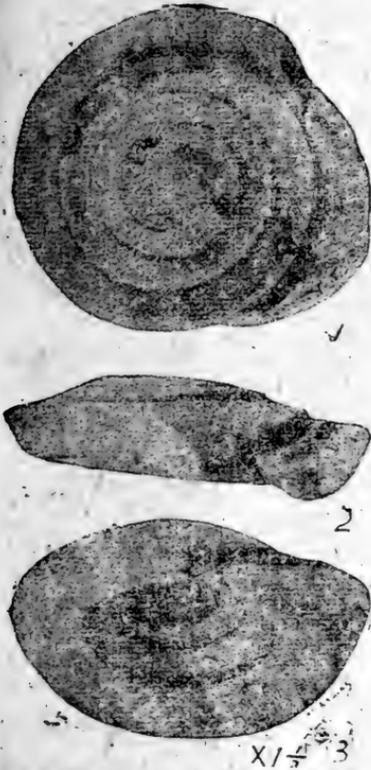


圖8—49. *Ophileta Complanata* Vanuxem 下奥陶紀, 美國紐約州  
1—頂視; 2—側視; 3—斜底視

*Ophileta* Vanuxem (蛇捲螺) (圖8—49) 壳較小, 圓錐形至低圓錐形, 不对称。螺环横切面略成三角形, 上面壳壁平, 外側圓, 底面有寬凹臍。奥陶紀。

*Pleurotomaria* Sowerby (翁戎螺) (圖8—50) 壳高圓錐形, 外唇有平行于縫合綫的缺口及裂帶; 臍或有或无。嚴格講本屬出現于中生代至現代。旧文献上所列古生代的翁戎螺多数是錯誤的。



圖8—50. *Pleurotomaria subscalaris* Deslongchamps  $\times 1/4$

*Maclurites* Le Sueur (馬氏螺) (圖8—51) 壳大, 平旋但不对称, 因一面平而另一面凸, 臍顯著, 臍壁陡立, 螺环外側傾斜。奥陶紀。

*Euomphalus* Sowerby (圖8—52) 螺壳低錐形至盤形, 具寬

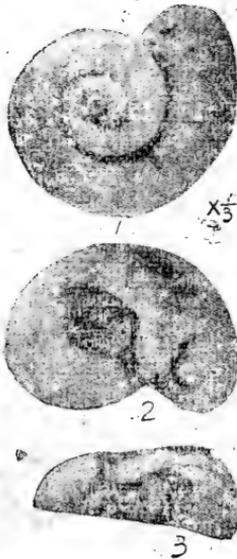


圖 8-51. *Maclurites magnus* Le Sueur  $\times 1/4$   
1—底視；2—頂視  
3—橫切面

臍。螺塔低平，或甚至低凹；螺環上面中部具旋稜；外唇上邊具凹緣。志留紀至三疊紀，而石炭紀最多。

*Strombus* Linne (鳳凰螺) (圖 8-53)  
壳近橢圓，具刺；螺塔僅有數環，體螺環大。螺

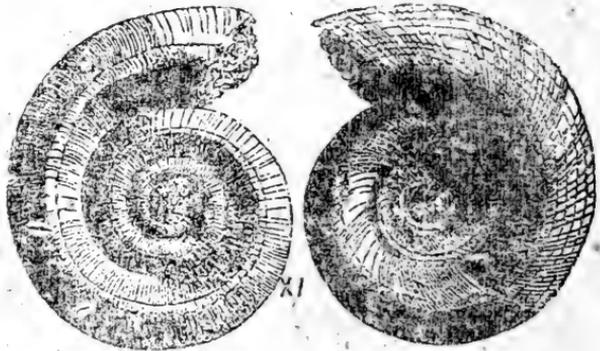


圖 8-52. *Euomphalus cavillus* (Sowb.) 石炭紀，  
愛爾蘭  
左—頂視；右—底視

口延長，前緣割切狀，后溝顯著，外唇展翼狀。白堊紀—現代。



圖 8-53. *Strombus crassilabrum*  
Zittel 白堊紀，奧地利  $\times 1$

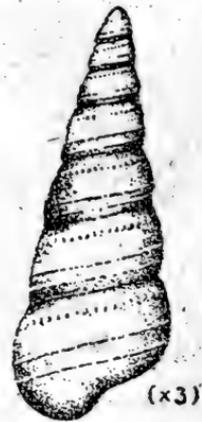


圖 8-54. *Acanthonema* sp.  $(\times 3)$

第二目 中腹足目 包括許多化石与現代种屬：海水、淡水及陸相均有。壳无眞珠層，一般蝸牛式，也呈碗狀；大多數口緣完<sub>11</sub>，沒有水溝缺口。奧陶紀—現代。

古生代代表屬：*Acanthonema* Sherzer et Grabau (圖 8—54)；*Meekospira* Ulrich et Scofield (圖 8—55)。

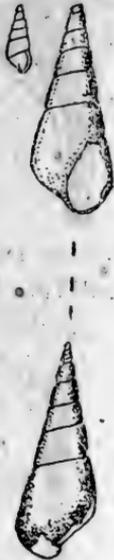


圖 8—55. *Meekospira* sp.

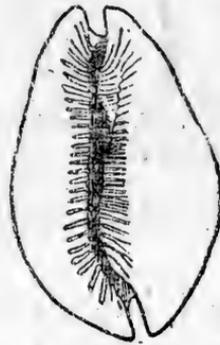


圖 8—56. *Cypraea stercoraria*  
Linné 現代

中生代及新生代代表屬：*Crepidula* (舟螺) (圖 8—41)；*Cypraea* Linné (寶貝螺) (圖 8—56)。

第三目 新腹足目 包括許多習見的現代屬，如 *Murex* (骨螺) (圖 8—57)；*Fusus* Lamarck (圖 8—58)；*Voluta* (蝸螺) (圖 8—41)；*Conus* (鷄心螺) (圖 8—41) 等。具角質口蓋，口緣有水管缺口。可能自奧陶紀初期出現。

后鰓亞綱 僅有鰓、腎、心耳各一，鰓位心的后方，有的賴外套膜表面呼吸；神經索重新變直；雌雄異體，全部海生。

螺壳小，比較簡單，一般沒有口蓋。自寒武紀開始，化石甚少。

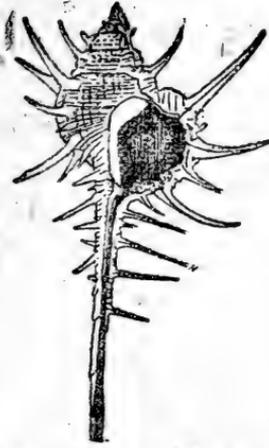


圖 8-57. *Murex tenuispina*  
Lamarck (現代)



圖 8-58. *Fusus longirostris*  
Broch 中新世, 奧地利

翼足目是比較重要的，可能包括下列化石：

*Hyolithes* Eichwald (軟舌螺)  
(圖 8-59) 壳小直錐形，橫切面三角或橢圓形，背面平，其前方突出，僅有生長綫散布。下寒武紀一二疊



圖 8-59. *Hyolithes elegans* Barrande  
奧陶紀，德國

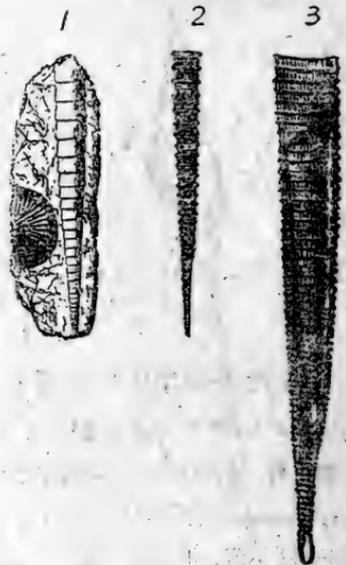


圖 8-60. 1—*Tentaculites scalaris*  
Schlotheim (奧陶紀，柏林)  
2—*T. ornatus* Sowb. (中志留紀，  
英國)。3—*T. acuarites* Richt.  
(志留紀，德國)

紀。

*Pentaculites* Schlotheim (竹節石) (圖 8—60) 壳直，圓錐形由內外二壳層組成：外厚，內薄。奧陶紀—泥盆紀；丰產于志留紀及泥盆紀。

有肺亞綱 无鰓，但有肺，營空中或水中呼吸。包括多數陸地蝸牛及淡水螺。成長体大多数沒有口蓋，有的螺壳較小，甚至消失。本亞綱在腹足綱中数量居第二位，已描述的种达 7000，其中 6300 是現代的，700 是化石的。最早的有肺亞綱出自中—上石炭紀，但白堊紀后期以前化石很少。例如：

*Planorbis* Guettard (扁卷螺) (圖 8—61) 螺壳小，平旋，螺口斜，唇薄而簡單，螺塔凹陷，壳面有生長綫，无肩角。侏羅紀—現代。

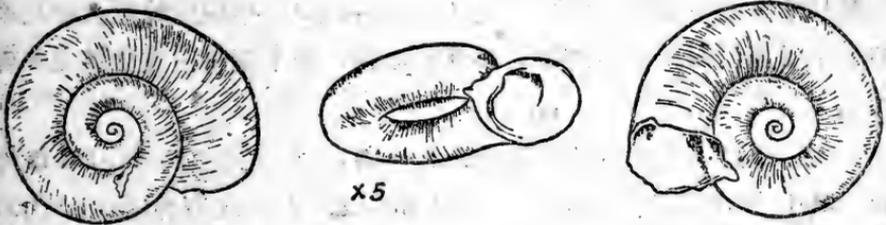


圖 8—61. *Planorbis* sp.

*Helix* Linné (蝸牛) (圖 8—62) 螺壳半球形、圓錐形或盤形，形狀变化頗大；螺口斜，新月形或圓形。新生代及現代丰產。

腹足綱的地史分布，腹足綱經歷整个古生代、中生代、新生代以至現代而現代恰恰是它們的全盛时期，因为它們适应在多种生活环境中。

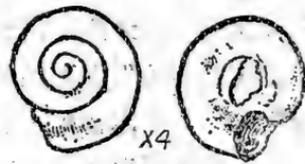


圖 8—62.

*Helix hipparionum*

上新世，華北

生态 作为一整体論，腹足綱分布广泛，适应能力極強。它們生活在海中、半鹹水、淡水以及陸地等环境而陽光充足的大陸棚淺海区是它們最为繁殖的場所，不过某些种分布到 5300 米的深海而拔海

5400 米的高山淡水湖中和地面上還可見它們的踪跡。

海產腹足動物富有適應性。有的游泳，如異足目及翼足目；但多數是底棲的，其中有游移的，一般留有特殊痕跡；有的附着海底岩石、貝殼、植物之上，又有的挖泥鑽孔。

多數海產腹足動物不能適應于淡水環境，而淡水代表又不能適應于鹹水。少數能夠經受半鹹水。海產 *Littorina*（濱螺）則能自海濱移入小河口。但腹足動物一般適應于單一的生活環境。

有肺亞綱分布全球，自海平面附近以達海拔 5480 多米的高山湖泊如喜馬拉雅山，均曾發見。根據統計，陸生腹足類的種描述者數達 6000 以上。總之，腹足動物適應力是相當強的。

**地層意義** 寒武紀初出現簡單錐狀代表，如 *Helcionella*, *Scenella*。少數具簡單蝸牛螺旋，如 *Pelagiella*。寒武紀末平旋的神螺類和幾個似蝸牛各屬出現。在奧陶紀許多新科發育，若干新科一直發展以至現代。

現代腹足綱是軟體動物門最大的一綱，在已描述的 35,000 現代種，其中 29,000 以鰓呼吸，6000 以肺呼吸。此外化石種即達 15,000 種。

**腹足類化石的性質** 古生代初期一般保存不好，通常是外模或內模，它們的特征保存不多，很難據以描述和鑑定。有人解釋這是由於腹足動物螺殼多為霏石構造，而霏石如同瓣鰓殼層一樣，是容易溶解的。某些早期的但保存很好的殼，如 *Cyclonema*（奧陶紀—志留紀）及 *Platyceras*（志留紀—石炭紀）有人認為它們是由方解石組成的。許多中生代和新生代腹足動物往往保存良好，可能大都象現代螺殼一樣，是方解石質組織的。

#### 第四綱 頭足綱 (*Cephalopoda*)

**一、般特點** 頭足綱包括古代鸚鵡螺、菊石、箭石和現代章魚烏賊

等，在軟体动物中構造最为复雜；無論从形态或解剖看，它們顯然屬最高級的一綱。身体兩側对称（圖8—2），头部極發育，其上圍生触手、触手上有吸盤；具一对構造特別复雜的眼，多数有軟骨腦壳；口內有顎及齒舌；足变为头的一部分，并在其腹面構成排水的漏斗；外套腔中的水由于肌肉收縮，立刻通过漏斗射出，由此而發生反作用，迫使身体遊退。大部分如烏賊等具有特殊的墨腺，一遇敌人即吐出墨汁为烟幕，以便逃脫危險。鰓的数目为2或4。循环系統复雜，差不多是閉管式的；心臟有2个或4个心耳（相当于鰓的数目）。腎臟2或4，开口于外套腔。四鰓类如現代的*Nautilus*（鸚鵡螺）具有分隔的石灰質螺旋外壳。二鰓类具有某些內壳，或完全沒有。

头足綱的全盛时代早已过去，現代海洋僅只150—170屬，400种。描述的化石在600屬，10,000种以上。最早出現在寒武紀后期，其后經歷二次全盛时期，第一次是从奥陶紀至志留紀，以鸚鵡螺为主；第二次在中生代，以菊石为主。現代內壳及无壳螺較前更为進化，可能

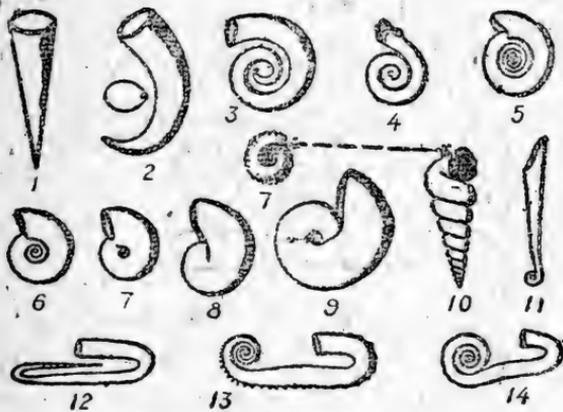


圖 8—63. 头足綱外壳形狀

1—直錐；2—弯錐；3—*Gyroceras*, *Mimoceras*；4—*Lituites*, *Dactylioceras*；5—*Clymenia*；6—*Trachyceras*；7—*Hoplites*；8—*Nautilus*；9—*Scaphites*；10—*Trochoceras*, *Turrilites*；11—*Baculites*；12—*Hamites*；13—*Ancylloceras*；14—*Seaphites*；3—9—各种平旋；10—螺旋；11, 12, 14—部分松旋

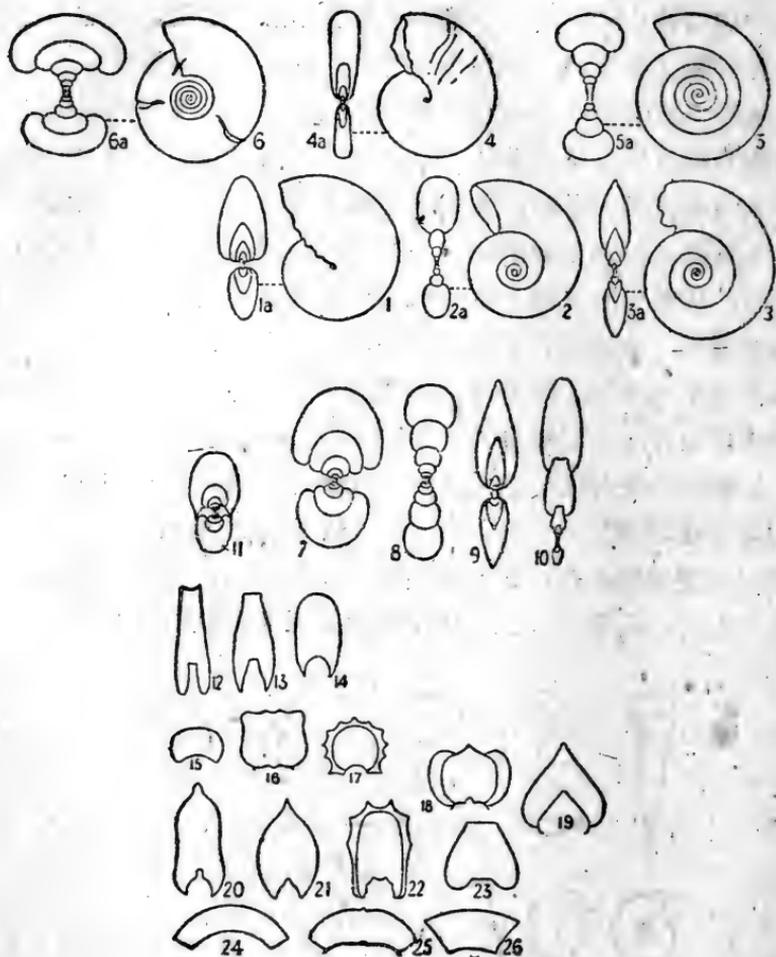


圖 8—64. 菊石各种外形及輪廓

1—6橫切及脐面；7—11橫切；12—26螺环橫切（据E. Basse）

1, 1a—*Phylloceras*; 2, 2a—*Lytoceras*; 3, 3a—*Oxynoticeras*; 4, 4a—*Haresiceras*;  
 5, 5a—*Timorites*; 6, 6a—*Shumardites*; 7—*Texocegas*; 8—*Cadomites*; 9—*Sphenodiscus lenticularis*; 10—*Probeloceras*; 11—*Tornoceras*; 12—*Sagecegas*; 13—*Neolobites*;  
 14—*Neolissoceras*; 15—*Columbites*; 16—*Mammites*; 17—*Lyelliceras*;  
 18—*Dipoloceras*; 19—*Chamousetia*; 20—*Prohysterocegas*; 21—*Oxytropidoceras*;  
 22—*Trachyceras*; 23—*Kepplerites*; 24—*Cadoceras*; 25—*Tropites*; 26—*Jaubertella*

它們正進入第三个全盛期。

**外壳** 完整的外壳可分三層：角質表層，甚薄，保存不易；外層是复瓦狀盜質霏石薄片層；內層是真珠質霏石薄片層。

壳的形狀及大小不一，或直或弯或旋（有包旋、露旋、松旋等）或不規則。直壳自長錐形至短錐或梨形。小的25厘米長，大者达4 $\frac{1}{2}$ 米。住室直徑約达30厘米。旋壳呈圓球狀、厚盤狀、鈎狀（*Hamites*）或船狀（*Scaphites*）（圖8—63,64）。

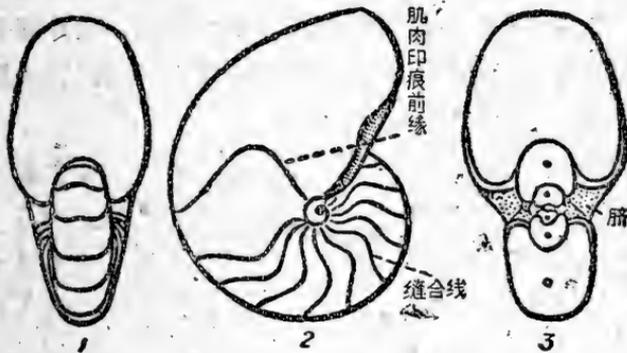


圖8—65. *Nautilus pompilius* Linné (鸚鵡螺) 外壳結構：

1—壳口視；2—脐視（側視），3—橫切面

外壳內部有許多橫隔壁，將全壳分隔为若干小房，动物只住在最后也即寬大的一房，叫住房，余者叫气房（閉錐）；因均屬空房，且在 *Nautilus* 壳中（圖8—2, 65）这些空房充滿着气体，可以調節身体比重而司浮沉。每个气房都曾經軟体居住过，但由于动物繼續長大，身体前移，便在后部分泌一个隔壁，但隔壁中还有体管穿过。最早一个住房是初房（圖8—66）。

外壳內隔壁的数目随种而有不同，但每种的隔壁数目及其間隔大体上是固定的。隔

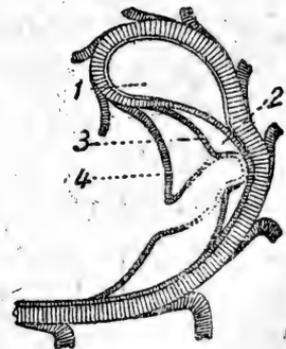


圖8—66. *Nautilus pompilius* 初房及体管的構造×8

1—脐孔；2—初房；3, 4—隔壁、体管为二种物質所組成

壁和壳壁相交之綫叫縫合綫（隔壁綫），剝去外壳始可見到。縫合綫在進化上有一定規律，是划分屬种重要根据之一。縫合綫曲直不一，其曲者可分为：（1）鞍，即曲向口方部分；（2）叶，即曲向后方部分。位于外壳对称面兩側的鞍、叶叫側鞍和側叶，位于背面或腹面的分別称背鞍、背叶和腹鞍、腹叶。縫合綫普通可以圖解表示（圖8—67）。为了節省篇幅，一般只画一半，即从腹面到背面。腹、背位置各以箭头表示，箭头指向口方（圖8—68）。和箭头同方向的曲綫是鞍，相反的就是叶。按外露的縫合綫称外縫合綫；被外圈盖住的，称內部。內外兩部相交处称臍綫，在縫合綫圖上以短斜綫为界。

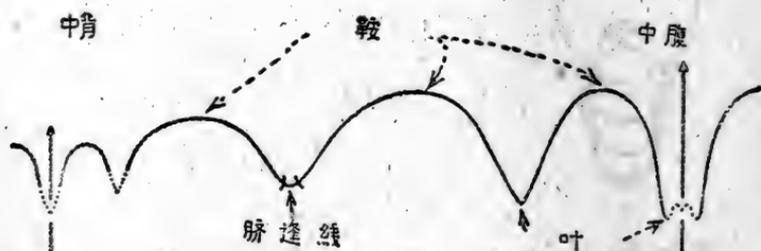


圖 8—67. 縫合綫各主部名詞

縫合綫基本上共分四种：（圖6—68）（1）直角石式或鸚鵡螺式——見于鸚鵡螺类，无甚弯曲，至多成平緩的波紋狀或不規則的弯曲；（2）稜角石式——具明顯的鞍部及叶部，但各綫条完整，不生小弯曲，見于泥盆紀—石炭紀；（3）菊面石（鋸菊石）式——鞍完整，不生小褶皺，但叶生出許多小褶曲。此种縫合綫多見于二叠紀末到三叠紀的菊石类。（3a）假菊面石式見于中生代后期的，是从菊石型重新簡化的結果，不是从鸚鵡螺直接过渡的。（4）菊石式——鞍及叶均生小褶皺，見于中生代的菊石。

但須注意在成長的个体其外圈具菊石式縫合綫者，其內圈（幼年期）可以是稜角石式縫合綫；如圖8—69表示 *Dactylioceras* 的个体發生中縫合綫由簡單的稜角石式（1,2）逐漸过渡到复雜的菊石式，根

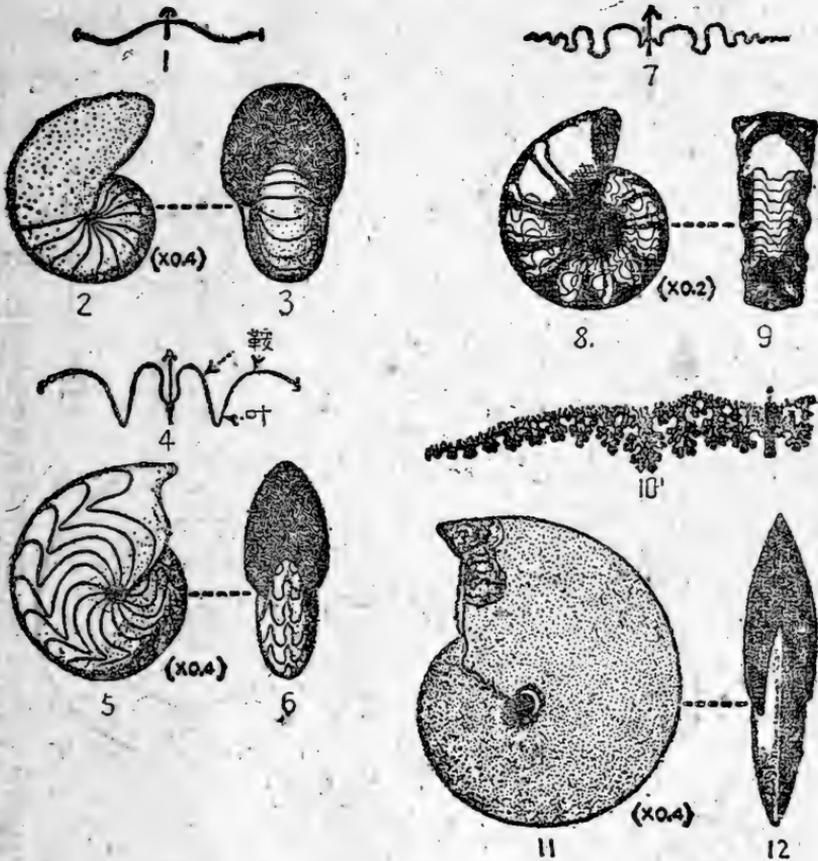


圖 8-68. 縫合綫类型

1, 2, 3—鸚鵡螺式; 4, 5, 6—稜角石式; 7, 8, 9—菊面石式; 10, 11, 12—Placentiaceras 菊石式。1, 4, 7, 10縫合綫展开圖案

据重演律，可以推知 *Dactyloceras* 是从某种稜角石变来的，这样就 把 *Dactyloceras* 的亲缘关系确定了。典型菊石缝合线的外缝合线有 鞍、叶各数个，内部鞍叶数目相等。

以上谈的是外壳的各种特征。至于内壳的形态及结构都比较简单，多呈锥状，少数旋状。

**体管** 头足类如现代鸚鵡螺 (*Nautilus*) 具有一条贯通初房至住

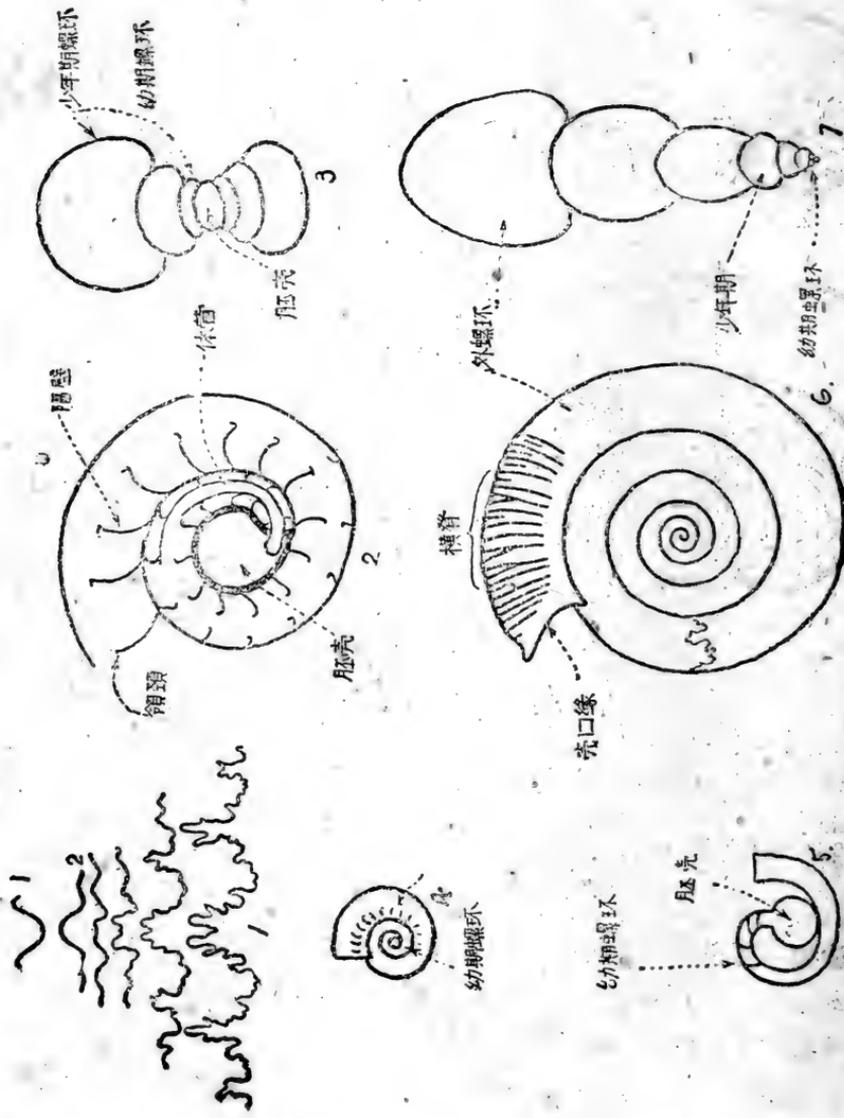


圖 8—69. *Dactylioceras Commune* 个体中縫合綫及壳形壳飾的变化  
 1—縫合綫变化; 2—內環中切, 放大多倍; 3—內几环斷面, 放大多倍;  
 4—片生代一种核角石, 球形胚壳及开始几个隔壁; 5—成壳的臚壳及口壳, 大大縮小

房的灰質管道，是軟体串管分泌的，叫**体管**。它位于体中央，或多数靠近腹方，少数靠近背方。管分兩部：**領**和**連环**（圖 8—69,70），其組成物有同質和異質之別。

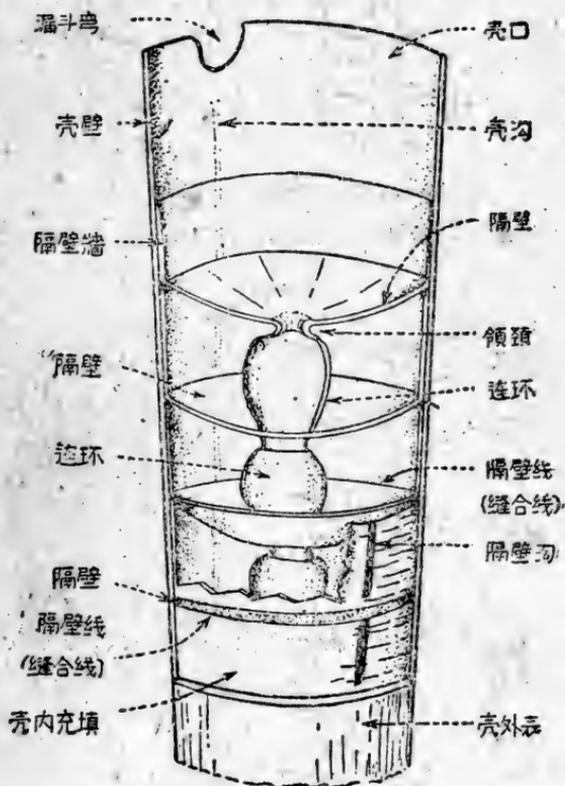


圖 8—70. 直角石各种縱切面示内部結構

連环是連接二个隔壁頸間的一段小管，它不是外胚層特殊細胞的分泌，因而不是真壳質的一部；反之，它是串管内部組織所分泌，屬方解石質而不像霏石組成的隔壁那样。現代鸚鵡螺的体管連环由微小灰質骨針及有机質組成（8—66）；但質脆，容易破碎，不易保存。許多古代头足类的連环可能也是同样脆弱的，因为化石上沒有保存；但另一方面，許多化石螺壳具有保存良好的連环。体管类型可分下列几种：

**全領式** 体管領部向壳尖延伸达二个隔壁之長或更長，沒有連環，例如*Endoceras*（內角石）（圖8—71,77）。

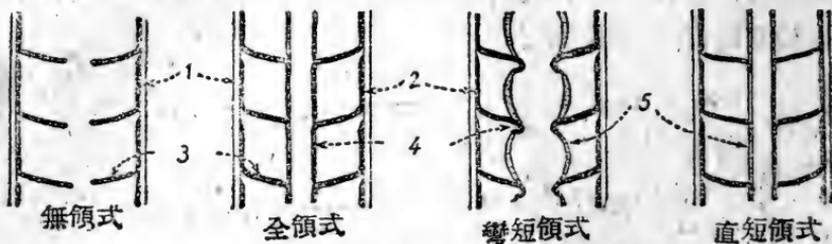


圖 8—71. 鸚鵡螺目体管类型

1—壳壁；2—貼在壳壁的隔壁；3—隔壁；4—領；5—連環

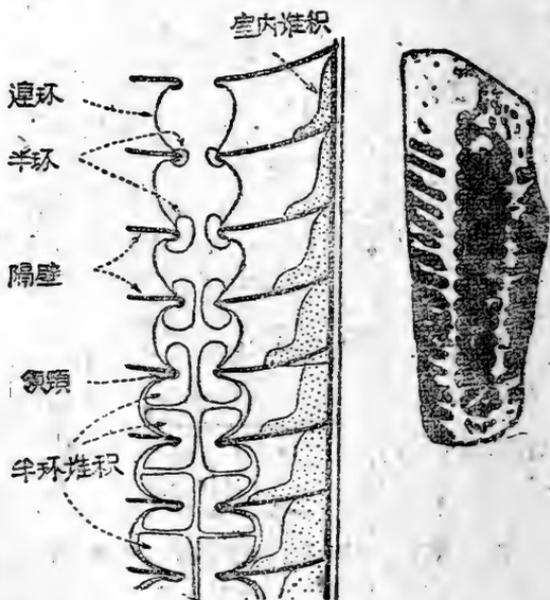


圖 8—72. *Actinoceras richthofeni*（珠角石）

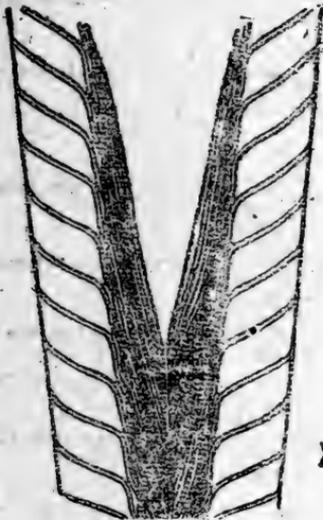
右—縱切；左—縱切示内部構造

**短領式** 由領与連環組成，又可分兩種；（1）**直短領式**，如 *Orthoceras*（直角石）（圖8—71）；（2）**彎短領式**，如 *Actinoceras*（珠角石），*Armenoceras*（亞迷角石）（圖8—71）。

无領式 領甚短，且无連环（圖 8—71）。

体管内还可有各种特殊構造，这些都在体管形成以后逐漸增加的，可称内体管，分内錐（圖 8—73）、半环、隔壁等（圖 8—72）。某些古生代早期的鸚鵡螺在它的体管中分泌橫隔。

分类 根据体管、隔壁及縫合綫、壳飾以及其他特征，本綱可分为二亞綱三目：



Xi

圖 8—73. *Endoceras proteiforme* Hall  
（內角石）体管内具內錐 奧陶紀，  
北美

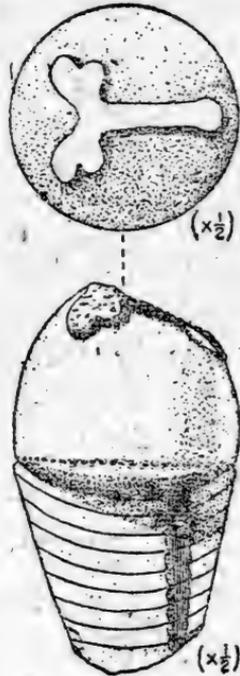


圖 8—74: *Gomphoceras deshayesi*  
示壳口收縮。志留紀捷克波希  
米亞

外壳亞綱（*Ectocochlia*）或四鰓亞綱（*Tetrabranchiata*）

鸚鵡螺目（*Nautiloidea*）

菊石目（*Ammonoidea*）

內壳亞綱（*Endocochlia*）或二鰓亞綱（*Dibranchiata*）

箭石目

鸚鵡螺目 具石灰質外壳，壳形直、弯、旋不一，由簡單隔壁分

隔为許多小房；縫合綫（隔壁綫）或圓圈或稍弯曲成波紋狀（圖 8—65）；体管常居中央，少数靠近邊緣；隔壁頸部向后；完整的壳，其最前方腹面具有漏斗弯；胚壳是多样的：球狀、半球狀、圓錐狀；出現时代：寒武紀到現代，壳口形狀不一，特殊者如 *Gomphoceras*（圖 8—74）比較重要的超科列举如下：

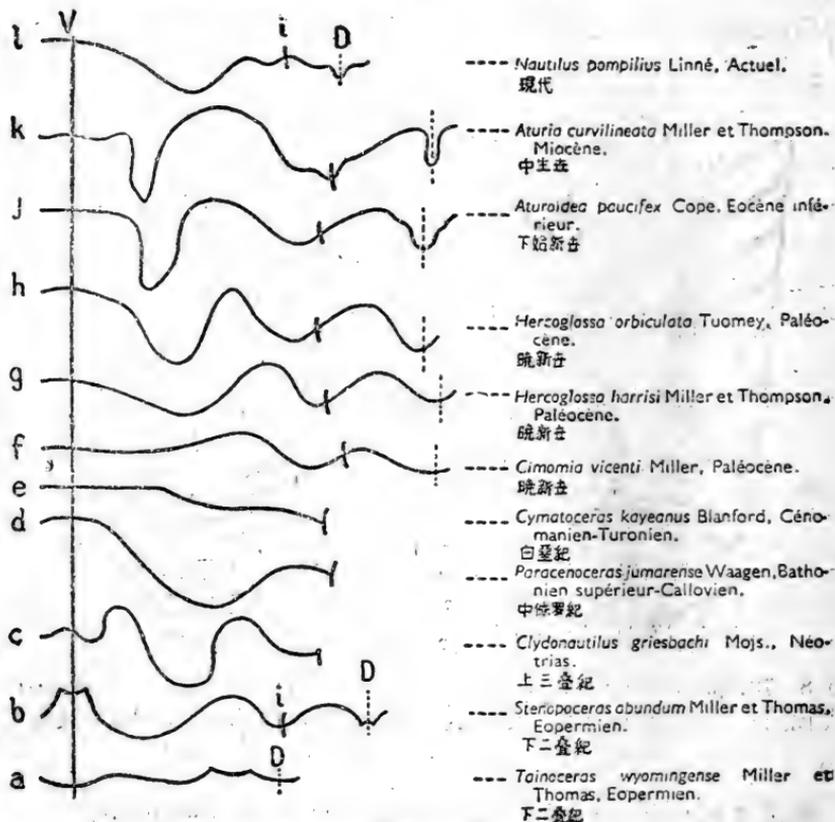


圖 8—75. 鸚鵡螺目縫合綫变化

V—腹面； D—背面； i—脐边

愛力氏角石超科 (*Ellesneroceratidea*) 可能包括最早最低級的代表，壳小，隔壁密；体管管狀，位于邊緣，无內錐及半环，但有时具几个橫隔。最早而可靠的代表是 *Plectonoceras*, Ulrich et Flower

(圖 8—76) 出自我國上寒武紀。整個超科分布自上寒武紀至下志留紀。

內角石超科 (Endoceratidea) 壳直, 有的長達  $4\frac{1}{2}$  米, 體管比較大, 管狀至圓錐狀, 具內錐。限于奧陶紀。例如 *Proterocameroceras* Flower (原房角石) 及 *Endoceras* Hall (內角石) (圖 8—77)。

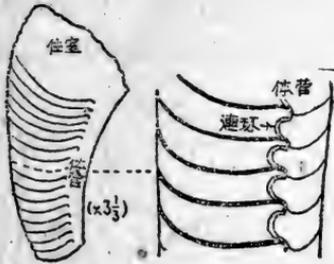


圖 8—76 *Pletronoceras*

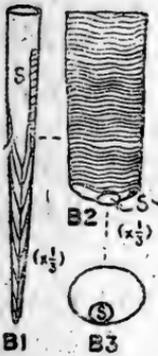


圖 8—77. *Proterocameroceras*



圖 8—78. *Stereoplasmoceras* sp.

(灰角石)

珠角石超科 (Actinoceratidea) 壳直, 具短弯領式體管, 管內半環發育, 在壳的后部甚至几乎堵塞整个體管, 只留下中間小溝及放射溝。下奧陶紀—下石炭紀。例如 *Actinoceras* Bronn. (珠角石) (圖 8—72)。*Armenoceras* Foerste (亞迷角石) 及 *Stereoplasmoceras* Grabau

(灰角石)(圖8—78),我國北方中奧陶紀特別豐富。

直角石超科(Michelinoceratidea=Orthoceratidea)壳直形或弯角形,橫切面近圓形,體管位近中央;體管短直領式,領發育,連環細,奧陶紀—三疊紀。*Michelinoceras*(=Orthoceras)(圖8—79)。



袋角石超科(Ascoceratidea)壳直形、弯角形,成長部分擴大為袋形;體管偏一方,擴大部分的隔壁在背面向前彎曲成S形。例如

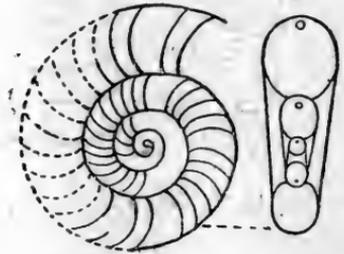


圖8—79. *Orthoceras sinense* (Sinoceras sinense) Foord  
圖8—80. *Ascoceras* sp. 縱切面  
圖8—81. *Tarphyceras* sp. 左—側視; 右—縱切放大

*Ascoceras* (袋角石)(圖8—80)奧陶紀—志留紀。

塔飛角石超科(Tarphyceratidea)螺旋壳;體管直短領式,連環肥厚;體管在幼年期位於腹邊,但成長期移近中央或偏背邊。下奧陶紀—中志留紀。例如*Tarphyceras*(圖8—81)。

鸚鵡螺超科(*Nautilus*)壳包旋,體管位中央(*Aturia*除外);縫合綫直至彎(甚至似稜角石角);壳面光滑,或呈彎紋。中泥盆紀—現代。*Nautilus*(鸚鵡螺)是唯一現代屬;*Aturia* Bronn(圖8—75)上白堊紀—上新世。

菊石目 石灰質外壳,多為旋壳;縫合綫分稜角石式,菊面石式與菊石式三種,顯然與鸚鵡螺不同;個體發育中體管大多數向邊緣;領部從後向前向都有代表(中生代的菊石都是前向式);漏斗彎見于古生代各屬,但自中生代起特別是扁平的菊石,其腹部反變為突出

部；胚壳成圓桶狀；出現時代是從上志留紀到白堊紀。

在菊石个体發育中，不獨可看到縫合綫由簡而繁的變化，如上述 *Dactyloceras*，其他構造如體形、壳飾及內部隔壁特征是呈現有規律的變化。再舉侏羅紀的 *Dactyloceras commune* 為例說明。初房是胚胎期的壳，橢圓形，石灰質。其長軸垂直于對稱面。其后 3—4 環光滑，扁平，寬度迅速增大，這是幼年期。更后几環開始有壯年期的壳飾、橫脊。在壯年期，壳体繼續增長，橫脊分叉，最后達老年期（圖 8—69）。壳的內部部分為住房，長几占最后一環，其后是被隔壁分開的 125—130 個小房。



圖 8—82. *Oxyclymenia undulata*  
(Münster) 上泥盆紀  
上一縫合綫；下右—螺旋切面

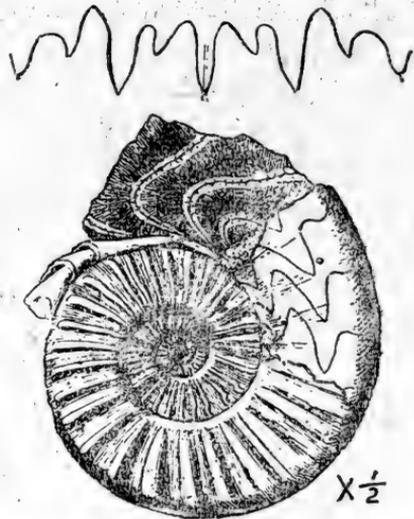


圖 8—83. *Goniclymenia speciosa*  
(Münst) 上泥盆紀，德國

從許多个体發生的觀察，可以發見種屬的關係，確定菊石類的演化發展規律。某些壳形和旋曲方式反映生活環境的適應，只要生活環境相似，壳形也趨近似。因此壳飾、壳形的變化不足以確定演化歷程。體管類型在鸚鵡螺目是重要分類根據，但菊石中它是不重要的，因為變化不大。前人曾根據體管的位置分菊石為內體管菊石 (Intrasiphonata) 和外體管菊石 (Extrasiphonata) 二亞目。

**内体管菊石亞目** 体管位于背方，只包括十几个屬。

*Gonioclymenia* Hyatt (角海神石) (圖 8—83) 扁盤形，橫脊發育；稜角石式縫合綫：腹叶、側叶(中間一个最長)。

**外体管菊石亞目** 体管位于腹方，共有 5000 多种，可根据縫合綫及壳形、壳飾等特征分为下列各超科。

**稜角石超科** (*Goniatitacea*) 体管頷部向后；縫合綫稜角石式。分布于泥盆紀至二疊紀，石炭紀最多，二疊紀减少。

*Bactrites* Sandberger (棍菊石) (圖 8—84) 壳似直角石，縫合綫叶部不清，几乎僅賴体管的邊緣位置决定它屬於菊石目。中泥盆紀—二疊紀。



圖 8—84. *Bactrites elegans* Sandb.

上泥盆紀，爱菲尔  
上一縫合綫；下一壳



圖 8—85. *Manticoceras intumescens*

Beyrich (尖稜角石)  
上泥盆紀，湖南長沙

*Manticoceras* Hyatt (尖稜角石) (圖 8—85) 壳扁平，腹边渾圓或略具稜角；臍露，但不十分大；縫合綫稜角石式：腹鞍及側鞍各一，側尖叶及臍旁尖叶各一。上泥盆紀。

*Gastrioceras* Hyatt (腹稜角石) (圖 8—36) 壳包旋，臍大，

螺环横切面呈梯形。壳面有细长纵脊和横脊；稜角石式缝合线。

菊面石超科 (Ceratitacea) 菊面石式缝合线代替稜角石式，开始有菊石缝合线。壳体大，壳饰多样。但旋纹不发育。例如 *Popanoceras* Hyatt (图 8—87)，下—中二叠纪；*Cyclolobus* Waagen (图 8—88)，上二叠纪。*Medlicottia* Waagen (米氏菊石) (图 8—89) 二叠纪；*Ceratites nodosus* (节锯菊石) (图 8—90)，三叠纪，具标

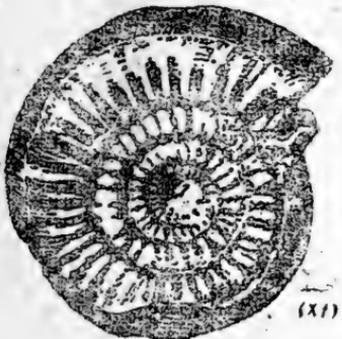


图 8—86. *Gastrioceras orientale* Yin (上), *Glisteri* Martin

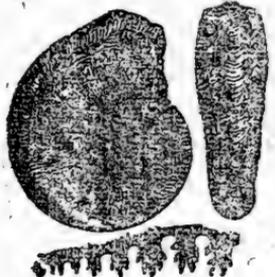


图 8—87. *Popanoceras multistriatum* Gemm. 石炭二叠纪意大利西西里脐视，背视及缝合线

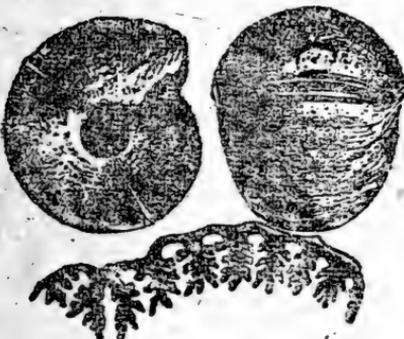


图 8—88. *Cyclolobus stachei* Gemm. 石炭二叠纪，意大利，西西里脐视、背视及缝合线

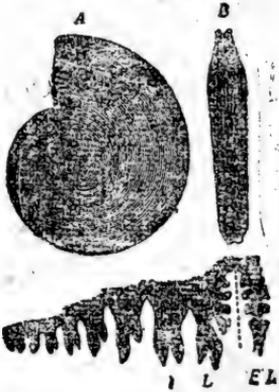


图 8—89. *Medlicottia trautscholdi* Gemm. 石炭二叠纪，意大利西西里脐视、背视及缝合线

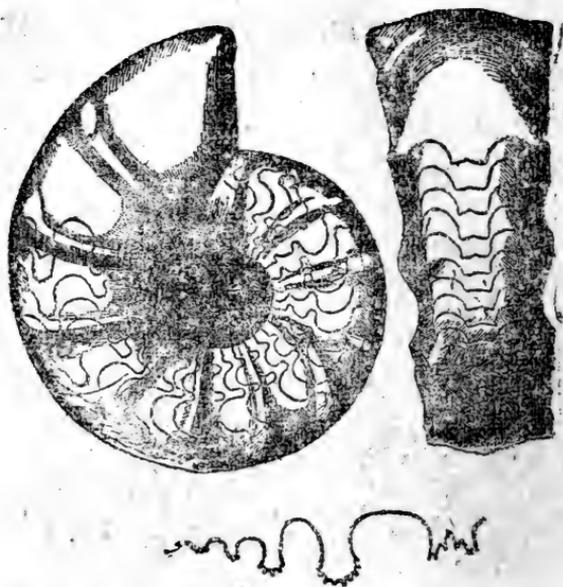


圖 8—90. *Ceratites nodosus* de Haan. (節鋸菊石)  
中三疊紀。臍視，背視及縫合綫

准菊石式縫合綫，壳面生節。三疊紀菊石類均具有粗紋壳飾（橫脊及結節等）如 *Ophiceras Griesbach* (蛇菊石) (圖 8—91)，下三疊紀；

*Trachyceras Laube* (粗菊石) (圖 8—92) 菊石縫合綫；壳面生粗的分叉橫脊，在分叉處生了几行的節，下三疊紀。



圖 8—91. 上—*Ophiceras ptychoides*  
Diener 臍視下三疊紀，喀斯米尔  
下—*O. commune* Spath 縫合綫

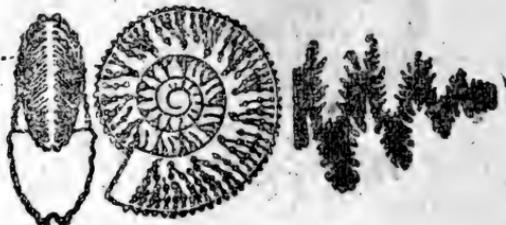


圖 8—92. *Trachyceras* sp.

叶菊石超科(Phylloceratacea) 壳包旋,壳薄,螺环横切面高窄,光滑或呈細紋;縫合綫叶狀,叶三叉。例如*Monophyllites* Mojs (單叶菊石)(圖8—93),中、上三疊紀;*Phylloceras* Suess(叶菊石)(圖8—94),侏羅紀。

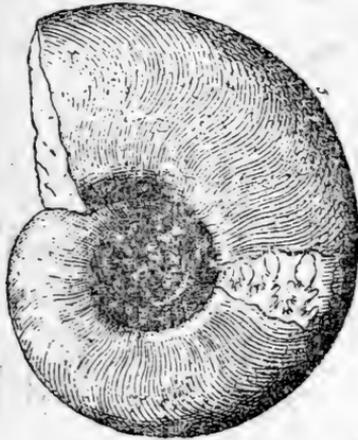


圖 8—93. *Monophyllites simonya* (Hauer)  
上三疊紀, 奧地利

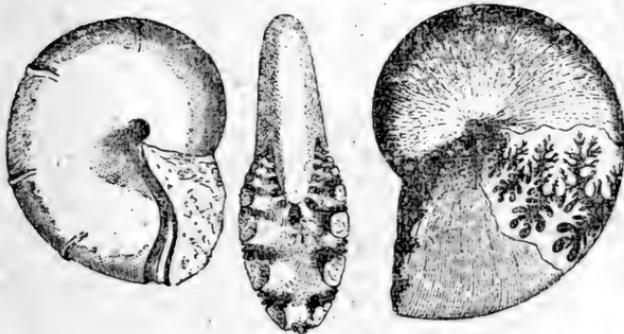


圖 8—94. 左—*Phylloceras heterophyllum* (Sowb.) 下侏羅紀英國約克州 中, 右—*P. psychoicum* (Quenstedt) 上侏羅紀, 捷克

弛菊石超科(Lytoceraacea) 壳薄松旋,螺环剖面近圓形;外縫合綫具兩側叶及一副叶。叶及鞍常分双叉。例如 *Lytoceras* Suess(弛菊



圖 8—95. *Lytoceras liebigi* (Oppel)  
(Sowerby) 上侏羅紀, 捷克

石)(圖 8—64,95)侏羅紀—白  
堊紀。*Baculites*(杆菊石)(圖  
8—96), 白堊紀。*Nipponites*  
*Yab e*(日本菊石)(圖8—97)。



圖 8—96. 左—*Baculites*  
*anceps* Lam. ; 右—*B.*  
*faujasii* Lam. 上白堊紀  
西歐

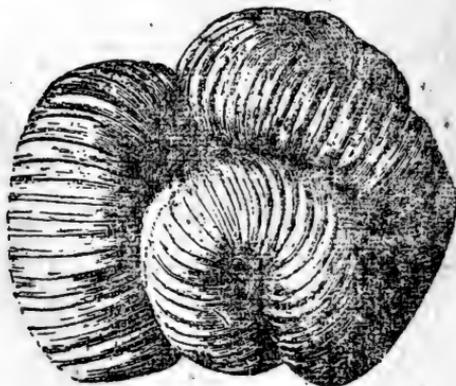


圖 8—97. *Nipponites mirabilis* 上白堊紀, 日本

菊石超科 (Ammonitacea) 壳体甚大,壳飾变化多端,菊石型缝合綫,極复雜,侏罗紀—白堊紀。例如 *Amaltheus* Montfort (繩菊石) (圖8—98), 下侏罗紀; *Perisphinctes* Waagen (三叉菊石) (圖8—99), 上侏罗紀—白堊紀; *Hongkongites* Buchman (香港菊石) (圖8—100), 侏罗紀。



圖 8—98. *Amaltheus margaritatus*  
Montfort 下侏罗紀, 德國

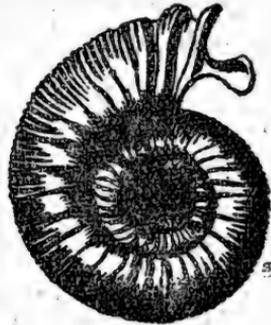


圖 8—99. *Perisphinctes polyplocus*  
(Rein) 上侏罗紀, 德國

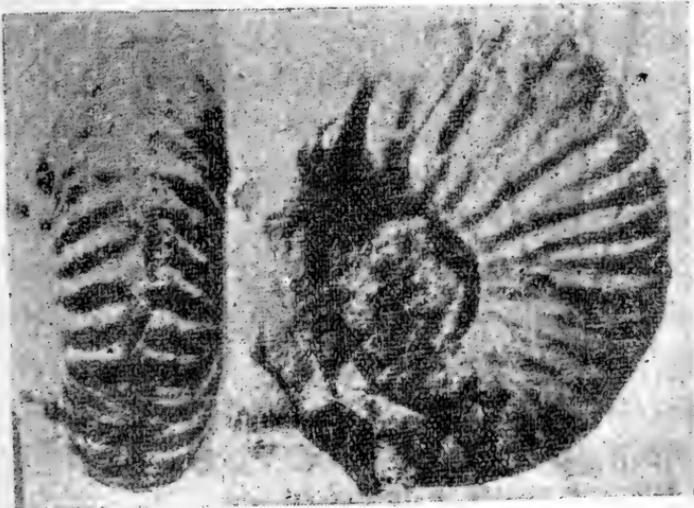


圖 8—100. *Hongkongites hongkongensis* Buchman 侏罗紀, 九龍

二疊紀菊石類，除生長綫細旋綫外，无特殊壳飾。三疊紀菊石具橫脊及瘤節。侏羅紀初期菊石壳飾复趨簡單，橫脊不分叉；侏羅紀中期直至白堊紀末的菊石其壳飾又多具分叉橫脊，且有許多形成弯曲粗綫。縫合綫方面則侏羅紀及白堊紀菊石的縫合远較三疊紀者为复雜。白堊紀起發見松旋菊石，如杆菊石，又有不規則旋曲的菊石，如日本菊石，見于日本白堊紀，这是有規則旋曲能力衰退的例子。个别屬种中縫合綫部分簡化为假菊面石式。我國菊石多見于三疊紀，少数見于侏羅紀（九龍、惠陽及西藏）（圖8—100）。

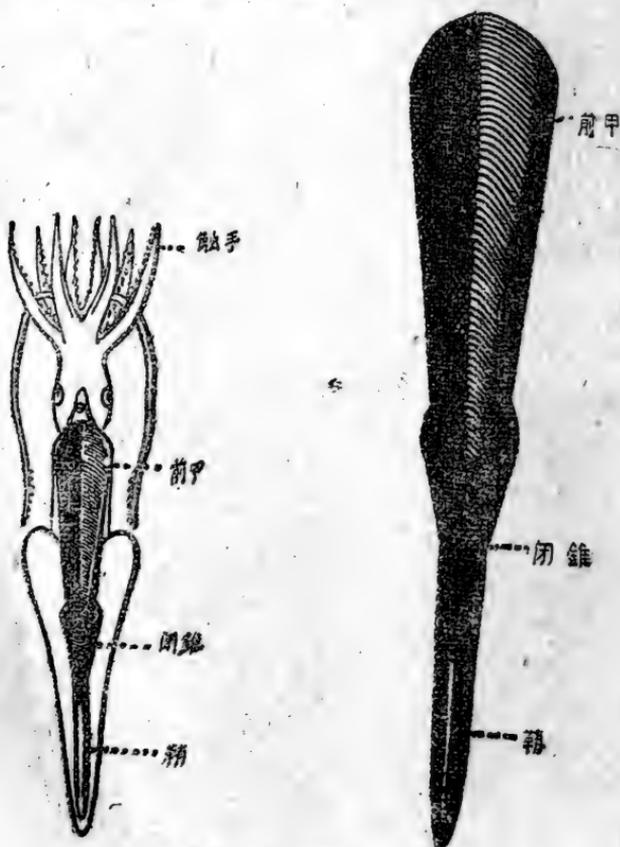


圖 8—101. *Belonnites* sp.  
左—箭石复原形圖；右—硬体全貌

內壳亞綱 (Endocochlia) 或二鰓亞綱 (Dibranchiata) 包括所有現存海生頭足綱 (鸚鵡螺除外); 全部可分為箭石目 (Belemnoid-ea)、烏賊目 (Sepioidea)、(Teuthoidea) 及八腕目 (Octopoda)。箭石目主要限于中生代, 化石豐富; 后二目現代繁殖, 化石不多; 因此重點介紹箭石目。

*Belemnites* Lister (箭石) (圖8—101) 是廣布于侏羅紀和白堊紀的代表屬, 其內壳由三個主要部分組成, 即鞘、閉錐和前甲。鞘圓錐狀, 為方解石柱體構成。鞘內的錐就叫閉錐, 有隔壁分隔的小室, 近腹面是體管。前甲自閉錐口背方前伸, 含壳質甚薄, 不易保存, 在生時可能是保護背面內臟的構造。

箭石的閉錐相當于鸚鵡螺目及菊石目的壳, 也就可見他們三者的密切關係。它的簡單隔壁和體管和某些弓角石最為相似, 但不同處是它具有一個顯著的初房。

最早的箭石類根據最近報道, 出現于下石炭紀 (*Eobelemnites* Flower), 但古生代末期一般少見。三疊紀起有 *Metabelemnites* Flower 等, 侏羅紀有 *Belemnites*, 都極重要, 在西歐作為詳細分帶的根據。1954年中國科學院西藏工作隊也在西藏發現大批的箭石。

生態 頭足綱化石已描述的在10,000種以上, 現存的不及200種。除了鸚鵡螺 (*Nautilus*) 共2—3個種以外, 所有現代頭足類都屬于內壳亞綱。化石中菊石目占75%, 鸚鵡螺目占24%, 內壳綱占1%。由于現代頭足類都是海產, 而頭足類化石一般又和其他海產動物化石共處, 因此肯定過去的這一類動物是適應于海洋生活的。

現代鸚鵡螺散布于太平洋西南澳洲北部、印尼附近及菲律賓等地, 它們活動在深達700米以內的海底, 夜間游入淺水, 日間深伏。鸚鵡螺目化石可能活動于較淺海底, 如現代大陸棚以及淺海灣那樣。

關於菊石目的生態, 尤其他們活動的大概深度, 可從壳体特征以及它們和其他化石共生的關係加以推測。

較大的現代烏賊營漂浮生活, 但有的生活在近岸地帶; 成群結隊

地漫遊遠洋及沿岸之間。中生代的箭石深淺水都有。侏羅紀、白堊紀箭石有時數以百計保存在地層中，證明他們可能和現代烏賊一樣是成群活動的海生動物。

頭足綱各類經歷約 5 億年漫長的地質時代，能夠適應於海洋各種環境，營各種生活方式，如漂游、游泳及活動底棲等；僅有日本上白堊紀的日本菊石 (*Nipponites*) 體形為不規則的彎曲，可能是唯一定居底棲的代表。輕巧的流綫式殼型 (如 *Placenticeras*) (圖 8—67、10、11、12) 可能是善游泳的，而笨重壳体如 *Gomphoceras* (圖 8—74) 則可能營漂浮生活。

## 第五綱 掘足綱 (Scaphopoda)

掘足綱是兩側對稱的軟體動物，體形為彎圓錐狀，外殼的兩端開口，凹邊為背方，凸邊為腹方，大殼口向前，小殼口向后。外套膜形成一個完整的小管，肌肉位於殼內后端附近，是軟體附着在外殼之處。近前方有長圓錐狀或板狀足，能伸出殼外，掘泥覓食。小頭位於足的背方，無眼和觸手，但通常具有許多頭絲，是觸感和捉捕食物的器官。口腔內有顎和齒舌。無鰓，以後腸的突起代替了鰓的功能。循環系統極端退化—心臟無心耳，也無血管。腎臟與圍心腔不相連。神經系統具有明顯的特殊神經節。雌雄同體。

掘足綱屬海生底棲動物，它們生活範圍從海邊到深達 4570 米處。通常借外殼闊端所伸出的足的活動掘入泥沙，但後半部突出在泥沙底面之上。

貝殼由叢石組成，從寬殼口方面逐漸增長。後殼口緣鋸齒狀，或呈裂紋，通常這一部分容易破碎或遭溶解。最大的殼長達 15 厘米，多數長 25—50 毫米。殼外光滑或呈橫紋或具縱脊。

掘足綱的殼和腹足綱不同處是兩端開口；與頭足綱不同處是除兩端開口之外，殼內無隔壁；與環蟲蟲管不同處是環蟲蟲管僅有二層而本綱具有三層殼質。

現代掘足綱共約有 200 種，化石描述過 300 多種，多數歸于 *Dentalium* (角貝) 一屬 (圖 8—2)。最早出現于奧陶紀，但白堊紀起才有較多化石保存，一般說是軟體動物門中最不重要的化石。

**軟體動物門的地史分佈** 由于瓣鰓、腹足、頭足等綱在寒武紀后期已極形分化，不能當為原軟體綱或掘足綱的祖先；且在寒武紀初、中期尚未發現任何軟體動物的化石，因此可以推斷本門的祖先一定是出現在前寒武紀。茲將重要綱目的時代分布列表如下：



## 第九章 節肢動物門 (Arthropoda)

### 一 般 特 征

節肢動物是動物界內包羅最廣、種類最多的一門，為具三胚層及真體腔的無脊椎動物。現代生存的節肢動物如螃蟹、龍蝦、蜘蛛、昆蟲都是我們日常所熟悉的。它們的化石自下寒武紀至新生代，差不多各時代的地層中都有發現，其中包括不少已經滅絕的古代動物。

節肢動物種類的繁多是與其生活方式的多样化及生活環境的廣泛分不開的，凡是生物能夠生存的地方，無處找不到節肢動物。空中、海洋、河流、湖泊、地表的土壤，岩隙中以及雪野和冰原上都有它們存在。除自由生活的以外，還有許多節肢動物以其他動物或植物為宿主，寄生在宿主身體上。

節肢動物的身體大小的變化甚巨，微小的昆蟲體長不到半毫米，大型的三葉蟲可以長達67.5厘米，巨大的日本蟹連螯長達340厘米。它們的身體分背腹兩側，一般均為兩側對稱，身體的外面通常都被以几丁質或几丁石灰質的甲殼，這種甲殼為外骨骼且為身體的表層所分泌，功用在於保護身體及供內部肌肉附着。

身體分節為節肢動物的重要特徵，全身分成許多排列整齊、彼此構造相似的體節。較高級的節肢動物，某些體節常互相結合，形成極易區別的各部分，例如頭部、胸部和腹部，有時甚至頭胸進一步結合構成整個的頭胸部。

具有由多節組成的附肢為節肢動物命名的由來。附肢成對的生於腹面兩側，按體節排列，通常為每節一對，有時某些體節不生附肢。

一般都認為環蟲是節肢動物的祖先，這是因為它們的身體都分節，都有專司運動的器官，內部器官系統的位置類似，某些器官在

構造上更有着相同之點。但是節肢動物的有機結構則比較複雜，僅就體節與附肢的特征而言，與環蟲已有顯著的不同，節肢動物較高度的分化和結合使身體分成頭、胸、腹三部或頭胸及腹兩部，這種現象是環蟲所沒有的。後者僅分明顯的頭部及軀干。環蟲的附肢僅為不分節的疣足，固着在體節上，沒有關節相連；節肢動物的附肢與體節以關節相連，本身各節間也具有關節，因此可作更為複雜的運動。這些附肢最初專司運動，隨着身體的分化，頭部的附肢變成了司感覺、捕食或咀嚼的器官，胸部前肢常變成顎片，胸部及腹部附肢一般都司游泳或爬行，有些腹部的附肢變為司生殖的器官。

節肢動物具有發育完好的神經系統，在基本構造上與環蟲具有共同的特征。梯形的中樞神經由神經干、神經節與其間的連結綫構成。消化管和環蟲一樣呈管狀，口位於腹面前端，肛門位於後端。在感覺器官中值得注意的是絕大多數節肢動物都具有眼，只有極少數因為生活方式特殊，眼睛衰退而消失，眼有單眼和復眼之分，復眼由許多小眼所組成。

節肢動物有的為水棲，有的生活在陸地上，生活環境不同使得它們的呼吸器官變化較多，在水中生活者用鰓呼吸，陸生者則由皮膚局部的陷入體內形成頁肺或氣管。

在個體發育中很多節肢動物具有變態或蛻殼的特征。例如蜜蜂的個體發育，由卵孵化成為蠕蟲狀的幼蟲，至化蛹期幼蟲發育成蛹，由蛹再發育成為蜜蜂，這就是變態。還有許多節肢動物，由於身被堅硬的甲殼限制了軟體的發育成長，乃階段性的蛻去舊殼，重生新殼；在舊殼已經蛻去，新殼逐漸成長期間，軟體得以生長。由於具有蛻殼的特性，有些古代的節肢動物在岩層中留下了各個發育階段所蛻的甲殼，供給了研究個體發育及系統演化的寶貴資料。

## 分 類

節肢動物門共分三個亞門，各亞門之下一共又可劃分七個綱。分類

主要根据呼吸器官的性質、身体分節的情况以及附肢的構造和数目。

## 節肢动物門 (Arthropoda)

### 第一亞門 有鰓亞門 (Branchiata)

第一綱 三叶虫綱 (Trilobita) 如已滅絕的三叶虫。下寒武紀—二疊紀。

第二綱 甲壳綱 (Crustacea) 如蟹、蝦、藤壺。寒武紀—現代。

### 第二亞門 有螯肢亞門 (Chelicerata)

第一綱 腿口綱 (Merostomata) 如鯨。中寒武紀—現代。

第二綱 蛛形綱 (Arachnida) 如蜘蛛。志留紀—現代。

### 第三亞門 有气管亞門 (Tracheata)

第一綱 原气管綱 (Protracheata) 如櫛蚕。中寒武紀—現代。

第二綱 多足綱 (Myriopoda) 如蜈蚣、蚰蜒。泥盆紀—現代。

第三綱 昆虫綱 (Insecta) 如蜜蜂、蜻蜓、蒼蠅、蚊子。石炭紀—現代。

## 第一亞門 有鰓亞門

有鰓亞門为水生动物，用鰓呼吸。体被几丁質及灰質或完全为几丁質的甲壳。头部生五对附肢，第一对为触角，不分叉，延伸成鞭狀，其余四对均为双叉型附肢，較高等的代表，第二对也常变为触角。双叉型附肢的基部由基肢構成，自基肢生出两个分肢，一为内肢，一为外肢 (圖 9-1)。某些有鰓節肢动物的内肢或外肢常有一个消失。

头部的第二对附肢有的生在口前，有的与口并列，有的生在口后。三叶虫綱的第二对附肢就生在口后，这是最原始的位置。在甲壳綱發展的过程中，第二对附肢有漸向前移的現象，原來与口并列，后来移至口前。

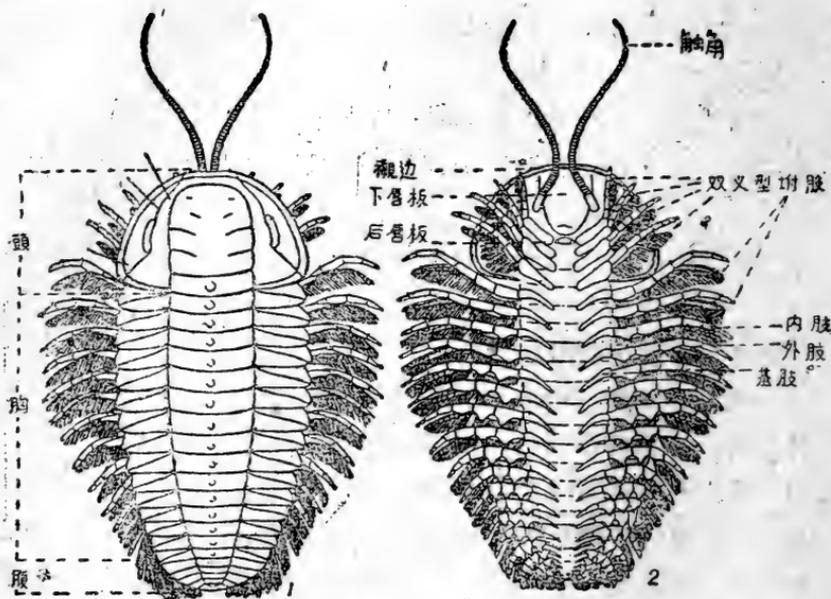


圖 9—1. 三叶虫背面(1)及腹面(2)的基本構造 *Triarthrus becki* Green  
奧陶紀, 北美

头部的五对附肢分属于头部的后五个体节，最前面一节不生附肢，因此有鳃亚门的头部一般均由六节构成。

胸部及腹部附肢数目各类不同，但多为双叉型。

有鳃亚门分为三叶虫纲和甲壳纲。

## 第一綱 三葉虫綱

**一般特点及構造** 三叶虫是已滅絕的古生代節肢動物，其遺體往往與腕足動物、珊瑚、頭足类等典型的鹹水生物化石一起發現，證明純係海產；大多數為底棲爬行及游泳動物，某些多刺的種類可能營漂浮生活。

三叶虫一般較小，身體的長度在50到75毫米之間，但有些可以小到不及10毫米，最巨大者如北美泥盆紀的 *Teratuspis* 身長67.5厘米，



头甲是由数節結合而成的整片，其軸叶隆起为头鞍，头鞍上常遺留着分節的痕跡，通常表现为位于兩側而成对的橫溝，可称鞍溝。鞍溝將头鞍分成几个鞍叶，鞍叶就是原來体節的殘跡，头鞍的最后—節为頸环，以連續的頸溝与其前面的部分分开；頸环的形狀已与胸甲軸部各節一致，但仍固着于头鞍不能活动。头鞍的兩旁为三叶虫的兩頰，頰的側緣与后緣相交的角溝成头角，头角有时向后延伸成为头刺。每片頰都被顏面綫分成兩部分。顏面綫常为極細的綫狀淺溝，圖9—1所示 *Triarthrus* 的顏面綫起始于头甲后緣头角的內側，向前延伸繞过眼的內側达到头的前緣。顏面綫內側，固着于头鞍兩旁的部分为固定頰，同一片頰上位于顏面綫外側的部分为自由頰。当三叶虫生活时，自由頰并不是十分活动的，只是沿着顏面綫与头甲的其他部分連結得不夠牢固，因此当三叶虫死后極易順顏面綫脫落，而保存成为化石者大多僅为头鞍与兩個固定頰連在一起，不包括自由頰。头鞍与兩個固定頰合称为顛部。

三叶虫是蛻壳生長的節肢动物，顏面綫就是适应这种生長方式而產生的構造。每当蛻壳的时候，坚固的背甲首先順顏面綫裂开，以便軟体脫出。

在每个固定頰的外緣，差不多相当顏面綫中点的地方，各有一个豆狀突起的眼叶，当三叶虫生活的时候，眼睛即位于它的外側。眼睛的形狀及大小变化很多，因而眼叶的形狀大小也很不一致。眼叶的位置随固定頰的寬窄而变动；固定頰窄时，眼叶距头鞍較近，固定頰寬时，眼叶距头鞍較远。有的三叶虫的眼叶前端直接与头鞍的前端相連；当眼叶离头鞍远时，常生長眼綫，連接眼叶与头鞍的前端。有一些的三叶虫沒有眼睛，可能是由于居住在較深的海底或其他无光的地帶眼睛失掉功能而衰退的原故，或为挖泥生活的結果。

具有眼睛的三叶虫均为复眼，但有些退化到只具兩三个小眼（如 *Harpes*）或者只剩一个小眼（如 *Trinucleus* 的某些种）。复眼有兩种：一种为單式复眼，許多小眼被一片角膜所包裹，表面光滑，在它

下面附着之处反映不出复眼的性質，有时角膜外表具粒狀突起，則在附着处構成許多小眼面。另一种为复式复眼，每一个小眼具一片角膜，同样構成許多小眼面；小眼面为圓形或多边形，直徑僅  $1/10$  至  $1/2$  毫米；一个复眼的小眼面可以多到 15,000 个。

头甲的邊緣以一道連續的溝与其他部分分开，前部为前緣，兩側为側緣，有的三叶虫头鞍延伸到头甲的最前端，因此沒有前緣；另一些三叶虫头鞍前端与前緣相接；还有些三叶虫头鞍达不到前緣，与前緣之間發育了前顏面。

胸甲由許多体節組成，体節的数目最少者为二，如 *Agnostus*，最多可达 44 節，如 *Paedeumias robsonensis*。每節由一个軸部及其兩側的兩個肋叶組成，肋叶靠外側部分向下并向后弯，末端常延長成肋刺，節与節之間以關節相連，每節軸部都有向前延伸的部分，插入其前節的下面（圖 9—5）；因此胸甲可以伸縮活动，使身体卷曲。每節的軸部和肋叶靠前部都具有橫溝，称为關節溝及肋溝。

尾板蔽盖着身体的腹部，由多个体節緊密結合而成，分節的痕跡有的非常顯著，有的已經模糊不清。橫向也划分为中央的軸部及兩側的肋叶。尾板的周圍常成整齐的尾緣。以一道連續的緣溝与其他部分分开，有的三叶虫順着尾緣生尾刺。尾刺的特点，常为鑑定屬的根据。

初期的三叶虫尾板往往很小，僅成刺狀或小球狀，如 *Olenellus* 及 *Redlichia*，以后有發展变大的趋向。胸甲与尾板有相互消長的关系，胸節少的三叶虫常具較大的尾；反之，胸節多的三叶虫尾往往較小，因此尾板的增長是胸節后部与之結合的結果。

三叶虫的腹面，头部邊緣由背甲轉折过來的襁边所复盖。顏面綫常延至腹面分割襁边，其末端有时与平行头緣的腹縫合綫連接。三叶虫的口位于头部腹面中部，但偏向后方，在口的前后都生着几丁質的唇板，近長方形或橢圓形的下唇板，位于口的前方，直接与襁边連接；另一片較小的后唇板位于口的后方（圖 9—1）；还有些三叶虫，在

下唇板的前面發育了上唇板，上唇板以腹縫合綫及連接綫与襯边分开（圖9—7）。

腹面兩側成对地生長附肢。头部附肢一共五对，胸及尾部則为每節一对（圖9—1）。

根据保存完全的 *Triarthrus* 三叶虫的附肢属双叉型，由一大節基肢，生出形狀与構造均不相同的内肢与外肢，基肢与位于背溝下面的突起連接。内肢細長，由六節組成，末節生三根剛毛，为司爬行的附肢。外肢構造变化較多，但主要为一片扁平板，一側密生剛毛，板的基部一方面与基肢相連，同时也与内肢的第一節相連。外肢的作用是司游泳及呼吸（圖9—3, 6）。

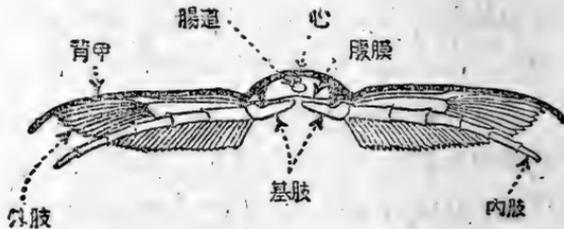


圖9—3. 三叶虫胸節横切面

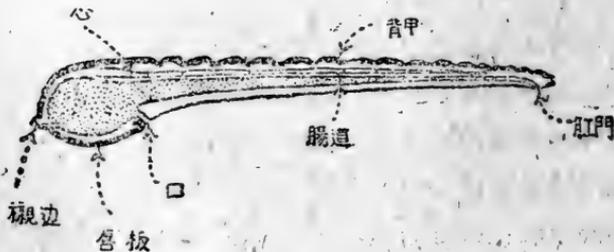


圖9—4. 三叶虫沿中軸之縱切面（据 Twenhofel 及 Shrock）

头部第一对附肢为單叉型分節的触角，位于下唇板的兩側，为感觉器官。另四对均为双叉型，位于口后，形狀及構造基本上与胸部和尾

部的附肢一致，唯基肢成为顎片，有司咀嚼的功用，先将食物嚼碎然后送入口中。節肢动物一般都是每節生一对附肢，据此可以推想三叶虫的头甲由六節合成，且头鞍上分節的痕跡在顎环以前最多为五節，也与此数相合。



圖 9—5. 三叶虫各胸節間的  
关系

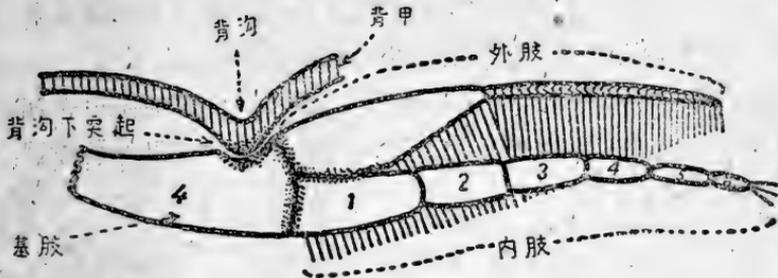


圖 9—6. 三叶虫的附肢

**分类根据及分类** 三叶虫是已經絕滅的动物，对于它們的軟体所知有限，因此主要是依靠外骨骼的特点進行分类。例如：顏面綫的性質及部位、胸節的数目、头甲与尾板的特点、眼的有无及其構造等都可以作为分类的根据。尤其重要的是顏面綫。按照顏面在头甲上的位置不同，首先可將三叶虫綱划分为后類目与前類目兩大类，因此顏面綫是三叶虫綱分目的基本根据。

三叶虫个体發育的研究对于分类非常重要，很多三叶虫幼虫特征出入甚大，如不仔細研究其一系列的發育过程，僅僅根据成虫的特点，很难恰当的分类。例如 *Calymene* 一屬，成虫的顏面綫位置介乎后頰目与前頰目之間，而在幼虫階段曾具前頰式的顏面綫；如果不研究其个体發育的各个階段，則无法确定其分类位置。

早在1822年已有古生物学家進行了三叶虫綱的分类工作，但自十九世紀末叶以來，曾为各國学者所普遍采用者是畢奇尔氏(C. E. Becher)于1897年所作的分类。畢奇尔根据顏面綫的位置將三叶虫綱分三个目。凡顏面綫的后端交于头甲后緣者，均归之于后頰目(*Opisthoparia*)。顏面綫的后端交于甲側緣者，均归之于前頰目(*Proparia*)；此外还有些三叶虫在它們的头甲上沒有顏面綫，畢奇尔認為这些三叶虫的自由頰位于头甲腹面邊緣，少数在兩個头角处出現于背面，因此顏面綫位于头甲自背面轉向腹面的邊緣，或只在头角附近極靠邊緣的地方出現，乃把这一类三叶虫列为下頰目(*Hypoparia*)。由于畢奇尔划分下頰目所根据的实际資料不足，進一步的研究及更多新資料的發現証明，原屬下頰目的各类三叶虫实际分屬后頰目与前頰目，下頰目应不存在。

## 后 頰 目 (*Opisthoparia*)

大多数的三叶虫屬于后頰目，其中包括下寒武紀时最早出現和二叠紀时最后滅絕的各屬。

后頰目的顏面綫从头鞍前方向后延伸，經過眼与头甲的后緣相交，象这样划分出來的自由頰包括头角或头刺(圖9—7:1, 2)。顏面綫在头鞍前方的部分有时通过前緣延續到腹面的襠边上(圖9—7:3, 4)；有时在头鞍的前方相交(圖9—7:2)。凡有眼的后頰目三叶虫都是單式复眼，位于自由頰的内側。

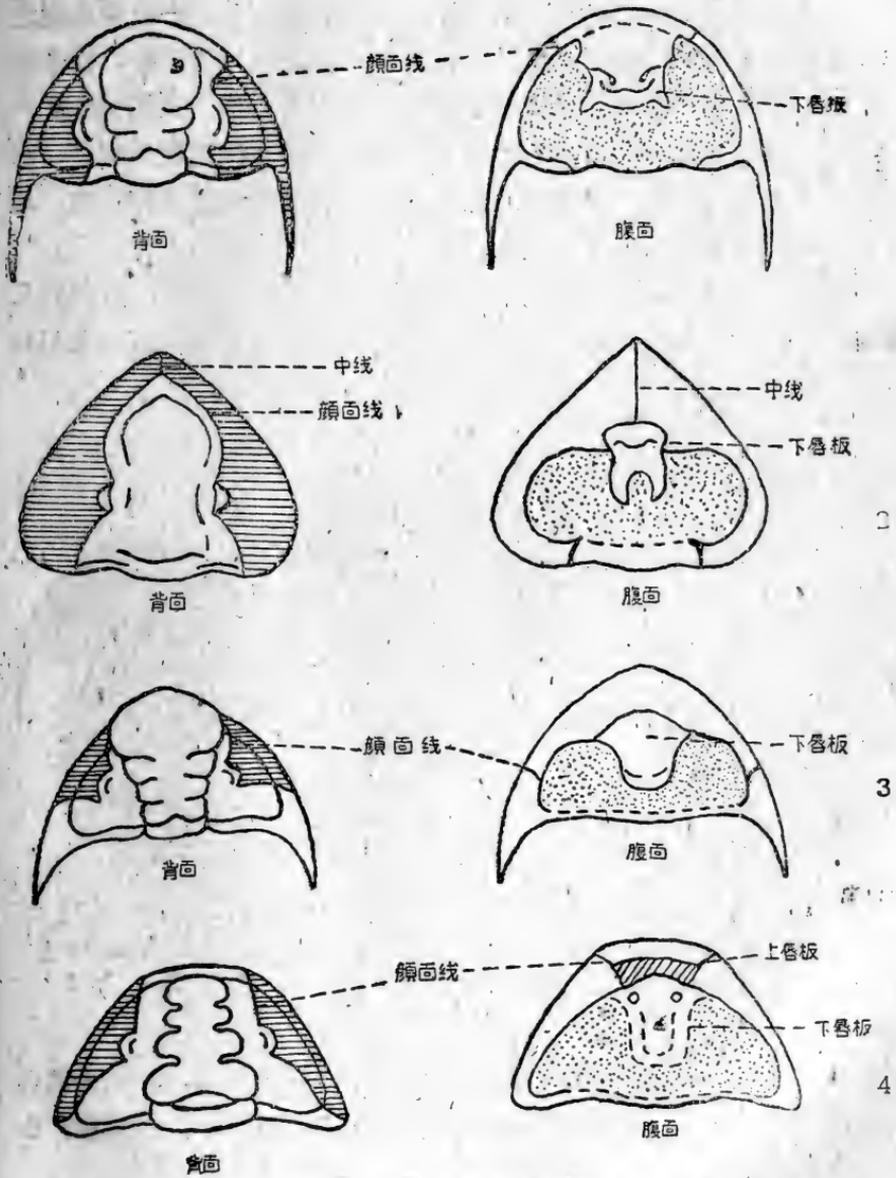


圖 9-7. 后頰目与前頰目三叶虫的顏面綫位置 (画橫綫部分为自由頰)

1-后頰目的顏面綫, 延長至腹面与瓣边相交; 2-后頰目的顏面綫, 在头鞍前面相交为一;  
 3-前頰目的顏面綫, 在头鞍前面相交; 4-前頰目的顏面綫, 延長到腹面与瓣边相交

*Redlichia* Cossmann (雷氏虫) 为亞澳兩洲下寒武紀重要屬之一，头甲近半圓形(圖9—8)，具有錐形或近柱形的头鞍；鞍溝通常为3至4对，顏面綫的后段常不清楚；一对新月形的眼叶靠近头鞍，因此固定頰極窄，自由頰的寬度一般等于固定頰寬度的兩倍，活动頰上具有發育很好的头刺；胸節数目多，肋叶的末端延伸成刺，尾極小，僅由兩節構成。下寒武紀。

*Olenellus* Hall 头甲近半圓形具有头刺(圖9—9)，柱形的头鞍前端稍擴大成球形。沒有明顯的顏面綫；一对新月形的眼叶大而靠



圖9—8.

*Redlichia chinensis* Walcoff  
下寒武紀，華北及華南

圖9—9. *Olenellus thompsoni* Hall

下寒武紀，北美

圖9—10. *Holmia Kjerulfi* Linnarson 下寒武紀 瑞典 × 1

近头鞍，其前端与头鞍的第一節相連；胸甲由14節構成，肋節末端向后延伸成較長的刺，第三節肋叶的刺特別發育。尾極小，成刺狀，沒有肋叶。下寒武紀。

*Holmia* Mathew 头甲特征与 *Olenellus* 相同，但在头鞍末節的兩側生一对向后延伸的小刺，胸甲16節，軸叶中央生刺；尾也与 *Olen-*

*ellus* 不同，為一片極小的圓板，隱約可見分節痕跡（圖 9—10）。

*Redlichia*, *Olenellus*, *Holmia* 三屬有許多共同特點；例如頭甲大，尾板極不發育，二者大小比例懸殊；大而呈新月形的眼葉，位置靠近頭鞍，胸節的數目多，肋刺發育等都是三葉蟲的原始特性，可代表多數下寒武紀三葉蟲的一般特征。

*Olenellus* 與 *Holmia* 都不具顏面綫，也是三葉蟲的原始特征之一，但在很少的情況下，與它們同類的某些屬，偶爾具有比較清楚的顏面綫。這種情況說明，最原始的三葉蟲可能是沒有顏面綫的，而 *Olenellus* 與 *Holmia* 則為顏面綫開始發生的一類三葉蟲的代表。

*Paradoxides* Brongniart（兜頭蟲）為背甲狹長的三葉蟲（圖 9—11），頭甲呈橫寬的半圓形，具顯著的邊緣及極長的頭刺，頭鞍前端較寬被 2 至 4 對鞍溝所劃分，鞍溝常至頭鞍中央相連，眼葉腎狀，離開頭鞍稍遠；胸甲由 16 至 20 節構成，肋葉末端向後延長成刺；尾板呈小片狀，其軸部分 2—8 節。中寒武紀。

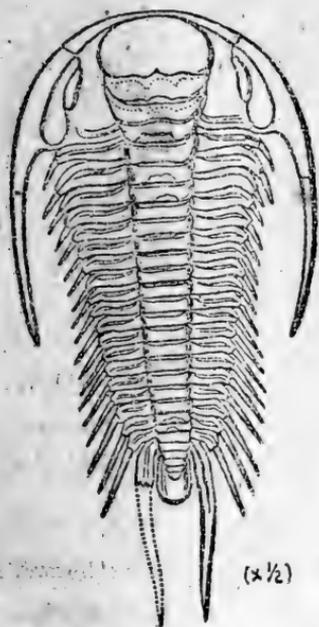


圖 9—11. *Paradoxides bohemicus*  
Barrande 中寒武紀，捷克斯洛伐克  $1/2$

*Ptychoparia*（褶綫蟲）頭甲半圓形（圖 9—12），略橫寬，頭鞍錐形或截頂錐形，具有 2 至 3 對鞍

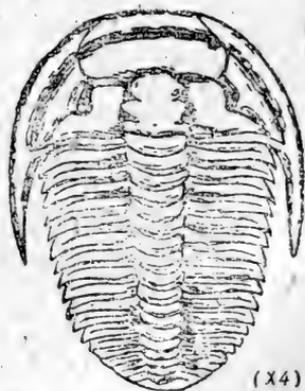


圖 9—12. *Ptychoparia kochibei*  
Walcott 中寒武紀山東張夏  $\times 4$

溝，顏面綫的后端接近頭角，頭鞍前方為較寬的前顏面及顯著的前緣。眼葉小，距頭鞍較遠，以明顯的眼綫與頭鞍的前端相連，眼綫平直或外側稍稍下斜；固定頰較寬；胸甲分14節，軸葉比肋葉稍窄；尾小，呈橫寬的半圓形，明顯的劃分為軸葉及兩個肋葉，分節的痕跡清楚。下一中寒武紀。

*Bailiella* Matthew (畢氏蟲) 頭甲半圓形(圖9—13)，具錐形頭鞍，為三對不明顯的鞍溝所劃分，頭鞍前方為較寬的前顏面及顯著的前緣，固定頰極寬，自由頰極窄，具直而短的头刺，無眼；尾板小，呈半圓形，尾軸葉分三節。中寒武紀。

*Olenus* Dalman (油節蟲) 頭甲近半圓形(圖9—14)，前端略方，頭鞍短近柱形，三對鞍溝常不顯著，眼小，位置近頭鞍的前端，以眼綫與頭鞍相連；胸甲由12—15節組成；尾小，軸葉分3—5節。上寒武紀。



2 (X)

圖9—13. *Bailiella ulrichi*  
Endo 中寒武紀，山東煙台，  
×1 頭甲及尾板



圖9—14. *Olenus truncatus*  
Brunn 上寒武紀，瑞典 ×1

*Damesella* Walcott (德氏蟲) 為背甲表面具斑点的三葉蟲(圖9—15)，頭甲橫寬，顛部與尾甲大小相等，頭鞍截頂錐形具兩對鞍溝，有時多於兩對，眼小突出，位置相當於頭鞍的中段，由眼綫與頭鞍相連，固定頰寬，寬度等於頭鞍，自由頰近三角形；胸甲共12節，

肋叶平直；尾板近半圓形，軸叶錐狀，尾緣生5对以上的尾刺（常为6对）。中寒武紀。

*Blackwelderia* Walcott (蠃蝶虫)，头甲橫寬，表面具斑点，头鞍截頂錐形，鞍溝兩对以上。头甲的前緣極凸，向后与头鞍之間为窄而向下凹的前顏面，固定頰寬，顯著地凸起。尾近三角形，軸叶至少分四節，末節極尖尾緣生刺，通常为七对（圖9—16）。中—上寒武紀。

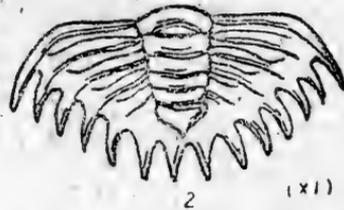
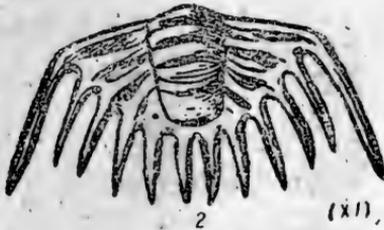
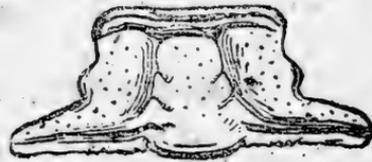
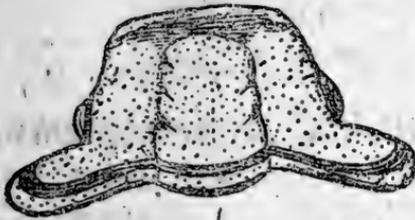


圖9—15. *Damesella blackwelderi*  
Walcott 中寒武紀 山东  
1—顛部×1；2—尾板×1

圖1—16. *Blackwelderia sinensis*  
Berg eron 上寒武紀 山东  
1—顛部；2—尾板×1

*Drepanura* Bergeron (蝙蝠虫) 头甲橫寬（圖9—17），顛部近三角形，头鞍寬短前端收縮，鞍溝兩对至三对，眼叶小而凸出，位置緊靠头鞍头第一節的兩側。尾板与头甲等大，具近錐形突起的軸叶，肋叶分節不清楚，兩側生一对大刺，后緣生六对鋸齒狀的小刺。上寒武紀。

*Anomocare* Angelin 头甲半圓形（圖9—18），头刺顯著，头鞍錐形或近柱形，具三对鞍溝，头鞍前方为較寬的前顏面及前緣；眼叶新

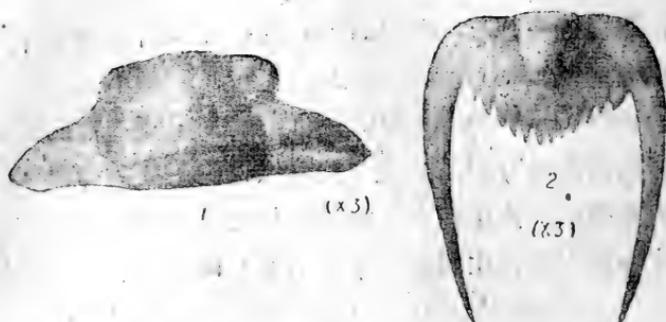


圖 9—17. *Drepanura premesnili* Bergeron. 山東

1—顛部；2—尾板×3

月形，以向兩側傾斜的眼綫与头鞍前端相連；固定頰較活动頰稍窄。尾甲半圓形，具錐形的軸叶及下凹的寬邊，軸叶極凸，肋溝常达到尾緣中寒武紀。



圖 9—18. *Anomocare laevis* 中寒武紀 瑞典

1—顛部及自由頰×1；2—尾板

*Anomocarella* Walcott 与 *Anomocare* 相似 (圖 9—19)，主要的区别在于前者不具鞍溝，或鞍溝極其微弱；前緣及前顏面較窄，二者



圖 9—19. *Anomocarella chinensis* Walcott 中寒武紀 山東

1—顛部×1.5；2—尾板×2.5

的寬度大致相等，前緣中央常向后突出形成对头鞍中綫的尖脊。中寒武紀。

*Changshania* Sun (長山虫) 头甲半圓形(圖9—20)，头鞍狹長，錐形或截頂錐形，不具鞍溝，頸溝平直，頸环各段寬度一致；眼叶長度相当子头鞍的  $\frac{2}{3}$ ，固定頰窄，自由頰較寬，具細長的头刺；



圖9—20. *Changshania conica* Sun 上寒武紀，河北開平  
1—顛部×2；2—尾板×3

头甲前緣窄而凸，与头鞍之間为寬而下凹的前顏面。尾板寬，前緣与側緣相交成銳角并向兩側延伸，軸叶錐狀，分五節。上寒武紀。

*Kaolishania* Sun (蒿里山虫) 头甲橫寬(圖9—21)，近半圓形，

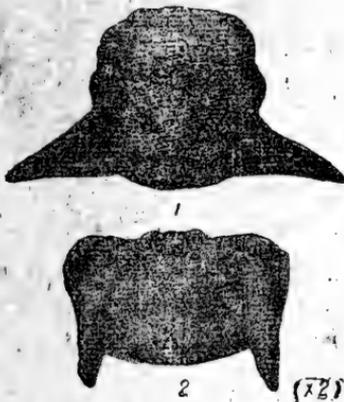


圖9—21. *Kaolishania pustuloas* Sun 上寒武紀 山東泰安  
1—顛部×2；2—尾板×2



圖9—22. *Tsinania canens* Walcott 上寒武紀 山東  
1—顛部×1；2—尾板×1

头鞍截頂錐形，三对鞍溝，第三对内端向后弯，前緣突出，前緣溝深；固定頰微微凸起，寬度相当头鞍的  $\frac{1}{2}$ ；眼叶以向兩側傾斜的眼

綫与头鞍相連，自由頰比固定頰寬，具圓棍狀头刺；尾板近方形，軸叶凸起，分節清楚，共七節，肋叶分六節，第二節向后延長成尾刺，后部具尾緣。上寒武紀。

*Tsinania* Walcott ( 濟南虫 ) 表面光滑(圖9—22)，背溝及分節界限均不清楚，顛部近方形，中央为長方形头鞍，但界限不清楚，眼小，位置相当于头鞍中段；尾板半圓或近三角形，略与头甲等大，軸叶錐形，細長，与肋叶的分界模糊，尾板分節密，其痕跡隱約可見。上寒武紀。

*Dorypyge* Dames ( 叉尾虫 ) 顛部極凸(圖9—23)，头鞍近柱形，具三对水平的鞍溝，常不顯著，頸环中央变寬，生一枚頸刺。尾

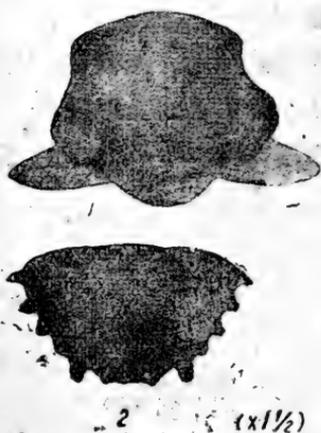


圖9—23. *Dorypyge richthofeni*  
Dames 中寒武紀 山東  
1—顛部×1.5; 2—尾板×1.5



圖9—24. *Saukia lodensis* Whitfield  
上寒武紀 北美×1

板与头甲等大，呈倒梯形，軸叶凸出，軸叶与肋叶均分節明顯，生尾刺数对，刺数与肋叶的節数符合。中寒武紀。

*Saukia* Walcott ( 索氏虫 ) 背甲上生許多小瘤(圖9—24)，头鞍近柱形，具兩对顯著的鞍溝。有極凸的前緣由一条深溝与头鞍分开。固定頰極窄，顛部呈長方形，自由頰寬，头刺細長，胸甲12節。尾板

近橢圓形，軸葉錐形，由4—5節組成，具凹而光滑的尾緣。上寒武紀。

*Ptychaspis* (褶盾虫) 頭甲寬(圖6—25、26)，半圓形，頭鞍近柱形，兩對鞍溝常延至頭鞍中央相連、頭鞍的前葉最突出。固定頰寬，眼葉小，位置近頭鞍的前端，自由頰與固定頰的寬度相等，頭刺發育。尾板半圓形略橫寬，具平滑的尾緣。



圖9—25. *Ptychaspis ceto*

Walcott 上寒武紀 山東

1—顛部×1; 2—尾板×1



圖9—26. *Ptychaspis subglobosa*

Grabau 上寒武紀 山東

*Quadraticephalus* Sun (方頭虫) 頭甲橫寬(圖9—27)，近半圓形，顛部長方形；近柱形的頭鞍具三對鞍溝，第三對內端向後斜并延至頭鞍中央相連，頭鞍中央常具一條縱脊；固定頰窄，寬度不及頭鞍的一半，自由頰寬，且有粗大的頭刺。上寒武紀。

*Asaphus Brongniartii* (櫛虫) 頭甲半圓形或近三角形(圖9—28)，頭角鈍圓或延伸成頭刺，頭鞍前端膨大，眼葉大而凸起，顏面綫常在頭鞍前方匯合，胸甲8節，不生肋刺。尾板與頭甲等大，半圓形，肋葉分節常不清楚，身體常卷曲。奧陶紀。

*Isotelus* DeKay (等稱虫) 頭甲與尾板等大(圖9—29)，均近半圓形或近三角形；頭鞍的界限模糊，顏面綫在頭鞍前方相交，眼葉凸，位於顏面綫的中段。胸甲的軸葉寬，肋葉較窄，末端銳圓。尾板

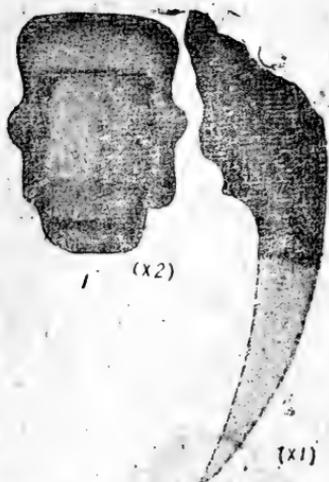


圖 9—27. *Quadraticephalus* Walcott Sun 上寒武紀, 山東  
1—頭部×2; 2— 尾板×1



圖 9—28. *Asaphus expansus* (Linn) 奧陶紀 伊斯蘭  
1—頭甲及尾板; 2—身體卷曲

的軸叶不分節，肋叶分節的痕跡模糊。頭及尾均具平緣。奧陶紀。

*Eoisotelus* Wang (古等稱虫) 頭甲與尾板等大(圖 9—30), 頭

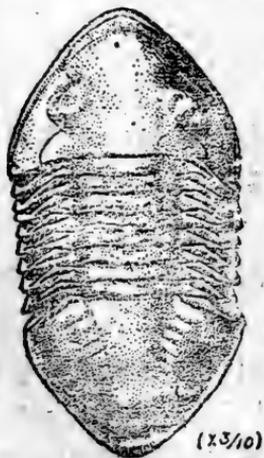


圖 9—29. *Isotelus gigas* DeKay 奧陶紀 北美

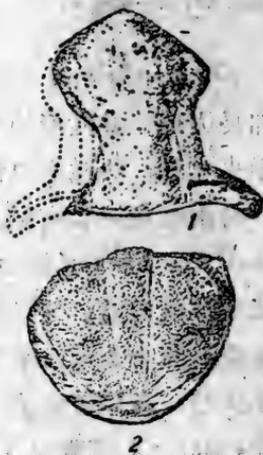


圖 9—30. *Eoisotelus orientalis* Wang 下奧陶紀 河北  
1—頭部×1; 2—尾板×1/2

鞍前端膨大，由寬而深的背溝与固定頰分开。胸甲的軸叶窄，肋叶較寬。其他特征与 *Isotelus* 相同。下一中奧陶紀。

*Phillipsia* Portlock (費氏虫) 头甲与尾板等大(圖9—31); 均呈半圓形。头鞍近柱形，具三对鞍溝，最后一对内端向后弯。眼叶腎狀，固定頰極窄。头甲具整齐的边緣，胸甲分9節，肋叶末端鈍圓。尾板由12—13節組成，肋叶分節痕跡达于边緣。泥盆紀一二叠紀。

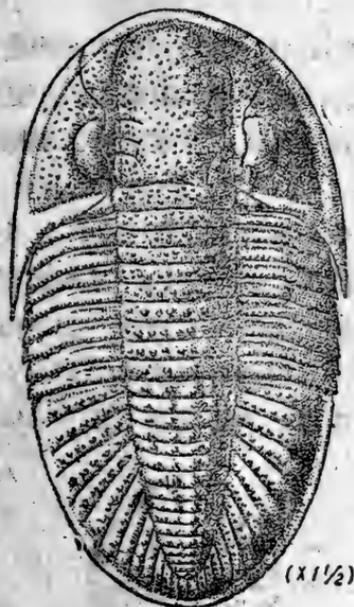


圖9—31. *Phillipsia semmulitera*  
Phillips 下石炭紀×1.5

*Trinucleus* Murch. (三瘤虫) 头甲大，具極長的头刺；头鞍卵圓形，極凸，与凸起的兩頰呈三瘤狀；沒有顏面綫，成年后眼睛消失。头甲的前緣与側緣均寬，上面有排列整齐的小坑。胸

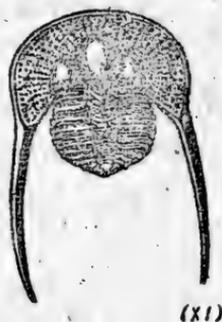


圖9—32. *Trinucleus goldfassi* Barrande 奧陶紀 捷克  
斯洛伐克×1

甲由六節組成，尾板小，呈短寬的三角形(圖9—32)奧陶紀。

歐洲下奧陶系中發現的 *Orometopus* 一屬身体構造与 *Trinucleus* 極其相似，但有眼睛和明顯的后頰式顏面綫。由这一点証明 *Trinucleus* 起源于具有后頰式顏面綫的祖先，後來由于适应挖掘式的生活，需要堅固的头甲，因而固定頰与自由頰癒合。成年后眼睛消失，也是因为

挖泥生活不用眼睛的緣故。

### 前 頰 目 (Proparia)

前頰目的顏面綫从头鞍的前方向后延伸，經過眼即轉向兩側，与头甲的側緣相交。顏面綫在头鞍前方的部分，有时通过前緣延續到腹側的襠边上(圖9—7:3, 4)，有时則在头鞍的前方相交。象这样划分出來的自由頰，位于头角的前方，头角或头刺变成了固定頰的一部分。

典型的前頰目代表开始出現于下奥陶紀，經過志留紀和泥盆紀时的迅速發展和分化，在石炭紀开始以前即行滅絕；但前頰目中还包括一部顏面綫消失了的早期代表，它們最早出現于下寒武紀，奥陶紀以后便告絕跡。

*Phacops* Emmrich (眼睛虫) 背甲橢圓形(圖9—34)，头略大于尾，头甲上生許多突起，头鞍前部膨大，頸环前的一对鞍溝至中央相連。顏面綫在前方相交，一对复式复眼大而呈腎臟形。胸甲由11節構成，尾板近半圓形，軸叶末端变尖，分節的痕跡清楚。*Phacops* 有卷曲的習性，卷曲时使头甲与尾甲順腹面的边緣密合(圖9—33)，



(x1)

圖 9—33. 身体卷曲的 *Phacops sternbergi* Barrande



(x1/2)

圖 9—34. *Phacops fecundus* Barrande 泥盆紀 波希米亞  
x1/2

胸甲拱起，將腹膜與節肢完全保護在背甲里面。志留紀—泥盆紀。

*Encrinurus* Emrich (*Cc. ronocephalus*) (彗星虫)(王冠虫)  
 頭甲上多瘤(圖9—35),頭甲近半圓形或近三角形,頭角延伸成極長的頭刺,向后超過尾甲後緣。頭鞍前端膨大成球形,後段縮小成圓柱狀,被三條橫溝分成三節。胸甲共11節,尾板近三角形,軸部分節痕跡靠兩側明顯,至中央模糊,節數多於兩肋。奧陶紀—志留紀。

*Calymene* Brongniart (隱頭虫)頭甲近三角形,具截頂錐狀的頭鞍,三對鞍溝第一對常不顯著,後兩對寬而深,劃分成近圓形的側葉。顏面綫等分頭角,可以說是後頰目與前頰目的中間類型,但在其個體發育中,幼虫時期顏面綫呈前頰式,因此列為前頰目。胸甲由11節組成。尾板分節清楚,肋葉顯著的向后彎。*Calymene* 與 *Phacops* 相似,身體常常卷曲。奧陶紀—泥盆紀。



圖9—35. *Encrinurus*  
*rex* (Grabau) Wang 中  
 志留紀 南京龍潭×2

圖9—36. 1—*Calymene conspicua* 志留  
 紀 愛沙尼亞; 2—*Calymene meeki*  
 Forst 奧陶紀 北美, 示身體卷曲的形象

*Agnostus* Brongniart (球接子) 為最小的三葉虫, 整個背甲,

*Agnostus* ① 沒有限及顏面綫, 可能是由於固定頰與自由頰結合, 因此二者均消失。  
*Agnostus* 的祖型 *Mollisonia* 具有不顯著的前頰式顏面綫; 其近親 *Pagatia* 亦具前頰式顏面綫(圖9—38), 故列入前頰目。

常不及1厘米。头尾等大并且形状相似，均为大半个圆形，头鞍的前端较尖。尾轴的末端钝圆，没有眼及颜面线；胸甲仅由二节组成（圖9—37）。寒武紀。

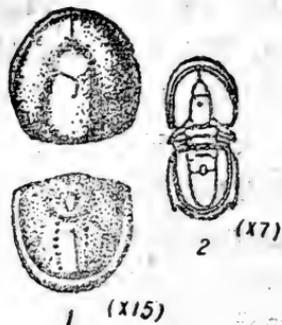


圖 9—37. 1—*Agnostus cyclopygiformis* Sun 2—*Agnostus pisiiformis* (Linne) 上寒武紀，瑞典



圖 9—38. *Pagetia bos.es* Walcott 奧陶紀 英屬哥倫比亞

**生活方式及化石保存特点** 三叶虫既为早已滅絕的动物，对于它們的生活習性和生活环境，不可能通过实地观察來研究，只能根据它們的外骨骼構造、化石埋葬及保存状态与現代節肢动物对比，并且借助于与它們共同保存的化石群來推断。

三叶虫的遺体总是和典型的海棲生物化石共同保存，因此可以断定它們是生活在海洋中的節肢动物。复雜的骨骼構造变化証明，三叶虫在海洋中的分布相当广泛，能够适应多种多样的生活环境。

*Olenellus* 的背甲構造，以結合成整片的头甲、靠近头鞍的复眼、及刺狀的小尾为特点，与現代海洋中的蟹类 (*Limulus*) 十分相似。而現代的蟹类几乎全部生活于沿岸的砂質海底，用它們头胸甲銳利的前緣鑽入淤泥和砂礫，同时用刺狀的劍尾插入泥沙支撑着身体前進。当遭遇意外使身体傾側或翻轉时，也借劍尾的帮助恢复其正常位置。身体的構造特点是与生活环境和方式相适应的，因此 *Olenellus* 在海洋中的分布及其習性也类似現代的蟹类。其他許多尾甲末端尖銳或

者生刺的三叶虫，如 *Dalmanites* 等（圖9—39），尾甲的作用都可能与 *Olenellus* 相同，反映着与 *Olenellus* 一样的生活方式。

*Trinucleus* 的复眼消失，头甲結合成坚固的整片，也是在泥沙中穴居生活的特征，曾經找到由泥沙充填而形成的 *Trinucleus* 胃腸內模，說明这一类三叶虫像現代的蚯蚓一样，可能的吞食泥沙而从中吸取养料的。眼睛消失的三叶虫多半棲居于較深的海底或营挖掘生活。

眼特別大并且位于头甲边缘的三叶虫（如 *Aeglina*，圖9—40C），其視線可以照顧到上下左右各方面，代表远洋区游泳或漂浮的类型。現代有些生活于广阔远洋的甲壳类营一种夜游的生活，白晝棲息于陽光微弱的海底，夜間升起，活动于远洋的海面。它們都生有巨大而靠边缘的眼睛。象 *Phacops*，以具有較大眼、头鞍膨大为特征，也代表游泳生活类型。特別膨大的头鞍可能是为了适应漂浮生活，变成了漂浮器官的結果。

有些三叶虫（如 *Acidaspis*，圖9—40E）在背甲的各部分附生許多細刺，也是适应漂浮生活的結果。許多細刺在平行背腹面的平面上排开，擴大身体的面積，减小身体的比重，更有利于漂浮。

尾板特別發育、長得跟头甲一样大小的三叶虫，常常是适应游泳生活的結果。大而有力的尾上下擺动起着推進器的作用，使身体迅速前進。特別是当尾板向下向前划动时，可使身体迅速后退，躲避前方的敌人。此外，象 *Asaphus*，*Calymene*，*Phacops* 和其他一些三叶虫都有卷曲的特性，是一种保护身体，抵禦侵襲的措施。

象現代的許多節肢动物一样，三叶虫以蛻壳的方式生長，一生之中蛻壳数次，因此由空壳保存下來的化石应当远远超过于真正的遗体。在同一个化石群中，分別保存的几塊标本，很可能就是同一个三

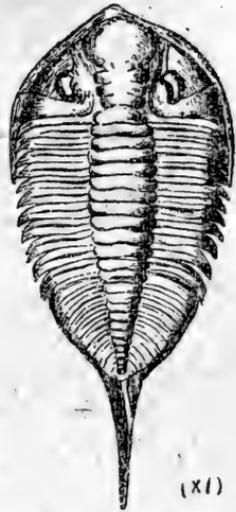


圖9—39. *Dalmanites limulurus* Green 志留紀 北美

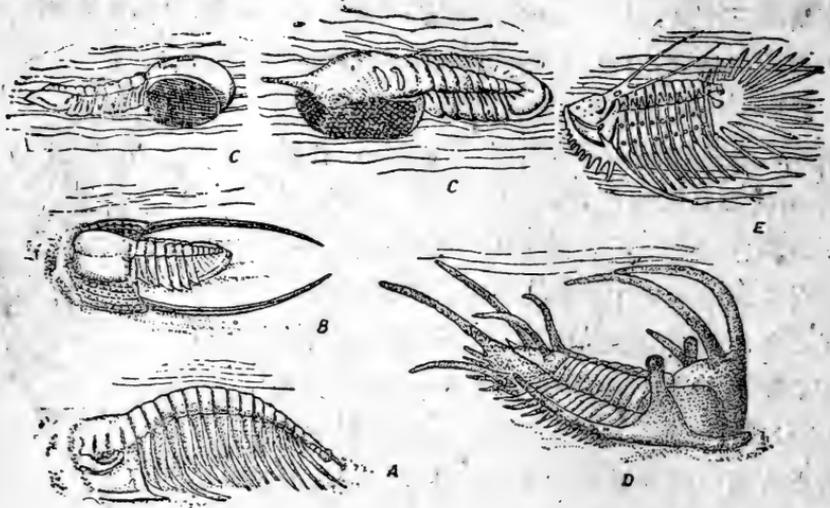


圖 9—40. 各种三叶虫的生活方式:

A—*Olenellus* 用刺尾支持身体在泥沙海底上前进; B—*Trinucleus* 的挖掘生活方式;  
C—远洋浅水中游泳的 *Aeglina* (左) 及 *Symphysops*; (右); D—在浅海底上爬行的 *Ceratarges* (两腿向上视); E—浅海中漂浮的 *Acidaspis*

叶虫歷次蜕掉的空壳, 对同一种屬各階段的蜕壳作系統的研究, 可以确定三叶虫个体發育的歷史, 从而了解它們的親緣关系研究它們的种族起源及系統發展歷史。

大量堆積的三叶虫外骨骼碎片, 例如分散的自由頰、顛部、胸節、節肢和尾板等, 多半是蜕壳破碎的結果。这些碎片由于它們只是空壳的一部分, 比重小, 經過水流搬运, 很少在三叶虫原來生活或死亡的地方就地理葬下來; 一般都被搬到远离它們原來生活的地区, 形成異地埋葬群。只有保存完整的化石, 最好是背面和腹面都完好的保存, 才可能是当地埋葬下來的; 因此当我们根据化石研究三叶虫的生活环境时, 首先应当注意化石保存的状态。

**地史分布** 三叶虫化石开始出現于下寒武紀, 最早的代表已經具备相当复雜的構造, 这說明可能早在寒武紀, 已經存在着沒有外骨骼的三叶虫祖先。

## 三叶虫各重要屬的地史分布

分 类	时 代	寒武紀	奧陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二疊紀
后 類 目	<i>Redlichia</i>	—					
	<i>Olenellus</i>	—					
	<i>Holmia</i>	—					
	<i>Paradoxides</i>	—					
	<i>Ptychoparia</i>	—					
	<i>Bailiella</i>	—					
	<i>Olenus</i>	—					
	<i>Damesella</i>	—					
	<i>Blackwelderia</i>	—					
	<i>Drepanura</i>	—					
	<i>Anomocaris</i>	—					
	<i>Anomocarella</i>	—					
	<i>Chengshania</i>	—					
	<i>Kaolishania</i>	—					
	<i>Tsinania</i>	—					
	<i>Dorypyge</i>	—					
	<i>Saukia</i>	—					
	<i>Ptychaspis</i>	—					
	<i>Quadricephalus</i>	—					
<i>Asaphus</i>			—				
<i>Isotelus</i>			—				
<i>Eoisotelus</i>			—				
<i>Phillipsia</i>					—	—	
<i>Trinucleus</i>							
前 類 目	<i>Phacops</i>			—	—	—	
	<i>Encrinurus</i>			—	—		
	<i>Calymene</i>			—	—		
	<i>Agrostus</i>	—	—				

寒武紀和奧陶紀是三葉虫最為繁盛的时代，在寒武紀時演化迅速，地理分布廣，世界各洲包括我國在內，寒武系的分層主要根據三葉虫化石<sup>①</sup>。奧陶紀時許多新的種類發生，為種類最全的時期。從志留紀開始衰退，至二疊紀僅遺留最後少數幾屬，這幾屬的絕跡代表着整個三葉虫綱的滅絕。

有人認為頭足類和原始魚種的興起可能是促使三葉虫滅絕的原因之一。在寒武紀的海洋中，三葉虫很少碰到比它們更為強大的競爭者，這對它們的發展是個有利的條件。奧陶紀時大型的頭足類興起，三葉虫很可能變成了它們吞食的对象。志留紀和泥盆紀時魚類不斷的發展，而三葉虫綱則走上了急劇衰退的道路，魚類的吞食可能是加速它們滅亡的原因之一。

## 第二綱 甲壳綱

**一、特征** 甲壳綱是水生的節肢動物，無論淡水或鹹水里面都有它們生存，有的棲居水底，有的營游泳或浮游生活，還有極少數從沿岸地帶進入大陸，生活在陸地上潮濕的環境里。由於適應水中生活，它們的呼吸器官主要是鰓，有些薄殼的甲壳動物，通過皮膚呼吸，更有些用節肢營呼吸作用。

身體一般可以分為頭、胸、腹三部分。胸部的部分或全部體節常與頭部結合，構成頭胸部。體節的數目很不一致，少數甲壳類的體不分節，僅具節肢，比較原始的種類體節較多，愈高級的種類體節愈少，體節由於彼此結合而逐漸減少是甲壳動物的演化方向。

頭部由五節或六節構成，最前面的一節為頭節；眼位於頭節上面，除成對的複眼之外，常具不成對的單眼。單眼可以是一個，也可以是多個。頭部共生五對節肢。第一對為小觸角，第二對為觸角，第

<sup>①</sup> 孙云鑄教授是我國最早研究三葉虫化石的古生物學家，孫氏的工作中，結合寒武紀的地層劃分，對華北上寒武紀三葉虫標準化石的研究尤為詳盡。

三对为撕碎食物用的顎，其余为步足（圖9—41）。

胸部和腹部的附肢，由于分工的結果，構造和形狀上也各有不同。靠前面的几对常为顎足，后面的若干对可能分化为游泳足和步足，变成呼吸器官或附生生殖器官。

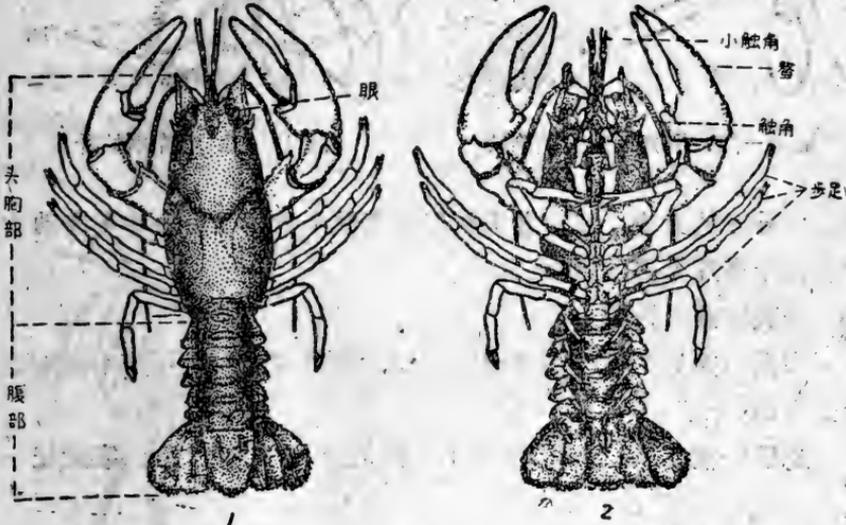


圖 9—41. 甲壳綱身体構造

1—背面；2—腹面 *Astacus fluviatilis* 現代

除兩对触角呈單叉型外，多数甲壳动物的其他附肢均呈双叉型。与身体相接的部分为基肢，通常由兩節構成，由基肢分生出內肢及外肢（圖9—42）。有些甲壳动物其外肢消失，变成單叉型附肢。

低等的甲壳动物常具叶足式的附肢，叶足扁平而寬，中間为軸部，外側生一个或一个以上的外叶。內側生一排內叶，最靠基部的內叶具顎的功用（圖9—43）。

外骨骼的成分或完全为几丁質，或在几丁質中摻雜碳酸鈣或磷酸鈣，或完全为灰質。其構造一般完全符合于軟体，成为划分头、胸、腹三部分的背甲，或者头胸結合形成头胸甲；但有些甲壳动物則以兩

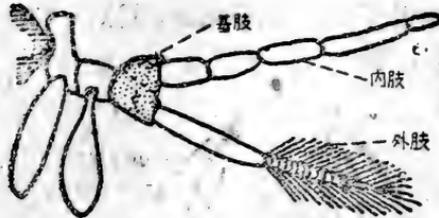


圖 9—42. 甲壳綱双叉型節肢

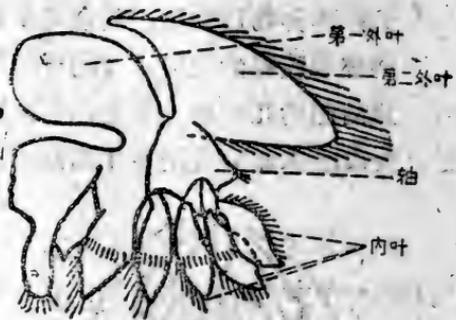


圖 9—43. 甲壳綱的叶足

瓣左右分开的介壳，复盖着头胸部或者整个身体；另一些甲壳动物外骨骼由十多片介壳所組成。

### 分类根据及分类

根据甲壳的性質与类型以及節肢的性質与功用，可將甲壳綱划分为五个綱：

鰓足亞綱 (Branchiopoda) 具叶足的甲壳动物。寒武紀—現代。

介形亞綱 (Ostracoda) 具兩瓣甲壳的微小甲壳动物。寒武紀—現代。

橈足亞綱 (Copepoda) 微小的甲壳动物，身体分9節，僅前5節生有附肢，自由游泳或营寄生生活，沒有甲壳，僅为現代生物，尚未發現化石。例如水蚤。

蔓足亞綱 (Cirripedia) 海生甲壳动物，成年后固着生長，其固着的对象为海底，其他动物或漂浮的如輪船的底部。身体不分節或者分節不顯著。具六对捕食用的附肢，身体包有外套膜，上复多片灰質甲壳，还有少数营寄生生活，不具甲壳。例如藤壺。志留紀—現代，化石極少。

軟甲亞綱 (Malacostraca) 大部分为水生甲壳动物，以海棲游泳为主。体節有定数，一般为20—21節，头部5節，胸部8節，腹部

7—8節。头部各節癒合并常与部分或全部胸節癒合而形成头胸部。身体各部均生附肢，例如螃蟹、螯蝦。志留紀—現代。現代的种屬極多，化石很少。

### 第一亞綱 鰓足亞綱 (Branchiopoda)

鰓足亞綱为典型的水生动物，分布于各种含鹽量的水中，其中以在半鹹水及淡水中生活者較多。鰓附生于某些附肢上，故名。有的鰓足动物沒有甲壳，身体完全裸露，具有甲壳者其形狀及構造变化較多，



圖 9—44. *Apus cancriformis*, 現代。×1.5

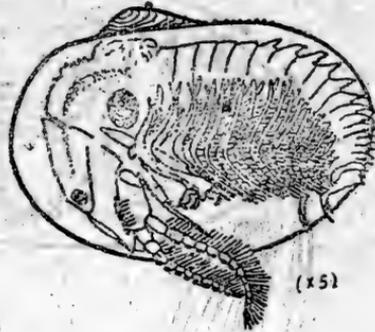


圖 9—45. *Estheria belfragei*, 側視, 現代, 左瓣去掉示軟体構造×5

有的具背甲(如現代湖泊中的 *Apus*—蠶虫)(圖9—44)。有的在头胸部复以兩瓣灰質介壳(如 *Estheria*—叶肢介)体節的數目極不一致。附肢均为叶足。

*Estheria* Ruppel (叶肢介) 具兩瓣極薄的介壳，一片为左瓣，另一片为右瓣，二者大小及形狀相等，近橢圓形，背側为平直的鉸合边，表面具同心綫，每兩条同心綫間常有分枝狀細紋(圖9—45, 46)。泥盆紀—現代。



圖 9—46. *Estheria sin-kiangensis* 側視, 僅見右瓣, 上侏羅紀(?) 新疆吐魯番×4<sup>1</sup>/<sub>3</sub>

## 第二亞綱 介形亞綱 (Ostracoda)

介形亞綱全部為水生動物，在海水中更為繁殖，常大量成群出現，有的浮游於海洋表層，有的沿海底爬行；主要的生活領域為淺海，以腐爛的植物和動物的屍體為食。

身體分節不明顯，共生七對附肢，包括兩對觸角、一對大顎、兩對小顎、兩對足。淡水生活者具三對足，缺少一對小顎。頭部兩側生一對側眼，中央生一個單獨小眼（圖 9—47）。

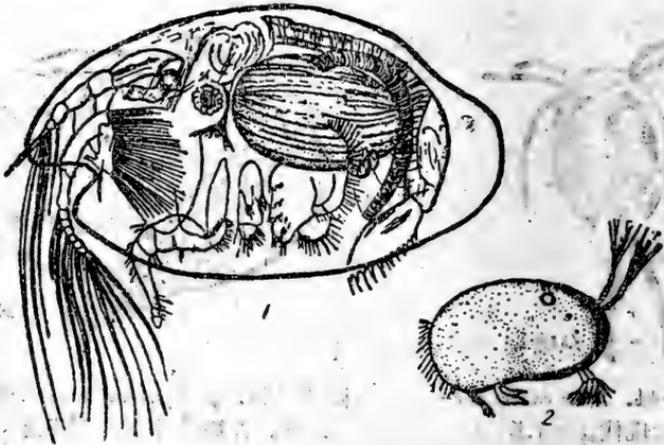


圖 9—47. 介形亞綱身體及甲殼的構造

1—*Cypridina messinensis* 現代；2—*Cypris fusca* 現代

兩瓣几丁質或灰質或几丁—石灰質的甲殼保護整個身體。一般殼長 0.5—4 毫米，最大者可達 30 毫米。在身體右側者為右瓣，左側者為左瓣，二者大小有時相等或不等。兩瓣不等時，大瓣常從不同的方向包住小瓣，形成疊復現象。有的在背側疊復，有的在腹側疊復，有的則在前後端疊復，有時各個方向均疊復。兩瓣沿背側較為平直的鉸合邊相連接，附着於鉸合邊附近的韌帶收縮可使兩瓣張開，閉肌收縮

則使兩瓣關閉。閉肌的兩端各附着一瓣的內面，因而在殼的內面近中心處留下明顯的肌痕。每瓣前端近鉸合邊的地方，相當于側眼的位置，各生一個眼點。

介形亞綱都是微小的動物，其甲殼的寬度，最小者不到1毫米，最大者不過20多毫米。因而對於它們的化石，常須在顯微鏡下研究，為微體化石的一部分。有些介形動物介殼表面是光滑的，如 *Leperditia*，有些則具各種不同的花紋，例如 *Chilobolbina* 具細點紋，*Abatochilina* 具粗點紋，*Halliella* 及 *Primitiopsis* 具網紋。又如 *Aeclimina* 介殼上刺極發育；更有些介形動物具有鑲邊，如 *Eurychilina*，*Chilo-*

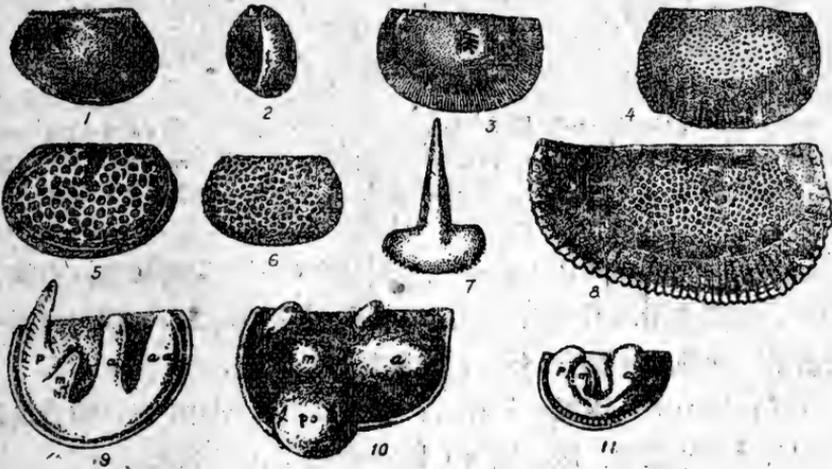


圖 9—48. 各種介形動物介殼的構造及花紋

1—*Leperditia fabulites* Conrad 左殼外部，具眼點及左瓣沿腹邊的疊覆， $\times 2$ ，奧陶紀，北美；2—同上，后端外觀， $\times 2$ ，奧陶紀，北美；3—*Chilobolbina dentifera* Bonnema 左瓣外觀，亮面具細點紋且具鑲邊 $\times 15$ ，奧陶紀，北美；4—*Abatochilina obesa* Ulrich and Bassler 左瓣外觀，具粗點紋鑲邊， $\times 18$ ，奧陶紀，北美；5—*Halliella retifera* Ulrich 右瓣外觀，具網紋 $\times 20$ ，中泥盆紀，哥特蘭島；6—*Primitiopsis planifrons* Jones 左瓣外觀，具網紋， $\times 20$ ，志留紀，哥特蘭島；7—*Aeclimina cuspidata* Jones & Holl，左瓣外觀，刺極發育， $\times 20$ ，下泥盆紀，北美；8—*Eurychilina reticulata* Ulrich 左瓣外觀，具網紋及鑲邊， $\times 20$ ，奧陶紀，北美；9—*Ceratopsis chambersi* 右瓣，aa 及 a 為前疣，m 為中疣，p 為后疣， $\times 20$ ，奧陶紀，北美；10—具卵袋的 *Beyrichia*，志留紀；11—*Beyrichia* 介殼的典型分疣情況，a 為前疣，m 為中疣，p 為后疣

*bolbina*等(圖9—48)。

古生代的化石介壳上多分疣現象，可作為鑑定屬的特征，最簡單者是在每瓣的近中央處陷下而成小坑，小坑向背及腹側延長成中槽，有的介壳在中槽的前後各生一疣，前面的為前疣，後面的為中疣；有時中疣後面還可生出後槽劃分出後疣，前疣也常被前槽所分割，例如 *Ceratopsis*, *Beyrichia* 都有複雜的分疣現象。個別的化石代表壳上生有特殊的卵袋構造，卵袋一般都生在壳的腹側靠後部，成極大的近圓形或橢圓形突起。具有卵袋是雌壳的特征(圖9—48)。



(x6)



放大



(x34.5)

圖 9—49. *Leperditia changyient* Grabau 中志留紀，雲南露益，× 6

圖 9—50. *Aluta bergeri* Walcott 中寒武紀，山東，放大

圖 9—51. *Primitia tumoni* Walcott 中寒武紀，湖北長陽× 34.5

*Leperditia* Rouault (豆石) 壳呈橢圓形，後端較寬，右瓣大於左瓣。表面光滑或具小瘤，前端靠背側為一對眼點；每瓣內面近中心處各有一個肌痕(圖9—49)。奧陶紀—石炭紀。

*Aluta* Matthew 兩瓣大小相等，近橢圓形鉸合邊平直，前後端及腹側均具整齊的邊緣。眼點顯著(圖9—50)。中寒武紀。

*Primitia* Jones and Holl 兩瓣大致相等，近橢圓形，鉸合邊平直，每瓣中部具一個中槽，中槽開始於鉸合邊，向腹側延伸，沒有達到腹緣即行消失(圖6—51)奧陶紀—二疊紀。

*Beyrichia* McCoy (瘤石) 兩瓣大小相等近半圓形，鉸合邊平直。每瓣上具2—3條槽，各槽間突起成疣，雌壳具卵袋(圖9—48)。志留紀—泥盆紀。

介形亞綱的化石最早出現於寒武系，此後各時代的地層中亦均有發現。蘇聯及美國微古生物學家對於含石油地區化石群的研究，證明

介形虫化石具有重要的地層学意义。苏联和我国西北的許多第三紀含油地層中均曾發現丰富的代表。苏联学者研究高加索第三紀油田中介形类化石的結果，肯定了它們鑑定及划分地層的重要性。在我国对于这一类化石的研究还很不够，今后应当努力。

## 第二亞門 有螯肢亞門

有螯肢亞門包括許多陸生的節肢动物如蜘蛛、蠍子等，以及部分水生的种类，如蠶与水蚤。現代陸生的有肢螯动物，在比較温暖干燥的地区特別繁殖，大多都是小型的底棲爬行动物。

身体明顯地划分头胸部与腹部。头胸部体節完全癒合，腹部的体節或已癒合或仍保持分節状态，某些种类腹部最后一節成刺狀劍尾。附肢屬單叉型，共六对，全部位于头胸部，第一对为螯肢，具顎的功用，第二对为脚鬚，司感觉及捕捉食物，后四对均为步足。脚鬚的形狀構造有时与步足无異。

各类有螯肢动物的呼吸器官很不一致，海產的蠶类用鰓呼吸，陸生者則發育了頁肺，或者具备气管，与昆虫的气管相似。

根据呼吸器官和生活方式的不同，本亞門可分为腿口綱及蛛形綱兩大类。

### 第一綱 腿口綱 (Merostomata)

腿口綱是海生用鰓呼吸的有螯肢动物，包括本門中形体最大的代表。身体的前半为头胸部，后半为腹部。具坚固的几丁質背甲，分節情况与軟体符合。

头胸部完全不分節。生六对附肢。腹部有时分節，有时不分節，生六对板狀游泳足，后五对游泳足上生有頁鰓，腹部最后一節常成刺狀劍尾。

腿口綱包括很多古節肢動物，開始出現于寒武紀，志留紀，泥盆紀時趨于繁盛，自中生代即走向衰退，至今僅有 *Limulus* (蠃) 一屬，共四個種 (圖 9—52)。

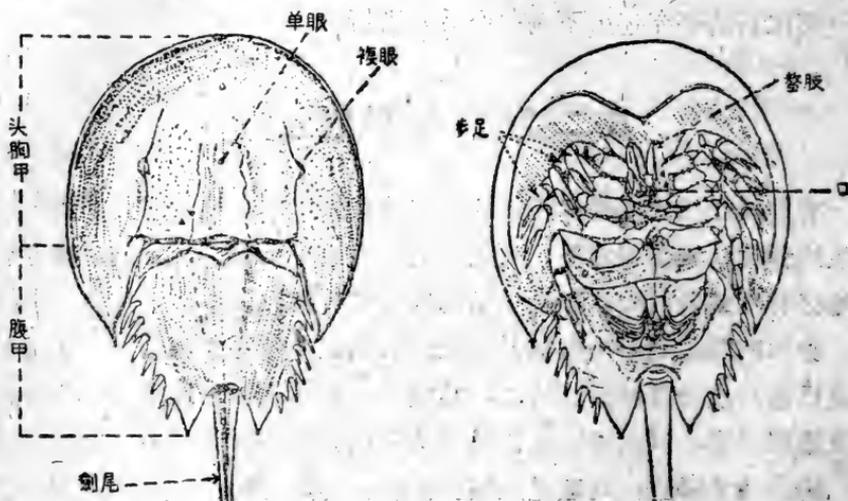


圖 9—52. *Limulus polyphemus* 大西洋 現代

*Limulus* Muller (蠃) 背甲呈卵圓形，由頭胸甲及腹甲構成，腹甲的後端生有刺狀劍尾。頭胸甲與腹甲都已癒合整片，前者近半圓形，靠兩



圖 9—53. *Eurypterus remipes* DeKay 上志留紀 北美  $\times 1/4$

旁生一对复眼，中央生一对单眼。后者呈倒梯形。头胸部腹面生六对附肢，腹部生六对板状游泳足。三叠纪—现代。

*Eurypterus* DeKay(板足蟹) 背甲狭长，头胸甲近方形或近半圆形，愈合成为整片，靠两侧生一对肾形复眼，中央生一对单眼，腹甲分十二节，最后为刺状剑尾。腹面，头胸部生六对附肢，第一对为极小的螯肢，自第二对开始附肢逐渐增大，分节增多，第二、三、四、对分六至七节，第五、六分八节，第六对最大(图9—53)。奥陶纪—二叠纪。

## 第二綱 蛛形綱 (Arachnida)

蛛形綱包括約30000种現代有螯肢动物。全部陸生，用頁肺或气管呼吸。身体由头胸部及腹部組成，腹部又可分成前腹与后腹。例如志留紀的蠍类化石 *Palaeophonus*，头胸部由六节癒合而成，背面复以几丁質的头胸甲，中央生一对单眼，两个前侧方生許多单眼。前腹由六

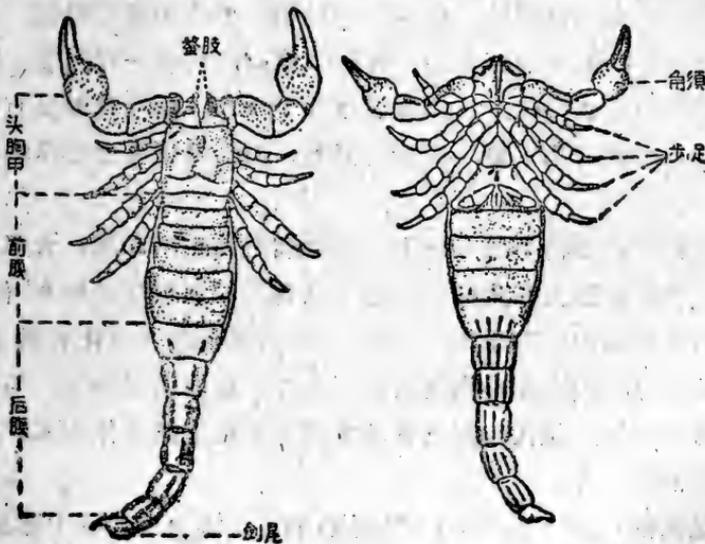


圖 9—54. *Palaeophonus caledonicus* 上志留紀蘇格蘭×2.

个短寬的体節組成，每節背腹兩側各由一片几丁質甲壳所复盖。后腹由六个細長的体節組成，每節由一环形的几丁質甲壳所包裹，最后一節为尾刺，头胸部生六对附肢，第一对为螯肢，第二对为脚鬚，其余四对为步足（9—54）。

蛛形綱最早的代表出現于志留紀，古生代及中生代的化石不多，第三紀以后才逐漸繁殖，現代为其最盛时期。本綱的化石在我國尚未發現。

### 第三亞門 有气管亞門

有气管亞門为用气管呼吸的陸生節肢动物，身体分头和軀干或者分头、胸、腹三部。头部生四对附肢，第一对为触角，后三对为顎板、最低級的有气管动物只具一对顎板。

有气管亞門共分三綱：

**原气管綱**（*Protracheata* 或 *Onychophora*） 体形与蠕虫相似，不具外骨骼的有气管动物。身体腹側扁平，分头和軀干兩部。头部由三節癒合而成；軀干由許多同形体節組成，每節生一对附肢，附肢的基部固定的生長在身体上，靠末端分若干小節。原气管綱沒有甲壳，身体外表为柔軟含几丁質的皮膚所包裹，因此其化石主要是軟体的印痕。

現代原气管动物全部为陸生，喜欢潮湿的生活环境，大多分布在熱帶或亞熱帶地区。寒武紀前地層中已有类似原气管动物的化石出現，北美中寒武紀（布尔澤Burgess）頁岩內保存这类化石最多。它們都与其他典型的海產动物化石共同存在，証明全屬海生，与現代的原气管动物不同。現代的原气管动物可能是由它們演化而來，并且轉入陸地生活的一支。

**多足虫綱**（*Myriopoda*） 多足虫綱也是蠕虫形的陸生節肢动物，例如蜈蚣、蜻蜓。身体分头和軀干兩部，軀干分節数目極不一致，最

少12節，最多可达137節。體節有大小兩種，彼此相間的排列，每節生一對呼吸孔與體內的气管相通。頭部具一對觸角、三對顎板及簡單的眼。每個體節上生一對或兩對附肢，附肢清楚的分節。

多足虫最早的代表出現于泥盆紀，但在各時代地層中化石稀少。

**昆虫綱 (Insecta)** 昆虫綱為陸生，且大部分能夠飛翔的節肢動物，是動物界種數最多的一綱，已描述的現代昆虫將近一億萬種。昆虫的種數繁多是與其高度的繁殖及適應能力分不開的，它們能夠適應多種多樣的環境，嚴寒的兩極和酷熱的近赤道地區都有昆虫分布。

身體明顯地分為頭、胸、腹三部。頭部由六節癒合而成，背面最前端生一對複眼和三支單眼，腹面的四對附肢變為觸角，上顎，下顎及下唇。胸部由三節組成，第一節為前胸，第二節為中胸，第三節為後胸，每節生一對真正作為足用的附肢。凡有翅的昆虫，在中胸和後胸上各生一對翅。腹部由6—12節組成，但大多為10節，末節與一對分節的尾毛相連(圖9—55)。

根據翅的發育情況，可將昆虫綱劃分兩個亞綱。根本不生翅的

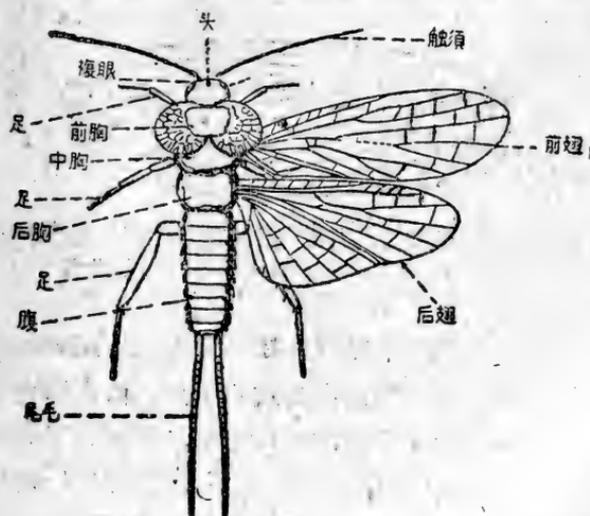


圖 9—55. *Lemmatophora* sp.

(一種二疊紀古昆虫的再造圖，一對左翼略去)

为无翅亞綱 (Apterygota)，生一对或兩对翅者为有翅亞綱 (Pterygota)。无翅亞綱各方面的特征都具有原始性，顯然是比較低等的一类。

有翅亞綱的翅通常为兩对，一对前翅和一对后翅，由中胸和后胸兩側的皮膚褶皺生成；因此为極薄而透明的膜質，上面具有翅脉，脉中有管道，神經及气管通过其間。翅脉分为兩組，与翅的前后緣平行的为縱脉，与縱脉方向垂直者为橫脉，翅脉的繁簡与分布状态具有重要的分类意义 (圖 9—56, 57)。

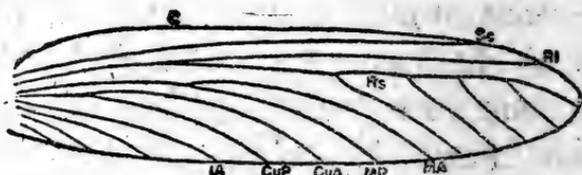


圖 9—56. 比較簡單的昆虫翅脉 (僅具縱脉)

C—前緣脉，位于翅的前緣，不分叉；Sc—次前緣脉；位于前緣脉之后，有时分叉；R1—徑脉，共分五支；Rs—徑脉干，徑脉的第二分支；MA, Mp—中脉可有几个分支；CuA, Cup—肘脉，各可分若干支；LA—臂脉，可有数条如 $A_1A_2$ 等 (*Stenodictya* sp. 石炭紀法國)

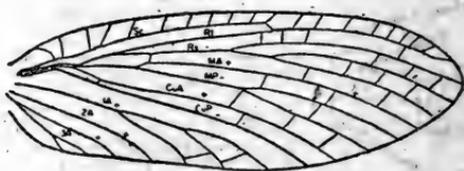


圖 9—57. 較複雜的昆虫翅脉 (縱脉之間与之垂直排列的为橫脉 (*Parelnoa reveleta* 二疊紀北美))

最早的有翅昆虫均具兩对翅，翅只能作上下运动并且象現在的蜻蜓的一样不能摺叠，这一类是古翅式的昆虫。由古翅式又演化出新翅式。翅不但能夠上下运动且能作前后运动。同时为了便于尋找隱避的处所棲息和產卵，翅变得可以摺叠，在不飛翔的时候，翅便摺叠起來，緊貼着腹部。此后更有一部分新翅式的昆虫前翅逐漸变成几丁質的翅鞘，当后翅摺叠起來的时候，便被翅鞘所复盖；这样就更便于它們在某

些隱避的下面，岩石縫隙或其他洞穴中尋找安全的棲息與產卵處所。很多這樣的昆蟲，當它們在上述處所找到了更安全的生活環境並且逐漸適應於這種環境時，翅便逐漸退化而消失。成為有翅亞綱派生出來的一些不生翅的昆蟲。

昆蟲多為雌雄異體，大部分為卵生，由卵孵化以至成蟲，有各種不同的發育情況。低等的無翅昆蟲在個體發育過程中沒有變態，幼蟲與成蟲只有大小的差異，沒有形態及構造的区别。有翅的昆蟲在個體發育中均有變態，幼蟲除無翅外，身體的形態，構造均不同於成蟲。僅經幼蟲階段而發育為成蟲者為不完全變態，從幼蟲階段經過蛹再發育成成蟲者為完全變態。

最古老的昆蟲出現於泥盆紀，都是小型無翅的代表，腹節的兩側還



圖 9—58. *Protroscarabaeus yeni*  
Ping 下白堊紀，山東萊陽 × 2



圖 9—59. *Paraulaeus sinicus* Ping  
下白堊紀，熱河北票 × 7

生有腹肢消失所遺留的棍狀突起。有翅的昆蟲出現於中石炭紀，並且在中、上石炭紀與二疊紀時大為發展，石炭紀時昆蟲突然興盛而且比現代昆蟲大得多，以古翅式及不完全變態的種類為主，是因為當時氣候溫暖、森林繁茂適合於昆蟲發展的緣故、二疊紀時完全變態的新翅式昆蟲開始興盛，二疊紀末古翅式的昆蟲，大部分絕跡，不完全變態的新翅式昆蟲也趨於衰退，是氣候逐漸變冷的結果。自中生代至現代

昆虫日益繁殖，第三紀以后达于頂峯，其中以新翅式的昆虫占絕大多數。現代形体較大，不完全变态的昆虫大多分布于温暖地区。

我國的昆虫化石發現不多，最主要的有下列几屬：

*Proteroscarabaeus* Grabau 头部三角形与前胸癒合，中胸与后胸分界不清，腹部六節，末節鈍圓。触角寬共分七節：三对足中，第三对最大。生有翅鞘，鞘表面具成行的斑点，翅鞘后端僅达到腹部第五節，体長約1.5厘米（圖9—58）。下白堊紀。

*Paraulaeus* Ping 身体微小，胸部背面中央具縱脊，翅長，前緣脉直，后端較粗，肘脉前端稍曲，后端直，肘脉的第二支極短，臀脉細而直（圖9—59）。下白堊紀。

*Mesolygaeus* Ping 头部呈三角形，眼較大，突出，触角分四節，

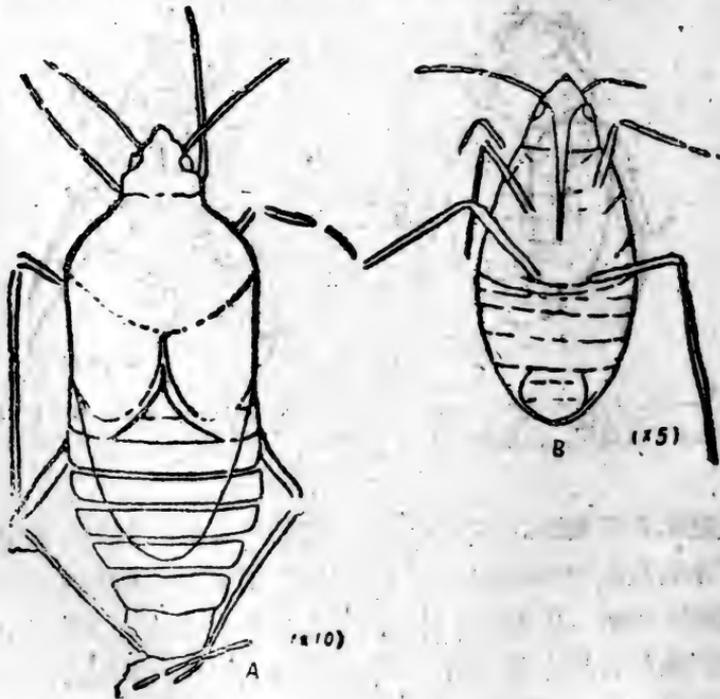


圖 9—60. *Mesolygaeus laiyangensis* Ping 下白堊紀，山东萊陽

A—背面×10 B—腹面×5

細而圓。口呈喙狀向后延伸達于後胸。胸部長度超過頭的兩倍，足細長。腹部長，分節多，後部變尖。前翅短僅蓋到腹部前端（圖9—60）。下白堊紀。

*Chironomopsis* Ping 身體微小，長僅4.5毫米。頭小，眼大，位於頭的兩側，胸部寬短，腹長超過胸長的兩倍，末端向上屈，翅長達于腹部末端，足細長，第三節與第四節等長（圖9—61）。下白堊紀。

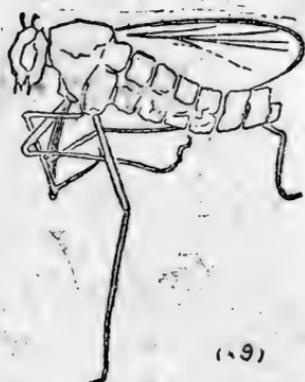


圖9—61. *Chironomopsis gracilis* Ping 下白堊紀熱河北票 ×9



# 第十章 棘皮动物門 (Echinodermata)

## 一般特征

棘皮动物全屬海生，或固着或移动，自寒武紀起即有化石代表，現代海中仍丰產，淺水深水都有，常成群出現。和棘皮动物共生的有原生动物、海綿、环形动物、軟体动物、節足动物等。表面多具瘤粒及(或)体刺，故名棘皮动物。

幼虫期是兩側对称，成年構造似輻射对称，通常有五輻。輻射性是次生的，即由于从幼虫过渡到固着或很少移动的生活方式的必然結果。大多数具有内骨骼，即形成于中胚層的各种石灰質骨片(萼板)，且骨片常合併为一完整的硬壳。这是真内骨骼，和其他无脊椎动物不同的特点。由于骨片靠近表皮，有人还誤認為它是外骨骼。骨片常排成五个輻射帶(圖 10—3)。体腔發达。各种内臟即浸潤其中，包括

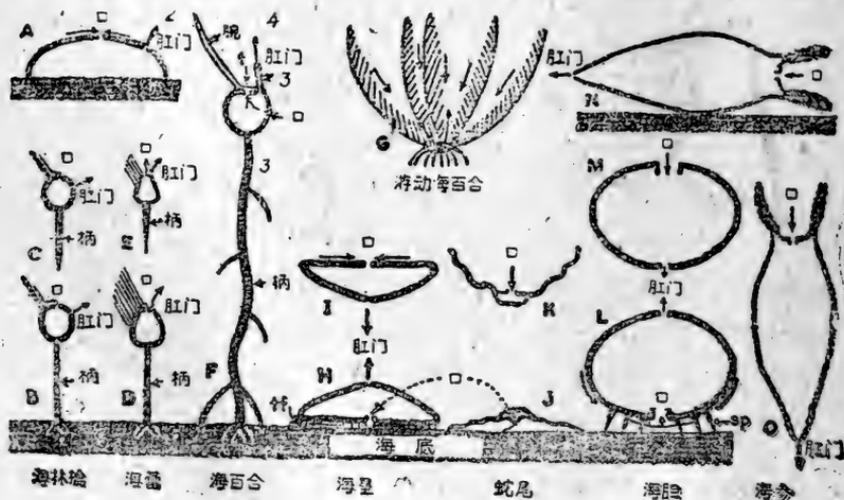


圖 10—1. 棘皮动物各綱外形比較圖

与外界相通的極复雜的水营系統或步帶系，后者的重要功能是司运动兼营呼吸。壳的形狀不一，有球形、梨形、星形、瓶形、花蕾形等（圖 10—1, 10—39）。

如同水管系一样，其他器官（肝臟、生殖器）也都按五輻排列。血液滲透于各器官之間，沒有固定血管。呼吸部分地賴步帶系；如果体壁很薄，也可通过它進行呼吸；此外，水通过口及肛門，也部分起了呼吸作用。棘皮动物沒有特殊的排洩系統。

感觉器官——触觉、视觉、听觉——不甚發育。触觉以管足和触角为主，布滿体壁外表。

个体發育从兩側对称的幼虫起，經過一段時間之后，幼虫以口孔后的背面附着海底，因此而引起器官相应的变化（圖 10—2）。身体一边特殊發育以及似輻射对称，都是动物固着的結果。动物固着之后，口順輻射帶方向發展了引導水流入口的纖毛溝，溝有步帶系的輻射分枝。位于体側的肛門和篩板不能占据步帶位置，而处于步帶之間，即間步帶。消化器官和篩板沒有五輻对称。

## 分 类

棘皮动物可分成年定居的有柄亞門（Pelmatozoa）和移动的无柄亞門（Eleutherozoa），再分为数目如下：

有柄亞門为（Pelmatozoa）固着定居生活，至少在个体生活史上有一个时期，尤其幼年期，是以柄固着生長的。身体分柄、萼及腕三部。

海百合綱（Crinoidea）古生代—現代。

海林檎綱（Cystoidea）古生代初期（奧陶紀志留紀尤多）。

海蕾綱（Blastoidea）限于古生代。

海座星綱（Edrioasteroidea）下寒武紀—石炭紀。

无柄亞門（Eleutherozoa）自幼年至成年均能自由移动。

海胆綱（Echinoidea）古生代—現代。

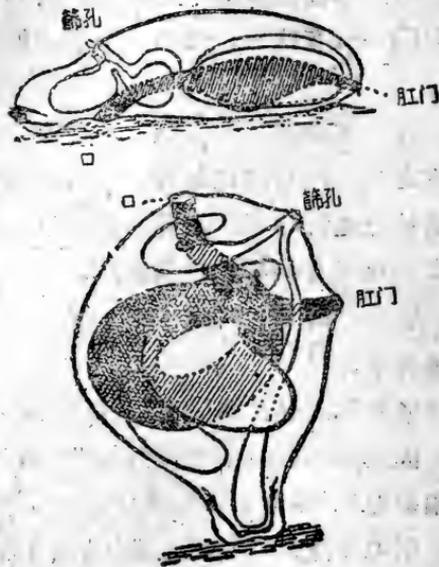


圖 10—2. 棘皮幼虫的兩個發育階段

1—幼虫匿着以前；2—幼虫固着以后。

蛇尾綱 (Ophiuroidea) 古生代—現代，化石不多。

海參綱 (Holothuroidea) 古生代—現代，化石不多。

## 海百合綱 (Grinoidea)

### 一般性質及特征

本綱是海生有柄棘皮類的典型代表，結構最為完整，外形如百合花故名。地史上幾度（石炭紀及三疊紀）繁殖，現代仍有不少，分布于南緯 $52^{\circ}$ 至北緯 $31^{\circ}$ 之間的海中。現代海百合是群居動物，根據實際打撈記錄，曾有一次約打着10000個體，可為證明。它們喜清澈海水，特別繁殖于珊瑚礁間。地層上海百合化石有時零星散見而有時局部是生物礁的主要成員，這說明過去海百合具有類似現代海百合的生態。

由于海百合骨骼構造变化多端，要找出它們的演化綫索不是輕而易舉的事，因此在詳細划分地層上的价值不太高。

壳体多为球形，且具有長柄，无柄的絕少。球体称**萼**，由極有規則的**萼板**組成，其上方周圍接伸为可动的**腕臂**。腕簡單或分叉，分叉一次或多次不等。萼及腕合称**冠**。萼的下方为**柄**。柄長短不一，長者一般达数米，由一系列石灰質**柄环**連接而成。每个柄环的中央具小孔，柄环兩面呈放射溝，是肌肉附着之处。活时，皮層包裹着整个柄，柄的中軸填似部分內臟。当动物死后，軟体破坏，柄环容易四散，正如含海百合地層中常見的情况，但有时还找到比較完整的柄。柄底部或生根緊固着他物，或生**鈎**錨固着泥中（圖10—3）。

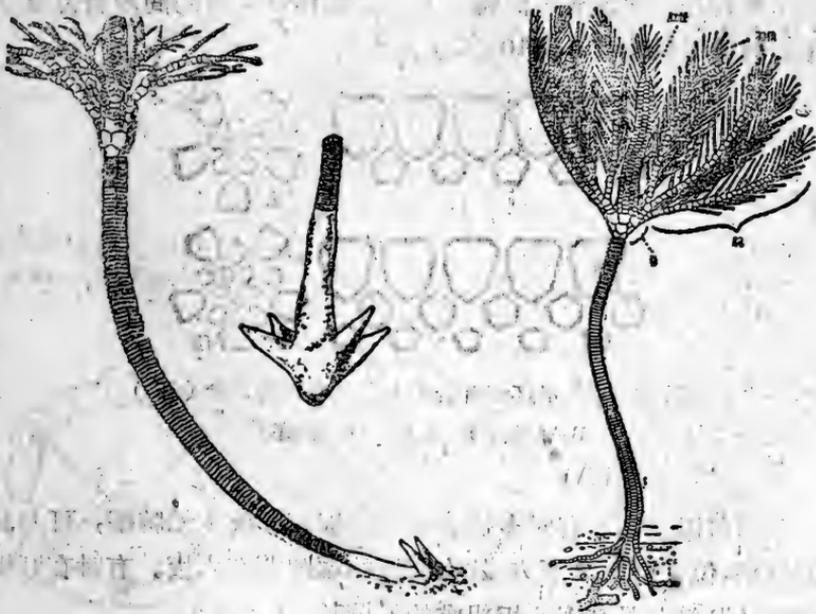


圖 10—3. 海百合外部形态

右—以根柄附着；左—以鈎狀柄附着

柄环橫切面有圓、橢圓、四方、五边、多边等形狀—古生代的一般为圓形或橢圓形，中生代及以后的多为五边形（圖10—4）。

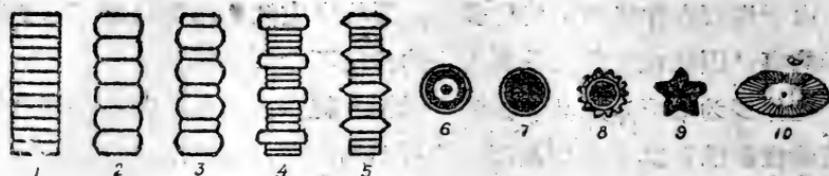


圖 10-4. 海百合柄的構造

1—5: 柄環連接形態; 6—10: 單個柄環的橫面

萼 一般低級的萼由底板及輻板各5塊所組成。但底板也可減為3塊，而輻板之上可有更多的板(如腕基一腕決定輻射位置)。或在底板之下，多生一圈的內底板。無內底板的萼叫單環海百合，有下底板的叫雙環海百合。底板居“間輻”(等于其他棘皮類的間步帶位置)，內底板則居輻射位置(圖10-5)。

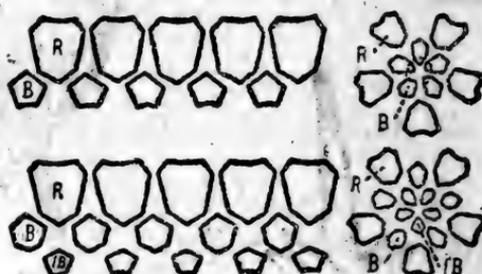


圖 10-5. 單環海百合(上)及雙環海百合(下)

R—輻板; B—底板; IB—內底板

在輻射板一環，有時多插着一個肛板。此板上無腕基，可與其他輻板分別，位於肛門之下方，故有肛板的輻圈共有六板。有時在肛板位置發育為肛管，是許多小板組成的(圖10-6)。

萼的腹面(口方)或具萼蓋，或沒有。萼蓋張于口及食物溝之上，由許多小骨片組成。萼蓋從無到有，其發育階段如(圖10-7)。無萼蓋時，口方裸露；其次食物溝上出現步帶板，最後步帶板兩旁繼續生長許多小板，以致口隱伏于群板(萼蓋)之下。

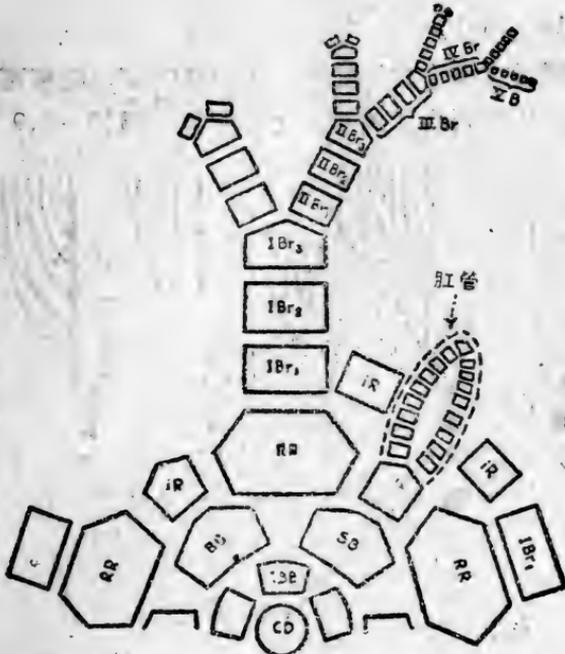


圖 10-6. 海百合萼部的分析;

CD—中背板; LBB—內底板; BB—底板; RR—輻板; iR—間輻板; A—肛板;  
IBr—一級腕板; IIBr—二級腕板; IIIBr—三級腕板; IVBr、VBr、VIBr—四、  
五、六各級腕板; Br—間腕板

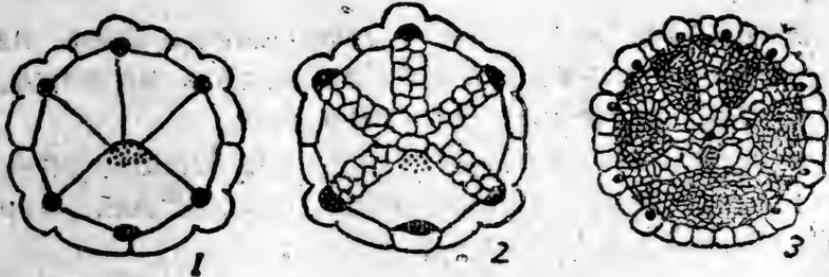


圖 10-7. 海百合萼蓋的發展

1—无萼蓋; 2—步帶板出現; 3—萼蓋形成, 口隱伏蓋內

**腕** 由許多骨片組成, 位于輻板上, 叫腕板。固定腕板是与萼緊密靠攏的板。腕的分叉情形不一, 有均分的, 也有非均分的, 更有成

羽狀的(圖10—8)。

腕与腕間时或夾生其他的板,名曰間腕板。腕板可排为單列及双列两种形式;从單列到双列的变化过程見(圖10—6,9)。

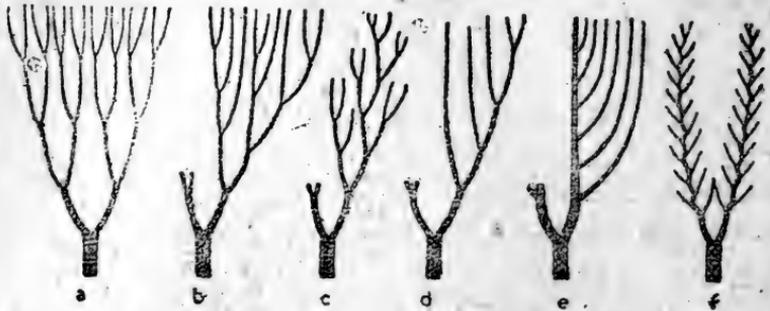


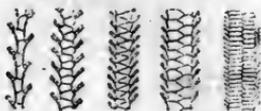
圖 10—8. 海百合腕的分叉方式

## 分 类

海百合可根据下列各特征加以分类: (1) 萼的構造——單环或双环; (2) 腕的構造; (3) 間輻板及間腕板的数目和排列; (4) 萼后方的構造; (5) 萼盖的性質; (6) 柄及附着器官的特点。据此分类如次:

游离海百合亞綱 (*Inadunata*) ——这是最簡單的海百合。萼坚固, 口不外露, 食物溝(步帶), 在萼盖表面, 腕板不与輻板結成萼部, 羽枝可有可无。奥陶紀至三疊紀, 主要見于古生代, 僅有一科延至三疊紀。

第一目 *Disparata* ——單环: 底板, 輻板, 一般还有肛板及輻肛板各一; 輻板以上腕自由, 不同方位腕板的結構各有不同。中奥陶紀至二疊紀。 *Loocrinus* 奥陶紀; *Pisocrinus* (豆百合) (圖10—10) 中志留紀。



第二目 *Cladoidea* ——双环, 是古生代最重要海百合之一目。早期代表簡單, 后期較复雜, 某些構造特殊化。二疊紀僅存一科, 至三疊紀而完全絕滅。中奥陶紀—三疊紀。 *Cyathocrinites* (环百合) (圖10—11), 志留紀—三疊紀; (*Agassizocrinus* 阿加

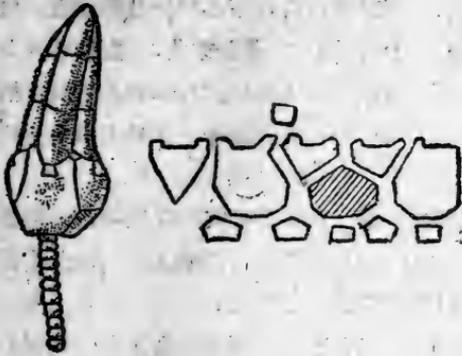


圖 10—10. *Piscoerinus* sp.  
左—外形; 右—萼板展开圖



圖 10—11. *Cyathocrinites* sp.



圖 10—12. *Agassizocrinites* sp.

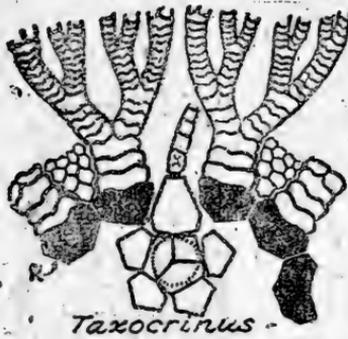
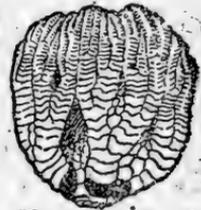


圖 10—13. *Protaxocrinites* sp.



*Taxocrinites*

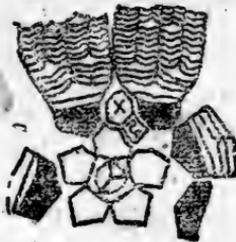
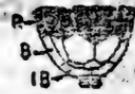


圖 10—14. *Taxocrinites* sp.



*Lecanocrinites* sp.



志氏百合) (圖10—12) 下石炭紀。

可曲海百合亞綱 (Flexibilia) —— 雙環海百合, 下部腕板與萼結合, 但不甚堅固。內底板3, 2大, 1小, 小板位於右后輻。萼蓋柔曲, 食物溝及口均外露; 无肛管。由於萼板彼此斜交, 因而萼大體是柔軟的。腕單列, 无枝; 柄橫切面圓形。本亞綱可能在古生代初期從 *Ciadoidea* 發展而來, 初見於中奧陶紀, 絕滅於中二疊紀。

第一目 *Taxocrinoidea* —— 冠細長, 萼比較不甚堅實; 肛板與毗鄰輻板不相接。 *Protaxocrinus* Springer (圖10—13), 中奧陶紀; *Taxocrinus* Ang. (圖10—14) 泥盆紀—石炭紀。本目分布自中奧陶紀至中二疊紀。

第二目 *Sagenocrinoidea* 多數可曲海百合屬之。萼板結合緊密; 肛板(×) 與后底板及附近輻板結合, 或无肛板。志留紀—二疊紀。 *Lecanocrinus* Billings (圖10—14) 志留紀—下泥盆紀; *Cibolocrinus* Weller (圖10—14), 石炭紀—中二疊紀。本目分布自志留紀至中二疊紀。



圖 10—15. *Reteocrinus* sp.

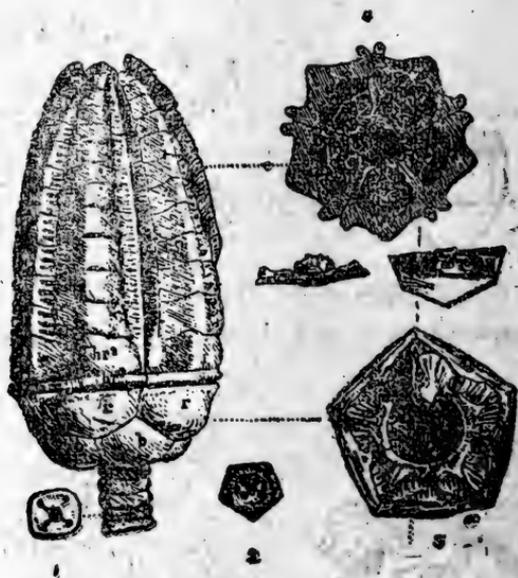


圖 10—16. *Cupressocrinus crassus* Goldfuss (松球百合)

1—柄板的關節面; 2—內底板; 3—萼口視(去腕); 4—五腕的橫切面; 5—輻板兩面觀。泥盆紀, 德國愛非奈

圓頂海百合亞綱 (Camarata) 莖堅固，單圈或雙圈，有萼蓋，口不外露，常具肛管，腕單列或雙列，有羽枝。奧陶紀至石炭紀。

第一目 *Diplobathra* 雙環圓頂海百合；萼由內底板及底板各柱組成。中奧陶紀—下石炭紀 *Reteocrinus* Billings (圖10—15)。*Cupressocrinus* Goldfuss (松球百合) (圖10—16)。中泥盆紀。

第二目 *Monobathra* 單環圓頂海百合；下奧陶紀—中二疊紀。*Platycrinites* Miller (板百合) (圖10—17, 18)，中志留紀—中二疊紀。*Hexacrinites* Austin (六角海百合)，泥盆紀 (圖10—19)。*Sinoocrinus* Tien (中國海百合)，上石炭紀 (圖10—20)。

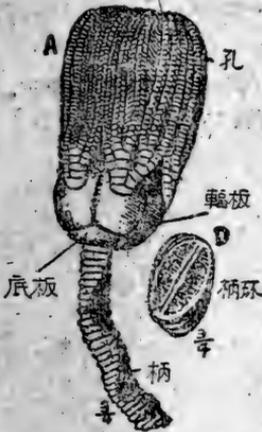


圖 10—17. *Platycrinites trigitidacetylus* (Austin) 下石炭紀，比利時，(仿 Eastman 及 Zittel)



圖 10—18. *Platycrinites* 冠部展開圖

關節海百合亞綱 (*Articulata*) 典型代表，其萼變小，由輻板、底板、及內底板組成；板以關節結合，故名。由於有關節，萼也比較柔軟可曲。口及食物溝外露萼蓋上；萼蓋板或大或小。不少屬有柄 (*Pentacrinidae* 及 *Apiocrinidae* 兩科)，但大多數在成年無柄。腕單列式。

以前認為現代關節海百合為數不多，代表本綱的沒落。但據海洋調查材料 (如 Challenger 打撈) 它們在棘皮動物中還算是重要的成分，就象它們在古生代的地位一樣，不過現代的代表生活在比較深的

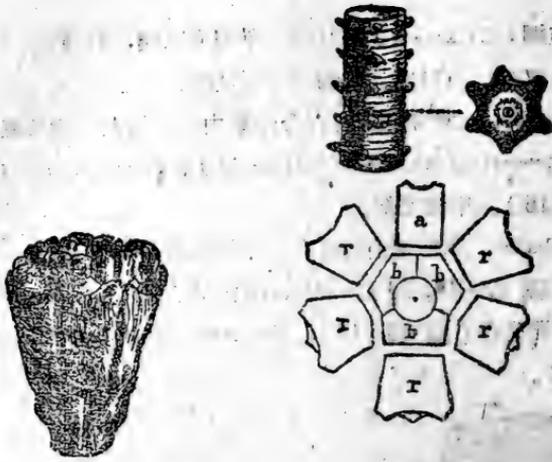


圖 10—19. *Hexacrinus elongatus* (Goldfuss) 泥盆紀，德國愛菲尔。  
左—側視；右上一柄；右下一萼展开圖（b—底板；r—輻板；a—肛板）

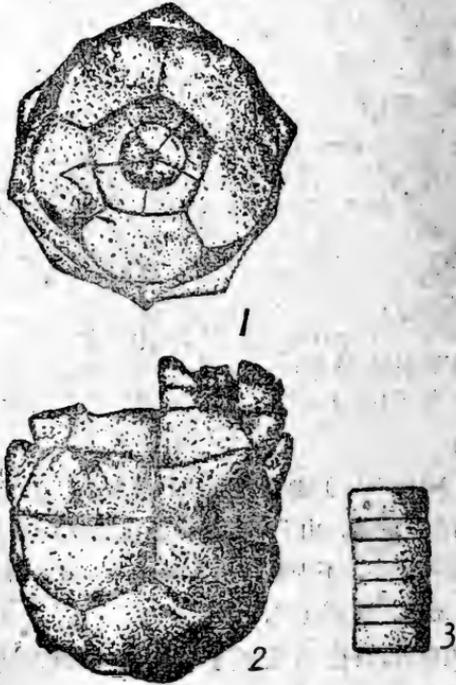


圖 10—20. *Sinocrinus microgranulosus* Tien  
(中國海百合) 上石炭紀，河北臨城。  
1—底視；2—側視；3—柄側視

海水中。

最早的有柄与无柄關節海百合出現于三疊紀，延續至今，因此本亞綱的时代分布是三疊紀至現代。例如 *Apiocrinus* Miller, 侏羅紀；*Pentacrinus* (五角百合) (圖 10—21)，三疊紀，侏羅紀；*Encrinus*

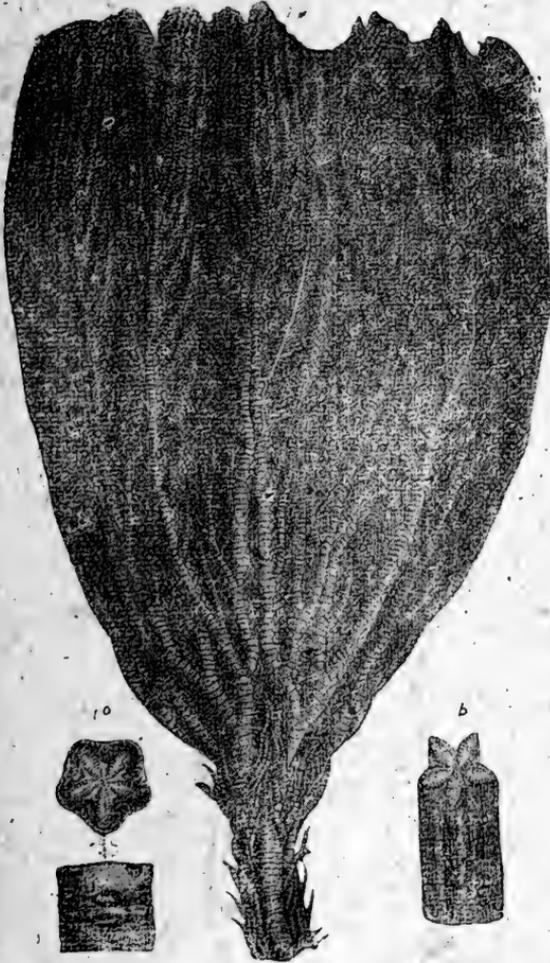


圖 10—21. *Pentacrinus fossilis* Blum (中) 及另外兩種柄環 (左、右)



圖 10—22. *Encrinus liliiformis* Miller (石蓮)  
三疊紀壳灰岩，左，外形；右  
上一柄，右下一莖底面

Lamarck (石蓮) (圖10—22) 三疊紀; *Traumatocrinus* Blumenb. (創孔海百合); 三疊紀。后三者中國均有發現。

### 海林檎綱 (Cystoidea)

**特征** 外形如林檎(一种水果)故名海林檎。此类生物僅見于古生代, 多数在奥陶紀(如中國云南保山的海林檎)及志留紀(國外)。壳形不一(圖10—23): 卵形、袋形、球形、圓筒形或圓盤形; 由許多排列不規則的多边形板(骨片)所組成。板至少十三塊, 多至数百塊。口孔位于腹面的中央或近中央处, 时或复以小板。从口孔輻射二条或多条簡單的或分叉的步帶溝(食物溝)。有的步帶溝盖着小板。腕不很發育, 有时或全缺。有腕的种屬, 其腕自步帶溝的远端伸出。腕不分叉, 具單列或双列的板, 其腹面有溝, 上盖小板。在口的下方

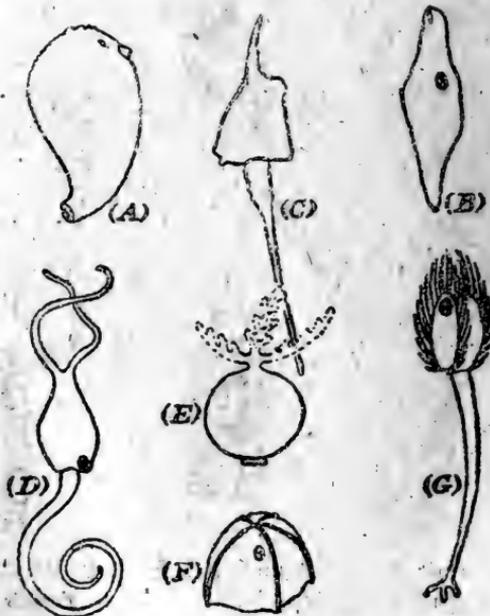


圖 10—23. 海林檎綱各种外形

(离口不远)常有一个小的篩板，肛門更在篩板下方，离口愈远，常盖着花瓣形板。

海林檎的柄大部都很短，有时沒有。个别代表的柄似乎只用于固着，因为柄大部分都变窄，尖向下端。也有人以为此种柄曾經用于游泳，柄由中空（柄腔）的一排环節組成，或是由（至少也是在其上部）各縱列板組成，而鄰接各排的板交互排列。柄腔有时很寬，其中原來是內臟的延續部分。

海林檎最顯著的特点是莖板上具有小孔，約可分为下列四种：

(1) 單孔 即莖板上穿着單孔，如中國海林檎上局部具有此种孔（圖10—28）；

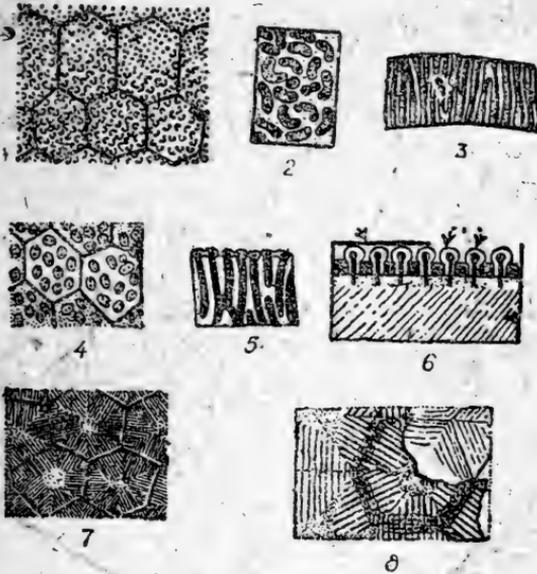


圖 10—24. 海林檎板孔类型

1—具單孔及双孔的莖板；2—双孔板示双孔（平面）；3, 5—莖板橫切面示双孔管道；6—橫切孔菱小管；7—具孔菱的莖板

(2) 双孔 即莖板上穿着双孔，如 *Aristocystites* 及中國海林檎。这两孔有时排在小馬蹄形圍圈的兩端，但在中國海林檎 *Sinocystis*

中兩孔靠近，沒有圍圈；

(3) 孔菱 即小孔排成菱形，在兩萼板縫合綫的兩端出現(圖10—24.7—8)，菱形對邊的小孔由小直管通連起來，惟小管多數隱伏骨片內，非磨去少許表面骨質，不能見及。在某些種屬中孔菱中的水露出表面，不磨可見。

(4) 櫛孔菱 似孔菱，但水管部分露出板面，形如櫛，故名。

分類 普通根據萼板上的小孔，對稱程度等，分為二目如下：

第一目 孔菱海林檎目 (Rhombifera)

食物溝(步帶溝)為輻射對稱，有時萼板也呈現對稱；食物溝連續到羽枝上；萼板多少起褶皺，且有孔菱。奧陶紀—泥盆紀(滇西下奧陶紀末有多少代表)。

*Chirocrinus* (腕海林檎) (圖10—25) 腕的構造是其他各屬的基

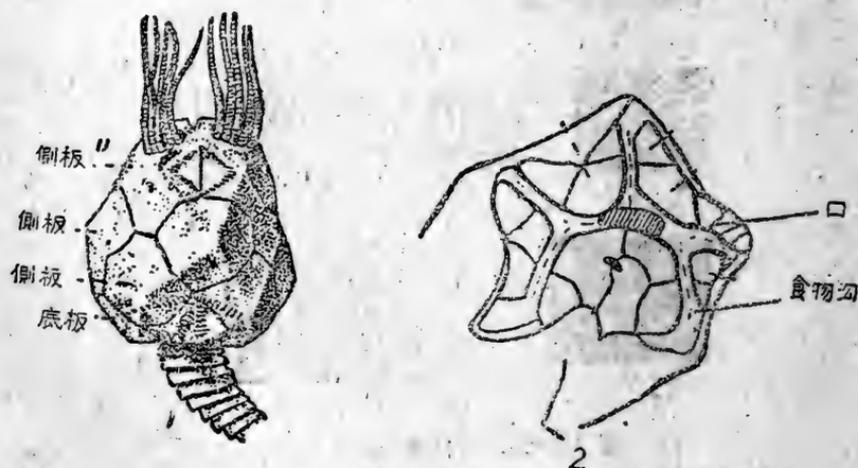


圖 10—25. *Chirocrinus* sp. (腕海林檎)

1—萼及柄側視；2—口方

本型。萼由五環橫列板組成：底板4塊形成一環，側板三環，每環各5板，另有三稜板一環。奧陶紀。

*Echinosphaerites* (刺球海林檎) Wahlenb. (圖 10—26) 球形或梨形，萼壁由許多不規則的多角形和排列不整齐的板組成；沒有

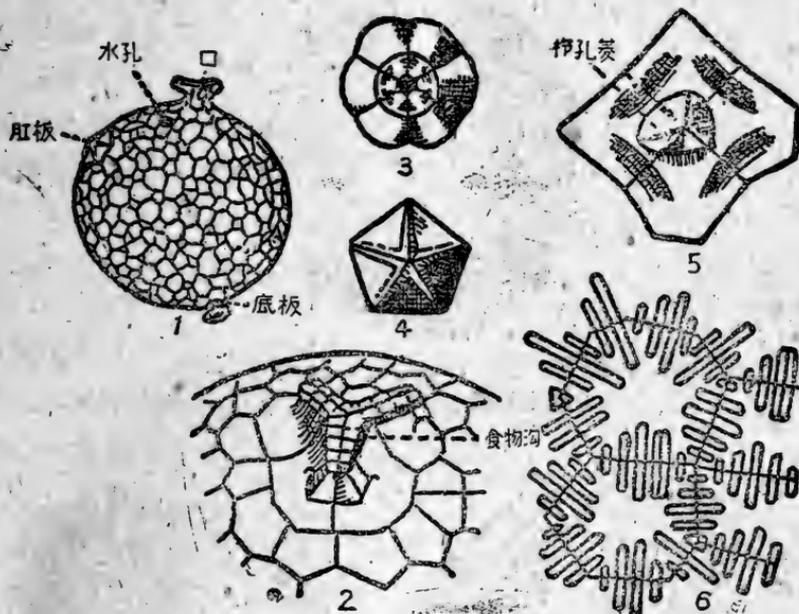


圖 10—26. *Echinosphaerites aurantium* 奧陶紀

1—側觀；2—口方放大；3—底板乙环放大；4—五角肛瓣；5—瓣孔囊；6—孔菱放大

柄，或僅有多列環節的短空柄。步帶集中口圍，每帶具有一個羽枝。口圍部有羽枝，大部分在萼壁面的管狀突起上。羽枝 2—4 個，有時也有 5—8 個。肛門位於萼的上部三分之一處。肛門上邊稍微向左有水孔。孔菱發育。奧陶紀。

### 第二目 雙孔海林檎目 (Diploporita)

食物溝自口外伸，其附近萼板呈輻射對稱，經過一部萼板，連接羽枝。萼板表面可有褶皺具有雙孔。奧陶紀。

*Glyptosphaerites* (雕海林檎) (圖 10—27) 蘋果形，由不規則多角形薄板組成；具多列環節的短柄。五條步帶分布于萼面上半部，

溝旁有**边板**附着痕跡。步帶具少数分枝，但羽枝小。口孔五角形，具大盖板。篩板三角形，其下方有生殖孔，再下是一个肛門。奥陶紀。

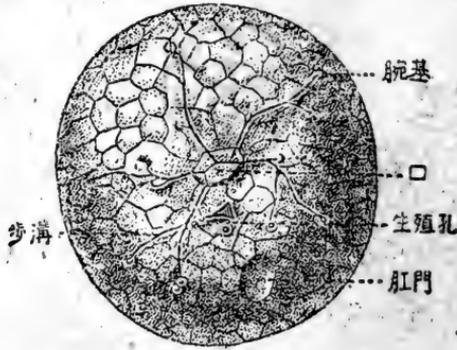


圖 10—27. *Glyptosphaerites* sp.  
(雕海林檎) 口視 (奥陶紀)

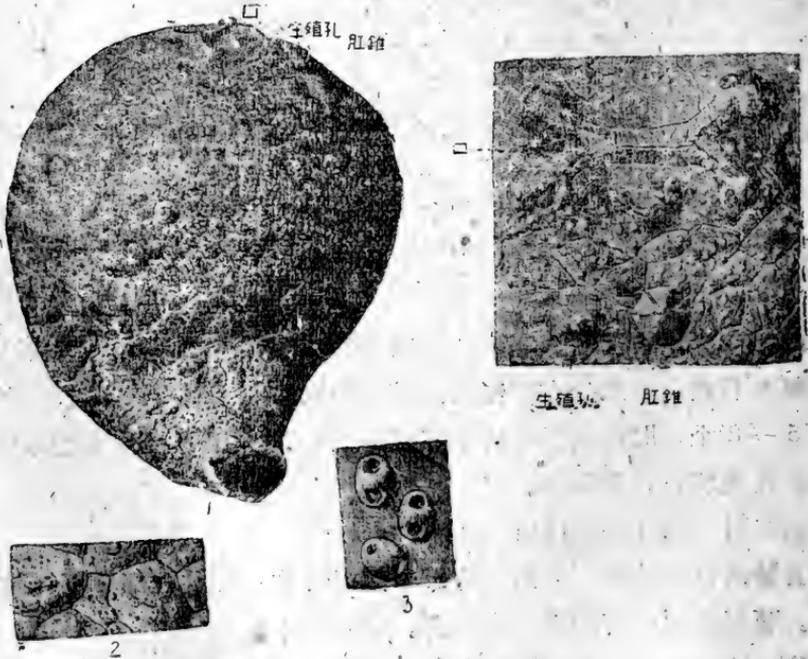


圖 10—28. *Sinocystis loczyi* Reed

1—側視；2—篩板部分放大；3—双孔放大；4—口視

*Sinocystis* Sun (中國海林檎) (圖10—28) 口裂隙狀。產于滇西奧陶紀。

*Aristocysities* Barrande (圖10—29) 囊狀，无柄，以萼的反口方附着海底。腹面中央有長裂隙的口，口旁是一個小橢圓形水孔，离口更遠是生殖孔，而肛門位于腹面邊緣，且复以花瓣狀小肛板。奧陶紀。



圖 10—29. *Aristocysities* sp. 側視

## 海 蕾 綱 (Blastoidea)

海蕾是古生代的有柄棘皮動物，柄短，少数甚至无柄而以萼部直接附着(圖10—30)。口居腹部中央，自此放射五个步帶(食物溝)，分布于劍板面上，旁有側板。在生活的时候，步帶兩側附有小板組成的羽枝，食物溝沿此枝尖端而达口，溝上复以小板。萼多由13塊板組成，排成三环，自下而上，第一环有3个底板——兩個大的和一個小的；大的是由原生5个板的4个合併而成。第二环是5个幅板(或称步帶板)，第三环是5个三稜板，間輻地排列(圖10—31)。

口圍附近有5个小圓孔或橢圓孔，称呼吸孔，为水管的出口；但其中之一較大，同时也当肛門用。呼吸孔有的是分隔的，不同屬种可有不同数目的呼吸孔。

水管是一种运水系統，或即司呼吸之用。它們平行于步帶板，外露如 *Codaster* (圖10—32) 或隱伏于頂板下如 *Pentremites* (五角海蕾) (圖10—31, 33, 34)。

*Codaster* M. Coy (鐘海蕾) (圖 10—32) 萼圓錐狀；頂面(腹面)廣闊，截切狀或略凸；橫切面五角形。底板形成一圓錐或三角形深杯。5个幅板大，組成圓柱形环圈，板頂面分叉并展平，形成萼的截切狀頂部。5个三稜板圍繞五角形口部，与幅板上邊緣毗連。三稜板之間每一幅板的縱溝下，有一長板，其形如劍，称为劍板；劍



圖 10—30. 海蕾網固着生活形态

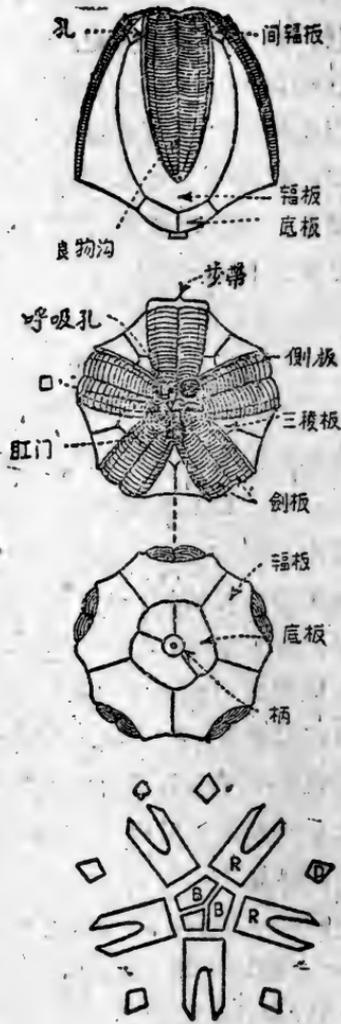


圖 10—31. 海蕾萼部結構 (Pentremites) 側視, 口視, 底視, 及萼部分離式

板邊緣部分蓋着輻板和三稜板。

呼吸孔不發育, 水管褶皺有 8 組, 其頂面外露, 橫截三稜板和輻板縫合綫上的是一排明顯的水管褶皺。這些顯然是與海林檎孔菱同一

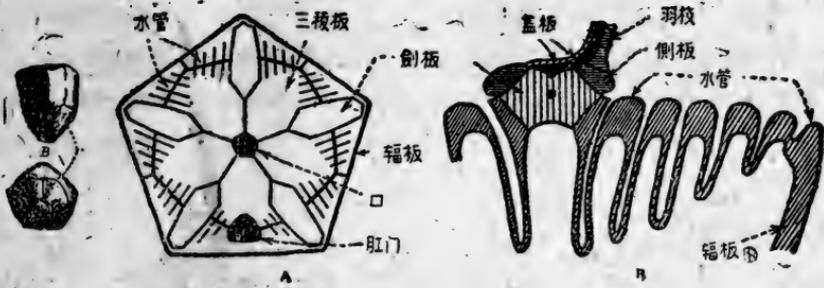


圖 10-32. *Codaster* sp. (鐘海薈)

左—外形(側視, 底視); 中—口視; 右—水管系統

來源, 且有共同功用。志留紀一下石炭紀。

*Pentremites* (五角海薈) 是本綱的典型代表。水管褶皺發育, 集中於側板和部分劍板之下。下劍板位於劍板下方, 其下即步帶兩側水管褶皺連接之處。側枝與輻板間有小孔, 水從這些小孔進入水管, 而由呼吸孔吐出體外。水管為側板所覆蓋, 不能直接與外界交通, 因此發生呼吸孔。這是五角海薈不同於鐘海薈的地方, 也就是海薈綱中發展方向之一。

以上兩屬都各由13塊板組成。這數目可認為典型海薈的特點。奧陶紀的 *Blastoidocrinus* Billings 具有幾百塊板: 反口部由80塊板組成, 第一環底板數目不詳, 第二環輻板5塊, 第三環腕板5塊及間腕板13塊, 第四環50—60板。在口部, 最突出的是5塊三角形稜板。步帶5, 無劍板, 僅有副步帶板位於食物溝之下, 溝上具蓋板及羽枝。

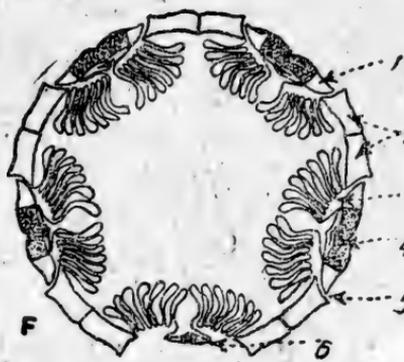


圖 10-33. 五角海薈 口部橫切 示水管分布

海薈綱見於奧陶紀至二疊紀。從上面 *Codaster* 的描述, 可見它們和海林檎很接近, 是從海林檎派生的。

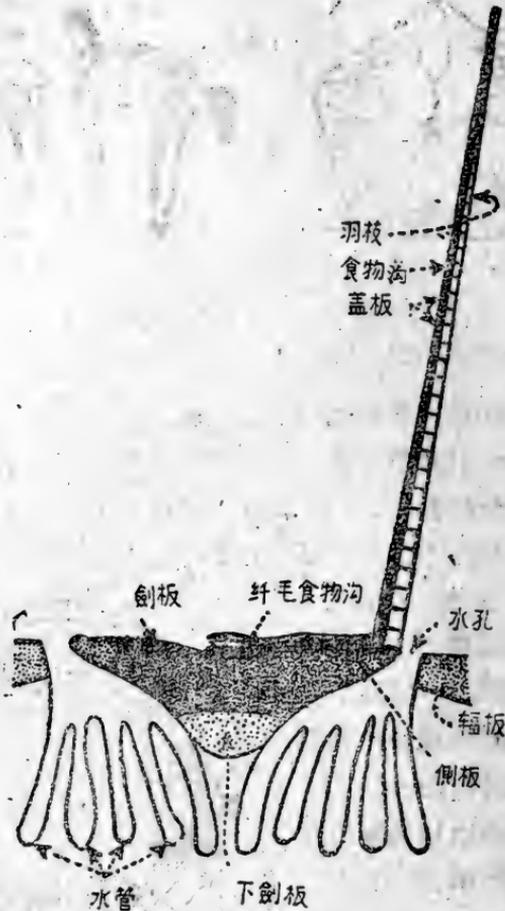


圖 10—34. 海蛞蝓板橫切示水管的位置及其他萼板排列

### 海座星綱 (Edrioasteroidea)

本綱只包括古生代代表，壳固着，从口輻射五个直或弯曲的食物溝。萼板不規則，數目無定，一般不作對稱排列，多少呈疊瓦狀，因此壳是相當柔曲的。壳上無腕，5个步帶或直或彎，彎的如 *Edrioaster* (海座星) (圖10—35) 直的如 *Stromatocystites* (圖10—36)。步帶一般5个，但少數有變化，可多可少。

本綱代表虽然發見于下寒武紀，可是步帶結構不是很簡單的，因此不能把它們当为最簡單的棘皮动物。从萼板排列不規則和附着性質方面看，它們最接近于海林檎，但从組織相当高級的步帶看，它們又类似海星。总之，它們生活方式类似有柄类，代表有柄亞門一个特殊的分支。

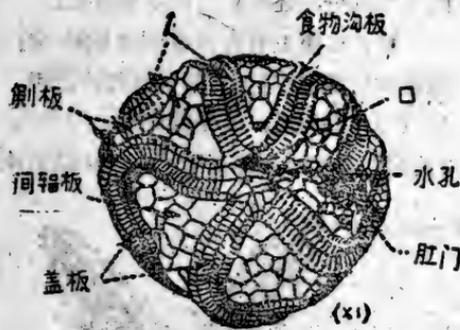


圖 10—35. *Edrioaster bigsbyi* 中奧陶紀

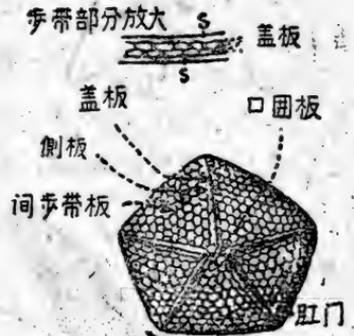


圖 10—36. *Stromatocystites pompecki*

上一步帶部分放大；下一口視

无柄亞門 包括自由移動的底棲棘皮动物。一般根据壳体構造、食物溝性質及壳体形态，分为海星綱、蛇尾綱、海參綱及海胆綱，前二綱壳体具柔軟皮層，海胆皮層薄，包裹着一个堅硬的壳。

本亞門代表自寒武紀开始，化石共数千种。現代无柄棘皮类活动于海底，口部朝下，肛門朝上或偏后，这一点正和有柄棘皮类的習性相反（圖10-1）。

## 海星綱 (Asteroidea)

海星幼虫呈兩側对称，成長体無論外表或內部器官的分布上都明顯地表現輻射对称（圖10—38, 39）。骨骼为石灰質骨片組成，主要分布在身体下表面。水管系統發達，司运动功用（圖10—39）。

普通海星由体盤及輻射腕構成，腹面（口面）与背面（反口面）極易区别。

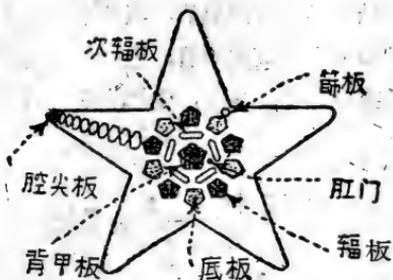


圖 10-37. 現代海星幼体的背板

骨骼由石灰質骨板構成，在整个口面及腕之兩側排列成若干行。腕中綫有兩

口面中央有口，从口引至各腕腕溝（食物溝）中有水管系統，其末稍称管足；管足末端具有吸盤，用以吸着海底而移动身体。反口面上有筛板，是水管系統的开始部分，还有肛門及生殖孳孔。

身体皮膚上有許多短而鈍的棘突；棘鉗和皮鰓，棘鉗为清除体面雜物之用。皮鰓与体腔相通，营呼吸作用。

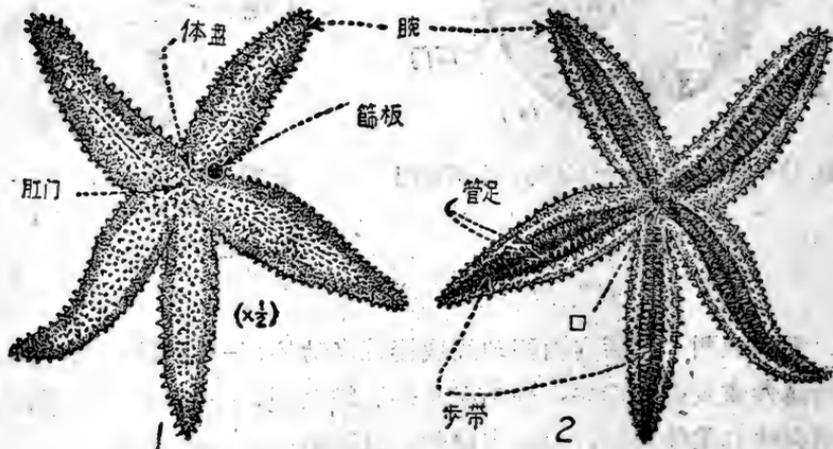


圖 10-38. 海星背面(1)及腹面(2)

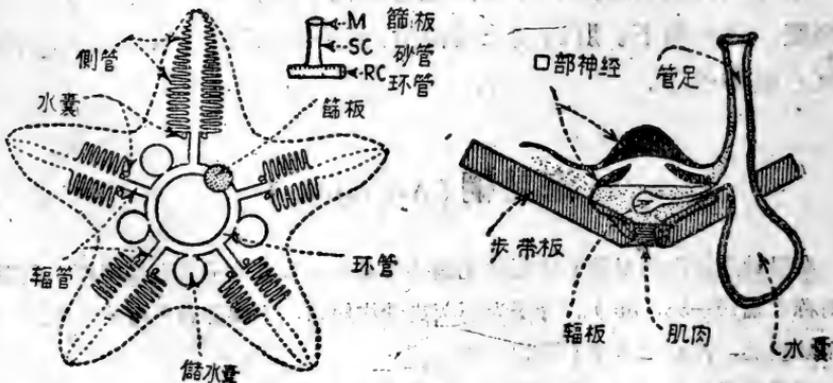


圖 10-39. 海星水管系統(步帶)(左)及水管系各部关系(右)

行步帶板，向內凹入成食物溝，步帶板間伸出管足。步帶板兩側為緣板。

骨骼背面中央有中背板，圍繞中背板是輻板、次輻板及底板各5（圖10—37）。根據腕上板的大小，海星綱一般分為顯緣板亞目（*Phanerozonia*）和隱緣板亞目（*Cryptozonia*），多數化石屬於前者，但在現代海星中兩類均有代表。

海星最早出現於中奧陶紀，如 *Hudsonaster schucherti*（哈得遜海星）（圖10—40, 41）。此屬的背板排列類似現代海星幼體上所見的（圖10—37），它的腕由9排腕板構成，即上緣板、下緣板、副步帶板、步帶板各2排及次輻板1排。但海星化石發見還不夠多。

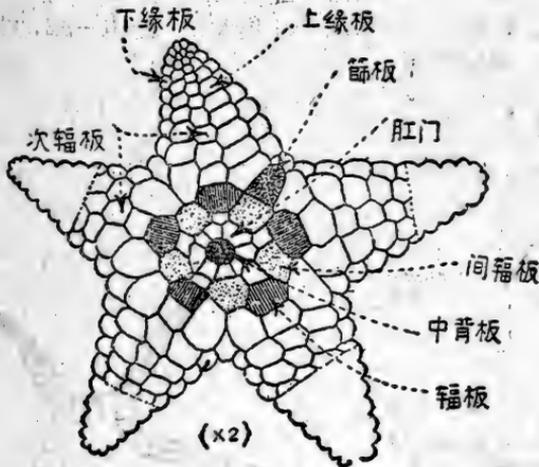


圖 10—40. *Hudsonaster incomptus* (Meek) 背視，  
上奧陶紀，美國

## 蛇 尾 綱 (Ophiuroidea)

蛇尾綱的身體由體盤及細小能動的腕構成（圖10—42）；沒有肛門，管足退化，無吸盤，僅營呼吸作用。

體盤扁平，腕五條，或重疊分叉、形態複雜。口面有口和一個孔的小篩板，全身被以骨板，尤其在體盤的背面。

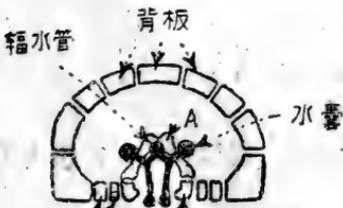
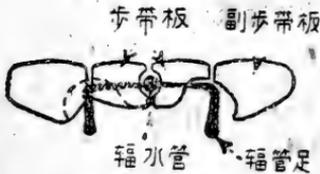
腕內骨骼發達，由一系列石灰質骨節（脊骨）和四周骨片組成。這



圖 10—41. *Hudsonaster incomptus* 上奧陶紀, 美國



圖 10—42. 蛇尾綱外形



次生缘板 辐管足 副步带板

圖 10—43. 蛇尾綱

上一蛇尾綱; 中—管腕海星綱;  
下一海星綱

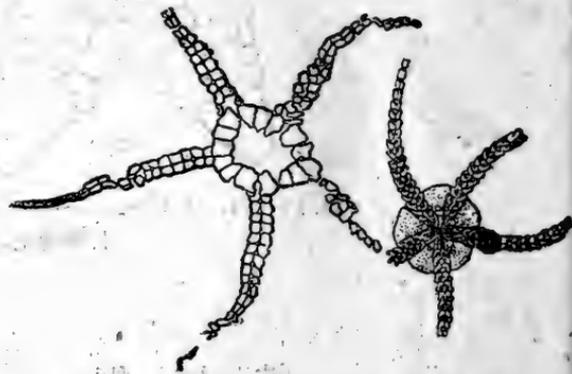


圖 10—44. 蛇尾化石 *Stephanoura belgica*  
上泥盆紀, 比利時

些骨几乎占据腕腔的全部（圖10—43），相当于海星的步帶板；它們以肌肉構成活动的關節，因而腕能动，作为运动器官。最早的蛇尾綱化石發見于德國下泥盆紀（*Ophiurina*），而上泥盆紀（*Stephanoura*

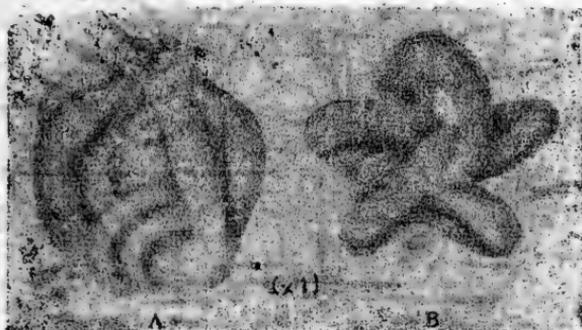


圖 10—45. 蛇尾化石 *Onychaster flexilis* 下石炭紀，美國

比利时；圖10—44）及 *Omyrohster*（圖10—45）均曾發見，但古生代一般不發育，完整化石更少。德國侏羅紀的 *Geocoma* 是保存完美的代表。

## 海 胆 綱 (Echinoidea)

**一般構造** 海胆是自由活动的棘皮动物，全身裹以胆壳，胆壳由石灰質骨片緊密結合而成。体外常复有能活动的刺，刺大小不一。大多数海胆呈輻射对称，但少数呈兩側对称。

海胆个体具有其他棘皮动物的各种器官——消化、水管（步帶）、神經及循环系統。口位于口面正中或偏前方，通入喉道、胃、腸。肛門位于壳頂（背面）正中或偏后方。

口旁有鑲着小板的皮層，称口圍，肛門周圍具有类似口圍的皮層称肛圍。肛圍附近的篩板引水進入水管系統，通至管足。管足具吸盤，司运动，如海星那样；但管足同时兼营呼吸（圖10—46）。

胆壳可分四部：冠部、口圍、頂系和肛圍。冠部是胆壳剥皮后的

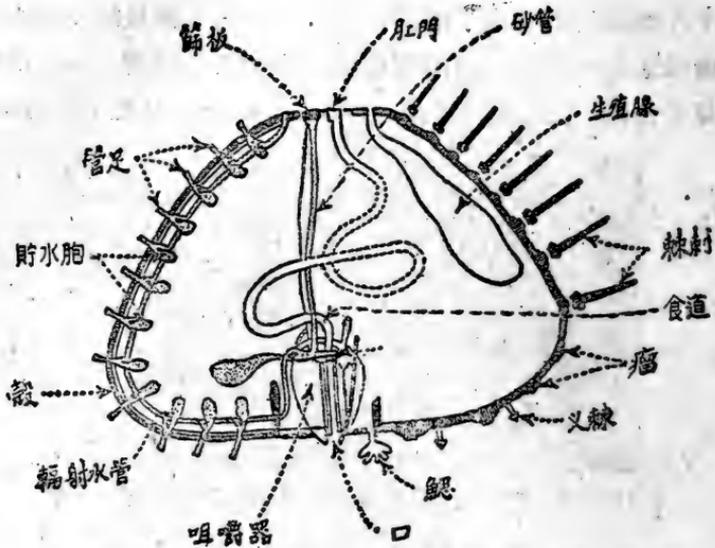


圖 10—46. 現代海胆 *Echinus* 口、肛向切面，示基本構造

壳体主部，由辐射带（或称步带）及间辐射带（间步带）各 5 条组成，共有腹背向壳板 10 条。步带板可有 2 至 20 排，间步带则有 1 至 14 排。

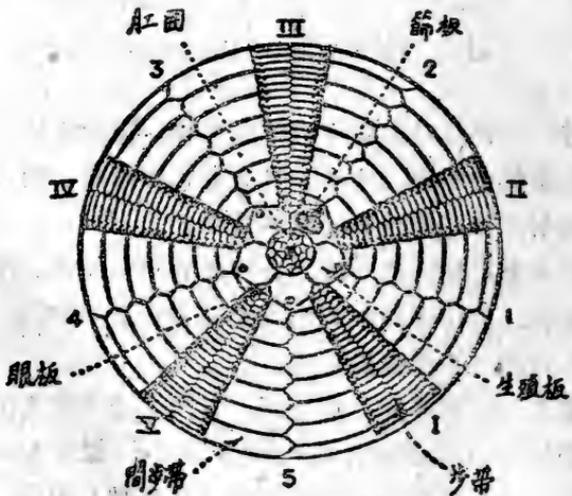


圖 10—47. 規則（正形）海胆胆壳背視示板的排列

步帶板上有小孔，位于内部放射水管之上；間步帶板无孔，位于内部生殖腺及肝臟之上（圖10—46、47）。

中生代（*Tetracidaris* 除外），新生代和現代的海胆，其步帶与間步帶各具骨板2排，但有些板屬复板（圖10—50）。反之，古生代代表的骨板排数，多少不一，間步帶可自1排（*Bothriocidaris*）（圖10—48）至14排（*Hyattechinus*）而步帶板可自2排至16排（如 *Lepidesthes*）（圖10—48）。

如口与肛門对立于腹背兩方，这样的壳称为規則（正形）海胆；口、肛不对立就称为不規則（歪形）海胆（圖10—49）。胆形变化見（圖10—51）。

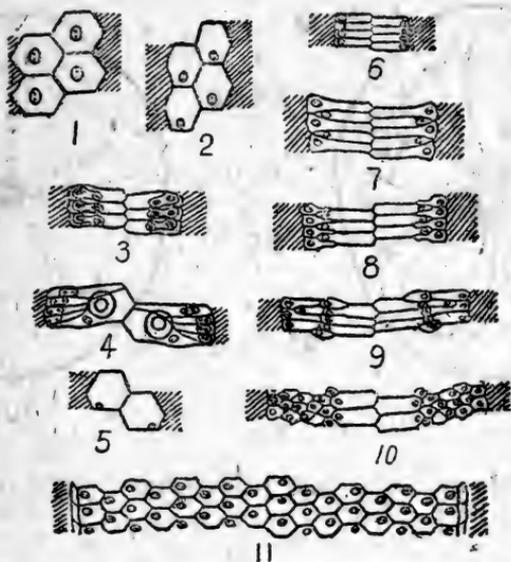


圖 10—48. 海胆步帶結構

- 1—*Bothriocidaris*; 2—*Goniocidaris*; 3—*Eucidaris*; 4—*Strongylocentrotus*; 5—*Micraster*; 6—*Palaeochinus*; 7—*Macocoya*; 8—*Lovenichinus*; 9—*Oligoporus*; 10—*Melonechinus*;  
11—*Lepidesthes*

壳板上常具瘤粒，这是体刺及小叉棘附着之处。刺大小不一，小至肉眼尚不能辨識，大至直徑达25毫米，有些刺用來走动，有的用以

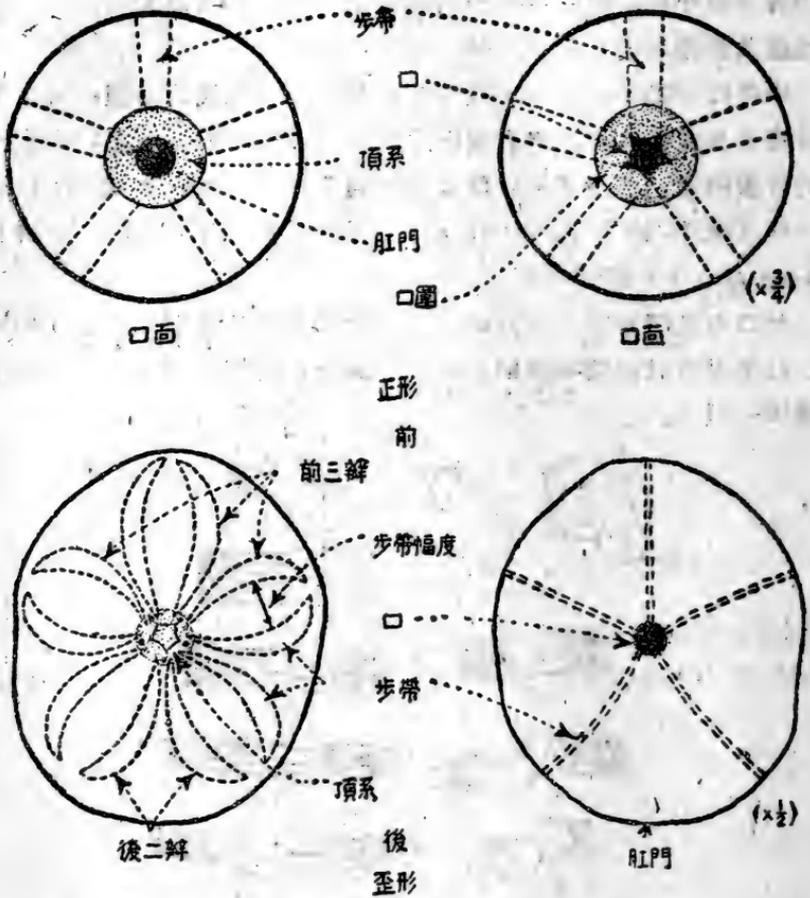


圖 10—49. 正形(規則)海胆与歪形(不規則)海胆

自衛(圖10—52, 55)。

正形海胆的步帶自口延伸至肛門，是聯續的帶狀；但多數歪形海胆的步帶僅限于背面，自肛圍放射為花瓣狀。

間步帶板往往是單板，步帶板則有單板與復板之別。所謂復板即每骨片是由多數小板組成的，呈多邊形，在小板連接處常見縫合綫。每個小板至少有一對管足孔，因此從管足孔的數目可以決定步帶

板究竟是單板或复板(圖10—50)。

頂系位肛圍附近，由眼板及生殖板各5塊組成(圖10—47)。每個眼板是步帶的終點，能感光；板上有一小孔(某些古代代表具2—3小孔)。每個間步帶的末端是生殖板，板上有小孔。小孔是排出生殖質的孔道。正形海胆右前方的生殖板同時也是篩板，其上滿布小孔。

以上10個板如果都靠着肛圍—古生代海胆大抵如此一則眼板的這種排列稱為插入式。如果眼板都離開肛

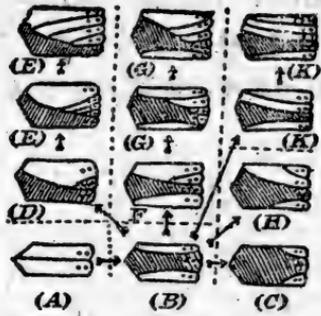


圖 10—50. 海胆單板演变为复板的过程

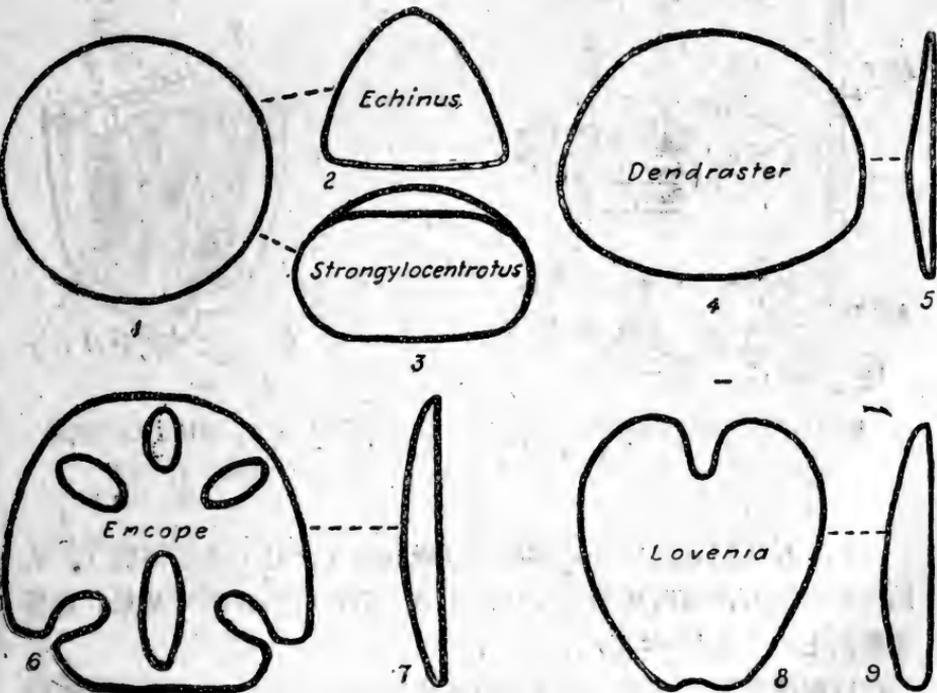


圖10—51. 海胆的幾種胆形  
1,4,6,8—背視; 2,3,5,7,9—側視

圍而不彼此接觸，則称为外移式，許多中生代海胆屬之。外移式中有时2—3个生殖板(少数为5个)合併为一。应注意在肛圍移开背面中心的海胆类中，眼板与生殖板仍然結合一起，形成頂系(圖10—47)。

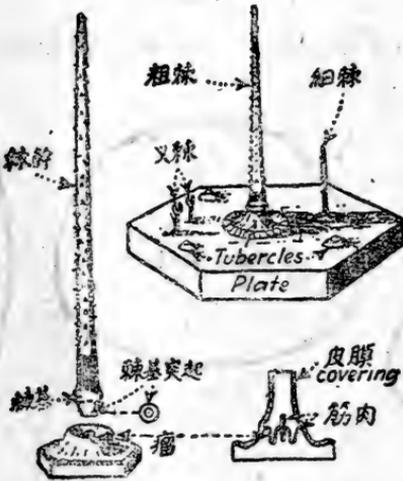


圖 10—52. 海胆体棘構造

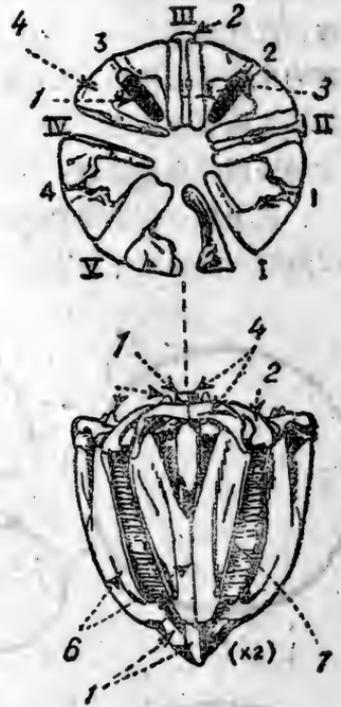


圖 10—53. 海胆咀嚼器構造  
下一側視；上一頂視

肛圍位于頂系之內(正形海胆)或在頂系之外(歪形海胆)，在后一种情况肛門有时甚至移于口面后方。肛門的位置顯而易見，是分类根据之一(圖10—52)。

口圍圓形至多边形，在正形海胆位于口面中央，但歪形海胆的口圍移至前方。口圍中可見咀嚼器出露(亞里士多德提灯)(圖10—53)化石保存較少。

**生态** 現代海胆全屬海生，分布广泛，自淺水至深海都有，常成群結隊活动，吞食海底泥沙。推想古代海胆可能具有相似的生态。



圖 10—54. *Bothriocidaris Pahleni* Schmidt 奧陶紀愛沙尼亞

A—側視；B—頂視；C—口圍放

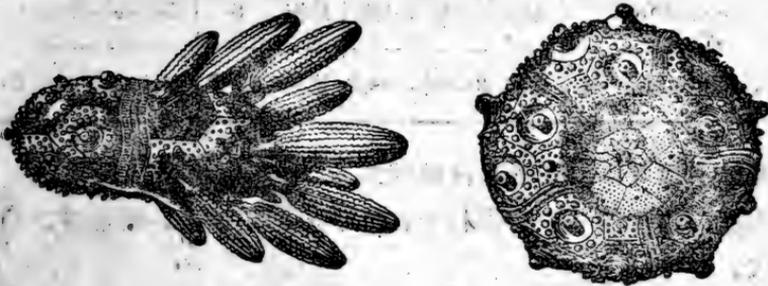


圖 10—55. *Cidaris coronata* Goldfuss 上侏羅紀

右—背視；左—體棘，部分保留

**分类** 最簡單的分類根据口、肛对立情况，分为規則海胆与不規則海胆兩目；較詳細的分類共得 8 目，其特征及出現时代見下表。

*Bothriocidaris* Eichwald (圖 10—48, 54) 胆壳球形，不大。間步帶只一排板，步帶則有兩排板。頂系完整，眼板与生殖板均无孔。步帶上有棘，有时間步帶上也有棘，但很小。奧陶紀。

*Cidaris* Leske (頭帕海胆) (圖 10—55) 壳近球形，步帶和間步

目	胆壳	步帶板	間步帶板	板的性質	时代	举 例
1. <i>Lepidocentroida</i>	正形 或 歪形	2-多排	2-多排	單板	O—P	<i>Ectinechinus lamonti</i> (O <sub>2</sub> )
2. <i>Bothriocidaroida</i>	正形	2 排	1 排	單板	O	<i>Bothriocidaris globulus</i> (O <sub>2</sub> )
3. <i>Cidaroida</i> (头帕海胆)	正形	2 排	2-4排	單板	C <sub>1</sub> —R	<i>Cidaris</i> (T <sub>2</sub> —R)*
4. <i>Centrechynoida</i> (中海胆)	正形	2 排	2 排	复板	J—K	<i>Strongylocentrotus</i> (Ter—R) (圖10-48.4)
5. <i>Exocycloida</i> (歪海胆)	歪形	2 排	2 排	單板 或 复板	J—R	<i>Holcotypus</i> (J—K) <i>Micraster</i> (K—Tr)
6. <i>Plesiocidaroida</i>	正形	2-排	3 排	單板	T	<i>Tiarechinus</i> (T)
7. <i>Echinocystoida</i>	歪形	2-4排	8-9排	單板	S	<i>Echinocystites</i> (S)
8. <i>Perischoechinoida</i>	正形	2-20排	3-14排	單板	S—P	<i>Melonechinus</i> (C <sub>1</sub> )*

帶上都各有板 2 排。步帶呈波紋狀或直。間步帶飾以大瘤 2 排，瘤上接着大棘；棘形不一，有圓柱形、杆子形、紡錘形、稜形等。三疊紀—現代。

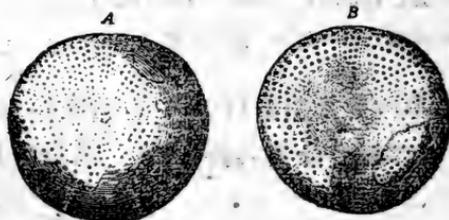


圖 10—56. *Holcotypus orificatus* Schlotheim 上侏羅紀，德國

*Holcotypus* Desor (圖10—56) 步帶狹直，近底側分界處最寬；某些板为复板。間步帶由大板組成，其上有 多排的瘤粒；肛圍大，梨

形，位于唇及胆壳后边缘之间。顶系小，位于中央。侏罗纪—白垩纪。

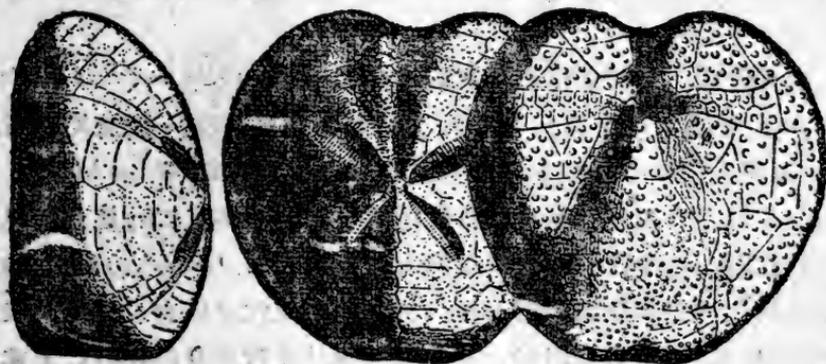


圖 10—57. *Micraster cortestudinarius* Goldf 白垩纪，巴黎

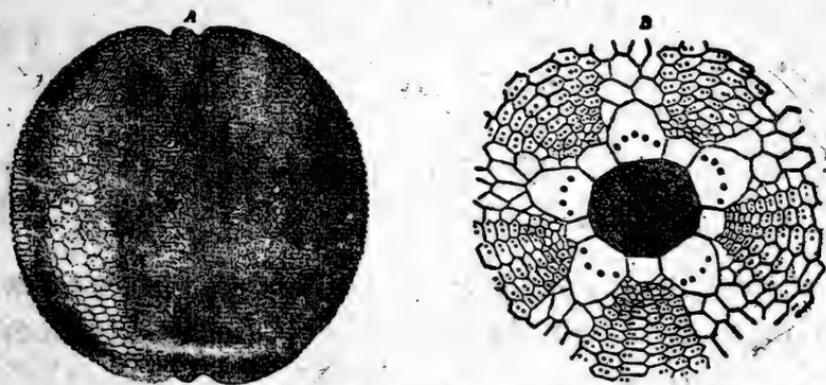


圖 10—58. *Melonechinus multiporus* (Norwood etowen) 下石炭纪，北美

*Micraster* Ag (小蛸枕) (圖10—48, 57) 胆壳心臟形，頗扁平。步帶均位于淺溝中，前步帶非花瓣狀，后步帶花瓣狀；胆下小帶明顯。口圍為雙唇式，下唇突出。肛孔位于后面。中、上白垩紀丰產，第三紀較少。

*Melonechinus* Meek et Worthen (瓜海胆) (圖10—48, 58) 胆壳很大, 球形, 呈背、腹向褶皺。步帶寬, 中央凸起而側凹下, 有6—16排板; 中間各板最寬。間步帶有4—11排板。節瘤多而小; 棘也很小。下石炭紀。

**地質分布** 海胆类化石从奧陶紀开始, 如 *Bothriocidaris* 和 *Echinichinus* 分屬於兩個目。志留紀另有兩個新目出現。泥盆紀和石炭紀时, 海胆类的步帶及間步帶均各具有多排的板, 如 *Melonechinus* (瓜海胆), 但下石炭紀开始有20排骨板的头帕海胆类。二疊紀共發見三个目的化石。中生代出現歪形海胆而以侏羅紀的 *Holeciypus* 开始。但正形海胆类仍有三目繼續發展。新生代至現代虽僅有二目的代表, 然屬种尚多; 个体大量出現。在我國海胆是比較少見的化石, 尤其在古生代中迄今僅在湖南、广西發見比較完整的下石炭紀瓜海胆; 石炭紀与下二疊紀則局部富含零散胆壳、骨片及体棘。西藏地区富產白堊紀海胆如 *Micraster*、*Hemiaster* 等。

## 海 参 綱 (Holothuroidea)

这是特殊的一綱, 外形似大的蠕虫, 身体柔軟, 輻射性不顯著。身体前端为口, 口一般圍以触手冠 (圖10—59)。骨骼包括微小的石灰質骨針 (圖10—60)。

現代海参共有800多种, 它們繁殖于熱帶海底, 溫帶及寒帶少; 营移动底棲生活; 分布自低潮綫至海深10360米处; 吞食海底泥沙, 排出物繩索狀 (圖10—61)。排洩物及骨針均可保存, 成为化石, 但化石不多, 在地層上沒有多大价值。



圖 10—59. 現代海參外形(左)及其解剖(右)

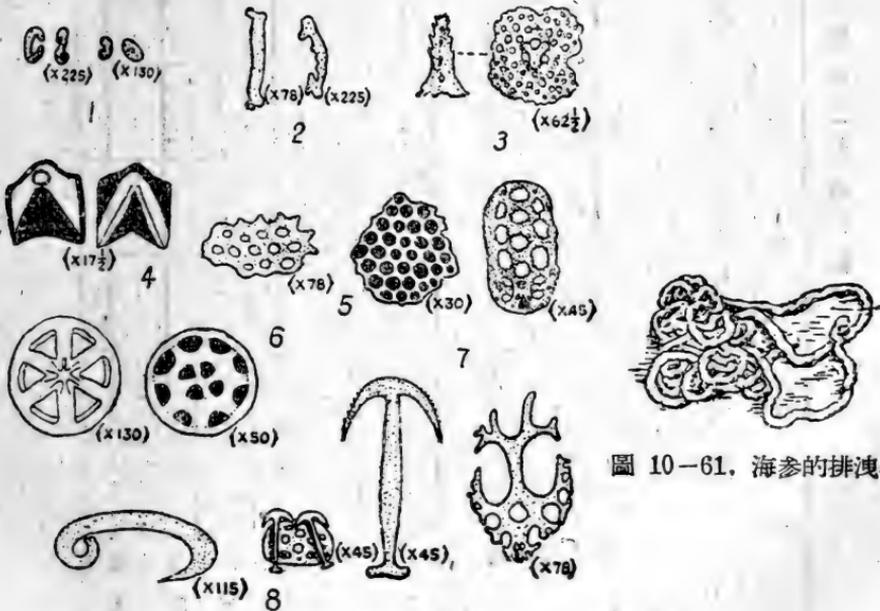


圖 10—61. 海參的排洩物

圖 10—60. 海參軟体各部所分泌的各种骨体



# 第十一章 筆石動物 (Graptozoa)

## 一般特征

筆石是已經滅絕的古生代動物，已經描述的化石在一千種以上，自中寒武紀開始出現，奧陶、志留兩紀達到極盛，志留紀后期開始衰退，至石炭紀即告絕滅。

筆石動物分泌几丁質 ( $C_{15}H_{26}O_{10}N_2$ ) 形成外骨骼；由每個筆石個體所分泌的管狀或盃狀胞管構成筆石枝，再由一個或多個筆石枝構成筆石體 (圖11-1) 或稱複體。每個筆石體最初都由一個圓錐形的胎管生出，胎管應為第一個個體所分泌的外殼，筆石體則為許多個體集合起來營群體生活的單位。有時多數筆石體聚生在一個底胞上，形成一

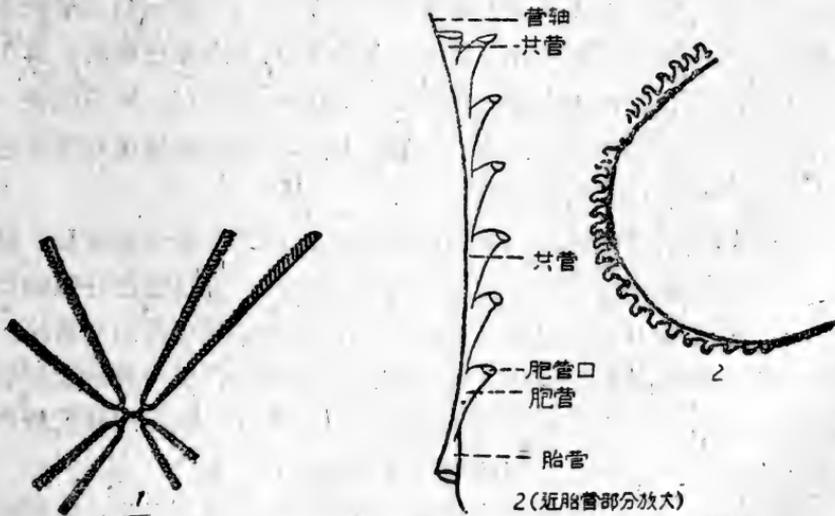


圖 11-1. 筆石體的構造

1—多枝筆石體，*Dichograptus* (叉分筆石)，筆石體由8筆石枝構成；2—單枝筆石體：*Monograptus* (單筆石)，僅一個單枝構成一個筆石體

个綜合体，称为筆石簇（圖 11—2）。

筆石最多保存于黑色頁岩，其他顏色的頁岩中也比較丰富，砂質岩石及灰岩中較少。在保存成为化石的过程中常因几丁質外骨骼中H、O、N等不穩定的元素揮發逸去，主要留下炭質，在岩石上形成

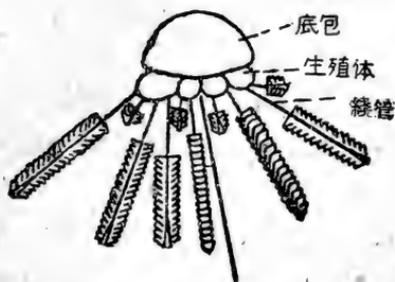


圖11—2. 筆石簇 *Glyptograptus pristis*

压扁的黑色印模，好象是描繪在層面上的象形文字，因此叫做筆石。

根据化石的產狀，与其他生物化石的共存关系以及骨骼構造，可以推知筆石为海產群体生物，少数固定于海底，营底棲定居生活，大多数为海面漂流生物。

物。

由于其漂流的生活特点，筆石的空間分布極广，加之其生存時間較短，演化迅速，因此多为标准化石。下古生代含筆石的地層在全世界範圍內几乎可以逐層对比。保存筆石化石極多的黑色頁岩，其中別的生物化石稀少，常僅与某些薄壳腕足动物共同保存，可以代表一种水流不暢、生活条件恶劣的海洋沉積，因此当筆石遗体保存于黑色頁岩时又是一种很好的指相化石。

**筆石动物的骨骼構造** 筆石体基部圓錐形的胎管为其生長、發育的基礎，可分兩部分，近尖端部分叫做基胎管，近口端部分叫做亞胎管，基胎管上常具網狀綫紋，亞胎管上則具与口沿平行的生長綫。在亞胎管的一側由管壁中伸出一条勁直的胎管刺，在另一側常因胎管口緣延伸形成口刺，自基胎管的尖端延伸出一条長而細弱的絲狀管称为綫管，綫管常为筆石体用以附着于它物的器官（圖 11—3）。

筆石体的第一个胞管，自胎管側面上的小孔出芽發生，有的生自基胎管，有的生自亞胎管，繼第一个胞管之后，以各种不同的出芽方式增加胞管構成筆石枝以至筆石体。例如 *Didymograptus*（对筆

石)，自亞胎管一側的小孔出芽生成第一个筆石枝的第一胞管 ( $I_1$ )，此胞管自其一側出芽生出橫管通过胎管的反面达到另一側發育成第二个筆石枝的第一胞管 ( $II_1$ )，此后再由胞管  $I_1$  生出  $I_2$ ，由胞管  $I_2$  生出  $I_3$ ，同样地由胞管  $II_1$  生出  $II_2$ ，由胞管  $II_2$  生出  $II_3$ ，如此不已則發育成 I、II 两个筆石枝，由胎管及这两个筆石枝構成筆石体 (圖 11—4)。筆石枝上所有的胞管都是一端向外开口，称为胞管口，另一端通入縱向的共管 (圖 11—5)。



圖 11—3. 筆石胎管的構造

*Didymograptus* 这一类的筆石常常發展到四个、八个以至多到六十四个以上的筆石枝。这些多枝的筆石，最初均以上述方式先生两个筆石枝，每枝生長若干胞管后，由一个胞管同时出一对芽，發育成两个新的胞管，每个新胞管發育成一个新的枝，因使原來的一个筆石枝均分为二 (圖 11—6)，如此均分几次，就可生成八枝、十六枝……以至更多枝的筆石体。

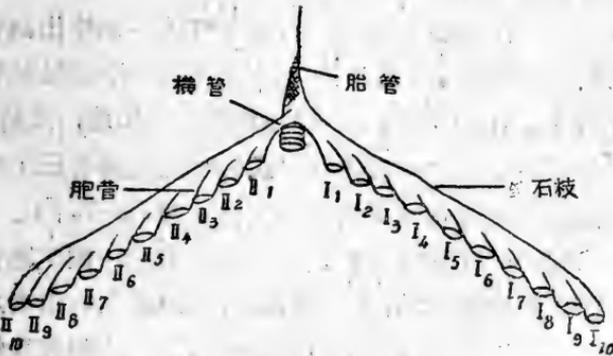


圖 11—4. *Didymograptus* (对筆石) 体的發育

筆石体發育的方式各各不同，目前所知者有五种，前面所举 *Didymograptus* 的發育方式为均分筆石式，其特点为先生两个筆石枝，

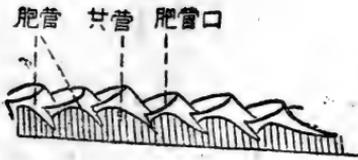


圖 11-5. 筆石胞管与共管的关系  
筆石枝的一部分，画黑綫表示  
部分胞管壁被剝蝕

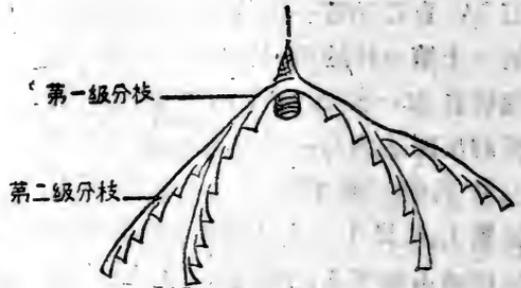


圖 11-6. 筆石体分枝的發育

只具一个橫管(圖 11-7)，此外尚有同筆石式、纖筆石式、劍筆石式及單筆石式等四种發育方式。

*Iso-graptus* (同筆石)代表同筆石式，自亞胎管的一側生出胞管 1，胞管 1 出芽生橫管 Ca，通至胎管的另一側生出 2，再由 1, 2 分別發生胞管 I<sup>1</sup> 及 II<sup>1</sup>，胞管 2 与 I<sup>1</sup> 之間由橫管 Cb 相連，此后胞管 I<sub>1</sub> 及 II<sub>1</sub> 各發展成一筆石枝。这种类型的特点为具有两个橫管，两个筆石枝均由胞管 2 生出(圖 11-7.<sub>2</sub>)。前述两种發育方式，最初生成的几个胞管均为下垂生長。

*Leptograptus*代表纖筆石式，自亞胎管的一側生出胞管 1，自 1 以橫管 Ca 通过胎管反面生出 2，2 又以橫管 Cb 通过胎管反面生出 I<sub>1</sub>，自 I<sub>1</sub> 發生 II<sub>1</sub>，I<sub>1</sub> 与 II<sub>2</sub> 之間由橫管 Cc 相連；此后 I<sub>1</sub> 与 II<sub>1</sub> 各發育为一个筆石枝。这一类發育方式的特点为具有三个橫管。最初發生的几个胞管很快地轉向兩側平伸生長(圖 11-7.<sub>3</sub>)。

*Glyptograptus* 代表劍筆石式，自亞胎管的一側生胞管 1，自 1 生胞管 2，自 2 生胞管 3，自 3 生胞管 4，相繼發生的兩者之間均以橫管相連，因此其特点为具有三个橫管。最初發生的胞管很快地轉而向上生長，此后 3 及 4 各自出芽向上發育成相对的兩排胞管。另有些劍筆石式的代表(例如一部分 *Climacograptus*) 相对的兩排胞管，一直交錯發生，如圖 11-7.<sub>4</sub> 所示，由 1 生 2，2 生 3，3 生 4，4 生 5，

5 生 6，如此交錯不已，直到筆石體不再發育為止。由於兩排胞管相對地沿同一方向生長，它們便沿共管所在的一側互相連接，兩個共管合而為一，在圖 11—7. 所示的第一種情況下，兩排胞管開始分別發育後，便在共管中央生出等分共管的中介壁。在圖 11—7. 4 所示的第二種情況下共管中不生中介壁。由於兩排胞管生長的方向與基胎管尖端所指的方向一致，當它們沿共管所在的一側互相連接時，便將從基胎管尖端伸出的綫管包裹起來，使之強化而成管軸。在有中介壁的種屬中，管軸位於中介壁的中央，在沒有中介壁的種屬中，管軸位於共管

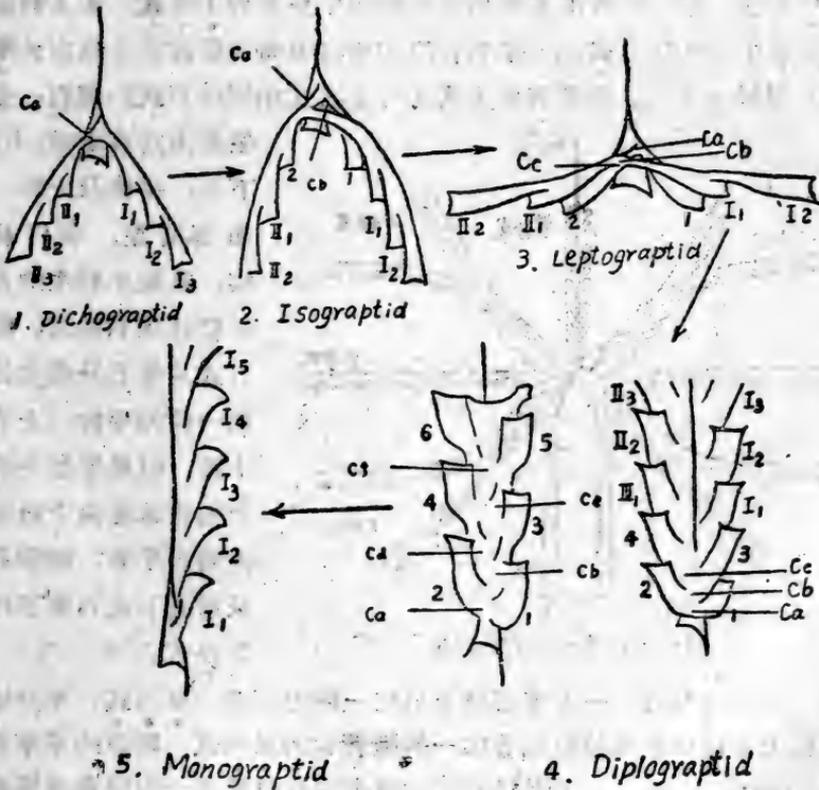


圖 11—7. 各種筆石的早期發育方式

Dichograptid: 均分筆石式 Isograptid: 同筆石式 Leptograptid: 鐵筆石式 Diplograptid: 綫筆石式 Monograptid: 單筆石式

的中央(圖11—7, 4)。

*Dimorphograptus*及*Monograptus*均屬單筆石式;自胎管的一側生出胎管 $I^1$ ,不再延到他側,也不生胞管 $II_1$ ,僅在同側發生胞管 $I^2$ ,自 $I^2$ 以同樣方式發生 $I^3$ ,如此則另一側的胞管完全消失,形成單枝單列的筆石體,管軸生在共管壁中,位于不生胞管的一方(圖11—7<sub>5</sub>)。

筆石枝的生長方向各各不同,以胎管基部尖端朝上,管口朝下,凡與管口方向一致垂直生長者為下垂式,與此方向斜交生長者為下斜式,先下斜而後轉為水平者為下屈式,垂直胎管軸的方向水平伸出者為平伸式,朝基胎管頂端所指方向斜向生長者為上斜式,先上斜而後轉為水平者為上屈式,與基胎管頂尖所指方向一致直立生長者為攀合式(圖11—8)。早期發育方式為對筆石式和同筆石式的筆石,分枝

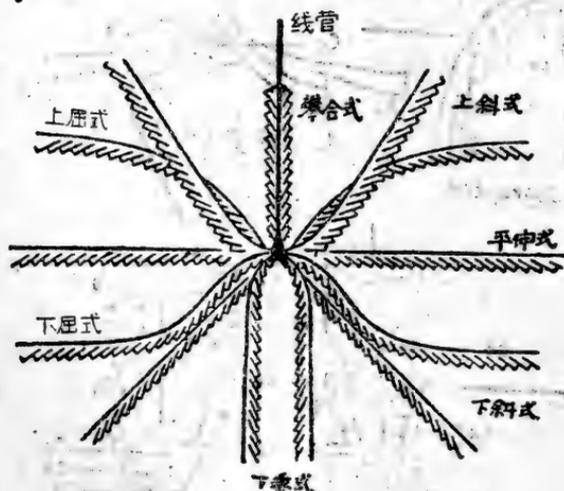


圖 11—8. 筆石枝的各種生長方向

生長方向有下垂,下斜,下屈,平伸及上斜,上屈等類型。但仔細觀察,其最早發生的幾個胞管總是下垂的;纖筆石式的筆石分枝生長方向一般為平伸,上屈或上斜,但最早發生的幾個胞管總是由下斜而迅速轉向平伸;劍筆石式及單筆石式的筆石均屬攀合式。

分枝的筆石,一個筆石枝上只生一排胞管成為單列式,至分枝攀合成為單枝則在單枝兩側各生一排胞管成為雙列式,晚期的單筆石類(*Monograptids*),又因雙列式的兩排胞管消失其一而成單枝單列。個別的屬,如*Phyllograptus*(葉筆石)四個分枝上攀拼攏,胞管成四列式排列(圖11—9)。

自中寒武紀开始出現的樹形筆石类具有正胞、副胞与莖胞等三种不同的胞管，三者同自前一个莖胞生出，新生成的莖胞又生出其后的三个胞管，如此連續發育，長成筆石枝。正胞大，副胞較小，均向外开口，莖胞沒有开口，在莖胞中生出連貫的几丁質莖系（圖11—10）。自奧陶紀开始兴起的正筆石类，在一个筆石体上所有的胞管基本上同形。前面已經提到，这些胞管一端向外开口为

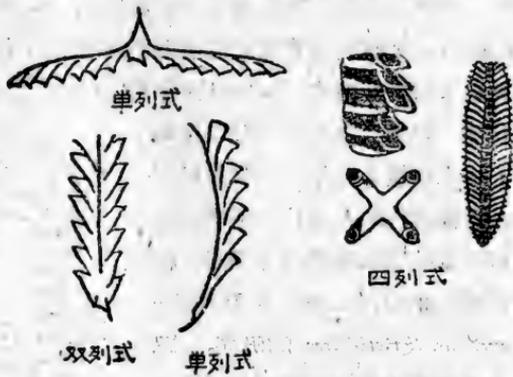


圖 11—9. 筆石胞管的各种排列方式  
*Didymograptus*: 單列式; *Diplograptus*: 雙列式; *Phyllograptus*: 四列式

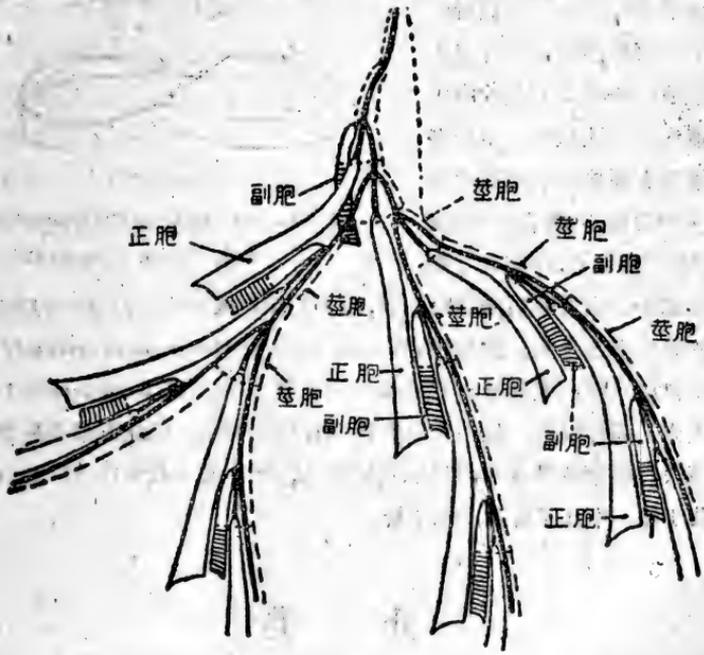


圖 11—10. 樹形筆石的三种胞管及莖系 (*Dictyonema flabelleforme*)  
 (据Schrock 及 Twenhofel)

胞管口，开始生長的一端通向共管。攀合的單枝筆石將从基胎管尖端伸出的管綫，包圍在共管中強化成为細棍狀管軸。

波蘭古生物学家柯茨罗夫斯基 (R. Kozłowski) 研究樹形筆石类外骨骼的微細構造，証明其胞管壁包括構造不同的內、外兩層；內層較厚，由許多兩頭尖的半环狀条帶拼合而成，反映出胞管的生長綫。外部为膜狀層，呈平行排列的薄層狀結構，胞管次生加厚部分以及筆石枝上連接各个胞管的部分均由此層構成(圖11—11)。正筆石类胞管壁的微細構造略有不同。根据普尔納(J. Perner) 对于 *Monograptus* 及 *Retiolites* 的研究，認為正筆石类的胞管壁可分四層，最外部为表皮層，上有褐色細紋；其內为黑色較厚的几丁質層；再向內为楔形構造層，由許多楔形条帶組成，与樹筆石类的內層相似；最內部为柱狀層，由許多垂直胞管壁表面排列的柱狀組織構成，其內面包以極薄的內皮層。后經古瑞克(G. Gusick) 研究，楔形構造層由方解石結晶所組成，認為是保存成为化石过程中的次生構造，与胞管壁的原生構造无关。魏曼(C. Wiman) 观察到 *Monograptus priodon* (單筆石) 的胞管壁包括三層：表皮層，黑色層及內皮層，并發現 *Diplograptus* (劍筆石) 的胞管壁亦具同样構造，且在其黑色層上看到生長綫；因此正筆石胞管壁很可能由三層構成，極薄的外層与內層以及較厚的中層。布尔曼(O. M. B. Bulman) 称之为几丁層，中几丁層及內几丁層。

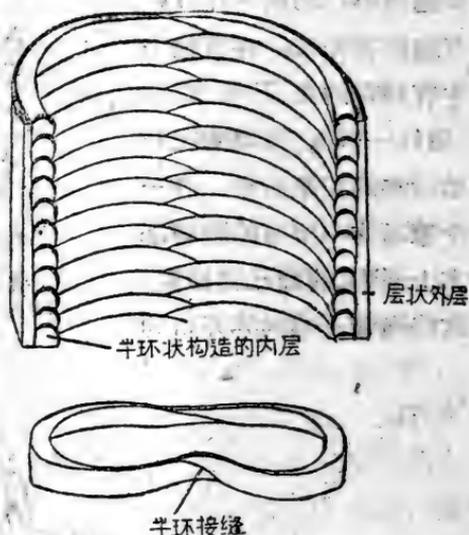


圖 11—11. 樹形筆石胞管壁的微細構造  
(据 Shrock Twenhofel)

## 分 类

根据外形的、筆石体結構、胞管性質以及生活方式的不同，筆石

动物可以划分为两个目：樹形筆石目及正筆石目<sup>①</sup>。根据魯德曼 (R. Ruedemann) 于1947年所作的綜合分类，兩目共包括13个科<sup>②</sup>。

筆石动物綱 (Class Graptolithina)

樹形筆石目 (Dendroidea)

樹筆石科 (Dendrograptidae)

刺筆石科 (Acanthograptidae)

絲毛筆石科 (Inocaulidae)

羽筆石科 (Ptilograptidae)

輪筆石科 (Cyclograptidae)

正筆石目 (Graptoloidea)

均分筆石科 (Dichograptidae)

畸管筆石科 (Corynograptidae)

纖筆石科 (Leptograptidae)

双头筆石科 (Dicranograptidae)

劍筆石科 (Diplograptidae)

舌筆石科 (Glossograptidae)

網壁筆石科 (Retiolitidae)

單筆石科 (Monograptidae)

柯茨罗夫斯基 (R. Kozłowski) 在其多年的工作中，收集了許多新的資料，并根据其研究成果提出筆石动物綱包括許多区别顯著的种类。过去有許多新的屬种尚未發現，我們一向認為筆石綱是一个比較單純的生物部門，其实不然。柯氏并对筆石动物綱的分类提出了新的意見，認為应当划分为五个目。

樹形筆石目 (Dendroidea) 筆石体樹狀或叢狀，胞管分莖胞、正胞和副胞等三种；在筆石枝上排列成單列式，莖胞中具有連續的几丁質莖系，三种胞管均由莖系發生；筆石枝很多，相鄰的三枝間常有橫管相連，第一个胞管自基胎管的一

①近60年來多数学者認為，筆石应屬腔腸动物門，最初列为水螅綱下的一个目 (Order Graptolithina)。1938年布尔曼 (O.M.B. Bulman) 研究了大批筆石化石，將筆石目提为腔腸动物門下的一个独立的綱 (Class Graptolithina)。現仍按布尔曼的意見，把筆石动物列为一个綱。

②R. Ruedemann: Graptolites of North America, 1947.

側發生。中寒武紀—石炭紀。

包括 *Dendrograptidae* (樹筆石科), *Acanthograptidae* (刺筆石科) 及 *Ptilograptidae* (羽筆石科) 等三科。

管筆石目 (*Tuboidea*) 筆石體不規則, 變化較大, 胞管分正胞、副胞及莖胞三種類型; 但各個莖胞的劃分不明顯, 呈不規則的管狀, 長短不一, 具莖系; 莖系的發育也不規則, 在分枝上所有正胞排列於同一側, 常成對地聚集而生, 副胞在分枝的兩側均有, 胞管的排列比較零亂。下奧陶紀—上志留紀。

包括 *Idiotuboidae*, *Tubidroidae* 及 *Cyclograptidae* (輪筆石科) 等科。

房筆石目 (*Camaroidea*) 筆石體成蓓衣狀, 很像苔蘚蟲, 正胞由不同的兩部分構成, 基部膨大成束狀, 頂部收縮成領襟狀圓管, 副胞或有或無, 具有莖系。此目僅由五個屬構成, 均產於波蘭的下奧陶系。

莖系筆石目 (*Stolonoidea*) 筆石體分枝狀或蓓衣狀, 莖系極發育, 但不規則; 在莖胞中包有單條或成束的莖軸, 莖胞上生環圈狀的生長綫, 與其他各目的半環式生長綫不同; 除莖胞外僅生正胞, 沒有副胞。此目僅包括一個屬, 發現於波蘭的下奧陶系。

正筆石目 (*Graptoloidea*) 筆石體由有定數的筆石枝或單枝組成, 通常筆石枝上僅生正胞, 沒有副胞及莖胞; 胞管排列成單列式或雙列式, 個別的屬成四列式在化石中沒有發現過莖系, 柯茨羅夫斯基認為, 此乃由於正筆石的莖系未經幾丁質化, 因而未能保存成為化石。第一個胞管發生於亞胎管的一側; 上寒武紀—上志留紀。此目包括 70 個屬, 共計數百個種, 可以歸納為九個科:

*Dichograptidae* (均分筆石科), *Corynograptidae* (輪管筆石科), *Leptograptidae* (纖筆石科), *Dicranograptidae* (雙頭筆石科), *Diplograptidae* (劍筆石科), *Glossograptidae* (舌筆石科), *Retiolitidae* (細網筆石科), *Dimorphograptidae* (雙形筆石科), *Monograptidae* (單筆石科)。

柯氏的分類中, 樹形筆石目及正筆石目基本上與魯德曼的分類一致, 僅柯氏將輪筆石科列入管筆石目, 在正筆石目中將 *Dimorphograptus* (雙形筆石) 單列為一科, 魯德曼則將 *Dimorphograptus* 附列於單筆石科之前, 沒有單列為一科。其餘管筆石目, 房筆石目及莖系筆石目所包括的種屬極少, 且大部僅在波蘭找到, 世界各地尚未發現; 因此我們基本上還是用魯德曼的分類, 僅個別地方就柯氏意見加以補充。

## 樹形筆石目 (Dendroidea)

筆石體樹狀或叢狀，胞管分莖胞、副胞及正胞三種，在筆石枝上排成單列；莖胞中具有連續的几丁質莖系，三種胞管均由莖系發生。第一個胞管生自基胎管的一側，筆石枝很多，以均分法或不規則的分岔生出。樹形筆石的胎管常埋藏于几丁質的類根構造中，說明此類筆石多營底棲固着生活，以胎管尖端向下固着于底層，筆石枝向上伸展。中寒武紀—石炭紀。

樹筆石科 (Dendrograptidae) 筆石體樹形、叢狀、圓錐狀或扇面狀，筆石枝以均分式生出，常具明顯的短莖及根，或具附着底盤，常生橫靶。中寒武紀—石炭紀。

*Dictyonema* Hall (網筆石) 筆石體圓錐狀或扇面狀，胎管常包圍在根狀構造中；筆石枝以均分式生出，各枝近乎平行，枝間有橫靶。

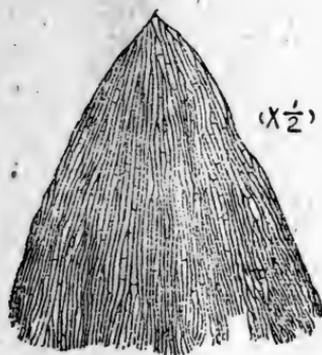


圖 11—12. *Dictyonema flabelli*  
*Formis* (Eichwald) 下奧陶紀，  
北美， $\times \frac{1}{2}$



圖 11—13. *Dendrograptus*  
*irregularis* Sun. 下奧陶紀，  
河北開平

相連，形成網格狀；正胞為直管狀，側面呈鋸齒狀，副胞形狀不定，二者均極小 (圖 11—12)。中寒武紀—下石炭紀。

*Dendrograptus* Hall (樹筆石) 筆石體樹叢狀，筆石枝分枝不規則，枝間無橫靶，短莖及根狀構造發育；有時具底盤，正胞側面鋸齒狀(圖11—13)。上寒武紀—下石炭紀。

*Desmograptus* Hopkinson (絞結筆石) 與網筆石相似，不同點在於本屬筆石枝彎曲，相鄰的枝常互相絞結，橫靶極少(圖11—14)。奧陶紀—石炭紀。

*Callograptus* Hall (無羽筆石) 筆石體不規則或偶呈圓錐形，具有明顯的莖，莖上有時生胞管；筆石枝均分，近平行排列，橫靶極少或無；正胞直管狀，副胞形狀不定(圖11—15)。上寒武紀—石炭紀。



圖 11—14. *Desmograptus yehliensis* Sun. 下奧陶紀，河北開平

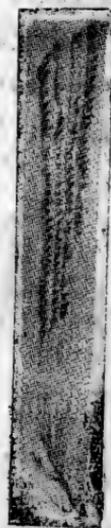


圖 11—15. *Callograptus bulmani* Sun. 下奧陶紀，河北灤縣×2½

刺筆石科 (Acanthograptidae) 筆石體叢狀或杯狀，筆石枝不規則地分生，常彎曲，胞管細長管狀。上寒武紀—上志留紀。



(X1)

圖 11-16. *Acanthograptus granti* Spencer  
志留紀, 北美



(X6½)

圖 11-17. *Acanthograptus macilentus* Hsü  
下奧陶紀湖北, 宜昌

*Acanthograptus* Spencer (刺筆石) 筆石體樹叢狀，自短莖生筆石枝，枝多短粗；胞管排列成組，至近口端彼此分散，正胞口部局部延長成口刺(圖11—16, 11—17)。

絲毛筆石科(*Inocaulidae*) 筆石體樹形，具各級筆石枝，胞管細長排列成束，筆石枝表面圍生許多細絲。寒武紀—志留紀。包括：*Thallograptus* (圖11—18) *Inocaulis*, *Medusaeagraptus*, *Diplospirograptus* 等几屬。

輪筆石科(*Cyclograptidae*) 筆石體具圓形底盤，筆石枝自底盤輻

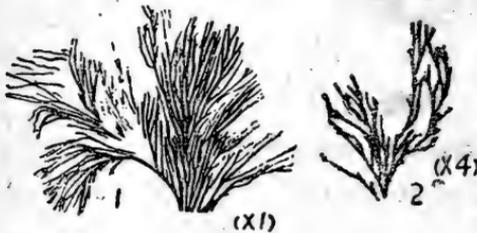


圖 11—18. *Thallograptus gracilis* Ruedemann. 下奧陶紀，北美



圖 11—19. *Cyclograptus rotadentatus* Spencer. 中志留紀，北美

射生出，各枝獨立生出，再分生少數小枝。志留紀。包括：*Cyclograptus* (圖11—19) 及 *Calyptragraptus* 等屬。

羽筆石科(*Ptilograptidae*) 筆石體樹形，由主枝分生少數筆石枝，枝的兩側再生羽狀排列的側枝；正胞直管狀，常不顯著。奧陶紀—上志留紀。

*Ptilograptus* Hall (羽筆石) 筆石枝少，兩側交錯地密生側枝，排成羽狀；正胞直管狀，側面成鋸齒形(圖11—20)。奧陶紀—志留紀。



圖 11—20. *Ptilograptus poctai* Ruedemann 奧陶紀，北美

## 正筆石目 (Grapteloidea)

筆石體由有定數的筆石枝或單枝組成，通常筆石枝上僅具正胞，胞管排列成單列或雙列，個別的屬具四列胞管；筆石枝生長方向自下垂式以至攀合式。晚期各科由於筆石枝攀合，將絲狀體包圍、強化成為中軸。第一個胞管發生於亞胎管的一側，正筆石目常自具漂浮器管，如中央盤、底包等，有的以綫管附着於其他漂浮物體，應為漂浮或假漂浮生物。上寒武紀—上志留紀。

均分筆石科 (Dichograptidae) 筆石體兩側對稱地發展，筆石枝均分式地生出，最少者兩枝，最多者可由兩個原筆石枝開始均分7次到8次。兩個原筆石枝為第一級枝，多枝者依次均分成第二級，第三級……以至多級筆石枝。有時則由兩個或四個主要的筆石枝，由一側或兩側生側枝；胞管簡單，近圓管狀，早期發育為均分筆石式或同筆石式；筆石枝生長方向自下垂式至上斜式，個別的屬筆石枝向上生長，並沿共管所在的一側靠攏，但非真正攀合。胞管排列成單列式，個別的屬為雙列式、四列式。上寒武紀—中奧陶紀。

*Clonograptus* Hall et Nicholson (枝筆石) 筆石體兩側對稱，至少具32個筆石枝，最多可生至第九級枝；胞管直管狀，相鄰的胞管彼此重疊；個別的種尚有副胞及莖胞 (圖11—21)。上寒武紀—下奧陶紀。



圖 11—21. *Clonograptus senellus* (Linnarson) 下奧陶紀。英格蘭 ×1

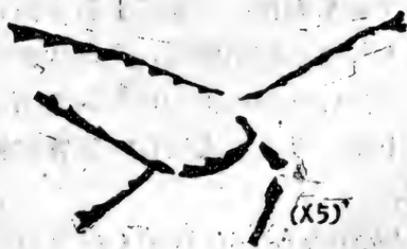


圖 11—22. *Loganograptus logani* var. *kaipingensis* Sun, 下奧陶紀，河北開平，×5

*Loganograptus* Hall (勞氏筆石) 筆石體兩側對稱，具 9—16 個筆石枝，前三級枝常大致等長，均較短，第四級枝長而稍曲；胞管直管狀 (圖 11—22)。下奧陶紀。

*Dichograptus* Salter (均分筆石) 筆石體兩側對稱，具 5—8 個筆石枝，前兩級枝短，第三級長而微曲；胞管直管狀，比較顯著；筆石體中央常具角質中央盤 (圖 11—23, 11—24)。下奧陶紀。

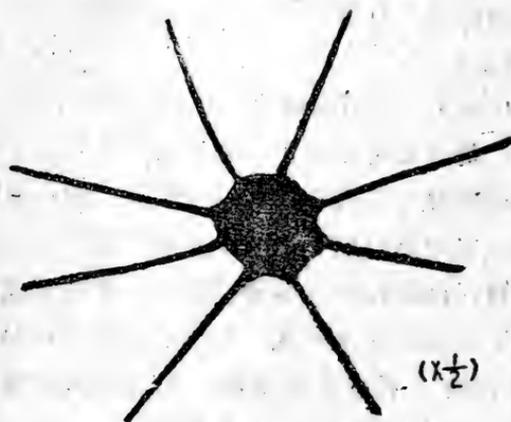


圖 11—23. *Dichograptus octobrachiatus*  
(Hall) 下奧陶紀，北美

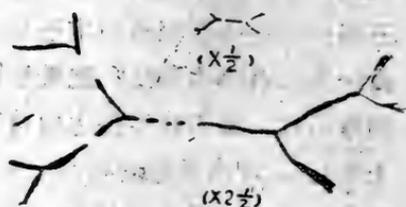


圖 11—24. *Dichograptus separatus*  
var. *hopeiensis* Sun, 下奧陶紀，河  
北開平

*Bryograptus* Lapworth (蘚筆石) 筆石體常不對稱，自胎管生出兩個原筆石枝，下垂或下斜生長，由原筆石枝生側枝，側枝或為單枝或為復枝，排列緊密；個別的種尚有副胞及莖胞 (圖 11—25)。

*Tetragraptus* Salter (四筆石) 筆石體兩側對稱，具四個筆石枝，下垂以至斜式生長；胞管直管狀 (圖 11—26, 11—27)。下奧陶紀。

*Phyllograptus* Hall (葉筆石) 筆石體橢圓形，四個筆石枝向上生長，背側攀合；胞管排成十字交叉的四列，胞管管狀，稍向外彎，全長重疊；早期發育屬同筆石式 (圖 11—28)。下奧陶紀。



圖 11-26b. *Bryograptus pusillus* Ruedemann, 下奧陶紀, 北美

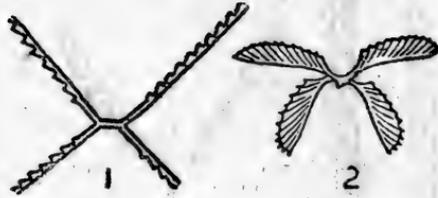


圖 11-26. 1-*Tetragraptus Quadribra-chiatus* (Hall) (平伸式) 下奧陶紀; 2-*Tetragraptus bryonoides* (Hall) (上斜式) 下奧陶紀, 加拿大

*Didymograptus M'coy* (对筆石) 筆石体具两个筆石枝，胞管直管狀，極少数微有S一形弯曲，早期發育均分筆石式或同筆石式 (圖11-29)。下一中奧陶紀。

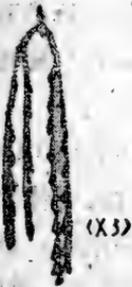


圖 11-27. A-*Tetragraptus pendens* Elles (下垂式) 下奧陶紀, 安徽



圖 11-28. *Phyllograptus anna* Hall 下奧陶紀, 湖北

*Cardiograptus Harris and Keble* (心筆石) 筆石体叶片狀，頂端凹陷，由两个筆石枝攀合生長；胞管成双列，直管狀，口部稍寬，

筆石體中央具顯明的縫合綫（圖11—30）。下奧陶紀。

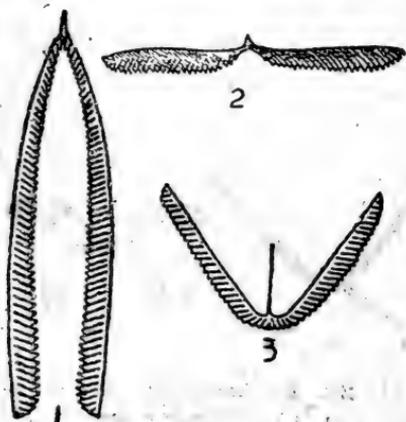


圖 11—29. 1—*Didymograptus murchisoni* Beck (下垂式), 奧陶紀; 2—*Didymograptus pennatus* Hall (平伸式), 奧陶紀; 3—*Didymograptus gibberulus* Nicholson (上斜式), 奧陶紀



圖 11—30. *Cardiograptus orudus* Hsu 奧陶紀, 安徽寧國

橈管筆石科 (*Corynograptidae*) 筆石體由胎管及少數胞管組成, 胞管直管狀, 自胎管的一側出生, 口沿上生一枚或兩枚口刺。中奧陶紀。例如 *Corynoides* (橈管筆石) (圖11—31)。



圖 11—31. *Corynoides curtus* Decker 奧陶紀。北美,  $\times 5$

纖筆石科 (*Leptograptidae*) 筆石體兩側對稱, 具兩個主枝, 平伸生長, 常至近末端卷曲; 筆石枝細長稍曲, 有時生側枝; 胞管細長具有S—形的彎曲 (向內彎), 單列式; 早期發育為纖筆石式。奧陶紀。

*Leptograptus* Lapworth (纖筆石)

筆石體兩側對稱, 兩個筆石枝細長, 平伸生長, 有時近末端微微上屈, 不生側枝 (圖11—32)。奧陶紀。

*Nemagraptus* Emmons (絲筆石) 筆石體具兩個主枝，均細長彎曲成 S 狀；主枝的一側生側枝，主枝基部平伸與胎管成直交（圖 11—33）。奧陶紀。

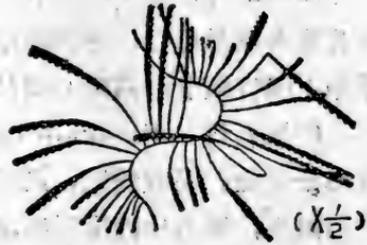


圖 11—32. *Leptograptus flaccidus* var. *macer* Elles and Wood, 上奧陶紀, 四川

圖 11—33. *Nemagraptus gracilis* Hall, 中奧陶紀, 北美

*Dicranograptidae* (雙頭筆石科) 筆石體分兩個筆石枝，上斜式生長，或早期攀合成單枝後期分岔，胞管單列式或部分成雙列式，呈顯著的 S—形彎曲（向內彎）；早期發育為纖筆石式或劍筆石式。奧陶紀。

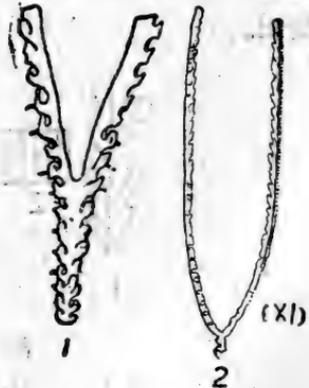
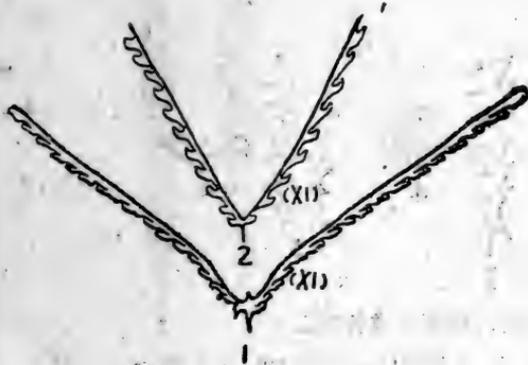


圖 11—34. 1—*Dicellagraptus gurleyi* Lapworth 中—上奧陶紀, 北美;  
2—*Dicellagraptus divericatus* Hall  
中奧陶紀, 安徽寧國

圖 11—35. 1—*Dicranograptus nicholsoni* Hopkinson 中—上奧陶紀, 北美; 2—*Dicranograptus kansuensis* Sun 中奧陶紀, 甘肅

*Dicellograptus* Hopkinson (叉筆石) 筆石體分兩枝，上斜式生長，胞管單列，顯著地向內彎，管口向內卷形成口穴，有時兩枝至近末端交叉(圖11—34)。奧陶紀。

*Dicranograptus* Hall (雙頭筆石) 筆石體呈Y一形。兩個筆石枝先攀合然後分岔，分岔部分常交叉紐結。胞管先為雙列，然後變為單列，胞管顯著的內彎(圖11—35)。奧陶紀。

劍筆石科(*Diplograptidae*) 筆石體單枝，攀合式；胞管雙列，常部分重疊，呈直管狀，或不同程度的內彎；共管常被縱向的中隔壁分為兩半；筆石體的橫剖面呈方形、長方形、橢圓形、近圓形或凹凸形(圖11—35)；早期發育劍筆石式。下奧陶紀—下志留紀。

*Diplograptus* McCoy (劍筆石) 筆石體單枝，勁直，胞管雙列，呈直管狀或不同程度的內彎；筆石體橫切面方形、長方形、橢圓形、圓形或凹凸形。奧陶紀—下志留紀。根據胞管形狀及筆石體橫切面的變化，分為若干亞屬(亦有學者將其提為若干獨立的屬)，例如：

1. *Orthograptus* Lapworth (直筆石)：胞管直管狀或稍內彎，生有口刺，筆石體橫切面方形或近圓形(圖11—36)。奧陶紀—下志留紀。



圖 11—36. 劍筆石類各亞屬

1—2 *Orthograptus* sp.; 3—4 *Glyptograptus* sp.; 5—6 *Amplograptus* sp.

2. *Glyptograptus* Lapworth (雕筆石) 胞管內彎，管口向內斜，口沿彎曲，筆石體橫切面近圓形。奧陶紀—下志留紀。

3. *Amplexograptus* Elles and Wood (圍筆石) 胞管強烈地內彎，具顯著的口穴，筆石體橫切面凹凸形。奧陶紀。

*Climacograptus* Hall (柵筆石) 胞管成強烈的S—形彎曲，呈烟斗狀，因而近口端與中軸平行，口穴顯著，常為方形；筆石體橫切面



圖 11—37. *Climacograptus bicornis* Hall 奧陶紀，甘肅平涼

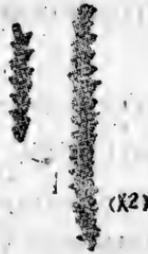


圖 11—38. *Cryptograptus antennarius* (Hall) 奧陶紀，北美

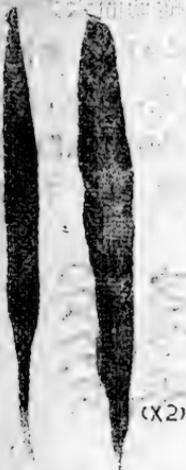


圖 11—39. *Trigonograptus ensiformis* (Hall) 奧陶紀，北美



圖 11—40. *Petalolithus palmeus* (Barrande) 下志留紀，湖北宜昌

橢圓形(圖11—37)。奧陶紀一下志留紀。

*Cryptograptus* Lapworth(隱筆石) 胞管短,呈S—形彎曲與中軸斜交成較大的角度,胞管壁極薄(圖11—38)。奧陶紀。

*Trigonograptus* Nicholson.(三角筆石) 胞管直管狀,全長重疊,各排胞管口沿排成整齊的弧綫,筆石體橫剖面三角形(圖11—39)。奧陶紀。

*Petalolithus* (*Petalograptus*) Suess(花瓣筆石) 胞管直管狀,大部分重疊,筆石體扁平,橫切面長條形(圖11—40)。下志留紀。

舌筆石科(*Glossograptidae*)筆石體單枝,勁直,枝管雙列式,呈直管狀或不同程度的內彎;胞管壁極薄,由管壁局部加厚而成的細棍及厚邊與口刺組成刺網,作為筆石體的支架,有時兩口刺及中刺與綫狀物組成大網。奧陶紀。

*Glossograptus* Emmons(舌筆石) 筆石體橫切面圓形或橢圓形,胞管直管狀,胞管壁薄,但局部加厚,生成口刺及中刺,中刺分布于正、反面各一排或兩排(圖11—41)。奧陶紀。

*Retiograptus* Hall(罟筆石) 筆石體橫切面六方形,胞管直管狀或稍向內彎,胞管壁極薄,具刺網(圖11—41)。奧陶紀。

細網筆石科(*Reliolitidae*) 筆石體單枝,勁直,胞管雙列式,直管狀或呈S—形彎曲,與*Climacograptus*的胞管相似;胞管壁破裂成細網狀,具有刺網支持筆石體,某些種具有大網。下奧陶紀—志留



圖 11—41. 1—*Glossograptus kinksii* (Hopkinson) 中奧陶紀,安徽寧國;  
2—*Retiograptus geinitzianus* Hall 中奧陶紀,安徽寧國;  
3—*Retiolites geinitzianus* Barrande 志留紀,英格蘭

紀。

*Reliolites* Barrande (細網筆石) 筆石體橫切面方形，胞管直管狀，全長重疊；胞管壁變成細網狀；口沿，相鄰胞管交接處以及胞管外表，由於局部加厚形成許多細棍構成刺網(圖11—41)。志留紀。

雙形筆石科 (*Dimorphograptidae*) 筆石體單枝，近基部胞管為單列，近末端變為雙列；胞管直管狀，為從雙筆石到單筆石的過渡型，例如 *Dimorphograptus* (雙形筆石) (圖11—42)。下志留紀。

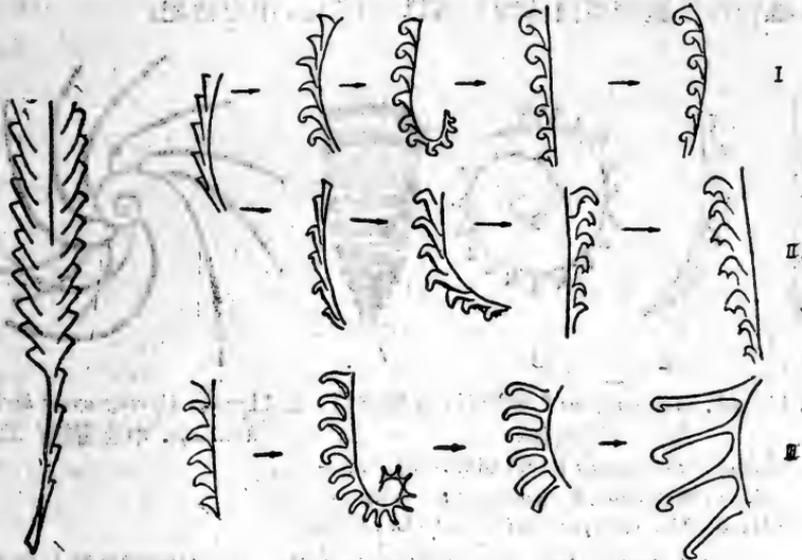


圖 11—42. *Dimorphograptus* sp. 下志留紀

圖 11—43. 單筆石科胞管形狀的變化  
I—漸變為卷葉狀；II—漸變成鈎狀；III—分離

單筆石科 (*Monograptidae*) 筆石體，單枝，攀合式，有時自一旁生幼枝；胞管排成單列，中軸圍於共管的背壁內(不生胞管的一側)。筆石體直、彎、盤旋或呈螺旋狀，變化較多，胞管直管狀者極少，多呈各種程度的外彎或彼此分離(圖11—43)，早期發育為單筆石式。志留紀。

*Monograptus* Geinitz (單筆石) 筆石體單枝，不生幼枝，直、彎、盤旋或螺旋狀；胞管直管狀（均分筆石式）或呈不同程度的外彎，口沿常起各種變化（圖11—43, 11—44）。志留紀。

*Rastrites* Barrande (耙筆石) 筆石體彎曲或呈勾狀；胞管細長管狀，彼此分離，口部微曲，共管比胞管纖細（圖11—43）。下志留紀。

*Cyrtograptus* Garruthers (弓筆石) 筆石體由一個主枝及多數幼枝構成；幼枝自胞管的口部生出，還可再生幼枝。主枝彎曲，盤旋或螺旋狀，胞管多向外彎（圖11—45）。中志留紀。

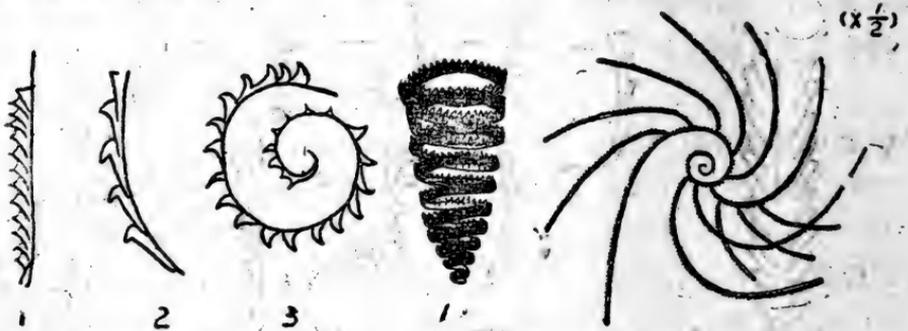


圖 11—44. *Monograptus* (單筆石) 各種類型 的筆石體 圖 11—45. *Cyrtograptus kirki* Ruedemann. 中志留紀，北美

1—*Monograptus colonus* Barrande; 2—*Monograptus nilsoni* Barrande; 3—*Monograptus spiralis* Geinitz; 4—*Monograptus turri culatus* Barrande

**筆石動物的演化** 筆石動物演化迅速，其演化的進程表現于下列几方面：

I. 分枝數目的減少及生長方向的改變 各種多枝筆石在演化過程中都表現出枝數逐漸減少的趨勢，這可能是因為生長過于集中不易獲取食物，因而漸趨分散以獲得更多取得食物的機會。一般認為正筆石目部分由 *Dictyonema* (網筆石) 演化而來，部分由 *Dictyonema* 經



圖 11—46. *Cyrtograptus rigidus* Tullberg 中志留紀，雲南，保山×1

过 *Bryograptus* (蕨筆石) 演化而來。例如由 *Dictyonema* 演化为多枝的均分筆石 (32枝以上), 然后依次演化为 *Loganograptus* (勞氏筆石, 9—16枝), *Dichograptus* (均分筆石, 5—8枝), *Tetragraptus* (四筆石, 4枝), *Didymograptus* (对筆石, 2枝), 以后再經過 *Leptograptus* (纖筆石, 2枝), *Dicellograptus* (叉筆石, 2枝), *Dicranograptus* (双头筆石, 部分單枝) 最后至 *Climacograptus* (柵筆石) 則演化为一个單枝。

在分枝数目减少的过程中, 分枝的生長方向也在不断地改变, 其总的趋势为自下垂式逐步向攀合式發展。例如均分筆石科早期各屬多朝下垂或下斜的方向生長, 漸次發展为平伸以至斜; 纖筆石科各屬主要为平伸式生長, 再沒有下垂或下斜式的代表; 双头筆石科僅包括上斜式及部分攀合的类型, 劍筆石科則全部为攀合式生長。

在分枝数目减少和生長方向改变方向, 均分筆石科在下奥陶紀时表現了复雜的平行演化。下奥陶紀初期, 極短期內相繼出現了下垂式、下斜式平伸式以及上斜式的多枝代表, 如下垂的蕨筆石 (*Bryograptus kjerulfi*), 下斜的多枝筆石 (*Adelograptus divergens*) 平伸的多枝筆石 (*Clonograptus tenellus*) 以及上斜的多枝筆石 (*Adelagraptus hunnebergensis*) 等。自下垂的蕨筆石依次演化出下垂的四筆石 (如 *Tetragraptus fruticosus*) 及音叉狀的对筆石 (如 *Didymograptus purchisoni*), 自平伸的枝筆石演化为平伸狀均分筆石及四筆石 (如 *Tetragraptus quadribrachiatum*) 以至平伸的对筆石 (如 *Didymograptus extensus*), 与前一演化体系比較, 速度較快, 因此与前一体系中枝数相同的代表, 往往出現的層位較低, 自上斜的多枝筆石又演化出上斜的四筆石 (*Tetragraptus bigsbyi*), 攀合的叶筆石 (如 *Phyllograptus typus*) 以及上斜的对筆石 (如 *Diplograptus gibberulus* 及 *D. fasciculatus* 等) (圖11—47)。

筆石动物也和任何好多其他生物部門一样, 演化关系錯綜复雜, 根据形狀所确定一个屬, 分析研究其親緣关系, 可有几个不同的來

源。以上所举不过是部分实例，借以说明下奥陶纪时均分笔石科平行演化的情况，不能视为当时笔石动物演化的全貌。

下垂式	下斜式	平伸式	上斜式
 下奥陶纪初期	 下奥陶纪初期	 下奥陶纪初期	 下奥陶纪初期
 下奥陶纪后期	 下奥陶纪后期	 下奥陶纪后期	 下奥陶纪后期 中奥陶纪初期
 中奥陶纪初期	 下奥陶纪后期 中奥陶纪初期	 下奥陶纪末期	 下奥陶纪末期

圖 11-47. 下奥陶纪均分笔石科的平行演化

I<sub>1</sub> *Bryograptus kjerulfi*; I<sub>2</sub> *Tetragraptus fruticosus*; I<sub>3</sub> *Didymograptus murchisoni*; II<sub>1</sub> *Adelagraptus divergens*; II<sub>2</sub> *Tetragraptus postlethwaiti*; II<sub>3</sub> *Didymograptus affinis*; III<sub>1</sub> *Clonograptus tenellus*; III<sub>2</sub> *Tetragraptus quadribra-chiatius*; III<sub>3</sub> *Didymograptus extensus*; IV<sub>1</sub> *Adelagraptus hunnebergensis*; IV<sub>2</sub> *Tetragraptus bigsbyi*; *Phyllograptus typus*; IV<sub>3</sub> *Didymograptus gibberulus*  
(据 A. M. Daires)

II. 早期发育方式的变化 目前已知的有均分笔石式、同笔石式、纤笔石式、双笔石式及单笔石式等五类型。正笔石目各科中，均分笔石科属均分笔石式或同笔石式，纤笔石式科属纤笔石式，双头笔石科属纤笔石式或双笔石式，剑笔石科属剑笔石式。其余各科因限于资料目前的研究工作尚不能确定其属何种发育方式。

以上五种发育方式系依次演化发生的，其连续变化体现于两个方面。一为横管数目的增多；均分笔石式具一个横管，同笔石式具两个

橫管，織筆石式具三个橫管，劍筆石式則具三个或三个以上的橫管，單筆石式則因胞管成为單列，不再發育橫管（圖11—5）。第二为最初几个胞管生長方向逐渐改变；均分筆石式及同筆石式最初的胞管下垂生長，織筆石式初生的胞管很快即轉向平伸，至劍筆石式則很快地轉而向上生長，單筆石式則为直接向上生長（圖11—7）。

Ⅲ. 胞管形态的变化 樹筆石目具三种形态的胞管，即正胞，副胞与莖胞。正筆石目除極少数代表外，一般只生正胞。

原始的正筆石类如均分筆石科各屬胞管一般为簡單的直管狀，自下奥陶紀以后胞管的外形逐渐沿着两个方向演化。

一个方向是胞管的腹側伸張，使胞管向內弯，管口也轉为向內傾斜。由于不同程度的內弯，使胞管形态發生一系列的变化，这一变化明顯地如織筆石科、双头筆石科、劍筆石科及舌筆石科等各科代表体现出來，絕大部分出現在中、上奥陶紀，因此中、上奥陶紀可称为筆石胞管的內弯期。

另一个方向是胞管向外弯或逐渐分离，这两种变化均表現于單筆石科。由于胞管背側伸張，因呈各种程度的向外弯，例如自直胞管的單筆石（*Monograptus cyphus*）漸变为鈎狀胞管的單筆石（*Monograptus priodon*），同时又平行地演化出卷叶式胞管的單筆石（*M. lobiferus* 及 *M. vomerinus*）。另外一枝則由錐狀胞管的單筆石（*M. trietzianensis*），由于胞管逐渐变長，以致彼此分离，同时口部稍卷演化为 *Rastrites*（耙筆石）。單筆石科僅出現于志留紀，且在上志留紀时即趋衰退，因而下中志留紀可說是筆石胞管的外弯期（圖11—43）。

Ⅳ. 胞管壁的变化 比較原始的筆石其胞管壁完整均匀。下奥陶紀时一部分劍筆石式的代表胞管壁普遍变薄而局部加厚，形成大網及刺網等構造，以支持筆石体，演化为舌筆石科。至上奥陶紀更因胞管壁進一步破裂，成为細網，而演化出細網筆石科。此科一直延續到志留紀。

總結起來筆石動物的演化可分幾個階段：

寒武紀末期至下奧陶紀 化石代表以樹舌筆石目及正筆石目的均分筆石科為主，演化的主流為筆石體的簡化——筆石枝的數目逐漸減少。同時在不同的演化系統中採取了不同的生長方向：均分筆石科在此期間已完成了、從32枝以上簡化到兩枝的演化，不同枝數的各屬大多兼有下垂、下斜、平伸、上斜等各種生長方向的代表，單枝雙列的類型與劍筆石、舌筆石等在此階段開始出現。

中奧陶紀及上奧陶紀 以纖筆石、雙頭筆石、劍筆石及舌筆石等科為主，是筆石動物的鼎盛時期，演化的主流為胞管向內彎曲。上舉各科胞管基本上均向內彎，內彎的程度各科不同；在同一科中不同的種屬，內彎的程度也常不一致。劍筆石科因胞管形狀不同而引起的筆石體的橫切面各異，為鑑定種屬的重要根據。舌筆石科則為胞管壁變化而產生的一個新枝；上奧陶紀時管壁進一步變化而發生了細網筆石科，在此時期內，筆石體繼續朝着簡化的方向發展；上奧陶紀以後正筆石目中不再有分枝的筆石出現。

志留紀以單筆石科為主，劍筆石科及細網筆石科的化石仍屬常見，演化主流為胞管形態的變化。各種單筆石的胞管呈不同程度的外彎，因而有鈎狀、壺嘴狀、卷葉狀等不同的形態，是鑑別種的重要根據。下志留紀由於胞管分離演化出 *Rastrites* (耙筆石)，中志留紀由於幼枝的發生演化出 *Cyrtograptus* (弓筆石)，使下、中志留紀的筆石群各具顯然不同的特點。

中志留紀以後筆石動物迅速走向衰落，上志留紀的筆石群以少數單筆石為主，志留紀末正筆石目即全告絕滅。

筆石動物的生態及生物學分類位置前已指出，筆石動物全部為海產：多數樹形筆石胎管上生有似根的固着器官，應為底棲定居動物，少數樹形筆石及絕大多數正筆石營淺海漂流生活，它們常用綫管附着於水草或其他漂浮物體，或自生漂流器官使身體能夠長期懸浮水中，例如某些分枝筆石的中央盤即屬此類器官。自北美奧陶紀地層所發現的

離筆石(*Glyptograptus humicus*)及舌筆石(*Glossograptus pristis*)。均有許多單枝群体附着于同一底胞上生長的現象，這半球形的底胞應為漂浮器官，是某些筆石動物群集而漂流的證據。由於漂流的習性，地理分布極廣，筆石因而常成為世界範圍地層對比的主要化石。根據相同种群分布範圍及在各地區出現的先后順序可以推定古代海陸分布及各地海洋交匯的情況。

筆石化石常大量保存於黑色頁岩，並非原來生活於黑頁岩沉積地區。黑頁岩多形成於水流不暢的還原環境，缺乏氧氣而富於硫化氫，不利於正常海洋動物的生存，因而生物稀少。筆石動物漂流至此，常因環境不利而死亡，沉落海底，且因無其他動物的吞食或破壞，得以大量保存於當地典型的黑色游泥沉積中，成為主要的指相化石。

筆石為已絕滅的動物，其生物分類位置長期難於確定，曾先後被列為植物、角質海綿、八射珊瑚、苔蘚動物以及頭足動物等。

近百年內較多的學者認為筆石動物具有几丁質骨骼，且常構成樹形複體，可與腔腸動物門的水螅相比擬，因而將其列入水螅綱。1938年英國的古生物學家布爾曼(O. M. B. Bulman)把它提為腔腸動物門中獨立的一綱，取名筆石綱(*Graptolithina*)。

美國的古生物學家吳爾瑞克(E. O. Ulrich)與魯特曼(R. Ruedemann)認為筆石動物與苔蘚動物有比較接近的親緣關係，是比苔蘚動物較為原始的一類。他們的論據是：在群体的早期發育，分芽的生長方式及以群体的一般特點等方面兩類動物有其相似之處。

波蘭的古生物學家柯茨羅夫斯基(R. Kozłowski)，經過自1938—48年的長期研究，認為筆石動物與低級脊索動物中的翼鰓類(*Pterobranchia*)有着密切的親緣關係，因為筆石動物複雜的莖系以及胞管壁內層的半環狀結構都與翼鰓類的*Rhabdopleura*(杆壁蟲)相似，而這兩個特點則從未見於任何腔腸動物或苔蘚動物。因而主張筆石動物應為一個獨立的綱，屬於半索動物亞門(*Hemichordata*)。

與柯茨羅夫斯基相同的看法，早在1905年已由俄國動物學家謝普

捷耶夫 (А. Цепотьев) 提出; 但在当时未能引起各國学者的重視。当时謝普捷耶夫对單筆的 (*Monograptus priodon* 与 *Rhabdopleura normanii*) 的骨骼作了比較解剖, 提出單筆石的管軸与 *Rhabdopleura* 的莖系为相同的骨骼構造, 指出了筆石动物与翼鳃类的親緣关系。

謝普捷耶夫与柯茨罗夫斯基的結論, 最近又由苏联学者奥布特研究筆石生殖器官的結果獲得了進一步的証明。奥布特 (А. М. Обут) 与其他許多苏联学者的研究工作發現筆石动物具有構造复雜的生殖器官, 雌性器官与雄性器官有着顯著的區別; 筆石动物有的是雌雄異体, 有的則为雌雄同体。象这样的生殖器官是腔腸动物所不可能具有的, 而無論就其形态或構造而言, 均与翼鳃类相似。

由以上各点証明筆石动物屬于低級的脊索动物, 应無疑議, 自柯茨罗夫斯基提出关于筆石分类位置的主張后, 已經獲得了某些著名古生物学家的支持 (如布尔曼, Dawgdoff等)。



## 第十二章 脊索动物門 (Chordata)

### 一般特征与分类

脊索动物是动物界最高等的一門，包括脊椎动物在內。本門与动物界其他各門的主要区别如下(圖12—1)。

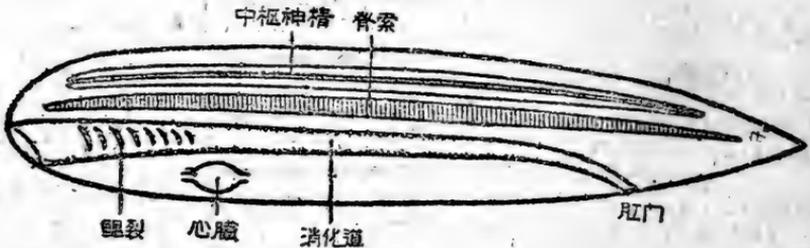


圖 12—1. 脊索动物門的構造圖解据 (Бобринский 及 Матвеев)

首先，整个身体具有脊索，脊索起着中軸骨的作用，是一个有弹性而能弯曲的軸索，由腸的背壁加厚而形成，因此它導源于内胚層。一切脊索动物具有脊索，但是只有低等脊索动物不終生保留着，而高等脊索动物的脊索只保存于胚胎时期，到了成年期这种胚胎器官就由脊索周圍的結締組織組成的脊椎所代替。

其次，分布于身体的背面的是中樞神經系統(脊髓和腦)呈管狀，管的內腔为神經管。无脊椎动物的中樞神經系統則大部分位于腹面，且无內腔。脊索动物的神經管由胚胎背面的縱溝形成，因此它起源于外胚層。

第三，腸道前部(食道)的腸壁，具許多成对的鰓縫，与外界溝通。水棲脊索动物終生都保存着鰓縫，但陸棲代表鰓僅在胚胎时期才有鰓縫。

脊索动物門可分为四亞門：

1. 半索亞門 (Hemichordata) 包括一些特殊的原始的海棲脊索动物，以柱头虫 (*Balanoglossus*) (圖12-2) 为代表。古生代的筆石与本亞門的某些代表相似，可能是脊索动物祖先的一支。



圖 12-2. 柱头虫  
(*Balanoglossus*)



圖 12-3. 海鞘 (*Ascidia mentula*) 的外形 (原大)

2. 尾索亞門或被囊亞門 (Urochordata 或 unicata) 包括一些營固着生活的海棲动物，以海鞘 *Ascidia* 为代表 (圖12-3, 12-4)。

3. 无头亞門 (Acrania) 包括少数的海棲动物，僅有一头索網 (Cephalochordata)，其典型代表为文昌魚 (*Amphioxus lanceolatus*) (圖12-5)。

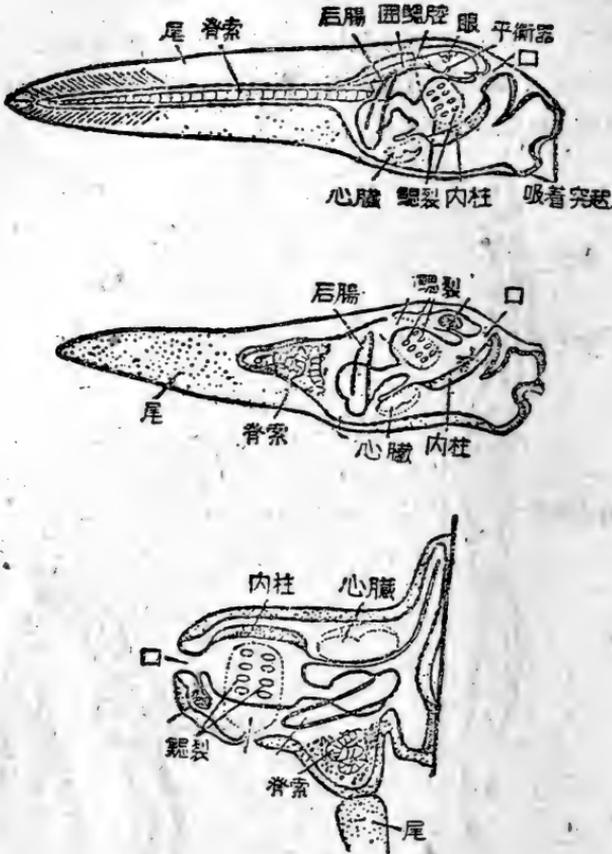


圖12—4. 海鞘幼虫至成年海鞘的变化

I—自由游泳幼虫期；II—初固着时的幼虫；III—較晚阶段

4. 有头亞門或脊椎亞門 (Craniata 或 Vertebrata) 是脊索动物中最進步的亞門，包括无顎綱、魚綱、兩棲綱、爬行动物綱、鳥綱和哺乳綱共六綱。

文昌魚概述文昌魚身体長，側扁，兩端尖細。头和軀干部无明顯划分。沒有偶鳍，身体的整个背面具有很低的背鳍，尾部具箭头狀的尾鳍。具有脊索、中樞神經系統及鳃裂多对。生活于淺海的泥沙中，分布广泛。

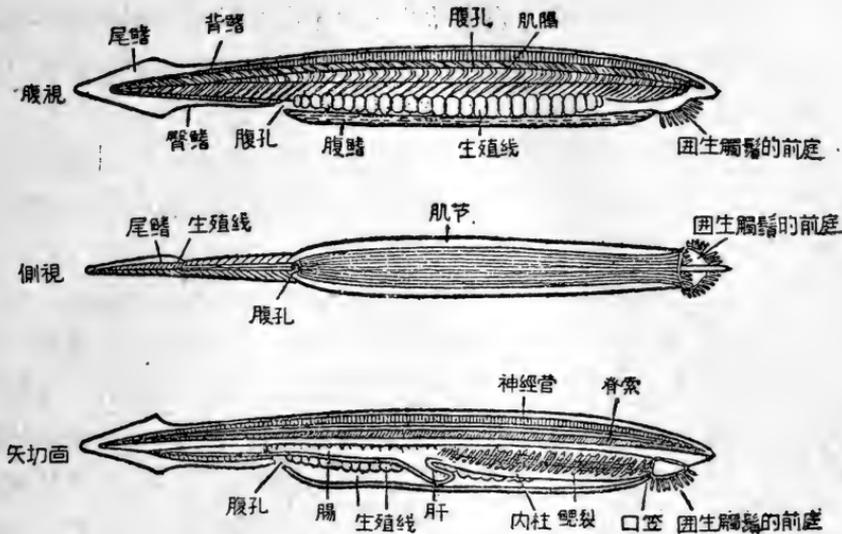


圖 12-5. 文昌魚 (*Amphioxus lanceolatus*)

脊索動物門除脊椎動物亞門中有化石外，其他各種代表都沒有化石保存。

## 脊椎動物亞門 (Vertebrata)

**脊椎動物的一般特征** 在動物界中，脊椎動物占主要的地位，這不僅是由于脊椎動物具有最高級的組織形式，也由于脊椎動物有很大適應環境的能力，分布于陸地空中及海洋，而一般下等動物則以水生生活為主；

脊椎動物的主要特點是：（1）一般具有兩側對稱的體形，清楚地劃分為頭、頸、軀干和尾部；（2）具有兩對肢骨（但下等的脊椎動物肢骨不成對）；（3）主要的骨骼由肌肉包圍，屬內骨骼；（4）身體背部中央有一條神經索，由許多塊脊椎骨保護着；但下等脊椎動物與胚胎時期的脊椎動物無脊椎。

**脊椎动物的骨骼構造** 脊椎动物的骨骼，有軟骨与硬骨的区别。由骨骼的性質及变化，就可能推出脊椎动物演化的進程。骨骼又可分为外骨骼及內骨骼两种。

外骨骼由皮膚形成。由表皮形成者如爬行类的角質鱗、鳥类的羽毛、哺乳类的蹄、角、毛等。由真皮形成者如爬行类及魚类的鱗甲、骨板、牙齒等。

**內骨骼** 內骨骼是脊椎动物的主要骨骼。就發展程序來說，內骨骼一般由軟骨質逐漸变为硬骨質，同时这种变化也代表了演化的方向。內骨骼的主要構成部分是：（1）头骨：一般由头蓋骨、上顎骨及下顎骨組成。低等脊椎动物的头骨包含多数骨片，高等脊椎动物組成头骨骨片的数目减少。（2）脊椎骨：由軟骨質逐漸演变为硬骨質，同时由多数骨片逐漸融合为一塊骨。脊椎骨的外形也有一定的变化：如魚类的脊椎为双凹式，兩棲类的則为前凹后凸等。（3）肢骨：肢骨的演化由不成对發育到成对。下等魚类僅有背鳍及尾鳍，較高等的才有成对的胸鳍及腹鳍。成对胸鳍和腹鳍再演变为四肢。兩棲类及下等爬行类四肢匍匐，不能支持体重，至高等爬行类及哺乳类四肢直立，这也是顯著的变化。

**脊椎动物与古生物学發展的关系** 脊椎动物是進化的高等动物，各种器官發育完全，分工作用也比較專一，研究起來方便，因此無論对于比較解剖上、胚胎發育上、系統發展上和化石保存上都能提供古生物学以非常丰富的寶貴資料，这就在古生物学的發展上起了巨大的作用。

**分类** 脊椎动物亞門可分为下列六个綱，它們的演化关系及时代分布，見圖12—6。

第一綱 无顎綱 (Agnatha) 也名圓口綱 (Cyclostomata) 奧陶紀—現代

第二綱 魚綱 (Pisces) 奧陶紀—現代

第三綱 兩棲綱 (Amphibia) 泥盆紀—現代

第四綱 爬行綱 (Reptilia) 石炭紀—現代

第五綱 鳥綱 (Aves) 侏羅紀—現代

第六綱 哺乳綱 (Mammalia) 三疊紀—現代

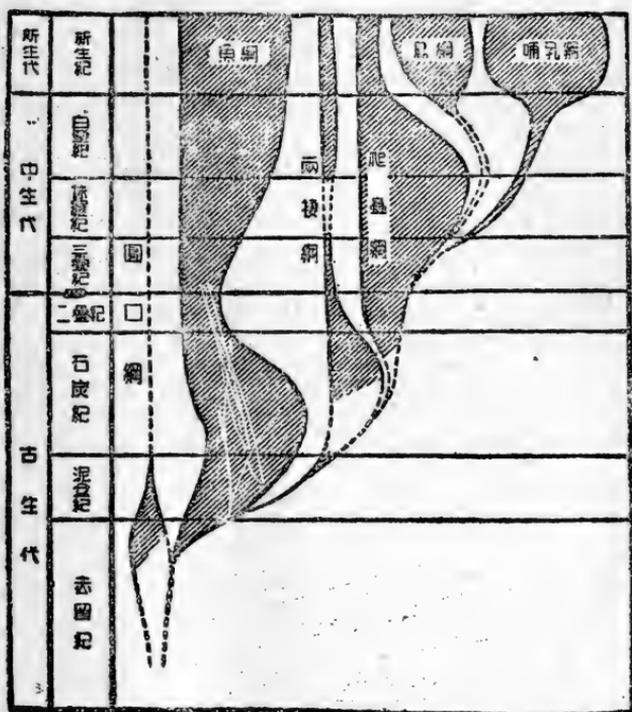


圖 12—6. 脊椎动物的演化及时代分布 (分支粗細代表該类盛衰的大致情况) (据 Roemer)

## 第一綱 无顎綱 (Agnatha)

**无顎綱的特点** 无顎綱与脊椎动物其他各綱不同，它沒有真正的顎，因此得名。口不直接向外开口，而位于特殊吸着漏斗的深处，无偶鳍；一个鼻孔；具有鳃缝数对，例如現代的石吸鰻 (圖12—7)、无顎类化石發現于志留紀和泥盆紀地層里，統称为甲冑鱼类(Ost-

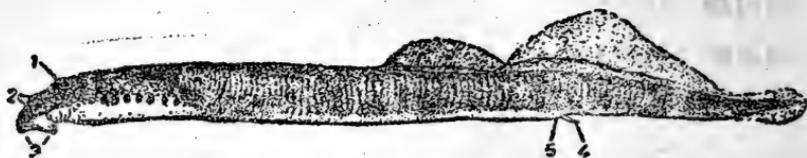


圖 12—7. 石吸鰻的外形

racodermi)。例如 *Cephalaspis* (头甲魚) (圖 12—8)，其头部由半圓形的整塊骨板組成，无顎，單鼻孔，眼居中央，具鰓縫、有尾鳍，无偶鳍。我國云南的下泥盆系中曾發現。*Pteraspis* (鳍甲魚) (圖 12—9) 產于泥盆紀，我國尚未發現。



圖 12—8. *Cephalaspis* sp. (头甲魚)，下泥盆紀



圖 12—9. *Pteraspis* sp. (鱗甲魚), 泥盆紀

## 第二綱 魚 綱 (Pisces)

**魚綱的硬体特点、形态及構造** 魚体包括头、軀干及尾三部。头骨可分为顎骨、眼骨及鰓盖骨等。顎骨上生有多数大小不等的牙齒。具胸鳍，腹鳍各一对，且有背鳍、臀鳍及尾鳍各一个。軀干部滿复鱗片 (圖12—10)。

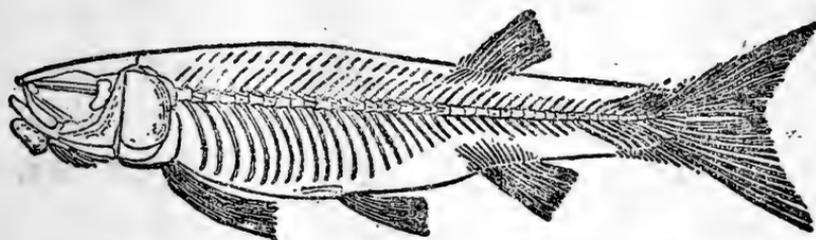


圖 12—10. *Lycoptera middendorffi* Müller (狼翅魚)，  
侏羅紀—白堊紀 (据葛利普)

**鱗片屬外骨骼**，有各种不同的类型：1. 楯鱗 (圖12—11)；2. 硬鱗；3. 圓鱗；4. 櫛鱗 (圖12—12)。前二者代表原始的类型，多見于古生代及中生代。后二者多見于新生代及現代。从內骨骼方面看，主要的变化是軟骨質和硬骨質相互消長，可据此而分魚类为軟骨魚和硬骨魚等。

**尾鳍类型** 尾鳍的形态也有一定演化的意义。原始的尾鳍平均分生于尾端尖部的上下兩部，可称为原始正尾；其后变为歪尾，半歪

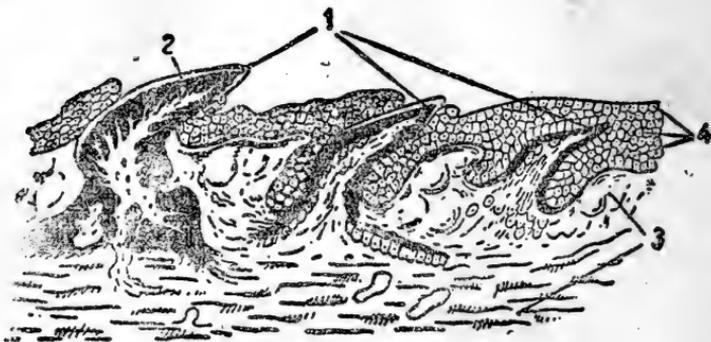


圖 12—11. 楯鱗與皮膚的縱切面

1—各不同發育階段的楯鱗：黑色為齒質，白色為充滿髓質的內腔

2—琺瑯質層；3—真皮；4—表皮



圖 12—12. 魚鱗的類型

1—楯鱗；2—圓鱗；3—櫛鱗

尾，最後變為正尾（圖 12—13）。這種尾型的變化在鰻類的發育史上也可看到。

### 分類舉例：

1. 楯皮魚亞綱 特點是：內骨骼主要由軟骨質構成；身體的前部被以骨質的胃；甲胃由多數骨片組成，彼此有關節相連，可以活動。有些種類具有成對的前肢，肢體上還有骨板；另外有背鰭和尾鰭。後部有時有鱗，有時裸露。裸露者例如 *Bothriolepis*（溝鱗魚）（圖 12—14）。溝鱗魚為我國中、上泥盆紀常見的化石。最近在我國四川發見有 *Kiangyosteus*（江油魚）屬中泥盆紀。

2. 軟骨魚亞綱（Chondrichthyes）特點是：骨骼完全由軟骨構成，具有楯鱗，鰭的端部有彈性鰭條支持着（圖 12—15）。例如 *Lamna*（鰻魚），*Hybodus*（弓鰻）（圖 12—16）等鰻類，後者產於我國

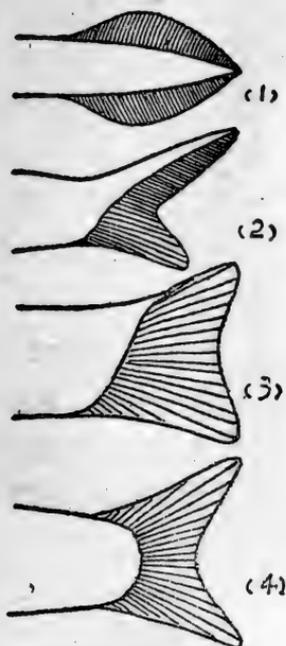


圖 12—13. 魚尾的類型

1—原始正尾；2—歪尾；3—半歪尾；4—正尾

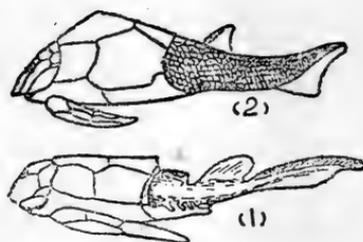


圖 12—14. 1—*Bothriolepis* sp. (溝鱗魚) 2—*Pterichthys* sp.

三疊紀及侏羅紀地層中，僅以牙齒為主要化石。

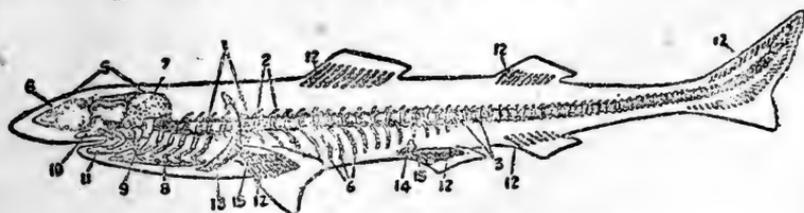


圖 1—15. 軟骨魚亞綱鯊的骨骼圖解

3. 硬骨魚亞綱 (*Osteichthyes*) 特点是：具硬骨質的鰓蓋；骨骼是硬骨構成（可能是一部分）；頭骨如圖 12—17；鱗為硬鱗或圓鱗，鰭內有硬骨質鰭條支持着。近代魚多屬此類，海水淡水均有。例

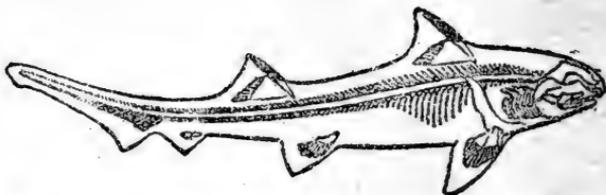


圖 12—16. *Hybodus hauffianus* E. Fraas 上侏羅紀鯊  
(原長 2.5 米) 德國

如中國侏羅紀白堊紀地層中的一 *Lycoptera* (狼翅魚) (圖 12—10) 和 *Mesoclupea* (中鰩魚)。此類包含五個目 (軟骨硬鱗目、棘鰭目、多鰭目、總鰭目、肺魚目)，種類繁多。僅以總鰭魚綱及肺魚綱為例。總鰭魚類的特點是：具圓鱗，平列層鱗，偶鰭基葉很發展。尾鰭為正

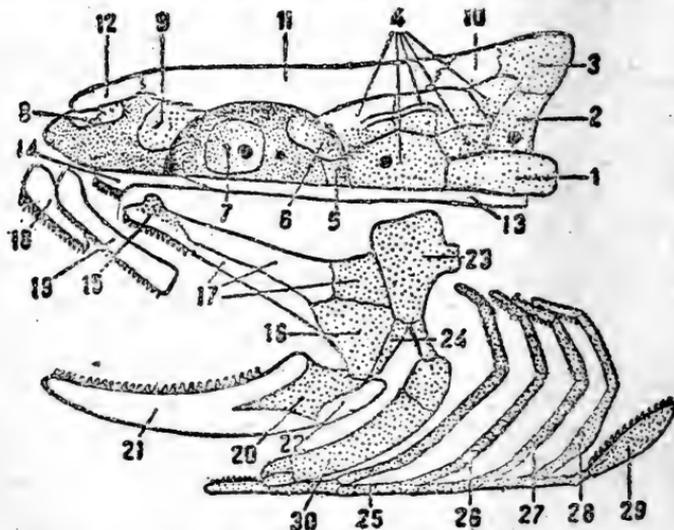


圖 12—17. 硬骨魚頭骨的模式圖 (鰓蓋與圍眼圈已去掉)  
軟骨內成骨以點表示

- 1—下枕骨；2—外枕骨；3—上枕骨；4—耳骨；5—基蝶骨；6—翼蝶骨；  
7—眶業骨；8—中篩骨；9—外篩骨；10—頂骨；11—額骨；12—鼻骨；  
13—副蝶骨；14—鋤骨；15—脰骨；16—方骨；17—翼骨；18—頷間骨；  
19—上頷骨；20—關鎖骨；21—齒骨；22—隅骨；23—舌頷骨；24—續  
骨；25—29 第一至第五鰓弧；30—舌骨

尾型，寬闊，兩叶相等；脊椎骨有些骨化（圖12—18）。肺魚類的特點是：終生保留着脊索，而椎體不發達，內骨骼主要為軟骨，具有肺。鰭也是軟骨質。肺魚類在淡水中活動較少，利用溶于水中的氧進行呼吸，也能用肺呼吸氣態氧。例如泥盆紀原始肺魚（*Dipterus*）（雙翼魚）（圖12—19）；三疊紀的 *Ceratodus*（古肺魚）（圖12—20）。硬鱗魚是軟體魚及硬骨魚間的過渡類型。

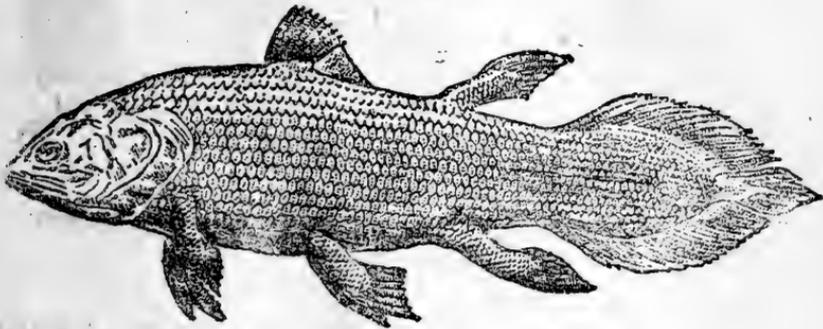


圖 12—18. 現代總鱈目的代表 *Latimera* sp.

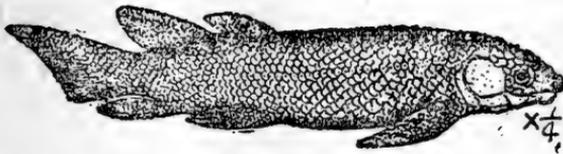


圖 12—19. *Dipterus valenciennesi* Sedgw and Murch.  
（雙翼魚）中泥盆紀原始肺魚 蘇格蘭

**魚綱地質時代的分布及在地層上的意義** 目前我們所知最古老的魚類化石是從北美奧陶紀地層中找到的魚類鱗片和碎骨片，不易鑑定。抗戰期間我國雲南東部奧陶紀地層中也曾采得魚的骨片，惜標本因搬運遺失；蘇格蘭上志留紀也產有各種下等魚類。泥盆紀時魚類極為發達，如鰭甲魚類（*Heterostraci*），楯皮魚類（*Placodermi*），總鰭魚類（*Grossopterygii*），肺魚類（*Dipnoi*）以及全頭魚（*Holocephalia*）等。石炭紀魚類以鰵魚（*Selachii*）最為發達。三疊紀末期，軟骨

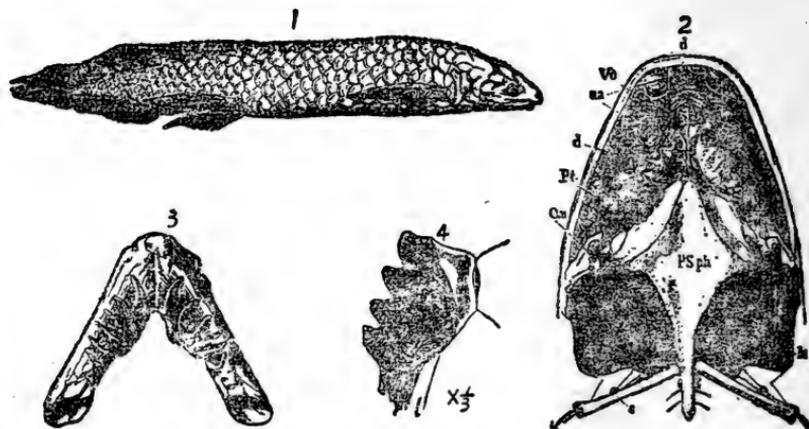


圖12—20. *Ceratodus* 角齒魚

1-*Ceratodus forsteri* Kreffft 外形；縮小，德國； 2-頭骨底視； 3-下顎連牙齒；  
4-*C. kaupii* Ag. 牙齒 $\times\frac{1}{3}$

硬鱗魚已受到全骨魚（*Holostei*）的排擠。全骨魚在侏羅紀時占主要地位。白堊紀和第三紀真骨魚特別發育，並有放棄淡水而逐漸遷到海水的趨勢。魚類化石在鑑定地層時代上和岩相指標上有很重要意義。

### 第三綱 兩棲綱（*Amphibia*）

**兩棲動物的特點** 兩棲動物屬水陸兩棲。它們既保持了水棲祖先的許多特點，還具有陸棲動物的許多特征。兩棲類最顯著的特點是變態：幼年的蝌蚪用鰓呼吸且有不成對的鰭，而成年的蛙則用肺呼吸並且有成對的四肢。現代兩棲類的皮膚是裸露的。生殖一般仍在水中進行。心臟有一個心室兩個心耳。骨骼含有許多軟骨。頭骨後端有二枕髁與第一脊椎相連接。脊椎比總鱗魚類更進一步骨化。現代兩棲類的脊椎骨為前凹後凸形；古代兩棲類的脊椎骨為多對骨片所組成，形式不一，可分為皮殼狀脊椎及弓狀（塊狀）脊椎等。（圖10—21），皮

壳状脊椎是比较次要的一种，许多古生代的小两栖类有之，而它还保存于现代蝶螈及虫状的两栖类中。构造简单，有如纺线筒状，脊索沿其中轴通过。弓状或块状脊椎是更重要的一种脊椎，不但较古的，大的两栖类，而且现在两栖类如蛙、甚至更高等的脊椎动物，也都具有这种构造。整个脊椎由间椎体及侧椎体（即脊心）组成——间椎体在

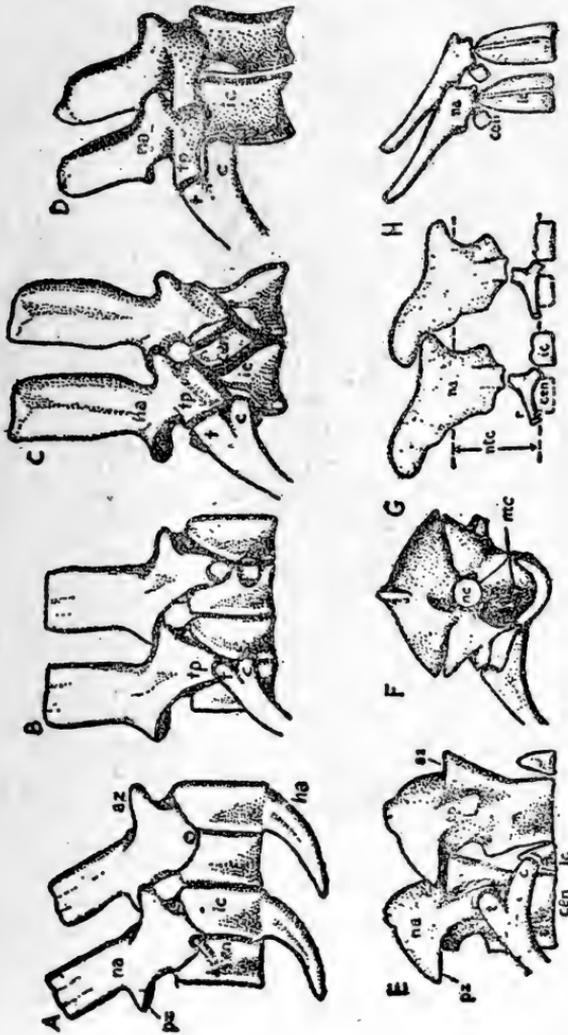


圖 12-21. 兩棲動物脊椎骨的各种类型

A、B、C—弓椎前視；D—弓椎，側視；E、F—西蟾獸的背脊椎骨，側視及前視；G—中蛙的背脊椎側視；H—新翼魚背脊椎側視；ic—間椎；cen—脊心

前，側椎体在后。此种脊椎又可分为許多構造类型。脊椎骨的类型可作为分类的根据。

**分类举例** 古生代兩棲类屬於堅頭类 (Stegocephalia) (圖12—22)，它們的特点是：頭骨的上面和側面為多數成對骨片所組成，骨片間縫合綫很清晰。許多代表還在腹部復以瓦片狀排列的骨鱗，或成排的骨板。



圖 12—22. 堅頭類的頭骨

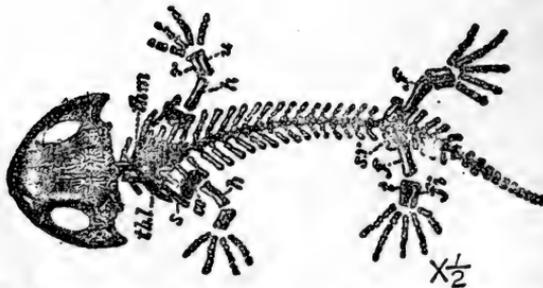


圖 12—23. 鰓龍 (*Branchiosaurus*), *amblyostomus* Credner

下二疊紀，德國

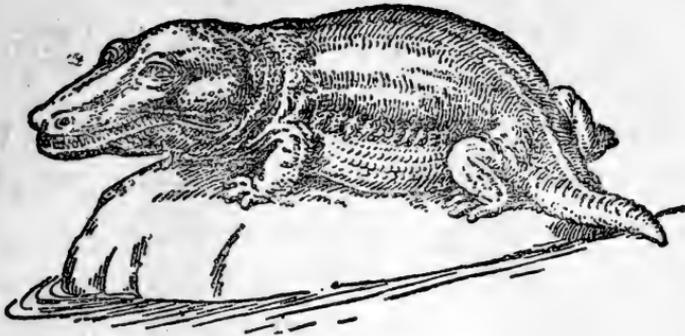


圖 12—24. (蝦蟆龍) *Mastodonsaurus* sp.

化石代表例如石炭紀二疊紀的鰓龍(圖12—23)及三疊紀之 *Mastodonsaurus* (蝦蟆龍)(圖12—24)。

**兩棲動物的起源與地質時代上的分布** 兩棲動物的祖先應該是有肺的和偶鰭的魚類——有偶鰭才有可能發展成五指附肢。因此，兩棲動物可能發源于肺魚類與總鰭魚類的共同祖先，因為頭骨發育的情形，相似之點頗多。此外根據現代多鰭魚與肺魚來判斷，古總鰭魚類的循環系統與兩棲類的循環系統也有許多相似之點。兩棲類初發現于泥盆紀，到石炭紀二疊紀最為發育(主要是堅頭類，形體巨大，種類繁多)。因此通稱石炭二疊紀為兩棲動物時代。至三疊紀末堅頭類



圖 12—25. *Rana basaltica* Young (中蜥蛙) 山東臨胸中新世

完全滅跡。現代生存之蛙（无尾目）与蝶螈（有尾目）化石，在白堊紀和第三紀地層中时有發現。

我國地層中找到的兩棲动物化石屬於无尾目（蛙目）。蛙类化石發現于山东臨朐縣中新統，保存完全（圖12—25）。在同一地点并發現有蝌蚪。

## 第四綱 爬行动物綱 (Reptilia)

**爬行动物的一般特征** 爬行动物是真陸棲者，其体温随外界变化，故称冷血的脊椎动物。一般体被鱗甲，具有五指（趾）的四肢。在特殊情况，为了适应生活环境，魚龍四肢变为鳍，翼龍四肢加皮膜；現代生活的龟类四肢变为鳍形，适于游水。終生用肺呼吸。从兩棲类过渡到爬行类，意味着高等动物征服大陸的一个步骤，在生物演化史上是一个重要的事件。

### 骨骼及其構造

**头骨** 头骨片数减少，但下顎仍由多对骨片組成。头骨后方有一个枕髁（与兩棲类不同）。骨片的排列及开孔（顛顛肌孔）的位置

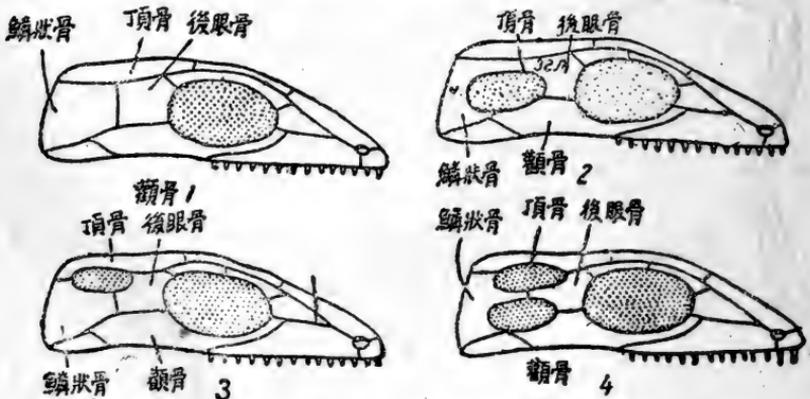


圖 12—26. 爬行动物的头骨类型 (据Roemer)

1—无孔型；2—下孔型；3—上孔型；4—双孔型

是爬行动物最重要的特性，也是分类的根据，一般分为无孔型、下孔型、上孔型和双孔型（圖12—26）。

脊椎骨 爬行动物有顯著的头、頸、軀干及尾（圖10—26），脊椎骨也有明顯的分化現象，可分为頸椎、胸椎、腰椎及尾椎；腰椎后部为荐椎，常为3—10个荐椎結成一个整体，称荐骨，椎体的兩端，原始的双凹，其他有的前凸，有的后凸，更有的双平；不同类型是适

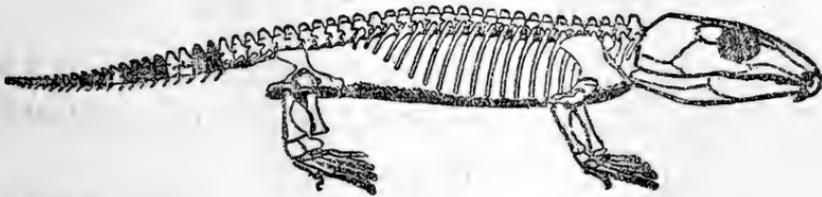


圖 12—27. *Labidosaurus* (拉比龍) (原始杯龍类) 骨骼全貌  
(据Roemer)

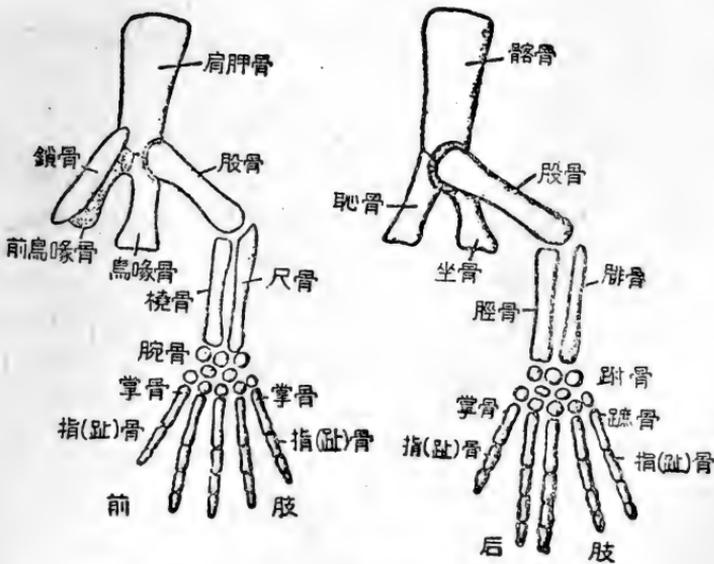


圖 12—28. 陸棲脊椎动物的四肢構造

应于各种生活环境的結果。

**肢骨** 下等爬行动物的肢骨生于身体的兩側，向兩側伸出，故腹部着地，匍匐行动。在高等爬行动物中肢骨逐渐变为垂直，由四足着地，支持体重。更有些爬行类，后足特別發育，用以着地，而前肢可以提高，为采取食物之用。陸棲脊椎动物的偶肢骨基本構造如圖12—28。

**爬行动物的分类** 根据头部骨骼及顛顛孔排列的位置，爬行动物可分为四类：

**无孔类** 組成头骨后部的主要骨骼为**后眼骨**、**鱗骨**、**頂骨**及**顛骨**。如果这些骨骼密接无孔，就叫无孔型，可以最古老的杯龍亞綱 (Cotylosauria) 为代表。龟鳖属于此类。

**下孔类** 孔穴位于后眼骨，鱗骨和頂骨之間；后眼骨及鱗骨在上方相接，称下孔型，以魚龍为代表。

**上孔类** 孔穴位于后眼骨，鱗骨和顛果之間；后眼骨与鱗骨在下方相銜接。獸形类属于这个类型。

**双孔类** 兼有上孔和下孔而鱗骨与后眼骨在兩孔之間相接，則称为双孔型，鱷魚及恐龍均屬此类。

但本章根据生态分述若干代表如次：

陸生的双孔类，以恐龍类 (Dinosauria) 为主，一般身体庞大，重逾40—50噸，但也有体小如鷄者，有的食肉，有的食植物。

恐龍种类繁多，大別为蜥龍和鳥龍兩目。

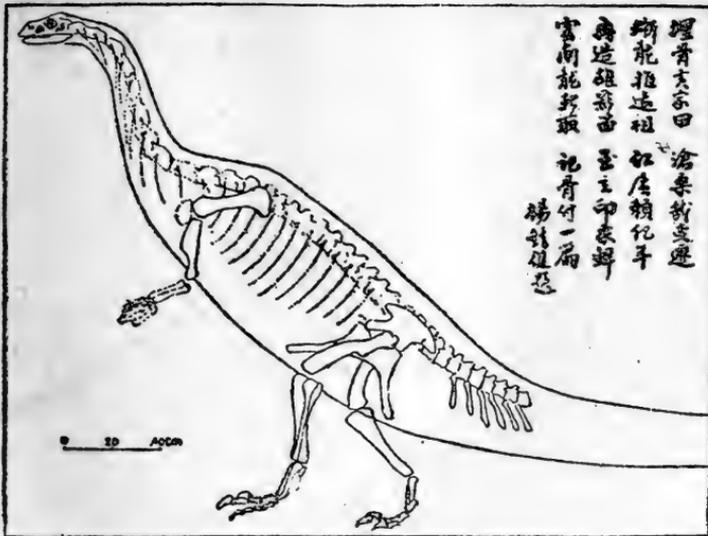
**蜥龍目** 具三射坐骨 (圖12—28) 許多原始代表以后二足行走，肉食；但也有四足行走的，它們多屬食植物的代表。它們的下頷全長生有簡單的圓錐形牙。

*Lufengosaurus* (祿丰龍) (圖12—30) 長約5米，头小頸長，前足較小，后兩足行走，特別發育；牙銳利成錐形；足趾有爪；尾長。發現于云南祿丰上三疊紀地層中。同層中还找到云南龍。



圖 12-29. 恐龍类的坐骨类型

- 1—三射坐骨 (蜥龍目: *Allosaurus*)
- 2—四射坐骨 (鳥龍目: *Thescelosaurus* 太西龍)



埋骨之家曰 滄桑新史  
 蜥龍推遠祖 如屋賴化年  
 再進雄霸面 至王印表輝  
 雲南龍邦取 記骨竹一扇  
 楊鍾健題

圖 12-30. (*Lufengosaurus huenei* Young 許氏祿丰龍) 上三疊紀 云南东部祿丰 (据楊鍾健)

*Helopus* Wiman et Andersson (盤足龍) (圖 12-31) 四足行走, 高2.3米, 長13.3米, 头小, 頸長, 尾長。营沼澤生活, 故足掌为盤形, 產于山东蒙陰侏罗紀 (原作白堊紀) 地層中。

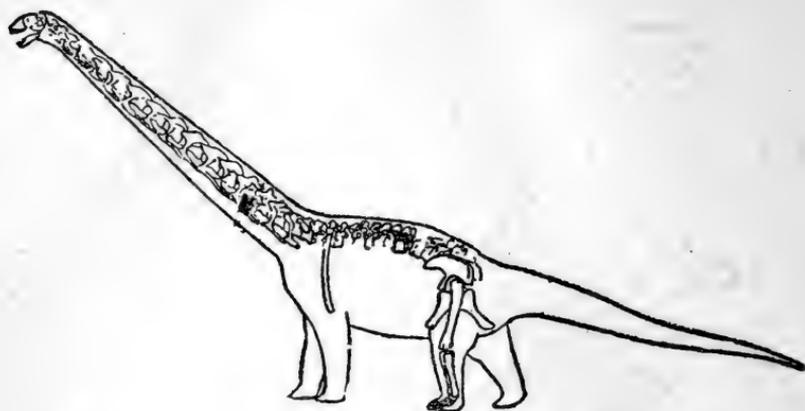


圖 12—31. *Helopus* (盤足龍) 山東侏羅紀 (原定为白堊紀)

鳥龍目 具四射坐骨 (圖12—29)，兩足或四足行走。許多代表的顎前方无牙，只有角質喙。例如 *Proiguanodon* (原禽龍) (圖12—32)。

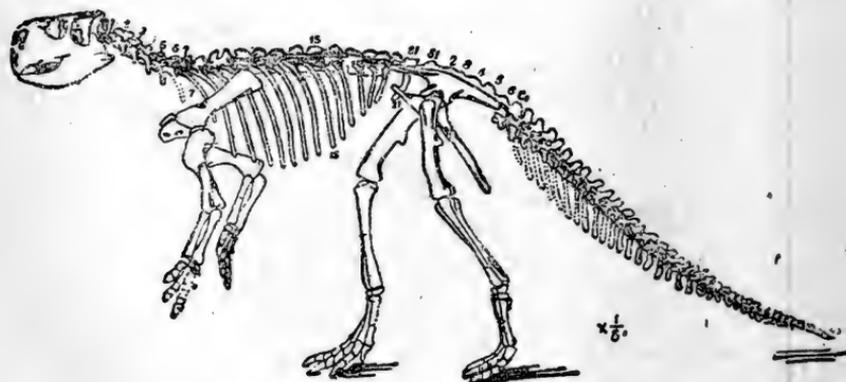


圖12—32. *Proiguanodon* Osborn 下白堊紀，蒙古

陸生的下孔類 如二齒獸 (*Dicynodon*) (圖12—34) 屬獸形亞綱 (*Theromorpha*)，頭大，頭骨狹長，無齒或只有一對比較發育的犬齒，繁殖于二疊紀三疊紀。我國新疆下三疊系曾經找到。

*Bienotherium* Young (卞氏獸) (圖12—35) 也屬於獸形亞綱，

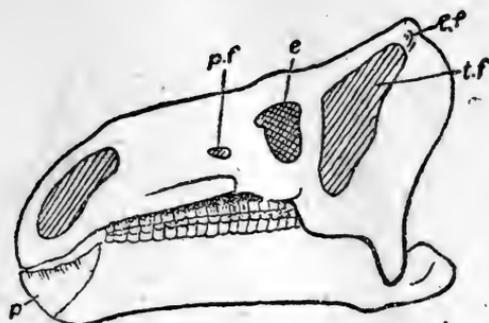


圖 12-33. *Iguanodon* sp. (禽龍)

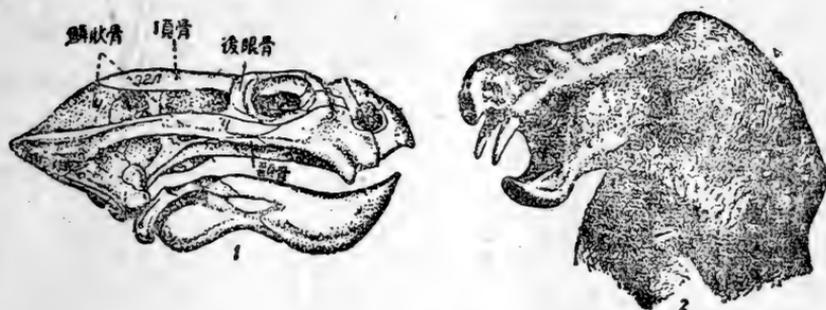


圖 12-34. *Dicynodonkolbei* Broom 二疊—三疊紀 (二齒獸) 的头骨  
左—头骨的側視; 右—头的复原圖

牙齒分化为門牙、犬牙、臼齒，这就接近哺乳动物綱，但下頷骨仍由数塊骨片組成，这又是爬行动物的特征，故仍認為爬行动物。發見于云南祿丰的上三疊系中。

水生的无孔类 如 *Ichthyosaurus* (魚龍) (圖12-36) 头部具長嘴，大眼眶，眶周圍有 15—20 塊眶眼骨，頂骨及額骨俱小，單枕顆。牙尖錐形，光滑或呈縱紋。脊柱分尾部及尾前部，无真頸，也无荐骨，脊椎骨 120—150 塊，而尾椎占約 100 塊。

空中生活的无孔类 如翼龍类的翼手龍 (*Pterosauria*, *Rhamphorhynchus*) (圖12-37) 前肢后指生有肌肉質膜，用以滑翔。前肢上具有長爪，可用以掌握樹枝。齒尖錐形，为食昆虫及其他动物之

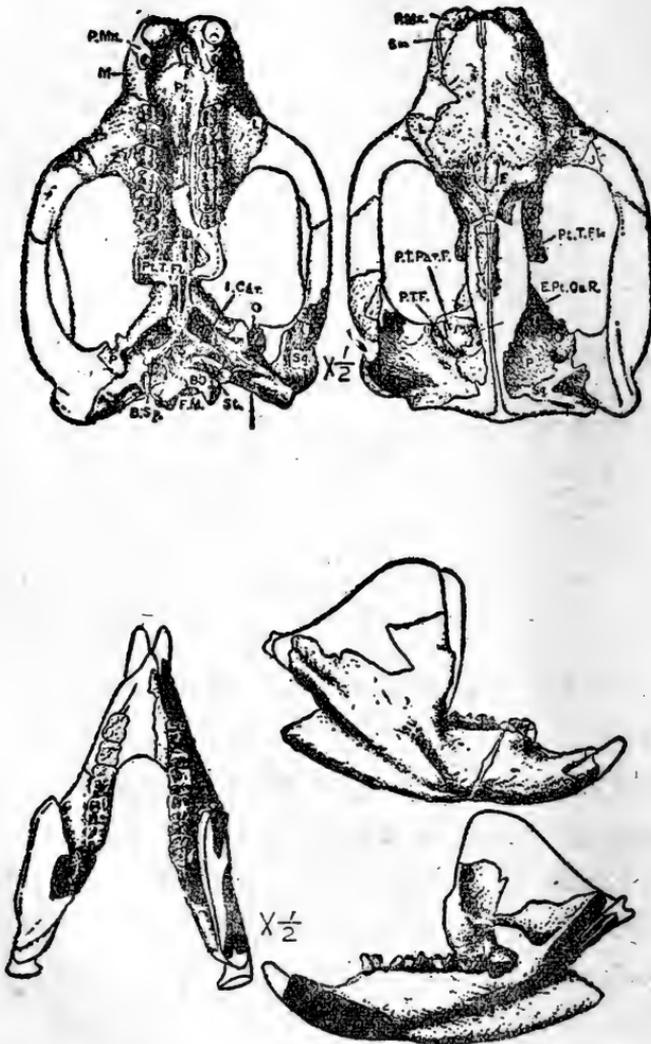


圖 12-35. *Bienotherium yunnanense* Young (云南卞氏獸)  
 左上一頭骨下視；右上一頭骨上視(右)  
 下圖為下頷的上視、外側視及內側視

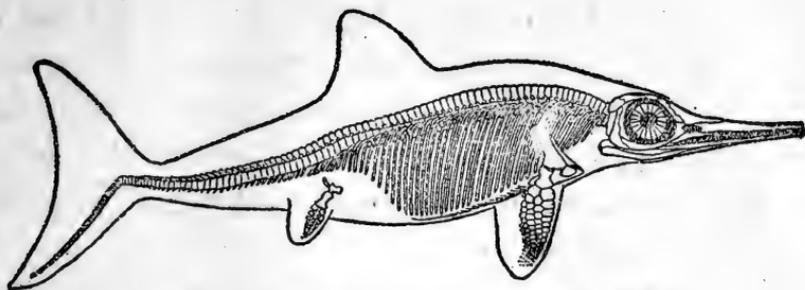


圖 12-36. *Ichthyosaurus* (魚龍) 侏羅紀

用。產于上侏羅紀和白堊紀地層中。

**爬行动物的起源、演化及地質时代上的分布** 根据头骨的構造，証明最古老的爬行动物起源于兩棲动物的堅头类，这是毫无疑问的。在石炭紀二疊紀交替时期，地壳上發生了很大的地質变化，陸地增加，气候逐漸乾燥，有了适宜于爬行动物發展的条件，因此爬行动物逐漸發展。

到了中生代初期，兩棲动物已完全被排斥到次要的地位。整个中生代是爬行动物的全盛时期，因此称之为爬行动物时代。三疊紀时以下等的陸生爬行动物为主，种类繁多。侏羅紀时水生的代表逐漸增加，如魚龍类，龟类及其他相似的种类，頗为發达。侏羅紀末期及白堊紀时除陸生、水生之外，又有侵入到空中的翼龍出現，但是仍以陸生者为主；它們的体形龐大，种类繁多，極一时之盛。到白堊紀末期爬行动物大部消滅死亡。新生代及現代爬行动物只剩下鱷魚类、龟类、蛇类及蜥蜴类几个亞綱。



圖 12-37. 飛龍 *Rhamphorhynchus* sp. 約1/4侏羅紀

## 第五綱 鳥 綱 (Aves)

**鳥类的主要特点** 腦比爬行动物發达，因此具有較高度的心理

活动和完善的本能以及易于适应的習性；心臟分兩個心耳和兩個心室，动脉弧只有一个，位于右方。为第一类温血动物，具有較高而不变的体温。由于适应飛行生活，身体呈流綫型，有輕便的四肢，前肢变成翼，体被輕暖的羽毛。为了減輕体重，某些部分的骨骼具較大的骨腔，骨腔內充滿空气；从肺分出許多貫穿全身的气囊，这对于飛行时的呼吸和动作起着主要的作用。

**鳥类的骨骼特征** 一方面是很輕，另一方面骨骼本身和骨与骨之間的關節很坚固。骨骼輕是由于具有較大的骨腔，而腔內充滿空气的原故。



圖 12—38. 鳥类的骨骼構造  
( 鴿的骨架 )

- 1—頸椎；2—胸椎；3—尾椎；4—尾綜骨；5—肋骨的背部及鈎狀突；6—肋骨的腹部；7—胸骨；8—龍骨；9—肩胛骨；10—鳥喙骨；11—鎖骨；12—肱骨；13—橈骨；14—尺骨；15—腕掌骨；16—第一指骨；17—第二指骨；18—第三指骨；19—髌骨；20—坐骨；21—恥骨；22—股骨；23—脛骨；24—跗蹠骨；25—第一趾骨；26—第四趾骨

鳥的脊椎只分四部分：頸椎、胸椎、荐椎、和尾椎，因为成年的鳥腰椎包括在荐椎之內。荐椎的特点是十分灵活，因而關節面形成特殊的形狀，使整个荐椎呈鞍狀，为異凹型脊椎。游离的肋骨与椎体及橫突癒合圍成一对脊椎管。頸椎数目較多，大約为9—25个。胸椎与頸椎相反，数目較少，彼此癒合，且常与荐椎癒合；胸椎各有一对肋骨。肋骨伸至胸骨，并与后者作可动性的連接。胸骨往往很大，呈寬大的板狀。所有兩翼發育的鳥类胸骨中央都具有縱向突起的龍骨。在胚胎时期只有兩個荐椎，以后与其前面的腰椎和最末一節胸椎癒合，因此形成鳥类所特有的癒合荐椎；荐椎借骨盤的力量來支持后肢（圖12—38）。

头骨的構造与爬行动物相近，与不同的地方在于鳥类的头骨很輕，顱骨

很大，顛骨的終端为喙，兩側有很大的眼眶。枕骨大孔位于头骨的底部，而不在头骨的后壁与爬行动物相同的地方，在于鳥的头骨也只具有一个枕髁。

鳥类的肩帶非常适于飛行，由肩胛骨，鳥喙骨和鎖骨構成。肩胛骨呈長形，位于胸廓的上部并与鳥喙骨癒合；鳥喙骨強而有力，一端支持肱骨，另一端支撐胸骨，与胸骨作可动性的連接，兩根鎖骨相連即成一根叉骨，叉骨为鳥类所特有。

前肢骨發生特殊的变形，并且一部退化，因而形成双翼。肱骨多短而粗；尺骨，橈骨很長，尺骨很短且坚固；共有四个腕骨，其中两个与掌骨混合为一。前肢一指及五指消失，僅具三指。

鳥类的腰帶由于适应于坚固的支持后肢及產卵，兩塊无名骨（每塊无名骨由坐骨恥骨，髌骨癒合而成），不相連接而在腹部大大地分开，形成开放式的骨盤。髌骨大，一般都与荐骨癒合，使骨盤十分坚固；恥骨向后伸長。

后肢分股、脛及足三部，股骨短而粗，脛骨長，腓骨退化或消失，足僅具四指，第五指消失，三指向前，一指向后。

除魚綱之外，鳥綱是脊椎动物中包括种数最多的一类，可以分为两个亞綱：蜥尾亞綱（Saururæ）和扇尾亞綱（Ornithuræ）。

屬於蜥尾亞綱的僅为两个相近似的化石代表：*Archaeopteryx*（始祖鳥）和*Archaeornis*（喙鳥），都發現于德國的上侏罗系。它們大小如雞，与兩足行走的恐龍很相似，如不是和羽翼同时發現，几乎会被認為是爬行动物。*Archaeopteryx*与*Archaeornis*已經都是真正的鳥，被有羽毛，头骨已向鳥的方向發展，前肢已經变为翼，但是又有許多特点与爬行动物相近，例如：枕孔及枕髁仍然生在头骨的后壁；颌骨上有錐形齒；头骨沒有骨腔，不充气；脊椎骨很簡單；尾巴很長。前肢可有三个分开的指，指端有爪。这些特征都是鳥类由爬行动物演化而來的証据，应当是从爬行綱中的初龍类演化而來的（圖12—39, 12—40）。

扇尾亞綱包括所有現代鳥類以及第三紀和白堊紀的化石鳥類。它們最主要的特征是：胸骨很大，中央具有龍骨，前肢上已經沒有分開的指，尾縮短，具有扇形尾羽，牙齒大多消失。

扇尾亞綱可分二十三個目，其中化石代表很少，最早的化石發現于北美的白堊系，都是海鳥。例如 *Ichthyornis*（魚鳥）除有牙齒外其他性質均與現代鳥相似，可以說是侏羅紀的原始鳥與現代鳥之間的類型。*Hesperornis*（黃昏鳥）适于水中生活，后腿很強，羽翼几乎消失，胸骨无龍骨，前頰骨上的牙齒已經消失（圖12—41）。



圖 12—39. *Archaeopteryx siemensis* Dames (始祖鳥) 上侏羅紀，德國



圖 12—40. *Archaeornis* sp. (原鳥) 上侏羅紀，德國

新生代的鳥牙齒完全消失，下頰骨前端合而為一。這種無牙的鳥在上白堊紀地層中已有零星發現，到新生代才有比較豐富的記錄。例如北美下始新世的 *Diatryma*（不飛鳥），身高 2 米；新西蘭更新世的 *Dinornis*（恐鳥）身高 3 米（圖12—41）。

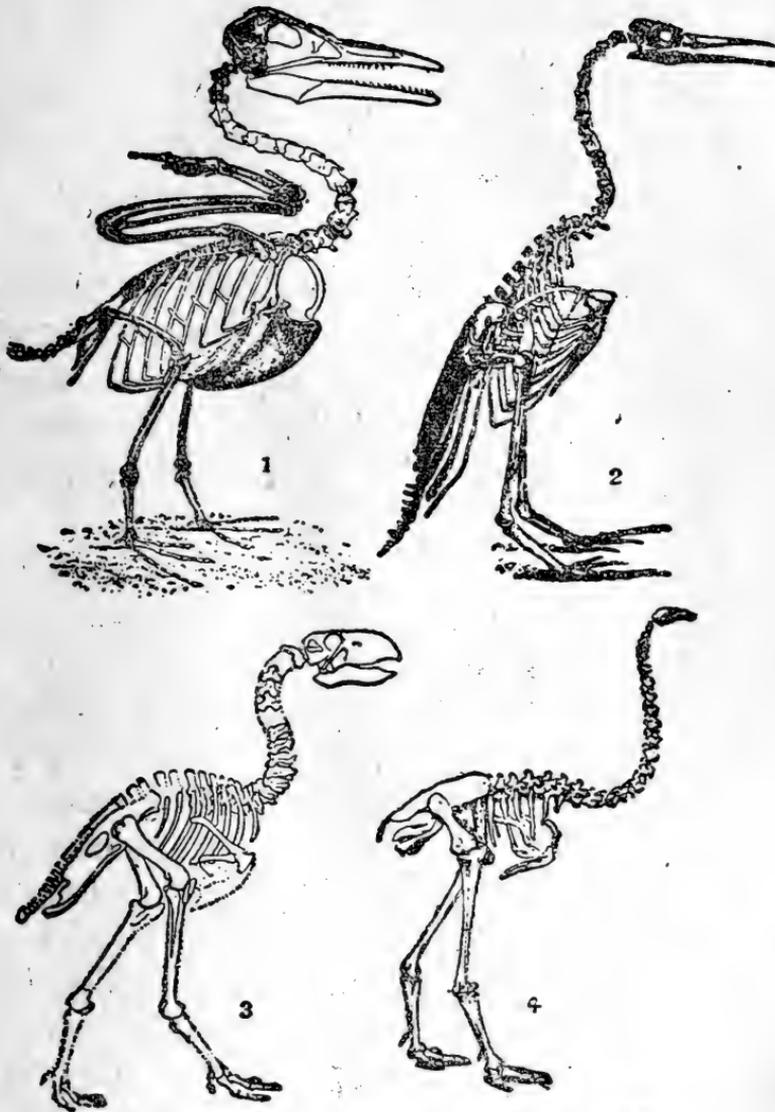


圖 12-41. 白堊紀及第三紀的几种化石鳥类

1-*Ichthyornis* (魚鳥) 白堊紀, 北美; 2-*Hesperornis* (黄昏鳥) 白堊紀, 北美;  
3-*Diatryma* (不飛鳥) 始新世, 北美; 4-*Dinornis* (恐鳥) 更新世, 新西蘭

## 第六綱 哺乳綱 (Mammalia)

**一般特征** 哺乳动物是脊椎动物中最高等的一綱，一切器官系統都有高度的分化。腦高度分化，非常發達，听觉及嗅觉器官構造复雜并且非常灵敏，为哺乳动物捕食、避敌和生殖生活的指導器官。

哺乳动物的牙齒因分工而分化，可分为門齒、犬齒和頰齒，頰齒又可分为前臼齒和后臼齒。

牙齒的形狀及構造变化較多，演化复雜，同时組織堅固易于保存成为化石，对于進行分类及鑑定种屬具有重要意义。

具有温血性是哺乳动物的另一重要特征。由于心臟分为二心耳及二心室，僅保存左动脉弧，以及肺部構造的完善化，加強了气体交換及体温調節，使哺乳动物体内經常保持着高温。体外被有毛衣，也具有調節体温的作用。

除最低等者外，所有的哺乳动物皆为胎生，生產以后均以母体的乳汁哺育幼子，因而大大提高了子代的活成率，加強了种族的繁殖。

哺乳动物的骨骼骨化程

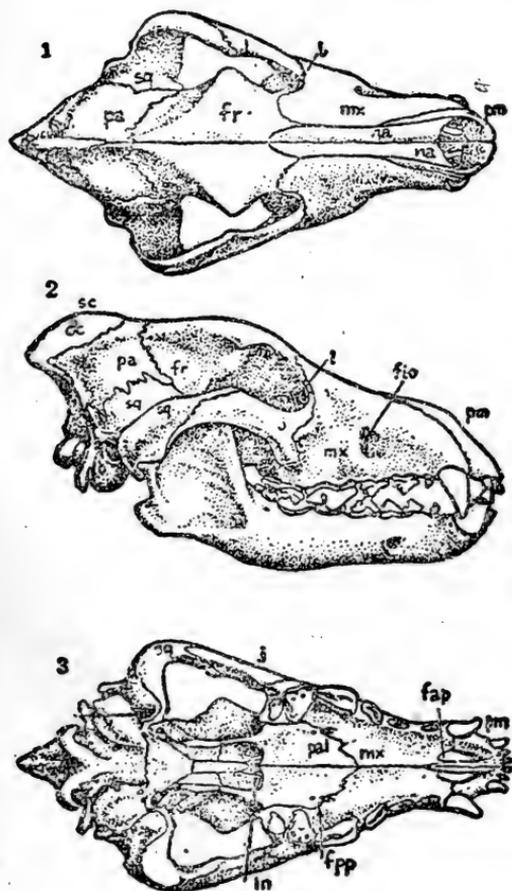


圖 12-42. 更新世狼的头骨  
1—背面；2—側面；3—腹面

度極高，成年后很少有軟骨存在。頭骨的特點在於骨片的塊數較其他脊椎動物減少，枕骨合成一塊，枕孔側下方具兩個枕髁，二者皆位於頭骨后下方。鱗骨下面具有哺乳動物所特有的鼓骨，形成外听道的骨質鞘及中耳的外壁。下頷骨每邊只由一片齒骨構成，成年時甚至連成一整塊。頭骨上有許多孔，大別為兩類，一類供頭神經由腦壳通出之用；另一種為血管及各種導管通出的孔道（圖12—42）。

脊椎分五部分：頸椎，胸椎，腰椎，荐椎與尾椎，均具平坦的關節面，因而無凹型脊椎。頸椎有定數，一般都是七個，與鳥類一樣，以具有脊椎管為特征。胸椎均連接肋骨，肋骨背部為硬骨，腹部為軟骨，前面若干對與胸骨相連為真肋；後面若干對不連胸骨為假肋，腰椎上沒有肋骨。大多數哺乳動物荐椎都是四節，結合在一起，前兩節各具一對橫突，以與骨盤相連，尾椎數目變化最大。

肩帶由肩胛骨與鎖骨構成。肩胛骨呈三角形，中央具有高起的縱稜，其末端形成角峯突。鎖骨一端以軟骨與肩胛骨相連，另一端附着於胸骨柄。有些哺乳動物，特別是善於跳躍的代表鎖骨消失。

骨盤由一對無名骨構成，胚胎發生的情況證明，每塊無名骨由髌骨，坐骨與恥骨結合而成。兩塊無名骨在腹側連接，被一對閉孔穿通（圖12—43）。

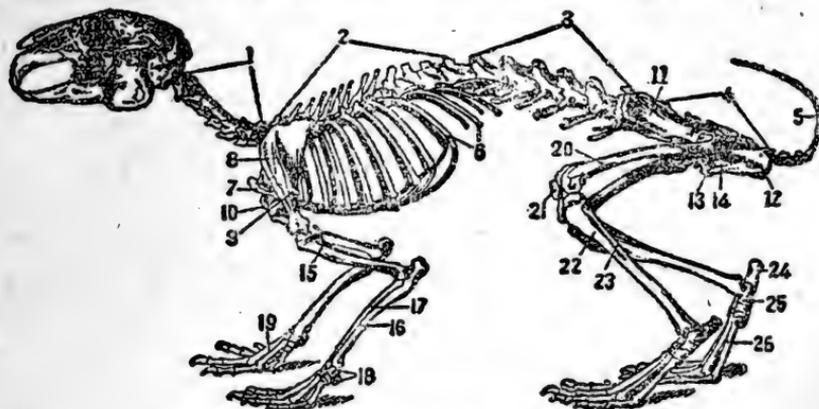


圖12—43. 脊椎動物的骨骼構造（兔的骨骼）

- 1-頸椎；2-胸椎；3-腰椎；4-荐椎；5-尾椎；6-肋骨；7-胸骨柄；8-肩胛骨；9-肩峯突；  
10-肩胛骨上的鳥喙突；11-無名骨中的髌骨；12-無名骨中的坐骨；13-無名骨中的恥骨；  
14-閉孔；15-肱骨；16-尺骨；17-橈骨；18-腕骨；19-掌骨；20-股骨；21-膝蓋骨；  
22-脛骨；23-腓骨；24-踵骨；25-距骨；26-躡骨

哺乳动物的四肢骨为骨骼中变化較多的部分，基本上是五指型的附肢。后肢跗骨近端部分僅有較大的距骨、腫骨各一塊，膝關節中有圓形的膝盖骨。由于生活方式的差異，适应于各种不同性質的运动，例如跑步、跳躍、飛翔、游泳等，各种哺乳动物的肢骨發生了極大的变化，主要表現于某些骨片的相对消長以及趾（指）数的减少。例如奇蹄类中趾（指）最發达，其他各趾（指）常逐漸退化；偶蹄类第三、四趾（指）最發达，其他各趾（指）常退化（圖12—54）。又如鯨魚、海豹等适应于水中生活，前肢变为鳍足；蝙蝠适应于飛翔，前肢变成翼手。此外，由于生活習性的不同，哺乳动物的趾（指）末端常生不同的外骨骼，例如貓、狗等食肉类趾端生爪；駝，馬等食草类因善走而有蹄。总之，肢骨的各种变化在分类和化石鑑定上，具有重大意义。

哺乳动物的牙齒全部为槽齒，除因分工而分化外，又由于各类食性不同而產生結構及形狀差異，这些差異特別明顯地表現于各类哺乳动物的白齒。中生代原始哺乳动物的白齒三尖型或多瘤型。高等哺乳动物各种类型的白齒，最初可能由三尖型齒演化而來，食肉类白齒切尖型，食草类白齒月牙型、脊牙型或多脊型。雜食类則为低丘牙型，齒

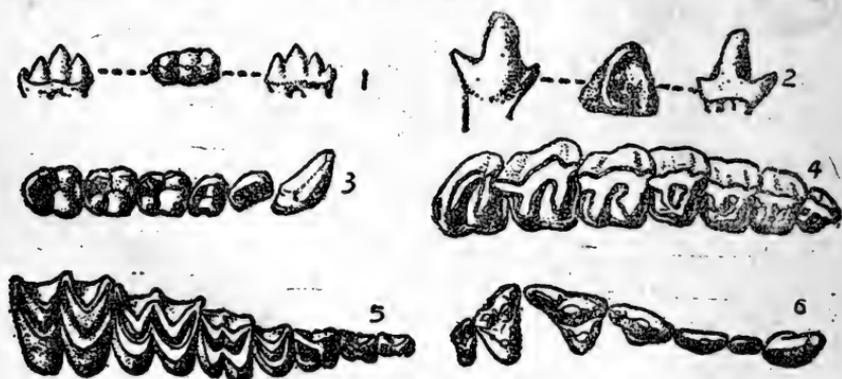


圖 12—44. 哺乳动物各种类型的白齒

1,2—中生代哺乳动物的三尖型白齒；3—雜食类的低尖型白齒；4,5—食草类的脊牙型与月牙型白齒；6—食肉类的切尖型白齒

面近方形具有低丘狀尖，基本上四个尖（圖12—44）。

哺乳动物的祖先，以一切資料看來，應該是二疊紀的爬行动物獸齒類（*Theriodontia*）。这类动物一方面具有一系列的原始性，例如双凹型的脊椎，能动的頸肋与腰肋以及較小的腦腔等。另一方面有些重要的特点与哺乳动物相似，例如齒着生于單独的齒槽，且已分化为門齒、犬齒及臼齒，枕髁分为兩部分或三部分。下頷中齒骨特別發達，其他骨片均縮小。肩胛骨上有肩峯突，骨盤下具閉孔等。这类动物中最著名的代表有發現于苏联上二疊紀地層中的*Permocynodon*（二疊獸）；南非洲二疊紀地層中的*Cynognathus*（犬頷獸）以及發現于我們云南上三疊系的*Bienstherium*（卞氏獸）等。

**分类** 現代哺乳动物分为三类：

**原獸亞綱**（*Prototheria*）僅包括單孔目，为卵生哺乳的低等哺乳动物；其排泄，生殖共用一个孔，例如鴨咀獸及針鼯，其地史分布自更新世至現代，僅在澳洲發現过化石。

**后獸亞綱**（*Metatheria*）僅包括有袋目。胎生哺乳，但是沒有胎盤，因而初生的幼仔并未發育完全，要由母獸携帶在袋內撫育；發育完全后，始能独立生活。地史分布自白堊紀至現代，化石不多，主要發現于南美及澳洲。

**新獸亞綱**（*Eutheria*）包括所有其他哺乳动物，胎生，哺乳且具有胎盤，又名有胎盤亞綱。現代的新獸類划分十七目，此外还包括十个已滅絕的目，其地史分布自白堊紀末至現代；新生代許多重要化石均屬本亞綱，將重点的分述于后。又有人將后獸亞綱与新獸亞綱合称为真獸類（*Theria*）与原獸類并列。

最早的哺乳动物化石發現于侏羅紀地層。根据化石資料，侏羅紀的哺乳动物可分四目：

**三齒目**（*Triconodonta*）体形大小如貓，可能为肉食动物。臼齒具三尖，排成一行，中央的尖較高（圖12—44.1）。生存于中、上侏羅紀，至該紀末即行絕跡。

**对齒目** (Symmetrodonta) 僅出現于侏羅紀后期, 也可能是食肉動物。白齒三尖, 但排列成等邊三角形, 着生于頷骨時, 上白齒的三角形底邊向外, 下白齒的三角形底邊向內 (圖12—45)。

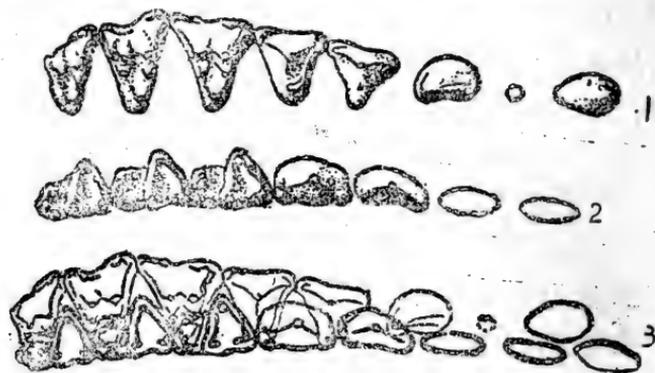


圖 12—45. 对齒類的白齒

1—右上齒; 2—左下齒; 3—口閉時二者合作的情形 (據葛雷高)

**古獸目** (Pantotheria) 僅出現于侏羅紀中, 后期, 白齒的三個尖排列成不對稱的三角形, 並且具有後跟的構造 (圖12—46. 5—6)。

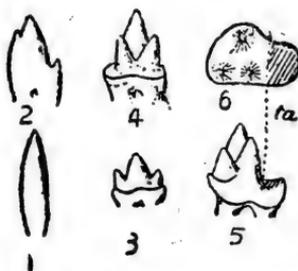


圖 12—46. 哺乳綱三尖型齒的發育

1—爬行動物的單錐狀齒; 2—3三齒目的三尖型白齒; 4—对齒目的三尖型白齒; 5—6古獸目帶跟的三尖型白齒Ta: 跟 (據Swinner ton)

以上三目的白齒均屬三尖齒型, 前二目都在侏羅紀末滅絕, 沒有繼續演化。根據現有資料的研究, 古獸目可能是其他高等哺乳動物的

祖先，由它演化出兩支：后獸类及新獸类（圖12—48）。

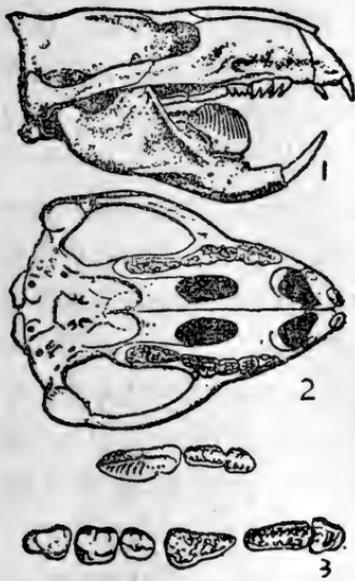


圖 12—47. 多瘤齒目的頭骨及牙齒

1 - *Ptilodus* (梯陸獸) 頭骨的側面觀；  
2 - 同 1, 脛面觀；3 同 1, 上下白齒的齒面 (據 Simpson)

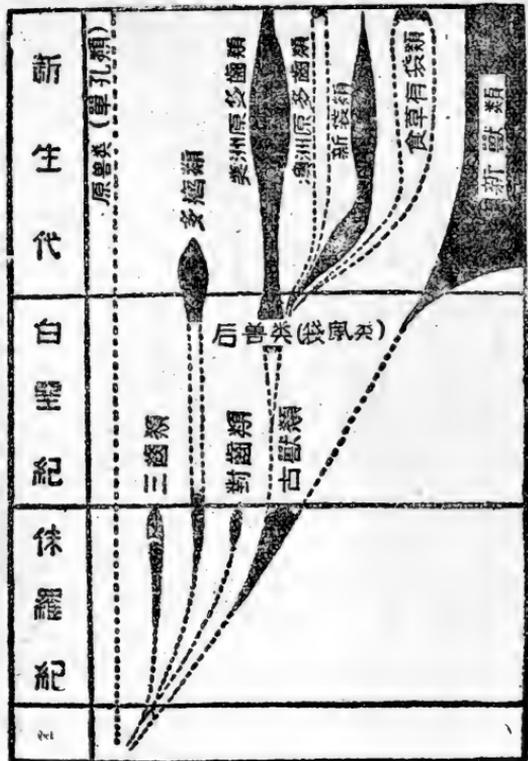


圖 12—48. 各類哺乳動物的地史分布及演化關係圖

**多瘤齒目 (Multituberculata)** 這是中生代哺乳動物中特殊的一類，可能是最原始的以植物為食的哺乳動物。頭骨和牙齒均因適應性而特化，白齒具許多低尖，排成多列。多瘤齒類的歷史較長，自侏羅紀后期延至新生代的始新世，當時顯然是遭受新興的新獸類的排擠而滅亡（圖12—47）。

以上四目皆為滅絕的哺乳動物，其切確分類位置不易肯定；但根據化石資料，研究其骨骼構造，證明已較原獸類高等，應屬真獸類。前已提到，其中的古獸類可能為其他高等哺乳動物的祖先（圖12—

48)。

新獸亞綱所包括的高等哺乳动物种类繁多，我們只能重点地述及下列各目。

**食肉目** (Carnivora) 多数陸生，以其他动物或死屍为食，極少数雜食；牙齒分化顯著、門齒小而不發達，犬齒尖利，前臼及臼齒中有一对裂齒 (圖 12—49)；臼齒切尖型，主要为三个銳利的尖。食肉目的鎖骨退化，肢骨为典型的五指 (趾) 附肢。前肢五指，后肢五趾

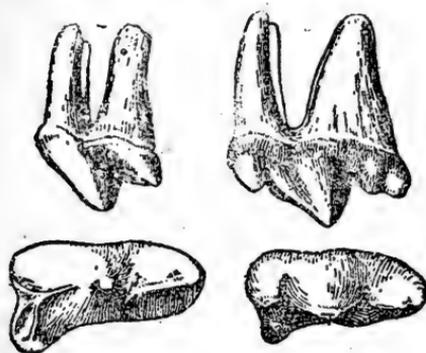


圖 12—49. 食肉类的裂齒  
1—犬的上裂齒； 2—豹的上裂齒

或四趾。指 (趾) 尖端生爪，有的爪可伸出或卷縮。食肉目自白堊紀时开始發展，其中一部分僅存于老第三紀，为古食肉类 (Creodontia)，至新第三紀为新食肉类 (Fissipedia) 所代替。另一支發展到水中生活，前肢变为鳍足，故名鳍足类 (Pinnipedia)，如海豹、海狗等，均由古食肉类演化而來。

**古食肉类** 繁殖于第三紀早期，腦量較小，裂齒常不發育。有裂齒者，上下均由臼齒形成。听球很少骨化，趾行或半掌行。根据化石資料的研究，証明为現代食肉类和鳍足类的祖先。我國內蒙北部發現古食肉类化石多种，均屬老第三紀。例如漸新世的 *Ardynictis* (阿尔丁獸) 及 *hyaenodon* (鬣齒獸) 等。

**新食肉类** 發生于漸新世，至新第三紀大为繁殖，上新世时达于極盛。腦較發育，裂齒由上第四前臼齒与下第一臼齒形成。犬齒大而尖銳，臼齒常减少。听球骨化，趾行或掌行，爪很發達。头骨可分短圓及窄長兩种类型，前者如貓，后者如犬。

屬新食肉类的如 *Machairodus* (劍齒虎) (圖 12—50) 头骨短圓似貓；上犬齒特別發育，长达 6—9 厘米，下犬齒相当退化；下頰上

突起常縮小；口可張大至  $90^\circ$ 。我國的 *Machairodus nihowanensis*（泥河灣劍齒虎）產于山西及河北上新統（圖12—51）。

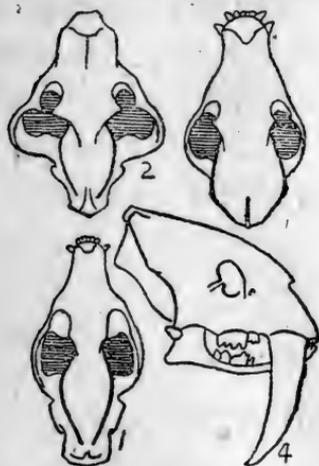


圖 12—50. 食肉目的頭骨類型  
1-古食肉類；2-獅；3-犬；4-劍齒虎；  
（據Swinnerton）

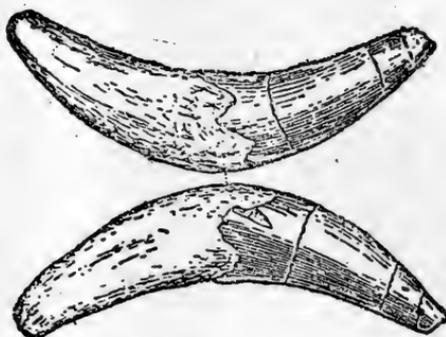


圖 12—51. *Machairodus* sp.  
上犬齒 上新統，華北

鯨目（Catacea）鯨魚的化石最早出現于中始新世，自漸新世開始繁盛。它們由古食肉類演化而來，因為適應海洋生活，身體像魚，但橫切面為圓形，頸椎縮短，頸部不明顯。前肢保持五肢附肢的構造；但指骨多合併，外形似槳，後肢退化。具有背鰭和尾鰭，鰭中沒有硬骨。頭骨狹長，嘴尖，鼻骨、前頰骨及上頰骨均向上移，蓋于

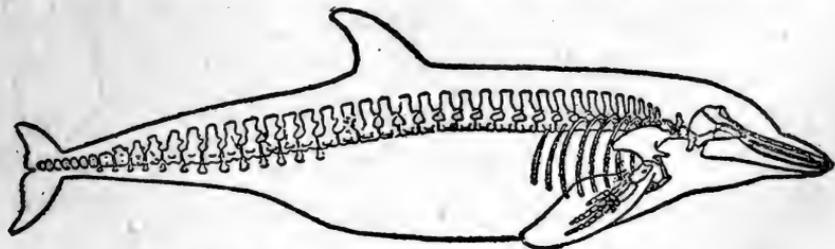


圖 12—52. 鯨目的骨骼構造，*Kentriodon* sp.（新海豚）中新世，原長約2米  
（據Romer）

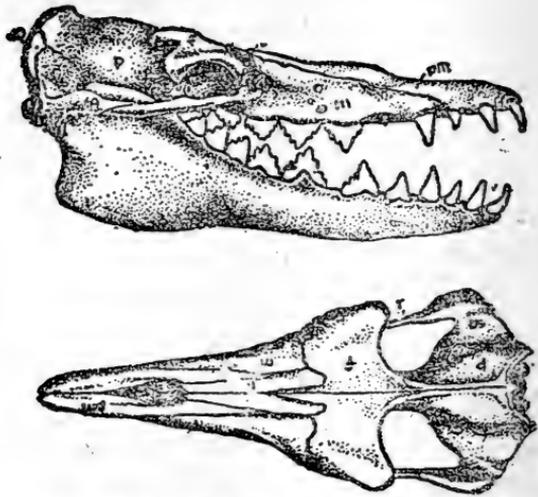


圖 12—53. 鯨目的頭骨 *Prozeuglodon* sp. (原械齒鯨)  
始新世 (据 Romer)

頭頂，鼻孔也位於頭頂。牙齒簡單，呈錐形，常缺乏或消失（圖 12—52，12—53）。

**奇蹄目** (*Perissodactyla*) 最早的奇蹄類出現於始新世，是第三紀哺乳動物中相當繁育的一支。奇蹄類最主要的特点表現於肢骨的变化；其四肢逐漸變長，尺骨、腓骨常退化，第三指（趾）最發育，其他各指（趾）常退化或消失。肢的軸綫通過第三指（趾）（圖 12—54.1）。牙齒的構造也是區別奇蹄類和其他哺乳動物的主要依据。原始奇蹄類白齒低尖型，一般為六個尖，以後發展為脊牙型齒。如馬的齒面常具近 W—形齒脊，或更為複雜；犀的齒面多為近刀——字形齒脊。奇蹄類與其他有蹄類一樣，沒有鎖骨。

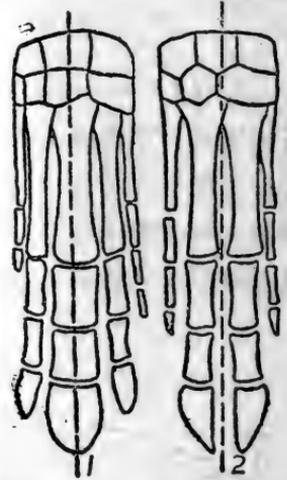


圖 12—54. 奇蹄目及偶蹄目的後肢  
1-奇蹄目，肢軸通過第 3 趾；  
2-偶蹄目，肢軸通過 3、4 趾間，  
(据 Swinnerton)

奇蹄类的化石資料丰富，特别是各时代馬的化石，在歐亞及美洲大陸均有連續的記錄，因而对馬的演化过程了解得最为詳尽。俄國卓越的進化論古生物学家，甫、奧、科瓦列夫斯基的研究工作指出：馬的最古老的祖先下始新世开始出现，因为从森林生活轉向草原及高原，由于适应在坚硬的土地上急走，以及以粗硬的草原植物为食，引起了身体結構的一系列变化。这些变化主要表現于：1. 形体变大；2. 指（趾）数减少；3. 白齒由低冠变为高冠，齒面加大，齒面構造复雜化。

自下始新世的 *Eohippus*（始馬）至現代的 *Equus*（馬）的趾（指）数及白齒变化情况如下（圖12—55）。

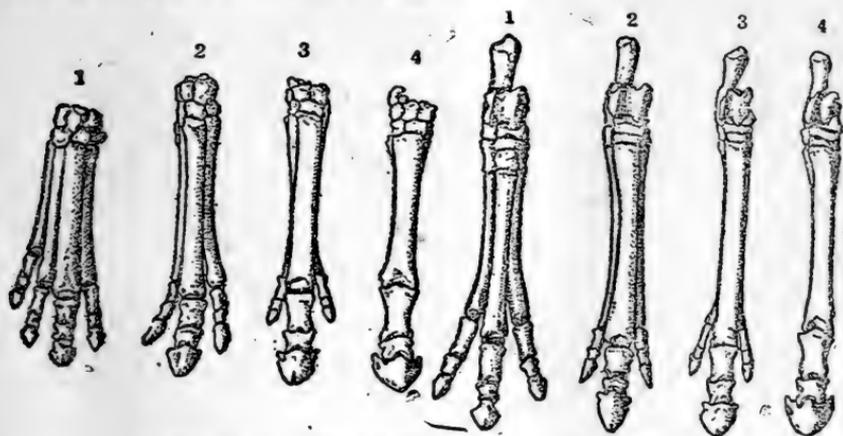


圖 12—55. 馬的肢骨演化。左1—4为前肢；  
右1—4为后肢

1-*Eohippus*（始馬）；2-*Miohippus*（中馬）；3-*Merychippus*（買內馬）；  
4-*Equus*（馬）（据Romer）

始新世的 *Eohippus*（始馬）前肢四指，后肢三指，白齒低尖型，六个尖，低冠。

漸新世至中新世的 *Miohippus*（中馬）前肢三指尚有第五指的遺跡，后肢三指，白齒脊牙型，低冠。

中新世晚期的 *Merychippus*（買內馬）前后肢均为三指（趾），

二及四指極弱，白齒脊牙型，高冠，齒面加大。

現代的 *Equus* (馬) 前後肢均僅保留中指，白齒高冠，齒面加大，複雜的脊牙型。

最古老的始馬身體大小如狐，始新世後歷代代表的體形不斷增大，而發展到現代馬的大小。其頭部增長的比例，見圖12—56。

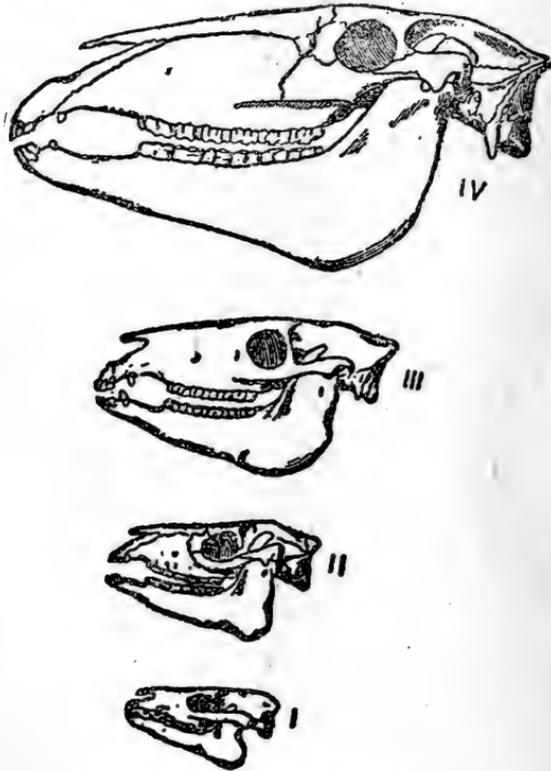


圖 12—56. 馬的頭骨大小變化

I-*Eohippus*; II-*Mesohippus* (漸—中新世);  
III-*Protohippus* (中—上新世); IV-*Equus* (更新世—現代)

我國內蒙一帶，山東蒙陰及山西垣曲等地均產多數小型奇蹄類化石。雲南老第三紀地層中產古奇蹄類化石，如原巨雷獸 (*Protitanotherium*) 等。

此外如華北上新統紅土中的 *Hipparion* (三趾馬), 體形略大于驢, 前后肢均三趾, 僅僅中趾着地, 白齒高冠, 齒面脊紋復雜, 代表馬的演化的一定階段(圖12—57)。上新世至下更新世的 *Equus sanmeniensis* (三門馬)發現于河南、河北、山西等地, 与現在馬近似(圖12—58)。奇蹄類現在僅存馬、犀及貘等三類, 远不及第三紀繁盛。我國產犀類的化石也很多; 例如甘肅漸新統上部的 *Baluchitherium* (俾路支獸)(圖12—59) 川、云、桂等省第四紀洞穴沉積中的 *Rhinoceros sinensis* (中國犀) 以及周口店上新統至下更新統的 *R. mercki* (梅氏犀) 等(圖12—60)。



圖 12—57. *Hipparion richthofeni* Koken 上新統, 華北,  $\times 1/2$

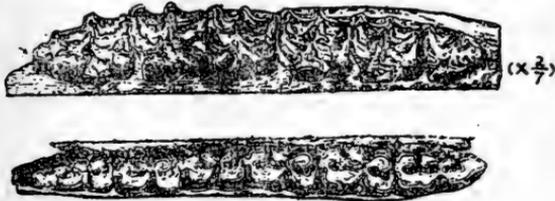


圖 12—58. *Equus sanmeniensis* Teilhard & Piveteau.  
上上新統——下更新統, 華北,  $\times 2/7$

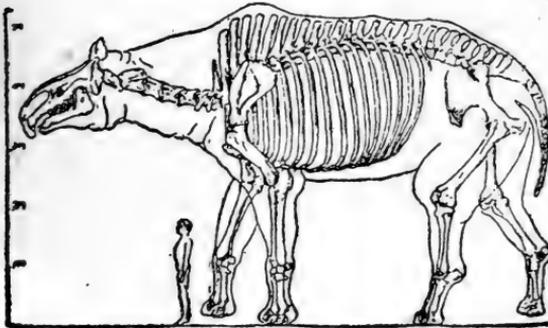


圖 12—59. *Baluchitherium grangeri* Osborn  
甘肅, (据 Gregory)

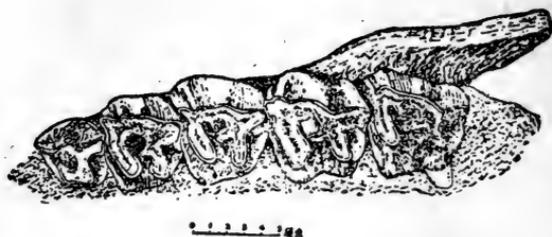


圖 12—60. *Rhinoceras cf. mercki* Jäger  
梅氏犀的牙齒，更新統，周口店

偶蹄目 (Artiodactyla) 偶蹄目的突出特征为肢骨的第三，四趾（指）最發達，二者發育均等，二、五趾（指）發育均等；但大趾（指）常退化，故通常为二趾或四趾。肢軸通过三、四趾之間（圖 12—52.2）。偶蹄目也不具鎖骨。由于專以植物为食，白齒成月牙型，齒面很大，脊紋新月狀。少数偶蹄类，如猪，为雜食动物，白齒低尖狀。偶蹄目最早出現于始新世，現代最为繁盛，例如，牛、羊、駱駝、鹿、猪、河馬等。

我國偶蹄目化石有野猪、斑鹿、腫骨鹿、羚羊、水牛等。例如華北、东北及長江上游均產之。更新統的 *Sus lydekkeri* (李氏野猪) 体大，足具四趾，3、4趾最強。白齒低冠，具許多低尖。下犬齒極

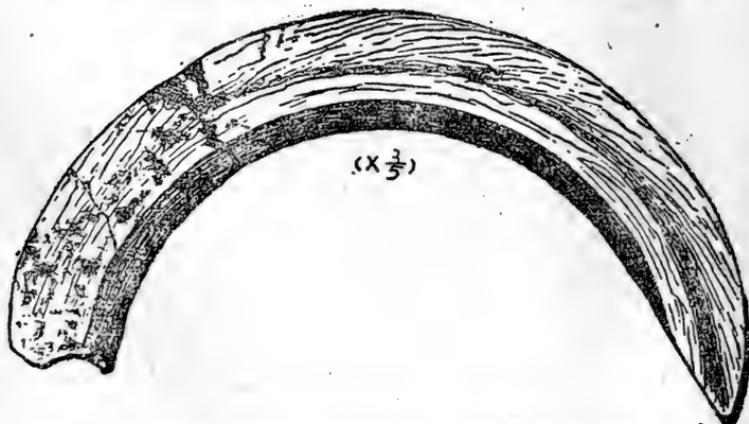


圖 12—61. *Sus lydekkeri* Zdansky 李氏野猪的下犬齒，更新世

大，弯曲，凹边三稜刀狀（圖12—61）。

更新世的 *Sinomegaceros*（腫骨鹿）在周口店中國猿人產地中發現最多，以下頷骨腫厚為主要特征（圖12—62）。

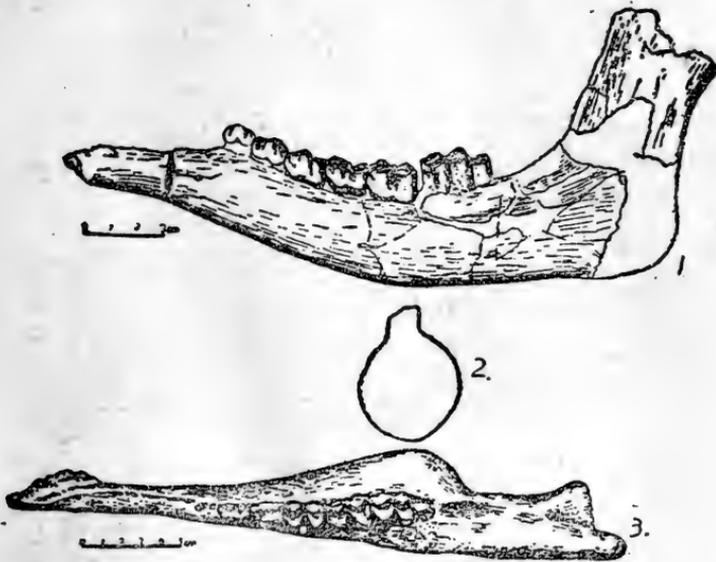


圖 12—62. *Euryceros pachyosteus* Young 腫骨鹿的下頷骨  
1—側視；2—橫切面；3—頂視 更新世，北京周口店， $\times 1/4$

**長鼻目**（Proboscidea） 現代長鼻目是身體笨大，生有長鼻的哺乳動物。它們主要以植物的枝、葉為食。四肢粗大如柱，均具五趾，趾上有小蹄，腳底有厚墊。上門齒變成長而伸出口外的象牙。臼齒很長，高冠。古代象齒面具多排低尖，近代象的齒面變成多排平行的脊（圖12—63）。最早的象出現於始新世，其歷代化石記錄完備，演化順序明確。俄國進化論古生物學家甫·奧·科瓦列夫斯基在研究象的演化方面，具有卓越的貢獻。

象的演化主要表現於下列三個方面：1. 身體由小變大，最古的象身體大小如豬，逐漸增大到現代象的大小；2. 臼齒由低尖型變為多脊型，由低冠變為高冠，上門齒由小變大；3. 頷骨的變化。下圖表示歷

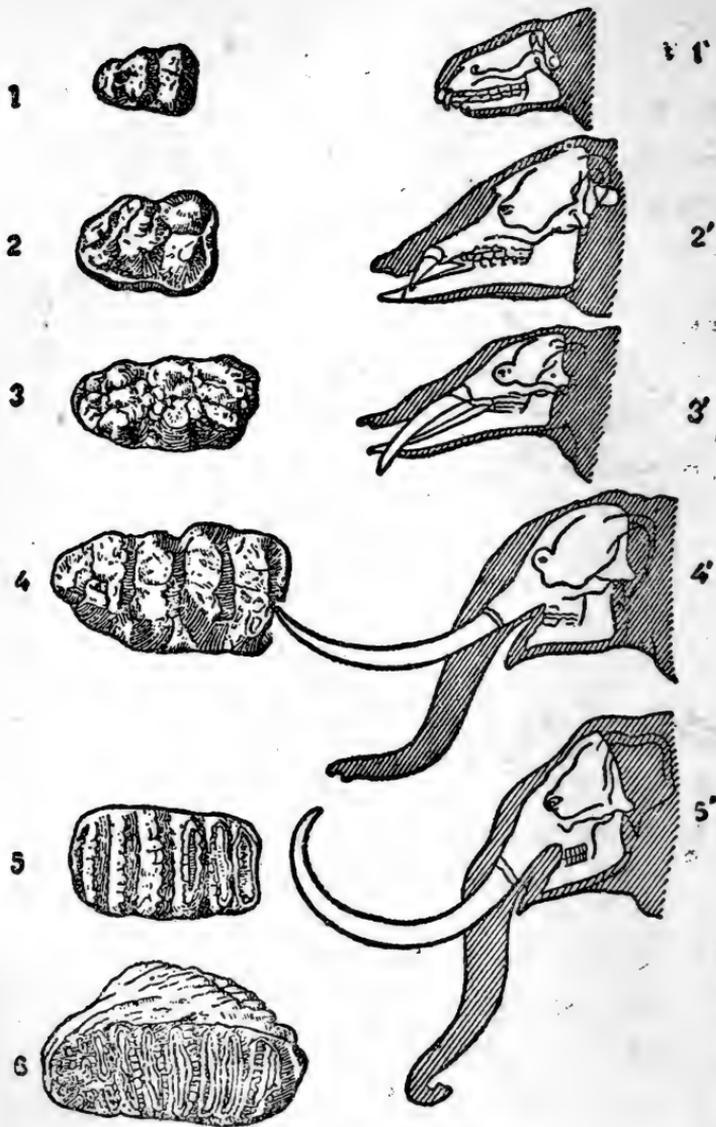


圖 12-63.

1.1' *Maeritherium* (始祖象) 身体大小如猪, 白齒兩行尖, 上下各一对門牙, 上門齒稍長, 頷骨短。始新世; 2.2' *Palaeomastodon* (古柱齒象) 体稍大, 白齒三行尖, 上下各一对門齒, 上門齒稍長, 下頷伸長。上始新世—漸新世; 3.3' *Irilophodon* (三稜象) 体增大, 白齒三行低尖, 上下各一对門齒, 上門齒加長, 下頷加長, 上頷縮短。中新世; 4.4' *Mastodon* (柱齒象) 体增大, 白齒四行低尖, 上門齒伸長, 下門齒消失, 下頷縮短, 中新世—上新世; 5.5' *Stegodon* (剉齒象) 体大 近乎現代象, 白齒 6—12 行脊, 門齒伸長, 下頷更短。上新世—更新世; 6.6' *Elephas* (現代象) 的白齒, 10—27 行脊。上新世—現代

代象的演化过程:

我國的長鼻类化石,有第四紀的 *Stegodon*(劍齒象), *Paleoloxodon*(古稜象)以及新第三紀的犛齒象 (*Mastodon*) 等。

靈長目 (Primates) 是哺乳动物中最高等的一类。它們最初均營森林生活,攀援到樹上居住,需要高度警惕性和矯捷、灵敏的感觉与行动机能,因而腦高度發达,身体和四肢灵便,四肢可向各个方向运动。听觉灵敏,兩眼大而漸轉向前視,使視綫集中而銳敏。靈長目骨骼癒合的現象普遍,上頷骨連成一塊,眼眶后有桥骨。四肢均为五指(趾),大指可与其他各指相对,指(趾)末端生有指甲。最早的靈長类是雜食者,这种食性一直保存至今,因而牙齒不很特化,白齒为丘牙型。

靈長目可分三个亞目:

- (1) 眼鏡猴亞目 (*Tarsioidea*) 古新世—現代;
- (2) 狐鏡猴亞目 (*Lemuroidea*) 始新世—現代;
- (3) 人猿亞目 (*Anthropoidea*) 中新世—現代。

前兩亞目身体很小,四足行走,善于跳躍及攀援的森林动物。第一目分布于欧、亞、美各洲,多生活于熱帶森林。第二目主要繁殖于东印度一帶。

人猿亞目包括猿猴及人,又是靈長目中的最高等者,体形一般較大。在人猿亞目中,由古老的始祖猿 (*Propliopithecus*) 于第三紀中新世初期演化出类人猿类,类人猿类在中新世后期發展初櫟猿—西梵猿类,以后又从它們發展成为最高等的靈長类—獼猿(猩猩)、黑猿(黑猩猩)及人类。人类的出現是第四紀的歷史特征。

关于人类起源的解釋,18世紀以前盛行着“神創論”的思想,18世紀後半叶和19世紀早期曾有許多学者提出过人类由类人猿起源的見解。但自达尔文的著作“人类起源与性的选择”(1871)一書出版,才为这一正确的見解奠定了科学的基础。

达尔文虽然駁斥了“人类由神創”說法,粉碎了人类起源問題与

宗教的成見的联系，但对于从猿躍变到人的原因，未能确实地回答。恩格斯在他1874年所發表的著名論文“劳动在从猿到人过程中的作用”一文中光輝地解答了这个問題。

恩格斯指出：人类的祖先——类人猿由樹居轉到平地上居住，獲得了在地上身体逐漸直立用兩足行走的能力，使前肢离地；从司行动的功用中解放了出來，是从猿轉变到人的决定性因素。手獲得解放后，

变成了从事劳动的工具，在劳动中逐漸獲得灵巧性和技藝，随着手的解放和他們劳动技能的提高，人的直立行动能力也不断發展改善，这就影响着身体上一切器官構造和位置的改善，特别是腦的高度發育。腦的發育反过来又促進了手的能力和直立行走能力的提高。

原始人类由于不断的劳动而在劳动中懂得了共同合作的好处，因而產生了人类的社会性。在原始社会性劳动的条件下，言語成了生活中必需的社交工具，人类因而創造了語言。

恩格斯認為人类進化的因素有三：（1）有能夠从事生產劳动的双手；（2）社会性的發展；（3）有声語言的發生。这都是人类不同于其他动物的特征，也是人类最重要的特征。

古生物学上的人类化石資料

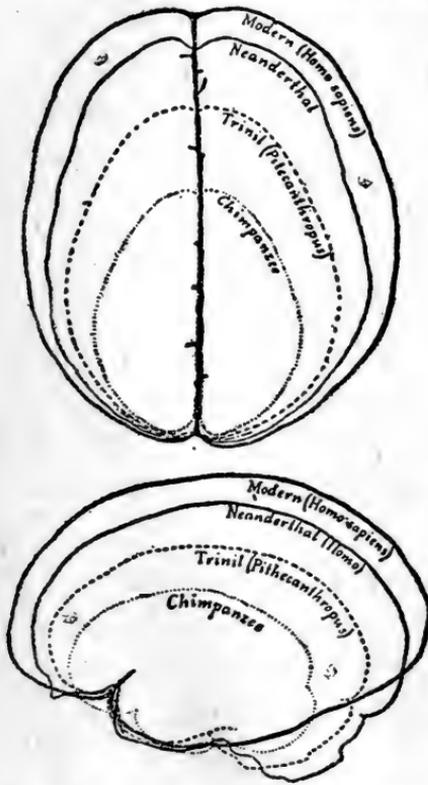


圖 12—64. 黑猩猩及各种化石人类腦量对比

Chimpanzee (黑猩猩) Neanderthal (Homo) 尼安德特人 Pithecanthropus (爪哇猿人) Homo sapiens (現代人) (据Schuchert及Dunbar, 从Osborn)

可以証明恩格斯理論的正確性。化石資料說明人類在其發展的過程中，身體的形態及結構系循下列各面變化：（1）腦量不斷的增大（圖12—64）；（2）身體直立的程度不斷加強（圖12—65）；（3）頭骨前額逐漸突出，下頷退後，眉稜漸漸消失（圖12—66）。例如：距今五六十萬年前中更新世的爪哇猿人（*Pithecanthropus erectus*）腦量平均890立方厘米，已能直立行走，額平而向後斜，眉稜顯著，頷部突出。發現于爪哇的春尼爾。

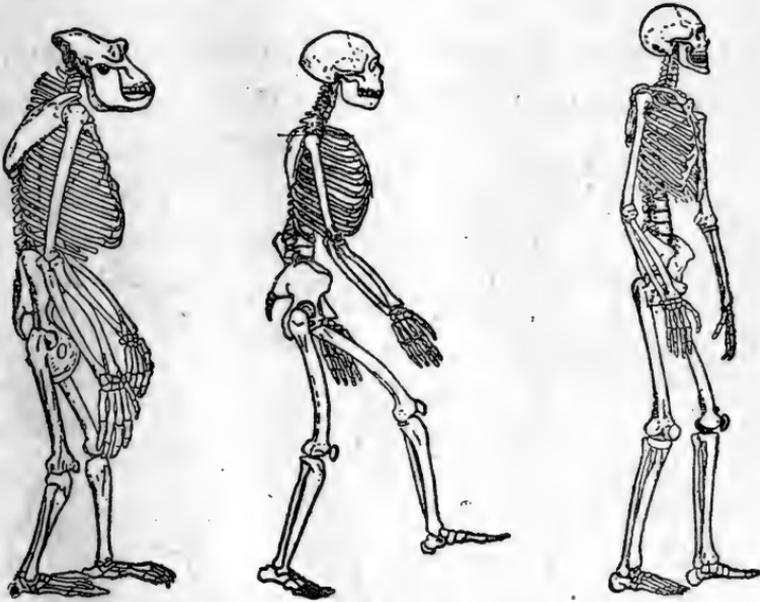


圖 12—65. 黑猩猩尼安德特人及現代人的骨架對比  
左-黑猩猩，中-尼安德特人，右-現代人

我國人類化石專家裴文中于1929年在北京附近周口店所發現的北京中國猿人（*Sinanthropus pekinensis*），化石資料豐富，包括許多頭骨、下頷骨和四肢骨，大致與爪哇猿人同時，特點亦與爪哇猿人相似，惟腦量較大，約1050立方厘米。中國猿人的腦量比爪哇猿人稍大，可能由于性別不同的原故，爪哇猿人化石均為女性，北京猿人則

以男性为多。

在欧、亞、非洲都有發現的尼安德特人(*Homo neanderthalensis*)大概生存于距今75,000—200,000年前，腦量1550立方厘米，身体直立，稍向前弯，額稍突出，眉稜仍顯著。

1864年首次在法國的克魯馬努發現的克魯馬努人化石，为距今20,000年前、第四紀末期的人类，腦量約1500立方厘米，額高而突出，身体直立，眉稜消失，下頷退后，鼻部突出，无疑已屬于真人(*Homo sapiens*)。

此外第四紀更新世后期的真人化石，在我國也有不少發現，例如在甘肅找到的河套人以及北京周口店的山頂洞人皆是。

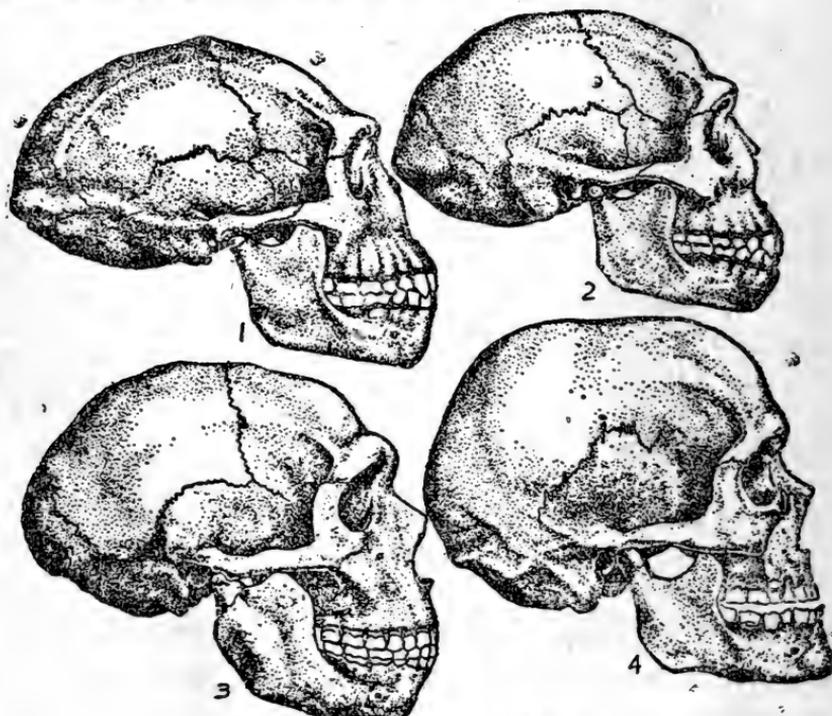


圖 12-66. 人类化石头骨对比

1-*Pithecanthropus erectus*直立(爪哇)猿人; 2-*Sinanthropus pekinensis*(北京中國猿人); 3-*Homo neanderthalensis*尼安德特人; 4-*Homo sapiens*(克魯馬努)  
(据Romer).

## 第十三章 古植物学

### 第一節 概 說

#### 植物的特異及其与動物的关系

植物，一方面有它們自己的特点，但另一方面又和动物有着密切的关系。就运动上說，一般常見的植物是固着土壤中生長，不能如同大多数动物一样移动其位置的。但也有些低等植物，却可以在水中浮游移动，例如一些單細胞植物(矽藻等)是。即使是高等植物，也可因具有感应性之故，能發生对外界刺激而起的运动，含羞草便是著例。从营养方法上說，絕大部分植物都能从大气中及土壤中吸取簡單的无机物質，在太陽能的作用下，制成复雜的养料以供生活，即所謂自养生活。这和动物之不能自制养料，而必須以植物或别的动物体（亦即間接从植物体）取得已制成的有机化合物作为养料者，顯然有別。但也有一些植物，营腐生生活或寄生生活，即所謂他养生活者。它們和动物一样，以别的有机体中的已制成的有机化合物作为养料，或生于有机物比較丰富的水中，自水中吸取养份，而不能自制养料，如矽藻类中一些体内沒有色素的种，即是其例。

植物和动物，其体軀都是由細胞所組成。在这一特点上的相似，更明顯地說明植物和动物間关系的密切，并把动、植物兩者統一起來。只是植物的細胞，通常具有主要由纖維素構成的坚实的細胞壁，为植物細胞最顯著的特征。不过，即使就这一点上說，也沒有使植物和动物之間划出絕对的界限，因为植物的性細胞是失去明晰可見的細胞壁的。有些低等植物（如少数菌类），在其生活的某些階段中，也

失去明顯的細胞壁。

綜上所述，植物和動物之間，特別是高等植物與高等動物之間，它們的體軀組織、器官構造和活動方式等，固有不同之點。但同時，不論在運動、感應性、營養方法、以至於細胞構造等方面，又都有相似之處。它們之間的區別，嚴格地說，只是相對的。我們並不能把動、植物二者之間劃出一條絕然的界綫。這些事實，顯示出植物和動物確有着共同的地方，尤其是愈近低等的植物和動物，其間的區別也就愈小。換句話說，有機體愈近生命的起源，就愈難分辨出它是植物還是動物。由此可見，植物和動物之間是具有十分密切的聯系的。有極多的確鑿的事實，証明了植物界和動物界實際上是同出于一個來源的。它們之間的差別，乃是生物發展的結果。

### 植物在自然界和在若干礦床成因上的作用

植物在地球上分布極其廣泛。氣候溫暖的地方，固然被密茂的植物所占据；在高等植物稀少的沙漠地帶，也有藻類、地衣和細菌生長着。即使是兩極地區以及積雪的高山之上，也不能認為是完全沒有植物生存的。植物不僅生長在大陸上，同時也生長在海洋。無論在淡水中抑或鹹水中，都有豐富的植物在孳生着。在地球歷史中，植物出現很早。在元古界地層中，就已有藻類化石發現。大多數學者認為，最初出現于地球上的生物，乃是植物。由于植物在地球上分布的廣泛性，以及在地球上存在的長久時間，它們對自然界所起的作用，是顯然十分重要的。

按其在自然界中的作用來說，植物可分為綠色植物和非綠色植物兩大類。這兩類植物中，以綠色植物所起的作用為最顯著。綠色植物在自然界的作用，可以概括為：

#### 一、對自然界的影響

(1) 供給大氣中以氧氣——一般學者相信，在今天大氣中所有的氧、以及岩石風化進行中用去的氧，幾乎全部都是由綠色植物在生長

时期通过光合作用，从大气中的 $\text{CO}_2$ 游离出来的，还有一小部分则是由若干种细菌把氮化物变成氨，或把硫酸盐变成硫化物或硫时所释放的。这样，植物便间接地帮助了岩石的化学风化作用。此外，氧又是多数生物呼吸所需要的。

(2) 分泌酸类及其他东西——从根放出柠檬酸 ( $\text{H}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{C}_7$ ) 和碳酸，可以把岩石 (特别是碳酸盐类岩石) 的矿物溶解，这样便直接促进了岩石的化学风化作用。植物呼吸时，呼出 $\text{CO}_2$ ；植物死去后，在腐解时，纤维中所含的碳受氧化也可变成 $\text{CO}_2$ ，这气体溶解于水，便造成碳酸，同样可以溶解矿物。此外，许多细菌的活动，可以产生氨、硝酸等，这些分泌物都是腐解岩石的有力因素。

(3) 机械的破坏作用——植物生长时，根部的劈裂作用，可使岩石裂开和破碎。这便有助于岩石的物理风化作用。

(4) 制造有机物——在植物的生活过程中，从无机物和水制造出大量的有机物。这些有机物就是植物本身、动物和人类需要来作食物的。事实上，绿色植物是世界上有机物唯一的创造者。

(5) 产生腐植质腐植土——植物死后，其遗体腐烂如系在饱和水份的环境里进行时，可以生成腐植质及腐植土。

## 二、在若干矿床成因上的作用

(1) 产生泥炭及煤——植物把太阳能积聚在它的体内的有机物中，最后变成人类在工业上所需要的多种燃料矿产；泥炭及煤便是其中一部分。它们是，或者主要是，由于植物死后其遗体经过积聚，变质以及其他过程产生出来的。里面常有纤维、花粉、孢子等，是它们的成因和植物有密切关系的证据。

(2) 产生油页岩和石油——油页岩中的生油物质，主要是植物的孢子和花粉，以及脂肪质或腊质的海藻等，经过化学分解而成的。依一般学者见解，石油的生成，一部分和油页岩，亦即和植物也有密切关系，虽然目前苏联学者中有许多主张石油系无机成因者。

(3) 产生其他矿产——植物除可造成上述的有机残留物外，还

可由遺體中的不易腐爛部分直接構成沉積礦床，或者通過它們遺體的腐爛所發生的化學變化，引起礦物的沉淀，因而造成礦床。前者如砂藻土和由藻類所積成的石灰岩；後者則可以一部分沉積鐵礦為例：當植物體腐爛時，奪去鄰近岩石或土壤中礦物的氧，致使這些礦物中的高價氧化鐵變為低價氧化鐵，再而變成碳酸鐵，被含 $\text{CO}_2$ 的水溶解，至適宜環境下，又沉積出來，或者直接成為菱鐵礦，或者是放出 $\text{CO}_2$ 而變成褐鐵礦。

## 植物分類簡述

地球上所有的植物，依其體軀構造的複雜程度，可以分為兩大類，即低等植物和高等植物。把植物界劃分為這樣的兩大類，原不是有嚴格的分類學上的區別標準的，只是為了便利而已。

**一、低等植物：**低等植物和高等植物之間的區別，在於低等植物的軀體構造甚為簡單。最簡單的低等植物，為單細胞的，該植物的一切生命現象皆在這個細胞裡面進行。比較複雜的低等植物則由許多細胞連成條狀、片狀或比較複雜的形狀。有時各細胞間也分化為營養細胞和用於繁殖的細胞。但無論如何，所有的低等植物，其體軀尚未有真正的莖和葉的分化，故一般稱為同節植物或葉狀體植物（Thallophyta）。

在低等植物中，依照較新的分類系統，可以分為許多門，包括各種藻類和菌類，以及地衣。因它們化石不多，故不一一列舉。

**二、高等植物：**高等植物體的構造，比低等植物者遠較複雜，它們有構造複雜的營養器官，體軀分化為莖和葉，絕大多數都有根。故也稱異節植物或莖葉植物（Cormophyta）。

高等植物的分類，依照蘇聯古沙諾夫（П. И. Курсанов）等1951年的分類系統，計有下列各門：

苔蘚植物門 Bryopsida —— 化石甚少

裸蕨植物門 Psilopsida —— 化石較多

石松植物門 Lycopsida —— 化石頗多

楔葉植物門 Sphenopsida —— （節蕨植物門 Arthrophyta）化石頗多

蕨類植物門 Pteropsida ——化石豐富

裸子植物門 Gymnospermae ——化石豐富

被子植物門 Angiospermae ——化石豐富

因为古植物学部分規定的講授时数甚少，篇幅不能过多，本章只簡單介紹低等植物中的一些藻类，以及裸蕨类以上的高等植物各門中的一些常見屬。其余化石不多的門类，均从略。又由于教学大綱所規定，不能依各門、綱、目、科等的次序排列及逐一描述特征，系統方面及屬的举例方面，都不免有些不能完全照顧的地方，常見的枝叶化石也不能充分介紹，虽然編寫时已在教学大綱之外增入了一些供課外参考的部分（即用小号字排的部分）。

## 第二節 低等植物及其地質作用

### 低等植物概述

一、低等植物的特征：低等植物或叶狀体植物，其体軀是由單細胞或多細胞組成的叶狀体。它們或为不分枝的，或作叉狀分枝的，但皆如前節所已提及的一样，不能划分为各种营养器官，即沒有象高等植物所具备的根、莖、叶之分。此外，低等植物又沒有如同高等植物体中的由輸導組織所形成的中心柱。叶狀体的大小，很不一致，从極微小（有些細菌其直徑僅及0.2—1微米，長僅1—10微米）的起，一直到以米計（有几种藻类，例如昆布，体長达100米以上）。

低等植物有些是行他养生活的，如菌类的大部分及少数藻类屬之。但也有些如同高等植物一样，是行自养生活的，如大部分藻类和一小部分菌类。

低等植物有些生長在水里，也有些生長在其他任何地方。藻类基本上是水生植物，它們大部分生活在池、河、湖和海洋中，一小部分生活在陸地上的潮湿地带。細菌普遍地生存在各种地方：土壤、水、空气里面有它們，动物的口、腸里也有它們。一般菌类則多生長在森林、湿地以及其他地方的土壤上。能生存在别的植物所不能生存的岩石和崖壁上的地衣，乃是菌类植物和藻类植物共生而成的。菌

类不能自制养料,但能用菌絲从所居的恶劣环境中吸收水和溶解在水里的无机物,而藻类則可以从菌类得到水和无机物來進行光合作用。这样,它們便可以互助共存。

低等植物的生殖方法,包括无性生殖和有性生殖。无性生殖可分为直接分裂和形成无性孢子二种。前者多見于細菌及簡單的藻类,如矽藻类;后者則为許多别的藻类所采用。有性生殖可分为接合作用(同形配子相結合)和受精作用(異形配子相結合)二种,前者如矽藻即有时行之,后者如輪藻是。孢子(无性孢子)分为游泳孢子及不活动孢子二类,前者不具細胞壁,乃一团裸露的原生質,上有一根或多数鞭毛;后者則为具厚壁的营养細胞,体積与普通营养細胞相当。菌类的不活动孢子,產生于孢子囊內。配子形态和游泳孢子无多大区别,也是不具細胞壁的一团裸露的原生質,通常并有鞭毛,能活动。但它具有結合的特性,且非經結合之后,不能產生新个体,是其不同之点。

二、低等植物在時間上的分布:低等植物在地球上可能很早就出現;地球上最初出現的生物,就是低等植物。只因它們大部分軀体小而軟弱,極难保存成为化石。但無論如何,最早的藻类化石在前寒武紀地層中,已有發現,而动物及别的植物的化石要在时代較晚的地層中才有見到。在古生界下部地層中的植物化石,除藻类外,别的很少,故古生代前期这一段时间,叫做藻类时代。藻类和菌类,其种类及数量在今天的植物界中,仍占有相当重要的地位。

三、低等植物的地質作用:低等植物体軀虽小,但由于数量众多之故,它們的地質作用却很重要。藻类大多数有叶綠素,因此和陸生植物有同样的作用。它們是水中有机物質的創造者。所有生存在水里的动物,都依賴水藻制成的有机物生活。有些藻类,有吸收礦物質(例如鈣質、矽質)的能力,死后在海中積成地層,有时可以达到很大的厚度。例如有些石灰岩,以及矽藻土礦,便即分別由鈣質藻和矽質藻类所造成的。一部分的煤,主要是由藻类所積成,叫做藻煤。此外,对于油頁岩的生成,藻类的作用顯然也占有重要的位置,有如前述。

## 藻類化石舉例

如前所述，低等植物包括各種藻類和菌類，以及地衣，但由於它們的體軀大部軟弱，不易保存，化石很少見。故這一類植物化石之比較主要者，只有若干藻類。

藻類多為水生，也有生長於土壤，樹干的表面，或別的暴露於空氣中的物體之上的。海洋或淡水沼澤或溪流中，都可以有藻類滋生。海洋中的植物，大部為藻類，有些屬於浮生生物，懸浮海中；有些屬於附生生物，傍海岸生長，或生長於海水淺處。各種藻類的體積大小和構造的複雜程度，差異很大。最小的為單細胞植物，須用顯微鏡才可察見；大的則是由數百萬個細胞所組成，長可達百米。

藻類可因其顏色及細胞結構，生殖方法等別為藍綠藻綱（Gyano-phyceae）綠藻綱（Chlorophyceae）褐藻綱（Phaeophyceae）紅藻綱（Rhodophyceae）等。另有矽藻綱（Diatomeae）和輪藻綱（Charophyta）。前數者的化石，有時可在它們積成的石灰岩中見到；矽藻類常構成矽藻土，輪藻類化石也可見於許多時代的地層中。

下面所舉，是藍綠藻類矽藻類和輪藻類化石的一些例子：

### 一、*Collenia*（聚環藻屬）

特征及生態 *Collenia* 是一種大型的鈣質藻類，大約屬於藍綠藻綱。它的藻體具有同心的圓層構造，直徑約自數厘米到十餘厘米；其頂端大都成一拱形面。它們的生長似通過增添不規則的外層，以增大其體積。這和現生的藍綠藻大部分能分泌膠質層，包圍細胞或一團細胞之外的特性相同（Colla——希臘文“膠質”之意）。這屬藻類乃生長在廣闊而淺的水中者。

*Collenia* 的形狀有多種變化。有些是圓球狀的（圖 13—1），有些是柱狀的（圖 13—2），也有些是其他形狀的。因此可分別為數“種”。柱狀者有時很細長，但本屬永不分叉。

*Collenia* 及其類似的東西，曾有人懷疑它們不是真正的化石，而是無機物質所聚成，因為它們里面至今還未有人見到過細胞構造，足以證明它是有機體遺跡

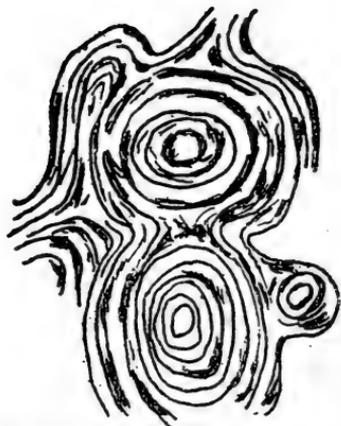


圖 13—1. 聚环藻的形态及構造，以 *Collenia sinensis*, (中國聚环藻) 为例。注意它的同心圆層構造。繪自產于北京西山震旦紀石灰岩中的标本

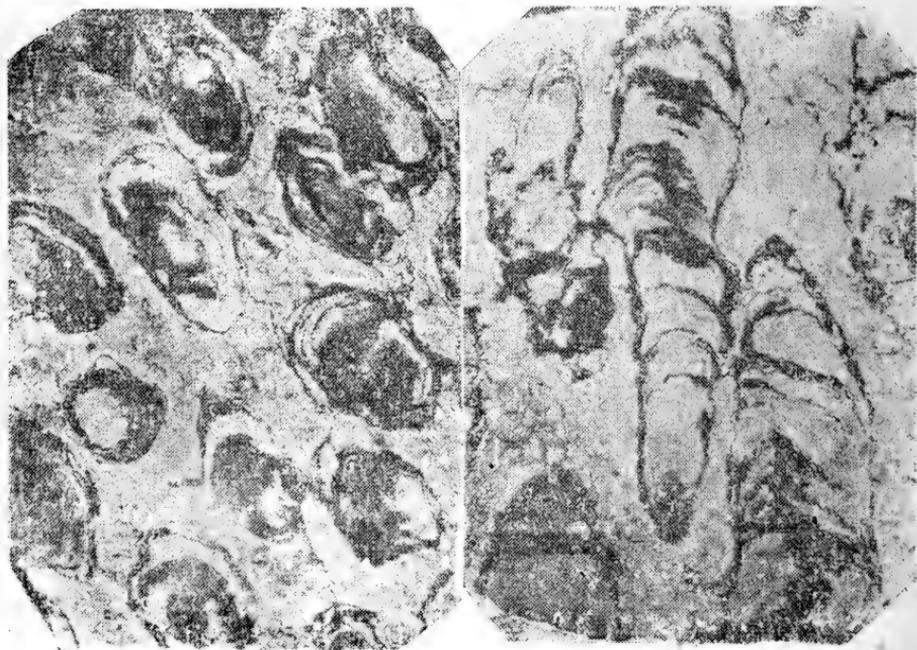


圖 13—2. 聚环藻的一种，*Collenia cylindrica* (圓柱狀聚环藻)。產于山西五台山震旦系中。(依楊傑)  
左—橫切面；右—縱切面

者。不过也有許多古植物学家仍記述之。而且，就寒武紀前地層的对比上說，这些“化石”仍有一定的用处，故这里仍介紹它。

时代及分布 *Collenia* 可見于世界上許多地方的震旦紀或其相当时代的地層中。东亚及西伯利亚东部的震旦系里面，都有这屬化石發見，如中國河北省的南口及北京西山、遼宁、山西五台山(圖13—2)、云南东部等，都是較著名的產地。

## 二、矽藻綱 (Diatomeae)

**生态** 矽藻为單細胞的極小的藻类。它們普遍生長在海水和淡水里面，孤生或群生。現存的已知有6000种；在地質时代出現的很多。其中有些是生活在水底，有些則屬于浮游生物。有些則以粘液質的柄附着于朽叶或岩石等而生存。

**特征** 矽藻类的最顯著特征，是它們的充滿二氧化矽的細胞壁，形成坚固的介壳。在細胞死亡后，介壳仍可很好地保存成为化石。介壳的構造，主要是上下兩瓣，分別叫做上函和下函；上函略大，套在

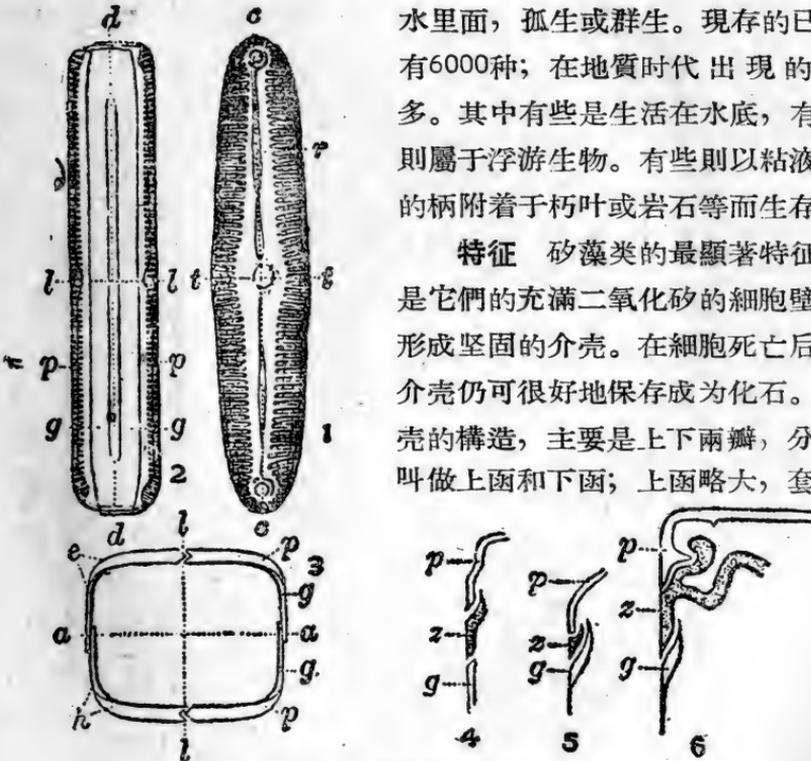


圖 13—3. 矽藻壳的構造圖解

(以羽狀型矽藻之一種 *Pinnularia viridis* 为例)：

1—壳面；2—帶面；3—橫切面；4, 5及6—壳面与帶面的連結几种情况。P—上函或下函；e—上函；h—下函；g—帶面；r—接縫；z—介帶；cc—中央綫；tt—橫綫；cc与tt的交点为中節；中央綫近兩端处的点为端節；ll—中軸(連結上下函中点之綫)；aa—橫断綫；dd—分裂面(依Pfitzer, O. Miller)

下函的上面，有如箱盖盖于箱上(圖13—3之e及h)。上下兩函又各由兩片組成，在頂底面的兩片叫做壳面(圖13—3之P)，在側面的叫做帶面(圖13—3之g)。每一函的壳面和帶面兩者之間，有时又有另一小片，名叫介帶(圖13—3之z)，把二者連結起來。从壳面的方向观察砂藻，和从帶面的方向观察所得的印象，大不相同。从壳面的方向看去，它的形狀很多变化，有圓形、有橢圓形、菱形、紡錘

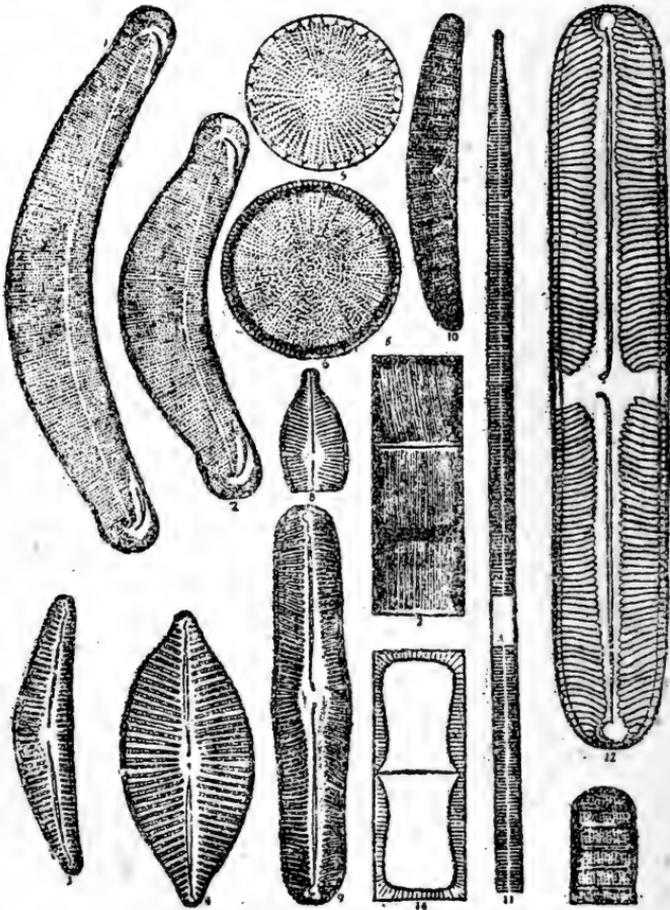


圖13—4. 砂藻的各种形式。山东臨朐縣砂藻土中所產的砂藻化石的一部分(依斯克瓦藻夫)。(高倍放大)

形、三角形、四角形、帶形等等之別，不勝枚舉（圖 13—4）。壳面又有各式各樣的飾紋，如點紋、綫紋、及網紋等，在顯微鏡下，頗為奇觀。又有些矽藻的壳面上，有一狹長裂縫，從壳的縱向的一端，伸到另一端，把壳面分割為兩部分（見圖 13之3）。這裂縫叫做接縫，是供氣體及物質進入細胞之用。同時由於細胞質在運動時，能通過裂縫而與水的分子發生摩擦，植物體遂得以移動。在裂縫的中點和兩端，各有環狀或瘤狀的增厚，分別叫做中節和端節。所有介壳的形狀、飾紋以及接縫的有無及其形態等，都是鑑定矽藻的主要根據。

**分類** 矽藻可大別為兩類，即（1）羽狀型矽藻（Pennatae，也譯羽紋矽藻）和（2）中心型矽藻（Centricae，也譯放射矽藻）。前者的特征是單面對稱構造，后者則是輻射對稱。

**時代** 矽藻開始出現於侏羅紀，至白堊紀及第三紀大盛，直至現代。我國吉林琿春（上第三紀）、樺甸（更新世）及山東臨朐（中新世）等地所產的矽藻土中，都有大量矽藻化石（圖13—4）。

### 三、Chara（輪藻屬）

**生態** 輪藻屬是藻類植物中具有比較複雜的構造，很接近於高等植物的輪藻綱（Charophyta）中的一屬。以現生的輪藻為例，它的體軀看來似有“莖”“根”和“葉”的分別。它通常叢生于靜水（普通是淡水，偶也見于微鹹水）的水底，如湖澤、小溪以及寬淺的河流中，構成稠密的脆弱的藻層。海相地層中也可有輪藻化石。因它有吸收水中鈣質的特性，故也稱為鈣藻。

**特征** 輪藻屬的葉狀體是多細胞的。它具有直徑約一毫米的細小的“莖”，全長可達16厘米以上（間有長至65厘米者）。莖上有節，把它分成節間；節的距離略有一定。在節上排列着放射狀的“葉”，有如輪輻；輪藻之名，即始自此。“葉”作綫形，“莖”和“葉”的腋間，有時有小“枝”；小“枝”可依同樣方式生出綫形的“葉”。在“莖”的下部，生有小“根”（圖13—5之1）。

輪藻最特別的地方，是它的雌性和雄性生殖器官。雌性生殖器官叫做卵囊，雄性生殖器官叫做精子囊。輪藻是雌雄同株的（偶也有是雌雄異株的）。精子囊和卵囊都生在“莖”的節上，“莖”和“葉柄”接合之處（圖13—5之2）。它們的構造很複雜，和別的植物很不相同。

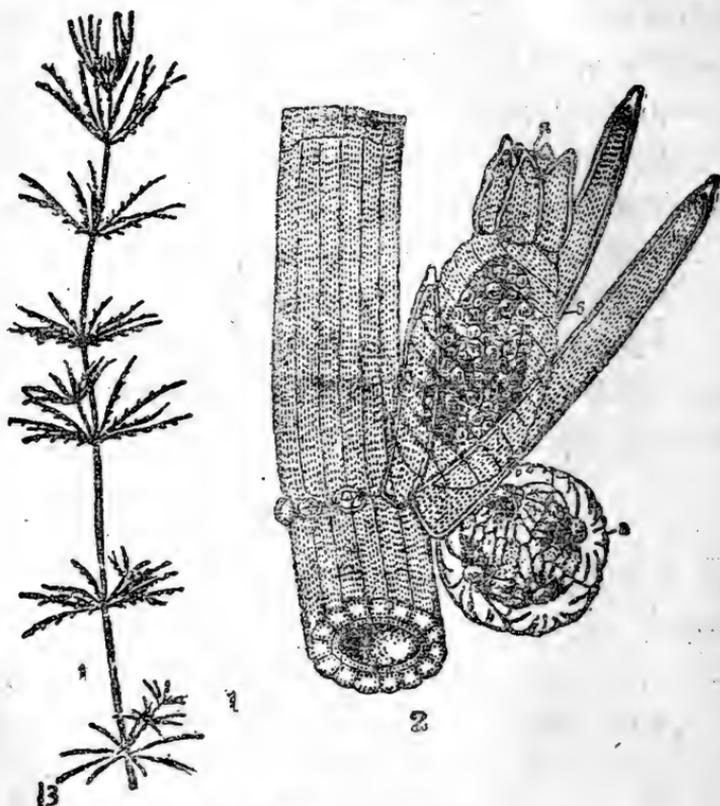


圖 13—5. 現代輪藻的一種 (*Chara fragillis*)

1-“莖”“枝”及“葉”的一部分；2-莖一部分放大，示卵囊(б)及精子囊(а)生于“莖”的節上，“莖”和“葉柄”的接合處，к-卵囊的囊冠(依Генкель)等

因此，輪藻在植物分類學上的位置，目前還未十分確定。有些學者把它看作綠藻類。

**卵囊的構造** 輪藻化石的最常見部分，要算它的卵囊。形多為橢圓，也有作卵形的，體積很小，通常長約800—1300微米，寬約600—

1000微米。卵囊的構造，可分為四個部分：（1）螺旋細胞（或稱螺旋綫），由5個螺旋細胞所組成，左旋；（2）囊冠，位於螺旋細胞的頂端，由5個細胞組成，排成一輪；（3）囊柄，是插于卵囊的底孔內，把卵囊和“莖”或小“枝”联接起來的細胞。（4）卵球，是藏在卵囊里面的橢圓形卵細胞。這几部分構造中，以螺旋細胞保存成為化石的機會最多，因為通常就是這一部分具有鈣化的能力。

時代 上石炭紀至現代。如維吾爾自治區庫車第三紀初期地層中，即有發現（圖13—6）。雲南曲靖越州盆地漸新統中也有。



圖 13—6. *Chara sinkiangensis* (新疆輪藻)

a-側面圖；b-頂端圖，示頂端的五個小疣狀體；c-底端圖，示底孔。產于新疆庫車第三系下部。 $\times 32$ （依盧衍豪）

輪藻綱的其他屬，早在泥盆紀初期即有確切記錄。我國雲南婆兮、嵩明、彌勒等縣的海相泥盆系中，即有發見。事實上，本綱植物在我國已知產地已經不少，除上述維吾爾自治區、雲南諸產地外，在甘肅永登的下侏羅紀含煤地層、山西垣曲以及山東蒙陰、萊蕪一帶的始新系中，都會有其化石踪跡。我們在露頭觀察或鑽探工作中，應加以注意。

### 第三節 裸蕨植物門 (Psilopsida)

#### 裸蕨植物門的特異及其在植物演化上的意義

裸蕨植物的主要生存時代是下及中泥盆紀，但在上志留紀已開始出現，為現知的一群最古的同時也是最原始的陸生植物。裸蕨植物是

陸生植物的證據，見于它們在莖的表面生有氣孔，用來通氣；下部生有根莖及假根；更有輸導系統；所有這些，都是適應陸生環境的特有的構造。而且，植物體的細胞組織，已有明顯的分化。它們具有木質部、韌皮部、角質化的表皮層等，非如同藻類的細胞組織，尚未分化。但在另一方面，裸蕨的植物體構造仍然簡單，有些只有一葉狀體的莖，其枝尖生着孢子囊而已，這又和低等植物實際上沒有很大的差別。所以這種陸生植物只是最原始的。孢子囊里面，生有孢子，故裸蕨植物又是最初的陸生孢子植物之一。它沒有根系；莖上多半沒有葉子，即體軀還沒有分化為莖和葉。莖裸露或僅生小刺；有些雖生有葉子，但葉子構造還很簡單，里面沒有葉脈；維管束生到葉基即止，而不伸入葉的里面。而且輸導系統也很簡單，只構成原始中心柱，里面沒有髓（註1）。所有這些特點，顯示着裸蕨植物乃是介于藻類和較高等的陸生植物之間的過渡類型，在植物進化史上具有重大的意義。

（註1）中心柱（或簡稱中柱）是管束植物的莖的中心。依它的構造的複雜程度可分為三類，其間的差別和植物發育系統具有密切關係。最古的最原始的中心柱，叫做原始中心柱（圖52之1），即木質部位於韌皮部管腔之內，構成一個同心維管束；木質部里面，沒有髓存在。這類中心柱，可見于裸蕨類、楔葉草類、少數的鱗木類，原始的蕨類及其他較原始的陸生植物。高等的陸生植物的莖，當幼稚時，也有此類中心柱，及成熟後才消失，依據生物的個體發育史為其系統發育史的重演之說（即重演律），這現象也是此類中心柱為原始之物的一証。有時，原始中心柱呈放射狀（三射、四射等），如楔葉草的原始中心柱即為三射狀（參考圖24）。其次，由原始中心柱進一步便產生了管狀中心柱（圖51之2），即中心柱的中心有由一些薄壁細胞所組成的髓部存在。髓的外面，圍以管狀的木質部，再外則為韌皮部所構成的外管所環繞。這樣，維管束便作管狀，故名管狀中心柱。如多數鱗木類，以及蘆木類等，即有此類中心柱。再其次，還有網狀中心柱（圖51之3及4）者，乃是由管狀中心柱被放射狀的髓部所分割，破裂為許多分柱所成，故也叫多柱狀中心柱。這是一種比較完善的中心柱，如樹蕨及種子植物所見者是。

在植物進化史上最值得注意的事件之一，要算輸導系統的出現。這一發展可能初現于植物開始生活于陸地上之後不久。直到今天，大多

數古植物學家都相信裸蕨植物門是陸生植物的祖先。由於裸蕨植物的發現，使二十世紀以前所未解決的關於陸生植物的起源問題，關於葉狀體植物和莖葉植物之間的关系問題，以及原始的陸生植物是什麼的問題，都已獲得解決。裸蕨植物的發現，使我們矯正了過去對於石松類、節蕨類和真蕨類這幾枝植物系統發生的看法，而把它們看作是起於同一的來源。裸蕨植物門的發現，又解釋了關於根和葉以及孢子囊的起源的問題。例如它們沒有根系，但由莖分化出來的匍匐部分（即根莖），水平生長，伸入土壤裏面，就已執行了根的作用，這可能為根的原始形態。莖在空氣中的分枝部分，表皮層具有氣孔，執行着光合作用的功能，變成葉狀枝，這就為未來的葉片的產生打下了基礎。

### 裸蕨植物的典型代表

#### *Psilophyton* (裸蕨屬)

裸蕨植物門的特徵及其生態，可以其中的*Psilophyton*一屬作為代表來說明。*Psilophyton*的化石，通常都是碎塊的，因此在鑑定時必須特別小心。

**特徵** 最典型的*Psilophyton*，其整個植物體形態有如圖13—7的復原圖所示。它是一種細小的植物，其地上莖高度不超過1米；不論根莖或地上莖的直徑，都在1厘米以下。沒有根。地上莖通常作二叉式（或叫二歧式）分枝，但也常有一枝大於別一枝，而變成中心枝，使別一枝變成側枝的（假軸分枝）。有些小枝是實枝，其尖端帶有小的卵狀孢子囊。裸蕨的小枝常在尖端作渦卷狀的卷曲，有如在開展中的蕨類“葉體”（參考蕨類植物）一樣。莖中有原始中心柱，其輸導系統，據目前所知，含有螺紋管胞及梯紋管胞（註2）（圖13—7c）。植物體的地上部分，大部分生有短而堅硬的尖刺（圖13—7b）。這些刺在較大的枝上生得很多，但在小枝上則比較稀疏，有時甚至完全沒有。小刺脫落后，在枝的表面遺留下分布不甚規則的小點痕。*Psilophyton*沒有葉；裸蕨之名，即始自此（希臘文 *Psilo* 是裸露的光禿的意思；

phyton 則意为植物)。最初描述者 J. W. Dawson 曾把这些刺看作

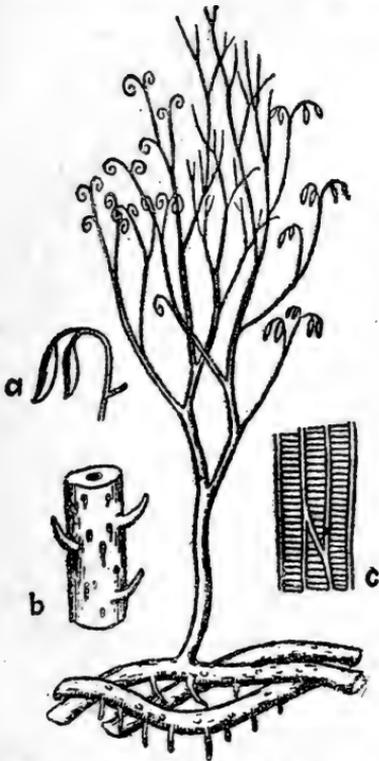


圖 13—7. 裸蕨之一種, *Psilophyton princeps*, (首見裸蕨) 復原圖(縮小)。下泥盆紀(少數屬中泥盆紀)

a—對孢子囊; b—莖的一截(原大);  
c—地上莖的梯紋管胞。(依 Dawson)

叶。但事實上刺內沒有輸導組織，刺面也沒有氣孔，故以其說是具有葉的性質，不如說它們只是凸出物。在意外地保存很好的標本中，可以看到這些刺的尖端微微張大，里面含有一種暗色的物質，暗示着刺具有腺的功用。在另一方面，枝的表皮上，則具有很多氣孔，行使葉的作用。孢子囊獨生于短的二分的小枝尖端，因此看來好像成對生長(圖 13—7a)。它們大小不一，但以自 1—1.5 毫米，長 4—5 毫米者為常見。一般作卵形，其末端圓鈍，也有作尖銳狀的。孢子直徑 60—100 微米，具有滑壁，成四產出(即通稱的四分孢子)。因為孢子沒有大小之分，這植物顯然是同孢子的。

(註 2) 植物的輸導系統，是作運輸水份及營養物質之用的。根據它的構造及機能，輸導組織可分為二類：

1. 管胞及導管——它們用作運輸水和礦物質，見于木質部中。管胞也稱假導管，是一種相當狹長的紡錘狀死細胞，具有

斜的，尖的或圓的末端(圖 13—8)。導管則是已成長的，內部能通過水的管狀死細胞的聯結物。各細胞相接處的壁已經溶去，因而形成一條長的，完全的毛細管。就發展系統上說，管胞是水份運輸組織中的原始形式。較低等的植物，只有管胞而無導管，例如蕨類及多數裸子植物的莖，都缺乏導管，而被子植物的莖內，則可以見到導管(圖 13—9)。導管是最完善的運輸形式，而且為最進化的有花植物所持有。

管胞及導管的壁，皆已木質化，並且都有增厚的地方。管胞的增厚部分，有

些作环紋狀。有些作螺紋狀，又有些作梯紋狀，它們分別叫做环紋管胞、螺紋管胞及梯紋管胞。这几种管胞多見于比較低等的植物。如裸蕨植物，蕨类植物等。更有些管胞的細胞壁，增厚程度加强，除僅余的壁孔之外，全部增厚。这叫做孔紋管胞（具有边缘增厚的孔紋）；高等植物中的裸子植物的莖即以具“緣壁孔”的管胞为特色。这样的胞壁几乎全部增厚的管胞，其作用是在于加强植物体的机械支持能力。至于導管，也可就其胞壁加厚部分的形状而別为环紋導管、螺紋導管、梯紋導管、孔紋導管及網紋導管（增厚部分呈起伏的格子狀）。在各种導管中，环紋、螺紋、梯紋三种就其結構來說，是比較原始的，其中环紋与螺紋導管在植物体中首先出現，当莖部尚未完全成長之前，它們即已形成，乃莖的生長尚未停止时期的產物。孔紋及網紋二种導管，在進化过程中出現較晚，它們乃是后期形成的導管，由于細胞壁几乎完全增厚所造成的，直径也較大，为導管中最牢固者（关于壁孔，可參看本章的註4）。

2. 篩管——篩管是由一系列引伸很長的管狀細胞所組成。細胞与細胞相接处的

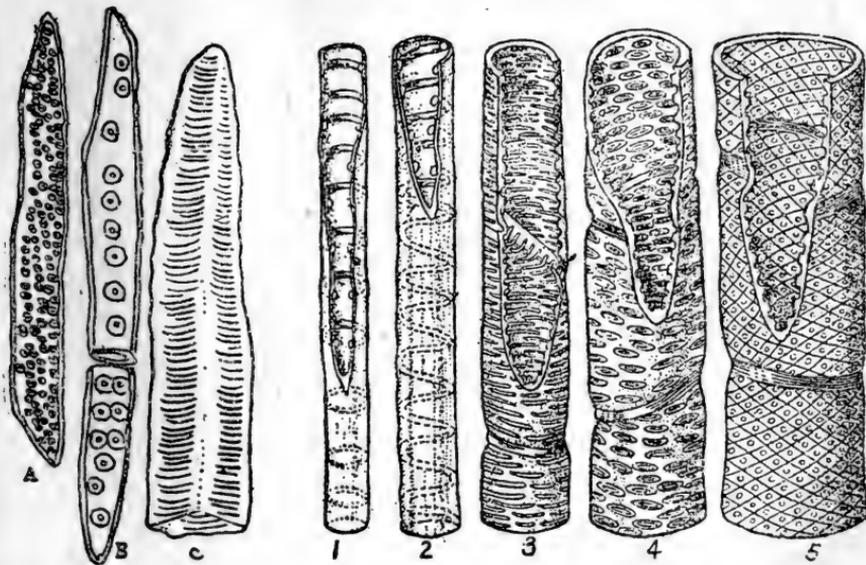


圖 13-8. 几种管胞:

A, B-孔紋管胞; C-梯紋管胞  
（高倍放大）。  
（依Holmen及Robbins）

圖 13-9. 導管的种类:

1-环紋導管; 2-螺紋導管; 3-梯紋導管; 4-孔紋  
導管; 5-網紋導管（高倍放大）  
（依Жуковский）

壁沒有全溶，但穿通成篩子狀，故有篩管之名。篩管和管胞或導管正相反，其所由組成的細胞是活的而不是死的。它的細胞壁起初是薄的，後來逐漸增厚，但仍然是纖維素而不是木質化的。篩管是用來運輸可塑性物質，即光合作用產物，特別是蛋白質和碳水化合物。它們見于韌皮部中（圖13—10）。

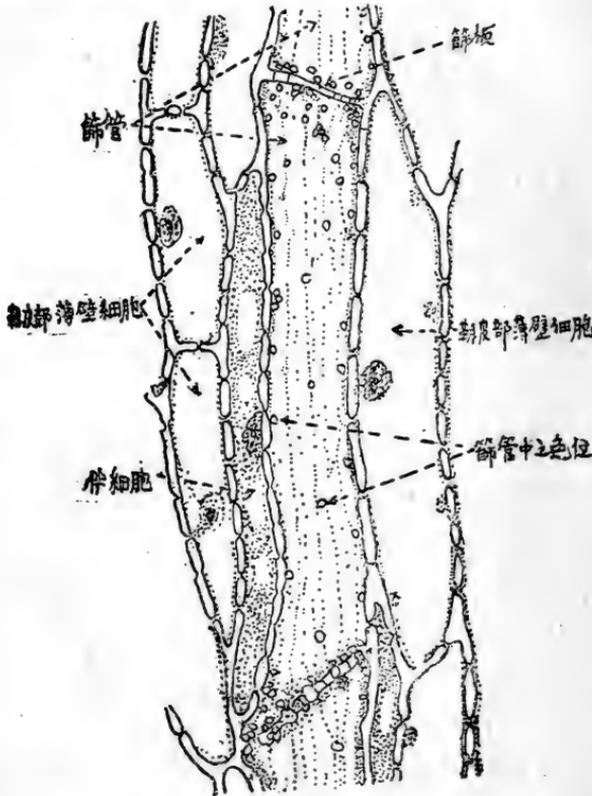


圖 13—10. 篩管，以烟草莖的韌皮部縱剖面所示者为例（高倍放大）。（依 Holmen 及 Robbins）

**生态** *Psilophyton* 每沿着河流或在淺沼澤和淺谷的卑濕土壤之上，聚集而生，構成密叢。在北美泥盆紀加斯佩（Gaspé）砂岩中曾見 *Psilophyton* 的成群化石，它們的莖都在石板上向同一方向躺臥着，指示出系由于洪水急流氾濫淹沒的結果。

**时代及地理分布** *Psilophyton* 及代表泥盆紀型植物中的分布最廣者之一。它廣見于世界許多地方，包括中國、比利時、加拿大、法國、英國、挪威及美國的下泥盆系(或中泥盆系)中。中國的已知產地計有湖南中部跳馬澗，以及云南昭通邊箐溝及大關縣大灣子。在這些地方的下泥盆系(或中泥盆系的底部)里面，都曾發現過它的莖部化石(圖13—11)。



圖 13—11. *Psilophyton prinups* 產于云南昭通邊箐溝的下泥盆系(或中泥盆系底部)。(據斯行健)

## 第四節 古生代后期的植物

### (一) 古生代后期植物一般情况及其分區

**一般情况** 如上所述，古生代前期之末，志留紀后期，最初的陸生植物(裸蕨植物)開始出現。裸蕨植物是以後的陸生植物的祖先，其構造尚很簡單。一直到泥盆紀中期，才出現一些更較高等的植物，那就是原始的真蕨類和一些原始的石松類及楔葉類(也叫節蕨類)等，但這些植物的構造仍然是比較簡單的。以後到了泥盆紀末至石炭紀，植物的進化就十分急速。在這一時期中，大量地出現了體軀巨大的石松類和楔葉類，前者如鱗木及封印木，後者如蘆木。同時，真蕨類更加繁盛。此外還有最早期的裸子植物——種子蕨類，和與松柏科極

相接近的科达樹类，也在石炭紀中开始出現了。这种情况，在二疊紀前期，仍然繼續着。至二疊紀末才發生了大的变化。

**植物区** 在石炭紀中期以前，世界各处所見的陸生植物，大致上沒有明顯的差異，即“世界性的”。但到了石炭紀末期，以至二疊紀的初期，世界各处所出現的植物群，則不大相同，而有分区的傾向。根据它們彼此間的差異，古生代末期世界上的植物可以分成四个区域。它們各个的名称及特点可簡述如下：

(1) 欧美区：本区的典型代表植物为鱗木、封印木、蘆木、輪叶、各种蕨类及种子蕨类，以及科达樹类等。其分布范围，在东面包括中欧、北非、小亞細亞一部分地区，并伸入东亚及西伯利亞等处。在西面則包括北美及南美北部。最繁盛时期为石炭紀至二疊紀。

(2) 貢瓦那区：区內的植物和欧美区的完全不同。凡欧美区的植物都沒有發現于这一区内；同时这区的特有植物，也從來沒有在欧美区發現。这植物区的最特異的植物，就是舌羊齒屬以及別的几屬种子蕨类植物，故也叫舌羊齒植物区。这植物区的范围，相当于現在的南非、南美、印度、澳洲及南極大陸等处。这几处在石炭二疊紀时，联結成一古大陸，叫做貢瓦那古大陸；这植物区之所以称为貢瓦那区，即由于此。

(3) 安格拉区：安格拉区的范围，包括現在的西伯利亞全部。这区古植物群的特点，为一方面有它自己的特有植物，另一方面又有很多的原屬欧美区所產的植物和若干原屬貢瓦那区的植物混生其間。惟从未見有后述的華夏区的植物共生在一起。

(4) 華夏区：華夏区的最典型植物是种子蕨类的大羽羊齒屬，故也称为大羽羊齒植物区。此外还有别的种子蕨类和一些屬於楔叶类（如鱗輪叶）和石松类的特有植物。在这植物区里面，同时也有許多原属于欧美区的植物混生一起。華夏植物区的范围，主要在东亚，包括朝鮮、中國，向南直至苏門答臘及麻六甲等处。

## (二) 石松植物門 (Lycopsidea)

石松植物是陸生孢子植物中的一类。它在今天的植物界中，可以石松屬 (*Lycopodium*) (圖13—12) 及卷柏屬 (*Selaginella*) 为代表。石松屬生于陰湿的森林中，体很小。事实上所有現代的石松类，都是

小型的。可是这类植物在地質时代中，其种类較今天存留的大而且



圖 13—12. 現代石松植物之一種 (*Lycopodium annotinum*)

(依 Kerner von Marilaun)

多。其中最重要的為鱗木綱，作高大的樹狀，其體軀的各部雖然都有化石被發現，但一般以莖的化石最為常見。

石松植物，可能是由裸蕨植物進化而來的。它們在泥盆紀初期，迅速繁盛起來。當中石炭紀時，發育達到最高峯，形成森林。但當二疊紀時，即急劇衰退；至中生代更為衰落。

在本節中，只要求我們認識古生代石松植物中最重要的兩屬——鱗木屬和封印木屬（二者皆屬於鱗木綱），並通過這兩屬來了解古生代石松植物的一般特點。

### *Lepidodendron* (鱗木屬)

**一般特征及生態** 鱗木以其樹干表面有葉的痕跡，狀似鱗片的排列，因而得名（希臘文 *lepidos* 為“鱗片”，*dendron* 是“樹木”的意

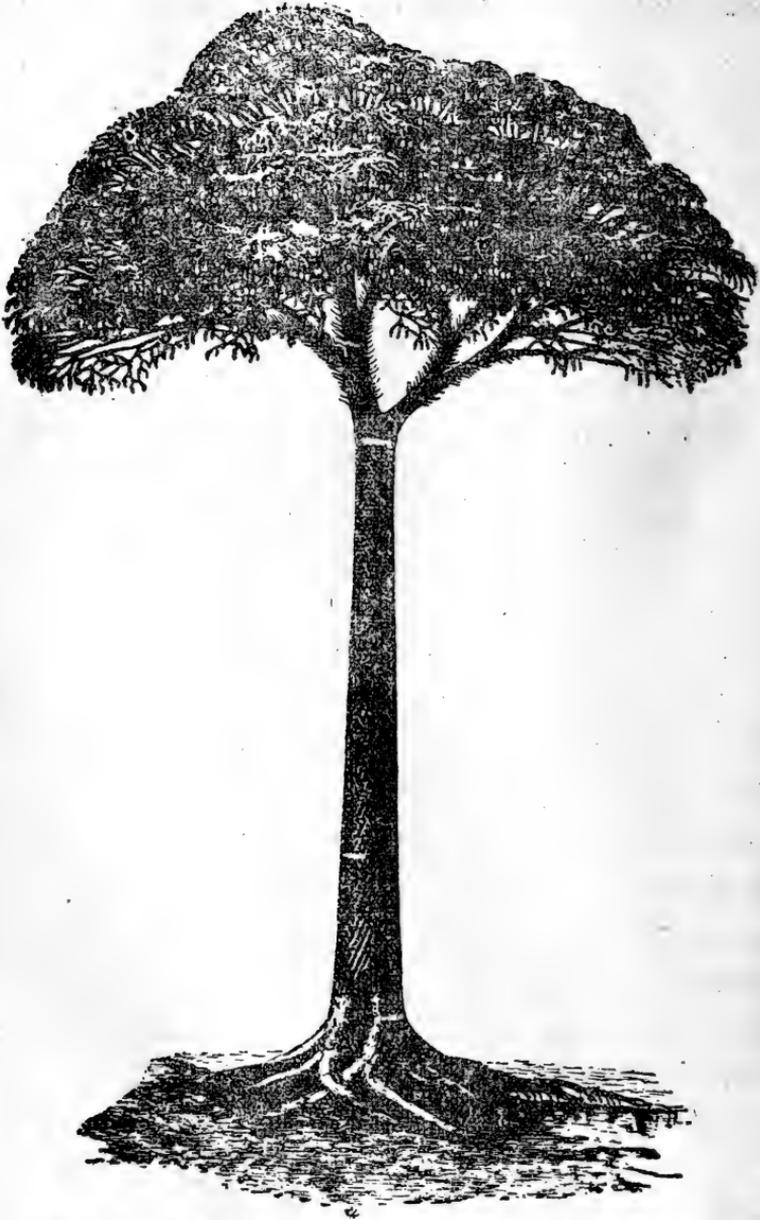


圖 13—13. 鱗木之一種 (*Lepidodendron obovatum*) 的復原圖。(轉錄自 Давиташвили 書中插圖)

思)。它是古生代石松类中最大的而最著名的一屬，其遺跡成为石炭紀含煤地層的頁岩和砂岩中最常見的植物化石之一。根据它的存在的普遍情形推測，它可能是当时許多煤澤中的优势乔木。由于它的樹干表皮坚硬之故，它的特殊形态極易保留在化石中，給我們認識。

鱗木这一屬植物的雄偉姿态，可以从許多煤礦或采石場中所揭露出來的樹干看得到。它的樹身最高者可达三十余米，枝叶开展寬度达六米以上。樹干直徑 0.5 米以上。樹干上部，依不等的二叉式分枝，構成一个很大的滿盖叶子的樹冠（圖 13—13）。

鱗木樹干的基部也作二叉式分枝，分成兩個載根器，以后繼續又分多次，延伸很長。这些分叉部分側生許多細長的吸收器官（“小根”）排列成螺旋式或梅花式。这些載根器的化石，叫做 *Stigmaria*（根座）（來自希腊文 *Stigmaria*——小瘡痕）（圖 13—14，13—15，13—16）。“小根”脫落后，根座的表面留有微小的坑狀痕跡，叫做小根痕。小根痕常作圓形，內有一圈狀凹槽，中心有一小凸点，



圖 13—14. 古生代石松类的根座之一種 (*Stigmaria ficoides*) 下石炭紀初至二疊紀。n—小根痕 (依 Grabau)  $\times 1/3$

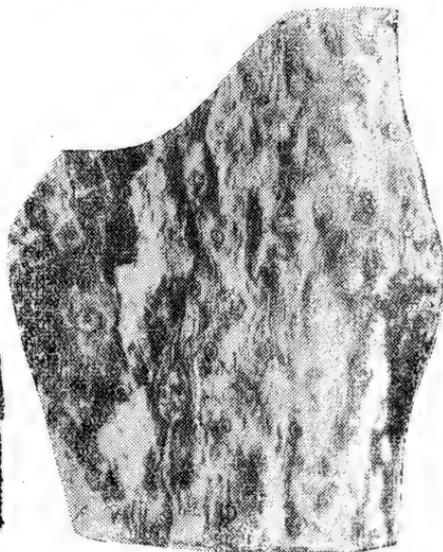


圖 13—15. *Stigmaria ficoides*. 其上的小根已脫落，留有小根痕。產于江蘇南京附近龍潭鈞下石炭系最底部 (依斯行健)

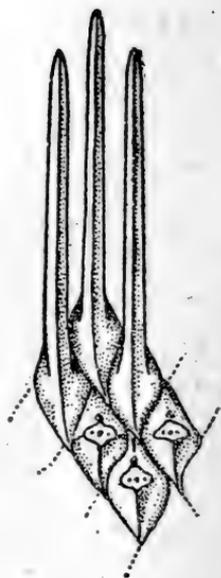
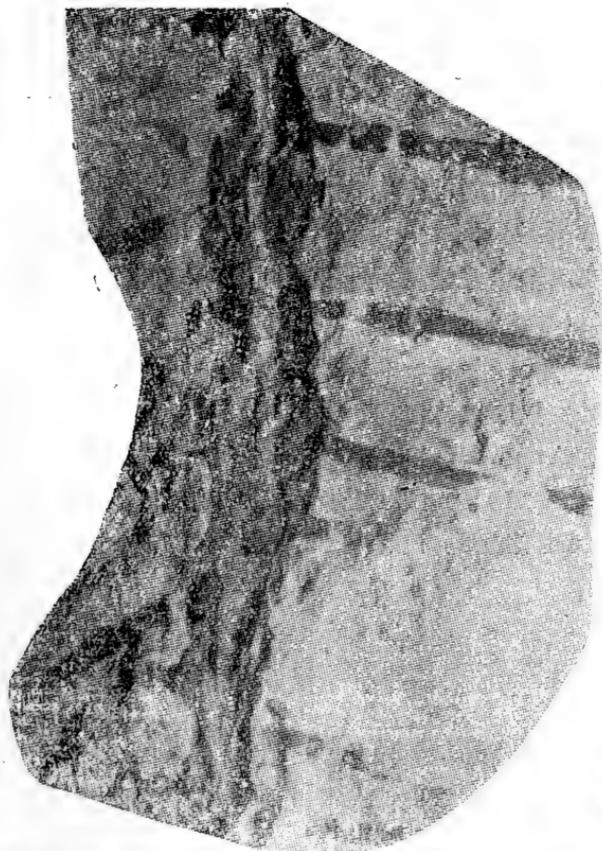


圖 13—17. 生于幼枝上的  
鱗木叶(*Lepidophyllum*),  
一部分脫落后露出叶痕及  
舌痕(轉錄自 Давиташв-  
вили書中插圖)

圖 13—16. *Stigmaria ficoides*. 產于山西太原下二疊  
系中。(依 Halle)

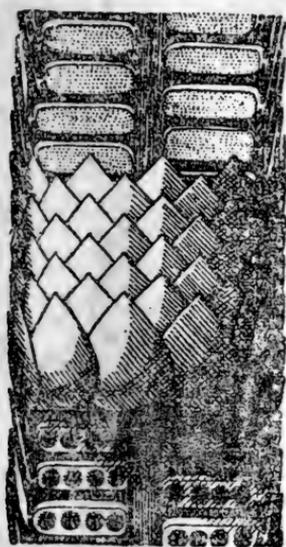
乃根內的木質部遺痕。別的古生代石松類的根座，也作同樣的形態，產于下石炭紀初期至二疊紀，在世界上分布極廣。

鱗木的葉部化石、叫做 *Lepidophyllum* (鱗木葉，希臘文 *phyllon* 是“葉”的意思)。它們形態簡單，作綫狀或針狀，長 1—50 厘米或更長，向末端收尖。葉上通常具有單的葉脈，從葉基伸及全葉。氣孔生于葉底，排成二行。鱗木葉原是叢生密蓋于細枝之上的，葉序作急陡的螺旋狀(圖 13—17)。老枝及干上的葉常已脫落，只留下痕跡(詳後)。鱗木葉皆具葉舌(也叫小舌)。所謂葉舌或小舌，就是葉上的一個小突起，它的功用直到現今還不清楚，有一說謂它有吸取雨水的功

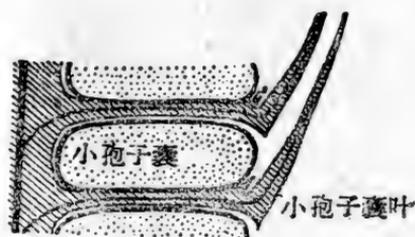
用。鱗木的叶具有小舌这样的特点，和現代的卷柏屬所有者相同，为異孢子型石松类（参考后述異孢植物）的特征之一。

鱗木的孢子叶集成球果，这些球果化石叫做 *Lepidostrobus*（鱗木球果，字源自希腊文 *Strobilus*—如松球等的球果）。它是長形的穗狀器官，形似卵，或似長蜡燭（圖13—18），生于細長的小枝的尖端，或生于大枝的側面。鱗木的孢子囊分为大小兩型，因此，它属于異孢植物。小孢子囊內含有很多小孢子；大孢子囊內通常含有8—16个大孢子。異孢植物的开始出現，是植物進化史上的大事之一。

鱗木莖的解剖構造，有时有原始中心柱，但多数为管狀中心柱。木質部为外始式（参考本章註3）。有形成層，能行肥大生長。



1



2

圖 13—18. 鱗木球果 (*Lepidostrobus*)

1—球果構造圖解：中部示外形；上下部为通过中心的縱剖面，示帶有小孢子的小孢子囊（上部）和帶有大孢子的大孢子囊（下部）；2—球果的一部分縱剖面放大，詳示小孢子叶和小孢子囊。（轉錄自Дави́ташвили書中插圖）

**叶座及叶痕** 鱗木的最容易認識的特征，同时也是这屬植物体軀的各部分所成化石中最常遇到的部分，要算它的脫落叶后的莖的表面形态（圖13—19之1）。鱗木的叶是生在扁金字塔形的叶座的尖頂之

上的。这些叶座在平面上具有菱形的輪廓，它們接連地作螺旋狀排列，几乎沒有間断，把干、枝完全遮盖着，有如鱗片之狀，这在幼枝之上，尤其清晰；鱗木之名，即始自此。当叶脫落后，在叶座的頂端遺留下一个扁平的，具有長菱形輪廓的痕跡，叫做叶痕。这些叶座和叶痕一直在莖上留存着而不消失。叶座的形态，有各式各样，可用作鑑定鱗木种别的根据。基于它們的形狀、大小、以及其他特征所定出來的鱗木化石，目前已近百“种”。介于叶座和叶座之間，有一条狹窄的溝；溝的寬度，在莖的較老部分者較大。

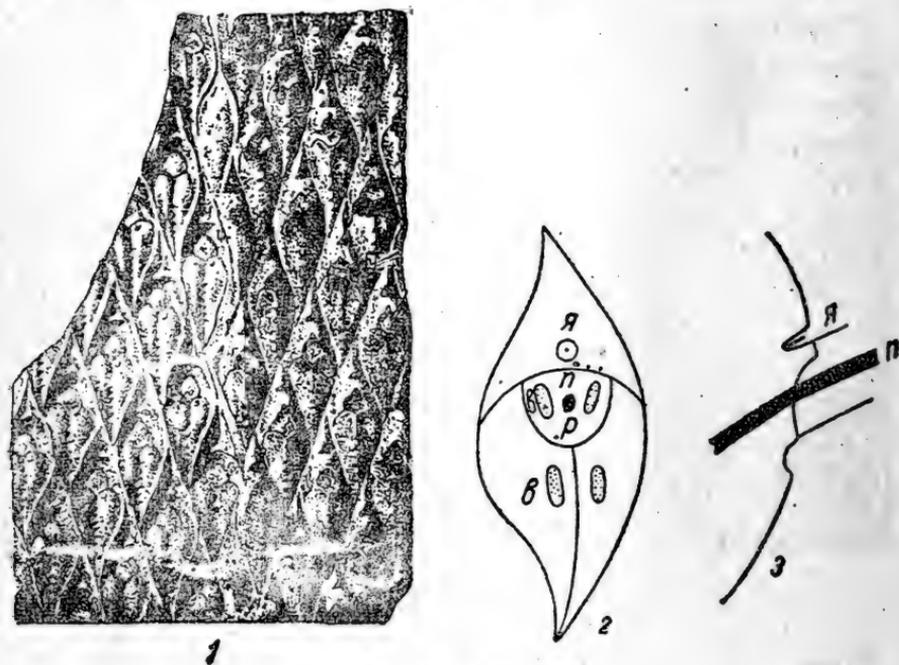


圖 13—19. 鱗木的叶座

1—一塊鱗木化石 (*Lepidodendron aculeatum* 中石炭紀)，示其上的叶座。2—叶座圖解：外形。3—叶座縱断面圖。в，呼吸孔或通氣道；л，束痕；лп叶痕；я，舌痕。（轉錄自 Давнташвили 書中插圖）

叶座的輪廓，兩側略不对称（圖13—19之2），这是由于它們在莖上排列微作斜向的緣故。叶座的最上角和最下角均瘦尖，尤以最下

角为甚。最上角微向外伸，超越于上方别一叶座的下尖端。那扁平的叶痕常常位于叶座的中心略高之处。它或作菱形，或作横长形。叶痕面上，具有三点印痕。其中位于中间的一个，常成圆点状，为从茎通到叶中的维管束（圖13—17之3）的遗迹，因此叫做维管束痕或简称束痕。位于这束痕两侧的兩点印痕，则系呼吸孔（也叫通气道），它们是由薄壁细胞组织所成的。紧靠叶痕下方的斜坡上，有一中脊，直伸至叶座的下尖端，把叶座的下部划分为左右两面；脊上有时纵着一列横纹或缺刻。中脊的兩旁，靠近叶痕处，各有另一个更较显著的呼吸孔。在解剖时看出，这两个呼吸孔是和叶痕上面的呼吸孔相通的。在叶痕上方的叶座面上，有一小圆印，代表着小舌的位置，叫做小舌孔或舌痕。

**时代及地理分布** 鳞木是古生界上部最常见的植物化石之一。它始见于上泥盆纪，最盛于下石炭纪。下二叠纪以后，逐渐消滅。鳞木广见于石炭二叠纪时的欧美区，为该区最显著的植物之一。在安格拉区及华夏区也有分布，如中国许多省区的石炭纪和二叠纪含煤地层或其相当地层中，皆曾有发见（圖13—20）。



圖 13—20. 鳞木之一种 (*Lepidodendron oculis felis*, 猫眼鳞木), 上石炭纪至中二叠纪。此标本采自山西隰县上石炭系。(转录自斯行健等书中插图)

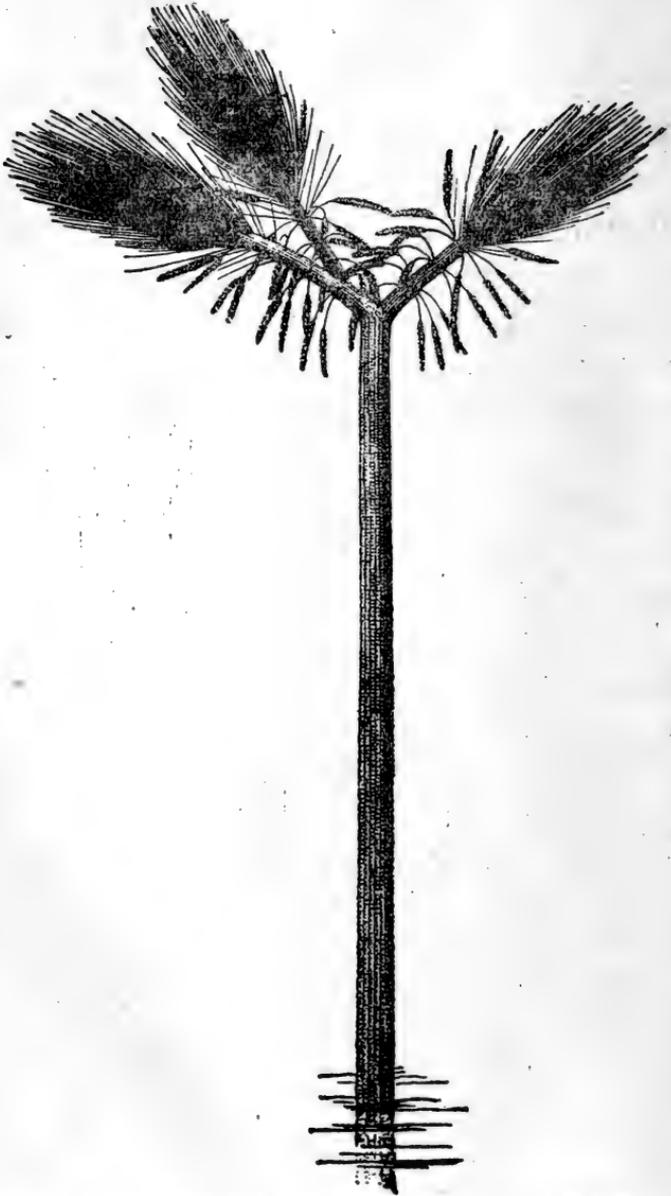
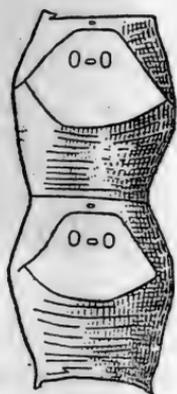


圖 13-21. 封印木之一种 (*Sigillaria elegans*) 复原图。  
(轉錄自 Давиашвили 書中插圖)

## *Sigillaria* (封印木屬)

**特征** *Sigillaria* 是古生代石松植物中僅次于鱗木的重要屬。以其莖的表面有形似封印的叶痕，故有封印木之名（*Sigillaria* 來自拉丁文 *sigillia*，“封印”或“封印的圖式”之意）。封印木和鱗木相似，為高大的喬木，惟枝較少，只作二叉式分枝一、二次，或甚至完全不分叉。有些封印木，它的樹干短而粗，基部直徑大者可至 2 米，向上逐漸縮尖，至頂部其直徑減小到僅 30 厘米，全部高度

僅及 6 米。另有一些，則樹干高而直徑小（圖 13—21）。封印木的叶痕和鱗木者一樣，也是堅硬而易保存成為化石的，為鑑定種別的主要根據。依照叶痕的形態及其他特征，封印木可以分出許多“種”。



31—22. 封印木之一種。  
(*Sigillaria mammilaris*) 的  
叶痕。（轉錄自 Давиташ-  
вили 書中插圖）。注意束痕、  
左右二呼吸孔和上方的小  
舌孔

封印木的最顯著特征，是叶痕的排列作直行，這是通常作為與叶痕依螺旋狀排列的鱗木之間的分別要點。叶痕的本身形態，則和鱗木者相似，其上也有三點痕跡，中為維管束痕，左右各有一呼吸孔。叶痕的上方有小舌孔。惟叶座沒有那麼高起和顯著；有些種甚至沒有叶座。叶座多作六角形（圖 13—22）。

封印木的莖，有時有直立的平行排列的隆起的脊，但也有些是沒有脊的。因此，封印木的種通常歸納為兩類，即：（1）*Eu-Sigillaria*（真封印木，eu——真的）和（2）*Sub-Sigillaria*（准封印木，sub——次的）。前者有脊，後者沒有脊（圖 13—23）。

封印木的叶部化石，叫做 *Sigillariophyllum*（封印木叶）。它的外形作長草狀，有如鱗木叶，惟一般較後者長；最長者可達 1 米。此外，封印木叶中的維管束（叶脉）通常是雙的，這和通常是單脉的鱗木叶不同。

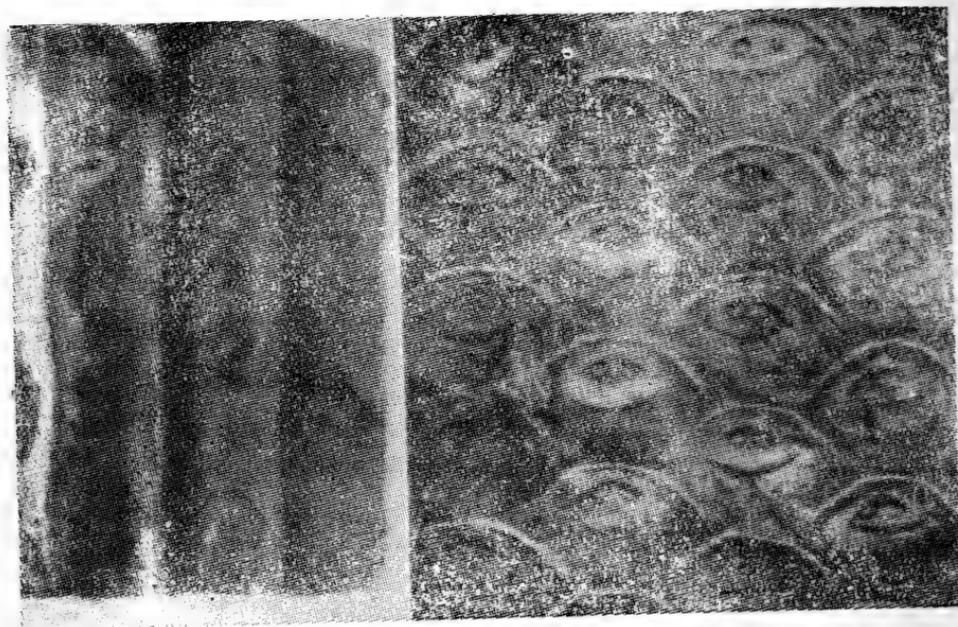


圖 13—23. 眞封印木 (*Eusigillaria*)  
(左) 和准封印木 (*Sub-Sigillaria*) (右)。(依 Arnold)

封印木的孢子叶球化石，叫做 *Sigillariostrobus* (封印木球果)，其結構与鱗木球果者相仿，也作穗狀。

**时代及地理分佈** 封印木見于下石炭紀至二疊紀初，而以中石炭紀为最盛，为欧美区最顯著的植物之一。在东亚也有分布，但很稀罕，僅曾見于山东、江苏边境賈旺煤田的二疊紀含煤地層中；此外在河南平頂山煤田也曾發現过。

### (三) 楔葉植物門 (*Sphenopsida*)

楔叶植物或称節蕨植物。古生代后期的时候，它是主要植物中的一类；今天所見的木賊，便即是屬於楔叶植物。莖有“節”，“節間”的莖表面有縱行的平行隆起綫。叶为楔狀——故名楔叶植物——輪生于節上。

重要的古生代楔叶植物化石，計有二綱，即楔叶草綱和蘆木綱。

## 一、楔葉草綱 (Sphenophyllales)

(1) 一般形狀 楔葉草綱也簡稱楔葉綱。本綱植物莖上的相鄰兩個節間的縱行隆起綫，互相正對，排成直綫，而不是互相交錯的。每一節上的輪生葉，其中各個葉片和次一節葉輪的各個葉片，也互相正對，重疊，而不作互相交錯狀。這些楔狀葉有為全緣的，也有為分枝的。葉脈常分枝作叉狀。孢子葉變成穗狀的花，居于莖的頂部。莖中無髓。其維管束中，木質部頗發達，且有形成組織，能行第二期的肥大生長。

(2) 典型代表 楔葉草綱的主要屬，叫做：

### *Sphenophyllum* (楔葉草屬)

特征及生態 *Sphenophyllum* 是一小植物，莖細長而弱，直徑少有超過5毫米者 (圖13—24)。莖的節上偶有附根，顯為側臥生長的。它可能在古生代造煤濕地的森林中，密密叢生，構成席狀，蓋復于泥濘的地上。莖表縱紋伸及全節間。葉

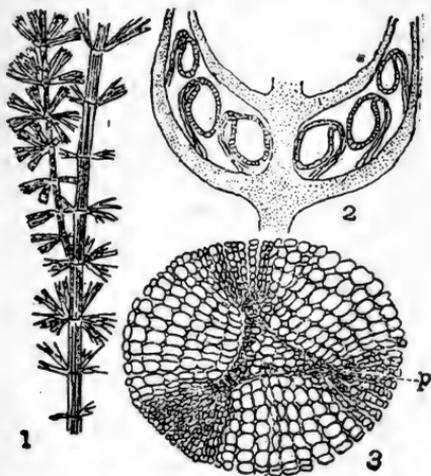


圖13—24. 楔葉草的外形 (1) 孢子囊穗解剖構造 (2) 及莖的解剖構造 (3)。

其中1—系以 *Sphenophyllum Cuneifolium* 枝的一部分為例；2—系同種植物的孢子囊穗縱切面，示各孢子葉上有三個有柄的孢子囊；3—系以 *S. phurifolium* 莖的橫切面為例，僅示其木質部：P—初生木質部 (作三放射狀)，其周圍有次生木質部，。形成層及韌皮部已經破壞 (依 Zeiller, Potonie, Williamson 及 Scott )

細小，通常不超過2厘米長，然也偶有較大的。葉的數目，每輪為6或9，雖然偶也有多至18片的。在寬展的葉頂上，有各種變化的缺刻或齒，隨種的不同而定（圖13—25）。每葉有數條略為分叉的脈，每一齒的尖端。都有一脈伸達。所有的脈都從一脈而出；這脈的另一端通入葉莖之內。孢子囊穗形長，生于側枝的頂端。莖的橫切面顯出三角形原始中心柱。其週圍有次生木質部。外面包以形成層及韌皮部。

**時代及地理分佈** *Sphenophyllum* 一屬，在上泥盆紀時，已很廣見，至上石炭紀和下二疊紀最盛，北半球各植物區皆可見；貢德瓦那區，則只有一種。到了三疊紀初期，仍有殘存，以後即消滅。它的化石廣見于石炭紀含煤地層中；石化的莖常存在于“煤球”里面。由于煤球或別的石化作用，莖的構造有時可以清楚地保存。中國產地頗多，如華北及華南各省的石炭二疊系中，即常見之（圖13—26，13—27）。

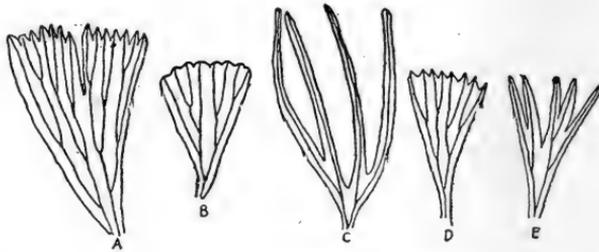


圖13—25. *Sphenophyllum*的葉形。A—*S. majus*；B—*S. emarginatum*；C—*S. myriophyllum*；D及E. *S. Cuneifolium*，均約×3（依Zeiller）。

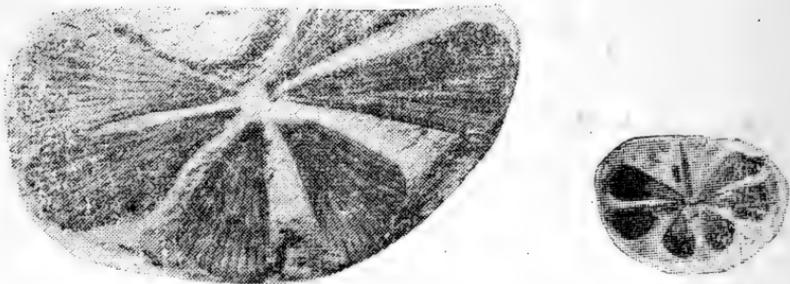


圖13—26. 楔葉草之一種，*Sphenophyllum verticillatum* (Schloth) Brgn. (上石炭紀) 此標本采自山西太原（依Halle）

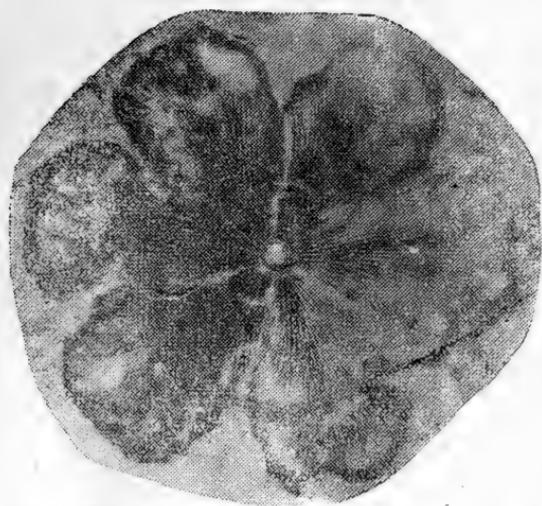


圖 13—27. 楔叶草的另一种 *Shenophyllum thonii* var. *minor*  
(小型湯氏楔叶) 產于山西太原下二疊系中 (依Halle)

## 二、蘆木綱 (Calamitales)

(1) 一般形狀 蘆木類也是古生代后期發育甚盛的植物。由于它的体軀巨大，和構造複雜，使它成为古生代后期重要的化石植物之一。它的化石極多，为欧美植物区最顯著的植物之一。在安格拉区及華夏区，也多見之。在这些地区，几乎凡有石炭紀植物發見之处，就有它們的存在。除了它們体軀特大之外，它們和今天生長于沼澤地帶的木賊屬 (*Equisetum*) (圖13—28) 最为近似，故又有古木賊之称。

(2) 典型代表 茲以蘆木綱中最重要的一屬为例，作为这类植物的說明：

*Calamites* (蘆木屬，字源自希腊文 *Calamos*——蘆葦)

一般特征 *Calamites* 作樹形 (圖13—29)，高可十余米。它有橫行生長的地下莖；高大的地上莖即由此生起來。莖和分枝都有顯著的節和“節間”。“節間”的長短不一，有些种其莖上 还生有細

枝，也有些其節上不生細枝，或僅有數節生細枝者。“節間”的莖表縱行隆起綫，大部很粗壯，因此形成了許多明顯的縱脊和介于其間的縱溝。上下兩個相鄰接的“節間”的隆起綫，大部分（雖然不是全

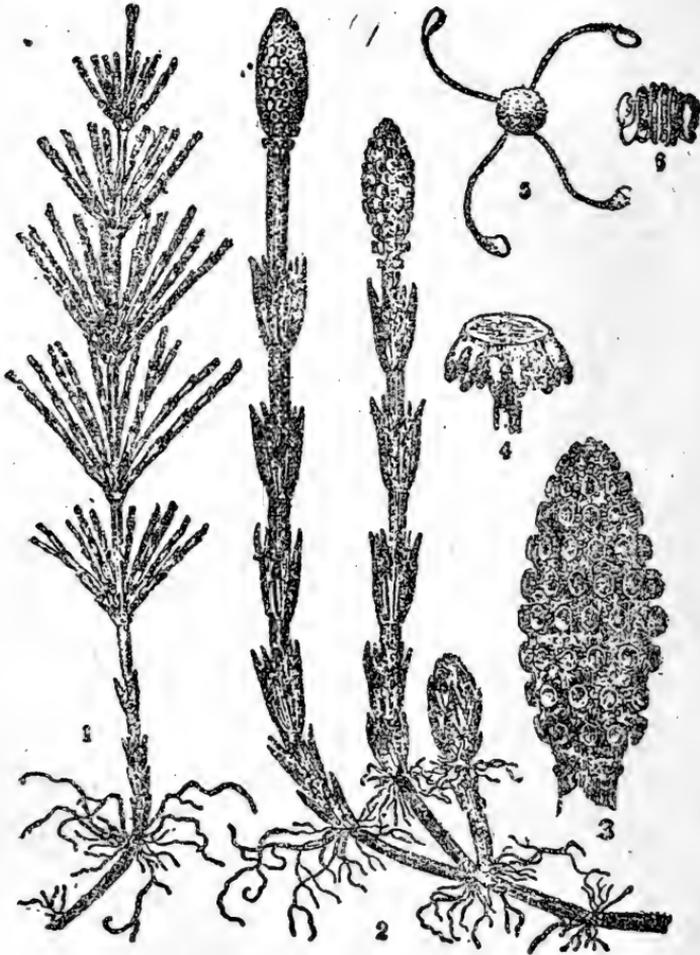


圖13—28. 現代木賊類之一種：問荊 (*Equisetum arvense*)

1—營養枝；2—孢子囊枝；3—孢子葉球，上有輪生的孢子葉；4—孢子葉，上有孢子囊；5—孢子，其彈絲展開；6—孢子，其彈絲捲起  
(依Генкель等)

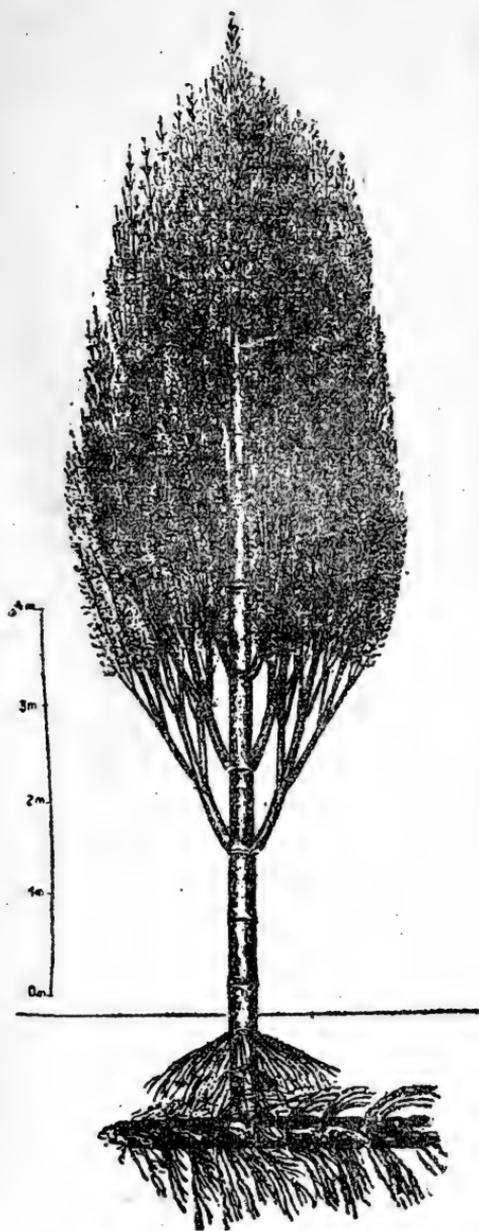


圖13—29. 蘆木之一種 (*Calamites carinatus*) 復原圖  
(依Hirmer)

部)是互相交錯,作犬牙狀排列的。因此,“節綫”每作上下弯曲的“之”字形或波形,各細小分枝的節上都生出輪狀排列的叶;这些叶当枝漸漸長大后,仍不脫落。它們也可以生于大枝的節上。每一節上的輪狀叶,和上、下的鄰節上者,每作交錯狀排列。叶形作楔狀,全緣。叶脉只有一根,不分叉。孢子叶集成穗狀的球果,位于莖的頂部,形細長;長度不一,由十余厘米至三十多厘米。

蘆木的体軀成为化石的最常見部分,为它的莖和叶。

**莖的化石** 蘆木的莖之保存成为化石,多以“髓部石核”的方式出現(圖13—30)。所謂“髓部石核”,就是蘆木樹干內部髓腔的鑄模化石。因为蘆木如同今天的木賊屬中的許多种一样,具有大的髓部。随着植物的長大,这髓部成熟后即落下,并因此形成一条中心空道,貫通各个節間,全不中断。这中心空通的周圍,是一圈原來圍繞于髓外的維管束,構成筒狀。維管束筒的内面,也有縱脊和縱溝,有如莖的表面所見的一样。当樹干后来被沉積物所掩埋时,这中心空道便

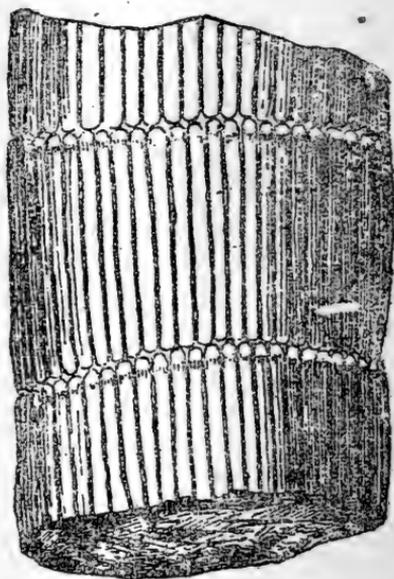


圖 13—30. 蘆木的一种 (*Calamites ssuckowii*, 薩氏蘆木)。中石炭紀至下二疊紀(依Grabau)

可被沉積所充填。充填的沉積物固結后,便成石核。往后,石核周圍的維管束筒腐爛或炭化后,遂在石核面上顯現出維管束筒內面的脊,溝的反面形态。这种髓部石核久已被人注意,認為可以顯示蘆木莖的外部形态。不过事实上石核表面所見的凹凸形态,只反映出蘆木的維管束筒內面的凹凸,它僅僅和蘆木樹干的外形相近似而已,二者并不是完全相同的。在石核上所見的縱脊,通常寬自1至3毫米,其長伸及

節間的全部。脊的頂部大多數是圓的，雖然在有些種中它也可以是平的。節在石核面上顯示清晰，節綫則以之字形或波形彎曲的槽代表之。在蘆木的大多數種中，每一條“節間”隆起綫的上端，都具有一點卵形凸起，叫做節下管痕（圖13—31）。所謂節下管，并非一空的通道，而實系自髓部伸出來的由薄壁組織所成的長帶，也稱氣穴。這些節下管痕（或氣穴痕）可以幫助我們鑑別石核的上方和下方，因為它們的位置是在節綫之下的。有時，在節上還可以見到枝痕。

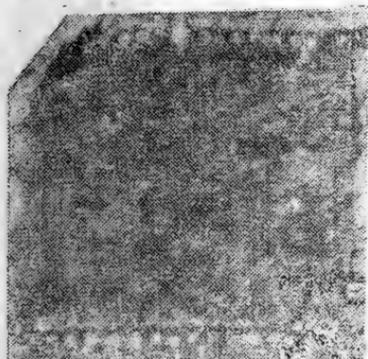


圖 13—31. *Calamites suckowii* (薩氏蘆木)，產于山西太原下二疊系。(依Halle)



圖 13—32. 輪叶之一種 (*Annularia stellata*, 星狀輪叶)，中石炭紀至下二疊紀。(依Grabau)

**蘆木的枝葉化石** 蘆木的小枝和葉，依其形態，可以分為三種葉型，分別給以屬名，即：

1. *Annularia* (輪葉屬，一般也叫輪木屬，字源自拉丁文 *annularius*——輪) 此為蘆木的枝葉中形式變化最多的一類型。葉環莖而生，排列成輪形（圖13—32，13—33）。但在大多數的壓縮化石中，這葉輪的平面變作和莖平行。當植物生活的時候，葉輪可能是和莖斜交的。每輪葉數不一，但以8—13者為常見。葉作綫形或披針形，中具單脈。葉長5毫米至數厘米。同一輪中，各葉長度有時相等。但大多數的例子是最靠近莖的葉比較略短。這屬葉型見于石炭紀和二疊紀。

2. *Lobatannularia* (瓣輪葉屬，拉丁文 *lobatus*——分裂的) 形和



圖 13—33. *Annularia stellata*  
(星狀輪葉), 產于山西太原  
上石炭系。依 (Halle)

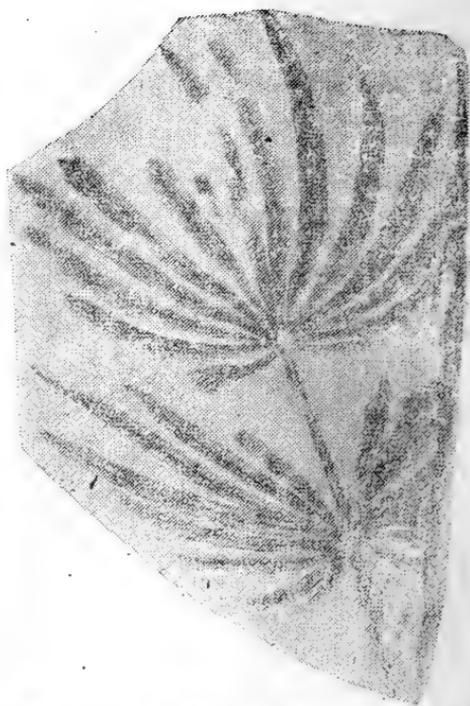


圖 13—34 瓣輪葉之一種 (*Lobatannularia ensifolia*, 劍狀瓣輪葉), 產于  
山西太原中二疊系。(依Halle)

*Annularia*相似，惟葉較顯著地偏心，同時近枝的基部的一方，有一空缺；近空缺處的葉，較別的葉為短。所有的葉都向前彎曲，這也是這屬葉型的特征之一（圖13—34）。這屬葉型只見於華夏植物區的石炭二疊紀地層中。

3. *Asterophyllites* (星葉屬，字源自希臘文 *asteri*——星，*phyllon*——葉) 葉細長，針狀，繞嫩枝而形成輪狀。葉數很多變化，而以15—30者為常見。葉向上方指出（圖13—35）。這屬葉型產于中石炭紀至上二疊紀。

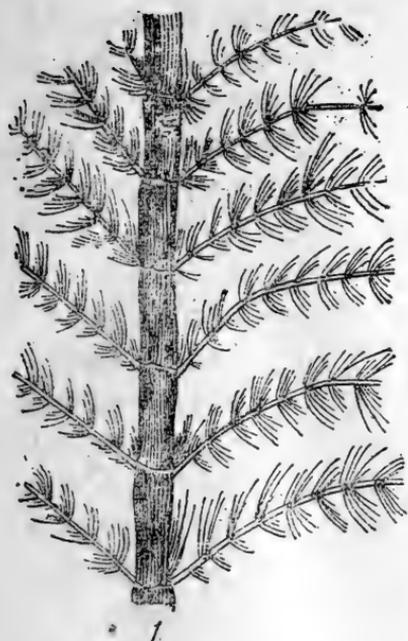


圖 13—35a. 星叶之一种 (*Asterophyllites epuisetiformis*, 木賊狀星叶, 石炭紀)  
(轉錄自 Дави́ташвили 書中插圖)

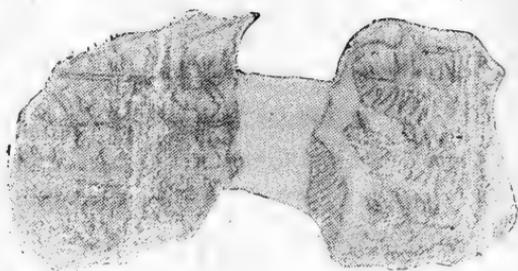


圖 13—35b. *Asterophyllites pingloensis*, 產于广西上二疊系  
(依斯行健)

#### (四) 古生代的蕨狀葉

一、蕨狀葉的“形屬” 在石炭二疊紀地層中，產有很豐富的蕨狀葉。在許多年以前，這大量蕨狀葉化石皆曾被認為屬於真正的蕨類。因此，這一時代有“蕨類時代”之稱。至二十世紀初，人們發現了這些“蕨葉”，其中大部分竟生種子（因而另稱“種子蕨類”，詳本節第六目）。這樣一來，它們中有大部分自不能列入真正的蕨類。可是，這些保存下來的葉子化石，單從形態上很難區別它們究竟是蕨類還是種子植物，除非它上面確有種子附着，或者保存有可為特征的解剖構造。

即使遠在種子蕨類這個劃時代的發現以前，人們也已感到這些蕨狀葉分類是困難的，因為類似的葉子可能是多個不同的屬的東西。第一個想出把各種形式的古生代蕨狀葉分類的辦法者，要算布朗尼阿特（Brongniart）。他在1828年根據這些蕨狀葉的形狀、脈式以及小羽片的附着狀態，建立了一些臨時的屬。以後，還有別的古

植物学家,依照同样方法,繼續增添了別的屬名。这便是古植物学上所謂“形屬”。

布朗尼阿特及随后的学者所提出的这些人工屬,在生物学上的价值是有限的,因为在它們中,人們常常把一些毫无关系的,可能分屬於許多个不同的自然屬的种归入同一“屬”中。可是,就地層对比的应用上說,它們有时仍有一定的实用意义,因为有某些叶型,或叶型的組合,可以是某一建造或更小的地層單位所特有。有不少地層的詳細分層,便即是以这些蕨狀叶作根据的。

**二、蕨狀叶的叶体結構** 古生代的蕨类和种子蕨类的外形,和許多現代蕨类的相似。它們一般是从主莖生出无数叶子。这些叶子通常作羽狀分裂而成复叶狀,有时很大,叫做叶体或連枝叶。叶体的構成,通常先自主莖生出長度不一,有时相当粗大的主軸或原始羽軸。然后,由主軸再生出羽片;羽片上有很多的小型裂片,自羽片軸即所謂第二羽軸生出,叫做小羽片这种分裂方式的叶体,叫做二次分裂叶体(圖13—36之B)。然也有小羽片直接从原始羽軸生出者,这叫單次裂分叶体(圖13—36之A)。有时,叶体可以分裂多次,即从第二羽軸生出更次的各級羽軸,在最后一次羽軸(即羽片軸)上才生出小羽片(例如圖13—36之C所示的三次分裂叶体是)。在幼齡状态下,叶捲曲成螺旋形;叶子發育时,从叶基到叶頂

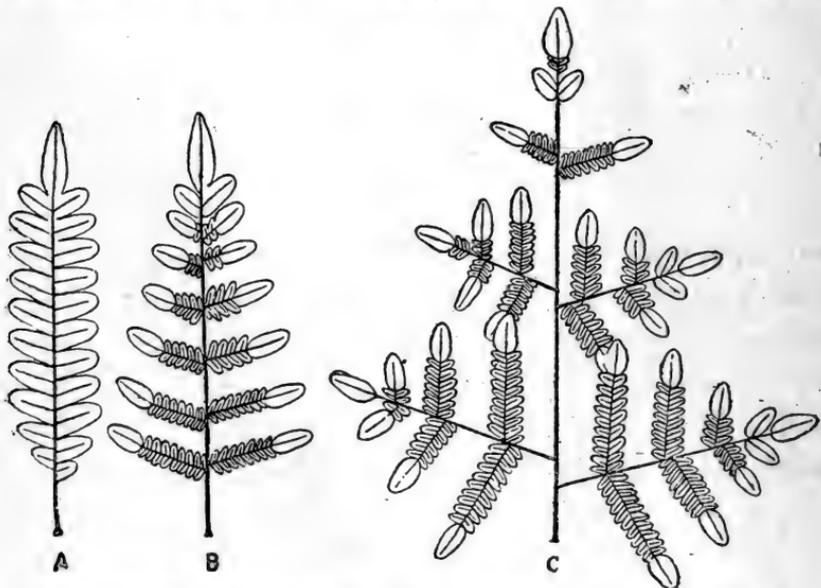


圖 13—36. 蕨狀叶“叶体”分裂方式之一:單軸型。A—單次分裂叶体; B—二次分裂叶体; C—三次分裂叶体。(依Arnold)

逐漸展开这一点与种子植物不同，因种子植物的叶是从叶頂到叶基逐漸發育的。

蕨狀叶的分裂方式，可以分为兩種，即單軸式和二叉式。單軸式分裂，是从主軸向兩側生出第二羽軸，以后再依次生出其他各級羽軸，最后生出小羽片（在單次分裂叶体則从主軸直接生出小羽片）（圖13—36）。二叉式分裂則由主軸或原始羽軸对分为兩条第二羽軸，后者又各对分为兩条第三羽軸，以后尚可再依同样方式又分为更次各級羽軸，而在最后一次羽軸（羽片軸）上生出小羽片（圖13—37）。

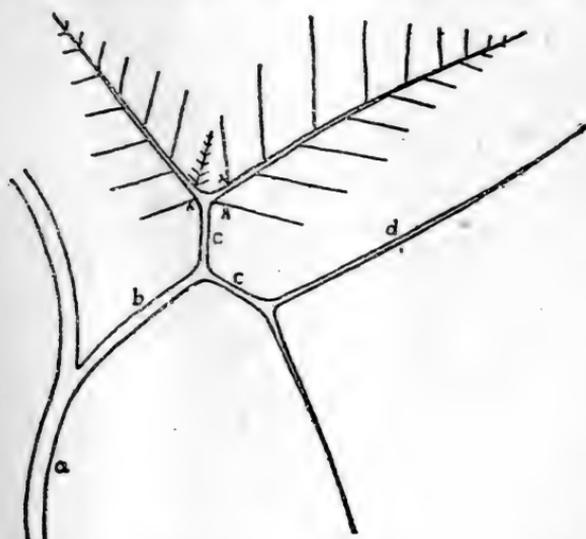


圖 13—37. 蕨狀类“叶体”分裂方式之二：二叉型  
a-原始羽軸；b-第二羽軸；c-第三羽軸；d-羽片軸  
（依Corsin）

**三、古生代蕨狀叶的常見“形屬”举例** 古生代蕨狀叶的常見叶型，可因其小羽片的外形及附着情况，分为三大类。茲每类举一例如下：

（1）小羽片三角形，或具几乎近于平行的、或微凸的边緣，而其基部寬广者。这类可以下列的“形屬”为例：

*Pectopteris*（櫛羊齒屬）（*Pecten*——梳）

**特征** 小羽片通常細小，具有平行或微弯的边緣，以整个羽片基部附着羽軸（圖13—38之I及J；圖13—39）；有时略微收窄。中

脉由羽軸伸入小羽片的基部，一直延至羽片的頂端。側脉頗稀，單一或分叉；直或彎曲。各小羽片可互相分離，或者兩側的邊緣作部分地聯合在一起，排列整齊，有如櫛齒，故有櫛羊齒之稱。這一“形屬”所包括的蕨狀葉，雖然有許多帶着蕨狀生殖器官，即屬於蕨類的，但也有不少帶着種子蕨類的種子，以及別的被信為產生花粉的構造，故顯然屬於種子蕨類者。

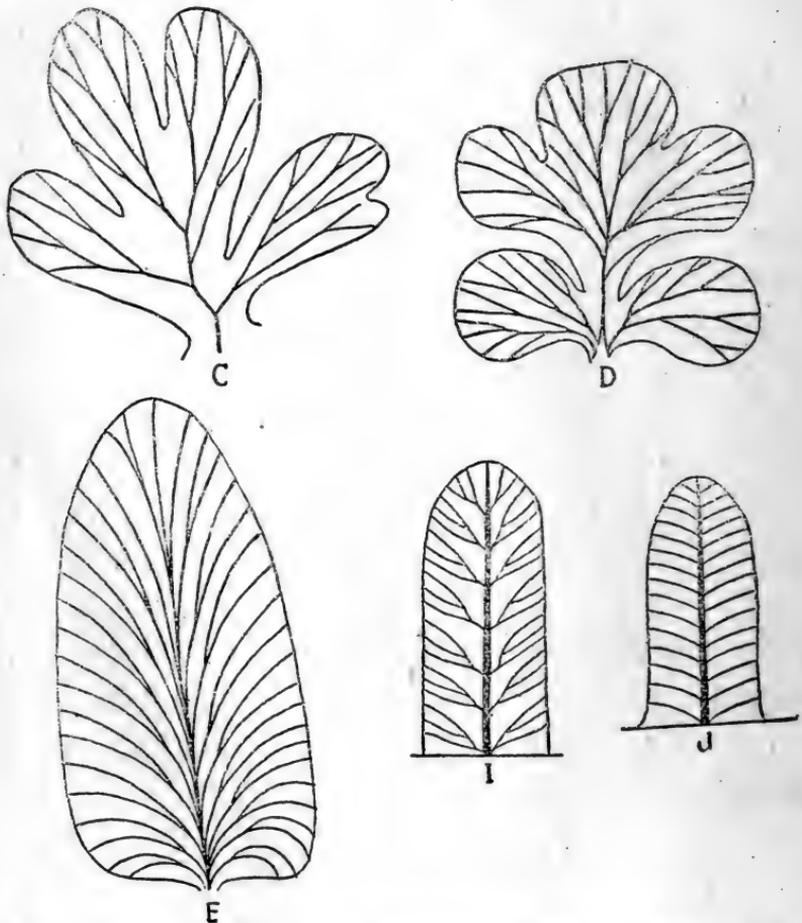


圖 13—38. 几种最重要的古生代蕨狀葉型的小羽片特点比較圖：C 及 D, *Sphenop. r.*; E, *Neuropteris*; I 及 J, *Pecopter s.* (依 Arnold.)

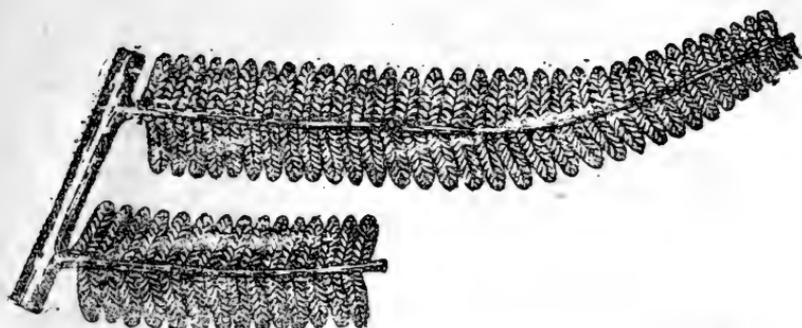


圖 13—39 a. 楠羊齒之一種 (*Pecopteris cyathea*) 上石炭紀至二疊紀，偶也見于中石炭紀頂部 (依Gothan)

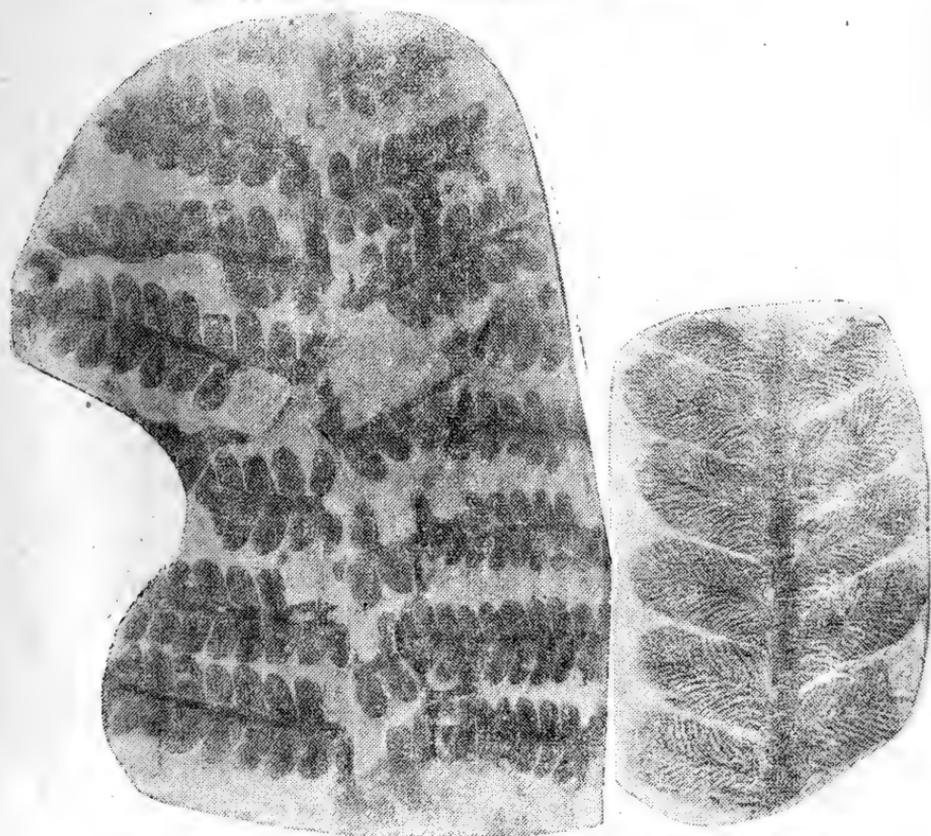


圖 13—39b. *Pecopteris taiyuanensis* Halle (山西下石盒子系)

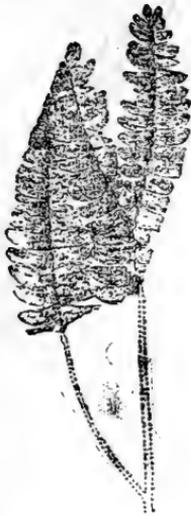


圖 13—40. 翅羊齒的一種  
(*Neuropteris gigantea*, 中  
石炭紀最重要的標準化石)  
(依 Potonie 和 Gothan)

**时代及地理分布** 自石炭紀初期延至二疊紀，而以石炭紀中后期和二疊紀初期為最盛，為歐美區最顯著植物之一；安格拉區及華夏區也廣見之，如中國許多省區的石炭紀及二疊紀地層中所產者是。

(2) 小羽片圓形或漸尖形，或兩邊平行，卵形或舌形者，這一類可以下列一個“形屬”為例。

### *Neuropteris*

(翅羊齒屬，希臘文 *neuron* 是翅脈之意)

**特征** 小羽片為卵形或卵圓形，其基部收窄為一點，附着於羽片的主軸上(圖 13—38 之 E)。基部彎曲，呈心臟形，並且常常兩邊不等；又有時基部上下兩邊皆凸出作耳狀。小羽片頂端通常較尖，也有為鈍圓形的；又有為彎曲作鐮刀形的(圖 13—40; 41)。邊緣完全。中脈不顯，而是常常在距小羽片頂端約 1/3 或 2/3 處破裂成為弧形的脈。側脈及由中脈破裂所成的細脈，一般以銳角射出，細而甚密，或者粗而疏，但皆依二叉式分叉一、二次或多次，這一“形屬”所包括的蕨狀葉，是常見的種子蕨類葉型之一。

**时代及地理分布** *Neuropteris* 是石炭紀蕨狀葉最常見的形屬之一。它是歐美區的最顯著植物中的一屬，也廣見於華夏區和安格拉區。其生存時代從下石炭紀至二疊紀后期，而以石炭紀的中、下部為最多。中國許多省區的石炭紀和二疊紀地層中，曾有發現，如河北開平的本溪系和江西東南部的梓山系中所產的 *N. gigantea* (中石炭紀標準化石，見圖 41) 便是著例。

(3) 小羽片基部收窄，常有短柄，並且常呈齒狀或裂片狀者。



圖 13—41. *Neuropteris gigantea*  
的小羽片(左圖依 Grabau; 右  
圖依斯行健陳國達, 其標本采  
自江西贛縣)

这一类可以下列一个“形屬”为例:

*Sphenopteris* (楔羊齒屬, 希腊文 sphen—楔)

**特征** 小羽片基部收窄, 常以短柄附着主軸(圖13—38之 C 及 D, 13—42), 一般細小, 具卵形或長橢圓形的輪廓, 分裂成齒狀, 又时或切成狹而尖的或者鈍圓的裂片。中脉直或弯曲。側脉以一銳角射出, 依二叉式分叉数次, 然后單一地或成組地伸入小羽片的裂片尖端。这一形屬的蕨狀叶, 一部分生蕨狀的生殖器官, 但别的却產生种子, 故顯然一部分屬於蕨类, 而另一部分則屬於种子蕨类。

**时代及分布** 初現于泥盆紀, 至石炭紀时广布于欧美区, 安格拉区及華夏区各地。中國產地頗多, 如許多省的石炭紀或二疊紀地層中, 即曾見之。



圖 13—42. *Sphenopteris norinii* Halle.  
(山西下石盒子系)(依Halle)

### (五) 蕨類植物門 (Pteropsida)

一、蕨類植物的特征 蕨類植物是和裸蕨類有密切關係的植物中除了前述的石松類及楔葉類以外的第三進化支系。現在蕨類大多數是草本(圖13—43)，但在熱帶生長的也有為高達7米的木本者。草本蕨具有根莖，上生有根。根莖的頂端，通常突出地面，並從其上生出葉體。蕨類典型的葉體，一般很大，作羽狀分裂而成復葉狀，有時可分裂多次。關於葉體的結構，已見本節第四目中。現存的蕨類，以在熱帶地方發育為最盛。它們大多數生于潮濕、陰暗的森林中，但有些也可在乾燥的、開敞的地方生長。

二、古生代蕨類概述 蕨類發生于泥盆紀的早期，那時的蕨類植物，體軀並不巨大。它們有些是匍匐生長的，也有些是直立的，它們的莖結構簡單，分枝很多，外形作灌木狀。孢子囊很大，作球形或梨形，着生于葉的尖端。

到了石炭紀及二疊紀時，出現了樹形的蕨類。這些蕨類具有細長

的直立莖，頗高大，最高者可达10米，或者更高。其直徑常達0.5米以上。莖的頂端，生着很大的葉體，分二行或數行排列，構成冠狀。葉體的形狀和今天的蕨類的葉體相近似。

### 三、古生代蕨類化石舉例

在本節中只介紹古生代的一屬最古的蕨類，以及古生代後期的樹狀蕨類：

(1) *Archaeopteris* (古蕨屬。希臘文 *archaios* 古的; *pteris* 一蕨、羊齒)。

特征及生態 葉為復葉狀，頗巨大(圖13—14)，可達一米左右或更長。主軸頗強而直，兩側生出兩行准對生的羽片，排成一平面。小羽片作倒卵形，也分成兩行，長1—5厘米，或更長。它們以狹窄的基部附生于羽片軸上，並向上增大而成圓的頂端。重疊或不重疊，因品種而不同。脈作扇狀，沒有中脈。從羽片軸伸入小羽片基部的單脈，依二又式分叉數次；支脈直或微彎曲，伸達小羽片上方的邊緣。小羽片的邊緣平滑，齒狀，或具深缺刻。



圖 13—43. 現代蕨類之一種 (*Polypodium vulgare*) 的全形。1—葉體中一小羽片的末端，示孢子囊群；2—一個孢子囊，其柄放大；3—另一孢子囊，正在爆裂，射出孢子(依 Gray)

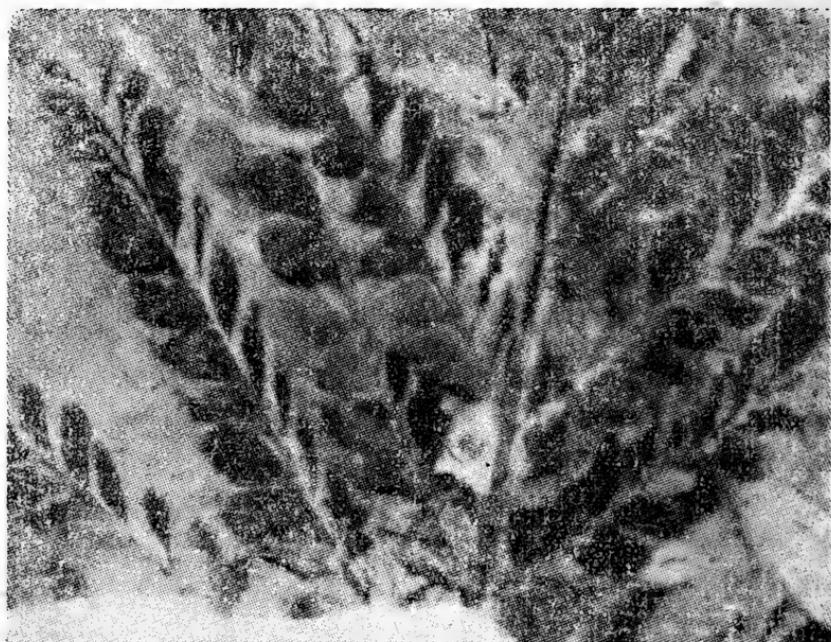


圖 13—44. *Archaeopteris latifolia* (闊叶古蕨)。原大。  
上泥盆紀 (依Arnold)

古蕨的一般形态，虽然明顯地屬於蕨類，但也有些古植物學者，曾認為它是一種種子植物而非真蕨。不過事實上這屬植物中有些“種”在其羽片上帶有孢子囊圖(13—45)，這證明它至少部分地或者全部地屬於真蕨類。

古蕨可能是一種灌木，臥地生長，而非直立的大樹。它沿溪流或海灣的岸濱，土壤富於濕氣之處，叢集而生，構成一矮而密的灌木林。

**時代及分布** 古蕨最多見於上泥盆紀，為這一時期分布最廣的蕨類，並且有時被認為上泥盆紀的標準化石。不過它偶也在中泥盆紀地層中出現。在中國，曾於廣東曲江縣下石炭紀的含煤地層中，見有類似古蕨的化石。

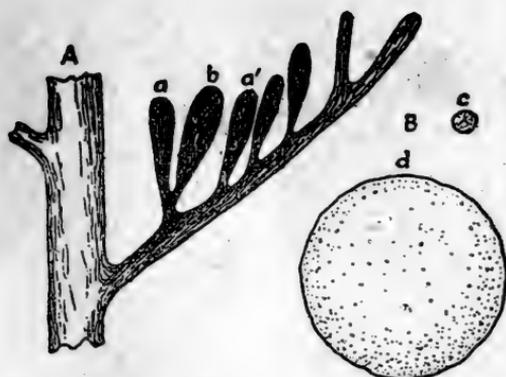


圖13—45. *Archaeopteris lutifolia* 的实羽片及孢子  
A—实羽片: a及a', 小孢子囊; b—大孢子囊。B—小孢子  
(c)和大孢子(d)大小的比较示意图(放大)。(依Arnold)。

(2)\* *Psaronius* (樹蕨屬) (psaroni希臘文“木樁”之意)

**特征** 樹干很高大，最大者达十米或更高。依矽化的樹干化石指示，其直徑超过0.5米。叶体生于干頂，分二行或多行排列，構成冠狀。(圖13—46)。叶体痕作大的卵形，大者其高度有时可达10厘米或更大。其表面常帶馬蹄形的叶束遺跡。这些叶体痕另有名字：如果它們是二行排列的，叫做 *Megaphyton*，如果是多行(二行以上)排列的，則叫做 *Caulopteris*。从叶冠以下的干部，伸出无数的气根，構成外被，把干一層又一層地包圍着。这外被愈近干的基部愈厚，因此自“叶帶”以下的干部，成了細長的倒錐形。莖中沒有次生組織，就是这样主要地依賴根鞘來支持叶冠。根通常很小，直徑不超过1厘米。莖和根皆生有毛狀物。在莖的橫切面上(圖13—47)，可以見到中心柱是網狀型(即多柱型)的，它們排列成无数的維管束同心層，其排列位置适和叶体附着部的位置相当。維管束的大小不一，但其橫切面一般为長形，依正切方向伸延。*Psaronius* 只是这屬蕨类的莖部化石，它的叶子可能屬於 *Pecopteris* 型的。

**时代及分佈** 石炭紀至三疊紀，而以下二疊紀为最發達。在欧洲及北美均有分布。我國貴州威宁上二疊紀下部玄武岩中，曾發現之(圖13—47)；云南宜良的相当地層中，也發現过它的碎片。

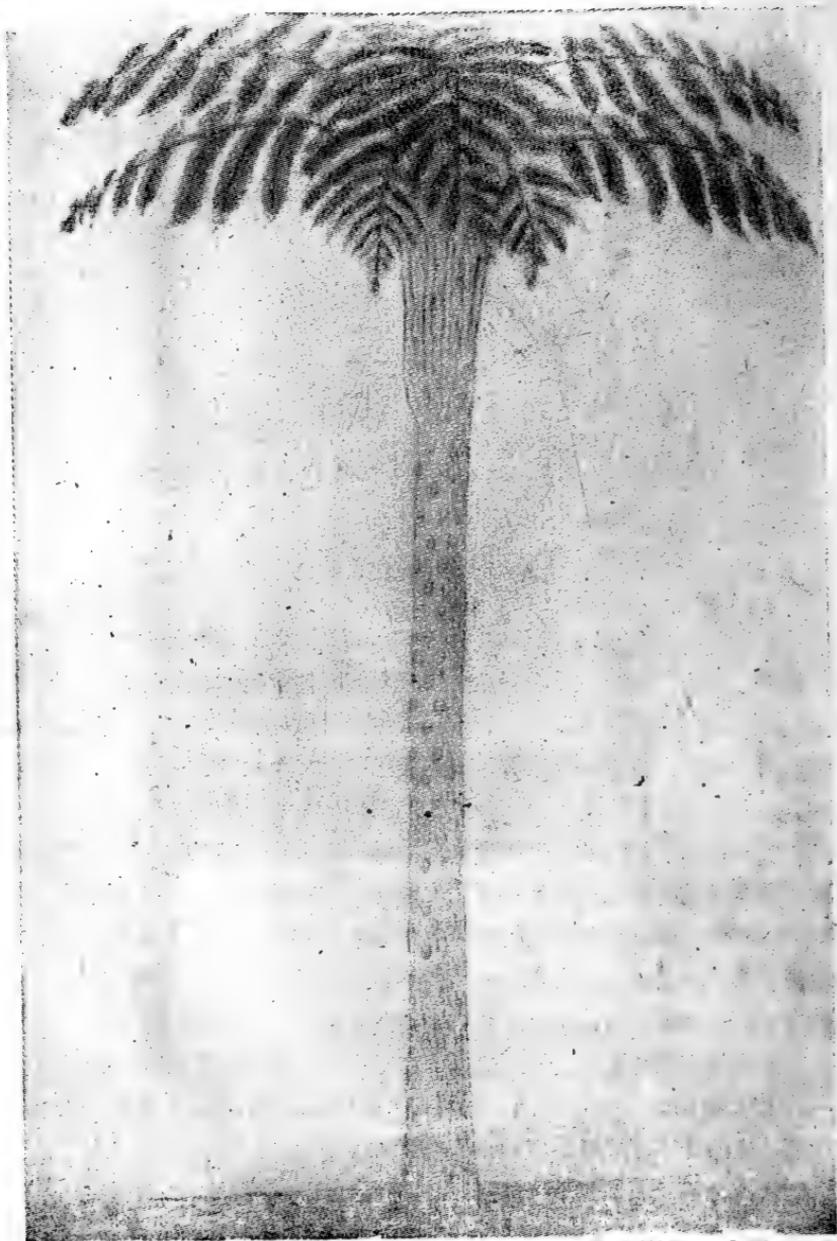


圖 13—46. 樹蕨的一種(*Psaronius sinensis*, 中國樹蕨, 上二疊紀下部)的復原圖。注意莖上的葉體痕作 *Caulopteris* 型, 葉體作 *Pecopteris* 型。(依斯行健)

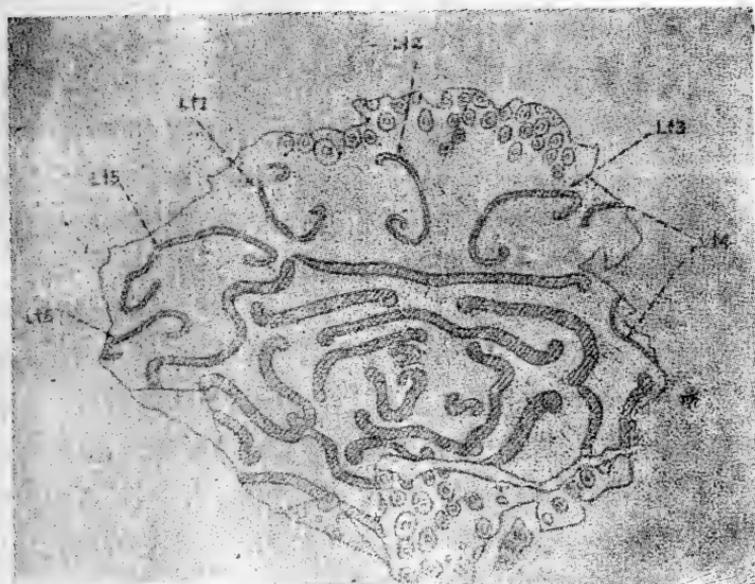


圖 13—47. 中國樹蕨的莖的橫剖面，示中柱的排列情況，及莖干周圍由氣根構成的外被的一部分。原大（依斯行健）

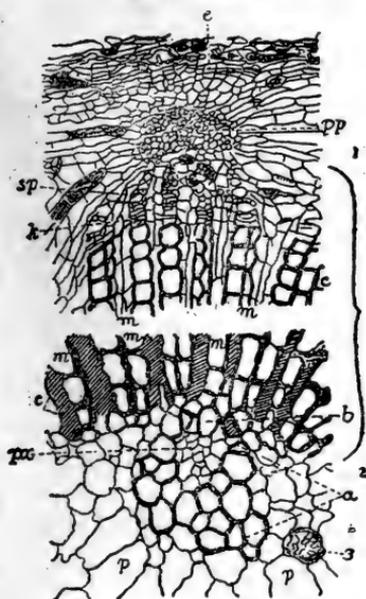


圖 13—48. 種子蕨類莖的解剖構造，以 *Calymmathathea hueninghausi* 的莖 (*Lygi nodpteres oldhamiuv*) 的橫切面為例

1—近于周邊的部分（×約36）；2—近于中心的部分（×約68）。e—外皮；p—髓；m—髓綫；s—分泌囊；px—原成木部；a—向心的后成木部；b—離心的后成木部；c—一次生木質部；k—形成層；pp—初生韌皮部；sp—一次生韌皮部。（依 Williamson 及 Scott）

## (六) 最早的裸子植物

裸子植物 (Gymnospermae) 是屬於种子植物 (Spermatophyta) 的一門。它里面又包括許多类别，即种子蕨綱、苏鉄綱、拟苏鉄綱、銀杏綱、科达樹綱、松柏綱等。在古生代末期，已出現的最早期的裸子植物，有种子蕨綱和科达樹綱。

### 一、种子蕨綱 (Pteridospermae)

(1) 种子蕨类的一般特点及其在植物演化中的地位 种子蕨是一种具有蕨狀的叶，而叶上却生着种子的一类植物，有时也称曰“苏鉄蕨类”。这类植物有些是樹狀的，也有些是斜倚生長或匍匐生長的小型植物。它始見于泥盆紀，惟直至石炭紀才發育达于極点。二叠紀冰期以后，仍頗繁盛；至中侏罗紀时，則僅有少数遺存。

在本世紀初，种子蕨类的發現，給古植学的研究开一新紀元。因为一來揭示了种子植物中以前所未知的大类，二來使真正的蕨类在石炭紀植物群中的地位退居次要。

在植物形态上，种子蕨类是介于蕨类和苏鉄类之間的一类植物。它們具有如下的几点特征：

1. 叶大，呈蕨叶狀，分屬於不同的“形屬”；
2. 不論任何形式的叶，都具有坚硬的角質層，这一点和真蕨类不同；
3. 叶跡頗大，由單一的或多数的維管束所構成；
4. 根和莖的解剖構造的最大特点，是有形成層，能產生次生木質部及次生韌皮部（圖13—48）。这相似于今天的裸子植物及双子叶植物，尤以苏鉄类莖的解剖構造，最和它相接近。

5. 但另一方面，中心柱大多数为多柱型，即由一管狀中柱分裂成多数分柱（参考本章註1）；同时，初生木質部通常为中始式（圖13—48）（註3），这又和蕨类的莖相似；

6. 次生木質部的管胞有緣壁孔(註4), 大多數限見于徑向壁上在管胞壁上有緣壁孔的出現, 乃是和裸子植物相近的証据;

7. 种子不是產生在球果中, 或任何形式的花序中, 而是生在僅作微小变形的或完全不变形的叶子上(圖13—49);

8. 种子很象現代苏鉄的种子(圖13—50右, 及比較圖13—68);

9. 產生花粉器管, 依目前所知, 为具有由許多層細胞所成的囊壁的小孢子囊, 生于另一些叶子上, 有时集在一起, 成为聚合囊, 和蕨类者相似(圖13—50左)。

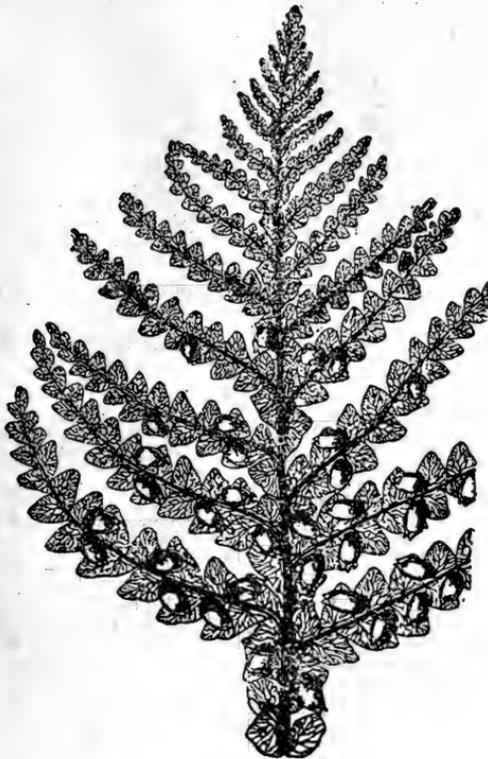


圖 13—49 种子蕨类的一种 (*Euplecopteris triangularis*, 三角纏脉羊齒, 下二叠紀)的复原圖, 示种子的着生情况(依 Halle)

(註3) 初生木質部可分為兩部分,即原成木部和后成木部。前者是最初生成的部分,后者是随后生成的部分。原成木部以纖狹的環數較疏的環紋管胞或導管(有時連導管也沒有)為特征,后成木部則具有口徑較大環數較密的環紋(以及螺紋)管胞和導管。初生木質部中的原成木部和后成木部的比較位置,為植物系統學上重要事實之一。凡后成木部僅在原成木部的內方發生,并依向心方向增長,致使原成木部位居木質部(初生木質部)的最外部者,叫做外始式(或外位束)(圖13—51之1及2)。這是植物系統上最原始的構造,根或石松屬的莖有之,有時也可見于羊齒類之莖。反之,凡后成木部在原成木部的外方發生,并依离心方向增長,致使原成木部位居初生木質部的最內部者,則稱曰內始式(或內位束)(圖13—51之4)。這是植物系統上最高級的構造,可見于種子植物之莖。此外,有時后成木部同時發生于原成木部的內、外兩方,并各依向心的及离心的方向增長,遂使原成木部的內、外兩方,都有后成木部,而它本身則位居于內外兩方的后成木部的中間。這叫做中始式(或中位束)(圖13—51之3),是植物系統上介于外始式和內始式之間的一種構造,蕨類植物的莖大多數皆含有中始式的中心柱。

(註4) 壁孔是細胞壁几乎全部增厚后所遺留下來的的小孔狀薄壁部分,為細胞與細胞間傳導溶質之處。它可分緣壁孔、單壁孔及半緣壁孔三類。緣壁孔是導管和管胞所特有。它的特征是孔的四周具有特別增厚的邊緣(圖13—52)。裸子植物的管胞多是緣壁孔(針葉植物的木質部是由管胞所組成;其管胞的徑向壁(側壁)

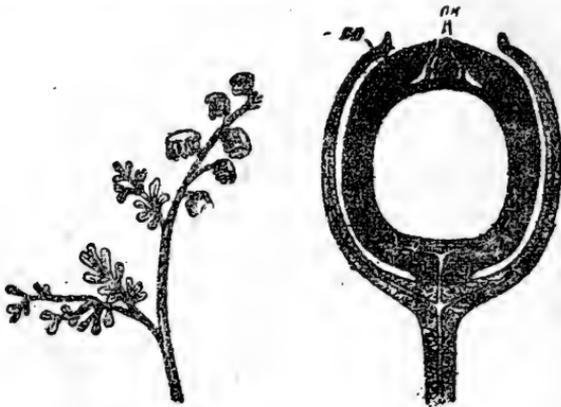


圖 13—50. 左, 種子蕨類的一種 (*Calymmathotheca hoeninghausi*) 的雄孢子葉, 其中生于枝頂者帶有小孢子囊。右, 同上的種子的縱剖面。ПК—儲粉室; ПЛ—壳斗(依 Дазитащвили)

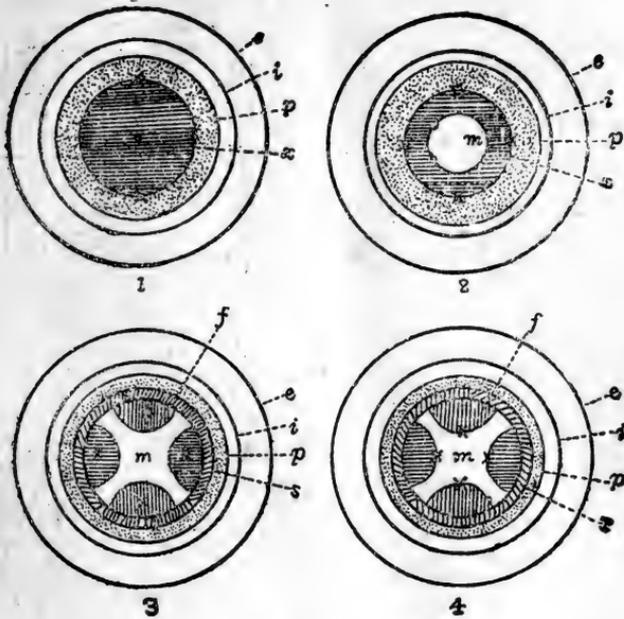


圖 13-51. 中心柱的常見类型示意圖

1—原始中心柱；2—管狀中心柱；3及4，網狀中心柱。其中1及2為外始式；3為中始式，4為內始式。e—表皮；i—內皮層；p—木皮部；x—木質部；m—髓；f—初生木質部；s—次生木質部；在初生木質部中，有×符號處為原成木部，其餘為后成木部。

(轉錄自池野成一郎畫中插圖的一部分)

上，布滿具緣的壁孔)；在蕨類植物及其他較低等植物都少見(蕨類植物等只有環紋、螺旋紋及梯紋管胞)。單壁孔為薄壁組織和形成層等所特有，在導管與管胞中通常是沒有的。它和緣壁孔的區別，是在於孔的四周沒有顯著的凸起邊緣。至於半緣壁孔，則是在導管(或管胞)和薄壁組織細胞間的壁上形成的，僅在導管(或管胞)這面見有凸起邊緣。

綜觀上述各點，可以看出種子蕨類一方面具有裸子植物的特點，同時又有許多方面和蕨類具密切關係。就外型上說，除生種子外，它頗和蕨類相似。在解剖的構造上說，由於維管束屬於中始式等理由，類似蕨類，但同時，由於肥大生長而成的後生組織，其形態卻又頗與蘇鐵類的莖相近。所有“種子蕨類”或“蘇鐵蕨類”之名，即由於這些過

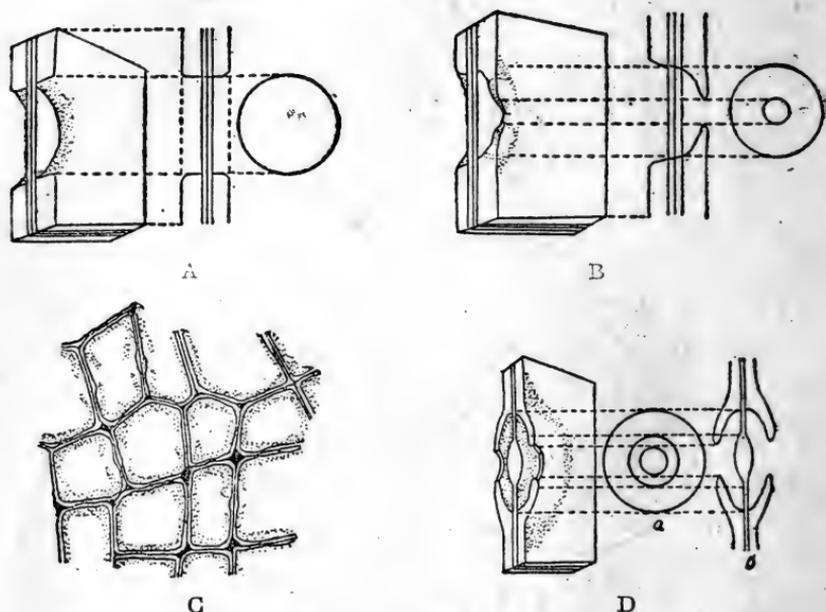


圖 13—52. 壁孔構造

A—單壁孔剖面的形狀；B—半緣壁孔之剖面圖；C—緣壁孔之概觀；D—緣壁孔之圖解：a—平面；b—切面

渡性質而起。因此，这类植物在植物系統学上，至堪注意。种子蕨类无疑是裸子植物中最原始的。它可能由泥盆紀的異孢子型的蕨类植物進化而來。而由种子蕨类又產生了苏鉄类和拟苏鉄类。

(2) 种子蕨类举例 种子蕨类在古生代后期十分發达，种类很多，古生代种子蕨类中經研究比較上最清楚者，要算下列“一种”：

*Calymmathotheca hoeninghausi*

**特征** 这植物屬於 *Lyginopteridaceae* 科的一种。它的莖叫做 *Lyginopteris oldhamia*，已知者一般不粗大，最大者直徑只有4厘米（較大的莖也許是有的），而最小者僅約2毫米。莖的中心有一大髓（圖48之P），髓外有5—8个維管束包圍着，構成中心柱。初生木質部里面，后成木部向原成木部（PX）的內外兩方向發育（a, b），形成所謂“中始式”。此外尚有形成層（l, k），司莖的肥大生長，由此而生的后生組織（c, sp）的形态，極似苏鉄类莖中所見的組織。

这种植物的叶体很大，長可达1米。它們以螺旋狀排列形式自莖生出，形态复雜。各叶体有一柱狀主軸，軸面滿布着“含腺小刺”，失落后即遺留无数小点痕。羽片相对地排列，以近于直角从羽軸射出。小羽片为分裂成小片的楔形小叶，从小羽片軸（最后羽軸）以互生状态生出。如最初誤定为蕨类植物的 *Sphenopteris hoeninghausii*，即系属于这种植物的叶子。

本种的种子，叫做 *Lagenostoma lamaxi*。它外有一碗狀器包圍着，叫做壳斗（圖13-50右圖的 ПЛ）。这壳斗其后裂开，露出所包含的种子。种子的構造，最外有包膜，里面包含一个大孢子囊。包膜的大部分，和大孢子囊的膜壁合着，僅其上部和它分离。又大孢子囊的頂部，有圓錐形的突起；突起的外面，有一障壁

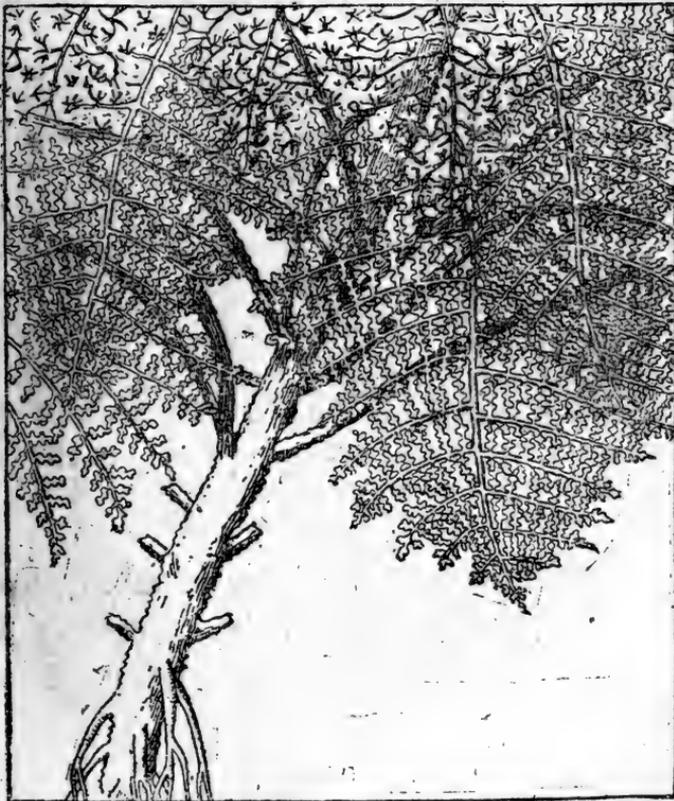


圖13-53. *Calymmathotheca hoeninghausii* 的一般形态（轉錄自 Давиташвили 書中插圖）

狀的壁膜圍着。這壁膜和突起之間的狹隘間隙，是為授精的目的而入內的小孢子停留處，往往在其中可以見到小孢子，因此叫做儲粉室(圖13—50右圖的TK)。

被信為屬於 *Lyginopteridaceae* 科的雄性生殖器官之一者，叫做 *Crossotrocha*，它可能屬於和 *Calymmathotheca hoeninghausi* 有關的一些不能鑑定的種子蕨類。它每一雄性器有數個小孢子葉(雄蕊)，各小孢子葉具有長柄。從葉片裏面的邊緣，懸垂着6—7個小孢子囊。囊長約3毫米，成熟時略向外屈曲(圖13—50的左圖)。

關於本“種”的全形可看圖13—53。

**時代及產地** *Calymmathotheca hoeninghausi* 見於英國下及中石炭系，以及歐洲大陸和北美的時代相似的陸相地層中。在中國也曾發見過可能和它近似的枝葉，即 *Sphenopteris* (? *Lyginopteris*) *leei* (李氏楔羊齒) (圖13—54)，見於廣西柳城的下石炭系頂部。

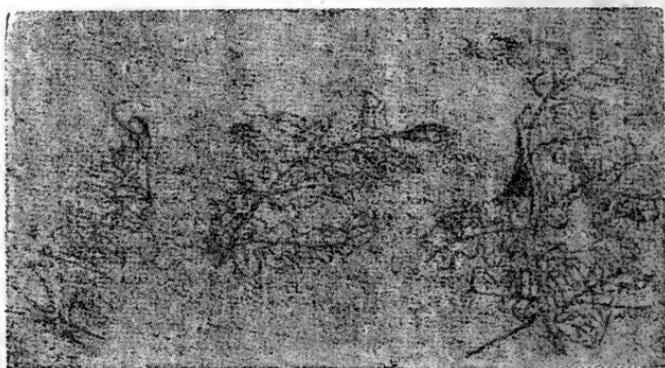


圖 13—54. 可能和 *Calymmathotheca hoeninghausi* 相近似的一種枝葉，名 *Sphenopteris* (? *Lyginopteris*) *leei*。產於廣西柳城大埔的下石炭系頂部(依斯行健)×2

(3) 可能屬於或部分屬於種子蕨類的常見蕨狀葉 如前所述，從石炭二疊紀地層中所見的大量蕨狀葉化石，其中有很大部分實系(或可能)屬於或部分地屬於種子蕨類，下列幾個“形屬”便是一些常見的例子：

### 1. *Pecopteris* ( 楔羊齒屬 )

這一形屬所包括的蕨狀葉，除許多屬於蕨類外，也有不少屬於種子蕨類的。

它在种子蕨类中，为 *Lyginopteridaceae* 科的典型叶型之一。其詳細描述，已見本節第四目中，这里不再重复（圖13-38之 I, J 及圖13-39）。

## 2. *Neuropteris* (翅羊齒屬)

屬於這一“形屬”的蕨狀葉，是种子蕨類中 *Medullosaceae* 科的主要葉型之一，其特徵等方面，已詳述于本節第四目中（圖13-38之E 及圖13-40, 13-41）。

## 3. *Sphenopteris* (楔羊齒屬)

本“形屬”所包括的蕨狀葉，一部分屬於蕨類，另一部分則屬於种子蕨類。在种子蕨類中，它也是 *Lyginopteridaceae* 科的典型葉型之一。其特徵已詳見于本節第四目中，不再重述（圖13-38之 C, D 及圖13-42）。

## 4. *Emplectopteris* (纏脈羊齒；希臘文 *empleco*—纏結)

**特征** 小羽片基部全部附于羽片軸上，并和鄰側的小羽片稍微相連。中脈常彎曲，不甚明顯。側脈都是自中脈射出的，并分叉而成網狀。在每一羽片之下，有一和普通葉子形狀不大相同的葉子，直接生于主軸之上。葉子上面曾發現過生有種子，故顯然（至少一部分）屬於种子蕨類。

**時代及分布** 中石炭紀至二疊紀，在華夏植物區為特殊植物之一。如中國山西太原附近的下二疊系中即曾發現過（圖13-49）。

## 5. *Glossopteris* (舌羊齒屬)

**特征** 這一類型的蕨狀葉，是產于南半球的一科种子蕨類的代表之一。它的葉是單的（圖13-55），大小自數厘米至十餘厘米或更長，全緣，通常為舌狀（故有“舌羊齒”之稱；*glossa* 是希臘文“舌”的意思），也有作卵形，綫形或別的形狀的。葉的頂端通常圓鈍，下部逐漸收狹，最后并變成一短柄；但也有不具葉柄的。葉的中脈明顯，有些直達葉頂，也有些到葉的上端即分散。側脈通常以一銳角從中脈射出，作波狀彎曲，并因此而致相鄰兩脈互相接連起來，構成網狀。生殖器官還未十分明確。

**时代及地理分布** *Glossopteris* 是石炭二叠纪时瓦那区的典型植物之一。其生存时期自上石炭纪至三叠纪，而以石炭二叠纪之间为最常见，至二叠纪和三叠纪间已很少。这一“形属”在欧美区及华夏区，均未发现过。



圖 13—55. *Glossopteris*  
(舌羊齒)。  
(依 Давиташвили)。



圖 13—56. 大羽羊齒的一種 (*Gigantopteris nicotianefolia*, 烟叶狀大羽羊齒, 上二叠纪标准化石) 的复原圖。注意叶端正在分裂及尚未分裂部分, 顯示叶子發育是从叶基到叶頂的。

### 6. *Gigantopteris* (大羽羊齒屬)

**特征** “叶体”很大 (希腊文 *gigantos* 为“巨人”之意)。

最大者寬度可達30厘米以上；二次或三次羽狀分裂（圖13—56）。羽軸很粗，寬可超過1.5厘米，上有縱紋。小羽片通常為對生，有時為“半對生”；互相緊接，時或略相重疊。它們和羽片軸通常作 $40^{\circ}$ — $80^{\circ}$ 的交角，沒有柄，大小變化甚著，最長者可至15厘米。小羽片的形狀也多變化，由長橢圓形至劍形，有時卵形或圓形，但皆在基部驟然收縮，以一點附着主軸之上，而頂部則一般縮尖較緩。小羽片的邊緣多數有大的鋸齒，或成羽狀裂片，但也有僅作輕微的波狀，或甚至於全緣的。每一



圖 13—57. *Gigantopteris nicotianaeifolia* 羽片的一部分產於山西太原上二疊系。（依Halle）

鋸齒或裂片，有時長可達1.2厘米；頂端尖銳，並指向前方。中脈甚強，直達小羽片的頂端。側脈和中脈成 $45^{\circ}$ — $65^{\circ}$ 的交角；直，或僅向前微彎，直達小羽片邊緣上的鋸齒的尖端（圖13—87）；每一鋸齒即有一條側脈。第三次脈從側脈分出，和側脈成 $45^{\circ}$ — $60^{\circ}$ 的交角。從第三次脈又分出第四次更細的脈，這些更細的脈很快地繼續分出更小的次脈，並彼此互相聯結，構成網狀（圖13—58）。網格為狹長的四方形或短多角形。這一類型的蕨狀葉，大約屬於種子蕨類。

**時代及地理分布** *Gigantopteris*是東亞古生代末最特殊的植物，同時也是華夏植物區的代表植物，廣見於中國上二疊紀煤系及其相當的地層中（圖13—58）。

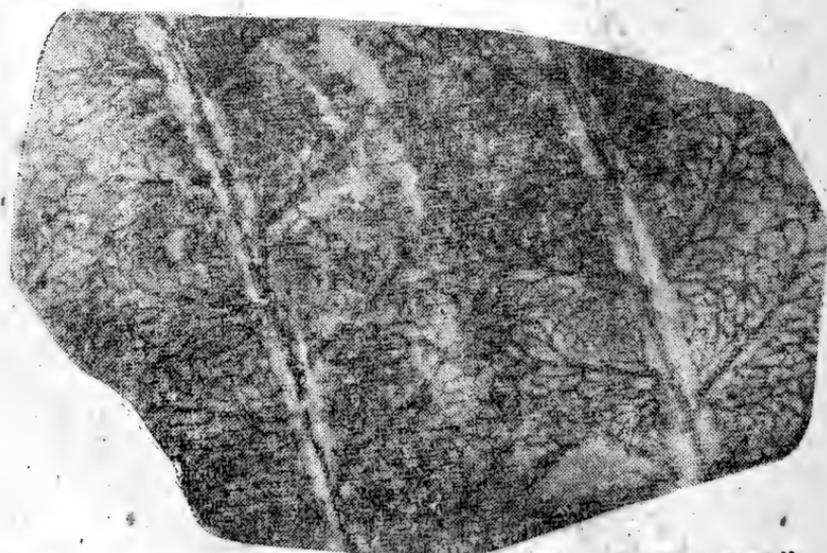


圖 13—58. *Gigantopteris nicotianaefolia* 小羽片的一小部分，詳示其網狀的葉脈， $\times 4$ ，產於山西太原上二疊系（依Halle）

## 二、科達樹綱 (Cordaitales)

(1) 一般形狀及生態 在古生代后期，和種子蕨類伴生在一起，共同構成石炭紀煤澤森林中的種子植物的大部分者，還有一種喬

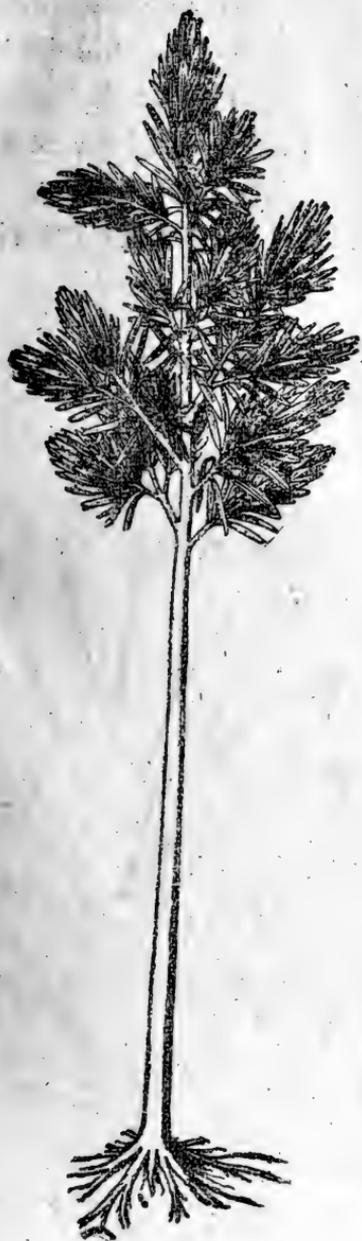


圖 13—59. *Cordaites*  
(科达樹) 复原圖。(依  
Лавиашвили)

木的裸子植物，叫做科达樹类。这类植物和松柏类極相接近，故也有譯名为“亞松柏类”的。它們具有高大的樹干，最長者可达15米以上，直徑最大可超过1.5米。它們在石炭紀極为繁茂，密生成林，但入中生代不久，即完全絕滅。常为單干矗立，而小枝密生頂端（圖13—59）。叶为單叶，全緣，大小不一，形态也多变化。

(2) 典型代表 茲以其中最常見的一屬为例，說明科达樹类的特征如下：

*Cordaites* (科达樹屬)

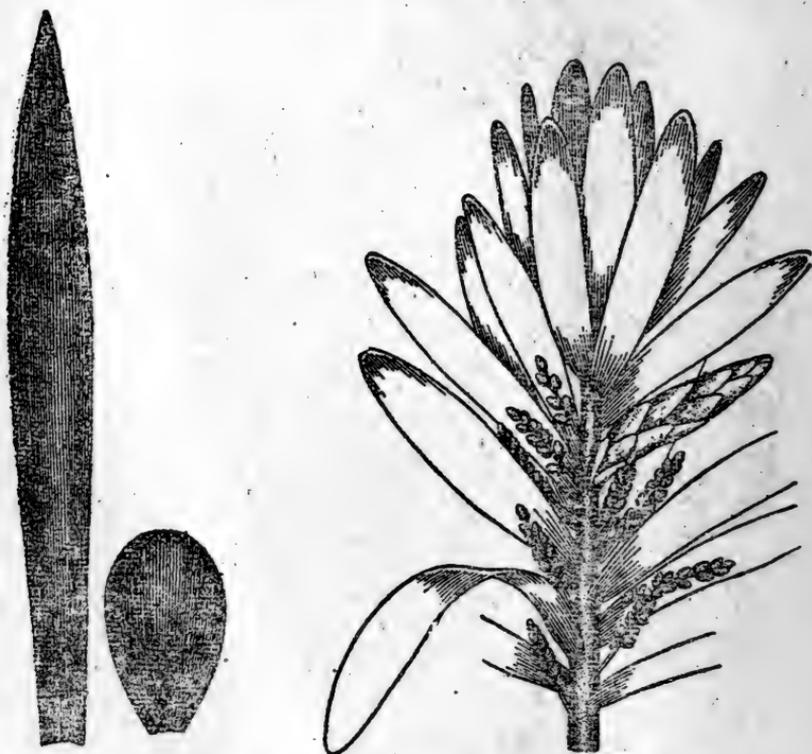
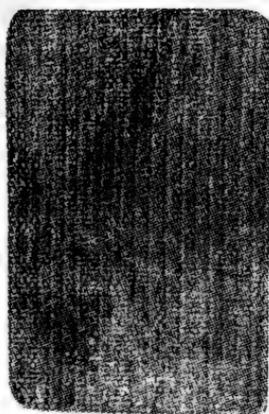


圖 13—60. *Cordaites* 的叶形一斑。左，長帶形，右，短寬形。  
(依Steinmann)

圖 13—61. *Cordaites* 的帶叶枝及花序。  
(依Grand'Euryty.)



**特征** *Cordaites* (这属名来源于 Corda, 一个古植物学家的姓) 化石最常见的部分为它的叶。这种叶很大, 为狭长的带状, 最长者可达一米。叶的最宽处在中部, 而向上下两端逐渐收尖 (圖 13—60 之左)。最标准的叶形为线形, 有时也作其他各种不同的形状, 如披针形, 长带形等。有些叶的顶部收尖至成矛状, 但也有具钝的或圆形的叶顶者; 此外, 又有些叶变化成宽的扇形, 其顶部且分裂而成数条裂片。*Cordaites* 的叶一般没有中脉, 而只有一列纤细的平行脉, 通过全部叶身。叶脉有时很密, 可以达到每一厘米 20—34 条。又有时, 在主脉和主脉之间, 还有密排的纵纹, 它们和主脉平行, 但比主脉还要纤细。这些纵纹并非真正的叶脉, 故另名“次脉” (圖 13—62 右)。在化石中, 有时可见叶的表皮层上盖有一层相当厚的角质层。叶缘没有锯齿。叶的下端, 原为



附着于茎的地方, 有一叶基, 大多数作横长的椭圆形; 叶脱落后, 在茎上留有横扁形的叶痕。叶在小枝上依螺旋状叶序生长 (圖 13—61), 丛集树顶, 构成冠状 (圖 13—59)。*Cordaites* 的树干, 里面有巨大的髓。木质层或厚或薄, 但通常没有年轮。

圖 13—62. 科达树的一种 (*Cordaites principalis*, 中石炭纪至下二叠纪)  
左——葉片的上段; 右——同一种的葉放大, 示主脉間的“次脉”,  $\times 5$ 。此二标本皆產于山西太原下二叠系 (倭 Halle)

*Cordaites* 的孢子叶球或花，叫做 *Cordaianthus*（科达樹花，字源自希腊文 *anthos*—花），作柔荑花序，長可10厘米以上，生于莖上的叶間（圖 13—61）。脫叶的莖通常可見有小而圓的花痕，位于較大的橫扁形的叶痕之上不遠之處。花粉为一球狀体，很大，其最大直徑通常可达 100 微米，具有翅。种子有些叫做 *Cordaicarpus*（科达樹种子，希腊文 *Carpos*—果实），大小不一，作心臟形。

**时代及地理分布** *Cordaites* 最盛見于石炭紀，至二疊紀漸衰（主要时代是下石炭紀至下二疊紀）。它是欧美区的顯著植物之一；也广見于華夏区的东亚（在这地区它生存延至上二疊紀）。在这些地方的石炭二疊紀頁岩和砂岩中，有时保存有 *Cordaites* 的大量叶部化石，縱橫交錯地，把一塊大的石塊完全占据着。惟因叶身很長，罕有完全的（圖 13—62 左）。

## 第五節 中生代的植物

### （一）中生代植物的一般情况

中生代的时候，古生代植物大部衰退，而代以較新型的植物，繼之而起。以前的种子蕨类，到这时演化为二类，即苏鉄类和拟苏鉄类。中生代前曾有“苏鉄时代”之称，就是因为苏鉄类繁茂之故。不过事实上，有很大一部分从前認為苏鉄类者，实际上是屬于拟苏鉄类。

拟苏鉄类是一群和苏鉄类有着血統关系的裸子植物，現今已經完全滅絕。它通常和現今尚有活的代表的苏鉄类，彼此混称，其实它們虽然同为裸子植物，叶的羽狀分裂形态彼此也相同，但二者間实有顯著的差別（詳后）。

此外，别的裸子植物如銀杏类和松柏类，以及蕨类植物等，也都是組成中生代植物群的重要成分。

### （二）中生代的蕨类

一、中生代蕨类举例 古生代的蕨类，到了中生代时，業已逐漸

消滅，而代之以新的类型。下面所举，是它們中常見的例子：

### *Coniopteris* ( 錐蕨屬 )

**特征** *Coniopteris* 的叶体为多次羽狀分裂。羽片以較大的銳角从上一級羽軸射出，左右互生，細長作綫狀，兩边平行，末端尖銳。小羽片形状变化不一，一般为 *Sphenopteris* 型，即基部收窄而呈楔狀。具卵形或橢圓形的輪廓，邊緣分裂甚深，致成狹長裂片，其長度比寬度大数倍，末端圓鈍或尖銳。叶脉形状也和 *Sphenopteris* 的相似。每一小羽片有一中脉，側脉以一銳角从中脉射出，互生，伸达裂片的尖端。生殖叶的小羽片多退化，它的每一裂片都收縮到僅余一脉。孢子囊堆即生于該脉的頂端，部分地包在杯狀孢子囊蓋中。

**时代及分佈** *Coniopteris* 見于侏羅紀，在世界上分布很广，为一世界性的侏羅紀标准化石。我國及东亚其他地方如朝鮮，日本，以及中亞一帶的侏羅系中，即常有發見(圖13—64)。

#### 二、中生代蕨类的常見叶型

中生代蕨类的叶部化石中，也有



圖 13—63. 錐蕨的枝叶，以 *Coniopteris hymenophylloides* 为例 )  
 a—营养叶；b—生殖叶；c—为圖b中的一小羽片放大。化石產于英國約克郡 (Yorkshire) 的中侏羅系。(依 Seward)

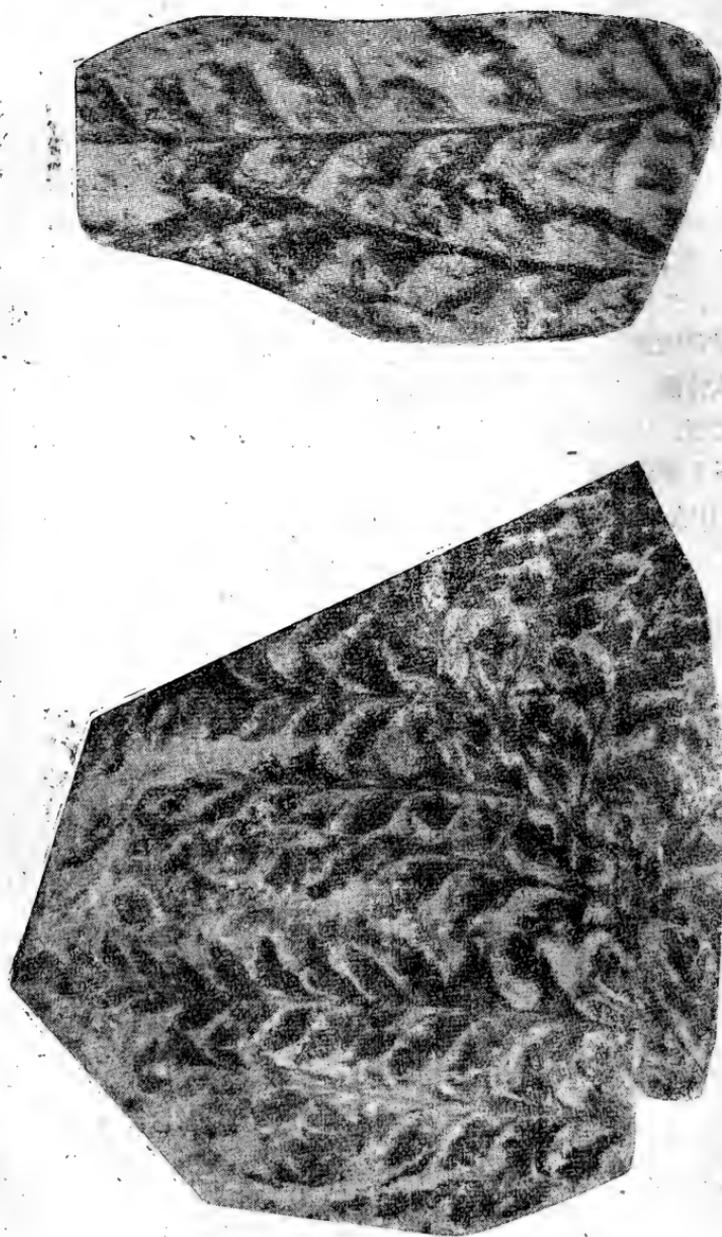


圖 13—64. 蕨類的一種(*C. hymenophylloides*)。左圖為營養葉， $\times 1$ ，產于河北齋堂，右圖為生殖葉， $\times 8$ ，產于山西大同。皆為中侏羅紀或下侏羅紀上部



圖 13—65. *Cladophlebis fangzuensis* Sze. 化石產于山東坊子侏羅系中。(依斯行健)

一些是既見于這一植物，也見于其他植物的葉型。下列的“形屬”，即是最常見者：

*Cladophlebis* (支脈蕨屬，希臘文 *cladi* 為“枝”有“分枝”之意 *phlebos* 為“脈”)

**特征** 這一葉型，葉體二次至四次的羽狀分裂。小羽片和古生代的 *Pecopteris* 相近似，但常較大，作綫形、三角形、或彎曲作鐮刀形。它們以全個基部附着于羽軸之上，頂端尖銳(圖 13—65)或鈍圓(圖 13—66)，邊為全緣，或呈鋸齒狀。中脈明顯，側脈依二叉式分叉一次至多次(圖 13—66)。

*Cladophlebis* 是中生代蕨科 (*Osmundaceae*) 中最常見的屬之一。但這樣的葉型也見于別的植物，故是“形屬”。

**時代及地理分布** 這一葉型見于二疊紀至下白堊紀，而以侏羅紀為最發育。它在世界上分布甚廣；在中國中生代含煤地層或其相当地層中，為最常見的蕨類化石之一(圖 13—65, 13—66)。

### (三) 中生代的裸子植物

中生代的裸子植物，可依蘇鐵、擬蘇鐵、銀杏及松柏諸類，分別舉例如次：

#### 一、蘇鐵綱 (*Cycadales*)

(1) 蘇鐵類的一般特點 蘇鐵類植物，其形態可以把今天在華南一帶所見的蘇鐵 (*Cycas revoluta*, 也稱鳳尾松)(圖 13—67) 作例來

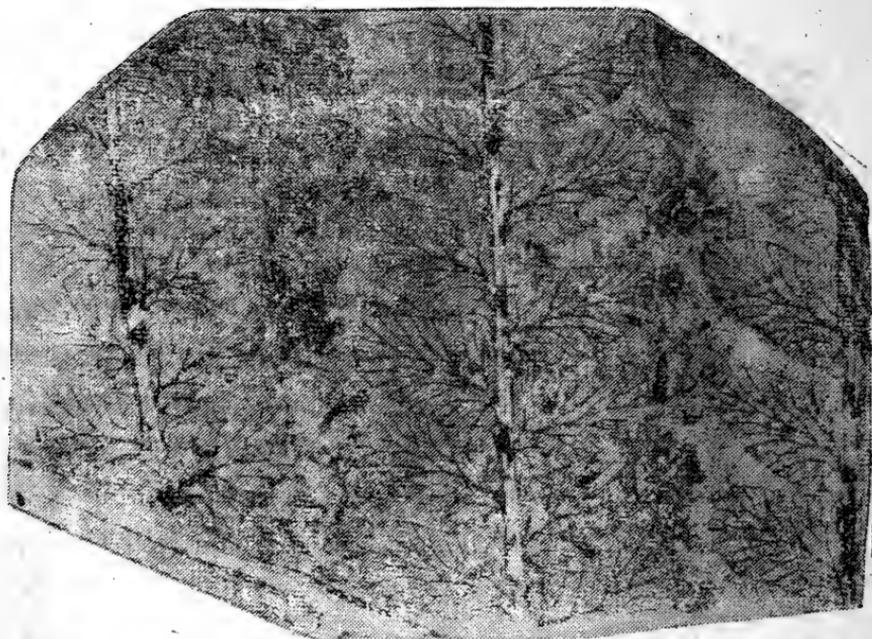


圖 13—66. *Cladophlebis shansiensis* ×3, 產于山西大同侏羅系或下侏羅系上部 (轉錄自斯行健等書中插圖)

說明。這類植物在中生代時，十分繁盛。它曾分布世界各地，甚至及于南極洲和格陵蘭。今天在地球上的熱帶和亞熱帶各地生長的蘇鐵類，便即為它們衰退以後所遺留的最後的有限種屬。蘇鐵類通常具有一短而粗的莖，作塊狀或柱狀，分枝極少，或完全不分枝。葉為一次羽狀復葉，頗大，有長達3米者，大都叢生于莖頂。它的角質層很厚，頗堅硬，幼時作捲渦狀，有如蕨類的一樣。球果為圓錐體形，生于莖頂（種子構造見圖13—68）。

蘇鐵類和後述的擬蘇鐵類有許多對立的特點，可為二者鑑別的根據。蘇鐵類有着如同很多別的裸子植物所有的共同特征，表現在它們的葉子的構造上。這就是：  
 (1) 氣孔的保衛細胞之旁，有數個副保衛細胞，排成一環；這些副保衛細胞不是發生自和保衛細胞同一母胞的；  
 (2) 保衛細胞沒有角質層加厚，此外，還有一些非經常性的特點：  
 (1) 氣孔的方位不規則；  
 (2) 表皮細胞並不顯著地排成行列；  
 (3) 表皮細胞的壁通常是直的。

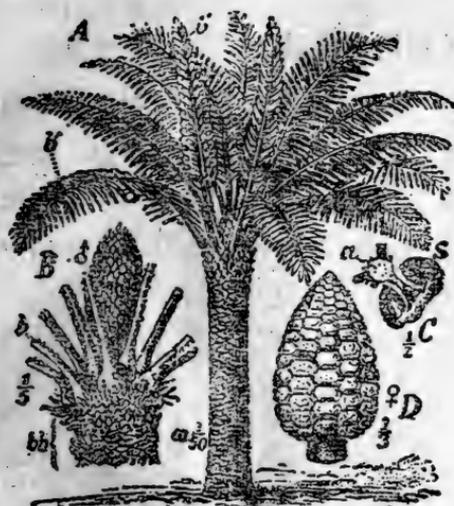


圖 13—67. 現代蘇鐵類。

A, B, 蘇鐵 (*Cycas revoluta*):

A—雌株的全形，約 $\times 1/15$ ；b—發育完全的葉；b'—尚捲曲的葉；B—雄株的末端，去葉以示生在莖頂的球果。約 $\times 1/50$ 。bb—葉落后所留的葉基。C, D, 塊莖狀的蘇鐵之一種 (*Zamia integrifolia*)。C—帶二胚珠(s)的孢子葉，從軸(a)生出， $\times 1/2$ ，(從上面看)；D—雌株球果的外形， $\times 1/30$ 。(依Steinmann)

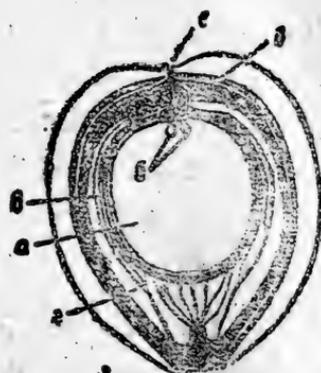


圖 13—68. 蘇鐵的胚珠(大孢子囊)構造圖解

a—胚乳；b—珠器；c—珠心；d—珠被，珠被內層與分枝輸導束；e—珠器室；e'—珠孔(依 Жуковский)

(2) 中生代蘇鐵類的常見葉部化石 中生代地層中所發現的蘇鐵狀化石，雖然已證明其中有很大一部分實系屬於擬蘇鐵類，一如前述。但這一時期之確有真正的蘇鐵類和擬蘇鐵類同時存在，仍被充足的證據所證明。蘇鐵類化石沒有如同擬蘇鐵類那樣以細致的矽化莖干來堂皇壯麗地炫耀自己，但它們的遺跡仍是顯然可見的。它們的存在可從確屬於蘇鐵類的生殖器官及表皮碎片得到証實，而尤以葉部化石最為常見。

中生代蘇鐵類的葉部化石，可依它們的形態分為許多葉型；下列一屬，即其最常見者之一：

### *Nilssonia* (尼氏苏鉄屬)

**特征** 叶片通常作羽狀分裂，但也有不分裂（或偶而分裂）而呈綫狀或披針狀的。有时僅上端分裂而基部或下大半部不分裂，变化不一。分裂出來的裂片生于中軸的腹面（即上面）（圖13—69），和中軸近于直交，作綫形或舌形，上有平行叶脉，自中軸生出，并和中軸近于垂直。有的叶脉不分叉，也有分叉一次或多次的。

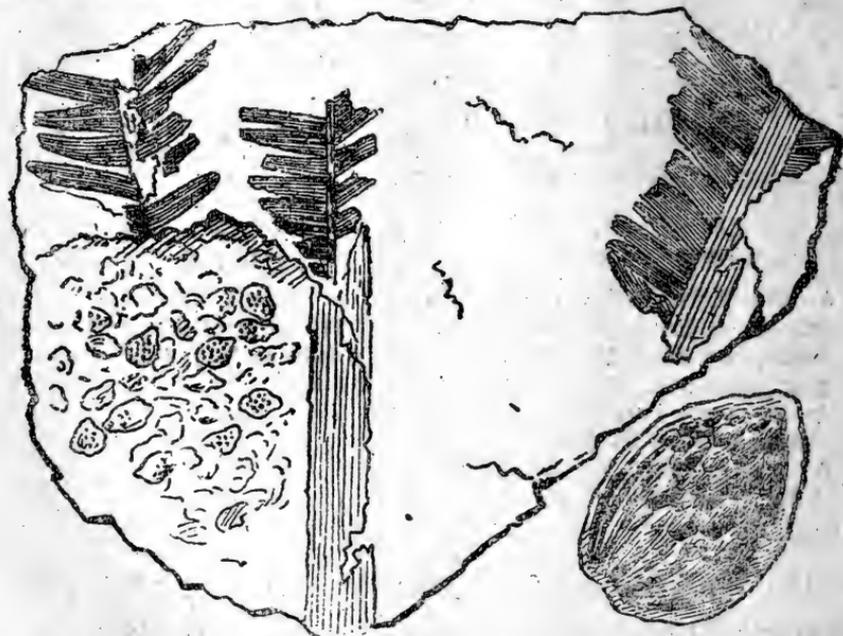


圖 13—69. 尼氏苏鉄之一種 (*Nilssonia pterophylloides*)，旁有種子（但也有人認為這“種”的生殖器官尚未明了，這未必是種子云）。b，一顆種子（？）的放大圖。（依Nathorst及Schenk）

本叶型特征和下述的 *Pterophyllum* 叶型，最易相混。*Nilssonia* 的可作为与 *Pterophyllum* 相区别的重要叶部特征，除了（1）上述的細裂片生于中軸的复面（上面）这一点外，还有（2）表皮層構造比較簡單，并和一般苏鉄类，以及别的裸子植物如銀杏类及松柏类者相似，而 *Pterophyllum* 的表皮層構造特点，則基本上与它所屬的拟苏鉄类者相符合（参考468—470頁）。

**时代及地理分布** 这一叶型在三叠紀至第三紀时，广布世界各地。中國各省的中生代煤系及其相当地層中，都有發現(圖13—70)。此外也偶見于少数地方的二叠紀末期地層中。



圖 13—70. *Nilssonia cf. acuminata*  
(河北門頭溝中侏羅系或下侏羅系上部)  
(轉錄自斯行健、徐仁書中插圖)

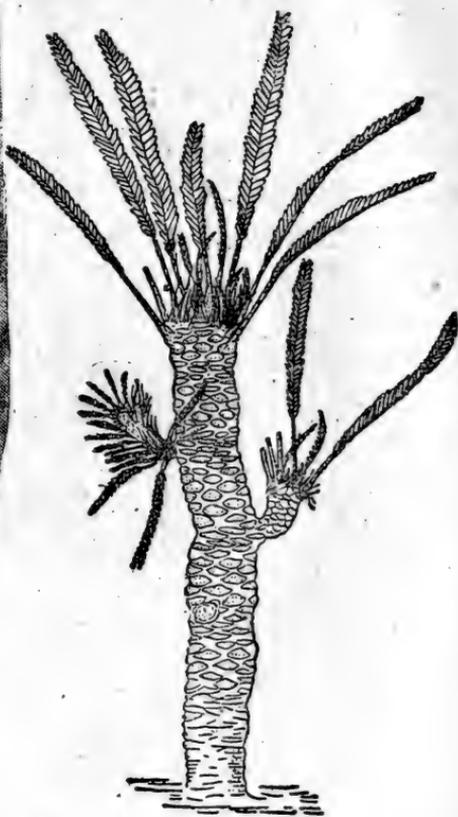


圖 13—71. 拟苏鉄类的一种 (*Williamsonia seawardiana*) 复原圖。  
(依Sahni)

## 二、擬苏鉄綱 (Cycadeoidales; Bennettitales)

(1) 拟苏鉄类的一般特征 拟苏鉄类虽然在今天已經沒有活的代表，可是它們的化石很多。这类植物在三叠紀至下白堊紀之間这一时期內，至为繁茂，种类也多。它們的莖大多数很短，作塊莖狀(圖13—72)；

枯落后的叶，其基部有痕跡殘存，掩盖莖的全面，这一点和今天的苏鉄类相似。此外也有具高柱狀的干，其頂部叢生多數的叶者（圖13—71）。拟苏鉄类的球果为圓錐体形，形似花（圖13—73），有柄狀的“花梗”，自莖的側部發出，雜生于叶間（圖13—72）。这和苏鉄类的球果生于莖頂者（圖13—67），顯然有別。在有些拟苏鉄类的这些圓錐狀的“花”內，具有雌雄兩器官（即所謂兩性球果），这和被子植物的完全花或兩性花相近似。今天的有花植物，即系由这类植物進化而來；而拟苏鉄类的本身，則有“中生代的有花植物”之称。

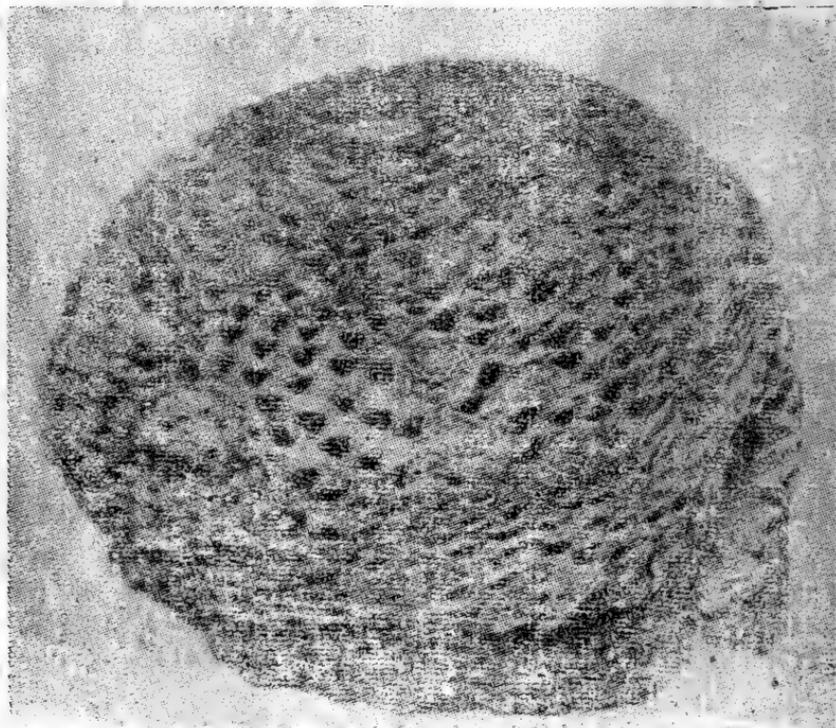


圖 13—72. 拟苏鉄类的另一种 (*Cycadeoidea dacotensis*) 的不分枝樹干側影，示其上的数个“花”芽。約 $\times 1/5$ 。（依 Wietand）

## (2) 和苏鉄类的区别

拟苏鉄类和苏鉄类的基本区别，可分別見于球果的構造和叶的表皮層構造兩方面：



圖 13-73. (*Cycadeoidea dacotensis* 上侏羅紀) 的“花”的構造。  
 1—未開的花復原圖。外面是披毛的苞片；近中軸處是捲曲的、結實的小孢子葉（雄蕊）；在中部是錐形花托，上有胚珠（稍縮小）。2—已開的花輪圖。中有一片已展開的，另一片仍捲曲的小孢子叶（依 Wieland）。

拟苏铁类的球果系一花状器官，依拟苏铁属的球果化石为例，其构造甚为复杂（圖13—73）。它有一肥大花梗，上有螺旋状排列的苞（“花被”），苞片上有毛茸密生；这些苞片实际上是营养叶。花的中央，有由孢子叶球的轴的圆锥形末端所形成的原始型的花托。花托外面依螺旋状排列着很多由大孢子叶退化而成的长柄，柄端各有一大孢子囊（胚珠）。这些退化的大孢子叶和无孢子的狭叶互生；后者末端变大，具有保护胚珠的作用。苞与花托之间，有小孢子叶（雄蕊），由花托的基部发出，其柄相合而成鞘状。这种“花”的构造，和现代的被子植物的木蘭屬(*Magnolia*)（圖13—86）者相近似。而苏铁类的球果，则构造比较简单，和别的裸子植物更较相近（見圖13—67）。

其次，叶的表皮层方面的差异，也是拟苏铁类和苏铁类的基本区别之一。在拟苏铁类的叶中，主要的特点计有：（1）气孔的保卫细胞之旁，有一对发生自与保卫细胞同一母细胞的副保卫细胞（圖13—74）；（2）保卫细胞的壁，有厚的角质层。此外，还有下列几个比较次要的特点：（1）气孔的横向与叶脉正交；（2）表皮细胞排列成整齐的行列；（3）表皮层细胞的壁通常是波状弯曲的而不是直的。

（3）拟苏铁类的代表属 比较地详细研究过的拟苏铁类化石，可以下列二属为代表：

### 1. *Williamsonia*（威氏拟铁苏属）

**特征** *Williamsonia*是威氏拟苏铁科（*Williamsoniaceae*）里面的大而重要的一属。它的植物体的最大特点（也是同科各属的共同特点），是一般地瘦长，并常开叉。茎高自1米余至2米以上。茎上密排着依螺旋状排列的菱形叶痕。茎顶盖着浓密的叶冠。叶大，作简单的羽状分裂。植物的外形，颇和今天所见的苏铁类者相似（圖13—71）。生殖器官，即通常叫“花”者，是单性的。

**时代及分佈** 見于上三叠纪至白垩纪，而以侏罗纪时分布最广。它的茎部的完好化石曾发现于印度Rajmahal山脉及英国约克郡（Yorkshire）等地的侏罗系中。它的“花”的完好的砂化石曾发现于英国约克郡、苏格兰等处（在这二处皆見于侏罗系）。叶部化石则常大量地見于世界各处（因其形态而别为各种叶型）。

### 2. *Cycadeoidea*（拟苏铁属）

**特征** *Cycadeoidea*是拟苏铁科（*Cycadeoidaceae*）的主要属。这属植物的茎

常肥而短，作准球形，拟卵形或短柱形（这是拟苏铁科和上述的威氏拟苏铁科的最大区别之一）。莖的直径自10厘米左右至50—60厘米上下，高度大多数不及1米，虽然偶也有高至3—4米的。有时，分枝为3—4个短莖，密集成叢地附于同一基莖之上。莖的表面，厚厚地被着一層長久保存着的叶基和多細胞的毛。“花”生于莖側。部分地陷入叶基層里面（圖13—72），兩性，它的構造已詳見圖13—73所示的一例。

**时代及分佈** 侏羅紀至白堊紀，尤多見于下白堊紀，莖部及“花”的完好化石曾見于歐洲及北美等地；叶部化石則已广泛地發現于世界各处，有許多叶型即屬之或部分地屬之。

#### (4) 拟苏铁类的常見叶型

拟苏铁类植物体各部分的化石，以它們的叶部者为最常見。这些叶部化石每大量地和蕨类、松柏类、木賊类以及別的植物化石一起，發現于世界各

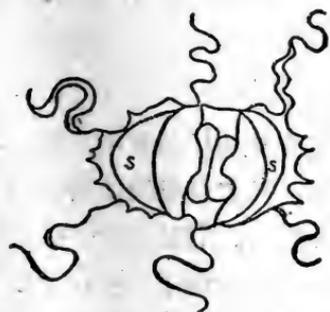


圖 13—74. 拟苏铁类之一種 (*William-sonia pecten*) 的气孔: S—副衛細胞 (依 Thomas 及 Bancroft)



圖 13—75. 羽叶木的一种 (*Pterophyllum nathorsit*, 那氏羽叶木, 上三叠紀至下侏羅紀)。此标本產于湖北当陽曾家窰下侏羅紀含煤地層中 (轉錄自斯行健等書中插圖)

地如欧洲、北美(北至格陵蘭)、中國、印度、澳洲等处的中生代地層中。这些叶子可因其形态分为許多类型。其較常見的叶型,可以下列一屬为例:

*Pterophyllum* (羽葉木屬。希臘文 $\text{pteron}$ ——羽)

**特征** 叶为羽狀(圖13—75)裂片为綫形或舌形,長方形以至扁針形或劍形,兩緣平行;也有它的扁針形細裂片的尖端略向前弯者。各細裂片以全个基部分別附着于中軸的兩側(这是和*Nilssonia*主要区别之一),大都和中軸相垂直。上有平行脉,簡單的或在基部分叉一次至数次,它們有时在裂片的先端也分叉。

*Pterophyllum*这一叶型和*Nilssonia*叶型有时頗易相混。除了上述的它的裂片附着于中軸兩側这一特点,可以和*Nilssonia*相区别外,准确的辨別在于表皮層特点上的差異,因为*Pterophyllum*者基本上属于拟苏鉄型,而*Nilssonia*則較簡單(参考頁464)。只有一点是彼此相似的,那就是*Pterophyllum*的表皮層細胞壁也常常是直的,而不作如同大多数拟苏鉄类者一样的波狀弯曲。

**时代及地理分布** *Pterophyllum*乃一分布甚广的叶型,可能代表一部分中生代拟苏鉄类的叶子。它自三叠紀至下白堊紀都有存在;二叠紀也时有之。中國各省的中生代煤系或其相当地層皆產之,也曾見于山西太原的二叠紀地層。

### 三、銀杏綱(*Ginkgoales*)

(1) 銀杏类的一般特征 銀杏类在今天的植物界中,只有一屬一种,即通常所見的銀杏(*Ginkgo biloba*,又名白果樹或公孙樹)(圖13—76)。但在中生代的时候,它却十分發达。它始見于二叠紀后期,入中生代后迅速發育,至中生代中期,發展达到了頂点,及后才漸趋衰落,以至于在今天只留下銀杏这一單型植物或子遺植物。

現存的銀杏为大乔木,高至40米,直徑2米以上。它具有很多的單軸式分枝;莖的次生組織十分發育。叶子具有由各种不同程度的二叉狀分裂的裂片所合成的叶片,形作掌狀。雌雄異株。小孢子叶(雄

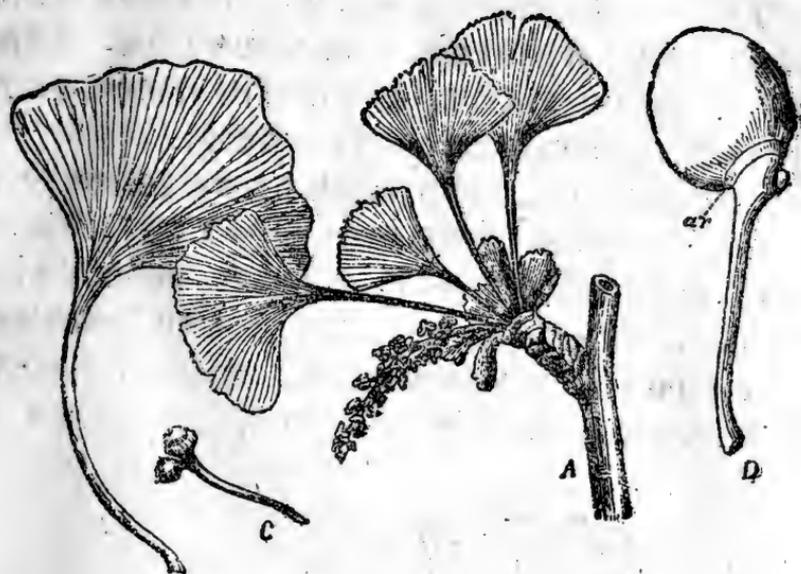


圖 13—76. 現代的銀杏 (*Ginkgo biloba*)

A-具有雌花的枝；B-葉；C-雌花，具有二个胚珠；D-成熟的种子。ar-假种皮；  
(依Gothan)

蕊)依螺旋狀分布在柔荑花序的軸上，而于小孢子叶的末端上生出由两个小孢子囊所組成的囊堆(花藥)。大孢子叶呈小丘狀，每个大孢子叶上有两个胚珠，但其中只有一个正常發育。

銀杏类化石最常見的是它的叶部，作掌狀或楔狀(圖13—76, 13—77)，頂部开展；基部收窄，甚或伸延变成一明顯的叶柄。頂部叶緣或为完全的，或为具有一个深度不一的缺刻，把叶片分为两个大小約略相等的裂片。有时，这两个裂片本身又可依二叉式或不規則地再作不同程度的分裂。在正常的情况下，叶片中央的缺刻最深。有时，叶片的缺刻很深，以致把叶片分成許多狹長的裂片。

銀杏类的叶脉，大多数依二叉式分枝，也有依假軸式分枝的。通常皆是有一对叶脉并排地从叶基伸入叶中。至叶片开始擴大处，即各自分叉。分叉后，位于内方的兩条支脉略相离开，繼續伸延(通常并再

度分叉)，以达叶端。位于外方的两条支脉，则可再度依二叉式分叉；或者更常见地，沿着下叶缘伸展，而向内方分出支脉。至于再次一级的分叉，则常依二叉式的了。在一切情形下，叶脉的尖端都不和叶的侧缘相遇；叶脉和叶脉之间，也没有横的连接。

(2) 银杏类的代表属 下面所举，是银杏类中最常见的一些属：

*Ginkgo* (银杏属 字源日文 *gingko*)

特征 叶的大小及形状和现今唯一残存的种，即银杏 (*Ginkgo biloba*) 相似。它有一长叶柄；叶片作半圆状或倒楔状。叶缘或为完全的，或为分裂很深的。虽然叶片的变化可能和现存的银杏不相上下，但深裂者十分多见。具细长叶柄 (图 13-77)。

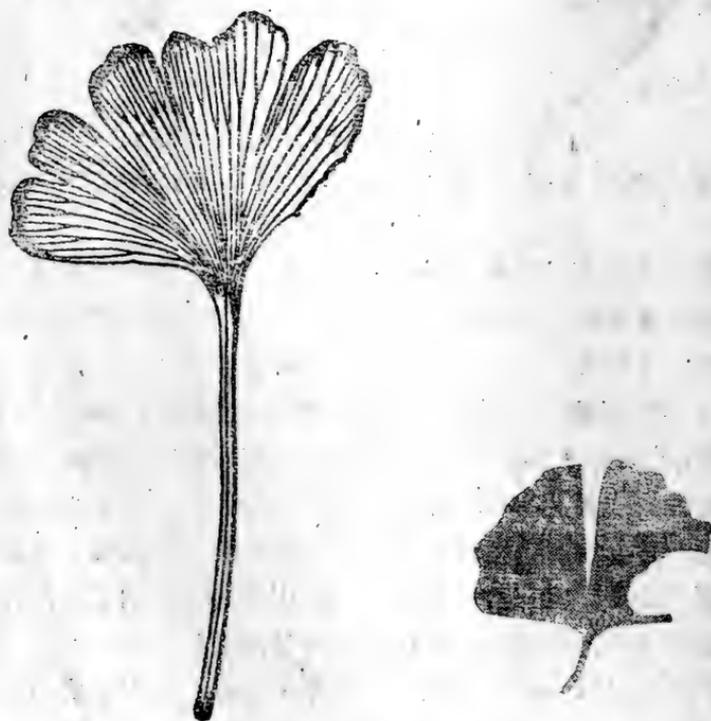


图 13-77. *Ginkgo digitata* (掌状银杏) (左) 侏罗纪。(依 Heer)  
*Ginkgo adiantoides* (Unger) Heer (右),  $\times \frac{3}{2}$ 。(抚顺渐新统)

許多學者把化石的 *Ginkgo* 叶子另名 *Ginkgoites* (擬銀杏屬), 即使二者間完全沒有區別。但也有把 *Ginkgo* 一名, 同時用于化石植物者。

**時代及地理分布** *Ginkgo* (或 *Ginkgoites*) 開始見于三疊紀后期或侏羅紀初期, 直到現在。這是最老的現存植物之一, 同時也可能是現存種子植物中的最老的屬, 其分布曾經幾乎遍及全世界, 包括北極附近地區 (如斯匹次卑根 *Spitzbergen*)、西伯利亞、日本、朝鮮及我國東北等處。自第四紀冰期以後, 僅在中國有其子遺。

### *Baiera* (綫銀杏屬)

**特征** 叶深裂, 中間的裂口很深, 幾達基部, 因此把叶片分裂成兩大片, 分

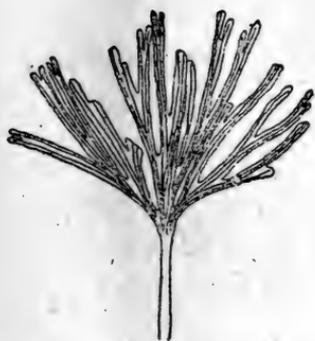


圖 13—78. 綫銀杏的叶形以 *Baiera münsteriana* (上三疊紀至下侏羅紀) 為例。  
(依 Schenk)

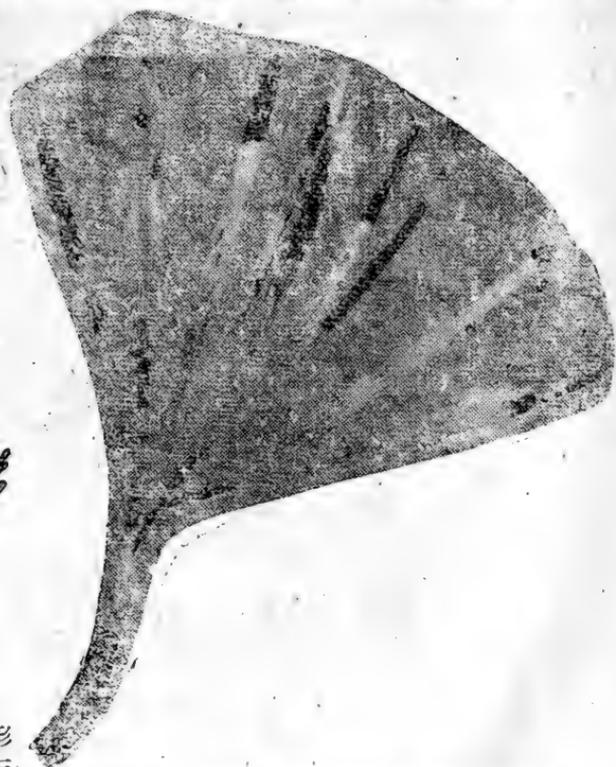


圖 13—79. *Baiera pseudogracilis* Hsu (山西大同中侏羅系或下侏羅系上部)。(依徐仁)

居兩側。每側裂片上，再有多數頗深的裂口，把它再分裂成許多細長的綫形小裂片。每一小裂片中，所包含的平行脈只有2—4條。葉有長柄，有如 *Ginkgo* (圖13—78)。

**時代及地理分佈** *Baiera* 一屬，見于上三疊紀上部至下白堊紀。多發見于北半球。中國各省中生代含煤地層中多產之(圖13—79)。

#### 四、松柏綱 (Coniferales.)

(1) 松柏類的一般特點 松柏類是木本的裸子植物，通常體積巨大。大多數松柏類的葉都是針狀或鱗片狀(圖13—80)，而與蘇鐵類及銀杏類者顯然不同。葉在枝上多作螺旋狀排列。大多數松柏類的球果都是作單軸的圓錐花序。種子生于它里面的依螺旋狀排列的鱗片之上。這些鱗片在大多數屬中都是木質而堅硬的。

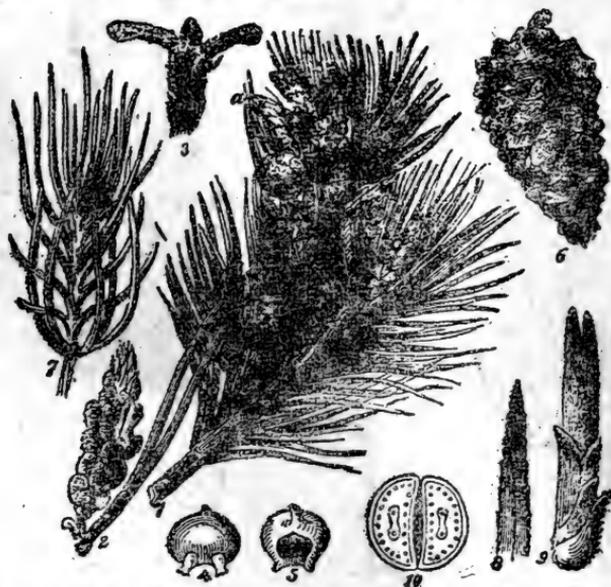


圖 13-80. 現代松柏類，松之一種 (*Pinus sylvestris*)

1—帶葉及花的枝， $\times 1/2$ ；2—雄花， $\times 1/2$ ；3—雌花， $\times 1/2$ ；4—心皮，(從上看)，帶有二胚珠，約 $\times 5$ ；5—同上，從下看，約 $\times 5$ ；6—成熟的球果， $\times 1/2$ ；7—籽苗；8—一片苗葉，約 $\times 5$ ；9—一雙發育中的葉，約 $\times 5$ ；10—一雙成長的葉，約 $\times 8$ 。(依 Fischbach)

(2) 常見的松柏类化石 中生代地層中常見的松柏类化石不少，下列的是其一例。

*Podozamites* ( 莢叶木屬 )

**特徵** *Podozamites* 是介于苏鉄类和松柏类之間的一种植物，从



圖 13—81. 莢叶木之一種  
(*Podozamites distans* 上三疊  
紀至下侏羅紀 (依Gothan)

前誤認作苏鉄类，故有这名 (*Zamia*—現代苏鉄植物的一个屬名)。叶長形，似荳莢 (Pod——为豆莢之意) (圖13—81)，也有作披針形或卵形的。沒有柄，在莖上排列成螺旋狀，偶也有好象是羽狀排列的外觀。叶中有平行脉，常纖細密排，在叶的基部或距基部不远处分叉，致呈微开散狀；到叶端时，則与叶緣交接。

**时代及地理分布** 最盛見于中生代，自上三疊紀至上白堊紀皆有，多產于北半球各地。中國各地中生代煤系或其相当地層中，即多見之 (圖13—82)。



圖 13-82. 莢叶木的一種(*Podozamites lanceolatus*, 披針形莢叶木,  
上三疊紀至下白堊紀)。此標本產于陝西北部上三疊系中  
(依潘鍾祥)

## 第六節 新生代的植物

### (一) 被子植物概述

一、被子植物在新生代植物群中的地位 在植物進化史上最值得注意的現象之一，是当中生代后期的时候，被子植物(Angiospermae)在植物界中躍升到重要地位的迅速情况。被子植物也叫雌蕊植物或有花植物，是最高等的植物，在地球上出現也是最晚。这一类植物，在适应于陸地生活方面已达到極高的水平，它們在繁殖方面几乎完全脫離水。过去曾經一度昌盛的蕨类植物，入新生代后，已迅速退居次要地位，在目前其生長且限于温暖的地帶。即使是在中生代曾占优势的裸子植物，到这时其生長和分布也受限制。僅被子植物能适存于各种不同的环境中，蓬勃發展，一直到現在，其数目之多，远远超过别的植物。总計現知的被子植物約有 200,000 种，分屬於 8,000 屬及 300 科，占全球現生植物的一半以上，其繁茂情况，及在新生代植物群中位置的重要，于此可以得見。

二、被子植物門的特征及其分类 被子植物既种类繁多，其形态差異也就極大。但無論形态变化如何，它們都有这样的一个共同特征：具有一种特殊的器官——雌蕊；它之所以也称雌蕊植物，即是此故。雌蕊是一个中空的、四面閉合的腔，由一个或几个联合的大孢子叶(心皮)所形成，內藏大孢子囊(胚珠)(圖13-83)，所以这种植物又叫做被子植物。它和胚珠裸露的裸子植物的区别，就在于此。

被子植物門可分为二綱，即双子叶植物綱和單子叶植物綱。它們的典型性狀可分別概述如下：

双子叶植物綱(Dicotyledone)——双子叶植物的特点有：(1) 胚有二个子叶；(2) 通常有十分發达的主根；(3) 莖中維管束作輪狀排列，有形成層，能進行次生加厚(因此維管束是无限的)；

(4) 叶的形态是多种多样的，它們具有網狀脉序；(5) 花是五基数的(5个萼片，5个花瓣，5或10个雄蕊，5个心皮)；(6) 通常是重花被的(即有花萼及花冠)(圖13-84)。

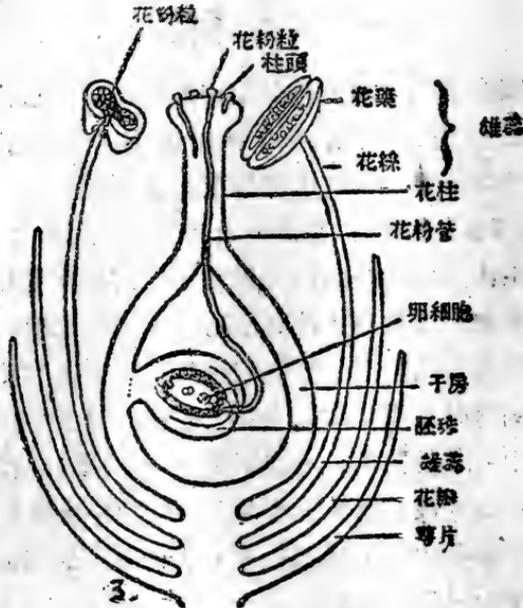


圖 13-83. 被子植物的花的直立剖面(依Woodruff)

單子叶植物綱 (Monocotyledone) —— 單子叶植物有这些特点，(1) 胚僅有一个子叶；(2) 主根通常不發达，而被側根(主要是不定根)系所代替；(3) 莖中維管束的数目甚多，散列莖內；維管束中沒有形成層，不能進行次生加厚(因此維管是有限的)；(4) 叶的脉序是平行的或弧狀的(只有少数例外)；(5) 花是三基数的(3或6个萼片或花瓣，3或6个雄蕊，3个心皮)；(6) 花被通常是簡單的(花萼狀花被或花冠狀花被)(圖13-85)。

上列兩类被子植物中，双子叶植物現生的为數远比單子叶植物为多，約达150,000种，分屬於270科。在化石的保存上說，也以双子

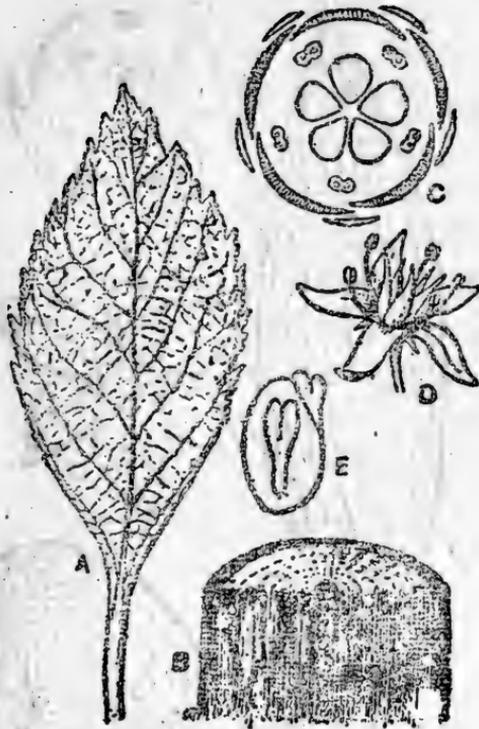


圖13-84. 双子叶植物的特殊結構

A—網狀葉脉；B—具有輪列的維管束的莖；C及D——五基数的花（C—花圖式；D—花的全形）；E—有二片子葉的種子。（縱剖面）（依Gager）

叶植物为多，單子叶植物甚少，这可能因为双子叶植物保存成为化石較易的緣故。

三、被子植物在時間上的分布 被子植物的兴盛，在于中生代末。当白堊紀时，它們已甚發达；入第三紀以后，更加繁榮，在地球上占了优势地位，排挤了裸子植物和孢子植物，一直至今。当白堊紀末时，被子植物很多的种、屬、科同时出現，其兴起好象是很突然。但事实上那时的种屬，已是進化很高的被子植物。由此可見，被子植物的最初出現于地球上，并非在白堊紀末，而必在更早的时候。依一

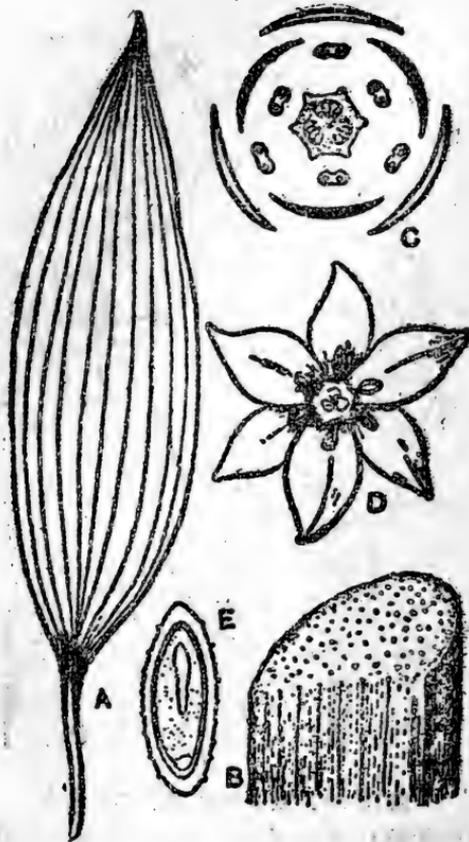


圖13-85. 單子葉植物的特殊結構

A—平行的葉脈；B——具有散列的維管束的莖；C及D——三基數的花（C—花圖式；D—花的全形）；E—有一片子葉的種子（縱剖面）。（依Gager）

般學者的推測，被子植物的祖先，可能已出現于中生代的初期。白堊紀時所出現的種、屬、科，和現存的常常沒有區別。

四、被子植物的起源 毫無疑問，被子植物是那些在古生代就已出現并在中生代已占優勢的裸子植物的進一步的發展。被子植物的典型特點是它們有花。前面說過，在裸子植物中，曾經有一類現在已經絕滅的植物，它們也有“花”，而且這些“花”和現代的木蘭的花相近似。

这就是拟苏铁类。拟苏铁类在有花植物出现以前，曾经和苏铁类在中生代占着优势。如前所述，拟苏铁类的“花”（球果）有些是两性的（例如拟苏铁属的球果，见图13—73），其中“雄蕊”排列在这种两性球果的下部，而特殊的大孢子叶（顶生胚珠的长柄）则排列在两性球果的上部——排列在圆锥形的花托上。这种两性球果的基部又被“苞”——营养叶的被盖——包围着；这些营养叶被盖和被子植物的花被十分相似。

拟苏铁类的两性球果和最简单的被子植物的花的高度相似，使我们看出被子植物的起源，和拟苏铁类有密切的联系。这两者可能从共同的祖先发生的；被子植物的花乃是裸子植物球果的变态。

## （二）常见的被子植物化石举例

被子植物化石很多，其中最常见者，可以下列数属为例：

一、属于双子叶植物纲者：

### *Magnolia*（木蘭屬）

**特徵** *Magnolia* 一屬，通常为乔木，高可十余米。叶单一，互生，卵圆形至倒卵圆形。叶缘为全缘。基部为宽楔形或钝圆形，顶端钝圆或钝尖。有托叶，叶柄粗。叶脉为羽状，中央主脉颇粗，强而直。由主脉分出的第二次脉（侧脉）颇多，通常自10对左右至十余对，概细小，向上弯，伸到叶缘时上弯更甚。主脉与第二脉的交角，在叶的下部可大至80°，向上渐减，至叶的上端可减至50°。第三次脉从第二次脉伸出，把后者连成网状。它们并生出更细的脉，构成很纤细的网纹。

木蘭的花，大而白，两性，辐射对称。多数的雌蕊及雄蕊，依螺旋状排列在圆柱状伸长的花托上。雌蕊群由多数而分离的心皮合成。每一心皮有二或多数胚珠，聚合在果轴上，构成圆锥状的聚合果。花的构造和拟苏铁类的很相近似（图13—86，并参考图13—73的及本章第五节）。这显然是属于比较原始一类的有花植物，它和拟苏铁类的相似程度如此之高，足以证明二者是由同一个祖先演化而来的。这对于被子植物的起源问题，具有重大意义，一如前述。

木蘭和别的被子植物一样，保存部分以叶的压缩化石为最多，但有时也可找到它的圆锥状的聚合果，为正确鉴定这属植物的有力证据。

**时代及地理分佈** *Magnolia* 从白堊紀初期起，即广布于北半球。尤其是始新世时，即使在北半球的高緯度地区，因气候温暖，也十分繁茂。但当更新世冰期的时候，分布面积即向南缩小，在欧洲遂完全不再得见。它现在生存主要在亞热带及热带，如东亚、北美温带、西印度群岛、以及巴西，皆有分布。中国的化石产地有山东临朐（中新世上部地层）（圖13-87），并可能存在于湖南湘鄉下灣鋪等处。



圖 13-86. 現代木蘭屬的一種 (*Magnolia conspicua*, 玉蘭), 示枝叶及花:

1—花蕊; 2—雌蕊; 3—雄蕊 (据黎國昌)

### *Fagus* (山毛櫸屬)

**特徵** *Fagus* 是山毛櫸科 (圖13-88) 的一屬。叶为卵圆形至劍形，其最寬处

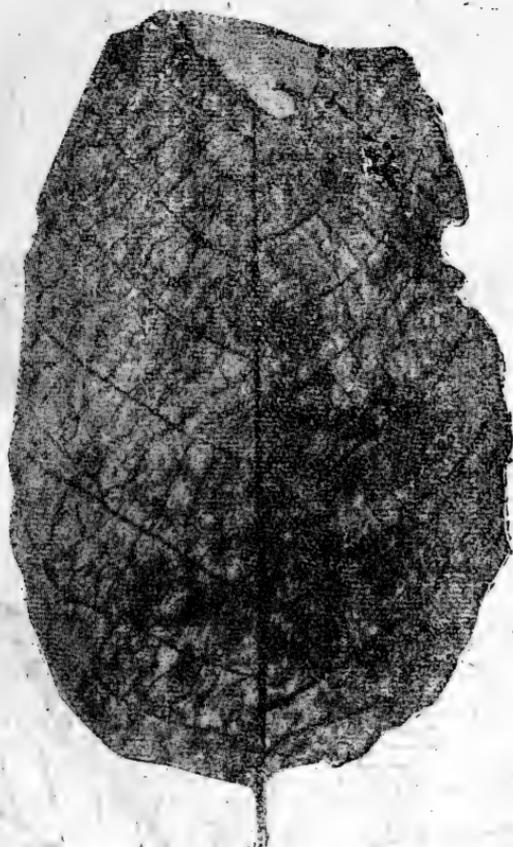


圖 13-87. 木蘭之一種 (*Magnolia miocenica*, 中新木蘭) 的化石, 產于山東臨朐山旺層 (中新世上部) (據 Chaney 及胡先驥)

在它的下半部。葉的基部圓鈍，或作弱心形。頂部尖銳。葉緣通常為鋸齒狀或波狀。脈為羽狀，中脈在葉的基部較強，向上漸漸細狹。側脈（第二次脈）以一銳角從中脈射出，為數自7—8對至十餘對。它們或多或少地互相平行，並向上微彎。每一側脈伸達葉緣上的每一齒尖或波頂（圖13-88）。第三次脈把第二次脈連成網狀，略不規則。細脈不大明顯。

**時代及地理分佈** *Fagus* 始見于上白堊紀，至第三紀大盛，分布廣闊。自第三紀初期起，且伸及南美南部及澳洲。現在生存于溫帶及熱帶（非洲除外）。在中國的化石產地有遼寧撫順（產于始新世晚期或漸新世地層中）（圖13-89）。

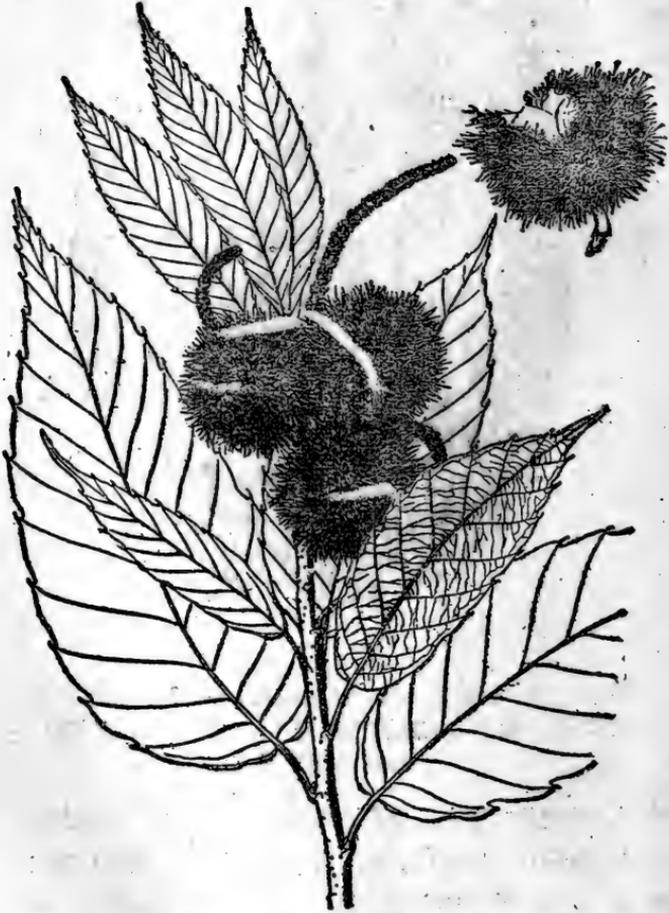


圖 13-88. 現代山毛櫸科的一種, *Castanea bungeana*  
(栗)。(依胡先驥)



圖 13-89. 山毛榉屬的一種, *Fagus?*  
*feronias* Ung, 產于遼寧撫順的漸新統中。(依Florin)

## 二、屬於單子葉植物綱者：

### *Sabalites* (羽扇屬)

**特徵** 這是棕櫚科(圖13-90)的一屬。莖單一，常無枝。葉為闊扇形，巨大，直徑常達數十厘米；它的基部近于圓形。葉形和今天習見的棕櫚屬者很相似，惟葉柄的上端尖出，稍稍突入于葉中。組成葉片的“放射葉”，便即從這葉柄頂端向上方及左右二方放射而出，并擴大開展。放射葉為數很多，常可達50片以上；作綫形或劍形，頂端尖，微顯脊骨狀。每一放射葉里面，有中脈一條，頗強。其兩側有側脈，和中脈平行，有時不明顯。

**時代及地理分佈** *Sabalites* 廣布于北半球的第三紀地層中，如歐洲、中國及美洲，都有化石發現。中國產地有遼寧撫順（產于始新世晚期或漸新世地層中）（圖13-91）。



圖 13-90. 現代棕櫚科的一種：葵  
樹 (*Livistonia Chinensis*)。 (依黎國昌)



圖 13-91. 羽扇屬的一種

圖 13-91. 羽扇屬的一種, *obaliter Chinensis* Endo(中國羽扇)。  
標本采自撫順的漸新統(據 Endo 屬始新統上部)

## 第十四章 結束語

### 地球上生物的發展及其主要規律

地球上生物界的發展 歷代地層中所保存的各類生物化石告訴我們許多有關古代生物的事實，證明生物界是長期順序發展的；也就是說，今天地球上的生物界是在整個地質歷史中，隨着時間的進展從簡單到複雜、從低級到高級系統地發展起來的。

生物進化學說的建立，標志着自然科學方面，唯物主義宇宙觀對於唯心主義宇宙觀長期鬥爭的勝利。

在緒論中已經指出，達爾文的生物進化論提出以前，物種不變和物種間沒有聯系的觀念在科學中占着統治地位；並且阻礙着生物進化思想的前進。從十八世紀中葉開始，已有不少學者提出了生物界系統發展的思想，展開了反對物種不變和物種單獨發生觀點的鬥爭。

自1859年達爾文的天才著作“物種起原”一書問世，提出了有機界進化的證據，粉碎了物種由於神創、永恆不變的說法，確立了物種變異、有機界系統發展的唯物主義觀念。蘇聯的創造性達爾文主義者更進一步闡明了生活條件對於物種變異和新種形成的影響，指出了生物發展與生活環境的統一性，並且把達爾文學說應用於生產實踐，使生物界更好地為人類服務。

進化論已經證明，一切生物都起源於原始的單細胞祖先。原始的單細胞生物因為自然選擇適應生存條件的原故，逐漸改善其有機結構，發生變異，不斷地演化出更高級的生物。動物和植物屬於同一起源，但多數生物學家認為，植物以無機物為營養，動物以有機物為營養，因此植物更為原始，最早的植物應該比原始的動物發生在先。此後動物和植物的發展都是一代接續一代、循序進展的。生物學家按進

化論的原理，研究了各種動植物間的親緣關係，建立了符合生物進化歷史的自然系統，這個自然系統明顯地表示了各類動植物之間從低級到高級的發展關係。這種發展關係可以用生物界的譜系樹表示出來。

譜系樹比長篇文字更好地表示了動植物界的發展歷史，例如動物界的譜系樹（圖 1—18），其最基部表示所有動物起源的共同祖先，愈靠下部的枝干代表愈低級的動物，在每個歷史發展的階段中都要從主干產生出若干個分枝，分枝還會演化出更小的分枝，有的分枝一直延續到現在，有些分枝則在歷史發展的過程中，半途滅絕，而在地層中留下了化石。它們雖然滅絕，但從它們演化出來的更高等的種類則繼續發展。那些從很早的歷史時期一直延續下來的分枝，代表有機結構比較簡單的低級動物，它們也並不是停滯不進的，而也在不斷地進化，不過比較保守，進化緩慢而已。在譜系樹上愈低等的動物由於有機結構簡單，也愈難根據其有機結構推斷出它們的原始祖先，因而要建立它們的發展歷史包含更多設想的部分。

愈低等的生物應當發生得愈早，它們的化石按道理也應當出現於更古老的地層；但是從某些化石出現的先后看起來，似乎顯示着與生物發展順序相反的矛盾。例如節肢動物的有機結構比原生動物高級得多，但是節肢動物化石大量出現的時代却比原生動物化石早。我們決不應單憑這一點，便肯定原生动物的發生晚於節肢動物；還必須考慮到化石保存的條件，以及其他因素，比如說原生動物發生雖然早些，可能正由於它們比較低級而長期未能象節肢動物一樣，發展出有利於保存的外殼。

要仔細地研究從古至今各類生物間的親緣關係，正確地建立生物發展的自然系統，必須把比較解剖學、古生物學、胚胎學的資料和方法結合起來，進行研究。古生物學資料僅僅是幾種重要的資料的一部分，而決不可視為唯一的部分。

**生物發生律** 綜合採用古生物學、比較解剖學和胚胎學的資料與方法，是研究生物演化的三綫平行法，也就是最根本的方法；三者之

中胚胎學的資料，往往更為確切地反映出生物發展的歷史。德國學者赫克爾（Ernst Heinrich Haeckel）根據胚胎學研究的結果制定了生物發生律。生物發生律的要義指出“個體發生是種族系統發展的簡短重復”；換言之，就是，某一種動物從卵發育到成年狀態的過程是它的一系列的祖先所經歷的發展道路的簡短重復。根據這一條定律，就可以從個體發育的歷史中探索該類動物的系統演化史。

例如脊椎動物中的兩棲類，除了從比較解剖的資料證明它們應由古總鱗魚演化而來之外，在其主要代表蛙的個體發生史中，經過蝌蚪的階段。蝌蚪不僅在生活方式與外形上和魚類相似，它的內部構造也有許多地方和魚類相同。從蛙的個體發生史中找到兩棲類從魚類發展而來的證明。

生物發生律，也叫做“復現律”或“重演律”，同樣可以應用於古生物學的研究，例如將一個三帶型的四射珊瑚自珊瑚體的尖端至基部制作一系列的薄片，加以觀察，就能夠看到，在它的個體發育中呈現着從單帶型經雙帶型至三帶型的各個階段的變化。

腕足動物，如 *Zygospira* 及 *Retzia*（圖7-21）的腕骨變化（從 *Centronella* 至 *Zygospira* 及 *Retzia*）是可以說明發生律的另一個實例。在軟體動物頭足綱的菊石化石中也可以找到同樣的例子。分析殼的縫合綫變化，可以找出從鸚鵡螺到正菊石的各個發展階段，建立外殼亞綱的系統演化歷史（圖8-63）。

**生物的生態史與輻射適應** 進化論指出，促使生物進化的根本原因是生活環境的改變；生活環境變化，引起生物生態的改變，並因此而促進生物有機結構的變化；整個變化過程，就是生物的生態史。研究生物的生態史在確定生物的演化關係、再造古代生活環境、以及研究古地理方面具有非常重要的意義。

化石資料，給我們提供了許多關於生態史的證據。例如，甫·奧·科瓦列夫斯基研究了馬的演化，指出了第三紀馬的演化是與草原被子植物的出現密切相關的。大規模草原的出現，使馬由森林轉向草

原；生活环境和食物的变化，使得馬的形体肢骨和牙齒，都發生了相应的变化。从水生环境过渡到陸棲生活的兩棲类（从古总鱈鱼类演化出兩棲动物），由于适应陸生环境，某些兩棲类的粘液皮膚逐渐改变为干燥的角質皮膚，同时獲得陸上產卵的能力，因而發展出第一类完全陸生的脊椎动物——爬行綱。

在不同的地質时代中，出現于有利的發展条件下的动物群，就会大量繁殖，并且迁徙到各种生活条件不同的新地区，因而產生了幅射适应的現象。化石資料証明，最古的哺乳动物是些体形很小的五指獸，大多过着陸地林間生活，后来由于大量繁殖、迁徙、适应于不同的生活条件而產生哺乳綱的各个目。有的生活于大陸环境，由于食物和其他生活条件的不同而有兇猛的肉食类，能夠疾馳的有蹄类、以及樹居而善于攀援的、猿猴类等等；有的生活于水体，附肢变成鰭，从而發生了能夠游泳如海豹、海象及鯨魚；有的發展到了空中，便出現了擅長飛行的翼乎，例如蝙蝠。

无脊椎动物中也有相似的情况，例如下古生代的某些三叶虫因为轉向挖泥生活，变成盲目并且失掉了顏面綫；另一些代表因为营漂游生活而生出多刺的背甲。由于發展到不同的生活环境身体結構变化，因而產生新的种屬。帶介壳的軟体动物，特别是瓣鰓綱与腹足綱，由于适应多样的环境，例如有的生長于鹹水，有的棲居于淡水，有的固着于岩石海底，有的挖掘到泥沙中生活；生活环境与方式的不同，引起有机結構和壳形、壳飾的变化，因而產生新的种屬。研究中生代及新生代不同地区的瓣鰓类动物群可以找到許多这样的証据。

**演化的不可逆性** 生物界是不断發展前進的，已經發生过的事件，在以后的演化过程中，决不会重复出現。科瓦列夫斯基的学生多洛（R. Dorro）指出：“無論是整个有机体或是部分有机体，都不能重返其各代祖先中已經出現过的状态”。在進化过程中退化了的器官絕不会回复到它以往發展的程度；已經消失的器官絕不会重新出現。例如陸生的脊椎动物溯源到最初，乃由水棲的鱼类演化而來，逐

步發展到陸地生活，鰭進化為四肢，而以後四肢的哺乳動物中一部分重返海洋，演化為鯨類，後肢消失，前肢變為鰭足，但是鰭足的構造決不同於魚的鰭。鯨的其他有機結構也都跟魚有着根本區別。同樣的情況，如果鯨魚再演化為陸生的後裔，它的四肢絕不會恢復它的陸生祖先（古食肉類）的原樣，而是另生其他類型的行動器官。這就是多氏的生物演化的不可逆性定律，這個定律說明，在進化的歷程中，任何生物絕不可能和它們的祖先完全相同。

**地球歷史上生物絕滅的原因** 很多古代生物已經中途滅絕，未能延續到現在；例如，分論中已經講到的三葉蟲、菊石、筆石、恐龍類等等。它們絕跡的原因至今尚未完全明了，但目前多數學者認為最恰當的解釋應當是：在生存競爭的過程中，各類生物由於長期適應於一種特定的環境，愈來愈特化愈深，這種特化只有在已經適合的環境條件繼續存在的時候，對於生物本身才是有利的；只要環境條件一旦發生變化，這些“狹窄特化”的種類和特化程度較淺的種類比較，便處於極端不利的地位，因而在生存競爭中就會被特化程度較淺的種類所排斥。例如，在漫長的中生代中地形和氣候變化都不大。因此爬行動物愈來愈繁殖，而且高度特化；到了中生代末，發生了巨大的造山運動，地形及氣候隨之急劇地變化，爬行動物受不了這種變化的影響，到中生代末期大多數滅絕。白堊紀以後僅存鱷魚、蜥蜴、蛇及龜鼈等幾目的少數代表。僅用氣候和地理的因素來說明這種過程是不夠的。與其他動物生存競爭的失敗也是爬行動物滅絕的主要原因。當時鳥類和哺乳類已經發生，它們由於具有溫血性以及腦的發達，對於環境變化具有更高的適應性，因而在生存競爭中擊敗了爬行動物，取得了勝利。

過去，象居維葉和他的門人，把古代生物的滅絕解釋為地球上大災變的結果；他們是從物種不變的觀點出發，把生物的滅絕看成為一種偶然的事變，顯然是違反生物界發展的規律而是極端荒謬的。

## 关于地球上生物起源的問題

進化論肯定了地球上一切生物起源于最原始的單細胞祖先，但是这种有生命的原始祖先究竟是从那兒來的？資產階級學者們用生命的永恒性理論來解答，認為生命在宇宙間是永恒存在着的，在地球上沒有重新發生過，地球上的生命是从宇宙間有生命的地方帶過來的。生命物質與無生命的物質平行存在；相互間毫無關係。这种說法顯然是不正確的，因为它根本沒有從本質上分析物質的內在聯繫，僅僅從形式上看問題，違反了自然界客觀存在的發展規律。

另一方面，因為承認生命的永恒存在，這些學者們又認為有機質只能從有機體產生；但是實際上有機體是由有機質構成的，这种看法顯然是自相矛盾。究竟先有有機質還是先有有機體，這就成為了無法解答的問題，因而便有人認為有機體是由于無機物質的偶然配合而產生。

恩格斯早已指出：在地球上，生命必然是從無生命的物質產生出來的，作為蛋白質形式存在的生命是物質發展的必然結果。他對以唯心論為基礎的“生命永存”理論作了无情的批判，並且指出，認為有機體由無機界物質偶爾配合而產生的理論同樣是荒謬的。

蘇聯生物學家奧巴林（А. И. Опарин）院士，經過了三十年的研究，用現代科學證明了恩格斯理論的正確性。提出了關於地球上生命起源的新學說。他認為：地球上的生命是在地球上發生的，有機質起源于無機元素。他的研究工作指出：無機元素在環境條件適宜時能夠自然地組合，形成有機質，並且獲得生命。因此地球生成後，由於地表環境的不斷變遷，便逐漸由無機元素形成了碳與其他元素的化合物，如碳氫化合物及其衍生物等；以後又在一定有利的條件下，碳化合物通過與周圍的物質特別是大的水蒸氣及氮作用，形成複雜的有機化合物，主要是類似蛋白質的化合物。蛋白質的特點是既有相對的穩定性，又有不斷變化和改造的機能。这种原始的有機質，隨着地球

上客觀環境的改變，不斷地互相集聚增大，質的方面也不斷地復雜化，同時並逐漸改善有機結構，終於獲得了生活機能，這便是地球上最初生命的起源。

有機質在構成有機體時，首先是形成細胞，因而生物最原始的祖先是單細胞生物。以德國的病理學家微耳和為代表的資產階級學者認為：“細胞起源于細胞”，絕對否認細胞可以從非細胞的物質形成。這種觀點實質上也就是承認細胞的永恆存在，同樣地違反了自然界發展演化的規律；因此，微耳和的細胞學說就成了生物學中反動唯心的理論基礎之一；魏斯曼—摩爾根學說，在許多方面是以微耳和的理論為根據。直到現在為止，資本主義國家中還有多數學者宣傳着微耳和的觀點，在生物科學的發展上，起着阻礙作用。

蘇聯的生物學家勒伯辛斯卡婭（О. Б. Лепешинская），從1933年開始研究細胞的發展與起源，根據多年的研究成果提出了細胞起源于非細胞生活物質的理論。勒伯辛斯卡婭在綜合並補充了許多前人見解的基礎上指出：在動物身體中還存在着沒有構成細胞的有機活質，它們和細胞同樣能夠直接參加新陳代謝作用，並常由它們形成着新的細胞<sup>①</sup>。

## 中國古生物學今后的發展及任務

在緒論中已經提到：古生物學與地質學和生物學是密切聯系着的，古生物學負有雙重的任務：

1. 在實踐方面，通過地質學來解決找礦和勘探工作中地層、岩石、岩相、古地理以及某些礦產，特別是沉積礦床成因和分布等方面

<sup>①</sup> 勒伯辛斯卡婭的理論目前在蘇聯生物學界引起了激烈的論戰，某些學者如任金（Л. М. Жинкин）、米哈依洛夫（В. П. Михайлов）等對勒伯辛斯卡婭某些實驗工作的真實性發生懷疑，認為作為這一理論基礎的事實資料不夠充分而且不能令人信服。論戰內容牽涉到許多生物學上的專門問題，在此無法多敘。但以勒伯辛斯卡婭學說的提出有着一定的前人理論與實際工作基礎，她的工作到目前為止仍然代表着細胞研究的一個新的方向，因此還是在此提出介紹。

有關的問題；換句話說，也就是古生物學通過地質學為國民經濟服務。

2. 在理論方面，正確地了解各地質時代生物發展變化的歷史，給生物進化的研究提供實際資料為生物學服務。通過對於這些材料的研​​究，同樣可以解決地質學上各種有關的理論問題。

因此古生物學的任務非常重大。但是由於過去舊中國既談不到國民經濟建設，更談不到發展科學，以致古生物學的基礎非常薄弱，從事古生物學工作的人材極其稀少。解放後，雖然由於國民經濟的發展，結合着地質普查及找礦勘探工作的需要，古生物學已經得到了蓬勃發展的機會，在各方面都有長足的改進，但仍然非常不夠，當前的古生物工作還遠遠趕不上國家社會主義建設的需要。為了迎頭趕上，就必須徹底克服今天古生物學工作中還存在着的許多缺點，迅速向着正確的方向發展。在發展中首先應當注意下列幾個方面。

1. 理論聯繫實際 必須更加密切地與國民經濟建設的需要相結合，明確工作目的，在古生物學研究工作上要克服為科學而科學、強調個人興趣的脫離實際的傾向。

2. 學習蘇聯先進經驗，提高科學思想水平，改進工作方法。必須學習應用馬列主義觀點和辯證唯物的科學方法從事工作。過去的工作大多停留在事實的說明和實際資料的描述，缺乏綜合分析與推論，對古生態學以及生物發展歷史等方面可以說還沒開始研究，古生物各個門類中還有許多門類，例如苔蘚蟲、介形類、六射珊瑚、層孔蟲、孢子花粉、被子植物……等方面都很少人或者沒有人專門研究。這些方面都應當按照國民經濟需要，配合全國向科學進軍的長期規劃，分別輕重、主次緩急盡速培養專才，展開工作。

3. 大力培養幹部，壯大古生物工作者的隊伍，克服目前人力不足的现象。

## 参 考 文 献

1. Shroech and Twenhofel: Principles of Invertebrate Paleontology. 1953.
2. A. S. Romer: Vertebrate Paleontology. 1950.
3. 楊鍾健: 脊椎动物的演化 1955.
4. Eastensen and Zittel: Textbook of Paleontology. I (1913), II (1932).
5. Arnold: An Introduction to Paleontology 1952.
6. Л. Ш. Давиташвили: Курс палеонтологии. 1949.
7. 雅可甫列夫“古生物学教程”上册 1954.
8. R. Ruedemann: Graptolites of America 1947.
9. 中國标准化石, 脊椎动物; 无脊椎动物(1,2); 植物
10. 中國古生态学志
11. Potonie H.—Gothan, W. Lehrbuch der Palaeobotanik. (1921).
12. Hall, T. G. Palaeozoic, Plants from central shansi. 中國古生物誌  
甲种二卷一册, (1927).
13. Hirmer, M., Handbuch der Palaeobotanik (本章之非种子植物部分)(1927).
14. Skvortzov, B. V., Neogene Diatoms from Eastern Shantung. 中國地質学会志 17 卷頁 193—208 (矽藻部分)。(1937).
15. 盧衍豪, 新疆庫車附近庫車層中之輪藻类。中國地質学会誌第 24 卷  
(輪藻部分)。(1944).
16. Arnold chester A., An Introduction to palaeobotang (1947).
17. 池野成一郎(罗宗洛譯)植物系統学(矽藻部分)。
18. Давиташвили, Л. Ш., курс палеонтологии (1949).
19. 斯行健, 中國古生代植物圖鑑(1953)。
20. Жуковский, П. М. (王道济等譯); 普通植物学(1953)。
21. Генкель П. А. и. Л. В. Кудряшов (傅子禎譯)植物学(被子植物部分)(1954)。
22. 斯行健, 徐仁, 中國标准化石(植物)(1954)。



中科院植物所图书馆



S0013800

58.3  
681

古生物学 3420  
教程

58.3  
681

古生物学 3420  
教程

58.3  
681

3420



統一書号：13038·199

定 价： 2.50 元