



论文

贵州凯里生物群中的宏观藻类新材料

伍孟银^{①②}, 赵元龙^{③*}, 童金南^①, 杨瑞东^④

① 中国地质大学生物地质与环境地质教育部重点实验室, 武汉 430074;

② 贵阳学院政教系, 贵阳 550005;

③ 贵州大学资源与环境工程学院古生物及生物成矿研究所, 贵阳 550003;

④ 贵州大学喀斯特环境及灾害地质防治教育部重点实验室, 贵阳 550004

* 联系人, E-mail: zhaoyuanlong@126.com

收稿日期: 2009-09-28; 接受日期: 2010-04-20

国家自然科学基金(批准号: 40672018, 40621002)、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB804601)、贵州省科技特别基金(编号: 黔科机字[2007]4004)和深圳市仙湖植物园基金资助

摘要 贵州省剑河凯里生物群是研究寒武纪大爆发后生物类群分化的关键化石记录之一, 但其中的宏观藻类研究目前还比较欠缺. 报道了产自该生物群中的两个新的宏观藻类, 包括一个新属种和一个未定种. 标准平行藻(新属、新种)*Parallelphyton tipica* gen. et sp. nov. 的藻丝分化方式与现生异丝型绿藻费氏藻属*Fritschiella*的丝体系统分化特征有些相似, 另一属种未定藻类Gen. et sp. indet的具粗壮主枝和侧枝再次二歧分叉的特征可以类比裸蕨*Psilophyton*的二歧式分枝方式. 由此可见, 这两个藻类在其藻丝体分枝生长方式上已经表现了一些高等后生植物的生长性状, 表明该生物群在宏观藻类中已具有生态分异的进步特征.

关键词
寒武纪
凯里生物群
宏观藻类
生态分异
贵州

宏观藻类是早期后生生物中重要的组成部分. 目前, 寒武纪第 2 和第 3 世^[1]地层中已发现的宏观藻类群主要分布在北美^[2]、西伯利亚^[3]、中国的贵州^[4-9]和云南^[10-13]等地. 贵州凯里生物群是全球三大布尔吉斯页岩型生物群之一^[14,15], 其中宏观藻类是目前世界上寒武纪保存完好、化石属种较多和个体数量较丰富的一个藻类植物群. 经过多年的研究, 凯里生物群的宏观藻类已有很多属种^[9], 包括褐藻、红藻、绿藻和珊瑚藻类等.

随着研究的不断深入以及化石采集工作量的加大, 凯里生物群中发现了一些有意义的新型宏观藻类. 本文报道两个具有生态学意义的新类型, 其中一个被命名为标准平行藻(新属、新种)*Parallelphyton tipica* gen. et sp. nov., 另一个为未定名属种Gen. et sp.

indet. 这两种藻的形态特征具有比较进步的性质: 平行藻属*Parallelphyton*是由匍匐生长的主轴和着生其上近于直立生长的多条平行藻丝束组成, 其藻丝分化方式与被认为可能是高等植物祖先的异丝型绿藻费氏藻属(*Fritschiella*)^[16,17]的匍匐的和直立的丝体系统有些相似, 具有水生植物向陆生植物过渡的初期阶段的结构特征. 另一未定名藻类Gen. et sp. indet的藻体由一弯曲的粗大圆柱状主枝及其上不等距地呈立体式分布的多次分枝的弯曲状侧枝组成, 其粗壮的主枝及呈假单轴式分枝的侧枝再次二歧式分枝的特征与最早的陆地植物裸蕨(*Psilophyton*)^[18]的分枝特征有相似之处. 这两种藻的出现表明凯里生物群中具有更进化的藻类代表, 对藻类演化及早期后生植物分类、分布和演化的研究具有重要意义.

1 地质背景

凯里生物群主要产于贵州的凯里组。凯里组是一个跨第 2 和 3 寒武统的岩石地层单位^[19,20], 形成于扬子稳定区与江南过渡区之间的过渡部位^[21], 处于内、外陆棚海交接地带^[22]。凯里生物群主要产于贵州剑河县革东镇八郎村后山乌溜-曾家崖及苗板坡剖面凯里组中上部。乌溜-曾家崖剖面厚约 214 m, 凯里组主要由粉砂质泥岩组成, 底部为灰色薄层灰岩, 与下伏清虚洞组的中薄层白云岩呈整合接触。顶部为灰色中厚层状生物屑灰岩, 与上覆地层甲劳组的中厚层状砂质白云岩整合接触。苗板坡剖面厚约 156 m, 凯里组主要由粉砂质泥岩组成, 底部保存不全, 为灰色薄层粉砂质泥灰岩、灰岩夹钙质泥岩, 与下伏清虚洞组中厚层白云岩呈断层接触; 顶部为灰色薄至中厚层细晶灰岩夹泥灰岩, 与上覆地层甲劳组灰、灰绿色中厚层白云质、钙质砂岩, 粉砂岩和泥质粉砂岩呈整合接触; 凯里组自下而上包括 3 个三叶虫带, 即 *Bathynotus holopygus*-*Ovatoryctocara granulata* 组合带, *Oryctocephalus indicus* 带和 *Peronopsis taijiangensis* 带^[8,15,23]。在乌溜-曾家崖及苗板坡剖面中宏观藻类大量出现层位均为 19~24 和 8~13 层, 这两个层段也是凯里生物群大量化石产出层位(图 1)。

2 古生物系统描述

平行藻(新属) Genus *Parallelphyton* gen. nov.

模式种: 标准平行藻 *Parallelphyton tipica* gen. et sp. nov.

词源: *Parallel*-拉丁文平行之意。

属征: 藻体为炭质薄膜方式保存, 由匍匐生长的主轴及其上近于直立生长的 10 多条藻丝束组成。匍匐主轴及直立藻丝束的藻丝明显可见, 且在藻丝束末端具叉状分枝, 分枝处藻丝束直径略有增大, 分枝后两枝藻丝束直径与分枝前近于等粗, 顶端呈浑圆状, 分枝角约 30°。

讨论: 该藻具有较高级的组织分化方式, 匍匐生长的主轴和直立生长的藻丝束的分化形式与被认为可能是高等植物祖先^[16]的异丝型绿藻费氏藻属(*Frittschiella*)^[17]的丝状体的分化特征相似, 但与后者有明显区别, 远没有后者适应性强。

分布及时代: 中国贵州; 寒武纪第 3 世。

标准平行藻 *Parallelphyton tipica* gen. et sp. nov.

2006, Macroalgae A, 杨瑞东, p.127, pl. XI-8, 14

材料: 15 块标本, GTBM-9-1-3001a 和 GTB-12-2-201a 保存较完整, 另外一些为个体发育的各个阶段保存下来的标本。

模式标本: GTB-12-2-201a。

描述: 藻体为炭质薄膜方式保存, 由匍匐生长的棒状主轴与由其侧方近于直立生长的 10 多条藻丝束组成(图 2 和 3)。藻体匍匐主轴可见明显藻丝, 长约 25 mm, 宽约 1.5 mm, 基部隐约可见些细小丝状假根, 且与另外的匍匐主轴相连, 很可能与多条匍匐主轴形成一个匍匐藻丝系统。主轴侧方生长的藻丝束, 生长初期只是一些由主轴向侧方生长的刷状细小藻丝, 随着藻丝不断生长, 逐渐聚合为近于等间距的藻丝束且逐渐长长, 直到长度及宽度超过主轴。藻丝束是由许多生长于主轴上的藻丝或次一级的藻丝束汇聚而成, 所以基部较粗, 直径 0.3~3 mm 不等; 藻丝束中段最细, 是藻丝聚合最紧密段, 直径 0.3~0.8 mm; 藻丝束的末端具叉状分枝, 分枝处藻丝束直径略有增大, 分枝后两枝藻丝束长度 1.5~2.8 mm 不等, 直径与分枝前近于等粗, 分枝角约 30°。藻丝束与主轴交角约 80°, 不完全垂直主轴, 可能是水体波动引起藻丝束左右摆动而成。藻丝束末端叉状分枝的顶端呈浑圆状, 形态与绿藻中的 *Briopsis* 配子囊^[24]的形状及 *Cladophora* 生殖枝^[24]的形态有些相似。

比较: 该藻的丝状体的分化方式与现生绿藻费氏藻属(*Frittschiella*)的丝状体的分化方式特征相似, 但费氏藻属直立的丝状枝穿过薄的土层到达土表上分枝成丛状枝, 并构成有限的、薄壁组织的藻体块^[17], 因而适应生活在潮湿湿度不大的地方。而标准平行藻的直立系统仅仅是具有顶端分叉的藻丝束, 对陆地生活的适应性远远不及费氏藻属, 还是一种生活于水体中的植物, 它代表着水生植物向陆地进发前期准备阶段的组织分化趋势。从而, 该藻是一种进化较高级的类型。

产地及层位: 贵州剑河县八郎; 寒武系第 2 至第 3 统凯里组中上部。

属、种未定 Gen. et sp. indet.

材料: 3 块标本, GTBM-9-3-401a 和 GTBM-9-3-401b 保存较完整、清晰; GTBM-9-4-2409 保存藻体上半部分。

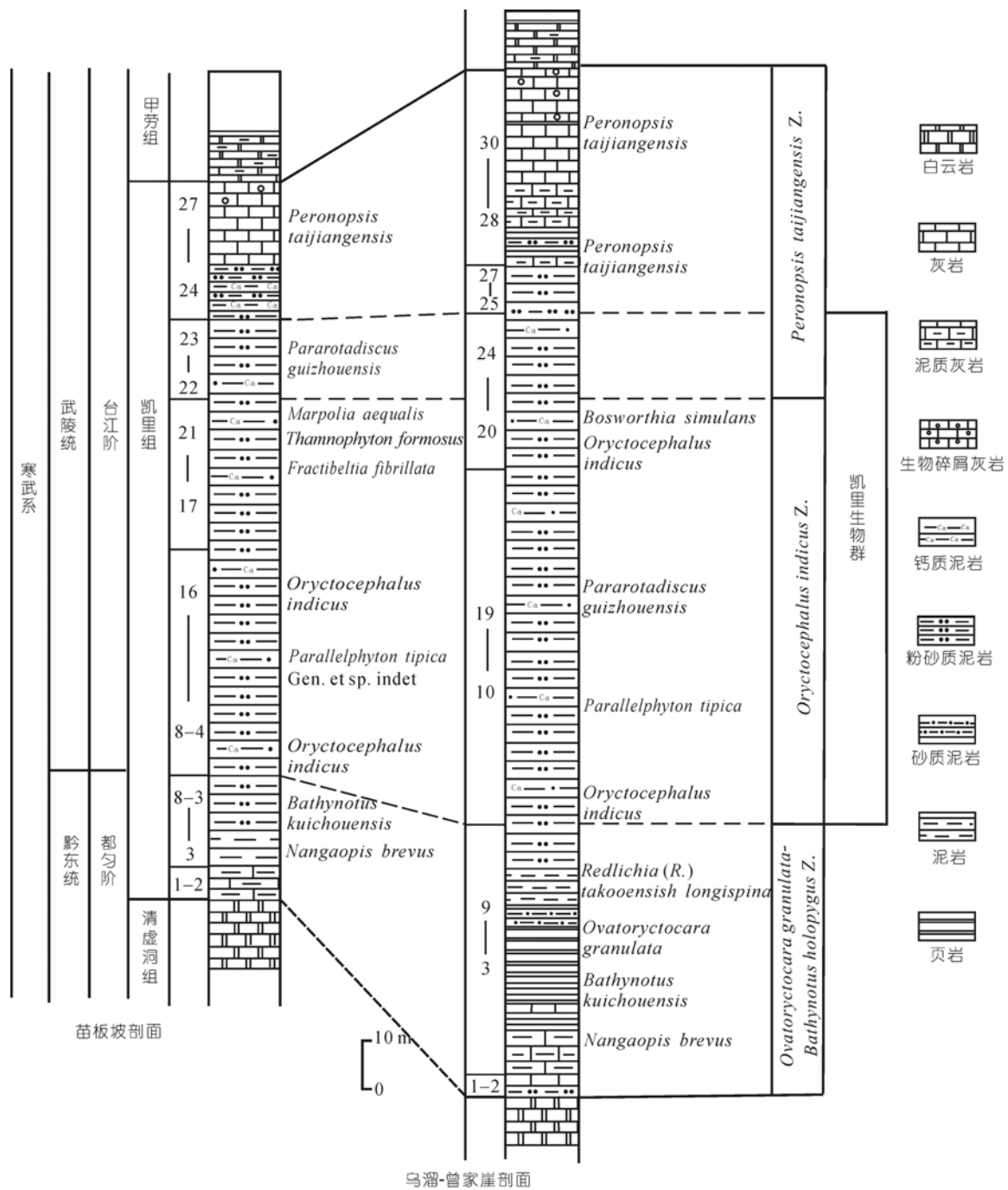


图 1 贵州剑河县八郎村凯里组剖面柱状图

描述: 藻体为炭质薄膜方式保存, 呈直立生长的管状分枝, 由一粗大弯曲的管状主枝及其上不等距地立体式分布的许多次级管状侧枝组成(图 4 和 5). 保存最好的化石标本(GTBM-9-3-401b)主枝长约 27 mm, 未见固着器及端部, 基部弯曲弧度较大、直径较

小, 向上弧度渐小、直径渐大, 整体形状似弯曲的牛角. 主枝基部直径最小约为 1 mm, 向上逐渐增大, 上到约 9 mm 处达最大, 直径为 2.2 mm, 再向上则逐渐缓慢变小. 在弯曲的管状主枝上不等距地立体式分布着很多呈假单轴式分枝的侧枝. 在弯曲的基部

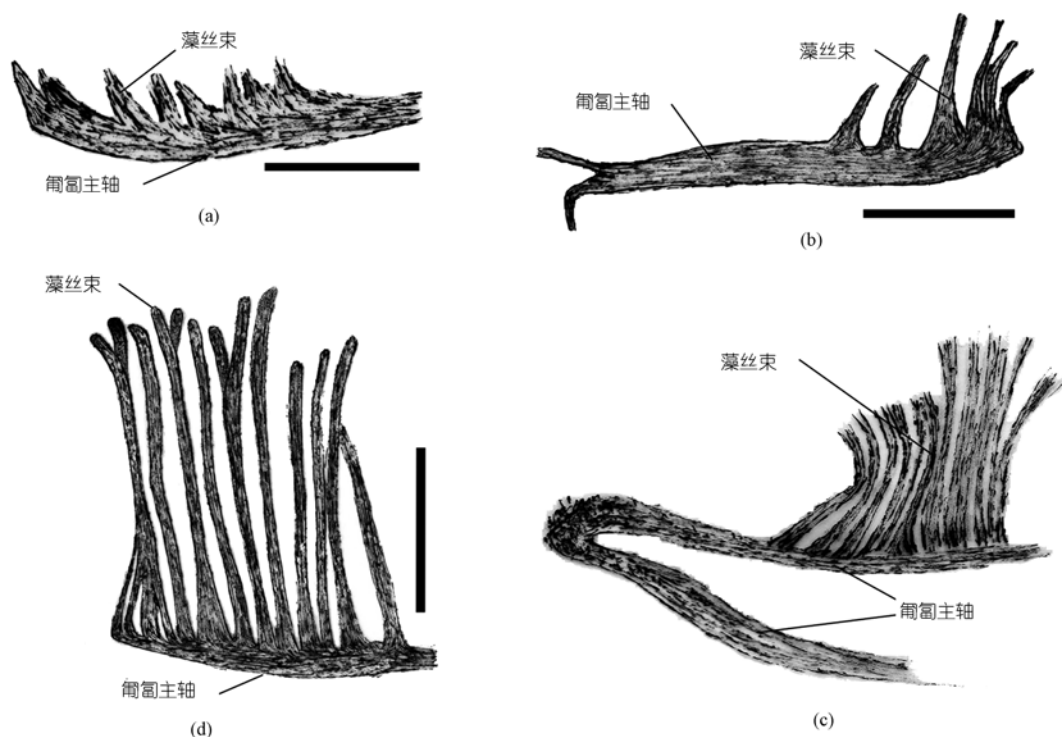


图 2 标准平行藻 *Parallelphyton tipica*(gen. et sp. nov.)素描

(a) 幼年期, 主轴上刚刚生长出一些刷状藻丝, GTBM-9-3-2293; (b) 幼年期, 主轴上开始生长出一些藻丝束, GTBJ-14-1-231a; (c) 成年期, 主轴上已经生长出一些较长藻丝束, 主轴基部与另一匍匐主轴相连, GTB-12-2-201a; (d) 成年期, 主轴上生长出长长的顶端分枝的藻丝束, GTBM-9-1-3001a; 线段比例尺: (a), (b)为 5 mm; (c), (d)为 10 mm

凸面沿曲线半径方向生长着两个较短的侧枝, 直径分别为 0.40 和 0.45 mm, 保存长度分别为 3 和 4 mm. 紧接着向上有几个残断的只保留分枝基部的、与保存层面有一定交角的侧枝. 在主枝直径最大处的主枝弯曲凸面与主枝呈 80°角生长着一最长的侧枝, 作牛角状向上弯曲, 直径从生长处的 1 mm 向上逐渐变细, 长 12.5 mm, 约在其 2/3 处的凸面有一细小分枝. 在主枝同侧, 再向上约 1 mm 处有一较短的侧枝, 该侧枝弯曲度较大, 在其凸面距离分枝处约 1 mm 处生长着一囊状小枝, 该小枝为一直径约 0.1 mm, 长 0.15 mm 的小柄连接着的长 0.8 mm, 宽 0.2 mm 的长卵形囊状体, 其形状与褐藻中的水云属的多室孢子囊^[24]很相似. 在此侧枝上还另外生长着一长一短两小枝, 与囊状小枝几乎为等距分布. 在主枝同侧, 再向上约 1.8 mm 处有一较粗侧枝, 该侧枝保存长度约为 3.8 mm、直径约为 0.8 mm, 在距离分枝 2.8 mm 处生长着一带细小弯曲、飘动状尾巴的囊状小枝. 紧挨着该侧枝还生长着一相同大小、具一细小分枝的侧枝. 除

了前述较为特殊的侧枝外, 在主枝的同侧向上, 还生长着多棵保存较短的、不等距分布的侧枝. 在主枝的另一侧, 也生长着多棵粗细不等的侧枝, 由于标本破坏原因, 只保存有很短的部分.

比较: 该藻的分枝形态比较独特, 在我国从 17 亿年前到 5.4 亿年前的生物群的藻类化石记录中, 均未见到此种类型的藻类^[25-34]. 从整体形态上看, 该藻与澄江生物群中的怪诞虫(*Hallucigenia*)有些相似, 赵元龙等^[14]曾误将其视为多脚缓步类化石怪诞虫, 后经仔细研究, 认为这是一种形态怪异的藻类. 其分枝方式与 *Axalga* Hu 1996(文献[25]中的图版 19 和图 5, 6)和 *Anomalophyton* Chen, Xiao and Yuan, 1994(文献[29, 30]中的图版 I 和图 1, 2)有些相似, 但该藻的主枝及侧枝均呈粗大圆管状、不同程度地向上弯曲, 主枝明显粗于侧枝且侧枝二歧式分枝, 而 *Axalga*^[25]和 *Anomalophyton*^[29,30]的主枝劲直, 外侧为呈刺状、毛发状密而短的侧枝. 藻体主枝与侧枝的分化表示组织分化或机能分化, 是一种适应环境、提高自身生

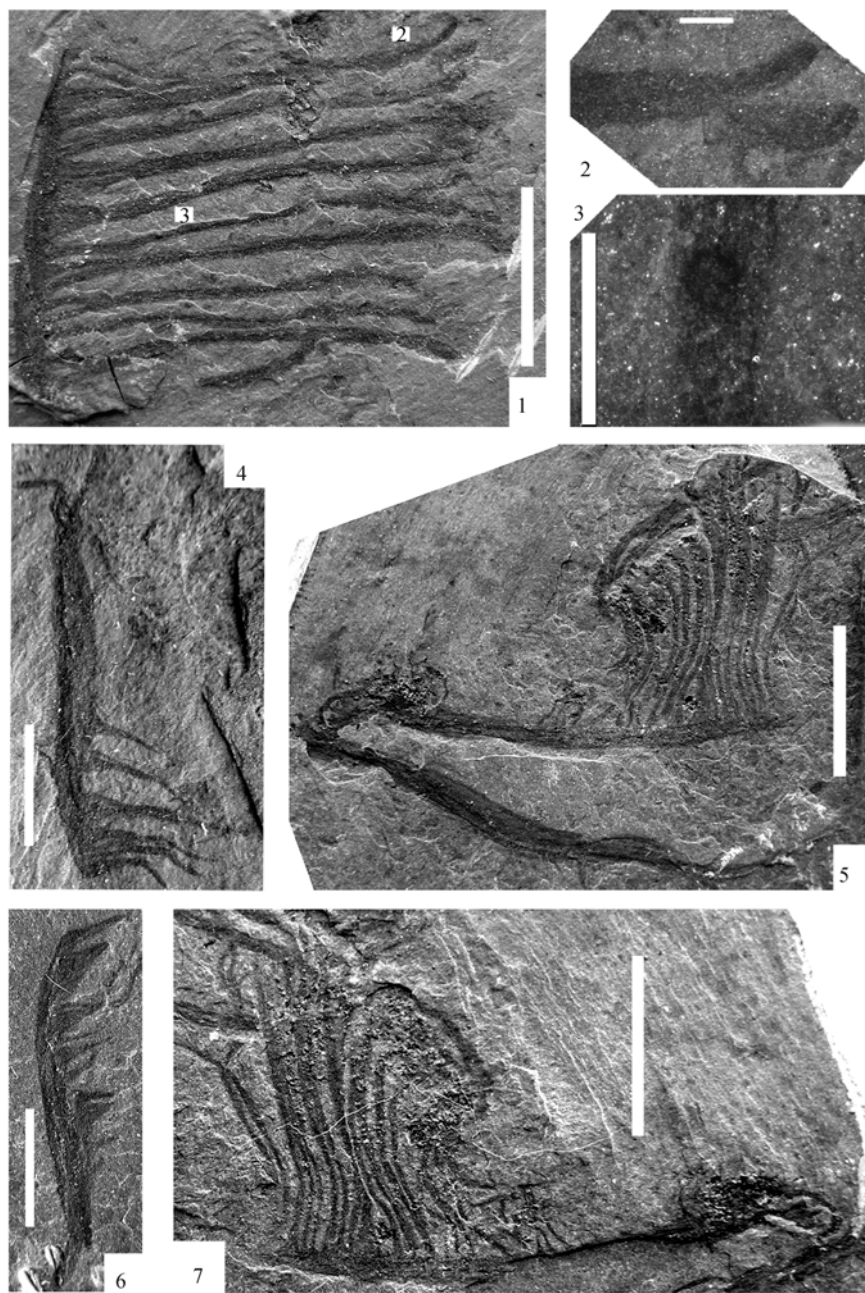


图3 标准平行藻 *Parallelphyton tipica*(gen. et sp. nov.)化石照片

1, 副模, 标本号: GTBM-9-1-3001a, 线段比例尺为 10 mm; 2, 3 为图 1 局部, 线段比例尺均为 1 mm; 4, 标本号: GTBJ-14-1-231a, 线段比例尺为 5 mm; 5, 正模, 标本号: GTB-12-2-201a, 线段比例尺为 10 mm; 6, 标本号: GTBM-9-3-2293, 线段比例尺为 5 mm; 7, 标本号: GTB-12-2-201b, 线段比例尺为 10 mm

长功能的结构. 相比之下, 属、种未定藻的分枝特征比 *Axalga* 和 *Anomalophyton* 更进步. 另外, 属、种未定藻主枝粗大及立体式分布的再次分枝侧枝的特征,

与裸蕨(*Psilophyton*)的粗壮的主枝及呈假单轴式分枝的侧枝再次二歧式分枝的特征^[18,35]有些相似, 具有无限强大的生长力, 是一种更加进步的形态. 在属、

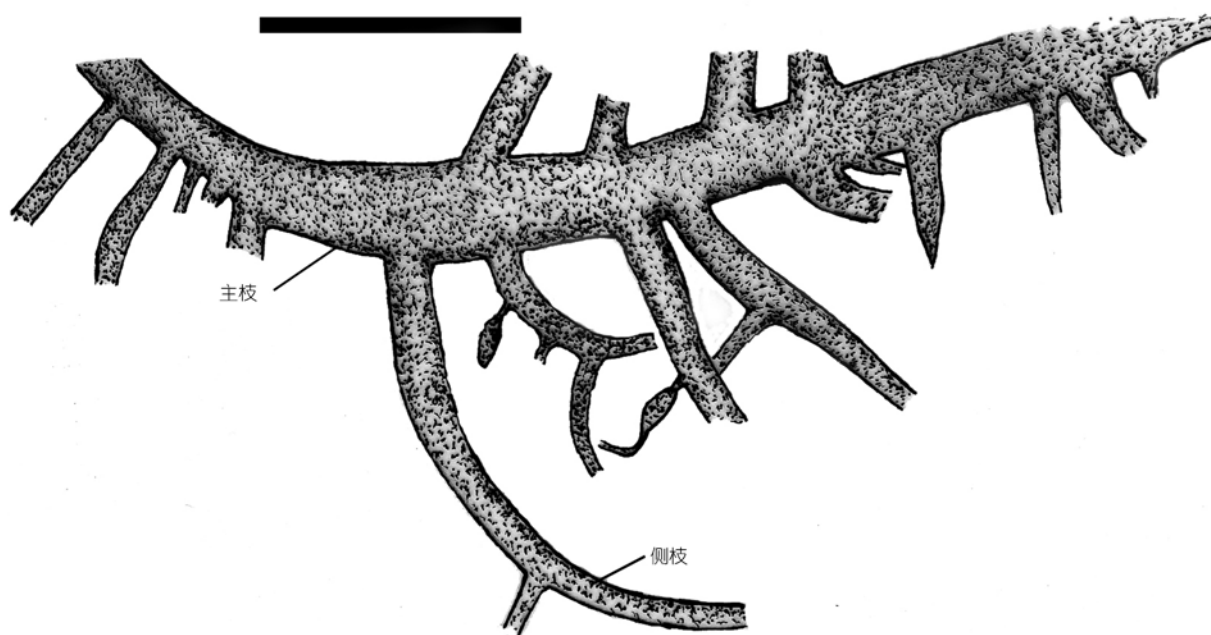


图 4 属、种未定藻 Gen. et sp. indet.素描

线段比例尺为 5 mm

种未定藻的藻体侧枝上保存的囊状小枝, 其形状与褐藻中的水云属的多室孢子囊^[24]非常相似, 初步认为它应该是该藻的生殖枝. 对于藻类化石生殖结构的研究, 最好是利用浸泡法和电子显微镜^[36-38]来显示其细部结构, 但苦于该类化石标本数量极少, 从凯里生物群研究至今只采集到仅有的几块标本, 上述两种研究方法都会破坏现有标本, 所以目前只能用一般古生物研究方法从形态学方面进行研究, 进一步深入的研究需要在获得更多标本材料后再进行. 该类藻的标本少, 基部及端部保存欠完整, 建一个新属种的材料不足, 因而暂作属、种未定处理.

产地及层位: 贵州剑河县八郎; 寒武系第 2 至第 3 统凯里组中上部.

3 结论

凯里生物群中的宏观藻类化石丰富, 分异度高, 是凯里生物群重要组成部分, 具有重要意义. 本文道导的是两个演化程度较高的藻类, 它们在早期后生生物多样性及藻类演化研究中具有重要的价值.

绿藻的主要进化途径是由会游动的单细胞体、通过一系列的中间类型演变到现代丝藻那样固着生长的多细胞体, 并进一步由此发展出高等的陆生植物,

但在化石材料中很少发现这一演化途径的直接证据^[28]. 依据标准平行藻 *Parallelphyton tipica* gen. et sp. nov. 的藻丝分化特征及其藻丝束末端分叉的顶端与绿藻中的 *Briopsis* 配子囊^[24] 的形状及 *Cladophora* 生殖枝^[24] 的形态的相似性而推测, 该藻很可能就是绿藻演化途径中某一较高级阶段的重要类型, 可以为绿藻的演化提供一个极其重要的化石证据, 也为高等植物是由异丝型藻类演化而来的论断提供了直接证据.

属、种未定藻与前寒武-寒武纪其他分支型藻类, 如 *Palaeocodium* Hu 1996^[25], *Enteromorphites* Zhu et Chen 1984^[26], *Palaeoscinaia* Hu 1996^[25], *Doushantuo-phyton* Chen et Xiao 1991^[27], *Marpolia* Walcott 1919^[28] 和 *Palaeodictyota* Yang et Zhao 1999^[5] 等的分支方式及形态完全不一样, 仅其似单轴式分枝方式与 *Axalga* Hu 1996^[25] 和 *Anomalophyton* Chen, Xiao and Yuan, 1994^[29,30] 有些相似, 但又远远比它们进步. 该藻粗壮的主轴、呈假单轴式的分枝及二歧式分枝的侧枝等特征, 与裸蕨 (*Psilophyton*) 的分枝特征^[18,35] 很相似, 它的主轴明显比侧枝粗且侧枝为立体式分布, 这代表着具有无限的生长能力. 因而, 该藻是一种演化特征较高级的藻类, 为藻类形态的多样性研究提供了较好的素材.

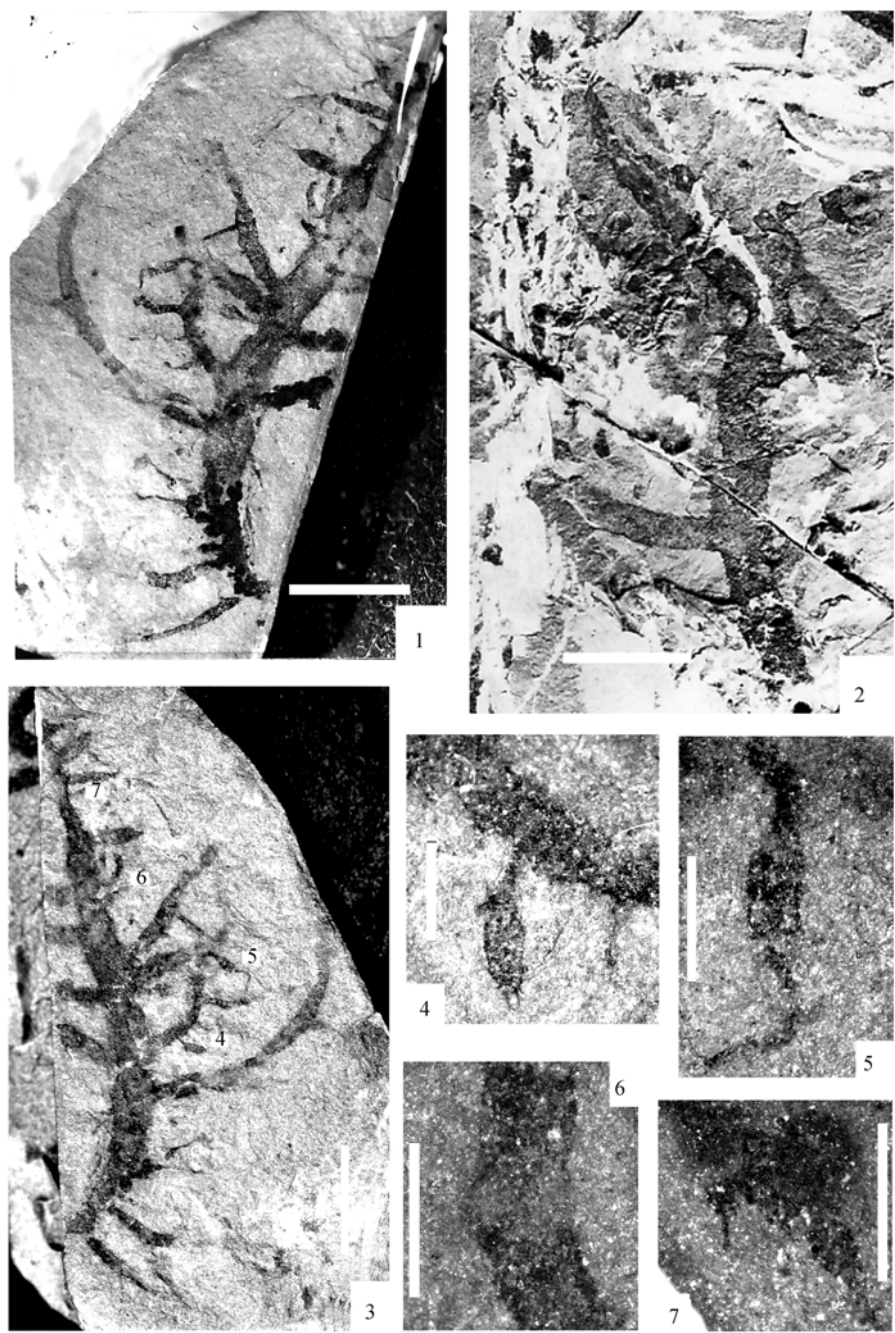


图5 属、种未定藻 *Gen. et sp. indet.*化石照片

1, 标本号: GTBM-9-3-401a; 2, 标本号: GTBM-9-4-2409; 3, 标本号: GTBM-9-3-401b; 1, 2, 3 线段比例尺均为 5 mm; 4~7 为图 3 局部, 线段比例尺均为 1 mm

致谢 本文标本为赵元龙教授的研究团队及八郎村农民刘峰等采集, 成文过程中得到南京大学边立曾教授和中国科学院南京地质古生物研究所尹磊明研究员的指导, 审稿人提出建设性意见, 在此表示感谢.

参考文献

- 1 彭善池. 华南寒武系年代地层系统的修订及相关问题. 地层学杂志, 2008, 32: 239—245
- 2 Conway M S. The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals. London: Oxford University Press, 1998. 1—242
- 3 Korde S C. Cambrian Algae. Moskow: Publishing Office Navka, 1973. 1—173
- 4 毛家仁, 赵元龙, 余平. 贵州台江凯里动物群中的非钙质藻类化石. 古生物学报, 1994, 33: 345—349
- 5 杨瑞东, 赵元龙. 贵州台江早-中寒武世凯里组的宏观藻类化石. 地质论评, 1999, 45: 282—290
- 6 杨瑞东, 赵元龙. 贵州早、中寒武世凯里组中具节珊瑚藻类的发现及其意义. 科学通报, 1999, 11: 1202—1205
- 7 杨瑞东, 毛家仁, 赵元龙, 等. 贵州中寒武世凯里组中分支状宏观藻类化石. 地质学报, 2001, 69: 433—440
- 8 Zhao Y L, Zhu M Y, Babcock L E, et al. Kaili Biota: A taphonomic window of diversification of metazoans from the basal Middle Cambrian: Guizhou, China. Acta Geol Sin, 2005, 79: 751—765
- 9 杨瑞东. 贵州凯里生物群藻类化石及古生态学研究. 贵阳: 贵州科技出版社, 2006. 1—186
- 10 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎. 澄江动物群. 台北: “国立”自然博物馆, 1995. 57—58
- 11 Xu Z L. The occurrence of *Longfengshania* in the Early Cambrian from Haikou, Yunnan, China. Acta Bot Sin, 2002, 44: 1250—1254
- 12 Xu Z L. Discovery of *Enteromorphites* in the Chengjiang Biota and its ecological significance. Acta Bot Sin, 2001, 43: 863—867
- 13 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 1—129
- 14 赵元龙, 袁金良, 朱茂炎, 等. 贵州中寒武世早期凯里生物群研究的新进展. 古生物学报, 1999, 38(增刊): 1—14
- 15 赵元龙, 杨浩, 李勇, 等. 贵州新元古代到寒武纪早期特异埋藏后生物群及其研究意义. 古生物学报, 2008, 47: 405—418
- 16 Bower F O. Primitive Land Plants: Also Known as the Archegoniatae. London: Macmillan and Company Limited, 1935. 1—211
- 17 福迪·B. 藻类学. 罗迪安, 译. 上海: 上海科学技术出版社, 1980. 1—449
- 18 杨关秀. 古植物学. 北京: 地质出版社, 1994. 14—48
- 19 赵元龙, 袁金良, 张正华, 等. 华南过渡区凯里组及同期地层的初步研究. 地层学杂志, 1993, 17: 171—178
- 20 袁金良, 赵元龙, 郭庆军. 论凯里组. 古生物学报, 1999, 38(增刊): 15—27
- 21 卢衍豪, 朱兆玲, 钱义元, 等. 中国寒武纪地层对比表及说明书. 北京: 科学出版社, 1982. 1—120
- 22 张正华, 沈建伟, 龚显英, 等. 贵州台江凯里动物群保存环境初探. 古生物学报, 1996, 35: 607—619
- 23 袁金良, 赵元龙, 李越. 掘头虫类三叶虫类生物地层. 古生物学报, 2001, 40(增刊): 214—226
- 24 Fritsch F E. The Structure and Reproduction of the Algae. Cambridge: Cambridge University Press, 1952. 1—939
- 25 丁莲芳, 李勇, 胡夏嵩, 等. 震旦纪庙河生物群. 北京: 地质出版社, 1996. 62—95
- 26 朱为庆, 陈孟莪. 峡东区上震旦统宏体藻类化石的发现. 植物学报, 1984, 26: 558—560
- 27 陈孟莪, 萧宗正. 峡东区上震旦统陡山沱组发现宏体化石. 地质科学, 1991, 26: 317—324
- 28 Walcott C D. Middle Cambrian Algal, Cambrian geology and paleontology IV. Smithsonian Misc Collect, 1919, 67: 217—260
- 29 陈孟莪, 萧宗正, 袁训来. 晚震旦世的特种生物群落——庙河生物群新知. 古生物学报, 1994, 33: 391—403
- 30 陈孟莪, 鲁刚毅, 肖宗正. 皖南上震旦统蓝田组的宏观藻类化石——蓝田植物群的初步研究. 中国科学院地质研究所所刊, 1994, 6: 252—264
- 31 Yuan X L, Xiao S H, Li J, et al. Pyritized chuarids with excystment structures from the Late Neoproterozoic Lantian Formation in Anhui, South China. Precambrian Res, 2001, 107: 253—263
- 32 Xiao S H, Yuan X L, Steiner M, et al. Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: A systematic reassessment of the Miaohé biota, South China. J Paleontol, 2002, 76: 347—376
- 33 袁训来, 肖书海, 尹磊明, 等. 陡山沱期生物群——早期动物辐射前夕的生命. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2002. 1—171
- 34 Zhao Y L, He M H, Chen M E, et al. Discovery of a Miaohé-type Biota from the Neoproterozoic Doushantuo Formation in Jiangkou County, Guizhou Province, China. Chin Sci Bull, 2004, 49: 2224—2226
- 35 李星学, 周志炎, 郭双兴. 植物界的发展和演化. 北京: 科学出版社, 1981. 15—55
- 36 张水昌, 张宝民, 边立曾, 等. 河北张家口下花园青白口系下马岭组“红藻石”的发现. 微体古生物学报, 2005, 22: 121—126
- 37 边立曾, 张水昌, 张宝民, 等. 河北张家口下花园地区新元古代马岭组油页岩中的红藻化石. 微体古生物学报, 2005, 22: 209—216
- 38 张宝民, 张水昌, 尹磊明, 等. 塔里木盆地晚奥陶世良里塔格型生烃母质生物. 微体古生物学报, 2005, 22: 243—250