

# 国外化石埋藏学的历史与现状简介

同号文 邱占祥

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

近年来,“Taphonomy”(埋藏学)一词在国外的古生物学文献中出现的频率越来越高,有关化石埋藏学的文献数目也与日俱增(见图1),这些文献涉及不同地质时代、不同地区及不同生物门类。在荷兰出版的《古地理、古气候、古生态》是一本在地学界很有影响的杂志,在1988年连续出版了“淡水环境的古生态学及埋藏学”(第62卷)和“埋藏学”(第63卷)两本专辑。在美国出版的“Palaios”和“Paleobiology”两种杂志更是以刊登化石

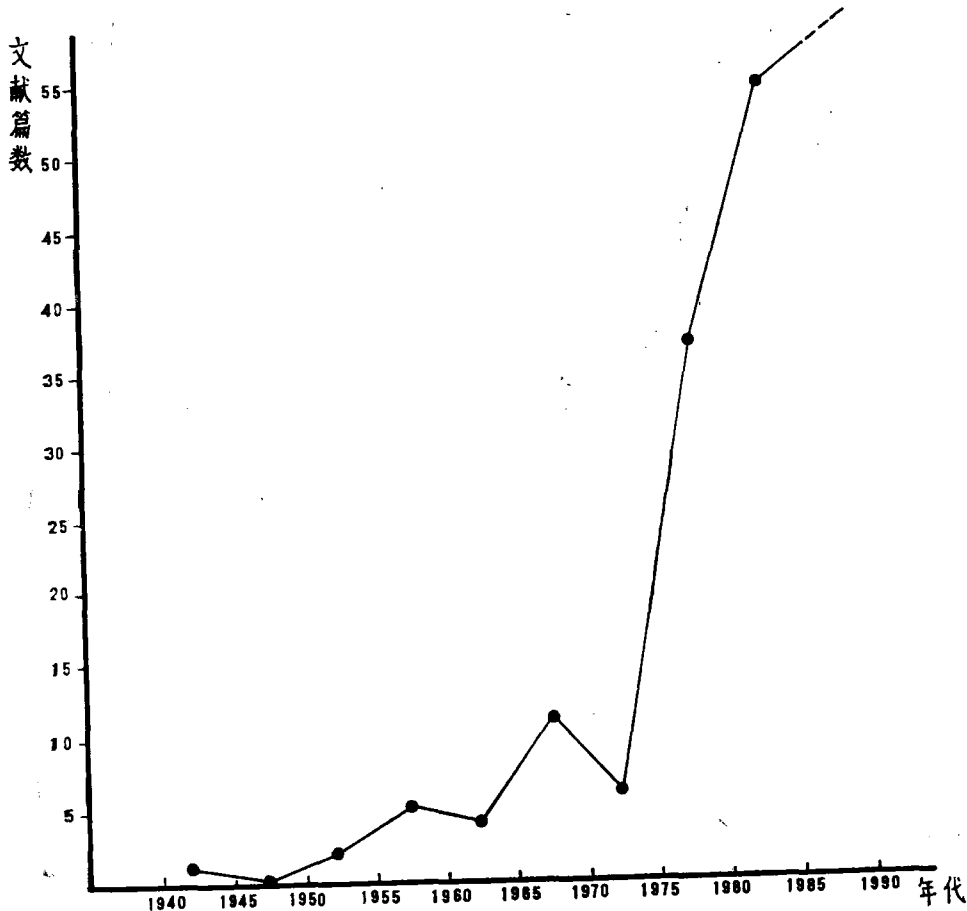


图1 化石埋藏学文献统计曲线图

Fig.1 Curve showing the distribution of literatures on taphonomy

埋藏学方面的文章为其主旨。这些都表明化石埋藏学的研究在国外已成为当前古生物学的一个热点。在国内,谈论化石埋藏学的人日渐增多,并且有不少人正在或将要从事这方面的研究。但人们对这门学科发展的历史、它的含义、方法、作用并不总是十分清楚。有鉴于此,我们在涉猎了大量国外文献的基础上,对化石埋藏学的发展历史与研究现状做了系统介绍和综合评述,我们真诚期望此文能成为引玉之砖,铺路之石。

## 一、化石埋藏学的产生与发展

纵观化石埋藏学的发展过程,大致可以分为以下三个阶段。

**第一阶段 (40—50年代):** 为化石埋藏学的形成阶段。这一学科的奠基人是苏联科学家叶夫连莫夫 (I.A.ЕФРЕМОВ 或 Efremov), 他本人是陆生四足动物专家,从30年代就开始化石埋藏学的研究,直到1940年,他用英文发表了第一篇化石埋藏学的文章,首次提出了埋藏学的概念;1950年又用俄文发表了埋藏学的经典著作——《埋藏学和地质记录》,他因此而获得斯大林奖金,此书于1953年被译成法文出版。在这本书里,他通过例证详细地论证了动物遗骸在陆相沉积中保存和破坏的过程,并说明了怎样从化石反推到这些化石所代表的生物群。叶夫连莫夫的贡献不仅仅在于提出了埋藏学的新概念,更重要的是他基本完整地提出了埋藏学的研究体系。顺便提及,叶夫连莫夫教授于1957、1958年曾两次在我们的《古脊椎动物学报》上发表过化石埋藏学的论文。

**第二阶段 (60—70年代前期):** 为缓慢发展阶段,也是埋藏学在西方传播的时期。这一时期除了对叶夫连莫夫工作的翻译介绍外,Olsen及其同事在60年代初对脊椎动物埋藏学也做了大量工作。Lawrence (1968) 将埋藏学引进了海洋生物,并进一步完善和修订了叶夫连莫夫的理论。Voorhies (1969) 对哺乳动物埋藏学进行了专门研究。这个时期的研究主要围绕生物死后的信息损失 (information loss)——即生活群死后其组成的变化,并用化石分异度的概念来使这种信息损失的研究定量化。Dodson (1980) 甚至认为现代化石埋藏学始于1969年,以 Voorhies 发表他的“内布拉斯加早上新世哺乳动物群的埋藏学及种群动态”一文为标志。

**第三阶段 (70年代后期至今):** 是全面发展时期,以 Behrensmeyer 和 Hill 于1976年发起的埋藏学讨论会为标志。那次讨论会是由纽约的 Wenner-Gren 人类学研究基金会资助。讨论会的名称是“埋藏学与脊椎动物古生态学”——重点介绍非洲南撒哈拉 (Subsahara) 晚新生代的工作。与会者包括人类学、考古学、现代生态学、功能解剖学、地球化学、地质学、地貌学、水动力学、数学及古脊椎动物学等各方面的专家。1980年出版了会议的文集——《形成中的化石——脊椎动物埋藏学与古生态学》。1990年5月,在美国自然历史博物馆 (AMNH) 举行了一个考古动物学 (Archaeozoology) 的国际大会,其中由 Behrensmeyer 组织了一个实验埋藏学的分会,重点讨论了陆生脊椎动物的埋藏问题。尔后将出版题为“埋藏学——从化石记录中寻找信息”的会议文集。

现代埋藏学研究最初是在非洲全面展开,以后又逐渐转移到北美及西亚地区。这一阶段的研究是通过比较的方法,以综合性、实验性为特征,注重埋藏、保存、破坏等过程的实验研究,以及与地层学、沉积学的紧密结合。现代埋藏学涉及各个门类和不同沉积环

境。脊椎动物埋藏学主要在以下诸方面：海洋脊椎动物及鱼类 (Martill, 1985, 1986, 1987, 1988 Allison, 1988; Bell 等, 1989; Elder 等, 1988); 恐龙 (Dodson, 1980; Eaton, 1989); 哺乳动物 (Badgley, 1986, 1988; Damuth, 1982); 脊椎动物埋藏学的总结性研究 (Behrensmeier, 1979, 1980, 1981, 1985; Bown, 1981; Retallack, 1988)。从沉积环境而言, 目前对河流环境中化石的保存问题研究较多。

## 二、化石埋藏学的概念、研究内容和方法

简单地讲, 化石埋藏学是研究生物体如何从生物圈转化入岩石圈的学问, 它包括对死亡 (Necrology)、生物成层 (Biostratinomy) 和成岩 (Diagenesis) 三个连续过程的研究 (Efremov, 1940)。研究的具体对象是生活群 (Biocoenosis), 死亡群 (Thanatoenosis), 埋藏群 (Taphoenosis) 和化石群 (Oryctocoenosis)。从生物圈到岩石圈的变化可归纳为两个方面: 一是个体数量的变化, 即居群丰度与分异度的变化 (由搬运或破坏而造成); 二是生物体本身所遭受的变化, 即化石的保存状况, 包括成份变化、破损状况、形态变化、位置变化等。形成这些变化的因素不外是自然和生物两个方面, 但在不同阶段, 影响因素又各不相同。

目前的化石埋藏学研究, 实际可分为两大部分。第一部分主要是研究现代生活群—死亡群—埋藏群的正向系列变化。因为这些过程既可实地观察, 又可室内实验, 故称其为实验埋藏学 (Experimental taphonomy); 第二部分是对化石群的埋藏学研究, 这类研究以地层中的化石群为对象, 反向地推断其埋藏群—死亡群—生物群的情况, 并可进而解决某些古生态、古环境等方面的问题, 故称其为应用埋藏学 (Applied taphonomy)。应用埋藏学以实验埋藏学的理论为依据。

实验埋藏学一般注重过程的研究 (process-oriented investigation), 并且包括室内模拟实验和野外实地实验两个方面。由于水流搬运作用在生物体埋藏的过程中往往是最主要因素, 因此, 水槽实验 (flume experiment) 一直是埋藏学研究中的一个重要方面。早在六、七十年代, 水槽实验就已应用到埋藏学研究中 (Nagle, 1967; Clark, 1967; Voorhies, 1969; Dodson, 1973)。所谓水槽实验, 就是在室内模拟河流水流, 并将动物骨骼及其它沉积物放入其中, 观察其被搬运、磨蚀及分选等过程。Hanson 和 Behrensmeier (1980) 的水槽实验, 找出了不同大小及形状的骨骼与沙粒之间的水动力当量值, 这为定量地研究化石搬运提供了标准和依据。通过实验, 可以发现不同部位的骨骼在水流中被搬运的难易程度不同。

实地实验可以按生活群—死亡群—埋藏群这样一个顺序逐步实地观察。

从生活群到死亡群的变化, 主要是自然死亡率、病理、捕食及自然灾害等起作用。因此, 调查统计群落的结构、肉食类与非肉食类之比、居群出生率 (死亡率) 就成为了解生活群与死亡群之间关系的主要途径。陆生脊椎动物的生活群是难以准确恢复的, 即使所有的动物都是原地死亡, 也是难以从死亡群来恢复生活群的, 因为死亡率会随着地点和季节而变化 (Western, 1980)。

由死亡群向埋藏群变化的过程, 主要是气候、沉积速率、自然和生物的搬运及破坏为

主要因素。近年来,对生物从死后到埋藏这一过程的研究较为深入。Hill(1980)在东非详细观察记录了哺乳动物死后被破坏的过程,并做了如下一些定量性统计工作,如分异度变化、骨骼的解体、残留骨骼各部分的比率、相对完整程度、长骨骼的远端及近端比例等。动物死后首先是失去软组织,然后是解体(disarticulation)和分散(dispersal),这些过程都很快。一只中等大小的牛尸体,大约一天之内就会被食肉类或腐生动物吃掉,几个星期后,各个主要部分就会相互分离,其四肢可被其它动物拖得很远,甚至找不着。动物死后尸体肢解的快慢主要由其大小、本身结构及当时的环境所决定;而尸体肢解的程序却是由动物骨骼结构所决定,在同一种内,这种程序是固定的。动物死后,不光肉被食肉类及腐生动物吃掉,其骨头还要遭受各种破坏。Hill(1980)将骨骼的损坏方式分为八种:全部消失(missing or broken off)、嚼痕(chewing)、压裂(depressed fracture)、齿痕(teeth marks)、裂缝(cracking)、穿孔(perforation)、折断(fracture)和溶蚀(erosion)。每一种损坏方式都具有一定的古生态及地质意义。Douglas-Hamilton(1972)通过5年观察,发现大象死后,其骨骼可以被其它动物搬运到五十米以远。

总之,动物尸体在埋藏以前的过程中所受的破坏包括:捕食、解体、腐生动物破坏、搬运及风化等(Behrensmeyer,1985)。动物死后多数要经过上述改变过程,但不同生物受其影响程度不同,常常会出现差异保存(differential preservation)。引起差异保存的原因主要是动物尸体抗破坏能力(durability of bones)和居群的死亡率(death rate)。个体越大,出生率(或死亡率)越低(即在生活群中占较低的比例),这是实验埋藏学在近年中从大量统计中得到的一个基本规律。同一居群内,小个体总是难以保存的(Western,1980)。

应用埋藏学注重化石保存状况(state of preservation)的研究,这主要是指对地层中动物化石的形状变化、破损状况、矿物成份变化及在地层中的产状等特征的描述记录,也包括对各类出土骨骼的统计。然后在此基础上,通过现代实验埋藏学的知识来推测其形成过程。Klein等(1984)著的《考古现场中动物骨骼的分析》一书,主要论述了在考古发掘过程中如何分析遇到的骨骼,其主要工序包括:分选、鉴定、年龄和性别的判定及标本度量。这些分析过程都是通过计算机来完成的。从化石在地层中的分布状况,可以推断古沉积速率(Kidwell,1983);通过化石的磨蚀状况、定向及化石群中不同大小个体的分布可以判断其是原地埋藏(Allochthonous)还是异地埋藏(Heterogenous),那些无明显风化痕迹的化石多数是快速堆积掩埋所形成的,如大雨、风成堆积或火山灰等诸如此类的突发事件。通过统计化石群中各类不同骨骼,可以恢复种群的年龄结构并推断其死亡方式。

应用埋藏学的研究方法可以Badgley(1986)的工作为例,她对巴基斯坦北部的Siwalik群(距今1—18百万年)的化石保存状况进行了系统研究。化石组合的埋藏特征包括:骨骼组成(skeletal-element composition)、化石表面分布(surface distribution of specimens)、幼年个体出现率(frequency of juvenile remains)、尺寸频率分布(size-frequency distribution)、化石聚积时限(duration of accumulation)。野外工作程序包括微观地层记录和化石采集。她是采用方格系统(grid system)采集样品的,方格的大小为 $2 \times 2$ 到 $10 \times 10$ 米不等。在每个小方坑中采的化石都分别记录、保存。化石的记录不光是分类鉴定,还包括对每一件骨骼的详细描述记录。她还提出了一种破碎指数

(fragmentation index) 作为校正参数,对颅骨、骨盆、肩胛骨、脊椎骨及牙齿的碎片进行估计和恢复,这种校正参数是以所估计的最少脊椎数与采集到的所有脊椎骨碎片的比值为依据。最后还要估计化石聚集的过程。

对化石保存状况的研究,不光只是统计和描述,有时需要通过化学分析或切片方法对化石的化学和矿物成分进行分析,以便提供有关古环境及成岩作用的信息。Parker 和 Toots(1980) 通过分析动物牙齿珐琅质中的微量元素来推断其食性,因为珐琅质里的这些微量元素是不受成岩作用的影响而变化的。此外,对比研究现生与化石动物骨骼的化学成份、矿物成份及骨质结构的差异也是一条值得探索的路子,这对了解化石的形成过程也具有重要意义。

### 三、化石埋藏学与相邻学科之关系

化石埋藏学是古生物学中的一个分支学科,但在七十年代以前,它常常被看作是古生态学的一部分。近年来,化石埋藏学作为一门独立学科的趋向愈来愈明显。化石埋藏学是建立在沉积学、地层学、生态学之基础上;而古生态学、古生物地理学及进化论的研究,在很大程度上又取决于能否将埋藏过程所产生的影响消除掉(Lawrence,1968)。下面将通过论述化石埋藏学与相邻学科之关系,来进一步了解这门新学科的真正意义。

古生物学理论的建立,尤其是生物进化理论,是以生物的化石记录为主要依据,而这些化石记录的传真性(fidelity)和完备性(completeness)却是值得认真研究的。只有建立在完备的化石记录上的进化理论才可能具有坚实的基础。研究生物进化,首先要充分估计到化石记录与实际生活群之间的偏差(bias),这些偏差无疑是由埋藏过程所引起。有人认为,生物界的真正繁盛并非始于寒武纪,而要更早些,只是寒武纪以前的化石保存下来的机会很少而已。这一推断已为愈来愈多的事实所证实。

古生态学是研究生存过程中生物与环境之关系;化石埋藏学是研究生物死后的一系列过程(Lawrence,1968)。但在五、六十年代,化石埋藏学一直包括在古生态学之内,至少可以说两者的界限不够清楚。古生态学研究离不开埋藏学的证据,如生活方式的恢复、形态功能分析、居群结构及营养结构的分析等都要从埋藏学来寻求支持,尤其是居群结构的恢复,更要考虑埋藏学的因素,因为不同属种、不同大小的动物尸体保存的可能性各不相同。保存在地层中的化石生物居群结构,并不完全反映古生物居群的面貌。另一方面,古生态因素在很大程度上也会影响埋藏群。鸟类由于其独特的生活方式,常常不易保存为化石。此外,陆生哺乳动物居群内的食肉类与非食肉类的比例,可以影响埋藏群的组成,若食肉类比例高,动物死后保存的完整性就会差些,损失也会更严重(Western, 1980)。对于生活区域广的或迁徙性强的动物来说,埋藏群与生活群的差异就更大。

古环境与埋藏学的关系更为密切。水生动物更易于保存,诸如海洋、湖泊、河流等,但在陆相的古土壤、洞穴、裂隙堆积中,也会保存很好的化石。目前,很多人认为,洞穴是动物化石保存的最理想场所之一(Brain, 1980; Emslie,1988)。陆相环境中,动物尸体的埋藏和保存又与古气候的关系极为密切。Coe(1980) 通过观察非洲南撒哈拉的哺乳动物,发现动物居群与植物及气候的关系极为复杂,他对大象死后的埋藏过程进行了长期观察,发

现在潮湿气候条件下,若无腐生动物,大象死后在两周内会保存完好,但五个星期后,大象的皮和腱就会被无脊椎动物(如甲壳虫)以每天 8 公斤的速度给全部扒掉。但在干旱季节,大象死后可以完整地保存几个月。两年之内,小的脊椎骨、肋骨等会逐渐被埋掉,但此时的骨骼已有裂缝(fissuring)和剥落(extoilation)。有越来越多的证据表明,生物软组织的快速埋藏可产生一种地球化学变化,从而促使黄铁矿与碳酸钙结核的形成,这对化石的保存很有利(Behrensmeier,1985)。

沉积学是埋藏学的一大支柱,并且关键是沉积速率。据 Brett 和 Baird(1986),如果生物骨骼在死后数十年内不被埋藏,就没有希望形成化石,如果沉积速率小于 1 厘米/100 年,那么,除微体化石以外,其它骨骼是不能被埋藏的。相反,在突发事件堆积中(event beds),常常能保存最好的化石。生物死后的聚集和埋藏过程,是由背景沉积速率(background sedimentation rate)(指某一特定环境中除生物体以外的其它碎屑沉积物的沉积速率)和生物体的供给共同决定的,当生物供给量不变,低的背景沉积速率较利于化石富集(Kidwell,1985)。反过来,从化石在地层中的分布规律(fossil density)又可以反推古沉积速率(Kidwell,1986)。

地层研究是埋藏学的基本工作,尤其是八十年代,埋藏学与地层学的结合更为紧密,Kidwell(1983,1985,1986)提出了地层埋藏学(Stratigraphic taphonomy)这一新方向,足以说明化石埋藏学与地层学关系之密切。Brett 等(Brett and Baird,1984,1986; Speyer and Brett,1984)还提出了埋藏相(Taphofacies)这一新概念,从而使划分地层的依据又多了化石保存状况这一项。对埋藏学最有意义的地层要素包括:地层接触关系、厚度、化石在地层中的分布规律、岩石地层特征、地层测年等。从这些特征可以推测古沉积速率与埋藏过程。在实际研究过程中,地层的取样厚度也与所研究的问题密切相关,这就是近几年兴起的微地层取样(microstratigraphic sampling)。

## 四、脊椎动物化石埋藏学研究实例介绍

### (一) 鱼类实例

Martill(1988)研究了发现于巴西东北部白垩系 Santana 组的鱼化石,这些化石不光是呈立体状态保存,并且其肌肉的纤维构造也清晰可见,在这些鱼体腔内,有方解石充填。他首先从化石保存状况证明了这些鱼是群体死亡的(mass mortality),其理由是:常常有几个完整的鱼化石被胶结在一起,并且这些鱼的类别相同、大小相近。他推测是盐度的变化引起鱼类群体死亡。他还提出是由于细菌的活动,而引起的早期磷酸盐化(phosphatization)使得鱼尸体的很多软组织得以保存下来,在鱼体腔内可能形成或高或低 pH 的微环境(microenvironment),从而在有部分器官腐烂的鱼体内形成微晶状的磷灰石(francolite),在体腔的空洞内,产生了早期的无铁方解石。他还提出了这些鱼化石形成过程的模式。Martill 的工作是从鱼化石的保存状况推断其死亡方式及从早期成岩作用来研究化石埋藏学的一个范例。

在对淡水环境中鱼化石的埋藏学研究方面, G.R. Smith(1988) 做了大量工作, 他认为对鱼类的埋藏学研究, 可以提供有关古湖泊、古群落成份、生物演化历史、死亡方式、沉积环境及化石保存等信息。在鱼化石埋藏学研究中, 他首先强调水环境的温度, 他认为, 在 16°C 以上, 鱼的尸体就会被腐烂过程产生的气体浮到水面, 然后在水面上进一步腐烂, 最后七零八散地落到水底, 或者被水流带到近岸区, 遭到更强烈的破坏。当水温在 16°C 以下, 鱼尸体可以保存在水底, 直到埋藏(除非无腐生动物破坏)。此外, 他还总结论述了沉积环境对鱼类埋藏的影响及湖水的分层模式, 即鱼生活在上层较温暖的水层, 死后下沉到较冷较深的水里得以保存。他还介绍了水体中鱼类繁盛的周期性 (overtorn), 其原因是: 夏天, 藻类繁盛, 使水中的 CO<sub>2</sub> 大量损耗, 并形成碳酸盐沉淀, 引起鱼类大量死亡, 夏天过后, 湖水又重新循环, 并带来营养物质, 所以鱼群又重新繁盛。因此, 从鱼化石骨骼的完整程度还可以推测死后在水底暴露时间的长短及是否经过搬运。

## (二) 恐龙类埋藏学研究实例

一般来讲, 动物的幼体更易于死亡, 但长时期以来在地层中却很少发现小恐龙的遗骸, 这个问题一直是个谜。Horner 等(1988)认为原因大致有三种: 一是幼体骨骼不够坚硬, 难以保存; 二是成年体与幼体生活的环境不同; 三是母体产卵时要迁徙到干燥的地区, 例如到海岸平原的较上部 (Upper coastal plain)。第一种可能性较小, 因为在地层中常常发现即使个体很小的蜥蜴和小爬行动物的化石。而第二和第三种原因最有可能, 在海岸平原的上部, 由于沉积速率太低, 不利于化石保存。

Horner 等(1982)在落基山东部的蒙大拿州的晚白垩世(84—70 百万年)的 Two Medicine Formation 中发现了成群的恐龙幼体, 这些幼体化石都保存在泥岩团块中 (knob of mudstone), 这个团块高不过 4 英尺, 直径小于 10 英尺, 形状象个碗。这些小恐龙骨骼长度从半英寸到几英寸。将泥岩团块破开后共得到 15 个均为 3 英尺长的小恐龙化石。

在显微镜下, 小恐龙的血管和骨骼的微细结构 (minuscule structure) 清晰可见。小恐龙的骨架已不是整体保存, 说明在埋藏前骨骼已散开, 但骨骼上未发现捕食动物所留下的齿痕和咀痕, 从而说明小恐龙是在窝内自然腐烂的, 由于起连接作用的腱和韧带脱落, 骨架随之也就散开保存, 但其死因尚不清楚。

这个小恐龙窝位于古河流的洪泛平原上, 当洪水泛滥时, 将腐泥充填进去。在柳河背斜 (Willow Creek Anticline) 上的同一层位, 也发现了 8 个相似的恐龙窝。恐龙窝直径约 6 英尺, 间距 23 英尺(23 英尺是成年 *Maiasaurus* 的平均长度)。大多数窝的顶面都有恐龙蛋, 在窝内发现的恐龙蛋无一完整, 均为碎片, 说明这些小恐龙将其踩碎。8 个小恐龙窝, 说明至少有 8 个雌性 *Maiasaura peeblesorum* 曾经聚集在海岸带, 一起掘坑、产卵和养育后代, 它们组成一个群落 (colony)。

依据从蒙大拿获得的经验, 后人先后又从别处寻找到不少恐龙幼体化石。如美国 Choteau 西南部的红岩层中(1984), Rudith 河组 (Goodwin 和 Peter, 1985) 及法国南部等地。Phil Currie 等(1987)在加拿大发现了七窝 Hadrosaur 的蛋化石, 这些蛋内保存了极完整的恐龙胚胎。

### (三) 哺乳动物埋藏学研究实例

Peterson(1905) 在内布拉斯加西部中新世的玛瑙化石层的第 3 化石点所发现哺乳动物化石群中, 食肉类比食草动物比例高, 这在生态学上是反常现象。此外, 1905 年所发现的那批食肉类动物化石中, 有两具近乎完整的半熊类骨骼保存在一起, 这也是不多见的。为寻找引起上述两种异常现象的原因, R. Hunt 等 1981 年对这个化石产地进行了重新研究, 结果发现, 这些肉食类都是保存在洞穴里的, 因为这些化石发现于与围岩有明显界限的块状岩石中, 即洞穴充填物中 (burrow fill), 洞穴充填物与洞壁 (burrow wall) 界限分明, 洞穴充填物为灰色砂岩, 而洞壁(即围岩)为白色砂岩。其中一个洞穴中的充填物还可以分辨出 1 毫米的水平细层, 说明洞穴是经过长期缓慢的充填过程。但目前尚不知是以什么方式充填的。他们推测这些洞穴是由中新世的游移河淹埋掉的。此外, 这些洞穴的形状与现代狼及鬣狗等的洞穴极为相似。

这些洞穴的发现, 为了解半熊类食肉动物 (amphicyonoid carnivora) 的古生态提供了有力证据; 这也是迄今发现的最早的大型肉食类哺乳动物穴居的例证。

胡惠清为本文清绘插图, 在此致谢。

(1990 年 7 月 12 日收稿)

### 参 考 文 献

- Albert, P., 1988: Fluvial processes and vertebrate taphonomy: Upper Cretaceous Judith River Formation, South-central Dinosaur Provincial. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 66.
- Allison, P. A., 1988: Taphonomy of the Eocene London clay biota *Palaeontology*, 31, 1079—1100.
- Badgley, C., 1986: Taphonomy of mammalia fossil remains from Siwalik rocks of Pakistan. *Paleobiology*, 12, 119—142.
- Badgley, C., 1988: Sampling and faunal turnover in early Eocene mammals. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 63(1—3), 141—157.
- Behrensmeier, A. K., 1978: Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), 150—162.
- Behrensmeier, A. K., Western, D., and Dechant-Boaz, D. E., 1979: New perspectives in vertebrate paleoecology from a recent bone assemblage. *Paleobiology*, 5, 12—21.
- Behrensmeier, A. K. and A. P. Hill (Editors), 1980: *Fossils in the making: Vertebrate taphonomy and paleoecology*. Univ. Chicago Press, Chicago, Ill., 338pp.
- Behrensmeier, A. K., 1981: Vertebrate paleoecology in a recent East African ecosystem, in Gray, J., Boucot, A. J., and Berry, W. N., eds., *Communities of the past*: Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden Hutchinson and Ross, pp. 591—615.
- Behrensmeier, A. K., 1982: Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, 8, 211—228.
- Behrensmeier, A. K. and S. M., Kidwell 1985: Taphonomy's contribution to paleobiology. *Paleobiology*, 11, 105—119.
- Behrensmeier, A. K., 1988: Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 63, 183—199.
- Bown, T. M., and M. J. Kraus, 1981: Vertebrate fossil-bearing paleosol units (Willwood Formation, Northwest Wyoming, U. S. A.): implications for taphonomy, biostratigraphy and assemblage analysis. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 34, 31—56.
- Boyd, D. W., and N. D. Newell, 1972: Taphonomy and diagenesis of Permian fossil assemblage from Wyoming.



- Jour. Paleont.*, 46(1), 1—14.
- Brett, C. E. and G. C. Baird, 1986: Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 1, 207—227.
- Chave, K. E., 1964: Skeletal durability and preservation. in: Imbrie, J. and N. D. Newell, (eds): *Approaches to Paleoecology*. pp. 377—387.
- Cummins, H., E. N., Powell, Jr., R. J. Stanton, and G. Saff, 1986: The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 52, 291—320.
- Damuth, J., 1982: Analysis of the preservation of community structure in assemblages of fossil mammals. *Paleobiology*, 8, 434—446.
- Dodson, P., 1971: Sedimentology and taphonomy of the Oldman Formation (Campanian) Dinosaur Provincial Park, Alberta (Canada) *Paleogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 10, 21—74.
- Dodson, P., 1980: Vertebrate burial. *Paleobiology*, 6(1), 6—8.
- Dodson, P., A. K. Behrensmeyer, R. T. Bakker and J. S. McIntosh: 1980: Taphonomy and paleoecology of the dinosaur beds of the Jurassic Morrison Formation. *Paleobiology*, 6(2), 208—232.
- Efremov, I. A., 1940: Taphonomy: a new branch of paleontology, *Pan-Am. Geol.*, 74, 81—93.
- Efremov, I. A., 1957: On taphonomy of fossil land vertebrate faunas of Mongolia. *Vestn. Paleontol.*, 1(2), 83—102.
- Elder, R. L. and G. R. Smith, 1988: Fish taphonomy and environmental inference in paleolimnology. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 62, 577—592.
- Gifford, D. P., 1981: Taphonomy and paleoecology. a critical review of archeology's sister discipline. pp. 365—438. In: Schiffer, M. B., (ed.) *Advances in Archeological Method and theory*, Vol. 4, Academic Press, New York.
- Gray, J., 1988: Evolution of the freshwater ecosystem. the fossil record. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 62, 1—214.
- Holtzman, R. C., 1979: Maximum likelihood estimation of fossil assemblage composition. *Paleobiology*, 5, 77—89.
- Horner, J. R. and J. Gorman, 1989: *Digging dinosaurs*. Workman Publishing, New York, 210pp.
- Johson, R. G., 1957: Experiments on the burial of shells. *J. Geol.* 65, 527—535.
- Johson, R. G., 1960: Models and methods for analysis of the formation of fossil assemblages, *Bull. Geol. Soc. Am.*, 73, 113—130.
- Kidwell, S. M. and D. Jablonski, 1983: Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulation. In: M. J. S. Tevesz and P. L. McCall (eds), *Biotic interaction in recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, New York, PP. 195—248.
- Kidwell, S. M., 1985: Palaeobiological and sedimentological implications of fossil concentrations. *Nature*, 3, 318.
- Kidwell, S. M., 1986: Models for fossil concentrations. *paleobiology*, 12, 6—24.
- Kidwell, S. M. and A. K., Behrensmeyer, 1988: Overview: Ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 63, 1—13.
- Klein, R. G. and Kathryn Cruz-Urbe, 1984: *The analysis of animal bones from archaeological sites*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 266pp.
- Lasker, H., 1976: Effects of differential preservation on the measurement of taxonomic diversity. *Paleobiology*, 2, 84—93.
- Lasker, H., 1978: The measurement of taxonomic evolution: preservational consequences. *Paleobiology*, 4, 135—149.
- Lawrence, D. R., 1968: Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 79, 1315—1330.
- Meldahl, K. H., 1987: Sedimentologic and taphonomic implications of biogenic stratification. *Palaios*, 2, 350—358.
- Martill, D. M., 1985: The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England. *Phil. Trans. R. Soc.* B311, 155—165.
- Martill, D. M., 1986: The stratigraphic distribution and preservation of fossil vertebrates in the Oxford Clay of England. *Mercian Geologist*, 10(3), 161—186.
- Martill, D. M., 1987: A taphonomic and diagenetic case study of a partially articulated Ichthyosaur. *Paleontology*, 30, 543—555.
- Martill, D. M., 1988: Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Paleontology*, 31(1), 1—18.
- Pease, C. M., 1985: Biases in the durations and diversities of fossil taxa. *Paleobiology*, 11, 272—292.

- Retallack, G., 1984: Completeness of the rock and fossil record: some estimates using fossil soils. *Paleobiology*, **10**, 59—78.
- Retallack, G. J., 1988: Down-to-earth approaches to vertebrate paleontology. *Palaios*, **3**, 335—344.
- Schindel, D. E., 1980: Microstratigraphic sampling and the limits of paleontologic resolution. *Paleobiology*, **6**, 408—426.
- Schindel, D. E., 1982: Resolution analysis: a new approach to the gaps in the fossil record. *Paleobiology*, **8**, 340—326.
- Scott, R. W., and R. R. West (eds), 1976: *Structure and classification of paleocommunities*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, 291pp.
- Simon, J. M. Davis, 1987: *The archaeology of animals*. B. T. Batsford Ltd London. 224pp.
- Smith, G. R., R. F. Stearley and C. E. Badgley, 1988: Taphonomic bias in fish diversity from Cenozoic flood-plain environments. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **63**, 263—273.
- Staff, G. Standon, Jr. S. J., Powell, E. N. and H. Cummins, 1986: Time-averaging, taphonomy and their impact on paleocommunity reconstruction: death assemblages in Texas bays. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **97**, 428—443.
- Turnbull, W. D. and D. M. Martill, 1988: Taphonomy and preservation of a monospecific titanothera assemblage from the Washakie Formation (Late Eocene), Southern Wyoming. An ecological accident in the fossil record. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **63**, 91—108.
- Voorhies, M. R., 1969: Taphonomy and population dynamics of an Early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. Special paper of the University of Wyoming Contributions to Geology. No. 1, 69pp.
- Wolff, R. G., 1973: Hydrodynamic sorting and ecology of a Pleistocene mammalian assemblage from California (USA). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **13**, 91—101.
- Zangerl, R., 1971: On the geologic significance of perfectly preserved fossils. *Proc. First North Am. Paleont. Conv.*, **1**, 1207—1222.