

J.C.盖尔著

# 古代沉积环境与生物的生境

## ——古生态学导论

何远碧 高卫东 蓝光志 陆廷青译

张廷山校

油气藏地质及开发工程国家重点实验室系列著作

成都科技大学出版社

J.C盖尔著

# 古代沉积环境与生物的生境 ——古生态学导论

何远碧 高卫东 蓝光志 陆廷青译  
张廷山校

成都科技大学出版社

(川)新登字015号

责任编辑 罗先碧 赖晓霞

封面设计 唐朗青

古代沉积环境与生物的生境

——古生态学导论

Jean Claude Gall (著)

何远碧 高卫东 蓝光志 陆廷青译 张廷山校

---

成都科技大学出版社出版发行

南充印刷厂印刷

开本: 787×1092毫米 1/16 印张:8

1993年10月第1版 1994年1月第1次印刷

字数:150千字 印数:1 500

ISBN - 5616 - 2356 9/Q · 24

---

定价:8.00元

# 前 言

地质学的主要任务之一是重建漫长地质历史中地球上——出现的古环境。此项工作涉及对生物生活方式的研究以及其生活环境理化特征的探讨。古生态学在这一研究中扮演着重要角色。作为环境的科学，古生态学包括化石生物与沉积物之间变化关系的研究，并涉及古生物学、岩石学、沉积学、地球化学等学科，各学科之间的分界已不明显。古生态学显示为一种思想，一条达到目标的道路，而不是分离的科学。

本书论述了地质学家研究古环境的一系列不同方法。目的是向读者介绍运用古生态学判断并熟悉与今天常常差别极大的古环境。

本书的第一部分论述用以古沉积环境研究的化石与沉积物资料。第二部分通过九个大洲及海洋环境重建的实例，集中论述了古生态学应用原理。本书所运用的实例都取于欧洲大陆，但由于埃卡拉动物群在生命发展历史上的重要性，因而也包含在其中。

若本书能将过去演化的地质历史活生生地重现在读者面前，我的目的就达到了。

Strasbourg, Easter 1975.

Jean-Claude Gall

(J-C · 盖尔)

## 译 者 的 话

环境因素主要包括两个方面，一个是自然因素；一个是生物因素。用自然因素(主要根据沉积物)来恢复古环境的叫岩相；而以生物因素为主来恢复古环境的叫生物相。但要准确地全面地恢复古环境，对生物和岩性两个方面都不能偏废。《古代沉积环境与生物的生境——古生态学导论》一书作出了最紧密的结合。特别是它的后部分，举出了世界上在古生态、古环境方面研究得最好的一些实例。这些例子在某些方面虽然仍有争论，但它将给我们以启迪。为此，我们译出全文供参考。

参加翻译的有何远碧、高卫东、蓝光志和陆廷滔同志。由张廷山同志校对。冯小惠同志绘制了部分图件，感谢原作者提供版权，成都理工学院陈源仁教授给予了极大的帮助。

由于我们水平有限，译文中不当甚至错误之处在所难免，恳请读者不吝批评指正。

编译者

1991年12月

UNIVERSITÉ LOUIS PASTEUR DE STRASBOURG  
INSTITUT DE GÉOLOGIE

**SCIENCES GÉOLOGIQUES**

BULLETIN ET MÉMOIRES

1, RUE BLESSIG - 67084 STRASBOURG Cedex - FRANCE

TÉL. (33)88.35.85.39

Fax (33)88.36.72.35

Strasbourg, le 10 janvier 1992

Dr. Tingshan Zhang  
Carbonate Research Section  
SW Petroleum Institute  
Nanchong  
Sichuan 637001

BF-5G-92-02

Dear colleague,

Following the advise of my colleague, Professor Jean-Claude GALL, I have the pleasure to announce you that I allow you to publish his book :

**Ancient sedimentary environments and the habits of living organisms. Introduction to Palaeoecology**

In a chinese version, and only that.

This permission is given free of charge if you accept to mention on the back of the front cover, in French :

**Edition originale, Institut de Géologie, Sciences Géologiques, "Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la Paléoécologie", Mémoire N° 42, 1976, 228 p.**

I would also ask you to send to "Sciences Géologiques" 3 free copies of the chinese edition of the book.

Sincerely yours,



Bertrand FRITZ

# 序

古生态学是研究地质历史时期生物之间,以及它们周围环境之间相互关系的科学,也可以说是研究地史时期生态的科学。这门年轻的学科是古生物学、沉积学、生态学及一系列基础学科杂交而成的综合学科,它既是边缘科学,又是综合科学,并且也是许多领域包括石油工业研究的重要工具。越来越多的事实表明,古生态学与生物学、沉积环境研究方面的关系日益密切。由于沉积环境和岩相分布模式研究的进展,使古生物与环境之间的关系研究变得十分重要。近十多年来,古生态学在我国发展也十分迅速,我国学者在古生态学方面作了大量翻译引进工作,收到很好的效果,为我国生态学的发展起到了积极的促进作用。

本书著者Jean—Claude Gall教授是国际著名的古生态学家,现任法国路易斯巴斯德大学地质研究所的教授,曾任第一届国际古生态学大会主席。Gall教授长期从事古生物学、古生态学及沉积学方面的研究及教学工作,在古生态,古环境重建等方面有很深的造诣。在他精心著述的这本著作中,列举了应用古生态及沉积构造重建古环境的典型实例,具有重要的参考价值。本书被视为古生态学经典著作之一,并译成多种文字在世界各地出版。为了科研及教学工作的需要,西南石油学院碳酸盐岩研究室何远碧、高卫东、蓝光志、陆廷涛四位教师在完成工作之余,利用业余时间翻译了本书全文。1991年9月,我的朋友及同行Gall教授来华出席第二届国际古生态大会期间,口头同意翻译出版本书,后又寄来书面许可。原著的版权所有著,法国《地质科学》主编,地质学家Bertrand Fritz博士也为我提供了版权。在此对他们们的热情帮助表示感谢。

愿本书能给我国从事沉积环境分析及古生态研究的人员以启迪,使我国古生态学研究不断深入,结出硕果。

张廷山

1992年9月

# 目 录

第一章: 生物的生活方式 .....	(1)
第二章: 古生物生活环境的重建 .....	(14)
第三章: 生物活动的证据 .....	(24)
第四章: 沉积物特征 .....	(33)
第五章: 各类沉积环境特征 .....	(54)
第六章: 含化石层 .....	(66)
第七章: 埃迪卡拉动物群 .....	(76)
第八章: “老红砂岩”大陆 .....	(80)
第九章: 德卡斯维尔煤盆地 .....	(87)
第十章: 格雷沙澳尔特齐亚三角洲 .....	(92)
第十一章: 霍赫尔戈尔德 .....	(101)
第十二章: 霍尔茨明登油页岩海 .....	(107)
第十三章: 索尔霍芬泻湖 .....	(112)
第十四章: 奥维尔斯海海岸 .....	(120)
第十五章: 勒拉扎雷特的阿舍利时代的人类洞穴 .....	(125)
附录一: 化石层的古生态研究指南	
附录二: 环境的主要特征总结表	

# 第一章 生物的生活方式

动植物高度依赖于它们周围的环境,来满足生活时食物的需要和繁殖,在居群内,自然选择有利于生物形态很好地适应控制其环境的物理—化学和生物条件,因此,对化石生物适应特征的认识以及明白它们的意义是恢复古环境的一个重要部分,这就是功能形态学(Functional morphology)的目的,广义地说,不同生物结构的功能可由石化后保存下来的硬体部分来重建。

了解的现今生物的生活方式的知识是解释化石属种的基础。在地球科学的很多方面,在一定程度上,现在是了解过去的一把钥匙。

## 1 活动性(Mobility)

生物怎样进食,保护自己免受敌害以及繁殖后代,在很大程度上是由生物活动性所控制,基于此我们可以将生物进行粗略的划分(图1):

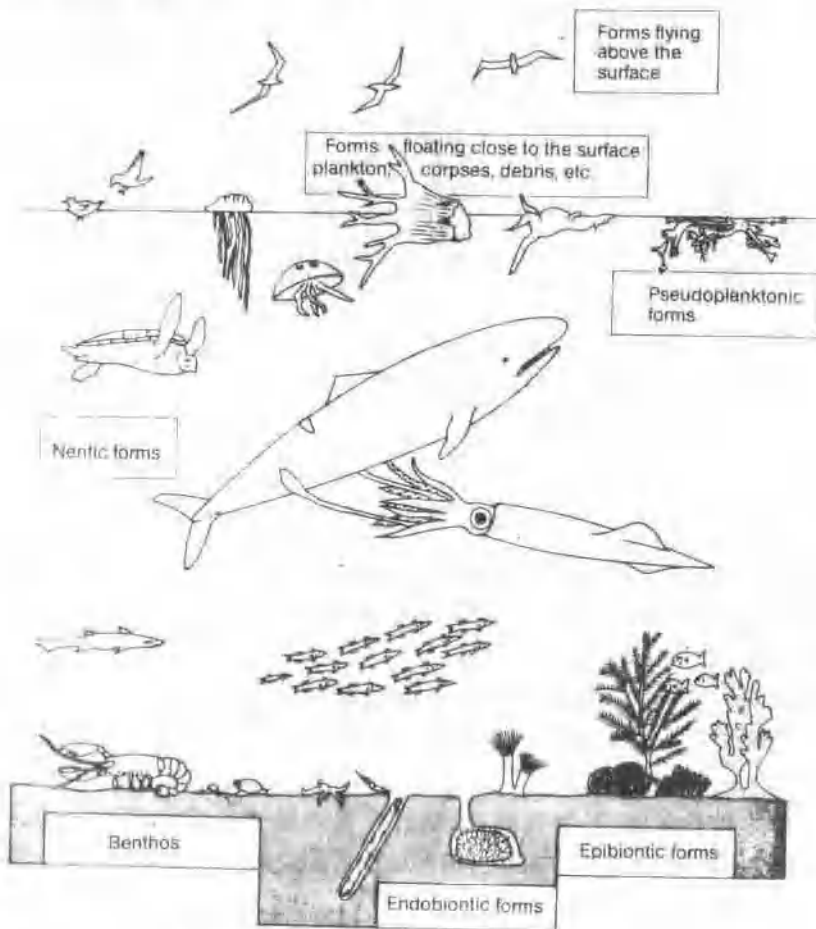


图1 按海洋生物的活动性进行的分类(Ageron Eshin, 1971)



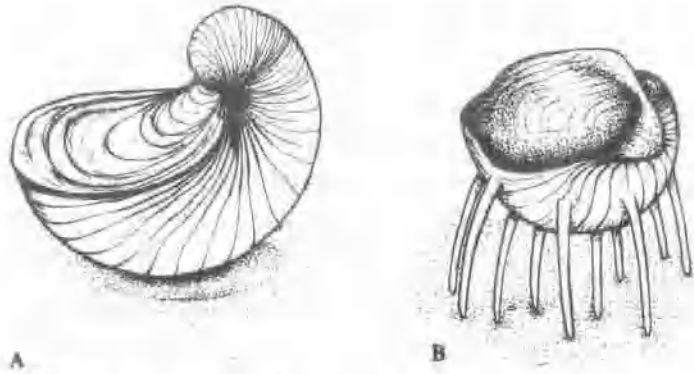


图2 活动底质上的固着底栖生物A. 双壳类[Gryphaea arcuata, 里阿斯统]-  
B. 腕足类(晚古生代长身贝类)

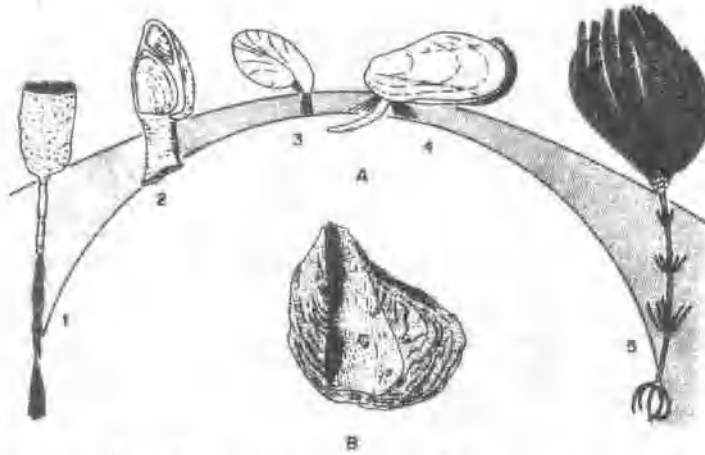


图3 底栖生物的固着方式。 A. 由柔软的组织固着: 1. 硅质海绵(Hyalonem) 2. 蔓足甲壳类(Lepans) 3. 腕足类(Magadins) 4. 双壳类(Modiolus) 5. 瓣百合类(Cenocrinus)(Zeigler, 1972)  
B. 由壳固着: 斯巴纳螺蛳(Ei) Ostrea uncinifera, 具固着痕的牡蛎。(Plaziat, 1970)

## 1. 水生生物

### a) 底栖生物

底栖生物(Benthos)与水底环境关系非常密切。表栖类型是生活在沉积物的表面, 而内栖类型则以埋藏或穴居的形式生活于其内, 或埋藏或在孔穴里。

#### i) 固着底栖生物

固着生活物种的成年个体是固着或殖于基底或其他生物体上(体外寄生或附生)。因为它们不运动, 因而完全受周围环境的影响, 所以它们是极好的环境标志。

有许多适应固着生活的方式:

——一些生物仅以刺(长身贝类)或壳附着在未固结的沉积物表面(图1), [里阿斯统(Liassic)\*的卷咀蛳类(Gryphaeids)用形似摇蓝的左壳与基底接触, 将动物体支撑在软泥之上, 而右壳仅作为一个盖子],

\*译者注: 属早侏罗世

——许多其他生物固着于基底上(图3);

——由柔软的内茎。例如:绝大多数水生植物、腕足类 固着生活的棘皮动物(海蕾 Blastoids, 海百合 Crinods 等),一些甲壳类(鹅颈藤壶 Gooseneakeel barnacles)等。

——由部分壳或骨骼将生物体按其形态与底质紧密结合,如海绵、珊瑚、苔藓虫、环节动物(龙介虫 Serpulids)、双壳类(牡蛎,厚壳蛤 Rudistids)、甲壳类(藤壶 Barnacles)等。

——由特殊的器官固着,古杯类的外萼片,双壳类的足丝等。

一般情况,固着生活方式有利于外骨骼、壳和甲的发育,作为保护自己防止受敌的工具,它们常呈辐射对称(海绵 Sponge、腔肠动物 Coelenterates、棘皮动物 Echinoderms),它们的分布依靠自由生活的幼虫。

### ii) 漫游底栖生物

漫游或自由运动属种的运动受制于它们与基底的接触,这有效地控制了它们寻找食物。它们以几种不同的方式运动。

——由身体肌肉收缩来运动,如蠕虫。

——由一收缩的足来运动,如许多软体动物(腹足类 Gastropods)。

——由附肢来推进,如环节动物蠕虫的疣足(Parapodia)、节肢动物的足(三叶虫 Trilobites、蜚 Limulids、甲壳类 Crustacea)。

——由推进器官来运动,如头足类(Cephalopod)的喷水管,底栖生活的鱼类的鳍(鳐 Skates、鱼 Ays)、古生代的盔甲鱼,一些双壳类的两侧对称壳(海扇类 Pectinnids)等。

——由一些特殊的构造,如棘皮动物的步带系统(Ambulacral system)和刺。

运动性强的动物常呈两侧对称。

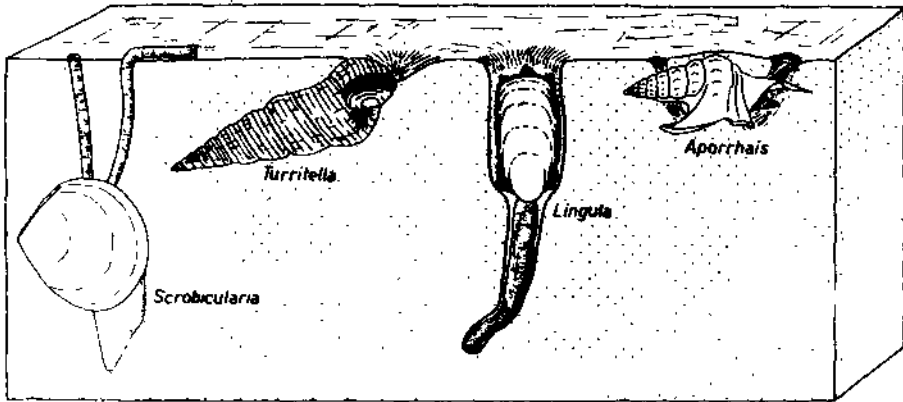


图4 现代活动底质的内生生物群:腕足类, (Lingula)、  
双壳类(Acrobicularia)、腹足类(Aporrhais、Turritella)

### iii) 内生动物群 (Infauna)

内生动物群包含穴居于未固结沉积物内(图4)或钻孔于硬底质中的生物(图17, 36), 它们也被描述为内部生活的生物(Endobiontic), 并来自于几个不同的动物群:蠕虫、软体动物、甲壳类、棘皮动物。这种生活方式需要一定的形态适应:

——甲和壳逐渐减薄, 由于这些动物被埋藏于沉积物中, 壳的保护功能已变得不很必要

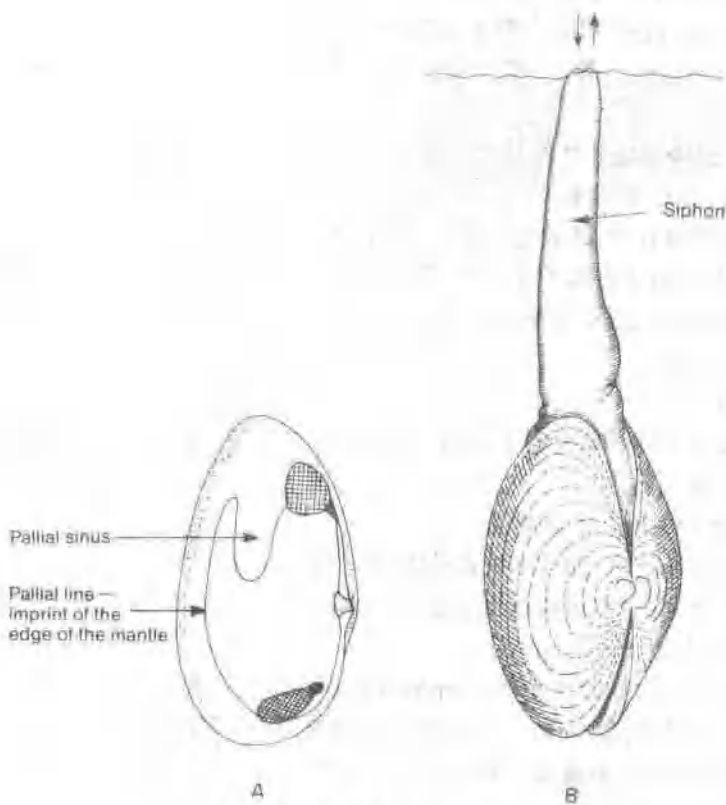


图5 双壳类的一种变态——耳蚶 *Manaxaria*

A. 左瓣内视, B. 生活状态(据Hosokawa & Okamoto, 1957)

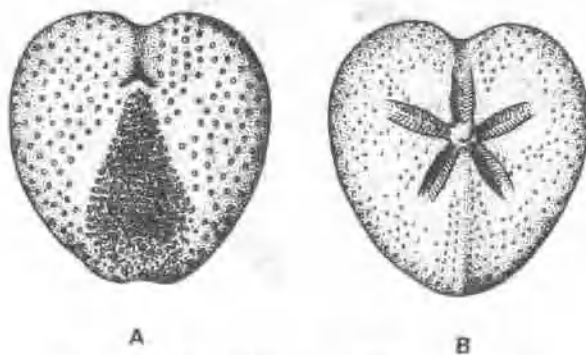


图6 本溪洞海贝的一种瓣穴适应方式(*Microaster* 晚白垩世)

A. 反反面 B. 具有花瓣状步带的顶面(Devillyere 1973)

了。如钻木和钻石的双壳类(潜船虫Teredinids海笋Holads)。

——发育水管(Siphon), 一些软体动物(双壳类, 腹足类)有一肉质管延伸物与身体相连, 水经此管通过外套腔(Pallial cavity)。在双壳类中(图5), 外套线(Pallial Line)中有一凹口叫外套弯(Sinus), 表示水管由此收缩进壳。壳也在前后方向拉长, 常围绕水管有一缺口。

——在不规则棘皮动物壳体上表面的步带区到鳃部发生变化(花瓣状步带Petaloid ambulacra)(图6)。

如果无实体化石,内生动植物群在沉积物中留下的活动痕迹,具有重大的古生态意义。

### b)自游生物(Nekton)

自游生物生活于海中快速运动寻找食物,它们运动是靠游泳器官来进行:

——水生脊椎动物的鳍,鱼和一些四足类(鱼龙Ichthyosaurs,海豚Dolpins,鲸Whales)的身体是靠尾鳍(Caudal fin)推进;另外,这项功能也可由成对肢体的延长或增加一定量的关节变成的桨状鳍来执行(蛇颈龙类Mesiosaurs,海龟Turtle,海豹Sesla)(图9,116)。

——头足类的漏斗(Funnel)和喷水管(Jet)。

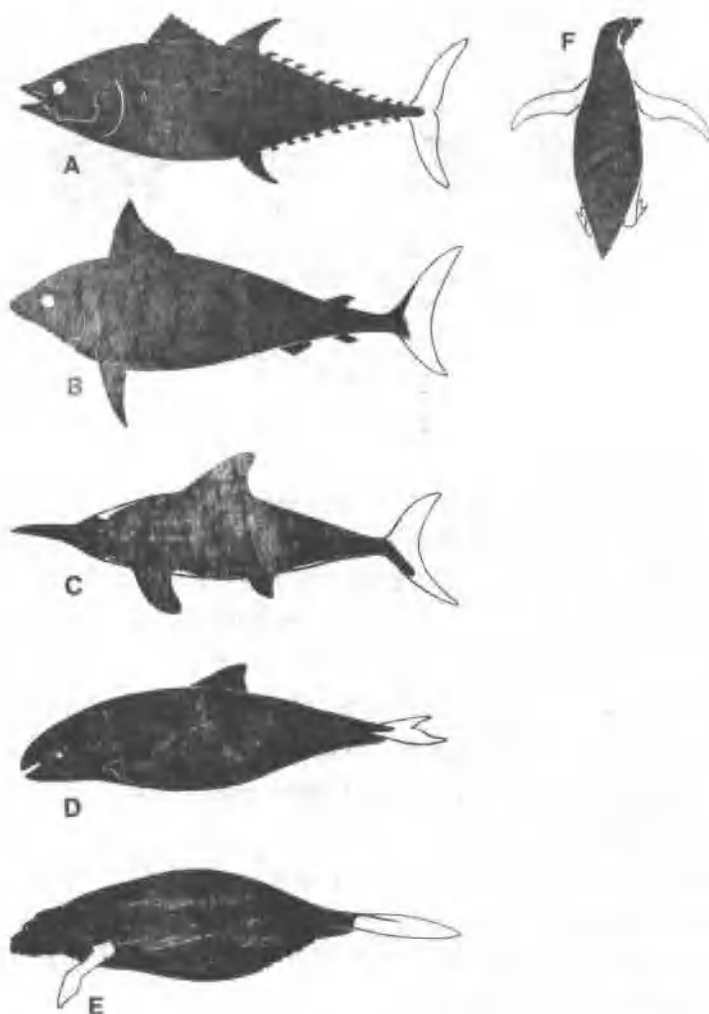


图7 游泳脊椎动物的躯体动力形态 A. 硬骨鱼(金枪鱼Thunnus);B. 软骨鱼(鲨 Lamna);C. 爬行类(侏罗纪鱼龙);  
D. 哺乳动物(鼠海豚类Phocaena);E. 哺乳动物(海牛Trichechus); F. 鸟类(企鹅Spheniscus)(Gutmann, 1966)

——十足甲壳类的尾扇(Caudal fan)和游泳附肢(Swimming appendages)。

适于游泳的动物身体常具一个纺锤形的流体动力轮廓(Hydrodynamic profile)。(鱼、爬行类、哺乳动物),这是明显的形态趋同(Morphological convergence)(图7)。

### c)浮游生物(Plankton)

浮游生物自由地生活于海水中并被动地浮游在海水上层,根据它们是动物或是植物,分别称浮游动物(Zooplankton)或浮游植物(phytoplankton),一般情况下,浮游生物无帮助其运动的器官。

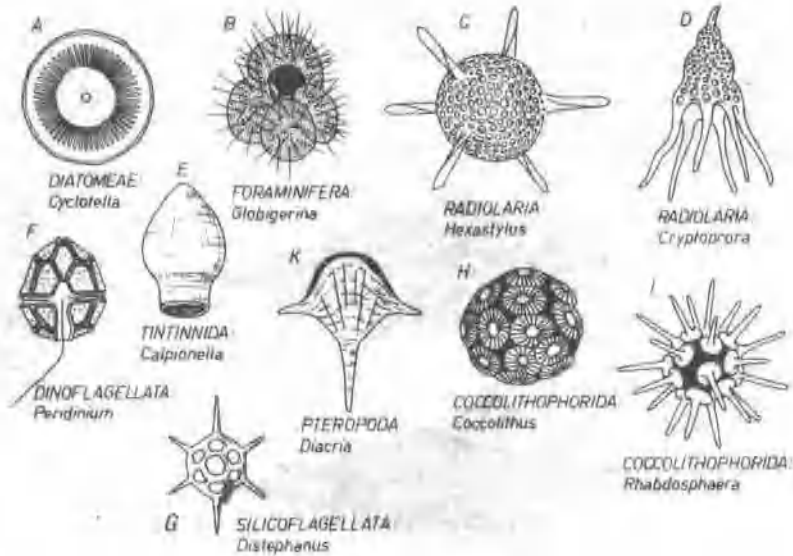


图8 现代和古代浮游生物(Zeigler, 1972)

因为它们身体比重低,可以漂浮,身体比重轻是通过以下几种方式来达到的(图8):

——个体很小很多是微体生物,如原生物及各种后生生物的幼体等。

——缺失骨骼(水母Medusoids 或减少骨骼(放射虫Radiolaria)的多孔壳,异足类和翼足腹足类Heteropod and Pteropod gastropods 变薄的壳)。

——膨大身体,来增加表面积,如抱球虫类Gloecerinid 和颗石类Coccolithophorid)的钙质刺;凝源类(Acritarch)的附连物;甲壳类幼虫上发育的附连物和刺毛等。

——分泌小油泡,如能产生藻烃的小球藻科(Coccolith)分子

——充气的漂浮体,如一些藻类(马尾藻类Sargassids),笔石等。

——保留大量组织水:如水母,一些被囊类(Tunicates)等。

浮游生物在现今海洋、湖泊的食物链中扮演了一重要角色,由于它个体小及骨骼不发育,使其重要性常被低估。

自游生物和浮游生物也为远洋生物群,因为它们不象底栖生物那样要取决于水的深度。

### d)假浮游生物(Pseudoplankton)

假浮游生物这一术语包括偶然将自己固着于漂浮体上(藻类,木头,介壳等)的固着生物(图117)。象浮游生物那样,随波逐流。它们来自许多生物群:腔肠动物(水螅)、苔藓动

物(Bryozoan)、环节动物(Annelid)(龙介Seroulid)、软体动物(双壳类、腹足类)、节肢动物(蔓足甲壳类Cirripede crustac an)、棘皮动物(海百合)等。当它们的漂浮支撑体不形成化石时,假浮游生物属种可能易与底栖生物相混淆,并导致不准确的环境推断。

## 2. 陆生生物

能生活在陆地上是生物发展历史中一重大进步。在古生代,植物和几类动物(节肢动物、腹足类、脊椎动物)曾依次生活于陆地上。呼吸空气及防止身体脱水也成为这一环境变化所要求众多的适应性之一。

固着生活方式仅在自养生物(Autotrophic)中发现,它们直接从土壤中摄取自己所需的养料,植物就是如此。而在动物中,寻找食物需要灵活地穿行于地面或空中。

### a) 陆上活动方式:

生物以下列方式在陆上运动:

——爬行,是用身体肌肉收缩来完成的(蠕虫Worm、蠕Caterdillar)或用象腹足类的足那样的一种特殊器官。

——用有节的附肢爬行,如节肢动物和脊椎动物。

具有五趾肢体的四足类脊椎动物,为不同运动方式提供了极好的适应性实例(图9):

——跑:靠较为直立的姿势与脚趾数量减少的帮助(马)。

——爬行:靠爪、吸盘或弯曲趾的形成抓握结构(灵长类Primate 及一些有袋类Marsupid)。

——跳跃:用一个近于相等的三段组成的具节后肢来完成(蛙、大袋鼠、兔子)。

——掘穴:由变短或拉长的前肢完成(鼯鼠Mole)。

另外,在已返回水中生活的四足类中,通过增加一定量的关节或趾,能使五趾肢体又变为适于游泳的桨(鱼龙、蛇颈龙、鲸等)。

### b. 飞行

发育的翅膀见于节肢动物(昆虫)和脊椎动物中。

昆虫类的两对翅膀是胸节的背面的膜质扩突物。寄生属种中缺失。

脊椎动物的翅膀是由前肢变化而来的(图9)飞行爬行类中(翼龙Pterosaurs 和蝙蝠Cneiroptersans),翅膀由网状皮肤组成,并由一个或几个趾支撑。相反,在鸟类中,翼的举升面的由覆盖羽毛的臂组成。

## I、营养(Hutrition)方式

寻找食物控制了生物的分布和密度。

### 1. 自养生物

绿色植物吸取矿物质并利用太阳能来进行有机合成。自养方式也同样存在于细菌中。它们有些能生存在缺失游离氧的环境中,是地球上最初生命现象的部分。

所有动物都是异养的,它们取食于动物机体或植物。

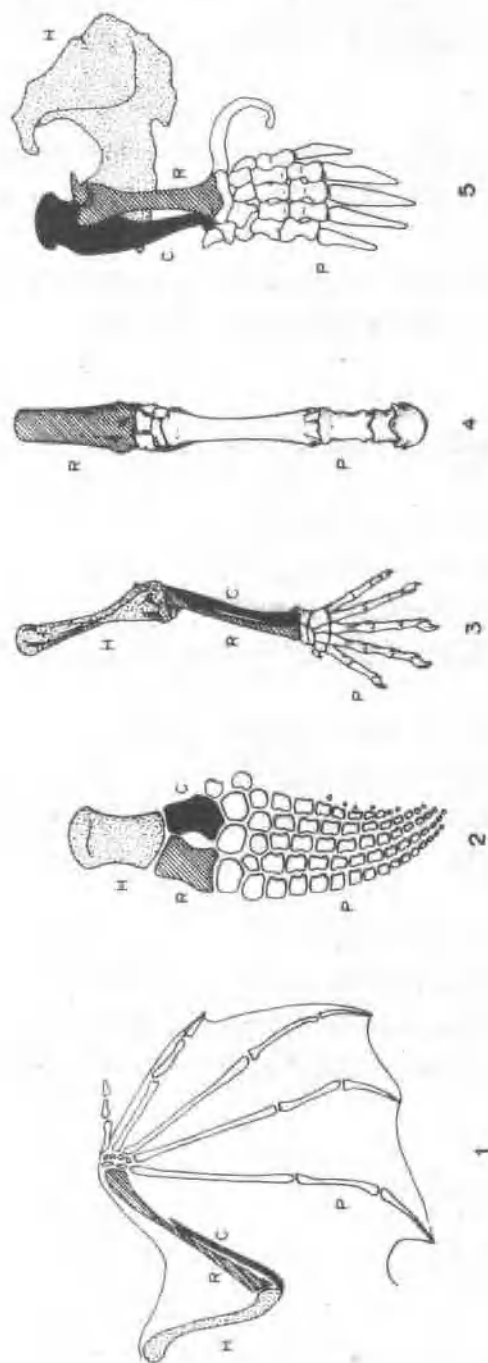


图9 四足骨和动物前肢的适应性变化图 1.飞行(蝙蝠);2.游泳(翼龙);  
 3.跳跃(袋鼠);4.掘(鼯鼠);5.掘穴(鼯鼠);H, 肱骨;I, 桡骨;C, 肘;P, 趾骨(指和趾连接物);  
 (1-5据Grasse, 1967; 2, 3, 4据Dewilliers, 1973)

## 2. 食微体动物

食微体动物吃混在沉积物中或悬浮于水中小营养颗粒及小的生物(浮游生物)。

### a) 食悬浮动物

营养颗粒以悬浮形式存在于水中,它们可由以下几种方式摄取:

——通过振动纤毛产生水流使营养颗粒直接进入口中。如海绵动物的鞭毛细胞(Flogellar cell),一些固着多毛类(龙介虫类)的触手环(Tentacular plume),腕足类和苔藓类的纤毛腕(Lophophore),海百合腕上的食物沟(Food groove)等。

——过滤,如三叶虫和蔓足甲壳类动物的附肢,一些多毛类(螯龙介类Terebellids)的粘性丝状体,双壳类(牡蛎)和被囊动物(Tunicate)(海鞘Ascidian)的鳃等。

——由器官摄取食物并送入口中,如固着生活的腔肠动物的触手(Tentacle)。

有能力捕食大猎物生物的导致生物的粗食性。

### b) 食碎屑动物

有机质常聚积在沉积物的表面,形成薄层,食碎屑动物以不同方式将其收集:

——可能由发育的口(咀)(腹足类)或唇突(栗蛤 Nucula)摄食。

——穴居双壳类(樱蛤 Tellinid)由拉长的水管摄食。

——许多甲壳动物(桡足亚纲 Copepods, 端足目(Amphipods)用他们的附肢在沉积物上拖行并摄取食物。

——各种海蛇尾(Ophiuroids)步带足运动。

### c) 食泥动物

食泥动物吃的有机物质散布于沉积物中,因此必须吞食大量的泥和沙。所以它们对活动底质作了大量的再改造工作,这就叫生物扰动(bioturbation)。同时,它们产生大量的粪球,并与沉积物相混合。正如棘皮动物(海参类海胆Spatangoids)、肠鳃类(Eteropneust)等那样,很多环节动物(沙蠋Arenicolid、蚯蚓Lumbricid)也是如此。

食微体动物以缺失咀嚼器为特征,常与固着或勉强运动的生活方式联系在一起。

一些固着食悬浮动物属于不同的类群,它们发育呈锥状壳或骨骼,其开口向水面,尤其在密集居群内部,这样的开口方向使其有效地摄取悬浮的食物颗粒。这是一个很好的形态趋同的例子(图10)

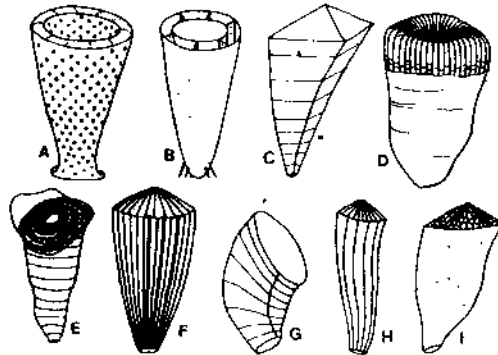


图10 不同食悬浮动物的锥形外骨骼

- A. 侏罗纪海蠕类(Tremadictyon);  
 B. 寒武纪古林类; C. 古生代藤石;  
 D. 侏罗纪六射珊瑚(Montlivaltia);  
 E. 二叠纪腕足类(Richthofenia);  
 F. 白垩纪双壳类(Hippurites);  
 G. 第三纪蔓足甲壳类(Pyrgoma);  
 H. 奥陶纪棘皮类(Cyathocystia)(Zeigler 1963)

## 3. 粗食物性动物

摄取大的食物颗粒和捕获猎物是运动生物的基本特征(图11)



### (a) 草食性动物

因草食性吃的是植物,因此需要坚硬器官与口相结合。这种功能由以下部分组成:

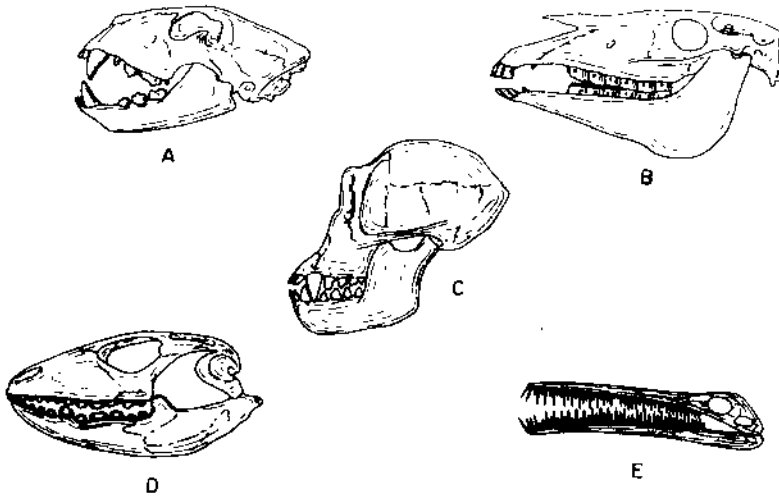


图11 因食性不同,高级脊椎动物牙齿的适应性变化

A、肉食性(狮:Leo);B、草食性(马:Equus);C、杂食性(黑猩猩);D、磨食性(蜥蜴:Dracaena);  
E、锯齿食性(石炭二叠纪爬行类:Mecosaurus)(Zeigler 1972)

——自由运动环节动物几丁质的颚,它们常散布于沉积物中,这就是虫颚化石(Scolecodont)。

——腹足类的齿舌(Radula)。

——规则棘皮动物的亚里斯多德提灯(Aristotle's lantern)。

节肢动物(昆虫、一些甲壳类)的颚和后口器(Postbuccal appendage)

——哺乳动物[有蹄类(Ungulates),啮齿类(Rodent)]不断生长的牙和剪切脊(Cutting ridge)。

### b) 肉食性动物

肉食性动物吃活的猎物,因此需由特殊的器官来捕获:

——棘胞类(Cnidarids)中由棘细胞(Urticant)武装的触手。

——环节动物的颚。

——一些名钻孔腹足类(骨螺Muricids、玉螺Naticids)的齿舌。

——节肢动物的口器;(板足鲎类(Eurypterids、蜘蛛Spider)和上颚(Mandible)(甲壳类、昆虫类)。

——棘皮动物的腕(海星Asterid)。

——头足类的触手和喙(Beak)。

——脊椎动物的牙齿(鱼、两栖类、爬行类、哺乳动物)——肉食性哺乳动物是最特化的。

### c) 腐食性动物

腐食性动物以死尸为食,此现象在化石中得到证实是很困难的。如从佛日(Vosges)本特砂岩的昆虫幼虫中发现了蠕虫,在瑞尼(Rhynie),真菌核(Fungal sclerotes)保存在泥盆纪裸