

化石生态学

(图解指南)

[英] W. S. 麦克鲁 主编

.5

科学出版社

化石生态学

(图解指南)

【英】W. S. 麦克鲁 主编

杨式溥 译

科学出版社

1986

内 容 简 介

本书是由牛津大学麦克鲁博士 (Dr. W. S. McKerrow) 主编和七位英国古生物学家合编的。目前,这是第一部系统研究各地质时期群落的古生态学专著。

作者采用生态复原图和图解的方式,系统介绍了西欧,特别是英国寒武纪以来地史时期选择的 125 个典型群落的研究情况。概括了世界上各个时代开始或结束时的古地理环境和群落发展的总貌,涉及到了一千多种各门类化石的生态复原问题。

书中深入浅出,通俗易懂,图文并茂,既是古生态学研究方法的普及读物,也是研究古生态的示范,这对于我国正在蓬勃发展的古生态学很有意义。

本书不仅对地层古生物学的人员有参考价值,而且对希望解释古代环境的地质工作者、石油、煤田和其它沉积矿产的研究人员也有参考价值,还可供有关院校师生参考。

Edited by W. S. McKerrow
THE ECOLOGY OF FOSSILS
(an illustrated guide)
Duckworth 1978

化 石 生 态 学

(图解指南)

[英] W. S. 麦克鲁 主编

杨式溥 译

责任编辑 邵正华

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1986 年 9 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1986 年 9 月第一次印刷 印张: 17

印数: 0001—1,500 字数: 390,000

统一书号: 13031·3287

本社书号: 4930·13—16

定价: 4.00 元

译 者 的 话

《化石生态学》(The Ecology of Fossils) (1978) 是由牛津大学麦克鲁博士(主编)和英国七位古生物学家共同编写的,系统地介绍了各时代群落古生态的情况。群落古生态分析所应用的资料是以西欧,特别是不列颠群岛的地层和古生物群为主要依据。这些地区的地层研究历史悠久,对于各门类化石和岩相古地理都作过大量的研究工作,特别是许多地点曾经是国际上各时代的地层(系,阶)最早命名的典型地区。这些地区的古生态研究,在一定程度上反映出西欧群落古生态研究的现状。七十年代,由于国际上各时代地层界线的对比,促进了“生态地层学”的发展,因此需要深入研究各门类化石的古生态与沉积环境的相互关系。群落古生态学就是生态地层学的基础研究。

本书突出的特点是采用简单扼要的文字叙述来说明各时代的群落特征,并把每个群落绘制了生态复原图。从寒武纪到现代共选出 125 个典型群落,其中包括各门类化石一千多种。这些群落大多数具有普遍意义,一小部分产在特殊环境中。

群落的复原图有下列特点:在图的下部表示着化石群的埋藏和保存环境;在同一个图的中部表示海底的底栖(内生和表生)群落;上部表示浮游在水中的情况。每种化石的个体生态是根据同现代生物的类比,或者根据形态功能来分析的。

本书的前部,作者扼要的介绍了一些基本概念,特别介绍了关于群落在古生态学中的应用问题。考虑到一般地质人员对于环境分析的需要,还扼要的介绍当前古生物系统分类和地层的划分,并在结尾附有古生态学词汇。在各地质时代的开始和结尾,概括了当时世界古地理的背景,古生物地理区系和进化趋势。

综上所述,我们相信这本书所采用的群落古生态学研究方法以及许多分析的实际资料,对于我国当前的古生态学研究,一定会起到推动作用;对于石油,煤田等沉积环境的分析都将有参考的价值。

由于译者的水平所限,特别是涉及到这样广泛的地层古生物资料,错误和不妥之处,望读者批评指正。

目 录

译者的话	(iii)
第一章 绪论	W. S. McKerrow (1)
第二章 生物系统分类	W. S. McKerrow (15)
第三章 前寒武纪	W. S. McKerrow (27)
第四章 寒武纪	L. R. M. Cocks 和 W. S. McKerrow (29)
1. 克鲁斯迹(二叶迹)-小舌形贝群落(29)	
2. 浅水壳(相)群落(30)	
3. 较深的陆棚群落(33)	
4. 油栉虫群落(34)	
第五章 奥陶纪	L. R. M. Cocks 和 W. S. McKerrow (36)
5. 直脊贝-海百合群落(40)	
6. 栉虫类群落(41)	
7. 三分节虫群落(42)	
8. 碳酸盐群落(42)	
9. 笔石组合(43)	
10. 扇形恐正形贝群落(46)	
11. 小苏维伯贝-德姆贝群落(46)	
12. 多样性的腕足动物群落(48)	
13. 三叶虫-小安尼贝群落(50)	
14. 局限性的赫南特贝群落(50)	
15. 多样性的赫南特贝群落(51)	
16. 圣主贝-萨波贝群落(52)	
17. 穿孔三瘤虫群落(54)	
第六章 志留纪	L. R. M. Cocks 和 W. S. McKerrow (55)
18. 舌形贝群落(59)	
19. 隐窗贝群落(61)	
20. 古腔贝群落(61)	
21. 萨洛平贝群落(62)	
22. 五房贝群落(64)	
23. 球咀贝群落(65)	
24. 礁体组合(66)	
25. 斯特里克兰贝群落(69)	
26. 斜脊等正形贝群落(69)	
27. 克罗林贝群落(70)	
28. 双腔贝群落(72)	
29. 特鲁恩魏斯比贝群落(73)	
30. 志留纪笔石组合(74)	
第七章 泥盆纪	R. Goldring (77)
31. 早泥盆世淡水群落(79)	
32. 早泥盆世沼泽群落(81)	
33. 中泥盆世湖泊群落(82)	
34. 中泥盆世泥质陆棚群落(83)	
35. 中泥盆世向礁群落(84)	
36. 晚泥盆世海岸三角洲群落(86)	
37. 晚泥盆世陆棚碎屑群落(87)	
38. 晚泥盆世盆地环境(90)	
第八章 石炭纪	W. H. C. Ramsbottom (91)
39. 潮坪群落 A(94)	
40. 潮坪群落 B(95)	
41. 偏顶蛤群落(95)	
42. 接合贝群落(96)	
43. 鲕状灰岩群落(97)	
44. 藻礁群落(99)	
45. 礁斜坡上部群落(100)	
46. 礁斜坡下部软体动物群落(102)	
47. 礁斜坡下部腕足动物群落(103)	
48. 长身贝-波斯通贝群落(103)	
49. 珊瑚-砂屑灰岩群落(105)	
50. 腕足动物砂屑灰岩群落(107)	
51. 泥岩群落(109)	
52. 纳缪尔棱菊石群落(109)	
53. 纳缪尔盆地的底栖生物群落(110)	
54. 威士法期非海相双壳动物群落(111)	
55. 海平面的湖泊群落(112)	
56. 威士法期森林(114)	
第九章 二叠纪	W. H. C. Ramsbottom (117)
57. 堤礁顶部群落(119)	
58. 礁后群落(121)	
59. 超盐分内陆盆地群落(121)	
60. 超盐分海洋群落(122)	
第十章 三叠纪	B. W. Sellwood (124)
61. 三叠纪潟湖景观(126)	
62. 晚三叠世的潮坪(128)	
第十一章 侏罗纪	B. W. Sellwood (130)
63. 沥青质泥岩群落(132)	
64. 受限制的粘土群落(134)	
65. 粉砂质粘土群落(136)	
66.	

泥质砂(相)群落(137) 67.砂(相)群落(139) 68.凝聚石灰岩群落(140) 69.铁矿层群落(142) 70.砂屑灰岩群落(143) 71.硬基底落群(145) 72.碳酸泥岩群落(146) 73.淡水群落(151) 74.受限制的海相粘土群落(151) 75.铁矿层和海相砂群落(154) 76.鲕状灰岩群落(155) 77.低多样性暂时稳定的砂屑灰岩群落(156) 78.多样性的砂屑灰岩群落(157) 79.壳灰泥群落(159) 80.泥质钙质砂群落(159) 81.清水坚固基底群落(161) 82.钙质泥岩珊瑚群落(162) 83.泥质海底群落(167) 84.海相砂和泥质砂群落(168) 85.砂屑灰岩群落(169) 86.牡蛎-藻类生物岩礁群落(171) 87.珊瑚-藻类斑礁群落(172) 88和89.潮间带和亚潮间带藻席群落(175) 90.淡化潟湖群落(178)

第十二章 白垩纪..... W. J. Kennedy (181)

91.早白垩世陆相群落(184) 92.早白垩世湖泊群落(184) 93.阿普第期砂群落(1)(187) 94.阿普第期砂群落(2)(188) 95.阿普第期砂群落(3)(190) 96.磷质结核层群落(191) 97.上高尔特期粘土群落(193) 98.歪咀蛎-海扇群落(195) 99.多样性的软体动物-海绵动物群落(197) 100.海绵动物群落(197) 101.森诺曼早期砂群落(201) 102.森诺曼中期稠密动物群(201) 103.森诺曼中期泥质群落(203) 104.土仑早期叠瓦蛤壳层群落(205) 105.土仑晚期硬基底群落(205) 106.桑托期小蛸枕白垩群落(208) 107.麦斯特里希特期月形牡蛎白垩群落(208)

第十三章 新生代..... J. Taylor (211)

108.古新世海相砂群落(214) 109.河口港湾砂群落(214) 110.始新世海相泥岩群落(215) 111.始新世浅海粘土群落(219) 112.始新世亚滨海砂质粘土群落(219) 113.始新世海绿石砂质粘土群落(219) 114.始新世陆棚粉砂和砂群落(222) 115.早第三纪微咸水群落(222) 116.早第三纪淡水群落(224) 117.上新世海洋砾石群落(226) 118.更新世亚滨海砂群落(226) 119.更新世淡水砂和粘土群落(229)

第十四章 现代..... J. Taylor (231)

120.近岸泥质砂群落(231) 121.潮间带淤泥群落(231) 122.壳屑砾石群落(234) 123.潮间带岩滨崖海岸群落(235) 124.热带海洋水草层(235) 125.热带珊瑚礁组合(238)

词汇..... 240

参考文献..... 247

索引..... 253

第一章 绪 论

古生物学研究化石,即研究保存在古老沉积岩中从前生物的遗体。在整个地质时期中,占优势的动物群和植物群变化显著,而在总体范围内自然环境变化却很小。

某些情况下,动物群和植物群的变化是某些化石系列逐步演化的结果,但更普遍的情况是,化石记录显示出许多生物在它们开始出现不久就广布于世了;在它们灭绝和被别的生物取代以前,它们可能曾繁盛一时。这种在相似的生境中生命形式的变化模式是本书研究的基本内容。

在纽芬兰岛西部的一个小村庄里,我常常在傍晚与一位教师的父亲打牌,我相信他是这个村子里最有学问的人。我到这儿一段时间之后,他才鼓起勇气问我,为什么不到老金矿所在的岭上去看看岩石。我告诉他我不是来找金子的,而是(从我的背包拿出一块含有腕足动物化石的岩石)告诉他:“我是找这个的。”他仔细地看了这块岩石说:“这是海生贝壳吗?”他以前从未见过,甚至也没有听说过化石。这个问题使我回想起十八世纪早期的最好的古生物学家。但是,我的朋友继续问道:“那是否意味着这儿一度曾经是海洋?”我回答“是的。”他又问:“那么多久以前曾经是海呢?”显然,他已经具备了第一流科学家的气质。我以一种一本正经的态度回答说:“大约四亿五千万年以前。”然而,我完全没有料到他的结论竟是:“那么你应当是一个无神论者。”

这次谈话表明了当代古生物学家所提出的这种类型的问题是:这些化石是海生的吗?这些动物生活在什么时期?以何种方式生活?它们生活的地方有些什么因素控制着,它们为什么各自都有独特的结构和形态呢?实际上这最后一个问题并没有完全包括在这本书的范围之内。

关于论述化石方面的著作已经写过许多了,但是在本书中研究的对象是化石组合,而不是个别的种或属。仅挑选其中的一些用图解说明。因为本书并不是专题文集,所以有许多化石并没有提到。它的主要目的是教育和启发,而不是去描述每一个已知的化石。我们希望这本书能使读者用新的方法来认识化石,并引导着对过去的生命有更好的理解。现在,大多数主要的化石类群都已有过描述(可参考:R. C. Moore 和 C. Teichert 编的《无脊椎动物古生物学集成》及 A. S. Romer 著的《古脊椎动物学》);在古生物学中,把化石看作动物,而不仅看成已经形成的石头的这种认识,正在取得最令人兴奋和最有意义的进展。古生态学的研究目的是重塑生物与沉积物之间的关系,并研究生物彼此之间的相互作用,包括那些同现代活着的生物没有亲缘关系的生物。这种研究直接涉及古地理学、地层学和构造地质学的某些方面(如沉积盆地的发展和演化以及对古海洋的认识)。此外,过去的环境和它们的栖居动物方面的知识对于生物进化和地球的整个发展历史都有重要的贡献。

本书中挑选出来的图解所说明的群落,主要是以不列颠群岛所发现的资料为基础。但是这个区域的群落情况是:遍及世界的大多数海洋化石群落与这里介绍的群落有某些十分相似之处。

一、群落 (Community)

群落是共同生活在一起的生物群。这个术语有时用来指在某些方面 (如为了摄食或防卫)互相依赖的生物,但在古生物学中通常仅指生活在相同生境中的生物。

在任何一段时间内,不同的动物群落居住在不同的环境中。研究动物彼此之间和与它们居住的生境之间的相互关系称之为生态学。研究(观察)现代群落不仅能确定动植物在哪里生活,而且还可以确定它们如何相互作用,特别是在彼此供食和彼此防御方面的情况。古生态学家在观察化石的共生时,能够描述这些化石群落一起生活的情况,但对它们之间的相互作用,古生态学家就只能加以推测。对于是根据动物的生境还是根据它们的相互作用给群落下定义,生物学家尚有争议。毫无疑问,研究化石只有生境的定义可以应用。贯穿全书所应用的“群落”的定义是指:居住在同一生境的一群生物。

本书中的群落已知都是指重现组合;它们并非只是任意采集的化石。一些图解中的动物群已作过相当详细的统计分析,但另一些仅经过定性估价。在某种程度上,图解必定会被认为是卡通(动画片),在图解中强调指出那些容易保存的化石(根据具硬体部分或可识别的潜穴)。绝灭生物的软体部分当然是推想出来的。书中所示的复原图是以最好的、适用的资料为依据,但也在很大程度上根据现代活着的相似的生物进行推断,因此在许多图解中也有相当的猜想成分。

今后进一步工作,将会更好地指出在这些群落中会出现其它的动物或植物。另一方面,最终将看到在本书中描述的群落,实际上有的生物占据稍有不同的生境。在地质记录中,不容易将那些在沉积物中一起产出,但要与生活时期稍有差别的化石分开。大部分化石采集品所包括的这些动物曾经在一个地区生活超过几年或可能几个世纪。因此即使在生物死后贝壳也未经搬运,在一平方米的层面上所具有的动物将会比这个层面露出海底时,任何一段时期生存的动物更加多样化。

也应当强调指出,已经挑选的作为图解说明的这些群落,是由于它们产出最普遍,或是因为它们具有特殊的价值。绝大多数古代的群落还有待描述,而且其他古生物学家也一定会作出不同的选择。

根据现代水生生物生活的地点,可以将它们分分类(图a)。那些营被动漂浮或漂流生活的生物通称浮游生物,并且是占优势的远洋生物,也就是说它们主要生活在海水的表面或近表面水层中。主动的游泳动物,象许多鱼和头足动物,称之为自游生物(或游泳生物)。居住在海底的生物(底栖生物)可以归入两种类型的某一类中(表生动物群和内生动物群)。前者生活在底质上,其底质可以是松软的沉积物、岩石或植物;后者却生活在底质内部(潜穴或钻孔)。

按照浮游生物的大小可以再细分(微体浮游生物,这是只能在显微镜下研究的生物);依据其获取能量的方式也可以再分类:或者它们通过光合作用制取食物(象绝大多数植物),或者它们以生物或有机碎屑为食物(象绝大多数动物)。在许多简单的微体生物中,动植物界之间的区别模糊。显然在密切相关的生物群中,一些生物可以进行光合作用,但另一些则不能,而且这种情况与另一些最近出版的书刊(例如《无脊椎动物古生物学集成》)有相同之处,我们把这些简单的生物归到第三界——原生生物界(Protista)。

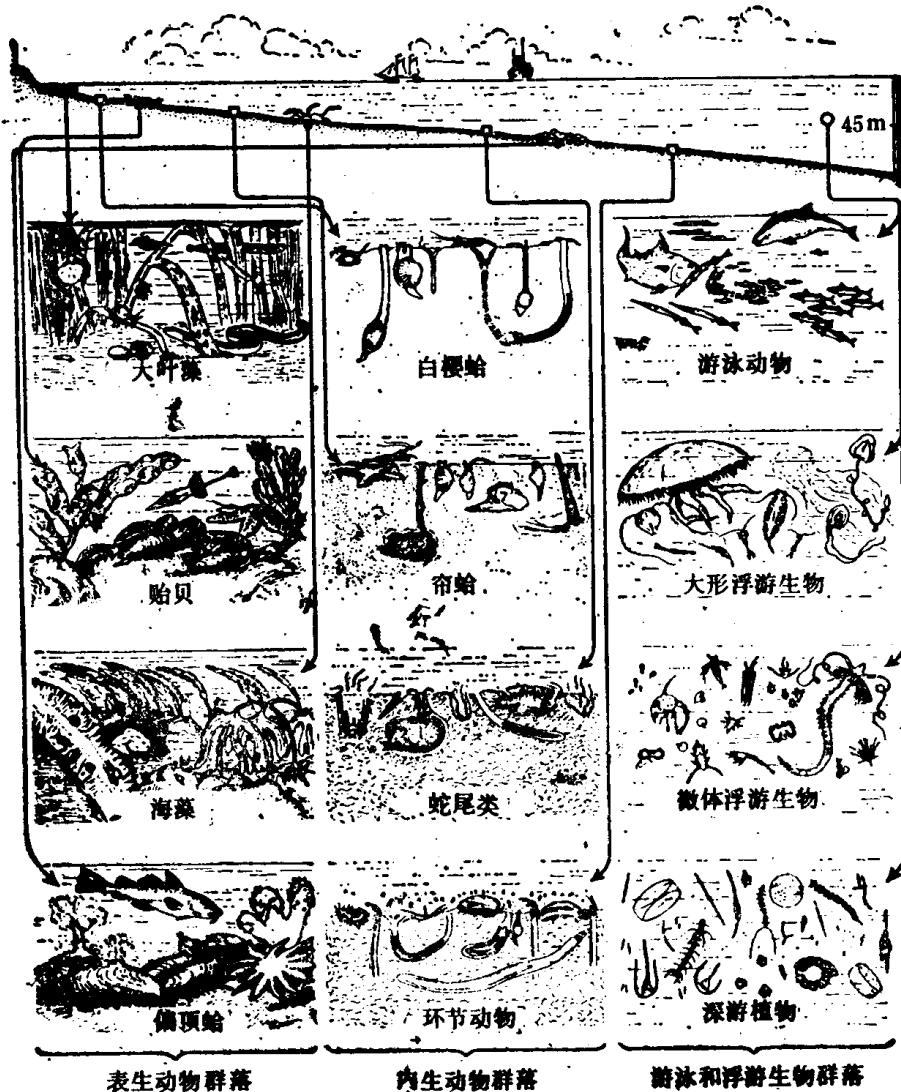


图 a 位于瑞典和丹麦之间的现代动物群落
(据 Hedgpeth, 1957, 稍修改)

在我们的群落定义上还存在着一些问题。例如，生活在海底以上(或以下)的动物是不是都包括生活在沉积物表面的相同生境的动物之中呢？论证它们不是，是十分有理由的，但是，就本书的目的而言，在海底以上底栖生活的同一图解中，我们屡次标出了自由游泳的动物。然而，在图 a 中(上方)表生动物群和内生动物群以独立的群落来表示。

在单一的生活环境中可以有許多小生境 (niches)。例如，在海底个别的一小块地方同时可以并排存在着；表生滤食的双壳动物用足丝固着在海底碎壳上，内生掘穴食泥的甲壳动物；表生滤食动物龙介蠕虫聚集在双壳动物的壳上以及表生食肉腹足动物用锯齿状的齿舌在双壳动物壳上钻孔等。在同一个生境中，每一种动物都是各自生活在性质绝然不同的小生境中。

在许多化石组合中，通过与现代动物和植物群相比较，通常可以决定一个具体的生物过去所占据的小生境。但是在古老时期以前，我们几乎看不到同活着的生物之间的亲缘关系，因此只有用其它标志(象沉积岩类型或地理分布)来判断古代这些组合的生态。在有些情况下，地质学家已经提出了非常令人信服的准确地解释古代环境的证据，但是，在

另一些情况下其解释还是很不确定。

许多现代海洋群落有明显的界线。在海岸边缘的岩石露头上生活着贻贝(*Mytilus*)、笠贝(*Patella*)和滨螺(*Littorina*)突然会被生活在砂中的鸟蛤(*Cardium*)和心形刺海胆(*Echinocardium*)所代替。识别象以上那样的不同(在海底居住的)底栖群落是不困难的。由纯砂到泥砂的变化会使食沉积物质的动物大量增加,而使底栖固着的表生动物明显地减少。虽然这种变化或许是逐渐发生的,但是在两种性质不同的生境中的群落之间存在着一条适当的界限。

在许多古生代岩层中采集的化石,主要由食悬浮物质的腕足动物所组成,因而几乎很少含有不是滤食性的动物。有些岩层中有潜穴(或许是环节动物的蠕虫或节肢动物所形成),在其周围曾经必定有过食肉动物或食腐动物,但它们与腕足动物相比,其化石记录却非常贫乏。生活在滨海与深海之间海底的五个志留纪的群落已经作过描述(Ziegler, 1965)。每个群落中的单个标本是非常有特色的,但是在多数群落之间,大量标本形成的级差就变得很明显,就会依据出现的某些被选择的种的比例,任意地解释群落之间的界限。哪些化石群落是渐变的?哪些不是?我们还确实不知道,但是必定要牢牢地记住:这些所描述的群落(特别是占有很大比例的摄食悬浮物质的动物群落)可能作出有关生态梯度的武断的结论。

二、生态控制因素 (Ecological controls)

在海洋中,控制生物体分布的因素可分为:

1. 生物因素: 食物供给,来自其它生物的竞争和有时被其它生物保护或者依赖其它生物。
2. 物理因素: 沉积环境,水的浑浊度,水的流动性,温度,光强度。
3. 化学因素: 盐度,水和底质的化学性质。

以上控制因素,有些与深度有关(光照,浑浊度,温度,波动和悬浮的有机物质一般都随着深度的变化而减小),但是静水压力效应仅在最深的的环境才有明显的影响,因此单独的深度因素并不是有决定意义的控制因素。

纬度与温度关系密切,而温度随着洋流的分布而异。许多海洋生物被温度和其它随纬度变化的因素所限制,但是纬度不能单独作为一种基本控制因素。

每一种动物都需要食物,不同的摄食方式能够把一些动物约束在一定的生境之中。海洋动物(本书主要涉及到的动物)可以分为四种食性(Raup 和 Stanley, 1971):

1. 食草(啮食)动物(Grazers),这类动物吃掉围在岩石上和其它硬物表面上的藻类和有机物质。
2. 食泥动物(Deposit feeders),它们摄取沉积物,并吃掉砂粒上覆盖的有机物质或将混合的砂粒一起吞掉。
3. 滤食动物(Suspension feeders),选食悬浮于水中的有机物质。
4. 食肉动物(Carnivores)和食腐食动物(Scavengers),以其他活着的或死了的动物为食物。

食草(啮食)动物通常居住在覆盖着有机质薄膜的岩岸地区,因此它们一般局限于光

滑岩石露出的浅水区,但是如果有比较适合的底质,它们也可以生活在比较深的水中。

食泥动物通常穴居在泥质沉积物中,特别是当淤泥与少量的砂或粉砂相混合时,使其牢固的潜穴系统能够得到发展。沉积物中的有机物质通常以覆盖在沉积物的每个颗粒上的薄膜产出。随着颗粒的减小,在一定体积内表面积的比例也将相应增加。因此细粒沉积物中含有更多的有机物质,并且能够供养密度较大的食泥动物。细粒沉积物可能在不同深度的水中产生。

内生动物群以其潜穴来保护自己;其中许多动物没有外部硬体,而有些却常常有比暴露在底质上的表生动物薄一些的壳(或其它外部盖层)。许多潜穴动物(特别是蠕虫类和十足目甲壳动物),尽管它们的潜穴系统十分普遍,却很少保存为化石。食泥动物常具有其独特的复杂的潜穴系统,这种潜穴系统是在它们寻找食物的过程中发展起来的(这同由内生动物中的滤食动物产生出来的简单潜穴形成了鲜明的对照)。

滤食动物可以是表生动物群、内生动物群或远洋动物群。它们包括固着生活的动物,如珊瑚、苔藓虫、腕足动物,还有许多双壳类和海百合。它们都具有发育很好的硬体部分,因此常常保存为化石。它们的主要食物大概是硅藻和依赖光合作用的原生生物(Protists),因此这些生物只有在非常靠近海面的地方才能得到大量发展(Ryther, 1963)。许多海洋无脊椎动物的浮游幼虫期也以原生生物为食物,并且与它们一起生活在海洋表面附近。这些幼虫也是海洋食物链的一个主要部分。大部分食物(原生生物和幼虫)可以在浅水区的海底得到;这些地区无论是现代还是在古生代都有大量滤食动物在那里生活。

在浅水中的动物群,虽然有很好的食物供给,但是还必须同强大的环境影响作斗争,包括沉积物沉积速率的巨大变化,动荡不定的风暴影响,以及温度的波动(除低纬度外)。因此唯一能安静生活的地方(在一个稳定的环境里)是食物缺乏的地方。在深海里,生物是稀少的,但却有形形色色的特化了的底栖种群。一些表生动物群(例如石燕类腕足动物)发展了特别高效率的摄食方式,以适应深海底环境有限的食物供给。

滤食的表生动物,通常需求一个稳定的固着环境,并且极普遍地是在稳定的砂和粉砂上生活(至少是从中生代以来就如此),而不是在淤泥上生活。此外,大量的泥质供应会阻塞许多双壳动物的滤食构造。近来已经提出了这样一种意见(Steele-Petrovic, 1975):有些腕足动物能够忍受多泥的流水通过它们的摄食构造。这可以用来解释这样一个事实,即在古生代腕足动物是这些表生动物群落的主要部分,这表明表生动物群落与它们所在的沉积物之间的对比关系比今天的要低得多(Ziegler, 1965)。

岩石质海底的群落主要由滤食动物和食草(啮食)动物组成;它们是表生动物和内生钻孔动物的一种混合动物群。在地质历史中,它们局限于紧靠着沉积间断面之上的地层里和硬底上。就我们今天所了解的情况来说,居住在岩石质海底内的动物总是形成十分明显的独特的群落,与居住在未固结的沉积物地区的动物群落截然不同。

食肉动物和食腐食动物以其他动物为食物。因此,它们的食物从来也不象滤食动物和食泥动物那样丰富。某些蠕虫类、棘皮动物、腹足动物和鱼类是现代生活在海底的最重要的食肉动物;其相似的种类早在中生代就已存在。目前作为早期食肉动物的直接证据还是很贫乏的;当鱼类普遍地生活在海里以前,腹足动物发育齿舌以前,具软体的蠕虫类,节肢动物,类水母和海葵似乎有很大的可能性是食肉动物和食腐动物。如果食肉动物的一个种在其选择食物上趋向于特化,它自然会在具有适当食物的生境中成为这个动物群落中

的一员。另一方面,非特化的食肉动物可以食几个群落的成员,而比它们所捕食的对象滤食动物和食泥动物中的任何一个种分布得都广泛。

从以上讨论中,可以断定中生代、第三纪和现代的底栖群落与沉积类型的关系比古生代要明显得多(除去早古生代食泥的三叶虫占统治的群落以外)。似乎是水的深度影响了所有群落的延伸,但是这种影响与静水压力却毫无关系。存在深度的控制是不成问题的,但是深度与浅海环境中的大量的食物供给有关,并且在较深海的底上压力条件是均一的。在本书中将会看到群落的命名反映出在时间上的这种变化。从奥陶纪到石炭纪的群落的名字常常根据一个特殊的属或种名来命名,而寒武纪和从侏罗纪以后各时代的群落的名,通常根据它们产生的环境而命名。

浮游生物和游泳生物可以产在不同深度的水中。支配它们分布的主要控制因素是温度、盐度和水的流动性。它们的丰富程度能随着水中溶解的营养物质的分布发生很大的变化。在它们生活的一段时间内,许多生物进行长距离的迁移,并且在许多种群中其分布的季节性变化也是普遍的。从古生物学的观点出发,浮游生物和游泳生物常常不是可靠的发现它们的化石环境的指示生物。许多生物在其死亡后,可以漂流很长的距离。例如,鹦鹉螺的壳已经在马达加斯加岛和日本发现,但我们只知道鹦鹉螺是在澳大利亚、菲律宾和斐济岛(大洋洲)生活。

盐度的变化大都与水的深度或沉积物无关。在最开阔的海洋中,盐度接近于 35‰ 可溶盐这样一个常数。但是在隔绝的或半隔绝的海和潟湖中盐分可以有很大的变化,例如在波罗的海大部分地区其盐度低于 10‰,而有些地区,在高度蒸发的条件下,其盐度可以增高到 40‰ 以上或者更高。

当盐度发生变化时(或上升或下降),只有一些耐盐性强的(广盐性)生物种活了下来。而大多数海洋动物却很不适应盐度的变化(它们是窄盐性生物),因此任何盐度显著的变化,影响到种的数量减少。但是这决不意味着没有多少动物了;许多半咸水中含有只存几个种的大量个体。如果一个沉积岩层从正常海的沉积变化到半咸水的沉积,那么常常可以测定灭绝种的耐盐度。因此一系列的化石采集就显示出所存在的种的数目逐渐减少的趋势。例如,在英国中侏罗统,就可以推断出菊石是属于耐盐度最窄的动物,而某些牡蛎却是耐盐度最广的动物。

另外,海相动物群中,有一些水生生物,它们变成只适应于淡水的环境。它们通常是窄盐性的生物,也就是说,它们被限制在淡水中;但是有一些生物则是广盐性的生物,并且能扩展其分布范围,延伸到半咸水的环境中去,在那里它们可以同一些广盐性的海生种类一起产出。

三、地层的命名法

随着地层学的发展,感到制定一种标准的命名法则是有用的。寒武系是由在寒武纪期间所沉积的岩石组成。系(system)由岩石组成;而纪(period)则指这些沉积岩形成的一段时间。两种术语都有年代含义。

系通过它们所含的化石来识别和确定。如果一个系中的化石能够显示出随着时间的规律性而变化,系就能够再分成统(series)、阶(stage)和带(zone),每一个地区单位分

别代表着在较短时间间隔中所形成的岩石(以化石来识别)。

纪可以合并为代 (era)。先寒武纪以后,有三个代: 古生代、中生代和新生代(表 1)。新生代可以分为第三纪(古新世到上新世)和第四纪。

表 1

根据绝对年龄(以百万年作单位)划分如下:		
新生代	第四纪	2
	上新世	7
	中新世	26
	渐新世	38
	始新世	54
	古新世	65
中生代	白垩纪	135
	侏罗纪	200
	三叠纪	240
古生代	二叠纪	285
	石炭纪	375
	泥盆纪	420
	志留纪	450
	奥陶纪	520
	寒武纪	580
前 寒 武 纪		

除去上述全部具有时间含义的名称以外,地质学家对于那些具有明显特征,但不一定到处都属同一时代的岩体,制定了一套岩石类型的(岩石地层学的)名称。常用的名称为群 (Group)、组 (Formation) 和段 (Member)。例如斯韦尔弗德段 (Swerford Member) 是牛津郡 (Oxfordshire) 的奇平诺顿组 (Chipping Norton) 的砂岩单位;奇平诺顿组是位于英格兰中部的大鲕粒群 (Great Oolite Group) 底部的砂和岩灰单位;而大鲕粒群为灰岩和粘土,砂岩群产于牛津粘土群 (Oxford Clay Group) 之下,在英国和法国北部到处都可以见到。

化石序列并非总是都能反映时间。如果是在一个特定区域内,海洋逐步缓缓的变深,将会反映出逐渐加深环境的化石群落序列。如果深水条件在这个区域的某些部分比其他地方早些,那么深水动物群在这个区域将会较早的出现。古生态学发展的近几年前,这种群落的渐进并非经常被识别出来,并且建立在底栖化石基础上的许多分带表已经重新修正。另一方面建立在浮游动物(笔石、菊石和有孔虫类的抱球虫)基础上的化石分带,很好地接受了时间上的检验;缓慢迁移的群落不能象建立在自由游泳和漂浮动物基础上的分带一样。以底栖动物为基础的化石分带表的修正,包含着探索那些不依环境改变为转移的变化。这些可从具体属的进化当中检验出来。许多(可能是大部分)底栖进化支系,他们一旦形成,就很少出现变化,但是随着时间的演变,有些底栖进化支系(如在本书志留纪一章讨论的志留纪腕足动物始腔贝 (*Eocoelia*) 纹饰逐渐弱化的例子)以及一些浮游类群 (如中生代的菊石)均可得到证明。

四、化石记录概要

放射性同位素铷和铀在时间上蜕变缓慢,这种同位素的微量测定证明格陵兰西部一

些火成岩体形成于大约 38 亿年左右 (Moorbath, 1975)。这是地球表面年龄最大的岩石。这些非常古老的岩石中的包(裹)体表明来源于沉积岩, 推想水在地球表面上的存在要比 38 亿年还要早。据其他同位素研究的推断, 地壳年龄大约是 46 亿年。如果这种估计是正确的, 那么地球历史上最初的 8 亿年将不能从它表面的岩石来追寻地球历史的根源。

已知最古老的化石产在大约 34 亿年的岩层中; 它们以微体的原核生物出现为特点, 后来在前寒武纪时期(大约在 27 亿年左右)出现成层的较大的穹形构造(叠层石), 它们是由蓝绿藻形成的。此外, 有一些可能是由蠕虫造成的潜穴, 这些就是距今大约 27 亿年的已知唯一的先驱化石群。因此在前寒武较长的时期内叠层石为主要的化石记录。

在前寒武纪晚期(大约 7 亿年到 5 亿 8 千万年), 产出一些腔肠动物和环节动物的软躯印痕(一般动植物化石的主要特征放在生物系统分类一节中), 因此这些动物要比在寒武系底部它们发育硬体更加早的时期就已经存在。

寒武系首先是 Adam Sedgwick 根据他在十九世纪描述和作图的威尔士的岩层命名的。象其他系一样, 寒武系的岩层可以根据它们所含的化石来识别。寒武系的底界经常是根据三叶虫、软舌螺或古杯类的出现来划分。

奥陶系最早是由 Charles Lapworth (1879) 建立的, 他曾经澄清了 Sedgwick 和 Roderick Murchison 之间的争议。Sedgwick 最早命名的寒武系包括被 Murchison 划在他的志留系的一些岩层。为了解决这种地层重叠现象, Lapworth 建立了奥陶系(象志留系一样, 奥陶系也是根据古老的民族而命名的)。他确定奥陶系为介于阿伦尼克统 (Arenig Series) 和兰道维尔统 (Llandoveryan Series) 底部之间的岩系。并且他限定较新的地层属于 Murchison 原来的志留系, 较老的岩层属于 Sedgwick 原来的寒武系。

Lapworth 所命名的新的奥陶系, 对于在威尔士工作的地质学家来说容易识别, 因为在奥陶系的上面和下面存在着不整合。这是显著区域性升降和褶曲构造幕, 幸运的是, 这里也有动物群的变化, 并在世界上许多地方被发现。不仅三叶虫有一些新的科出现在奥陶系底部, 并且还有苔藓虫最早的科, 腕足动物扭月贝最早的科以及其他一些腕足动物新科, 最早的海百合, 最早的笔石(除树形笔石以外)和最早的无颌类出现。

奥陶纪时腕足动物比三叶虫更加稳定地丰富起来, 除去在一些碳酸盐环境(在那里首次出现复体珊瑚, 或者藻类相当普遍), 腕足动物主要是在大部分志留纪大陆架群落占据主导地位。

有三种生物变化的主要类型产生在靠近志留系底部:

1. 许多奥陶纪大陆架区动物绝灭; 其中一些可直接归因于冰盖形成而引起的海平面降低。

2. 大部分志留纪动物群是属世界性的。曾经在奥陶纪见到的区系, 除去冈瓦纳大陆的部分极地动物群以外, 都已经消失。当动物群混合以后, 竞争增强, 因此有些适应性强的动物地理分布扩大了, 而另外一些则趋于灭亡。

3. 在早志留世时期, 当大陆架海浸漫在大陆边缘时(并且在有些情况下海水覆盖着整个大陆), 许多变成适合于重新繁殖的生境。此时表明浅海群落在组成上有了许多巨大的变化; 有些生境是被一些不同的属继续占据着。

在东威尔士和西英格兰 (Murchison 在那里完成他最重要的研究工作), 志留系底部以不整合为特征。现在它显示出在这个时期, 几乎所有浅水沉积层序的沉积作用中都有

一个间断。确实,在研究较好的欧洲剖面 (Ziegler, Rickards 和 McKerrow, 1974) 和北美剖面 (Berry 和 Boucot, 1970) 表明,从奥陶系到志留系,在浅海陆棚沉积层序中不是连续沉积的。但是这些间断并不意味着,在奥陶纪结束时期褶皱作用曾经广泛分布,大部分深水沉积层序证明是连续沉积的。对这种观察的最好的解释可以发源于非洲和南美洲,在这些地方,大陆冰川沉积覆盖着广阔的地区 (Sheehan, 1973)。能够说明海平面短期下降的阿什极尔期 (Ashgillian) 巨大的冰川足以产生在志留系底部所看到的间断。有些地方海平面的下降伴随着陆棚的侵蚀作用。确实,在英国下部古生界中只有在下志留统可以见到清楚的陆棚边缘 (Hancock 等, 1974)。

在英国,海相志留系岩层之上继之以河流和半咸水的老红砂岩沉积。Murchison 对于志留系上界划在哪里曾有疑问,并且曾经有所争论。现在看来,在卢德洛末期英国有些地方发育了非海相环境,这些过渡层当然不能当作同期的沉积。此外,波兰和捷克斯洛伐克近来的研究证明,在许多地区的沉积序列比卢德洛期较新,而比泥盆系底部的阿登阶 (Ardennes) 较老 (按照流行的意见这是划分底界的地区)。我们根据 Berry 和 Boucot (1970) 的意见认为,普利多里阶 (Pridoli) 代表志留系顶部地层。填图时常被当作老红砂岩的含淡水鱼化石的当顿层 (Downtonian beds) 是属于普利多里阶的,故应包括在志留系中。

最早的陆生植物 (裸蕨) 发生在志留纪最晚期,紧跟着是多足纲和昆虫。晚泥盆世两栖动物也繁殖于低凹陆地的半水生环境中。

泥盆纪的海洋底栖动物,同志留纪的相比并无很大的差别,但在腕足动物中石燕类更加普遍,长身贝类和穿孔贝类首次出现。更有意义的变化是浮游动物,单笔石恰巧是在早泥盆世末期绝灭。这种绝灭同菊石的出现几乎相符合。最早的真正菊石科的发展是在早中泥盆世;从那时开始一直到晚石炭世,这些菊石在地层上成为最好的标准分带化石。

石炭系底界的命名,虽然以其盛产煤炭为依据,但其原来定义还是指覆盖着西北欧大部分老红砂岩古陆的海水回淹。象大部分这样巨大的海侵一样,并非一次就到处广布。虽然直到现在,许多淡水沉积层序还不能精确划分界线,但在海相地层中这个系的底界是要根据菊石类的棱角石来划分。在许多海洋环境中,最常见的化石是腕足动物 (特别是长身贝类和石燕类)、海百合和皱壁珊瑚。在棘皮动物之中,不仅海百合繁盛,并且海蕾也达到了它的顶峰。海生双壳类更加普遍。

石炭纪可以见到三角洲环境广泛分布在西北欧广大地区和北美地区,其结果是当时广泛分布着半咸水和淡水环境。非海相动物群包括双壳类、海螂类 (myalinids)、石炭蚌类 (anthracosids)、腹足动物¹⁾和鱼类;边缘海相动物群包括舌形贝类、砂质有孔虫和蠕虫。成煤的森林产于整个石炭纪,但它们在这个时代的晚期更加普遍;最常见的是石松植物和木贼类,但是也有一些裸子植物。晚石炭世和二叠纪有孔虫类的䄇对海洋环境较重要,它们经常是动物群的主要成员,䄇类形成了划分这部分地层的很好的标准分带化石。

晚石炭世造山幕 (海西造山运动) 被解释为欧洲南部同欧洲北部碰撞的结果 (McKerrow 和 Ziegler, 1972)。向西方继续伸延,这个褶皱带位于阿巴拉契南部,认为是非洲和北美洲碰撞的结果。乌拉尔造山作用产生在二叠纪,将西伯利亚和俄罗斯地台联结到一起,其结果是在二叠纪末期汇合成世界上最大的陆地,泛大陆 (Pangaea)——一个超级大

1) 原书为腕足动物,应为腹足动物。——译者注

陆 (Briden 等, 1974)。这个大陆只是零散的被大陆架海淹覆。这些靠近泛大陆的海洋含有正常海的动物群, 例如这些海洋曾经淹没莫斯科东北的彼尔姆 (Perm) (现在叫作莫洛托夫) 地区, 南欧部分地区, 墨西哥和美洲西部, 印度尼西亚和喜马拉雅地区; 而内陆海如欧洲北部的蔡希斯坦海 (Zechstein) 只有广盐生物的种能够忍受盐分的增高。这些动物中最常见的苔藓虫类、双壳动物和长身贝类能够坚持生活在蔡希斯坦海里。正常盐分的海洋生物大部分是出现在石炭纪的同类型的亲缘分枝。

在晚二叠世或早三叠世见有下列海洋动物绝灭:

1. 有孔虫的许多科, 包括瓣目。
2. 横板珊瑚和四射珊瑚。
3. 苔藓动物的圆口目、变口目和大部分隐口目。
4. 腕足动物正形贝目、许多扭月贝目和石燕贝目的代表。
5. 菊石的许多科。
6. 三叶虫全部和介形虫许多科。
7. 海蕾和海百合许多科。
8. 鱼的许多科, 包括棘鱼类和原始的总鳍鱼类。

这些类群大部分在二叠纪数量和多样性逐渐减少, 但是有些类别在这个时代最后结束时很快地绝灭了 (Harland 等, 1967; Kummel 和 Teichert 1970), 也有些类别当它们绝灭之前, 地理分布变得非常局限。

动物群这种大量绝灭的原因, 大约是由于竞争的增长。二叠纪末期, 陆棚海的掩覆面积仅占早二叠世海洋面积的百分之十五。浅海底栖生活种类的地理分布必然缩小, 并且它们灭绝的可能性增加 (Schopf, 1974)。

在北半球的大部分陆地上 (并非全部) 出现沙漠, 相反, 当时印度和南半球的部分地区 (冈瓦纳大陆) 至少在某一时间段内被冰川覆盖。冰川开始于南美洲和非洲的早石炭世, 但一直到晚石炭世以前才到达印度或澳大利亚; 并且大部分二叠纪时期的冰碛层继续遍布于澳大利亚 (King, 1958)。冰川覆盖之后, 这些大面积的舌羊齿植物群 (Chalonier 和 Lacy, 1973) 在南美和非洲也是较早就出现了, 而在印度和澳大利亚却较晚。舌羊齿植物群的分布, 认为是作为整体的冈瓦纳大陆曾经存在的最早的一个证据。在二叠纪末期, 显然并非由于气候 (例如在南美洲二叠纪较早期变为温暖, 而在澳大利亚却仍旧停留在寒冷气候时期) 许多种子蕨植物 (这个纲包括舌羊齿) 逐渐灭绝。同时在陆地上, 整个二叠纪两栖动物的多样性减少, 而爬行动物下孔类 (Synapsids) 在二叠纪末期许多科灭绝了 (Harland 等, 1967)。陆地上绝灭的组合形式也象海洋生活的组合形式一样复杂, 陆地上植物群和动物群的灭绝, 也是由于已知存在的严酷的气候条件下生物竞争的原因。但是并非所有的生命在二叠纪时期全都死亡; 许多新的昆虫亚目却出现在这个时代。

三叠系是根据在德国出现的三分性命名的。在这个时期, 海洋覆盖着泛大陆的边缘地区, 特别是沿古地中海区, 海洋介于亚洲和冈瓦纳大陆之间, 从印度尼西亚伸延到西班牙。海洋面积的扩展使一些海洋动物群形成多样性, 但却进展缓慢。新类群的出现分布于整个三叠纪。这些类群包括: 厚壁珊瑚, 一些新的菊石科, 辐鳍鱼类。双壳类虽然只有几个新的目出现, 但很普遍。三叠纪陆地上可见到一些新的两栖动物和许多种不同的爬行动物。最原始的哺乳动物出现在晚三叠世。