

(美)A·J·Boucot 著

海洋底栖古生态学



海洋出版社

海洋底栖古生态学

〔美〕 A. J. Boucot

陈源仁 译

赵泉鸿 汪品先等 校

海洋出版社

1991年·北京

内 容 简 介

全书共分6章：第一章古生态学；第二章环境；第三章古环境的变化；第四章群落及其特点；第五章生物扰动和生物沉积；第六章采样。内容丰富，共有插图300多幅，后附大量参考文献。是从事与古生态学有关的科研工作者及大专院校师生的有价值的参考书。

Principles of Benthic

Marine Paleoecology

Arthur J. Boucot

Copyright 1981, by Academic
Press, INC.

责任编辑 庄一纯

责任校对 刘兴昌

海洋底栖古生态学

〔美〕A. J. Boucot

陈源仁 译

赵泉鸿 汪品先等 校

海洋出版社出版（北京市复兴门外大街1号）

新华书店北京发行所发行 海洋出版社印刷厂印刷

开本：787×1092 1/16 印张：29.75 字数：760千字

1991年12月第一版 1991年12月第一次印刷

印数：1—500

*

ISBN 7-5027-3809-6/Q·106 定价：23.00元

序

达尔文 (Darwin) 和华莱士 (Wallace) 所以能令人信服地阐明了生物进化论的概念, 其部分原因是出自他们对现代生物地理和动物群落方面知识的兴趣。由于地质历史时期能对这些方面提供许多进一步的知识, 所以对生物地理史和动物群落史有完整而全面的理解, 应当有助于对进化过程的了解。正是这种希望为准备对显生宙生物地理史和群落史的初步研究提供了原动力。就地质工作者而言, 还有着改进盆地分析的实际目的; 因为运用古生物资料能比只靠无机界资料对盆地分析中取得更好的知识。

本书论述浅海环境的古生态, 在古生物学和古生态学中对恢复大陆架和浅海环境有用的面, 在化石中有丰富记录的方面重点地进行讨论, 而很少提及生物地理史, 更少讨论动物群落史, 为了引起对这些问题的注意, 我们能想出的最好办法莫过于一些大家都认为不够的阐述, 然后让现在的和将来的同行对此进行批评, 当然希望是建设性的批评; 鼓励这种批评将对我们的事业是非常有利的。

生物学家并不研究形态上长期的, 不可逆的变化, 而从路易·道洛 (Louis Dollo) 时期开始, 古生物学家就习以为常地把这类变化归为“进化”。由于生物学家受地质上瞬时的生命期限所限制, 他们对进化过程的研究局限于遗传、地理扩散和在环境压力下的存活等。虽然生物学家在记录形态变化和试验在群体中对变化的控制方面已取得了成功, 但他们不可能像古生物学家那样能研究生物形态在新时间过程的变化。当然假如没有生物学家的研究而不断获得有关进化过程方面逐渐增长的详尽的知识, 现代古生物学将会变成一个缺乏思想的分类学和过分想象的多种主义的混合物。假如没有关于动物为何生存、繁殖以及在今天如何变化等方面详尽的知识, 要想通过对化石的分类和研究而获得一个有意义的综合知识也将是不可能的。

如果考虑到进化是超越生物学家所能涉及的达到的长期过程的结果, 那么在原则上进化的研究应当是研究古代生物的学者, 即古生物学家的事情。古生物学家是对按一定的时间顺序保存下来的古生物体进行研究的, 尽管这种时间顺序常常是相对的, 但它常常可以通过放射性同位素年龄来测定它们的绝对年代。在理想条件下, 古生物学家能按一个时面一个时面地对形态学上类似的生物体的整个时间历程进行分析研究。那些形态相似性变更的格局可以被解释为采集标本的两个时面之间进化作用所产生的结果。古生物学家通常观察许多不连续的时面, 每个时面的生物标本在形态上存在着相互间或大或小的间隙, 当然, 在某些情况下, 这些时面之间也可以有生物在形态上的叠复。在每一时面上所见到的生物形态, 就像快速放映时能构成一个连续整体的电影拷贝。对于电影片子来说, 观众并不感到连续的电影实际上是一系列孤立图片的快速放映。对于古生物学来说, 对明显的进化谱系的解释是在清醒的头脑中进行的, 并在很大程度上凭借于生物学、地质学、逻辑学方面的知识和适当的想象力。像任何其他科学家一样, 古生物学家应用环境的证据, 通过知识的判断来填补空白。

然而, 生物学家可以在单个时面上, 自由地、最详细地考察生物的种种活动。在适合

的情况下,对所观察的形态学上或甚至起源上一些相类似的模式,能容易地、合乎逻辑地解释为从一共同祖先群体所引出的分异。但由于生物学家对当代古生物学的知识和想法并不熟悉,他们常常不认识或不承认长时间历程的重要性。同样,由于古生物学家对生物学的无知(或缺知、误知),他们也常常在系统的化石材料面前看不到生物学方面重要的资料。本书的目的之一是增进进化生物学和古生物学两方面对进化研究的相互了解。

除了观察跨越时间的不连续变化之外,古生物学在假定所涉及的材料确已经历进化变化的基础上,能计算在形态大小、分枝进化(包括二分枝进化和变分枝进化二者)以及前进演化(种系进化)方面的速率和速率变化。古生物学家也能计算出形态变化不同速率对于前进演化系列的影响,以期对镶嵌进化速率取得较好的知识。

假如要承认古生物学家原则上能够推测多种类型进化速率以及速率的变化,十分重要的是要弄清楚:古生物学家能否把这种速率和进化生物学家感兴趣的特征进行对比。关于控制速率的参数,生物学家已考虑到的项目如辐射量、种间竞争、种内竞争、可相互交配的种群大小、环境波动或非波动(稳定)性、可预测和不可预测的各种要素、不同的营养水平以及像“不同选择压力”之类的含糊术语。古生物学家,特别是兼作地质学家的古生物学家能对照地质记录来检查这些可能性中的某些部分。在任何事件中,古生物学家总会有代表一段时间平均值的样品,它能提供生物学家所得不到的信息。假如把古生物学和生物学各自提供的信息适当地综合为一体,那么,将有助于相互完善和充实,人们可以想象生物学和古生物学在进化方面的共同兴趣就像热力学家和核物理学家对物质的兴趣那样,一个论述比较小规模的、不连续的事件,而另一个则论述代表一段时间平均值的统计学上的整体。

“我们希望在读完这本书之后,感兴趣的生物学家将体会到化石记录是大大偏重于低营养水平的滤食型、悬浮食型和沉积食型的无脊椎动物的,换言之是以低营养水平的生物为主(Wigley和Stinton, 1973)。同时,以化石为基础来进行综合的研究者们也应该牢记上述事实,并且牢记在化石中几乎完全缺乏生物的软体部分,而且对那些需要进行烦杂加工处理的化石门类也常常会缺乏应有的注意。

我们试图按照一种分析方法,来推断如何才能认识底栖海相环境中的各种变量,以及在特定情况下如何对它们影响的强度进行测定,在这里我们并不试图对任何一个特殊的环境进行详细的讨论,而是强调许多变量相互作用所形成的特征。我们也并不打算用一系列的段落来讨论如何对特定的化石沉积作古环境解释。实际上,对特定的化石沉积进行综合研究的方法已运用了近两个世纪,并不同程度地取得了成功。西德第53重点研究项目在这方面的深入努力是各种十分有用的综合研究的实例(见Seilacher, 1976或Seilacher & Westphal, 1978, 载有最近发表著作的详细摘要)。人们能够也许也应该为这类综合研究提供一个详细摘要,配以实例说明在化石记录所存在的各种各样的环境。像这种海洋底栖古生态问题的“实例”介绍将给有兴趣的学生提供一定数量的例子,以便在逻辑,技术和从资料中求得结论诸方面进行仿效。但是我们将永远不可能为学生提供一套完整的、始终高质量的实例。因此,关键是要使学生具备适当的分析工具和态度,以便他们对新面临的和很少了解的例子进行工作。鼓励用“烹调书”的方法来分析古环境将不是成功的教育法。因为,实际上并没有两种情况是完全精确地一致的。最主要的是:研究者必需力求独立思考。

不应该忘记的是：海洋底栖古生态工作者手中的基本工具是仔细地绘制群落、沉积岩和沉积构造资料图件。假如这些图件的编绘是在一个区域性的、大的比例尺上进行，并结合以局部地方的详细调查，便有可能取得最好的成功。比例尺的选择在正常情况下取决于露头出露的情况和研究者的时间。这种制图的结果将是群落框架、岩相和生物相综合图和群落的鉴定特征。所有这些将导致得到一个比较全面的盆地分析，它能对环境较好地进行解释。其它各种古生态学方法，包括形态功能分析的知识，将能进一步补充和支持它种填图的基本项目。但是应该坚信不疑的是，底栖海洋古生态学的基础必须包括一个仔细的制图项目。不用多说，这种制图项目通常由于仔细考虑了古地层剖面中岩相和生物相的情况而包含有时间的矢量。必须强调的是，图件中资料的解释方式必须与从地层剖面中得到的相一致，反之亦然。假如在对环境的工作中古生物和沉积岩的专家们能结合工作，我们在认识上的飞跃就有可能形成。例如，现在正在由Laval大学的Pierre-Andre、Bourque所进行研究的古生代地层，我作为一个古生物工作者参与合作，在沉积岩证据的基础上建议：底栖群落2 (Benthic Assemblage 2) 可能代表一个低的海岸相，是高的潮下带而不是低的潮间带。

许多年以前，Cloud (1959 a) 曾敏锐地综评了古生态学的研究情况并对将来的方向和可能性进行了讨论，他文章中的单个段落，句子，甚至片语后来已经演变成为文章、专著和书本。本书就是他的文章的又一次发挥。

中 译 本 序

我很高兴地接受我的同事陈源仁教授的要求,为他的中译本写序。任何外国科学家,假如他对中文在多个领域中的重要性有所了解的话,都不能不对一个友好的同事,愿意翻译他的著作,以便使它能够迅速地交流而表示感激。在我以往两次简短地访问中国的过程中,我对中国古生物学范围之大和重要性有很深的印象。第一次是在1980年,我荣幸地受中国科学院南京地质古生物所的邀请,访问中国四个多月。第二次是在1983年,又受中国地质科学院的邀请,再次访问中国一个多月。通过这两次访问,以及和中国同事们在相互感兴趣的方面富有成果的合作,使我深深地懂得,通过种种努力,尽可能地和中国同事们进行学术交流是很重要的,在这一方面,有什么方法比一本关于古生态学的中译本更好的呢?当然,中国有传统的强大的第一流的古生物学,用来论述中国显生宙各阶段甚至更老岩石中的各门类生物的分类和形态。在我们今天对于全球范围生物的形态学和分类学的理解方面,中文的贡献是非常重大的。这和在这一领域内有大量中国科学家的努力相适应。目前,正如中国科学家们已关心古生物地理史那样,他们也开始较多地关心包括群落古生态学在内的古生态学问题。我衷心地希望这译本将能为促进更多的中国同事们关心古生态学并在这个方面作出贡献有所帮助。我们非常需要而且期待着中国科学家们对这个领域的推动。

我本人衷心地感谢陈源仁教授为这项翻译工作所花费的时间和精力,并希望它将为我们的同事们服务。

A. J. Boucot

1983.8.24

目 录

第一章 古生态学.....	(1)
第二章 环境.....	(4)
第三章 古环境的变化.....	(22)
第四章 群落及其特点.....	(179)
第五章 生物扰动和生物沉积.....	(371)
第六章 采样.....	(422)
编后.....	(428)
参考文献.....	(429)

第一章 古生态学

定 义

简而言之，古生态学就是过去的生态学。原则上生态学和古生态学之间没有什么区别，只是前者观察生态现象受到时间短促的限制，而后者则在直接测量或间接推测许多重要参数上遇到种种困难的局限。这种参数，像盐度、氧、温度、压力、营养供给、潮汐波动、混浊度、生物特征和平度等等，都能由生态学家直接观察和测量。但古生物学家仅能据一些所能得到的古老材料进行间接研究或推断。

只有依靠对过去和现在两个方面有关材料的全面考虑，才能最好地实现对古生态学和生态学两方面问题的真正理解。

古生态学有描述性和历史性两个方面，显然两者明显地和不可避免地相互关联，我们仍将分别地对它们进行考虑。

对任何关心古生态的人来说，《海相生态和古生态学论文集》（卷1，Hedgpeth编，卷2，Ladd编，1957）是一部基本汇编，尽管出版较早，但至今仍保留了在这一领域内的基本参考价值。在过去的几十年里，《动物学记录》已为生态学和古生态学的材料提供了不少篇幅，这是现成参考资料的丰富源泉。古生态学的“教科书”（例如 Ager, 1963; Gall, 1976; Hecker, 1965）通常把古生态学划分成“个体生态学”和“群聚生态学”。个体生态学对古生物学家说来被定义为关于一个生物体或个别种的生态信息。这种信息可以从对围岩和对个别种本身的研究来获得。通过简单的观察和测量可以获得物种和它们所生存的自然和生物环境之间关系的某些知识。但作为生态学家来说，群聚生态学被Odum (1959) 定义为：“对共生在一起作为一个整体的生物群的研究”。试图在自然界中认识这种群聚生态群和研究它们对一系列自然参数的反应可能是现代生态学的主要活动。尽管对大套动物群和环境资料已经越来越多地应用多元统计方法，但群聚生态学至今仍是在生态学研究上最困难的方面。生物之间如何能够彼此之间相互作用并且和一个复杂的自然环境能相互影响，以至它们的行为可被看作一个整体？什么是一个生物群的协同性质？野外生态学家又如何去测定这种性质？尽管很大的困难呈现在群聚生态学家的面前，我们仍然认为群聚生态学的方法就像它在生态学中所起的作用那样，对古生态学也有很大的价值。完全有这样的可能，通过对化石记录中历时较长的动物组合的观察，生态学家能够大大加深对于把某些种联系在一起而构成一个群聚生态学整体的相互作用类型的理解。古生物学的群聚生态学可以被看作为一个各种各样的观察和综合的过程。通过对在空间和时间上有相当间距，因而与不同自然环境相联系的各化石组合进行观察，古生态学家可以推断出生物组合与自然环境间的合理关系。群聚生态学 and 个体生态学并不相互排斥，而是部分地相互依存的。

群聚生态整体中的许多信息涉及群落生态学或称之为群落学 (coenology)，群落古生

态学为现代生态学家和古生态学家提供了一个方便的研究等级。假如群落被看作一个生物组合,而这个生物组合的行动多多少少可以作为一个整体,那么群落生态学显然是群聚生态学的一个部分。群落生态学必须同时处理任何一个地方有关的个体生态学和群聚生态学的所有有用材料。虽然研究过去的群落本身就是有趣的,但很重要的是要了解它们能被看作一种建筑砖块,为更完整地理解进化过程提供不可缺少的特殊资料。群落学和生物地理分析是分析生物群的两种方法,然而它们并不是互不相关的两个学科。最后的综合是由大量进化着的分类单元作为纤维组成的群落学和生物地理学的线,交织而成一个纺织品。

必须介绍“埋藏学”这一术语,埋藏学是研究化石记录形成的种种过程(Schäfer, 1972)。简而言之,埋藏学是由在化石化之前破坏有机体的各种要素所组成。在化石化之前改变有机体,部分破坏或变换有机体或其成分。这个术语显然包含了许多迄今还很少了解、很少调查并至少部分地被错误理解的问题。有机体的构造和有机体的内在关系被破坏的程度会影响古生物学家恢复过去生态学的精确度。化石保存过程中的信息流失无论怎样严重,古生物学家必须记住生态学家也面临类似的信息流失问题。下面将要谈到,当底栖生态学家依靠抓斗和拖网采样时,生物间的空间关系甚至形态方面的许多材料常常被破坏了。

时间及其幅度

生态学家和古生态学家应当理解由于他们各自研究对象的性质不同,他们的时间和空间尺度有所不同。生态学家仅在人生的时间范围内进行观察,这就是说在时钟或日历的尺度上,其范围从几秒至几十年,或借用历史资料而可往回追溯几百年,因此生态学家所观察的现象是发生在日、月、年或几十年长的期间里,很少的情况下可达到几世纪长的期间,达千年的期间是极例外的现象。生态学家能直接观察到某些事件,这种如孵化幼虫、捕食行为、对自然变化的反应、死亡、迁移、运动、繁殖以及生物内部彼此之间和它们与自然环境之间的相互作用。有许多关键的材料往往取决于一天或一个季节的观察。但显然还有许多生物学的过程由于超越了这种生物学家的时间范畴而没有能被观察到。陆地和潮间带的生态学家有比较容易进行直接观察这一好处,但遗憾的是研究海洋较深部地区的生态学家却必须依赖于样品,而这些样品是由形形色色的取样装置所采,但它们不一定适合于研究所需要的空间尺度。此外,采样装置固有的偏差常常是不了解的,而且不同工作者之间所使用的确切设计和使用计划又如此之不同,以致各种样品之间的对比存在很大的疑问(见 Dickinson 和 Carey, 1975; Holmes 和 MacIntyre, 1971)。从潮下带样品中所得到的许多资料是靠对过筛或分选以后的动物数量而取得的,对于粗略的取样装置来说,它们的空间尺度往往并不符合生态学现象所需要的特殊尺度,水下呼吸装置(scuba gear)的应用已揭示了较浅的潮下区,而深海照相术(Bleazen, 和 Hollister, 1971)和深海潜艇(Grassle等 1975)已把视觉观察范围扩大至深渊的海底。但这些技术无论在应用的方便上和代价上没有一个能和研究者对陆地及潮间带的直接观察相比较。尽管某些深海工具很精密,但在详细程度上它们并不能和大陆生态工作者或古生物工作者所提供的材料相媲美。

从不同类型的固岩中取出大化石的困难提出了形形色色的取样问题。从由板状劈理割

裂的岩层中采获化石和从成岩较弱的围岩中采获的化石，无论其面貌和壳体生物量均不相同。为分析孢粉、牙形刺和其它微体化石，需采集多少标本？多少微体化石的样品也同时用来研究大化石？

古生态学家常常有机会观察百万年，千万年甚至亿万年时间尺度内生物的分布和组合。古生态学家使用的是地质的时间尺度，因此它必然包含进化过程的变化。古生物学家也可能观察在较短时间内的变化，但很少有机会在短时间的的基础上得到有把握的绝对年龄（新生代晚期例外，那里碳14和磁异常地层法是有效的），因此古生态学家通常仅限于借助相对长周期的放射性同位素来测定以百万年为单位的时间。对潮下环境感兴趣的古生态工作者常常能研究生活在海底上或海底中生物的空间关系，但在大陆上由于死后的迁移和沉积的变幻莫测使古生态工作者对陆地环境的认识要差得多。

任何古生态的讨论都将强调这一事实，即化石记录几乎完全局限于具有能保存的硬体部分的生物。遗迹化石也确实记录了某些只有软体的动物（大部分动物名称不知道，Chamberlain, 1975）和某些具硬体的生物行为的某些方面。有时候可以这样说：软体的生物实际上缺失，这就会阻碍得出任何明确的生态学推论。虽然某些软体生物的遗迹可以允许我们得到一个比较完整的概念，但不能得出任何明确生态学推论的看法和下列主张相类似，即一个生态学家未能从一个地方到另一个地方来研究整个生物群，将会使所有生态学的结论无效。毫无疑问，我们的推论不可避免地是有局限性的。例如，当我们试图再造过去营养结构关系时，所得的只不过是当时应有关系的拙劣模仿。即便分别根据介壳化石和遗迹化石群落所得出的营养结构，能指出超越已经历的时间和变化而存在的相似性。同样，通过研究化石记录而指示的对生物量特征变化的一些推测，是对介壳生物群的研究而不是对总生物群研究为基础的结果。不过，这些推测仍然是重要的，其理由和前面讨论营养结构研究时所说的一样。

总之，现在和过去可得资料仅仅局部是重复的。生态学家和古生态学家必须一起工作，才能对于现在或者过去达到接近真实的综合。古生态学家为生态学家提供历史的进展，而生态学家则对生物和自然环境之间的关系提供了大量的直接观察到的联系。古生态学家关心在地质时期内所显示的自然事件，诸如长期的气候梯度、海水进退、火山活动、陆块位置等的变化、古地理等等，而生态学家则研究和人类事件相应的时间尺度内所发生的各种事件。

第二章 环 境

在下面的篇幅里,将对影响生物在海洋和海岸环境中分布的一些自然变量进行讨论,并且强调指出这些变量是共同地而不是单个地起作用的。按传统,生态学家首先要借助于和某一特定地点相关的动植物群来辨认多种主要环境并进行制图的,然后在寻找这种分布的生物学解释时,需要对那个地理区内的各种自然参数,诸如温度、盐度、深度等等进行仔细的研究并随之对它们进行测定。过去的自然地理条件可以从共生的化石组合或特定生物的某些形态特征来进行推断,这一点是古生态学的基本信条。虽然海洋生态体系的自然要素在一个地理区域内可能是逐渐地或者突然地变化的,但现在存在着各种自然条件、地理位置和共生生物组合之间的某种共生关系,它们在化石记录中可以作为一个整体而被认识。为了使术语简单起见,我们把每一个这样的整体称之为“环境”并冠以合适的修饰词以反映其精确的含义。

海 相 环 境

潮间区

正如 Hedgpeth 等 (1957 b) 所讨论的那样,从陆地到海洋这两种环境之间有一系列完整的过渡类型,其中水下环境包括了半咸水、河口和泻湖等,而陆地环境则包括潮上带、盐水沼泽、红树林和潮间带等。化石记录已提供了各种不同时代的许多半咸水、河口和泻湖等环境的实例,但潮上带实例的数量则较少。盐水沼泽和红树林环境在地质记录中提供的实例很少,同样,潮间平底环境的实例很多,但属于岩底范畴的例子则很少。

Hedgpeth 等的评述可以用 Newell 对潮间动物生活史的生理方面所作的仔细讨论加以补充,以提供对潮间带世界的了解。这种环境不寻常的特点包括各种参数间复杂的相互作用,像温度、氧、盐度等的变化,食物供给,干燥,含氮废物的处理等等,特定的生物类别对此各有选择。可以认出两种主要的生物类型:第一种是广布的浅海相生物,它们在下部潮间带最合适;第二种是来自广海环境的类型,但已进化成仅限于潮间区域的类型。海豆芽类腕足动物是第一种类型的实例,它们对淡水的可容忍度允许它们可以生存在低的潮间带 (Paine, 1963 a)。Jackson (1974) 对能在潮间带生存的一些双壳类对温度变化范围的可容忍度进行了研究。常见的双壳类 *Donax* 是第一种类型的显著例子,而海岸蟹类如 *Ocypode* 和 *Vca* 是第二种类型的典型实例。*Vca* 包括了能分别生活在潮间带不同高度的一些种 (Crane, 1975), 而 *Ocypode* 的生活习性则已成为相当大陆型的了。

McIntyre 和 Eleftheriou (1968) 对某些大的底栖生物穿越潮间带再往下进入潮下带 (10m) 的属种分异度变化提供了资料 (图1—4)。他们的数据表明了生物属种的数量在低水位处有明显的增加。他们列出在潮下带有 117 种 (深达 10m) 在潮间带仅 60 个种 (他们的表 5 对此提供了更详细的划分材料)。他们的图 7 和图 8 也对潮间带和潮下带边界附近

生物属种分布不连续的总数提供了大致情况。Jackson (1972) 对一个热带区 (牙买加) 提供了类似的材料, Manton和Stephenson (1931) 对大堡礁的一个礁区提供了类似资料。Kohn (1971) 指出, 对某些属来说 (例如锥螺 *Conus*) 潮间带的种远较潮下带为少。因此, 我们完全有理由可以得出这样一个概念, 即潮间带底栖生物的数量远比潮下带, 甚至即便是潮下带较浅的部分为少。从潮间带至潮下带生物属种分异度的这种变迁并不是在相当距离上逐渐过渡的, 而是以突变形式出现的。

潮区位置										物种数
1	1									23
2		2			3		5		1	55
3			8		1		13		1	31
4								1	14	51
5									13	82
										117

图1 潮间带至潮下带的界线附近生物的种数 (引自A.D. McIntyre和A. Eleftheriou, 1968)

垂线表示种的分布范围, 线右边的数字表示种数: 1—4表示潮上带, 5表示潮下带

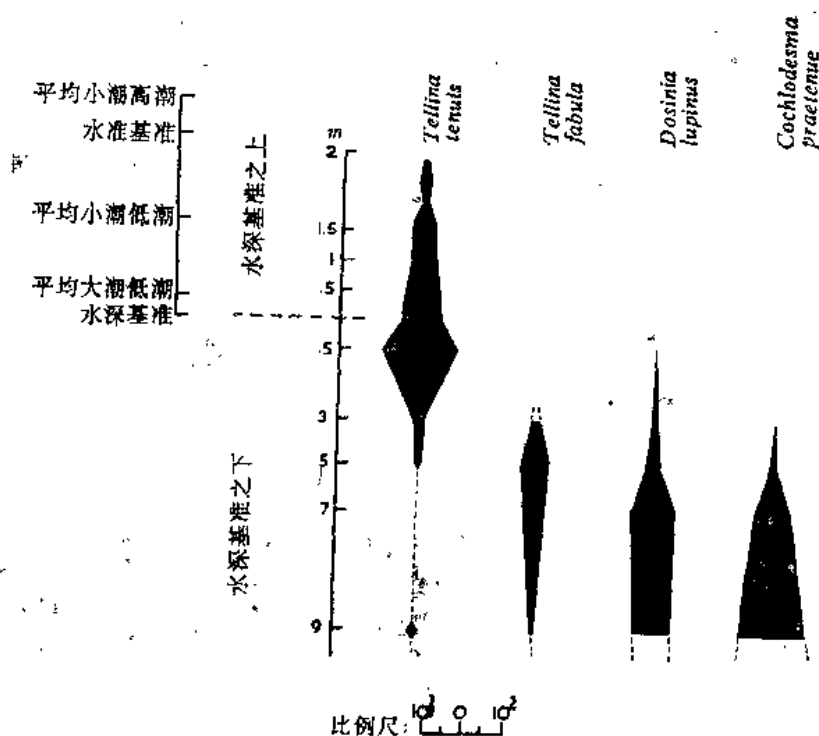


图2 苏格兰某些软体动物穿越潮间带进入浅的潮下带区的分布情况 (引自A.D. McIntyre和A. Eleftheriou, 1968)

宽度表示每平方米上的种数

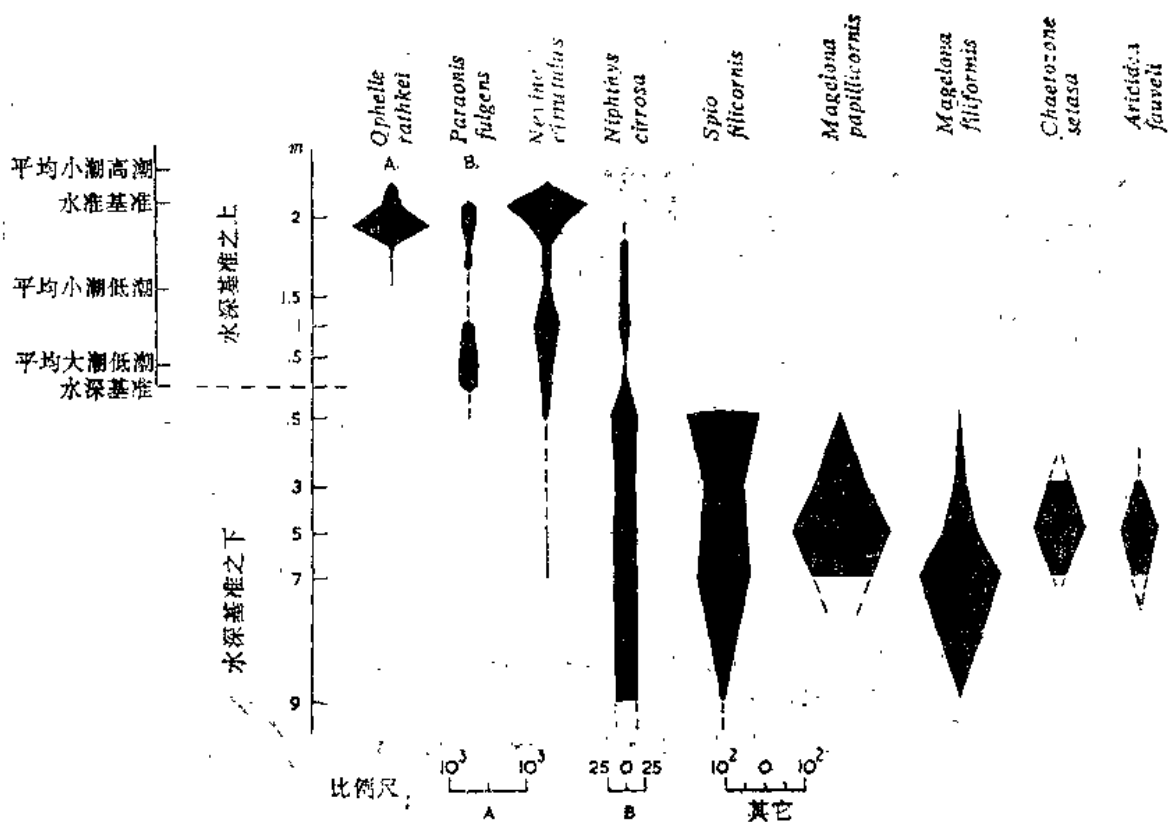


图3 苏格兰某些多毛类环节动物穿过潮间带和浅的潮下带的分布情况 (引自 A. D. McIntyre 和 A. Eleftheriou, 1968)

宽度表示每平方米上的种数

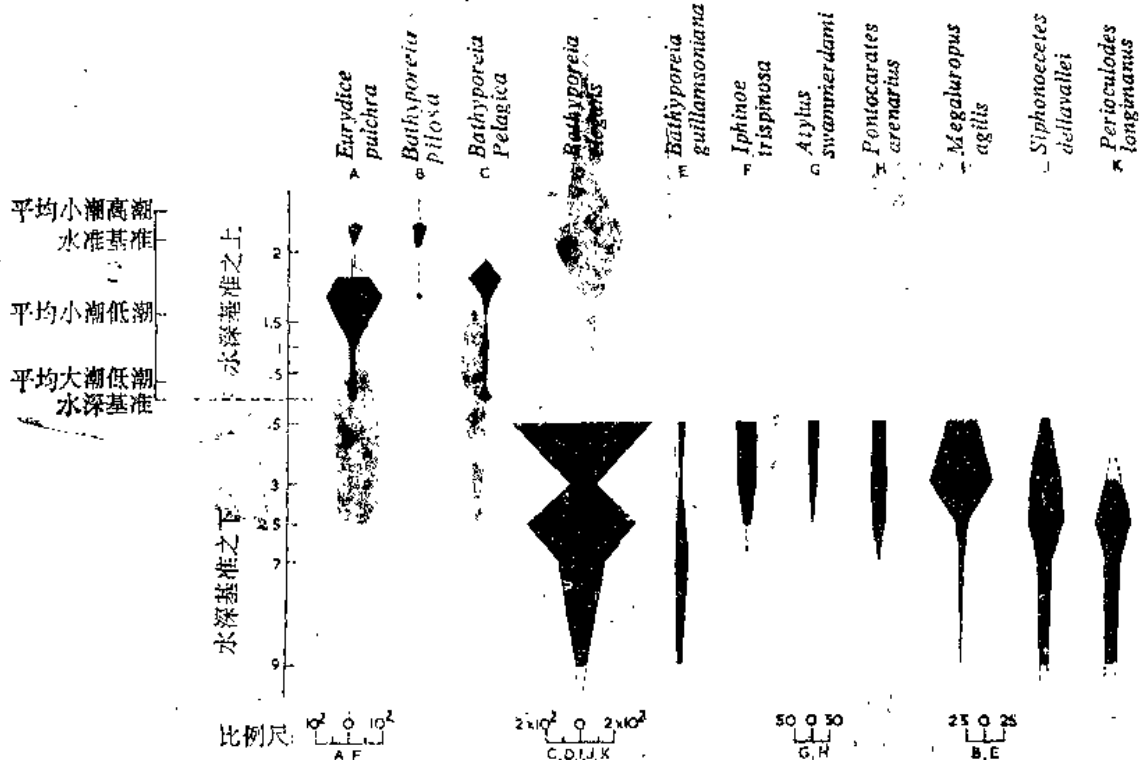


图4 苏格兰某些甲壳类从潮间带至浅的潮下带的分布情况 (引自 A. D. McIntyre 和 A. Eleftheriou, 1968)

宽度表示每平方米上的种数

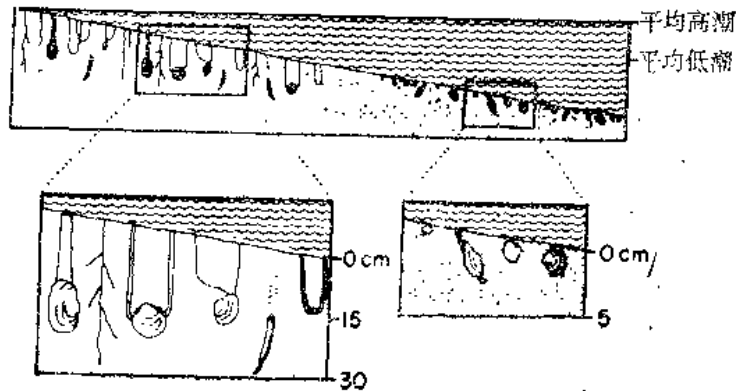


图5 双壳类洞穴的深度和水深的关系 (引自A.L. McAlester
和D.C. Rhoad, 1967)

左下, 潮间带和浅的潮下带区的放大; 右下, 较深部潮下带区的放大

不过, 潮间带生物群远不只是受严酷环境限制所致的有限种数。古生物学家可以依据潮间带生物群的特殊面貌在化石记录中识别古的潮间带, 首先, 和相邻的潮下带比较, 潮间带内所发现的生物种数较少 (Batham, 1956); 其次, 就潮间带和潮下带二者而言, 有一个强烈的倾向是同一科属的种在潮间带的个体似乎要大一些 (Boucot, 1975)。这样, 依据较低的生物属种分异度, 结合较大的个体, 再辅之以沉积构造为基础的地质证据 (Ginsburg, 1975; Klein, 1972) 就可识别古代潮间带的沉积。

和在浅的潮下带区的情况相比较, 在潮间带区双壳类内生动物所掘的洞穴一般较深 (图5, 据McAlester 和 Rhoads, 1967); 因此遗迹化石的形态也可以作为确定潮间-潮下带界线的古标志。但正如由McAlester和Rhoad所指出的那样, 掘穴的深度可能取决于水流湍动的程度而并不完全取决于本身在潮汐幅度内的位置。因而潮间带洞穴的深度常可能与较浅的潮下带相重复。然而实际存在的双壳类属种就能对湍动的情况提供信息。

当用某些特殊化石种的分布带来恢复潮区内的特定高度时, 尤应谨慎小心。决定某一个特定生物种垂直分布范围的条件是十分复杂的, Foster (1969, 1971) 讨论了对影响各种藤壶在潮间带分布的各种变量所作的广泛试验。他的结论是: 一个种在潮间带的部位及其地理分布是和它们的耐温度、抗旱度, 和其它气候因素等休戚相关的。

当一种动物对另一种动物捕食的现象成为决定后者垂直分布的一种重要因素时, 这种生物的垂直分布就不能不再加分辨地用作某种特定自然情况的指示标志。以往的实践 (Warren, 1936) 已发现典型的潮间区动物食用贻贝 (*Mytilus edulis*), 在用笼子保护防止海星侵袭时就能在潮下区等地繁盛发育。在这种情况下, 关键的捕食者在时间上和空间上的起伏, 可能对被捕者的垂直分布范围会有很大的影响。此外, 在绝对数量上相对地稀少的捕者很少有可能和它的被捕者保存在一起, 成为共生组合。

潮间带的宽度可以从几米至几十公里, 这取决于地形坡度和潮汐幅度。可以有理由作这样的推断, 在许多地方有较宽的陆缘海平台就会相应地有较宽的潮间带。同样必须牢记的是: 强潮型潮间带比弱潮型潮间带提供的小生境多得多。关于和浅的潮下带的区分, 请详见第三章。

Jackson (1977 b) 已指出在岩石质潮间带环境中群体动物稀少的特点, 而化石记录的情况又的确和Jackson的结论相符合。此外, 值得注意的是, 在正常情况下造礁型珊瑚, *Dasycladaceae*藻和海百合类并不在现代的潮间带环境中存在。下面是据一些研究者在许多化石记录的实例中试图确立潮间带下限的若干标准。

在化石记录中识别不同的潮间环境

海滩 Morton和Miller (1968) 对各种潮间环境及其剖面的独特性提供了广泛的描述 (图6—8); Stephen (1930, 见图9) 对在潮间带剖面中介壳生长大小不同情况提供了半定量资料。Womersley和Edmonds (1958, 见图10) 用实例表明在潮间带环境中可能遇到多少种含不同生物群的不同环境。

Hedgpeth (1957 a) 提出: 常常逐渐地过渡为泥质滩的潮间带砂质海滩, 和具有较大的不均一性的岩石质潮间环境或泥质潮间基底相比, 往往缺乏大的附着植物而且在其中生物群的种数少得多。这些潮间沙滩在其深处通常有一黑色的还原层。由于许多碎屑状食物来自海中, 螺类的捕食行为是很重要的; 同样, 持久的高温和干裂所引起死亡现象, 也是重要的。沿岸流能对幼虫的分布有影响, 海滩以及进入浅的潮下砂质环境区有许多生物的垂直分布带 (见图6—10, 165) 依据各种非生物的和生物的标准, 能够辨认出海滩-潮间环境, DeWindt (1974) 讨论的遍布的*Calianassid*类洞穴就是这个方面的许多标准之一。*Calianassid*的洞穴, 给人们提出了一个从侏罗纪至现代清楚的易认识的构造, 即被称之为*Ophiomorpha*的遗迹化石 (见Pryor, 1975; Sellwood, 1971; Weimer和Hoyt, 1964)。潮间带每一个不同的环境都有它自己复杂的生物和非生物面貌, 依据这些, 在有利的情况下就能认出该环境的存在。

我已指出过 (1975) 可以按照下列标准来识别过去的潮间环境: a) 相对低的生物分异度; b) 同一属在潮间带的种其个体要较潮下带同属的种为大; c) 虽然珊瑚礁可存在于平均低潮线附近, 但在潮间带缺失珊瑚礁; d) 潮间带也缺失有柄亚门类动物 (*Pelmatozoans*), 因为它不能忍受干燥 (Brower, 1975); e) 在今天的潮间带, 缺失热带、亚热带区域内浅的潮下带特征性的*Dasycladacean*藻类, 估计在过去也是如此。

盐水沼泽 盐水沼泽环境是强潮区特有的 (Davies, 1964; Gill, 1973, 1975), 它存在于温带区域, 实质上是热带红树林环境在热带以外的对应物, 但红树林在弱潮区也可存在。盐水沼泽环境在两极区缺失, 主要是由于那里冰的推力不允许这种类型的沉积物和生物能不受破坏地堆积下来。仅限于在盐水沼泽环境中生活的生物类群已被生态学家作了程度不同的详细研究, 因此古生物学家在识别盐水沼泽的动物群方面仍有如此大的困难 (在多数情况下, 植物群并不能被保存), 是令人惊奇的。Murray (1973) 曾借助底栖有孔虫指出: 这种环境在较年轻的地层中能借助和现代有孔虫群相比较而加以识别。在某些情况下, 盐水沼泽和红树林环境能被作为潮间沼泽来对待。若以此为定义, 则古生代的许多近海煤田和与它们共生的植物群, 根据它们和海相层紧密互层来推断, 很可能都可以看作潮间沼泽的代表。

红树林 自古新世以来就有古植物证据证明有红树林属种存在 (如红树林属*Rhizophora*, 海桑属*Sonneratia*, 海欖雌属*Avicennia*等, 包括水椰*Nypa*), 如果不是证明红树林环境存在的话 (Chapman, 1976, 1977; MacNae, 1968, 对红树林环境实际划分的

某些讨论; Muller, 1966)。由于热带和亚热带地区有剧烈的细菌活动和氧化作用, 而红树林环境在很大程度上又仅限于这些地区, 因而这类环境对于生物遗骸的保存是大为不利的。

完全有这样的可能性, 即古生代和古生代以后的大部分煤层代表了在较冷的温带区至热带区的活动沉积, 而不仅仅是热带的或亚热带的堆积物。依据现代和过去的红树林牡蛎壳上所留下的红树林皮的其他印痕, Plaziat (1970) 对红树林的存在提供了证据(图11), 而Stenzel (1971) 则提供了关于红树林牡蛎的其它背景。

Moorman (1963) 对下面的事实进行了讨论, 即红树林和其它热带的海岸静水环境会倾向于产生含硫化铁和有机质较高的残积物。这种材料最后将石化而成黄铁矿, 碳质页岩和粉砂岩。假如这些材料在石化作用之前稍被风化, 由于硫酸的作用会形成浅色的斑点, 从而形成了“猫状粘土”(cat-clays), 最后会形成明矾和黄铁矾, 石化的猫状粘土能在岩石中被认出, 而在其中保存的动植物群结合它们的岩性将有助于对它们的识别。

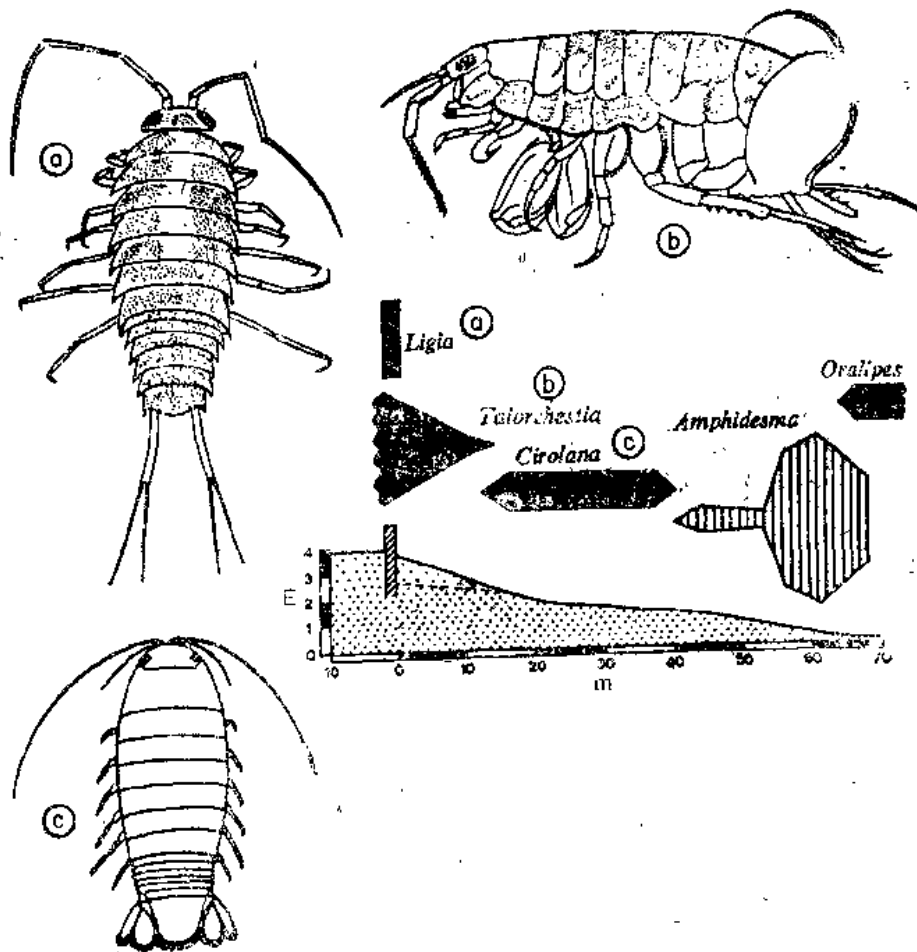


图6 新西兰开放型沙滩的剖面, 表示某些属种丰度的变化 (引自J. Morton 和 M. Miller, 1968)

剖面是以一东岸海滩为基础, 表示各个分带及其典型属种相对于双壳类优势种 *Amphidesma subtriangulata* 的丰度。a) *Ligia novaezealandiae*; b) *Tolorchestia tumida*, 具有一个特殊的扩大的后尾部; c) *Cirolana arcuata*