

# 第一章 总 论

## 第一节 古生物学的内容和研究对象

古生物学 (palaeontology) 是研究地质时期中生物界及其发展的科学。palaeontology 一词为 De Blainville 于 1825 年所采用, 代替当时的同义名化石学 (oryctology), 明确其含义为限于生物化石的研究。古生物学长期来从属于地质学, 在地质学科中列为专业基础课程。

古生物学的分科与生物学相对应, 分古植物学 (palaeobotany)、古动物学 (palaeozoology), 后者又可分无脊椎古动物学 (invertebrate palaeozoology) 和脊椎古动物学 (vertebrate palaeozoology)。由于显微镜的应用, 对古生物中形体微小的种类和古生物体的某些微细部分的研究称为微体古生物学 (micropalaeontology), 随后又独立分出以孢子花粉为主要研究对象的孢粉学 (palynology)。近年来又由于电子显微镜等新技术的应用, 尤以海洋石油勘探, 深海调查的开展, 正在兴起超微古生物学 (ultramicro-palaeontology), 主要是研究海洋中大小一般在  $10\mu\text{m}$  以下的超微浮游生物, 超微古生物的研究为所谓“哑地层”提供了生物学研究的途径, 对石油勘探和海洋研究也具有重要作用。此外尚有研究古老地层中所含化石的残余有机组分及其演变规律的古生物化学 (palaeobiochemistry) 为地层中古生物分子演化规律及生命起源问题的研究提供新方向。新近采用了生物统计方法, 使古生物的分类从单纯模式的形态定性方法逐渐趋于统计分析定量方法。六十年代以后古生物学研究随着一些新兴学科的发展而发生新的转折。反映了古生物学由积累资料的描述性阶段向综合性方向发展, 在传统的以分类描述为主的古生物描述学 (palaeontography) 的基础上, 以生物学的理论与方法综合古生物各方面的问题, 逐渐形成能与生物学 (biology) 相类比、相补充的化石生物学 (palaeobiology) 或称之为现代古生物学。

古生物学研究的对象是从沉积地层中发掘出来的化石 (fossils), 化石是保存在沉积地层中各地质时期的生物遗体、遗迹以及古生物残留的有机组分。化石必需反映一定的生物特征, 有些与生物无关易被误认为化石的物体或构造则为假化石, 如树枝石 (dendrite), 僵结人 (loess doll)、龟甲石 (septarian nodule), 叠锥 (cone in cone) 等, 是由于沉积成岩作用以及其它机械作用或化学作用所造形的自然现象。

## 第二节 化石的保存条件和保存类型

### 一、化石的保存条件

生物体能保存为化石的程度与其本身的构造和化学成分有关。一般化石形成的条件首先是生物体要具备化学成分较为稳定的硬体, 生物体是由软体和在其体内或体外的硬体组

成。软体部分为碳水化合物和蛋白质构成，死亡后易于腐烂或被摄食而消失，只有在特殊的情况下才能保存为化石，硬体部分因可不同程度地抵抗物理化学作用的破坏而保存下来。形成生物硬体的各种矿物质的稳定程度不同，如磷酸钙十分稳定，故古生代含磷酸钙的化石其成分能保存至今，同为碳酸钙质，但方解石较文石稳定，因而含文石的硬体很少见于中生代以前的岩层中；氧化硅（蛋白石）不很稳定，因此含蛋白石的化石多属新生代种类。由于有些矿物成分不稳定，保存于沉积物中的硬体物质有时被溶蚀成空洞或被其它物质所填充。其次是生物的遗体能迅速地被沉积物或其它介质所掩埋，免受物理、化学和生物的破坏。一般掩埋的沉积物越细保存的化石越好，如我国云南早寒武世澄江动物群，辽宁中生代的九佛堂组及山东临朐第三纪硅藻土中都保存了完好的化石。

## 二、化石保存的类型

根据化石保存的特点，保存类型可分实体化石、模铸化石、遗迹化石和化学化石四类：

（一）实体化石 指生物的遗体或其一部分保存为化石。在极为特殊的情况下生物体有可能完整保存几未遭受变化。这种特殊情况一是密封，如我国抚顺第三纪的琥珀化石，为由树脂所密封的昆虫所形成的完整化石；二是冷藏，如西伯利亚冻土层中保存的猛犸象，其皮肉保存完整无损；三是干燥，由于气候干燥使生物体失去水分保存为干尸（木乃伊）。通常生物死亡后，软体多腐烂或被摄食，其硬体亦经受不同程度的变化。自生物死亡，掩埋并经历一系列的变化，最终形成化石的过程称化石化作用（fossilization）。在硬体变化中多数为其矿物质发生变化，埋葬于沉积物中的硬体，被溶于地下水中的矿物质所填充或置换而变成石质，原物的构造仍可保存，这种作用称为石化作用（petrification），包括过矿化作用，即地下水中所含矿物质充填于生物硬体的空隙中，其原有的组织结构未变，但硬体变得致密坚实；置换作用，即生物硬体的原来成分为地下水溶解，并以其它矿物质置换，如溶解与置换速度相等，并以分子相交换，则可保存原硬体的微细结构，主要置换的矿物有氧化硅、碳酸钙、黄铁矿，分别称为硅化、钙化及黄铁矿化。有些生物的硬体仅由有机质组成，在保存过程中有机质成分内的挥发物质逸去，碳的含量相对增加，形成稳定的碳质薄膜称碳化作用，如植物和具几丁质硬体的动物的化石。

（二）模铸化石 古代生物遗体在沉积物或围岩中留下的印模和复铸物。常见的模铸化石有外模、内模、复型、内核和铸型等。

外模指保留于围岩上生物遗体的外表特征；内模指生物遗体内部形态在其填充物上的印模；复型为生物遗体被地下水溶蚀，所留空隙的充填物，复型的外形及表面纹饰与原物一致，但无其内部构造；内核指生物遗体中空部分的填充物，内核表面显示其内模；铸型为遗体在围岩中被溶蚀所留空间再为其它物质铸入而成，其形态与原物相似，但成分与结构和原物不同（图1—1）。

（三）遗迹化石（trace fossil） 遗迹化石一般指古代生物生活时期在其生活场所留下的痕迹。如高等动物遗留的足迹或行走时留下的行迹，低等动物活动时留下的拖迹或爬迹，生物在沉积物中的洞穴和坚硬物体上的钻孔以及动物的排泄物（粪化石）。从沉积学的角度来看遗迹化石是研究各种生物的成因构造，不同于实体化石。

（四）化学化石（chemical fossil） 化学化石是指古代生物遗体虽已腐烂消失，但某些有机物质如氨基酸、多糖类、脂肪酸等组成生物体的物质，可在化石或沉积物中保

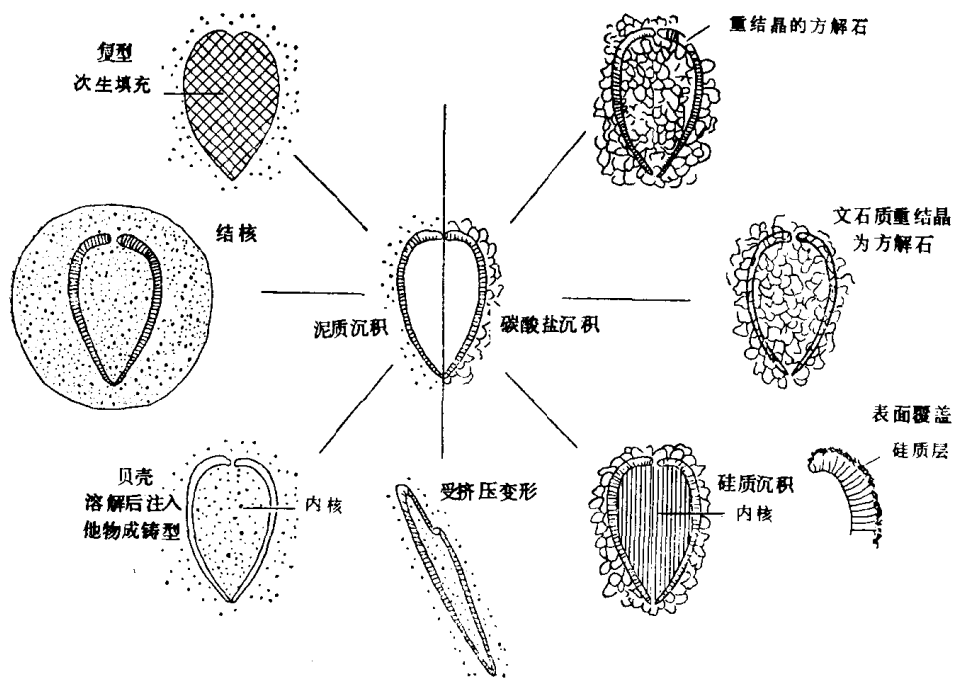


图 1-1 化石作用的可能过程  
(以双壳类贝壳为例)  
(引自Clarkson, 1980, 稍修改)

存, 虽不具原生物体的形态特征但具有一定的组成和结构的有机物质。组成生物体的生物化学特征各不相同, 研究岩层和化石中保存的有机物质为古生物学开拓了一个新领域, 对于研究生物的系统关系、分类、演化及探索生命起源等均将起重要作用。

### 第三节 生物界概述

#### 一、生命的起源和单细胞的出现

地球上最早的生命是如何形成的, 迄今仍是个在探讨的问题, 一般认为在几十亿年的漫长时间中地球上由无生命的无机物经化学演化和生物演化阶段逐渐发展而成现今的生物界。

**生命由无机物转化而成** 生命的基本物质主要是碳、氢、氧、氮、硫、磷等元素化合物的复杂组合。这些元素经自然界长期作用, 在原始海洋中形成了复杂的有机化合物, 即氨基酸及核酸等复杂化合物的胶体溶液。以胶体颗粒与水分子界膜形成相对独立于环境的体系, 既可从周围环境中吸取物质, 亦可将“废物”排出于体系之外, 构成具有新陈代谢作用的原生体。这种无细胞结构的原始有机体是由非生物向有细胞结构的生物转化的桥梁。

**细胞膜的形成** 细胞膜的形成是由非细胞的原生体向具细胞的生物演化的转折点, 为保证有机体与外界正常的物质交换, 原生体内的类脂分子和部分蛋白质分子逐渐同其它生命物质分离代替水分子界膜形成了细胞膜, 同时体内也出现了核物质〔核糖核酸 (RNA) 和脱氧核糖核酸 (DNA)〕的相对集中, 形成还未分化出细胞核和细胞器的原核细胞。因无细胞核, 只能行无性生殖, 这种原核细胞生物称为原核生物 (prokaryotes)。在南非太

古代地层中（约3200Ma前）发现的古杆菌化石（*Eobacterium*）即为古老的原核生物化石代表。原核生物至今仍广泛存在，如细菌和蓝藻。还有将此类生物独立为原核生物界（Monera）者。

**细胞核的出现** 细胞核的出现是由原核细胞进入真核细胞的一个标志。原核细胞内生命物质分化的结果，以脱氧核糖核酸（DNA）为基础在细胞内集结形成细胞核，以蛋白质为主体连同大部分核糖核酸（RNA）等在细胞核周围形成细胞质，同时也分化出各种细胞器（如线粒体，叶绿体等）形成真核细胞，由真核细胞构成的生物称为真核生物（Eucaryotes）。真核生物有细胞核可行有性生殖，增强其后代的机体，并促进生物的变异和发展。

**营养方式的变化** 营养方式的变化是促进生物的分异。地球早期环境是无游离氧存在的，原始生物以周围的有机物为养料，依靠发酵（无氧呼吸）获取能量，为异养和厌氧生物（细菌）。随细胞的出现和原核生物的产生，具叶绿素的蓝绿藻能利用太阳能行光合作用制造食物并放出氧，使原始生物从异养过渡到自养。游离氧的形成和积累，从原始厌氧生物分化出喜氧生物，使大气组成和性质发生变化，从原始还原态变成氧化态大气。生物界出现三种不同营养方式的类群：依靠分解作用行异养的菌类，行光合作用的自养生物（植物）和在无光线情况下通过氧化无机物而获得营养的化能自养的细菌及摄取食物的异养生物（动物）。以营养方式生物可分三界（菌、植物及动物）。现仍多分植物界和动物界两界。

## 二、动物机体的分化

自真核细胞生物的营养方式趋向专门化后，各自向植物和动物方面发展。如最低等动物由单细胞组成，称原生动物（Protozoa）。这类单细胞生物有时兼具植物和动物的营养方式，说明植物和动物都源出于这类原始生物。由单细胞动物分化发展为多细胞动物，即后生动物（Metazoa）。最原始的多细胞动物（海绵动物），其机体由两层细胞组成，细胞虽有分化，尚未形成明确的组织，且在胚胎发育中和其它多细胞动物的胚胎发育不同，属演化上的一侧枝，故亦称为侧生动物（Parazoa）。其它多细胞动物则称为真后生动物（Eumetazoa）。

## 三、动物的生殖、发育与生长

生殖是动物所具繁衍后代个体的能力与维持种族生存的手段。生殖分无性及有性生殖。无性生殖（asexual reproduction）不经过生殖细胞的结合由母体直接产生子代，常见方式有：分裂生殖（cell division）由母体纵裂或横裂为两个子体，如原核生物的细菌，蓝绿藻。孢子生殖（spore formation）由母体产生孢子，不经结合直接形成新个体，如孢子虫类。出芽生殖（bud reproduction）由母体一定部位上长出芽体逐渐增大，脱离母体成独立个体，如水螅。

无性生殖因无遗传信息的重组，子代继承的遗传信息与亲代基本上是相同的，基本上无其变异，演化缓慢，如蓝绿藻自其出现至今变化不大，但在生殖过程中不经复杂的胚胎发育阶段，发育快有利于种族繁衍。

有性生殖（sexual reproduction）通过两性细胞（雌配子和雄配子或卵与精子）的结合形成新个体。有性生殖具备双亲的遗传特性，有更大的生活力与变异性，在生物演化过程中具一定的进步性，有性生殖方式又分有：卵生（oviparus）受精卵在母体外独立进行

发育，胚胎在发育过程中全靠卵自身所含的卵黄为营养，故卵一般较大含卵黄较多，如无脊椎动物及大部分脊椎动物。卵胎生 (ovoviviparus) 受精卵虽在母体内进行发育，但其营养仍靠卵自身所含的卵黄，与母体无或只有很少营养联系，如鲨、某些毒蛇等。胎生 (viviparous) 受精卵在母体子宫内发育，胚胎通过胎盘自母体获得营养，直到出生为止，如哺乳动物中的真兽类。

有些生物在其生活史中包括几个不同的世代，不同世代的生殖方式各不相同 (通常包含无性生殖世代和有性生殖世代)，不同生殖方式轮流出现，这种现象称世代交替 (alternation of generations)。同种生物在其生活史中经历有性生殖和无性生殖，两种生殖方式所产生的个体，以及某些类别同种的雌体和雄体，在形态上有所差别，称为双形现象或性双形现象 (sex dimorphism) (见原生动物门有孔虫类的世代交替现象)。根据形态特征鉴别不同种类生物个体时，应考虑到双形现象的产生。

胚胎发育 有性生殖的多细胞动物自受精卵开始，经卵裂、囊胚、原肠胚等一系列的复杂的胚胎发育过程逐渐形成成体。受精卵进行多次卵裂，形成中空的球状囊胚。囊胚进而发展为原肠胚，形成外胚层、内胚层及原肠腔，原肠腔与外界相通的孔为原口 (protostome) 或胚孔 (blastopore)，以胚孔作为动物的口部的后生动物称为原口动物 (protostomia)。高级种类在原肠期后期，于原口相反一端，内外两胚层相互紧贴，最后穿成一孔成为幼虫的口称后口 (deuterostome)。凡具后口的动物称为后口动物 (Deuterostomia)。

多细胞动物除具内、外胚层外，多数种类在两胚层间进一步发育中胚层，其形成方法主要有两种 (图1—2)：一种是端细胞法。这种方法是在原肠期胚孔两侧，内、外胚层端部各有一细胞分裂成很多细胞形成中胚层，中胚层细胞间形成空隙为体腔，因在中胚层细

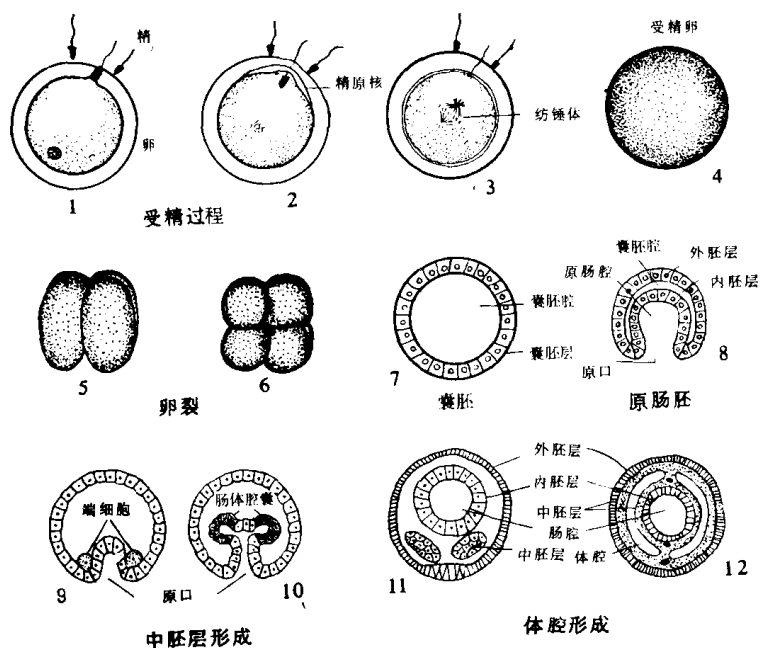


图 1—2 多细胞动物胚胎发育过程示意图  
(综合 Hickman 与 Meglitsch)

胞间形成，又称裂体腔。原口动物皆属裂体腔。如中胚层未分裂成空腔的动物为无体腔动物，只有体壁中胚层而无肠壁中胚层，利用囊胚腔所形成的体腔的动物称假体腔动物。另一种是肠体腔囊法。这种方法是在原肠期胚胎的背部两侧，内胚层突出成对的囊状突起称体腔囊，体腔囊和内胚层脱离后，在内、外胚层间逐渐扩展成中胚层，由中胚层包围的空腔为体腔，因体腔囊来源于原肠背部两侧故称肠体腔。后口动物是以肠体腔囊法形成中胚层和体腔的。

胚胎发育的过程，不同动物类别虽略有出入，但基本上是相似的，除低等的海绵和腔肠动物外，其它多细胞动物在胚胎发育过程中都要形成内、外胚层和中胚层，进一步发育各种组织，复杂的器官和器官系统。

**组织 (tissue)** 组织是由一些形态类似、机能相同的细胞群所组成。如肌肉组织即由许多具伸缩机能的肌肉细胞群组成。

**器官 (organ)** 器官是由几种不同的组织联合形成，具一定形态特征和一定生理机能的结构。一些在机能上有密切联系的器官联合起来完成一定的生理机能，即成器官系统

表 1-1 动物主要门类及其特征表

门 亚门		细胞分化及胚胎发育										
		细胞组成		细胞分化	胚层	口	体腔	真体腔形成方式				
原生动物门		单细胞	原生动物	未分化	无							
海绵动物门 古杯动物门		多 (后 生 细 胞 动 物)	侧 生 动 物	细胞分化	无真正胚层	原	无体腔					
									无真正组织			
腔肠动物门					二胚层 (辐射对称)							
蠕虫动物	扁虫动物门		真 后 生 动 物	细 胞 分 化 具 组 织 、 器 官					三胚层中胚层形成体腔(体呈两侧对称)	口	真 体 腔	端细胞法
	纽虫动物门											
	线形动物门											
	棘头动物门											
环节动物门 (其它略)												
软体动物门 节肢动物门												
触手 环 动物	苔藓动物门											端细胞法— 肠体腔囊法
	腕足动物门											
棘皮动物门 半索动物门						后 口		肠体腔囊法				
脊索动物门 尾索动物亚门 头索动物亚门 脊椎动物亚门												

(organ system)。如口、食道、胃、肠及各种消化腺有机地结合起来形成消化系统。

由单细胞发展至多细胞，多细胞经细胞分化及胚胎发育的变化，表明了动物由简而繁，由低级至高级的发展过程。动物在分类位置上的高低是与胚胎发育的低级至高级相关的。动物主要门类（按发展顺序）及特征见表1—1。

**生长** 指个体在胚胎发育后进入胚后的发育变化。生物体的生长极为复杂，从幼年到成年通常包括若干变化，其中有细胞数目的增加，细胞大小及类型的变化，各部分生长相对速度的变化等，其形态可以突变（经历变态）或渐变方式进行。多数动物在生长过程中经历幼虫阶段，如昆虫的生长多经幼虫、蛹发育为成虫，幼虫与成虫不仅形态不同，其活动方式、摄食习性及生活环境也多不同。海洋底栖固着生活的动物，多具游泳生活的幼虫阶段，使该类动物可扩大其地理分布范围。

具骨骼支撑或保护身体，或肌肉附着骨骼的动物，随肉体的增长，骨骼亦加大，骨骼的增长可反映个体从幼年至成年的逐渐变化。一般外骨骼的增长方式可不同。新骨质在原骨骼上不断递增，如软体动物的贝壳，可从贝壳的生长线上反映骨骼在幼年至成年的变化；有的骨骼生长是新的骨骼增添；有的采取蜕壳方式阶段性地进行外壳的脱落和新壳的形成，以适应肉体的增大。一般个体的生长经历幼虫、青年、成年至老年。成年期的个体构造趋于稳定，为分类的依据。

## 第四节 生物的分类、命名与系统学

生物种类繁多，千差万别，以至在如此浩瀚的生物领域之中没有两个完全相同的个体，但各种生物之间也并非孤立无关。根据生物的形态、生理、生化和生态等方面的异同，可把它们划分为各种类群，同一类群生物之间在特征和特性上是相同或相近的，不同类群间则有程度不同的差异，差异的大小常反映其间亲缘关系的疏密程度。研究各类群的异同和亲缘关系的疏密，加以分门别类，并给予统一的学名而建立分类系统，这种对生物进行分类的理论和实践为分类学 (taxonomy) 研究的内容。将某类生物按其亲疏异同，归纳为不同的分类等级称之为分类 (classification)。古生物的分类与现代生物分类相同，按照亲缘关系所作的分类称为自然分类，但化石常因保存不完整或亲缘关系不明，仅依化石形态上相似性所作的归类称为人为分类。

### 一、分类等级

生物按其性状的异同及亲缘关系可划分为高低不同的分类等级。主要分类等级为界 (kingdom)、门 (phylum)、纲 (class)、目 (order)、科 (family)、属 (genus)、种 (species)。为了更精细的分类要求，还可在这些基本分类等级间加辅助分类等级，即在基本分类等级之前冠以“超” (super-) 或“亚” (sub-) 而成。如超科 (superfamily)、亚属 (subgenus)。在亚纲之下有时还补以次纲 (infraclass)。

归入任一分类等级中的生物类别则称之为分类单元 (taxon)，或称为分类群。如节肢动物门 (Arthropoda)，三叶虫纲 (Trilobita) 等。每一分类单元都由一些具共同性状的生物组成。

### 二、命名

所有研究的生物，都必需有一个科学的名称称为学名。按国际生物命名法规，生物各

级分类单元的学名，概用拉丁字或拉丁化文字。属和属级以上的生物学名用单名法，即由一个名词组成，种的学名用双名法，即由种本名和它从属的属名组合而成，属名在前，种本名在后，种本名多为形容词构成。属级以上的各级分类单元的名称如分别归入门、纲、目、科的生物学名在印刷体中皆以正体字书写，学名第一字母要大写，如Protozoa（原生动动物门）。属级生物名称，包括属及亚属，学名皆以斜体字书写，第一个字母要大写，如*Redlichia*（莱德利基虫），亚属名应附在属名后的括号中，如*Waagenophyllum*(*Liangshanoophyllum*)。种级名称，包括种和亚种，种名为双名，在印刷体中皆为斜体字。亚种学名用三名法，即由亚种名本身和其从属的种本名、属名所构成，亚种本名置于种名后，如*Verbeekina verbeeki sphaera*。为了查考方便，在各级名称之后注以原命名者的姓氏和年代。如我国地质学家李四光于1934年所命名的圆形南京蕨，其学名完整的写法为*Nankinella orbicularia* Lee, 1934。

优先律与同名律为生物命名规定的基本原则。优先律指一生物分类单元的有效名称，应是符合国际动（植）物命名法则规定的最早发表的名称。某一分类单元如被给予不同的名称（同物异名），按优先律仅确定其中最早发表的有效名称为正确名称，其余名称应废止。如*Cyrtospirifer*（弓石燕）曾先后被命名为*Cyrtospirifer*, *Sinospirifer*, *Grabauspirifer*, *Euryatospirifer* 等许多同物异名，根据优先律，*Cyrtospirifer* 最早命名，应为其正确名称。同名律指一个可用名称的次同名必需废弃另改新名。如苔藓动物一属1875年被命名为*Tetrapora*，而1915年有人又将横板珊瑚的一属也命名为*Tetrapora*，因此*Tetrapora* 一名代表了不同动物类别的两个属，前者为首同名，后者为次同名，根据同名律，次同名应予废弃，因此横板珊瑚的次同名*Tetrapora* 于1940年被另起新名*Hayasakaia* 代替。

鉴定古生物分类名称时常用的几种缩写词符号及其含义：

属名或种名当第一次提出时，在发表时应分别于属名后加注gen.nov.(genus novum, 新属)，种名后加sp.nov.(species nova, 新种)的缩写符号。如一个种及其所归的属都是新建的，则在新种名后记以gen.et sp.nov.(genus et species novi, 新属及新种)的缩写符号。

在确定古生物的分类单元时，由于文献资料不足或化石标本保存不好等原因，鉴定者不能准确地肯定所鉴定标本属于某已知分类单元（常指种）或建立一新的分类单元时，即未定命名(open nomenclature)或保留命名，通常所使用的几种缩写词：cf.(conformis, 相似)相似种，表示鉴定种与某已知种在形态上有一定程度的相似性，但不能肯定属于该种；aff.(affinis, 亲近)亲近种，表示与某已知种似有亲缘关系，而形态特征有差别；sp.(species, 种)未定种，表示建新种材料不足，归入已知种有困难；sp.indet.(species indeterminata, 不能鉴定的种)不定种，表示标本差，不能鉴定到种。

### 三、系统学

系统学(systematics)是对分类学所使用的方法和程序以及生物分异，它们中任何的和所有的各种关系的理论上研究的科学。

系统学在其发展过程中有不同的分类体系，但归总不外乎是人为分类（形态分类）和自然分类（亲缘系统分类）两大类。人为分类是根据人们主观拟定的生物在形态表征上的一些相似性进行分类，不强调亲缘关系的作用。自然分类则是以亲缘关系为主而划分的分类

体系。早期的分类以模式概念 (typological concept) 为基础, 假定所有的分类单元的 成员都符合一个“模式”, 强调其稳定性, 忽视其变异性。认为一个种只需要一两个模式 标本即可构成种的特征依据, 着重模式标本形态的相似性, 未考虑其亲缘关系, 纯系人为 分类。当前流行的系统学派大体分三种:

综合系统学 (synthetic systematics) 为Simpson (1961), Mayr (1963, 1969) 及 Bock (1974) 等, 以达尔文进化论和现代生物种的概念为基础, 划分分类单元的主要方 法是以形态总体相似性的程度及共同祖先的亲密程度为依据, 为现今多数人所采用。

数值系统学 (numerical systematics) 为Sneath 和 Sokal (1963) 所提出, “分类 单位间的亲缘关系和相似性的数值评价, 并以亲缘关系为基础将这些单位排列成分类单 元”。其基本原理是分类应完全基于表型 (指生物的遗传类型即基因型在环境中实际表现 出的性状类型) 性状的总体相似性, 两个种关系愈近, 其共有的性状就愈多。性状上的相 似性被假定反映了共同基因, 因此相互关系意味着遗传关系。这些性状被转换成数字编 码, 并输入程序计算机。

分支系统学 (cladistics) 为德昆虫学者Hennig(1966) 首次用英语系统阐述分支学 派观点的。认为生物分类应先弄清各系列的亲缘关系建立分支,

区分原始特征 (祖征) 与衍生特征 (裔征), 然后建立由祖先种一分为二形成姊妹群的谱系关系。分支系统学是根据系统发育为分类基础的, 出现早演化上原始的特征通常归为祖征, 其所在分类位置级别高, 出现晚演化上进步的特征可能为裔征, 在分类位置上级别较低。强调按亲缘关系所确定的分支进行分类, 总体相似性必须服务于亲缘关系。然而总体相似性和亲缘关系不一定是等同的, 即形态上的相似性不是谱系关系的标准。如图1—3.a示四种分类单元的谱系关系。根据形态上的相似程度鳄鱼 (B) 与蜥蜴 (A) 的关系比与家鸽 (C) 或麻雀 (D) 的关系较近。如从亲缘关系考虑其共同祖先 (图中以空白圈表示), 则鳄鱼家鸽、麻雀的共同祖先 ( $t_2$  为代表) 比蜥蜴和其余分类单元的共同祖先 ( $t_1$  为代表) 关系较近。图 1—3. b 示根据总体相似性和亲缘关系进行两种归类的区别。分支系统学目前发展甚快, 已引起分类学者的重视。

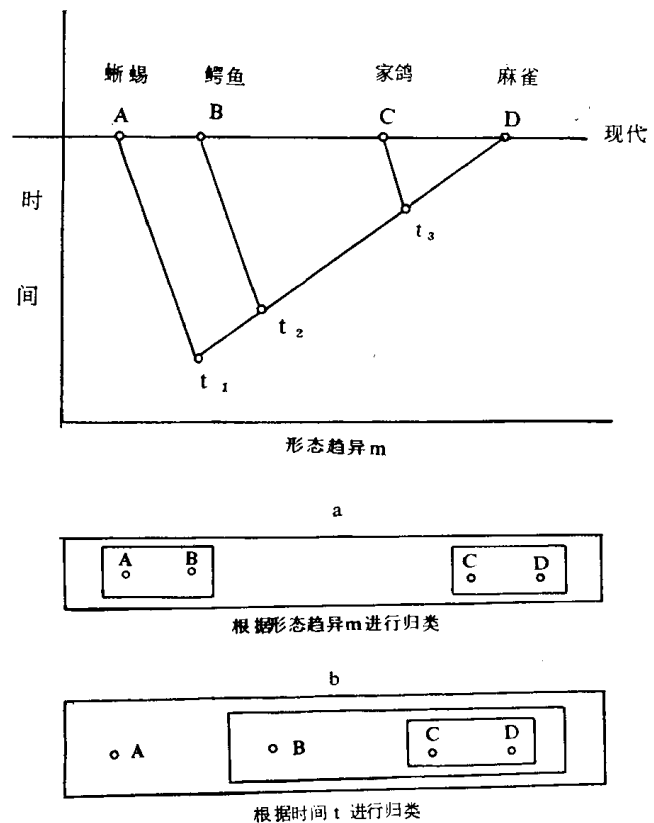


图 1—3 根据形态分异归类 (a) 与根据时间按亲缘关系归类 (b) 的比较  
(据 Hennig, 1950)

## 第五节 生物与环境

地球表面可分为大气圈、水圈及岩石圈三部分。大气圈包括上部同温层及下部对流层。整个水圈、岩石圈的上部及大气圈的下部是地球上生物活动的范围。地球上生物能够生存的空间区域称为生物圈，总厚度约为33km（图1—4）。生物在生物圈内可划分为水生、陆生、气生和寄生四大类。水域为最早、最原始的生物生活处所，生物是由水域逐渐向陆上和空气中发展的。

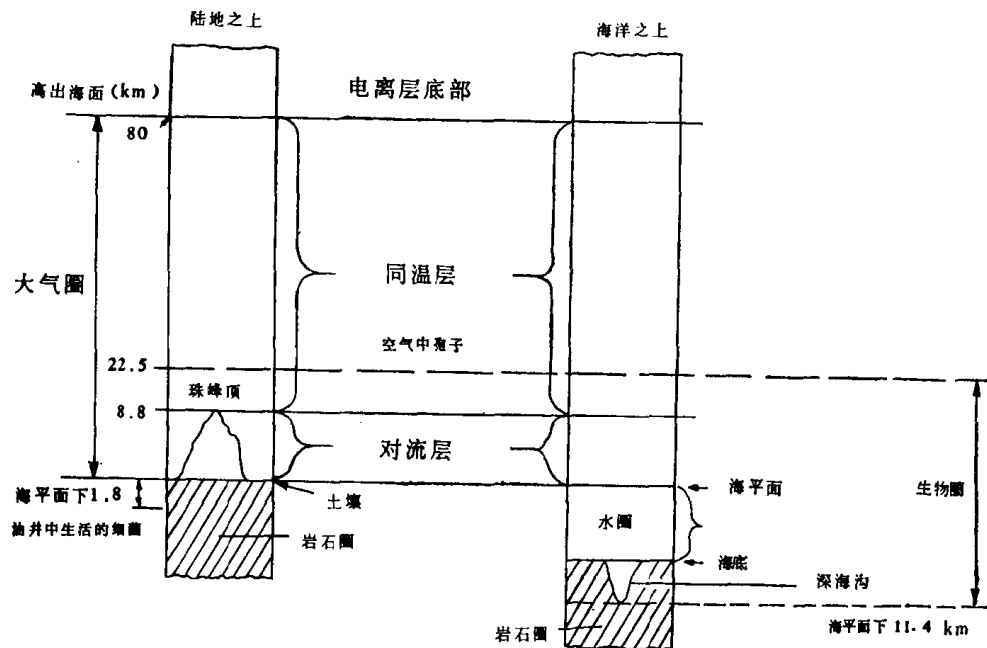


图 1—4 现代的生物圈  
(据 Tasch, 1980)

地球上的生物种类繁多，每种生物都在一定的环境中生活。生物的环境是指生物生活周围的一切因素，包括生物因素和非生物因素。生物因素是指生活在一起各类生物之间的关系，其中最为重要的是食料关系；非生物因素包括物理化学条件，主要指温度、水分、光线、气体及含盐度等。生物在生命活动过程中因周围环境条件的变化而影响其发展和生存，同时生物的生命活动对周围环境亦产生直接或间接的影响，两者是相互作用相互影响的。

生物生活的环境基本上可分水生及陆生两种。水域中具有许多对生物生存非常有利的物理化学等因素，故在水域中生物分布广泛，种类繁多，且在地质时期中生物的遗体大都保存在水成沉积物中，因此了解水生生物的生活环境对古生物学的研究甚为重要。

水生生物生活环境的物理化学因素主要是光线、温度、含盐度、含氧量及其它气体的成分、压力和水底性质等，这些因素的变化与水域的性质和水域的分区有关。

地球表面的水域主要是广阔的海洋，其次是分布在大陆内部的湖泊与河流。虽然同属水域，环境类似，但海洋环境由于面广水深，存在历史悠久，相对于大陆内部水域环境的理、化因素更为优越，生物种类繁多，其中许多生物只限于海生，尤其是一些较原始种类。

## 一、水生生物的生活方式

生物的生活方式是指生物在生存过程中为适应环境所具有的活动方式和营养类型等。

### (一) 活动方式

**浮游生物 (plankton)** 这种生物无运动器官，或运动器官极不发育的生物，通常浮游在水中随波逐流。可分为浮游植物和浮游动物两类。浮游植物又分小型浮游植物和微型浮游植物（如硅藻、硅鞭毛藻、颗石藻等），浮游动物的大小自小于 $60\mu\text{m}$ 的微型浮游动物及小型浮游动物至巨型浮游动物，如水母的某些种类个体直径可达 $1\text{m}$ 或以上。浮游生物除终生营浮游生活的永久性浮游生物外，还包括一些临时性浮游生物，如低纬度暖水中各种无脊椎动物在其幼虫阶段多行浮游生活，成年行底栖生活，相对在高纬度地区底栖生物一般缺乏浮游幼虫阶段。这类生物可认为与水底无关。

**游泳生物 (nekton)** 亦称自游生物。这种具有强而有力的运动器官的动物在水中能主动游泳。这类生物与水底的关系不密切。

浮游生物和游泳生物因与水底无密切关系，为区别于底栖生物，合称为水层生物或大洋生物 (pelagic organism)。

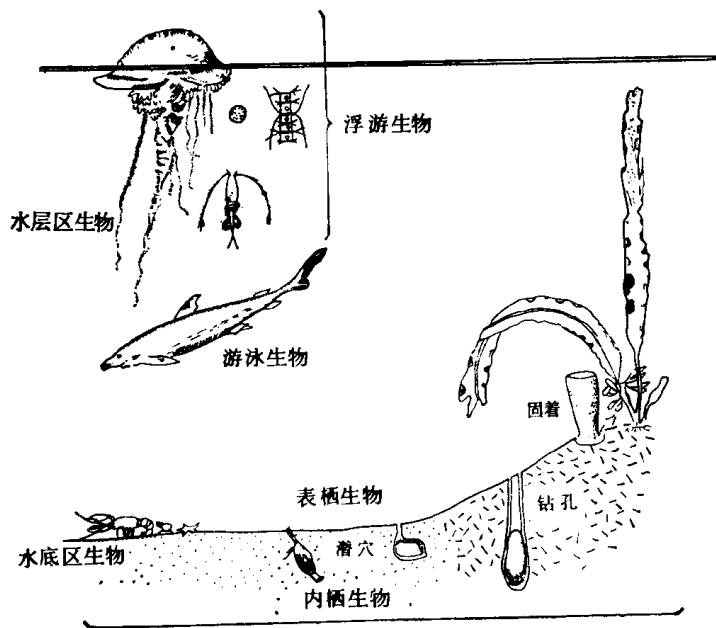


图 1—5 海洋生物的主要活动方式

(据别列齐娜, 1953, 稍改变)

**底栖生物 (benthos)** 所有栖居于水底的生物统称为底栖生物。包括生活在底质表面上的表栖生物 (epibionts) 和底质内的内栖生物 (endobionts)。表栖生物可分为表栖植物 (epiflora) 和表栖动物 (epifauna) 两类。表栖动物按其活动方式可分为固着于底质表面上的固着型 (sessile) 和在水底自由移动的动物游移型 (vagile)。内栖生物亦分内栖植物 (endoflora) (如厌氧细菌、某些藻类等) 和内栖动物 (endofauna)。内栖动物，包括在松散的底质内潜穴型 (burrowing) 和在坚硬的底质上的钻孔型 (boring)。一般掘穴动物多可在底质内移动，翻卷，目的是寻找食物和躲避敌害；钻孔动物则定居不移动 (图1—5)。

水生生物的活动方式除上述三种主要类别外，尚有些特殊类别，如寄浮游生物 (epiplankton) 是指附着于浮游生物或漂浮物体上的“底栖”生物，本身属底栖生物，但具浮游生物所经历的各种环境；游泳底栖生物 (nektobenthos) 是指既可停留在水底栖息，也可在水底爬行，或在接近水底的水层游泳或快速移动的生物；半内栖动物 (semiinfauna) 是指某些表栖生物其身体部分潜入底质内生活。

## (二) 营养类型

生物分自养与异养两类。植物与细菌靠光合作用或化能行自养，动物则为异养。异养动物分：

植食动物 (herbivore) 以植物为食，主要分布于透光层植物繁盛的区域；

肉食动物 (carnivore) 捕捉其它动物为食者；

腐食动物 (saprophage) 以生物的尸体为食者；

悬食动物 (suspension feeder) 以悬浮于水层中微小的生物或有机质为食者；

碎食动物 (detritus feeder) 以沉积在水底表面的有机质薄膜为食者；

泥食动物 (mud feeder) 吞食水底泥砂汲取其中有机物者，亦称食沉积物动物 (deposit feeder)；

寄生物 (parasite) 寄居在某种生物体内 (宿主)，并以其营养物为食者。

## 二、海洋环境的主要分区

由于生物生活方式不同，所有水域中的生物生活的环境可分为水底区 (底栖区) 和水层区 (漂游区)。前者包括全部水底，后者包括所有的水层。这两区在海洋环境中远较大陆水域复杂。现将海洋按垂直深度分区简述如下 (图1—6)：

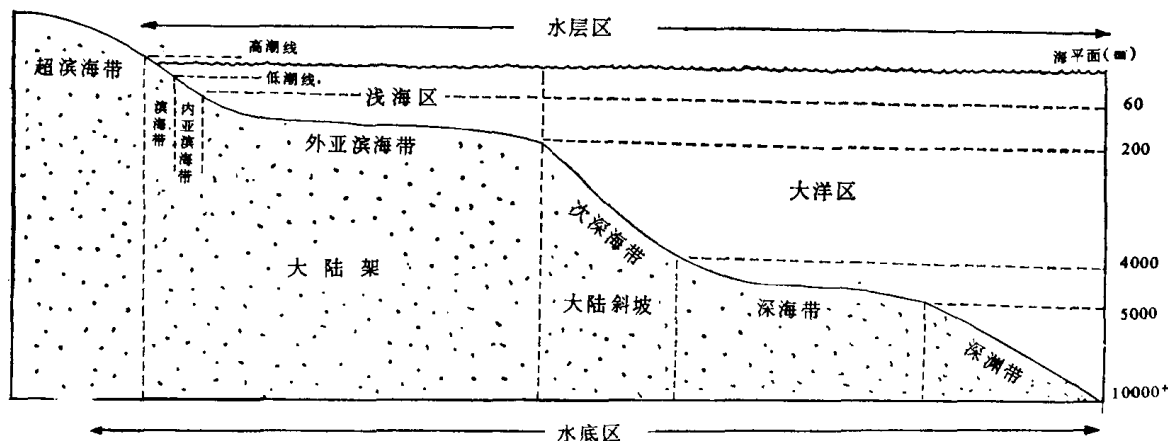


图 1—6 现代海洋分区  
(据 Laporte, 1968, 稍改)

(一) 水底区 (benthic) 水底区包括所有的海底以及高潮时海浪所及的全部地域。水底区主要可分两大系：浅海系及深海系，两系以水深 200 m 左右为界限，相当于大陆架外缘，同时也为海洋中透光带和无光带的界线。浅海系可再分滨海带及亚滨海带；深海系再分为次深海带、深海带及深渊带。

滨海带 (潮汐带) 此带为介于高潮线和低潮线间的地区，又称潮间带。由于海水潮

汐运动，进退不定，时而淹没，时而露出，海浪冲击强烈，物理、化学条件极不稳定，一般生物难以生存，只有少数具较厚硬壳或吸附、固着在岩石上及洞穴、钻孔种类的生物存在。

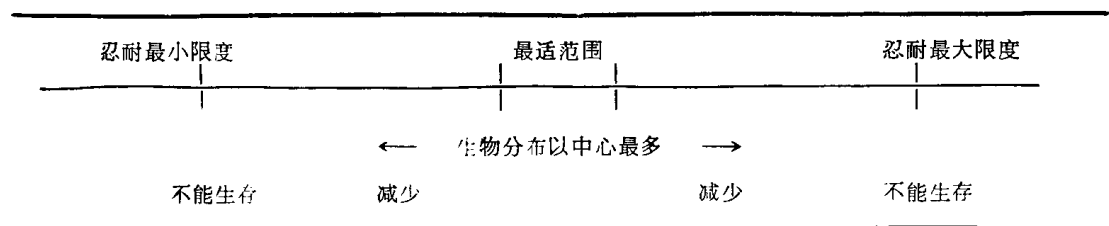
**亚滨海带（亚潮汐带或潮下带）** 位于低潮线以下至水深达 200m 左右海水覆盖的大陆棚处。此带又以水深约 60m 左右，大体上为根生植物所能大量生长的范围为界称内亚滨海带，该带因植物繁盛，动物种类亦极多，60—200m 左右的区域称外亚滨海带，此带光线较弱，植物稀少，动物种类亦较少。

**次深海带、深海带及深渊带** 为大陆斜坡处及其下的大洋海底。此处无光线，植物不能生存，动物为一些特殊的主要为肉食、碎食和泥食种类，或与化能自养细菌伴生的种类。

（二）水层区（pelagic） 覆盖于水底区之上的全部海水都包括在本区内。在水平方向，水层区可分为浅海区，即水底区浅海系（大陆架）之上的海水部分和大洋区，即水底区深海系之上的海水部分。在垂直方向，大洋区又分为上下两带，上部为透光带，下部为无光带，两带以 200m 左右深度为界限。大洋区以空间宽广，垂直幅度大，盐度增高等特点与浅海区不同，两区间生物亦异。浅海区有些动物在幼虫阶段于水层中营游泳生活，后沉落水底行底栖生活，在生活过程中与水底区仍有联系，而大洋区的生物终生营浮游或游泳生活，生活过程中与水底区无联系，仅死亡后沉落海底形成各种生物的沉积物，如硅藻软泥、抱球虫软泥、放射虫软泥等。

### 三、环境因素与水生生物的关系

影响生物生活的环境因素很多，通常可分为物理、化学因素和生物因素两类，前者包括底质、光线、含盐度等，后者是生物间的各种关系。这些因素彼此相互关联，每一种生物生存的环境因素的变化范围有一定的限度。生物对环境因素的适应能力称为对该因素的耐力（或耐性）（tolerance）。超出这个限度生物的生命活动要受影响甚至死亡。通常把每一种因素对生物的影响从最小到最大限度的忍耐力称耐力律。（陈鹏等，1986），如下所示：



对某一环境因素耐力范围大的生物称广适生物，耐力小的称狭适生物。如就温度因素来说，造礁珊瑚是只限于生活于热带低纬浅海范围内的狭温性生物的代表。

#### （一）物理、化学环境因素

**底质（substrate）** 底质是生物居住和移动所依附的物质。底质在动物生活中通常起着活动基地、附着点、隐蔽所、营养物质来源等方面的作用。底质可分为软底及硬底两主要类型。软底范围较广，凡未胶结的沉积物能作为生物生存的底质，从海岸巨砾堆，粗砂至海底软泥等都属软底范围。硬底主要是岩石、木材、各种贝壳和其它坚硬的物体。底

质对水生动物的生长发育和分布有明显的影响。一定性质的底质经常和一定的水体理化条件及食料分布有关，因之不同底质则具有不同的动植物群。泥食生物主要分布在泥质细沉积物中，一般代表静水环境，沉积物中含丰富的有机质；悬食生物主要分布在砂质沉积物中，水动力较强，足以使悬浮食料供给生物（图1—7）。此外，某些底质是生物活动的直接或间接产物。如生物礁是由生物活动而形成的底质的最好例证。

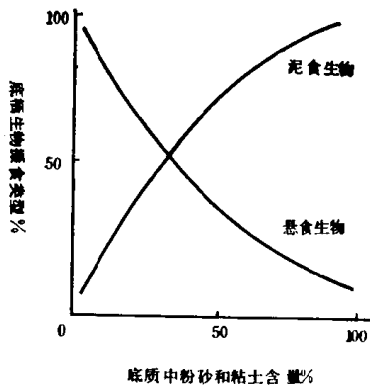


图 1—7 底质中粒度大小与底栖生物摄食类型的相互关系 (据Sanders, 1956, 1958)

此外，某些底质是生物活动的直接或间接产物。如生物礁是由生物活动而形成的底质的最好例证。

**光线** 日光是生物的一个重要环境因素，生物生活所必需的能量几乎全部直接或间接来源于日光。植物吸收日光进行光合作用制造有机物，除供本身营养外，又为动物的食物来源，因此日光是生命系统的最基本能源。光对水域中的生物有不同的影响，与水域光照条件有着最紧密联系的是水底植物及浮游植物的垂直分布，如近岸处生长绿藻及褐藻，较深处（20—30m）以褐藻为多，其下光线较弱则生长红藻，红藻的下限在200m左右。

**温度** 温度是水域中生物发育和分布的重要因素之一。温度决定生物的组成，大多数动物（除恒温动物外）的体温直接受外界温度的控制。此外生物在水域中的水平和垂直分布，生物的构造，个体大小及周期性变化等都与温度有关。

世界海洋一般分五个主要温度区：即热带区、两个极区和两个温带——近极区（即暖温带与冷温带区）。各主要温度区并不完全以纬度线来划分。根据大陆外形，海洋底部地形及寒流和暖流分布而各有不同，各主要温度区之间的界限亦不规则。

热带区表层水温不低于15℃，年变动不显著，通常不超过2—3℃。热带浅海区生物繁盛，多种多样，多为狭温性喜温生物的原产地。和浅海区相反，热带大洋区的生物极为贫乏，因冬季变冷现象不显著，热量垂直流转只限于50—70m深的表层水中，大洋深处积累的大量植物所需的无机盐类不能流转到表层，影响植物的发展，是大洋热带水域生物发育不盛的基本原因。

温带区和近极区一年中最冷时期的零度等温线为温带区和近极区的界限。其水温的显著年变动是温带的特征，生物主要为广温性生物；近极区温度的年波动不超过2—3℃，为冷水环境，生物多为狭温性。温带区和近极区的浅海生活区要比热带区为单调，因此生物的种数减少。近极区的大洋生物较丰富，是由于表层水中含大量生物所需的无机盐类，这是因为冬季的强烈变冷现象引起剧烈的水层垂直流转，将深层的无机盐类大量地输送到表层供藻类繁殖，亦为以浮游植物为食的动物的繁育创造了条件。

南北两近极区的生物由于适应于冷水环境常呈现相似的现象，尤其是浮游生物，这种现象称为两极同源（bipolarity），古生物中亦见此现象，如早二叠世分布于澳大利亚、新西兰及南非和南美的某些双壳类（*Atomodesma*, *Kolymia* 等）与阿拉斯加、东西伯利亚以及我国东北北部的双壳类有共同面貌。一种解释认为由于冰川时期海洋温度普遍下降，造成了冷水环境的生物从一半球进入另一半球的有利条件，冰川融化后，冷水环境的生物在热带区不适于生存而死亡，使这一类生物仅限于两半球的近极区冷水环境（图1—

3)。与两极分布相对应，许多喜暖生物常集中于热带区称热带分布 (tropical distribution) 现象，典型热带分布的生物如造礁珊瑚。

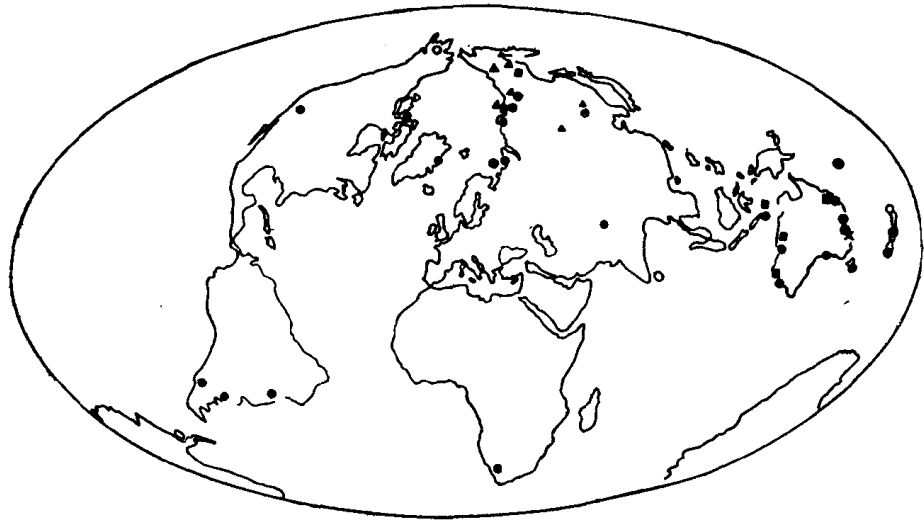
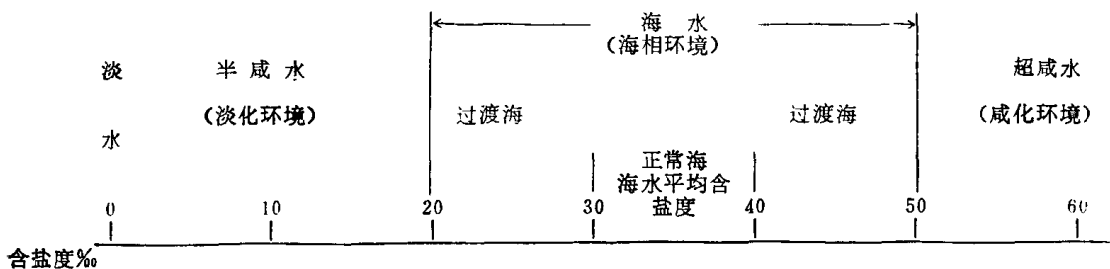


图 1—8 双壳类 *Atomodesma*, *Kolymia* 及 *Permoceramus* 的地理分布 (两极分布)  
 ▲—*Kolymia*, ×—*Permoceramus*, ■—*Atomodesma* (s.s.), ●*A. (Aphanaia)* 或 *A. (Intomodesma)*  
 (据Kauffman等, 1975, 稍简化)

极区生物种类少，主要为狭温喜冷性生物。

**含盐度** 盐度和温度一样是与水生生物发育有关的最重要环境因素之一。生物体内都保持一定量的营养盐分，其浓度与所处的介质相平衡，介质盐度改变则破坏其平衡，对于含盐度的调整，各类生物的适应能力不同。适应盐度变化范围的小称狭盐性生物；适应较大范围盐度变化者为广盐性生物。

按水域中溶解盐类的含量，可分淡水、半咸水、海水和超咸水几种，大多数水域属海水和淡水两种，其含盐分的范围如下：



与海相环境相对应，淡水环境与咸水环境又称为非海相环境。

淡水水域常因面积小，深度浅以及存在的短暂性，环境因素变化大，不稳定，生物的显著特点是种类较少，分布面广，变异性大。

淡化环境是指内陆的港湾，河口前形成的广大半咸水区以及强烈淡化了的海域，如波罗的海、黑海等。半咸水水域的生物有来自海水或淡水的广盐性生物，亦有半咸水域中特有的生物，其种类远较海水水域为少。

海水中的含盐量不一致，一般浅海区较低且多变，大洋区较高且稳定，因此大洋区的

生物为典型狭盐性生物，浅海区的生物多属广盐种类。海水水域中生物种类多，尤其是浅海区。

咸化环境分起源于海洋和大陆两类。海洋起源的超咸水域通常是由过去的海湾部分或全部与海洋隔离，淡水流入少或不流入，蒸发强烈，使其含盐度增高，随咸化过程的发展，水域中原来典型的海洋生物显著改变，种类稀少，且出现特殊的超咸水生种类。大陆超咸水水域含盐量变化幅度很大，这种水域在干旱的沙漠和草原地带分布广，生物种类极为贫乏，除少量为超咸水水域特有的生物外，主要来源于淡水与半咸水水域中的广盐性生物。

## （二）生物因素

生物的环境因素主要为生物在食料上的相互关系。大体上可分为攻击关系、竞争关系及共生关系等。

攻击关系是某类生物从另一类生物的活体直接取食而生活。攻击的生物是被攻击种类的天敌（natural enemy）。主要包括捕食关系，即捕食者（predator）取食其它种生物，被食者一方称食饵（prey）和寄生关系，即寄生者附着于其它动物体上（寄主）摄取其营养，而使寄主死亡。

竞争关系在生物间并非相互直接攻击，而是争夺共同食饵。最激烈的竞争常在生活习性接近的种间，因此在相同的生活环境中不可能有两个或更多的种共同存在。

共生关系包括彼此受益的互利关系（互利共生）及一方受益，另一方无害的共栖关系。在化石中在某一层位中发现的各种化石，在未分清其相互关系时一般称其为共存生物。

大陆环境较海洋环境变化大而复杂。大陆上的水域包括湖泊、江河与沼泽，它们的物理化学因素变化多，环境极不稳定，其中最主要的生态因素为水的活动量和水表面与水深比。水活动量（水流）的大小影响氧与营养物质的上下循环，水流强的水域，原地栖息的生物可具特殊的适应，避免被水流携带至他处，水表面积与水深比影响溶解于水体中氧的分布。浅水环境含氧充分，生物繁盛，深水湖中含氧不足，底栖生物稀少。大陆水域与海洋环境相比，生物种类较少，数量较多。大陆环境中物理化学条件变化大，因此陆生生物需要有高度适应的组织器官，如高等植物和脊椎动物。

## 四、生物体的功能形态分析

生物在其生活活动中，必需使本身的形态特征适应于外界环境条件。生物在发展过程中，器官的功能对形态特征的变化起重要作用。如一些海生无脊椎动物成年时底栖生活，但幼虫阶段确为自由游泳，并具备适于游泳的形态特征，如具簇状或环带状纤毛，能随水流漂浮或游泳至较远的地域。幼虫后期沉落水底后变态发育为成体，成体的形态因生活方式不同变化很大，如掘穴的蛤类发育楔形足；水底爬行者附肢发育如虾、蟹，固着于硬底生活者分泌坚实外骨骼如硬珊瑚。

生物的一些功能与其硬体部分紧密相关。各种脊椎动物的附肢为适应各种不同的活动方式而有很大不同，适于水中游泳的种类附肢变为偶鳍；陆生脊椎动物为适应陆地生活而具四肢支持身体在陆地上奔跑；陆生种类再返回海洋（鱼龙、鲸），四肢改变外形似鳍，飞行的脊椎动物（鸟及蝙蝠），四肢被覆羽毛或皮膜，为适应空气动力的稳定构造（图 1—9）。这种硬体保存为化石，可藉以推断其在生活中所起功能，从而可阐明其生活环境和生活方式。

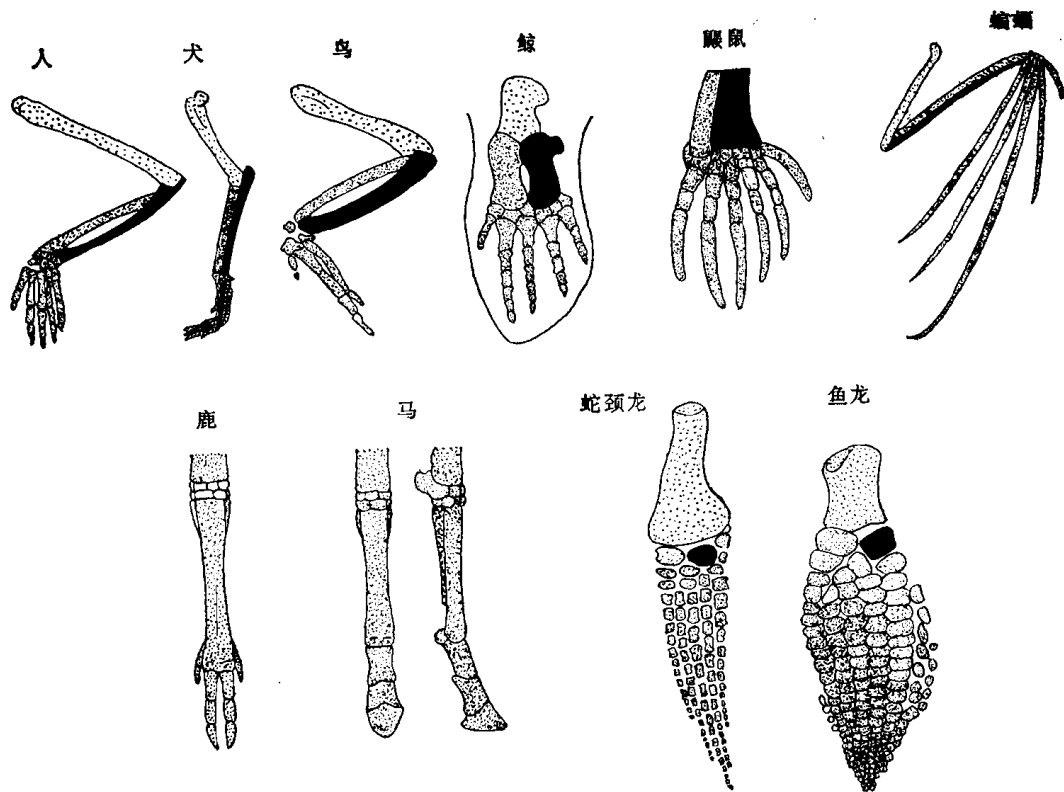


图 1—9 各种脊椎动物前肢构造示同源  
(据Laporte, 1979)

又如哺乳动物牙齿形状与其功能的紧密关系。哺乳动物的基本齿式包括44个齿，分上下左右四组，每组11个。其中门齿3个，用以咬住食物，犬齿1个，用以撕裂；前臼齿4个，用以切割，臼齿3个，用以磨嚼。不同食性，牙齿的形态明显地表现其撕咬，切割与咀嚼功能的变化。肉食种类犬齿特化，第一下臼齿和最后上臼齿变尖锐适于切割，植食种类犬齿退化，前臼齿臼齿化以便适于磨嚼，杂食种类牙齿无特化现象。因此哺乳动物可根据其牙齿形态而推断其食性（图1—10）。

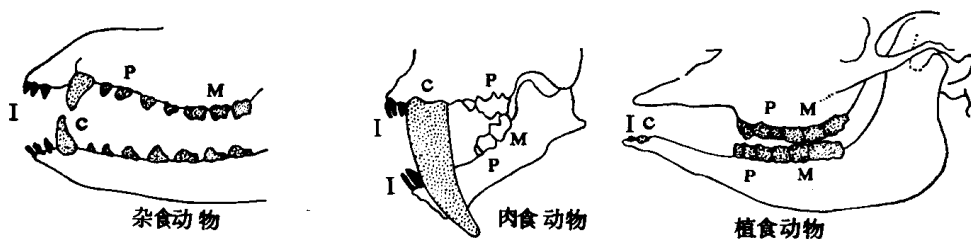


图 1—10 不同食性哺乳动物的牙齿，功能形态的变化  
(I—门齿，C—犬齿，P—前臼齿，M—臼齿  
(据Laporte, 1979)

化石生物的各种形态常可反映其生活环境和生活习性，重塑其生活的古环境。

### 五、生物的埋葬与化石的形成

一般认为研究生物与环境因素关系的学科为生态学 (ecology)，研究化石生物与环境关系的学科称古生态学 (palaeoecology)，研究生物自死亡后埋葬在沉积物中随同沉积