

高等学校教材试用本

古生态学

北京地质学院古生物教研室 編
楊式溥 李凤麟 张席禔 殷鴻福

只限学校内部使用



中国工业出版社

高等学校教材試用本



古生态学

北京地质学院古生物教研室 編
楊式溥 李凤麟 张席禔 殷鴻福

中国工业出版社

本书共分五篇：第一篇扼要介绍古生态学的基本概念，生物和环境之间的辩证统一关系，古生态学的实际意义和理论意义，简述古生态学发展史。第二篇介绍古生态学的基本原理，即现实主义方法的运用，形态功能分析，化石的保存和埋藏以及化石群和岩相适应的关系。第三篇系统介绍古生态学的研究方法，包括野外采集和室内整理的方法和步骤。第四篇门类古生态学系按生物的系统分类，介绍无脊椎动物各门类古生态学的研究现状。第五篇则以湘中泥盆纪，贵州三迭纪海相和山东山旺中新世湖相的古生态研究，从不同角度初步介绍了综合古生态学的研究方法。

本书除供地层古生物专业作为教学用书外，还可供一般地层古生物人员及地质人员参考。

古 生 态 学

北京地质学院古生物教研室 編
楊式溥 李凤麟 张席禔 殷鴻福

•

地质部地质书刊编辑部編輯（北京西四羊市大街地质部院内）

中国工业出版社出版（北京佟麟阁路丙10号）

（北京市书刊出版事业许可证出字第110号）

中国工业出版社第四印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行·各地新华书店經售

•

开本 $787 \times 1092^{1/16}$ ·印张 $9^{1/8}$ ·插頁16·字数236,000

1963年2月北京第一版·1963年8月北京第二次印刷

印数991—1,558·定价（10-5）1.50元

•

統一书号：K15165·1796（地质-180）

前 言

一九五九年底，北京地質学院地层古生物专门化首次开设“古生态学”课程，当时曾参照盖格尔著“古生态学概论”及其他文献编写“古生态学讲义”供同学使用。在讲课过程中，我們感到有必要编写一本既結合专业需要又适合本国情况的教科书。

一九六〇年，在我院张席禔教授的鼓励下，我們制定了“古生态学教程”的编写计划，并在1961年6月內完成，作为向中国共产党誕生四十周年紀念的献礼，先在北京地質学院内部刊印。经过61年度讲课試用后，重新审查和修改了全书各章节，并增加了“无脊椎动物各門类古生态研究现状”一章。

参加本书编写工作的有楊式溥、李凤麟、张席禔和殷鴻福四位同志；其中张席禔教授参加了编写大綱的討論，提出不少宝贵的意見，并编写了本书“山东中新世山旺硅藻土的形成环境和古生物群分析”一章。殷鴻福同志编写了“貴州三迭紀岩相分区和古生态分析”一章，楊式溥、李凤麟编写了本书的其他各章节并負責最后的編校工作。研究生肖品芳、汪嘯风等同志协助整理图件。最后郝詒純教授审閱了全部稿件，张席禔教授、楊遵仪教授、王子賢同志及其他一些同志分別审閱过部分稿件。王文元、吳文、黃乃賢等同志协助抄写原稿，并由我院照相室为标本进行了照相。

本书是为了适应地层古生物专业的“古生态学”课程的需要而编写的，同时也可供有关院（校）教师及高年級学生或野外工作同志参考。由于初次编写，缺乏經驗，希望同志們对书中不足之处及其缺点提出宝贵的意見，以便我們进一步补充修改使本书的质量进一步提高，更能适合各方面的需要。

楊式溥 李凤麟

1962年3月

目 录

前言

第一篇 概论

第一章 緒論	1
第一节 古生态学的任务和研究对象	1
第二节 古生态学和其他科学的关系	1
第三节 古生态学的理論意义和实践意义	2
第二章 古生态学发展簡史	4
第三章 生物和环境	8
第一节 环境的基本概念	8
第二节 生物的生活方式和生物分区	9

第二篇 原理

第四章 古生态学对古代环境因素的 判断	18
第一节 判断古代环境的物理化学因素	18
第二节 判断古代环境的生物因素	28
第五章 古生态学研究的原则	33
第一节 现实主义原理的应用和生态史的 研究	33
第二节 形态功能分析	36
第三节 化石的保存和埋藏	41
第四节 綜合古生态分析和化石群与岩相 的关系	45

第三篇 方法

第六章 古生态学野外調查	57
第一节 野外观察和采集	57
第二节 野外素描照象及古生态剖面草图 的繪制	64
第三节 野外观察資料的总结	66
第七章 古生态室內整理和图解	68
第一节 初步室內資料整理	68
第二节 室內綜合研究	69

第四篇 門类古生态

第八章 无脊椎动物各門类古生态研究

现状	77
第一节 原生动物	77
第二节 古杯动物	83
第三节 海綿动物	84
第四节 腔腸动物	85
第五节 蠕虫动物及其遺跡	89
第六节 苔蘚动物	90
第七节 腕足动物	94
第八节 軟體动物	97
第九节 节肢动物	106
第十节 棘皮动物	111
第十一节 笔石动物	114

第五篇 中国实例

第九章 湘中泥盆紀陆台浅海綜合古生

态研究	119
第一节 概述	119
第二节 湘中泥盆紀陆台浅海某些生物的 門类古生态学研究	119
第三节 泥盆紀各时期湘中陆台浅海綜合 古生态分析	122

第十章 貴州三迭紀岩相分区和古生态

分析	134
第一节 三迭紀中国西南浅海自然地理概 况	134
第二节 三迭紀貴州各区岩相古生态分析	134
第三节 貴州三迭紀的岩相类型和生物生 态类型	144

第十一章 山东山旺中新世硅藻土的形

成环境和古生物群分析	148
第一节 山旺盆地的地质情况	148
第二节 山旺組硅藻土层中各类古生物群 的分析	149
第三节 山旺盆地岩相古生态綜合分析	152

参考文献	156
------------	-----

图版附后

第一篇 概 論

第一章 緒 論

第一节 古生态学的任务和研究对象

古生态学是古生物学的一部分，它与生物学，尤其是生态学[●]，有着密切的关系。古生态学是专门研究地史时期生物和它們生活环境之間相互关系的科学，这也就是它的基本内容和基本任务。

古生态学的目的是揭露地史时期生物与其环境之間的辯証統一关系，并进一步总结其規律，从而指导地質工作者对比地层、确定层位和寻找矿产，同时也指导古生物工作者从历史上論証生物的发展进化規律。古生态学作为一門比較完整而系統的科学才有三、四十年的历史，但它的发生却反映了古生物学的研究由积累資料的描述性阶段向綜合性方向发展的过程。

由于历史条件所限，过去許多古生物学家常常把古生物和它們的生活环境割裂开来研究。一方面是把古生物学局限于單純形态的描述和机械的分类，往往忽略生物的发生、发展、灭絕及其与外界环境的密切联系；另一方面是把化石当作岩石中的特殊符号或死的“标志”，极力追求“标准化石”，企图以简单的方法解决复杂的地层划分与对比問題。因而在生产实践和古生物学理論上出現了一系列无法克服的障碍。

当然，不可否認，在古生物学的研究中，必須有搜集和积累資料，进行化石描述及系統分类等基础阶段，否則古生物学就无法深入与提高。这一阶段在古生物学的发展中应当有它一定的历史功蹟，但問題在于古生物学不能停留在这个阶段上，它必須从純經驗阶段上升到理論阶段。恩格斯論述自然科学从經驗阶段进入理論領域时曾經正确地指出：“經驗的自然科学收集了如此庞大数量的实証知識材料，以致在每一个研究領域中有系統地和依据其內在联系把它們加以整理的必要就簡直成为无可避免的”（自然辯証法，人民出版社，1962年，第23頁）。古生物学积累了大量的描述性資料，但是缺乏系統整理和理論提高，特别是沒有把生物和环境統一起来研究。古生态学的任务就是通过研究地史时期生物和其环境的辯証統一关系，以提高古生物学的理論。

古生态学的研究对象：古生态学既是研究地史时期生物与其环境之間的关系的科学，因而它研究的直接对象乃是作为当时有机界代表的古生物化石和作为当时环境的間接代表的沉积岩（即广义的化石围岩）以及二者的相互关系。具体来講一方面研究各門类古生物个体和群落的古生态；另一方面研究地史时期生物的生活环境，生态因素和生存条件；最后是研究上述两方面的相互关系的規律性。

第二节 古生态学和其他科学的关系

古生态学是地質科学及生物科学之間的边緣科学，它与地質学方面和生物学方面的一

●生态学 (Ecology) 源自希腊文“Oikos” (住所)， “Logos” (科学)；系E. Haeckel于1876年首先提出的。

系列科学分支有着种种联系。

古生态学和生态学的关系最密切，因为它们都是研究生物和其生活环境之间的相互关系的科学；同时它们也都是综合性的边缘科学。这是因为近代科学高度发展和综合的结果，同时也决定于它们研究的任务和资料的来源。正象现代生态学的发展必须建筑在生物学、水生生物学、生物地理学以及生物化学试验的基础上一样，古生态学的研究与古生物学、沉积岩石学、岩相学、古地理学、古气候学以及古生物化学等都有密切的联系。这种多科性边缘科学除去利用上述各种科学的成就以外，都还有它们自己特殊的研究方法。由于生态学是研究现代生活着的生物和自然环境的关系，因此研究者可以直接到现场进行观察和试验，在试验室创造一定的条件以检查预期的结果。例如研究者可以观察某种植物与各种土壤、温度、水分等的关系。也可以在试验室中观测某种水生生物对不同盐分、温度、压力的水溶液的反映。总之现代生态学可以依靠试验的方法来创造一系列条件研究生物与环境的相互关系，并对一些假说和理论进行验证。古生态学与现代生态学所不同的是研究资料不是活的生物，而是地史时期已经石化的生物和沉积围岩，因此古生态学不能直接采用试验的方法。摆在古生态学面前是更加艰巨的任务。古生态学必须利用化石和围岩去揭露古代生物的生存条件，充分利用大自然所进行过的“试验”结果来塑造古代环境。

正因为古生态学强调研究化石和研究沉积岩相结合，因此古生态学就和沉积岩石学、岩相学发生了极密切的关系。古生态学的分析能够为确定古地理和古气候的细节提供丰富的资料。例如根据古生态学的资料可以进行地史时期沉积物的相带划分，水盆地水文状况，气温变化的研究等。同时由于古生态学的研究对象是某一段地史时期内整个盆地的沉积物和其中所包括的生物群落的关系，这就使古生态学的研究和古生物地理，生物地层学以及沉积矿产形成的规律都发生了密切的联系。

古生物化学，必须通过古生态学才能和古生物学及地球化学紧密的结合起来。因为不从生物与其生活环境是矛盾着的统一体这样的基本观点出发，不从古生物的埋藏石化过程去研究，古生物化学将无法进一步发展。古生物化学研究生物生活环境的外部因素，例如采用氧同位素的方法确定古代海洋的绝对温度，就给古生态学的发展由定性到定量的研究开辟了方向。

古生态学虽然和上述的生物学和地质学的各个分支有着密切的联系，但在研究对象、任务和方法上却有其自身的特殊性，因此才能够发展成为一门独立的学科。古生态学一方面研究有机界的化石，另一方面也研究无机界沉积环境，特别是研究两者之间的相互依赖关系。古生态学在研究方法上不仅继承和发扬了古生物学所固有的化石形态功能分析，同时也采用了其他边缘科学的最新成就。

第三节 古生态学的理论意义和实践意义

研究古生态学对地质科学和生物科学均有极重要的理论意义和实践意义。

一、古生态学的研究丰富了生物地层学的原理和方法 如果我们把地层的划分和对比不仅仅单纯了解成某些化石名单的对比，而是把对比的化石群看成和被比较的沉积盆地历史发展密切相关的话，当对比不同盆地的地层时就不能不涉及到古生态学的问题。因为不同盆地的历史发展对生物发展的影响是不同的。单纯应用“标准化石”法对比地层，在生

物地层工作中常常遭遇到不可克服的障碍,其根本原因,首先在于研究者忽略了在远距离内生物迁移的过程和可能产生的生物发展阶段的差异;同时也忽略了生物对不同环境适应的规律。建立在古生态学基础上的生物地层方法应当是采用辩证的方法去研究生物同环境在历史发展上的对立和统一。其具体内容表现为以下两方面:

1. 根据岩相在空间上的变化,在不同的岩相内可以含有不同的化石群;甚至在同一个面积较大的沉积盆地内部也可以有不同的岩相交替,其中各种岩相带包含着各自特有的化石群。因此对比地层必须注意到同时异相的可能性。古生态学的研究中对比地层充分考虑化石群分布是将其作为生物生存时的生活条件为转移的规律性。

2. 近代地层划分越来越详细,需要精确的对比沉积矿产层位,如果只靠几块“标准化石”或者是粗略的古生物研究方法已经不能满足要求。如果采用古生态学的方法去详细研究地层剖面上各层的沉积环境,全部化石的埋藏特征和生态特征往往会收到较大的效果。甚至剖面上化石较少时利用生物遗迹,沉积特征进行古生态分析,还可以去对比地层,例如对复理石建造对比的研究就是很好的证明。

二、古生态学研究与沉积矿产勘查的关系 古生态学的结果对于阐明古代水盆地的物理和化学特性,以及古地理的细节都可以提供丰富的资料。这些资料对于研究和沉积环境密切相关的矿产成因和分布规律是极其重要的,尤其是对沉积矿产如:石油、天然气、铝土矿、煤矿、沉积磷矿、铁矿、锰矿等,以及其他沉积矿产的研究,特别富有成效。

三、古生态学对生物学的意义

1. 古生态学对古生物系统分类的意义 古生物工作者在建立古生物种属分类单位时,除去根据化石的形态特征以外,往往很少注意生物的个体发生和它们的形态功能分析等问题,如果同现代生物学的种属研究相比较时又极少考虑到生理学、生态学和生物地理分布问题,由于古生物学的研究把分类单位仅仅建立在极其狭隘的形态学基础上,因而产生了一系列难于解决的问题如:属种概念混乱,属种范围宽窄极不一致,有的人只要根据微小的形态特征差别就可以建立新的属种,而另一些人坚持将属种的范围放得很宽。西欧一些系统分类学家(H. Davis, 1941; E. Mayr, 1947)甚至认为古生物的属种不是客观存在的,而是依人的意愿为转移的,散布唯心主义观点。

古生态学的研究,从生态学的观点强调研究生物的个体发育,共居生物彼此间的关系,生物的形态功能分析,生物地理分布,生物迁移的原因和速度以及生物的变异及其与外界环境的关系等等,这就可以进一步接近于客观实际情况,而正确地建立古生物分类系统。

古生物学发展的基础阶段是鉴定和描述化石,为建立古生物的系统分类累积资料。这一阶段的研究属于形态学和分类学的范畴,研究结果主要解决化石的名称,分类地位及其地质年代等问题。从古生态学的角度来看这一阶段仅仅是进化古生物学研究的开始,而不是最终的结果。古生物学进一步研究必将通过化石的形态功能分析,解释古生物曾经怎样生活(生物的生活方式)和生存在何种环境中(生物的生存条件),这就进入到古生态学研究领域了。

2. 古生态学对进化论古生物学的意义 进化论建立在研究生物界在内部和外部因素影响下物种的形成,以及它们在空间和时间上的发展规律的基础上。古生态学着重研究地史时期外界环境因素对生物的影响,这里包括着一系列和生物进化直接有关的问题;例如当

时生物曾经在什么环境下生活？它们怎样生活？以及当环境在空间上和时间上发生变化时对生物产生过那些影响等等都是古生态学研究的内容。不解决这些问题生物进化的理论是不能建立的。特别需要提出的是关于物种如何形成，物种形成的速度及环境变化的速度以及二者的关系等问题，也都是属于生物进化学说方面的重要问题，也可以通过古生态的研究而逐步得到解决。

第二章 古生态学发展简史

科学的产生和发展取决于社会生产力的发展。生产实践中日益增多的问题和迫切需要解决的任务迫使自然科学各个部门的研究不断地深入和扩大。由于自然界事物是普遍联系和相互制约的，因此近代边缘科学不断大量的出现，并且日益向综合方向发展，同时它也是人们对事物的认识逐步深入的必然结果。当然，一门科学的发展同样受当时的社会经济制度，哲学思想以及相应的科学发展水平的影响，不过这都是同一个基础上的不同的方面罢了。古生态学的发展也正是由于生产发展的需要才出现的。首先是地质学，然后分化出与生物学有联系的古生物学；从生物学中分化出生态学，又从古生物学中分化出古生态学。古生态学的发展是与科学的唯物主义思想与反动的唯心主义思想的不断斗争密切相关的，古生态学的发展大致可以分为以下三个阶段：

一、古生态学发展的启蒙阶段 在古生物学刚刚成为一门独立的学科时，原始的古生态学思想就已经开始出现了。人们观察化石就已经把它理解为古代生物的遗迹或遗体，并且开始考虑它们当时生活的环境。如唐朝的颜真卿也有沧海桑田变动之说，北宋时的沈括见到贝壳化石即推断太行山地区乃远古之海滨，而石头是远古海底的泥砂。这都是人所共知的了。达尔文以前的一些先进的科学家如罗蒙诺索夫 (М. А. Ломоносов, 1711—1765)，拉马克 (I. B. Lamarck, 1744—1829)，路里耶 (К. Ф. Рулье, 1814—1858) 等在研究地质学或古生物化石的过程中都具有原始的生物和其生存环境密切相关的思想。由于当时达尔文的进化学说尚未提出，唯物主义思想在生物学和古生物学中还没有取得阵地。很多科学家仍然持有“物种不变”，“神创”，“灾变”等极端荒谬的观点，因而真正的生态学及古生态学还不能建立，某些正确的见解还只是个别人的认识。当达尔文的进化学说发表以后，越来越多的人接受了物种变化的思想，人们才开始认识到不研究生物的生活环境就不可能阐明地球上有机界的发展和变化的历史。因之研究生物对其周围环境的适应性（狭义的生态学）就日益显出其重要性，但是这个阶段也只是在已经积累了大量形态描述的古生物资料的基础上才开始的。

二、古生态学发展的初期阶段（或门类古生态学阶段） 在达尔文进化论的影响下，某些古生物学者在进行古生物化石的研究时，开始注意到古生物的生态问题，他们主要是用形态功能分析的方法去推论绝灭生物的生活方式，这样就开始形成了门类古生态学 (Аутопалеоэкология) 的研究方向。门类古生态学虽然也把生物与环境看成是辩证的统一体，但是由于门类古生态学只研究个别生物的生态问题，以及生物生活环境中的某一个或几个比较显著的因素，而不研究整个生物群在一个完整的盆地中的发展变化，不研究生物群在

● Аутопалеоэкология 也可以译作个体古生态学。

地史时期中的发展变化，因而仍然带有一定的狭隘性与局限性。同时門类古生态学也沒有和生产实践密切联系起来。虽然如此，門类古生态学的发展还是累积了不少实际資料，为古生态学的进一步发展奠定了基础。門类古生态学目前已比較普遍地为古生物学家所掌握，在进行古生物化石的研究时不能不牵涉到該門类生物的生态問題。因为不研究該門类生物的生活方式和环境以及环境因素对生物的影响，就无法将工作更深入一步，甚至不能正确解决生物的系统分类位置問題。

基于以上原因，目前世界各国不同学者发表的各种有关古生物研究的文章中都常常有門类古生态学方面的資料，但数量的多少及深入的程度有所不同。各种古生物学教科书中就包括了不少門类古生态学方面的知識与問題，如珊瑚的固着方式，三叶虫及爬行类的生活方式，菊石的絕灭等問題。最近几年（1955—1957）苏联古生物学会曾建議苏联的古生物学工作者在他們的著作中都应当附有古生态学和埋藏学的专门章节。目前苏联正陸續編輯出版的“古生物学原理”（Основы палеонтологии）中，在每一个門类中都有专门章节論述該类古生物的生态学及埋藏学問題。其他如德意志民主共和国、捷克斯洛伐克、法国、英国、美国等的各种古生物文献中均可发现有关門类古生态学的資料。美国海洋生态学与古生态学研究会在1957年編輯了一部“海洋生态学及古生态学論文集”（*Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*）。其中搜集了有关門类古生态学参考书目的注释达两千多条（对苏联的文献搜集的很少）。为了更清楚地了解門类古生态学，将一些著名学者这些方面的經典著作簡略說明如下：

1. 科瓦列夫斯基（В.О.Ковалевский，1842—1883）是早期俄国先进的唯物主义进化論古生物学家，也是最早的古生态学的奠基人。19世紀初，他研究第三紀哺乳动物有蹄类化石时，采用了形态功能分析的方法，例如关于馬的进化。他把生物的每一块骨骼化石看作生物体的一部分，說明了这些骨骼的构造和功能都与生物的生活方式有关。科瓦列夫斯基在研究中进一步联系了这些生物的生活环境，深入地揭示了第三紀的地质历史。科瓦列夫斯基的研究方向証明化石不仅仅可以决定地层年代，而且是地质历史时期有机界进化的証据，他以极丰富的資料証明了进化論的正确性。虽然科瓦列夫斯基采用了古生态学的方法研究了古生物进化的問題，但他並沒有明确地对这个方向給予任何命名。他的著作对当时欧洲古生物学的发展方向有着很大的影响。

2. 道洛（L.Dollo；1857—1931）为比利时古生物学家。他在1909年出版了一本“习性古生物学”（Этологическая палеонтология），他研究了某些甲胄魚、軟骨魚、大甲类和三叶虫化石。当他研究上述各类化石时和現代魚类及节肢动物进行了对比，因此获得了显著的成功。道洛在他的著作中承認在自己的研究方向上受到达尔文和科瓦列夫斯基很大的影响。

3. 卡尔宾斯基（А.П.Карпинский；1847—1936）从菊石的个体发生史研究苏联二迭紀沉积物和古动物群关系，为利用古生态学的方法研究生物地层打下了基础。卡尔宾斯基还对輪藻和二迭紀的鮫魚类（*Edestidae*科）进行了形态功能分析研究。

4. 苏联科学院通訊院士，雅可甫列夫（Н.Н.Яковлев）也是古生态学奠基人之一，五十多年以来他对典型的海生底栖动物如珊瑚、腕足动物和海百合的生态进行了詳細的研究。他对四射珊瑚側部固着与六射珊瑚軸心固着，作了全面的比較，因而闡明了四射珊瑚隔壁排列的兩側对称性和內沟的形成。由腕足动物生活方式得出底栖固着生长是种甚至是

属形成的特性，不仅解释了腕足动物介壳外形的变化，同时也说明了它们某些内部构造的发生。在最近几年他研究了古生代海百合化石；他特别注意到其他动物与海百合的共生和寄生关系及海百合的形态发生等问题。雅可甫列夫的工作可以说是门类古生态研究的典型代表。他的著作收集在最近出版的“生物与环境”一书内。他特别注意古生物基本构造的形态功能分析，并且力图找出外部因素对这些构造的影响，进一步阐明物种形态的发生。

三、古生态学发展的近代阶段(或综合古生态学阶段) 到了本世纪初期古生态学的研究在门类古生态学的基础上开始进入了新的阶段，即出现了综合古生态学 (Синнале-экология) ● 的研究方向。综合古生态学虽然是在门类古生态学的基础上产生的，却并不等于许多门类古生态研究的简单总合，因为综合古生态学所研究的不是在某几个环境因素控制下个别生物门类的生态问题，而是研究地史时期某一地区或水盆地中全部生物群组合，以及其周围有机与无机环境之间的关系。并且研究生物群受环境因素影响而产生的在时间及空间上的发展及变化规律，从而对找矿、地层划分和对比，以及正确建立生物的系统演化序列，具有指导意义。

综合古生态学研究方向的出现是古生态研究的重大进展。因为综合古生态研究更加符合在地球的发展过程中地球上的有机界及无机界之间普遍联系，相互制约和不断发展变化的辩证唯物主义观点。也就是说通过综合古生态学的研究可以使我们的认识更接近于客观实际，因而对生产实践就具有更重要的意义。

综合古生态学方向在苏联正迅速的发展而且有计划、有目的地开展了一系列研究工作。现在扼要介绍如下：

1. 苏维埃政权建立后不久，苏联的地质学家和古生物学家，如安德鲁索夫 (Н.И. Андрусов; 1861—1924)，阿尔汉格尔斯基 (А.Д. Архангельский; 1879—1940) 等即开始把研究全部化石群和生活条件的任务同解决地层问题和古地理问题密切的联系起来。安德鲁索夫的著作在苏联被认为是综合古生态学研究最早期的著作。他研究了苏联南部第三纪和第四纪海洋的历史发展过程以及其中动物群的生存及发展情况。他结合海水的盐份，盆地的地形及其在地史时期的变化，研究了俄罗斯陆台南部正常海盆地及半咸水盆地动物群 (软体动物)，分析了各种生态类型动物群的发生、发展及物种形成。同时还对第三纪造礁苔藓虫进行了研究。由于他采取了综合古生态学的方法，因此所建立的苏联南部新第三纪及第四纪详细的地层剖面，直到今天仍然有其重要的价值。

2. 综合古生态学的研究是在苏联科学院古生物研究所成立了古生态学试验室 (1929年) 以后才真正系统而迅速地发展起来的。此后古生态学的研究开始走上了有沉积岩专家和古生物各门类专家集体参加的综合研究方向。从此古生态学的研究从个别的环境因素对生物的影响，开始转向对整个古代海盆地生物群历史发展的综合研究。

苏联科学院古生物研究所古生态试验室，在盖格尔 (Р.Ф. Геккер) 的领导下，于1929年开始了古生态学的研究，他们的研究工作首先从泥盆纪地层开始。这是俄罗斯地台西部自东向西由陆相逐渐过渡到泻湖相和纯海相的沉积。在这个地段内他们研究了中上泥盆纪地层和全部化石群。阐明了这些生物彼此之间的相互关系，以及生物群和岩相的关系，因此确定了同时异相地层对比的原则。

● Синналеэкология 也可以译作群落古生态学。

三十几年来苏联綜合古生态学的研究范围不断的扩大。研究了俄罗斯地台泥盆紀海陆交互相沉积盆地，石炭紀浅海沉积盆地，二迭紀烏拉尔地槽区山前凹陷的礁相沉积，中亚卡拉套侏罗紀淡水湖相沉积和費尔干納老第三紀海湾相沉积等。最近三年来对爱沙尼亚的奥陶紀沉积和庫茲巴斯盆地志留紀沉积也作了不少工作。可以說逐步研究了地质上不同时代的多种类型的盆地。参加这些工作的除古生态学家以外有各門类古生物学家和沉积岩石学家。

綜合古生态学三十年来在苏联发展的过程中对于研究方法的探索可以归結如下：

1) 首先是在門类古生态学研究的基础上闡明生物的生活方式和生存地点，这项任务主要依靠化石的形态功能分析，同时必須研究化石的埋藏規律，确定化石产地属于原地埋藏还是經過搬运的重新沉积。

2) 在古生态研究中采用了化石的数量統計法，更精确的研究化石群在岩层中分布的相互关系，是古生态研究的重大进展。

3) 通过化石本身的形态功能分析并加强同沉积岩石学的研究相配合，确定外界环境因素（生物的生存条件），这方面的研究已得到显著的效果。目前已經对古代生物生活的盆地类型、水的深度、温度、水流作用、气体状况、盐分变化、水底岩石性质等探索到不少的研究方法。

4) 当前急需解决的最困难的古生态学問題是决定那些环境因素是影响生物生活最主要的条件。解决这方面的問題一方面要与現代生物的生态作比較，但有很大的局限性，另一方面要采用比較生态学，研究生物与岩相的相互适应关系。同时利用科学技术的新成就，在确定外界环境因素时由定性过渡到定量的阶段，但这主要是将来的远景。

綜合古生态学的特点是不仅研究某一个地质时期內盆地的历史，而且研究前后連續的地质时期內盆地的发展及变迁历史。这就是把古生态学从單純只研究地理分布上的靜态古生态学推向更高級阶段的动态古生态学。古生态学也必須和沉积岩石学，岩相学，古地理学，古生物地理学，古气候学和古生物化学紧密的結合起来，同时也应当考虑在地史时期中有机界无机界发展变化的其他一系列有关的问题，并应与一些新的研究方向相結合。而这种全面的研究地史时期有机界和无机界在空間上和時間上相互联系、相互制約及其发展变化的特点正是綜合古生态学当前研究的主要特征。

恩格斯曾經指出：“如果地球是形成的东西，那末它現在的地质的、地理的、气象的状况，它的植物和动物，也一定是形成的东西，它就不但有在空間中互相邻近的历史，而且还一定有在時間中前后相随的历史。如果立即在这个方向下坚决地繼續研究，那么自然科学現在就会进步得多。”（自然辯証法，人民出版社，1959年，第9頁）这种綜合古生态学的研究方向，无疑将会給古生物学和地质学带来巨大的貢獻。

四、我国古生态学发展的有利条件 全国解放以来在党和毛主席的领导下，生产上得到了迅速的发展，随之而来的是要求科学文化事业也要高速度发展。在党的培养教育下，在我国逐渐形成了一支具有共产主义觉悟和一定科学水平、能自觉地运用辯証唯物主义的

又紅又专的知識分子队伍。这是所有科学高速度发展的首要条件。我国古生物学研究已有几十年的历史，已經积累了不少資料，有条件开始古生态研究。同时我国領土辽闊，地质条件复杂，而且具有极明显的特殊性。具有分属于各个地质时代和各种不同的大地构造单元的不同沉积类型的水盆地，其中的生物門类极其多种多样，矿产也是极其丰富的。尤其我国具有从寒帶到热带的現代海洋以及各种型类的淡水和咸水湖泊。可以为古生态学研究中的现实主义方法提供宝贵的資料进行对比。我們还可以吸收世界各国尤其是苏联在古生态学研究中的經驗，結合中国实际情况創造性地进行工作。因此，随着我国社会主义革命与建設事业的高速度发展，依靠党的领导和科学工作者的努力，我国古生态学的研究必能迅速登上世界的高峰。

第三章 生物和环境

第一节 环境的基本概念

一、生物和环境的关系 环境是自然界的一个部分。生物的生活环境指圍繞着生物并作用于生物的外界諸种因素的綜合。生物与其生活环境是矛盾的統一體，双方面相互制約，相互作用。生物絕不能脱离环境独立存在，环境通过物理的、化学的和生物的因素作用于生物。环境的任何变化都或多或少或直接或间接地影响到生物的发展和进化；而生物的发展进化又会反轉过来影响到生物与环境这个統一體发生变化。二者相互作用相互影响。生物对环境的适应使生物及其生存环境处于暂时的平衡状态，但这种平衡永远是相对的，每一个适应都是有限的，因此生物和环境的矛盾統一永远是不断变化和不断发展的。恩格斯在自然辯証法中正确指出：“因为在自然界中没有孤立发生的东西。事物是互相作用着的，并且在大多数情况下，正是由于忘記了这种多方面的运动和相互作用，就阻碍着我們的自然科学家去看清楚即或是最简单的事物。”（自然辯証法，人民出版社，1962年，144頁）。环境無論在時間（地质历史）上或者空間（地理分布）上都是不断地变化着和不断地发展着的。自从地球上发生生命以后，整个地质历史就是不断分化着的环境同不断进化着的生物界之間的相互作用日趋复杂化的历史。环境在地质历史上的变化促使生物不断的发生、发展和灭絕。环境在地理上的差异控制着生物不同种类的地理分布，促使生物种間分异的发生。地球上的水圈、岩石圈和大气圈中到处都有生物生活。从生态学的观点看，地球上最主要的生物居住环境，同时也是影响生物存在的最重要的因素乃是液体的水、固体的土壤岩石和气体的空气，还有一小部分寄生的生物居住在其他生物体内。因此現代生态学根据生物居住的环境把生物划分为水生、陆生、气生和寄生四大类型。水是最早最原始的生物生活环境，海洋是生命的“搖籃”，地球上最初的生命产生在水中，从生物进化的过程也可以看到生物是先由海水中逐渐向陆地上和空气中过渡和发展的。

二、环境的因素 根据生态学和古生态学的观点，环境的因素是指自然界客观存在的各种条件。环境是諸种因素的綜合体，并通过各种因素来影响生物。环境因素是极其复杂的，直接組成环境的因素有水、空气、土壤、岩石以及生物群等。又可以細分作以下几

类：

1. 无机界的因素：物理的因素如溫度、光綫、深度（高度）、气压动力（风力、波浪及洋流等）和地形变化等。化学的因素如盐份、气体成分、pH值等。

2. 有机界的因素如食物供給情况和生物群彼此之間的关系等。显然以上的因素划分只是为了研究上的方便，实际上自然界各种因素是錯綜复杂，相互制約，相互作用的。孤立割裂地研究本来是完整統一体的环境，将不可能获得正确的結論，因为其中某些因素的改变必然牽連到另外一些因素的变化。其次各种因素对于各种生物以及各种生物的不同发育阶段的影响并不完全一致，在某种环境下某些因素对生物的存在是有利的，必不可少的条件，另外一些因素也許是不重要的，甚至是有害的条件。某个因素在此时此地看来是引起生物发生变化的主导因素，当时間或空間发生变化以后，这个因素可以依然起主导作用，但其重要性也可能减低，甚至变得很不重要，因此当研究环境因素时，古生态工作者首要的任务就是善于分析那些因素是生物生长发育必不可少的，这就是研究生物的生存条件。环境因素对生物的作用在质和量上都有一定的限度，超过限度就会影响生物的生长和发育，甚至死亡。生态学根据各种生物对于生存条件的适应性不同一般采用广狹二字来加以区别，例如对居住区域有广栖与狹栖生物，对于盐份有广盐份与狹盐份生物，对于溫度有广溫与狹溫生物等的区别。

三、古生态对生物生活环境的塑造 研究古生态首先碰到的問題是推断古代生物的生活环境。从生物和环境的密切关系出发，因为生物是环境的灵敏的“指示者”，所以确定含有化石地层的沉积环境并不困难。但是对于某些“哑地层”由于不含化石，如果单纯依靠岩性分析来推断其沉积环境往往不易得到准确的答案。古生态学所研究的环境主要是水生生物和陆生生物的环境。至于气生生物和寄生生物在地史中不仅保存为化石的机会較少，而且研究起来也比較复杂，例如經常生活在空气中的生物如昆虫、鳥类、植物的孢子或花粉，或者当它們死后，或者在幼年期以前脱离不开陆地或水盆地；而其生活时期則大部時間可以随风飄揚或自由飞翔在海或陆地的上空，也有时降落到地上，就造成了我們研究中的某些困难。确定陆生生物的生活环境比确定海洋生物的生活环境的任务更要复杂。因为海相地层在時間上或空間上的分布都比陆相地层稳定。古生态学虽然証明利用古生物化石可以指示生物生活环境，但必須注意充分利用大自然保存下来的有机界和无机界各方面的証据，单纯只強調任何一方面都会碰到困难。当地层中缺乏化石証据时，沉积物的成分、厚度、分布、沉积旋迴和大地构造位置对判断古代环境也都有重要的参考价值。上面我們談到的仅是一般生活环境的确定，对于水生生物和陆生生物生活环境細节的判断和研究是目前綜合古生态研究中較困难的，但也是十分重要的問題，必須从研究环境的諸种因素开始，下章將詳細叙述如何判断古代环境因素。

第二节 生物的生活方式和生物分区

根据环境所具有的特殊性又可以把各种环境划分作若干不同的区域，每一种区域由于环境因素的差别，生活在該区域内的生物生存条件也就不同，各种生物由于适应周围环境中生活条件的結果具有各种不同的生活方式。生活方式又称为生态类型，必須記住生活方式或生态类型相同常常是由于不同类别的生物适应相似的环境产生的結果，这是趋同的現象。属于同一种生态类型的生物尽管形态結構上十分相似，但可以完全没有血統上的亲緣

关系。同时在系統演化上相近或同一个門类的生物可以有极其不同的生活方式或生态类型。在这一节里扼要介紹水生和陆生生物的生活方式以及它們的环境分区。关于气生生物由于它們在生活期間脫离不开陆地，寄生生物在生活期間脫离不开它們的寄主。同时这两类生物在化石中保存較少，因此不作专门叙述，只把部分重要的气生生物放在陆生生物中附帶討論。

一、水生生物的生活方式 水生生物可以区别为浮游生活方式和底栖生活方式，浮游生物生活在水表面或水层内部，底栖生物終生脫离不开水盆地的基底。

1. 浮游生活方式：根据生物的浮游性能又可以分为以下三类：

(1) **漂浮生活**：漂浮生活的生物沒有真正的游泳器官，經常随波逐流被动地漂在水中。适应漂浮生活的生物在形态上的趋同現象大致可以分作下面几种类型即：大致呈球形、扁平盘形、細长的針状或带状、刺状、鈎状及丛枝状等；有很大一部份生物由于适应漂浮生活，身体成輻射对称的圓形或球状，个体往往微小，骨骼不发育，以利于尽可能減輕身体的重量。很多单細胞微体动物营漂浮生活。例如原生动物有孔虫亚綱的 *Globigerina* (抱球虫)，*Orbulina* 和古生代已經灭絕的 *Staffella* (史塔夫鏟) ●等。漂浮生活和底栖生活的有孔虫在形态上有很大的差別。某些漂浮生物的身体无色透明，体形如帽状或钟罩状，它們几乎完全沒有硬体，身体比重很小，往往具有水压器官，可以在水中做垂直运动，如腔腸动物中的水母。还有些漂浮生物如一部分有孔虫壳上生刺，放射虫的骨骼纖細多孔，有时多刺，以利增大面积，便于漂浮。灭絕的笔石动物群体纖細輕巧，有一些笔石还具有浮胞証明它們营漂浮生活方式。海百合虽然大部分固着于海底生长，但是在其进化过程中也曾經出現过一些营漂浮生活的种属，并且还有漂浮器(图3-1)。营漂浮生活的水生植物有成細长的带状者如某些藻类。

(2) **游泳生活**：营游泳生活的生物具有游泳器官，主动地在水中运动或依靠鞭毛运动如鞭毛虫以及海綿、腔腸动物、蠕虫、軟体动物的幼虫；某些鱼类依靠肌肉的收縮，使身体象蛇一样蜿蜒运动，或依靠鳍、尾及其他运动器官，使它們迅速地在水中运动。能够主动游泳的生物例如大多数鱼类、鲸、中生代灭絕的某些水生爬行动物(魚龙，蛇頸龙等)，无脊椎动物中的头足动物：旋壳鸚鵡螺，菊石，箭石等。能够主动游泳的生物显然在生物进化过程中有些是比較高級的生物，它們往往具有高度发育的运动器官，捕食器官和感覺器官，身体的形状往往兩側对称成扁平的流綫型。

(3) **假漂浮生活**：某些底栖生物，特別是底栖固着的生物，往往附着在其他物体上如水中的藻类、木材或游泳生物的身体上，营被动的漂浮生活，因此称为假漂浮生活。它們在生活期間可以被帶到很远的地方，如某些海百合，一部分笔石(网笔石)和某些体形較小，比重較輕的瓣鳃动物和腕足动物。現代的腕足动物 *Eunoea* 就是固着在藻类上营假漂浮生活的。在文献中記載着一些个体微小的无鉸綱腕足动物，如 *Patellina*，*Leptobolus* 和笔石一起发现于黑色頁岩中，曾被認為是营假漂浮生活的。苏联納里夫金(Б.В.Наливкин, 1940)曾經在烏拉尔中泥盆紀黑色頁岩中发现一些个体微小(小于1厘米)壳极薄(0.05毫米)的瓣鳃动物，如 *Buchiola*，*Pterochaenia* 等，認為它們曾經营假漂游生活(图3-2)。

●关于 *Staffella* 一属营漂浮生活方式只是一种推测，也有人認為它可能营底栖生活方式。

2. 底栖生活：底栖的生物与浮游生物相反，身体构造的变化非常复杂。有时同一种生物生活在不同的环境，由于对水流、光线、食物等各种因素的适应性不同身体变化很显著。底栖生物由于可以将身体支持在水底，因此体重可以大大增加，例如生活在现代热带海洋的某些瓣鳃动物最长可达2米，重达200公斤。许多底栖动物保护身体的外壳往往十

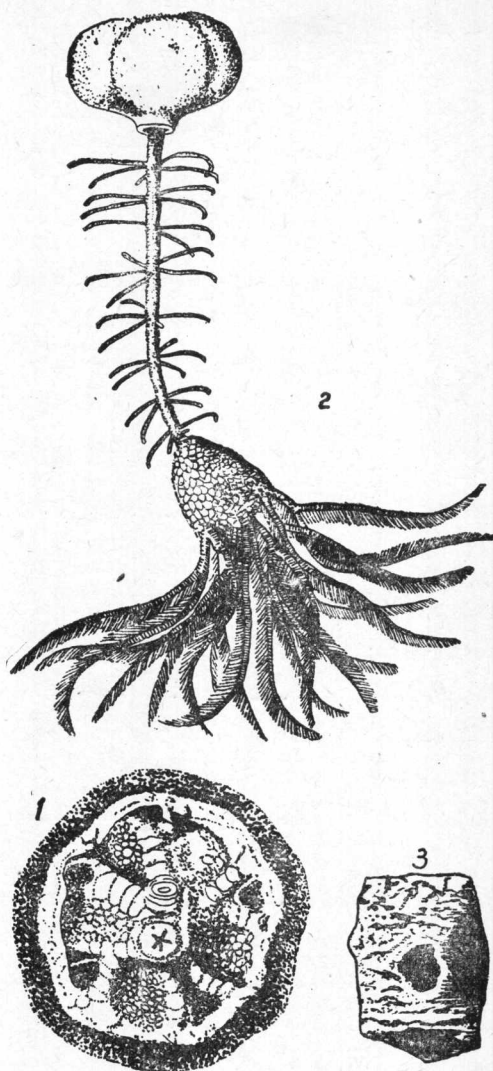


图 3—1 具有漂浮器的海百合

1—漂浮器底部；2—全体复原图；3—茎上蔓根附着处（据雅可甫列夫，1958）

分坚固（如海胆，海藤壶类，和某些软体动物）。特别是生活在潮汐带的底栖动物，除壳较坚固以外又往往容易改变外形，节肢动物门蔓足目的海藤壶（*Balanus*）分泌灰质骨板，将软体围在中间躲开退潮后的阳光和干燥，由于固着生长在海底，外形变化得与一般节肢动物极不相同。这一特点往往也和底栖生物的密集固着生长有关。例如成礁的珊瑚，牡蛎群，由于群栖拥挤，外部形状有时变化极不规则，这种情况也是浮游类型所没有的。底栖生物的生活方式可分作以下几类：

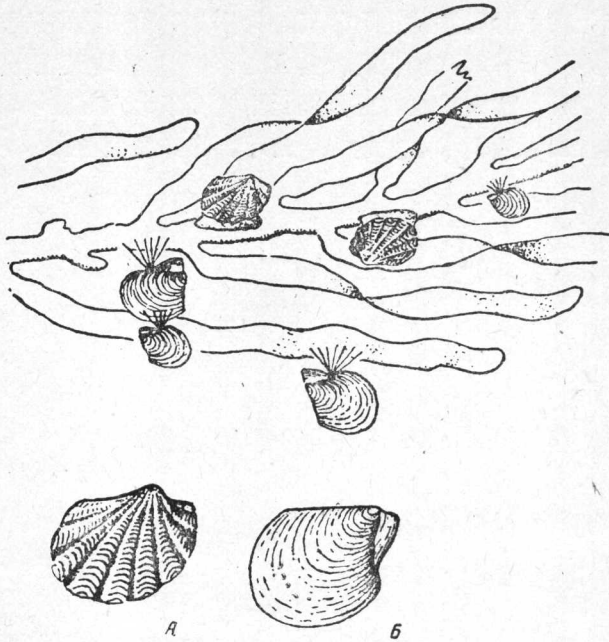


图 3—2 附着在藻类上营假漂游生活的瓣鳃动物复原图

A—*Buchiola*, $\times 5$; B—*Pterochaonia*, $\times 6$ (据纳里夫金, 1940)

(1) **底栖固着生活**：在水底固着生长的生物，在动物中除脊椎动物以外几乎从原生动物以至脊索动物各门类都有营此种生活方式的种类：如某些有孔虫、海绵、古杯类、腔肠动物中的水螅、珊瑚、层孔虫；棘皮动物中的海冠、海林檎、海蕾和海百合等绝大多数都属于固着底栖生物。大部分腕足动物、苔藓虫、节肢动物蔓足目等，以及部分水生植物也多固着在海底生长。固着生活方式所以在水生生物中得到广泛的发展是因为在水底较少受到外界气候等因素急剧变化的影响，同时由于水的流动，生物可以不必移动即可获得足够的食物。它们往往群生而造成各种礁体。由于底栖固着生活，很多器官趋于简化，特别是这些动物的运动器官，如有些瓣鳃动物由于长期固着肉足几乎全部退化（牡蛎），蔓足动物前肢变成为捕食的工具。有些固着底栖的动物由于很少运动，常常变得类似植物，因此它们的名称也类似植物，如苔藓动物，海百合等。有很多固着生长的动物，视觉器官极不发育，眼睛完全消失。由于获得食物并不困难，底栖固着生长的动物在海洋中可以由浅水近海岸地带一直分布到深水，而在陆地、河流、湖泊、沼泽中也广泛分布。

由于营固着底栖生活的生物不能移动，一部分固着生活生物的身体往往成角锥形，一端固着在海底，另一端向上生长，其中包括有许多门类的代表如：海绵动物，腔肠动物，及一小部分固着生活的腹足动物和瓣鳃动物及腕足动物（图3—3）。这种角锥形仅是外貌上的趋同现象。

苏联雅可甫列夫（Н.Н.Яковлев）认为单体四射珊瑚是以角锥体的侧部固着生活，单体六射珊瑚是以角锥体的顶端轴心固着生活，他认为四射珊瑚两侧对称的特性是由侧部固着所引起的。四射珊瑚化石多成牛角状，用弯曲凸起的一面的尖端固着在海底上，由于弯曲侧面生长较为迅速，口部横切面形成椭圆形，因此开始破坏了辐射对称性，引起次生隔壁平行主隔壁发育，这就产生了隔壁羽状排列的两侧对称性，并且发生了内沟。