

# 古生态学概论

P.Ф.盖格尔 著

地质出版社

# 古生态学概论

王世安 王世昌 编

地质出版社

# 古生态学概论

P. Ф. 盖格尔 著

王立文 译

蔺 霜 新

地质出版社

1959·北京

Р. Ф. ГЕККЕР

## ВЕВЕДЕНИЕ В ПАЛЕОЭКОЛОГИЮ

ГОСГЕОЛТЕХИЗДАТ

МОСКВА 1957

古生态学是古生物学中的重要部分。它研究地史时期的生物与当时生活条件的相互关系，阐明已绝灭生物的生活方式。这是我国古生物学研究的一个新方向，它对于准确划分地层，阐明沉积矿床成因，以及详细恢复古地理和古气候有极大帮助，同时对于解释区域构造活动也有重要意义。

古生态学的研究，我国古生物学界刚刚开始，这方面的著作还未曾有过，本书的出版对于这门新兴科学的发展有一定的促进作用。

本书对古生态学的历史、任务和方法，及古生态学的野外观察、标本的采集和整理等论述甚详，并附有珍贵图版20幅，可供古生物学家、地质学家和这些专业的大学生参考之用。

### 古生态学概论

|     |                                                |
|-----|------------------------------------------------|
| 著者  | Р. Ф. ГЕККЕР                                   |
| 译者  | 王立文 蔣福新                                        |
| 出版者 | 地质出版社<br>北京宣武门外永光寺西街3号<br>北京市重工业部地质研究所出版字第050号 |
| 发行者 | 新华书店                                           |
| 印刷者 | 崇文印刷厂                                          |

|                |              |
|----------------|--------------|
| 印数 (京) 1—3300册 | 1959年4月北京第1版 |
| 开本 31"×43" 1/2 | 1959年4月第4次印刷 |
| 字数 90,000      | 印张4张 插页11    |
| 定价 (10) 0.99元  |              |

# 目 录

原 序

中文版序

|                       |    |
|-----------------------|----|
| 一、古生态学的历史、任务与方法 ..... | 12 |
| 1. 古生态学的历史 .....      | 12 |
| 2. 古生态学与生物学问题 .....   | 14 |
| 3. 一般研究方法 .....       | 17 |
| 4. 现实主义方法 .....       | 19 |
| 5. 概念与术语 .....        | 21 |
| 6. 古生态学与地质学问题 .....   | 30 |
| 二、野外观察 .....          | 40 |
| 三、采集 .....            | 51 |
| 四、材料的整理 .....         | 54 |
| 五、图解 .....            | 61 |
| 1. 野外草图 .....         | 62 |
| 2. 书刊插图 .....         | 65 |
| 六、野外观察的照相记录 .....     | 83 |
| 七、古生态学展览 .....        | 84 |
| 参考文献                  |    |
| 图版及图版说明               |    |

## 原 序

古生态学<sup>①</sup>是古生物学的一个部分。它研究地史时期生物与其居住环境之間的相互关系，正如生态学（新生态学[неоэкология]）在現今生活着的生物方面所担负的任务是一样的。

古生态学問題的提出和解决，無論在理論上或在實踐上都有重大意义。

古生态学問題，只有根据数种有关科学的，主要是地質学的和生物学的資料，只有利用这些科学所采用的各种方法以及自己所專有的方法，才能得到解决。

对生物学理論来講，因而也是对进化学說来講，古生态学具有头等重要的意义，因为生物进化的問題在相当大的程度上乃是生态学，具体講乃是古生态学的問題。闡明在外部和內部因素影响下物种形成的过程是研究生物种类进化問題的基础。了解外部因素对地史时期生物的响影，系古生态学的任务之一。

从古生态学的观点来研究絕灭生物遺骸和含遺骸的沉积物之后，我們就有可能鑑識生物对其生活条件的适应，追溯生物在同这些条件及其在時間上变化的相互联系中的發展（进化），从而有可能闡明物种形成的原因与条件。

生物的进化問題は生物学的一个最复杂、最困难的問題，解决这一問題时，應該有研究古生态学的古生物学家参加。

研究分类的古生物学家的日常工作，对沉积岩層剖面的分層与对比是極其重要的，但是若缺乏他所研究的石化生物門类的一般生态規律和生态知識，也是不完善的。問題在于，生物（屬、种等）分类位置的确定，不單需要所研究种类的形态特征、个体發生、系統發育的

---

① Палеоэкология 古生态学，палео（源自希臘文）——古老的；ойкос（源自希臘文）——住所；логос（源自希臘文）——學說。

知識，而且也需要它們機能形態、生態和生物地理的知識。

不考慮石化生物與周圍有機和無機環境關係而建立的石化生物的分類，常常是人為的、形式的、不符合個體之間真正的親緣關係的。同理，由於忽視生態學的資料，由於不正確地建立了系統發育系列，可能使關於進化過程的結論變成錯誤：把實際上是非親緣的，只是因生活在類似條件下而發展成趨同的種類放在一個成因系列中。或者相反，根據在分類學家看來是很重要的某些特徵，人為地把一些種類彼此分開，實際上這些特徵是很容易隨着生活條件的改變而改變的。這種錯誤是不能容許的，若想避免這些錯誤，只有用闡明各個特徵適應意義的辦法才可。

為了地層上的目的而利用石化生物時，也必須要考慮到各個種的生態學和地理學的一般情況。有不少這樣的例子：由於忽視了生態學的基本原理，竟把因居住於相近條件下因而成為羣組和類型類似的、異時同相的動物羣當作同時代的動物羣，同時卻把居住於不同條件下（異相的動物羣）因而沒有共同類型的、同時代的動物羣列入不同的地質時代。

如果從生態學的角度來研究絕滅生物，則這些錯誤是容易發現和消除的。只有準確地利用古生態學資料，才能使生物地層學家給沉積岩層作出比不利用這種資料更詳細的劃分。

動植物羣的古生態學分析，不僅使古代生物遺骸可以當作一定門類的代表或地質時代的標誌來研究，而且也可以作為創立一定環境的參與者，作為某種沉積物在其中沉澱的岩相的環境和條件的指示者來研究。單單研究石化沉積物是不能經常把它們的成因搞得足夠清楚的。在這種情況下，包含在這些沉積物中的動植物羣的生態學分析能夠說明這一沉積層形成的條件。況且，石化生物常常是較岩石本身更為精確的居住環境與沉積形成環境的指示者。所獲得的資料可以用來闡明沉積礦床的成因。而礦床成因的鑑定對確定找礦、勘探和開采的方向是絕對必要的。

生物化石的古生态学分析对詳細地恢复古地理和古气候是很重要的。

它也能給区域構造活动的解釋以極重要的帮助。

閱讀古生物書籍时，生态学的方法可使死硬的石头材料神靈活現，可使化石形态特征的意义明确起来。

廣闊的苏联領域，具备一切地質时代和一切岩相的沉积，具备地台、地槽、山前拗陷和山間盆地；这里分布着处于各种气候帶下的巨大的古盆地、各种深度的海，以及地質上古老程度不同的帶有水盆地的陆地；很少变化的沉积物也常会遇到。

这一切都是研究古生态学無窮無尽的材料。由此可見，摆在我們面前的是广大的，几乎是無边無际的活动領域，它拥有最有兴趣的材料和作出結論最誘人的远景。

在世界文献中沒有古生态学<sup>①</sup>問題方面的报导，以及进行古生态学研究的指南，这使作者只好根据自己对研究俄罗斯地台泥盆系主要地区(Главное девонское поле)动植物羣进行古生态学研究时所得的經驗編著一本“古生态学研究指导与原理”(инструкция Положения для исследований по палеоэкологии)，該書于1933年由西北地質勘探托拉斯發表(列宁格勒，科学技术联合出版社)。在1954—1955年，在苏联科学院古生物研究所叢刊上將“生物化石的采集与研究指导”(Наставление по сбору и изучению ископаемых органических остатков)用“古生态学研究指南”名称發表，这是經作者修改的1933年的指导的再版。

向讀者推荐的这本“古生态学概論”与“指南”相比，乃是一本大大扩充了的書籍。編著“概論”时，利用了作者和苏联科学院古生物研究所古生态研究室其他工作人員25年以来研究地史时期海洋和其他

① 1940年美国国立研究院地質学与地理学部，成立了海洋生物生态学問題小組，后来改名为海洋生态学及其与古生物学有关問題委员会，再往后又改名为海洋生态学与古生态学論文創作委员会。从1949年起大批人員編写这一著作。該著作已于1957年3月出版(見参考文献名單)

水盆地动植物羣所积累起来的研究古生态学的經驗与資料，也利用了在此时期內出現的国内外文献資料。

同 1933 年的“指导”和 1954, 1955 年的“指南”一样，“古生态学概論”也是供古生物学家、地質学家和这些專業的大学生参考之用。它介紹古生态学研究的任务和方法，指出古生态学范圍內的工作綱要。

希望“古生态学概論”有助于苏联各区域綜合地質研究和其他地質学与生物学研究，希望它能帮助改善年青的地質、古生物干部的培養。同样希望，这本书能向动植物生态学家介紹一些摆在古生态学家面前的問題，指出他們所用的工作方法，和促进共同研究工作的进行。

讀者如对古生态学研究的組織問題以及对所收集材料的整理有所問詢，可函寄苏联科学院古生物研究所古生态研究室告知本書作者。  
(Москва В-71, Ленинский проспект, 33)

## 中文版序

中华人民共和国地质出版社能为中国读者将本书翻译出版，作者感到十分高兴。

1957—1958年秋冬两季，作者有幸访问中国，了解中国东部的古生代及震旦纪地层，并在南京和北京进行两次古生态学讲座。这次访问证明，中国具备一切可能顺利进行各种不同地质年代沉积（古生代沉积，尤其是寒武系、奥陶系、志留系和泥盆系）的古生态学研究。这里的化石丰富，保存良好，沉积岩相复杂多样，也就是说，不同类型的沉积物及与其共生的不同种类组合在垂直剖面上的迅速交替，及其在水平分布上的迅速交替，将有助于古生态学研究。

中国幅员广大，这也是在这里开展古生态学研究的极有利的条件：在这广阔的领域内可以研究整个的或很大一部分古老盆地及其生物在其全部存在时期内的情况。这种工作，正如苏联所进行的研究证明，能够提供非常丰富的结果，并能在古生态学以及在古生物学和地质学的许多其他理论和实际问题方面得出极有根据的结论。

在古生态学研究方面，中国古生物学家所具备的可能，与在苏联广阔领域内进行工作的、能够研究巨大古盆地，并能对具有不同地史的盆地（地台、地槽、山前拗陷等）中的生物进行对比的古生物学家，所具备的可能是一样的。

现实主义研究方法，即将关于现代动植物的资料用来阐明古生物材料，对古生态学家具有很大的意义。如果考虑到古生态学家所感兴趣的不仅是活的生物，即其生态学，而且还注意其死亡的原因、埋藏的特点和规律，以及其遗骸石化初期阶段的话，那么这种方法的意义就更大了。

对现实主义观察和研究来讲，中国的条件是极有利的。这些条件要比在苏联优越，因为中国具有处于热带的暖海，海里有非常丰富的

动物羣，其中包括珊瑚。复盖着中国現代大陆的古生代的海，也是暖海。因此中国的南海及其中的动植物羣，乃是进行对比生态学研究的絕好对象。进行这种研究时，古生态学家应当將自己的工作与研究現代海洋生物的动植物学家、水文学家，以及研究海底地形和海洋沉积的海洋地質学家結合起来。这种集体的綜合研究能够提供非常良好的結果——它不仅能給古生物学家提供珍貴的比較材料，而且古生物学家在地質时期生物方面的敏銳觀察力和知識，对現代海洋及其生物的研究人員也肯定是有幫助的。至于海洋地質学，它在中国剛剛誕生。缺少地質学这新兴的一部分，現代海洋学和古生态学是不能闊步發展的。

生物学家和海洋地質学家的合作是十分必要的，正如古生态学家和沉积岩石学家在化石对象方面的合作一样。我們認為后者是有成效地进行古生态学工作的主要条件之一。現代生物和灭絕生物之間本沒有甚么原則的區別。它們都是生物学的对象。因此將这两种生物的主要研究方法加以尽可能的接近，是很有益处的。它們之間的區別只不过是：一种生物在生存着，而另一种則呈僵死的化石遺体状态保存在岩石中，因而不能完全反映出这种生物生活环境的物理和化学性質。正是这种情况下产生了各种輔助的研究方法——对灭絕生物是一种（生物地層学、化石埋葬学、石化問題），对現代生物則是另一种（实验生态学）。

中国的領土是古生态学研究取之不尽，用之不竭的园地。中国古生物学家具备进行这种工作的極为广闊的和上已指出的極其有利的可能。与此同时，他們不需要重走外国，其中包括苏联研究生态学的古生物学家在多年工作中所走过的弯路，也不須要重搞一套研究方法。中国古生物学家有可能利用这些經驗、閱讀丰富的世界古生态学資料，并挑选切实可行的工作方法开始研究。

此外，中国古生物学家和地質学家目前具备充分的可能：既可利用化石来确定地層的地質年代，又可利用它們来对岩石有变化的剖面

作最大限度詳細的地層划分和詳細对比、作詳細的古地理研究，解釋沉積岩石學、礦產成因和構造問題。

所有这一切，都是生物化石所能提供的——但只能是对其进行古生态学分析时才能提供的——新的、很少或完全沒被利用的可能。

还有一个重要的問題須要指出。

众所周知，中国古生物学家在寻找、采集和描述新的，即還沒被人發現的动植物化石方面还有許多工作。这种工作要作許多年。但是不能因为这种工作而对古生态学研究置之不理，其原因如下：

第一、石化生物的分类描述，以及新分类單位确定的專刊，要求現代科学水平，以及对灭絕种类的生态学分析。同样，地層学結論也要求古生物学家和地質学家考虑动物羣組合，以及各个种类的生态特点；而地層划分及其修正問題，今天以及很久以后都將在中国佔首要地位。这是要求在中国立即开始古生态学研究的第二个原因。第三个原因，我們上面已經談过，这就是通过灭絕生物的生态学分析方法对古地理学、沉积物沉积和矿产堆积条件，以及地球構造活动問題，作为地球無机生命与有机生命許多特点的起因，而加以闡明和修正。所有这一切在中国的条件都是非常重要的，因为找矿，扩大国内矿产資源，乃是中国地質学的首要任务。

既然將古生态学方面的潛力挖掘出来，那么中国古生物学家和地質学家就不能不利用它們。

自然会产生这样的問題：中国古生物学家和地質学家怎能胜任所有他們面临这些新来的和旧有的任务呢？

作者認為，最近几年中国主要和首先要做的，应当是描述性的、專刊性的工作和鑑定工作。但是这些工作应当結合生态学資料进行，而且專刊中应当包括本門类生态学的闡叙。最好是能像本書中所希望的那样：同时对动植物羣进行哪怕是少量的綜合生态学研究，以便从現在起就为闡明整个古盆地及其生物的巨著打下基础。

作者非常希望，讀过本書的每一位讀者，都能在野外和自己往年

的材料中發現許多对了解地球历史及地球上生命有很大意义的，但以前却沒得到应有注意的新东西；作者希望，讀者能將自己的新資料加以描述，并能采用本書中所推荐的各种圖解方法。凡是新資料都应当發表，不論它如何零散：目前仅將新資料作为标本或手稿貯藏起来是非常不利的。当首要的描述性工作大部分完成以后，中国也会出现一个开展大規模專門古生态学和进化古生物学研究时期，那时候所有这些早已發表的資料，如用新的观察加以丰富，都会用于总结性的綜合生态学巨著中。

作者謹祝中国古生物学家和地質学家，特别是目前渴望掌握新的科学知識和先进研究方法的年輕一代，在工作中取得巨大成就。

古生态学和古生态学研究方法正是古生物学中的新成就，它推动理論發展，并能帮助查明埋在中国地下的宝藏。

“古生态学概論”中文版在文字上略有增加，扩充了参考文献名單，并增加四个新的插圖和一个圖表。

作者对王立文和蔣福新兩位青年同志表示十分感謝，感謝他們將此書認真地譯成中文。

P. 盖格尔

莫斯科 1958年3月20日

## 一、古生态学的历史、任务与方法

### 1. 古生态学的历史

B.O. 科瓦列夫斯基 (1842—1833) 是对石化生物进行深入的古生态学分析的奠基人。他在那主要是闡明第三紀陆地哺乳类的著作中，为生物化石进化机能研究和古生态学研究作出了光輝的榜样。科瓦列夫斯基以自己的著作清楚地証明了，在單純描述性的古生物学荒瘠的土地上，应该出現这样一种古生物科学：它能使古老的石化生物“起死复生”，它能揭露它們与周圍环境的联系和关系，以及它們結構的适应意义，这就是建立在具体而深入地体会古生物材料基础上的关于生物进化的科学。

科瓦列夫斯基本人还没有对古生物学中他所起始的生态学方向用哪一个專門名詞来表示。只是以后，它才为他的后继者命名为古生物学<sup>①</sup>方向 (этогологическо-палеонтологическое направление) (比利时古生物学家道罗 [L. Dollo], 1909) 和古生物学方向 (палеобиологическое направление) (奥地利古生物学家阿别尔 [O. Abel], 1912)。现在这个方向叫做古生态学方向，我們认为古生态学是古生物学中重大的一部分，其独立性的权利，与同动植物的生态学在动植物学范疇中所具的权利一样。与此相应，在古生物学家中間开始分出了古生态学家，这就是主要从事于石化生物生态学問題研究的專家。

B.O. 科瓦列夫斯基并不是第一个研究地史时期生物与其生活条件关系問題的古生物学家。在科瓦列夫斯基以前，早在前达尔文时期，莫斯科大学教授、动物学家兼古生物学家魯里叶 (К.Ф. Рулье, 1814—1858 年) 就在他的著作里表达了侏罗紀海洋無脊椎动物与其生活条

① 源出于 εἶδος (希腊文) ——习惯、習性。

件紧密联系的想法。

在В.О.科瓦列夫斯基以后，Н. И. 安德魯索夫(Андрусов, 1861—1924年)完成了經典性的进化古生物学的研究，并对石化种类作了生态学的分析。他的工作材料是俄罗斯南部的海盆地与微鹹水盆地的第三紀和第四紀軟體动物。Н. И. 安德魯索夫結合着盆地性質的变化，研究了軟體动物羣的發展、各种生态类型的物种形成和出現。他在这个可靠的基础上建立了苏联南部新第三紀与第四紀沉积的詳細地層表，直到現在还没有失去它的意义。后来Н.И. 安德魯索夫又对石化动物羣特殊的产地——刻赤和塔曼苔蘚虫——首先进行了古生态学研究。

沿着科瓦列夫斯基和安德魯索夫的道路前进的还有少数的俄国古生物学家。例如，А. П. 卡尔宾斯基(1847—1936年)在研究二叠紀魚(Edestidae)和泥盆紀車輪藻时，就利用了他所掌握的一切資料，其中包括它們产出的条件以及包含它們的岩石性質的材料。本世紀初Н. Н. 雅科甫列夫开始發表了四射珊瑚和腕足类的研究結果，以后又發表海百合的研究結果，在这些著作中他結合着生活条件研究了上述古生代海洋無脊椎动物門类的代表的形态特点的發展。在А. Д. 阿尔汉格爾斯基(1879—1940)与М. Э. 諾英斯基(М. Э. Ноинский, 1875—1932年)已成为經典性的研究中，也探討了生物和环境的問題。

在俄国研究者的著作中，卡尔宾斯基和雅科甫列夫的著作主要是說明个别种屬的，科瓦列夫斯基和安德魯索夫的著作則主要是說明种屬的有亲緣关系的門类，諾英斯基和阿尔汉格爾斯基則是說明整个动物羣的。在一部分著作中研究了絕灭生物的生活方式、生活条件、生活条件对創造新形态特点的影响(科瓦列夫斯基、雅科甫列夫、安德魯索夫)、及其对各門类进化發展进程的影响(科瓦列夫斯基、安德魯索夫)；另一部分著作則無这种分析，它們的作者只是一般地研究了整个动物羣的生活条件和命运对当时存在的生活条件及其变化的依賴关系(諾英斯基)。有些研究者也研究了包含化石的岩石(阿尔汉格爾

斯基、卡尔宾斯基、諾英斯基)，有一些則沒有（科瓦列夫斯基，雅科甫列夫）。由此可見，以上所指出的古生态問題的研究具有各种不同的內容，并且在利用化石材料提供給研究古生态学的古生物学家的可能性方面也具有一定的局部性。

还必須指出的是，在大多数这些著作中，主要注意了石化种类的形态机能分析，而对生物环境（种类的組合）与居住的物理条件則研究得不够，但是为了深入地了解过去的生物，則必須知道这些。为了恢复居住条件，就要有詳細的有相应目的的岩石研究，也要利用其他各种各样的地質資料；在上述著作中除阿尔汉格爾斯基和諾英斯基的著作外，还没有做到这点。

自从 A. A. 柏里俠克（1872—1944 年）在 1930 年組織成立了苏联科学院古动物研究所，即后来的古生物研究所以后，在苏联进行广泛的古生态学研究就成为可能了。在研究所中建立了古生态学實驗室，它的任务是进行不同內容与不同規模（主要是大規模的）的古生态学研究 and 制訂这种研究的方法。

## 2. 古生态学与生物学問題

古生态学家的首要任务是：

(1) 闡明已絕灭动物的生活方式，以便全面和更深入地了解生物本身，和确定它們所能給予其他动物或無机环境的影响；

(2) 恢复地史时期某些种类或整个羣組的生活条件，以决定从前在某一时期生活过的生物和羣組存在与發展的可能。

生活方式（营养、轉移、攻击、保衛的方式；繁殖的特点；对后代的照管；时令的与其他的現象）、同非生物环境（与底棲生物有关的海底性質、水的鹽度、温度、水的流动程度、气体狀況等等）和生物环境（作为食物、竞争者、敌人、寄生者、和平共居者等等）有关的生活条件，是了解生物与生物之間及生物与居住环境各种無机因素之間的相互关系的起点。解决这些地史时期問題的工作材料是：生物

化石、包含化石的岩石、生物居住环境特点的遺跡，以及記錄在地質剖面里的上述材料在地層中的分布。

生物的生活方式与居住条件是相互联系着的。作古生态学研究时一定要对这两方面的問題都作出答案。

通过对反映絕灭生物活动的結構的分析，能够判断它們的生活方式；而对以往居住环境的認識，此时只能补充这种机能形态分析的結論。絕灭生物的居住条件也可以根据它們的結構来認識，但是程度不够。要洞察古代生物生活条件的詳情，就一定要根据物質的（石头的）材料和环境留給我們的間接标誌来分析它們的居住环境。举例來說，瓣鳃类軟體动物的壳前后端張开，并有韌帶存在，証明这些軟體动物是穴居的。这个結論有时可为直接發現处于生活时的垂直状态的壳所証实。但是若想作出关于这些軟體动物居住条件更完全結論——水的性質、深度、鹽度、气体狀況和生物因素等，則只有通过对含有貝壳岩石的成分，岩層的構造特点与層理表面、剖面中岩石在水平和垂直方向的交替的研究，以及通过伴生种类的組合及其在時間空間上的交替的研究始可。

古生物学家面前有一項很重要的工作，这就是要闡明那些暂时还被描述和命名的石化生物（这种石化生物佔多数！）的生态情况，以及闡明形态特点的适应的与机能的意義（形态生态、形态机能分析）。

从生态学的角度来研究石化生物时，应充分地考虑到地史时期的动植物化石形态与其居住条件以及这些条件的变化的关系。石化种类一定的形态特点据此可得出另一种更正确的評價，而应当作为各种分类單位——屬、种、亞种、变种——划分基础的标准，將变成另一种样子。这样也就可以理解：为什么不允許根据大小不同（很大的，或相反，很小的标本）或根据由生活特点所引起的偶然的異常（由于居住过密，由于附着生長而引起的壳的弯曲等）来划分种了。

此外，从生态学的角度来研究生物化石的遺骸时，古生物学家不