

普通高等教育地质矿产类规划教材



古生态学

——原理与方法

杨式溥 主编

地质出版社

普通高等教育地质矿产类规划教材

古 生 态 学

——原理与方法

杨式溥 主编

地 质 出 版 社

(京)新登字 085 号

※

※

※

本书于 1989 年 12 月经地矿部古生物学课程教学指导委员会审查通过,同意
作为规划教材予以出版。北京大学白顺良教授担任本书主审。

※

※

※

普通高等教育地质矿产类规划教材

古 生 态 学

——原理与方法

杨式溥 主编

地质矿产部教材编辑室编辑

*

责任编辑:王 璞

地质出版社出版

(北京和平里)

中国地质大学轻印刷厂印刷

(北京海淀区学院路 29 号)

新华书店总店科技发行所发行

*

开本:787×1092 1/16 印张:14.875 字数:350000
1993 年 5 月北京第一版·1993 年 5 月北京第一次印刷

印数:1—1700 册 定价:6.80 元

ISBN 7-116-01197-8/P·1011

前 言

古生态学做为古生物学的重要分枝学科日益受到国内外地质学家的重视，特别是第一届国际古生态会议（1983年在法国）召开以来，它的原理和方法得到广泛的应用。80年代以后古生态学在许多方面得到了飞速发展并与沉积矿产的勘探、开发紧密地联系起来，使古生态学具有重要的理论和实际意义。

本书是作者自60年代以来在地质学院和北京大学、中山大学地质系教授古生态学和在国内讲授各类短训班的基础上，综合近年来国际上古生态学的新发展和新成就编写而成的。本书的主要目的是介绍古生态学研究的基本原理和方法。全书共分十五章，前三章介绍现代生态学和古生态学的基本概念和基础知识以及当前古生态学的进展；第四章至第十三章从10个方面系统介绍了古生态学的原理和方法，其中包括研究个体古生态学和群落古生态学必不可少的基础知识，即：现实主义原理的应用（第四章）；形态功能和形态建造，目的是研究各类化石生物的行为习性与环境的关系（第五章）；埋藏学（第六章）、地史时期生物之间的相互关系（第七章）、古生态-岩性综合分析（第八章）、遗迹化石学及其在沉积学方面的应用（第九章）则是目前古生态学比较活跃、颇有发展前途的研究方向，本书中作了较详细的介绍；环境因素及其识别（第十章）古生态学中的化石群落则是研究群体古生态学（第十一章）或综合古生态学的基础。这些研究方法一方面可以应用于环境分析，另一方面的目的是研究进化古生态学。由于近代先进的仪器设备（如电镜、计算机等）和数理知识的广泛应用，逐渐形成了定量古生态学（第十二章），使古生态学已由定性向定量发展。由于陆地环境古生态学具有特殊性，本书特另辟一章介绍大陆环境的古生态（第十三章），较为详细地介绍了陆相古生态系统，特别是利用微体化石和古植物学资料解释古环境和古气候。最后两章（第十四、十五章）专门介绍了古生态学的野外工作方法和室内综合分析。本书力求系统、全面地阐述古生态学的基本概念、原理和方法，介绍国内外古生态学研究的成功实例，适用于各大学地质学、地层古生物学、沉积学、石油地质学和煤田地质学等专业的大学生、研究生学习参考，也适用于地质科技人员和野外工作者参考。

本书由杨式溥、张建平、杨洪执笔编写，其中基本构思和大纲由杨式溥提出，张建平执笔编写第十二章，杨洪执笔编写第十三章和第十四章，其余章节由杨式溥执笔，全书最后由杨式溥定稿。书中难免存在错误和不妥之处，恳请读者提出宝贵意见。

编 者

一九八八年一月于北京

目 录

前 言

第一章 绪 论	(1)
一、古生态学的目的和任务	(1)
二、古生态学和生态学的关系	(2)
三、古生态学的理论和实践意义	(3)
第二章 古生态学的进展和研究途径	(8)
一、早期个体古生态学研究途径	(8)
二、近代综合古生态学研究途径	(9)
第三章 生物与环境	(14)
一、生物与环境的关系	(14)
二、生物的生活方式	(15)
三、生物的生活环境	(26)
第四章 现实主义原理的应用和实证古生物学	(32)
一、现实主义原理的应用	(32)
二、现实主义原理应用中应注意的问题	(33)
三、各类生物的现实主义对比基础	(34)
第五章 形态功能分析和行为习性古生态学	(54)
一、形态功能分析的基础	(54)
二、硬体骨骼构造和形态功能的关系	(55)
三、形态功能分析的方法	(56)
四、形态功能分析在恢复灭绝生物的生活方式方面的应用	(59)
第六章 化石形成和埋藏学	(72)
一、埋藏学简介	(72)
二、埋藏的过程	(73)
三、生物的死亡和分解	(76)
四、生物遗体的搬运	(77)
五、生物遗体的埋藏	(79)
六、生物遗体的石化作用	(80)
七、化石群和化石产地分析	(82)
八、如何识别化石的埋藏特征	(84)
第七章 地质时期生物之间的相互关系	(88)
一、生物之间相互关系的基本概念	(88)
二、地质时期生物之间的相互关系	(91)

第八章 古生态-岩性综合分析	(97)
一、化古群和岩相的关系	(97)
二、古生态-岩性综合分析的野外方法	(99)
三、古生态-岩性综合分析的实际应用	(100)
第九章 遗迹化石及其古生态学应用	(104)
一、遗迹化石的定义、性质和研究范围	(104)
二、如何识别遗迹化石	(105)
三、遗迹化石的分类和命名	(107)
四、遗迹化石及其对古环境解释的意义	(112)
第十章 环境因素及其识别方法	(120)
一、深度	(120)
二、光照	(123)
三、温度	(125)
四、水的流动性	(129)
五、基底	(132)
六、盐分	(135)
七、水底氧及其他气体	(143)
八、食物营养	(145)
第十一章 群落古生态学	(147)
一、群落的概念	(147)
二、化石群落在古生态学中的应用	(150)
三、化石群落的研究	(151)
四、化石群落的描述	(155)
五、生物礁群落的古生态学意义	(157)
第十二章 定量古生态学方法	(164)
一、对定量形态特征资料进行数理统计学的处理	(164)
二、聚类分析	(169)
三、因子分析	(171)
四、马尔可夫链方法	(172)
五、电子计算机模拟	(174)
第十三章 大陆环境的古生态学	(175)
一、概述	(175)
二、陆相无脊椎动物的古生态学	(177)
三、陆相微体化石的古生态学	(179)
四、陆生脊椎动物的古生态学	(186)
五、陆生植物的古生态学	(190)
第十四章 古生态学野外调查	(206)
一、野外观察和标本采集	(206)
二、野外素描、摄影及古生态剖面图的绘制	(213)

第十五章 古生态学综合分析和图解	(218)
一、资料整理和生物生存条件的恢复.....	(218)
二、古代生物群落的恢复和沉积盆地发展历史的研究.....	(219)
主要参考文献	(226)

第一章 绪 论

一、古生态学的目的和任务

生态学 (Ecology) 是研究生物之间及生物与非生物环境之间相互关系的学科。原来的名称生态学是由两个希腊字——居住地 (eco-房子) 和学科 (-logy 科学) 共同组成。

地球上各种生物, 都生活在特殊的生境之中。各种植物都需要特殊的气温、降雨量以及合适的土壤, 许多外界因素配合起来才会产生某种植被, 各种植被又都庇护和养育着各种独特的动物群。任何生物在生活当中都不能脱离它的生存环境而独立存在, 同时生物对其生活环境又都具有一定的影响和改造作用。共同生活在一起的生物彼此之间以及与其生存环境之间都有着密切的联系。地球上有机界的发生、发展和进化都与其周围物理的、化学的和生物的条件相互联系、相互影响, 它们是不可分割的统一整体。

古生态学 (Paleoecology) 曾经是古生物学的一个分支学科, 专门研究地史时期生物之间及生物与其生存环境之间的相互关系。在古生态学研究过程中必须利用生物学、生态学、地层学、沉积学和地球化学等学科的资料和某些原理, 解释古代生物的生活习性 (habit) 和生境 (habitat) 的关系, 阐明古代生物曾经怎样生活 (生活方式) 和它们在什么环境中生活 (它们的生存条件)。

从上面古生态学的定义说明古生态学的研究包括两大方面: 一方面从生物学的角度, 强调研究共同生活在一起的生物个体之间、居群之间和群落之间的相互关系及其进化和发展历史; 另一方面从地质学角度强调生物与其生活环境的关系, 即研究环境对生物的影响, 也就是恢复地质时期的生态系统和沉积环境。

古生态学和生态学一样, 根据研究对象不同在研究历史上曾划分为个体古生态学 (Paleoautecology) 和综合古生态学 (Paleosynecology) 或称群体古生态学。

个体古生态学研究个别化石或某种化石属种的生态问题, 主要内容是研究个别生物的行为习性、形态适应以及周围物理、化学环境因素对它们的限制。群体古生态学研究生活在一起的各类生物的生态问题, 主要内容包括生物彼此之间的关系 (共生、共栖、寄生和营养等), 研究它们同周围环境的关系, 因此群体古生态学主要涉及生物的居群、群落和生态系统。

个体古生态学同群体古生态学二者很难分开, 并且在研究任务是互相依赖的, 前者往往是后者的研究基础, 因此古生态学后来的发展并没有将个体古生态和群体古生态截然分开。同时群体生态学内容广泛复杂, 比较难于全面研究, 因此现代生态学为应用方便常常以群落作为统一的生态单位来考虑它们同环境之间的关系, 称为群落生态学 (Biocoenology 或 Community Ecology)。显然群落生态学不等于群体生态学, 它只研究其中一部分门类的生物群落, 群落生态学仅仅是群体生态学的一部分。

有关群落生态学和群落古生态学的研究, 将在本书后面专门分章讨论。这里仅以 E. G.

Kauffman 和 R. W. Scott (1976) 在《群落和古生态学基本概念》中所提出的研究内容为根据, 说明在研究群落生态和古代群落时主要研究的内容。

1) 尽可能详细地研究所包括的全部生物类别(无论是动物化石、植物化石还是遗迹化石), 鉴定它们的分类和组成, 确定它们的丰富程度和分异度, 研究它们在地质历史上和地理上的分布。

2) 研究各种生物之间的相互关系, 包括种间的相互关系、种群力学、一个生态单位内的能量流动、它们的食物链和生态习性、行为关系等。由于保存的生物类别不完全, 古生物学家在研究上述关系时, 同现代生态学相比, 往往是较粗略的和不完全的。

3) 研究与这些生物有关的环境参数(environmental parameters)(即环境因素)。由于生物群的生存受环境的控制, 因此分析生物的形态功能和研究沉积围岩或沉积物底质性质, 可以对原来的沉积条件和沉积环境提供某些信息。

4) 研究生态单位(包括群落)的界线。由于物理、化学和生物的因素控制着生物的分布, 因此研究生物分布的变化和环境的关系, 可以确定相邻生态单位的界线。

从已经发表的专著和文献来看, 当前古生态学的研究是多方面的, 不同的学者根据不同的研究目的和任务可以从不同的角度来研究古生态学, 其中重要的研究内容可有以下几个方面:

1) 研究各种生物门类的个体古生态学, 研究各门类古生物的专家在研究系统分类的基础上不可避免地要涉及到生物的古生态问题, 例如研究三叶虫化石的古生态、珊瑚化石的古生态、陆生植物化石的古生态、古脊椎动物化石的古生态、微体化石的古生态等等。

2) 研究各种生境的古生态学, 例如海洋底栖动物的古生态、陆地环境的古生态、湖沼的古生态、礁体的古生态等等。

3) 研究各地质时期的古生态学, 即按地质时期分阶段进行综合古生态研究, 例如早奥陶世的古生态、志留纪的古生态、侏罗纪的古生态、第四纪的古生态等。主要特点是以一般地质时期的全部生物群为研究对象。

由于古生态学是研究地史时期生物之间及其与生活环境之间相互关系的科学, 因而它研究的直接对象乃是生物化石和沉积围岩, 化石可以作为环境灵敏的指示, 而沉积围岩则包含着当时沉积环境的物理化学条件的各种信息。

二、古生态学和生态学的关系

古生态学和生态学的关系最为密切, 二者在原理方面并无大的区别, 几乎生态学大部分原理在原则上均可应用于古生态学, 然而二者在资料来源、研究方法上有很大的不同。

1) 生态学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, 并在实验室创造一定条件去检查预期的结果。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、压力的水介质的反映。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反复验证。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化石和沉积围岩, 因此古生态学不能直接采用试验的方法研究古代生物或研究当时的环境。摆在古生态学面前的一个

非常艰巨的任务是，古生态学必须利用化石和围岩首先恢复古代生物的生存条件，充分利用大自然所已经进行过的“试验”结果来推断和塑造古代环境。图 1—1 示生态学和古生态学的相互关系以及各自的研究范围。

2) 生物和其生存环境相互作用的综合体称为生态系统 (ecosystem)，是生态学研究的主要范围。古生态学除去研究化石及其围岩以外，还必须通过研究沉积物的成岩作用对形成化石及围岩的影响，才能恢复古代环境，因为被研究的化石往往经过搬运作用、石化作用和重新沉积作用，这些方面为古生态学研究的主要范围 (图 1—1)。

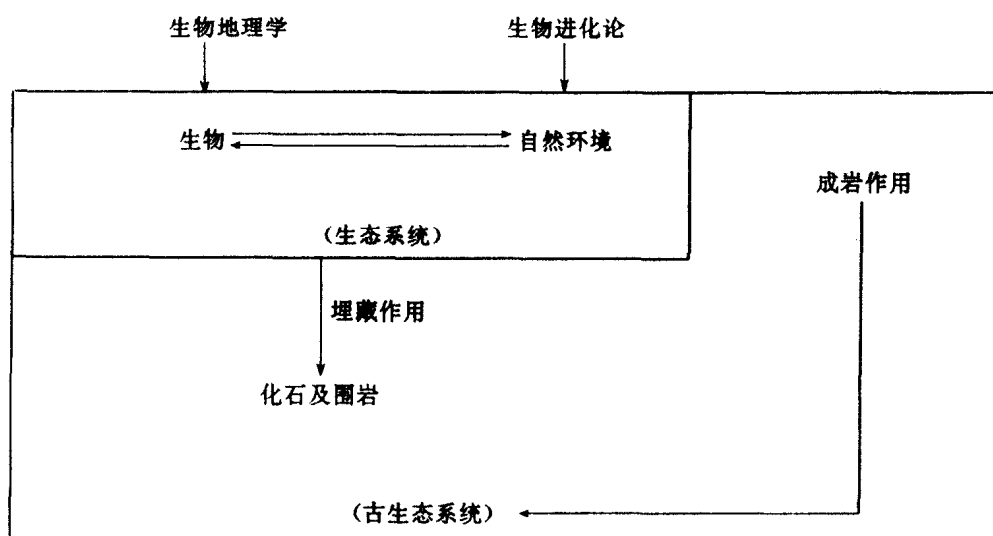


图 1—1 生态学和古生态学研究的范围
(据杨式溥, 1983)

3) 生态学和古生态学研究的时间尺度不同。生态学家只能研究生态环境在数十年间的变化，他们以年、月、日来计算时间；古生态学家则是从地质历史尺度来衡量时间，研究千百万年间的变化，每个样品可以代表数十年至数百年的历史。生态学很少涉及到生物的进化、迁移、古生物地理分布等问题，而这些问题往往是古生态学研究的主要方面。

4) 生态学家可以直接研究一个生态系统的生物和功能，但如果涉及到生物的地质历史发展，则生态学只能进行理论探讨。古生态学家对研究的生物化石及其功能，只能推测，但他对生物相当长的进化和历史发展，却处于优越的地位。因此古生态学研究有两个特殊的性质，即恢复（或重建）和时间。也可以说古生态学是恢复（或重建）地质历史时期古生态系统以及研究生态系统在地质历史中发展的科学。因此古生态学比生态学研究的领域和时间广泛得多。

三、古生态学的理论和实践意义

古生态学研究的目的恢复古代环境，进行精确的地层对比、确定矿产层位等，直接为地质学服务，同时也担负着解释生物与环境的关系，研究生物发展进化规律的任务。

1. 古生态学研究可以解释沉积环境和矿产形成条件

由于在长期进化过程中生物的形态构造同周围环境相适应,因此根据古生物化石的形态特征、习性行为以及其埋藏条件,能够推测生物的生活环境,解释沉积物和沉积矿产的形成条件。

古生态学研究的结果可以为判断古代水盆地的物理和化学性质以及研究古地理的细节提供丰富的资料。这些资料对于研究与沉积环境密切相关的矿产成因和分布规律是极其重要的,尤其是对石油、钾盐、铝土矿、煤炭和沉积形成的磷矿、铁矿、锰矿沉积环境的研究特别富有成效。

古生态学对恢复地史时期的岩相和古地理具有重要的作用。古地理学是一门重建过去自然环境和恢复各时代自然景观的学科,古生态学研究古代生物之间及其与生存环境之间的相互关系,二者研究的内容具有许多共性。古生态学可以提供许多详细的资料,对恢复岩相古地理环境非常重要。

对沉积盆地的环境分析是预测寻找矿产的重要途径,生物化石是环境灵敏的标志。正因为古生态学强调研究化石和研究沉积岩相结合,因此古生态学就和岩相学发生了密切的关系。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。例如根据古生态学研究的底栖生物群落在盆地中的分布顺序,可以确定该盆地的深度分带和底层性质。根据遗迹化石的分布,也可以确定古海洋的相对深度和沉积条件。

2. 古生态学的研究丰富了生物地层学

利用生态学的方法对比地层较之单纯使用化石带对比,在内容上显得额外丰富。其地层划分不仅仅是根据种的延续带,而且还要考虑到生物生态特点和埋藏条件,以及采用群落对比的方法研究群落如何受外界环境因素的控制。

建立在古生态学基础上的生物地层方法应当是研究生物同环境在历史发展上的关系,特别强调生物与环境的统一以及环境对生物分布的控制作用,其具体内容表现为以下两个方面:

首先在同一个时期内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生物群,甚至在同一个面积较大的沉积盆地内部也有不同的岩相交替,其中各种岩相带包含有各自特有的化石群。因此对比地层必须注意到同时异相的可能性。在古生态学的研究中,对比地层要充分考虑到生物群分布是以其生活条件为转移的规律性。

另外现代地层划分越来越详细,也需要精确的对比沉积矿产的层位,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。采用古生态学群落分析的方法去详细研究地层剖面上各层的沉积环境、各类化石的埋藏特征和生态特征,往往可以最大限度地发挥各种类别生物化石在划分和对比地层中的作用;甚至剖面上的化石较少时,也可以利用生物遗迹和沉积特征进行古生态分析和对比地层,例如对古代的一些砂岩系、复理石建造、“哑”地层进行对比时所开展的古生态学研究就是很好的证明。

古生态系统不仅在空间上而且在时间上,既具有连续性同时又具有不连续(或间断)性。这种间断不仅起因于生物界不均匀的发展,而且也可能是由于外界事件的中断引起的。这种沿纵向上的相变就是古生态系统的变化。

60年代发展了古生态的底栖生物化石群落分析,在生物地层划分对比上取得了显著的效果。70年代开始在国际地层对比委员会的推动下,形成古生态学和地层学相结合的一个

新的分支——生态地层学 (Ecostratigraphy)。它采用古生态学的方法重建古生物群落、详细研究地层界线、恢复古代环境、探索其演变规律,并首先以志留纪和泥盆纪的地层界线作为试验基础,研究晚志留世和早泥盆世的古生物群落和古生态系统,以及世界各大洲的生物地理分布和进化的关系。

3. 古生态学研究为生物进化理论提供重要依据

古生态学作为一门比较完整学科的发生和发展,反映了古生物学的研究由积累资料的描述阶段向综合研究方向发展的过程。由于历史条件所限,过去许多古生物学家常常把古生物和它们的生活环境割裂开来研究,一方面是把古生物学局限于单纯形态的描述和分类,往往忽略生物的发生、发展、灭绝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”,企图以简单的方法解决复杂的地层划分与对比问题。

当然,不可否认,在古生物学的研究中,必须有搜集资料、积累资料、进行化石描述及系统分类等阶段,否则古生物学就无法深入与提高,但问题在于古生物学不能停留在这个阶段上,它必须从经验阶段上升到理论阶段。古生物学积累了大量的描述性资料,但是缺乏系统地整理和理论上的提高,特别是没有把生物和环境统一起来研究。因此古生态学研究的一个重要任务就是通过研究地史时期生物和其环境的辩证统一关系,提高古生物学理论。

古生态学的研究可以使古生物系统分类建立在更加科学的基础之上。古生物工作者过去建立的属种分类单位,除去仅仅根据化石形态特征以外,往往很少注意生物的个体发生、居群变化以及生物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、遗传学、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的基础上,因而产生了一系列难于解决的问题,如属种概念的混乱、属种范围宽窄极不一致等。

在古生态学的研究中,参照生态学强调研究生物的个体发生、共居生物彼此的关系、生物的形态功能分析、生物地理分布、生物的迁移原因和速度以及生物的变异与其外部环境的关系等内容,就可以使古生物学的研究与客观实际更好地结合,更加准确地建立古生物分类系统。

生物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部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,例如当时生物曾在什么环境下生活?它们怎样生活?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以及各时代生物地理分布的原因等等,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,物种是如何形成的、物种形成的速度及其与环境变化速度的关系等,这些属于生物进化学说方面的重要问题,也可以通过古生态学的研究,经过探讨而逐步得到解决。

生态系统是生物群落及其地理环境相互作用的自然系统,生态系统的变化即包括环境的变化。

物种的产生是同环境的隔离密切相关的。当环境平静或变化不大时,群落内各物种习性和群落的总数长期保持大致平衡稳定,当重要的地质事件发生后,在新的环境下物种习性会发生变化以适应新的环境。按照间断平衡(或点断平衡)论的观点,新种主要在祖先

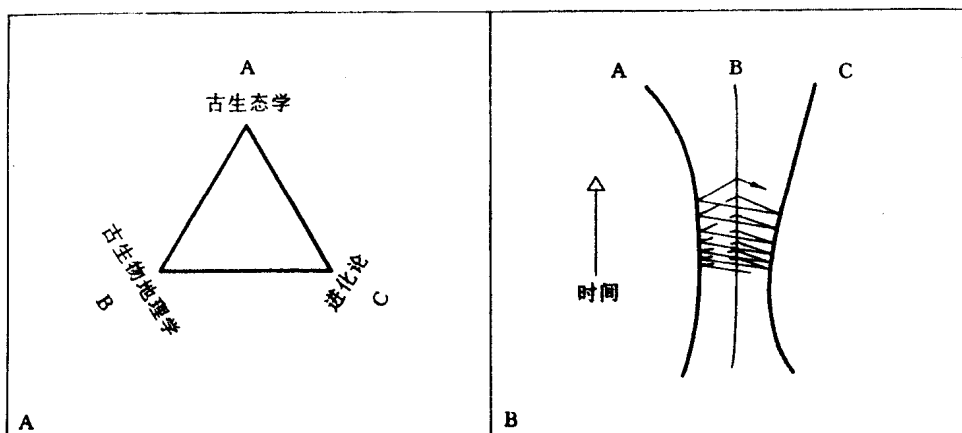


图 1—2 古生态学和进化论及古生物地理学的关系

(据 M. Margalef, 1959)

A. 表示上述三学科的相互关系；B. 表示在地史时期上述三个学科的相互联系

种群分布的边缘地区形成，然后很快迁入另一种环境，并迅速地适应环境，扩展到祖先占据地区，甚至排挤祖先种进入了新的稳定环境。

4. 古生态学的研究对解释古生物地理分布具有重要的意义

生物的地理分布是生物与环境相适应的结果。古生态学既研究古代生物的生境，如海洋、大陆、滨海、泻湖等；也研究环境的控制因素，如水盆地的深度、温度、盐分和气体环境对生物群分布的影响；生物的迁移问题、迁移速度和原因也和古生态学直接有关系，因此古生态学和古生物地理学关系非常密切，研究古生物地理分布的原因，不可避免地要研究古环境的控制因素。

根据大量资料恢复古生态系统，确定古生物地理区系如大区 (realm) 或区 (province) 主要是依靠一系列化石分类名单，尤其是那些属于地方性的“土著”，然而由于地质记录的不完备性，根据地方性的属种所作的结论往往有一定的主观性，为了减少这种错误，我们应当进行古生态学研究，例如我们不仅要查清在某地缺失某些生物，更重要的是力求找到某些生物缺失的原因，这方面的答案只有依靠古生态学来解决。例如长期以来的地质工作证明在西伯利亚石炭系中缺乏植物根座 (Stigmaria)，这个事实只能使我们作为形式上的区别特征，但是为什么缺失，其原因还是不清楚。如果我们知道这些植物根座是晚古生代热带潮湿地区灌木 (桫欏树) 的根系，它们不可能生活在寒冷或温带气候，这就使结论不仅实际而且合理。

古生态学的研究说明古生物化石不仅仅应用于确定地质年代和层序，并且可以更加广泛地应用于分析环境、解释有机界和无机界发展和进化规律 (图 1—3)。

古生态学是正在蓬勃发展的具有生命力的新学科，它无论是对于地质生产实践和地质历史进化发展的研究都能发挥重要的作用。

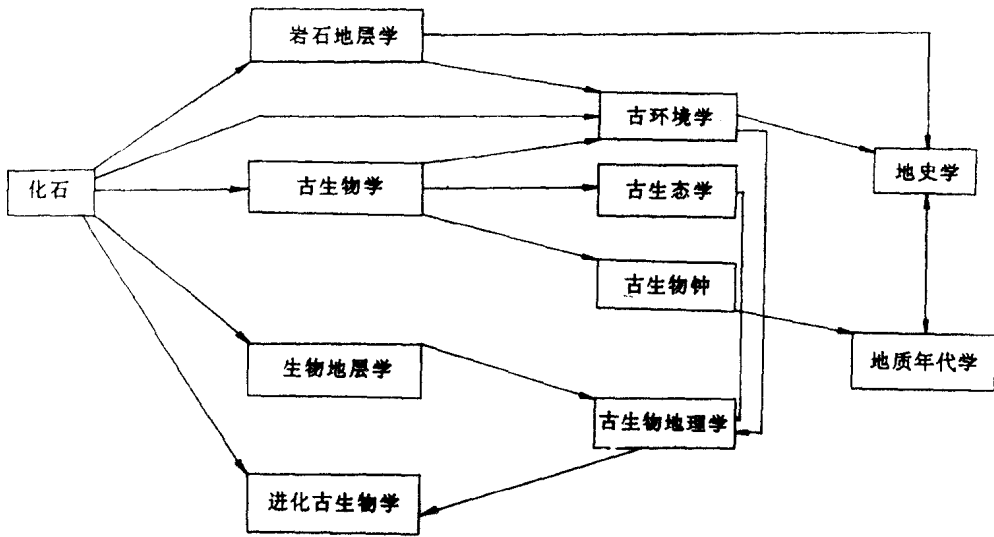


图 1—3 生物化石在地质学科多方面的应用
(据杨式溥, 1983)

第二章 古生态学的进展和研究途径

本章简要介绍古生态学的进展及研究途径,基本上按顺序概括了本书各章的主要内容。

古生态学是本世纪 30 年代初期从古生物学中逐渐分化出来的一个分支学科。根据它的研究对象和范围进一步划分为个体古生态学和综合古生态学。

一、早期个体古生态学研究途径

个体古生态学虽然也把生物与环境看成是统一体,但由于个体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重要的因素,而不研究整个生物群在一个完整的盆地中的发展变化,不研究生物群在地史时期中的发展变化,因而带有一定的狭隘性与局限性。同时个体古生态学早期和生产实践联系也不密切。虽然如此,个体古生态学的发展还是积累了不少实际材料,为古生态学的进一步发展奠定了基础。

基于以上原因,目前世界各国不同学者发表的有关古生物著作的文章中常常有个体古生态学方面的资料,但数量的多少及深浅程度有所不同。

为了清楚地了解个体古生态学的研究现状,下面我们对早期几个学者这些方面的典型著作略作说明:

В. О. Ковалевский (1842—1883) (1950 年,科学著作选集,卷 1,苏联科学院出版)研究第三纪哺乳动物有蹄类化石时采用了形态功能分析的方法,例如关于马的进化的研究,说明骨骼的构造和功能都与生物的生活方式有关。В. О. Ковалевский 在研究中进一步联系了生物的生活环境,深入揭示了进化论的正确性。虽然他采用了古生态学的方法研究了古生物进化的问题,但并没有对这个研究方向给予任何命名,他的著作对当时欧洲古生物学的发展方向有很大的影响。

比利时古生物学家 L. Dollo, (1857—1931) 在 1909 年出版了一本《习性古生物学》,其中研究了某些甲胄鱼、软骨鱼、大甲类和三叶虫化石。他在研究上述各类化石时,与现代鱼类及节肢动物进行对比,因而获得了显著的成功。L. Dollo 在他的著作中承认在自己的研究方向上受到达尔文和 В. О. Ковалевский 很大的影响。

Н. Н. Яковлев 可以说是研究个体古生态学的典型代表。50 多年来,他对典型的海生底栖动物珊瑚、腕足动物和海百合的生态进行了详细的研究,阐明了四射珊瑚隔壁排列的两侧对称性和主内沟的形成原因,解释了腕足动物贝壳外形的变化及某些内部构造的形成。他特别注意到其它动物与海百合的共生和寄生关系、海百合的形态发生等问题。他还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。他的著作收集在《生物与环境》(1958)一书内。

古生态学早期研究者还有 J. Walther (1919—1927)、Н. И. Андрусов (1897)、O. Abel (1929、1935) 等。

古生态学早期的发展来源于两个方面,即证实古生物学和习性古生物学。这两个研究

方向虽然都起源很早,但经过不断的发展,直到目前仍然是古生态学研究两个基本方法。

实证古生物学 (Actualistic palaeontology) 为本世纪 20 年代德国 R. Richter 和 J. Weigelt 所创建,系均变学说 (Uniformitarianism) 的原理在古生物学方面的应用,通常称其为“将今论古”,即根据现代生物的生态知识去推断古代生物化石的生态。从本世纪 30 年代以来,德国的实证古生物学派长期研究北海和波罗的海生物及其环境,研究潮坪地区的海洋生物的生态、死亡和埋藏规律,并用以解释化石古生态学,曾经取得显著成效。实证古生物学的总结性著作是 W. Schafer (1962) 所著的《北海潮坪的实证古生物学》。这本书在 1972 年译成英文时改名为《海洋环境的生态学和古生态学》。实证古生物学的研究成就对于发展浅海地区的海洋古生态学有很大的促进,这种方法对于研究仍有现生种的化石的生态富有成效。例如我们可以根据现代生活的舌形贝 (*Lingula*) 的各种生态知识去推断奥陶纪以来各时代的舌形贝生态,从而证明舌形贝主要生活在滨海至浅海地区,以潮坪带为主。由于舌形贝长期适应盐分、温度和潮汐等周期性变化的紧张环境,因此它们在泥砂中营潜穴生活,在多数情况下,舌形贝化石的大量出现指示滨海微咸水环境。我国具有辽阔的海岸线和海域,特别是拥有不同纬度、不同气候的海洋环境,当前已经逐步建立了海洋研究机构,因此实证古生物学的研究方法在我国是大有作为的。

古生态学很早已经采用的另一种方法是习性古生物学 (Ethologic palaeontology),它是 1919 年由比利时古生物学家 L. Dollo 命名的。习性古生物学所采用的基本方法称为功能形态分析 (functional morphological analysis)。这种方法的理论依据是生物在进化过程中适应环境的自然选择原则。生物的功能依靠器管不断专门化完成,我们可以根据古生物的基本构造形态,判断它们的功能与环境的关系。例如许多腕足动物 (如小嘴贝类、石燕贝类等) 背腹双壳的中褶、中槽的发生使壳面三分,这种构造证明是营滤食性能的纤毛环为适应壳体两侧前缘吸进新鲜水流、中间排出废水而形成的。形态功能分析经常被应用于阐明灭绝门类化石的古生态研究。

二、近代综合古生态学研究途径

遗迹学 (Ichnology) 专门研究生物活动留下的痕迹。遗迹化石学是近年来发展很快的古生态学的一个分支。因为遗迹化石是生物运动、觅食、居住、生殖、排泄等各种生命活动现象的证据,因此遗迹化石可以指示动物习性和生活环境。所有遗迹化石都是生物原来生活的痕记,它们留印在沉积物的表面 (表生遗迹) 或沉积物之中 (内生遗迹)。遗迹化石形成之后不会再移动位置,因此它们属于原地埋藏。遗迹化石的地层分布一般时代较长,但它们都是很好的指相化石,在地质时期相似的环境经常出现相似的遗迹化石。通过对遗迹化石的分析不仅能够揭示生物的行为习性,还可以对古生物群落的丰度和分异度、水体的物理和化学性质等提供丰富的证据。

50 年代出现的古生态研究中另一个分支是埋藏学 (Taphonomy) (И. А. Ефремов, 1945)。埋藏学专门研究化石的形成过程。生物死亡以后最终形成化石,要经过一系列复杂的地质营力的作用 (风化、搬运、沉积、地球化学等作用),并最终经过石化而形成化石。要恢复古生物的生态,就必须首先研究埋藏学。埋藏学是古生态学研究的基础,因为要恢复原来的生物群落和古代环境,就必须首先进行埋藏学的分析,分清化石组合是生活在原

地的化石群落，还是经过搬运的异地化石组合（图 2—1）。

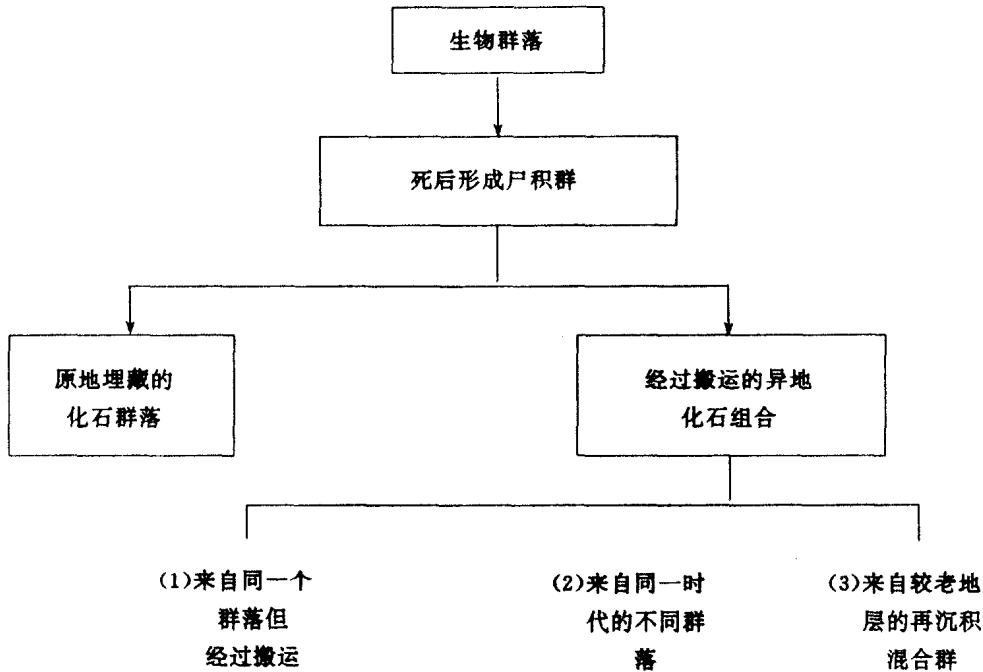


图 2—1 生物化石埋藏的阶段和类型

（据 D. M. 劳普和 S. M. 斯坦利，1978 修改）

从古生态学的角度看，原地埋藏群落对恢复古代环境可以提供直接的证据，但是经过搬运的异地化石组合更有助于阐明古地理环境和沉积条件，特别是水动力的强弱、距离海岸的远近等。

到了本世纪中期，古生态学的研究在个体古生态学研究的基础上开始进入了新的阶段，即产生了群落古生态学这一新的研究方向。

群落古生态学是近代古生态学的一大发展。古生物学家常常把同一岩层中发现的化石群称为化石组合（fossil assemblage）。从古生态学的角度出发，只有那些经过研究分析（定性或定量的分析）证明确系原来生活在一起的化石组合才称为化石群落（fossil community）或古群落（paleobiocoenosis）。研究共同生活在一起的生物之间的相互关系是群落古生态学的基本内容之一。生物共同生活在一起的关系相当复杂，其中有些生物彼此是对抗的关系（antagonistic relationship）（如捕食关系、寄生关系、固着地点的竞争关系等）。这些关系直接控制着群落的种群密度，然而在自然界也有另外一些生物，彼此可能并无直接的生死存亡的激烈冲突，甚至它们是和谐的共生关系（symbiotic relationships）[如共栖（commensalism）关系、互惠（mutualism）关系]，彼此可能因为对外界环境条件都有共同需要（如基底性质、外界保护条件或食物类型），才使它们共同生活在一起。基底性质和食物关系是底栖动物群落分布的主要控制因素。水体深度和其他因素对底栖群落的分布也有重要的影响。

礁体和各种生物骨骼的碳酸盐岩堆积是群落古生态学研究理想的典型。地史时期的礁