

试 用 教 材

古生态学及遗迹化石学

(地层古生物学专业用)

杨式溥 编著

武汉地质学院古生物教研室

1983年3月

Q911.5
3
3

前 言

本教材是为地层古生物专业的专题课编写的，一般按50—60学时教学需要选材，也可作为地质类，特别是石油、煤田专业的选修教材。

由于近年来古生态学及遗迹化石学的研究进展迅速，资料积累逐渐丰富，基础理论日趋完善，研究途径不断向多样化、现代化的方向发展，古生态学及遗迹化石学已成为一门独立的富有生命力的专业分支。

本教材是古生态学及遗迹化石学的基础理论著作，力求从生物与生物之间的关系，化石群与岩相之间的关系，生物与环境之间的关系上论述古生态学的基本原理和基本概念，并注意了在引进国际先进理论、新的研究成果和新技术的同时，与总结国内古生态学及遗迹化石学方面的研究成果相结合。在编写过程中得到了古生物教研室胡昌铭及有关同志的大力协助，胡昌铭同志还担任了责任编辑，做了大量工作，在此表示致谢。

本教材自一九七八年以来在我院古生物专业试行，这次出版又经过了较大的修改和补充。但由于水平及时间有限，书中不足之处敬希读者批评指正，以便再版时修正。

编者

1983·3·29

Q911.5
3
3

前 言

本教材是为地层古生物学专业的专题课编写的，一般按50—60学时教学需要选材，也可作为地质类，特别是石油、煤田专业的选修教材。

由于近年来古生态学及遗迹化石学的研究进展迅速，资料积累逐渐丰富，基础理论日趋完善，研究途径不断向多样化、现代化的方向发展，古生态学及遗迹化石学已成为一门独立的富有生命力的专业分支。

本教材是古生态学及遗迹化石学的基础理论著作，力求从生物与生物之间的关系，化石群与岩相之间的关系，生物与环境之间的关系上论述古生态学的基本原理和基本概念，并注意了在引进国际先进理论、新的研究成果和新技术的同时，与总结国内古生态学及遗迹化石学方面的研究成果相结合。在编写过程中得到了古生物教研室胡昌铭及有关同志的大力协助，胡昌铭同志还担任了责任编辑，做了大量工作，在此表示致谢。

本教材自一九七八年以来在我院古生物学专业试行，这次出版又经过了较大的修改和补充。但由于水平及时间有限，书中不足之处敬希读者批评指正，以便再版时修正。

编者

1983·3·29

目 录

前言

第一章 绪论	(1)
一、古生态学的目的、任务及研究对象.....	(1)
二、古生态学和生态学的关系.....	(1)
三、古生态学的理论和实践意义.....	(3)
第二章 古生态学发展简史	(5)
一、古生态学发展的启蒙阶段.....	(5)
二、古生态学发展的初期阶段.....	(5)
三、古生态学发展的近代阶段.....	(6)
四、古生态学现阶段的发展.....	(8)
第三章 生物与环境	(10)
一、环境的基本概念.....	(10)
二、海洋生物的生活方式和海洋分区.....	(12)
第四章 现实主义原理的应用和实证古生物学	(19)
一、现实主义原理的应用.....	(19)
二、现实主义原理在地史上的应用.....	(20)
第五章 形态功能分析和习性古生态学	(26)
一、形态功能分析的基础.....	(26)
二、硬体骨骼构造和形态功能的关系.....	(27)
三、形态功能分析在恢复灭绝生物的生活方式方面的应用.....	(28)
第六章 化石形成和埋藏学	(33)
一、埋藏学.....	(33)
二、化石埋藏的过程及其因素.....	(34)
三、如何判断埋藏环境.....	(36)
第七章 地质时期生物之间的相互关系	(40)
第八章 地球化学的方法在古生态学中的应用	(47)
一、生物骨骼的化学成份和环境的关系.....	(47)
二、同位素在测定古温度方面的应用.....	(48)
第九章 岩石—古生态综合分析	(52)
一、化石群和岩相的关系是综合古生态分析的主要内容.....	(52)
二、古代海洋相带的划分.....	(54)
第十章 化石群落和礁体古生态学	(58)

一、群落的定义·····	(58)
二、对化石群落的认识·····	(58)
三、化石群落的描述·····	(59)
四、对生物礁的古生态学的研究·····	(60)
第十一章 环境标志和应用古生态学 ·····	(67)
一、古气候和海洋古温度的确定·····	(67)
二、判断海水中波浪和洋流的作用·····	(70)
三、判断古代水盆地的盐份·····	(72)
四、判断古代盆地底层水流的气体环境·····	(74)
五、判断基底性质·····	(75)
第十二章 数理统计在古生态学中的应用 ·····	(78)
一、简易的野外数量统计·····	(78)
二、化石排列的向量统计·····	(79)
三、定量和半定量的分析·····	(79)
第十三章 古生态学野外调查 ·····	(80)
一、野外观察和采集·····	(80)
二、野外素描、照象及古生态剖面草图的绘制·····	(86)
第十四章 古生态学综合分析和图解 ·····	(90)
一、室内资料整理和生物生存条件的恢复·····	(90)
二、古代生物群落分析和沉积盆地发展的历史的研究·····	(91)
第十五章 遗迹化石学 ·····	(96)
一、遗迹化石的定义及研究范围·····	(96)
二、遗迹化石的特征·····	(96)
三、遗迹化石的研究简史·····	(97)
四、遗迹化石的分类和命名·····	(98)
五、常用的遗迹化石的名词术语·····	(101)
六、遗迹化石的生态习性分析·····	(107)
七、遗迹化石对地质学科的意义·····	(107)
八、中国各地质时期海相地层中遗迹化石群落及其沉积环境·····	(115)
九、遗迹化石的系统描述·····	(118)
十、遗迹化石的主要文献目录·····	(127)
附：古生态学主要参考目录 ·····	(128)
图版及说明 ·····	(130)

第一章 绪论

一、古生态学的目的、任务及研究对象

古生态学与古生物学、地质学、沉积岩石学，尤其是生态学，都有着密切的关系。古生态学是专门研究地史时期生物之间以及它们与生活环境之间相互关系的科学，这就是它的基本内容。

古生态学的研究目的在于阐明古生物群落的生活习性、生活方式和居住环境，并在此基础上总结其规律，揭露地史时期生物与其环境之间的辩证统一关系。古生态学担负着恢复古生态环境，进行地层对比、层位确定和矿产普查等为地质学服务的任务；同时也担负着解释生物与环境的关系，从历史上论证生物的发展进化规律的生物学任务。

古生态学作为一门比较完整有系统的科学的发生，反映了古生物学的研究由积累资料的描述性阶段向综合性方向发展的过程。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、灭绝与其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，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初期阶段，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，它必须从纯经验阶段上升到理论阶段。恩格斯论述自然科学从经验阶段进入理论领域时曾经正确地指出：“经验的自然科学收集了如此庞大数量的实证知识材料，以致在每一个研究领域中有系统地依据其内在联系把它们加以整理的必要就简直成为无可避免的”（自然辩证法，人民出版社，1959年版，23页）。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，提高古生物学的理论。

由于古生态学是研究地史时期生物与环境之间关系的科学，因而它研究的直接对象乃是当时有机界的代表——古生物化石，当时无机界的代表——沉积岩（即广义的化石围岩）以及二者间的相互关系。

二、古生态学和生态学的关系

古生态学和生态学的关系最密切，因为它们都是研究生物及其与生活环境之间的相互关系的科学，在原理方面并无很大的区别；同时它们也都是综合性的边缘科学。这是由于近代科学高度发展和综合研究的结果，同时也决定于它们研究任务和资料的来源。正象现代生态

学的发展必须建筑在生物学、水生生物学、生物地理学以及物理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、古气候学以及地球化学等都有着密切的联系。这种多科性边缘科学除去利用上述各种科学成就以外，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，并在实验室创造一定的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、压力的水解质的反映。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研究现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去揭露古代生物的生存条件，充分利用大自然所已经进行过的“经验”结果来塑造古代环境（表1—1）。下图表示生态学和古生态学的相互关系以及各自的研究范围，同时也表示和其他有关学科的关系。

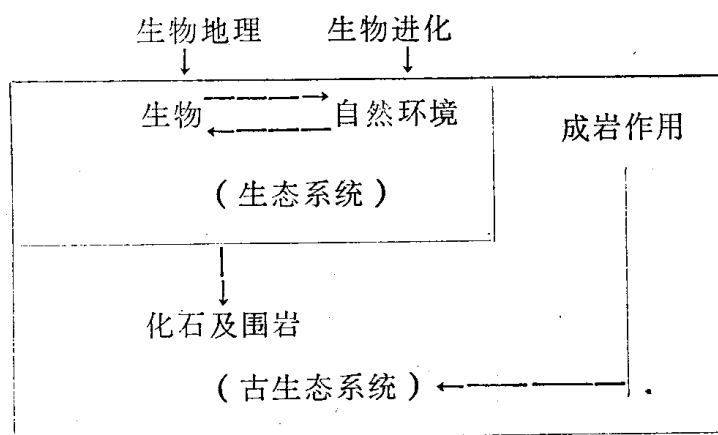


表1—1 生态学和古生态学研究的关系

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。古生态学除去研究这些以外，还必须通过研究沉积以后成岩作用对形成化石及围岩的影响，才能恢复古代环境。这三方面作用的总合是古生态系统 (Paleoecosystem) 研究的主要范围。

生态学和古生态学研究的时间尺度不同。生态学家只能研究数十年间的变化，以年、月、日来计算时间；古生态学家以地质历史尺度来衡量，可以研究数千万年间的变化，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进化、迁移、古地理分布等问题，而这些往往是古生态学研究的主要方面。

生态学采集资料的条件比古生态学优越，资料也比古生态学丰富。古生态学的资料（化石和沉积岩）常常因为成岩作用、搬运作用、变质作用而受到一定限制。

总之，古生态学和生态学家应当携手并进，互相取长补短。生态学供给古生态学对现代生物和环境的直接观测资料和试验的结果；古生态学供给生态学地质历史资料，特别是地质历史时期海进海退，古地理、古气候等巨大地质事件对生物古生态和古环境的影响。

正因为古生态学强调研究化石和研究沉积岩石相结合，因此古生态学就和沉积岩石学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、温度

变化的研究等；同时由于古生态学研究的对象是某一段地史时期内整个盆地的沉积物和其中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密切的关系。

古生态学近年来和地球化学紧密地结合起来，从研究古生物的埋藏石化过程入手，利用地球化学方法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。古生态学和近代数学统计结合起来，开辟了定量古生态学的研究方向。

三、古生态学的理论和实践意义

（一）古生态学的研究丰富了生物地层学的原理和方法

如果不是仅仅单纯地把地层的划分和对比理解成某些化石名单的简单对比，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，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的根本原因，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岩相适应的规律。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生物群，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。

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，甚至剖面上的化石较少时，可以利用生物遗迹，沉积特征进行古生态分析，还可以对比地层，例如对复理石建造地层对比的研究就是很好的证明。

六十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。七十年代开始在国际地层对比委员会的推动下，已经形成古生态的一个新的分枝——“生态地层学”（Ecostratigraphy），采用古生态学的方法研究地层界线。目前是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，以及与世界各大洲的生物地理分布和进化的关系。

（二）古生态学研究与沉积矿产的关系

古生态学研究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、钾盐、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）古生态学对古生物学的意义

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的基础上，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限制得很宽。

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，这就可以使古生态学的研究与客观实际相结合，正确地建立古生物分类系统。

2. 古生态学对进化论及古生物学的意义：生物进化论建立在研究生物界在内部和外部影响下物种形成，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？以及当环境在空间上和时间上发生变化时，对生物产生过哪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。特别需要提出的是物种如何形成的理论，物种形成的速度及其与环境变化的速度问题，这些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、探讨而逐步得到解决。

3. 古生态学的研究对解释古生物地理分布具有重要的意义：生物的地理分布首先是和生物的生存条件相适应。古生态研究的成果既解释古生物地理分布的“质”的方面，如海相、陆相、滨海泻湖相；也解释“量”的方面，如水盆地的深度、温度、盐分和气体环境等对生物群分布的影响。关于生物的迁移问题，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分布关系非常密切，研究古生物地理分布的原因不可避免的要研究古环境的控制因素。

第二章 古生态学发展简史

古生态学的发展可以分为以下四个阶段：

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。当人们辨认哪些化石是海相化石或陆相化石时，就已开始考虑这些生物原来的居住环境；当应用草食、肉食动物时，已经在研究它们的食性。达尔文的进化学说以前，个别先进的科学家如拉马克（I. B. Lamarck, 1744—1829）、莱伊尔（C. Lyell, 1797—1875）的著作中已经包含有原始的关于生物与环境之间有密切联系的思想。

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解决地球上有机界的发展和变化的历史。因此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(或个体古生态学阶段)

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断绝灭生物的生活方式，这样就开始形成了个体古生态学（Paleoautecology）的研究方向。个体生态学虽然也把生物与环境看成是统一体，但是由于个体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。同时个体古生态学也没有和生产实践密切联系起来。虽然如此，个体古生态学的发展还是积累了不少实际资料，为古生态学的进一步发展奠定了基础。个体古生态学目前已比较普遍地为古生物学家所认识。在进行古生物化石的研究时不能不牵涉到该门类生物的生态问题。因为不研究该门类生物的生活方式和环境以及这些因素对生物的影响，就无法将研究工作更深入一步，甚至不能正确解决生物的系统分类位置问题。

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个体古生态学方面的资料，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个体古生态学方面的知识，如珊瑚的固着方式，三叶虫及爬行类的生活方式，菊石的绝灭等问题。

美国海洋生态学与古生态学研究学会在1957年编辑了一部《海洋生态学及古生态学论文集》(Treatise on Marine Ecology and Paleoecology), 其中搜集了有关个体古生态学参考书目的注释达两千多条(其中对苏联的文献搜集的很少)。为了清楚地了解个体古生态学, 下面我们对几个学者这些方面的典型著作略作说明:

维·奥·科瓦列夫斯基(В. О. Ковалевский, 1842~1883)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, 说明了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, 深入地揭示了第三纪的地质历史。他以极丰富的资料证明了进化论的正确性。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问题, 但他并没有明确地对这个方向给予任何命名。他的著作对当时欧洲古生物学的发展方向却有很大的影响。

露·道洛(L. Dollo, 1857~1931), 比利时古生物学家, 他在1909年出版了一本《习性古生物学》, 研究了某些甲胄鱼、软骨鱼、大甲类和三叶虫化石。当他研究上述各类化石时, 与现代鱼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认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。

华尔特(J. Walther, 1860~1937), 德国古生物学家, 他曾经采用形态功能分析的方法研究佐林果芬侏罗纪化石群。

恩·恩·雅可甫列夫(Н. Н. Яковлев), 五十多年来, 他对典型的海生底栖动物珊瑚、腕足动物和海百合化石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, 解释了腕足动物贝壳外形的变化, 同时也说明了它们某些内部构造的发生。他特别注意到其他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。雅可甫列夫可以说是研究个体古生态学的典型代表。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。他的著作收集在“生物与环境”一书内。

三、古生态学发展的近代阶段(或群落古生态学阶段)

到了本世纪初期, 古生态学的研究在个体古生态学的基础上开始进入了新的阶段, 即出现了群落古生态学或综合古生态学(Paleosynecology)的研究方向。群落古生态学虽然是在个体古生态学的基础上产生的, 却并不等于许多个体古生态学的简单总合, 因为群落古生态学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的控制的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诸方面, 都具有指导意义。

群落古生态学研究方向的出现是古生态学的重大进展。因为群落古生态学研究更符合在地球的发展过程中, 地球上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。也就是通过群落古生态学的研究使我们的认识可以更接近于客观实际, 因而对生产实践就具有更重要的意义。

恩格斯曾经指出: “如果地球是形成的东西, 那末它现在的地质的、地理的、气象的状况, 它的植物和动物, 也一定是形成的东西, 它就不断有在空间中互相邻近的历史, 而且还一定有在时间中前后相邻的历史, 如果立即在这个方向下坚决地继续研究, 那么自然科学现在

就会进步得多”(自然辩证法,第9页,人民出版社,1959年)。这种综合古生态学的研究方向,无疑就会给古生态学和地质学的研究带来重大的影响。

下面对在综合古生态学研究方面有成绩的一些科学家作一简介:

恩·依·安德鲁索夫(Н·И·Андрусов, 1861~1924),他的著作在苏联被认为是古生态学研究最早期的著作。他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地联系起来,研究了第三纪和第四纪时俄国南部海洋的历史发展过程以及其中动物群的生存及发展情况。他对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)的研究结合了盆地的含盐度,盆地地形及其在地史时期的变化,分析了各种生态类型动物群的发生和发展及物种的形成。同时他对第三纪造礁苔藓虫也进行了研究。

鲁道夫·里希特(Rodolph Richter, 1881—1957),德国古生物学家。他创造了“实证古生物学”(Aktuo—paleontologia)学派,运用现代北海生物的生态研究成果,解释地质时期的古生态,特别是对遗迹化石作了深入地研究。

德国古生物学家阿伯尔(O·Abel, 1875—1946)及里希特等,他们把个体生态学的研究方向称为古代生物学“Paleobiology”,或者生态学加古生物学,意思是以生物学的观点研究古生物学。

苏联科学院古生物研究所古生态试验室,在勒·弗·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沉积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统地层的全部化石群,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,因此确定了同时古生态异相地层对比的原则。

四十几年来,他们的研究范围不断的扩大,研究了俄罗斯地台泥盆纪海陆交互相沉积盆地,石炭纪浅海沉积盆地,二叠纪乌拉尔地槽区山前凹陷的礁相沉积,侏罗纪卡拉套淡水湖相沉积和费尔干纳老第三纪海湾相沉积等。也就是逐步包括了地质上不同时代的多种类型的盆地。

综合古生态学在此阶段研究方法上有了显著的提高,具体表现在:

1)在个体古生态学研究的基础上,除运用形态功能分析和现实主义对比以外,着重发展了化石的埋藏规律。埋藏学早期称“生物化石分布学”(Biostratinomy)(Wenger, 1927)指生物被埋藏的沉积作用。叶菲列莫夫(И·А·Ефремов, 1945、1950)称其为埋藏学(Taphonomy)。

2)强调了古生态研究同沉积岩石学研究相配合,更有效的确定外界环境因素,如水的深度、温度、水的流动性、气体状况、盐分变化等生物生存条件的影响。

3)在古生态研究中采用了化石的数量统计,更精确的研究化石群的分布和种群变化。

4)综合古生态学的另一个特点是不仅研究某一个地质时期内盆地的历史,而且研究前后连续的地质时期盆地的发展及变迁历史。这就是把古生态学从单纯只研究地理分布上的静态古生态学推向更高级阶段的动态古生态学。古生态学也必须和沉积岩石学、岩相学、古地理学、古生物地理学、古气候学和地球化学紧密的结合起来;同时也应考虑在地史时期中将有机界、无机界发展变化中其他一系列有关的问题与一些新的研究方向相结合。而这种全面的研究地史时期有机界和无机界在空间上和时间上相互联系、相互制约及其发展变化的特点,即是群落古生态学当前研究的主要特征。

四、古生态学现阶段的发展

古生态学是一个年青的科学分枝,虽然只有四、五十年的历史,但在许多国家的古生态学和地质科学领域中得到迅速发展。这是因为古生态学无论对地质生产实践和古生物学理论发展上都有重要的意义。

下面就近年来古生态学在研究方向上出现的不少新的研究途径和发展方向,作一简单介绍,同时也列举部分新出版的古生态学研究著作:

1) 实证古生物学 (Actuopaleontology)。西德北海潮坪海洋生态和古生态学的研究,将现代海洋无脊椎动物的死亡、埋藏规律应用在中古生态学研究。代表著作是舍弗尔 (Wilhelm Sehafes, 1962) “海洋环境的生态和古生态学” (1972年译为英文)。

2) 同位素古生态学。美国的乌瑞 (Urey H.C.) 和洛温斯坦 (Lowonstam H.A.) 以及瑞典丹麦的一些地质学家采用地球化学稳定同位素来测定海洋古温度,开辟了同位素古生态学的研究方向。

3) 生态地层学 (Ecostratigraphy)。这是七十年代发展起来的地层学分枝,采用古生态学群落分析的方法,目前以志留系和泥盆系界线为典型。在布柯特 (Boucot A.J.) 作为主席的国际生态地层学委员会组织下,国际上有20多个国家参加并开展研究工作,定期召开国际讨论会,内容包括生态群落,生物地理和生物地层学。

4) 进化古生态学 (Evolutionary Paleocology)。美国加利福尼亚大学瓦兰廷 (Valentine J.W.) 研究现代和地史时期海洋生物生态作用对个体、种群、群落、生态区系的关系,以及研究环境对生物进化的影响。代表著作是瓦兰廷1973年出版的“海洋生物圈的进化古生态学” (Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere)。

5) 微体化石古生态学。近年来由于石油工业的需要,微体化石研究的专家们集体出版了有关有孔虫、介形虫和牙形刺的古生态学论文专集。

6) 定量古生态学。采用数学统计和电子计算机模拟,研究古代环境的因素。典型著作是瑞典列蒙特 (Reyment R.A.) 编写出版的定量古生态学概论 (Introduction to Quantitative Paleocology, 1971)。

7) 六十年代以来还出版了下列一些古生态学教科书和研究论文:

(1) 英国艾格尔 (Ager D.A. 1963) 古生态学原理 (Principles of Paleocology), 古生态学教科书。

(2) 美国英布里 (Imbrie John) 和纽厄尔 (Newell Norman, 1963.) 主编“古生态学的研究途径” (Approaches to Paleocology), 是组织有关专家编写的古生态学研究方法的各方面论文。

(3) 美国霍华德 (Howard J.D.) 瓦伦丁 (Valentine J.W.) 和沃姆 (Warne J.E.) 1971主编的古生态学和遗迹学的现代进展 (Recent Advances in Paleocology and Ichnology), 是由华盛顿美国地质调查所出版的短篇讲座。

(4) 英国牛津大学麦科鲁 (Mckerrow W.S.) 主编的“化石生态学 (The Ecology of Fossils, 1978), 内容包括从寒武纪到第四纪各时代共125个化石群落的典型分析,并利用了欧州的最新资料,附有生态复原图。

(5) 苏联科学院近年来由盖格尔(Р.Ф.Геккер, 1966)、茹拉夫列娃(И.Т.Журавлева И.Т.), 别捷赫金娜(О.А.Бетехина)主编“地质时期生物与环境”(Среда И Жизнь Геологического Периода) 1973、1974、1977、1970由西伯利亚科学分院连续出版, 其中专门介绍了古生态学和生态地层学、岩相和古群落, 沉积条件和古生物地理分区等问题。

(6) 拉波特(L.F.Laporte)著“古代环境”(Ancient Environments)一书, 1968出版。1971年日本寻野幸夫译成日文, 书名为“古环境学入门”; 全书共分6章: ①地质环境, 论述环境分类, ②沉积和环境, ③生物和环境, ④环境和地球化学关系, ⑤环境分析, ⑥古环境和地史学, 从沉积和地质历史的角度论述古代环境。

(7) 美国俄勒冈大学布柯特(Boucot A.J.)著“海洋底栖动物古生态学原理”(Principles of Benthic Marine Paleoecology), 1981年出版, 主要内容是介绍生态学和古生态学的环境因素和群落古生态学的发展状况。

(8) 英国剑桥大学, H.J.B.Birks和H.H.Birks著第四纪古生态学(Quaternary Paleoecology), 介绍第四纪古生态研究方法, 特别是古植物、孢粉、双壳类、古脊椎动物、古湖沼学的古生态研究。

第三章 生物与环境

一、环境的基本概念

(一) 生物与环境的关系

环境是自然界的一部分。生物与其生活环境是矛盾的统一体，双方面相互制约，相互作用。生物绝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过来影响到生物与环境这个统一体发生变化，二者相互作用相互影响。恩格斯在自然辩证法一书中正确指出：“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，正是由于忘记了这种多方面的运动和相互作用，就阻碍着我们的自然科学家看清楚即或是最简单的事物”（自然辩证法，人民出版社，1959年，144页）。环境无论在时间上（地质历史）或者空间上（地理分布）都是不断地变化着和不断地发展着。自从地球上产生生命以来，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相互作用，日趋复杂化的历史。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态的水，固态的土壤岩石和气态的空气，还有一小部分寄生的生物居住在其他生物体内。因此现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。水可能是最早最原始的生物生活环境，海洋是生命的“摇篮”，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) 生态学有关环境的概念

生物的生存条件和生活环境 生物生活过程（如新陈代谢、生长发育、繁殖等）都有一定的条件要求，这些条件即该生物的生存条件，这些生存条件的总合就构成它的生活环境。生活环境可分为无机的生活环境和有机的生活环境。生活环境是由一系列彼此相关的环境因素构成的。那些能够影响生物生命活动的因素称为生态因素。例如造礁珊瑚的成长发育只能在气候温暖的热带地区，年平均水温不低于 20°C ，含盐分为33~35‰，清洁畅通的海水，深度不超过20米的环境中。这些就是造礁珊瑚的生存条件和生活环境。

生物圈和生态系 (Biosphere, Ecosystem) 生物圈指地球上所有生命存在的海洋、陆地和空中，是生态学中最大的一级环境分区。生态系是指某一特定的环境和其中生活的生物综合体，也是生态学中含义较广的单位，但并无严格的限制，其范围在应用上可大可小，大可以为海洋，小可以为池沼。生态系中生命和非生命在相互作用，各种物质和能量在不断的运动和循环，在长期历史发展中生态系的各方面物质和能量总是处于大体上平衡的状态，通常称生态平衡。

生境 (Habitat) 和生态位 (Ecologic Niche) 生境指生物生活的居住地。在一个

生境内基本上可以满足生物的生态要求，生境可以是一段崖岸，一片草滩，或者是一个寄生的生物，在一个生态系统内可以包括几个不同的生境。生态位（或称小生境）指在生境内某种生物的具体居住位置，并能够满足种的生态要求的最小单位。只有精确了解种的生态要求和生存条件，才能准确的划定生态位。大部分生境内居住着几个种，每个种都有其自己的生态位。

群落 (Communities) 共同生活和居住在一起的一群生物，彼此之间相互作用和联系，例如彼此由于食物或保护作用共同生活在一个生境的几个种或种群 (Population)，各自有其生态位，构成一个相互影响的复杂关系称为群落。正在生活的群落称生物群落 (Biocoenosis)，但对古生物来说，群落的特征只能通过从在同一个产地被发现的化石，来分析他们原来是否生活在一起，不能象现代生物群落一样试验生物之间的相互关系。

群落可以采用最典型特征的物种来命名。例如牡蛎群落可以在从中生代以来直到现代的近岸河口入海附近观察到，群落中以遍布在海底的牡蛎为主要特征，牡蛎以一个壳粘附在岩石上生活。在这个群落中还伴生有以牡蛎为食物的海星，和食肉腹足类，有以牡蛎壳为基底固着生活的海藤壶、海绵、苔藓虫及管栖蠕虫等等。他们彼此之间相互或因食物关系或因居住地点的关系共同组成牡蛎群落，牡蛎滩成为它们共同的生境，它们对于外界自然环境也有一系列共同的要求。

(三) 环境的生态因素

环境的生态因素是自然界存在的，限制某种生物的分布的生存条件。生态因素是极其复杂的，大体上划分为以下各类：无机界的因素有物理的和化学的因素，有机界的因素有生物的因素。

1) 物理的因素：

①地理位置 (纬度，经度和海拔)；②基底沉积物性质；③水的浑浊度；④水的流动性 (波浪及洋流)；⑤大气状况；⑥温度；⑦深度；⑧太阳光照；⑨大气压力。

2) 化学的因素：

①盐分；②氢离子的浓度；③氧的含量；④二氧化碳的含量；⑤氮的含量；⑥微量元素；⑦胶体状况；⑧硫化氢含量；⑨有机化合物。

3) 生物的因素：

①食物供给性质和数量；②种群关系 (相生、相克、捕食、寄生以及种群的出生、生长和死亡率)。

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错综复杂、相互制约、相互作用的。孤立割裂地研究本来是完整统一体的环境，将不可能获得正确的结论，因为其中某些因素的改变必然牵连到另外一些因素的变化；其次各种因素对于各种生物以及对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，另外一些因素也许是不重要的，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，当时间或空间发生变化以后，这个因素的重要性也可能减低，甚至变得很不重要，因此当研究环境因素时，必须根据具体情况进行具体分析。

(四) 古生态学对生物生活环境的塑造

研究古生态主要的问题是从生物和环境的密切关系出发，推断古代生物的生活环境。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。但是对于某些不含化石的“哑地层”，如果单纯依靠岩性分析，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较少，而且研究起来也比较复杂，例如经常生活在空气中的生物如昆虫、鸟类、植物的孢粉等，或者当它们死后，或者在幼年期以前脱离不开陆地或水盆地；而其生活时期则大部时间可以随风飘扬或自由飞翔在海或陆地的上空，也有时降落到地上，这种情况就造成了我们研究中的某些困难。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艰巨更复杂，因为海相地层在时间上或空间上的分布都比陆相地层相对稳定。

二、海洋生物的生活方式和海洋分区

各种生物在长期历史发展过程中，由于适应周围环境的结果，形成各种不同的生活方式。生活方式 (Mode of Life) 又称生态类型，是指生物为适应生存条件而具有的习性 (Habitat) 和行为 (Behaviour)，其中主要的如摄食方式、居住类型和运动方式等等。不同门类的生物为了适应相似的环境常常具有相同的生活方式，在形态结构上形成十分相似的趋同现象，但它们彼此却并没有血统上的亲缘关系；同时在系统演化上相近的生物由于适应不同的环境，可以有极其不同的生活方式或生态类型。

(一) 海洋生物的生活方式

依据海洋生物摄食方式和食物类型划分为以下几种食性类型：

食草生物 以植物为食物的海洋生物，主要分布在光线能够透过的海洋水层上部透光带，主要是各种鱼类、腹足类、节肢动物和一部分海胆。

食肉生物 以扑捉其他生物为食的生物，除去脊椎动物以外就是头足动物，腹足动物的食肉类，高级甲壳类、海星和腔肠动物等。

食腐生物 以死亡的生物尸体为食物的生物在群落中具有“清道夫”的作用，在海洋底部经常有如降雨一样的尸体碎屑，成为蠕虫类、甲壳类和腹足类之食物。

滤食生物 在海水中含有极丰富的有机质，其中有生物的卵和幼虫、微体藻类及细菌，有一大批海生生物如海绵、腔肠动物、苔藓动物和腕足动物、双壳动物等，它们吸收海水，并过滤其中的有机物质为生。

食泥生物 在水底沉积物泥砂中常含有一定数量的有机质，食泥生物常常吞食大量的沉积物，从中吸食养料。如一部分双壳纲、蠕虫以及一部分海胆等食泥生物对沉积物有改造作用，它们往往是“造岩”生物，大部分沉积层往往被其吞食和改造。

寄生生物 寄居在另一种生物体内并依靠被寄生的生物生活。

居住地和运动方式依据水生生物的居住地段和它们的运动方式划为下列类型：

游泳生物 具有游泳器官营游泳生活，并能够主动游泳的生物，例如大多数鱼类、鲸，中生代灭绝的某些水生爬行动物（鱼龙、蛇颈龙等），无脊椎动物中的头足动物：旋壳鹦鹉螺、菊石、箭石等。显然能够主动游泳的生物在生物进化过程中是比较高级的生物，它们往往具有高度发育的运动器官、扑食器官和感觉器官，身体的形状往往两侧对称，成扁平的流线型。游泳生物多为食肉生物。

浮游生物 浮游生活的生物没有真正的游泳器官，经常随波逐流被动地漂在水中。生物