

古生态学原理

[英] D. V. 阿格尔 著

科学出版社

内 容 简 介

本书是古生态学基础理论著作,较详细地阐述了古生态学这个边缘学科的基本问题,并对已有的研究成果作了较全面的总结。全书共三篇十八章:第一篇,绪论(两章);第二篇,个体古生态学(九章);第三篇,古群落生态学(七章)。书末附录古生态学专门术语和野外工作提问以及参考文献目录。本书主要内容是阐明地史时期生物与环境间的关系,对个别物种的古生态和古生物群落的生态问题也作了较详细的论述。作者在大量实例分析的基础上,探讨了地史上生物对环境的适应关系以及古生物群落之间的相互关系。书中还讨论了古生态学某些基本概念以及古生态学在沉积矿产勘查中的实际应用,同时,也为初学者提供入门知识,并且指出在古生态学领域应用新技术新方法的途径。

Derek V. Ager

PRINCIPLES OF PALEOECOLOGY

McGraw-Hill Book Company, Inc. 1963

古 生 态 学 原 理

[英] D. V. 阿格尔 著

王仪诚 译

杨式溥 陈孟裴 校

责任编辑 苏宗伟

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年8月第一版 开本:787×1092 1/32

1981年8月第一次印刷 印张:12 1/2 插页:2

印数:0001—2,760 字数:278,000

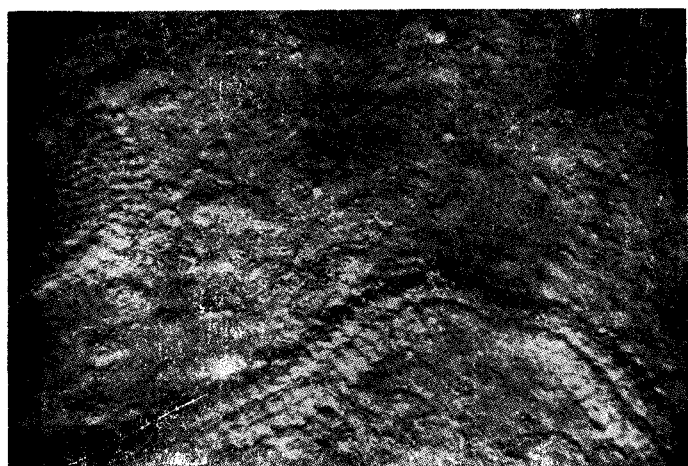
统一书号:13031·1615

本社书号:2215·13—16

定价:2.00元



约莱达尔统(早石炭世)虫迹。英格兰约克郡文斯莱达尔。
×5/8 (D. J. 谢尔曼摄)



太平洋西部海底抱球虫软泥中的虫迹。
×1/10 (据维亚洛夫和普科维奇, 1961)

译 者 的 话

科学的发生和发展一开始就是由生产决定的。由于生产实践的发展和需要,不断向自然科学提出新的研究课题,导致自然科学各个领域间的相互渗透,从而形成许多极有价值的边缘科学,古生态学的出现即为其中之一。它是地质学与生物学之间的边缘科学,主要阐明地史时期生物与其环境间相互关系的科学。通过这一研究指导地质工作者对比地层、确定层位和寻找矿产,探讨古代生物的生活环境(诸如古地理、古气候、物理化学条件等),以便找出矿藏沉积和地层、生物的演变规律。

这本《古生态学原理》是由英国伦敦帝国大学的 D. V. 阿格尔教授所著。其写作意图是:一方面为了给地质系的学生及有关人员介绍一门重要的科学分支,而另一方面则是为了向古生物学工作者提出一个新颖的研究课题,即怎样才能把古生物研究与周围环境联系起来,使化石成为地史时期栩栩如生的活物,而不是一堆枯燥的化石材料。全书共分为三篇十八章。第一篇,绪论,扼要介绍了学习古生态学的实际意义和理论意义,举例说明它在地层划分和对比中的作用,以及在石油勘探中如何应用古生态学方法查明油(气)藏。并进一步说明古生态学在煤田勘探与沉积矿产勘查中的作用。这里,作者也简单地介绍了生物与环境之间关系的某些基本概念,对地球上客观存在的环境因素按物理、化学和生物的作用进行了划分,以简单明了的实例介绍了非海洋环境和海洋环境。第二篇(自第三章至第十一章),古个体生态学,主要研究个别

生物或小分类单位的生态问题,说明它们对环境的适应关系。同时对生物在生活环境某些比较重要的环境因素也进行了讨论,一般说,它不涉及化石群落的问题。本篇的每一章节都将以许多实例介绍一种特殊的学习古生态学的入门和方法。例如,运用“将今论古”这一现实主义原则把化石生物与现代生物进行比较,借以判明地史时期同类生物的生活方式。通过对已灭绝生物形态功能的深入研究,并结合沉积环境来重塑古代生物的生活方式。在野外如何正确判断化石生物的埋藏环境也是极为重要的,作者在本书提出三种不同的定位方法,以确定化石生物原地埋藏或异地埋藏的性质。在对某些化石类群的古生态观察中,作者提出必须要详细研究生物组合和共生沉积物,只有这样才有可能提供更多更可靠的古生态学证据。另外,在岩层中除了明显的本体化石之外,地史时期生物活动的痕迹——遗迹化石,将是古生态学研究中的一个极其重要的方面,它可以提供生物活动时与周围沉积环境之间的关系,在岩相分析中具有极为重要的作用。我国目前对化石遗迹学的研究还很差,因此就更具有实际意义。作者还指出,在同一时代的地层中,研究化石类群的横向变化具有较大的古生态意义,当同一时代的沉积物,由于空间上的变化而引起生物群面貌迥然不同时,这往往是可以理解的,但当沉积物在水平方向上并未发生明显变化,仍然可以看到生物群面貌的变异。上述这些现象往往又被古生物学者所忽视,而在分类时把这种变异划分成新的属种,因而掩盖了生物在横向上变化的重要现象。所以作者在这里强调古生物化石与环境关系的研究,从而使古生物的分类系统更接近于客观实际。最后,作者认为:不论在时间上或空间上,地史时期的环境都是不断变化和不断发展的,而环境的变化,必然控制着生物在地理分布上的差异。根据古生态学的观点来看,随着生物对

邻近环境适应性的不断增长,促使生物在生境和习性方面出现新的变化,从而使生物在形态上产生变异。第三篇(自第十二章至第十八章),古群落生态学,将讨论许多被认为是“纯”古生态学的内容,也就是说,探讨地史时期某一水盆地的全部生物群落,研究它们与生活环境之间的关系,并讨论这些生物群落之间的相互关系。了解生物群受环境因素影响所产生的时间及空间上的发展及变化规律,从而正确地建立生物系统演化的序列,精确地划分地层和对比地层,并努力阐明某一时期内盆地发展及变迁的历史,为矿产成因和分布规律提供丰富的资料。作者指出:古群落生态学的首要方法与古个体生态学是一样的,对古生物群落的研究也必须应用“将今论古”的现实主义原则,而另一方面,又必须要结合其他地质证据(如成岩作用、地貌学、构造地质学)的研究成果。同时,还必须利用沉积物的地球化学(痕量元素、有机化学、粘土矿物)和生物地球化学(定量分析、同位素研究)等最新的科学技术,在此基础上,使对古代环境因素的判断逐步由定性阶段向定量阶段发展。在古生态学的研究中,作者认为对生物化石必须是“一视同仁”,决不允许研究者出现对某一门类有所偏爱或对另一门类发生厌恶的情绪,必须全面地、系统地采集化石,结合数理统计的研究才能正确地决定生物群落的居群密度和分异度,从而正确了解当时生物群所反映的环境特征。另外,作者又指出,生物之间的关系是极其复杂的,可归纳为对抗、共生、耐性等几个方面,通过生物彼此间相互关系的研究,以便更好地了解生物间相互制约和相互依赖的关系,了解生物群落的生活方式和生存条件。作者还进一步阐述了群落的横向变化和垂直变化,并指出群落的地理分布在判断古环境中所起的作用。最后,作者在古生态学的综合一章中提出四个古生态学综合的实例,把不同方面的证据汇集在一起,作出令

人信服的结论。

本书是一本探讨古生态学基本原理的著作,它详细叙述了古生态学的基本内容,提供了五百多篇文献资料,对古生态学的研究成果作了较为全面的总结,也给读者指出了进一步学习古生态学的途径。在介绍古生态学基本原理时,作者充分地以大量实例来进行阐述,而在所应用的资料中,尽量采用古生态学中的常用词汇,避免一些生僻字眼,凡是文献资料中的特殊名称,作者都慎重地作了修订。同时,本书举例也较为生动,易于引起学习者的兴趣,启发学习者分析、综合的能力;另一方面本书作者极力反对只根据少量的观察去作出洋洋数万言的抽象推论,特别强调在事实基础上的推理。书末有两个附录,其一为古生态学辞汇表,介绍了古生态学上的常用术语,作为初学者入门的阶梯。其二为野外提问,用来指导古生态学工作者在野外怎样从实际出发,抓住主要关键,认真调查生物与其周围环境因素的各种关系,因而对初学者较有实用意义。

古生态学主要是一种描述性的科学,不适于实验室的处理方法,但在少数情况下,对某些类型设计出形态功能的实验也是可能的。这里,作者列举了由 B. 顾迈尔和 R. M. 劳埃德对螺旋型头足类所做的实验,以及由 M. J. S. 罗德威克对二叠纪 *Prorichthofenia* (原李希霍芬贝)所做的模拟试验等,为古生态学提供了新的研究方向。此外,本书还介绍了许多用数理统计方法来判断古代的地理环境,使古生态学逐步从定性分析向定量分析过渡,指出本学科中新的研究途径。

但是,我们也应该看到本书的某些不足之处,例如,有些章节就流露出作者头脑中的“灾变论”观点,由于受“大陆永恒论”传统观念的影响,对许多古生物迁移的明显事实,牵强附会地运用“陆桥”来解释,对魏格纳的大陆漂移说抱否定态度,

这是欠公正的。此外，书中有些段落对某些门类化石叙述过多，显得冗长；个别章节所引资料较为粗糙，致使正文与图表不尽一致。这些都是美中不足之处。翻译介绍此书，是为古生物学和其它有关的地质学科初学者提供参考。深信广大读者会本着“古为今用，洋为中用”的精神，去其糟粕，取其精华，从中汲取有益的东西。限于水平，错漏之处希望读者不吝指正。

译者

1979年于成都

序 言

化石是过去曾经生活、呼吸、摄食、繁殖、运动和死亡的动、植物遗体。它们的生存就是不间断地与其周围环境作斗争。它们的经历正反映了瞬息万变的现代和未知将来的重要序幕。

本书的目的在于指出：我们怎样才能把这些化石作为从前栩栩如生的活物来研究，而不是像在博物馆中那样，只是简单地把它们当作一堆干巴巴的石头来看待。

遗憾的是，古生物学已经分化出两个部分：形态分类学家搞一部分；而生态学家搞另一部分。前者通常认为后者是空谈的理论家，把生态学家说成是不能够或不愿意阅读大量参考文献的人；而后者通常却认为形态分类学家是不可救药的旧式博物馆的古生物学家，他们只是把化石当做抽屉里的标本。笔者认为，在培训期间，单纯的形态分类工作对每个古生物学家都是必要的，但对于化石的研究者来说，也没有必要都给以化石化的印象。如果古生物学要发展到超过集邮的水平，我们就必须把化石当作活的生物来研究。博物馆和图书馆是研究古生物学最好的地方，而实验室、悬岩和采石场同样也是最好的研究场所，因此，可以说整个有生命的自然界都是研究古生物学的好地方。

一个人要想在一本书中对所有不同门类的化石、或所有不同种类的化石集群作全面的生态描述是完全不可能的。同时，参考文献又是如此浩瀚繁多，既太分散又极不充足。因此，笔者只能在本书内通过对已有的和能够应用的古生态学

研究方法来达到研究本学科的目的。第一篇绪论,阐述了必要的概念,第二篇和第三篇基本上包括了为说明各种可能的研究途径而选择的实例。这些例子都是从尽可能广泛的范围内收集的,显然,这只是来自笔者本身的实践经验和书本知识。由于本人的特殊兴趣,所选择的实例就不可避免地会带有偏见。所以,本书对英国中、新生代和腕足动物门似乎有过多的描写,但是,这些实例只是为了用来说明问题,而并没有其他意思。

我对理论古生物学这个庞然大物非常厌烦,特别是在演化领域内,有人竟围绕着极少量的观察,写出洋洋数万言的长篇大论。古生态学家要想这样做当然也很容易,但笔者宁愿选用实例来说明,而不去追求那种抽象的理论探讨。特别是在这类学科中,我极不愿意只提出空空洞洞的材料,而让读者去搜索原始资料。在后面的各个章节,除了大家都很熟悉而又不需要注明出处的以外,凡是没有特别注明作者的,都是我自己的研究成果或设想。

某些实例有些牵强附会,我也并不一定相信我所引用的每一条例子。虽然所引用的著作在效果方面科学性不强,并且在描述中由于想像而被过份夸张了,但这些例子也可能包含着提出古生态学研究的方法。在科学研究中,往往前人的错误推理而使后人得到正确的答案,卓越的理论家又走在严谨的实验家前面若干年。我只想指出已有的和可能做到的这种研究。关于某些原理和方法,必然也有许多更好的例子,笔者很乐于听到这些研究成果。本书是第一本用英语写的古生态学教科书,我希望评论家们尽可能地作出书评,或者对以后的再版提出改进意见。要写出完善的古生态学教科书,就必然需要有每一类化石和现代生态学每一方面的专家,以及第一流的沉积岩石学家和地球化学家。笔者肯定不能自认为在各

方面都内行。

笔者单纯的目的是要把广泛开展的研究范围，介绍给现有的和未来的古生物学家，使之能在工作中有所作为并扩展其研究领域。

凡 例

笔者试图对所引用的地质术语进行折衷处理。一般说来，对于像 *Pelecypod* (瓣鳃类) 和 *Paleozoic* (古生代) 这样的术语，我采取了美国人的用法和拼法，而对于像 *Pennsylvanian* (宾夕法尼亚纪) 和 *Upper Carboniferous* (上石炭统) 这些术语，我采用了原著者的民族习惯。笔者完全使用米制和摄氏 (百分制) 温度，力求更为合理和更适于国际上通用。

详细说明的分类学、分布等方面的许多论点，可能不完全是最新的，但笔者也并不为此而懊悔，因为一个人要全面通晓每一门类的最新文献是完全不可能的。笔者在所引证的著作中，除明显情况外，原则上都使用已经用过的名称和资料。我也有意略去原文中引用特殊名称的作者，一方面是为了引起阅读的兴趣，而另一方面是因为要寻找和核对这些名称就必然要花费大量劳而无功的研究。如果说与所引用的古生态学著作有区别，那就是书中没有包括系统原理和原始资料来源的说明，对所讨论的问题也很少增加什么内容。

D. V. 阿格尔

目 录

第一篇 绪论	1
第一章 本书主题	1
第二章 环境的性质与分类	20
第二篇 古个体生态学	32
第三章 与现代类型的比较	33
第四章 形态学的推论	60
第五章 定位	82
第六章 生物组合	100
第七章 活动的证据	113
第八章 共生沉积物	130
第九章 横向变化	146
第十章 单分类群的地理分布	159
第十一章 生境和习性的变化	181
第三篇 古群落生态学	198
第十二章 与现生集群的比较	199
第十三章 其他地质证据	219
第十四章 密度和分异度	238
第十五章 物种间的相互关系	269
第十六章 集群的横向变化和垂直变化	295
第十七章 集群的地理分布	321
第十八章 古生态学的综合	330
附录 I. 古生态学辞汇表	347
附录 II. 野外提问	353
参考文献	356

第一篇 绪 论

第一章 本书主题

古生态学的性质

每种科学专业，都是为了探索某些基本问题的答案。根据这样一系列的问题，使人们对化石研究可以作进一步的划分。

化石究竟是什么呢？这个问题属于形态古生物学的研究任务，也就是说，它对化石遗体进行直观的研究和描述。这种研究也包括象定量古生物学这样的现代分支，即把统计学的方法应用于形态描述。它是古生物学中主要的学科，而且决不能回避。

每一化石生物又生活在什么时代呢？这就是地层古生物学的研究任务，它是古生物学和其它地质学科间联系的主要线索。就某种意义来说，这是属于“应用古生物学”的研究范畴，因为它并不是为研究化石本身而研究化石，它是为了确定岩层时代而去研究化石的。

生物化石从哪里起源又向何处发展呢？换句话说，每一化石的祖先是谁？它的后代又是谁？这就是演化古生物学的任务，也就是对化石谱系在岩层中的分布进行探索，它和前两门学科有着密切的联系。

在过去古生物学几乎还没有形成一门专门学科时，又是谁来写出每个化石呢？而这些内容往往又成为古生物学研究

中的重要组成部分,因此,这是年青的古生物学者所不能忽视的问题。

此外,余留下的两个问题,就是本书的任务:

动、植物在过去怎样生活? 它们又在何处生活? 这就是古生态学所关心的问题。换句话说,古生态学是研究从地球上最早出现的生物开始直到最近时期生物的习性和生境。

古生态学与生物学

植物学和动物学仅仅是研究古生物漫长生活史中短暂的现代生物。生态学是研究现代生物与其周围环境之间的关系,即研究现代短暂的生命怎样生活以及在哪里生活的问题,而古生态学则力图回答整个地史时期生命记录中同样性质的问题。

因此,古生态学显然是主题,而生态学只是它很小的一个方面。虽然生态学已有了它的科学地位,但古生态学刚刚才冲破臆想和假设的迷雾,正开始迈出犹豫的第一步。在教科书中,我们常常说,生态学这个名称是在1875年首先由德国动物学家赫克尔(E. Haeckel)引进的,但现在有人指出:生态学名称是由瓦尔登-庞德(Walden Pond)的修道士,一位著名的博物学家索罗(Henry D. Thoreau)提出的,他大约早在赫克尔之前20年就应用了。然而,生态学就像其他科学一样,直到本世纪初还没有真正发展成为独立的学科,它是随着生物化学和发生学这些专门科学的发展而成长起来的。从某种程度上更确切地说,生态学是人们对动、植物学作为有生命之物而发生兴趣的,并不是为了从化学和数学方面进行研究。它属于古老的“野外博物学家”的研究范围,而且在实质上与野外地质工作关系非常密切。

现代生态学家研究现生的居群,就如同研究逐年生产的

汽车，——好似一部运转着的机器。古生态学家研究的是停车场上堆积着的早已废弃的各种老式车辆，也包括最初的无马四轮车，即所有静止的车辆，但这些车辆本身却包含着逐年生产的汽车式样如何演变成目前状态的物证。生态学家的汽车在空间上是运动的，而在时间上是静止的，但古生态学家的汽车，在空间上是静止的，而在时间上是运动的。

古生态学与古生物学

当我们从现代生物学转向过去的生物学时，立即会遇到很大的困难。化石的生理活动早就停止了，至今尚未有人发现过化石化了的染色体。实际上，目前我们仍然处于化石的描述阶段，尚难看到如何越过这一阶段而继续前进的方法。据认为，现在地球上约有 150 万个不同的种。按照楚纳 (F. E. Zeuner, 1946) 的说法，如果我们承认每个种能生存 50 万年，那么自寒武纪初期到现在，可能就有 15,000 亿个化石种。因此，我们仍然有极其庞大的形态描述工作要做。但遗憾的是，对于这方面的工作，很多青年古生物学者都觉得兴味索然，因此，尤其是在没有良好图书馆的情况下，古生态学以及使人们很感兴趣的定量古生物学就成为某种有用的手段，而且也避免了枯燥无味的描述。但笔者最不愿意鼓励这种倾向。我竭力主张每个青年古生物学者在化石的精确鉴定和描述方面都要受到基本训练。这不仅有利于完成我们面临的艰巨任务，而且也因为再也没有其他方法能获得有关化石的知识。无论如何，我们要使探讨这一学术研究的学者能把古生态学研究与有关动、植物群的修订结合起来，但他没有料到，他的工作就好像只是取出奶油，而给别人留下了很有营养价值的奶酪，因此，往往要遗漏很多，不可能做到兼容并蓄。

在与普通古生物学的关系上，古生态学最令人鼓舞的方

面也许是在演化领域。适者生存的原则基本上属于生态学的内容，因为最适应于继续生存的生物正是对习性和生境适应得最好的生物。遗憾的是，古生物学中对大量演化的研究只有简单的形态演替，而与此同时期的环境却没有得到任何考虑。当然，一般性的工作已经做了，如吃青草的哺乳动物与地表面稠密覆盖的青草地之间的关系，但是我们都知道，这方面的详细研究做得还非常少。纯粹的谱系研究与围岩变化的对比，或与其共生动、植物群变化的对比，有着广阔的前景。

古生态学与地质学

大体上说，古生态学在地质学中的地位是很明显的，几乎不需要讨论，每个地质学家都想尽量知道他研究的岩石所反映的环境。然而，普通地质学家的兴趣倾向于把注意力集中在所谓“应用古生态学”方面；也就是说，他所关心的是化石能够告诉他沉积物是在什么条件下沉积的。另一方面，对其推理的逆过程可称之为“纯古生态学”：即沉积物能够提供考虑化石生物是在什么条件下生活的。

古生物学在地质学中的重要性已由地层学阐明。但是，现在越来越清楚的是，大部分地层古生物学，由于没有充分考虑生态学因素而失去了它应有的价值。由于对环境缺乏考虑，可能引出许多错误的或者不适当对比的例子。长期争论不休的英国贝德福郡白垩纪申莱（Shenley）灰岩的时代问题，就是一个很好的例子。申莱灰岩是由含大量化石的石灰岩透镜体所组成，这层石灰岩很明显地出现在阿普第（Aptian）砂岩之上，阿尔必（Albian）粘土岩之下，但在有些地方，石灰岩透镜体中也出现有森诺曼（Cenomanian）动物群的成分，就是说，在其他地方是属于阿尔必期以后的动物群。有人竟然不顾一切地用大区域冰川倒转的设想来解释这个显然非正常的程

序，一个长期而激烈的争论也就随之产生。实际上要解决这个问题很简单；即申莱灰岩在时代上属早阿尔必期，而森诺曼动物群的面貌只不过是相的一致而已。

前人著作简介

在追索本学科历史的这类教科书中，通常是从最早期开始，不可避免地就要提到古希腊和达·芬奇 (Leonardo da Vinci)。我不打算走这样容易的捷径，因为凡是曾经说过“这是海生贝壳，所以这地方从前必定被海水淹没”的任何一个观察敏锐的人，事实上就是一位古生态学家。本书将要提到许多重要的名字：福贝斯 (E. Forbes)、彼得森 (J. Petersen)、科瓦列夫斯基 (V. O. Kovalevsky)、丰恩 (T. W. Vaughan)、里希特 (R. Richter) 以及其他许多人。

本学科的简史及其他许多情况，我们将会从美国地质学会出版的两卷著名的《海洋生态学和古生态学论文集》中查到。在以后的章节中，将要引用该论文集的许多参考文献，这只是用英文作出综合论述的一种尝试。然而，不论从哪种意义上说，论文集绝对不是一本教科书，它只是用于参考，而不能作为课本。论文集的第一卷由赫吉彼兹 (J. W. Hedgpeth, 1957) 主编，论述现代海洋生态学。它包括现代环境及其共生生物组合中许多有价值的论文。研究海洋沉积及其化石的人应该学习它。第二卷由拉德 (Ladd, 1957a) 主编，论述古生态学，大部分篇幅为许多有关北美地层的地方性项目，以偏重于生态学方面的文章为主。论文集是一批早期有关海洋生态学和古生态学研究报告 (国立研究院, 1941—1951) 的续编。所有上述著作及其注解文献是必要的。然而，应该记住，它们完全局限于海洋环境。