

古生态学概念与应用

〔美〕 J. ROBERT DODD AND

ROBERT J. STANTON, JR. 著



南京大学出版社

1989

译 者 的 话

古生态学在创立以后,经历了二、三十年时间的探索阶段。在此阶段,古生态研究的内容多为描述化石个体和化石组合的一些生态现象,而缺乏统率多种古生态现象及相互关系的理论体系、推断古环境特征的模式系统和综合多学科的资料研究古生态问题的实践经验。实际上,古生态学者仍在寻找发展古生态学科的根基。六十年代后期提出的古群落分析方法,解决了综合古生态学和生态地层学的关键问题。同时,关于沉积环境和岩相分布模式研究的进展,多学科研究全球界线层型的国际合作活动为古生态学的成长提供了充分的学科积累和实践经验。从六十年代后期至八十年代初,涌现出大量论著,探讨古生态学和生态地层学的理论观点、工作方法、科学意义和实用价值,尤其对机能生态、居群生态、群落生态、生态系等古生态级别系统的构成和演化规律、各生态级别内涵及其环境意义和地质应用、以及各种定量和定性的测试和分析方法,都作了深入的创造性的阐述。本书比较全面地综述了这一发展阶段所得成果,受到国外和国内学者的重视。

从1985年开始,南京地质古生物研究所的青年古生物工作者就结合研究课题,翻译了本书的部分章节,其中包括第七章(钱文龙译)、第八章(王雪译)、第九章(李守军译)和第三章的第二、三、四节(王金权译)。第二章的苔藓虫、腕足动物、有孔虫、腔肠动物、软体动物和植物分别由陆麟黄、李守军、罗辉、王志根、顾和林和孙阜生翻译并由顾和林作了校译。以后,徐珊红翻译了本书的其它章节。1987年,潘云唐对第六章以外的全部译稿作了一次校译。最后,金玉珩和唐毅又校译一次。由于本书是许多同志在完成主要工作之余陆续完成的,工作周期较长,行文和术语翻译难免有些不甚协调和妥贴之处,有待读者批评指正。

本书在校译过程中得到了陈旭、戎嘉余、杨群、李淳、王伟、王化羽等的帮助。书中插图说明的植字由安徽省区调队绘图室等完成。对此,校译者深表感谢。同时,校译者还感谢南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学开放研究实验室给予的支持。

序 言

本书期望有2个主要用途：1，作为高等院校古生态学高级课程的教科书；2，作为专业古生物学家的参考书。古生态学既专又广，专在它仅是古生物学领域的一个方面，广在它涉及的内容除古生物学外还有生物学的、沉积学的和地球化学的很多方面，因为所有这些领域的概念都被用于研究古代生物及其环境。显然，一本书不可能综合囊括如此之广的内容，但我们的确希望这本书能起到介绍古生态学的主要内容和大量文献资料的作用。

写这本书时，我们假设读者已至少有最低的与古生态学有关的各领域的知识，特别以读者具备关于有重要化石记录的生物的构造和功能的基本知识这样的假设作为基础，我们还假设读者基本了解古生态学的基础地质概念和术语。

古生态学并不是定义明确的学科。它缺乏结构明洁的原理系列这样一个基础，而这些原理能够形成学科的自然组构。事实上，每个从事该领域研究的人对究竟是什么组成了古生态学的全部这一问题都有他自己的想法，因此，至今还未确立一种编纂组织一部关于古生态学的书的方法。可能最常采用的两种主要的了解本学科的窗口或途径是理论和应用。大量早期的古生态学方面的兴趣和研究在于将化石和它们的古生态关系用于确定古环境，主要方法是将所观察到的现代生物和环境之间的关系用来解释古环境，而在许多情况下，并没有真正弄明白导致这些关系的原因。近年来，大量古生态学研究一直限于理论方面，尤其是将现代生态学概念（比如那些包括居群和群落生态关系的概念）应用于化石记录，这种趋势向着了解古生态系统的功能和它们的演化而不是用生态关系来确定古环境的方向发展。很清楚，这两个方面都很重要且互相补充。如果我们知道古环境为什么会影响生物，我们就可能更好地确定这种古环境条件；同样地，如果我们详细了解古环境，我们就更能明白环境和生物的某种关系的原因。因此，本书中我们努力显示理论和应用之间的平衡，但强调应用。之所以侧重于应用，是因为其它近期的书和论评都以理论为中心内容，而从未对所应用的方法进行与之类似的评述。

近年来，根据沉积学特征来解释沉积环境已取得很大进展。在有些情况下，古生物学家遵从沉积学家的意见来确定化石曾经生活过的环境条件，但古生态学对环境解释显然起相当大的作用。最近，我们和一位沉积学家一起做野外工作时强烈地清楚地认识到了这一点。在对一段地层观察片刻后，我们问他是否能鉴定出沉积环境，他回答，所见特征既能形成于深水，又可源于局限的浅水环境，如果我们能告诉他化石的指相性，他就能确定沉积环境！环境解释的极准确性来自于古生态学解释、沉积学解释及其它方法的综合。

我们在编写此书的过程中，得到了很多人的帮助。或许，我们从印地安那大学和得克萨斯农业和医科大学选修了我们的古生态学课程的学生处受益最大。他们激发我们提出本书中的许多观点并使之成型，在此谨致谢忱。特别要感谢的还有那些我们与之讨论的同事们，有些还阅读了全部或部分手稿，他们是Alan Horowitz, Richard Alexander, Gary Lane, Donn Hattin, David Kersey, Eric Powell 和 Stefan Gartner。很多人慷慨地让我们使用发表过的和未发表的图件和照片。在此，我们极希望能对Ken Towe, J. D. Hudson, George Clark, Copeland MacClintock和Allen Archer表达衷心的感谢，感谢他们提供了照片。

目 录

第一章 引论	(1)
一、本书的目的和内容安排	(2)
二、古生态学的基础资料	(3)
三、古生态学的工作基础	(3)
四、化石记录的性质	(6)
五、科林加 (Coalinga) 地区的上新世地层	(8)
第二章 分类群均变论 (推今及古原理)	(12)
一、钙藻	(17)
二、有孔虫	(24)
三、海绵	(31)
四、腔肠动物 (珊瑚)	(33)
五、苔藓虫	(39)
六、腕足动物	(42)
七、软体动物	(50)
八、节肢动物	(61)
九、棘皮动物	(65)
十、陆生植物和脊椎动物	(70)
十一、凯脱曼丘陵区 (Kettleman Hills) 分类群均变论的探讨	(73)
第三章 生物地球化学	(78)
一、骨骼矿物学	(79)
1. 矿物成分	(79)
2. 物理化学控制	(81)
3. 遗传控制 (生理控制)	(82)
4. 环境控制	(84)
5. 成岩作用	(85)
6. 骨骼矿物资料在地质学上的应用	(86)
7. 凯脱曼丘陵区化石的骨骼矿物学	(88)
二、痕量化学	(88)
1. 物理化学因素	(90)
2. 生理因素 (遗传因素)	(91)
3. 环境因素	(94)
4. 成岩作用因素	(97)
5. 痕量化学关系在地质学上的应用	(100)
6. 凯脱曼丘陵区化石的痕量化学	(102)
三、同位素技术	(102)
1. 物理化学	(104)

2. 同位素比率的测定	(105)
3. 生理因素 (遗传因素)	(107)
4. 环境因素	(107)
5. 成岩作用	(114)
6. 同位素技术在地质学上的应用	(115)
7. 凯脱曼丘陵区化石的同位素地球化学	(121)
四、有机生物地球化学	(126)
第四章 骨骼构造	(127)
一、生长机制	(127)
二、有孔虫	(130)
三、珊瑚	(132)
四、软体动物	(139)
1. 介壳构造类型	(139)
2. 骨骼生长带	(145)
五、凯脱曼丘陵区化石的骨骼构造	(147)
第五章 适应功能形态学	(150)
一、理论	(151)
二、分析法	(152)
三、功能形态学研究实例	(153)
1. 钙藻	(154)
2. 有孔虫	(154)
3. 海绵	(155)
4. 珊瑚	(155)
5. 苔藓虫	(158)
6. 腕足动物	(160)
7. 腹足动物	(163)
8. 双壳动物	(164)
9. 头足动物	(167)
10. 三叶虫	(169)
11. 海百合	(171)
12. 脊椎动物	(172)
13. 维管束植物	(174)
四、凯脱曼丘陵区的 <i>Dendraster</i> 的功能形态学	(175)
第六章 遗迹化石和生物对沉积物的作用	(177)
一、遗迹化石分类	(177)
二、遗迹化石分析和环境解释	(179)
1. 分布模式和遗迹相	(179)
2. 行为和遗迹形态	(184)
三、遗迹化石作为沉积作用的线索	(192)

1. 沉积物强度	(192)
2. 沉积速率	(192)
3. 硬底和沉积间断	(195)
四、生物作为沉积作用的动因	(196)
1. 成层现象	(196)
2. 结构	(197)
3. 沉积物的破坏和建造	(198)
4. 化学作用	(198)
五、遗迹化石的丰度	(199)
第七章 作为沉积物颗粒的化石	(200)
一、理论	(200)
二、识别流体动力作用的标志	(201)
三、骨骼状况	(202)
1. 接合状况	(202)
2. 破碎性	(203)
3. 磨圆度	(205)
四、结构	(206)
五、差异保存	(207)
六、定向	(208)
七、应用	(211)
1. 内布拉斯加州中新世阿里卡利群的哺乳动物组合	(211)
2. 怀俄明州帕克西蒂组 (Park City Formation) 的二叠纪双壳类	(215)
3. 得克萨斯州斯通西蒂组 (Stone City Formation) 主海绿石层 (Main Glaucanite) 中的始新世软体动物	(216)
八、风暴沉积	(218)
1. 联邦德国西南部中三叠统下主壳灰岩 (Lower Hauptmuschelkalk) 的 介壳层	(218)
2. 堪萨斯州和俄克拉荷马州宾夕法尼亚系威斯特法利亚 (Westphalia) 灰岩内的风暴沉积	(220)
3. 加利福尼亚州南部中新统上部卡斯塔组 (Castaic Formation) 中的 介壳层	(221)
第八章 古生态学中的居群	(225)
一、居群生长	(225)
二、居群结构	(229)
1. 寿命表和生存曲线	(230)
2. 特定年龄和特定时间的生存曲线	(232)
3. 统计居群和正常居群	(234)
4. 由正常居群作出生存曲线	(236)
5. 化石生存曲线的调整因素	(238)

6. 来自居群结构的信息	(239)
7. 化石居群动态研究的实例	(241)
三、居群规模的变化	(243)
1. 现代实例	(243)
2. 机会种和均衡种	(245)
3. 化石机会种和均衡种	(248)
四、散布模式	(248)
1. 随机散布	(249)
2. 规则散布	(250)
3. 簇状散布	(250)
4. 化石的散布	(251)
五、形态变异	(251)
六、凯脱曼丘陵区的化石居群的研究	(253)
第九章 古生态学中的生态系统和群落	(256)
一、群落的概念	(256)
二、群落的识别	(258)
三、分类群均变论分析	(260)
四、群落结构分析	(260)
五、分异度术语	(261)
六、分异度测定	(262)
1. 丰富度	(262)
2. 优势分异度	(263)
3. 均衡度	(264)
七、分异度的起因和模式	(264)
1. 时间	(267)
2. 稳定性	(267)
3. 资源	(268)
八、营养结构	(269)
九、群落在古环境重建中的应用	(272)
1. 分类群均变论分析	(272)
2. 群落结构分析	(279)
a. 分异度	(279)
b. 营养比	(283)
c. 营养结构	(288)
第十章 古生物地理学: 生物区级	(296)
一、概念	(296)
二、物种地理分布的控制因素	(298)
三、物种延续的历史	(308)
四、确定生物区的界线	(311)

五、现代生物区·····	(316)
六、古代生物区·····	(319)
七、凯脱曼丘陵区的生物区研究·····	(322)
第十一章 时间模式·····	(325)
一、模式·····	(326)
二、演替·····	(327)
三、环境变化·····	(331)
四、演化·····	(341)
五、凯脱曼丘陵区上新世的古生物时间模式·····	(342)
参考文献·····	(346)

第一章 引 论

近几十年来,古生态学已经发展成为古生物学的重要分支。在此期间,古生态学的研究工作从初期的以恢复古环境为中心,扩展到生物学和地质学都强调的许多研究课题。随着研究范围的扩大,古生态学的定义也比以往更难明确地厘定了。

要厘定古生态学的定义,首先要明确生态学的定义。然而,我们面临着许多不同的生态学的定义。它们都是由生态学家根据不同的观点和目的予以系统地阐明的。我们赞成其中一个简明扼要的定义,即生态学是研究生物之间及生物与自然环境之间的相互作用的科学。这一定义包含了生态系统中一切作用和反应,并将物化的和生物的内容紧密地结合起来。由此进而言之,古生态学的研究领域就是研究地史时期生物之间及生物与自然环境之间的相互作用。

然而,古生态学的侧重点显然不同于生态学。一方面,化石记录保存的不完整性使得生态学中许多常规研究项目无法进行;另一方面,古生态学家更加意识到时间的作用。生态学家研究以年为单位的时间跨度内发生的事件,而古生态学家很难在地质记录内识别出如此短期内发生的事件。相反,古生态学家的研究采用以数千年或数百万年计的时间表,所以,演化过程 and 环境的长期变化成为他们分析和考察的内容。

生态学家有可能直接调查所研究的生态系统,确定这个生态系统中所有生物的生活史及相互作用,并将这些生物学资料与自然环境的瞬时特征联系起来。因此,生态学家能够建立准确的,符合实际的生态系统的多元的定量的模式。然而在化石记录中,大多数生物,甚至包括最丰富的类别都没有保存下来,短期现象的演替系列无法分辨。因此,古生态学的基础资料不充分似乎是不可克服的困难。对于研究那些要求具备完整和详尽古代生物群记录的问题来说情况可能如此。不过,若与生态学相比较,一般说来,古生态学的能力比基础资料所能提供的信息更为令人鼓舞。其理由有二:1.依据详细资料建立的生态模式可能既准确又真实,但它们的普遍性只能通过观察环境中生物群内基本同时期的地理梯度来检验,而不能通过时间的过程来检验,因为科学观察的时间跨度太短暂。另一方面,时间对于古生态学家来说却是最容易考察的方面。2.许多生态学研究不是依据有可能得到的全部资料,而只是生物群的部分成员,和定期的但并非连续采集的样品。这样,许多生态学解释所根据的资料,在质和量上都与古生态学家的差不多。

我们所陈述的定义突出了古生态学两个主要研究领域。一个是研究生物-环境相互作用;另一个是研究生物的较为严格的生物学属性:它们的个体发育史,它们彼此之间的相互作用以及它们组成的群落。古生态学的观点和技术的现状可以说是各国学者从事不同方向研究的混杂局面。一方面,在德国比其他国家都更积极地开展对现代环境中的生物对地质和古生物学意义的研究——实证古生物学(Richter, 1929; Schäfer, 1962, 1972)。直到第二次世界大战后不久美国学者才使用这种方法。当时集中进行研究的是西太平洋岛屿上及巴哈马和佛罗里达南部的现代碳酸盐沉积区。甚至到60年代,美国的古生态学研究还是从地层学古生物学角度进行的,比较缺乏现代生态学的资料 and 理论的支持。这种情况在《海洋生态学和古生态学论文集》(Hedgpeth, 1957b; Ladd, 1957)中明显地反映出来。在这部论文集中,大多数生态学论文着重探讨生物的环境忍耐性,而古生态学的论文则集中研究自然环

境因素的鉴别。

近20年来,出现了一些具有历史意义的观点,古生态学中较为纯粹的生物学研究变得越来越重要。人们越来越努力试图将化石理解成一度活着的生物,试图通过化石名单探索曾经结合一体的群落和生态系统,试图从分布图看到在整个地质时代中变化着的生物地理。古生态学越来越多地向生态学和生物学寻求能够适合于并应用于化石研究的新途径。根据生态系统中的分异度,群落生态,演化及营养结构来分析化石,利用电泳技术来确定居群变异度的特征,可以作为代表这种趋势的最近的例证。当然,信息流不是单向的。古生态学家不仅在这些领域,而且在其它领域如骨骼的沉积特征、化学性质、矿物成分及构造等方面也做出了贡献。现今,随着越来越多种化石证据的综合研究,随着新的分析技术和以计算机为基础的技术的使用,以及随着新的生态学概念的采用,古生态学正在广阔的前沿上向前进展。

运用古生物学资料重建古环境,仍然是古生态工作的重要部分,大多数用作解释环境特点的标准还是不够明确。所以,发展这一领域仍然是一项充满生机的智力上的挑战。此外,还必须改善对古环境的阐述。此项工作的目的是阐述地球历史,为了解一度活跃的地质作用而提供古环境轮廓。从更加经济实用的观点来看,在开发很多地球资源方面,运用古生态学资料来重建古沉积环境是非常重要的。这对大多数完成了的古生态工作是一个肯定,从现实意义来说,也就是尽了本学科应尽的义务。

一、本书的目的和内容安排

本书的中心内容为阐述有助于重建古代沉积环境的古生物学技术。其目的在于提供一个关于当前环境分析中的古生物学方法的简明述评。我们通过逐一地分析有助于重建古环境的技术来做到这点。并试图在讨论各化石类群的技术和实例方面尽可能地全面和协调。然而,我们从事的研究工作主要涉及无脊椎动物,有关这类化石的古生态学文献又比论述脊椎动物、植物、或微体无脊椎动物的多,因此,所引用的实例以涉及无脊椎动物的占多数。我们既强调特殊技术的理论基础又强调实例示范,希望所论述的方法能适用于所有的类群。

为了不仅描述这些方法在目前的用途,而且估价其在今后发展的潜力,我们在讨论每一方法时采用了下述形式:

- 1.对形成这一方法的理论基础的生物学的、化学的及物理的原理都作了论述。这就提供了手段去衡量古生态学分析方法的基础和确定进一步研究所需要的内容。这些技术的推理性潜力则是根据其基本假设和化石记录的性质来评价的。

- 2.这些技术的具体应用,是通过涉及一系列地质年代、地点及多种化石的实例而加以示范和说明。

- 3.我们试以加利福尼亚科林加(Coalinga)地区的新统为例具体说明对这方法的运用。我们的古生态学研究曾集中于中加利福尼亚海岸山脉(Central California Coast Ranges)的这一区域。只要有可能,我们就利用从这一区域得来的结果,其理由有2: (1). 为了提供各重建古环境的实例之间的连续性; (2). 为了提供综合多种方法的分析法,从而有机会来估价这些方法互相完善和互相证实的程度。科林加地区的新世地层和古生物资料在本章末作了一般性叙述。

在第二章至第六章,在单个化石标本或化石类别的级别上讨论了化石及其特征。这类分析属于广义的个体生态学范畴。其余章节则探讨组合或以更大的类群作为分析的对象,因而归

二、古生态学的基础资料

古环境重建依靠下列3个部分：建立可靠的地层格架，良好的系统分类和全面的生态背景资料。其地层位置可以为地史时期化石的对比提供空间和时间关系。古生态学的基本资料就是可以经过详细鉴定的并在地层系统中准确定位的化石。

常规的生态学包括探讨现生生物在其生态系统中活动的方式：即它们的形态和生理如何适应其生活条件；探讨它们互相作用的方式及它们改变其生活史以适应环境的途径。古生态学家所需要的生态学知识主要涉及自然历史。在当今注重生物化学、细胞生物学及与医学有关的课题的年代，这是生物学中不大活跃的领域。因此，古生态学家都面临着自己收集用以解释化石及其生态系统所必需的生态学资料。生态学资料之所以为古生态学的必要组成部分，是因为它们通常为理解化石的相互作用及应付自然环境的可能方式提供着最好的基础。生态学资料应用于古生态学的途径是很多的。其中一方面是从现代生物界归纳出的概括性生态学“规律”，用于推测化石记录。这些“规律”可能属于分异度和环境资源或稳定性的一般关系之类。另一方面是将现代物种或形态特征所显示的生态意义用于化石记录中的同一物种或生物特征。

三、古生态学的工作基础

生态学资料的应用涉及均变论、同功原理和简化法。均变论的概念在地质学上引起很多讨论，其部分原因是莱伊尔（Lyell）和其他早期地质学家提出的原始定义的范围很广。他们试图证明地质学是富有生命力的学科。均变论可归纳为实质均变论和方法论的均变论（Gould, 1965）。实质均变论（substantive uniformitarianism）的含义是，地史时期中各种作用过程的物质、条件及速率一直保持不变；方法论的均变论（methodological uniformitarianism）指自然定律（如重力、流体性质及热动力）在整个地史时期保持不变。

定义严格的实质均变论大部分已被遗弃，因为地史时期中地球物质成分和比例从来不是一成不变的，有些作用的速率波动的幅度之大超过现在所能观察到的范围。所以，现在的情况可能并不是一把了解过去的好钥匙。另外，实质均变论由于教条地规定地质学解释不能超越的限度而限制了思维和推理。它抑制了“令人不能容忍的假设”（Davis, 1926）的诞生，这种假设将地质学的思想引向新颖而令人兴奋的方向发展。相反，方法论的均变论是一般科学内在固有的归纳——演绎这一逻辑过程的表述法。因此，Gould（1965）认为均变论是一个不必要的术语，因为地质学已经扬弃实质均变论，而方法论的均变论仅仅是常规的科学的思维模式，对此，地质学不必使用专门的名词。

将自然界的基本规律应用于地质学并不困难。例如，热力学原理可应用于实验岩石学，产生相图，以很高的可信度来确定火成和变质现象的物理、化学条件。水动力学的基本定律可应用于了解导致具特殊结构和沉积构造的沉积物形成的流体特征。

然而，在古生态学中，我们籍以识别古环境的基本定律一般是不易确定的。有机化学系统和已确立的复制方法显然具有稳定的和固有的特征，而对重建古环境却没有多少指导作用。它们太一般化了以致价值不大。因而，在缺乏基本原理来指导推论的情况下，古生态学家通常依据实质均变论而不是方法论的均变论。均变论被广泛地运用是很明显的，因为在以

下各章节陈述的每一个技术方法都逐一讨论到它。就最基本和最简单的标准来看,对化石的环境解释就是以与其关系最密切的现生类别的习性特征为基础。这一工作程序称为“类群的均变论”(Lawrence, 1971a)。例如,当发现一块牡蛎化石时,古生态学家就会提问:与此相当的现生类别的环境耐受力怎样呢?从而推定这化石也曾在这类条件范围内生活。这里所使用的推理是假设这一类别的环境恒定不变。由于这种推断是根据实质均变论的逻辑,其正确性就比以方法均变论的解释要低。另一方面,如果根据以下假设推理,那么,我们将论证环境作用决定了同功构造,即生物群的名称起着转换单元的作用,并反映了由外界环境条件决定的形态和生理特征。许多古生态学的推理是通过这种同功原理进行的,其严密性和正确性界于实质均变论和方法的均变论之间。

无论在生物个体的形态、群落结构,还是居群动态方面,同功原理都被认为是对不受时间约束的环境作用力的反映。例如,在研究化石的形态时,我们认识到大多数在水中或空中运动的现生动物都是流线形的。根据同功原理,我们能识别化石的流线形特征,推断出导致这种现象的古环境条件。正如罗伦茨(Lorenz, 1974)在题为“作为知识源泉的同功原理”一文中,为肯定文化研究中同功原理的价值所论述的那样:

“无论何时我们发现两种毫无关系的生物具有相似的形态或行为模式,而这种相似性与一些次要的细节关系不大,那么可以假定这是由对于相同的生命保护机能(Life-preserving function)的平行适应而引起的。偶然相似性的不可能程度随着相似性的独立特征的数量而增加,即如果有 n 个这样的特征,其不可能性等于 2^{n-1} 。如我们发现雨燕、飞机、鲨鱼、海豚及鱼雷都具有如图1.1所示的令人吃惊的相似性,我们就完全可以假设,人造机械

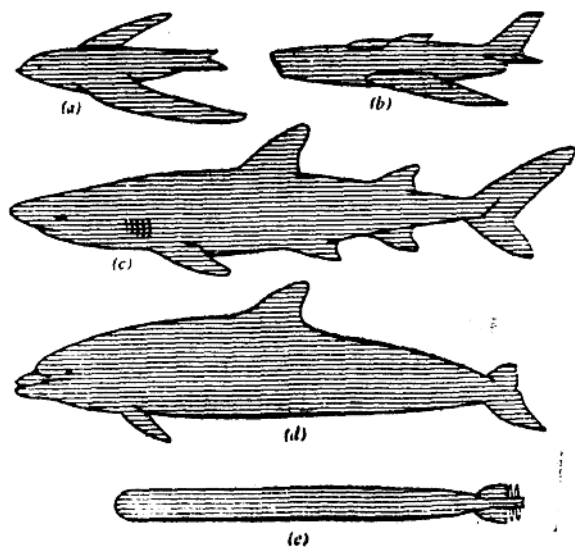


图1.1 为满足在每种情况下对速度的功能需求的流线形体的同功。a.雨燕; b.飞机; c.鲨鱼; d.海豚; e.鱼雷。据Lorenz(1974)。

及生物为减少摩擦力而导致了平行适应。虽然在这些情况下相似性的独立点不很多,还是可以肯定地猜测任何具这些相似点的生物或机具是为了适应快速运动。

无数无关的细节之间存在一致性。图1.2显示了脊椎动物和头足动物的眼横切面。两

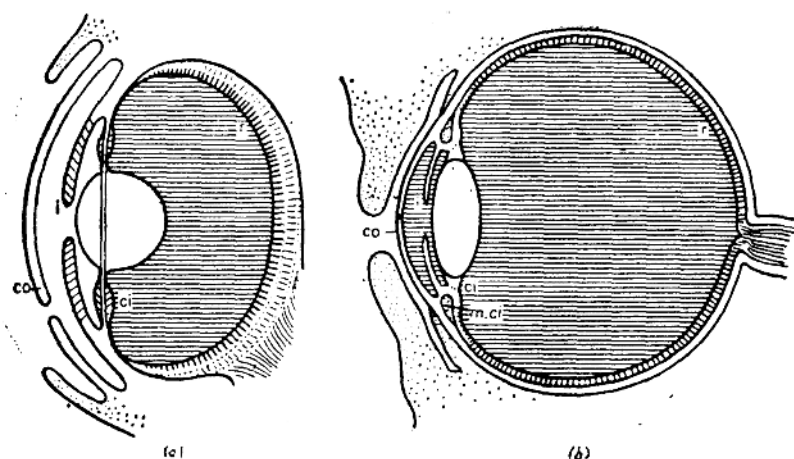


图1.2 a. 无脊椎动物(章鱼)和b.脊椎动物(人)的眼睛。虽然它们之间在演化上是独立的, 相同的功能却决定了它们详细构造上的惊人相似性。co, 角膜; ci, 睫状体; m.ci, 睫状肌; i, 虹膜; r, 视网膜。据Lorenz (1974), 诺贝尔基金会版权。

种眼睛都具有眼球晶状体、由神经使之与脑相连的视网膜、使晶状体活动而聚焦的肌肉、起光栅作用的收缩肌膜、眼球前方的透明角膜、一层使其与后面相隔的色素细胞及许多其它配合的部分。如果一位对头足类一无所知的动物学家第一次观察这样一只眼睛时, 他无需多费功夫就得出结论: 这实际上是一种感光器官。他不必为了确切地了解此答案, 而去观察活的章鱼”(Lorenz, 1974)。

古生态学逻辑的一个重要特征就是信赖这样一个假设, 即环境作用产生了同功构造。然而正如Lorenz所指出的, 只假设流线形体是为了适应在流体介质中的快速运动是过于简单化了, 因为流线形体可能有多种功能解释。而且, 不同的生物可以用多种方式解决适应特殊环境, 流线形体可能不是对一特殊环境状况的唯一的适应方式。

在寻求地质历史的解释的过程中, 简单性 (simplicity) 原理——在其它条件相同的情况下, 最好的解释就是最简单的那一种, 带来了过分简单化的危险。在这种意义上的简单性意味着最可能的解释通常是以最少的步骤, 从原因通过间接原因和影响到达最终结果的解释。

有几位学者 (Scott, 1963; Lawrence, 1971a) 曾从哲学的、实用的角度分析了如何理解与传统的均变论概念有关的古生态学逻辑问题和批判地考虑古生态学推理类型的正确性问题, Scott和Lawrence都认为同功原理包含着实质均变论的错误。在一定程度上情况确实如此。不过这种错误可以通过全面而周密地分析生物对环境中出现并起作用的变化过程的已知生态反应而减少。最后, 我们同意吉尔伯特 (Gilbert, 1896) 对同功原理的分析及学说, 相信化石和现生生物的同功原理是产生古生态学学说的主要源泉。

上述讨论以及一般性的古环境分析, 是根据这样一个观点, 即古生物学的现象都是由前因决定的或决定论的 (deterministic)。化石记录是某种独特的原因造成的结果, 而这种原因又可以通过分析化石记录而推论出来。劳帕 (Raup, 1977) 等近期的研究表明: 地质时期内许多广义的系统演化模式和分异类型并不能证实符合决定论。它们与计算机产生的随机模式 (stochastic) 没有实质性的差别。此项成果引起许多关于化石记录的决定论和随

机论的讨论。我们相信,许多讨论反映了因进行分析和解释所观察内容的详细程度不一而带来的混乱。当以最详尽的程度分析现代生物学现象时,其原因是可以鉴别的。这说明当观察程度足够详细时,自然界是决定论的。如果远距离地瞭望现代生物现象,其直接原因就难以辨明,而交替出现的结果在比例上似乎符合随机论的预测结果,自然界也就不是明显的决定论的了。因此,生态学的观察结果说明,古生态学中决定论的观点是有效的,但是由于古生物学资料往往不够详细,其原因往往是非决定论的。

只有当现生生物环境的物理参数及生物参数经过充分研究时,才有可能了解它们的生活史、与之相应的丰度,以及时空分布。显然,收集大量的参数都是重要的,但其中一些参数比其他的更重要。因此,对所观察到的现象进行解释时,一般还涉及到按其重要性将环境参数依次排列。因此,对一个复杂的生态系统的解释可以简化为仅仅论述最重要的参数所造成的结果。然而,应当假定更详细的观察结果,从属性的,较低一级的和更高一级的参数就可以结合到解释中去。对于古生态学来说,可以利用的资料的完整性和详细程度不过如此,以致在用于重建古环境时只能涉及最基本的参数。这样一来,能决定解释的可信度的仅仅很少的参数是重要的。这种简化程序在古生态学中应该是行之有效的,因为这正是应用于生态学及一般科学的方法。它使我们摆脱令人失望的境地,即企图根据有限的古生物学资料得出包含无数环境参数的解释是不现实的。

通过少数温度参数来确定北半球潮湿半干旱森林的特征(Wolfe, 1978)是上述方法的一个实例(图1.3)。除了平均气温和气温范围外,还有许多其他环境参数可用来区分植被类型,但气温被明显地认为是主要的。其他参数,或甚至其它气温特征,都能为描述植被的景观增加内容,因此也使对植被类型的解释更为详细。Wolfe认为这些参数并不重要,而且与他所运用的参数关联。这种运用于古生态学分析的简化法的价值和合理性在于它按其复杂程度相当于根据古植物资料得出的定性分析结果。对于植物学家来说,图1.3是进一步深化的起点。总的说来,在Wolfe的分析中和在通常情况下,这种方法的有效程度都取决于对基本参数的鉴定正确与否。

四、化石记录的性质

埋葬学,即对生物的死后的研究是本书中所探讨的各种分析方法中基本的、关键的方法。由于生物死后所遭受的各种破坏作用,可能保存为化石的并不一定就保存下来。因此,一个化石组合可能仅是原来群落的一小部分并被歪曲了的代表。埋葬学对解释化石组合之所以重要,理由有2: 1.有助于了解化石组合与其生活群落的关系,因而在某种程度上使得重建群落成为可能; 2.对形成化石组合的埋葬过程的认识能帮助了解沉积环境及沉积后的环境。埋葬学的子课题有:尸积学(necrolysis),研究生物死亡后的分解作用;化石产生学(biostratinomy),研究化石的沉积历史;化石成岩作用(fossil diagenesis),研究化石在埋葬后和被采集之前所经受的化学和机械变化。在死亡后的各个阶段,机械、化学及生物作用改变着原始群落的面貌(图1.4)。通过对现代环境中此类作用的研究能得到对于解释化石组合很有意义的知识(例如Schäfer, 1962, 1972; Müller, 1979)。通过对某些群落与其死后组合的对比研究,又获得了在化石记录中因保存作用而产生的偏差性的特点和幅度的信息(例如Lawrence, 1968; Stanton, 1976)。

通过辨认埋葬作用对生物体的影响,就能得到有关沉积条件和沉积后情况的重要信息,

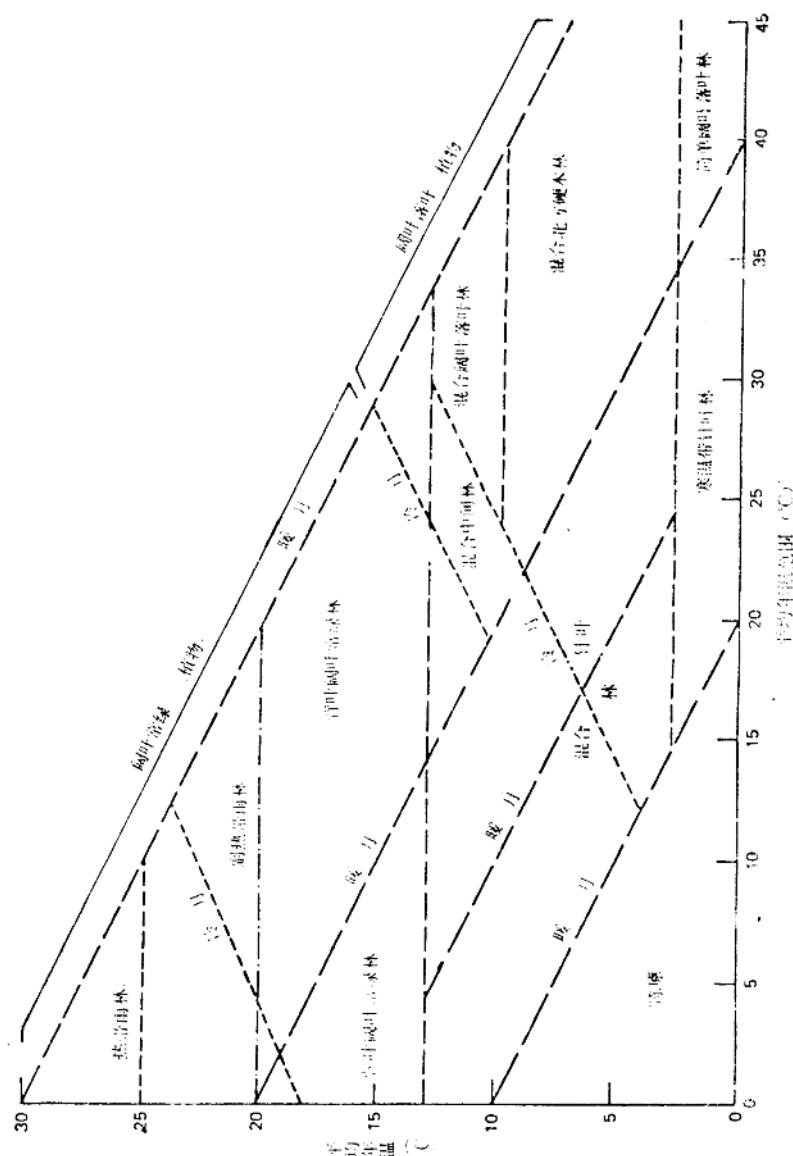


图1.3 与北半球各种湿温森林有关的主要温度参数。据Wolfe(1978)。

这是研究化石组合时经常忽视的问题。例如，通过对现代天然条件下及水槽实验中骨骼作为碎屑颗粒所表现出的特性的观察结果是很有实用意义的。它不仅有助于了解从其生活群落化石组合之间的变化，也有助于确定沉积环境的能量体制。

因为埋葬学对每一种重建环境的方法都产生影响，我们决定在各章中分别讨论其特殊情况下的埋葬学问题，而不是作为独立的一章进行详尽的述评。各章中关于埋葬学的讨论的中心问题是认识和解释埋葬过程的改造作用。

由原始群落到我们必须解释的化石组合的埋葬过程，有相当广泛的内容值得考虑，但切

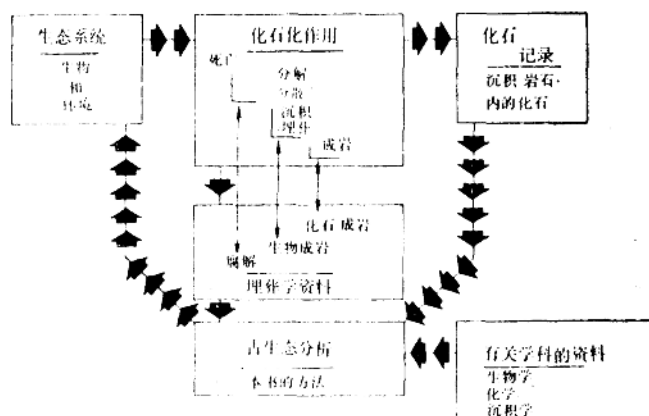


图1.4 生态系统经化石化作用形成化石记录。把来自相关学科和埋葬学的信息与古生态学分析的概念结合起来解释化石记录，重建生态系统的面貌。

记会有两种情况。其一，一个化石组合是通过群落的某些部分年复一年的保存作用而缓慢地堆积而成，因此，组合代表了一段时期内一个群落发展序列的平均时间（time-average）采样，并且可能是相当宽的环境范围的平均时间采样（Fürsich, 1978）。与之相反的情况是，保存下来的化石通常是如此之少，例如，现代海底堆积的死后生物的骨骼颇为稀疏就说明了此点，以致于化石记录更有可能是个别群落碰到偶然机会得以保存的结果。因此，一个组合可能是短期内生存的群落的一个相当合理的代表，而不是较长时期内贫乏样品的堆积结果。代表平均时间观点和灾变观点极端状况的实例在化石记录中都可以见到；当然，通常的情况多处于两者之间。

五、科林加（Coalinga）地区的新世地层

科林加地区位于加利福尼亚州中西部，海岸山脉（Coast Ranges）和圣·若阿奎因河谷（San Joaquin Valley）之间的分界区（图1.5）。新生代沉积在海岸山脉侧翼的宽缓褶皱上和附近谷平原的侵蚀背斜上，出露良好。其中以凯脱曼丘陵区（Kettleman Hills）和克列因哈根丘陵（Kreyenhagen Hills）的新生界出露最好，研究最为透彻（Woodring, Stewart and Richards, 1940; Stewart, 1946; Stanton and Dodd, 1970, 1972, 1976a, 1976b; Dodd and Stanton, 1975, 1976; Stanton, Dodd and Alexander, 1979）。

从圣·若阿奎因河谷以西的加利福尼亚州至太平洋大陆架在整个新生代为一快速沉积地区。在此期间，导致现代海岸山脉的形成，沿圣安德列斯（San Andreas）断层及相关断层发生巨大的侧向位移的构造活动，也相当强烈。因此，这一沉积区的地形起伏很大，形成或多或少有些隔离的构造盆地，在相邻陆区有多种多样沉积物来源，由此形成的地层相当复杂，在垂向和侧向出现大量急剧的相变。

非常概括地说，新第三纪地层在一个海侵—海退沉积旋回时期沉积于这一复杂的古地理区。盆地的形成和海侵发生于中新世，速度相当快，以致于大量沉积物属于海退型，在逐渐变浅的水体中形成（图1.6）。在科林加地区出露的新生代地层主要为粗粒浅海相至非海相

