

地超越讲授

篇多。目的

7时, 部公

前 言

前言

Van M. 亨特将石油地球化学定义为用化学原理研究石油的成因、运移、聚集和替变以些知识应用于勘探、开采石油、天然气、沥青的科学。我们基本赞同亨特的定义。由此石油地球化学是介于有机化学与石油地质学之间的边际学科；是理论和应用并重的一。它是有机地球化学的重要分支。

究石油的成因及应用生油理论于油、气勘探实践是石油地球化学最主要的内容。也是二十年发展最迅速的有机地球化学领域。多种先进基础学科的广泛渗入，多种高度精密分析仪器和电子计算机的有效应用，使长期争论的复杂生油问题获得了基本的解。的应用获得了重大的成果。有关的研究文献和资料真是以级数规律急剧增长。作为地质专业的专业课教材，一方面要突出学科的基本理论、基本知识和基本研究方。确地精选内容；另一方面还要研究与其他有关学科的相互关系，避免过多的不必要的考虑到本专业已陆续和正计划向学生提供《石油地质学》、《石油的初次运移》等教

件义，书决定以油、气的成因及其在油气勘探中的应用为基本内容。石油运移、聚集也球化问题，一方面成熟的新进展相对较少，另一方面在上述教材和讲义中又都作了阐。文未以章节讨论。由于这是一门年轻的学科，在国内外已出的为数不多的专著和教中，体结构各不相同。在研究本学科的科学系统和学生的实际水平、学习特点的基础上，书采了如下的体系：第一篇，生油、气母质的来源。包括生物的发、有机沉积作用、与化学成三章。首先从生命的起源、生物圈的演变和生物与环境的关系简述了不同生物发（第一章）；接着从有机碳在有机圈中的循环和有机沉积作用讨论了不同环境质的积特征（第二章），从而阐明了生油、气母质的生物及其有机质沉积来源。第介绍了油、气母质的化学组成及特征。第二篇，油气的形成及各阶段产物。包括六章：段有机的演变、生物标志化合物、干酪根、石油的形成、天然气的形成、石油的组。变。一方面阐明了从沉积有机质经腐植质、干酪根形成石油和天然气的机理、阶E、影响因素、实验模拟等，另一方面又分别讨论了各阶段产物——腐植质、生物标志酪根和石油、天然气的组成、结构及物化特征。第三篇，石油地化的分析方法和应用。章：石油地化的分析方法、油气源岩的研究、原油、天然气对比、石油地球化学勘探和计算。在分析方法部分介绍了石油地化的实验室基础处理及分析流程，主要仪器的原析方法。在应用部分概述了生油原理在油、气勘探几个主要方面，如生油岩、生气岩印评价、油源气源对比、地面和井下地球化学勘探、数学模拟生油机理计算生油量等一种体系和内容安排只是一种尝试。我们不准备也不可能在本书为学生提供本学科现成答案。科学乃是一种探索，即一种寻求真理的努力。全书重点放在石油地的基本问题，解决这些问题的基本方法、获得的基本答案及这些答案在勘用上。每一章最后都概括了本章的主要结论。便于学生总结和掌握要

之后列出主要参考书目，每篇之后列出较详细参考文献，利于学生能主动积极也超越讲授和教材内容，深入钻研某些重要、有趣的问题。按我院现行学时计算，该书内容偏多。目的—是使讲课教师和学生有选择余地，二是使石油专业研究生也可参考此书。在排印时 部分供选读内容以目录上角打星号(*)以示区别。常用专业词汇注有英文。希望读者抱研究和分析的态度阅读本书，并将您的宝贵意见转告我们，以便今后修改。

我院陈发景教授对本书进行了全面审阅，提出了宝贵的修改意见。多年与田世澄、高品文、卢松年、徐献忠、李伟民、黄绍明等同志合作科研，为本书提供了重要素材。崔武林同志协助本书制版，高志龙同志担任责任编辑，程业彰、张桂珍、褚存和同志负责校对，我院绘图室熊莉、唐核之、彭泥泥同志协助绘图，教材科、印刷厂协助编辑印刷、发行，才使本书得以与读者见面。在此，深表谢忱！

编者

1984.4

122

目 录

前言

5977/05

第一篇 生油气母质的来源	(1)
第一章 生物的发育	(2)
§1 生命的起源	(2)
§2 生物圈的演变	(6)
§3 生态系统—生物与环境	(9)
§4 不同生境的生物发育	(13)
§5 结论	(25)
第二章 有机沉积作用	(27)
§1 有机圈及有机碳的循环	(27)
§2 有机质与有机沉积环境	(29)
§3 不同环境中有机质沉积特征	(39)
§4 结论	(58)
第三章 生物的化学组成	(60)
§1 有机化学的有关知识	(60)
§2 碳水化合物	(66)
§3 脂类	(68)
§4 蛋白质和氨基酸	(83)
§5 核酸	(87)
§6 木质素和丹宁	(89)
§7 生物的平均组成	(90)
§8 结论	(93)
参考文献	(95)
第二篇 油气的形成及各阶段产物	(97)
第四章 成岩阶段有机质的演变	(98)
§1 成岩作用一般特点	(98)
§2 微生物作用	(98)
§3 腐植质的组成、结构及性质	(103)
§4 缩合作用—腐植物质的形成	(109)
§5 腐植酸的转化	(111)
§6 成岩作用的结果	(113)
§7 结论	(114)

第五章 生物标志化合物	(116)
§1 基本概念	(116)
§2 正构烷烃	(118)
§3 异戊二烯烃类	(123)
§4 卟啉化合物	(129)
§5 甾、萜化合物	(134)
§6 异构和反异构支链烷烃	(145)
§7 芳烃	(146)
§8 结论	(147)
第六章 干酪根	(149)
§1 定义	(149)
§2 组成及结构	(150)
§3 类型	(159)
§4 结论	(168)
第七章 石油的形成	(169)
§1 生油理论的发展	(169)
§2 深成阶段干酪根的热演化	(171)
§3 干酪根热演化的实验室模拟	(181)
§4 沥青的演化	(184)
§5 油气形成的模式	(190)
§6 石油形成中的化学动力学	(193)
§7 原始有机质性质对石油形成的影响	(203)
§8 结论	(207)
第八章 天然气的形成	(209)
§1 基本概念	(209)
§2 生物气的成因	(212)
§3 与石油形成有关的烃类气体	(215)
§4 煤系气的成因	(217)
§5 非烃类气体的成因	(222)
§6 天然气的成因研究	(228)
§7 结论	(231)
第九章 石油的组成及替变	(233)
§1 石油的元素组成	(233)
§2 石油的馏份组成	(234)
§3 石油的族组成	(235)
§4 石油的分类	(245)
§5 影响石油成分的因素	(248)
§6 储层中石油的替变作用	(254)
§7 结论	(261)
参考文献	(261)

第三篇 石油地化的分析方法和应用	(265)
第十章 石油地化的分析方法	(266)
§1 有机质的分离.....	(266)
§2 色谱法.....	(269)
§3 光谱法.....	(278)
§4 质谱法.....	(284)
§5 热分析法.....	(289)
§6 光学法.....	(291)
§7 稳定同位素法.....	(293)
§8 结论.....	(296)
第十一章 油、气源岩的研究	(298)
§1 有机质数量.....	(298)
§2 有机质类型.....	(301)
§3 有机质成熟度.....	(309)
§4 应用有机相概念评价油气源岩.....	(315)
§5 一个判断有机质成熟度的半定量方法—TTI值(时温指数)的运用.....	(316)
§6 油(气)源岩的生成期.....	(318)
§7 油(气)源岩的平面展布特征.....	(321)
§8 碳酸盐油气源岩的研究.....	(322)
§9 结论.....	(325)
第十二章 原油、天然气对比	(327)
§1 基本概念.....	(327)
§2 有机地球化学对比指标.....	(328)
§3 油(气)对比实例.....	(336)
§4 结论.....	(340)
第十三章 石油地球化学勘探和生油量计算	(341)
§1 地面石油地球化学勘探.....	(341)
§2 井下地球化学勘探和研究.....	(342)
§3 模拟生油机理电算生油量的数学模型.....	(345)
§4 在今后石油勘探中石油地化的作用.....	(358)
§5 结论.....	(360)
参考文献	(360)
注: * 选读内容	

第一篇

生油气母质的来源

第一章 生物的发育

(Evolution of the biomass)

“默想一下这些生物类型，都是由在我们四周起着作用的法则所产生，岂不十分有趣！”

—达尔文—

石油是怎样形成的？回答此问题前，首先需要回答：石油是由什么母质形成？现在，大多数学者已确认：生物有机质是地球上巨大的有机矿产的最原始来源。即煤、石油、天然气、油页岩等都是地史各时期生物有机质埋藏地下演化而成。因此，油气的形成，发生在地球生命起源之后，在生物圈形成、演变到能为沉积物提供足够的有机质来源之后。本章简述生命起源、生物圈演变、生物发育的基本知识，就是为了“追根求源”地考察生油气的原始物质。这些内容涉及好几门学科。自然，我们只能围绕生油气母质问题，作扼要的阐述。

§1. 生命的起源* (The origin of life)

生命的曙光何时从地球上升起？地球生命的起源，像宇宙、太阳系、地球的起源一样，研究它们的困难首先在于：它们已经是“一去不复返”的遥远的历史过程。应当坦率地承认：人类虽然在生命起源的研究中获得了一系列重大突破，但至今仍然不清楚生命究竟是怎样起源，最初的生命形式是怎样的。但不管这是多么难解的“谜”，生命确实已经起源，并在地质历史形成的沉积地层中留下了自己的记录和信息。各时代地层的古生物化石和生物特有的标记化合物，是研究生命起源和生物进化的基石之一。古生物记录向我们提供的最重要信息是关于生命起源的时间表：

1. 南非德兰士瓦的奥维瓦斯特 (Onverwacht) 系浅燧石中，恩格尔 (1968) 发现了球状或杯状有机体。如果它们不是无机物或胶体状有机物，而是微古生物的话，推算年代在32亿年以上。最近的新发现是，微体古生物学家在34亿年前的古老沉积中发现了类藻化石。

2. 南非德兰士瓦的无花果树 (Fig Tree) 浅燧石中，巴洪、肖夫 (1966) 等发现类似棒状细菌的结构和球状结构，认为是古老细菌 *Eobacterium isolatum* 的遗骸。它们很可能是无细胞核的原核生物。年代为31亿年。

3. 美国明尼苏达州的苏丹 (Soudan) 页岩中，发现类似古老蓝藻或细菌的遗迹。年代27亿年。

4. 南罗得西亚的布拉瓦亚 (Bulawayan) 石灰石，被认为是一种藻类群体，很像现今在巴哈马群岛形成的藻类群体石灰石。年代27亿年。

5. 加拿大安大略的打火石 (Gunflint) 浅燧石中，发现保存很好的微化石，有的与蓝藻类似，有的与杆状、球状细菌类似，有的为孢子状结构物，有的为星状结构物。年代19亿年。

*——选读内容

6. 我国蓟县的中、晚元古代地层中,发现大量真核藻类化石。最早的出现年代比国际上现已发现的真核生物化石早约四亿年,约18亿年。同时,在我国东部广大晚前寒武纪地层中,分别发现极丰富的宏观及微观化石。有的宏观藻类化石丰富多样,保存完整。

7. 北美诺内萨希(Nonesuch)页岩中发现的植物性残骸可能是藻类或细菌。年代10.5亿年。

8. 澳洲中部的苦泉(Bitter spring)石灰岩中发现了保存很好的多细胞及单细胞化石,包括有节多细胞纤维状结构物、无节纤维状物和像现今绿藻的球状结构物。年代约7~9亿年。

除了微化石,这些古老岩层还含有许多生物标志化合物:

无花果树浅燧石: 烃类、姥鲛烷、植烷。

布拉瓦亚石灰石: 烃类、脂肪酸。

苏丹页岩: 烷烃、姥鲛烷、植烷等。

打火石浅燧石: 正石蜡, 姥鲛烷, 植烷。

诺内萨希页岩: 烃类、姥鲛烷、植烷、卞啉。

姥鲛烷、植烷、卞啉一般来源于色素,说明31亿年前就有了行光合作用的生物。

从以上地质记录可得出生命起源的时间表。图1—1是表示在过去五十亿年主要事件的“地质钟”,也表示了生命起源的大致时间表。

七十年代以来,我国也开展了前寒武纪有机质的研究工作,中国科学院地球化学所从我国内蒙古白云鄂博距今16亿年的黑色、暗灰色页岩中,鉴定出苯丙氨酸等十几种氨基酸;从东北鞍山本溪地区距今20多亿年的鞍山群铁矿石中,鉴定出少量的氨基酸。

前寒武纪干酪根的研究,可提供更多信息。对无花果树燧石的干酪根,T. C. 霍林用热解色谱发现大量芳香烃,其碳同位素比值和光合作用生成的组分一致;G. 邓格沃思从热解色谱中发现长链的脂肪烃;B. 纳吉报道这个干酪根的臭氧化产物主要是脂肪族;K. A. 克文沃尔登从中鉴定出卞啉。表1—1是三组古老岩石干酪根和二组有机质化学标准物对比分析的结果。

综上所述,生命起源的地质时间一般认为在30亿年以前。而现在较为流行的观点是,太阳、地球及其它行星、陨石是由同一宇宙尘云在同一时间形成。用同位素测定年龄的方法,测得地球和陨石的年龄为46亿年。故生命起源就发生在46亿年到30亿年之间。考虑从最原始生命形态进化到在岩石中可留下自己遗迹的较多数量的藻类、细菌生物需经历相当长的岁月,可以推测:在地球形成以后大约10亿年就起源了生命。

地球上最初的生命是怎样起源的?从来是最吸引人、探讨最热烈的基本问题之一。古今学者提出了各种假说。有人认为,由无生命物质可以直接发展为生物,就像腐肉滋生苍蝇一样(这当然是错误的);有人提出,生命是宇宙中永存的一个基本部分。它可以孢子形式从其它的天体上来到地球;有人提出,生命通过自然过程而发展,最初的生物是自养生物,它们能自行制造食物,才能在荒凉的原始地球上开始生命活动。在诸多假说中,最具说服力、为最大多数学者接受的,还是由苏联奥巴林(A. J. Oparin)提出的异养假说。这一假说认为,生命经过一系列阶段慢慢进化而来,最早是异养生物,从这些原始的异养生物,后来就发展出各种生物来。让我们参照图1—2简述生命的起源过程:

第一阶段,原始大气层是还原性的。它主要含氢和各种被氢还原的气体,如甲烷(CH_4),氨(NH_3)和水蒸汽(H_2O)。不含氧和氮。

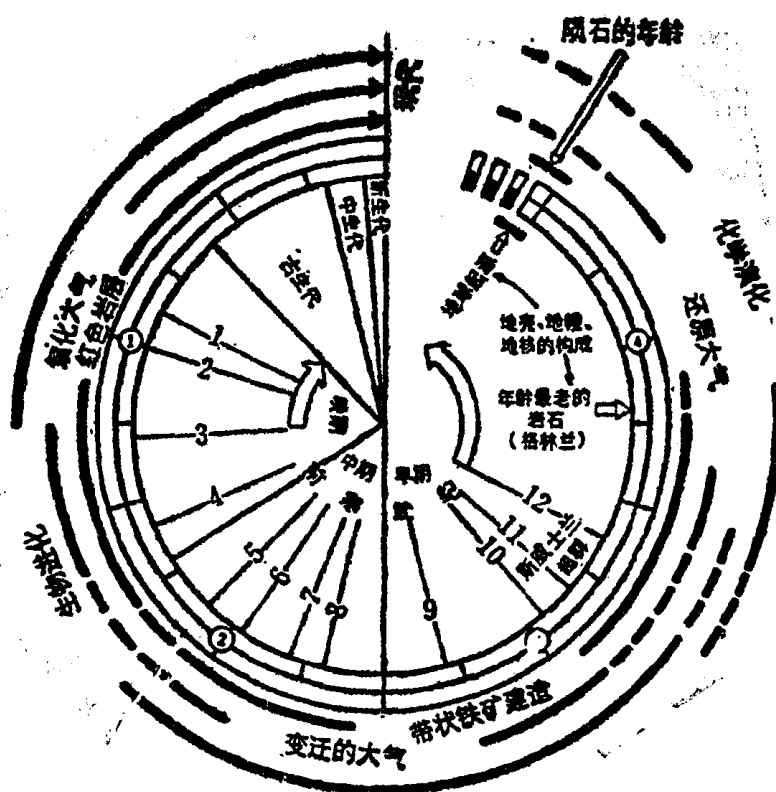


图1—1 发生在过去五十亿年期间的各种事件的“地质钟”
(据Kvenvolden, K. A. 1975)

1. 苦泉 (Bitter springs) 建造;
2. 诺内萨希 (Nonesuch) 页岩;
3. 溪泉 (Beck spring) 白云岩;
4. 麦克明 (McMinn) 建造;
5. 打火石 (Gunflint) 含铁建造;
6. 德兰士瓦 (Transvaal) 超群;
7. 威特沃特斯兰 (Witwatersrand) 超群;
8. 波克加马 (Pokegama) 石英岩;
9. 苏丹 (Soudan) 含铁建造;
10. 布拉瓦亚 (Bulawayan) 群;
11. 无花果树 (Fig Tree) 群;
12. 奥维瓦斯特 (Onverwacht) 群。

第二阶段, 这些气体溶于倾盆大雨中, 被冲到原始海洋里。雷鸣电闪、宇宙射线、紫外线、X射线或地热、地下放射线等供给能量, 使化学反应慢慢进行着, 陆续形成许多简单的有机化合物, 如氨基酸、有机酸和简单的糖类等。

第三阶段, 溶于海水中被称为一薄层热“汤”的有机小分子, 合为大分子。火山的高热或湿粘土可能起煤触作用, 加速了这种合成。

第四阶段, 大分子形成为分子团或大颗粒, 通过一种化学的途径, 较稳定的颗粒就从不稳定的颗粒中吸收物质, 并进行生长和繁殖。之所以推断原始大气是还原性的, 因为只有还原条件下, 前生命的有机物, 才能形成, 才能进一步合成, 才是稳定的。

表1-1 三组古老岩石干酪根和二组化学标准物的高真空热解-气液色谱-质谱分析结果
(据Nagy, B. et al, 1977)

	布拉瓦亚 ~28亿年	瓦尔·里夫 ~26亿年	德兰士瓦 ~23亿年	纤维素	多肽
芳 烃	苯 甲苯 乙苯 二甲苯 苯乙烯 C ₃ -烷基苯 C ₄ -烷基苯 C ₆ -烷基苯 萘 甲基萘 ……(共12种)	苯 甲苯 乙苯 二甲苯 苯乙烯 丙苯 C ₃ -烷基苯 C ₄ -烷基苯 茚 萘 ……(共23种)	苯 甲苯 乙苯 二甲苯 苯乙烯 C ₃ -烷基苯 C ₄ -烷基苯 萘 甲基萘	甲苯 二甲苯 C ₃ -烷基苯 萘	苯 甲苯 乙苯 苯乙烯 C ₃ -烷基苯 C ₄ -烷基苯 茚 萘 ……(共13种)
脂 肪 烃	正-C ₉ -烷 正-C ₁₀ -烷 正-C ₁₁ -烷 正-C ₁₆ -烷 ……(共9种)	乙烯 丙烯 丁烷 丁烯 ……(共6种)	乙烷 乙烯 丙烷 丙烯 ……(共10种)	C ₈ -烯	C ₄ -烯 C ₅ -烯 C ₅ -二烯 C ₆ -烯
含杂原子的化合物	呋喃 糠醛 乙醛 苯甲醛 苣腈 噻吩 甲基噻吩 ……(共11种)	乙醛 丙酮 甲醇 噻吩 甲基噻吩 苯并噻吩	呋喃 甲醇 丙酮 甲腈 丙烯腈 苣腈 噻吩 苯并噻吩	乙醛 丙酮 呋喃 甲基呋喃 二甲基呋喃 糠醛 甲基糠醛 苯并呋喃 ……(共17种)	乙烯基苯甲醛 酚 噻吩 甲基腈 丙烯腈 苣腈 甲基苣腈 吡咯 ……(共13种)

第五阶段，这个颗粒外表生长出膜包围它们，这就会形成一种类似病毒或极简单细胞的原始异养生物。它以海洋中薄层热“汤”中其它有机分子为养料。

第六阶段，在进一步发展中，一些关键性分子——核酸等获得了自我复制的能力。这就使细胞的繁殖和遗传信息的传递有了可能。生命的本质是什么？首先在于细胞获得了繁殖自身的能力，并不断进行新陈代谢。

第七阶段，接着，行光合作用的自养生物发展起来。它们能吸收光能，转变为体内化学能，因而可以不依赖于外源食物。某些原始细菌和某些鞭毛生物在黑暗条件下是异养生物，而在有光条件下则是自养生物。光合作用引起了生物学的革命，使可用食物得到最充分的供应。同时，它还使地球大气逐步改变成含氧大气，使生物的呼吸作用能够取代低效率的酵解过程。只有到了这时，“生命之树”才在地球上深深地扎下“根”，才从根本上保证了整个

生物界的发展和进化。

上述说明，在生命与非生命之间并没有截然的界线，非生命可以发展到生命。“生命的起源必然是通过化学的途径实现的”，通过化学的途径在原始海洋中形成前生命的有机物。原始海洋则成了“生命诞生的摇篮”。在这里，有机物逐步发展成最初的异养体，而发展中的异养体又逐步获得了生命的特征。所以我们甚至不能说，生命是哪一特定的时刻产生的。正如恩格斯所说：“生命是整个自然界的成果”。

生命起源研究远未完善。但人类“智慧之光”定将解开“生命起源之谜”。

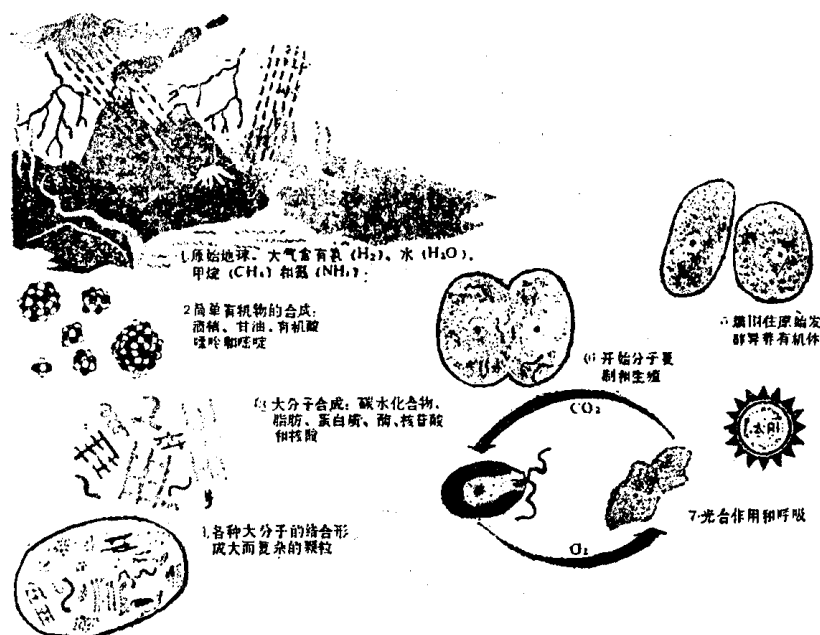
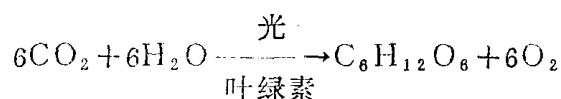


图1—2 根据异养假说，生命早期进化的各个阶段 (据Stanley L. Weinberg)

§2. 生物圈的演变 (Evolution of the biosphere)

生命发展至今，地球上凡是探险者足迹所到之处，都发现有生命的迹象。然而，生命并非在地球上无所不在。生物生活仅限于地球外圈，它包括接近地表的大气圈、地壳表面薄层和水圈，被称为生物圈。作为科学概念的生物圈，首先由俄国著名的地球化学家B. N. 维尔纳茨基阐明。实际上，生物圈是地球上最大的生物群落环境。其内涵包括生物之间和生物与环境之间的相互关系。在地球漫长发展过程中，生物圈也经历了由低级到高级，由简单到复杂，由单一到多样的演化。

生命起源之后，生物圈的第一个重大变革就是从异养生物到自养生物和从无氧呼吸到有氧呼吸的发展。如上所述，原始异养生物由于其食物来源于前生命有机物而很受限制，生命难以长久、难以大量地繁殖。行光合作用的自养生物解除了食物来源的限制。光合细菌或绿色植物，通过叶绿素利用光能将二氧化碳和水转化成有机物。通常用下式表示植物体内光合作用的过程：



动物和异养细菌不过是从植物或食植物的动物获得能量的主要来源。根据对古老岩石中

有机质的研究, 蒂索推断, 大约在20亿年以前, 光合作用已成为一种全球性的现象。大约20亿年前最早的红色地层 (含 Fe_2O_3) 的出现, 也说明大气中有了游离氧。还原性大气逐步向氧化性大气的转变, 其主要供氧来源是自养生物的光合作用。大气的游离氧改变了整个生态环境, 对只适应无氧环境的原生生物起一定破坏作用。通过变异和选择, 生物进化到有氧呼吸。据对葡萄糖进行实验, 有氧呼吸俘获能量比无氧呼吸 (发酵) 的效率高19倍, 这就大大提高了新陈代谢的效能, 为生命进一步发展提供了极有利的条件。

生物圈第二个重大变革是从原核到真核以及接着从无性生殖到有性生殖的发展。从原核 (细胞无真核) 进化到真核生物是生物从简单到复杂的转折点。一切高等的多细胞生物都以真核细胞为基本单元。在我国蓟县, 最近确认最早的真核藻类出现于距今18亿年以前。它是生物类型多样化和复杂化的根据。它标志生物圈从早期阶段进入中期阶段。它推动了在中期阶段生物的其他三大进化: (1) 有性生殖的出现——生物变异机制的发展, 它大大提高了生物的变异性和适应性; (2) 动植物的分化——动、植、菌三极生态系统的形成; (3) 从单细胞到多细胞的发展——生物机体的复杂化。

最早动物的出现 (或动植物的分化), 可视为生物圈的第三大变革。这是在生物区系和生态系统上一个最大演变。从此以后, 进化在三极系统的基础上进行。最早的原始动物出现在约10亿年以前。到进入古生代, 生物化石数量突然惊人地增加, 动植物包括腕足类、腹足类、三叶虫等达1200多种, 生命已演化到相当高级的程度。现今已知生存的生物约一百五十万种, 动物占三分之二以上。

生物圈的第四大变革, 是从水生到陆生的发展——生物占领陆地。生命产生于水中, 在很长时期内停留在水中。直到奥陶纪, 陆地淡水才开始出现原始鱼形动物。志留纪开始出现陆生高等植物, 到泥盆纪各种类型的陆地植物在大陆才普遍繁殖。

人类的起源是生物圈的第五大变革, 揭开了生命历史最壮丽、辉煌的篇章。

所有生物的进化都造成两种结局: (1) 产生多种多样的生物; (2) 使这些生物更好地适应当时的环境。但是, 人们常用树枝或阶梯形式来表示生物的进化, 严格说并不准确。因为高等生物产生, 并不意味着低等生物消亡。而且一个新的生物大类群遇到一种新的环境, 它就发生适应辐射——即可按许多方向进化, 形成许多不同物种, 以利用新环境中多种小生境。所以用大的分支“灌木”更能正确表示生物进化, 现今生存的类群位于分支的尖端 (见图1-3)。对我们来说, 重要的是了解各大类生物在漫长的地史时期产量的变化及对沉积岩中有机质来源的贡献。现简述如下:

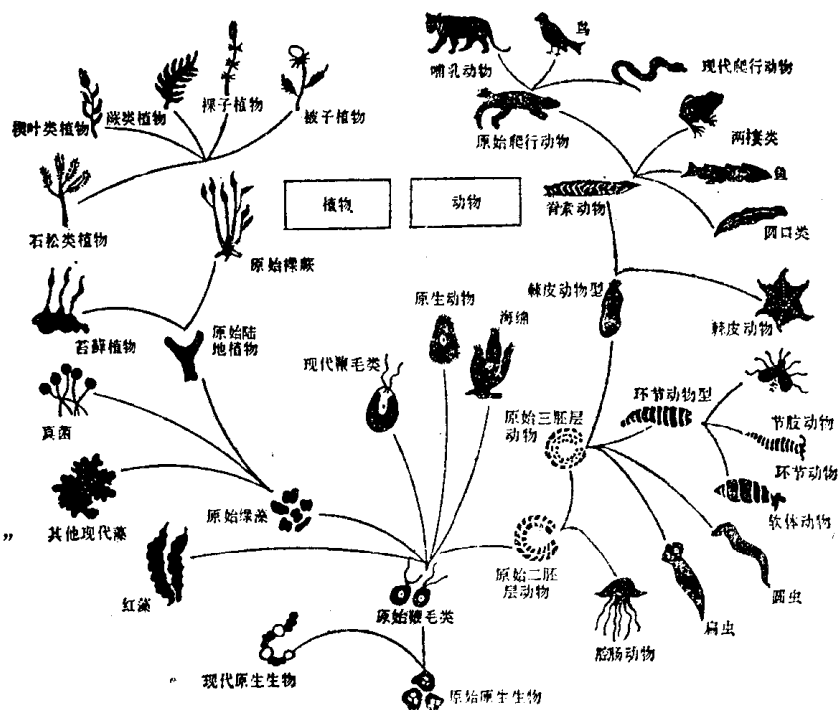


图1—3 适应辐射产生“灌木”状的生物进化 (据Stanley L. Weinberg)

一、浮游植物 (Phytoplankton)：它们可能始终是世界有机碳第一位来源。即使到中泥盆世以后陆生植物大量繁殖，仍然是这样。

塔潘 (Tappan) 和勒比利契 (Loeblich) 曾估算了各地质时期化石浮游植物的丰度 (见图1—4)。从图上可看出：浮游植物第一个高产率期，大致从8亿年前的前寒武纪至早古生代，主要是具有有机壁特征的浮游生物。从晚泥盆世到三迭纪产量较低。第二个最盛生长期是晚侏罗世到白垩纪，主要产物是钙质浮游生物。硅质浮游植物在晚白垩世大量出现，白垩纪末到早古新世产量低。晚古新世和始新世产量又快速增加。到渐新世下降。中新世又一次出现产量高峰，随后下降到目前的水平。

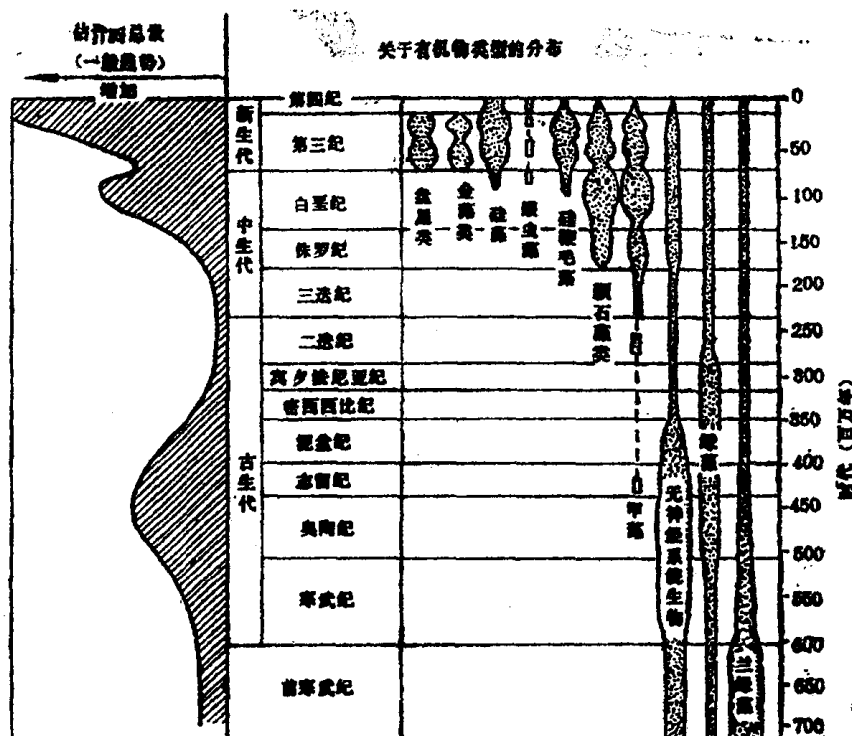


图1—4 在地质历史中，化石浮游植物群和总浮游植物丰度变化
(根据Tapan和Loblich的资料, 1970)

二、细菌 (Bacteria)：它和藻类一样，无疑是生物界的先驱者。细菌在生理学方面显示了巨大的多变性、适应性。它可以是自养的、或异养的、或两者兼有。这就使它们几乎生活在生物圈的任何地区，并在整个地质时代不受限制。据佐贝尔的研究，目前已知有100多种细菌和有关的有机物在土壤和沉积物中对有机质起作用。对于保存在地下沉积物中的有机质，细菌可能是仅次于浮游植物的第二大来源。

三、浮游动物 (Zooplankton)：在生命进化过程中的食物链，使异养的浮游动物与自养的浮游植物直接关联。高产率的浮游动物在时间和地区上往往与高产率的浮游植物相伴随。与上述浮游植物的高产率期相对应，如早古生代大量发育三叶虫、笔石等浮游动物。晚侏罗世大量出现浮游的纺锤虫。从寒武纪以后，浮游动物提供了相当数量的沉积物中的有机质。像鱼类这样的较高等动物只能供给沉积物很少的有机质，实际可忽略不计。

四、高等植物 (Higher plants)：为沉积物提供有机质仅次于浮游植物，可能与细菌相当。陆地高等植物演化始于志留纪，志留纪前陆地只出现少量低等植物，中泥盆世可能经

历一个爆炸性的演化，多数类型的维管植物相继出现，数量急剧增加。到晚石炭世，以蕨类植物为主的陆地植物群达到高峰，成为世界上第一大成煤期。晚二迭世到早白垩世称为“裸子植物时代”。植物演化的一个重要变革是早白垩世时适应性强的被子植物的突然出现并很快在植物群中占了优势，并在大陆内地广泛繁殖，使白垩纪和第三纪大量含煤层系形成于内陆盆地。图1—5表示了陆地植物演化的概况。

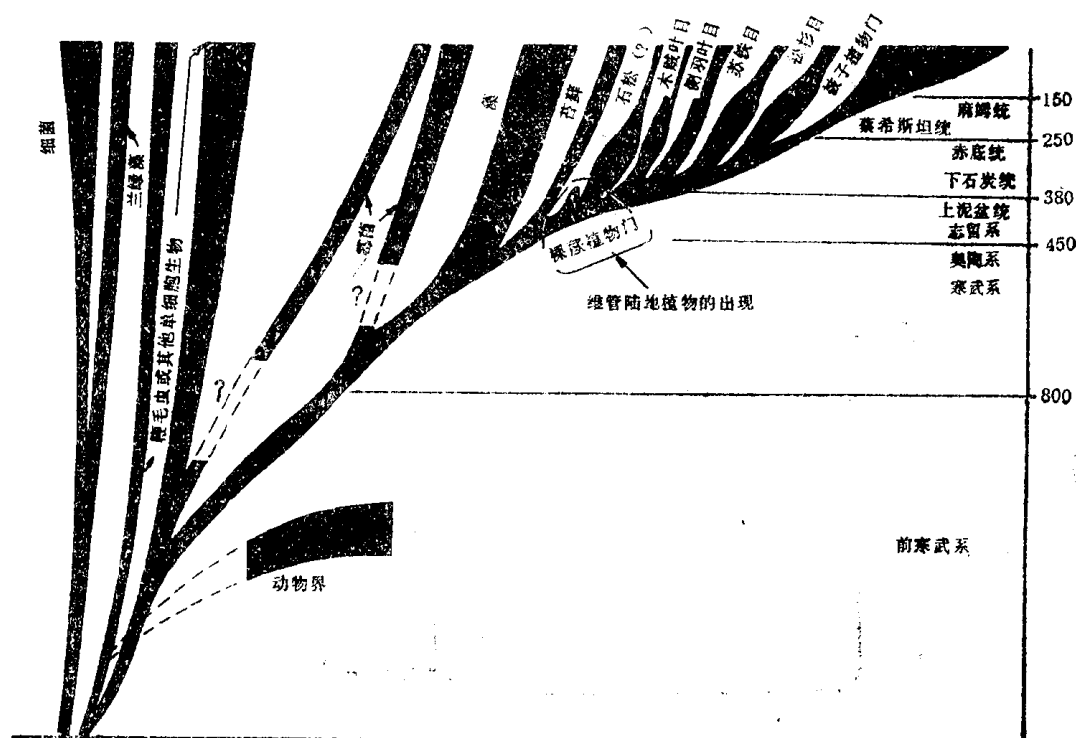


图1—5 维管陆地植物的出现和演化 (据Zimmermann资料, 1969)

F. W. 费尔布里奇从有机地球化学角度，总结了生物演化史中对有机地化特别有意义的五个重要变革 (图1. 6)：(1) 最初的生命：可能发生于 (38 ± 3) 亿年前；(2) 最初营光合作用生物的出现：约30亿年前左右；(3) 最初的碳酸盐介壳：海生动物大量出现，约在6亿年前；(4) 全球第一个大成煤期：高等植物大量繁殖，约在3亿年前；(5) 远洋有孔虫和颗石藻的大量出现：因而碳酸盐沉积第一次移向深海环境，约在1亿年前。

§3. 生态系统——生物与环境

(Ecosystem——biomass and environment)

生物的进化包括系统发育和空间发展两个方面。一方面从非生命到有生命，生命从少到多，从低级到高级不断发育；另一方面，生命从最初局限的水域到广大水域，从水到陆，从陆到空不断扩展，适应环境并占领环境。生物系统的发育和空间的扩展是一个辩证统一的过程。这两者的中心都是生物与环境的关系。

某一种生物所有个体的总和叫做种群 (Population)；生活在一定区域内的所有种群组成群落 (Community)；群落和与其相互的作用的生活环境组成一个统一整体，称为生态系统。研究生物之间及生物与其生存环境之间关系是生态学的任务。

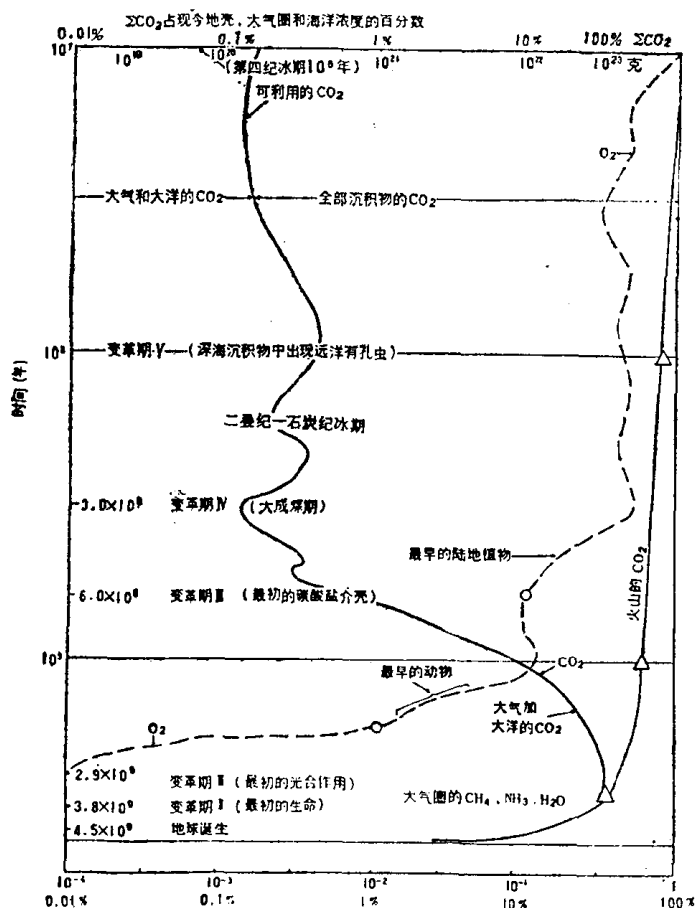


图1-3 地球历史上的重大生物变革
(据 Fairbridge, F.W., 1967)

为了解在地史时期不同生境中生物的发育，须简略考察生态学的一些基本原理：

一、种群生长的逻辑斯谛曲线 (Logistic curve)：

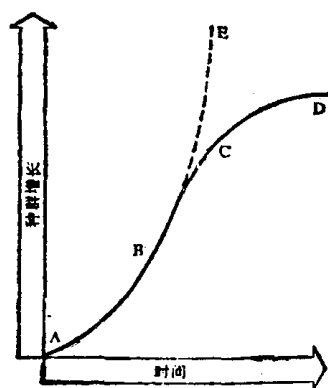


图1—7 种群生长的逻辑斯谛曲线。这条基本曲线同样适用于果蝇、细菌、人类。

(A)开始缓慢生长。(B)生长较快,种群增长。(C)在环境压力下生长率减慢。(D)生长率变平。种群达到平衡。(E)如果生长不受遏制,曲线延伸

十九世纪三十年代,比利时人桂泰来特(Quetelet)和威霍尔斯特(Verhulst)用此曲线表示人的种群生长。以后研究证明:此曲线主要适用于多种有机体的种群(图1—7)生长过程。曲线上平坦的起始部分(A)意味着种群最初生长缓慢。在曲线升高变陡时(B),相应种群在比较迅速地生长着,这说明种群完全适应了环境。然后曲线比较平缓地升高(C),最后平延出去(D)。这意味着某种生态因子使增长率减慢,然后使种群保持一个恒定的水平。当然,这种平衡只能在一个稳定的小生境才能维持。

二、群落的结构和能流:在一个环境内不同种生物联合组成的生物群落,是相互作用的,是一个自我维持能量与物质循环的系统。一个群落内生物以链状方式依次供养食物,这种线性关系称食物链。在复杂的供养关系中,食物链又相互交叉组合成食物网。

自养植物是食物网的基础,被称为食物的生产者(Producer)。它们捕获太阳光能,制造基本食物。而食用植物的生物和相互食用的异养生物称为消费者(Consumer)。消费者可按它们依赖于绿色植物的密切程度分级排列。直接消耗植物的素

食动物是第一级消费者。肉食动物为第二级消费者。由肉食动物供养的跳蚤、蚊子等为第三级，乃至更高级。腐生细菌和真菌，被称为分解者 (Decomposer)。它们从生态系统中的废物及死亡的有机体那里获得能量。把复杂的有机分子分解成可供生产者再利用的简单无机物。

图1—8是生态系中能量和营养物质流动的示意图。一般来说，营养物质 (氮、磷、硫等) 在生态系中的流动是一种循环运动；而能量在生态系统中实际上是一种单向流失过程。一个生态系统中生物发育的总水平首先取决于生产者——绿色植物发育的水平。群落中能量的依次传递和单向流动称为群落的能量流。

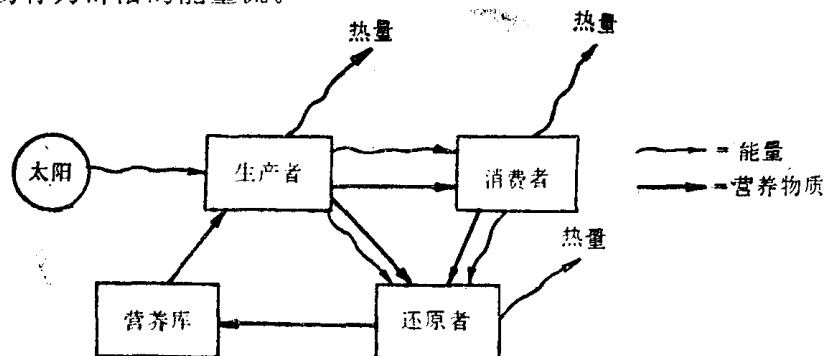


图1—8 营养物质在生态系统中的循环运动，
而能量必须由太阳不断地予以补充

自然界的植物一般只能俘获照射于植物体上太阳光能的1%。栽培植物可达5%。这些生产者制造的食物能量只有一小部分能够传递给食物网的次级水平。人们总结了一个大致的经验规律：食物网链的营养每升高一级，只有约10%的该级生物能量为高一级消费者利用。这可用金字塔 (图1—9) 形象表示群落的能量流和数量流。从图上可以看出：生产者所具有的能量有效千卡数比第三级消费者约大1,000倍。这也说明，任何单一的食物链很少有超过四级的情况。群落能量流的递减规律是生态学一个最基本规律。用它可定量研究群落中各种生物的产量。我们把生物在单位时间内生成有机质的数量称总生产量。除去自身呼吸耗去的能量所剩的能量称净生产量。初级生产者的净生产量称初级生产量 (或生产力)；次级消费者的净生产量称次级生产量，最高一级消费者的净生产量称终极生产量。按能量流递减规律，初级生产力最大，次级生产力次之，终极生产力最小。

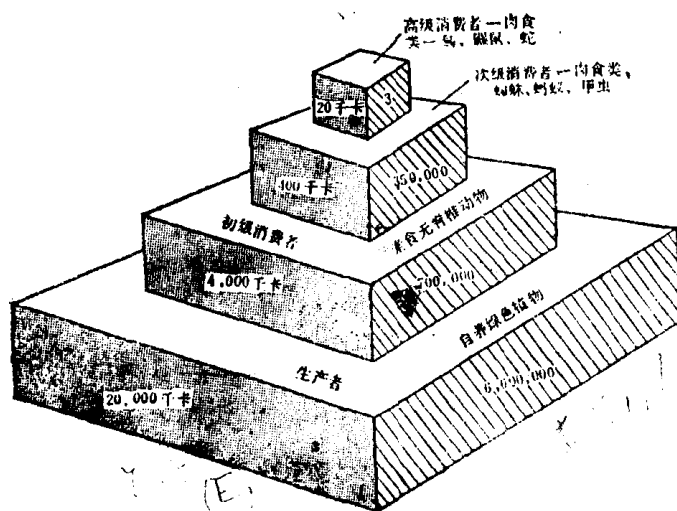


图1—9 生态学金字塔图解
(据Stanley L. Weinberg)

数量金字塔 (右侧斜线部分) 表示小型有机体比大型有机体多；能量金字塔 (左) 表示每一级水平所获得的热量的近似数值

三、李比希 (Liebig) 最低量律：

这是关于生物，首先是植物与营养物质关系的定律。如上所述，消费者的次级生产力受

初级生产力控制。那么初级生产力又受什么限制呢？李比希于1840年在作物栽培实践基础上提出：“植物的生长取决于外界供给它所需养分中数量最少的那一种”。所谓“数量最少”，是指相对于植物需要量而言。例如藻类生长需要的养分有碳、氮、磷、硫、钙、镁、钾、钠、铁、锰、锌、铜、硼等。决定藻类发育程度的养分就是它所需要养分中相对来源最不容易获得的那一种。将这条定律推而广之，各种环境因素对生物的影响并不是同等重要的，其中限制或决定这种生物的生长数量和存活的环境因素称“限制因素”。限制因素对其需要而言，总是以最低量出现。换句话说，在生物不可缺少的诸生态锁链中，往往是最薄弱的环节起决定作用，如在干旱地区，水经常是植物生长的限制因素；在寒冷地区，温度经常是限制因素。这就是最低量律。

四、适应环境并占领环境：一个生态系统中，各种生物的种类和数量都与周围生活环境密切相关。按性质，生物生境分三大类，主要有：

物理生境：光照度、温度、水深、水的流动性、底层性质、湿度、地形纬度和经度等。

化学生境：水的含盐度、氧和二氧化碳含量、营养盐含量、氢离子浓度、氧化还原电位、硫化氢含量等。

生物生境：群落的生物组合、食物网和能量流、生物间的共生、对抗和竞争等。

生物不断向空间发展的过程，是生物适应环境和占领环境的过程。环境改变生物，生物改变环境。一方面，每一生物都占有一定的生境，适应于一定环境，这就是人们早已强调的适应现象，生物适应环境的现象。另一方面，生物还不断改变环境、占领环境，生物相互之间又相互为环境。这一方面往往为人们所忽视。

生物怎样适应环境？人们在拉马克、特别是达尔文创立的进化论基础上，已经较好地解决了这一课题。现将由达尔文创立的通过自然选择的进化学说作如下通俗的概括：

1. 繁殖过剩：每个物种产出比能生存的多得多的后代，其繁殖速度快得惊人。

2. 群体恒定：在一定时期，任何物种的数量都保持相对的恒定。对大量生殖而言，只有少量生存。

3. 生存斗争：大量生殖与少量生存的矛盾如何解决？达尔文推论：生物界存在剧烈的生存斗争。说得更恰当些，这是指由于严酷环境因素的限制，引起大量死亡，只有少量生存。

4. 可遗传的变异：变异与遗传是生物界的普遍现象。同种个体一般总是有所不同。可以说，生物变异的潜能是无穷的。它是生物多样化和复杂化的根据，是进化的永不枯竭的源泉。但是，只有其中可遗传的变异才能造成进化，导致新种的形成。

5. 自然选择：对于变化了的环境，众多的变异个体中，凡是较好地适应环境的有利变异个体，就有较多的机会得到繁殖；适应较差的个体，不但在生存上，也在繁殖上将被逐步淘汰。所以自然选择的结果，与其说“适者生存”，不如说“适者繁殖”。因为，只有传代繁殖，才有进化意义，才是真正的适者。这样，生存斗争实际上是繁殖斗争。适应环境是“变异十选择”的结果。变异是内因，选择是外因。

6. 通过自然选择，可遗传的变异的逐渐积累，就会导致新的物种的形成。这一新种当然是生存环境的真正适者。对一个生物群体来说，当它们分成几个集团，而这些不同集团又生活在不同的环境下，它们会按不同方向发生变异和选择。最后，它们之间发生了显著的差异，丧失彼此交配的能力，就会形成不同的、有明显差异的新种。这些新种是各自环境的适者。