

滇东盘溪中泥盆世一个群落的分析

——兼论样方法中化石计数问题

刘家润 张永格

(南京大学地质系)

前 言

严格生态学意义上古代群落的研究,始于本世纪六十年代。其后,这一领域在国外取得了众多的研究成果。样方法不仅是研究现代群落,也是研究古代群落的重要方法之一,可以定量或半定量地揭示群落的特征。样方法目前在我国的古生态研究中尚未得到普遍采用。本文就样方法中化石计数的问题进行了讨论,并运用样方法对云南盘溪中泥盆统华宁组内的一个化石群落——*Parasociophyllum isactis*-*Microplasma fongi* 群落(简称 PM 群落)进行生态分析,以恢复其原生群落的面貌。

一、化石计数问题的讨论

样方法是对群落分子在单位面积或体积内的计数、各种生态现象的观察和记述。对大小悬殊的不同类群的化石如何计数,是样方法中所遇到的难题。Ziegler 等(1968)讨论了影响化石计数的因素,并应用化石计数进行生态研究;Hurst 和 Watkins (1981)、Yancey 和 Stevens (1981)在研究化石群落时也对化石进行过计数,但他们都没有论述过如何计数以及计数中可能存在的问题。

群落是生态系统的组成部分。生态系统研究重点是物质循环和能量转换,这种物质和能量的流动在群落方面主要表现在营养结构上。对属于同一营养级的底栖无脊椎动物来说,计数的目的在于查明同一营养级上各居群的重要性 (Odum, 1971), 这种重要性首先表现在各居群对食物的消费并转化成的生物体上(包括

软体及硬体)。消费食物量大的,无疑对生态系统中物质和能量流动的影响也大,其重要性也高。然而,对于古代居群无法直接判断消费食物量的大小,只能间接地通过居群中化石个体的大小及多少来判断。一般来说,大小十分悬殊的个体,其消费食物量是有明显差别的,如果仅根据个体数来确定居群在群落中的重要性,就意味着各个体其重要性是相等的,这不能确切地反映同一营养级上个体大小悬殊的不同居群在群落中的重要性。因此,我们认为对大小悬殊的化石,采用不同的计数方式是比较合理的。

本文所分析的化石群落,其化石个体明显可分为两组:一组是个体较大的单体或复体动物化石,最小线度大于 1cm,最大近达 50cm;另一组是个体较小的单体或复体动物以及藻丝体化石,线度为 mm 级(<3mm)至 μm 级(例如藻丝直径)。两组个体大小相差悬殊(10^1 — 10^3 数量级)。即使小个体组成的复体也很小,例如,树枝状复体直径小于 1cm,皮壳状复体的覆盖面积平均小于 $2 \times 2\text{cm}^2$ 。除藻类之外,其他生物多是消费者,并属同一营养级。我们按上述的大小两种级别,对化石进行计数(表 I): 1) 四射珊瑚、腕足类、腹足类、海百合,以及为数很少的双壳类、介形类、多毛类,以单体或个体为单位计数(其中海百合是根据样方记录和室内鉴定来估计其个体数的); 2) 层孔虫、苔藓虫、横板珊瑚是以复体为单位计数;另外对于生产者藻类化石,由于在野外无法识别,其个体在室内也不易点数,在本文的分析中不引用其个体数。

以上这种以不同的单位来计数,虽然是不同性质的,但为了说明群落特征,不妨将它们结

表 1 PM 群落的样方数据表
Data from the quadrats in PM Community

样方大小: 20×20cm²

样方总数: 14

类型	计数	样方号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	总数
珊瑚: <i>Parasociophyllum</i>	92	4	79		31	76	134	98	70	45	7	85	187	67	9	984	
<i>Microplasma</i>	1	42		2	1				17	9				27	15	114	
<i>Cystiphyllodes</i>	3	3	4	4	2	1			3				3			23	
<i>Grypophyllum</i>	1										1					2	
<i>Temnophyllum</i>	2															2	
<i>T. (Truncicarinulum)</i>	1								1	1						3	
<i>Thamnopora</i>	3				2							7				12	
<i>Striatopora</i>	1											5			1	7	
<i>Sinocladopora</i>	1						1					6				8	
<i>Aulopora</i>																8	
<i>Planocoenites</i>																6	
层孔虫: <i>Stromatoporoida</i>																4	
腕足类: <i>Stringocephalus</i>	1			1					2							1	5
<i>Borhardtina</i>		1										1					2
<i>Atrypa</i>												2			3		5
双壳类: <i>?Sanguinolites</i>												2		2			4
腹足类: <i>Murchisonia</i>											1						1
<i>?Euryzone</i>									1								1
介形虫: <i>Bairdia</i>																	8
<i>Bairdiidae</i> morphotype																	3
多毛类: <i>Spirorbis</i>																	10
苔藓虫: <i>Fenestella</i>													1				1
<i>Fistulipora</i>																	8
海百合: <i>Tetragonocyclicus</i>													1				1
<i>Cyclocyclicus</i>																	4
<i>Pentagonocyclicus</i>																	4
<i>Tetragonotetragonalis</i>												1					1
藻类: <i>Girvanella</i>																	2

* 估计数

合起来使用。从生态系统角度来看,这意味着一个由小个体组成的复体动物,在群落重要性上相当于一个大个体的单体动物。这样的计数方式似乎更能真实地反映同一营养级中各居群的相对重要性;解决了由小个体组成的复体的个体数在野外难以、甚至无法计数的实际困难(例如对层孔虫的个体计数)。

二、PM 群落的层位及性质

1983、1984 年间我们先后两次测制了云南华宁盘溪中泥盆统华宁组剖面。华宁组共分二

十个层段,其中第 XI 层段的岩性为石灰岩、含泥石灰岩、泥灰岩。在横向上出露的第 XI 层段,根据化石群、岩石和沉积构造诸特征可以分成东、中、西三部分;其中东部和中部分界明显,东部垂向上又分 8 层。本文所分析的 PM 群落则保存在东部第 2 层 (XI-2) 中。XI-2 层厚 1.90—2.10m;为一块状单层珊瑚障积灰岩;岩性薄片大多显示泥状结构,少数为粒泥状结构;具微细层理。XI-2 层的西部地层中化石群是以小型块状层孔虫、大型复体横板珊瑚的发育为特征;XI-2 层的东部地层出露差,化石面貌

表 II PM 群落数据表
Data from PM Community

i^*	PM 群落的居群	n_i	$P_i = n_i / \Sigma n_i$	%	P_i^2	$\ln P_i$	$P_i \ln P_i$
1	<i>Parasociophyllum isactis</i>	984	0.799350	79.94	0.638961	-0.223956	-0.179019
2	<i>Microplasma fongi</i>	114	0.092601	9.26	0.008576	-2.739383	-0.220349
3	<i>Cystiophylloides kwangsiense</i>	23	0.018684	1.87	0.000349	-3.980088	-0.074364
4	<i>Thamnopora pansiensis</i>	12	0.009748	0.97	0.000095	-4.630675	-0.045141
5	<i>Spirorbis</i>	10	0.008123	0.81	0.000066	-4.81299	-0.039098
6	<i>Sinocladopora cf. fietula</i>	8	0.006499	0.65	0.000042	-5.036141	-0.032729
7	<i>Aulopora sp.</i>	8	0.006499	0.65	0.000042	-5.036141	-0.032729
8	<i>Fistulipora</i>	8	0.006499	0.65	0.000042	-5.036141	-0.032729
9	<i>Bairdia</i>	8	0.006499	0.65	0.000042	-5.036141	-0.032729
10	<i>Striatopora humanensis</i>	7	0.005686	0.57	0.000032	-5.169672	-0.029397
11	<i>Placocoenites sp.</i>	6	0.004874	0.49	0.000024	-5.323822	-0.025949
12	<i>Stringocephalus obesus</i>	5	0.004062	0.41	0.000016	-5.506144	-0.022365
13	<i>Atrypa</i>	5	0.004062	0.41	0.000016	-5.506144	-0.022365
14	? <i>Sanguinolites</i>	4	0.003249	0.33	0.000011	-5.729288	-0.018617
15	<i>Cyclocyclicus</i>	4	0.003249	0.33	0.000011	-5.729288	-0.018617
16	<i>Pentagonocyclicus</i>	4	0.003249	0.33	0.000011	-5.729288	-0.018617
17	<i>Stromatoporida</i>	4	0.003249	0.33	0.000011	-5.729288	-0.018617
18	Bairdiidae morphotype	3	0.002437	0.24	0.0000059	-6.016970	-0.014664
19	<i>Temnophyllum (Truncicarinulum) heterophylloides</i>	3	0.002437	0.24	0.0000059	-6.016970	-0.014664
20	<i>T. poshiense</i>	2	0.001625	0.16	0.0000026	-6.422435	-0.010435
21	<i>Grypophyllum subnormale</i>	2	0.001625	0.16	0.0000026	-6.422435	-0.010435
22	<i>Borhardina speciosa</i>	2	0.001625	0.16	0.0000026	-6.422435	-0.010435
23	<i>Muchisonia</i>	1	0.000812	0.08	0.00000066	-7.115582	-0.005780
24	? <i>Euryzone</i>	1	0.000812	0.08	0.00000066	-7.115582	-0.005780
25	<i>Fenestella</i>	1	0.000812	0.08	0.00000066	-7.115582	-0.005780
26	<i>Tetragonocyclicus</i>	1	0.000812	0.08	0.00000066	-7.115582	-0.005780
27	<i>Tetragonotetragonalis</i>	1	0.000812	0.08	0.00000066	-7.115582	-0.005780
28	<i>Girvanella</i>						
$S = 28$		$\Sigma n_i = 1231$	$\Sigma P_i = 0.999991$	100%	$\Sigma P_i^2 = 0.648370$	$-\Sigma P_i \ln P_i = 0.952964$	

* i 次序是根据相对丰度大小排列的。每一个种名、属名或更高分类级名称都代表一个物种(居群)。

不明。

XI-2 层中的化石群，原地、原位埋葬特征明显，大小不同的化石均获完美保存，没有可识

别的非原地生物分子，既有异养动物化石，又有自养藻类化石，化石含量达68%；岩层成层性不明显。据此可知，这一化石群构成了一个化石

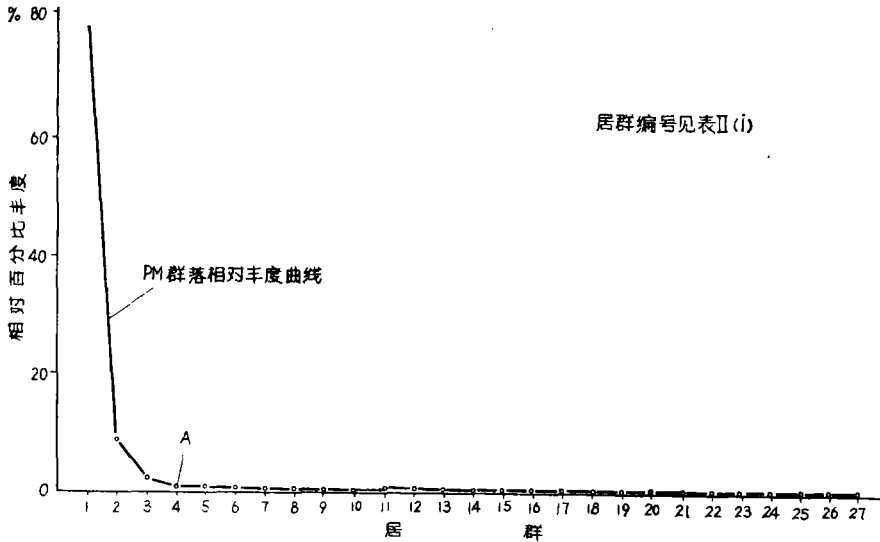


插图1 PM群落的相对丰度曲线
Relative abundance curve of PM Community

群落,我们将其称之为 PM 群落。

三、PM 群落的结构分析

群落的结构包括居群组成及其相对丰度、优势性特征、物种分异度和均衡度、营养结构、生活方式、居群分布和层次性空间特征等。根据这些特征可以将一个群落与另一个群落相区分 (Odum, 1971; June 等, 1981)。

1. PM 群落的居群组成及其相对丰度

PM 群落由 28 个化石居群 (population) 组成 (表 II), 包括: 藻类 (1)*、四射珊瑚 (6)、横板珊瑚 (5)、层孔虫 (1)、多毛类 (1)、介形虫 (2)、腹足类 (2)、双壳类 (1)、苔藓虫 (2)、腕足类 (3)、海百合 (4) 等十一大类。

各居群在 PM 群落中的相对百分比丰度 $P_i(\%)$:

$$P_i(\%) = (n_i / \sum n_i) \times 100\%$$

i ——第 i 个居群; n_i ——第 i 个居群在样方中的总个体数; $\sum n_i$ ——样方中的个体总数

由于 *Girvanella* 无法计数, 因此该类不列入相对丰度计算。这样得出的丰度实际上只是 PM 群落中动物各居群的相对丰度 (表 II)。

由表 II 可知, PM 群落中相对丰度最大者

是 *Parasociophyllum isactis* (Frech) ($P_i(\%) = 79.9\%$); 其次是 *Microplasma fongi* (Yoh) ($P_i(\%) = 9.2\%$) 和 *Cystiphyllodes kwangsiense* Yoh ($P_i(\%) = 1.8\%$)。其它动物居群的相对百分比丰度都不足 1%, 最小者还不足 0.1%。

2. 优势度 (dominance)

群落优势度 C (Simpson, 1949; Odum, 1971) 可由下式算出:

$$C = \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad s \text{——物种数目}$$

(值域 0—1) P_i ——第 i 个居群的相对丰度
对于由一定数量物种 (居群) 组成的群落, 理论上的最大优势度 $C_{\max} = 1$, 可能有的最小优势度 C_{\min} 可由数学推知 $C_{\min} = 1/s$ 。通常是:

$$C_{\min} < C < C_{\max} \text{ 或 } \frac{1}{s} < C < 1$$

C 值愈大, 则说明群落优势愈集中, 反之亦然。

PM 群落的优势度 $C = 0.648$ (表 II)。理论上所具有的 $C_{\min} = \frac{1}{27} = 0.037$, 而 $C_{\max} =$

1, 比较 $C/C_{\min} \approx 17.5$ 和 $C_{\max}/C \approx 1.5$ 两项

* 括号内的数字为该类别所含居群的数目

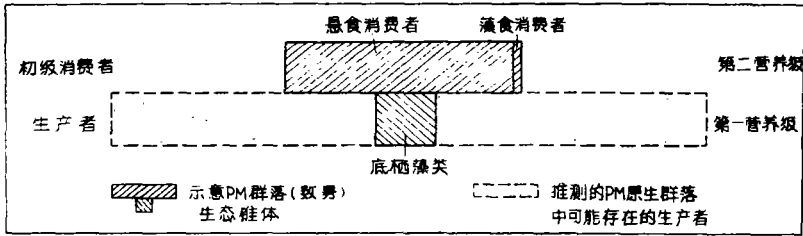


插图 2 PM 原生群落生态锥体(推测)图

Inferred ecological pyramids of living PM Community

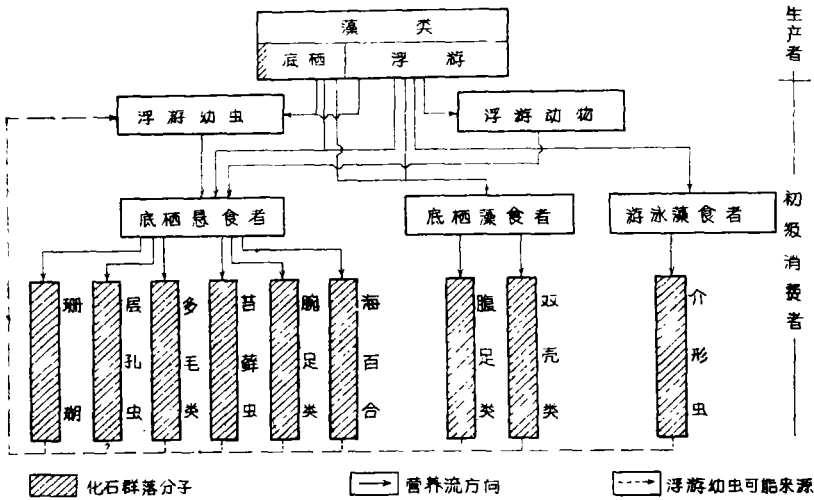


插图 3 PM 原生群落营养关系示意图

Schematic diagram showing trophic relationships of living PM Community

可知, PM 群落的优势度很高,确切地说是 PM 群落消费者营养级的优势度很高。

PM 群落的相对丰度曲线(插图 1)具有这一特征: 存在一个明显的转折点(A), A 点左方的曲线段明显倾斜;而右方的曲线段平滑,倾斜很不明显。群落中 90% 以上的可数个个体集中在 A 点的左方。据此, PM 群落的优势明显集中在 A 点左方的三个居群上(不包括 A 点),这也说明了 PM 群落优势度很高这一特征。

根据相对丰度曲线变化特征,可将 PM 群落内的居群区分为优势的、亚优势的和相对稀有的三大类,即优势种(居群) *Parasociophyllum isactis*; 亚优势种(居群)两个: *Microplasma fongi* 和 *Cystiphyllodes kwangsiense*; 其余的种(居群)都为稀有种(居群)。在相对丰度曲线上

表现为: 优势种的曲线段陡倾;亚优势种的曲线段以中等倾斜;稀有种的曲线平缓倾斜,其上限值小于 1% (插图 1)。

3. 物种分异度 (species diversity) 和均衡度 (equitability)

对物种分异度我们采用 D 指标,即 $D = (S - 1) / \ln N$ (Margalef, 1958)。对均衡度 E, 采用 $E = \bar{H}_i / \ln S$ 表示法 (Lloyd 和 Gilleardi, 1964; Pielou, 1966), 其中

$$\bar{H}_i = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

(香农-威纳函数)。

PM 群落, $S = 28$, 如不考虑藻类计数的话, $N = \sum n_i = 1231$, 则, $D = 3.7945$, $\bar{H}_i = 0.953$, $E = 0.286$ (表 II)。理论上最大均衡度

表 III PM 群落中居群个体主要生态特征简表
Main ecological features of individuals in PM Community

居群及其个体生活方式	总体外形	最大直径 (cm)	最大高(长)度 (cm)	分布形式	相对丰度 (%)
底栖藻类(营光合作用)					
1. <i>Girvanella</i>	丝状体	45(μ)	<0.2	薄片巾见为团块状	
底栖以根固着、悬食					
2. <i>Parasociophyllum isactis</i>	丛状复体	1.2	48 (大多 20—40)	补丁状,复体下部直径为 10—30cm, 群体间距 70—200cm	79.94
3. <i>Microplasma fongi</i>	丛状复体	3.0	25 (大多 15—20)	补丁状,复体下部直径估计值 15—30cm, 复体间距 80—300cm	9.26
4. <i>Cystiphyllodes kwangsiense</i>	单体锥柱状	5	40	分散状或群居状	1.87
5. <i>Temnophyllum poshiense</i>	单体锥状	2.2	<4	分散状	0.16
6. <i>T. (Truncicarinulum) heterophylloides</i>	单体柱状 或锥状	<2.5	<5	分散状	0.24
7. <i>Grypophyllum subnormale</i>	单体柱状	<2.5	<5	分散状	0.16
8. <i>Thamnopora pansiensis</i>	枝状复体	复体<1.5, 个体<0.3	<8	复体分散状, 个体群居状	0.97
9. <i>Striatopora hunanensis</i>	枝状复体	<1	<8	复体分散状	0.57
10. <i>Sinocladopora cf. fietula</i>	枝状复体	<1	<8	复体分散状	0.65
11. <i>Cyclocyclicus</i>	单体				0.33
12. <i>Pentagonocyclicus</i>	单体				0.33
13. <i>Tetragonocyclicus</i>	单体				0.08
14. <i>Tetragonotetragonalis</i>	单体				0.08
底栖体侧固着、悬食					
15. <i>Aulopora</i>	匍匐状复体	复体<3 个体<0.3	<0.3	复体分散状	0.65
底栖粘结根着、悬食					
16. <i>Fenestella</i>	扇状复体	复体<4	<3	复体分散状	0.08
底栖粘结皮壳状固着或包裹珊瑚枝					
悬食					
17. <i>Placocoenites</i>	群体		<0.6	复体分散状	0.49
18. <i>Fistulipora</i>	群体		<0.6	复体分散状	0.65
19. <i>Stromatoproida</i>	群体		<0.6	复体分散状	0.33
底栖肉茎固着、悬食					
20. <i>Stringocephalus obesus</i>	单体		6	分散状	0.41
21. <i>Borhardtina speciosa</i>	单体		4	分散状	0.16
22. <i>Atrypa</i>	单体		2	分散状、群居状	0.33
管栖粘结固着在四射珊瑚枝体上、悬食					
23. <i>Spirorbis</i>	单体			分散状	0.81
底栖匍匐半埋栖、悬食					
24. ? <i>Sanguinolites</i>	单体		<0.5	分散状、或分布在丛状珊瑚中	0.33
底栖匍匐漫移、藻食					
25. <i>Murchisonia</i>	单体		螺塔高 <5	分散状	0.08
26. ? <i>Euryxone</i>	单体		螺塔高 <0.5	分散状、或分布在丛状珊瑚中	0.08
游泳底歇藻食					
27. <i>Bairdia</i>	单体		<0.4	分散状	0.65
适应性不明、藻食					
28. <i>Bairdiidae</i> morphotype	单体		<0.2	分散状	0.24

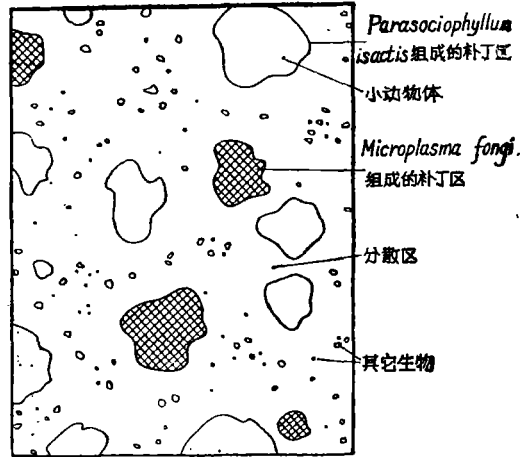


插图 4 · PM 群落横向空间特征示意图

Schematic representation of distribution in space of PM Community

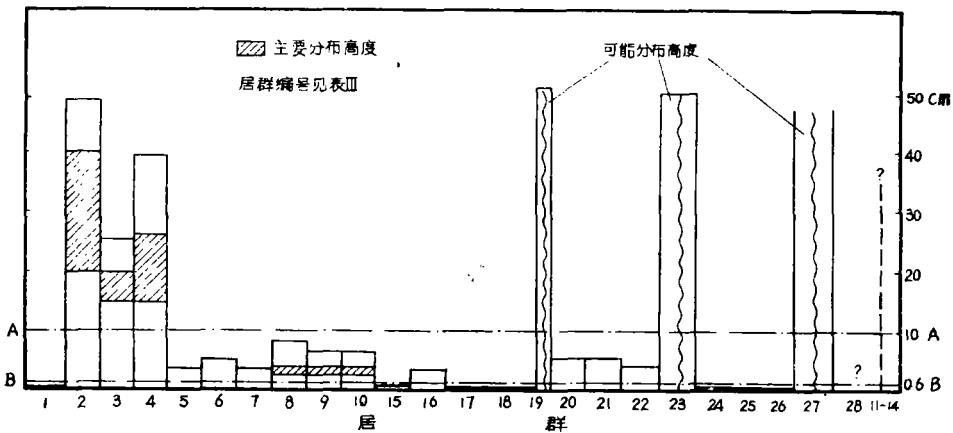


插图 5 PM 群落中居群个体生长分布高度示意图

Diagrammatic representation of the growth height of individuals in PM Community

$E_{\max} = 1$, 与 $E = 0.286$ 比较, 可以认为 PM 群落的均衡度低, 它和高优势度均反映了群落中个体在各居群上的分配特征。

4. 营养结构

营养结构可从营养级、营养网络和生态锥的特征来说明。

1) 营养级特征 PM 群落中 *Girvanella* 为底栖自养藻类, 其它居群都是消费异养动物, 因此 PM 群落的营养级有生产者营养级和初级消费者营养级。在初级消费者营养级中, 98% 是悬食消费者 (主要包括 22 个居群), 不到 2%

是藻食消费者 (主要包括 5 个居群)。

2) 生态锥特征 经薄片观察并结合野外样方测量, 可知 *Girvanella* 的体积和数量都少于其它动物化石的总和。因此根据化石所确定的生态锥为上大下小的倒锥形, 这显然不符合正常生态系统中能量、物质流动的规律。由常识可知, PM 原生群落的生产者营养级之生物量是较大的, 其生态锥应是正锥形 (插图 2)。而且根据消费者中以悬食消费者占大量, 可知 PM 原生群落的生产者主要是浮游藻类。

3) 营养网络特征 PM 群落的悬食者, 与

现代类型对比,其食物主要有三类:浮游藻类,浮游动物(例如原生动物)和浮游幼虫,其中以浮游藻类为主。藻食消费者(底栖和游泳)的食物或是底栖的或是浮游的藻类。据此可推知PM原生群落的营养关系(网络)(插图3)。

从上可知PM群落的营养结构比较简单,虽然不够精确,但大体上能反映原生群落残余营养结构。

5. 居群中个体的生活方式

PM群落分子的生活方式以底栖表栖为主,少量是管栖和游泳的(表III)。

6. 居群分布形式和群落空间特征

PM群落中居群有两类基本分布形式:补丁状和分散状。

从群落分布的横向空间来看,居群补丁状分布构成的补丁区与分散状分布构成的分散区相嵌合,具有特征:1)补丁区生物密度高,生物量大,丰度上占个体总数的80%,消费者的89%都是补丁区分子;而分散区生物密度低,生物量小;2)补丁区的生物主要是优势种和第一亚优势种;其它居群主要分布在分散区;3)分散区很少见的小个体单体动物较多地出现在补丁区,如腹足类、双壳类、介形虫等;因此补丁区为竞争能力较弱者提供了有利的生活场所,有利于群落物种分异度的提高(插图4)。

PM群落分布的垂直空间上具有层次性,这种层次性可由生物生长分布高度看出来。生物的生长高度可以从化石标本中得知(表III)。PM原生群落内生物生长(分布)高度有三个明显不同的层次(插图5):BB线以下、BB线和AA线之间、AA线之上三个层次,分别称为底位生活者层次、低位生活者层次、高位生活者层次。主要具有如下特征:1)高位、低位和底位层次,其主要分布居群数目依次为3、10和8,相对丰度上分别为92%、3.8%和2.6%,高位层次居群数少但相对丰度值很高;2)优势种和亚优势种主要分布在高位层次,稀有种则属低位或底位层次;3)消费营养级中98%的分子几乎都是高位生活者;4)高位的大多数分子也是补

丁区的组成成员,而低位和底位生活者多是分散区成员。

虽然生物个体的生长分布高度是随着生长而变化着的,但从空间整体上来看,三个层次还是相对稳定的。因此,PM原生群落分布空间垂向上确实具有层次性,这种层次性有利于物种分异度的提高。高位层次和补丁区的重叠构成了PM原生群落空间结构的格架,是PM群落优势集中之所在。

7. 边界讨论

化石群落的边界只能通过在其中所保存的地层之横向特征来判断。据前文所述,PM群落的西界与以层孔虫、大型复体横板珊瑚为特征的化石群接壤;东边的边界虽不能肯定,但根据沙庆安等人(1981)的研究,群落分布区的东面是远海(或较深的海域),因此PM群落的东界可能与较深水相的化石群相邻。

四、群落生境讨论

PM群落及其所在地层的若干特征及其环境意义:

1. PM群落内有大量的珊瑚,还有腕足类、层孔虫、海百合等,表明了浅海环境。

2. 底栖悬食消费者占消费营养级的98%以上,表明水体是开放性的(Stanton和Dodd, 1976)。

3. 珊瑚占消费者的95%,而且丛状珊瑚又在珊瑚中占95%以上(占总悬食者的90%),说明生态条件对珊瑚尤其是丛状珊瑚很有利。现代丛状珊瑚多发现于安静或较深的礁环境。如果SP群落中的珊瑚要作梯度相归类的话,属第二梯度相珊瑚群(Hill, 1981)中的一个亚珊瑚群(Birenheide, 1962)。这些说明水体安静、较深。

4. 两个丛状类型(第一亚优势种及优势种的大部分)全为个体倒伏、叠置成堆状保存,堆与堆横向断续相连组成波浪状、透镜状构造;个体无明显定向性,个体长短不一但比较集中。另一类为单体的亚优势种,大部分呈向上或先平

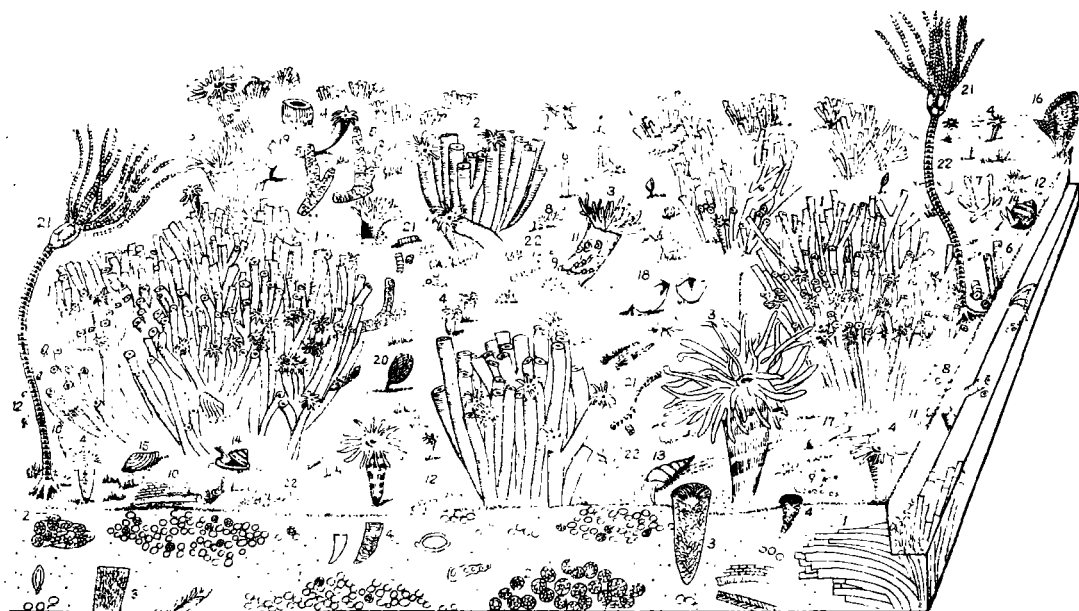


插图 6 PM 原生群落复原示意图

Reconstruction of living PM Community

1. *Parasociophyllum isactis*, 2. *Microplasma fongi*, 3. *Cystiphyllodes kwangsiense*, 4. 单体珊瑚: *Grypophyllum subnormale*, *Temnophyllum poshiense*, *T. (Truncicarnulum) heterophylloides*, 5. *Thamnopora pansiensis*, 6. *Striatopora hunanensis*, 7. *Sinocladopora cf. fietula*, 8. *Placocoenites*, 9. *Aulopora*, 10. 层孔虫, 11. 多毛类 (*Spirorbis*), 12. 介形类 (*Bairdia* 等), 13. *Murchisonia*, 14. ?*Euryzone*, 15. ?*Sanguinolites*, 16. *Fenestella*, 17. *Fistulipora*, 18. *Stringocephalus obesus*, 19. *Borhardina speciosa*, 20. *Atrypa*, 21. 海百合, 22. 底栖藻类 (*Girvanella* 等)

卧、后弯曲向上的原位保存, 萼部指向具定向性(东西方向)。其它稀有种珊瑚, 为单体的原位保存, 或为枝状复体的倒伏状保存。这些现象表明生境中可能存在间歇性发生的、短暂的、流动性较弱而振荡性较强的水体扰动, 这种扰动水流行经方向近于东西方向。

5. 化石在地层中的含量很高, 生物骨骼之间为泥胶结, 表明当时沉积以生物骨骼堆积为主, 环境能量低, 有可能处于正常浪基面之下。

6. 水平微细层理由红色和黄色相间的泥质条带显示出来, 这表明是氧化的安静环境。

7. PM 群落所在地层层段(第 XI 层段)的横向变化特征表明, 水动力条件向西依次增强。

综合上述特征所反映的环境特征, 可以和现代无障壁浅海浪基面以下不深的地带(滨外陆棚上部地带)的特征相比较。据此, PM 原生群落生境位置可能相当于现代浅海陆棚上部

地带(正常浪基面之下、风暴浪基面之上的地带)。

五、原生群落的复原

从上述化石群落结构和生境的分析, 可以看出 PM 原生群落具有以下主要特征:

PM 原生群落是生存于中泥盆世晚期, 发育于赤道附近(马廷英, 1937) 浅海陆棚上部地带。西邻以层孔虫为特征的开放、较浅水的群落, 东邻较深水的群落。PM 原生群落至少由 28 个表栖固着(大部分)、游泳(少量)的居群组成, 可能缺少内栖生物。优势度高, 动物优势种是 *Parasociophyllum isactis* (Frech)。物种分异度高, 均衡度低, 总体生物密度高。动物以底栖固着为主, 可能存在大量浮游藻类。营养关系简单, 至少有两个营养级: 生产者营养级(以浮游藻类为主)和初级消费者营养级(以悬食消费

者为主)。群落空间结构横向上以补丁区与分散区相嵌合为特征;垂向上具有四个层次,由上而下依次为:浮游藻类分布为主的层次,底栖固着高位悬食者生活层次和低位悬食者生活层次,最下一个层次是底质界面上的生活者所组成的底位生活者层次;补丁区和高位悬食者生活层次相重叠,构成了群落空间格架(插图6)。

本文是滇东盘溪中泥盆统华宁组第 XI 层段中生物层群落研究的部分内容。文中所涉及的珊瑚化石承蒙南京地质古生物研究所俞昌民同志审查;苔藓虫、藻类分别由胡兆珣、穆西南同志鉴定,腹足类的鉴定曾得到余汶同志的帮助;介形虫由南京大学康育义同志鉴定。在野外工作中曾得到云南地质科学研究所的蒋志文和方润森两同志的帮助。借此机会向上述同志一并致以谢意。

参 考 文 献

- 马廷英, 1937: 古生代四射珊瑚成长上的季候变化与泥盆纪的气候。中国古生物志乙种, 第 2 号, 第 3 册。实业部地质调查所国立北平研究院地质研究所。
- 沙庆安、陈孟莪等, 1981: 滇东中、上泥盆统沉积特征与沉积相。沉积岩石学研究(论文集), 154 页。科学出版社。
- Birenheide, R., 1962: Siedlungs- und Wuchsformen mittel-devonischer Korallen aus des Eifel.-Nat. u. Mus. 92, 1, 21—28.
- Fagerstrom, J. A., 1964: Fossil Communities in Paleogeology: Their Recognition and Significance.-Geol. Soc. Amer. Bull., 75, 1197—1216.

- Hill, D., 1981: Rugosa and Tabulata. In C. Teichert et al. (ed), Treatise on Invertebrate Paleontology, F: Coelenterata (Supplement 1). Geol. Soc. Amer. Inc. and Univ. Kansas.
- Hurst, J. M. and Watkins, R., 1981: Lower Paleozoic Clastic, Level-Bottom Community Organization and Evolution Based on Caradoc and Ludlow Comparisons. In J. Gray et al. (eds.) Communities of the Past. Stroudsburg, Pennsylvania: Hutchinson Ross Publishing Co., 36—69.
- June, R. P. Ross, 1981: Ordovician Environmental Heterogeneity and Community Organization. In J. Gray et al. (eds.) Communities of the Past. Stroudsburg, Pennsylvania: Hutchinson Ross Publishing Co., 1—34.
- Lloyd, M. and Gilelardi, R. J., 1964: A Table for Calculating the Equitability Component of Species Diversity.-J. Amer. Ecol. 33, 421—425.
- Margalef, R., 1958: Information Theory in Ecology.-Gen. Syst., 3, 36—71.
- Odum, E. P., 1971: Fundamentals of Ecology. Philadelphia: W. B. Saunders Co., 546.
- Pielou, E. C., 1966: Species-Diversity and Pattern-Diversity in the Study of Ecological Succession.-J. Theoret. Biol., 10, 370—383.
- Simpson, E. H., 1949: Measurement of Diversity.-Nature, 163, 688.
- Stanton, R. J. Jr. and Dodd, J. R., 1976: The Application of Trophic Structure of Fossil Communities in Paleoenvironmental Reconstruction.-Lethaia, 9, 327—342.
- Yancey, T. E. and Stevens, C. H., 1981: Early Permian Fossil Communities. In J. Gray et al. (eds.) Communities of the Past. Stroudsburg, Pennsylvania: Hutchinson Ross Publishing Co., 243—270.
- Ziegler, A. M., Cocks, L. R. M. C. and Bambach, R. K., 1968: The Composition and Structure of Lower Silurian Marine Communities.-Lethaia, 1, 1—27.

[1985 年 12 月收到]

ANALYSIS OF A MIDDLE DEVONIAN COMMUNITY FROM PANXI IN EASTERN YUNNAN, WITH NOTES ON FOSSIL COUNTING IN A QUADRAT

Liu Jia-run and Zhang Yong-lu

(Department of Geology, Nanjing University)

Summary

This paper discusses the fossil counting in a quadrat, with the recognition that it is appropriate and effective to use the alternate fossil counting method for diverse organisms which are individually very different in size. From the consumption of food resources in an ecosystem, a colonial form with smaller individuals (e.g. bryozoans) may be equivalent to a larger solitary form (e.g. solitary tetracorals). Application of this method would precisely ascertain the relative importance of each population at the same trophic level.

By using the quadrat method and based on the data from autecology and sedimentology, the authors have analysed the structures of the PM (*Parasociophyllum isactis*-*Microplasma fongi*) Community from the Middle Devonian Huaning Formation of Panxi, Eastern Yunnan and reconstructed the general features of the living community (Fig. 6).

The PM Community represents a living community dominated by benthic suspension feeders, including at least 28 populations, with the dominant species *Parasociophyllum isactis* (Frech), subdominant species *Microplasma fongi* (Yoh) and *Cystiphyllodes kwangsiense* Yoh, and rare species *Strin-gocephalus obesus*, *Murchisonia*, etc..

The PM Community has a high diversity ($D = 3.795$), a high dominance ($C = 0.648$) and a low equitability ($E = 0.286$), at two trophic levels (producer level and primary consumer level). The spatial distribution of the community is characterized by a mosaic pattern with patch areas of high biomass and high density enclosed in scattered areas of low biomass and low density, on four levels in height.

Probably the PM living community was developed in the tropic zone and on the upper part of a shallow-shelf (below the normal wave base).

图 版 说 明

化石标本、岩石薄片及野外照片都来自云南华宁盘溪中泥盆统华宁组 PM 群落层,并保存在南京大学地质系古生物地史教研室。

图 版 I

- 1, 2. *Microplasma fongi* (Yoh)
 - 1a. 横切面, $\times 2$; 1b. 纵切面, $\times 2$; 2. 纵切面, $\times 1.5$ 。
3. *Parasociophyllum isactis* (Frech)
 - 3a. 横切面, 3b. 纵切面, 均 $\times 1$ 。
4. *Cystiphyllodes kwangsiense* Yoh
 - 4a. 横切面, 4b. 纵切面, 均 $\times 2$ 。
5. *Girvanella* Nicholson et Etheridge
 - 管状丝体, $\times 50$ 。
6. 微细层理, 并显示被四射珊瑚压弯的现象。 $\times 1.5$ 。

图 版 II

- 1, 2. *Parasociophyllum isactis* (Frech) 的保存特征

1. 呈向上辐射状, 垂直层面所视, 铅笔指向上方; 2. 个体倒伏状, 层面所视; 均为野外照片。
3. *Microplasma fongi* (Yoh) 的保存特征
 - 个体倒伏状, 群体呈堆状。垂直层面所视, 野外照片, 铅笔指向上方。
4. *Cystiphyllodes kwangsiense* Yoh 的保存特征
 - 呈原来生长位置保存, 萼部指向显示定向性, 箭头方向指向西, 铅笔指上。野外照片, 垂直层面所视。
5. 反映 PM 群落所在地层之成层性不明显特征
 - Parasociophyllum isactis* 和 *Microplasma fongi* 复体呈堆状保存, 并在横向上显示断续相连的波浪状、透镜状构造。野外照片, 垂直层面所视, 铅笔指向上方。
6. 泥状结构
 - 化石为 *Parasociophyllum isactis* 及海百合茎。 $\times 5$, 岩石薄片。

