

黔西北晚奥陶世 *Dalmanella testudinaria* 及 *Dorytreta longicrura* (腕足类) 居群动态学研究^{*}

李荣玉

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

内 容 提 要

对黔西北仁怀核桃湾、毕节燕子口晚奥陶世 *Hirnantia* 动物群中 *Dalmanella testudinaria* 及 *Dorytreta longicrura* 居群的埋藏和时间均化的研究表明, 两地居群均属原地埋藏的正常居群, 且未遭受选择性破坏, 这些化石居群的特征基本反映了原先生活居群长期变化的特征。它们的大小频率分布图呈强烈的左偏斜, 幼年期个体占很大比例。对各居群生存曲线的对比研究表明, 生存曲线近似于 S 形 (sigmoidal type), 反映出幼年期死亡率很高, 成年期死亡率较低, 而老年期死亡率又增高。同一环境中 *Dalmanella testudinaria* 居群的幼年期死亡率高于 *Dorytreta longicrura* 居群, 反映了物种自身的不同特性; 另一方面, 前述两种居群在核桃湾的幼年期死亡率高于在燕子口的幼年期死亡率, 说明两地生活环境存在差异; 物种分异度分析及剖面的微相分析表明, 核桃湾古海水深度浅于燕子口。从大小频率分布图获得生存曲线时, 宜采用 Levinton 和 Bambach (1970) 的方法, 即根据公式 $D = s \times \ln(T + 1)$ 将大小转化为生存时限, 而不宜采用 Thayer (1977) 的方法, 即直接对作为横坐标的大小取对数。

关键词 居群动态学 时间均化 腕足类 晚奥陶世 黔西北

1 前 言

尽管不同学者对居群^{**} (population) 的定义不尽相同 (单国桢, 1983; Raup and Stanley, 1971; Emlen, 1973; Emberlin, 1983; Dodd and Stanton, 1990), 但都是在时间和空间上加以限定的, 且从 70 年代开始增加了遗传学方面的内容。综合各家的定义可以认为, 居群系指在一定时间内生活在同一地区, 同一物种的一群个体, 这群个体共享一个基因库, 每个个体与所有异性个体交配的机会近于相等。

由于化石记录的特殊性质, 化石居群并不能完全运用现代生物学的标准来定义。本文同

• 国家自然科学基金资助项目 (49372081) 和中国科学院古生物与古人类学科基础研究特别支持费资助项目 (960903)。

•• "Population" 一词有不同的译法, 方宗熙 (1973) 在《生物的进化》一书中将它译为“种群”, 单国桢 (1983) 在《动物种群生态学》一书中将它译为“族群”, 陈源仁 (1992) 及陈源仁等 (1994) 将其用作“群体”。陈世骧等于 1973 建议用“居群” (参见陈世骧, 1977, 1978, 1987), 本文采用这一译法。

意这样的认识,即将埋藏于一定地理范围(经常而且实际的范围是一个化石采集点)和相对局限的相同岩性的地层间隔内(同一层面或很薄的单层)的同种个体视为一个化石居群。

居群动态学研究居群的增长和调整,调整指的是居群大小和结构对周围环境条件的调节(Cinse,1979)。化石居群动态学的研究基本局限于从化石组合的死亡率统计数字来研究生存曲线的型式,即确定居群以年龄为函数的生存概率(Cinse,1979)。本文研究的就是黔西北仁怀核桃湾和毕节燕子口 *Hirnantia* 动物群中的德姆贝族的 *Dalmanella testudinaria* (Dalman)及小嘴贝族 *Dorytreta longicrura* Li 居群的生存曲线及其所显示的意义。

2 材料和方法

本文所研究的 *Dalmanella testudinaria* 和 *Dorytreta longicrura* 居群产自黔西北仁怀核桃湾和毕节燕子口的奥陶系顶部观音桥层,该层在核桃湾的岩性为泥晶生物屑灰岩,厚 1.2m;在燕子口的岩性为生物屑泥晶灰岩,厚 1.3m。化石产地地理位置见插图 1,柱状剖面图见插图 2、3。

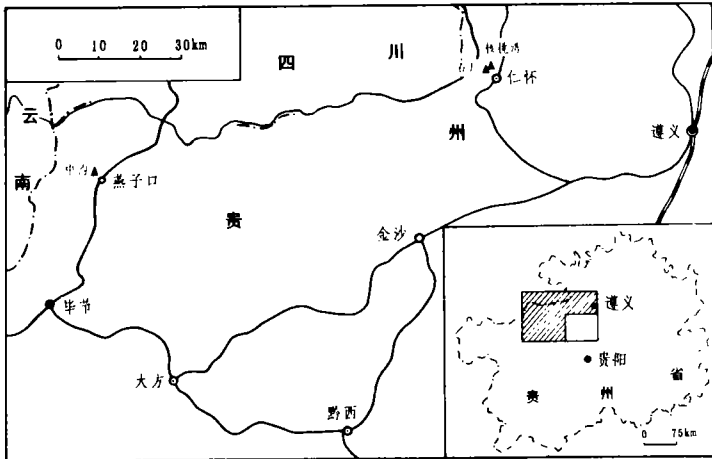


插图 1 剖面地理位置图

Location of the study areas

笔者采用居群研究中常用的“块体取样”(bulk sampling)的采样方法(Cate and Evans, 1992),采取了观音桥层上部 0.2—0.3m 处的岩石样品,经用 5—10% 的稀盐酸处理后,得到了以上居群的硅化标本。核桃湾只有上述两个种,而燕子口除了这两个种外还有 *Eostro-phedonta* sp., *Fardenia modica*, *Plectothyrella crassicosta* (Dalman), *Hindella crassa incipiens* (Williams),但以 *Dalmanella testudinaria* 和 *Dorytreta longicrura* 占优势(关于这两地动物群的系统古生物研究拟另文发表)。对酸泡后样品的残渣用 20 目和 160 目的筛子过筛后,在实体镜下还获得了大量的幼年期个体,这就避免了化石居群研究中经常遇到的问题——缺乏幼年期个体(陈源仁等,1994),进而增强了居群动态学研究的准确性。显然,这两地的化石居群是由个体的自然死亡,经较长时期的缓慢堆积而形成的,因此属正常居群(normal population)(Hallam,1972)。这种居群可保存较长时期的居群变化的型式(Richards and Bambach,1975;Dodd and Stanton,1990;Cate and Evans,1992)。

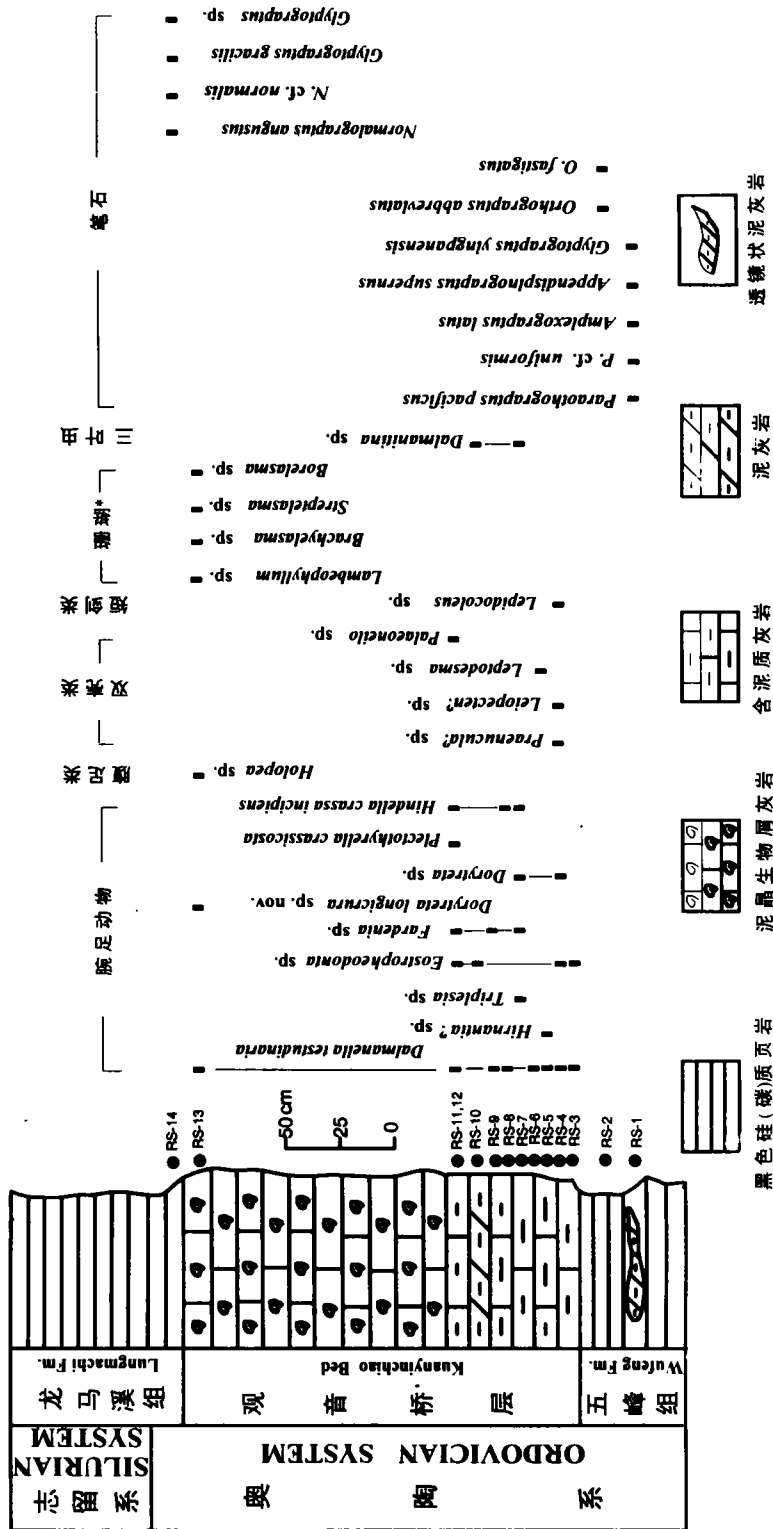


插图2 黔西北仁怀石上奥陶统一下志留统底部柱状剖面图

Generalized upper Ordovician—lowest Silurian stratigraphical column at Shichang, Renhuai county, NW

Guizhou, showing distribution of the fossils

(The corals have been collected at the same horizon at Hetaowan, approximately 800m northeast of Shichang.

Materials of population study in this paper are also derived from the same horizon at Hetaowan.)

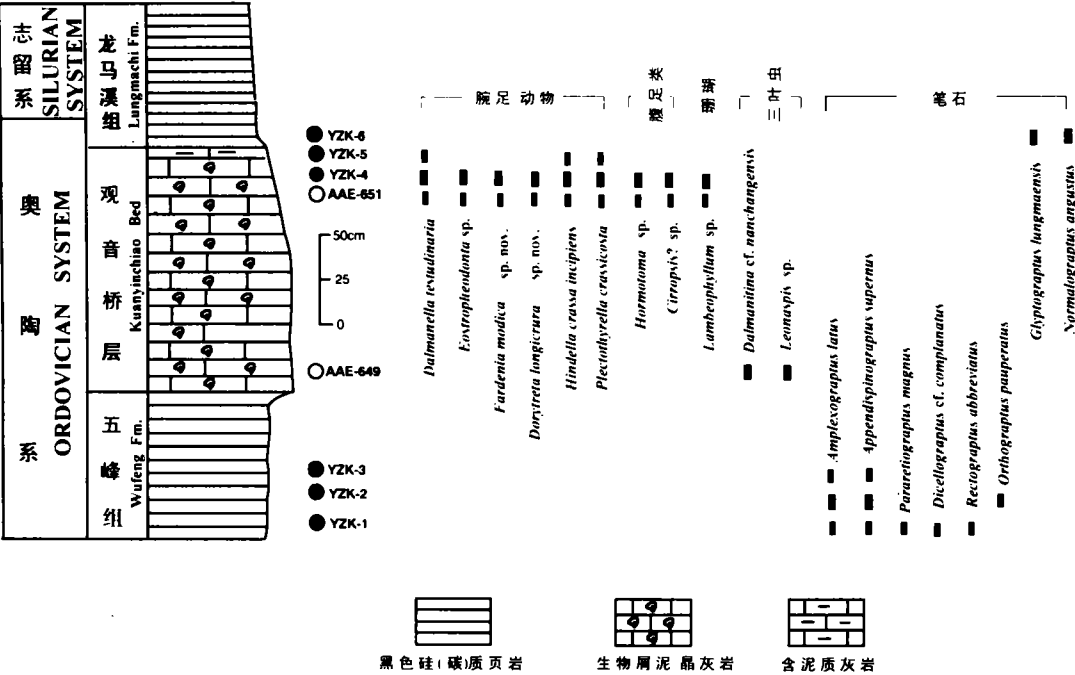


插图 3 黔西北毕节燕子口上奥陶统一下志留统底部柱状剖面图

Generalized upper Ordovician—lowest Silurian stratigraphical column at Yanzikou, Bijie county, NW Guizhou, showing distribution of the fossils

3 埋藏(taphonomy)和时间均化(time-averaging)

与现代生物学中居群的研究不同,化石居群的研究面对的是化石材料,化石组合(fossil assemblage)能以何种程度反映化石产出点原先生活的生物组合,即活体组合(living assemblage)的居群、群落特征,是古生态学研究持续存在的重要问题(Staff *et al.*, 1986)。在古生态学研究中,还应考虑化石组合的形成过程以及这些过程对活体组合各特征的影响,研究这一过程中可能产生的原有信息的丢失和新信息的获得(Wilson, 1988),这就涉及到埋藏学的研究。由活体组合形成化石组合的第一步是形成死亡组合(death assemblage),不少学者对死亡组合与活体组合的关系及死亡组合与化石组合的关系作了深入的研究(Johnson, 1960, 1962, 1965; Hallam, 1961; Fagerstrom, 1964; Craig and Oertel, 1966; Brookfield, 1973; Peterson, 1976; Noble and Logan, 1981; Shimoyama, 1985; Cummins *et al.*, 1986; Staff *et al.*, 1986; Kidwell and Bosence, 1991; Cate and Evans, 1992; Cummins, 1994)。Johnson (1960)指出,致使化石组合与原先生活的活体组合产生偏差的原因主要有:1)对死亡组合的破坏存在差异性;2)原地和异地分子在死亡组合中混合;3)化石和围岩在物理和化学方面的变化。另外,搬运、磨蚀、破碎、(被)捕食、生物扰动、溶解等因素对死亡组合个体的大小构成都有重要影响,这些作用在沉积物与水的接触界面上下,即埋藏活动带(TAZ——tapho-

nomically active zone), 表现得尤为强烈(Davies *et al.*, 1989)。

在古生态的研究中,除了要考虑埋藏过程,还应考虑时间对化石组合的影响。Walker 和 Bambach(1971)提出了时间均化(time-averaging)的概念,意指随着时间的推移,化石组合中会有非生活于同一时间的居群或群落内个体的掺入(参见 Staff *et al.*, 1986);Fursich 和 Aberhan(1990)指出主要是硬体部分的掺入,也包括在单个群落内不同演替阶段(在化石组合中)的混杂。事实上,现代及全新世和晚更新世壳体放射性碳年龄的测定表明,壳体在活跃的沉积环境中可以存留几千年甚至几万年,因此壳体的堆积可以有几千乃至几万年的时间均化(Flessa and Kowalewski, 1994)。在海洋环境中引起时间均化的原因主要有沉积学的、生物学的及成岩作用三方面的因素(Fursich and Aberhan, 1990)。

在对比活体居群和死亡居群及化石居群时,对于具壳动物,笔者同意这样一种假设,即死亡组合相当于化石组合(Noble and Logan, 1981; Staff *et al.*, 1986; Kidwell and Bosence, 1991),因为化石组合和死亡组合形成的最初过程应该都是相似的,虽然前者将遭受更多的变化(Staff *et al.*, 1986)。死亡组合是潜在的化石组合,尽管尚未石化,也可以认为在成岩过程中其大小结构(size structure)不会有多大的变化(Noble and Logan, 1981)。

既然化石居群受到上述埋藏过程和时间均化的影响,那么原地埋藏的化石居群是否可以反映原先生活居群的长期变化特征呢?也就是说,化石居群的特点是否能反映原先活体居群的相应特点呢? Johnson(1965)对加利福尼亚州 Tomales 湾双壳类的活体组合和死亡组合所作的观察研究说明,大多数的死亡组合是由生活于原地或距埋藏地不远的生物遗体逐步堆积而形成的,就物种组成而言,死亡组合能很好地反映活体组合,并认为在较深水的环境中其情形也是如此。Shimoyama (1985)对日本西部一海湾的腹足类 *Umbonium* (*Suchium*) *moniliferum* 的活体居群和死亡居群及第四纪沉积物中化石居群的研究表明,其大小频率分布、生存曲线会因物理和/或生物因素的影响而随时间变化,但当这些作用不强时,该种上述各居群的大小频率分布和生存曲线几乎没什么变化。Staff 等(1986)根据德克萨斯湾的活体组合及对应的死亡组合,就时间均化和埋藏过程对古群落重建的影响作了研究,认为死亡组合的物种组成和生物量能反映活体群落的特征。Kidwell 和 Bosence(1991)对海洋具壳动物群的埋藏和时间均化作了综述,在总结了诸多学者就这两方面所作的观察研究后指出,现实主义的(actualistic)工作表明,死亡组合在许多方面能忠实地反映原生活组合的长期变化特点。其它许多化石居群研究的实例也说明了这一点(Surlyk, 1972, 1974; Richards and Bambach, 1975; Mancini, 1978; Cate and Evans, 1992)。

本文所研究的 *Dalmanella testudinaria* 居群及 *Dorytretra longicrura* 居群由于需经酸泡处理才能获得,因此对其原来的生活位置很难作出判断。尽管如此,从以下六方面的证据可以推测核桃湾和燕子口两地的化石组合均属原地埋藏:(1)居群中各个大小阶段的个体均有分布;(2)各种大小的个体大多两壳铰合;(3)分离的背、腹两壳的数量近等;(4)分离壳的内部较为纤弱的构造如 *Dalmanella testudinaria* 长而纤细的腕基突起,及 *Dorytretra longicrura* 细长的腕棒均保存完好、清晰可见;(5)壳体无磨蚀的痕迹;(6)壳体的破碎和壳瓣的分离可能是沉积时的压实作用(compaction)以及实验室酸泡处理造成的。

另外,核桃湾和燕子口的 *Dalmanella testudinaria* 及 *Dorytretra longicrura* 居群并无明显的选择性破坏(selective destruction)或选择性溶解(selective dissolution),即个体并未因

大小不同而遭受程度不同的破坏或溶解,因各大小阶段个体的表面装饰均良好保存;也未观察到(被)捕食的直接证据,如修复的裂口(repaired fractures),说明这两地居群也未遭受捕食的破坏。

4 大小频率分布和生存曲线

4.1 大小频率分布(size-frequency distribution)

化石居群动态学的研究,主要是了解居群结构,即居群内成员的年龄分布,进而揭示居群生存曲线的型式。其研究方法是对化石居群个体大小(可度量的长、宽或其它参数)、分布状况(即大小频率分布)作出分析,并由此作出相应的生存曲线从而了解其死亡率。

对大小频率分布的某些最早的兴趣,是将其作为一种调查化石是否经过搬运的方法(如 Menard and Boucot, 1951; Boucot, 1953; Fagerstrom, 1964),如认为左偏斜(left-skewed)代表未经搬运和分选,正常的钟形曲线代表经过水流的搬运和分选。这可能是正确的,但是原地埋藏的居群亦可能有正常的钟形分布甚至是负向倾斜分布的(Craig and Hallam, 1963)。Walker 和 Bambach (1971)也指出,水流的搬运和混合作用可能没有预想的那么重要。Olson (1957)、Craig 和 Oertel (1966)、Hallam (1972)、Surlyk (1972, 1974)、Richards 和 Bambach (1975)、Alexander (1977)、Noble 和 Lagon (1981)、Cadee (1982)等都认为大小频率分布主要受生长率、死亡率及增补率(recruitment)等居群本身生物学特性的控制。

本文的大小频率分布图采用长度(壳长)作为大小的标准。陈源仁等(1994)对四川龙门山区下中泥盆统某些腕足动物大小频率分布图的对比研究表明,无论是采用长度或者宽度作为大小的依据,其结果是基本一致的。

插图 4A、4B 分别是黔西北仁怀核桃湾及毕节燕子口 *Dalmanella testudinaria* 两居群的大小(长度)频率分布图,插图 4C、4D 分别是上述两地 *Dorytreta longicrura* 居群的大小(长度)频率分布图。从图可以看出,除核桃湾的 *Dorytreta longicrura* 居群外,各居群中各组大小的个体几乎都有分布;另外,上述 4 个居群的大小频率分布都呈左偏斜(left-skewed),尤以 *Dalmanella testudinaria* 居群为甚。

4.2 生存曲线(survivorship curve)

以生存个体的数目为纵坐标(几乎总是以对数刻度标出)、从出生起生存的时间为横坐标绘出的曲线即为生存曲线。其绘制方法是,将居群内的个体看作同时出生或同时产卵(用生态学术语讲即是“群组”(cohort)),随着时间的推移,这一群组内的个体陆续死亡,但留下一定数量的幸存者。一条真正的生存曲线有时称为特定年龄的生存曲线,表示一个群组的生存踪迹,这只能根据保存的整个群组的寿命记录来建立,这样做即使对现代居群研究而言也是困难且十分费时的,对化石居群则几乎不可能。然而,最接近特定年龄的生存曲线是特定时间的生存曲线(Dodd and Stanton, 1990),该生存曲线是通过确定某一时间内居群的每一年龄段生存的个体数目建立的,因而亦称年龄-频率曲线。为使年龄频率曲线转变成标准的特定时间的生存曲线的形式,须将纵坐标由频率(个体数)换算成生存个体的百分数。这又面临确定化石年龄的问题,有些生物的年龄可依据其生长环、生长带或蜕壳阶段来确定,但这种方法必须谨慎使用(Dodd and Stanton, 1990),更何况在化石居群中更多的情况是难以确定个体的年龄。因此,本文采用如下公式,从而可根据居群化石个体的大小来获取相对年龄

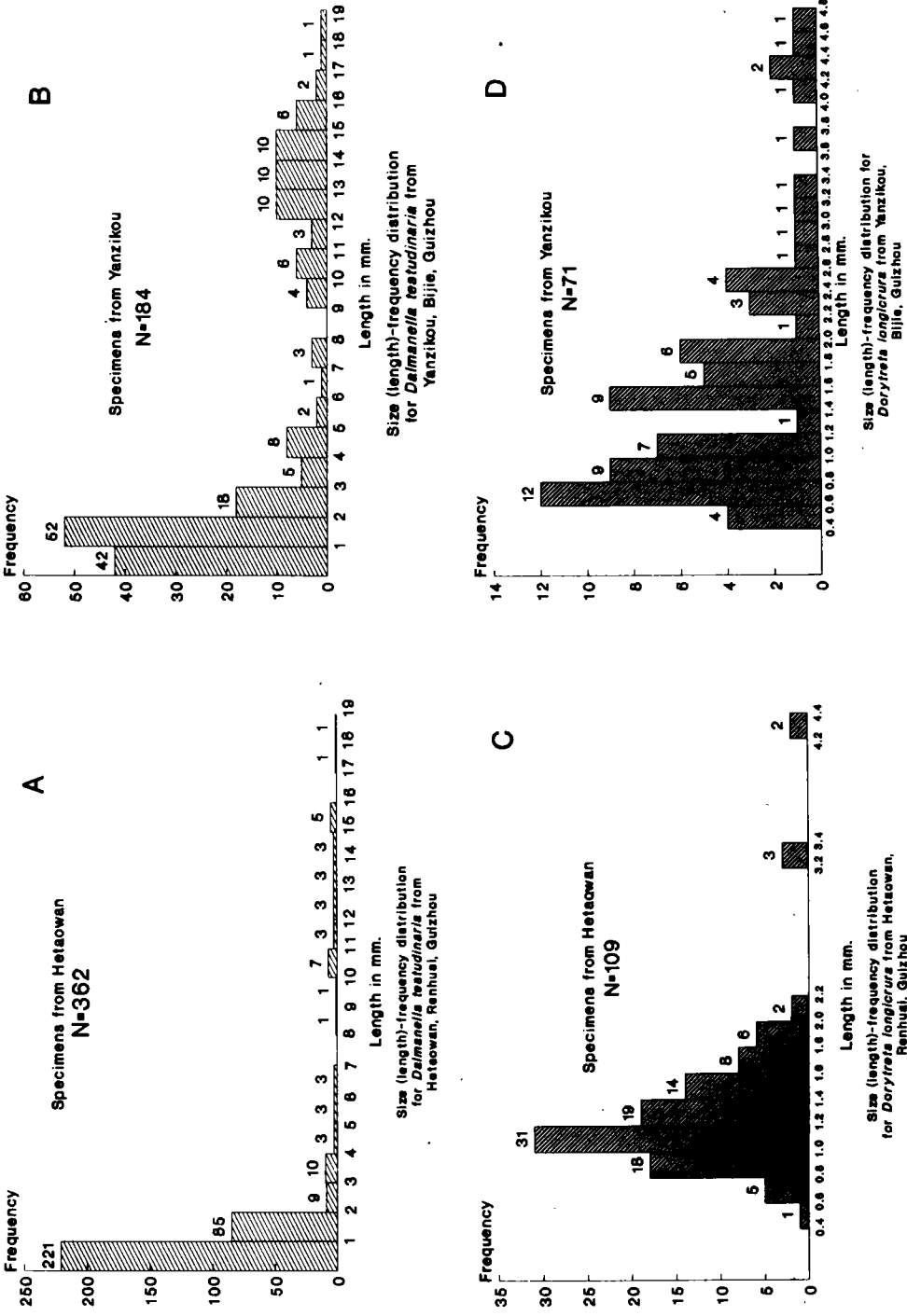


插图 1 *Dabmanella testudinaria* 和 *Dorytreta longicrura* 居群的大小频率分布图
Size-frequency distributions for *Dabmanella testudinaria* and *Dorytreta longicrura*

的信息:

$$D = s \times \ln(T + 1)$$

该公式是 Levinton 和 Bambach(1970)根据 Hallam(1967)所提供的有关双壳类生长的数据提出的,其中 D 是大小(如长度), T 是时间, s 是一常数。该公式已得到普遍的接受(Snyder and Bretsky, 1971; Surlyk, 1974; Richards and Bambach, 1975; Dodd and Stanton, 1981, 1990; Cate and Evans, 1992; 陈源仁等, 1994)。

在具体应用上述公式时, T 可理解为最大寿命(maximum life span)的百分数,常数 s 的确定是假定最大的个体为寿命最长的成员,这样就有

$$s = \text{最大个体的大小} / \ln(101)$$

在研究同一种的不同居群时,最大的个体可以是所有研究(同种)居群中最大的一个。确定了 s 后,就可得出不同大小范围的个体存活的时间占最大寿命的百分数:

$$T = e^{D/s} - 1$$

生存百分率的计算方法是,当大小值为零时,居群内样品 100% 的个体生存,在第一组大小的末端,从全部个体标本总数中减去第一组内所有的标本数即得到生存至第一组大小末端的个体数(因为这些个体的生存未能超出第一组的范围),生存到其它各组大小末端的个体数目也以类似的方法得到;之后以各组生存的个体数分别除以标本总数并乘 100 就得出各组生存的百分率,可用如下公式表示:

$$L_k = 100 \times (N_t - \sum N) / N_t$$

其中 L_k 为在 k 组末端时生存个体的百分率, N_t 是居群样品的全部标本数, $\sum N$ 是第一组至第 k 组之间各组化石个体数的总和(Dodd and Stanton, 1981, 1990)。

得出了各组大小对应的存活时限以及各组大小内生存个体的百分数后,就可以生存时限为横坐标(算术坐标),以存活百分数为纵坐标(对数坐标),作出生存曲线。

插图 5A 是根据上述方法得出的 *Dalmanella testudinaria*、*Dorytreta longicrura* 在核桃湾和燕子口居群的生存曲线。

生存曲线的斜率反映出各阶段死亡率的高低,曲线越陡,斜率越大,死亡率也就越高;反之,曲线越平缓,斜率越小,死亡率也就越低。从插图 5A 可看出,这 4 个居群的生存曲线显示出以下相似的特点:幼年死亡率都高,之后(大致相当于“青少年”时期)死亡率急剧变低,最后(大致相当于“中老年”时期)死亡率又有所增高。这种生存曲线形式近似于 S 形(sigmoidal type),是幼虫期后(post-larval)的双壳类及其它底栖无脊椎动物常见的生存曲线形式(Cadee, 1968; Hallam, 1972),核桃湾和燕子口 4 个居群的生存曲线也说明了这一点。尽管这些居群的生存曲线在总体趋势上存在着“高-低-高”型式的相似性,但也不难发现它们之间的差异,主要表现为以下两点:

首先,就同一地区不同种的居群之生存曲线来看,*Dalmanella testudinaria* 居群的幼年期死亡率比 *Dorytreta longicrura* 居群的高(插图 5A),这应该反映了物种自身的特性;这也与 Dodd 和 Stanton(1981)指出的,在产生大量幼虫的无脊椎动物中,居群以较高的幼年期死亡率和较低的中、老年期死亡率为特征相吻合。另外,导致这两地居群幼年期死亡率高的原因,可能与当时居群生活的底质有关。化石 *Dalmanella testudinaria* 发育茎孔和肉茎胼

胝, *Dorytreta longicrura* 也具有茎孔, 可以推测它们在活着时更适应于以肉茎固着生活。而核桃湾和燕子口当时的生活底质是灰泥质的软基底而非适宜固着的硬底质, 这就可能导致它们更高的幼年期死亡率。Richards 和 Bambach (1975) 所研究的奥陶纪腕足动物居群也是以高幼年期死亡率为特征的, 而这些居群正是生活在泥质基底上, 缺乏适宜固着的表面。Mancini (1978) 在研究德克萨斯上白垩统 Grayson 组中的动物群时也发现, 自由生活的生物在软基底中死亡率较低, 而那些固着生活的生物在软基底中死亡率却较高。

其次, 就同一种在不同地区的居群之生存曲线来看, 核桃湾居群的幼年期死亡率比燕子口居群的幼年期死亡率高(插图 5A), 这可能反映了两地环境存在着某种差异。影响生存曲线的因素主要有: 生物自身的因素、捕食作用、搬运及埋藏过程、自然环境、采样(陈源仁, 1992)。本文所研究的居群属原地埋藏, 亦无遭受捕食等作用的痕迹, 且两地居群的采样方法、处理手段也都一致, 特别是得到了大量的幼年体标本, 可排除采样的偏差(幼年体标本的缺失往往是因采样偏差所致(陈源仁, 1994)), 因此, 造成上述两地居群幼年期死亡率不同的原因应是它们生活环境存在差异。

为了对这两地环境作进一步的探讨, 本文对两地剖面作了微相分析。核桃湾观音桥层的岩性为泥晶生物屑灰岩(泥粒岩), 生物屑含量较高(在 40% 左右, 主要有海百合骨板、腕足类碎片、三叶虫刺、腹足类碎片、少量介形虫及藻类), 且生物屑粒度不均、磨圆不好; 生物屑边缘泥晶化现象普遍, 薄片中的藻球粒常见, 这些都说明当时核桃湾的海水较浅。燕子口观音桥

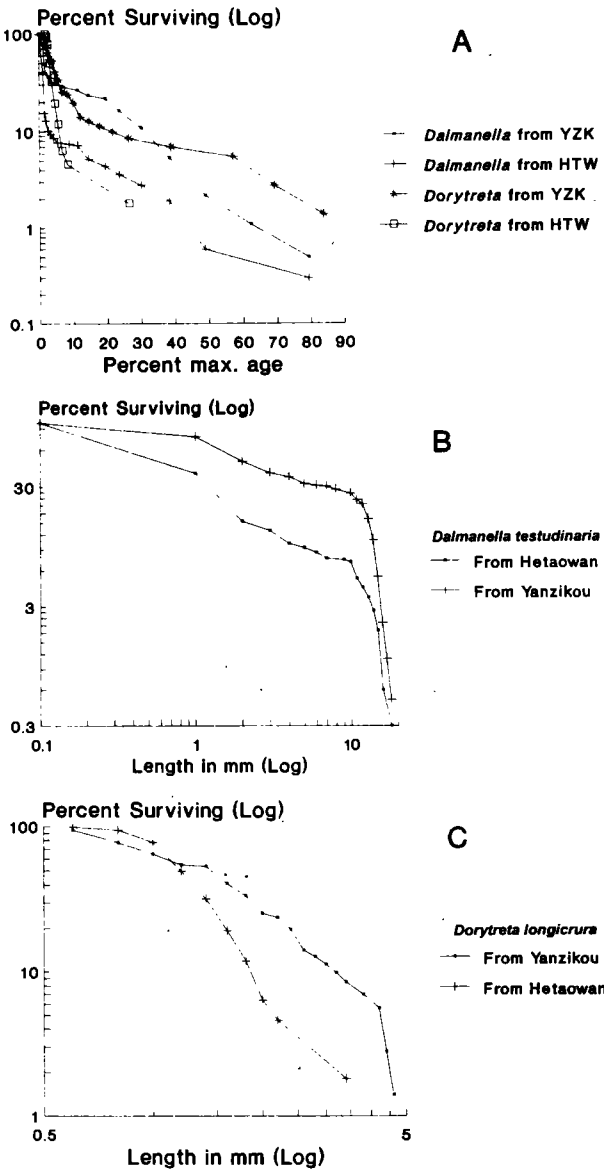


插图 5 用两种不同方法得出的 *Dalmanella testudinaria* 和 *Dorytreta longicrura* 居群在核桃湾和燕子口的生存曲线
Survivorship curves for *Dalmanella testudinaria* and *Dorytreta longicrura* from Hetaowan and Yanzikou constructed according to the methods of Levinton and Bambach (1970) (A) and Thayer (1977) (B,C)

层的岩性为生物屑泥晶灰岩,岩石中生物屑以腕足类碎片和海百合骨板为主,生物屑含量较低,且不含藻类;生物屑无分选,边缘完整,无泥晶化现象,这些特征说明当时燕子口的海水较核桃湾深。另外,从该层中硅化腕足动物的分异来看,核桃湾(仅含2属2种)的分异度明显低于燕子口的分异度(含6属6种)。Sanders(1968)、Rex(1981)的研究表明,在一定水深范围内,物种分异度随深度的增加而增大。对这一规律戎嘉余(1986,8页,插图2)也有很好的图示。由此可推测核桃湾的水深浅于燕子口的水深。

4.3 Thayer(1977)生存曲线的绘制方法

关于生存曲线,Thayer(1977)提出在大小和年龄之间存在线性关系时,可以下面简单的方法来获得,即对横坐标的大小直接取对数,直接以大小和生存百分数的对数坐标来绘制生存曲线。笔者在暂不考虑大小与年龄关系的前提下,根据核桃湾和燕子口的材料,以这种方法作出了核桃湾和燕子口上述4居群的生存曲线(插图5B,5C)。从插图5B、5C可看出,生存曲线强烈表现出上凸型,反映出幼年死亡率低,而老年死亡率明显增高,属于Deevey(1947)的第一种类型。那么究竟哪种方法得到的生存曲线更接近于真实的情况呢?事实上,从大小频率分布图来看,幼年期个体占很大比例,明显的左偏斜,说明大多数个体在其很小的时候就死亡,反映出较高的幼年期死亡率。Richards和Bambach(1975)的大小频率分布图及对应的生存曲线(Richards and Bambach,1975,Text-figs. 2,3)也说明了左偏斜的大小频率分布图反映较高的幼年期死亡率。这就可以肯定,用Thayer(1977)的方法得出的生存曲线并不符合实际情况。之所以出现这一结果,其原因可能是大前提的误识,即大小与年龄之间的关系并非是线性的,至少反证了本文所研究的*Dalmanella testudinaria*和*Dorytreta longicrura*的生长不是直线的,这或许也说明大多数无脊椎动物的生长应更接近于对数增长(Paine,1963;Hallam,1972;Levinton and Bambach,1975)。

在从大小频率分布图获得生存曲线时,有的学者简单地以化石个体大小为横坐标、各大小阶段对应的存活百分率为纵坐标(算术坐标)(唐灵,1989)。这种方法未将大小转化成年龄的函数,得出的曲线恐不能正确反映其生存曲线的型式。更何况,作为纵坐标的生存个体数目(以生存百分率表示)几乎总是以对数刻度标出(Dodd and Stanton,1981,1990)。

5 结 论

通过以上分析,得出下述结论:

1. 黔西北仁怀核桃湾和毕节燕子口观音桥层的*Dalmanella testudinaria*和*Dorytreta longicrura*居群均属原地埋藏的正常居群,没有遭受选择性破坏的迹象;尽管研究化石居群时应考虑埋藏和时间均化对化石组合的影响,但这种化石居群可以反映原先生活居群的长期变化特征。

2. *Dalmanella testudinaria*和*Dorytreta longicrura*居群的幼年期个体占很大比例,大小频率分布图呈左偏斜;两地4个居群的幼年期死亡率都很高,成年期死亡率都较低,而老年期死亡率又都增高,这可能反映了物种本身的特性,同时与其生活的底质亦不无关系。

3. *Dalmanella testudinaria*和*Dorytreta longicrura*两种在核桃湾的居群,其幼年期死亡率较燕子口的居群幼年期死亡率高,说明两地生活环境存在差异,对两地剖面的微相分析及腕足动物物种分异度分析,说明这两地在古水深方面有所不同,核桃湾古海水深度浅于燕

子口古海水深度。

4. 居群的生存曲线可通过大小频率分布图获得,本文作者的实践表明,宜采用 Levinton 和 Bambach(1970)的方法,即根据公式 $D=s \times \ln(T+1)$ 将大小转化成存活时间;Thayer (1977)对作为横坐标的大小直接取对数的简易方法似不宜采用。

本文是在戎嘉余老师的精心指导下完成的。本文燕子口的硅化腕足类材料由戎嘉余、许汉奎老师采集,戎嘉余老师处理获得;野外工作得到了王耀同志的帮助;笔石、珊瑚、双壳类(及短剑类)和腹足类化石分别由陈旭、邓占球、方宗杰、潘华璋老师帮助鉴定;沈建伟同志鉴定了岩石切片;任玉皋同志清绘插图 1。在此一并表示谢忱!

参 考 文 献

方宗熙,1973: 生物的进化。科学出版社。

戎嘉余,1986: 生态地层学的基础——群落生态的研究。中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文选集,1—24 页。安徽科技出版社。

单国桢,1983: 动物种群生态学。科学出版社。

陈世骧,1977: 进化论与分类学。昆虫学报,20(4):359—381。

陈世骧,1978: 进化论与分类学。科学出版社。

陈世骧,1987: 进化论与分类学。第二版。科学出版社。

陈源仁,1992: 生态地层学原理。地质出版社。

陈源仁、陈伯茂、王洪峰、石 和,1994: 四川龙门山区下中泥盆统某些腕足动物的群体动态分析及古生态意义。陈源仁(主编),四川龙门山区泥盆系(I),下泥盆统的动态地层学和生态地层学,100—125 页。成都科技大学出版社。

唐 灵,1989: 龙门山晚三叠世早期碳酸盐岩台地腕足动物群落。中国地质科学院成都地质矿产研究所所刊,10:91—128。

Alexander, R. R., 1977: Growth, morphology and ecology of Paleozoic and Mesozoic opportunistic species of brachiopods from Idaho-Utah. Jour. Palaeont., 51:1133—1149.

Bocout, A. J., 1953: Life and death assemblages among fossils. Amer. Jour. Sci., 251:25—40.

Brookfield, M. E., 1973: The life and death of *Torquirhynchia inconstans* (Brachiopoda, Upper Jurassic) in England. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 13:241—259.

Cadee, G. C., 1968: Molluscan Biocoenoses and Thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. E. J. Brill. Leiden.

Cadee, G. C., 1982: Low juvenile mortality in fossil brachiopods, some comments. Internw Versl. NIOZ, Texel, 1—29.

Cate, A. S. and Evans, I., 1992: Life histories and population structure of Pennsylvanian brachiopods from north-central Texas as determined from size-frequency analysis. Jour. Palaeont., 66(6):868—880.

Cinse, J. L., 1979: Population Dynamics. In: Fairbridge, R. W. and Jablonski, D., (eds); The Encyclopedia of Paleontology, pp. 628—635. Dowden, Hutchinson & Ross Inc.

Craig, G. Y. and Halam, A., 1963: Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* and their paleoecological significance. Palaeont., 6:731—750.

Craig, G. Y. and Oertel, G., 1966: Deterministic models of living and fossil populations of animals. Geol. Soc. Lond. Quart. Jour., 122:315—355.

Cummins, R. H., Powell, E. N., Stanton, R. J. Jr. and Staff, G., 1986: The size-frequency distribution in paleoecology: effects of taphonomic processes during formation of molluscan death assemblages in Texas bays. Palaeont., 29(3):495—518.

Cummins, R. H., 1994: Taphonomic process in modern freshwater molluscan death assemblages: Implication for the freshwater fossil record. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 108:55—73.

- Davies, D. J., Powell, E. N. and Stanton, R. J. Jr., 1989: Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation—a commentary: can shell beds form by gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor? *Lethaia*, **22**:207—212.
- Deevey, E. S., 1947: Life table for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, **22**:283—314.
- Dodd, J. R. and Stanton, R. J. Jr., 1981: *Paleoecology, concepts and applications*. Wiley, N. Y.
- Dodd, J. R. and Stanton, R. J. Jr., 1990: *Paleoecology, concepts and applications*. 2nd ed., Wiley, N. Y.
- Emberlin, J. C., 1983: *Introduction to ecology*. MacDonald and Evans.
- Emlen, J. M., 1973: *Ecology: An evolutionary approach*. Addison-Wesley Publish Company.
- Fagerstrom, J. A., 1964: Fossil communities on paleoecology, their recognition and significance. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **75**:1197—1216.
- Flessa, K. W. and Kowalewski, M., 1994: Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments; estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, **27**(2):153—165.
- Fursich, F. T. and Aberhan, M., 1990: Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*, **23**:143—152.
- Hallam, A., 1961: Brachiopod life assemblages from Marlstone rock-bed of Leicestershire. *Palaeont.*, **4**(4):653—659.
- Hallam, A., 1967: The interpretation of size-frequency distributions in Molluscan death assemblages. *Palaeont.*, **10**(1):25—42.
- Hallam, A., 1972: Models involving population dynamics. In: Schopf, T. J. M. (ed.), *Models in Paleobiology*, Chapter 4. pp. 62—80. Freeman Cooper, San Francisco.
- Johnson, R. G., 1960: Models and methods for the analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **71**:1075—1086.
- Johnson, R. G., 1962: Mode of formation of marine fossil assemblages of the Pleistocene Millerton Formation of California. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **73**:113—130.
- Johnson, R. G., 1965: Pelecypod death assemblages in Tomales Bays, California. *Jour. Paleont.*, **39**:80—85.
- Kidwell, S. M. and Bosence, D. W. J., 1991: Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: Allison, P. A. and Briggs, D. E. G. (eds.) *Taphonomy, releasing the data locked in the fossil record*. pp. 115—209. Plenum, N. Y.
- Levinton, J. S. and Bambach, R. K., 1970: Some ecological aspects of bivalve mortality patterns. *Amer. Jour. Sci.*, **268**:97—112.
- Mancini, E. A., 1978: Origin of the Grayson micromorph fauna (Upper Cretaceous) of north-central Texas. *Jour. Paleont.*, **52**:1294—1314.
- Menard, H. W. and Boucot, A. J., 1951: Experiments on the movement and ecology of shells by water. *Amer. Jour. Sci.*, **249**:131—151.
- Noble, J. P. A. and Logan, A., 1981: Size-frequency distributions and taphonomy of brachiopods: a recent model. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **36**:87—105.
- Olson, E. C., 1957: Size-frequency distributions in samples of extinct organisms. *Jour. Geol.*, **65**:309—333.
- Paine, R. T., 1963: Ecology of the brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecology Monographs*, **33**:255—308.
- Peterson, C. H., 1976: Relatively abundance of living and dead molluscs in two California lagoons. *Lethaia*, **9**:137—148.
- Raup, D. M. and Stanley, S. M., 1971: *Principle of Paleontology*. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Rex, M. A., 1981: Community structure in the deep sea benthos. *Annual review of ecology and systematics*, **12**:331—351.
- Richards, R. P. and Bambach, R. K., 1975: Population dynamics of some Paleozoic brachiopods and their paleoecological significance. *Jour. Paleont.*, **49**:775—798.
- Sanders H. L., 1968: Marine benthic diversity: A comparative study. *Amer. Nat.*, **102**(925):243—281.

- Shimoyama, S., 1985: Size-frequency distributions of living and death assemblages in a marine intertidal sand snail, *Umbonium (Suchium) moniliterum* (Lamarck), and their paleoecological significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **49**:327—353.
- Staff, G. M., Stanton, J. R., Powell, E. N. and Cummins, H., 1986: Time-averaging, taphonomy, and their impact on palaeocommunity reconstruction: Death assemblages in Texas bays. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **97**:428—443.
- Surlyk, F., 1972: Morphological adaptation and populations structures of the Danish chalk brachiopods (Manstrichtian, Upper Cretaceous). *Biol. Skr. Dan. Vid. Seldk.*, **19**:1—57.
- Surlyk, F., 1974: Life habit, feeding mechanism and population structure of the Cretaceous brachiopod genus *Aemula*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **15**:185—203.
- Snyder, J. and Bretsky, P. W., 1971: Life Habits of diminutive molluscs in the Maquaketa Formation (Upper Ordovician). *Amer. Jour. Sci.*, **271**:227—251.
- Thayer, C. W., 1977: Recruitment, growth and mortality of a living articulate brachiopod with implication for the interpretation of survivorship curve. *Palaeobiology*, **3**:98—109.
- Walker, K. R. and Bambach, R. K., 1971: The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *Geological Society of America, Abstracts with Programs* **3**, 783—784.
- Wilson, V. H., 1988: Taphonomic process: Information loss and information gain. *Geosci. Can.*, **15**(2):131—148.

[1995 年 12 月 10 日收到]

POPULATION DYNAMICS OF *DALMANELLA* *TESTUDINARIA* AND *DORYTRETA* *LONGICRURA* (BRACHIOPODS) OF LATE ORDOVICIAN *HIRNANTIA* FAUNA FROM NORTHWESTERN GUIZHOU, SW CHINA

Li Rong-yu

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing 210008*)

Key words: population dynamics, time-averaging, brachiopods, late Ordovician, northwestern Guizhou

Summary

Populations of *Dalmanella testudinaria* and *Dorytreta longicrura* of the *Hirnantia* fauna from the Kuanyinchiao beds (Ashgillian) of Hetaowan, Renhuai County, and Yanzikou, Bijie County, northwestern Guizhou, are time-averaged *in situ* normal populations, without selective destruction or dissolution, and their survivorship patterns represent the patterns of their formal living populations. The size-frequency distributions of the above populations with abundant juveniles are all left-skewed; their survivorship curves are of

the sigmoidal type, i. e. with high juvenile mortality followed by a decline in youth and maturity, to an increase again in old age. A comparison of the survivorship curves shows that: 1) The juvenile mortality of *Dalmanella testudinaria* is higher than that of *Dorytreta longicrura* either at Hetaowan or at Yanzikou, reflecting a proper intrinsic nature of these two species; and 2) The juvenile mortality of populations in Hetaowan is higher than that in Yanzikou, indicating the difference of paleoenvironments at the two localities. The difference can be verified from species diversity as well as microfacies analysis. It shows the sea-water was shallower at Hetaowan than at Yanzikou. In the construction of a survivorship curve from a size-frequency distribution, the author suggests strongly to follow the method of Levinton and Bambach (1970) (i. e. using the equation $D=s \times \ln(T+1)$) rather than the method proposed by Thayer (1977) (i. e. plotting the log of size on the horizontal axis).