

湘中泥盆系弗拉阶顶部腕足动物 种群统计及其古生态学意义*

吕丹 马学平**

(北京大学地球与空间科学学院造山带与地壳演化教育部重点实验室, 北京 100871, maxp@pku.edu.cn)

摘要 基于大量不同生长阶段的标本, 本文绘制华南湘中蒋家桥剖面 C1-0 和余田桥剖面 S-Y-4 两个样品共 10 种小型腕足动物的种群结构和生存曲线, 结果显示, C1-0 动物群内没有一种腕足类的大小-频率分布呈典型的正常钟型分布模式, 仅 *Thomasaria ?baui*, *Thomasaria ?liangi*, *Xiangia liaoi*, *Cyrtinaella ?houi* 及 *Gypidula xui* 的直方图有些类似钟型分布, 而 *Qidongia tani*, *Athyris supervittata* 及 *Levipugnax ?liui* 的直方图则呈明显的右斜型***分布。各种群生存曲线表现为不同程度的下凹型, 这可能与它们生活在泥质软基底的环境有关。*Thomasaria ?baui* 为浅凹型, *Levipugnax ?liui*, *Xiangia liaoi*, *Gypidula xui*, *Qidongia tani* 及 *Cyrtinaella ?houi* 为中凹型, *Athyris supervittata* 及 *Thomasaria ?liangi* 呈深凹型; 依次反映的是更高的幼年期死亡率, 之后死亡率持续降低的特点, 而上述大小-频率分布和生存曲线型式的差异则可能反映了不同种类对环境条件适应程度的差异, 例如不同的壳形可能导致的应对软基底及取食效率的区别。对蒋家桥剖面 *Iowatrypa pseudobodini* 和余田桥剖面 *Hunanotoechia tieni* 块体采样及手捡采样两种不同方法的结果对比表明, 采样方法可以不同程度地影响腕足动物种群的大小-频率分布及生存曲线。为了获得最接近真实情况的生存曲线, 工作中应尽量采用两种方法相结合。

关键词 小型腕足动物 种群结构 生存曲线 块体采样 泥盆纪

1 前言

埋藏于一定地理范围(实际范围经常是一个化石采集点)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)的同种个体可被视作一个化石种群。种群研究最初被应用于生态学领域, 主要探索环境条件对种群特征的影响。虽然化石种群受到埋藏过程和时间均化作用的影响(Flessa *et al.*, 1993), 但从上世纪 60 年代开始, 大量研究表明原地埋藏的化石种群可以反映原先生活种群的长期变化特征, 并在许多方面忠实地反映原生活组合的变化特点(如 Johnson, 1965; Richards and Bambach, 1975; Shimoyama, 1985; Cate and Evans, 1992; Tomasovych, 2004; Kidwell and Rothfus, 2010)。

与此同时, 随着国内外学者不断将种群生态学方法应用于研究化石记录中(王雪, 1995; 李荣玉, 1996; Hallam, 1972; Valentine, 1973; Dodd and Stanton, 1990; Tomasovych, 2004; Servais *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2010), 种群研究已经成为古生态学理论体系的重要组成部分。化石种群结构的分析则建立在某一特定分类单元一定数量标本的某个特征上, 这一特征往往是标本的体型大小, 它是一个关键的形态参数, 对动物生态与形态的发育有诸多指示。

大小-频率(size-frequency)直方图(histogram)横纵坐标轴分别是统计样本某个属性的区间(如个体大小的范围)及该区间对应标本的数量或比例。主要有三种基本类型(陈源仁等, 1994; Fagerstrom, 1964; Hallam, 1967; Richards and Bambach, 1975; Noble and Logan, 1981), 一是右斜型(曲线峰值位于左边: 特点

收稿日期: 2017-01-09

* 国家自然科学基金项目(41290260 及 40872007)资助。

** 通讯作者。

*** 相当于英文的“right-skewed”, 概率统计中译为右偏型, 但在没有括号注解的情况下, 中文字面意思容易引起对曲线形态的误导, 尤其是古生物类文章的读者; 另一个词语“正偏型”(positively-skewed)也不能明白无误地指明其曲线形态。实际上, 用“右尾型”能很好体现这种曲线形态。陈源仁等(1994)用右斜型, 这与曲线峰值在左侧、向右下斜的形态基本能够对应, 本文暂从之。

是小个体为主);二是左斜型(left-skewed,又称负偏型——negatively skewed,曲线峰值位于右边:特点是大个体为主);三是钟型(bell-shaped:曲线峰值位于中央,特点是中间大小的个体为主)。

腕足类的壳宽和壳长或壳厚由一对相关变量 x 和 y 表示。如果生物体两部分大小比例在个体发育过程中不变,则称为等量生长(isometric growth);如果比例是变化的,则称为不等量生长(anisometric growth)。大多数不等量生长的特点是它们非常接近幂函数曲线,其中 a 和 b 为常数,且 $a \neq 1$,按照这种关系式进行的生长过程叫异速生长(allometry)(Foote and Miller,2007)。

但是,采集的古生物化石样品通常不包含幼年期标本,实际上,样品常常只包含个体大小范畴的一小部分。在这种情况下,大多数古无脊椎动物的相关生长线可表示为直线 $y = ax + b$,其中 a 为生长比(ratio of growth), b 为初始生长指数(initial index of growth)(Williams,1962)。

生存曲线分析(Survivorship analysis)的方法在古生态学研究中最能直观地呈现种群的结构(Dodd and Stanton,1990)。生存曲线,又称为存活曲线(survivorship curve),较多应用于生态学研究。它是依照物种的个体从幼年到老年存活的比率,所做出的统计曲线。简单来说,生存曲线代表着种群在不同阶段的生存适应状况。生存曲线有三种制作途径,一是特定年龄生存曲线,即跟随一股(cohort:同一繁殖季节出生的所有个体)生物,记录每年存活下的百分比,这即使对现代种群研究而言也是困难且十分费时的,对于化石更是无法做到;二是特定时间生存曲线,即以某一时间统计出的种群内的年龄结构数据为依据,求出每一年龄段相对于第一年龄段个体数目的百分比来制作的,化石当中类似的是统计种群(census population:活着的整个种群突然死亡而形成的化石组合,保留了当时生活时的年龄结构),但这种种群是一种稀有情况且存在如何判定的问题;三是组合生存曲线,是依据正常种群(normal population,即:在一定时期内由于自然因素而死亡的遗体所组成的化石组合)的统计数据而制作的,这是因为正常种群的年龄分布是存活方式的函数,幼体死亡率低的种群,自然死亡的则大多是老年个体,这样产生的正常种群主要是老年个体,反之亦然,产生的正常种群从幼年→老年都有一定的比例。有时化石记录的时间平均效应更能反映某一种生物真正的存活率,因为季节性产卵及产卵的不

规则性等偶然因素造成的影响在一定程度上将被平均掉。本文采用的幼年、成年等术语为相对概念,根据我们标本的实际情况,最大个体 60% 宽度左右以下的个体视为幼体(包括刚变态固着的壳体至“少年期”),之上的依次为成年体(包括近成年体(“青年期”)、“中年期”、“老年期”)。

华南是泥盆纪地层和古生物研究非常重要的区域,湖南的上泥盆统分布着不同岩相和丰度的底栖生物化石,是研究显生宙五大灭绝事件之一的晚泥盆世弗拉-法门(F-F)事件的一个重要地区(Ma *et al.*,2016,fig. 10),其中底栖腕足动物的系统研究有着重要意义(例如 Ma,1998;Ma *et al.*,2002)。最近,在蒋家桥剖面 F-F 界线之下的底栖生物主要灭绝层位,发现了多种小体型腕足类,而且也很丰富(Lü and Ma,2017)。前期野外工作中,对该层位进行了块体取样(bulk sampling),这样采集的标本有助于对该层位的腕足动物群进行定量古生物学研究。本文是对上文的补充,比较了采样方法对化石种群统计结果的影响,着重讨论大小-频率分布及生存曲线的特征等古生态学方面的意义。

2 地质背景及剖面介绍

湖南中-晚泥盆世的地层十分发育,尤其是湘中地区,底栖化石非常丰富,是我国泥盆纪地层研究的主要地区之一。由于裂谷活动的加强导致台-沟地理系统,形成了多样的岩相分异沉积,这种状况一直持续到弗拉期末期,使得中、晚泥盆世岩相复杂(Ma and Zong,2010,fig. 1)。混合泥灰岩-页岩-砂岩相的底栖生物化石相当丰富(珊瑚和腕足类),而泥灰岩-页岩-灰岩相则可能含有腕足类和浮游化石。研究的化石标本来自华南湘中地区两个剖面:蒋家桥剖面和余田桥剖面。各剖面所处的地理位置及岩相古地理图如插图 1 所示。

2.1 余田桥剖面

余田桥剖面位于湖南邵东县余田桥镇东北约 5 km,晚泥盆世弗拉期时位于以较深水沉积为主的台盆相区、泥灰岩盆地相区的北部(插图 1),属于强沉降带,弗拉期沉积了巨厚的泥岩及泥灰岩,中下部出现了许多浮游生物化石,而上部则基本为底栖生物,其中以腕足类最为丰富。余田桥剖面横跨 F-F 界线,大多数腕足动物灭绝于 F-F 界线以下约 35 m 的层位(Ma *et al.*,2002,2016)。

上泥盆统弗拉阶老江冲组 S12 层为灰色疙瘩条带状灰岩, 含大量腕足类, 主要为无洞贝类(马学平等, 2004; 插图 2); 与此层相当的 S-Y-4 样品中(该剖面以北不到 1 km 的合义村东南), *Hunanotoechia tieni* 包含了大量的成体及幼体标本。

2.2 蒋家桥剖面

蒋家桥剖面位于湖南祁东县蒋家桥镇东南约 3 km, 位于弗拉期时浅水凹陷区(插图 1), 主要为泥质沉积, 腕足动物十分丰富, 特别是 F-F 界线之上法门期早期的弓石燕类-长身贝类组合(Ma *et al.*, 2002)。腕足类化石采自 C1 层(大致为弗拉阶顶部 *Palmatolepis linguiformis* 带), 为灰色核形石灰岩、泥灰岩和介壳灰岩互层, 含大量的腕足类(Ma, 1998; Ma *et al.*, 2005), 少量的菊石、腹足类、介形虫和海百合, 尤其是其中的小型腕足类, 大小从小于 1 mm 到 7 mm, 不仅数量多, 而且分异度高(Lü and Ma, 2017)。

3 研究材料及方法

3.1 研究材料

笔者采用种群研究中常用的块体取样方法(例如: 李荣玉, 1996; Cate and Evans, 1992 等), 采集了蒋家桥剖面 C1 层位及余田桥剖面 S12 层位各 2 kg 左右的泥灰土质样品, 经水浸泡后样品的残渣用 20 目和 160 目的筛子过筛后, 肉眼挑拣较大个体, 并在实体镜下挑拣了全部小个体。其中一些种类, 例如 *Iowatrypa pseudobodini* Ma *et al.*, 2005, 既有许多正常尺寸的成年个体(宽度 20 mm 及以上), 也包括了大量的幼年个体(尺寸大多为 1—5 mm); 另外一些属种则本身就属于小型类型, 均为小型个体(Lü and Ma, 2017)。

蒋家桥、余田桥两地当时均位于凹陷较深水比较安静的区域, 其化石组合包括了不同发育阶段的个体, 个体完整, 并且一些个体的微细壳饰保存完好, 说明其属于原地埋藏, 也未遭受次生的搬运、分选及选择性破坏。此外, 没有发现突发的地质事件沉积证据, 因此, 这两地的化石种群应该是由个体的自然死亡, 经较长时期的缓慢堆积而形成的, 属正常种群(Hallam, 1972), 这种种群可保存较长时期的种群变化的型式并反映原先生活种群(组合)的(living assemblage)长期变化特征(Richards and Bambach, 1975; Dodd and Stanton, 1990; Cate and Evans, 1992)。

3.2 研究方法

为了研究化石种群的结构, 古生态学家最为常用的方法是对化石种群的所有标本进行个体大小的度量, 并对结果进行大小-频率分析(Size-frequency analysis)(Richards and Bambach, 1975)。该分析方法通常得到一个以个体大小范围为横坐标, 对应范围内的个体数量为纵坐标的直方图。有时为了了解该种群大小-频率的分布, 会对数据进行拟合, 将得到的分布曲线叠加到直方图上。由于大小-频率直方图近似于年龄频率直方图, 所以将大小-频率分析结果与已知的正常种群进行比较, 可以了解研究种群的结构特征, 各生长阶段的分布情况, 进而推测该种群的生长环境(Dodd and Stanton, 1990)。大小-频率分布图中, 无论是采用长度或者宽度作为大小的依据, 其结果基本一致(陈源仁等, 1994), 本文采用壳宽作为大小的标准。

利用化石种群制作生存曲线首先面临确定化石年龄的问题, 这种情况下, 可以用体型数据替代年龄数据进行分析。一般认为, 壳体大小与生物体的年龄呈正相关, 壳体越小, 其年龄越小, 反之亦然; 换言之, 可以以壳体大小作为反映年龄的指标(黄冰等, 2013)。本文制作生存曲线所采取的步骤与学术界普遍采用的方法一致, 具体参见 Levinton and Bambach(1970)、Dodd and Stanton(1990)、李荣玉(1996)等。

4 手捡及块体采样对种群结构的影响

4.1 一般手捡与块体采样之间的区别: 以余田桥剖面 S-Y-4 样品小嘴贝类生存曲线为例

余田桥剖面的 S-Y-4 样品包含了 72 枚 *Hunanotoechia tieni* Ma, 1993 手捡标本(插图 3A), 最小和最大个体壳长分别约 4.8 mm 和 11.2 mm。用块体采样的方法采集了 367 枚标本(插图 3B), 最小和最大个体壳长分别为约 0.5 mm 和 10.4 mm。从度量数据拟合出的回归直线来看, 一般手捡采样及块体采样两种方法所得出的壳长(L)及壳宽(W)的生长比分别为 0.65 及 0.91, 这在统计意义上差异极显著(t 测验, $p < 0.01$)。两值的差别主要是由于采样误差造成的, 块体采样包括了大量幼年期的标本, 而这些标本的长宽比明显大于大型标本, 例如 2 mm 宽度以下的标本的生长比为 1.25, 2 mm 到 6 mm 宽度之间的生长比为 0.87, 6 mm 以上标本的

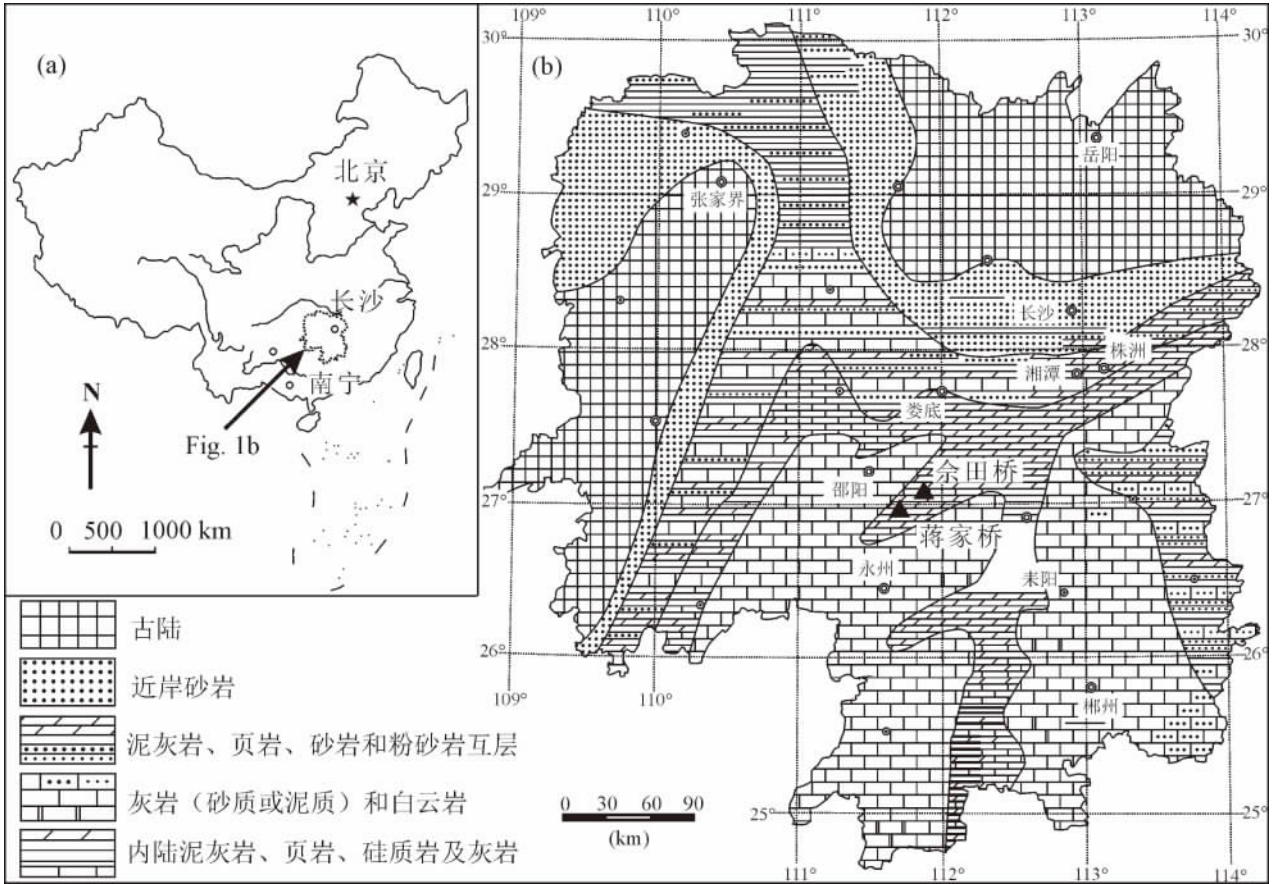


插图 1 湖南晚泥盆世岩相古地理图(1b 引自 Ma and Zong, 2010)

Late Devonian lithofacies map of Hunan, South China(1b after Ma and Zong, 2010)

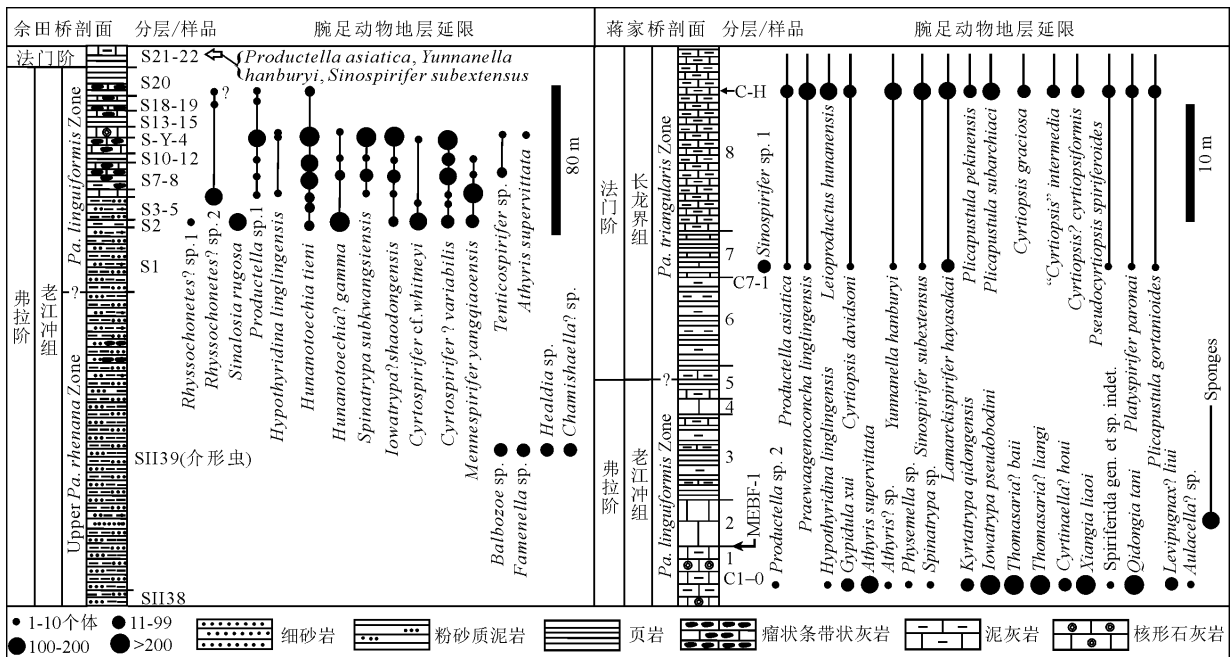


插图 2 研究剖面之地层及主要生物化石地层界限

Stratigraphy and distribution of major fossils at the Jiangjiaqiao and Shetianqiao sections

实心点的直径表示属种丰度, 蒋家桥剖面 MEBF-1: 底栖动物大灭绝第一幕 (Ma et al., 2016) (修改自 Ma et al., 2002 及 Lü and Ma, 2017)。

Diameter of solid dots refers to relative abundance of specimens. MEBF-1: Mass Extinction of Benthic Faunas-1 of Ma et al. (2016). Modified from Ma et al. (2002) and Lü and Ma (2017).

生长比为 0.82,后者与一般手捡采样的标本比值更接近,说明该种腕足类在个体发育过程中,壳宽的增长要相对快于壳长。然而,壳厚(T)与壳宽的生长比在两种采样方法中没有区别,说明壳厚-壳宽的比值在个体发育过程中变化不大。

利用上述手捡标本制作的大小-频率直方图显示宽钟型,峰值不甚明显(插图 4B),表明个体大小的离散性较强;而块体采样的直方图则显示为主峰明显偏左,伴随不明显的右侧峰(插图 4A),即主要由较小的标本组成,表明大多个体幼年期就死亡了;两种采样方法的标本叠加起来,则显示了两个峰值(插图 4A),一是幼体阶段的高峰值,二是成年—老

年期阶段的低峰值,意味着这两个阶段相对高的死亡率,尤其是幼年阶段。

手捡采样的生存曲线表现为幼年期曲线凸型,老年期曲线凹型(插图 5),意味着幼年期死亡率不高,而成年—老年期死亡率则明显增高。367 枚块体采样标本的生存曲线整体凹型,说明幼年期具有较高死亡率,而成年—老年期死亡率相对降低。两种采集方法叠加的 439 枚标本的生存曲线接近凹型,与块体采样的生存曲线形式区别不大。因此,当手捡标本数目较块体采样标本数目明显偏少时,两种采样方法对生存曲线形式有明显影响,主要表现在幼体死亡率不同。

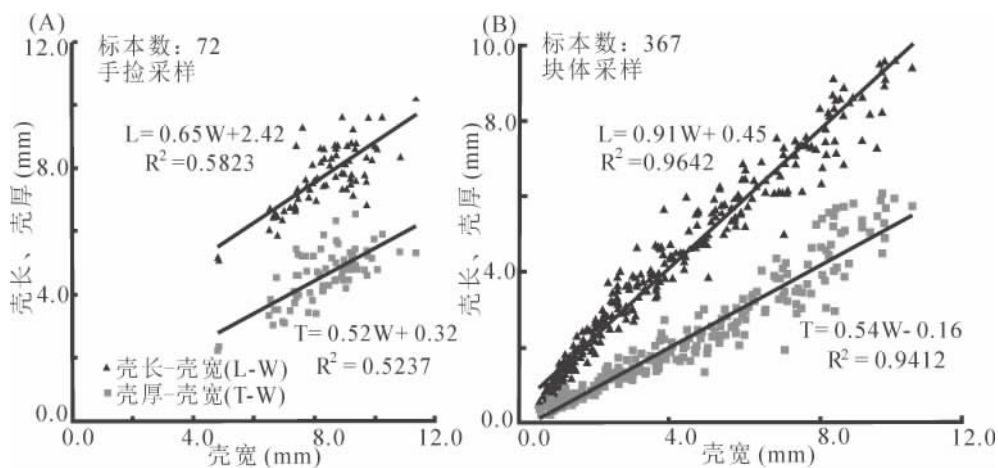


插图 3 *Hunanotoechia tieni* Ma,1993 的散点图,表示宽度/长度和宽度/厚度关系
Width/length and width/thickness scatter diagrams of *Hunanotoechia tieni* Ma,1993

(A)手捡采样;(B)块体采样。

(A)Hand-picked loose specimens;(B)Specimens of bulk sampling.

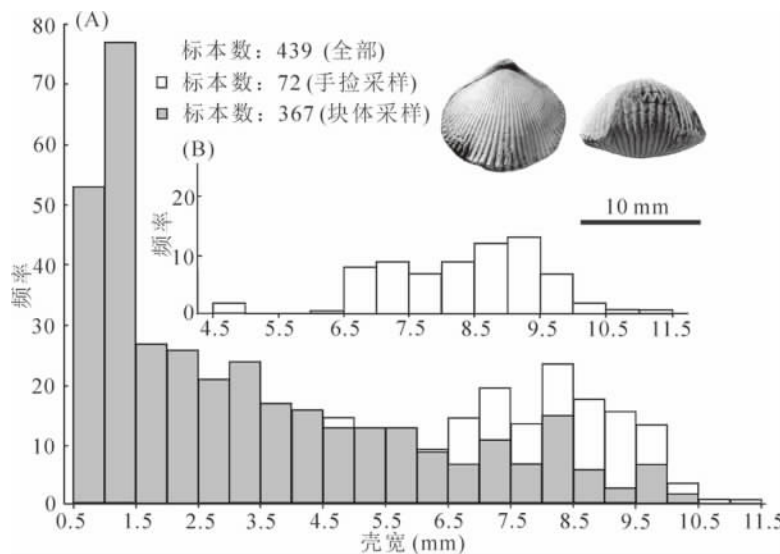


插图 4 余田桥剖面 *Hunanotoechia tieni* Ma,1993 大小-频率直方图

Frequency distribution of shell width of *Hunanotoechia tieni* Ma,1993

(A)两种采样全部标本;(B)手捡采样。

(A)All specimens of both hand-picked and bulk sampling methods;(B)Hand-picked loose specimens.

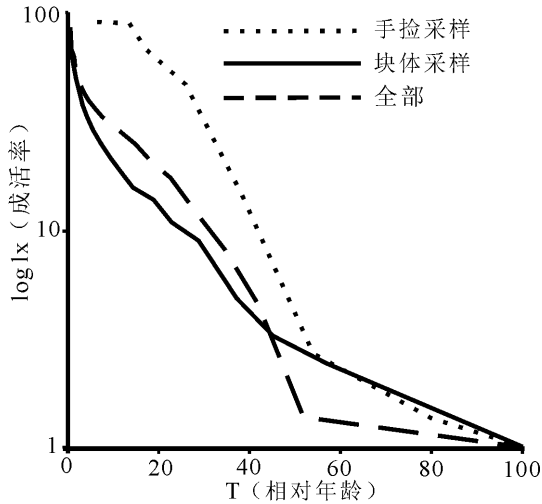


插图 5 *Hunanotoechia tieni* Ma, 1993 的生存曲线

Survivorship curves of *Hunanotoechia tieni* Ma, 1993

点线:手捡采样;实线:块体采样;短线:两种采样合并一起。
Dotted line: hand-picked loose specimens; solid line: specimens of bulk sampling; dashed line: all specimens of both hand-picked and bulk sampling methods.

4.2 详细手捡与块体采样之间的区别:以蒋家桥剖面 C1-0 样品无洞贝类生存曲线为例

详细手捡了 699 枚 *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005 标本, 最小和最大个体壳长分别约 1.8 mm 和 23.5 mm(插图 6A); 直方图显示宽钟型, 基本呈单峰值(插图 7A), 但左侧有个不明显的峰。块体采样的方法获得了 127 枚标本, 最小和最大个体壳长约 0.5 mm 和 5.5 mm(插图 6B), 该样品标本明显偏小, 可能是因为标本在地层中的不均匀分布而受到块体采样位置的影响, 其次, 也可能与详细手捡后导致该层风化表面稍大的标本减少有关。两种采样方法的标本叠加起来, 则显示了两个弱的峰值(插图 7A), 大致相当于幼体阶段及亚成年期阶段, 意味着这两个阶段死亡率稍高。

从度量数据拟合出的回归直线来看(插图 6), 详细手捡采样及块体采样两种方法所得出的壳长及

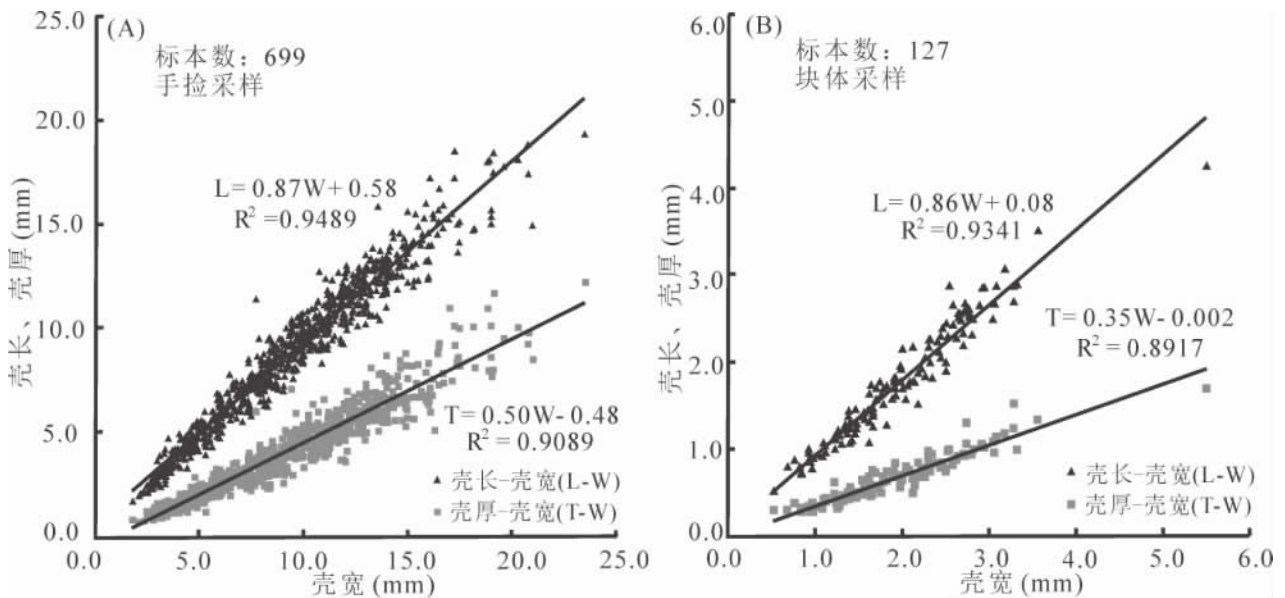


插图 6 *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005 的宽度/长度和宽度/厚度散点图

Width/length and width/thickness scatter diagrams of *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005

(A)手捡采样;(B)块体采样。

(A)Hand-picked specimens;(B)Specimens of bulk sampling.

壳宽的生长比基本一致。然而,壳厚与壳宽的生长比在两种采样方法中有明显区别,分别为 0.5 及 0.35,这在统计意义上差异显著(t 测验, $p < 0.05$)。因为块体采样更偏向于幼年期的标本,而详细手捡样品缺少最小的标本,但含有更多的成年—老年期的标本,说明该种腕足类在个体发育过程中,壳厚的增长要相对快于壳宽,这可能反映了一种富氧的环

境,类似于奥陶纪腕足类 *Rafinesquina*, 总体壳体偏厚的组合更适应富氧的环境(Alexander, 1975)。从插图 8 可以看出,根据两种采样方法的标本以及合并后的全部个体制作的生存曲线均呈现类似的凹型(块体采样的结果只是较详细手捡样品的结果更凹一些),表明幼年期具有较高的死亡率,到成年—老年期死亡率明显变低。从前例可以看出,如果化

石采集处的地形有利于其原地风化、基本不出现后期搬运,而且采集时足够细致及无挑选,手捡标本足够多(Martin,1990;300—400 个个体即可)时,不同的采样方法对于生存曲线影响不大(插图 8)。但即使如此,2 mm 左右及以下的标本在手捡样品中基本是缺失的,这种情况下则将影响大小-频率直方图的样式(插图 7)。

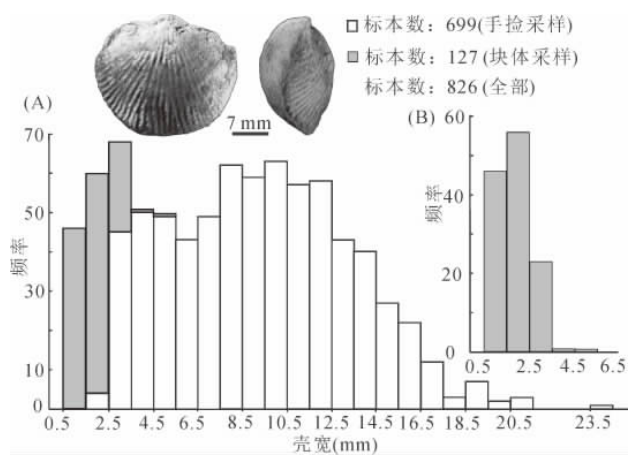


插图 7 蒋家桥剖面 *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005 的大小-频率直方图

Frequency distribution of shell width of *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005

(A)全部采样;(B)块体采样。

(A) All specimens of both hand-picked and bulk sampling methods; (B) Specimens of bulk sampling.

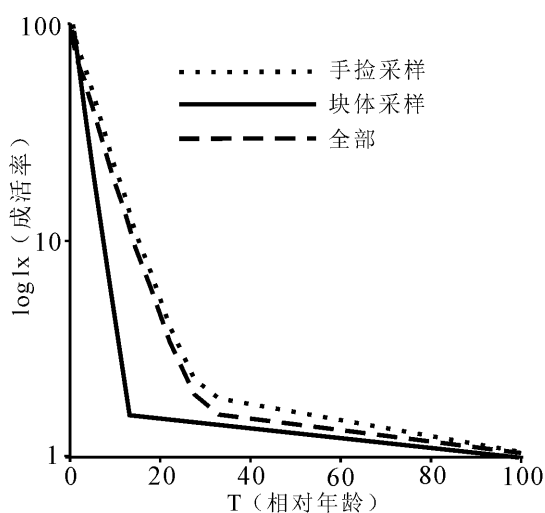


插图 8 *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005 生存曲线
Survivorship curves of *Iowatrypa pseudobodini* Ma et al., 2005

点线:手捡采样;实线:块体采样;短线:两种采样合并一起。

Dotted line: hand-picked loose specimens; solid line: specimens of bulk sampling; dashed line: all specimens of both hand-picked and bulk sampling methods.

4.3 小结

采样方法可以不同程度地影响腕足动物种群的大小-频率分布及生存曲线。当手捡样品个体数目较少时,其结果往往是以成年—老年期的标本为主,缺乏幼年—“少年”,甚至是“青年期”的标本,呈现出这一阶段的死亡率很低的假象。当手捡样品在野外没有人为对标本大小挑剔、采集的标本(条件是原地埋藏、后期无搬运)数目很大(例如>300 个体)时,与块体采样结果相比,两者的生存曲线基本一致,区别是块体采样方法能获得更小的幼体标本,但可能受到化石在地层中的分布均匀程度(参见陈源仁等,1994 有关化石分布的一些不均匀情况)及块体采样大小的影响,有时并不能获得全系列大小的标本,尤其是采样“块体”不足够大的情况下,容易造成缺少较大的标本。因此,为了确保在这种条件下的腕足动物种群生存曲线更符合实际情况,应考虑适当增加一些传统手捡采样的标本。

5 蒋家桥剖面 C1-0 腕足动物种群动态及古生态学意义

蒋家桥剖面 C1-0 的腕足动物种类多达 16 种,大小从小于 1 mm 到 25 mm 左右,但个体数目不尽相同。石燕类和无洞贝类(共 3 种)有最大的物种丰度(species richness)和多度(abundance),分别占整体多度的 38.8% 和 37.2%。穿孔贝类腕足动物(1 种)占 10.8%。小嘴贝类(2 种),五房贝类(2 种),无窗贝类(2 种),准石燕类(1 种),正形贝类(1 种),和长身贝类(1 种)只占个体多度的小部分(约 13.2%),分别为 3.9%,1.8%,5.5%,1.9%,0.1% 和 0.04%。下面对该动物群中标本数目较多的 8 种块体取样的腕足类进行分析(插图 9;另外一种见插图 6—8)。

5.1 大小-频率分布

5.1.1 正常钟型

Thomasaria ? bairi 壳宽范围为 0.5—7.0 mm,其大小-频率分布表现为中央峰不甚明显的似钟型分布(插图 9A)。*Cyrtinaella ? houi* 的大小-频率的分布也接近正态的单峰态分布(插图 9G),以中间大小(2—3 mm)个体为主,只是缺少一些小个体标本。标本数目最小的 *Gypidula xui*,壳体宽度的直方图大致呈钟型分布(插图 9H),以中间大小(1.7 mm

左右)个体为主,只是左侧多出了少量的幼年期标本。*Thomasaria ?liangi* 及 *Xiangia liaoi* 类似于正常钟型分布模式(插图 9B,C),只是右侧多出了少量的老年期标本,导致向右摆尾;这种情况也很类似于下面的右斜型。

5.1.2 右斜型

Thomasaria ?liangi 及 *Xiangia liaoi* 介于正常钟型及右斜型模式之间,而 *Qidongia tani*, *Athyris supervittata* 及 *Levipugnax ?liui* 的壳体宽度的直方图则呈明显的右斜型分布(插图 9D—F),壳体较小的一侧有一较明显的峰值。种群中以小个体为主,随着个体大小的增加,虽有略微波动,但整体数目逐步减小。

5.2 生存曲线

总体来看,C1-0 动物群各种群的生存曲线呈下凹型,但下凹程度不同,包括浅凹型、中凹型(即中等程度的下凹型)及深凹型三种类型,体现了不同程度的高幼年死亡率。

5.2.1 浅凹型

Thomasaria ?baii 种群的生存曲线基本为一条稍微下凹的直线(插图 9A),表示在这个种的生命过程中,早期死亡率稍高,其余大部分时间死亡率基本恒定,到老年期死亡率则略微降低。

5.2.2 中凹型

Xiangia liaoi, *Qidongia tani*, *Levipugnax ?liui*, *Cyrtinaella ?houi* 及 *Gypidula xui* 五个种群的生存曲线总体为中等程度的下凹型(插图 9C,D,F,G,H),表示在整个生命过程中幼年期有较高的死亡率,之后在幼年—成年转换期死亡率降低,到成年—老年期,死亡率则继续降低,直至最终全部死亡。

5.2.3 深凹型

Iowatrypa pseudobodini, *Thomasaria ?liangi* 及 *Athyris supervittata* 三个种群的生存曲线呈深凹型(插图 8,9B,E),特点是幼年期死亡率极高,在幼体向成体转换过程及之后的成年—老年期死亡率则急剧降低。

5.3 讨论及小结

蒋家桥 C1-0 动物群生活于泥灰质软基底,其中的底栖生物主要是腕足类,其个体及分异度均很丰富,此外,还见有少量游泳类型的菊石(Ma,1998),说明环境为温暖正常的浅海,包括诸如食物供应、盐

度、氧化-还原条件等均适于底栖生物的生存。

总体来看,该动物群内没有一种腕足类的大小-频率分布呈典型的正常钟型分布模式,仅 *Thomasaria ?baii*, *Thomasaria ?liangi*, *Xiangia liaoi*, *Cyrtinaella ?houi* 及 *Gypidula xui* 的直方图有些类似钟型分布;多数种类的大小-频率分布图呈幼年个体占多数,意味着幼年期死亡率高。

该动物群的壳宽及壳长相关生长直线的斜率相差较大,这种差异应该是由系统发育即进化造成的,有的种间相关生长直线的斜率虽然无明显差别,但其外部形态可能有较大的区别,例如 *Thomasaria ?baii* 及 *Thomasaria ?liangi*,前者铰合线长度明显长于后者。

生存曲线的形式与该种生物的生长速率、死亡率及幼体补充率(recruitment)有关(Noble and Logan,1981),但在化石种群中,无法判断幼体补充率,而生长速率的差别不足以造成明显的大小-频率分布形式上的区别(Noble and Logan,1981),这意味着生存曲线式样上的差别主要反映死亡率的情况。本文研究的几种化石种群的生存曲线均表现为幼年期的死亡率高和较低的中、老年期死亡率,这与大多数现生无脊椎动物种群的情况一致(Noble and Logan,1981)。幼体为主的大小-频率分布和高幼体死亡率与其生活的泥质软基底密切相关(Bitner,2002),C1-0 动物群的情况应该相同,即,泥灰质的软基底,使得幼年个体易受沉积物掩埋的威胁或纤毛环易受到混浊水体的阻塞而导致腕足类幼体的大量死亡(Surlyk,1972;Richards and Bambach,1975;Noble and Logan,1981)。

此后曲线形式的差异可能反映了不同种类对环境条件适应程度的差异所造成的死亡率或存活率的不同。比如,石燕类 *Thomasaria ?baii* 与 *Thomasaria ?liangi* 具有很相似的生长比,但其生存曲线不同(*Thomasaria ?baii* 为浅凹型,而 *Thomasaria ?liangi* 为深凹型),也即死亡率不同,分别造成大小-频率分布呈非典型的钟型及右斜型;死亡率不同的原因可能是由于各自壳形的不同造成的;前者的壳体形态表现为腹基面下倾型(catacline),且铰合线较长,基面相对发育,而后者腹基面斜倾型(apsacline),铰合线较短,基面相对不发育,可能 *Thomasaria ?baii* 在适应泥质基底环境的固着及取食上效率更好,因此死亡率相对较低。石燕类 *Xiangia liaoi*(长-宽及厚-宽的 a 值分别为 0.86 及 0.69)与无窗贝 *Athyris supervittata*(长-宽及厚-宽

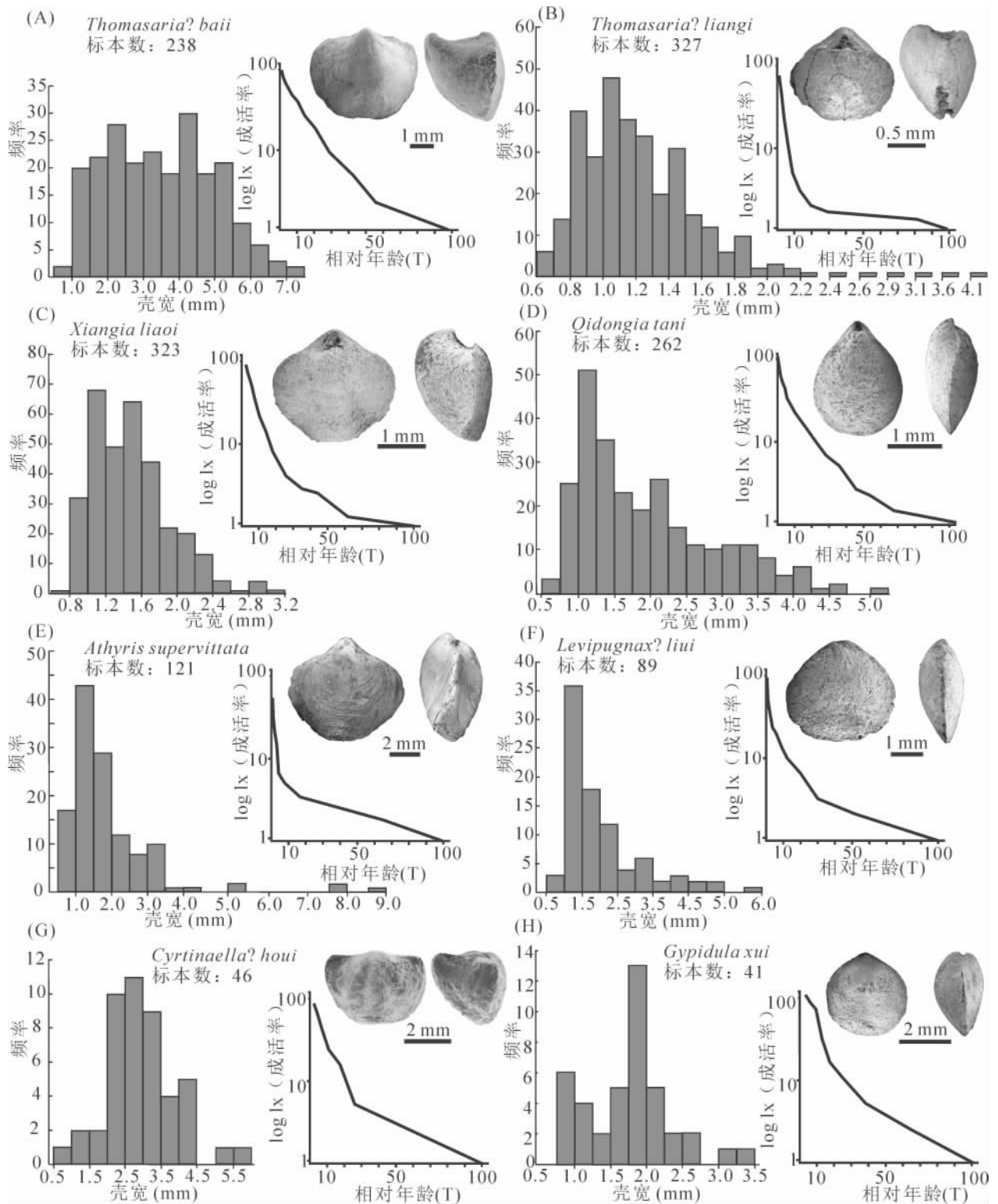


插图 9 蒋家桥剖面 C1-0 动物群的腕足动物大小-频率直方图及生存曲线
Size-frequency distribution and survivorship curves of the C1-0 brachiopod fauna

的 a 值分别为 0.86 及 0.64), 具有很相似的生长比 (Lü and Ma, 2017), 但因生存曲线有些不同 (*Xiangia liaoi* 为中凹型, 而 *Athyris supervittata* 为深凹型, 前者幼年死亡率相对较低), 形成了不同

形式的大小-频率分布, *Xiangia liaoi* 为介于正常钟型及右斜型模式之间, *Athyris supervittata* 为右斜型; *Xiangia liaoi* 幼年壳体中槽中隆相对发育, 而 *Athyris supervittata* 则到近成年期才开始出现槽

隆(Lü and Ma, 2017),说明前者幼年期的取食系统更加有效,这也可能是前者较后者幼年期死亡率偏低的原因。可以看出,对于具有同样或类似生长比的物种来说,其存活率/死亡率的不同可以造成大小-频率分布式样的不同,而死亡率的不同则可能反映了不同种生物(系统发育所引起的)对该环境的适应能力的差异。

6 结 论

采样方法可以不同程度地影响腕足动物种群的大小-频率分布及生存曲线。用传统手捡的方法采集剖面表面风化残留的样品,与块体采样相比,往往缺乏幼年—“少年”,甚至是“青年期”的标本。统计结果表明,采样标本数目较少时,传统人工手检与块体采样的方法对腕足动物种群的大小-频率分布及生存曲线结果影响较大,若采样标本原地埋藏,也未遭受次生的搬运、分选及选择性破坏,数目又足够大(例如大于 300)且没有人为对壳体大小的挑拣,采样方法对生存曲线结果影响不大。有些情况下(例如,化石标本的不均匀分布),为了使得腕足动物种群生存曲线看起来与野外的观察更加一致,工作中应尽量采用两种方法相结合,以获得最接近真实情况的生存曲线。

蒋家桥剖面 C1-0 动物群除 *Cyrtinaella ?houi* 有些接近于正常钟型分布模式外,其他腕足类的大小-频率分布均呈典型的或类似于右斜型分布模式,但总体来看,各种群的生存曲线呈不同程度的下凹型,体现了不同程度的幼年死亡率,这可能与其生活的泥灰质软基底密切相关。对于具有同样或类似生长比的物种来说,其存活率/死亡率的不同可以造成大小-频率分布式样的不同,而死亡率的不同则可能反映了不同种生物(系统发育所引起的)对该环境的适应能力的差异,例如不同的壳形可能导致的应对软基底及取食效率的区别。

致谢 早期野外工作过程中,北京大学古生物地层专业李兴乾、石彦敏、波音等同学先后参加了部分野外工作;孙元林教授(北京大学)及黄冰研究员(南京地质古生物研究所)提出了许多建设性修改意见。在此一并致谢。

参 考 文 献 (References)

Alexander R R, 1975. Phenotypic lability of the brachiopod

- Rafinesquina alternata* (Ordovician) and its correlation with the sedimentologic regime. *Journal of Paleontology*, **49**:607—618.
- Bitner M A, 2002. Size-frequency distributions of Miocene micromorphic brachiopods: interpretation tool for population dynamics. *Marine Ecology*, **23**(1):19—30.
- Cate A S, Evans I, 1992. Life histories and population structure of Pennsylvanian brachiopods from north-central Texas determined from size-frequency analysis. *Journal of Paleontology*, **66**(6):868—880.
- Chen Yuan-ren(陈源仁), Chen Bo-mao(陈伯茂), Wang Hong-feng(王洪峰), Shi He(石和), 1994. Population dynamics of some Lower-Middle Devonian brachiopods in Longmenshan area, Sichuan and their paleoecological significance. In: Chen Yuan-ren(陈源仁)(ed.), *The Devonian of the Longmenshan Area, Sichuan*(1): Dynamic Stratigraphy and Ecostratigraphy. Chengdu: Press of Chengdu University of Science and Technology. 100—125(in Chinese with English abstract).
- Dodd J R, Stanton R J Jr, 1990. *Paleoecology, Concepts and Applications*, 2nd Edition. New York: John Wiley and Sons. 1—528.
- Fagerstrom J A, 1964. Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. *Geological Society of America, Bulletin*, **75**:1197—1216.
- Flessa K W, Cutler A H, Meldahl K H, 1993. Time and taphonomy: quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, **19**(2):266—286.
- Foote M, Miller A I, 2007. *Principles of Paleontology*, 3rd Edition. New York: W. H. Freeman and Company. 1—354.
- Hallam A, 1967. The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death assemblages. *Palaeontology*, **10**(1):25—42.
- Hallam A, 1972. Chapter 4: Models involving population dynamics. In: Schopf T J M(ed.), *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper and Company. 62—80.
- Huang Bing(黄冰), Harper D A T, Hammer ϕ , 2013. Introduction to PAST, a comprehensive statistics software package for paleontological data analysis. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **52**(2):161—181(in Chinese with English abstract).
- Huang Bing, Harper D A T, Zhan Ren-bin, Rong Jia-yu, 2010. Can the Lilliput Effect be detected in the brachiopod faunas of South China following the terminal Ordovician mass extinction? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **285**(3-4):277—286.
- Johnson R G, 1965. Pelecypod death assemblages in Tomales Bay, California. *Journal of Paleontology*, **39**(1):80—85.
- Kidwell S M, Rothfus T A, 2010. The living, the dead, and the expected dead: variation in life span yields little bias of proportional abundances in bivalve death assemblages. *Paleobiology*, **36**:615—640.
- Levinton J S, Bambach R K, 1970. Some ecological aspects of bivalve mortality patterns. *American Journal of Science*, **268**:97—112.
- Li Rong-yu(李荣玉), 1996. Population dynamics of *Dalmanella testudinaria* and *Dorytreta longicrura* (brachiopods) of late Ordovician Hirnantia fauna from northwestern Guizhou, SW China.

- Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报), **35**(6):752—765(in Chinese with English abstract).
- Lü Dan, Ma Xue-ping, 2017. Small-sized brachiopods from the Upper Frasnian (Devonian) of central Hunan, China. Palaeoworld, <http://dx.doi.org/10.1016/j.palwor.2017.01.005>.
- Ma Xue-ping(马学平), 1993. *Humanotoechia*; a new Late Devonian rhynchonellid brachiopod from Xikuangshan, Hunan, China. Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报), **32**(6):716—726(in Chinese with English Summary).
- Ma Xue-ping, 1998. Latest Frasnian Atrypida (Brachiopoda) from South China. Acta Palaeontologica Polonica, **43**(2):345—360.
- Ma Xue-ping(马学平), Bai Zhi-qiang(白志强), Sun Yuan-lin(孙元林), Zhang Yu-bo(张宇波), Wang Jun-hui(王君慧), 2004. Lithologic and biostratigraphic aspects of the Shetianqiao section, the stratotype section for the Upper Devonian Shetianqiao Stage of China. Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology, **28**:89—110(in Chinese with English abstract).
- Ma Xue-ping, Copper P, Sun Yuan-lin, Liao Wei-hua, 2005. Atrypid brachiopods from the Upper Devonian Wangchengpo Formation (Frasnian) of southern Guizhou, China—Extinction patterns in the Frasnian of South China. Acta Geologica Sinica-English Edition, **79**(4):437—452.
- Ma Xue-ping, Gong Yi-ming, Chen Dai-zhao, Racki G, Chen Xiu-qin, Liao Wei-hua, 2016. The Late Devonian Frasnian-Famennian Event in South China—Patterns and causes of extinctions, sea level changes, and isotope variations. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **448**:224—244.
- Ma Xue-ping, Sun Yuan-lin, Hao Wei-cheng, Liao Wei-hua, 2002. Rugose corals and brachiopods across the Frasnian-Famennian boundary in central Hunan, South China. Acta Palaeontologica Polonica, **47**(2):373—396.
- Ma Xue-ping, Zong Pu, 2010. Middle and Late Devonian brachiopod assemblages, sea level change, and paleogeography of Hunan, China. Science China-Earth Sciences, **53**:1849—1863.
- Martin A B, 1990. Another look at confidence limits for species proportions. Journal of Paleontology, **64**(5):842—843.
- Noble J P A, Logan A, 1981. Size-frequency distributions and taphonomy of brachiopods; a recent model. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **36**:87—105.
- Richards R P, Bambach R K, 1975. Population dynamics of some Paleozoic brachiopods and their paleoecological significance. Journal of Paleontology, **49**:775—798.
- Servais T, Striccanne L, Montenari M, Pross J, 2004. Population dynamics of galeate acritarchs at the Cambrian-Ordovician transition in the Algerian Sahara. Palaeontology, **47**:395—414.
- Shimoyama S, 1985. Size-frequency distribution of living populations and dead shell assemblages in a marine intertidal sand snail, *Umbonium (Suchium) moniliferum* (Lamarck), and their paleoecological significance. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **49**:327—353.
- Surlyk F, 1972. Morphological adaptations and population structures of the Danish Chalk brachiopods (Maastrichtian, Upper Cretaceous). Det Kongelige Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter, **19**(2):1—57.
- Tomasovych A, 2004. Postmortem durability and population dynamics affecting the fidelity of brachiopod size-frequency distributions. Palaios, **19**(5):477—496.
- Valentine J W, 1973. Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere. Englewood Cliffs(New Jersey):Prentice Hall. 1—511.
- Wang Xue(王 雪), 1995. Several brachiopod populations from Guandi Formation(Upper Silurian) of Qujing, eastern Yunnan. Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报), **34**(6):742—754(in Chinese with English abstract).
- Williams A, 1962. The Barr and lower Ardmillan series(Caradoc) of the Girvan District, south-west Ayrshire, with descriptions of the Brachiopoda. Geological Society of London, Memoir, **3**:1—267.

POPULATION STATISTICS OF TWO LATE FRASNIAN (LATE DEVONIAN) BRACHIOPOD FAUNAS FROM CENTRAL HUNAN OF CHINA AND ITS PALAEOECOLOGICAL SIGNIFICANCE

LÜ Dan and MA Xue-ping

(Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China, maxp@pku.edu.cn)

Key words Small-sized brachiopods, population structure, survivorship curve, bulk sampling, Devonian

Abstract

Survivorship curves and size-frequency distributions of 10 fossil species populations have been depicted based on abundant small-sized brachiopod specimens of various growth stages of two samples (C1-0 of Jiangjiaqiao and S-Y-4 of Shetianqiao sections) from Hunan Province of southern China. None of the size-frequency distributions of the C1-0 fauna are of a normal bell-shaped distribution pattern; only those of *Thomasaria ?baili*, *Thomasaria ?liangi*, *Xiangia liaoi*, *Cyrtinaella ?houi* and *Gypidula xui* somewhat resemble a bell-shaped distribution, whereas *Qidongia tani*, *Athyris supervittata* and *Levipugnax ?liui* display a distinct right-skewed pattern. The survivorship curves of various populations are of the concave type of various degrees, which was probably related with their living on the muddy substrate. Survivorship curve of *Thomasaria ?baili* is slightly concave, whereas those of other species

are of either moderately concave type, e. g., *Levipugnax ?liui*, *Xiangia liaoi*, *Gypidula xui*, *Qidongia tani* and *Cyrtinaella ?houi*, or strongly concave type, e. g., *Athyris supervittata* and *Thomasaria ?liangi*, suggesting a high mortality rate during the juvenile stage and decreasing mortality rate towards the gerontic stage. The above differences in size-frequency distributions and survivorship curves of various species are probably a result of their adaptational differences to the muddy environments. For example, differences in shell shape might be related with their adaptational differences to both muddy substrate and feeding efficiency. Study of *Iowatrypa pseudobodini* and *Hunanotoechia tieni* shows that size-frequency distributions and survivorship curves of brachiopod populations can be affected by sampling methods to various degrees in case of fewer specimens by hand-picking. Bulk sampling is recommended for population analysis, in combination with hand-picking in some cases for more actual survivorship curves.