

现代生物地理群落系统分析 的仿古模拟研究

——涠洲岛、西沙群岛、北海海滨 生物地理群落比较及其意义

黄炳祥

(中国地质大学)

摘要: 本文通过涠洲岛、西沙群岛、北海海滨生物地理群落的仿古模拟比较研究表明:用在生物地理群落系统分析对比方法(包括子系统选择、分异度,相似度计算,群落结构功能与环境分析进行)古生物地理区划研究将是可行的,涠洲岛海滨无脊椎动物区系属于热带与亚热带动物区系的过度地带,是热带动物区系的最北界,结合地史考察,阐明了生物地理边界性质和形成机制。

关键词 涠洲岛;西沙群岛;北海;生物地理群落;系统分析;仿古模拟;分异度;相似度;地理区划;海流边界;古生态地理学。

引 论

古生物地理学在近一百年来,作为系统古生物研究的副产物,材料是丰富的〔1〕,并且有独立的理论体系。在地质学界的争论中,无论是“固定论者”或是“活动论者”都把生物地理学研究作为重要论据之一,但其成果是多解性的。原因在于,传统的研究方法是以特有的生物作典型代表,在确定生物地理范围中起支配作用。尽管在确定生物地理单位的边界中,注意到地理障碍,气候特征和环境因素,也分析一下生物的环境要求,甚至到近代,也采用数理统计方法,但它不太强调把生物与环境作为不可分割的统一系统来考虑,并在系统中去把握事物的种种因果关系及与外系统的联系。因此,有必要在古生物地理学研究中引进古生物地理群落和系统分析等概念和研究方法。

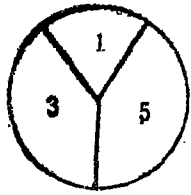
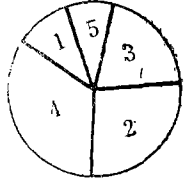
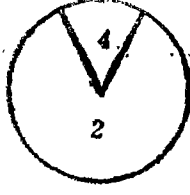
本文试图通过涠洲岛现代海滨生物地理群落(概念:生物群落同它所赖以生存的环境所组成的相互制约的综合体。通过能量交换而形成,处于经常变化,发展和演替中,是地表自然条件最单一地段。)的系统分析及仿古模拟研究(包括不能保存为化石的种类),从古群落的整体概念出发,采用古生态研究中普通应用的二态聚类分析,分异度的经验统计,根

据种类名录,了解生物生态类型,分析组合特征,个体形态功能分析,进而确定群落系统结构,进行群落结构,功能,环境分析与现场观察相比照并结合地史考察,阐明生物地理边界的性质和形成机制,为今后的广义的古生物地理学(或者称之为古生态地理学)的研究提供参考资料。

一、生态系统组成比较

生态系统(ecosystem)就是生物群落与其环境之间由于不断进行物质循环和能量流转过过程而形成的统一整体[3]。

表1 北海、涠洲、西沙生态系统结构成份比较

结构成分	地 区	北 海	涠 洲	西沙(晋卿岛) (2)
1.岩石基底群落		有(地角天然岩岸) 高德人工岩岸)	有(石盘滩) 猪仔岭)	缺
2.珊瑚礁群落		缺	有(滴水村) 北 港)	有(礁体)
3.沙质基底群落		有(白虎头)	有(滴水村西北) 涠洲北岸)	缺
4.珊瑚贝壳碎屑沙基底群落		缺	有(滴水村西北) 涠洲北岸)	有(泻湖礁体) 边 缘)
5.泥沙基底群落		有(高德)	散在	缺
结构成分 所占面积 比例图				

从子系统组成成份看,北海是大陆沿岸泥沙碎屑沉积的基底类型,而西沙是珊瑚礁类型的基底,而涠洲则是两者兼有之。从所占面积比例看,极显著倾向于西沙的基底类型。

不同基底适应着不同类群的生物组合特征。因此,在进行不同生物地理群落相似度比较时,要选取基底相似或差异较小的生物群落(或生境)进行比较。

其次,由于实际调查工作中,我们不可能跑遍这三个地区的所有地方采集标本,收集资料,古生物化石的采集更为艰难。因此,只能抽样,选取最优子系统进行比较计算。

由于种的多样性是群落生态组织水平独特可测定的生物学特征,对反映群落功能有重要意义的结构特征,而样本大小是确定指数值的重要函数,特别是生物地理群落的分异度(即多样性指数)比较是属于绝对多样性比较,更必须在相等大小的群落生境面积的完整调查材

料基础上进行。

为此,笔者选择了涠洲滴水村,北海白虎头再附加高德人工岩岸(两地相距 3 公里),西沙晋卿岛这三个面积相近,基底类似的生境的子系统群落进行比较。

二、滴水村(涠洲),晋卿岛(西沙),白虎头(北海)生物地理群落系统分析比较

(一)自然环境简介:

北海:北纬 $21^{\circ}27' - 21^{\circ}30'$ 。年平均气温 22.7°C ,海温缺。涠洲(晋卿岛),北纬 $16^{\circ}20' -$

表2 滴水村、晋卿岛、白虎头群落的生物种类组成比较

	生 物 种 类	产 地		
		白虎头与高德人工岩岸	滴水村	晋卿岛
1	笙珊瑚 Tubipora		✓	✓
2	盔形珊瑚 Gataxea		✓	✓
3	蜂巢珊瑚 Favia		✓	✓
4	菊花珊瑚 Goniastrea		✓	✓
5	牡丹珊瑚 Pavona		✓	✓
6	扁脑珊瑚 Platygyra		✓	✓
7	滨珊瑚 Porites		✓	✓
8	枝状蔷薇珊瑚 Montipora		✓	✓
9	石 芝 Fungia		✓	✓
10	杯形珊瑚 Pocillopora			✓
11	匍匐鹿角珊瑚 Acroporapalchra		✓	✓
12	直佳丽鹿角珊瑚 Acropora pulchra stricta			✓
13	鳞 碎 礁 Tridacna sguama			✓
14	碎 礁 Hippopus hippopus			✓
15	斑马蹄螺 Trochus maculatus		✓	✓
16	锚 海 参 Synapta			✓
17	蜘蛛螺 Lambis Lambis			✓
18	梭 螺 Amphiperas ovum			✓
19	条 延 螺 Nerita striata		✓	✓
20	锦 延 螺 Nerita polita	◎✓	✓	✓
21	篱 凤 螺 Strombus Luhuanus		✓	✓
22	灰呆足贝 Blasicrura birundo neglecta			✓

续表2

	生物种类	产地		
		白虎头与高德人工岩岸	滴水村	晋卿岛
23	珠母贝 <i>Pinctada margaritifera</i>			✓
24	牡蛎 <i>Ostrca . SP .</i>	⊙✓	✓	✓
25	猿头蛤 <i>Chama</i>		✓	✓
26	眼形隐板石鳖 <i>Gyptoolan oculata</i>		✓	✓
27	蛎螺 <i>Umbonium</i>	✓		
28	奥莱彩螺 <i>Clithon oualaniensis lesson</i>	✓	✓	
29	带蝶螺 <i>Turbo petholatus</i>			✓
30	马来小滕壶 <i>Chthamalus malayensis pilsbry</i>	⊙✓		
31	拟蟹守螺属 <i>Cerithidea</i>	✓	✓	
32	蟹守螺属 <i>Cerithium vertagus</i>	✓	✓	✓
33	梨形乳玉螺 <i>Polynices pyriformis</i>		✓	✓
34	格纹玉螺 <i>Natica tessllata</i>			✓
35	疣葡萄贝 <i>Staphylaea nucleus</i>			✓
36	拟枣贝 <i>Erronea</i>		✓	✓
37	虎斑宝贝 <i>Cypraea tigris</i>			✓
38	阿文绶贝 <i>Mauritia arabica</i>		✓	✓
39	褐棘螺 <i>Chiroreus brunneus</i>		✓	✓
40	笔螺 <i>Mitra</i>		✓	✓
41	芋螺 <i>Conus</i>		✓	✓
42	棒锥螺 <i>Turritella bacillum kiener</i>	✓	✓	✓
43	毛蚶 <i>Arca subcrenata</i>	✓	✓	
44	布纹蚶 <i>Arca decussata</i>	✓		
45	皱襞扇贝 <i>Pecten plica</i>	✓	✓	
46	长肋日月贝 <i>Amussium pleuronectes</i>	✓	✓	
47	海菊蛤 <i>Spondylus</i>		✓	✓
48	索氏铤蛤 <i>Lima Sowerbyi</i>		✓	
49	黄边鸟蛤 <i>Cardium flavum</i>		✓	
50	美女蛤 <i>Cirroe sorinta</i>	✓		

续表2

	生物种类	产地		
		白虎头与高德人工岩岸	滴水村	晋卿岛
51	日本镜蛤 <i>Dosinia japonica</i>	✓		
52	畸心蛤 <i>Anomalocardia flexuosa</i>	✓		
53	西施舌 <i>Macra antiquata</i>	✓		
54	斧蛤 <i>Donax</i>	✓		
55	樱蛤 <i>Tellina</i>		✓	
56	中国绿螂 <i>Claucomya chineusis</i>	✓		
57	海星 <i>Asterus</i>		✓	✓
58	海胆 <i>Echinus</i>	✓		✓
59	海参 <i>Holothurus</i>		✓	✓
60				

◎代表高德人工岩石岸的种类, ✓表示有分布。

16°25′/面积0.4平方公里,年平均气温26.4℃,海表温24—29℃。

(二) 群落的生物种类组成

(三) 分异度(多样性指数):

考虑到化石保存的特殊性以及晋卿岛没有个体统计数,由于限定了面积相似的前提,已存在可比的基数。因此,物种数可代表分异度。

结果:北海(白虎头) $D = 0.19$; 涠洲(滴水村) $D = 0.35$; 西沙(晋卿岛) $D = 0.42$ 。

从多样性指数可以看出两个问题:

第一,纬度越低,物种的多样性指数越高,这与现代生态学观察很早就发现的,小岛或远离大陆的岛比大陆的或离大陆近的岛种类要少(McArthur and Wilson 1967)的认识相矛盾。为此,笔者把白虎头沙滩生境附加高德人工岩岸生境改为高德泥沙滩兼人工岩石岸的生境进行计算,分异度 $D = 0.24$ 。结果仍然没有改变物种(多样性指数)分异度随纬度降低而增高的规律。

第二,涠洲滴水村分异度接近西沙晋卿岛而与北海白虎头相差甚远,显然不能用纬度差解释,基底又不是决定因子,难道是海流?

(四) 相似度计算

根据杰加德(1903)公式计算

$$\text{Jac系数} = \frac{C}{N_1 + N_2 - C}$$

涠洲滴水村与西沙晋卿岛比较

$$\text{Jac系数} = \frac{27}{35 + 42 - 27} = 0.54 \quad (\text{仅以珊瑚目比较Jac系数达}0.83)。表明两地有$$

较密切的亲缘关系。

涠洲岛滴水村与北海白虎头比较

$$Jac \text{系数} = \frac{9}{19 + 35 - 7} = 0.19 \text{ 表明两地有较大差别, 但有一定联系。}$$

北海白虎头与西沙晋卿岛比较

$$Jac \text{系数} = \frac{5}{19 + 42 - 3} = 0.085 \text{ 表明两地是绝然不同的群落生境。}$$

然而上述涠洲岛滴水村与西沙晋卿岛生物地理群落的较密切相关关系是通过什么环境要素与物质循环方式相互联系在一起的呢? 而与北海白虎头显著无关, 但又有联系, 它又是以什么环境要素把它们相对隔离的呢? 即地理边界是什么?

(五) 环境分析 (结构、功能与外界环境的统一)

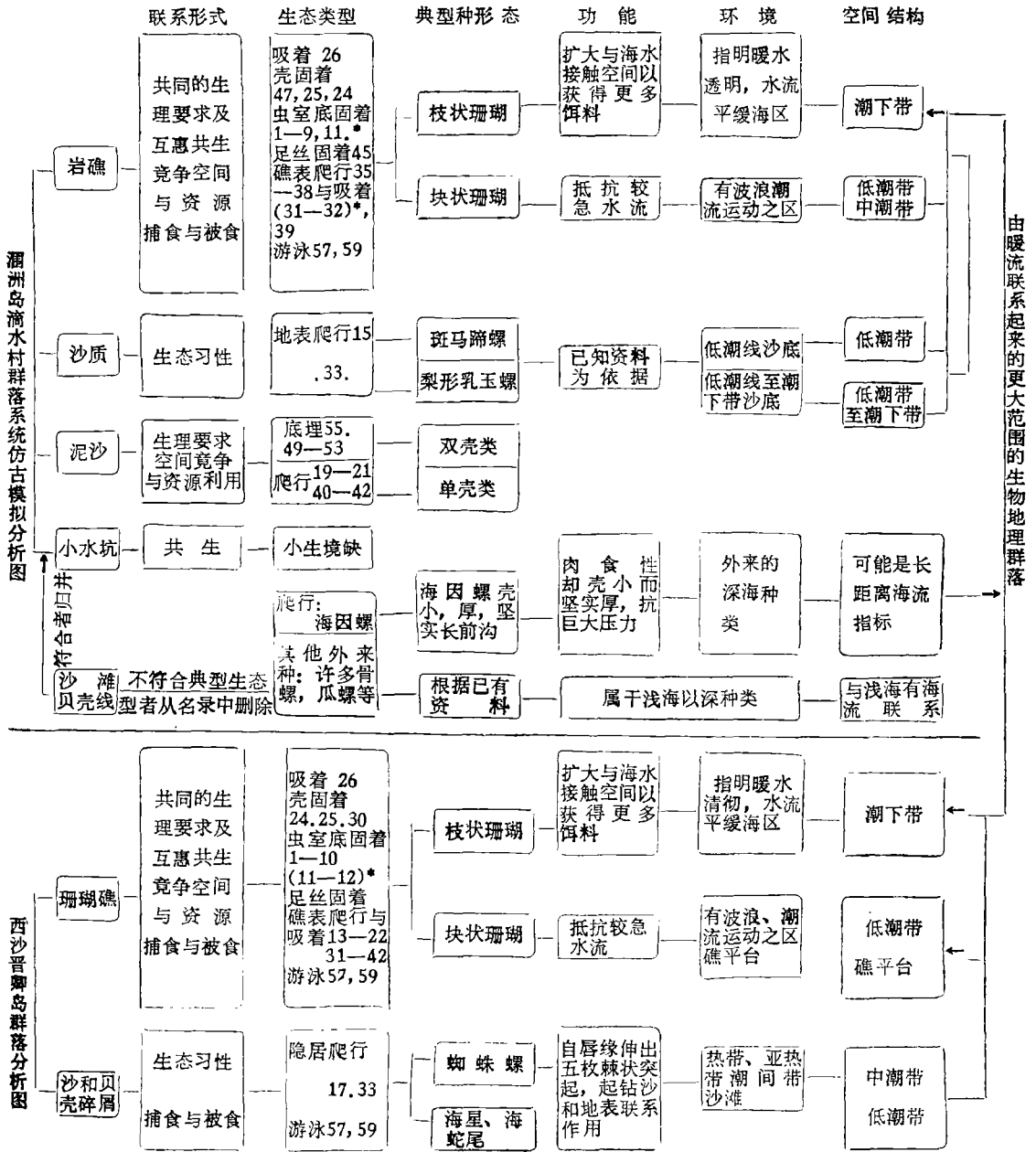
1. 环境的仿古模拟分析

下面是涠洲岛滴水村群落系统仿古模拟分析图, 通过采集的标本, 进行生物组合分析, 结合现场底质资料对照基本上区分了原地或异地成份, 勾画出群落系统的组成及空间结构轮廓, 是以鹿角珊瑚, 蜂巢珊瑚为优势的珊瑚礁生物群落系统。并根据螺类的形态功能分析, 找到与外系统联系的线索。

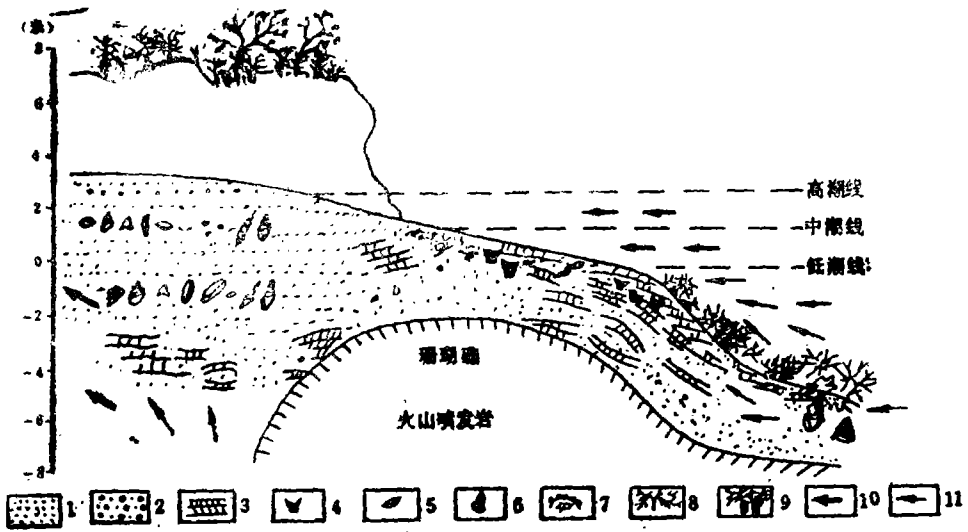
2. 环境的现代观察分析

把涠洲岛滴水村潮间带生物地理群落画一素描示意图。如图所示, 滴水村位于涠洲岛西南方, 为一宽阔海沙滩 (生物碎屑沉积) 和火山喷发岩堆积的海蚀平台, 接近低潮处开始进入珊瑚礁坪带。高潮带为沙质基底和散在岩石岸, 这一带生物贫乏, 在沙基底上只有死贝壳堆积的贝壳滩线。在中潮带, 基底为沙砾生物碎屑滩, 同样有一条沿潮线分布的贝壳滩, 在火山喷发岩海蚀平台上, 聚集着成群的蟹守螺和拟蟹守螺, 以摄食沉积的藻类而占有自己的生态位。吸附在岩缝壁上的褐棘螺, 不时在挪动位置, 似乎在摄食固着的苔藓和藻类。在一些小水坑生境里, 有块状的珊瑚, 树枝螵, 海藻, 小鱼, 小虾等共生在一起, 在岩缝或散在有泥沙砾石的岩沟里分布着以足丝固着的贻贝类和来此避阳的各种螺类。在低潮带可以看到拟枣贝, 阿文授贝在寻找有水的岩洞, 作为避敌和呼吸之所。岩石上, 岩壁上有海菊蛤, 猿头蛤固着。在低潮线可以捡到活的马蹄螺, 芋螺, 蝶螺等类群的螺类。从以上群落水平结构情况看, 多生境是该生物地理群落一大特点。

图 1 涠洲、西沙群落系统分析图



注: *号为优势种, 阿拉伯为数字为种类名录序号。



图例: 1.砂屑2.砂砾屑3.珊瑚礁4.火山喷发岩5.双壳类6.螺类7.块状珊瑚8.枝状珊瑚9.固着海藻
10.潮流水11.南海暖水

图2、涠洲岛滴水村海滨群落系统示意图

值得注意的是,由于岩礁岸段,一般风平浪静,海水清澈透明,依靠固着在强风浪拍击的岩石上来避敌,并靠波浪的进退来摄食浮游生物的藤壶、牡蛎几乎绝迹。因而,以它为食的荔枝螺、核果螺也找不到。使得岩石岸通常存在的浮游生物(生产者与一级消费者并存)→藤壶,牡蛎(二级消费者)→荔枝螺,核果螺(三级消费者)等所组成的能量流转,养分循环网络通道所组成的生物食物链在这里都消失无存。西沙晋卿岛的情况也是如此,这显然是枝状珊瑚繁盛的海区的珊瑚礁相生物群落种类组成结构上的重要特征之一。

在群落垂直分层结构上,不同程度暴露于空气中的种类,如蟹守螺、拟蟹守螺、以及钻蚀的石蛭,石缝中的贻贝类等则与大陆沿岸岩石基底,砂质基底的类群特性基本相似。它们都要受气候(气温:涠洲年平均 23°C ,北海 22°C),降雨量、波浪和潮流的影响,这是造成涠洲与邻近的北海大陆沿岸潮间带生物组合中,相似部分的根源。是它们相互联系的环境因子。

在低潮带至潮下带,则是由透明清澈的高温高盐水的接岸,上升时带来丰富的营养元,由火山喷发岩提供良好的固着基底,适于珊瑚和海藻生长,并以它们为中心,组成了稳定的,包括许多热带种,大量的暖水种的多功能通道的,多种营养结构的珊瑚礁动物群。珊瑚为这一动物群提供多种多样的栖息地和庇护所,藻类为它们提供丰富的饵料。因此,许多低潮带的螺类亦爬行寻食于此间。死亡的贝壳则大部分被搬运到沙滩潮线上,形成贝壳滩线。

高温高盐水究竟来自何方?水文资料(3)表明(见图3,4),它是在北部湾终年存在的逆时针环流带动下,由湾口东侧进入,一直延伸到涠洲岛或在环流的北端潜向涠洲。夏半年是南海暖流沿马来亚半岛东侧北上的一个分支,冬半年是黑潮暖流由菲律宾的巴士海峡进入南海的分支到达北部湾口与环流混合北上。这两支暖流既流向西沙又达涠洲,把西沙与涠洲

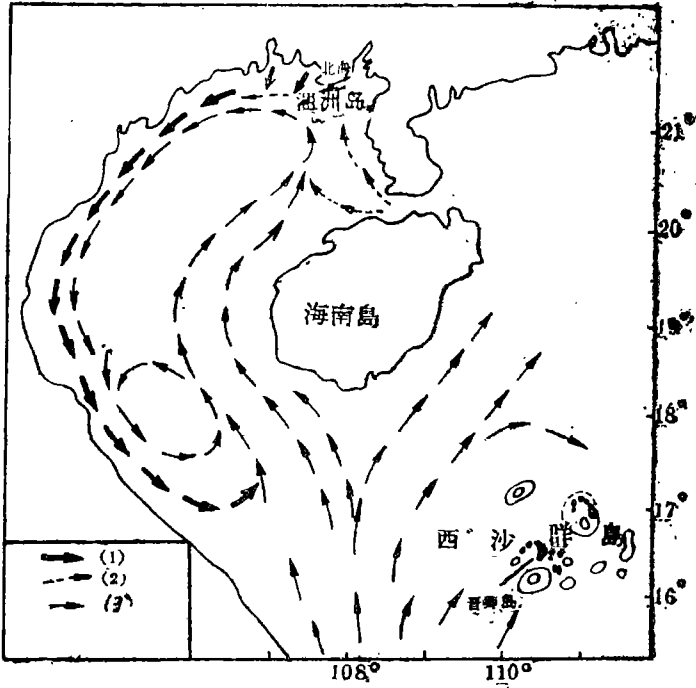


图3 夏半年南海北部海流示意图

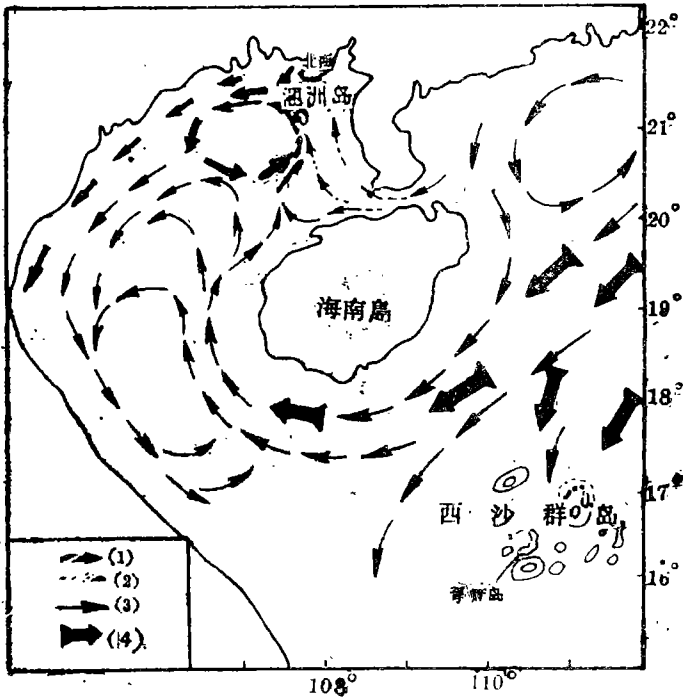


图4 冬半年南海北部海流示意图

岛低潮带和潮下带联系在一起,构成更大范围的生态系统—即更大范围的生物地理群落,产生了相似的珊瑚礁相生物群特征,造成了物种有一半同种属,石珊瑚目类群的相似度达0.83。而相距仅50公里的北海,却由于相对低温、低盐的大陆沿岸水把它们隔开,使涠洲岛的珊瑚不能继续向北散布到北海,并由径流带来的泥沙碎屑沉积,造成了陆源碎屑泥沙沉积相生态类型的生物类群。由此可见,造成北海与涠洲两地生物地理群落巨大差异的主要环境因子是海流和基底性质,海流是它们的地理边界。

海流边界的实质是海水温度和盐度特征。因此,古海流边界可根据古水温,古盐度推断。

(六) 涠洲岛珊瑚礁的地史考察

地史资料表明(4),在泥盆纪时期的地层中,在离现代海岸30公里的内陆的公馆的岩石基底上盛产中国六方珊瑚时,涠洲还是泥沙质的海盆。显然,当时的暖水与沿岸水的接触边界是在远离现代海岸线的大陆内,只是到了第四纪初,由于喜马拉雅运动第四幕影响,涠洲海区爆发了3—5次以上玄武岩等火山喷发,堆积了厚达164米的基性火山岩建造,并经过多次浮沉,才形成今天的海流格局和提供珊瑚生长的基岩,形成今天的涠洲岛珊瑚礁。据此,证明涠洲岛珊瑚礁是原地体而不是从西沙移来的异地体,涠洲与西沙珊瑚礁群落特征的相似,并非有深远的历史渊源,而是产生于近代海流的联系。

三、讨 论

(一) 众所周知,西沙群岛的动物区系是典型的热带区系,是属于热带印度—西太平洋区的印尼—马来亚区。而涠洲岛生物地理群落的系统分析表明与西沙较密切相关(D分别为0.35和0.42; Jac系数为0.54),而与北海有巨大差异(D分别为0.35与0.15; Jac系数为0.17)。涠洲岛,西沙(晋卿岛)是珊瑚礁相为主的生物群落,北海则是陆源碎屑泥沙沉积相的生物群落,它们的地理边界不是气候特征而是海流边界,涠洲与西沙通过南海高温高盐水把它们联系在一起,构成更大范围的生物地理群落。而北海与涠洲通过大陆径流,大陆沿岸水把它们相对隔开。由此得出涠洲岛无脊椎动物区系是属于热带,亚热带动物区系的过渡地带,是热带海滨无脊椎动物区系的最北部边缘的看法。

这一结论与传统成分分析所得结果相吻合。根据1985年涠洲岛生态调查中采集的标本和历史调查资料的记录,软体动物门(有壳)共有85种。其中,环布典型热带种13种,环热带—亚热带种23种,亚热带广布种16种。非遍布性种32种,其中,热带种11种,温带—亚热带种11种。显然,大部分种都是环布性种,说明涠洲与外界有深远的联系;热带种及热带—亚热带种占优势说明涠洲岛软体动物区系具有热带—亚热带过渡性质。

因此,本课题研究证明,古生物地理区划的研究也可用古生物地理群落分析对比进行。它能追踪地理群落的形成机制及其地理边界特征。但必须进行总体的生物地理群落的子系统组成比较,选择面积相当,基底相同或相似的群落进行分析,才能使分异度,相似度计算等定量分析,建立在可比的基础上。

在古生物化石采集时,基底相同或相似需要根据围岩的资料确定,面积相似的确定则需要围岩资料配合生物组合特征分析(主要了解环境的物理,化学因子,群落系统的组成状况)后才能确定。

进行古生物地理群落系统分析时,营养结构和物质循环分析是不可缺少的组成部分,尽管有困难。解决办法可通过群落种类组成结构特征,借鉴现代生物生态研究积累的成果进行间接分析,以及个体的形态功能分析。

困难的问题是即使在一个地层层面上所反映的生物面貌,实际上也是一段地质历程中的综合面貌,包含着许多群落演替序列信息。好在,从多样性指数测定中看到,在同一地理边界内不同小生境基底的多样性指数的差异大大小于地理边界外的同一基底的群落。同时平面上的多生境则相似于古群落的历史演替序列。因此,总的说来,并不影响仿古研究的可行性。

(二)就象濠洲岛那样,由于大洋暖流的侵入,而本地又因为当时地史上海陆分布的格局,加上有适于固着的岩石基底,而形成的珊瑚礁生物群落,并被包围在陆源碎屑与泥沙生物碎屑混合沉积中(它在地史上,将表现为灰岩、被复理石或混杂堆积所包围)。生物组合特征又与离它上千公里的西沙群岛相似,而与它相邻近的北海显著差异。很象是外来地体的证据,但地史考察,它又是原地体。上述事实说明以往的古生物地理的证据本身是多解性的。它只有在同一群落系统内进行系统分析,并结合地史考察和构造特征对照,才能得到肯定解。

(三)古生物地理群落与古群落的关系。在现代生态学中,生物地理群落与生物群落的概念是明确的,关系是清楚的,前者是最单一自然条件的生态系统,后者是生态系统中有生命那一部分的组合〔3〕。但在古生物地理群落与古群落的关系上,有必要明确。正在兴起的古群落研究、许多人的理解和限定的内含并不一致,但共同点都是以群落为单位进行生态系统研究〔1、2〕。这与古生物地理群落的内含是基本一致的。不同的是,古生物地理群落是古群落中,自然条件最单一的群落(即生态系统),它的目的在于强调进行古生物地理研究时的可比基数,相同的底质,相似的面积,以及只有一个环境因子决定着整个群落生态系统的结构功能特征。而且,它只研究地层的水平层面。

笔者认为,古生物群落的系统分析,古生物地理群落的分析对比,结合地史演变探讨,对于客观地确定古生物地理边界,提供地史时期古环境,古气候,古地理的客观论证,都将是十分有益的,较为精确的研究方法。是值得探讨的一个研究方向——即,广义的古生物地理学,或称之为古生态地理学。

本文初稿得到杨森楠教授,徐桂荣教授,杜宽平副教授的审阅,在此一并致谢。

参 考 文 献

- 〔1〕陈源仁,1984,生态地层学和群落古生态,成都地质学院学报。Vol, 6, NO, 4。
- 〔2〕陈源仁,1986年,关于古群落研究中,几个问题的讨论,成都地质学院学报Vol, 13, NO, 3
- 〔3〕华东师范大学等编,1982,动物生态学(下),人民出版社。
- 〔4〕辞海,79年版,P-1732,上海辞书出版社。
- 〔5〕黄厚哲,1984,生物学概论,高等教育出版社。
- 〔6〕海洋科学集刊第10集1975年8月科学出版社(P94-95)

THE STUDY OF SYSTEMATIC ANALYSIS OF
MODERN BIOGEOGRAPHIC COMMUNITIES
FOLLOWING THE ANCIENT ONES.

Huang Binqiang

(*China National Geology University*)

ABSTRACT

The Comparison study of imitations antiquities of biologic communities in Xishan Island, Weizhou Island and North Sea in this paper shows that it is possible to carry out the research on the division of paleontological geographic area by using the systematic analysis of paleontological geographic communities (including the selection of subsystem, the index calculation of diversities, the similarity calculation and the analysis of community structure and its environment). The intertidal invertebrate region of Weizhou Island belongs to the transition zone of tropical and subtropical realm which is the utmost north boundary of the tropic fauna realm. The author also clarifies the nature and the formation mechanism of biogeographic boundary in connection with the observation of geologic history.