

生物因素对双壳动物群地理分布的控制作用^{*}

刘 春 莲

(中山大学地球科学系, 广州 510275)

摘 要 生物因素对侏罗纪古大西洋双壳动物群地理分布模式的形成发挥了重要作用. 最主要的生物因素是双壳动物幼虫类型. 浮游异养型是最普遍的双壳幼虫类型, 其地理扩散能力大大高于非浮游异养幼虫类型. 前者可形成广泛的地理分布; 而后者往往形成较狭窄的地理分布, 并成为生物地理分区的重要标志. 非浮游异养幼虫类型双壳分子的比例从温带至热带呈下降趋势. 对双壳动物地理分布发生影响的其它生物因素还包括生活习性、摄食方式、再生产能力、适应能力及生物竞争等.

关键词 侏罗纪, 双壳动物, 幼虫类型, 地理分布控制

分类号 Q 915. 817. 4

生物均具有一定的地理分布模式. 有的生物类型分布广泛, 称之为世界性分子; 有的却仅限于一定的地理范围, 称之为地区性分子. 地区性分子是认识生物分布模式的重要标志. 许多因素可能对生物群分布模式的形成发生影响. 这些因素可分为 2 类: 生物的和非生物的因素. 对于非生物因素即环境因素对双壳动物地理分布的控制作用已有许多研究^[1,2], 而有关生物本身因素对双壳动物地理分布影响的讨论却较贫乏. 作者对古大西洋沿岸 9 个地区 (格陵兰, 英格兰北部及苏格兰, 英格兰南部, 法国北部, 法国南部, 西班牙, 葡萄牙, 摩洛哥, 以及中美洲的墨西哥和得克萨斯地区) 侏罗纪双壳动物群的研究表明, 双壳动物群地理分布模式的形成不仅依赖于外界环境因素, 生物因素也发挥了重要作用. 生物因素主要包括双壳类幼虫类型、生活习性、摄食方式、再生产能力以及生物竞争等, 其中以幼虫类型尤为重要.

1 幼虫类型的影响

双壳动物的散布主要发生于幼虫阶段^[3], 成年双壳类基本上是以底栖固着生活为主. 因此, 幼虫类型可以说是影响其地理分布最重要的生物因素. 双壳类有 3 种幼虫类型: 浮游异养型 (planktotrophic), 卵黄营养型 (lecithotrophic) 和直接发育型 (direct development)^[4]. 浮游异养型是最普遍的双壳幼虫类型, 这类幼虫以浮游植物为食, 营浮游生活可达到 3 个月; 卵黄营养型幼虫仅有很短的浮游阶段, 一般从几小时到几天, 幼虫以自己本身的卵黄为营养来源; 直接发育型没有浮游幼虫阶段, 即在胚胎发育后即进入成年

^{*} 收稿日期: 1997-06-27 刘春莲, 女, 41 岁, 副教授

底栖生活阶段. 由于后 2 种类型在营养来源方面的相似, 有的学者将这它们合称为非浮游异养幼虫类型 (non-planktotrophic larvae)^[5]. 浮游异养型与非浮游异养型的扩散能力差别很大. 由于浮游时间较长, 浮游异养型比非浮游异养型的扩散能力要大得多. 如果未受到其它外界因素的显著阻碍, 浮游异养型幼虫双壳分子能形成广泛的地理分布^[6], 可能发展成世界性分子. 而非浮游异养型双壳幼虫往往形成较狭窄的地理分布, 可能发展成地区性分子. 尽管其中的卵黄营养型幼虫有一短暂的浮游阶段, 但终因时间太短, 一般不能远离其父代所在地. 除非有特别有利的外界条件.

在幼虫散布过程中, 地理障碍具有直接的阻碍作用. 地理障碍主要指陆地阻隔及广阔深海. 由于浮游能力的差别, 浮游异养型与非浮游异养型对地理障碍的反应也是不同的. 浮游异养型幼虫由于时间充裕可通过各种途径成功越过这些地理障碍而到达适合其底栖生活的海域. 而非浮游型幼虫却极易被障碍中止迁移. 形成于侏罗纪早中期的北海高地 (North Sea High), 中断了北极海与特提斯海的联系^[7]. 一些非浮游型双壳分子, 如 *Dacryomya*, *Opis* (*Trigonopsis*), 首先出现于摩洛哥, 然后逐渐向北迁移分别达到英格兰南部和北部海域, 但它们明显受到北海隆起的阻挡而不能再向北继续迁移.

对双壳动物来说, 大规模的海退造成其生活环境的恶化, 因而可能提高生物绝灭率. 而这一效应在非浮游异养型双壳中的反应要强烈得多. 晚侏罗世 Tithonian 期曾发生双壳动物绝灭事件, 它是全球性海退造成的结果. 在被调查的 9 个区内, Kimmeridgian 期有 13 个非浮游异养型双壳科分子出现, 到了 Tithonian 期, 其中 4 个科的分子完全消失, 其它科的分异度大大降低, 消失率达 38.5% (图 1).

约 60%~75% 的海相双壳类经历浮游异养型幼虫阶段^[5]. 这些双壳类具有形成世界性分布的能力. 仅小部分双壳动物由非浮游型幼虫发育而来. 原鳃双壳类古栉齿亚纲 (Palaeotaxodonta) 和隐齿亚纲 (Cryptodonta) 的分子全部为非浮游异养型. 异齿类双壳中一部分科的分子具非浮游异养幼虫发育阶段.

古大西洋沿岸 9 个地区侏罗纪双壳类共 231 个属 亚属, 54 个属 亚属为非浮游异养型幼虫双壳分子, 占 23.5%. 这一数据基本上支持了上述估计值. 其中大部分分子确实仅限于一定的地理分布范围, 不少还被作为双壳动物地理分区的重要代表分子. 早侏罗世的 *Hippopodium* 和晚侏罗世的 *Discoloripes* 是北方生物区 (Boreal Province) 最特征的分子. 它们的分布范围即作为北方区的界线标志. 许多特提斯区 (Tethyan Realm) 典型双壳分子如 *Daharina*, *Opisoma*, *Opis* (*Trigonopsis*), *Platymyoidea*, *Dacryomya* 也属非浮游异养型双壳类. 此外, 还有大量其它非浮游异养型双壳属 亚属限于更狭窄的地理范围. 随着时间的推移, 它们的分布范围也没有明显的扩大, 是范围更小的地区性分子, 例如, *Astarte* (*Leckhamptonia*), *Eriphylopsis*, *Perampliata*,

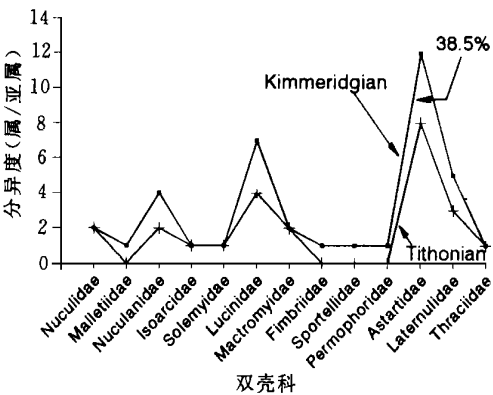


图 1 13 个非浮游异养型双壳科在 Kimmeridgian 期和 Tithonian 期的分异度

Fig. 1 Diversity of 13 non-planktotrophic bivalve families in the Kimmeridgian and Tithonian

Pseudopsis, *Prorokia*仅出现于英国南部地区,个别可达英国北部,或向南至法国北部;*Lusitanula*, *Laternula*, *Plectomya*, *Nuculana* (*Praesacella*) 主要限于葡萄牙的 Lusitanian盆地,个别可达到邻近的法国西南部。*Vokesella*和 *Nevenulora* (*Jagonoma*)仅限于 Kimmeridgian期的法国北部巴黎盆地,并由于 Tithonian期的海退事件影响迅速绝灭。

另外,还有一部分非浮游异养型双壳类,当它们刚刚出现时,分布范围很窄,但随着时间的推移,加上有利环境,分布范围逐渐扩大,如 *Mesomiltha*, *Cercomya*和 *Naculoma*即是所谓的新地区性分子 (neoenemics)。*Mesomiltha* 最初见于 Pliensbachian期,限于英国南部,自 Toarcian后向南扩展,到 Bathonian其分布范围已遍及法国北部和西南部、葡萄牙以及摩洛哥。*Cercomya* (*Capillmya*)最早出现于 Aalenian期,直到中侏罗世 Callovian期其分布仅限于摩洛哥,自 Oxfordian期后才向北扩展至葡萄牙和法国北部。典型的太平洋分子 *Codakia* (*Epilocina*)也是这种情况。它于晚侏罗世 Kimmeridgian期先见于中美洲海域,到 Tithonian期才迁移至欧洲。

现代软体动物幼虫类型分布规律的研究结果表明,非浮游异养幼虫型双壳分子的比例从温带到热带呈下降趋势。侏罗纪非浮游异养型双壳分子在古大西洋沿岸地区的分布,虽然没有一个规则的从北至南逐渐降低的趋势,但是可看到北部地区 (从格陵兰到法国南部) 非浮游营养型双壳类的百分比高于南部 (从西班牙到摩洛哥) (图 2)。北部各区在侏罗纪期间位于温带,而南部各区位于低纬 30°以内地区。因此,这一结果与现代双壳的分布特征是吻合的。

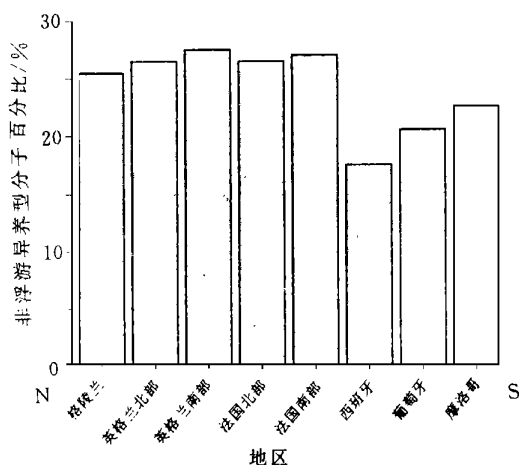


图 2 侏罗纪非浮游异养型双壳动物分子的纬度分布

Fig. 2 Latitudinal distribution of Jurassic non-planktotrophic bivalves in the Proto-Atlantic

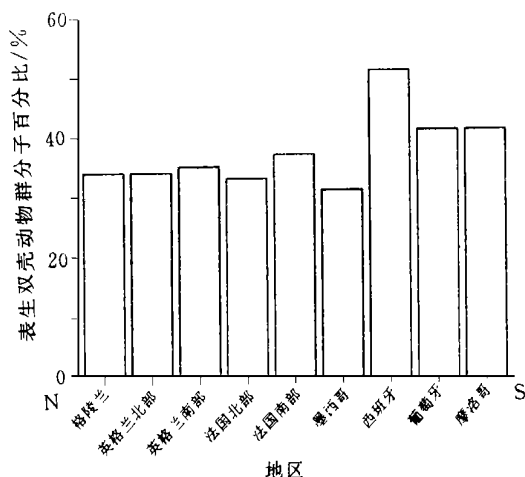


图 3 侏罗纪表生双壳动物群的纬度分布

Fig. 3 Latitudinal distribution of Jurassic bivalve epifauna in the Proto-Atlantic

2 生活习性与摄食方式的影响

根据生活习性双壳类可分为表生动物群、内生动物群以及半内生动物群。绝大部分双壳类是内生掘穴动物^[8]。在古大西洋地区获得的 231个侏罗纪双壳属 21属中,约 38%是表

生双壳动物群, 62% 为内生动物群 (其中 9% 为半内生动物群)。所有非浮游异养型双壳动物均属于内生动物。南部地区的表生双壳动物百分比值明显高于北部地区 (图 3), 尤其是那些固着生活的类型, 由南向北的减少特别显著。相应地, 内生双壳动物比值则是南部低于北部。这一点与前面提到的非浮游营养型双壳比例南部低于北部的特征是一致的。同属内生动物群, 但在不同纬度分异度也是有差别的。一般来说, 北部的分异度高于南部。

浅海双壳类营 2 种基本摄食方式: 食悬浮物质和食沉积物质。绝大部分双壳类是悬浮物摄食者。其中包括所有的表生类型以及那些硬底质掘穴内生类型^[9]。极少数双壳类是沉积物摄食者。主要是那些软底质内生双壳类。也就是说, 摄食类型与海底底质的性质有直接的关系。在古大西洋地区有以下侏罗纪双壳科的分子是以沉积物作为食物来源的: Nuculanidae, Nuculidae, Malletiidae, Isoarcidae, Quenstedtiidae, Sowerbyidae, Tancrediidae, Pholadomyidae 和 Thraciidae。这些科在北部的分异度高于或等于南部的分异度。

3 其它生物因素的影响

可能影响双壳类分异度的其它生物因素包括生物再生产能力、适应性以及生物竞争等 (遗憾的是, 关于这些生物因素对侏罗纪双壳动物群的影响, 未能获得具体的数据, 只能作一般性讨论)。很显然, 生物的再生产能力和适应能力愈高, 就愈易形成广泛的地理分布。“r”型选择的机遇种具有较高的再生产率, 对环境有较高的承受力, 可获得广泛的地理分布; “k”型选择的平衡种再生产率低, 只能生存于稳定的环境中^[10], 有可能发展成地区性分子。机遇种往往经历浮游异养型幼虫阶段, 而平衡种多为非浮游异养型幼虫类型。

生物间的竞争机制造成相互排斥的结果。侏罗纪双壳类中的一个著名例子是早侏罗世的大型双壳 *Weyla* 与 *Pseudopecten* 的分布模式。根据 Hallam 的观点^[1], 这 2 个属有相似的生活习性和生境需求, 因而它们在地理分布上是相互排斥的, 具有各自的生活领域。在有大量 *Weyla* 出现的地区则一般不会有 *Pseudopecten* 出现。

参 考 文 献

- 1 Hallam A. Jurassic bivalve biogeography. *Paleobiology*, 1977, 3: 58~73
- 2 Hallam A. Distribution of fossil marine invertebrate in relation to climate. *Geological Journal Special Issue*, 1984, 11: 107~125
- 3 Piccoli G, Sartori S, Franchino A, et al. Mathematical model of faunal spreading in benthic palaeobiogeography (applied to Cenozoic Tethyan molluscs). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1991, 86: 139~196
- 4 Sastry A N. Pelecypoda (excluding Ostreidae). In Giese A C, Pearse J S, eds. *Reproduction of marine invertebrates V. molluscs, pelecypods and lesser classes*. New York: Academic Press, 1979. 113~292
- 5 Jablonski D, Lutz R A. Molluscan larval shell morphology: ecological and paleontological applications. In Rhoads D C, Lutz R A, eds. *Skeletal growth of aquatic organisms*. New York: Plenum Press, 1980. 323~377
- 6 Kauffman E G. Cretaceous bivalvia. In Hallam A, ed. *Atlas of palaeobiogeography*. Amsterdam: Elsevier, 1973. 353~383

- 7 Ziegler P. Evolution of the arctic- north atlantic and the western tethys. Tulsa The American Association of Petroleum Geologists, 1988. 1~ 197
- 8 Stanley S M. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). Beuleler, Colorado Geological Society of America, 1970. 1~ 296
- 9 Morten B. Feeding and digestion in bivalvia. In Saleudan A S M, Wilbur K M, eds. The Mollusca 5, Physiology 2. New York Academic Press, 1983. 65~ 147
- 10 Dodd J R, Stanton R T. Paleocology. New York John Wiley & Sons, 1990. 1~ 502

Biological Effect on Jurassic Bivalve Distribution Patterns

Liu Chunlian *

Abstract Biological factors have an apparent effect on the geographic distribution patterns of Jurassic bivalves in the Proto-Atlantic. The most important factor is the larval type. The planktotrophic larvae, which are the most common ones, are able to disperse much more widely than non-planktotrophs and can achieve an extensive geographic distribution. Bivalves with non-planktotrophic larvae tend to have smaller geographic ranges and may develop endemics, which are useful in recognizing bioprovinces. The proportion of non-planktotrophs declines from the temperate zone to the equatorial areas. The other biological factors influencing bivalve distribution include life habit and feeding type, reproductive capacity, adaptability and competition.

Keywords Jurassic, bivalves, larval type, distribution control

* Department of Earth Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China