

滇东曲靖上志留统关底组若干腕足动物 居群的生态特征

王 雪*

(济南大学地理系, 济南 250002)

内 容 提 要

依据居群生态学的理论, 采用大小-频率直方图和生存曲线, 对采自滇东曲靖上志留统关底组的 4 种 14 个腕足动物居群进行分析对比, 尝试性地阐述了居群结构与沉积环境、居群形态变异与沉积环境之间的关系。

关键词 大小-频率直方图 生存曲线 居群结构 先机种 平衡种

一、前 言

居群被引入生态学的研究领域始于本世纪 30 年代。早期的研究注重居群的规模和密度。本世纪 60 年代起, 运用实验手段和数学方法研究居群的规模和其组成分子的出生率、生长率和死亡率等, 建立了一些普遍适用的逻辑方程。同时, 着眼于研究居群的起源和发展模式 (Odum, 1971; Hutchinson, 1978; Levinton and Bambach, 1970), 从而使居群的研究得到了迅速的发展, 许多生态学者亦开始致力于探索环境条件对居群特征的影响, 从 60 年代后期, 他们便逐渐地将居群生态学的研究方法, 应用于研究化石记录中的居群 (Levinton, 1970; Hallam, 1972; Valentine, 1973), 并将其作为由个体机能、居群生态、群落生态、生态地理区和生态系统演化构成的古生态学理论体系的重要环节。

本文对滇东曲靖上志留统关底组的几个腕足动物居群作了尝试性分析, 着重讨论了居群的结构变异和形态变异与沉积环境之间的关系。

二、居群生态学的有关概念

任何一个物种都是由许许多多个体组成的, 这些个体占据着一定的分布区。在其分布区内, 既有适合其生存的环境, 也有其不适合的环境。物种就是在其分散的、不连续的环境里形成不同大小的个体群——居群。居群的大小往往随着时间的推移而变化。因此, 居群是在一定时间内占据一定地区(或空间)、由同一个种的个体组成的生物系统。居群的研究可大至全世界范围的蓝鲸居群, 小至实验室中饲养的一瓶草履虫。

在现代生物学中, 研究同一个物种的居群, 便是研究它的由地理隔离造成的个体群。而

* 现在单位地址为河北涿州市(11号信箱)外事处, 邮编 072751。

对古生物工作者而言,除此之外,还须研究由时代隔离而形成的同一个物种的不同时代的个体群。在同一个连续有序的地层剖面上,任何被无化石层隔开的、分布于两个层位之中的同种化石,可视为两个时代居群。

居群的生态学特征包括:密度、出生率、死亡率、年龄分布、生物潜能、分散和增长型等等。居群也具有一些遗传特征,与居群生态学有关的有:适应能力、繁殖适度(达尔文主义的)和持续力(即长期地重产后代的能力)(Dempster, 1975)。理论上,居群生态学的研究可综合为5个主要的方面:

1. 居群的生长

研究居群由一个小的初始规模发展到最大规模的过程,以及居群规模发展速度与环境之间的关系。在有利的环境条件下,居群规模可迅速增大;在不利的条件下,居群规模增大缓慢或停止不前。

2. 居群的结构

研究居群内个体的年龄分布。居群结构既受控于居群的内在性质,也取决于环境条件等外部因素。现生生物的居群结构,一般用生命表和生存曲线表示。分析化石居群时,最普遍的是以生存曲线表示。

生存曲线的制作原理,是将某一居群内的个体看作是同时出生的,即属于同一个生殖股。随着时间的推移,该股内的个体陆续死亡,而留下某些幸存者。以生存下来的个体数目为纵坐标,以生殖股的最大寿命期为横坐标构成坐标系。在这种坐标系中绘出的曲线,即是生存曲线——一个生殖股的生存踪迹(Dodd and Stanton, 1981)。

3. 居群规模的变化

研究居群规模在几年或几十年内发生的长周期变化以及探讨引起这些变化的原因。

理论上,生态学家们把居群规模变化特别显著的物种,叫作先机种。先机种具有较广泛的生境,在适当的条件下,能够迅速扩大居群的规模;能适应较大范围内的环境条件的变化,在年轻的栖息地最为常见。与先机种相反,居群规模很少随时间而变化的物种被叫作平衡种。平衡种能够保持其居群规模接近环境的承载能力,为最有效地获取某种食物资源而特化,因而其生境较窄。

在化石中识别先机种的标志有以下几个方面:1)该种在组合中很丰富,通常占总体比例的85%以上;2)在某一等时的地层内广泛分布;3)在被无化石层隔开的若干层位内重复出现;4)分布在各种岩相的地层中;5)先机种往往富集于低分异度的动物群中;6)个体形态多变(Levinton, 1970)。

平衡种与先机种具有大体相反的特征:1)平衡种在组合中可以相对富集,但一般不超过先机种所占的比例;2)出现于一定的岩相内;3)在岩性单调的含该种化石的剖面内连续分布;4)因某种生活方式而特化;5)往往出现于高分异度的动物群中;6)个体形态变异较小(Dodd and Stanton, 1981)。

4. 分布和疏散

分布指的是居群内个体之间在生活空间方面的配置关系。分布有3大类型,即随机的、均匀的和簇状的(Odum, 1971)。

疏散是指个体或散布器官、扩散体(种子、孢子和幼体等)进入或离开居群和居群栖息区域的运动。疏散亦有3种形式:1)迁出——离开的单向运动;2)迁入——进入的单向运动;

定有 6 属 7 种: *Atrypoida foxi* Jones, *Atrypoida phoca* (Salter), *Molongia uniplicata* (Grabau), *Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang, *Nikiforovaena sinensis* Rong et Yang, *Howellella qujingensis* (Fang), *Lingula* sp.。它们主要分布于关底组底部的泥岩和中部的泥灰岩、灰岩中(插图 1)。

2. 关底组几个腕足动物居群结构分析

产于关底组中下部(不包括底部泥岩)的腕足类化石,双壳铰合与分离的比率均大于 95%;微细构造保存良好;化石个体的壳长从 1.8mm 至 32mm 均有。由此推测,这一部分标本基本上属原地埋藏。

统计每一含化石地层中的化石总数,并计算不同种化石的个体数在同一层的动物群中所占的比例(表 1)。

表 1 每种化石个体数及在同一层的动物群中所占比例
Number of specimen of one species and ite percent in the same stratum

种 名 层 位	<i>Molongia</i> <i>inplicata</i>	<i>Howellella</i> <i>kuan-tiensis</i>	<i>Striispirifer</i> <i>yunnanensis</i>	<i>Atrypoida</i> <i>foxi</i>	<i>Atrypoida</i> <i>phoca</i>	<i>Nikiforoveana</i> <i>sinensis</i>	<i>Lingula</i> sp.
QG24	147/60%		60/24%	40/16%			
QG23	126/60%		40/19%	45/21%			
QG22	88/73%	19/16%		14/11%			
QG21	30/63%		18/37%				
QG19	129/100%						
QG16	255/60%	90/21%		88/19%			
QG15	71/74%		14/14%	11/12%			
QG14	158/11%		59/4.3%	1156/84%	4/0.2%	1/0.07%	
QG13-1	197/30%		67/10%	387/59%	7/1%		
QG4	164/91%		14/7%	4/2%			
QG2	322/38%	118/14%		408/47%	9/1%		
QG1	112/79%	9/6.3%	17/1%	3/2%			1/0.7%

将产于同一层位的、同一个种的个体看作是一个时代居群。测量居群内每一个体的壳长。假定该种动物为终生生长,最大个体便代表最大年龄。采用大小-频率直方图和生存曲线表示各个居群的结构。

大小-频率直方图的制作方法:以壳长为横座标,以化石个体出现的频数为纵座标,构成座标系。将所测得的同一居群的个体壳长,以 1mm 为单位分成若干组。在横座标上找出每组的壳长范围,在纵座标上找出每组个体出现的频数。由此产生一个个长方柱,这种图形即是大小-频率直方图。

生存曲线的制作方法:以生存下来的个体数在整个居群中所占的百分比为纵座标,以最大个体壳长作为 100%划分横座标,构成座标系。用采得的某一居群的标本总数,减去其大小-频率直方图上第一组频数,提出第一组的生存个体数。用第一组生存个体数减去大小-频率直方图上第二组频数,得出第二组生存个体数,依此类推。最后将生存个体数转换成占居群标本总数的百分比,标注在座标图中,并将其连成一条曲线——生存曲线。

笔者根据所采腕足类化石标本的数量和质量,选择分析 *Molongia uniplicata* (Grabau) 的 6 个居群(插图 2—7), *Atrypoida foxi* Jones 的 4 个居群(插图 8—11), *Howellella qujingensis* (Fang) 的两个居群(插图 12,13)和 *Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang 的两个居

群(插图 14,15)。

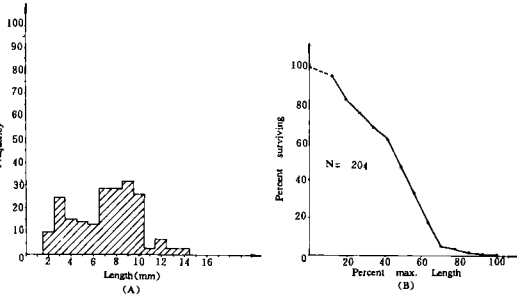
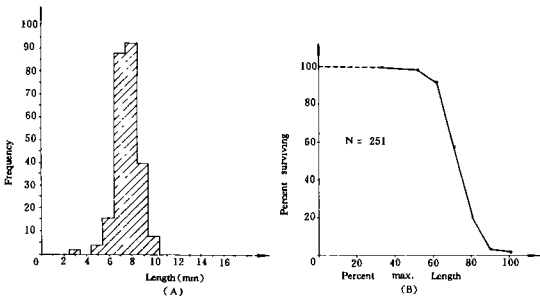


插图 2 MQG2* 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B) 插图 3 MQG4 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and Survivorship Curve (B) of MQG2* Size-Frequency Histogram (A) and Survivorship Curve (B) of MQG4

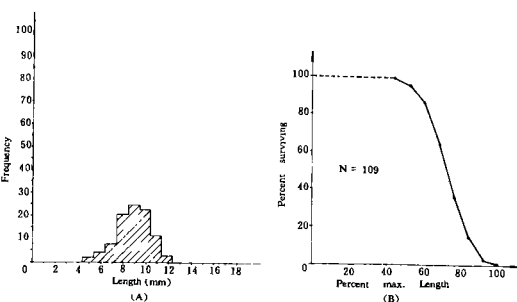
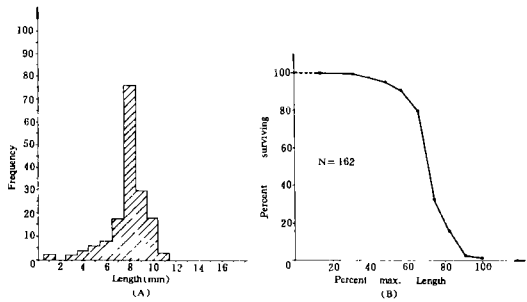


插图 4 MQG13-1 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B) 插图 5 MQG14 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and Survivorship Curve (B) of MQG13-1 Size-Frequency Histogram (A) and Survivorship Curve (B) of MQG14

大小-频率直方图和生存曲线能够揭示哪些信息呢？

以 MQG2 居群为例：由该居群的大小-频率直方图(插图 2A)可知，其最小个体的壳长为 2.5mm，最大个体的壳长为 10.5mm。直方图呈单峰态，显示该居群在发展过程中经历过一次死亡高峰。

该居群的生存曲线(插图 2B)，其最陡的线段显示居群的死亡高峰。对于 MQG2 居群，是在最大个体壳长的 76%处出现的。在死亡高峰出现之前，死亡率是逐渐增高的，而其后死亡率又逐渐降低。所以，生存曲线的整体形态为上凸形。

3. 居群特征变异与沉积环境之间的关系

1) *Molongia uniplicata* (Grabau)居群结构差异反映出环境的水深变化和扰动情况不同

笔者将所做的 6 个 *Molongia uniplicata* (Grabau)居群的生存曲线绘制在一张图上(插图 16)，可看到生存曲线的凸度逐渐右移，死亡高峰出现的时期逐渐向最大年龄靠近。这种变化是否与某一环境因素有关呢？*

• M——属名(*Molongia*)的第一个字母；Q——采集地点(Qujing)的第一个字母；G——关底组(Guandi)的第一个字母；数字——组内分层序号。

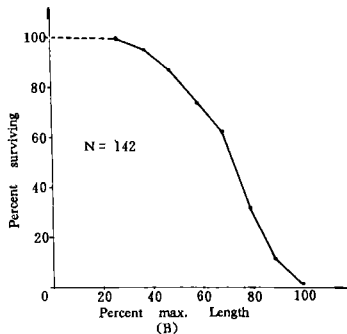
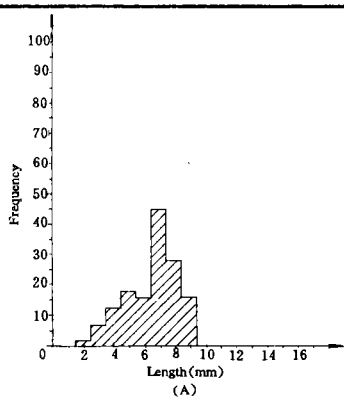


插图 6 MQG16 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of MQG16

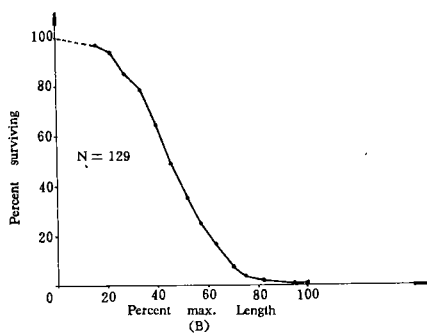
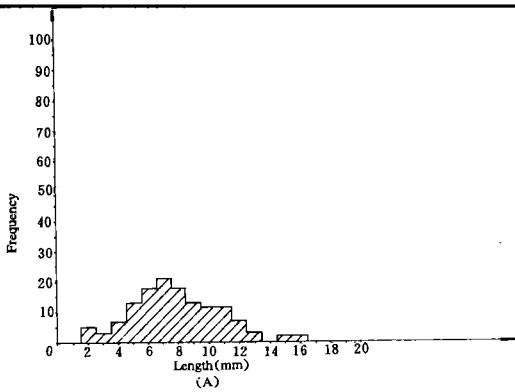


插图 7 MQG19 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of MQG19

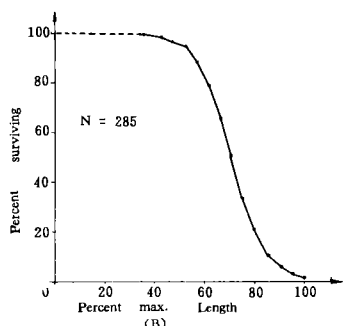
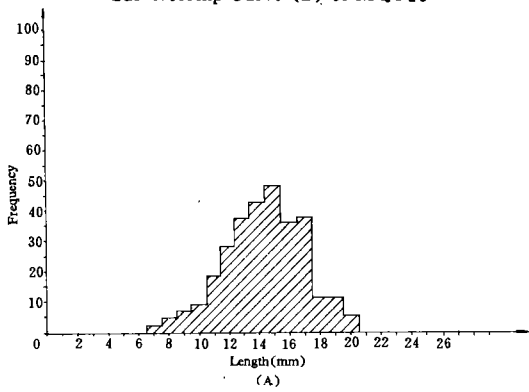


插图 8 AQG2 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of AQG2

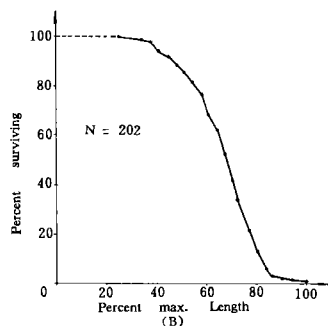
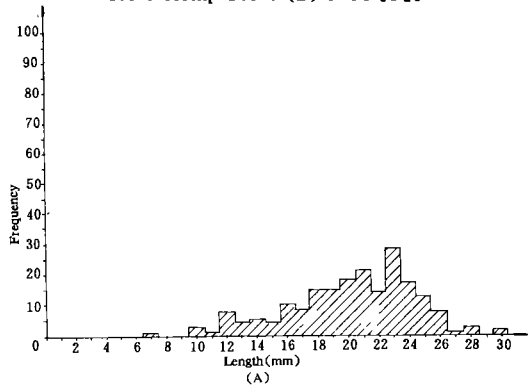


插图 9 AQG13-1 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of AQG13-1

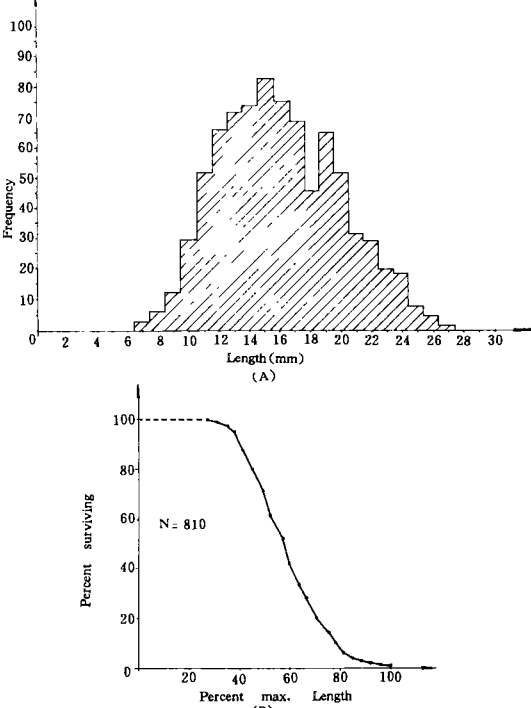


插图 10 AQG14 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of AQG14

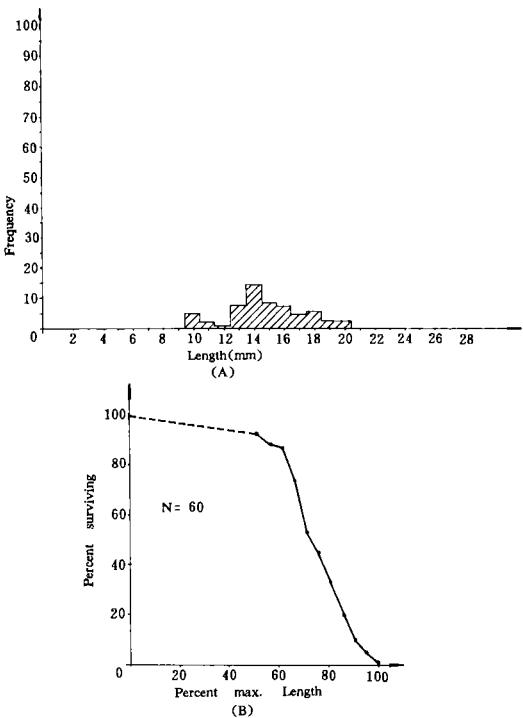


插图 11 AQG16 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of AQG16

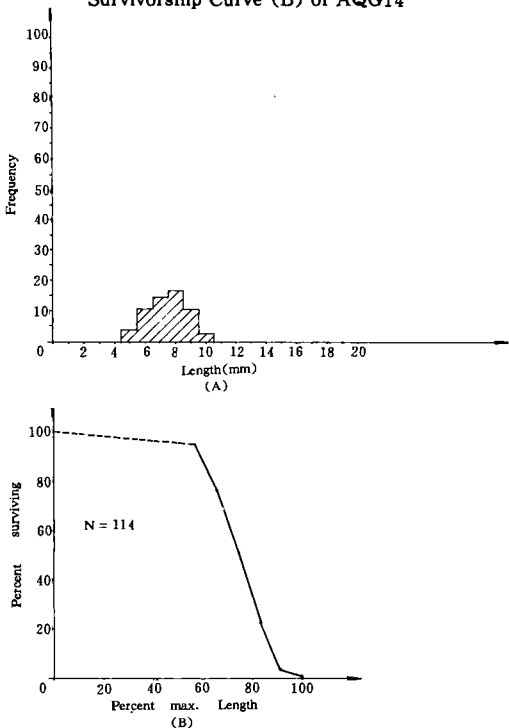


插图 12 HQG2 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of HQG2

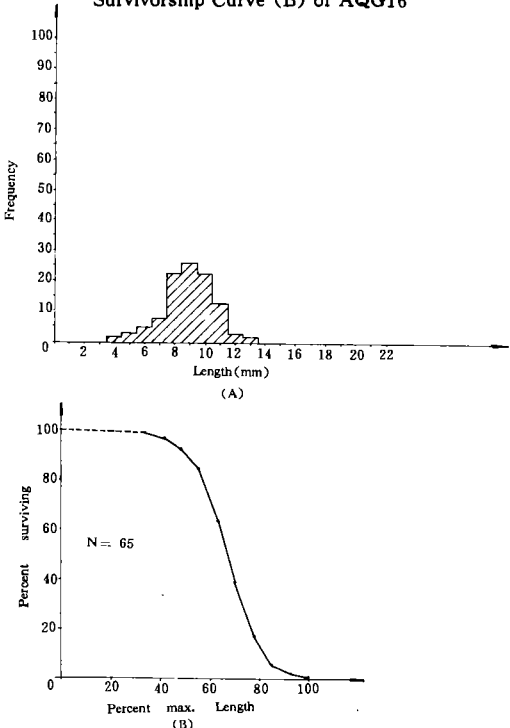


插图 13 HQG16 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of HQG16

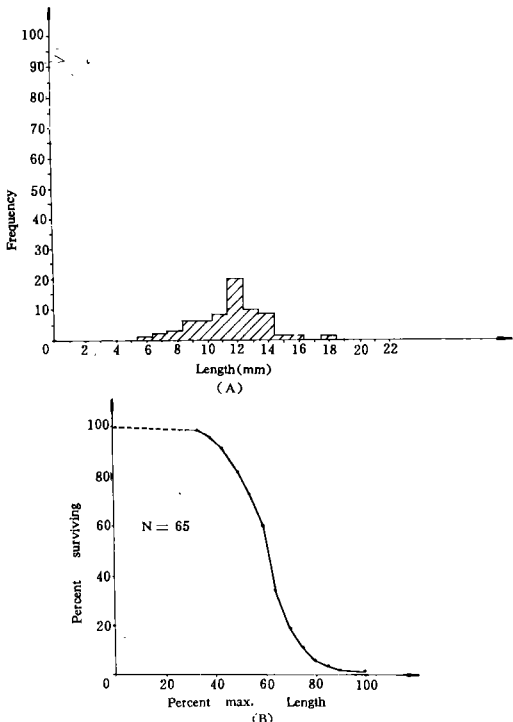


插图 14 SQG13-1 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of SQG13-1

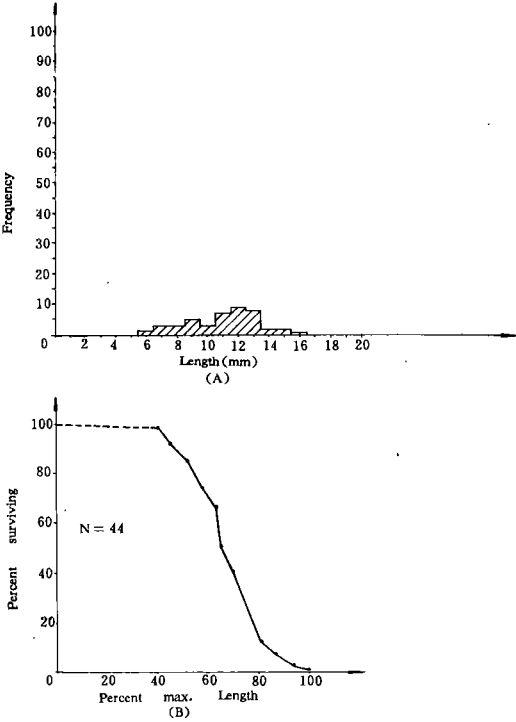


插图 15 SQG14 的大小-频率直方图(A)和生存曲线(B)
Size-Frequency Histogram (A) and
Survivorship Curve (B) of SQG14

将围岩化学分析所提供的含泥量及波纹构造所指示的水体扰动情况综合在插图 16 上。可清楚地看出,随着围岩含泥量的减少,水体趋于平静,居群生存曲线的凸度逐渐右移。居群的生理寿命越来越大。

当进一步探讨造成这种现象的原因时,发现这与 *Molongia uniplicata* (Grabau) 本身的形态和生活方式有关。该种腹壳的喙部具有茎孔,营固着的生活方式。壳面发育较粗的放射褶,壳体前缘为锯齿形。推测其最适宜的生活环境为平静的水体,含介壳的,不均匀固结的碳酸盐底质。因为它的锯齿形前缘在进水的时候对大的砂粒有阻挡作用,却不能阻挡细小淤泥的进入。若淤泥过多会造成体腔堵塞而导致死亡。

按照一般的常识,沉积区离海岸越远,所含的陆源碎屑物质(泥沙)越少,插图 16 即指示出 6 个 *Molongia uniplicata* (Grabau) 居群的生存曲线以凸度的渐变反映环境水深因素由浅至深的变化。

从表 1 还可发现:虽然 *Molongia uniplicata* (Grabau) 最适宜的环境为静水碳酸盐底质,但它在动荡的水体中仍可生存,在泥质底质上也能活。它分布于关底组每一个含化石的地层中,并且在各单层的动物群中所占比例从 11.5%—100% 不等。因而,具备先机种的特性。

2) 4 个 *Atrypa foxi* Jines 居群的形态变异和结构差异与基底性质密切相关

将 4 个居群的生存曲线(插图 8B—11B)进行比较,发现有这样的共性:除了 AQQ14 外,有 3 个居群在最大个体壳长的 75% 左右出现最大死亡率。这是否反映了生物的某种内

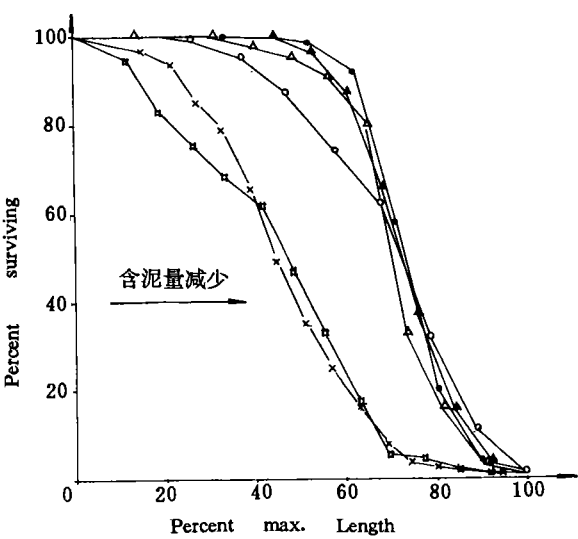
在性质？例如：周期性产卵而造成大量的能量消耗，或生命过程中生活方式的改变造成的。根据 Smith (1976), Copper (1977) 的研究成果，*Atrypa foxi* Jones 在生命的早期是以肉茎固着在生物碎屑或小的硬体上生活的。后期则肉茎萎缩退化，而采取躺卧在基底上，或以加厚的壳顶部与基底接触的生活方式。生活方式的改变，使它的壳体前缘与海底的距离更近，水体稍有扰动，浑浊的海水便携带泥沙，很容易堵塞其体腔而导致死亡。生存曲线揭示出的这一信息，对于此后解释该种内居群的形态变异极为有用。

对 4 个 *Atrypa foxi* Jones 居群的生存曲线进行对比，还发现：AQG14 的死亡高峰出现较早，在最大个体壳长的 53% 处。推测它的生活环境与其它 3 个居群相比较为不利，或者说扰动性较强。为了证实这种推测，在 AQG14 中随机选取 14 枚标本磨片，发现均未保存腕螺构造。在其体腔内有两种充填物，下部为泥灰质，上部为泥沙。这就证实它的生活环境具有弱往复水流的浅水。水流的振荡作用使腕螺未能被保存下来，但水流的强度仍不足以破坏整个壳体或将其带走。

比较 4 个 *Atrypa foxi* Jones 居群的总体形态，发现有的居群中个体又小又圆，有的则又大又扁，有的居中。这种现象有否规律可循？它与底质性质有无关系？

取 4 个居群组成个体的壳长和球度作散布图(插图 17)。可见居群个体越小，则球度越高。当把围岩的含泥量也标出时，反映出一个规律，即围岩的含泥量越高，居群个体越大，球度则越小。反之，围岩含泥量越低，则居群个体越小，球度越大。

将 4 个居群的平均壳长、壳宽和壳高及球度，与围岩的含泥量列入表 II，随着围岩含泥量的渐变，这 4 项指标亦在渐变。



居群代号	上图符号	围岩含泥量 水体动荡情况	死亡高峰出现于 最大个体壳长的
MQG4	— □ —	100% 平静	59%
MQG19	— × —	100% 存在底流	42%
MQG16	— ○ —	16.37% 存在底流	73%
MQG13-1	— △ —	52.68% 平静	69%
MQG14	— ▲ —	34.68% 平静	72%
MQG2	— ● —	19.2% 平静	76%

插图 16 *Molongia uniplicata* (Grabau) 居群的生存曲线叠置图
及围岩含泥量表

Relation between Survivorship Curves and mud content of
country rocks of *Molongia uniplicata* (Grabau) populations

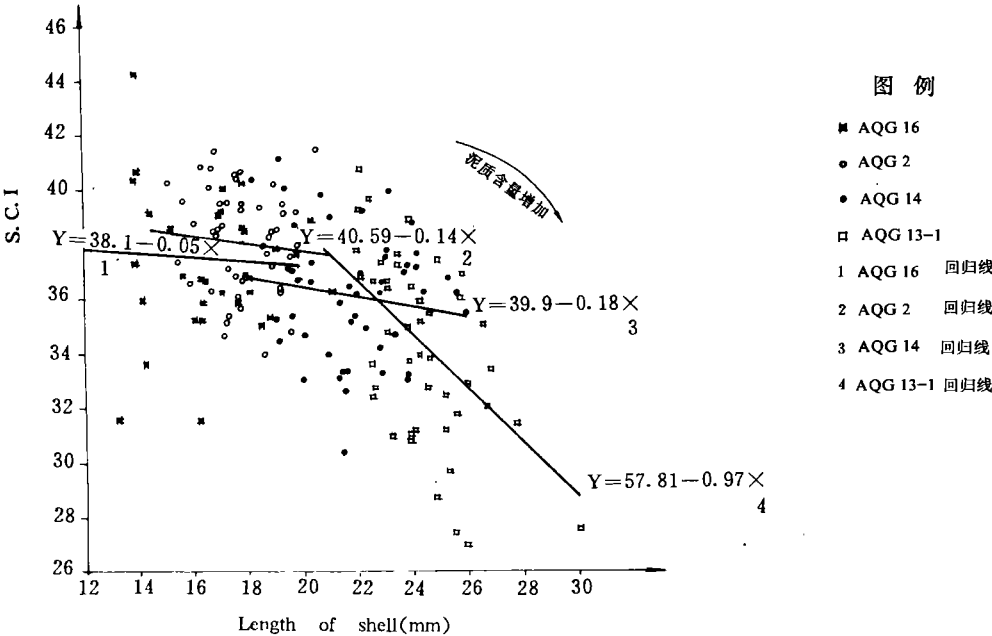


插图 17 *Atrypoides foxi* Jones 居群的壳长及球度散布图
Dispersity of S.C.I. and length of shell of *Atrypoides foxi* Jones populations

表 I *Atrypoides foxi* Jones 居群的表型关系及其围岩泥岩含量表
Relation between phenotypic and mud content of country rocks of *Atrypoides foxi* Jones populations

	围岩 含泥量	平均壳长 (mm)	平均壳宽 (mm)	平均壳高 (mm)	球度 (S.C.I.)
AQG13-1	52.68%	24.25	22.69	12.73	34.34
AQG14	34.68%	21.84	20.04	12.33	36.03
AQG2	19.20%	17.66	16.70	10.90	38.04
AQG16	16.37%	16.63	15.41	10.12	37.24

这种形态变化为什么是朝着上述描述的方向,而不是相反?这是由该种的生活方式决定的。如前所述,*Atrypoides foxi* Jones 在生命后期是采取以腹壳与基底接触的、躺卧的生活方式。对于生活在泥质较高的底质中的居群,为防止壳体陷入淤泥,只有快速生长,发展大而薄的体形。以便在较大的面积上承受壳体的重量,减小压强。而生活在含大量生物碎屑的碳酸盐底质上的居群,不存在身体下陷的危险,体形可自然发展。

3)*Howellella qujingensis* (Fang)和 *Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang 以相似的居群生存曲线反映对环境的相似适应程度。

这两个种的 4 个居群的生存曲线(插图 12B—15B)虽然略有差异,但均显示出未成年期死亡率较低,成年期死亡率逐渐上升,在最大个体壳长的 60%—70%处出现死亡高峰。相似的居群结构意味着什么呢?

野外采集标本时笔者已注意到,这两个种在关底组几乎不同时出现(底部介壳滩相沉积

除外)。*Howellella qujingensis* (Fang)产于较纯的灰岩中,而*Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang产于泥灰岩或泥岩中。研究其原因,还需从形态分析入手。*Howellella qujingensis* (Fang)腹壳三角孔洞开,而*Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang具有完整的腹窗板。窗板的有无与其生活方式有关系吗? Fursich和Hurst(1974),Richardson(1984)认为那种具有完整窗板的个体,采取以壳顶部直接固着或躺卧在底质上的生活方式;那种窗孔洞开的类型则采取以肉茎固着的生活方式。对于*Howellella qujingensis* (Fang)含大量生物碎屑的碳酸盐泥为肉茎提供了许多可以“抓住”的物体,是较为理想的生活环境,而对*Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang,躺卧在软泥上较为舒适。由此可见,这两个种不共生的原因是它们的生活方式和底质性质共同决定的。相似的居群结构只说明它们对各自生活环境的适应达到了相似的程度。

考虑到*Howellella qujingensis* (Fang)和*Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang在关底组各单层和动物群中所占的比例(表1)、居群内个体的变异很小和它们分别出现于特定的岩相中,认为它们具有平衡种的特征。

四、结 论

1. 同一个种的不同居群间的结构和总体形态变异是包括沉积物的差异在内的环境因素变化的结果(由*Molongia uniplicata* (Grabau)和*Atrypodea foxi* Jones的居群分析得出)。

2. 同一个种的居群,生活于不同的环境中,当环境因素是渐变的时候,居群的结构和形态差异亦呈现渐变(由*Molongia uniplicata* (Grabau)和*Atrypodea foxi* Jones的居群分析得出)。

3. 不同物种的居群可具有相似的居群结构。居群结构的差异不能单独作为区分异种的依据(由*Howellella qujingensis* (Fang)和*Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang的居群对比得出)。

4. 上凸型的生存曲线反映出生物对其生活环境是较为适应的。凸度较强,适应程度越高(详见插图16及文中论述)。

5. 多型的生存曲线和生存曲线所揭示的死亡高峰,反映出与生物的生理特性有关的信息(如产卵期、生活方式的改变和生理寿命等)。

谨借此机会向导师金玉环和戎嘉余致以衷心感谢。并对帮助鉴定岩石标本、整理图件的丘金玉老师、詹仁斌、钱勤、任玉皋同志表示诚挚谢意。

参 考 文 献

- 丁文江、王曰伦,1937: 云南马龙曲靖之寒武纪及志留纪地层。中国地质学会志,16:1—28。
中国科学院南京地质古生物研究所,1974: 西南地区地层古生物手册。科学出版社。
王 钰、戎嘉余、杨学长,1980: 中国西南地区的仿无洞贝(*Atrypodea*)及其地层意义。古生物学报,19(2):100—116。
王鸿祯,1978: 论中国地层分区。地层学杂志,2(2):81—104。
尹赞勋,1949: 中国南部志留纪地层分类与对比。中国地质学会志,29:1—62。
方润森、朱湘水,1974: 腕足类。云南化石图册(上册),285—480页。云南人民出版社。

- 孙云铸、王鸿祯,1946(1947): 云南东部马龙曲靖之志留纪地层。中国地质学会志,26:83—99。
- 戎嘉余、许汉奎、杨学长,1974: 志留纪腕足动物。西南地区地层古生物手册,第195—208页。科学出版社。
- 戎嘉余、杨学长,1978: 西南地区志留系的石燕及其地层意义。古生物学报,17:357—384。
- 戎嘉余、杨学长,1980: 滇东曲靖上志留统妙高组腕足化石群。古生物学报,19(4):263—288。
- 葛治洲、戎嘉余等,1979: 西南地区的志留纪。西南地区碳酸盐生物地层,第155—220页。科学出版社。
- 葛利普,1926: 云南东部志留纪动物群(英文)。中国古生物志,乙种,3号,2册。
- Alexander, R. R., 1977: Growth, morphology and ecology of Paleozoic and Mesozoic opportunistic species of brachiopods from Idaho-Utah. J. Paleont., 51:1133—1149.
- Amsden, T. W., 1951: Brachiopods of the Henryhouse Formation (Silurian) of Oklahoma. J. Paleont., 25(1):69—96.
- Amsden, T. W., 1968: Articulate brachiopods of the St. Clair Limestone (Silurian), Arkansas, the Clarita Formation (Silurian), Oklahoma. Jour. Paleontology. The Paleont. Soc. Mem., 1:1—117.
- Anderson, E. J., 1971: Environmental models for Paleozoic communities. Lethaia, 4:287—302.
- Bassett, M. G. and Cocks, L. R. M., 1974: A review of Silurian Brachiopods from Gotland. Fossils and Strata, 3:1—56.
- Boucot, A. J. and Johnson, J. G., 1973: Silurian Brachiopods. in A. Hallam(ed): Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier, N. Y.
- Copper, P., 1977: The Late Silurian brachiopod genus *Atrypoides*. Geol. Foren. Stockh. Forh., 99:10—26.
- Dempster, J. P., 1975: Population biology. Academic Press.
- Dodd, J. R. and Stanton, R. J. Jr., 1981: Paleocology, concepts and applications. John Wiley and sons.
- Fursich, F. T. and Hurst, J. M., 1974: Environmental Factors Determining the Distribution of Brachiopods. Palaeontol., 17:870—900.
- Grabau, A. W., 1931: Devonian brachiopods of China. Palaeont. Sinica, Ser. B. 3(3).
- Hallam, A., 1972: Models involving population dynamics. In T. J. M. Schopf (ed.), Models in paleobiology. Freeman, Cooper, and Co., San Francisco, p. 62—80.
- Hutchinson, G. E., 1978: An introduction to population ecology. Yale University Press, New Haven, Conn., 260p.
- Jones, B., 1974: Biometrical analysis of *Atrypella foxi* n. sp. from the Canadian Arctic. J. Paleont., 48(5):936—977.
- Jones, B. and Rong Jia-yu, 1982: Comparison of the Upper Silurian *Atrypoides* Faunas of Arctic Canada and Southern China. J. Paleont., 56(4):924—937.
- Levinton, J. S., 1970: The Paleocological Significance of Opportunistic Species. Lethaia, 3:69—78.
- Levinton, J. S. and Bambach, R. K., 1970: Some ecological aspects of bivalve mortality patterns. Amer. J. Sci., 268:97—112.
- Odum, E. P., 1969: The strategy of ecosystem Development. Science, 164:262—270.
- Odum, E. P., 1971: Fundamentals of ecology, 3rd Edition, W. S. Saunders C., Philadelphia, 573p.
- Paine, R. T., 1969: Growth and size distribution of the brachiopod *Terebratulina transversa* Sowerby. Pac. Sci., 23:337—343.
- Rudwick, M. J. S., 1965: Ecology and paleoecology. In R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H. Brachiopoda 1. p. H119—214. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press.
- Rudwick, M. J. S., 1970: Living and fossil Brachiopoda. Hutchinson Univ. Library. London.
- Richards, R. P. and Bambach, R. K., 1975: Population dynamics of some Paleozoic brachiopods and their paleoecological significance. J. Paleont., 49:775—798.
- Sheldon, R. W., 1965: Fossil communities with multimodal size-frequency distributions. Nature, 206:1336—1338.
- Smith, R. E., 1976: Biostratigraphy and paleoecology of the *Atrypella* community, Upper Silurian Doure Formation, Devon Island, District of Franklin. Geol. Surv. Can. Bull., 256:13—37.
- Surlyk, F., 1972: Morphological adaptation and population structures of the Danish chalk brachiopods (Maastrichtian, Upper Cretaceous). Biol. Skr. Dan. Vid. Seldk., 19:1—57.
- Thayer, C. W., 1975: Morphological adaptation of benthic invertebrates to soft substrata. J. Mar. Res., 33:177—189.

- Thayer, C. W. , 1975: Size-frequency and population structure of brachiopods. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. , Palaeoecol.* ,**17**:139—148.
- Thayer, C. W. , 1977: Recruitment, growth and mortality of a living articulate brachiopod with implication for the interpretation of survivorship curves. *Paleobiology* ,**3**:98—109.
- Valentine, J. W. , 1973 *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. , 511p.
- Walker, K. R. and Parker, W. C. , 1976: Population Structure of a Pioneer and a Late Stage Species in an Ordovician Succession. *Paleobiology* ,**2**:191—210.

[1994 年 7 月 3 日收到]

SEVERAL BRACHIOPOD POPULATIONS FROM GUANDI FORMATION (UPPER SILURIAN) OF QUJING, EASTERN YUNNAN

Wang Xue

(Geography Department, Jinan University, Jinan 250002)

Key words: size-frequency, survivorship curve, population structure, opportunistic species, equilibrium species

Summary

The Guandi Formation (Upper Silurian), about 664.3m thick, composed of mudstones, sandstones, shales and thin-bedded marls, contains a large number of shelly fossils predominately by brachiopods. The full brachiopod fauna includes *Molongia uniplicata* (Grabau), *Atrypodea foxi* Jones, *Atrypodea phoca* (Salter), *Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang, *Howellella qujingensis* (Fang), *Niliforovaena sinensis* Rong et Yang and *Lingula* sp. , which are distributed in several layers of marls and mudstones at the bottom and lower part of the formation. Fossils of one species in the same stratum are considered as one population. A species might have several populations due to the isolation of its distributive strata by non-fossiliferous rocks in the Guandi Formation.

From size-frequency histograms and survivorship curves for 6 populations of *Molongia uniplicata* (Grabau), 4 of *Atrypodea foxi* Jones, 2 of *Howellella qujingensis* (Fang) and *Striispirifer yunnanensis* Rong et Yang respectively combined with comparison on the structure variation of different populations belonging to one species and discussion on the morphological adaptation and variation of species populations, it has been found that the population structure and population morphology of a species vary with the environmental factors, such as water depth, water turbidity, sediments, etc.