

云南曲靖志留系关底组腕足类无洞贝 *Atrypoidea foxi* Jones 居群分析*

周航行^{1,2)} 黄冰²⁾**

1)中国科学技术大学,合肥 230026;

2)现代古生物学和地层学国家重点实验室,中国科学院南京地质古生物研究所和生物演化与环境卓越创新中心,南京 210008, bhuang@nigpas.ac.cn

摘要 化石居群具有丰富的生物学与生态学内涵,相关研究是古生物学和古生态学的重要内容之一。通过研究居群,能够了解其生长规模的变化及结构,并推测其生长环境。在云南曲靖龙王庙采石场志留系关底组下部采集到一层腕足类,以无洞贝 *Atrypoidea foxi* Jones 这一种占优势,其中较合标本共计 381 枚。通过居群结构分析,其大小-频率曲线呈正态分布且略微负倾,显示成年个体标本占居群的主体;生存分析显示幼年到成年个体曲线略微上凸,成年至老年大个体曲线下凹,暗示多数个体能发育至成体甚至老年大个体,这表明其所属环境适宜其生存。回归分析显示:该种个体生长过程中有些大个体变得较为横宽;大个体的壳厚不稳定;随着个体凸度变大,其槽隆发育程度逐渐增强。考虑到腕足动物个体大小受长宽厚综合影响,用体积作为指标来表达个体大小更为准确。结合已有研究,本文用密度法拟合出腕足动物体型大小公式,可为相关研究提供参考。

关键词 腕足动物 居群结构 回归分析 体积估计 关底组 志留系

1 前言

生物通常并非以单独的个体存在,而多是以居群的形式生活。就古生物而言,由于化石会受到保存情况及采集层位出露的影响,因而相关研究中,将一定地理范围内埋藏和相对局限且岩性相同的地层间隔内(同一层位)的同种个体作为一个化石居群(戎嘉余,1986;李荣玉,1996)。虽然化石居群可能会受到埋藏和时间均化过程的影响,但在沉积速率较快、时间均化作用小的环境中,原地埋藏的化石可以较为忠实地反映生物体存活时的面貌(Kidwell and Bosence,1991)。

居群生长规模的变化以及居群结构(居群中个体的年龄分布情况)可以为适应环境而进行调整(李荣玉,1996),因此居群具有丰富的生态学内涵。通过居群研究,还能够了解该居群种的个体发育过程及变异情况,从而为系统古生物研究提供确实的依据。云南曲靖地区志留系关底组腕足动物群多样性

较低,但丰度很高。王雪(1995)对该组的腕足动物的 4 个种进行了居群生态学研究,初步阐述了的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。但囿于研究主题,该文并未展示及深入探讨某个种个体发育过程中的形态变异。本文通过对该地层中无洞贝 *Atrypoidea foxi* Jones 进行居群分析,了解该居群的结构;对个体发育各阶段的标本进行分析,展示其形态在不同生长阶段的变化情况,并推测它们的生态意义;同时通过磨制切片,对该种进行系统古生物学研究,揭示其内部构造。此外,针对传统研究上对腕足动物体型大小指标使用的不足,通过拟合无洞贝类体积的计算公式以找出新的解决方案。

2 研究材料

本文研究材料由黄冰等于 2014 年采自云南省曲靖市南约 2 km 的龙王庙村旁采石场(25°27'35.50" N, 103°47'02.63" E,插图 1)。本区志留系从下到上分

收稿日期: 2017-10-28

* 国家自然科学基金(41472006,41521061,41530103)资助。

** 通讯作者:黄冰,研究员,从事奥陶纪末大灭绝后生物宏演化及志留纪腕足动物研究。

别为关底组、妙高组和玉龙寺组(方润森等,1985)。该剖面关底组出露良好,以灰绿色泥岩为主,夹少量灰色薄层至中厚层泥质粉砂岩、细砂岩,偶见紫红色泥岩。该组其顶底均为植被、建筑物以及高速公路所覆盖,其中关底组出露地层中富含腕足动物、珊瑚等(Zhang *et al.*, 2014)。

关底组一名由丁文江、王曰伦(1937)命名于滇东马龙县易隆—关底间,参考剖面位于滇东曲靖城西南的岳家山,以紫红、黄绿或灰绿色泥岩、泥质粉砂岩为主,夹泥灰岩。相关研究多将其分为两段,上段为关底段,下段为岳家山段(林宝玉等,1998)。黄冰等(2011)认为关底组上、下两部分岩性相似,且化石组合特征差别有限,故将其合并,本文研究材料采自关底组中下部。

关底组富含大量的腕足类,但多样性较低,以 *Retziella uniplicata*, *Atrypoida foxi* 及“*Striispirifer*”*yunnanensis* 为主。在不同的化石层位中,这3种的丰度并不一样。有时一个化石层中某一个种大量出现,而几乎没有另外的种。它们受不同层位所处环境的影响,因而可以推测当时的水体环境适宜腕足类的生长,而且表明在海侵海退的沉

积旋回中,水深、基底性质及其他控制因素是变化着的。已有研究识别出其中含有在正常浅水环境中生存的 *Atrypoida-Retziella uniplicata*-*Striispirifer* 群落(Wang *et al.*, 1987)。基于腕足类的低多样性,高丰度,同性质的大小分布和其他生态特征,该群落分布在水深为 BA2 和 BA3(BA—Benthic Assemblage 即底栖组合,可指示生活水体深度,见 Boucot, 1975)的水体之间(戎嘉余,1986)。

本文主要对上述群落中 *Atrypoida foxi* 一个种的单层(及紧邻层)标本进行研究,涉及材料均为手捡标本(标本的小个体、大个体为无差别采集),共计 381 枚。最新研究证实手捡标本可以反映居群面貌(吕丹、马学平,2017),因而基于上述标本对 *Atrypoida foxi* 进行居群分析并探讨其个体生长过程中的变异是可行的。研究涉及标本外形整体保存较为完整,由于壳壁较薄,个别标本壳质风化仅存内核。标本均为铰合保存的个体,个别有轻微变形,可以认为这些标本大致为原地埋藏。化石个体的壳长从最小 6.09 mm 到最大 37.59 mm 之间均有分布(表 I);壳体轮廓多为纵长,成年个体部分轮廓横宽,且凸度变化较大。

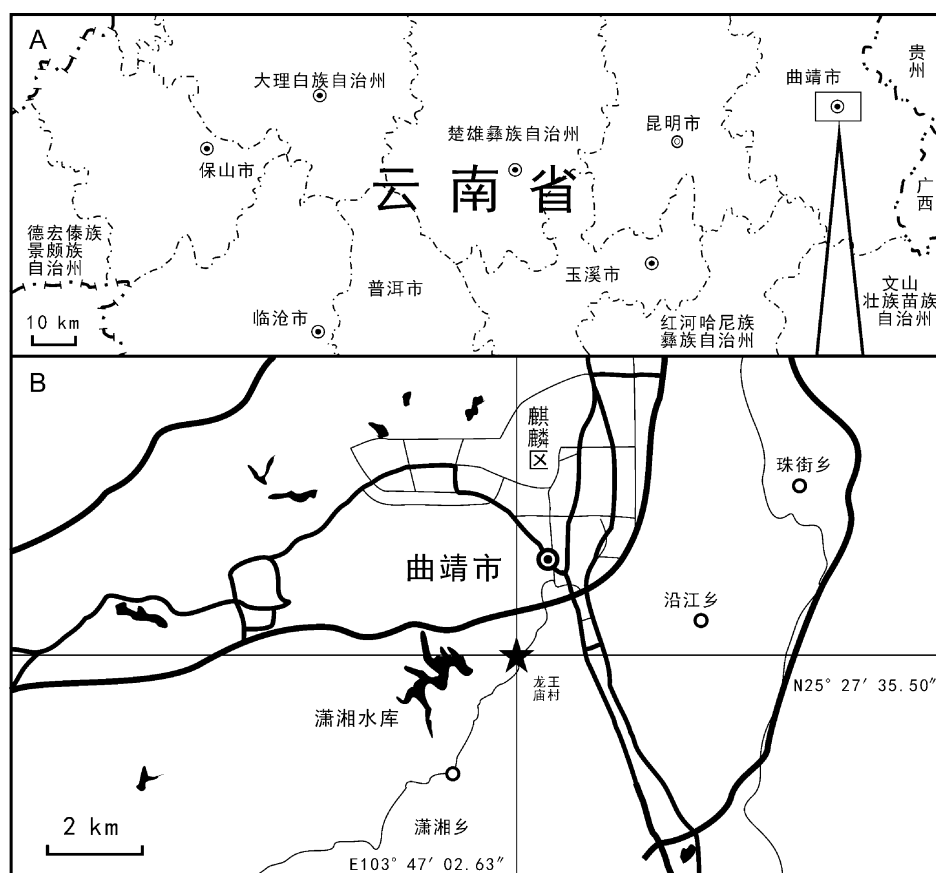


插图1 材料产地的地理位置示意图(★为化石采集点)。A. 云南省部分行政区划图;B. 产地位置交通图。

Location map. The star indicates the location of sample site. A. Map of a part of Yunnan Province; B. Traffic map showing the location of sample site.

表 I 基于 381 枚 *Atrypa foxi* 的壳长、壳宽、壳厚的统计结果
Statistic results of measurements for 381 specimens of *Atrypa foxi*.

数量(N)=381	壳长	壳宽	壳厚
最小值(Min)	6.09	6.45	2.63
最大值(Max)	37.59	56.64	18.24
平均值(Mean)	16.70	15.55	8.36
方差(Variance)	18.95	19.47	8.59
偏斜度(Skewness)	0.41	2.37	0.80

3 居群研究

居群结构的分析方法有很多种,主要包括:1)寿命表(Life table),该图表包括某一居群开始阶段生存下来的数目、死亡率以及该居群生存期间内个体成员的平均估计寿命(Deevey,1947);2)大小-频率直方图(Size Frequency Histogram),指示某一个体大小区间内样本数量出现的频率(Richards and Bambach,1975);3)幸存分析(Survivorship analysis),即生存曲线分析(Survivorship curve analysis),将居群内的个体看作同时出生或同时产卵的,居群中的个体在陆续死亡后会留下一定数量的幸存者。如果分别用个体数目和寿命为纵、横坐标轴,绘制得到的曲线即是生存曲线(Dodd and Stanton,1990);4)回归分析(Regression analysis),指将两种或两种以上变量间的关系通过数学表达式展现出来的一种统计分析方法(Yule,1897),也是传统系统古生物研究中最常用的方法。

笔者希望通过上述几种方法了解云南曲靖关底组腕足类无洞贝 *Atrypa foxi* Jones 居群的结构。其中,由于生存曲线可以将寿命表中的信息表达出来,本文便不再单独计算寿命表。

3.1 大小-频率直方图

大小-频率直方图用以描述个体大小在居群中的分布情况,个体大小是化石形态学特征上最为直观的表现形式,如长、宽、厚等参数。由于一般认为同一层位、同一种的最大个体代表最大年龄(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,其结论基本一致(陈源仁等,1994)。通过对这些参数的度量,并以此绘出大小-频率直方图,从而反映出居群的死亡率随个体大小的变化,了解居群结构。

直方图根据拟合后的情况有三种类型(Fager-

strom,1964):1)以小个体为主体的正斜型(positively skewed);2)以中间大小为主体的钟型(bell-shaped);3)以大个体为主的负斜型(negatively skewed)。

对 381 枚标本进行长、宽、厚度量后,对壳长绘制直方图(插图 2),直方图拟合的结果符合正态分布且略微负斜,峰值出现在度量数据值 15 mm 附近,可以认为该居群多数个体可以生存至成年,表明环境较为适宜其生存。

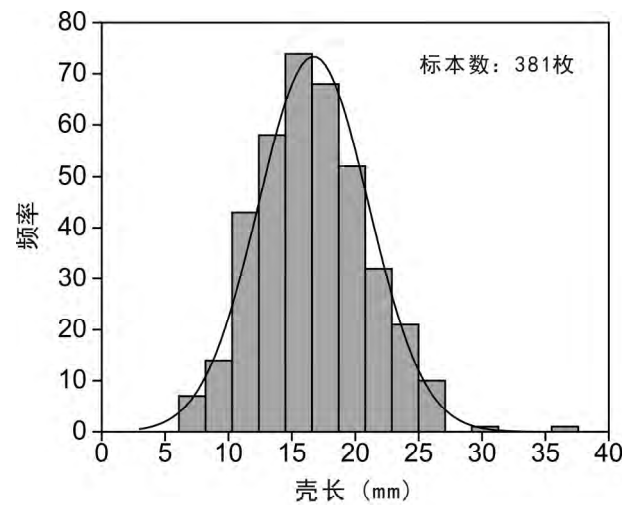


插图 2 壳长大小-频率直方图
Size-frequency distributions by length.

3.2 生存曲线分析

为进一步了解 *Atrypa foxi* 居群结构,我们绘制了该居群的生存曲线。生存曲线是以生存个体百分数为纵坐标(对数坐标),以个体的生存时间为横坐标绘制出的曲线。腕足动物个体的大小与其生存时间基本呈线性相关(详见下文),因而有时可以直接用壳长或壳宽进行生存分析。事实上,古生物学软件 Past(2.17 版)生存曲线分析要求的数据即为个体大小值(黄冰等,2013)。本研究也同时采用标准生存曲线绘制方法,具体公式及使用方法见 Dodd 和 Stanton(1990)、李荣玉(1996)。

生存曲线可以反映出居群各个阶段的死亡率的高低,曲线越陡,死亡率越高;相反,曲线越平缓,死

亡率越低。本文运用 Past 软件绘制出两种生存曲线(插图 3),从图中可以看出,两种方法得出的曲线类型结论基本一致,支持了大小-频率直方图得出的居群结构。生存分析显示,个体很小时,曲线相对平缓,死亡率低;随即曲线变陡,中间个体死亡率增大;

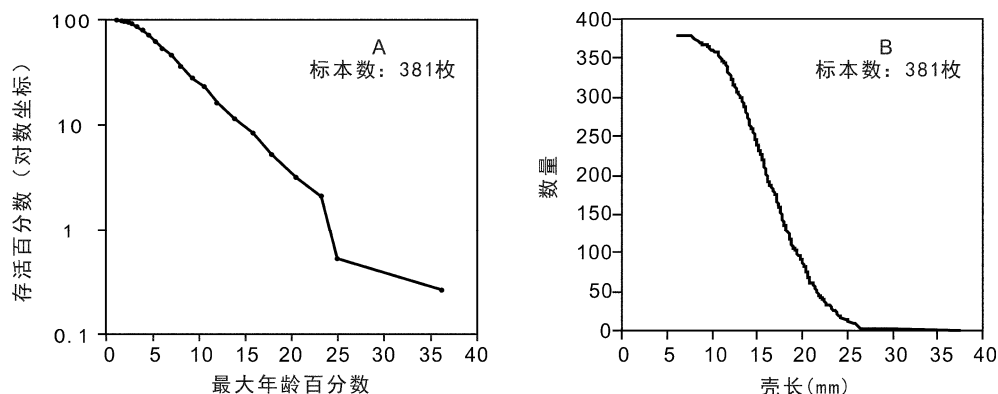


插图 3 壳长生存曲线, A. 标准生存曲线法绘制的生存曲线; B. 壳长数据直接绘制的生存曲线。

Survivorship curves by length, A. using traditional standard method; B. directly from the data of length.

根据已有研究(Smith, 1976; Copper, 1977),多数无洞贝类在生命早期是以肉茎固着在生物碎屑或小的硬体上生活的。其两壳的开口方向背离基底,容易摄取养分,故而其幼年死亡率低;后期则肉茎萎缩退化,而采取躺卧在基底上的生活方式,所以可以认为当个体发育到一定大小(该居群是在壳长 12—15 mm 左右)时,与基底接触,纤毛环受到基底的淤泥阻塞,摄食不易,不再适宜当时的环境,随即死亡。当然也存在一定数量的个体,捱过了这个过程而生长到了更大的体型。

3.3 回归分析

由一对相关变量在平面直角坐标系上的投影图形称为相关生长线(line of relative growth)。如果生物体大小轮廓在个体发育过程中不变,称为等速生长(isometric growth);如果比例是变化的,则称为异速生长(anisometric growth 或 allometric growth)。

大多数海洋底栖无脊椎动物的相关生长线可表示为直线方程:

$$y = ax + b$$

其中 a, b 为常数, x, y 一般分别代表长、宽。这个方程表明它们的生长方式符合等速生长模型。传统的腕足动物系统古生物研究中,往往都会绘制壳长壳宽的散点图,并进行回归分析,得出一个线性回归(linear regression)方程。这表明腕足动物符合等

速生长模型(Williams, 1962),或轻微的异速生长模型(James *et al.*, 1992)。腕足动物的两对变量如“壳长与壳宽”,“壳宽与壳厚”常被用来做回归分析(Williams, 1962)。在理想条件下,从胚壳开始,腕足动物的生长率在各个方向上保持不变,最大壳宽“ y ”和壳长“ x ”服从 $y = b + ax$ 。其中 a 为生长率,而 b 为初始状态(黄冰, 2007)。

3.3.1 壳长、壳宽及壳厚的回归分析

将本文研究的样本度量数据投影到以壳长、壳宽分别为 X, Y 轴的坐标轴上并进行回归分析(插图 4-A),不难发现,代表小个体的点聚合程度较高,而逐渐生长到大个体时,散点开始向回归线两侧分散,并且有一部分大个体的散点分布于回归线的上部,偏离程度略大于在回归线下方的点。这表明有一些大个体在轮廓上更为横宽。

对壳长、壳厚进行回归分析(插图 4-B),其结果与上述壳长壳宽回归情况不同,壳长与壳厚的回归显得不很理想(较壳长、宽回归的高相关性,这里 r^2 值仅为约 0.6),说明壳厚与壳宽之间不是简单的线性关系所能完全解释的,该居群个体在壳体厚度变异范围较大。从图中可以发现,不同个体在壳长大小相近的情况下,壳厚表现出相差较大的情况,且随着个体的逐渐增大,相同壳长标本对应的壳厚数值的区间也逐渐增大,大个体的离散程度更高,表明大个体标本壳厚变化范围更大。

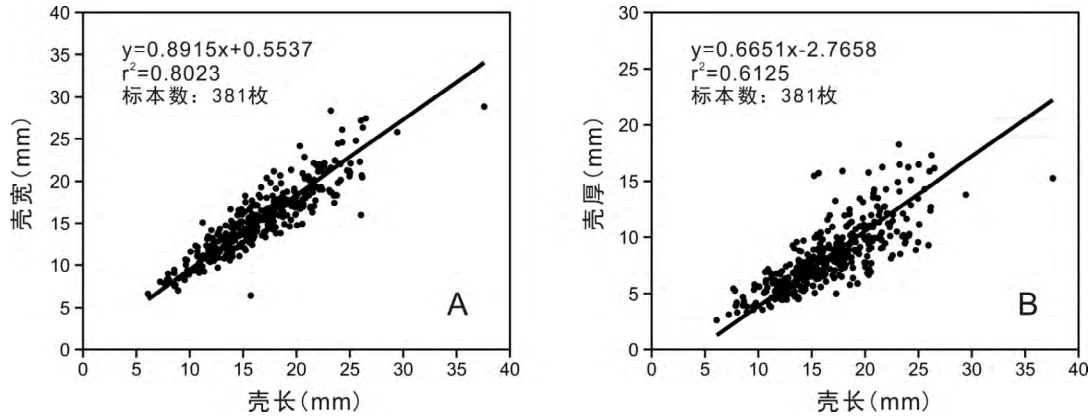


插图 4 壳长、壳宽及壳厚的回归分析, A. 壳长与壳宽; B. 壳长与壳厚。

A. Results of simple linear regression analysis of length/width; B. Results of simple linear regression analysis of length/thickness.

3.3.2 壳厚、壳长与中槽幅度的回归分析

该种多数个体壳前缘发育中槽,以壳厚、中槽幅度(中槽处最高点到最低点的距离)及壳长、中槽幅度分别进行回归分析(插图 5-A,B)。从回归分析可以发现,壳长与中槽幅度的相关性不如壳厚与中槽幅度高($R^2=0.6746$ 对 $R^2=0.7325$),这表明壳厚

与中槽发育程度的关系更为紧密。同时为了更直观地了解该居群个体中槽的变化情况,我们选择了 14 枚不同大小的标本图示其中槽发育情况(插图 6)。可以看出个体发育过程中,中槽和中隆发生了明显的变化,从前接合缘平直渐进式发育到前接合缘呈单褶型,且幅度逐渐增大。

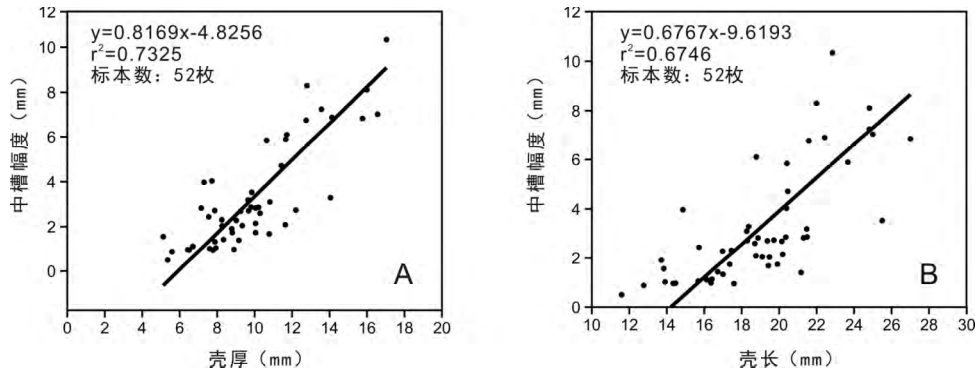


插图 5 壳厚、壳长与中槽幅度的回归分析, A. 壳厚与中槽幅度; B. 壳长与中槽幅度。

A. Results of simple linear regression analysis of thickness/sulcus range; B. Results of simple linear regression analysis of length/sulcus range.

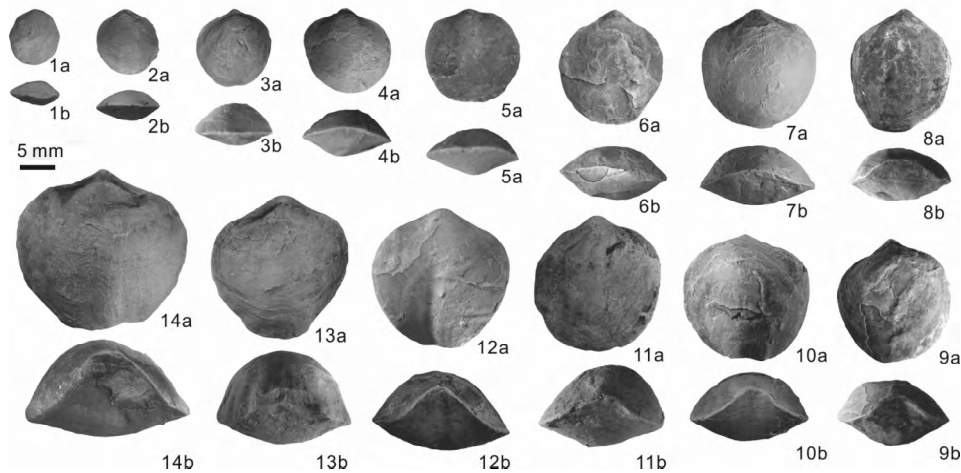


插图 6 *Atrypa foxi* Jones, 示不同大小标本的前接合缘发育形式

Specimens of *Atrypa foxi* Jones with varied sizes, showing development of the anterior commissure

1—14. a. 背视; b. 前视。

1—14. a. dorsal view; b. anterior view.

一种解释是中槽发育的个体有利于形成较大的面积承受个体的质量,减小压强,使得其平躺在泥质含量较高的基底上的时候不易下沉,以致堵塞腕腔(见王雪,1995)。结合上文中壳长与壳宽、壳长与壳厚的回归分析结果,可以认为该居群个体在长成大个体时,有些个体向横宽、肿胀(壳厚加大)、或中槽幅度增加的方向变异。我们可以推测,这些变异形式增加了该无洞贝与其生存基底的接触面积,是为了防止个体下沉而作的生态尝试。

4 无洞贝类体积的估算问题

体型是生物体最重要的特征之一(Calder, 1984),它与物种的繁殖、发育及生态有密切关系(Bonner, 1965),是生物体生理过程的制约条件(Cotgreave, 1993)。它能调控生物个体与环境的关系,并可以反映出某些演化模式(Mckinney, 1990)。体型变化是微进化与宏进化之间最直接的纽带(Jablonski, 1997)。对于大多数古生物化石,体型数据也是最容易获得的数据之一,因而相关研究颇多。就腕足动物而言,通常用壳长或壳宽来进行体型研究。

前文对 *Atrypoides foxi* 的居群研究表明,它在个体发育过程中,相近壳长及壳宽的标本之间,壳厚的变化范围较大,而壳宽也偶尔存在类似的现象。“个体大小”通常是用于描述个体所占空间的大小,其更为严谨的表达形式应为个体的体积(body volume)。多数情况下,对腕足类壳长或壳宽的分析是能够满足研究需要的,然而有些腕足类,如本文研究的无洞贝类,在长至成年壳体时,壳体厚度会发生较大的变化,这时只用壳长或壳宽代表个体大小就有可能使结果产生偏差。

Novack-Gottshall(2008)的研究提供了一个较为准确的方法来计算无脊椎动物的体积,通过测量化石的长(A)、宽(T)、厚(D),获取生物的体型数据,以这三个参数作为体积计算的变量,根据化石的实际形态区分出三种计算方程:

1)适用于一般性的无脊椎动物的体积(V):

$$V1 = 0.544(ATD)^{0.896} \quad (1)$$

2)适用于形似椭球体的无脊椎动物的体积:

$$V2 = (ATD\pi)/6 \quad (2)$$

3)适用于形似锥体的无脊椎动物的体积:

$$V3 = (ATD\pi)/12 \quad (3)$$

为确定上述方程是否适用于本文中的 *Atrypoides foxi*,笔者对其有效性进行了进一步验证。

个体体积大小可以通过测量个体在具有度量功能的容器(如:量筒)中排开水的体积所获得。但是由于此方法测量体积较为繁复,可操作性不强,相比之下测量质量(M)要方便许多,均匀致密物体的体积可以通过质量(M)除以密度(ρ)来获得。

前文已经提到,来自相同层位上同一种组成的化石居群,可以认为其个体间的岩石岩性是一样的,所以同层标本间的密度基本一致。

首先,对一定数量的 *Atrypoides foxi* 个体标本用排水法获得其总体积值(V排),通过电子秤获得这些标本的总质量(M),求得其平均密度(ρ)为2.8279(g/cm³);然后以此密度值为标准称量各枚标本的质量,从而得出各个体的真实体积(V4)。同时将上述三个方程计算出的体积投影到以个体从小到大编号,并以其为横坐标,以体积为纵坐标的坐标系中,获得散点图(插图7)。从图中可以发现,基本支持了 Novack-Gottshall(2008)的研究,通过密度获得的体积(V4)与上述三个方程相似,且位于 V1、V2 和 V3 之间。

基于 Novack-Gottshall(2008)研究得出的公式,即适用于形似椭球体的无脊椎动物的体积公式: $V2 = (ATD\pi)/6$;适用于形似锥体的无脊椎动物的体积公式: $V3 = (ATD\pi)/12$ 。由于本文研究的种在幼年个体较为扁平,成年个体形态肿胀,形似椭球,可以推测该种的体积 V 是 $ATD\pi$ 的某一倍数 k(k 介于 1/6 与 1/12 之间),对数据统计拟合后发现 $ATD\pi$ 的 3/25 倍和通过密度法获得的体积值较吻合。将密度法得出的体积(V4)与公式 $V = (3ATD\pi)/25$ 得出的体积值一起投入到以编号为横轴,体积为纵轴的坐标轴中,从图中(插图8)可以看出两种方式得出的散点分布一致,说明公式 $V = (3ATD\pi)/25$ 得出的值可以较为真实地反映实际体积。

为进一步确认 3/25 可以作为该种体积的计算公式中的常数,笔者对其进行了验证:首先分别在将密度法获得的体积值为横轴与公式 $V = (3ATD\pi)/25$ 得出的体积值为纵轴的坐标轴中,对二者进行回归分析,得出的回归方程为 $y = 0.9667x + 0.0236$, r^2 高达 0.9844(插图9),说明该拟合是可信的。拟合公式的截距和斜率分别为 0.0236 和 0.9667,两者分别非常接近 0 和 1,即 y(计算值)与 x(测量真实值)

近似相等。因此,本研究认为该种体积公式可以表达为:

$$V = (3ATD\pi)/25 \quad (4)$$

对该公式获得的体积开立方根后作生存曲线(插图 10),可以发现它与以壳长为标准获得的生存曲线(插图 3-A)虽然接近,但仍存在一定程度的差异:体积立方根生存曲线比壳长生存曲线在大个体上显示更为平缓。那么哪一种生存曲线更加接近真实情况呢?壳长生存曲线的强烈转折出现在老年个体上(壳长区间在 25—30 mm),从上文中壳长与壳厚、壳长与壳宽的回归分析表明,该居群大个体的壳宽与壳厚发生了变异,与壳长不再按比例生长,故而

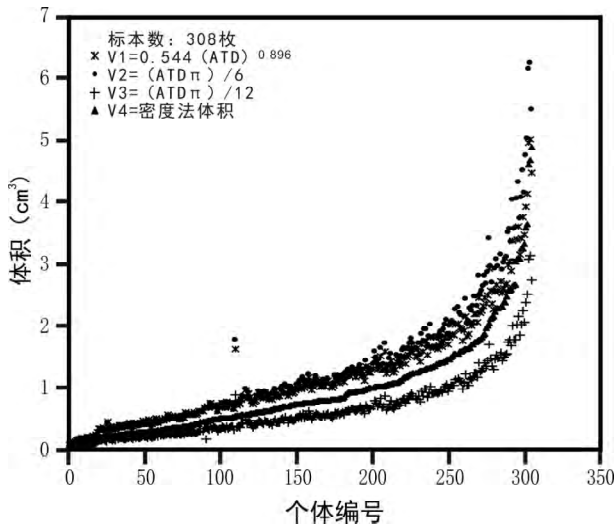


插图 7 通过 4 种方法获得 308 枚无洞贝 *Atrypa foxi* 体积的散点图
Scatter plot of body volume of 308 individuals of *Atrypa foxi* by 4 different methods.

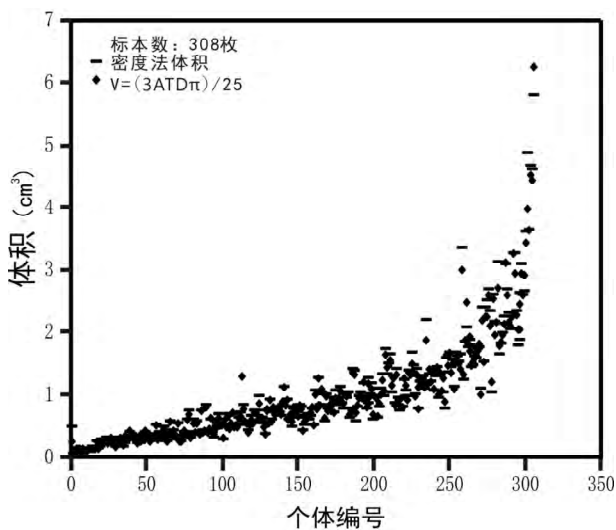


插图 8 密度法与本文推导的拟合公式获得的体积值散点图
Scatter plot of body volume by density method and fitted function by this study.

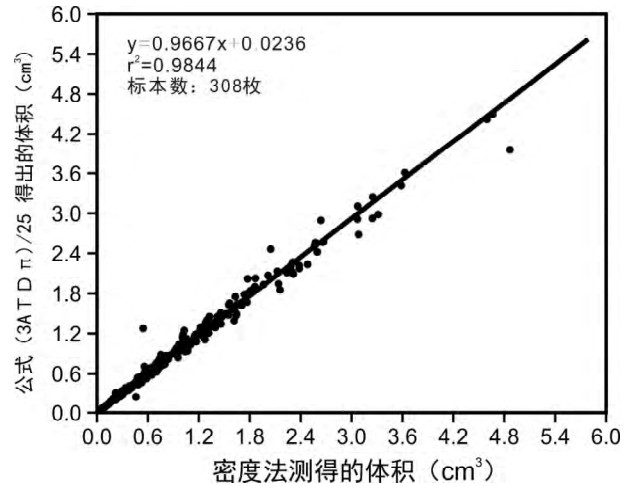


插图 9 密度法获得的体积与公式法体积回归分析图
Results of simple linear regression analysis of by density method and fitted function by this study.

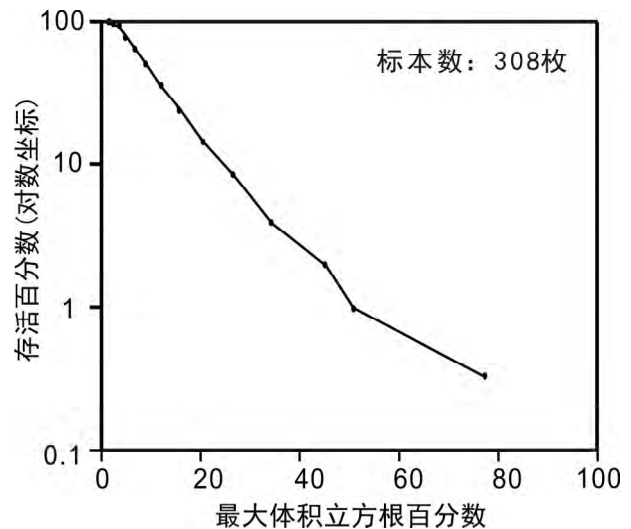


插图 10 体积立方根生存曲线
Survivorship curve by the cubic root of the volume.

不能认为相同的壳长可以准确地反映个体处于相同的年龄段内。而体积开立方根后可以均化或平衡壳宽与壳厚变异所带来的影响。因此,我们推荐未来相关个体发育研究能在条件允许的情况下,采用体积而非单纯的壳长、宽来进行统计分析。

5 结 论

居群作为生物响应生态环境的最小集群单位,其规模、结构的变化,以及居群内的形态变异等会受到生物内部和外部环境的影响。本文运用大小-频率直方图、生存曲线、回归分析以及体积参数等方法研究了云南曲靖关底组腕足类无洞贝 *Atrypa foxi* Jones 居群的结构特征,得出以下几点结论:

1) 该居群以中到大个体为主,表明其所栖居的底质环境较为适宜,多数个体能生长至成年。这一现象可能与该类分子在成体时肉茎萎缩退化,由肉茎固着的生存方式转变为平躺,从而不再适宜环境有一定关联。

2) 壳长与壳宽、壳长与壳厚的回归分析结果表明该居群个体在成长为大个体时向横宽的形式变异,以适应较为动荡的底栖环境。此外,该种另一个重要的形态变化是小个体到大个体中槽、中隆发育强度逐渐增大。

3) 无洞贝类的外部体型特征较为相似,可以将 *Atrypoida foxi* 的体积公式 $V=(3ATD\pi)/25(A, T, D \text{ 分别为长、宽、厚})$ 推广到整个无洞贝类,未来相关个体发育研究中,建议用体积而非单纯的壳长或壳宽来进行分析。

6 系统古生物学

小嘴贝亚门 Subphylum Rhynchonelliformea Williams *et al.*, 1996

小嘴贝纲 Class Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

无洞贝目 Order Atrypida Rhynchonellata, 1960

光无洞贝亚目 Suborder Lissatrypidina Copper, 1996

光无洞贝超科 Superfamily Lissatrypoidea Twenhofel, 1914

光无洞贝科 Family Lissatrypidae Twenhofel, 1914

仿无洞贝属 Genus *Atrypoida* Mitchell and Dun, 1920

福克斯仿无洞贝 *Atrypoida foxi* Jones, 1979

(插图 11—14)

1974 *Atrypella lentiiformis* Wang, 戎嘉余等, 205 页, 图版 96, 图 18, 23。

1974 *Atrypella foxi* Jones, p. 963—977, pls. 1, 2.

1979 *Atrypoida foxi* Jones, p. 2208, pl. 1, figs. 22—48.

1980 *Atrypoida qujingensis* Wang, Rong and Yang, 王钰等, 112 页, 图版 I, 图 1—16; 图版 II, 图 12, 13; 图版 III, 图 6—9, 11, 12, 14, 16, 17; 图版 IV, 图 1, 5; 插图 6, 9, 10, 12。

1980 *Atrypoida dorsoconvexa* Wang, Rong and Yang, 王钰等, 112 页, 图版 II, 图 1—11, 14—17; 图版 III, 图 10, 13; 图版 IV, 图 2, 6, 8, 9。

1982 *Atrypoida foxi* Jones, Jones and Rong, p. 924—937, pl. 4, figs. 1—36.

1985 *Atrypoida qujingensis* Wang, Rong and Yang, 方润森, 57 页, 图版 V, 图 4。

1985 *Atrypoida dorsoconvexa* Wang, Rong and Yang, 方润森, 57 页, 图版 V, 图 5。

1995 *Atrypoida foxi* Jones, 王雪, 744 页。

材料 共 381 枚较合保存的标本。

鉴定特征 前缘从小个体的近直缘型渐变为大个体的单褶型; 腕螺约为 7—11 圈。

描述 贝体轮廓近圆形, 壳长通常略大于壳宽, 长宽比平均约为 1.08 : 1。成年壳体壳长从 6.09 mm 到 37.59 mm, 壳宽从 6.45 mm 到 28.85 mm, 壳厚从 2.63 mm 到 18.24 mm, 最大壳宽一般位于壳体的中后部。壳顶角较大, 约 115°—130°。侧视双凸型, 背壳凸度强于腹壳, 曲度均匀(统计数据见表 I)。成年个体主端向背方略弯曲。前接合缘在小个体时稍显平直, 至成年个体出现弧形弯曲并呈拱桥, 弧顶指向背方, 有时发育成限于壳前部的腹中槽。壳表光滑无壳饰。

腹内铰齿粗壮, 齿板缺失(插图 11)。背内铰板发育, 内铰窝脊向腹侧方伸展; 腕棒基为圆柱状, 位于铰板内侧(插图 12); 腕螺 7—11 圈, 螺顶指向背壳中央。

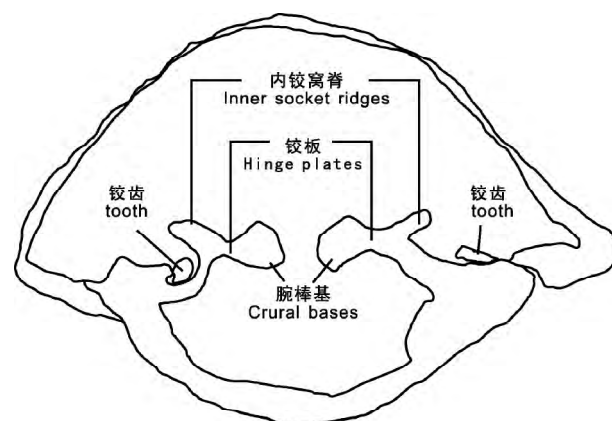


插图 11 *Atrypoida foxi* Jones 内部构造切面图

Selected transverse section showing internal structures of *Atrypoida foxi* Jones.

讨论与比较 戎嘉余等(1974)将云南曲靖、大关地区妙高组的无洞贝类鉴定为 *Atrypella lentiiformis* (Wang)。随后 Copper(1977)基于对产自澳大利亚新南威尔士 *Atrypoida* 材料的研究, 发现 *Atrypoida* 与 *Atrypella* 的内、外形态特征一致,

因此将两者列为同义名,并将 *Atrypella* 一名废弃。王钰等(1980)对 *Atrypodea* 一属进行了系统学研究,同时建立新种 *Atrypodea qujingensis* (Wang, Rong and Yang),并将志留系罗德洛统妙高组的 *Atrypodea lentiiformis* (Wang) 重新厘定为该新种。该研究同时保留了 *A. lentiiformis* 这一种名,将志留系兰多维列统秀山组与宁强组的同类标本归为 *A. lentiiformis*。Jones 和 Rong(1982),运用传统系统分类学结合定量分析,比较了加拿大与华南的 *Atrypodea* 动物群,对 *Atrypodea* 的几个种进行了厘定,并将 *A. qujingensis* 和 *A. dorsoconvexa* 厘定为 *Atrypodea foxi* Jones。方润森等(1985)将云南曲靖地区相关标本鉴定为 *A. qujingensis*, *A. dorsoconvexa* 以及 *A. inflata* 三种,认为其中 *A. dorsoconvexa* 与 *A. qujingensis* 相比,前者的背

壳凸度更为强烈,前缘向背方作舌状伸突,轮廓更长。本文根据 Jones 和 Rong(1982)的研究,赞同将前两个种厘定为 *A. foxi*,同时本文的研究数据也表明,该种的背壳凸度及轮廓存在一定程度的种内变异(插图 13,14),支持上述两种归为 *A. foxi* 的结论。

该种与 *Atrypodea lentiiformis* 相比,铰合缘与侧缘弯曲相连,主端明显地向背方突伸,且铰板狭窄,内铰窝脊发育且长于后者(王钰等,1980)。*Atrypodea inflata* 与 *Atrypodea foxi* 相比,前者的铰合线接近于壳宽,显得更为直长,在壳体前端发育有少数粗大且不规则的同心层。主端更向背方突隆,铰板变窄,内铰窝脊先向腹方伸展,再转向腹侧方(王钰等,1980;方润森等,1985)。

产地及层位 云南曲靖;志留系罗德洛统关底组。

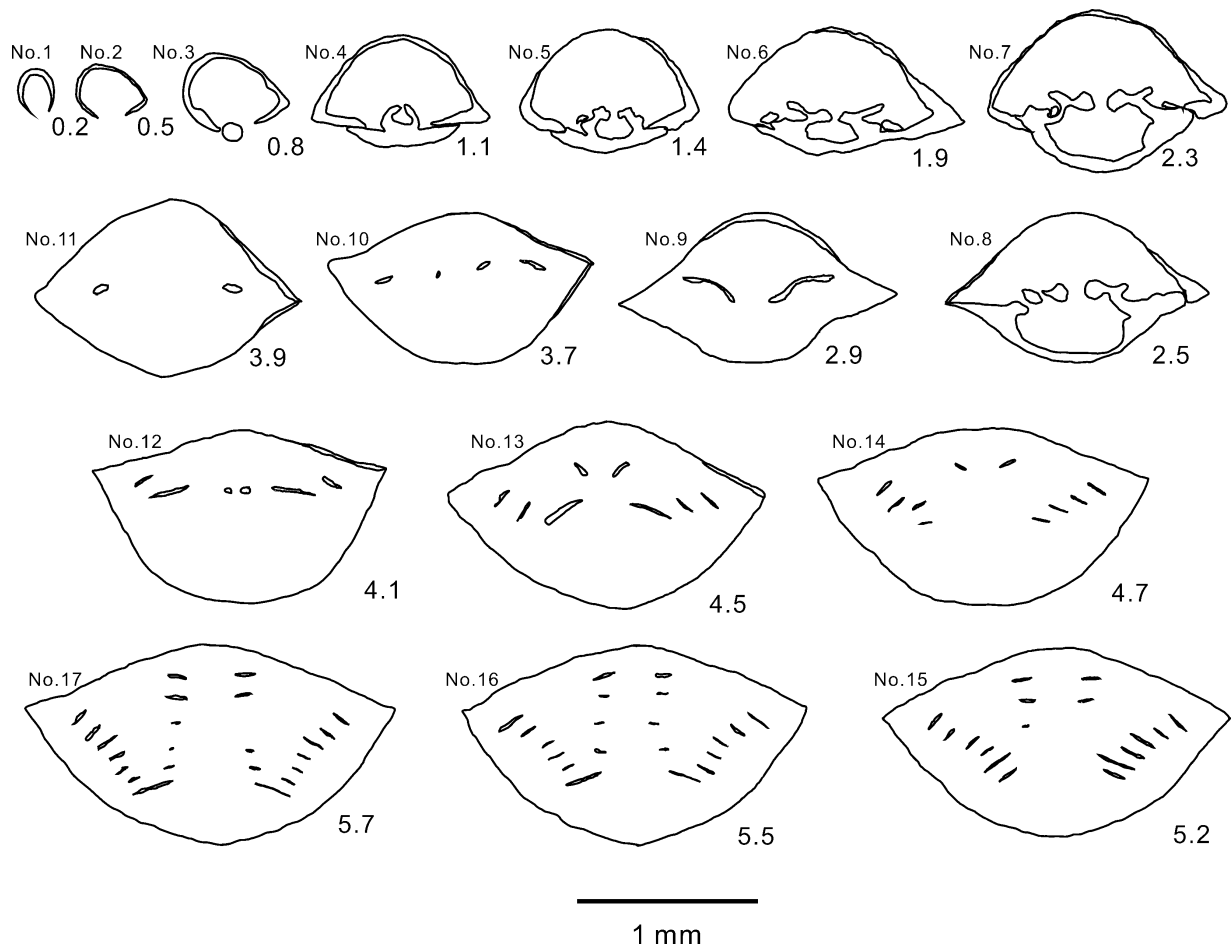
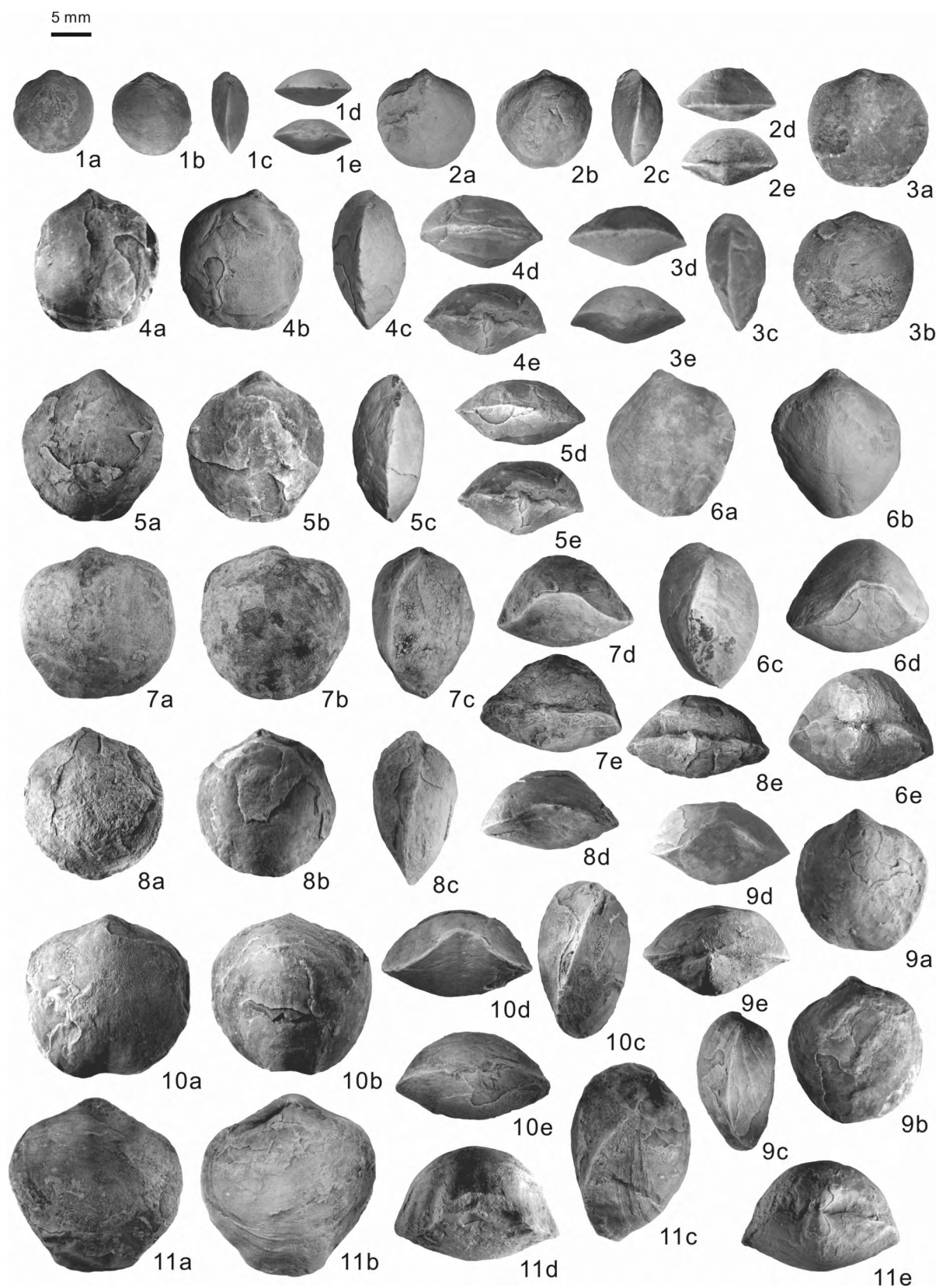


插图 12 *Atrypodea foxi* Jones 系统切面图(各切面右下角数字为该切面距壳顶的厚度)

Series transverse sections of *Atrypodea foxi* Jones. Numbers at bottom right of each section indicate distance from shell apex.

插图 13 云南曲靖志留系关底组 *Atrypa foxi* Jones*Atrypa foxi* Jones from the Kuantu Formation (upper Ludlow) in Qujing, Yunnan.

1—11. a. 腹视; b. 背视; c. 侧视; d. 前视; e. 后视。

1—11. a. ventral view; b. dorsal view; c. lateral view; d. anterior view; e. posterior view.

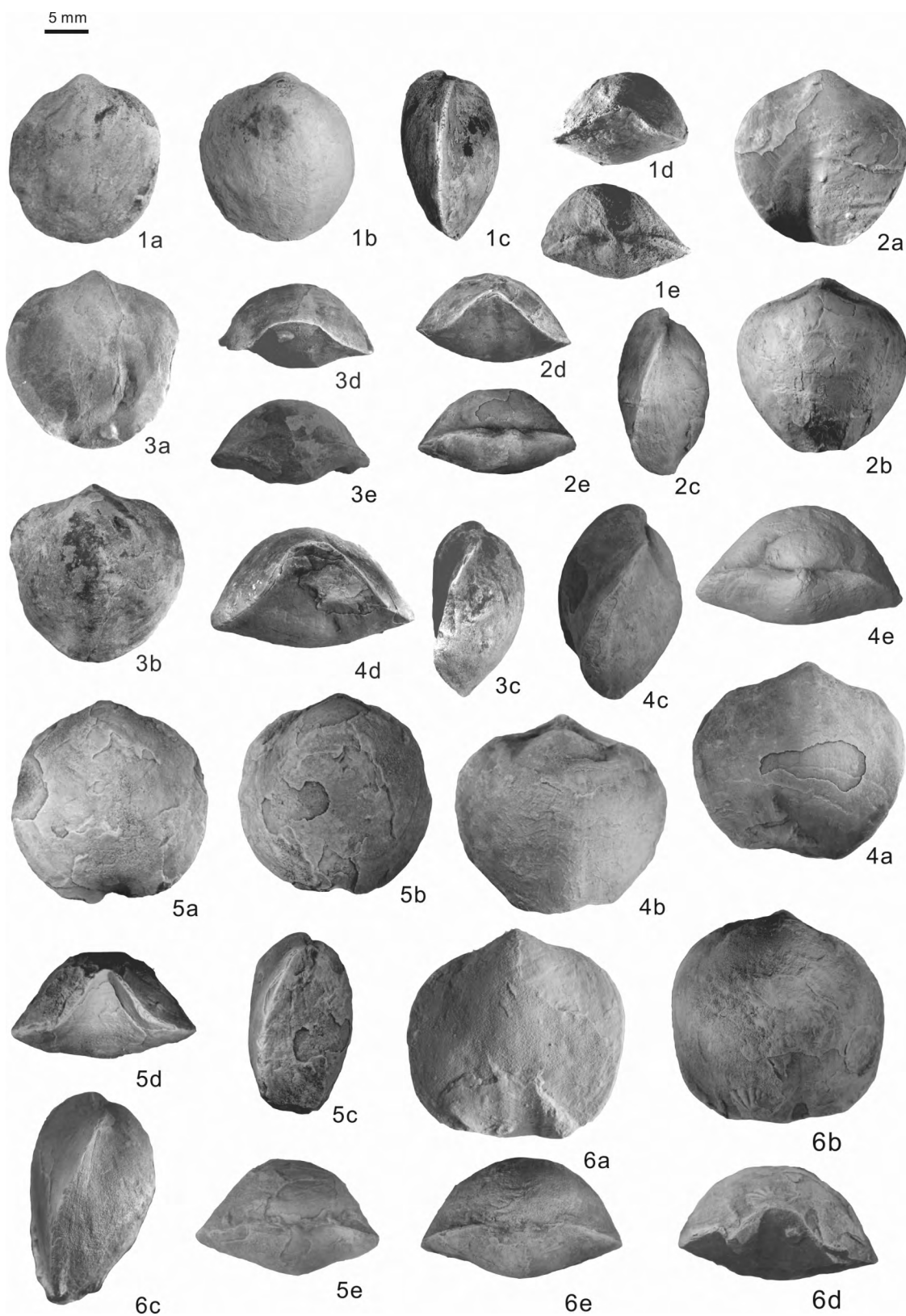


插图 14 云南曲靖志留系关底组腕足类无洞贝 *Atrypa foxi* Jones

Atrypa foxi Jones from the Kuanti Formation (upper Ludlow) in Qujing, Yunnan.

1—6. a. 腹视; b. 背视; c. 侧视; d. 前视; e. 后视。

1—6. a. ventral view; b. dorsal view; c. lateral view; d. anterior view; e. posterior view.

致谢 戎嘉余老师在论文撰写过程中给予宝贵意见, 评审专家与编辑对论文提出重要建议, 在此一并致谢。

参 考 文 献 (References)

- Bonner J T, 1965. Size and Cycle: An Essay on the Structure of Biology. Princeton N J: Princeton University Press, 1—260.
- Boucot A J, 1975. Evolution and Extinction Rate Controls. New York: Elsevier Scientific Publishing Company, 1—427.
- Calder W, 1984. Size Function and Life History. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1—448.
- 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 (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).
- Copper P, 1977. The late Silurian brachiopod genus *Atrypoides*. Geologiska Foreningens I Stockholm Forhandlingar, **99** (1): 10—26.
- Copper P, 1996. *Davidsonia* and *Rugodavidsonia* (new genus), cryptic Devonian atrypid brachiopods from Europe and South China. Journal of Paleontology, **70**(4): 588—602.
- Cotgreave P, 1993. The relationship between body size and population abundance in animals. Trends in Ecology & Evolution, **8** (7): 244—248.
- Deevey E S, 1947. Life tables for natural populations of animals. Quarterly Review of Biology, **22**: 283—314.
- Dodd J R, Stanton R J Jr, 1990. Paleocology, 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.
- Fang Run-sen (方润森), Jiang Neng-ren (江能人), Fan Jian-cai (范健才), Cao Ren-guan (曹仁关), Li Dai-yun (李代芸), 1985. The Middle Silurian—Early Devonian Stratigraphy and Palaeontology in Qujing District, Yunnan. Kunming: The People's Publishing House of Yunnan, 1—171 (in Chinese with English abstract).
- Huang Bing (黄冰), 2007. Primary exploration of new statistical methods in systematic palaeontology—Example of early Silurian *Glyptorthis* from the Zhejiang-Jiangxi border area. Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报), **46**(3): 278—292 (in Chinese with English abstract).
- Huang Bing (黄冰), Harper D A T, Hammer Ø, 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 (黄冰), Rong Jia-yu (戎嘉余), Wang Yi (王悻), 2011. Discovery of *Retziella* fauna (Late Silurian brachiopod) from Hezhang in western Guizhou and its palaeogeographic significance. Journal of Palaeogeography (古地理学报), **139**(1): 30—36 (in Chinese with English abstract).
- Jablonski D, 1997. Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. Nature, **385**(6613): 250—252.
- James M A, Ansell A D, Collins M J, Curry G B, Peck L S, Rhodes M C, 1992. Biology of living brachiopods. Advances in Marine Biology, **28**: 175—387.
- Jones B, Rong Jia-yu, 1982. Comparison of the upper Silurian *Atrypoides* faunas of arctic Canada and southern China. Journal of Paleontology, **56**(4): 924—937.
- Jones B, 1974. A biometrical analysis of *Atrypella foxi* n. sp. from the Canadian arctic. Journal of Paleontology, **48** (5): 963—977.
- Jones B, 1979. *Atrypoides* zonation of the Upper Silurian Read Bay Formation of Somerset and Cornwallis Islands, Arctic Canada. Paleontological Collections, Department of Geology, University of Alberta, **16**(12): 2204—2218.
- Kidwell S M, Bosence D W J, 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: Allison P A, Briggs D E G (eds.), Taphonomy, Releasing the Data Locked in the Fossil Record. American: Plenum Publishing Corp, 115—209.
- Li Rong-yu (李荣玉), 1996. Population dynamics of *Dalmanella testudinaria* and *Dorytretra 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).
- Lin Bao-yu (林宝玉), Su Yang-zheng (苏养正), Rong Jia-yu (戎嘉余), 1998. Stratigraphic Code of China: Silurian. Beijing: Geological Publishing House, 1—245 (in Chinese).
- Lü Dan (吕丹), Ma Xue-ping (马学平), 2017. Mathematical statistics and paleoecological significance of brachiopod faunas from the late Frasnian (Devonian) of central Hunan, China. Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报), **56**(2): 188—200 (in Chinese with English abstract).
- McKinney M L, 1990. Trends in body size evolution. In: McNamara K J (ed.), Evolutionary Trends. Tucson: University of Arizona Press, 75—118.
- Mitchell J, Dun W S, 1920. The *Atrypidae* of New South Wales, with references to those recorded from other states of Australia. Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales, **1920**(2): 266—276.
- Novack-Gottshall P M, 2008. Using simple body-size metrics to estimate fossil body volume: Empirical validation using diverse Paleozoic invertebrates. Palaios, **23**: 163—173.
- Richards R P, Bambach R K, 1975. Population dynamics of some Paleozoic brachiopods and their paleoecological significance. Journal of Paleontology, **49**(5): 775—798.
- Rong Jia-yu (戎嘉余), 1986. Ecostratigraphy and community analysis.

- sis of the Late Ordovician and Silurian in Southern China. *In*: Palaeontological Society of China (ed.), Selected Paper Collections of the Annual Symposium of the Thirteenth and Fourteenth Committee of the Palaeontological Society of China. Hefei: Anhui Science and Technology Press. 1—24 (in Chinese).
- Rong Jia-yu (戎嘉余), Xu Han-kui (许汉奎), Yang Xue-chang (杨学长), 1974. Silurian brachiopods. *In*: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (ed.), The Handbook of Stratigraphy and Paleontology of South-west China. Beijing: Science Press. 195—208 (in Chinese).
- Rzhonsnitskaia M A, 1960. Order Atrypida. *In*: Sarytcheva T G (ed.), Mshanki, Brakhiopody (Bryozoa, Brachiopoda). Moscow: Akademia Nauk SSSR. 257—264.
- Smith R E, 1976. Biostratigraphy and paleoecology of the *Atrypella* community, Upper Silurian Doure Formation, Deven Island, District of Fraclin. Geological Survey of Canada, **256**: 13—37.
- Ting V K (丁文江), Wang Yue-lun (王曰伦), 1937. Cambrian and Silurian formations of Malung and Chütsing Districts, Yunnan. Acta Geologica Sinica (地质学报), **16**(suppl. 1): 1—28 (in Chinese).
- Twenhofel W H, 1914. The Anticosti Island faunas. Canada Geological Survey Museum, Bulletin, **3**(Geological Series 19): 39.
- 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).
- Wang Yu (王 钰), Rong Jia-yu (戎嘉余), 1980. The genus *Atrypoides* (Brachiopoda) of Southwest China and its stratigraphical significance. Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报), **19**(2): 100—116 (in Chinese with English abstract).
- Wang Yu, Boucot A J, Rong Jia-yu, Yang Xue-chang, 1987. Community paleoecology as a geological tool: The Chinese Ashgill—Eifelian (latest Ordovician through early Middle Devonian) as an example. Special Paper of Geological Society of America, **211**: 1—100.
- 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, **14**: 72—75, 109—112.
- Williams A, Carlson S J, Brunton C H C, Holmer L E, Popov L E, 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda. Philosophical Transactions of the Royal Society of London (series B), **351**: 1171—1193.
- Yule G U, 1897. On the theory of correlation. Journal of the Royal Statistical Society, **60**(4): 812—854.
- Zhang Yuan-dong, Wang Yi, Zhan Ren-bin, Fan Juan-xuan, Zhou Zhi-qiang, Fang Xiang, 2014. Ordovician and Silurian Stratigraphy and Palaeontology of Yunnan, Southwest China—A Guide to the Field Excursion across the South China, Indochina and Sibumasu. Nanjing: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences. 1—138.

POPULATION ANALYSIS OF THE SILURIAN BRACHIOPOD *ATRYPOIDEA FOXI* JONES FROM QUJING, YUNNAN PROVINCE

ZHOU Hang-hang^{1, 2)} and HUANG Bing²⁾

¹⁾ University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China;

²⁾ State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China, bhuang@nigpas.ac.cn

Key words Brachiopods, population structure, regression analysis, estimation of body volume, Kuantí Formation, Silurian

Abstract

Since fossil population contains rich ecological information, related studies are important in

palaeontology. By researches on population of *Atrypoides foxi* Jones, the structure and ecological environment of population can be evaluated. Brachiopods collected from the lower Kuantí Formation exposed at a stone quarry at Longwangmiao Village in

Qujing, Yunnan are dominated by *Atrypa foxi* Jones (Brachiopods), with 381 conjoined valves of the species. A good state of preservation suggests the original condition of the population may be revealed. The population structure was analyzed. The size-frequency curve fitting normal distribution and slightly negatively skewed, suggests the adult individuals are predominant in this population. Survivorship curve is convex from small to adult individuals and concave from adult to old stage, reveal that most individuals can develop to adult even older individuals, which

suggests a suitable living environment. Regression analysis shows that some larger individuals tend to be wider; meanwhile, the shell's thickness is not stable for large individuals. Furthermore, as an individual becomes more convex rather than longer and wider, the depth of its sulcus is increased. Considering the size of brachiopods affected by length, width and thickness, body volume should be adopted as an index to represent body size. Based on a published study and "density method", a new empirical formula is given to calculate body volume of atrypids.