

# 贵州中寒武世早期凯里生物群研究的新进展<sup>\*</sup>

赵元龙<sup>1)</sup> 袁金良<sup>2)</sup> 朱茂炎<sup>2)</sup> 杨瑞东<sup>1)</sup> 郭庆军<sup>1)</sup> \* \* 钱逸<sup>2)</sup>  
黄友庄<sup>1)</sup> 潘玉<sup>1)</sup>

1) 贵州工业大学资源工程系 贵阳 550003

2) 中国科学院南京地质古生物研究所 南京 210008

**提要** 贵州台江中寒武世凯里生物群的研究取得了突破性的进展,一些澄江生物群、布尔吉斯页岩生物群的分子诸如 *Ottoia*, *Naraoia*, *Palaeoscolex*, *Urokodia*, *Microdictyon*, *Leanchiolaria*, *Isoxys* 及 *anomalocarids* 等化石已被发现,凯里生物群的组成发生了重大的变化。新面貌的凯里生物群成为拥有 12 个大类 120 多个属的布尔吉斯页岩型生物群,其中动物化石已超过 80 多个属,仅次于布尔吉斯页岩生物群和澄江生物群,居全球同类型第三位。其核心组成为非三叶虫节肢动物、水母状动物及棘皮动物。

**关键词** 凯里生物群 澄江生物群 布尔吉斯页岩型生物群 中寒武世 新进展

## 1 前言

贵州台江中寒武世凯里生物群经古生物学报 1994 年 5 月的系统报道后(赵元龙等, 1994),引起了国内外有关专家的密切关注。然而,过去的研究表明凯里生物群一直保持着软躯体化石少、三叶虫等常见化石多的面貌。为了扭转这一局面,从 1997 年开始,化石的采集工作由原产凯里生物群的革东八郎乌溜剖面转向其北 1.2km 的苗板坡剖面上部,取得了重要进展。一些蠕虫化石如 *Maotianshanina* 及海绵动物、棘皮动物的新材料不断地被发现。1998 年采集工作又向苗板坡剖面中、下部延伸。随着国家自然科学基金、国家攀登专项、贵州省科技基金的资助力度加大及资助渠道多元化,我们加大了采集力度,进行连续数月的采集,终于在 1998 年年底取得了突破性的进展。在苗板坡剖面下中部位置 GTBM-8-2 与 8-3 层之间的下、中寒武统界线之上的 8-4 至 9-5 层近 12m 多厚的灰绿色粉沙质泥岩中,采集到了大量布尔吉斯页岩及澄江生物群中的重要分子,如 *Ottoia*, *Naraoia*, *Palaeoscolex*, *Microdictyon*, *Urokodia*, *Isoxys*, 及 *anomalocarids* 等化石。新的发现使凯里生物群组成上发生了明显的变化,表现在:

1) 非三叶虫节肢动物明显增加,由过去的 3 属(Zhao *et al.*, 1996),增加到现在的 12 属,仅大型双瓣壳节肢动物就有 6 属。

收稿日期:1999-08-10

<sup>\*</sup> 国家自然科学基金(49772085)、攀登专项(95-专-01)、贵州省科学基金资助成果、中国科学院古生物及古人类基础研究特别支持费项目(9601)、中国科学院“百人计划”成果之一。

\* \* 郭庆军现在中国科学院贵阳地球化学研究所(贵阳 550002)

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

2) 软躯体化石明显增加,除增加了一些蠕形动物化石如 *Outoia*, *Palaeoscolex* 外,其他化石也发现了软躯体或软组织。

3) 棘皮动物(亚)门类明显增加,发现了海参纲及海座星纲化石。

4) 微网虫、奇虾类等均为首次发现。

此外,腕足动物增加了 2 属,软舌螺类增加 1 属;宏观藻类经研究及采集,已由过去的 3 属增加到近 20 属,其中包括新发现的具节珊瑚藻。至此,凯里生物群已成为拥有 12 个大门类,120 多属的大型布尔吉斯页岩型生物群,其中动物化石已超过 80 多属,规模仅次于布尔吉斯页岩生物群和澄江生物群。

在动物化石中,无论是属、种或是标本数量,三叶虫仍居首位,约 30 属;浮游的、底栖的均有代表,显示化石产地台江为过渡区的特性;全球分布的分子也不乏其代表。非三叶虫节肢动物已超过 12 属,类型众多,大部分尚未深入研究。腕足动物已达 8 属,无铰纲占 7 属,显示中寒武世早期无铰纲腕足动物仍占主导地位的特征。软体动物 4 属。软舌螺类也达 4 属,多块标本上可见软体肌痕,在国内外少见(毛家仁等, 1994),反映凯里生物群形成时埋藏速度快的特点。棘皮动物不仅(亚)门类多,数量也不少,与含少量棘皮动物化石(Briggs *et al.*, 1994) 的布尔吉斯页岩生物群及几无棘皮动物化石的澄江生物群形成明显的对照。水母状化石“*Rotadiscus*”,虽然种类单调,但数量多,保存好。蠕形动物虽增加 3 个重要属,但数量少。宏观藻类属种多,是研究早期后生宏观藻类演化的重要资料。不难看出,新面貌的凯里生物群是以非

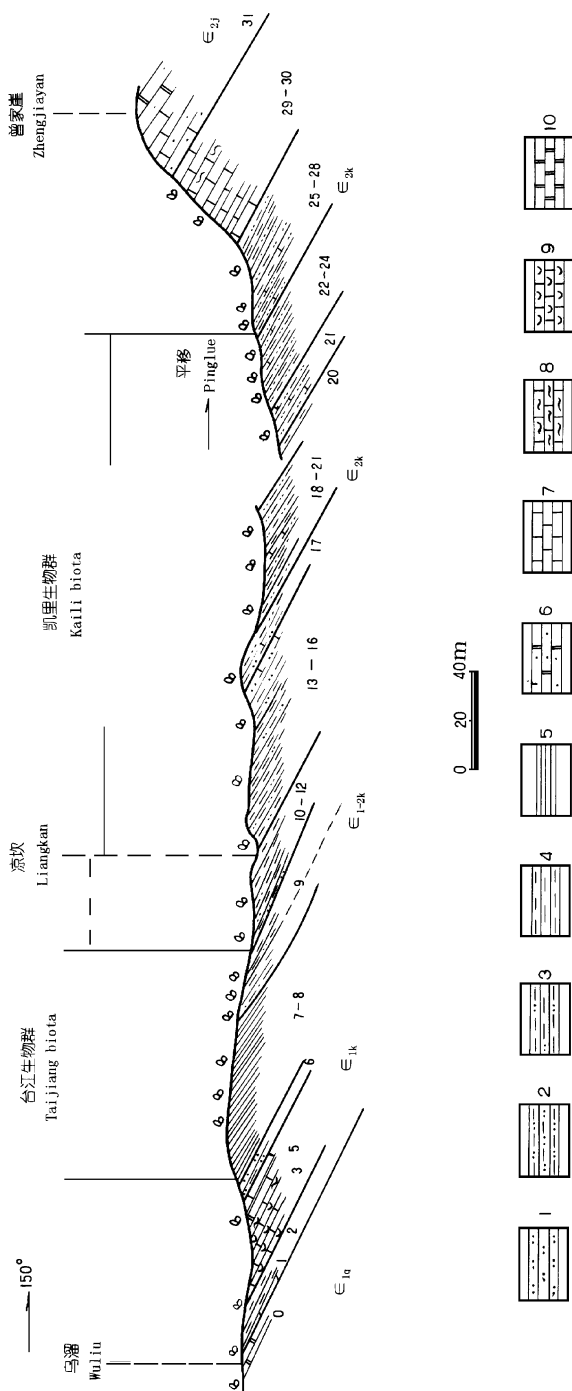


插图 1 贵州台江八郎乌溜-曾家崖剖面,显示两个生物群及中下寒武统界线

The Wuliu-Zhengjiayan section of Balang, Taijiang. Showing the Kaili biota, Taijiang biota and Boundary between the Lower and Middle Cambrian 1 = siltstone; 2 = silty mudstone; 3 = silty calcareous mudstone; 4 = mudstone; 5 = shale; 6 = dolomitic sandstone; 7 = limestone; 8 = muddy zebra limestone; 9 = biolithite; 10 = dolomite.

三叶虫节肢动物、棘皮动物、水母状动物等为核心的具有自己独特面貌的布尔吉斯页岩型生物群, 与布尔吉斯页岩生物群和澄江生物群组成了全球寒武纪 3 个大型布尔吉斯页岩型生物群。

凯里生物群的时代为中寒武世早期(赵元龙等, 1994; Zhao *et al.*, 1996; Conway Morris, 1998; 袁金良等, 1999)。在台江八郎乌溜剖面, 凯里生物群距下、中寒武统界线尚有 22 m 的距离(赵元龙等, 1994, Zhao *et al.*, 1996)。由于在八郎的苗板坡剖面下中部新发现的凯里生物群化石层位紧靠下、中寒武统界线, 凯里生物群的下界更低了, 与其下的台江生物群层位完全连在一起(插图 1)。

## 2 凯里生物群的组成

新面貌的凯里生物群由 12 个大类生物组成, 包括: 宏观藻类、疑源类、多孔动物、腔肠动物、蠕形动物、多腿缓步类动物、软舌螺动物、软体动物、水母状动物、腕足动物、节肢动物、棘皮动物, 以及分类位置未定的化石类别。

**2.1 藻类** 过去仅描述了 2 属(毛家仁等, 1994)。经过不断的采集及再研究, 宏观藻类已近 20 属, 包括褐藻、红藻、珊瑚藻类等(图版Ⅲ, 图 2; 图版Ⅳ, 图 8)。

**2.2 疑源类** 疑源类的研究也取得明显的进展(尹磊明、杨瑞东, 1999)。

**2.3 多孔动物** 包括海绵动物和开腔骨类。海绵动物共有 3 属, 包括 *Hazelia*, *Vauxia*, *Leptomitrus*。另有 *valospongiids* 的分子, 其中 *Vauxia* 的个体比较多, 骨针保存很好。这些化石在北美中寒武世 Spence Shale, Burgess Shale 生物群中均有分布。开腔骨类共 2 属, 包括 *Chancelloria*(图版Ⅰ, 图 7)及另一个可能的新属。其中 *Chancelloria* 多见于北美中寒武世 Burgess Shale 和 Wheeler Shale 生物群中, Spence Shale 和 Mount Cap 生物群亦有产出。

**2.4 腔肠动物** 包括刺胞动物及栉水母类。刺胞动物包括 *Scenella*(图版Ⅱ, 图 3)(毛家仁等, 1994)和曾被置于蠕形动物的虫管化石 *Byronia* 及曾被置于软舌螺的管状化石 *Cam-brovitus*(图版Ⅰ, 图 4)(毛家仁等, 1992)。*Scenella* 数量很多, 是一种帽状的小型化石, 根据保存特征推断, 目前暂时归为刺胞类为宜。归入 *Byronia* 的标本, 过去曾被命名 *Scolecicellus* (小蠕虫)Liu, 1986 并置于蠕虫动物类(刘义仁, 1986)。经重新研究, 实际上它是 *Byronia* 的同义属, 又因 *Byronia* 具有更多的刺胞动物的特征, 被置于腔肠动物刺胞亚门。这类化石在台江生物群、凯里生物群中均可见到, 分布亦很广。

栉水母动物是最新的发现, 仅 1 属即 *Sinoascus* Chen et Zhou, 1997(图版Ⅳ, 图 1)。该属是陈均远根据澄江生物群中一块标本于 1997 年建立的。水母体呈椭圆形, 由纵向子午线将水母体分为 4 扇叶状体, 凯里生物群中栉水母化石子午线很清楚。

**2.5 蠕形动物** 不少学者把环节动物及曳鳃动物分别各列为一大类(陈均远等, 1996)或是将环节动物、多毛动物与曳鳃动物各列为一大类(Whittington, 1985)。本文将它们列入蠕形动物统一介绍。凯里生物群中的曳鳃动物包括 *Maotianshanian*(帽天山虫), *Palaeoscolex* (古蠕虫), *Ottoia*, *Selkirkia*, 但这些化石的标本目前发现得比较少(赵元龙等, 1999)。另有一些标本, 个体较短, 分节清楚, 也有可能属于蠕形动物。

**2.6 多腿缓步类动物** 陈均远等(1996, 1997)对多腿缓步类作了较系统的介绍。认为多腿

缓步类动物是寒武纪海生奇特的一类动物。个体近于细长圆柱形,腹部有成对的无关节的腿;口小,位于身体前端;身体背部两侧有成对的硬化的骨板或骨刺。凯里生物群的多腿缓步类化石是近期发现的,标本比较少,主要化石有 *Microdictyon* (微网虫)(图版Ⅱ,图 7), *Paucipodia* (贫腿虫)和一个类似 *Hallucigenia* (怪诞虫)的新属种(图版Ⅰ,图 2),后者形似怪诞虫,主要差别在于腿有主、侧之分。

**2.7 软舌螺动物** 凯里生物群中软舌螺 *Haplophrentis*? 及 *Hyolithes*? 在北美中寒武统分布很广。*Haplophrentis*? 目前发现了 4 块具肌痕的标本(图版Ⅳ,图 6),此种现象只见于 Spence Shale 动物群(毛家仁等,1994)。新近所发现的一块软舌螺,背侧有 2 条纵沟,两沟之间有一纵脊,这种构造与梯管螺科(*Trapezovitidae* Valkov, 1975)(钱逸等,1995)中的岩孔螺属(*Yankongovitus* Qian, 1978)、长薯螺属(*Gaka* Kruse, 1990)的背部构造相似,应归入此科。

**2.8 软体动物** 包括单板类和双壳类,共有 4 属。单板类 3 属(毛家仁等,1993)及双壳类 1 属。

**2.9 水母状动物** 陈均远等(1996)将所有具有纤毛环的生物归到纤毛环类,包括苔藓动物门、腕足动物门、帚虫动物门、内肛虫门等等。凯里生物群水母状动物“*Rotadiscus*”目前已经被置于纤毛环类(图版Ⅲ,图 1,6)(赵元龙等,1994;Dzik *et al.*, 1997)。它与澄江生物群中的 *Rotadiscus* 有差别。除个体较小外,最主要的差别是 1) 辐射腔的数量有明显的差别; 2) 盘体顶面的硬化程度差异明显; 3) 凯里生物群中化石显示了较完整的个体发育特征。据此朱茂炎拟建立 *Pararotadiscus* gen. nov. 以示两者明显区别(Zhu *et al.*, 1999)

**2.10 腕足动物** 共有 8 属,相似于北美的 Spence Shale 和 Mount Cap 生物群的腕足动物组合特征(黄友庄等,1994)。其中 *Acrothele*, *Lingulella*, *Nisusia*, *Linnarsson* 等见于北美上述生物群;而 *Glyptoacrothele* (图版Ⅲ,图 1,6)和 *Kutorgina* 则见于捷克波希米亚地区中寒武统。

**2.11 节肢动物** 由于发现了许多非三叶虫节肢动物,节肢动物总数已达 42 属。

**2.11.1 三叶虫** 共有 30 属。其中全球分布的有 *Pagetia*, *Peronopsis* (图版Ⅱ,图 2), *Oryctocephalus* (图版Ⅳ,图 4), *Oryctocephalina*, *Olenoides*, *Burlingia*, *Microrhyctocara* 等,这些化石大都可见于 Burgess Shale 和 Spence Shale 生物群。地方分子以 *Kaotia*, *Xin-grenaspis* 为主。

**2.11.2 大型双瓣壳节肢动物** 经 Bergström 鉴定有 *Tuzoia*, *Protocaris*, *Branchiocaris*, *Dioxyccaris* 等。近期又发现了 *Isoxys* 不完整标本,其个体恢复起来,长度超过 10cm 以上。其中 *Tuzoia* 分布最广,常见于北美中寒武统的几个化石生物群。

**2.11.3 三叶形类节肢动物** 分为头、胸、尾三部分,但三叶形类两条纵向沟不发育或基本没有,壳体脆薄。近期发现的三叶形类主要属种有 *Marrella* (马尔三叶形类虫)、*Acanthomeridion* (刺节虫), *Urokodia* (尾头虫)(图版Ⅲ,图 4)等。

**2.11.4 娜罗虫类** *Naraoia* (娜罗虫)是一类奇特的三叶形节肢动物化石,没有胸节。这类化石原被置于三叶虫纲(Walcott, 1912; Raymond, 1920; Robison, 1984; 张文堂等, 1985),陈均远则把娜罗虫单独列为一类(陈均远等,1996)。凯里生物群中的 *Naraoia* 保存比较好(图版Ⅰ,图 1;图版Ⅱ,图 7),还见有幼虫及附肢标本(图版Ⅱ,图 1)。这个属在遵义

牛蹄塘组上部亦已找到(Steiner *et al.*, 1998)。

2.11.5 其它节肢动物 有3块标本与 *Leancoilia* 极为相似(图版 I, 图 3), 另有2块标本尾部与 *Jianfengia* (尖锋虫)或 *Fuxianhuia* (抚仙湖虫)的尾刺相似。最有意义的是奇虾类化石(anomalocarids)的发现。奇虾类是一类已绝灭的巨型食肉类, 与节肢动物有亲缘关系。凯里生物群中已发现3块口器标本、3块前附器标本, 口器标本可见明显的齿状构造(图版 I, 图 5)。

2.12 棘皮动物 是凯里生物群的核心组成部分。包括海百合亚门(Crinozoa)、海扁果亚门(Homalozoa)、海胆亚门(Echinozoa)的始海百合纲(Eocrinoidea)、海箭纲(Homoistostenea)、海座星纲(Edrioasteroidea)及海参纲(Holothuroidea)。其中的 Eocrinoidea 的化石最多, 计有3属(图版 IV, 图 2, 7): *Sinoeocrinus*, *Paragogia* 和 *Curtoeocrinus*。新发现的 *Sinoeocrinus* 属一个保存有固着器的新种数量很多, 已采标本多达800多件(图版 II, 图 6)。海座星纲的化石共有10多块, 其中1块化石保存很好, 步带及间步带构造非常清楚(图版 III, 图 3)。

2.13 其它化石 包括分类位置未定的已知化石 *Wiwaxia*(图版 I, 图 6; 图版 II, 图 4)(赵元龙等, 1994), *Triplexa*(赵元龙等, 1998)大量分类位置未定的化石。 *Wiwaxia* 是很重要的化石, 仅分布在4个产地, 其它产地有加拿大西南部的 Stephen 组(斯蒂芬组)、西北部的下寒武统上部 Mount Cap 组(Butterfield, 1994)及美国犹他州中寒武统的 Spence Shale 生物群。

表 I 布尔吉斯页岩型生物群类型表  
Subdivision of the Burgess Shale-type biotas

Subtype	I	II
Biota	Burgess Shale 生物群 Chengjiang 生物群 Sirius Passet 生物群	Kaili 生物群 Spence Shale 生物群 Wheeler Shale 生物群
Characteristics	三叶虫少、非三叶虫节肢动物多, 软躯体化石多 (many non-trilobite arthropods and soft-bodied fossils) 海绵动物多 (many sponges) 棘皮动物化石较少 (a few echinoderms)	三叶虫多、非三叶虫节肢动物和软躯体化石较少 (a few non-trilobite arthropods and soft-bodied fossils) 海绵动物较少 (a few sponges) 棘皮动物化石较多 (some echinoderms)
Environment	沉积盆地水体较浅 (shallower water)	沉积盆地水体较深 (deeper water)

3 意义

凯里生物群的发现及近期突破性的进展具有重要的意义, 它为早期后生生物的演化、寒武纪生物大爆发、古地理古板块的正确恢复、生物埋藏学的研究提供了重要的资料及证据。

3.1 寒武纪布尔吉斯页岩型生物群内部类型划分

首先,与北美寒武纪 Spence Shale 和 Wheeler Shale 生物群一样,凯里生物群也具有较多的三叶虫,三叶虫所占比例达 37%。而在 Spence Shale 生物群中三叶虫高达 40%以上(Robison, 1991),Wheeler Shale 生物群三叶虫也占 33%(Robison, 1991)。其次,凯里生物群、Spence Shale 生物群中均有 3—6 属的棘皮动物化石(Robison, 1991),布尔吉斯页岩生物群中棘皮动物有“5”属(Whittington, 1985)或“4”属(Robison, 1991)。最近的研究表明可能只有 2 属为棘皮动物(Briggs *et al.*, 1994),而以前被置于棘皮动物的 *Eldonia* (Whittington, 1985; Briggs *et al.*, 1996), *Pikaia* (Whittington, 1985)的归属仍然有分歧。目前 *Eldonia* 被认为与触手动物类有关(Zhu *et al.*, 1999),而 *Pikaia* 则被放置于脊索动物中(Briggs *et al.*, 1994)。澄江生物群尚未有真正的棘皮动物化石的报道。凯里生物群中的棘皮动物化石类型和数量繁多。Spence Shale 生物群至少也有 3 个亚门类 4 个属的棘皮动物化石(Robison, 1991),包括 *Gogia*, *Castericystis*, *Marjumicystis* 等。第三,布尔吉斯页岩生物群和澄江生物群中均有很多的海绵动物化石,多达 20 多属(陈均远等, 1989),所含比例超过所有属总数的 13%。而凯里生物群、Spence Shale 生物群中的海绵化石少,只占有属总数的 3%—10%。第四,布尔吉斯页岩和澄江等生物群中软躯体化石多,例如布尔吉斯页岩生物群中的蠕虫 *Otoia* 化石,数以百计,而澄江生物群中的帽天山虫则数以千计。

因此,布尔吉斯页岩型生物群可以分为两个亚类(表 I)。一类是三叶虫少、非三叶虫节肢动物多、海绵化石多、棘皮动物较少、形成时水体较浅;而另一类型情况相反,形成时海水较深,如凯里生物群形成于内、外陆棚之间的较深的浅海环境中。这种分类反映了生物组成和形成环境的一致性。

### 3.2 生物演化上起承前启后作用

在 3 个大型的布尔吉斯页岩型生物群中,凯里生物群的时代为中寒武世早期(赵元龙等, 1994)。其年代居于澄江生物群与布尔吉斯页岩生物群之间,在生物演化上起承前启后作用(表 II)。一些生物如 *Tuzoia*, *Naraoia* 和 *Microdictyon* 起源于早寒武世澄江生物群或更低层位(陈均远等, 1989),辐射延伸至凯里生物群,最大跨度至中寒武世早中期的布尔吉斯页岩生物群的相近层位(陈均远等, 1989);另一类生物如 *Maotianshan* 等起源于澄江生物群,仅延伸至中寒武世早期的凯里生物群;第三类生物如 *Wiwaxia* 和 *Marrella* 等,由凯里生物群(*Marrella*)或由其下的下寒武统顶部的台江生物群及 Mount Cap 生物群(*Wiwaxia*)发生,向上延伸至布尔吉斯页岩生物群。不论具体的属种如何辐射、迁移,但凯里生物群的发现及近期突破性的进展,为早、中寒武世生物的发生、辐射、迁移和灭绝的研究提供了大量的资料。

### 3.3 沉积环境重塑及新产地的寻找

凯里生物群形成于内、外陆棚交界处较深的海底(张正华等, 1996),与澄江生物群形成于台内近陆的环境形成了明显的比较,从而为全面恢复近陆台地盆地环境至浅海陆棚开阔海的环境,以及由此而造成生物面貌变化及迁移提供了重要的依据。由于类似的环境存在于过渡区(卢衍豪等, 1974;赵元龙等, 1993),今后有可能在湘西、鄂东南等地寻找到凯里生物群的新产地。

### 3.4 古板块、古地理正确位置的恢复

澄江生物群发现以后,因其与北美的布尔吉斯页岩型生物群有极大的相似性,古生物学

家对寒武纪劳伦古陆与华南板块之间的古地理关系甚感兴趣。尽管一些古生物学家、地质学家早就认为它们所在地区均位于赤道位置(卢衍豪等, 1974; 乔秀夫等, 1988; 吴汉宁等, 1990; Conway Morris, 1987), 但它们之间距离如何、相互位置如何, 至今仍有分歧。一些古板块图(杨家骅等, 1988; Clarkson *et al.*, 1995)不是见不到华南板块出现, 就是两者距离很远。Conway Morris (1998) 针对两板块为何分别出现同一类型的生物群这一问题, 认为它们之间有通道。凯里生物群、Sirius Passet 等生物群相继被发现后, 由于生物群的相似, 劳伦古陆与华南板块两个大陆之间的关系也证明相当密切, 它们之间的距离要比认为的要近。1998 年, Conway Morris (1998, p. 125) 则认为两个古板块之间存在着古太平洋。

表 II 一些布尔吉斯型生物群化石的分布延伸表  
Distribution of some fossils of Burgess Shale-type biotas in the Lower and Middle Cambrian

Lower Cambrian			Middle Cambrian			
	Chengjiang biota		Kaili biota		Burgess biota	
<i>Maotianshania</i>						
<i>Sinoasculus</i>						
anomalocarids						
<i>Naraoia</i>						
<i>Palaeoscolex</i>						
<i>Tuzoia</i>						
<i>Leptomitus</i>						
? <i>Ottoia</i>						
<i>Wiwaxia</i>						
<i>Marrella</i>						

凯里生物群新的化石面貌将为寒武纪生物大爆发后海洋环境、海洋生物多样性研究提供了重要的证据, 也为早期后生生物的演化研究、演化新理论的出现提供了新信息。凯里生物群近期突破性的进展, 产生了一个新面貌的凯里生物群, 研究前景广阔。

**致谢** 台江县八郎村刘锋等协助采集化石标本; 中国科学院南京地质古生物研究所胡尚卿、邓东兴摄制化石图片, 美国东华盛顿大学 Linda B. McCollum 教授、乔治华盛顿大学 Frederick A. Sundberg 博士转赠有关专著论文; 美国汉诺威学院的 Heyo Van Iten 教授审查

英文摘要; 贵州工业大学, 中国科学院南京地质古生物研究所领导大力支持本项目研究, 在此一并致谢。

## 参 考 文 献

- 毛家仁, 钱逸, 赵元龙, 余平, 1992. 贵州台江中寒武世的一些软舌螺化石. 微体古生物学报, **9**(3): 257—266.
- 毛家仁, 赵元龙, 1994. 贵州台江凯里动物群中的 *Scenella*. 古生物学报, **33**(3): 325—328.
- 毛家仁, 赵元龙, 黄友庄, 1993. 贵州台江寒武纪一些单板类化石. 微体古生物学报, **10**(1): 99—104.
- 尹磊明, 杨瑞东, 1999. 贵州台江早、中寒武世凯里组的疑源类. 古生物学报, **38**(增刊): 66—78.
- 卢衍豪, 朱兆玲, 钱义元, 林焕令, 周志毅, 袁克兴, 1974. 生物-环境控制论及其在寒武纪生物地层学上和古动物地理学上的应用. 中国科学院南京地质古生物研究所刊集, 第五号.
- 孙卫国, 侯先光, 1987. 云南澄江寒武世蠕虫化石——*Maotianshanian*. 古生物学报, **26**(3): 299—305.
- 陈均远, 侯先光, 卢浩之, 1989. 早寒武世带鳞片的蠕形海生动物. 古生物学报, **28**(1): 1—6.
- 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎, 叶贵玉, 1996. 澄江生物群——寒武纪大爆炸的见证. 台湾: 自然科学博物馆.
- 张文堂, 侯先光, 1985. *Naraoia* 在亚洲大陆的发现. 古生物学报, **24**(6): 591—595.
- 张正华, 沈建伟, 龚显英, 赵元龙, 毛家仁, 颜长虹, 1996. 贵州台江中寒武世凯里动物群保存环境初探. 古生物学报, **35**(5): 607—622.
- 杨家骅, 1988. 中国古地理学(殷鸿福主编), 寒武纪. 武汉: 中国地质大学出版社.
- 罗惠麟, 胡世学, 张世山, 陶永和, 1997. 昆明海口早寒武世澄江动物群的新发现及三叶形虫研究. 地质学报, **71**(2): 97—104.
- 赵元龙, 袁金良, 黄友庄, 毛家仁, 钱逸, 张正华, 龚显英, 1994. 贵州台江中寒武世凯里动物群. 古生物学报, **33**(3): 263—271.
- 赵元龙, 朱茂炎, 1994. 贵州台江凯里动物群中的水母状化石. 古生物学报, **33**(3): 272—280.
- 赵元龙, 朱茂炎, 郭庆军, H. Van Iten, 1999. 贵州台江中寒武世凯里生物群中的蠕形动物化石. 古生物学报, **38**(增刊): 79—87.
- 赵元龙, 黄友庄, 龚显英, 1994. 贵州台江凯里动物群中的棘皮动物. 古生物学报, **33**(3): 305—324.
- 赵元龙, 钱逸, 李信善, 1994. 贵州台江早、中寒武世凯里组中的 *Wiwaxia*. 古生物学报, **33**(3): 359—366.
- 赵元龙, 袁金良, 朱茂炎, 黄友庄, 杨瑞东, 郭庆军, 1999. 贵州寒武纪系列生物群及其研究意义. 现代地质, **13**(2): 245—246.
- 侯先光, 1987. 云南澄江早寒武世大型双瓣壳节肢动物. 古生物学报, **26**(3): 286—298.
- 侯先光, 孙卫国, 1988. 澄江动物群在晋宁梅树村的发现. 古生物学报, **27**(1): 1—12.
- 钱逸, 肖立功, 1995. 软舌螺. 北京: 科学出版社.
- 袁金良, 黄友庄, 1994. 贵州东南部早、中寒武世凯里组非三叶虫节肢动物. 古生物学报, **33**(3): 329—334.
- 黄友庄, 王化羽, 赵元龙, 戴新春, 1994. 贵州台江早、中寒武世凯里组的腕足动物. 古生物学报, **33**(3): 335—344.
- Bengtson S., Matthews, S. C., Missarzhevsky V. V., 1986. The Cambrian Netlike fossil *Microdictyon*. In: Problematic Fossil Taxa. Hoffman, A and Niteck M. H. (eds). Oxford Monographs on Geology and Geophysics 5, Oxford University Press. 97—115.
- Bergström J., 1992. The oldest arthropods and the origin of the crustacean. Acta Zoologica Lethaia (Stockholm), **73**(5): 287—291.
- Briggs D. E. G., Erwin D. H., Collier F. J., 1994. The Fossils of the Burgess Shale. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Butterfield N. J., 1994. Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow shelf sequence in northwestern Canada. Nature, **369**: 477—479.
- Chen Junyuan, Zhou Guiqing, Ramsköld L., 1995. The Cambrian lobopodian *Microdictyon sinicum* and its broader significance. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., **5**: 1—93.



- Chen Junyuan, Zhou Guiqing, 1997. Biology of the Chengjiang fauna. *Bull. Nati. Mus. Nat. Sci.*, **10**, 1—105.
- Collins D, Briggs, D., Conway Morris S, 1983. New Burgess Shale fossil sites reveal Middle Cambrian faunal complex. *Science*, **222**, 163—167.
- Conway Morris S, 1977. Fossil priapulid worms. *Special papers in palaeontology*, **20**, (i—iv), 1—95.
- Conway Morris S, 1998. The crucible of creation. The Burgess Shale and rise of animals. Oxford: Oxford University Press.
- Conway Morris S, Peel J S, Higgins Soper N J, Davis N C, 1987. A Burgess Shale-like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland. *Nature*, **326**, 181—183.
- Conway Morris S, Robison R A, 1988. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia. *Paleont. Contrib. Univ. Kansas. Pap.* 122, 1—48.
- Dzik, J, 1991. Is fossil evidence consistent with traditional views of the early metazoan phylogeny? In: The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa (eds. A. M. Simonetta and S. Conway Morris). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 47—56.
- Dzik J, Zhao Yuanlong, Zhu Maoyan, 1997. Mode of life of the Middle Cambrian Eldonoid Lophophorate *Rotadiscus*. *Palaeontology*, **40**(2), 385—396.
- Hou Xianguang, Ramsköld L, Bergström J, 1991. Composition and preservation of Chengjiang fauna——a Lower Cambrian soft-bodied biota. *Zoologica Scripta*, **20**, 395—411.
- Hou Xianguang, Bergström J, 1998. Three additional Arthropods from the Early Cambrian Chengjiang fauna, Yunnan, South-west China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **37**(4), 395—401.
- Peel J S, Conway Morris S, Ineson J R, 1992. A second glimpse of Early Cambrian life; new collections from Sirius Passet, North Greenland. *Rapp. Greenland. Geol Unders*, **155**, 48—50.
- Rigby J K, Hou Xian-guang, 1995. Lower Cambrian demosponges and hexactinellid sponges from Yunnan, China. *J. Palaeont.*, **69**(6), 1009—1019.
- Rigby J K, 1986. Sponge of the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia. *Palaeontographica Canada*, **2**, 1—105.
- Robison R A, 1991. Cambrian biotic diversity; examples from four Utah Lagerstätten. In: The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa (eds. A. M. Simonetta and S. Conway Morris). Cambridge: Cambridge University Press, 77—98.
- Steiner M, Mehl D, Reitner J, Erdtmann B-D, 1993. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the Lower Cambrian and new facies of the Yangtze platform (China). *Berliner Geowissenschaften Abhandlungen*, **9**, 293—329.
- Steiner M, Wallis E, Erdtmann B -D, Zhao Yaunlong, 1998. Earliest arthropods and sponges in black shale sequences of Early Cambrian exhalation areas in Hunan and Guizhou provinces. China. In Ahlberg P., Eriksson, M. and Olsson, I. (eds). IV field conference of Cambrian stage subdivision working Group. Lund, August, 1998. (Abstract).
- Sundberg F A, McCollum L B, 1997. Oryctocephalids of the Lower-Middle Cambrian boundary interval from California and Nevada. *J. Paleont.*, **71**(6), 1065—1090.
- Whittington H B, 1998. The Burgess Shale. New Haven: Yale Univ. Press.
- Zhao Yuanlong, Yuan Jinliang, Zhang Zhenhua, Huang Youzhuang, Chen Xiaoyuan, Zhou Zhen, 1996. Composition and significance of the Middle Cambrian Kaili Lagerstätte in Taijiang County, Guizhou Province, China——A new Burgess type lagerstätte. *Guizhou Geology*, **13**(2), 7—14.
- Zhu Maoyan, Erdtmann B D, Zhao Yuanlong, 1999. Body-plan and phylogenetic affinity of a medusiform animal from the Middle Cambrian Kaili Lagerstätte in Guizhou, China. In: The Origins of Animal Body Plans and Their Fossil Records (Abstracts). (Chen J.-Y., Chien P., Bottjer D.-J., Li G.-X. and Gao F. eds.), International Symposium, Kunming. 35—37.

# A PROGRESS REPORT ON RESEARCH ON THE EARLY MIDDLE CAMBRIAN KAILI BIOTA, GUIZHOU, PRC

ZHAO Yuan-Long<sup>1)</sup>, YUAN Jin-Liang<sup>2)</sup>, ZHU Mao-Yan<sup>2)</sup>, YANG Rui-Dong<sup>1)</sup>  
GUO Qing-Jun<sup>1)</sup>, QIAN Yi<sup>2)</sup>, HUANG You-Zhuang<sup>1)</sup> and PAN Yu

<sup>1)</sup> Department of Resource Engineering, Guizhou University of Technology, Guiyang 550003

<sup>2)</sup> Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008

**Key words:** Kaili Biota, Middle Cambrian, Guizhou, new progress

## 1 INTRODUCTION

Thanks in part to the discovery of new material in the Miaobanpo section, located about 1.2 km north of the Balang section (Taijiang county, southeastern Guizhou Province), research on the Kaili Biota is progressing well. Some important components belonging to both the Burgess Shale Biota and the Chengjiang Biota have been found, including *Ottoia* Walcott, 1911, *Naraoia* Walcott, 1912, *Palaeoscolex* Whittard, 1953, *Urokodia* Hou, Chen and Lu, 1989, *Microdictyon* Bengtson, Matthews and Missarzhevsky, 1981, anomalocarids, fuxianhuids and other taxa. Recent work on the early Middle Cambrian Kaili Biota has resulted in the following developments: (1) increase in the number of genera of non-trilobite arthropods from 3 to 12; (2) increase in the number of specimens of soft-bodied fossils and appendage-bearing specimens; (3) discovery of tardipolypods (e.g. *Microdictyon*), trilobitomorphs, anomalocarids and lophophorates such as *Dinomischus* Conway Morris, 1977; (4) discovery of edrioasteroids and holothuroids; and (5) substantial increase in the number of genera and species of mega-algae. At present, the Kaili Biota is thought to consist of more than 120 genera, distributed among 12 phyla, and is the third most diverse Burgess Shale-type biota after the Burgess Shale and Chengjiang biotas. The most noteworthy fossils in the Kaili Biota are non-trilobite arthropods, echinoderms and medusiform animals. Trilobites, represented by about 30 genera, account for more than 30 percent of the total number of genera in the Kail Biota.

## 2 THE COMPOSITION OF THE KAILI BIOTA

The Kaili Biota contains representatives of 12 phyla, namely: (1) Algae; (2) Acritarchs; (3) Porifera, including sponges and chancelloriids; (4) Coelenterata, including Ctenophora and Cnidaria; (5) “worms”; (6) Tardipolypoda; (7) Medusiform animals; (8) Brachiopoda; (9) Hyolithida; (10) Mollusca; (11) Arthropoda, including trilobites and non-trilobite arthro-

pods; and (12) Echinodermata. Also present are problematical or enigmatic taxa and trace fossils.

(1) **Algae**: The algae of the Kaili Biota consist of rhodophytes (red algae), phaeophytes (brown algae) and coralline algae (Pl. III, fig. 2; Pl. IV, fig. 8).

(2) **Acritarchs** The acritarchs of the Kaili Biota were studied recently by Yin and Yang (1999).

(3) **Porifera** Sponges include *Hazelia* Walcott, 1920, *Vauxia* Walcott, 1920, *Leptomitrus* Walcott, 1886, *Protospongia* (?) Hinde, 1887, valospongids and dictyospongids. Chancelloriids are represented mainly by *Chancelloria* Walcott, 1920 (Pl. I, fig. 7), which is distributed widely in the Lower to Upper Cambrian of Asia (China, Mongolia, Siberia), Europe (England, Spain), North America, South America, South Australia and Antarctica (Bengtson *et al.*, 1990).

(4) **Coelenterata** The Kaili Biota contains both ctenophorans and cnidarians. Kaili cnidarians include *Scenella* Billings, 1872 (Pl. II, fig. 3), *Byronia* Matthew 1899 and *Cambrovitus* Mao, Zhao and Qian, 1994 (Pl. I, fig. 4). Ctenophorans are represented by a single genus, *Sinoascus* Chen and Zhou, 1997 (Pl. IV, fig. 1).

(5) **“Worms”** Worms consist of priapulids including *Maotianshanian* Sun and Hou, 1987, *Palaeoscolex* Whittard, 1953, *Ottoia* Walcott, 1911 and *Selkirkia* Walcott, 1911 (Zhao *et al.*, 1999).

(6) **Tardipolypoda** This group of animals is known from the Cambrian. Tardipolypoda was formally called lobopodians and assigned to onychophorans (Ramsköld and Hou, 1991), which consists of eight genera (Chen and Zhou, 1997). Three kinds of tardipolypods fossils occur in the Kaili Biota including *Microdictyon* Bengtson, Matthews and Missarzhevsky, 1981 (Pl. II, fig. 7), *Paucipodia* ? Chen, Zhou and Ramsköld, 1995 and one specimen which is similar to *Hallucigenia* (Pl. I, fig. 2).

(7) **Medusiform animals** Medusiform fossils are among the most common fossils in the Kaili Biota (Pl. III, figs. 1, 6). These fossils originally were identified as *Rotadiscus* Sun and Hou, 1987 (Zhao and Zhu, 1994), a genus from the Lower Cambrian Chengjiang Biota (Sun and Hou, 1987). Recent work indicated that the Kaili fossils differ from *Rotadiscus* and represent a new genus (Zhu *et al.*, 1999).

(8) **Brachiopoda** The Brachiopods are represented by 8 genera. Four of these——*Acrothele* Linnarsson, 1876, *Lingulella* Salter, 1866, *Linnarssonina* Walcott, 1885 and *Nisusia* Walcott, 1905——are closely related to brachiopods of the Middle Cambrian Spence Shale Fauna and Marjum Biota in North America. Two genera——*Glyptacrothele* Mergl and Slehoferova, 1990 and *Kutorgina* Billings, 1861——occur also in the Middle Cambrian of Bohemia (Huang *et al.*, 1994).

(9) **Hyalolithids** Hyolithids are rich in the Kaili Biota. *Haplophrentis* ? Babcock and Robison, 1988 is common, some of the specimens show muscle insertion areas (Pl. IV, fig. 6), which is

quite similar to that from Spence Shale Fauna in North America (Babcock and Robison, 1988).

(10) **Mollusks** Mollusks are made up of monoplacophorids and bivalves, such as *Helcionella* Grabau and Shimer, 1952, *Latouchella* Cobbold, 1921, *Coreospira* Saito, 1936.

(11) **Arthropoda** As in most other Cambrian faunas, arthropods clearly dominate the Kaili Biota, both in number of specimens and in generic diversity. Thirty of the 42 arthropod genera are trilobites, for example *Pagetia*, *Olenoides*, *Peronopsis* (Pl. II, fig. 2), *Oryctocephalus*, (Pl. IV, fig. 4), *Oryctocephalites*, *Microrhyctocara*, *Metabalangia*, *Oryctocephaloides*, *Oryctocephalina*, *Burlingia*, *Xingrenaspis*, *Kaotia*, *Kütsingocephalus*, *Meitania*, *Jiumenia*, *Danzhaiaspis*, *D.* (*Nangaocephalus*), *Nangaoia*, *Danzhaina*, *Sanwania*, *Probowmania* (*Gunnia*), *Temnoura*, *Kailiella*, *Paramgaspis* and *Chengshanaspis*.

More specimens of *Naraoia* have been collected including juvenile individuals (Pl. I, fig. 1; Pl. II, figs. 1, 7). Of the large bivalved arthropods known to occur in the Kaili Biota, *Tuzoia* Walcott, 1912, *Protocaris* Walcott, 1884, *Branchiocaris* Briggs, 1976, *Dioxyccaris* Gurich, 1929 and *Combinivalvula* Hou, 1987 are especially noteworthy. The trilobitomorphs include *Marrella* Walcott, 1912, *Acanthomeridion* Hou, Chen and Lu, 1989 and *Urokodia* Hou, Chen and Lu, 1989 (Pl. III, fig. 4). Three specimens are extremely similar to *Leanchotilia* Walcott, 1912 (Pl. I, fig. 3). In addition, two specimens have a triangular telson that is similar to that of *Jianfengia* Hou, 1987 and *Fuxianhuia* Hou, 1987. Other fossils include the front organs and mouth apparatus of anomalocarids (Pl. I, fig. 5).

(12) **Echinodermata** Echinoderms are the most noteworthy component of the Kaili Biota and consist of Eocrinoidea, Edrioasteroidea, Homoiostelea and Holothuroidea. Eocrinoids are represented by *Sinoeocrinus* Zhao, Huang and Gong, 1994, *Paragogia* Zhao, Huang and Gong, 1994 and *Curtoeocrinus* Zhao, Huang and Gong, 1994 (Pl. IV, figs. 2, 7). More than 800 specimens preserving the holdfast may belong to a new species of *Sinoeocrinus* Zhao, Huang and Gong, 1994 (Pl. II, fig. 6). A single specimen preserving ambulacra and interambulacra is here assigned to Edrioasteroidea (Pl. III, fig. 3).

Other fossils include *Wiwaxia* Matthew, 1899 (Pl. I, fig. 6; Pl. II, fig. 4) and *Triplexa* Zhao *et al.*, 1998.

### 3 THE SIGNIFICANCE OF THE KAILI BIOTA

3.1 The Burgess Shale Biota can be divided into two subtypes. The first subtype, which includes the Burgess Shale, Chengjiang and Sirius Passet biotas, contains only a few trilobite and echinoderm genera, but many soft-bodied fossils, non-trilobite arthropods and sponges. In contrast, the second subtype, which includes the Spence Shale, Wheeler Shale and Kaili biotas, contains more trilobite and echinoderm genera (3 to 6 genera each), and only a few non-trilobite arthropods, soft-bodied fossils and sponges (see Table I). The Kaili Biota may have inhabited deeper water environments in comparison with the Chengjiang Biota (Zhao *et al.*,

1994; Zhang *et al.*, 1996; Zhu *et al.*, 1999).

3.2 Because the Kaili Biota is younger than the Chengjiang Biota, but older than the Burgess Shale Biota, some elements of the Kaili Biota range from the Chengjiang Biota to the Kaili Biota, some from the Kaili Biota to the Burgess shale Biota, and some originate in the Chengjiang Biota and range via the Kaili Biota to the Burgess Shale Biota (Table II).

3.3 The Kaili Biota inhabited the inner shelf zone. The original bottom water was dysoxic (Zhang *et al.*, 1996; Zhu *et al.*, 1999). Similar environments exist in equivalent horizons in eastern Guizhou and western Hunan, where new localities of the the Kaili Biota may be discovered in the near future.

3.4 The present progress report on the Kaili Biota provides important evidence bearing on the diversity of marine organisms, the “Cambrian Explosion”, reconstruction of the Cambrian palaeogeography and the early evolution of metazoans.

图 版 说 明

图版照片标本除个别外,均产于台江八郎苗板坡剖面凯里组中上部凯里生物群所占层位,存放于贵州工业大学资源工程系古生物及生物成矿研究所实验室。编号前者为采集号(GTB 代表八郎乌溜剖面,GTBM 代表其北侧的苗板坡剖面),GK 为登记号。

图 版 I

- 1. *Naraoia* ? sp., 头部及尾部,显示附肢及消化系统,×4;GTBM-8-4-1586, GK8301.
- 2. *Hallucigenia*? sp. nov., ×2; GTBM-9-1-558, GK8601.
- 3. *Leanchoilia illecebrosus* Hou, ×8; GTBM-9-1-556, GK8602.
- 4. *Cambroivitus balangensis* Mao, Qian and Zhao, ×6; GTBM-21-16, GK9201.
- 5. anomalocarids, 牙齿,×4;GTBM-21-16, GK8604.
- 6. *Wiwaxia taijiangensis* Zhao, Qian and Li, 侧骨片,×12; GTBM-18-5-17,GK8604.
- 7. *Chancelloria eros* Walcott, ×5; GTBM-20-2-80, GK7305.

图 版 II

- 1. *Naraoia* sp., 未成年标本,×15; GTBM-8-5-1382, GK8605.
- 2. *Peronopsis taijiangensis* Huang and Yuan, 背甲,×6;GTBM-26-1-211,GK1035.
- 3. *Scenella radians* Babcock and Robison, 下伞面,×5;GTBM-20-2-468a, GK2015.
- 4. *Wiwaxia taijiangensis* Zhao, Qian and Li, 侧骨片,×18; GTBM-20-1-400a, GK2035.
- 5. *Combinaluwula* ? sp., ×3; GTBM-20-192a, GK6401.
- 6. *Sinoecrinus globus* sp. nov., ×5; GTBM-9-2-12,GK1730.
- 7. *Naraoia* cf. *compacta* Walcott 与 *Microdictyon* sp. 共生, ×6; GTBM-9-3-318b. GK8605.

图 版 III

- 1, 6. *Pararotadiscus taijiangensis* (Zhao and Zhu, 1994)
  - 1. 盘体下伞面,可见触手及黑色消化腔,×1.5;GTBM-20-33,GK112;6. 上伞面,盘体四周伴生有个体较小的大型双壳节肢动物,×1.5;GTBM-24-3-633,GK113.
- 2. *Marpolia spissa* Walcott, 叶状体,×3;GTB-22-3-40,GK2204.

3. *Edrioasteroidea*, gen. et sp. nov., 胆壳口面(?), 可见步带及间步带,  $\times 2$ ; GTBM-8-5-1365, GK1725。
4. *Urokodia* sp.,  $\times 7$ ; GTBM-9-1-38, GK8612。
5. *Glyptacrothele bohémica* (Barrande), 两壳瓣相连, 为腹背内模,  $\times 5$ ; GTBM-20-4-675, GK3701。

#### 图 版 IV

1. *Sinoascus* sp., 口部及反口部四周构造不明显,  $\times 7$ ; GTB-9-2-317, GK1732。
2. *Crinozoa*, gen. et sp. nov., 萼部小, 茎长, 特殊的腕枝,  $\times 4$ ; GTBM-9-1-526a, GK1731。
3. *Naraoia* sp., 附肢,  $\times 3$ ; GTBM-9-2-180, GK8615。
4. *Oryctocephalus indicus* (Reed), 背甲,  $\times 8$ ; GTB-15-10-4, GK600。
5. *Holothuroidea*?, gen. et sp. nov., 由壳及触手组成,  $\times 14$ ; GTBM-9-3-170, GK1730。
6. *Haplophrentis*? *carinatus* (Matthew), 腹内视, 可见软体肌痕, 罕见标本,  $\times 7$ ; GTBM-20-176-1a, GK1924。
7. *Sinoecrinus minus* Zhao, Huang and Gong, 两个体的根相连, 罕见标本,  $\times 8$ ; GTB24-60a, GK1707。
8. *Paramphiroa sinensis*,  $\times 4$ ; GTB-23-3-435b, GK3000。

