

贵州寒武纪杷榔动物群的古生态学初探^{*}

刘 帅 彭 进^{**} 文荣琴 王秋军 杜光映

(贵州大学资源与环境工程学院, 贵州省古生物研究中心, 贵阳 550025, gzpengjin@126.com)

摘要 贵州剑河辣子寨村辣子寨剖面杷榔组的杷榔动物群是近期发现的一个化石丰度较大的产地。目前已发现了海绵动物、刺细胞动物、曳鳃动物、腕足动物、软舌螺动物、节肢动物、棘皮动物、藻类等 8 大类群的化石代表, 计有 63 属 80 种。本文依据辣子寨剖面杷榔化石库下化石层的生物组合及各类群的生态特性、埋藏特征, 探讨杷榔动物群的生态系及生活环境。杷榔动物群的生物群落, 包括了底栖固着、内栖钻孔、表栖游移、漂游和游泳的生物类群, 且生物群生活在赤道地区以北开阔海盆的透光区至弱透光区、水域含氧、海底有氧—弱氧、盐分正常、快速沉积事件频发的陆棚较深水环境。其古生态特点为: 生物种类丰富, 具有滤食、食草、食泥、食肉和食腐的动物; 而捕食-被捕食的食物网的关系较为复杂, 具有明显的金字塔型的营养结构。

关键词 杷榔动物群 古生态 杷榔组 寒武纪 贵州

1 前 言

贵州东部地区寒武系, 其古地理环境处于陆棚—斜坡过渡相区(周志毅等, 1979; 尹恭正, 1987; Peng and Babcock, 2001), 其中寒武系第二统的杷榔组以灰绿色粉砂岩及泥、页岩组成, 产杷榔动物群(Peng *et al.*, 2005a)。杷榔动物群是一个保存有矿化和非矿化软躯体化石的布尔吉斯页岩型的动物群, 其重要动物化石棘皮动物的始海百合, 节肢动物的三叶虫、三叶形虫、大型双瓣壳节肢动物、高肌虫, 及具附肢和口盖的软舌螺, 曳鳃动物古蠕虫等, 在多个产地均有发现(彭进, 2009; 马海涛等, 2011; 赵元龙等, 2015; Peng *et al.*, 2005a, 2010, 2012a, b, c)。近年在贵州剑河地区辣子寨村的杷榔组中上部地层的泥、页岩中, 发现两个化石富集层, 含有大量的生物化石, 化石种类丰富, 保存好, 主要为三叶虫和大型双瓣壳节肢动物的 *Tuzioa* 和 *Isoxys*, 海绵、腕足类、软舌螺等, 特别是具软躯体非矿化保存的纳罗虫、古蠕虫(刘帅等, 2017)。杷榔动物群位于 *Arthricocephalus chauveaui* 带内, 时代属于寒武纪黔东世都匀期(寒武纪第二世第四期); 介于澄江生

物群及凯里生物群之间(赵元龙等, 1994; 侯先光等, 1999)。其化石组合特征与时代相当的形成于浅水环境的云南关山生物群(Hu, 2005; Hu *et al.*, 2008, 2010)有些相似; 而与类群组成丰富、也形成于陆棚斜坡深水环境的凯里生物群(赵元龙等, 1994; 朱茂炎等, 1999; Gaines *et al.*, 2011)更相似。杷榔动物群的生态类型多样, 包括底栖固着、内栖钻孔、表栖移动、浮游及游泳的类群, 这一特点与澄江生物群(赵方臣, 2009; 赵方臣等, 2010; Hu, 2005), 凯里生物群的古群落生态组成有些相似(朱茂炎等, 1999; 赵元龙等, 2011)。有学者对澄江生物群的古生态做过探讨, 认为生物群生活在外滨海水动力条件低能区域, 依据化石类群的组合特征, 包括底栖的内栖、表栖、游泳及浮游的类群(赵方臣, 2009), 对其食物网进行了构建, 食肉动物主要为大型节肢动物(如 *Anomalocaris*)及曳鳃动物(如 *Otoia*), 主要以软舌螺、腕足类、三叶虫等为食(赵方臣, 2009; Hu, 2005; Vannier and Chen, 2005; Dunne *et al.*, 2008)。凯里生物群的类群丰富, 生态类型多样, 也包括底栖固着、内栖、表栖、浮游、游泳的类群, 具有与澄江生物群相似的食物网(朱茂炎等, 1999; 赵元龙等, 2011)。杷榔动物群的生态系与凯里生物群的生态系总体较

收稿日期: 2018-01-18

^{*} 国家自然科学基金(41672005, 41172005, 4133101), 国家重点基础研究发展规划项目(973 项目)(2013CB835002, 2015FY310100-5), 贵州省科学技术厅基金(黔科合 Z 字[2014]4003 号, 黔科合平台人才[2017]5788 号)和贵州省研究生科研基金(KYJJ2017003)联合资助。

^{**} 通讯作者。

相似,探讨并不深入(彭进,2009;达扬等,2011;孙海静,2015)。杷榔动物群也具有底栖、浮游及游泳三种生态类型(彭进等,2007;彭进,2009),依据它们之间的捕食关系,杷榔动物群中存在初级生产者、初级消费者及二级消费者,能量可由初级生产者逐渐传递给更高的营养级,通过直接捕食关系构成的食物链至少有五级,即初级生产者(浮游植物及一些动物的幼虫)、食草动物(浮游动物)、底栖滤食动物、中层消费者底栖移动食肉或食腐的动物、游泳的顶级捕食者,如奇虾等(孙海静,2015)。

本文则依据辣子寨产地杷榔动物群生态类群,结合化石埋藏证据对杷榔动物群的古生态、生态组

合与食物网的对应关系,进行了分析探讨。

2 地质背景及化石产地

寒武纪时期右江盆地及邻区古陆边缘主要发育了坳陷,坳陷以台地相的碳酸盐岩、碎屑岩及滨海相硅质碎屑岩为主。在寒武纪第二世早期,贵阳至开阳一带台地相沉积的地层——金顶山组,以碎屑岩和混积岩为主;凯里至铜仁一带陆棚斜坡相沉积的地层——杷榔组,以泥、页岩为主;三都至锦屏向东南一带盆地相沉积的地层——渣拉沟组,以黑色页岩、硅质岩为主(插图1)。

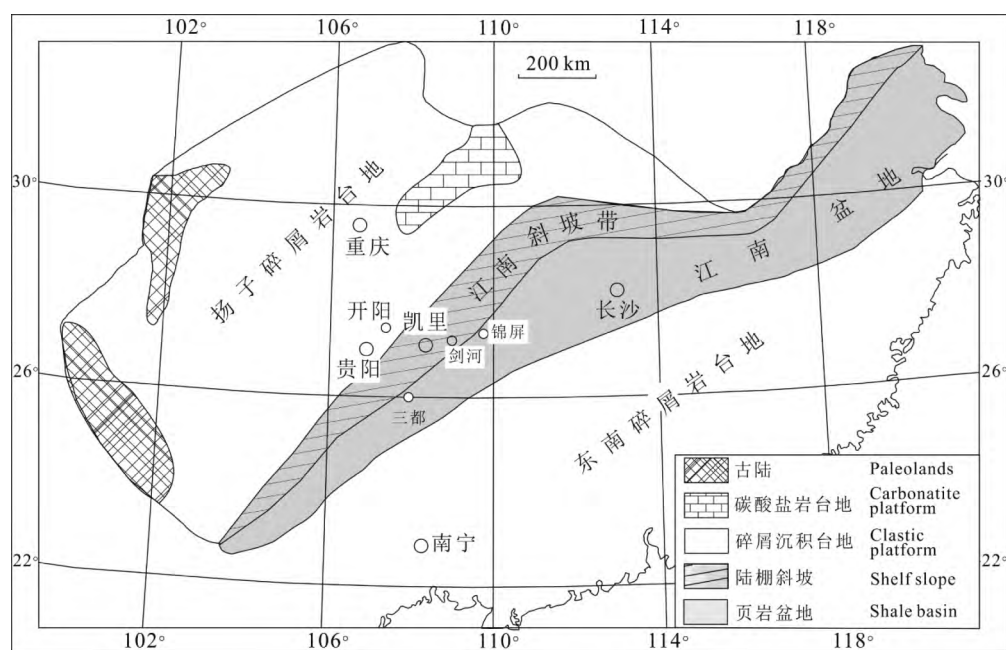


插图1 中国南部寒武纪第二世岩相古地理图(据冯增昭等,2004)修编

Map showing paleogeography and sediment facies in the epoch 2 of Cambrian, South China(modified from Feng *et al.*, 2004)

凯里-铜仁一带寒武纪第二世时位于陆棚斜坡相区,也有学者称其为台地—盆地之间的过渡带(周志毅等,1979;尹恭正,1987;Peng and Babcock, 2001)。在凯里-剑河一带寒武纪的九门冲组—变马冲组—杷榔组—清虚洞组—凯里组的岩性多为泥岩和碳酸盐岩。杷榔组的泥、页岩沉积时,沉积物具有广物源性,既有来自古陆、陆棚的物质,也有陆棚斜坡的物质。剑河地区杷榔组的最大厚度约300 m,由灰绿色粉砂质泥岩、泥岩及页岩组成,其下伏地层为变马冲组顶部深灰色至黑灰色泥、页岩;上覆地层为清虚洞组底部的灰白色、灰色薄层灰岩、泥灰岩、夹灰绿色的薄层泥岩(Peng *et al.*, 2012a)。

杷榔动物群产于杷榔组中上部灰绿色泥、页岩

中,岩石成份以片状粘土矿物为主。虽然杷榔组在贵州东部广布于铜仁-黔东南-都匀一带,但杷榔动物群则主要出现在东部至东南部的岑巩-羊桥-罗家塘-镇远-江古-剑河的交榜和辣子寨、台江-革一、凯里-翁岭塘和菩萨寨、麻江-淑里、都匀等地的杷榔组中(彭进等,2010;马海涛等,2011;赵元龙等,2015;申震等,2016;Peng *et al.*, 2005a, 2010, 2012a, b; Zhao *et al.*, 2007)。其中以剑河辣子寨剖面发现的化石种类及数量最为丰富,对该剖面杷榔化石库的研究表明化石为快速的原地埋藏作用形成,出现2个化石保存具代表性的层位,被确认为上、下化石层,分别代表了2种埋藏模式(刘帅等,2017)。该剖面可作为杷榔动物群古环境与古生态群落研究的代表性剖面。

3 杷榔动物群的生态类群

凯里地区剑河辣子寨的杷榔动物群产地,是目前发现的化石质量保存最好、化石种类最丰富的产地,已发现了海绵动物、开腔骨类、刺细胞动物、曳鳃动物、腕足动物、软舌螺动物、节肢动物、棘皮动物及藻类 8 个类群的约 63 属 80 余种化石代表。另有具有环境判断意义的遗迹化石。按其生态特点可分为底栖、浮游和游泳 3 类。

3.1 底栖类群

杷榔动物群中底栖类群最为丰富(插图 2):有海绵、古蠕虫类、腕足类、软舌螺、三叶虫的莱得利基虫类与褶颊虫类及始海百合类(彭进等,2006;Lin,2007),包括底栖移动捕食或食腐的类群,如莱得利基虫类,古蠕虫类,软舌螺(彭进,2009;Peng *et al.*,2016,Sun *et al.*,2016a);底栖固着滤食的类群,如海绵及棘皮动物的始海百合;固着食肉、食腐的刺胞动物的 *Sphenothallus* sp.,*Byronia* sp.(Zhu *et al.*,2000;Peng *et al.*,2005b)。

3.1.1 底栖固着类群

重要代表有海绵类:卵形小斗篷海绵 *Choiaella ovata* Zhao and Yang in Yang *et al.*,2003,斗篷海绵(未定种) *Choia* sp.,密集鬃毛状海绵 *Saeta-spongia densa* Mehl and Reitner in Steiner *et al.*,1993(王秋军等,2018);刺细胞类:楔叶虫(未定种) *Sphenothallus* sp.,拜如尼亚虫(未定种) *Byronia* sp.(插图 2B);腕足类:圆形滇东贝 *Diandongia circularis* Peng *et al.*,2010 等(插图 2G)和喻氏贵州始海百合 *Guizhouocrinus yui* Zhao, Parsley and Peng,2007(插图 2E)。

生活方式:海绵及始海百合类是以滤食为主的底栖固着生物。这 2 个类群是典型体腔动物,以腔体上的小缝孔作为呼吸通道,以水体中的微生物颗粒为食,通过动物口部周边特殊结构的功能作用进行滤食生活(Lin,2007)。腕足类的 *D. circularis*,壳形边缘较圆(插图 2G),不利于穴居,主要为肉茎固着基底生活,利用壳口张合吸入海水经纤毛腕滤食水中的微生物生活(彭进等,2010)。另有刺细胞动物中的 *Sphenothallus* sp. 和 *Byronia* sp.,2 者属于管状固着食肉动物(Zhu *et al.*,2000;Peng *et al.*,

2005b)。

3.1.2 表栖活动类群

底栖移动类群主要有三叶虫的莱得利基虫类,*Redlichia* (*Pteroredlichia*) *chinensis* Walcott,1905 化石标本十分丰富,少量保存完整背壳,最小的个体长 2 mm,最大的个体达 8 cm(彭进等,2006;梁博焱等,2017);褶颊虫类 *Probowmania* (*Probowmania*) *balangensis* Yuan and Zhao in Yuan *et al.*,1997,2 个种的成年个体以近底表移动生活为主(彭进等,2006)。软舌螺类包括 *Haplophrentis reesei* Babcock and Robison,1988,*Ambrolinevitus maximus* Jiang,1982,*Galicornus seeneus* ? Valkov,1975,*Linevitus guizhouensis* Sun *et al.*,2016,*Meitanovitus guanyindongensis* Qian,1978(Sun *et al.*,2016a)。

生活方式:从 *R. (Pteroredlichia) chinensis* 和 *P. (Probowmania) balangensis* 三叶虫的形态特征来看均具有扁平的壳体,外壳的材质是较硬的钙质,腹部柔软的几丁质组织容易发生腐烂而不被保存。它们的成年个体具有矿化度高的外壳,头鞍扁平状(彭进等,2006),可能会利用头部前缘扰动沉积物而进行觅食。尤其是 *R. (Pteroredlichia) chinensis* 不但具有非常扁平的头部,长的颊刺,并且胸肋末端发育短的肋刺,这些特征不利于游泳,而适合在软的基地上活动。下化石层中发现许多可能为三叶虫留下的停歇迹、觅食迹,可能是为食取基底内保存的有机物或微小生物发生的活动。

软舌螺类成年个体腹部近于平坦,有些具有一对向后斜弯的附肢,附肢可能为个体向前近底表游移提供方向定向,在近底表上进行觅食(Sun *et al.*,2016b),软舌螺动物可能具多食性(Runnegar *et al.*,1975),但主要以沉积物的腐殖质为食(孙海静,2015;Dzik,1980)。

3.1.3 内栖钻孔类群

古蠕虫的 *Wronascolex geyiensis* Peng *et al.*,2016,具非矿化表皮和矿化的小骨板,个体消化道中有机质呈暗色保存,是内栖或在基底中钻孔移动的生物,多数学者认为曳鳃动物的古蠕虫类终身为内栖类型(Zhang *et al.*,2014;Peng *et al.*,2016)(插图 2A)。另有腕足类马龙舌孔贝 *Lingulellotreta malongensis* Rong(1974),贝体卵形至近锥形,两侧边缘近平行,肉茎固着,可以带壳掘穴伸入软泥中(Emig,1997)(插图 2F)。

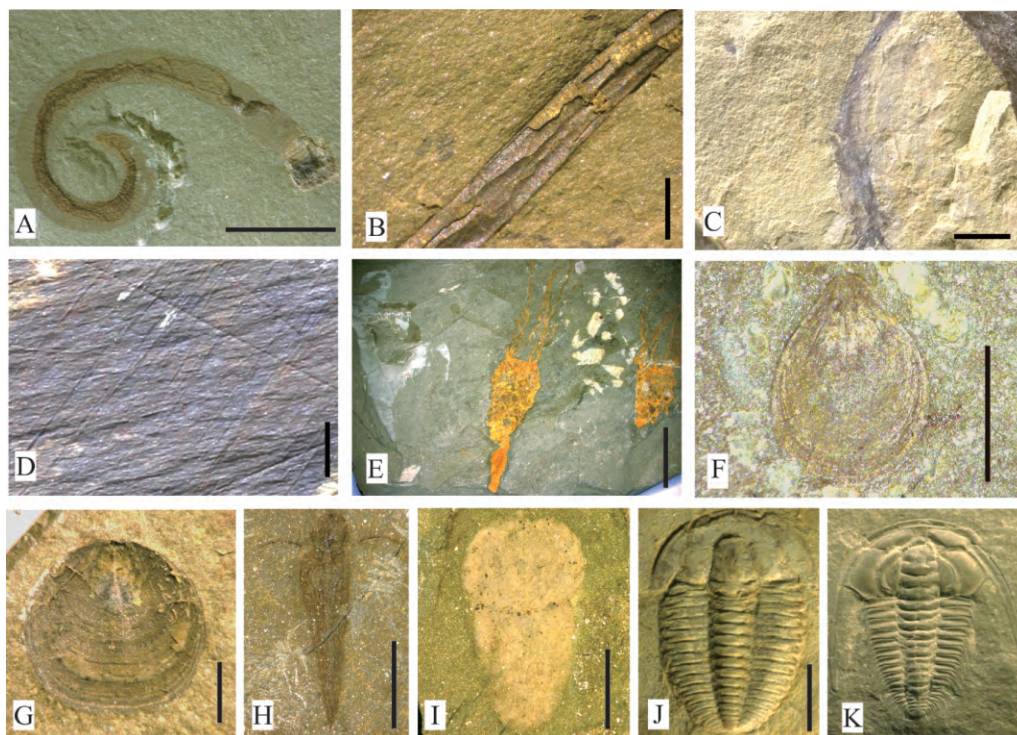


插图2 贵州寒武纪杷榔动物群底栖类群的主要代表

Major representatives of the benthic groups from the Cambrian Balang Fauna, Guizhou, China

A, F. 内栖钻孔类群: A. *Wronascolex geyiensis* Peng *et al.*, 2016, 标本编号: JLS-160-1a; F. *Lingulellotreta malongensis* Rong (1974), 背壳, 标本编号: JLS-85-b16. B-E, G. 表栖固着类群: B. *Byronia* sp., 标本编号: JLS-84-b; C. *Leptomitius* sp., 标本编号: JLS-160-823; D. *Saeta-spongia densa* Mehl and Reitner in Steiner *et al.*, 1993, 标本编号: JLS-85-216; E. *Guizhouocrinus yui* Zhao, Parsley and Peng, 2007, 标本编号: JLS-159-1; G. *Diandongia circularis* Peng *et al.*, 2010, 腹壳内膜, 标本编号: JLS-170-b3. H-K. 表栖移动类群: H. *Haplophrentis reesei* Babcock and Robison, 1988, 完整保存的个体, 标本编号: Kw-8-3; I. *Naraoia taijiangensis* Peng *et al.*, 2012, 背壳, 标本编号: Gy-173-3; J. *Probowmania* (*Probowmania*) *balangensis* Yuan and Zhao in Yuan *et al.*, 1997, 背壳, 标本编号: JLS-160-756; K. *Redlichia* (*Pteroredlichia*) *chinensis*, Walcott, 1905, 背壳, 标本编号: JLS-160-881. 除图 A, E, I 比例尺的线条等于 5 mm 外, 其余的等于 2 mm. 所有标本保存在贵州大学贵州省古生物研究中心。

A, F. Endobenthos: A. *Wronascolex geyiensis* Peng *et al.*, 2016, No.: JLS-160-1a. F. *Lingulellotreta malongensis* Rong (1974), brachial valve, No.: JLS-85-b16. B-E, G. Sessile epibenthos: B. *Byronia* sp., No.: JLS-84-b; C. *Leptomitius* sp., No.: JLS-160-823; D. *Saeta-spongia densa* Mehl and Reitner in Steiner *et al.*, 1993, No.: JLS-85-216; E. *Guizhouocrinus yui* Zhao, Parsley and Peng, 2007, No.: JLS-159-1; G. *Diandongia circularis* Peng *et al.*, 2010, inner mold of pedicle valve, No.: JLS-170-b3. H-K. Mobile epibenthos: H. *Haplophrentis reesei* Babcock and Robison, 1988, a individual complete preserved, No.: Kw-8-3; I. *Naraoia taijiangensis* Peng *et al.*, 2012, dorsal exoskeleton, No.: Gy-173-3; J. *Probowmania* (*Probowmania*) *balangensis* Yuan and Zhao in Yuan *et al.*, 1997, exoskeleton, No.: JLS-160-756; K. *Redlichia* (*Pteroredlichia*) *chinensis*, Walcott, 1905, exoskeleton, No.: JLS-160-881. All scale bars equal 2 mm, except for on A, E and I scale bars equal 5 mm. All specimens are stored in Guizhou Research Central for Paleontology of Guizhou University.

3.2 浮游类群

三叶虫中掘头虫类的 *Arthricocephalus chauveau* Bergeron, 1899 (插图 3H), *Arthricocephalites xinzhaiheensis* Chien and Lin in Lu *et al.*, 1974, *Duyunnaspis duyunensis* Chang and Chien, 1977, *Arthricocephalites intermedius* Zhou in Lu *et al.*, 1974 (插图 3I), *Balangia balangensis* Chien, 1961, *Changaspis elongata* Lee in Chien, 1961 及 *R. (Pteroredlichia) chinensis* 的幼体、腕足类的幼体、始海百合类的幼体, 及其它动物的幼体。大多数藻

类如 *Morania globosa* Walcott, 1919 (插图 3J), *Sinocylindra* sp., *Yuknessia* sp. 均为漂浮生活在透光带的水体中 (傅晓平等, 2010)。

生活方式: *A. chauveau*, *Ar. intermedius*, *D. duyunensis* 等壳形均较小, 具头部半圆形, 背壳椭圆形, 胸部肋节末端肋刺不发育或发育细小的肋刺等特征, 是营浮游生活的类群 (彭进, 2009)。这些三叶虫化石在地层内分布较为连续, 且保存完整度较高, 表明生活在较弱的水动力条件下, 应处于海洋浪基面和破浪带以下, 主要在陆棚斜坡较静的水体中

栖息,不具备明显的游泳能力,以漂游方式为主,食浮游藻类等有机物和微生物为生。*R. (Pteroredlichia) chinensis* 幼年期的个体在相对深水的沉积环境中丰度较大(梁博焱等,2017)。推测幼年个体在较深水中生活时以浮游生活为主,可以躲避一些天敌的捕食。个体成年后逐渐变为底栖移动生活,在基底上进行觅食和活动。尤其是 *R. (Pteroredlichia) chinensis* 成年个体大量保存在杷榔组上部的含钙质泥岩中,而缺少幼年个体,杷榔组上部沉积时水体较浅(达扬等,2011),可作为指示 *R. (Pteroredlichia) chinensis* 幼年体生态习性的一个

佐证。

藻类中的优势属种为 *Morania globosa*,常呈席状或藻积层的形式出现,藻片可完整密集均匀地分布在同一个层面上(插图 3J),藻体的炭质压膜具很微弱的立体形态,叶片形状的藻类没有固着器官,这些特征指示 *M. globosa* 可能为近基底浮游的藻类,具有抵抗性较强的表皮组织,在微光条件下也能生活(Satterthwait,1976),在海洋较深水的透光带内能大量繁衍,是古生态系统中重要的初级生产者。丝状藻、带状藻的化石数量较少,应是浮游生活在透光带中,也是生态系中的初级生产者。

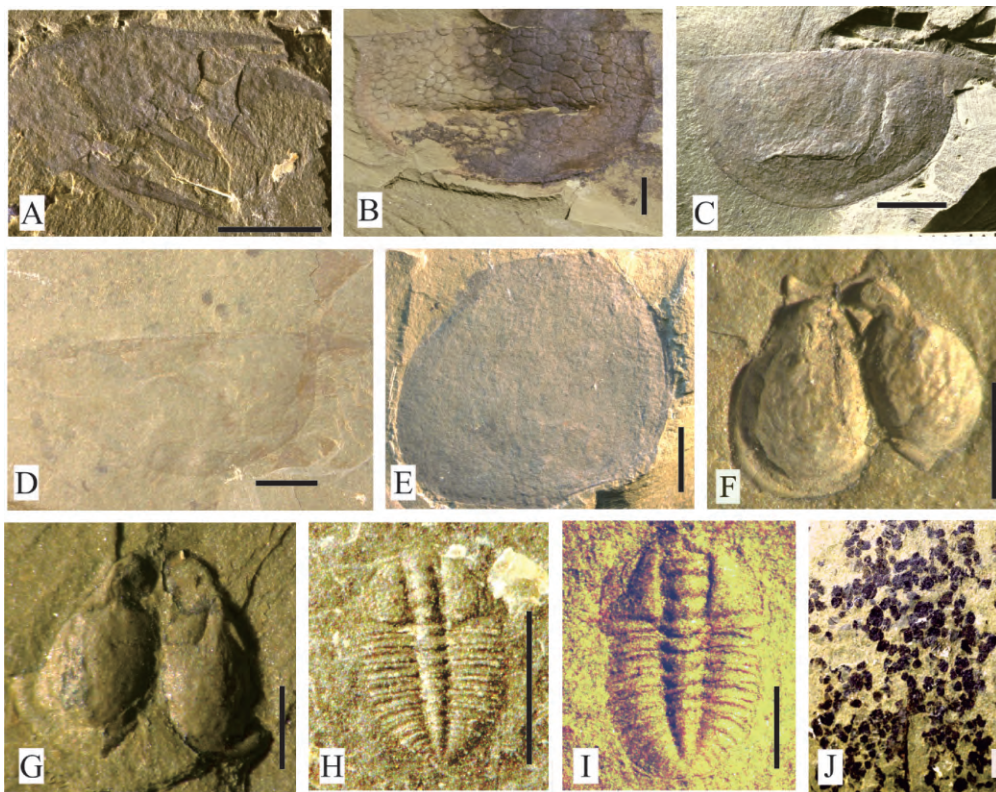


插图 3 贵州寒武纪杷榔动物群浮游、游泳类群的主要代表

Major representatives of the plankton and nekton from the Cambrian Balang Fauna, Guizhou, China

A—G. 游泳类群: A. *Anomalocaris* sp., 前附肢, 标本编号: JLS-85-A1; B. *Tuzoia retifera* Walcott, 1912, 右壳, 标本编号: JLS-160-T6; C. *Isoxys jiangheensis* Liu et al., 2018(in press), 右壳, 标本编号: JLS-170-670; D. *Isoxys acutangulus* Walcott, 1908, 右壳, 标本编号: JLS-160-628; E. *Occacaris lazizhaiensis* Wen and Peng, 2017, 左壳, 标本编号: JLS160-168a; F. *Comptaluta kailiensis* Peng et al., 2010, 双壳, 标本编号: JLS-160-413; G. *Alutella elongta* Peng et al., 2010, 双壳, 标本编号: JLS-160-b9. H—J. 浮游类群: H. *Arthricocephalus chauveau* Bergeron, 1899, 背壳, 标本编号: JLS-170-1153; I. *Arthricocephalites intermedius* Zhou in Lu et al., 背壳, 标本编号: JLS-109-58; J. *Morania globosa* Walcott, 1919, 标本编号: JLS-170-763. A—E, J 图上比例尺的线条长 5 mm, 在 F—I 图上的长 2 mm. 所有标本保存在贵州大学贵州省古生物研究中心。

A—G. Nektons: A. *Anomalocaris* sp., anterior appendage, No.: JLS-85-A1; B. *Tuzoia retifera* Walcott, 1912, right valve, No.: JLS-160-T6; C. *Isoxys jiangheensis* Liu et al., (in press), right valve, No.: JLS-170-670; D. *Isoxys acutangulus* Walcott, 1908, right valve, No.: JLS-160-628; E. *Occacaris lazizhaiensis* Wen and Peng, 2017, left valve, No.: JLS160-168a; F. *Comptaluta kailiensis* Peng et al., 2010, open carapace, No.: JLS-160-413; G. *Alutella elongta* Peng et al., 2010, open carapace, No.: JLS-160-b9. H—J. Planktons: H. *Arthricocephalus chauveau* Bergeron, 1899, exoskeleton, No.: JLS-170-1153; I. *Arthricocephalites intermedius* Zhou in Lu et al., exoskeleton, No.: JLS-109-58; J. *Morania globosa* Walcott, 1919, No.: JLS-170-763. Scale bars equals 5 mm on picture A—E, F. Scale bars equal 2 mm on picture F—I. All specimens are stored in Guizhou Research Central for Paleontology of Guizhou University.

3.3 游泳类群

具游泳能力的类群,主要有大型双瓣壳节肢动物的吐卓虫 *Tuzoia retifera* Walcott, 1912 (彭进等, 2007), 耙肢虾 *Occacaris lazizhaiensis* Wen and Peng, 2017 (文荣琴等, 2017), 等刺虫 *Isoxys acutangulus* Walcott, 1908, *I. auritus* Jiang in Luo et al., 1982, *I. jianheensis* Liu et al., 2018 (Liu et al., 2018); 小型双瓣壳节肢动物的高肌虫 *Comptaluta kailiensis* Peng et al., 2010, *C. inflata* Hou et al., 2002, *Alutella elongta* Peng et al., 2010 (Peng et al., 2010); 以及节肢动物的奇虾 *Anomalocaris* sp., 它们均为游泳生活的物种。上述双瓣壳节肢动物均具有流线形的壳体, 双壳瓣以一定的角度张开, 广泛分布于寒武纪的海样 (Vannier and Chen, 2000; Vannier et al., 2009; García et al., 2009) (插图 3A—G)。

生活方式: *Tuzoia*, *Occacaris*, *Isoxys* 最早出现在中国南方云南浅水区澄江生物群中, 后出现在较深水区的杷榔动物群和凯里生物群中, 除 *Occacaris* 外, 其余 2 属化石在全球寒武纪海洋中均有发现 (Glaessner, 1979; Robison and Richards, 1981; Vannier and Chen, 2000; Vannier et al., 2009; García et al., 2009)。上述双瓣壳节肢动物宽分布的特点, 表明它们应是具有游泳能力的动物。Vannier 等认为 *I. acutangulus* 具有柄状的复眼及大附肢结构, 分布较广, 在布尔吉斯生物群中大量出现, 其可能更适于远洋游泳, 为海洋中层水域中的捕食者 (Vannier et al., 2009)。杷榔动物群中 *I. acutangulus* 化石数量多, 是 *Isoxys* 的优势种, 特别是在浮游类三叶虫保存丰富的层位中 *I. acutangulus* 的化石丰度相对较大, 表明 *I. acutangulus* 和浮游类的三叶虫共同生活在相近的水体内, 可以以弱小的三叶虫为食。杷榔动物群中 *Tuzoia retifera* 保存有带柄状的大眼睛, 较大的复眼可能适应较黑暗水体, 另其具有向外突出的侧脊, 且边缘较厚重膨大, 壳体较为坚硬, 可能不利于快速游动, 但在水域中营游泳捕食生活 (Vannier et al., 2009)。Vannier 等认为 Burgess Shale 生物群中, 游泳能力强的捕食者主要有 *Anomalocaris*, *I. acutangulus* 等。其中 *Anomalocaris* 是水域游泳的顶级捕食者, 强有力的前附肢可以抓到弱小的动物个体, 如三叶虫等 (Nedin, 1999)。杷榔动物群已发现的 *Comptaluta kailiensis*, *C. inflata*, *Alutella elongta* 均具有对称的双壳瓣, 壳瓣前边缘收敛, 后边缘膨大宽缓 (Peng

et al., 2010), 具有流线型的壳体特征, 但其游泳的速度可能比较缓慢, 在中层水域—近底层水域中均有分布。杷榔组上部含钙质泥岩中高肌虫类的大量保存, 说明在水体变浅的时期, 高肌虫作为土著分子大量存在, 可能以浮游藻类及水体的微小动物幼虫, 微生物为食。

4 杷榔动物群古生态总体特征

4.1 古环境分析

杷榔动物群形成于海洋斜坡相带, 其生态组合与寒武纪其它时期动物群差异较大。这可能与受到的埋藏作用 (原地埋葬), 沉积物质 (粒度大小、成分)、古环境 (光照、水体深度、水动力、氧气含量、生物种类、数量)、古地貌、生物扰动等诸多因素影响有关, 因此, 古环境特征对其生态组合影响非常重要。

4.1.1 古地理、古气候

寒武纪第 4 期, 贵州及邻近地区为海洋覆盖。据古地磁资料记载, 寒武纪时期我国南方云贵地区靠近赤道 (卢衍豪等, 1974), 气候可能比较干热, 当时贵州的古地理位置为西部存在古陆, 地貌特征表现为西高东低, 杷榔组的沉积区为北北东—东南向分布。都匀—余庆一带基本上是台地和斜坡的分界线, 界线以西为川、滇、黔、桂开阔—局限台地, 界线以东的狭长地区则为台地边缘相及陆棚斜坡相区。杷榔组整体均位于陆棚斜坡相区内, 沉积物粒度随着水体深度的变化而改变 (刘帅等, 2017)。同时, 杷榔组中连续出现了大量藻类及碎屑形成的藻席层, 常见的宏观藻类 *Morania globosa*, *Yuknessia* sp. 未见固着器或根, 这些藻类是在透光带内的弱水动力条件下浮游生活。藻群落入基底均匀分布在层面上, 说明藻积层并非搬运形成, 应是在快速沉积事件中下落, 后被沉积碎屑覆盖掩埋而形成, 藻积层中动物化石稀少。藻积层形成的水深可能在破浪带之下, 大于 200 m。辣子寨剖面杷榔组的底部、中部及化石富集层内均保存了海绵化石和海绵骨针化石 (王秋军等, 2018), 而骨针化石 95% 硅化, 完整的海绵化石常见, 但硅化的海绵骨针多是深水的产物。下化石层内发现深水类型的柱状海绵化石, 这类海绵更喜欢在浮游植物丰富的水域中独立生活 (Krautter, 1997), 但在水体相对较浅的层位则消失了。

针对古海洋的氧逸度、盐度、营养成分等古环境要素分析, 可以利用较多方法和手段。一是对富化

石层的围岩取样进行微量元素分析(见表 I)。据研究,泥岩中的一些微量元素比值,如 V/Cr 、 Ni/Co 、 $\delta U = U/[0.5 \times (Th/3 + U)]$ 、 $V/(V+Ni)$,可以用于指示氧化及还原环境(Jones and Manning, 1994; Helz *et al.*, 1996)。根据测得的微量元素值, $\delta U = U/[0.5 \times (Th/3 + U)]$ 的计算方法,获得杷榔组样品的 δU 值在 0.59—0.74, $\delta U < 1$, 说明水体为含氧的环境。另外当 $V/Cr > 4.25$ 时为缺氧环境,在 2.0—4.25 时则为弱氧环境,小于 2.0 为氧化的水体环境,6 个样品中 V/Cr 值在 1.22—1.35 间,说明沉积时水体为含氧环境(Jones and Manning, 1994; Helz *et al.*, 1996)。但来自下化石层样品检测值计算出 $V/(V+Ni)$ 的比值分布在 0.69—0.71, 其比值均大于 0.54, 判断为缺氧环境,可能指示了化石被沉积物掩埋时,水体与絮状沉积物混合成稀泥质基底,这一状态下可形成局部的缺氧环境(叶荷等, 2010; Glikson *et al.*, 1985)。

当水体盐度逐渐增大时, Ba^{2+} 会先沉淀在沉积物中。因此 Sr/Ba 的比值可以作为古盐度的判定指标。当 Sr/Ba 的比值小于 0.5 时为微咸水,在

0.5—1 之间为半咸水,大于 1 则为盐度更高的咸水(Emilio, 2002)。下化石层样品的 Sr/Ba 值在 0.21—0.24 之间, Sr/Ba 比值的平均值为 0.22, 而且杷榔组多个样品的 Sr/Ba 值均小于 0.5, 指示水体为微咸水环境。

来自辣子寨剖面杷榔组的泥岩样品磷的总含量为 330—430 $\mu g/g$, 反映了沉积磷的存在。海洋中的磷容易被粘土矿物吸附并沉积下来(喻志明等, 1995), 因此推测当时海水是含磷的。杷榔组的岩性从下至上矿物成分差异很小, 但岩样中磷的总含量(TP)高的层位, 化石丰度升高, 如样品编号 P-12、X-0、X-7、X-9 所在的层位化石较多。

综合上述古环境数据表明剑河地区杷榔组沉积时应位于陆棚斜坡的缓坡地带, 该古地理环境中的沉积物来源丰富, 水体含氧、盐度为微咸水、有机矿物质丰富, 水深小于 200 m, 导致海洋藻类周期性繁盛, 三叶虫等其它类群动物数量也随之增多; 生物群生活在赤道地区以北开阔海盆的透光区至弱透光区、水域含氧、海底有氧—弱氧、快速沉积事件频发的陆棚较深水环境。

表 I 贵州剑河辣子寨剖面杷榔组泥岩微量元素地球化学数据

Geochemical data of trace element from the mudstone of Lazizhai section of the Balang Formation near Lazizhai village, Jianhe County, Guizhou, China

编号	位置 (m)	元素(10 ⁻²)			元素(10 ⁻⁶)													比值						
		Al	Ca	Sc	V	U	Th	Pb	Mo	Cu	Co	Ni	Zn	Cr	Ba	Sr	P	V/Cr	V/Sc	U/Th	Sr/Ba	Sr/Can	δU	V/(V+Ni)
S-1	130.5	9.81	0.06	20.5	119	3.0	20.7	10.0	0.40	24.8	21.3	53.9	111	97	530	88.6	300	1.23	5.8	0.14	0.17	1477	0.61	0.69
S-2	131	9.85	0.04	19.8	122	3.1	18.45	11.8	0.51	18.0	21.8	54.8	109	95	510	87.3	290	1.28	6.2	0.17	0.17	2183	0.67	0.69
X-9	123.5	9.44	0.19	18.6	124	3.0	16.50	59.2	1.53	15.6	22.1	51.7	111	92	450	95.4	320	1.35	6.7	0.18	0.21	502	0.71	0.71
X-7	123.2	9.58	0.18	18.6	125	3.1	15.70	42.6	1.22	20.7	24.5	52.3	114	95	470	98.0	330	1.32	6.7	0.20	0.21	544	0.74	0.71
X-0	123	9.39	0.17	19.1	117	3.0	21.6	26.7	0.79	33.4	20.9	51.8	113	89	410	98.1	330	1.31	6.1	0.14	0.24	577	0.59	0.69
P-121	121	9.48	0.10	17.7	113	2.8	15.75	9.9	0.23	50.3	20.6	49.1	113	93	500	92.9	430	1.22	6.4	0.18	0.19	929	0.70	0.70
P-106	106	9.58	0.04	18.6	118	2.9	13.40	11.8	0.47	21.8	20.9	54.1	108	96	500	80.6	290	1.23	6.3	0.22	0.16	2015	0.79	0.69
P-1	1	8.42	0.98	16.1	97	3.2	18.15	16.8	1.12	40.8	18.0	39.2	125	74	1730	151.5	380	1.31	6.0	0.18	0.09	155	0.69	0.71

4.2 古群落及其营养结构分析

生态营养级的概念由 Neyman(1967)提出并成功地应用到古生态的分析中(Conway Morris, 1986)。分析近代的动物群落时,是通过统计不同营养级的相对生物量来实现的。在古群落中则很难从已发生质变的化石中得到确切的生物量,有学者利用个体的平均长度乘以标本数来获得属种的生物量;也有利用化石的直径、高度或者宽度、长度得出不同化石的个体占有面积,再与个体数量相乘得出相对的生物量(Conway Morris, 1986; Ivantsov *et al.*, 2005)。

依据辣子寨剖面杷榔化石库上、下化石层中化石标本数据的分析,化石埋藏特征可区分出两种埋藏模式,其中下化石层内保存了 35 个动物化石种,出现非矿化的软躯体化石,岩石和化石的总体特征表明应是快速沉积事件导致的埋藏群,产生的埋藏偏差较小;而上化石层化石种相对单调,埋藏偏差较大,对生态系统复原不具代表性(刘帅等, 2017)。因此,我们统计下化石层中厚约 0.52 m 的岩段的化石数据。选择 19 个种的化石,对各个物种的生物量进行了半定量计算,生物量则针对单个物种作计算和统计,生物量=化石标本的数量×化石个体占有的平均面积(见表 II)。

表 II 下化石层中各个物种生物量定量和半定量的计算值及生态位

Quantitative and semi-quantitative analysis on biomass and ecological niches of these fossils from the Lower Fossil Bed

类群	常见物种	标本数量	平均面积 (cm ²)	生物量 (cm ²)	生态类型	生活方式	生态位	
海绵	<i>Choiaella ovata</i>	10	1 ?	10	底栖	固着滤食	初级消费者	
节肢动物	三叶虫	<i>Arthricocephalus chauveaui</i>	540	0.25	135	浮游	食腐殖质	初级消费者
		<i>R. (Pteroredlichia) chinensis</i>	80	0.64	51.2	表栖	食腐殖质	初级消费者
		<i>Arthricocephalites xinzhaiheensis</i>	201	0.28	56.28	浮游	食腐殖质	初级消费者
		<i>Changaspis elongata</i>	302	0.4	120.8	浮游	食腐殖质	初级消费者
		<i>Duyunnaspis duyunensis</i>	145	0.25	36.25	浮游	食腐殖质	初级消费者
	大型双瓣 节肢动物	<i>Tuzoia retifera</i>	25	2.7	67.5	游泳	捕食	二级消费者
		<i>Isoxys auritus</i>	9	1.5	13.5	游泳	捕食/食腐	二级消费者
		<i>Isoxys acurtangulus</i>	42	0.9	37.8	游泳	捕食	高级消费者
		<i>Isoxys jianheensis</i>	8	1	8	游泳	捕食	二级消费者
		<i>Occacaris lazhizhai</i>	22	2.2	48.4	游泳	捕食/食腐	二级消费者
	高肌虫	<i>Comptaluta kailiensis</i>	7	0.4	0.28	游泳	食腐殖质	初级消费者
		<i>Alutella elongata</i>	4	0.3	0.12	游泳	食腐殖质	初级消费者
	纳罗虫	<i>Naraoia taijiangensis</i>	47	0.9	42.3	底栖	食腐/捕食	二级消费者
	奇虾	<i>Anomalocaris</i> sp.	3	13	39	游泳	顶级捕食	高级消费者
古蠕虫	<i>Wronascolex geziensis</i>	108	0.7	75.6	内栖	食腐殖质	初级消费者	
软舌螺	<i>Haplophrentis reesei</i>	12	1	12	底栖	食腐殖质	初级消费者	
刺细胞动物	<i>Byronia</i> sp.	10	0.02	0.2	底栖	固着食腐	初级消费者	
始海百合	<i>Guizhoueocrinus yui</i>	14	1.2	17.2	底栖	固着滤食	初级消费者	
未知	Species unknown	34	0.72	24.8	—	—	—	
藻类	<i>Morania globosa Yuknessia</i> sp.			>5 000	浮游		生产者	

另外,针对各生态类型作了百分比的量化分析,它的计算值=生态类型物种数与全部生态类型物种数的比值的百分比(不计算藻类);物种的个体数占化石总量的比值,用百分值表达也可分析该物种在生态系中的作用。

化石统计数据显示节肢动物的化石数量最多,占到总量的 78%,包括三叶虫、大型双瓣壳节肢动物、其它的节肢动物类群;古蠕虫类占总量的 4%,其它类群腕足类、海绵、刺细胞、始海百合 4 类群,仅占化石总量的 9%。这些动物以各自的生活方式栖息在海洋基底上、基底内及水体中的不同生态领域。按底栖、浮游、游泳类型分别计算和统计出单个物种数占生态类型总物种数的比值及个体数的百分比进行群落结构分析讨论(见表 II)。例如:已经确定生态类型的动物总物种数为 19(藻类、未知属种除外),内栖生活的有 2 个物种,内栖物种数比值为 2/19,换算为百分数为内栖物种数=10.53%,内栖动物个体数为内栖物种化石数量与化石总数量之比,换算成百分值为个体数=5.22%。由此得出:

内栖物种数 10.53%,个体数 7.43%;底栖固着物种数 21.5%,个体数 5.22%;表栖生活的物种数 10.53%,个体数 24.04%;浮游物种数 15.79%,个体数 55.76%;游泳的物种数 42.11%,个体数 7.55%。

显然,游泳、浮游生物类群虽然物种数量较少,但化石的丰度很高;而底栖的海绵、古蠕虫、一些三叶虫及始海百合、腕足类、软舌螺类的物种较多,但化石丰度低。说明底栖类群的物种多样性高;但单位面积上分布的生物个体数量比较稀少,这一现象指示底栖群落不繁荣,导致基底缺少生物扰动作用(Speyer and Brett, 1985),因此,这样的底栖环境之上的浮游生物如三叶虫、藻类,游泳生物等生物遗体在缓慢的沉积事件发生时,落入基底后不易发生后期破坏,而快速沉积事件发生时,浮游和游泳类群被裹着落入基底,在缺氧、压实作用下能形成化石。

一些化石证据可用来讨论成岩环境。如下化石层中出现的遗迹化石丛藻迹 *Chondrites*,蠕形迹

Helminthoida。 *Chondrites* 的造迹者被确认为能忍受很低的氧逸度,处于厌氧环境(Ekdale and Mason, 1988);同时具有分枝结构的 *Chondrites* 的出现表明基底是软的泥基(龚一鸣, 2004)。另外,海绵体的硅质骨针、分散保存硅质海绵骨针一般在较深水、弱氧的情况下才能保存;始海百合化石喜氧、在较硬基底环境中容易大量分布(Lin, 2007);幼年体的舌孔贝类化石数量很少,因为其在低氧条件下数量可明显降低,在弱氧、软基底的环境不利于该类腕足动物的生活(Thayer, 1981; Runnegar and Curry, 1992)。因此,古群落中缺少腕足、始海百合类化石的保存,可能与弱氧、软基底海底环境有关。

下化石层节肢动物的类群则以底栖和浮游的三叶虫生物量最高,而具有捕食能力的游泳的 *Tuzoia*, *Isoxy*, *Occacaris* 生物量也较高。综合相关因素推断各类群共同生活在一个宁静的较深水环境中,群落可能具有垂向自然分布的特点。从古环境、指相化石、岩石地球化学特征等数据值的分析,表明古群落可能生活在水深小于 200 m 的微咸水环境、底层水体氧量低、基底软、水体平静但偶尔发

生动荡、快速沉积事件频发的环境中。

4.3 杷榔动物群营养级分析

寒武纪时期,随着物种形态体构及营养供给结构多样化,而使生态系统中捕食-被捕食关系急剧复杂化(赵方臣, 2009; 赵方臣等, 2010; Butterfield, 2001; Dunne *et al.*, 2008)。杷榔动物群的食物链也带有这一特征,总体可分为五级,即初级生产者(浮游植物)、食腐殖质动物(表栖/浮游动物)、底栖滤食动物、漂游捕食动物、游泳型顶级捕食动物。初级消费者主要是一些三叶虫、刺细胞类、始海百合、腕足动物和软舌螺等,它们生物量总和为 514.93;而二级消费者主要为大型双瓣壳节肢动物三叶形虫 *Naraoia taijiangensis*, 二级消费者生物量约为 179.7;高级消费者主要是具有捕食附肢的奇虾(个体数 0.18%, 生物量 5.98%), 生物量总和为 76.8。生产者的藻类、细菌生物量较大,根据化石及背景层有机质碎屑含量,得出生物量大于 5 000。

上述各类群之间以食物链为纽带,构成了杷榔动物群的生态系统(插图 4)。除此外,海洋中可能

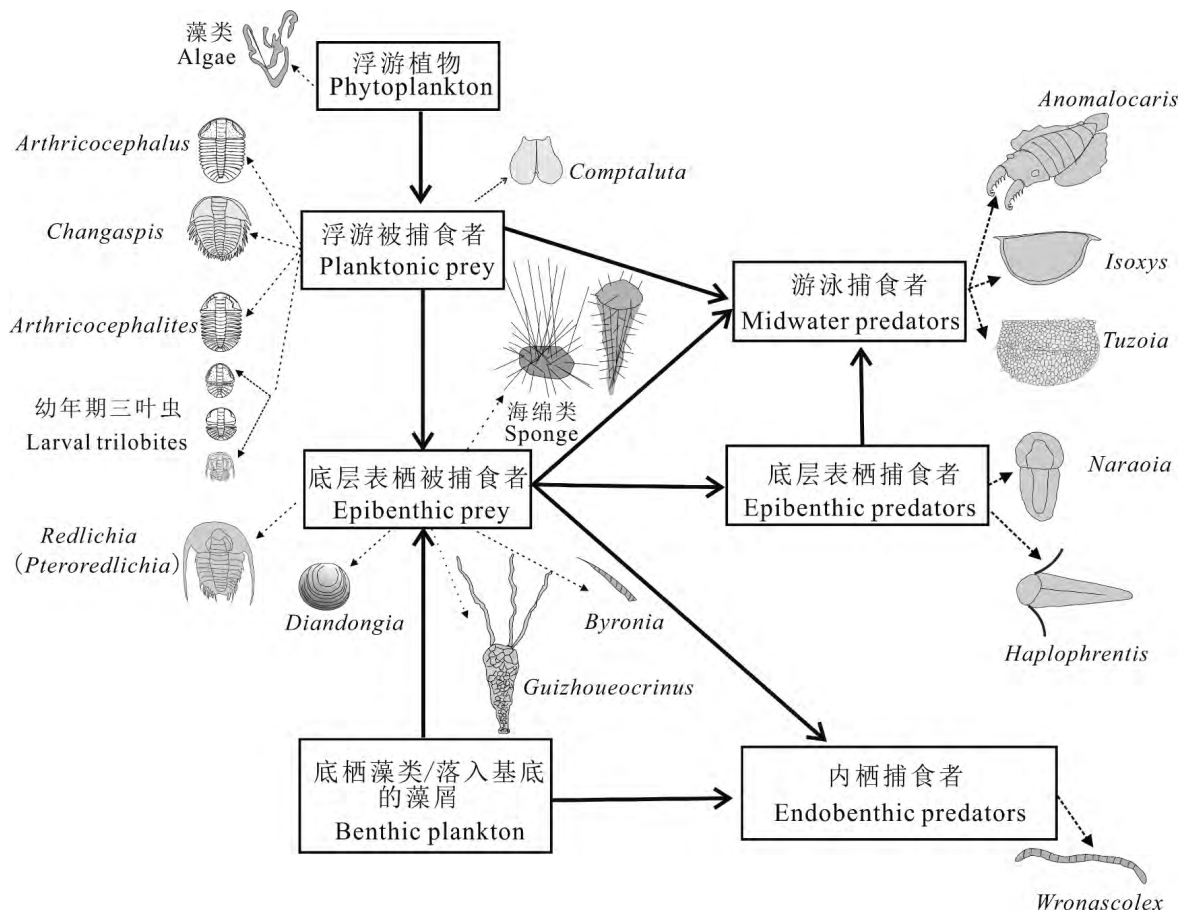


插图 4 贵州剑河辣子寨剖面的杷榔动物群中食物网模拟重建(据孙海静, 2015 修编)

Tentative reconstruction of trophic web of the Balang Fauna at Lazizhai section, Jianhe, Guizhou, China (modified from Sun Haijing, 2015)

有由赤道—高纬度的洋流带入大量矿物质,较宁静海水透光性较好,引起植物藻类、细菌、微生物的繁盛,近底浮游的藻类及浮游的微生物死亡落入基底,可为内栖、固着底栖、近底表栖的初级消费者提供食物来源。藻类和微生物也为浮游、游泳的初级消费者提供直接的食源;初级消费者的繁盛为快速游泳动物奇虾、等刺虫等提供了食物来源。宏体生物死亡后落入海底又会被微生物分解,成为底内食腐者的食物,形成了可以循环的生态系统。杷榔动物群食物网构筑也满足海洋生态金字塔型的营养体系(Wagner *et al.*, 2006)。

5 结 论

杷榔动物群的古生态群落生态类型多样,有内栖的古蠕虫,表栖固着的始海百合、海绵类,表栖移动的软舌螺及部分三叶虫,浮游的三叶虫、藻类,游泳的大型双瓣壳节肢动物高肌虫、奇虾等,而游泳的生物多是具捕食能力的类群。依据剑河辣子寨剖面下化石层的岩石特征、岩石地球化学数据、化石古群落组合,化石埋藏特征将杷榔动物群从埋藏群复原到生态群,确认杷榔动物群生活在赤道地区以北开阔海盆的弱透光区、水域含氧、海底有氧—弱氧、水体盐度低、快速沉积事件频发的陆棚较深水环境。

借助古生态复原方法,依据计算出的各类群生物量的数据确认动物群中的藻类为古群落中主要的初级生产者;底栖固着、大多数表栖移动和浮游的类群则构成初级消费者并以初级生产者藻类或微生物、腐殖质为食;具有捕食能力的奇虾及大型双瓣壳节肢动物构成了食物链的顶端。这些不同营养级的生物类群在整个水域中构成直接捕食—被捕食、间接依存的需求关系,形成了较复杂的食物网,总体也是金字塔式结构的生态营养级。

致谢 本文在成文过程中,中国科学院南京地质古生物研究所赵方臣研究员提供了好的建议,贵州大学赵元龙教授给予悉心指导,剑河苗岭地质公园刘锋、刘泽福和贵州大学兰天博士、硕士生申震、梁博焱等参加了部分野外化石标本采集工作,学报审稿专家提出宝贵的修改意见,在此一并致以真诚的感谢!

参 考 文 献 (References)

Butterfield N J, 2001. Cambrian food webs. In: Briggs D E,

Crowther P R (eds.), *Palaeobiology II: A Synthesis*. Oxford: Blackwell Scientific, 40—43.

Conway Morris S, 1986. The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod Bed (Burgess Shale). *Palaeontology*, **29**: 423—467.

Da Yang(达 扬), Peng Jin(彭 进), Zhao Yuan-long(赵元龙), Ma Hai-tao(马海涛), Gu Yu(谷 雨), 2011. Preliminary investigation on sedimentary environment of the Balang Formation in Geyi, Taijiang, eastern Guizhou, China. *Geological Review(地质论评)*, **57**(4): 574—581 (in Chinese with English summary).

Dunne J A, Williams R J, Martinez N D, Wood R A, Erwin D H, 2008. Compilation and network analyses of Cambrian food webs. *Plos Biology*, **6**(4): e102.

Dzik J, 1980. Ontogeny of *Bactrotheca* and related hyoliths. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, **102**(3): 223—233.

Ekdale A A, Mason T R, 1988. Characteristic trace-fossil associations in oxygen poor sedimentary environments. *Geology*, **16**: 720—723.

Emig C C, 1997. Ecology of inarticulate brachiopods. In: Kaesler R L (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, Revised, Volume 1: Introduction*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas. 473—495.

Emilio C, 2002. Aquifer over exploitation: What does it mean. *Hydrogeology Journal*, **10**: 254—277.

Feng Zeng-zhao(冯增昭), Peng Yong-min(彭勇民), Jin Zhen-kui(金振奎), Bao Zhi-dong(鲍志东), 2004. *Lithofacies Paleogeography of the Cambrian and Ordovician in China*. Beijing: Petroleum Industry Press. 1—103 (in Chinese with English summary).

Fu Xiao-ping(傅晓平), Wu Meng-yin(伍孟银), Liu Xing-yao(刘兴尧), Peng Jin(彭 进), Zhao Yuan-long(赵元龙), 2010. Macroscopic from the Balang Formation of Qiongdongian (Cambrian) in eastern Guizhou. *Acta Micropalaeontologica Sinica(微体古生物学报)*, **27**(3): 231—241.

Gaines R R, Mering J A, Zhao Yuan-long, Peng Jin, 2011. Stratigraphic and microfacies analysis of the Kaili Formation, a candidate GSSP for the Cambrian Series 2-Series 3 boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **311**: 171—183.

García-Bellido D C, Vannier J, Collins D, 2009. Soft-part preservation in two species of the arthropod *Isorxys* from the middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia, Canada. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**(4): 699—712.

Glaessner M F, 1979. Lower Cambrian Crustacea and annelid worms from Kangaroo Island, South Australia. *Alcheringa*, **3**: 21—31.

Glikson M, Chappell B W, Freeman R S, Webber E, 1985. Trace elements in oil shales, their source and organic association with particular reference to Australian deposits. *Chemical Geology*, **53**: 155—174.

Gong Yi-ming(龚一鸣), 2004. Facies characteristics and tiering distributions of Chondrites. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **43**(1): 94—102 (in Chinese with English abstract).

Helz G R, Miller C V, Charnock J M, Mosselmans J F, Patrick R,

- Garner C D, 1996. Mechanism of molybdenum removal from the sea and its concentration in black shales: exafs evidence. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **60**(19): 3631—3642.
- Hou Xian-guang (侯先光), Bergstrom J, Wang Hai-feng (王海峰), Feng Xiang-hong (冯向红), Chen Ai-lin (陈爱林), 1999. Exceptionally Well-preserved Animals from 530 Million Years Ago. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 1—191 (in Chinese with English abstract).
- Hu Shi-xue, 2005. Taphonomy and Palaeoecology of the Early Cambrian Chengjiang Biota from Eastern Yunnan, China. *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*, band **7**: 1—197.
- Hu Shi-xue, Li Yong, Luo Hui-lin, Fu Xiao-ping, You Ting, Pang Ji-yuan, Liu Qi, Sterner M, 2008. New record of palaeoscoleids from the Early Cambrian of Yunnan, China. *Acta Geologica Sinica*, **82**(2): 244—248.
- Hu Shi-xue, Zhang Zhi-fei, Holmer L E, Skovsted C B, 2010. Soft-part preservation in a linguliform brachiopod from the Lower Cambrian Wulongqing Formation (Guanshan Fauna) of Yunnan, South China. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**: 495—505.
- Ivantsov A Y, Zhuravlev A Y, Leguta A V, Krassilov V A, Melnikova L M, Ushatinskaya G T, 2005. Palaeoecology of the early Cambrian sink biota from the Siberian Platform. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**(1): 69—88.
- Jones B J, Manning A C, 1994. Comparison of geochemical indices used for the interpretation of palaeo-redox conditions in ancient mudstones. *Palaeo*, **111**: 111—129.
- Krautter M, 1997. Aspekte zur Paläökologie postpaläozoischer Kie-selschwämme. *Profil (Stuttg.)*, **11**: 199—324.
- Liang Bo-yan (梁博焱), Peng Jin (彭 进), Wen Rong-qin (文荣琴), Liu Shuai (刘 帅), 2017. Ontogeny of the trilobite *Redlichia* (*Pteroredlichia*) *chinensis* (Walcott, 1905) from the Cambrian Balang Formation. *Acta Palaeontologica Sinica* (古生物学报), **56**(1): 25—36 (in Chinese with English abstract).
- Lin Jih-pai, 2007. From A Fossil Assemblage to A Paleocological Community-time, Organisms and Environment Based on the Kaili Lagerstätte (Cambrian), South China and Coeval Deposits of Exceptional Preservation. Doctoral Dissertation from Ohio State University. 1—392.
- Liu Shuai, Peng Jin, Wen Rong-qin, Liang Bo-yan, 2018. New data for *Isoxys* of the Balang Fauna (Cambrian Stage 4), South China. *Bulletin of Geosciences* (in press).
- Liu Shuai (刘 帅), Wen Rong-qin (文荣琴), Peng Jin (彭 进), Liang Bo-yan (梁博焱), Wang Qiu-jun (王秋军), 2017. A preliminary study on taphonomy of the Balang Lagerstätte from the Cambrian (Stage 4), Balang Formation at Jianhe, Guizhou, China—Example for Lazizhai section of the Balang Formation. *Acta Palaeontologica Sinica* (古生物学报), **56**(3): 282—300 (in Chinese with English abstract).
- Lu Yan-hao (卢衍豪), Zhu Zhao-ling (朱兆玲), Qian Yi-yuan (钱义元), Lin Huan-ling (林焕令), Zhou Zhi-yi (周志毅), Yuan Ke-xing (袁克兴), 1974. Bio-environmental control hypothesis and its application to the Cambrian biostratigraphy and palaeogeography. *Memoir of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica* (中国科学院南京地质古生物所集刊), **5**: 27—116 (in Chinese with English abstract).
- Ma Hai-tao (马海涛), Peng Jin (彭 进), Zhao Yuan-long (赵元龙), Da Yang (达 扬), Sun Hai-jing (孙海静), 2011. Discovery of the Balang Fauna at Luojiatang, Yangqiao, Cengong, Guizhou and its significance to the early evolution of the Metazoa. *Geological Review* (地质论评), **57**(5): 743—748 (in Chinese with English abstract).
- Nedin C, 1999. *Anomalocaris* predation on nonmineralized and mineralized trilobites. *Geology*, **27**(11): 986—987.
- Neyman A A, 1967. Limits to the application of the 'trophic group' concept in benthic studies. *Oceanology*, **7**(2): 149—155.
- Peng Jin (彭 进), 2009. The Qiongdongian (Cambrian) Balang Fauna from Eastern Guizhou, South China. Doctoral Dissertation from Nanjing University. 1—136 (in Chinese with English summary).
- Peng Jin, Babcock L E, Zhao Yuan-long, Wang Ping-li, Yang Yong-jun, 2005b. Cambrian *Sphenothallus* from Guizhou Province, China: early sessile predators. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**: 119—127.
- Peng Jin, Feng Hong-zhen, Fu Xiao-ping, Zhao Yuan-long, Yao Lu, 2010. New bradoriid arthropods from the Early Cambrian Balang Formation of eastern Guizhou, South China. *Acta Geologica Sinica*, **84**(1): 801—813.
- Peng Jin (彭 进), Feng Hong-zhen (冯洪真), Zhao Yuan-long (赵元龙), Fu Xiao-ping (傅晓平), Wang Yu-xuan (王宇轩), 2007. *Tuzoia* from the Lower Cambrian Balang Formation, Eastern Guizhou, China. *Geological Review* (地质论评), **53**(3): 397—402 (in Chinese with English summary).
- Peng J, Huang D Y, Zhao Y L, Sun H J, 2016. Palaeoscoleids from the Balang Fauna of the Qiongdongian (Cambrian Series 2), Guizhou, China. *Geological Magazine*, **153**(3): 438—448.
- Peng Jin, Sun Hai-jing, Zhao Yuan-long, Tai Tong-shu, 2012a. The Jiaobang Section: The Balang Formation and the Balang Fauna (Cambrian Series 2 Stage 4) near Jiaobang village, Jianhe County, South China. In: Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, Peng Jin *et al.* (eds.), *Cryogenian-Ediacaran to Cambrian Stratigraphy and Paleontology of Guizhou, China*. *Journal of Guizhou University* (贵州大学学报), **29**(Suppl. 1): 125—132.
- Peng Jin, Sun Hai-jing, Zhao Yuan-long, Yan Qiao-jie, 2012b. The fossiliferous Geyi section of the Balang Formation (Cambrian Series 2, Stage 4) near Taijiang County, Guizhou Province, South China. In: Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, Peng Jin *et al.* (eds.), *Cryogenian-Ediacaran to Cambrian to Stratigraphy and Paleontology of Guizhou, China*. *Journal of Guizhou University* (贵州大学学报), **29**(Supplement 1): 87—97.
- Peng Jin (彭 进), Zhao Yuan-long (赵元龙), Qing Qin (秦 琴), Yan Xu (闫 旭), Ma Hai-Tao (马海涛), 2010. New material of brachiopods from the Qiongdongian (Lower Cambrian) Balang Formation, Eastern Guizhou, South China. *Acta Palaeontologica Sinica* (古生物学报), **49**(3): 365—379.
- Peng Jin, Zhao Yuan-long, Sun Hai-jing, 2012c. Discovery and signi-

- fiance of *Naraoia* from the Qiongzhusi (Lower Cambrian) Balang Formation, eastern Guizhou, South China. *Bulletin of Geosciences*, **87**(1):143—150.
- Peng Jin, Zhao Yuan-long, Wu Yi-shan, Yuan Jin-liang, Tai Tong-shu, 2005a. Balang Fauna-A new Early Cambrian fauna from Kaili City, Guizhou, China. *Chinese Science Bulletin*, **50**(11):1059—1062.
- Peng Jin(彭 进), Zhao Yuan-long(赵元龙), Yang Xing-lian(杨兴莲), 2006. Trilobites of the part of lower Cambrian Balang Formation, southeastern Guizhou Province. China. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **45**(2):235—242(in Chinese with English summary).
- Peng Shan-chi, Babcock E L, 2001. Cambrian of the Hunan-Guizhou region, South China. In: Peng Shan-chi, Babcock L E, Zhu Mao-yan(eds.), *Cambrian System of South China*. Hefei: University of Science and Technology of China Press. 3—51.
- Robison R A, Richards B C, 1981. Larger bivalve arthropods from the Middle Cambrian of Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **106**:1—16.
- Runnegar B, Curry G B, 1992. Amino acid sequences of hemerythrins from *Lingula* and a priapulid worm and the evolution of oxygen transport in the Metazoa. 29th International Geological Congress. Kyoto, Japan, 24 August – 3 September 1992, Abstrs 2: 346.
- Runnegar B, Pojeta J Jr, Morris N J, Taylor J D, Taylor M E, McClung G, 1975. Biology of the Hyolitha. *Lethaia*, **8**(2):181—191.
- Satterthwait D F, 1976. Paleobiology and Paleoecology of Middle Cambrian Algae from Western North America. PhD. Thesis of University of California at Los Angeles. 1—86.
- Shen Zhen(申 震), Peng Jin(彭 进), Wen Rong-qin(文荣琴), Liu Shuai(刘 帅), 2016. *Arthricocephalites* (Trilobite) from the Cambrian and its stratigraphic significance. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **55**(1):9—18(in Chinese with English abstract).
- Speyer S E, Brett C E, 1985. Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamilton Group. *Lethaia*, **18**:85—103.
- Sun Hai-jing(孙海静), 2015. Systematic Study of Cambrian Hyoliths from the Balang Formation, Southeastern Guizhou, China, and Some Localities in North America. Doctoral Dissertation from Guizhou University. 1—123(in Chinese with English summary).
- Sun Hai-jing, Babcock L E, Peng Jin, Zhao Yuan-long, 2016a. Systematics and palaeobiology of some Cambrian hyoliths from Guizhou, China, and Nevada, USA. *Alcheringa, An Australasian Journal of Palaeontology*, **41**(1):79—100.
- Sun Hai-jing, Babcock L E, Peng Jin, Zhao Yuan-long, 2016b. Three-dimensionally preserved digestive systems of two Cambrian hyoliths (Hyolithida). *Bulletin of Geosciences*, **91**(1):51—56.
- Thayer C W, 1981. Ecology of living brachiopods: review and preview. Lophophorates. *Studies in Geology, Notes for a Short Course*. Geology Department, Tennessee University, **5**:110—126.
- Vannier J, Chen Jun-yuan, 2000. The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda). *Lethaia*, **33**(4):295—311.
- Vannier J, Chen J Y, 2005. Early Cambrian food chain: New evidence from fossil aggregates in the Maotianshan Shale Biota, SW China. *Palaos*, **20**(1):3—26.
- Vannier J, Garcia-Bellido D C, Hu S X, Chen A L, 2009. Arthropod visual predators in the early pelagic ecosystem: evidence from the Burgess Shale and Chengjiang biotas. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **276**:2567—2574.
- Wagner P J, Kosnik M A, Lidgard S, 2006. Abundance distributions of post-Paleozoic marine ecosystems. *Science*, **314**:1289—1292.
- Wang Qiu-jun(王秋军), Peng Jin(彭 进), Wen Rong-qin(文荣琴), Liu Shuai(刘 帅), Wang De-zhi(王德智), 2018. The sponge assemblage from the Cambrian (Series 2, Stage 4) Balang Fauna of Jianhe, Guizhou Province. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*(in press).
- Wen Rong-qin(文荣琴), Peng Jin(彭 进), Liu Shuai(刘 帅), Liang Bo-yan(梁博焱), 2017. Occacaris from the Cambrian Balang Formation, Jianhe County, Guizhou Province. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **56**(3):271—281(in Chinese with English abstract).
- Ye He(叶 荷), Zhang Ke-xin(张克信), Ji Jun-liang(季军良), Liang Mei-yan(梁美艳), Zhang Jian-yu(张键钰), Xu Ya-dong(徐亚东), 2010. Major and trace elements characters of the sediments and palaeoclimate evolution during about 23.1—5.0 Ma in Qinghai Basin. *Earth Science-Journal of China University of Geoscience(地球科学:中国地质大学学报)*, **35**(5):811—820(in Chinese with English summary).
- Yin Gong-zheng(尹恭正), 1987. Cambrian. In: Bureau of Guizhou Geology and Mineral Resources (贵州省地质矿产局)(ed.), *Regional Geology of Guizhou Province*. Beijing: Geological Publishing House. 49—96(in Chinese with English summary).
- Yu Zhi-ming(喻志明), Ma Xi-nian(马锡年), Xie Yang(谢 阳), 1995. Study of main nutrients adsorption on clays in seawater. *Oceanologia Et Limnologia Sinica(海洋与湖沼)*, **26**(2):208—214.
- Zhang Xing-liang, Shu De-gan, Han Jian, Zhang Zhi-fei, Liu Jian-ni, Fu Dong-jing, 2014. Triggers for the Cambrian explosion: Hypotheses and problems. *Gondwana Research*, **25**(3):896—909.
- Zhao Fang-chen(赵方臣), 2009. Quantitative Analysis of Taphonomy and Palaeoecology of the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, Yunnan. Doctoral Dissertation from Graduate University of Chinese Academy of Sciences. 1—247(in Chinese with English abstract).
- Zhao Fang-chen(赵方臣), Zhu Mao-yan(朱茂炎), Hu Shi-xue(胡世学), 2010. Community structure and composition of the Cambrian Chengjiang biota. *Science China: Earth Sciences(中国科学)*, **53**(12):1784—1799(in Chinese with English abstract).
- Zhao Yuan-long(赵元龙), Peng Jin(彭 进), Wu Meng-yin(伍孟银), Luo Xiu-chun(罗绣春), Wen Rong-qin(文荣琴), Liu Yu-

- juan(刘玉娟), 2015. A new type of echinoderms from Balang Formation in Cambrian from Xiasi Town, Majiang County, Guizhou, China. *Earth Science-Journal of China University of Geoscience(地球科学: 中国地质大学学报)*, **40**(2): 249—260 (in Chinese with English summary).
- Zhao Yuan-long(赵元龙), Yuan Jin-liang(袁金良), Huang You-zhuang(黄友庄), Mao Jia-ren(毛家仁), Qian Yi(钱毅), Zhang Zheng-hua(张正华), Gong Xian-ying(龚显英), 1994. Middle Cambrian Kaili fauna in Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **35**(3): 263—270 (in Chinese with English summary).
- Zhao Yuan-long(赵元龙), Zhu Mao-yan(朱茂炎), Loren E B *et al.* (eds.), 2011. The Kaili Biota. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press. 1—251 (in Chinese with English abstract).
- Zhou Zhi-yi(周志毅), Yuan Jin-liang(袁金良), Zhang Zheng-hua(张正华), Wu Xiao-ru(吴孝儒), Yin Gong-zheng(尹恭正), 1979. Biogeographic partition of Cambrian from Guizhou and its adjacent areas. *Journal of Stratigraphy(地层学杂志)*, **3**(4): 258—271 (in Chinese with English abstract).
- Zhu Mao-yan(朱茂炎), Erdtmann B D, Zhao Yuan-long(赵元龙), 1999. Taphonomy and paleoecology of the early Middle Cambrian Kaili Lagerstätte in Guizhou, China. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **38**(Suppl.): 29—35 (in Chinese with English abstract).
- Zhu Mao-yan, Iten H V, Cox R S, Zhao Yuan-long, Erdtmann B D, 2000. Occurrence of *Byronia* Matthew and *Sphenothallus* Hall in the Lower Cambrian of China. *Palz*, **74**(3): 227—238.

PRELIMINARY STUDY ON PALEOECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF BALANG FAUNA(STAGE 4, CAMBRIAN) IN JIANHE, EASTERN GUIZHOU PROVINCE, CHINA

LIU Shuai, PENG Jin, WEN Rong-qin, WANG Qiu-jun and DU Guang-ying

(College of Resources and Environment Engineering, Guizhou University, Guiyang 550025, gzpengjin@126.com)

Key words Balang Fauna, paleoecology, Balang Formation, Cambrian, Guizhou

Abstract

The Lazizhai section of the Balang Formation near Lazhizhai village, Jianhe, Guizhou, China is the most prolific locality of the Balang Fauna. Body fossil remains from this locality have been recognized in at least eight major groups of organisms, including sponges, chancelloriids, cnidarians, “worms”, brachiopods, hyoliths, arthropods, echinoderms and “algae”, a total of 63 genera and 80 species. Here, based on the fossil assemblage from the Lower Fossil Bed of the Laizizhai section of the Balang Formation (Cambrian Stage 4) and their paleoecological groups and taphonomic groups and sedimentary characters, the ecosystem of the Balang Fauna is

recognized. Its ecological groups include the benthic, nektonbenthic and nektonic to planktonic organisms. The characters of ecological groups and sedimentary evidences of the Lower Fossil Bed suggest that the Balang Fauna lived in an open sea basin north of the equator, where a deep shelf of rapid depositional event often developed. It is a biotope to have oxygenated and normal salinity, and photic environment, but, to be an aerobic to dysaerobic on the seabed. The ecosystem of the Balang Fauna includes carnivores (predators and scavengers), deposit-feeders and filter-feeders. Analysis of the predator-prey systems reveals a complex food web with a trophic structure containing several trophic levels, with obvious pyramidal nutritional structure.