



凯里生物群腕足动物与游泳动物 共存现象研究*

刘玉娟¹ 毛永琴² 赵元龙^{1**}

¹ 贵州大学资源与环境工程学院, 贵阳 550025, zhaoyuanlong@126.com;

² 贵州省山地资源研究所, 贵阳 550001

提要 腕足动物是贵州凯里生物群中重要的化石门类, 不仅化石数量丰富, 分异度高, 还具有丰富的生态现象。在寒武系的化石记录上, 腕足动物常与海绵、藻类、棘皮动物、水母状生物、软舌螺、威瓦西亚虫、其他腕足动物等保存在一起, 凯里生物群中的腕足动物也有类似的共存现象。本文就凯里生物群中腕足动物与游泳动物的共存现象进行了初步研究, 认为腕足动物与贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 存在共栖、共埋两种关系, 讨论了这两种关系的不同之处; 分析了腕足动物与大型双瓣壳节肢动物加拿大虫 *Canadaspis* 的共存现象, 推测一只腕足动物与 *Canadaspis* 共同保存的化石记录表明这两种生物存在共栖关系。本文的研究丰富了凯里生物群物种之间的生态关系, 为凯里生物群的生态多样性提供了更多的证据。

关键词 腕足动物 游泳动物 凯里生物群 共存现象

中文引用 刘玉娟, 毛永琴, 赵元龙, 2020. 凯里生物群腕足动物与游泳动物共存现象研究. 古生物学报, 59(2): 171–178. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.02.04

英文引用 Liu Yu-juan, Mao Yong-qin, Zhao Yuan-long, 2020. The mutualism relationship between brachiopods and swimming animals from Kaili biota. Acta Palaeontologica Sinica, 59(2): 171–178. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.02.04

THE MUTUALISM RELATIONSHIP BETWEEN BRACHIOPODS AND SWIMMING ANIMALS FROM KAILI BIOTA

LIU Yu-juan¹, MAO Yong-qin² and ZHAO Yuan-long¹

¹ College of Resources and Environment Engineering, Guizhou University, Guiyang 550025, zhaoyuanlong@126.com;

² Institute of Mountain Resources, Guizhou Academy of Science, Guiyang 550001, China

Abstract The Cambrian Kaili Biota from eastern Guizhou, South China encompasses more than 140 genera from 11 metazoan body plans across all kingdom-rank lineages, together with the Chengjiang lagerstätte from Yunnan, China and the Burgess shale from Canada, becoming the most important Burgess Shale-type Lagerstätte. Brachiopods are es-

投稿日期: 2019-01-17; 改回日期: 2020-06-02; 录用日期: 2020-06-04

* 国家重点基础研究发展规划项目(2015FY310100-5)、贵州省科技计划项目(省基金)([2020]1Y159)、中国地质调查局调查项目(DD20160120-04)和国家十三五重点研发计划课题(2016YFC0502606)联合资助。

** 通讯作者: 赵元龙, 教授, 主要从事古生物学与地层学研究。

pecially abundant and diverse in the Kaili Biota (next only to the dominant arthropods), so that they are an important component of the benthic communities in the Cambrian period. The brachiopods comprise 10 genera in total, i.e. *Lingulella* Salter, 1866, *Lingulepis* Hall, 1863, *Palaeobolus* Matthew, 1899, *Acrothele* Linnarsson, 1876, *Linnarssonina* Walcott, 1885, *Paterina* Beecher, 1891, *Dictyonina* Cooper, 1942, *Micromitra* Meek, 1873, *Kutorgina* Billings, 1861, *Nisusia* Walcott, 1905, *Eoconcha* Cooper, 1951. Many brachiopod specimens in are association with sponges, algae, echinoderms, eldonioids, hyolithids, *wiwaxia*, other brachiopods from Cambrian. The brachiopod fossils of Kaili Biota also association with other taxa. A small number of fossils exhibit interesting ecological information and burial characteristics. For instance, some individual showing coexistent relations of mutualistic symbiosis, mutualistic burial, and fixed base with Echinodermata, Medusiform, Cnidaria and large bivalved arthropods. Mutualism relationship between brachiopods (*Pararotadiscus guizhouensis*) and swimming animals (*Canadaspis*) are recognized here. The fossil evidences include one *Palaeobolus* with *P. guizhouensis*, *Acrothele* on the outer ring of *P. guizhouensis* and only one *Palaeobolus* with *Canadaspis*. These Mutualism relationship of brachiopods and swimming animals provide important insights concerning ecological complexity in the Kaili Biota.

Key words Brachiopod, swimming animal, Kaili Biota, mutualism

1 前 言

腕足动物是地质历史上重要的化石门类, 出现在寒武纪早期, 并一直延续至今, 寒武纪是它发展的初期阶段(王钰等, 1966)。腕足动物是雌雄异体, 幼虫在海水中游泳几小时至数星期, 而后即固着于外物, 长出硬壳, 定居终生(王钰等, 1966)。在寒武系的化石记录上, 腕足动物常与海绵(Conway Morris and Whittington, 1985), 藻类(Wang *et al.*, 2012), 棘皮动物(毛永琴等, 2007), 水母状生物(朱茂炎等, 1999; 程心等, 2009; Zhao *et al.*, 2018), 软舌螺(Babcock and Robison, 1988), 威瓦西亚虫(Topper *et al.*, 2014), 其他腕足动物(张志飞等, 2009; Zhang *et al.*, 2010)等保存在一起。张志飞等通过对澄江化石库中腕足动物的软躯体、保存方式等的研究, 确定了澄江化石库中泥质基底腕足动物的生存策略及生态群落(张志飞等, 2009; Zhang *et al.*, 2010); Topper 等(2014)发现了布尔吉斯页岩生物群中艾苏贝 *Nisusia* Walcott, 1905 附着于威瓦西亚虫 *Wiwaxia* 上, 讨论了成年腕足动物“搭上快车”的行为。上述现象引起了古生物学家对寒武纪腕足动物生态现象的重视。

腕足动物是贵州凯里生物群中重要的化石门类, 由舌形贝亚门 8 属 (*Lingulella*, *Lingulepis*, *Palaeobolus*, *Acrothele*, *Linnarssonina*, *Paterina*, *Dictyonina*, *Micromitra*) 和小嘴贝亚门 3 属 (*Kutorgina*, *Nisusia*, *Eoconcha*) 组成(赵元龙等, 2011)。凯里生物群中的腕足动物存在着丰富的生

态现象, 朱茂炎等(1999)对腕足动物分布在水母状生物上的现象进行了讨论, 识别出它们之间宏观生物学关系; 程心等(2009)对凯里生物群贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 上的腕足动物进行了描述及讨论, 认为腕足动物壳体是被水流带至 *P. guizhouensis* 盘体附近的; Zhao 等(2018)认为腕足动物与 *P. guizhouensis* 存在共生和共埋两种关系。本文就凯里生物群中腕足动物与游泳动物贵州拟轮盘水母 *P. guizhouensis* 和大型双瓣壳节肢动物加拿大虫 *Canadaspis* 的共存现象进行了初步的讨论, 分析得出了凯里生物群腕足动物与游泳动物之间存在共栖关系的结论。该结论丰富了凯里生物群的生态多样性。

2 材料及保存

本文化石材料来自贵州凯里生物群, 采自于贵州省剑河县八郎村凯里组乌溜-曾家崖剖面 and 苗板坡剖面(图 1)。标本全部保存于贵州大学资源与环境工程学院, 贵州省古生物研究中心。标本标注 GTB 表示标本采自乌溜-曾家崖剖面, 标注 GTBM 表示标本采自苗板坡剖面。

凯里生物群中的腕足动物不仅化石标本数量丰富, 分异度高, 还具有精美的特殊埋藏和生态现象丰富的特点。如球状始海百合 *Globoeocrinus* 以腕足动物外壳为固着基底(图 2-A, 2-B; 毛永琴等, 2007); 贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 与腕足动物乳房贝 *Acrothele*、古圆货贝 *Palaeobolus* 共同保存(图 4); 大型双瓣壳节肢

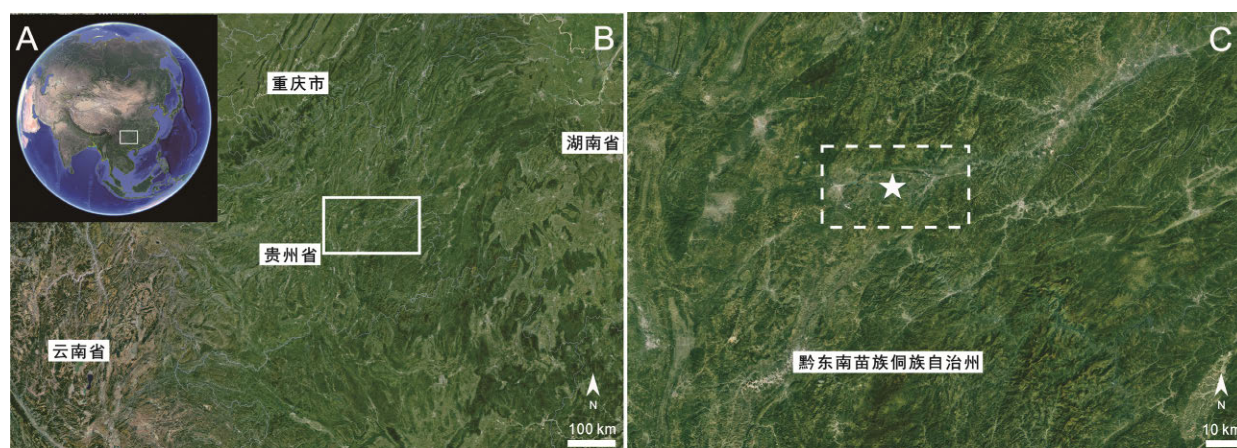


图1 研究区剖面地理位置图

Fig. 1 Location of the Wuliu-zengjiaya section and Miaobanpo section

A. 方框显示贵州省位置。B. 贵州东部地理图, 方框显示研究区位置。C. 研究区地理图, 方框显示化石产地。

A. Map showing Guizhou Province. B. Geographic map, showing the location of research area in eastern Guizhou, China. C. Map showing the fossil localities.

动物与腕足动物共同保存(图 5); 腕足动物与其他多属种动物共同埋藏等(图 2-C-2-E)。凯里生物群中不同物种的种间共同生活、影响、埋藏的现象, 说明腕足动物与周围生物有着千丝万缕的联系(赵元龙等, 2011)。

本文就凯里生物群中腕足动物与游泳动物的共存现象展开讨论, 共整理了 128 块腕足动物与水母状生物共同保存的化石标本(Zhao *et al.*, 2018; 图 4), 10 块腕足动物和大型双瓣壳节肢动物共同保存的标本(图 5)。

3 凯里生物群腕足动物与游泳动物共存现象讨论

3.1 腕足动物与水母状生物的共存现象

水母状生物化石简称水母状化石, 是一类外形轮廓如水母、内部构造有差异、具有触手而高级分类位置未定的化石, 寒武纪地层中较常见(Conway Morris and Robison, 1986, 1988; 孙卫国、侯先光, 1987; Briggs *et al.*, 1994; 赵元龙、朱茂炎, 1994; Chen *et al.*, 1995; 陈均远等, 1996; Dzik *et al.*, 1997; Zhu *et al.*, 2002; Ivantsov *et al.*, 2005; Caron and Jackson, 2008)。关于水母状生物的生活方式一直存在着争议, 一些学者认为是底栖的(Dzik *et al.*, 1997); 另一些学者则认为是固着生活的, 所谓的水母状生物丛状触手可能是一种类

似植物根系的固着器, 水母状生物以此固着于基底上(王约、王训练, 2007); 但大部分学者认为水母状生物是游泳的(孙卫国、侯先光, 1987; 赵元龙、朱茂炎, 1994; 陈均远等, 1996; Zhu *et al.*, 2002)。

贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 是凯里生物群水母状生物化石唯一的种类(赵元龙等, 2011)。水母状生物化石软体构造的保存构成了凯里生物群最突出的特色(赵元龙、朱茂炎, 1994; Dzik *et al.*, 1997; Zhu *et al.*, 2002)。*P. guizhouensis* 盘体中央向外可分为中央环、内环、中环及外环 4 部分(图 3)。中央环是位于盘体中央的很小的圆环构造; 内环的同心脊及辐管很发育, 形成蛛网状构造; 中环比较宽, 环内同心构造及纹饰发育, 辐管一般发育; 外环的同心脊特别明显(赵元龙、朱茂炎, 1994)。

在本文整理的 628 块 *P. guizhouensis* 标本中, 有 128 块标本出现与腕足动物共存的现象(图 4; Zhao *et al.*, 2018)。Zhao 等(2018)对 *P. guizhouensis* 的生态现象进行了详细的研究, 得出了 *P. guizhouensis* 与其他生物的 4 类共存关系, 即共生、共埋、爬行迹及食尸。本文就 *P. guizhouensis* 与腕足动物的关系再次展开了讨论, 重新定义了 *P. guizhouensis* 与腕足动物的两种关系。

共栖关系: 仅一只腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 壳体保存在 *P. guizhouensis* 盘体上的现象是 *Palaeobolus* 与 *P. guizhouensis* 生前共栖关系的化石记录(图 4-A-4-D)。*P. guizhouensis* 活着的时

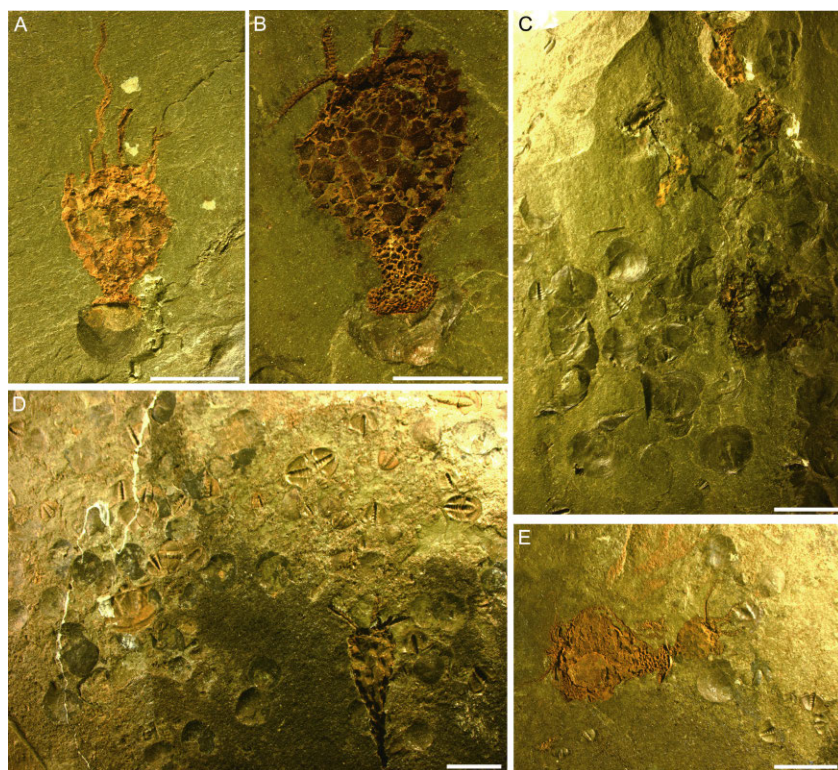


图 2 腕足动物与始海百合、三叶虫共存

Fig. 2 Brachiopods with eocrinodea and trilobites

A, B. 球状始海百合 *Globoeocrinus* 固着在腕足动物上。A. GTBM-9-3-9; B. GTBM-9-4-424。C-E. 腕足动物与始海百合和三叶虫共存。C. GTBM-9-3-1; D. GTBM-9-5-1; E. GTBM-8-3-2。比例尺为 5 mm。
A, B. *Globoeocrinus* attached on brachiopod. A, GTBM-9-3-9; B. GTBM-9-4-424。C-E. Brachiopods with eocrinodea and trilobites. C. GTBM-9-3-1; D, GTBM-9-5-1; E. GTBM-8-3-2. Scale bars = 5 mm.

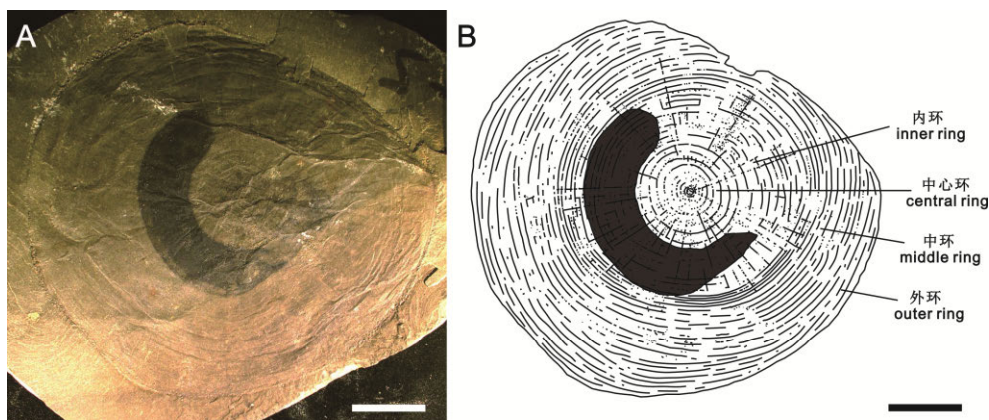


图 3 贵州拟轮盘水母及其复原图

Fig. 3 Line drawing of a *Pararotadiscus guizhouensis* specimen

A. 凯里生物群的贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis*, GTBM-9-3-1。B. A 的复原图。比例尺为 1 cm。
A. *Pararotadiscus guizhouensis* from Kaili biota, GTBM-9-3-1. B. Line drawing of A. Scale bars = 1 cm.

候在海洋中游泳，幼年时期浮游的 *Palaeobolus* 需寻找硬质基底固着，便附着在 *P. guizhouensis* 的盘体上。在本文整理的腕足动物与水母状生物共

存的化石材料中，有 10 块标本出现了仅一只 *Palaeobolus* 壳体保存在 *P. guizhouensis* 盘体上的现象，说明该现象绝非偶然。由于并未见藻类、三

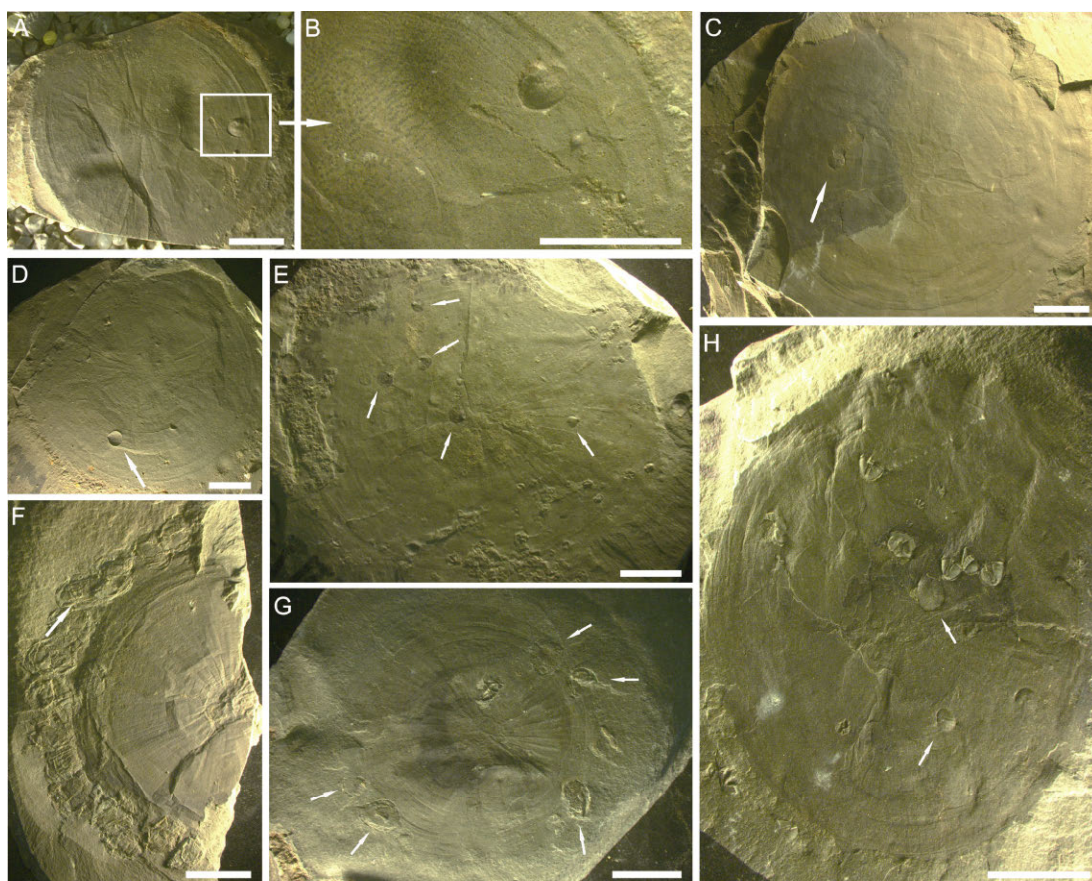


图4 腕足动物与贵州拟轮盘水母共存

Fig. 4 Brachiopods with *Pararotadiscus guizhouensis*

A–D. 1 枚腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 壳体保存在贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 盘体上。A. GTBM-9-2-30; B. A 的放大; C. GTBM-9-5-5034; D. GTBM-9-4-1078; E. 腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 均匀散落在贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 内环、中环及外环, GTBM-9-5-3462。F, G. 腕足动物乳房贝 *Acrothele* 附着在贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 外环。F. GTB-23-218; G. GTBM-10-15227。H. 腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 和三叶虫碎片与贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 共同保存, GTBM-10-7。比例尺均为 1 cm。

A–D. One *Palaeobolus* with *Pararotadiscus guizhouensis*. A. GTBM-9-2-30; B. Close up view of A; C. GTBM-9-5-5034; D. GTBM-9-4-1078. E. *Pararotadiscus guizhouensis* with dissociated *Palaeobolus*, GTBM-9-5-3462. F, G. *Acrothele* on the outer ring of *Pararotadiscus guizhouensis*. F. GTB-23-218. G. GTBM-10-15227. H. *Pararotadiscus guizhouensis* with *Palaeobolus* and trilobites, GTBM-10-7. Scale bars = 1 cm.

叶虫或其他腕足动物与之共同保存, 所以推测这并不是生物死亡后的共同埋藏, 而是两种生物生前的关系。

朱茂炎等(1999)认为群聚在水母状生物外环的腕足动物不是在外环境作用下形成的, 而是一种生物学行为, 并分析否认了水母状生物以腕足动物为食或腕足动物以水母状生物为食的可能性。Zhao 等(2018)认为腕足动物附着在 *P. guizhouensis* 外环的现象为二者的共生关系(Zhao *et al.*, 2018)。笔者赞同此现象为一种生物学行为, 但却为二者的共生关系提出了补充认识。*P. guizhouensis* 在游泳的过程中, 遇到了浮游的幼年乳房贝 *Acrothele*, *Acrothele*

附着在 *P. guizhouensis* 的外环上。从标本中可以看出, *Acrothele* 均附着在 *P. guizhouensis* 的外环, 这是两种生物共栖关系一种理想的情况(图 4-F, 4-G)。由于 *P. guizhouensis* 近海底生活, 个体较大且游泳能力较弱, 幼年 *Acrothele* 较容易附着其上。笔者推测此时的海底正经历着动荡, 由于外界的不安定, 幼年 *Acrothele* 需要找到硬质基底终身固着, 错把 *P. guizhouensis* 的盘体当做基底附着其上, 这是两种生物的共栖关系。共生关系是指两种不同生物之间所形成的紧密互利关系, 一方为另一方提供有利于生存的帮助, 同时也获得对方的帮助。共栖关系是指两种都能独立生存的生物以一定的关系生活在

一起的现象, 其中一方得到利益, 另一方既得不到利益, 也不失去什么(胡向萍, 1997)。腕足动物 *Palaeobolus*、*Acrothele* 附着在 *P. guizhouensis* 的盘体上, *P. guizhouensis* 的运动, 会在盘体边缘形成局部的水流, 给附着在其上的食悬浮有机颗粒的腕足动物提供食物源(朱茂炎等, 1999), *P. guizhouensis* 并没有什么益处, 对于盘体庞大的 *P. guizhouensis*, 个体较小腕足动物的附着对其影响非常小甚至可以忽略不计。所以笔者认为这两类化石记录为腕足动物与水母状生物共栖关系的化石记录, 而非共生关系。

共埋关系: *Palaeobolus* 无定向、均匀地散落在 *P. guizhouensis* 内环、中环及外环的现象(图 4-E), 是 *Palaeobolus* 与 *P. guizhouensis* 死亡后的共埋现象; *Palaeobolus* 与三叶虫碎片共同保存在 *P. guizhouensis* 盘体上的现象(图 4-H), 同样是 *Palaeobolus* 与 *P. guizhouensis* 的共埋现象。

3.2 腕足动物与大型双瓣壳节肢动物的共存现象

大型双瓣壳节肢动物是节肢动物门中相当于亚门一级的自然类群, 关于它们的分类位置, 出现过一些不同的观点, 有的学者使用大型双瓣壳节肢动物这个分类方式(陈均远等, 1996; Glaessner, 1979; 侯先光, 1987; 袁金良、赵元龙, 1999; 赵元龙等, 2005, 2011), 也有学者将其直接置于节肢动物中(Hou, 1999; Briggs *et al.*, 1994)。具有薄壳的双瓣壳节肢动物普遍认为是善于游泳的生物(Conway Morris *et al.*, 1987; 袁金良、赵元龙, 1999; Vannier and Chen, 2000)。

笔者整理了来自凯里生物群中 600 余块大型双瓣壳节肢动物化石标本, 发现大型双瓣壳节肢动物多为壳体单独保存, 仅 10 块标本存在与其他生物的共存现象(图 5)。其中 1 块特殊埋藏的化石标本显示仅 1 只腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 与

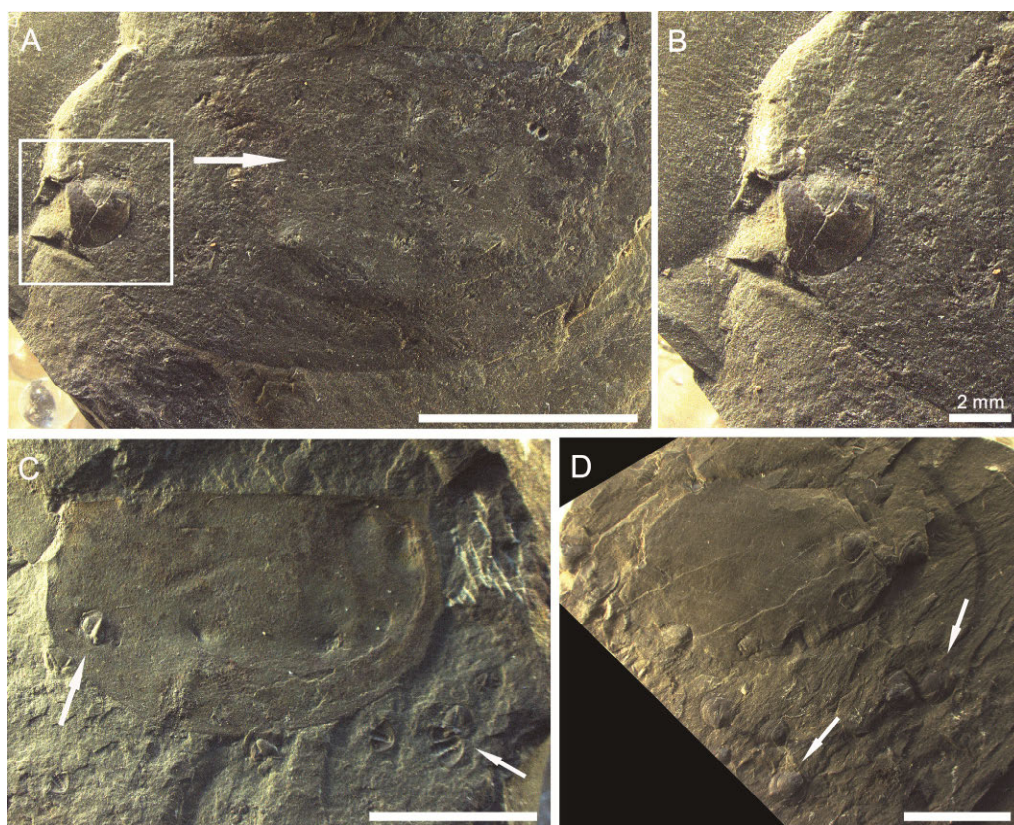


图 5 腕足动物与大型双瓣壳节肢动物、三叶虫碎片共存

Fig. 5 Brachiopods with large bivalved arthropods and trilobites

A. 1 枚腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 附着于加拿大虫 *Canadaspis* 壳体, GTB-9-5-3507. B. A 的放大. C. 丽虾 *Alicaris* 与腕足动物和三叶虫碎片共存, GTBM-9-5-1645. D. 耙肢虾 *Occacaris* 与腕足动物和三叶虫碎片共存, GTB-9-5-5307. A, C, D 的比例尺为 1 cm。

A. One *Palaeobolus* with *Canadaspis*, GTB-9-5-3507. B. Close-up view of A. C. *Alicaris* with brachiopods and trilobites, GTBM-9-5-1645. D. *Occacaris* with brachiopods and trilobites, GTB-9-5-5307, scale bars for A, C, D = 1 cm.

加拿大虫 *Canadaspis* 共同保存(图 5-A, 5-B), 笔者认为造成这种特殊埋藏现象并非偶然, 而是两种生物生前共栖关系的化石记录, 即幼年期浮游状态的 *Palaeobolus* 把加拿大虫 *Canadaspis* 的硬壳作为硬基底共同生活的现象。本文对此现象进行了初步的探讨, 由于无其他生物或者藻类甚至遗迹类与之共同保存, 排除是共埋关系。凯里生物群中 98% 以上的 *Canadaspis* 为单壳保存, 没有较多化石标本显示 *Canadaspis* 与其他生物共同保存, 因此仅仅 1 只 *Palaeobolus* 与之共同保存的现象其原因可能是它们生前就生活在一起。对于 *Canadaspis*, *Palaeobolus* 的附着对其游泳影响极小, 但 *Palaeobolus* 的附着却方便了自身对周围水、氧气及有机颗粒的吸收, 对 *Palaeobolus* 是有利的。因此笔者认为两种生物之间的关系为对一方有利, 而对另一方无影响的共栖关系。另外其他大型双瓣壳节肢动物与腕足动物和三叶虫碎片共存的现象为生物死亡后的共同埋藏现象(图 5-C, 5-D)。

4 结 论

凯里生物群是寒武纪生物多样化, 生态复杂化的窗口(赵元龙等, 2005, 2011), 腕足动物经常与其他生物共同保存。本文初步研究了凯里生物群中腕足动物与游泳动物的共存关系。分析了腕足动物与贵州拟轮盘水母 *Pararotadiscus guizhouensis* 的共栖、共埋关系, 认为一只腕足动物古圆货贝 *Palaeobolus* 保存在 *P. guizhouensis* 盘体上的现象和乳房贝 *Acrothele* 附着在 *P. guizhouensis* 外环的现象表明了两种生物生前存在的共栖关系。*Palaeobolus* 无定向地、均匀地散落在 *P. guizhouensis* 盘体上和 *Palaeobolus* 与三叶虫共同保存在 *P. guizhouensis* 盘体上的现象, 为生物死亡后的共同埋藏。本文分析了腕足动物 *Palaeobolus* 与加拿大虫 *Canadaspis* 的共存现象, 推测单只 *Palaeobolus* 与 *Canadaspis* 共同保存的现象可能是两种生物生前共栖关系的化石记录。腕足动物与三叶虫共同与大型双瓣壳节肢动物保存的现象为生物死亡后的共埋现象。本文通过对腕足动物与水母状生物、大型双瓣壳节肢动物共存现象的研究, 丰富了凯里生物群种群之间的生态关系, 为寒武

纪腕足动物的生态多样性提供了更多的证据。

致谢 贵州大学博士研究生陈争鹏对标本照相和绘图给与帮助, 审稿专家评审本文并提出修改意见, 贵州大学古生物学与地层学专业研究生及贵州剑河八郎村村民刘峰、刘泽福等参与化石采集, 在此一并致以衷心的感谢。

参考文献 (References)

- 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎, 叶贵玉, 1996. 澄江生物群—寒武纪大爆发的见证. 台中: 台湾自然科学博物馆. 1-222.
- 程 心, 傅晓平, 赵元龙, 2009. 贵州剑河寒武纪凯里生物群中拟轮盘水母钵(*Pararotadiscus*)和腕足类共存现象的初步研究. 古生物学报, 48: 672-680.
- 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: 286-298.
- 胡向萍, 1997. 谈动物的共生与共栖. 江西教育学院学报(自然科学), 18: 47-48, 54.
- 毛永琴, 彭 进, 赵元龙, 王宇轩, 2007. 凯里生物群中始海百合类形态功能、生态及埋藏特征初探. 高校地质学报, 13: 60-68.
- 孙卫国, 侯先光, 1987. 云南澄江早寒武世水母化石. 古生物学报, 26: 257-271.
- 王 钰, 金玉珩, 方大卫, 1966. 腕足动物化石. 北京: 科学出版社. 1-702.
- 王 约, 王训练, 2007. 贵州中寒武世凯里生物群的生活环境及古生态系统. 古地理学报, 9: 407-418.
- 袁金良, 赵元龙, 1999. 贵州台江凯里组的双瓣壳节肢动物 *Tuzoia*. 古生物学报, 38: 88-94.
- 张志飞, 王 妍, 汪 洋, 韩 健, 2009. 寒武早期泥质基底腕足动物的生活策略—来自澄江动物群的证据. 西北大学学报(自然科学版), 39: 1018-1025.
- 赵元龙, 朱茂炎, Babcock L E, 彭 进, 2011. 凯里生物群——5.08 亿年前的海洋生物. 贵阳: 贵州科技出版社. 1-251.
- 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: 272-282.
- 赵元龙, 朱茂炎, Babcock L E, 袁金良, Parsley R L, 彭 进, 杨兴莲, 王 约, 2005. 凯里生物群: 中寒武纪最早期海洋生物多样化的一个窗口. 地质学报, 79: 286-298.
- 朱茂炎, Erdtmann B D, 赵元龙, 1999. 贵州中寒武世凯里化石库的埋藏学和生态学初步研究. 古生物学报, 38 (增刊): 28-57.
- Babcock L E, Robison R A, 1988. Taxonomy and paleobiology of some Middle Cambrian *Scenella* (Cnidaria) and Hyolithids (Mollusca) from western North America. The University of Kansas Paleontological Contributions, 121: 1-22.
- Briggs D E G, Erwin D H, Collier F J, 1994. The Fossils of the Burgess Shale. Washington/London: Smithsonian Institution press. 1-238.
- Caron J B, Jackson D A, 2008. Paleocology of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 258: 222-256.

- Chen Jun-yuan, Zhou Gui-qing, Ramsköld L, 1995. A new early Cambrian onychophoran-like animal, *paucipodia* gen. nov. from the Chengjiang fauna, China. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 85: 275–282.
- Chen Jun-yuan, Zhou Gui-qin, Zhu Mao-yan, Ye Gui-yu, 1996. The Chengjiang Biota: A Unique Window of the Cambrian Explosion. Taichung: National Museum of Natural Science. 1–222 (in Chinese).
- Cheng Xin, Fu Xiao-ping, Zhao Yuan-long, 2009. A Preliminary Study of the Medusiform Fossils (*Pararotadiscus*) Associating with Brachiopods from the Cambrian Kaili Biota, Jianhe, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48: 672–680 (in Chinese).
- Conway Morris S, Whittington H B, 1985. Fossils of the Burgess shale: a national treasure in Yoho National Park, British Columbia No. 43. Ottawa: Natural Resources Canada.
- Conway Morris S, Robison R A, 1986. Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 117: 1–22.
- Conway Morris S, Robison R A, 1988. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 122: 1–48.
- Conway Morris S, Peel J S, Higgins A K, Soper N J, Davis N C, 1987. A Burgess shale-like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland. *Nature*, 326: 181–183.
- Dzik J, Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, 1997. Mode of life of the Middle Cambrian Eldonoid Lophophorate Rotadiscus. *Palaeontology*, 40: 385–396.
- Glaessner M F, 1979. Lower Cambrian Crustacea and annelid worms from Kangaroo Island, South Australia. *An Australasian Journal of Palaeontology*, 3: 21–31.
- Hou Xian-guang, 1987. Early Cambrian large bivalved arthropods from Chengjiang, Eastern Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica*, 26: 286–298 (in Chinese).
- Hou Xian-guang, 1999. New rare Bivalved Arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Yunnan, China. *Journal of Paleontology*, 73: 102–116.
- Hu Xiang-ping, 1997. Symbiosis and mutualism on animals. *Journal of Jiangxi Education Institute (Natural Science)*, 18: 47–48, 54 (in Chinese).
- Ivantsov A Yu, Zhuravlev A Yu, Leguta A V, Krassilov V A, Melnikova L M, Ushatinskaya G T, 2005. Palaeoecology of the early Cambrian Sinsk biota from the Siberian Platform. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220: 69–88.
- Mao Yong-qin, Peng Jin, Zhao Yuan-long, Wang Yu-xuan, 2007. A Preliminary Study of Functional Morphology, Paleocology and Taphonomy of Eocrinoids from the Cambrian, Kaili Biota, Guizhou. *Geological Journal of China Universities*, 13: 60–68 (in Chinese).
- Sun Wei-guo, Hou Xian-guan, 1987. Early Cambrian medusae from Chengjiang, Yunnan, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 26: 257–271 (in Chinese).
- Topper T P, Holmer L E, Caron J B, 2014. Brachiopods hitching a ride: an early case of commensalism in the middle Cambrian Burgess Shale. *Scientific Reports*, 4: 1–5.
- Vannier J, Chen Jun-yuan, 2000. The early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda). *Lethaia*, 33: 295–311.
- Wang Hai-zhou, Zhang Zhi-fei, Holmer L E, Hu Shi-xue, Wang Xiang-ren, Li Guo-xiang, 2012. Peduncular attached secondary tiering acrotretoid brachiopods from the Chengjiang fauna: Implications for the ecological expansion of brachiopods during the Cambrian explosion. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 323–325: 60–67.
- Wang Yu, Jin Yu-gan, Fang Da-wei, 1966. Brachiopod fauna fossil. Nanjing: Science Press, 1–702 (in Chinese).
- Wang Yue, Wang Xun-lian, 2007. Living environment and palaeoecosystem of the Middle Cambrian Kaili Biota in Guizhou Province. *Journal of Palaeogeography*, 9: 407–418 (in Chinese).
- Yuan Jian-liang, Zhao Yuan-long, 1999. *Tozoia* (Bivalved Arthropods) from the Lower-Middle Cambrian Kaili Formation of Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 38: 88–94 (in Chinese).
- Zhang Zhi-fei, Han Jian, Wang Yang, Emig C C, Shu De-gan, 2010. Epibionts on the lingulate brachiopod *Diandongia* from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 175–181.
- Zhang Zhi-fei, Wang Yan, Wang Yang, Han Jian, 2009. Life strategies of early Cambrian brachiopods on mud substrate: inferences from the Chengjiang fauna of South China. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 39: 1018–1025 (in Chinese).
- Zhao Yuan-long, Wang Ming-kun, LoDuca S T, Yang Xing-lian, Yang Yu-ning, Liu Yu-juan, Cheng Xin, 2018. Paleocological significance of complex fossil associations of the Eldonoid *Pararotadiscus guizhouensis* with other faunal members of the Kaili Biota (Stage 5, Cambrian, South China). *Journal of Paleontology*, 92, 972–981.
- Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, 1994. Medusiform fossils of Kaili Fauna from Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33: 272–282 (in Chinese).
- Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, Babcock L E, Peng Jin, 2011. The Kaili Biota—Marine organisms from 508 million years ago. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press. 1–251 (in Chinese).
- Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, Babcock L E, Yuan Jin-liang, Parsley R L, Peng Jin, Yang Xing-liang, Wang Yue, 2005. Kaili Biota: A taphonomic window on diversification of Metazoans from the basal middle Cambrian, Guizhou, China. *Acta Geologica Sinica*, 79: 286–298 (in Chinese).
- Zhu Mao-yan, Erdtmann B D, Zhao Yuan-long, 1999. Taphonomy and Paleocology of the early middle Cambrian Kaili Lagerstätte in Guizhou, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 38 (supplement): 28–57 (in Chinese).
- Zhu Mao-yan, Zhao Yuan-long, Chen Jun-yuan, 2002. Revision of the Cambrian discoidal animals *Stellostmites eumorphus* and *Pararotadiscus guizhouensis* from South China. *Geobios*, 35: 165–185.