

早寒武世澄江化石库软躯体化石富集层研究初探

韩 健 舒德干 张志飞 刘建妮 张兴亮 姚 洋

(西北大学地质系及教育部大陆动力学实验室, 西安 710069, 中国地质大学地球科学与资源学院, 北京 100083.

E-mail: elihanj@nwu.edu.cn)

摘要 在滇东地区早寒武世澄江化石库中多年野外化石采集工作发现了许多软躯体化石富集层, 其中包括一些单属种富集层和贫属种富集层. 这些软躯体化石富集层的产出特征进一步证明了促使澄江化石库软躯体化石的大量保存与广泛分布的主要因素是频繁的风暴沉积而导致的快速埋葬, 从而表明早寒武世滇东海盆的生态频繁遭到风暴作用的破坏. 同一软躯体富集层的动物类型很可能占据相近的生态位.

关键词 早寒武世 澄江动物群 保存与埋葬 软躯体化石富集层(soft-bodied fossil concentration)

1984 年以来, 澄江动物群在研究后生动物的起源和演化方面的重要作用已经得到科学界的认同. 到目前为止, 已经报道的澄江动物群化石类型已经达到约 24 门类, 121 属 140 种^[1~27]. 软躯体化石的分布范围也从最初的澄江帽天山及其邻近地点扩展到包括昆明海口、昆阳、马龙等地在内的整个滇东地区^[25~33], 总计 20 个剖面^[25,33]. 其中, 昆明海口耳材村剖面 and 相距约 1000 m 的尖山剖面的化石采集和统计工作最为详细. 大规模逐层的化石采集与发掘明确了一些化石属种的准确产出层位, 进而发现了一些化石特殊的保存与埋葬现象——呈软躯体状态保存的化石富集层. 而西北大学早期生命研究所在尖山剖面的研究工作证实了这些富集层位并发现了其他更多的软躯体化石富集层, 从而为深入探讨早寒武世昆明海口地区的沉积环境提供了更多依据.

化石富集一般可近似称为骨骼富集(skeletal concentration), 是指化石相对紧密的堆积, 而不考虑其分类组成、保存状态和硬体的变化程度^[34]. 生物硬体的紧密堆积现象在无脊椎动物和脊椎动物中比较常见, 其形成过程主要由沉积作用和生物作用控制, 在某种程度上也受到成岩作用的影响^[35]. 在这些富集层中, 可以发现很多不同门类动物的共生组合现象. 尤其值得注意的是, 在同一个层面或者一个薄层内所赋存的化石有时仅仅由一个属种组成, 或者由极少数属种组成, 其中一个属种的丰度占绝对优势, 这种现象一般称为单属种富集层(monospecific concentration)或者贫属种富集层(paucispecific concentration)^[34]. 在澄江化石库中, 呈这种状态产出的富集层以 *Chuanodianella ovata* 和高肌虫 *Kunmingella douvillei*

以及软舌螺类最为常见^[36]. 澄江化石库中化石富集层有别于化石聚集(fossil aggregates), 后者一般具有特定的大小范围(5~70 mm)、形状、边界, 代表粪球、粪渣, 或者代表水流对小范围的化石的改造作用^[36].

呈软躯体状态保存的化石富集层(简称软躯体富集层)(soft-bodied fossil concentration)可以理解为在特定保存、沉积环境下所产生的化石富集层的一种特殊状态. 在地层中表现为大量呈软躯体状态保存的个体出现在同一个层面或薄层中. 相应的呈软躯体状态保存的单属种富集层和贫属种富集层被称为软躯体单属种富集层和软躯体贫属种富集层. 相对骨骼富集层来说, 它更加全面、准确的记录了当时海洋环境中生物面貌, 甚至可以在一定程度上反映一个居群的原貌, 通过统计分析从而能够反映一个居群的相对准确的年龄结构.

1 地层学简介

早寒武世黑林铺组(筇竹寺组)从下向上划分为石岩头段和玉案山段^[37], 玉案山段可进一步分为下部的黑色页岩层和上部的产澄江生物群的“帽天山页岩段”^[38]. 另一种划分方案^[29,39]认为玉案山段应当独立成为玉案山组, 其中包括下部的黑色粉砂岩段、黑色页岩段和上部的帽天山页岩段和上粉砂岩段. 本文涉及的软躯体富集层均产出在帽天山页岩段和上粉砂岩段, 为便于精确描述, 本文采用后一种划分方案. 因帽天山页岩段主要由泥岩与粉砂岩互层构成, 所以, 所谓的“帽天山页岩段”在本文改为“帽天山泥岩段”.

2 方法及材料

因为化石采集的条件限制,在一个剖面中,每一个化石富集层的开采面积一般在 $2\text{ m} \times 10\text{ m}$ 左右,所采集的化石块体一般小于 $20\text{ cm} \times 20\text{ cm}$.所以,化石富集层一般体现为通过逐层采集在一个薄层内可连续获得成百上千块包含相似属种的化石块体.因为开采面积有限,化石富集层的空间展布可通过该层在相邻剖面的产出状态而获得.同一富集层中的动物个体密度在不同化石块体上有不同程度的差异,依部分标本的密度平均值估算.本文所展示的标本均保存在西北大学早期生命研究所.

3 软躯体富集层的产出状态及分布

野外化石采集工作表明澄江化石库中的软躯体化石富集层在澄江、昆明、马龙、武定等这些地区都有发现,但是很少给予更多注意.陈均远等^[29~30]对此现象曾略作表述.Wang等^[40]报道了在昆明海口耳材村剖面发现的环饰蠕虫(*Cricocosmia jinningensis*)富集层、梭形海口虫(*Haikouella lanceolata*)富集层、火炬虫(*Phlogites longus*)及高肌虫类昆虫(*K. douvillei*)软躯体富集层.而在海口尖山剖面,软躯体富集层更为常见(图1).部分澄江化石库中的软躯体化石富集层依据类别分述如下:

() 海绵动物: *Choia* sp. 富集层产出在昆明大板桥棠梨坡剖面帽天山泥岩段的上部.个体大小不一,平行层面保存.

Protospongia sp.富集层产出在安宁县街好义村剖面的下部.少部分个体完整,可见大量海绵体和十字骨针.

() 水母状化石: 在澄江帽天山剖面^[32], 安南山口村剖面、好义村剖面, 呈贡大渔村剖面、棠梨坡剖面帽天山泥岩段的下部以及海口尖山剖面帽天山泥岩段的顶部, 均可发现*Stellostomites eumorphus*群集产出, 大部分个体平行层面保存或者斜穿微层理, 个体之间有相互叠压现象.化石保存非常完整, 绝大部分个体为成体, 鲜有小个体被发现.在此层位上下*S. eumorphus*通常与其他种类混生在一起, 丰度很低.在海口地区的马房、耳材村、达子村以及云龙寺剖面,*S. eumorphus*非常罕见, 但是可以发现一些幼小个体.昆明澄江地区产出的另外一种水母状化石*Yunnano-medusa eleganta*, 现在尚未有富集成层产出的报道.值得一提的是, 贵州中寒武世的凯里动物群中的呈

富集状态产出的水母状化石*Stellostomites eumorphus*和*Pararotadiscus guizhouensis*已经被解释为具群居属性的浮游动物^[41].

() 腕足动物: *Heliomedusa orientalis* 单属种富集层产出在尖山剖面帽天山泥岩段中部(图1), 保存完整, 大小相近, 基本平行层面.

Lingulellotreta malongensis 贫属种富集层产出在尖山剖面帽天山泥岩段中上部(图1), 虫体在层面上常呈簇状分布, 每一簇由定向排列的几个大小不同的个体组成, 其细长的肉茎末端有时相互缠绕(图2(a)); 在该富集层中*L. malongensis* 偶尔随机排列.偶见*Lingulella chengjiangensis* 完整个体.

() 鳃曳动物: 内栖或者生活在水-沉积物界面的鳃曳类蠕虫化石分布比较广泛, 在澄江和海口地区所有已知的剖面中均可发现, 现在已知的有11属11种^[13], 但是已知惟有*Maotianshanianella cylindrica*、*Cricocosmia jinningensis*、*Palaeoscolex sinensis*、*Paraselkirkia sinica*与*Sicyophorus rara*富集成层保存.

M. cylindrica 单属种富集层产出在澄江帽天山剖面, 穿层保存, 个体完整, 个别虫体周围可见遗迹(见文献[29], 图19; 文献[38], 图30).

C. jinningensis 富集层在滇东地区有三个层位.第一个*C. jinningensis* 富集层产出在帽天山泥岩段的下部, 近于澄江动物群赋存的最低层位.在安宁好义村剖面, *C. jinningensis* 产出在8 cm厚的黄色泥质粉砂岩中, 大约 $20 \sim 30$ 只/ dm^2 , 绝大多数以各种方向弯曲穿越好几个层理, 而且保存完整.倘若考虑泥岩压实比率, 那么*C. jinningensis* 则显示了较强的穿层钻孔能力.该层在尖山剖面与好义村剖面情况类似, 都保存在薄层黄色泥质粉砂岩中, 区别在于数量较少, 伴生属种为少量的*P. sinensis* 和*Leandroilila illecebrosa*.在棠梨坡剖面, 该层保存在黄绿色泥岩中.第二个*C. jinningensis* 富集层产出在海口地区和棠梨坡剖面帽天山泥岩段的中部, 并且都产出在泥岩内.在海口地区*C. jinningensis* 富集层通常位于砂岩层10 cm之上约10 cm厚的一个薄层泥岩内, 大约 $10 \sim 20$ 只/ dm^2 .鲜有小个体, 绝大多数个体完整, 以各种方向穿层保存.在耳材村剖面, 与*C. jinningensis* 共生的为几种叶足动物如*Microdictyon sinicum*.棠梨坡剖面*C. jinningensis* 与*P. sinensis* 共同产出.而在其他非富集层层位偶尔可以发现呈孤立状态保存在泥岩中

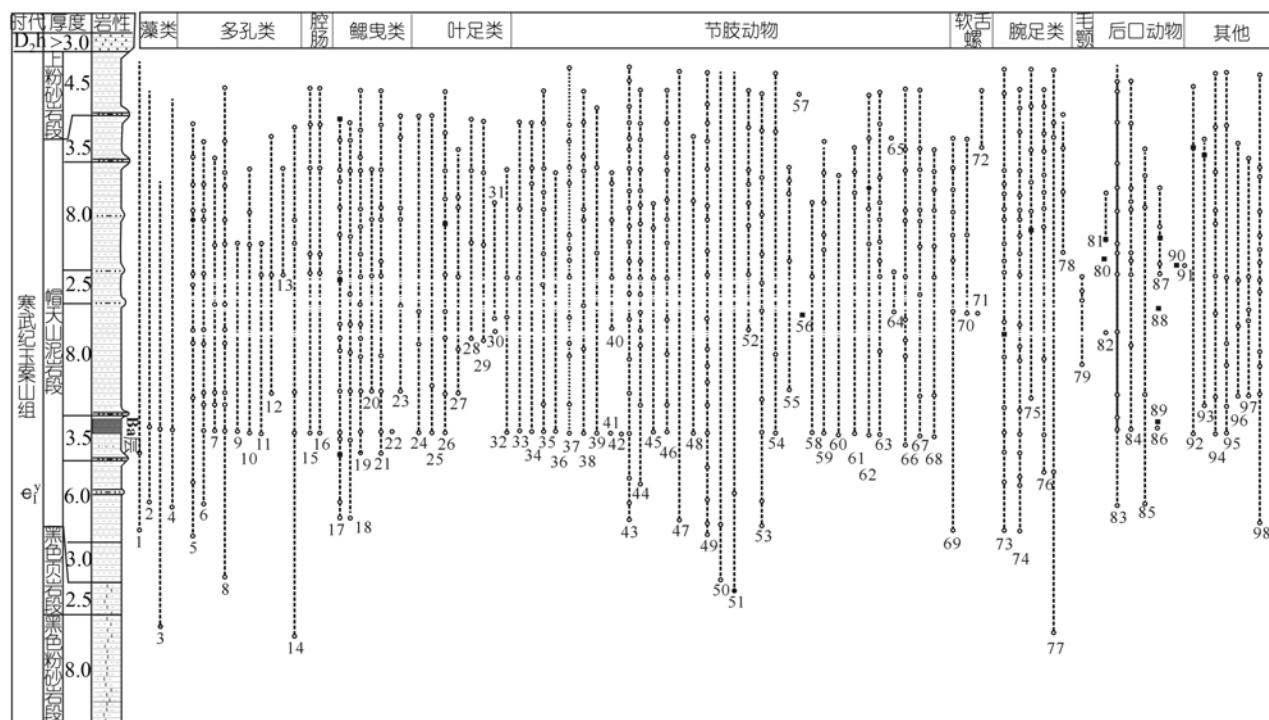


图 1 昆明海口尖山剖面生物地层柱状分布图

图中黑色方块代表软躯体化石富集层。1 *Megaspirellus houi* Chen & Erdtmann, 1991; 2 *Yuknessia* sp.; 3 *Sinocylindra yunnanensis* Chen & Erdtmann, 1991; 4 *Fuxianospira gyrata* Chen & Zhou, 1997; 5 *Halichondrites* sp.; 6 *Triticispongia diagonalis* Mehl & Reitner in Steiner 等, 1993; 7 *Protospongia* sp.; 8 *Saetaspongia densa* Mehl & Reitner, 1993; 9 *Paraleptomitella globula* Chen 等, 1989; 10 *Leptomitella conica* Chen 等, 1989; 11 *Choia xiaolantianensis* Hou 等, 1999; 12 *Crumilloispongia* sp.; 13 *Quadrolaminiella diagonalis* Chen 等, 1990; 14 *Allonnia phrixothrix* Bengtson & Hou, 2001; 15 *Xianguangia sinica* Chen & Erdtmann, 1991; 16 *Maotianshanella cylindrica* Sun & Hou, 1987; 17 *Cricocosmia jinningensis* Hou & Sun, 1988; 18 *Palaeoscolex sinensis* Hou & Sun, 1988; 19 *Sicyophorus rara* Luo & Hu, 1999; 20 *Xiaoheiqingella peculiaris* Hu in Chen 等, 2002; 21 *Paraselkirkia sinica* Luo & Hu, 1999; 22 *Tylotites petiolaris* Luo & Hu, 1999; 23 *Corynetis brevis* Luo & Hu, 1999; 24 *Microdictyon sinicum* Chen 等, 1989; 25 *Onychodictyon ferox* Hou 等, 1991; 26 *Cardiodictyon catenulum* Hou 等, 1991; 27 *Paucipodia inermis* Chen 等, 1995; 28 *Hallucigenia fortis* Hou & Bergström, 1995; 29 *Luolishania longicruris* Hou & Chen, 1989; 30 *Miraluolishania haikouensis* Liu & Shu, 2004; 31 *Megadictyon haikouensis* Luo & Hu, 1999; 32 *Facivermis yunnanicus* Hou & Chen, 1989; 33 *Retifacies abnormalis* Hou 等, 1989; 34 *Squamacula clypeata* Hou & Bergström, 1997; 35 *Kuamaia lata* Hou, 1987; 36 *Skioldia alda* Hou & Bergström, 1997; 37 *Eoredlichia intermedia* Lu, 1940; 38 *Yunnanoccephalus yunnanensis* Mansuy, 1912; 39 *Kuanyangia pustulosa* Lu, 1941; 40 *Xandarella spectaculum* Hou 等, 1991; 41 *Pygmaclypeatus daziensis* Zhang 等, 2000; 42 *Naraia* sp.; 43 *Naraia spinosa* Zhang & Hou, 1985; 44 *Misszhouia longicaudata* Chen 等, 1996; 45 *Pectocaris eurypteta* Hou 等, 2004; 46 *Priminocaris subconigera* Hou & Bergström, 1989; 47 *Isoxys auritus* Jiang, 1982; 48 *Isoxys paradoxus* Hou, 1987; 49 *Leancoilia illecebrosa* Hou, 1987; 50 *Kunmingella douvillei* Mansuy, 1912; 51 *Chuanianella ovata* Lee, 1975; 52 *Clypecaris pterioidea* Hou, 1999; 53 *Fuxianhuia protensa* Hou, 1987; 54 *Jianfengia multisegmentalis* Hou, 1987; 55 *Combinivalvula chengjiangensis* Hou, 1987; 56 *Ercaia minuscula* Chen et Huang, 2001; 57 *Tuzoia sinensis* Pan, 1957; 58 *Cindarella eucalla* Chen 等, 1996; 59 *Urokodia aequalis* Hou 等, 1989; 60 *Acanthomeridion serratum* Hou 等, 1989; 61 *Fortiforceps foliosa* Hou & Bergström, 1997; 62 *Yunnanocaris megista* Hou, 1999; 63 *Branchiocaris? yunnanensis* Hou, 1987; 64 *Mafangocaris multinodus* Luo & Hu in Chen 等, 2002; 65 *Jianshanella furcata* Luo & Hu, 1999; 66 *Anomalocaris saron* Hou 等, 1995; 67 *Amplectobelua symbrachiata* Hou 等, 1995; 68 *Parapeytoia yunnanensis* Hou 等, 1995; 69 *Burithes yunnanensis* Hou 等, 1999; 70 *Ambrolinevitus ventricosus* Qian, 1978; 71 *Glossolites yunnanensis* Hou 等, 1999; 72 *Linevitus opimus* Yu, 1974; 73 *Heliomedusa orienta* Sun & Hou, 1987; 74 *Lingulella chengjiangensis* Jin 等, 1993; 75 *Lingulellotretra malongensis* Rong, 1974; 76 *Diandongia pista* Rong, 1974; 77 *Botsfordia? sp.*; 78 *Longtancunella chengjiangensis* Hou 等, 1999; 79 *Eognathacantha ercainella* Chen & Huang, 2002; 80 *Phlogites longus* Luo & Hu, 1999; 81 *Vetolocystis catenata* Shu 等, 2004; 82 *Vetulicola rectangulata* Luo & Hu, 1999; 83 *Vetulicola cuneatus* Hou, 1987; 84 *Xidazoon stephanus* Shu 等, 1999; 85 *Heteromorphus confusa* Luo & Hu, 1999; 86 *Pomatrum ventralis* Luo & Hu, 1999; 87 *venustum* shu 等, 2005; 88 *Haikouella lanceolata* Chen 等, 1999; 89 *Haikouella jianshanensis* Shu 等, 2003; 90 *Haikouichthys ercaicunensis* Luo 等, in Shu 等, 1999; 91 *Zhongjianichthys rostratus* Shu 2003; 92 *Stellostomites eumorphus* Sun & Hou, 1987; 93 *Batofasciculus* sp.; 94 *Dinomischus venustus* Chen 等, 1989; 95 *Calathites spinalis* Luo & Hu, 1999; 96 *Petalium latus* Luo & Hu, 1999; 97 *Cambrotentacus sanwua* Zhang & Shu, 2001; 98 *Archotuba conoidalis* Hou 等, 1999

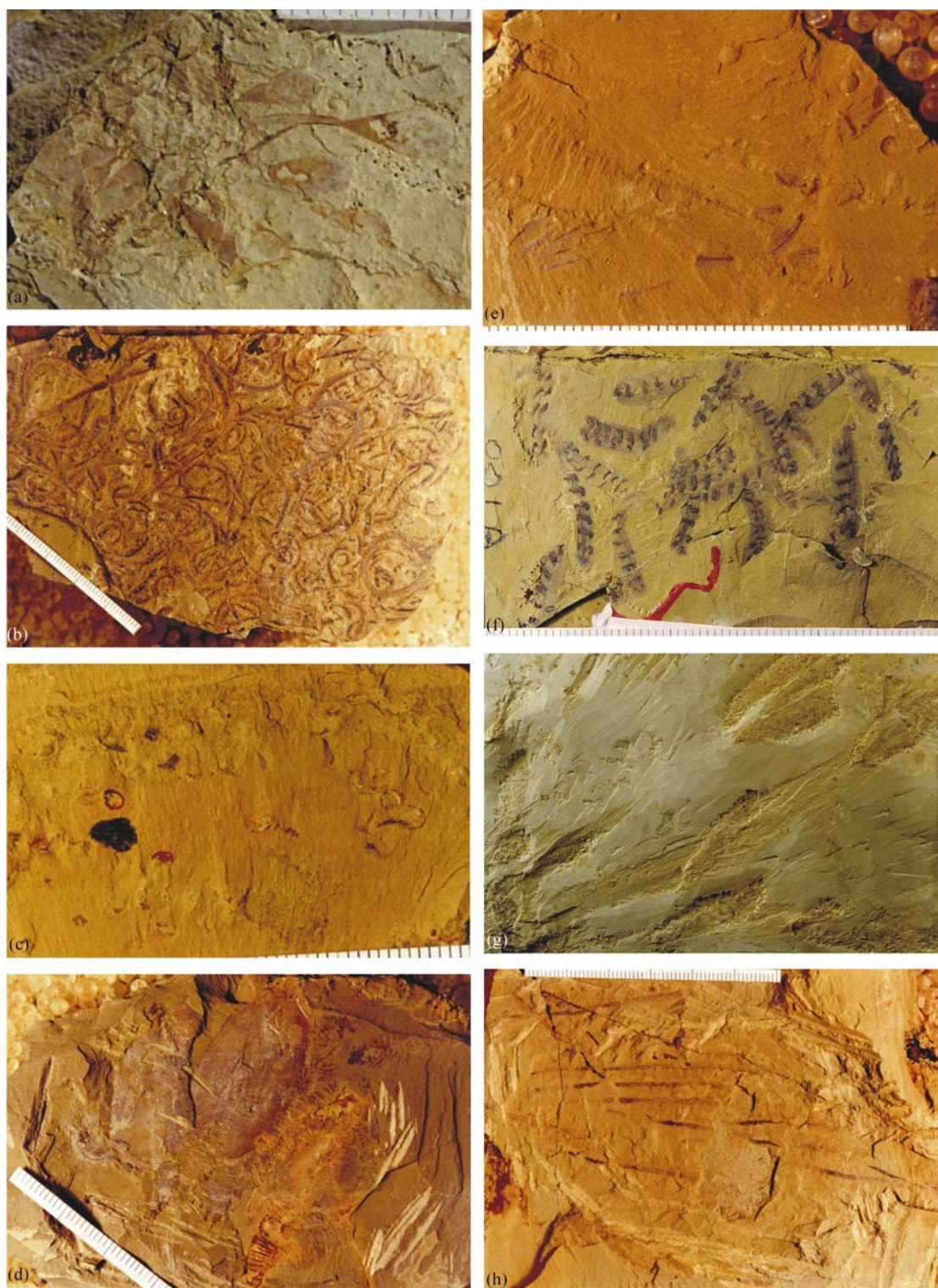


图2 早寒武世澄江化石库中的部分软躯体化石富集层. 标尺每格 1 mm

(a) *Lingulellotreta malongensis* 富集层, 海口尖山剖面; (b) *Cricocosmia jinningensis* 富集层, 海口尖山剖面; (c) *Sicyophorus rara* 富集层, 安宁山口村剖面; (d) *Pectocaris euryptala* 富集层, 海口鞍山剖面; (e) *Ercaia minuscula* 富集层, 海口尖山剖面; (f) *Haikouella jianshanensis* 富集层, 海口尖山剖面; (g) *Haikouichthys ercaicunensis* 富集层, 海口尖山剖面; (h) *Batofasciculus* sp. 富集层, 海口尖山剖面

的 *C. jinningensis* 个体通常平行层面, 身体后端有一定程度的蜷曲, 少部分身体伸长呈直线状态。

第三个 *C. jinningensis* 富集层可见于尖山剖面帽天山泥岩段的顶部, 大部分个体缺乏吻部构造, 与亚优势种 *P. sinensis* 平行层面保存, 附存生物包括大量的藻类碎屑以及其他一些不完整的各种类型的生物碎片(图 2(b))。

Paraselkirkia sinica 富集层产出在山口村剖面帽天山泥岩段下部 5 cm 厚的一个薄层泥岩中, 平行层面或以小角度与层面相交保存^[30,42]。*P. sinica* 个体基本完整, 肠管较为清晰, 但吻部形态保存较差。伴生种为大量未保存软躯体构造的 *Kunmingella douvillei*、呈碎片保存的 *Calathites spinalis* Luo & Hu^[32]、*Cambrotentacus sanwuia* Zhang & Shu^[33] 和叶足动物 *Microdictyon sinicum* 的骨板、少量的鳃曳动物 *Tabelliscolex hexagonus*^[9] 和一种腕足动物(属种未定)。陈均远^[30] 认为 *Paraselkirkia sinica* 具有群居属性, 该层化石死于一次突发事件。但从化石的保存状况看来, 属于快速埋葬的可能性较小。

Sicyophorus rara 属种富集层产出在山口村剖面帽天山泥岩段下部约 2 cm 厚的薄层泥岩中^[42], 50% 平行层面保存, 其他仅能观察到其躯干部, 吻部伸入泥质基底中。大约 3~5 只/dm², 化石亦保存完整(图 2(c))。伴生种为古蠕虫类 *M. cylindrica* 和隶属于 Priapulidae 科的 *Xiaoheiqingella peculiaris*。

() 叶足动物: *Cardiodictyon catenulum* 富集层产出海口尖山剖面, 平行层面保存。*Facivermis yunnanicus* 单属种富集层产出海口尖山剖面, 大小相近, 个体完整, 个体通常弯曲穿层保存, 与鳃曳动物 *M. cylindrica* 和第二个 *C. jinningensis* 富集层的保存情况类似, 但产出密度非常小。

() 节肢动物: *Naraoia*: *Naraoia spinosa* - *Naraoia* sp. 富集层产出在马龙矿山剖面, 与澄江化石的外观不同的是个体通常呈灰白色; 约 7~10 mm, 小于其他地区的标本; 仅见压扁的轻度生物矿化的背甲, 且前、后甲常脱离保存, 未见附肢、肠道等构造。因而这两个种较难区分, 其丰度比例无法准确估计。

Misszhouia longicaudata 单属种富集层产出在海口鞍山剖面帽天山泥岩段下部, 个体一般较大, 5 cm 以上, 完整, 附肢、触角等构造保存完好, 平行层面。大约 1~2 只/dm²。

Pectocaris eurypetala^[43] (梳虾) 单属种富集层产

出在海口鞍山剖面帽天山泥岩段 40 cm 厚砂岩层 30 cm 之上约 10 mm 厚的一个薄层泥岩内。虫体一般侧压平行层面保存, 绝大部分为成体, 大约 1~3 只/dm², 触手、眼睛以及附肢等构造保存完整(图 2(d))。

Pisnocraris subconigera (小体虾) 富集层产出在昆明棠梨坡剖面帽天山泥岩段中部, 成体, 大小一致; 完整, 具附肢; 小于 11 只/m²。

Ercaia minuscula^[5] (耳材虾) 富集层产出在尖山剖面, 长约为 2~4 mm, 大约 5~8 只/dm²。绝大多数侧向压扁保存, 完整, 具附肢(图 2(e))。偶见 *Leancoilia illecebrosa* 完整个体。

() 云南虫类: *Yunnannozoon lividum* (云南虫) 富集层产出在澄江马鞍山剖面, 虫体呈该类动物特征的铅灰色或黑色, 基本完整, 一般侧压保存在一个层面上, 不同大小的个体相互之间有叠压现象(见文献[44], 图 1(a))。

Haikouella lanceolata (梭形海口虫) 单属种富集层产出在海口地区帽天山泥岩段耳材村剖面 12~14 cm 厚砂岩层 10 cm 之上约 3~5 cm 厚的一个薄层泥岩内(图 1)。Chen 等^[4,45] 所采集的三百多枚 *H. lanceolata* 标本均来自此层。绝大多数个体已被压扁, 仅有少数标本的鳃弓略呈三维立体状态保存^[45]; 个体完整, 但后部通常难以通过化石修理暴露出来^[45]。虫体呈不同的体位保存, 一般平行层面保存或者穿越很薄的纹层; 不同大小的个体相互之间有时有叠压现象。化石劈开后, 一般仅能观察到 1~2 只/dm², 但是自然风化散开的化石碎块, 大约 10~20 只/dm²。该层在尖山剖面保存较差, 产出密度较小。Mallatt 和 Chen^[45] 认为该层化石为遭受泥流风暴席卷形成。

Haikouella jianshanensis (尖山海口虫) 富集层(BA 层)层位低于 *H. lanceolata*, 有些标本随机分布, 有些则显示一定排列方向; 绝大多数个体侧压保存, 鳃腔内常泥质充填, 致使鳃弓呈立体状态保存; 个体大小基本接近; 虫体前半部通常保存完好, 尤其是鳃弓, 一般呈特征的铅灰色或黑色(图 2(f)); 而后半部很难修出, 颜色一般同于围岩。而有些标本整个虫体甚至包括鳃弓颜色与围岩相同, 可见风化作用对于澄江化石的影响颇大^[3,46]。与其共生的为少数的古虫类 *Pomatrum ventralis* (圆口虫), 二者都是游泳滤食生活。*H. jianshanensis* 与 *P. ventralis* 皆为成体。该层在鞍山剖面产出状态相似, 虫体后部仍不清晰, 但是背部分节更为清楚。

() 古虫类与古囊动物: *Xidazoon stephanus*(西大动物)富集层产出在耳材村剖面、尖山剖面和马房鞍山剖面,有些保存不完整的标本仅见前体或后体。*Didazoon haoae*(地大动物)富集层产出在大板桥棠梨坡剖面帽天山泥岩段中部,一般保存完整。值得注意的是, *D. haoae*, *X. stephanus* 和 *P. ventralis* 在棠梨坡剖面、尖山剖面和马房鞍山剖面均产出在风化后呈绛红色的地层中。

古虫类 *Beidazoon venustum*^[47] 与古囊动物 *Vetulocystis catenata*这两种个体较小的后口动物富集层共同产出在尖山剖面帽天山泥岩段中部,一部分个体保存完整,有些保存不完整的标本仅见前体或后体。因为大小、颜色以及压扁程度接近,所以有时难以区别。在地层中保存的密度远远不如云南虫类如 *Yunnannozoon lividum*。在BA层这两种动物也有发现但相当稀少。

Vetulicola sp. 单属种富集层产出在海口尖山剖面 *Haikouichthys ercaicunensis*(海口鱼)^[17]富集层之下,绝大多数个体仅仅保存身体后部,大小相近。少数个体即使保存了前部,也非常不清晰。

() 脊椎动物: *Haikouichthys ercaicunensis*富集层产出在海口地区帽天山泥岩段一大套砂泥岩交互层中约 5 mm 厚的一个薄层粉砂岩之上,低于 *Beidazoon* sp. - *Vetulocystis catenata*富集层。虫体一般侧压保存,个别沿背腹方向保存。*H. ercaicunensis*一般平行层面保存或者穿越很薄的微层理,绝大部分为成体。而且个体通常仅保存身体前部或中部,*H. ercaicunensis*在保存方面与 *H. jianshanensis*类似,前部完好,后部难以修出。相互之间有叠压现象,虫体多呈定向排列(图 2(g))。在该富集层仅发现少数几块标本属于 *Zhongjianichthys rostratus*(钟键鱼)^[22],约 4% 为保存完整的成体的 *Leaenchoilia illecebrosa*。整个富集层虫体密度大约 10~20 只/dm²。而在其他剖面保存的 *H. ercaicunensis*个体则比较完整但非常稀少。

() *Batofasciculus* sp.(棘丛虫): 该富集层产出在昆明海口尖山剖面,呈单个笔直的分枝片段保存,基本定向排列(图 2(h))。该层化石在海口鞍山剖面亦有发现(胡世学,个人通讯)。完整的 *B. ramificans*^[38]个体可见于澄江帽天山剖面以及安宁山口村剖面,与 *Batofasciculus* sp.的形态区别在于其分枝呈弧形。

另外,一些门类属性未知或尚未命名描述的动物类型的软躯体富集层另文发表。

从以上可以看出,软躯体富集层在滇东地区凡是有软躯体化石保存的产地都有发现,所以,软躯体富集层可以作为澄江化石库的一个重要特征。因为软躯体富集层一般产出在厚度小于 10 cm 的薄层泥岩内,它们在海口地区的大量发现很可能与化石采集力度有很大关系,其他地区(尤其是澄江)系统的化石采集估计可以发现更多的化石富集层。除了 *Stellostomites eumorphus* 富集层和钻孔生活的 *C. jinningensis* 富集层之外,绝大多数软躯体富集层,都显示了很明显的空间分布局限性,跨地区难以进行地层对比;而同一地区相邻剖面,如安宁山口村剖面与好义村剖面,海口耳材村剖面、尖山剖面与鞍山剖面,可以利用软躯体化石富集层进行精确生物地层对比。

Zhang等^[33]和Wang等^[40]认为早寒武世滇东海盆可分为三个沉积相区,该地区软躯体化石富集层的分布也能反映出这种分布差异。如在澄江、昆明地区,软躯体化石富集层贯穿帽天山泥岩段。而在安宁地区,软躯体化石富集层集中在帽天山泥岩段的下部,且层数相对较少;其帽天山泥岩段的上部因为以砂岩、粉砂岩为主,代表高能环境,软躯体化石较少,但其中包含的生物碎片显示该地区的生物类型仍然非常丰富。在武定地区,仅发现开腔骨类 *Allonnia phrixothrix*^[11]软躯体化石富集层产出在武定洒菩山剖面。曲靖马龙地区海水最深,生物的数量和分异度相对较少,目前仅发现 *Naraoia spinosa*富集层。总体上软躯体富集层在滇东海盆的西南部地区最为丰富,与早寒武世滇东海盆向南边开阔大洋的开口^[25]古地理分析相吻合。但是沉积相区的差异并不足以限制一个属种跨地区分布。在一个剖面非常富集的属种,在滇东地区的其他剖面可能非常稀有;或者因为化石采集的力度不同,有些剖面可能尚未发现,如 *Vetulicola cuneata*在澄江地区比较常见,但尚未有发现 *Vetulicola rectangulata*的报道;在海口安宁地区后者较为常见,最近才发现少量的 *V. cuneata*。说明当时的滇东海盆之内并不存在动物难以逾越的屏障,但是各相区的差异足以对生物群以及单个属种的丰度产生较大影响。野外调查表明在一些单属种富集层中更大面积的化石采集有时可以发现其他属种,所以有些单属种富集层在更大空间范围内应当为贫属种富集层。

4 保存与埋葬学

关于澄江化石库的保存与埋葬机制,很多学者已经做了许多探讨,并提出了一些假说^[29,48-50]。朱茂炎等^[35]从沉积学方面对滇东地区的澄江化石库的保存与埋葬机制进行了细致的研究,认为澄江化石库软躯体化石大量保存与广泛分布是因为频繁的风暴沉积所引起的快速埋葬,从而使生物软躯体得以保存。澄江化石一般呈硅铝质成分保存^[29],与围岩相同;部分化石完全被黄铁矿化,而一些硬体化石有保存有机碳的迹象^[50]。张兴亮等^[51]认为快速埋葬并非导致软躯体保存的主要因素,而是因为生物表面发生矿化,阻止了生物体因为细菌而导致的腐烂过程。无论哪种因素促使软躯体化石保存,但已知的澄江化石库中的软躯体化石一般产出在泥岩中,粉砂岩或者砂岩中一般仅保存生物硬体。而*C. jinningensis*软躯体富集层在尖山剖面和好义村剖面的发现证明泥质粉砂岩也可以保存软躯体化石。

澄江化石的异地、原地埋葬问题,尚未有定论^[52,53]。一些软躯体富集层中的化石显示一致的埋葬方向,所以可以代表一定的古水流方向(图 2(a), (d), (g), (h)),表现出异地埋葬的特征。但确定搬运距离以及是否经过分选,还需要进一步研究。另外,软躯体化石富集层中几乎没有生物扰动的痕迹;已经发现的生物扰动现象——鳃曳动物身体周围的遗迹都非常短^[42],很可能是埋葬之后的短暂的垂死挣扎现象。结合风暴沉积的大量岩石学证据^[35,39],可以证明,软躯体富集层的大量保存支持风暴沉积的说法。

然而,澄江化石库某些软躯体化石富集层,如尖山剖面第三个*C. jinningensis*富集层(图 2(b))和山口村剖面*Paraselkirkia sinica*富集层,有可能因为缓慢堆积而并非快速埋葬促使形成,这些富集层以个体一般不完整、软躯体保存质量相对较差、化石组合含其他类型的生物碎片较多等特征可与快速埋葬的软躯体化石富集层相区别,不在下文讨论之列。

5 生态学意义

5.1 同一软躯体富集层所赋存的化石组合可近似代表一个区域性的化石群落

Hallam^[54]提出化石统计居群(statistical population)的概念和特征,以区别于一个时期内介壳的逐渐堆积而形成的正常化石居群。化石统计居群一般由某一灾变事件引起全部生存的生物居群突然死亡

而与先期存在的标本分开来时,生活在统一时间内所有生物的居群将偶然出现。在地层中化石统计居群通常被发现于很窄的地层间隔内或者单个层面上,通常只包含几个种,该层上下通常化石极少^[54]。澄江动物群中的软躯体富集层与这个概念比较吻合:一方面,同一软躯体富集层的相同属种一般大小接近,保存完整程度接近,反映了这些个体经历了相同的保存和埋葬甚至搬运过程。同一软躯体富集层中保存的不同属种之间的个体大小缺乏可比性,而且化石保存的完好程度却因类型而异,可能因为不同化石类型的身体组织对于同一保存和埋葬过程的反映不同,如*Haikouichthys ercaicuunensis*富集层中的*Leaenchoilia illecebrosa*个体都比较完整,而*H. ercaicuunensis*的后部很难保存;*H. jianshanensis*富集层中的*Pomatrum ventralis*较*H. jianshanensis*更为完整。另一方面,本文所涉及的软躯体富集层一般出现在单个层面或者一个薄层内,由一个或极少数属种组成,而且上下相邻层均缺少化石层,鲜有生物扰动。另外,结合风暴沉积快速埋葬的证据^[35,39],可以说明同一个软躯体富集层所赋存的同一属种的化石类型很可能代表一个化石统计居群。因为化石保存的局限性,相应的同一个软躯体富集层所赋存的化石组合可以近似代表一个区域性的化石群落,该群落中的多数种无疑是该地区的优势种(dominant species)。

同一软躯体富集层的化石类型一般有相近的运动方式,有些占据相近生态位。游泳类型如*H. jianshanensis*富集层中的*P. ventralis*,前面提到的*H. ercaicuunensis*富集层、*H. jianshanensis*富集层等;内栖类型如*C. jinningensis*富集层中的*P. sinensis*; *S. rara*富集层中的*X. peculiaris*。而*C. jinningensis*富集层中少量的*L. illecebrosa*,可能属于异源成因,因为二者明显属于不同的生物类型,且具有截然不同的生活方式。

5.2 软躯体富集层中所赋存的优势种一般具有群居属性

一个属种在一个剖面数量的多少除了与当时海洋中生活的生物个体有关外,还进一步受到时空、保存与埋藏等因素的制约。所以因缓慢堆积以及慢速搬运造成的生物骨骼富集,不能成为其为群属性的证据;相反,只有发现一个属种在一次快速埋葬事件中呈软躯体状态富集产出,才能够有力证明该属种的这一属性,因为该属种化石软躯体富集层产出的

前提是当时海洋中必须存活大量的这一属种的群体。另外,在澄江化石库一些剖面产出的稀有属种,并不能成为其为寡居属性的证据,如 *C. jinningensis* 在安宁、海口地区常呈富集层保存,但是在澄江地区比较罕见。从已知的众多软躯体富集层看来,群居属性在早寒武世海洋群落中较为普遍。

5.3 一个软躯体富集层可近似代表一个生物群落的区域性的集体死亡事件和一次区域性的生物复苏事件

位于富集层产出层位与砂岩层之间的一些不含藻屑的泥质风暴岩很难见到生物的活动,地球化学分析表明受到淡水的影响较大^[39]。正是因为频繁的间歇性的风暴作用,使得滇东海盆在一定区域的生态金字塔频繁地遭到破坏^[25,32]。Hagadorn^[55]曾认为,一些游泳类型的生物在风暴降临时,常常能够逃脱厄运;那么内栖生物是否能够在风暴发生后通过钻孔而存活下来?本文所报道的软躯体富集层,涉及到多个门类,从海绵动物、双胚层动物,到三胚层鳃曳动物、节肢动物、叶足动物以及触手冠类群甚至后口动物;这些动物类型涉及到多种生活习性,如内栖动物、表栖固着类型、底栖爬行类型、底栖游泳动物以及游泳动物。所以,生活在早寒武世滇东海盆的绝大多数后生动物种群当风暴来临时很难逃脱被埋葬的厄运,这样的同时包含许多种生物类型的化石层在帽天山泥岩段也比较常见。而迄今尚未发现处于食物网顶端的大型肉食动物如奇虾类的软躯体化石富集层表明软躯体化石富集层进一步受到古生态的控制。

而一个软躯体富集层也可以近似代表一个生物群落的区域性的集体死亡事件,只是相比之下属种非常单调;产生这种现象的原因在于风暴作用产生的大量生态空位导致先驱分子(pioneer species)因为缺乏捕食者或竞争者而大量繁殖迅速成为优势种,紧随其后的另一次风暴沉积又将这些优势种和其他种在生态结构完全恢复之前掩埋成为软躯体化石富集层。所以一个软躯体富集层不但可近似代表一个生物群落的区域性的集体死亡事件,而且可以代表一次区域性的被中断的生物复苏事件。而软躯体化石丰富层中的优势分子绝大多数应当代表区域性的生物复苏过程中的机会种(opportunistic species)。频繁的风暴作用使得当时海洋的一定区域的优势种不断被刷新。

正如一些层位缺少任何化石所示,澄江动物群生态金字塔中间食物网的恢复需要一定的过程。内栖钻孔生物和游泳滤食类型可能率先到达新的生境(biotope)。其次为底栖类型,而大型食肉类类型如奇虾类的出现代表作为平衡种的代表,表明其生态金字塔全面恢复^[29,32]。但是这一过程受基底的影响较大,如滤食生活的海绵动物和开腔骨类,在松软的泥质基底可固着生活。而澄江动物群中的一些固着类型,如 *Cheungkongella ancestralis*(长江海鞘)、*Phlogites longus*、*Archotuba conoidalis*(管虫)、舌形贝类腕足动物 *Lingulella chengjiangensis* 以及 *Dinomischus venustus* 等一些三胚层动物其根部或下端一般需要有硬质壳体如三叶虫的蜕壳(尤其是颊刺)、腕足动物的外壳、软舌螺等起支撑或硬质基底作用^[20,26],另外还有一些不明类型的附生物需要粘附在这些硬质壳体的表面^[42],说明这些类型在生态重建中出现相对较晚。

陈均远等^[29,30]认为,整个帽天山泥岩段生物复苏期不到 20 次。而富集层的发现为统计一个地区的生物复苏事件提供了准确地依据。以尖山剖面为例,整个帽天山泥岩段该事件至少有 16 次。在 BA 层(见图 1),绝大部分属种在此时已经出现,澄江动物群首次达到了空前的繁荣。

Vannier 和 Chen^[56]认为,澄江动物群的生活空间不仅仅局限于底层海水,一些游泳类型已经生活在海水的中层和上层。当前软躯体化石富集层的研究也支持这一看法,但实际情况可能更为复杂,需要进一步深入探讨。比如,澄江动物群中游泳类型的节肢动物非常多,如 *Isoxys auritus*, *Branchiocaris yunnanensis*, *Naraoia spinosa* 等,它们在 *Haikouichthys ercaicunensis* 富集层之下早已出现,但是 *H. ercaicunensis* 富集层中伴生的仅仅见到 *Leancoilia illecebrosa*。而云南虫类、古虫类、*H. ercaicunensis*、古囊动物甚至包括头索动物 *Cathymyrus diadexus*(华夏鳗)、*Zhongxiniscus intermedia*(中新鱼)都是游泳型的以滤食性生活为主的后口动物^[1~4,17~19,21~23,25,45,57],但是这些属种并非保存在同一个化石富集层,有些以化石富集层的形式在地层序列中仅仅出现一次,其原因需要进一步研究,但从其他类型生物的化石记录看来,一次风暴事件虽然可以导致优势属种数量大为减少甚至在局部区域内消失,但不足以导致该属种的绝灭。

6 结论

() 软躯体富集层在滇东地区, 尤其是南部地区的广泛分布支持风暴成因的观点; 早寒武世滇东海盆的风暴事件主要集中在南部地区; 软躯体富集层的产出明显受古地理、古环境和古生态的控制。

() 同一个软躯体富集层所赋存的相同属种的动物类型很可能代表当时海洋中的一个很短暂的时间界面上的一个化石统计居群; 该统计居群的多数种很可能具有群居属性; 同一个软躯体富集层中的化石组合近似代表一个区域性的化石群落; 同一软躯体富集层的化石类型一般占据相近生态位; 每一个软躯体富集层应当代表一个生物群落的区域性的集体死亡事件和代表一次区域性的生物复苏事件。

致谢 云南地质科学研究所胡世学博士提出了宝贵的意见及建议; 郭洪祥、姬严兵做了大量野外工作, 程芙蓉、翟娟萍协助化石采集及照相, 作者在此谨致衷心感谢。本工作受国家自然科学基金(批准号: 40332016)以及“长江学者和创新团队发展计划”资助。

参 考 文 献

- Chen A, Feng H, Zhu M, et al. A new vetulicolian from the Early Cambrian Chengjiang fauna in Yunnan of China. *Acta Geologica Sinica*, 2003, 77(3): 281~287
- Chen J, Dzika J, Edgecombe G D, et al. A possible Early Cambrian chordate. *Nature*, 1995, 377: 720~722[DOI]
- Chen J, Zhou G. Biology of the Chengjiang Fauna. *Taichung: Bulletin of the National Museum of Natural Science*, 1997, 10: 33~37
- Chen J, Huang D, Li C. An early Cambrian craniate-like chordate. *Nature*, 1999, 402, 518~522[DOI]
- Chen J, Vannier J, Huang D. The origin of crustaceans: new evidence from the Early Cambrian of China. *Proc R Soc Lond*, 2001, 68: 2181~2187
- Chen J, Huang D. A possible Lower Cambrian Chaetognath (Arrow Worm). *Science*, 2002, 98(4): 187[DOI]
- Chen J, Huang D, Peng Q, et al. The first tunicate from the Early Cambrian of South China. *PNAS*, 2003, 100: 8314~8318
- Chen J, Waloszek D, Maas A. A new 'great-appendage' arthropod from the Lower Cambrian of China and homology of Cheliceræ and raptorial antero-ventral appendage. *Lethaia*, 2004, 37: 3~20[DOI]
- Han J, Zhang X, Zhang Z, et al. A new platy-armored worm from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. *Acta Geologica Sinica*, 2003, 77(1): 1~6
- 韩健, 舒德干, 张志飞, 等. 早寒武世澄江化石库中鳃曳形目的早期祖先. *科学通报*, 2004, 49(16): 1644~1652
- Hou X, Aldridge R J, Bergström J, et al. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: the flowering of the early animal life. Oxford: Blackwell Publishing Company, 2004. 233
- Huang D, Vannier J, Chen J. Recent Priapulidae and their Early Cambrian ancestors: comparisons and evolutionary significance. *Geobios*, 2004, 37: 217~228[DOI]
- Huang D, Vannier J, Chen J. Anatomy and lifestyles of Early Cambrian priapulid worms exemplified by *Corynetis* and *Anningvermis* from the Maotianshan Shale (SW China) Lethaia, 2004, 37: 21~33
- Huang D, Vannier J, Chen J, et al. Early Cambrian Sipunculan worm from southwest China. *Proc R Soc Lond*, 2004, B271, 1671~1676 [DOI]
- 刘建妮, 舒德干, 韩健, 等. 澄江化石库中具眼睛的珍稀叶足动物及其在节肢动物起源上的意义. *科学通报*, 2004, 49(10): 777~984
- Maas A, Waloszek D, Chen J. Phylogeny and life habits of early arthropods predation in the Early Cambrian sea. *Progress in Natural Science (Special issue)*, 2004, 124~132
- Shu D, Luo H, Conway Morris S, et al. Lower Cambrian vertebrates from South China. *Nature*, 1999, 402: 42~46[DOI]
- Shu D, Conway Morris S, Zhang X. A Pipiscid-like fossil from the Lower Cambrian South China. *Nature*, 1999, 400: 746~749[DOI]
- Shu D, Conway Morris S, Han J, et al. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte, Lower Cambrian, China. *Nature*, 2001, 41(4): 419~424[DOI]
- Shu D, Chen L, Han J, et al. An Early Cambrian tunicate from China. *Nature*, 2001, 411: 472~473[DOI]
- Shu D, Conway Morris S, Zhang Z, et al. A new species of Yunnanozoan with implications for Deuterostome Evolution. *Science*, 2003, 299: 1380~1384[DOI]
- 舒德干. 脊椎动物实证起源. *科学通报*, 2003, 48(6): 541~550
- Shu D, Conway Morris S, Han J, et al. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature*, 2004, 430: 422~428[DOI]
- Zhang X, Han J, Shu D. New occurrence of the Burgess Shale arthropod *Sidneyia* in the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte (South China), and revision of the arthropod *Urokodia*. *Alcheringa*, 2002, 26: 1~8
- 陈良忠, 罗惠麟, 胡世学, 等. 云南东部早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 2002. 163~166
- 张志飞, 韩健, 刘建妮. 澄江化石库发现新舌形贝型腕足动物. *西北大学学报(自然科学版)*, 2004, 34(4): 449~452
- 孙卫国, 侯先光. 云南澄江早寒武世蠕虫化石——*Maotianshan* gen. nov. *古生物学报*, 1987, 26(3): 299~305
- Zhu M, Zhang J, Hu S, et al. The Early Cambrian Chengjiang Biota: New quarry and discoveries near Ercaicun, Haikou town, Kunming county, Yunnan province, China. In: Peng S, Babcock L E, Zhu M, eds. *The Cambrian System of South China*, Palaeoworld, 2001, 10: 236~238
- 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎, 等. 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. 1996. 1~222

- 30 陈均远. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004. 1~366
- 31 侯先光, 孙卫国. 澄江动物群在云南晋宁梅树村的发现. 古生物学报, 1988, 27(1): 1~12
- 32 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社. 1999. 76~83
- 33 Zhang X, Shu D, Li Y, et al. New sites of Chengjiang fossils: Crucial windows on the Cambrian explosion. Journal of the Geological Society, London, 2001, 158: 211~218
- 34 Kidwell S M. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentration. PALAIOS, 1986, 1: 228~238
- 35 朱茂炎. 云南澄江化石群埋藏学. 中国科学院南京地质古生物研究所, 1992, 1~136
- 36 Vannier J, Chen J. Early Cambrian food chain: New evidence from fossil aggregates in the Maotianshan Shale Biota, SW China. PALAIOS, 2005, 20: 3~26
- 37 罗惠麟, 蒋志文, 唐良栋. 中国下寒武统建阶层型剖面. 昆明: 云南科技出版社, 1994. 1~183
- 38 侯先光, 杨·伯格斯特琼, 王海峰, 等. 澄江动物群——5.3 亿年前的海洋动物. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 53~64
- 39 Zhu M, Zhang J, Li G. Sedimentary environments of the Early Cambrian Chengjiang Biota: Sedimentology of the Yu'an-shan Formation in Chengjiang County, Eastern Yunnan. In: Zhu M, Van Iten H, Peng S, et al, eds. The Cambrian of South China: Acta Palaeontologica Sinica, 2001, 40 (Sup): 80~105
- 40 Wang H, Zhang J, Hu S. Litho- and Biostratigraphy of the Lower Cambrian Yu'an-shan Formation near the village of Ercaicun, Haikou County, eastern Yunnan Province, China. In: Zhu M, Van Iten H, Peng S, et al, eds. The Cambrian of South China: Acta Palaeontologica Sinica, 2001, 40 (Sup): 106~114
- 41 Zhu M, Zhao Y, Chen J. Revision of the Cambrian discoidal animals *Stellostomites eumorphus* and *Pararotadiscus guizhouensis* from South China. Geobios, 2002, 35: 165~185[DOI]
- 42 韩健, 张志飞, 刘建妮. 澄江动物群中翻吻动物的埋藏学与生态学研究. 西北大学学报(自然科学版), 2004, 34(2): 207~212
- 43 Hou X, Bergstrom J, Xu G. The Lower Cambrian Crustacean *Pectocaris* from the Chengjiang Biota, Yunnan, China. Journal of Paleontology, 2004, 78(4): 700~708
- 44 Shu D, Zhang X, Chen L. Reinterpretation of *Yunnanozoon* as the earliest known hemichordate. Nature, 1996, 380, 428~430
- 45 Mallatt J, Chen J. Fossil sister group of craniates: Predicted and found. Journal of Morphology, 2003, 258: 1~31[DOI]
- 46 Butterfield N J. *Leanchoilia illecebrosa* guts and the interpretation of three-dimensional structures in Burgess Shale-type fossils. Palaeobiology, 2002, 28(1): 155~171
- 47 舒德干. 再论古虫动物门. 科学通报. 2005, 50(19): 2114~2126
- 48 Briggs D E G. The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils: Annual Review of Earth and Planetary Science, 2003, 31: 275~301
- 49 Butterfield N J. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. Integrative and Comparative Biology, 2003, 43(1): 166~177
- 50 Gabbott S E, Hou X, Norry M J, et al. Preservation of Early Cambrian animals of the Chengjiang biota. Geology, 2004, 32(10): 901~904[DOI]
- 51 张兴亮, 舒德干. 试论动物非矿化组织的保存. 沉积学报, 2001, 19(1): 14~19
- 52 侯先光, 陈均远, 路浩之. 云南澄江早寒武世节肢动物. 古生物学报, 1989, 28(1): 42~57
- 53 Jin Y, Wang H, Wang W. Palaeoecological aspect of branchiopods from Chiungchussu Formation of Early Cambrian Age, Eastern Yunnan, China. Palaeoecology of China, 1991, 1: 25~47
- 54 Hallam A. Models involving population dynamics. In: Schopf T J M, ed. Models in Paleobiology: Freeman, Cooper, and Co, San Francisco, 1972, 62~80
- 55 Hagadorn J W. Chengjiang: Early records of the Cambrian explosion. In: Bottjer D J, Etter W, Hagadorn J W, et al. eds. Exceptional Fossil Preservation: a unique view on the evolution of marine life, New York: Columbia University Press, 2002. 35~60.
- 56 Vannier J, Chen J. The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda). Lethaia, 2000, 33: 295~ 311 [DOI]
- 57 Luo H, Hu S, Chen L. New Early Cambrian chordates from Haikou, Kunming. Acta Geologica Sinica, 2001, 75(4): 345~347

(2005-05-09 收稿, 2005-09-15 接受)