

关山生物群

THE GUANSHAN BIOTA

胡世学 朱茂炎 罗惠麟 米歇尔·斯坦纳 赵方臣

李国祥 刘琦 张志飞

Shixue Hu Maoyan Zhu Huilin Luo Michael Steiner Fangchen Zhao

Guoxiang Li Qi Liu Zhifei Zhang



云南出版集团公司

云南科技出版社

Yunnan Publishing Group Co.,Ltd.

Yunnan Science and Technology Press

国家“十二五”重点规划图书
国家重点基础研究发展规划项目(2013CB835000)
国家自然科学基金项目
中国科学院重点部署项目(KZZD-EW-02)
中国科学院方向性项目(KZCX2-EW-115)

关山生物群

THE GUANSHAN BIOTA

胡世学 朱茂炎 罗惠麟 米歇尔·斯坦纳 赵方臣
李国祥 刘琦 张志飞

Shixue Hu Maoyan Zhu Huilin Luo Michael Steiner Fangchen Zhao
Guoxiang Li Qi Liu Zhifei Zhang

云南出版集团公司
云南科技出版社
· 昆明 ·

Yunnan Publishing Group Co.,Ltd.
Yunnan Science and Technology Press
· Kunming ·

图书在版编目(CIP)数据

关山生物群 / 胡世学等著. -- 昆明: 云南科技出版社, 2013.12

ISBN 978-7-5416-7870-7

I. ①关… II. ①胡… III. ①寒武纪—生物群—古生物学—研究 IV. ①Q911.727.42

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第319077号

责任编辑: 杨旭恒

张向清

赵敏

整体设计: 晓晴

责任校对: 叶水金

责任印制: 翟苑

云南出版集团公司

云南科技出版社出版发行

(昆明市环城西路609号云南新闻出版大楼 邮政编码: 650034)

富新春彩色印务有限公司印刷 全国新华书店经销

开本: 889mm×1194mm 1/16 印张: 14.5 字数: 350千字

2013年12月第1版 2013年12月第1次印刷

定价: 280.00元

作者信息

胡世学 云南省地质科学研究所，昆明，650051

成都地质矿产研究所，成都，610081

朱茂炎 中国科学院南京地质古生物研究所，

现代古生物学和地层学国家重点实验室，南京，210008

罗惠麟 云南省地质科学研究所，昆明，650051

米歇尔·斯坦纳 德国柏林自由大学，德国，柏林，12249

赵方臣 中国科学院南京地质古生物研究所，

现代古生物学和地层学国家重点实验室，南京，210008

李国祥 中国科学院南京地质古生物研究所，

现代古生物学和地层学国家重点实验室，南京，210008

刘琦 中国地质大学地球科学系，武汉，430074

张志飞 西北大学地质学系，西安，710069

AUTHORS

Shixue Hu: Yunnan Institute of Geological Sciences, Kunming
650051, China

Chengdu Institute of Geology and Mineral Resources,
Chengdu 610081, China

Huilin Luo: Yunnan Institute of Geological Sciences, Kunming
650051, China

Maoyan Zhu, Fangchen Zhao, and Guoxiang Li: State Key Laboratory
of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute
of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of
Sciences, Nanjing 210008, China

Michael Steiner: Freie Universität Berlin, 12249 Berlin, Germany

Qi Liu: Faculty of Earth Science, China University of Geosciences,
Wuhan 430074, China

Zhifei Zhang: Department of Geology, Northwest University, Xian
710069, China

FOREWORD

前言

在地质学家和古生物学家眼中，云南是一个充满神奇的地方，不仅地层发育齐全，从元古宙至第四纪地层都有出露，而且古生物资源丰富。著名的寒武纪澄江生物群是地球海洋动物多样性迅速增加（“寒武纪大爆发”）的最好见证，而泥盆纪曲靖鱼类动物群及早期陆地植物化石则是陆生动植物起源过程的最好记录之一。同时，云南还产有侏罗纪禄丰恐龙动物群、第四纪的元谋古猿化石群，以及近年来发现的代表三叠纪海洋生态复苏和生物大辐射的罗平生物群等等。澄江生物群更是被世界科学界赞誉为“世界古生物研究史上所罕见”，是“20世纪最惊人的发现之一”，其原始产地入选联合国教科文组织的世界自然遗产名录。

本书将要介绍的是继澄江生物群之后云南寒武纪早期又一个特异埋葬的化石宝库——关山生物群。

在介绍关山生物群之前，有必要先回顾一下后生动物起源和寒武纪大爆发的研究。后生动物的起源和早期演化长期以来一直是古生物学的热点，而寒武纪特异埋藏化石库中保存精美软躯体构造的古生物化石为追溯后生动物的起源和早期演化提供了一个独特的窗口。全球著名的化石宝库有寒武纪早期的我国云南澄江生物群、寒武纪中期的加拿大布尔吉斯页岩动物群和贵州凯里生物群，以及寒武纪晚期的瑞典“Orsten”动物群等。正是通过对特异埋藏化石库的研究，使我们认识到绝大部分现生动物门类在寒武纪早期就已经出现，这个生命史上最具革命性的演化事件被称为“寒武纪大爆发”。寒武纪大爆发之后，动物的多样性和分异度都达到了相当的高度，复杂的海洋生态系统在寒武纪初期也已经建立起来。寒武纪早期的澄江生物群代表了寒武纪大爆发高峰时期各个动物门类刚刚分化出

来的典型景象，寒武纪中期的凯里生物群和布尔吉斯页岩动物群则是寒武纪大爆发中后期接近尾声的记录。

关山生物群是20世纪末期继澄江生物群和凯里生物群之后，我国早期后生动物研究领域的又一重大发现。关山生物群的时代稍晚于澄江生物群，代表了澄江生物群之后浅海海洋生物多样性和生态系统的完整面貌。此前，科学界对这段时期的生物面貌除三叶虫、腕足类等带壳生物外一直知之甚少。国外与关山生物群时代相近的生物群，如俄罗斯西伯利亚Sinsk动物群、澳大利亚Emu Bay动物群等无论是软躯体化石的种类和数量都较少，提供的信息相对有限。关山生物群的发现和研究，正好填补了这一时期生物多样性记录的空白。目前，关山生物群已发现10多个动物门类的大量软躯体化石，许多化石保存的精美程度可与著名的澄江生物群中化石相媲美。关山生物群所发现的多门类化石构成了一个奇妙的寒武纪早期海洋生态系统，对于深入探讨寒武纪大爆发和后生动物起源及早期演化，以及寒武纪早期生态系统的演替具有独特的意义，是世界罕见、我国得天独厚的又一古生物化石宝库。

本书从关山生物群形成的地质背景及寒武纪海洋生态系统的角度对关山生物群各门类化石进行系统介绍，重点阐述它们的生物学、生态学和演化意义。行文力求深入浅出，兼顾专业研究人员和普通读者。

本书是作者多年艰苦工作的结晶，许多精美的化石照片系首次公布，包括不少尚未命名的新属新种化石，配以相应的文字解释和引导，为读者打开了一扇通往寒武纪早期海洋世界的窗口。

关山生物群从发现到现在已经走过了10多年的历程，能够取得如今的成果，是和多方面的支持、鼓励密不可分的。在关山生物群研究初期，曾经得到过中国科学院南京地质古生物研究所金玉珩院士（已故）的关心并提供启动经费支持。在关山生物群持续发掘和深入研究过程中，深圳市仙湖植物园通过合作项目提供了经费方面的支持。在研究工作的关键阶段，得到了国家自然科学基金项目、国家重点基础研究发展规划项目以及中科院重要方向项目的支持。作者要感谢中国科学院南京地质古生物研究所张文堂研究员、杨群研究员、王海峰研究员对关山生物群研究的关注及支持。原云南省地质科学研究所陈良忠所长对关山生物群研究给予了大力

支持。柏林自由大学Helmut Keupp 教授和Angela Forchielli博士多次参加了野外工作。中国地质科学院项礼文研究员，西北大学舒德干院士、韩健博士，贵州大学赵元龙教授、彭进教授给予了众多帮助。昆明海口耳材村村民杨志多次参加化石野外采集工作。另外，作者还要感谢德国柏林自由大学Bernd Weber博士、西北大学张兴亮教授、刘建妮教授以及中科院南京地质古生物研究所林日白研究员、南京大学杨爱华博士等在遗迹化石、节肢动物、叶足动物、棘皮动物、古杯动物等研究中给予的有益建议；在关山生物群研究和本书写作过程中，云南省地质调查院领导给予了多方面的支持。昆明学院陈庆韬老师在野外工作中给予了大力协助并帮助绘制部分化石的复原图，在此深表感谢。此外还要感谢Anne Beck女士和Lorna O'Brien女士帮助修改英文摘要。我们在关山生物群多年的发掘和研究过程之中得到了其他众多单位和个人的帮助和支持，在此难以一一述及，一并深表谢意！

由于关山生物群涉及生物门类众多，一些类别的研究还有待进一步工作的深入，书中难免有不当之处和错误，敬请读者批评指正。

著 者



▲ 昆明高楼房关山生物群化石产地
Fossil site of the Guanshan biota at Gaoloufang, Kunming.

CONTENTS

目 录

一 综述 (Introduction) / 1

1. 关山生物群研究简史 (Historical Background) / 2
2. 时代及产出层位 (Age and Stratigraphy) / 3
3. 主要化石产地及其地理分布 (The Fossil Sites) / 6
4. 关山生物群与澄江生物群的相关性 (A Comparison with the Chengjiang Biota) / 13
5. 关山生物群与寒武纪大爆发 (The Guanshan Biota and the Cambrian Explosion) / 14

二 关山生物群沉积环境及古地理 (Palaeoenvironment and Sedimentology) / 21

1. 云南东部寒武纪早期古环境变迁 (Environmental Changes during the Early Cambrian in East Yunnan) / 22
2. 乌龙箐组沉积构造和沉积环境 (Sedimentology of the Wulongqing Formation) / 24

三 关山生物群的特异埋葬特征 (Taphonomy of the Guanshan Biota) / 35

四 关山生物群群落结构 (Community Structure) / 41

1. 生物相互作用 (Organism Interactions) / 42
2. 关山生物群食物网 (Food Web) / 46
3. 群落演变 (Community Dynamics) / 46

五 关山生物群物种多样性 (Biodiversity of the Guanshan Biota) / 49

1. 藻类 (Algae) / 50
2. 海绵动物门 (Spongia) / 53
3. 开腔骨类 (Chancelloriids) / 57
4. 腔肠动物门 (Cnidaria) / 61
5. 栉水母动物门 (Ctenophora) / 63
6. 鳃曳动物门 (Priapulida) / 65
7. 叶足类 (Lobopodia) / 78
8. 节肢动物门 (Arthropoda) / 83
9. 奇虾类 (Anomalocaridids) / 134
10. 软体动物门 (Mollusca) / 139
11. 软舌螺类 (Hyolitha) / 141
12. 腕足动物门 (Brachiopoda) / 143
13. 水母状动物 (Medusiform Animals) / 157
14. 古虫动物 (Vetulicolian) / 158
15. 棘皮动物门 (Echinodermata) / 162
16. 分类不明化石 (Problematic Fossils) / 166
17. 遗迹化石 (Trace Fossils) / 170

英文摘要 (Summary) / 188

参考文献 (References) / 195

附录：关山生物群化石名单 (Appendix : Species Recorded from the Guanshan Biota) / 203



INTRODUCTION

— 综述

1 关山生物群研究简史 Historical Background

昆明附近产关山生物群的乌龙箐组（原沧浪铺组乌龙箐段）以产丰富的三叶虫而闻名，对该地层三叶虫的研究历史可以追溯至上个世纪初（Mansuy, 1912; Walcott, 1913）。早在20世纪初叶，法国人满苏（Mansuy, 1912）就研究了滇越铁路沿线宜良、澄江、盘溪一带下寒武统的三叶虫，建立了*Palaeolenus*属。我国著名的古生物学家卢衍豪（1941）和张文堂等（1980）曾对乌龙箐组三叶虫化石进行过深入研究。1957年，潘江曾报道过昆明附近的非三叶虫节肢动物*Tuzoia*（潘江, 1957），该软躯体保存的化石发现于昆明筇竹寺附近的乌龙箐组。由于当时认识条件所限，未能开展进一步的发掘和研究工作，与特异埋藏化石宝库的最早发现失之交臂。

关山生物群化石宝库的系统研究开始于1995年。当时云南省地质科学研究所罗惠麟、胡世学在昆明北郊岗头村附近的乌龙箐组泥岩中发现了众多软躯体后生动物化石，除三叶虫外，还有节肢动物吐卓虫、等刺虫、触手动物岗头村虫、带软体腕足类、古虫、奇虾等特异埋藏化石。经初步研究后认识到这是一个布尔吉斯页岩型的动物群，并将其正式命名为“关山动物群”（罗惠麟等, 1999）。

2003年，云南省地质科学研究所与深圳仙湖植物园古生物博物馆关山生物群研究团队对昆明和武定地区部分化石点作了大规模的系统发掘，在原有发现基础上，又新发现了古蠕虫类、海绵动物、腔肠动物、开腔骨类、始海百合类棘皮动物，以及一些分类不明的化石。这些早期工作初步揭示了该生物群的基本面貌，拓展了关山生物群的分布范围，并预示了关山生物群的巨大发掘潜力。

随着对关山生物群发掘和研究的稳步推进，化石产地也逐渐扩展到武定、宜良、马龙等地。尤其是2005年昆明南郊广卫村附近高楼房化石产地的发现是关山生物群研究历程的重大转折点和契机。高楼房化石产地的发现得益于昆明城市建设的快速发展，该处的石塘山采石场经过多年采掘，揭露了富产关山生物群的寒武纪早期乌龙箐组地层剖面。完好的露头加上便利的交通，使得该处成了理想的化石发掘地，除了大量保存完好的三叶虫和腕足类外，许多新的化石也逐渐被发现，使关山生物群成为我国继澄江生物群和凯里生物群之后又一个重要的寒武纪化石宝库。

随着关山生物群研究影响的扩大，更多的学者加入对关山生物群的研究。包括云南大学杨杰、西北大学刘建妮、德国柏林自由大学Bernd Weber、中科院南京地质古生物研究所黄迪颖等都参与了关

山生物群部分化石种类的研究，对深入揭示关山生物群的面貌及科学意义作出了贡献。

关山生物群的研究历史上有两个人需重点提及，一个是本书作者之一的刘琦，他是昆明高楼房这一重要化石点的发现人，参与了关山生物群的多次发掘和海绵、节肢动物的研究。另一位是昆明学院的陈庆韬老师，一个化石爱好者兼艺术家，许多新的化石是他在野外发现；同时他还花费大量时间绘制了关山生物群复原图。陈庆韬老师对化石的了解一定程度上甚至超过了专业研究人员，为关山生物群研究作出了重要贡献。

迄今为止，关山生物群已发现的化石约有10多个门类，包括节肢动物、鳃曳动物、海绵动物、腕足类、腔肠动物、始海百合类棘皮动物、古虫类、开腔骨类、奇虾类、部分分类不明的化石种类、藻类等。许多化石保存的精美程度可以和著名的澄江生物群以及布尔吉斯页岩动物群相媲美。至此一个保存精美、丰富多样的典型的布尔吉斯页岩型生物群初步浮现在世人面前。随着大量绿藻化石的发现，原关山动物群也更名为现在的关山生物群，以便更为全面和准确地反映其面貌。

2 时代及产出层位 Age and Stratigraphy

关山生物群产于寒武纪早期的乌龙箐组（原沧浪铺组乌龙箐段），保存软躯体化石的层位跨越沧浪铺阶的两个化石带，从下部的*Palaeolenus*带一直到上部的*Megapalaeolenus*带都有发现。根据最新的国际地层表，关山生物群的时代应归属于寒武纪第二世第四期（原早寒武世沧浪铺晚期），时间上大体在距今5.15~5.10亿年之间。区域上，乌龙箐组可与贵州的杷榔组和湖北的石牌组和天河板组对比。贵州的杷榔组目前发现有杷榔生物群（Peng et al., 2005a），石牌组发现有石牌动物群（Zhang & Hua, 2005），两者都属于非典型的布尔吉斯页岩型动物群（朱茂炎，2010）。关山生物群的层位与杷榔生物群和石牌动物群相当。从全球对比角度，沧浪铺阶大致相当于西伯利亚的Botomian阶上部，故关山生物群大体与西伯利亚的Sinsk布尔吉斯页岩型化石库及澳大利亚的Emu Bay动物群（Gehling et al., 2011）时代相当。

乌龙箐组一名最早来源于我国著名的三叶虫专家张文堂教授，他在1966年首次将沧浪铺组分为下部的红井哨段和上部的乌龙箐段，乌龙箐段由下至上分为*Palaeolenus*和*Megapalaeolenus*两个化石带（张文堂，1966）。其后张文堂等（1979）又进一步将沧浪

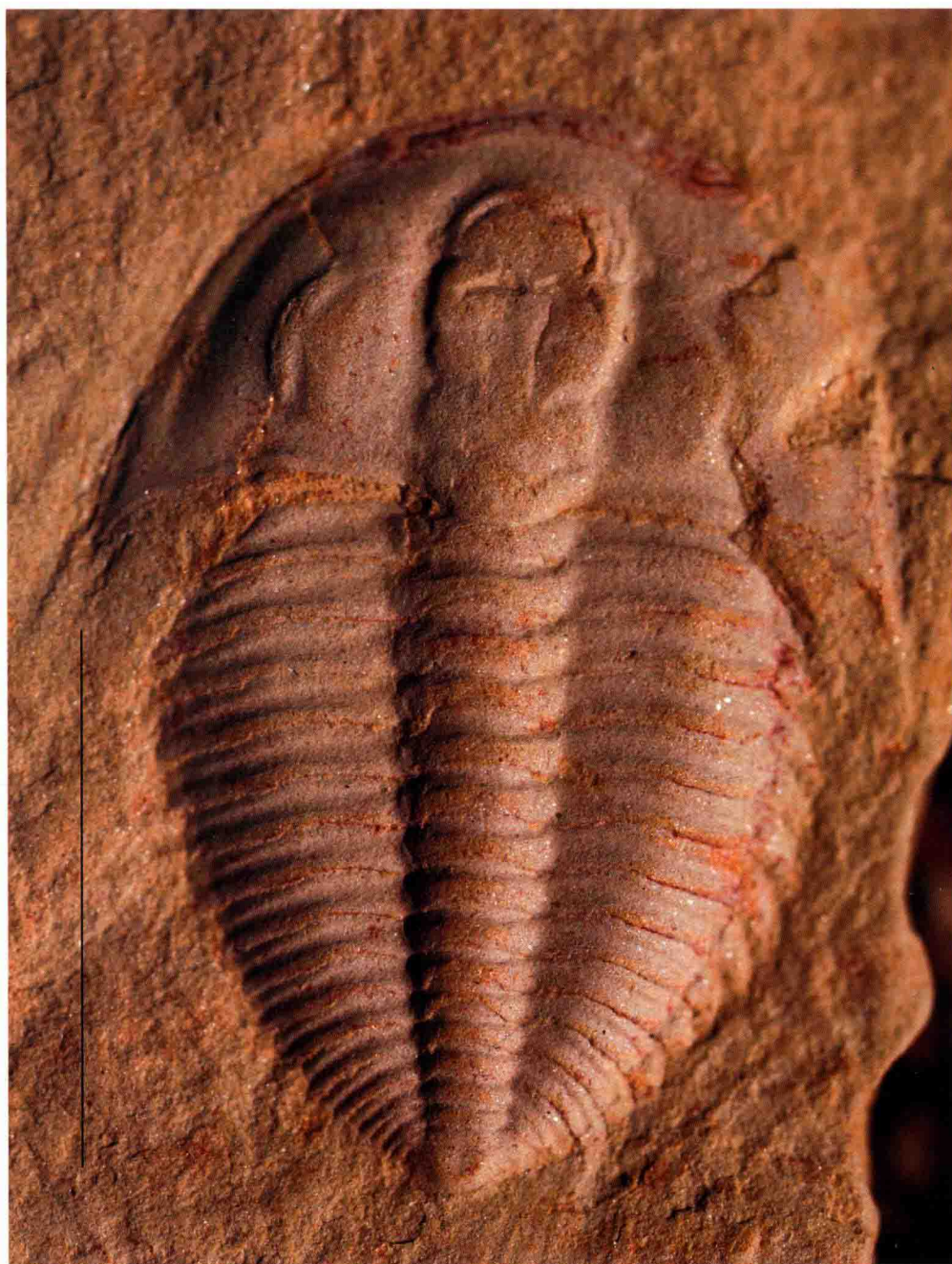


铺阶分为红井哨亚阶和乌龙箐亚阶，乌龙箐亚阶分为*Palaeolenus*和*Megapalaeolenus*两个化石带，也就是关山生物群的产出层位。由于红井哨段和乌龙箐段岩性差别较大，后来被分别提升为组，原沧浪铺组一名废弃不用（罗惠麟等，1994，2008；单卫国，1996）。

所谓化石带（包括组合带、延限带、顶峰带）是生物地层学的基本单位，是根据地层中所含有的生物化石组成和特征所划分出来的地层单位。产关山生物群化石的地层包含了两个化石带，下部为*Palaeolenus*带，上部为*Megapalaeolenus*带。两者均为延限带。

▲图1 兰氏古油栉虫，比例尺为5mm
Palaeolenus lantenoisi, the index fossil of the lower part of the Canglangpuan (Stage 4, Series 2 of the Cambrian).
Scale bar is 5mm.

*Palaeolenus*及*Megapalaeolenus*是云南东部沧浪铺晚期的带化石（带化石是标准种或属的延伸范围或其延伸范围中的极盛阶段等作为生物带的划分标志，一般以其种名或属名作为带的名称。也可根据若干具有一定特征的化石组合来划分生物带，并以其中典型的种或属命名）。



▲图2 戴氏大古油栉虫，比例尺为5mm
Megapalaeolenus deprati, the index fossil of the upper part of the Canglangpuan (Stage 4, Series 2 of Cambrian). Scale bar is 5mm.

3 主要化石产地及其地理分布 The Fossil Sites

关山生物群目前已经发现近10个化石产地，分布在西至武定、北至会泽、南到宜良、东到马龙的广大地区内。主要化石产地包括昆明岗头村、昆明高楼房、武定石将军、呈贡新城、昆明南郊广卫村附近高楼房是最重要的化石产地。与高楼房紧邻的广卫昔年曾是滇越窄轨铁路的第二站，如今已经成为昆明的东南新城。

关山生物群的命名来源于昆明筇竹寺附近的关山大沟，此处乌龙箐组地层出露良好，化石丰富，是潘江最早发现中华吐卓虫的地方。

下面对昆明附近、武定地区和曲靖地区的主要产地分别进行描述。

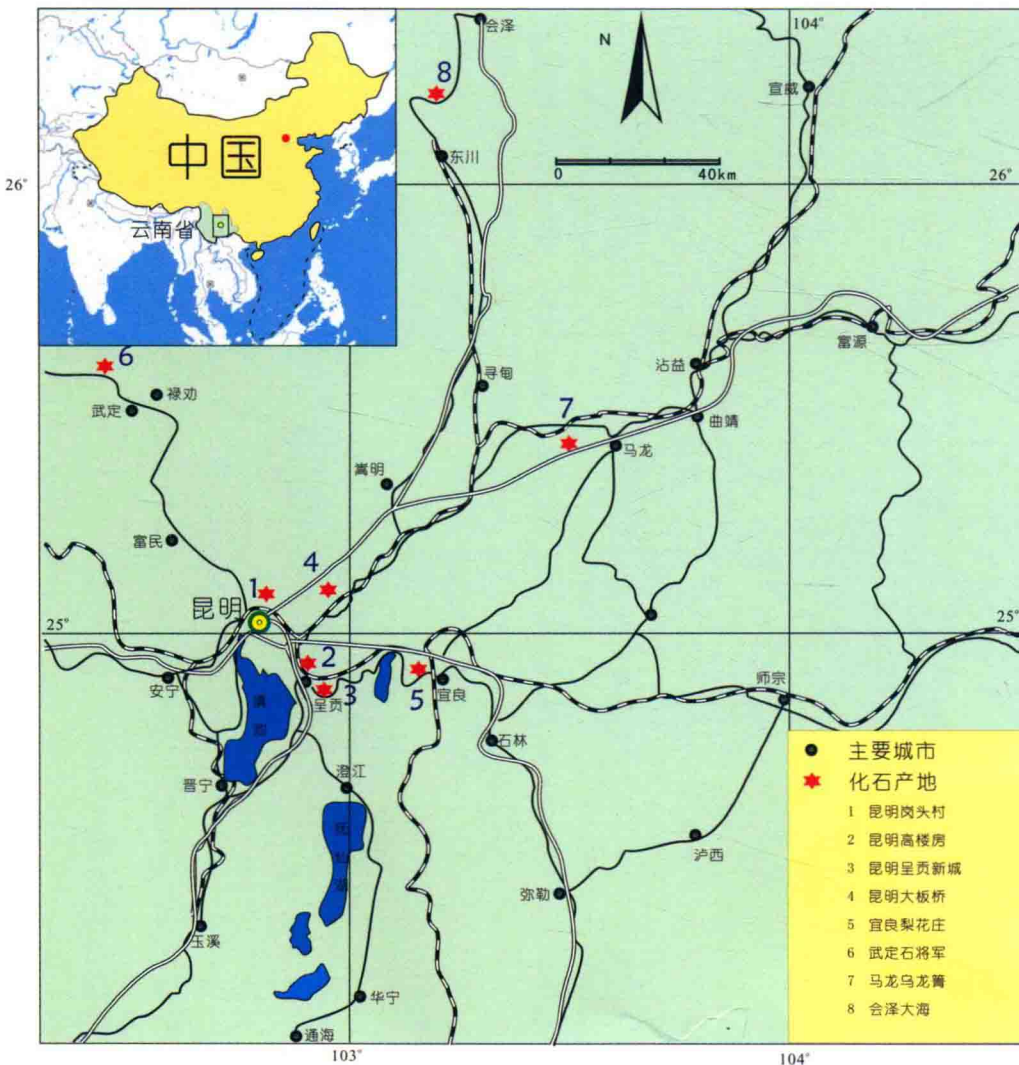


图3 关山生物群化石产地分布图
Fossil sites of the Guanshan biota.