关山生物群龙宝山古虫(*Vetulicola longbaoshanensis*)再研究

李金淑¹, 刘建妮^{1*}, 欧强²

1. 西北大学地质学系早期生命研究所、大陆动力学国家重点实验室、陕西省早期生命与环境重点实验室, 西安 710069;

2. 中国地质大学早期生命演化实验室, 北京 100083

* 通讯作者, E-mail: liujianni@126.com; eliljn@nwu.edu.cn

收稿日期: 2017-01-21; 接受日期: 2017-07-13; 网络发表日期: 2017-09-06

国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2013CB837100)、国家万人计划“青年拔尖人才支持计划”、国家自然科学基金项目(批准号: 41222014、41172023、41102012、41272011、41272019、41372021、41572017)、高等学校学科创新引智计划陕西科学技术局项目(编号: FJ11366)、中央高校基本科研基金项目(编号: 2010ZY07、2011YXL013、2012097)和教育部“新世纪优秀人才支持计划”(编号: 53900264086)资助

摘要 古虫动物门是寒武纪最独特、最神秘的动物类群之一, 对揭示后口动物起源之谜至关重要。位于中国云南省东部的寒武系第二统第四阶的关山生物群中古虫动物化石丰富, 已报道了古虫动物的3个种, 龙宝山古虫*Vetulicola longbaoshanensis* Yang et al., 2010是其中之一。本文研究了关山生物群昆明龙宝山剖面 and 武定兴隆村剖面中保存较完好的龙宝山古虫*V. longbaoshanensis*化石, 并对其鳃部构造做了详细描述。龙宝山古虫*V. longbaoshanensis*鳃部构造比澄江生物群中古虫属的鳃部构造更加复杂, 鳃囊呈葫芦状, 由前小后大的两个囊状构造组成。在两个囊状构造的连接处, 能观察到明显的鳃裂和浓密的鳃丝。此外, 通过对比关山生物群中和澄江生物群中古虫类的前体长高比和鳃囊在前体的位置, 研究还发现关山生物群中的古虫动物和澄江生物群的方口古虫*Vetulicola rectangulata* Luo et Hu, 1999在形态上极为相似, 推测关山生物群中的古虫类由方口古虫(*V. rectangulata*)演化而来。同时, 与澄江生物群中的方口古虫相比, 关山生物群中的古虫动物体型较大, 前体长高比增加, 鳃囊也随之增大。这表明古虫属在激烈的生态竞争过程中体型逐渐增大, 也从侧面反映了体型逐步增大是古虫属在寒武纪的一个演化趋势。

关键词 龙宝山古虫*Vetulicola longbaoshanensis*, 关山生物群, 澄江生物群, 寒武纪

1 引言

位于中国云南东部的寒武系第二统第四阶的关山生物群是一个以节肢动物为主、伴生有多门类保存的寒武纪软躯体化石库, 是连接澄江生物群和凯里

生物群及布尔吉斯页岩生物群的桥梁, 目前已发现藻类、海绵动物、开腔骨类、腔肠动物、软舌螺类、鳃曳动物、叶足动物、节肢动物、腕足动物、棘皮动物、奇虾、古虫动物及遗迹化石等10多个门类的化石(Luo等, 2005; Hu等, 2007; Steiner等, 2012; 胡世

中文引用格式: 李金淑, 刘建妮, 欧强. 2017. 关山生物群龙宝山古虫(*Vetulicola longbaoshanensis*)再研究. 中国科学: 地球科学, 47: 1191–1201, doi: 10.1360/N072017-00031
英文引用格式: Li J S, Liu J N, Ou Q. 2017. New observations on the *Vetulicola longbaoshanensis* from the Lower Cambrian Guanshan Biota (Series 2, Stage 4), South China. Science China Earth Sciences, 60: 1795–1804, doi: 10.1007/s11430-017-9088-y

学等, 2013; Liu等, 2012, 2015, 2016). 古虫动物被认为是寒武纪地层中最奇特的动物类群之一, 躯体分为前体和后体2部分, 口位于躯体最前端, 前体两侧近中线处有一贯穿前体的侧沟, 侧沟内分布有5对复杂的鳃, 后体分节(欧强, 2012; Ou等, 2012). 它们独特的躯体构型及复杂的解剖学特征使其生物分类地位备受争议(Aldridge等, 2007; Briggs等, 2005; Butterfield, 2005; Chen, 2009; 侯先光, 1987). 最初被认为是奇特的大型双瓣壳节肢动物(侯先光, 1987), 但后来的研究表明古虫类不具备节肢动物的特征. 舒德干及其研究团队根据古虫类鳃裂、躯体分节、腹侧具内柱等一系列特征, 认为古虫代表后口动物谱系的根底类群, 并建立古虫动物门(Shu等, 2001, 2004; Shu, 2005, 2008). 这一分类方法也获得了众多学者的支持与认可(Gee, 2001; Lacalli, 2002; Chen等, 2003; Luo等, 2005; 欧强, 2012; Ou等, 2012). 目前, 越来越多的研究表明, 古虫动物属于后口动物, 但是它们和其他后口动物的亲缘关系依

然悬而未决(García-Bellido等, 2014). 古虫动物门目前已报道2纲10属15种, 其中关山生物群3个种均属于古虫属. 自2012年以来, 我们在云南昆明龙宝山剖面 and 武定兴隆村剖面的关山化石群采集了丰富的古虫动物化石, 并有幸的采集到数块保存完整精美的龙宝山古虫 *V. longbaoshanensis* 标本. 本次研究详细描述了 *V. longbaoshanensis* 的鳃部结构, 并与澄江生物群中方口古虫 *V. rectangularata* 的鳃系进行了对比. 此外, 本研究对关山生物群的古虫类做了形态测量统计(网络版附表1, <http://earthcn.scichina.com>), 总结了前人对关山生物群中古虫与澄江生物群中古虫的对比研究成果, 对关山生物群的古虫类的形态演化作了初步探讨.

2 材料和方法

本文研究的标本采自云南的龙宝山剖面 and 兴隆村剖面(Liu等, 2016)(图1). 化石产出层位为寒武系第

图1 化石产地位置图

1. 龙宝山剖面; 2. 兴隆村剖面. 据胡世学等(2013)

二统第四阶乌龙箐组,所有标本均保存在黄绿色薄层粉砂质泥页岩中,大多数标本呈侧压保存.化石标本采用莱卡显微镜(M125)进行观察分析,并用佳能相机(DS126201)进行拍照.文中化石解译图用CorelDraw X4进行绘制,所有图片均先用Adobe Photoshop CS6调色,再用CorelDraw X4排图版.本文所涉及的所有化石标本均保存在西北大学地质学系早期生命研究所.

3 系统描述

迄今为止,关山生物群中已报道的古虫动物3个种分别是:岗头村古虫 *Vetulicola gangtoucunensis* (Luo等, 2005), 龙宝山古虫 *Vetulicola longbaoshanensis* (杨杰等, 2010) 和古虫属未定种 *Vetulicola* sp. (Li等, 2015). 我们在云南龙宝山和兴隆村剖面采集到了大量的古虫动物标本(500余块),经鉴定,大部分属于以上3个种.尤其是一些保存精美的龙宝山古虫 *V. longbaoshanensis* 标本,保存了详细的鳃部信息,弥补了模式标本的不足.因而,本文对龙宝山古虫进行补充和修订.

门 Phylum Vetulicolia Shu et al., 2001

纲 Class Vetulicolida Chen et Zhou, 1997

目 Order Vetulicolida Hou et Bergström, 1997

科 Family Vetulicolidae Hou et Bergström, 1997

属 Genus *Vetulicola* Hou, 1987

Vetulicola longbaoshanensis Yang et al., 2010

修订的特征: 躯体较大,由前体和后体2部分组成.前体侧视呈亚长方形,前边缘较直或轻微向内凹,背边缘较直,略向上倾斜,腹部后边缘呈卵形或直角形.在前体近中线处,有一纵向的侧沟,从口部一直延伸到前体末端,将前体分为背腹2部分.5对鳃在侧沟内纵向排列,可见鳃囊、鳃裂、鳃丝和鳃管.鳃囊呈葫芦状,由2个前小后大的囊组成,在2囊的连接处,有明显的鳃裂,鳃裂周围有环状褶皱带状结构.在褶皱带状结构的周围,分布有浓密的鳃丝.前体背边缘有一三角形鳍.尾部分为7节,前3节较窄,呈圆柱状,后4节较宽,桨状,肛门位于尾部末端(据杨杰等, 2010修改).

新标本的描述: 标本ELI-LBS-VL021A(图2)前体呈侧视保存.前体较大,长90mm,最高处54mm,呈亚长方形,背边缘较直,后部略向上凸,但大部分背边缘后部断缺,腹边缘略向下拱曲,呈卵圆形,未见鳍状物.

前体弱分节,分为6节,在腹部能观察到条带状皱纹(图2).侧沟位于前体近中线处,从口部一直延伸到前体末端,将前体分为背腹2部分.侧沟内具5对鳃.鳃部由鳃囊、鳃裂、鳃丝和鳃管组成.每个鳃有1个葫芦状的鳃囊,由前小后大的2个囊组成(图2).鳃囊向后收缩为鳃管,在鳃管末端能观察到明显的Y字形状的条带状结构(图2)(欧强, 2012; Ou等, 2012).这一结构可能与鳃管的排水功能相关(欧强, 2012; Ou等, 2012),显示鳃管的收缩性.鳃裂位于鳃囊的两个囊状结构中间,成裂隙状,每个鳃裂的开口大小和宽度有所不同(图2).鳃裂周围有环状的褶皱结构,在环状褶皱结构周围分布有浓密的鳃丝,鳃丝位于鳃囊的前后2个囊状结构内,其中前一鳃囊内的鳃丝较浓密,而且细长,几乎布满了整个囊(图2).鳃囊由前至后先变大后变小,第2鳃囊最大.鳃囊之间基本等距离分布,第1鳃囊距第2鳃囊11mm,第2鳃囊距第3鳃囊13mm,第3鳃囊距第4鳃囊12mm,第4鳃囊距第5鳃囊11mm.

标本ELI-XLC-VL162(图3和4e、f)呈侧视保存,总长度55mm,由前体和后体组成.前体长40mm,最高处30mm,亚长方形,口部未保存.侧沟明显,一直延伸到前体末端,将前体分为背腹2部分.由于标本前体前大部分缺失,仅观察到3对鳃的结构.第3对鳃长7mm,第4对鳃长6mm,第5对鳃保存较好,呈葫芦状,长6mm,可观察到鳃囊由两个囊状物组成,后一囊状物比前一囊状物略大(图3和4e、f).鳃裂位于两个囊状物中间,鳃裂周围有细丝状的鳃丝(图3和4e、f).背边缘较直,三角形鳍状物在第3和第4鳃囊的横向位置处,腹边缘略向下拱曲,后部成直角状,后腹部有一较小的鳍(图3和4e).后体长30mm,最宽处15mm,保存不完整,但仍可辨别出后体分为7节.前三节呈圆柱状,宽度近相等,第四节开始逐渐变宽,呈桨状.在每两节之间,能看到两节之间的关节突缘,尤其是在该标本的第4~5节,关节突缘较为明显(图3和4e).

4 关山生物群和澄江生物群中古虫动物的比较

关山生物群中已报道的古虫动物,均有一个亚长方形的前体(Luo等, 2005; 杨杰等, 2010; Li等, 2015),前边缘较直,前体有5对鳃部构造,尾部分为7节,这些形态特征和澄江生物群中的方口古虫 *V. rectangulata* 较为相似,我们推测它们具有较近的亲缘关系.但是,

图2 标本ELI-LBS-VL021A的形态解剖学特征解译图

(a) 标本ELI-LBS-VL021A, 显示较大的前体和明显的鳃部构造; (b) 标本ELI-LBS-VL021A的解译图, 显示鳃部的解剖学特征。单个鳃由葫芦状的鳃囊、鳃裂、鳃丝和鳃管组成。Cz, 环状结构; Ds, 背部; G1~5, 第1~5鳃; Gf, 鳃丝; Gs, 鳃裂; Lg, 侧沟; M, 嘴; Pa, 前囊; Pp, 后囊; Se, 沉积物充填; Tr, 鳃管; Vs, 腹部; Wr, 褶皱; Ys, Y字形条带。标本的方向: 图中从左至右为标本从前至后。比例尺为10mm

它们在形态学上也存在明显的不同。具体体现在: (1) 关山生物群中的古虫动物体型偏大(图5和网络版附表1)。通过对标本前体的测量统计, 澄江生物群方口古虫前体大小变化不大, 维持在稳定的范围内(长度变化范围45~60mm, 高度变化范围25~35mm), 关山生物群中古虫动物的前体大小变化则较大, 且有很多标

本体型巨大(最大长度90~97mm, 最大高度54~58mm)。 (2) 前体的形状略有变化。澄江生物群中的方口古虫*V. rectangulata*的前体呈长方形, 而关山生物群中的古虫动物前体是亚长方形(Luo等, 2005; 杨杰等, 2010; Li等, 2015)。我们对澄江生物群中的方口古虫*V. rectangulata*和关山生物群中的古虫动物的前体进行了测量统计

图3 标本ELI-XLC-VL162的形态解剖学特征解译图

(a) 标本ELI-XLC-VL162; (b) 标本ELI-XLC-VL162的解译图, 显示葫芦状的鳃囊和发达的侧沟。Af, 关节突缘; As, 前体; Cz, 环带结构; Ds, 背部; F, 鳍; G3~5, 第3~5鳃; Gf, 鳃丝; Gs, 鳃裂; Lg, 侧沟; Pa, 前囊; Po, 鳃囊; Pp, 后囊; Ps, 后体; S1~7, 后体第1~7节; Vs, 腹部。标本的方向: 图中从左至右为标本从前至后。比例尺为10mm

(图5和网络版附表1), 统计结果表明 *V. rectangulata* 前体的长高比为1: 0.53, *V. longbaoshanensis* 前体长高比为1: 0.62, *Vetulicola* sp. 前体长高比为1: 0.61, *V. gangtoucunensis* 前体的长高比为1: 0.75(Luo等, 2005)。据此我们推测, 关山生物群中的古虫动物朝着个体增大的趋势进化; 且随着躯体的增大, 体型变大, 个体的

长高比变大, 即个体变高。(3) 鳃囊的宽度及鳃囊之宽占前体高的比例也有所不同。①关山生物群古虫动物的鳃囊增大, 鳃囊的宽度比方口古虫 *V. rectangulata* 的鳃囊宽大(网络版附表1): 方口古虫 *V. rectangulata* 的鳃囊的宽平均为3.55mm, 龙宝山古虫 *V. longbaoshanensis* 鳃囊之宽平均为4.96mm, 古虫属未定种 *Vetulicola* sp.

图4 关山生物群中的龙宝山古虫*V. longbaoshanensis*及其重要形态特征

(a) 标本ELI-XLC-VL536A, 显示前体后腹部的鳍和5个鳃部结构; (b) 为(a)中白框内右侧第5个鳃的局部放大, 显示葫芦状的鳃囊由前小后大的2囊组成; (c) 标本ELI-LBS-VL022A, 显示前体的鳃部结构; (d) 为(c)中白框内右侧第3个鳃的局部放大, 显示鳃裂及其周围的环状褶皱结构和细密的鳃丝; (e) 标本ELI-XLC-VL162, 近乎完整, 可见前体和后体; (f) 为(e)中白框内右侧第5个鳃的局部放大, 显示葫芦状的鳃囊和鳃裂; (g) 标本ELI-LBS-VL003A, 可见鳃囊; (h) 为(g)白框内中右侧第2个鳃的局部放大, 显示葫芦状的鳃囊、明显的鳃裂、鳃裂周围浓密的鳃丝和侧沟底部的Y字形条带; (i) 标本ELI-XLC-VL501, 可见鳃囊; (j) 为(i)中白框内右侧第3和4个鳃的局部放大, 显示鳃裂和周围的鳃丝。Cz, 环带结构; Ds, 背部; G1~5, 第1~5鳃; Gf, 鳃丝; Gs, 鳃裂; Pa, 前囊; Pp, 后囊; Vs, 腹部; Ys, Y字形条带。白色箭头指示鳃裂。标本的方向: 从左至右为标本从前至后。比例尺在(a)、(c)、(e)、(g)、(i)中为10mm, 在(b)、(d)、(f)、(h)、(j)中为2mm

图5 *Vetulicola rectangulata*、*Vetulicola* sp.和*Vetulicola longbaoshanensis*前体长度和高度散点图

的鳃囊之宽平均为3.72mm。②鳃系有所不同。龙宝山古虫侧沟发达,从口部延伸到前体末端,单个鳃由鳃囊、鳃裂、鳃丝和鳃管组成,根据欧强对古虫动物鳃系的分类(欧强, 2012; Ou等, 2012),龙宝山古虫*V. longbaoshanensis*应属于古虫型鳃系。但二者的形态特征有明显不同(图6):龙宝山古虫的鳃囊由前小后大的两个囊组成,呈葫芦状(图2~4和6b、e、f);在两个囊的连接处,存在明显的鳃裂,鳃裂的开口大小和鳃裂长度在标本上均有所不同(图2~4和6b、e、f),鳃裂周围有一环状物,环状物强烈褶皱(图2~4和6b、e、f),推测环状褶皱带与鳃裂的开口大小有关(欧强, 2012; Ou等, 2012),通过褶皱带的收缩与扩张来控制鳃裂的开合,从而实现鳃裂的排水功能。围绕环状褶皱带周围,有浓密的鳃丝,分布在鳃囊的前后两个囊内,尤其是在前一个囊内较浓密(图2~4和6b、e、f)。鳃囊向后逐渐收缩为鳃管,在鳃管底壁,能观察到明显的Y字形状的条纹(图2; 4c、d、g、h和6b、e、f),推测该结构和侧沟的收缩与扩张有关(欧强, 2012; Ou等, 2012)。而古虫型鳃系的鳃囊呈菱形,仅由一个囊构成,鳃裂位于鳃囊的顶端(图6a、c、d和7a、b)(欧强, 2012; Ou等, 2012)。③关山生物群中的古虫动物的鳃囊之宽占前体高的比例略有所减小。方口古虫*V. rectangulata*的鳃宽占前体高的比例为12.93%,而古虫属未定种*Vetulicola* sp.鳃宽占前体高的比例为12.07%,龙宝山古虫*V. longbaoshanensis*鳃宽占前体高的比例为12.28%。(4)前体与后体连接处前移(杨杰等, 2010;

Li等, 2015)。方口古虫*V. rectangulata*前后体连接处位于第4鳃的横向位置上(图6a和7a、b),而关山生物群中古虫动物前后体连接处的位置位于第3~4对鳃的上方(图3和7c~h)(杨杰等, 2010; Li等, 2015)。

5 讨论

目前已知的古虫类群中,楔形古虫*Vetulicola cuneatus* Hou, 1987、方口古虫*Vetulicola rectangulata* Luo et al., 1999、串珠古虫*Vetulicola monile* Aldridge et al., 2007、*Vetulicola gangtoucunensis* Luo et al., 2005、龙宝山古虫*Vetulicola longbaoshanensis* Yang et al., 2010、古虫属未定种*Vetulicola* sp. Li et al., 2015、皇冠西大动物*Xidazoon stephanus* Shu, Conway Morris et Zhang, 1999、郝氏地大动物*Didazoon haoae* Shu et Han, 2001及宏大俞元动物*Yuyuanozoon magnificissimi* Chen, Feng et Zhu, 2003中可观察到鳃裂构造。根据欧强建立的古虫类鳃系分类标准,上述含鳃系的古虫类可分为2个类群:古虫型鳃系(单个鳃由鳃囊和鳃管构成,鳃囊不具出水孔,不具鳃兜)和地大动物型鳃系(鳃囊外侧具鳃兜,鳃兜下方含出水口)(欧强, 2012; Ou等, 2012)。本文所描述的龙宝山古虫新标本详细的鳃部特征,进一步佐证了欧强建立的古虫型鳃系的正确性;同时,其确凿的咽鳃裂及分布在鳃囊内两排纵向排列的浓密鳃丝的存在,成为证实古虫类作为干群后口动物这一观点有力的解剖学证据。

前人的研究普遍认为古虫动物鳃的功能是排水,其次是帮助滤食和呼吸(Shu等, 2001, 2004; Shu, 2005, 2008; Chen等, 2003; 陈均远, 2004; Luo等, 2005; Aldridge等, 2007; 杨杰等, 2010; 欧强, 2012; Ou等, 2012; Li等, 2015),龙宝山古虫的鳃部结构也不例外,其葫芦状的鳃囊极大地增加了鳃囊的表面积和容积;同时,还可以容纳更大的鳃裂和更浓密的鳃丝。因此,鳃部在单位时间内可以处理更多的海水,极大地提高了排水速度。同时,古虫动物的呼吸速度和取食速度也得到了相应的提高。古虫动物个体排出的海水,向躯体后方流动,因此对躯体有巨大的反推力促使躯体向前移动,进而加快了游泳速度。因此,龙宝山古虫的鳃系更加复杂,生物个体的排水、取食、呼吸和游泳能力均有所提高,进而在取食和躲避敌害上占据了有利位置。

古虫动物化石在加拿大(Butterfield, 2005)、格陵

图6 龙宝山古虫 *Vetulicola longbaoshanensis* 和古虫型鳃系的鳃部细节图

(a) 标本ELI-VL1037A, 侧视保存, 采自澄江生物群; (b) 标本ELI-LBS-VL021B, 采自关山生物群, 侧视保存; (c) 为(a)中白框内鳃部的放大; (d) 为(a)白框内中鳃部的放大图的解释图, 显示发达的侧沟、菱形的鳃囊、明显的鳃裂、围绕鳃裂的鳃丝和鳃管底壁的Y字形条带; (e) 为(b)中白框内鳃部的放大; (f) 为(b)中白框内鳃部的放大图的解释图, 显示发达的侧沟、葫芦状的鳃囊、明显的鳃裂、鳃裂周围的环状褶皱带、围绕鳃裂的鳃丝和鳃管底壁的Y字形条带. Cz, 环状结构; Ds, 背部; G1~5, 第1~5鳃; Gf, 鳃丝; Gs, 鳃裂; M, 嘴; Pa, 前囊; Po, 鳃囊; Pp, 后囊; Se, 沉积物充填; Tr, 鳃管; Vs, 腹部; Ys, Y字形条带. 标本的方向: 图中从左至右为标本从前至后. 比例尺在(a)、(b)为10mm, 在(c)~(f)为5mm

图7 澄江生物群中的方口古虫和关山生物群中的龙宝山古虫、岗头村古虫和古虫属未定种对比图

(a) 标本ELI-VL1016A, 显示方口古虫 *V. rectangulata* 长方形前体和位于第4鳃上方的前后体连接处; (b) 标本ELI-VL1033A, 显示方口古虫 *V. rectangulata* 长方形的前体和位于第4鳃上方的前后体连接处; (c) 标本ELI-XLC-VL053A, 斜侧压保存的龙宝山古虫 *V. longbaoshanensis*, 显示向前体方向前移的尾部(李金淑, 2016); (d) 标本ELI-XLC-VL186B, 显示古虫属未定种 *Vetulicola* sp. 菱形的鳃囊和位于第3~4鳃中间对应位置的前后体连接处; (e) 标本ELI-XLC-VL515A, 显示龙宝山古虫 *V. longbaoshanensis* 向后倾斜的前体背边缘; (f) 标本LBS023A, 显示古虫属未定种 *Vetulicola* sp. 前体的分节和菱形的鳃囊; (g) 标本ELI-XLC-VL184A, 显示龙宝山古虫 *V. longbaoshanensis* 较大的躯体和分节的尾部; (h) 标本ELI-XLC-VL519A, 显示岗头村古虫 *V. gangtucunensis* 亚长方形的前体和向前体方向前移的明显的鳃。Ac, 肠道; An, 肛门; Ds, 背部; F, 鳃; G1~5, 第1~5鳃; Lg, 侧沟; M, 嘴; S1~7, 后体第1~7节; Vs, 腹部。白色箭头指示背部鳃的位置。标本的方向: 图中从左至右为标本从前至后。比例尺为10mm

兰岛(Vinther等, 2011)、澳大利亚(García-Bellido等, 2014)和中国的寒武纪地层中均有报道, 最早的化石记

录在澄江生物群和格陵兰岛Sirius Passet动物群, 最晚的化石记录在加拿大布尔吉斯页岩动物群, 很可能在

这之后已经绝灭(欧强, 2012; Ou等, 2012)。其中, 在中国的澄江生物群和关山生物群中报道的属种最多, 尤其是在澄江生物群中属种分异度较高。但在时代上略晚的关山生物群中, 已发现的古虫动物大部分属于古虫属。因此推断, 古虫属极有可能是在激烈的生存斗争中延续下来的属种。关山生物群中古虫类与澄江生物群中方口古虫*V. rectangulata*在形态上具有极高的相似性(Luo等, 2005; 杨杰等, 2010; Li等, 2015), 说明他们有较近的亲缘关系(Luo等, 2005; 杨杰等, 2010; Li等, 2015), 关山生物群中的古虫动物很有可能由澄江生物群中的方口古虫*V. rectangulata*演化而来。随着寒武纪海洋环境的变迁和复杂生态系统的逐步完善, 捕食者与被捕食者的生存竞争日趋激烈, 为了躲避敌害和同类之间的竞争关系, 古虫属躯体变大, 个体的高明显增加, 从而更有利于生存竞争。同时, 伴随生物个体的增大, 构造上的复杂化和生理机能发达化也更加明显。关山生物群中古虫个体前后体连接处向前体移动, 推测是生物个体增大的结果, 尾部前移可以使生物体更有利的掌控方向, 摆动尾部游泳。为了保证游泳过程中高效的呼吸及排水速率, 鳃囊增大, 鳃部结构复杂化, 均是激烈的军备竞赛的结果。

6 结论

龙宝山古虫*V. longbaoshanensis*的再研究厘清了我们对关山生物群古虫动物的争论, 明晰了鳃的结构特征及可能的生态功能。同时, 通过关山生物群和澄江生物群中古虫动物的对比研究, 发现关山生物群中的古虫类可能与澄江生物群中的方口古虫*V. rectangulata*具有较近的亲缘关系, 以确凿的化石实证了古虫动物的形态和功能演化。

致谢 感谢西北大学早期生命研究所野外及室内的工作人员和同学们的帮助, 特别感谢燕莉在拍照和图片处理方面给予的帮助, 丁奕、武一晨给予的诸多帮助, 衷心感谢评审专家提出宝贵的修改意见。

参考文献

陈均远. 2004. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社. 1-366
胡世学, 朱茂炎, 罗惠麟, 迈克尔·斯坦纳, 赵方臣, 李国祥, 刘琦, 张志飞. 2013. 关山生物群. 昆明: 云南科技出版社. 1-204

- 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: 286-292
- 李金淑. 2016. 浅析寒武纪海洋中的古虫动物. 地下水, 38: 257-258
- 欧强. 2012. 早期动物树部分关键支系及节点的构建. 博士学位论文. 北京: 中国地质大学. 162-213
- 杨杰, 侯先光, 丛培允, 董渭, 张艳霞, 罗茂斌. 2010. 昆明地区下寒武统沧浪铺组古虫动物新发现. 古生物学报, 49: 54-63
- Aldridge R J, Hou X G, Siveter D J, Siveter D J, Gabbott S E. 2007. The systematics and phylogenetic relationships of vetulicolians. *Palaeontology*, 50: 131-168
- Briggs D E G, Lieberman B S, Halgedahl S L, Jarrard R D. 2005. A new metazoan from the Middle Cambrian of Utah and the nature of the Vetulicolia. *Palaeontology*, 48: 681-686
- Butterfield N J. 2005. *Vetulicola cuneata* from the Lower Cambrian Murral Formation, Jasper National Park, Canada. *Palaeont Ass Newsl*, 60: 17
- Chen A L, Feng H Z, Zhu M Y, Ma D S, Li M. 2003. A new vetulicolian from the early Cambrian Chengjiang Fauna in Yunnan of China. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 77: 281-287
- Chen J Y. 2009. The sudden appearance of diverse animal body plans during the Cambrian explosion. *Int J Dev Biol*, 53: 733-751
- García-Bellido D C, Lee M S Y, Edgecombe G D, Jago J B, Gehling J G, Paterson J R. 2014. A new vetulicolian from Australia and its bearing on the chordate affinities of an enigmatic Cambrian group. *BMC Evol Biol*, 14: 214
- Gee H. 2001. Palaeontology: On being vetulicolian. *Nature*, 414: 407-409
- Hu S X, Luo H L, Hou S G, Erdtmann B D. 2007. Eocrinoid echinoderms from the Lower Cambrian Guanshan Fauna in Wuding, Yunnan, China. *Chin Sci Bull*, 52: 717-719
- Lacalli T C. 2002. Vetulicolians—Are they deuterostomes? chordates? *BioEssays*, 24: 208-211
- Li Y J, Cong P Y, Zhao J, Hou X G. 2015. New observations on morphological variation of genus *Vetulicola* with quadrate carapace from the Cambrian Chengjiang and Guanshan biotas, South China. *Palaeoworld*, 24: 36-45
- Liu J N, Ou Q, Han J, Zhang Z F. 2012. New occurrence of the Cambrian (Stage4, Series2) Guanshan Biota in Huize, Yunnan south China. *Bull Geol*, 87: 125-132
- Liu J N, Ou Q, Han J, Li J S, Wu Y C, Jiao G X, He T J. 2015. Lower Cambrian polychaete from China sheds light on early annelid evolution. *Sci Nat*, 102: 34
- Liu J N, Han J, Li J S, Wu Y C, Peng J, Qi N, Yang Y Y, Li J. 2016. New localities and palaeoscolecoid worms from the Cambrian (Stage 4, Series 2) Guanshan Biota in Kunming, Yunnan, South China. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 90: 1939-1945

- Luo H L, Fu X P, Hu S X, Li Y, Chen L Z, You T, Liu Q. 2005. New vetulicoliids from the Lower Cambrian Guanshan Fauna, Kunming. *Acta Geol Sin*, 79: 1–6
- Ou Q, Morris S C, Han J, Zhang Z F, Liu J N, Chen A L, Zhang X L, Shu D G. 2012. Evidence for gill slits and a pharynx in Cambrian vetulicolians: Implications for the early evolution of deuterostomes. *BMC Biol*, 10: 81
- Shu D G, Morris S C, Han J, Chen L, Zhang X L, Zhang Z F, Liu H Q, Li Y, Liu J N. 2001. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature*, 414: 419–424
- Shu D G, Morris S C, Han J, Zhang Z F, Liu J N. 2004. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature*, 430: 422–428
- Shu D G. 2005. On the phylum Vetulicolia. *Chin Sci Bull*, 50: 2342–2354
- Shu D G. 2008. Cambrian explosion: Birth of tree of animals. *Gondwana Res*, 14: 219–240
- Steiner M, Hu S X, Liu J N, Keupp H. 2012. A new species of *Hallucigenia* from the Cambrian Stage 4 Wulongqing formation of Yunnan (South China) and the structure of sclerites in lobopodians. *Bull Geol*, 87: 107–124
- Vinther J, Smith M P, Harper D A T. 2011. Vetulicolians from the Lower Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland, and the polarity of morphological characters in basal deuterostomes. *Palaeontology*, 54: 711–719