

正笔石及正笔石式树形笔石的 演化、分类和分布

穆 恩 之

(中国科学院南京地质古生物研究所)

摘 要

笔石是一类已经灭绝了的海生群体动物,它演化快、分布广,是划分和对比古生代地层的重要化石之一。

本文简要论述了正笔石及正笔石式树形笔石的演化、分类和分布,指出笔石演化的两个主要趋向和四个一般趋向,阐明了正笔石及正笔石式树形笔石的四个发展阶段。将正笔石式树形笔石的反称笔石科分为三个亚科,将正笔石目分为无轴、隐轴和有轴三个亚目,包括25科6亚科,并着重讨论了肯乃笔石科(新科)、罟笔石科(新科)、影笔石和“三角笔石”问题。根据笔石动物群的性质及分布,将中国笔石划分为六大区,属于三个类型,主要是华南型与华中型两大类型。所谓太平洋笔石动物群与华南型相似,所谓大西洋或欧洲笔石动物群与华中型相似。中国笔石种类繁多,发育齐全,所谓两大动物区的主要分子,几乎都在中国出现,同时,还有不少中国的特产。在演化上的不少关键属种在中国出现最早,事实说明,中国不是两大动物区的笔石会合地,而是笔石的老家。

一、演 化

早在1950年初,作者讨论笔石演化时,曾将笔石的演化趋向归纳为五条:(1)笔石体的简化,(2)生长方向的转变,(3)胞管的变形,(4)体壁的退化,(5)发育型式的变化^[1]。1963年,作者又提出笔石的另一演化趋向,即(6)笔石体的复杂化^[2]。

在这六个演化趋向中,前两个趋向,即笔石体的简化和生长方向的转变是主要的,其他四个趋向都是一般的,是伴随着主要演化趋向进行的,往往是在一定条件下发生的。体壁的退化,即体壁变为网状,笔石体变轻,易于漂浮;发育型式的变化,即横管的增加,以加固笔石体,增强浮游能力;胞管的变形,主要是起保护作用的;笔石体的复杂化,是在优越条件下,生殖能力充分发展的表现;附连物的发生,也可看作笔石体复杂化的现象,是增强漂浮能力的。这几个演化趋向的结果,往往形成笔石演化系统的旁支,如五次体壁退化,七次笔石体的复杂化,都是各成一支。由于这些笔石是在一定环境下发生的,对环境变迁的适应能力较差,不久即行消亡。

从笔石的全部演化过程看来,起主导作用的演化趋向是笔石体的精简和生长方向变为向上。当笔石动物的生活方式从固着海底变为漂浮以后,主要是适应环境增强了漂浮的能力。从奥陶纪初期(Tremadocian期)开始,变为漂浮生活的“正笔石式树形笔石”(Graptodendroids)及其直接后裔正笔石(Graptoloidea)的主要变化,就是笔石体的精简,由多枝到少枝,进而变为单枝。同时,笔石枝的生长方向由下垂到平伸,由平伸到上斜,进而向上攀合。因此,正笔石式树形笔石的发生,正笔石(无轴)的发生,隐轴笔石的发生,有轴笔石(双列)的发生,以及单列有轴笔石的发生,都是笔石演化过程中的重要过程。

几个笔石动物群的发生与发展可以概括如下:

(1) 反称笔石动物群(Anisograptid fauna)。这个动物群是在奥陶系最底部出现的。最古老的分子 *Staurograptus* 是由胎管裸露的 *Dictyonema* 演变来的,可能与我国上寒武统的 *Dictyonema wulingshanense* Mu 有关^[3]。而不是象 Bulman 所说是从 *Dictyonema flabelliforme* Eichwald 演变来的^[4]。因为在我国, *Staurograptus* 出现在 *Dictyonema flabelliforme* 之下,或者与之共生。反称笔石动物群发生以后,发展很快,很快就出现平伸到上斜的少枝的正笔石式树形笔石。这个动物群主要分布在 Tremadocian 期,少数属种可以延续到 Anenigian 初期;个别胎管特大的特化分子如 *Calyxdendrum* 则出现在 Caradocian 初期。

(2) 对笔石动物群(Didymograptid fauna)和叉笔石动物群(Dicellograptid fauna)。这两个动物群都是无轴笔石。对笔石动物群发生于 Tremadocian 末期,由反称笔石动物群直接演变而来,大致发展于 Arenigian 期到 Llanvirnian 期,个别分子可以延续到 Caradocian 初期。特化分子,如胞管特少的 *Corynoides*,可到 Caradocian 后期。这个动物群发生过一次显著的胞管变形,如 Sinograptidae;一次体壁退化,如 Abrograptidae;一次明显的笔石体复杂化,如 *Pterograptus*。

叉笔石动物群发生于 Llanvirnian 期,为对笔石动物群的直接后裔,发展于 Llandeilian 期到 Ashgillian 期,个别特化分子如“*Dicellograptus*” *siluricus* sp. nov. (一种“有线管的 *Dicranograptus*”)在我国下志留统下部出现。这个动物群胞管普遍变形,发生过三次笔石体的复杂化,如 *Nemagraptus*, *Pleurograptus* 和 *Tangyagraptus*。

(3) 隐轴笔石动物群(Axonocryptous fauna)。这个动物群发生于 Arenigian 初期,由对笔石动物群演变而来,但具体演化路线不明。发展于 Arenigian 期到 Llanvirnian 期,少数特化分子如 *Cryptograptus* 延续到 Caradocian 后期。

(4) 双笔石动物群(Diplograptid fauna)和单笔石动物群(Monograptid fauna)。这两个动物群都是有轴笔石。双笔石动物群最古老的分子 *Glyptograptus* cf. *sinodontatus* Mu et Lee 发生于 Arenigian 中期,可能由隐轴笔石动物群演变而来,但具体演化路线不明。双笔石动物群发展于 Llanvirnian 期到志留纪初期,少数分子延续到晚志留世初期, *Holoretiolites* 为最后特化的代表。这个动物群胞管变形多样化,发生四次体壁退化,如 Reteograptidae, Archiretiolitidae, Retiolitidae, 及 Plectograptidae。有些属种的附连物高度发育,也可视作笔石体复杂化的一种表现。

单笔石动物群发生于志留纪初期,由双笔石动物群演变而来,虽然 Dimorphograptidae 显示为中间类型,但具体演化路线不明。这个动物群发展于志留纪,少数延续到早泥盆世。胎管特别宽大的 *Neomonograptus* Mu et Ni 可作为最后特化的代表。这个动物群胞管变形多样化,发生三次笔石体的复杂化,如 Diversograpti, Cyrtograpti 及 Linograpti。

由上所述,正笔石和正笔石式树形笔石的发展历史,可以分为下述几个阶段:

1) Tremadocian 期(相当我国新厂期)。以反称笔石动物群为主,仅在 Tremadocian 末期出现少数正笔石与之共生。

2) Arenigian 期到 Llanvirnian 期(相当于我国宁国期)。对笔石动物群、隐轴笔石动物群和双笔石动物群同时发展,为正笔石的鼎盛时期。尚有少数反称笔石科分子,其中以对笔石动物群最占优势。

3) Llandeilian 期到 Ashgillian 期(相当于我国胡乐期到五峰期)。叉笔石动物群和双笔石动物群同时发展,尚有少数隐轴笔石动物群分子及个别对笔石动物群分子,其中以叉笔石动物群最为突出。

4) 志留纪初期到早泥盆世。以单笔石动物群为主,在早志留世到中志留世期间与双笔石动物群共生,早志留世早期,中国尚有个别无轴笔石出现。在晚志留世到早泥盆世期间,几乎全为单笔石动物群,但属种和数量逐渐减少,而且逐渐特化,以至全部灭绝。

根据上述六个笔石动物群在四个发展阶段的发育情况看来, Tremadocian 期(即新厂期)可以反称笔石动物群为代表, Arenigian 期到 Llanvirnian 期(即宁国期)可以对笔石动物群为代表, Llandeilian 期到 Ashgillian 期(即胡乐期到五峰期)可以叉笔石动物群为代表,早志留世到早泥盆世可以单笔石动物群为代表。其他两个笔石动物群,即隐轴笔石动物群和双笔石动物群,其地质历程较长,可以它的某些重要科属作为划分亚动物群的代表。

笔石动物群的发展阶段和演化关系如表 1 所示。表中每一动物群的末端为特化分子代表,每一动物群的左侧单线为体壁退化的代表,右侧双线为笔石体复杂化的代表。

二、分 类

1950 年,作者曾将正笔石目分为两个亚目,即无轴亚目(Axonolipa)和有轴亚目(Axonophora),包括 15 科 8 亚科^[1]。当时,正笔石式树形笔石如 *Staurograptus*, *Anisograptus* 等,还被包括在正笔石目内,将具有三个原始枝的正笔石式树形笔石,如 *Anisograptus*, *Bryograptus* 和 *Triograptus* 归入一个新科——Anisograptidae 科。

同年, Bulman^[5] 发现正笔石式树形笔石的笔石枝结构,具有正胞管、副胞管和茎胞管,与树形笔石相同,因此将所有正笔石式树形笔石,不论其原始枝多少,统归入一个新科,也叫做 Anisograptidae 科,并将此科从正笔石目分出,移入树形笔石目。需要指出的是,他将具有横靶的 *Radiograptus* 也归入 Anisograptidae 科。其实,这个属具有横靶,与 *Dictyonema* 接近,应属于 Dendrograptidae 科。

近年来,在华南广大地区,如广东、广西、湖南、江西、浙江等省,陆续发现了大量正笔石式树形笔石,其中以广东新厂组的笔石群最为丰富多采。李作明、许启虬同志曾经测制广东台山、开平一带奥陶纪地层剖面,所采笔石经作者鉴定,许多 Tremadocian 期的笔石属在新厂组里都有代表。其中, *Staurograptus*, *Anisograptus*, *Aletograptus*, *Triograptus* 等的出现尤为重要。根据这些笔石在地层上出现的层位,新厂组可以分为下面三个笔石层或笔石带(由上而下):

3. *Adelograptus-Clonograptus* 带
2. *Aletograptus-Triograptus* 带
1. *Staurograptus-Anisograptus* 带

1. 十字笔石亚科(新亚科) *Staurograptinae* nov. 具有四个原始枝.十字笔石 *Staurograptus* Emmons, 1855磨棍笔石 *Aletograptus* Obut et Sobolevskaya, 19622. 反称笔石亚科 *Anisograptinae* Bulman, 1950 (= *Anisograptidae* Mu, 1950) 具有三个原始枝.反称笔石 *Anisograptus* Ruedemann, 1937苔藓笔石 *Bryograptus* Lapworth, 1880三笔石 *Triograptus* Monsen, 19253. 匿笔石亚科(新亚科) *Adelograptinae* nov. 具有两个原始枝.匿笔石 *Adelograptus* Bulman, 1941枝笔石 *Clonograptus* Nicholson, 1873开氏笔石 *Kiacrograptus* Spjeldnaes, 1963戟形笔石 *Psigraptus* Jackson, 1967杯形笔石 *Calyxdendrum* Kozłowski, 1960

1957年, Obyr^[6] 对正笔石进行分类, 将无轴亚目和有轴亚目提升为亚纲, 并建立四个目, 即均分笔石目、纤笔石目、双笔石目和单笔石目. 科与亚科级的分类与作者 1950 年的分类基本相同.

Jaanusson (1960)^[7] 也提出正笔石的分类, 他将正笔石目分为四个亚目, 即对笔石亚目、舌笔石亚目、双笔石亚目和棒笔石亚目. Bulman (1963)^[8] 也将正笔石目分为四个亚目, 即对笔石目、舌笔石目、双笔石目和单笔石目. 科级的分类与 Jaanusson 的分类相似, 突出的特点是依然应用非常庞杂的 *Dichograptidae* 科.

1966年, 作者和詹士高^[9] 建立了一个新亚目——隐轴亚目 (*Axonocrypta*). 这个新亚目介于无轴亚目和有轴亚目之间. 最近 Boucek (1972)^[10] 将无轴和有轴提升为两个超目, 包括五个目, 即无轴的对笔石目、双头笔石目、棒笔石目和有轴的双笔石目及单笔石目.

作者认为, 正笔石目可以分为三个明显的亚目, 即(1)无轴亚目、(2)隐轴亚目和(3)有轴亚目. 如果需要的话, 可以考虑将 Lapworth (1880) 的 *Didymograptus*, *Dicellograptus*, *Diplograptus* 及 *Monograptus* 作为低一级的分类单位. 兹将正笔石目的分类纲要表列如下:

正笔石目 *Graptoloidea* Lapworth, 1875I. 无轴亚目 *Axonolipa* Frech, 1897, emend. Ruedemann, 19041. 均分笔石科 *Dichograptidae* Lapworth, 1873 emend. Mu, 19502. 全笔石科 *Holograptidae* Mu, 19503. 翼笔石科 *Pterograptidae* Mu, 19504. 四笔石科 *Tetragraptidae* Mu, 19505. 对笔石科 *Didymograptidae* Mu, 19506. 断笔石科 *Azylograptidae* Mu, 19507. 棒笔石科 *Corynoididae* Bulman, 19448. 中国笔石科 *Sinograptidae* Mu, 19579. 肯乃笔石科(新科) *Kinnegraptidae* nov.10. 反常笔石科 *Atopograptidae* Harris, 192611. 桥笔石科 *Abrograptidae* Mu, 195812. 纤笔石科 *Leptograptidae* Lapworth, 1879A. 纤笔石亚科 *Leptograptinae* Lapworth, 1879B. 肋笔石亚科 *Pleurograptinae* Mu, 1950

13. 双头笔石科 *Dicranograptidae* Lapworth, 1873
- A. 双头笔石亚科 *Dicranograptinae* Lapworth, 1873
- B. 棠岷笔石亚科 *Tangyagraptinae*, Mu, 1963
- II. 隐轴亚目 *Axonocrypta* Mu et Zhan, 1966
1. 叶笔石科 *Phyllograptidae* Lapworth, 1873, emend. Hsu, 1934
2. 心笔石科 *Cardiograptidae* Mu et Zhan, 1966
3. 隐笔石科 *Cryptograptidae* Hadding, 1915
- III. 有轴亚目 *Axonophora* Frech, 1897 emend. Ruedemann, 1904
1. 双笔石科 *Diplograptidae* Lapworth, 1873
2. 毛笔石科 *Lasiograptidae* Lapworth, 1879 (= 赫氏笔石科 *Halograptidae* Mu, 1950; 包括双茎笔石科 *Dicaulograptidae* Bulman, 1970)
3. 罟笔石科(新种) *Reteograptidae* nov.
4. 古网笔石科 *Archiretiolitidae* Bulman, 1955
5. 细网笔石科 *Retiolitidae* Lapworth, 1873
6. 瓣笔石科 *Plectograptidae* Boucek & Munch, 1952
7. 赏试笔石科 *Peiragraptidae* Jaanusson, 1960
8. 两形笔石科 *Dimorphograptidae* Elles & Wood, 1908
9. 单笔石科 *Monograptidae* Lapworth, 1873
- A. 单笔石亚科 *Monograptinae* Lapworth, 1873
- B. 弓笔石亚科 *Cyrtograptinae* Boucek, 1933, emend. Yin, 1937

对上述分类,作几点说明如下:

(1) 关于 *Kinnegraptidae* nov. Skoglund (1961)^[11] 建立 *Kinnegraptus* 时,描述两个种,即属型 *K. kinnekullensis* 和 *K. multiramosus*. 这两个种的性质差别很大: 1) *K. kinnekullensis* 为下斜的两枝,而 *K. multiramosus* 则为平伸的多枝; 2) 前者的始芽出生于亚胎管,而后的始芽出生于原胎管; 3) 前者有一个横管,而后者则有两个横管. 在地质分布上, *K. kinnekullensis* 出现较晚,而 *K. multiramosus* 出现较早. 前者两枝,始芽生于亚胎管,都是比较进步的性质;但只有一个横管,即其发育型式比较原始. 后者多枝,始芽生于原胎管,都是原始性质;但有两个横管,即其发育型式比较高级. Skoglund 对于这种演化趋向上的矛盾现象难以解释. 其实,并不奇怪. 横管的增加是加固笔石体,增强漂浮能力的. 横管的多少与笔石枝的生长方向有密切关系. *K. kinnekullensis* 两枝下斜,笔石体始端受力较小,只有一个横管;而 *K. multiramosus* 多枝又平伸,如同杠杆的支点,在笔石体始端受力大,因而增加为两个横管. 正如早期的平伸对笔石有两个横管,而晚期的下垂对笔石反而只有一个横管. 发育型式的变化是伴随着笔石枝方向的转变而进行的.

Kinnegraptus 的两个种,性质差别很大,代表两个不同的属. 作者建议,以 *K. multiramosus* Skoglund 为属型,建立一个新属,取名为 *Prokinnegraptus* gen. nov., *Kinnegraptus* 与 *Prokinnegraptus* 属于一个新科 *Kinnegraptidae* nov. 这个新科的特点是胞管口部腹侧具有长舌状的特殊构造.

(2) 关于“*Trigonograptus*”问题. 最近 Jackson & Bulman (1972) 发现“*Trigonograptus*”

的属型 *T. lanceolatus* Nicholson 是笔石断枝, 这个属名不能再用, 才以 *Graptolithus ensiformis* Hall 作为属型, 另立一新属名 *Tristichograptus* 代替 “*Trigonograptus*”。他们对 *Tristichograptus* 所下定义是, 三枝攀合的笔石体, 横切面为三角形^[12]。他们竟将四枝的 *Pseudotrigonograptus* 作为 *Tristichograptus* 的同义名称, 是非常错误的。 *Pseudotrigonograptus* 的属型 *P. uniformis* Mu et Lee 四枝性质非常清楚^[13]。许杰、陈培洛 (1964)^[14] 详细描述了 “*Trigonograptus*” 的四枝结构, 认为与 *Pseudotrigonograptus* 相同。如果将四枝的与三枝的同归入一个属, 正象 *Tetragraptus* 那样, 有四枝的也有三枝的, 则 *Tristichograptus* 只能是 *Pseudotrigonograptus* 的同义名称, 另创 *Tristichograptus* 属名本来是不必要的。

(3) 关于 *Skiagraptus* 的分类位置。过去认为 *Skiagraptus* 是双肋式的两枝, 归入 *Cardiograptidae*^[9]。根据 Bulman^[12] 的报导, *Skiagraptus* 的发育型式是所谓“围管式”(pericalycal type) 为原始的单肋式。其胞管虽然基本上是直的, 但已作反时钟方向旋转, 致使两枝背部有一部分重叠。这种性质与 *Cryptograptidae* 科相同。因此, 作者主张, 将 *Skiagraptus* 从 *Cardiograptidae* 科分出, 归入 *Cryptograptidae* 科。 *Skiagraptus* 的单肋性质表明, *Cryptograptidae* 科与 *Cardiograptidae* 科关系密切, *Skiagraptus* 代表过渡类型。

(4) 关于 *Reteograptidae* nov. *Reteograptus* 是有轴笔石体壁退化最早的代表, 只有大网, 没有细网。Bulman^[12] 将它归入 *Retiolitidae* 科的 *Archiretiolitinae* 亚科。但 *Archiretiolites* 细网发育, 与 *Reteograptus* 差别很大。作者认为, 只有大网没有细网的 *Reteograptus*, 代表一个新科——*Reteograptidae* nov. 这个新科包括 *Reteograptus*, *Orthoretiolites*, *Parareteograptus* gen. nov. 等。

值得提出的是, *Reteograptus* 的大网结构为六角形网孔, 从 Hall 的原图看得很清楚^[15]。 *Parareteograptus* 的网孔为五角形, 笔石体的四个边缘形成四条直线, 特征明显。Bulman^[12] 一再引用的 Ruedemann 对 *Reteograptus* 的再造图为五角形网孔, 不能代表 *Reteograptus*。这个问题, 作者将来还要详细讨论。

三、分 布

1955 年, 作者讨论中国树形笔石时^[3], 将中国 Tremadocian 期笔石分为华北、华中、华南三地区三个类型。华北为树笔石科与反称笔石科共生, 华中为树笔石科与刺笔石科, 未见反称笔石科分子, 而华南则全是反称笔石科。

后来, 1959 年, 作者总结中国含笔石地层时^[16], 将中国含笔石地层及其笔石动物群分为五大区: (1) 华北—东北区 (简称华北区), (2) 华中—西南区 (简称华中区), (3) 华南—东南区 (简称华南区), (4) 西北区, (5) 滇西区。之后, 内蒙及东北北部发现少数笔石, 称为 (6) 东北—内蒙区 (简称内蒙区)。近来, 在我国西藏发现的笔石^[17] 与滇西情况相似, 滇西区应改称滇西—西藏区 (简称滇藏区)。

六大区属于三个类型, 即华北型、华中型和华南型。华北区奥陶系不完整, 缺失上部。同时缺失志留系与泥盆系。华北区奥陶系主要是介壳相沉积, 仅下部有少许笔石。因此, 中国笔石动物群基本上属于华中型和华南型两大类型。各大区的交界处显示明显的过渡性质。

华南区笔石层序完整, 笔石丰富; 华中区含笔石地层只有上奥陶统上部 (五峰组) 与下志留统下部 (龙马溪组) 为笔石相, 其他都是混合相, 而且常为介壳相沉积所间隔。因此, 应在华南区建立中国笔石地层的分层标准。华南区志留纪地层尚待深入研究。奥陶纪地层已经具备轮

廓,可以新厂组、宁国组、胡乐组、潯江组、石口组与五峰组为代表,划分为 24 个笔石带(包括五个亚带)。这些笔石带与国外奥陶纪笔石带的对比如表 2 所示。

表 2 中国与其它地区奥陶纪笔石带对比表

中国		欧洲(英国)	澳大利亚	北美(美国)
上志留统	W6 <i>Diplograptus bohemicus</i> W5 <i>Paraorthograptus typicus</i> W4 <i>Diceratograptus mirus</i> W3 <i>Tangyagraptus typicus</i> / <i>Yinagraptus disjunctus</i> W2 <i>Dicellograptus szechuanensis</i> W1 <i>Pleurograptus lui</i>	Aspigiian <i>Dicellograptus anteps</i> <i>Dicellograptus complanatus</i>	<i>Dicellograptus cf. complanatus</i>	<i>Dicellograptus complanatus</i>
	中志留统			
中志留统	Ha2 <i>Dicellograptus angulatus</i> - <i>Climacograptus spiniferus</i> Ha1 <i>Climacograptus diplacanthus</i> var.	Caradocian <i>Nemagraptus gracilis</i>	<i>Nemagraptus gracilis</i>	<i>Nemagraptus gracilis</i>
	下志留统			
奥陶纪	N9 <i>Pteragraptus elegans</i> / <i>Didymograptus murchisoni</i> N8 <i>Amplexograptus conferus</i> / <i>Didymograptus artus</i> N8b <i>Nicholsonograptus fasciculatus</i> / <i>Cardiograptus yini</i> N8a <i>Didymograptus ellesae</i> / <i>Paraglossograptus typicalis</i> N7 <i>Glyptograptus austridentatus</i> N6 <i>Cardiograptus amplus</i> / <i>Didymograptus nexus</i> N5 <i>Oncograptus</i> N4 <i>Didymograptus abnormis</i> / <i>Azyagraptus suecicus</i> N3 <i>Didymograptus protobifidus</i> / <i>D. deflexus</i> N3c <i>D. protobifidus</i> N3b <i>D. sichuanensis</i> N3a <i>D. eobifidus</i> N2 <i>Tetragraptus fruticosus</i> / <i>Didymograptus filiformis</i> N1 <i>Etagraptus approximatus</i>	Llanvirnian <i>Didymograptus murchisoni</i> <i>Didymograptus "bifidus"</i>	<i>Diplograptus decoratus</i>	<i>Glyptograptus cf. terebiusculus</i>
	下志留统			
下志留统	X3 <i>Adelograptus</i> - <i>Clonograptus</i> / <i>Acanthograptus sinensis</i> X2 <i>Atelegraptus</i> - <i>Triograptus</i> / <i>Callograptus</i> X1 <i>Stauragraptus</i> - <i>Anisograptus</i> / <i>Dictyonema flabelliforme</i>	Tremadocian <i>Bryograptus</i> <i>Dictyonema flabelliforme</i>	<i>Adelograptus</i> - <i>Clonograptus</i>	<i>Adelograptus</i> - <i>clonograptus</i> <i>Stauragraptus</i> <i>Stauragraptus</i> - <i>Dictyonema</i>

中国志留系已建立 17 个笔石带,其中下志留统 12 个带,中志留统 4 个带,上志留统仅华南防城 *Pristiograptus nilssoni* 带一个带。最近在华南区陆续发现了一些志留纪晚期的笔石,说明志留系的笔石层序也是相当完整的。中国泥盆纪笔石的研究工作,开展不久,作者与倪离南研究西藏珠穆朗玛峰地区泥盆纪笔石时,建立了布拉格期(Praguian)三个笔石带,由下而上为: 1) *Neomonograptus falcarius* 带, 2) *Neomonograptus himalayensis* 带, 及 3) *Monograptus yukonensis fangensis* 带。

从中国各大区奥陶纪笔石动物群的性质可以看出,华南型笔石动物群与澳大利亚和北美等地所谓“太平洋动物群”相似,华中型笔石动物群与欧洲等地所谓“大西洋动物群”相似。作者认为类型的不同,是由于笔石的不同生活方式适应各种环境而进行分异的结果。因此,生态的不同是形成不同生物区的主要因素。影响生物的环境因素很多,对笔石动物来说,海水的静度是主要的。由于笔石体坚固程度不同,漂浮能力大小不同,适应环境的能力的不同,同时期的各种不同的笔石分别出现于各种不同的沉积环境。固着海底生活的树形笔石固然与漂浮的树形笔石不同。即使是漂浮的树形笔石,其漂浮能力也不尽相同。例如胎管裸露或具有浮胞的树笔石科分子 *Dictyonema*, *Callograptus* 等,是营漂浮生活的,但其漂浮能力比“正笔石式树形笔石”反称笔石科分子差得多,可能是水下漂浮的。华南区的新厂组为纯笔石相页岩,除正笔石外全是反称笔石科分子,无任何网格笔石和其他树笔石科分子,也不见 *Radiograptus*。在华南区与华中区的过渡地带贵州三都,新厂期的锅塘组为混合相的灰岩夹页岩,所产笔石全是漂浮的树笔石科分子 *Dictyonema*, *Callograptus* 等,而无任何反称笔石科分子,却出现了 *Radio-*

graptus. 可见在生态上 *Radiograptus* 也是与树笔石科相似的。正笔石都是漂浮的,但其适应环境的能力也是有差别的。在华南区宁国组顶部为 *Pterograptus elegans*,而在华中区宁国期地层顶部则为 *Didymograptus munchisoni*,在一些过渡地带二者相间出现,很少共生。一般说来,*P. elegans* 出现于炭质重的地层,而 *D. munchisoni* 则出现于沙质重的地层,说明前者是稳静环境,而后者则较动荡。*P. elegans* 只适于稳静环境,而 *D. munchisoni* 则可适应较动荡的环境。石口组的 *Orthograptus quadrimucronatus* 与石口期斜壕组的 *Pleurograptus cf. simplex* 及 *Climacograptus papilio* 的关系也是这样。

表 3 下奥陶统下垂对笔石 (PD) 的地质分布对比表

	欧洲 (英国) Europe (Britain)	中 国 China		澳大利亚 Australia	北美 (美国) North America (USA)
		华中区 Central China Region 华中型笔石动物群 Graptolite fauna of C. China type	华南区 South China Region 华南型笔石动物群 Graptolite fauna of S. China type		
	“大西洋动物群” “Atlantic fauna”	“太平洋动物群” “Pacific fauna”			
Llanvirnion	<i>D. munchisoni</i> <i>D. "bifidus"</i>	<i>D. munchisoni</i>	<i>Pterograptus elegans</i> <i>Nicholsonograptus fasciculatus</i> <i>Amplexograptus confertus</i> <i>D. ellesoei/ptypicalis</i>	<i>Diplograptus decaratus</i> <i>G. intersitus</i>	<i>G. cf. teretiusculus</i> <i>P. etheridgei</i>
Arenigian	<i>D. hirundo</i> <i>I. gibberulus</i> <i>D. nitidus</i> <i>D. deflexus</i> ----- <i>D. protobifidus</i>	<i>G. austrodentatus</i> <i>D. nexus</i> (<i>Protocycloceras</i>) <i>Azygograptus suecicus</i> <i>D. protobifidus</i> <i>D. sichuanensis</i> <i>D. eobifidus</i> <i>D. deflexus</i> <i>D. filiformis</i> (<i>Coreanoceras/Desmorthis grandis</i>)	<i>G. austrodentatus</i> <i>Cardiograptus amplus</i> <i>Oncograptus</i> <i>D. abnormis</i> <i>D. "protobifidus"</i> <i>T. fruticosus</i> <i>E. approximatus</i>	<i>G. austrodentatus</i> <i>Cardiograptus</i> <i>Oncograptus</i> <i>I. caduceus</i> <i>D. balticus</i> <i>D. protobifidus</i> <i>T. fruticosus</i> <i>E. approximatus</i>	<i>I. caduceus</i> <i>D. bifidus</i> <i>D. protobifidus</i> <i>T. fruticosus</i> <i>E. approximatus</i>

D. = *Didymograptus*, *G.* = *Glyptograptus*, *I.* = *Isograptus*, *E.* = *Etagraptus*, *P.* = *Paraglossograptus*, *PD.* = *Pendent Didymograptus*

由于新材料的不断发现,所谓“大西洋区”的范围越来越小, Bulman (1969)^[18] 称为“欧洲区”。Llanvirn 期的下垂对笔石被认为是“欧洲区”的特产,这个动物群在中国也有出现,而且在中国同时出现上下两层下垂对笔石动物群。最近朱兆玲、陈均远、戎嘉余与作者在论四川长宁奥陶纪地层时曾作详细讨论,其对比情况如表 3 所示。*Didymograptus hirundo* 也被认为是欧洲区特产,在我国几个地区均已发现,而且在华南区此种笔石出现较早,在 *Tetragraptus fruticosus* 带中即已出现。Bulman 还以英国 *Glyptograptus* 出现最早 (*Isograptus gibberulus* 带) 为例,认为英国可能是此种笔石的发源地。其实中国的 *Glyptograptus cf. sinodontatus* 最早出现在 *Didymograptus abnormis* 带,大致相当于英国 *Isograptus gibberulus* 带下部或更低。从笔石体的结构看来,我国的 *Glyptograptus sinodontatus* 类型也比英国的 *G. austrodentatus* 的变种较为原始,如特别长大的胎管,细长而掩盖大的胞管,以及始部胞管的弯度小而形成笔石体的平底,等等都是较原始的性质。此外,许多在演化环节上的关键属种,在中国出现较早,如在上寒武统漂浮生活的 *Dictyonema wulingshanense* Mu, 奥陶系最底部的 *Staurograptus*, Llanvirn 期的 *Dicellograptus prosectans* Mu, Geh et Yin, Arenig 期的 *Pseudoclimacograptus* 等等。不仅有許多出现较早的分子,而且中国笔石动物群的种类繁多,发育齐全,所谓“太平洋区”和“大西洋区”的一些重要属种几乎都在中国出现,另外还有一些中国独有的分子。根据这些事实,作者认为中国不是两大生物区的笔石会集地,而是笔石的老家。

主 要 参 考 文 献

- [1] 穆恩之. 关于笔石的演化和分类, 地质论评, **15** (1950), 4—6, 171—183.
- [2] 穆恩之. 笔石体的复杂化, 古生物学报, **11** (1963), 3, 346—377.
- [3] 穆恩之, 中国树形笔石, 中国古生物志, 新乙种, 5, 1955, 1—62.
- [4] Bulman, O. M. B., The sequence of graptolite faunas, *Palacontology*, **1** (1958), 3, 159—173.
- [5] Bulman, O. M. B., Graptolites from the *Dictyonema* shales of Quebec, *Quart. Jour. Geol. Soc. London*, **106** (1950), 1, 63—99.
- [6] Обут, А. М., Классификация и указатель родов граптолитов, *Ежес. Всес. Палеонт. об-ва.*, **16** (1957), 11—47.
- [7] Jaanusson, V., Graptoloids from the outikan and viruan (Ordov.) limestones of Estonia and Sweden. *Univ. Uppsala, Bull. Geol. Inst.*, **38** (1960), 289—366.
- [8] Bulman, O. M. B., The evolution and classification of the graptoloides, *Quart. Jour. Geol. Soc. London*, **119** (1963), 4, 401—418.
- [9] 穆恩之、詹士高, 舌笔石的发育型式和系统分类位置, 古生物学报, **14** (1966), 2, 99—107.
- [10] Bouček B., On the phylogeny and taxonomy of graptolites, XXIII International Geol. Congr., 1972, 9—14.
- [11] Skoghlund, R., *Kinnegraptus*, a new graptolite genus from the Lower *Didymograptus* shale of Västergötland, Central Sweden, *Univ. Uppsala, Bull. Geol. Inst.*, **40** (1961), 389—400.
- [12] Bulman, O. M. B., Graptolithina, *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. V 2nd ed., 1970, 1—163.
- [13] 穆恩之、李积金, 浙西江山、常山一带宁国页岩中的攀合笔石, 古生物学报, **6** (1958), 4, 391—427.
- [14] 许杰、陈培洛, 论三角笔石, 中国科学, **13** (1964), 4, 639—653.
- [15] Raedemann, R., Graptolites of North America, *Geol. Soc. America, Mem.*, **19** (1947), 1—652.
- [16] 穆恩之, 中国含笔石地层, 1959, 科学出版社, 1—74.
- [17] 穆恩之、尹集祥、文世宣、王义刚、章柯高, 中国西藏南部珠穆朗玛峰地区的地质, 中国科学, 1973, 1, 59—71.
- [18] Bulman, O. M. B., Graptolite faunal distribution, *Geol. Jour. Special Issues*, **4** (1969), 47—60.