



论文

华南早-中奥陶世主要环境下笔石动物的多样性与生物地理分布

张元动^{①*}, 陈旭^①, Dan GOLDMAN^②, 张举^①, 成俊峰^①, 宋妍妍^①^① 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008;^② Department of Geology, College of Arts and Sciences, University of Dayton, 300 College Park, Dayton, Ohio 45469-2364, USA

* E-mail: ydzhang@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2010-06-22; 接受日期: 2010-09-02

国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806402)、科技部基础性工作专项(编号: 2006FY120300-4)、国家科技重大专项任务(编号: 2008ZX05008-001-001)和 IGCP503 项目资助

摘要 根据华南奥陶纪滨岸-内陆棚-外陆棚-斜坡-盆地等 6 种主要环境下笔石动物的多样性统计分析, 表明奥陶纪滨岸地带的笔石多样性相对较低, 随着海水加深和离岸趋远而逐渐增高, 在陆棚边缘-斜坡上部水域达到最高, 进入盆地则又有所降低. 以笔石带为时间卡尺的分析显示, 笔石的多样性演化在不同环境下存在显著差异, 在近岸和陆棚环境下, 早、中奥陶世的笔石序列是不全的、间断的, 存在不同程度的缺失现象, 而在陆棚边缘-斜坡环境下, 笔石序列则完全连续分布. 综合研究显示, 华南奥陶纪笔石多样性呈阶梯状递增的趋势, 从早奥陶世至晚奥陶世桑比期存在三个明显的峰值, 分别位于早奥陶世弗洛中期、中奥陶世大坪晚期-达瑞威尔初期、中奥陶世达瑞威尔期末, 这三次高峰与华南的几次海平面上升时期大致对应, 表明笔石动物的辐射演化可能与海平面上升事件有密切关联. 对 *Pseudisograptus* 等 4 个典型案例开展生物地理分析, 表明华南早、中奥陶世的笔石存在较明显的深度分带现象, 多数类群呈与古海岸线或大陆边缘平行的地理分布格局, 并受到离岸远近的影响.

关键词
奥陶纪
笔石
多样性
生物地理
古环境
华南

作为一种营浮游生活的海洋群体生物, 笔石动物在“古生代演化动物群”中占有不可替代的重要地位^[1]. 在奥陶纪生物大辐射过程中, 笔石动物的多样性发生了急剧增长, 不仅笔石种数激增, 生态空间也得到极大扩展, 从寒武纪末的限于海底固着扩展到奥陶纪大量在海水中浮游, 并从陆棚浅水扩展到斜坡乃至深水盆地^[2,3]. Cooper 等^[4]首次研究了奥陶纪澳洲、波罗地、阿瓦隆尼亚(英国)等不同纬度带板块的笔石动物多样性, 认为笔石的分异度变化、起源和灭

绝等主要演化事件与全球性海洋环境变化(如海平面)相关, 笔石多样性与纬度的关联仅表现在早奥陶世澳洲(低纬度)较显著地高于阿瓦隆尼亚(高纬度); 他们同时认为晚奥陶世笔石在阿瓦隆尼亚率先发生多样性下降事件与纬度无关. 这样, 不同块体或地区的多样性差异究竟是受其纬度、洋流、水温等因素的控制? 还是受海水深度、营养源和离岸距离等的影响? 抑或它们本来就属于不同的沉积环境?

迄今为止, 对同一个块体上多种古环境下的笔

石多样性研究还非常欠缺,这主要是由于全球范围内具有这种地质背景的地区屈指可数.因此,有专家提出应详细剖析华南和波罗地这样奥陶系相对完整、多种沉积相并存的典型地区,以探讨不同地质背景下生物多样性的分布特征和演化趋势.在华南,近年来已开展了奥陶纪一些化石门类的多样性研究,如三叶虫^[5]、腕足动物^[6]、笔石动物^[2,3,7,8]、双壳类^[9]、头足类^[10]和疑源类^[11]等,初步揭示了华南块体上多门类化石的多样性演化特征.其中,关于笔石的多样性按江南区和扬子区两种地质背景加以区分和研究,结果表明这两种不同背景下的多样性存在较大差异^[3].但显然,这还远不足以涵盖华南奥陶纪多样化的各种沉积环境.因此本文参照近年来他人对华南奥陶纪沉积相带的划分,区分出 6 种主要的古环境,在此基础上分别统计早、中奥陶世的笔石多样性,并加以对比,以探讨各种主要环境下笔石的多样性分布格局和演化型式.同时,这也有助于评估以往获得的整个块体的笔石多样性是否真实,或者只是不同埋藏条件的反映.

以往一些笔石专家认为,奥陶纪不同地区笔石动物群的组成和类型受到纬度和温度的控制^[12-15],可以分为高纬度的“大西洋动物群”和低纬度的“太平洋动物群”两种,前者主要包括西欧地区,后者主要包括澳洲、北美等地^[15,16].但是,近年来的最新研究表明一些过去认为是“太平洋动物群”典型分子的笔石种也见于西欧等地,表明纬度对动物群组成的影响作用可能不像过去认为的那么显著.一些地区之间在笔石动物群组成上的差异可能只是海水深度、营养源、含氧量等因素的反映,而与纬度关系不大.本文选择 *Pseudisograptus* 等 4 种代表性的笔石类型,对它们在华南各种沉积环境下的地理分布进行详细分析,以揭示华南奥陶纪笔石动物的生物地理分布特征,并探讨其控制因素.

1 华南奥陶纪主要古环境的划分

华南奥陶纪地层普遍发育,其分布格局受华南板块边界、陆内构造活动、古海岸线展布、古地形和古海水化学等因素的控制,自西北向东南方向主要包括三个地层分区:扬子区、江南区和珠江区,在沉积环境上表现为台地-斜坡-盆地格局(图 1).大地构造意义上的华南板块范围更广,通常在北部和西北

部还包括了南秦岭-大别、松潘-甘孜等边缘块体或区域等,南边通常以琼州海峡为界,东南边界情况较复杂,通常以政和-大浦断裂或长乐-厦门-南澳断裂为界.

扬子区(或扬子台地)主要指百色-都匀-吉首-岳阳-石台一线以北、红河-哀牢山断裂以东、康定-广元-汉中-城口-襄樊-武汉-九江-合肥一线以南的区域,东北方向有可能延伸到朝鲜半岛南部.本分区奥陶系地层分布广泛,以灰岩、泥灰岩为主,夹页岩,生物相以介壳化石与笔石的混生和交替产出为特征,奥陶纪地层厚度 300~500 m 左右,属稳定浅海台地相沉积.张允白等^[17]根据该区的早奥陶世末-中奥陶世地层沉积特征,将该区划分出大体相互平行、沿北东-南西向呈狭长条带状展布的 6 个沉积相带,自西向东依次为:近岸沙砾质沉积相带、近岸砂质-泥质沉积相带、内陆架泥质夹碳酸盐沉积相带、浅外陆架碳酸盐夹泥质沉积相带、浅外陆架含泥质碳酸盐沉积相带、浅外陆架边缘碳酸盐沉积相带.刘建波^[18]对其中部分沉积相带的界线做了少量修改,并在此基础上探讨了中上扬子区的海平面变化.鉴于后三个沉积相带之间差别较小,不易区分,有的沉积类型分布范围非常局限,且含笔石较少或不含笔石(如湖北宣恩、湖南张家界、安徽石台等地),本文为讨论方便,将其合并为一个沉积相带——外陆棚碳酸盐夹泥质沉积相带(图 1 中的 D).

另外,扬子区在早奥陶世(特别是特马豆克期)的沉积相分布格局可能与上述早奥陶世末-中奥陶世存在一定差别,部分沉积相带的边界会有少许变化,但总体上沉积环境从西边古陆向东依次为近岸、内陆棚、外陆棚的基本格局没有变化,每个沉积相带与其主要依托剖面的关系也保持稳定,因此对于统计和比较区域间的笔石生物多样性而言,上述划分仍然适用.对黔中古陆的隆升事件和影响范围目前尚有争议,由于其上方覆盖了很厚的中生代地层,未见奥陶系露头,因此本文只在图上标出其大体位置,不对该事件与周边地区沉积相的关系做详细讨论,而留待将来进一步研究.

江南区指位于扬子区以东南、绍兴-江山-宁乡-隆回-遂宁一线以西北的狭长条带,最初作为珠江区的一部分,后来因其具有典型的浅水台地向深水盆地过渡的地层性质,与典型的珠江区地层有显著差异,被独立作为江南区加以研究讨论.张允白等^[17]

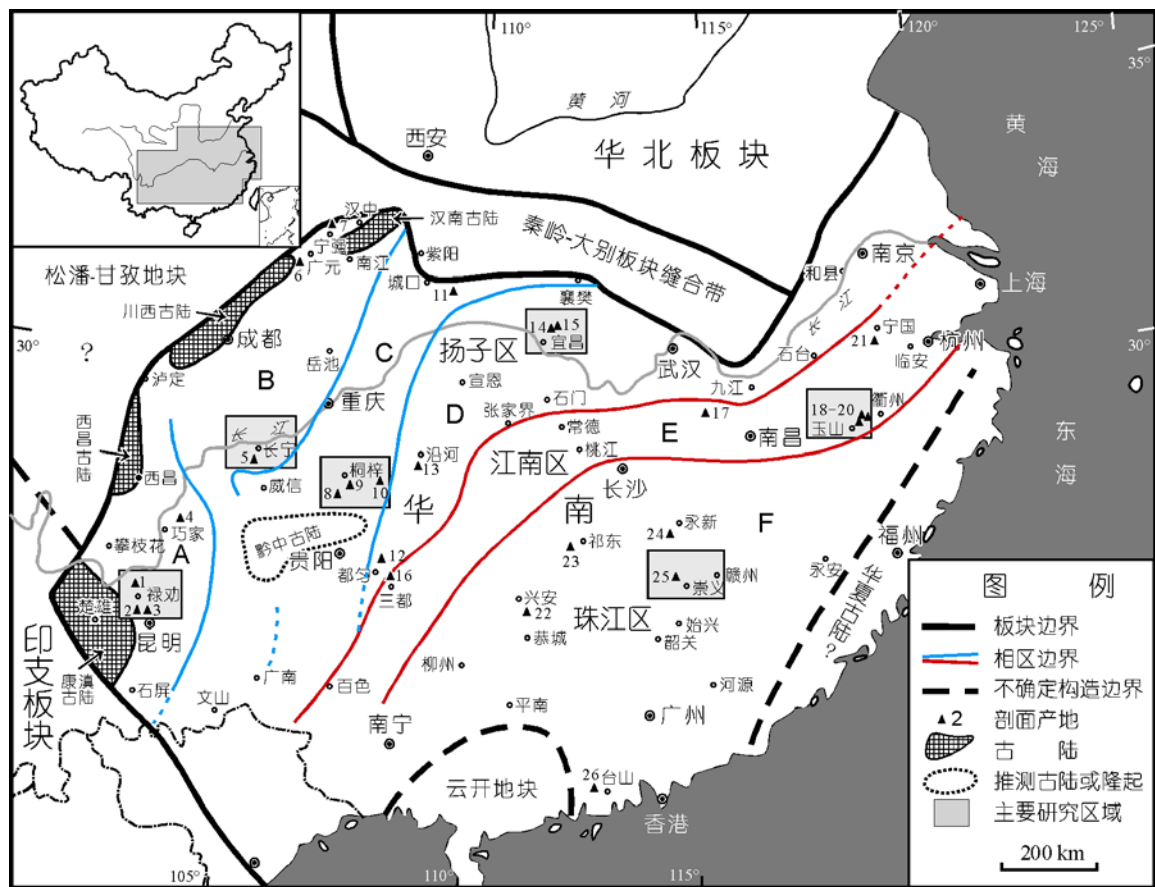


图1 华南早-中奥陶世浅水-深水环境若干主要含笔石地层剖面的地理位置

沉积相带类型(据文献[17, 18]略有修改)。A, 近岸砂砾质沉积相带; B, 近岸砂泥质沉积相带; C, 内陆棚泥质夹碳酸盐沉积相带; D, 外陆棚碳酸盐夹泥质沉积相带; E, 陆棚边缘-上斜坡泥质夹碳酸盐沉积相带; F, 下斜坡-盆地泥质沉积相带。地层剖面: 1, 云南禄劝桂花箐和迎春里; 2, 云南武定沙朗; 3, 云南昆明二村; 4, 云南巧家大包厂; 5, 四川长宁双河; 6, 四川广元谭家沟; 7, 陕西宁强赵家坝; 8, 贵州遵义大角寺; 9, 贵州桐梓红花园; 10, 贵州湄潭五里坡; 11, 重庆城口厚坪; 12, 贵州麻江乐埠; 13, 贵州沿河沙坨渡; 14, 湖北宜昌黄花场; 15, 湖北宜昌陈家河; 16, 贵州三都下燕高; 17, 江西武宁官塘源; 18, 江西玉山陈家坞; 19, 浙江常山黄泥塘; 20, 浙江江山横塘; 21, 安徽宁国胡乐滥泥湖; 22, 广西兴安升坪; 23, 湖南祁东双家口; 24, 江西永新七溪岭; 25, 江西崇义对耳石; 26, 广东台山深井

将该区划分出 3 个沉积相带^[17]: 深外陆架斜坡泥质夹砂质和碳酸盐沉积相带、深外陆架斜坡泥质夹粉砂质沉积相带、深外陆架斜坡泥质和碳质沉积相带。其中前 2 个沉积相带代表了典型的江南过渡区地层沉积(相当于本文的E带), 而最后一个沉积相带以湖南祁东等地的奥陶系为代表, 以黑色笔石页岩相为特征, 与赣南崇义等地的典型盆地相地层在地层序列、主要岩性和化石组份等方面均非常相似, 因此本文将将其并入珠江区。

珠江区包括江南区以东南、政和-大浦断裂以西、琼州海峡以北的广大区域。该区的奥陶系以黑色笔石页岩、板岩和粉砂质板岩为特征, 富含笔石等浮游

相生物化石, 缺少底栖生物化石, 代表远岸深水盆地的沉积环境(相当于本文的F带)。珠江区以东的地层性质不明, 在奥陶纪可能表现为一个古陆(即古地理意义上的华夏古陆), 但对该古陆的性质、存在时限和活动过程等长期存在争议(包括是否属于华南板块的一部分等), 近年来再次成为热点^[19, 20], 因与本文关系不大, 在此不做详细讨论。

1.1 近岸砂砾质沉积相带(禄劝-武定-昆明)

在扬子区的西南部边缘, 存在康滇古陆和西昌古陆, 围绕古陆周边沉积了一套奥陶纪近岸砂砾质地层, 但地层序列不全(图 1 中的A)。在滇东北的禄

劝、武定、昆明和巧家、川西南的越西和泸定等地, 由于离康滇古陆和西昌古陆较近, 陆源碎屑供给较充分, 广泛形成了以粗碎屑岩为主的地层, 如汤池组、红石崖组和巧家组等(其中红石崖组中还夹含多套红层), 广泛发育交错层理等浅水沉积构造和*Cruziana*等浅水遗迹化石^[21~23], 含较低分异度的底栖壳相化石和笔石等浮游生物化石. 笔石通常仅见于汤池组、红石崖组和巧家组等地层中的少数几个泥岩薄层内, 包括 *Kiaerograptus*, *Expansograptus* 和 *Corymbograptus* 等, 以两枝平伸或下曲的笔石类型为特征, 分异度低, 且垂向分布不连续. 川西南的汉源和峨眉山等地发育有罗汉坡组、大乘寺组等碎屑岩地层, 粗细碎屑岩交替构成韵律, 其中少量薄层含有与红石崖组相似的笔石, 可能也属于该沉积相带.

1.2 近岸砂泥质沉积相带(广元-宁强-南江-长宁)

在扬子区的西北边缘, 围绕川西古陆和汉南古陆的周边存在发育程度不等的奥陶纪地层, 以广元谭家沟、宁强赵家坝、南江桥亭等剖面为代表, 在奥陶纪沉积了一套砂砾质和砂泥质为主的地层(图1中的B), 包括赵家坝组(砾岩和含砾砂岩)、西梁寺组、谭家沟组、宝塔组等, 但受大巴山隆起和宜昌上升等构造运动的影响, 在广元和南江等古陆边缘普遍缺失部分奥陶纪地层^[24~26]. 在离岸稍远的长宁双河, 发育完整的以砂泥质为主的下、中奥陶系地层序列, 包括万卷书组、葡萄井组和大官山组, 上奥陶统则与黔北地区相似, 包括宝塔组、涧草沟组和五峰组等^[27]. 该沉积相带中的笔石主要见于西梁寺组、谭家沟组和大官山组等地层中的泥岩和粉砂质泥岩夹层, 早、中奥陶世的类型包括 *Ptilograptus*, *Acrograptus*, *Didymograptellus*, *Expansograptus*, *Undulograptus*, *Didymograptus*, “*Glyptograptus*” 等, 以两枝下垂到平伸的对笔石类和攀合的双笔石类占优势, 总体分异度不高, 标本多以压扁薄膜形式保存.

1.3 内陆棚泥质夹碳酸盐沉积相带(桐梓-遵义-城口)

该沉积相带主要包括重庆大部分地区(城口、华蓥山、綦江)、川南(古蔺)、黔北(桐梓、遵义、湄潭)及部分滇东北地区(威信、镇雄等)(图1中的C), 以泥质碎屑岩为主, 夹少量碳酸盐, 含有丰富的腕足动物、三叶虫、棘皮动物等底栖壳相化石, 以及笔石和

疑源类等浮游生物^[2,11]. 其中早、中奥陶世笔石普遍见于泥质碎屑岩地层, 产出层位较多, 丰度较高, 分异度也比砂泥质沉积相带(B带)高, 主要类型包括 *Acrograptus*, *Didymograptellus*, *Tetragraptus*, *Azygograptus*, *Pseudophyllograptus*, *Phyllograptus*, *Corymbograptus*, *Expansograptus*, *Xiphograptus*, *Didymograptus*, *Undulograptus*, *Hustedograptus*, *Proclimacograptus*, *Pseudoclimacograptus*, *Gymnograptus*, *Prolassiograptus*, *Haddingograptus* 和 *Dicellograptus* 等, 标本多以压扁薄膜形式保存. 在贵州凤冈等地还发育有早奥陶世弗洛期的生物礁. 该沉积相带的奥陶系序列完整齐全, 未见缺失, 主要包括桐梓组、红花园组和湄潭组. 十字铺组、宝塔组、涧草沟组和五峰组. 在该沉积相带的北部城口一带, 奥陶系的泥质含量更高, 形成独特的岩石地层序列, 自下而上包括杨家坝组、大槽组、营盘组、厚坪组、庙坡组、宝塔组、涧草沟组和五峰组. 在城口以北的陕南紫阳等地, 在构造上属于扬子板块边缘的南秦岭-大别带, 在奥陶纪期间海水较深, 形成一套以细碎屑岩为主、含较多笔石的地层^[28], 其地层序列及笔石化石类型与扬子台地(黔北等地)有一定差别, 但可与江南斜坡带进行对比, 显示了与江南区类似的沉积环境.

1.4 外陆棚碳酸盐夹泥质沉积相带(宜昌-远安-南漳-京山)

该沉积相带主要包括宜昌三峡地区(宜昌、远安、兴山)、渝-黔-湘-鄂交界地区(沿河、思南、秀山)、黔东部分地区(麻江)(图1中的D), 奥陶系主要以碳酸盐岩夹泥岩为特征, 序列齐全, 自下而上包括南津关组、分乡组、红花园组、大湾组、牯牛潭组、庙坡组、宝塔组、临湘组和五峰组^[29]. 碳酸盐中富含腕足动物、三叶虫、苔藓虫和棘皮动物等多门类壳相生物化石, 泥岩中则富含混合相化石, 除壳相化石外还含有丰富的笔石和疑源类等浮游生物化石^[30]. 该沉积相带的早、中奥陶世笔石主要分布在南津关组、分乡组、大湾组和庙坡组(底部)的页岩夹层中, 类型包括 *Rhabdinopora*, *Bryograptus*, *Hunnegraptus*, *Clonograptus*, *Acrograptus*, *Didymograptellus*, *Pseudophyllograptus*, *Phyllograptus*, *Corymbograptus*, *Tetragraptus*, *Azygograptus*, *Expansograptus*, *Pseudotrigraptus*, *Exigraptus*, *Undulograptus*, *Xiphograptus*, *Hustedograptus* 和 *Haddingograptus* 等, 晚奥陶世桑比

期笔石主要见于庙坡组, 包括 *Nemagraptus*, *Dicellograptus*, *Dicranograptus*, *Leptograptus*, *Orthograptus*, *Corynoides*, *Pseudazygograptus*, *Archiclimacograptus*, *Pseudoclimacograptus*, *Hustedograptus*, *Haddingograptus*, *Normalograptus* 和 *Lasiograptus* 等. 在该相带北部的京山和南漳等地, 奥陶系序列中泥质含量有所增加, 与宜昌三峡地区情况有所区别.

1.5 陆棚边缘上斜坡泥质夹碳酸盐沉积相带(黔南-湘中-浙赣三山地区)

该沉积相带相当于江南过渡区, 基本上沿北东-南西向呈条带状分布, 西北侧与扬子台地相地层过渡, 东南侧与珠江盆地相地层过渡(图1中的E). 在东部地区, 如浙西(常山、江山、淳安、桐庐、临安)、赣东北(玉山)和赣北(武宁)等地, 奥陶系地层大多出露较好, 序列较齐全; 而在中部和西部相对出露较差, 剖面较少, 奥陶系上部还缺失一些地层, 如湘西北部分(桃源、桃江)^[31]和黔南(三都)^[32]. 该沉积相带的奥陶系总体上表现为早奥陶世-晚奥陶世桑比期广泛发育大套黑色、灰黑色泥岩、页岩和硅质岩, 夹部分泥灰岩, 如印渚埠组、宁国组、胡乐组和烟溪组等, 其中含有丰富的笔石、疑源类和叶虾类等浮游生物化石. 该沉积相带的笔石层位丰富, 垂向分布连续, 标本大多以压扁薄膜或立体黄铁矿化的形式保存, 结构细节清晰完整. 笔石动物群无论是丰度还是分异度均较高, 主要类型除上述沉积相带D的种类外, 还包括 *Loganograptus*, *Zygograptus*, *Yushanograptus*, *Goniograptus*, *Isograptus*, *Parisograptus*, *Arienigraptus*, *Cardiograptus*, *Pseudisograptus*, *Glossograptus*, *Paraglossograptus*, *Cryptograptus*, *Tylograptus* 和 *Sinograptus* 等. 这些种类未见于沉积相带A~D(浅水台地), 表明是一些深水类型. 该相带腕足动物和三叶虫等均较稀少, 多样性较低(宁国组中发现的腕足动物 *Euorthisina* 指示BA5-BA6 的水体深度, 代表陆棚边缘和上斜坡的沉积环境^[33]). 该区东端从晚奥陶世开始受到华夏古陆向西北方向快速扩展的影响, 在浙西北地区形成了数千米厚的复理式沉积, 如长坞组/于潜组和文昌组/堰口组等, 并出现顶部地层缺失现象. 该区西端在晚奥陶世发育大套浅水粗碎屑沉积(如湖南南石冲组等), 或存在地层缺失(如在贵州三都缺失整个上奥陶统).

1.6 下斜坡-盆地泥质沉积相带(永新-崇义-台山)

该沉积相带相当于珠江区, 主要包括桂北(兴安、恭城)、湘中南(祁东)、赣南(崇义、永新)、广东(始兴、河源、台山)和闽西(永安)等地(图1中的F), 以发育大套深水黑色岩系为主要特点, 如湘中的爵山沟组、七溪岭组、百马冲组、双家口组和城步组^[34], 赣南的七溪岭组、陇溪组、潮汕组和石口组等. 这些地层中普遍缺少腕足动物、三叶虫、棘皮动物、苔藓虫等浅水壳相动物化石, 而含有较丰富的笔石等浮游生物化石^[35,36]. 其中笔石广泛分布于黑色岩系地层中, 序列连续, 标本大多以压扁薄膜的形式保存, 动物群面貌与沉积相带E类似, 但总体分异度较低. 该区奥陶纪地层受到后期构造活动的严重破坏, 断层发育, 构造复杂, 地层序列不连续, 出露零星. 由于广西运动的影响, 该区的晚奥陶世至志留纪存在不同程度的地层缺失现象.

江绍断裂以东的浙东、闽西一带的奥陶系迄今仅见于福建永安, 其中含笔石化石等^[37], 由于露头孤立, 周围被大量的侵入岩包围, 因此该套地层的形成背景及其与华南的关系有待进一步研究.

2 华南奥陶纪近岸-远岸环境的笔石多样性分布

上述几种沉积相带指示了从古陆边缘到深水盆地的几种典型的沉积环境, 根据上述划分, 我们对每个相带(环境)的笔石动物多样性进行了统计. 我们在每个相带的范围内确定一个主要研究区域, 或者说重点研究区域, 然后依靠区域内其他的一些剖面或点作补充(图1). 对沉积相带A(即以砂砾质沉积为主的近岸环境), 我们着重研究了昆明-武定-禄劝区域, 其中包括昆明二村剖面、武定沙朗剖面、禄劝桂花箐水库剖面 and 迎春里剖面. 对沉积相带B(即以砂泥质沉积为主的近岸环境), 以四川长宁双河剖面为重点. 对沉积相带C(以泥质为主夹部分碳酸盐的内陆棚海洋环境), 主要根据黔北遵义地区的若干条研究程度较高的剖面, 同时结合重庆城口厚坪剖面. 对沉积相带D(以碳酸盐为主夹部分泥质沉积的外陆棚环境), 着重研究宜昌黄花场和陈家河两条剖面, 结合远安界岭和真金剖面的研究. 对沉积相带E, 即以细碎屑的黑色泥质沉积夹少量碳酸盐沉积的陆棚边缘-上斜

坡环境,我们以浙赣交界的三山地区(江山-常山-玉山)为重点,同时对赣北武宁、湘西北的桃源和贵州三都等地也进行了研究和统计合并.对沉积相带 F,即以黑色泥质沉积为特征的下斜坡-盆地环境,赣南崇义和永新的奥陶系剖面是序列相对较清楚的,化石也较丰富且有代表性,此外在湘中南的祁东、桂北的兴安-恭城、广东的台山也有较好的奥陶系出露.

2.1 笔石多样性的统计原则

在笔石多样性统计方法上,如何对华南不同环境背景下的笔石动物群进行同层位和等时限的多样性分析对比是一个突出问题.首先是含笔石层位的对比问题,由于华南不同相区在笔石动物群组成特征上的差异,在一些层段上使用了不同的笔石带名称,例如在江南区中奥陶统下部的 *Isograptus caduceus imitatus* 带就是以该地区和珠江区独有的笔石种来命名的,与珠江区的对比不成问题,但与扬子区的对比就只能通过共生的其他笔石种来进行,大体对比到那里的 *Expansograptus hirundo* 带(图 2).其他有一些笔石带是可以在整个华南直接进行对比的,甚至可以与华南以外的主要地区进行对比,如中奥陶统达瑞威尔阶底部的 *Undulograptus austrodentatus* 带和上奥陶统桑比阶底界的 *Nemagraptus gracilis* 带在整个华南均可识别,就可以直接进行对比.对于华南扬子区和江南区的笔石带定义、划分和对比过去已有相应的详细论述^[33,38](参见图 2),这里不再赘述.

其次,还要考虑等时限的问题.总的来说奥陶系笔石带已经分得比较细,间隔也相对比较均等,可能代表了大体相近的时限.但是近年来通过建立复合标准序列的方式,结合同位素年龄的标定,表明即便同一个地区的不同时期的笔石带,在时限上也可以相差甚远,如最新结果显示下奥陶统弗洛阶底部的 *T. approximatus* 带只有 0.28 Ma,而中奥陶统达瑞威尔阶的 *Pseudamplexograptus decoratus* 带却长达 4.9 Ma^[39],二者相差了大约 18 倍.另一方面,不同时期对同一个笔石带时限的估算也会有差异,如上述的 *T. approximatus* 带,Cooper 等^[4]估算其时限为 2.4 Ma,与当前的 0.28 Ma 也相差了约 9 倍.所以,在当前奥陶系同位素年龄值还不够密、精度还不够高的时候,对笔石带时限的差异只能尽量做到相近,比如把一些时限相对较短的笔石带合并在一起组成一个“时间单元”(Time unit)来统计,要做到绝对相等目前还难以

实现.

我们参照国际上对“时间单元”的统一划分和最新的时限估算^[4,39],也将华南从奥陶纪初至晚奥陶世桑比期初划分为 14 个“时间单元”,并与澳大利亚的标准进行了逐一对比,这样我们就可以参照这些“时间单元”的时限来估算笔石多样性的变化(图 2).这些“时间单元”的划分大多数可以与 Webby 等^[40]提出的“时间段”(Time slice)一一对应,但在一些界线上不完全一致,如第 2“时间单元”的底界位于“时间段”1a 之内,第 4“时间单元”对应“时间段”1c+1d.从最新的对“时间单元”时限的估算结果来看,单元之间存在一定差异(0.28~4.9 Ma),平均 2.47 Ma.如果按 Webby 等^[40]采用的“时间段”来估算的话,也存在类似的误差,如 1a 和 1b 的平均时限约为 2.39 Ma,1c 和 1d 的平均时限为 0.99 Ma,2a 为 0.28 Ma.这说明,不论是对“时间单元”还是对“时间段”时限的估算都还需要进一步改进,一方面需要补充和完善笔石的复合标准序列,另一方面也需要有更多、更密的同位素年龄.

根据划分的“时间单元”,我们对华南 6 种主要古环境下的笔石多样性进行了统计估算.统计遵循以下原则:

(1) 只要是在该“时间单元”内出现的、明确的笔石属和种,不论其延限贯穿该单元还是限于单元内,均计为 1.

(2) 对一些保留命名的笔石种,采取以下原则: 1) 如果在某一“时间单元”内的一个属内已有明确的种,那么该属的未定种(含无法鉴定到种的类型,例如 *Tetragraptus* sp. 和 *Tetragraptus* sp. indet.) 就不再计入. 2) 已有一个笔石种的相似种也不再计入,例如同时有 *Corymbograptus deflexus* 和 *Corymbograptus* cf. *deflexus*, 则只计为 1 个种. 3) 明确鉴定为某个待定名的新种(尽管未给出种名),如 *Tetragraptus* sp. nov., 单独计为 1 个种. 4) 如果在该“时间单元”内的某个属下无明确的种名,而只含有未定种,则计为 1 属 1 种. 5) 如果一个种下含有几个亚种,则只计为 1 种.

(3) 笔石属的同物异名涉及内容较多,超出本文内容范围,这里仅对若干与本文多样性统计密切相关的笔石属说明如下: 1) *Etagraptus* 和 *Eotetragraptus* 均为 *Tetragraptus* 的异名,不再单独计算,但 *Pendeograptus* 是单独的属. *Expansograptus*, *Acrograptus*, *Corymbograptus*, *Didymograptellus* 等均为单独的属,而不包括在广义的 *Didymograptus* 之下. 2)

Pendiosalicograptus 一属由焦世鼎建立^[41], 是基于 *Yushanograptus* 的一种独特保存状态建立的, 不再单独计属。3) *Apiograptus* 与 *Exigraptus* 在形态结构上明显不同, 均为单独的属。

(4) 珠江区的笔石主要根据江西崇义和广东台山地区的数据。由于这些地区的奥陶纪地层受后期构造活动的影响较大, 其中的笔石标本大多发生不同程度的变形, 要准确鉴定有一定难度(容易定为新种, 特别是特马豆克期笔石)^[42-45], 因此所获得的多样性结果有可能比实际情况略高。

(5) 笔石多样性统计结果可能会受到不同岩相(即不同的保存环境)的影响。例如碳酸盐岩和含有大量生物扰动的碎屑岩可能更不适宜笔石的保存, 这有可能会造成一定程度上低估这些相应环境下笔石的多样性, 但究竟低估到何种程度目前尚无法确定。从宏观来看, 沉积相或岩相的分异在更大程度上体现了史前生物生存环境(而非保存环境)的差异。

(6) 另一个可能对多样性评估造成偏差的是采样的不均衡性。不同时间段和不同地区的某些多样性差异可能是由采样偏差引起的, 而非新生率和灭绝率的变化所致。例如, 一个地区比另一个地区露头更多、采样更细, 可能导致所得的多样性较高。当前华南各相带的纵向多样性型式均较稳定, 因而不大可能是采样差异的结果。不过, 针对沉积相带之间的“时间单元”内比较, 我们将在后续研究中对采样做标准化处理。

2.2 笔石动物多样性的近岸-远岸分布

根据上述统计原则获得的华南笔石多样性结果显示, 在大多数时期, 笔石多样性在滨岸地带相对较低, 向着远岸方向逐步随着水深增加而增高, 在斜坡上部达到最高值, 到斜坡下部和深水盆地则又有所降低(图 2, 3)。

在禄劝和昆明等地靠近康滇古陆、以砂砾质沉积为主的近岸环境, 笔石多样性不仅极低, 而且在纵向上不连续。迄今为止, 该区域的含笔石层位主要包括汤池组上部、红石崖组和巧家组中的个别层位, 其余地层均未见笔石, 晚奥陶世地层则大部分缺失。所含的笔石属种也屈指可数, 在汤池组近顶部见有 *Kiaerograptus*, *Expansograptus* 和 *Acrograptus*, 在红石崖组内含有 *Corymbograptus* 和 *Didymograptellus*, 在

巧家组上部有 *Pseudoclimacograptus* 等。这种高度不连续的笔石层位分布和极为有限的属种类型, 揭示了古陆周围近岸环境下非常低的笔石动物多样性, 或许过于近岸的古海洋环境在绝大多数时候都不适合笔石动物生存。这一现象同时也表明, 该区域发现的这些笔石动物很可能是外来的, 它们或许只在环境适合或允许的时候才进入到该区域。此外, 这种古陆周围的近岸浅水环境常会因海平面的变化而缺失一些地层记录^[46,47], 该地区的地层记录是否完整也需要进一步研究。

在四川长宁等地以砂泥质沉积为特征的近岸环境下, 早、中奥陶世笔石的多样性仍然非常低, 通常在每个“时间单元内”只有 2~3 个属, 但纵向上笔石层位显著增多, 序列已较为连续, 仅在特马豆克期早期和中期、弗洛期初、达瑞威尔期早期和晚奥陶世桑比期初等时期缺失记录(图 2, 3)。因此, 在早、中奥陶世的大多数时期, 该区域的古环境已适合部分笔石动物的生存和埋藏, 但类型不多, 无论在属级还是种级层面上都非常有限。

在贵州遵义、桐梓、湄潭等地以泥质碎屑岩为主、夹含少量碳酸盐岩的内陆棚海洋环境下, 早、中奥陶世的笔石多样性较之古陆周边有了显著的增多, 通常可以达到每个时间单元内有 5~10 个属, 在某些特定层段甚至更高, 如在第 9 单元(中奥陶世大坪期)达到 16 属 29 种, 在第 13 单元(中奥陶世达瑞威尔末期)更达到 18 属 35 种。但在奥陶纪的早期, 该区域仍然缺失笔石记录, 显示仍然不适合它们的生存, 如在黔北地区以桐梓组的白云质灰岩夹灰岩为特征, 在川北广元则以赵家坝组的砾岩和含砾砂岩为特征, 笔石完全缺失, 甚至地层也可能是不全的。

在以湖北宜昌三峡地区为代表的、以碳酸盐岩为主夹泥岩的外陆棚环境下, 在早、中奥陶世大多数时期的笔石多样性比较稳定, 大体与黔北地区相当, 或稍低一些。但是, 在奥陶纪初, 该地区已有零星的、低分异度的笔石记录, 在晚奥陶世桑比期(庙坡组)有一次大爆发, 达到空前的 17 个属 37 个种, 这可能与庙坡组独特的“陆内凹陷”沉积环境有关, 但也表明当时该区域已经比较适合笔石动物的生长。值得一提的是该区域在达瑞威尔期的地层以一套碳酸盐岩为特征(牯牛潭组), 普遍缺失笔石动物化石, 与华南其他沉积相带有明显区别。

在以浙赣交界的“三山”地区为代表的、以黑色泥

晚奥陶世	桑比期	TS	华南		澳洲		时间单元	时限 (Ma)	华南奥陶系沉积相带与笔石多样性 (属/种数)						华 南 A-F
			上扬子区	江南区					A	B	C	D	E	F	
中奥陶世	达瑞威尔期	5a	<i>N. gracilis</i>	<i>N. gracilis</i>	Gi 1	<i>N. gracilis</i>	14	4. 51	—	—	—	17/37	27/71	13/17	30/88
		4c	<i>Gym. linmarssoni</i>	<i>'H. teretiusculus'</i>	4	<i>Archicl. riddellensis</i>	13	2. 18	4/4	3/5	18/35	2/2	34/79	21/49	44/99
			<i>D. murchisoni</i>	<i>Pter. elegans</i>											
		4b	<i>D. artus</i>	<i>Nichol. fasciculatus</i>	3	<i>Pseudocl. decoratus</i>	12	4. 9	—	7/15	7/8	—	20/36	15/22	29/53
			<i>U. intersitus</i>	<i>Acrogr. ellesae</i>											
		4a	<i>U. austro-</i>	<i>U. sinicus</i>	1	<i>U. austro-</i>	10	0. 97	4/6	5/9	4/5	24/48	18/37	27/56	
			<i>austro-</i>	<i>dentatus</i>											<i>Aren. zhe-</i>
	大坪期	3b	<i>Exigr. clavus</i>	<i>Exigr. clavus</i>	Ya 2	<i>Card. morsus</i>	9	2. 9	—	3/3	16/29	6/11	18/56	23/71	23/72
		3a	<i>Exp. hirundo</i>	<i>I. c. imitatus</i>	3-4	<i>Onc. upsilon</i>									
	早奥陶世		弗洛期	2c	<i>Az. suecicus</i>	<i>Az. suecicus</i>	Ca 2	<i>I. v. victoriae</i>	8	2	—	1/1	8/14	7/10	10/17
<i>Cor. deflexus</i>		<i>Cor. deflexus</i>			1	<i>I. v. lunatus</i>									
2b		<i>Did. eobifidus</i>		<i>Did. 'protobifidus'</i>	Ch 2	<i>I. primulus</i>	7	1. 44	—	3/17	10/25	5/9	10/43	13/33	13/58
		<i>Acrogr. filiformis</i>		<i>Pend. fruticosus</i>		1									
2a		?		<i>T. approximatus</i>	Be 2	<i>Pend. fruticosus</i>	6	4. 57	2/11	2/4	5/10	2/2	11/35	10/23	19/64
				3		<i>T. approximatus</i>									
特马豆克期		1d	<i>Hunnegr. copiosus</i>	<i>'Adelograptus Clonograptus'</i>	2b	<i>Aran. murrayi</i>	4	1. 97	3/3	1/1	2/3	4/12	3/5	5/11	11/22
		1c	<i>Acanthogr. sinensis</i>												
		1b	<i>Bryograptus tintinniformis</i>	<i>Aor. victoriae</i>	La 2a	<i>Aor. victoriae</i>	3	1. 45	—	—	—	1/1	8/12	5/9	8/13
				<i>R. f. anglica</i>		1b									
	1a	<i>Rhabdinopora flabelliformis</i>	<i>An. matanensis</i>	1a	<i>Anisograptus</i>	2	3. 48	—	—	—	2/3	9/20	2/7	9/22	
		<i>R. f. parabola</i>	Pre-La	<i>R. f. parabola</i>	1										2. 25
				<i>(I. fluctivagus)</i>											

图 2 华南奥陶系笔石带的对比及多样性统计

按文献[4, 39]的“时间单元”统计, —表示无笔石记录

质沉积为主夹少量碳酸盐岩的陆棚边缘-上斜坡的环境下, 早、中奥陶世的笔石动物表现出很高的多样性(图 3). 从奥陶纪一开始的第一“时间单元”就有 5 个属, 在整个早奥陶世基本维持在 5~10 属左右, 在属级多样性上变化不大, 但在种级多样性上随时间有较明显的增加, 在弗洛期中晚期的第 7“时间单元”, 已达到 43 个种的分异度. 中奥陶世是该区域笔石动物大爆发的主要时期, 无论是在属级还是种级上均有大幅度的增长, 通常达到 18~24 个属, 在多样性最高的第 13 单元(达瑞威尔晚期)达到巅峰的 34 属 79 种, 说明该区域当时已非常适合笔石动物的生长, 这种情况延续到晚奥陶世桑比期, 仍有 27 个属 71 个种. 该区域笔石的高多样性在一定程度上可能与黑色泥岩沉积环境缺少底栖生物扰动、适合笔石埋藏有关, 但更大程度上还是反映了该区域当时的海水环境非常适合笔石的生长, 比如还出现了一些其他浅水区域所缺少的深水笔石类型, 如 *Isograptus*, *Pseudisograptus*, *Parisograptus*, *Cardiograptus*, *Oncograptus*

和 *Arienigraptus* 等. 正是因为这些深水类型的出现, 使得该区域的笔石更趋多样化.

在赣南、湘中南、桂北和广东等地(珠江区)、以黑色碳质泥岩沉积为特征的下斜坡-盆地环境下, 奥陶纪笔石动物群较之上斜坡环境在总体上略有减少, 但仍然保持了相对较高的态势(图 3). 其中, 在第 7~9“时间单元”, 即 *Isograptus* 等深水笔石高度繁盛和多样化的时期, 其总体的笔石多样性甚至超过了上斜坡区域, 表明这些深水笔石类型的出现驱动了该区域总体多样性的增长.

综上所述, 华南早、中奥陶世在古陆周边的近岸、内陆棚、外陆棚、陆棚边缘-上斜坡、下斜坡-盆地等不同环境背景下存在多样性演化型式上的差异. 近岸环境下含笔石层位零星稀少, 多样性极低, 多数地层未见笔石; 内陆棚环境下笔石在纵向上大体连续分布, 笔石动物的丰度较高, 但属种多样性总体上仍不高; 外陆棚环境下的笔石多样性总体上较低, 但在纵向上波动较大, 一些层段完全缺失笔石(如中奥

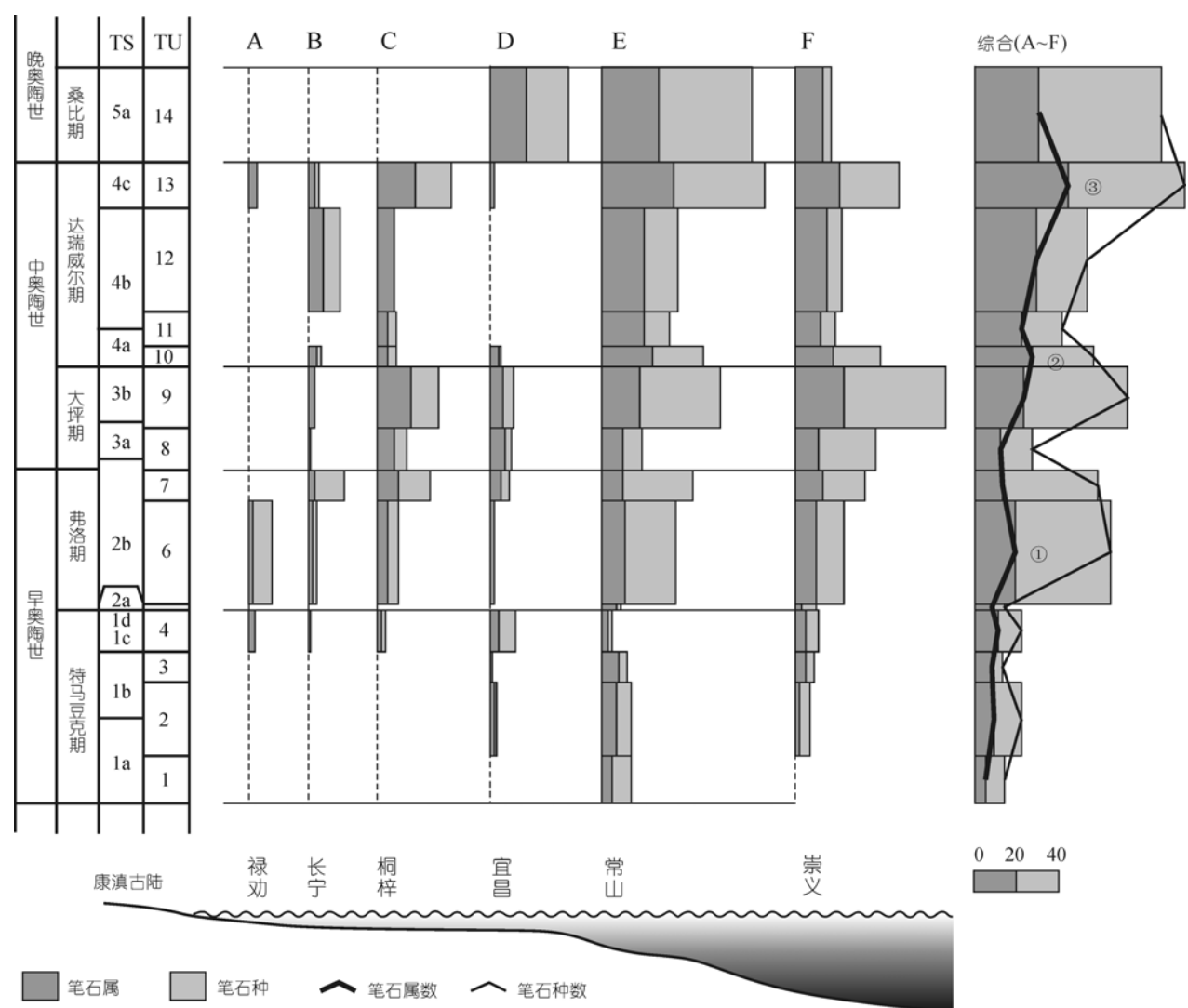


图3 华南滨岸-陆棚-斜坡-盆地的笔石多样性分布

陶世达瑞威尔期), 一些层段则富含高度多样化的笔石(如晚奥陶世桑比期), 可能一定程度上受到岩相变化的影响; 在陆棚边缘-上斜坡环境下, 笔石多样性是最高的, 而且在纵向上基本连续分布, 其中在奥陶纪初-晚奥陶世桑比期完全连续分布, 各个时期的多样性均高于近岸和陆棚环境; 下斜坡-盆地环境下的笔石多样性演化型式与陆棚边缘-上斜坡环境非常类似, 惟总体上多样性略低一些, 显示了从近岸向远岸海洋环境下笔石多样性减少的趋势。

华南奥陶纪陆棚边缘-上斜坡水域笔石的高多样性与美国内华达盆地的情形非常类似, 那里奥陶纪笔石的最高多样性也是位于大陆边缘的水域内^[48],

这可能与该水域是上升洋流的活动区、同时也是缺氧层(或贫氧层)有关^[48-50]。现代海洋中浮游动物的最大多样性也位于该区域, 就是因为上升洋流带来丰富的营养物质, 导致该水域浮游生物高度繁盛。

我们对整个华南早奥陶世至晚奥陶世桑比期的笔石多样性进行了合并统计。结果显示, 其多样性从奥陶纪初的 5 属 14 种开始增加, 呈阶梯状递增的趋势, 存在三个峰值, 分别是: (1) 第 6 单元(早奥陶世弗洛中期)的 19 属 64 种, (2) 第 9~10 单元(中奥陶世大坪晚期——达瑞威尔初期)的 27 属 56 种, (3) 第 13 单元(中奥陶世达瑞威尔期末)的 44 属 99 种。种级多样性的轨迹与属级基本类似, 惟第二个种级多样性

峰值(在第9单元,即中奥陶世大坪晚期)略早.这三个峰值与华南早、中奥陶世的几次高海平面时期大致对应(参见文献[18, 51],表明笔石动物的辐射可能与海平面上升事件存在密切关联.这里特别需要一提的是,本文着重探讨笔石多样性的演化型式(特别是阶梯状递增的3次高峰)与环境变化可能存在的关联,对于笔石自身的系统演化(生物内因)不做讨论(参见文献[7, 8]).华南早、中奥陶世笔石的多样性演化趋势还可与澳洲、波罗地、阿瓦隆尼亚等板块进行良好对比,

分析显示各个地区均存在三个显著的峰值,但不同地区峰值到来的准确时间点略有差异,反映了全球性变化背景下地区性特征对笔石多样性存在一定的影响^[33].

3 华南奥陶纪部分笔石类群的地理分布

在总结中国奥陶纪笔石的演化、分类和分布时,穆恩之^[52]提出中国早、中奥陶世的笔石按动物群类型分为华中型和华南型,前者位于扬子区,在组成上类似于西欧的“大西洋笔石动物群”;后者对应于广义的珠江区,接近澳洲和美洲的“太平洋动物群”.通常认为,两大动物群分别代表高纬度和中低纬度的笔石类群组合,“大西洋笔石动物群”以*Azygograptus*, *Didymograptus*(即上层下垂对笔石,如*D. murchisoni*, 达瑞威尔期)、*Gymnograptus*等类群为特征,总体多样性较低(图4(f));“太平洋动物群”具有一些特征的笔石属种,如*Staurograptus*, *Goniograptus*, *Oncograptus*, *Cardiograptus*和*Sinograptus*等,总体多样性较高(图4(j), (m), (o)).一些过去认为属于典型的太平洋动物群的笔石类型,如*Arienigraptus*和*Pseudisograptus*等,近年来通过研究表明也见于西欧地区^[53, 54]. Skevington^[15]认为纬度差异造成的海水温度变化控制了奥陶纪笔石的生物地理分区,导致了两大笔石动物群的分异,太平洋动物群是暖水型的,而大西洋动物群是冷水型的. Finney和Chen^[55]通过把两个动物群的产地投到Scotese当时最新的古地理再造图上进行分析,提出洋流分布和水团特性是造成笔石生物地理分区的主要因素.穆恩之^[52, 56]认为(华南奥陶纪)笔石的生物地理分布是各类笔石以其各自的生活方式适应不同生活环境进行分异的结果,生物地理区也就是生态区.陈旭等^[57-59]通过详细分析华

南从弗洛期至达瑞威尔期各个不同阶段的笔石动物群差异,进一步支持了这一观点,并提出海平面上升导致原本生活在深水区的笔石类型进入到台地水域,认为纬度热梯度、洋流分布和海水深度是造成笔石生物地理分区的主要控制因素.华中型所处的扬子区和华南型所处的珠江区同属于华南板块,板块构造研究和古地理重建显示,整个华南板块在奥陶纪位于中低纬度地区,这表明扬子区与西欧在笔石动物群组成上的相似可能与纬度无关^[2].

一般认为,笔石动物作为一种海洋浮游生物,在地理分布上主要受到古纬度和海水深度的控制,而不像一些底栖生物那样同时还受到底质的控制.张元动和陈旭^[3, 60]对华南中奥陶世*Pseudisograptus*等三个存在密切系统发育关系的生物类群进行了生物地理分析,初步结果显示:从*Pseudisograptus*到早期双笔石类代表*Undulograptus austrodentatus*的演化存在由斜坡-盆地等深水区域逐步向表层水域扩展的过程,在此基础上提出了奥陶纪主要笔石类群的“深水起源-浅水扩散”假说.本文进一步选择具有代表性的*Pseudisograptus*, *Isograptus* + *Parisograptus*, *Undulograptus austrodentatus*及*Corymbograptus turgidus*奥陶纪笔石类群,根据它们在华南的古地理分布特征,开展笔石生物地理分析,探讨奥陶纪笔石地理分布与水深、地形等环境因素的关系.

3.1 *Pseudisograptus*

Pseudisograptus(假等称笔石)是一类以发育剑柄构造(manubrium)为特征的笔石类群,见于中奥陶世大坪晚期到达瑞威尔早期(图4(l)).在华南,该属迄今已见于浙赣交界“三山”地区和江西武宁的宁国组(过去定为*Xiushuigraptus*的标本可能属于*Pseudisograptus*,参见文献[33, 61, 62])、江西永新和崇义的七溪岭组(见文献[36]和[63])、广西兴安的黄隘组^[64]、广西博白等地相应地层^[65].由此可见,该属在华南仅限于珠江区和部分江南过渡区,是一种典型的深水笔石类型(图5).该属由Beavis成立于1972年,之前对其始部结构了解甚少,该属内的笔石种大多被归入*Isograptus*,因此在很多地层研究论文中未见报道.根据该属常与*Isograptus*, *Cardiograptus*和*Arienigraptus*等共生的特点,结合上述地理分布范围,在湖南祁东、双峰乃至绥宁等地也很可能存在该属^[66].在华南以外,该属还见于新疆霍城^[67]、澳大利亚^[68]、



图 4 华南奥陶纪部分具生态代表性的笔石类群

(a) *Corymbograptus turgidus* (Lee), 云南昆明二村红石崖组, NIGP152348. (b) *Expansograptus extensus* Hall, 贵州遵义大角寺湄潭组, NIGP142128a (AFN204-9). (c) *Prolasiograptus haplus* (Jaanusson, 1960), 贵州遵义岩门十字铺组, NIGP151597 (AFA329). (d) *Orthograptus calcaratus* (Lapworth), 湖北宜昌陈家河庙坡组, NIGP151594 (AFI5012). (e) *Didymograptellus eobifidus* (Chen & Xia), 重庆城口厚坪营盘组, NIGP152349. (f) *Azyograptus suecicus* Moberg, 贵州桐梓湄潭组, NIGP152350. (g) *Undulograptus austrodentatus* (Harris & Keble), 浙江江山黄泥岗宁国组, NIGP124891 (AEP81). (h) *Acanthograptus sinensis* Hsu, 湖北兴山建阳坪分乡组, NIGP152351. (i) *Nemagraptus gracilis* (Hall), 浙江江山横渡胡乐组, NIGP152352. (j) *Glossograptus fimbriatus* (Hopkinson), 江西崇义对耳石陇溪组, NIGP151803 (AGG-1). (k) *Exigraptus clavus* Mu, 江西玉山陈家坞宁国组, NIGP 136155(AEP127⁻¹). (l) *Pseudisograptus manubriatus koi* Cooper & Ni, 江西玉山陈家坞宁国组, NIGP136151 (AEP132). (m) *Parisograptus caduceus* (Salter), 浙江江山横塘宁国组, NIGP126523 (AEP40). (n) *Pseudotrigonograptus ensiformis* (Hall), 江西玉山陈家坞宁国组, NIGP152353 (AEP132). (o) *Oncograptus cf. magnus* Huang & Xiao, 浙江江山横塘水库宁国组, NIGP152354. (p) *Arienigraptus zhejiangensis* Yu & Fang, 浙江江山黄泥岗宁国组, NIGP124894 (AEP74). 图中未具体说明的比例尺均为 1 mm

新西兰^[69,70]、加拿大魁北克^[71]、阿根廷的前科迪勒拉地体^[72]等地,是“太平洋型笔石动物群”的典型分子。

3.2 *Isograptus* 和 *Parisograptus*

Isograptus 建立于 1892 年^[73], 迄今已在全球大多数块体上发现, 是一个研究较为透彻的笔石属。Fortey^[74] 根据该属的地理分布提出“等称笔石生物相”(Isograptid Biofacies) 概念, 以表示那些只在大陆边缘地带出现的笔石类型组合。*Parisograptus* 建立于 1996 年^[75], 之前归为 *Isograptus*, 对其始部结构认识不深, 报道其产地相对较少。这两属主要在于始部结构存在一定区别(图 4(m)), 而在枝体大小、形态、展布以及共生笔石、地理分布等方面均非常相似, 区别不大, 因此本文将其一并加以讨论。

在华南, *Isograptus* 和 *Parisograptus* 分布较为广泛(图 5), 见于浙赣交界“三山”地区和江西武宁的宁国组, 主要包括 *Isograptus caduceus imitatus*, *I. victoriae victoriae*, *I. v. divergens*, *I. approximatus*, *I. parallelus*, *Parisograptus curvithecatus* 等^[61,76,77]; 见于江西宁冈、崇义和大余等地的七溪岭组, 包括 *Isograptus victoriae divergens* (及其他亚种), *I. caduceus imitatus* (及其他亚种), *I. angulatus*, *I. primulus*, *I. approximatus*, *I. affinis*, *I. intermedius* 等^[34,55]; 见于湖南祁东石门口、双峰和绥宁等地的七溪岭组, 包括 *Parisograptus curvithecatus*, *Isograptus caduceus*, *I. gibberulus*, *I. maximodivergens*, *I. victoriae minor*^[66,78]; 见于广西兴安、恭城^[64,79]; 见于广东台山深井、曲江溪背、开平金鸡等地的下黄坑组, 包括 *Isograptus caduceus imitatus*, *I. c. nanus*, *I. cf. caduceus australis*, *I. asiaticus*, *I. victoriae victoriae*, *I. v. lunatus*, *I. v. divergens*, *I. v. maximodivergens*, *I. primulus*, *I. differtus*, *Parisograptus curvithecatus* 等^[42,78,80], 以及广东河源^[81]。从上述 *Isograptus* 和 *Parisograptus* 的地理分布可见, 这两个属主要分布在珠江区和部分江南区, 从未见于扬子区(尽管在其大量出现时期, 扬子区也同时有一些其他笔石类型出现), 是典型的深水笔石类型(图 5)。两个属在华南的地理分布范围呈北东-南西向的长椭圆形, 西北侧与台地-斜坡-盆地相区界线大致平行, 表明它们的分布受到当时海底地形和海水深度的明显控制; 东南侧与推测的华夏古陆边界平行, 表明其地理分布可能受到后期构造运动(如广西运动)的破坏, 或在当时分

布区的东南缘存在一个急剧变浅的陡坡, 其中的浅水地层沉积完全被后来的构造运动破坏。

3.3 *Undulograptus austrodentatus*

Undulograptus austrodentatus 是双笔石动物群的最早期代表, 也是奥陶纪分布最广的一个笔石种(图 4(g))。从大陆和古纬度的角度, 该种迄今已在澳大利亚、新西兰、北美西部、南美阿根廷、波罗地海沿岸、英国和华南等地发现, 横跨了从低纬度到高纬度的各个纬度带。在华南, 该种见于陕西宁强^[82]、重庆城口^[82]、綦江^[82]、云南盐津^[83]、四川长宁^[82,84]、贵州桐梓^[60]、毕节^[85]、沿河^[60,82]、湄潭^[82]、思南^[82]、湖北宜昌^[60,82]、湖南桃源^[86]、祁东^[78]、江西武宁^[87]、安徽黟县^[88]、宁国^[88]、浙江临安^[89]、诸暨^[89]、浙赣三山地区^[33,76]、江西崇义^[36]、广西兴安^[90]、恭城^[79]、广东河源-新丰^[81]、台山^[80]等地, 包括珠江区、江南过渡区和扬子区, 覆盖了整个华南(图 5)。其广泛的地理分布同时表明, 这是一种生活在表层水的笔石类型。根据分支分析研究, 该种作为双笔石动物群的最早期代表, 在系统发育上与生活在深水环境的假等称笔石(*Pseudisograptus*)存在密切关系, 它非常可能就是从 *Pseudisograptus* 经 *Exigraptus* 和 *Undulograptus sinodontatus* 演变而来^[91]。在古生物地理上表现为从深水斜坡环境向半浅水和表层水的散布过程, 同时扩散到扬子台地、江南斜坡和珠江盆地之上的整个表层水, 表现为“深水起源和浅水扩散”的生物地理模式(图 6)。在奥陶纪初, 最古老漂浮笔石(*Rhabdinopora flabelliformis praeaparbola*)也是首先出现在加拿大纽芬兰的深水斜坡环境, 然后扩散到其他水域环境的^[92]。因此如果把这二者结合起来看, 可能表明奥陶纪的主要笔石类群都是采取了这样一个起源和扩散的途径^[3]。

3.4 *Corymbograptus turgidus* 及其相关笔石种

Corymbograptus turgidus 是根据云南昆明打猎山红石崖组和四川峨眉山大乘寺组笔石标本建立的^[93], 以笔石体下曲、始端不对称、笔石枝从始端纤细迅速增宽到巨大宽度为特征(图 4(a))。该种在华南仅见于滇东北和川西南地区, 并通常与一些具有类似形态特征的笔石种共生, 形成一个独特的笔石类群。该类群主要包括 *C. turgidus* (Lee) (syn. *C. wudingensis* (Li)), *C. varicosus* (Wang) (syn. *C. kunmingensis* (Ni)),

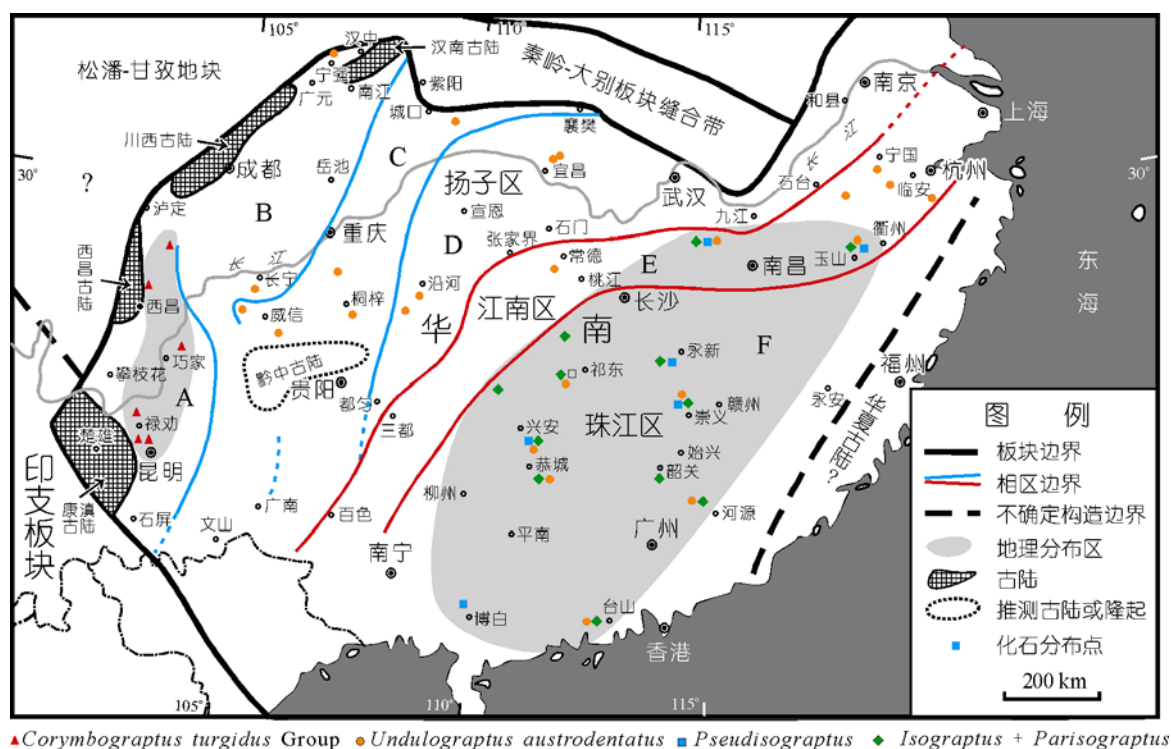


图5 华南奥陶纪部分笔石类群的古生物地理分布

图中左侧浅色阴影指示 *Corymbograptus turgidus* 及相关笔石种的地理分布区; 右侧浅色阴影指示 *Isograptus* 和 *Parisograptus* 的地理分布区

C. yunnanensis (Ni) (syn. *C. triangulatus* (Ni)), *C. calidus* (Ni) 等. Maletz 认为 *C. wudingensis* (Li) 和 *C. triangulatus* (Ni) 均为 *C. calidus* (Ni) 的异名, 而且都应该属于 *Baltograptus*^[94]. 迄今为止, 这一类群在华南仅见于云南昆明^[82,95]、禄劝^[22]、四川峨眉山^[82]、越西白沙沟^[83]等围绕康滇古陆的滨内地带(相当于 Cooper 等^[96]的“*Inshore Biotope*”; 参见图 5), 形成具有独特地理分布的、笔石体特征显著的笔石类群. 最近, *C. turgidus* 也在阿根廷西北胡胡伊省的奥陶系 Lumara 剖面(东科迪勒拉)的 Acoite 组发现, 层位相当, Acoite 组也是一套巨厚(3000 m)的碎屑岩, 显示了向上变浅的前陆盆地沉积环境^[97].

Corymbograptus varicosus 由王举德^[95]根据云南的标本命名(原名 *Didymograptus deflexus varicosus*), 该种在英国被用作带化石, 定义一个介于下伏 *Tetragraptus phyllograptoides* 带和上覆 *Didymograptus* (s.l.) *simulans* 带之间的笔石带, 时代相当于早奥陶世弗洛期(早阿仑尼克期), 具有重要的地层对比和生物地理意义^[98]. 英国该带内除含有丰富的带化石

外, 同时还有较多 *A. filiformis* 和可能属于 *D. protobalticus* 的笔石, 因此应与中国扬子区的 *Acrograptus filiformis* 带和 *Didymograptellus eobifidus* 带相当. 这样, 中国云南红石崖组中产有丰富 *C. varicosus* 的层位可能不是 *C. deflexus* 带, 而是更低一些的 *A. filiformis* 带或 *D. eobifidus* 带^[2].

上述 4 个研究案例的地理分布说明, 华南早、中奥陶世的笔石存在较明显的深度分带现象. *Isograptus* 和 *Parisograptus* 只出现在斜坡及以下的深水区域, *Pseudisograptus* 也仅限于斜坡深水环境, 从未进入到浅水台地区域, 以 *Undulograptus austrodentatus* 为代表的早期双笔石类则广布于珠江区、江南过渡区和扬子区, 覆盖了整个华南海域的表层水, 以 *Corymbograptus turgidus* 为代表的下曲宽枝类型则只出现在康滇古陆和西昌古陆东边的近岸浅水海域, 可能与该区域特定的食物源有关. 这种明显的深度分带现象说明了华南奥陶纪笔石的地理分布主要受到海水深度和离岸远近的控制.

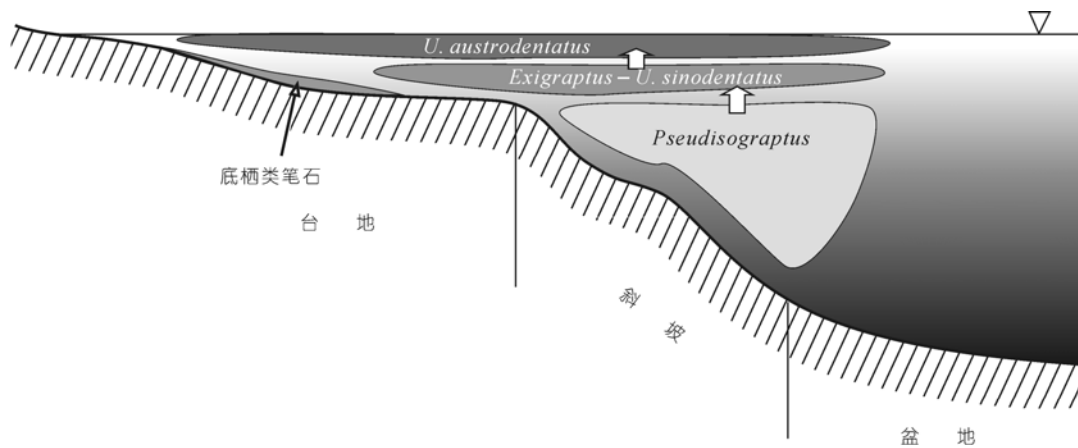


图 6 奥陶纪双笔石动物群的深水起源与浅水扩散过程模型图

4 结论

(1) 根据华南奥陶纪滨岸-陆棚-斜坡-盆地环境下的笔石多样性统计分析, 表明在大多数时期, 笔石多样性在古陆边缘的滨岸地带相对较低, 随着水体加深和离岸趋远而逐渐增高, 在陆棚边缘-上斜坡水域达到最高, 进一步到深水盆地则又有所降低。

(2) 华南早、中奥陶世在古陆周边的近岸、内陆棚、外陆棚、陆棚边缘-上斜坡、下斜坡-盆地等不同环境背景下存在多样性演化型式上的差异。在华南近岸和陆棚环境下, 早、中奥陶世的笔石序列是不全的、间断的, 存在不同程度的缺失现象。在陆棚边缘-上斜坡环境下, 奥陶纪初-晚奥陶世桑比期的笔石序列完全连续分布, 而且在各个时期的多样性均高于近岸和陆棚环境。下斜坡-盆地环境下的笔石多样性演化型式与陆棚边缘-上斜坡环境非常类似, 惟总体上多样性略低一些, 显示了从斜坡向盆地方向笔石多样性减少的趋势。

(3) 对整个华南早奥陶世至晚奥陶世桑比期的笔石多样性统计显示, 笔石多样性呈阶梯状递增的趋势, 存在三个明显的峰值: 早奥陶世弗洛中期、中奥陶世大坪晚期-达瑞威尔初期、中奥陶世达瑞威尔期末。这三个峰值与华南早、中奥陶世的几次高海平面时期大致对应, 表明笔石动物的辐射演化可能与海平面上升事件有密切关联。

(4) 通过对 *Pseudisograptus*, *Isograptus-Parisograptus*, *Undulograptus austrodentatus* 和 *Corymbograptus turgidus* 四个案例的生物地理分析研究显示: *Isograptus-Parisograptus* 和 *Pseudisograptus* 只出现在江南斜坡及以下的深水区域, 从未见于扬子台地的浅水海域; *Undulograptus austrodentatus* 广布于珠江盆地、江南斜坡和扬子台地, 覆盖了华南的绝大部分表层水域; *Corymbograptus turgidus* 及相关种只见于古陆周边的滨内浅水海域; 表明华南早、中奥陶世的笔石存在较明显的深度分带现象, 并受到离岸远近的控制。

致谢 滇东北等地的野外工作得到詹仁斌、刘建波、吴荣昌、刘晓、李贵鹏等人的大力协助, 在本文准备和撰写过程中与戎嘉余、詹仁斌、周志毅、李军、刘建波、袁文伟、张允白和 Steve Holland 等同仁进行了有益的讨论, 并得益于“中国海相地层研究”项目以及两位评审人提出的建设性意见, 在此一并致谢。

参考文献

- 1 Sepkoski Jr J J. The Ordovician Radiations: Diversification and extinction shown by global genus-level taxonomic data. In: Cooper J D, Droser M L, Finney S C, eds. Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System. California: Society for Sedimentary Geology, 1995. 393—396
- 2 张元动, 陈旭. 华南早-中奥陶世笔石动物的辐射演化. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源、辐射、灭绝与多样性演变——华夏化石

- 的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 285—316, 867—869
- 3 张元动, 陈旭. 奥陶纪笔石动物的多样性演变与环境背景. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2008, 38: 10—21
 - 4 Cooper R A, Maletz J, Taylor L, et al. Graptolites: Patterns of diversity across paleolatitudes. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 281—293
 - 5 周志毅, 袁文伟, 周志强. 华南陆块奥陶纪三叶虫的辐射. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 197—213, 857—859
 - 6 詹仁斌, 戎嘉余. 华南早-中奥陶世腕足动物的辐射. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 259—283, 865—866
 - 7 陈旭, 张元动, 樊隽轩. 奥陶纪笔石的主要演化辐射进程. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源与辐射——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 181—196, 856
 - 8 Chen X, Zhang Y D, Fan J X. Ordovician graptolite evolutionary radiation: A review. *Geol J*, 2006, 41: 289—301
 - 9 方宗杰. 中国南方奥陶纪早期双壳类的辐射演化——兼论辐射的起因. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 215—258, 861—863
 - 10 Kröger B, Zhang Y B. Pulsed cephalopod diversification during the Ordovician. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2009, 273: 174—183
 - 11 李军, 燕夔. 华南早-中奥陶世疑源类的辐射. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源、辐射、灭绝与多样性演变——华夏化石的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 317—333, 871—873
 - 12 Bulman O M B. Lower Paleozoic plankton. *Quar J Geol Soc London*, 1964, 120: 455—476
 - 13 Bouček B. The paleogeography of Lower Ordovician graptolite faunas: Evidence of continental drift. In: 24th International Geological Congress, Montreal, 1972. 266—272
 - 14 Skevington D. Ordovician graptolites. In: Hallam A, ed. *Atlas of Paleobiogeography*. Amsterdam: Elsevier, 1973. 27—35
 - 15 Skevington D. Controls influencing the composition and distribution of Ordovician graptolite faunal provinces. In: Rickards R B, Jackson D E, Hughes C P, eds. *Graptolite Studies in Honour of O.M.B. Bulman*. *Spec Papers Palaeontol*, 1974, 13: 59—73
 - 16 Berry W B N. Graptolite biogeography: A biogeography of some Lower Paleozoic plankton. In: Gray J, Boucot A J, eds. *Historical Biogeography, Plate Tectonics, and the Changing Environment*. Cowallis: Oregon State University Press, 1979. 105—115
 - 17 张允白, 周志毅, 张俊明. 扬子陆块早奥陶世末期-中奥陶世 Darriwilian 初期沉积分异. 地层学杂志, 2002, 26: 302—314
 - 18 刘建波. 华南早-中奥陶世生物大辐射期间的海平面变化. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 生物的起源、辐射和多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 335—360, 875—877
 - 19 卢华夏. 关于华夏古陆. 高校地质学报, 2006, 12: 413—417
 - 20 舒良树. 华南前泥盆纪构造演化: 从华夏地块到加里东期造山带. 高校地质学报, 2006, 12: 418—431
 - 21 郭文魁. 昆明二村奥陶纪地层. 中国地质学会志, 1941, 21: 261—268
 - 22 胡荣民. 云南的奥陶系. 昆明: 云南省地质科学研究所, 1976. 1—266
 - 23 张远志. 云南省岩石地层. 北京: 中国地质大学出版社, 1996. 1—366
 - 24 刘第塘, 陈旭, 张太荣. 四川北部南江早古生代地层. 中国科学院地质古生物研究所集刊, 1964, 1: 161—170
 - 25 陈旭, 徐均涛, 成汉均, 等. 论汉南古陆及大巴山隆起. 地层学杂志, 1990, 14: 81—116
 - 26 赖才根, 黄枝高, 方晓思, 等. 陕南川北奥陶系再研究. 地层古生物论文集, 1990, 23: 1—36
 - 27 穆恩之, 朱兆玲, 陈均远, 等. 四川长宁双河附近奥陶纪地层. 地层学杂志, 1978, 2: 105—121
 - 28 傅力浦. 陕西紫阳早奥陶世杈河口组的笔石. 古生物学报, 1996, 35: 591—599
 - 29 曾庆奎, 倪世钊, 徐光洪, 等. 长江三峡东部地区奥陶系划分与对比. 中国地质科学院宜昌地质矿产研究所所刊, 1983, 6: 1—56
 - 30 骆天天, 张元动. 湖北宜昌和南漳奥陶系大湾组笔石生物地层. 地层学杂志, 2008, 32: 253—264
 - 31 金玉琴, 汪啸风. 湘中早奥陶世白水溪组笔石群的发现及桥亭子组多枝笔石. 地层古生物论文集, 1977, 3: 4—85
 - 32 李积金, 陈旭. 黔南三都寒武纪及奥陶纪笔石. 古生物学报, 1962, 10: 12—30
 - 33 Zhang Y D, Chen X, Yu G H, et al. Ordovician and Silurian Rocks of Northwest Zhejiang and Northeast Jiangxi Provinces, SE China. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2007. 1—189
 - 34 刘义仁, 傅汉英. 中国奥陶系韩江阶、石口阶的候选层型剖面——湖南祁东双家口剖面. 地层学杂志, 1989, 13: 161—192
 - 35 魏秀喆, 肖承协, 陈胜高, 等. 江西永新、宁冈一带奥陶纪笔石地层. 地层学杂志, 1966, 1: 65—76
 - 36 李积金, 肖承协, 陈洪冶. 江西崇义早奥陶世宁国期典型太平洋笔石动物群. 中国古生物志, 2000, 总号第 189 号(新乙种第 33 号): 1—188
 - 37 朱玉磷. 福建西部魏坊地区的奥陶系. 地层学杂志, 1991, 15: 181—188

- 38 Zhang Y D, Chen X. The Early-Middle Ordovician graptolite sequence of the Upper Yangtze region, South China. In: Albanesi G L, Beresi M S, Peralta S H, eds. Ordovician from the Andes. INSUGEO, Serie Correlation Geologica. Tucuman: Universidad Nacional de Tucuman, 2003. 173—180
- 39 Sadler P M, Cooper R A, Melchin M. High-resolution, early Paleozoic (Ordovician-Silurian) time scales. Geol Soc Amer Bull, 2009, 121: 887—906
- 40 Webby B D, Cooper R A, Bergström S M, et al. Stratigraphic Framework and Time Slice. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 41—47
- 41 焦世鼎. 浙江淳安宁国组中的笔石新材料. 古生物学报, 1981, 20: 65—70
- 42 肖承协, 薛春汀, 黄学潞. 江西崇义早奥陶世笔石地层. 地质学报, 1975, (2): 112—125
- 43 汪啸风, 刘义仁, 周国强. 广东台山早奥陶世新厂组的笔石. 古生物学报, 1979, 18: 493—504
- 44 Li J J, Ge M Y, Chen X. Xinchangian (Early Ordovician) anisograptid fauna from Taishan, Guangdong. Palaeont Cathay, 1986, (2): 103—135
- 45 肖承协, 陈洪治. 江西崇义早奥陶世茅坪组的笔石. 古生物学报, 1993, 32: 355—371
- 46 Holland S M. The quality of the fossil record: A sequence stratigraphic perspective. In: Erwin D H, Wing S L, eds. Deep Time: Paleobiology's Perspective. Lawrence: The Paleontological Society, 2000. 148—168
- 47 张元动, 詹仁斌, 樊隽轩, 等. 奥陶纪生物大辐射研究的关键科学问题. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2009, 38: 129—143
- 48 Finney S C, Berry W B N. New perspectives on graptolite distributions and their use as indicators of platform margin dynamics. Geology, 1997, 25: 919—922
- 49 Berry W B N, Wilde P, Quinby-Hunt M S. The oceanic non-sulfidic oxygen minimum zone: A habitat for graptolites? Bull Geol Soc Denmark, 1987, 35: 103—114
- 50 Berry W B N, Wilde P. Graptolite biogeography: Implications for palaeogeography and palaeoceanography. In: McKerrow W S, Scotese C R, eds. Palaeoz Palaeogeogr Biogeogr Geol Soc Mem, 1990, 12: 129—137
- 51 陈旭, 丘金玉. 宜昌奥陶纪的古环境演变. 地层学杂志, 1986, 10: 1—15
- 52 穆恩之. 正笔石及正笔石式树形笔石的演化、分类和分布. 中国科学, 1974, 17: 174—183
- 53 Cooper R A, Lindholm K. The phylogenetic relationships of the graptolites *Tetraraptus phyllograptoides* and *Pseudophyllograptus cor.* Geol För Stockholm Förh, 1985, 106: 279—291
- 54 Fortey R A, Owens R M. The Arenig series in South Wales. Bull British Mus (Nat Hist)-Geol, 1987, 41: 69—307
- 55 Finney S C, Chen X. The relationship of Ordovician graptolite provincialism to palaeogeography. In: McKerrow W S, Scotese C R, eds. Palaeoz Palaeogeogr Biogeogr Geol Soc Mem, 1990, 12: 123—128
- 56 穆恩之. 中国笔石的研究. 古生物学报, 1980, 19: 143—151
- 57 陈旭, 杨达铨. 江西玉山早奥陶世笔石动物群的分带及分异. 地层学杂志, 1988, 12: 112—124
- 58 Chen X, Yang D Q. Early Ordovician graptolite faunal differentiation and correlation based on the material from Yushan, NE Jiangxi. Adv Sci China Earth Sci, 1989, 2: 129—139
- 59 Chen X. "Arenig" to "Llanvirn" graptolite provincialism of South China. In: Chen X, Erdtmann B D, Ni Y N, eds. Graptolite Research Today. Nanjing: Nanjing University Press, 1994. 223—239
- 60 Zhang Y D, Chen X. Palaeobiogeographic distribution of *Pseudisograptus* and early biserials in South China and its implication for the origination of major graptolite faunas in the Ordovician. Acta Palaeont Sin, 2007, 46(Suppl): 530—536
- 61 杨达铨, 倪寓南, 李积金, 等. 华东地质古生物图册(一), 早古生代分册, 笔石部分. 北京: 地质出版社, 1983. 353—508
- 62 倪寓南, 肖承协, 陈洪治. 中国东南假等称笔石. 古生物学报, 1991, 30: 57—73
- 63 黄枝高, 肖承协, 夏天亮. 江西崇义-永新地区中上奥陶统重要笔石动物群. 北京: 地质出版社, 1988. 1—322
- 64 陈旭, 杨万容, 何自强, 等. 广西兴安奥陶纪含笔石地层. 地层学杂志, 1981, 5: 36—45
- 65 倪寓南. 假等称笔石(*Pseudisograptus*)在桂东南的发现. 古生物学报, 2000, 24: 290, 305
- 66 熊申甫. 奥陶系. 见: 湖南省地质研究所, 编. 湖南地层. 湖南省地质研究所, 1979. 42—60
- 67 许杰, 黄枝高. 新疆霍城县果子沟地区下奥陶统的笔石动物群. 地质学报, 1979, 53: 1—19
- 68 VandenBerg A H M, Cooper R A. The Ordovician graptolite sequence of Australasia. Alcheringa, 1992, 16: 33—85
- 69 Cooper R A. Ordovician geology and graptolite fauna of the Aorangi Mine area, north-west Nelson, New Zealand. New Zealand Geol Surv Palaeont Bull, 1979, 47: 1—127
- 70 Cooper R A, Ni Y N. Taxonomy, Phylogeny, and Variability of *Pseudisograptus* Beavis. Palaeontology, 1986, 29: 313—363
- 71 Maletz J. Yapeenian (Early Ordovician) graptolites in the Quebec Appalachians. Can J Earth Sci, 1992, 29: 1330—1334

- 72 Toro B A, Brussa E D. Graptolites. In: Benedetto J L, ed. Ordovician Fossils of Argentina. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba, 2003. 441—506
- 73 Moberg J C. Om några nya graptoliter från Skånes Undre graptolitskiffer. Geol För Stockholm Förh, 1892, 14: 339—350
- 74 Fortey R A. Global earlier Ordovician transgressions and regressions and their biological implications. In: Bruton D L, ed. Aspects of the Ordovician System. Palaeontological Contributions from the University of Oslo, 1984. 37—50
- 75 Chen X, Zhang Y D. Isograptids of China. In: Wang H Z, Wang X L, eds. Centennial Memorial Volume of Prof. Sun Yun-zhu: Palaeontology and Stratigraphy. Beijing: China University of Geosciences Press, 1996. 82—89
- 76 肖承协, 陈洪冶. 玉山古城一带早中奥陶世笔石动物群. 江西地质, 1990, 4: 1—244
- 77 Chen X, Zhang Y D, Mitchell C E. Castlemainian to Darriwilian (Late Yushanian to Early Zhejiangian) graptolite faunas. Palaeoworld, 1995, 5: 36—66
- 78 汪啸风, 金玉琴, 吴兆同, 等. 半索动物门(笔石纲). 见: 湖北省地质科学研究所, 河南省地质局, 湖北省地质局, 等, 编. 中南地区古生物图册(一), 早古生代分册. 北京: 地质出版社, 1977. 266—371
- 79 唐兰, 韩乃仁, 张元动. 广西恭城奥陶纪含笔石地层. 地层学杂志, 2004, 28: 158—167
- 80 李积金, 葛梅钰, 陈旭. 广东台山奥陶纪笔石. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, 1987, 12: 95—134
- 81 南颐. 河源、新丰地区早、中奥陶世笔石群及地层划分对比的初步认识. 广东地质科技, 1974, (3): 15—25
- 82 穆恩之, 葛梅钰, 陈旭, 等. 西南地区下奥陶统的笔石. 中国古生物志, 1979, 总第 156(新乙种第 13): 1—192
- 83 叶少华. 笔石纲. 见: 西南地质研究所, 编. 西南地区古生物图册——四川省分册. 北京: 地质出版社, 1978. 431—487
- 84 Zhang Y D, Chen X, Goldman D. Diversification patterns of Early and Mid Ordovician graptolites in South China. Geol J, 2007, 42: 315—337
- 85 贵州省地质局. 区域地质报告(威信幅, 1:20 万)——奥陶系和志留系. 贵阳: 贵州省地质局, 1979. 15—66
- 86 张文堂, 李积金, 葛梅钰, 等. 中国奥陶系的划分对比——中国奥陶纪地层对比表及说明书. 见: 南京地质古生物研究所, 编. 中国各纪地层对比表及说明书. 北京: 科学出版社, 1982. 55—72
- 87 俞剑华, 夏树芳, 方一亭. 江西修水流域的奥陶系. 南京大学学报(自然科学版), 1976, 2: 57—76
- 88 夏广胜. 安徽笔石化石. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1982. 1—166
- 89 葛梅钰. 浙江、昌化、诸暨、绍兴等地奥陶纪笔石地层. 中国科学院地质古生物研究所集刊, 1964, 地层文集 1 号: 98—126
- 90 陈旭. 桂北兴安早奥陶世的 *Exigraptus* 和 *Glyptograptus* 并论双列有轴笔石的起源. 古生物学报, 1982, 21: 505—515
- 91 Fortey R A, Zhang Y D, Mellish C. The relationships of biserial graptolites. Palaeontology, 2005, 48: 1241—1272
- 92 Cooper R A. Ecostratigraphy, zonation and global correlation of earliest Ordovician planktic graptolites. Lethaia, 1999, 32: 1—16
- 93 中国科学院南京地质古生物研究所. 西南地区地层古生物手册. 北京: 科学出版社, 1974. 1—454
- 94 Maletz J. Pendent didymograptids (Graptoloides, Dichograptacea). In: Chen X, Erdtmann B D, Ni Y N, eds. Graptolite Research Today. Nanjing: Nanjing University Press, 1994. 27—43
- 95 王举德. 笔石类. 见: 云南省地质局, 编. 云南化石手册. 昆明: 云南省地质局, 1974. 731—761
- 96 Cooper R A, Fortey R A, Lindholm K. Latitudinal and depth zonation of early Ordovician graptolites. Lethaia, 1991, 24: 199—218
- 97 Toro B, Maletz J. Deflexed *Baltograptus* species in the early to mid Arenig graptolite biostratigraphy of northwestern Argentina. Acta Palaeont Sin, 2007, 46(Suppl): 489—496
- 98 Fortey R A, Harper A T, Ingham J K, et al. A revised correlation of Ordovician rocks in the British Isles. Geol Soc Spec Rep, 2000, 24: 1—83