



中国科学院大学

University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

浙西北地区中-上奥陶统胡乐组笔石动物群及其古生态学研究

作者姓名: 马 譔

指导教师: 张元动 研究员

学位类别: 理学博士

学科专业: 古生物学与地层学

培养单位: 中国科学院南京地质古生物研究所

2020 年 7 月

**Palaeontology, biostratigraphy and palaeoecology of the
graptolites from the Hulo Formation (Darriwilian–Sandbian) in
northwestern Zhejiang Province, East China**

**A dissertation submitted to
University of Chinese Academy of Sciences
in partial fulfillment of the requirement
for the degree of
Doctor of Philosophy
in Palaeontology and Stratigraphy**

By MA XUAN

Supervisor: Professor ZHANG YUANDONG


**Nanjing Institute of Geology and Palaeontology
Chinese Academy of Sciences**

July 2020

中国科学院大学
研究生学位论文原创性声明

本人郑重声明：所提交的学位论文是本人在导师的指导下独立进行研究工作所取得的成果。尽我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的研究成果。对论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体，均已在文中以明确方式标明或致谢。

作者签名：



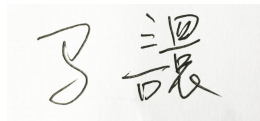
日期：

中国科学院大学
学位论文授权使用声明

本人完全了解并同意遵守中国科学院有关保存和使用学位论文的规定，即中国科学院有权保留送交学位论文的副本，允许该论文被查阅，可以按照学术研究公开原则和保护知识产权的原则公布该论文的全部或部分的内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存、汇编本学位论文。

涉密及延迟公开的学位论文在解密或延迟期后适用本声明。

作者签名：



导师签名：

日期：2020年9月1日

日期：2020年9月1日

摘要

中-晚奥陶世达瑞威尔早期-桑比早期是全球构造背景和沉积环境的重要转折期，也是奥陶纪生物大辐射和古生代演化动物群形成的关键时期。在此期间，笔石动物快速演化、新类群集中涌现，生物多样性接近演化巅峰。在动物群演替上，中奥陶世早期始现的双笔石动物群开始快速辐射并大量繁盛，到晚奥陶世早期已经完全占据主导地位，取代了之前占优势地位的、以多枝类笔石为特点的均分笔石动物群。在笔石体形态方面，出现了攀合、部分攀合、非攀合、单枝、棒状等形态各异的笔石体，还出现了胞管极度拉长、强烈褶皱变形、侧向紧密叠置等新的结构特征。这些新型笔石体形态构型和结构特征的涌现，标志着笔石动物的生活方式和生存环境发生了巨大革新。通过对该时期高度多样化的、具有连续地层记录的笔石动物群开展古生物学、地层学和古生态学研究，有助于深刻认识奥陶纪生物大辐射进程中的笔石宏演化及其对环境变化的响应机制。

华南江南斜坡带发育了中奥陶世达瑞威尔早期-晚奥陶世桑比早期的连续的、出露良好的地层序列，以笔石相为主，化石丰富，是开展该时期笔石研究的理想地区。笔者通过对位于江南斜坡带东北部的浙西北安吉杭垓九亩龙剖面、垃圾填埋场剖面、桐庐分水盛村剖面和松田剖面的胡乐组笔石及共生化石进行了系统采集，共获得 3000 余块笔石标本，鉴定出笔石 11 科 1 亚科 25 属 52 种，并进行了系统古生物学的描述、特征比较和分类学厘定，在此基础上又开展动物群分析和古生态学研究。

论文对江南斜坡带东北部的胡乐组及其相关地层进行了笔石生物地层划分，首次建立了该地区的连续笔石序列。在安吉地区胡乐组，共识别出 4 个笔石带，自下而上分别为：*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、*Pterograptus elegans* 带和 *Jiangxigraptus vagus* 带；在桐庐地区宁国组近顶部和胡乐组识别出 5 个笔石带和 1 个笔石亚带，自下而上分别为：*Undulograptus austrodentatus* 带（*Undulograptus sinicus* 亚带）、*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、“*Hustedograptus teretiusculus* 带”和“*Nemagraptus gracilis* 带”。通过详细的笔石动物群组成和延限分析，对该地区的笔石序列与世界其他块体或地区进行了详细对比，建立了精确的对比关系。

笔者对该地区胡乐组笔石动物群中若干特化笔石类群开展了古生态学研究。其中,着重选取了具有胞管极度拉长、强烈褶皱变形、胞管侧向紧密叠置以及体壁大面积减薄等特化特征的若干典型笔石类群,采用摄食强度系数等定量化参数,开展功能形态学分析,探讨了 *Nicholsonograptus* 等笔石类群的特化形态特征与摄食强度之间的密切关联;通过与现生杆壁虫、头盘虫等特定类群进行类比,提出该时期笔石体形态各异的复杂化结构代表了笔石动物为应对环境压力而采取的生存策略,是达瑞威尔期笔石动物为了提高摄食能力或者更有效地躲避捕食动物而进行的多种演化尝试。这些特殊形态构型的出现,揭示了在当时的斜坡相环境中随着各种生物类群的多样性和丰度的增加,生物之间的竞争也相应加剧,特别是流线形的游泳捕食动物一直角石类鹦鹉螺的出现并繁盛及其向深水区的侵入,一定程度上驱动了笔石的快速演化和多种演化新质的诞生。

关键词: 笔石动物群, 胡乐组, 古生态, 浙西北地区, 中-晚奥陶世, 华南板块

Abstract

Darriwilian (Middle Ordovician) to early Sandbian (Late Ordovician) is an interval of critical transitions in global tectonics and sedimentary environments, and a key period for the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE) and the rising of the Paleozoic Evolutionary Fauna (PEF). As one of the predominant zooplanktons of PEF, graptolites underwent a rapid phylogenetic evolution and burst of new forms, and reached its taxonomic and morphological diversity acmes in Darriwilian.

Among the most significant turnovers is the replacement of dichograptids, a fauna typified by its multiramous morphos and its predominance in the Early Ordovician, by diplograptids, which first appeared in the early Middle Ordovician and predominated in the entire Late Ordovician. Furthermore, a variety of morphological types of graptolites appeared, including the tubaria of scandent, partially scandent, non-scandent, single-stiped and rod-like forms, as well as some extraordinary architectures of thecal morphology and arrangement, such as extremely elongated or strongly deformed thecae, intensely compact proximal end by means of obverse-reverse thecal superposition, or massive reduction of thecal walls. These various kinds of new architectures of tubaria and thecal types represent a significant functional and palaeoecological innovation in the evolutionary history of graptolites. A study on the palaeontology, biostratigraphy and palaeoecology of diverse Darriwilian to early Sandbian graptolite fauna with continuous biostratigraphic occurrences, will enhance our understanding of graptolite macroevolution in response to environmental changes during the GOBE.

In the Jiangnan Region, Darriwilian to early Sandbian strata are continuous and well-exposed, which are dominated by graptolitic shale facies, and yield abundant planktonic and nektonic fossils. This is ideal for the study of the graptolite evolution and palaeoecology. This dissertation deals with the systematic palaeontology, biostratigraphy and paleoecology of Darriwilian to early Sandbian graptolites (Hulo

Formation) from the region with a special reference to the driving mechanism of graptolite macroevolution. During 2013-2018, over 3000 graptolite specimens were collected from four sections of the Hulo Formation in the northwestern Zhejiang Province, i.e. the Jiumulong and Lajichang sections in Anji County, and the Shengcun and Songtian sections in Tonglu County. Based on the collection, 52 species of 25 genera belonging to 11 families and 1 subfamily are identified, and all of them are systematically described, compared and discussed in the present dissertation.

A continuous graptolite biozonation comprising some six biozones is proposed for the Hulo Formation in the two areas. Four graptolite biozones are identified for the Hulo Formation in the Anji area, which are, in ascending order, the *Acrograptus ellesae* Biozone, *Nicholsonograptus fasciculatus* Biozone, *Pterograptus elegans* Biozone and *Jiangxigraptus vagus* Biozone, suggesting a Darriwilian age. For the topmost Ningkuo Formation and the Hulo Formation in the Tonglu area, 5 graptolite biozones and 1 subbiozone are identified, which are, in ascending order the *Undulograptus sinicus* Subbiozone (of the *Undulograptus austrodentatus* Biozone), *Acrograptus ellesae* Biozone, *Nicholsonograptus fasciculatus* Biozone, “*Hustedograptus teretiusculus* Biozone” and “*Nemagraptus gracilis* Biozone”, suggesting an age spanning Darriwilian to the earliest Sandbian. These biozones are well correlated with those equivalent graptolite biozones in some other blocks or regions of the world.

By means of functional morphology and analogue analysis, the dissertation attempts to understand the origination and functioning of some extraordinary morphological features in Darriwilian, e.g. the extremely elongated thecae, intensely compact proximal end of tubarium and the massive reduction of thecal walls. The results show the appearances and development of these novel complexes of graptolite morphology in the Darriwilian are resulted from the enhancement of feeding efficiency and the protection and defense strategies, driven by the pressure derived from consistently limited food sources and bursting planktonic organisms, and the increasing predation pressure from giant predators such as the nautiloids during the GOBE.

Key Words: Graptolite Fauna, Hulo Formation, Palaeoecology, Northwestern Zhejiang, Middle–Late Ordovician, South China Block

目 录

第 1 章 前言.....	1
第 2 章 区域地质背景与地层剖面.....	5
2.1 区域地质概况.....	5
2.1.1 宁国组.....	6
2.1.2 胡乐组.....	7
2.2 研究剖面介绍.....	10
2.2.1 安吉杭垓九亩龙剖面.....	10
2.2.2 安吉杭垓垃圾填埋场剖面.....	15
2.2.3 桐庐分水镇盛村剖面.....	17
2.2.4 桐庐分水镇松田剖面.....	20
2.3 胡乐组岩相特征、沉积过程与沉积环境.....	23
第 3 章 研究材料及研究方法.....	27
3.1 研究材料及来源.....	27
3.2 研究方法.....	28
3.2.1 系统古生物学.....	28
3.2.2 生物地层学.....	29
3.2.3 古生态学.....	29
第 4 章 胡乐组笔石生物地层划分与对比.....	32
4.1 各剖面笔石带的划分.....	32
4.1.1 杭垓九亩龙剖面.....	32
4.1.2 杭垓垃圾填埋场剖面.....	39
4.1.3 分水盛村剖面.....	40
4.1.4 分水松田剖面.....	44
4.2 与国内同期地层的对比.....	46
4.2.1 扬子台地.....	46
4.2.2 江南斜坡带.....	557

4.2.3 珠江盆地.....	48
4.2.4 华北地台边缘.....	50
4.2.5 塔里木盆地及周缘.....	51
4.3 与国外同期地层的对比.....	52
4.3.1 英国.....	53
4.3.2 波罗的-斯堪的纳维亚地区.....	55
4.3.3 澳大利亚.....	59
4.3.4 北美洲.....	59
4.3.5 南美洲.....	61
第 5 章 笔石体特化事件及其古生态学和演化意义.....	65
5.1 研究背景.....	65
5.1.1 笔石古生态学.....	65
5.1.2 笔石体的特化事件.....	70
5.2 技术方法.....	73
5.2.1 用于类比分析的生物类群.....	73
5.2.2 笔石摄食强度的评价参数.....	78
5.3 研究材料.....	80
5.4 结果及分析.....	80
5.4.1 笔石的摄食强度.....	80
5.4.2 胞管强烈变形、极度拉长与联排— <i>Nicholsonograptus</i>	83
5.4.3 始端的剑柄与螺锥状突起— <i>Kalpinograptus</i>	88
5.4.5 笔石体壁的减薄— <i>Reteograptus</i>	93
5.5 小结.....	98
第 6 章 系统古生物学.....	99
正笔石目 Order GRAPTOLIDEA Lapworth, 1875 (in Hopkinson & Lapworth, 1875).....	99
中国笔石亚目 Suborder SINOGRAPTA Maletz et al., 2009.....	99
线笔石科 Family SIGMAGRAPTIDAE Cooper & Fortey, 1982.....	99
中国笔石科 Family SINOGRAPTIDAE Mu, 1957.....	102
均分笔石亚目 Suborder DICHOGAPTINA Lapworth, 1873.....	115
叶笔石科 Family PHYLLOGRAPTIDAE Lapworth, 1873.....	115

对笔石科 Family DIDYMOGRAPTIDAE Mu, 1950.....	119
翼笔石科 Family PTEROGRAPTIDAE Mu, 1974.....	128
舌笔石亚目 Suborder GLOSSOGRAPTINA Jaanusson, 1960.....	138
舌笔石科 Family GLOSSOGRAPTIDAE Lapworth, 1873 (emended Maletz & Mitchell, 1996).....	138
有轴亚目 Suborder AXONOPHORA Frech, 1897.....	153
双笔石次目 Infraorder DIPLOGRAPTINA Lapworth, 1880e.....	153
双头笔石科 Family Dicanograptidae Lapworth, 1873b.....	153
双笔石科 Family DIPLOGRAPTIDAE Lapworth, 1873b.....	161
栅笔石科 Family CLIMACOGRAPTIDAE Frech, 1897.....	166
毛笔石科 Family LASIOGRAPTIDAE Lapworth, 1880.....	181
新笔石次目 Infraorder NEOGRAPTINA Štorch et al., 2011.....	184
正常笔石科 Family NORMALOGRAPTIDAE Štorch & Serpagli, 1993.....	184
第 7 章 结论.....	187
参考文献.....	189
图版及图版说明.....	216
附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表.....	261
附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表.....	273
致谢.....	295
作者简历及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果.....	297

第 1 章 前言

基于对古生代 91 个后生动物纲 2800 个科级分类单元的多样性统计分析，Sepkoski (1979, 1981) 识别出显生宙三大海洋演化动物群，即寒武纪演化动物群、古生代演化动物群、现代演化动物群，并首次提出“奥陶纪辐射 (Ordovician radiation)”这一概念。

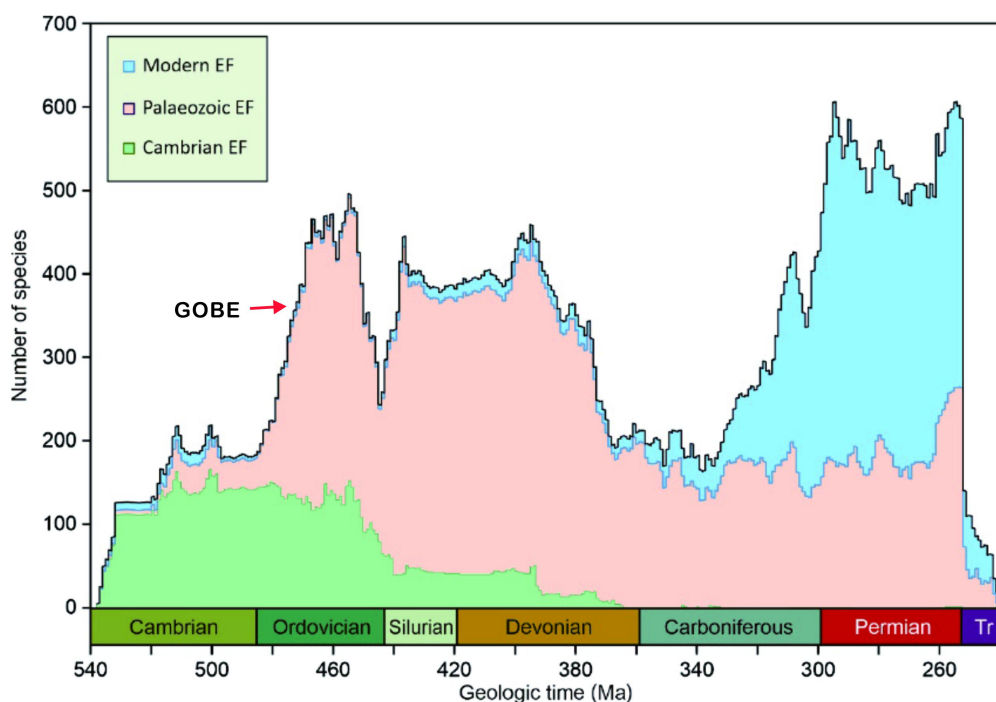


图 1.1 古生代三大海洋生物演化动物群 (Fan et al., 2020)。绿色代表寒武纪演化动物群，粉色代表古生代演化动物群，蓝色代表现代演化动物群，红色箭头指向奥陶纪生物大辐射事件 (GOBE)

Figure 1.1 Three marine evolutionary faunas in the Palaeozoic (Fan et al., 2020). Green color—Cambrian Evolutionary Fauna; Pink color—Paleozoic Evolutionary Fauna; Blue color—Modern Evolutionary Fauna; Red arrow—GOBE

1990 年代后期，以澳大利亚悉尼大学的 Barry Webby 教授为首，成立国际地质对比计划 IGCP 410 项目 (1997–2002)，率先倡导开展奥陶纪生物大辐射事件 (Great Ordovician Biodiversification Event, GOBE) 研究，取得了一系列开创性

成果(Webby et al., 2004)。之后,在国际地质对比计划 IGCP 503、IGCP 591、IGCP 653 等一系列项目的推动下,国际同行纷纷对奥陶纪大辐射的生物演化机制及其环境背景等进行多学科深入研究。相较于寒武纪大爆发(Cambrian Explosion)中的纲及更高分类等级的生物的涌现,奥陶纪生物大辐射主要表现在目及更低分类等级的海洋生物在早中奥陶世的急剧增加。奥陶纪生物大辐射事件(GOBE)对寒武纪形成的海洋生态系统进行了彻底的革新,导致群落结构出现多元化、复杂化,如滤食生物大量涌现、摄食生态分层增强。此次大辐射事件的规模是寒武纪后生动物的3倍多,速率是中生代生物辐射的4倍以上,辐射成果是古生代演化动物群的多样性在“科”一级别的水平上急剧增长了700%(张元动等,2009)。自此,古生代演化动物群逐渐取代寒武纪演化动物群在海洋生态系统中的主导地位,并奠定了未来向现代演化动物群的演替基础。

中-晚奥陶世过渡期(达瑞威尔期-桑比期)是全球构造背景和沉积环境的重要转折期,也是奥陶纪生物大辐射和古生代演化动物群形成的关键时期(詹仁斌等,2013)。在构造方面,全球及区域地质构造运动加剧,导致冈瓦纳超级大陆逐渐解体,华南、掸泰、阿根廷、南欧、伊朗等环冈瓦纳大陆的多个块体纷纷漂离冈瓦纳大陆并向中低纬度漂移,形成天然的地理隔离,为成种作用的加速进行提供了推进剂(Barnes et al., 1996)。在沉积环境方面,中-晚奥陶世过渡期有机碳埋藏率急剧增大(Berner, 2003),大量黑色岩系广泛发育于全球各主要块体。Haq 和 Schutter (2008)认为,寒武纪以来,海平面持续上升,到晚奥陶世早期达到最高,累计上升了200多米。海平面的大幅上升在各板块边缘形成了广阔的陆表海,为海洋生物创造了更多的生态域,为生物多样性的激增提供了极大便利。而始于寒武纪后期并在奥陶纪大发展的海洋“底质革命”,在某种程度上,也为底栖生物的辐射爆发提供了足够的场所(Buatois et al., 2016)。在古气候方面,对奥陶纪的气候变化现存两种相反的观点:一种是认为奥陶纪存在超级地幔柱,整体处于大温室期(Barnes, 2004);另一种则认为从奥陶纪初开始,全球气候即已开始变冷,随后持续降温,在中奥陶世触发了奥陶纪生物多样性辐射事件(Trotter et al., 2008; Rasmussen et al., 2016; Schmitz et al., 2019),并于赫南特期达到峰值,发生冰期事件。樊隽轩等(Fan et al., 2020)综合分析全球古气候、海平面变化、海水营养(nutrient flux)、海水-大气的耦合关系和板块间构造

运动等因素，认为奥陶纪生物大辐射事件可能与全球气候变冷事件的关系更近。

在动物群演化方面，奥陶纪海洋呈现海洋生物重大演替和爆发交织的局面，在达瑞威尔期—桑比期达到顶峰。营底栖游移或游泳生活的三叶虫自奥陶纪之初即已从 *Ibex* 动物群(寒武纪演化动物群的代表类群)开始向 *Whiterock* 动物群(古生代演化动物群的代表类群)逐步演替，直至晚奥陶世桑比早期，三叶虫动物群的多样性达到第一次峰值。奥陶纪海洋中的大型捕食者—头足类(鹦鹉螺)的多样性也于早奥陶世弗洛早期、中奥陶世达瑞威尔晚期和晚奥陶世桑比中后期达到了演化高峰，其中后两次的多样性峰值明显高于第一次，呈现渐进式上升。营漂浮生活的微体浮游植物疑源类在华南奥陶纪生物大辐射过程中也表现显著，分别于弗洛中期、达瑞威尔早期和凯迪中晚期达到三次多样性高峰，其中以达瑞威尔早期的多样性峰值为最。

中奥陶世达瑞威尔早期—晚奥陶世桑比早期也是笔石动物快速演化、新类群集中涌现，多样性接近整个正笔石演化历史巅峰的关键时期。该时期，笔石的新的器官构造(如具线管的胎管、胎管刺)和新的始端发育型式不断出现，标志着笔石在器官功能和生态方式等方面发生了重大革新(Maletz, 2017a)。在笔石体形态方面，出现了攀合、部分攀合、非攀合、单枝、棒状等形态各异的笔石体，还出现了胞管极度拉长、强烈褶皱变形、侧向紧密叠置等新结构特征，这些新的笔石体形态构型的基本特征和属性是什么？它们如何产生？对笔石运动、摄食、御敌等古生态学方面有何影响？这都是亟待解答的科学问题。虽然前人对奥陶纪笔石动物群的辐射演化的表现型式及过程已有不少论著(Cooper et al., 2004; Chen et al., 2006; Zhang et al., 2007; 张元动等, 2010)，但其主要着眼于笔石动物群的演替，着重研究了动物群的多样性及丰度，而对笔石动物群的另一显著变化—笔石体的枝体和胞管构型，却甚少提及。

因此，在一些有良好地层记录的典型地区开展该时期笔石的系统古生物学、生物地层学及古生态学研究，建立奥陶纪笔石演化序列及某些关键笔石类群的谱系发育，同时开展笔石体形态特征与环境变化的关联的研究，有望揭示中-晚奥陶世重大转折期的笔石宏演化型式、过程和机制，因而具有至关重要的科学意义。

华南板块在奥陶纪时期同时具有台地(扬子区)、斜坡(江南区)和盆地(珠江区)三种古地理背景，从西北向东南方向依次连续展布(张允白等, 2002)，

这种连续的沉积环境梯度变化在全球亦不多见。其中，江南区的早、中奥陶世含笔石地层（主要集中在皖南、浙西和赣北）十分发育，笔石保存状况佳。在中-晚奥陶世，浙西北地区属于台地边缘到上斜坡海洋环境，以黑色笔石页岩为主的碎屑岩相地层广泛分布且连续过渡，出露较好，其中胡乐组地层连续发育，保存了丰富多样且精美的笔石标本，发育了完整连续的笔石演化序列。近年来，随着浙江省地质调查院在浙西北地区开展多个图幅的 1/50000 地质图填图工作，发现多条连续完整的、出露好的中奥陶统-上奥陶统地层剖面，其中产出多门类化石，特别是胡乐组和文昌组含有保存较好的、丰富多样的笔石，可据此建立下扬子地区奥陶纪的标准笔石序列，为区域内和跨区域的地层对比提供参照。该地区新地层剖面和笔石动物群的发现，为探讨中-晚奥陶世笔石的宏演化型式及对环境变化的响应机制，及深刻认识该时期浙西北地区的地质和古生物演变过程，提供了重要基础材料和依据。

为深入研究以上科学问题，本论文在华南板块江南斜坡区选择了 4 条经典剖面，即浙江安吉杭垓的九亩龙剖面、垃圾填埋场剖面、浙江桐庐分水的盛村和松田剖面作为研究剖面，对其中的胡乐组笔石动物群进行系统古生物学、生物地层学和古生态学研究，以详细揭示下扬子地区上斜坡相的胡乐组笔石动物群的组成面貌特征，建立该地区中奥陶世达瑞威尔期-晚奥陶世桑比早期的笔石生物地层序列，并与世界其他地区进行对比，同时开展其中形态特化笔石类群的古生态学研究，对其特化结构和形态功能进行分析，探讨中-晚奥陶世笔石的宏演化型式及对环境变化的响应机制。

第2章 区域地质背景与地层剖面

本研究在浙西北的安吉、桐庐实测了4条胡乐组剖面(图2.1): (1)安吉县杭垓镇九亩龙剖面, (2)安吉县杭垓镇垃圾填埋场剖面, (3)桐庐县分水镇盛村剖面, (4)桐庐县分水镇松田剖面。本章对浙西北地区的区域地质背景进行回顾与总结, 对研究区实测的4条剖面进行描述介绍, 同时对论文所涉及的胡乐组的命名、岩相、生物相及分布特征进行阐述。

2.1 区域地质概况

浙西北地区位于华南板块的东部, 属于下扬子台地和江南斜坡带的过渡地带。华南板块是东亚主要的大陆块体, 主体是由扬子与华夏两部分构成(奥陶纪之后), 主要指秦岭-大别造山带以南、青藏高原以东的中国大陆南部的大陆及邻海区域(舒良树, 2012)。现今华南板块的基本构造面貌是长期的板块构造及陆内构造多期复合演变而成的。在中元古代时期, 华南板块的主导构造格局仍是多块体分离, 由不同性质的微陆块或微板块组成, 在新元古代早中期, 不同板块拼合形成了统一的古华南板块, 其范围可能远大于现今的规模(张国伟等, 2013)。在Rodinia超大陆裂解的构造动力学背景下, 古华南板块的周缘在新元古代中晚期逐渐裂离, 而后在早古生代通过一系列陆内构造演化活动(张国伟等, 2013), 形成了华南板块的基本边界和格局。

受华南板块的边界及陆内构造活动影响, 及古海岸线展布、古地形和古海水化学等因素的控制, 有研究认为, 扬子地区在震旦纪-中奥陶世扬子地区为陆表海-被动陆缘斜坡环境, 晚奥陶世-志留纪扬子东南部为前陆盆地, 其余为陆表海环境(潘桂棠等, 2009, 2016)。基于传统认知和划分, 华南的奥陶纪地层主要包括3个地层分区, 自西北至东南方向分别为: 扬子区、江南过渡区和珠江区(戎嘉余和陈旭, 1987)。三者沉积环境和古地理格局上继续延续了寒武纪以来的台-坡-盆格局, 依次表现为扬子台地、江南斜坡带和珠江盆地(卢衍豪等, 1976;

穆恩之, 1983; Chen et al., 2000; 张元动等, 2010)。三者之间的岩相和生物相不尽一致, 呈逐渐过渡的关系(卢衍豪等, 1976; 穆恩之, 1983; Chen & Rong, 1992; Chen et al., 1995; 张允白等, 2002; 张元动等, 2010)。

江南区主要沿北东-南西向以条带状分布于扬子台地与珠江盆地之间, 其西北侧的沉积环境与扬子台地相似, 而东南侧则更接近于珠江盆地, 属于较为典型的由浅水台地向较深水盆地过渡的相区。研究区奥陶纪地层总体上以灰黑色和黑色页岩、泥岩及硅质岩为主, 所含生物以较深水的笔石、疑源类和叶虾类等浮游生物为主, 腕足动物和三叶虫等底栖固着生物较为稀少, 属于台地边缘到上斜坡的沉积环境(张琳娜, 2016)。

浙西北地区位于江南斜坡带的东部, 该区奥陶系地层出露广泛, 序列较完整, 是开展下扬子地区奥陶纪笔石生物地层研究的关键地区。浙西北地区在奥陶纪沉积了一套以黑色页岩、泥岩、硅质岩和部分灰岩透镜体或夹层为主的地层, 岩石地层序列自下至上包括: 印渚埠组、宁国组、胡乐组、砚瓦山组、黄泥岗组、长坞组和文昌组(浙江省地质矿产局, 1996)。该地区的奥陶系含笔石地层主要为宁国组、胡乐组、长坞组和文昌组, 其中本文所研究的胡乐组层段的笔石标本绝大多数呈清晰的碳质薄膜状态保存, 笔石的始端构造特征保存完好, 结构细节清楚, 这对研究奥陶纪达瑞威尔期-桑比期笔石的演化规律具有重要价值。

2.1.1 宁国组

宁国组原名宁国页岩, 由许杰(Hsü, 1934)在皖南宁国县胡乐司滥泥坞剖面所建立。许杰在书中指出:“宁国页岩厚约 141 米, 为各种颜色之泥质页岩(下部作绿色, 中部暗兰色, 顶部棕黄色), 顶部 31 米为淡黄色、柔软之泥质页岩”, 并将页岩自下而上划分为 2 个笔石带, 分别为: *Didymograptus hirundo* 带(厚 110 米), *Amplexograptus confertus* 带(厚约 31 米)(自下而上分别为: *Nicholsonograptus fasciculatus* 亚带、*Climacograptus? gracilicornis* 亚带和 *Didymograptus ellesae* 亚带)(Hsü, 1934)。刘季辰、赵亚曾(1927)曾描述过浙西北原印渚埠系上部(产早奥陶世笔石 *Didymograptus hirundo* 等)的一段地层, 因其岩性和化石与皖南的宁国组相同, 卢衍豪等(1955)也将这段地层称为宁国页岩。

自建立起, 不同学者对该组赋以不同的含义和限定, 主要问题集中在宁国组

顶界的穿时性。以往使用统一地层学划分地层时，常为了把岩石地层学和生物地层学统一起来而在一些地方把原本属于胡乐组的地层划入了宁国组。比如，钱义元（1964）将宁国页岩改称为宁国组，并将一套黑色硅质页岩划入宁国组顶部，并将此组自下而上划分为4个笔石带2个笔石亚带，分别为：*Corymograptus vacillans* 带、*Expansograptus hirundo* 带（含 *Cardiograptus amplus* 亚带和 *Undulograptus austrodentatus* 亚带）、*Pseudamplexograptus confertus* 带和 *Pterograptus elegans* 带。李积金（1983）将 *C. vacillans* 带改为 *C. deflexus* 带，并在其上增加了 *Expansograptus abnormis*–*Azygograptus suecicus* 带。陈旭和韩乃仁（1964）、葛梅钰（1964）、陈旭等（1983）、陈旭和杨达铨（1988）、肖承协和陈洪冶（1990）等在三山地区开展生物地层的工作后，将宁国组底部划为 *Tetragraptus approximatus* 带、*Pendeograptus fruticosus* 带和 *Didymograptellus 'protobifidus'* 带，将宁国组最顶部划为 *Didymograptus jiangxiensis* 带，但其实宁国组最顶部的这段硅质页岩地层已属胡乐组（参见 Zhang et al., 2007）。

宁国组广泛发育于皖南、赣北和赣东北，其区域岩性比较稳定，底部仅在浙赣交界的“三山”地区（浙江江山、常山、江西玉山）发育灰岩，在常山黄泥塘剖面的宁国组夹有数层石灰岩，而昌化一带的宁国组普遍含有少量硅质。宁国组在浙西北的不同地区，其厚度不同，总体表现为由东南向西北逐渐增厚的趋势。宁国组在江山–绍兴一带厚约 29.4–44.8 米，在常山–桐庐一带厚 54.9–88.9 米，在昌化–安吉一带厚可达 175 米（浙江省地质矿产局，1996）。

在沉积环境方面，方一亭等（1991，1992）认为在赣东北、赣西北和皖南的宁国组形成于海底为弱还原环境的宁静海洋；宫维莉等（2010）在皖南将军岭剖面的宁国组中发现了明显的浊流沉积特征且发育鲍玛序列，表明宁国组的形成环境可能较为动荡。

2.1.2 胡乐组

胡乐组原名胡乐页岩，由许杰（1934）在皖南宁国县胡乐司滥泥坞剖面所建立。许杰在书中指出：“宁国页岩之上为胡乐页岩，为白色硅质页岩，间含有硅化薄层，全厚约 40 米，顶部为一层棕色、柔软之泥质页岩，仅厚 2 米”，并将胡乐页岩自下而上划为 2 个笔石带：*Glossograptus hincksii*–*Trigonograptus lineatus*

带和 *Dicellograptus sextans*–*Climacograptus latus* 带，下带厚 38 米，上带厚仅 2 米 (Hsü, 1934)。根据该笔石带序列与英国和北美同期地层的对比，许杰 (1934) 认为宁国页岩与胡乐页岩之间有沉积间断，缺失了 Llanvirn 上部和 Llandeilo 下部地层。

钱义元等 (1964) 重新测制了该标准剖面，将胡乐页岩改称为胡乐组，采得笔石 *Pterograptus elegans* 并建立了 *Pterograptus elegans* 带，通过与英国 Llanvirn 阶上部 *D. purchisoni* 带对比，将该带置于 *A. confertus* 带和 *G. hincksii* 带之间。因此，他们认为宁国组和胡乐组之间为连续沉积，不存在任何间断，并将宁国组和胡乐组的界线置于上下岩性十分相似的、均为硅质岩、硅质页岩的岩石地层中。至此，作为岩石地层单元，钱义元等 (1964) 的宁国组和胡乐组与许杰 (1934) 的原始含义已有不同。

盛莘夫 (1974) 认为“属于兰代洛阶的胡乐页岩部分，一般都是黑色粘土质页岩及黑色薄层硅质岩”，并将胡乐页岩顶部的 *A. confertus* 带的地层划出，与 *P. elegans* 带的地层组成新的地层单位-牛上组。赖才根 (1982) 同意盛莘夫的意见，将宁国组限于 *Glyptograptus austrodentatus* 带及其以下的含笔石地层。俞剑华等 (1986) 详测了滥泥坞及其西侧山脊的两个剖面，又将宁国组与胡乐组的界线置于岩性十分相似 (均为硅质岩夹硅质页岩) 但产出笔石类型不同的岩石地层内，并将胡乐组划为 3 个笔石带，自下而上分别是：*Glossograptus hincksii* 带、*Nemagraptus gracilis* 带、*Dicranograptus sinensis*–*Climacograptus bicornis* 带。随后，方一亭等 (1989a, b) 在两篇研究胡乐镇西北侧的下坑坞剖面的论文中，同样将宁国组与胡乐组的界线置于岩性相似但化石产出不同的两套岩层中，并将该地区的胡乐组自下而上识别为：*Glyptograptus teretiusculus* 带、*N. gracilis* 带和 *D. sinensis* 带。上述研究报告中因主要使用统一地层学作为划分依据，学者们常常为了把岩石地层学和生物地层学统一起来，而把原本根据岩性应为胡乐组的地层划入了宁国组。方一亭等 (1991) 则根据多重地层划分原则，重新厘定了胡乐组的定义，把该组之下、过去被划为宁国组顶部的含硅质页岩的层段 (亦即盛莘夫于 1974 年所建立的牛上组) 划入胡乐组，该段地层自下而上共含 2 个笔石带：*Amplexograptus confertus* 带 (= *Acrograptus ellesae* 带 + *Nicholsonograptus fasciculatus* 带) 和 *P. elegans* 带。至此，厘定后的胡乐组时代跨度较大，从中奥

陶世达瑞威尔早期至晚奥陶世桑比期。

胡乐组在皖南、浙西和浙赣交界的“常山-江山-玉山”地区广泛分布，底界层位基本一致，唯该组的顶界在不同区域略有差别。胡乐组上覆地层为砚瓦山组，时代属于桑比期晚期至凯迪期中晚期（Chen et al., 2006; Zhang et al., 2007）。在皖南地区，胡乐组厚度为 28–45 米（俞剑华等，1986；方一亭等，1989b），含 3 个笔石带，时代大致为中奥陶世达瑞威尔晚期至桑比期。在赣西北的武宁新开岭剖面，胡乐组厚约 43.17 米（俞剑华等（1976）厘定；厘定前的胡乐组厚 10.31 米，仅包括笔石带 *H. teretiusculus* 带及其上地层）；而在赣东北的玉山白家坞剖面，胡乐组至少厚 19 米（Zhang et al., 2007）。这两个地区的胡乐组底界均为 *Acrograptus ellesae* 带，顶界为 *Dicranograptus sinensis* 带，时代属于达瑞威尔早期至桑比期（Zhang et al., 2007）。在浙西常山县黄泥塘剖面，胡乐组厚 22 米，包含了 *A. ellesae* 带、*N. fasciculatus* 带、*H. teretiusculus* 带和 *N. gracilis* 带，时代为达瑞威尔期早期至桑比期（Chen et al., 2006）。在黄泥塘剖面东北方向 155 公里的临昌化石板桥剖面，胡乐组厚达 149 米，该剖面的宁国组顶部见有 *Nicholsonograptus fasciculatus praelongus*，应属 *N. fasciculatus* 带或稍高层位，而胡乐组中见有 *Orthograptus calcaratus basilicus*，时代大致为晚奥陶世桑比期（Zhang et al., 2007），表明该地区的胡乐组时代与皖南和浙赣三山地区的大致相似，惟底界可能稍高。在昌化东北 8 公里的石岭上村剖面，胡乐组厚 192.1 米，包括了从中奥陶世达瑞威尔期 *A. ellesae* 带到晚奥陶世桑比期 *Dicranograptus sinensis* 带（葛梅钰，1964）。在石岭上村剖面东北方向约 60 公里的临安板桥剖面，胡乐组厚度仅有 5 米，张元动等（2010）仅在该组识别出 *P. elegans* 笔石带，使得该地区胡乐组的底界比浙赣交界的三山地区的胡乐组高出 2 个笔石带（*A. ellesae* 带和 *N. fasciculatus* 带），顶界则低 2–3 个笔石带（*H. teretiusculus* 带、*N. gracilis* 带及可能的 *D. sinensis* 带）。在板桥剖面东北约 40 公里的余杭荆山岭剖面，相当于板桥剖面胡乐组的地层相变为条带状、瘤状灰岩的大田坝组。因此，自浙赣三山地区和浙江昌化向东北方向到临安板桥、余杭荆山岭存在胡乐组逐渐减薄、最后过渡为大田坝组的现象，表明该地区在中奥陶世达瑞威尔期存在由西南向东北方向海底逐渐变浅、连续过渡的环境格局（Zhang et al., 2007）。

2.2 研究剖面介绍

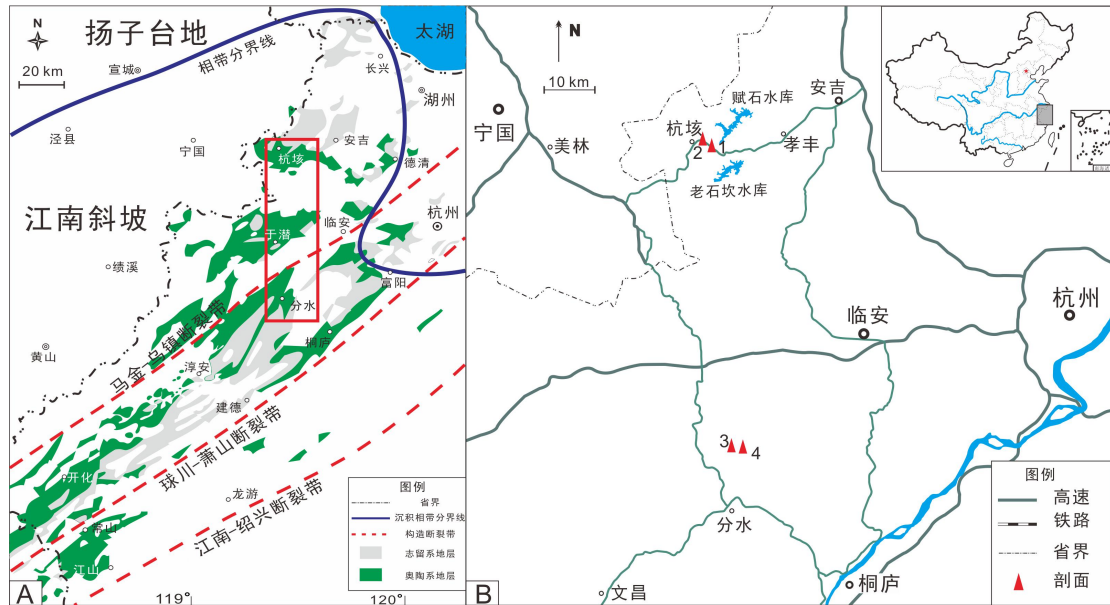


图 2.1 研究区域的沉积相和地理位置图

A. 研究区域的沉积相 (Zhang et al., 2007), 红框示研究区域; B. 研究地区的交通位置图.

1. 安吉杭垓九亩龙剖面; 2. 安吉杭垓垃圾填埋场剖面; 3. 桐庐分水盛村剖面; 4. 桐庐分水松田剖面.

Figure 2.1 Sedimentary facies of the studied area and locations of the studied sections.

A. Sedimentary facies of the studied area; B. Locations of the studied sections.

1. Jiumulong section in Anji; 2. Lajichang section in Anji; 3. Shengcun section in Tonglu; 4.

Songtian section in Tonglu.

本论文在江南斜坡的东北部选取了 4 条新剖面: 即安吉县杭垓地区的九亩龙剖面、桐庐县分水地区的盛村和松田剖面, 其交通位置见于图 2.1。其中, 杭垓地区的奥陶系地层序列较为完整, 地层出露较好, 胡乐组的笔石化石保存状况较好; 而分水地区靠近马金-乌镇构造断裂带, 奥陶系地层序列虽然较为完整, 但胡乐组部分层厚的笔石化石受到构造活动的影响, 被强烈挤压、剪切变形。

2.2.1 安吉杭垓九亩龙剖面

图 2.2 安吉杭垓九亩龙剖面

A. 剖面全貌; B. 宁国组顶部的含碳泥岩; C. 胡乐组下部的黑色条带状含碳硅质岩; D. 胡乐组上部的灰黑色薄层硅质页岩, 风化后呈灰白色; E. 胡乐组上部的条带状含粉砂硅质岩夹薄层硅质页岩; F. 密布于岩石层面的 *Nicholsonograptus fasciculatus*; G. 野外工作人员合照。图中锤子长度约 32 cm, 野外人员身高约 1.75 m。

Figure 2.2 Jiumulong section in Anji.

A. The overview of Jiumulong section; B. Carbonaceous mudstone in the topmost Ningkuo Formation; C. Carbonaceous silicolites in the lower Hulo Formation; D. Black thin siliceous shales in the upper Hulo Formation; E. Silty silicolites interbedded with thin siliceous shales in the upper Hulo Formation; F. Specimens covered with *Nicholsonograptus fasciculatus*; G. The group photo of members in the field work.

九亩龙剖面位于安吉县杭垓镇至赋石水库的乡村公路上, 距安吉县城约 25 公里。该剖面地层出露较好, 自下而上分别有宁国组和胡乐组(中部)(图 2.2)。2012 年初, 浙江省地质调查院在该地区进行 1/50000 杭垓幅地质图区测填图时发现此剖面, 此后笔者随同张元动、陈旭老师等人先后两次对该剖面进行连续系统采集, 在 16.5 米厚的胡乐组地层中共采集笔石标本共计 1274 块。

现将剖面简述如下:

浮土覆盖

胡乐组 (未见顶)

11. 灰黑色薄-中层条带状硅质岩夹硅质页岩, 质地坚硬, 岩层发育水平层理, 产笔石(样品 Pm007-23-1): *Pterograptus elegans*、*P. scanicus*、*Archiclimacograptus angulatus*、*Haddingograptus intermedius*、*H. oliveri*、*Proclimacograptus sp.*等。 1 m
- 植被掩盖。 5.24 m
10. 灰黑色中层条带状含粉砂硅质岩夹薄层硅质页岩, 质地坚硬却较脆, 硅质含量较高, 产笔石(样品 Pm007-22-1): *Pterograptus elegans*、*Archiclimacograptus cf. caelatus*、*Archiclimacograptus sp.*、*Haddingograptus oliveri*、*Kalpinograptus ovatus*、*Kalpinograptus sp.*、*Glossograptus sp.*、*Proclimacograptus angustatus*等。 1.3 m

9. 灰黑色薄层硅质页岩，产笔石（样品 Pm007-21-2）：*Pterograptus elegans*、*Pterograptus scanicus*、*Archiclimacograptus angulatus*、*Didymograptus miserabilis*、*Normalograptus cf. brevis*、*Cryptograptus cf. tricornis*、*Cryptograptus schaeferi*、*Haddingograptus intermedius*、*H. oliveri*、*Phyllograptus sp.*、*Proclimacograptus angustatus*、*P. cf. angustatus*、*Xiphograptus lofuensis*、*X. disermus* 等，以及牙形刺 *Periodon aculeatus* 和以碳质薄膜保存的疑似藻类化石。 1 m
8. 黑色薄-中层硅质页岩，风化后呈灰白色，产笔石（样品 Pm007-21-1）：*Pterograptus elegans*、*Nicholsonograptus angustus*、*Pseudoclimacograptus wannanensis* 等，以及以碳质薄膜保存的疑似藻类化石（图 2.3）和牙形刺 *Periodon aculeatus*（图 2.4）。 1.2 m
7. 灰黑色薄-中层含粉砂碳质硅质泥岩，风化后呈灰白色，岩层发育微纹水平层理，笔石较为丰富（样品 Pm007-20-3）：*Nicholsonograptus fasciculatus*、*Archiclimacograptus cealatus*、*Dicaulograptus hystrix*、*Glossograptus sp.*、*Expansograptus cf. asperus*、*E. abnormis*、*Cryptograptus schaeferi*、*C. articus sinensis*、*C. tricornis*、*C. marcidus*、*Haddingograptus oliveri*、*Normalograptus brevis*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Phyllograptus anna*、*P. ilicifolius*、*Pseudophyllograptus angustifolius*、*Xiphograptus lofuensis* 等，以及碳质薄膜保存的疑似藻类化石（图 2.3）。 0.8 m
6. 黑色中层硅质岩夹薄层硅质页岩，笔石十分丰富（样品 Pm007-20-2）：*Nicholsonograptus fasciculatus*、*Climacograptus cf. forticaudatus*、*Cryptograptus marcidus*、*C. schäferi*、*C. tricornis*、*Dicaulograptus hystrix*、*Eoglyptograptus cf. asymmetros*、*Glossograptus hincksii*、*Hadingograptus oliveri*、*Proclimacograptus angustatus*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Phyllograptus ilicifolius*、*Pseudophyllograptus angustifolius* 等。 0.7 m
5. 灰黑色条带状中-薄层硅质页岩，笔石十分丰富（样品 Pm007-20-1）：*Nicholsonograptus fasciculatus*、*N. praelongus*、*Archiclimacograptus cealatus*、*A. riddellensis*、*Cryptograptus marcidus*、*C. tricornis*、*Dicaulograptus hystrix*、*Dicaulograptus sp.*、*Eoglyptograptus cf. asymmetros*、*Expansograptus cf.*

asperus、*Glossograptus hincksii*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Phyllograptua anna*、*Proclimacograptus* sp.、*Xiphograptus disermus*、*X. norvegicus*、*X. formosus* 等。 0.7 m

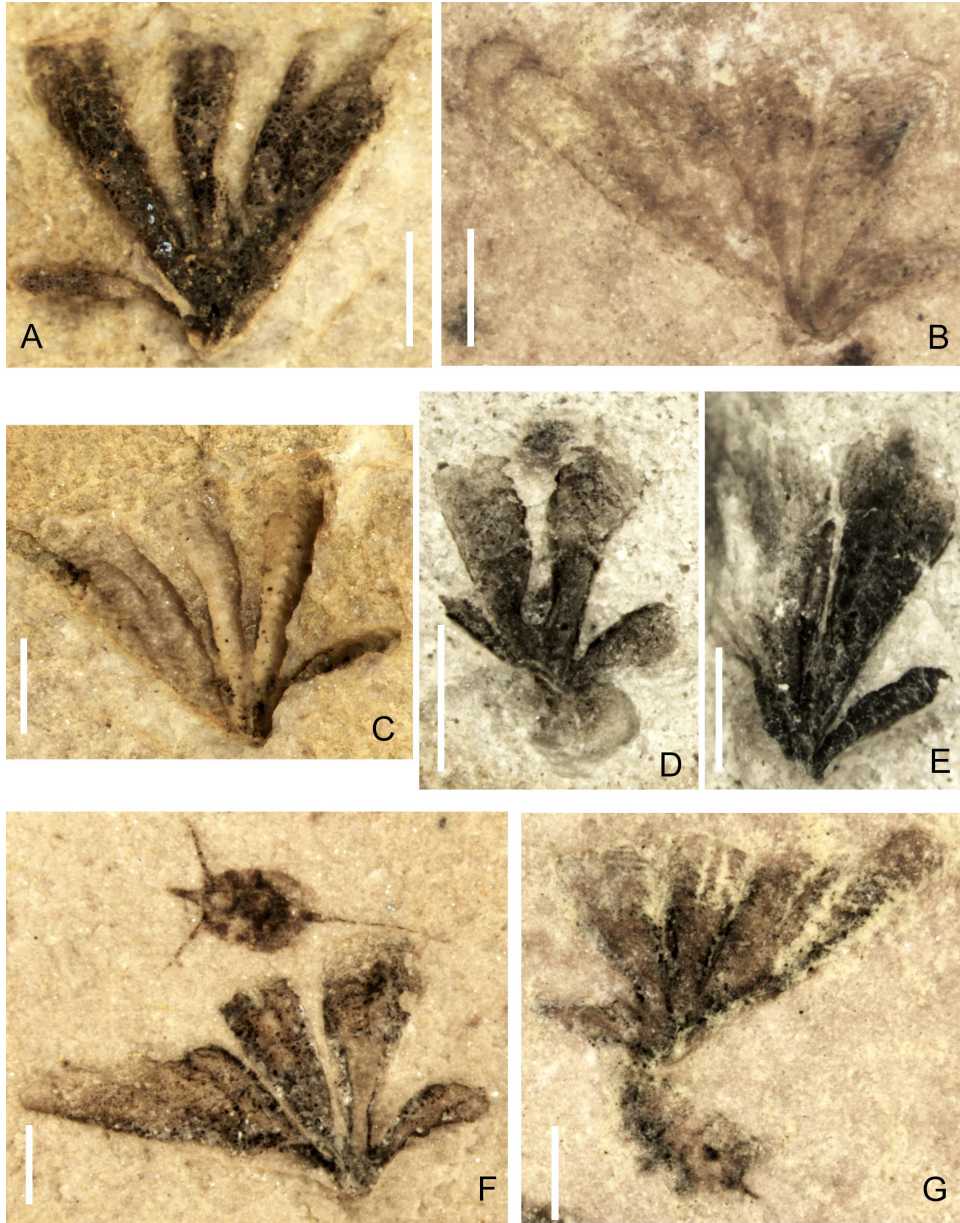


图 2.3 九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带–*Pterograptus elegans* 带中的疑似藻类化石.

A. Pm007-20-3-18; B. Pm007-21-42-1; C. Pm007-20-3-19; D. Pm007-20-a-35-2; E, Pm007-20-a-35-1; F. Pm007-21-86-1; G. Pm007-21-43-1. 图中比例尺长度均为 1 mm.

Figure 2.3 Suspected algae fossils in the *Nicholsonograptus fasciculatus*–*Pterograptus elegans* biozones of the Hulo Formation in Jiumulong section.

A. Pm007-20-3-18; B. Pm007-21-42-1; C. Pm007-20-3-19; D. Pm007-20-a-35-2; E,
Pm007-20-a-35-1; F. Pm007-21-86-1; G. Pm007-21-43-1. Scale bars = 1 mm.

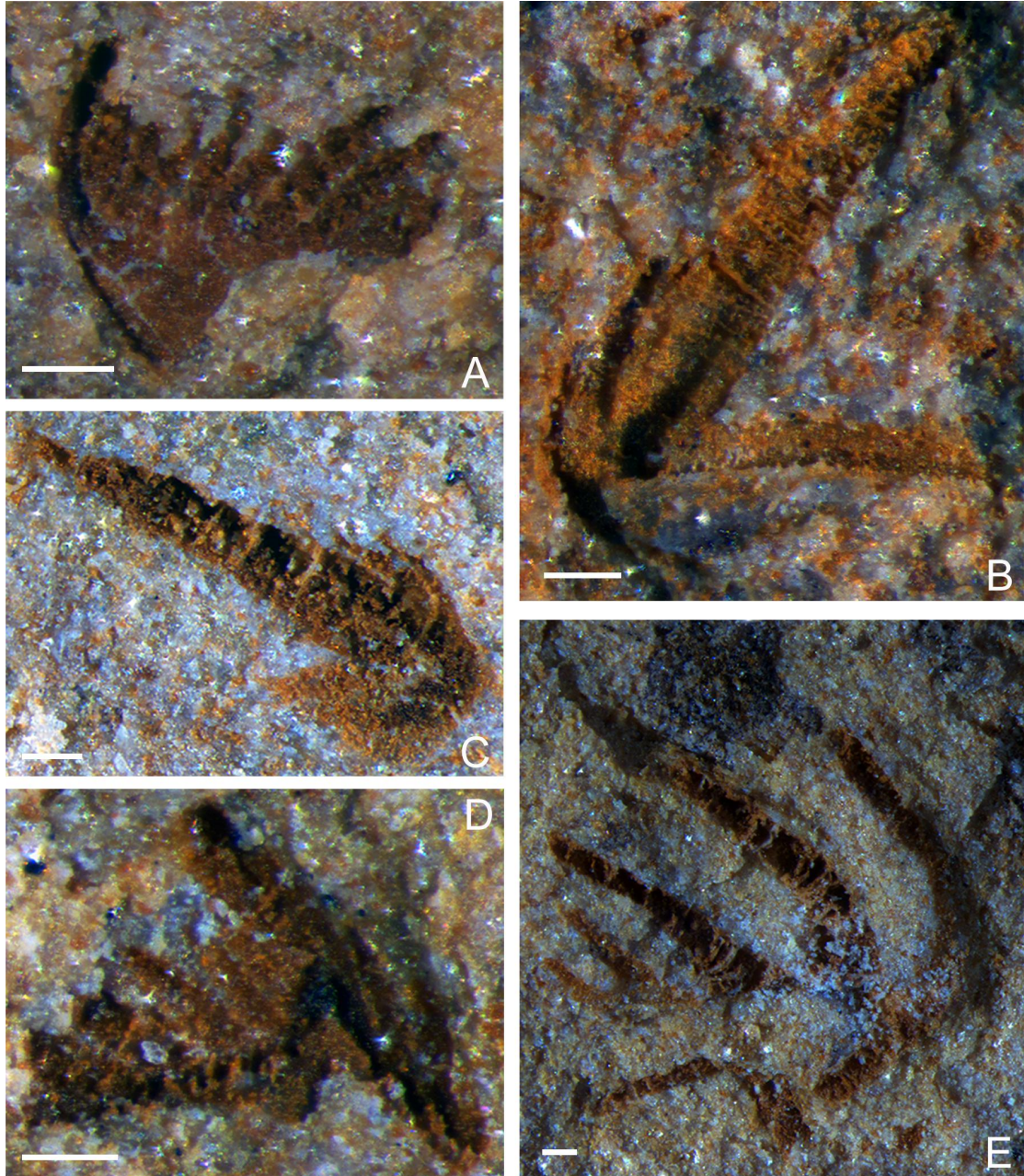


图 2.4 九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带中的牙形刺。

A–D. *Periodon aculeatus* Hadding, 1913; A. S element, Pm007-21-2-35; B. M element, Pm007-21-1-7; C. M element; D. Pa element, Pm007-21-2-49. E. *Spinodus* sp. S element. 图中比例尺长度均为 100 μ m.

Figure 2.4 Conodonts in the *Pterograptus elegans* Biozone of the Hulo Formation in Jiumulong section.

A–D. *Periodon aculeatus* Hadding, 1913; A. S element, Pm007-21-2-35; B. M element, Pm007-21-1-7; C. M element; D. Pa element, Pm007-21-2-49. E. *Spinodus* sp. S element. Scale bars = 100 μm .

掩盖。 1.3 m

4. 灰黑色中层硅质岩夹硅质页岩，采集笔石（样品 Pm007-20-b），产 *Nicholsonograptus fasciculatus*、*Aulograptus climacograptoides*、*Cryptograptus tricornis*、*Xiphograptus disermus*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Glyptograptus euglyphus pygmaeus*、*Eoglyptograptus* cf. *asymmetros*、*Wuninograptus* sp.、*Nomalograptus brevis*、*Phyllograptus anna* 等。 2.5 m

3. 灰黑色薄层硅质页岩，采集笔石（样品 Pm007-20-a），产 *Nicholsonograptus fasciculatus*、*Aulograptus climacograptoides*、*Archiclimacograptus cealatus*、*Expansograptus* cf. *asperus*、*Eoglyptograptus* cf. *asymmetros*、*Eoglyptograptus* sp.、*Cryptograptus schaeferi*、*C. articus sinensis*、*C. gracilicornis*、*C. marcidus*、*C. tricornis*、*Glossograptus minor*、*Haddingograptus* sp.、*Normalograptus antiquus*、*Proclimacograptus angustatus*、*P.* cf. *angustatus*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Pseudophyllograptus angustifolius*、*Phyllograptus anna* 等，以及碳质薄膜保存的疑似藻类化石（图 2.3）。 0.4 m

2. 灰黑色薄-中层条带状含碳硅质岩，夹硅质页岩，笔石较少（样品 Pm007-11-1）：*Acrograptus ellesae*、*A. eudiodus*、*Allograptus* sp.、*Dichograptus* sp.、*Cryptograptus tricornis*、*C. gracilicornis*、*Glossograptus* cf. *armatus*、*Holmograptus geniculiformis*、*H. spinatus*、*H. intermedius* 等。 2 m

————— 整合 —————

宁国组

1. 深灰色含碳泥岩，风化后呈灰白色，含笔石等。

（未见底）

2.2.2 安吉杭垓垃圾填埋场剖面



图 2.5 安吉杭垓垃圾填埋场剖面.

Figure 2.5 Lajichang section in Anji.

垃圾填埋场剖面 (N30° 34.743', E119° 24.164') 位于安吉县杭垓镇垃圾中转站附近, 该剖面出露一般, 出露的地层包括胡乐组顶部和砚瓦山组底部 (图 2.5)。2013 年初, 浙江省地质调查院在该地区进行 1/50000 的杭垓幅地质图填图时发现此剖面, 此后笔者随同张元动、陈旭和汪隆武老师等人来此剖面进行样品采集, 在胡乐组近顶部地层中采集笔石化石共计 332 块。

现将剖面简述如下:

(未见顶)

砚瓦山组 (底部): 小瘤状灰岩, 未采化石。

————— (整合) —————

胡乐组

黄绿色薄层泥页岩, 风化严重产笔石丰富 (图 2.6), 但保存较差: *Jiangxigraptus vagus*、*J. gurleyi*、*Pseudoclimacograptus scharenbergi*、*Hustedograptus teretiusculus*、*Haddingograptus oliveri*、*Corynoides* sp.、*Orthograptus calcaratus*、*O. vulgatus*、*Dicellograptus geniculatus?*、*Dicranograptus*

brevicaulis、*Climacograptus* sp. 1.5 m。

(以下掩盖)

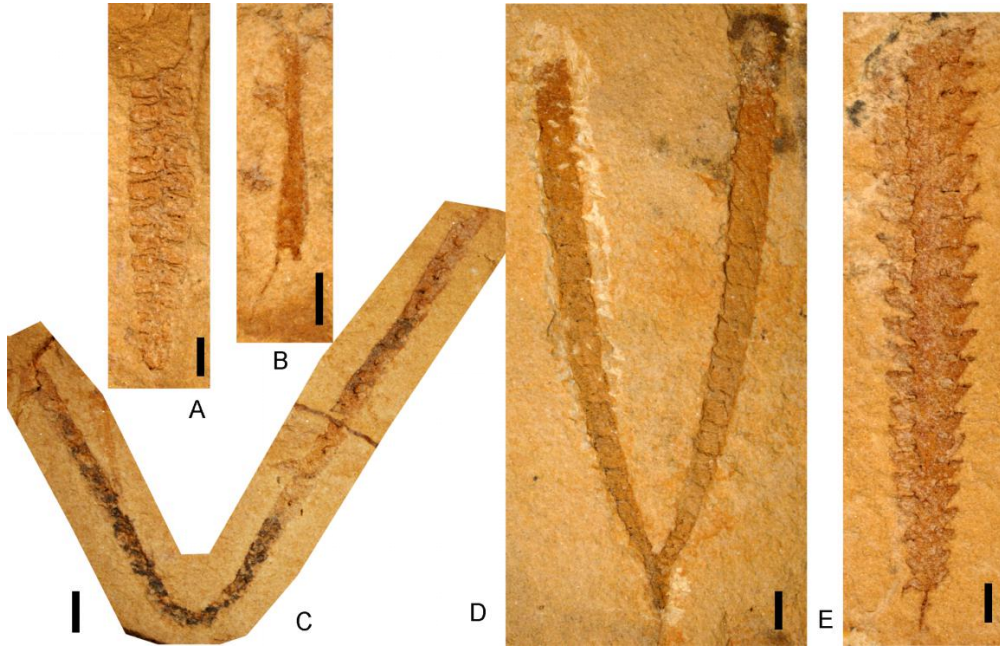


图 2.6 安吉杭垓垃圾填埋场剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 笔石带的特征分子。

A. *Haddingograptus oliveri* (Bouček); B. *Corynoides* sp.; C. *Jiangxigraptus vagus* Elles & Wood; D. *Dicranograptus brevicaulis* Elles & Wood; E. *Orthograptus calcaratus* Lapworth. 比例尺长度均为 1 mm

Figure 2.6 Typical graptolites in the *Jiangxigraptus vagus* Biozone of the Hulo Formation in the Lajichang section.

A. *Haddingograptus oliveri* (Bouček); B. *Corynoides* sp.; C. *Jiangxigraptus vagus* Elles & Wood; D. *Dicranograptus brevicaulis* Elles & Wood; E. *Orthograptus calcaratus* Lapworth. Scale bars = 1 mm

2.2.3 桐庐分水镇盛村剖面

盛村剖面位于桐庐县分水镇盛村村民委员会旁边的农田小路边，距分水镇 14 公里。该剖面出露较好，出露的地层有宁国组（顶部）、胡乐组、砚瓦山组（底部）（图 2.7）。2016 年初，浙江省地质调查院胡文杰等在该地区进行 1/50000 临安幅地质图区测填图时发现此剖面，同年 3 月份笔者与研究生张照、李文杰在该

剖面进行系统的化石采集,在 15.94 米厚的胡乐组地层中采集笔石化石共计 1185 块。

现将剖面简述如下:

(未见顶)

砚瓦山组(底部):小瘤状灰岩,未采化石

—————(整合)—————

胡乐组

13. 灰黑色薄-中层硅质页岩,风化后呈灰白色,质地坚硬,化石稀少且保存较差,产双壳类和笔石,其中笔石(样品 SC-12)为 *Cryptograptus tricornis*、*Archiclimacograptus* sp.、*Haddingograptus* sp.等,双壳类保存状况较差,无法鉴定。 0.85 m
12. 灰黑色硅质页岩,采集笔石样品 SC-11,化石标本受到构造活动的挤压而致变形,保存较差,产笔石 *Jiangxigraptus gurleyi*、*J. vagus*、*Hustedograptus teretiusculus* 等。 1.73 m
11. 灰黑色硅质页岩,风化后呈灰白色,笔石丰富(样品 SC-10): *Gymnograptus* sp.、*Hustedograptus teretiusculus*、*Haddingograptus oliveri*、*Cryptograptus tricornis*、*Didymograptus* sp.、*Reteograptus geinitzianus*、*R. speciosus compactus*、*Archiclimacograptus marathonensis*、*A. angulatus*、*Xiphograptus norvegicus*、*X. lofuensis*、*Glossograptus hincksii*、*G. briaros* 等。 3.97 m
10. 灰黑色薄-中层硅质岩夹硅质页岩,质地较硬,化石稀少,产笔石(样品 SC-9): *Hustedograptus teretiusculus*、*Glossograptus* sp.等。 1.65 m
9. 灰白色薄层硅质岩,质地坚硬,化石极为稀少。 6.3 m
8. 黑色中层含碳硅质页岩,风化表面呈灰白色,笔石丰富,但保存状况非常差,产笔石(SC-8): *Pseudophyllograptus angustifolius elongatus*、*Phyllograptus anna longus*、*Haddingograptus oliveri* 等。 2.95 m
7. 灰黑色薄-中层含碳硅质页岩,笔石丰富但保存状况较差(样品 SC-7): *Nicholsonograptus fasciculatus*、*Pseudophyllograptus angustifolius elongatus*、*Phyllograptus anna longus*、*P. ilicifolius*、*Haddingograptus oliveri*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Archiclimacograptus* sp.、*Cryptograptus*

tricornis 等。

0.95 m

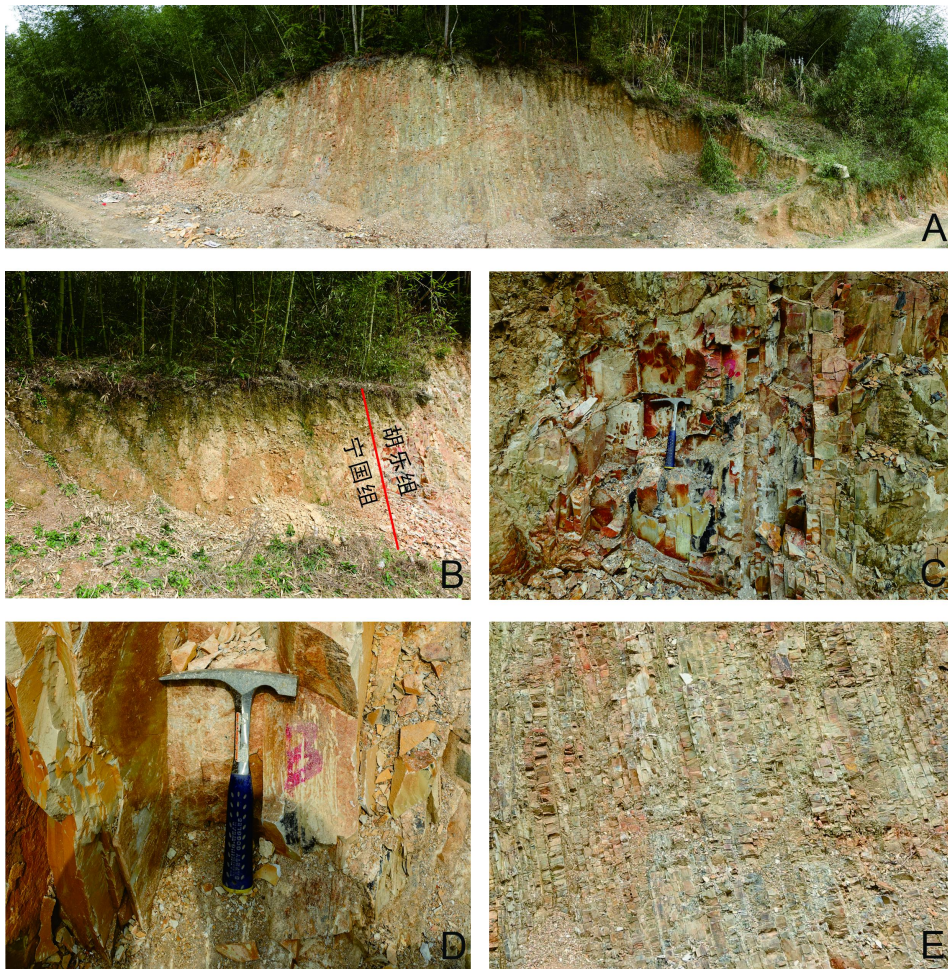


图 2.7 桐庐分水镇盛村剖面.

A.剖面全貌；B.胡乐组与宁国组的界线；C.胡乐组的灰黑色硅质岩夹硅质页岩；D.风化后呈灰白色的硅质岩（胡乐组）；E.胡乐组第9层的灰白色硅质岩，化石极为稀少。图中锤子长约 30 cm.

Figure 2.7 Shengcun section in Tonglu.

A. The overlook of Shengcun section; B. The boundary between the Ningkuo and Hulo formations;
C. Dark Grey silicolites interbedded with siliceous shales of the Hulo Formation; D. Light Grey silicolites after weathering of the Hulo Formation; E. Light Grey silicolites yielding rare fossils of Bed 9 of the Hulo Formation.

6. 灰黑色薄-中层含碳硅质岩夹硅质页岩，风化后呈灰白色，笔石丰富（样品

- SC-6): *Nicholsonograptus fasciculatus*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Pseudophyllograptus angustifolius elongatus*、*Haddingograptus oliveri*、*Cryptograptus tricornis*、*C. antennarius*、*Dicaulograptus hystrix*、*Eoglyptograptus cf. asymmetros*、*Archiclimacograptus caelatus* 等。 0.52 m
5. 灰黑色中层含碳硅质页岩，风化后呈灰白色，笔石较少（样品 SC-5）：
Nicholsonograptus fasciculatus、*Pseudophyllograptus angustifolius elongatus*、*Phyllograptus anna*、*Cryptograptus tricornis* 等。 1.08 m
4. 灰黑色薄-中层硅质页岩，质地较硬，含丰富笔石化石，但保存状况较差（样品 SC-4）：
Nicholsonograptus fasciculatus、*Phyllograptus anna*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Haddingograptus oliveri*、*Proclimacograptus angustatus*、*Aulograptus climacograptoides*、*Eoglyptograptus sp.* 等。 0.64 m
3. 灰黑色硅质页岩，风化后呈灰白色，产笔石（样品 SC-3）：
Nicholsonograptus fasciculatus、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Haddingograptus oliveri*、*Cryptograptus tricornis*、*Expansograptus sp.* 等。 1.65 m
2. 灰黑色薄-中层含碳硅质页岩，质地极硬，产笔石（样品 SC-2）：
Nicholsonograptus fasciculatus、*Haddingograptus oliveri*、*Haddingograptus sp.*、*Phyllograptus anna*、*P. ilicifolius*、*Pseudophyllograptus angustifolius elongatus*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Proclimacograptus angustatus*、*Cryptograptus tricornis*、*Eoglyptograptus sp.*、*Holmograptus sp.*、*Expansograptus sp.*、*Aulograptus sp.*、*Archiclimacograptus sp.* 等。 1.44 m
- 浮土掩盖。 约 4 m

—————（整合）—————

宁国组 >4.6 m

1. 黄白色、肉红色（风化后）泥岩，风化较为严重，笔石保存差，未采集。
（未见底）

2.2.4 桐庐分水镇松田剖面

松田剖面位于浙江桐庐县分水镇东北 16 公里处的松田村附近，沿着松田村

向珊瑚岭乡村旅游度假区的公路里侧展布。该剖面出露较好，地层自下而上分比为宁国组、胡乐组、砚瓦山组和黄泥岗组（图 2.8）。2016 年初，浙江省地质调查院胡文杰等在该地区进行 1/50000 临安幅地质图区测填图时发现此剖面，同年 3 月份笔者与研究生张照、李文杰等来此剖面进行样品的系统采集，在宁国组顶部和胡乐组地层中采集笔石化石共计 583 块。由于该剖面距离马金-乌镇断裂构造带较近，岩层受构造活动影响很大，其中胡乐组大部分被褶皱、断层破坏严重，仅剩顶部和底部保存相对较好。现将剖面简述如下：

（未见顶）

砚瓦山组底部 灰黑色薄-中层瘤状泥灰岩

—————（整合）—————

胡乐组

6. 灰黑色薄层含碳硅质页岩，碳质含量较高，产笔石和双壳化石。由于受构造活动影响，该层所产化石均变形严重且保存较差。产笔石（样品号 ST-1）：

Haddingograptus intermedius、*Hustedograptus teretiusculus*、*Pseudazygograptus incurvus*、*Glossograptus briaros*、*Proclimacograptus angustatus*、*Archiclimacograptus angulatus*、*Archiclimacograptus sp.*、*Dicellograptus sp.*、*Jiangxigraptus vagus*、*J. sextans*、*Jiangxigraptus sp.*。

5.15m

褶皱断层带。约 15 m

5. 灰黑色薄层含碳硅质页岩，碳质含量较高，摸之污手，击打有火星。产笔石

（样品号 ST-2）：*Acrograptus ellesae*、*Archiclimacograptus angulatus*、*Aulograptus climacograptoides*、*Holmograptus sp.*、*Pseudoclimacograptus wannanensis*、*Cryptograptus gracilicornis*、*C. tricornis*、*Expansograptus extensus*、*Haddingograptus oliveri*、*Eoglyptograptus sp.*、*Didymograptus sp.*、*Glossograptus minor* 等。2.44 m

4. 灰黑色薄层含碳硅质页岩，碳质含量较高，受构造活动影响，该层所产化石保存较差、变形严重。产笔石（样品号 ST-2a）：*Acrograptus sp.*、*Holmograptus sp.*、*Cryptograptus tricornis*、*Didymograptus sp.*等。4.09 m



图 2.8 桐庐分水镇松田剖面图

A.剖面全貌；B.胡乐组与宁国组的界线；C.砚瓦山组和胡乐组的界线；D.砚瓦山组瘤状灰岩；E.宁国组顶部紫红色泥岩夹黑色条带状页岩；F.胡乐组底部黑色薄层页岩。图中地质锤长约 30 cm，签字笔长约 15 cm.

Figure 2.8 Songtian section in Tonglu

A. The overlook of Songtian section; B. The boundary between the Ningkuo and Hulo formations; C. The boundary between the Hulo and Yenwashan formations; D. The nodular limestone of the Yenwashan Formation; E. Purple mudstone interbedded with black striped shales of the topmost

Ningkuo Formation; F. Black thin shales in the lower part of the Hulo Formation.

3. 灰黑色薄层硅质页岩，碳质含量较高，受构造活动影响，该层所产化石保存较差、变形严重。产笔石(样品号 ST-2b): *Acrograptus ellesae*、*Holmograptus intermedius*、*Didymograptus sp.*等。 3.9 m

————— (整合) —————

宁国组

2. 灰黑色碳质页岩，夹肉红色、灰绿色薄层钙质泥页岩，风化严重，产丰富的笔石和胡桃虾等，但大部分化石的保存状况很差。产笔石(样品号 ST-3): *Isograptus sp. indet.*、*Loganograptus logani*、*Pseudisograptus manubriatus*、*Pseudotrigranograptus ensiformis*、*P. ensiformis minor*、*Tetrigraptus amii*、*T. bigsbyi*、*Undulograptus austrodentatus*、*Undulograptus sinicus* 等。 9.03 m

1. 紫红色钙质泥页岩，产丰富的笔石和胡桃虾，大部分化石保存较差。产笔石(样品号为 ST-4): *Pseudotrigranograptus ensiformis*、*Bergsrtoemograptus crawfordi*、*Didymograptus sp.*、*Undulograptus austrodentatus* 等。 3.4 m

(之下地层未测)

2.3 胡乐组岩相特征、沉积过程与沉积环境

胡乐组的岩性以黑色硅质岩、硅质页岩、碳质页岩和泥质页岩为主(许杰, 1934; Zhang et al., 2007), 发育水平层理和黄铁矿, 含有丰富的笔石化石。为进一步探讨胡乐组的沉积过程和沉积环境, 笔者对采自九亩龙剖面胡乐组的 34 块岩石样品进行了岩石微相分析(图 2.9)。胡乐组的微相特征主要表现为暗色泥质、粉砂质沉积, 偶含粉砂级石英颗粒。该组下部硅质胶结明显, 胶结物以起伏不平且不连续的层状蛋白石为主(图 2.9A), 也有少量蛋白石以小型团块状、透镜状出现, 可通过正交偏光镜下的全消光特征与石英加以区分。水平纹层在多数样品中都可以识别, 表现为不同粒度、成分的沉积物的韵律互层, 纹层一般呈水平状, 极少有生物扰动现象(图 2.9B, E, H)。除石英颗粒、硅质胶结物及细粒黏土矿物外, 十纳米级的针状生物碎屑也是胡乐组黑色页岩的主要组成成分(图 2.9C)。这些针状碎屑定向性很好, 多呈水平排列, 可能来自于放射虫的刺(图 2.9H, I)。除针状生物碎屑外, 生物扰动现象和除笔石外的其他化石在胡乐组的

下部极为少见。在胡乐组中部的个别层位，十分微弱的生物扰动现象可发育在粗韵律层内（图 2.9D-E）。生物在沉积物内的觅食、居住等活动导致了沉积层出现不规则的弯曲起伏（图 2.9D），或者小型潜穴（图 2.9E）。在胡乐组的近顶部，小型生物化石如三叶虫、放射虫开始逐渐变多（图 2.9F-G, H-I）。三叶虫化石碎片大小为 100 微米左右，定向水平排列，除有着三叶虫生物碎屑特有的形态外，还有明显的波状消光特征（图 2.9G）。放射虫往往富集出现在某一层内，和水平纹层状泥岩呈突变接触（图 2.9H），化石多重结晶严重，仅有少量化石保存有虫体表面的刺和内部的圈层结构等特征（图 2.9I）。

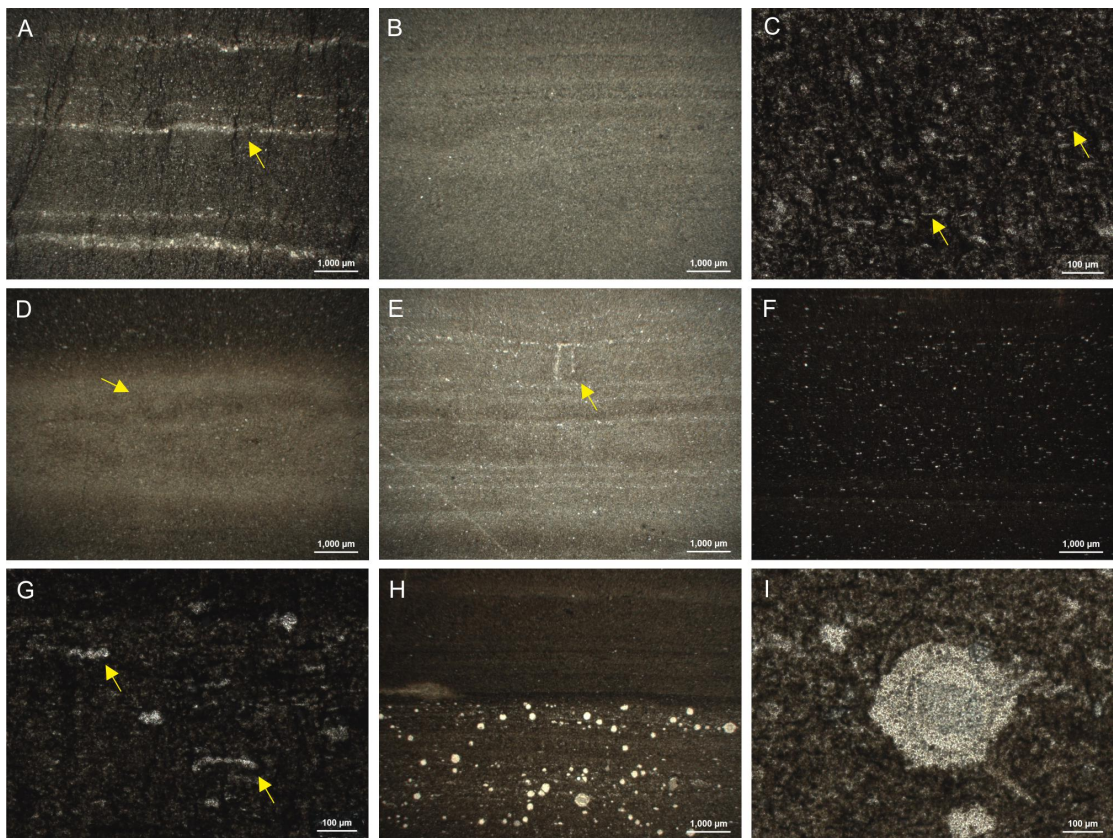


图 2.9 九亩龙剖面胡乐组岩石微相特征

A. 黑色含硅质条带泥岩，黄色箭头指示不规则的硅质条带，条带常不连续，样品号 Pm007-JML-3; B. 水平纹层状粉砂质泥岩，偶含粉砂级石英颗粒，样品号 Pm007-JML-4; C. 黑色泥岩中的针状生物碎屑（黄色箭头指示），可能来自于放射虫，样品号 Pm007-JML-5; D. 较弱的生物扰动现象（黄色箭头指示），样品号 Pm007-JML-9; E. 韵律层内的小型生物潜穴（黄色箭头指示），样品号 Pm007-JML-11; F. 黑色泥岩含小型生屑，样品号 Pm007-JML-27; G. 图 F 的放大，黄色箭头指示水平排列的三叶虫化石碎屑; H. 富含放射虫的粉砂质泥岩（下

部)与水平纹层状黑色泥岩互层,样品号 Pm007-JML-32; I. 图 H 的放大,保留有圈层结构和刺的放射虫化石. 图 A-B, D-F, H 中的比例尺长度为 1000 μm , 图 C, G, I 中的比例尺长度为 100 μm .

Figure 2.9 Photomicrograph of the Hulo Formation of the Jiumulong section

A. Black mudstone with siliceous ribbons. The yellow arrow shows irregular undulated siliceous ribbon, most ribbons are discontinuous. Sample ID: Pm007-JML-3. B. Horizontal laminated silty mudstone. Quartz occurs occasionally. Sample ID: Pm007-JML-4. C. Spiculate bioclasts (maybe from radiolarian, yellow arrowed). Sample ID: Pm007-JML-5. D. Weak bioturbation (yellow arrowed). Sample ID: Pm007-JML-9. E. Small scale burrow (yellow arrowed) within rhythmic layers. Sample ID: Pm007-JML-11. F. Black mudstone with sparse bioclasts. Sample ID: Pm007-JML-27. G. Close-up of F. Yellow arrows show trilobite bioclasts. H. Silty mudstone with radiolarian interbeds with horizontal-laminated mudstone. Sample ID: Pm007-JML-32. I.

Close-up of H shows features of radiolarian.

胡乐组整体细粒的沉积物特征、水平纹层和水平排列的生物碎屑指示较慢的沉积速率和较低的水能条件;蛋白石硅质胶结也多形成于缓慢的沉积过程中。除笔石、放射虫等营浮游生活的生物化石外,其他底栖生物及生物遗迹的普遍缺失代表着底层水体条件(如氧化还原条件、温度、PH、水能等)不适合绝大多数底栖生物的生存。胡乐组页岩的黑色可能反映高的有机质含量,指示沉积和埋藏于较强的还原环境中。综合以上条件,胡乐组整体可能缓慢地沉积于低能、具有一定水深的缺氧环境中。韵律层的沉积受控于水能条件的周期性变化,相对粗的沉积层有着较强的水能条件,因此可能沉积于相对充氧的条件下,少量底栖生物得以生存并形成生物扰动(图 2.9D-E)。本微相研究发现,胡乐组上部相对于下部明显有着更多的生物碎屑和生物扰动,硅质胶结条带明显减少,这可能受控于水体的变浅和/或氧化程度的加强。

此外,浙江安吉钻井(安页 1 井)胡乐组岩芯的地球化学资料(图 2.10)也支持本研究对胡乐组沉积环境的分析。安页 1 井的有机碳同位素记录在达瑞威尔阶由约-29.5 ‰(宁国组下部)逐渐负漂至约-30.5 ‰(胡乐组上部)。约 1 ‰的持续性有机碳同位素负漂移表明该地区海洋有机碳的埋藏速率自宁国组至胡乐

组沉积时期可能发生了持续性下降，指示着初级生产力的持续衰减。同时，安页 1 井的总有机碳含量（TOC）自宁国组至胡乐组出现逐渐增加的趋势，与有机碳同位素的负漂移相反。尤其在胡乐组内部，TOC 自 0.5 % 显著增加至接近 2 %，指示着底层水的氧化还原条件和沉积速率是胡乐组 TOC 增加的主控因素，即胡乐组沉积时期的底层水环境相较宁国组沉积时期更加有利于有机碳的富集，为显著缺氧或沉积速率缓慢的底层水环境。

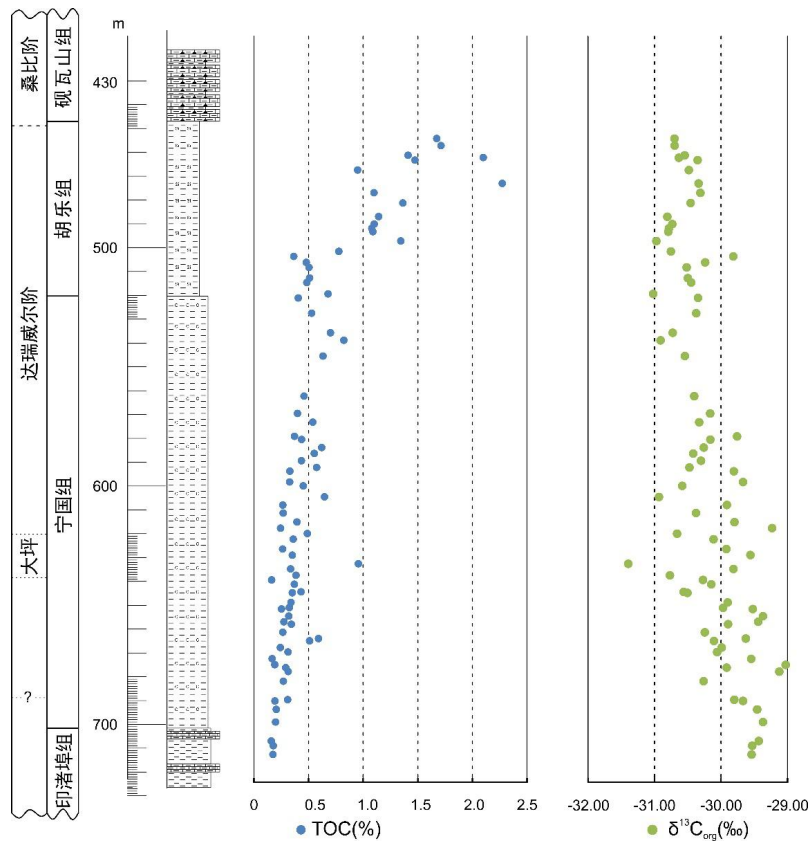


图 2.10 安页 1 井总有机碳（TOC）和有机碳同位素（ $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ ）结果（李超等，未刊资料）

Figure 2.10 The total organic carbon (TOC) and organic carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) results of the Anye-1 (unpublished data from Li Chao).

第 3 章 研究材料及研究方法

3.1 研究材料及来源

本文研究的笔石标本来自浙江省安吉县杭垓镇的九亩龙剖面 and 垃圾填埋场剖面、桐庐县分水镇的盛村剖面和松田剖面的胡乐组，是笔者等在 2012 年–2016 年进行的 5 次野外工作中采集的（表 3.1）。下面简单介绍这 5 次野外考察及标本采集情况：

2012 年 11 月至 12 月，笔者随导师及英国专家 Lucy Muir 博士和 Joe Botting 博士在浙江安吉开展野外地质考察，熟悉掌握安吉县内宁国组和胡乐组的分布情况，并在露头较好的安吉杭垓九亩龙剖面进行笔石标本的系统采集（标本编号为 Pm007-），详细测量并记录化石剖面的地理坐标，对剖面的岩性产状、标本赋存状况进行详细描述。

2013 年 3 月中下旬，笔者与浙江省地质调查院的汪隆武和张建芳老师、我所的陈旭老师、张元动老师等 7 人对该杭垓地区的数条奥陶系、志留系剖面进行现场考察，之后对九亩龙剖面 and 垃圾填埋场剖面（标本编号为 LJC-）的胡乐组系统采集笔石标本。

2014 年 12 月初，笔者与方翔、宋妍妍等赴九亩龙剖面对关键层位进行笔石化石及岩石薄片标本的采集，并补测剖面数据。

2015 年 12 月，笔者及张元动、Lucy Muir、Joe Botting 随浙江地调院的汪隆武和张建芳老师在浙江安吉开展野外地质考察，并在杭垓地区的若干条奥陶系、志留系剖面进行笔石和海绵化石标本的系统采集。

2016 年 3 月，笔者随浙江地调中心的胡文杰工程师在浙江桐庐开展地质考察，在新发现的分水镇盛村（标本编号 SC-）和松田剖面（标本编号（ST-））对胡乐组及其上下界线地层逐层采集笔石标本，并对剖面详测。

研究地区的胡乐组岩性主要为灰黑–黑色的硅质岩夹硅质页岩，产笔石、牙形刺和疑似藻类标本。在九亩龙和盛村剖面，笔石多以碳质薄膜状保存，保存较为精美且完整；在垃圾填埋场剖面，笔石多以黄铁矿化保存；而在松田剖面，受

部分构造地质活动的影响，笔石多以碳质薄膜标本保存，部分保存较差且变形严重。

表 3.1 野外采集样品和室内处理样品统计表

Table 3.1 Summary of the main field and laboratory work

剖面	笔石/个	牙形刺/个	藻类/个	岩石薄片	扫描电镜照片/张
九亩龙	1274	40	7	33	101
垃圾填埋场	332	-	-	-	-
盛村	1185	-	-	-	-
分水	583	-	-	-	-
合计	3374	40	7	33	101

3.2 研究方法

对本文研究的笔石标本进行室内处理和相关数据分析，工作主要包括：光学显微镜下的详细观察、数码拍照、参数测量和分析以及素描图的绘制等。笔者共拍摄数码光学照片 11537 张，在此基础上鉴定出笔石 11 科 1 亚科 25 属 52 种。

根据笔石化石的形态特征，结合当前材料的保存状态，围绕论文的研究目标和研究内容，除了进行系统古生物学和生物地层学研究外，论文还针对若干笔石属种进行古生态学方面的分析探讨。

3.2.1 系统古生物学

系统古生物学的主要研究内容包括对笔石标本进行鉴定、详细描述并按照形态特征的差异和亲缘关系的远近以确定其分类位置。笔石化石的鉴定依据主要是始端构造特征及胞管的形态、笔石体形态等特征，本论文通过数码成像、参数设定及度量、软件分析等手段，形成了以定量分析研究为主、定性分类研究为辅的方法，使得本文的系统分类学研究更为准确、客观。该部分研究主要包括以下两个方面：

(1) 挑选保存较为完整的笔石标本, 利用 Leica M125 光学显微镜和其附带的 Camera Lucida 投影系统, 对笔石的重点形态特征进行数码成像及素描图绘制, 并对该标本的笔石体形态、笔石枝生长方式、胎管及胞管的形态、始端发育型式等内容进行定性描述。

(2) 利用 CorelDraw X8 软件对笔石的结构特征进行一系列参数的度量, 并用以系统描述。论文中笔石标本的度量参数主要包括: 笔石枝形态(笔石枝长度、横过胞管口处的笔石枝宽度、分散角、胞管密度等)、胎管形态(胎管长度、胎管口宽度、胎管刺长度、线管长度等)、胞管形态(胞管长度、胞管口宽度、胞管的长宽比、胞管倾角、口刺或腹刺长度、胞管掩盖程度、膝上腹缘长度等)。针对不同形态的笔石体, 度量参数不尽一致。

(3) 根据笔石化石始端发育型式的定性描述, 初步确定笔石归属大类, 结合定量分析研究, 参考 Mitchell (1987, 1990, 1992)、Melchin & Mitchell (1991)、Maletz (1997, 2014)、陈旭等 (Chen et al., 2016)、Maletz 等 (2016, 2017, 2018) 等关于正笔石系统演化和分类的最新观点, 对当前笔石标本的始端结构和胞管形态特征进行详细识别和比较, 进而对相关的系统古生物学问题进行分析讨论。

3.2.2 生物地层学

生物地层学是地层学的一个重要分支学科, 主要是研究地层中的化石产出记录, 并根据地层中所含化石的特性将岩层编制成若干地层单元, 确定地层的相对地质年代。生物地层学研究是地层序列的建立、划分和对比等工作中最常用的手段, 是研究生物演化的过程和机制的重要基础, 对重建地质历史时期的古构造、古地理和古环境格局等研究, 提供了具体的时空格架(龚一鸣和张克信, 2006)。浙西北地区地层连续过渡、笔石演化快速且复杂多样, 不仅为该地区生物地层学的研究提供了丰富的物质条件, 而且极大地提高了该地区笔石带划分与对比的精度。

3.2.3 古生态学

笔石是在石炭纪即已灭绝的海生群体动物, 没有现生类群可以参照和类比, 所以在从事笔石古生态的研究过程中, 存在不少困难。但近些年, 由于各国学者

在笔石的微细结构和超微构造、及笔石与现生翼腮类的亲缘关系的研究中取得可喜进展 (Kozłowski, 1966; Towe & Urbanek, 1972, 1974; Urbanek & Towe, 1975; Bates & Kirk, 1986; Bengtson & Urbanek, 1986; Dilly, 1993, 2014; Rigby, 1994; Briggs et al., 1995; Urbanek & Dilly, 2000; Bates et al., 2009; Mitchell et al., 2013), 进而使得笔石的古生态学研究大大前进了一步。不同属种的笔石生活在不同水层中, 其死亡后保存下来的均是沉落海底的笔石动物的硬体部分, 而关于笔石动物的软体组织的报道甚少 (Bjerreskov, 1978; Jackson, 1967; Rickards et al., 1991)。因此, 本文关于笔石古生态学的研究主要采用功能形态学的类比法和工程分析法。

功能形态学 (又称适应功能形态学, *functional morphology*) 是关于生物体结构构造与其功能之间关系的学科 (樊隽轩等, 2013)。当一种环境随着时间发生物理、化学和生物学变化, 生活在其中的生物体会尝试改变自身形态结构, 以适应环境变化。基于这种生物体结构功能性理念, 我们通过分析生物体结构构造的特征, 就可以推理其功能, 并进而推断其所适应的环境特征。功能形态学广泛应用于生态学和古生态学研究, 同时也是现代仿生学的重要基础。功能形态学应用于古生态学研究主要有三种分析途径: 同源结构推断、类比分析、工程学模拟。

1. 类比法

类比法 (*analogy*) 通过将一种已灭绝的化石或其特定结构构造与现生的类似生物或某些生物的类似结构构造进行对比分析, 以推断灭绝生物或其结构构造的生态功能属性。根据笔石体的典型形态特征或某些器官构造, 与具有相似特征或构造的古生物类群 (如苔藓虫、珊瑚、海百合等) 进行类比, 研究探讨这些特征和构造的演化驱动机制。这种方法实际上就是生物趋同演化的反演过程, 即功能性驱动了生物体部分结构形态的演化 (樊隽轩等, 2013)。

2. 工程学模拟

根据生物体的物理特征, 通过工程学模拟来推演疑难结构的功能学, 如参考平衡木、杠杆、关节以及其他结构的原理及航空学和水动力学等原理, 主要包括范例法和试验法 (樊隽轩等, 2013)。

3. 同源结构推断

通过将一种生物化石的特定结构构造与其现生类群（或近亲）的同源结构构造进行比较，从而推断化石结构的功能。近年来的研究表明，笔石与现生的半索动物门翼鳃纲中的杆壁虫和头盘虫（固着生态）具有密切的亲缘关系，因此后者的许多生态学特征（如固着方式、摄食方式、躲避策略等）被用于理解笔石的古生态学特征。但由于当前研究的笔石类群均为漂浮类型，具有不同生态，结构形态也有较大差异，因此本文暂不采用该分析方法（樊隽轩等，2013）。

本文功能形态分析主要采用类比分析和工程学模拟分析来研究特化笔石体典型结构的功能，以探讨特化笔石类群的演化驱动机制。针对功能形态分析，需挑选保存较为完整的笔石标本，利用 CorelDraw X8 软件对笔石体的部分结构特征进行度量，之后将所得数据进行成图并分析讨论。该部分的重点研究参数主要包括：横过各胞管口处的笔石枝宽度、分散角、胞管数量等。针对不同形态的笔石体，度量参数不尽一致，详细可参考第5章。

第 4 章 胡乐组笔石生物地层划分与对比

在浙西北, 本文的研究主要集中在安吉县杭垓镇的九亩龙剖面、垃圾填埋场剖面、桐庐县分水镇的盛村剖面和松田剖面。安吉和桐庐地区的胡乐组底部和宁国组顶部在岩性上逐渐过渡。在安吉地区, 宁国组顶部为深灰色含碳泥岩, 胡乐组底部为灰黑色含碳硅质岩夹硅质页岩; 而在桐庐地区, 宁国组顶部为灰黑色碳质页岩, 夹肉红色、灰绿色薄层钙质泥页岩, 胡乐组底部为污手的灰黑色硅质页岩。根据胡乐组中笔石动物群的面貌及属种延限分布, 在安吉地区, 本次研究在胡乐组识别出 4 个笔石带, 自下而上分别为: *Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、*Pterograptus elegans* 带、*Jiangxigraptus vagus* 带; 而在桐庐地区, 胡乐组被划分为 4 个笔石带, 自下而上分别为: *Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、“*Hustedograptus teretiusculus*”带和“*Nemagraptus gracilis* 带”。针对胡乐组的笔石生物地层的划分与对比, 详述如下。

4.1 各剖面笔石带的划分

4.1.1 杭垓九亩龙剖面

1. *Acrograptus ellesae* 带

该带底界以 *Acrograptus ellesae* 的首现为标志, 在九亩龙剖面上仅在一层出现, 即 Pm007-11-1, 厚约 2 m (图 4.1)。在九亩龙剖面, 该带笔石动物群以均分笔石类和舌笔石类为主。在该带的均分笔石类化石中, 中国笔石类如 *Holmograptus geniculiformis*、*H. expansus*、*H. intermedius*、*Allograptus* sp. 是重要的组成分子; 其他均分笔石类, 如 *Dichograptus*, 其笔石体断枝在该生物带也很常见。舌笔石类, 如 *Glossograptus* cf. *armatus* 及 *C. tricornis* 和 *C. gracilicornis* 等, 在当前笔石带首次出现, 其中后两个笔石种一直上延至 *Pterograptus elegans* 带。相对于国内外其他地区, *C. tricornis* 在九亩龙剖面出现的层位较低。在英国, *C. tricornis* 在 *Didymograptus murchisoni* 带至 *Diplograptus foliaceus* 带均有报道 (Zalasiewicz et al., 2009)。在中国西北地区, *C. tricornis* 在新疆大湾沟剖面的 *P.*

elegans 带至 *D. murchisoni* 带, 以及陕西陇县段家峡剖面的 *Diplacanthograptus caudatus* 带中出现 (Chen et al., 2016)。 *C. gracilicornis* 是地方种, 最初在皖南的胡乐镇 “*Climacograptus? gracilicornis*” 带发现 (Hsü, 1934), 后又在皖南太平县及浙西昌化的 *A. ellesae* 带中报道 (葛梅钰, 1964; 钱义元等, 1964)。在该带, 大量笔石属种在此层位集中涌现, 除极少数长限种延至上面几个笔石带外, 其他属种均仅限于此层。故笔者推断, 该层仅代表 *A. ellesae* 带的顶部。

过去, 部分学者将中国相当于英国 Llanvirn 下部 (达瑞威尔早期) 的地层识别为 *Amplexograptus confertus* 带, 并将此带应用于华南板块的江南斜坡地区和珠江盆地, 以及属于柴达木板块的祁连山地区 (Hsü, 1934; 穆恩之等, 1962; 葛梅钰, 1964; 陈旭、韩乃仁, 1964; 钱义元等, 1964; 陈旭等, 1981)。李积金 (1983) 认为, *A. confertus* Lapworth 在皖南极少见到, 且最先被许杰 (1934) 描述为 *A. confertus* Lapworth 的标本也已厘定为 *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li (sp. nov.) 和 *P. wannanensis obesus* Li & Ni (subsp. nov.), 据此将传统的 *A. confertus* 带进行了厘定, 改用 *Didymograptus ellesae* 带 (下)、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带 (上)。

对挪威的同期地层研究表明, *A. confertus* 是一个长限种, 并不适合作为带化石。Berry (1964) 描述挪威奥斯陆地区的 *Pseudoclimacograptus cf. sharenbergi* Lapworth, 标本产于 Ogygiocaris Series 的 *Didymograptus murchisoni* 带和 *Glyptograptus teretiusculus* 带, 其形态特征与皖南的 *Pseudoclimacograptus wannanensis* 极为相似, 但显然层位更高 (达瑞威尔阶上部)。Maletz (1997) 在研究挪威奥斯陆地区的 Llanvirn 地层时, 认为 *Amplexograptus confertus* Lapworth 实际上应为 *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth) 的同义名, 二者都是由 Lapworth 建立的 (Hopkinson & Lapworth, 1875), 形态特征非常相似。 *A. caelatus* 在英国威尔士地区见于 *Didymograptus murchisoni* 带 (Elles & Wood, 1906), 在挪威奥斯陆地区见于 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带-*P. elegans* 带 (Maletz, 1997), 更佐证了该种在全球范围内是一个典型的长延限种。陈旭等 (2006) 在研究达瑞威尔阶底界所在的金钉子剖面——浙江常山黄泥塘剖面时, 虽然保留了 *Pseudamplexograptus confertus* 这一名称, 但也不再使用 *Pseudamplexograptus confertus* 带, 而将 *A. ellesae* 带和 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带作为华南奥陶

纪标准笔石带。

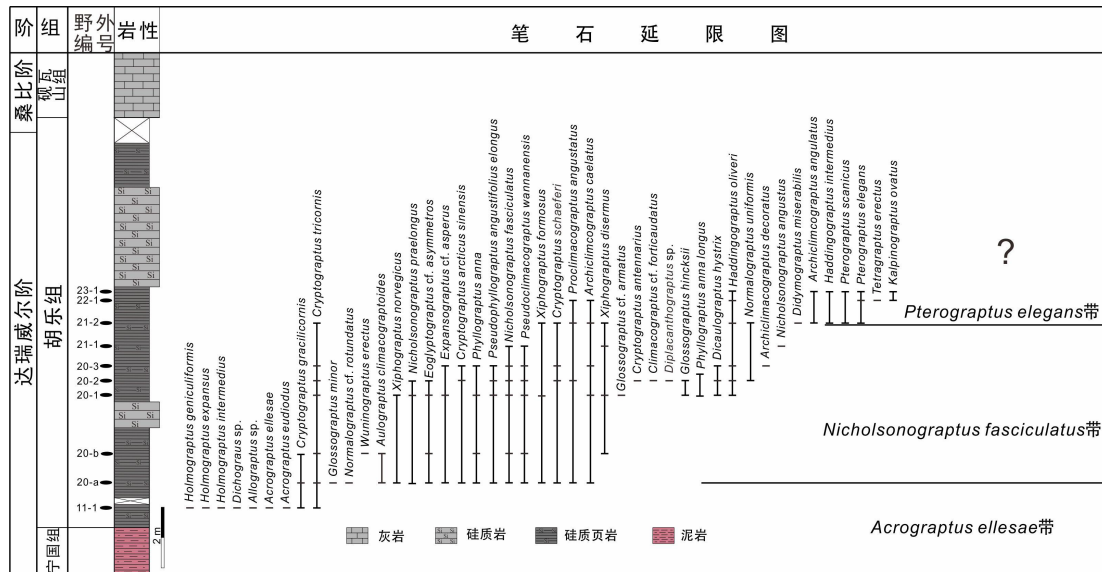


图 4.1 九亩龙剖面胡乐组笔石延限图。

Figure 4.1 The graptolite range chart of the Hulo Formation at Jiumulong section.

2. *Nicholsonograptus fasciculatus* 带

该带以 *Nicholsonograptus fasciculatus* 的首现为底界标志，自 Pm007-20-a 层延至 Pm007-21-1 层，厚约 7.2 m。该笔石带中，除了 *C. tricornis* 和 *C. gracilicornis* 这 2 个笔石种由下伏地层上延而来，共有 31 个笔石种在此层位首现，其中 22 个笔石种仅限于此带。在该笔石带，中国笔石类仅存 1 属，即 *Nicholsonograptus*，该属 4 个笔石种的延限跨越了整个 *N. fasciculatus* 带，部分属种还上延至 *P. elegans* 带。比如，与带化石 *N. fasciculatus* 极为相似的 *N. praelongus* 自此带中部开始出现，并一直延续至 *P. elegans* 带；而极易辨认的 *N. angustus* 出现层位较高，至此带快结束时才出现；由于采集层位不详，*N. ingentis* 的出现及末现层位则无法确定。除中国笔石类外，该笔石带动物群仍以均分笔石类（常见类群（*Phyllograptus*、*Pseudophyllograptus*、*Aulograptus*、*Expansograptus* 和 *Xiphograptus*）和舌笔石类（*Cryptograptus* 和 *Glossograptus*）为主，辅以少量的双笔石类（*Dicaulograptus*、*Archiclimacograptus* 和 *Haddingograptus*）。其中，均分笔石类以进化程度较高、带胎管刺的四枝上攀的 *Phyllograptus* 属和两枝平伸的 *Xiphograptus* 属较为常见。在该带中部，始端构造及胞管形态较复杂、笔石体

具附连物的双笔石类开始出现,如 *Dicaulograptus hytrix*、*Haddingograptus oliveri*、*Archiclimacograptus decoratus* 和 *Diplacanthograptus* sp.。

Aulograptus climacograptoides 发现于 *N. fasciculatus* 带的近底部。在国外,此种常见于挪威奥斯陆地区的 *Holmograptus lentus* 带和 *N. fasciculatus* 带 (Maletz, 1997)。同样产于九亩龙剖面 *N. fasciculatus* 带底部的分子还有 *X. disermus* 和 *Proclimacograptus angustatus*, 前者可见于江西武宁的 *N. fasciculatus* 带和 *Didymograptus jiangxiensis* 带 (倪寓南, 1988, 1991), 后者曾发现于瑞典 Scania 地区 Fågelsång 剖面 *P. elegans* 带的 *Phyllograptus glossograptoides* 亚带, 以及挪威奥斯陆地区的 *N. fasciculatus* 带和 *P. elegans* 带。

在该带中部首现的重要分子有 *Cryptograptus antennarius* 和 *Normalograptus uniformis*, 二者均一直上延至 *P. elegans* 带。*C. antennarius* 在华南的皖南宁国及湘南零陵等地有过报道 (穆恩之等, 1962; 汪啸风等, 1977), 也曾记录于英国的达瑞威尔期的 *Aulograptus climacograptoides* 带和 *Didymograptus artus* 带。*N. uniformis* (Hsü) (= *Climacograptus uniformis* Hsü) 的延限在不同地区似乎并不一致: 在皖南该种见于宁国胡乐司的 *N. fasciculatus* 带 (Hsü, 1934), 在新疆库鲁克塔格的 *N. gracilis* 带发现形态极为相似的 “*Climacograptus* cf. *uniformis* Hsü” (Bulman, 1937), 在新疆阿克苏四石场剖面, 该种则产于 *P. elegans* 带 (Chen et al., 2016)。

在该带近顶部出现 *Haddingograptus oliveri*, 可上延至 *P. elegans* 带。在国内, 该种见于内蒙古乌海大石门剖面的克里摩里组上段的 *Didymograptus purchisoni* 带 (Chen et al., 2016), 层位与九亩龙剖面相当; 在国外, 该种曾发现于挪威奥斯陆地区的 *N. fasciculatus* 带和 *P. elegans* 带 (Maletz, 1997), 也与其在九亩龙剖面的产出层位基本一致。

Nicholsonograptus fasciculatus 带广泛识别于国内外多个地区, 可以进行对比。最早, Ekström (1937) 在 Scandia 地区的笔石研究中, 将 *Didymograptus bifidus* 带最上面的笔石亚带叫作 *Azygograptus falciformis* 亚带。后来, Skevington (1966) 将 *A. falciformis* 厘定为 *N. fasciculatus* 的后同义名。Maletz (1995) 在研究瑞典 Llanvirn 期 Albjära 岩心中的笔石时, 将 *N. fasciculatus* 亚带提升为笔石带使用。在华南多个相区, *N. fasciculatus* 常被用来定义一个亚带或带, 如江南斜坡带的

皖南 (Hsü, 1934; 钱义元等, 1964; 李积金, 1983)、浙西 (葛梅钰, 1964; Chen et al., 2006)、赣东北 (陈旭和韩乃仁, 1964; 肖承协和陈洪冶, 1990) 和赣西北 (俞剑华等, 1976; 倪寓南, 1991), 以及珠江盆地的赣南 (李积金等, 2000)。

但是, 前人对 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带的划分依据及与其上 *Pterograptus elegans* 带的分界, 却存在较大问题。最初, Bouček (1973) 在波西米亚的 Sarka 组底部的 *Expansograptus ferrugineus* 带中报道过 *Nicholsonograptus*, 认为该属的所有笔石种的时代应为 “Llanvirn 早期”。Maletz (1997, p.36) 在研究挪威奥斯陆地区的 Llanvirn 地层时, 认为 *Nicholsonograptus* 仅出现在 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带, 不与其上的 *P. elegans* 带重合。但其实很早之前, Berry (1964) 在挪威奥斯陆地区上对笔石页岩的下部地层中发现, *P. elegans* 与当时被定为 *Azygograptus* sp. (p. 111, 图版 9, 图 4-5, 实际应为 *Nicholsonograptus fasciculatus*) 的标本共生。

倪寓南 (1991) 在研究江西武宁修水流域的新开岭剖面时, 在 *Nicholsonograptus* 带 (以属而不是具体某个种的存在为标志) 中部的个别层位里也发现了一些 *Pterograptus elegans* 的标本 (p. 5, 第 1 层), 且根据 *Nicholsonograptus* 的 3 个种同时灭绝的特征, 将 *Nicholsonograptus* 的灭绝作为 *Nicholsonograptus* 带的顶界标志。笔者认为上述笔石带划分标准是有问题的。在倪寓南 (1991, pp. 3-5) 的地层描述中, 从野外露头最底部的第 1 层 (宁国组近顶部) 开始, *Pterograptus elegans* 即已出现, 并与 *Nicholsonograptus fasciculatus*、*Nicholsonograptus angustus*、*Nicholsonograptus praelongus*、*Tetragraptus erectus*、*Pseudophyllograptus angustifolius* 共生, 但这段地层被划入 *Nicholsonograptus* 带。Ganis (2005, p. 794 最后一段) 在美国宾夕法尼亚地区阿拉巴契山脉的 Dauphin 组 Shellville 段中报道的笔石动物群面貌与武宁地区的情况很相似, 可该层段中的笔石类群却被划入 *Pterograptus elegans* 带底部。武宁地区的 *Nicholsonograptus* 带是以含有 *Nicholsonograptus* 为标志, 以 *Nicholsonograptus* 的消失作为顶界标志, 这与目前国际上通常以某个种的首次出现层位 (FAD) 作为底界标志的定义标准有冲突, 容易导致不同地区之间同名笔石带的对比偏差。笔者认为, 倪寓南 (1991) 中的新开岭剖面最低笔石带层位应为 *Pterograptus elegans* 带, 而不是

Nicholsonograptus 带或 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

综上所述,笔者认为,应以 *Nicholsonograptus fasciculatus* 的首现层位作为同名带的底界标志,同时以下一个笔石带化石种(如 *Pterograptus elegans*)的首现层位作为 *N. fasciculatus* 带的顶界,而不是以 *Nicholsonograptus* 的消失作为顶界标志。这种生物地层划分,即采用间隔带而不是延限带的涵义,是现代地层学(特别是在金钉子研究中)广为采用的方式,可以提高地层划分对比精度。这种情况在间隔带的地层间隔跨度明显长于该带化石的延限时,从定义上来说是有瑕疵的,因为在该带化石消失之后仍有一段地层是不含该带化石的(当然,也可以把这段地层单独划出来),但当该带化石的延限与下一个带的带化石延限有重叠的时候,这种采用间隔带的划分方法就要精确得多。

3. *Pterograptus elegans* 带

该带以同名种的首现为底界标志,在九亩龙剖面上自 Pm007-20a 层延至 Pm007-21-2 至 Pm007-23-1 层,厚约 8.3 m。该带中除了带化石 *P. elegans* 外,还含有 *Nicholsonograptus* sp.、*Archiclimacograptus angulatus*、*A. caelatus*、*Proclimacograptus angustatus*、*Glossograptus hincksii*, 以及部分牙形刺化石。Pm007-23-1 层之上为一套数米厚的硅质岩,未采得笔石,因此无法确定该带的顶界。

带化石 *P. elegans* 见于三个层位,丰度较高,并通常与 *P. scanicus* 共生。该种形态特征明显、全球广布,地质历程较短,通常仅限于 *P. elegans* 带。该种在我国华南板块的皖南(钱义元等,1964;方一亭等,1989a,1989b)、赣北(肖承协和陈洪冶,1990;倪寓南,1991;李积金,2000)、浙西(葛梅钰,1962;Chen et al., 2006;张元动等,2010;宋妍妍等,2013)、塔里木板块的新疆柯坪(Chen et al., 2016)和华北地台西缘的乌海(Chen et al., 2016),以及北欧的挪威(Berry, 1964;Maletz, 1997)、瑞典(Maletz, 1995)、美国的宾夕法尼亚(Ganis, 2005)等地均有广泛报道。在英国,*P. elegans* 发现于 *D. murchisoni* 带(Zalaszewicz et al., 2009);在澳大利亚,*P. elegans* 的时代为 Da4a,常见于 *Archiclimacograptus riddellensis* 带的下亚带(VandenBerg & Cooper, 1992),相当于欧洲的 *H. teretiusculus* 带的下部,比北欧、北美及英国的层位稍高。*Pterograptus* 属的另一

个种 *P. scanicus* Moberg, 与带化石 *P. elegans* 在同一层位首现, 但在新疆柯坪大湾沟剖面 and 江西武宁新开岭剖面, 以及瑞典 Scania 地区和挪威奥斯陆地区, 该种的首现位却晚于 *P. elegans* Holm 首现 (Ekström, 1937; Berry, 1964; 倪寓南, 1991; Chen et al., 2006)。

在该带底部发现了一些 *Nicholsonograptus* 的断枝。虽然 Maletz (1997) 认为 *Nicholsonograptus* 的所有属种均仅限于 *N. fasciculatus* 带, 但宋妍妍等 (2013) 曾在浙江江山横渡剖面的 *P. elegans* 带内发现过 *N. fasciculatus*, 倪寓南 (1991) 也曾在江西武宁新开岭剖面发现 *P. elegans* 与 *N. fasciculatus* 共同产出的现象。由此可见, *N. fasciculatus* 的末现可能在 *P. elegans* 带中。

在该带所含的双列笔石中, *Archiclimacograptus angulatus*、*A. caelatus* 和 *Proclimacograptus angustatus* 在北欧奥斯陆地区常见于 Darriwilian 阶的中上部, 是 *P. elegans* 带的常见分子 (Berry, 1964; Maletz, 1997)。在英国, *A. angulatus* 主要产于 *Didymograptus artus* 带, 但可以上延至 *D. murchisoni* 带 (Zalasiewicz et al., 2010), 而 *A. caelatus* 则主要发现于 Darriwilian 期的 *D. murchisoni* 带 (Elles & Wood, 1906), 但有可能上延至晚奥陶世桑比期初期 (Zalasiewicz et al., 2009)。而且, 英国的 *D. artus* 带和 *D. murchisoni* 带大致分别与浙西地区的 *N. fasciculatus* 带和 *P. elegans* 带相当 (Loydell, 2012)。

当前带中所含的 *Glossograptus hincksii* 是一个全球广布种。该种的模式标本产自英国的 *Nemagraptus gracilis* 带及其上覆地层中 (Zalasiewicz et al., 2009), 而在华南, 该种却曾被学者们建立过同名笔石带, 位于 *N. gracilis* 带之下 (穆恩之和陈旭, 1962; 穆恩之等, 2002)。*Kalpinograptus ovatus* 是产于该带近顶部的重要特征分子, 该种曾发现于纽芬兰西部 Table Head Group 中的 *P. elegans* 带 (Maletz & Mitchell, 1996), 以及挪威奥斯陆地区的 *P. elegans* 带至 *N. gracilis* 带 (Maletz, 1997)。

另外, 在 *P. elegans* 带的 Pm007-21-2 层, 一些牙形刺与笔石在岩石层面上共生。但牙形刺标本大多保存状况较差, 仅在岩石层面徒留溶蚀后的外模。经牙形刺专家—澳大利亚甄勇毅研究员鉴定, 目前所发现的牙形刺标本主要是 *Periodon aculeatus* Hadding, 1913 的 S、M 和 Pa 分子以及 *Spinodus* sp. 的 S 分子 (图 2.4), 都是中-晚奥陶世的长延限分子, 地层意义有限。

4.1.2 杭垓垃圾填埋场剖面

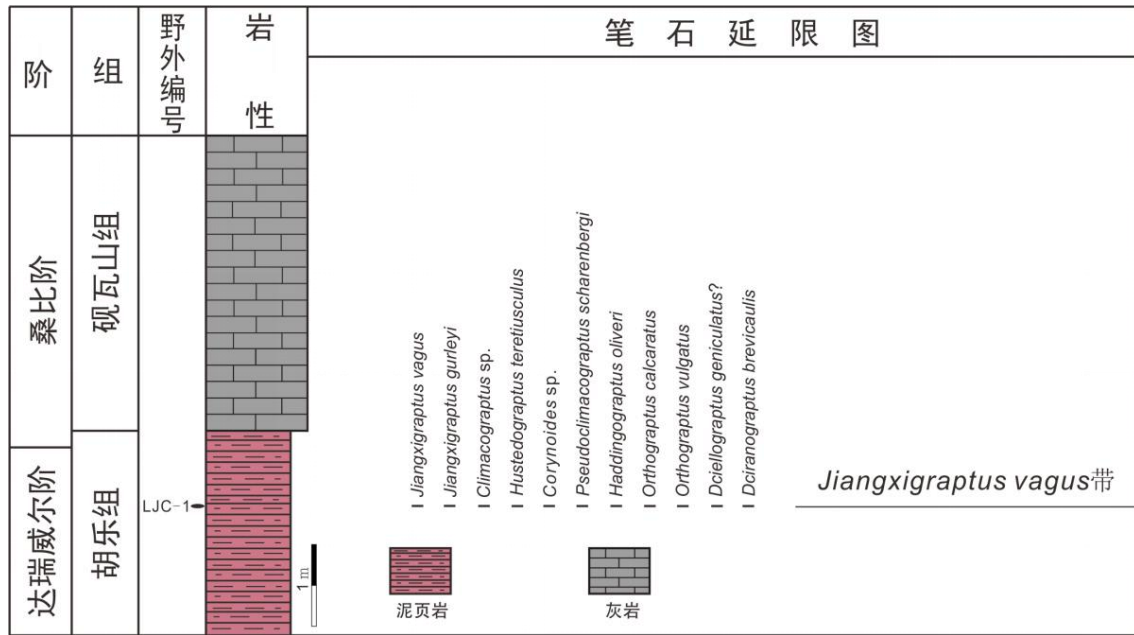


图 4.2 垃圾填埋场剖面胡乐组的笔石延限图

Figure 4.2 The graptolite range chart of the Hulo Formation at Lajichang section.

Jiangxigraptus vagus 带

该带以同名种的首现为底界标志，在垃圾填埋场剖面上出现于 LJC-1 层（图 4.2）。该带中除了带化石 *J. vagus* 外，还含有笔石 *Hustedograptus teretiusculus*、*Pseudoclimacograptus scharenbergi*、*Corynoides sp.*、*Orthograptus calcaratus*、*Dicellograptus geniculatus?*、*Dicranograptus brevicaulis*、*Climacograptus sp.*等。该带的顶部地层由于风化较为严重，无法采集笔石。

J. vagus 的模式标本产自上奥陶统底界的全球层型剖面—瑞典的 Fågelsång 剖面，最初被报道于 *Glossograptus hincksii* 带至 *Climacograptus putillus* 带（Hadding, 1913），相当于波罗的地区和北美劳伦大陆的 *Hustedograptus teretiusculus* 带（Loydell, 2012），与澳大利亚的达瑞威尔阶顶部地层（Da4b）也可对比（VandenBerg & Cooper, 1992）。该种的近似种 *Jiangxigraptus cf. vagus* 最早发现于新西兰达瑞威尔阶的顶部（Da4b）至 Gisbornian 阶的下部地层（Ga1）中（Cooper, 1979; VandenBerg & Cooper, 1992）。在浙西等地区，*J. vagus* 的首现比 *N. gracilis* 的首现低很多，其首现曾被作为“*Hustedograptus teretiusculus*

带”顶部的 *Jiangxigraptus* 亚带底界的标志 (宋妍妍等, 2013)。而陈旭等 (Chen et al., 2016) 在新疆的柯坪大湾沟剖面的同期地层中, 虽未发现带化石 *J. vagus*, 但结合其相似种 *J. cf. vagus* 其他特征笔石分子的出现, 建立了 *J. vagus* 带, 位于 *Didymograptus purchisoni* 带之上, *Nemagraptus gracilis* 带之下。

Dicranograptus brevicaulis 是达瑞威尔期晚期-桑比期地层中出现较早的、双列部分较短的双头笔石类, 广泛分布于北欧、英格兰、威尔士、北美和澳大利亚 (宋妍妍等, 2018)。俞剑华等 (1976) 研究江西武宁修水流域的早古生代地层时, 认为胡乐组上部的土黄色泥岩以产 *Dicranograptus* 和 *Dicellograptus* 为特征, 将其划为 *Dicranograptus* 带, 置于 *N. gracilis* 带之上。倪寓南 (1991) 详细研究同一个剖面后, 认为胡乐组的中部至顶部地层应属 *N. gracilis* 带, 指出 *Dicranograptus* 和 *Orthograptus* 等属种常富集于 *N. gracilis* 带的上部, 并以此为特征将其划为 *N. gracilis* 带的上亚带—*D. sinensis* 亚带。

一般而言, 对于双头笔石, 双列部分较短的双头笔石比双列部分较长的双头笔石出现的层位低。在江西武宁的 *D. sinensis* 亚带中, *Dicranograptus* 的笔石种的双列部分都在 5 对胞管以下, 双列部分较长的双头笔石类并未出现 (倪寓南, 1991)。与华南不同的是, 在国外其他地区, 双列部分较短的双头笔石类出现的层位却早很多。Finney 和 Bergström (1986) 曾在对比研究英国苏格兰南部、威尔士、瑞典南部的 Scania、美国纽约州的 Albany、得克萨斯州的 Marathon 和阿拉巴马州的 Calera、及澳大利亚东南部等地区的 *Nemagraptus gracilis* 带时指出: 不带次枝的 *Nemagraptus* (= *Geitonograptus*, 倪寓南, 1991) 的部分笔石种、双列部分较短的 *Dicranograptus* 的笔石种以及个别尺寸较小的 *Dicellograptus* 的笔石种常在 *N. gracilis* 带的下伏地层 *H. teretiusculus* 带中出现。综上, 双列部分较短的双头笔石类与 *N. gracilis* 带的关系不管是何种情况, 其首现均能指示地层时代不早于达瑞威尔期晚期。

4.1.3 分水盛村剖面

1. *Nicholsonograptus fasciculatus* 带

该带以同名种的首现为底界标志, 在盛村剖面上自 SC-2 层延至 SC-7 层, 厚约 9.23 m (表 4.3)。该带的笔石动物群与九亩龙剖面同名笔石带的面貌特征大

致相同，但多样性和丰度均有所降低，共 13 属 18 种。比如，在该带中，*Nicholsonograptus* 属仅有带化石 1 个种出现，且标本保存总体较差；而在九亩龙同期地层常见的 *Cryptograptus* 属，在此也仅出现 2 个常见的长延限种：*C. tricornis* 和 *C. antennarius*。两剖面同期地层的相同之处在于，均在 *N. fasciculatus* 带的上部出现了大量的 *Dicaulograptus hytrix*，该种的模式标本产于瑞典的 Öland 地区，与 *Pseudamplexograptus distichus*、*Haddingograptus eurystoma* 共生于 *P. distichus* 带中 (Bulman, 1932; Mitchell, 1988)，时代相当于达瑞威尔晚期，层位比较高。该种也见于瑞典 Albjära 钻井的 *N. fasciculatus* 带 (Maletz, 1995)，与当前层位相似。在国内，*D. hytrix* 则主要发现于江西武宁新开岭剖面的 *Glyptograptus teretiusculus siccatus* 带和 *Nemagraptus gracilis* 带 (倪寓南, 1991)，层位与瑞典 Öland 地区相似。

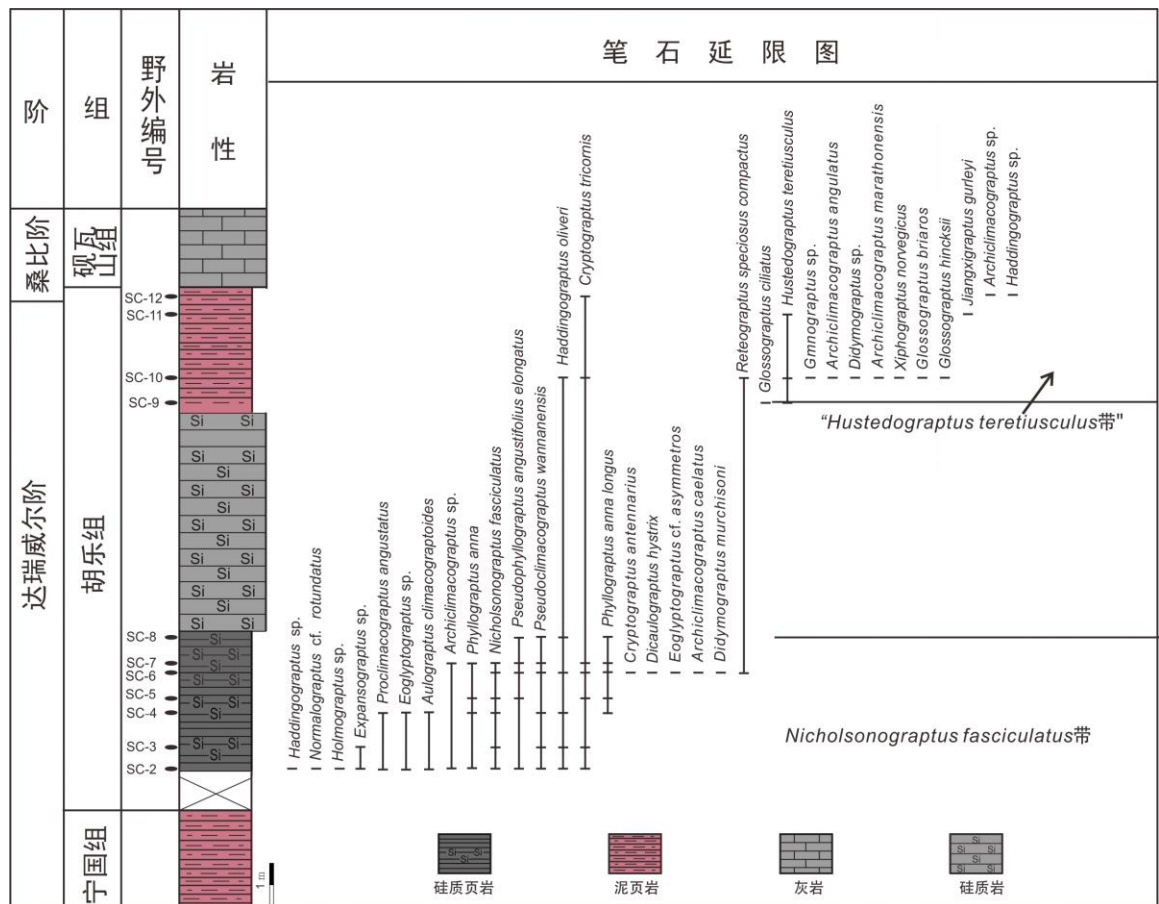


图 4.3 盛村剖面胡乐组的笔石延限图

Figure 4.3 The graptolite range chart of the Hulo Formation at Shengcun section.

2. “*Hustedograptus teretiusculus* 带”

该带以同名种的首现为底界标志，在盛村剖面上自 SC-9 层延至 SC-12 层，厚约 7.7 m，含笔石共 8 属 12 种，主要产于 SC-10 层，保存程度总体较差。在该带底部，大量笔石属种集中涌现，主要特征分子有 *Reteograptus geinitzianus*、*Glossograptus hincksii*、*Jiangxigraptus gurleyi*、*Cryptograptus tricornis*、*Didymograptus* sp.、*Gymnograptus* sp.、*Haddingograptus oliveri*、*Archiclimacograptus marathonensis*、*A. angulatus* 和 *Xiphograptus norvegicus*。

带化石 *H. teretiusculus* 实际是一个长延限种。在挪威奥斯陆地区，该种首次出现于达瑞威尔期中晚期 *P. elegans* 带的底部，延经 *Pseudamplexograptus distichus* 带，直至 *H. teretiusculus* 带 (Maletz, 1995)，在英国则最高可至桑比期 *Diplograptus foliaceus* 带 (Zalasiewicz et al., 2009)。原则上，如此长延限的笔石种，不宜再作为带化石，但由于在盛村剖面的相应地层中未发现能更明确指示地层时代的笔石种，故在此暂借用“*H. teretiusculus* 带”。

其实，在国外其他地区，*H. teretiusculus* 带及其底界也存在很多问题。比如，在英国，Elles (1940) 最早提出 *H. teretiusculus* 带，但由于她建带依据的笔石标本保存较差且存在分类不准确的问题，Hughes 等 (1980) 建议以 *D. purchisoni* 的末现层位作为 *H. teretiusculus* 带的底界界线，并以此对应下垂对笔石的灭绝事件。这样一来，其实 *H. teretiusculus* 的首现位于同名带的中部 (Zalasiewicz et al., 2009, pp. 38-39)。在挪威奥斯陆地区，Berry (1964) 识别的 *H. teretiusculus* 带，则是以 *H. teretiusculus*、*Dicranograptus irregularis*、*Orthograptus propinquus*、*O. calcaratus* cf. *acutus*、*Dicellograptus vagus*、*Gymnograptus linnarssoni* 和 *Glossograptus hincksii* 的共同出现而非 *H. teretiusculus* 的首次出现为特征。实际上，该地区的 *H. teretiusculus* 的首现仅比 *P. elegans* 带的底界稍高约 0.25 m (Maletz, 1997, p. 12, text fig. 3)，比英国厘定后的“*H. teretiusculus* 带” (即 *D. purchisoni* 末次出现层位) 的底界低了 1-2 个笔石带。在美国的阿拉巴马州 Athens 页岩底部有达瑞威尔晚期的笔石动物群，包括 *Archiclimacograptus angulatus*、*Cryptograptus marcidus*、*Dicellograptus geniculatus*、*Glossograptus ciliatus*、*Haddingograptus* cf. *eurystoma*、*Lasiograptus* sp.、*Normalograptus euglyphus* 和 *Reteograptus geinitzianus* 等，归入 *H. cf. teretiusculus* 带 (Finney, 1977, 1984)。

后来, Maletz 等 (2007) 再研究挪威奥斯陆地区的中奥陶世晚期地层 Elnes 组时, 提议用 *D. vagus* 带取代定义有瑕疵的 *H. teretiusculus* 带, 此处的 *D. vagus* 带可与华南扬子台地的 *Gymnograptus linnarssoni* 带进行精确对比 (Zhang et al., 2007; Chen et al., 2010)。之后, 在浙江江山的横渡剖面, 宋妍妍等 (2013) 于 “*H. teretiusculus* 带” 的顶部发现了大量的双头笔石类 *Jiangxigraptus exilis*, 以及 *Jiangxigraptus sextans*, 它们与 *Glossograptus* sp.、*Leptograptus* sp. 和 *Dicranograptus brevicaulis* 等共生, 并据此在 “*H. teretiusculus* 带” 的上部建立了 *Jiangxigraptus* 亚带 (当时称为 *Dicellograptus* 亚带, 但这些当时归为 *Dicellograptus* 的笔石种均已厘定为 *Jiangxigraptus*, 参见 Chen et al., 2016)。

在当前 “*H. teretiusculus* 带” 的下部, 出现了 *Gymnograptus* sp. 和 *Reteograptus geinitzianus*。*Gymnograptus* 属具有十分重要的地层意义, 常在 “Llandeilian” 或者达瑞威尔期晚期 (Da4b) 出现 (Maletz et al., 2007)。在爱沙尼亚, *Gymnograptus* 属甚至可直接指示所在地层的时代为晚奥陶世 Baltic Uhaku 期 (Nölvak et al., 2006)。在华南, *Gymnograptus* 属也常见于桑比期的 *N. gracilis* 带的 *Dicellograptus sextans* 亚带 (李积金, 1963; 倪寓南, 1991)。

Reteograptus 属是笔石体壁退化的先驱, 尤以 *Reteograptus geinitzianus* 为代表。在国外, *Reteograptus* 属主要产于中奥陶世 Llanvirn 期以及晚奥陶世初的 *N. gracilis* 带 (Maletz, 1997), 最早产出记录为威尔士 Abereiddy Bay 的 *D. murchisoni* 带, 但仅仅是末端碎片 (Crowther & Jenkins, 1976)。而在华南, *Reteograptus geinitzianus* 的产出层位大致相同, 其最早产于江西武宁新开岭剖面的 *D. jiangxiensis* 带的下中部 (倪寓南, 1991)。而且, 在浙江江山横渡剖面的 “*H. teretiusculus* 带” 的下部也曾报道过 *Reteograptus* 属的一个未定种 (宋妍妍等, 2013)。因此, *Reteograptus* 属主要出现于达瑞威尔期—桑比期。

在 “*H. teretiusculus* 带” 的顶部, 出现了 *Jiangxigraptus gurleyi*。陈旭等 (2016, p. 155) 修订了 *Jiangxigraptus* Yu & Fang, 1966 的属征, 其下包含以下属种: *J. alabamensis*、*J. anceps*、*J. bicurvatus*、*J. bispiralis*、*J. divaricatus*、*J. gurleyi*、*J. intortus*、*J. laticeps*、*J. mui*、*J. salopiensis*、*J. sextans* 和 *J. vagus*。在浙江常山黄泥塘剖面, *J. gurleyi* 发现于 “*H. teretiusculus* 带” 的近顶部, 其上紧挨着 *N. gracilis* 的首现层位 (Chen et al., 2006)。在新疆柯坪大湾沟剖面, *Dicellograptus gurleyi*

初现于 *N. gracilis* 的首现层位，并继续上延（Chen et al., 2016）。而在美国阿拉巴马州的 Calera 剖面，*D. gurleyi* n. subsp. A (= *Jiangxigraptus gurleyi* n. subsp. A) 则产于 *N. gracilis* 带（Finney, 1984）。

4.1.4 分水松田剖面

1. *Undulograptus austrodentatus* 带的 *Undulograptus sinicus* 亚带

该亚带以 *Undulograptus sinicus* 的首现为底界标志，在松田剖面主要为 ST-3 至 ST-4 层，厚 12.43 m（图 4.4）。ST-4 未见 *U. sinicus*，但见有 *U. austrodentatus*，同时未见 *Arienigraptus*、*Cardiograptus* 等 *Arienigraptus zhejiangensis* 亚带的笔石种，因此本文暂时归入 *U. sinicus* 亚带。

U. austrodentatus 带以早期双列笔石的代表性种 *U. austrodentatus* 的出现为标志，该带已在澳大利亚、新西兰、北美、南美、欧洲、中国、蒙古和哈萨克斯坦广泛应用（Chen & Bergström, 1995, p. 43, fig. 20）。在华南，*U. austrodentatus* 带的笔石动物群广布于扬子台地至珠江盆地，陈旭和 Bergström（1995）根据三山地区 4 条地层序列较为连续的剖面（黄泥塘、横塘、陈家坞和黄泥岗）中的笔石生物地层，将 *U. austrodentatus* 带细分为两个亚带，自下而上分别是：*Arienigraptus zhejiangensis* 亚带和 *U. sinicus* 亚带。*U. sinicus* 不但在华南板块大量产出，也多次发现于北欧的挪威 Scania 地区、北美的纽芬兰、魁北克、内华达和德克萨斯等地、南美的阿根廷和澳大利亚的 Canning 盆地（Mitchell et al., 1997），能为 *U. austrodentatus* 带的洲际对比提供可靠依据。

除 *U. sinicus* 外，该亚带还有 *Pseudisograptus* sp.、*T. bigsbyi* 和 *Pseudotrigraptus ensiformis* 等分子，这些都是大坪晚期—达瑞威尔早期的常见属种。但世，由于受到构造活动的影响，上述属种的保存程度较差，多样性和丰度较三山地区（江山-常山-玉山）同期地层的笔石动物群也差了许多。

Bergsrtoemograptus crawfordi 在 ST-4 的出现，表明该种的首次出现层位比过去认为的达瑞威尔早中期（Finney & Chen, 1984; Chen & Finney, 1985）或 *Undulograptus intersitus* 带—*Pseudoclimacograptus decoratus* 带（澳洲，VandenBerg & Copper, 1992）更低，并可能与 *Isograptus*、*Cardiograptus*、*Oncograptus* 等存在演化关系，值得关注。

2. *Acrograptus ellesae* 带

该带以 *Acrograptus ellesae* 的首现为底界标志，在松田剖面主要为 ST-2a、ST-2b 和 ST-2 层，厚 10.43 m。松田剖面的 *A. ellesae* 带和九亩龙剖面相比，笔石动物群的面貌特征相似，但前者的多样性稍高一些。但由于受到构造活动的强烈影响，松田剖面上的所有笔石标本均变形严重，且保存程度很差，远不及九亩龙剖面。该带中的各笔石属种在国内外同期地层的分布及对比，笔者已在前文详述，不再赘言。

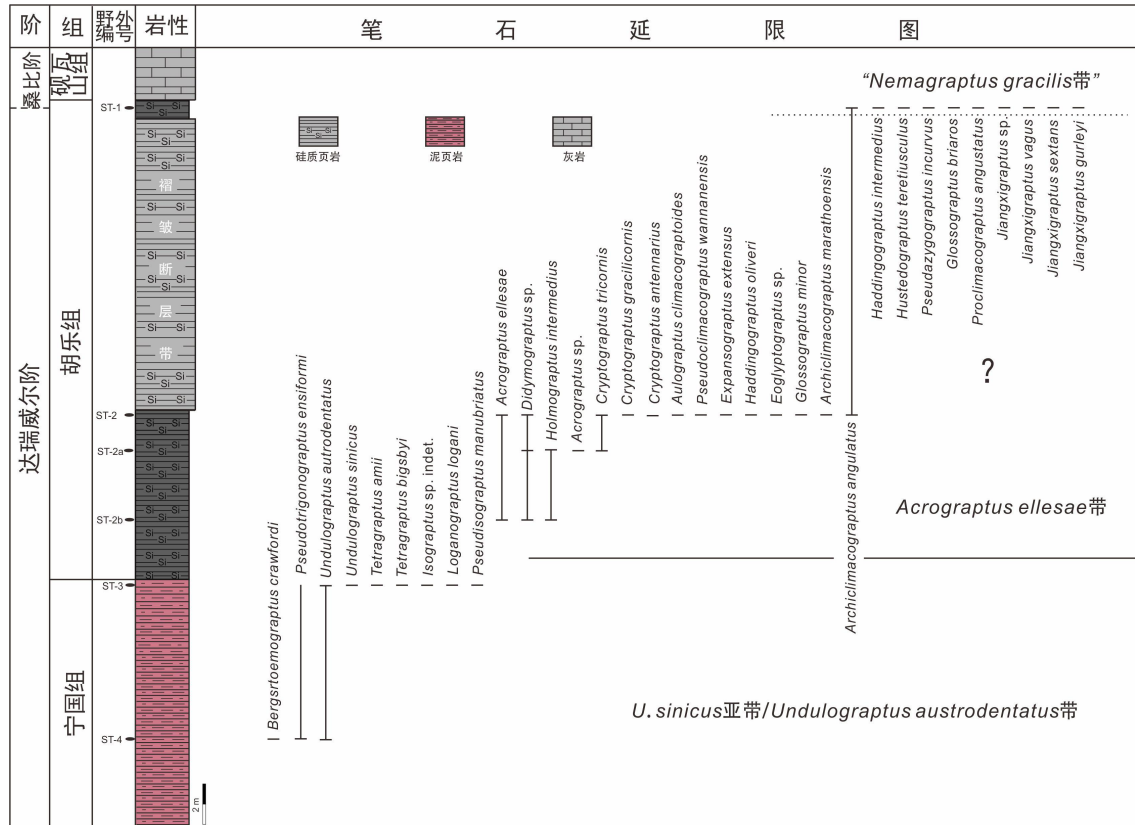


图 4.4 松田剖面笔石延限图

Figure 4.4 The graptolite range chart of the Hulo Formation at Songtian section

3. “*Nemagraptus gracilis* 带”

可能地层受到构造活动的强烈影响，或采集不足等原因，我们在 ST-1 层位未采得 *N. gracilis*。但是采得一些特征分子，如 *Pseudazygograptus incurvus*、*Jiangxigraptus vagus*、*J. sextans*、*J. gurleyi*、*Hustedograptus teretiusculus*、

Ningxiagraptus? trentonensis, 指示 ST-1 层很可能属于 *Nemagraptus gracilis* 带。

在新疆柯坪大湾沟剖面, *J. gurleyi* 和 *P. incurvus* 与 *N. gracilis* 同时首次出现于 NJ365 层位(Chen et al., 2016)。*J. gurleyi* 最初由 Lapworth 据美国纽约州 Mount Merino 组(原 Normanskill 组)产出的标本命名, 后经 Ruedemann (1908) 描述, 尽管当时 Ruedemann 并未提供该种的具体延限, 但与之共生的其他种, 如 *Diplograptus foliaceus*、*Climacograptus parvus* Hall (= *Archiclimacograptus modestus* (Ruedeman)) 和 *Dicranograptus nicholsoni diapason* Gurley, 表明它们在 Mount Merino 组内的层位已高于 *N. gracilis* 带。在华南, *J. gurleyi* 曾见于浙江常山黄泥塘剖面胡乐组(Chen et al., 2006)和江西崇义陇溪组的 *N. gracilis* 带中(黄枝高等, 1988)。在华北, *J. gurleyi* 曾发现于新疆柯坪大湾沟和苏巴什沟剖面的萨尔干组、内蒙古乌海大石门剖面乌拉力克组以及陕西陇县龙门洞剖面龙门洞组的 *N. gracilis* 带, 少量标本还产于甘肃平凉官庄平凉组的 *Climacograptus bicornis* 带, 层位稍高。

Pseudazygograptus incurvus 曾发现于瑞典 Scania 地区 *Climacograptus putillus* 带(Ekström, 1937); 也可见于新疆柯坪大湾沟剖面的萨尔干组的 *N. gracilis* 带和苏巴什沟的萨尔干组 *N. gracilis* 带, 以及内蒙古乌海大石门剖面的乌拉力克组的 *N. gracilis* 带(Chen et al., 2016)。

Ningxiagraptus? trentonensis (Ruedemann) 最初由 Ruedemann (1908, 1947) 和 Finney (1977) 描述为 *Leptograptus flaccidus trentonensis* Ruedemann, 产于美国东部和南部的 Utica 页岩和 Viola Spring 灰岩中, 该种在中国甘肃环县(葛梅钰等, 1990)和江西武宁(倪寓南, 1991)的 *N. gracilis* 带中也有发现。

4.2 与国内同期地层的对比

4.2.1 扬子台地

扬子台地的奥陶系发育完好, 为碳酸盐岩与砂页岩交替出现。在中晚奥陶世, 产笔石地层主要为黔北、黔东北和滇东北的十字铺组(梁艳和詹仁斌, 2012), 以及湖北西部地区、重庆北部地区和皖东的和县、宿松等地区的庙坡组(宋妍妍, 2015)。十字铺组中的笔石最初由张文堂(1962)识别为 *Hustedograptus*

teretiusculus 笔石动物群。张文堂等（1964）在十字铺组的命名剖面（贵州遵义十字铺村董公寺剖面）识别出 *Dicellograptus sextans* var. *exilis* 和 *Gymnograptus* 两个笔石带，并据此认为十字铺组是兰维恩晚期至卡拉道克早期的地层（即中奥陶世后期至晚奥陶世早期）。张元动和陈旭（2003）之后又将该组识别为 *Didymograptus murchisoni* 带和 *Gymnograptus linnarssoni* 两个笔石带。

庙坡组笔石动物群最初由杨敬之和穆恩之（1954）在湖北长阳和宜都地区首次报道，并建立了 *Glyptograptus* (*Hustedograptus*) *teretiusculus* 带。葛梅钰（1963a, 1963b）将鄂西地区的庙坡组自下而上划为2个笔石带：*Glyptograptus* (*Hustedograptus*) *teretiusculus* 带和 *Nemagraptus gracilis* 带，其中后者又细分为3个亚带，自下而上分别为：*Dicranograptus brevicaulis yangtzensis* 亚带、*Leptograptus yangtzensis* 亚带和 *Corynoides calicularis* 亚带。由于前两个亚带的带化石是地方种，实际上并不利于与其它地区的同期地层进行对比。Chen et al.（2011）对宜昌地区黄花场、陈家河、界岭和真金剖面的庙坡组中的笔石生物地层进行研究，认为该地区的庙坡组底界位于“*H. teretiusculus* 带”内。庙坡组的顶界属于 *Amorphognathus tvaerensis* 牙形刺带的 *Baltoniodus alobatus* 亚带，表明其顶界可与 *N. gracilis* 带上覆地层 *Climacograptus bicornis* 笔石带的下部进行对比，所以大部分庙坡组应属于 *N. gracilis* 带。

4.2.2 江南斜坡带

江南斜坡带的奥陶系以页岩为主，间夹灰岩。在中奥陶世达瑞威尔期至晚奥陶世桑比期，产笔石地层主要为宁国组和胡乐组，笔石带序列连续（穆恩之等，2002）。胡乐组在皖南、浙西和浙赣交界的“常山-江山-玉山”地区广泛分布，底界层位基本一致，唯该组的顶界在不同区域略有差别。

在皖南，宁国组自下而上包括4个笔石带，分别为：*Didymograptus deflexus* 带、*Azygograptus suecicus* 带、*Cardiograptus amplus* 带和 *Undulograptus austrodentatus* 带；胡乐组自下而上也分为5个笔石带，分别为：*Didymograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、*Pterograptus elegans* 带 / *Didymograptus murchisoni* 带、*Didymograptus jiangxiensis* 带 / *Hustedograptus teretiusculus* 带 / *Glossograptus hincksii* 带、*Nemagraptus gracilis* 带和

Dicranograptus sinensis 带 (宫维莉等, 2010)。

在江西武宁, 胡乐组被划为 4 个笔石带和 2 个亚带, 自下而上分别为: *Pterograptus elegans* 带、*Didymograptus jiangxiensis* 带、*Glyptograptus* (*Hustedograptus*) *teretiusculus siccatus* 带和 *Nemagraptus gracilis* 带 (*Dicellograptus sextans* 亚带和 *Dicranograptus sinensis* 亚带) (倪寓南, 1991)。需要指出的是, 倪寓南 (1991) 在划分笔石带时, 以带化石的灭绝作为笔石带的顶界标志, 例如 *Nicholsonograptus* 带是以含有 *Nicholsonograptus* 为标志, 以 *Nicholsonograptus* 的消失作为顶界标志, 这与当前国际上通常以某个种的首次出现层位 (FAD) 作为底界标志的定义标准有冲突, 容易导致不同地区之间同名笔石带的对比偏差。

在浙赣的三山地区, 胡乐组自下而上被划为 4 个笔石带, 分别为 *A. ellesae* 带、*N. fasciculatus* 带、*H. teretiusculus* 带和 *N. gracilis* 带, 时代为达瑞威尔期早期至桑比期 (Chen et al., 2006)。而在浙西的临安板桥剖面, 张元动等 (2010) 在胡乐组中仅识别出一个笔石带, 即 *P. elegans* 带, 指示该地区胡乐组的底界比浙赣交界的三山地区的胡乐组高出 2 个笔石带 (*A. ellesae* 带和 *N. fasciculatus* 带), 顶界则低 2-3 个笔石带 (*H. teretiusculus* 带、*N. gracilis* 带及可能的 *D. sinensis* 带)。

4.2.3 珠江盆地

珠江盆地的奥陶系几乎全是笔石相碳质页岩、硅质及凝灰质页岩, 偶夹火山沉积, 仅南部地层有少许小型三叶虫及甲壳类。赣南崇义-永新地区的奥陶系是珠江盆地奥陶系的代表之一, 从下奥陶统至上奥陶统下部均为连续的碎屑岩系, 含丰富的笔石。

肖承协和黄学涔 (1974) 及肖承协等 (1975) 初步建立了以崇义县思顺乡樟木曲、对耳石、黄背和白石坳等剖面为基础的下-中奥陶统的笔石带。李积金等 (2000) 详细研究了崇义地区过埠樟木曲组、上黄背和思顺白石坳等地樟木曲组的笔石地层, 将崇义地区的樟木曲组划为 10 个笔石带, 自下而上分别为: *Tetragraptus* (*Paratetragraptus*) *approximatus* 带、*Tetragraptus* (*Pendeograptus*) *fruticosus* 带、*Didymograptus* cf. *protobifidus* 带、*Isograptus victoriae lunatus* 带、*Oncograptus magnus* 带、*Cardiograptus amplus* 带、*Undulograptus austrodentatus*

带、*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带和 *Pterograptus elegans* 带，该专著共计描述笔石 45 属 168 种，其中仅有 3 个新种，可以说 *P. elegans* 带以下的含笔石地层序列已基本确立。

魏秀喆等（1966）发表了江西永新-宁冈地区以陇溪（现改名为湖面上）、潞江（现改名为汗江）、梗背、石口一线为主的奥陶纪笔石地层的报告，自下而上建立了爵山沟组、七西岭组、陇溪组、潞江组和石口组。前两个组的地层与肖承协等（1975）和李积金等（2000）的 *P. elegans* 带之下的地层相当。后三个组则分别建立了 *Dicranograptus nicholsoni diapason* 带（陇溪组）、*Climacograptus diplacanthus* 带和 *Climacograptus spiniferus* 带（潞江组下部和上部），以及 *Orthograptus quadrimucronatus-Climacograptus candatus* 带（石口组）。

黄枝高等（1988）在研究崇义和永新地区的中上奥陶统笔石地层时，将陇溪组改称胡乐组，自下而上识别出 *Glossograptus hincksii-Glyptograptus cf. Teretiusculus* 带、*N. gracilis* 带和 *Dicranograptus sinensis* 带；将潞江组的笔石带改为 *Didymograptus asymmetricus-Glossograptus notatus* 带（下部）和 *Dicranograptus clingani* 带（上部）；将石口组的笔石带改为 *Orthograptus cf. quadrimucronatus* 带（下部）和 *Dicellograptus johnstrupi* 带（上部）；同时又在石口组之上新建花面垄组，并识别出一个笔石带，即 *Dicellograptus anceps-Climacograptus supernus* 带。值得指出的是，黄枝高等（1988）共报告了笔石 25 属 277 种，其中 142 新种、23 新亚种，极大地超过了穆恩之先生鉴定的、由魏秀喆等采自永新地区陇溪组、潞江组和“石口组”的笔石类群数量。

鉴于上述彼此差别很大的地层分组、生物分带以及对笔石动物群的鉴定和描述，陈旭等（2010）重新观察并研究了永新和崇义地区上奥陶统的笔石地层，自下而上建立了 *P. elegans* 带（七溪岭组）、*N. gracilis* 带（陇溪组下部）、*C. bicornis* 带（陇溪组上部）和 *D. caudatus-D. spiniferus* 带（潞江组）。综上，浙西北地区的胡乐组笔石生物地层可与珠江盆地永新和崇义地区的樟木曲组中上部、七溪岭组和陇溪组下部等地层相对比。

除江西的永新和崇义地区，珠江盆地中、上奥陶统含笔石地层还零星分布在广西兴安、广东台山等地区。在广西兴安，中、上奥陶统含笔石地层主要为黄隘组和胡乐组，其中黄隘组的笔石带较为齐全，从 *T. approximatus* 带至

Undulograptus austrodentatus 带，但其上的升平组仅有 *Pseudamplexograptus confertus* 带，未见 *P. elegans* 带或 *D. murchisoni* 带；而胡乐组仅见相当 *Nemagraptus gracilis* 带的 *N. exilis* 带（陈旭等，1981）。在广东台山，中奥陶统含笔石地层主要为下黄坑组，该组下部未含笔石，上部地层的笔石带从 *Didymograptus abnormis* 带开始，延至 *Paraglossograptus proteus* 带，未见 *P. elegans* 带或 *D. murchisoni* 带（李积金等，1987）。

4.2.4 华北地台边缘

在华北地台西缘，中、上奥陶统含笔石地层主要为内蒙古桌子山地区和乌海地区的克里摩里组、乌拉力克组和拉什仲组、甘肃平凉地区的平凉组和陕西陇县地区的龙门洞组。在华北地台东北缘，中、上奥陶统含笔石地层主要分布于祁连山地区。

在桌子山地区，中、上奥陶统含笔石地层主要为克里摩里组、乌拉力克组和拉什仲组。其中，克里摩里组为灰岩与页岩互层，产笔石，被划为 2 个笔石带，即 *Pseudamplexograptus confertus* 带和 *Pterograptus elegans* 带；乌拉力克组为碳质页岩，属于 *Hustedograptus teretiusculus* 带；拉什仲组为粉砂质页岩、粉砂岩，属于 *N. gracilis* 带（穆恩之等，2002）。

在乌海地区，中、上奥陶统含笔石地层主要为克里摩里组和乌拉力克组。其中，克里摩里组为灰岩与页岩互层，被划为 3 个笔石带，自下而上分别为：*Cryptograptus gracilicornis* 带、*P. elegans* 带、*D. murchisoni* 带；乌拉力克组底部为砾状石灰岩，之上为硅质页岩，属于 *N. gracilis* 带（Chen et al., 2016）。

在平凉地区，含笔石地层主要为上奥陶统的平凉组，岩性为灰岩、泥岩和页岩互层，被划为 2 个笔石带，自下而上分别为：*N. gracilis* 带和 *C. bicornis* 带（Chen et al., 2016）。值得指出的是，平凉组的命名剖面时官庄剖面，该剖面曾于 1999 年被提名为上奥陶统底界全球层型剖面的候选剖面（Finney et al., 1999）。遗憾的是，由于下伏的达瑞威尔阶顶部全是三道沟组石灰岩，致使 *N. gracilis* 带的界线难以准确界定。但是，官庄剖面上的 *N. gracilis* 带和 *C. bicornis* 带连续的笔石序列仍不失重要意义，因为该剖面拥有近乎完整的桑比期笔石动物群，是劳伦大陆和澳洲同期地层的重要对比标准。

在陇县地区,含笔石地层主要为上奥陶统的龙门洞组,该组下部为灰岩夹页岩,上部为黄绿色页岩及灰岩夹层,被划为4个笔石带,自下而上分别为:*N. gracilis*带、*C. bicornis*带、*D. caudatus*带和*D. spiniferus*带(Chen et al., 2016)。值得指出的是,*D. caudatus*带在中国西北地区,仅在龙门洞剖面发育,并只在少数层位产有笔石,与带化石共同产出的还有*Amplexograptus praetypicalis*、*Dicellograptus angulatus*和*D. pumilus*。

在祁连山东部,笔石页岩十分发育,中、上奥陶统含笔石地层主要为天祝组、斯家沟组和斜壕组。其中,天祝组主要由棕灰色砂岩、细砂岩及砂质页岩所组成,所含化石全都是笔石,属于*Amplexograptus maxwelli*层;斯家沟组为黄绿色和灰色钙质页岩及薄层灰岩,被划为2个笔石层,自下而上分别为*Diplacanthograptus geniculatus-Orthograptus quadrimucronatus*层和*Anticostia macgregoriae*层;斜壕组为黑色页岩与黄绿色细砂岩,属于*Appendispinograptus longispinus*笔石带(Chen et al., 2019)。

祁连山南部的奥陶系发育不全,含笔石地层为中奥陶统的多泉山组和石灰沟组。多泉山组主要为灰岩,顶部夹笔石页岩,产笔石*Didymograptus cf. hirundo*和*Isograptus spp.*等;石灰沟组为碳质页岩夹少许砂岩,富含笔石,属于*Pseudamplexograptus confertus*带和*P. elegans*带(穆恩之等, 2002)。

4.2.5 塔里木盆地及周缘

塔里木板块的奥陶系地层广泛分布于巴楚以东的良里塔格、托克逊塔格、大坂塔格及穷塔格一带(以上统称为巴楚地区),往北至托什干河以南、阿克苏以西的柯坪塔格、印干山及卡拉铁克山一带(以上统称为柯坪地区),再往北至天山库鲁克塔格地区(周志毅等, 1990)。由于巴楚地区的中、上奥陶统主要发育白云岩和生物礁沉积,在此不做讨论。

在过去,天山库鲁克塔格地区奥陶系的下统称为苍古博塔组,中统称为却尔却克组,上统称为乌里格孜塔格组。周志毅等(1990)研究认为,该地区奥陶系主要以砂岩、粉砂岩、泥岩、页岩为主夹少量薄层灰岩及泥灰岩,岩性从上至下区别不大,故统称为却尔却克群。却尔却克群代表特马道克晚期至阿什及尔早期沉积,岩性以砂岩、泥岩、页岩为主夹少量薄层灰岩,笔石序列较为完整,自下

而上分为 12 个笔石带：Tremadoc 期 *Adelograptus-Kiaerograptus* 带，Arenig 期 *D. abnormis* 带、*C. amplus* 带、*U. austrodentatus* 带，Llanvirn 期 *P. confertus* 带和 *P. elegans* 带，Llandeilo-Caradoc 早中期 *G. hincksii* 带、*N. gracilis* 带、*Climacograptus bicornis* 带和 *C. spiniferus* 带，Caradoc 晚期至 Ashgill 早期相交的“*Spathonathodus dolboricus-Orthograptus quadrimucronatus*”带，以及 Ashgill 早期的 *Dicellograptus complanatus* 带。

在柯坪地区，中、上奥陶统的含笔石地层主要为萨尔干组、坎岭组、其浪组和印干组，其中萨尔干组所含笔石动物群的时代主要为达瑞威尔期至桑比早期，可与浙西北地区的胡乐组相对比。萨尔干组的岩性为黑色钙质页岩、砂质灰岩，富含笔石，尚有三叶虫和小型的腹足类。乔新东（1986）首次对萨尔干组作了详细划分对比，并建立了该组的笔石带。周志毅等（1990）又重新测制了大湾沟剖面并对所含笔石做了无间断采集，将萨尔干组分为 2 个笔石带和 3 个亚带，自下而上分别为：*D. murchisoni* 带（含 3 个亚带，即 *P. elegans* 亚带、*D. jiangxiensis* 亚带和 *H. teretiusculus* 亚带）和 *N. gracilis* 带。陈旭等（2016）对大湾沟剖面再次测制，将萨尔干组划分为 4 个笔石带，自下而上分别为：*P. elegans* 带、*D. murchisoni* 带、*Jiangxigraptus vagus* 带和 *N. gracilis* 带。值得指出的是，大湾沟剖面的 *P. elegans* 带的底界位于萨尔干组底界之上 0.7 米处，而在此层位之下的地层中，并无特征的笔石属种出现，但是作为特征的牙形刺 *Yangtzeplacognathus crassus* 却见于萨尔干组之下的大湾沟组中部。在达瑞威尔阶全球层型剖面—浙江常山黄泥塘剖面中，*Y. crassus* 见于 *A. ellesae* 带的中、上部，因此这一层位可能相当于大湾沟剖面 *P. elegans* 带之下的地层（Chen et al., 2016）。

4.3 与国外同期地层的对比

在详实的笔石系统分类鉴定基础上，本文对浙西北地区胡乐组及其相应地层进行了笔石生物地层划分，首次建立了该地区的笔石地层序列。通过高密度的化石采集，在安吉地区胡乐组识别出 4 个笔石带，自下而上分别为：*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、*Pterograptus elegans* 带和 *Jiangxigraptus vagus* 带；在桐庐地区的宁国组（顶部）和胡乐组识别出 5 个笔石带 1 个笔石亚带，自下而上分别为：*Undulograptus austrodentatus* 带

(*Undulograptus sinicus* 亚带)、*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、“*Hustedograptus teretiusculus* 带”和“*Nemagraptus gracilis* 带”，确定该地区胡乐组的时代为中奥陶世达瑞威尔早期至晚奥陶世桑比早期。论文进一步将浙西北地区胡乐组的笔石地层序列与世界其他板块和地区的同期地层进行了对比，建立了精确的对比关系（图 4.5）。

系	统	阶	波罗的一斯堪的纳维亚		阿根廷前科迪勒拉地区		北美洲		英国	澳大利亚	本文								
			组	笔石带	组	笔石带	美国		笔石带	笔石带	组	笔石带	组	笔石带					
							组	笔石带							组	笔石带			
奥陶系	上奥陶统	桑比阶	LASNA-MAGIAN	<i>Nemagraptus gracilis</i>	SIERRA de la INVERNADA	<i>Nemagraptus gracilis</i>	<i>Nemagraptus gracilis</i>	CAPE CORMORANT	<i>Nemagraptus gracilis</i>	<i>Nemagraptus gracilis</i>	胡乐组	<i>Nemagraptus gracilis</i>	?						
				<i>Hustedograptus teretiusculus</i>		<i>Hustedograptus teretiusculus</i>	?		<i>Hustedograptus teretiusculus</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>		<i>Hustedograptus teretiusculus</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>	<i>Hustedograptus teretiusculus</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>	<i>Archiclimacograptus riddellensis</i>
				<i>Pterograptus elegans</i>		<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>		<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>		<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>	<i>Pterograptus elegans</i>	
				<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>		<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	?		<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>		<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i>	
				<i>Holmograptus lentus</i>		<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>		<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>		<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>	<i>Holmograptus lentus</i>	
	中奥陶统	达瑞威尔阶	KUNDAN	<i>Expansograptus hirundo</i>	LOS AZULES LOWER MEMBER	<i>Undulograptus dentatus</i>	PHI KAPPA	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	ANSEAU CRAUDAUD	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	宁国组	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>					
				<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>			
				<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>			
				<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>			
				<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>		<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>	<i>Undulograptus austrodentatus</i>			

图 4.5 浙西北地区胡乐组笔石生物地层序列与世界其他主要地区的对比。

Figure 4.5 Stratigraphic correlation of the Hulo Formation in Northwestern Zhejiang Province with its equivalent strata in major continents.

4.3.1 英国

英国早古生代地层的露头主要分布于苏格兰的南部高地、英格兰的 Howgill Fells 和湖区、威尔士和威尔士边地 (Welsh Borderland)。Lapworth 早期在英国建立的笔石生物地层框架，经 Elles 和 Wood (1901–1908) 改进后，至今仍在使用。经过几代学者们的不断努力，如今英国精细的笔石生物地层框架可与全球各大区的同期地层进行精确对比 (Rickards, 1976; Loydell, 1992, 2012; Loydell & Cave, 1996; Fortey et al., 2000; Zalasiewicz et al., 2009)。现在，英国的达瑞威尔阶至桑比阶底部的地层共划分为 5 个笔石带，自下而上分别为：*Aulograptus cucullus* 带、*Didymograptus artus* 带、*Didymograptus murchisoni* 带、*Hustedograptus teretiusculus* 带和 *Nemagraptus gracilis* 带 (Loydell, 2012)。各笔石带的特征分子及时代意义详述如下。

Aulograptus cucullus 带的底界即为英国达瑞威尔阶的底界 (Cooper et al., 2004; Loydell, 2012)。Rushton (in Cooper et al., 2004, p. 9) 最初将 *A. cucullus* 带代替了 *Didymograptus hirundo* 带, 主要是因为 *Expansograptus hirundo* 的首现层位最早可向下追至 *Isograptus victoriae* 带。除带化石外, *A. cucullus* 带重要的特征分子还有: *Oelandograptus austrodentatus anglicus*、*Arcograptus nicholsoni planus*、*Didymograptus protobifidus*、*Expansograptus sparsus*、*Undulograptus cumbrensis*、*U. sinicus* 和 *Eoglyptograptus shelvensis* 等, 以及早期的隐笔石 (*Cryptograptus*) (Zalasiewicz et al., 2009)。

Didymograptus artus 带最初由 Fortey 和 Owens (1987) 建立, 代替了传统沿用已久的 *Didymograptus bifidus* 带。该带的笔石动物群分异度很高, 大部分类群由此带底界起源, 尤以带化石和 *D. spinulosus* 为代表 (Fortey & Owens, 1987; Fortey et al., 1990; Rushton in Cooper et al., 2004)。约有 31 个笔石种由此带起源, 其中 21 个种的延限仅限于此带, *Glossograptus* 和 *Climacograptus* 在此带首次出现 (Zalasiewicz et al., 2009)。该带下部的特征笔石分子包括 *Didymograptus protobifidus* 和 *Expansograptus sparsus*, 后者首现于 *A. cucullus* 带, 在 *D. artus* 带的底部消失。该带中上部的特征笔石分子为: *Pseudoclimacograptus scharenbergi*、*P. angulatus*、*Trichograptus fragilis*、*Diplograptus hollingworthi* 和 *Nicholsonograptus fasciculatus*。*D. artus* 带已在英格兰北部和威尔士被广泛报道 (Elles, 1940; Strachan, 1986; Fortey & Owens, 1987; Fortey et al., 1990; Cooper et al., 1995, 2004)。

Didymograptus purchisoni 带底界以同名种的首现为标志, 被广泛记录于威尔士中部的 Builth-Llandrindod Wells (Elles, 1940; Hughes et al., 1980; Davies et al., 1997)、希罗普郡 (Shropshire) 的 Shelve 地区 (Strachan, 1986; Hughes et al., 1980)、湖区 Tarn Moor Tunnel 的 Skiddaw 群 (Wadge et al., 1972)、威尔士南部的 Fishguard 地区 (Davies et al., 2003) 和 Aberiddy Bay 地区 (Jenkins, 1987)。该带新出现的笔石种为: *Diplograptus foliaceus*、*Cryptograptus tricornis tricornis*、*Pseudoclimacograptus angulatus magnus*、*P. angulatus micidus?* 和 *Didymograptus speciosus?* 等。*Pterograptus elegans?*、*Lasiograptus retusus* 和 *Didymograptus nanus* 等分子仅发现于该带底部, 而 *Diplograptus? decoratus*、*Amplexograptus caelatus*

和 *Normalograptus brevis* 等分子在该带的中上部出现 (Zalasiewicz et al., 2009)。

Hustedograptus teretiusculus 带的底界以 *D. purchisoni* 的消失为底界标志 (Hughes et al., 1980), 而带化石 *H. teretiusculus* 首现于 *D. purchisoni* 带的中部。该带底部的特征分子主要有 *Dicellograptus divaricatus divaricatus*、*Climacograptus antiquus* 和可能的 *Normalograptus euglyphus*。Hughes 等 (1980) 认为, Elles (1940) 基于系统分类不可靠的属种和保存较差的标本对 Builth 地区 *H. teretiusculus* 带和 *N. gracilis* 带进行细分的工作是不准确的, *H. teretiusculus* 带中的笔石属种大约有一半首现于该带的中上部, 可见该带需要更加精细的地层研究。*H. teretiusculus* 带曾于威尔士和希罗普郡 (Shropshire) 被报道过 (Elles, 1940; Strachan, 1986; Hughes et al., 1980; Davies et al., 1997)。

Nemagraptus gracilis 带的底界与桑比期底界相同, 以带化石的首现为标志 (Cooper et al., 2004), 顶界则以 *N. gracilis* 的消失为标志 (Bettley et al., 2001; Zalasiewicz et al., 2009)。该带最初由 Lapworth (1879–1880) 建立, 以叉笔石类和丝笔石类的出现为标志, 后改为以 *N. gracilis* 的首现为标志 (Finney & Bergstrom, 1986)。*N. gracilis* 带被广泛记录于威尔士的 Builth 地区和威尔士边地的 Shelve 地区 (Elles, 1940; Strachan, 1986; Hughes et al., 1980; Davies et al., 1997)。该带中下部的笔石分子主要由 *H. teretiusculus* 带上延而来, 地层意义不突出, 而该带顶部的特征分子主要有: *Climacograptus bicornis*、*Dicranograptus nicholsoni nicholsoni*、*Amplexograptus perexcavatus* 和 *Glossograptus hincksii hincksii* (Zalasiewicz et al., 2009)。显然, 英国的 *N. gracilis* 带–*Diplograptus foliaceus* 带界线比中国、北美等地采用的 *N. gracilis* 带–*Climacograptus bicornis* 带界线高许多。

4.3.2 波罗的-斯堪的纳维亚地区

该地区的中、上奥陶统地层分布广泛, 横向上可细分为 Scania confacies belts (斜坡、黑色页岩)、Central Baltoscandian confacies belts (外陆棚, 泥质灰岩) 和 North Estonian confacies belts (碳酸盐岩台地), 向东南沿东欧克拉通块体边缘展布 (Goldman et al., 2015, p. 1, fig. 1)。

1. 挪威

在挪威，奥陶系地层发育较好的地层主要是北冰洋 Spitzbergen 群岛的 Valhallfonna 组 (Cooper & Fortey, 1982)、南部 Oslo 地区的 Elnes 组 (Berry, 1964; Maletz, 1997; Maletz et al., 2007; Maletz et al., 2011) 以及北部 Trondheim 地区 and 中西部 Sor-Trondelag 地区的 Bogo 页岩 (Berry, 1968; Schmidt, 1984, 1987)。

Spitzbergen 群岛的 Valhallfonna 组是一套暗色灰岩和粉砂质页岩，时代为 Arenig 期早期至 Llanvirn 期最早期，自下而上发育了 4 个笔石带，分别是：*T. fruticosus* 带、*D. 'protobifidus'–D. bifidus* 带、*Isograptus victoriae victoriae–I. v. maximus* 带以及 *Paraglossograptus tentaculatus* 带 (Cooper & Fortey, 1982, pp. 163-165)。

Oslo 地区的 Elnes 组，与其下伏地层 Huk 组不整合接触，时代为中奥陶世中晚期，包括 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带、*Pterograptus elegans* 带、*Pseudamplexograptus distichus* 带和 *Dicellograptus vagus* 带地层，与瑞典南部的 Almelund Shale 组是同期地层。Elnes 组的下部岩性主要是灰黑、黑色页岩夹薄层粉砂岩，上部常见灰岩层和灰岩结核，自下而上被细划为 4 段：Helskjer 段、Sjostrand 段、Engervik 段和 Håkåvik 段 (Owen et al., 1990; Bohnme, 2006)，笔石化石主要产出于 Elnes 的下部地层 (Berry, 1964; Maletz, 1997)。其中，*Nicholsonograptus fasciculatus* 带是在 Slemmestad 地区一个废弃工厂剖面的 Elnes 组的底部 7.5 m 厚的地层中识别出的 (Maletz, 1997, fig. 2)，*Pterograptus elegans* 带在废弃工厂、Almedalsveien 和 Bodalen 等 3 个剖面均有记录 (Maletz, 1997; Maletz et al., 2011)。另外，Bodalen A 剖面还发育了 *P. elegans* 带向 *Pseudamplexograptus distichus* 带的过渡地层，该剖面的 Engervik 段顶部地层可能属于 *Dicellograptus vagus* 带。Oslo Fjord 的 Bygdoy 岛发育了 *P. distichus* 带向 *D. vagus* 带过渡的地层。*D. vagus* 带所在地层在 Oslo 地区广泛发育，如 Bekkebukta 剖面 (Maletz et al., 2007, fig. 2)、Håkåvik 剖面 and Paradiesbukta 剖面等 (Maletz et al., 2011, fig. 4)。*N. gracilis* 带所在地层可见于 Bygdoy 岛的 Bekkebukta 剖面 (Maletz et al., 2007, fig. 2)。

Bogo 页岩最早由 Blake (1962) 在填图时描述建立，是一套灰蓝色至深灰色的硫铁矿夹薄层砂质、粉砂质页岩，间杂灰岩层及角砾岩。Bogo 页岩中的笔石生物地层研究主要有 3 次：Blake (1962)、Berry (1968) 和 Schmidt (1984,

1987)。最初, Bogo 页岩中笔石动物群被认为与 Lower *Didymograptus* 页岩动物群相当, 属于 Arenig 中期 (Blake, 1962)。随后, Berry (1968) 认为 Trondheim 地区 Bogo 页岩中的笔石动物群, 其面貌特征与爱尔兰西部、纽芬兰西部、魁北克的 Levis 地区和纽约州东部十分相似, 而与产自英国湖区、Oslo 地区和威尔士等地的笔石动物群则相似度甚少, 自下而上识别出 2 个笔石带: *Isograptus* 带和 *Paraglossograptus etheridgei* 带, 认为该地区的 Bogo 页岩所属时代为 Llanvirn 晚期。Ross 等 (1982) 修订认为, 该地区的 Bogo 页岩属于 Arenig 最晚期至 Llanvirn 早期。最后, Schmidt (1984, 1987) 在研究 Trondelag 地区的 Bogo 页岩时, 自下而上识别出 2 个笔石带: *Isograptus victoriae divergens* 带和 *Glyptograptus austrodentatus americanus* 带, 认为 Bogo 页岩的时代为 Yapeen 3 到 Darriwilian 2。

2. 瑞典

瑞典南部 Scania 地区和东南部的 Öland 岛广泛发育奥陶系地层, 研究历史较为悠久, 尤以 Scania 地区的笔石生物地层最为经典。Baltic 盆地, 又名 Baltic 向斜, 位于东欧洲克拉通的西缘, 该盆地的北部、东部和东南部分别为 Baltic Shield 斜坡区、Latvian Saddle 区和 Byelorussian 背斜区 (Stouge, 2004, p. 91, fig. 1), 其中瑞典位于 Baltic Shield 斜坡区。

在 Scania 西部的 Albjara 钻井和西北部的 Lovisefred 钻井中, 笔石动物群发育于中奥陶统下部地层中, 并据此划分出 Castlemainian 期和 Yapeenian 期的 *Isograptus victoriae* 带、*Isograptus* sp. nov. 2 带、*Maeandrograptus schmalenseei* 带、*Arienigraptus dumosus* type/*Pseudisograptus manubriatus* 带, 以及达瑞威尔期早期的 *Arienigraptus zhejiangensis* 带和 *U. sinicus* 带 (Maletz, 2005)。

在 Scania 西北部, Lerhamn 钻井覆盖地层主要为下奥陶统的 Tøyen Shale 组, 被划分为 9 个笔石带 2 个亚带, 自下而上分别为: *Hunnegraptus copiosus* 带、*Tetragraptus phyllograptoides* 带、*Cymatograptus protobalticus* 带、*Baltograptus vacillans* 带、*Baltograptus* cf. *deflexus* 带、*Baltograptus minutus* 带、*Isograptus victoriae* 带、*Undulograptus austrodentatus* 带 (*Arienigraptus zhejiangensis* 亚带和 *U. sinicus* 亚带) 及 *Corymbograptus retroflexus* 带, 指示时代为弗洛期至达瑞威尔期早期 (Maletz & Ahlberg, 2011a)。

而同在 Scania 西北部的 Krapperup 钻井由 Tøyen Shale 和 Almelund Shale 的页岩地层连续覆盖, 这种情况在世界上是绝无仅有的, 因在 Scania 地区, 这两套页岩层系常由达瑞威尔期的 Komstad 灰岩隔断。Krapperup 钻井自下而上被划分为 *Kiaerograptus supremus* 带、*Araneograptus murrayi* 带、*Tetragraptus phyllograptoides* 带、*Didymograptus balticus* 带、*Pseudophyllograptus densus* 带、*Pseudophyllograptus angustifolius elongatus* 带、*Arienigraptus zhejiangensis* 带、*Holmograptus lentus* 带和 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带, 指示时代为大坪期至达瑞威尔期 (Maletz & Ahlberg, 2011b)。

在瑞典中部的 Jämtland 地区的 Anderson 和 Norderon 等 2 个剖面上, 有一套约 20 m 厚的富含笔石、三叶虫和牙形刺的中上奥陶统地层—Andersö Shale, 自下而上分为 3 段: Lower Shale 段、Ståltorp Limestone 段和 Upper Shale 段, 识别出 2 个牙形刺带 (如 *Pygodus serra* 带和 *Pygodus anserinus* 带) 和 2 个笔石带 (*H. teretiusculus* 带和 *N. gracilis* 带) (Pålsson et al., 2002)。

在 Scania 地区, 奥陶系地层研究历史最久远、最为经典的 Fågelsång 剖面, Fågelsång-3 钻井自下而上覆盖了 Toyen 页岩、Komstad 灰岩、Almelund 页岩以及 Sularp 页岩, Bergström 等 (2018) 在 Komstad 灰岩和 Almelund 页岩中识别出了 6 个笔石带, 自下而上分别为: *Levisograptus austrodentatus* 带、*H. lentus* 带、*N. fasciculatus* 带、*P. elegans* 带、*Pseudamplexograptus distichus* 带、*D. vagus* 带和 *N. gracilis* 带, 指示时代为达瑞威尔期至桑比期。

瑞典东南部的 Öland 岛位于 Baltic 盆地的西缘, 发育了寒武系—中下奥陶统的地层, 其中下奥陶地层厚约 17 m, 中奥陶统地层厚约 24 m。Skevington (1963, 1965), 从 Öland 岛北部的 Halludden 和 Hagudden 地区的 Ontikan 灰岩中识别出了 *D. hirundo* 带和 *D. bifidus* 带 (随着后来奥陶纪上、下两套 *D. bifidus* 笔石的厘定, 这个上层的 *D. bifidus* 带应该相当于 *D. artus* 带)。

3. 拉脱维亚

在拉脱维亚, Kandava-25 钻井位于 Central Baltoscandian confacies belts 的 Livonian Tongue 地区, 自下而上可分为 Stirnas 组、Furudal (Taurpe) 组、Dreimani 组、Adze 组、Blidene 组和 Mossen 组。Goldman 等 (2015) 在 Kandava-25 钻井

识别出 5 个笔石带，自下而上分别为：*P. distichus* 带、*D. vagus* 带、*N. gracilis* 带、*C. bicornis* 带和 *D. caudatus* 带，指示时代为达瑞威尔晚期至凯迪早期。

4.3.3 澳大利亚

澳大利亚的维多利亚州是奥陶系地层研究历史最早的几个经典地区之一。历经一个多世纪的工作，笔石生物地层框架已建立得很完整，并广泛用于其他板块间同期地层的对比。从 Darriwilian 阶到 Gisbornian 阶底部，笔石带自下而上分别为：*Undulograptus austrodentatus* 带、*Undulograptus? interstitus* 带、*Pseudoclimacograptus? decoratus* 带、*Pseudoclimacograptus (Archiclimacograptus) riddellensis* 带、*Nemagraptus gracilis* 带。其中，*Pseudoclimacograptus (Archiclimacograptus) riddellensis* 带又被细划为 2 个亚带，下亚带不含 *Dicellograptus* 和 *Dicranograptus* 笔石属，上亚带以 *Dicellograptus* 和 *Dicranograptus* 等 2 个笔石属的出现为标志 (VandenBerg & Cooper, 1992, p. 44)。虽然维多利亚州的奥陶纪笔石生物地层框架较为完整，但实际上，该地区的整个奥陶系地层主要由石英质的浊积岩和泥岩组成，剖面十分零乱且构造复杂 (张元动, 1993)。

4.3.4 北美洲

Ruedemann (1947) 在研究北美洲的笔石生物地层时，将产出笔石的地层划分为四个大区：(1) 沿阿拉巴契亚东部山脉展布的、自加拿大纽芬兰到美国的阿拉巴马州等地区，可细分为北部的纽芬兰至宾夕法尼亚地区和南部的弗吉尼亚至阿拉巴马地区；(2) 美国中部的阿堪萨斯州、俄克拉荷马州和得克萨斯州；(3) 由科罗拉多州、内华达州和阿拉斯加州组成的科迪勒拉山脉西部地区；(4) 剩下的内陆地区。

1. 美国

在阿拉巴契亚山脉南部的阿拉巴马州、佐治亚州、田纳西州和弗吉尼亚州，广布于 Valley 和 Ridge 大区的富笔石页岩记录了 Sevier 前陆盆地的下陷和迁移。Finney 等 (1996) 对上述四州 50 个剖面系统采集了中晚奥陶世地层中的笔石标

本, 在阿拉巴马州和佐治亚州的页岩地层中识别出 *Didymograptus purchisoni* 带, 而在弗吉尼亚州和田纳西州的页岩地层中则识别出 *Glyptograptus teretiusculus* 带、*N. gracilis* 带和 *Climacograptus bicornis* 带。

在阿拉巴契亚山脉中部宾夕法尼亚 Martinsburg/Hamburg 前陆相的 Dauphin 组中, Ganis (2005) 发现了达瑞威尔期 Da3–Da4 的地层, 主要化石分子为: *Cryptograptus schaeferi* Lapworth、*Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger) ?、*Haddingograptus oliveri* (Bouček)、*Glossograptus hincksii* (Hopkinson)、*Pseudophyllograptus angustifolius* s.l. (J. Hall)、*Archiclimacograptus* cf. *Riddellensis* (Harris)、*Tetragraptus* cf. *erectus* Mu et al.、*Bergstromograptus crawfordi* (Harris) 和 *Kalpinograptus* sp.等, 划分为 *N. fascicualtus* 带和 *P. elegans* 带。

在科迪勒拉山脉西部的爱达荷州中部, Goldman 等 (2007) 对 Trail Creek 地区的 Phi Kappa 组中的一套黑色轻微变质硅质页岩进行笔石和牙形刺生物地层研究, 通过对 Trail Creek Summit (已被认为北美奥陶系的参考剖面)、Little Fall Creek、Trail Creek Road 及 Trail Creek 等 4 个剖面的化石采集, 认为上述剖面的 Phi Kappa 组能组建成跨越下奥陶统 (Chewtonian-2) 至上奥陶统 (Bolindian-3) 的地区性完整地层体系, 并识别出 5 个笔石带, 自下而上分别为: *U. austrodentatus* 带 (Da1)、*U. intersitus* 带 (Da2)、*Diplograptus decoratus* 带 (Da3)、*Archiclimacograptus riddellensis* 带 (Da4) 和 *N. gracilis* 带 (Gi1)。

2. 加拿大

纽芬兰岛西部的 Table Head 群和 Goose Tickle 群时代为中奥陶世晚期, 或相当于北美地层体系的 Whiterockian 晚期, 迄今已被多位学者详细研究过 (Klappa et al., 1980; Stenzel et al., 1990; Stenzel & James, 1995; Taylor, 1997; Albanesi et al., 2001; Maletz et al., 2011)。在纽芬兰岛西部 Port au Port Peninsula 地区 Table Head 群上部的 Cape Cormorant 组, 发育了一套深棕色、黑色页岩夹薄层钙质粉砂质至砂质远端浊积岩 (distal turbidites), 该套岩层的顶部产出笔石、牙形刺和几丁虫, 其中笔石化石保存较精美, 但分异度较低, 划为达瑞威尔期的 *P. elegans* 带 (Albanesi et al., 2001)。后来, Maletz 等 (2011) 采集并研究了纽芬兰岛 Mainland、Cape 和 Cormorant 等 3 个剖面的 Cape Cormorant 组、West Bay Centre

和 Picadilly Head Quarry 等 2 个剖面的 Table Cove 组和 Black Cove 组、Black Cove 和 Black Cove 的油罐附近等 2 个剖面的 Table Cove 组、Black Cove 组、American Tickle 组和 Daniels Harbour 段等地层中的笔石化石，识别出 *Holmograptus spinosus* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带和 *Pterograptus elegans* 带。

在魁北克的 Les Méchins 地区 Anse au Crapaud 组的地层中，Maletz (2009) 识别出了 4 个笔石带，自下而上分别为：*Arienigraptus gracilis*、*Oncograptus upsilon*、*Undulograptus austrodentatus* 和 *Holmograptus spinosus* 带，其中在 *H. spinosus* 笔石带，还产出丰富的牙形刺、腕足动物、腹足类、海绵骨针和藻类等化石。这段地层可与纽芬兰岛西部的 Cow Head 群、Table Head 群和 Goose Tickle 群进行精确对比。魁北克 Matane 地区的 Cap-des-Rosiers 群发现了特马道克晚期至达瑞威尔期中期的深水相笔石动物群，从中可识别出 *Aorograptus victoriae* 带、*Isograptus victorie maximodivergens* 带、*Holmograptus spinosus* 带和 *Bergstroemograptus crawfordi* 带 (Maletz, 2001)。

4.3.5 南美洲

1. 阿根廷

在阿根廷，奥陶系地层在前科迪勒拉地体 (Precordillera terrane) 广泛发育，主要分布于两大构造相带：东部构造相带 (Eastern Tectofaices, 覆盖西部和中部的科迪勒拉地体) 和西部构造相带 (Western Tectofaices, 覆盖西部前科迪勒拉地体) (Astini, 1992)。前科迪勒拉地体的中上奥陶世地层主要为硅质碎屑岩夹深水相灰岩，具体时代为 Arenig 晚期至 Ashgill 期，其中的笔石生物地层研究程度最高 (Albanesi & Ortega, 2002; Ortega et al., 2007)。

在前科迪勒拉地体，*U. austrodentatus* 带指示了 Arenig 阶最顶部 (相当于达瑞威尔期 Da1) 地层，最早由 Ortega 和 Albanesi (1999) 在 La Rioja 省 Los Sapitos Creek 剖面的 Gualcamayo 组中识别出。而 *U. austrodentatus* 带的两个亚带，*A. zhejiangensis* 亚带和 *U. sinicus* 亚带，则在 Los Sapitos Creek 和 Potrerillos Creeks 剖面报道过 (Brussa & Astini, 1998; Brussa et al., 1998)。但实际上，在前科迪勒拉地体上，*U. austrodentatus* 带的笔石动物群面貌更常识别为 *P. tentaculatus* 带，相当于 *U. sinicus* 亚带 (Brussa, 1997; Mitchell et al., 1998; Ortega & Albanesi,

1999)。

Undulograptus dentatus 带指示 Llanvirn 阶最底部 (相当于达瑞威尔期 Da2) 地层, 主要化石分子有 *Cryptograptus antennarius*、*Archiclimacograptus angulatus*、*U. austrodentatus*、*U. dentatus*、*U. cumbrensis*、*U. primus* 和 *P. tentaculatus* 等, 见于前科迪勒拉地体的圣胡安市 Viejo Hill 的 Los Azules 组 (Mitchell et al., 1998) 和 Cerro Viejo 地区的 Los Azules 组 (Ortega et al., 2007)。

Holmograptus lentus 带指示 Llanvirn 期早期最顶部 (相当于达瑞威尔期 Da-Da3) 的地层, 最早发现于前科迪勒拉地体的圣胡安市 Corridita Creek 剖面。该带笔石分子分异度较低, 且与其下的 *U. dentatus* 带在笔石动物群面貌上有部分重合 (Máspero-Castro, 2002)。该带还曾在圣胡安市的 Cerro Viejo 地区 Los Azules 组下段地层的最顶部被识别出来, 厚仅 1 m (Ortega et al., 2007)。

Pterograptus elegans 带指示 Llanvirn 阶顶部 (相当于达瑞威尔期 Da4a) 地层, 被广泛发现于前科迪勒拉地体的圣胡安市 Viejo Hill 剖面 Los Azules 组中段地层的底部 (Ortega, 1995)、Potrerillo Mountain 剖面的 Gualcamayo 组 (Ortega & Albanesi, 2000)、Corridita Creek 剖面 (Ortega & Máspero-Castro, 2002)。该笔石带的主要化石分子有 *Kalpinograptus parallelus*、*Wuninograptus* spp.、*Reteograptus geinitzianus* 和 *Cryptograptus schaeferi*, 还有许多双列笔石。在 Viejo Hill 剖面 and Potrerillo Mountain 剖面, 该带可与牙形刺带 *Eoplacognathus suecicus* 带的 *Pygodus anitae* 亚带对比 (Albanesi & Ortega, 2002)。

Hustedograptus teretiusculus 带指示 Llanvirn 阶最顶部 (相当于达瑞威尔期 Da4b) 地层, 最早发现于前科迪勒拉地体的圣胡安市 Viejo Hill 剖面 Los Azules 组中段地层 (Ortega, 1995), 但该带的底界却以 *P. elegans* 的末现为标志。该带上部地层产有 *Dicellograptus* cf. *vagus* 和 *Nemagraptus* sp., 且该带的顶部地层缺失 (Ortega, 1995; Ottone et al., 1999)。该带可与牙形刺带 *Pygodus serra* 进行对比。

Nemagraptus gracilis 带指示 Caradoc 阶最底部 (相当于澳洲的吉斯伯恩期 Gi1, 国际的桑比阶下部) 地层, 广泛发现于前科迪勒拉地体的圣胡安市的 Las Aguaditas 剖面 (Brussa, 1996; Ortega & Albanesi, 1998) 和 La Chila Hill 剖面 (Blasco & Ramos, 1976; González Peralta, 1998)。

2. 秘鲁

在秘鲁的奥陶系地层中, 笔石较不常见, 仅有零星不连续记录 (Newton, 1901; Lapworth, 1917; Bulman, 1931, 1933; Douglas, 1933), 而且几乎所有记录笔石的地层均分布在秘鲁中部至东南部的 Altiplano 高原及 Cordillera 东部山脉的三个地区: 秘鲁东部的 Contaya 地区、中部的 Ambo-Huánuco 地区和东南部的 Sandia、Quitari、Chaquimayo、Ollantaytambo 和 Umachiri 等地区 (Maletz et al., 2010)。

在东部的 Contaya 地区, Newell 和 Tafur (1944) 首次记录了 Contaya 笔石动物群, 主要包括 *Didymograptus murchisoni geminus* (Hisger)、*Didymograptus murchisoni* (Beck) ?、*Glossograptus exiguus* Bulman 和 *Amplexograptus* cf. *confertus* Lapworth, 由于受构造活动影响较大, 上述标本的保存程度均较差。之后, Hughes 等 (1980) 重新研究这个动物群后, 识别出 *Didymograptus murchisoni* (Beck)、*Pseudoclimacograptus* sp.、*Glyptograptus* sp.、*Amplexograptus* aff. *Confertus* (Lapworth) 和 *Glossograptus* cf. *holmi* Bulman, 指示时代为中奥陶世。

在中部的 Ambo-Huánuco 地区, 早古生代的海相地层主要为 Contaya 组和 San José 组 (Jacay et al., 2007)。Lemon 和 Cranswick (1956) 曾描述过一套产自 Ambo 地区 Huácar 村 (经纬度: 10° 7' S, 76° 10' W) 的笔石动物群, 但并未指明该动物群的所属时代。Maletz 等 (2010) 通过 Lemon 和 Cranswick (1956) 文中的笔石素描图, 重新研究了这套动物群, 并由下垂对笔石类及共生的双列笔石和舌笔石类推断该动物群的时代为中奥陶世。在 Ambo 地区的 Cochachinche 村, Bulman (1931, p. 4, 7) 识别出 *Didymograptus serratulus* Hall、*Didymograptus sagitticaulis* Hall、*Climacograptus tubuliferus* Lapworth、*Climacograptus ruedemanni* Steinmann、*Diplograptus* cf. *foliaceus* Murchison、*Glossograptus ciliatus* Emmons 和几个树形笔石类分子, 推断所在地层时代为目前国际年代地层划分的达瑞威尔期晚期至桑比期早期。在 Ambo 地区的 Cerro Huancampa 剖面, Chacaltana 等 (2006) 识别出 *Trichograptus?* sp.、*Phyllograptus* sp.、*Acrograptus* sp.、*Dictyonema* sp.、*Didymograptus* cf. *Murchisoni* (Beck)、*Glossograptus holmi* Bulman、*Cryptograptus schaeferi* Lapworth、*Pseudamplexograptus* cf. *Confertus* (Lapworth) 和 *Dicellograptus salopiensis* Elles & Wood, 推断所在地层为 *Didymograptus murchisoni* 带至 *Hustedograptus teretiusculus* 带。

在东南部的 Quitari 地区, Bulman(1933)识别出 *Aulograptus climacograptoides* (Bulman)、*Dicellograptus* sp.及一些下垂对笔石类分子,推断所属地层为达瑞威尔期中期至桑比期早期。在 Sandia 地区,中奥陶世的笔石生物地层集中在 San José 组,且研究颇多 (Spiske, 2005; Spiske et al., 2006; Reimann et al., 2006; Maletz et al., 2010)。Spiske 等(2006)曾在 Scandia 地区 San José组的 Purumpata 和 Iparo 段中识别出 *Holmograptus bovis* Williams & Stevens 和 *Aulograptus climacograptoides* (Bulman),认为所属地层为 *Holmograptus lentus* 带,指示时代为达瑞威尔期早期。Maletz 等(2010)重新研究 Scandia 地区 San José组的 Purumpata 和 Iparo 段的笔石化石时,认为所属地层为 *U. austrodentatus* 带至 *H. lentus* 带,指示时代为达瑞威尔期早中期。

3. 玻利维亚

玻利维亚的奥陶系地层总厚约 8000 m,沿玻利维亚的东科迪勒拉山脉 (Eastern Cordillera) 展布 (Egenhoff et al., 2004)。玻利维亚的最南部主要出露特马道克阶下部地层, Tarija 北部地区主要发育弗洛阶下部地层 (Egenhoff et al., 2004), 而最北部的 Cochabamba 地区主要出露中奥陶世地层,可能属于达瑞威尔阶 (Suárez Soruco, 1976)。Mitchell 等(2008)曾在玻利维亚西北部 Consata 小镇附近的 Coroico 组中报道过一套大西洋型笔石动物群,包括丰富的下垂对笔石类和 *Parisograptus caduceus*、*Pseudotrigonograptus*、*Cryptograptus schaeferi*, 以及双笔石类的 *Oelandograptus oelandicus*、*Hustedograptus bulmani* n. sp.和 *Parisograptus caduceus*, 属于达瑞威尔期的 *Holmograptus lentus* 带 (Da2)。

第5章 笔石体特化事件及其古生态和演化意义

5.1 研究背景

5.1.1 笔石古生态学

古生态学 (palaeoecology) 通常分为个体古生态学 (paleoautecology) 和群体古生态学 (palaeosynecology) 两部分, 杨式溥等 (1963) 又将其分别译为门类古生态学 (paleoautecology) 和综合古生态学 (palaeosynecology)。个体古生态学的研究对象是生物体和单个的物种, 即研究物种与其生活场所所在环境之间的关系; 而群体古生态学则是把生活在一起的不同生物, 看作是一个群体生态单位, 进而认识这种在自然界中的群体生态单位和与其相关的各种自然因素之间的相互作用 (Boucot, 1981)。陈旭 (1986) 认为, 研究笔石体的器官功能与自然环境 (如水体) 之间的关系的内容, 如笔石体的强度、外形在流体动力学上的意义、笔石体的分泌系统、体壁结构和它们的漂浮机制、笔石胞管口部的结构和摄食方式等, 都属于个体古生态学研究的内容。但是, 个体古生态学的研究对象是笔石体, 而每个笔石体又包含了许多个虫体, 鉴于笔石的“个体”和“群体”的含义不明, 笔石的个体和群体古生态学的范畴模糊, 因此本文选择沿用 Kirk (1969, 1972) 和 Rickards (1975) 等人著作中所统称的笔石古生态学这一概念, 即使此部分内容可划为“笔石个体古生态学”。

虽然大部分学者认为, 笔石是一类已经灭绝的、从互联的茎系连续规则出芽的海生群体动物, 关于笔石动物的软体组织鲜有报道。但是, 随着分支分析在系统分类学中的广泛应用, 如今绝大部分笔石学者认为笔石动物与现生的杆壁虫 (*Rhabdopleura*) 亲缘关系较近, 甚至有部分学者认为, 杆壁虫就是孑存至今的笔石 (Bulman, 1970; Kozłowski, 1971; Rickards & Durman, 2006; Mitchell et al., 2013)。

Briggs 等 (1995) 和 Gupta 等 (2006) 对笔石体壁的组分分别进行了化学分析, 以及 Beli 等 (2017) 对现生杆壁虫 *Rhabdopleura* sp. 的埋藏学分析, 又进一步相互验证了杆壁虫和笔石动物具较近亲缘关系的观点。因此, 即使在笔石动物已灭绝且缺少软体组织的情况下, 学者们仍可参照杆壁虫的生态学特征恢复笔石

动物的生活方式。

1. 笔石的运动方式

一直以来,笔石在水体中如何移动,关于这个问题的争论十分剧烈。最早, Nicholson (1868) 认为笔石在海洋中营自由漂浮生活,但 Lapworth (1897, p. 254) 认为正笔石类具有长且柔韧的线管,应该是附着在海草上呈钟形或绳状悬浮而生。Bulman (1964) 和 Kirk (1969) 对此观点均持异议,因奥陶纪的多枝均分笔石类的直径长可达 1 米,过于庞大的身躯仅靠线管依附他物悬浮而生,不仅附着点易于破碎,笔石体亦经不起改向的水流或风浪的冲击,如此生活方式显然并不现实。在浮游正笔石类中,诸如胎管刺、胞管刺、浮囊 (vesicle)、线管 (nematularia)、盘状或网状的附连物等构造,均被认为是笔石体为了增加浮力、进行营被动漂浮的生活方式的证明 (Rickards, 1975; Finney, 1985; Finney & Jacobson, 1985; Maletz et al., 2016, figs. 36–38)。Kirk (1969) 还曾提出一套与众不同的假说,后又多篇论文中加以引申 (Kirk, 1972, 1978, 1980), 主要是以下几点: (1) 笔石的幼年体借助线管固着于海底,除了少数原始底栖固着的树形笔石外,其他浮游类笔石随后都脱离海底而向上漂浮; (2) 笔石体漂浮于水体中时,始终保持胎管口向上的姿态,因此整个笔石体在海水中的始端都是倒置的; (3) 笔石体借水流流入胞管口而推动笔石体上升 (亦称为自动推进, automobility), 纤毛环的拨动有助于这种微弱水流向下进入胞管口; (4) 成年笔石体向上漂浮,均生活于透光带内,笔石摄食时因自动推进而缓慢上升,停止摄食时则可以缓慢下沉。

Kirk 的这一系列假说当时在英国立即引起热烈的辩论。Bluman (1964)、Rickards (1975) 和 Finney (1979) 认为,笔石体的漂浮是一种被动反应,主要得益于外胞管组织,且笔石在水体中也不是保持胎管口部向上的倒置的生活状态。但这种外胞管组织并未在所有的笔石化石中发现,且与现生的翼腮类虫体建造模式也完全不符 (Crowther & Rickards, 1977)。之后, Bates (1987) 认为笔石体体壁成分是由低密度的脂肪构成,因此笔石体的被动漂浮假说不太合理。

结合 Kirk (1969, 1972) 一系列论文中的观点, Bates 和 Kirk (1985) 又提出:浮游笔石是利用纤毛的推动进行自主推进运动的。通过对现生浮游动物各种运动方式的观察和比较,结合浮游笔石类的典型结构, Melchin 和 DeMont (1995)

提出：浮游笔石类的虫体的头盘除具有与现生翼腮类相似的两个具纤毛的触手外，还另外生有一对从侧面外伸的翼状体，这对翼状体的功能可类比翼足类的游泳伪足（图 5.1C），笔石体从而可进行自主推进运动。

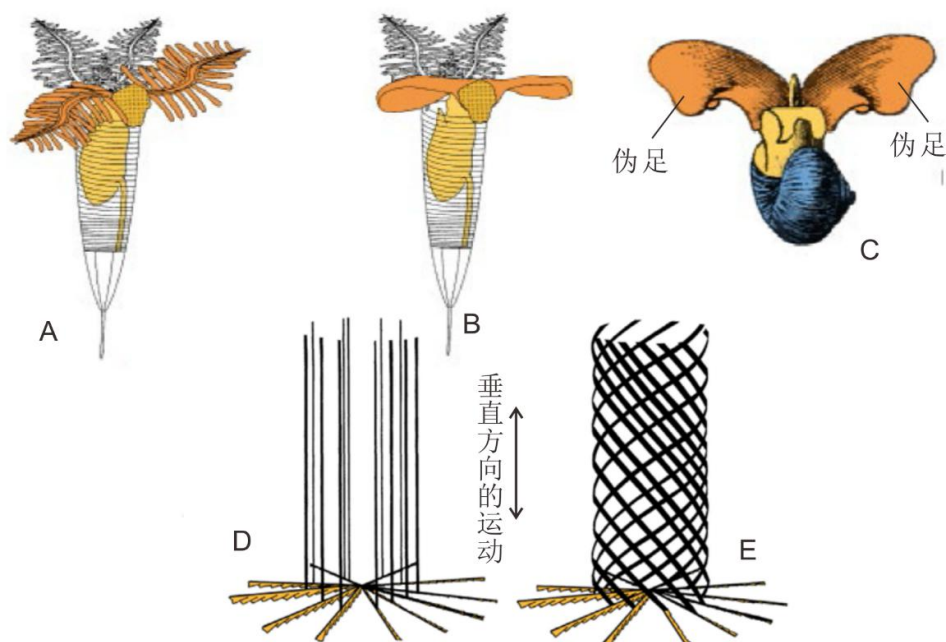


图 5.1 笔石虫体的复原图及运动方式示意图。

A–B. 笔石虫体的复原模型 (据 Melchin & DeMont, 1995). A. 猜想一：笔石虫体头盘额外发育一对类似原有触手但变异增大、用于自主推进的触手；B. 猜想二：笔石虫体头盘额外发育一对类翼足类游泳伪足的翼状体；C. *Limacina antarctica*，一种南极洲翼足类 (Woodward, 1854); D–E. 笔石体在垂直方向上的运动. D. 笔石体做简单垂直运动; E. 笔石体做螺旋运动 (Rigby & Rickards, 1989).

Figure 5.1 The reconstruction model and locomotion style of graptolites.

A–B. The reconstruction of graptolite zooid (after Melchin & DeMont, 1995). A. Paired enlarged arms for active swimming of the cephalic shield of graptolite zooid; B. Paired wing-like lateral extensions of the cephalic shield of graptolite zooid; C. The swimming wings of the pteropod *Limacina antarctica* (after Woodward, 1854, pl. 14, fig. 41); D–E. Possible locomotion styles of graptolites (after Rigby & Rickards, 1989, fig. 4). D. Non-rotational vertical movement of graptolite colonies; E. Rotational vertical movement of graptolite colonies.

此外，Rigby 和 Rickards (1989) 利用笔石体的模型在水箱实验中多次模拟

奥陶纪浮游正笔石在海水中的运动方式, 并指出, 浮游正笔石在海洋中无论是以何种方式进行运动, 只要笔石体在水体竖直方向采用螺旋式上升或下降, 各种形态的笔石体都能保证每个虫体摄取最大量的食物。这种运动方式或许也是志留纪出现众多螺旋形单笔石类(如 *Spirograptus*, *Torquigraptus*, *Cyrtograptus*) 的原因。

2. 笔石的摄食方式

无论笔石在海洋中以何种方式进行移动, 学者们对笔石体利用具纤毛环的触手(ciliated tentacles)进行摄食这一观点并无太大争议。在化石门类中, 纤毛环研究得比较详细的是腕足动物, 这主要是因为有现代腕足动物的生活方式可以借鉴。腕足动物纤毛环的主要功能是滤食, 包括吸入有机食物颗粒、排出代谢产物和未能消化的有机食物颗粒, 以及呼吸(Rudwick, 1970)。现生海百合的触腕上也密布纤毛, 它们利用触腕上的纤毛捕食水体中悬浮的细粒有机物, 大部分学者们也认为史前已灭绝的海百合使用类似结构进行捕食(Baumiller & Plotnick, 1989)。而同为群体丛生生长的苔藓动物的触须上同样密布纤毛, 水流在苔藓虫的触须上的纤毛的推动下, 从苔藓虫群体的上面往下流, 继而各苔藓虫体从水体中滤取食物(McGhee & McKinney, 2000)。与笔石具亲缘关系的现生翼腮类, 如杆壁虫 *Rhabdopleura* 和头盘虫 *Cephalodiscus*, 也主要利用具纤毛的触手从水体中滤取食物。Lester(1985)曾描述研究过头盘虫 *Cephalodiscus* 的摄食过程: *Cephalodiscus* 的具纤毛的触手将水体揽进由触手臂围成的摄食篮中, 水体中较小的食物颗粒被触手分泌的黏液粘住, 并借由纤毛的运动沿着触手将食物颗粒运送至虫体口中, 最后将揽入的水体从摄食篮的中心喷射排出(图 5.2A)。Halanych(1993)在研究杆壁虫 *Rhabdopleura* 的摄食过程时认为, 虫体头盘的触手两侧的纤毛通过拍打水体摄取食物颗粒, 触手分泌的黏液并未参与到食物颗粒的摄取和粘黏(图 5.2B-C)。

为了观察现生翼腮类的生活方式, Rigby 和 Dilly(1993)曾养过一段时间的头盘虫 *Cephalodiscus*, 但并未指明喂养这些虫体的食物成份。Schepotieff(1906)曾在杆壁虫 *Rhabdopleura* 的消化囊中发现过残余的硅藻、放射虫和甲壳类的幼虫。迄今为止, 虽然关于现生翼腮类的食物成分的报道非常少, 我们仍可通过笔

石虫体的胞管口的尺寸来推断笔石动物的食物成分。由于笔石动物的虫体仅有几毫米大，当食物进入虫体肠腔进行消化时，需经过狭窄的胞管口，而胞管口的直径通常不大于 1 mm，对于具胞管口复杂变形的笔石类群来讲，胞管口直径则更为狭小。因此，能够被笔石动物滤取的食物通常应为小型的浮游植物和浮游动物，比如放射虫、几丁虫和疑源类等。

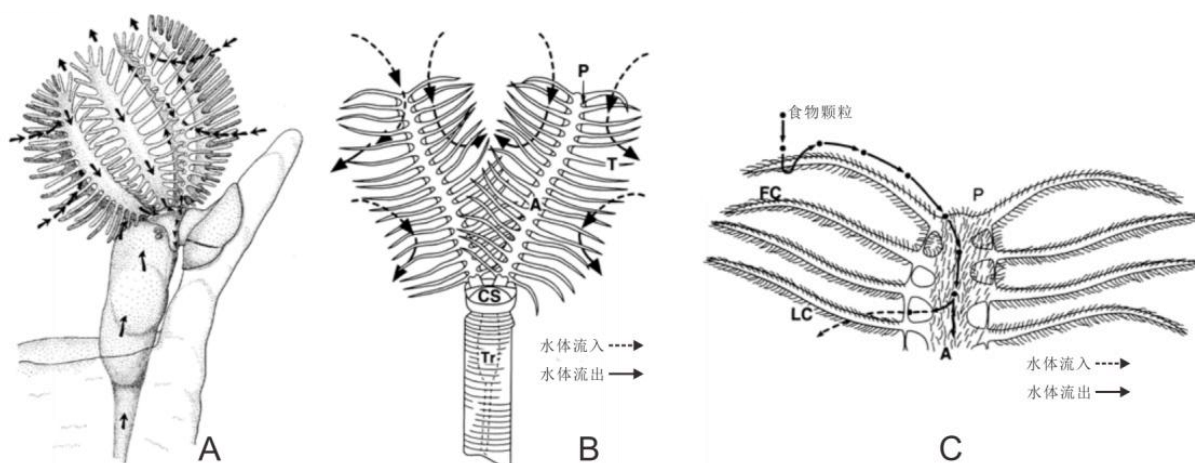


图 5.2 部分具纤毛环动物的摄食方式示意图。

A. 头盘虫 *Cephalodiscus* 的摄食过程 (Lester, 1985); B-C. 杆壁虫 *Rhabdopleura* 的摄食过程 (Halanych, 1993). 缩写词含义: A—arm, 腕臂; P—perforation, 冲孔; CS—cephalic shield, 头盘; T—tentacle, 触手; Tr—trunk, 体腔; FC—frontal and frontolateral cilia, 前方和侧前方的纤毛; LC—lateral cilia, 侧面纤毛。

Figure 5.2 Sketches showing the feeding style of some lophophore invertebrate animals. A The feeding style of *Cephalodiscus* (Lester, 1985); B-C The feeding style of *Rhabdopleura* (Halanych, 1993). Abbreviations: A—arm; P—perforation; CS—cephalic shield; T—tentacle; Tr—trunk; FC—frontal and frontolateral cilia; LC—lateral cilia.

关于笔石动物的捕食天敌，学者们关注较少。Underwood (1993) 曾提出过笔石在海洋环境中被捕食的 3 种方式：整体吸入式 (absorption)、部分破坏式 (crunching) 和吸取虫体式 (plucking)，并认为笔石动物的捕食天敌可能包括头足类、节肢动物和牙形动物等。Loydell 等 (1998) 在威尔士兰多维列统最顶部地层和温洛克统底部地层中发现笔石 *Mediograptus morleyae* 呈卵形集聚分布，且

M. morleyae 和 *M. cf. inconspicua* 的笔石体均呈折叠状态，推断这些集聚的笔石化石是捕食者的粪便颗粒；虽然无任何证据表明捕食者的类型，但由于上述笔石化石除折叠的笔石枝外再无任何损伤，Loydell 认为捕食者应该不是具破坏性的鸚鵡螺或者牙形刺。Muir 和 Botting (2007) 在新南威士尔桔子郡的温洛克统上部地层报道了含有带刺笔石 *Testograptus testis* 的卵形粪粒化石，其中部分笔石体出现损伤，并据此推断，捕食 *Testograptus testis* 的生物类群不排除鸚鵡螺或牙形刺。

5.1.2 笔石体的特化事件

Elles (1922) 早期研究笔石动物的演化过程时，认为笔石体的简化是笔石动物演化的重要趋向之一。Elles (1923) 和 Bulman (1933, 1938, 1955, 1958) 曾反复强调这一演化趋向。通常来讲，这一演化趋向的确相当明显，以笔石枝的缩减问题为例，学者们发表了一系列从多枝笔石向少枝笔石演变的研究成果 (Bouček & Přibyl, 1951; 穆恩之, 1956, 1957, 1963)。从树形笔石到正笔石，从双列笔石到单列笔石，从无轴笔石到有轴笔石，无论是笔石枝数量还是排列方式，笔石体似乎都是从复杂变向简单的。但是，在笔石演化史上，笔石体出现过多次笔石枝急剧增多和笔石体结构高度复杂化事件，对深刻理解和认识笔石演化的方向性及其与特定环境变化的关联，具有重要的科学意义。

从奥陶纪初期到志留纪末期，在正笔石的演变过程中，笔石枝不单单是由多到少演变，也出现了多次由少到多的案例，如，中奥陶世晚期翼笔石科 (Pterograptidae) 的出现，中、晚奥陶世肋笔石亚科 (Pleurograptinae) 的出现，以及志留纪弓笔石亚科 (Cyrtograptinae) 的出现。Elles (1925) 和 Bulman (1938) 认为，肋笔石 (*Pleurograptus*) 的出现是“反老演化”(参见穆恩之, 1963, p.353)。Thomas (1960) 把复杂化的笔石当作一般的多枝笔石，并认为这些笔石在不同层位的出现难以解释笔石体变向简化的演化趋向。Bulman (1955) 也将一些复杂化的笔石当作是多枝笔石的后裔，但在后来表示怀疑 (Bulman, 1958)。Jaeger (1959) 将丝笔石-肋笔石、反向笔石-弓笔石以及线痕笔石-枞笔石作为三个构造复杂化的笔石动物群。值得注意的是，在正笔石的演化过程中，笔石体的复杂化事件出现多次，且每次事件中的代表性笔石类群最后都成了正笔石演化过程中

的重要旁支，这些旁支类群演化较快，形态特征显著，地质历程较短，在奥陶纪-志留纪笔石动物群中占有重要位置，具有重要的地层学意义。

穆恩之（1963）认为，正笔石在从多枝→四枝→二枝→单枝的演化过程中至少出现了7次复杂化事件，其中，Arenig-Llanvirn期的均分笔石动物群（Dichograptid fauna）有1次，Llandeilo-Ashgill期的纤笔石动物群（Leptograptid fauna）和志留纪的单笔石动物群（Monograptid fauna）各有3次。7次笔石体复杂化高潮主要分为3个阶段，即早、中奥陶世均分笔石动物群侧枝的增多、中晚奥陶世纤笔石动物群次枝的发生和志留纪单笔石动物群幼枝的发生。第一个阶段以如下事件为标志：（1）Llanvirnian后期的翼笔石（*Pterograptus*）；（2）Caradoc初期的丝笔石（*Nemagraptus*）。第二个阶段包括：（1）Caradoc末期的肋笔石（*Pleurograptus*）；（2）Ashgill末期的棠垭笔石（*Tangyagraptus*）。第三个阶段包括：（1）Valentia末期的反向笔石（*Diversograptus*）；（2）Wenlock期的弓笔石（*Cyrtograptus*）；（3）Ludlow期的线痕笔石（*Linograptus*）。

关于早古生代笔石体的复杂化事件，穆恩之（1963）主要着眼于多枝笔石动物的分枝方式及笔石枝数量的变化，却甚少提及笔石体形态的其他复杂变化，如纷繁复杂的始部构造发育型式及由此引出的形态各异的笔石体形态，以及胞管的复杂变形和体壁的减薄等。穆恩之（1974）认为笔石的演化有6个趋向，分别是：笔石体的简化、生长方向的改变、胞管的变形、体壁的退化、发育型式的变化和笔石体的复杂化。受限于当时材料的认知水平，穆恩之（1974）认为上述6个演化方向中，只有笔石体的简化和生长方向的转变是主要趋势，其他4个方向是伴随主要演化方向、仅在特定条件下发生的。随着对笔石体各部分构造更加详细的研究，在笔石动物的系统分类研究上，属种鉴定的主要依据已不再倚靠笔石枝数量的多寡，取而代之的是笔石体的始端发育型式和胞管形态。笔石体的始端发育型式能够直接决定生长后期笔石体的形态类型，不同时期代表性笔石类群的始端发育型式存在显著不同，与之对应的是，不同时期占主导类型的笔石体形态也显著不同。

一直以来，笔石工作者们大多关注特化笔石体的系统分类，对于特化笔石体的古生态意义及演化意义则较少成文探讨。王传尚等（2000）认为，多枝笔石体在奥陶纪正笔石演化历程中出现的4次复杂化现象，与海平面的升降变化关系密

切，因笔石体复杂化事件总是大致始于最大海泛面上，而终止于海退的开始。穆恩之等（1993）和 Maletz（2017a）则只作出了定性的推测：（1）在特别优越的环境条件下，如非常稳静的海水、适当的海水温度和咸度、特别丰富的营养物质等，笔石在这种环境中的生长和繁殖会得到极大促进；（2）为了占据优势生态位、提高摄食效率、增强漂浮能力等，笔石体发展出各种高度复杂的结构，但这些结构无法经受环境的剧烈变化，环境稍加改变，具高度复杂结构的笔石类群就会很快灭绝，继而成为演化迅速、地质历程较短的“标准化石”；（3）在早古生代的海洋中，适合笔石动物生存的环境不断出现，具复杂化结构的笔石体也不断涌现，由于环境不尽相同，占优势的复杂化笔石体形态也不尽相同。

上述观点着重从物理化学环境变化和一般性演化规律的角度对笔石体的复杂化或特化进行了推测性解释，但是这些推测既没有得到类比分析的验证，也尚未得到工程模拟分析的支持。这些复杂化事件真的是发生在“特别优越的环境条件下”吗？通常稳定优越的环境不会有很大的生存压力，只会造就大量的生物个体，并导致生物寿命拉长和躯体大型化，而不会促进新的结构构造（演化新质）的诞生，也缺少生物特化的驱动力。相反，相对动荡的、不稳定的海岸环境通常孕育着更为丰富的生物多样性，从海岸浅水到深海，生物丰富度呈指数曲线下降（Smith & Brown, 2002; Costello & Chaudhary, 2017），这是因为在这种环境压力下生物之间存在较多的协同演化关系，适度的竞争推动了相关物种的快速演化。加拿大极区的苔原狼（Tundra wolf）与驯鹿（Caribou）的捕食关系与种群变化就是协同演化的例证（Klaczek et al., 2016）。奥陶纪是多个生物门类共同爆发的时期，生物之间是否存在竞争关系？笔石的复杂化是否有可能与其他门类的兴起和食性变化有关呢？研究表明，许多复杂化的笔石类型大多来自深海水域（如发育剑柄构造的 *Pseudisograptus* 等，见张元动等，2010），在平静的、贫氧的深海里，究竟是什么因素驱动了这些笔石结构的复杂化？这就需要开展深入研究。

综上，笔者在前述系统分类的基础上，选取中奥陶世达瑞威尔期多个典型笔石类群（如 *Nicholsonograptus*、*Kalpinograptus*、*Reteograptus* 和 *Pterograptus*），通过功能形态学和类比法等方法，研究该时期特化笔石类群的生活方式（如，特殊形态的笔石体在水体中的定向、不同形态的笔石体的摄食能力的强弱等）以及

与其相关的演化驱动机制。

5.2 技术方法

本文采用功能形态学的工程模拟分析、类比分析等两种途径,探讨浙西北地区胡乐组笔石的部分笔石体形态复杂化现象的发生机制。(1) 类比分析:根据笔石体的典型形态特征或某些器官构造,与具有相似特征或构造的古生物类群(如苔藓虫、珊瑚、腕足类、海百合等)或现生生物类群进行类比,研究探讨这些特征和构造的演化驱动机制;(2) 工程模拟分析:分析研究部分笔石类群的移动和摄食方式。

5.2.1 用于类比分析的生物类群

1. 杆壁虫和头盘虫

杆壁虫和头盘虫自寒武纪出现后,一直延续到现在。由于杆壁虫、头盘虫的硬体构造结构与笔石体的高度相似性,通常认为杆壁虫与笔石具有密切的亲缘关系。对笔石体生长和增生方式、笔石虫体的摄食和运动方式的解读都是建立在与杆壁虫和头盘虫类比的基础之上。杆壁虫和头盘虫均为底栖海生生物,主要利用虫体头盘上的具纤毛触手从海水中滤食。

Stebbing & Dilly (1972) 对英国普利茅斯市海洋实验室养殖的杆壁虫 *Rhabdopleura compacta* 的生态习性进行了仔细的动态观察记录,成为我们通过类比认识笔石生活习性的重要依据。这些杆壁虫附着在双壳类壳体的凹面上,野外实地观察显示这些壳体的凹面是向下的,因此附着其上的杆壁虫直立管管口大多是向下开口的。当胞管口外没有任何障碍时,虫体会比较自由舒展地伸出管口外活动,当某个虫体触手碰到管口认为放置的悬垂细钨丝时,虫体会本能回缩(仅限于该虫体,其他虫体无同步反应),说明虫体有敏感的触觉。当显微镜灯照射伸出管口外的虫体时,虫体没有任何反应,说明虫体对光源不敏感。虫体对激烈的水体震动非常敏感,所有虫体会迅速地、同步地缩回胞管内。杆壁虫虫体通过触手和其上成排的纤毛进行食物聚拢并引导到口部,其消化囊内容物显示杆壁虫有摄食硅藻、沟鞭藻、桡脚类、放射虫和甲壳类幼虫的证据。

2. 苔藓虫

苔藓虫是生存至今的海洋底栖丛生动物，其形态结构与营底栖固着的树形笔石较为相似，现生的苔藓动物主要利用虫体头盘上的具纤毛触手从海水中滤取食物颗粒。为避免小型表栖生物的附着，苔藓动物的硬体发展出一系列变形构造，如钙化增厚(calcified thickening)、刺(spines)、卵室(ovicells)和鸟头体(avicularia)等 (Iyengar & Harvell, 2002; McKinney & Taylor, 2003)。但是，苔藓虫硬体的这一系列变形构造却无法抵御大型捕食动物，如海胆、十足类(decapods)或鱼类。

除此之外，与苔藓虫共生的细菌产生的部分次级代谢产物可对大型捕食动物造成毒害，进而能够保护苔藓虫 (Sharp et al., 2007)。Harvell (1984) 曾利用现生的唇口苔藓虫 *Membranipora membranacea* 和间歇性缓慢进食的裸鳃类动物进行了多组对照实验：在第一组水箱中，*M. membranacea* 和专食膜孔苔藓虫属 (*Membranipora*) 的裸鳃类 *Doridella steinbergae* 共同生存；在第二组水箱中，*M. membranacea* 和泛食苔藓虫的裸鳃类 *Onchidoris muricata* 共同生存；在第三组水箱中，*M. membranacea* 独自生存。在前两组的水箱中，与两种裸鳃类动物共同生存的 *M. membranacea* 的硬体在两天之内长出了刺。在同一个虫体上，长出的刺有两种类型：位于苔藓虫室边缘的角刺和前膜外的膜刺 (图 5.3)，而在水箱中独自生存的 *M. membranacea*，即使虫体和硬体都受到了人为的物理损坏，其硬体也未长出刺。

Harvell 据此推断，*D. steinbergae* 和 *Onchidoris muricata* 在水体中引起的水波或二者损坏的苔藓虫体能够释放某种化学信号，均能触发 *M. membranacea* 的长刺机制，以避免进一步的生物伤害。值得注意的是，即使仅有小部分苔藓虫体受到了裸鳃类动物的捕食攻击，触发长刺的防御信号会传遍整个苔藓虫体，而当裸鳃类动物被移出水箱后，*M. membranacea* 的刺的生长则会在一天之内停止。*M. membranacea* 的刺能够有效防御裸鳃类动物的捕食，不具刺的 *M. membranacea* 的硬体平均每天被捕食 44 个虫体，而具刺的 *M. membranacea* 的硬体平均每天被捕食 8 个虫体。

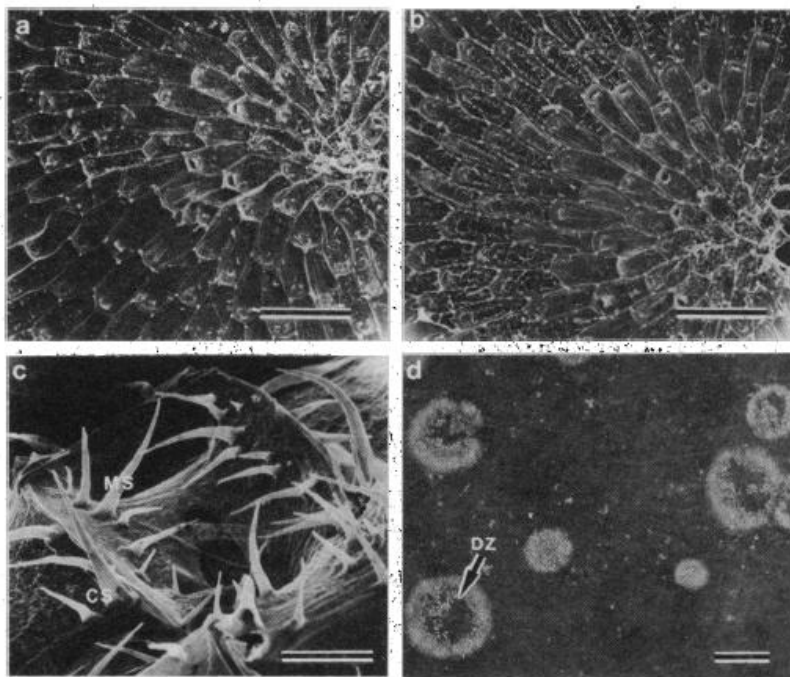


图 5.3 *Membranipora membranacea* 的诱导刺 (induced spines) (Harvell, 1984).

- a. 不与裸鳃类动物共同生存的 *M. membranacea* 硬体的 SEM 照片, 比例尺长度为 1mm; b. 与裸鳃类 *Doridella steinbergae* 共同生存的 *M. membranacea* 硬体的 SEM 照片, 比例尺长度为 1mm; c. *M. membranacea* 硬体上的角刺 (CS—corner spine)和膜刺 (MS—membrane spine), 比例尺长度为 100 μ m; d. 带刺 *M. membranacea* 的内部虫体受裸鳃类动物捕食攻击而死亡的虫体, 比例尺长度为 10 μ m.

Figure 5.3 Induced spines on *Membranipora membranacea* (after Harvell, 1984).

- a. SEM photos of a colony grown without nudibranchs, scale bar = 1 mm; b. SEM photos of a colony grown with *Doridella steinbergae*, scale bar = 1 mm; c. SEM photos of corner spines (CS) and membrane spines (MS) of *Membranipora membranacea*, scale bar=100 μ m; d. Intracolony mortality on a spined colony due to nudibranch predation, scale bar = 10 μ m.

3. 腕足动物

现生的腕足动物主要营底栖生活, 软躯体常利用发达的纤毛环从海水中滤取有机颗粒作为食物。关于腕足动物利用纤毛环进行摄食的研究开展得最早, 也较为成熟。在现代海洋中, 越靠近赤道地区, 破壳捕食的压力越大, 软体贝类抵御捕食而生的外壳装饰也越丰富 (Vermeij, 1993), 这种情况同样存在于泥盆纪和石炭纪的腕足类中 (Signor & Brett, 1984; Leighton, 1999; Dietl & Kelley, 2001)。

长身贝类 (Productida) 外壳发育的长刺是其系统分类的鉴定依据之一 (Brunton et al., 1995)。关于这些长刺的功能和作用, 学者们众说纷纭。Mills 和 Leighton (2008) 发现, 戟贝类 (chonetidines) 的长刺沿铰合线展布, 使其即使身处高能动荡环境, 仍能保持壳体的稳定。Alexander (2001) 认为, 在粗糙基底上, 腕足类壳体表面的刺能够减少粗粒沉积物对壳瓣的摩擦。幼年体的腕足动物, 其表面的刺能助其牢牢抓住基底 (Grant, 1966; Wright & Nölvak, 1997)。Leighton (2001) 发现, 与不具刺的腕足属种 *Douvillina arcuata* 相比, 具刺 *Devonoproductus walcotti* 的壳体表面的捕食钻孔痕迹较少; 他提出腕足类表面长刺的功能是抵御捕食。这个观点其实早已在现生生物中得到验证, Stone (1998) 发现, 现生双壳类表现的刺能够有效抵御钻孔捕食者。而且, 现生腹足类表面长刺不仅能够提前侦测到捕食者, 而且长刺的存在能有效增大腹足类的表面积, 进而增加了压碎型捕食者 (crushing predator) 的取食难度 (Palmer, 1979; Miller & LaBarbera, 1995; Donovan et al., 1999)。

除了壳体长刺之外, 部分腕足动物还通过壳体增厚的方式抵御捕食。Bordeaus 和 Brett (Bordeaus & Brett, 1990) 曾观察到, 具较深肋纹的腕足类 (如小嘴贝类), 其表面的钻孔较少。Alexander (1986) 认为, 壳体表面具纹饰及较深的肋和槽的腕足类, 其壳体较厚, 能够抵抗力气较大的压碎型捕食者。

4. 海百合

海百合始现于寒武纪早期的海洋中, 具多条羽状触手, 常利用触手上的纤毛从海水中滤取食物。捕食-被捕食的相互作用关系是显生宙生物演化的主要驱动力之一 (Stanley, 1974; Walker & Brett, 2002; Kelley et al., 2003; Huntley & Kowaleswski, 2007)。一直以来, 由于缺乏直接证据, 这种关系很难在化石类群中体现。但是, 通过对现生海百合生存情况的野外实地观测和实验室试验, 结合大量海百合化石的统计研究, 学者们将今论古, 根据海百合的一系列宏演化趋势 (Baumiller & Gahn, 2003; Gorzelak et al., 2012), 以及其与鱼类、海胆、腹足类以及可能的节肢动物和头足类等动物的协同演化关系 (Mladenov, 1983; Meyer, 1985; Oji & Okamoto, 1994; Baumiller et al., 2010; Gahn & Baumiller, 2010; Baumiller, 2013; Syverson & Baumiller, 2014), 认为古生代和中生代的

海百合化石在形态上的系列演变主要是受当时海洋生态系统中的巨大捕食压力所驱动,如骨板的增厚、带刺、断腕再生等(Signor & Brett, 1984; Syverson & Baumiller, 2014; Syverson et al., 2018)。

Brett (2003) 认为,在志留纪中期之前,海百合化石几乎都不发育带刺的萼杯,具刺海百合代表类群,如圆顶海百合和杯海百合,在泥盆纪早期兴起并在石炭纪密西西比中期达到巅峰(Ausich & Wammer, 2013)。海百合发育刺的位置主要有两处:肛门和萼杯(calyx),刺的类型主要有盖板刺(tegemn spines)、背部杯刺(dorsal cup spines)、肛门刺(anal spines)和再生刺(regeneration spines)等。许多志留纪之后的杯海百合和部分圆顶海百合的刺主要分布于肛门处(图 5.4B),由于海百合绝大部分的内脏和性腺均分布于此,这些刺可能能够抵御致命性的捕食攻击(Lane, 1984)。泥盆纪早期-密西西比期的圆顶海百合及少部分晚古生代的杯海百合的刺主要分布于萼杯(图 5.4A-B),部分类群甚至在触手腕上发育刺板,这些刺的存在可能是为了保护共生于或寄生于萼杯处的食粪的宽角腹足类(platyceratid gastropods)(图 5.4C)。值得注意的是,大部分具刺海百合的萼杯骨片相对较薄。Syverson 等(2018)通过研究密歇根地区中泥盆世圆顶海百合 *Gennaeocrinus* 以及北美大平原南部的宾夕法尼亚期中期的海百合化石,对其上各种刺的断裂和再生频率进行了详细统计,发现:(1)圆顶海百合的盖板刺的出现与寄生其上的宽角腹足类呈正相关关系;(2)捕食者常为猎取圆顶海百合萼杯处及部分高级杯海百合属种肛门附近的小型寄生动物而伤及海百合,而背部杯刺及肛门刺能够很好的保护海百合。

另外,泥盆纪之后的部分海百合化石还表现出子室骨板增厚及硬度增高的趋势,这种趋势主要表现于游离海百合类群(Signor & Brett, 1984)。例如,在泥盆纪至早石炭纪,海百合子室骨板增厚的类群仅 15-30%,在晚石炭早期剧增至 62%,到了晚石炭纪,该比例则为 75-85%,产自帝汶岛晚二叠纪 Basleo 层的海百合是这一趋势的典型化石类群。除此之外,晚古生代游离海百合类群的萼杯还表现出房室骨板紧致排列呈碗状的特征。个体较小且呈幼体滞留发育的海百合属种在宾夕法尼亚晚期尤为集中,在中生代的节状海百合甚至演化出外覆重甲的类藤壶形态。学者们认为,紧致海百合的个体变小能够显著减少其可食用面积,骨板的增厚则能够有效抵御剪碎型或压碎型捕食者(Signor & Brett, 1984; Brett &

Walker, 2002; Brett, 2003)。

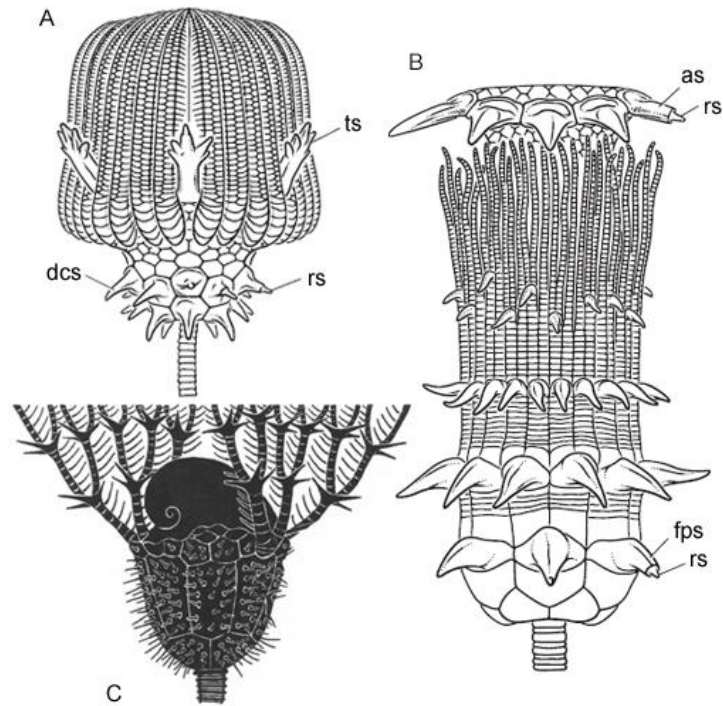


图 5.4 海百合的刺及与其共生/寄生的腹足类示意图。

A. *Gennaeocrinus goldringae* 素描图 (Syverson et al., 2018); B. 海百合 pirasocrinid 的素描图 (Syverson et al., 2018); C. 泥盆纪海百合 *Arthroacantha* 及附着其上的食粪腹足类 *Platyceras* 的复原图 (Brett & Walker, 2002). 缩写词含义: ts—tegmen spine, 盖板刺; dcs—dorsal cup spine, 背部杯刺; rs—regeneration spine, 再生刺; as—anal spine, 肛门刺; fps—first primibranch spine, 一级原枝刺。

Figure 5.4 Spinosity in Palaeozoic crinoids and the reconstruction of Devonian crinoid with attached (coprophagous) gastropod.

A. Schematic drawings of *Gennaeocrinus goldringae* (after Syverson et al., 2018); B. Schematic drawings of pirasocrinid (after Syverson et al., 2018); C. Reconstruction of Devonian crinoid *Arthroacantha* with attached (coprophagous) *Platyceras* gastropod (after Brett & Walker, 2002). Abbreviations: ts—tegmen spine; dcs—dorsal cup spine; rs—regeneration spine; as—anal spine; fps—first primibranch spine.

5.2.2 笔石摄食强度的评价参数

针对功能形态分析, 需挑选保存较为完整的笔石标本, 利用 CorelDraw X8

软件对笔石体的部分结构特征进行度量，之后将所得数据进行成图并分析讨论。笔者在此主要想探讨达瑞威尔期的具 S 形笔石枝的 *Nicholsonograptus* 在水体中的定向、以及其在当时海洋中的同类竞争能力。参考 Rigby (1991) 对奥陶纪-志留纪不同形态笔石体的摄食强度的研究，笔者在此选取的结构参数如下：

1. 笔石体中的虫体总数 (TZ, 用以指代 total number of zooids in the tubarium): 指笔石体中的所有虫体数量。参照现生翼腮类杆壁虫的群体生活特征，每个胞管内仅生活一个虫体。因此，笔石体的胞管数目可代表当初生存的虫体总数。

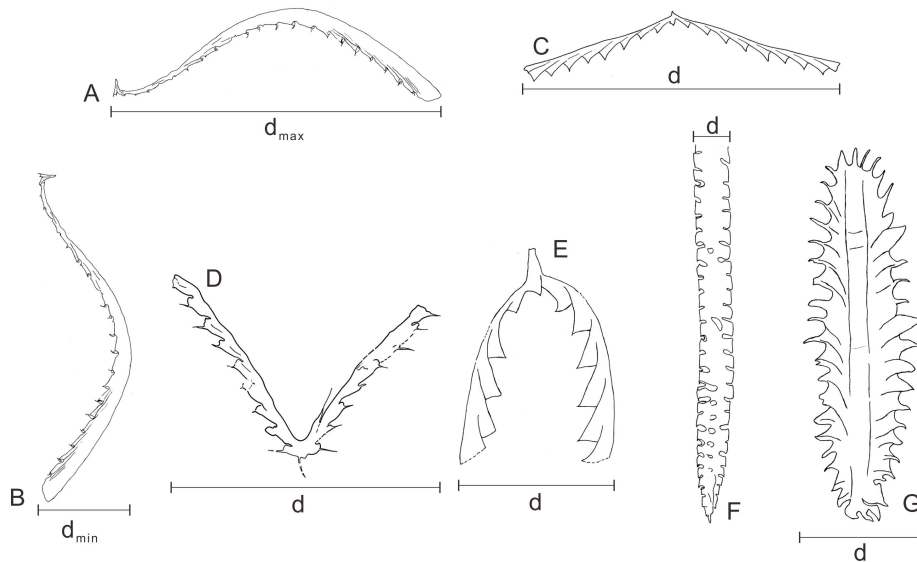


图 5.5 不同形态笔石体的摄食空间直径的测量示意图

Figure 5.5 Sketches showing the measurements of the diameter of the feeding circle (d) made on different colonies of graptolites.

2. 单位厘米内的虫体数目 (CZ, 用以指代 number of zooids per centimeter of stipe): 该值一般在笔石体的系统描述中已给出。同一属种的笔石体，随着笔石体的不断增长，虫体总数也会随之增加，但由于笔石体在生长阶段后期可能会发生显著的形态变化，相较于虫体总数目，单位厘米内的虫体数目更能代表笔石体具体的发育情况。

3. 摄食空间的直径 (D, 用以指代 radius of the feeding circle): 在海洋中，笔石体在摄食过程中，可在垂直方向上自由地螺旋上升或下降 (Rigby &

Rickards, 1989), 因此笔石动物的摄食空间受限于一个以笔石体宽度为直径、但纵向长度未知的圆柱体水流。虽然流经不同形态笔石体的海水的体积无法计算, 但可通过比较笔石体摄食空间的最大横截面的面积来推断笔石动物摄食能力的强弱。一般而言, 笔石体摄食空间的半径指的是笔石体最大宽度 (图 5.5)。

4. 摄食面积 (A, 用以指代 *area of the feeding circle*): 指的是以笔石体宽度为直径的圆形的面积。

5. 摄食强度 (FE, 用以指代 *feeding efficiency*): 指单位摄食面积能够供养的笔石虫体数目。越小的摄食面积, 供养的笔石虫体的数目越多, 则该笔石体的摄食强度越高, 也说明该笔石体在水体中的生存能力和竞争能力相对较强。计算方法是: $FE = TZ/A$ 。

5.3 研究材料

根据笔石体的不同形态, 笔者总共选取了平伸类笔石 (如 *Xiphograptus* 和 *Expansograptus*)、下斜类笔石 (*Acrograptus*)、下垂类笔石 (*Didymograptus*)、单枝单列的笔石 (*Nicholsonograptus*)、上攀双列笔石 (*Archiclimacograptus*、*Amplexograptus*、*Hustedograptus*、*Normalograptus*、*Pronomalograptus*、*Haddingograptus*) 和上攀四枝笔石 (*Phyllograptus*) 等 11 属 26 种 123 块标本进行测量。详细的参数测量数据见附录 I。

5.4 结果及分析

5.4.1 笔石的摄食强度

关于笔石古生态的研究, 学者们甚少提及不同形态的笔石体在海洋中如何悬浮定向的问题, 仅有少量文献对该问题进行定性推测 (Fortey & Bell, 1987; Underwood, 1993), 而关于奥陶纪的单枝单列笔石类群的悬浮定向的研究更是几乎没有。

以达瑞威尔期的 *Nicholsonograptus* 为例, 由摄食强度的分析结果可知, 当 *Nicholsonograptus* 的笔石体以长轴方向竖直悬浮在水体中时, 其摄食强度最大。

考虑到 *Nicholsonograptus* 笔石体是随着胞管的不断生长而逐渐弯曲的，并不是一开始就保持 S 形笔石体不变，笔者又测量了不同生长阶段的笔石体的摄食强度，最终发现，随着笔石体的不断生长，笔石体弯曲程度变得强烈，*Nicholsonograptus* 的摄食强度的平均值不断变小。为了获得最大的摄食强度，*Nicholsonograptus* 笔石体在水体中的悬浮定向不断发生改变，但总体上还是趋向以长轴方向竖直悬浮在水体中。结合 *N. paelongus* 和 *N. fasciculatus* 出现在较老地层，而 *N. angustus* 出现在较年轻的地层这一现象，笔者推断，*Nicholsonograptus* 的笔石体是由宽而粗向窄而细、由强烈 S 形弯曲至弯曲不明显的类群演化。

1. 不同形态笔石体的摄食强度

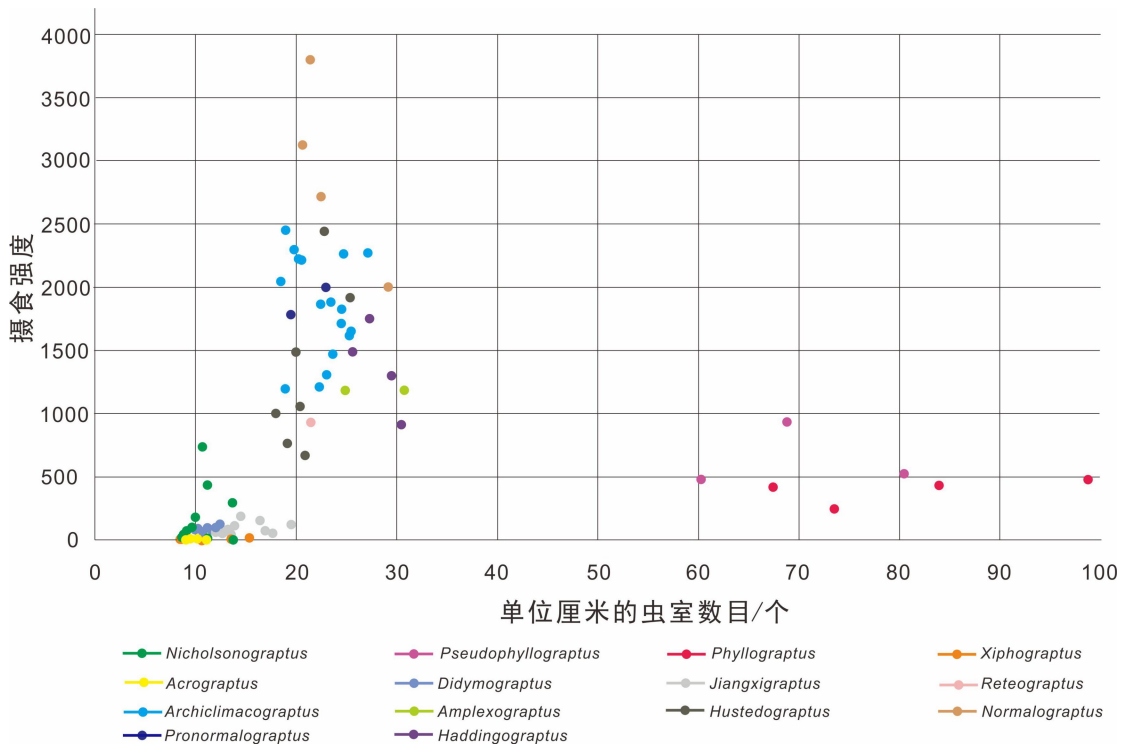


图 5.6 达瑞威尔期-桑比期不同形态笔石体的摄食强度

Figure 5.6 The feeding intensity of different colonies of graptolites from Darriwilian to Sandbian.

由图 5.6 可看出，上攀双列的笔石类群，其摄食强度远大于上攀四枝的 *Pseudophyllograptus* 和 *Phyllograptus* 等，也将两枝平伸、上斜、下垂等均分笔石类群远远甩在后面，他们之间的摄食强度的差异堪以数量级计。均分笔石类群的笔石体，其胞管密度集中在 10–15 个/cm，而双列笔石的胞管密度则集中在 20–30

个/cm。两枝上斜的 *Jiangxigraptus* 与两枝下垂的 *Didymograptus* 相比，前者的胞管密度稍大于后者，摄食强度亦然。而对于达瑞威尔期早期出现的两枝平伸类 *Xiphograptus* 和两枝下斜的 *Acrograptus* 而言，前者的胞管密度稍大于后者，但二者的摄食强度却大致相同，均处于 20 个/cm² 以下，甚至比不过单枝单列的 *Nicholsonograptus* 的几个 S 形弯曲的笔石种。上攀四列的 *Pseudophyllograptus* 和 *Phyllograptus* 等，虽然其笔石体短小，但其胞管密度较大，摄食强度不到 500 个/cm²，与普通的均分笔石相比，这两个种的摄食强度较高，但也远不及上攀的双列双枝笔石。

2. *Nicholsonograptus* 的不同笔石种的摄食强度

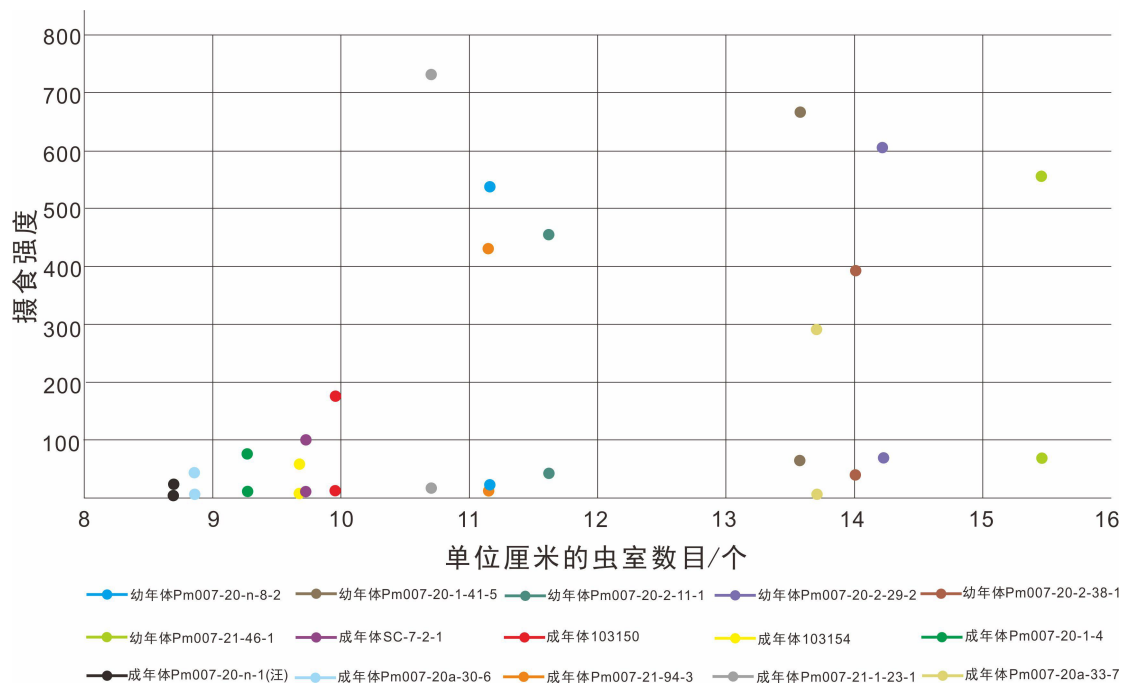


图 5.7 *Nicholsonograptus* 不同种在不同生长阶段的最大和最小摄食强度

N. Fasciculatus: SC-7-2-1, NIGP 103150, NIGP 103154, Pm007-20-1-4; *N. praelongus*:

Pm007-20-n-6, Pm007-20-a-30-6; *N. ingenis* (仅幼年体标本): Pm007-20-n-8-2; *N. angustus*:

Pm007-21-94-3, Pm007-21-1-23-1, Pm007-20-a-33-7.

Figure 5.7 The maximum and minimum of the feeding intensity of *Nicholsonograptus* in different

growth stage. *N. fasciculatus*: SC-7-2-1, NIGP 103150, NIGP 103154, Pm007-20-1-4; *N.*

praelongus: Pm007-20-n-6, Pm007-20-a-30-6; *N. ingenis* (juvenile specimen): Pm007-20-n-8-2;

N. angustus: Pm007-21-94-3, Pm007-21-1-23-1, Pm007-20-a-33-7.

由于前人对单枝单列笔石的定向并没有一致的看法, 因此在本文研究中, *Nicholsonograptus* 的标本均进行 360 度的旋转, 其中每隔 30 度测量了该状态下的笔石体的摄食面积和摄食强度, 为利于展示, 最终仅将最大摄食强度和最小摄食强度进行成图。

由图 5.7 可看出: (1) 当 *Nicholsonograptus* 的笔石体以长轴方向竖直悬浮在水体中时, 其摄食强度最大, 竞争力最强; 而当笔石体以短轴方向竖直悬在水体中时, 其摄食强度最小, 竞争力最弱。(2) 该属的幼年体的摄食强度普遍大于成年体。(3) 笔石枝窄而细、弯曲程度不强烈的笔石种远大于宽而粗、S 形强烈弯曲的笔石种。如窄细的 *N. angustus* 的最高摄食强度达 750 个/cm², 而宽而粗的 *N. fasciculatus* 的最高摄食强度才 200 个/cm², 笔石体更加庞大的 *N. praelongus* 的最高摄食强度都不超过 50 个/cm², 而笔石枝增宽较为迅速的 *N. ingentis* 由于仅有一枚幼年体标本保存较好、可供测量, 此处无法讨论其成年后的摄食强度。

5.4.2 胞管强烈变形、极度拉长与联排—*Nicholsonograptus*

相较于奥陶纪其他单枝单列的笔石类群, 比如弗洛期-大坪期的 Sigmagraptine 科的 *Jishougraptus*、大坪期-达瑞威尔期的 Sigmagraptine 科的 *Azygograptus*、达瑞威尔期中期的中国笔石科的 *Nicholsonograptus* 及达瑞威尔期-桑比期的双头笔石科的 *Pseudazygograptus*, *Nicholsonograptus* 在形态上最引起学者们的关注, 因其除了 S 形弯曲的笔石体外, 胞管形态也极具特色。

一般而言, 胞管的特点是确定笔石亲缘关系的自然标志, 胞管变形也是笔石演化趋向之一。胞管弯曲和褶曲是胞管变形的两种属性, 它们可以是两种分开的胞管变形属性, 也可以是同一种胞管变形的不同变形程度的反映 (穆恩之等, 2002)。胞管口部变形是种一级别分类单元的鉴定依据之一, 主要包括胞管口部的开口方向、口刺 (spine)、口叶 (lobe)、口架 (shelves) 和口缘边 (selvage) 等构造 (Maletz et al., 2016)。晚寒武世至早奥陶世, 下垂至下斜的多枝笔石大多具有简单的直管状胞管, 胞管口部稍向外扩且无任何装饰; 自中奥陶世, 胞管

变形愈发复杂，主要以达瑞威尔期的胞管褶曲和口部变形强烈的 *Sinograptus*、*Holmograptus* 以及胞管极度拉长、板片状排列的 *Nicholsonograptus* 为代表；而在志留纪，胞管变形最突出、胞管形态最多样的笔石类群是单笔石类，有简单的直管状胞管、高且孤立的耙笔石式胞管、末端呈钩状的奥氏笔石（*Oktavites*）的胞管等。其中，*Sinograptus* 和 *Holmograptus* 的胞管特征已被详细研究（Zhang & Fortey, 2002; Maletz et al., 2018），在此不再赘述。本文主要讨论 *Nicholsonograptus* 的胞管特征（图 5.8）。

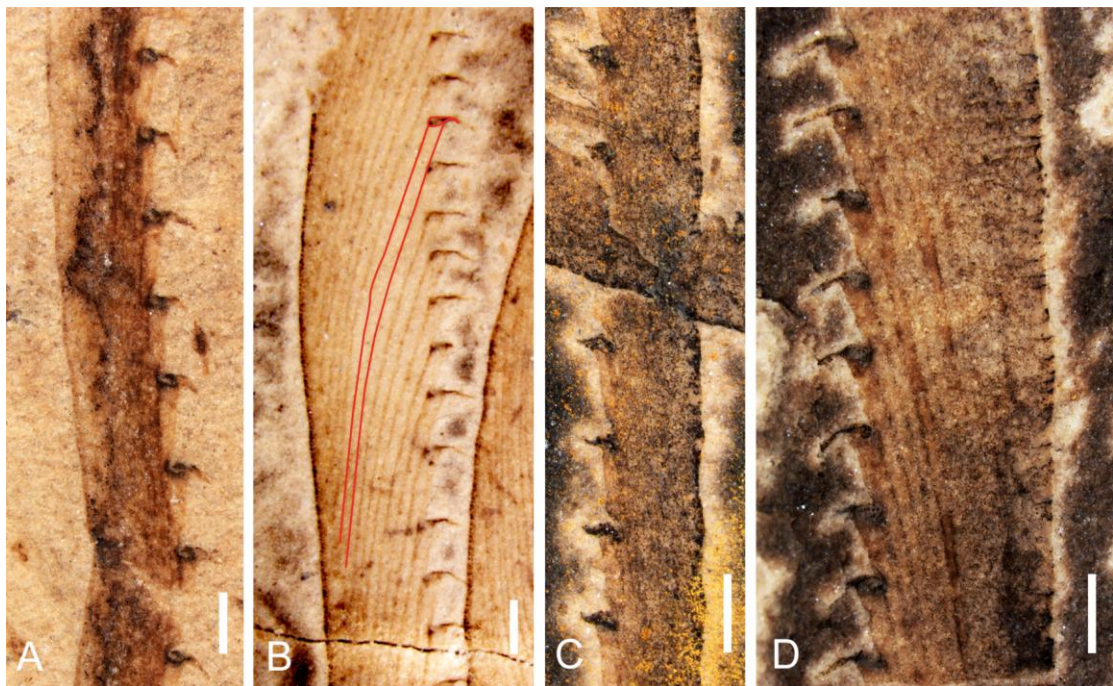


图 5.8 *Nicholsonograptus* 的胞管形态特征

A, C. *N. fasciculatus*. A, 胞管口部具粗壮口刺, Pm007-21-29; C, 胞管口部具帽兜状凸起, Pm007-20-a-30; B, D. *N. praelongus*. B, 红线示意胞管密集排列, 极度拉长的胞管可跨越 9 个胞管口, Pm007-20-1-64, D, 胞管口部有机质富集, 部分口部可显示帽兜状凸起, Pm007-20-2-5. 所有比例尺均为 1 mm.

Figure 5.8 The thecal morphology of *Nicholsonograptus*.

A. Robust thecal apertural spine of *N. fasciculatus*, Pm007-21-29; B. Intense arranged thecae of *N. praelongus*, Pm007-20-1-64; C. The thecal apertural hood of *N. fasciculatus*, Pm007-20-a-30; D. Organic matters in the thecal apertural of *N. praelongus*, Pm007-20-2-5. Scale bars = 1 mm

Nicholsonograptus 的始部胞管具明显的原胞管褶, 使得笔石枝的背缘呈微弱波状起伏, 该特征尤其可见于 *N. angustus* (图版 2, 图 G-H)。 *Nicholsonograptus* 的胞管口呈稍向外扩的直管, 具长而粗壮的口刺。与胞管口部复杂变形的 *Holmograptus* 和 *Sinograptus* 相比 (Maletz et al., 2018, text fig. 10), *Nicholsonograptus* 的胞管口部稍显简单, 仅具帽兜状突起 (图 5.8A, C)。另外, *Nicholsonograptus* 的胞管极度拉长、密集排列成板片状。在部分标本的某些胞管口的笔石枝横截面处, 排列成板片状的纤长胞管最多可达 10 个 (图版 2, 图 D, F)。与早古生代其他具强烈拉长的胞管的笔石属种 (如 *Cardiograptus*、*Pseudisograptus*、*Isograptus*、*Petalolithus* 和 *Parakidograptus* 等) 相比, *Nicholsonograptus* 胞管的长宽比尤其惊人, 最高可达 29 (图 5.9)。纵观整个正笔石的演化史, 具上述胞管特征的笔石体也非常罕见。

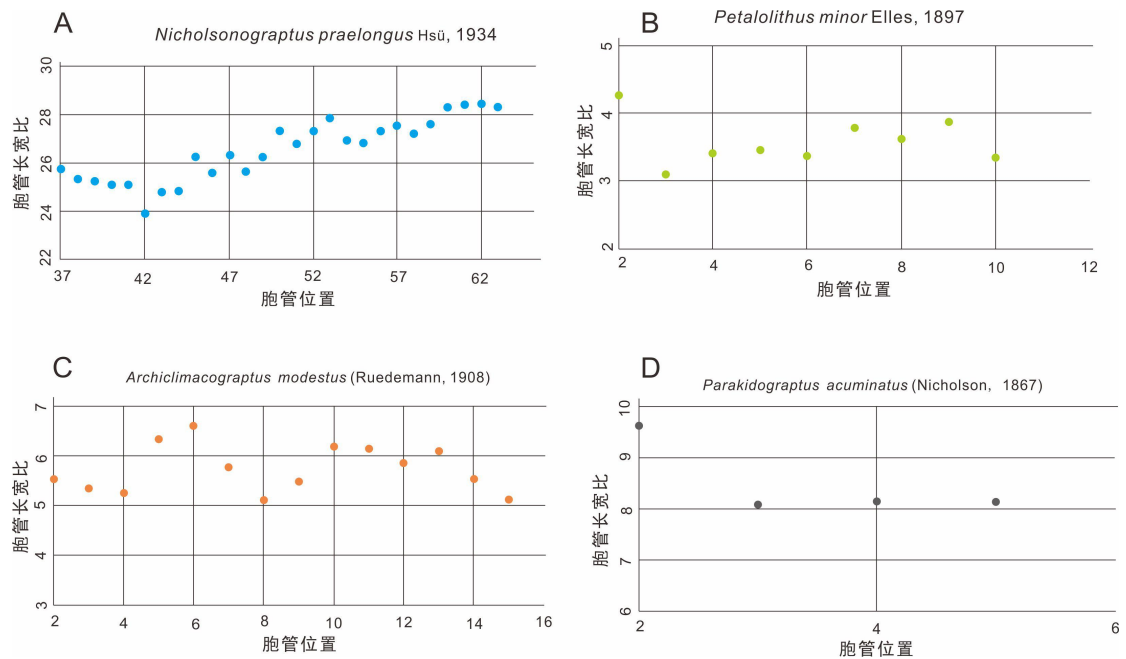


图 5.9 不同笔石属种的胞管的长宽比, 横坐标代表胞管位置, 纵坐标为胞管的长宽比。

A. *N. praelongus* Hsü, Pm007-20-1-64; B. *Petalolithus minor* Elles, LO1115t (Maletz, 2017, p. 192, fig. 11.9); C. *Archiclimacograptus modestus* Lapworth, AGK-LZK-11-161-8; D. *Parakidograptus acuminatus* (Nicholson), LO1284t (Maletz, 2017, p. 224, fig. 13.3).

Figure 5.9 Ratio of the thecal length and width of different graptolites.

A. *N. praelongus* Hsü, Pm007-20-1-64; B. *Petalolithus minor* Elles, LO1115t (Maletz, 2017, p.

192, fig. 11.9); *C. Archiclimacograptus modestus* Lapworth, AGK-LZK-11-161-8; D. *Parakidograptus acuminatus* (Nicholson), LO1284t (Maletz, 2017, p. 224, fig. 13.3).

那么, *Nicholsonograptus* 的胞管为什么会出现如此复杂的变形构造呢? 这些复杂的变形构造在虫体存活时又具有何种作用? Harvell (1984) 曾把苔藓动物 (*Membranipora membranacea*) 与以其为食的裸鳃类动物 (naudibranchs) 放在同一水体环境, *Membranipora membranacea* 在受到攻击时, 所有虫体会被迅速触发防御机制, 分泌长出尖刺, 且遍布整个苔藓硬体; 而那些单独生活的 *Membranipora membranacea*, 其表面则不具这些长刺。Vinn (2009) 在研究志留纪的角环石 (cornulitids) 时发现, *C. cellulusus* 的壳体经常出现损伤后修复的现象, 这类标本所占比例高达 20.7%, 意味着 *C. cellulusus* 生前经常受到捕食攻击, 作者认为该类化石变得极厚的囊壁及表面的刺是由捕食防御所驱动的。海百合和鱼类构成的捕食-被捕食的生态链最早可追溯至志留纪, 早古生代海百合化石上出现的断臂再生以及骨板和海百合茎上的长刺在现代海百合类群也常见, 学者们将断臂再生的现象作为海百合化石生前受到攻击的证据, 将骨板和茎上的长刺作为海百合为抵抗攻击而发展出的防御机制, 并认为这两种现象均是受到捕食压力演变而出的 (Signor & Brett, 1984; Baumiller et al., 2008; Baumiller & Gahn, 2013; Syverson & Baumiller, 2014; Syverson et al., 2018)。Nützel 和 Frýda (2003) 以及 Seuss 等 (2012) 分别在研究腹足类幼壳时发现, 奥陶纪和志留纪的腹足类幼壳具有广口的初始螺纹 (initial whorls), 而中生代的腹足类幼壳则具有窄口的初始螺纹, 这种壳体变化很可能是由捕食压力驱动产生的。一般而言, 胎壳是由浮游幼虫形成的, 初始螺纹的疏密代表了胎壳开口的宽和窄, 广口的初始螺纹意味着幼壳更易碎, 幼虫更易受到攻击 (Vermeij, 1983); 腹足类幼壳由早古生代广口的初始螺纹向中生代窄口的初始螺纹演化, 可能是由海洋环境中逐渐增大的生存压力引发的。

综上, 笔者认为, 中国笔石类常见的原胞管褶及其上的背刺、腹刺、内转的口部均是为了防御捕食者的攻击而发展出的防御性结构。*Nicholsonograptus* 的胞管极为纤细, 原胞管褶的存在给早期生长阶段的 *Nicholsonograptus* 的胞管虫体提供庇护, 比起早奥陶世胞管口外扩的简单直管式胞管, *Nicholsonograptus* 胞管

口部的帽兜状凸起和长而粗壮的口刺在虫体受到外部攻击（如牙形动物的吸食）时，能够起到显著的防御作用。到了志留纪，单笔石类的胞管口部变形更为复杂多样，比如卷笔石（*Streptograptus*）。Loydell 和 Maletz（2004）以及 Loydell 和 Nestor（2006）酸泡分离出的孤立笔石标本显示，*Streptograptus* 的胞管向下开口，亚胞管内屈，终止于胞管口部向上翻转的唇，这两片外翻的唇使得胞管腹缘形成了一道极为窄细的槽沟。笔者推测，自奥陶世早期至志留纪，笔石动物的胞管形态由简单变复杂，与日益增大的捕食压力脱不开关系，如游泳能力更强的头足类和有颌鱼类的大量出现（Brett & Walker, 2002; Brett, 2003; Harper et al., 2019; Fang et al., 2019）。

寒武纪晚期和奥陶纪早期出现的、并在弗洛期和大坪期爆发的爱丽斯木角石和内角石，具有弯曲的或者粗短的壳体，多数生活在台地上的海底水域附近，尚无法长距离游泳并进入斜坡地带的深海水域，因此还没有对远洋水域的其他生物构成威胁。但是，从大坪期开始，鹦鹉螺快速演化，出现了许多不同壳形的类群，并开始把生态扩展到了远洋深海区，其中具有流线型壳体的直角石类是游泳的、捕食性的（Fang et al., 2019），而且体型巨大，长可达 2 米。直角石类具有的这些优势特征，使得它们在达瑞威尔期开始替代内角石类，成为海洋中的霸主（图 5.10）。

有研究表明，鹦鹉螺、节肢动物和牙形动物可能是笔石的主要捕食者（Underwood, 1993）。在深海水域，节肢动物（三叶虫）主要是一些行动迟缓、眼睛肥大的类型（Fortey, 1985），该区域的牙形动物类型并不多，捕食能力还不清楚，真正对笔石构成威胁的是鹦鹉螺。鹦鹉螺捕食笔石可能是通过“咀嚼”的方式咬断笔石虫体，为此笔石可采取的防御方式包括：加固笔石体的抗受能力、在表面广泛发育刺状构造、体壁网格化等（Underwood, 1993）。浙西北地区达瑞威尔期的那些复杂化的笔石形态特征（强烈的胞管褶、尖锐的腹刺和背刺、紧密的剑柄构造和螺锥状突起等）不太可能为了抵抗海浪，因为波浪通常到不了斜坡水域的深度，因此应该就是为了防御来自鹦鹉螺的捕食行为，这些形态特征与捕食性的直角石类在出现时间上的耦合现象正是这种关系的佐证（图 5.10）。

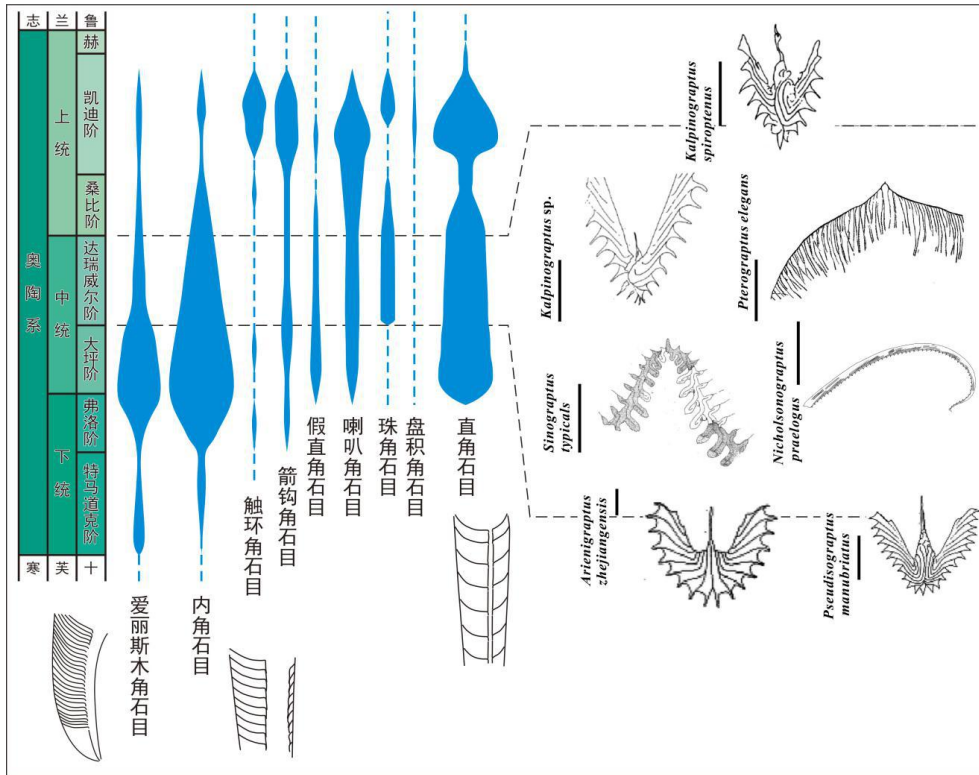


图 5.10 浙西北地区达瑞威尔期笔石体复杂化现象及其与鹦鹉螺演化的关系. 鹦鹉螺数据根据 Fang et al. (2019).

Figure 5.10 The coevolution of Darriwilian complicated graptolites of Northwestern Zhejiang Province and cephalopods. The diversity curve of cephalopods after Fang et al., 2019.

5.4.3 始端的剑柄与螺锥状突起—*Kalpinograptus*

1. 剑柄构造

1972年, Beavis 在研究 *Didymograptus caduceus manubriatus* Hall 的模式标本及 Bulman (1968) 描述过的 *Isograptus manubriatus* Hall 标本时, 根据笔石体始部胞管集中与胎管一起组成剑柄状的特征, 以 *Isograptus caduceus manubriatus* Hall 为模式种, 建立了假等称笔石属 (*Pseudisograptus* Beavis, 1972), 并认为 *Pseudisograptus manubriatus* 的位于胎管背面的最初几个胞管呈“假包芽型”。Cooper 和 Ni (1986) 对大量假等称笔石标本的进行研究时, 指出 *Pseudisograptus manubriatus* 笔石体的始部胞管集中, 组成基本对称的剑柄, 始部胞管 S 形弯曲, 形成基本对称的、自剑柄上部开始的方向相反的向外平旋伸展的笔石枝, 始部特征为具宽芽构造的变相等称笔石式, 并据此首次正式提出“剑柄状构造”

(manubrium) 这一术语。Cooper 和 Ni (1986) 指出, 剑柄状构造是由始部胞管及其生长点皆向胎管靠近集中形成的, 由始部向下生长的胞管 (主要是 $th1^2$ 及其后的胞管) 组成, 其基部大约始于笔石枝背缘向上折曲的位置, 位于第三对或更靠后的胞管的初生处, 在剑柄状构造的基部之后, 笔石体两枝的胞管分别独立向外、向上生长, 在 *P. manubriatus janus* Cooper & Ni, 1986 和 *P. gracilis* Ruedemann (= *P. bellulus* Cooper & Ni, 1986) 上最具代表性。

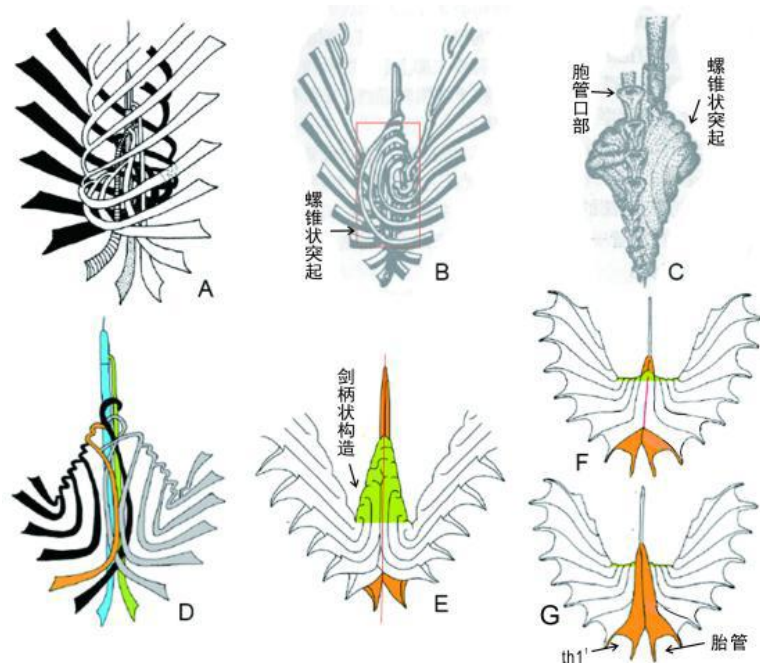


图 5.11 *Kalpinograptus* 的双面螺锥状突起与等称笔石类的剑柄构造的对比示意图。

A. Glossograptidae 的单肋围芽式始端发育构造示意 (Maletz & Mitchell, 1996, fig. 1); B. *Kalpinograptus spiroptenus* Qiao 的始端发育, 红框内示螺锥状突起 (乔新东, 1977); C. *Kalpinograptus spiroptenus* Qiao 的胞管口视复原图, 示意笔石体正反两面的螺锥状突起 (乔新东, 1977); D. *Pseudisograptus* 的始端发育示意图 (Maletz & Mitchell, 1996; Maletz & Zhang, 2003); E. *Pseudisograptus manubriatus* subsp. 的显著剑柄状构造, 绿色图示显著的剑柄 (Maletz & Zhang, 2016); F. *Arienigraptus zhejiangensis* Yu and Fang 的反面, 示意小型剑柄状构造, 绿色图示较为平坦的剑柄 (Maletz & Zhang, 2016); G. *Arienigraptus zhejiangensis* Yu and Fang 的正面, 箭头处为胎管和 $th1^1$ (Maletz & Zhang, 2016).

Figure 5.11 The glossograptid bulge of *Kalpinograptus* and the manubrium structure of isograptids.

A. Monopleural development of the Glossograptidae (Maletz and Mitchell, 1996, fig. 1); B.

Proximal development of *Kalpinograptus spiroptenus* Qiao, red frame indicates the glossograptid bulge (Jiao, 1977); C. Reconstruction of *Kalpinograptus spiroptenus* Qiao showing the glossograptid bulge in both sides (Jiao, 1977); D. Proximal development of *Pseudisograptus* (Maletz and Mitchell, 1996; Maletz and Zhang, 2003); E. The typical manubrium of *Pseudisograptus manubriatus* subsp., green color indicates typical manubrium (Maletz and Zhang, 2016); F. Reverse side of *Arienigraptus zhejiangensis* Yu and Fang showing small manubrium, green color indicates flat manubrium (Maletz and Zhang, 2016); G. Obverse side of *Arienigraptus zhejiangensis* Yu and Fang (Maletz and Zhang, 2016).

Maletz 和 Zhang(2016)认为剑柄状构造广泛发育于等称笔石科(Isograptinae)的香蕉笔石亚科(Arienigraptinae)中, 尤以 *Arienigraptus* 和 *Pseudisograptus* 为代表, 并指出 $th1^2$ 和 $th2^1$ (第2对胞管)形成了横管且生出后即沿胎管向下生长, 二者与在笔石体反面的 $th1^1$ 共同形成了香蕉笔石经典的“香蕉笔石式缝合线”(图 5.11)。在笔石体正面, 胎管和 $th1^1$ 完全裸露, 但在笔石体反面, 胎管和 $th1^1$ 的大部分管体被第2对胞管掩盖。虽然剑柄状构造的形成过程已相当清晰, 但其最初的演化起源却仍未知。在 *Pseudisograptus* 属中, 香蕉笔石式缝合线被复杂发育的始部胞管完全掩盖。剑柄状构造的形态也不尽相同, 如在 *Pseudisograptus* 属中, 剑柄状构造通常为巨大的三角形, 具有长而斜的肩部, 而在达瑞威尔期的 *Arienigraptus* 属中, 剑柄状构造的肩部通常相对宽平, 始部胞管沿胎管的生长并未太过向下, 产于大坪期的 *Arienigraptus hastatus* Harris 是目前所知最早的具显著剑柄状构造的笔石种。

2. 螺锥状突起

螺锥状突起(又称舌笔石式突起, glossograptid bulge), 是指笔石始端的两列胞管的生长, 在“等称笔石式”始端发育的基础上, 通过采取单肋式、侧面叠覆的方式实现两列胞管的上攀或上斜生长, 从而在笔石体始端的正面和方面形成两个尖锥状的构造, 最早发生时间在达瑞威尔期初。柯坪笔石属(*Kalpinograptus*)是同时具有典型剑柄构造和螺锥状突起的笔石(图 5.11)。乔新东(1977)在研究新疆柯坪地区苏巴什沟口东侧的萨尔干组地层时, 以 *Kalpinograptus*

spiroptenus Qiao 建立了柯坪笔石属 (*Kalpinograptus* Qiao, 1977), 该属笔石体的胎管细长, 第 1 对胞管对称分布在胎管两侧, 始部几对胞管细长且呈 S 形旋扭、弯曲, 具原胞管褶 (背褶), 始部胞管剧烈旋扭形成的螺锥状突起分别叠覆于胎管的正面 (前面) 和反面 (后面), 自笔石枝上斜伸展后, 胞管逐渐不再旋扭, 变得近直, 原胞管褶也变得不再显著。乔新东 (1977) 认为柯坪笔石的始部发育特征与假等称笔石的始部特征十分相似, 不同之处在于, 柯坪笔石的螺锥状突起在正反两面将胎管紧裹其中, 顶部仅出露部分原胎管和线管, 而假等称笔石的剑柄状构造虽对称分布在胎管的两侧, 但仅在笔石体的反面发育, 胎管在笔石体正面是完全裸露的。当标本呈厚膜状保存时, 柯坪笔石和假等称笔石不易区分。

自发表以来, 具螺锥状突起构造的柯坪笔石属的系统分类位置存在很大争议。Finney (1978) 在研究美国亚拉巴马州 Calera 地区的 *Isograptus lyra* Ruedemann 标本时, 认为 *I. lyra* Ruedemann 是由 *Glossograptus* 通过攀合笔石枝发生分离的途径演化而来, 并据此建立了新属 *Apoglossograptus*。Finney 和 Chen (1984) 对 *Apoglossograptus* 和 *Kalpinograptus* 进行对比时, 认为这两个属的笔石体始部均完全单肋, 末部分散为两个长而上斜的单列枝, $th1^2$ 从 $th1^1$ 右向起源, $th1^2$ 为双芽胞管。Chen 和 Finney (1985) 又指出, *Apoglossograptus* 和 *Kalpinograptus* 是同源的, 具有相似的笔石体形态, 只不过两者在始端单肋排列上完全不同。倪寓南 (1991) 在研究江西武宁修水地区的 *Kalpinograptus* 标本时, 认为 *Apoglossograptus* 和 *Kalpinograptus* 在笔石体形态、始端发育型式和胞管形态等特征上均极为相似, 所谓始端单肋排列的不同, 很可能是保存因素所致, 根据命名优先律认为 *Apoglossograptus* Finney, 1978 是 *Kalpinograptus* Qiao, 1977 的后同义名。而且, 柯坪笔石可能发育 *Glossograptus* 所具有的假包芽构造 (pseudopericalycal), 但在笔石体形态和胞管形态上, *Kalpinograptus* 和 *Glossograptus* 的区别却很明显 (倪寓南, 1991)。

Maletz 和 Mitchell (1996) 在研究舌笔石和香蕉笔石的演化和系统发育时, 提出舌笔石式突起 (glossograptid bulge, Bulman (1931, p. 73, textfig. 36) 称之为 vesicular bodies) 这一构造术语, 其是指某些舌笔石属种的始部胞管在笔石体正反两面形成的显著突起的结构, 由始部胞管向下、向外弯曲并侧向重叠形成的, 突起的强烈程度由胎管的长度和维度以及围绕胎管向下生长的始部胞管的数

量所决定。并且, Maletz 和 Mitchell (1996) 认为 *Kalpinograptus* 的螺锥状突起是舌笔石式突起的强化结果。

在此, 笔者并不同意此看法, 主要是因为舌笔石式突起仅在舌笔石的特定属种(如 *Glossograptus holmoi* Bulman, 1931) 中出现, 并未在舌笔石类中广泛发育, 且存在许多具更长更宽胎管、始端胞管单肋排列但并不发育舌笔石式突起的舌笔石属种, 更甚的是, Bulman (1931, pl. VIII 1-9) 描述的 *Glossograptus holmoi* 标本也并未全部发育舌笔石式突起。笔者大胆推测, Maletz 和 Mitchell (1996) 定义的舌笔石式突起应为一种不稳定的特化结构, 与 *Kalpinograptus* 普遍发育的螺锥状突起, 在性质上是不一样的。

那么, *Kalpinograptus* 的始部为何会出现如此复杂的螺锥状突起结构? 这种突起的作用是什么? Bordeaus 和 Brett (1990) 曾观察到, 具较深肋纹的腕足类(如小嘴贝类), 其表面的钻孔较少。Alexander (1986) 认为, 壳体表面具纹饰及较深的肋和槽的腕足类, 其壳体较厚, 能够抵抗压碎型捕食者的攻击。在晚古生代, 海百合个体较小、排列高度紧凑且花萼很厚 (Signor & Brett, 1984), 尤其是二叠纪的部分海百合类群, 相较于花萼的直径, 它们的骨片非常厚。有趣的是, 具有很厚花萼或骨片的海百合类群, 其表面的刺往往不甚发育。Brett (2003) 认为这种海百合增厚的现象和抵御甲食性捕食者 (durophagous predators) 有关。Underwood (1993) 曾提出 3 种捕食笔石的方式: (1) 整体吸入式 (absorption), 即笔石体被捕食者整体吸入, 但只有虫体仅被消化; 使用这种捕食方式的生物类群为结构较为简单、个体较大且无硬体骨骼的生物类群, 如 scyphozoans、siphonophores、ctenophores 或者似水母类群 (medusoid forms)。(2) 咀嚼式 (crunching), 即笔石体被外力打开, 露出体内柔软的虫体, 进而被捕食; 使用这种捕食方式的生物类群可能为头足类 (cephalopod)、鲎 (eurypterid) 或者有颌鱼类 (志留纪才出现)。(3) 吸食虫体式 (plucking), 即笔石虫体被吸出, 而笔石硬体较少受到破坏; 这种被捕食方式常见于现代底栖的珊瑚和苔藓虫身上, 使用这种捕食方式的生物类群主要有节肢动物、浮游多毛动物和牙形刺; 在一些酸泡孤立笔石标本中, 笔石体口部常有伤后愈合结构 (Kozłowski, 1949; Herr, 1971), 这可能是笔石虫体在受到吸食攻击时, 口部受到部分损伤, 但由于虫体未被成功吸出, 之后口部又被虫体分泌新的纺锤层而修复。笔者认为

Kalpinograptus 始部的螺锥状突起相当于笔石体始部的加厚，能够使 *Kalpinograptus* 的幼年体更加坚固，使其在遭受头足类或者节肢动物的捕食攻击时，增强抵御能力，进而提高幼年体的存活率。

5.4.5 笔石体壁的减薄—*Reteograptus*

笔石体体壁是指组成笔石体形态的薄壁状结构，由纺锤半环和全环通过有序排列、绑结构成，分为内外两层：内皮层（即纺锤层，又称纺锤组织，fusellum, fusellar tissue）和外皮层（又称为外皮组织，cortex, cortical layer, cortical tissue）（Kozłowski, 1949）（图 5.12 和图 5.13）。纺锤层又可细分为纺锤结构（fusellar fabric）和席状结构（sheet fabric），前者是由一系列直径约为 20 nm–70 nm、表面具顺时针螺旋条纹（spiral striae）的细纤维（fibril）形成的不规则网状组织，后者则是由一层颗粒状无结构的物质构成，在透射电镜扫描下为黑色致密层（Bates & Kirk, 1986）。外皮层是由一系列平行排列的外皮条带（cortical bandage）组成，可细分为外皮内层（ectocortex）和外皮外层（endocortex），前者为外皮层的基本单元，由一系列具顺时针螺旋纹饰的平行排列的外皮纺锤条（cortical fibrils）构成，后者与纺锤层的席状结构相似（Bates & Kirk, 1986）。严格来讲，笔石体壁的退化指的是体壁的内皮层（即纺锤层，fusellum），而非外皮层的退化。

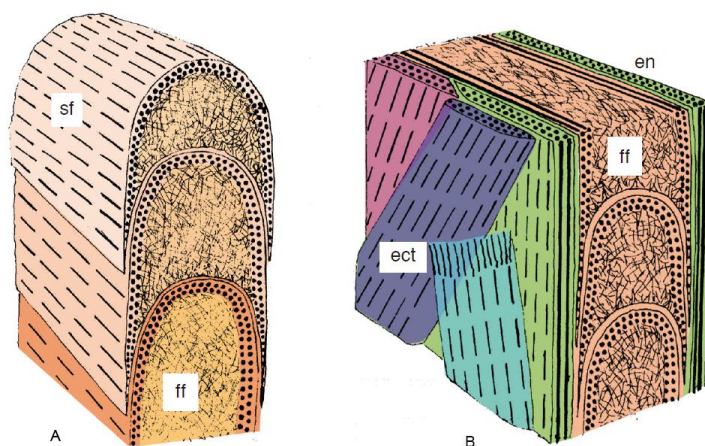


图 5.12 笔石体壁复原图

A. 席状结构 (sf—sheet fabric)和纺锤结构 (ff—fusellar fabric)组成的笔石体壁的内皮层；B. 外侧外皮层 (ect—ectocortex)和内侧外皮层 (en—endocortex)，外皮层由各自独立的纺锤条

平行或交叉、上下叠置组成 (Bates & Kirk, 1986).

Figure 5.12 Reconstruction model of graptolite tubarium.

A. The endocortex consisting of sheet fabric and fusellar fabric; B. Stacked fuselli with endo- and ectocortex (after Bates & Kirk, 1986).

在鉴定化石是否为笔石时，体壁的纺锤条带存在与否起决定性作用，Maletz (2014) 甚至认为所有的翼腮类 (Pterobranchia) 均具有纺锤条，但在部分正笔石类群中，笔石体壁却出现了退化 (fusellum reduction) 现象，穆恩之等 (1993) 将笔石体壁退化减薄的现象称为表皮的网格化，笔者在此改称为体壁的网格化。在整个正笔石的演化过程中，笔石体壁退化的现象似乎属于独立起源事件，虽然此现象出现过多次，但很多体壁退化的笔石类群甚至没有系统发育亲缘关系 (Maletz, 2019)，如志留纪的 *Retiolitidae*、中奥陶世的 *Abrograptidae* 和舌笔石亚目的部分类群 (如 *Cryptograptus*) 以及晚奥陶世的罟笔石类。关于体壁退化的各笔石类群的系统分类，得益于大量孤立标本的发现，志留纪网格类笔石 (主要是 *reteolitids* 和 *plectograptids*) 的始端发育特征及胞管形态已被学者们研究透彻 (Obut & Zaslavskaya, 1976; Kozłowska-Dawidziuk, 2004; Bates et al., 2005; Lenz et al., 2018)，但奥陶纪的“网格笔石类” (主要是 *reteograptids*)，却由于标本保存状况不佳，系统分类问题悬而未决。

基于网格化体壁的类型，可将中奥陶世晚期的罟笔石类 (*reteograptid*) 分为两大类：一种是仅具大网而无细网的 *Reteograptus* 及其相近的一些属 (如 *Parareteograptus* Mu, 1974)，另一种是细网特别发育而大网不发育或不完整或不规则的古网笔石类。值得注意的是，虽然这两类笔石的体壁退化减薄呈网索状，但其胎管的体壁却往往发育正常。长期以来，学者们只是笼统得认为罟笔石仅具大网，而对于胞管的性质、大网的结构以及大网与胞管之间的关系，却知之甚少。

由于对罟笔石类的结构认识不足，不同学者对其分类位置的意见纷呈。Hall (1859) 始创罟笔石属 (*Reteograptus*)，当时仅描述了一个新种—*Reteograptus geinitzianus* Hall，后来 Hall (1865) 才补充描述了 *Reteograptus* 属的特征，并将“*Reteograptus*”改为了“*Retiograptus*”，后一种属名的写法被沿用了 100 年左右。但因为“*Retiograptus*”并不符合动物名称的国际命名法则至 Bulman (1970) 在

相关笔石专著中又恢复了“*Reteograptus*”的写法，随后被广大学者接受并沿用。Ruedemann (1904) 将 *Reteograptus* 归入栅笔石科，后又移入细网笔石科 (Ruedemann, 1908) 并特别详细地描述了 *Reteograptus geinitzianus* Hall 的结构细节，后人论及罟笔石类的构造时多从此文。Elles 和 Wood (1908) 又将 *Reteograptus* 归入舌笔石科，后人论及罟笔石类的系统位置时常从此观点。Bulman (1955) 又将 *Reteograptus* 归入细网笔石科的古网笔石亚科。穆恩之等 (1993) 将罟笔石属 (*Reteograptus*) 提至科一级别，归入有轴笔石亚目。Maletz (2014) 则把 *Reteograptus* 归入栅笔石科。

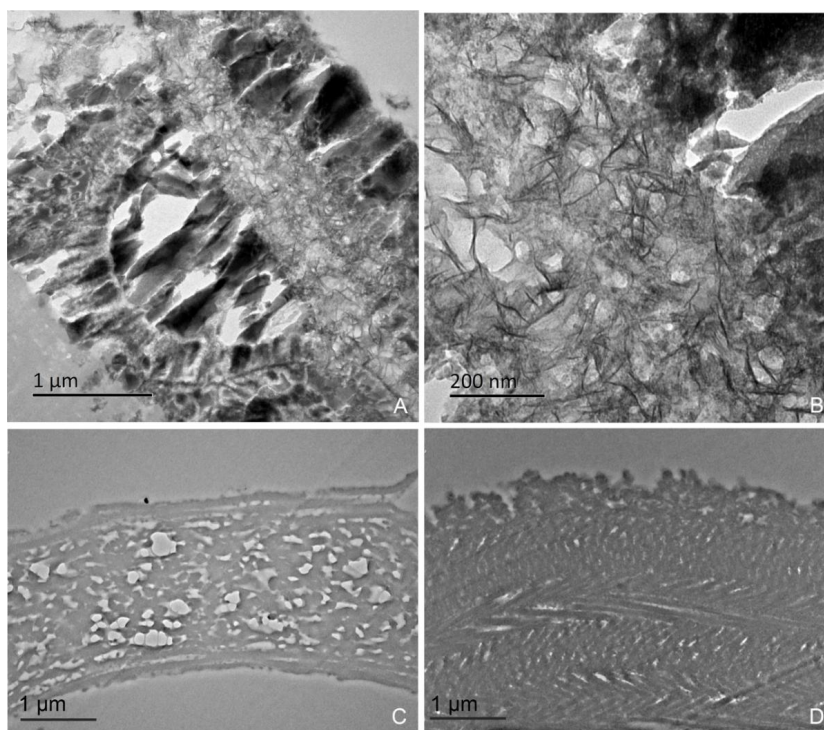


图 5.13 *Geniculograptus typicalis* (Hall, 1865) 体壁的超微结构。

A. 席状结构 (sf) 和纺锤结构 (ff); B. 纺锤结构; C. 席状结构和纺锤结构; D. 外侧外皮层。

Figure 5.13 Ultrastructure of the tubarium of *Geniculograptus typicalis* (Hall, 1865).

A. Sheet fabric and fusellar fabric; B. fusellar fabric; C. Sheet fabric and fusellar fabric; D Stacked fuselli with ectocortex.

为了更准确且规范的对 *Reteograptus* 属进行描述和分类，穆恩之等 (1993)

修正并建立了一套描述大网结构的术语（穆恩之等，1993，第 222–225 页），本文在此不再赘述，仅对 *Reteograptus* 属的结构进行分析和讨论。

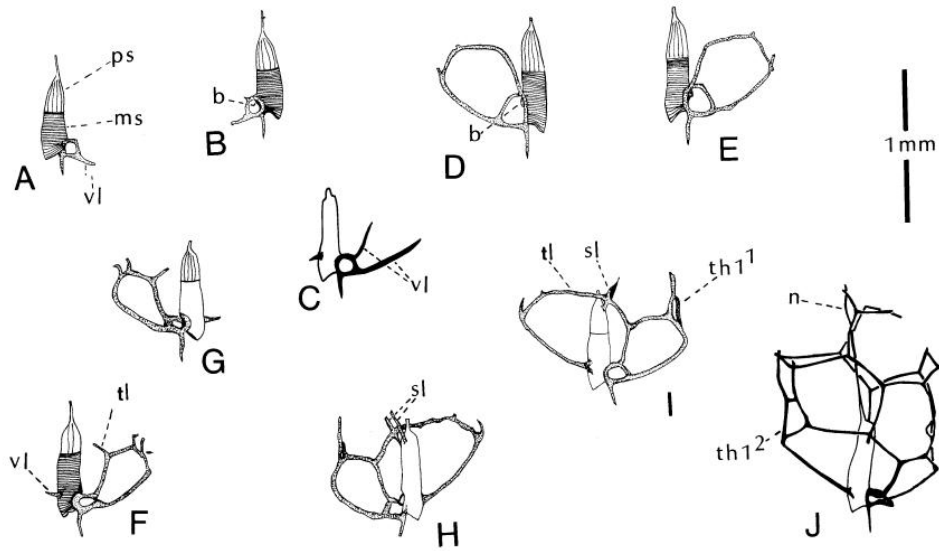


图 5.14 *Reteograptus geinitzianus* Hall 的早期生长过程（Finney, 1980）。

A. 原胎管（prosicula, ps）、亚胎管（metasicula, ms）、腹线（ventral list, vl）；B. $Th1^1$ 的着生芽孔（initial bud），与胎管刺相连的圆环（circular list），以及 $th1^1$ 的部分腹线（ventral list）；C. $Th1^1$ 和 $th1^2$ 的腹线；D–E. $Th1^1$ 的着生芽孔；F–G. 第 1 条横索（transverse list, tl）的形成；H–I. 轴索（septal list）的形成；J. 图示腹线、口线、隔壁索和线管。

Figure 5.14 Proximal development of *Reteograptus geinitzianus* Hall (after Finney, 1980)

A–B. Reverse and obverse views of specimens consisting of sicula, initial bud of $th1^1$, circular list continuous with virgella, and initial part of ventral lists of $th1^1$; C. Development of ventral lists of $th1^1$ and initial appearance of ventral list of $th1^2$; D–E. Initial bud of $th1^1$; F–G. The appearance of first transverse list; H–I. Appearance of septal lists and arrangement of first transverse list; J. Arrangement of septal lists and arrangement of first transverse list.

Reteograptus geinitzianus Hall 的早期发育阶段由胎管和代表大网发育开始的圆环组成（图 5.14A–B）。最初，圆环的一侧与胎管刺相连，后来从圆环的始末端各生出两条网线向外延伸（图 5.14A, C），这两条网线即为 $th1^1$ 的两条腹线（图 5.14C, J），这两条腹线在 $th1^1$ 胞管口部由 0.5–0.6 的口线相连（图 5.14D–E, J）。

后来, 在反胎管刺一侧、近胎管口的位置, $th1^2$ 的第一条腹线由胎管生出 (图 5.14F-G, J), 与此同时, $th1^1$ 其中一条腹线在胎管反面分岔伸出一条横线 (transverse lists), 该横线之后倾斜生长并与 $th1^2$ 的口线相连, 形成了 $th1^2$ 的第二条腹线 (图 5.14H-I)。与此同时, 两条轴索由胎管顶部生出并向上生长, *Reteograptus* 属笔石体的两套胞管由这两条轴索分隔。 $Th2^1$ 的初生位置及形成方式, 但结合 $th1^2$ 两条腹线、两条轴索和 $th1^2$ 的口线同时发育的情况来看 (图 5.14H-I), $th2^1$ 可能是按照第 1 对胞管的发育模式自 $th1^2$ 芽生而来 (Finney, 1980)。这样看来, *Reteograptus geinitzianus* Hall 就拥有了两个横管 (即, $th1^1$ 腹线跨胎管反面分岔伸出的横线, 以及 $th1^2$ 腹线跨胎管反面分岔伸出的横线), *Reteograptus* 属的始端发育型式可能为等称笔石式。但由于孤立标本的缺少, *Reteograptus* 属的始端发育仍存不少疑点, 仍待后续研究。

值得思考的是, 体壁减薄的现象在笔石演化史上屡次出现, 其中达瑞威尔期的罢笔石类 *Reteograptus* 是第一批体壁大面积减薄退化的类群, 而体壁退化的典型代表笔石类群是志留纪的兰多维列期-罗德洛期的细网笔石类, 且罗德洛期的细网笔石是双笔石类群最后残存的代表类群之一 (Maletz, 2017a; Kozłowska-Dawidziuk, 2004)。那么, 笔石体壁的大面积减薄退化是不是非常有利于笔石动物的存活? 体壁减薄退化后的笔石体有什么特殊的功能呢? 什么因素促使笔石体进行体壁的减薄退化呢? 这些问题都非常值得探讨。

一些学者们认为笔石体壁的减薄利于减小其本身重量, 能够增加浮力, 便于笔石动物在水体中的自由迁移 (穆恩之, 1963; Bulman, 1970; 穆恩之等, 1993; Maletz, 2017)。对此, 笔者持不同观点。笔石体壁的大面积减薄甚至退化的现象, 笔者认为这是笔石动物为了躲避靠视力定位猎物的捕食者 (如食浮游生物鱼类) 而发展出的非常有效的生存策略。网格化笔石的结构看起来仅靠细索相连, 但其实胞管细索之间存在一层薄薄的膜壁, 这种极薄的膜壁在后期的化石化过程中很容易被破坏, 因此才形成了仅有网索相连的笔石化石 (Bates & Kirk, 1992, 1997; Maletz et al., 2016)。现生的杆壁虫和头盘虫的体壁常呈半透明-透明状, 若不仔细观察, 其在水体中很难被发现。以此类比, 笔者推断, 体壁的大面积减薄退化会使笔石体更透明、在水体中更难被发现, 这个生存策略能大大减小被可视捕食者发现的几率, 进而提高笔石动物的存活率。

5.5 小结

笔石演化史上发生过多笔石体复杂化事件，但其产生的机制迄今不明。本文通过功能形态学的工程模拟分析和类比分析，对浙西北地区达瑞威尔期部分笔石（*Nicholsonograptus*、*Kalpinograptus* 和 *Reteograptus*）的多种复杂化结构特征进行了深入分析，提出 *Nicholsonograptus* 的胞管拉长和联排现象是为了获得最大摄食强度，其单枝的镰刀型弯曲是为了保持在水中处于竖直悬浮状态，而强烈的胞管变形、腹刺发育是为了防御其他捕食动物（鸚鵡螺等）的攻击；*Kalpinograptus* 的高度发育的螺锥状突起和剑柄构造、*Reteograptus* 的体壁网格化都是为了增强防御能力；这些复杂化特征的出现与强大的流线形的游泳食肉动物—直角石类在达瑞威尔期的出现和向深海水域的生物地理扩张是耦合一致的，表明该时期的笔石复杂化现象可能是由鸚鵡螺类的捕食行为所驱动的。

第 6 章 系统古生物学

半索动物门 Phylum HEMICHORDATA Bateson, 1885

翼腮纲 Class PTEROBRANCHIA Lankester, 1877

笔石亚纲 Subclass GRAPTOLITHINA Bronn, 1849⁻

正笔石目 Order GRAPTOLOIDEA Lapworth, 1875 (in Hopkinson & Lapworth, 1875)

中国笔石亚目 Suborder SINOGRAPTA Maletz et al., 2009

线笔石科 Family SIGMAGRAPTIDAE Cooper & Fortey, 1982

尖顶笔石属 Genus *Acrograptus* Tzaj, 1969, emend. Cooper & Fortey, 1982

模式种: *Didymograptus affinis* Nicholson, 1869

属征 (Maletz et al., 2018): 纤细的线笔石类 (Sigmagraptids), 具两级枝和等称笔石式 (isograptid) 的始端发育型式; 胎管小而呈三角状; 胞管纤细, 胞管掩盖程度较低, 但末端胞管的掩盖程度增加; 第一对胞管与胎管垂直, 并在不同的水平上向两侧分出; 笔石枝纤细, 水平或下斜生出。

时代及分布: 早奥陶世弗洛期阶 *Tetragraptus approximatus* 带至晚奥陶世桑比阶 *Nemagraptus gracilis* 带; 全球广布。

爱氏尖顶笔石 *Acrograptus ellesae* (Ruedemann, 1904)

(图版 1, 图 A; 插图 6.1F)

1904 *Didymograptus ellesi* Ruedemann, p. 682, pl. 14, figs. 22–24, text-figs. 75–76.

1934 *Didymograptus ellesi* Ruedemann; 许杰, 35 页, 图版 II, 图 6a–c.

1947 *Didymograptus ellesae* Ruedemann; Ruedemann, p. 330, pl. 55, figs. 8–10; pl. 56, fig. 15.

1983 *Didymograptus ellesae* Ruedemann; 杨达铨等, 380 页, 图版 145, 图 8.

1991 *Didymograptus ellesae* Ruedemann; 倪寓南, 55 页, 图版 5, 图 4, 6, 插图 15C.

⁻ 注: 属种的异名录中若干缩写的说明 (Mathews, 1973): cf. 表示相似种; p. 表示部分同名; ? 表示该同名存疑。

材料: 有 4 块标本, 采自九亩龙剖面的一块标本为碳质薄膜保存, 其余 3 块均采自松田剖面。受构造活动影响, 均为黄铁矿化保存, 但部分结构细节丢失。

描述: 笔石体由两个纤细且下斜的笔石枝组成, 第一对胞管在胎管两侧的不同水平高度向外伸出。两枝分散角为 $140-150^{\circ}$, 枝长 8-10mm, 宽度约 0.2-0.4mm。胎管细小, 具细长的线管, 胎管长 0.5-0.7mm, 向第二枝倾斜。Th1¹ 从胎管较高的部位起源。胞管细长, 为简单的直管, 其腹缘与口缘近乎垂直。胞管倾角较小, 约 15° , 胞管相互掩盖约 1/4。

讨论: Tzaj (1969) 将 *Didymograptus* 属中的下垂分子另立新属, 即 *Acrograptus*, 用以代指两枝下垂的笔石, 其胞管长而纤细, 胞管倾角较小, 10 mm 内具 7-12 个胞管。但由于其原始描述较为简略, 且缺乏对模式种始端发育的描述, 目前, 此属仍会引起笔石学者的高度讨论。Boucěk (1973) 认为, *Acrograptus* 属的始端可能是 isograptid 式(如 *A. lipoldi*)或 *artus* 式(如 *A. nicholsoni*)。Bulman (1936) 和 Skevington (1965) 描述了始端发育型式与典型 *Acrograptus* 相似的 *Didymograptus* aff. *gracilis*, 认为其始端发育型式为 *artus* 式。Maletz (1994) 对 *Didymograptus* 的始端发育型式进行研究后, 认为 *Acrograptus* 的始端发育型式仅为 isograptid 式。此外, 关于 *Acrograptus* 的 th1¹ 在亚胎管上的具体着生位置以及分类位置也仍在讨论。Cooper 和 Fortey (1982) 将 *Acrograptus* 归入均分笔石科 (Family Dichograptidae) 科下的线笔石亚科 (Subfamily Sigmagraptidae)。Williams 和 Stevens (1988) 将 *Acrograptus* 归入到中国笔石科 (Family Sinograptidae) 线笔石亚科。李积金等 (2000) 在对江西的材料研究后认为, *Acrograptus* 具 goniograptid 式分枝, 应将其归入 Goniograptidae 科。李丽霞等 (2012) 在对湖南益阳的材料研究后认为, *Acrograptus* 的始端发育型式为 isograptid 式。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面 and 桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

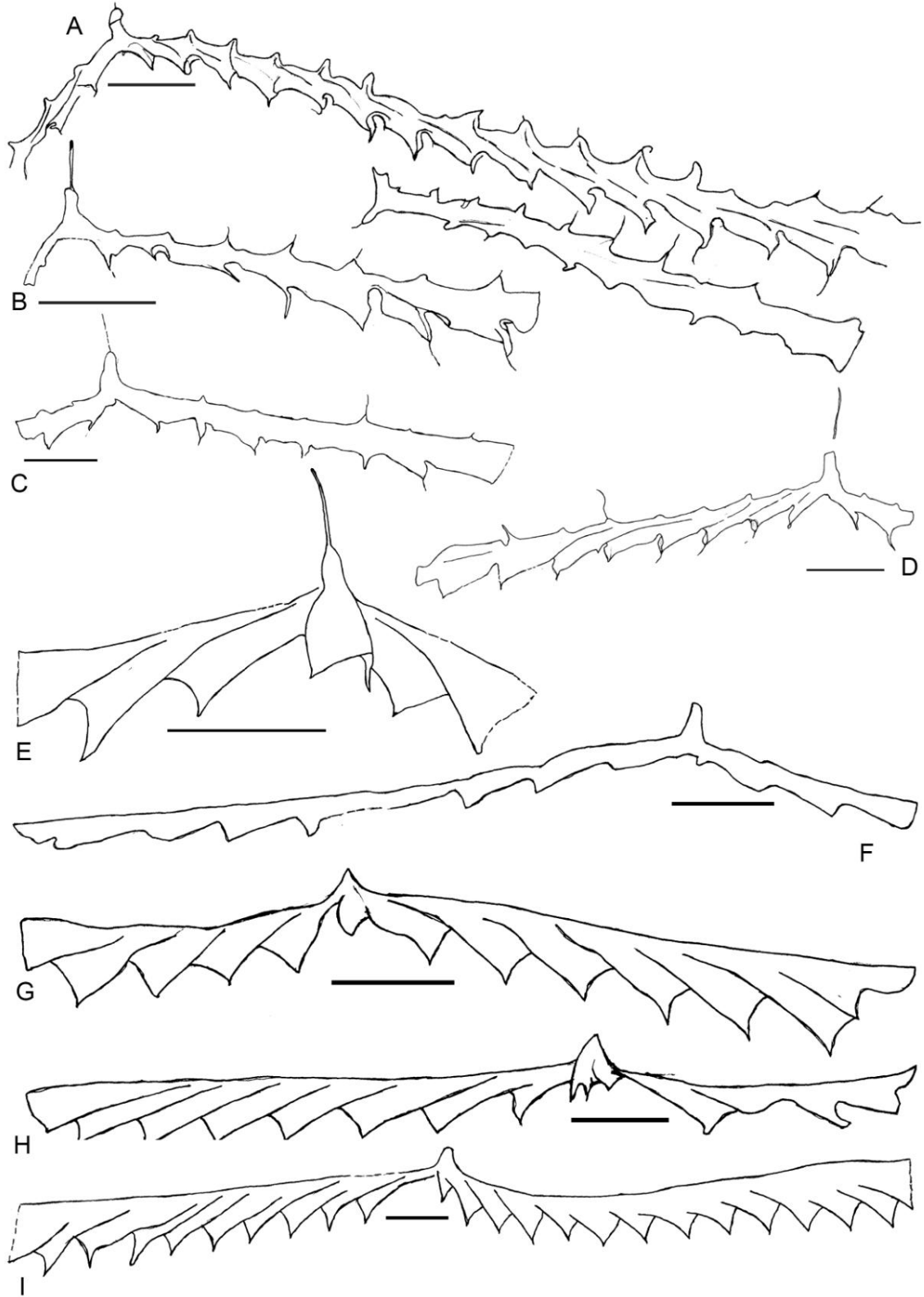


图 6.1 胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带-*Pterograptus elegans* 带典型属种的素描图

Figure 6.1 Camera lucida drawings of some typical graptolites from *Acrograptus ellesae*-*Pterograptus elegans* biozones of the Hulo Formation.

A–C. *Holmograptus intermedius* Mu, 1957, A. Pm007-11-1-9-1a2; B. Pm007-11-1-8a; C. Pm007-11-1-5; D. *Holmograptus geniculiformis* Mu, 1957, Pm007-11-1-22-1a; E, H. *Xiphograptus formosus* (Bulman, 1936), E, Pm007-21-29-4a; H, Pm007-20a-73-1; F. *Acrograptus ellesae* (Ruedemann, 1904), Pm007-11-4; G. *Expansograptus cf. asperus* Harris and Thomas, 1938, Pm007-20a-65-4; I. *Xiphograptus norvegicus* (Berry, 1964), Pm007-20-1-46-1a.

文静尖顶笔石 *Acrograptus eudiodus* Ni, 1991

(图版 1, 图 B)

1991 *Didymograptus (Acrograptus) acutidens eudiodus* Ni; 倪寓南, 55 页, 图版 5, 图 3, 7, 插图 15A–B.

2016 *Acrograptus eudiodus* Ni; Chen et al., pp. 101–102, textfigs. 6.2E–G, I–K, 6.4D–H.

材料: 仅 1 块保存尚好的碳质薄膜标本, 笔石枝末端未保存, 最长的一枝保存有 6 个胞管。

描述: 笔石体纤细, 两枝微弯下斜, 两枝从胎管两侧不同水平高度伸出, 夹角约为 140° 。枝长 7.7 mm, 笔石枝宽度均一, 约 0.2 mm。胎管细而长, 长约 0.9 mm。由于保存原因, 始部发育性质不甚清楚, 仅能看出胎管向第二枝倾斜。笔石体胞管细长, 为简单直管, 长约 1 mm, 单个胞管的长宽比约 8.6。胞管倾角约 10° , 胞管相互掩盖约为 1/6。胞管腹缘直, 口缘微凹, 口尖明显。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

中国笔石科 Family SINOGRAPTIDAE Mu, 1957

侯氏笔石属 Genus *Holmograptus* Kozłowski, 1954

模式种: *Didymograptus callotheca* Bulman, 1932

属征: 笔石体由两个平伸到下斜、下垂的笔石枝组成; 胞管始部褶曲成原胞管褶 (旧时称背褶), 原胞管褶顶部具小刺; 胞管口部向内转曲, 口穴显著, 具腹刺。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Undulograptus austrodentatus* 带至 *Holmograptus lentus* 带; 全球广布。

膝状侯氏笔石 *Holmograptus geniculiformis* Mu, 1957

(图版 1, 图 E; 图 6.1D)

1957 *Tylograptus geniculiformis* Mu; 穆恩之等, 394 页, 图版 V, 图 1-2, 图版 VIII, 图 1, 插图 14a.

1957 *Tylograptus geniculiformis* var. *flexilis* Mu; 穆恩之等, 396 页, 图版 V, 图 3-4.

1962 *Tylograptus geniculiformis* Mu; 穆恩之等, 86 页, 图版 12, 图 3-4.

1983 *Tylograptus geniculiformis* Mu; 杨达铨等, 399 页, 图版 147 页, 图 9, 11.

1983 *Tylograptus intermedius* Mu; 杨达铨等, 399 页, 图版 148 页, 图 7.

1990 *Tylograptus intermedius* Mu; 肖承协等, 126 页, 图版 19, 图 4.

材料: 仅有一个保存完整的碳质薄膜标本。

描述: 笔石体两枝下斜生长, 笔石枝纤细、近直, 且分散角约为 130° 。笔石枝长约 5.7 mm, 背缘瘤状起伏不甚明显。笔石枝始部纤细, 横过 $th1^1$ 口部的笔石枝宽仅 0.4 mm, 向末端逐渐缓慢增宽, 至 $th5^1$ 处, 横过其口部的笔石枝宽约 0.47 mm。胎管锥形, 可见长度约 0.63 mm, 具一根长约 0.8 mm 的线管。胞管变形剧烈, $th1^1$ 长约 0.63 mm, 而 $th5^1$ 则增长至 1.6 mm, 且长为宽的 8 倍。胞管具原胞管褶, 褶曲不甚明显, 顶部具长刺。胞管腹缘近直, 膝缘明显, 胞管口部内凹, 具纤长口刺, 口穴呈袋形, 约占枝宽的 1/3。胞管倾角约 16° , 胞管互相掩盖约 1/2。10 mm 内有 14 个胞管 (表 6.1)。

表 6.1 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-11-1-22-1a)

Table 6.1 2TRDs on the specimen (Pm007-11-1-22-1a)

标本号	2TRD			
	$th2^1$	$th3^1$	$th4^1$	$th5^1$
Pm007-11-1-22-1a	1.12	1.24	1.30	1.39

比较和讨论: 此种当前标本的笔石体两枝近直、下斜, 笔石枝增宽缓慢, 且原胞管褶瘤状突起较小, 这几个特征可将其与枝宽增加迅速、或原胞管褶显著的 *H. regularis* Mu、*H. spinatus* Mu 和 *H. intermedius* Mu 等笔石种相区别。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

Holmograpthus intermedius Mu, 1957

(图版 1, 图 C-D, F; 插图 6.1A-C)

1957 *Tylograpthus intermedius* Mu; 穆恩之, 396 页, 图版 5, 图 5-6, 插图 14b.

1960 *Didymograpthus nodosus* Harris; Thomas, pl. 6, figs. 73a-b [non fig. 74 (= *H. spinosus* Ruedemann, 1904)].

1976 *Holmograpthus multidentatus* Hsü and Chao; 许杰和赵裕亭, 133 页, 图版 3, 图 2a-b, 图版 4, 图 1a-f, 图版 7, 图 3a-d.

1976 *Holmograpthus grandis* Hsü and Chao; 许杰和赵裕亭, 135 页, 图版 3, 图 1a-d, 图版 7, 图 1, 插图 7.

1977 *Tylograpthus intermedius* Mu; Lenz, p. 1848, pl. 2, figs. 3, 5-6.

材料: 十余块压扁的碳质薄膜标本。

描述: 笔石体两枝下曲或下斜, 始部分散角约为 $110-150^\circ$, 笔石枝因原胞管褶的存在而呈波状起伏。枝长 5-15 mm, 始端细, 向末端逐渐缓慢增宽, 横过 $th1^1$ 胞管口处的笔石枝宽约 0.37 mm, 横过 $th5^1$ 胞管口处的笔石枝宽约 0.5 mm, 最大宽度在枝末, 可达 0.7 mm。胎管锥形, 可见长度 0.5-0.6 mm, 具线管。胞管细长, 第 1 个胞管长 0.5-0.55 mm, 第 5 个胞管长 1.2-1.8 mm。胞管细长, 原胞管褶清晰呈逗点状, 顶部具细长刺。胞管主干较细, 腹缘近直, 近口部腹缘曲折呈膝状凸起, 具腹刺。胞管口部内转, 口缘平直、内斜, 口穴呈袋形, 占笔石枝宽 1/3。胞管倾角约 $15-20^\circ$, 胞管掩盖程度约 1/2, 胞管排列紧密, 10 mm 内有 14-12 个胞管 (表 6.2)。

表 6.2 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-11-1-9-3)

Table 6.2 2TRDs on the specimen (Pm007-11-1-9-3)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
Pm007-11-1-9-3	1.09	1.22	1.41	1.38	1.36	1.5	1.58	1.49	1.53
	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹					
Pm007-11-1-9-3	1.66	1.71	1.68	1.65					

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

Holmograptus expansus Mu, Geh and Yin, 1962

(图版 1, 图 G)

1962 *Tylograptus expansus* Mu, Geh and Yin; 穆恩之等, 87–88 页, 图版 12, 图 15–18, 插图 12a.

材料：3 块保存完整的碳质薄膜标本。

描述：笔石体两枝向外近平伸伸展, 两枝分散角 160–180°。笔石枝始部细, 宽仅 0.2 mm, 向外逐渐增宽, 在近末端枝宽 0.5 mm。胎管长约 0.5 mm, 两笔石枝从胎管口部向两侧平伸伸展。胞管强烈变形, 原胞管褶显著, 向笔石枝末部尤甚, 原胞管褶呈三角形, 其高与宽之比约为 1:2。胞管主干与笔石枝轴向平行, 始部胞管长约 0.5 mm, 第 5 对胞管长约 1.4–1.6 mm, 胞管长宽比约为 10:1。胞管口部内转, 掩盖 1/2。10 mm 内有 14–12 个胞管 (表 6.3)。

表 6.3 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-11-1-16-2)

Table 6.3 2TRDs on the specimen (Pm007-11-1-16-2)

标本号	2TRD					
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹
Pm007-11-1-16-2	1.15	1.24	1.59	1.41	1.49	1.57

比较：此种笔石两枝近于平伸, 原胞管褶呈底宽的三角形, 上述两个特征即可与本属内其他种相区别。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

尼氏笔石属 Genus *Nicholsonograptus* Bouček & Přibyl, 1951

模式种：*Didymograptus fasciculatus* Nicholson, 1869

属征 (Maletz et al., 2018, p.15)：仅具一枝且呈 S 形强烈弯曲的中国笔石类 (Sinograptids)；具原胞管褶，胞管掩盖程度随末端增加；胞管具显著的膝部和内转的口穴；胞管强烈拉长变形，且呈束状紧密排列；胞管口部复杂变形，腹部口缘常具长刺；胎管具粗壮口尖，背缘口尖常较腹缘口尖更长、更弯曲。

时代及分布：中奥陶世达瑞威尔阶 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带；全球广布。

讨论：*Nicholsonograptus* (尼氏笔石属) 系 Bouček 和 Přibyl (1951) 所创，用以纪念英国杰出的笔石动物研究学者 H. A. Nicholson，其模式种为 *Didymograptus fasciculatus* Nicholson, 1869。自 Nicholson (1869) 在英国湖区的 Skiddaw Slates 页岩中发现该属模式种至现在，*Nicholsonograptus* 就因其独特的笔石体形态受到广泛关注，引起各国古生物学者对其笔石枝数目、胞管性质及系统分类位置等问题的系列讨论 (Bouček & Přibyl, 1951; Lemon & Cranswick, 1956; Skevington, 1966; Bulman, 1970; 汪啸风, 1975; 葛梅钰, 1988)。但由于大多数标本保存不理想等原因，上述问题仍存在很大的讨论空间。

最初，Nicholson (1869, 1870) 认为此种由两个简单上曲的笔石枝组成。Elles (1898)、Elles 和 Wood (1901) 和许杰 (1934) 在不同地区的同期地层发现此种时，也仍认为该种由两个笔石枝组成。甚至，Bouček 和 Přibyl (1951) 因该种独特的“S”形笔石枝及强烈拉长变形的胞管，建立新属 *Nicholsonograptus* 时，也仍认为该种为两个上曲的简单笔石枝组成。直到后来，Lemon 和 Cranswick (1956) 在研究南美秘鲁的标本时，确定 *Didymograptus fasciculatus* Nicholson 为仅具一枝的笔石体，并将其归入 *Azygograptus* (断笔石属) 中。穆恩之等 (1963) 在论述拟对笔石新属时，认为尼氏笔石属的胞管特殊且仅具一枝，应将其归入断笔石科中。

Skevington (1966) 在研究 Skiddaw Slates 中新采集的该属半立体标本时，认为该属的标本中出现了原胞管褶，应将其归入 Sinograptidae Mu, 1957 (中国笔石科)。Bulman (1970)、Archer 和 Skevington (1973) 等均同意 Skevington 的意

见。汪啸风（1975）在论证其新建的拟对笔石新科时，认为尼氏笔石“排列成束状的细长胞管”的特征在中国笔石科几乎未见同类，且所谓的原胞管褶主要是“胞管过于细长，连续生长过程中所必然产生的正常结果”，故不应归入中国笔石科，而应属于拟对笔石新科。葛梅钰（1988）在研究断笔石科时，认为尼氏笔石属具变形的纤笔石式胞管，且其始芽发育型式和断笔石相近，应将其归入断笔石科中，而汪啸风（1975）提出尼氏笔石的“胞管细长，排列成束”的特征实为变形纤笔石式胞管的特点。而且，葛梅钰（1988）认为拟对笔石和尼氏笔石的始芽生长、发育及其出芽能力都不同，不应将尼氏笔石属归入拟对笔石科中。这一观点为国内很多笔石专家所认同，其后各地区编撰的古生物图册均将尼氏笔石归入断笔石科中，甚至包括穆恩之等（2002）。

由于 *Nicholsonograptus fasciculatus* 分布广、演化时间短等特性，在中奥陶世达瑞威尔期的早期地层中被广泛用作带化石。针对国内外已发表的 *Nicholsonograptus* 属的所有标本，结合论文所采新材料，笔者重新探讨了该属各笔石种的发育特征，并对其系统分类位置进行了厘定，将全球已发表的 9 种及亚种厘定为 4 个种：*N. angustus*、*N. fasciculatus*、*N. praelongus* 和 *N. ingentis*（图 6.2）。

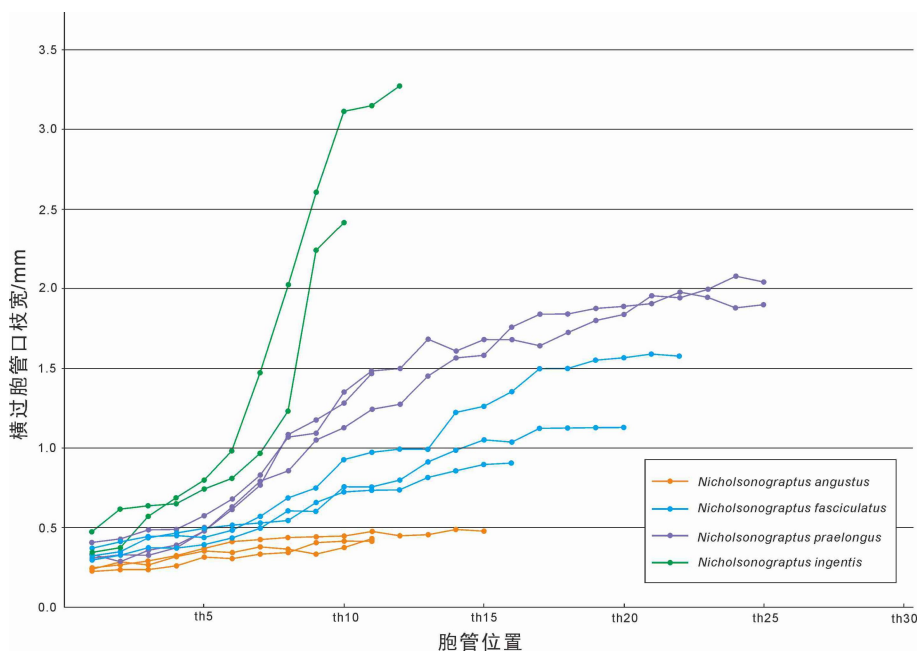


图 6.2 *Nicholsonograptus* 各笔石种横过胞管口的笔石枝宽变化图

Figure 6.2 The stipe width across thecal apertures of *Nicholsonograptus*.

狭窄尼氏笔石 *Nicholsonograptus angustus* Ni, 1983

(图版 2, 图 G-H; 插图 6.3A-B)

1983 *Nicholsonograptus angustus* Ni (sp. nov.); 杨达铨等, 409 页, 图版 150, 图 4.1991 *Nicholsonograptus angustus* Ni; 倪寓南, 59 页, 图版 9, 图 1-3, 插图 17D-E.**材料:** 6 块碳质薄膜保存的标本, 其中 2 块为幼年体。**描述:** 笔石体枝长约 8.35 mm。笔石枝纤细, 宽度近于均一, 原胞管褶不甚明显, 背部近于平滑。第 1 个胞管与胎管的交角为 120° , 自胎管伸出后, 沿着胎管先向下而后水平生长, 自第 2 个胞管处, 笔石枝上斜生长, 直至笔石体末端。在第 1 个胞管处, 笔石枝宽度为 0.3 mm, 此后缓慢增宽, 末部笔石枝宽度约为 0.42 mm。胎管长 0.67 mm。第 1 个胞管长 0.58 mm, 胞管口部宽约 0.12 mm, 第 5 个胞管长 1.73 mm, 胞管口部宽约 0.19 mm, 末部胞管的长宽比例约为 9。胞管相互掩盖程度为 1/2, 口部内凹, 具口尖, 口穴宽度占笔石枝宽的一半, 横过胞管口部的切面有 2 个胞管。10 mm 长度内有 10-13 个胞管 (表 6.4)。

表 6.4 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-21-1-23-1)

Table 6.4 2TRDs on the specimen (Pm007-21-1-23-1)

标本号	2TRD						
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹
Pm007-21-1-23-1	1.54	1.71	1.84	2.06	2.13	2.08	2.15

比较: 此种笔石的枝宽较为纤细, 宽度均一, 特征显著, 易与该属内的其他已知种相区别。**产地及层位:** 浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

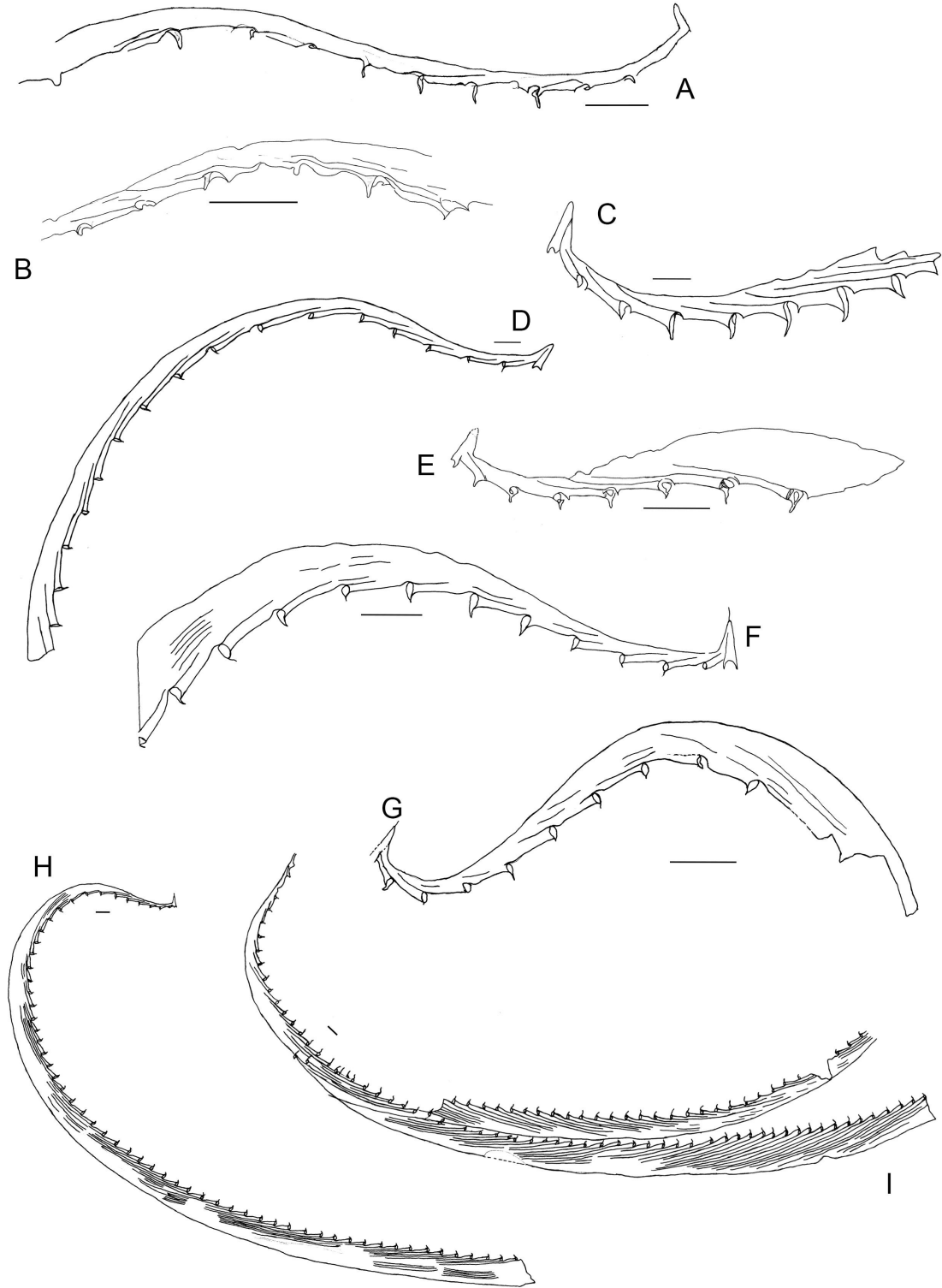


图 6.3 *Nicholsonograptus* 的素描图

Figure 6.3 Camera lucida drawings of *Nicholsonograptus*

A-B, *Nicholsonograptus angustus*, A. Pm007-21-93-2; B. Pm007-21-94-5; C, *Nicholsonograptus* sp., 幼年体, Pm007-20-2-38-1; D, G, *Nicholsonograptus fasciculatus*, D. SC-7-2-1; G.

Pm007-20-1-55-1; E, *Nicholsonograptus ingentis*, Pm007-20-8-2; F, H-I, *Nicholsonograptus praelongus*, F, Pm007-20-n-6; H. Pm007-20-n-6; I. Pm007-20-1-64.

束状尼氏笔石 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson, 1869)

(图版 2, 图 A-B, E, I-K; 插图 6.3D, G)

- 1869 *Didymograptus fasciculatus* n. sp., Nicholson, 241 页, 图版 XI, 图 21-22.
- 1870 *Didymograptus fasciculatus* Nicholson; Nicholson, p. 344, textfig. 5.
- 1898 *Didymograptus fasciculatus* Nicholson; Elles, p. 507, textfig. 24.
- 1901 *Didymograptus fasciculatus* Nicholson; Elles and Wood, p. 50, pl. II, figs. 8a-c, textfig. 32.
- 1937 *Azygograptus falciformis* n. sp., Ekström, p. 32, pl. VI, figs. 12-1, textfigs. 5-6.
- 1951 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Bouček & Přibyl, p. 14.
- 1956 *Azygograptus fasciculatus* (Nicholson); Lemon & Cranswick, p. 16, textfigs. 3b-d.
- 1963 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Mu, 363 页.
- 1964 *Azygograptus* sp. sp. indet., Berry, pp. 111-112, pl. 9, figs. 4-5.
- 1966 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Skevington, pp. 491-496, textfigs. 1-6.
- 1967 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Skevington, pp. 810-812, textfigs. 1-3.
- 1970 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Skevington, pp. 436-437, textfigs. 14a-c.
- 1975 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); 汪啸风, 11 页, 图版 1, 图 4-5.
- 1976 *Hemiholmograptus falciformis* (Hsü & Cha); 许杰和赵裕亭, 137 页, 插图 9a-b, 10a-b.
- 1982 *Nicholsonograptus sinicus* var. *ingentis* (Hsü); 夏广胜, 42 页, 图版 VIII, 图 20.
- 1983 *Nicholsonograptus kyrtus* Ni (sp. nov.); 杨达铨等, 410 页, 图版 151, 图 3.
- 1991 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); 倪寓南, 59 页, 图版 9, 图 4, 7, 8;

图版 10, 图 8; 插图 16A, C.

1995 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Maletz, p. 251, textfigs. 1–9.

1997 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Maletz, p. 35, textfigs. 14a–f.

2006 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); Chen et al., textfigs. 5u–v.

2015 *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson); McConnell et al., p. 744, textfig. 5a–c.

材料: 30 余块标本, 包括幼年体及成年体的笔石标本。

描述: 笔石体最长可达 30 mm, 呈“S”形弯曲, 始部(前 5 个胞管)背弯, 且背缘微波状起伏, 第 6 个胞管处笔石体转为腹弯。笔石枝与胎管的交角约为 120°。第 1 个胞管处笔石枝宽 0.25–0.3 mm, 第 5 个胞管处笔石枝宽 0.5–0.6 mm, 第 10 个胞管处笔石枝宽 0.7–0.9 mm, 第 15 个胞管处笔石枝宽 1–1.2 mm, 个别标本最大宽度可带 1.3 mm。

胎管长锥形, 长 0.7–0.75 mm, 口刺发育, 与胎管刺近乎平行, 具线管。第 1 个胞管自原胎管伸出, 沿胎管下延至近胎管口部转为向斜下方生长。第 1 个胞管长 0.3–0.4 mm, 第 5 个胞管长约 1.8 mm, 末部胞管由于保存原因, 无法确切测量长度, 越往末端, 胞管的相互掩盖越多, 笔石体胞管掩盖程度可由始部的 1/2 迅速增至末部的 5/6。胞管倾角较小, 约 5–10°。胞管口部内弯, 常具口盖, 口刺较长, 口穴较深, 呈袋形, 胞管膝角几乎不发育。横过胞管口的切面, 最大可切割 9 个胞管。10 mm 长度内有 10–12 个胞管(表 6.5)。

表 6.5 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1-16-1a)

Table 6.5 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-16-1a)

标本号	2TRD									
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹
Pm007-	1.23	1.26	1.35	1.1.6	1.69	1.72	1.69	1.69	1.54	1.51
20-1-16	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹	Th20 ¹	
-1a	1.71	1.7	1.7	1.62	1.58	1.58	21.72	1.83	1.97	

讨论: Skevington (1966) 曾将 *N. praelongus* Hsü 作为本种的同义名称, 二者有差别, 不宜合并。本种笔石体始部向背侧弯曲较缓, 始部 5 mm 以内枝宽均一, 10 mm 以内增宽也极其缓慢, 最大宽度为 1.1–1.2 mm。而 *N. praelongus* Hsü 笔石体始部近于平伸, 10 mm 以内枝宽增加极快, 最大宽度达 2–2.5 mm, 与本种明显不同。

材料及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面及浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

长型尼氏笔石 *Nicholsonograptus praelongus* Hsü, 1934

(图版 2, 图 D, F; 插图 6.3F, H–I)

1934 *Didymograptus fasciculatus* Nicholson var. *praelongus* Hsü (var. nov.), p. 40, pl. 2, figs., 11a–e; pl. 3, figs. 1a–c.

1975 *Nicholsonograptus fasciculatus* var. *praelongus* Hsü; 汪啸风, 11–12 页, 图版 2, 图 1–4.

1977 *Nicholsonograptus fasciculatus* var. *praelongus* Hsü; 汪啸风, 299 页, 图版 91, 图 6.

1978 *Nicholsonograptus fasciculatus* var. *praelongus* Hsü; 王钢、赵裕亭, 624 页, 图版 198, 图 8.

1982 *Nicholsonograptus uniformis* Li; 夏广胜, 42 页, 图版 8, 图 23.

1982 *Nicholsonograptus sinicus* (Hsü); 夏广胜, 42 页, 图版 8, 图 17–18.

1983 *Nicholsonograptus uniformis* Li; 李积金, 148–149 页, 图版 2, 图 2–7.

1983 *Nicholsonograptus sinicus* (Hsü); 李积金, 157 页, 图版 2, 图 17–18.

1983 *Nicholsonograptus fasciculatus* var. *praelongus* Hsü; 焦世鼎, 71 页, 图版 1, 图 7–8.

1983 *Nicholsonograptus fasciculatus praelongus* Hsü; 杨达铨等, 409–410 页, 图版 150, 图 1.

1990 *Nicholsonograptus fasciculatus praelongus* Hsü; 肖承协等, 138 页, 图版 22, 图 12; 图版 23, 图 2, 8.

1991 *Nicholsonograptus fasciculatus praelongus* Hsü; 倪寓南, 61 页, 图版 8, 图 4;

图版 9, 图 5, 6; 图版 10, 图 9; 插图 16E.

1991 *Nicholsonograptus falciformis* (Ekström); 倪寓南, 59 页, 图版 10, 图 1-2, 插图 16B, D.

材料: 十余块标本, 仅 3 块保存较为完整, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体长 64 mm 以上, 始部呈“S”形弯曲, 末部微弧向胎管弯曲, 始部背缘微波状起伏, 末部笔石体背部则较平滑。始部背弯, 历经 th1-th3 等 3 个胞管, 于 th4 处转为腹弯, 直至笔石体末部。第一个胞管与胎管基部的夹角约为 120°。笔石枝始部较细, 随后向末端缓慢匀速增宽, 笔石枝在 th1 宽约 0.28 mm, 在 th5 处宽约 0.64 mm, 在 th10 处宽约 1.29 mm, 在 th15 处宽约 1.55 mm, 最终在笔石枝末端达到最大宽度, 约为 2.26 mm。

胎管长锥形, 长约 0.95 mm, 胎管顶部具较长的线管 (nema), 长约 0.28 mm, 胎管口部宽约 0.12 mm, 胎管刺发育。Th1 自原胎管底部伸出, 贴胎管壁生长, 下沿至近胎管口部转为向斜上方生长。由于保存原因, 无法一一测量各个胞管的长度, 从始端至末端, 仅能判断出胞管的长度一直在强烈拉长, 部分胞管的长度是其宽度的 15 倍以上, 各个胞管的口部宽度也缓慢增大, 由最初的 0.14 mm 缓慢增至 0.25 mm。胞管相互掩盖程度由始部的 1/2 增加至末端的 9/10 以上, 胞管倾角较小, 约 5-12°。胞管口部强烈内凹, 腹部具较长口刺, 口穴呈深袋状, 且具口盖, 膝角不甚发育。10 mm 长度内有 9-10 个胞管。横过某些胞管口的切面, 胞管数量可多达 14 个 (表 6.6)。

表 6.6 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1)

Table 6.6 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1)

标本号	2TRD									
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹
Pm00	1.32	1.5	1.61	1.8	1.86	2.06	2.16	2.26	2.15	2.04
	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹	Th20 ¹	Th21 ¹
7-20-1	2.11	1.89	1.89	2.04	1.95	1.88	2.02	1.95	1.79	1.74
	Th22 ¹	Th23 ¹	Th24 ¹	Th25 ¹	Th26 ¹	Th27 ¹	Th28 ¹	Th29 ¹	Th30 ¹	Th31 ¹

	1.93	1.99	2.03	2.18	2.32	2.29	2.2	2.31	2.36	2.18
	Th32 ¹	Th33 ¹	Th34 ¹	Th35 ¹	Th36 ¹	Th37 ¹	Th38 ¹	Th39 ¹	Th40 ¹	Th41 ¹
	2.05	2.18	2.23	2.1	2.18	2.4	2.32	2.28	2.38	2.31
	Th42 ¹	Th43 ¹	Th44 ¹	Th45 ¹	Th46 ¹	Th47 ¹	Th48 ¹	Th49 ¹	Th50 ¹	Th51 ¹
	2.33	2.4	2.38	2.3	2.26	2.25	2.4	2.4	2.25	2.37
	Th52 ¹	Th53 ¹	Th54 ¹	Th55 ¹	Th56 ¹	Th57 ¹				
	2.42	2.23	2.23	2.36	2.37	2.36				

比较：此种和 *Nicholsonograptus fasciculatus* 近似，区别是此种当前标本的笔石枝宽较大，在距胎管 10 mm 后增宽较为迅速。但从笔石枝最大宽度及增宽速率来看，此种又远不及 *Nicholsonograptus ingentis* Hsü.

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

巨型尼氏笔石 *Nicholsonograptus ingentis* (Hsü, 1934)

(图版 2, 图 C; 插图 6.23E)

1934 *Monograptus sinicus* var. *ingentis* Hsü, p. 101, pl. 7, figs. 14a–f.

1982 *Nicholsonograptus sinicus* var. *ingentis* (Hsü); 夏广胜, 42 页, 图版 8, 图 19–20.

1983 *Nicholsonograptus sinicus* var. *ingentis* (Hsü); 李积金, 156 页, 图版 2, 图 4.

1983 *Nicholsonograptus sinicus* var. *ingentis* (Hsü); 杨达铨等, 411 页, 图版 150, 图 11.

1983 *Nicholsonograptus multithecatus* Ge (sp. nov.); 杨达铨等, 410 页, 图版 150, 图 2, 3, 10.

材料：2 块标本，其中 1 块为幼年体标本。

描述：笔石枝呈不明显的“S”形弯曲，枝长 11 mm。第 1 个胞管处笔石枝宽 0.32 mm，第 5 个胞管处笔石枝宽 0.69 mm。胎管为长锥状，长 0.61 mm，口缘平凹。第 1 个胞管自原胎管伸出，沿胎管壁向下生长，近胎管口部向斜下方伸出。胞管

细长，第1个胞管长 0.47 mm，口部宽约 0.16 mm，第5个胞管长 2.15 mm，口部宽约 0.29 mm。胞管口部内凹，口缘内斜，口穴小，呈袋状，近口部腹缘具显著细刺（刺长 0.6 mm），胞管倾角较小，约 5°。在笔石体末端，胞管相互掩盖程 4/5，10 mm 内有 10–14 个胞管（表 6.7）。

表 6.7 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-n-8-2)

Table 6.7 2TRDs on the specimen (Pm007-20-n-8-2)

标本号	2TRD				
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹
Pm007-20-n-8-2	1.32	1.48	1.63	1.78	1.94

比较：此种笔石以其笔石体向末端增宽迅速及末部枝宽较大为特征，很容易将其与该属其他种明显区分。

材料及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

均分笔石亚目 Suborder DICHOGRAPTINA Lapworth, 1873

叶笔石科 Family PHYLLOGRAPTIDAE Lapworth, 1873

叶笔石属 Genus *Phyllograptus* Hall, 1858

模式种：*Phyllograptus typus* Hall, 1858, p. 137

属征 (Maleta et al., 2018): 上攀四列笔石，四个笔石枝背部紧贴，横截面呈十字形；中隔壁退化成由穹窿 (framework of fornications) 和中柱 (central collumella) 组成的格架，在相邻两列胞管之间有芽孔相通；胎管刺常强烈加长增厚，始端发育型式为右旋的等称笔石式；当笔石体继续生长时，胞管也继续变长和增宽。

讨论：叶笔石属最早由 Hall (1858) 建立，用以指代保存为叶状的笔石化石，其强调了笔石体外观形态的特征性，但并未明确描述该属的始端发育特征。后来，Cooper 和 Fortey (1982) 对叶笔石属的始端发育型式进行了详细的讨论，厘定了该属的定义：“笔石体的始端发育型式为 isograptid 型，由 4 个向上攀合的笔石枝组成，背缘联合在一起，中轴发育，相邻笔石枝的胞管间有孔相连”，并以

“isograptid 型的始端发育型式及第 1 个胞管生于胎管背面”为主要特征，将叶笔石属与两枝近水平伸展的剑笔石属 (*Xiphograptus*) 归于叶笔石科中。之后，Cooper 和 Fortey (1986) 又根据是否具胎管刺这一特征，将正笔石目分成均分笔石亚目 (*Dichograptina*) 和胎刺亚目 (*Virgellina*)，并将具胎管刺的叶笔石属置于胎刺亚目中。穆恩之等 (2002) 认为，虽然胎管刺的出现是同一分类单元中较进步的笔石类群所具有的特征，但将其作为目一级别分类单元的划分依据并不合适，胎管刺的出现适用于区分属一级别的分类单元，故不建议采用胎刺亚目，并将叶笔石属与假叶笔石属 (*Pseudophyllograptus*)、假三角笔石属 (*Pseudotrigonograptus*) 划入对笔石亚目舌笔石超科的叶笔石科中。陈旭等 (2006) 认为叶笔石科可能是胎刺亚目最早的祖先，将叶笔石属重新划入胎刺亚目的叶笔石科中。Maletz 等 (2009) 通过分支分析的研究后认为，叶笔石属、假叶笔石属和假三角笔石属等属于同一分类单元，并将三者置于四笔石目 (*Tetragraptia*) 中。李丽霞等 (2019) 认为，虽然均具胎管刺，但叶笔石属与胎刺亚目的典型代表类群-双笔石类 (*Diplograptid*) 明显不同：叶笔石属具四枝、隐轴，双笔石类仅两枝、有轴，并建议将这两者划入不同的亚目中较为适宜。

一直以来，由于极其相似的外观形态，叶笔石属与假叶笔石属在系统分类上较难区分。但其实，二者存在本质性差别。虽然二者的始端发育型式均为 isograptid 型，但假叶笔石属是由四个相互分隔的笔石枝上攀组成，中隔壁发育，且不具胎管刺，与四笔石属 (*Tetragraptus*) 的特征较为相似；而叶笔石属的内部构造则较为复杂，其中轴发育，具胎管刺，且相邻笔石枝的胞管间有孔相连。

时代及分布：早奥陶世弗洛阶 *Tshallograptus fruticosus* 带至中奥陶世达瑞威尔阶 *Pterograptus elegans* 带。

安娜叶笔石 *Phyllograptus anna* Hall, 1865

(图版 3, 图 A-K; 插图 6.4B-C)

1865 *Phyllograptus anna*, Hall, p. 124, pl. 16, figs. 11-16.

1902 *Phyllograptus anna* Hall; Elles and Wood, p. 101, pl. 13, figs. 6a-f.

1934 *Phyllograptus anna* Hall; 许杰, 48 页, 图版 3, 图 8a-m.

1937 *Phyllograptus anna* Hall; Monsen, p. 216, pl. 18, fig. 2.

1963 *Phyllograptus anna* Hall; Ross and Berry, p. 81, pl. 3, figs. 11-12, 15-16.

1976 *Phyllograptus anna* Hall; Braithwaite, p. 32, pl. 7, figs. 9–21; pl. 15, figs. 1–6.

1979 *Phyllograptus anna* Hall; 穆恩之等, 121 页, 图版 42, 图 8–11; 图版 45, 图 10.

1979 *Phyllograptus anna* Hall; Cooper, p. 68, pl. 6, fig. D; pl. 10, fig. g; textfig. 40.

1982 *Phyllograptus anna* Hall; Cooper & Fortey, p. 9, figs. 79 a–d.

1990 *Phyllograptus anna* Hall; 葛梅钰, 郑昭昌, 李玉珍, 110 页, 图版 35, 图 8, 13.

1991 *Phyllograptus anna* Hall; 倪寓南, 48 页, 图版 3, 图 6.

材料: 20 余块完整的标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体呈卵形、长卵形或纺锤形, 长不足 5 mm, 最大宽度在笔石体中部, 宽约 4 mm。笔石体始部胞管向外向上生长, 自笔石体始部向上, 胞管倾角由大变小, 胞管腹缘逐渐内凹, 口部扩展明显, 口缘大体和笔石体轴向平行, 仅在笔石体末部呈倾斜状。笔石体始部胞管口尖清楚, 胞管长约 2 mm, 口部宽约 0.6 mm, 胞管间相互掩盖约 2/3。10 mm 内有 14–16 个胞管 (表 6.8)。

表 6.8 标本两胞管重复距离测量 (SC-7-2-3)

Table 6.8 2TRDs on the specimen (SC-7-2-3)

标本号	2TRD					
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹
SC-7-2-3	1.1	1.14	1.22	1.28	1.26	1.14

比较: 此种以笔石体小且胞管排列紧密为特征。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面 and 桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

安娜叶笔石长型亚种 *Phyllograptus anna longus* Ruedemann, 1947

(图版 4, 图 A–C)

1947 *Phyllograptus anna* mut. *longus*, Ruedemann, p. 317, pl. 53, figs. 36–40.

1958 *Phyllograptus anna mut. longus* Ruedemann; 穆恩之、李积金, 394 页, 插图 2.

1979 *Phyllograptus anna longus* Ruedemann; 穆恩之等, 121 页, 图版 42, 图 12-15.

1991 *Phyllograptus anna longus* Ruedemann; 倪寓南, 49 页, 图版 3, 图 3, 5, 7.

材料: 30 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体长卵形, 长不足 8 mm, 始端较尖削, 两侧大部分近于平行, 笔石体最大宽度约 3.5-4 mm。始部胞管向外向上生长, 胞管较短, 最长约 1.5 mm, 口部宽约 0.5 mm, 腹缘近直或略向内凹, 口部外扩形成刺状口尖, 口缘平直或略向内凹, 倾角从始部至末部逐渐变小。胞管排列较为稀疏, 10 mm 内有 13-14 个胞管。

比较: 此亚种笔石体宽度不及 *Phyllograptus anna* Hall, 且胞管排列密度也较之更为稀疏。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面 and 桐庐县分水镇盛村剖面 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Pterograptus elegans* 带。

假叶笔石属 Genus *Pseudophyllograptus* Cooper & Fortey, 1982

模式种: *Phyllograptus angustifolius angustifolius* Hall, 1858, p. 241

属征 (Maletz et al., 2018): 上攀四列笔石, 四个笔石枝背部紧贴; 相邻两列胞管各不相通, 笔石体的横截面呈十字形; 中隔壁呈无孔的十字形; 始端发育型式为右旋的等称笔石式; 始部胞管的末端下斜或水平伸展, 不具胎管刺。

时代及分布: 早奥陶世弗洛阶 *Tetragraptus akzharensis* 带至中奥陶世达瑞威尔阶晚期 *Pterograptus elegans* 带; 全球广布。

狭窄假叶笔石拉长亚种 *Pseudophyllograptus angustifolius elongatus* (Bulman, 1931)

(图版 4, E-F, H; 插图 6.4A)

1931 *Phyllograptus angustifolius var. elongatus* Bulman, p. 46, pl. 3, figs. 1-2.

1973 *Phyllograptus angustifolius elongatus* Bulman; Cooper, p. 68, pl. 10, figs. c1, c2; textfig. 39.

1991 *Pseudophyllograptus angustifolius elongatus* (Bulman); 倪寓南, 48 页, 图 4, 图 2.

材料: 40 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体细长, 呈长椭圆形, 长 10–25 mm, 始末两端呈尖圆形, 中部两侧近于平行, 最大宽度约 4.7 mm。第 1 对胞管的末端下斜或水平生长。胞管腹缘微弯, 口缘内凹, 口尖尚发育, 胞管最长可达 2.3 mm, 口部宽约 0.54 mm。胞管大部分掩盖, 相邻胞管间掩盖程度约 2/3。胞管排列较为紧密, 10 mm 内有 14–16 个胞管 (表 6.9)。

表 6.9 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20a-70-1a)

Table 6.9 2TRDs on the specimen (Pm007-20a-70-1a)

标本号	2TRD										
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹
Pm0	0.98	1.24	1.17	1.12	1.35	1.41	1.29	1.34	1.44	1.24	1.33
07-2											
0a-7	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹				
0-1a	1.42	1.37	1.19	1.13	1.36	1.3	1.19				

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

对笔石科 Family DIDYMOGRAPTIDAE Mu, 1950

对笔石属 Genus *Didymograptus* M'Coy, 1851 in Sedgwick & M'Coy, 1851-1854

模式种: *Graptolithus murchisoni* Beck in Murchison, 1839

属征 (Maletz et al., 2018): 两枝下垂, th1¹ 由亚胎管较低位置伸出, 始端发育型为 *artus* 型; 笔石枝纤细, 末端笔石枝或呈显著增宽; 老年标本的始端常有次

生加厚现象。

时代及分布：中奥陶世达瑞威尔阶 *Didymograptus artus* 带-*Pseudamplexograptus distichus* 带；分布于比利时、英国、捷克、法国、德国、挪威、西班牙、瑞典、中国、北非、沙特阿拉伯、澳大利亚西部、玻利维亚、哥伦比亚及秘鲁。

莫氏对笔石 *Didymograptus murchisoni* (Beck, 1839)

(图版 12, 图 A)

1839 *Graptolithus murchisoni* Beck in Murchison, pl. 26, fig. 4.

1901 *Didymograptus murchisoni* (Beck); Elles & Wood, pp. 37–40, pl. 3, figs. 1a–k; textfigs. 24a–c.

1937 *Didymograptus murchisoni* (Beck); Ekström, pp. 27–28, pl. 4, figs. 1–6.

1977 *Didymograptus murchisoni* (Beck); 赵裕亭, 88 页, 图版 1, 图 1.

1977 *Didymograptus murchisoni* (Beck); 汪啸风等, 290 页, 图版 88, 图 8.

1982 *Didymograptus murchisoni* (Beck); 傅汉英, 423 页, 图版 275, 图 3.

1983 *Didymograptus murchisoni* (Beck); 杨达铨等, 385 页, 图版 143, 图 12.

1986 *Didymograptus murchisoni* (Beck); Strachan, pp. 12–13, pl. 3, figs. 11–14.

1987 *Didymograptus murchisoni* (Beck); Jenkins, pp. 106–110, figs. 1A–O, 4C.

1991 *Didymograptus murchisoni* (Beck); 倪寓南, 53–54 页, 图版 5, 图 8–9; 图版 8, 图 2.

2016 *Didymograptus murchisoni* (Beck); Chen et al., pp. 111–113, textfigs. 6–7 A, C–E, G–H; 6–8 B–D, G, J.

材料：4 块碳质薄膜标本，保存较差。

描述：笔石体两枝下垂，始部钝圆，两枝始部分散角为 99–131°。笔石体两枝最长可达 45.51 mm，始端次生加厚，笔石枝大部分背缘直，枝宽自始部向外均匀增加，横过第 1 个胞管口部的枝宽为 0.72 mm，横过第 5 个胞管口部的枝宽 1.3–1.35 mm，横过第 10 个胞管口部的枝宽为 1.76 mm，第 15 个胞管口部枝宽 2.13 mm。胎管保存不完整，位于两枝始部的近中央。胞管为简单外扩的直管状，口缘平直且微向内凹，胞管腹缘微向内凹，口角较尖，始部胞管的倾角较小，向

末端逐渐增大, 约 40–60°。相邻胞管间掩盖程度在始部为 1/2, 在末部则为 2/3。10 mm 内有 13–14 个胞管 (表 6.10)。

表 6.10 标本两胞管重复距离测量 (SC-6-96)

Table 6.10 2TRDs on the specimen (SC-6-96)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
SC-6-96	1.50	1.51	1.41	1.47	1.51	1.47	1.54	-	1.59
	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹			
	-	1.58	1.57	1.58	1.52	1.49			

讨论: *Didymograptus geminus* (Hisinger) 和 *D. purchisoni* 十分相似, 但 Ekström (1937) 将二者作为两个独立的种。与 *D. purchisoni* 相比, *D. geminus* 仅在笔石枝的分散角和末端笔石枝的宽度上有所增加, 因此, 学者们后者作为前者的一个亚种 (Berry, 1964; Chen et al., 2016)。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 “*Hustedograptus teretiusculus* 带”。

不显对笔石 *Didymograptus miserabilis* Bulman, 1931

(图版 12, 图 B; 插图 6.4G)

1931 *Didymograptus miserabilis*, Bulman, p. 40, pl. 2, fig. 12.

1937 *Didymograptus miserabilis* Bulman; Ekström, p. 30.

1956 *Didymograptus miserabilis* Bulman; Lemon & Cranswick, p. 13, textfig. 2g.

1991 *Didymograptus miserabilis* Bulman; 倪寓南, 52 页, 图版 6, 图 1–4; 图版 8, 图 3; 插图 14 B–C.

材料: 仅 1 块碳质薄膜标本。

描述: 笔石体两枝下垂, 始部呈钝圆形, 两枝分散角约 104° 。笔石枝长约 6.64 mm, 始部宽仅 0.37 mm, 第 5 个胞管口部枝宽 0.54 mm。胎管顶端未保存, 胎管口部宽约 0.29 mm, $th1^1$ 在胎管口部以上约 0.3 mm 的位置生出。胞管为简单直管状, 外露腹缘稍内凹, 胞管口缘平直且微向内凹。其中, 第 1 个胞管长约 0.56 mm, 口部宽约 0.18 mm, 第 5 个胞管长约 1.15 mm, 口部宽约 0.27 mm。胞管倾角为 $30-40^\circ$, 始部相邻胞管间的掩盖程度约为 $1/3$, 末部则为 $1/2$ 。5 mm 内有 6 个胞管。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

笛笔石属 Genus *Aulograptus* Skevington, 1965

模式种: *Didymograptus climacograptoides* Bulman, 1931

属征 (Maletz et al., 2018): 两枝下垂的对笔石类, 两枝纤细, 近似平行, 向末端缓慢增宽, 始端发育型式为变相的等称笔石式; $th1^1$ 由亚胎管较低位置伸出; 栅笔石式胞管强烈变形, 口部弯曲。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Undulograptus austrodentatus* 带至 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带; 比利时、中国、英国、捷克、挪威、西班牙、瑞典、加拿大、阿根廷、玻利维亚秘鲁。

栅笔石型笛笔石 *Aulograptus climacograptoides* (Bulman, 1931)

(图版 5, 图 A-K; 插图 6.4D-E, H)

1931 *Didymograptus climacograptoides* Holm ms. Bulman, p. 41-42, pl. 3, figs 8-9; textfig. 16a-e.

1932 *Didymograptus cucullus* nov. sp., Bulman, p. 15, pl. 1, figs. 1-8; textfig. 1.

1934 *Didymograptus leeszukuangi*, Hsü, p. 38, pl. 2, figs. 9a-h; textfig. 5.

1937 *Didymograptus obscurus* nov. sp., Ekström, p. 30-31, pl. 6, figs. 1-6.

1954 *Holmograptus cucullus* (Bulman); Kozłowski, pp. 424, 434.

1957 *Holmograptus? orientalis* nov. sp., 穆恩之, 392 页, 图版 4, 图 9-12, 插图 13.

1960 *Didymograptus?* sp., Jaanusson, p. 318, pl. 2, figs. 1-3.

1962 *Holmograptus? orientalis* Mu; 穆恩之, 86 页, 图版 12, 图 1-2.

- 1964 *Didymograptus obscurus* Ekström; Berry, p. 101–102, pl. 4, figs. 5–7.
- 1965 *Aulograptus cucullus* (Bulman); Skevington, pp. 26–29, figs. 30–33.
- 1970 *Aulograptus* sp. aff. *cucullus* (Bulman); Bouček, p.71, pl.2, fig.3; textfig.22a.
- 1976 *Aulograptus leeszukuangi* (Hsü); 许杰和赵裕亭, 246 页, 图版 2, 图 1a–e; 图版 7, 图 2a–f; 插图 11a–c.
- 1978 *Aulograptus leeszukuangi* (Hsü); 王钢和赵裕亭, 624 页, 图版 198, 图 2–3.
- 1979 *Aulograptus leeszukuangi* (Hsü); 穆恩之等, 108 页, 图版 39, 图 8–15.
- 1982 *Aulograptus leeszukuangi* (Hsü); 傅汉英等, 426 页, 图版 275, 图 5a–b.
- 1983 *Aulograptus leeszukuangi* (Hsü); 杨达铨等, 398 页, 图版 147, 图 14–15.
- 1990 *Aulograptus leeszukuangi* (Hsü); 肖承协等, 126 页, 图版 13, 图 9; 图版 19, 图 3, 5.
- 1992 *Aulograptus cucullus* (Bulman); Servais & Maletz, p. 274, pl. 1, figs. 22–23; pl. 2, fig. 3.
- 1993 *Aulograptus cucullus* (Bulman); Maletz & Servais, fig. 7, 9–10.
- 1995 *Aulograptus cucullus* (Bulman); Maletz, figs. 1–2 (reconstruction).
- 1995 *Aulograptus* cf. *cucullus* (Bulman); Williams & Tallman, p. 90, figs. 3a–d.
- 1997 *Aulograptus climacograptoides* (Bulman); Maletz, p. 29, textfigs. 10A–E.
- 2014 *Aulograptus climacograptoides* (Bulman); Zhang et al., p. 80, figs. 5.23A, F–I.

材料: 11 块碳质薄膜标本。

描述: 笔石体细小, 呈短而宽的音叉状, 枝长通常不超 5 mm, 偶可达 6–7 mm。两笔石枝分散角约 90–120°, 枝下垂伸展, 至末部近于平行。由于保存方式不同, 笔石枝的最大宽度不同, 其中斜侧压标本比正压标本稍大。对于正压标本, 第 1 对胞管处笔石枝宽度约为 0.25 mm, 笔石枝最大宽度约为 0.35 mm; 而对于斜侧压标本, 第 1 对胞管处笔石枝宽度约为 0.3 mm, 笔石枝最大宽度为 0.5 mm。

胎管呈长锥管状, 约 1–2 mm, 顶端收缩变尖, 常具线管, 胎管口部宽约 0.2–0.35 mm。Th1¹ 自亚胎管伸出, 紧贴胎管一侧壁向下生长, 至胎管近口部转而向外呈圆弧伸展, th1² 自 th1¹ 始部伸出, 随即紧贴胎管和 th1¹ 的侧壁向下生长, 在 th1¹ 转曲处向胎管另一侧呈圆弧伸展, 形成分叉的两枝。

胞管纤细弯曲，外露腹缘直或近直，与笔石枝背缘近平行。胞管口部内倾，转曲处腹缘外凸，压扁保存呈倒钩状，口穴呈袋状，约占枝宽的 1/3（见于图版 5A），呈栅笔石状口穴和近直的腹缘。在多数保存情况下，口部保存不清楚。10 mm 内有 10–16 个胞管，具体由保存方式决定（表 6.11）。

表 6.11 标本两胞管重复距离测量（Pm007-20a-71-2a 和 ST-2-100）

Table 6.11 2TRDs on the specimen (Pm007-20a-71-2a & ST-2-100)

标本号	2TRD			
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹
Pm007-20a-71-2a	1.22	1.15	1.12	0.98
ST-2-100	2.09	2.04		

讨论：Bulman（1931）描述了 Holm 收藏的玻利维亚标本，即 *Aulograptus climacogrptoides* Holm ms. Bulman, 1931，并指出这些标本可能受到构造运动影响，以至部分特征受压变形，如两笔石枝始部不对称，笔石体具显著的“S”形腹缘，以及栅笔石式胞管。除以上几点，上述文章中描述的标本特征与 Bulman（1932）描述的产自瑞典 Öland 岛的标本（即 *Aulograptus cucullus* Bulman, 1932）特征几乎相同，如胎管形状、笔石体形状、第一对胞管的伸出位置及两笔石枝夹角等。Maletz（1997）认为上述两种笔石体的重要特征几乎相同，并把 *A. cucullus* 归为 *A. climacogrptoides* 的后同义名（表 6.12）。笔者对原文献中模式标本进行了比较，同意 Maletz（1997）的意见。

表 6.12 *A. cucullus* 和 *A. climacogrptoides* 的形态特征比较

Table 6.12 Comparisons on the tubaria of *A. cucullus* & *A. climacogrptoides*

属种	笔石体长度	笔石体背侧间距/mm	笔石枝始部宽度/mm	笔石枝末部宽度/mm	两枝分散角	胎管长度/mm	10mm 内胞管数目/个
<i>A. climacogrptoides</i> Holm ms. Bulman,	<1.5cm	3-4	0.4-0.5	0.6-0.7	100°	1.6-1.8	14-18

1931							
<i>A. cucullus</i> Bulman, 1932	4mm	-	0.15	0.5	120°	1.6	14

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面 and 桐庐县分水镇盛村剖面 and 松田剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

伸展笔石属 Genus *Expansograptus* Bouček & Přibyl, 1951

模式种: *Graptolithus extensus* Hall, 1858

属征 (据 Maletz et al., 2018): 两枝近水平的对笔石类, 始端发育型式为等称笔石式, 且右旋 (dextral); 胎管始部与笔石枝垂直, 胎管和胞管的口部呈简单直管状, 不具胎管刺; $th1^1$ 自原胎管较低处伸出; 笔石枝宽度多变, 横管对称性地分置于胎管两侧, 第一个横管比第二个横管宽很多; 等称笔石式缝合线 (isograptid suture, 即在标本反面位于横管之下、胎管与第一个胞管之间的分界线) 的长度不一。

讨论: M'Coy (1851) 最初以笔石体的两枝对称伸展为特征建立对笔石属 (*Didymograptus* Sedgwick and M'Coy, 1851)。Herrmann (1886) 首先根据两个对称笔石枝的伸展方向及其特点又细分为 6 个类型, Elles 和 Wood (1901-1918) 在此基础上, 修改了其中一个类型, 增加了一个类型, 将其分为 7 个组。由于 *Didymograptus* Sedgwick & M'Coy, 1851 的最初定义仅以笔石枝数量和形态作为分类依据, 大量两枝的笔石被归入其中, 甚至包含始端特征差异显著的各种类型。因此, *Didymograptus* Sedgwick & M'Coy, 1851 一直被看作是有很大歧义的形态属, 而且 Bulman (1970, fig. 75) 认为该属是由不同的系统发育途径演化而来。

根据胎管和始部胞管间的结构特点, 以及胞管的性质和特点等, 笔石学者们先后将 Elles 和 Wood (1901-1918) 的对笔石属各个组分别建立了尼氏笔石属 (*Nicholsonograptus* Bouček & Přibyl, 1952)、伸展笔石属 (*Expansograptus* Bouček & Přibyl, 1951)、等称笔石属 (*Isograptus* Moberg, 1892)、曲笔石属

(*Maeandrograptus* Moberg, 1892)、中国笔石属 (*Sinograptus* Mu, 1957、侯氏笔石属 (*Holmograptus* Kozłowski, 1954)、笛笔石属 (*Aulograptus* Skevington, 1965)、顶峰笔石属 (*Corymbograptus* Obut & Sobolevskaya, 1964) 和尖顶笔石属 (*Acrograptus* Tzaj, 1969)。Cooper 和 Fortey (1982) 依据笔石体的始端发育特征对 *Didymograptus* 重新研究, 将 *Acrograptus* Tzaj, 1969 归入弯笔石亚科 (*Sigmagraptinae*), 而将 *Expansograptus* Bouček & Příbyl, 1952 和 *Corymbograptus* Obut & Sobolevskaya, 1964 都作为 *Didymograptus* 的两个亚属。李丽霞等 (2014) 以始端发育特征为主要分类依据, 综合考虑笔石枝及胞管特征等因素, 认为 *Acrograptus*、*Baltograptus*、*Corymbograptus*、*Didymograptus* 及 *Expansograptus* 均应独立成属, 但均未给出详细具体独立成属的依据。Maletz 等 (2018, fig. 1) 认为 *Expansograptus* 具有水平或近水平的两个笔石枝、具对称的横管 (symmetrical crossing canals)、不具胎管背刺 (loss of dorsal virgellar spine) 及笔石枝末端不分叉 (loss of distal dichotomies) 等特征, 应将其独立成属。本文依取 Maletz 等 (2018) 的分类意见。

时代及分布: 早奥陶世弗洛阶 *Paratetragraptus approximatus* 带至中奥陶世达瑞威尔阶 *Undulograptus austrodentatus* 带; 全球广布。

粗糙伸展笔石 (相似种) *Expansograptus* cf. *asperus* Harris & Thomas, 1938

(图版 6, 图 A, D-E, G; 插图 6.1G)

cf. 1938 *Didymograptus asperus*, Harris & Thomas, p. 76, pl. 2, figs. 25a-c; pl. 4, fig. 23.

cf. 1962 *Didymograptus asperus* Harris & Thomas; 穆恩之等, 68 页, 图版 6, 图 1-9.

1991 *Didymograptus* cf. *asperus* Harris & Thomas; 倪寓南, 56 页, 图版 6, 图 9.

材料: 6 块碳质薄膜保存的标本。

描述: 笔石枝两枝始部略微下斜, 始部背缘微向内凹, 随即转为平伸, 始部分散角约 163°, 末部两枝分散角约 180°。枝长 11 mm 以上, 横过第 1 个胞管口部枝宽 0.53-0.56 mm, 向外逐渐增宽, 在第 5 个胞管口部枝宽 0.68-0.69 mm, 在第

10个胞管口部枝宽约0.74–0.87 mm，最大枝宽近1mm。胎管长锥形，长0.79–0.86 mm，胎管口部宽约0.29 mm。胞管为简单直管状，长1.4–2.1 mm，口部宽0.3–0.4 mm，腹缘近直，口缘平凹，口尖清晰，胞管倾角约23–27°，胞管相互掩盖程度约1/3–1/2。10 mm内有10–12个胞管（表6.13）。

表 6.13 标本两胞管重复距离测量（Pm007-20a-76-3a 和 Pm007-20-1-37-2）

Table 6.13 2TRDs on the specimen (Pm007-20a-76-3a & Pm007-20-1-37-2)

标本号	2TRD							
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹
Pm007-20a-76-3a	1.50	1.47	1.29	1.38	1.34	1.36	-	1.31
Pm007-20-1-37-2	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹
	-	1.33	-	1.63	1.45	1.54	1.66	1.57
	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹					
	1.56	1.73	1.7					

讨论：此种与 *Expansograptus asperus* Harris & Thomas 相比，笔石枝增宽较为缓慢，胞管排列较为紧密，与模式标本不同，故此定为比较种。

产地及层位：浙江省安吉县杭盖镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

平伸伸展笔石 *Expansograptus extensus* (Hall, 1865)

（图版 6，图 C）

1865 *Graptolithus extensus*, Hall, pp. 80–82, pl. 2, figs. 11–16.

1901 *Didymograptus extensus* (Hall); Törnquist, pp. 14–15, pl. 1, figs. 25–30.

1904 *Didymograptus extensus* (Hall); Ruedemann, pp. 668–671, pl. 14, figs. 1–2.

1914 *Didymograptus extensus* (Hall); T. S. Hall, p. 104, pl. 7, fig. 1.

1977 *Didymograptus extensus* (Hall); 赵裕亭, 99–100 页, 图版 20, 图 4a, i; 图版 21, 图 6a–d.

1979 *Didymograptus extensus* (Hall); Cooper, p. 70, pl. 11, fig. E.

1982 *Didymograptus (Expansograptus) extensus* (Hall); Cooper & Fortey, pp. 231–234, pl. 6, figs. 40a–e.

1982 *Didymograptus extensus* (Hall); 林尧坤等, 314 页, 图版 3, 图 11–13.

1988 *Didymograptus (Expansograptus) extensus* (Hall); Williams & Stevens, p. 45, textfig. 31.

1990 *Didymograptus extensus* (Hall); 肖承协等, 120–121 页, 图版 17, 图 2, 4.

材料: 仅 1 块黄铁矿化保存的薄膜标本。

描述: 笔石枝两枝平伸, 始部分散角约 180° 。枝长 22 mm, 横过第 1 个胞管口部枝宽约 0.61 mm, 向外逐渐增宽, 在第 5 个胞管口部枝宽约 0.82 mm, 在第 10 个胞管口部枝宽约 1.11 mm, 最大枝宽近 1.2 mm。胎管保存不佳, 长近 1 mm。胞管为简单直管状, 长约 2 mm, 口部宽约 0.6 mm, 腹缘近直, 口缘平凹, 胞管倾角约 30° , 胞管相互掩盖程度约 $1/2$ 。胞管排列较疏, 10 mm 内有 9–10 个胞管 (表 6.14)。

表 6.14 标本两胞管重复距离测量 (ST-2-19-1)

Table 6.14 2TRDs on the specimen (ST-2-19-1)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
ST-2-19-1	2.08	2.06	2.13	2.14	2.08	2.12	2.23	2.3	2.29

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

翼笔石科 Family PTEROGRAPTIDAE Mu, 1974

翼笔石属 Genus *Pterograptus* Holm, 1881

模式种: *Pterograptus elegans* Holm, 1881

属征 (Maletz et al., 2018): 胎管纤长, 原胎管较大; 在两个主枝上, 从每个胞管向两侧交错生出幼枝; 主枝下斜或下曲; 始端发育型式为 th1¹ 为双芽胞管的 *artus* 型。

时代及分布：中奥陶世达瑞威尔阶 *Pterograptus elegans* 带；分布在英国、法国、德国、葡萄牙、瑞典、挪威、加拿大、美国、阿根廷、中国和澳大利亚。

精美翼笔石 *Pterograptus elegans* Holm, 1881

(图版 7, 图 A–C; 插图 6.4F)

- 1881 *Pterograptus elegans*, Holm, p. 77, figs 1–3.
- 1911 *Pterograptus elegans* Holm; Hadding, p. 487, pl. 7, figs. 24–28.
- 1936 *Pterograptus elegans* Holm; Benson & Keble, p. 380, text-figs. 5a–c.
- 1947 *Sydyograptus bridgei*, Ruedemann, pp. 374–375, pl. 61, figs. 24–28.
- 1953 *Pterograptus sinicus*, Mu, pp. 193–194, pl. 1, figs. 1–2.
- 1957a *Pseudobryograptus parallellus* Mu; 穆恩之, 386–387 页, 图版 3, 图 8–9; 插图 8.
- 1962 *Pseudobryograptus parallellus* Mu; 穆恩之等, 58 页, 图版 II, 图 6–8.
- 1962 *Pterograptus elegans* Holm; 穆恩之等, 58 页, 图版 II, 图 9–10.
- 1964 *Pterograptus elegans* Holm; Berry, p. 82, pl.1, fig. 1, 3.
- 1964 *Pterograptus* ? sp.; Berry, p. 84, pl. 1, figs. 4–6, pl. 2, fig. 8.
- 1981 *Pterograptus elegans* Holm; 乔新东, 219 页, 图版 80, 图 22.
- 1982 *Pterograptus elegans* Holm; 夏广胜, 22 页, 图版 2, 图 11.
- 1983 *Pterograptus elegans* Holm; 杨达铨等, 372 页, 图版 137, 图 8.
- 1983 *Pterograptus jiangxiensis* Ni; 杨达铨等, 373 页, 图版 136, 图 6.
- 1983 *Pterograptus sinicus* Mu; 杨达铨等, 374 页, 图版 140, 图 2.
- 1983 *Pterograptus elegans* Holm; 李积金, 156 页, 图版 1, 图 8.
- 1990 *Pterograptus elegans* Holm; 葛梅钰等, 61–62 页, 图版 4, 图 2.
- 1990 *Pterograptus elegans* Holm; 肖承协等, 102–103 页, 图版 6, 图 2; 图版 7, 图 9; 图版 8, 图 1, 8.
- 1991 *Pterograptus elegans* Holm; 倪寓南, 45–46 页, 图版 1, 图 1–4; 插图 11.
- 1991 *Pterograptus* sp.; 倪寓南, 47 页, 图版 2, 图 2.
- 1992 *Pterograptus elegans* Holm; Vandenberg & Copper, p. 45, fig. 7J.
- 1994 *Pterograptus elegans* Holm; Maletz, p. 348, figs 5–6; fig. 2.
- 1997 *Pterograptus elegans* Holm; Maletz, p. 32, pl. 1, fig. K; pl. 7, fig. C; text-fig.

11A, B.

2000 *Pterograptus elegans* Holm; 李积金等, 68 页, 图版 4, 图 4; 图版 5, 图 3-4; 图版 6, 图 1.

2001 *Pterograptus elegans* Holm; Albani *et al.*, p. 395, fig. 4F.

2002 *Pterograptus flabelliformis* Li; 穆恩之等, 327 页, 图版 95, 图 4-6.

2002 *Pterograptus scanicus* Moberg; 穆恩之等, 328 页, 图版 95, 图 3.

2002 *Pterograptus sinicus* Mu; 穆恩之等, 328 页, 图版 5, 图 1-2.

2005 *Pterograptus elegans* Moberg; Ganis, p. 799, figs. 3j-m.

2010 *Pterograptus elegans* Holm; 张元动等, 3 页, 图 2A-B, D.

2011 *Pterograptus elegans* Holm; Maletz *et al.*, p. 849, fig. 6F.

2016 *Pterograptus elegans* Holm; Chen *et al.*, pp. 125-128, textfigs. 6-11 A, E; 6-13 A-F.

材料: 50 余块较为完整的标本, 其中 7 块为幼年体标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体呈长卵形, 长 12-25 mm, 宽 5.5-9 mm。两个主枝下斜生长, 分散角为 60-100°。每个主枝具有 7-9 个交错排列的侧枝, 由于大部分成年笔石体相互叠加保存, 笔石枝交错压覆, 以致难以确定侧枝数量。主枝比侧枝稍宽, 主枝枝宽约 0.26 mm, 侧枝枝宽约为 0.21 mm, 主枝与第一侧枝的夹角约为 98°。笔石体主枝和侧枝的分枝方式均为不明显的正分枝, 各侧枝彼此交错。

胎管呈锥状, 长约 0.55 mm, 胎管口宽约 0.21 mm。Th1¹ 自亚胎管生出, 沿胎管壁向下生长, 至胎管近口部转而向外生长。主枝的胞管为简单直管状, 腹缘近直。胞管长约 1.9 mm, 口缘平直, 宽约 0.32 mm。

比较: 该种笔石体呈长卵形, 两主枝分散角较小, 侧枝向腹侧弯曲且彼此交错。可以很容易将其与该属其他笔石种区别开来。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

斯堪尼翼笔石 *Pterograptus scanicus* Moberg, 1901

(图版 7, 图 D-E; 插图 6.4I)

1901 *Pterograptus scanicus* Moberg, p. 335, pl. 12.

1911 *Pterograptus scanicus* Moberg; Hadding, pp. 487-494, pl. 7, fig. 6.

- 1978 *Pterograptus scanicus* Moberg; 王钢和赵裕亭, 604 页, 图版 197, 图 5.
- 1981 *Pterograptus scanicus* Moberg; 乔新东, 219 页, 图版 80, 图 18-19.
- 1981 *Pterograptus hirundiformis* Qiao, 乔新东, 220 页, 图版 80, 图 20-21.
- 1982 *Pterograptus cf. scanicus* Moberg; 夏广胜等, 22 页, 图版 2, 图 10.
- 1983 *Pterograptus cf. scanicus* Moberg; 杨达铨等, 374 页, 图版 140, 图 2.
- 1983 *Pterograptus patulus* Yang; 杨达铨等, 373 页, 图版 141, 图 11.
- 1990 *Pterograptus scanicus* Moberg; 肖承协和陈洪冶, 103 页, 图版 9, 图 2.
- 1991 *Pterograptus scanicus* Moberg; 倪寓南, 46 页, 图版 2, 图 5; 图版 3, 图 8-10.
- 2000 *Pterograptus scanicus* Moberg; 李积金等, 69 页, 图版 6, 图 2.
- 2002 *Pterograptus scanicus* Moberg; 穆恩之等, 328 页, 图版 94, 图 8-10; 图版 95, 图 3.
- 2016 *Pterograptus scanicus* Moberg; Chen et al., pp. 128-129, textfigs. 6-11B, F; 6-14B.

材料: 20 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体宽大, 呈扇形梳状, 长约 10 mm, 笔石体宽约 16 mm。始部浑圆, 两主枝下斜生长, 分散角约 125° 。主枝比侧枝稍窄, 主枝枝宽约 0.25 mm, 侧枝枝宽约为 0.28 mm, 主枝与第一侧枝的夹角约为 101° 。笔石体主枝和侧枝的分枝方式均为不明显的正分枝, 各侧枝彼此交错, 有 14-16 个侧枝。

胎管呈锥状, 长约 0.47 mm。Th1¹ 自亚胎管生出, 沿胎管壁向下生长, 至胎管近口部转而向外生长。主枝的胞管为简单直管状, 腹缘近直。胞管长约 1.45 mm, 口缘平直, 宽约 0.43 mm。

比较: 该种笔石体始部浑圆, 呈扇形梳状, 两主枝呈人字形向外伸展, 夹角为 $100-130^{\circ}$ 。与 *P. elegans* 相比, *P. scanicus* 的笔石枝分枝级数更多, 且自由垂伸的侧枝间近于平行。与 *P. lyrics* Keble & Harris 相比, 虽然二者的笔石枝分枝级数相差无几, 但 *P. lyrics* Keble & Harris 的两主枝间的夹角却相对较小, 仅 $60-70^{\circ}$ 。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

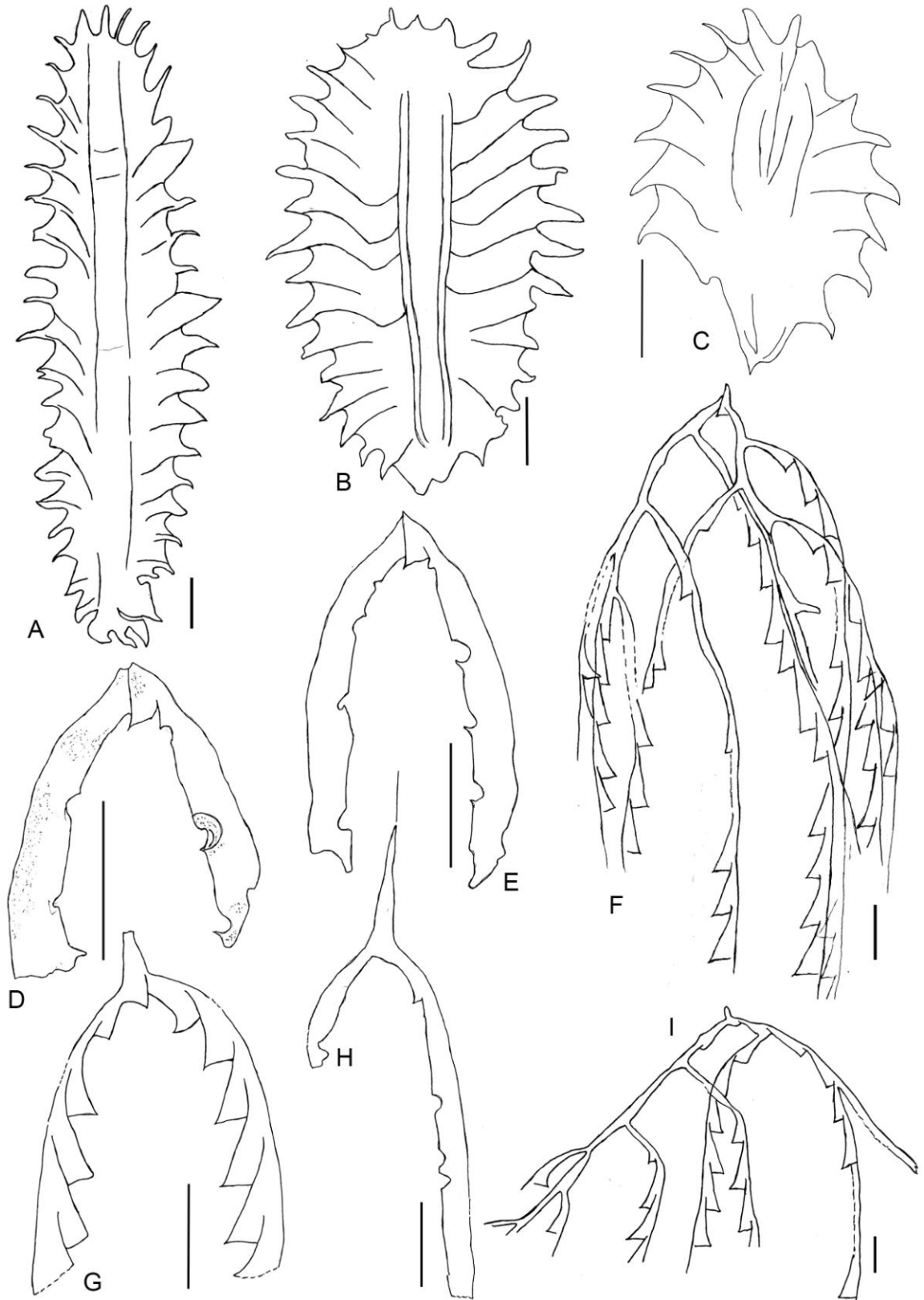


图 6.4 胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带-*Pterograptus elegans* 带部分笔石素描图

Figure 6.4 Camera lucida drawings of some studied graptolites from the *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* biozones of the Hulo Formation.

A. *Pseudophyllograptus angustifolius elongatus* (Bulman, 1931), Pm007-20a-70-1a; B-C. *Phyllograptus anna* Hall, 1865, B. Pm007-20a-34; C. Pm007-21-14-1b; D-E, H. *Aulograptus climacograptoides* (Bulman, 1931), D. Pm007-20a-71-2a; E. Pm007-20a-70-2; H. ST-2-100; F. *Pterograptus elegans* Holm, 1881, Pm007-21-2-68-5; G. *Didymograptus miserabilis* Bulman, Pm007-21-34-1a; I. *Pterograptus scanicus* Moberg, 1901, Pm007-22-1-24-2.

剑笔石属 Genus *Xiphograptus* Cooper & Fortey, 1982

模式种: *Didymograptus formosus* Bulman 1936

属名由来: Xiphos, 取自希腊文, 意为“剑形物”, 以示该属所有种均具胎管刺 (virgellar spine)。

属征 (Maletz et al., 2018): 胎管为简单圆锥, 且显著增宽, 胎管口平直, 背部具显著胎管刺 (th1¹ 从反胎管刺一侧起源); 原胎管较小, 长度不及胎管的 1/4; 始端发育型式为等称笔石式或 *artus* 式, th1¹ 右旋, 且从原胎管较低位置伸出; 横管位于胎管较低处, 笔石体始端反面缺失等称笔石式缝合线; 胞管为简单的均分笔石式, 胞管口直; 笔石体两枝水平、下斜或下曲 (但较为少见), 笔石枝整体宽度几乎不变。

讨论: 由于两笔石枝几乎水平伸展的特征, *Xiphograptus* 一直被当做 *Expansograptus*。Cooper 和 Fortey (1982) 将具反胎管刺起源的 th1¹ 的平伸种另立新属, 即 *Xiphograptus*, 并认为此新属的笔石体与叶笔石类的始端发育特征极为相似, 如变相的等称笔石式发育 (即扁芽式发育, *platycalycal development*) 且右旋, 具胎管刺且 th1¹ 从反胎管刺一侧出芽, 遂将其归入叶笔石科 (Phyllograptidae Lapworth 1873, emended in Cooper & Fortey (1982))。穆恩之 (1987) 提出胎管刺的存在是笔石类群进步的特征, 其分类意义远比 th1¹ 在胎管上的起源位置重要, 仍将 *Xiphograptus* 归入对笔石科 (Didymograptidae)。倪寓南 (1988) 在研究中国的剑笔石类时, 认为“笔石体始部构造特征是本质的特征, 具有系统演化的意义, 而笔石体构造相同则可能通过平行演化而获得, 也许是不同源的”, 又将 *Xiphograptus* 归入叶笔石科。

Maletz (1997) 将 *Xiphograptus* 和 *Pterograptus* (th1¹ 也从反胎管刺一侧起源) 都归入对笔石亚科, 并认为 *Pterograptus* 是剑笔石类 (具有 th1¹ 从反胎管刺一侧

起源的特征的非正式类群) 首次出现幼枝的类群, 代表了最早的幼枝发生记录。由此, Maletz (1997) 提出, *Janograptus* 纤细的笔石枝可能是 *Xiphograptus* 部分笔石种的再生枝, 比如 *Janograptus laxatus* Tullberg 是 *Xiphograptus robustus* 的枝末端再生的结果, 从而认为 *Janograptus* 不是一个独立的属。Maletz 等 (2009) 认为, *Xiphograptus* 和 *Phyllograptus* 的第一个胞管 (th1¹) 从反胎管刺起源, 是独立起源事件, 从而将 *Xiphograptus* 和 *Pterograptus* 划入 Pan-Reclinata, 而 *Phyllograptus* 归入 Pan-Tetragraptia。Maletz 等 (2014) 根据第一个胞管由反胎管刺侧起源的共同特征, 将 *Didymograptellus*、*Pterograptus* 和 *Xiphograptus* 划至翼笔石科 (Pterograptidae)。

时代及分布: 早奥陶世弗洛阶 *Tshallograptus fruticosus* 带至中奥陶世达瑞威尔阶 *Pterograptus elegans* 带; 全球广布。

波状剑笔石 *Xiphograptus disermus* Ni, 1988

(图版 8, 图 J)

1988 *Xiphograptus disermus* sp. nov., 倪寓南, 181 页, 图版 I, 图 6–10; 插图 1B–C.

材料: 5 块碳质薄膜标本。

描述: 笔石体两枝的始部分散角约为 198°, 两枝末端上斜, 笔石枝长约 12.94 mm, 第 1 个胞管处笔石枝宽约 0.57 mm, 第 5 个胞管处笔石枝宽 0.81 mm。胎管长 0.54 mm, 口部宽约 0.27 mm。第 1 个胞管长约 1.01 mm, 口部宽约 0.39 mm, 第 5 个胞管长约 1.64 mm, 口部宽约 0.4 mm。胞管倾角 24–28°, 胞管掩盖程度约为 3/5。10 mm 长度内有 13–14 个胞管 (表 6.15)。

表 6.15 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1-40-3a)

Table 6.15 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-40-3a)

标本号	2TRD				
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹
Pm007-20-1-40-3a	1.41	1.34	1.35	1.34	1.29

比较: 当前标本的特征与倪寓南 (1988) 的模式标本相一致。本种与 *X. lofuensis* 相似, 但后者两枝平伸; 与 *X. formosus* 相比, 后者下斜生长, 笔石枝较细, 且胞管排列较为紧密。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙村胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

美丽剑笔石 *Xiphograptus formosus* (Bulman, 1936)

(图版 8, 图 C–D, F–I; 插图 6.1E, H)

1936 *Didymograptus formosus* sp. nov., Bulman, pp. 24–26, pl. 1, figs. 5–7; textfig. 6.

1954 *Didymograptus formosus* Bulman; Kozłowski, pp. 424, 426 (footnote).

1960 *Didymograptus formosus* Bulman; Jaanusson, p. 341, Table 8.

1965 *Didymograptus formosus* Bulman; Skevington, pp. 17–21, figs. 17–23.

2010 *Xiphograptus formosus* (Bulman); Maletz, p. 425, textfig. 8D.

材料: 20 余块标本, 均为碳质薄膜保存

描述: 笔石体短小, 长度均不及 10 mm, 两枝下斜或下曲, 分散角为 145–160°。横过第 1 个胞管口的笔石枝宽度约为 0.5–0.7 mm, 横过第 5 个胞管口的笔石枝宽度为 0.7–0.9 mm, 横过第 10 个胞管口的笔石枝宽度可达 1.15 mm。胎管细长, 长可达 0.85 mm, 口部微向外曲, 宽约 0.34 mm, 胎管刺短小, 长约 0.16 mm, 胎管顶部具线管, 长度可达 0.73 mm。胞管呈简单的直管状, 第 1 个胞管长度可达 0.8 mm, 胞管口部宽约 0.3–0.4 mm, 第 5 个胞管长度可达 1.8 mm, 胞管口部宽度基本不变, 仍为 0.3–0.4 mm。胞管口末部微向外扩, 胞管倾角为 20–27°, 掩盖程度约为 3/5, 10 mm 内胞管数目可达 13–15 个 (表 6.16)。

表 6.16 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1-47-2 和 Pm007-20-a-65-4)

Table 6.16 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-47-2 & Pm007-20-a-65-4)

标本号	2TRD			
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹

Pm007-20-1-47-2	1.41	1.42	1.4	
Pm007-20-a-65-4	1.31	1.38	1.42	1.41

讨论: Skevington (1965) 从瑞典 Öland 地区 Hunderumian 的 *Expansus* 灰岩中采集到该种笔石, 认为其时代相当于 *Didymograptus hirundo* 带的上部, 并第一次报道了 *X. formosus* 为等称笔石式始端发育型式, 具显著胎管刺, 其对应时代为达瑞威尔期早期。Maletz (2010) 在 *Pterograptus elegans* 带也报道过该种, 并认为该种与 *X. lofuensis* 的区别在于, 笔石枝更为下斜, 胞管掩盖程度较低, 胎管刺部分斜靠在 $th1^2$ 的腹侧。*X. formosus* 与 *X. aksuensis* Chen, 2016 的笔石枝及胞管特征较为相似, 不同的是, 前者两个笔石枝的分散角相对较小, 仅为 $145-160^\circ$, 而后的两笔石枝平伸或向背侧弯曲。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

挪威剑笔石 *Xiphograptus norvegicus* (Berry, 1964)

(图版 8, 图 A-B, E, K; 插图 6.11)

1964 *Didymograptus robustus norvegicus* n. subsp., Berry, pp. 105-106, pl. 7, figs. 1-3.

1983 *Didymograptus robustus subangustus* Ge (subsp. nov.), 杨达铨等, 390 页, 图版 145, 图 12.

1988 *Xiphograptus norvegicus* (Berry); 倪寓南, 182-184 页, 图版 I, 图 2-5; 插图 2B-C.

1990 *Xiphograptus norvegicus* (Berry); 肖承协等, 134 页, 图版 21, 图 3, 8.

2006 *Xiphograptus norvegicus* (Berry); Chen et al., p. 157, figs. 6 A, B.

2016 *Xiphograptus norvegicus* (Berry); Chen et al., p. 119, figs. 6-8 E-F, I, K-L; 6-9 C; 6-10 B-I.

材料: 10 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体两枝的始部分散角为 $130-150^\circ$, 随后近乎平伸或微向上翘, 笔石

枝最长可达 10 mm 以上，第 1 个胞管处笔石枝宽约 0.6 mm，第 5 个胞管处笔石枝宽 0.7–0.8 mm，第 10 个胞管处笔石枝宽约 1 mm。胎管长 0.5–0.9 mm，口部宽约 0.3–0.4 mm，胎管刺较为粗短，长约 0.15 mm，具纤细线管，长度可达 0.85 mm。第 1 个胞管长约 0.9–1 mm，口部宽约 0.3–0.4 mm，第 5 个胞管长约 1.4–1.5 mm，口部宽约 0.45–0.55 mm，第 10 个胞管长可达 1.8 mm，口部宽约 0.7 mm。胞管倾角 25–30°，胞管掩盖程度约为 3/5。10 mm 长度内有 13–15 个胞管（表 6.17）。

表 6.17 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1-53-2)

Table 6.17 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-53-2)

标本号	2TRD						
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹
Pm007-20-1-53-2	1.2	1.3	1.31	1.42	1.51	1.49	1.53
	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹			
	1.45	1.52	1.53	1.49			

比较：当前标本与倪寓南（1988）中的模式标本相比，二者稍有差别：当前标本的胞管排列密度较大，10 mm 长度内有 13–15 个胞管，而模式标本仅有 9–11 个胞管。Maletz（1997）曾认为 *X. norvegicus* 的一枝直，而另一枝背弯是保存原因，并将其作为 *X. robustus*（Ekström, 1937）的后同义名。但陈旭等（2016）认为，*X. norvegicus* 背弯的一枝是为了保持笔石体对称，因为第二枝是倚靠在胎管一侧的，且与 *X. robustus* 相比，*X. norvegicus* 的笔石枝更窄，二者是不同的种。笔者赞同此观点。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Pterograptus elegans* 带。

舌笔石亚目 Suborder GLOSSOGRAPTINA Jaanusson, 1960

舌笔石科 Family GLOSSOGRAPTIDAE Lapworth, 1873 (emended Maletz & Mitchell, 1996)

隐笔石属 Genus *Cryptograptus* Lapworth, 1880

模式种: *Diplograptus tricornis* Carruthers, 1859

属征 (Maletz et al., 2016): 上攀舌笔石类, 两列胞管呈单肋式排列, 两枝绕胎管右旋扭转; 仅胎管口部具成对侧刺; $th1^1$ 由亚胎管生出, $th1^2$ 最初沿胎管壁向上生长, 后从背面横过胎管; 始端发育型式为等称笔石式, 笔石体生长方向为右旋; 在早期地层中发现的部分笔石种, 胎管和最初几对胞管的体壁退化, 仅由几条线或索 (lists, bars) 构成。

讨论: Bulman (1945) 初次讨论隐笔石的始端发育, 提出隐笔石胎管口部由线和索 (transverse cross-bar) 围绕构成。Finney (1978) 基于 *C. tricornis* 和 *C. marcidus* 的孤立笔石标本, 提出隐笔石的两种始端发育型式: 1, 舌笔石式的始端发育型式 (Finney, 1978, fig. 6B); 2, 不同于舌笔石式的独特类型 (Finney, 1978, fig. 6A, C)。Strachan (1985) 详细探讨了隐笔石胎管和始部胞管的生长, 并认为其分为两个阶段: 首先, 两条长而纤细的侧刺对接呈“Y”字形, 从两条侧刺上各伸出一个短小的底刺, 两底刺由弧形索连接, 形成一个不对称的口环; 然后, Y字形结构与弧形线索连接处之外又伸出一对线索, 在后面的生长阶段中连接成环。至此, 胎管和 $th1^1$ 形成, 第一个不对称的环状构造为胎管, Y字形结构的尖端代表胎管刺, 构成 Y字形的两条细索为胎管口刺, 第二个不对称的环状构造为 $th1^1$ 的口部 (图 6.5A–D)。Maletz 和 Mitchell (1996) 基于 Bulman (1945) 和 Strachan (1985) 对隐笔石始端胞管的排列以及其始端幼枝 (即线索或环状构造), 展示了 *Cryptograptus insectiformis* 和 *C. tricornis* 始部胞管出芽方式的复原图, 并认为隐笔石的始端发育型式绝大部分与舌笔石相同 (图 6.5E–F)。据此, 笔者将隐笔石属归于舌笔石科之下。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Undulograptus austrodentatus* 带至晚奥陶世凯迪阶 *Dicranograptus kirki* 带; 全球广布。

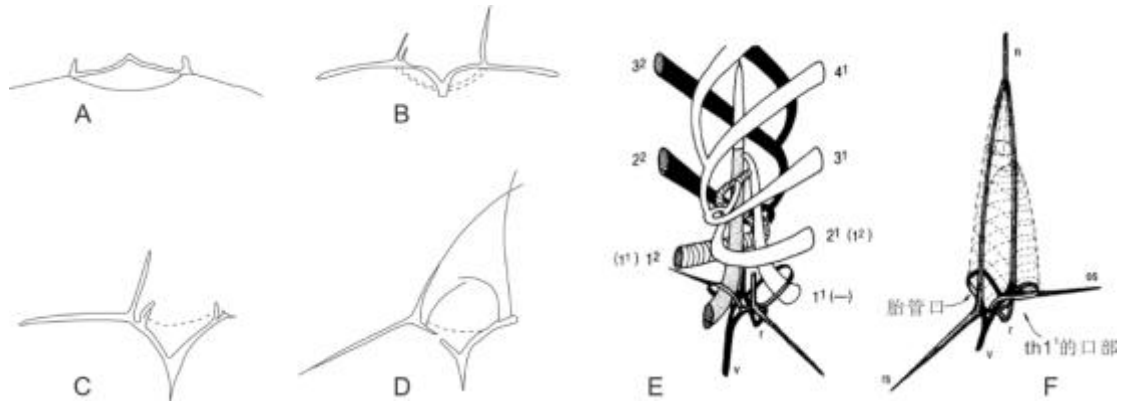


图 6.5 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers) 的胎管和始部胞管的生长过程示意图 (A–D, 据 Strachan, 1985; E–F, 据 Maletz & Mitchell, 1996)

A. Y 形胎管和向上的胎管刺; B–C. 第 1 个胞管口环的初始生长阶段; D. Th1¹ 完整的口环; E, *C. tricornis* 和 *C. insectiformis* 的生长示意图; F. *Cryptograptus* 的始端大网复原图。Figure 6.5 Sketches showing the proximal development of *Cryptograptus tricornis* (Carruthers) (A–D after Strachan, 1985; E–F after Maletz & Mitchell, 1996).

A. Y shape of sicula, the virgella pointing upward; B–C. The beginnings of the first thecal apertural ring; D. Complete ring of th1¹; E. The growth development of *C. tricornis* 和 *C. insectiformis*; F. Reconstruction of the proximal clathrium of *Cryptograptus*.

触角隐笔石 *Cryptograptus antennarius* (Hall, 1865)

(图版 9, 图 A–B, F–H; 图版 10, 图 A, J; 插图 6.6H)

1865 *Climacograptus antennarius*, Hall, p. 112, pl. 13, figs. 11–13.

1870 *Climacograptus antennaris* Hall; Nicholson, p. 382, fig. 6.

1908 *Cryptograptus antennarius* (Hall); Elles & Wood, p. 300, pl. 32, figs. 14a, d.

1962 *Cryptograptus antennarius* (Hall); 穆恩之等, 91 页, 图版 13, 图 13–14.

1982 *Climacograptus antennaris* Hall; 刘义仁、傅汉英, 444 页, 图版 285, 图 3.

材料: 30 余块标本, 碳质薄膜或黄铁矿化保存。

描述: 笔石体粗壮, 长达 25 mm, 始端近方形, 横过第 1 对胞管口处笔石体宽 0.7–0.8 mm, 横过第 5 对胞管口处笔石体宽 1.25–1.33 mm, 横过第 10 对胞管口处笔石体宽 1.28–1.38 mm, 笔石体最大体宽在中下部, 宽约 1.6 mm, 至末端,

笔石体宽度微微收缩至 1 mm 左右。笔石体内中轴笔直，常劲直伸出体外，长可达 5.7 mm，宽约 0.39 mm。胎管保存不佳，在笔石体始端中央下伸出胎管刺，长 0.3–0.36 mm；在笔石体始端的两底角各具一个长而微曲的刺，向两端斜伸，长可达 1.57 mm，两刺夹角 100–120°。胞管为直管状，外露腹缘近直，且第一对胞管的口部水平向外，其余胞管口部斜向上方，口缘平直，口尖粗壮，偶略外翻。相邻胞管间大部分掩盖。始末端胞管密度不同，始部胞管排列较为紧密，10 mm 长度内有 14–16 个胞管，末部胞管相对较疏，10 mm 长度内有 12–13 个胞管（表 6.18）。

表 6.18 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-21-48-1a2)

Table 6.18 2TRDs on the specimen (Pm007-21-48-1a2)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
Pm007-2 1-48-1a2	1	0.99	1.02	1.15	1.18	1.17	1.09	1.26	1.48
	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹
	1.55	1.53	1.58	1.39	1.61	1.68	1.66	1.68	1.68
	Th20 ¹	Th21 ¹	Th22 ¹	Th23 ¹	Th24 ¹	Th25 ¹	Th26 ¹	Th27 ¹	Th28 ¹
	1.63	1.61	1.59	1.73	1.57	1.55	1.49	1.53	

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Pterograptus elegans* 带。

北方隐笔石中国亚种 *Cryptograptus arcticus sinensis* Ni, 1991

(图版 10, 图 B–C, M; 插图 6.6E)

1959 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); 许杰, 175 页, 图版 5, 图 11–12.

1991 *Cryptograptus arcticus sinensis* subsp. nov., 倪寓南, 76–77 页, 图版 21, 图 1; 图版 22, 图 5, 7, 8, 11, 12; 插图 20.

材料：10 余块标本，均为碳质薄膜保存。

描述:笔石体较大,长达 23 mm,始端尖,横过第 1 对胞管口部的笔石体宽 0.5 mm,而后迅速增宽,横过第 5 对胞管口部的笔石体宽约 0.9 mm,此后增宽较缓,横过第 10 对胞管口部的笔石体宽约 1 mm,以致笔石体两侧近乎平行,直至末端笔石体宽度收缩,宽约 0.85 mm。中轴劲直,伸出笔石体外约 2.69 mm。胎管保存不佳,仅在笔石体中央底部有一细小底刺,长约 0.3 mm。第 1 对胞管向两侧水平开口,口尖发育,呈刺状,向外伸展。胞管倾角约 50°,胞管裸露部分呈三角形,相互掩盖约 1/2。在 10 mm 长度内有 12–14 个胞管(表 6.19)。

表 6.19 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20a-83-5a1)

Table 6.19 2TRDs on the specimen (Pm007-20a-83-5a1)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
Pm007- 20a-83- 5a1	1.19	1.17	1.3	1.33	1.3	1.34	1.31	1.41	1.42
	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹
	1.46	1.49	1.55	1.51	1.34	1.64	1.64	1.64	1.7
	Th20 ¹	Th21 ¹	Th22 ¹	Th23 ¹	Th24 ¹				
	1.61	1.54	1.67	1.71	1.63				

比较:此种笔石体宽度均匀恒定,宽不超 1.1 mm,第 1 对胞管口部水平伸展,且胞管裸露部分呈三角形,可以与该属其他种明显区别。

产地及层位:浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

细刺隐笔石 *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü, 1934)

(图版 9, 图 E)

1934 *Climacograptus? gracilicornis*, Hsü, p. 71, pl. 5, figs. 11a–i.

1947 *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü); Ruedemann, p. 445, pl. 76, figs. 42, 47.

cf. 1983 *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü); 杨达铨等, 430 页, 图版 156, 图 6.

1983 *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü); 许杰, 69 页, 图版 5, 图 11a–j.

1991 *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü); 倪寓南, 77 页, 图版 22, 图 6, 9, 10; 图版 23, 图 5, 7.

2016 *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü); Chen et al., p. 145, fig. 6-20F.

材料: 5 块标本, 均为碳质薄膜保存, 保存不佳。

描述: 笔石体长约 5.65 mm, 横过第 1 对胞管口部体宽约 0.91 mm, 向上迅速增宽到 1.45 mm。胎管保存不佳, 仅在笔石体中央底部有 3 个底刺, 中间底刺(胎管刺)较为短粗, 长约 0.49 mm, 两边底刺较为细长, 最长可达 1.96 mm, 两底刺夹角约 120°。始部第 1 对胞管开口水平向外, 其余胞管的口部均斜向上, 口穴呈椭圆形, 胞管大部分相互掩盖, 胞管腹缘近直。胞管排列较为稀疏, 5 mm 长度内有 6 对胞管。

比较: 该种笔石体以较大的体宽和细长的底刺为显著特征, 笔石体始端较宽, 可达 1 mm 以上, 且胞管排列较为稀疏。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

解氏隐笔石 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth, 1880

(图版 10, 图 D-I, K-L, N-P; 插图 6.6G, J)

1880 *Cryptograptus tricornis* var. *schaeferi*, Lapworth, pl. 5, figs. 28a-b.

1908 *Cryptograptus tricornis* var. *schaeferi* Lapworth; Elles & Wood, p. 229, pl. 32, figs. 13a-c; textfigs. 201a-b.

1931 *Cryptograptus tricornis* var. *schaeferi* Lapworth; Bulman, p. 65, pl. 6, figs. 1-5; pl. 7, fig. 3; textfig. 31.

1935 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; Harris & Thomas, p. 304, fig. 3, non. 11-12.

1960 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; Berry, p. 69, pl. 12, figs. 3-8.

1962 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; 穆恩之等, 90 页, 图版 13, 图 5-12.

1964 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; Berry, p. 117, pl. 11, figs. 7-8.

1974 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; Tzaj, p. 2, figs. 17-19.

1970 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; Skevington, p. 418, textfigs. 6a-h, 7a-d.

1990 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; 葛梅钰等, 107 页, 图版 39, 图 5, 9, 11-13.

1996 *Cryptograptus schaeferi* Lapworth; Maletz & Mitchell, p. 648, Fig. 5.1-5.11.

材料: 20 余多块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体长可达 18 mm, 宽度均匀, 两侧近于平行。横过第 1 对胞管口部的笔石体宽 0.5–1 mm, 横过第 5 对胞管口部的笔石体宽 1–1.3 mm, 横过第 10 对胞管口部的笔石体宽约 1.4 mm, 笔石体最大宽度可达 1.5 mm, 但在末部收缩, 宽不足 1 mm。中轴劲直伸出体外, 长可达 3.5 mm。胎管保存不清楚, 仅见笔石体中央底部具一尖刺 (薄片状胎管刺), 长 0.5–0.8 mm, 在其两侧各具一纤细短刺, 长 0.2–0.4 mm。第 1 对胞管向两侧水平开口, 胞管的中、末部近直管状, 胞管口缘平直、外斜。胞管倾角为 40–60°, 相邻胞管间掩盖可达 1/2 以上。胞管排列较为紧密, 10 mm 长度内有 13–14 个胞管 (表 6.20)。

表 6.20 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20a-65-5)

Table 6.20 2TRDs on the specimen (Pm007-20a-65-5)

标本号	2TRD									
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹
Pm007-20 a-65-5	1.00	1.16	1.13	1.21	1.63	1.42	1.39	1.35	1.55	1.57

比较: 该种笔石体以其胞管清楚、均匀的笔石体宽以及笔石体无长刺为显著特征。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Pterograptus elegans* 带。

三刺隐笔石 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers, 1908)

(图版 9, 图 C–D, I–N; 插图 6.6I)

1858 *Diplograptus tricornis*, Carruthers, p. 468, fig. 2.

1908 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Ruedemann, p. 443, pl. 28, figs. 1–4.

1908 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Elles & Wood, p. 296, pl. 32, figs. 12a–d.

1913 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Hadding, p. 40, pl. 2, figs. 13a–b, 14a–b.

1915 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Hadding, p. 325, pl. 6, fig. 15.

- 1934 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Hsü, p. 87, pl. 6, figs. 13a–m.
- 1944 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Bulman, p. 29, pl. 2, figs. 1–8; text-figs. 14–17.
- 1959 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Hsü, p. 171, pl. 5, figs. 11–12.
- 1962 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Mu et al., p. 91, pl. 13, figs. 15–20; pl. 14, figs. 1–7.
- 1977 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); 汪啸风等, 320页, 图版98, 图2.
- 1981 *Cryptograptus* cf. *tricornis* (Carruthers); 乔新东, 216页, 图版83, 图13.
- 1981 *Cryptograptus tricornis magnus*, 乔新东, 217页, 图版83, 图11.
- 1983 *Cryptograptus tricornis insectiformis* Ruedemann; 杨达铨等, 431页, 图版156, 图8.
- 1988 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); 黄枝高等, 103页, 图版13, 图8–9.
- 1988 *Cryptograptus tricornis insectiformis* Ruedemann; 黄枝高等, 103页, 图版13, 图10–11.
- 1988 *Cryptograptus tricornis stenus* Huang, Xiao & Xia, p. 103, pl. 14, figs. 1–2.
- 1988 *Cryptograptus tricornis tumidicaulus* Huang, Xiao & Xia, p. 104, pl. 13, fig. 12.
- 1990 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); 葛梅钰等, 107页, 图版40, 图16; 图版41, 图2, 7–8, 13; 图版42, 图2–4, 6–9, 15
- 2001 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Rushton, p. 48, figs. 3a–c.
- 2002 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); 穆恩之等, 475页, 图版137, 图12–14.
- 2002 *Cryptograptus tricornis insectiformis* Ruedemann; 穆恩之等, 475页, 图版137, 图15–16.
- 2006 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Chen et al., figs. 5B–D.
- 2016 *Cryptograptus tricornis* (Carruthers); Chen et al., pp. 148–149, textfigs. 6-19 E–G, 6-20 C–D, G–H, M–Q.

材料: 60 余块块碳质薄膜及黄铁矿化保存的标本。

描述: 笔石体大小不一, 最长可达 20 mm 以上, 宽度均匀, 两侧近于平行。横过第 1 对胞管口部的笔石体宽 0.6–0.8 mm, 横过第 5 对胞管口部的笔石体宽达 1

mm 以上。中轴劲直，伸出体外 1.5 mm，两底刺显著，但较为纤小，自笔石体始端中央向两侧下方伸展，两底刺夹角 115–120°，长度不足 1 mm。胎管保存不佳，仅在笔石体中央底部有一个楔形刺（胎管刺），长约 0.45 mm。胞管不清楚，仅在笔石体中央留有一串口孔，因此胞管的排列密度也无法准确测量。

比较：该笔石种以笔石体中央的一系列口孔为显著特征，两底刺纤小，呈 115–120° 的夹角，可较为容易得将其与该属其他笔石种区别开来。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面及桐庐县分水镇盛村、松田剖面的胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

舌笔石属 Genus *Glossograptus* Emmons, 1855

模式种：*Glossograptus ciliatus* Emmons, 1855

属征 (Maletz et al., 2016)：上攀舌笔石类，两列胞管呈单肋式和有轴笔石式排列，两枝绕胎管以右旋的生长方向生长，常形成显著的舌笔石式凸起 (bulge)；胎管口部具成对侧刺，后续胞管亦不同程度得发育出口和侧刺，刺一般较强硬；胞管口尖常外延且变形； $th1^1$ 由原胎管的中下部生出；始端发育型式为等称笔石式，笔石生长方向右旋，出芽方式为围芽式 (pericalyca) 或假围芽式 (pseudopericalyca)。

时代及分布：中奥陶世达瑞威尔阶 *Levisograptus austrodentatus* 带至晚奥陶世凯迪阶 *Dicellograptus ornatus* 带；全球广布。

武装舌笔石（相似种）*Glossograptus cf. armatus* Nicholson, 1908

（图版 11, 图 B–D; 插图 6.6A）

cf. 1908 *Glossograptus armatus* Nicholson, Elles & Wood, p. 312, pl. 33, figs. 5a–c.

1983 *Glossograptus cf. armatus* Nicholson, Elles & Wood; 杨达铨等, 431 页, 图版 156, 图 15.

材料：7 块标本，均为碳质薄膜保存，其中 2 块具完整始端。

描述：笔石体较小，最长不过 6 mm 左右，第 1 对胞管口处体宽约 0.35 mm，第 5 对胞管口处体宽 0.55–0.7 mm，笔石体两侧近于平行。始部具有 2–3 个底刺，

其一较长者约 0.2 mm。胞管口刺发育，刺纤长、微弯，长约 0.7 mm，间隔 2 个胞管具有一个粗壮的口刺。10 mm 长度内有 16–18 个胞管（表 6.21）。

表 6.21 标本两胞管重复距离测量（Pm007-20-1-47 和 Pm007-20-1-50）

Table 6.21 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-47 & Pm007-20-1-50)

标本号	2TRD					
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹
Pm007-20-1-47	0.81	0.96	0.93	1.01	1.03	
Pm007-20-1-50	0.89	1.03	1.15	1.16	1.15	1.25

比较：本种与该属其他种相比，笔石体较窄，最宽处尚不及 1 mm，且胞管排列更加紧密。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

强大舌笔石 *Glossograptus briaros* Ni, 1983

（图版 11, 图 E, G, I）

1983 *Glossograptus briaros* Ni (sp. nov.), 杨达铨等, 431 页, 图版 156, 图 16.

1983 *Glossograptus strenes* Ni; 杨达铨等, 432 页, 图版 156, 图 9.

1991 *Glossograptus briaros* Ni; 倪寓南, 79 页, 图版 24, 图 2–5, 8, 10–14.

材料：4 块标本，其中 1 块具始端。保存状况较差，无法详细展示笔石体的内部细节。

描述：笔石体粗壮，始端浑圆，体长 11 mm 以上。横过第 1 对胞管口部的笔石体宽度约为 1.3 mm，向末部迅速增宽，至第 5 对胞管口部的笔石体宽度约为 4.6 mm，最大宽度约为 5.6mm。笔石体两侧大部分近于平行，中轴在体内自由伸展，末部伸出体外。

笔石体始部有向下垂生的底刺，由于保存原因，底刺数量及长度无法确切得知。相邻胞管绝大部分相互掩盖，胞管口部微向外扩，向斜上方开口，口缘近平，

口刺强烈发育。每个胞管口部可见口刺数目为 1 个，较为粗壮，长度可达 2 mm 以上。10 mm 长度内有 16–18 个胞管。

比较：本种笔石体粗壮，始端浑圆，两侧近于平行，与本属模式种 *Glossograptus ciliatus* Emmons 最为相似，但本种胞管排列极度紧密，后者 10 mm 长度内仅有 10–11 个胞管。

产地及层位：浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Hustedograptus teretiusculus* 带。

纤毛舌笔石 *Glossograptus ciliatus* Emmons, 1856

(图版 11, 图 J)

1855 *Glossograptus ciliatus* (n. s.), Emmons, p. 108, pl. 1, fig. 25.

1855 *Glossograptus setaceus* (n. s.), Emmons, p. 236, pl. 1, fig. 20.

1875 *Glossograptus ciliatus* Emmons; Hopkinson & Lapworth, p. 659, pl. 34, fig. 7.

1908 *Glossograptus ciliatus* Emmons; Ruedemann, p. 379, pl. 26, fig. 1; textfigs. 324–325.

1947 *Glossograptus ciliatus* Emmons; Ruedemann, p. 449, pl. 77, fig. 27.

1989 *Glossograptus ciliatus* Emmons; Carter, p. B7, fig. 6L, M, 8F.

1990 *Glossograptus ciliatus* Emmons; 葛梅钰等, 97 页, 图版 35, 图 15.

材料：仅 1 块完整标本，碳质薄膜保存，保存状况不佳，笔石体内部构造细节无法详细展示。

描述：笔石体小，长舌形，长 9 mm 以上，始端浑圆，两侧近于平行，笔石体始部宽约 0.4 mm，迅速增宽至 1.9 mm 后保持不变。具中轴，在笔石体内断续可见，且伸出笔石体外。由于保存较差，胎管不清楚，在笔石体始部中央有两个向下伸展的楔形，每个楔形的顶端均具一下伸的长刺，长约 0.94 mm，在楔形两侧亦各具一下伸的长刺，长约 0.86 mm，它们共同组成笔石体的底刺。胞管处的碳质薄膜脱落殆尽，胞管形态不清楚，仅在胞管口处发育较长的口刺，长约 1.83 mm，胞管口刺细长且末端略向下弯曲，部分相邻长刺交叠错乱，相邻胞管大部分掩盖，仅露出极小部分的亚胞管。由于保存较差，胞管排列密度无法测量。

产地及层位：浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Hustedograptus teretiusculus* 带。

辛氏舌笔石 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson, 1872)

(图版 11, 图 A, K-L)

- 1872 *Diplograptus hincksii* Hopkinson, p. 507, pl. 12, fig. 9.
1876 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Lapworth, pl. 2, fig. 57.
1908 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Elles & Wood, p. 309, pl. 33, figs. 2a-j; textfigs. 205a-f.
1913 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Hadding, p. 38, taf. 2, figs. 1-7; textfig. 17.
1934 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Hsü, p. 89, pl. 6, figs. 14a-g.
1959 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); 南颐和吴兆同, 20 页, 图版 2, 图 5-6.
1962 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Skwarko, p. 226, textfig. 4, fig. 11a.
1964 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Obut & Sobolevskaya, p. 74, pl. 15, figs. 7-9.
1977 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); 汪啸风, 321 页, 图版 99, 图 2.
1981 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); 乔新东, 217 页, 图版 83, 图 16.
1983 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); 杨达铨等, 413 页, 图版 156, 图 17.
1986 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Cuerda et al., p. 10, figs. 9-11; pl. 14, figs. 3-5.
1990 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); 葛梅钰等, 99 页, 图版 35, 图 18; 图版 36, 图 2, 5
1991 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); 倪寓南, 81 页, 图版 24; 图 9, 图版 25, 图 1, 11, 14.
1998 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Maletz, p. 362, figs. 7D-E.
2005 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Ganis, p. 803, figs. 4M-U.
2016 *Glossograptus hincksii* (Hopkinson); Chen et al., pp. 136-138, textfigs. 6-16D, 6-17A-E.

材料: 6块标本, 碳质薄膜保存, 笔石体较完整, 但内部细节缺失。

描述: 笔石体长近 20 mm, 始部尖削, 宽约 0.7–0.9 mm, 向末部迅速增宽, 横过第 10 对胞管口部的笔石枝宽度达 2.57 mm, 随后缓慢增宽, 横过第 15 对胞管口部的笔石枝宽约 2.76 mm, 随后笔石枝宽度向末端微微收缩。

由于保存原因, 胎管不清晰, 仅在笔石体中央底部见一细长楔形, 长约 0.44 mm。笔石体始部具 4 个底刺, 两个较长, 其余为长度近等的短刺。相邻胞管绝大部分相互掩盖, 露出腹缘长约 0.4 mm, 口缘近直, 宽约 0.6 mm, 口刺粗壮, 长度可达 1.1 mm。胞管排列由密到疏, 始部在 10 mm 长度内有 13–14 个胞管, 而末部同等长度内有 10–12 个胞管 (表 6.22)。

表 6.22 标本两胞管重复距离测量 (SC-10-68)

Table 6.22 2TRDs on the specimen (SC-10-68)

标本号	2TRD							
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹
SC-10-68	1.24	1.29	1.24	1.22	1.52	1.41	1.47	1.50
	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹
	1.52	1.64	1.77	1.72	1.62	1.71	1.81	1.75
	Th18 ¹	Th19 ¹	Th20 ¹	Th21 ¹	Th22 ¹	Th23 ¹		
	1.71	1.75	1.87	1.84	1.73	1.96		

比较: 据 Hopkinson (1872) 对模式标本的原始描述, 该种笔石体的宽度从始部至末部逐渐增宽, 直至笔石体的末端, 只有笔石体的始部是比较尖削的。但本文的标本, 笔石体宽度却在第 15 对胞管处达到最大, 至笔石体末端微微收缩。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

小型舌笔石 *Glossograptus minor* Mu, Geh and Yin, 1962

(图版 11, 图 F, H)

1962 *Glossograptus minor* Mu, Geh and Yin, 穆恩之等, 96 页, 图版 7, 图 4–9。

1991 *Glossograptus minor* Mu, Geh and Yin; 穆恩之等, 81 页, 图版 25, 图 2-6, 插图 21.

材料: 2 块标本, 黄铁矿化保存, 受构造运动影响, 笔石体被压变形。

描述: 笔石体短小, 始端浑圆, 两侧近于平行, 体长约 4.8 mm, 始部宽约 1.36 mm, 第 5 对胞管口部笔石体宽约 2.12 mm。由于保存原因, 胎管不甚清晰, 仅在笔石体中央底部有两个底刺, 长约 0.52 mm。胞管口部斜向上, 口尖相当发育, 形态短粗并未形成口刺。除始部第一对或第二对胞管外, 其余胞管前后相互叠覆。形成单肋式笔石体。10 mm 长度内有 13-16 个胞管 (表 6.23)。

表 6.23 标本两胞管重复距离测量 (ST-2-46)

Table 6.23 2TRDs on the specimen (ST-2-46)

标本号	2TRD				
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹
ST-2-46	1.23	1.31	1.33	1.39	1.5

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带和桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

柯坪笔石属 Genus *Kalpinograptus* Jiao, 1977

模式种: *Kalpinograptus spiroptenus* Jiao, 1977

属征 (Maletz et al., 2016): 笔石体由两个分散的上斜笔石枝组成, 始部笔石枝围绕胎管右旋形成单肋舌笔石式构造; Th1¹ 由原胎管始部的吸收孔生出; 始端发育为右旋的等称笔石式。两个笔石枝始部旋扭剧烈, 呈螺锥状突起, 该结构叠覆于胎管的正反两面, 将胎管包裹于其中。细长的胞管呈直管状, 胞管末部近直, 具显著口尖。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶上部 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至晚奥陶世桑比阶 *Nemagraptus gracilis* 带; 全球广布。

卵形柯坪笔石 *Kalpinograptus ovatus* (T. S. Hall)

(图版 12, 图 C–E)

1902 *Didymograptus ovatus* n. sp., T. S. Hall, p. 33, fig. 1.

1933 *Isograptus ovatus* (T. S. Hall); Harris, p. 105, textfigs. 45–46.

?1976 *Isograptus ovatus davidensis* subsp. nov., Skevington and Jackson, p. 139, fig. 1A–C.

1989 *Kalpinograptus ovatus* (T. S. Hall); Carter, p. B7, figs. 6 D–E.

1991 *Isograptus caduceus parallelus* Ni; 倪寓南, 58 页, 图版 10, 图 3–4.

2002 *Kalpinograptus ovatus* (T. S. Hall); 穆恩之等, 369–370 页, 图版 106, 图 3–4, 8.

材料: 10 余块标本, 均为碳质薄膜保存, 由于风化较严重, 保存较差, 笔石体内部细节无法展示。

描述: 笔石体近 V 形, 始部钝三角形, 两枝上斜, 分散角 295–320°, 笔石枝微向背侧弯曲。枝长 10.3 mm, 横过第 6 个胞管口部的枝宽约为 1.76 mm, 横过第 10 个胞管口部的枝宽约为 1.61 mm。胎管被螺锥状突起覆盖, 仅外露部分线管, 线管裸露长度约 2.21 mm。由于保存较差, 胞管的结构难以辨识, 仅可看出胞管的腹缘近直, 近口部稍向内凹, 胞管口部宽约 0.68 mm, 胞管倾角 36°。第 1 对胞管的口部向下向外, 之后胞管的口部皆斜向上向外, 口缘内凹, 口尖呈显著的刺状, 胞管相互掩盖约 3/4, 始部 5 mm 内有 8 个胞管, 末部 5 mm 内有 7 个胞管。

讨论: 当前标本的特征与穆恩之等 (2002) 的 *Kalpinograptus ovatus* 相近, 与 *Apoglossograptus uniformis* Chen, 2016 相比, 当前标本的笔石枝宽较窄, 胞管倾角和胞管密度则相对较大。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

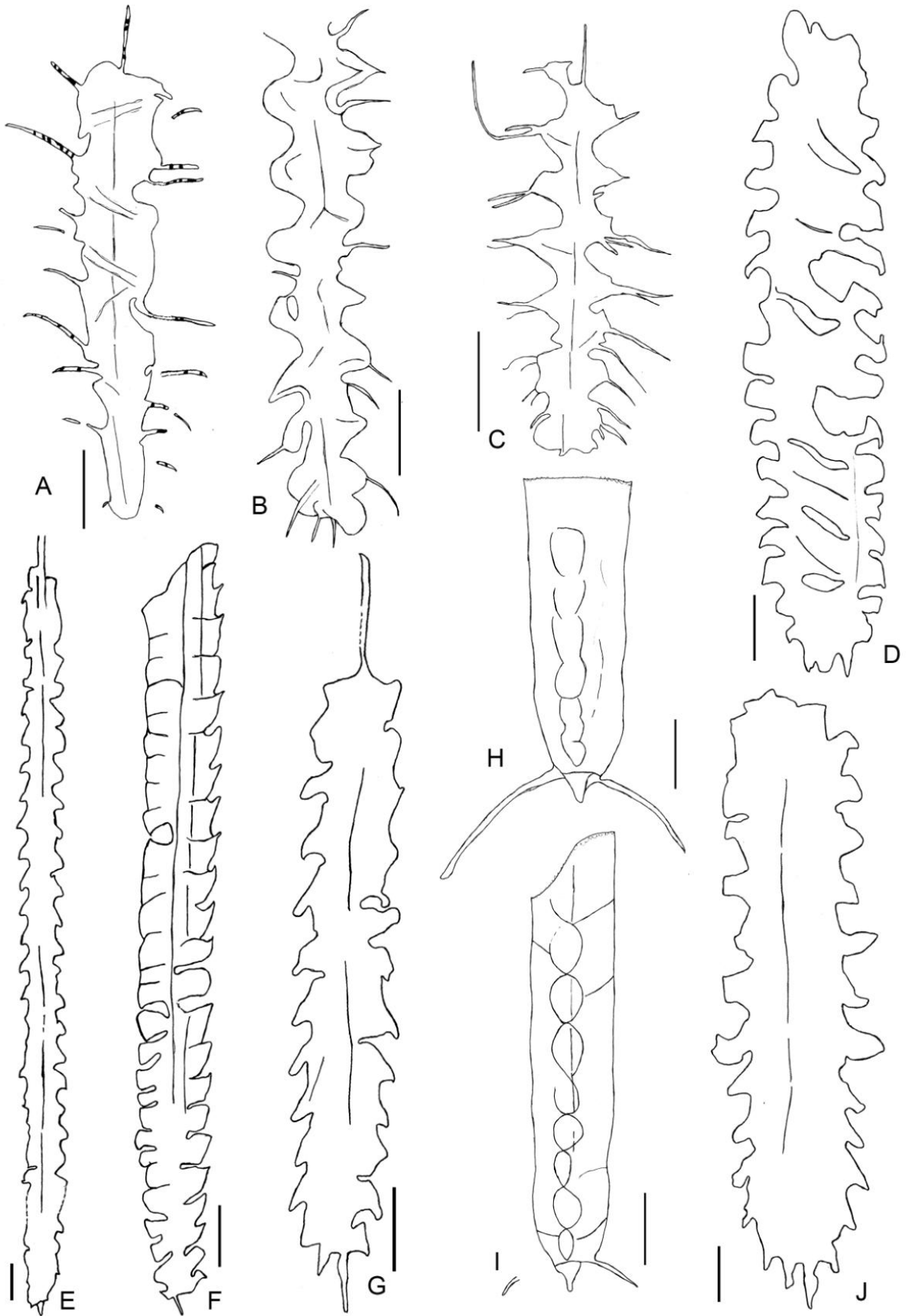


图 6.6 胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带—*Pterograptus elegans* 带中部分舌笔石类和双笔石类的素描图

Figure 6.6 Camera lucida drawings of some glossograptids and diplograptids from *Nicholsonograptus fasciculatus*–*Pterograptus elegans* biozones of the Hulo Formation.

A. *Glossograptus* cf. *armatus* Nicholson, 1908, Pm007-20-1-45-1; B–C. *Dicaulograptus hystrix* (Bulman, 1932), B. Pm007-20-1-58-4; C. Pm007-20-1-56-1; D. *Glossograptus* sp., Pm007-11-1-28-1a; E. *Cryptograptus articus sinensis* Ni, 1991, Pm007-20a-83-5a; F. *Eoglyptograptus* cf. *asymmetros* Goldman and Zhang, 2016, Pm007-20a-59-1a; G, J. *Cryptograptus schaeferi* Lapworth, 1880, G. Pm007-20a-20-5a; J. Pm007-20a-70-3; H. *Cryptograptus antennarius* (Hall, 1865), Pm007-21-8-1b; I. *Cryptograptus tricornis* (Carruthers, 1859), Pm007-21-11.

有轴亚目 Suborder AXONOPHORA Frech, 1897

双笔石次目 Infraorder DIPLOGRAPTINA Lapworth, 1880e

双头笔石科 Family Dicranograptidae Lapworth, 1873b

双头笔石亚科 Subfamily DICRANOGRAPTINAE Lapworth, 1873b

双孔笔石属 *Dicaulograptus* Richards and Bulman, 1965, (emend. Mitchell, 1988)

模式种: *Lasiograptus hystrix* Bulman, 1932

属征: 笔石体多刺, 体壁退化并具大网, 胞管口部内转且呈强烈的 S 形。

讨论: Bulman (1932) 描述 *Lasiograptus hystrix* Bulman 时, 认为该种多刺, 笔石体体壁退化并具大网 (clathria)。这些特征使得多位学者认为该种与类细网笔石的毛笔石类有较近的系统发育关系 (Bulman, 1932; Strachan, 1976)。Richards 和 Bulman (1965) 认为该种具有双头笔石类的某些特征, 致使其与毛笔石的亲缘关系不定, 将此种分离出毛笔石亚科, 并建立新属 *Dicaulograptus*。*D. hystrix* 除多刺之外, 其胞管呈强烈的 S 形、口部内转, 另外其最典型的特征是 $th2^1$ 及其后胞管的近口部具显著侧开口 (详见图 6.7-8, 9)。侧开口的轮廓较不规则, 边缘参差不齐, 且其周边区域的纺锤条亦较疏。在 *D. hystrix* 中, $Th1^1$ 和 $th1^2$ 的胞管口部宽而椭圆, 具成对胞管口刺, 却均不具侧开口。由于 *D. hystrix* 的始末端胞管形态保持一致, 结合胞管口部的侧开口的体壁结构特征, Mitchell (1988) 认为这些侧开口是由胞管口部增生的体壁 (extra-apertural walls) 形成的。这些

体壁先绕胞管口先形成一个腔室 (chamber) (见于图 6.7-7, 10), 而后体壁接触到后续胞管的腹缘时又形成一个裂缝样的二级开口 (slit-like secondary aperture)。而 Finney (1985, p. 368) 却认为侧开口的形成过程与之后胞管的亚胞管壁无关。但具体的形成过程与原因仍未知。

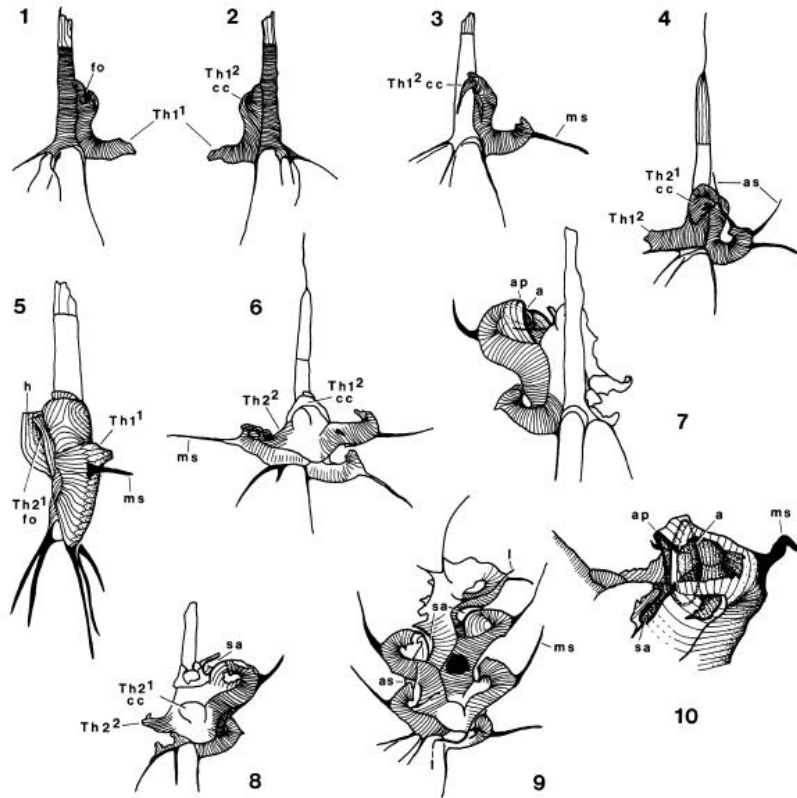


图 6.7 *Dicaulograptus hystrix* (Bulman, 1932)的始端发育型式过程示意图(Mitchell, 1988)
 1—2. $th1^2$ 的初生孔位于 $th1^1$ 的原胞管处; 3. 卷芽式胞管 $th1^2$ 的横管(cc)和 $th2^1$ 兜帽状结构的早期发育; 4. $Th2^1$ 横管发育的后期阶段; 5. $Th2^1$ 兜帽状结构的右旋初始发育; 6. 展示成对的 $th2^1$ 和 $th2^2$; 7. $Th2^1$ 强烈 S 形弯曲的成熟胞管, 图示胞管口部突起(ap); 8. 在胞管口部及 $th3^1$ 肋索 (pleural list)之间形成的二级口(sa); 9. 双芽胞管 $th2^1$ 的始部及二级口的发育; 10. 图示内卷的胞管口. 缩写词含义: fo—foramen, 吸收孔; cc—crossing canal, 横管; ms—mesial spine, 腹缘中刺; as—apertural spine, 口刺; ap—apertural processes, 口部突起; a—aperture, 口部; sa—secondary aperture, 二级口.

Figure 6.7 Sketches showing the proximal development of *Dicaulograptus hystrix* (Bulman, 1932) (after Mitchell, 1988).

1–2. Location of th1² foramen high on th1¹ protheca; 3. Streptoblastic th1² crossing canal and early phase of development of th2¹ hood; 4. slightly later stage of th2¹ crossing canal; 5. right-handed origin of th2¹ hood; 6. exhibiting paired th2¹ and th2²; 7. strongly sigmoidal mature th2¹ with apertural chamber bounded by apertural processes and enclosing thecal aperture; 8. secondary aperture formed between apertural process and pleural list of th3¹; 9. proximal fragment showing dicalyca th2¹ and development of secondary apertures; 10. Structure of apertural chamber and introverted aperture visible through broken ventral wall of theca. Abbreviations: fo—foramen; cc—crossing canal; ms—mesial spine; as—apertural spine; ap—apertural processes; a—aperture; sa—secondary aperture.

豪猪双孔笔石 *Dicaulograptus hystrix* (Bulman, 1932)

(图版 19, 图 A–L; 插图 6.6B–C)

1932 *Lasiograptus hystrix* n. sp., Bulman, p. 29, pl. 8, figs. 1–16; pl. 9, figs. 1–11; textfigs. 16–18.

1981 *Dicaulograptus sinensis* Qiao (sp. nov.), 乔新东, 257 页, 图版 90, 图 7–9.

1983 *Dicaulograptus hystrix* (Bulman); 杨达铨等, 488 页, 图版 170, 图 9, 12.

1991 *Dicaulograptus hystrix* (Bulman); 倪寓南, 96–97 页, 图版 35, 图 6, 24–26.

材料: 30 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体细小, 通常在 10 mm 以下, 始部宽约 0.42–0.65 mm, 迅速增宽至 0.83–1.16 mm, 笔石体大部分两侧近于平行。胎管刺及口刺发育。两侧胞管交错排列, 胞管腹缘弯曲, 自由腹缘外凸, 口微内卷, 口穴深, 相互掩盖少, 胞管口刺及腹缘中刺十分发育, 向上微弯, 长可达 0.8 mm。5 mm 长度内有 8 对胞管(表 6.24)。

表 6.24 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1-8-2a, Pm007-20-1-56-1 和 Pm007-20-1-58-4)

Table 6.24 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-8-2a, Pm007-20-1-56-1, Pm007-20-1-58-4)

标本号	2TRD					
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²

Pm007-20-1-8-2a	0.78	0.85	0.86	0.92	0.91	1.01
Pm007-20-1-56-1	0.76	0.98	0.95	0.97	1.12	1.19
Pm007-20-1-58-4	0.95	0.99	1.1	1.12	1.13	1.14

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

江西笔石属 Genus *Jiangxigraptus* Yu & Fang, 1966, emend. Goldman in Chen et al., 2016

模式种：*Jiangxigraptus mui* Yu & Fang, 1966

属征（Chen et al., 2016）：笔石体两枝水平至上斜，原胞管褶发育，胞管口部孤立，胎管常斜向 $th1^2$ 一侧，但少数情况下仍可直立。Th1¹ 由亚胎管上部生出，第 1 对胞管呈 U 形，口部向上，始端发育型式为 A 型。包括所有具有两个单列笔石枝的、从水平至上斜方向伸出的双笔石类。

讨论：Finney（1977）根据不同的形态特征，将 *Dicellograptus* 分为胎管长直、第 1 对胞管水平生长、原胞管褶弱且笔石枝细长的 *elegans* 类型，具“U”形的向上生长的第 1 对胞管、原胞管褶强烈且笔石枝较强壮的 *vagus* 类型。俞剑华和方一亭（1966）以 *Jiangxigraptus mui* Yu & Fang, 1966 为模式种建立 *Jiangxigraptus* 属，包括了具原胞管褶的叉笔石类，模式种 *J. mui* 和 *J. vagus* 相似，只不过具有更强壮的原胞管褶且前 3-4 对胞管具腹刺。葛梅钰（见于穆恩之等，2002）将胎管斜卧于 $th1^2$ 背侧之上的叉笔石类另建新科-斜靠笔石科（*Incumbograptidae*）及三个新属。马譔等（2015）对 *Ningxiagraptus* 的分类位置进行厘定，认为具有与 *Dicellograptus* 类似的始端发育特征，从而将其归入有轴笔石亚目的双头笔石超科。陈旭等（2016）认为胎管的倾斜固然是重要的分类特征，但仍不到建立新科和三个新属的重要水平，仍将斜靠笔石科的三个新属作为 *Jiangxigraptus* 的后同义名，并将具有纤细且上斜的单列枝、简单而不孤立口部的笔石归入 *Ningxiagraptus*，将具有强烈原胞管褶、第 1 对胞管呈“U”形、笔石体始端呈“V”形的种划入 *Jiangxigraptus*。

值得指出的是, *Jiangxigraptus* 的原胞管褶与两列的双笔石类的同名构造存在区别。双笔石类的“原胞管褶”指的是原胞管增生时向后生长而形成的原胞管隔壁 (prothecal septum) 且与笔石体中隔壁相连; 而 *Jiangxigraptus* 的原胞管褶指的是围绕原胞管隔壁生长而成的“褶”。关于 *Jiangxigraptus* 的原胞管褶具体的形成过程, James (1965, textfigs. 4–5, 9–10) 和 Finney (1977, textfig. 46) 分别描述报道过: 前一胞管末端的背侧是略微向上扬起的, 原胞管初呈兜帽状, 后从芽孔末端背侧生出, 而后沿腹缘向后生长, 原胞管沿着前一亚胞管的背缘生长, 因褶叠的原胞管褶而在两胞管间形成胞管间壁 (interthecal septum), 每个原胞管都会因此形成瘤节, 这就是原胞管褶。

廓氏江西笔石 *Jiangxigraptus gurleyi* (Lapworth, 1896)

(图版 13, 图 A–D)

1896 *Dicellograptus gurleyi* Lapworth sp. nov.; Gurley, p. 70.

1908 *Dicellograptus gurleyi* Lapworth; Ruedemann, p. 303, pl. 19, figs. 7–9; text-figs. 223, 225–228, non-fig. 224.

1947 *Dicellograptus gurleyi* Lapworth; Ruedemann, p. 382, pl. 63, figs. 21–26, 28–33, non-fig. 27.

1977 *Dicellograptus gurleyi* Lapworth; Finney, p. 227, figs. 27–28, 39–42.

1996 *Dicellograptus gurleryi gurleyi* Lapworth; Churkin & Carter, p. 47, figs. 32J, 33A–B, E–F.

2006 *Dicellograptus gurleyi* Lapworth; Chen et al., fig. 6E, G.

2016 *Jiangxigraptus gurleyi* (Lapworth); Chen et al., p. 182, textfigs. 6–34E, H–J; 6-37A–D.

材料: 10 余块碳质薄膜标本, 严重挤压变形, 保存状况较差。

描述: 笔石体两枝交错呈 8 字形, 始端宽约 0.57 mm, 向末端缓慢增至最大宽度 0.6 mm, 两枝分散角约为 330–340°, 笔石枝末端向背侧弯曲并交错。由于保存较差, 在笔石体始端时见原胞管褶。胞管为典型的叉笔石式。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 带。

楔形江西笔石 *Jiangxigraptus sextans* (Hall, 1847)

(图版 13, 图 E)

- 1847 *Graptolithus sextans* Hall, p. 273, pl. 74, fig. 3a-e.
- 1904 *Dicellograptus sextans* (Hall); Elles and Wood, p. 153, pl. 21, fig. 1a-e.
- 1908 *Dicellograptus sextans* (Hall); Ruedemann, p. 306, pl. 19. fig. 1; text-figs. 229-230.
- 1908 *Dicellograptus sextans* var. *tortus* Ruedemann, p. 309, fig. 232.
- 1947 *Dicellograptus sextans* (Hall); Ruedemann, p. 386, pl. 64, figs. 28-31.
- 1947 *Dicellograptus sextans* var. *tortus* Ruedemann; Ruedemann, pl. 64, fig. 36.
- 1963 *Dicellograptus sextans* (Hall); Ross & Berry, p. 106, pl. 6, figs. 10-11, 22.
- 1957 *Dicellograptus sextans* (Hall); Hong, p. 480, pl. 2, fig. 1a-c.
- 1962 *Dicellograptus sextans* (Hall); Mu & Chen, p. 54, pl. 21, figs. 5, 15.
- 1963a *Dicellograptus sextans* (Hall); Ge, p. 81, pl. 2, fig. 18; text-fig. 5a.
- 1974 *Dicellograptus sextans* (Hall); 穆恩之, 159 页, 图版 69, 图 3.
- 1977 *Dicellograptus sextans* (Hall); Wang et al., p. 311, pl. 95, fig. 9.
- 1978 *Dicellograptus sextans* (Hall); Wang et al., p. 195, pl. 43, fig. 2.
- 1978 *Dicellograptus sextans* (Hall); Wang & Zhao, p. 622, pl. 203, fig. 1.
- 1981 *Dicellograptus* cf. *sextans* (Hall); 乔新东, 233 页, 图版 82, 图 8.
- 1982 *Dicellograptus sextans* (Hall); 夏广胜, 46 页, 图版 10, 图 7.
- 1983 *Dicellograptus sextans* (Hall); 杨达铨等, 418 页, 图版 152, 图 12.
- 1986 *Dicellograptus sextans* (Hall); Strachan, p. 29, pl. 3, fig. 2; pl. 4, fig. 2; text-figs. 22-23.
- 1988 *Dicellograptus sextans* (Hall); 黄枝高等, 92 页, 图版 10, 图 2-3.
- 1988 *Dicellograptus decrescentis* Huang et al., p. 86, pl. 7, figs. 6-7.
- 1989 *Dicellograptus sextans* (Hall); Hughes, pl. 41, text-figs. a-c.
- 1991 *Dicellograptus sextans* (Hall); 倪寓南, 73 页, 图版 18, 图 1, 7, 9-10.
- 2002 *Aclistograptus sextans* (Hall), 穆恩之等, 442 页, 图版 127, 图 1; 图版 129, 图 9.
- 2006 *Dicellograptus sextans* (Hall); Chen et al., fig. 6D, F.

2016 *Dicellograptus sextans* (Hall); Chen et al., pp. 191-195, textfigs. 6-42L, O-P, R-S; 6-43A-E.

材料: 仅 3 块标本, 碳质薄膜保存, 严重挤压变形, 保存状况较差。

描述: 笔石枝始端宽约 0.47 mm, 向末端缓慢增至最大宽度 0.53 mm, 两枝分散角约为 310–320°, 笔石枝末端向背侧弯曲。当前标本可见腹刺发育。原胞管褶发育, 突出于胞管背缘之上, 形成细小瘤节。胞管为典型的叉笔石式, 具原胞管褶, 胞管口部孤立且内转, 口穴窄深。10 mm 内有 9-12 个胞管 (表 6.25)。

表 6.25 标本两胞管重复距离测量 (ST-1-68-1)

Table 6.25 2TRDs on the specimen (ST-1-68-1)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
ST-1-68-1	1.36	1.51	1.67	1.81	1.89	1.89	2.01	2.0	2.33

比较: 当前标本的腹刺较多, 这一特征可与属内其他种显著区分。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 带。

蜿蜒江西笔石 *Jiangxigraptus vagus* (Hadding, 1913)

(图版 13, 图 F–G)

1913 *Dicellograptus vagus*, Hadding, p. 53, tafl. 4, figs. 15–19.

1983 *Dicellograptus intermedius* Yang (sp. nov.), 杨达铨等, 417 页, 图版 152, 图 2, 插图 3.

2007 *Dicellograptus vagus* Hadding; Maletz et al., text-fig. 4L, O.

2016 *Dicellograptus vagus* (Hadding); Chen et al., p. 197-199, textfigs. 6-45A–G, J; 6-46A–D, G.

材料: 十余块碳质薄膜保存的标本, 受到严重挤压变形, 保存状况较差。

描述: 笔石体两枝纤细而上曲, 始端窄圆。始部两枝近于平行, 至第 5-6 对胞管开始向外弯曲, 两枝分散角为 310-330°。笔石体始部在第 2 个胞管处宽约 0.31 mm, 增宽较慢, 最大宽度仅 0.38 mm。胎管窄且长, 直立于两笔石枝中央, 长约 1.96 mm, 线管长约 0.65 mm, 胎管刺短小。胞管为典型的叉笔石式, 具强烈的原胞管褶。胞管的膝上腹缘近直, 与枝的背缘近于平行。胞管口部孤立、内转, 口穴窄而深。由于保存较差, 胞管密度未测。

比较: 当前标本的一般特征与 *J. gurleyi* Ruedemann 和 *J. mui* Yu & Fang 较为相似。但是, 与 *J. gurleyi* Ruedemann 相比, 本种的笔石枝上曲、膝上腹缘较直、胎管直立于两枝中央; 而 *J. sextans* (Hall) 笔石体的腹刺十分发育。

产地及层位: 浙江省桐庐县松田镇松田剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 带。

假断笔石属 Genus *Pseudazygograptus* Mu, Li and Ge, 1960

模式种: *Azygograptus incurvus* Ekström, 1937

属征: 笔石体仅具一枝, 胞管为叉笔石式, 第 1 个胞管由胎管下部生出, 原胞管褶不发育。

讨论: 陈旭等 (Chen et al., 2016) 根据当时标本, 认为 *Pseudazygograptus* 的胞管为简单的叉笔石式, 将该属归入双头笔石科 (Dicranograptidae)。

内曲假断笔石 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström, 1937)

(图版 14, 图 A-D)

1937 *Azygograptus incurvus* sp. nov., Ekström, p. 33, pl. 6, figs. 7-20.

1960 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström); Mu et al., p. 30, pl. 1, figs. 8-11.

1980 *Azygograptus incurvus* Ekström; Finney, p. 1199, pl. 1, fig. 2; text-figs. 9-10.

1981 *Pseudazygograptus erectus* Qiao, 乔新东, 226 页, 图版 81, 图 9, 20.

1983 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström); 杨达铨等, 409 页, 图版 151, 图 4.

1985 *Azygograptus incurvus* Ekström; Lenz & Chen, pl. 1, figs. 6-9, 14.

1988 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström); 黄枝高等, 72 页, 图版 2, 图 11-13; 图版 4, 图 6b; 插图 1D.

1988 *Pseudazygograptus aduncatus*, 黄枝高等, 71 页, 图版 2, 图 3, 9; 插图 1C.

- 1988 *Pseudazygograptus licinus*, 黄枝高等 72 页, 图版 3, 图 6-7; 插图 1E.
- 1988 *Pseudazygograptus orthacclivous*, 黄枝高等, 72 页, 图版 3, 图 4-5; 图版 5, 图 6b; 插图 1A-B.
- 1988 *Pseudazygograptus semicircularis*, 黄枝高等, 74 页, 图版 3, 图 8.
- 1991 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström); 倪寓南, 62 页, 图版 11, 图 7-8, 10.
- 2006 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström); Chen et al., fig. 7E.
- 2016 *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström); Chen et al., pp. 209-211, textfigs. 6-52D-O; 6-53A-G.

材料: 8 块标本, 碳质薄膜保存, 受到挤压变形, 保存状况不佳。

描述: 笔石体由胎管和单个笔石枝构成。笔石枝由亚胎管下部伸出, 笔石枝长约 6.96 mm, 始端宽约 0.12 mm, 之后向末端逐渐增至最大宽度 0.41 mm。胎管为细小的锥状体, 长 1.33 mm, 宽约 0.11 mm。第 1 个胞管沿胎管下延至胎管口缘之下, 急转向外向上伸出, 其后的胞管向上生长并向腹侧弯曲, 致使笔石枝呈 V 形。限于保存状况, 胞管细节不清晰, 因此胞管密度未测量。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 带。

双笔石科 Family DIPLOGRAPTIDAE Lapworth, 1873b

赫斯特笔石属 Genus *Hustedograptus* Mitchell, 1987

模式种: *Diplograptus uplandicus* Wiman, 1895

属征 (Mitchell, 1987): 笔石体始部较宽且不对称, 具 A 型始端发育型式, 且 $th2^1$ 的横管的向下生段比较短; 胎管具简单口部, 时具成对侧垂 (lappet) 或反胎管刺 (antivirgellar spines); 始部胞管为圆滑的 S 形雕笔石式, 末部为直笔石式; 胞管口部垂直于笔石体轴向或稍内屈, 在口部侧缘具有明显的成对尖突或刺, 且胞管口部腹缘较凹; 中隔壁较直, $th2^1$ 或之后的一个胞管为双芽胞管。

讨论: Mitchell (1987, textfig. 2) 指出 Wiman (1895) 对 *Diplograptus uplandicus* 的始部构造的描述不准确, 从而根据大量保存精美的孤立标本对该种进行重新描述并绘图示意。*Hustedograptus* 与 *Orthograptus* Lapworth 相比: 后者始端发育型式为具 G 型, 而前者则是与之迥然相异的 A 型, 胞管为雕笔石式; 在笔石体正

面, *Hustedograptus* 的胎管仅在 $th1^2$ 的胞管口高度处出露; *Hustedograptus* 的双芽胞管通常为第 2 个或紧接其后的 1 个胞管, 而 *Orthograptus* 的双芽胞管则相对出现较晚, 其模式种的双芽胞管为 $th5^2$ 或之后的 1 个胞管; *Orthograptus* 常具成对的反胎管刺, *Hustedograptus* 则缺失。与 *Oelandograptus* Mitchell, 1987 相比, *Hustedograptus* 的雕笔石式胞管更为典型, 始端更加不对称, 胞管口部具明显尖突, 且中隔壁较直。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Holmograptus lentus* 带至晚奥陶世桑比阶 *Nemagraptus gracilis* 带; 全球广布。

圆滑赫斯特笔石 *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger, 1840)

(图版 14, 图 E-G; 插图 6.9F)

1882 *Diplograptus teretiusculus* Hisinger; Tullberg, p. 18, pl. 2, figs. 1-7.

?1907 *Diplograptus* (*Glyptograptus*) *teretiusculus* (Hisinger); Elles & Wood, p. 250, pl. 31, fig. 1a-e; text-figs. 171a-d.

p1913 *Diplograptus teretiusculus* Hisinger; Hadding, p. 43, pl. 2, figs. 15-20.

p1947 *Diplograptus* (*Glyptograptus*) *teretiusculus* (Hisinger); Ruedemann, p. 408, pl. 69, figs. 35-45.

1960 *Glyptograptus* cf. *teretiusculus*(Hisinger); Jaanusson, p. 322, pl. 3, figs. 10-11.

1960 *Glyptograptus cernuus* n. sp. Jaanusson; Jaanusson, p. 324, pl. 3, fig. 9; text-fig. 6A.

1963 *Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger); 李积金, 557 页, 图版 I, 图 6-7; 插图 2a-b.

1964 *Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger); Berry, p. 147, pl. 15, figs. 4-6.

1978 *Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger); 王刚和赵裕亭, 635 页, 图版 205, 图 12-13.

1981 *Glyptograptus yinganensis* Qiao (sp. nov.), 乔新东, 237 页, 图版 90, 图 1.

1981 *Glyptograptus quadrioides* Qiao (sp. nov.), 乔新东, 237 页, 图版 90, 图 2, 20.

1987 *Hustedograptus teretiusculus* sensu Jaanusson (1960); Mitchell, p.380, figs. 2L, M.

1991 *Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger); 倪寓南, 84 页, 图版 27, 图 14, 15.

1997a *Hustedograptus teretiusculus* sensu Jaanusson (1960); Maletz, p. 39, pl. 2, fig. H; pl. 7, figs. F-G; text-figs. 16A-B; 17A-H.

- 1997b *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Maletz, p. 33, figs. 3R, S.
- 2004 *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Williams et al., p. 104, figs. 3g–h.
- 2006 *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Chen et al., p. 156, figs. 2J–K.
- 2009a *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Zhang et al., p. 37, figs. 2G, H, M.
- 2009b *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Zhang et al., p. 321, figs. 5G, H, M; 8A–E, G–H.
- 2010 *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); 陈旭等, 1627 页, 图 3O.
- 2011 *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Chen et al., p. 118, figs. 7 K, P, Q; figs. 8D, P.
- 2016 *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger); Chen et al., pp. 240–245, textfigs. 6–67 A–F, H–I; 6–68 A–I, K–L; 6–69A–B.

材料: 十余块碳质薄膜标本, 部分受到挤压变形。

描述: 笔石体始端强烈不对称, 发育胎管刺及第 1 对胞管的亚口刺, 无反胎管口刺。笔石体长约 7.78–15.86 mm, 在 1 对胞管口处宽约 0.9–1.37 mm, 迅速增宽至 1.37–2.69 mm 后保持宽度不变。胎管刺长约 0.77 mm, $th1^1$ 自亚胎管中部伸出, 向下至胎管口部或胎管刺基部转曲向上, 致使 $th1^1$ 呈 J 形。 $Th1^2$ 自 $th1^1$ 左侧伸出, 向下横过胎管并迅速转曲向上, 造成笔石体始端的极度不对称。胞管为雕笔石式, 胞管腹缘呈 S 形, 口部具细小口尖。中隔壁完整。始部 5 mm 内有 7 对胞管 (表 6.26)。

表 6.26 标本两胞管重复距离测量 (ST-1-73a)

Table 6.26 2TRDs on the specimen (ST-1-73a)

标本号	2TRD					
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹
ST-1-73a	1.48	1.44	1.56	1.65	1.8	1.74

讨论: *H. teretiusculus* 始建于 1840 年, 近 180 年来广为沿用。由于不同笔石学者对该种的鉴定特征所持标准不同, 致使该种各项特征的参数度量变化范围较大。

Jaanusson (1960)、Mitchell (1987) 和 Maletz (1997) 等都对该种的立体标本的始端发育过程进行过详细描述, 其中 Maletz (1997) 中的鉴定特征主要是结合 Jaanusson (1960) 和 Mitchell (1987) 的观点, 即该种的主要特征是始端纤细且极不对称、末端笔石宽度明显大于始端、笔石枝的两侧近于平行。本论文依循 Maletz (1997) 的分类意见。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 “*Hustedograptus teretiusculus* 带”, 及松田剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 带。

始雕笔石属 Genus *Eoglyptograptus* Mitchell, 1987

模式种: *Eoglyptograptus gerhardi* Maletz, 2011

属征 (Maletz et al., 2019): 笔石体始端较窄且不对称, 始部宽圆, 具胎管刺, B 型始端发育型式; 中隔壁竖直或呈波状折曲; 胞管为雕笔石式, 胞管中部具较缓的膝部, 胞管掩盖程度约占其总长的一半, 口部较尖; $th2^1$ 或之后一个胞管为双芽胞管; $th1^1$ 具近口刺。

讨论: Mitchell (1987) 在建立此属时指出: Skevington (1965, textfig. 61a) 对 *Eoglyptograptus dentatus* 标本的描述是不准确的, 在其描述中, $th2^2$ 显示具横管, 但实际上却不具横管, 且文中描述的始端构造与图 62a 所示意的结构完全不符, 亦与 Bulman (1936, 1963a) 的蜡模标本所展示的结构信息不符; *Eoglyptograptus* 与 *Glyptograptus* 及其类似属种的主要区别在于始端发育构造。*E. dentatus* 和 *E. cernuus* 的胞管常具口尖, 而 *Glyptograptus* 的狭义属种却不具此结构, 其始端较窄, 且发育型式为 H 型 (Mitchell, 1987)。

Maletz (1997) 指出, Mitchell (1987) 主要根据 *Proclimacograptus angustatus* (Ekström) 的 3 块标本及 *E. dentatus* sensu Bulman 的 2 块标本建立了 B 型始端发育型式, 但这几块的标本保存均较差。Maletz (1997) 又指出 *Eoglyptograptus* 的始端构造与具 A 型发育型式的 *Hustedograptus teretiusculus* 及 *H. vikarbyensis* 近似, 猜测 *Eoglyptograptus* 有向 Orthograptinae 初步过渡的可能, 但仍需更多保存更佳的标本及对 B 型始端发育型式更精准的描述以加证实。A 型与 B 型发育型式的主要区别在于, A 型具有连接 $th2^1$ 和 $th2^2$ 着生位置的向上生长的凸起, 且 *Hustedograptus* 的始端亦不对称。

时代及分布：中奥陶世达瑞威尔阶 *Holmograptus lentus* 带–*Jiangxigraptus vagus* 带；分布于中国、英国、挪威和瑞典。

不对称始雕笔石（相似种）*Eoglyptograptus cf. asymmetros* Goldman & Zhang, 2016
（图版 15, 图 A–D; 插图 6.5F）

cf. 1997 *Eoglyptograptus* sp. 2; Maletz, pp. 47–48, pl. 2, fig. E; pl. 7, figs. D–E; text-figs. 16C, G; 20C, I.

cf. 1997 *Eoglyptograptus dentatus* (Brongniart) *sensu* Bulman; Maletz, p. 45, pl. 2, figs. A–D, F, J; pl. 6, fig. H; pl. 7, figs. H, K; text-figs. 16F, 20A, B, D–H.

cf. 2009 *Eoglyptograptus dentatus* (Brongniart) *sensu* Bulman; Zhang et al., p. 324, figs. 5P, 7I, J.

cf. 2011 *Eoglyptograptus* sp. cf. *E. gerhardi* Maletz (= 1997 *Eoglyptograptus dentatus* (Brongniart) *sensu* Bulman); Maletz, p. 862, text-figs. 2L, 4L, 6F–G, 7A–C, E–H.

cf. 2016 *Eoglyptograptus asymmetros* Goldman & Zhang (sp. nov.), Chen et al., p. 245, figs. 6-71A–H.

材料：十余块碳质薄膜标本，笔石体稍有挤压变形。

描述：笔石体始端不对称，宽约 0.6 mm，在第 8 对胞管处增至最大宽度，约 1.31 mm。中隔壁完整，呈微波状弯曲。胎管在 $th1^2$ 的口部位置开始被覆盖，具胎管刺。胞管为雕笔石式，胞管口部稍向内卷，具细小口尖，口穴内斜，与笔石体轴向成锐角。胞管中部具较缓的膝部， $th1^1$ 呈“丁”字形并具短小口刺。在笔石体始部 5 mm 内有 10 对胞管（表 6.27）。

表 6.27 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-a-60-1)

Table 6.27 2TRDs on the specimen (Pm007-20-a-60-1)

标本号	2TRD							
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹
Pm007-	0.88	0.9	0.94	1.02	1.06	1.05	1.08	1.19

20-a-60	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	
-1	1.23	1.15	1.06	1.12	1.22	1.19	1.2	

讨论: 与模式标本相比, 当前标本的胞管密度更大, 且首现层位较低, 故笔者在此将其定为 *Eoglyptograptus cf. asymmetros* Goldman & Zhang, 2016。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

栅笔石科 Family CLIMACOGRAPTIDAE Frech, 1897

栅笔石属 Genus *Climacograptus* Hall, 1965

模式种: *Graptolithus bicornis* Hall, 1848

属征 (Mitchell, 1987): 胞管栅笔石式, 口穴半圆形、较深、无口尖, 与中轴几乎垂直, 膝上腹缘近直且膝角明显, 但不具膝檐 (genicular flange)。始端近圆却较窄, D 型始端发育型式。胎管向其背侧强烈偏斜, 常缺少原胎管, 具明显胎管刺。笔石体的中隔壁竖直或呈锯齿状折曲。Th2² 通常为双芽胞管。

讨论: 虽同具栅笔石式胞管, *Climacograptus* 与 *Pseudamplexograptus* 却明显不同, 后者具 C 型始端发育型式, 始端宽圆, 且笔石体更宽。与 *Pseudoclimacograptus* 相比, *Climacograptus* 的所有笔石种, 除始端几对胞管处的中隔壁呈波状折曲外, 之后的中隔壁均竖直。

壮尾栅笔石 (相似种) *Climacograptus cf. forticaudatus* Hsü, 1934

(图版 15, 图 J)

cf. 1934 *Climacograptus forticaudatus* (sp. nov.), Hsü, p. 62, pl. 5, figs. 1a-c.

cf. 1983 *Climacograptus forticaudatus* Hsü; 杨达铨等, 448 页, 图版 161, 图 8.

cf. 1988 *Climacograptus forticaudatus* Hsü; 黄枝高等, 133 页, 图版 21, 图 13.

cf. 1991 *Climacograptus forticaudatus* Hsü; 倪寓南, 93 页, 图版 33, 图 8; 图版 34, 图 1, 3, 14.

材料: 3 块碳质薄膜标本, 保存状况不佳。

描述: 笔石体长 12.85 mm, 在第 1 对胞管口处宽约 0.72 mm, 之后缓慢增宽至 1.5 mm。胎管刺长约 1.45 mm。胞管为栅笔石式, 膝上腹缘近直、稍向内斜, 膝下腹缘近水平, 膝角明显, 胞管口缘与笔石体轴向垂直或呈钝角, 胞管口穴深度占笔石体宽度的 1/4。始部 5 mm 内有 8 对胞管, 10 mm 长度内有 16 个胞管 (表 6.28)。

表 6.28 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-2-1-1)

Table 6.28 2TRDs on the specimen (Pm007-20-2-1-1)

标本号	2TRD								
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
Pm007- 20-2-1- 1	1.01	1.01	1.2	1.21	1.24	1.28	1.34	1.43	1.49
	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	
	1.58	1.58	1.51	1.45	1.46	1.46	1.47	1.53	

讨论: 当前标本与皖南的模式标本的特征基本一致, 但由于当前标本受到挤压变形, 导致笔石体更为宽大, 且胞管排列更加紧密。不幸的是, 本种的模式标本在抗日战争中不甚丢失, 笔者无法对其重新研究, 故将此标本定为 *Climacograptus cf. forticaudatus* Hsü, 1934。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

古栅笔石属 Genus *Archiclimacograptus* Mitchell, 1987

模式种: *Pseudoclimacograptus angulatus sebyensis* Jaanusson, 1960

属征 (Maletz et al., 2019): 笔石体始部宽圆, C 型始端发育型式; 中隔壁锯齿状或竖直; 具原胞管褶, 胞管口部内凹, 胞管的膝上腹缘常具膝檐 (flange) 或具领状构造 (collar structure); th2¹ 通常为双芽胞管; 在笔石体反面, 在 th1¹ 和 th1² 的亚胞管之间是 th2¹ 右旋 (dextral) 的部分横管, 而 th2¹ 右旋的横管又与 th2¹ 和 th2² 的原胞管连接, 或者由二者的原胞管部分围闭而成 (图 6.8F); th1¹ 和 th1² 具口刺或腹刺。

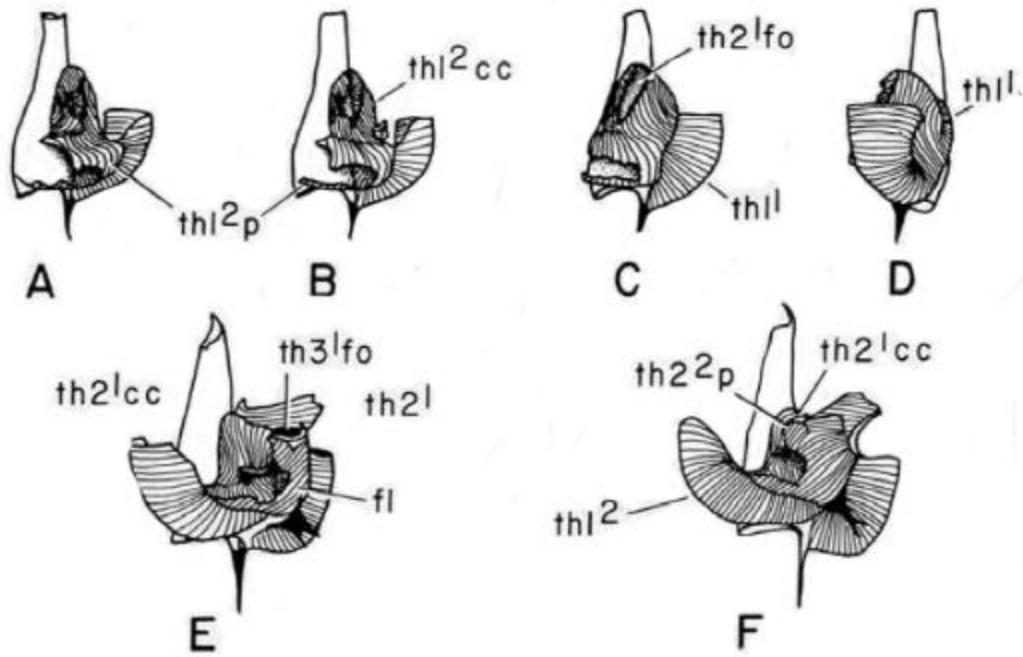


图 6.8 *Archiclimacograptus eurystoma* Jaanusson 的 C 型始端发育示意图 (Mitchell, 1987, p. 360, text fig. 4)

Figure 6.8 Sketches showing the C-type astogeny of proximal development of *Archiclimacograptus eurystoma* Jaanusson (after Mitchell, 1987, p. 360, textfig. 4)

讨论: 该属与 *Haddingograptus* 的区别在于, 后者胞管口部简单且第 1 对胞管不具口刺或腹刺。Mitchell (1987) 将 *Archiclimacograptus* 作为 *Pseudoclimacograptus* 的亚属, 但后者的模式种 *Pseudoclimacograptus scharenbergi* 具明显不对称的始部, 仅 $th1^1$ 具口刺, 且胞管呈直管状, 不具原胞管褶, 胞管口不具口尖或侧叶 8。基于 *Archiclimacograptus* 和 *Pseudoclimacograptus* 在始端发育型式及胞管形态的明显区别, Maletz (1997) 将 *Archiclimacograptus* 独立成属。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Holmograptus lentus* 带-晚奥陶世桑比阶 *Climacograptus bicornis* 带; 全球广布。

角状古栅笔石 *Archiclimacograptus angulatus* (Bulman, 1953)

(图版 16, 图 D-E)

- 1953 *Pseudoclimacograptus scharenbergi* var. *angulatus* nov., Bulman, p. 511, pl. 1, figs. 8–9; textfig. 2.
- 1990 *Pseudoclimacograptus angulatus* (Bulman); 葛梅钰等, p. 131, pl. 52, figs. 6–9, 15–16.
- 1997 *Archiclimacograptus angulatus angulatus* (Bulman); Maletz, p. 53, pl. 3, figs. A–C, E, G, L, text-fig. 25R, T–X.
- 2006 *Archiclimacograptus angulatus* (Bulman); Chen et al., fig. 7S.
- 2009 *Archiclimacograptus angulatus* (Bulman); Zhang et al., figs. 2C–D.
- 2016 *Archiclimacograptus angulatus* (Bulman); Chen et al., pp. 285–287, textfigs. 6-82G–J, M–Q; 6-83A–D, F–H.

材料: 20 余块标本, 碳质薄膜或黄铁矿化保存, 受构造活动挤压变形, 保存状况不佳。

描述: 笔石体短小, 长度不超 5 mm, 具胎管刺, 第 1 对胞管具腹刺。笔石体宽度均匀, 在 1.3 mm 左右。受严重挤压变形, 胞管细节虽较少, 仍可见中隔壁和原胞管间壁, 胞管口穴较深, 膝下腹缘呈“L”形, 原胞管褶紧闭。胞管膝部明显具膝檐, Maletz (1997) 称此结构为领状构造 (collar)。胞管排列极为紧密 (表 6.29)。

表 6.29 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-21-2-8-5)

Table 6.29 2TRDs on the specimen (Pm007-21-2-8-5)

标本号	2TRD			
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²
Pm007-21-2-8-5	0.81	0.8	0.88	0.95

讨论: 虽然当前标本受挤压变形严重, 胞管排列极为紧密, 但该种其他结构特征与模式标本相一致, 故仍定为此种。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带, 桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 “*Nemagraptus gracilis* 带”。

窄直古栅笔石 *Archiclimacograptus arctus* (Elles & Wood, 1907)

(图版 16, 图 F)

1907 *Diplograptus (Amplexograptus) arctus*, Elles & Wood, p. 271, pl. 31, figs. 16a-d.

1947 *Diplograptus (Amplexograptus) macer*, Ruedemann, p. 413, pl. 70, figs. 27-32.

1962 *Amplexograptus qilianshanensis* Mu, Li, Geh and Yin; 穆恩之等, 114 页, 图版 26, 图 9-12; 插图 23c.

1991 *Amplexograptus arctus* (Elles and Wood); 倪寓南, 94 页, 图版 29, 图 6, 16.

2016 *Amplexograptus arctus* (Elles and Wood); Chen et al., p. 283, textfigs. 6-82B-F, K-L, 6-83E.

材料: 7 块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体较小, 长度不超 10 mm, 宽度均匀, 为 0.79-0.84 mm。第 1 对胞管不对称, 且具明显腹刺, 胎管刺粗壮且微斜, 长 0.28-0.38 mm。中隔壁较直, 裸露在外的中轴长 2.28-3.78 mm。胞管为古栅笔石式, 胞管口缘平直, 口穴深度约占笔石体的 1/5, 部分胞管口缘具细小尖突, 膝上腹缘较直, 膝下腹缘微与轴向交呈锐角, 膝角明显, 胞管口部具领状构造 (apertural collar)。胞管排列较为紧密 (表 6.30)。

表 6.30 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-21-91-2 和 Pm007-21-92-5)

Table 6.30 2TRDs on the specimen (Pm007-21-91-2 & Pm007-21-92-5)

标本号	2TRD			
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹
Pm007-21-91-2	0.86	0.95	1.06	1
Pm007-21-92-5	0.92	1	1.06	1.08

比较: 本种基本特征与 *A. caelatus* (Lapworth) 十分相似, 但后者的笔石体更宽, 胎管刺较长且具粗壮的拟胎管。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

雕刻古栅笔石 *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth, 1875)

(图版 15, 图 E-I, K; 图版 16, 图 B; 插图 6.9D-E)

1875 *Climacograptus caelatus*, Lapworth (in Hopkinson and Lapworth), p. 655, pl. 35, fig. 8a-c.

1907 *Diplograptus (Amplexograptus) caelatus* (Lapworth); Elles & Wood, p. 270, pl. 31, fig. 17a-c; textfig. 186.

1989 *Amplexograptus confertus* (Lapworth); Riva & Ketner, fig. 5f-g.

1997 *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth); Maletz, p. 56, pl. 3N, P, S, V, W; textfig. 23F-G, 26A-P.

1998 *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth); Maletz, p. 365, textfig. 8E, K, L.

2002 *Pseudoclimacograptus kalpingensis* Li (in Mu et al., 2002), p. 686, pl. 188, fig. 11.

2006 *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth); Chen et al., fig. 5S.

2016 *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth); Chen et al., pp. 288-290, textfigs. 6-84A-C, 6-85B-D, F-H.

材料：十余块标本，均为碳质薄膜保存。

描述：笔石体长 8.9-12.7 mm，在第 1 对胞管口处宽 0.58-0.66 mm，之后增至最大宽度 1.21-1.51 mm。胎管刺粗壮，长可达 5.34 mm，并与拟胎管相伴，胎管刺末端常分叉成 2-3 根长刺，刺长超过 3 mm，夹角 30-40°。第 1 对胞管不对称，具明显腹刺，中隔壁较直。胞管为古栅笔石式，胞管口缘平直，口穴深度约占笔石体的 1/4，膝上腹缘较直，膝下腹缘与轴向近呈直角，膝角明显。始部 5 mm 内有 6-8 对胞管（表 6.31）。

表 6.31 标本两胞管重复距离测量（Pm007-20-a-41 和 Pm007-20-3-54-6）

Table 6.31 2TRDs on the specimen (Pm007-20-a-41 & Pm007-20-3-54-6)

标本号	2TRD

	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²	Th8 ²	Th9 ²	Th10 ²
Pm007-20-a-41	1.21	1.12	1.25	1.48	1.44	1.59	1.62	1.2	1.25
	Th11 ²	Th12 ²							
	1.47	1.57							
标本号	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²	Th8 ²	Th9 ²	Th10 ²
Pm007-20-3-54-6	0.89	0.98	1.23	1.26	1.19	1.18	1.3	1.37	1.36

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

马拉松古栅笔石 *Archiclimacograptus marathonsis* (Clarkson, 1963)

(图版 16, 图 A, C)

1960 *Amplexograptus confertus* (Lapworth); Berry, p. 85, pl. 14, figs. 1–2.

1960 *Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger); Berry, p. 87, pl. 14, figs. 3–5.

1963 *Pseudoclimacograptus marathonsis* sp. nov., Clarkson, p. 352, text-figs. 1a–d, 2–4.

1997 *Archiclimacograptus marathonsis* (Clarkson); Maletz, p. 52, text-figs. 23H–I, 24A–E.

2016 *Archiclimacograptus marathonsis* (Clarkson); Chen et al., pp. 291–293, textfigs. 6-84G–H.

材料：5 块碳质薄膜保存的标本，由于受到构造活动的挤压变形，保存状况较差。

描述：笔石体最长可达 15.9 mm，在第 1 对胞管口处的笔石枝宽 0.74–1.24 mm，向上增至最大宽度 1.73–1.86 mm。笔石体始端具 3 个底刺，包括 1 个粗壮的胎管刺及第 1 对胞管的两个腹刺。中隔壁自第 3–4 对胞管才开始。胞管为古栅笔石式，口穴较窄而深，稍向内转，其深度约占笔石体长宽度的 1/4，口缘大多具细小尖突。胞管的膝上腹缘较直，与笔石体轴向几近平行。始部 5 mm 内有 8 对胞管，末部 10 mm 内有 12–13 对胞管（表 6.32）。

表 6.32 标本两胞管重复距离测量 (ST-2-1a3 和 SC-10-19)

Table 6.32 2TRDs on the specimen (ST-2-1a3 & SC-10-19)

标本号	2TRD								
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²	Th8 ²	Th9 ²	Th10 ²
ST-2-1 a3	1.1	1.28	1.36	1.48	1.53	1.64	1.72	1.66	1.59
标本号	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
SC-10- 19	0.9	1.26	1.47	1.63	1.81	1.92	1.98	2.25	2.3
	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹					
	2.17	2.29	2.43	2.49					

产地及层位：浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带及盛村剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

假栅笔石属 Genus *Pseudoclimacograptus* Přibyl, 1947, emend. Mitchell, 1987

模式种：*Climacograptus scharenbergi* Lapworth, 1876

属征 (Mitchell, 1987)：笔石体始端窄圆，具 D 型始端发育型式；在笔石体反面，th2² 为双芽胞管；th1¹ 和 th1² 的亚胞管之间的区域由 th2¹ 的原胞管占据。

皖南假栅笔石 *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li, 1983

(图版 16, 图 G-K; 插图 6.9B-C, H)

1934 *Amplexograptus confertus* (Lapworth); 许杰, 83 页, 图版 6, 图 8a-k.

1964 *Climacograptus* cf. *scharenbergi* Lapworth; Berry, pp. 138-139, pl. 12, figs. 7-8.

1983 *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li; 杨达铨等, 443 页, 图版 159, 图 7.

1983 *Pseudoclimacograptus wannanensis obesus* Li; 杨达铨等, 444 页, 图版 159, 图 17-18.

1983 *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li; 李积金, 150 页, 图版 3, 图 4.

1983 *Pseudoclimacograptus wannanensis obesus* Li; 李积金, 150 页, 图版 3, 图 7-8.
 1991 *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li; 倪寓南, 90 页, 图版 32, 图 8, 10-11,
 14.

材料: 30 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体长 9-20 mm, 在第 1 对胞管口处宽 0.37-0.52 mm, 之后逐渐增至最大宽度 1.66-2.24 mm。胎管刺短小, 不足 1 mm。胞管剧烈弯曲, 膝上腹缘圆滑外凸, 膝角不发育, 膝下腹缘呈“L”型, 口穴平深, 深度约占笔石体宽度的 1/3, 胞管排列紧密, 10 mm 内有 18 个胞管 (表 6.33)。

表 6.33 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-a-47-1a1 和 Pm007-20-1-48-1)

Table 6.33 2TRDs on the specimen (Pm007-20-a-47-1a1 & Pm007-20-1-48-1)

标本号	2TRD										
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²	Th8 ²	Th9 ²	Th10 ²	Th11 ²	Th12 ²
Pm007-20-a-47-1a1	0.81	0.81	0.84	0.93	1	1.03	1.06	1.2	1.36	1.27	1.36
	Th13 ²	Th14 ²	Th15 ²	Th16 ²	Th17 ²	Th18 ²					
	1.34	1.23	1.28	1.31	1.51	1.47					
标本号	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹
Pm007-20-1-48-1	0.53	0.75	0.64	0.87	0.82	1.11	1.38	1.16	1.33	1.37	1.34
	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹	Th20 ¹	Th21 ¹	Th22 ¹	Th23 ¹
	1.43	1.48	1.49	1.56	1.65	1.71	1.68	1.64	1.55	1.72	1.75
	Th24 ¹	Th25 ¹	Th26 ¹								
	1.61	1.71	1.75								

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带, 桐庐县分水镇盛村剖面及松田剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Hustedograptus teretiusculus* 带。

原栅笔石属 Genus *Proclimacograptus* Maletz, 1997

模式种: *Proclimacograptus bulmani* Maletz, 1997

属征 (Maletz et al., 2019): 笔石体纤细, 始端发育型式为 B 型, $th1^1$ 和 $th1^2$ 的强烈翻转向上, 但二者的口部仍保持水平; 中隔壁较直或呈微波折曲; 胞管短而直, 口缘平直, 不具原胞管隔壁 (prothecal septa)。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带-*Pterograptus elegans* 带; 分布于捷克、挪威、瑞典和中国。

变窄原栅笔石 *Proclimacograptus angustatus* (Ekström, 1937)

(图版 17, 图 E-G; 插图 6.9G, J-M)

1937 *Climacograptus angustatus* n. sp., Ekström, p. 36, pl. 7, figs. 1-6.

1944 *Climacograptus paradoxus* Bouček, p. 2, pl. 1, figs. 1-11, pl. 2, figs. 1-9.

1953 *Climacograptus pauperatus* sp. nov., Bulman, p. 512, pl. 1, figs. 10-12, pl. 2, figs. 13-16, text-fig. 3.

1956 *Pseudoclimacograptus paradoxus* (Bouček); Keller, p. 94, pl. 2, figs. 7-8.

1960 *Climacograptus pauperatus* Bulman; Jaanusson, p. 332, pl. 3, figs. 12-14.

1964 *Climacograptus pauperatus* Bulman; Berry, p. 134, pl. 13, figs. 1, 11.

1964 *Climacograptus angustatus* Ekström; Berry, p. 132, pl. 13, figs. 12-13.

1987 *Undulograptus paradoxus* (Bouček); Mitchell, p. 397, figs. 3A-E.

1997 *Proclimacograptus angustatus* (Ekström); Maletz, p. 69, pl. 5, figs. M-R, text-fig. 33 A-T.

1998 *Proclimacograptus angustatus* (Ekström); Maletz, p. 367, text-fig. 8J, M, P.

2006 *Proclimacograptus angustatus* (Ekström); Chen et al., figs. 5Q, T.

2016 *Proclimacograptus angustatus* (Ekström); Chen et al., pp. 274-275, textfigs. 6-80A-B, D-F; 6-81A-B, F, J.

材料: 5 块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体窄, 长 5-15 mm, 宽度均匀, 在第 1 对胞管口处宽 0.45-0.55 mm, 之后增至最大宽度 0.66-0.74 mm。胎管刺劲直。第 1 对胞管强烈折曲向上, 构成

紧闭的“U”型始端。胞管为典型的栅笔石式，纤细而长，膝上腹缘直且与笔石体轴向近乎平行，长 0.4–0.5 mm。胞管口穴呈半圆形，穴深约占笔石体宽度的 1/4。始部 5 mm 内有 6–8 对胞管。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Pterograptus elegans* 带，桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

哈定笔石属 Genus *Haddingograptus* Maletz, 1997

模式种：*Pseudoclimacograptus oliveri* Bouček, 1973

属征 (Maletz et al., 2019)：笔石体始端宽圆且不对称，具 C 型始端发育型式， $th1^2$ 呈钻石形突起；中隔壁强烈波状弯曲或折曲，并与中隔壁相连；具显著的原胞管褶，且原胞管褶隔壁水平；胞管口缘平直，领环 (collars) 发育；膝上腹缘短而微凸。

讨论：该属的所有笔石种的胞管口部简单，且均为 C 型始端发育型式。然而，由于属内存在双芽胞管位置不同 ($th2^1$ 或 $th3^1$) 的现象，表现为始端结构明显不同，致使属内出现两个截然不同的谱系。因所有属种笔石体的构造都能显示相近的系统发育关系，Maletz (1997) 将其解释为属内关联 (infrageneric relevance)。*Haddingograptus* 的始端构造的细节尚未清晰，但似与 *Archiclimacograptus* 的相近。在笔石体正面，*H. oliveri* 与 *H. eurystoma* 的区别在于，后者的中隔壁始于胞管 $th2^1$ 的口部高度位置，而不是完整的，具体细节详见 Bulman (1932) 和 Mitchell (1987)。

Haddingograptus 与 Arenig 晚期的 *Undulograptus* 的系统发育关系相近。*Haddingograptus* 的胞管口部较为简单，但胞管的生长模式却较复杂，具 C 型发育型式且胞管呈双波曲状 (complex growth pattern with doubly undulating thecae and pattern C astogeny) (Mitchell, 1992, textfig. 2 C-E)。类似结构也可见于比利时 Llanvirn 早期的 *Undulograptus camptochius* 和 *Undulograptus* sp. 1 (Servais & Maletz, 1992)，这些属种都有双 S 形弯曲 (doubly sigmoidally curved thecal structure) 的胞管构造。在波西米亚 Llanvirn 早期或 Arenig 晚期 Sarka 组中的 *U. klabavensis* (Bouček, 1973) 也显示与 *H. eurystoma* 相近的拱形结构 (arch

structure), 但前者的拱形结构发育于 $th3^1$ 和 $th3^2$ 之间。 *U. formosus* 的完整中隔壁也与 *H. oliveri* 的十分相似 (Mitchell, 1987, fig. 2D)。

时代及分布: 中奥陶世达瑞威尔阶 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带–*Jiangxigraptus vagus* 带; 分布于中国、瑞典、挪威、西班牙、加拿大、美国 and 阿根廷。

奥氏哈定笔石 *Haddingograptus oliveri* (Bouček, 1973)

(图版 18, 图 B, D–F, I, K; 插图 6.9A)

1913 *Climacograptus scharenbergi* Lapworth; Hadding, p. 50, pl. 3, fig. 20.

1953 *Climacograptus scharenbergi* Lapworth; Bulman, p. 510, pl. 1, figs. 1–7; textfig. 1A–C (non-text-fig. 1D = *Pseudoclimacograptus scharenbergi* (Lapworth)).

1960 *Pseudoclimacograptus scharenbergi* var. *minor* (新变种), 穆恩之等, 32 页, 图版 3, 图 1–4.

1960 *Pseudoclimacograptus* cf. *scharenbergi* (Lapworth); Jaanusson, p. 331, pl. 2, figs. 4–7.

1963 *Pseudoclimacograptus scharenbergi* (Lapworth); 葛梅钰, 242 页, 图版 4, 图 17–20.

1963 *Pseudoclimacograptus demittolabiosus* var. *tangyensis* Geh (sp. et var. nov.), 葛梅钰, 244 页, 图版 3, 图 14.

1964 *Climacograptus* cf. *scharenbergi* Lapworth; Berry, p. 138, pl. 12, figs. 7–8.

1973 *Pseudoclimacograptus* (*Pseudoclimacograptus*) *oliveri* Bouček, p. 121.

1997 *Haddingograptus oliveri* (Bouček); Maletz, p. 64, pl. 4, figs. A–S; pl. 7, figs. I–J; textfigs. 29C–D, 30A–S, 32A–B.

1998 *Haddingograptus oliveri* (Bouček); Maletz, p. 366, Abb. 8S.

2001 *Haddingograptus oliveri* (Bouček); Ganis et al., p. 119, figs. Q–T.

2005 *Haddingograptus oliveri* (Bouček); Ganis, p. 809, fig. 7N–T.

2006 *Haddingograptus oliveri* (Bouček); Chen et al., fig. 5R.

2016 *Haddingograptus oliveri* (Bouček); Chen et al., pp. 271–272, textfigs. 6–78G–H, K, P–S; 6–79C, H–I

材料: 30 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体长 10–20 mm, 横过第 1 对胞管口处枝宽约 0.57–0.69 mm, 横过第 5 对胞管口处枝宽约 1.10–1.30 mm, 横过第 10 对胞管口处枝宽约 1.65–1.82 mm, 笔石枝最宽可达 2.25 mm。胎管刺短小, 长 0.2–0.4 mm, 裸露在外的中轴长约 0.9–2.5 mm。

胞管长, 作双“S”形弯曲, 胞管口发育领环, 胞管口缘较直, 几与笔石体轴向垂直, 膝上腹缘明显外凸。原胞管强烈褶皱, 原胞管褶隔壁 (prothecal septa) 近水平或微下斜。中隔壁完整, 呈强烈“之”字形, 胞管间壁 (interthecal septa) 强烈弯曲, 并与弯曲的中隔壁连接。始部 5 mm 内有 9–10 个胞管, 10 mm 内有 15 个胞管 (表 6.34)。

表 6.34 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-20-1-33-1 和 Pm007-20-2-12-2)

Table 6.34 2TRDs on the specimen (Pm007-20-1-33-1 & Pm007-20-2-12-2)

标本号	2TRD								
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²	Th8 ²	Th9 ²	Th10 ²
Pm007	0.7	0.71	0.91	1.12	1.16	1.17	1.16	1.38	1.22
-20-1-3	Th11 ²	Th12 ²							
3-1	1.55	1.72							
标本号	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	
Pm007									
-20-2-1	0.72	0.75	0.99	1.02	1.03	1.18	1.34	1.21	
2-2									

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Pterograptus elegans* 带, 桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带至 *Hustedograptus teretiusculus* 带。

中间哈定笔石 *Haddingograptus intermedius* (Berry, 1964)

(图版 18, 图 A, C, G-H, J, L-M)

1964 *Climacograptus scharenbergi intermedius* n. subsp., Berry, p. 139–141, pl. 12, figs. 1–2.

?1964 *Climacograptus repetitus* n. sp., Berry, p. 135–137, pl. 13, figs. 5–6.

1997 *Haddingograptus intermedius* (Berry); Maletz, pp. 65–66, pl. 5 A, C; textfig. 31 A–B.

材料: 20 余块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体长 9–21.3 mm, 在第 1 对胞管口处宽 0.54–0.61 mm, 之后增至最大宽度约 1.29–1.67 mm。胞管口缘平直, 微向内斜, 口穴深约 0.34–0.46 mm 约占笔石体宽度的 1/3。膝上腹缘微外凸, 长约 0.4–0.8 mm, 膝下腹缘较直。胞管间壁明显折曲, 中隔壁近直。始部 5 mm 内有 9–10 对胞管, 10 mm 内有 17–18 对胞管 (表 6.35)。

表 6.35 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-21-2-2-1 和 Pm007-21-2-8-1a1)

Table 6.35 2TRDs on the specimen (Pm007-21-2-2-1 & Pm007-21-2-8-1a1)

标本号	2TRD								
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²	Th5 ²	Th6 ²	Th7 ²	Th8 ²	Th9 ²	Th10 ²
Pm007	0.92	1.01	1.03	1.13	1.21	1.16	1.19	1.31	1.39
-21-2-	Th11 ²	Th12 ²	Th13 ²	Th14 ²	Th15 ²	Th16 ²	Th17 ²		
2-1	1.3	1.33	1.46	1.55	1.43	1.43	1.34		
标本号	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹	Th9 ¹	Th10 ¹
	0.9	0.93	1.13	1.27	1.15	1.15	1.21	1.3	1.27
Pm007	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹	Th14 ¹	Th15 ¹	Th16 ¹	Th17 ¹	Th18 ¹	Th19 ¹
-21-2-	1.29	1.31	1.36	1.27	1.28	1.3	1.35	1.35	1.35
8-1a1	Th20 ¹	Th21 ¹							
	1.47	1.44							

比较：当前标本特征与本种的模式标本一致，与 *H. oliveri* 相比，*H. intermedius* 的笔石枝宽略窄，而胞管排列则较密。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

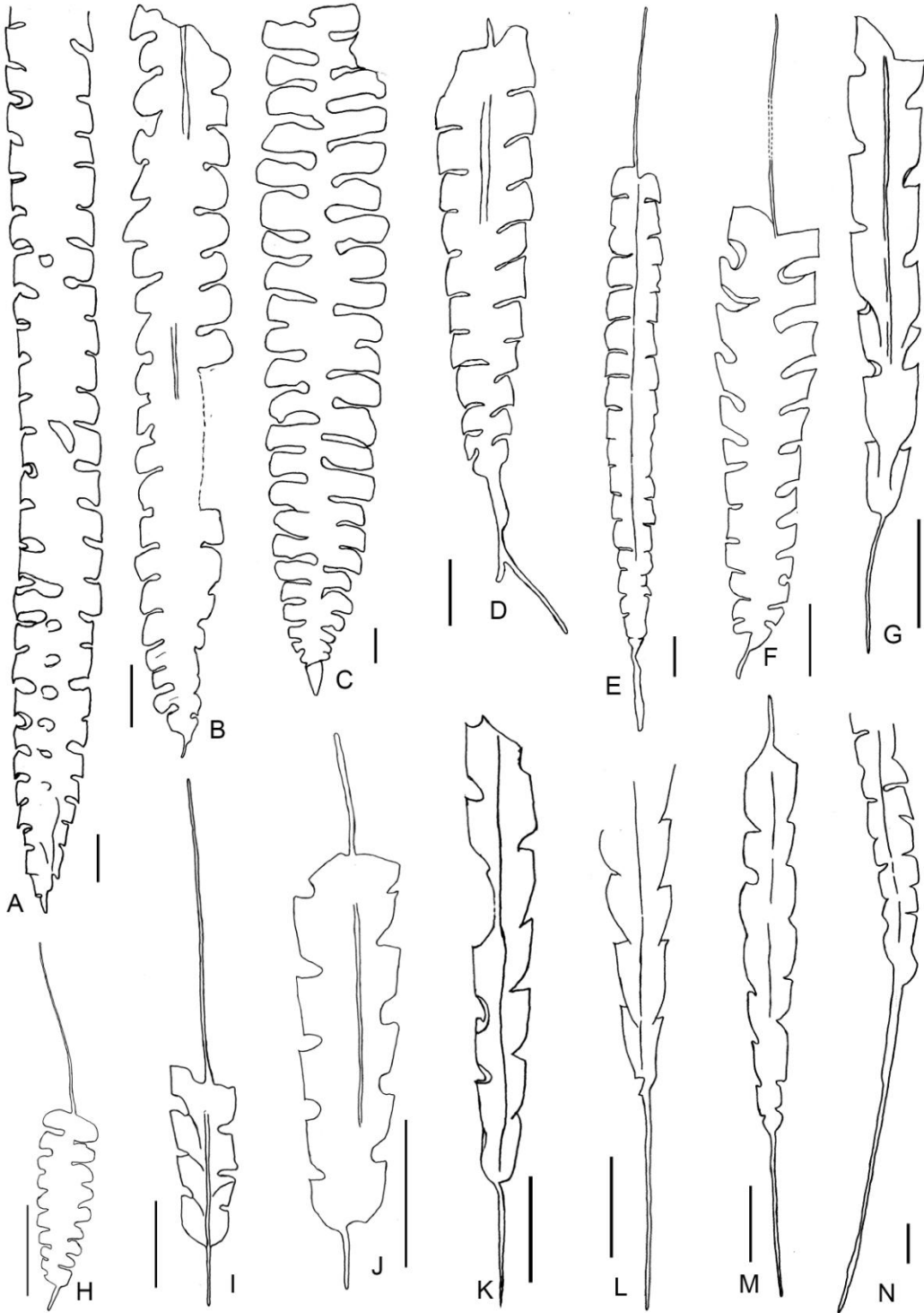


图 6.9 胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带—*Pterograptus elegans* 带部分双笔石类素描图

Figure 6.9 Camera lucida drawings of some diplograptids from *Nicholsonograptus*

fasciculatus–*Pterograptus elegans* biozones of the Hulo Formation.

A. *Hadingograptus oliveri* (Bouček), Pm007-21-2-6-1a2; B–C, H. *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li, 1983, B. Pm007-20a-75-1; C. Pm007-20a-47-1a; H. Pm007-20a-83-2; D–E. *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth, 1875), Pm007-20-3-54-6a; E. Pm007-20a-21-2a; F. *Hustedograptus teretiusculus* (Hsinger, 1840), Pm007-20b-14-1a; G, J–M. *Proclimacograptus angustatus* (Ekström, 1937), G. Pm007-20-2-12-7a; J. Pm007-20a-84-1; K. Pm007-20a-13-1a; L. Pm007-20a-55-1a; M. Pm007-20a-43-4; I. *Normalograptus uniformis* (Hsü, 1934), Pm007-11-2-1; N. *Diplacanthograptus* sp., Pm007-20-2-22-3.

毛笔石科 Family LASIOGRAPTIDAE Lapworth, 1880

罟笔石属 Genus *Reteograptus* Hall, 1859

模式种: *Reteograptus geinitzianus* Hall, 1859

属征 (Maletz et al., 2019): 笔石体由两列笔石枝组成, 呈双肋式 (dipleural) 生长, 始端发育呈等称笔石式。笔石始部体壁具膜状外皮 (cortical periderm), 胎管骨骼化 (sclerotized), 隔壁索 (septal strand, Elles and Wood, 1908; septal list, Finney, 1980; 又称为中线或轴索, 即 median strands, virgular strand, 穆恩之等, 1993) 呈“之”字形折曲。胞管由六边形的大网 (clathrium) 围限而成, 包括隔壁索、腹线 (ventral strand, 亦为 Bouček 和 Münch (1952) 所称的肋线, pleural list) 和横索 (transverse list, Finney, 1980; 亦为 connecting list, 穆恩之等, 1993), 横索连接隔壁索和腹线。六边形的大网与口线 (apertural list) 相连, 口线呈半圆环状, 突出向外 (穆恩之等, 1993)。

时代及分布: 晚奥陶世 *Hustedograptus teretiusculus* 带至 *Climacograptus bicornis* 带, 欧洲、北美、中国及澳大利亚。

干氏罟笔石 *Reteograptus geinitzianus* Hall, 1859

(图版 20, 图 A–H)

1859 *Reteograptus geinitzianus* (n. sp.), Hall, p. 518.

1876 *Clathrograptus cuneiformis* Lapworth, pl. 3, fig. 63.

- 1896 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Gurley, p. 80–81.
- 1908 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Elles & Wood, p. 316–317, pl. 34, figs. 7a–b; textfig. 209a–b, non-fig. 209c.
- 1908 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Ruedemann, p. 463–467, pl. 29, figs. 5–6, pl. 31, figs. 9–17; textfigs. 444–448.
- 1934 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Hsü, p. 90, pl. 5, fig. 17.
- 1947 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Ruedemann, p. 459–460, pl. 80, figs. 11–26.
- 1952 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Decker, pl. 1, fig. 24; pl. 2, fig. 86.
- 1960 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Berry, p. 96, pl. 15, fig. 3a.
- 1963 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Ross and Berry, p. 158, pl. 13, figs. 20, 22–23, non-fig. 22.
- 1964 *Retiograptus* sp., Berry, p. 163–164, pl. 15, fig. 13.
- 1964 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Obut and Sobolevskaya, p. 78, pl. 16, figs. 3–7.
- 1979 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Cooper, p. 90, pl. 16i.
- 1980 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Finney, p. 1202, pl. 2, figs. 1–4; textfigs. 11D, 12–16.
- 1983 *Reteograptus epakros* Ni; 倪寓南 (见杨达铨等, 1983), 489 页, 图版 170, 图 11.
- 1985 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Chen & Lenz, pl. 4, fig. 7.
- 1986 *Retiograptus geinitzianus* Hall; Cureda et al., p. 20, pl. 1, figs. 1–5, pl. 4, figs. 26–29.
- 1988 *Reteograptus geinitzianus* Hall; 黄枝高等, 170 页, 图版 16, 图 16; 图版 18, 图 18; 图版 19, 图 22.
- 1990 *Reteograptus geinitzianus* Hall; 葛梅钰等, 112 页, 图版 43, 图 8, 14.
- 1991 *Reteograptus geinitzianus* Hall; 倪寓南, 97 页, 图版 35, 图 9, 13; 插图 22E.
- 2000 *Reteograptus geinitzianus* Hall; 李积金等, 137 页, 图版 29, 图 18.
- 2001 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Rushton, p. 50, fig. 3d.
- 2008 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Ortega, p. 171, figs. 5–7.
- 2011 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Chen et al., p. 119, fig. 7J.

2016 *Reteograptus geinitzianus* Hall; Chen et al., p. 252, textfigs. 6-72I–L, 6-73D–G, I–J.

材料: 20 余块碳质薄膜标本, 部分标本未斜侧压保存。

描述: 笔石幼年体标本, 全长不足 4 mm, 而成年体标本长度可达 10 mm 以上, 始部偶具体壁的表皮层。笔石体始部狭窄, 宽约 0.4–1 mm, 增宽迅速, 第 5 对胞管处宽为 1.5–1.7 mm, 致使幼年体标本外形呈漏斗状, 大部分笔石体两侧近于平行。由于保存方式不同, 部分标本第 1 对胞管口部处宽约 1.1–1.5mm, 增宽迅速, 第 5 对胞管处宽为 2.4–2.7mm。由于保存方式原因, 胎管显示不清楚, 仅在笔石体始端显示为碳质富集的三角形。大部分标本由于斜侧压保存, 显示为 3 列网格, 中间 1 列网格实为隔壁索斜压错位形成, 胞管口线斜压尖凸, 形成较明显的“口尖”。大网为六角形, 网孔的宽度和高度之比约为 1:1–3:1。六角形网孔比较规则, 在同一笔石体内的网孔形态近于一致, 横索近水平。胞管排列紧密, 10 mm 长度内有 14–16 个胞管 (表 6.36)。

表 6.36 标本两胞管重复距离测量 (SC-16-77-2a)

Table 6.36 2TRDs on the specimen (SC-16-77-2a)

标本号	2TRD					
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹
SC-16-77-2a	0.78	0.84	0.95	0.91	0.95	1.02

比较: 当前研究标本中有一块笔石体短小, 不足 2 mm, 网索十分纤细, 仅 0.03 mm。该笔石特征与 *Reteograptus epakros* Ni 十分相似, 但倪寓南 (1991) 认为 *R. epakros* Ni 的特征与 *R. geinitzianus* Hall 的始端特征十分相似, 认为前者是后者的后同义名。因此, 笔者此处也将该笔石标本归入 *R. geinitzianus* Hall 中。

产地及层位: 浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 “*Hustedograptus teretiusculus* 带”。

新笔石次目 Infraorder NEOGRAPTINA Štorch et al., 2011

正常笔石科 Family NORMALOGRAPTIDAE Štorch & Serpagli, 1993

正常笔石属 Genus *Normalograptus* Legrand, 1987, emend. Melchin & Mitchell, 1991

模式种: *Climacograptus normalis* Lapworth, 1877

属征: 笔石体横截面近圆形, 常呈口背压保存, 中隔壁较全且直, 始端不对称, 狭窄而钝。胎管简单, 胎管刺明显, 偶见反胎管刺, 始端发育型式 H 型。Th2¹ 是双芽胞管。胞管为栅笔石式或雕笔石式, 呈强烈的 S 形弯曲, 膝上腹缘直, 平行于笔石体轴向, 膝角显著, 但在末端稍减缓。

等宽正常笔石 *Normalograptus uniformis* (Hsü, 1934)

(图版 17, 图 C-D; 插图 6.9I)

1934 *Climacograptus uniformis* Hsü, p. 70, pl. 5, figs. 10a-i.

1937 *Climacograptus* cf. *uniformis* Hsü; Bulman, p. 2, textfig. 3.

2016 *Normalograptus uniformis* Hsü; Chen et al., pp. 323-325, textfigs. 6-100D, F; 6-101A.

材料: 4 块标本, 均为碳质薄膜保存。

描述: 笔石体纤细, 长逾 10 mm, 横过第 1 对胞管口部的宽度约 0.4 mm, 向上迅速增至最大宽度约 0.80 mm, 笔石体两侧近于平行, 裸露在外的中轴长可达约 2.32 mm。胎管刺劲直向下, 长可达 1.49 mm。栅笔石式的胞管细长, 口缘近水平, 口穴宽度约占笔石体宽度的 1/5-1/6, 膝上腹缘近直, 微向外倾斜, 长约 0.6 mm。始端 5 mm 长度内有 8 个胞管, 末部则有 6 个胞管 (表 6.37)。

表 6.37 标本两胞管重复距离测量 (Pm007-21-2-39-2a)

Table 6.37 2TRDs on the specimen (Pm007-21-2-39-2a)

标本号	2TRD		
	Th2 ²	Th3 ²	Th4 ²

Pm007-21-2-39-2a	1.14	1.28	1.36
------------------	------	------	------

讨论：本种是 *Normalograptus* 属最早出现的笔石种之一，增加了达瑞威尔期中期正常笔石的分异度。

产地及层位：浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带–*Pterograptus elegans* 带。

圆钝正常笔石（相似种）*Normalograptus* cf. *rotundatus* (Jaanusson & Skoglund, 1963)

（图版 17, 图 A–B）

cf. 1963 *Climacograptus rotundatus* Jaanusson & Skoglund, p. 353, figs. 2D, 5A–B.

cf. 2016 *Normalograptus rotundatus* (Jaanusson & Skoglund, 1963); Chen et al., p.323, tetxfigs. 6-100C, E, I; 6-101E–F.

材料：4 块碳质薄膜标本，受构造活动的挤压而变形，保存状况不佳。

描述：笔石体长度不足 10 mm，宽度均匀，约 0.85–0.90 mm，笔石体两侧近于平行，裸露在外的中轴长可达 5.36 mm。胎管刺短小，长约 0.84 mm。栅笔石式的胞管细长，口缘近水平，口穴浅且其宽度约占笔石体宽度的 1/5，膝上腹缘近直，长 0.5–0.8 mm。始端 5 mm 长度内有 8 个胞管，末部则有 5 个胞管（表 6.38）。

表 6.38 标本两胞管重复距离测量（Pm007-20a-11-2a1 和 SC-2-42-2）

Table 6.38 2TRDs on the specimen (Pm007-20a-11-2a1 & SC-2-42-2)

标本号	2TRD						
	Th2 ¹	Th3 ¹	Th4 ¹	Th5 ¹	Th6 ¹	Th7 ¹	Th8 ¹
Pm007-20a-11-2a1 (具始末端, 且受 严重挤压变形)	1.15	1.27	1.34	1.39	1.32	1.40	1.45
	Th9 ¹	Th10 ¹	Th11 ¹	Th12 ¹	Th13 ¹		
	1.47	1.40	1.31	1.37	1.29		
标本号	Thn ²	Thn+1 ²	Thn+2 ²	Thn+3 ²	Thn+4 ²	Thn+5 ²	Thn+6 ²
SC-2-42-2 (不具始	1.53	1.76	1.92	1.80	1.83	1.92	2.02

端)	Thn+7 ²						
	1.97						

比较: 当前标本特征与模式种相比, 笔石体稍宽, 胞管排列稍密。其中 1 个具始端的标本, 由于其受严重挤压变形, 胞管密度较大, 但其胞管特征及笔石体整体形态与模式种相近, 故仍划为 *Normalograptus cf. rotundatus* (Jaanusson & Skoglund, 1963)。

产地及层位: 浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面 and 桐庐县分水镇盛村剖面的胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

第7章 结论

本文对浙西北地区的安吉杭垓九亩龙剖面、垃圾填埋场剖面、桐庐分水盛村剖面和松田剖面的奥陶系胡乐组笔石动物群开展了系统古生物学、生物地层学和古生态学研究，得出以下结论：

1. 对采自安吉杭垓九亩龙剖面、垃圾填埋场剖面、桐庐分水盛村剖面和松田剖面等4条胡乐组剖面的共3000余块笔石标本进行系统古生物学研究，共鉴定出笔石4个亚目11科1亚科25属52种，并对全部属种进行了详细的系统古生物学描述、厘定和分类讨论，与世界其他地区 and 块体上的同类或相关属种进行了详细比较和鉴别。其中，将全球发现的所有 *Nicholsonograptus* 种类厘定为4个种，对我国的 *Reteograptus* 和 *Kalpinograptus* 等多个种进行了详细的讨论和分类厘定。

2. 在详实的笔石系统分类鉴定基础上，对浙西北地区胡乐组及其相应地层进行了笔石生物地层划分，首次建立了该地区的笔石地层序列。通过高密度的化石采集，在安吉地区胡乐组识别出4个笔石带，自下而上分别为：*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、*Pterograptus elegans* 带和 *Jiangxigraptus vagus* 带；在桐庐地区的宁国组（顶部）和胡乐组识别出5个笔石带1个笔石亚带，自下而上分别为：*Undulograptus austrodentatus* 带（*Undulograptus sinicus* 亚带）、*Acrograptus ellesae* 带、*Nicholsonograptus fasciculatus* 带、“*Hustedograptus teretiusculus* 带”和“*Nemagraptus gracilis* 带”，确定该地区胡乐组的时代为中奥陶世达瑞威尔早期至晚奥陶世桑比早期。论文进一步将浙西北地区胡乐组的笔石地层序列与世界其他板块和地区的同期地层进行了对比，建立了精确的对比关系。

3. 对该地区胡乐组笔石动物群中的若干特化笔石类群开展了古生态学研究。通过定量化分析 *Nicholsonograptus* 的摄食习性和摄食效率，并与其他相关属种进行对比，重建了该属种的浮游定位，揭示了其笔石体独特形态与摄食强度之间的有机关联。同时，论文选取了具有胞管极度拉长、强烈褶皱变形、胞管侧向紧密叠置以及体壁大面积减薄等特化特征的若干典型笔石类群

(*Nicholsonograptus*、*Kalpinograptus*、*Reteograptus*)，通过开展功能形态学和类比法研究分析。通过采用摄食强度系数等定量化参数，开展若干笔石类群的功能形态分析，探讨了笔石虫体摄食效率与笔石体形态演变之间的密切关系；通过与现生的杆壁虫、头盘虫、苔藓虫、腕足动物和海百合等特定类群的类比分析，提出该时期的这些笔石体形态各异的复杂化结构（胞管强烈变形、极度拉长+联排、剑柄构造与螺锥状突起、笔石体壁减薄退化等）是笔石动物在演化过程中，为应对环境压力而发展出的各种生存策略，这些复杂结构是达瑞威尔期笔石动物为了提高摄食能力或者更有效地躲避捕食动物而进行的多种演化尝试。这些特殊形态构型的出现，揭示了在当时斜坡相环境中随着生物类群和丰度的增加，生物之间的竞争也随之加剧，特别是流线形的游泳捕食动物—直角石类鹦鹉螺的诞生和向深水区的侵入，驱动了笔石的快速演化和多种演化新质的诞生。

4. 首次在安吉地区胡乐组中发现与笔石共生的牙形刺化石、疑似藻类化石和放射虫化石等，为深刻认识胡乐组笔石的生活和埋藏环境提供了新的重要线索；开展胡乐组沉积微相和沉积地球化学分析，揭示浙西北地区在胡乐组沉积时具有较慢的沉积速率、低能水动力条件、底层水总体显著缺氧（但因受到韵律性强水动力条件的影响而存在间歇性充氧）的古环境特征，为深入认识和理解该时期的笔石形态结构复杂化事件提供了环境物理化学性质方面的重要依据。

参考文献

- 安徽省地质矿产局区域地质调查队. 安徽地层志: 奥陶系分册[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1989, 1-234.
- 陈旭. 1986. 论卷笔石 (*Streptograptus*) 及其古生态[J]. 中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文选集. 合肥: 安徽科学技术出版社, 115-142.
- 陈旭, 韩乃仁. 1964. 江西玉山早奥陶世笔石地层[J]. 地质论评, 22(2): 81-90.
- 陈旭, 杨万容, 何自强等. 1981. 广西兴安奥陶纪含笔石地层[J]. 地层学杂志, 5(1): 36-45.
- 陈旭, 杨达铨, 韩乃仁等. 1983. 江西玉山下奥陶统宁国组底部工字笔石带的笔石[J]. 古生物学报, 22(3): 324-330.
- 陈旭, 杨达铨. 1988. 江西玉山早奥陶世笔石动物群的分带及分异[J]. 地层学杂志, 2: 112-124.
- 陈旭, 张元动, 樊隽轩等. 2010. 赣南奥陶纪笔石地层序列与广西运动[J]. 中国科学: 地球科学, 40(12): 1621-1631.
- 方一亭, 冯洪真, 俞剑华. 1989a. 安徽省宁国县胡乐地区的胡乐组[J]. 地层学杂志, 13(4): 269-278.
- 方一亭, 冯洪真, 俞剑华. 1989b. 安徽省宁国县胡乐司中奥陶世胡乐组的笔石[J]. 古生物学报, 28(6): 730-740.
- 方一亭, 王海峰, 冯洪真等. 1991. 论宁国组和胡乐组[J]. 地层学杂志, 15(3): 226.
- 方一亭, 边立曾, 冯洪真等. 1992. 皖南、赣北奥陶纪笔石立体标本形成环境的初步研究[J]. 古生物学报, 31(3): 371-376.
- 傅汉英. 1982. 笔石纲[M]. 湖南省古生物图册: 地层古生物第 1 号, 410-479.
- 富特 (Foote, M.), 米勒 (Miller, A. I.) 著, 樊隽轩, 詹仁斌等译. 2013. 古生物学原理 (第三版, 中文版)[M]. 北京: 科学出版社, 1-301.
- 洪友崇. 1957. 三峡区上奥陶纪初期笔石群的发现及其地层意义[J]. 地质学报, 37(4): 75-507.
- 黄枝高, 肖承协, 夏天亮. 1988. 江西崇义—永新地区中上奥陶统重要笔石动物群[M]. 地质出版社, 1-322.
- 葛梅钰. 1962. 浙江龙游奥陶纪笔石地层[J]. 地质学报, 3: 307-316.
- 葛梅钰. 1963a. 鄂西中奥陶统庙坡组中的笔石(I)[J]. 古生物学报, 11(1): 71-87.
- 葛梅钰. 1963b. 鄂西中奥陶统庙坡组中的笔石(II)[J]. 古生物学报, 11(2): 240-268.
- 葛梅钰. 1964. 浙江昌化、诸暨、绍兴等地奥陶纪笔石地层[M]. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 地层文集(1): 98-125.
- 葛梅钰. 1988. 断笔石科的新材料及其意义[J]. 古生物学报, 27(2): 205-209.
- 葛梅钰, 郑昭昌, 李玉珍. 1990. 宁夏及其邻近地区奥陶纪、志留纪笔石地层及笔石群[M]. 南

- 京: 南京大学出版社, 1-190.
- 宫维莉, 齐敦伦, 毕治国等. 2010. 安徽宁国胡乐奥陶系再研究[J]. 安徽地质, 20(2): 85-89.
- 龚一鸣, 张克信. 2006. 地层学基础与前言[M]. 武汉: 中国地质大学出版社, 1-310.
- 洪友崇. 1957. 三峡区上奥陶纪初期笔石群的发现及其地层意义[J]. 地质学报, 37(4): 475-507.
- 焦世鼎. 1983. 安徽黟县宏潭奥陶纪笔石地层[J]. 资源调查与环境, 3: 1-13.
- 赖才根. 1982. 中国的奥陶系[M]. 北京: 地质出版社, 1-297.
- 李积金. 1963. 贵州中奥陶统的笔石[J]. 古生物学报, 11(4): 554-578.
- 李积金. 1983. 皖南奥陶系的分带、对比及一些重要笔石的记述[J]. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, (6): 133-168.
- 李积金, 葛梅钰, 陈旭. 1987. 广东台山奥陶纪笔石[J]. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, 12: 95-134.
- 李积金, 肖承协, 陈洪治. 2000. 江西崇义早奥陶世宁国期典型太平洋笔石动物群[M]. 中国古生物志第 19 册, 新乙种第 33 号. 北京: 科学出版社, 1-188.
- 李丽霞, 冯洪真, 王文卉等. 2014. 湖南早奥陶世弗洛期的笔石新属-挪威笔石属[J]. 古生物学报, 53(2): 172-179.
- 李丽霞, 冯洪真, 王文卉. 2019. 湖南益阳早、中奥陶世的叶笔石属 (*Phyllograptus*) [J]. 古生物学报, 58(04): 475-486.
- 梁艳, 詹仁斌. 2012. 华南上扬子区中奥陶统十字铺组的岩相与生物相[J]. 地层学杂志, 36(3): 558-568.
- 刘义仁, 傅汉英. 1985. 湖南祁东中奥陶世笔石地层[J]. 地质论评, 31(6): 502-511.
- 刘季辰, 赵亚曾. 1927. 浙江西部之地质[J]. 中国地质调查所. 地质汇报, (9): 56-65.
- 卢衍豪, 穆恩之, 侯祐堂等. 1955. 浙西古生代地层新见[J]. 地质知识, 2: 1-6.
- 卢衍豪, 钱义元, 周志毅等. 1976. 中国奥陶纪的生物地层和古动物地理[M]. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 7: 1-90.
- 穆恩之. 1950. 关于笔石的演化和分类[J]. 地质论评, 15(4-6): 171-183.
- 穆恩之. 1953. 介绍两种侧分枝的笔石[J]. 古生物学报, 1(4): 192-200.
- 穆恩之. 1956. 几种正分枝的多枝笔石[J]. 古生物学报, 4(3): 331-344.
- 穆恩之. 1957. 浙西常山宁国页岩中的一些新笔石[J]. 古生物学报, 5(3): 369-437.
- 穆恩之. 1959. 中国含笔石地层[J]. 中国地质学基本资料专题总结论文集, 第 3 号. 北京: 中国地质出版社, 1-74.
- 穆恩之. 1963. 笔石体的复杂化[J]. 古生物学报, 11(3): 346-377.
- 穆恩之. 1974. 正笔石及正笔石式树形笔石的演化、分类和分布[J]. 中国科学, 17(2): 227-238.
- 穆恩之. 1983. 中国奥陶纪生态地层的类型与生物地理区. 中国古生物地理区系[M]. 北京: 科

- 学出版社, 16–31.
- 穆恩之, 李积金. 1958. 浙西江山、常山一带宁国页岩中的攀合笔石[J]. 古生物学报, (4): 9–106.
- 穆恩之, 陈旭. 1962. 中国的笔石[M]. 北京: 科学出版社, 1–171.
- 穆恩之, 詹士高. 1966. 舌笔石的发育型式和系统分类位置[J]. 古生物学报, 1(2): 92–98.
- 穆恩之, 李积金, 葛梅钰等. 1962. 祁连山的笔石[J]. 祁连山地质志, 第四卷, 第二分册. 北京: 科学出版社, 1–127.
- 穆恩之, 葛梅钰, 陈旭等. 1979. 西南地区下奥陶统的笔石[M]. 中国古生物志, 新乙种第 13 号. 北京: 科学出版社, 1–192.
- 穆恩之, 李积金, 葛梅钰等. 1993. 华中区上奥陶统笔石[M]. 中国古生物志, 新乙种第 29 号. 北京: 科学出版社, 1–393.
- 穆恩之, 李积金, 葛梅钰等. 2002. 中国笔石[M]. 北京: 科学出版社, 1–1205.
- 南颐, 吴兆同. 1959. 粤北曲江始兴奥陶纪地层及笔石群[J]. 广东地质通讯, 1: 5–22.
- 倪寓南. 1988. 中国的剑笔石(*Xiphograptus*)[J]. 古生物学报, 27(1): 179–187.
- 倪寓南. 1991. 江西武宁下奥陶统顶部和中奥陶统的笔石[J]. 中国古生物志, 新乙种第 2 号, 北京: 科学出版社, 1–147.
- 潘桂棠, 肖庆辉, 陆松年, 等. 2009. 中国大地构造单元划分. 中国地质, 36(1): 1–28.
- 潘桂棠, 肖庆辉, 尹福光, 等. 2015. 中国大地构造图说明书(1: 2500000). 北京: 地质出版社 (待版).
- 钱义元, 李积金, 李蔚稔等. 1964. 安徽南部震旦系及下古生界的新认识[J]. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 地层文集(1): 21–66.
- 乔新东. 1977. 柯坪笔石——新疆柯坪萨尔干组中的一个新笔石新属[J]. 古生物学报, 16: 287–292.
- 乔新东. 1981. 笔石. 见: 新疆地质局区域地质调查大队等 (编). 西北地区古生物图册新疆维吾尔自治区分册(一)(晚元古代—早古生代部分)[M]. 北京: 地质出版社: 215–262.
- 乔新东. 1986. 新疆柯坪地区奥陶纪和早志留世的化石带. 新疆地质, 4(4): 53–59.
- 盛莘夫. 1974. 中国奥陶系划分和对比[M]. 北京: 地质出版社, 1–153.
- 戎嘉余, 陈旭. 1987. 华南晚奥陶世的动物群分异及生物相, 岩相分布模式[J]. 古生物学报, 26(5): 507–535.
- 宋妍妍. 2012. 浙西地区达瑞威尔中期—桑比早期笔石动物群及生物地层研究兼论叉笔石起源[M]. 南京. 中国科学院研究生院.
- 宋妍妍. 2015. 中扬子地区奥陶系庙坡组笔石动物群及其环境背景[D]. 南京. 中国科学院研究生院.
- 宋妍妍, 张元动, 张举. 2013. 浙西赣东北奥陶纪达瑞威尔晚期—桑比早期笔石序列新探[J].

- 地层学杂志, 37(2): 144–154.
- 宋妍妍, 张怀, 张元动等. 2018. 奥陶纪双头笔石类的分支起源研究[J]. 古生物学报, 57(4): 460–473.
- 舒良树. 2012. 华南构造演化的基本[J]. 地质通报, 31(7): 1035–1053.
- 王传尚, 汪啸风, 陈孝红. 2000. 奥陶纪笔石体的复杂化及其与海平面变化的关系[J]. 华南地质与矿产, 1: 11–15.
- 王钢, 赵裕亭. 1978. 笔石纲. 见: 贵州地层古生物工作队 (编). 西南地区古生物图册贵州分册(一)寒武纪—泥盆纪[M]. 北京: 地质出版社, 1–660
- 汪啸风. 1975. 关于拟对笔石和尼氏笔石的分类与演化[J]. 地质学报, 1(1): 6–15.
- 汪啸风, 金玉琴, 吴兆同等. 1977. 笔石纲. 见: 湖北地质科学研究所等(编). 中南地区古生物图册[M]. 北京: 地质出版社, 266–371.
- 魏秀喆, 肖承协, 陈胜高等. 1966. 江西永新、宁冈一带奥陶纪笔石地层. 地层学杂志, 1: 65–76.
- 肖承协, 陈洪冶. 1990. 玉山古城一带早中奥陶世笔石动物群[J]. 江西地质, 4: 1–244.
- 肖承协, 黄学涪. 1974. 江西崇义早奥陶世笔石地层[J]. 江西地质科技情报, 3: 1–24.
- 肖承协, 薛春汀, 黄学涪. 1975. 江西崇义早奥陶世笔石地层[J]. 地质学报, 2: 112–125.
- 夏广胜 (安徽省地质局区域地质调查队). 1982. 安徽笔石化石[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1–166.
- 熊聪慧, 薛进庄. 2018. 从物种丰富度到表型宏演化: 分类单元多样性与形态多样性[J]. 中国古生物学会第十二次全国会员代表大会暨第 29 届学术年会论文摘要集, 152–153.
- 许杰, 赵裕亭. 1976. 中国笔石科的演化和分类 (附新属新种描述)[J]. 地质学报, 50(2): 121–149.
- 杨达铨, 倪寓南, 李积金等. 1983. 笔石纲. 见: 地质矿产部南京地质矿产研究所(编). 华东地区古生物图册(一)早古生代分册[M]. 北京: 地质出版社, 353–496.
- 杨敬之, 穆恩之. 1954. 鄂西长阳、宜都一带奥陶纪地层[J]. 地质学报, 24(3–4): 173–178.
- 杨式溥, 张建平, 杨洪. 1963. 古生态学研究方法[J]. 现代地质, 5(1): 1–12.
- 俞剑华, 方一亭. 1966. 江西修水流域胡乐组内褶曲胞管笔石的发现[J]. 古生物学报, 1(1): 92–97.
- 俞剑华, 夏树芳, 方一亭. 1976. 江西修水流域的奥陶系[J]. 南京大学学报(自然科学版), 2: 57–77.
- 俞剑华, 方一亭, 刘怀宝. 1986. 安徽省宁国县胡乐地区含笔石地层研究新进展[J]. 地球学报, 8(1): 25–34.
- 浙江省地质矿产局. 1996. 全国地层多重划分对比研究: 浙江省岩石地层[M]. 武汉: 中国地质大学出版社, 1–236.
- 詹仁斌, 靳吉锁, 刘建波. 2013. 奥陶纪生物大辐射研究: 回顾与展望[J]. 科学通报, 58:

- 3357–3371.
- 张国伟, 郭安林, 王岳军等. 2013. 中国华南大陆构造与问题[J]. 中国科学: 地球科学, 43: 1553–1582.
- 张琳娜. 2016. 基于数据库和地理信息系统的华南奥陶纪定量古地理研究[D]. 博士学位论文. 南京. 中国科学院研究生院.
- 张文堂. 1962. 中国的奥陶系[M]. 北京: 科学出版社, 1–161.
- 张文堂, 许汉奎, 陈旭等. 1964. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所编. 黔北地层现场会议贵州北部的古生代地层, 33–78.
- 张元动. 1993. 浙赣“Arenig”-“Llanvirn”笔石动物群及其演化模式[D]. 中国科学院研究生院.
- 张元动, 詹仁斌, 樊隽轩等. 2009. 奥陶纪生物大辐射研究的关键科学问题[J]. 中国科学地球科学, 39(2): 129–143.
- 张元动, 陈旭, Dan Goldman 等. 2010. 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[J]. 中国科学地球科学, 40(9): 1164–1180.
- 张元动, 俞国华, 罗璋. 2010. 浙江临安板桥奥陶系胡乐组笔石新材料及其意义[J]. 地层学杂志, 34(1): 1–7.
- 张允白, 周志毅, 张俊明. 2002. 扬子陆块早奥陶世末期--中奥陶世Darriwilian初期沉积分异[J]. 地层学杂志, 26(4): 302–314.
- 赵裕亭. 1977. 浙江江山衢县一带宁国组中的对笔石[J]. 地层古生物论文集, 86–107.
- 周志毅, 陈旭, 王志浩等. 1990. 奥陶系. 见: 周志毅, 陈丕基, 主编. 塔里木生物地层和地质演化. 北京: 科学出版社, 56–130.
- Albani R, Bagnoli G, Maletz J, et al. 2001. Integrated chitinozoan, conodont and graptolite biostratigraphy from the Upper Cape Cormorant Formation (Middle Ordovician), western Newfoundland[J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 38(3): 387–409.
- Albanesi G L, Ortega G. 2002. Advances on conodont-graptolite biostratigraphy of the Ordovician System of Argentina[J]. Aspects of the Ordovician System in Argentina. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 16: 143–166.
- Alexander R R. 1986. Resistance to and repair of shell breakage induced by durophages in Late Ordovician brachiopods[J]. Journal of Paleontology, 60(2): 273–285.
- Alexander R R. 2001. Functional morphology and biomechanics of articulate brachiopod shells[J]. The Paleontological Society Papers, 7: 145–170.
- Archer J B, Skevington D. 1973. The morphology and systematics of ‘*Didymograptus spinosus* Ruedemann, 1904, and allied species from the Lower Ordovician[J]. Geological Magazine, 110: 43–54.
- Astini R A. 1992. Tectofacies ordovícicas y evolución de la cuenca eopaleozoica de la Precordillera Argentina[J]. Estudios Geológicos, 48(5–6): 315–327.
- Ausich W I, Kammer T W. 2013. Mississippian crinoid biodiversity, biogeography and

- macroevolution[J]. *Palaeontology*, 56: 727–740.
- Barnes C R. 2004. Was there an Ordovician superplume event? In: Webby BD, Paris F, Droser M L, Percival I, eds. *The Great Ordovician Bio-diversification Event*[M]. New York: Columbia University Press, 77–80.
- Barnes C G, Petersen S W, Kistler R W, et al. 1996. Source and tectonic implications of tonalite-trondhjemite magmatism in the Klamath Mountains[J]. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 123(1): 40–60.
- Barrande J. 1850. *Graptolites de Bohême*[J]. Published by the author, Prague.
- Bates D E B. 1987. The construction of graptolite rhabdosomes in the light of ultrastructural studies[J]. *Indian Journal of Geology*, 59(1): 1–28.
- Bates D E B, Kirk N. 1985. The fine structure of graptolite periderm[M]//*Biology of invertebrate and lower vertebrate collagens*. Springer, Boston, MA, 389–396.
- Bates D E B, Kirk N H. 1986. Mode of secretion of graptolite periderm, in normal and retiolite graptolites[J]. *Geological Society, London, Special Publications*, 20(1): 221–236.
- Bates D E B, Kirk N H. 1992. The ultrastructure, mode and functioning of a number of Ordovician and Silurian retiolitid graptolites[J]. *Modern Geology*, 17: 1–270.
- Bates D E B, Kirk N H. 1997. The Ultrastructure, Construction and Functioning of the Genera *Stromatograptus* and *Retiolites*, with an Appendix on the Incremental Construction of the Rhabdosome in *Petalolithus*, and Its Comparison with that of the Thecal Framework in *Retiolites* and in *Stromatograptus*[M]. University of Wales, Aberystwyth.
- Bates D E B, Kozłowska A, Lenz A C. 2005. Silurian retiolitid graptolites: Morphology and evolution[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(4): 705–720.
- Bates DEB, Kozłowska A, Loydell D, et al. 2009. Ultrastructural observations on some dendroid and graptoloid graptolites and on *Mastigograptus*[J]. *Bulletin of Geosciences*, 84(1): 21–26.
- Bateson W. 1885. The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*, with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta[J]. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 25: 81–122.
- Baumiller T K. 2008. Crinoid ecological morphology[J]. *Annual Review Earth Planet Science*, 36: 221–249.
- Baumiller T K. 2013. Ephemeral injuries, regeneration frequencies, and intensity of the injury-producing process[J]. *Marine Biology*, 160: 3233–3239.
- Baumiller T K, Plotnick R. 1989. Rotational stability in stalked crinoids and the function of wing plates in *Pterotocrinus depressus*[J]. *Lethaia*, 22(3): 317–326.
- Baumiller T K, Gahn F J. 2003. Predation on crinoids[J]. In P. H. Kelley, M. Kowalewski, and T. A. Hansen, eds. *Predator-prey interactions in the fossil record*. *Topics in Geobiology* 20: 263–278. Springer, New York.
- Baumiller T K, Salamon M A, Gorzelak P, et al. 2010. Post-Paleozoic crinoid radiation in response to benthic predation preceded the Mesozoic Marine Revolutionp[J]. *Proceedings of*

- the National Academy of Sciences USA 107:5893–5896.
- Baumiller T K, Gahn F J. 2013. Reconstructing predation pressure on crinoids: estimating arm-loss rates from regenerating arms[J]. *Paleobiology*, 39(1): 40–51.
- Beavis F C. 1972. The manubriate isograptids[J]. *Geological Magazine*, 109(3): 193–204.
- Beck D. 1839. In *The Silurian System*[M]. Murchison R.I. (Ed.), John Murray, London.
- Beli E, Piraino S, Cameron C B. 2017. Fossilization processes of graptolites: insights from the experimental decay of *Rhabdopleura* sp. (Pterobranchia)[J]. *Palaeontology*, 60(3): 389–400.
- Bengtson S, Urbanek A. 1986. *Rhabdotubus*, a Middle Cambrian rhabdopleurid hemichordate[J]. *Lethaia*, 19(4): 293–308.
- Benson W N, Keble R A. 1936. The Ordovician Rocks of New Zealand[J]. *Geology Magazine* 864, 73(6): 241–251.
- Bergström S M, Ahlberg P, Maletz J, et. al. 2018. Darriwilian (Middle Ordovician) chemostratigraphy linked to graptolite, conodont and trilobite biostratigraphy in the Fågelsång-3 drill core, Scania, Sweden[J]. *GFF*, 140(3): 229–240.
- Berner R A. 2003. The long-term carbon cycle, fossil fuels and atmospheric composition[J]. *Nature*, 426(6964): 323–326.
- Berry W B N. 1960. Graptolite faunas of the Marathon region, west Texas[J]. Austin, Texas. 1–179.
- Berry W B N. 1964. The Middle Ordovician of the Oslo Region, Norway. 16. Graptolites of the Ogygiocaris series[J]. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 44: 61–170.
- Berry W B N. 1968. Ordovician paleogeography of New England and adjacent areas based on graptolites. *Studies of Appalachian geology: northern and maritime*[J]. Edited by E Zen, WS White, JB Hadley, and JB Thompson Jr. Interscience Publishers, New York, 23–34.
- Bettley R M, Fortey R A, Siveter D J. 2001. High-resolution correlation of Anglo-Welsh Middle to Upper Ordovician sequences and its relevance to international chronostratigraphy[J]. *Journal of the Geological Society*, 158(6): 937–952.
- Bjerreskov M. 1978. Discoveries on graptolites by X-ray studies[J]. *Acta Palaeontologica Polonica* 23(4): 463–471.
- Blake D H. 1962. A new Lower Ordovician graptolite fauna from the Trondheim Region[J]. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 42(3): 223–238.
- Blasco G, Ramos V. 1976. Graptolitos Caradocianos de La Formation Yerba Loca Ydel C La Chilca-Dpto, Jachal, Provincia de San Juan[J]. *Ameghiniana*, 13(3–4): 312–329.
- Böhme M. 2006. Geological Mapping of Bygdøy, Oslo Region, Norway. 25 pp., 1 map. Unpublished Diploma Mapping, Universität Freiberg, Germany.
- Bordeaux Y L, Brett C E. 1990. Substrate specific associations of epebionts on Middle Devonian brachiopods: implications for paleoecology[J]. *Historical Biology*, 4(3–4): 203–220.
- Boucot A J. 1981. *Principles of Benthic Marine Paleoecology*[J]. Academic Press, New York.
- Bouček B, Přibyl A. 1951. Contribution to our knowledge of the Cyrtograptids from the Silurian

- of Bohemia and on their stratigraphical importance[J]. Rozpravy České akademie věd, Řada matematicko-přírodovědných věd, 62(9): 1–24.
- Bouček B. 1973. Lower Ordovician graptolites of Bohemia[J]. Akademia, Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, 1–164.
- Braithwaite L F. 1976. Graptolites from the Lower Ordovician Pogonip Group of Western Utah[J]. The Geological Society of America, Special Paper, 166: 1–106.
- Brett C E. 2003. Durophagous predation in Paleozoic marine benthic assemblages[M] //Predator—Prey Interactions in the Fossil Record. Springer, Boston, MA, 401–432.
- Brett C E, Walker S E. 2002. Predators and predation in Paleozoic marine environments[J]. The Paleontological Society Papers, 8: 93–118.
- Briggs D E G, Kear A J, Baas M, et al. 1995. Decay and composition of the hemichordate *Rhabdopleura*: implications for the taphonomy of graptolites[J]. Lethaia, 28(1): 15–23.
- Bronn H G. 1846. Index Palaeontologicus[J]. B. Enumerator: Stuttgart: 149.
- Bronn H G. 1849. Handbuch der Geschichte der Natur. Dritter Band, Zweite Abtheilung. II. Theil: Organisches Leben (Schluß)[M]. Index palaeontologicus oder Ueberblick der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. 1–1106.
- Brongniart A. 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. FG Levrault.
- Brunton, C H C, Lazarev, S S, Grant, R E. 1995. A review and new classification of the brachiopod order Productida[J]. Palaeontology, 38: 915–936.
- Brussa E D. 1996. Las graptofaunas ordovícicas de la Formación Las Aguaditas, Precordillera de San Juan, Argentina[J]. Parte I: familias Thamnograptidae, Dichograptidae, Abrograptidae y Glossograptidae. Ameghiniana, 33(4): 421–434.
- Brussa E D. 1997. Graptolitos del Arenigiano tardío-Llanvirniano de la Formación Sierra de La Invernada, Precordillera occidental sanjuanina, Argentina[J]. Parte 1. Ameghiniana, 34(3): 357–372.
- Brussa E D, Astini R A. 1998. The Gualcamyo River section: a graptolite constrained k-bentonite succession in the Ordovician of Argentina, Precordillera[J]. In: Gutierrez-Marco JC, Rábano I. (Eds) Sixth international Graptolite Conference, Madrid, Temas Geológicos- mineros, 23:154–157.
- Brussa E D, Mitchell C E, Astini R A. 1998. Late Yapeenian to early Darriwilian graptolite faunas from Nazareno creek, Guandacol region, Precordillera, Argentina[J]. In Proceedings of the Sixth International Graptolite Conference of the GWG (IPA) and the SW Iberia Field Meeting, 158–160.
- Brussa E D, Mitchell C E, Ortega G, et al. 2003. Middle Ordovician graptolite biostratigraphy from the Los Azules Formation at Los Gatos Creek, Central Precordillera, Argentina[J]. 7th International Graptolite Conference, Argentina, 18: 21–25.
- Buatois L A, Mángano M G, Olea RA, et al. 2016. Decoupled evolution of soft and hard substrate communities during the Cambrian Explosion and Great Ordovician Biodiversification

- Event[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 113(25): 6945–6948.
- Bulman O M B. 1931. South American graptolites (with special reference to the Nordenskjöld collection)[J]. Arkiv för Zoologi, 22A(3): 1–111.
- Bulman O M B. 1932. On the graptolites prepared by Holm. 2. The structure and development of *Climacograptus typicalis* Hall[J]. Arkiv för Zoologi, 24(9): 1–10.
- Bulman O M B. 1933. On the graptolites prepared by Holm. 6. *Dictyonema* and *Desmograptus*[J]. Arkiv för Zoologi, 26A(5): 1–52.
- Bulman O M B. 1936. On the graptolites prepared by Holm. 7. The graptolite fauna of the Lower Orthoceras Limestone of Heluden, and its bearing on the evolution of the Lower Ordovician graptolites[J]. Arkiv för Zoologi, 28A (17): 1–107.
- Bulman O M B. 1937. Report on a collection of graptolites from the Charchaq Series of Chinese Turkistan[J]. Palaeontologia Sinica, B(2): 1–6.
- Bulman O M B. 1938. Graptolithina[J]. In Schindewolf, O.H. (ed) Handbuch der Palaeozoologie, 1–92.
- Bulman O M B. 1944. A Monograph of the Caradoc (Balclatchie) Graptolites from Limestones in Lagga Burn, Ayrshire[J]. Palaeontographical Society Monograph, Part I:1–78.
- Bulman O M B. 1945. A monograph of the Caradoc (Balclatchie) graptolites from limestones in Laggan Burn, Ayrshire, Part 1[J]. Palaeontographical Society Monograph, 98(430): 1–42.
- Bulman O M B. 1947. A monograph of the Caradoc (Balclatchie) graptolites from limestones in Laggan Burn, Ayrshire, part 3[J]. Monograph of the Palaeontographical Society, i-xi, 59–78.
- Bulman O M B. 1948. Some Shropshire Ordovician graptolites[J]. Geological Magazine, 85: 222–228.
- Bulman O M B 1953. Some graptolites from the Ogygiocaris series (4a) of the Oslo district[J]. Arkiv för Mineralogi och Geologi, 1(17): 509–518.
- Bulman O M B. 1950. Graptolites from the *Dictyonema* Shales of Quebec[J]. Quarterly Journal of the Geological Society of London, 106: 63–99.
- Bulman O M B. 1955. Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia[J]. In Moore RC. (ed) Treatise on Invertebrate Paleontology V, i-xvii, 1–101.
- Bulman O M B. 1958. Patterns of colonial development in graptolites[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 44(295): 24–32.
- Bulman O M B. 1962. On the genus *Amplexograptus* Lapworth, Elles and Wood[J]. Geological Magazine, 99: 459–467.
- Bulman O M B. 1964. Lower Palaeozoic plankton: President's Anniversary Address 1964[J]. Quarterly Journal of the Geological Society, 120(1-4): 455–476.
- Bulman O M B. 1970. Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia[J]. In Teichert C. (ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology. V (2nd edition), xxxii, 1–149, 158–163.
- Bulman O M B, Rushton, A W A. 1973. Tremadoc faunas from boreholes in Central England[J].

- Bulletin of the Geological Survey of Great Britain, 43: 1–40.
- Bulman O M B, Rickards R B. 1968. Some new diplograptids from the Llandovery of Britain and Scandinavia[J]. *Palaeontology*, 11: 1–15.
- Carruthers W. 1858. Dumfriesshire graptolites with description of three new species[J]. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1: 466–470.
- Carruthers W. 1859. On the graptolites from the Silurian shales of Dumfriesshire with descriptions of three new species[J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 33: 23–26.
- Carter C. 1989. A Middle Ordovician graptolite fauna from near the contact between the Ledbetter Slate and the Metaline Limestone in the Pend Oreille mine, northeastern Washington State[J]. *U.S. Geological Survey Bulletin* 1860, A1–A23.
- Carter C. 1989. Ordovician-Silurian graptolites from the Ledbetter Slate, northeastern Washington State. U.S.[J]. *Geological Survey Bulletin* 1860, B1–B29.
- Chacaltana C, Valdivia W, Carlotto V, et al. 2006. Nuevas evidencias de graptolitos en el Perú central: implicancias estratigráficas[J]. In XIII Congreso Peruano de Geología, Carlotto V, Cárdenas J, Soler P, Jacay J (eds). *Sociedad Geológica del Perú*, Lima, *Publicación Especial*, 7: 611–614.
- Chen X. 1994. Arenig to Llanvirn Graptolite Provincialism of South China[J]. In: Chen X, Erdtmann, B D, Ni Y N. (Eds.), *Graptolite Research Today*. Nanjing University Press, Nanjing, 223–239.
- Chen X, Finney S C. 1985. *Isograptus* and its descendant graptolites[J]. *Palaeontologia Cathayana*, 2: 87–95.
- Chen X, Rong J Y. 1992. Ordovician plate tectonics of China and its neighbouring regions. In: Webby BD, Laurie JR. (eds), *Global Perspectives on Ordovician Geology*. Balkema, Rotterdam, 277–291.
- Chen X, Bergström S M. 1995. The Base of the *austrodentatus* Zone as a level for global subdivision of the Ordovician System[J]. *Paleoworld*, 5: 1–117.
- Chen X, Rong J Y, Wang X F, et al. 1995. Correlation of the Ordovician rocks of China[J]. *International Union of Geological Sciences, Publication No. 31*: 1–104.
- Chen X, Ni Y N, Mitchell C E, et al. 2000. Graptolites from the Qilang and Yingan formations (Caradoc, Ordovician) of Kalpin, Western Tarim, Xinjiang, China[J]. *Journal of Paleontology*, 74: 282–300
- Chen X, Zhang Y D, Bergstrom S M, et al. 2006. Upper Darriwilian graptolite and conodont zonation in the global stratotype section of the Darriwilian Stage (Ordovician) at Huangnitang, Changshan, Zhejiang, China[J]. *Palaeoworld*, 15: 150–170.
- Chen X, Bergström S M, Zhang Y D, et al. 2010. Upper Ordovician (Sandbian-Katian) graptolite and conodont zonation in the Yangtze region, China[J]. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101(2): 111–134.
- Chen X, Bergström S M, Zhang Y D, Goldman D, Chen Q. 2011. Upper Ordovician

- (Sandbian–Katian) graptolite and conodont zonation in the Yangtze region, China[J]. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101(2): 111–134.
- Chen X, Zhang Y D, Goldman D, et al. 2016. Darriwilian to Katian (Ordovician) Graptolites from Northwest China[M]. Zhejiang University Press, 1–354.
- Chen X, Chen Z Y, Mitchell C E, Chen Q, et al. 2019. A restudy of the Sandbian to Katian (Upper Ordovician) graptolites from the East Qilianshan (Chilianshan), Northwest China[J]. *Journal of Palaeontology*, 93(6): 1175–1209.
- Churkin M J, Carter C. 1996. Stratigraphy, structure and graptolites of an Ordovician and Silurian sequence in the Terra Cotta Mountains, Alaska Range, Alaska. U.S.[J]. *Geological Survey professional paper 1555*, 1–84.
- Clarkson C M. 1963. A New Species of *Pseudoclimacograptus* from the Ordovician of Cooper Marathon, Texas[J]. *Geological Magazine*, 100(4): 352–356.
- Cooper R A. 1973. Taxonomy and evolution of *Isograptus* Moberg in Australasia[J]. *Palaeontology*, 16: 45–115.
- Cooper R A. 1979. Ordovician geology and graptolite faunas of the Aorangi Mine area, North-west Nelson, New Zealand[M]. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, 47: 1–127.
- Cooper R A. 1979. Sequence and correlation of Tremadoc graptolite assemblages[J]. *Alcheringa*, 3: 7–19.
- Cooper R A, Fortey R A. 1982: The Ordovician graptolites of Spitsbergen[J]. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series*, 36: 157–302.
- Cooper R A, Ni Y N. 1986. Taxonomy, phylogeny and variability of *Pseudisograptus* Beavis[J]. *Palaeontology*, 29(2): 316–363.
- Cooper A H, Rushton A W A, Molyneux S G, et al. 1995. The stratigraphy, correlation, provenance and palaeogeography of the Skiddaw Group (Ordovician) in the English Lake District[J]. *Geological Magazine*, 132: 185–211.
- Cooper R A, Maletz J, Taylor L, et al. 2004. Graptolites: Patterns of diversity across paleolatitudes[J]. *The great Ordovician biodiversification event*, 281–293.
- Cooper R A, Rigby S, Bates D E B, et al. 2017. Part V, Second Revision, Chapter 6: Paleoeecology of the Pterobranchia (Cephalodiscida and Graptolithina)[J]. *Treatise Online* 86: 1–16.
- Cooper R A, Sadler P M. 2012. The Ordovician Period[J]. Chapter 20. In Gradstein F M, Ogg J G, Schmitz M D, Ogg G M. (eds) *The Geological Time Scale*, 489–524.
- Cooper R A, Sadler P M, Gradstein F, et al. 2004. Ordovician system[J]. *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, Cambridge, 165–187.
- Costello, M J, Chaudhary, C. 2017. Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation[J]. *Current Biology*, 27: 511–527.

- Crowther P R, Jenkins C J. 1976. Retiolitids from the Llanvirn and Darriwillian[J]. *Geological Magazine*, 113(3): 277–286.
- Crowther P R., Richards R B. 1977. Cortical bandages and the graptolite zooid[J]. *Geologica Palaeontology*, 11: 9–46.
- Cuerda A J, Cingolani C A, Schauer O C, et al. 1986. Bioestratigrafía del Ordovícico (Llanvirniano-Llandeiliano) de la sierra del Tontal, Precordillera de San Juan[J]. Descripción de su fauna graptolítica. *Ameghiniana*, 23: 3–33.
- Davies J R, Fletcher C J N, Waters R A, et al. 1997. Geology of the country around Llanilar and Rhayader[J]. *Memoir of the British Geological Survey, Sheets 178 and 179 (England and Wales)*.
- Davies J R, Waters R A, Wilby P R, et al. 2003. Geology of the Cardigan and Dinas island district – A brief explanation of the geological map[J]. *Sheet Explanation of the British Geological Survey. 1:50,000 Sheet 193 (including part of Sheet 210) Cardigan and Dinas Island (England and Wales)*.
- Decker C E. 1952. Stratigraphic significance of graptolites of Athens Shale[J]. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 36: 1–145.
- Dietl G P, Kelley P H. 2001. Mid-Paleozoic latitudinal predation gradient: Distribution of brachiopod ornamentation reflects shifting Carboniferous climate[J]. *Geology*, 29(2): 111–114.
- Dilly P N. 1993. Feeding and gut contents in *Cephalodiscus nigrescens* (Hemichordata, Pterobranchia) from the Weddell Sea[J]. *Journal of Zoology*, 230(1): 63–67.
- Dilly P N. 2014. *Cephalodiscus* reproductive biology (Pterobranchia, Hemichordata)[J]. *Acta Zoologica*, 95(1): 111–124.
- Donovan DA, Danko J P, Carefoot T H. 1999. Functional significance of shell sculpture in gastropod molluscs: test of a predator-deterrent hypothesis in *Ceratostoma foliatum* (Gmelin)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 236: 235–251.
- Douglas J A. 1933. The Geology of the Marcapata Valley in eastern Peru[J]. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 89: 308–356.
- Egenhoff S O, Maletz J, Erdtmann B D. 2004. Lower Ordovician graptolite biozonation and lithofacies of southern Bolivia: relevance for palaeogeographic interpretations[J]. *Geological Magazine*, 141(3): 287–299.
- Ekström M G. 1937. Upper *Didymograptus* Shale in Scania[J]. *Sveriges Geologiska Undersökning Serie C, Afhandlingar och Uppsatser*, 403: 1–53.
- Elles G L. 1898. The graptolite-fauna of the Skiddaw Slates[J]. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 54(1-4): 463–539.
- Elles G L. 1922. The graptolite faunas of the British Isles[J]. *Proceedings of the Geologists' Association*, 33: 158–200.
- Elles G L. 1923. Evolutional palaeontology in relation to the Lower Palaeozoic rocks[J]. *Report of*

- the British Association for the Advancement of Science, 91: 83–107.
- Elles G L. 1925. Sedgwick Museum Notes[J]. The Characteristic Assemblages of the Graptolite Zones of the British Isles[J]. Geological Magazine, 62(8): 337–347.
- Elles G L. 1940. Graptogonophores[J]. Geological Magazine, 77(4): 283–288.
- Elles G L, Wood EM, Lapworth C. 1901. A Monograph of British Graptolites. Part I. Dichograptidæ[J]. Pages 1–54; Plates I–IV. Monographs of the Palaeontographical Society, 55(260): 1–54.
- Elles G L, Wood E M R. 1903. A Monograph of British Graptolites[J]. Part 3. London, Palaeontographical Society, 26–32.
- Elles G L, Wood E M R. 1904. A Monograph of British Graptolites[J]. Part 4. London, Palaeontographical Society, 135–180.
- Elles G L, Wood E M R. 1906. A Monograph of British Graptolites[J]. Part 5. London, Palaeontographical Society, 181–216.
- Elles G L, Wood E M R. 1907. A monograph of British Graptolites[J]. Part 6, London, Palaeontographical Society, 217–272.
- Elles G L, Wood E M R. 1908. A Monograph of British Graptolites[J]. Part 7. London, Palaeontographical Society, 273–358.
- Elles G L, Wood E M R. 1914. A Monograph of British Graptolites[J]. Part 10. London, Palaeontographical Society, 487–526.
- Elles G L, Wood E M R. 1918. A Monograph of British Graptolites[J]. London, Palaeontographical Society, Index, 527–539.
- Elles G L, Wood E M R. 1901-1918. A Monograph of British Graptolites[J]. Palaeontographical.
- Emmons, E. 1855. American Geology[M]. Albany, 1–251.
- Fan J X, Shen S Z, Erwin D H, et al. 2020. A high-resolution summary of Cambrian to Early Triassic marine invertebrate biodiversity[J]. Science, 367 (6475): 272–277.
- Fang X, Li W J, Zhang Y D, et al. 2019. Replacements of Major Cephalopod Faunas in Late Cambrian and Ordovician in South China[J]. Acta Geologica Sinica-English Edition, 93(S3): 102–105.
- Finney S C. 1977. Graptolites of the Middle Ordovician Athens Shale, Alabama[D]. Columbus, The Ohio State University, 1–585.
- Finney S C. 1978. The affinities of *Isograptus*, *Glossograptus*, *Cryptograptus*, *Corynoides*, and allied graptolites[J]. Acta Palaeontologica Polonica, 23(4): 481–495.
- Finney S C. 1979. Mode of life of planktonic graptolites: flotation structure in Ordovician *Dicellograptus* sp.[J]. Paleobiology, 5(1): 31–39.
- Finney S C. 1980. Thamnograptid, dichograptid and abrograptid graptolites from the Middle Ordovician Athens Shale of Alabama[J]. Journal of Paleontology, 54(6): 1184–1208.
- Finney S C. 1984. Biogeography of Ordovician graptolites in the southern Appalachians[J]. In Bruton, D.L. (ed) Aspects of the Ordovician System. Palaeontological Contributions of the

- University of Oslo, 295: 167–176.
- Finney S C. 1985. Nemagraptid graptolites from the Middle Ordovician Athens Shale, Alabama[J]. *Journal of Paleontology*, 59: 1100–1137.
- Finney S C, Bergström S M. 1986. Biostratigraphy of the Ordovician *Nemagraptus gracilis* zone[J]. In Hughes C P, Rickards R B, Chapman AJ. (eds) *Paleoecology and Biostratigraphy of Graptolites*. Geological Society Special Publication, 20: 47–59.
- Finney S C, Chen X. 1984. *Bergstroemograptus* n. gen. *crawfordi* (Harris) from the Ordovician of western Newfoundland[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 21(10): 1194–1199.
- Finney S C, Skevington D. 1979. A mixed Atlantic-Pacific province Middle Ordovician graptolite fauna in western Newfoundland[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 16(9): 1899–1902.
- Finney S C, Jacobson S R. 1985. Flotation devices in planktic graptolites[J]. *Lethaia*, 18(4): 349–359.
- Finney S C, Grubb B J, Hatcher Jr R D. 1996. Graphic correlation of Middle Ordovician graptolite shale, southern Appalachians: An approach for examining the subsidence and migration of a Taconic foreland basin[J]. *Geological Society of America Bulletin*, 108(3): 355–371.
- Finney S C, Bergström S M, Chen X, et al. 1999. The Pingliang section, Gansu Province, China. Potential as global stratotype for the base of the *Nemagraptus gracilis* Biozone and the base of the global Upper Ordovician Series[J]. *Acta Universitatis Carolinae Geologica*, 43(1/2): 73–76.
- Finney S C, Skevington D. 1979. A mixed Atlantic-Pacific province Middle Ordovician graptolite fauna in western Newfoundland[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 16(9): 1899–1902.
- Fortey R A, Cooper R A. 1986. A phylogenetic classification of the graptoloids[J]. *Palaeontology*, 29: 631–654.
- Fortey R A, Bell A. 1987. Branching geometry and function of multiramous graptoloids[J]. *Paleobiology*, 13(1): 1–19.
- Fortey R A, Owens R M. 1987. The Arenig Series in South Wales[J]. *British Museum (Natural History) Geology Bulletin*, 41: 69–307.
- Fortey R A, Beckly A J, Rushton A W A. 1990. International correlation of the base of the Llanvirn Series, Ordovician System[J]. *Newsletters on Stratigraphy*, 22: 119–42.
- Fortey R A., Harper A T., Ingham J K., et al. 2000. A revised correlation of Ordovician rocks in the British Isles[J]. *Geological Society Special Report*, 24: 1–83.
- Frech F. 1897. *Lethaea geognostica* oder Beschreibung und Abbildung für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen[J]. Herausgegeben von einer Vereinigung von Palaeontologen, 1. Teil-Lethaea Palaeozoica, 544–684.
- Gahn F J, Baumiller T K. 2010. Evolutionary history of regeneration in crinoids (Echinodermata)[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 50(4): 509–514.
- Ganis G R. 2005. Darriwilian graptolites of the Hamburg succession (Dauphin Formation), Pennsylvania, and their geologic significance[J]. *Canadian Journal of Earth Science*, 42:

- 791–813.
- Ganis G R, Williams S H, Repetski J E. 2001. New biostratigraphic information from the western part of the Hamburg klippe, Pennsylvania, and its significance for interpreting the depositional and tectonic history of the klippe[J]. *Geological Society of American Bulletin*, 113(1): 109–128.
- Goldman D, Mitchell C E, Maletz J, et al. 2007. Ordovician graptolites and conodonts of the Phi Kappa Formation in the Trail Creek region of central Idaho: A revised, integrated biostratigraphy[J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 46(Suppl.): 155–162.
- Goldman D, Nõlvak J, Maletz J. 2015. Middle to Late Ordovician graptolite and chitinozoan biostratigraphy of the Kandava-25 drill core in western Latvia[J]. *GFF*, 137(3): 197–211.
- González Peralta J, González G, Sbafo A, et al. 1998. Equinococosis canina en un sector del Departamento de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina[J]. *Archivos de medicina veterinaria*, 30(2): 157–163.
- Gorzalak P, Salamon M A, Baumiller T K. 2012. Predator-induced macroevolutionary trends in Mesozoic crinoids[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(18): 7004–7007.
- Grant R E. 1966. Spine arrangement and life habits of the productoid brachiopod *Waagenoconcha*[J]. *Journal of Paleontology*, 1063–1069.
- Gurley R R. 1896. North America graptolites[J]. *Journal of Geology*, 4: 1–311.
- Gupta N S, Briggs D E G, Pancost R D. 2006. Molecular taphonomy of graptolites[J]. *Journal of the Geological Society*, 163(6): 897–900.
- Hadding A. 1911. Om de Svenska arterna af släktet *Pterograptus* Holm[J]. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 33(6): 487–495.
- Hadding A. 1913. Undre *Dicellograptus* skifern i Skåne[J]. *Lunds Universitetets Årsskrift*, 29: 1–91.
- Hadding A. 1915. Om *Glossograptus*, *Cryptograptus* och tvenne dem närstaende graptolitsläkten[J]. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 37: 303–336.
- Halanych K M. 1993. Suspension feeding by the lophophore-like apparatus of the pterobranch hemichordate *Rhabdopleura normani*[J]. *The Biological Bulletin*, 185(3): 417–427.
- Hall J. 1847. *Paleontology of New York*[M]. Volume 1. Containing descriptions of the organic remains of the lower divisions of the New York System (equivalent of the Lower Silurian rocks of Europe). Albany, Geological Survey of New York, 1–338.
- Hall J. 1858. Note upon the genus *Graptolithus* and description of some remarkable new forms from the shales of the Hudson River Group, discovered in the investigations of the Geological Survey of Canada, under the direction of Sir W.E.Logan, F.R.S[J]. *Canadian Naturalist and Geologist*, 3: 139–177.
- Hall J. 1859. Notes upon the genus *Graptolithus*[J]. In *Paleontology of New York*, part 3. Albany, Geological Survey of New York, 495–522.

- Hall J. 1862. New species of fossils from the investigation of the Survey[J]. Report for 1861, Wisconsin Geological Survey.
- Hall J. 1865. Figures and Descriptions of Canadian Organic Remains[J]. Graptolites of the Quebec Group, Decade II, 1–151.
- Hall J. 1868. Introduction to the study of the Graptolitidae[J]. Annual Report 20. New York State Cabinet of Natural History.
- Hall T S. 1902a. Reports on graptolites[J]. Records of the Geological Survey of Victoria 1, 33–35.
- Hall T S. 1902b. The graptolites of New South Wales, in the collection of the Geological Survey[J]. Records of the Geological Survey of New South Wales, 7: 49–59.
- Hall T S. 1914. Victorian Graptolites, Part IV.; Some New or Little-Known Species[J]. Proceedings of the Royal Society of Victoria, 27(1): 104–118.
- Harris W J, Thomas D E. 1935. Victorian Graptolites (new series), Part III[J]. Proceedings of the Royal Society of Victoria, (2): 288–313.
- Harris W L, Thomas D E. 1938a. Victorian graptolites (new series) Part V[J]. Mining and Geological Journal, 1(2): 70–81.
- Harris W J, Thomas D E. 1938b. Notes on the geology of the Howqua valley[J]. Mining and Geological Journal, 1(2): 81–84.
- Harris W J, Thomas D E. 1938c. A revised classification and correlation of the Ordovician graptolite beds of Victoria[J]. Mining and Geological Journal, 1(3): 62–72.
- Haq B U, Schutter S R. 2008. A chronology of Paleozoic sea-level changes[J]. Science, 322: 64–68.
- Harper D A T, Topper T P, Cascales-Miñana B, et al. 2019. The Furongian (late Cambrian) biodiversity gap: real or apparent?[J]. Palaeoworld, 28(1–2): 4–12.
- Harvell C D. 1984. Predator-induced defense in a marine bryozoan[J]. Science, 224(4655): 1357–1359.
- Hede J E. 1951. Boring through Middle Ordovician–Upper Cambrian strata in the Fågelsång district, Scania (Sweden)[J]. Lunds Universitets Årsskrift, N.F.2, 46(7): 1–85.
- Hemann M. 1951. Über *Linograptus* Frech 1897 und *Undagraptus stolzenbergensis* n. g. n. sp. aus Ostthüringen[J]. Hallesches Jahrbuch für Mitteldeutsche Erdgeschichte, 1(2): 74–75.
- Herr S R. 1971. Regeneration and growth abnormalities in *Orthograptus quadrimucronatus* from the Ordovician Maquoketa Formation of Iowa[J]. Journal of Paleontology, 628–632.
- Hisinger W. 1840. Lethaea, Suecica, seu Petrefacta Suecicae, Suppl.II., 32–40.
- Holm G. 1881a. Tvenne nya slägten af familjen Dichograptidae Lapw[J]. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, 9: 45–51.
- Holm G. 1881b. Bidrag till kännedomen om Skandinaviens graptoliter I. *Pterograptus*, ett nytt graptolitslägte[J]. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, (4): 71–84.
- Hopkinson J. 1871. On *Dicellograptus*, a new genus of Graptolite[J]. Geological Magazine, 8:

- 20–26.
- Hopkinson J. 1872. On some new species of graptolites from the south of Scotland[J]. *Geological Magazine*, 9: 501–509.
- Hopkinson J, Lapworth C. 1875. Description of the graptolites of the Arenig and Llandeilo rocks of St. David's[J]. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 31: 631–672.
- Hsü S C. 1934. The graptolites of the Lower Yangtze Valley[J]. *Bulletin of the National Research Institute of Geology, Academia Sinica, ser., A4*: 1–106.
- Hughes C P, Rickards RB, Williams A. 1980. The Ordovician fauna from the Contaya Formation of eastern Peru[J]. *Geological Magazine*, 117: 1–21.
- Huntley J W, Kowalewski M. 2007. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(38): 15006–15010.
- Iyengar E V, Harvell C D. 2002. Specificity of cues inducing defensive spines in the bryozoan *Membranipora membranacea*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 225: 205–218.
- Jaanusson V. 1960. Graptolites from the Ontikan and Viruan (Ordovician) limestones of Estonia and Sweden[J]. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, 38: 289–366.
- Jacay J, Castillo E, Güimac K. 2007. Sedimentary evolution of Paleozoic lithostratigraphic units in central Peru (Ambo-Huánuco region)[J]. In 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America, Dí'az-Martínez E, Rábano I (eds). *Cuadernos del Museo Geominero*, 8: 219–221.
- Jackson D E. 1967. *Psigraptus*, a new graptolite genus from the Tremadocian of Yukon, Canada[J]. *Geological Magazine*, 104: 317–321.
- Jaeger H. 1959. Graptolithen und Stratigraphie des Jüngsten Thüringer Silurs[J]. *Abhandlungen der Deutschen Akad der Wissenschaften zu Berlin*, 59, Nr. 2.
- Jenkins C J. 1987. The Ordovician graptoloid *Didymograptus purchisoni* in South Wales and its use in three-dimensional absolute strain analysis[J]. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 78(2): 105–114.
- Keller B M. 1956. Graptolity Ordovika v Chi-Illiskykh Gor Ordovik Kazakhstana[J]. *Trudy geologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR*, 1: 50–102.
- Kelley P, Kowalewski M, Hansen T A. (Eds.). 2003. *Predator-prey interactions in the fossil record*[M]. Springer Science & Business Media, 1–462.
- Kirk N H. 1969. Some thoughts on the ecology, mode of life and evolution of the Graptolithina[C]//*Proceedings of the geological Society of London. The Society*, 1659: 273–292.
- Kirk N H. 1972. More thoughts on the automobility of the graptolites[J]. *Journal of the Geological Society*, 128(2): 127–133.
- Kirk N H. 1978. Mode of life of graptolites[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 23(4): 533–555.

- Kirk N H. 1980. Controlling factors in the evolution of the graptolites[J]. *Geological Magazine*, 117(3): 277–284.
- Klaczek, M R, Johnson, C J, Cluff, H D. 2016. Wolf–Caribou Dynamics Within the Central Canadian Arctic[J]. *The Journal of Wildlife Management*, 80(5): 837–849.
- Klappa C F, Opalinski P R, James N P. 1980. Middle Ordovician Table Head Group of western Newfoundland: a revised stratigraphy[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 17: 1007–1019.
- Kozłowska-Dawidziuk A. 2004. Evolution of retiolitid graptolites—a synopsis[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49(4): 505–518.
- Kozłowski R. 1949. Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d’animaux du Tremadoc de la Pologne[M]. *Ibidem*, 3: 1–235.
- Kozłowski R. 1954. O budowie nietorych Dichograptidae[J]. *Acta Geologica Polonica*, 4: 423–444.
- Kozłowski R. 1966. On the structure and relationships of graptolites[J]. *Journal of Paleontology*, 489–501.
- Kozłowski R. 1971. Early development stages and the mode of life of graptolites[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 16(4): 313–343.
- Lane N G. 1984. Predation and survival among inadunate crinoids[J]. *Paleobiology*, 10: 453–458.
- Lapworth C. 1873. Notes on the British graptolites and their allies. 1. On an improved classification of the *Rhabdophora*, part 2[J]. *Geological Magazine*, 10: 555–560.
- Lapworth C. 1875. Descriptions of the graptolites of the Arenig and Llandeilo rocks of St. David’s[J]. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 31: 631–672.
- Lapworth C. 1876. Catalogue of western Scottish fossils[J]. *Proceedings of the British Association of the Advancement of Science*, 1–28.
- Lapworth C. 1876. The Silurian System of the south of Scotland[J]. In Armstrong, J., Young, J. & Robertson, D. (eds). *Catalogue of the Western Scottish Fossils*, 1–18.
- Lapworth C. 1876. On the graptolites from County Down[J]. *Proceedings of the Belfast's Naturalists Field Club (Appendix)*, (77): 125–144.
- Lapworth C. 1878. The Moffat Series[J]. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 34: 240–346.
- Lapworth C. 1879. On new British graptolites[J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 5(5): 149–177.
- Lapworth C. 1880. On the geological distribution of the *Rhabdophora*[J]. Part III. Results (continued from vol. VI, p. 29). *Annals and Magazine of Natural History, Series 5(6)*: 185–207.
- Lapworth C. 1897. Note on Cambrian Hyolithes Sandstones from Nuneaton[J]. *Transactions of the Edinburgh Geological Society*, 7(3): 231–232.
- Lapworth C. 1903. XCVI.—Reactions involving the addition of hydrogen cyanide to carbon

- compounds[J]. *Journal of the Chemical Society, Transactions*, 83: 995–1005.
- Lapworth C. 1917. Balston expedition to Peru: report on graptolites collected by Capt. J.A. Douglas[J]. *Proceedings of the Geological Society of London Abstracts*, 999: 22–23.
- Lankester E R. 1877. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers[J]. *Quarterly Journal of Microscopical Science, New Series* 17: 339–454.
- Leighton L R. 1999. Possible latitudinal predation gradient in middle Paleozoic oceans[J]. *Geology*, 27(1): 47–50.
- Leighton, L R. 2001. New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165:53–69.
- Lemon R R H, Cranswick J S. 1956. Graptolites from Huacar, Peru[J]. *Publicaciones del Museo de Historia Natural Javier Prado C*, 5: 1–32.
- Lenz A C. 1977. Some Pacific faunal province graptolites from the Ordovician of Northern Yukon, Canada[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 14(8): 1946–1952.
- Lenz A C, Bates D E B, Kozłowska A, et al. 2018. Part V, Second Revision, Chapter 26: Family Retiolitidae: Introduction, morphology, and systematic descriptions[J]. *Treatise Online*, 114: 1–37.
- Lenz A C, Chen X. 1985. Middle to Upper Ordovician biostratigraphy of Peel River and other areas of the northern Canadian Cordillera[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 22: 227–239.
- Lenz A C, Jackson D E. 1986. Arenig and Llanvirn graptolite biostratigraphy, Canadian Cordillera[J]. *Geological Society, London, Special Publications*, 20(1): 27–45.
- Lester S M. 1985. *Cephalodiscus* sp. (Hemichordata: Pterobranchia): observations of functional morphology, behavior and occurrence in shallow water around Bermuda[J]. *Marine Biology*, 85(3): 263–268.
- Li L X, Feng H Z, Wang W H, et al. 2012. Proximal development, systematic taxonomy, and dispersal pattern of the Early-Middle Ordovician graptolite *Acrograptus* from South China[J]. *Science China Earth Sciences*, 55(7): 1110–1122.
- Linnarsson J G O. 1871. Om några försteningar från Sveriges och Norges Primordialzon[J]. *Öfversikt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar*, 6: 789–797.
- Loydell D K. 1992. Upper Aeronian and lower Telychian (Llandovery) graptolites from western mid-Wales[J]. London: The Palaeontographical Society. Publ. 589, 146: 1–55.
- Loydell D K. 2012. Graptolite biozone correlation charts[J]. *Geological Magazine*, 149(1): 124–132.
- Loydell D K, Cave R. 1996. The Llandovery–Wenlock boundary and related stratigraphy in eastern mid-Wales with special reference to the Banwy River section[J]. *Newsletters on Stratigraphy*, 34: 39–64.

- Loydell D K, Zalasiewicz J, Cave R. 1998. Predation on graptoloids: New evidence from the Silurian of Wales[J]. *Palaeontology*, 41: 423–427.
- Loydell D K, Maletz J. 2004. The Silurian graptolite genera *Streptograptus* and *Pseudostreptograptus*[J]. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2(2): 65–93.
- Loydell D K, Nestor V. 2006. Isolated graptolites from the Telychian (upper Llandovery, Silurian) of Latvia and Estonia[J]. *Palaeontology*, 49(3): 585–619.
- Maletz J. 1994. Pendent didymograptids (Graptoloidea, Dichograptacea)[J]. *Graptolite Research Today*. Nanjing University Press, Nanjing, 27–43.
- Maletz J. 1995. The Middle Ordovician (Llanvirn) graptolite succession of the Albjära core (Scania, Sweden) and its implication for a revised biozonation[J]. *Zeitschrift für geologische Wissenschaften*, 23: 249–260.
- Maletz J. 1997. Graptolites from the *Nicholsonograptus fasciculatus* and *Pterograptus elegans* Zones (Abereiddian, Ordovician) of the Oslo region, Norway[J]. *Greifswalder Geowissenschaftliche Beiträge*, 4: 5–98.
- Maletz J. 2001. A condensed Lower to Middle Ordovician graptolite succession at Matane, Quebec, Canada[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38(11): 1531–1539.
- Maletz J. 2005. Early Middle Ordovician graptolite biostratigraphy of the Lovisefred and Albjära drill cores (Scania, southern Sweden)[J]. *Palaeontology*, 48(4): 763–780.
- Maletz J. 2009. *Holmograptus spinosus* and the Middle Ordovician (Darriwilian) graptolite biostratigraphy at Les Mechins (Quebec, Canada)[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 46(10): 739–755.
- Maletz J. 2010. *Xiphograptus* and the evolution of the virgella-bearing graptoloids[J]. *Palaeontology*, 53(2): 415–439.
- Maletz J. 2011. The identity of the Ordovician (Darriwilian) graptolite *Fucooides dentatus* Brongniart, 1828[J]. *Palaeontology*, 54(4): 851–865.
- Maletz J. 2014. The Classification of the Graptolithina Bronn, 1849[J]. *Bulletin of Geosciences*, 89(3): 477–540.
- Maletz J. 2017a. Graptolite Paleobiology[M]. *Topics in Palaeobiology*. Michael Benton, series ed. Wiley- Blackwell. Chichester, 1–323.
- Maletz J. 2017b. Part V, Second Revision, Chapter 13: The history of graptolite classification[J]. *Treatise Online*, 88: 1–11.
- Maletz J. 2019. Part V, Second Revision, Chapter 22: Suborder Axonophora, Infraorder Diplograptina I (Diplograptidae, Lasiograptidae): Introduction, morphology, and systematic descriptions[J]. *Treatise Online*, 127:1–26.
- Maletz J, Servais T. 1993. Acritarchs and graptolites from the Early Llanvirn (Ordovician) of the Herscheider Schichten (Rheinisches Schiefergebirge, Germany)[J]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 190(1): 125–142.
- Maletz J, Mitchell C E. 1996. Evolution and phylogenetic classification of the Glossograptidae

- and Arienigraptidae (Graptoloidea): New data and remaining questions[J]. *Journal of Paleontology*, 70(4): 641–655.
- Maletz J, Zhang Y D. 2003. Proximal structure and development in the Ordovician graptolite *Parisograptus* Chen and Zhang, 1996[J]. *Palaeontology*, 46(2): 295–306.
- Maletz J, Egenhoff S, Bohme M, et al. 2007. The Elnes Formation of southern Norway: A key to late Middle Ordovician biostratigraphy and biogeography[J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 46(2): 298–304.
- Maletz J, Carlucci J, Mitchell C E. 2009. Graptoloid cladistics, taxonomy and phylogeny[J]. *Bulletin of Geosciences*, 84: 7–19.
- Maletz J, Reimann C, Spiske M, et al. 2010. Darriwilian (Middle Ordovician) graptolite faunas of the Sandia Region, southern Peru[J]. *Geological Journal*, 45(4): 397–411.
- Maletz J, Ahlberg P. 2011a. The Lerhamn drill core and its bearing for the graptolite biostratigraphy of the Ordovician Tøyen Shale in Scania, southern Sweden[J]. *Lethaia*, 44: 350–368.
- Maletz J, Ahlberg P. 2011b. Darriwilian (Ordovician) graptolite faunas and provincialism in the Tøyen Shale of the Krapperup drill core (Scania, southern Sweden)[J]. *Ordovician of the World*, (14): 327.
- Maletz J, Egenhoff S, Bohme M, et al. 2011. A tale of both sides of Iapetus–Upper Darriwilian (Ordovician) graptolite faunal dynamics on the edges of two continents[J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 48: 841–859.
- Maletz J, Bates D E., Brussa E D., et al. 2014. Part V, Revision 2, Chapter 12: Glossary of the Hemichordata[J]. *Treatise Online*, 62: 1–23.
- Maletz J, Lenz A C, Bates D E B. 2016. Part V, Second Revision, Chapter 4: Morphology of the Pterobranch Tubarium[J]. *Treatise Online*, 76:1–63.
- Maletz J, Zhang Y D. 2016. Part V, Second Revision, Chapter 21: Suborder Glossograptina: Introduction, Morphology, and Systematic Descriptions[J]. *Treatise Online*, 79: 1–22.
- Maletz J, Toro B A, Zhang Y D. 2017. Part V, Second Revision, Chapter 18: Order Graptoloidea and Family Anisograptidae: Introduction, morphology, and systematic descriptions[J]. *Treatise Online*, 85: 1–14.
- Maletz J, Toro B A, Zhang Y D, et al. 2018. Part V, Second Revision, Chapter 20: Suborder Dichograptina: Introduction, morphology, and systematic descriptions[J]. *Treatise Online*, 108: 1–28.
- Maletz J, Zhang Y D, VandenBerg, A H M. 2018. Part V, Second Revision, Chapter 19: Suborder Sinograptina: Introduction, morphology, and systematic descriptions[J]. *Treatise Online*, 107:1–23.
- Mattews S C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, 16(4): 713–719.

- McConnell B, Parkes M, Crowley Q, et al. 2015. No Exploits back-arc basin in the Iapetus suture zone of Ireland[J]. *Journal of the Geological Society*, 172(6): 740–747.
- McGhee G R, McKinney F K. 2000. A theoretical morphologic analysis of convergently evolved erect helical colony form in the Bryozoan[J]. *Paleobiology*, 26(4): 556–577.
- McKinney F K, Taylor P D. 2003. Lidgard S. Predation on bryozoans and its reflection in the fossil record[M]//Predator–Prey Interactions in the Fossil Record. Springer, Boston, MA, 239–261.
- M'Coy F. 1851. On some new Cambro-Silurian Fossils[J]. *Annals and Magazine of natural History*, 8(47): 387–409.
- Melchin M J, DeMont M E. 1995. Possible propulsion modes in Graptoloidea: a new model for graptoloid locomotion[J]. *Paleobiology*, 21(1): 110–120.
- Melchin M J, Mitchell C E. 1991. Late Ordovician extinction in the Graptoloidea[J]. In: Barnes CR, Williams SH. (eds.), *Advances in Ordovician Geology*. Geological Survey of Canada, 143–156.
- Meyer D L. 1985. Evolutionary implications of predation on recent comatulid crinoids from the Great Barrier Reef[J]. *Paleobiology*, 11: 154–164
- Miller D J, LaBarbera M. 1995. Effects of foliaceous varices on the mechanical properties of *Chicoreus dilectus* (Gastropoda: Muricidae)[J]. *Journal of Zoology*, 236: 151–160.
- Mills B, Leighton L R. 2008. Functional morphology of chonetidine (Brachiopoda) spines: biomechanical tests of a potential key innovation[J]. *Historical Biology*, 20(3): 213–221.
- Mitchell C E. 1987. Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea[J]. *Palaeontology*, 30(2): 353–405.
- Mitchell C E. 1988. The morphology and ultrastructure of *Brevigraptus quadrithecatus* n. gen., n. sp. (Diplograptacea), and its convergence upon *Dicaulograptus hystrix* (Bulman, 1932)[J]. *Journal of Paleontology*, 62(3): 448–436.
- Mitchell C E. 1990. Directional macroevolution of the diplograptacean graptolites: a product of astogenetic heterochrony and directed speciation[J]. *Major evolutionary radiations. Systematics Association Special*, 42: 235–264.
- Mitchell C E. 1992. Evolution of the Diplograptacea and the international correlation of the Arenig-Llanvirn boundary[J]. In Webby BD, Laurie JR. (eds) *Global Perspectives on Ordovician Geology*. Balkema, Rotterdam, 171–184.
- Mitchell C E, Chen X, Bergström S M, et al. 1997. Definition of a global boundary stratotype for the Darriwilian Stage of the Ordovician System[J]. *Episodes*, 20(3): 158–166.
- Mitchell C E, Brussa E D, Astini R A. 1998. A diverse Da2 fauna preserved within an altered volcanic ash fall, Eastern Precordillera, Argentina: implications for graptolite paleoecology[J]. In: Gutiérrez-Marco, JC, Rábano I. (eds.), *Proceedings 6th International Graptolite Conference (GWG-IPA) and 1998 Field Meeting, IUGS Subcommission on Silurian Stratigraphy*. *Temas Geológico-Mineros ITGE*, 23: 222–223.
- Mitchell C E, Goldman D, Klosterman S L, et al. 2007. Phylogeny of the Ordovician

- Diplogrptoidea[J]. *Acta Palaeontologica Sinica* 46, (Suppl.): 332–339.
- Mitchell C Brussa E D, Maletz J. 2008. A mixed isograptid-didymograptid graptolite assemblage from the Middle Ordovician of west Gondwana (NW Bolivia): implications for graptolite paleoecology[J]. *Journal of Paleontology*, 82(6): 1114–1126.
- Mitchell C E, Maletz J, Goldman D. 2009. What is *Diplograptus*?[J] *Bulletin of Geosciences*, 84(1): 27–34.
- Mitchell C E, Melchin M J, Cameron C B, et al. 2013. Phylogenetic analysis reveals that *Rhabdopleura* is an extant graptolite[J]. *Lethaia*, 46(1): 34–56.
- Mladenov P V. 1983. Rate of arm regeneration and potential causes of arm loss in the feather star *Florometra serratissima* (Echinodermata: Crinoidea)[J]. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2873–2879.
- Moberg J C. 1892. Om några nya graptoliter från Skånes Undre graptolitskiffer[J]. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, 14(4): 339–350.
- Moberg J C. 1901. *Pterograptus scanicus* n. sp[J]. *Geologiska Förening i Stockholm Förhandlingar* 22: 335–341.
- Morris R W, Kay M. 1966. Ordovician graptolites from the Middle Table Head Formation at Black Cove, near Port Au Port, Newfoundland[J]. *Journal of Paleontology*, 1223–1229.
- Monsen A. 1937. Die Graptolithenfauna im Unteren *Didymograptus* Schiefer (*Phyllograptus* schiefer) Norwegens[J]. *Norsk geologisk Tidsskrift*, 16(2–4): 57–267.
- Mu A T. 1963. Research in graptolite faunas of Chilianshan[J]. *Scientia Sinica*, 12(3): 347–371.
- Muir L A, Botting J P. 2007. Graptolite faunas and monaxonid demosponges of the *Cyrtograptus lundgreni* event (late Wenlock, Silurian) interval from the Orange district, New South Wales[J]. *Alcheringa*, 31(4): 375–395.
- Murchison R I. 1839. *The Silurian System*[M]. London, 1–768.
- Newell N D, Tafur I. 1944. Fossiliferous Ordovician in lowlands of eastern Peru[J]. *Journal of Paleontology*, 18: 540–545
- Newton E T. 1901. Note on graptolites from Peru[J]. *Geological Magazine*, 8: 195–197.
- Nicholson H A. 1868. On the graptolites of the Coniston Flags; with notes on the British species of the genus *Graptolites*[J]. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 24(1-2): 521–545.
- Nicholson H A. 1869. On some new species of graptolites[J]. *Annals and Magazine of Natural History*, London, Series 4(4): 231–242.
- Nicholson H A. 1870. On the British species of *Didymograptus*[J]. *Journal of Natural History*, 5(29): 337–357.
- Nölvak J, Hints O, Männik P. 2006. Ordovician timescale in Estonia: recent developments[J]. In *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*, 55(2): 95–108.
- Nützel A, Frýda J. 2003. Paleozoic plankton revolution: evidence from early gastropod ontogeny[J]. *Geology*, 31(9): 829–831.
- Obut, A M, Sobolevskaya RF. 1964. Graptolity ordovika Taimyra[J]. *Nauka, Moskva*, 1–91. [in

- Russian]
- Obut A M, Zaslavskaya N M. 1986. Families of Retiolitida and their phylogenetic relations[J]. Geological Society, London, Special Publications, 20(1): 207–219.
- Oji T, Okamoto T. 1994. Arm autotomy and arm branching pattern as anti-predatory adaptations in stalked and stalkless crinoids[J]. Paleobiology, 20: 27–39.
- Ortega G. 1995. Graptolite zones of the Los Azules Formation (Middle Ordovician) from Precordillera, western Argentina[J]. Graptolite News, 8: 57–59.
- Ortega G, Albanesi G L. 1998. The record of the *Nemagraptus gracilis* Zone in the Argentine Precordillera[C]//Proceedings of the 6th International Graptolite Conference. Instituto Tecnológico Geominero de España, Temas Geológico-Mineros, 23: 231–235.
- Ortega G, Albanesi G L. 1999. Graptolite biostratigraphy of the Gualcamayo Formation (Middle Ordovician) at the Los Sapitos Creek section, Argentina Precordillera[J]. Acta-Universitatis Carolinae Geologica, (1/2): 49–52.
- Ortega G, Albanesi G L. 2000. Graptolitos de la Formación Gualcamayo (Ordovícico Medio) en el cerro Potrerillo, Precordillera Central de San Juan, Argentina[J]. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, 64: 17–59.
- Ortega G, Máspero Castro B. 2002. La Zona de *Pterograptus elegans* (Ordovícico Medio) en la Formación Gualcamayo, quebrada Corridita, Precordillera de San Juan[J]. In VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía.
- Ortega G, Albanesi G L, Frigerio S E. 2007. Graptolite–conodont biostratigraphy and biofacies of the Middle Ordovician Cerro Viejo succession, San Juan Precordillera, Argentina[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 245(1-2): 245–263.
- Ottone E G, Albanesi G L, Ortega G, et al. 1999. Palynomorphs, conodonts and associated graptolites from the Ordovician Los Azules Formation, central Precordillera, Argentina[J]. Micropaleontology, 45(3): 225–250.
- Owen A W, Bruton D L, Bockelie J F, et al. 1990. The Ordovician successions of the Oslo Region, Norway[J]. Norges Geologiske Undersøkelse Special Publication 4, 1–54.
- Palmer, R.A. 1979. Fish predation and the evolution of gastropod shell sculpture: experimental and geographic evidence[J]. Evolution, 33: 697–713.
- Pålsson C. 2002. Upper Ordovician graptolites and biostratigraphy of the Röstånga 1 core, Scania, S. Sweden[J]. Bulletin of the Geological Society of Denmark, 49: 9–23.
- Příbyl A. 1947. Classification of the genus *Climacograptus* Hall, 1865[J]. Rozprawy České akademie věd a umění, Třída II (matematicko-přírodovědecká), 57(2): 1–10. [in Czech]
- Rasmussen C M, Ullmann C V, Jakobsen K G, et al. 2016. Onset of main Phanerozoic marine radiation sparked by emerging Mid Ordovician icehouse[J]. Scientific reports, 6(1): 1–9.
- Reimann C R, Spiske M, Bahlburg H, et al. 2006. Sedimentological analysis of the Ordovician and Devonian basins in southern Peru and northern Bolivia[J]. XIII Congreso Peruano de Geología. Resúmenes Extendidos. Sociedad Geológica del Perú, 566–569.

- Rickards R B. 1975. Palaeoecology of the Graptolithina, an extinct class of the phylum Hemichordata[J]. *Biological Reviews*, 50(4): 397–436.
- Rickards R B. 1976. The sequence of Silurian graptolite zones in the British Isles[J]. *Geological Journal*, 11: 153–88.
- Rickards R B, Crowther P R, Chapman A J. 1982. Ultrastructural studies of graptolites—a review[J]. *Geological Magazine*, 119(4): 355–370.
- Rickards R B, Partridge P L, Banks M R. 1991. *Psigraptus jacksoni* Rickards and Stait—systematics, reconstruction, distribution and preservation[J]. *Alcheringa*, 15(3): 243–254.
- Rickards R B, Durman P N. 2006. Evolution of the earliest graptolites and other hemichordates[J]. *Studies in Palaeozoic Palaeontology. Geological Series*, 25: 5–92.
- Rigby S. 1991. Feeding strategies in graptoloids[J]. *Palaeontology*, 34(4): 797–813.
- Rigby S. 1994. Hemichordate skeletal growth: shared patterns in Rhabdopleura and graptoloids[J]. *Lethaia*, 27(4): 317–324.
- Rigby S, Rickards B. 1989. New evidence for the life habit of graptoloids from physical modelling[J]. *Paleobiology*, 15(4): 402–413.
- Rigby S, Dilly P N. 1993. Growth rates of pterobranchs and the lifespan of graptolites[J]. *Paleobiology*, 19(4): 459–475.
- Riva J F, Ketner K B. 1989. Ordovician graptolites from the northern Sierra de Cobachi, Sonora, Mexico[J]. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 80(2): 71–90.
- Ross R B, Berry W B N. 1963. Ordovician graptolites of the Basin Ranges in California, Nevada, Utah and Idaho. U.S.[J]. *Geological Survey Bulletin*, 1134: 1–177.
- Ross R J, Naeser C W, Izett G A, et al. 1982. Fission-track dating of British Ordovician and Silurian stratotypes[J]. *Geological Magazine*, 119(2): 135–153.
- Rudwick M J S. 1970. *Living and fossil brachiopods*[J]. London, Hutchinson University Library, 1–199.
- Ruedemann R. 1904. Graptolites of New York, Part 1[J]. *Graptolites of the Lower beds. New York State Museum Memoir* 7, 1–803.
- Ruedemann R. 1908. Graptolites of New York, Part 2[J]. *New York State Museum Memoir* 11, 1–481.
- Ruedemann R. 1912. The Lower Siluric shales of the Mohawk Valley[J]. *Bulletin of the New York State Museum*, 162: 1–145.
- Ruedemann R. 1947. Graptolites of North America[J]. *Geological Society of America Memoir* 19: 1–652.
- Ruedemann R, Decker CE. 1934. The graptolites of the Viola Limestone[J]. *Journal of Paleontology*, 8: 303–327.
- Rushton A W A. 2001. The graptolite fauna of the Superstes Mudstone Formation in the

- Ordovician of the Girvan Cover Sequence[J]. *Scottish Journal of Geology*, 37: 45–52.
- Schepotieff A. 1906. Zur organisation von Cephalodiscus[M]. John Griegs boktrykkeri.
- Schmidt O. 1984. The graptolitic facies of the Bogo Shale (Arenig-Llanvirn), Soer-Troendelag, west central Norway[J]. *Geologica et Palaeontologica*, 18: 17–19.
- Schmidt O. 1987. Lower Ordovician graptolite fauna of the Bogo shale (West Norway), and its palaeogeographical relationships[J]. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 35(3–4): 209–215.
- Schmitz B, Farley K A, Goderis S, et al. 2019. An extraterrestrial trigger for the mid-Ordovician ice age: Dust from the breakup of the Lchondrite parent body[J]. *Science advances*, 5(9): 41–84.
- Sedgwick A, Mcoy F. 1851. A Synopsis of the Classification of the British Palaeozoic Fossils by the Rev. Adam Sedgwick with a Detailed Systematic Description of the British Palaeozoic Fossils by Frederick M’Coy, 1.
- Sepkoski J J Jr. 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity II[J]. *Early Phanerozoic families and multiple equilibria. Paleobiology*, 5: 222–251.
- Sepkoski J J Jr. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record[J]. *Paleobiology*, 7: 36–53.
- Servais T, Maletz J. 1992. Lower Llanvirn (Ordovician) graptolites and acritarchs from the assise de Huy, Bande de Sambre-et-Meuse, Belgium[J]. *Annales de la Société géologique de Belgique*, 115(1): 265–285.
- Seuss B, Nützel A, Scholz H, et al. 2012. The Paleozoic evolution of the gastropod larval shell: larval armor and tight coiling as a result of predation-driven heterochronic character displacement[J]. *Evolution & Development*, 14(2): 212–228.
- Sharp J H, Winson M K, Porter J S. 2007. Bryozoan metabolites: an ecological perspective[J]. *Natural Product Reports*, 24(4): 659–673.
- Signor P W, Brett C E. 1984. The mid-Paleozoic precursor to the Mesozoic marine revolution[J]. *Paleobiology*, 10(2): 229–245.
- Skevington D. 1963. Graptolites from the Ontikan limestones (Ordovician) of Öland, Sweden. I. Dendroidea, Tuboidea, Camaroidea and Stolonoidea[J]. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Uppsala*, 1–42.
- Skevington D. 1965. Graptolites from the Ontikan limestones (Ordovician) of Öland, Sweden. II. Graptoloidea and Graptovermida[J]. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Uppsala*, 43(3): 1–74.
- Skevington D. 1966. The morphology and systematics of “*Didymograptus*” *fasciculatus* Nicholson, 1869[J]. *Geological Magazine*, 103(6): 487–497.
- Skevington D. 1967. Probable instance of genetic polymorphism in the graptolites[J]. *Nature*, 213(5078): 810–812.

- Skevington D. 1970. A Lower Llanvirn graptolite fauna from the Skidaw Slates, Westmorland[J]. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 37(4): 395–444.
- Skevington D, Jackson, D E. 1976. A new Llanvirnian *Isograptus* from the *D. murchisoni* shales of Abereiddy Bay, Wales[J]. Alcheringa, 1(2): 139–142.
- Skwarko S K. 1962: Graptolites of Cobb River - Mount Arthur area, North-West Nelson, New Zealand[J]. Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand, 1(15): 215–47.
- Smith, K F, Brown, J H. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth[J]. Global Ecology and Biogeography, 11(4): 313–322.
- Spiske M. 2005. Sedimentologie und Faziesanalyse der ordovizischen Formationen Iparó und Sandia, in der Region Sandia, Ostkordillere, Süd-Peru[J]. Diploma Thesis, University of Münster, Germany.
- Spiske M, Reimann C, Bahlburg H, et al. 2006. Sedimentology and facies analysis of the Ordovician San José and Sandia formations in the Sandia Region, Eastern Cordillera of southern Peru[J]. Boletín de la Sociedad Geológica de Perú, 101: 121–138.
- Stanley S M. 1974. What has happened to the articulate brachiopods[C]//Geological Society of America Abstracts with Programs, 6: 966–967.
- Stebbing A R D, Dilly P N. 1972. Some Observations on Living *Rhabdopveura Compacta* [Hemichordata][J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 52(2): 443–448.
- Stenzel S R, James N P. 1995. Shallow-water stromatolite mudmounds on a Middle Ordovician foreland basin platform, western Newfoundland[J]. Special Publication of the International Association of Sedimentologists, 23: 127–149.
- Stenzel S R, Knight I, James N P. 1990. Carbonate platform to foreland basin: revised stratigraphy of the Table Head Group (Middle Ordovician) western Newfoundland[J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 27(1): 14–26.
- Stone, H M I. 1998. On predator deterrence by pronounced shell ornament in epifaunal bivalves[J]. Palaeontology, 41: 1051–1068.
- Štorch P, Serpagli E. 1993. Lower Silurian Graptolites from Southwestern Sardinia[J]. Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 32(1): 3–57.
- Štorch P, Mitchell C E, Finney S C, et al. 2011. Uppermost Ordovician (upper Katian-Hirnantian) graptolites of north-central Nevada, U.S.A.[J]. Bulletin of Geosciences, 86(2): 301–386.
- Stouge S. 2004. Ordovician siliciclastics and carbonates of Öland, Sweden[J]. In International Symposium on “Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate” (IGCP 503), 91–111.
- Strachan I. 1976. Graptolites and stratigraphy, 210–213.
- Strachan I. 1986. The Ordovician graptolites of the Shelve District, Shropshire[J]. Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, 40: 1–58.
- Suárez Soruco, Ramiro. 1976. El sistema ordovícico en Bolivia[J]. Revista Técnica de

- Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 5(2): 111–223.
- Syverson V J, Baumiller T K. 2014. Temporal trends of predation resistance in Paleozoic crinoid arm branching morphologies[J]. *Paleobiology*, 40(3): 417–427.
- Syverson V J, Brett C E, Gahn F J, et al. 2018. Spinosity, regeneration, and targeting among Paleozoic crinoids and their predators[J]. *Paleobiology*, 44(2): 290–305.
- Taylor R S. 1997. Taxonomy and biostratigraphy of Middle Ordovician (Llanvirn) graptolites from the Table Cove and Black Cove formations, western Newfoundland[M]. Memorial University of Newfoundland, St. John's, 1–236.
- Thomas D E. 1960. The zonal distribution of Australian graptolites[J]. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 94: 1–58.
- Towe K M, Urbanek A. 1972. Collagen-like structures in Ordovician graptolite periderm[J]. *Nature*, 237(5356): 443–445.
- Towe K M, Urbanek A. 1974. Fossil organic material: a unique fibril ultrastructure in Silurian graptolites[J]. *Proceedings of the 8th International Congress on Electron Microscopy, Canberra, Australia*, 2: 694–695.
- Törnquist S L. 1901. Researches into the graptolites of the lower zones of the Scanian and Vestrogothian *Phyllo-Tetragraptus* beds, Part 1[J]. *Lunds Universitets årsskrift*, 37(2): 1–26.
- Trotter J A, Williams I S, Barnes C R, et al. 2008. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry[J]. *Science*, 321: 550–554
- Tullberg S A. 1880. Några *Didymograptus*-arter i undre graptolittskiffer vid Kiviks-Esperod[J]. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 5: 39–43.
- Tullberg S A. 1882. On the graptolites described by Hisinger and the older Swedish authors[J]. *Bihang till k. Svenska vet. Akad. Handl.* 6(13): 1–23.
- Tzaj D T. 1969. A new Ordovician genus *Acrograptus*[J]. *Paleontological Journal*, 1: 133–134.
- Underwood C J. 1993. The position of graptolites within Lower Palaeozoic planktic ecosystems[J]. *Lethaia*, 26(3): 189–202.
- Urbanek A, Dilly P N. 2000. The stolon system in *Rhabdopleura compacta* [Hemichordata] and its phylogenetic implications[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45(3): 201–226.
- Urbanek A, Towe K M. 1975. Ultrastructural studies on graptolites, 2: The periderm and its derivatives in the Graptoloidea[J]. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 22: 1–24.
- VandenBerg A H M, Cooper R A. 1992. The Ordovician graptolite sequence of Australasia[J]. *Alcheringa*, 16: 33–85.
- Vermeij G J. 1983. Shell-breaking predation through time[M]//Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. Springer, Boston, MA, 649–669.
- Vermeij G. 1993. A natural history of shells[M]. Princeton: Princeton University Press: 1–206.
- Vinn O. 2009. Attempted predation on Early Paleozoic cornulitids[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 273(1-2): 87–91.
- Wadge A J, Nutt M J C, Skevington D. 1972. Geology of the Tarn Moor Tunnel in the Lake

- District[J]. Bulletin of the Geological Survey of Great Britain, 41: 55–73.
- Walker S E, Brett C E. 2002. Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?[J]. The Paleontological Society Papers, 8: 119–194.
- Wang W H, Zhang L N, Liu H, et al. 2019. The Early–Middle Ordovician graptolite genus *Azygograptus* in South China: New material and paleogeographic implications[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 533: 109–264.
- Williams S H, Stevens R K. 1988. Early Ordovician (Arenig) graptolites of the Cow Head Group, western Newfoundland, Canada[J]. Palaeontographica Canadiana, 5: 1–167.
- Williams S H, Tallman P. 1995. Graptolite-based evidence for a revised stratigraphic and structural setting of the Szechuan, Hunan and Xingchang antimony prospects, Exploits Subzone, central Newfoundland, 87–93.
- Williams M, Rushton A W, Wood B, et al. 2004. A revised graptolite biostratigraphy for the lower Caradoc (Upper Ordovician) of southern Scotland[J]. Scottish Journal of Geology, 40(2): 97–114.
- Wiman C J E. 1895. Über die Graptoliten[J]. Doctoral dissertation, Almqvist & Wiksells.
- Woodward S P. 1854–1856. Manual of the Mollusca; or, Rudimentary Treatise of Recent and Fossil Shells. John Weale, London.
- Wright, A D, Nölvak, J. 1997. Functional significance of the spines of the Ordovician lingulate brachiopod *Acanthambonia*[J]. Palaeontology, 40:113–119.
- Zalasiewicz J A, Taylor L S, Rushton A W A, et al. 2009. Graptolites in British Stratigraphy[J]. Geological Magazine, 146 (6): 785–850.
- Zhang Y D, Chen X. 2003. The early-Middle Ordovician graptolite sequence of the Upper Yangtze region, South China[J]. In: Albanesi G L, Beresi M S and Peralta S H eds. Ordovician from the Andes. INSUGEO, Serie Correlación Geologica, 17: 173–180.
- Zhang Y D, Chen X. 2007. Palaeobiogeographic distribution of *Pseudisograptus* and early biserials in South China and its implication for the origination of major graptolite faunas in the Ordovician[J]. Acta Palaeontol Sin, 46(Suppl): 530–536.
- Zhang Y D, Chen X, Yu G H, et al. 2007. Ordovician and Silurian Rocks of Northwest Zhejiang and Northeast Jiangxi Provinces, SE China[M]. Hefei: University of Science and Technology of China Press. 1–189.
- Zhang Y D, Fan J X, Liu X. 2009. Darriwilian graptolites of the Shihtien Formation (Ordovician) in west Yunnan, China[J]. Alcheringa, 33(4), 303–329.
- Zhang Y D, Fortey R A. 2002. The proximal development and thecal structure of the Ordovician graptolites *Tylograptus* and *Sinograptus*[J]. Palaeontology, 44(3): 553–573.

图版及图版说明

本文研究的笔石标本采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面(编号为 Pm007)、垃圾填埋场剖面(编号为 LJC),浙江省桐庐县分水镇盛村剖面(编号为 SC)、松田剖面(编号为 ST)。如无特殊标注,所有图版的比例尺均为 1 mm。

图版 1

所有标本均为碳质薄膜保存,均采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

A, *Acrograptus ellesae* (Ruedemann, 1904)

全貌,笔石枝纤细且下斜,直管状胞管,胞管口缘与腹缘近于垂直,

Pm007-11-4-1

B, *Acrograptus eudiodus* Ni, 1991

全貌,笔石枝纤细且微弯下斜,两枝夹角约 140° 胎管向第二枝倾斜

Pm007-11-1-7-3

C-D, F, *Holmograpthus intermedius* Mu, 1957

C, 全貌,原胞管褶具褶刺,胞管口部具纤长腹刺, Pm007-11-1-8

D, 全貌,胎管锥形, $th1^1$ 自亚胎管顶部生出,笔石枝背缘瘤状显著,原胞管褶不对称、具尖顶和褶刺,胞管口穴呈袋形, Pm007-11-1-9-3

F, 全貌,原胞管褶呈逗点状, Pm007-11-3

E, *Holmograpthus geniculiformis* Mu, 1957

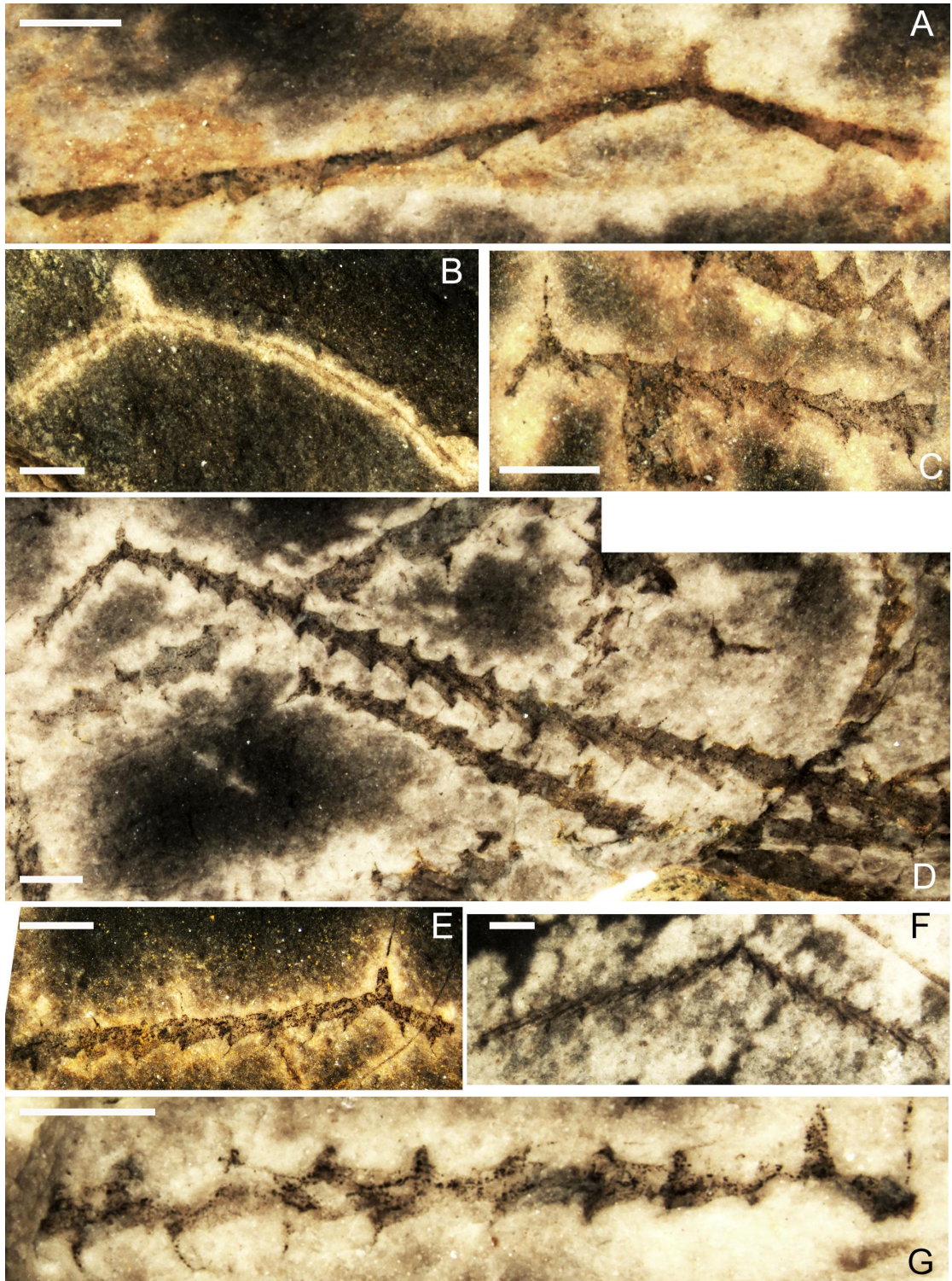
全貌,笔石枝背缘瘤状不明显,原胞管褶具褶刺,胞管口部具纤长腹刺,

Pm007-11-1-22

G, *Holmograpthus expansus* Mu, Geh and Yin, 1962

全貌,两枝分散角近 180° ,原胞管褶呈三角形, Pm007-11-1-16-2

图版 1



图版 2

所有标本均为碳质薄膜保存,均采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A-B, E, I-K, *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson, 1869)

A, 幼年体, 胎管长锥形, 胞管口部内转, 具口盖, 口刺发育, 口穴呈袋形,
Pm007-20-2-38

B, 全貌, 笔石枝呈 S 形, 胎管刺发育, Pm007-20-1-16

E, 幼年体, 线管纤长, 第 1 个胞管自原胎管底部生出, 胞管口部发育口尖,
Pm007-20-2-11

I, 全貌, 笔石体呈 S 形, 胎管具胎管刺, SC-7-2-1

J, 全貌, 笔石体呈 S 形, 胞管发育口刺, Pm007-20-1-12

K, 全貌, 笔石体呈 S 形, 胞管发育口刺, Pm007-20-1-55

C, *Nicholsonograptus ingentis* Hsü, 1934

幼年体, 胎管刺发育, 胞管口具口盖, 笔石枝自第 4 对胞管开始迅速增宽,
Pm007-20-8-2

D, F, *Nicholsonograptus praelongus* Hsü, 1934

D, 全貌, 笔石体呈长镰刀形, 胞管发育纤长口刺, 胞管掩盖程度较大,
Pm007-20-1-64

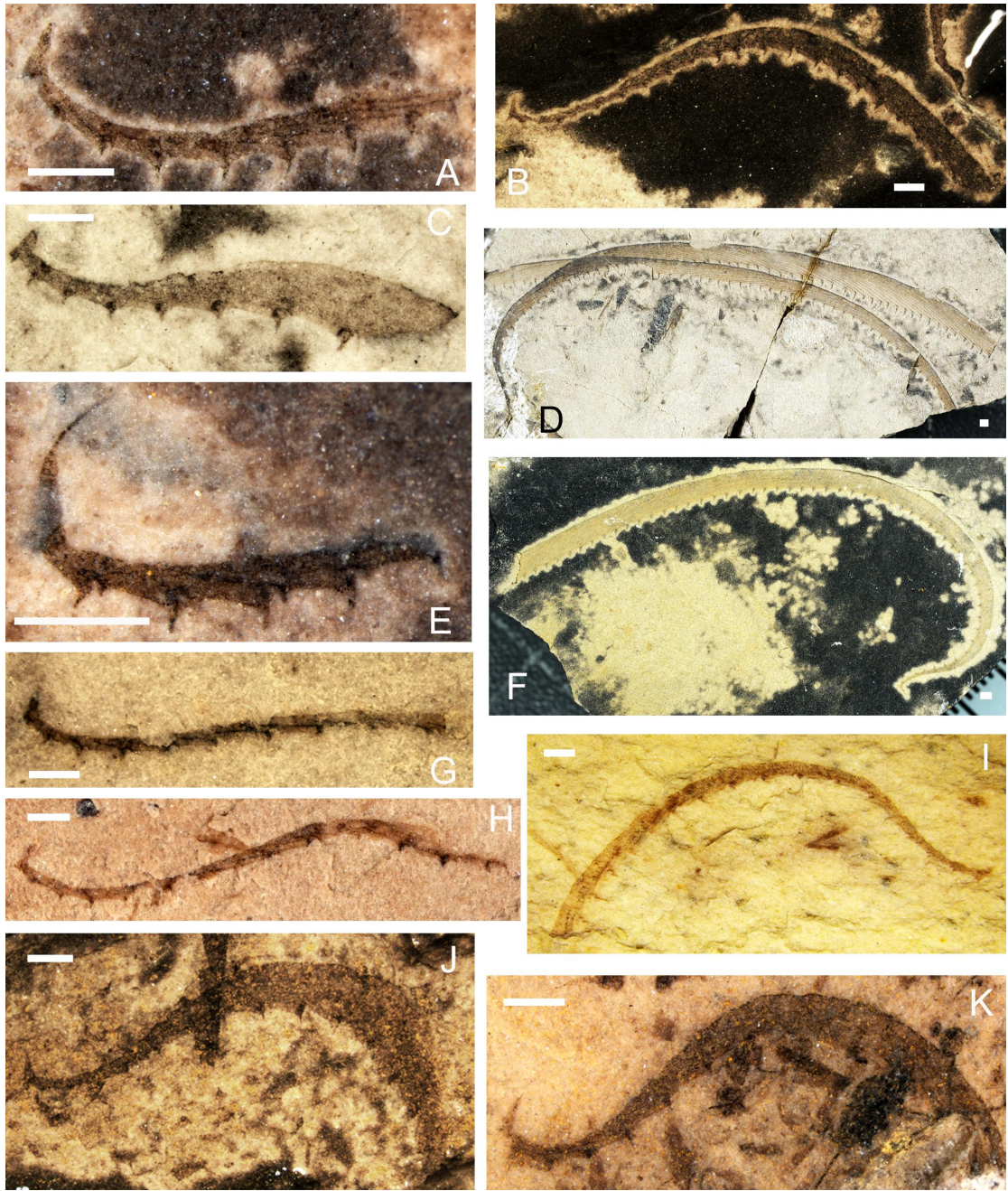
F, 全貌, 笔石体呈长镰刀形, 胞管发育纤长口刺, 胞管掩盖程度较大, 汪隆
武标本 (具体层位未知)

G-H, *Nicholsonograptus angustus* Ni, 1983

G, 全貌, 笔石体纤细, 枝近水平, 胞管掩盖程度较低, Pm007-21-1-23

H, 全貌, 笔石体纤细, 末端笔石枝弯曲, 胞管具口尖, 口穴呈袋形, Pm007-21-94

图版 2



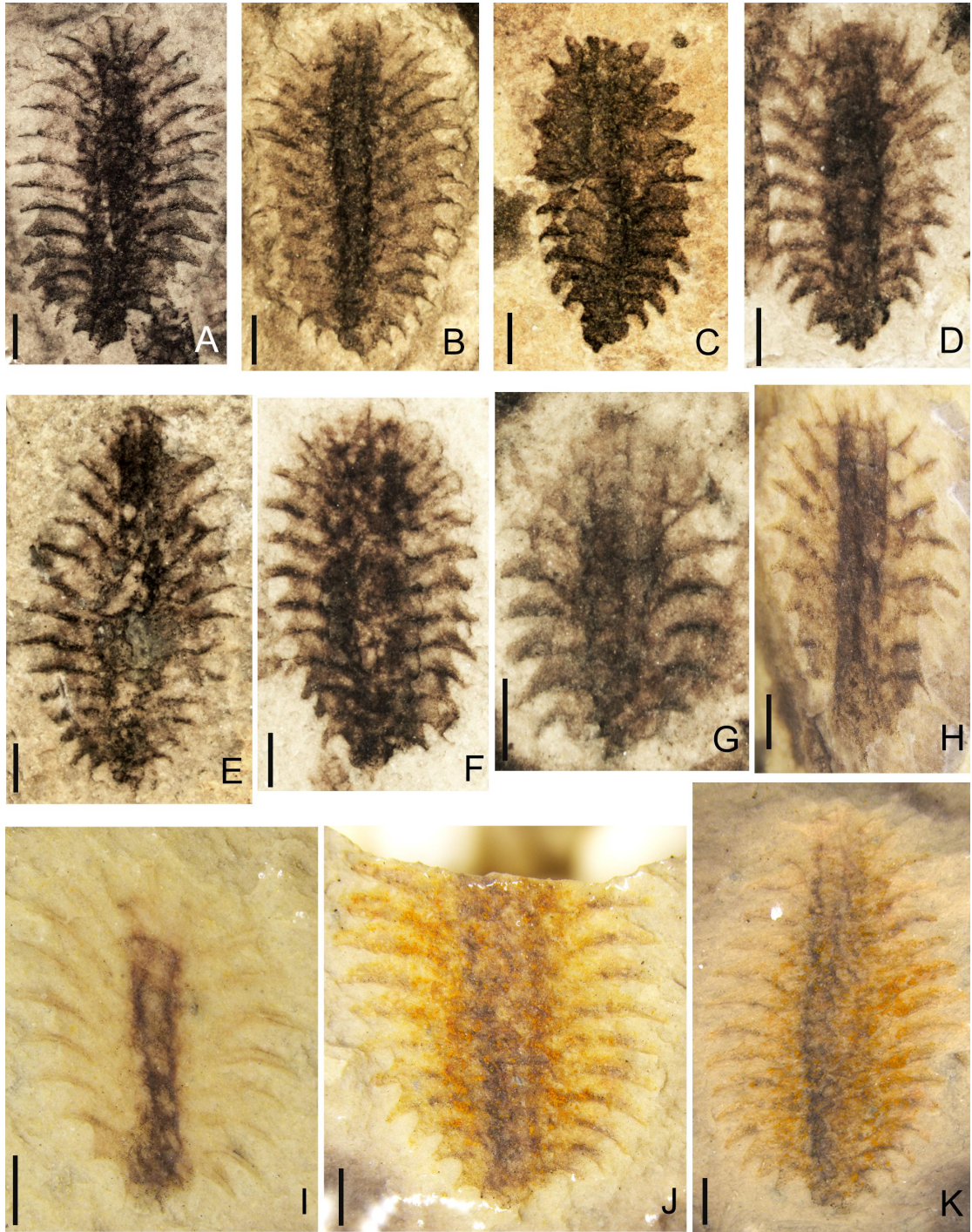
图版 3

所有标本均为碳质薄膜保存,部分标本受到挤压而变形。采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带,及桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A-K, *Phyllograptus anna* Hall, 1865

- A, 全貌, 笔石体长卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-20-a-11-1a1
- B, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-20-a-33-1a
- C, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-20-a-28-1a1
- D, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-21-89-1
- E, 全貌, 笔石体长卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-20-a-64-1a
- F, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-21-53-1
- G, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, Pm007-20-1-51-1
- H, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, SC-7-23
- I, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, SC-7-2-3
- J, 全貌, 笔石体卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, SC-2-31
- K, 全貌, 笔石体长卵形, 胞管口部外扩, 口尖显著, SC-2-30

图版 3



图版 4

所有标本均为碳质薄膜保存，部分标本受到挤压而变形。采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带，及桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A-C, *Phyllograptus anna longus* Ruedemann, 1947

A, 全貌，始部第 1 对胞管近于水平延伸，胞管口尖显著，Pm007-20-2-26

B, 全貌，始部第 1 对胞管近于水平延伸，胞管口尖显著，SC-7-3

C, 全貌，始部第 1 对胞管近于水平延伸，胞管口尖显著，SC-2-14

D-H, *Pseudophyllograptus angustifolius elongatus* (Bulman, 1931)

D, 全貌，椭圆形笔石体，口尖发育，Pm007-20-3-35

E, 全貌，笔石体两侧近于平行，Pm007-20-a-70

F, 全貌，笔石体两侧近于平行，Pm007-20-3

G, 全貌，椭圆形笔石体，口尖发育，Pm007-20-a-89

H, 全貌，笔石体两侧近于平行，SC-6-36

图版 4



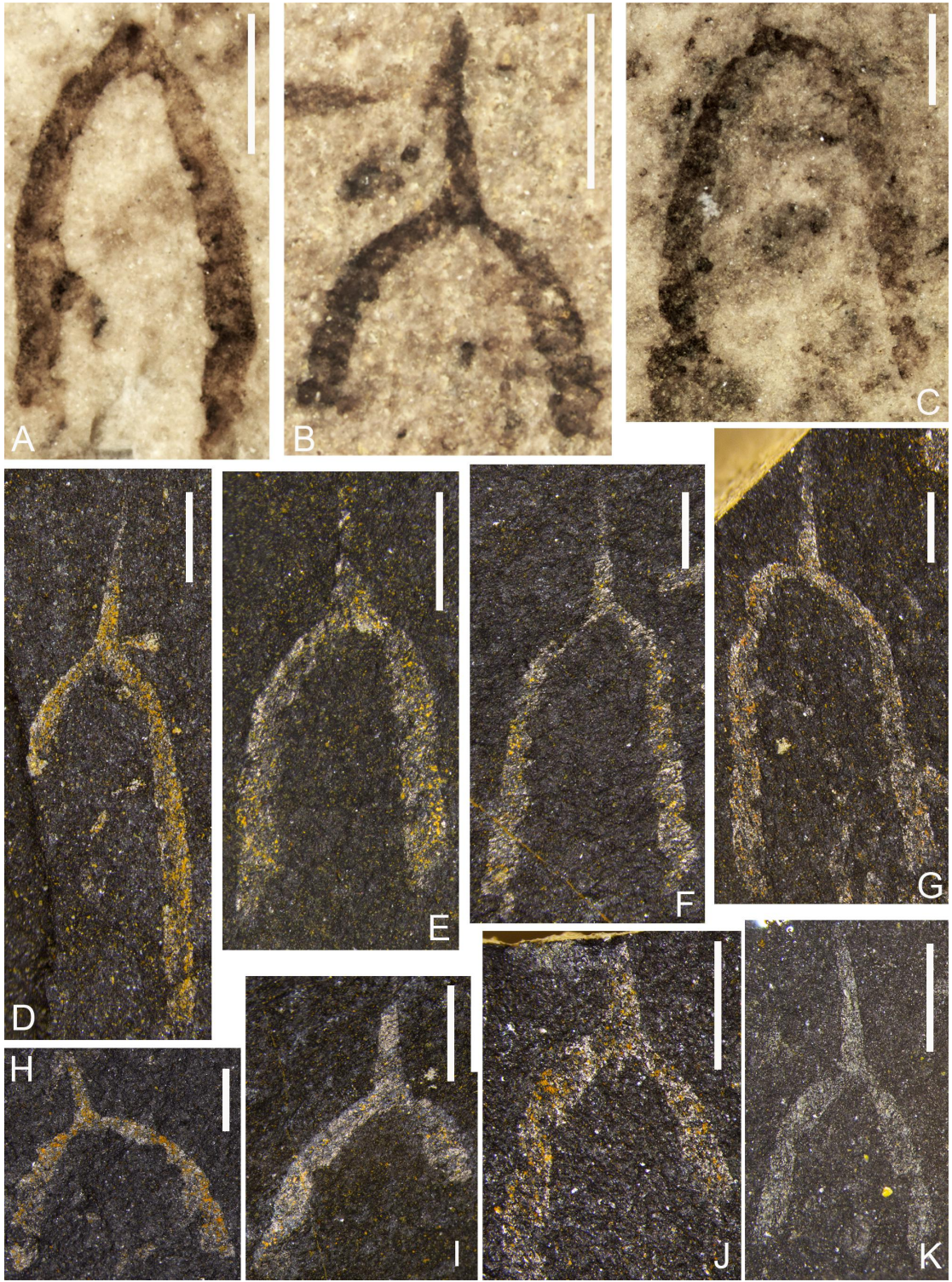
图版 5

A-C 采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带, D-J 采自浙江省桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带, K 采自浙江桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A-K, *Aulograptus climacograptoides* (Bulman, 1931)

- A, 全貌, th1¹ 自亚胎管伸出, 胞管口呈倒钩状 (backwardly-directed hood), 口部下方腹缘近直, 几与笔石枝背侧平行, Pm007-20-a-71-2a
- B, 全貌, 幼年体, 胎管呈长锥管状, Pm007-20-b-12-1
- C, 全貌, 笔石体具结肠状腹缘, Pm007-20-a-57-2a
- D, 全貌, 胎管呈长锥管状, 具线管, 胞管口呈 C 字形, ST-2-100
- E, 全貌, 受构造运动影响, 但胞管口仍呈显著 C 字形, ST-2-42
- F, 全貌, 受构造运动严重影响, 笔石体具结肠状腹缘, ST-2-49-1
- G, 全貌, 受构造运动严重影响, 胎管仍呈长锥管状, 但两笔石枝严重不对称, H, 且具显著的结肠状腹缘, ST-2-87-2
- I, 全貌, 受构造运动严重影响, 笔石体的腹与背均具 C 字形边缘, ST-2-72-2
- J, 全貌, 幼年体, 胎管呈不完整的长锥管状, 胞管口 C 字形, ST-2-93
- K, 全貌, 幼年体, ST-2-8
- L, 全貌, 受构造运动严重影响, 胎管呈长锥管状, 胞管口 C 字形, SC-4-11

图版 5



图版 6

所有标本均为碳质薄膜保存。采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带，及桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

A, D-E, G, *Expansograptus* cf. *asperus* Harris and Thomas, 1938

A, 全貌，两枝近平伸，胎管长锥形，直管状胞管，Pm007-20-a-65

D, 全貌，胞管具细小尖突，Pm007-20b-3-1

E, 全貌，胎管长锥形，胞管口部稍向外扩，口缘平直，Pm007-20-1-37

G, 全貌，胞管口部稍向外扩，Pm007-20-3-54

B, *Expansograptus* sp.

断枝，胞管口部强烈向外扩，Pm007-20-3-34

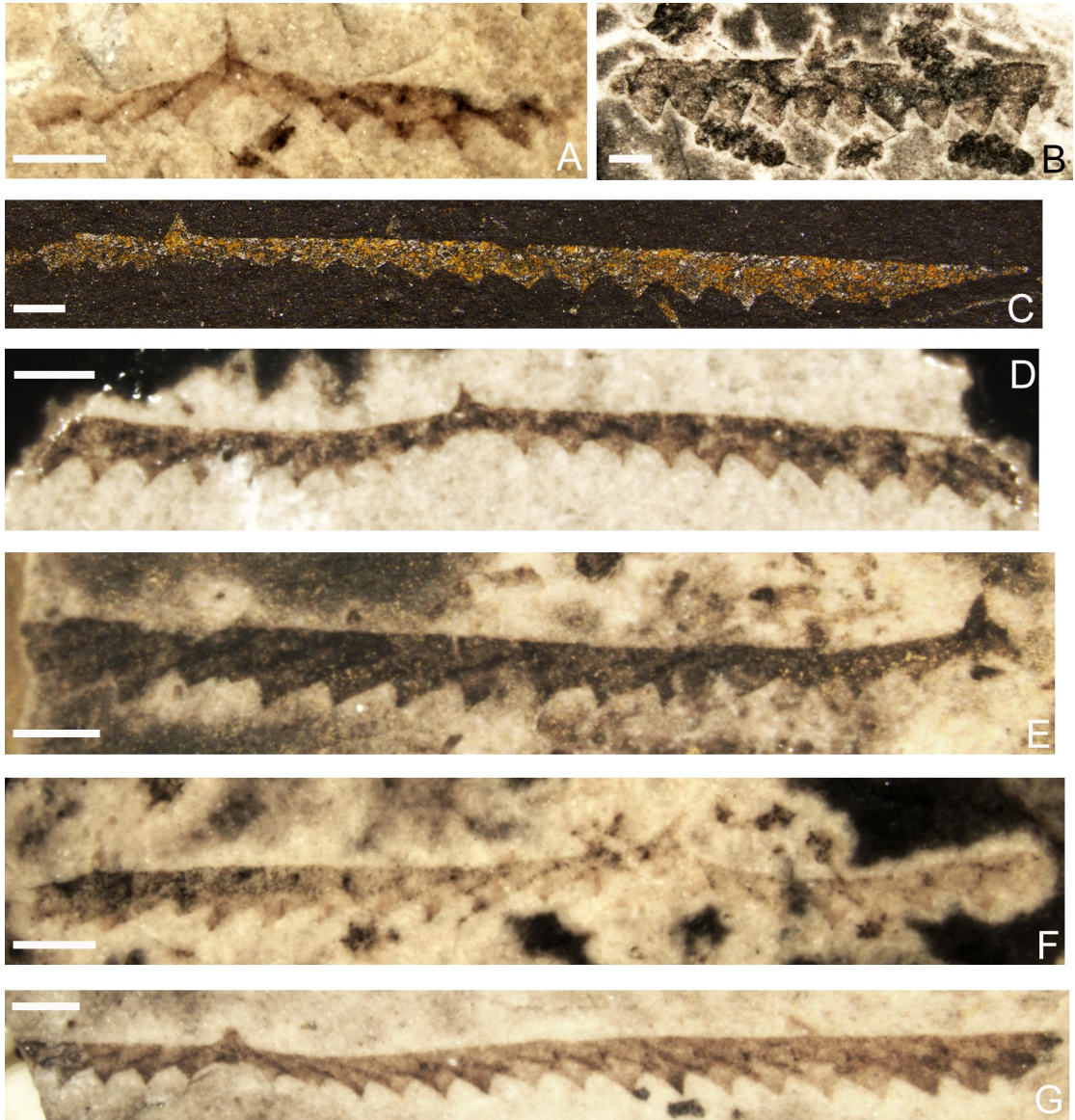
C, *Expansograptus extensus* (Hall, 1865)

C, 全貌，两枝分散角约 180° ，胞管为简单直管状，ST-2-19

F, *Xiphograptus norvegicus* (Berry)

全貌，胎管长锥形，胞管口部稍向外扩，Pm007-20-a-76

图版 6



图版 7

所有标本均为碳质薄膜保存。采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带。

A-C, *Pterograptus elegans* Holm, 1881

A, 全貌, 笔石体长卵形, 主枝和侧枝均为正分枝, 侧枝向腹侧弯曲且彼此交错, Pm007-22-1-24

B, 全貌, 笔石体长卵形, 主枝和侧枝均为正分枝, Pm007-22-1-49

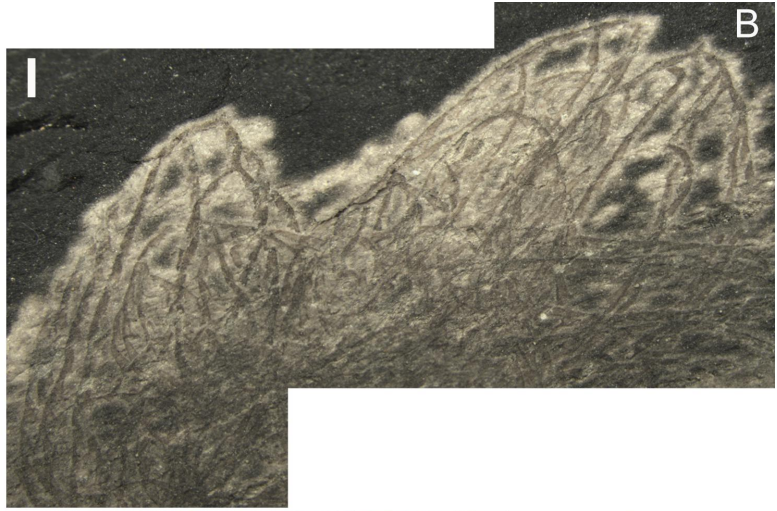
C, 全貌, 笔石体长卵形, 主枝和侧枝均为正分枝, Pm007-21-2-68

D-E, *Pterograptus scanicus* Moberg, 1901

D, 全貌, 笔石体呈扇形梳状, Pm007-21-2-72

E, 全貌, 笔石体呈扇形梳状, Pm007-22-1-24-2

图版 7



图版 8

所有标本均为碳质薄膜保存，产自浙江省安吉县九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带，及桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 “*Hustedograptus teretiusculus* 带”。

A-B, E, K, *Xiphograptus norvegicus* (Berry, 1964)

A, 全貌，笔石体平伸，长锥状胎管，具纤细胎管刺，Pm007-20-1-40

B, 全貌，胎管长锥状，胞管口部微向外扩，SC-10-53

E, 全貌，胎管长锥状，胞管口部微向外扩，SC-10-35

K, 全貌，胎管长锥状，胞管口部微向外扩，Pm007-20-1-53

C-D, F-I, *Xiphograptus formosus* (Bulman, 1936)

C, 全貌，胎管长锥状，具胎管刺和反胎管刺，Pm007-20-a-73

D, 全貌，胎管具线管，线管末端呈囊状，胞管口部微向外扩，Pm007-21-2-3

F, 全貌，幼年体标本，胎管三角形，胎管刺短小，具长而纤细的线管，钟罩状亚胎管宽且大，Pm007-21-2-9

G, 全貌，胎管三角形，具线管，亚胎管呈宽且大的钟罩状，具胎管刺短小，
Pm007-20-1-47

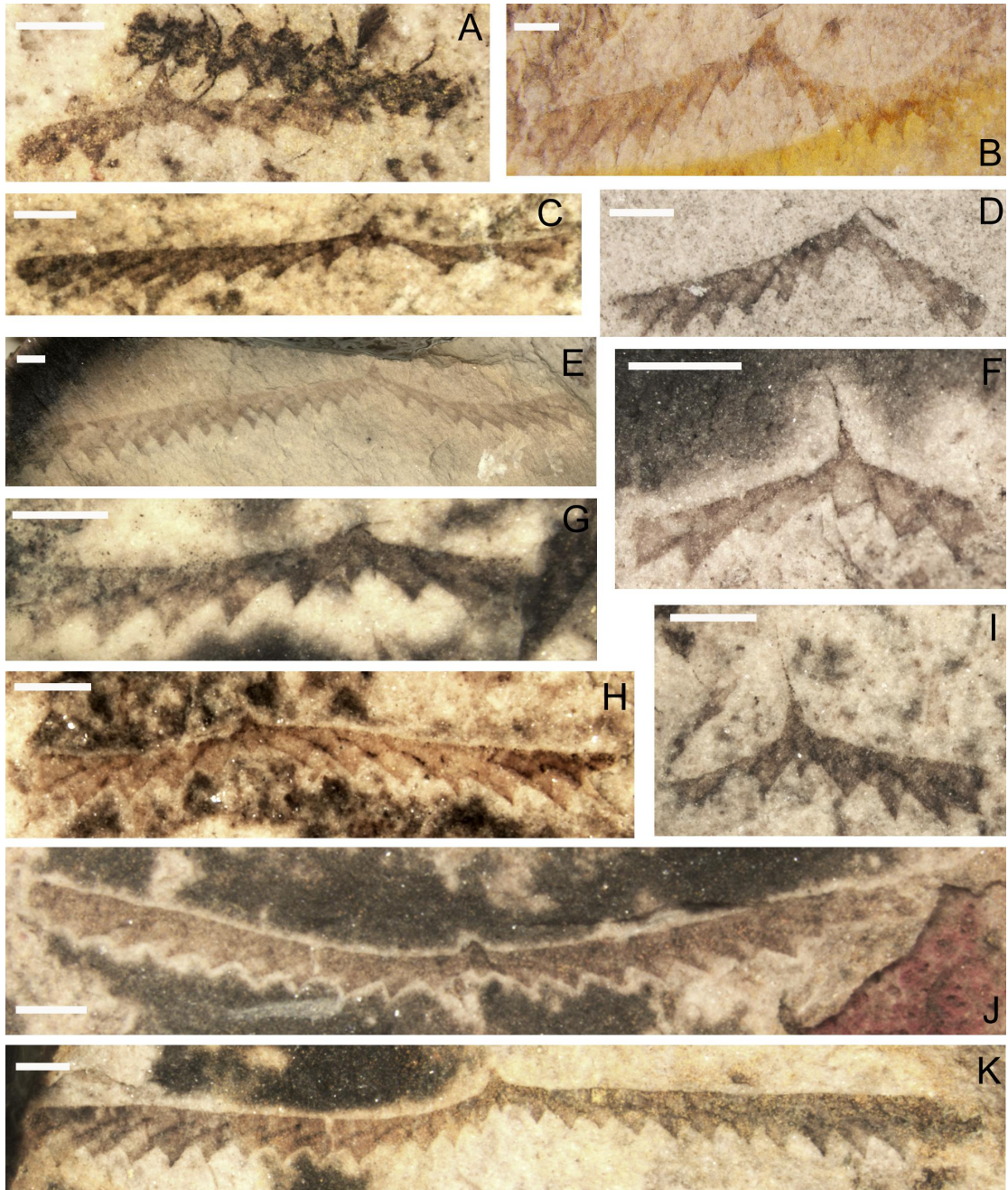
H, 全貌，胎管三角形，亚胎管呈宽且大的钟罩状，Pm007-20-a-65

I, 全貌，长锥状胎管具纤长的线管，始部胞管口部向外扩，似呈喇叭状，
Pm007-20-1-40

J, *Xiphograptus dismermus* Ni, 1988

全貌，笔石体两枝上斜，胎管长锥状，胞管口部微向外扩，Pm007-20-1-40

图版 8



图版 9

所有标本为碳质薄膜或黄铁矿化薄膜保存, 产自浙江省安吉县九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带, 及桐庐县分水镇松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

A-B, F-H, *Cryptograptus antennarius* (Hall, 1865)

A, 全貌, 斜侧压标本, 可见两列变形的胞管口, ST-2-9

B, 全貌, 中轴笔直, 底刺细小, Pm007-20-2-16-1

F, 幼年体, 底刺末端分叉, Pm007-21-50-3a

G, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, 底刺粗壮, ST-2-10

H, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, 底刺粗壮, ST-2-55-2

C-D, I-N, *Cryptograptus tricornis* (Carruthers, 1859),

C, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, Pm007-20-2-4-2

D, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, Pm007-20-a-24-1a

I, 幼年体, Pm007-21-94-10

J, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, Pm007-20-a-87-3a

K, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, Pm007-20-a-65-3

L, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, Pm007-20-2-12-6

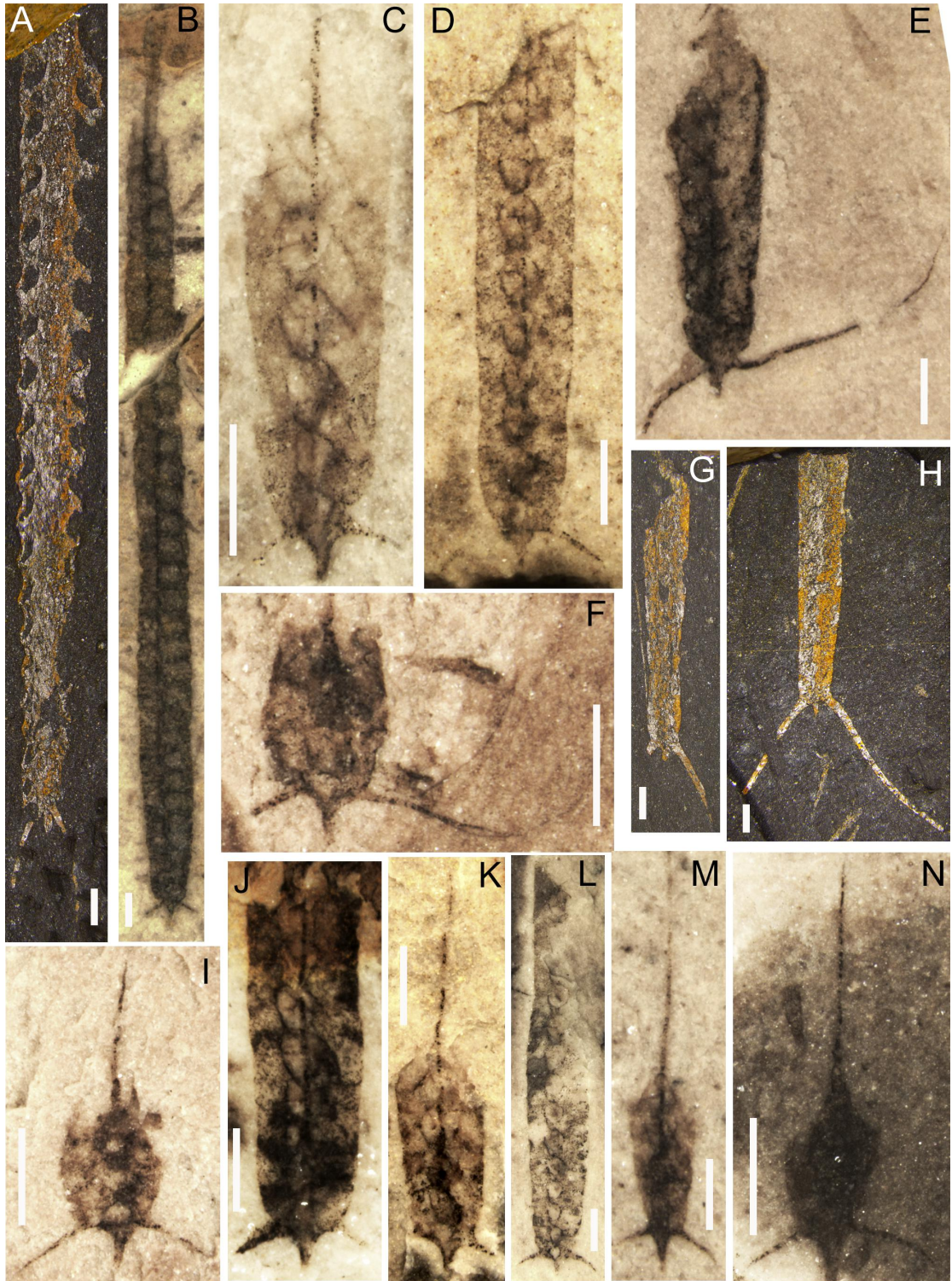
M, 全貌, 笔石体中部可见一列口孔, Pm007-20-3-26-1

N, 幼年体, Pm007-20-2-12-5

E, *Cryptograptus gracilicornis* (Hsü, 1934)

E, 全貌, 底刺细长, Pm007-21-91-1a

图版 9



图版 10

所有标本均为碳质薄膜或黄铁矿化薄膜保存, 采自浙江省安吉县九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带。

A, J, *Cryptograptus antennarius* (Hall, 1865),

A, 全貌, 第 1 对胞管的口部水平向外, 口尖粗壮, Pm007-21-48-1a2

J, 始端放大, Pm007-21-48-1a2

B-C, M, *Cryptograptus articus sinensis* Ni, 1991,

B, 全貌, 胞管裸露部分呈三角形, Pm007-20-a-56-8a1

C, 全貌, 胞管裸露部分呈三角形, Pm007-20-3-87-1

M, Pm007-20-2-34-1

D-I, K-L, N-P, *Cryptograptus schaeferi* Lapworth, 1880

D, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-79-3a

E, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-20-5a

F, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-2-23-2

G, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-3-3-1

H, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-2-36-1

I, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-56-6

K, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-20-3

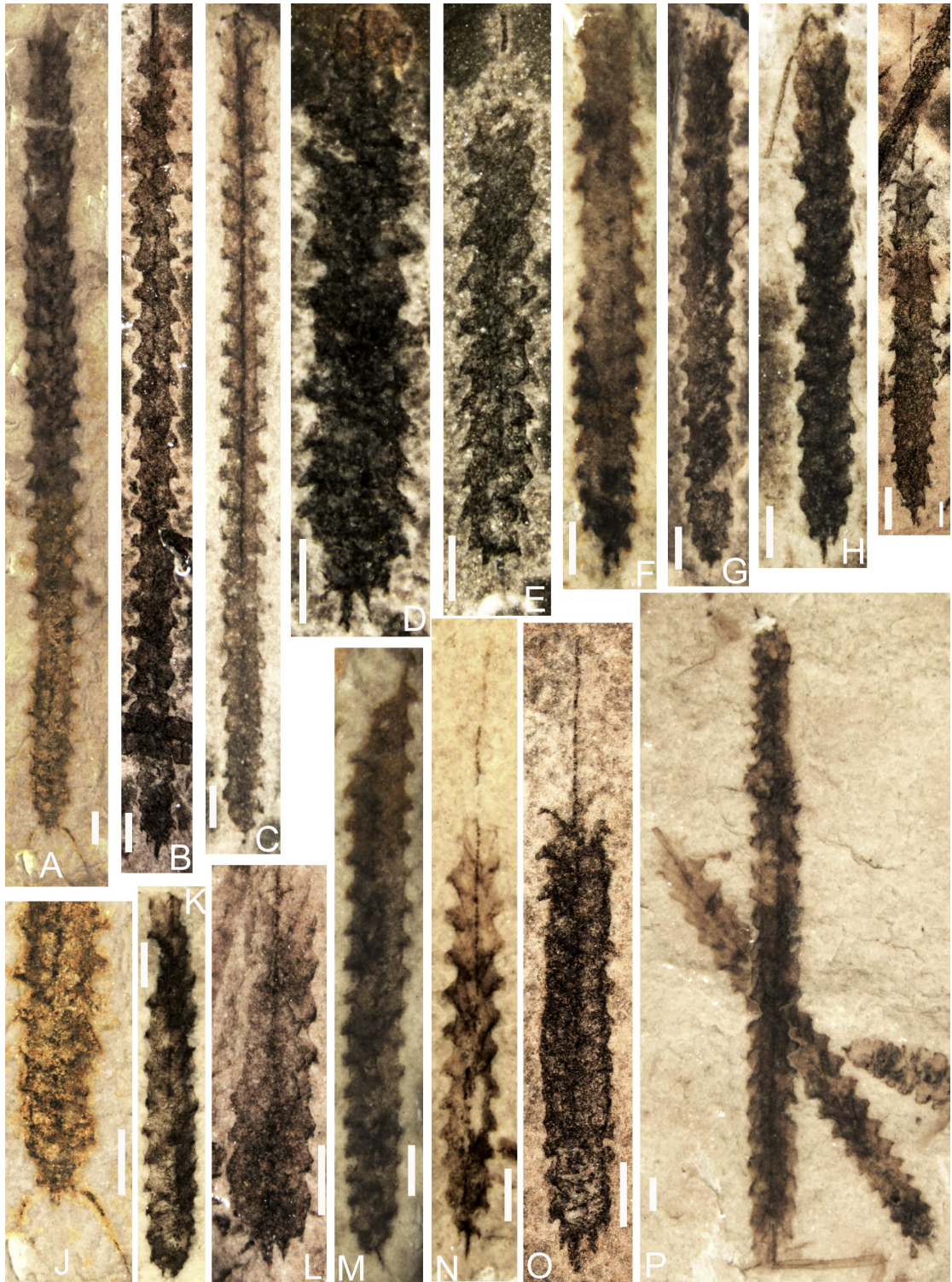
L, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-56-10

N, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-65-5

O, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-20-a-44a

P, 全貌, 胎管刺及第 1 对胞管口刺短而粗壮, Pm007-21-92-2

图版 10



图版 11

所有标本均为碳质薄膜或黄铁矿化薄膜保存,采自浙江省安吉县九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带。

A, K-L, *Glossograptus hincksii* (Hopkinson, 1872)

A, 全貌, 始端尖圆, 可见胞管口部的长度近等的短刺, Pm007-22-1-48

K, 全貌, 始端尖圆, 胞管口刺发育, SC-10-36

L, 全貌, 始端尖圆, 胞管口刺发育, SC-10-78

B-D, *Glossograptus cf. armatus* Nicholson, 1908

B, 全貌, 胞管口刺纤长, Pm007-20-1-14,

C, 全貌, 单肋式笔石体, 胞管口刺发育, 刺纤长、微弯, Pm007-20-1-47,

D, 全貌, 单肋式笔石体, 胞管口刺发育, 刺纤长、微弯, Pm007-20-1-50;

E, G, I, *Glossograptus briaros* Ni, 1983

E, 全貌, 始端浑圆, 胞管口刺十分发育, SC-10-82

G, 全貌, 始端浑圆, 胞管口刺十分发育, ST-1-74;

I, 全貌, 始端浑圆, 胞管口刺十分发育, SC-10-68;

F, H, *Glossograptus minor* Mu, Geh and Yin, 1962,

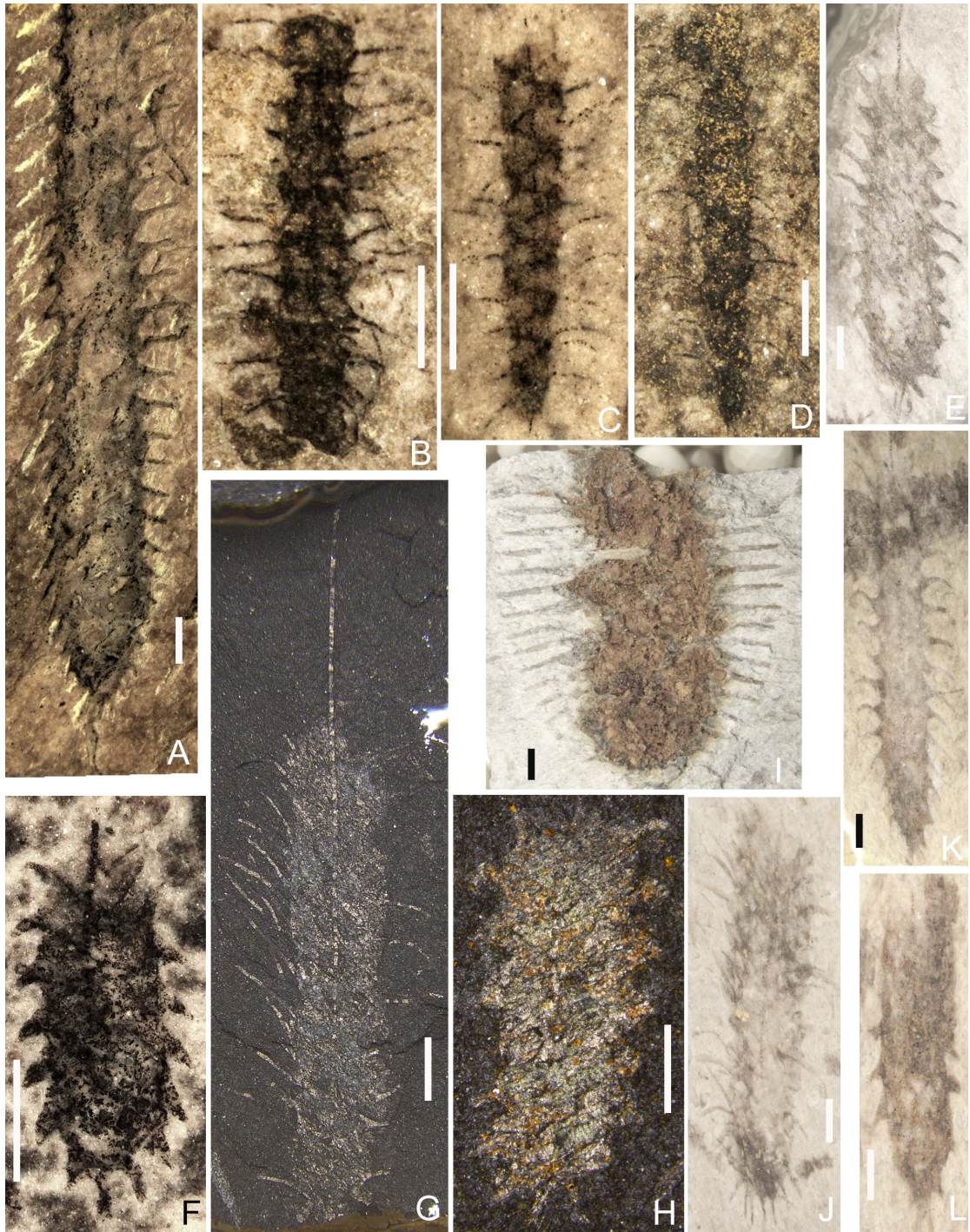
F, 全貌, 始端浑圆, 两侧近于平行, Pm007-20-a-14-2a

H, 全貌, 始端浑圆, 两侧近于平行, ST-2-46

J, *Glossograptus ciliatus* Emmons, 1855

全貌, 始端浑圆, 相邻长刺相互交错, SC-10-1a

图版 11



图版 12

所有标本均为碳质薄膜或黄铁矿化薄膜保存, 产自浙江省安吉县九亩龙剖面胡乐组 *Pterograptus elegans* 带, 及桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A, *Didymograptus murchisoni* (Beck, 1839)

全貌, 始部分散角 99° , 直管状胞管, 口部较尖, SC-6-96

B, *Didymograptus miserabilis* Bulman, 1931

全貌, 始部分散角 118° , 末端笔石枝内凹, 胞管为简单直管状, Pm007-21-34-1a

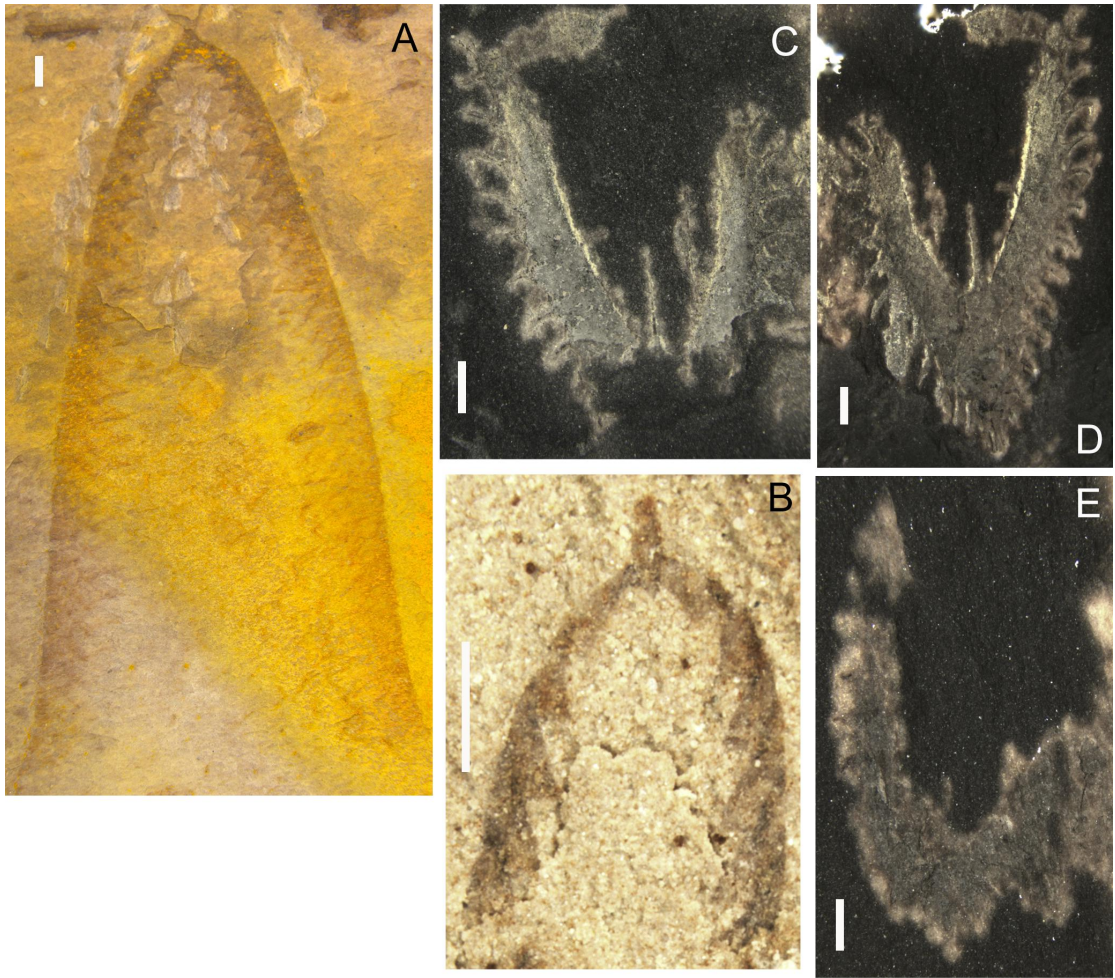
C-E, *Kalpinograptus ovatus* (T. S. Hall)

C, 全貌, 胞管腹缘近直, 口缘内凹, 具纤长口刺, Pm007-22-1-66-1

D, 全貌, 胎管被始部胞管的螺锥状凸起覆盖, 仅露出部分线管,
Pm007-22-1-65-1b (C 的对立面)

E, 全貌, 保存不佳, 但仍可见内凹口缘及纤长口刺, Pm007-22-1-9

图版 12



图版 13

所有标本均为碳质薄膜或黄铁矿化薄膜保存, 产自浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Jiangxigraptus vagus* 带, 及松田剖面胡乐组 “*Nemagraptus gracilis* 带”。

A–D, *Jiangxigraptus gurleyi* (Lapworth, 1896)

A, 全貌, 典型的叉笔石式胞管, 具原胞管褶, 胞管口部孤立且内转, ST-1-68-1

B, A 的始端放大, ST-1-68-1

C, 全貌, 两笔石枝纤细且相互交错呈 8 字形, SC-11-44

D, 典型的叉笔石式胞管, 具原胞管褶, 胞管口部孤立且内转, ST-1-76-1

E, *Jiangxigraptus sextans* (Hall, 1847)

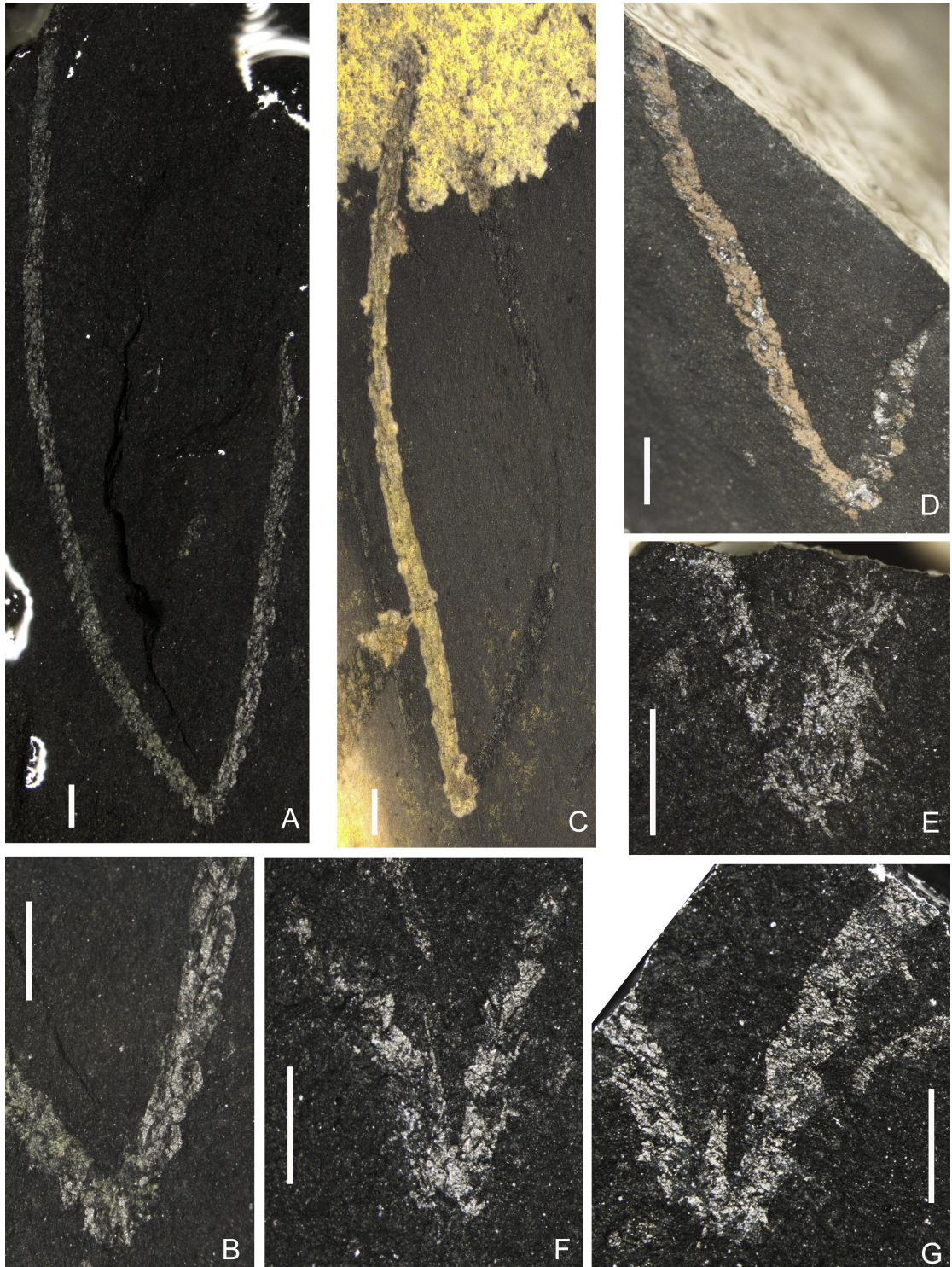
E, 全貌, 始端窄圆, 胎管窄且长, 直立于两笔石枝中央, ST-1-67

F–G, *Jiangxigraptus vagus* (Hadding, 1913)

F, 全貌, 始端窄圆, 胎管窄且长, 直立于两笔石枝中央, ST-1-66-3

G, 全貌, 始端窄圆, 胎管窄且长, 直立于两笔石枝中央, ST-1-66-2

图版 13



图版 14

所有标本均为碳质薄膜保存，产自浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组“*Hustedograptus teretiusculus* 带”，及松田剖面胡乐组“*Nemagraptus gracilis* 带”。

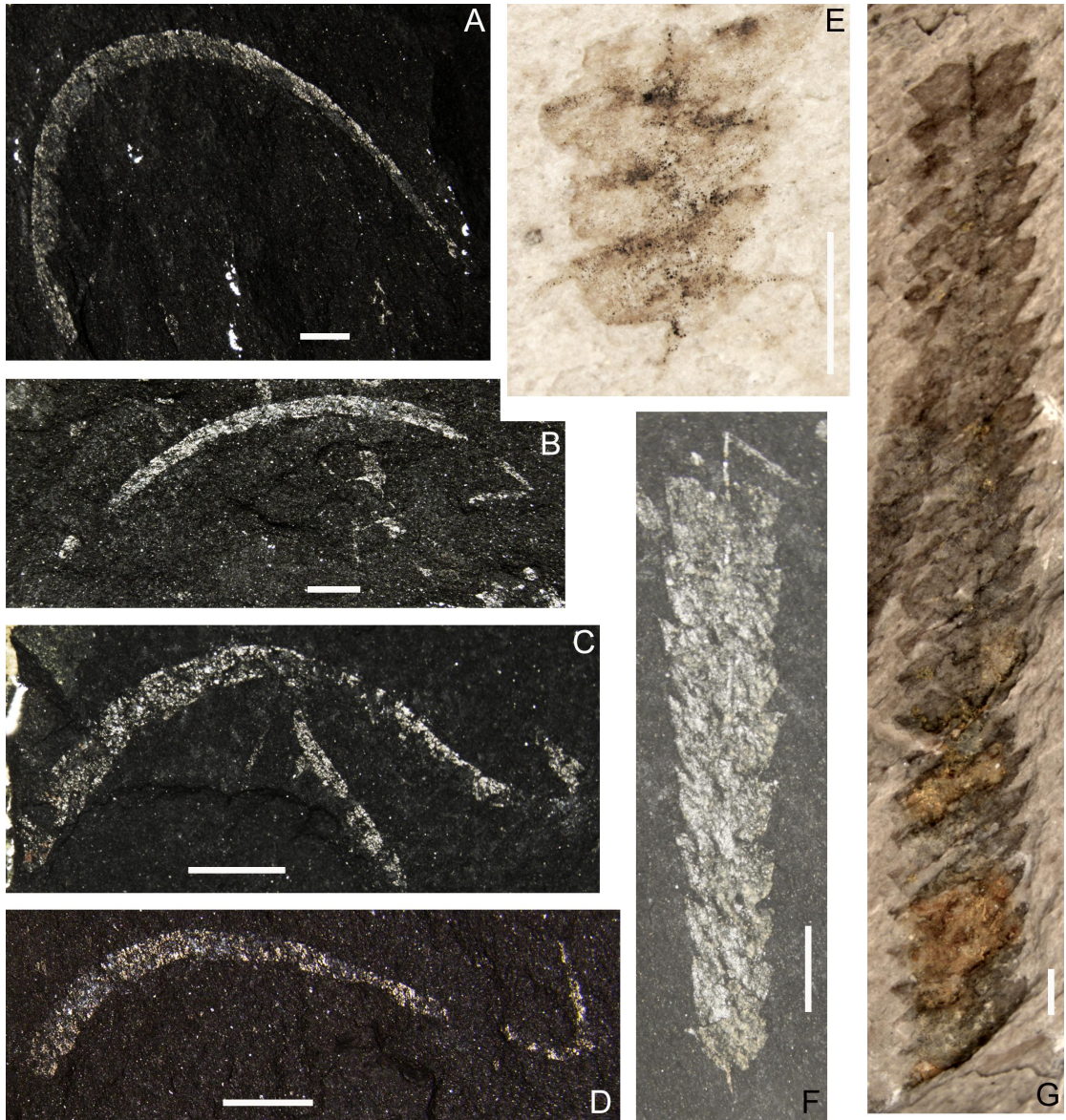
A–D, *Pseudazygograptus incurvus* (Ekström, 1937)

- A, 全貌，笔石枝呈半圆形，ST-1-7a1
- B, 全貌，笔石体向腹侧弯曲，ST-1-65
- C, 全貌，胎管为细小锥状体，ST-1-66-1a
- D, 全貌，胎管为细小锥状体，ST-1-29-2a

E–G, *Hustedograptus teretiusculus* (Hsinger, 1840)

- E, 幼年体，笔石体始端强烈不对称，发育胎管刺及第 1 对胞管的亚口刺，
SC-9-3a
- F, 全貌，笔石体始端强烈不对称，发育胎管刺及 th1¹ 的亚口刺，ST-1-73a
- G, 全貌，笔石体极宽，胞管为雕笔石式，SC-10-29

图版 14



图版 15

所有标本均为碳质薄膜保存，产自浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组“*Hustedograptus teretiusculus* 带”，及松田剖面胡乐组“*Nemagraptus gracilis* 带”。

A-D, *Eoglyptograptus* cf. *asymmetros* Goldman and Zhang, 2016

A, 全貌，始端不对称，th1¹呈“丁”字形并具短小口刺，Pm007-20-a-60-1

B, A 的始端放大，Pm007-20-a-60-1

C, 全貌，雕笔石式胞管，口部稍向内弯，膝部较缓，Pm007-20-a-5-2a

D, 全貌，始端不对称，雕笔石式胞管，Pm007-20-b-30-1

E-I, K, *Archiclimacograptus caelatus* (Lapworth, 1875)

E, 全貌，胎管刺粗壮，具拟胎管，胎管刺分叉，Pm007-20-1-47-3

F, 全貌，胎管刺粗壮，具拟胎管，胎管刺分叉，Pm007-20-3-54-6a

G, 全貌，胎管刺劲直向下，膝上腹缘近直，Pm007-20-3-88-3

H, 全貌，胎管刺劲直向下，膝上腹缘近直，Pm007-21-2-25b-9

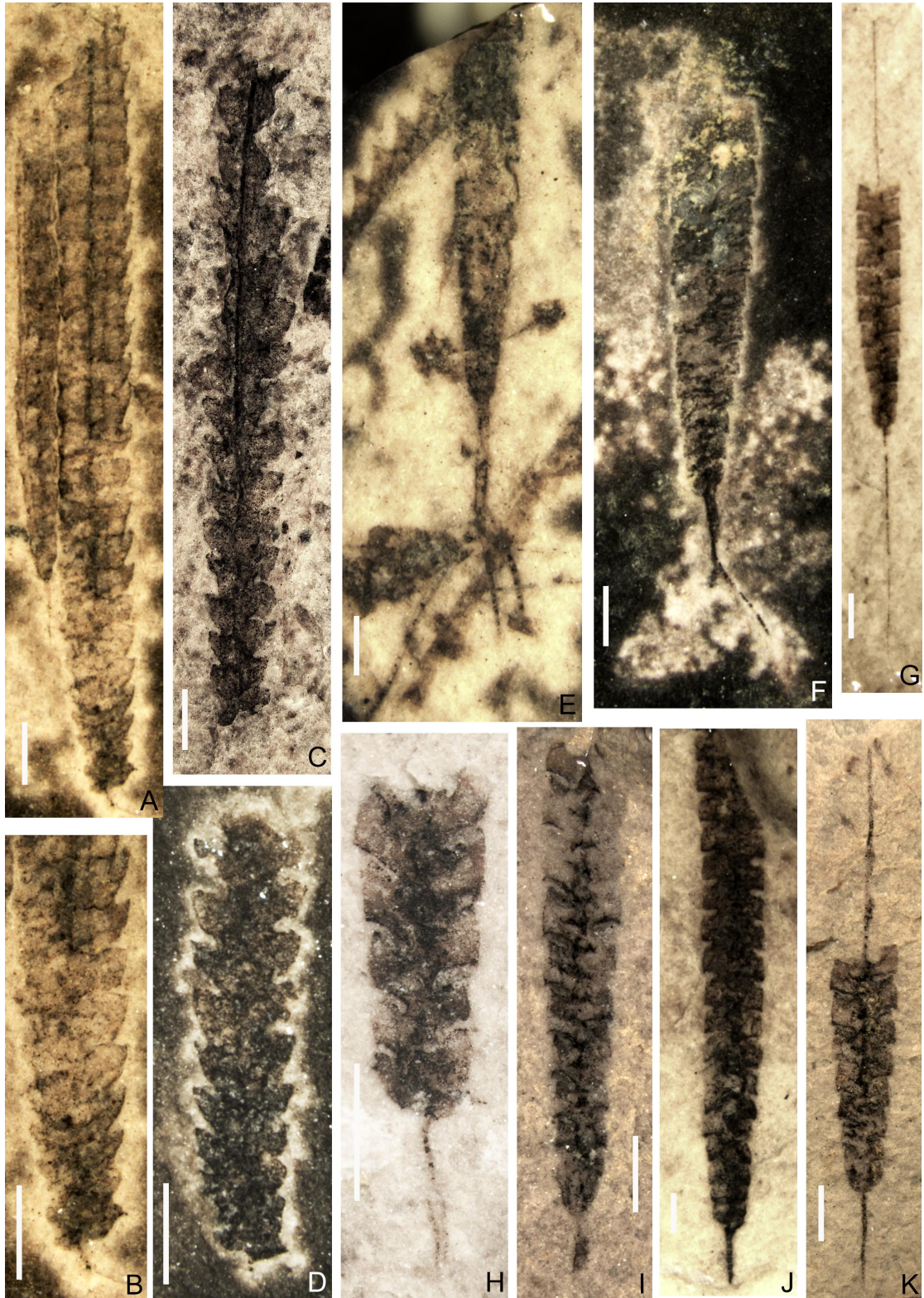
I, 全貌，胎管刺劲直向下，膝上腹缘近直，Pm007-21-2-2-6a

K, 全貌，胎管刺劲直向下，膝上腹缘近直，Pm007-21-2-23-1a1

J, *Climacograptus* cf. *forticaudatus* Hsu, 1934

全貌，栅笔石式胞管，具加粗的胎管刺，膝角明显，Pm007-20-2-1-1

图版 15



图版 16

所有标本均为碳质薄膜保存，产自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带，及桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 “*Hustedograptus teretiusculus* 带”，及松田剖面胡乐组 *Acrograptus ellesae* 带。

A, C, *Archiclimacograptus marathonensis* (Clarkson, 1963)

A, 全貌，具胎管刺和第 1 对胞管的腹刺，SC-10-19 全景

C, 全貌，具胎管刺和第 1 对胞管的腹刺，ST-2-1a3

B, *Archiclimacograptus cealatus* (Lapworth)

全貌，古栅笔石式胞管，胎管刺粗壮，具拟胎管，Pm007-20-a-41

D-E, *Archiclimacograptus angulatus* (Bulman, 1953)

D, 全貌，笔石体短小，具胎管刺，第 1 对胞管具腹刺，ST-1-69-3

E, 全貌，笔石体短小，具胎管刺，第 1 对胞管具腹刺，Pm007-21-2-8-5

F, *Archiclimacograptus arctus* (Elles and Wood, 1907)

全貌，古栅笔石式胞管，胞管口缘平直，口缘具细小尖突，膝上腹缘较直，

Pm007-21-91-2

G-K, *Pseudoclimacograptus wannanensis* Li, 1983

G, 全貌，膝上腹缘圆滑外凸，膝角不发育，Pm007-20-1-61-2

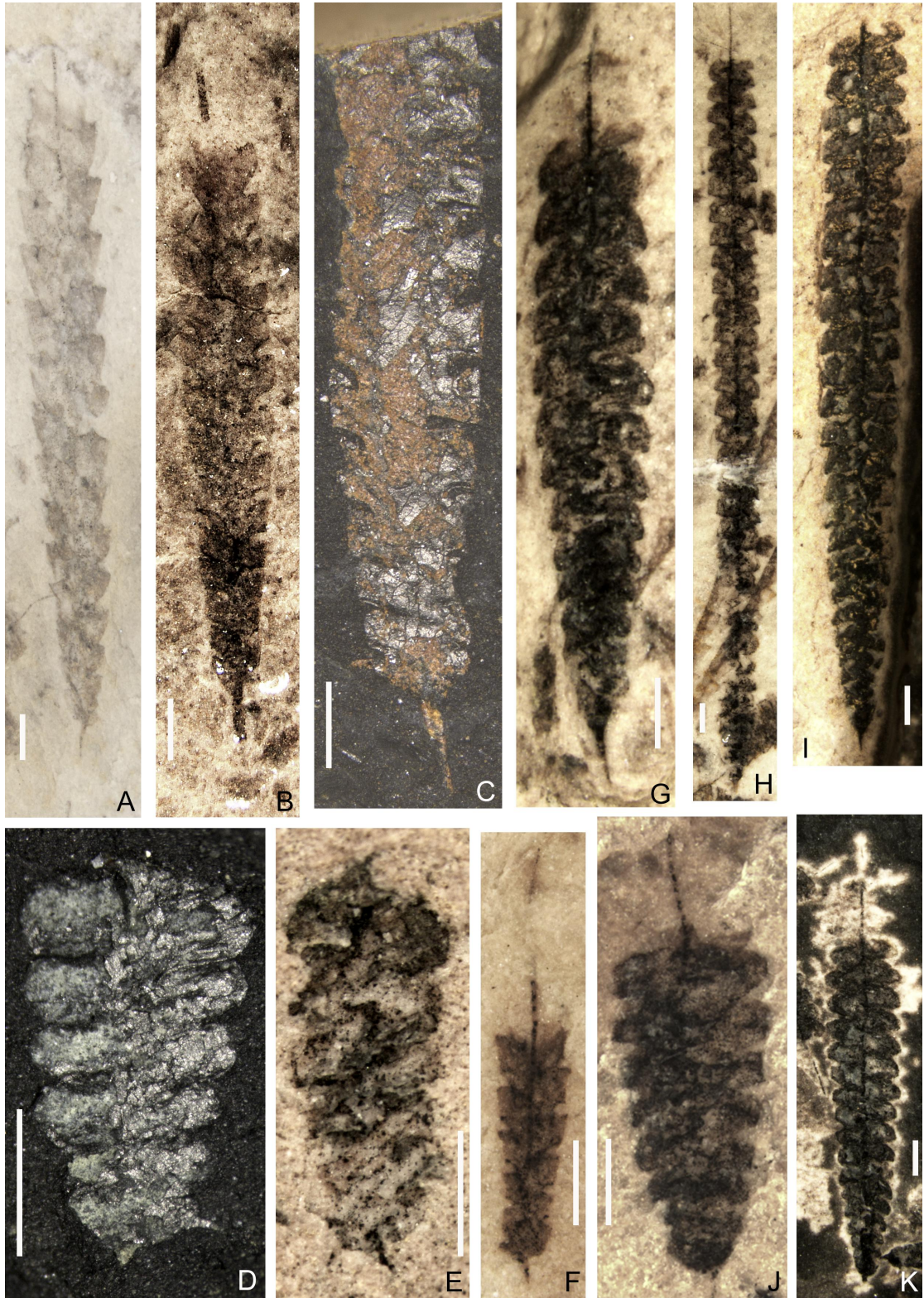
H, 全貌，膝上腹缘圆滑外凸，膝角不发育，Pm007-20-2-2-1a

I, 全貌，膝上腹缘圆滑外凸，膝角不发育，Pm007-20-1-48-1 全景

J, 全貌，膝上腹缘圆滑外凸，膝角不发育，Pm007-20-3-83-1

K, 全貌，膝上腹缘圆滑外凸，膝角不发育，Pm007-20-3-44-1

图版 16



图版 17

所有标本均为碳质薄膜保存，采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带，及桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A-B, *Normalograptus cf. rotundatus* (Jaanusson & Skoglund, 1963)

A, 全貌，笔石体窄细，Pm007-20-a-11-2a1

B, 全貌，栅笔石式胞管，SC-2-42-2

C-D, *Normalograptus uniformis* (Hsü, 1934)

C, 全貌，胞管口穴呈半圆形，Pm007-20-2-41-1

D, 全貌，栅笔石式胞管，Pm007-21-2-39-2a

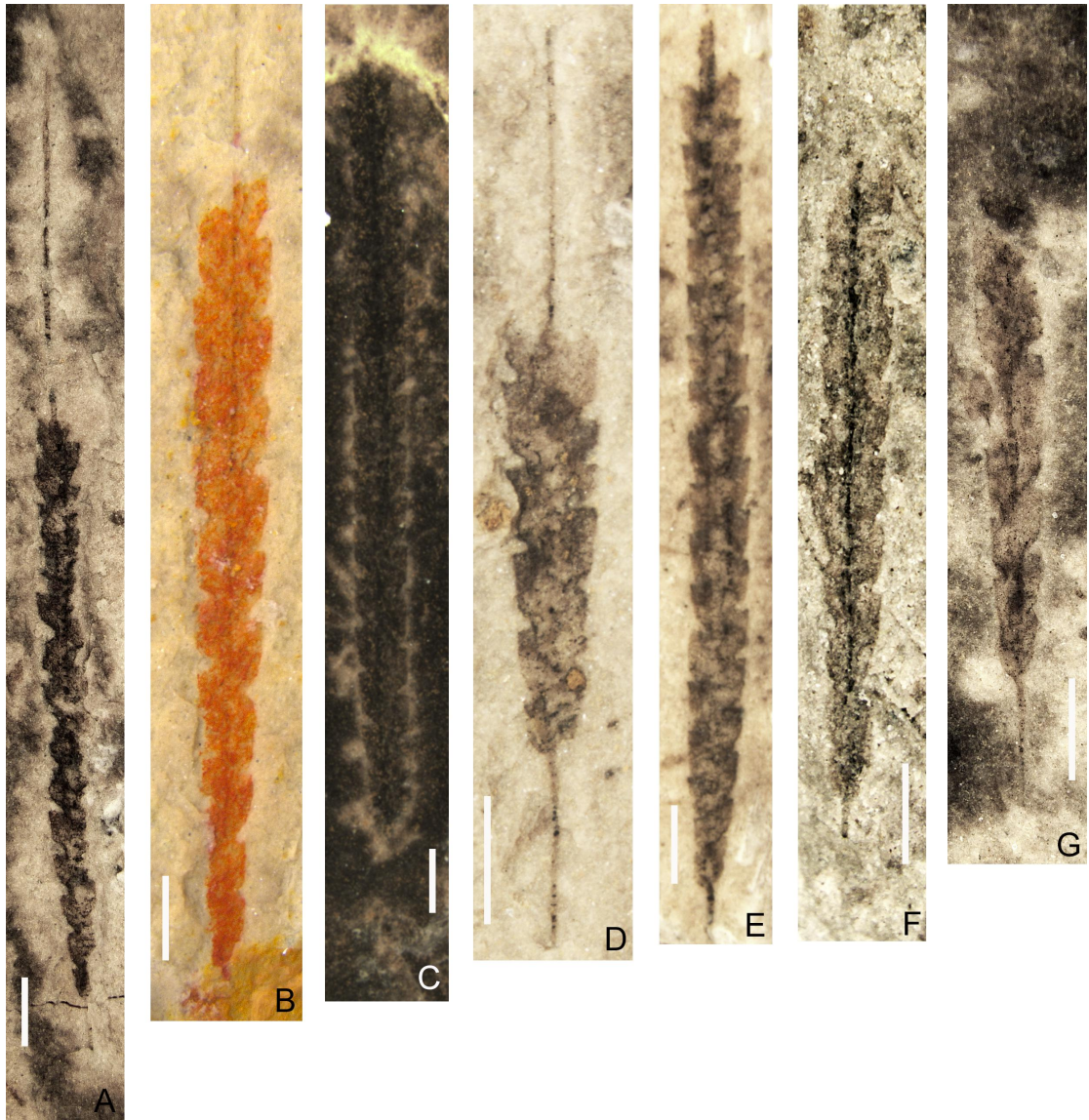
E-G, *Proclimacograptus angustatus* (Ekström, 1937)

E, 全貌，胞管口穴呈半圆形，Pm007-20-2-24-1

F, 全貌，笔石体窄细，Pm007-20-a-56-3

G, 全貌，笔石体窄细，Pm007-20-a-13-3a

图版 17



图版 18

所有标本均为碳质薄膜保存，产自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus*-*Pterograptus elegans* 带。

A, C, G-H, J, L-M, *Haddingograptus intermedius* (Berry, 1964)

A, 全貌，具拟胎管，胎管刺劲直，Pm007-21-2-8-1a1

C, 全貌，胎管刺增粗，Pm007-21-2-2-1

G, 全貌，膝上腹缘稍稍外凸，中隔壁近直，Pm007-21-2-24-2a

H, 全貌，膝上腹缘近直，中隔壁近直，Pm007-21-2-44-1

J, 全貌，胎管刺劲直，Pm007-21-2-24-1a

L, 全貌，具拟胎管，Pm007-21-2-43-2a

M, 全貌，中隔壁完整、近直，Pm007-21-2-8-2a

B, D-F, I, K, *Hadingograptus oliveri* (Bouček)

B, 全貌，Pm007-21-2-6-1a2

D, 全貌，胞管作双 S 形弯曲，之字形中隔壁，原胞管褶强烈，Pm007-20-1-33-1

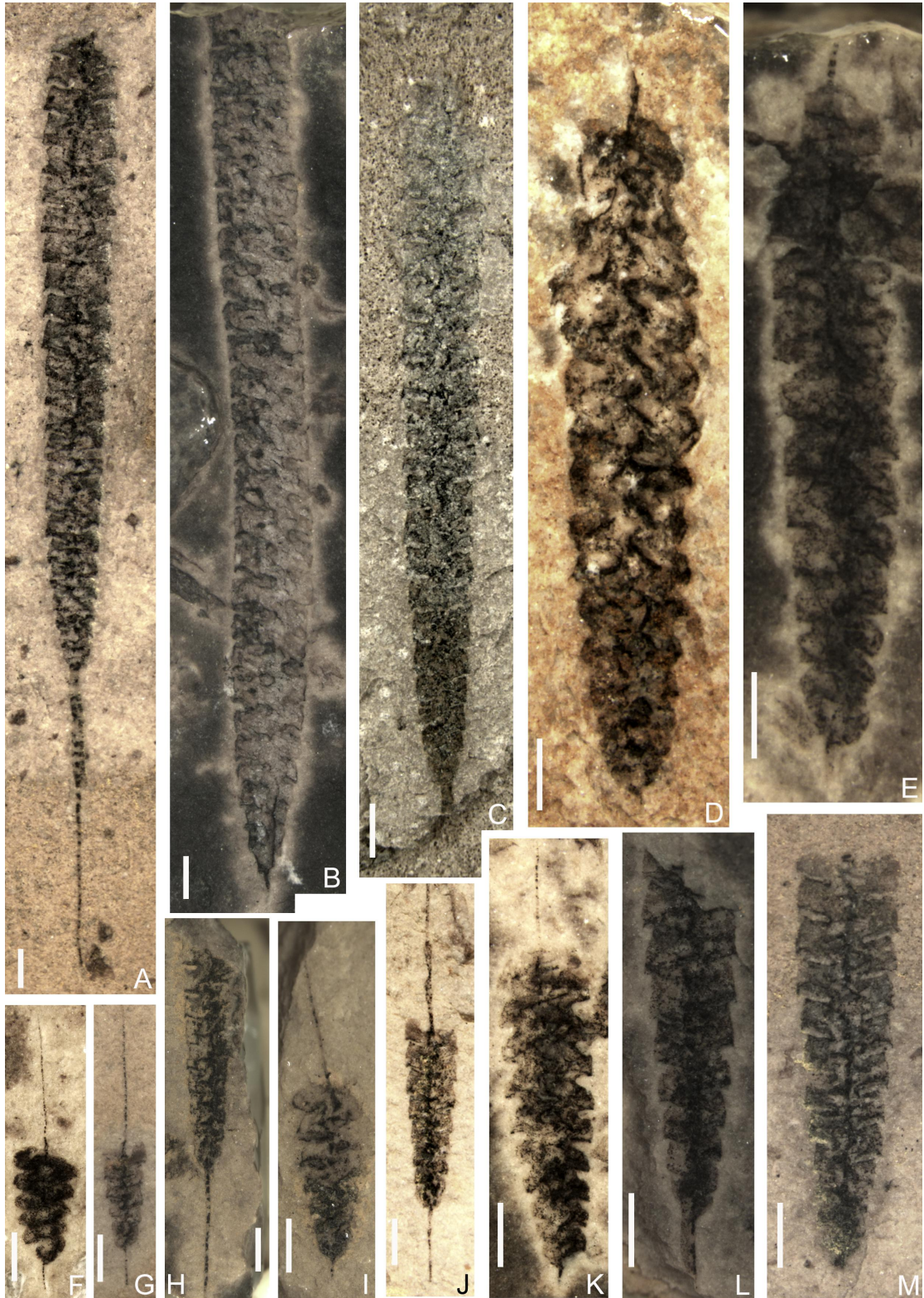
E, 全貌，胞管的膝上腹缘圆滑外凸，Pm007-20-2-29-4

F, 幼年体，胞管的膝上腹缘圆滑外凸，Pm007-20-3-38-1

I, 全貌，胞管作双 S 形弯曲，之字形中隔壁，原胞管褶强烈，Pm007-21-2-27-7

K, 全貌，胞管作双 S 形弯曲，之字形中隔壁，原胞管褶强烈，Pm007-20-2-12-2

图版 18



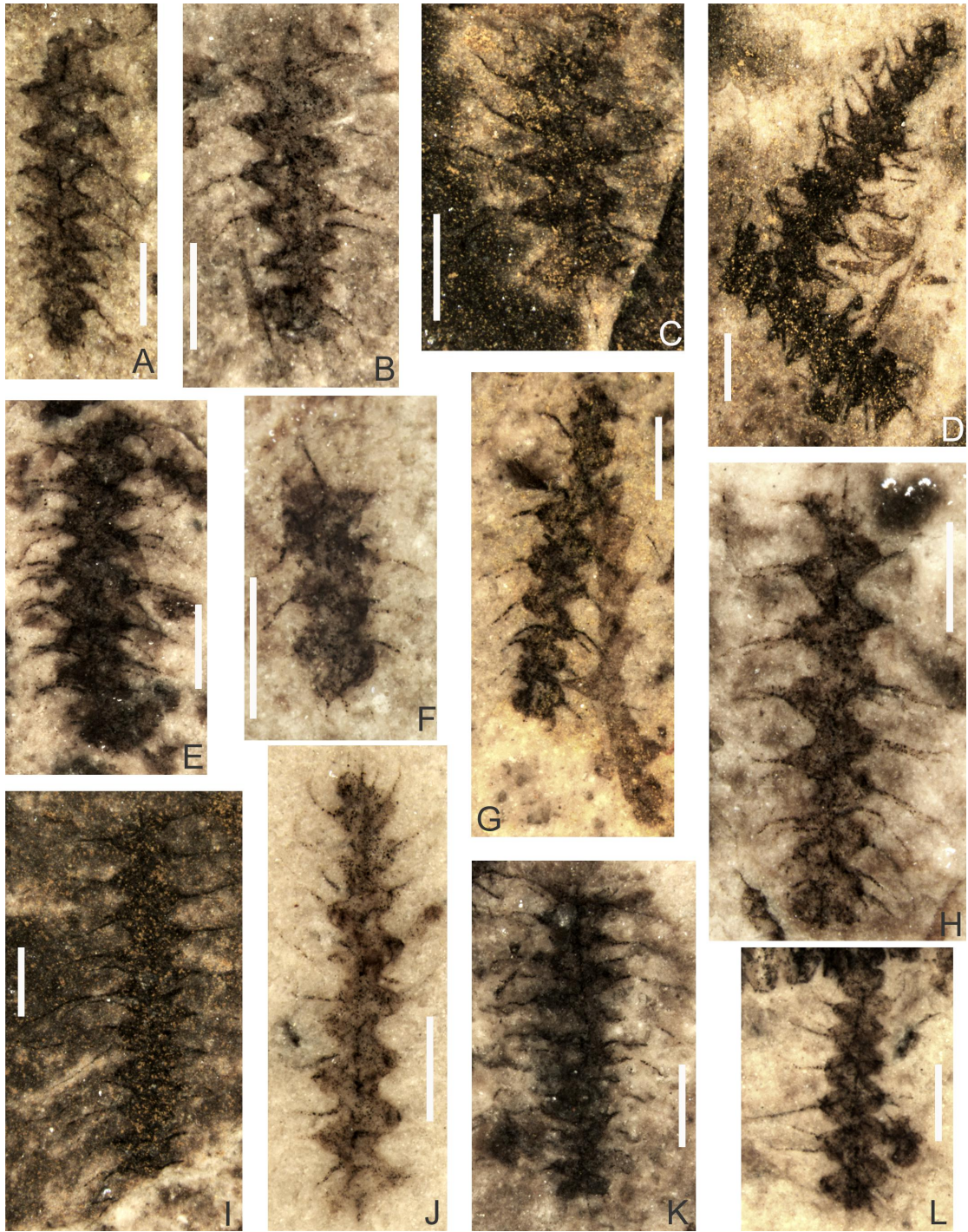
图版 19

所有标本均为碳质薄膜保存，采自浙江省安吉县杭垓镇九亩龙剖面胡乐组 *Nicholsonograptus fasciculatus* 带。

A-L, *Dicaulograptus hystrix* (Bulman, 1932)

- A, 全貌，胞管口部内转且呈强烈的 S 形，Pm007-20-1-8-2a
- B, 全貌，自由腹缘外凸，胞管口刺十分发育，Pm007-20-1-9-1
- C, 全貌，始端具 2 个细刺，Pm007-20-1-14-1
- D, 全貌，胞管口刺相互交错，Pm007-20-1-39-2
- E, 全貌，胞管口刺交错排列，Pm007-20-3-54-4
- F, 幼年体，Pm007-20-1-11-4
- G, 胞管口刺十分发育，Pm007-20-1-40-1
- H, 具成对胞管口刺，Pm007-20-1-56-1
- I, 全貌，自由腹缘外凸，具成对胞管口刺，Pm007-20-2-39-2
- J, 全貌，胞管呈 S 形强烈弯曲，Pm007-20-1-58-4
- K, 全貌，胞管口刺相互交错，Pm007-20-3-54-4
- L, 全貌，具成对胞管口刺，Pm007-20-1-27-2a

图版 19



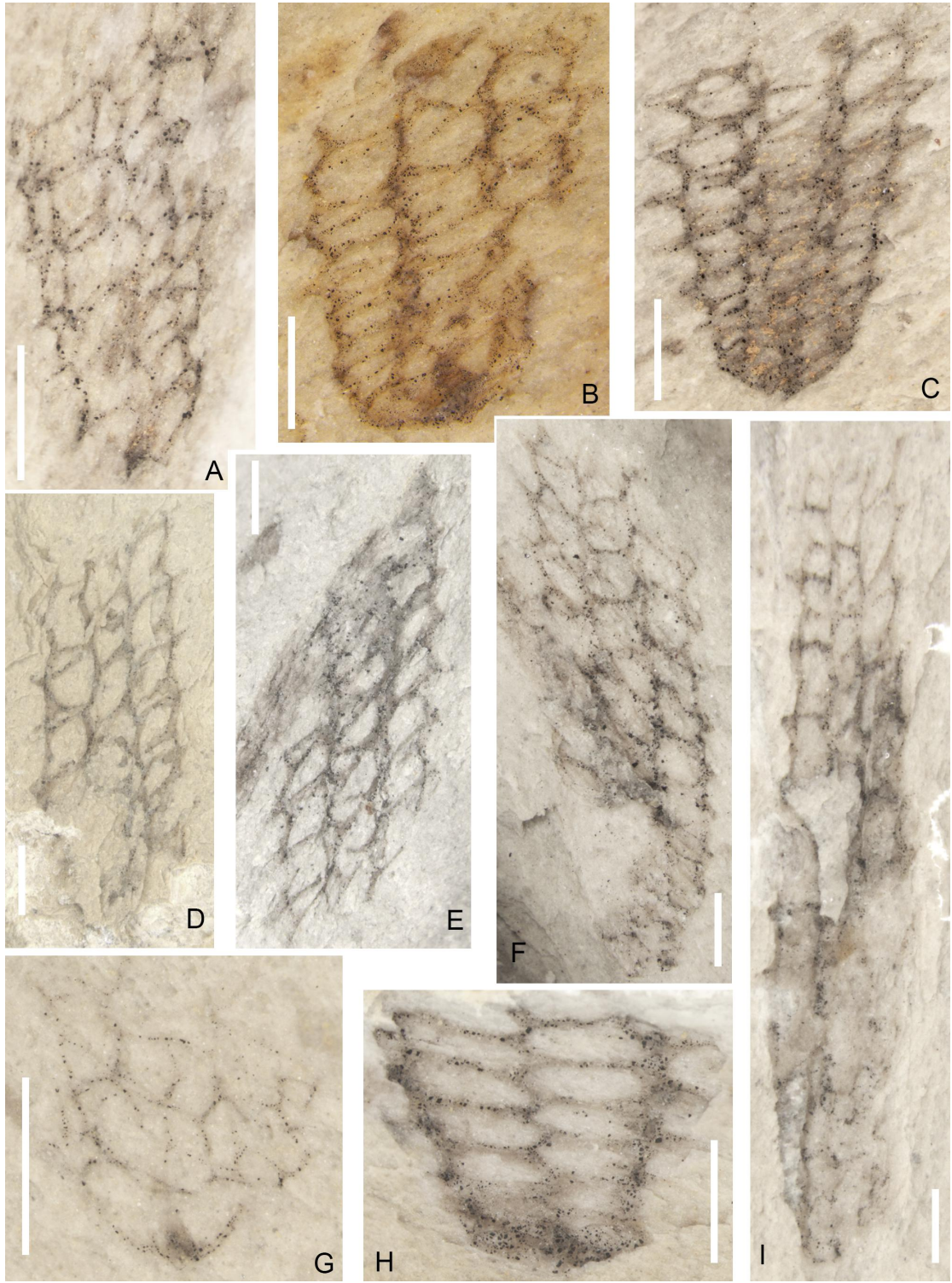
图版 20

所有标本均为碳质薄膜标本，均产自浙江省桐庐县分水镇盛村剖面胡乐组“*Hustedograptus teretiusculus* 带”。

A-H. *Reteograptus geinitzianus* Hall, 1859

- A, 全貌，斜侧压保存，笔石体最左侧一列网孔为胞管口环，SC-10-77-2
- B, 全貌，斜侧压保存，笔石体始部钝圆宽平，大网的宽度与长度之比为 2:1，胎管显示为始端的碳质三角形，胞管扣环斜压凸起，形似“口尖”，SC-6-85
- C, 全貌，斜侧压保存，笔石体大网的宽度与长度之比为 2:1，SC-16-77
- D, 全貌，斜侧压保存，笔石体为 3 列网孔，大网网孔受到挤压呈透镜状，始端未保存，胞管口环受压，形似“口尖”，SC-10-15
- E, 全貌，斜侧压保存，笔石体为 3 列网孔，网孔呈不规则的六边形，SC-10-73
- F, 全貌，斜侧压保存，笔石体为 3 列网孔，部分网孔呈规则的六边形，胞管口环受压，形似“口尖”，SC-10-74
- G, 全貌，斜侧压保存，笔石体为 3 列网孔，网孔不规则，始端不具表皮层，胎管呈碳质三角形状，网索极细，SC-10-56
- H, 全貌，正压保存，笔石体为 2 列网格，始部钝圆宽平，具表皮层，大网的宽度与长度之比为 3: 1，SC-10-17

图版 20



附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
单枝单列	<i>Azygograptus suecicus</i> Moberg, 1892	CSU10022	Wang et al., 2019, fig.2A	0.6469	5	7.729	0.1571 _{min} 0.7026 _{max}	0.019 _{min} 0.388 _{max}	263.158 _{max} 12.887 _{min}
		CSU10029	Wang et al., 2019, fig.2G	0.6571	5	7.609	0.1722 _{min} 0.7353 _{max}	0.023 _{min} 0.425 _{max}	217.391 _{max} 11.765 _{min}
		CSU10038	Wang et al., 2019, fig.2J	0.9725	8	8.226	0.2527 _{min} 1.0275 _{max}	0.05 _{min} 0.829 _{max}	160 _{max} 9.650 _{min}
		CSU10039	Wang et al., 2019, fig.2M	0.7175	7	9.756	0.1389 _{min} 0.7491 _{max}	0.015 _{min} 0.441 _{max}	466.67 _{max} 15.873 _{min}
		CSU10040	Wang et al., 2019, fig.2O	0.5451	5	9.173	0.1250 _{min} 0.6147 _{max}	0.012 _{min} 0.297 _{max}	416.67 _{max} 16.835 _{min}
	<i>Aygograptus eivionicus</i> Elles, 1922	CSU10027	Wang et al., 2019, fig.2H	0.5744	8	13.855	0.1333 _{min} 0.5938 _{max}	0.014 _{min} 0.277 _{max}	571.429 _{max} 28.881 _{min}
	<i>Pseudazygograptus incurvus</i> (Ekström, 1937)	NIGP157124	Chen et al., 2016; textfig. 6-52G	1.3267	10	7.537	0.3017 _{min} 1.1922 _{max}	0.071 _{min} 1.116 _{max}	140.845 _{max} 8.961 _{min}
		NIGP157134	Chen et al., 2016; textfig. 6-52H	1.5768	16	10.147	0.4260 _{min} 1.4039 _{max}	0.143 _{min} 1.548 _{max}	111.888 _{max} 10.336 _{min}
	<i>Nicholsonograptus</i> sp.(幼年体)	Pm007-20-1-41-5	本论文	0.2946	4	13.578	0.0855 _{min} 0.2814 _{max}	0.006 _{min} 0.062 _{max}	666.667 _{max} 64.516 _{min}

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
单枝单列	<i>Nicholsonograptus</i> sp.(幼年体)	Pm007-20-2-29-2	本论文	0.2811	4	14.23	0.0917 _{min} 0.2713 _{max}	0.007 _{min} 0.058 _{max}	606.061 _{max} 69.204 _{min}
		Pm007-20-2-11-1	本论文	0.3232	5	15.470	0.1093 _{min} 0.3057 _{max}	0.009 _{min} 0.073 _{max}	555.556 _{max} 68.493 _{min}
		Pm007-20-2-38-1	本论文	0.571	8	14.01	0.1613 _{min} 0.5108 _{max}	0.02 _{min} 0.205 _{max}	392.157 _{max} 39.024 _{min}
		Pm007-21-46-1	本论文	0.4302	5	11.62	0.1197 _{min} 0.3899 _{max}	0.011 _{min} 0.119 _{max}	454.545 _{max} 42.017 _{min}
	<i>Nicholsonograptus fasciculatus</i> Nicholson, 1869	Pm007-20-1-16-1a	本论文	1.768	21	11.878	0.4428 _{min} 1.5859 _{max}	0.154 _{min} 1.976 _{max}	136.364 _{max} 10.628 _{min}
		SC-7-2-1	本论文	1.7474	17	9.729	0.465 _{min} 1.4289 _{max}	0.17 _{min} 1.604 _{max}	100.000 _{max} 10.599 _{min}
		NIGP103150	倪寓南, 1991, 图版 9, 图 8	1.4058	14	9.959	0.3188 _{min} 1.1748 _{max}	0.080 _{min} 1.084 _{max}	175.439 _{max} 12.915 _{min}
		NIGP103154	倪寓南, 1991, 图版 10, 图 1	2.4801	24	9.677	0.7215 _{min} 2.0272 _{max}	0.409 _{min} 3.228 _{max}	58.68 _{max} 7.435 _{min}
		Pm007-20-1-4	本论文	1.5098	14	9.273	0.4841 _{min} 1.2479 _{max}	0.184 _{min} 1.223 _{max}	76.087 _{max} 11.447 _{min}
	<i>Nicholsonograptus praelongus</i> Hsü, 1934	Pm007-20-n-1 (汪)	本论文	6.6684	58	8.698	1.7663 _{min} 4.5995 _{max}	2.45 _{min} 16.616 _{max}	23.673 _{max} 3.491 _{min}
		Pm007-20a-30-6	本论文	3.3858	30	8.861	0.9318 _{min} 2.5996 _{max}	0.682 _{min} 5.308 _{max}	43.988 _{max} 5.652 _{min}

附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
单枝单列	<i>Nicholsonograptus angustus</i> Ni, 1991	Pm007-21-94-3	本论文	1.1656	13	11.153	0.1962 _{min} 1.1505 _{max}	0.03 _{min} 1.04 _{max}	430.464 _{max} 12.5 _{min}
		NIGP103146	倪寓南, 1991, 图版 9, 图 1	1.231	11	8.934	0.1452 _{min} 1.2161 _{max}	0.017 _{min} 1.161 _{max}	647.059 _{max} 9.475 _{min}
		Pm007-21-1-23-1	本论文	0.8408	9	10.704	0.1252 _{min} 0.8325 _{max}	0.012 _{min} 0.544 _{max}	731.707 _{max} 16.544 _{min}
	<i>Nicholsonograptus ingentis</i> Hsü, 1934	Pm007-20-n-8-2	本论文	0.7168	8	11.161	0.1379 _{min} 0.6839 _{max}	0.015 _{min} 0.367 _{max}	536.913 _{max} 21.798 _{min}
两枝平伸	<i>Xiphograptus robustus</i> (Ekström, 1937)	NIGP157102	Chen et al., 2016, textfig. 6-10D	1.7629	16	9.076	1.7347	2.363	6.771
		NIGP157110	Chen et al., 2016, textfig. 6-12J	3.4055	30	8.809	3.401	9.085	3.302
		NIGP157111	Chen et al., 2016, textfig. 6-12C	2.0714	18	8.69	2.0582	3.327	5.41
		NIGP 157112	Chen et al., 2016, textfig. 6-12D	2.0696	22	10.63	2.0696	3.364	6.54
	<i>Xiphograptus dismermus</i> Ni, 1988	Pm007-20-1-40-3a	本论文	1.303	20	15.349	1.264	1.255	15.936
	<i>Xiphograptus norvegicus</i> (Berry, 1964)	Pm007-20-1-53-2	本论文	1.907	26	13.63	1.884	2.788	9.326
		SC-10-35	本论文	2.184	26	11.905	2.083	3.407	7.631

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝平伸	<i>Xiphograptus norvegicus</i> (Berry, 1964)	Pm007-20-a-76-3a	本论文	1.243	19	15.286	1.2161	1.161	16.365
	<i>Xiphograptus formosus</i> (Bulman, 1936)	Pm007-20-a-73-1	本论文	0.9458	13	13.745	0.9112	0.652	19.939
		Pm007-20-a-65-4	本论文	0.7639	12	15.709	0.7410	0.431	27.842
	<i>Expansograptus cf. asperus</i> Harris & Thomas, 1938	Pm007-20b-3-1	本论文	1.2593	19	15.088	1.2563	1.239	15.335
两枝下斜	<i>Acrograptus affinis</i> (Nicholson, 1869)	NIGP157082	Chen et al., 2016; textfig. 6-2C	2.2195	20	9.011	2.1972	3.792	5.274
		NIGP157083	Chen et al., 2016; textfig. 6-2B	1.4179	13	9.168	1.4374	1.616	8.045
	<i>Acrograptus endiodus</i> Ni, 1991	NIGP157086	Chen et al., 2016; textfig. 6-2K	2.5193	24	9.526	2.4224	4.609	5.207
		NIGP157089	Chen et al., 2016; textfig. 6-2I	1.6763	17	10.141	1.5954	1.999	8.504
		NIGP157090	Chen et al., 2016; textfig. 6-2G	2.2543	23	10.203	2.1965	3.789	6.070
	<i>Acrograptus nicholsoni</i> (Lapworth, 1875)	NIGP157095	Chen et al., 2016; textfig. 6-3D	1.8079	20	11.063	1.6599	2.164	9.242
	<i>Acrograptus ellesae</i> (Ruedemann, 1904)	Pm007-11-4-1	本论文	0.9567	11	11.498	0.9016	0.638	17.241

附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝下垂	<i>Didymograptus jiangxiensis</i> Ni, 1983	NIGP157050	Chen et al., 2016; textfig. 6-6A	3.1241	39	12.483	0.6499	0.332	117.47
		NIGP157051	Chen et al., 2016; textfig. 6-6B	2.4606	27	10.973	0.7976	0.500	54.00
		NIGP157052	Chen et al., 2016; textfig. 6-6C	2.3362	24	10.273	0.6056	0.288	83.333
	<i>Didymograptus murchisoni</i> (Beck, 1839)	NIGP152535	Chen et al., 2016; textfig. 6-7H	7.0936	79	11.137	1.0753	0.908	87.004
		NIGP157042	Chen et al., 2016; textfig. 6-7G	3.9473	43	10.894	0.9314	0.681	63.142
	<i>Didymograptus cf. murchisoni</i> (Beck, 1839)	NIGP157043	Chen et al., 2016; textfig. 6-7F	6.5946	70	10.615	1.1168	0.980	71.429
	<i>Didymograptus cf. stabilis</i> (Ells & Wood, 1901)	NIGP157061	Chen et al., 2016; textfig. 6-9B	7.5792	90	11.875	1.188	1.108	81.227
两枝上斜	<i>Apoglossograptus uniformis</i> Chen, 2016	NIGP157157	Chen et al. 2016; textfig. 6-18H	1.311	28	21.358	0.9244	0.671	41.729
		NIGP157158	已入模式标本库, 未发表	4.4768	67	14.966	1.8197	2.601	25.759
		NIGP157159	Chen et al. 2016; textfig. 6-18F	1.0134	23	20.882	0.4501	0.1591	144.563
		NIGP157161	Chen et al. 2016; textfig. 6-18G	1.1340	22	19.400	0.6821	0.3654	60.208

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝上斜	<i>Apoglossograptus uniformis</i> Chen, 2016	NIGP157162	Chen et al. 2016; textfig. 6-18J	0.9984	30	30.048	0.6614	0.344	87.209
	<i>Jiangxigraptus mui</i> Yu & Fang, 1966	NIGP157263	Chen et al. 2016; textfig. 6-39H	1.4061	17	12.090	0.6408	0.323	52.632
		NIGP157267	Chen et al. 2016; textfig. 6-39D	1.8468	23	12.454	0.7054	0.391	58.824
		NIGP157268	Chen et al. 2016; textfig. 6-39I	2.2818	31	13.586	0.8989	0.635	48.819
	<i>Jiangxigraptus salopiensis</i> (Elles & Wood, 1904)	NIGP157272	Chen et al. 2016; textfig. 6-42A	1.5225	20	13.136	0.5635	0.249	80.321
两枝上斜	<i>Jiangxigraptus salopiensis</i> (Elles & Wood, 1904)	NIGP157273	Chen et al. 2016; textfig. 6-42A	1.9236	26	13.336	0.6857	0.369	70.461
		NIGP157277	Chen et al. 2016; textfig. 6-42C	0.8281	14	16.904	0.5149	0.208	67.308
		NIGP157278	Chen et al. 2016; textfig. 6-42D	1.3579	18	13.256	0.7982	0.500	36.000
	<i>Jiangxigraptus utilis</i> Chen, 2016	NIGP157298	Chen et al. 2016; textfig. 6-42J	0.8181	16	19.558	0.4071	0.130	123.077
		NIGP157303	Chen et al. 2016; textfig. 6-42Q	0.9607	17	17.695	0.6698	0.352	48.295

附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝上斜	<i>Apoglossograptus uniformis</i> Chen, 2016	NIGP157162	Chen et al. 2016; textfig. 6-18J	0.9984	30	30.048	0.6614	0.344	87.209
	<i>Jiangxigraptus mui</i> Yu & Fang, 1966	NIGP157263	Chen et al. 2016; textfig. 6-39H	1.4061	17	12.090	0.6408	0.323	52.632
		NIGP157267	Chen et al. 2016; textfig. 6-39D	1.8468	23	12.454	0.7054	0.391	58.824
		NIGP157268	Chen et al. 2016; textfig. 6-39I	2.2818	31	13.586	0.8989	0.635	48.819
	<i>Jiangxigraptus salopiensis</i> (Elles & Wood, 1904)	NIGP157272	Chen et al. 2016; textfig. 6-42A	1.5225	20	13.136	0.5635	0.249	80.321
两枝上斜	<i>Jiangxigraptus salopiensis</i> (Elles & Wood, 1904)	NIGP157273	Chen et al. 2016; textfig. 6-42A	1.9236	26	13.336	0.6857	0.369	70.461
		NIGP157277	Chen et al. 2016; textfig. 6-42C	0.8281	14	16.904	0.5149	0.208	67.308
		NIGP157278	Chen et al. 2016; textfig. 6-42D	1.3579	18	13.256	0.7982	0.500	36.000
	<i>Jiangxigraptus utilis</i> Chen, 2016	NIGP157298	Chen et al. 2016; textfig. 6-42J	0.8181	16	19.558	0.4071	0.130	123.077
		NIGP157303	Chen et al. 2016; textfig. 6-42Q	0.9607	17	17.695	0.6698	0.352	48.295

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)			
两枝上斜	<i>Jiangxigraptus vagus</i> (Hadding, 1913)	LJC-1-2	本论文	1.9059	31	16.265	1.005	0.793	39.092			
		AGN-ZJ-10-1-2	宋妍妍, 2015, 图版 8A	1.0361	17	16.408	0.383	0.115	147.826			
		AGN-ZJ-10-57	宋妍妍, 2015, 图版 8G	1.5808	23	14.483	0.4021	0.127	181.102			
		AGN-ZJ-10-1-5	宋妍妍, 2015, 图版 9B	1.3682	19	13.887	0.475	0.177	107.345			
两枝上攀	<i>Reteograptus uniformis</i> Mu & Zhang in Mu, 1963	NIGP157433	Chen et al., 2016; textfig. 6-72M	3.444	74	21.486	0.3192	0.080	925.000			
		AGN-ZJ-24-19-5	宋妍妍, 2015, 图版 15A	<i>Orthograptus calcaratus</i> (Lapworth, 1876)	3.7032	56	15.122	0.3492	0.096	583.333		
					LJC-1-6	本论文	1.4871	42	28.243	0.2824	0.063	666.667
		AGN-ZJ-11-4-4	宋妍妍, 2015, 图版 18I	<i>Oepikograptus yichangensis</i> Song, 2015	2.296	47	20.47	0.3401	0.090	522.222		
					AGN-LZK-11-64	宋妍妍, 2015, 图版 19A	2.264	49	21.643	0.3004	0.070	700.00
					AGN-LZK-11-163	宋妍妍, 2015, 图版 19B	1.688	39	23.104	0.2889	0.066	590.909
		AGN-LZK-24-3	宋妍妍, 2015, 图版 19E	1.66	36	21.686	0.2464	0.048	750.00			
		<i>Archiclimacograptus caelatus</i> (Lapworth, 1875)	Pm007-20-3-88-3	本论文	0.5421	18	33.204	0.1002	0.009	2000.00		
			Pm007-21-2-25b-9	本论文	<i>Archiclimacograptus caelatus</i> (Lapworth, 1875)	0.2592	10	38.580	0.098	0.008	1250.00	
						Pm007-21-2-2-6a	本论文	0.6269	20	31.903	0.1140	0.010
Pm007-21-2-23-1a1	本论文					0.4387	15	34.192	0.1215	0.012	1250.00	

附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝上攀	<i>Archiclimacograptus modestus</i> Lapworth, 1876	AGN-LZK-12-59-5	宋妍妍, 2015, 图版 23A	1.1835	29	24.504	0.1453	0.017	1705.882
		AGN-LZK-12-59-5	宋妍妍, 2015, 图版 23C	1.0572	25	23.647	0.1451	0.017	1470.588
		AGN-LZK-12-20-7	宋妍妍, 2015, 图版 28B	1.2628	31	24.549	0.1484	0.017	1823.529
	<i>Hustedograptus teretiusculus</i> (Hisinger, 1840)	NIGP157409	Chen et al., 2016; textfig. 6-68A	2.602	52	19.985	0.2107	0.035	1485.714
		NIGP157394	Chen et al., 2016; textfig. 6-68A	2.2189	40	18.027	0.2257	0.040	1000.751
	<i>Hustedograptus teretiusculus</i> (Hisinger, 1840)	NIGP157672	Chen et al., 2016; textfig. 6-68L	0.9433	24	25.443	0.1432	0.016	1500.00
		NIGP157405	Chen et al., 2016; textfig. 6-69A	1.9594	40	20.414	0.2192	0.038	1052.632
		NIGP157404	Chen et al., 2016; textfig. 6-69B	1.8206	38	20.872	0.2686	0.057	666.667
		ST-1-73a	本论文	0.6968	18	25.832	0.1484	0.017	1058.824
	<i>Hustedograptus bulmani</i> (Mitchell, Brussa and Maletz, 2008)	NIGP157389	Chen et al., 2016; textfig. 6-66C	1.8748	36	19.202	0.2438	0.047	765.957

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝上攀	<i>Hustedograptus bulmani</i> (Mitchell, Brussa and Maletz, 2008)	NIGP157390	Chen et al., 2016; textfig. 6-66D	1.7315	44	25.411	0.1717	0.023	1913.043
		NIGP157391	Chen et al., 2016; textfig. 6-66E	1.7062	39	22.858	0.143	0.016	2437.500
	<i>Pseudoclimacograptus wannanensis</i> Li, 1983	Pm007-20-1-61-2	本论文	0.8425	30	35.608	0.1754	0.024	1250.00
		Pm007-20-1-48-1	本论文	1.8661	55	29.473	0.2502	0.049	1122.449
	<i>Pseudoclimacograptus wannanensis</i> Li, 1983	Pm007-20-3-44-1	本论文	0.9672	36	37.221	0.2147	0.036	1000.00
	<i>Normalograptus uniformis</i> (Hsü, 1934)	Pm007-21-2-39-2a	本论文	0.334	14	41.916	0.0831	0.005	2800.00
	<i>Normalograptus rutundatus</i> (Jaanusson & Skoglund, 1963)	NIGP157512	Chen et al., 2016; textfig. 6-101E	0.2058	6	29.155	0.0577	0.003	2000.000
		NIGP157647	Chen et al., 2016; textfig. 6-101F	0.8844	19	21.483	0.0804	0.005	3800.000
	<i>Normalograptus brevis</i> (Elles & Wood)	NIGP157653	Chen et al., 2016; textfig. 6-101B	0.5541	15	27.071	0.0586	0.003	5000.000
		NIGP157655	Chen et al., 2016; textfig. 6-101C	1.2092	25	20.675	0.0988	0.008	3125.000

附录 I 不同形态的笔石摄食强度测量表

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝上攀	<i>Normalograptus brevis</i> (Elles & Wood)	NIGP157654	Chen et al., 2016; textfig. 6-101G	0.842	19	22.565	0.093	0.007	2714.286
		NIGP157649	Chen et al., 2016; textfig. 6-101H	1.6919	36	21.278	0.0937	0.007	5142.857
	<i>Pronomalograptus angustus</i> (Ekström, 1937)	Pm007-20-2-24-1	本论文	1.1234	36	32.046	0.0947	0.007	5142.857
		Pm007-20a-13-3a	本论文	0.4403	13	29.525	0.0708	0.004	3250.00
	<i>Pronormalograptus acicularis</i> Chen, 2016	NIGP157666	Chen et al., 2016; textfig.6-103A	1.1278	26	23.054	0.13	0.013	2000.000
	<i>Pronormalograptus regularis</i> Chen, 2016	NIGP157676	Chen et al., 2016; textfig.6-103C	1.2877	26	20.191	0.1882	0.028	928.571
		NIGP157403	Chen et al., 2016; textfig.6-103F	2.92	57	19.521	0.2028	0.032	1781.250
	<i>Haddingograptus oliveri</i> (Bouček, 1973)	NIGP157497	Chen et al., 2016; textfig.6-79I	1.2282	35	27.301	0.1589	0.020	1750.000
		NIGP157498	Chen et al., 2016; textfig.6-79H	1.1853	35	29.528	0.184	0.027	1296.296
		Pm007-21-2-6-1a	本论文	1.9462	54	27.746	0.2202	0.038	1421.053
		Pm007-20-1-33-1	本论文	0.9912	30	30.266	0.2174	0.037	810.811
		Pm007-20-2-12-2	本论文	0.5102	19	37.240	0.1598	0.02	950.00

笔石体形态	属种	标本号	出处	笔石体长度 L(cm)	笔石体虫室总数 Z(个)	单位长度的虫室数 Z/L (个/cm)	摄食圈直径 D(cm)	摄食圈面积 A(cm ²)	摄食强度 Z/A (个/cm ²)
两枝上攀	<i>Haddingograptus intermedius</i> (Berry, 1964)	Pm007-21-2-8-1a1	本论文	1.4334	46	32.092	0.1764	0.024	1916.667
		Pm007-21-2-2-1	本论文	1.2866	38	29.535	0.1647	0.021	1809.524
		Pm007-21-2-24-1a	本论文	0.4286	17	39.664	0.1214	0.012	1416.
		Pm007-21-2-8-2a	本论文	0.6384	24	37.594	0.1624	0.021	1142.857
四枝上攀	<i>Phyllograptus anna</i> Hall, 1865	Pm007-20a-33-1a	本论文	0.6884	68	98.780	0.4274	0.143	475.524
		SC-2-30	本论文	0.9245	68	73.553	0.5989	0.282	241.135
		Pm007-20-2-12-1	本论文	0.8886	60	67.522	0.4290	0.145	413.793
		Pm007-20a-26-1	本论文	0.6634	52	78.384	0.3675	0.106	490.566
		Pm007-20a-64-1a	本论文	0.8095	68	84.002	0.4484	0.158	430.380
	<i>Pseudophyllograptus angustifolius elongatus</i> (Bulman, 1931)	Pm007-20a-89-1a	本论文	1.5264	92	60.273	0.4928	0.191	481.675
		Pm007-20a-70-1a	本论文	1.2773	88	68.895	0.3466	0.094	936.170
		Pm007-20a-1-2	本论文	0.7955	64	80.453	0.3953	0.123	520.325
		Pm007-20a-79-1a	本论文	1.2508	84	67.157	0.3519	0.097	865.979

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Acrograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>A. ellesae</i>	Pm007-11-4-1	9.57	0.31	0.37	0.30	0.37	141.2°	0.60	0.14	0.23	12°	14.11°	1/2	1/2
<i>A. eudiodus</i>	Pm007-11-1-7-3	7.71	0.18	0.22	0.22	0.22	140.3°	0.90	0.10	0.11	16°	10°	1/2	1/2

Holmograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>H. intermedius</i>	Pm007-11-1-8	4.72	0.32	0.46	0.56	0.559	118°	0.55	0.17	0.27	26.6°	17.7°	1/3	1/2	0.14	0.55
	Pm007-11-1-9-1	15.1	0.32	0.47	0.74	0.74	144°	0.51	0.11	0.22	23°	18°	1/2	2/3	0.16	0.55
	Pm007-11-3-1	10.4	0.34	0.43	0.55	0.55	131°	0.54	0.13	0.18	21°	15°	1/3	1/2	0.13	0.72
<i>H. geniculiformis</i>	Pm007-11-1-22-1a	6.37	0.39	0.47	0.53	0.53	130°	0.63	0.15	0.20	19°	16°	1/2	1/2	0.15	0.96
<i>H. expansus</i>	Pm007-11-1-16-2	6.29	0.27	0.46	0.49	0.49	146°	0.58	0.11	0.22	22°	20°	1/2	1/2	0.14	0.62

属种	标本编号	16	17	18	19	1. 枝长 (mm) 2. th1 枝宽 3. th5 枝宽 4. 末部枝宽 5. 最大枝宽 6. 两枝分散角 7. 胎管长度 8. 始部胞管口宽 9. 末部胞管口宽 10. 始部胞管倾角 11. 末部胞管倾角 12. 始部胞管掩盖 13. 末部胞管掩盖 14. 原胞管褶高度 15. 原胞管褶高宽比 16. 胞管口穴宽度 17. 胞管口穴深度 18. 始部膝上腹缘长度 19. 末部膝上腹缘长度
<i>H. intermedius</i>	Pm007-11-1-8	0.22	0.20	0.41	0.57	
	Pm007-11-1-9-1	0.16	0.27	0.43	0.74	
	Pm007-11-3-1	0.14	0.27	0.44	0.76	
<i>H. geniculiformis</i>	Pm007-11-1-22-1a	0.09	0.16	0.50	0.63	
<i>H. expansus</i>	Pm007-11-1-16-2	0.14	0.25	0.51	0.63	

Nicholsonograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>N. angustus</i>	Pm007-20-2-4-2	12.90	-	-	-	0.64	-	-	-	1.02	3.51	0.14	0.23	15°	1/3-4/5	0.09
	Pm007-21-1-23-1	8.41	0.29	0.41	-	0.44	0.68	0.16	-	0.92	1.82	0.13	0.21	10°	1/3-1/2	0.11
	Pm007-21-94-3	11.66	0.31	0.33	0.46	0.67	0.68	0.19	-	0.34	2.58	0.11	0.22	16°	1/2	0.08
	Pm007-20a-33-7	8.24	0.24	0.36	0.35	0.39	0.47	0.13	-	0.35	2.05	0.11	0.19	17°	1/2	0.09
	SC-7-27	11.08	0.22	0.29	0.43	0.43	0.54	0.18	-	-	-	0.12	0.22	13°	1/2	0.07
<i>N. fasciculatus</i>	Pm007-20-1-16-1a	17.68	0.26	0.29	0.73	1.10	0.72	0.14	-	0.35	-	0.10	0.32	15°	1/2-4/5	0.06
	SC-7-2-1	17.47	0.32	0.44	0.68	0.84	0.71	0.19	0.12	0.76	3.26	0.14	0.31	14°	1/2-2/3	0.06
	Pm007-20-1-12-1a	9.98	0.30	0.49	1.32	1.38	0.70	0.13	-	0.38	-	0.10	0.41	17°	1/2-4/5	-
	Pm007-20-1-55-1	10.51	0.24	0.58	0.64	0.64	0.67	-	-	0.38	-	0.10	0.26	15°	1/2-2/3	0.07
	SC-7-7a2	15.61	0.48	0.64	1.59	2.11	0.98	0.22	-	0.48	-	0.15	0.33	18°	1/2-4/5	0.11
	SC-7-40	15.40	0.33	0.46	0.92	1.12	0.67	0.22	-	0.69	-	0.15	0.34	15°	1/2-2/3	-
<i>N. praelongus</i>	Pm007-20-1-64	66.76	0.40	0.54	1.22	2.87	-	-	-	0.67	10.44	0.18	0.37	16°	1/2-5/6	0.10
	Pm007-20-n-6	66.68	0.28	0.64	1.29	2.26	0.95	0.12	0.15	0.52	10.22	0.14	0.43	14°	1/2-5/6	0.09
<i>N. ingentis</i>	Pm007-20-n-8-2	7.168	0.31	0.73	-	1.10	0.60	0.12	0.09	0.44	3.30	0.11	0.30	17°	1/2-2/3	0.06

1. 枝长(mm) 2. th1 枝宽 3. th5 枝宽 4. th10 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管长度 7. 胎管口宽 8. 胎管刺长度 9. 始部胞管长度 10. 末部胞管长度 11. 始部胞管口宽 12. 末部胞管口宽 13. 胞管倾角 14. 胞管掩盖程度 15. 始部胞管口穴宽度 16. 末部胞管口穴深度 17. 始部膝上腹缘长度 18. 末部膝上腹缘长度 19. th1 与胎管中轴夹角 20. th2 与胎管中轴夹角 21. th3 与胎管中轴夹角 22. th4 与胎管中轴夹角 23. th5 与胎管中轴夹角 24. th6 与胎管中轴夹角 25. th7 与胎管中轴夹角 26. th8 与胎管中轴夹角 27. th9 与胎管中轴夹角 28. th10 与胎管中轴夹角 29. th15 与胎管中轴夹角 30. th20 与胎管中轴夹角

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

属种	标本编号	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>N. angustus</i>	Pm007-20-2-4-2	0.17	0.62	0.94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm007-21-1-23-1	0.13	0.62	0.80	67.4°	80.4°	98.9°	114.8°	114.3°	112.1°	110.6°	保存不佳				
	Pm007-21-94-3	0.17	0.62	0.93	71.9°	89.1°	107.3°	121.3°	134.5°	137.8°	131.7°	131.0°	135.0°	120.0°	-	-
	Pm007-20a-33-7	0.16	0.51	0.71	80.5°	8.5°	95°	98.1°	99.2°	95.4°	97.9°	93.8°	77.8°	66.4°		
	SC-7-27	0.15	0.72	0.85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. fasciculatus</i>	Pm007-20-1-16-1a	0.16	0.62	0.93	70.0°	83.9°	104.7°	124.4°	122.8°	120.9°	115.1°	126.4°	123.9°	105.7°	73.5°	42.6°
	SC-7-2-1	0.27	0.76	0.71	48.3°	59.3°	70.6°	80.7°	74.3°	49.1°	36.1°	25.6°	13.2°	2.7°	337.6°	-
	Pm007-20-1-12-1a	-	0.44	0.82	45.9°	86.4°	100.7°	114.9°	111.6°	114.7°	106.6°	85.2°	73.8°	60.1°	-	-
	Pm007-20-1-55-1	0.11	0.57	0.72	53.4°	90.2°	130.3°	145.8°	149.7°	149.8°	105.0°	93.3°	80.3°			
	SC-7-7a2	0.24	0.74	0.82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. praelongus</i>	SC-7-40	-	0.78	1.17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm007-20-1-64	0.21	0.69	1.12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm007-20-n-6	0.21	0.59	1.21	66.6°	70.4°	91.3°	98.8°	108.7°	105.8°	92.8°	85.0°	62.7°	55.8°	14.3°	341.9°
<i>N. ingentis</i>	Pm007-20-n-8-2	0.17	0.54	0.94	84°	98.2°	112°	124°	125.7°	119.6°	109.4°					

1. 枝长(mm) 2. th1 枝宽 3. th5 枝宽 4. th10 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管长度 7. 胎管口宽 8. 胎管刺长度 9. 始部胞管长度 10. 末部胞管长度 11. 始部胞管口宽 12. 末部胞管口宽 13. 胞管倾角 14. 胞管掩盖程度 15. 始部胞管口穴宽度 16. 末部胞管口穴深度 17. 始部膝上腹缘长度 18. 末部膝上腹缘长度 19. th1 与胎管中轴夹角 20. th2 与胎管中轴夹角 21. th3 与胎管中轴夹角 22. th4 与胎管中轴夹角 23. th5 与胎管中轴夹角 24. th6 与胎管中轴夹角 25. th7 与胎管中轴夹角 26. th8 与胎管中轴夹角 27. th9 与胎管中轴夹角 28. th10 与胎管中轴夹角 29. th15 与胎管中轴夹角 30. th20 与胎管中轴夹角

Phyllograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>P. anna</i>	Pm007-20a-11-1a1	7.32	0.77	-	1.01	4.46	0.59	1.77	0.44	0.65	40-60°	7/10
	Pm007-20a-33-1a	6.88	0.81	1.54	0.98	4.31	0.45	1.78	0.38	0.61	66°	4/5
	Pm007-21-89-1	5.68	0.97	1.92	1.38	3.44	0.6	1.22	0.69	0.29	30-60°	2/3
	Pm007-21-53-1	6.94	0.79	1.88	1.1	3.81	0.79	1.55	0.42	0.44	45-50°	3/4
	SC-2-30	8.76	1.26	1.39	1.65	5.99	0.64	2.15	0.52	0.99	55-60°	3/4
<i>P. anna longus</i>	Pm007-20-2-26	3.8	0.55	0.68	0.67	1.92	0.43	1.12	0.37	0.44	40-55°	2/3
	SC-7-3	6.78	0.78	1.41	0.88	2.73	0.68	1.45	0.64	0.78	50-70°	3/4
	SC-2-14	8.56	-	1.01	2.31	3.84	0.85	2.31	0.65	0.54	40-50°	4/5

Pseudophyllograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>P. angustifolius elongatus</i>	Pm007-20-3-35-1a	10.49	-	-	0.88	4.05	-	2.15	-	0.50	50-60°	3/4
	Pm007-20a-70-1a	12.85	1.00	1.11	0.96	3.68	0.78	1.57	0.40	0.67	28-45°	2/3
	Pm007-20-3-3	14.43	-	-	1.37	4.68	0.57	2.12	0.40	0.88	55-65°	2/3
	Pm007-20a-89-1a	5.64	0.89	0.95	0.83	3.46	-	1.21	-	0.27	40-60°	2/3
	SC-6-36	22.40	0.86	1.31	2.25	3.21	0.77	2.18	0.43	0.54	50-56°	2/3

1. 枝长 (mm) 2. 基部枝宽 3. 始部枝宽 4. 末部枝宽 5. 最大枝宽 6. 始部胞管长度 7. 末部胞管长度 8. 始部胞管口宽 9. 末部胞管口宽 10. 胞管倾角 11. 胞管掩盖程度

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Didymograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>D. murchisoni</i>	SC-6-96	47.45	0.71	2.18	2.18	0.81	0.29	127°	0.97	2.05	0.26	1.12	40-60°	1/3-3/4
<i>D. miserabilis</i>	Pm007-21-34-1a	6.64	0.37	0.54	0.54	0.75	0.29	104°	0.56	1.15	0.18	0.27	30-40°	1/3-1/2

Aulograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>A. climacograptoides</i>	Pm007-20a-57-2a	8.36	0.24	0.47	0.47	-	0.21	114°	0.43	-	0.18	-	12°	1/3
	Pm007-20a-71-2a	6.22	0.24	0.35	0.35	0.42	0.20	91°	-	-	0.06	0.11	14°	1/3
	Pm007-20b-12-1	4.22	0.25	0.33	0.33	1.25	0.21	111°	0.42	-	0.08	-	10°	1/3
	ST-2-42	11.25	0.28	0.43	0.43	1.88	0.31	105°	-	-	0.12	0.14	10°	1/3
	ST-2-49-1	7.50	0.33	0.38	0.38	1.45	0.34	107°	-	-	0.12	0.15	8°	1/3
	ST-2-87-2	13.68	0.29	0.46	0.46	2.09	0.32	137°	-	-	0.13	0.18	10°	1/3
	ST-2-100	8.62	0.23	0.34	0.34	1.90	-	96°	0.69	-	0.10	0.19	9°	1/3-1/2

1. 枝长 (mm) 2. 始部枝宽 3. 末部枝宽 4. 最大枝宽 5. 胎管长度 6. 胎管口宽 7. 两枝分散角 8. 始部胞管长度 9. 末部胞管长度 10. 始部胞管口宽 11. 末部胞管口宽 12. 胞管倾角
13. 胞管掩盖程度

Expansograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>E. cf. asperus</i>	Pm007-20a-65-6	5.76	0.44	0.59	0.59	0.87	0.27	无刺	137°	0.77	1.21	0.32	0.38	32°	1/2
	Pm007-20b-3-1	11.71	0.61	0.98	0.98	0.67	0.24	无刺	165°	0.67	1.94	0.35	0.47	34°	1/2
	Pm007-20-1-37-2	11.71	0.55	0.99	0.99	0.77	0.29	无刺	123°	0.75	1.93	0.23	0.44	24°	2/3
	Pm007-20-3-54-1	15.82	0.48	0.95	0.95	0.87	0.53	无刺	167°	0.59	2.12	0.24	0.43	23.5°	2/3
<i>E. extensus</i>	ST-2-19-1	21.98	0.58	1.07	1.07	0.98	0.45	无刺	178°	0.82	2.95	0.29	0.50	32°	2/3

Xiphograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>X. dismermus</i>	Pm007-20-1-40-1	4.15	0.47	0.52	0.52	0.80	0.34	0.33	161°	0.65	1.27	0.23	0.32	23°	1/2
<i>X. formosus</i>	Pm007-20a-73-1	9.11	0.51	0.64	0.64	0.75	0.24	0.15	163°	0.73	1.70	0.27	0.33	20°	2/3
	Pm007-21-2-3-11	6.83	0.66	0.83	0.83	0.61	0.31	0.22	111°	0.86	1.36	0.31	0.41	37.4°	1/2
	Pm007-21-2-9-4a	3.09	0.48	0.54	0.54	0.68	0.40	0.24	142°	0.64	1.37	0.29	0.31	29°	2/3
<i>X. norvegicus</i>	Pm007-20a-65-4	7.45	0.52	0.74	0.74	0.56	0.28	0.18	152°	0.64	1.75	0.29	0.43	24°	2/3
	Pm007-20-1-40-5	3.91	0.62	0.77	0.77	0.92	0.29	-	132°	0.79	1.47	0.29	0.50	30.8°	2/3
	SC-10-35 (挤压变形严重)	21.14	0.79	1.43	1.43	1.18	0.54	-	153°	0.85	2.56	0.53	1.01	45.4°	2/3
	Pm007-20-1-53-2	18.03	0.69	1.20	1.20	1.14	0.34	-	147°	0.91	2.36	0.38	0.54	32°	2/3
	Pm007-20a-76-3a	12.44	0.54	0.73	0.73	0.79	0.29	-	141.4°	0.87	1.71	0.26	0.36	24.8°	2/3

1. 枝长 (mm) 2. 始部枝宽 3. 末部枝宽 4. 最大枝宽 5. 胎管长度 6. 胎管口宽 7. 胎管刺长度 8. 两枝分散角 9. 始部胞管长度 10. 末部胞管长度 11. 始部胞管口宽 12. 末部胞管口宽 13. 胞管倾角 14. 胞管掩盖程度

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Pterograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>P. elegans</i>	Pm007-22-1-24-1a2	38.18	0.19	0.33	12	105°	-	0.81	1.13	0.15	0.24	14°	1/3
	Pm007-22-1-49-1	23.91	0.26	0.31	10	108°	0.46	0.71	1.03	0.19	0.28	17°	1/3
	Pm007-21-2-68-5	23.00	0.24	0.39	9	89°	0.58	0.76	1.36	0.22	0.37	18°	1/3
<i>P. scanicus</i>	Pm007-21-2-72-1	28.55	0.27	0.39	15	124°	0.47	0.86	1.13	0.25	0.37	22°	1/3
	Pm007-22-1-24-2	15.48	0.15	0.33	10	126°	0.44	0.85	1.29	0.23	0.35	18°	1/3

1. 枝长 (mm) 2. 主枝枝宽 3. 侧枝枝宽 4. 侧枝数目 5. 两枝分散角 6. 胎管长度 7. 始部胞管长度 8. 末部胞管长度 9. 始部胞管口宽 10. 末部胞管口宽 11. 胞管倾角 12. 胞管掩盖程度

Kalpinograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>K. ovatus</i>	Pm007-22-1-65-1b	18.28	1.27	0.90	1.61	3.69	1.90	317.6°	0.41	0.41	0.80	0.63	23°	3/4
	Pm007-22-1-35-1	14.82	1.37	1.47	1.47	2.55	0.85	320.6°	0.45	0.76	0.76	0.63	26°	3/4

1. 枝长 (mm) 2. 始部枝宽 3. 末部枝宽 4. 最大枝宽 5. 胎管长度 6. 线管长度 7. 两枝轴角 8. 始部胞管口宽 9. 末部胞管口宽 10. 最大胞管口宽 11. 胞管口尖长度 12. 胞管倾角 13. 胞管掩盖程度

Cryptograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>C. antennarius</i>	ST-2-9	20.98	1.08	保存不佳	1.61	2.11	0.66	3.11	75°	未保存	-	2/3
	Pm007-20-2-16-1	25.63	0.84	1.33	1.38	1.59	0.36	0.66	118°	5.71	-	2/3
	ST-2-55-2	9.77	保存原因, 无法分辨胞管			1.83	0.66	6.52	107°	-	-	1/2
	Pm007-21-48-1a2	23.59	0.7	1.26	1.28	1.53	0.3	1.57	97°	-	-	2/3
<i>C. articus sinensis</i>	Pm007-20a-56-8a1	22.75	0.47	0.86	1.05	1.14	0.28	0.1	-	2.69	51°	2/3
	Pm007-20-3-87-1	19.91	0.52	0.90	0.87	1.11	0.33	-	-	-	49°	2/3
<i>C. gracilicornis</i>	Pm007-21-91-1a	5.41	0.91	1.27	-	1.45	0.49	1.96	122.1°	-	46°	2/3
<i>C. schaeferi</i>	Pm007-20a-20-5a	8.94	0.75	1.20	1.18	1.23	0.75	0.24	46.4°	1.4	-	2/3
	Pm007-20-2-23-2	10.71	0.97	1.29	1.22	1.33	0.43	0.58	49°	-	-	2/3
	Pm007-20-2-36-1	10.44	0.56	1.01	1.06	1.06	0.67	0.18	-	2.85	50°	2/3
	Pm007-20a-56-6	12.25	0.55	0.98	1.03	1.09	0.59	0.13	42°	0.78	52°	2/3
<i>C. tricornis</i>	Pm007-20-2-4-2	4.3	0.63	1.00	-	1.00	0.43	0.52	117°	0.77	-	2/3
	Pm007-20a-24-1a	6.09	0.70	1.15	-	1.15	0.46	0.82	121°	-	-	-
	Pm007-20a-65-3	2.71	0.76	1.10	-	1.10	0.38	0.38	-	2.29	-	-

1. 枝长 (mm) 2. th¹ 枝宽 3. th⁵ 枝宽 4. th¹⁰ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管长度 7. 胎管口刺最大长度 8. 两胎管口刺夹角 9. 裸露中轴长度 10. 胞管倾角 11. 胞管掩盖程度

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

<i>Glossograptus</i> 属												
属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Glossograptus</i> cf. <i>armatus</i>	Pm007-20-1-47-1	3.72	0.35	0.55	-	0.73	0.23	0.22	0.45	0.71	24°	1/2
	Pm007-20-1-50	5.39	0.35	0.67	-	0.78	0.23	0.20	0.76	-	26°	1/2
<i>Glossograptus</i> <i>briaros</i>	SC-10-82	7.28	0.95	2.18	1.89	2.18	0.60	0.52	0.71	1.80	43°	2/3
	SC-10-68	11.07	1.31	4.58	-	5.57	-	0.82	1.97	保存太差, 无法识别		
<i>Glossograptus</i> <i>ciliatus</i>	SC-9-1a	9.81	1.00	1.80	2.16	2.24	0.85	-	1.46	保存太差, 无法识别		
<i>Glossograptus</i> <i>hincksii</i>	Pm007-22-1-48-3a	19.91	1.05	2.77	2.79	2.81	0.62	0.42	1.18	-	49.7°	3/4
	SC-10-36	11.00	0.57	1.76	1.97	2.11	0.58	0.42	1.12	2.74	35°	3/4
	SC-10-78	5.36	0.58	1.66	-	1.66	-	0.36	0.53	0.86	29°	3/4
<i>Glossograptus</i> <i>minor</i>	Pm007-20a-14-2a	3.17	0.84	1.34	-	1.34	0.35	0.40	-	0.86	62°	2/3
	ST-2-46-1	4.8	1.36	2.12	-	2.32	0.52	0.55	-	0.82	54°	2/3

1. 枝长 (mm) 2. th1^l 枝宽 3. th5^l 枝宽 4. th10^l 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管刺长度 7. 胞管口宽 8. 胞管口刺长度 9. 裸露中轴长度 10. 胞管倾角 11. 胞管掩盖程度

Dicaulograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Dicaulograptus hystrix</i>	Pm007-20-1-8-2a	3.84	0.46	0.93	-	1.14	0.13	0.29	0.73	-	57.3°	1/3
	Pm007-20-1-9-1	2.75	0.42	0.91	-	1.13	0.36	0.31	0.61	-	54.3°	1/3
	Pm007-20-1-11-4	1.51	0.36	-	-	0.64	0.17	0.20	0.33	0.39	56.5°	1/3
	Pm007-20-1-40-1	4.01	0.44	0.66	0.72	0.78	-	0.28	0.64	-	44°	1/3
	Pm007-20-1-56-1	4.10	0.61	0.80	0.85	0.85	-	0.33	0.73	0.42	48.3°	1/3
	Pm007-20-2-39-2	4.66	0.51	0.74	0.93	0.93	-	0.34	0.72	-	43°	1/3
	Pm007-20-1-58-4	4.16	0.38	0.74	-	0.90	0.22	0.29	0.59	0.32	54.4°	1/3
	Pm007-20-2-39-4	3.71	0.44	0.81	-	0.85	0.56	0.26	1.14	-	60°	1/3
	Pm007-20-1-27-2a	3.25	0.52	0.82	-	0.82	-	0.33	1.08	-	52.7°	1/3

1. 枝长 (mm) 2. th¹ 枝宽 3. th⁵ 枝宽 4. th¹⁰ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管刺长度 7. 胞管口宽 8. 胞管口刺长度 9. 裸露中轴长度 10. 胞管倾角 11. 胞管掩盖程度

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Jiangxigraptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Jiangxigraptus gurleyi</i>	ST-1-68-1	30.99	0.74	0.39	0.54	0.65	-	-	0.11	0.24	0.22	0.36	0.41	0.28
	SC-11-44	33.96	0.86	0.49	0.53	0.53	-	-	-	-	-	-	-	-
	ST-1-76-1	10.28	0.75	0.28	0.51	0.67	0.27	-	-	0.16	-	0.27	0.35	0.23
<i>Jiangxigraptus sextans</i>	ST-1-67	3.2	0.75	0.48	0.60	0.63	0.25	-	-	0.18	-	0.22	0.38	0.22
<i>Jiangxigraptus vagus</i>	ST-1-66-3	5.2	0.64	0.32	0.41	1.35	0.29	0.61	0.12	0.21	0.15	0.23	0.36	-
	ST-1-66-2	5.35	-	0.35	0.58	1.36	-	0.24	0.13	0.24	0.12	0.23	0.33	-

属种	标本编号	14	15	16	17	18
<i>Jiangxigraptus gurleyi</i>	ST-1-68-1	0.42	0.72	2/3	135°	295.8°
	SC-11-44	-	-	-	-	323.5°
	ST-1-76-1	0.40	0.59	2/3	113°	309°
<i>Jiangxigraptus sextans</i>	ST-1-67	0.35	0.42	2/3	126°	319.9°
<i>Jiangxigraptus vagus</i>	ST-1-66-3	0.22	0.43	2/3	137°	330°
	ST-1-66-2	0.25	0.56	2/3	132.6°	320°

1. 枝长 (mm) 2. 第一对胞管底部宽度 3. 始部枝宽 4. 末部枝宽 5. 胎管长度 6. 胎管刺长度 7. 线管长度 8. 胞管口穴最小宽度 9. 胞管口穴最大宽度 10. 胞管口穴最小深度 11. 胞管口穴最大深度
12. 口穴占枝宽比例 13. 胞管内褶长度 14. 始部膝上腹缘长度 15. 末部膝上腹缘长度 16. 胞管掩盖程度 17. 胞管膝角 18. 轴角

Pseudazygograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pseudazygograptus incurvus</i>	ST-1-7a1	14.53	不具始端		0.59	-	-	-	0.22	0.75	2/3	-
	ST-1-65	9.81	不具始端		0.36	-	-	-	0.21	0.72	2/3	-
	ST-1-66-1a	7.61	0.27	0.39	0.51	1.02	0.26	47°	0.27	0.69	2/3	-
	ST-1-29-2a	8.17	0.11	0.29	0.40	1.22	0.17	57°	0.25	0.77	2/3	9°

1. 枝长 (mm) 2. th1 枝宽 3. th5 枝宽 4. 最大枝宽 5. 胎管长度 6. 胎管口宽 7. th1 与胎管夹角 8. 胞管口宽 9. 胞管口占枝宽比例 10. 胞管掩盖程度 11. 胞管倾角

Hustedograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Hustedograptus teretiusculus</i>	SC-9-3a	2.16	1.21	-	-	2.10	0.13	0.36	0.41	0.42	0.24	-
	ST-1-73a	6.75	0.86	1.20	-	1.47	0.22	0.35	0.21	未保存	0.18	-

属种	标本编号	12	13	14	15	16
<i>Hustedograptus teretiusculus</i>	SC-9-3a	0.54	-	130°	1/3	23°
	ST-1-73a	0.46	-	147°	1/3	15°

1. 枝长 (mm) 2. th1¹ 枝宽 3. th5¹ 枝宽 4. th10¹ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. th1¹ 胞管口刺长度 9. th2¹ 胞管口刺长度 10. th2¹ 胞管口部宽度 11. th10¹ 胞管口部宽度 12. th2¹ 膝上腹缘长度 13. th10¹ 膝上腹缘长度 14. 膝角 15. 胞管掩盖程度 16. 胞管倾角

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Eoglyptograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Eoglyptograptus</i> cf. <i>asymmetros</i>	Pm007-20a-60-1	12.53	0.46	0.84	0.94	0.97	0.14	0.16	0.13	0.14	0.07	0.12
	Pm007-20b-30-1	4.41	0.72	1.01	1.11	1.13	0.19	0.18	0.18	0.35	0.11	0.18

属种	标本编号	12	13	14	15	16	17
<i>Eoglyptograptus</i> cf. <i>asymmetros</i>	Pm007-20a-60-1	0.22	0.26	0.46	133°	1/2	14°
	Pm007-20b-30-1	0.55	0.19	0.46	138°	1/2	19.4°

1. 枝长 (mm) 2. th1¹ 枝宽 3. th5¹ 枝宽 4. th10¹ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. th2¹ 胞管口部宽度 9. th10¹ 胞管口部宽度 10. 胞管口穴最小深度 11. 胞管口穴最大深度 12. 口穴占枝宽比例 13. th2¹ 膝上腹缘长度 14. th10¹ 膝上腹缘长度 15. 膝角 16. 胞管掩盖程度 17. 胞管倾角

Climacograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Climacograptus</i> cf. <i>forticaudatus</i>	Pm007-20-2-1-1	12.95	0.80	1.26	1.41	1.57	0.23	1.32	0.27	0.32	0.42	0.63

属种	标本编号	12	13	14
<i>Climacograptus</i> cf. <i>forticaudatus</i>	Pm007-20-2-1-1	97°	1/2	3°

1. 枝长 (mm) 2. th1¹ 枝宽 3. th5¹ 枝宽 4. th10¹ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. th2¹ 胞管口部宽度 9. th10¹ 胞管口部宽度 10. th2¹ 膝上腹缘长度 11. th10¹ 膝上腹缘长度 12. 膝角 13. 胞管掩盖程度 14. 胞管倾角

Archiclimacograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Archiclimacograptus angulatus</i>	ST-1-69-3	2.71	0.87	1.51	-	1.60	-	0.15	0.19	-	0.27	-
	Pm007-21-2-8-5	3.11	0.74	1.31	-	1.33	0.23	0.22	0.22	-	0.27	-
<i>Archiclimacograptus arctus</i>	Pm007-21-91-2	2.63	0.52	0.88	-	0.90	0.18	0.30	0.14	-	0.31	-
<i>Archiclimacograptus cealatus</i>	Pm007-20-a-41	9.03	0.78	1.14	1.48	1.53	0.21	0.86	0.18	0.35	0.41	0.63
	Pm007-20-3-88-3	5.58	0.53	0.95	0.98	0.98	-	5.07	0.15	0.34	0.44	0.59
	Pm007-21-2-25b-9	2.38	0.61	0.94	-	0.96	0.14	1.03	0.11	-	0.42	-
	Pm007-21-2-2-6a	6.19	0.52	0.80	1.09	1.09	0.17	0.86	0.12	0.28	0.31	0.69
	Pm007-21-2-23-1a1	4.34	0.64	0.95	-	1.18	0.17	1.60	0.16	-	0.28	-
<i>Archiclimacograptus marathonsis</i>	SC-10-19	15.89	0.57	1.18	1.73	1.86	0.21	0.70	0.16	0.32	0.28	0.75
	ST-2-1a3	7.84	1.15	1.61	1.68	1.70	0.27	1.16	0.15	0.45	0.37	0.57

1. 枝长(mm) 2. th¹枝宽 3. th⁵枝宽 4. th¹⁰枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. th²胞管口部宽度 9. th¹⁰胞管口部宽度 10. th²膝上腹缘长度 11. th¹⁰膝上腹缘长度 12. 膝角 13. 胞管掩盖程度 14. 胞管倾角

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

属种	标本编号	12	13	14	15
<i>Archiclimacograptus angulatus</i>	ST-1-69-3	110°	1/2	6°	0.23
	Pm007-21-2-8-5	113°	1/2	8°	0.23
<i>Archiclimacograptus arctus</i>	Pm007-21-91-2	136°	1/2	16.9°	0.04
<i>Archiclimacograptus cealatus</i>	Pm007-20-a-41	125°	1/2	7°	保存不佳
	Pm007-20-3-88-3	98°	1/2	3°	保存不佳
	Pm007-21-2-25b-9	108°	1/2	9°	0.06
	Pm007-21-2-2-6a	102°	1/2	10.8°	保存不佳
	Pm007-21-2-23-1a1	98°	1/2	6°	保存不佳
<i>Archiclimacograptus marathonensis</i>	SC-10-19	150°	1/2	24.4°	保存不佳
	ST-2-1a3	94°	1/2	6°	0.27

1. 枝长(mm) 2. th1¹枝宽 3. th5¹枝宽 4. th10¹枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. th2¹胞管口部宽度 9. th10¹胞管口部宽度 10. th2¹膝上腹缘长度 11. th10¹膝上腹缘长度 12. 膝角 13. 胞管掩盖程度 14. 胞管倾角 15. 胞管口刺长度

Pseudoclimacograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>P. wannanensis</i>	Pm007-20-1-61-2	8.29	0.37	1.15	1.66	1.69	-	0.75	0.15	0.63	0.33	0.60
	Pm007-20-2-2-1a	25.06	0.44	1.20	1.54	1.80	0.19	0.46	0.25	0.33	0.37	0.71
	Pm007-20-1-48-1	17.62	0.39	1.00	1.63	2.07	0.15	0.40	0.08	0.40	0.27	0.68
	Pm007-20-3-83-1	3.85	0.77	1.54	-	1.86	0.21	0.36	0.15	-	0.17	-
	Pm007-20-3-44-1	9.64	0.51	1.10	1.73	2.11	0.18	0.24	0.14	0.33	0.24	0.56

属种	标本编号	12	13	14
<i>P. wannanensis</i>	Pm007-20-1-61-2	81°	1/2	11°
	Pm007-20-2-2-1a	103°	1/2	15°
	Pm007-20-1-48-1	82°	1/2	7°
	Pm007-20-3-83-1	100.3°	1/2	11°
	Pm007-20-3-44-1	126°	1/2	8°

1. 枝长 (mm) 2. th1¹ 枝宽 3. th5¹ 枝宽 4. th10¹ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. th2¹ 胞管口部宽度 9. th10¹ 胞管口部宽度 10. th2¹ 膝上腹缘长度 11. th10¹ 膝上腹缘长度 12. 膝角 13. 胞管掩盖程度 14. 胞管倾角

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Proclimacograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Proclimacograptus angustatus</i>	Pm007-20a-56-3	6.69	0.34	0.59	-	0.64	0.10	1.15	0.07	0.28	0.39	0.36
	Pm007-20a-13-3a	4.34	0.37	0.58	-	0.64	0.11	1.24	0.12	0.21	-	0.23
属种	标本编号	12	13	14	15							
<i>Proclimacograptus angustatus</i>	Pm007-20a-56-3	0.76	146°	1/2	12°							
	Pm007-20a-13-3a	0.62	147°	1/2	7°							

1. 枝长 (mm) 2. th1^l 枝宽 3. th5^l 枝宽 4. th10^l 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. 始部胞管口部宽度 9. 末部胞管口部宽度 10. 裸露中轴的长度 11. 始部膝上腹缘长度 12. 末部膝上腹缘长度 13. 膝角 14. 胞管掩盖程度 15. 胞管倾角

Normalograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Normalograptus cf. rotundatus</i>	Pm007-20a-11-2a1 (保存不完整)	8.82	0.30	0.62	0.73	0.75	0.12	0.80	0.10	0.19	0.41	0.46
	SC-2-42-2	9.67	0.27	0.84	0.90	0.90	-	-	0.07	0.20	0.55	0.82
<i>Normalograptus uniformis</i>	Pm007-20-2-41-1 (不具始端)	11.86	-	-	-	0.80	-	-	0.14	0.16	0.57	0.55
	Pm007-21-2-39-2a	7.05	0.44	0.73	-	0.74	0.13	1.58	0.09	0.14	0.37	0.58

属种	标本编号	12	13	14
<i>Normalograptus cf. rotundatus</i>	Pm007-20a-11-2a1 (保存不完整)	138°	1/3	9°
	SC-2-42-2	123°	1/3	4°
<i>Normalograptus uniformis</i>	Pm007-20-2-41-1	129°	1/3	5.4°
	Pm007-21-2-39-2a	126°	1/3	12°

1. 枝长(mm) 2. th¹枝宽 3. th⁵枝宽 4. th¹⁰枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. 始部胞管口部宽度 9. 末部胞管口部宽度 10. 始部膝上腹缘长度 11. 末部膝上腹缘长度 12. 膝角 13. 胞管掩盖程度 14. 胞管倾角

附录 II 浙西北地区胡乐组笔石标本测量表

Haddingograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Haddingograptus intermedius</i>	Pm007-21-2-8-1a1	14.71	0.63	1.05	1.23	1.66	0.15	9.21	0.14	0.46	0.58	0.45
	Pm007-21-2-2-1	12.81	0.58	0.96	1.21	1.55	0.22	0.54	0.12	0.52	0.59	0.37
	Pm007-21-2-44-1	4.95	0.47	0.7	1.14	1.14	0.16	2.93	0.14	0.29	0.49	0.36
	Pm007-21-2-24-1a	4.17	0.68	1.05	-	1.22	0.18	1.70	0.20	0.39	0.65	0.37
	Pm007-21-2-43-2a	4.61	0.56	0.99	-	1.26	0.25	0.88	0.14	0.39	0.53	0.37
	Pm007-21-2-8-2a	6.44	0.58	1.15	1.47	1.60	-	-	0.17	0.46	0.58	0.35
<i>Haddingograptus oliveri</i> (Bouček)	Pm007-21-2-6-1a2	19.64	0.63	1.29	1.64	1.86	0.19	0.45	0.14	0.46	0.55	0.33
	Pm007-20-1-33-1	9.64	0.56	1.26	1.79	2.17	0.19	0.23	0.16	0.51	0.45	0.40
	Pm007-20-2-29-4	7.31	0.64	1.03	1.36	1.40	0.16	0.28	0.17	0.45	0.67	0.29
	Pm007-20-3-38-1	2.46	0.49	1.31	-	1.41	0.14	0.59	0.16	0.43	0.50	0.33
	Pm007-21-2-27-7	3.39	0.54	1.18	-	1.34	0.14	0.32	0.11	0.38	0.53	0.27
	Pm007-20-2-12-2	5.02	0.64	1.20	1.45	1.45	0.14	0.23	0.17	0.28	0.38	0.28

1. 枝长 (mm) 2. th¹ 枝宽 3. th⁵ 枝宽 4. th¹⁰ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. 始部胞管口部宽度 9. 末部胞管口部宽度 10. 口穴占枝宽比例 11. 始部膝上腹缘长度 12. 末部膝上腹缘长度 13. 膝角 14. 胞管掩盖程度 15. 胞管倾角

属种	标本编号	12	13	14	15
<i>Haddingograptus intermedius</i>	Pm007-21-2-8-1a1	0.68	77.3°	1/2	11°
	Pm007-21-2-2-1	0.68	100°	1/2	8°
	Pm007-21-2-44-1	0.55	101°	1/2	-
	Pm007-21-2-24-1a	0.61	89°	1/2	8°
	Pm007-21-2-43-2a	0.65	102°	1/2	11°
	Pm007-21-2-8-2a	0.5	89°	1/2	5°
<i>Hadingograptus oliveri</i> (Bouček)	Pm007-21-2-6-1a2	0.64	100°	1/2	-
	Pm007-20-1-33-1	0.83	110°	1/2	-
	Pm007-20-2-29-4	0.51	88°	1/2	4°
	Pm007-20-3-38-1	0.38	110°	1/2	-
	Pm007-21-2-27-7	0.49	91°	1/2	-
	Pm007-20-2-12-2	0.48	93°	1/2	17°

1. 枝长 (mm) 2. th1¹ 枝宽 3. th5¹ 枝宽 4. th10¹ 枝宽 5. 最大枝宽 6. 胎管口宽度 7. 胎管刺长度 8. 始部胞管口部宽度 9. 末部胞管口部宽度 10. 口穴占枝宽比例 11. 始部膝上腹缘长度 12. 末部膝上腹缘长度 13. 膝角 14. 胞管掩盖程度 15. 胞管倾角

Reteograptus 属

属种	标本编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Reteograptus geinitzianus</i>	SC-10-77-2a	4.07	0.78	1.50	0.15	0.09	0.73	0.52	0.42	3
	SC-10-77-1a	3.72	0.78	2.57	0.52	0.27	0.77	0.46	0.20	3
	SC-10-15	5.91	0.81	2.05	0.24	0.20	0.75	0.84	-	3
	SC-10-73	5.17	-	2.37	0.30	0.21	0.74	0.60	-	3
	SC-10-74	7.15	0.65	2.41	0.42	0.23	0.89	0.55	-	3
	SC-10-56	1.37	0.39	1.60	0.15	-	0.91	0.42	0.35	3
	SC-10-17	2.16	1.32	2.37	0.36	0.17	1.18	0.34	0.45	2

1. 枝长 (mm) 2. 最小枝宽 3. 最大枝宽 4. 腹刺长度 5. 腹刺基部宽度 6. 六角形网孔长度 7. 六角形网孔高度 8. 胎管长度 9. 胞管列数

致谢

本学位论文是在导师张元动研究员的悉心指导下完成的。从论文选题，到野外采样、样品的处理和鉴定，再到文稿的撰写和修改，倾注了张老师的大量心血。非常荣幸能成为张老师的学生，在他的指导下攻读博士学位，我感到十分幸运！张老师治学严谨、待人宽厚亲和，他对古生物学的一腔热忱和以此为业的自豪感深深感染着我。无论在学业上还是生活中，张老师都能给我最及时的帮助和毫无保留的指导，非常感激！

在南京地质古生物研究所学习这几年，所里的很多老师都提供了大量的帮助和建议。陈旭老师多次提供给我外出考察及与外单位交流的机会，年逾八十仍深入一线，为生产部门解决地层难题，他的博学多识和开阔思维让我由衷敬佩。澳大利亚新南威尔土地质调查局甄勇毅高级地质师和所里的陈中阳师兄共同鉴定了论文涉及的牙形刺标本。戎嘉余老师对论文涉及的疑似藻类化石提供了宝贵意见。德国柏林自由大学的 Jörg Maletz 教授在我撰写论文期间给出过许多建设性意见及文献支持。张红勇师傅帮助处理了笔石的酸泡过程中的诸多难题。泮燕红老师细心指导了笔石的包埋和超薄切片的工作。王春朝高级工程师在笔石和疑难化石的电镜扫描过程中提供了有力支持。组织人事处盖永华和罗晓燕两位老师持续鼓励我完成学业，并在论文答辩时提供了极大的支持和帮助。李文杰在岩石薄片的拍摄和沉积环境的分析等方面提供了建设性意见。李超在有机地化的成图及分析部分提供了无私帮助。还要感谢陈清、张琳娜、宋妍妍、方翔、武学进、邓怡颖、王学恒、欧阳晴和雷晓洁等老师和同学，他们在我的野外工作和日常生活中给予了大量支持与帮助。

论文和学业的顺利完成离不开家人们多年来的无私奉献。在此特别感谢我的丈夫王鼐，在我遭受失去至亲之痛时辛苦支撑着家庭。他的理解和宽容、无条件的信任和支持让我一直坚持到今天。最后，感谢一下倔强的自己，谢谢你没有放弃，经历过这么多事情，仍然坚守所爱。希望你在未来，坚韧执着，一如既往的热爱这广阔天地！

本论文研究得到国家自然科学基金项目（41772005、41172034）、中国科学

院战略性先导科技专项（XDB26010203）和科技部基础性工作专项（2013FY111000）的支持。

作者简历及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果

一、基本情况

姓名：马譞

性别：女

出生年月：1990年9月

二、学习经历

2009年09月——2013年06月，南京大学地球科学与工程学院，地质学专业（古生物学方向），学士学位。

2013年06月——2015年08月，中国科学院南京地质古生物研究所，古生物学与地层学，硕士研究生。

2015年09月——2020年08月，中国科学院南京地质古生物研究所，古生物学与地层学，攻读博士学位。

三、获得奖励

2017年：IGCP 653 Annual Meeting 2017, The Best Oral Presentation

2016年：中国科学院大学国际会议资助

2016年：中国科学院南京地质古生物研究所“优秀共青团员”

2014-2015年：中国科学院大学“三好学生”

四、在学期间发表论文

Ma X, Zhang Y D. 2019. On the Morphological complexity of the graptolite tubaria in the Darriwilian (Middle Ordovician). *Geologica Sinica (English Edition)*, 93(supp. 1): 135–137.

Ma X, Wang Z H, Zhang Y D, Song Y Y, Fang X. 2015. Carbon isotope records of the Middle-Upper Ordovician transition in Yichang area, South China. *Palaeoworld*,

24: 136–148.

- 马譔, 陈旭, Goldman D. 2015. *Ningxiagraptus* 的再研究. 古生物学报, 54(4): 465–471.
- Muir L A, Zhang Y D, Botting, J P, **Ma X**. 2020. *Avitograptus* species (Graptolithina) from the Hirnantian (uppermost Ordovician) Anji Biota of South China and the evolution of *Akidograptus* and *Parakidograptus*. Journal of Paleontology, 1–11.
- Chen Z Y, Mannik P, Wang C Y, Fang X, Chen T E, **Ma X**, Zhang Y D. 2020. Silurian conodont biostratigraphy of the Laojianshan section, Baoshan, Yunnan Province, SW China. Geological Journal, 1–15. <https://doi.org/10.1002/gj.3813>.
- Zhang Y D, Zhan R B, Zhen Y Y, Wang Z H, Yuan W W, Fang X, **Ma X**, Zhang J P. 2019. Ordovician integrative stratigraphy and timescale of China. Science China Earth Sciences, 62(1): 61–88.
- Wang Z H, Zhen Y Y, Bergström O S M, Wu R C, Zhang Y D, **Ma X**. 2019. A new conodont biozone classification of the Ordovician System in South China. Palaeoworld, 28(1–2): 173–186.
- Fang X, **Ma X**, Li W J, Zhang Y D, Zhou Z Q, Chen T E, Lv Y, Yu S Y, Fan J X. 2018. Biostratigraphical constraints on the disconformity within the Upper Ordovician in the Baoshan and Mangshi regions, western Yunnan Province, China. Lethaia, 51(2): 312–323.
- Botting J P, Muir L A, Zhang Y D, **Ma X**, Ma J Y, Wang L W, Zhang J F, Song Y Y, Fang X. 2017. Flourishing Sponge-Based Ecosystems after the End-Ordovician Mass Extinction. Current Biology, 27: 556–562.
- Wang Z H, Bergström O S M, Song Y Y, **Ma X**, Zhang Y D. 2017. On the diachronous nature of the top of the Ordovician Kuniutan Formation on the Yangtze Platform: Implications of the conodont biostratigraphy of the Dacao section, Chongqing. Palaeoworld, 26: 37–49.
- 张元动, 詹仁斌, 甄勇毅, 王志浩, 袁文伟, 方翔, 马譔, 张俊鹏. 2019. 中国奥陶纪综合地层和时间框架. 中国科学: 地球科学, 49(1): 66–92.

王志浩, 甄勇毅, 马譔, 张元动, 2018. 湖北宜昌真金和陈家河奥陶系牯牛潭组至宝塔组的牙形刺及其地层意义. 微体古生物学报, 35(1): 13–29.

王志浩, 甄勇毅, 马譔, 张元动. 2017. 重庆石柱漆辽地区中、上奥陶统牙形刺-揭示达瑞威尔阶中上部至桑比阶之间的沉积间断. 古生物学报, 56(1): 37–53.

汪隆武, 张元动, 朱朝晖, 张建芳, 刘凤龙, 陈津华, 徐双辉, 蔡晓亮, 马譔, 胡开明. 2016. 上奥陶统赫南特阶下扬子地区标准剖面(浙江省安吉县杭垓剖面)的地质特征及其意义. 地层学杂志, 40(4): 362–373.

王志浩, Bergström O S M, 马譔, 宋妍妍, 张元动. 2015. 湖北宜昌远安真金和界岭奥陶系牯牛潭组顶部的牙形刺及其地层意义. 微体古生物学报, 32(3): 233–242.

方翔, 陈挺恩, 宋妍妍, 马譔, 2015. 湖北远安上奥陶统庙坡组鸚鵡螺动物群. 地层学杂志, 39(2): 135–141.

汪隆武, 张建芳, 陈津华, 张元动, 陈小友, 朱朝晖, 刘健, 胡艳华, 马譔. 2015. 浙江安吉上奥陶统钾质斑脱岩特征. 地层学杂志, 39(2): 155–168.

专著:

陈旭, 张元动, Goldman D, Bergström O SM, 樊隽轩, 王志浩, Finney S C, 陈清, 马譔. 2017. 中国西北地区奥陶系达瑞威尔阶至凯迪阶的笔石研究. 浙江大学出版社: 1–321.

Chen X, Zhang Y D, Goldman D, Fan J X, Bergström O S M, Finney S C, Wang Z H, Chen Q, Ma X. 2016. Darriwilian to Katian (Ordovician) Graptolites from Northwest China. Zhejiang University Press, 1–354.