

运用数值分支学方法对皖南胡乐组 双头笔石演化的研究*

冯洪真 俞剑华 方一亭

(南京大学地球科学系)

一、前言

皖南中奥陶世胡乐组为黑色笔石页岩,所含笔石化石自下而上可分为3个笔石带:(1) *Glyptograptus teretiusculus* 带;(2) *Nemagraptus gracilis* 带;(3) *Dicranograptus sinensis* 带。作为叉笔石动物群的重要组成分子,双头笔石开始出现于第1带,并于第2带和第3带获得了迅速分异和发展。

皖南胡乐组双头笔石的研究始于本世纪30年代。许杰(1934)曾描述了采自宁国县胡乐司滥泥坞以及太平县谭家桥裹虎山的双头笔石,计有1种2亚种: *Dicranograptus furcatus* (Hall), *D. nicholsoni diapason* Gurley 和 *D. ziczac minutus* Hsü。之后,钱义元、李积金等(1964)研究谭家桥、胡乐司滥泥坞以及胡乐司新岭等地的胡乐组剖面,所记述的双头笔石除上述种类之外,尚有 *Dicranograptus* aff. *clingani* Carruther。据葛梅钰(1964)研究,该亲缘种可能是 *Dicranograptus sinensis* Ge。1982年,夏广胜描述了采自皖南的 *Dicranograptus sinensis* Ge, *Dicranograptus kansuensis* Ge。至此,皖南胡乐组中被记述的双头笔石已有5种和亚种,其产出层位大致为 *Dicranograptus sinensis* 带和 *Nemagraptus gracilis* 带顶部,但由于无详尽的地层剖面,它们产出的层位关系尚不十分明确。

1986年,俞剑华、方一亭等对皖南胡乐地区胡乐组的生物地层学进行了较为详尽的研究。所测剖面中以滥泥坞西山脊剖面为最佳,在该剖面上,产于 *Nemagraptus gracilis* 带和 *Dicranograptus sinensis* 带的双头笔石计有8种和亚种,其中属于首次记述的种有 *Dicranograptus contortus* Ruedemann, *D. ramosus* (Hall), *D. cf. yangtzensis* Lee et Geh 和 *D. ziczac* Lapworth。作者重新观察和研究了俞剑华等(1986)采集的笔石,认为他们当时记述为 *Dicranograptus contortus* Ruedemann 和 *D. ziczac* Lapworth 的标本,其产出层位和基本特征与 *Dicranograptus ziczac minutus* Hsü 颇为一致,应将其归入后者。

作者详细地测制了胡乐司下坑坞胡乐组剖面,并对其生物地层学进行了系统研究。所获双头笔石共8种和亚种: *Dicranograptus cyathiformis* Elles et Wood, *D. diapason* Gurley, *D. furcatus* (Hall), *D. kansuensis* Sun, *D. ramosus* (Hall), *D. sinensis* Ge, *D. yangtzensis* Lee et Geh 和 *D. ziczac minutus* Hsü, 其中, *Dicranograptus cyathiformis* Elles et Wood 在皖南尚属首次发现。与皖南已知胡乐组剖面比较,胡乐司下坑坞胡乐组剖面的双头笔石有如下特点:(1)种类比较丰富,不仅包括了皖南以往所记述的全部种类,还有新发现的种

* 高等学校博士学科点专项科研技术基金资助项目。

类;(2)类型比较齐全,不仅有产于 *Nemagraptus gracilis* 带和 *Dicranograptus sinensis* 带的各种进化类型,还有产于 *Glyptograptus teretiusculus* 带的原始类型;(3)产出层位较多,且各种类型间的层位关系相当清晰(插图 1)。

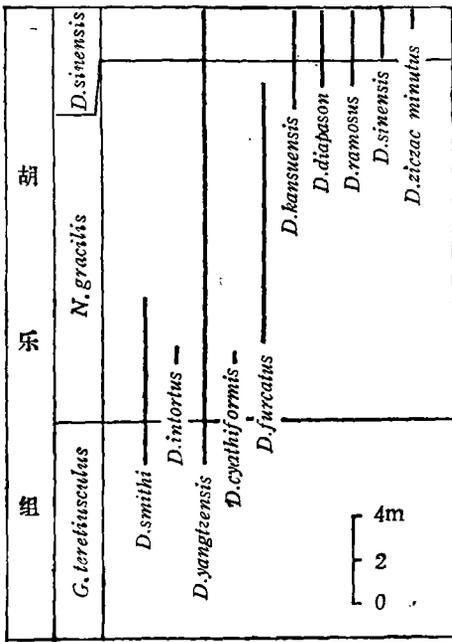


插图 1 皖南胡乐司下坑坞胡乐组剖面中双头笔石及某些叉笔石的垂向分布

The vertical distribution of the dicranograptids and some dicellograptids in the Hulo Formation at the Xiakengwu stratigraphic section in the Hulo District, Southern Anhui

中奥陶世胡乐期的含笔石地层,除在皖南已有详细研究之外,在赣南、浙西及鄂西也有比较详细的研究。在上述 3 地区,双头笔石均产于 *Nemagraptus gracilis* 带和 *Dicranograptus sinensis* 带或相当的层位。赣南胡乐组双头笔石的分异度极高,达 16 种和亚种: *Dicranograptus* cf. *brevicaulis* Elles et Wood, *D. diapason* Gurley, *D. furcatus* (Hall), *D. furcatus minimus* Lapworth, *D. kansuensis* Sun, *D. cf. kansuensis* Sun, *D. perisemus* Huang et al., *D. ramosus* (Hall), *D. cf. ramosus* (Hall), *D. ramosus longicaulis* Lapworth, *D. ramosus spinifer* Lapworth, *D. cf. ramosus spinifer* Lapworth, *D. sinensis* Ge, *D. cf. sinensis* Ge, *D. succinctus* Huang et al. (黄枝高等, 1988)。浙西胡乐组及鄂西庙坡组双头笔石的分异度极低,前者产 *Dicranograptus furcatus?* *bispiratus* Ruedemann, *D. cf. nicholsoni* Hopkison 和 *D. sinensis* Ge, 后者产 *Dicranograptus brevicaulis* Elles et Wood 和 *D. yangtzensis* Lee et Geh (葛梅钰, 1963, 1964)。上述资料表明,皖南、赣南、浙西及鄂西胡乐期的双头笔石,虽然有共同的种类,但是其组合面貌和分异度却存在着一定的差异。这些差异可能暗示,在胡乐期,这些地区双头笔石的生态环境存在着某种程度的差异。

本文主要依据胡乐司下坑坞剖面的生物地层资料,运用数值分支学方法,着重对皖南中奥陶世胡乐组双头笔石的演化进行探讨,同时,对皖南胡乐组以往未描述的双头笔石作了描述。

二、双头笔石的演化

本文采用的研究方法,是 Caminn 和 Sokal 的重建分支图的单质方法。基本原理是:所有的分类群起源于一个共同的原始祖先,祖先分类群与子裔分类群之间的长度用性状状态的进化步骤来表述。如果各个分类群分别自共同原始祖先演化而来,则其分支图有极大长度;如果分类群有极大共同进化步骤,且进化步骤无任何平行现象,则其分支图有极小长度。真实分支图的长度总是介于极小长度与极大长度之间,且接近于极小长度,因此接近极小长度的分支图是该方法追求的目标。基本作法是,首先对性状状态编码,并以性状为行,运筹分类单位 OTU (operational taxonomic unit) 为列,构成原始资料矩阵,然后运筹资料矩阵,同时勾绘原分支图 (procladogram),最后利用迭代方式建立真实分支图。

1. 性状状态编码

用于双头笔石演化研究的性状必须满足如下条件: (1) 性状能区别为不同的性状状态; (2) 性状状态能按演化顺序排列, 因此任一性状产生一棵性状状态演化树; (3) 性状状态的演化不可逆, 因此子裔性状状态不能返祖为祖先性状状态。遵循上述原则, 可识别出 7 个性状, 并将每个性状的性状状态编码如下:

性状 1: 笔石体始部两单列笔石枝是否平行。从演化上看, 双头笔石双列部分的产生是由于叉笔石两单列笔石枝在始部攀合的结果, 而攀合之前需经平行阶段。因此, 笔石体始部两单列笔石枝由斜伸至平行, 是叉笔石演化为双头笔石的重要进步性状。不平行编码为 0, 平行编码为 1。其中, 进步的性状状态不仅为笔石体始部两单列笔石枝平行的叉笔石所具有, 也为在演化过程中经历了平行阶段的双头笔石所具有。

性状 2: 笔石体双列胞管的数目。双头笔石在演化过程中, 其双列胞管的数目可能有增加的趋势。叉笔石无双列胞管, 编码为 0。在双头笔石中, 具 2—3 对胞管编码为 1, 具 4—5 对胞管编码为 2, 具 8 对以上胞管编码为 3。

性状 3: 两单列笔石枝交叉与否。两单列笔石枝由斜伸至交叉, 是使笔石体趋向复杂化的进步性状。不交叉且无交叉趋向编码为 0, 具有交叉趋向编码为 1, 交叉一次编码为 2, 交叉二次编码为 3。

性状 4: 两单列笔石枝于中、末部是否平行。两单列笔石枝于中、末部由斜伸至平行, 是使笔石体趋向复杂化的另一进步性状。不平行编码为 0, 平行编码为 1。

性状 5: 笔石体的大小。原始物种个体较小, 进化物种个体较大, 这是生物演化的基本趋向, 笔石也不例外。但是, 在当前研究的笔石中, 某些产出层位较高且具进步性状状态的种类, 其笔石体又有明显变小的趋向。这种趋向可能是对环境的适应, 并非返祖。为了分出这些种类, 单列笔石枝长度不具缩小趋向编码为 0, 缩小至 10mm 编码为 1, 进一步缩小至 5mm 编码为 2。

性状 6: 胞管腹缘的折曲程度。胞管腹缘的折曲程度由弱到强, 可视为胞管形态复杂化的一个进步性状。一般叉笔石式的胞管, 其腹缘折曲程度较弱, 具有较大角度的膝角, 编码为 0。*Dicranograptus clingani* 式(或称栅笔石式)的胞管, 其腹缘折曲程度较强, 具有 90° 或近 90° 的膝角, 编码为 1。

性状 7: 具双列部分之笔石体的两单列笔石枝于始部是否平行。双列胞管的数目有随演化增加的趋向。双列部分之上, 两单列笔石枝于始部趋向平行并进一步攀合, 可能是增加双列

表 1 原始资料矩阵

The primitive data matrix

性 状	OTUs										Mi	Mi-1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
2	0	0	2	2	3	1	1	1	1	2	4	3
3	1	2	3	0	0	0	0	0	1	0	4	3
4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1
5	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	2
6	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1
7	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1

胞管数目的途径之一。不平行编码为 0, 平行编码为 1。叉笔石不具双列部分, 便无上述平行可言, 其性状状态亦当编码为 0。

2. 资料矩阵的运筹及原分支图的勾绘

以 7 个性状为行, 10 个 OTU 为列, 构成如表 I 所示的原始资料矩阵。表中, 10 个 OTU 依次为: *Dicellograptus smithi* Ruedemann, *D. intortus* Lapworth, *Dicranograptus furcatus* (Hall), *D. cyathiformis* Elles et Wood, *D. ramosus* (Hall), *D. yangtzensis* Lee et Ge, *D. kansuensis* Sun, *D. sinensis* Ge, *D. ziczac minutus* Hsü, *D. diapason* Gurley。表中纳入两个叉笔石种类, 是为了揭示双头笔石的演化关系。按照该资料矩阵, 具有极大长度的分支图应有 $\sum_{j=1}^i \sum_{i=1}^n |X_{ij}| = 41$ 个进化步骤; 具有极小长度的分支图应有 $\sum_{i=1}^n (M_i - 1) = 12$ 个进化步骤。上式中, 因子 X_{ij} 代表第 j 个 OTU 在第 i 个性状上的性状状态编码; M_i 代表性状状态数目; $M_i - 1$ 代表性状由原始性状状态演化至极终性状状态所需的进化步骤。

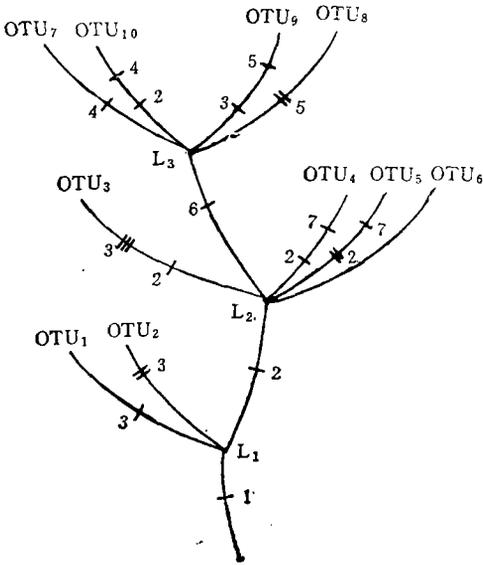


插图 2 原分支图
A procladogram

同时, 在原分支图中, 于 10 个 OTU 的共有节间上, 标出性状 1 的 1 个性状状态进化步骤(插图 2)。之后, 对资料矩阵的进一步运筹, 以及对原分支图的进一步勾绘, 可分如下 3 个循环进行:

循环 1: 整理剩余的资料矩阵, 计算 10 个 OTU 在 6 个性状上的零性状状态数目(表 II)。计算零性状状态数目, 旨在提供 OTU 的原始性的测度, 因为具有较多零性状状态数目的 OTU 比较原始。OTU₁、OTU₂ 和 OTU₆ 有最高零性状状态数目为 5。消去 OTU₁ 和 OTU₂, 便可以使无零行 2 出现。无零行 2 的出现, 说明剩余的 OTU₃—OTU₁₀ 在性状 2 上有着共同

表 II 第一次运筹后剩余的资料矩阵

The data matrix after the first operation

性状	OTUs									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	0	0	2	2	3	1	1	1	1	2
3	1	2	3	0	0	0	0	0	1	0
4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
5	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0
6	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
7	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
零数目	5	5	4	4	4	5	3	3	2	3

的性状状态进化步骤。消去 OTU₁ 和 OTU₂, 同时在原分支图上, 由分支水平 L₁ 分别引出他们的分支线, 并在 OTU₁ 的分支线上标出性状 3 的 1 个性状状态进化步骤, 在 OTU₂ 的分支线上标出性状 3 的 2 个性状状态进化步骤。从无零行 2 减去 1 个单位, 同时在原分支图上, 由分支水平 L₁ 引出剩余 8 个 OTU 的共有节间, 并在其上标出性状 2 的 1 个性状状态进化步骤。

表 III 第二次运筹后剩余的资料矩阵
The data matrix after the second operation

性 状	OTUs							
	3	4	5	6	7	8	9	10
2	1	1	2	0	0	0	0	1
3	3	0	0	0	0	0	1	0
4	0	0	0	0	1	0	0	1
5	0	0	0	0	0	2	1	0
6	0	0	0	0	1	1	1	1
7	0	1	1	0	0	0	0	0
零数目	4	4	4	6	4	4	3	3

循环2: 整理剩余的资料矩阵, 重新计算 8 个 OTU 在 6 个性状上的零性状状态数目 (表 III)。OTU₆ 有最高零性状状态数目为 6, 但仅消去 OTU₆ 不能使无零行出现。因此, 须考虑同时消去具有次高零性状状态数目的 OTU, 直至无零行产生。一并消去 OTU₆ 及 OTU₃、OTU₄、OTU₅, 无零行 6 产生。在原分支图上, 由分支水平 L₂ 分别引出它们各自的分支线, 并在 OTU₃ 的分支线上, 标出性状 2 的 1 个性状状态进化步骤和性状 3 的 3 个性状状态进化步骤; 在 OTU₄ 的分支线上, 标出性状 2 和 7 的各 1 个性状状态进化步骤; 在 OTU₅ 的分支线上, 标出性状 2 的 2 个性状状态进化步骤和性状 7 的 1 个性状状态进化步骤。从无零行 6 减去 1 个单位, 变成全为零, 故删去。同时, 在原分支图上, 由分支水平 L₂ 引出剩余 4 个 OTU 的共有节间, 并在其上标出性状 6 的 1 个性状状态进化步骤。

循环3: 原始资料矩阵经过 3 次运筹后, 只剩下 4 行 4 列 (表 IV)。计算 4 个 OTU 在 4 个性状上的零性状状态数目。OTU₇ 和 OTU₈ 有最高零性状状态数目为 3, 然而消去它们却不能使无零行出现。一并消去 OTU₇、OTU₈ 和 OTU₉, 可使无零行产生, 然仅剩 OTU₁₀。所以, 一并消去 4 个 OTU, 同时, 在原分支图上, 由分支水平 L₃ 分别引出它们各自的分支线, 并在

表 IV 第三次运筹后剩余的资料矩阵
The data matrix after the third operation

性 状	OTUs			
	7	8	9	10
2	0	0	0	1
3	0	0	1	0
4	1	0	0	1
5	0	2	1	0
零数目	3	3	2	2

OTU₇的分支线上标出性状4的1个性状状态进化步骤;在 OTU₈的分支线上标出性状5的2个性状状态进化步骤;在 OTU₉的分支线上标出性状3和5的各1个性状状态进化步骤;以及在 OTU₁₀的分支线上标出性状2和4的各1个性状状态进化步骤。至此,原分支图已经勾绘完毕,它具有22个进化步骤。

3. 以迭代方式建立真实分支图

真实分支图的建立,可以通过迭代搜索,即在相邻的 OTU 之间寻找相同进化步骤,以建立共有节间,从而使原分支图的进化步骤缩减来实现。将 OTU₃的分支线从分支水平 L₂下移至分支水平 L₁,从而获得1个具有23个进化步骤的分支图(插图3)。在该分支图上,OTU₁、OTU₂和 OTU₃能以性状3的1个相同进化步骤放在一起,其中 OTU₂和 OTU₃又能以性状3的另1个相同进化步骤进一步合并;OTU₄和 OTU₅能以性状2和7的各1个相同进化步骤放在一起;OTU₇和 OTU₁₀能以性状4的1个相同进化步骤放在一起;而 OTU₈和 OTU₉能以性状5的1个相同进化步骤放在一起。5个共有节间的建立,使得原分支图从22个进化步骤缩减为16个进化步骤,从而获得一个其长度接近极小长度(12个进化步骤)、能够比较合理地表述胡乐组双头笔石演化的真实分支图(插图4)。

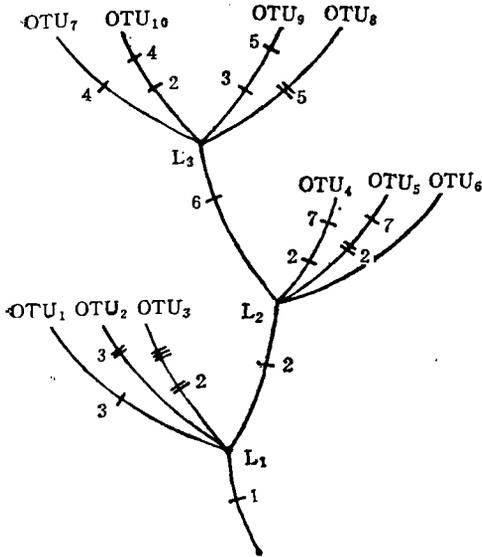


插图3 将 OTU₃下移一个分支水平获得的分支图
The cladogram obtained through removing OTU₃ from Level 2 to Level 1

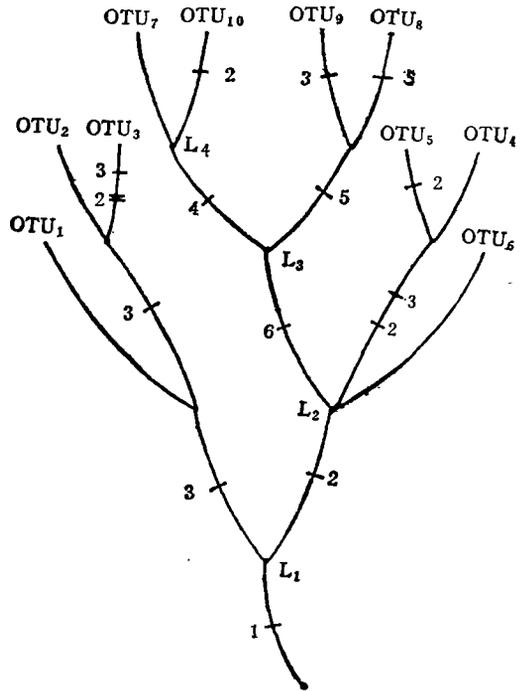


插图4 假定的真实分支图
A supposed real cladogram

4. 演化格局简述

考虑时维(地质历程),将上述分支图(插图4)改绘成如插图5所示的立体演化图,其演化格局简述如下:

步骤)时,便演化为 *D. ramosus*。*D. cyathiformis* 作为一个中间演化环节在地层层位上也得到证实,即它开始于 *N. gracilis* 带下部,晚于 *D. yangtzensis*,而早于 *D. ramosus*。

2) 向 *Dicranograptus kansuensis*, *D. diapason*, *D. sinensis* 和 *D. ziczac minutus* 演化。上述 4 种和亚种的产出层位较高,其中 *D. kansuensis* 和 *D. diapason* 产于 *N. gracilis* 带顶部和 *D. sinensis* 带, *D. sinensis* 和 *D. ziczac minutus* 产于 *D. sinensis* 带。在笔石体的结构上,它们有一个共同的特点,即单列笔石枝上的胞管具有强烈折曲、膝角为直角或近于直角的腹缘。就具有较高的产出层位、较进步的 *Dicranograptus clingani* 式胞管以及某些其他进步性状态来看,上述 4 种和亚种比 *D. yangtzensis* 显得进步。*D. yangtzensis* 通过增加胞管腹缘的折曲程度(在性状 6 上增加 1 个性状状态进化步骤),产生 1 个假说分类群 (HTU₂)。然后,由这一假说分类群向两个方向演化,其一,通过改变两单列笔石枝的上斜状态为平行状态(在性状 4 上增加 1 个性状状态进化步骤),演化为 *D. kansuensis*, 而后者通过将双列部分的 2 对胞管增至 4—5 对(在性状 2 上增加 1 个性状状态进化步骤),演化为 *D. diapason*; 其二,通过缩小两单列笔石枝的长度(在性状 5 上增加 1 个性状状态进化步骤),产生 1 个假说分类群 (HTU₃), 后者的两单列笔石枝当进一步缩小长度(在性状 5 上再增加 1 个性状状态进化步骤)时演化为 *D. sinensis*, 当具有交叉趋势(在性状 3 上增加 1 个性状状态进化步骤)时演化为 *D. ziczac minutus*。

三、属种描述

双头笔石科 Family *Dicranograptidae* Lapworth, 1873

双头笔石属 Genus *Dicranograptus* Hall, 1865

杯状双头笔石 *Dicranograptus cyathiformis* Elles et Wood

(图版 I, 图 1)

1904 *Dicranograptus cyathiformis* Elles et Wood, p. 174, pl. XXV, fig. 2.

笔石体呈杯状。双列部分不完整,长 4.0mm,宽 1.0—1.2mm, 5 对胞管。两单列笔石枝在最初的 3mm 近平行,然后轴角增至 30°。单列笔石枝长度大于 20.0mm,枝宽均一,为 0.7mm。胎管不清楚。胞管于单列笔石枝中部长 1.5mm,口部宽 0.3mm,掩盖部占 1/3,腹缘折曲,自由腹缘拱凸,口部内卷,口穴斜伸袋状,占枝宽的 1/3。单列笔石枝于 10.0mm 内有 12 个胞管。

比较 据 Elles 和 Wood 的描述,该种的特征为:笔石体杯状,双列部分短,约 5mm,两单列笔石枝在最初 10mm 内近于平行,然后轴角增至 30°—45°,胞管在 10mm 内有 12—9 个,为一般叉笔石式胞管。目前标本与 Elles 和 Wood 描述的标本在主要特征方面基本一致,唯其两单列笔石枝的近于平行部分较短,双列部分的宽度较为均一(Elles 和 Wood 所描述的双列部分宽度可由 0.9mm 增至 2.0mm)。

产地层位 皖南胡乐司下坑坞, *Nemagraptus gracilis* 带中部。

多枝双头笔石 *Dicranograptus ramosus* (Hall)

(图版 I, 图 11)

1904 *Dicranograptus ramosus* (Hall), Elles and Wood, pp. 175—176, pl. XXIV, fig. 6.

双列部分长度达 13.0mm,宽 0.5—2.0mm, 8—12 对胞管。两单列笔石枝劲直,以 30° 的轴角上斜伸展,长度大于 22.0mm,枝宽均一,为 1.0mm。胎管不清楚。胞管腹缘折曲,掩盖部

占 1/3, 自由腹缘拱凸, 口部内卷, 口穴斜伸袋状, 占枝宽的 1/3。单列笔石枝于 10.0mm 内有 10 个胞管。

比较 目前标本与 Elles 和 Wood 描述的标本在基本特征方面较为一致, 所不同的是后者双列部分长度较大, 可达 15.0mm, 15—18 对胞管。

产地层位 皖南胡乐司下坑坞、滥泥坞; *Nemagraptus gracilis* 带上部至 *Dicranograptus sinensis* 带。

扬子双头笔石 *Dicranograptus yangtzensis* Lee et Ge

(图版 I, 图 6)

1963 *Dicranograptus brevicaulis* var. *yangtzensis* Lee et Geh, 葛梅钰, 85—86 页, 图版 II, 图 5—10。

双列部分长 2.0mm, 宽 0.7—1.0mm, 2 对胞管。两单列笔石枝上斜, 直或微曲, 轴角 40°, 长 70.0mm, 宽 0.7—1.0mm。胎管不清楚。胞管于单列笔石枝中部长 1.5mm, 口部宽 0.4mm, 掩盖部占 1/2, 腹缘折曲, 自由腹缘微曲呈弧形或近直, 口部内卷, 口穴斜伸袋状, 占枝宽的 1/3。单列笔石枝于 10.0mm 内有 10 个胞管。

比较 目前标本与葛梅钰描述的标本在基本特征方面颇为一致, 唯其双列部分保存不佳, 未见第一对胞管的腹刺。

产地层位 皖南胡乐司下坑坞、滥泥坞; *Glyptograptus teretiusculus* 带上部至 *Dicranograptus sinensis* 带。

本文研究过程中, 张永谔、冯祖钧教授及刘冠邦副教授曾提出宝贵意见, 均此致谢。

主要参考文献

- 方一亭、冯洪真、俞剑华, 1989: 安徽省宁国县胡乐司胡乐组的笔石。古生物学报, 28(6): 730—740。
 ——、——、——, 1989: 安徽省宁国县胡乐地区的胡乐组。地层学杂志, 13(4): 269—278。
 史尼斯, P., 索卡尔, P., 1984: 数值分类学。科学出版社。
 许杰, 1934: 长江下游笔石化石。前中央研究院地质研究所专刊, 甲种, 4 号。
 俞剑华、夏树芳、方一亭, 1976: 江西修水流域的奥陶系。南京大学学报(自然科学版), (2): 57—77。
 ——、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。中国地质科学院院报, 12 号, 25—34 页。地质出版社。
 钱义元、李积金等, 1964: 安徽南部震旦系及下古生界的新认识。中国科学院南京古生物研究所集刊, 地层文集第 1 号, 21—66 页。科学出版社。
 夏广胜, 1982: 安徽笔石化石。安徽科学技术出版社。
 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。地质出版社。
 葛梅钰, 1963: 鄂西中奥陶统庙坡组中的笔石。古生物学报, 11(1,2): 71—87, 240—261。
 ——, 1964: 浙江昌化、诸暨、绍兴等地奥陶纪笔石地层。中国科学院南京古生物研究所集刊, 地层文集第 1 号, 98—125 页。科学出版社。
 Bulman, O. M. B., 1970: Graptolithina. In Teichert, C. (ed.): Treatise on invertebrate paleontology, pt. V. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press.
 Elles, G. L. and Wood, E. N. B., 1904: A monograph of British graptolites. Part 4. Monogr. Palaeont. Soc., 1904: 135—180.
 Finney, S. C. and Bergstrom, S. M., 1986: Biostratigraphy of the Ordovician *Nemagraptus gracilis* Zone. Geol. Soc. Spec. Publ., (2): 47—59.
 Nilsson, R., 1977: A boring through Middle and Upper Ordovician strata at Koängen in western Scania, southern Sweden. Sver. Geol. Undersök, 733.
 Ruedemann, R., 1947: Graptolites of North America. Geol. Soc. Amer., 19: 1—652.
 Webby, B. D. et al., 1981: The Ordovician system in Australia, New Zealand and Antarctic. International Union of

Geological Sciences, (6).

Wiley, E. O., 1981: Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons Press.

Williams, A. et al., 1976: A correlation of Ordovician rocks in the British Isles. Spec. Pap. Geol. Soc. Lond., (3): 1—74.

[1990年4月20日收到]

APPLICATION OF NUMERICAL CLADISTICS TO STUDY ON EVOLUTION OF *DICRANOGRAPTUS* IN HULO FORMATION OF SOUTHERN ANHUI

Feng Hong-zhen, Yu Jian-hua and Fang Yi-ting

(Department of Earth Sciences, Nanjing University)

Summary

The Middle Ordovician Hulo Formation in southern Anhui is made up of graptolite-bearing black shales, in which the graptolite assemblages belong to the *Dicellograptus* fauna. As an important constituent member of this fauna, *Dicranograptus* makes its first appearance in the *Glyptograptus teretiusculus* zone, and then diverges and develops in the *Nemagraptus gracilis* and *Dicranograptus sinensis* zones. Based on biostratigraphical data from the Xiakengwu stratigraphic section in the Hulo district, and applying the method of numerical cladistics, the present authors have made a preliminary probe into the evolution of *Dicranograptus* in the Hulo Formation. As a result, the evolutionary pattern (Text-figs. 4, 5) shows that all the graptolite species under study originated from a common hypothetic taxonomic unit (HTU₁) and then evolved in two lineages as listed below:

I₁. HTU₁→*Dicellograptus smithi*→*Dicellograptus intortus*→*Dicranograptus furcatus*;

I₂ HTU₁→*Dicranograptus yangtzensis*→other dicranograptids, from which two evolutionary branches have evolved:

II₁. *Dicranograptus yangtzensis*→*Dicranograptus cyathiformis*→*Dicranograptus ramosus*;

II₂. *Dicranograptus yangtzensis*→a hypothetic taxonomic unit (HTU₂), from which two subbranches have evolved;

III₁. HTU₂→*Dicranograptus kansuensis*→*Dicranograptus diapason*;

III₂ HTU₂→another hypothetic taxonomic unit (HTU₃)→*Dicranograptus sinensis* and *Dicranograptus ziczac minutus*.

图 版 说 明

未注产地的标本,均采自皖南胡乐司下坑坞中奥陶统胡乐组。标本均保存于南京大学地球科学系。

图 版 I

1. *Dicranograptus cyathiformis* Elles et Wood

×3,采集号: HXF 29,登记号: 50325; *Nemagraptus gracilis* 带。

2,3. *Dicranograptus kansuensis* Sun

2. ×3,采集号: HXF44,登记号: 50312; *Dicranograptus sinensis* 带。3. ×3,采集号: HXF45,登记号: 50350; 层位同上。

4,5. *Dicranograptus diapason* Gurley

4. ×3, 采集号: HXF44, 登记号: 50327; 层位同上。5. ×3, 采集号: HXF42, 登记号: 50328; 层位同上。
6. *Dicranograptus yangtzensis* Lee et Ge
×1, 采集号: HXF35, 登记号: 50326; *Nemagraptus gracilis* 带。
- 7, 8. *Dicranograptus ziczac minutus* Hsü
7. ×3, 采集号: HLF41, 登记号: 50302; 胡乐司滥泥坞, *Dicranograptus sinensis* 带。8. ×3, 采集号: HXF44, 登记号: 50347; 层位同上。
- 9, 10. *Dicranograptus sinensis* Ge
9. ×10, 采集号: HXF44, 登记号: 50348; 层位同上。10. ×3, 采集号: HXF42, 登记号: 50306; 层位同上。
11. *Dicranograptus ramosus* (Hall)
×3, 采集号: HLF34; 登记号: 50319, 胡乐司滥泥坞, *Nemagraptus gracilis* 带。
12. *Dicellograptus smishi* Ruedemann
×3, 采集号: HXF20, 登记号: 50311; *Glyptograptus teretiusculus* 带。
- 13, 14. *Dicellograptus intortus* Lapworth
13. ×2, 采集号: HXF30, 登记号: 50349; *Nemagraptus gracilis* 带。14. ×2, 采集号: HXF30, 登记号: 50329; 层位同上。
15. *Dicranograptus furcatus* (Hall)
×3, 采集号: HXF32, 登记号: 50308; 层位同上。

