



国家科学技术学术著作出版基金资助出版

Conodont Biostratigraphy in China

中国牙形刺生物地层

王成源 王瑞海 著



ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社



国家科学技术学术著作出版基金资助出版

Conodont Biostratigraphy in China

中国牙形刺生物地层

王成源 王志浩 著

 ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

中国牙形刺生物地层 / 王成源, 王志浩著. —杭州:
浙江大学出版社, 2016. 12

ISBN 978-7-308-16081-0

I. ①中… II. ①王…②王… III. ①牙形刺—生物
地层学—研究—中国 IV. ①Q959.281

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 173409 号

中国牙形刺生物地层

王成源 王志浩 著

策划编辑 徐有智 伍秀芳

责任编辑 许佳颖 陈慧慧

责任校对 潘晶晶

封面设计 俞亚彤

出版发行 浙江大学出版社

(杭州市天目山路 148 号 邮政编码 310007)

(网址: <http://www.zjupress.com>)

排 版 杭州林智广告有限公司

印 刷 浙江海虹彩色印务有限公司

开 本 787mm × 1092mm 1/16

印 张 24.5

字 数 600 千

版 印 次 2016 年 12 月第 1 版 2016 年 12 月第 1 次印刷

书 号 ISBN 978-7-308-16081-0

定 价 148.00 元

版权所有 翻印必究 印装差错 负责调换

浙江大学出版社发行中心联系方式: (0571) 88925591; <http://zjdxcsb.tmall.com>

前 言

世界上牙形刺的研究始于 1856 年，中国牙形刺的研究起步较晚，始于 1960 年，之后又间断了 10 多年。从 20 世纪 60 年代起，国际地层委员会开始寻求国际地层划分的共同语言，为各纪地层建立界线层型。国际上第一个全球界线层型剖面（GSSP，俗称“金钉子”）是于 1975 年在捷克 Klonk 剖面建立的志留系—泥盆系界线层型。1965 年，时为层孔虫研究生的王成源开始探索新的研究方向，学习 Lindström 1964 年出版的 *Conodonts* 一书，并开始收集资料，编写中文的“牙形刺”，得到了导师杨敬之的支持。为适应中国石油地质发展的需要，北京大学开办了两期牙形刺训练班（第一期，1974；第二期，1975）。中国牙形刺研究的起步几乎与国际地层委员会初始建立界线层型的工作同时进行，下面是中国对各时代牙形刺研究的起步时间和作者（以正式论文发表时间为准）：

地质时代	起步年代	作者
三叠纪	1976 年	王成源，王志浩
二叠纪	1960 年	金玉环
石炭纪	1974 年	王成源
泥盆纪	1978 年	王成源，王志浩
志留纪	1980 年	王成源
奥陶纪	1980 年	安泰庠，扬长生
寒武纪	1966 年	Nogami

中国牙形刺的研究虽然起步较晚，但发展迅速。牙形刺作为古生代和三叠纪的主导化石门类，深受国内外地质工作者的重视。生物地层的划分精度，一向是以化石带为准的，以下的数据充分显示了中国牙形刺生物地层序列发展的历史（依据王成源或王成源、王志浩的 5 次统计）：

地质时代	中国牙形刺生物地层的化石带个数				
	1979 年	1982 年	1989 年	1999 年	2012 年
三叠纪	7	19	19	28	30
二叠纪	1	12	19	19	38 ~ 51
石炭纪	1	19	31	31	41
泥盆纪	21	26	28	53	58
志留纪	0	3	13	15	17
奥陶纪	0	22	24	24	26
寒武纪	3	9	12	14	14
化石带总数	33	110	146	184	224 ~ 237

至 2012 年年底，中国牙形刺生物地层已确立了 224~237 个化石带，是显生宙化石带最多的门类。中国以牙形刺为第一主导化石门类或第二主导化石门类所取得的“金钉子”已有 10 个，是世界上获得“金钉子”最多的国家。

牙形刺研究使得国内有关地层的时代得到精确确定和可靠对比，在中国地质事业中发挥了极大的作用。全国各地地面、井下成千上万的地层问题，很多都是靠牙形刺解决的。以牙形刺为主导化石门类，解决了很多中国多年来没有解决的地层问题；校正了其他化石门类的时代；对之前学者所确定的、在国内应用了半个多世纪的泡沫内沟珊瑚带的时代、布哈丁贝的时代、茄罗威蜓带的时代、贵州龙的时代等结论，都做了重大修订，改变了相关地层的时代，进行了正确的国内外对比。牙形刺的研究导致了很多重大的地层发现。如黑龙江那丹哈达岭三叠纪牙形刺的发现，使黑龙江第一区域地质调查队获得了地质矿产部的重大发现奖；广西桂林泥盆纪牙形刺的研究，也帮助广西区域地质调查研究院在阳朔的区调获得了特优。目前在中国各省自治区和直辖市（港澳台地区除外）都有牙形刺发现。

中国牙形刺生物地层的研究仍存在很多有待改进的地方。

中国寒武纪牙形刺生物地层的研究，在国际上应是最为详细的。由于原牙形刺和副牙形刺相对较少、演化较慢和不易保存，所以当前的牙形刺分带仅能从武陵统王村阶开始识别，武陵统和芙蓉统下部分带不够精细，滇东统、黔东统和武陵统下部都没有建立牙形刺带，还需进一步研究，尽可能更精细地建立牙形刺带，以便更精细地划分和对比地层。

奥陶纪牙形刺分带与国际水平大致相当，大多数牙形刺带都可进行国际对比。由于中国国土辽阔，牙形刺生物地层分区明显，造成华南和华北两大区系牙形刺带的对比较为困难。除一些同名带外，目前两大区系牙形刺带的对比仅是初步的，今后还需进一步研究，发现更多的共同分子，或用其他方法更正确和更精细地对比两大区系的牙形刺带。另外，中国南方区上奥陶统中上部的牙形刺生物地层划分还不够精细，还需进一步工作和深入研究。

志留纪牙形刺序列不完善，至今仍没有在普里道利世发现可靠的带化石，温洛克世的牙形刺序列也不完整。

泥盆纪牙形刺序列也不够完善，特别是早泥盆世的洛赫考夫期和布拉格期的牙形刺序列不完善；中、晚泥盆世浅水相和深水相牙形刺序列的建立和对比，都有待深入研究。

石炭纪牙形刺序列已基本建立，中国对宾夕法尼亚亚系几个阶的全球界线层型的建立也在努力争取中。石炭纪牙形刺的研究要特别注意不同相区牙形刺的对比，使之有更广泛的使用价值。中国的阶名也不宜再坚持，最好与国际的阶名尽早接轨。

中国二叠纪牙形刺生物地层研究的最大问题还是对生物带概念的分歧。一些二叠纪牙形刺工作者采用他们称之为 Sample Population Approach（样品居群方法）的方法确定种，仅用细齿或齿脊（denticulation）的特征确定种，强调每个样品中只有 1~2 个种，很少有第三个种。这实际上是地层种的概念，忽视了模式标本的作用，更没有考虑一个种首现（First Appearance Datum, FAD）时的居群特征。用样品居群方法所确定种的首现层位总是比用谱系带（Phylogenetic Zone）所确定的层位要高一个带。这就是在确定乐平统底界层位时两种不同观点的分歧的实质。不同相区牙形刺的对比，更有

待深入。

三叠纪牙形刺生物地层应当在滇西努力寻找 *Pseudofurnishius murcianus* - *P. socioensis* 带和 *Budurovignathus diebeli* 带，更要注意晚三叠世牙形刺带的细分。

这里顺便谈一下 Conodonts 的中译名问题。

Conodonts 是由 Pander (1856) 最早发现的一种微体化石，由于多数是单锥状的，又很像牙齿，故被 Pander 称为 Conodonts，而日本将其称为锥齿或锥齿类是符合原意的。Conodonts 的中译名至少有 10 种（牙形虫、牙形刺、牙形石、牙石、牙形石类、牙形类、锥齿、锥齿类、牙形骨、牙形），而最早的中译名是牙形虫（杨敬之，1957）。但在 1934 年发现牙形刺的自然集群之后，所有牙形刺工作者都认识到，以前依据单个分子所命名的都是形式属种，只是生物体的一部分，不是生物个体，更不是“虫”，不能再叫牙形虫；叫牙形石也不妥，古生物学中的菊石、竹节石、箭石等，以石字结尾的，都是代表一个生物种，并不是只代表生物体的一部分；叫牙形类也欠妥，因为与牙形刺相似的还有不少化石，如虫牙、鱼牙，以及一些分类地位未定的小壳化石。将 Conodonts 译成锥齿或锥齿类是比较符合愿意的，但中国人已习惯用“牙形”二字。考虑到牙形刺工作者中有人早就认为，Conodonts 在形态大小、功能上与现代毛颚类的捕捉刺（grasping spine）相似，王成源将其与现代毛颚类相比，把 Conodonts 译为牙形刺，体现出它是生物体的一部分。这种译法，经过多年的实践，现已被中国古生物界普遍接受，全国科学技术名词审定委员会公布的《古生物学名词（第二卷）》（2009）正式将 Conodonts 译为牙形刺。在属种名之后，仅附一个刺字，即简便，又有专属性，不会与其他叫 XX 石门类的化石相混。现有的中文文献中，绝大多数都是将 Conodonts 译为牙形刺。

自 Pander (1856) 发现牙形刺以来，对其分类就存在众多争论，有 18 种不同的分类假说。但自 1983 年人们发现带牙形刺的牙形动物的软体化石后，主流看法是，牙形刺属于最早的脊椎动物的进食器官，位于牙形动物的头部，有的具有捕食作用，主要部分是牙齿，而有的起过滤食物的作用。牙形刺形体微小，演化迅速，见于寒武纪至三叠纪的海相地层中，跨越 7 个地质时代，持续了 3 亿 4 千万年，是国际上公认的主导化石门类，也是洲际地层对比的最重要的化石门类之一。

中国牙形刺的研究正在蓬勃发展中，后继有人，相信未来会更美好，会居世界牙形刺研究的前列。

本书的编写，寒武纪、奥陶纪牙形刺由王志浩完成，志留纪至三叠纪牙形刺和牙形刺简介等其他部分由王成源完成。本书的出版得到国家基金委创新研究群体项目（41290260；41521061），科技部科技基础性工作专项（2013FY111000；2013FY113000）和教育部与国家外专局“111”项目（吉林大学，B06008）的资助，作者在此表示深切的谢意。

目 录

1 牙形刺简介	(1)
1.1 生物地层的主帅	(1)
1.2 生物演化的先锋	(2)
1.3 石油地质的尖兵	(3)
1.4 脊椎动物的祖先	(4)
2 牙形刺野外采样要求	(5)
3 牙形刺的室内分析	(7)
4 牙形刺基本形态构造	(9)
5 中国牙形刺研究简史及生物带	(13)
5.1 中国寒武纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(13)
5.2 中国奥陶纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(13)
5.3 中国志留纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(15)
5.4 中国泥盆纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(18)
5.5 中国石炭纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(23)
5.6 中国二叠纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(23)
5.7 中国三叠纪牙形刺研究简史与牙形刺生物带	(27)
6 牙形刺属种描述	(29)
脊索动物门 CHORDATA Bateson, 1886	(29)
脊椎动物亚门 VERTEBRATEA Cuvier, 1812	(29)
牙形动物纲 CONODONTA Pander, 1856	(29)
副牙形刺目 PARACONODONTIDA Müller, 1962	(29)
小弗尼什刺科 FURNISHINIDAE Müller et Nogami, 1971	(29)
阿尔伯刺属 <i>Albiconus</i> Miller, 1980	(29)
莱芜颚刺属 <i>Laiwugnathus</i> An, 1982	(29)
米勒齿刺属 <i>Muellerodus</i> Miller, 1980	(30)
原奥尼昂塔刺属 <i>Prooneotodus</i> Müller et Nogami, 1971	(31)
山东齿刺属 <i>Shandongodus</i> An, 1982	(32)
韦斯特刺科 WESTERGAARDODINIDAE Müller, 1959	(33)
朝鲜刺属 <i>Chosonodina</i> Müller, 1964	(33)
湖南颚刺属 <i>Hunanognathus</i> Dong, 1993	(33)
韦斯特刺属 <i>Westergaardodina</i> Müller, 1959	(34)

牙形刺目 CONODONTPHORIDA Eichenberg, 1930	(38)
原牙形刺科 PROCONODONTIDAE Lindström, 1970	(38)
原牙形刺属 <i>Proconodontus</i> Miller, 1969	(38)
奥尼昂塔刺科 ONEOTODONTIDAE Miller, 1981	(39)
单肋脊刺属 <i>Monocostodus</i> Miller, 1980	(39)
半矢齿刺属 <i>Semiacontiodus</i> Miller, 1969	(40)
瘤球刺科 CLAVOHAMULIDAE Lindström, 1970	(41)
瘤球刺属 <i>Clavohamulus</i> Furnish, 1938	(41)
粗糙刺属 <i>Dasytodus</i> Chen et Gong, 1986	(41)
多粒刺属 <i>Granatodontus</i> Chen et Gong, 1986	(42)
多瘤刺属 <i>Hirsutodontus</i> Miller, 1969	(43)
肿刺科 CORDYLODONTIDAE Lindström, 1970	(44)
寒武箭刺属 <i>Cambroistodus</i> Miller, 1980	(44)
肿刺属 <i>Cordylodus</i> Pander, 1856	(45)
始牙形刺属 <i>Eoconodontus</i> Miller, 1980	(49)
尖齿刺科 TERIDONTIDAE Miller, 1981	(49)
尖齿刺属 <i>Teridontus</i> Miller, 1980	(49)
弗里克塞尔刺科 FRYXELLODONTIDAE Miller, 1981	(51)
弗里克塞尔刺属 <i>Fryxellodontus</i> Miller, 1969	(51)
端刺超科 DISTACODONTACEA Bassler, 1925	(52)
棘刺科 ACANTHODONTIDAE Lindström, 1970	(52)
棘刺属 <i>Acanthodus</i> Furnish, 1938	(52)
箭刺科 OISTODONTIDAE Lindström, 1970	(53)
拟箭刺属 <i>Paroistodus</i> Lindström, 1971	(53)
原潘德尔刺科 PROTOPANDERODONTIDAE Bergström, 1981	(54)
原潘德尔刺属 <i>Protopanderodus</i> Lindström, 1971	(54)
掌颚刺超科 CHIROGNATHACEA Branson et Mehl, 1944	(54)
多箭刺科 MULTIOISTODONTIDAE Bergström, 1981	(54)
支架刺属 <i>Erismodus</i> Branson et Mehl, 1933	(54)
三角刺属 <i>Triangulodus</i> van Wamel, 1974	(55)
潘德尔刺超科 PANDERODONTACEA Lindström, 1970	(56)
尖刺科 SCOLOPODONTIDAE Bergström, 1981	(56)
雕锥刺属 <i>Glyptoconus</i> Kennedy, 1980	(56)
拟针刺属 <i>Belodina</i> Ethington, 1959	(57)
多板颚刺科 POLYPLACOGNATHIDAE Bergström, 1981	(58)
始板颚刺属 <i>Eoplacognathus</i> Hamar, 1966	(58)
扬子板颚刺属 <i>Yangtzeplacognathus</i> Zhang, 1998	(60)

锯齿刺科 PRIONIODONTIDAE Bassler, 1925	(61)
锯齿刺属 <i>Prioniodus</i> Pander, 1856	(61)
波罗的刺属 <i>Baltoniodus</i> Lindström, 1971	(62)
波罗的板颚刺属 <i>Baltoplacognathus</i> Zhang, 1998	(64)
奥皮克刺科 OEPIKODONTIDAE Bergström, 1981	(65)
奥皮克刺属 <i>Oepikodus</i> Lindström, 1955	(65)
弓刺科 CYRTONIODONTIDAE Hass, 1959	(65)
微奥泽克刺属 <i>Microzarkodina</i> Lindström, 1971	(65)
光颚刺属 <i>Aphelognathus</i> Branson, Mehl et Branson, 1951	(66)
织刺属 <i>Plectodina</i> Stauffer, 1935	(67)
围刺科 PERIODONTIDAE Lindström, 1970	(68)
围刺属 <i>Periodon</i> Hadding, 1913	(68)
哈玛拉刺属 <i>Hamarodus</i> Viira, 1974	(69)
射颚刺科 BALOGNATHIDAE Hass, 1959	(70)
变形颚刺属 <i>Amorphognathus</i> Branson et Mehl, 1933	(70)
列刺属 <i>Lenodus</i> Sergeeva, 1963	(71)
扇颚刺科 RHIPIDOGNATHIDAE Lindström, 1970	(72)
小帆刺属 <i>Histiodela</i> Harris, 1962	(72)
臀板刺科 PYGODONTIDAE Bergström, 1981	(73)
臀板刺属 <i>Pygodus</i> Lamont et Lindström, 1957	(73)
科分类未定 (按属种名首字母排列)	(74)
矢齿刺属 <i>Acontiodus</i> Pander, 1856	(74)
沟齿刺属 <i>Aloxoconus</i> Smith, 1991	(74)
耳叶刺属 <i>Aurilobodus</i> Xiang et Zhang, 1983	(75)
杰克刺属 <i>Dzikodus</i> Zhang, 1998	(75)
雅佩特颚刺属 <i>Iapetognathus</i> Landing, 1982	(76)
斜刺属 <i>Loxodus</i> Furnish, 1938	(77)
罗斯刺属 <i>Rossodus</i> Repetski et Ethington, 1983	(78)
小刀刺属 <i>Scalpellodus</i> Dzik, 1976	(78)
拟锯颚刺属 <i>Serratognathoides</i> An, 1987	(79)
锯颚刺属 <i>Serratognathus</i> Lee, 1970	(79)
唐山刺属 <i>Tangshanodus</i> An, 1983	(80)
塔斯玛尼亚刺属 <i>Tasmanognathus</i> Burrett, 1979	(81)
耀县刺属 <i>Yaoxianognathus</i> An, 1985	(82)
原潘德尔刺目 PROTOPANDERODONTIDA, Sweet, 1988	(83)
假奥尼昂塔刺科 PSEUDOONEOTODIDAE Wang et Aldridge, 2010 ...	(83)
假奥尼昂塔刺属 <i>Pseudooneotodus</i> Drygant, 1974	(84)

锯片齿刺目 PRIONIODONTIDA Dzik, 1976	(85)
异刺科 DISTOMODONTIDAE Klapper, 1981	(85)
异颚刺属 <i>Distomodus</i> Branson et Branson, 1947	(85)
射颚刺科 BALOGNATHIDAE Hass, 1959	(87)
穹隆颚刺属 <i>Apsidognathus</i> Walliser, 1964	(87)
波拉尼刺属 <i>Pranognathus</i> Männik et Aldridge, 1989	(91)
翼片刺属 <i>Pterospathodus</i> Walliser, 1964	(92)
贝刺科 ICRIODONTIDAE Müller et Müller, 1957	(99)
尾贝刺属 <i>Caudicriodus</i> Bultynck, 1976	(99)
贝刺属 <i>Icriodus</i> Branson et Mehl, 1938	(101)
乌足刺属 <i>Pedavis</i> Klapper et Philip, 1971	(107)
锯片刺目 PRIONIODINIDA Sweet, 1988	(108)
棒颚刺科 BACTROGNATHIDAE Lindström, 1970	(108)
假颚刺属 <i>Doliognathus</i> Branson et Mehl, 1941	(108)
多利梅刺属 <i>Dolymae</i> Hass, 1959	(108)
锄颚刺属 <i>Scaliognathus</i> Branson et Mehl, 1941	(109)
埃利森刺科 ELLISONIIDAE Clark, 1972	(110)
厚耙刺属 <i>Pachycladina</i> Staesche, 1964	(110)
舟刺科 GONDOLELLIDAE Lindström, 1970	(111)
布杜洛夫刺属 <i>Budurovignathus</i> Kozur, 1988	(111)
成源刺属 <i>Chengyuannia</i> Kozur, 1994	(112)
奇奥斯刺属 <i>Chiosella</i> Kozur, 1989	(112)
克拉科刺属 <i>Clarkina</i> Kozur, 1989	(113)
高舟刺属 <i>Epigondolella</i> Mosher, 1968	(119)
剑舟刺属 <i>Gladigondolella</i> Müller, 1962	(123)
舟刺属 <i>Gondolella</i> Stauffer et Plummer, 1932	(124)
贝铲齿刺属 <i>Icriospathodus</i> Krahel, Kauffmann, et al., 1983	(124)
中舟刺属 <i>Mesogondolella</i> Kozur, 1988	(125)
米塞克刺属 <i>Misikella</i> Kozur et Mock, 1974	(131)
新舟刺属 <i>Neogondolella</i> Bender et Stoppel, 1965	(131)
新铲齿刺属 <i>Neospathodus</i> Mosher, 1968	(133)
尼科拉刺属 <i>Nicoraella</i> Kozur, 1980	(136)
拟舟刺属 <i>Paragondolella</i> Mosher, 1968	(136)
微舟刺属 <i>Parvigondolella</i> Kozur et Mock, 1972	(138)
粒板刺属 <i>Platyvillosus</i> Clark, Sincavage et Stone, 1964	(139)
假弗尼什刺属 <i>Pseudofurnishius</i> van Den Boogaard, 1966	(139)
斯西佐舟刺属 <i>Scythogondolella</i> Kozur, 1989	(140)

奥泽克刺目 OZARKODINIDA Dzik, 1976	(141)
窄颚齿刺科 SPATHOGNATHODONTIDAE Hass, 1959	(141)
似锚刺属 <i>Ancyrodelloides</i> Bischoff et Sannemann, 1958	(141)
双铲齿刺属 <i>Bispathodus</i> Müller, 1962	(142)
始颚齿刺属 <i>Eognathodus</i> Philip, 1965	(143)
奥泽克刺属 <i>Ozarkodina</i> Branson et Mehl, 1933	(144)
似多颚刺属 <i>Polygnathoides</i> Branson et Mehl, 1933	(159)
舟颚刺属 <i>Scaphignathus</i> Helms, 1959	(160)
扭齿刺属 <i>Tortodus</i> Weddige, 1977	(160)
乌尔姆刺属 <i>Wurmiella</i> Murphy, Valenzuela-Riòs et Carls, 2004	(162)
克科尔刺科 KOCKELELLIDAE Klapper, 1981	(165)
小锚刺属 <i>Ancoradella</i> Walliser, 1964	(165)
犁沟颚刺属 <i>Aulacognathus</i> Mostler, 1967	(166)
梳颚齿刺属 <i>Ctenognathodus</i> Fay, 1959	(167)
克科尔刺属 <i>Kockelella</i> Walliser, 1957	(168)
多颚刺科 POLYGNATHIDAE Bassler, 1925	(171)
锚颚刺属 <i>Ancyrognathus</i> Branson et Mehl, 1934	(171)
多颚刺属 <i>Polygnathus</i> Hinde, 1879	(171)
多瘤刺属 <i>Polynodosus</i> Vorontzova, 1993	(185)
罗慈刺属 <i>Rhodalepis</i> Druce, 1969	(186)
掌鳞刺科 PALMATOLEPIDAE Sweet, 1988	(186)
克拉佩尔刺属 <i>Klapperina</i> Lane, Müller et Ziegler, 1979	(186)
中列刺属 <i>Mesotaxis</i> Klapper et Philip, 1972	(188)
掌鳞刺属 <i>Palmatolepis</i> Ulrich et Bassler, 1926	(189)
施密特刺属 <i>Schmidtognathus</i> Ziegler, 1966	(202)
高低颚刺科 ELICTOGNATHIDAE Austin et Rhodes, 1981	(203)
管刺属 <i>Siphonodella</i> Branson et Mehl, 1944	(203)
颚齿刺科 GNATHODONTIDAE Sweet, 1988	(208)
颚齿刺属 <i>Gnathodus</i> Pander, 1856	(208)
洛奇里刺属 <i>Lochriea</i> Scott, 1942	(209)
原颚刺属 <i>Protognathodus</i> Ziegler, 1969	(211)
异颚刺科 IDIOGNATHODONTIDAE Harris et Hollingsworth, 1933	(212)
斜颚齿刺属 <i>Declinognathodus</i> Dunn, 1966	(212)
异颚刺属 <i>Idiognathodus</i> Gunnell, 1931	(213)
拟异颚刺属 <i>Idiognathoides</i> Harris et Hollingsworth, 1933	(215)
太平洋拟异颚刺属 <i>Idiognathoides pacificus</i> Savage et Barkeley, 1985	(216)

新颚齿刺属 <i>Neognathodus</i> Dunn, 1970	(218)
曲颚齿刺属 <i>Streptognathodus</i> Stauffer et Plummer, 1932	(219)
斯旺德刺属 <i>Swadelina</i> Lambert, Heckel et Barrick, 2003	(224)
斯威特刺科 SWEETOGNATHIDAE Ritter, 1986	(225)
双颚齿刺属 <i>Diplognathodus</i> Kozur et Merrill, 1975	(225)
伊朗颚刺属 <i>Iranognathus</i> Kozur, Mostler et Rahimi-Yazd, 1976	(226)
新曲颚刺属 <i>Neostreptognathus</i> Clark, 1972	(227)
假斯威特刺属 <i>Pseudosweetognathus</i> Wang, Ritter et Clark, 1987	(229)
斯威特刺属 <i>Sweetognathus</i> Clark, 1972	(230)
瓦特罗刺属 <i>Wardlawella</i> Kozur, 1995	(232)
近颚齿刺科 ANCHIGNATHODONTIDAE Clark, 1972	(233)
欣德刺属 <i>Hindeodus</i> Rexroad et Mehl, 1934	(233)
小伊莎尔刺属 <i>Isarcicella</i> Kozur, 1975	(235)
参考文献	(237)
索 引	(261)
(一) 拉—汉属种索引	(261)
(二) 汉—拉属种索引	(276)
图版说明及图版	(292)

1 牙形刺简介

牙形刺是已经灭绝的牙形动物骨骼，存在于寒武纪到三叠纪的海相地层中。牙形刺形体很小，一般只有 1 mm 左右，最大也不过 7 mm。其形态多变，颜色各异，在海相地层中广泛分布。在生产实践中，牙形刺具有重大的实用价值，在生物演化上也居极重要的位置。

1.1 生物地层的主帅

现代地层学包括生物地层学、岩石地层学、化学地层学、生态地层学、地震地层学、同位素地层学、地体地层学等，然而最重要的还是生物地层学。由于生物演化的不可逆性，生物地层是地质历史演化的最重要证据，是区域地质调查的核心内容，也是构造地质研究的基础。

自中华人民共和国成立的半个多世纪以来，中国的区域地质调查工作一直卓有成效地进行着，并取得了举世瞩目的成就。区域地质调查工作中的重要内容之一就是解决地层的时代，在这方面取得了许多突破性的进展。

从世界范围来看，近半个世纪以来，地层古生物工作已有很大的变化。从 20 世纪 70 年代起，在国际地层委员会的推动下，对显生宙的各纪都开始建立系、统、阶的全球界线层型，寻求地层对比的共同语言。界线层型的研究，推动了生物地层学等相关学科的发展。而为寻求全球对比的共同语言，必须选择演化快、分布广、特征明显的化石作为层型剖面界线点位的定义。这样对于显生宙的各地质时代就逐渐选定了主导化石门类（leading fossil groups），即每个地质时代生物地层挂帅的门类，也就是确定各阶的定义和界线层型的化石门类。每个地质时代的主导化石门类都是经过世界各国地层古生物学家反复研究比较，逐步得到共识的。20 世纪 70 年代以前，有些地质年代的年代地层单位是依据大化石确定的，如泥盆纪、三叠纪的菊石，它们实际上也是当时的主导化石门类。70 年代以后，地质时代的主导化石门类发生了变化，所有地质时代的主导化石门类都是以浮游生物、微体化石为准，而不再以底栖生物、大化石为准。同时，国际年代地层表也发生了重大变化。志留系由原来的三个统，改为现在的四个统；石炭系由三统改为二亚系；二叠系由二统改为三统。新的年代地层表的变化，对地质时代的确定也提出了新的要求，如不能再用“上志留统”，而必须确定是罗德洛统还是普里道利统；也不能用传统的“上二叠统”或“下二叠统”，而必须考虑是否有“中二叠统”（瓜德鲁普统）。

中国的区域地质工作者，也愈来愈重视主导化石门类。广西区域地质调查院多年来非常重视用泥盆纪主导化石门类牙形刺解决泥盆纪的地层时代划分和对比，取得了非常好的效果。西藏的区域地质调查工作近年来也重视主导化石门类的采集，取得了很好的效果。显生宙各时代的主导化石门类、重要化石门类以及主导化石门类的分带

情况，可参见表 1-1。

从表 1-1 中可以看到，牙形刺已成为寒武纪、奥陶纪、志留纪、泥盆纪、石炭纪、二叠纪和三叠纪七个地质时代的主导化石门类。可以说整个古生代和三叠纪，牙形刺都是主导化石门类，特别是泥盆纪、石炭纪、二叠纪和三叠纪。奥陶纪和志留纪的第一主导化石门类是笔石，但笔石分布范围有限，在广泛分布的碳酸岩相区，实际起作用的还是牙形刺。生物地层划分的详细程度，经常是以生物带的多少来体现的。至今，中国的古生代和三叠纪的牙形刺带在“深水相区”已划分出 237 个带，如果加上在浅水相区的牙形刺化石带，牙形刺化石带已有 250 多个。除带化石外，还有很多标准化石，仅晚泥盆世就有 120 多个牙形刺种是标准化石，只要发现其中一个，地层时代就能得到精确确定。牙形刺实际上就是古生代和三叠纪生物地层的主帅。这是任何其他化石门类所不能比拟的。

表 1-1 显生宙各时代的主导化石门类和主要化石门类（据王成源，2000c 修改）

界	系	主导化石门类	重要化石门类	主导化石门类化石带	
新生界	第四系	钙质超微化石， 浮游有孔虫	哺乳动物，孢粉，介形类	浮游有孔虫 钙质超微	5 带 2 带
	新近系	浮游有孔虫， 钙质超微化石	哺乳动物，孢粉， 介形类，沟鞭藻	浮游有孔虫 钙质超微	21 带 18 带
	古近系	浮游有孔虫， 钙质超微化石	哺乳动物，孢粉， 介形类，轮藻，双壳类	浮游有孔虫 钙质超微	23 带 25 带
中生界	白垩系	菊石，浮游有孔虫， 钙质超微化石，双壳类	孢粉，介形类，海百合，沟鞭藻， 箭石，轮藻，鱼，鸟，爬行类	菊石 浮游有孔虫	24 带 29 带
	侏罗系	菊石	有孔虫，放射虫，腕足类， 双壳类，孢粉，介形类等	菊石（24 带或组合）	
	三叠系	牙形刺，菊石	浮游有孔虫，孢粉， 叶肢介，双壳类，介形类	牙形刺 菊石	30 带 27 带
古生界	二叠系	牙形刺	菊石，蛭，非蛭有孔虫	牙形刺	38 ~ 51 带
	石炭系	牙形刺，有孔虫	菊石，蛭，非蛭有孔虫	牙形刺	41 带
	泥盆系	牙形刺	笔石，竹节石， 三叶虫，腕足类	牙形刺	58 带
	志留系	笔石，牙形刺	几丁虫，疑源类，脊椎微体	笔石 牙形刺	29 带 17 带
	奥陶系	笔石，牙形刺	几丁虫，三叶虫， 鹦鹉螺，腕足类	笔石 牙形刺	29 带 26 带
	寒武系	三叶虫，牙形刺	疑源类，小壳化石	三叶虫 牙形刺	41 带 14 带

1.2 生物演化的先锋

牙形刺是显生宙最早出现的生物门类之一。广义地说，牙形刺可分为三类：原牙形类出现于寒武系纽芬兰统，副牙形类始于寒武系第二统，而真牙形类始于芙蓉统。现代研究证明，真牙形类来源于副牙形类，而副牙形类可能（？）来源于原牙形类。如下

所述,多数牙形刺专家都认为,牙形刺,特别是真牙形类是脊椎动物的祖先,出现于芙蓉世,在脊椎动物演化上处于领先地位。

各类生物在地质历史时期的演化速率是不同的,不仅在相对“稳定”的地质时期不同,在“多事之秋”的剧烈变化的地质时期更是如此。近年来,王成源(2004)对地质历史时期重大事件的研究充分证明了这一点。对古生代重大灭绝事件的研究表明,泥盆纪的 F/F (弗拉阶/法门阶)事件,牙形刺的集群灭绝规律与底栖生物(特别是底栖珊瑚)完全不同。底栖造礁的珊瑚总是最早灭绝,灭绝期也最长;相反,牙形刺在大灭绝期间的集群灭绝总是最后发生,灭绝的时间间隔也最短。大灭绝之后,牙形刺最早进入复苏期,复苏期可能只有 0.35 Ma,而底栖生物要比牙形刺滞后 900 万年才进入复苏期和辐射期。在生物的演化上,牙形刺是真正的演化先锋,因此被地层学家称为生物地层的计时器。

在二叠纪—三叠纪集群灭绝事件中,全球 90% 以上的海洋无脊椎动物和大约 70% 的陆生脊椎动物都告灭绝。多数门类很难追溯到连续的演化系列。牙形刺没有科级和属级的灭绝事件发生,就是种级的灭绝事件也不明显,只是牙形刺的丰度有极大的变化,但在世界范围内都可以追溯到牙形刺的连续的演化系列,这一特征使它在二叠纪—三叠纪界线地层研究中发挥了关键性的作用。

在集群灭绝事件中,牙形刺仍保持连续的演化系列,这在地质时期的各门类化石中是不多见的。牙形刺出现得早,不仅在平稳的地质时期演化得快,在重大地质转折时期,也存在连续的演化系列,与其他生物门类,特别是底栖生物门类相比,始终处于演化先锋的地位。

1.3 石油地质的尖兵

牙形刺不仅在生物地层中是主导化石,而且在石油地质研究中也是重要的尖兵。牙形刺的颜色是有机质变质的重要标志,可以用来判断石油的有机成熟度,圈定油气远景区。

牙形刺是由碳磷灰石、细晶磷灰石组成的,含有微量的有机质和氨基酸。Epstein *et al.* (1977) 首先用实验证实了牙形刺的不同颜色与有机质变质程度有直接的关系,这种变化与温度、埋藏深度和时间有关。这种颜色的变化由浅到深,逐渐变化,不可逆,这种颜色变化指标称为 CAI (Color Alteration Index),常用的可分为 5 级,CAI = 1 (琥珀色)~5 (黑色) 是牙形刺内固定碳增加的过程;CAI = 5 (黑色)~8 (白色) 是固定碳从牙形刺中失去的过程。通过阿论尼厄斯坐标可以换算 CAI 值与温度和埋藏深度的关系。根据有机质变质温度可以圈定出石油和天然气的未成熟区、成熟区和过成熟区,可以知道哪些地区可能有油气,哪些地区无油有气,哪些地区无油无气。这对石油地质勘探有非常重要的指导意义。

牙形刺是由磷灰石族矿物构成的,利用荧光反应可以帮助确定有机质在低温下的变质程度。

当岩石的变质温度较高,特别是大于 300℃ 时,可以用测定牙形刺磷灰石结晶颗粒大小的方法,确定岩石的变质温度。在扫描电镜下,放大 5000 倍,拍成照片,就可以清楚看到牙形刺磷灰石晶粒,测定晶粒的大小。

牙形刺的颜色、结晶颗粒和荧光反应都可用以测定岩石的变质温度。牙形刺不仅是生物地层的计时器，也是岩石地层的地温温度计，更是石油地质的尖兵。

近年来，美国科学家正在研究牙形刺 CAI 值与卡琳型金矿的关系，可以肯定牙形刺在寻找碳酸岩地区卡琳型金矿方面，同样会起到重要作用。

牙形刺化石，虽然形态多变，颜色斑斓，但内部构造相对简单。它们没有高等脊椎动物牙齿所具有的神经和血管系统，完全由疏密相间的齿层构成。除寒武纪牙形刺外，牙形刺的鉴定，一般不需要研究内部构造，相对简单易行。但牙形刺的鉴定要求很高，国内已发生多起因鉴定错误而导致地层时代结论错误的先例。

由于牙形刺的生物地层研究精度高，在碳酸岩地层区的石油地质勘探中，特别是在确定碳酸岩地层的缺失、古隆起区井下碳酸岩地层和储油层的对比上，是绝对不可缺少的手段。这在新疆石油地质的研究中已得到充分的证明。

近年来的研究表明，由于牙形刺是由磷灰石族矿物组成，牙形刺同样是测定碳、氧同位素，确定古海水温度的最好化石，其测定结果远比用珊瑚、腕足类所测定的结果可靠得多。

牙形刺是万能温度计，其颜色能测定岩石有机变质温度（CAI），其结晶颗粒可测岩石的变质温度，其氧同位素可以测定古海洋海水的温度。

1.4 脊椎动物的祖先

自从潘德尔 1856 年在波罗的海地区发现牙形刺以来，有关牙形刺的生物属性的争论就从来没有停止过，这种奇怪的多刺的齿状化石曾被归入鱼类、环节动物、节肢动物、头足动物、袋虫类、腹毛类、毛颚类、动物类甚至植物等 18 种不同的生物门类。可以说，没有任何一种化石门类像牙形刺那样扑朔迷离，使人迷惑不解。自 1983 年在苏格兰的下石炭统发现牙形动物软体化石以后，牙形动物就被归属到最早期的脊椎动物。它与现代的七鳃鳗（八目鳗）很相似，两侧对称，肛门后置，有尾鳍、背鳍，并有鳍条，有两只大眼睛，有肌节（并发现纤维肌肉组织）和脊索。重要的是牙形刺中有与脊椎动物牙齿相似的齿质（牙本质）存在，并在牙形刺的口面，特别是在台型牙形刺的口面发现微磨损，证明牙形刺是牙齿，起粉碎、剪切食物的作用，是用于食大粒食物的；牙形刺是牙形动物的口咽器官，两侧咬合。因此，牙形刺专家都认为牙形动物有良好的视力，两侧对称，能像鳗类一样快速游泳，并且很可能是积极捕食的生物，能适应不同的环境。他们将牙形动物归入最早期的脊椎动物，可能来源于盲鳗类或七鳃鳗类，具有钙化的骨骼，属脊椎动物中最原始的颚口类（Gnathostomata）。狭义的牙形刺或牙形动物（真牙形类）起源于芙蓉世，处于脊椎动物演化的早期，是脊椎动物的祖先，而真牙形类的祖先很可能是来源于寒武纪第二世多细胞动物的大辐射。这已成为牙形刺专家的主流看法。但也有人认为牙形动物不属脊椎动物而属原索动物，或是脊椎动物的姊妹群，但仍属脊索动物。

2 牙形刺野外采样要求

海相沉积物中石灰岩、白云岩、页岩、砂岩、硅质岩、黏土岩都含有牙形刺，但丰度和分异度大不相同。目前采样仍以灰岩为主，如有特殊需要，亦可采取其他岩性的样品。

(1) 灰岩样品：

海相灰岩是含牙形刺最丰富的岩类，古生代海相灰岩中平均千克灰岩产4~8个牙形刺，最多的例子是每千克产3万多个牙形刺，但也时常有无牙形刺的情况。各种灰岩含有牙形刺的数量差别很大，因此在野外一定要注意选择有利的灰岩样品，不能随便取样。

I) 有利于牙形刺的灰岩：

深水相细晶薄层灰岩，不含大的厚壳化石的灰岩，含有细海百合茎的生物碎屑灰岩，含有薄壳小腕足类的灰岩，蠕类少的灰岩，只产单体珊瑚的灰岩，远离礁体的灰岩，以及厚层灰岩的顶底，都是适合采样的石灰岩。地槽区，蛇绿岩、玄武岩、硅质岩中的灰岩夹层和陆相沉积中的海相灰岩夹层一定要取样。

II) 不利于牙形刺的灰岩：

浅水相生物礁灰岩，含厚壳大化石的灰岩，含粗大海百合茎的灰岩，块状珊瑚、层孔虫发育的灰岩，蠕类密集的灰岩，厚层灰岩的中部，鲕粒灰岩，陆源碎屑很多的灰岩，以及火山凝灰岩，都不利于牙形刺采样。

(2) 白云岩和大理岩：要区别是原生白云岩还是次生白云岩。原生深水相（30~50 m 深）的白云岩比较好采样，含微细层理的大理岩也较好采样。粗晶雪白的大理岩不宜采样，变质温度超过580~600℃的大理岩无牙形刺。

(3) 砂岩：滞流沙、含有海绿石磷灰石的砂岩（钙质胶结物）较好采样。快速沉积的砂岩不好采样。

(4) 黑色页岩：可在层面上用放大镜寻找牙形刺，特别是硅质页岩。

(5) 硅质岩：深水相成层硅质岩较好采样，可用切片方法寻找，但太费工、成本高。

(6) 黏土岩：可直接用水淘洗，但很费工。如工作需要，可采10~20 kg的大样。

所采的每个样品不得少于2 kg，一般要求平均每样4 kg。每个样品可在1~2 m 范围内取混合样，不是采一大块。每个组需5~20个样，视组所跨的时限而定；每个一般要40~50个样。每个样品最好有GPS数据。