

牙形刺



王成等著

科学出版社



内 容 简 介

本书是古生物小丛书之一，较系统全面地介绍了牙形刺的研究简史、形态构造、生态、生物分类地位及野外和室内工作方法。

全书描述 394 个牙形刺属，对各属进行了比较和讨论，并指出了它们的时代分布。

书中附有插图 463 幅，描绘化石的形态与构造，简要介绍了我国近年来所建立的 111 个牙形刺带或组合带。文末附重要参考文献、牙形刺形态术语的中译名和解释、属名中译名索引及已废弃的属名，便于查阅。

本书便于初学者自修，对古生物工作者和地质院校师生，以及从事石油煤炭地质的科研人员和野外工作者均有一定参考价值。

牙 形 刺

王 成 源 著

责任编辑 张汝政

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 157 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1987 年 10 月第 一 版 开本：850×1168 1/34

1987 年 10 月第一次印刷 印张：15

印数：0001—950 字数：396,000

统一书号：13031·3920

本社书号：5293·13—16

定价：4.25 元

一、前　　言

牙形刺¹⁾是一类早已灭绝了的海生动物体内的小骨头,过去被称为牙形虫或牙形石,它是一种很小的刺状的微体化石,由磷灰石构成。带有牙形刺的动物被称为牙形动物,其分类地位至今尚未解决。

牙形刺遍及寒武纪至三叠纪的海相地层中。分布广泛,形体微小,种类繁多,特征明显,演化迅速,易于获取。许多属种都是标准化石。在地层的划分和对比上,有极为重要的作用,在石油地质勘探中尤为重要。近二十多年来,各国都在努力研究牙形刺,发展迅速,已成为微体古生物学中一门崭新的独立的学科——牙形学(Conodontology)。

我国地质事业,特别是石油地质事业的发展,需要用牙形刺来解决许多迫切的地层问题。目前,在我国的几个大油田,有关高等院校和科研单位,都有人从事这方面的工作。事实证明,在我国辽阔的国土上,从西藏高原到黑龙江畔,从天山脚下到东海之滨,都发现有牙形刺。研究我国的牙形刺,不仅能解决很多地质问题,也将为牙形刺这一学科的发展作出重要的贡献。

鉴于我国牙形刺的研究还仅仅是开始,缺少大量的中文资料,本书除介绍一般的形态构造,研究方法、分类位置等,着重收集了已发表的394个牙形刺属的资料,既是一本专业普及读物,也是一本较为详细的牙形刺属的目录,对初学者和专门从事牙形刺研究的工作者,都有一定的参考价值。

本书的初稿是在1977年5月完成的。1980年2月,笔者对原稿作了部分修改,增加了一些我国的牙形刺研究的新资料,特别

1) 即 Conodonts, 其中译名的讨论见书后附录(一)

是我国当时已建立的 82 个牙形刺带或组合带。1981 年 9 月, 对原稿又进行了一次修改。1984 年下半年, 笔者对本书作了较大的补充和修改, 增加了 88 个牙形刺属, 其中我国自己建立的属有 30 个, 并总结了我国已建立的寒武纪至三叠纪的 111 个牙形刺带或组合带。

本书在编写过程中得到中国科学院南京地质古生物研究所领导和杨敬之老师的热情帮助, 初稿由张月玲(云南黑龙潭石油科研所)同志代为抄写。王志浩, 陆麟黄, 董得源等同志帮助审阅, 文中插图绝大部分是南京地质古生物研究所绘图室绘制的, 少部分是阮锋同志(浙江地矿局区域地质测量队)绘制的, 笔者在此表示深切的谢意。

笔者在此要特别感谢科学出版社的编辑同志, 曾对本书的编写提出了很多宝贵意见, 并多次鼓励笔者将此书编写臻于完善。

由于尚缺部分文献, 有少数资料未能编入本书。同时限于笔者水平, 错误之处还恳请读者指正。

目 录

一、前言.....	iii
二、研究简史.....	1
三、研究的意义.....	7
四、形态和构造.....	10
(一) 一般形态	10
(二) 定向	22
(三) 内部构造	24
(四) 物理和化学性质	34
(五) 生长	35
五、自然集群和多成分种的概念.....	40
六、生物分类位置.....	46
七、产状和古生态.....	59
八、野外工作方法.....	63
(一) 岩类与岩相的选择	63
(二) 样品的采集	64
九、室内工作方法.....	67
(一) 碎样	67
(二) 酸解与崩解	67
(三) 过筛	71
(四) 重液分离	71
(五) 分离方法	72
(六) 磁力分离	73
(七) 镜下挑选	75
十、牙形刺混杂群.....	77
十一、牙形刺的分类.....	78
十二、各时代牙形刺概况.....	98

(一) 寒武纪	98
(二) 奥陶纪	102
(三) 志留纪	108
(四) 泥盆纪	110
(五) 石炭纪	117
(六) 二叠纪	118
(七) 三叠纪	122
十三、属的介绍	125
主要参考文献	420
附录一 形态术语中译名和解释	441
附录二 属名中译名索引	454
附录三 属名拉丁名索引	465
附录四 废弃的牙形刺属名	470

二、研究简史

牙形刺是俄国的 Pander 1856 年首先在爱沙尼亚和当时圣彼得堡西南的早奥陶世的海绿石砂岩中发现的。由于这些牙形刺多数都是单锥状的，因此他创立 Conodont 一词，意为锥齿或锥齿类。他认为牙形刺是鱼的残体，最外的齿层是最老的。

继 Pander 之后至 1950 年前后，在将近一百年的时间内，牙形刺的研究发展缓慢。在欧洲，Harley (1861), Hinde (1879), Smith (1900, 1907), Hadding (1913) 等描写了一些英国、苏格兰、瑞典等地的牙形刺并对其生物分类地位提出不同的假说。

美国牙形刺的研究始于二十世纪二十年代。Bryant (1921), Ulrich 和 Bassler (1926), Branson 和 Mehl (1933—1934) 描述了大量的奥陶纪至石炭纪的牙形刺，他们不了解牙形刺的变异性，命名了大量的形式属种，为牙形刺在地层上的实际应用，奠定了一定的基础。

1934 年，Schmidt 在德国，Scott 在美国各自发现牙形刺的自然集群 (Nature assemblage)。各种不同形态的牙形刺在页岩表面上相当规律地排列在一起，即每一含牙形刺的动物具有不同种类的牙形刺分子(图 1)，这些分子，当其单独被发现时，是作为不同的属种来描述的。Schmidt 认为牙形刺自然集群是像鱼一样的动物骨骼的一部分，而 Rhodes (1954) 认为牙形刺可能属于与环节动物有亲缘关系的蠕虫状动物的颤器。

牙形刺的化学成分和矿物性质首先是由 Ellinson (1944) 澄清的，他发现牙形刺是由磷灰石类型的磷酸钙构成的，不少学者认为这是脊椎动物骨骼所具有的特征，但是，在脊椎动物以外的动物，同样具有这样的矿物成分。

Furnish (1938), Hass (1941) 证实，牙形刺最外的齿层是最

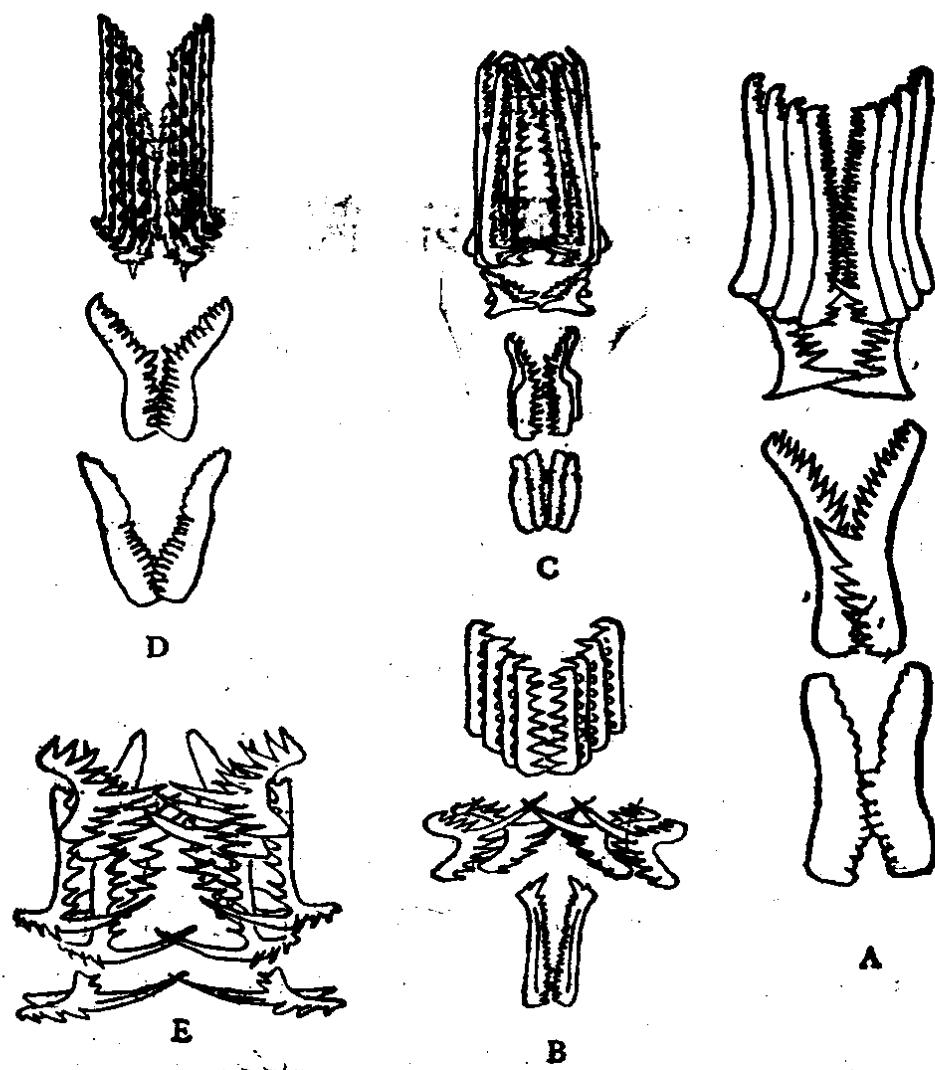


图1 北美石炭纪牙形刺的自然集群*

A. *Lewistownella* Scott $\times 15$; B. *Illinella* Rhodes $\times 7.5$ C. *Lochriea* Scott $\times 7.5$ D. *Scottognathus* Rhodes $\times 7.5$ E. *Duboisella* Rhodes $\times 7.5$ (据 Lindström, 1964)。

年青的，牙形刺不是裸露的牙齿，其外表是被软体包围的(图2)。

牙形刺自然集群的发现，矿物成分和齿层生长方式的确定，是这一时期(1850—1956)牙形刺研究上的重要成就。

五十年代是牙形刺研究重新在欧洲兴起并在生物地层学上崭露头角的时代。Rhodes (1953)对英国奥陶纪和志留纪的牙形刺、Lindström (1955, 1957, 1959, 1960) 对瑞典奥陶纪的牙形刺、Sannemann (1955), Bischoff 和 Ziegler (1956) 对德国中晚泥盆世的牙形刺均做了系统的工作，建立了一些牙形刺化石带，显

* 自然集群的定向按最近发现的牙形动物体中集群的方位确定，与原作者的定向相反。

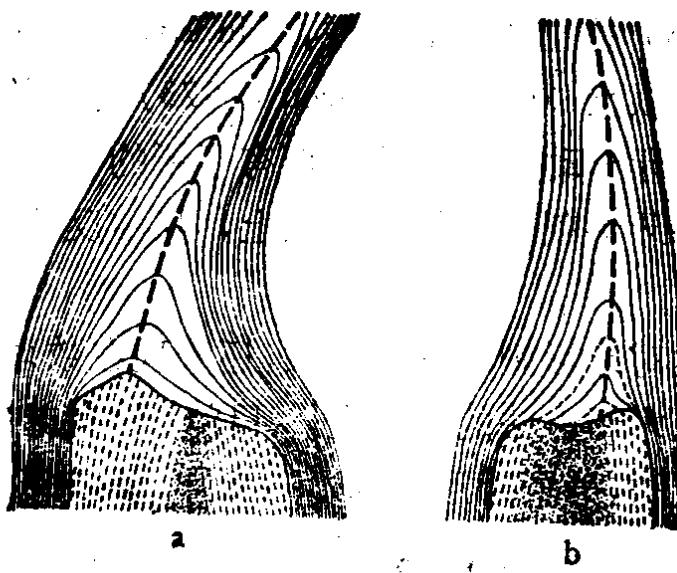


图 2 细齿再生的类型

- a. *Drepanodus subarcuatus*, ×190. 第一个齿层已盖过整个齿柱, 优势生长带明显的不同于齿柱和再吸收后形成部分之间的带。常见类型;
- b. *Neopriodontus sp.*, ×225. 早期的几个齿层形成一新的顶尖, 它与较早齿柱的方向略不同。后来的齿层又包围整个齿柱, 稀少类型。

示了牙形刺在生物地层上的重要性。

醋酸方法在五十年代的广泛应用, 为牙形刺的研究开辟了广阔的前景, 是处理方法上的重大革新。

Fay (1952) 牙形刺目录和属与亚属检索表的发表, 为牙形刺的研究提供了文献资料上的方便。

六十年代以后, 是牙形刺生物地层学大发展时期。Hass (1962), Lindström (1964) 均有专著, 对牙形刺进行了全面论述。由于欧洲和北美牙形刺专家的努力, 从寒武纪至三叠纪已建立了大约 130 个牙形刺带(包括组合带或动物群), 这些带, 大多数都在世界范围内得到确认。在时代应用的范围和地层对比的精确程度上, 几乎是任何一个化石门类都无法比拟的。近年来, 在国际上, 许多地质时代的划分, 都是依据牙形刺来确定的。六十年代牙形刺生物地层研究的重要成果, 表现在 1969 年的牙形刺生物地层国际会议上, 这次会议对牙形刺各时代的生物地层均作了总结。

进入七十年代, 不仅牙形刺生物地层的文献继续大量增加,

重要的是对牙形刺生物分类地位的研究有了新的突破，这就是 Bischoff (1973) 提出的锥石假说，Lindström (1973, 1974) 提出的触手环假说以及 Melton 和 Scott (1973) 提出的脊索动物假说，从而使人们对牙形动物性质的认识有了新的飞跃。在 1970 年召开的国际性的牙形刺古动物学会议上，集中反映出了这方面的成果。

七十年代对牙形刺研究的进展，还表现在数理统计，扫描电子显微镜等新技术新方法的应用上。目前，已有越来越多的人采用数理统计的方法，分析牙形刺的形态变异，生态环境，并用此法恢复牙形器官。用扫描电子显微镜，电子探针，X 射线研究牙形刺的微细构造也取得了重要成果。

七十年代对牙形刺研究第三方面的进展，是表现在对牙形刺本身的分类上，这就是逐渐地放弃形态分类，而进行“生物”分类的尝试。Lindström (1970) 根据自然集群，地质历程，演化系列，形态成分，内部构造，化学成分和基部充填的特征，将牙形刺分为二个目，即韦斯特加德目 (*Westergaardodinida*) 和牙形目 (*Conodontophorida*)，后一目又分八个超科。从而放弃了 Hass (1962) 的实用分类。由 Ziegler 教授主编出版的牙形刺目录，用多成分种的概念厘定了属种，此书自 1973 年至 1981 年，共出版了四卷，预计共出版五卷。

牙形刺颜色指标的研究，开拓了牙形刺研究的新领域，它提供了准确、经济、有效的判定石油有机成熟度的方法和标准，具有很大的实用价值，这是七十年代牙形刺研究的第四个方面的重大进展。

八十年代初，牙形刺研究的重大突破是发现了真正的带软体的牙形动物化石 (Briggs, Clarkson, and Aldridge, 1983)，从而得知牙形动物可能与脊索动物或毛颚动物有亲缘关系，但暂时作为一个独立的动物门，排除了属其它动物门的可能性。从牙形刺在牙形动物体内的位置，确定了牙形刺的自然定向。牙形动物的发现是八十年代古生物学中的重大事件。

近二十多年来，牙形刺的研究飞速发展，已逐渐成为微体古生物学中一门独立的学科——牙形学 (Conodontology)。在国际上专门研究牙形刺的潘德尔 (Pander) 学会，每年召开一次年会。欧洲牙形刺学术讨论会已举行四次。牙形刺文献激增，已达六千多篇，仅泥盆纪牙形刺文献就有二千多篇，每年有二、三百篇文章问世。牙形刺文献散见于 110 多种不同的杂志，包括 20 种语言文字，主要集中于西欧与北美，其次为澳大利亚、日本、东欧各国和苏联。包括南极洲在内，世界各大洲都已发现了牙形刺。

我国牙形刺的研究历史较短。金玉玕在 1960 年发表了《南京龙潭孤峰组的牙形类》一文，这不仅是我国二叠纪也是亚洲二叠纪牙形刺的首次报道。此后，我国牙形刺的研究又间断了十多年。由于我国石油地质事业的发展，对牙形刺这门学科提出了迫切要求。北京大学在 1974 年和 1975 年办了两期短期训练班，为我国培养了一批牙形刺工作者。自 1974 年起，笔者和王志浩等合作，先后发表了有关我国寒武纪至三叠纪牙形刺论文五十多篇。1982 年，安泰庠等发表了《中国华北及东北寒武纪牙形刺研究》，《华北及邻区奥陶纪牙形石》两本书，对我国北方寒武纪奥陶纪牙形刺做了深入系统的研究。同年，白顺良等发表了《广西及邻区泥盆纪生物地层》，对华南泥盆纪牙形刺作了较系统的工作。至 1979 年底，我国牙形刺生物地层的研究，从寒武纪至三叠纪都取得了进展，建立了 82 个牙形刺带，到 1983 年底，我国牙形刺带增加到 111 个。同时，我国牙形刺工作者，对牙形刺的古生态，古生物地理区，牙形刺的颜色指标等均展开了工作并取得了较好的成果。目前，我国已有一百多人从事牙形刺的研究，不少人参加了国际上的潘德尔学会。我国牙形刺工作者多次参加国际牙形刺学术会议，进行广泛的学术交流，并与国外牙形刺工作者合作，取得了一些可喜的成果。1983 年 10 月成立了中国微体古生物学会牙形类学科组。

牙形刺这门学科，已在我国的生产实践中得到迅速的推广，已经解决和正在解决一些其他化石解决不了的地质问题，受到广大

地质工作者的重视。研究我国的牙形刺，不仅在生产实践上有重要作用，而且对牙形刺的发生、演化、分类、古地理分布等方面都将会作出重要贡献。

三、研究的意义

近二十多年来，牙形刺日益被广大地质工作者所重视，因为它具有重要的使用价值和学术价值。这种价值首先是由牙形刺本身的特征决定的。

牙形刺研究最突出的意义是它在生物地层上的重大实用价值。与其他化石相比，牙形刺具有其特有的优点。首先，牙形刺很小，一般小于1mm，易于从小的岩屑中找到完整的化石，这在地质勘探中尤为重要，是大化石所不及的。其次，牙形刺分布广泛，不限于一定的岩相，在古生代和三叠纪的海相地层中几乎均能找到牙形刺。目前，已公认牙形动物是游泳的，很多属种的分布是世界性的，有利于不同相区或大区乃至洲际间地层的对比，这比只限于一定岩相的底栖生物优越得多。底栖生物往往具有强烈的地方色彩，难于进行不同相区、不同大区域间的对比。在欧洲，泥盆系海西相区和莱茵相区的对比，长期得不到解决，直到1977年才根据牙形刺进行了可靠的对比。同样，我国南方泥盆系南丹型与象州型地层的对比；我国泥盆纪与欧洲泥盆纪地层的对比，都是依据牙形刺、竹节石等化石解决的。由于牙形刺分布广泛，对解决没有大化石的所谓“哑”地层的时代，尤为有效。在许多过去被认为没有化石的地层，均找到了牙形刺。再有，牙形刺数量丰富，种类繁多。在1kg灰岩中，最多可找到3万多个个体，仅晚泥盆世就有120多种标准化石，只要找到其中的几个，就可帮助解决地层的时代。特别是在灰岩地层中，更易获取。最后，也是最重要的，牙形刺演化迅速，特征明显。在其漫长的发展历史中，各种类型的牙形刺相继更迭，每一地质时期，都有特定的牙形刺，极有利于地层的划分与对比。它的演化速率比任何同时代的大化石或微体化石都高，具有“标准化石”所要求的特点，因此有人恰当地称牙形刺是地质

历史的“计时器”。由于牙形刺的这些特点，加之处理方法简单，用其确定地层时代是有效的，经济的。近年来，在我国区域地质测量和地质勘探中，许多地层问题都是用牙形刺得到解决的。

目前，国际上正结合层型剖面的研究来确定各纪地层的界线。以泥盆系为例，其顶界、下、中泥盆统和中、上泥盆统的界线，完全是以牙形刺来确定的，仅底界是以笔石、三叶虫和牙形刺三种化石来确定的。当地层研究的精细程度达到几厘米时，也只有用牙形刺这样的微体化石才能解决。目前，国际上只承认了志留纪和泥盆纪的界线和早、中泥盆世的界线，并在捷克斯洛伐克和联邦德国设立了这两个界线的层型剖面的界碑。详细研究我国的牙形刺，在层型剖面上精确地确定纪或世的界线，如能在我国建立几个层型剖面，成为世界性的标准，意义将是重大的。

研究牙形刺的第二方面的意义，是用牙形刺来确定岩石的有机变质程度。Epstein 等 (1977) 根据对牙形刺颜色的研究，确定了牙形刺颜色与岩石变质温度的关系，建立了牙形刺颜色变化指标 CAI (Color Alteration Index)。以门塞尔土壤颜色色谱为准。CAI 值可分为五级：

CAI 值	岩石变质温度
CAI = 1	50—80℃
CAI = 1.5	50—90℃
CAI = 2	60—140℃
CAI = 3	110—200℃
CAI = 4	190—300℃
CAI = 5	300—400℃

可以绘制出一个地区一个时代的 CAI 等值线图，有效地用以确定岩石的有机变质程度，确定油气的未成熟区、成熟区和过成熟区。它比用孢粉、镜质组反射率、干酪根分析来确定岩石有机变质程度的方法更简便、经济、有效。

依牙形刺磷灰石结晶颗粒的大小，同样可以判定岩石的变质

温度。Flajs (1981*) 发现, 牙形刺表面磷灰石结晶颗粒的大小、与岩石变质温度有直接关系:

最大结晶颗粒	岩石变质温度(℃)
>2μm	500℃(?550℃)
1.1—1.7μm(1—2μm)	410℃(400℃左右)
0.6—0.9μm(0.5—1μm)	360℃(350℃左右)
0.4—0.6μm(0.5μm左右)	300℃

它与用 CAI 值确定的岩石变质温度是一致的, 同样是一种有效而经济的手段。牙形刺颜色和结晶颗粒与温度的关系, 是由它所含的有机质和磷灰岩矿物性质决定的, 以碳酸钙为主要骨骼成分的其他化石是不具备这样的特性的。

第三, 牙形刺的研究, 同样在古生物学上具有重要的学术价值。在古生物学中, 几乎没有任何一个门类象牙形刺那样使古生物学家感到迷惑不解, 在现代生物中, 找不到任何一个门类与牙形刺有直接的亲缘关系。一百二十多年来, 对牙形刺的分类地位提出了十八种假说, 但至今还没有任何一个假说能得到公认。虽然, 1983 年在苏格兰发现了牙形动物的软体化石, 并认为牙形动物只能与脊索动物或毛颚动物相比, 但将牙形动物作为一个独立的动物门仍是暂时的。牙形刺的功能, 牙形刺是裸露的牙齿还是由软体包围的内骨骼等重要生物学问题, 仍是未解之谜。

* 手稿, 未刊。

四、形态和构造

(一) 一般形态

牙形刺是一种很小的刺状的微体化石，通常都小于1mm，最大可达5mm。种类繁多，形态多变。按牙形刺的形态和生长模式，习惯地分为简单的，复合的和台形的，或称为单锥型、复合型和台型三大类型，复合牙形刺可能来源于简单牙形刺，台形牙形刺一般来源于复合牙形刺。

单锥型 多数形如牛角或象牙的简单锥状刺体，仅由主齿构成，也可大致的分为基部与主齿二部分。简单牙形刺的代表是 *Drepanodus* 属。两侧对称，上方为逐渐收缩的顶尖，基部膨大，包围深浅、大小不同的穴，称为髓腔或基腔，单锥牙形刺刺体表面光滑，或具有纵向齿肋、齿脊、齿沟、齿线、齿褶等装饰，两侧对称或不对

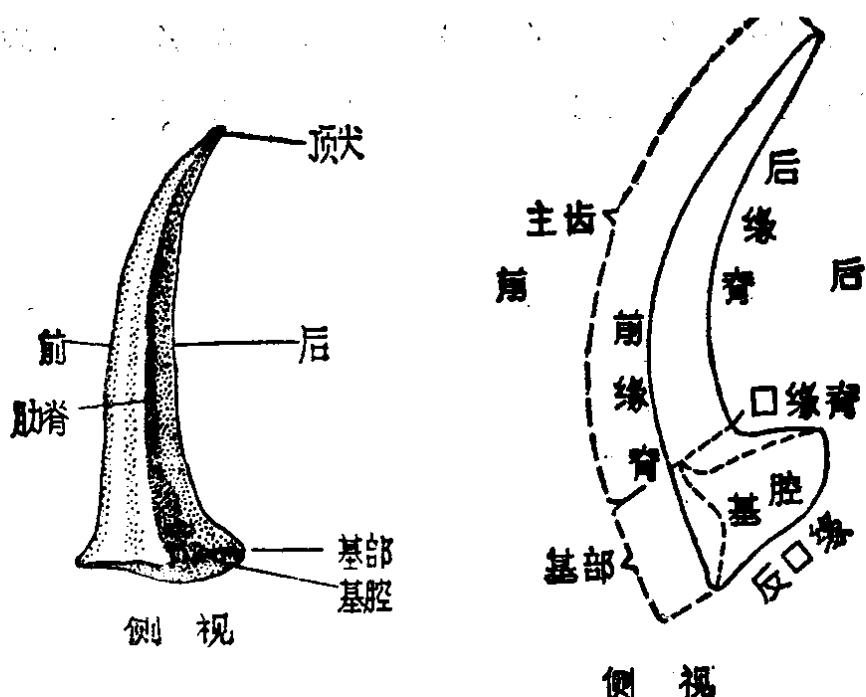


图3 单锥型牙形刺
(据 Hass, 1962, Lindström 1964)。

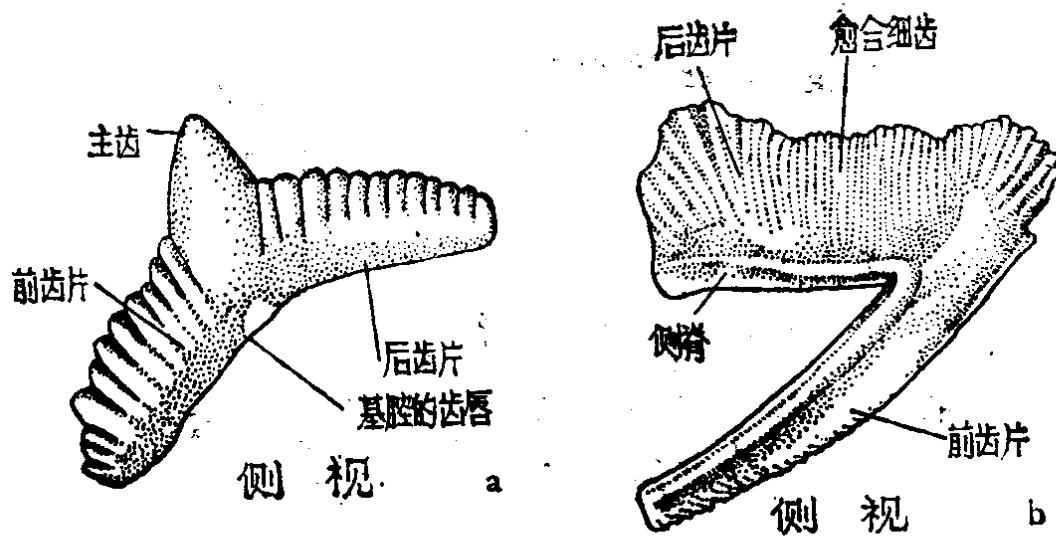


图4 片型牙形刺
 a. *Ozarkodina typica*; b. *Dinodus fragosus*
 (据 Hass, 1962)。

称。基腔的形态大小,主齿断面的形状,是属的主要特征。有时会发现套在基腔内的底锥。

复合型 多数是由于简单牙形刺前后口方缘脊上生有小的细齿而发育来的。大致可分为耙型和片型两类。前者形如梳耙,在细长的骨棒上一般都生有很多大小不等,疏密相异的细齿,中部有长大的主齿,前后为生有细齿的前齿耙和后齿耙,典型的代表为 *Hindeodella*。后者刺体片状,高大于宽,形如锯、犁、铲等;中间为较大的主齿,前后是生有细齿的前齿片和后齿片。细齿分离、密集或愈合。*Ozarkodina*, *Spathognathodus*, *Dinodus* 都是这种类型的代表分子。在一些复合牙形刺中,耙型的和片型是不易区别的,齿耙或齿片的称呼,只能依习惯来定。而有些作者将其统称为齿突或齿肢。

台型 由复合牙形刺演化而来。大部分有较宽平的齿台和片状的前齿片。齿台有齿脊、肋脊、横脊、近脊沟、瘤齿、齿垣、吻脊等构造。反口面有基腔和龙脊,特别小的基腔称为凹窝,通常台型牙形刺有很大的地层价值。*Gondolella*, *Palmatolepis* 和 *Siphonodella* 都是典型的台型牙形刺。