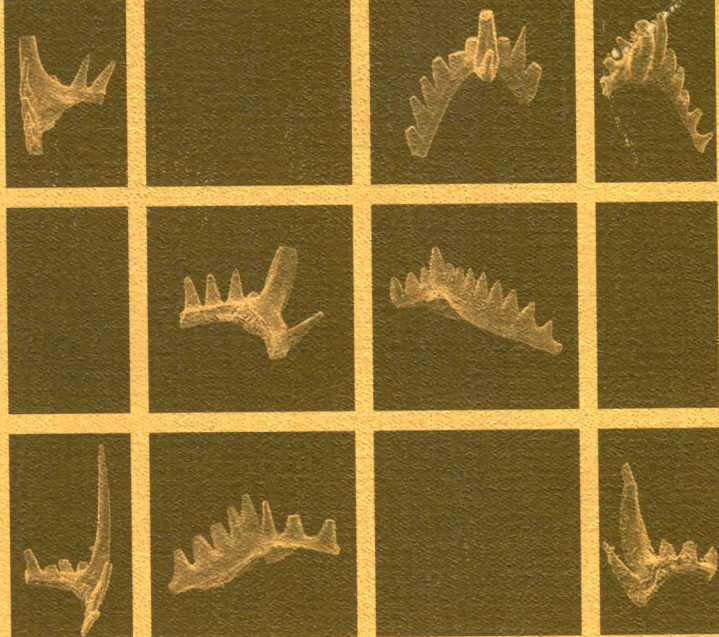


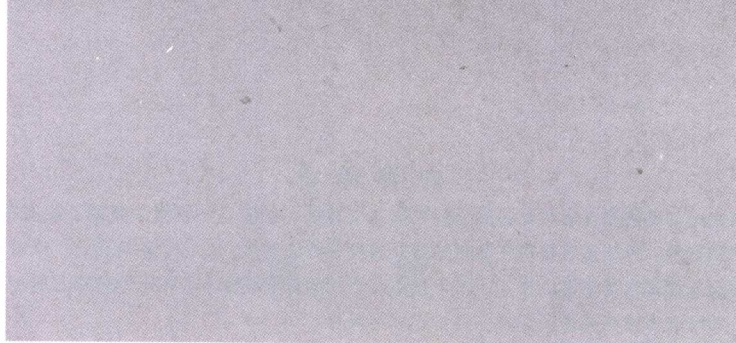


Cambrian and Ordovician Conodonts in China

中国寒武纪和 奥陶纪牙形刺

王志浩 祁玉平 吴荣昌 编著

20141



中国寒武纪和 奥陶纪牙形刺

Cambrian and Ordovician Conodonts in China

王志浩 祁玉平 吴荣昌 编著

资助单位

中华人民共和国科学技术部基础性工作专项 (2006FY120400)

中国科学院知识创新工程方向性项目

国家自然科学基金会



中国科学技术大学出版社

内 容 简 介

本书是我国寒武纪和奥陶纪牙形刺化石部分的首次系统总结,书中全面收集和整理了我国2010年前发表的寒武纪和奥陶纪牙形刺属种,并尽量根据现在最新的器官属种分类法理念,进行了系统厘定、比较和归并;特别是奥陶纪部分,笔者根据牙形刺自然集群的模式,将大量形态不同的牙形刺标本,即不同的形态属种,按其形态、构造特征和产出情况,并结合当前国外最新成果,组合成器官属种。

全书前八部分分别介绍了我国寒武纪和奥陶纪牙形刺化石的研究简史、形态和构造、分类位置、自然集群和器官属种的简介、分类、生物地理区、生物地层(包括牙形刺的分带及对比)和牙形刺的生物多样性;最后部分为中国寒武纪和奥陶纪牙形刺属种的系统描述,共厘定和描述了137属和515种。

本书内容丰富,资料全面和新颖,书中附21幅插图、2张牙形刺化石的分带和对比表,图版184幅。

本书可供科研、生产单位和高等教育部门参考应用。

图书在版编目(CIP)数据

中国寒武纪和奥陶纪牙形刺/王志浩,祁玉平,吴荣昌编著. —合肥:中国科学技术大学出版社,2011.11

ISBN 978-7-312-02832-8

I. 中… II. ①王… ②祁… ③吴… III. ①寒武纪—牙形刺—化石—中国 ②奥陶纪—牙形刺—化石—中国 IV. Q915.819

中国版本图书馆CIP数据核字(2011)第043312号

出版发行 中国科学技术大学出版社

地址:安徽省合肥市金寨路96号,230026

网址: <http://press.ustc.edu.cn>

印 刷 合肥晓星印刷有限责任公司

经 销 全国新华书店

开 本 880mm×1230mm/16

印 张 24.5

插 页 93

字 数 1120 千

版 次 2011年11月第1版

印 次 2011年11月第1次印刷

定 价 120.00 元

前 言

牙形刺 (Conodonts) 是一类早已绝灭的海相微体化石, 也被称为牙形石、牙形虫或牙形类化石。它们个体很小, 一般在 0.2—2mm 之间, 极个别可达 20mm, 由磷灰石组成。牙形刺化石形体小、种类多、特征明显、分布广和演化迅速, 在寒武纪至三叠纪海相生物地层的研究中是最具有权威性和高分辨率的生物门类之一, 因此在地层的精细划分和对比上有极其重要的作用。

自 Pander (1856) 首次发现牙形刺以来, 牙形刺到底是什么一直是牙形刺研究者长期争论的热点问题, 迄今为止, 虽然仍有争论, 但随着越来越多的证据证明, 牙形刺动物很可能是一种脊椎动物的看法为大多数学者所接受, 从而证明脊椎动物的起源可追溯到寒武纪, 即五亿多年前。但其中的原牙形刺类, 则可能与毛颚类有关。

牙形刺广泛分布于从寒武纪至三叠纪的海相地层中, 但本书仅介绍我国寒武纪和奥陶纪的牙形刺, 包括牙形刺的构造和分类, 地层分布与分带, 古生态和古地理分区及牙形刺属种的描述。

自我国东北寒武系崑山组和凤山组首次报道牙形刺以来 (Nogami, 1966, 1967), 特别是在最近的三十多年中, 随着石油地质事业的发展, 经过不少古生物学家的努力, 我国寒武纪和奥陶纪的牙形刺研究得到了很快的发展, 取得了很大的成就, 其中, 以安太庠教授的贡献为最大。为了便于广大学者学习和工作的需要, 对于我国大量的寒武纪和奥陶纪牙形刺成果, 笔者进行了系统的收集和整理, 通过综合分析和重新认识, 编著完成此书供参考。因此, 此书仅是对前人成果的总汇 (见同义名表), 但尽可能地结合当前国内、外最新成果, 对这些属种特别是奥陶纪的牙形刺属种进行修订。当然也不可避免会由于收集资料不全、或有资料但无文字描述和图影不清等因素, 少数或个别属种未被编入, 则请谅解。

——在编写过程中发现, 以前的牙形刺属种描述, 不少是形态属种, 即仅根据个别及少量牙形刺标本的形态不同, 鉴定了不同的形态属种, 但这种方法现已明显不符合目前牙形刺研究的理念, 特别是奥陶纪牙形刺部分。当前, 奥陶纪牙形刺属种描述基本上都采用了器官分类法, 即根据牙形刺自然集群的模式, 把大量的、形态不同的牙形刺标本, 按其形态构造特征和产出情况进行统计、分析和比较, 将几个形态不同的形态属种组合成同一个器官属种。要将这些过去发表过的形态属种用这种方法组合成器官属种, 这是一项十分复杂和烦琐的工作, 需要花费大量的时间和精力。更重要的是, 以前在描述牙形刺时所列举的标本图影仅为一至几个标本的侧影, 很难辨认其整体外形和确定其在器官种中的排列位置。奥陶纪的一个牙形刺器官种大多由六七个不同的形态分子组成, 但在国内多数现有的文献中, 一个种的图影常仅有 1 个或几个标本, 或就算有多个图影, 但也都是具相似形态的同一分子, 与组合一个器官种的要求相差甚远。因此在这种情况下, 笔者也只能尽可能地将它们归入一些器官种的某类组成分子, 或少数则仍只能以形态种来认识。要正确认识一个器官种, 有必要进一步开展野外工作, 采集更多的样品和标本, 详细研究并组合成器官属种。当前笔者已无这种机会和条件去大量采样来验证和组建这些属种, 只能根据现有条件来总结这项工作, 因此不可避免地会发生一些问题或甚至错误。特别是, 那些个别属种, 如前人根据少量标本建立的新属、新种以及仅有模糊图影的老属种, 在无法观察标本和图版比较模糊的情况下, 我们很难对其进行验证和重新组合, 可能没有收入此书, 敬请读者谅解。本书编写过程中难免有疏漏和不当之后处, 敬请批评指正。

笔者感谢沙金庚研究员, 由于他的卓越领导、精心组织和热情鼓励, 才使作者有信心完成这一任务。笔者同时还要衷心感谢张元动、詹仁斌、李越、王成源等研究员和董熙平教授, 在此书的编写过程中他们给予了积极支持和大力帮助。

本书的完成首先得到了中国科学院南京地质古生物研究所的支持和赞助。

本书的研究工作和出版得到中华人民共和国科学技术部基础性工作专项资助基金 (2006FY120400, 120300-5, 2006CB806402)、中国科学院知识创新工程方向性项目 (KZCX2-YW-122, KZCX2-YW-Q05-01) 和国家自然科学基金 (40532009, 40825006) 的资助, 在此致以最诚挚的谢意。

目 录

前言	(i)
第一章 研究简史	(1)
第二章 寒武纪、奥陶纪牙形刺的形态和构造简介	(3)
第一节 外部形态	(3)
第二节 内部显微构造组织学的研究	(7)
第三章 牙形刺动物的分类位置简介	(9)
第四章 牙形刺的自然集群和器官种简介	(11)
第五章 寒武纪、奥陶纪牙形刺的分类	(13)
第六章 寒武纪和奥陶纪牙形刺动物的生物地理区	(17)
第七章 寒武纪、奥陶纪牙形刺生物地层	(19)
第一节 寒武纪牙形刺带的划分	(19)
一、华北、东北地区	(19)
二、华南地区	(21)
三、华北、华南地区牙形刺带的对比	(23)
第二节 奥陶纪牙形刺带的划分	(25)
一、北方地区	(25)
二、华南地区	(28)
三、牙形刺带的对比	(33)
1. 我国南方、北方地区牙形刺带的对比	(33)
2. 我国北方与北美中大陆地区牙形刺带的对比	(33)
3. 我国南方与北大西洋地区牙形刺带的对比	(34)
四、有关奥陶系几条地层界线的说明	(35)
第八章 奥陶纪牙形刺的多样性	(37)
一、湖北宜昌地区	(37)
二、下扬子地区	(39)
第九章 属种描述	(41)
第一节 寒武纪牙形刺	(41)
第二节 奥陶纪牙形刺	(90)
参考文献	(267)
索引	(278)
(一) 拉-汉属种索引	(278)
(二) 汉-拉属种索引	(293)
英文目录及摘要	(310)
图版说明及图版	(324)

第一章 研究简史

上世纪 60 年代, 日本学者 Nogami (1966, 1967) 首先报道了我国山东和辽宁地区寒武系崮山组和凤山组的牙形刺化石, 其主要属有: *Furnishina*, *Hertzina*, *Muellerodus*, *Prosagittodontus*, *Prooneotodus* 和 *Westergaadodina* 等。我国学者对寒武纪和奥陶纪的牙形刺研究则始于上世纪 80 年代初, 当时的北京大学地质系安太庠教授举办了多期“牙形石培训班”, 为来自全国各地石油、地质、高校和科研系统的地质和古生物工作者进行了有关牙形刺化石知识的培训, 为我国培养了一批出色的牙形刺工作者, 这与当时我国石油地质事业的蓬勃发展相关联。与此同时, 根据国内科研生产的迫切需要, 中国科学院南京地质古生物研究所也开辟了牙形刺化石这一新门类的研究, 王成源、王志浩成为这一新门类的开拓者之一。

首先, 安太庠、杨长生 (1980) 发表了“中国华北地区寒武、奥陶系牙形石兼论寒武—奥陶系分界”一文, 次年, 安太庠 (An Taixiang, 1981)、王成源和王志浩 (1981) 分别发表了《中国寒武纪和奥陶纪牙形石生物地层新进展》(Recent progress in Cambrian and Ordovician conodont biostratigraphy of China) 和《中国寒武纪至三叠纪牙形刺序列》等文章。在以后的几年中, An Taixiang (1982)、安太庠和张放等 (1983) 又发表了他们的重要专著, 即《Study on the Cambrian conodonts from North and Northeast China》和《华北及邻区牙形石》, 建立了我国华北、东北地区寒武纪和奥陶纪的牙形刺序列并描述了其中的牙形刺动物群。与此同时, Wang Zhihao (1983, 1985a, 1985b)、裴放和蔡淑华 (1987) 等连续发表了有关我国华北和东北地区寒武纪及奥陶纪牙形刺的研究成果, 发现并补充了新的牙形刺带。

王志浩和罗坤泉 (1984) 首次发表了我国西北地区即“鄂尔多斯地台边缘晚寒武世—奥陶纪牙形刺”, 初步建立了西北地区奥陶纪的牙形刺序列。随后, Chen Junyuan 和 Gong Weili (1986) 对吉林浑江大阳岔寒武—奥陶系界线附近的牙形刺又进行了详细的描述, 并发表了专著。安太庠和郑昭昌 (1990) 又对鄂尔多斯盆地周缘地区奥陶系牙形刺进行了详细的报道, 补充和完善了我国西北地区奥陶纪的牙形刺序列。

在研究我国北方地区寒武系和奥陶系牙形刺的同时, 安太庠等 (1981, 1985)、An Taixiang (1981)、倪世钊 (1981; 1983, 见汪啸风等)、丁连生和安太庠 (1985)、丁连生 (1987)、安太庠 (1987)、陈敏娟和张建华 (1984)、陈敏娟等 (1986)、Dong Xiping (1985)、倪世钊和李志宏 (1987) 等又陆续发表了有关华南地区寒武纪及奥陶纪的牙形刺研究成果, 特别是安太庠 (1987) 的“中国南部早古生代牙形石”专著, 建立了我国南方地区奥陶纪牙形刺的序列并较详细地描述了牙形刺动物群。

总的来说, 当时的成果主要表现在牙形刺的生物地层上, 用来划分和对比地层, 确定地层的时代, 为我国的石油地质勘探事业服务。

到了上世纪 90 年代, 牙形刺的研究仍是与当时的石油地质勘探事业相结合, 除了部分力量仍在华北和华南地区外, 如王成源主编的“下扬子地区牙形刺——生物地层与有机变质成熟度的指标”的专著和 Zhang Jianhua (1993, 1997, 1998a, b, c, d) 等发表的多篇重要文章, 但主要力量移师于西北, 特别是新疆地区塔里木盆地。那时的成果主要有周志毅、陈丕基 (1990), 新疆石油管理局南疆石油勘探公司、滇黔桂石油勘探局石油地质科学研究所 (钟端、郝永祥, 1990), 新疆石油管理局南疆石油勘探公司、江汉石油管理局勘探开发研究院 (张师本、高琴琴, 1991), 赵治信和张桂芝 (1991), 塔里木石油勘探开发指挥部、滇黔桂石油勘探局石油地质科学研究所 (钟端、郝永祥, 1994), 塔里木石油勘探开发指挥部等 (1994) 以及王志浩和周天荣 (1998) 等, 较为详细地建立了我国新疆塔里木地区奥陶纪的牙形刺序列, 并描述了该区的牙形刺动物群。

除与生产相结合的成果外, 为与国际地层研究接轨, 在研究地层界线层型上也做了大量的工作, 出版

了一些重要著作,如 Chen Xu 和 Wang Zhihao (1993), Chen Xu 和 Bergström (主编, 1995), 陈旭等 (1998), Wang Xiaofeng 等 (2005a, b)。详细研究了特马豆克阶与弗洛阶、弗洛阶与大坪阶、大坪阶与达瑞威尔阶及达瑞威尔阶与桑比阶等界线,并争得了达瑞威尔阶和大坪阶底界的两颗“金钉子”和桑比阶底界的“银钉子”。其中, Wang Zhihao 和 Bergström (1995, 1998, 1999), 王志浩和 Bergström (1999) 则补充和细分了华南地区一些奥陶系内阶间界线的牙形刺带。

与此同时,董熙平 (1990, 1993, 1997, 1999) 对我国华南地区的寒武系地层做了大量的研究工作,取得了重大成果,建立了我国南方地区寒武纪的牙形刺序列并详细描述了南方寒武系的牙形刺动物群。

王志浩、Bergström 与 Lane (1996) 还专门发表了有关奥陶纪牙形刺生物地理分区的论文,与此同时,王志浩、Baesemann 等 (1996) 还发表了中国中部和北部奥陶系—三叠系牙形刺的色变指标图。

本世纪初,牙形刺的研究内容仍和上个世纪末相类似,研究成果有赵治信等 (2000), 王志浩和祁玉平 (2001), 董熙平等 (2001), Dong Xiping 等 (2001, 2004, 2005), 董致中和王伟 (2006), 景秀春等 (2007), 吴荣昌和王志浩 (2008) 等。其中最重要的是赵治信等 (2000) 的专著“新疆古生代地层及牙形石”,对新疆奥陶纪的牙形刺研究作出了重要贡献。

值得注意的是,甄勇毅等 (Zhen Yongyi et al.), 在最近几年中发表了多篇有质量的研究成果 (见参考文献)。同样值得注意的,董熙平在寒武系牙形刺的演化、组织学和比较组织学的研究上做了大量工作,作出了重要贡献,单独和合作发表了多篇文章,取得了许多重要成果 (董熙平, 2007; Dong Xiping et al., 2001, 2005; 武桂春、董熙平, 2004; 郭伟等, 2005)。另外,王志浩、吴荣昌 (2007, 2009) 还注意到了奥陶纪牙形刺的多样性,研究了湖北宜昌和下扬子地区奥陶纪牙形刺的生物多样性演变、分异度和生物事件。

我国寒武纪和奥陶纪牙形刺研究史是一部我国地层古生物方面科研生产的发展史和进步史的一个缩影。

第二章 寒武纪、奥陶纪牙形刺的形态和构造简介

第一节 外部形态

牙形刺是一种很小的刺状或齿状的微体化石，一般都在 0.2mm—2mm 之间，种类繁多，形态多变。蒋武（1985）和王成源（1987）对牙形刺的形态构造都曾做了介绍，特别是后者对牙形刺作了更为全面和详细的介绍，这儿仅对寒武纪和奥陶纪的牙形刺部分作一简单的说明。对于寒武纪和奥陶纪的牙形刺，其形态一般也可分为单锥型（simple cone），复合型（compound type）和齿台型（platform type）三大类。

单锥型 单锥型分子主要类型的形态和定向可见图 1 和图 2，它们呈简单的齿锥状，形如牛角，直或后弯，由主齿（cusp）和基部（base）组成。主齿向上端慢慢收缩为一顶尖，基部膨大。基部下方有一个大小、深浅不同的亚锥形的空腔或空洞，称为基腔（basal cavity）。单锥型牙形刺体表面光滑或具有齿脊（carina, costa, keel）、肋脊（carina, costa, keel）、齿沟（furrow, sulcus）、齿线（string, stripes）、齿褶（fold）等装饰，两侧对称或不对称。

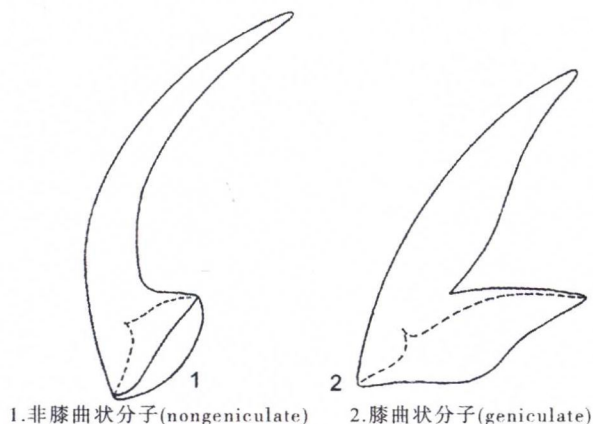


图 1 锥形分子的形状（据 Lindström, 1964）

复合型 大多由单锥型牙形刺的前、后缘或口方缘脊延伸发育、并分化出细齿而来，大致分为齿耙型（bar type）和齿片型（blade type）两大类（图 3—8，图 11—2）。前者形如梳耙，在细长的骨棒上生长数量不等和大小不同的细齿（denticle），其中最大的细齿称主齿，主齿前面的齿耙称前齿耙（anterior bar），主齿后面的齿耙称后齿耙（posterior bar）。后者刺体齿片状，高大于宽，形如锯、犁和铲等，在中间为一较大的主齿，主齿的前、后齿片分别称为前齿片和后齿片（anterior and posterior blade）。细齿分离、密集或愈合，向后倾。有细齿的一边为口方（oral side）或上方（upper side），相对的一边则为反口方（aboral side）或下方（lower side）。主齿下方的空腔称基腔或基底凹腔（basal pty）。

齿台型 由复合型牙形刺向两侧膨大形成大小不等和形态各异的齿台（图 9—11—1），齿台上有齿脊、肋脊（costae）、横脊（carina）、沟（furrow）、槽（trough）和瘤齿（node）等构造。具细齿或瘤齿的一方为口面，相对的另一面则称反口面。反口面有基腔、龙脊（keel）和齿槽等构造。具齿片的一方为前，细齿或主齿一般弯曲，其凸面为前，凹面为后。

上述分类在鉴定和描述牙形刺形态属种时是非常有用的，但在器官属种的确定和描述时常采用 Sweet（1981）的形态分类。Sweet 将牙形刺分为锥形分子（coniform element）、枝形分子（ramiform element）和

梳齿或刷形 (pectiniform element) 分子，每种分子又分不同的形态。

锥形分子 即上述的单锥型分子，又可分膝曲状 (geniculate) 和非膝曲状 (nongeniculate)，其形态可见图 2。

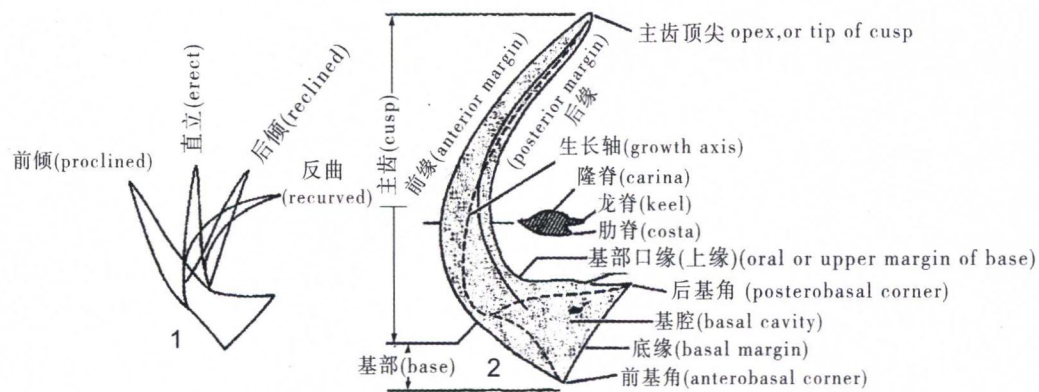


图 2 锥形分子的定向和形态构造 (据 Lindström, 1955)

枝形分子 基本上相当于上述复合型中的齿耙型部分，是由几个齿突 (process) 或齿耙组成，至少一个齿突上有细齿。根据形态变化，又可分为翼状 (alate)、三足状 (tertiopedate)、指掌状 (digyrate)、双羽状 (bipennate)、锄状 (dolablate)、四枝状 (quadriramate) 和多枝状分子 (multiramate)。其构造特征和定向可参见图 3—8。

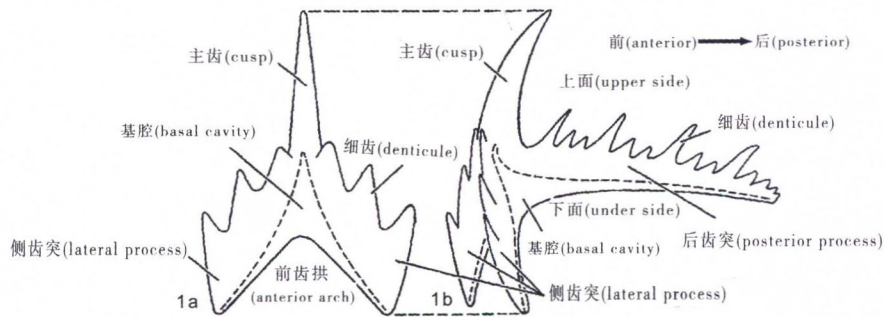


图 3 翼状枝形分子的形态 (据 Sweet, 1981)

1a. 前视 1b. 侧视

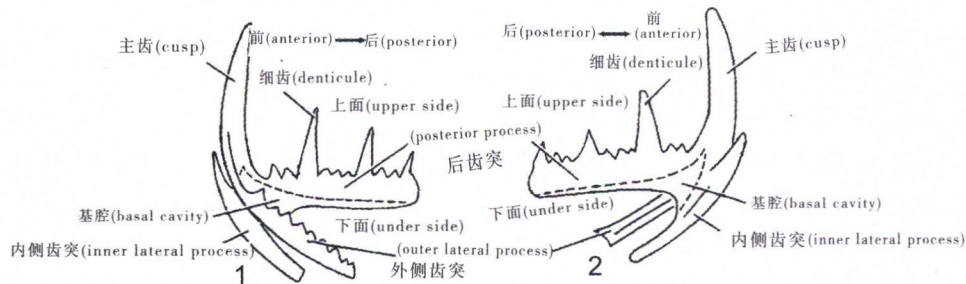


图 4 三脚枝形分子的形态 (据 Sweet, 1981)

1. 外侧视 2. 内侧视

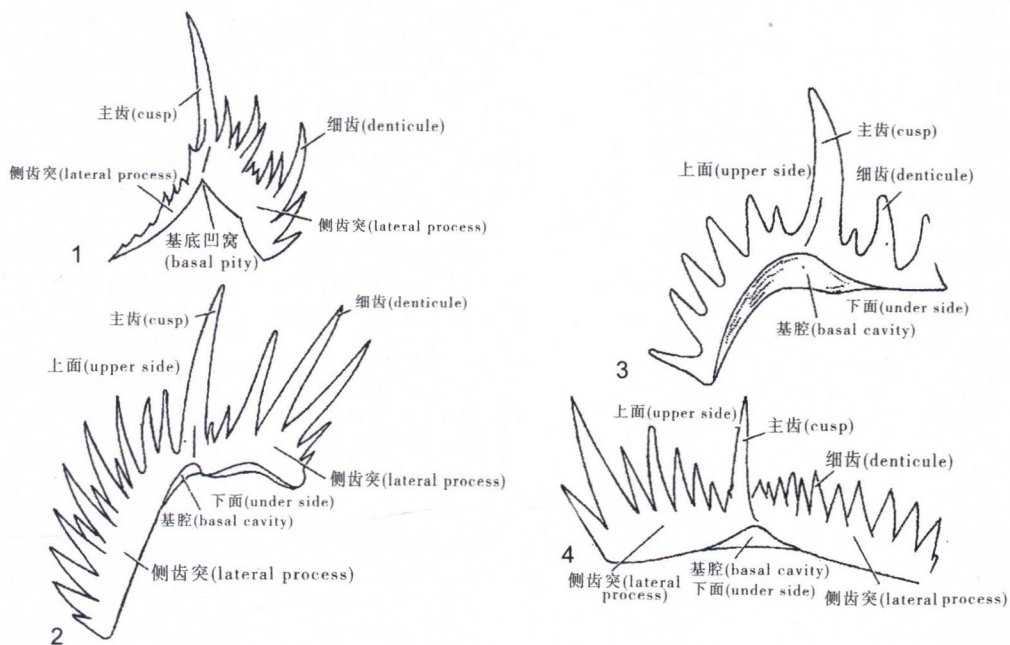


图5 指掌状枝形分子的形态 (据 Sweet, 1981)

1. 前视 2—4. 后视

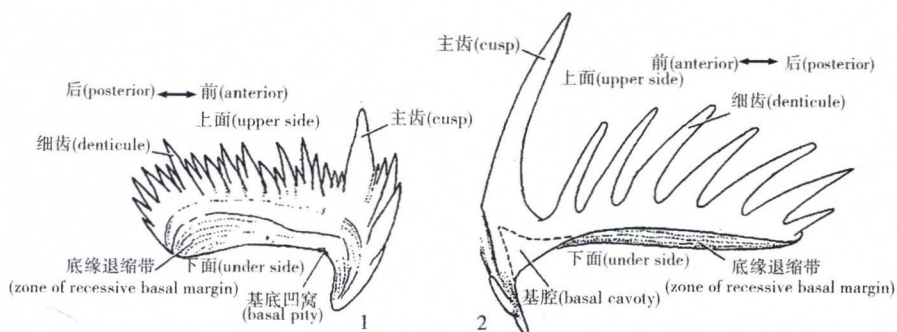


图6 双羽状枝形分子的形态 (据 Sweet, 1981)

1, 2. 内侧视

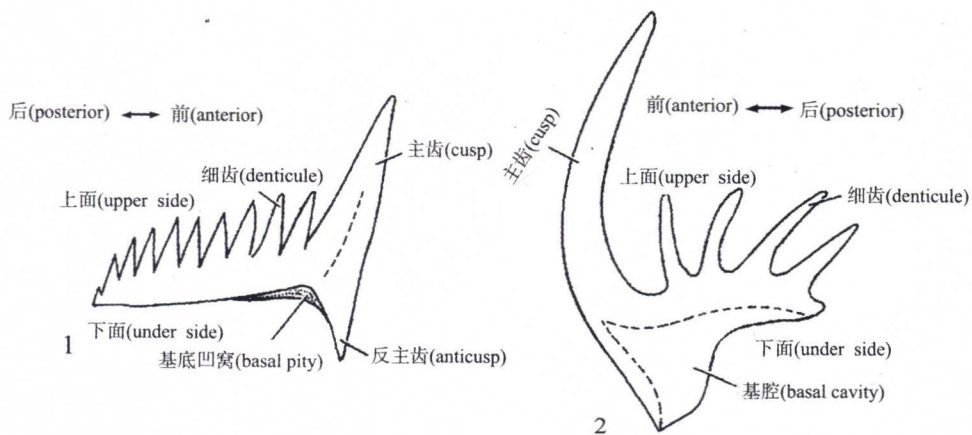


图7 锄状枝形分子的形态 (据 Sweet, 1981)

1, 2. 侧视

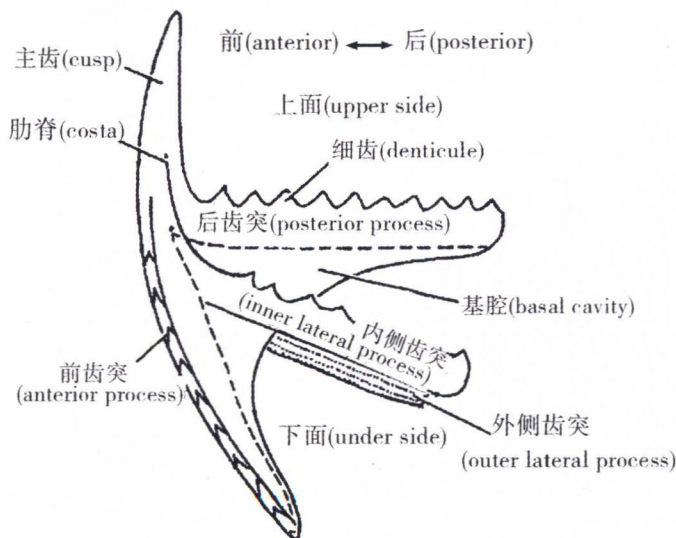


图8 四枝状枝形分子的形态 (据 Sweet, 1981)

梳齿 (刷形) 分子 即齿片型和齿台型牙形刺的总称, 由于其形态复杂多变, 又可分星状 (stellate)、星台状 (stelliplanate)、星舟状 (stelliscaphate)、三突状 (pastinate)、三突台状 (pastiniplanate)、三突舟状 (pastiniscaphate)、梳状 (caminate)、梳台状 (caminiplanate)、梳舟状 (caminiscaphate)、三角状 (angulate)、三角台状 (anguliplanate)、三角舟状 (anguliscaphate)、单片状 (segminate)、单片台状 (segmiplanate) 和单片舟状 (segminiscaphate)。本书仅列出与寒武纪和奥陶纪牙形刺有关的构造类形, 其构造特征和定向可参见图9—11。

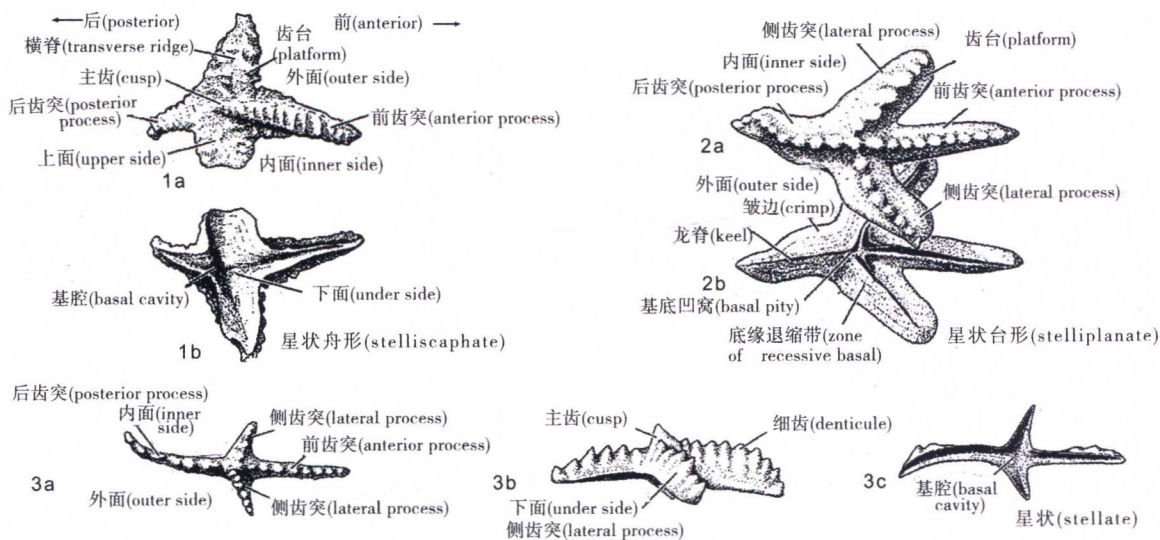


图9 1. 星状舟形分子形态; 2. 星状台形分子形态; 3. 星状刷形分子形态 (据 Sweet, 1981)

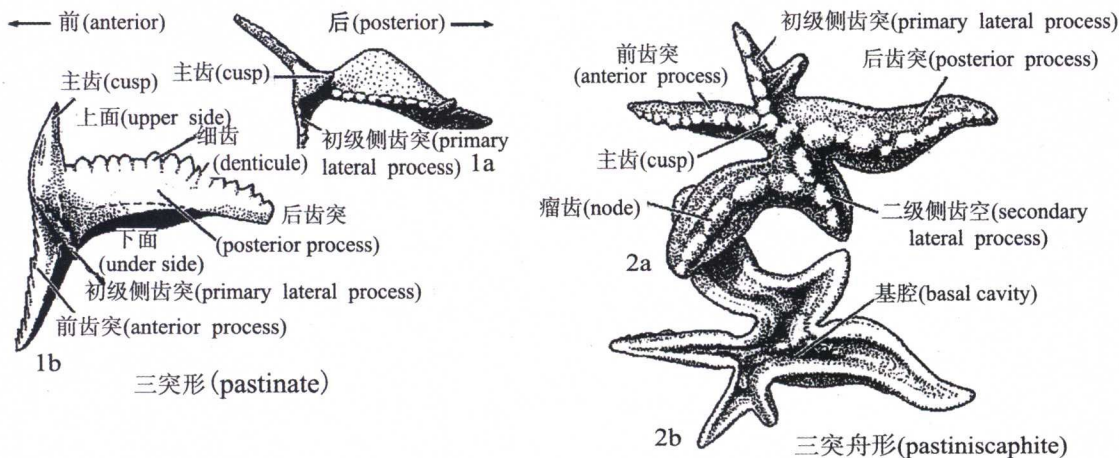


图 10 1. 三突状刷形分子形态; 2a, b. 三突状舟形分子形态
(据 Sweet, 1981)

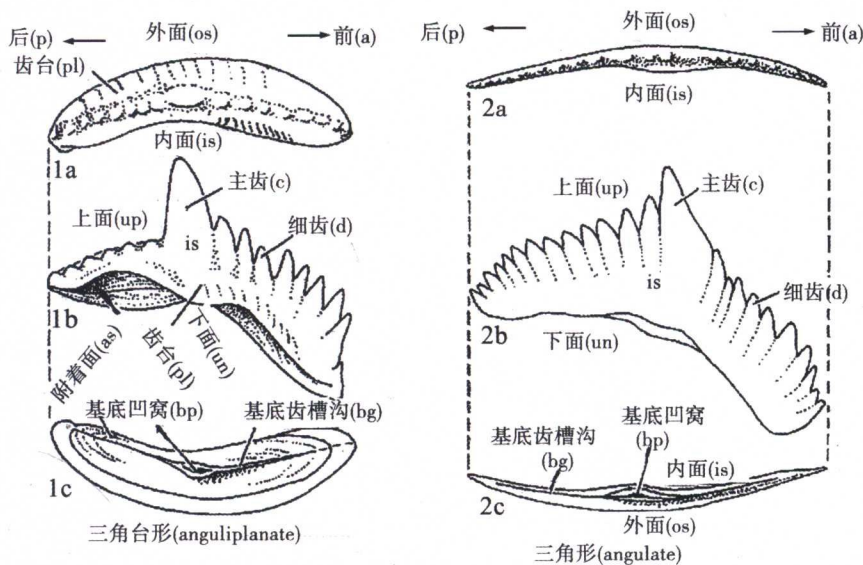


图 11 1. 三角台形分子形态; 2. 三角形分子形态
(据 Sweet, 1981)

第二节 内部显微构造组织学研究

牙形刺个体微小, 但内部构造仍很复杂。一般采用切片和电子扫描观察和研究。研究牙形刺内部显微构造的组织学研究对牙形刺的分类、功能分析和牙形刺的性质具有重要意义, 特别是对寒武纪牙形刺的分类具有特别意义。

在研究牙形刺化石早期, 人们将牙形刺的显微构造分为纤维构造 (fibrous structure) 和层状构造 (lamellar structure), 后来 Hass (1962) 发现, 纤维型牙形刺同样具有层状构造, 同时纤维型与非纤维型之间是过渡的。因而, 牙形刺的基本构造由层状构造即齿层组成。除此之外, 还有白色物质 (white matter) 和基底充填 (basal filling) 等。

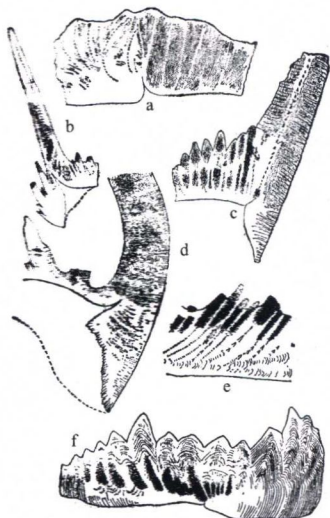


图 12 牙形刺白色物质的构造和分布及细齿的形成
(据 Sweet, 1981)

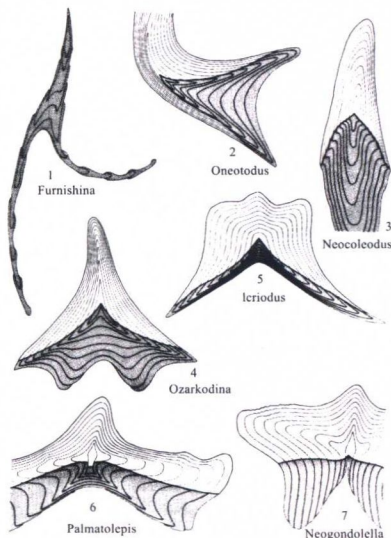


图 13 牙形刺层状构造和底板生长的复原
(据 Sweet, 1981)

层状构造,即齿层是牙形刺的基本构造,它由微细的薄层组成,其最外的齿层为牙形刺的表面。近于平行生长的齿层是离心生长的,在通常情况下,一个齿层的底缘常超出先前形成的齿层的底缘,并形成基腔。因此,在基腔内见到的许多同心状的线纹,即为齿层(lamella)的底缘。根据齿层不同的生长方式,Bengtson (1976)把牙形刺区分为副牙形刺(paraconodonts)、原牙形刺(protoconodonts)和真牙形刺(euconodonts)。这对研究寒武纪和奥陶纪的牙形刺分类具有十分重要的意义。特别是在寒武纪,一些牙形刺化石必需经切片,研究其齿层构造才能进行正确分类。在真牙形刺中,新的齿层附于老的齿层之外,齿层包过老齿层之顶尖,离心向上向外生长。真牙形刺由本体和基部充填组成,其中本体由氟磷灰石组成的齿层构成。在副牙形刺中,新的齿层附于老齿层之外,除在发育早期外,新齿层不连续包过老齿层顶尖,并向基部生长。副牙形刺富含有机质,外面具有有机质层。以上两类牙形刺的最外齿层是牙形刺的最新齿层。在原牙形刺中,主齿大多中空,基腔深,其齿层是内侧增生的,最内的齿层为最新,外面的齿层为老齿层。不同类型牙形刺的微细构造和生长方式可参见图 12, 13 (也可参见王成源, 1987, 图 21—30)。

根据牙形刺产出的层位和生长方式, Bengtson (1976, 1977, 1980), Szaniawski (1987), Szaniawski 和 Bengtson (1993) 等认识到原牙形刺为最古老,经过副牙形刺演化到真牙形刺。

白色物质是一种保存在牙形刺主齿或细齿中白色或乳白色的不成层的磷酸钙物质。Hass (1941) 认为这种物质是由细胞组成,细胞排列紧密,分枝,不规则。白色物质在牙形刺内分布是很有规律的,齿台型牙形刺白色物质含量很少,而主要分布在单锥型和复合型牙形刺中。从晚寒武世至奥陶纪早期的牙形刺白色物质的分布常常几乎占据基腔顶以上的全部齿锥。

基底充填是一种充填在基腔内和反基腔下方的特殊物质,按形态可分为底锥和底板,前者多见于单锥型牙形刺,后者多见于齿台型牙形刺。

我国学者董熙平等对牙形刺的内部构造和组织学的研究做了大量的工作并取得了许多重要成果(董熙平, 2007; Dong Xiping et al., 2001, 2005; 武桂春和董熙平, 2004; 郭伟和董熙平等, 2005), 本书不再重复。

第三章 牙形刺动物的分类位置简介

自 Pander (1856) 提出牙形刺是鱼的牙齿以来, 在这一百多年中, 有关牙形刺是什么一直是牙形刺研究者长期争论的问题之一, 并提出了五花八门的假设。随着一些新的发现和研究的深入, 有两种假设是值得注意的, 它们是:

毛颚类假设 Rietschel (1973) 注意到一些牙形刺的外形与毛颚类捕捉刺十分相似, 牙形刺有与捕捉刺相同的功能。Müller 和 Andres (1976) 也注意到这一点。Szaniawski (1982, 1987, 2002) 根据其发现的原牙形刺齿串和毛颚类动物捕捉刺对比, 认为一些毛颚类的捕捉刺与一些原牙形刺在外形和构造上都十分相似, 很难区分, 它们可能是同类或具有十分密切的亲缘关系 (见图 14—15)。

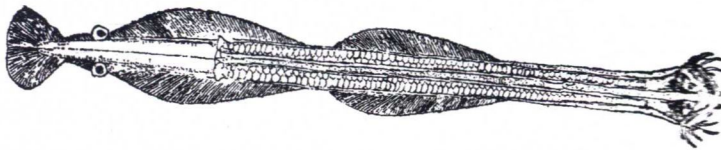


图 14 毛颚类 *Sagitta robusta* Doncaster 的背视
(据王成源, 1987)

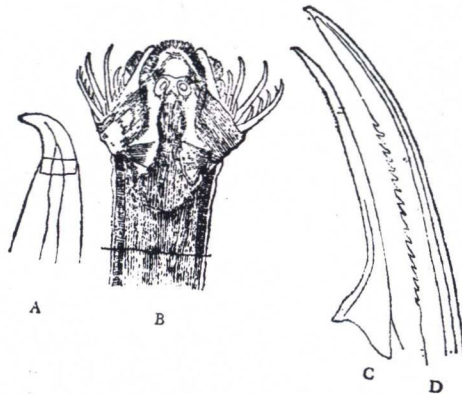


图 15 毛颚类头部背视, 其捕捉刺与牙形刺的对比
(据王成源, 1987)

脊椎动物假设 由于发现了牙形刺软体化石, Briggs 等 (1983), Aldridge 等 (1987), Aldridge (1987), Pridmore 等 (1997), Donoghue 等 (2000) 对牙形刺软体标本进行了软体解剖学和硬体组织学的研究, 并取得重大进展。他们发现了牙形刺动物的眼睛、脊索、神经索、肌肉组织及尾鳍等软组织。他们发现的爱丁堡早石炭世的牙形动物很小, 形似鳗鱼, 长 40—60mm, 宽大多小于 1.8mm, 躯体两侧由一系列 V 字形的肌肉组成, 末端有尾, 背部有一条与躯干长度一致的棒状脊索, 头的两侧有一对被球状软组织包围的眼睛, 牙形刺为头部口中的进食器官 (图 16, 17)。他们确信牙形刺动物是脊椎动物, 但某些原牙形类可能与原始无颌类 (盲鳗鱼类) 有亲缘关系。在国内, 张舜新 (1997) 关于牙形刺和早期脊椎动物也已做了较为详细的介绍, 并提供了一些牙形刺器官再造图 (图 18, 19)。

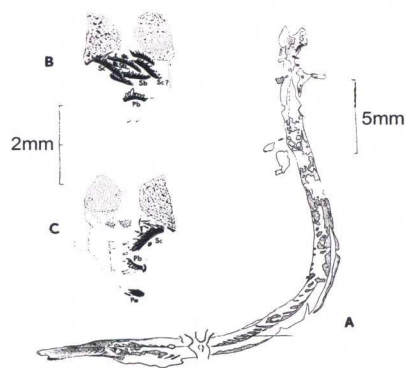


图 16 *Cladognathus* ? cf. *cavusformis* Rhodes, Austin et Druce
牙形刺动物形态
(据 Briggs et al. , 1983; 王成源, 1987)

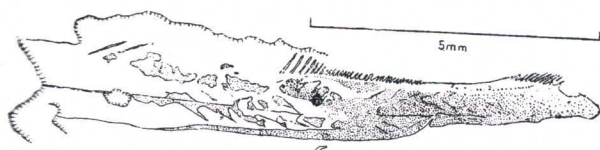


图 17 *Cladognathus* ? cf. *cavusformis* Rhodes, Austin et Druce
牙形刺动物尾部区形态
(据 Briggs et al. , 1983; 王成源, 1987)

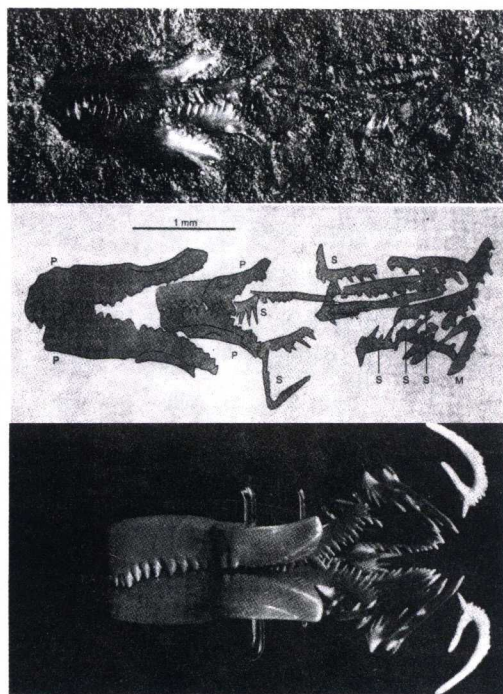


图 18 Ozarkodinid 类牙形刺器官再造
(据 Aldrige et al. , 1995; 张舜新, 1997)

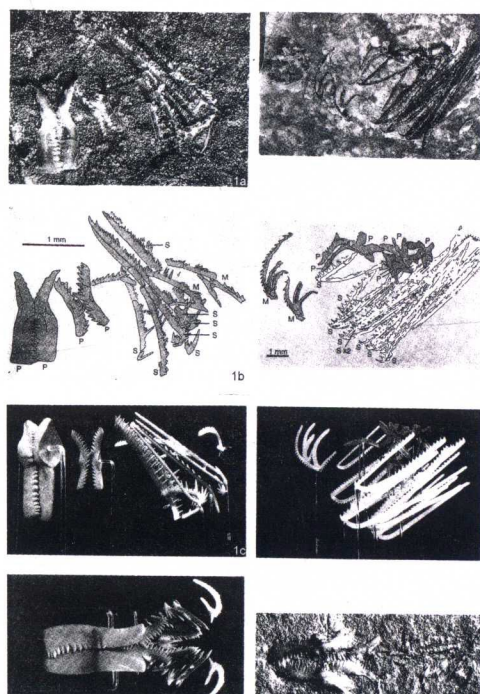


图 19 *Idiognathodus* 和 *Promissum* 属的再造
(据 Aldrige et al. , 1995; 张舜新, 1997)

从目前最新的研究成果来看, 本书作者认为: 寒武纪的原牙形类与毛颚类有亲笔缘关系, 而其他类型的牙形刺为脊椎动物, 并与脊椎动物原始无颌类(盲鳗鱼类)有亲缘关系。

第四章 牙形刺的自然集群和器官种简介

Hinde (1879) 早已认识到, 一个牙形刺动物应由不同形态和种类的牙形刺分子组成, 但当时不为其他学者所认同。后来, Schmidt (1934) 在欧洲、Scott (1934) 在北美的石炭纪黑色页岩中几乎同时发现牙形刺自然集群, 即在一层面上可见到不同属种的牙形刺有规律成对成行排列在一起, 并保留了牙形刺动物硬体的本来状况。以后再经 Rhodes (1952, 1962) 对自然集群 (natural assemblage) 的全面研究, Hinde (1879) 的认识才被大家所接受。自然集群的发现, 对牙形刺的分类极为重要, 它使人们确信, 牙形刺只是牙形刺动物硬体中的一部分, 同一牙形刺动物体内包含了不同的牙形刺形态属种。以分离的、单个牙形刺分子所建立的属种只是人为的形态属种, 只有按自然集群建立的属种才是更接近于生物的自然分类, 称之自然属种。

由于牙形刺以自然集群为方式保存的标本很少, 大部都以分散、杂乱的单个形式出现, 因此人们只能根据自然集群的规律, 按照不同形态分子的一定比率, 将几对或几种分离的牙形刺组合在一起, 作为含牙形刺动物的某种器官, 力求接近自然分类, 用这种方法建立起来的属种称器官属种 (apparatus)。在大量样品分析出牙形刺后, 建立器官属种的主要依据应该考虑: 构成分子的数学比例、各个分子地层时限的相似性和各分子的形态构造特征的一致性。但要指出的是, 除了以自然集群建立的器官属种是可靠的外, 其他器官属种的建立, 由于加进了作者的主观因素, 并非全都是可靠的。

器官属种也可分多分子器官和单分子器官属种。多分子器官指的是有两个以上形态不同的分离牙形刺组成, 它包含自然多分子组合、双分子器官和过渡系列分子等。单分子器官属种指的是只有一种分子可以成对 (左右对称) 组成, 似形态分类, 但可能代表一生物种的整个骨骼部分。另外, 目前, 仍有不少形态属种分子, 在器官属种中没有得到应有的归宿, 只能沿用形式属种这一方式。牙形刺的器官的排列模式可参见图 20。

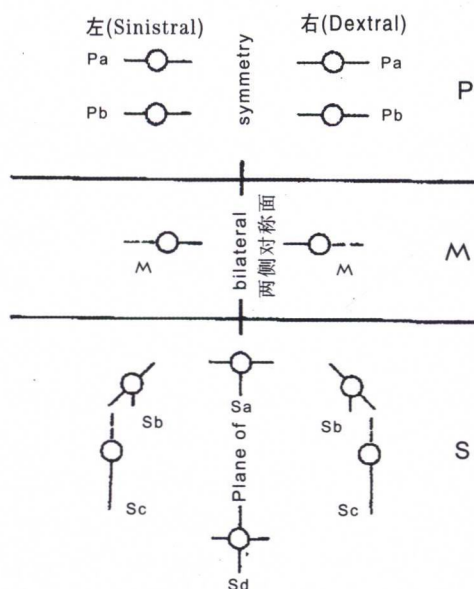


图 20 器官种的排列模式 (据 Sweet, 1981)

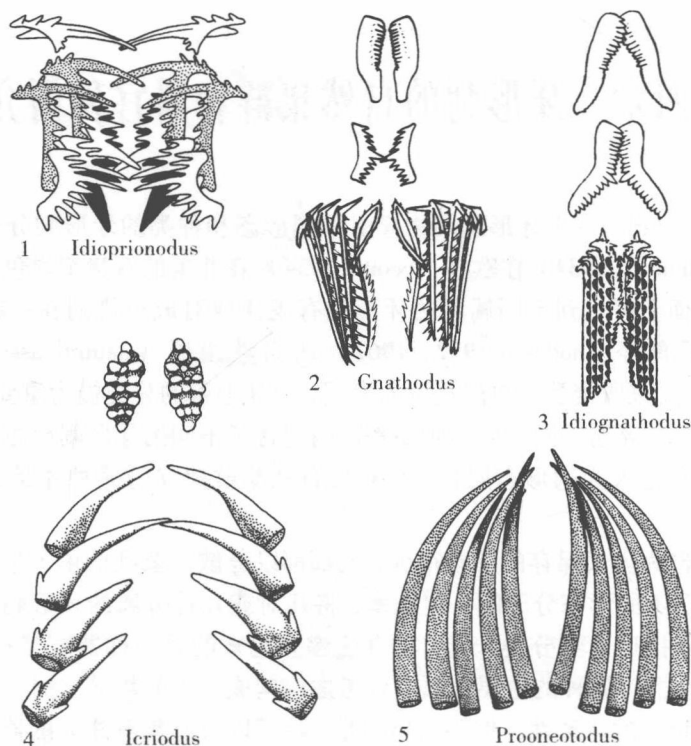


图 21 器官种的再造 (据 Sweet, 1981)

这里还需指出的是,在器官属种的研究中,不同的作者使用的器官分子的代号可能是不同的。目前最常见的用法是用 P 分子、M 分子和 S 分子等来代表各类形态分子在牙形刺器官中的不同位置。齿台状、齿片梳状或已特化的枝形分子,它位于牙形刺器官的前方两侧,可称为 P 分子,这类分子又可分为 Pa 分子和 Pb 分子,Pa 分子靠前,Pb 分子靠后。M 分子为锄形、三角形或犁形,它位于器官中部的两侧。S 分子位于牙形刺器官的后部,为一从对称至不对称的过渡系列。其中 Sa 分子为宽翼状,两侧对称,位于牙刺器官后部的前方中间位置;Sb 分子为指掌状或三脚状;Sc 分子为双羽状或锄形和梳形,有长的后齿突;Sd 分子为四枝形分子。Sb 分子、Sc 分子和 Sd 分子分别位于牙形器官后部的两侧和中间。

除图示的 P 分子、M 分子和 S 分子等用来描述器官属种外,尚有用保留形式属的属名,并在其词干后加 -an 或 -form,用来描述,如 pygodiform 和 haddigodiform 等分子,一些枝形分子则称为 ramiform 分子等。