

进化序列系统学——以二叠纪瓦岗珊瑚类为例

徐桂荣 龚淑云 王永标

(中国地质大学地球科学学院, 武汉 430074)

摘要: 进化序列系统学是古生物学中研究物种间和类别间的系统发育关系为目的的学科, 包括研究物种或类别间的亲缘关系, 并确定它们形成的先后序列. 表型—分支系统学是该系统学的基础. 分支系统学的许多重要概念在该系统学中加入了时间的含义, 例如, 认为最亲近的姐妹种之间的时间间隔不会超过它们母种的生存期. 姐妹群和性状镶嵌分析是进化序列研究的主要方法, 而理解性状镶嵌分布是关键. 这些分析可由计算机程序实现. 以二叠纪瓦岗珊瑚类作为研究进化序列系统学的实例, 该类在特提斯地区广泛分布. 通过对瓦岗珊瑚类的特征分析确定了17个性状用于研究, 并且每一性状确定了几个变化状态. 根据最广布的性状状态、化石记录和个体发生等原则分辨出近祖性状状态, 并根据性状在系统发育中的重要性确定性状分级. 然后, 确定了姐妹群间的关系和物种间的进化序列. 在姐妹群与进化序列分析相互检验中可发现性状退化、平行演化和多向分支等古生物学重要现象, 并分辨出物种的异常顺序. 在检验生物地层学首次出现事件讨论中推测了一些化石首次出现的可能层位.

关键词: 进化序列系统学; 性状镶嵌分布; 二叠纪; 瓦岗珊瑚类.

中图分类号: Q911.1; Q911.5

文献标识码: A

文章编号: 1000-2383(2000)01-0001-10

作者简介: 徐桂荣, 男, 博士导师, 1935年生, 1957年毕业于北京地质学院, 1985~1987年在美国史密森研究院作高级博士后, 现主要从事古生物学、地层学和生物礁的教学和科研工作.

进化序列系统学是古生物学中研究物种间和类别间的系统发育关系为目的的分支学科, 包括两项主要任务: (1) 研究物种或类别间的亲缘关系; (2) 确定它们形成的先后序列. Hennig^[1]对“系统发育关系”概念给出的定义是: 物种B与物种C来源于同一祖先, 而这祖先却不是物种A的祖先, 那么物种B与物种C的关系要比物种A的关系近. 这个定义只概括了上述第一个任务, 而没有包含物种A、B和C形成的先后序列问题.

进化序列系统学与古生物学中的形态分类学的根本区别是, 后者仅从相似性的简单概念出发, 而前者以亲缘程度和进化序列的严格研究为基础. 进化序列系统学不仅研究生物间性状的异同, 更重要的是生物性状状态之间的生成关系, 以及物种发生的先后顺序.

物种形成的序列研究, 长期以来主要根据化石记录, 但当化石层位关系不确定时, 常常缺乏有效的

方法. 现代科学的发展在研究生物分子和基因学中为进化序列学的发展开创了灿烂的前景, 但在古生物学和一般生物学领域内发展进化序列的研究方法仍然有重要意义. 因为物种进化序列的研究是生物进化规律的研究基础, 无论从生物分子学出发, 还是从古生物学或生物学出发都需要有共同的原理和方法.

进化序列系统学是一个复杂的课题, 它不仅仅是个方法问题, 重要的是逻辑理论问题. 达尔文是第一位较全面地提出系统分类学说的学者, 他的学说是以渐变进化理论为基础. 现代生物科学证明, 大的进化框架是渐变进化, 灾变是进化中的插曲, 这是无可争辩的事实; 但物种间的进化有渐变和突变, 而且以突变最为常见. 突变的幅度大小是进化序列系统学关注的问题之一. Simpson^[2]和 Mayr^[3]长期主张进化系统学, 但缺乏有效的方法. 20世纪50~60年代 Hennig^[1]的分支系统学, 曾在生物科学家中引起广泛的反响, 但 Mayr^[3]曾指出分支系统学在一些概念上有缺陷, 其中主要是忽略进化事实和系统发育. 在过去几十年中, 生物分类的系统学有许多创见. 随着逻辑理论的深化, 学者们提出许多改进的方法, 其

中主要的进展是把数值系统学、分支系统学和进化系统学结合起来,成为一种趋向^[4-6]。

1 表型—分支系统学

表型—分支系统学在概念上和方法上吸取了数值系统学、分支系统学和进化系统学三者的优点,摒弃它们的缺点。正如 Ashlock^[4]指出的,各种系统学之间的调和,只能导致混乱。表型—分支系统学不是各系统学之间的简单调和,而是建立在正确的逻辑理论体系上的。这个体系的要点是:

(1)生物性状和性状状态。生物的性状和性状状态可划分为近祖和衍生两类,近祖性状又因距原始祖先的遥远程度不同而分为原近祖性状和后近祖性状;衍生性状常可分为近裔共性和自体衍生性状。亲缘密切的后代,其衍生性状的相似程度高;近祖共性不能确定亲缘关系,因为具有近祖共性的类群只意味着有共同的祖先,但这祖先在哪一代不能确定,可能很远,也可能很近。只有近裔共性才是亲缘关系的标志。

(2)祖裔关系。祖先性状和后裔性状是相对的概念。某一物种的一个祖先性状在其祖先种中可能是衍生性状,而且,一物种中的近裔共性在另一种中可以是自体近裔性状。

祖裔关系的信息一般来自化石和个体发生的研究。另一个重要的标准是性状的分布,即一广布的性状常是祖先性状。把这三项标准结合起来就能清楚地确定祖先性状和衍生性状。

(3)单系类群。表型是生物演化的结果,在某种程度上反映亲缘关系,但它不能提供祖裔关系,用表型方法确定的类群一般是混合群,包含有复系和并系类群。表型类似性可由平行演化、趋同、近祖共性和近裔共性所组成。

单系类群只能通过能有效地表现密切亲缘关系的近裔共性来认识,这是分支系统学的基本观点。由于各个生物性状在演化历史上的意义不同,在研究单系类群时不能等量齐观。因此对性状分级在确定单系类群时是重要的,这一点被分支系统学所忽略。在演化意义中具较高等级的性状经常比低等级的性状有更多的信息。

姐妹群是通过加权的近裔共性识别的。由于易变的衍生性状会导致分类的混乱,按性状等级加权是必要的。生物的系统学在每一地质时期应是一致

的。姐妹群可以通过研究一时间面的谱系系统来识别。但这里必须强调生物演化一般是立体关系。成种分支一般是多向的,二分支是一个特例。

这些观点是表型—分支系统学的主要观点^[5,6],也是进化序列系统学的基本理论,但走到这里只完成第一步,即只确定种间和姐妹群之间的亲缘关系。第二步证明种间和姐妹群间的演化序列将在下面讨论。

2 进化序列系统学的概念和方法

进化序列的正确表达是生物系统学家梦寐以求的。大类别之间的进化序列,主要根据化石记录。对于物种间进化序列,单从化石记录只能提供较少的信息。

分支系统学基于姐妹群关系和性状极向,可推测未见记录的化石祖先,也可推测衍生的后代,这是这种系统学的预见性的表现之一。但是物种进化中方向性和随机性是相等的,根据性状极向的推测,失败的机率很高。

2.1 一些重要概念

许多分支系统学的概念,在进化系统学中有不同的或深化的含义。

近裔共性 不同物种间的相同衍生性状称为近裔共性。最亲近物种间的近裔共性来自同一母体。

自体近裔性状 区别不同种的近裔性状,或称衍生异征。自体近裔性状是从母体经性状变异而来。

姐妹群 是具有共同祖先的单系群,判断姐妹群的原则只能是近裔共性,近祖共性不能确定姐妹群。根据隔离异域成种的原理,同一个姐妹群中各物种的形成一般是有先后的,但姐妹群中不同种的时间间隔不会太长。最亲近的姐妹种的间隔不会超过一个物种的世代。这是进化系统学的原理之一。

近裔共性与衍生异征的关系 在确定姐妹群时研究近裔共性与衍生异征的关系十分重要。近裔共性来自同一母体,自体近裔性状是新种形成时出现的,随后的变异会出现更多的衍生异征。如果两物种间的近裔共性产生在衍生异征之前,这两物种应是姐妹群;相反,如果两物种间的近裔共性产生在衍生异征之后,这两物种不是姐妹群,而是性状趋同或平行演化的结果。这是进化系统学的原理之二。

性状极向 一种性状因变异有多种状态,而状态的产生也有先后顺序。性状状态的先后顺序称为



图 1 性状镶嵌分布和物种序列

Fig. 1 Character mosaic distribution and species sequence

a. 性状镶嵌的图解; b. 已知物种从假设的祖先种分裂的顺序. 以瓦岗珊瑚类的 3 个化石种 ($Wku = W. kueichowense$ Huang, 1932; $Wwe = W. wenchengense$ Huang, 1932; $Wvm = W. virgalense mongoliense$ Grabau, 1931) 之间的性状关系为例. 1. 衍生性状状态; 2. 祖征. 箭头表示镶嵌关系, 左侧代码为瓦岗珊瑚类的各种性状, 其含义见表 1, 性状的上标代表性状分级. 图内的数字为性状状态编号. t_1, t_2, t_3 为时间点

性状的极向. 确定极向的方法是首先确定性状的近祖状态, 近祖状态和其他衍生状态的顺序可根据化石记录、个体发生律来研究. 因物种性状状态变化错综复杂, 性状极向不能作为物种进化序列的充分根据.

性状镶嵌分布 理解性状镶嵌分布是进化序列系统学的关键. Hennig^[1]在叙述性状镶嵌时指出: 在姐妹群中, 总可以找出一个或多个性状在一物种中比另一物种中原始, 同时可以找出其他一个或多个性状在后一物种中比前一物种中原始. 这就是性状的镶嵌分布 (图 1a). 性状镶嵌的事实在生物界是普遍存在, 这早已被生物学家所公认.

图 1a 表明 Wwe 和 Wvm 两种有 5 个近裔共性, 组成一个姐妹群, 它们与种 Wku 之间有 4 个近裔共性. 显然 Wwe 和 Wvm 之间的亲近程度大于与种 Wku 的亲近度. 性状 AZ 和 SN 在种 Wvm 中出现状态 2 和 0, 在种 Wwe 中都为祖征; 同时性状 FS 在种 Wvm 中为祖征, 在种 Wwe 中出现状态 1. 这就是性状镶嵌. 种 Wwe 与种 Wku 在性状 AZ 和 WZ 之间也呈现镶嵌的情况.

这种镶嵌带来什么信息呢? Hennig^[1]曾指出: 镶嵌分布包含物种在不同时间从共同祖先演化顺序

的可靠资料. Mayr^[3]曾指出: 分支分类学家至今未能解决由镶嵌进化引起的困难. 虽然当时 Hennig^[1]并没有解决由性状镶嵌推断出生物物种间的进化顺序, 但他的这个认识是十分正确的, 是超前的贡献; 因此, 这个理论成为进化序列系统学的基础.

2.2 从性状镶嵌确定物种进化序列

姐妹群中物种间性状的镶嵌, 是从共同祖先演变而来的结果, 即各物种中的衍生异征或自体近裔性状是从祖先种变化而来, 衍生异征的多少成为远离祖先种的量度. 这是进化系统学的原理之三.

如图 1b 所示, 种 Wwe 与假设的祖先种比较有 1 个自体近裔性状 (1c), 种 Wvm 与假设的祖先种比较有 2 个自体近裔性状 (2c).

若从种间差异程度考虑, 种 Wwe 与种 Wvm 有 3 个性状的距离. 若假设从祖先状态到衍生状态每一性状的变化需 1 单位时间, 则从祖先种到种 Wwe 需 1 单位时间, 从祖先种到种 Wvm 需 2 单位时间, 因此, 种 Wwe 的形成早于种 Wvm 约 1 单位时间. 这样物种间的进化序列就自然确定了.

由性状镶嵌确定物种进化顺序的前提条件是在一个单系群中的物种, 所以姐妹群的研究是必须先于性状镶嵌的研究.

2.3 进化序列的时间关系

关于姐妹群发生的序列, 可能有混淆的时间概念, 如 Hennig^[1]所指出的, 可以有 3 种时间的选择 (图 1a): (1) 与其他姐妹群分离的时间 (t_1); (2) 典型性状出现之时 (t_2); (3) 姐妹群中所有现生种的最后一个共同祖先 (t_3).

本文以 t_3 作为序列计算的标准. 据异地隔离成种的理论, 一个新种离开母种发生变异是需要时间的, 而且每物种都有或长或短的生存期, 后裔种是从祖先种的生存期期间分离形成的, 所以后裔种形成序列是相对以最后一个共同祖先的形成时间而言.

2.4 性状的异级性

许多学者曾指出生物不同性状在进化重要性和所需时间上是有差异的. 有些易变性状突变速度较快, 可以几个性状同时变易, 有些性状变化较慢. 一般来说重要的性状在进化上需要更多的时间. 重要的性状在姐妹群的确定中必须优先考虑. 性状的重要性必须根据性状在系统发育中的位置来确定.

性状分级后, 在计算物种序列时作加权处理. 变化缓慢的性状加权代表多个时间单位; 变化迅速的性状可代表一个甚至小于一个时间单位.

3 二叠纪瓦岗珊瑚类的进化序列系统学

我们在研究湘西北二叠纪珊瑚礁时^[7],详细研究了已发表的瓦岗珊瑚类属种,搜集了该类 80 多种的资料,根据湘西北二叠纪珊瑚礁的化石标本描述了 4 个新种^[8].其中 71 种描述资料完整,用作进化序列系统分析.

3.1 瓦岗珊瑚类的定义和研究沿革

二叠纪瓦岗珊瑚类在特提斯地区(尤其在华南)广泛分布,正式发表的这类珊瑚种已超过 80 多种,其中 60 多种发现于华南.该类研究早期可追溯到 Hayasaka^[9],他把属 *Waagenella* Hayasaka et Yabe, 1915,修改命名为 *Waagenophyllum*.该属后来被分为 4 个亚属^[10]:*Waagenophyllum*,*Liangshanophyllum*,*Huayunophyllum* 和 *Chaoiphyllum*.Minato 等^[10]描述这一类的总体特征是“丛状复体,具球鳞板和长鳞板,斜横板和平横板,以及中柱,无三级以上的隔壁”.*Liangshanophyllum* 是 1949 年 Tseng^[11]建立的亚属,亚属型为 *L. lui* Tseng, 1949.按照他的描述该亚属特征为“具比较简单中柱,强烈分异的中板,宽的横板带,以及有时具有四级隔壁”.1950 年 Wang^[12]建立瓦岗珊瑚科(*Waagenophyllidae* Wang, 1950).1959 年 Tseng^[13]又建立了另一个亚属 *Huayunophyllum*,以 *H. aequitabulatum* Tseng, 1959 为亚属型.该亚属的定义:“树枝状复体,具明显的横板带和鳞板带,再生的假中柱,对隔壁延长并形成中板”.第四个亚属 *Chaoiphyllum* 是由 Minato 等^[10]提出的,他们以黄汲清未命名的标本作为全型命名新种 *C. chaoi* Minato et Kato 1965,并以此种作为该亚属的属型.他们指出该亚属“具很松散或双叶状的轴部构造,隔壁薄,次级隔壁长达一级隔壁的 2/3,有发育良好的球鳞板和大的长鳞板以及斜横板,在近外壁处局部有 lonsdaleoid 型的鳞板”.

此后,某些学者把 *Liangshanophyllum* 和 *Huayunophyllum* 作为独立的属对待,如吴望始、俞昌明等、赵嘉明、俞建章等、王鸿祯等.另一些学者仍沿用为亚属,如 Hill, Stevens.

其他相近的属如 *Pseudohuangia* Minato et Kato, 1965 和 *Aridophyllum* Zhao, 1976, 未包括本文讨论的范围内.

3.2 瓦岗珊瑚类的性状分析

瓦岗珊瑚类成年期的共同特征包括:复体丛状,有球鳞板和长鳞板,斜横板和平横板,中柱;隔壁两级(一级和次级),无三级隔壁.根据这些共同特征,可以认为它们具有共同的祖先.这些近裔共性把该珊瑚类的所有成员联合成为单系,显然二叠纪瓦岗珊瑚类不是全系,因为它们来自石炭纪的同一珊瑚类.

包括上述共同特征在内的 17 个性状,用作讨论二叠纪瓦岗珊瑚类的亲缘关系和物种进化序列.每一性状确定几个变化状态,以数字编号(表 1).有 4 类性状,第一类性状只有两种变化状态,即有-无或发育-不发育(0,1);如长鳞板(ED)、斜横板(CT)、内壁(IW)和朗斯达型鳞板(LD).第二类性状,以形态变化为主;如中柱(AS)、外壁(WZ)、隔壁特征(FS).第三类,以有-无或发育-不发育和形态两者结合表达;如中板(MP)、中柱壁(CW)、平横板(NT).第四类,可以定量或相对定量地表示其性状状态变化,如珊瑚个体大小(CZ)、中柱相对直径(AZ)、轴斜板(AT)、隔壁数目(SN)、一级隔壁(LS)、次级隔壁(RM)、球鳞板(GD).第一、二类性状常常被用作划分属和亚属的基本特征^[10-14],例如,简单的中柱被作为亚属 *Liangshanophyllum* 的主要关键特征.第三、四类性状有 3~5 个变化性状状态,经常用作鉴定种的依据.

本文采用国内普遍承认的 4 个阶,即栖霞阶、茅口阶、吴家坪阶和长兴阶,对 71 个化石种(包括湘西北 4 个新种)^[7,8]作原始数据矩阵的整理.

3.3 近祖性状状态的确定

分布广的性状状态是近祖状态,这是一般公认的习见性标准^[7,8,15],可以通过每一性状在各物种中出现的次数来推断.瓦岗珊瑚类分布较广的各性状状态统计如表 2.各阶中物种的数目为:栖霞阶 15 种;茅口阶 23 种;吴家坪阶 40 种;长兴阶 25 种.累计 103 种.取 >60% 作为广布的近祖性状状态,则有性状状态 CZ1, MP1, AT2, CW0, SN1, LS1, RM1, FS0, GD0, ED1, CT1, WZ0, IW0, LD0.

在根据广布性初步确定近祖性状状态的基础上,通过化石记录和个体发生所表明的性状演化来检验这些祖征.

从慈利珊瑚礁中个体发生的化石记录说明^[8],幼体 6 个原生隔壁,在主隔壁与侧隔壁和侧隔壁与对侧隔壁之间,组成 4 个一级隔壁生长区.每区常插入 3~5 个一级隔壁,而次级隔壁插入在一级隔壁之

表 1 二叠纪瓦岗珊瑚类性状的代码和变化性状的代号
Table 1 Codes of characters and character states of Permian Waagenophylloid corals

性状和代码	变化状态和代号	性状和代码	变化状态和代号
珊瑚个体大小(CZ)	0=珊瑚个体直径小于 4 mm 1=珊瑚个体直径为 4~7 mm 2=珊瑚个体直径为 7~10 mm 3=珊瑚个体直径为大于 10 mm	隔壁数目(SN)	3=隔壁数目多于 36×2
		一级隔壁(LS)	0=一级隔壁远离中柱 1=一级隔壁延伸近中柱 2=一级隔壁连接中柱
中柱形态(AS)	0=中柱很简单或无中柱 1=中柱简单或不规则 2=中柱圆且规则 3=中柱紧密,圆形 4=中柱蛛网状并呈多角形	次级隔壁(RM)	0=次级隔壁相对长度小于一级隔壁的 1/3 1=次级隔壁相对长度为一级隔壁的 1/2 2=次级隔壁相对长度大于一级隔壁的 2/3
		隔壁特征(FS)	0=隔壁薄或近外壁处加厚 1=隔壁加厚 2=一级隔壁加厚,二级隔壁薄呈波状 3=隔壁具侧边
中柱相对直径(AZ)	0=中柱相对直径小于珊瑚个体直径的 1/5 1=中柱相对直径为珊瑚个体直径的 1/4~1/5 2=中柱相对直径大于珊瑚个体直径的 1/3	球鳞板(GD)	0=球鳞板有 1 或 2 排 1=球鳞板有 3~4 排
中板(MP)	0=中板缺 1=中板存在但不明显 2=中板明显且常加厚	长鳞板(ED)	0=长鳞板不发育 1=长鳞板发育良好
		斜横板(CT)	0=斜横板不发育 1=斜横板发育良好
轴斜板(AT)	0=轴斜板缺失 1=横切面上轴斜板出现 1~2 圈 2=横切面上轴斜板出现 3~4 圈 3=横切面上轴斜板出现 5~6 圈 4=横切面上轴斜板出现 7 圈以上	平横板(NT)	0=平横板缺 1=平横板很窄 2=平横板很发育
		外壁(WZ)	0=外壁薄 1=外壁具加厚
中柱壁(CW)	0=中柱壁缺失 1=中柱壁薄 2=中柱壁厚	内壁(IW)	0=无内壁 1=有内壁
隔壁数目(SN)	0=隔壁数目小于 19×2 1=隔壁数目为(20~28)×2 2=隔壁数目为(29~35)×2	朗氏鳞板(LD)	0=无朗氏鳞板 1=局部有朗氏鳞板

表 2 计算各阶中出现次数最多的性状状态
Table 2 Counting character states with the highest occurrence ratio in each Permian stage

阶	CZ1	AS1	AZ2	MP1	AT2	CW0	SN1	LS1	RM1	FS0	GD0	ED1	CT1	NT0	WZ0	IW0	LD0
长兴	16	13	11	18	16	16	17	25	16	21	17	19	22	13	20	25	25
吴家坪	28	23	14	23	28	27	26	38	27	30	26	27	24	12	32	35	40
茅口	12	8	13	14	14	13	12	20	12	17	13	14	16	10	17	22	21
栖霞	9	6	6	12	10	12	11	14	8	12	12	5	9	6	14	15	15
总计	65	50	44	67	68	68	66	97	63	80	68	65	71	41	83	97	101
所占比例/%	63	48	42	64	65	65	63	93	61	77	66	63	68	39	80	93	97

间. 正常发育的个体隔壁数目应为 $(18\sim26)\times2$; 而对隔壁和对侧隔壁之间常有 1 个隔壁插入, 证明祖先的隔壁数目通常为 $(20\sim28)\times2$ 个(SN1). 一般认为中柱是由隔壁延伸到中心演化形成的, 其祖征应为 LS2, 虽然 LS1 极为广布. 幼体的中板厚, 所以中板的近祖性状状态应为 MP2, 中板不发育是该类的近裔性状状态. LS 和 MP 这两个性状的近祖状态与统计的广布性不一致. 由于二叠纪以前该类已有长期发展, 说明广布性原则由于化石时限的限制, 常有局限性, 个体发生研究的检验是十分必要的.

该类珊瑚是以中柱很简单为共同特征, 较复杂的中柱是后期的产物, 其祖征应为 AS0, 中柱也是从小到大演变的, 其祖征应为 AZ0, 一般珊瑚生长发育依靠平横板抬升, 所以平横板发育(NT2)是祖征. 因此该类祖先特征, 除丛状复体(包括枝丛状和筌枝丛状)外, 可综合如下: 其个体横断面直径在 4~7 mm(CZ1), 中柱简单(AS0), 中柱直径小(AZ0), 中板发育(MP2), 横切面上轴斜板 3~4 圈(AT2), 无中柱壁(CW0), 隔壁数目为 $(20\sim28)\times2$ (SN1), 一级隔壁长度与中柱相连(LS2), 次级隔壁长度约

为一级隔壁的 1/2(RM1), 隔壁薄(FS0), 球鳞板 1~2 排(GD0), 长鳞板发育(ED1), 斜板发育(CT1), 平横板发育(NT2), 外壁薄(WZ0), 内壁无(IW0), 无朗氏鳞板(LD0)。

3.4 性状的异级分析

以个体发生和化石记录资料作为重要依据确定祖征和衍生性状后, 为了从进化系统学的观点确定姐妹群, 一个重要的步骤是对各种性状在系统发育中的重要性进行分级, 根据性状重要程度作加权处理, 可更真实地反映物种间的亲近程度。

本文把长鳞板(ED)、斜横板(CT)、内壁(IW)、朗氏鳞板(LD)作为一级性状, 这些性状是鉴定属和亚属的重要特征。中柱形态(AS)、外壁(WZ)、隔壁特征(FS)作为二级性状, 这些特征一般在亚属和种内很少变化。中板(MP)、中柱壁(CW)、平横板(NT)作为三级性状, 这些性状常用作种的特征。个体大小(CZ)、中柱相对大小(AZ)、轴斜板(AT)、隔壁数目(SN)、主隔壁与中柱关系(LS)、次级隔壁相对长度(RM)、球鳞板(GD)作为 4 级性状, 它们常用作种的特征但容易发生变化。

一级的性状是演化特定阶段出现的特征。早期的鳞板, 一般是球鳞板, 而长鳞板和朗氏鳞板是演化阶段的产物; 内壁是横板密集形成的, 斜横板是平横板的变形, 都是后期的产物。二级性状是稳定的容易鉴定的特征。其他性状易变, 尤其是第四级性状变化

频率高, 有时同种个体间也可能出现不同的状态, 所以它们在确定姐妹群时的置信度较低。

3.5 姐妹群分析

本文统计了二叠纪瓦岗珊瑚类 71 种, 分 4 个时期研究总共达 103 种次。这样大量的物种, 只有用计算机进行分析。

姐妹群分析是承袭分支系统学的一般方法, 但这里强调了性状分级的作用。进化序列计算机程序(EQ 程序), 计算物种两两间的近裔共性系数、近祖共性系数、自体衍生性状系数和性状镶嵌系数, 并作物种进化序列表和姐妹群枝形图。

在数据矩阵中设定祖征为 0, 衍生性状按分级加权分别赋于 2.5, 2.0, 1.5 和 1.0。由计算机搜索两两物种间的相同衍生性状状态, 得到近裔共性系数。由计算机搜索两两物种间的相同祖征, 得到近祖共性系数。由计算机搜索两两物种间分别为祖征和衍生的同一性状, 得到性状镶嵌系数。由计算机搜索两两物种间分别为不同衍生状态的同一性状, 得到自体衍生性状系数。

以各种间的近裔共性作为衡量亲缘关系的亲近度, 图 2 为栖霞期瓦岗珊瑚类 15 个种的系统发育关系图。取亲近度 >4 作为类群划分标准, 可分为 A, B, C 和 D 4 类, 每类中又可再分亚类。从这里可清楚地看到物种间的祖裔关系, 例如, Aa 类群中两种之间亲近度在 10 以上, 是最亲近的姐妹群。

图 2 栖霞期瓦岗珊瑚类系统发育关系

Fig. 2 Phylogram of Waagenophylloid corals of Qixia, Permian

图左下方为亲近度的标尺, 作为确定单系类群的依据。下方字母为类群代号。其他图例见图 1, 化石种的名称省略





图 3 二叠纪瓦岗珊瑚类的系统发育枝形图

Fig. 3 Phylogram of Permian Waagenophylloid corals
1. 栖霞期;2. 茅口期;3. 吴家坪期;4. 长兴期. 左下方的标尺示亲密度,只适用于栖霞期. 种名略,下部字母表示类群划分. 虚线表示不确定

表 3 二叠纪瓦岗珊瑚类 71 种间的进化序列

Table 3 Evolutionary sequence of 71 species of Permian Waagenophylloid corals

顺序	化石种	顺序	化石种	顺序	化石种
14	Wpo ^{Ac}	8	Wlu ^{Cd}	4	Lsi ^{Cd} Wsi ^{Bb} Lcr ^{Cc}
12.5	Lga ^{Aa}	7.5	Wicr ^{Bb}	3.5	Wvc ^{Ca} Whu ^{Ba} Wpu ^{Ca} Wra ^{Bb}
11.5	Wno ^{Ab}	7	Lzh ^{Ba} Lst ^{Aa}	3	Wvi ^{Cb} Wkl ^{Ca} Llu ^{Cd} Lsa ^{Cc} Wmik ^{Ba}
11	Wifr ^{Aa} Wco ^{Ac}	6.5	Wyu ^{Ba} Wba ^{Ad} Wca ^{Ac} Wgan ^{Ac} Wma ^{Bb} Hls ^{Cd} Was ^{Ac}	2.5	Wst ^{Ca} Lin ^{Cd} Wso ^{Ca}
10	Lch ^{Ba} Wga ^{Ac} Lstr ^{Aa} Whun ^{Ac}	6	Lts ^{Ab} Ldi ^{Ab} Wzh ^{Cb} Lhum ^{Ac} Wxi ^{Ca}	2	Lhu ^{Aa} # Lsh ^{Cb} Llo ^{Ac} #
9.5	Wlo ^{Ba}	5.5	Wti ^{Ca} Wsm ^{Ac} Lwu ^{Cd} Hae ^{Cd} Hgu ^{Ba} Hra ^{Cb} Wda ^{Aa}	1.5	Ldit ^{Cd} Wmc ^{Ca}
9	Lli ^{Ab} Wak ^{Ac}	5	Win ^{Aa} Wvm ^{Ba} Wwe ^{Ba} Wir ^{Aa} Wmiw ^{Cb}	1	Lqi ^{Cc} Hlo ^{Cc} Hcu ^{Cc}
8.5	Wel ^{Ac}	4.5	Wku ^{Bb} Lmi ^{Cd} Wde ^{Ba} Wmiu ^{Cb} Wwu ^{Cc}	0	Cch ^D Lte ^{Cb}

注:上标字母为该种在姐妹群中的位置,见图 2、图 3.

姐妹群根据最后一个祖先分裂的时间确定顺序,从图 2 大体可以知道,D 类出现最早,C 类其次,B 和 A 类最晚出现,但不能知道物种形成的序列,如种 Win 和种 Wifr,哪一种形成较早,在姐妹群分析中无法确定.

图 3 是二叠纪 4 个时期 71 种的系统发育的枝系图(栖霞期以外的其他 3 个时期的详细系统发育关系图省略). 同样大体上表明,右边的类别形成较早,左边的形成较晚,但很难推测物种形成的序列.

本文的 A,B,C 和 D 4 类大致对应于前述 4 属,A 和 B 类为属 *Waagenophyllum*, C 类包括属 *Liangshanophyllum* 和 *Huayunophyllum*,而 D 类对应于属 *Chaoiphyllum*.

3.6 进化序列分析

由计算机求镶嵌系数,并排序,得表 3(假定一

个四级性状的镶嵌为一个时间单位). 从最早的种到最晚的种的时间差为 14 个时间单位. 物种序列中,相同时序的种不一定为姐妹群,只能表明近于同时生成.

表 3 可看到,从序列 0~4,共 25 种基本上是 C 类的化石种,混入 4 个 B 类和 2 个 A 类种;在 0~1.5 时间单位内都是 C 和 D 类种;从序列 8.5~14,13 个种中有 2 个 B 类种,其他都是 A 类种;在 11~14 的间隔内全为 A 类种. 因此大体上可以看到从 D 类→C 类→B 类→A 类的顺序. 这个顺序与图 2,3 姐妹群显示的顺序是一致的.

在 4.5~8 的范围内 C,B,A 3 类混杂,其中 6~8 单位内以 A 类为多,16 种中 A 类有 8 种,B 和 C 类各 4 种;在 4.5~5.5 范围内,17 种中 A 类 4 种,B 类 5 种,C 类 8 种.

C类的范围除有 1 种在序列单位 8 外主要从 0 到 6.5. B类分布主要从 3~7.5, 有 2 种较晚, 在单位 9.5 和 10. A类主要从 5~14, 但有两种见于单位 2.

4 检验和讨论

发现进化序列偏差的主要方法是与姐妹群分析相互检验, 即根据进化系统学的原理二作具体分析.

表 3 与图 3 比较, 可以看到一致性和不一致性, 它们的不一致性主要是由非进化现象引起的. 在姐妹群分析和进化序列分析互相检验中, 可揭示许多重要信息.

(1)性状的退化. 图 2 中种 *Win* 和 *Wst* 处在姐妹群的顶端, 在进化序列中恰处于较早形成阶段, 这现象可以是性状退化、幼体延续或性状发育滞后的结果. 如种 *Win* 和 *Wifr* 姐妹群中两种的镶嵌性状不明显, *Win* 的一些祖征, 有可能由于退化和性状滞后形成的, 因此使两种的实际时间间隔拉长.

又如, 属于 A 类的种 *Llo*, 在序列中处在很早的位置, 而在 *Ae* 姐妹群的近顶区位置, 化石记录见于长兴期, 这是一个矛盾, 显然是进化序列中的异常. 种 *Lhu* 有类似的情况. 它们具有更多的近祖性状(图 4a, 4b), 可能是性状的退化、幼体延续或性状发育滞后形成的, 使两姐妹种的实际时间间隔拉长. 因

此种 *Llo* 和 *Lhu* 所处的时序是不正常的(表 3 中以 # 标示). 这两种具有较多的原始性状, 所以被归入属 *Liangshanophyllum*^[16]. 但从姐妹群的观点应归入属 *Waagenophyllum*.

(2)趋同或平行演化. 在图 2 的 C 和 D 两个单系中, 各物种出现的顺序除种 *Wti* 外与表 3 是一致的, 而种 *Wti* 出现很晚, 有几种可能性: ①若种 *Wti* 形成在与种 *Wst* 的最后共同祖先的生存期之内, 属于正常序列; ②若形成在与种 *Wst* 的最后共同祖先的生存期之后, 显然是由平行演化或趋同等原因形成的, 那么种 *Wti* 和 *Wst* 就不是姐妹群而是复系.

二叠纪延续了 50~60 Ma, 栖霞期可能延续 10 Ma. 最晚的种 *Wifr* 距最早的种 *Cch* 约为 11 个时间单位, 平均每时间单位约为 0.9 Ma. 据估计物种平均的生存期约为 4 Ma. *Wti* 形成在 *Wst* 之后约 3 个单位时间, 即不到 3 Ma. 因此是正常序列.

种 *Wlo* 在姐妹群中有更多的衍生性状, 尤其是 1 级性状 LD 在大部分种中都是祖征(无朗氏鳞板), 在该种中出现衍生状态(有朗氏鳞板), 这是平行演化的结果(图 4c). 同样, 种 *Lch* 比其姐妹种有更多的衍生性状(图 4d), 表明这两种中性状演化快于其他种, 是另一种序列异常(表 3 中以 * 标示).

(3)物种渐变. 种 *Win* 和 *Wst* 在进化序列中处于较早形成阶段, 说明 *Wst* 是 C 类的近祖物种, *Win* 是 A 类的近祖物种, 在渐变中保持了近祖物种的状态. 进化序列系统学认为在新种形成中突变分裂是大量的, 但渐变方式也存在.

(4)同时段的物种不代表姐妹群. 处在相同时段中的物种, 说明它们形成的时间接近, 不一定代表同一个姐妹群. 如种 *Lts* 和 *Ldi* 在同一时段又在同一姐妹群, 但种 *Win* 与姐妹群 *Wvm* 和 *Wwe* 虽在同一时段中, 不在同一姐妹群.

(5)多向分裂. 分支系统学强调物种形成的每个分支都是二分, 但进化系统学认为物种是多向分裂, 可以是多支的, 因为在祖先种的生存期内, 可以发生多次突变分裂, 不限于二分. 如图 2 中种 *Ldi*, *Lli* 和 *Lts* 3 种实际上是 3 分支, 它们相互之间的亲近度都是 10.5, 但由于程序中因成群的先后, 绘成二分支状.

(6)性状演化速度和检验生物地层事件. 性状演化速度一定程度上受环境的控制, 环境稳定期和環境剧变期的性状演化速度不同, 因此不同时期和不同地理区物种性状演化速度不同. 可见进化序列与

图 4 序列异常的姐妹群

Fig. 4 Sister groups with abnormal sequence

a, b. 种 *Llo* 和 *Lhu* 的近祖性状多于其他姐妹种; c, d. 种 *Wlo*, 1 级性状 LD 出现衍生状态, 种 *Lch* 有更多的衍生性状, 因此成为远离祖征的后序种. 图例同图 2



地质时间的关系是相对的,但这种进化序列的研究在检验生物地层学中首次出现事件是十分有用的.

从物种进化序列中表明种 W_{po} 处于序列的最高位置,但化石产出于茅口期^[10];种 Cch 和 Lte 处于序列的最低位,化石 Cch 早于栖霞期^[10],化石 Lte 产于吴家坪期^[17]. 如果以种 W_{po} 和 Cch 的时间间隔为出发点,并假定化石 W_{po} 产出的层位是可靠的,其他种的生物地层首次事件应发生在茅口期或更早.

Stevens 等^[18]描述的加利福尼亚化石种 *Waagenophyllum klamathensis* Stevens(图 3 和表 3 中的代号为 Wkl),产于加州 Dekkas 组,该组被对比为吴家坪期. 这种特征十分近似于种 Wxi(湘西北吴家坪期种),但它在序列中处在单位 3 的时序,因此在地层上可能比实际产出要早得多,也许在北美 Guadalupian 期(相当于茅口期)已出现.

湘西北的 4 种^[7]: *Liangshanophyllum gaoxianense*, *L. shuanglangense*, *Waagenophyllum xiamidongense*, *W. daluokengense*(图 3 和表 3 中的代号分别为 Lga, Lsh, Wxi 和 Wda),前 3 种见于吴家坪期,后一种见于长兴期. 在序列中的排列为 Lsh→Wda→Wxi→Lga,它们有可能在茅口期地层中发现,并且种 Wxi 和 Lga 可能在长兴期发现.

关于进化序列在检验生物地层事件中的应用有待进一步实践,这里的讨论是初步的.

参考文献:

[1] Hennig W. Phylogenetic systematics [M]. Urbana: Univ Illinois Press, 1966. 1~263.
[2] Simpson G G. Principles of animal taxonomy [M]. New York: Columbia Univ Press, 1961. 1~247.
[3] Mayr E. Cladistic analysis or cladistic classification [J]? Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutions forschung, 1974, 12(2): 94~128.
[4] Ashlock P D. The use of cladistics [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1974, 5: 81~99.
[5] Xu G R. Phenetic-cladistic systematics and geographic patterns of Triassic rhynchonellids [A]. In: Mackinnon, Lee, Campbell, eds. Brachiopods through Time [C].

Rotterdam: Balkema, 1990. 67~79.
[6] 徐桂荣. 三叠纪小嘴贝类(Rhynchonellids)的表型-分支系统学[J]. 现代地质, 1991, 5(2): 239~251.
[7] 徐桂荣, 罗新民, 王永标, 等. 长江中游晚二叠世生物礁的生成模型[M]. 武汉: 中国地质大学出版社, 1997. 1~138.
[8] 徐桂荣, Sando W J. 湘西北晚二叠世珊瑚礁中的瓦岗珊瑚类[A]. 见: 徐桂荣, 罗新民, 王永标, 等. 长江中游晚二叠世生物礁的生成模型[C]. 武汉: 中国地质大学出版社, 1997. 108~112.
[9] Hayasaka I. On the fauna of the anthracolithic limestone of Omi-mura in the western part of Echigo [J]. Sci Rep Tohoku Univ, 2nd Ser (Geol), 1924, VIII(1): 1~83; pls. I~VII.
[10] Minato M, Kato M. Waagenophyillidae [J]. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV: Geology and Mineralogy, 1965, XII(3,4): 241.
[11] Tseng T C. Note on the *Liangshanophyllum*, a new Subgenus of *Waagenophyllum* from Permian of China [J]. Bulletin of the Geological Society of China, 1949, 19(1): 97~104.
[12] Wang H C. A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures [J]. Philosoph Trans Roy Soc London, Ser B, 1950, 234(611): 175~246.
[13] Tseng T C. A new Upper Permian tetracoral, *Huayunophyllum* [J]. Acta Palaeontologica Sinica, 1959, 7(6): 499~502.
[14] Hill D. Rugosa and Tabulata [J]. Geol Soc Amer and Univ Kans (Lawrence), 1981, Supplement 1(1~2): 1~762.
[15] Nelson G J. Classification as an expression of phylogenetic relationship [J]. Systematic Zoology, 1973, 22: 344~359.
[16] 贵州地质矿产局. 西南古生物图册贵州分册[M]. 北京: 地质出版社, 1978.
[17] 赵嘉明. 四川北川、江油及陕西汉中二叠纪珊瑚化石[J]. 中国科学院南京地质古生物研究所所刊, 1981, (15): 233~274; 图版 1~15.
[18] Stevens C H, Miller M M, Nestell M. A new Permian Waagenophylloid coral from the Klamath mountains, California [J]. J Paleontology, 1987, 61(4): 690~699.

EVOLUTIONARY SEQUENCE SYSTEMATICS: CASE ANALYSIS OF PERMIAN WAAGENOPHYLLOID CORALS

Xu Guirong Gong Shuyun Wang Yongbiao

(*Faculty of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China*)

Abstract: Evolutionary sequence systematics, an academic discipline in paleontology and biology, is oriented toward the research into the systematic growth association between species or taxa, including the relative relations between species or taxa, and also toward the determination of sequence of their formation. The systematics is based on the phenetic-cladistic systematics. Many important theoretical concepts in the cladistics include the time concept in this systematics. For example, the time-span between two closest sister species can not exceed the life span of their mother species. The analysis of sister-group and character mosaic distribution may serve as a major method for the research into the evolutionary sequence. However, the understanding of the character mosaic distribution is the key to this research. These analyses can be executed with the computer programs. The Permian Waagenophylloid coral fauna is taken as an example to illustrate the analysis of evolutionary sequence. These coral fossils are widespread in the Tethyan region. Seventeen characters and several changing states for each character were determined through the analysis of character features of Waagenophylloid corals. The plesiomorph character states for each character were identified in line with the principles of the widest distribution of character states, fossil records and ontogenesis. In addition, these characters are classified as 4 ranks on the basis of their important places in phylogeny. Then the relationship between sister groups and evolutionary sequence between species were determined following the theory and methodology of the evolutionary sequence systematics. In the mutual proof-tests between the sister groups and evolutionary sequence, some important palaeontological phenomena were discovered such as character degeneration, parallel evolution, and poly-directional clades. At the same time, a number of abnormal orders were identified. From the first events that occurred in the biostratigraphical test, possible stratigraphic horizons of some fossils can be deduced.

Key words: evolutionary sequence systematics; character mosaic distribution; Permian; Waagenophylloid corals.