

<https://doi.org/10.3799/dqkx.2018.296>



二叠纪节房虫类高阶分类现状、过去和未来

李春卉¹, 顾松竹^{2*}

1. 中国地质大学研究生院, 湖北武汉 430074

2. 中国地质大学地球科学学院, 湖北武汉 430074

摘要: 二叠纪节房虫类有孔虫形态学高阶分类现状表明, 苏联和美国两个学派的高阶分类特征存在尖锐对立。追溯两个学派高阶分类特征的历史渊源后, 评述了当前有孔虫的高阶形态学分类。美国学派的高阶分类特征源自 19 世纪中晚期的英国学者; 苏联学派的高阶分类特征则是进化分类方法应用的自然结果。苏联学派将系统发育贯彻始终, 较美国学派更符合逻辑, 但其系统发育重建缺乏科学性。通过结合形态、分支系统和分子系统发生等方法, 有望解决二叠纪节房虫类的高阶分类问题。

关键词: 二叠纪; 有孔虫; 系统分类; 分支系统学; 分类。

中图分类号: P52

文章编号: 1000-2383(2018)11-3891-10

收稿日期: 2018-08-04

Higher Taxonomy of Permian Nodosarioids: Present, Past and Future

Li Chunhui¹, Gu Songzhu^{2*}

1. Graduate School of China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

2. School of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: Present status of higher taxonomy based on morphology shows that the American school differs from the Soviet school on major taxonomic characters. Historical origin of higher taxonomic characters of the two schools are tracked and the present foraminiferal morphological classifications are reviewed. The results show that the higher taxonomic characters of the American school derive from the English workers in the mid-late nineteenth century, whereas the characters of the Soviet school are natural results of the application of evolutionary taxonomic methods. The Soviet school applies phylogeny systematically, therefore the higher classifications of which are more soundly based than that of the American school. However, reconstruction of phylogeny of the Soviet school is not scientifically based. Problems in higher taxonomy of Permian nodosarioids will possibly be solved when combining morphological study with molecular phylogenetic and cladistic studies.

Key words: Permian; foraminifera; taxonomy; cladistics; classification.

本文所指的“节房虫类”(nodosarioids)具如下特征: 壳壁由自身分泌的纤维状方解石垂直于壳表面排列而成, 形成单层式的透明放射状壳, 或带有微粒状内层。其壳体由多个房室呈直线状、弯曲状、或者卷曲状排列而成, 壳体形态可以是球形、圆柱形、压扁的圆柱状、长矛状、弯曲的柱状或者透镜状等。与节房虫类相关的另一个概念是瓶虫纲(Lageni-

da), 但有学者对瓶虫纲到底包不包括二叠纪的节房虫类有不同的认识, 本文为避免混乱以及行文方便, 采用“节房虫类”这个通称。

节房虫类是现生钙质壳有孔虫的第三大类群, 仅次于轮虫类和小粟虫类(Loeblich and Tappan, 1964, 1987, 1992)。分子系统发生的研究表明, 节房虫类与管状房室的类群可能是在泥盆纪时从某个单

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(No.41502008)。

作者简介: 李春卉(1978—), 男, 博士研究生, 地质学史专业。ORCID: 0000-0003-3035-0485. E-mail: Chunhui@cug.edu.cn

*** 通讯作者:** 顾松竹, ORCID: 0000-0001-5748-8543. E-mail: bossgu@cug.edu.cn

引用格式: 李春卉, 顾松竹, 2018. 二叠纪节房虫类高阶分类现状、过去和未来. 地球科学, 43(11): 3891-3900.

房室的支系内先后分支的 (Pawłowski *et al.*, 2013). 节房虫类在泥盆纪出现后快速演化, 出现了第 1 次繁盛 (Rauzer-Chernousova, 1992). 泥盆纪末期的生物灭绝事件之后, 它们缓慢发展, 在二叠纪出现了第 2 次繁盛 (Loeblich and Tappan, 1987). 在二叠纪末的灭绝事件后, 节房虫类逐渐成为主导, 并在侏罗纪和白垩纪达到极盛, 现代则稍有衰退 (Brotzen, 1963).

近年来, 二叠纪节房虫的研究取得了许多进展. 在各地浅海相地层中发现了许多新属种, 如中国南部 (Song *et al.*, 2007; Gaillot and Vachard, 2007; Song *et al.*, 2009; Gaillot *et al.*, 2009; Song *et al.*, 2013)、中国西藏 (Wang *et al.*, 2010)、土耳其 (Groves *et al.*, 2005)、斯洛文尼亚 (Nestell *et al.*, 2011)、塞尔维亚 (Nestell *et al.*, 2009)、希腊 (Vachard *et al.*, 2003)、意大利 (Groves *et al.*, 2007)、沙特阿拉伯 (Gaillot and Vachard, 2007)、泛高加索 (Pronina-Nestell and Nestell, 2001) 等地; 除此之外来自硅质岩相和硅质泥岩相等不同环境的有孔虫也有报道 (Gu *et al.*, 2007; Zhang and Gu, 2015). 节房虫类在二叠纪晚期的生物多样性中占有重要地位, 为二叠纪—三叠纪之交生物灭绝事件的研究提供了丰富的资料 (宋海军和童金南, 2016). 在不同的统计中, 节房虫在有孔虫分异度中所占比例为 30% (Song *et al.*, 2013) ~ 70% (Gu *et al.*, 2007; Zhang and Gu, 2015) 之间. 这些研究深化了大家对二叠纪末期有孔虫灭绝过程的认识, 促进了大家对二叠纪—三叠纪之交生物灭绝事件的了解 (Jin *et al.*, 2000; Korchagin, 2011).

本文系统总结了传统的基于形态学的二叠纪节房虫的高阶分类, 描述了二叠纪节房虫类有孔虫的高阶分类特征在苏联和美国两个学派中尖锐对立的现状. 为寻找矛盾产生的根本原因, 进而找到更好的分类系统, 追溯了两个学派高阶分类特征的历史渊源, 评述了当前形态学分类的不足之处. 本文提出, 通过结合分子系统发生和分支系统学的研究, 可以弥补当前形态学分类的不足之处, 从而最终解决二叠纪节房虫的高阶分类问题.

1 二叠纪节房虫的形态学高阶分类现状

形态学高阶分类, 包括了不同学者的各种观点, 从中可以看出, 二叠纪节房虫的高阶形态学分类尚未达到共识.

目前大部分研究者所遵循的分类系统来源于美国的 Cushman 及其继承者 Loeblich 和 Tappan, 本文将此部分学者归为美国学派.

在美国学派中, 壳壁的成分和超微结构是其高阶分类的唯一依据, 对二叠纪节房虫而言, 壳壁是否具有微粒状内层被用来判断其高阶分类单元的归属. Loeblich and Tappan (1987) 将二叠纪无微粒状内层的节房虫归入 Lagenina 瓶虫亚目 (或 Lagenida 瓶虫目, 1992 年) 下的 Robuloidacea 超科和 Nodosariacea 超科; 而将其他具有微粒状内层的节房虫则归入 Fusulinina 蛭亚目 (或 Fusulinida 蛭目, 1992 年) 下的 Geinitzinacea 超科中.

美国学派中, 有学者认为二叠纪的节房虫的微粒状内层要么不存在, 要么就不是古生代蛭类所具有的典型微粒状结构, 从而将二叠纪的节房虫和中新生代的所谓的“真瓶虫类” (true lagenids) 都归到一起. 如 Palmieri (1994) 认为二叠纪的 Geinitzinacea 超科所谓的“暗色微粒状内层壳壁”, 与 Fusulinina 亚目典型的钙质微粒壳完全不同; 而 Groves *et al.* (2004) 详细研究了古生代的几个属的壳壁结构, 认为 *Geinitzina*、*Pachyphloia* 和 *Colaniella* 等二叠纪的属均不具有微粒状内层. 他们把 Geinitzinacea 超科从 Fusulinina 亚目转移到了 Lagenina 亚目, 这得到大部分二叠纪有孔虫研究者的认可 (Song *et al.*, 2007, 2009; Wang *et al.*, 2010).

除了美国学派之外, 还有一部分学者, 以苏联学者 Fursenko 和 Rauzer-Chernousova 等为最早的代表, 长期以来主导了苏联和俄罗斯的有孔虫研究, 其分类系统与美国学派完全不同, 在苏联之外也有部分学者支持 (Hohenegger, 1980; Kaminski, 2004; Gu *et al.*, 2007; Nestell *et al.*, 2011), 本文将此部分学者称为苏联学派.

《古生物学原理, 第一卷: 原生动物》(简称《原理》) (Rauzer-Chernousova and Fursenko, 1959) 是苏联学派的奠基之作, 代表了苏联学派的主要观点: 节房虫类是一个具有独立演化史的类群, 古生代具有微粒壳的是祖先类群, 而中新生代具有放射透明壳是后裔类群. 在《原理》中, 具有微粒状壳的古生代节房虫和放射状透明壳的中生代节房虫, 依据直列式排列、钙质壳体等共同特征全部归到 Lagenida 目中; Vdovenko *et al.* (1993) 将其提升为 Lagenoida

图 1 对比了当前几种二叠纪直列式节房虫类的

文献	纲	亚纲/或超目	目	亚目	超科
Rauzer-Chernous ova and Fursenko, 1959			Lagenida		
Vdovenko <i>et al.</i> , 1993		Lagenoida (超目)	Nodosariida		
Podobina, 2017		Lagenata	Lagenida		
Mikhalevich, 2013	Nodosariata	Nodosariana	Nodosariida	Nodosariina	Nodosarioidea 房室内部完整无分割
					Colanielloidea 覆碗状房室、撑壁
Vachard, 2016	Nodosariata	Nodosariana	Nodosariida	未分	Nodosarioidea 放射状口孔
					Geinitzinoidea 简单口孔
Loeblich and Tappan, 1987, 1992			目(1992)	亚目(1987)	超科
			Lagenida	Lagenina 钙质放射状透明壳	Nodosariacea 壳壁后期加厚
					Robuloidacea 壳壁仅原生单层
			Fusulinida	Fusulinina 钙质微粒壳	Geinitzinacea 壳壁分微粒状内层和透明放射状外层
Palmieri, 1994; Groves <i>et al.</i> , 2005				Lagenina	Nodosariacea 多层壳壁
					Geinitzinacea 壳壁具暗色内层
					Robuloidacea 单层壳壁

图1 二叠纪节房虫的形态学高阶分类比较
Fig. 1 Comparison of higher taxonomy of Permian nodosarioids

超目, Podobina(2017)将其提升为 Lagenata 亚纲。

Mikhalevich 提出的“macrosystem”(Mikhalevich and Debenay, 2001; Mikhalevich, 2004, 2005a, 2005b, 2009, 2013; Mikhalevich *et al.*, 2008)以及 Vachard 近年提出的分类体系(Vachard *et al.*, 2003, 2010; Gaillot and Vachard, 2007; Gaillot *et al.*, 2009; Vachard, 2016),是苏联学派的最新发展。

Mikhalevich(2013)将有孔虫列为一个门,按照房室排列将有孔虫分为 5 个纲,即 Astrorhizata、Spirilinata、Miliolata、Nodosariata 和 Rotaliata。她认为根据有孔虫的演化历史、壳壁结构和口孔的演化在每个支系(纲)中的演化路径是明显的,都可以按壳壁结构和口孔特征将每一个纲分为低等和高等两个亚纲,据此 Nodosariata 节房虫纲可以分为胶结壳的 Hormosinana 亚纲和钙质透明壳的 Nodosariana 亚纲。二叠纪的节房虫属于置于 Nodosariata 纲、Nodosariana 亚纲、Nodosariida 目之下的 Nodosarioidea 超科和 Colanielloidea 超科。

Vachard(2016)的分类中,二叠纪的节房虫类归入了 Nodosariata 纲、Nodosariana 亚纲、Nodo-

sariida 目中。从 20 世纪 90 年代中期以来的二叠纪节房虫类有孔虫的高阶分类归属在形式上已经没有太多争议,它们与中生代具有透明放射状壳的节房虫类归到了一起。但表面上的一致无法掩盖两个学派在高阶分类特征上的尖锐矛盾:苏联学派既关注壳体形态也关注壳壁结构,而美国学派则将壳壁结构作为高阶分类的唯一特征。那么这两种分类到底哪一个正确?对于古生物的系统分类来说,为生物宏演化、生物地层学、古生态学等相关学科提供可信的“普遍参考体系”是其重要的职责和目的,因此,一个好的系统分类必然是自然、稳定、客观、可检验的(de Queiroz, 2007)。通过追溯有孔虫分类学史,分析节房虫类有孔虫高阶分类矛盾产生的历史原因,有助于发现各个学派分类方法的优缺点,从而帮助我们找到更好的分类方法。

2 美国学派和苏联学派有孔虫形态分类研究史

2.1 达尔文之前的早期有孔虫分类学研究

最早的研究者是根据壳体形态和房室排列进行

分类的,但是到了 19 世纪中晚期,壳壁结构的重要性被提高到了一个更为重要的位置。

D'Orbigny 是最早有孔虫进行系统分类的研究者,他根据生长模式(plan of growth)(即房室排列)的不同提出了第一个正式的分类系统(D'Orbigny, 1826):有孔虫作为头足类的一个目,下分为 5 个科.Schultze(1854)则按照房室数量把有孔虫分为单房室的 Monothalamia 和多房室的 Polythalamia 两大类.到了 19 世纪晚期,英国学派对这种以房室和壳体形态为首要特征的分类提出了质疑,Carpenter *et al.*(1862)和 Reuss(1862)将壳壁是否具有穿孔作为高阶分类最重要的特征,壳壁成分则被应用到次一级的高阶分类中.Brady(1884)的《挑战者号报告》纳入了更多的现生有孔虫物种,他认为壳壁成分和结构是最重要的分类特征,但是他反对将唯一的特征赋予比多个特征的综合更重要的地位.Brady 的高阶分类特征来源于其相对完善的形态对比方法,与之前的所有研究者相比,Brady 的分类非常的“现代”(Cifelli, 1990)。

2.2 早期基于系统发育的分类尝试

达尔文的进化论提出之后,19 世纪末的生物学家开始致力于寻找祖先和后裔之间的关系,并据此重建系统发育树.但此时关于有孔虫演化的研究非常少,只有极少数的情况下,可凭借微弱的证据进行个别类群演化关系的推测.这些早期的基于系统发育的分类中,高阶分类的特征既包括壳体形态和房室排列,也包括壳壁结构。

应用系统发育关系来建立有孔虫分类系统的先驱是 Neumayr(1887).他认为有孔虫最早的祖先是一些不规则形态的胶结壳类型,按房室排列的不同可以划分 3 条演化分支:包括管状房室、双列式和三列式、螺旋和单列式;每一个演化分支有不同壳壁结构的 4 个演化阶段:不规则状的胶结、规则的胶结、钙质无孔的、钙质穿孔的阶段,其高阶分类的特征既包括壳壁结构,又包括房室形态和排列.Rhumbler(1895)则是一战以前唯一采用了 Neumayr 方法的,试图将有孔虫根据系统发育框架进行分类的学者。

2.3 美国学派的出现与发展

20 世纪初,石油工业的迅猛发展催生了专业的有孔虫鉴定人员,Cushman 因此机遇进行了长期卓越的有孔虫分类研究,在 Cushman 的影响下,美国学派逐渐形成.Cushman(1927, 1948)的分类也考虑了系统发育,并且强烈地关注不同生长阶段对重建系统发育的作用,但是主要应用在较低的分类单

元上,而在高阶分类中 Cushman 仍然执着地强调壳的构成物质的重要性,将其作为高阶分类的唯一特征,从而放弃了 Brady 所坚持的不能将单一特征作为分类依据的原则.Cushman(1948)正确地对自己的分类进行了评价:“(我的分类)和任何前人的都完全不同,是一种激进的叛逆”.20 世纪下半叶,随着电子显微镜的出现,使对壳壁结构的精细研究成为可能,壳壁特征成为了 20 世纪下半叶至今美国学派高级分类单元最重要的鉴定标准(Loeblich and Tappan, 1964; Hohenegger, 1980; Haynes, 1981; Sen Gupta, 1999)。

Loeblich 和 Tappan 的分类是在 Cushman 的基础上发展起来的最重要和最有影响的系统分类,他们的《Foraminiferal Genera and Their Classification》两卷本巨著(Loeblich and Tappan, 1987)包含了当时所发表的所有的属,经过了详细修订,并给出了详细的鉴定特征,是一本到目前为止最完整的有孔虫属的百科全书。

美国学派影响深远广泛,几乎已经成了有孔虫分类不可动摇的标准。

2.4 苏联学派与系统发育分类

随着巴库油田、乌拉尔、伏尔加河地区以及顿巴斯的矿业开发,苏联的有孔虫微体古生物研究得以系统开展,并以 1930 年全俄石油研究勘探院(VNIGRI)微体古生物研究室在列宁格勒的建立,以及 1934 年苏联科学院地质研究所微体古生物研究室的成立作为其标志.苏联的有孔虫研究在具体的研究方法和应用上受到 Cushman 的影响,如采用了 Cushman 刚刚发明的处理有孔虫的方法及在井下地层对比中的应用,但苏联学派的系统分类从一开始就走向与美国学派不同的另一条道路。

Rauser-Chernousova and Fursenko(1959)的《原理》中提出,目是具有特定演化方向的科的自然集合,最重要的分类特征既包括壳壁的结构和成分,又包括壳体的形态和构造方式.这与 19 世纪末期最早的系统发育分类(Neumayr, 1887)是一脉相承的。

到 20 世纪 90 年代,出版了苏联不同地区和不同时代的总结性图册、专著以及名录等等,成果颇丰.1993 年和 1996 年分别出版的两部古生代有孔虫研究的指南(Vdovenko *et al.*, 1993; Rauser-Chernousova *et al.*, 1996)是这个学派的古生代有孔虫分类学方法和观点一个总结,可惜其中未包括二叠纪的多房室节房虫。

从有孔虫高阶分类历史脉络的梳理可以发现,

在历史上,选择壳壁结构或房室壳体的形态作为最重要的有孔虫高阶分类特征,经历了多次反复.19 世纪上半叶 D’Orbigny 依据房室形态的分类被其后的英国学者 Carpenter 和 Reuss 否定,Brady 将壳壁结构置于最重要的位置,而美国学派选择壳壁结构作为高阶分类的唯一分类学特征,与早期英国学派一脉相承,背离 Brady 的正确路径,走向了另外一个极端.苏联学派采用的壳体形态加房室排列再加上壳壁结构等综合性的分类特征,则与进化论出现后的系统发育分类密切相关.

在二叠纪节房虫的高阶分类问题上,苏联学派和近年的美国学派都将二叠纪和中生代的节房虫类归到一起,但是其原因不同:苏联学派从系统发育的角度出发,认为节房虫类自身是一个具有独立进化史的类群;而美国学派则是因为他们认为二叠纪的节房虫类不具有微粒壳,与中生代的类群一致.美国学派对壳壁结构的过度重视依然没有改变.

3 有孔虫形态学高阶分类评述

当前形态学分类的两大流派,美国学派和苏联学派都强调并承认生物进化在分类中的重要作用,但是将演化关系应用到形式分类中,苏联学派更为彻底.反观美国学派,则过分强调了壳壁成分和结构的重要性,其高阶分类过分简化(Grigelis, 1978).

Haynes(1990)系统追溯了美国学派的分类学历史,他认为 Loeblich 和 Tappan 的分类方法根植于 19 世纪早期英国学派的早期传统.早期英国学派的观点认为有孔虫是一个原始的、人为的类群,这种观点阻碍了有孔虫生物学和地层学工作,并且直到今天仍然扭曲着分类学.Cifelli(1990)认为,Cushman 坚信壳壁结构是有孔虫高阶分类单元最本质的差异,让人想起了 Carpenter *et al.*(1862)固执地将壳体穿孔当作最重要的分类特征.虽然壳壁结构非常重要,各个壳壁的结构和成分在很长的地质历史上一直保持稳定,但是这并不意味着不同的壳壁结构和成分具有完全独立的演化史.实际上,壳壁结构和成分可以多次独立起源.而 Cushman 对壳壁结构的过分强调,(在美国学派中)从来没有受到质疑,并且至今仍然完全没有改变,这是不能接受的.

总体上,虽然美国学派承认各分类单元之间存在演化关系,也尝试用系统发育观点来解释各个分类单元的关系,但主要应用在科以下的低级分类中,其高阶分类单元与演化是互相矛盾的(Haynes, 1990).例

如 Tappan and Loeblich(1988)认为,古生代节房虫和中生代的节房虫类都来源于同一个祖先 Earlandiidae,古生代的节房虫类的科沿着 Earlandiidae→Nodosinellidae→Geinitzinidae→Pachyphloidae 的路线逐渐演化,而中生代的节房虫类则沿着 Earlandiidae→Syzaraniidae→Ichthyolariidae→Nodosariidae 的路线演化而来,然而他们却把古生代和中生代的节房虫类分别归到了不同的亚目(Loeblich and Tappan, 1987).这也说明,他们的高阶分类单元“亚目”并非自然类群.所以,美国学派的形式分类,与其所提出的系统发育关系之间是割裂的,尤其在目及超科的层级上,可以说并未反映出任何的系统发育关系.

反观苏联学派,其高阶分类所选择的特征,综合了壳体形态、房室排列以及壳壁的结构等不同的特征.Rauzer-Chernousova and Fursenko(1959)在目和亚目的分类中,既采用了壳壁结构和成分的特征,也采用了房室形状和排列.在超科的划分里,则以特征的演化——房室内部的划分、口孔的特征等来进行.Mikhalevich(2013)根据有孔虫的演化历史,认为壳壁结构和口孔的演化在每个纲中的演化路径是可以确认的,所以可以都按照壳壁结构和口孔特征将每一个纲分为低等和高等两个亚纲.苏联学派首先考虑演化关系,然后再根据演化关系分类,最后表现出来的分类特征,不过是这种进化分类思想的自然表现罢了.

因此,苏联学派的分类系统更加完整地反映了系统发育和有孔虫的演化,总体上比美国学派更符合逻辑,更加自然.

但是,苏联学派所依据的系统发育也存在科学性不足的问题.分类学者主要根据经验和各种特征出现的不同地质年代等方面的零星证据对性状进行权衡,并将其归为较为古老、保守的重要特征,或者是比较新的、进步的特征,以此推测物种间的系统发育关系,并据此来指导分类.但是,这样的系统发育树都有很多人为了的因素,这种系统发育充其量是对系统发育的一种“叙事”,而非有证据支撑的可以进行演绎、验证的假说.根据这样的系统发育的叙事来进行的分类,矛盾更加尖锐.例如前述 Mikhalevich(2013)的分类,与 Rauzer-Chernousova and Fursenko(1959)的分类之间,很难找到共同点,就是由学者们对有孔虫的系统发育的不同理解造成的.

所以,目前的有孔虫高阶形态学分类都不够理想.

4 有孔虫的分支系统学和分子系统发生研究及二叠纪节房虫类高阶分类研究展望

笔者认为,通过引入分支系统学对形态学特征进行分析,结合分子系统发生研究,可以建立可信的系统发育框架,对传统形态学的分类进行检验,最终解决二叠纪节房虫类的高阶分类问题。

实际上直到 1950 年代以前,都没有很好地重建系统发育的方法。Hennig(1950)最早用德文在 1950 年出版了《系统发育系统理论的基础》一书,奠定了分支系统学的基础。到了 1966 年该书德文版基础上改写的英文版出版(Hennig and Davis, 1966),才引起了全世界生物系统分类工作者的重视,并被大力推崇。Hennig 提出的系统发育系统学,后来被称为分支系统学。

分支系统学首先肯定了独立的系统发育重建的重要性,提出以简约性原理为基础重建系统发育,并且认为应该完全依据系统发育来进行生物分类。分支系统学通过一套可以在不同学者间进行重复的、相互对比的科学方法重建系统发育树,并通过系统发育关系来建立分类,在这些过程中都不需要依赖经验、直觉和权威。分支系统学使得生物分类从方法论上看到了告别主观臆断(进化分类)和形状等权(数值分类)的曙光。在卡尔波普的“假说—演绎”意义上,第一次使系统分类学本身成为了科学(Wiley and Lieberman, 2011)。

古生物学的系统分类学从 20 世纪 80 年代起开始逐渐引入分支系统学的方法。并在以鸟类、爬行类和古人类为主的这些门类中产生了非常重要的新进展。进入 21 世纪以来,开始在古植物、昆虫等门类上发生了重要影响,在微体古生物中的牙形石中也有应用(Jiang *et al.*, 2011)。

二叠纪节房虫类的分支系统学研究很少,但是结果令人鼓舞。Groves *et al.*(2003)对宾夕法尼亚亚纪和二叠纪的节房虫类进行了分支系统学研究。其研究的属种包括了最早出现于宾夕法尼亚亚纪的 *Syzrania* 和 *Tezaquina* 等房室为管状并间隔性收缩的类群和具有真隔壁的 *Protonodosaria* 和 *Nodosinelloides*, 出现在二叠纪的 *Geinitzina*、*Pachyphloia* 以及 *Howchinella* 等具有真隔壁的一共 10 个节房虫属种。他发现,在将 *Earlangdia* 作为外群的时候,所有的其他节房虫类群聚在一起形成

一个单系群。二叠纪的压扁状直列式节房虫类组成一个单系,与之最近的姐妹群是横截面为圆形的 *Nodosinelloides* 和 *Protonodosaria*, 他们共同组成一个单系是直列式的节房虫,然后跟 *Tezaquina* 和 *Amphoratheca* 等间断性生长,具有内部假分隔的节房虫类再组成一个单系。

分子生物学技术引入生物系统学领域之后,巨量的数据为系统发育的重建提供了更多的信息。利用分子生物学方法研究有孔虫的系统发育的时代从 1990 年代中期开始(Pawlowski *et al.*, 1996; Darling *et al.*, 1997; Pawlowski *et al.*, 2013)。虽然对于二叠纪节房虫这样的化石类群来说,无法直接进行分子系统发生研究,但是可以在现生类群的分子系统发生研究结果建立的高阶分类框架的基础上,再通过分支系统学进行细化,从而建立可信的系统发育关系,只有这样才能最终解决二叠纪节房虫的高阶分类问题。

有孔虫分子系统发生的研究已经对有孔虫的分类学产生了极大的冲击,例如,胶结壳具有典型粟虫类房室排列方式的 *Miliammina* 被发现与小粟虫关系更近(Fahrni *et al.*, 1997; Habura *et al.*, 2006), 双房室平旋胶结壳的 *Ammodiscus* 与钙质透明壳的 *Spirillinida* 目组成一个单系(Pawlowski *et al.*, 2003)。最近, Pawlowski *et al.*(2013)在考察了包含所有现生的目的有孔虫的 SSU rDNA 之后,将有孔虫作为一个门,对其高级分类单元进行了如下划分: (1) *Tubothalamea* 管室虫纲,包括双房室和多房室的、具有管状房室的类群,包括了所有的 *Miliolida* (小粟虫目)和前述的 *Ammodiscus* 类以及 *Spirillinida* 目,其特征是房室为管状,或者至少在发育早期为管状; (2) *Globothalamea* 球室虫纲,包括所有具有球形或近球形房室的类群,包括了大部分的串珠虫目、轮虫目、抱球虫目和罗伯特虫目的分子,所有的单房室的有孔虫是一个并系群。可以看出,分子系统发生的结果所显示的高阶分类,与以美国学派为代表的有孔虫分类学完全不同,却与苏联学派有一些相似之处,即房室形态是最重要的分类特征。这说明苏联学派将系统发育分析作为分类学的起点,具有很强的科学性。

节房虫类目前的分子系统发生的研究较少。Bowser(2006)发表的 3 个节房虫的部分 SSU rDNA 的数据,以及 Pawlowski(2013)发表的一个 *Glandulina* 的全部 SSU rDNA 的数据显示,节房虫类位于系统树较低的位置,分支很早;它们可能与管

室虫纲和球室虫纲先后从一个较老的单房室类群起源;也可能是稍晚起源于另一支源于管室虫纲的单房室类群.总的来看,节房虫类的分子系统发育的文献很少,没有确切的关于节房虫类与其他大类之间关系的结果,节房虫类高阶分类位置未定.虽然如此,分子系统发生对有孔虫的分类学已经产生了很大的冲击,未来现生节房虫类分子系统发生的研究结果将会帮助我们建立更为精细和可信的二叠纪节房虫高阶分类框架.

总的来说,节房虫类的高阶系统分类的矛盾问题没有完全得到解决,但是现在已经见到了用可信的系统发育关系对其进行修订的曙光.许多学者已经开始自觉地应用分子系统发生的结果对分类系统进行修订,例如 Kaminski(2014)提出胶结壳有孔虫新的系统分类时,认为 Loeblich 和 Tappan 的 Textulariida 是一个多系群,由独立演化为胶结壳的不同支系所组成,因而并不是一个自然类群.虽然“基于实用性的考虑,方便与占主导的分类体系对比”,他把胶结壳有孔虫归到一起,但是其分类体系的格架却是来自于 Pawlowski *et al.* (2013) 最新的分子系统发生的研究.此外,一些影响较大的网络有孔虫数据库(Hayward *et al.*, 2018)也采用了分子系统发育的分类框架.

5 结论

通过系统总结传统的、基于形态学的二叠纪节房虫高阶分类,本文详细描述了二叠纪节房虫类有孔虫的高阶分类在苏联和美国两个学派中存在的尖锐对立.通过追溯两个学派高阶分类的历史渊源,发现美国学派的高阶分类特征继承自 19 世纪的晚期的英国学者;而苏联学派的高阶分类则是应用进化分类方法的自然结果.

当前两个学派的有孔虫形态学分类都有各自的不足之处:美国学派虽然考虑了系统发育,但是其高阶分类与系统发育是割裂的;苏联学派将系统发育贯彻始终,较美国学派更符合逻辑.不过传统的系统发育重建缺乏科学性.

分支系统学与分子系统发生学提供了重建演化关系的科学方法.未来在进行二叠纪节房虫类研究时,必须随时关注有孔虫分子系统发育的研究结果,在分子系统发育搭建的有孔虫分类大框架的基础上,针对二叠纪节房虫类和其他可能具有亲缘关系的类群进行分支系统的研究,获得可以检验的关于

系统发育关系的假说.以坚实的数据为根本的系统发育关系是有孔虫分类科学性的基础,只有这样才能使得二叠纪节房虫类的系统分类进一步发展.

美国学派分类系统的主导地位显示了其巨大的影响力,但因为其高阶分类对单一特征的过分强调,所以与苏联学派纳入系统发育关系的分类相比是较为落后的.但是因为苏联学派也缺乏更具重复性或是更科学的重建系统发育关系的方法,19 世纪中晚期古老的有孔虫分类学依然在今天主导着有孔虫系统分类.当前分子系统发育和分支系统学已经成为生物系统分类主导的方法,用新的思想和方法对二叠纪节房虫类的系统分类进行改造,可以逐渐建立合理的二叠纪节房虫类的高阶分类系统.

References

- Bowser, S. S., Habura, A., Pawlowski, J., et al., 2006. Molecular Evolution of Foraminifera. In: Katz, L. A., Bhattacharya, D., eds., *Genomics and Evolution of Microbial Eukaryotes*, Oxford University Press Inc., New York, 78–93.
- Brady, H. B., 1884. Report on the Foraminifera Dredged by HMS Challenger during the Years 1873–1876. In: Murray, J., ed., *Reports of the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger during the Years 1873–1876*, Zoology, 9. Neill and Company, Edinburgh, 814.
- Brotzen, F., 1963. Evolutionary Trends in Certain Calcareous Foraminifera on the Palaeozoic-Mesozoic Boundary. In: von Koenigswald, G. H. R. J. D., Emeis, W. L., Buning, eds., *Evolutionary Trends in Foraminifera*, Elsevier, Amsterdam, 66–78.
- Carpenter, W. B., Parker, W. K., Jones, T. R., 1862. Introduction to the Study of the Foraminifera, 32. Ray Society, London, 319.
- Cifelli, R., 1990. A History of the Classification of Foraminifera (1826–1933) Part I. Foraminiferal Classification from d'Orbigny to Galloway, Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication, 27. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Washington D.C., 119.
- Cushman, J. A., 1948. Foraminifera, Their Classification and Economic Use. Fourth Edition, Revised and Enlarged, with an Illustrated Key to the Genera. Harvard University Press, Cambridge, 605.
- Cushman, J. A., 1927. An Outline of a Re-Classification of the Foraminifera. *Contributions from the Cushman Laboratory for Foraminiferal Research*, 3(1): 1–105.
- Darling, K. F., Wade, C. M., Kroon, D., et al., 1997. Planktic Foraminiferal Molecular Evolution and Their Polyphy-

- letic Origins from Benthic Taxa. *Marine Micropaleontology*, 30 (4): 251 — 266. [https://doi.org/10.1016/s0377-8398\(96\)00057-6](https://doi.org/10.1016/s0377-8398(96)00057-6)
- de Queiroz, K., 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56(6): 879 — 886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- d'Orbigny, A. D., 1826. Tableau Méthodique de la Classe des Céphalopodes. *Annales des Sciences Naturelles*, 7: 96 — 314.
- Fahrni, J. F., Pawlowski, J., Richardson, S., et al., 1997. Actin Suggests Miliammina Fusca (Brady) is Related to Porcellaneous Rather Than to Agglutinated Foraminifera. *Micropaleontology*, 43(2): 211 — 214. <https://doi.org/10.2307/1485784>
- Gaillot, J., Vachard, D., 2007. The Khuff Formation (Middle East) and Time-Equivalents in Turkey and South China: Biostratigraphy from Capitanian to Changhsingian Times (Permian), New Foraminiferal Taxa, and Palaeogeographical Implications. *Coloquios de Paleontología*, 57: 37 — 223.
- Gaillot, J., Vachard, D., Galfetti, T., et al., 2009. New Latest Permian Foraminifers from Laren (Guangxi Province, South China): Palaeobiogeographic Implications. *Geobios*, 42(2): 141 — 168. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2008.02.004>
- Grigelis, A. A., 1978. Higher Foraminiferal Taxa. *Paleontological Journal*, 121(1): 1 — 9.
- Groves, J. R., Altiner, D., Rettori, R., 2003. Origin and Early Evolutionary Radiation of the Order Lagenida (Foraminifera). *Journal of Paleontology*, 77(5): 831 — 843. <https://doi.org/10.1017/s0022336000044693>
- Groves, J. R., Altiner, D., Rettori, R., 2005. Extinction, Survival, and Recovery of Lagenide Foraminifers in the Permian-Triassic Boundary Interval, Central Taurides, Turkey. *Journal of Paleontology*, 79 (S62): 1 — 38. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2005\)792.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2005)792.0.co;2)
- Groves, J. R., Rettori, R., Altiner, D., 2004. Wall Structures in Selected Paleozoic Lagenide Foraminifera. *Journal of Paleontology*, 78(2): 245 — 256. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2004\)078<0245:wsispl>2.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2004)078<0245:wsispl>2.0.co;2)
- Groves, J. R., Rettori, R., Payne, J. L., et al., 2007. End-Permian Mass Extinction of Lagenide Foraminifers in the Southern Alps (Northern Italy). *Journal of Paleontology*, 81(3): 415 — 434. <https://doi.org/10.1666/05123.1>
- Gu, S. Z., Feng, Q. L., He, W. H., 2007. The Last Permian Deep-Water Fauna: Latest Changhsingian Small Foraminifers from Southwestern Guangxi, South China. *Micropaleontology*, 53(4): 311 — 330. <https://doi.org/10.2113/gsmicropal.53.4.311>
- Habura, A., Goldstein, S. T., Parfrey, L. W., et al., 2006. Phylogeny and Ultrastructure of Miliammina Fusca: Evidence for Secondary Loss of Calcification in a Miliolid Foraminifer. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 53(3): 204 — 210. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00096.x>
- Haynes, J. R., 1981. Foraminifera. Macmillan Publishers Ltd., London, 433.
- Haynes, J. R., 1990. The Classification of the Foraminifera—A Review of Historical and Philosophical Perspectives. *Palaeontology*, 33(3): 503 — 528.
- Hayward, B. W., Cedhagen, T., Kaminski, M., et al., 2018. World Foraminifera Database. Retrived from World Foraminifera Database at <http://www.marinespecies.org/foraminifera/aphia.php>
- Hennig, W., 1950. Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Germany, Deutscher Zentral-Verlag, Berlin.
- Hennig, W., Davis, D. D., 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 263.
- Hohenegger, J., 1980. Morphologische und Taxonomische Analyse der Liassischen Berippten Ichthyolarien (Foraminifera). *Beitr. Paläont. Österreich*, 7: 17 — 117.
- Jiang, H. S., Aldridge, R. J., Lai, X. L., et al., 2011. Phylogeny of the Conodont Genera Hindeodus and Isarcicella across the Permian-Triassic Boundary. *Lethaia*, 44(4): 374 — 382. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2010.00248.x>
- Jin, Y. G., Wang, Y., Wang, W., et al., 2000. Pattern of Marine Mass Extinction near the Permian-Triassic Boundary in South China. *Science*, 289(5478): 432 — 436. <https://doi.org/10.1126/science.289.5478.432>
- Kaminski, M. A., 2004. The Year 2000 Classification of the Agglutinated Foraminifera. In: Bubik, M., Kaminski, M. A., eds., Proceedings of the Sixth International Workshop on Agglutinated Foraminifera. *Grzybowski Foundation Special Publication*, 8: 237 — 255.
- Kaminski, M. A., 2014. The Year 2010 Classification of the Agglutinated Foraminifera. *Micropaleontology*, 60(1): 89 — 108.
- Korchagin, O. A., 2011. Foraminifers in the Global Stratotype (GSSP) of the Permian-Triassic Boundary (Bed 27, Meishan, South China). *Stratigraphy and Geological Correlation*, 19(2): 160 — 172. <https://doi.org/10.1134/s0869593811020055>
- Loeblich, A. R., Tappan, H., 1964. Treatise on Invertebrate Paleontology Part C. Protista 2, Sarcodina Chiefly “thecamoebians” and Foraminiferida, 2. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence.
- Loeblich, A. R., Tappan, H., 1987. Foraminiferal Genera and

- Their Classification. Van Nostrand Reinhold, New York, 970.
- Loeblich, A. R., Tappan, H., 1992. Present Status of Foraminiferal Classification. Paper Presented at the Studies in Benthic Foraminifera, BENTHOS'90, Sendai, 1990, Hiratsuka.
- Mikhalevich, V. A. I., 2013. Post-Cambrian Testate Foraminifera as a System in Its Evolution. Nova Science Publishers, Incorporated, New York, 426.
- Mikhalevich, V. I., 2004. On the Heterogeneity of the Former Textulariina (Foraminifera). Proceedings of the Sixth International Workshop on Agglutinated Foraminifera, *Grzybowski Foundation Special Publication*, 8, 317—349.
- Mikhalevich, V. I., 2005a. Polymerization and Oligomerization in Foraminiferal Evolution. *Studia Geologica Polonica*, 124: 117—141.
- Mikhalevich, V. I., 2005b. The New System of the Superfamily Quinqueloculinoidea Cushman, 1917 (Foraminifera). *Acta Palaeontologica Romaniae*, 5: 303—310.
- Mikhalevich, V. I., 2009. Taxonomic Position of the Superorder Fusulinoida Fursenko in the Foraminifera System. *Paleontological Journal*, 43(2): 117—128. <https://doi.org/10.1134/s0031030109020014>
- Mikhalevich, V. I., Kaminski, M. A., Coccioni, R., 2008. Revised Systematics of the Schlumbergerinida (Phylum Foraminifera). Proceedings of the Seventh International Workshop on Agglutinated Foraminifera, *Grzybowski Foundation Special Publication*, 13: 157—166.
- Mikhalevich, V., Debenay, J. P., 2001. The Main Morphological Trends in the Development of the Foraminiferal Aperture and Their Taxonomic Significance. *Journal of Micropaleontology*, 20(1): 13—28. <https://doi.org/10.1144/jm.20.1.13>
- Nestell, G. P., Kolar-Jurkovšek, T., Jurkovšek, B., et al., 2011. Foraminifera from the Permian-Triassic Transition in Western Slovenia. *Micropaleontology*, 57(3): 197—222.
- Nestell, G. P., Sudar, M. N., Jovanović, D., et al., 2009. Latest Permian Foraminifera from the Vlačić Mountain Area, Northwestern Serbia. *Micropaleontology*, 55(5): 495—513.
- Neumayr, M., 1887. Die Naturlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Schalentragenden Foraminiferen: Sitzungsberichte der Kais. Akademie De Wissenschaften, Wien, 10(95): 156—186.
- Palmieri, V., 1994. Permian Foraminifera in the Bowen Basin, Queensland. *Queensland Geology*, 6: 1—125.
- Pawlowski, J., Bolivar, I., Fahrni, J. F., et al., 1996. Early Origin of Foraminifera Suggested by SSU rRNA Gene Sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 13(3): 445—450. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025605>
- Pawlowski, J., Holzmann, M., Berney, C., et al., 2003. The Evolution of Early Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(20): 11494—11498. <https://doi.org/10.1073/pnas.2035132100>
- Pawlowski, J., Holzmann, M., Tyszk, J., 2013. New Supraordinal Classification of Foraminifera: Molecules Meet Morphology. *Marine Micropaleontology*, 100: 1—10. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2013.04.002>
- Podobina, V. M., 2017. Suggestion to Create a New Foraminiferal System. *Open Journal of Geology*, 7(4): 577—587. <https://doi.org/10.4236/ojg.2017.74039>
- Pronina-Nestell, G. P., Nestell, M. K., 2001. Late Changhsingian Foraminifera of the Northwestern Caucasus. *Micropaleontology*, 47(3): 205—234. <https://doi.org/10.2113/47.3.205>
- Rauzer-Chernousova, D. M., 1992. The Systematic Position of the Devonian Nodosariida and the Composition of the Superorder Lagenoida (Foraminifera). *Paleontological Journal*, 26(2): 1—12.
- Rauzer-Chernousova, D. M., Bensch, F. P., Vdovenko, M. V., et al., 1996. Reference Book on the Systematics of Paleozoic Foraminifera: Endothyroida and Fusulinoida. Rossiiskaya Akademiya Nauk, Geologicheskii Institut, Moskva “Nauka”, Moscow, 207.
- Rauzer-Chernousova, D. M., Fursenko, A. V., 1959. Principles of Paleontology. Part 1, Protozoa. Akademiya Nauk SSSR, Israel Program for Scientific Translations, Moscow, 482.
- Reuss, A. V., 1862. Entwurf Einer Systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. *Sitzungsberichte Der Kaiserlichen Akademie Der Wissenschaften Zu Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe*, 44: 355—396.
- Rhumbler, L., 1895. Entwurf Eines Natürlichen Systems der Thalamophoren. *Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Mathematisch-Physikalische Klasse*, 1: 51—98.
- Schultze, M. J. S., 1854. Über den Organismus der Polythalamien (Foraminiferen) nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 68.
- Sen Gupta, B. K., 1999. Systematics of Modern Foraminifera. In: Sen Gupta, B. K., ed., Modern Foraminifera. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 7—36.
- Song, H. J., Tong, J. N., 2016. Mass Extinction and Survival during the Permian-Triassic Crisis. *Earth Science*, 41(6): 901—918 (in Chinese with English abstract).
- Song, H. J., Tong, J. N., Chen, Z. Q., et al., 2009. End-Permian

- Mass Extinction of Foraminifers in the Nanpanjiang Basin, South China. *Journal of Paleontology*, 83(5): 718—738. <https://doi.org/10.1666/08-175.1>
- Song, H.J., Tong, J.N., Zhang, K.X., et al., 2007. Foraminiferal Survivors from the Permian-Triassic Mass Extinction in the Meishan Section, South China. *Palaeoworld*, 16(1/2/3): 105—119. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2007.05.016>
- Song, H.J., Wignall, P.B., Tong, J.N., et al., 2013. Two Pulses of Extinction during the Permian-Triassic Crisis. *Nature Geoscience*, 6(1): 52—56. <https://doi.org/10.1038/ngeo1649>
- Tappan, H., Loeblich, A.R., 1988. Foraminiferal Evolution, Diversification, and Extinction. *Journal of Paleontology*, 62(5): 695—714. <https://doi.org/10.1017/s0022336000018977>
- Vachard, D., 2016. Permian Smaller Foraminifers: Taxonomy, Biostratigraphy and Biogeography. *Geological Society, London, Special Publications*, 450(1): 205—252. <https://doi.org/10.1144/sp450.1>
- Vachard, D., Pille, L., Gaillot, J., 2010. Palaeozoic Foraminifera: Systematics, Palaeoecology and Responses to Global Changes. *Revue de Micropaléontologie*, 53(4): 209—254. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2010.10.001>
- Vachard, D., Zambetakis-Lekkas, A., Skourtsos, E., et al., 2003. Foraminifera, Algae and Carbonate Microproblematica from the Late Wuchiapingian/Dzhulfian (Late Permian) of Peloponnesus (Greece). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research in Paleontology and Stratigraphy)*, 109(2): 339—358. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/5510>
- Vdovenko, M.V., Rauzer-Chernousova, D.M., Reitlinger, E.A., et al., 1993. Reference on Systematics of Paleozoic Smaller Foraminifers (with Exception of the Endothyroids and Permian Multichambered Lagenoids). Trudy, Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Commission of Micropaleontology, “Nauka”, Moscow, 123.
- Wang, Y., Ueno, K., Zhang, Y.C., et al., 2010. The Changhsingian Foraminiferal Fauna of a Neotethyan Seamount: The Gyanyima Limestone along the Yarlung-Zangbo Suture in Southern Tibet, China. *Geological Journal*, 45(2—3): 308—318. <https://doi.org/10.1002/gj.1238>
- Wiley, E.O., Lieberman, B.S., 2011. Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, 406.
- Zhang, M.H., Gu, S.Z., 2015. Latest Permian Deep-Water Foraminifers from Daxiakou, Hubei, South China. *Journal of Paleontology*, 89(3): 448—464. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.19>

附中文参考文献

- 宋海军, 童金南, 2016. 二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝与残存. *地球科学*, 41(6): 901—918.