

试论确定笔石种和亚种的几个问题

陈 旭

(中国科学院南京地质古生物研究所)

种和亚种在近代生物学上的概念早已明确。但是在地质历史上种和亚种的确定由于化石保存的间断性和局限性而变得十分困难,往往只能从形态上加以人为的限定。也正因为古生物学研究的这一特殊性,往往容易使古生物工作者在进行分类识别和命名时,忽略了种和亚种的基本概念,从而使古生物分类学的研究变得毫无原则。然而种的概念却是如此重要,以至恩格斯评价说:“没有种的概念,整个科学就没有了。科学的一切部门都需要种的概念作为基础:人体解剖学和比较解剖学,胚胎学、动物学、古生物学、植物学等等,如果没有种的概念,还成什么东西呢?这些科学部门的一切成果都不仅要发生问题,而且要干脆被废弃了”(《自然辩证法》,198—199页)。笔者以为,近年来在我国笔石的研究工作中,忽略种的概念的情况是存在的。从原理上来讨论笔石的种和亚种确定的原则,便是本文撰写的目的。本文是在穆恩之老师的鼓励和指导下完成的,文成之后,承盛金章教授阅读文稿,深为感谢。他最近两次就古生物新种的建立进行学术讲演。此外,戎嘉余同志也提供了宝贵意见。

一、种和亚种的概念

种是能够(或可能的)相互配育的自然种群(居群)的类群,这些类群与其它这样的类群在生殖上相互隔离着(Mayr, Linsley and Usinger, 1953, 郑作新等译, 1965)。种的这种近代生物学概念,已为几乎所有的分类学家和生物学家(包括古生物学家)所公认。这一概念,主要包含两方面的涵义:

1. 根据居群的概念,种是由一些常变的居群组成的

17世纪至18世纪,当约翰·雷(John Ray)和林奈(Linnaeus)阐述种的概念的时候,种被认为是固定一致的,而种内各个个体都和模式标本相符合,凡不与模式标本相一致的个体,则被分开。这种概念统治了相当长的一个历史时期,即所谓的旧系统学的概念,或者说种是基于模式概念的,以形态上订定的,而且基本上是无空间向度的,很少涉及地理变异的意义。许多种都仅仅从单个标本或至多是几个标本来辨识出来的。这种旧系统学关于种的概念最容易为古生物学家所接受,因为,基于这种概念,古生物的种的建立就变得比较容易,可是也容易导致“新种”大量涌现,甚至原来已被较好阐明和广泛运用的种,也被找出差异而再“细分”。Mayr等(1953)在回顾分类学研究的历史时指出:“自然界的财富不是发掘不完的,高等动物的重要新发现时期早在十九世纪終了之前就已过去了。那些热衷于描述新目,新科和新属的人,已难于有所发现了。作为另一选择,他们就将已有的单元进行细分。……多数进行细分的学者并不是优秀的生物学者,而且也不理解分类单元的正确作用。十九世纪后期以及二十世纪初分类学声价低落的原因之一,乃是由于一些人不必要地细分了人们熟知的而且是确立有据的分类阶元,反而令人失望地掩蔽了自然的亲缘关系。”古生物中笔石的研究,特别是大量而系统的分类描述工作已在本世纪五十年代以前主要在欧洲,北美洲和大洋洲基本完成了;

近五十年来在中国和苏联也进行了大量的描述工作。在这种情况下,笔石的“新种”如果仍然象开创时期那样不断地、大量地涌现,Mayr 所回顾的那种历史上的教训则有可能再现。

事实上,本世纪来现代生物学关于种的概念,已由模式概念发展到居群概念,或者说种的概念已在理论上得到了解决。新系统学的特点就是以近代生物学的种的定义来代替纯形态学的物种定义,而将生态学的,地理学的,遗传学的以及其它因素一并考虑在内,以足够的标本为代表的居群,或者说以所谓的系列的标本作为基础。这样种之间的区别就基于许多表型性状之上,包括形态学、心理学、生物化学以及行为学(在动物界内)等,当然每个种也都有它自己的地理分布(Wilson 等,1974)。分布在同一区域内的不同物种,一般种与种之间的间断(或界限)比较明显,称为同区物种。分布在邻接区域内的不同物种,其中大部分种与种之间的界限较明显而少数的不明显,叫异区物种(杨遵仪,1975)。

基于居群概念,种内存在着居群间的明显间断,这种间断是由许多微小的变异综合而成,而多数地方性和地理性的变异是与环境密切相关的。在古生物学的研究上,这种居群间的间断则十分容易被夸大而误认为是种间的间断。例如早奥陶世的一类两枝下曲的对笔石,在西欧有一个著名的种 *Didymograptus deflexus* Elles and Wood, 这个种一直被用作标准化石,在北欧有一个两枝刚开始有下曲趋势的对笔石 *Didymograptus vacillans* Tullberg, 这两个种在我国扬子区都很发育,而且在我国还有介于这两种笔石中间的 *Didymograptus inflexus* Chen and Xia。这三个种之间的间断,主要是笔石枝的弯曲程度,而一些笔石枝和胞管数据度量上的差异只是种内不同居群的差异。由于著者把这一中间类型种内居群间的间断误认为是种间的间断,因此产生了另一个不必要的新种 *Didymograptus aequabilis* Chen and Xia。实际上,后者除了在一些枝和胞管的数据度量上和 *D.*

inflexus 略有差异之外,其它主要特征(如枝的弯曲度)并无区别,因此 *D. aequabilis* Chen and Xia 应该包括在 *D. inflexus* Chen and Xia 之内,这两个种发表后(穆恩之等,1979),大家普遍引用 *D. inflexus* Chen and Xia 而很少引用 *D. aequabilis* Chen and Xia 也同样说明了这个问题。

2. 生殖隔离是划分物种的主要标准

主要从本世纪四十年代以后发展起来的新系统学,强调要把分类学,遗传学和生态学方面的知识结合起来,以生殖隔离为主要标准去划分物种(四川大学生物系,1980)。但是以生殖隔离作为划分物种的主要标准,目前只能用于现代生物的范围之内,在古生物研究中尚难以实际运用。

不仅是种,就是亚种也是一个居群的集合体。一些分布广泛并且包括了许多地方性居群的种中,这些地方性居群之间如果有足够的差异,则称为亚种。没有亚种的种或者说只有一个单独亚种的种,称为单型种,包括两个或两个以上亚种的种,则称为多型种。而变种这一名词则是和种的模式概念或与形态学上的物种概念紧密相关的,变种最初是用于单个个体和种的模式标本有差异而又不够另立新种的情况,但是这种个别变异并不是一个分类单元,因此当亚种在国际法规定中被正式承认为分类单元的时候,早期法规版本中的“变种”就被代替了,而在古生物学中,这一问题也在此后随之得到解决(Sinclair, 1960, 吴同甲译 1963)。亚种是在地理上有局限性的,因此也是一个地理种群,由于没有两个地方的环境完全是会一样的,因此从理论上来说,每一个亚种也就是一个生态居群。象在现代分类学上一样,亚种在古生物学上是应用于形态上彼此很相似,以致很可能其间还未发展有完全生殖隔离的居群,由于大多数情况下,古生物学中尚不可能确定异域居群的确实年代关系,因此 Simpson 曾建议把亚种这一名词用于古生物学的任何亚种单元,

不论是同时的或者不同时的,但从定义上来看,两个亚种并存于同一地区是不可能的(Mayr等, 1953)。根据亚种的这些概念,笔者等认为亚种在古生物学中运用时,下述两种情况至少是错误的: a. 在同一产地同一层位,或者甚至在同一层面或标本上,确定不同亚种或种与所属亚种同时存在。这种情况在笔石的研究工作中已发生多起。事实上,这些被确认为不同亚种的标本都只是同一个地方居群中个体间的变异。亚种应该代表不同的地理居群。从这个意义上讲,亚种在笔石分类中的运用是正确的,例如早泥盆世的 *Neomonograptus hercynicus hercynicus* Perner, *N. hercynicus nevadensis* Berry 多型种; *Monograptus yukonensis* Jackson and Lenz, *M. yukonensis fangensis* Jaeger and Stien 多型种就是此例。有一点应当指出,不同地理范围内的亚种,如果首先发现于重叠地区或发源地区,很可能先被包括在同一种内或分成不同种,但是由于随后在不同区域愈来愈多的发现,就有可能作出正确的修正。 b. 古生物学上不同时的亚种是允许的,但是地质时代上差异很大的亚种,仍然是不合理的,因为时代差异很大的居群已不再有形态上的叠覆。Simpson 曾估计物种平均持续期为 50 万年—500 万年,一般的所谓奥佩尔生物带的平均持续期大都在 100 万年到 500 万年之间(徐桂荣, 1975), Kay (1962), Churkin, Carter 和 Johnson (1977) 曾分别用同位素测定北美西北部奥陶、志留纪笔石带的平均持续期,其中最短的 *G. persculptus* 带仅 0.2 百万年,最长的 *M. griestonensis* 带在 9 百万年左右。这样我们可以大致估计,在某种产生之后 3 至 5 个笔石带的地质时期,再建立该种的不同时的亚种便不合理了。此外我们若是建立某种的亚种,也必然要在该种产生以后,如果在早于该种的地层中再来“发现”一个亚种而命名为 *antiquus* 亚种等等做法显然是不对的。

分类工作中有一些非正式单位或“中化名词”能够非正式地用作分类单位,这在化石资料不够完整的情况下将是非常方便的。其中最常

用于种内的是型 (form), 例如笔石中的 *Monograptus priodon* (Bronn) 就可以明显的分为两个型,即窄型 (narrow form) 和宽型 (broad form)。同样一些非正式单位如类群或组(Group)用于属内关系密切的种的集合体。Elles 和 Wood (1901—1918) 曾广泛的把 Group 用于属内,至今尚在广泛使用,笔者最近在《陕南及川北志留纪笔石并论单笔石分类》一文中,也把 Group 这一非正式单位用于单笔石科内许多属的分类中,从而解决了属内一些不同的关系密切的集合体,避免了在水平和纵向分类关系均未澄清的情况下轻率地确立新属。

如果说种的主要特性是生殖隔离,那末属的主要特性应该是形态学上的独特性。属包括一个种或一群推测起来在系统发育方面具有共同起源的种,它与其它属之间存在着一个间断,为了实际上的应用,分类学家们把这一间断的大小与单元的大小(属的大小)作成反比,这样就可以防止不合理的单型属的确认,这一原则同样也适用于科之间的间断。根据这一原理,在笔石上一些在形态上独特性不明显的,或者说是勉强分出来的单型属是十分危险的,在古生物上的单型属至少应该是一些形态学上独特性很强的分类单元。

二、笔石动物的特殊性

在确定笔石的种和亚种时,固然首先要从种和亚种的正确概念出发,同时考虑古生物学的特殊性,而且还不得不进而考虑到笔石动物本身在古生物各门类化石中的特殊性。在进行笔石分类工作时必须考虑的这种特殊性,归纳起来大致有五个方面:

1. 笔石是一种全球性漂浮的海洋生物

它们中的大多数都是全球性或者说是大范围漂浮于海水表层或上层生活的。这就和底栖的动物群大不相同,很少存在所谓地区性的笔石动物群。这也就决定了笔石比其它底栖动物

的物种更少。如果我们每描记一个产地的笔石动物群就一定要有一批“新种”被发掘出来,那么笔石就将不成其为全球性的漂浮海洋生物了。

2. 地质历史中笔石动物群的特定分异时期

从目前的资料来看,笔石动物开始于中寒武世,绝灭于早石炭世,但主要是在奥陶纪至早泥盆世。其中志留纪和早泥盆世的笔石动物群是没有区域性的,也就是说在当时全世界的各个海盆地中都是同一个笔石动物群。因此,志留纪和早泥盆世的笔石大都是全球性的种。奥陶纪的情况则有所不同,在奥陶纪的一些特定时期,笔石动物群分异为明显的两个动物群,在这些分异时期,地区性的种较其它时期多一些,从总的来说,这些时期笔石种属的数量较多,或者说分异度较高。这几个时期可以归纳如下:

晚奥陶世:

- D. bohemicus* 带
- P. uniformis* 带
- D. mirus* 带
- T. typicus* 带
- D. szechuanensis* 带
- A. disjunctus*
- yangtzeensis* 带
- D. johnstrupi* 带
- O. quadrimucronatus* 带

我国扬子海盆为半封闭的一个特殊盆地,有一定数量的地区性的种。

中奥陶世:

- D. clingani*-*C. spiniferus* 带
- Pseudazygograptus*-*C. wilsoni* 带
- D. sinensis* 带
- N. gracilis* 带
- G. hincksii*/*G. teretiusculus* 带

早奥陶世:

- P. elegans*/
- D. murchisoni* 带
- A. confertus* 带
- G. austrodentatus* 带
- C. amplus*/
- G. sinodontatus* 带
- O. magnus* 带
- D. abnormis*/
- A. suecicus* 带
- D. "protobifidus"/D. deflexus* 带
- T. fruticosus*/*D. filiformis* 带
- T. approximatus* 带
- Adelograptus*-*Clonograptus* 带
- Aletograptus*-*Triograptus* 带
- Staurograptus*-*Anisograptus*/*Dictyonema flabelliforme* 带

笔石动物群分异为两大动物群,即太平洋动物群和大西洋动物群,是笔石动物群分异最明显的时期。

笔石动物群第一次出现两大动物群的分异

奥陶纪除了这几个特定的分异时期之外,全球性的种占了统治地位,其中最突出的是 *Tetragraptus approximatus* Nicholson 和 *Nemagraptus gracilis* (Hall)。最近,Cooper 和 Fortey (1982) 认为笔石枝呈工字形(或H形)并不是确立属一级分类单元的主要性状,而北美洲有几种四枝呈H形的四笔石和 *T. approximatus* Nicholson 甚为接近,只是H形的形态上略有差异,因此瑞典的 Lindholm 来信提出,它们有可能是 *T. approximatus* 种的同义语,这样H形上的小差异甚至不能作为种间的间断。美国的 Finney 最近专门研究了 *Nemagraptus*, 他认为全世界所有的 *Nemagraptus* 主要是一个种,即 *N. gracilis* (Hall)。笔者认为 Finney 对 *N. gracilis* (Hall) 这个全球型的物种的分类中,把笔石枝的不同保存形式和一些枝与胞管在度量上的差异作为居群间的差异是值得考虑的。例如以外形上两主枝作S型弯曲的 *Nemagraptus gracilis* (Hall) 和两枝向上交叉的 *Nemagraptus surcularis* (Hall) 在外形上似乎差别很大,但实际上只是不同的保存形式。当然基于在次生枝的发生上的不同种还是存在的。这样, *Nema-*

graptus 这个全球性的属,除了少数不同时期发生次生枝的种之外,其它以前定名的种,大概都是 *Nemagraptus gracilis* (Hall) 了,它们在度量上的一些差异,至多反映了居群间的变异。

此外,笔石的发生和灭绝的特定时期也是必需考虑的。对于正笔石来说,早奥陶世最初期(发生时期)和早泥盆世中期(行将灭绝的时期),确定较多的新种也都是不合理的,这是正笔石发生、发展至灭绝的趋向决定的,值得我们在分类工作中注意。

3. 笔石的水平分类和垂直分类

水平分类 (Horizontal Classification) 是指对同时存在的有机体所进行的分类,这种分类把祖型与后裔分开,并把源自共同祖型而同时生存或同处于近似演化阶段的各类合并起来。垂直分类 (Vertical Classification) 是基于生物历史发展(包括基于化石记录)的分类,这种分类把祖型与后裔并连在一起,而把从共同祖型分出来而又同阶段存在的生物群分开。古生物的分类中,由于水平分类的各属往往和地质时期相符合,因此古生物学家们自然也就不愿意用比较接近正确种系发育的垂直分类了。由于笔石的系统演化快、分布广泛,因此比其它门类化石在系统演化上保存了更多的记录。这样,在进行笔石分类时就更不能只立足于实用的水平分类。Cooper 和 Fortey (1982) 认为建立在谱系概念上一个属的各种之间,都要比与其它属的种的关系更为密切,而且都来自一个共同的祖先。这样在建立笔石种的时候,它在系统演化中的位置就不能不加以考虑了。

4. 笔石体附连物在分类中的地位

与其它生物不同,笔石往往保存有附连物,而且附连物的形态特殊,很容易被用作分类的依据。但是,附连物本身不是笔石的器官,因此它们在属一级和属级以上的分类单元中是没有意义的。作为种的依据,一些特殊的附连物是可以采用的,因为它们至少反映了一部分生态

学、形态学上的意义。但比起笔石体的主要器官——胞管等就次要得多了。这样,纯粹基于某种附连物形态上差异的种便值得商榷了。例如仅根据底刺大小、长短或仅根据底刺分叉的次数多少,囊状,胞状附连物的大小等等来确立不同种实际上是没有分类意义的。Riva (1974) 重新研究了中晚奥陶世具有一对底刺的笔石,他认为以前的 *Climacograptus hualross* Ross and Berry, *C. supernus* Elles and Wood 两种笔石和 *Climacograptus longispinus* T. S. Hall 都是具有一对明显底刺的栅笔石,底刺本身的不同不足以构成种的差别,但是根据不同的地理分布,可以作为不同的亚种,即: *Climacograptus longispinus longispinus* T. S. Hall, *C. longispinus supernus* Elles and Wood 和 *C. longispinus hualross* Ross and Berry。笔者于1982年初曾在纽约美国自然历史博物馆观察了 Riva 的 *C. longispinus* T. S. Hall. 的所有模式标本,认为这一分类是合适的。

5. 笔石的保存形式

目前笔石的分类除了少数种属是根据酸解后的立体标本或黄铁矿化的立体标本以外,大多数都是基于压扁的薄膜标本。因此笔石骨骼的各种构造线实质上都有不同程度的变形。以双笔石科的笔石而言,同一个种的不同个体,在保存中如果经受不同方向的压力,它们的胞管轮廓线的变化,不但可能被误认为不同的种,而且可以被误认为不同的属。这个显而易见的道理几乎是每个人都接受的,但在实际分类工作中却很少认真对待。这可能是由于缺乏一个分类工作者的严肃态度,也可能由于对笔石的不同保存形式认识不足或在实际工作中难以把握。由于不同的笔石在各种不同的保存条件下的变形比较复杂,今后笔者将另文讨论。

参 考 文 献

- 四川大学生物系, 1980: 生物学。人民教育出版社。
穆恩之、葛梅钰、陈旭、倪寓南、林尧坤, 1979: 西南地区下

- 奥陶统的笔石。中国古生物志, 新乙种第 13 号。1—192。
- Churkin, M., Carter, C. and Johnson, B. R., 1977: Sub-division of Ordovician and Silurian time scale using accumulation rates of graptolitic shale. -*Geology*, 5: 452—456.
- Cooper, R. A. and Fortey, R. A., 1982: The Ordovician Graptolites of Spitsbergen. -*Bull. Brit. Mus. (Nat. His.) Geology* 36(3): 157—302.
- Kay, M., 1962: Classification of Ordovician Chazyan shelly and graptolite sequences from central Nevada. -*Geol. Soc. Amer. Bull.* 73: 1421—1430.
- Mayr, E., Linsley, E. G. and Usinger, R. L., 1953: *Methods and principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill Book Company.
- (郑作新等译, 1965).
- Riva, J., 1974: Late Ordovician spinose climacograptids from the Pacific and Atlantic faunal provinces. Special Paper in *Palaeontology* 13: 107—126.
- Sinclair, G. W., 1960: Use of the term “variety” in *Palaeontology*. -*Journ. Pal.*, 34(1).
- (吴同甲译, 古生物学报 1963, 11(4): 612—613).
- Wilson, E. O., Eisner, T., Briggs, W. R., Dickerson, R. E., Metzenberg, R. L., O'Brien, R. D., Susman, M. and Boggs, W. E., 1974: *Life on Earth*, Sinauer Associates Inc.

[1984年2月13日收到]

ON SOME PROBLEMS OF THE DEFINITION OF THE GRAPTOLITE SPECIES AND SUBSPECIES

Chen Xu

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica*)