

表型单元、形态种和生物种—— 关于化石种判别问题的探讨

方宗杰 戎嘉余

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

内 容 提 要

目前在我国古生物学研究中存在着许多有关物种判别的问题。在相当程度上这是与居群概念的贫乏和传统的林奈式类型-形态学研究方法的影响分不开的。广泛存在于物种间的形态间断为识别物种带来了方便,但它与生殖隔离并不完全吻合。若只考虑形态特征,所判定的化石种大多只相当于表型单元。本文探讨如何将形态标准与居群、群落-生态和时空等项标准相结合来区分物种与表型单元。以上这些标准分别反映了物种的生物学特性的不同方面,而生殖-遗传标准是将它们有机地联系在一起的基础。古生物学必须站在理性的高度上俯瞰生命发展过程中的物种,从现代生物学的知识库中汲取养料。化石种研究现状的改观尚有待于我们付出艰巨的努力。通过这种努力将使古生物学进入一个新的、更严格的科学发展阶段。

关键词 表型单元 形态种 居群标准 群落-生态标准 时空标准

一、前 言

古生物学要进一步发展,一个很重要的条件是摆脱传统古生物学的束缚。本文无意抹杀传统古生物学的历史功绩,更不是要将其抛弃。因为无论是过去还是将来,在古生物分类系统学、生物地层学以及相关的其它分支学科的研究中,传统古生物学都作出了并将继续作出重要的贡献。然而,长期以来传统古生物学实际上主要从属于地质学。传统古生物学家经常被限制在某个生物类群和某一地质断代里,在熟悉所有相关学名的基础上,进行化石鉴定,创立新的分类单元(new taxa),改进所选定的断代地层学(Gould, 1976)。他们努力寻找化石形态方面的异同之处,以解决地层的划分和对比问题。在这里,化石被看作是划分对比地层的“符号”。对地层学较有用处的化石门类(标准化石)受到了明显的偏爱,用处小的化石门类则往往被弃之不顾。

近年来开始盛行的 Paleobiology 是传统古生物学发展的必然产物,然而它的出现本身又是对传统古生物学的挑战。它将化石视为地史时期的生物实体进行研究。经过长期的努力,古生物学将不再仅仅是地质学的附属物,在借重现代生物学的理论、概念和方法的同时,它终将实现由经验性学科向理论性学科的转化,尽管这仍然是一条相当漫长的道路。

古生物学的新生应当从物种研究开始。物种是古今生物界最基本的分类阶元(category)之一。尽管如此,刊于各种古生物分类学文献中的“物种”并不见得具有相同的分类学含义。人们对物种概念始终存在着种种不同的看法,生物学家对物种生物学特性的全面研究,终于使多数人相信物种是客观存在的自然实体。分类学家的任务在于力图恢复各种生物体在自然界中的应有位置,而物种识别正是这一努力的最基本的步骤,也是分类学研究中最为困难,但又最

为关键的问题 (Mayr, 1969)。如果物种仅仅属于人类的主观世界,很难想像进化的概念还有多少实际意义。物种鉴定的可靠与否对各个有关分支学科都会产生直接或间接的影响,对系统发育、演化型式、群落生态、生物地理区系等方面的研究尤其如此。

近年来,生物学的物种概念在古生物学界得到了广泛的承认。然而这种承认多少还有些保留。一些学者仍然强调在古生物学中无法实际应用生殖隔离这一最明确的生物学识别物种的标准。一方面是因为不能对化石进行生殖隔离的检验,更重要的是因为这一标准无法应用于进化连续体。他们主张采用年代种(chrono species),演替种(successional species)等人为分类单元来划定化石物种(Simpson, 1961)。应当指出,他们的物种概念确实存在着明显的矛盾。生物学物种概念只承认某一时间面上的物种是自然实体,而有了时间尺度的化石物种却只能属于人为的分类单元。Cracraft (1981)指出,古生物学只有与这种传统的物种概念作彻底的决裂才能得到发展。笔者之一(方宗杰,1990)曾尝试提出新的物种定义,本文即以该定义作为讨论的基础。

传统古生物学家在实际工作中采用的是形态种的概念(Rose and Bown, 1986)。他们往往只考虑形态标准,混淆了物种和表型单元(phenon)这两个不同的概念(Mayr, 1969, 1982)。Tasch (1980, p. 7—8)为了将古生物学的形态种和现代生物学的物种联系起来,曾经作了一系列推断。然而他的推断并未涉及如何正确运用形态标准的问题,即并未解决如何区分物种和表型单元的问题。由于不同研究者对形态差异尺度的掌握往往互不相同,没有共同的判别标准,并缺乏其它标准的检验,在实际工作中过多地依赖个人的经验和直觉,依赖权威的仲裁,从而使化石种名的确定存在着相当程度的主观性和任意性。古生物学家对物种一级的化石名单经常持有不信任感,他们认为属比种更为可靠(如 Stehli *et al.*, 1967; Hallam, 1969),这恰恰和许多现代生物学者的看法(Mayr, 1982)相反。Stehli 等(1967, p. 457)的评论颇具代表性:“从理论上说,物种也许是最客观的分类单位。然而,从广阔的时空着眼,古生物学的物种具有强烈的主观性。”本世纪 40 年代以来, Simpson (1940, 1943, 1944, 1951, 1961), Newell (1947, 1956), Sylvester-Bradley (1951, 1956, 1958), Imbrie (1956, 1957), Kurten (1953, 1954, 1964) 等努力将居群概念引入古生物学。近年来,西方的学者已注意在古生物学研究中应用居群概念,强调种内变异的存在。McAlester (1962) 根据现代的居群概念,对纽约州上泥盆统 Chemung 阶双壳类的系统厘订,可以作为这方面研究的一个范例。但对于如何借助其它判别标准来帮助确定居群和物种的变异范围,仍然缺乏系统的讨论。

这方面的问题在我国古生物学文献中也颇为突出:例如,同一产地、同一层位中识别出同属许多不同种和仅凭极少量标本确定新种(对于后一种情况,本文并不完全排除在必要的情况下这样做),比较极端的例子包括利用单个残缺不全的标本,甚至明显遭受挤压的变形本来建立新种。由于种种原因,对生命科学的发展曾作出重大贡献的进化综合论(evolutionary synthesis),在我国古生物学界却没有引起太多的反响,这不能不说是一件令人遗憾的事。居群概念的发展是进化综合论的主要贡献之一。以居群思想(population thinking)取代类型学思想(typological thinking)*,是生物学中发生的最重大的概念革命(Mayr, 1963)。我国古生物学界似乎仍然缺乏这一转变,或者说,这一转变还不够彻底。尽管“居群”这个名词对于我们大家并不陌生,但在对化石群的实际研究工作中,居群概念的应用尚不普遍。即使是翻阅

* 模式概念(type concept)最初脱胎于亚里士多德-林奈的类型学思想。但随着时代的发展,现代分类学对模式标本的理解已完全不同于类型学思想,两者不可混淆。详见 Mayr (1969) 的讨论。

80年代发表的古生物学论著,仍可发现传统的林奈式类型-形态学研究方法 (typological-morphological approach) 的影响(参见本文后面所举的实例)。这已经引起我国古生物学界的注意,例如,耿良玉(1980)提出应当重视由于平衡多态(多态性),发育异形(年龄变异)、两性异形(性双形)等所造成的同种异形现象,以避免“新种成灾”。陈旭(1985)尝试将现代生物学的居群概念和生殖隔离标准引入到笔石种的研究中。最新出版的一些古生物学教科书也强调从居群的角度来研究化石物种(何心一等,1987;张永铭等,1988)。不少古生物学者已意识到对化石物种的鉴定不能单凭经验和直觉,不能仅依据形态标准,还应重视居群标准和生态标准的运用。如赵靖舟(1989)对早寒武世古介形虫的研究值得重视。

物种作为分类学的基本单元,客观存在于自然界中,是生物进化的基本单元,是具有一定时空分布的自然实体。和现生物种一样,化石物种也应当是客观存在的自然实体。不同物种之间广泛存在的形态间断,为识别物种带来了很大的方便,它产生于由生殖隔离所导致的遗传上的不连续性。然而有时形态间断和生殖隔离并不完全吻合,从而给分类工作造成很多困难。这主要表现在(1)生殖隔离的取得缺乏相应的形态变化,如亲缘同形种 (sibling species)。(2)在生殖隔离未形成情况下所产生的明显形态差异,亦即种内变异的存在。种内变异又可区分为居群内变异和居群间变异,种内变异的程度有时明显大于种间差异 (Mayr, 1963)。由于化石记录的不完备性,古生物学不可能完全排除误差的存在。例如,在化石记录中无法辨别亲缘同形种的存在,这自然会在时代、地理分布范围及物种丰度等方面造成误差。但亲缘同形种在生物界所占比例甚小,据此,推测它在地史时期也是如此。这样,从总体看,它还不致于影响对进化规律的探求。此外,在现生动、植物中,已在某些属中发现一些形态差异十分明显的居群,当它们相互接触时可任意配育。Mayr (1963, 1969)以西印度群岛的蜗牛属 *Cerion* 为例,很好地说明了在生殖隔离尚未取得的情况下,居群间的形态歧异迅速发生给分类学带来的困难。对此现代生物学尚未找到妥善的解决办法。所幸此类例子在生物界较为罕见,似不致于给分类学带来很大问题。

我们认为,面临形态间断和生殖隔离不完全吻合的难题,古生物学家并非无能为力。只要充分理解并掌握物种生物学特性的方方面面,尤其注意识别在居群内出现的种种形态间断现象(亦即居群内不同表型单元的存在),就有可能大大提高化石物种的研究水平,并将化石记录的局限性降低到最低水平。我们并不讳言化石物种研究中存在的种种局限性,也不机械套用生物学的概念。但如果我们重视 Paleobiology 的研究,加强它与传统古生物学的结合,我们深信,古生物学的发展将大有前途。

本文涉及到的一些名词术语的含义和解释请参考戎嘉余、方宗杰、吴同甲(1990)编著的“理论古生物学文集”中的“词汇简释”。陈旭和周祖仁对本文提出宝贵意见,任玉皋清绘插图,在此一并致谢。

二、古生物学中的物种问题

关于古生物学中的物种问题,国内外学者都有不少论述。他们大多把注意力集中到由于时间尺度的存在而导致对进化连续体的主观而又任意的划分。应当指出,从原生生物到人这样的分级难以觉察的进化连续体 (Simpson, 1961) 实际上是不存在的。陈世骧(1987, 10 页)指出:“物种是生命系统线上的基本间断。”Wiley (1978, p.21) 认为,进化由两个基本过程组成,一是连续体的存在,将所有生命联系在一起;二是连续体的点断,产生了多样性,形成相

互独立的不同种系。我们赞成将物种视为由一系列祖-裔居群组成的进化连续体,而不是Simpson (1961) 强调的那一种。也就是说,种内连续、种间断断的概念也同样适用于具有时间尺度的地史时期的物种。我们相信,在两个祖-裔物种之间肯定发生过某种或某些变化,促使生物由一种遗传稳态 (genetic homeostasis) 向另一种遗传稳态转化,由一种同一性转化为另一种同一性。所以,成种事件可能是我们正确理解整个生物界既变又不变,既连续又间断的发展历史的关键。一些分支系统学家 (Hennig, 1950; Wiley, 1978) 主张用分枝点 (branching point = cladogenic speciation event) 来限定物种,但 Mayr (1982), Gingerich (1985) 曾对此提出批评。本文并不排除线系成种 (phyletic speciation = phyletic transition) 存在,所以,在这里成种事件并不完全等同于分枝点。线系成种强调整个种系 (lineage) 缓慢而渐进地演变为新种,也就是说,一个物种的所有已知地方居群,而不仅仅是它的某个居群,都应同时发生这种演变。由此不难理解,在单一剖面上发现的化石连续渐变的实例,并不一定代表整个种系的转变;也许它只代表单个居群的演变,而应归入边域成种或分支成种的范畴。这就要求我们从广阔的时空背景对其进行考察。当前国内外古生物学文献中有关渐变实例的介绍,大多强调渐变情况的存在;至于这种渐变是否发生在整个种系的问题,常被忽略了。

根据我们的认识,在剖面中,由于进化连续体的存在,而导致难于划定物种的情况并不多见。这种困难并非源于实际工作的经验总结,而主要来自传统进化种概念本身存在的矛盾:本来是自然实体的物种,仅仅因为时间尺度的存在,就变成了人类主观世界的产物。即使在实际工作中碰到这样的进化连续体,也无须完全任意地划定物种 (Imbrie, 1956),仍然可以在连续体中辨别出一些程度不等的阶段 (Simpson, 1956)。从理论上说,生物演化的速度也不大可能是均一不变的。亚种通常被看作是物种形成的阶梯,从这一角度考虑,在进化连续体研究中使用亚种单元,可能比年代种、演替种之类的人为分类单元更为合适。Simpson (1943) 在居群思想指导下,曾采用亚种单元对时序梯变群 (chronocline) 进行研究,并和现代生物学中的地理梯变群 (chorocline) 作了类比。从表面上看,这似乎混淆了时间概念和地理概念 (Gingerich, 1985)。但这些时序亚种或年代亚种 (chronological subspecies) 代表线系成种过程中的中间阶段,其实际的生物学含义和现代生物学中的地理亚种并无实质性的差异。Mayr (1963) 也认为地理亚种和时序亚种在生物学上不存在什么差异。应当指出,在古生物学中几乎不可能辨别严格意义上的地理亚种;至于年代亚种,除非在同一剖面中确认它们之间的转变,否则其生物学意义也是大可怀疑的。

化石记录的不完备性,确实给古生物学带来不少问题。这至少表现在以下 3 个方面。一是使整个生物界的进化历史出现很多缺环和空白,为恢复不同生物类群之间的系统发生关系带来明显的困难。二是使生物的某些形态特点,尤其是软体解剖构造方面的特点,以及行为、生态、生理、生化、蛋白质遗传特性等方面的特点难以保存。缺乏硬体的生物,更难有机会保存为化石。三是使我们对地史时期任一时间面上整个生物界情况的了解,受到极大的局限,致使古生物学无法系统开展 γ 级分类学的研究。

Mayr (1969) 将鉴定现生物种的分类性状总结为形态、生理、生态、行为、地理等 5 个方面。与现代生物学相比,古生物学家能够利用的分类性状大大地受到限制。这就使古生物学家只能主要依据硬体形态特征进行分类研究而别无选择。林奈时代以来的古生物学和现代生物学的长期实践已经证明,利用硬体形态特征进行分类学研究确是一种行之有效的办法。依据得到充分研究的硬体形态特征所作的分类,往往为现代生物学的研究所证实。因此,古生物

学家没有必要为这种局限性而过分担忧 (Simpson, 1943; Mayr, 1963, 1969; Stanley, 1982)。只要善于充分利用所有可得到的信息(形态学、生态学、地层学、古地理学等),就完全有可能对化石标本作出和现代生物学类似的合理推断。我们认为,问题并不在于形态标准是否可靠,关键在于如何正确运用形态标准,以及如何采用其它标准来加以判别。一些著名的生物学家强调,生殖隔离通常与一定份量的形态差异紧密关连,且这种差异在某一特定的分类群中总是相当稳定的 (Mayr, 1969, p. 196—197; Dobzhansky *et al.*, 1977, p. 195)。正是基于这个理由,以形态特征作为基本依据的化石研究才能继续下去,而且古生物学家还能利用现代生物学物种之间的形态差异程度作为参考。无论如何,形态标准将依然是划定物种的主要依据,但并非唯一的依据。

我们认为,目前在古生物学中存在的大量物种识别问题,在相当程度上是由于居群概念的缺乏,以及习惯上沿用传统的林奈式类型-形态学研究方法所造成。这突出地表现在分类工作中不注意区分表型单元 (phenon) 和物种,从而使化石种的鉴别具有很大的主观性和任意性。在对地方化石群的描述研究中,此类问题尤其突出。对于现代生物学来说,同域的(自然也是同时的)情况最为简单,不同物种之间,亦即同域的不同居群之间的间断性相当明显,只要观察仔细,一般很少搞错。然而随着地理因素的加入,问题就变得复杂起来,这也是他们十分注重 γ 级分类学研究的原因之一。古生物学者在分类学研究中不大注意同域性的辨别,更少注意由此带来的分类学上的好处。相反,在古生物学文献中同产地同层位出现多个同属物种的情况屡见不鲜,这说明古生物学在物种研究方面还存在明显的缺陷。

就古生物学的分类研究而言,最大的困难并不是物种的判别,而是种下分类阶元 (intra-specific categories) 的识别,即所谓 γ 级分类学的研究。这是由化石记录本身的局限性所决定的。据 Mayr (1969) 估计,在现生物种中,40%—80% 是多型 (polytypic) 种。古生物学家很难判明多型种的存在,因此,古生物学的物种基本上都是单型 (monotypic) 种。在古生物学文献中有时也会碰到一些亚种单元,但它们大多并不具备生物学亚种的含义。显然这将有碍于古生物学分类研究的深化,但我们不相信它会给古生物学的发展带来严重的问题。从整体上看,古生物学似乎不适于进行 γ 级分类学的研究,但若有合适条件,仍应进行尝试。例如,对保存良好的地史时期边缘隔离体进行 γ 级分类学的研究,将有助于揭开成种过程的奥秘。

三、化石物种与表型单元

就化石的一般鉴定过程而言,其基本步骤和现代生物学大致相同。即首先根据形态的异同将化石样品区分为不同的表型单元 (phenon) 或形态型 (morphotype)。这些表型单元可能属于同一物种,也可能分属于不同的物种。

除少数例外情况,同产地、同层位找到的化石标本大多宜被视为曾生活于同一生境的生物 (Imbrie, 1956)。这样的化石样品大体上相当于现代生物学中的同域 (sympatric) 分布。不同自然居群的同域分布表明生殖隔离的存在。由此可以判断:这些化石或者属于同一居群(同一物种),或者属于不同的物种 (Mayr, 1969, 1982),不可能出现同一物种的不同亚种(表 I。此表中的异域情况,在古生物学中还往往包含着异时的意义)。无论是化石的分类学研究,或是对化石居群开展生态学研究,都应注意辨别和确认化石记录中的同域分布(埋藏学的研究可以帮助我们加以分辨),尤其应注意区分此类化石样品中的物种和表型单元,这将有助于提高

表 1 表型单元的分类学判断(引自方宗杰,1990; 据 Mayr, 1969, 表 8—1 扩充而成)

Discrimination grid of phen(After Fang, 1990; Modified from Mayr, 1969, table 8—1)

| | 现代生物学 | | 古生物学 (无法确认生殖隔离 存在与否) |
|------|--------------|-------|----------------------------|
| | 无生殖隔离 | 有生殖隔离 | |
| 形态一致 | | | |
| 同域 | 同一居群 | 亲缘同形种 | 同 种 |
| 异域 | 同一亚种 | 亲缘同形种 | 同 种 |
| 形态不同 | | | |
| 同域 | 同一居群中的不同表型单元 | 不同的种 | 不同的种或种内变异(避免亚种单元的使用) |
| 异域 | 不同的亚种 | 不同的种 | 不同的种或亚种(难以辨别严格意义上的地理亚种) |

化石物种的研究水平。在比较不同产地、不同层位的化石时,此类化石样品的分析,将会为形态差异程度的掌握提供一个比较客观的尺度。

在化石样品的整理过程中,首先碰到的是个体(单个化石标本)和表型单元。此时如若采用形态种的概念,这些不同形态特征的表型单元就会被当成不同的物种。但这样的物种并不一定是自然界的客观实体,在生物学或者说在科学上是没有意义的。因为古生物学并非形态学的同义语,古生物学的分类研究也非化石形态分类学。因此,有必要建立正确的物种概念。是只依据形态标准定种,还是以形态特征为主要依据(但不是唯一的)来推断生物种的存在,这是两种全然不同的概念。本文主张在古生物学的分类研究中,以后者来取代前者。

物种作为生殖和遗传单元(reproductive and genetic community)存在于自然界,并保持相对稳定和独立。它由生活于不同地区的居群组成。这些居群或大或小;或分或合;或连或断;或互有交流,或相互隔离。居群是物种内部相对独立的繁衍单元,物种即为这些相互间能杂交配育的繁衍单元的总和。就有性生物而言,生殖隔离是物种在自然界保持相对稳定和独立的基本保证。

居群是物种繁衍的基本结构单元,物种演变、生物进化等实际上是通过居群这个基本结构单元来实现的,而绝不是以个体为单位所能实现的。居群不仅是物种在自然界存在的具体形式,它还往往是新种形成的出发点(如边缘隔离居群)。在这个意义上,也可将它视为进化的基本结构单元。

早在 19 世纪 50 年代,人们就认识到,自然界没有任一居群的两个个体是完全相同的(Mayr, 1982)。不同个体间形态变异性的存在,是居群现象的一个重要特征。不仅如此,同一物种的不同居群之间也普遍存在变异性。因此,没有任何单一的标本能够全面地体现这些变异性。这就促使人们来重新考虑模式标本的真实作用和应有地位。模式标本不再被看作是一个物种的典型而充分的代表,它不宜被用于限定物种,它现在仅仅被看作是“携名者”(“name-bearer”)(Simpson, 1961)。我们仍然使用模式标本,只是为了使各种生物的名称与其所指的物种之间具有固定的,并可以查核的依据。也就是说,要正确识别一个物种,就必须充分了解它的变异范围,仅仅和理想化的模式保持一致是远远不够的。

Mayr (1969) 指出,“除非将标本作为自然居群的样品看待,否则就不可能了解它们,也不可能对它们进行恰当的分类。”因此,在识别化石物种时,无论在理论上还是在实践上,都应强调居群概念,即物种在自然界存在的基本形式是居群,而不是个体。注意辨别居群内出现的

种种形态间断现象,避免将居群内的不同表型单元鉴定为不同的物种,这将大大有益于解决形态间断和生殖隔离不完全吻合所带来的分类学问题。

Mayr (1982) 在修订他的生物种定义时,强调生殖隔离仅仅是物种特性的两个主要方面之一,过去被忽视的另一个主要方面,即每个物种都在自然界占据一定的生态位 (niche) 被提高到与生殖隔离标准等同的地位。他形象地将这两个方面比喻为同一硬币的两面。Mayr (1982) 的这一修订反映了对物种特性认识的不断深化。对物种这一特性的确认将有助于在实际工作中正确地鉴别表型单元和物种。下文将对此进行讨论。

每个物种都有着自己的独特同一性。这里的同一性并非仅指个体之间在形态上的一致性,而是指以居群为基本结构单元的整体上的同一性,它既包含生殖和遗传上的同一性,也包括形态、行为、生理、生化、生态等方面的同一性。不同的物种具有各不相同的同一性,亦即存在着种间间断。在识别化石物种时,我们应当强调这种整体上的同一性,而个体特性不能作为识别物种的依据。

此外,时空概念对于识别物种,也是一个不可缺少的方面。作为进化实体的每一个物种,都有它自己的时空分布,独特的进化历史,以及不尽相同的历史命运。在生物进化的谱系树上,它们分别代表位置不同的分支。回避物种的时间尺度,只能使物种问题进一步趋向复杂化。

确立上述这些概念十分必要。虽然化石大多仅保存了硬体形态特征,但我们还应努力发掘化石之间曾经存在的种种内在联系。类型-形态学研究方法和现代分类学方法都强调形态间断在划定物种中的作用,但后者只承认由生殖隔离导致的形态间断。这就要求古生物学者正确区分物种和表型单元。古生物学必须改变传统的林奈式类型-形态学研究方法,在树立正确物种概念的同时,建立起判别物种的客观标准。

四、居群内不同表型单元的识别

表型单元是指化石样品中表型特征一致或基本一致的那部分个体。虽然,在古生物学的分类工作中,人们首先碰到的是化石个体,即地史时期的生物个体,但只有居群才是物种的基本结构单元,所有化石个体毫无例外地都曾是自然居群的成员。

要识别化石物种,首先应从识别化石居群开始。在一个正常的居群内部,通常总是存在着若干不同的表型单元。无论这些表型单元之间的差异程度如何,一旦确认它们属于同一生育繁衍的自然居群,都应毫不犹豫地将其归入同一物种,这是因为形态标准并不是判别物种的唯一标准。

在现代生物学中,居群思想牢固地占据了统治地位,对类型-形态学研究方法的深化变革,导致了大量分类学的厘订。例如,Hubendick (1951) 对淡水最常见的椎实螺属 (*Lymnaea*) 的厘订,使种名由 1 千多个减少到 40 个左右。Schnitter (1922) 对瑞士的无齿蚌 (*Anodonta*) 进行研究,确认以往的 250 多个种名,都只不过是同一物种的地方变异 (参见 Mayr, 1963, p. 32)。

Schumann (1990) 详细研究了采自美国西北部 San Juan 岛周围 39 个地点的大量 *Terebratalia transversa* (Sowerby) 标本,识别了三种形态型 (morphotype), 即表型单元 (见插图 1), 它们的贝体外轮廓显示了惊人的变异,这些变异是如此之大,以至于假如人们采获了具同样变异程度的化石标本,会毫不迟疑地将它们鉴定为不同的属。因为一方面在这些不同

类型之间发现了全部的形态过渡型,另一方面在 Friday Harbor Station 的实验室里采用人工授精的方法,这些不同类型的精子与卵能相互结合并繁殖幼虫 (Long, 1964),从而证明了它们无疑属于同一物种。这个例子表明,自然界的物种变异大量存在着,我们在确定化石物种时应充分注意到这一点。

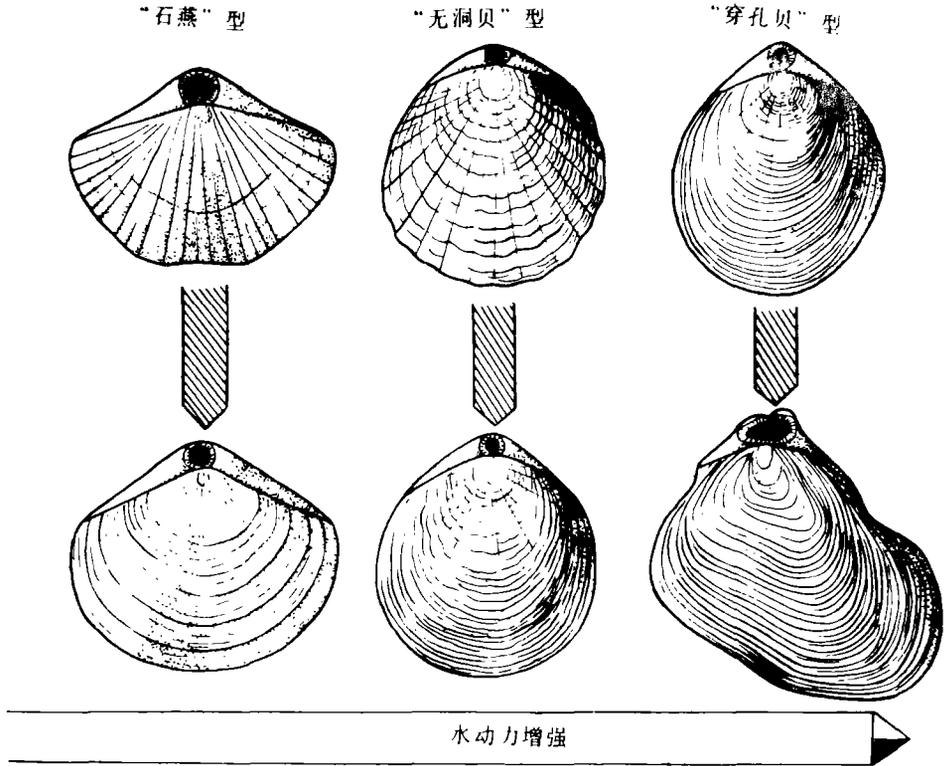


插图 1 美国 San Juan 岛 *Terebratalia transversa* (Sowerby) 的主要形态变体 (据 Schumann, 1991 图 3 修改)

Main morphological variants of *Terebratalia transversa* (Sowerby) from the San Juan Island, USA (modified after the figure 3 of Schumann, 1991)

种内变异大体可区分为以下两类: (1) 居群内变异, (2) 居群间变异。Mayr (1969, p. 147) 详细列举了单一居群内可能出现的各种主要变异类型, 它们大多在化石居群中也有所反映。已经出现许多绘图的、图解的和数字的方法来描述居群内部和居群之间的变异情况 (Raup and Stanley, 1978)。一般说来, 应尽可能多地对本标进行随机取样, 以便使采集的化石能大体反映居群内部的变异范围。

一个居群的遗传变异(如性双形等)或非遗传变异(如年龄变异等)可以是连续的或不连续的。由于存在一系列中间类型, 连续的变异较易辨认, 故本文对此类变异不作更多的讨论。利用数理统计方法, 把性状变量测量值绘制成坐标图, 则频率(标本数)曲线通常表现为正态曲线。不连续变异的辨认则不那么容易。这需要坚实的专业知识, 包括现代生物学的有关知识; 还应注意以往工作的积累; 此外, 在鉴定工作中应注意那些稳定少变的分类性状 (taxonomic character)。一个居群内部通常包含有多个形态各异的表型单元。它们大多由性双形、世代交替、年龄差异、季节变异等现象所造成。此外, 在遗传变异、断裂选择 (disruptive selection)

等因素作用下,也可使居群内出现两个或多个形态分明的表型单元,即所谓多态性 (polymorphism) 现象。如果仅仅采用形态标准来划定物种,完全有可能将本应归于同一居群的形态各异的表型单元鉴定为不同的物种。另一方面,当存在亲缘同形种时,单个表型单元有可能混合了若干个不同居群(物种)的成员 (Mayr, 1969)。根据现代生物学的研究,亲缘同形种虽广见于不同的生物门类,但毕竟在现生物种中所占比例甚小,所以,我们认为它们还不致于在古生物学的物种研究中引起严重的混乱。下面将举例说明如何避免将同一居群的表型单元鉴定为不同的物种。

1. 性双形 大多数两性生物都或多或少在两性的形态上(副性征)表现出差异,这方面的差异有时可反映在硬体形态上。其中有的差别之大足以使人们将它们置于不同的种或属,甚至于不同的科 (Callomon, 1969, p.116)。英格兰中侏罗统的 *Kosmoceras* 就是 1 个著名的例子。Brinkmann (1929) 曾确认四支世系的存在,它们被分别归入不同的亚属。其中两支由于壳体较小,壳口部存在围垂,现已确认是雄性的代表,所以实际上只存在两支世系 (Raup and Stanley, 1971)。在湖南早二叠世菊石 *Zhonglupuceras* 中也发现有性双形现象,周祖仁(1987)曾据之进行了“种”(实际上是表型单元)的归并。其它如腕足类、双壳类、腹足类、介形类、三叶虫、叶肢介、海胆等,都曾有性双形现象的报道。

德国晚白垩世的叠瓦蛤类 *Sphenoceras*, 根据壳形可区分出宽、窄两种类型(插图 2), 常成对出现(同时、同域、同相) (Seitz, 1965)。这两种类型的壳饰基本一致, 不仅如此, 从 Santonian 阶至 Campanian 阶下部, 它们还表现出相同的演化趋势。这一例子是否确属性双形现象, 尚不十分肯定 (Heaslip, 1969)。但这种形态相似的表型单元成对出现的情况恐非偶然, 除非能证明它们属于不同的属, 否则极有可能是同一居群的成员。

2. 世代交替 有孔虫中有性世代(微球型)和无性世代(显球型)相互交替的现象, 已是众所周知的事实。应当避免将双形壳描述成不同的物种。例如周祖仁等(1991)*探讨了史塔夫蕨类中的配子体(显球型)与裂殖体(微球型)的世代交替问题, 认为史塔夫蕨类中出现的特大型初房或具过渡性质的显球型初房系列, 是与生活周期中配子体阶段相关的个体变异, 这种变异没有种级分类意义, 更不能作为属级分类的标志。因此, *Pisolina* Lee, 1934 是 *Staffella* Ozawa, 1925 的同义名, 而 *Sazhiella* Dong, 1984 和 *Guangxiella* Li, 1987 是 *Nankinella* Lee, 1934 的同义名。由此看来, 在化石研究中, 应注意辨认生物个体发育过程中出现的变态或生活周期中的二形、多形现象, 努力避免将它们鉴定为不同的物种。

3. 年龄变异 由于个体发育阶段的不同而表现出的变异是显而易见的。差异不仅限于个体的大小, 其它形态特征也随生长而变化。有时其差异之大, 足以使人们将它们鉴定为不同的物种。例如, 常见于我国南方、日本二叠系中的具多韧带式韧带的双壳类 *Permoperna trapezoi-*

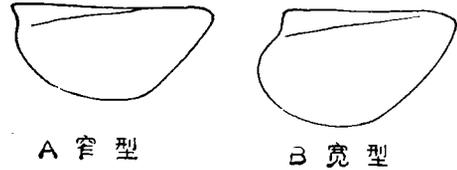


插图 2 *Sphenoceras* 的宽、窄两种壳型常成对出现于德国 Santonian 阶至 Campanian 阶下部 (据 Heaslip, 1969)

Narrow (A) and broad (B) forms of the bivalve *Sphenoceras* in the Santonian and Lower Campanian suggested as dimorphic pairs united by similar ornamentation (After Heaslip, 1969)

* 周祖仁、盛金章, 二叠纪蕨 *Pisolina*, *Sazhiella* 和 *Guangxiella* 以及有关的分类原则。江苏省古生物学会 1991 年学术年会论文摘要。

dalis (Kayser), 其青年期和成年期标本, 就曾被鉴定为不同的物种, 而幼年期标本的特点则和 *Bakevellia* 属比较接近(方宗杰, 1982) (插图 3)。在菊石的鉴定中, 个体发育的研究十分重要。

同一菊石壳体上的早期缝合线形态常与祖先类型一致。例如, 周祖仁(1987)将 *Guiyangoceras latiforme* 缝合线的个体发育分为五期, 其中第四期的缝合线与 *Vidrioceras* 一致, 至第五期才发育 *Guiyangoceras* 的特有形态。如若在地层中发现的是未成年标本或成年期壳体未获保存的标本, 在鉴定上就有可能发生误差。节肢动物在个体发育中一般都经历周期性的多次蜕壳或变态, 这方面的例子更多。为正确说明和判定一个物种的形态变化范围, 避免将不同发育阶段的表型单元鉴定为不同的物种, 应注意搜集不同大小的标本, 以了解与个体增长相伴的形态变化。对于保存有可辨认生长线的化石门类, 可以通过不同发育阶段生长线出现的变化进行间接推断。至于简单地将个体“大”或个体“小”作为分种的根据更是不可取的。

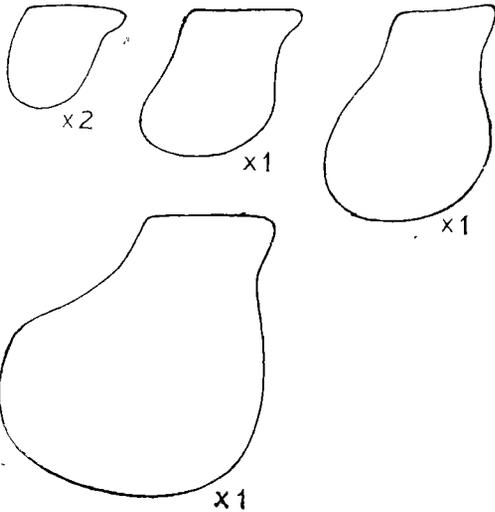


插图 3 *Permoperna trapezoidalis* 不同个体发育阶段的壳形变化

The changes of lateral outlines in ontogeny of the bivalve *Permoperna trapezoidalis* (Kayser)

4. 多态性 详见下文讨论。

5. 其它 部分表栖双壳类的左、右壳常表现出明显的差异。由于双壳类的双瓣壳体常分散保存, 一些作者, 尤其是早期的作者, 往往仅依据单瓣壳标本建立新的分类单元, 从而在分类学中人为地造成许多困难。以石炭—二叠纪最为常见的属名 *Aviculopecten* 为例, 由于它的模式种 *A. planoradiatus* 只有左壳, 右壳特征不明, 一个多世纪以来, 石炭—二叠纪燕海扇类的定名, 尤其是属一级的定名, 始终存在着混乱。一直到最近, 由于发现了模式种的右壳标本, 这一矛盾才得到解决 (Fang and Morris, in press)*。为此, Fang 和 Morris (in press) 建议, 燕海扇类如缺乏对左、右两瓣的充分了解, 除非特别必要, 不宜随意建立新的属级分类单元, 一般应避免只根据左壳标本建立新种。当研究其它左、右壳存在明显差异的双壳类群时, 也同样要注意这方面的问题。

在有孔虫、腹足类等具旋卷壳的类群中, 有时在同一居群中可能同时出现左旋和右旋标本。除了旋转方向相反, 其它特征相同, 应避免将它们当作不同的物种。

化石标本遭受挤压, 是司空见惯的现象, 由此也会形成虚假的“表型”单元(插图 4)。这在笔石研究中尤为常见, 若不注意, 也会导致分类鉴定上的谬误(陈旭, 1985)。

有些化石门类, 如牙形刺、虫牙、鱼鳞等, 所见化石并不代表该生物的全貌, 而只是其身体的一部分; 植物的不同部分(叶子、孢子或花粉、种子、树干、树根等)常分散地保存为化石。对于这样的化石门类, 采用人为的分类方法仍然是必要的。但随着资料的积累, 研究程度的深

* Fang Zong-jie and Morris, N.J., in press. The genera *Aviculopecten* and *Heteropecten* (Bivalvia).

人,努力将它们逐渐纳入自然分类系统,是古生物学家的一项重要任务。

古生物工作者为了熟悉自己的研究对象,不仅要研究它们的硬体形态构造、分类、时空分布情况,及其相关地层、古生物资料,还需要具备必要的生物学知识,尤其是与本门类有关的现代生物学知识,以免产生不必要的错误。例如,因为对双壳类中的左、右壳较齿部分或全部互换 (transposed hinges) 的现象不了解,误以为在早寒武世双壳类 *Pojetaia runnegari* 模式材料中存在两种不同的较齿类型,从而人为地制造出新属、新种 (李玉文等, 1986)。Mayr (1969, p. 182) 指出,几乎每一个物种都包含有几个(如果不是几十个)表型单元。Hall (1876) 描述了北美中泥盆统 Hamilton 页岩中的四射珊瑚 *Heliophyllum*, 共 6 种及 2 变种。后来 Wells (1937) 又补充采集了大量标本重新进行研究,发现该属实际包括有 11 个形态型(即表型单元),但它们都属于同一个物种 *H. halli*。

一个有经验的古生物学家在他所研究的类群中;能够大致估计到一个物种内会出现什么样的变异。也就是说,他能大致预测出现哪些类型的表型单元。应该指出,古生物学家是不可能对化石进行生殖隔离的观察或实验的,但可以在研究中间接地运用或体现现代生物学的生殖隔离标准。通过居群内不同表型单元的识别,可以大致恢复一个化石居群的本来面目,帮助我们掌握居群内的变异情况。居群的维系主要依赖于遗传因素(基因库)和生殖隔离。应当将居群间的生殖隔离进一步引伸为不同祖-裔居群系列之间的生殖隔离,这是每个物种保持各自基因库的相对稳定,即保持各自的独特同一性,并代代相传的关键所在。当在其它产地或不同层位中发现与这一化石居群可以进行比较的样品,它们的形态一致或基本一致,就宜将它们归为同一物种。我们相信,这种形态上的同一性,正是它们属于同一“生殖和遗传单元”的具体表现,这个生殖和遗传单元与其它单元在生殖上必定是隔离的。

比较理想化的情况是,在那些不同产地、不同时代的化石居群中都找到相同类型的表型单元,但实际情况往往并非如此。由于种种原因,化石居群一般只代表原来居群的有限部分。此外,由于生态和环境的原因,不同地方居群的变异不可能完全相同[例如不同生态表型(ecophenotype)的形成]。对现代物种居群结构的研究表明,地理变异是甚为常见的现象(Mayr, 1963, 1969, 1982)。即使是同一地方居群(deme),甚至仅仅是由于季节的不同,其内部表型单元的组成也会表现出相当程度的差异。

应当强调,和生态学研究不同,分类学家对居群内的种种短期变化并无特别的兴趣,古生物学家更是如此。进行分类学研究的古生物学家更多地关心化石样品是否属于同一居群(或同一祖-裔居群系列)的产物,即使它们是分别属于同一祖-裔居群系列的不同时期的居群成

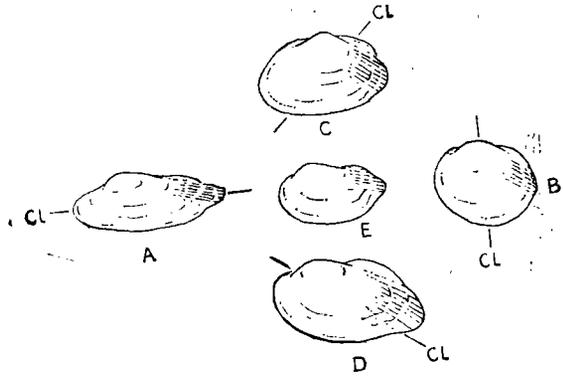


插图4 *Arisaigia postornata* 受挤压后出现的不同形态。位于图中央者(E)代表未受挤压的正常壳形。CL代表受力后壳形变化延伸的主要方向(据 Bambach, 1973)

Effect of rock deformation on fossil morphology, The drawing(E) in the center shows an undeformed specimen of *Arisaigia postornata*. The four drawing surrounding it show different patterns of deformation. The direction marked "CL" corresponds to rock cleavage and is perpendicular to the direction of maximum shortening(After Bambach, 1973)

员也无碍大局。重要的是这些化石个体是否属于同一物种,而不是其它。分类学家当然更欢迎具有代表性的化石居群样品,但化石记录中经常碰到的大多是带有种种偏差的样品。分类学家必须面对现实而无权作过多的挑剔。

对生殖隔离标准的理解不应只局限于现代生物学含义上的直接观察或实验。当我们通过对化石居群的研究,恢复了不同表型单元之间存在过的生物学联系(如性别、年龄等),恢复了居群作为繁衍单元的本来面目,这间接地体现了生殖隔离标准的存在。所以,同样是利用硬体形态学标准研究化石物种,由于指导思想的不同,得出的结果就大不相同。类型-形态学研究的结果通常宜被理解为形态种,其含义大多只相当于表型单元。而在现代分类学概念指导下划定的化石物种,其含义在实质上和现代生物学的物种并无二致。总之,当面对来自同一产地、同一层位的不同表型单元时,居群概念的确立,将使我们考虑到它们有属于同一居群(或同一祖-裔居群系列)的可能性。而不会只因为它们在形态上存在差异,就盲目地将它们归入不同的物种。

五、群落-生态标准、时空标准及多态性现象的辨别

多态性(polymorphism)是一种常见的居群现象,它常由等位基因或基因排列等遗传因素所引起。由此产生的不连续表型(phenotype),有时也称作“型”(morph)。本文为讨论方便,仍统称为表型单元。在现代生物学中,有过不少将它们描述为不同物种的例子(Mayr, 1963, p. 151)。多态性可以表现在形态、行为、生理等不同的方面,其中有些可以在化石记录中得到保存。古生物学家已开始注意这一现象的存在(Diver, 1929; Reyment, 1963, 1966, 1985; Owen, 1966; Waller, 1969; Hayami, 1973; 耿良玉, 1980; Keen, 1982)。和本文前述的种种表型单元不同,此类表型单元的出现并无任何明确的规律,一般难以预测。如限于采用林奈式类型-形态学的研究方法,易将它们鉴定为不同的物种。如何把握形态间断的尺度,正确区分种间和种内这两种不同性质的间断,为避免过多地依赖个人的直觉和经验,需要借助其它标准来加以判别。

1. **群落-生态标准** 群落概念的确立十分必要。化石样品并不是由互不相关的个体组成,应当把化石及其当时生活的环境视为一个有机的整体加以考察。在自然界,每种生物一方面处在各种无机因素的作用之下,居于无机因素交错网络的一定位置;另一方面,它们又处于群落这个有机连锁的一定位置,并发挥各自的一定功能(如食物链与能量流动等)。生态位实际上就是指生物在各种无机和有机因素交错网络中的一定位置。物种以居群为基本结构单元出现于群落中。居群是群落的基本构成单位,每个居群都具有一定的生态学特性。占据着同一生境的不同物种的居群组成了群落。群落是生态学和生态生物地理学研究的一个基本单元,也是生态地层学研究的一个基本单元(戎嘉余, 1986)。在同一生境中,不同物种的居群以不同的方式来适应相似的环境,也就是说每一个物种都有它自己特定的生态需求,从而在生境中占据一定的生态位。如前所述,Mayr (1982)将物种的这一特性提高到与生殖隔离标准等同的地位,并认为“生殖隔离的主要生物学意义,就是为适应于利用特定生态位的基因型提供保护。”对不同生态位的占据总是与形态、行为、生理或生化上的一定差异相关连。因此,人们可以利用这些差异来推断生态上的差异。

一条古老而仍然有用的生物学原理,即竞争排斥原理(competitive exclusion principle),也称高斯(Gause)原理,或莫纳特(Monard)原理,在古生物学中受到了不应有的忽视。这

一原理指出,没有两个具有同样生态要求的物种能够共存于同一产地 (Mayr, 1963, p. 68)。也就是说,当两个物种出现在同一生境(或同一群落)时,它们在生态上必须是有区别的,必须存在一个足够充分的,在生态上不重叠的“带”,否则就将导致其中一个种的淘汰或被排斥出该生境。属于同一个属的不同种,由于亲缘关系很近,生物学特性的歧异一般不会太大,它们倾向于相互竞争排斥 (Darwin, 1859)。除非在生态需求上表现出明显差异,它们一般不会生活于同一生境(或同一群落)。

达尔文(1859)早已注意到性状歧异 (character divergence) 规律的存在。后来的生物学家进一步对同属或近缘物种在分布区重叠部分的形态学演变规律进行研究, Brown and Wilson (1956) 称其为性状替代 (character displacement), 即当两个形态上相似的同属或近缘物种企图利用同一环境时,为避免生死攸关的竞争,在与竞争有关的选择压力的作用下,它们往往在与利用资源或与居住有关的性状上出现向两极分化的现象,最终分化成为差异明显的不同性状。由此可减少生态位的重叠部分,从而减少竞争,并更有效地利用环境。这一规律在近缘种集群或物种集群 (species swarm) 中得到了充分的发挥(详见下文讨论)。

同属物种同时出现于同一生境的情况,主要取决于它们在生态需求上的分异程度,分异程度越小,共同出现的可能性也越小。Mayr (1963) 指出,在海洋动物中,同属的物种大多都是异域种,两个同属物种同域出现的情况是偶然的。总之,我们应当树立这样的概念: 在同一群落中,大多数属只包含 1 个物种, 1 属多种的情况是不多见的,海相底栖群落尤其如此。这一概念的确立对于化石物种的判别十分重要,它可以使我们减少由主观原因造成的种种误差。除非具有充足的理由,一般应避免在同一化石群落中鉴定出过多的同属物种。

在古生物学文献中,对同一产地、同一层位化石样品的鉴定,出现多个同属物种的情况却屡见不鲜。造成这种情况可能有多种原因。其中的客观因素包括: 在异地埋藏时,来自不同生境(不同群落)的化石被混杂到一起;在缓慢沉积或时有停积的情况下,造成不同时期的化石埋葬于同层,这就不能排除其间有外来物种短期迁入的可能;风暴等事件性外力作用也可能造成上下地层中化石的混合。但更多的是由主观原因所造成,例如,忽视居群内出现不同表型单元的可能性;过分重视某些次要的形态特征而造成分类过细;其它还有寄生、病态、创伤、畸形、化石保存的原因(标本遭受挤压、磨损)等。无论如何,同一层位出现过多同属物种的情况,是不正常的,是与常理相悖的,这种情况在古生物学文献中的广泛程度,从一个侧面证明古生物学中的物种研究尚不太成熟。例如,我国辽宁义县孙家湾组中某一层位的日本蚌材料,曾被描述为 5 个不同的物种(于希汉,1987)。后经陈金华等(1990)重新研究,发现它们实际上都是同一物种的形态变异,如年龄变异等。

生物界的情况相当复杂,例如近缘种集群,或称物种集群 (species swarm),就是一种比较特殊的现象。这是指相当数目的近缘土著种类同域分布的现象,主要发生在湖泊、岛屿、高山顶部、洞穴之类充分隔离的区域 (Mayr, 1963, 1970)。这种现象证实存在有迅速的成种事件,属于边域成种中比较特殊的情况,应引起我们的充分注意。它的特点在于:(1) 地理上的充分隔离,只有十分偶然的散布 (sweepstakes dispersal) 才能到达这里;(2) 近缘种集群的成员均为土著种类,未见于其它区域;(3) 这些近缘物种的生态位幅度 (niche breadth) 较窄。性状替代规律使它们避免了生态位的完全重叠。因此,与正常环境中的相应物种比较,它们往往显得比较特化。这种特化使它们得以避免相互间的竞争,能更有效地利用环境资源;(4) 缺乏非近缘的潜在竞争者,缺乏捕食者或其它天敌。这些物种的祖先类型通常是新生境的拓居

者,空白生态位的存在使适应辐射成为可能。这方面著名的例子如夏威夷群岛的果蝇 (*Drosophila*),菲律宾拉瑙 (Lanao) 湖的鲤科鱼类 (cyprinids), 南美加拉帕戈斯 (Galapagos) 群岛的达尔文雀 (Darwin's finches) 等。化石记录中的例子如我国湘赣地区晚三叠—早侏罗世的假铰蚌类(方宗杰,1990), 南美 Parana 二叠纪双壳类动物群,里海 Pontian 上新世双壳类动物群 (Runmegar and Newell, 1971) 等。应当指出,生态位理论同样适用于近缘种群现象。其特殊性仅在于出现较多同域分布的同属或近缘土著物种。造成这种非正常情况的关键在于缺乏非近缘的潜在竞争者和天敌。

根据上述 4 方面特点,在化石记录中不难将近缘种群现象与一般情况区分开。在一般情况下,我们不妨将竞争排斥原理当作“紧箍咒”,以免在依据不充分的情况下划定过多的物种,尤其应力图避免将表型单元与物种相混淆。近缘种群 (species swarm) 的例子目前在古生物学中罕见报道。此类例子的发现和研究将有可能对成种事件的探讨作出贡献。

2. 时空标准 在判定两个居群是否同种时,地理标准为现代生物学家所经常采用 (Mayr, 1969, p. 140)。他们在鉴定物种时,一般不考虑时间因素,或者说,时间因素可以忽略不计。因为他们所研究的只不过是生物界从若干亿年前演化到今天的一个断面。古生物学的情况则有所不同。我们不仅能从不同的时间面进行研究,而且还能从纵向追溯生物演化的历史,这正是古生物学的优势所在。在大多数情况中,古生物学的同时性并非那么严格。即使是对比精确的化石带,其时间跨度也往往超出了生态时间的范畴。因此,化石记录中的异地居群,恐怕不单纯反映了空间上的异域关系,同时也常常包含有异时的含义。这也是我们主张采用时空标准,而不是仅仅强调地理标准的主要原因之一。

物种是具有一定时空分布的自然实体,在化石记录中,它可以出现在不同的时间面上。研究化石物种,应充分发挥古生物学的优势,从广阔的时空背景考察化石样品,这样有助于我们作出比较客观的判断。

多态性属于居群现象,它的前提就是同时性和同域性。下面介绍几个运用时空标准判别多态性现象的实例。

Etheripecten sichuanensis 是我国南方二叠系中常见的双壳类物种,它一般具有 8 根一级射脊。后来在湖南嘉禾县的小元冲剖面发现了仅具 6 根一级射脊的标本 (*Girtypecten jiaheensis*, 张毓秀,1981;方宗杰,1987),除一级射脊数目不同外,其它特征均和 8 脊标本一致。由于 6 脊标本和 8 脊标本在小元冲剖面同层产出(同域分布),根据群落-生态标准,它们不大可能属于不同的物种,而应视为小元冲居群中的多态性现象。6 脊标本可能由 8 脊标本畸变而来。假如 6 脊标本和 8 脊标本并非同时同域产出,那就有可能属于不同的物种(表 1)。

Lilingella simplex 和 *Xinyuella liuyangensis* 的关系则属另一种情况。如插图 5 所示,*Lilingella simplex* 在高家田组(连续沉积于造上组之上)突然大量出现,并明显取代了 *Xinyuella liuyangensis*。它们不可能属于多态性现象。由多态性现象所产生的不同表型单元之间的相对频率随地点、层位也会发生某种变化,然而,根据 Hardy-Weinberg 平衡律,这种变化缺乏突然性,不大可能在不同产地都同时出现明显而突然的替代现象。

苏联学者 Ovchrenko (1969) 报道了 1 个十分有趣的例子。侏罗纪腕足类 *Kutchithyris* 有两个分布颇广的种,*K. acutiplicata* 层位在下,*K. euryptycha* 在上。由于这两个种在形态上的明显差异,有人曾将它们置于不同的属。后来在一个产地发现在 1.0—1.5m 厚的岩层中,下部产 *K. acutiplicata*, 上部产 *K. euryptycha*。其间厚仅 10cm 的岩层中,这两个种共

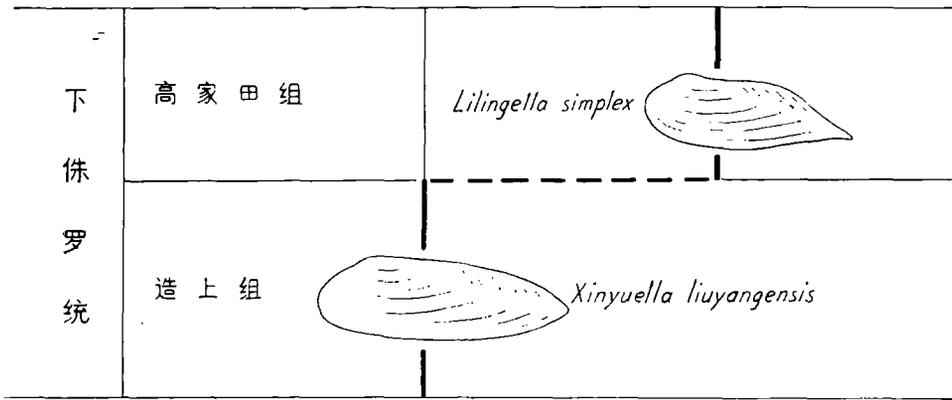


插图5 *Xinyuella liuyangensis* 和 *Lilingella simplex* 的地层分布和演化关系(一个典型的点断演化型式)(引自方宗杰,1990)。

Stratigraphic distribution and probable phylogenetic relationship of *Xinyuella liuyangensis* and *Lilingella simplex* (A typical punctuational pattern) (After Fang, 1990)。

同出现,并伴有一些呈中间过渡形态的标本,从而证实了这两个种之间的演化关系。由于过渡层仅见于单一产地,这个实例与 Mayr 的边域成种模式颇为吻合 (Raup and Stanley, 1978)。看来时空追溯不仅有利于作出正确的分类学判断,对探索系统演化和成种模式也颇有意义。

Hayami (1973) 报道了日本新生代双壳类 *Cryptopecten vesciculosus* 中的不连续变异现象。这个种有两个分明的表型单元, R 型和 Q 型。它们的壳饰发育样式具有明显差异: Q 型的脊间具发达的鳞片; R 型则缺失鳞片,脊间具隔膜状的沉淀。从上新世至早、中更新世,所有居群样品均由 Q 型组成, R 型自晚更新世出现后,其相对频率逐渐增高。一般认为,表型频率的长期变化可以反映居群的进化过程。在该种的现代居群中,这两种类型的相对频率仍较稳定。它们之间除壳饰样式有所差异外,其它特征基本一致。Hayami 认为它们不可能属于同域的不同物种,推测属于等位基因的多型性。

Beerbower (1968, p. 82) 认为多态性一般只限于很少几个性状,或一组功能上相关的性状。在多态性现象中,以等位基因的多型性最为常见。故此类表型单元之间的总体相似性仍十分明显,形态间断一般只表现在某个可分离性状 (discrete character) 或形态特征的某一方面,而其它特征仍保持一致。除上述日本的例子外,北美东部新生代的 *Argopecten comparilis* 的“高脊” (high-ribbed) 和“低脊” (low-ribbed) 表型单元 (Waller, 1969), 海南岛新生代的 *Cyprinotus (Hemicypris) changpoensis* 的拱形背缘和弧形背缘表型单元 (耿良玉, 1980), 湖南二叠纪的 *Etheripecten sichuanensis* 的 8 脊和 6 脊表型单元等, 均属此类情况。根据群落-生态标准,形态差异的这种性质表明,这些相应的表型单元属于不同的物种是不大可能的。

多态性现象虽然也会产生形态间断,由于稳定选择 (stabilizing selection) 的作用,每个物种的任何特征的变异都有一定的幅度,不可能发生无限的变异。所以,由多态性现象产生的形态间断一般差异程度较小,且大多只表现在某个十分有限的方面,而不影响总体相似性。此外,近缘现生类群的形态变异情况也可作为参考。在此基础上,运用群落-生态标准和时空标准,就有可能在化石记录中识别出多态性现象。这两个标准自然也可用于识别其它类型的表型单元。例如,居群标准运用的前提,就是同时、同域性的确定。仅仅为了叙述方便,本文才将

它们分开讨论。

有的作者提议在识别物种时,采用生物地理学标准,即以物种的地理分布为标准(李难,1982;赵靖舟,1989)。首先应当指出,一个物种的已知分布范围属于人类对客观世界的一种认识,它并不一定代表该物种实际上的全部分布范围。随着新资料的不断发现,已知分布范围有可能逐渐扩大;由于分类学上的厘订,它也有可能变小。第二,古生物学中生物地理区系的研究结论主要取决于分类学研究的水平。从目前情况看,这方面的研究大多还不太成熟。在古生物地理区系研究中,大多数学者倾向于使用属,而不是种,便是一个证明。如果以不成熟的生物地理学结论作为鉴定物种的标准,最终有可能陷入不可证伪的怪圈之中。第三,不同生物地理区之间通常都包含有比例不等的共同种。即使生物地理分区已研究清楚,对于来自不同分区的样品,也难以因此而肯定它们属于不同的物种;反之亦然。只有正确的物种鉴定才能为生物地理学的研究提供可靠的信息,这就要求我们努力提高分类学的水平,从而使生物地理学的结论更加合理、可信。

和生物地理学标准不同,时空标准并不以生物地理分区或物种分布范围来判别物种。时空标准从考察不同表型单元在时空分布上的相互关系入手,重点设法澄清这些表型单元是否曾同域分布,在时空分布上是否有替代或演化的倾向,进而采用居群标准和群落-生态标准进行判别,以最后确定这些表型单元是否属于同种。当我们在拥有充分材料的基础上建立新种时,除充分阐明它的变异范围外,还宜对各表型单元分别予以描述。在这方面,Walliser 和王成源(1989)的处理方法可以借鉴。他们详细研究了云南曲靖晚志留世的牙形刺 *Ozarkodina crista*, 区分出 α 、 β 、 γ 、 δ 4 种形态类型。这些形态类型之间均有过渡类型联系,应属种内变异,但不属多态性现象。他们对这 4 种形态类型分别作了描述,并考察了它们的地层分布。由于表型单元不是分类单元,没有必要采用三名法对表型单元进行正式命名。凡有可能使表型单元与分类单元发生混淆的方法,都应设法避免。

我们认为,应当重视种内不同表型单元的区分和描述,并从生物学的角度阐明这些不同形态单元之间的相互关系。这将有助于我们全面地认识每个具体的物种,提高古生物分类学研究的水平。不仅如此,这还将使化石居群的研究建立在更牢靠的基础上,并有可能为微演化以及成种模式的研究等提供十分有益的线索。

六、结 语

形态间断可以分别出现在居群内部、同种的不同居群之间和不同的物种之间,因此,形态标准虽说是化石鉴定的基本依据,但绝不应是唯一的。在分类研究中,古生物学家应善于从现代生物学获取经验,充分了解现生物种的种内变异情况及种间形态差异的尺度,尤其应注意利用那些和所研究的化石类群密切相关的现生类群作为参考。与此同时,还须结合运用居群、群落-生态和时空这 3 个标准加以综合判别。由此判定的化石物种,和现代生物学的物种不应存在什么本质区别。上述 4 个标准分别反映了物种生物学特性的不同方面(行为、生理、生化等不能保存为化石的特性未包括在内),而生殖-遗传标准是将它们有机地联系在一起的基础。

在实际工作中运用本文提出的判别标准可能会遇到许多困难,但我们应知难而进。物种概念及其相应判别标准的改变并不是一件容易的事,这需要我们付出艰巨的努力,毕竟我们已长期习惯于只依据形态标准来划定化石物种。尽管不少古生物学家愿意接受生物种的概念,但

却一直在自觉或不自觉地使用形态种的概念。这种理论与实践明显脱节, 而导致新种新属泛滥成灾的现象不能再继续下去了, 否则必将严重阻碍古生物学的进一步发展。

在物种鉴定上出现意见分歧是完全正常的。我们相信, 只要努力探寻识别化石物种的客观标准, 不同研究者之间的歧见便有可能得到比较合理的检验, 这将大大有助于改善古生物学物种研究的现状。重视对同域性化石样品的深入研究, 会使不同的研究者在形态差异尺度的掌握上取得更多的共同语言。

古生物学应站在理性的高度上来俯瞰过去。不应把化石当作个体或“符号”之类的孤立对象来进行研究。它们在地史时期是活生生的, 就像现代的生物一样, 曾是自然居群的成员。古生物学在深入研究化石形态学的时候, 还应努力恢复化石之间、化石与环境之间存在过的种种关系, 尤其应探讨居群-物种-群落之间的有机联系和它们固有的生物学含义。不同学科之间的交叉、渗透和融合, 尤其是现代生物学的理论、概念、方法的渗透和影响, 必将使古生物学这门古老的学科迸发出新的活力, 去迎接二十一世纪的挑战。

参 考 文 献

- 方宗杰, 1982: 论二叠股蛤 (*Permoperna*) (双壳类)。古生物学报, 21(5): 545—552。
 ——, 1990: 边域成种、成种事件与物种概念——从假铍蚌类的演化谈起。理论古生物学文集, 35—49。南京大学出版社。
 戎嘉余, 1986: 生态地层学的基础——群落生态的研究。中国古生物学会第 13、14 届学术年会论文集, 1—24。安徽科学技术出版社。
 ——, 方宗杰, 1990: 词汇简释。理论古生物学文集, 附录 1, 393—405。南京大学出版社。
 李玉文、周本和, 1986: 我国古老微体双壳类的发现及其意义。地质科学, 1986(1): 38—43。
 李难(主编), 1982: 生物进化论。人民教育出版社。
 张毓秀, 1981: 湖南嘉禾袁家晚二叠世瓣鳃类。古生物学报, 20(3): 260—265。
 陈世骧, 1987: 进化论与分类学(第二版)。科学出版社。
 陈旭, 1985: 试论确定笔石种和亚种的几个问题。古生物学报, 24(1): 116—121。
 陈金华、蒋福兴, 1990: 延吉日本蚌的个体变异并初论日本蚌类的演化趋势。古生物学报, 29(1): 12—31。
 周祖仁, 1987: 湘东南早二叠世菊石动物群。中国科学院南京地质古生物研究所研究生论文集, 第 1 号, 285—348。江苏科学技术出版社。
 赵靖舟, 1989: 中国北部寒武纪 *Bradoriida* 种属问题的讨论。微体古生物学报, 6(4): 409—418。
 耿良玉, 1980: 关于平衡多态。古生物学报, 19(5): 416—419。
 Bambach, R. K., 1973: Tectonic deformation of composite-mould fossil *Bivalvia* (Mollusca). *Amer. Jour. Sci.*, 273-A: 409—430。
 Beirbrower, J. R., 1968: Search for the past: An introduction to paleontology (2nd edition). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J.
 Brown, W. L. and E. O. Wilson, 1956: Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49—64。
 Callomon, J. H., 1969: Dimorphism in Jurassic ammonites. In Westermann, G. E. G., ed., Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications, 111—121. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller). Stuttgart.
 Cracraft, J., 1981: Pattern and process in paleobiology: The role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Paleobiology*, 7(4): 456—468。
 Darwin, C., 1859: On the origin of species. New York and London. D. Appleton and Company (1920).
 Diver, C., 1929: Fossil records of Mendelian mutants. *Nature*, 124, 183。
 Dobzhansky, T., F. J., Ayala, Stebbins, G. L. and Valentine, J. W., 1977: Evolution. W. H. Freeman and company, San Francisco.
 Gingerich, P. D., 1985: Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions. *Paleobiology*, 11: 27—41。
 Gould, S. J., 1976: Palaeontology plus ecology as palaeobiology. In May, R. M., ed., Theoretical ecology: Principles and applications, 218—236. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
 Hallam, A., 1969: Faunal realms and facies in the Jurassic. *Palaeontology*, 12(1): 1—18。
 Hayami, I., 1973: Discontinuous variation in an evolutionary species, *Cryptopecten vesiculosus*, from Japan. *Jour. Paleont.*, 47(3): 401—420。
 Healslip, W. G., 1969: Sexual dimorphism in bivalves. In Westermann, G. E. G., ed., Sexual dimorphism in fossil

- Metazoa and taxonomic implications, 60—72. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller). Stuttgart.
- Imbrie, J., 1956: Biometrical methods in the study of invertebrate fossils, *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, **108**(2): 211—252.
- Keen, M. C., 1982: Intraspecific variation in Tertiary ostracods. In Bate, R. H., Robinson, E. and Sheppard, L. M., eds., *Fossil and Recent ostracods*, 380—405. *Brit. Micropalaeontol. Ser.*
- Kurten, B., 1953: Population dynamics—a new method in Paleontology. *Jour. Paleont.*, **28**: 286—292.
- , 1964: Population structure in paleoecology. In Imbrie, J. and Newell, N. D., eds., *Approaches to paleoecology*, 91—106. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Mayr, E., 1963: *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- , 1969: *Principles of systematic zoology*, McGraw-Hill, N. Y.
- , 1970: *Populations, species, and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- , 1982: *The growth of biological thought*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. Cambridge.
- McAlester, A. L., 1962: Upper Devonian pelecypods of the New York Chemung Stage. *Yale Univ. Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.*, **16**: 1—88.
- Newell, N. D., 1947: Intraspecific categories in invertebrate paleontology, *Evolution*, **1**, 163—171 (reprinted: *Jour. Paleont.*, **22**(2): 225—232).
- Ovcharenko, V. N., 1969: Transitional forms and species differentiation of brachiopods. *Paleont. Jour.*, **1969**(2): 67—73.
- Owen, D. F., 1966: Polymorphism in Pleistocene land snails. *Science*, **152**: 71—72.
- Raup, D. M., and S. M. Stanley, 1978: *Principles of Paleontology* (2nd edition). W. H. Freeman and Company. San Francisco.
- Reyment, R. A., 1985: Phenotypic evolution in a lineage of the Eocene ostracod *Echinocythereis*. *Paleobiology*, **11**(2): 174—194.
- Rose, K. D. and T. M. Bown, 1986: Gradual evolution and species discrimination in the fossil record. In Flanagan, K. M. and Lillegraven, J. A., eds., *Vertebrates, phylogeny, and philosophy: Contributions to geology*. Univ. Wyoming Spec. Pap. **3**, 119—130.
- Schumann, D., 1991: Hydrodynamic influences in brachiopod shell morphology of *Terebratalia transversa* (Sowerby) from the San Juan Island, USA. In Mackinnon, D. I., D. E. Lee & J. D. Campbell (eds.), *Brachiopods through time*. pp. 265—271. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Simpson, G. G., 1940: Types in modern taxonomy. *Amer. Jour. Sci.*, **238**: 413—431.
- , 1943: Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Ann. New York Acad. Sci.*, **44**: 145—178.
- , 1951: The species concept. *Evolution*. **5**: 285—298.
- , 1961: *Principles of animal taxonomy*. Columbia Univ. Press. N. Y.
- Stanley, S. M., 1982: Macroevolution and fossil record. *Evolution*. **36**(3): 460—473.
- Stehli, F. G., A. L. McAlester, and C. E. Helsley, 1967: Taxonomic diversity of Recent bivalves and some implications for geology. *Bull. geol. Soc. Amer.*, **78**: 455—466.
- Sylvester-Bradley, P. D., 1951: The subspecies in palaeontology *Geol. Mag.*, **88**: 88—102.
- , 1958: Description of fossil populations. *Jour. Paleont.*, **32**: 214—235.
- Tasch, P., 1980: Paleobiology of the invertebrates, data retrieval from the fossil record. John Wiley and Sons, Inc., N. Y.
- Waller, T. R., 1969: The evolution of the *Argopecten gibbus* stock (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on the Tertiary and Quaternary species of eastern North America. *Jour. Paleont.*, **43**(5), supp., 1—125.
- Walliser, O. H. and Wang Cheng-yuan, 1989: Upper Silurian stratigraphy and conodonts from the Qujing District, East Yunnan, China. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, **110**: 111—121.
- Wells, J. W., 1937: Individual variation in the rugose coral species *Heliophyllum halli* E. and H. *Palaeontog. Amer.*, **2**: 5—20.
- Wiley, E. O., 1978: The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, **127**: 17—26.

[1990年8月16日收到]

PHENA, MORPHOSPECIES AND BIOSPECIES — ON DISCRIMINATION OF FOSSIL SPECIES

Fang Zong-jie and Rong Jia-yu

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia, Sinica, Nanjing 210008*)

Key words: phenon, morphospecies, population criterion, community-ecological niche criterion, spatio-temporal distribution criterion

Summary

Among palaeontologists almost every one has recognized the vexation of species problem in palaeontology. This has been usually attributed to the presence of the time dimension which makes it impossible to apply the commonly accepted biological species definition and at the same time recognize species as discrete, nonarbitrary entities (Raup and Stanley, 1978, p. 109). But this problem is more theoretical than real. In fact, palaeontologists have seldom met evolutionary continua in the fossil record which make them difficult in delimiting species. Even when evolutionary continua do occur, subdivision need not be entirely arbitrary (Imbrie, 1956). We believe that species should be objective entities with definite temporal and spatial distributions. "A species is a single lineage linked up with other lineages by speciation events which is a reproductive and genetic community composed of ancestral-descendant populations with its own evolutionary position and historical fate, and which maintains its distinctive identity from other such lineages and occupies or occupied a specific niche in nature" (Fang, 1990, p. 45). Here speciation is defined as the evolutionary process of species formation including phyletic speciation (= phyletic transition, Raup and Stanley, 1978)—the appearance of a new species by the gradual evolution of an entire lineage. The speciation event, which is not all equal to the branching points in this paper, occurs when the genetic homeostasis of a species is transformed into another.

The species problem has been made to appear more difficult than it is by a confusion of the concepts underlying the terms of phenon and species (Mayr, 1969), especially in palaeontology. According to Mayr (1969, 1982), phenon is a sample of pheno-typically similar specimens. There is hardly a species that does not contain several if not dozens of phena which may come from sexual dimorphism, age differences, seasonal variants alternation of generations, genetic polymorphism, and so on and have no taxonomic status. If we recognize species merely on the basis of morphological differences, it may be only a phenon or a morphospecies, but not a real biological species. In addition to the morphological criterion, here population, community-ecological niche, and spatio-temporal distribution criteria are presented for species discrimination. It can be inferred based on various types of evidence although fossils cannot be tested for reproductive isolation. There is a complete difference between basing only on morphological criterion and using morphological evidence as inference for the application of a biological concept. So long as we make every effort to distinguish species from phena, much improvement seems possible in the species problem of palaeontology. After untiring efforts it is not impossible for palaeontologists to recognize the same sort of species as neontologists do, or nearly so.