

运用分支系统学方法对逆珊瑚亚科的修订^{*}

王 向 东

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

内 容 提 要

运用分支系统学方法,考察有可能归入 Antiphyllinae 亚科的各属。根据个体发育极向标准对选取的 7 个性状进行分析,这 7 个性状为:主隔壁的长短,主内沟的形状和大小,对隔壁的长短和加厚程度,侧隔壁的长度,一级隔壁的排列,一级隔壁从轴部退缩程度,轴部构造等。据以上各性状在每个属中的表现编制出性状极向数据矩阵,输入计算机运算,得到分支图。并得到以下结果:Antiphyllinae Ilina 应包括下列 10 属: *Actinophrentis* Ivanowski, 1967; *Falsiamplexus* Fedorowski, 1987; *Longiclava* Easton, 1962; *Lytvolasma* Soshkina, 1925; *Neozaphrentis* Grove, 1935; *Monophyllum* Fomichev, 1953; *Fasciculophyllum* Thomson, 1883; *Bradyphyllum* Grabau, 1928; *Rotiphyllum* Hudson, 1942; *Claviphyllum* Hudson, 1942。

关键词 分支系统学 个体发育标准 分类 Antiphyllinae

一、前 言

在保山地区的下石炭统中,产有大量的 *Neozaphrentis* Grove, 它一贯被认为是 Hapsiphyllinae 亚科的成员 (Grove, 1935; Hill, 1956; 乐森珥和吴望始, 1964; Hill, 1981 等)。但笔者发现,产于滇西的 *Neozaphrentis sphenoidale* sp. nov. 的任何个体发育阶段,均无 Hapsiphyllinae Grabau 的主要鉴别特征:主内沟向内扩大且在轴部形成主内沟内壁 (Hill, 1981)。观察模式种的原始描述和图影,也无此特征。那么,是否有这样的可能, *Neozaphrentis* Grove 不应归入 Hapsiphyllinae? 我们进一步注意到, Antiphyllinae 亚科的某些特征似与 *Neozaphrentis* 的相似。然而,对于 Antiphyllinae 的分类莫衷一是,存在很大的分歧。为此,笔者试图运用分支分析方法对 Antiphyllinae Ilina 及可能有关的属作系统发育分析,以期解决某些属级分类方面的问题。

二、Antiphyllinae Ilina 的研究简史

Ilina (1970) 创建 Antiphyllidac 时仅包括两属, *Antiphyllum* Schindewolf 1952, 及

* 本文得到中国科学院古生物与古人类学科基础研究特别支持费的资助。

Epiphanophyllum Ilina 1970, 以主隔壁长和对隔壁短为特征。Weyer (1974) 研究 *Antiphyllum* 的模式标本后认为, Schindewolf (1952) 将 *Antiphyllum* 的主隔壁和对隔壁位置颠倒了, *Antiphyllum* 应是 *Claviphyllum* Hudson 的同义名。而 *Epiphanophyllum* 因其加厚的外壁, 具中轴, 及长的二级隔壁应归入 *Cyathaxonidac* (Hill, 1981)。

Weyer (1975) 修订了 *Antiphyllidae* Ilina 1970 的内容和含义, 将其作为 *Hapsiphyllidae* 下的一亚科, 其特征为: 辐射状排列的一级隔壁, 主隔壁略短, 位于珊瑚骸的凸侧, 对隔壁较发育, 二级隔壁不明显等, 包括下列成员: *Rotiphyllum* Hudson, 1942; *Claviphyllum* Hudson, 1942; *Drewerelasma* Weyer, 1973; *Saleelasma* Weyer, 1970; *Clavilasma* Weyer, 1975; *Bradyphyllum* Grabau, 1928。自此以后, 大多数珊瑚学家部分地接受 Weyer (1975) 的意见。他们一方面同意 Weyer 的观点, 认为 *Antiphyllinae* 的成员应具有上述特征, 另一方面又提出自己的分类方案, 如 Hill (1981) 和 Fedorowski (1987) (表 I)。除了对某些属如 *Bradyphyllum* Grabau, 1928; *Claviphyllum* Hudson, 1943; *Rotiphyllum* Hudson, 1943 等有较一致的认识外, 各家意见分歧甚大。分歧点在于 1) 对某些属的独立性存疑, 如 *Monophyllum* 与 *Rotiphyllum* 的归并问题, *Pseudobradiphyllum* 与 *Paracaninia* 的关系, *Fasciculophyllum* 的模式标本问题等。2) 哪些属应归入 *Antiphyllinae* 的问题, 具脊板的 *Clavilasma* 相似于 *Claviphyllum*, 因而被 Hill (1981) 置于本亚科内, 那么, 具有 *Antiphyllinae* 某些性状的 *Neozaphrentis*, *Longiclava* 为何不也归入 *Antiphyllinae* 亚科?

总之, 目前对 *Antiphyllinae* 的认识很不一致, 内部各属的关系及相互之间同异名的更替相当频繁(表 I), 缺乏统一的分类标准。

表 I 不同学者对 *Antiphyllinae* 的分类
Showing different classifications proposed to *Antiphyllinae*

Ilina (1970)	Weyer (1975)	Hill (1981)	Yu C-C et al. (1983)	Fedorowski (1987)
<i>Antiphyllum</i> <i>Epiphanophyllum</i>	<i>Bradyphyllum</i> <i>Claviphyllum</i> <i>Rotiphyllum</i> <i>Saleelasma</i> <i>Drewerelasma</i> <i>Clavilasma</i>	<i>Actinophrentis</i> <i>Bradyphyllum</i> <i>Claviphyllum</i> <i>Rotiphyllum</i> <i>?Lytvolasma</i> <i>Clavilasma</i> <i>Pseudobradiphyllum</i> <i>Fasciculophyllum</i>	<i>Antiphyllum</i> <i>Epiphanophyllum</i>	<i>Actinophrentis</i> <i>Bradyphyllum</i> <i>Claviphyllum</i> <i>Rotiphyllum</i> <i>Lytvolasma</i> <i>Falsiamplexus</i> <i>Monophyllum</i>
<i>Antiphyllidae</i>	<i>Hapsiphyllidae</i> <i>Antiphyllinae</i>	<i>Antiphyllidae</i> <i>Antiphyllinae</i>	<i>Antiphyllidae</i>	<i>Hapsiphyllidae</i> <i>Antiphyllinae</i>

三、性状演化的极向分析

确定性状演化极向是分支分析的最关键步骤。确定性状极向的标准有多种(孟津、王晓鸣, 1990), 其中的个体发育标准最为直接, 需要的附加假设最少, 主要的误差可能来自幼型形成(paedomorphosis) (Kluge, 1985; Kluge and Strauss, 1985)。据 Kraus (1988)的研究, 由个体发育分析得出的极向标准极为有力(robust), 只要其分析性状中的幼型形成性状不超过 50%, 则仍能反映正确的系统发育关系。如此高的百分数对于低等无脊椎动物似乎是不可能的。除此之外, 经详细研究的个体发育序列作为极向标准几乎没有什么缺点(Nelson, 1973, 1978, 1985; Patterson, 1982; Rosen, 1982; Voorzanger *et al.*, 1982, Cracraft, 1983; Conover, 1991)。但对于大多数化石和部分现生生物来说, 由于很难得到个体发育的资料而受到许多限制, 从而使用率较低。四射珊瑚的独特的连续切片法, 解决了个体发育研究的许多困难。下面根据个体发育极向标准对选取的 7 个性状进行分析。

1. 主隔壁的长短(Length of cardinal septum):

6 个原生隔壁在个体发育早期均达中心, 随着个体的增大, 主隔壁的发展可有两个趋向: 保持原来长度伸达中心; 渐缩短*。本亚科各代表种的连续切面观察, 从未发现有主隔壁长达中心—短缩—又伸长这样的例子。所有的个体发育材料均表明: 主隔壁长达中心为祖征, 从中心退缩是衍征。

主隔壁长达中心	2
主隔壁退缩但超过一级隔壁长度之半	1
主隔壁退缩且短于一级隔壁长度之半	0
发育(development): 2→1→0	

2. 主内沟的形状和大小(Pattern of cardinal fossulae)

主内沟的形状与一级隔壁的排列方式有关。从本亚科成员的个体发育来看, 早期 6 个原生隔壁生长之后, 主隔壁两侧的一级隔壁相向生长, 主内沟向中心扩大如 *Zaphrentites delanouei* 的主内沟。随着个体发育的进行, 主隔壁两侧的一级隔壁渐成辐射状排列, 主内沟的形状也从向中心的两侧平行渐变成向中心缩小的楔形或三角形。

主内沟不明显	0
明显向中心渐小的三角形	1
两侧近平行或略向中心缩小的主内沟	2
发育: 2→1→0	

3. 对隔壁的长短和加厚程度(Length and thickness of counter septum)

对隔壁与主隔壁相同, 个体发育早期长达中心, 但有 3 种发展方向: 保持原来的长度不变; 后期缩短; 后期加长伸入中心并略加厚呈棒槌状。前者为祖征, 后二者为衍征, 其中后期缩短为性状丢失。另一现象在本性状中值得重视, 某些成员(如 *Bradyphyllum*) 的对隔壁在个体发育青年期加长, 而成年期略有缩短, 与其余一级隔壁等长。这种性状状态涉及获得又

* 四射珊瑚萼穴内的隔壁缩短并不能作为个体发育性状看待, 所有萼穴内的隔壁均短缩, 这仅与珊瑚虫年龄有关。

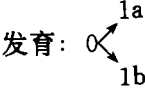
失去的二次过程,比单纯的获得性状态更具近裔性(Rosen, 1982)。

与一级隔壁等长	0
略长于一级隔壁	1
明显加长达中心且略呈棒槌状的假中轴	2
青年期时加长,成年期缩短	3
发育:0→1→2→3	

4. 侧隔壁的长度 (Length of alar septum)

相似于对隔壁,具有加长和缩短两种衍征。

与一级隔壁等长	0
略加长	1a
略缩短	1b



5. 一级隔壁的排列 (Arrangement of major septa)

由于个体发育早期一级隔壁在 4 个象限的增生,尤其是主部隔壁增生靠向两侧隔壁,造成了羽状排列,晚期的隔壁增加减慢,隔壁排列渐向辐射状转变。故一级隔壁的羽状排列是祖征。

一级隔壁羽状排列	0
一级隔壁半羽状排列(亚辐射状)	1
一级隔壁辐射状排列	2
发育:0→1→2	

6. 一级隔壁从轴部退缩程度 (Length of major septa)

本性状的考察必须有一前提条件,即共同以萼穴底面为参照面。一级隔壁达中心但不互相连接形成中轴显然是一种祖征。

一级隔壁从中心退缩	0
一级隔壁达中心	1
发育:1→0	

7. 轴部构造 (axial structure)

尽管一级隔壁在中心呈棒槌状的功能意义尚不知晓,但很可能与中轴起相似的作用,起码可以肯定是一种衍征。同样,轴管的功能意义有待进一步研究,但也可以肯定是一种衍征。对隔壁伸长到中心并呈棒槌状形成的假中轴不在此考虑,否则与对隔壁性状极向重复,造成人为的加权。

无轴部构造	0
具半轴管	1
具轴管	2
发育:0→1→2	

四射珊瑚微细构造的研究已有近 50 年的历史,目前着重于电镜下观察的超微结构的性质仍在争论之中,层状和纤状构造是否是原生的或是次生重结晶(成岩作用)的产物

(Oekentorp, 1984, 1989)尚有不同观点。如果后者是真实的,四射珊瑚微细构造的研究似应转入碳酸盐岩成岩作用的研究,不具有分类意义。另外,即使微细构造保存了原始的生物结构,其分类学意义值得商讨,尚不能达到划分属级、种级分类单元的程度(Fedorowski, 1987)。一方面,研究程度不够,绝大多数建立的种没有微细构造特征描述;另一方面,微细构造研究得到的性状缺乏特殊性(Fedorowski, 1987, Oekentorp, 1984)。鉴于以上原因,在极向分析中未选取微细构造性状。

横板性质未列入极向分析的主要原因是由于资料的缺乏。因为大多数学者对四射珊瑚的横板这一性状未予足够的重视,大多数属种没有横板的个体发育特征,甚至有些模式种的模式标本都没有纵切面,如 *Gradyphyllum bellicostatum* Grabau, *Lytvolasma asymmetricum* Soshkina。

各属的性状分布经极向换算后如下表(表 I)。其中的 1, 2, 6 三个性状须换算。因为在本文的性状分析时“没有某个性状”定义为 0,“某个性状发育”定义为 1 或 2 或 3,这并不说明无此性状即为原始,有此性状即为进步。但在计算机编码时已设置 0 为原始性状。因而,每个性状分析的最后一栏的“发育”,指示了原始性和进步性。例如:第 1 性状主隔壁的长短,原始状态“主隔壁长达中心”输入计算机时编码为 0:

发育:2→1→0
0 1 2←编码

表 I 经个体发育极向标准获得的数据矩阵
Character states matrix from ontogeny polarization procedure

Taxa	Characters states						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Actinophrentis</i>	2	2	1	0	0	0	0
<i>Bradyphyllum</i>	2	2	3	1a	2	1	0
<i>Claviphyllum</i>	2	1	2	1b	1	1	0
<i>Falsiamplexus</i>	1	1	1	0	2	1	2
<i>Fasciculophyllum</i>	1	1	1	0	1	0	0
<i>Longiclava</i>	2	0	2	0	1	0	0
<i>Lytvolasma</i>	1	2	1	1a	1	0	1
<i>Monophyllum</i>	1	1	2	1a	2	0	0
<i>Rotiphyllum</i>	0	1	1	0	2	0	0
<i>Neozaphrentis</i>	2	0	2	0	0	0	0
Ancestor	0	0	0	0	0	0	0

四、结果分析和讨论

数据处理使用 Hennig-86 1.5 版本分析软件 (Farris, 1988), 得到分支图 (插图 1), (Length 19, Ci. 0. 57) (未经改动)。

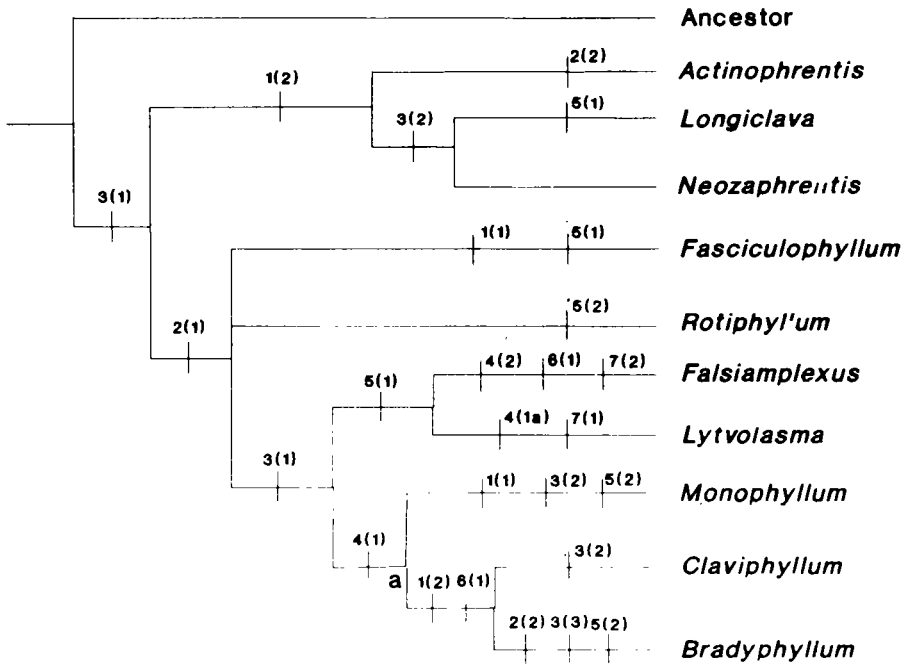


插图 1 据个体发育极向标准得到的分支图
Cladogram derived from ontogeny polarization criterion

Bradyphyllum 与 *Claviophyllum* 互为姐妹群位于分支图的最末端, 说明它们应具有更进步的性状状态。其中 *Bradyphyllum* 的进步性表现为一级隔壁的退缩, 侧隔壁略长于周围一级隔壁, 对隔壁在青年期加长, 成年期缩短等。 *Claviophyllum* 的进步性在于侧隔壁短及部分一级隔壁呈棒槌状。它们与 *Monophyllum* 互为较低相似程度的姐妹群, 说明三者有着密切的系统发育关系。但通常的观点认为: *Bradyphyllum* 与 *Rotiphyllum* 更为接近 (Fedorowski, 1987)。 *Falsiamplexus* 和 *Lytvolasma* 互为姐妹群也位于分支图的末端, 主要原因在于它们共有裔征: 轴管构造。 *Rotiphyllum* 和 *Fasciculophyllum* 在分支图的中间表现出它们的原始性和进步性并存。 *Longiclava* 和 *Neozaphrentis* 互为姐妹群, 它们与 *Actinophrentis* 互为姐妹群位于分支图的始端。

尽管化石类群的产出层位不宜用作性状加入到分支分析中 (Schaeffer *et al.*, 1972; Cracraft, 1975; Patterson, 1977; Forey, 1983), 但对分支分析的结果可提供参考性的验证。 *Claviophyllum* 一贯被认为是 *Antiphyllinae* *Ilina* 的成员 (Weyer, 1975; Hill, 1981; Fedorowski, 1974), 事实上, 亚科的名称也来源于它 (*Claviophyllum* 与 *Antiphyllum* 是同义名, Weyer, 1974), 由于其缩短的侧隔壁和部分一级隔壁呈棒槌状, 发育的对隔壁等特殊

造成了它位于分支图的最末端,这与它在地质时代上较早期的出现(早维宪期)相矛盾。为此,需要一个附加假设: *Monophyllum* 或它的祖先 *a* 将在较早期地层中进一步发现。

分支图中, *Monophyllum* 与 *Bradyphyllum*, *Claviophyllum* 的关系较近,而与 *Rotiphyllum* 的关系疏远,说明 *Monophyllum* 不应该是 *Rotiphyllum* 的同义名。但许多学者认为, *Monophyllum* Fomichev 与 *Rotiphyllum* Hudson 为同义名(de Groot, 1963; Weyer, 1975; Hill, 1981; 俞建章等, 1983), 这可能与他们对 *Monophyllum sokolovi* Fomichev 的个体发育特征不甚了解有关。对 *Monophyllum sokolovi* Fomichev 的个体发育研究表明(Fedorowski, 1987), 它的对隔壁在个体生长的整个阶段始终长而粗壮;主隔壁在萼穴底板上就已缩短形成明显的三角形主内沟。*Rotiphyllum* 的对隔壁在个体发育后期才略有加长,主隔壁始终长(Hudson, 1945)而区别于 *Monophyllum*。

分支分析的结果表明, *Neozaphrentis* Grove 与 *Longiclava* Easton 互为姐妹群与 *Actinophrentis* Ivanowski 的关系十分密切。但前两者原并未包括在 Antiphyllinae Ilina 中(Hill, 1981; Fedorowski, 1987 等)。*Neozaphrentis* Grove, 1935 与 *Longiclava* Easton, 1962 的命名均源自北美,它们的区别仅在于 *Neozaphrentis* Grove 的主部和对部隔壁数近相等,而 *Longiclava* Easton 的对部隔壁数多于主部;两者在下列性状上非常相似:特别发育的对隔壁,两侧近平行的主内沟,无二级隔壁。Easton (1962)定名 *Longiclava* 时将其归于 Plerophyllidae Koker, 然 Plerophyllidae 的特征是:主隔壁、侧隔壁和对侧隔壁发达,对隔壁不发育,它与 *Longiclava* 的特征相差甚远。Grove (1935)将 *Neozaphrentis* Grove 置于 Hapsiphyllinae Grabau, 以及 Hill (1981)将 *Neozaphrentis* Grove 和 *Longiclava* Easton 置于 Hapsiphyllinae Grabau 的理由可能是它们的近两侧平行的主内沟,但笔者认为这些学者忽略了重要的性状:主内沟是否在轴部形成内壁。因为, Hapsiphyllinae Grabau 的成员在成年期或成年早期具有向内封闭的主内沟壁(Hill, 1981, Fedorowski, 1987)。因而,从主内沟内壁这一性状上, *Neozaphrentis* 和 *Longiclava* 不宜归入 Hapsiphyllinae。另外,笔者认为在着重于角状无鳞板单带型珊瑚的分类时,最重要的考虑因素之一是 6 个原生隔壁的特征。Polycoeliidae de Fromentel, 1861; Plerophyllidae Koker, 1924; Pentaphyllidae Schindewolf, 1942 等均是根据 6 个原生隔壁的发育程度而定义的(Hill, 1981)。*Longiclava* 和 *Neozaphrentis* 的特别发达的对隔壁,不发育的主隔壁与 Hapsiphyllinae 的成员差异甚大,而与 Antiphyllinae 的成员十分相似。分支图中 *Neozaphrentis* 和 *Longiclava* 的位置显示,如果要将它们排除在 Antiphyllinae 之外,必然也应将 *Actinophrentis* 排除。但因 *Actinophrentis* 与 *Rotiphyllum* 的某些相似性,其分类位置一直较为稳定(Hill, 1981; Fedorowski, 1987)。

Fasciculophyllum Thomson, 1883 的模式种 *F. dybowski* Thomson 的模式标本已被毁坏, Hill (1981)建议在新模未产生之前应避免使用此名。笔者认为这种解决方法不妥。作为客观实体,模式种 *F. dybowski* 不会因某个标本的损坏而不存在,积极的办法是尽快确定一新模。因而,本文仍将 *Fasciculophyllum* Thomson, 1883 作为 Antiphyllinae 的一个成员进行分析。然而,分支图中特征相差甚大的 *Fasciculophyllum* 与 *Rotiphyllum* 的关系不能表达,两者与“*Falsiamplexus* + *Lytvolasma*” + “*Monophyllum* + (*Bradyphyllum* + *Claviophyllum*)”构成了一个三分式分支。其原因有二:1)选取的性状太少,在脊椎动物以及

某些无脊椎动物如三叶虫(Ramskold *et al.*, 1991)和笔石(Mitchell, 1987), 常选用几十个性状。2)使用多态性状的比例大, 其中的第二个原因同时造成了分支图中过多的平行和反向现象。

Weyer (1975)将 *Clavilasma* Weyer, 1975 置于本亚科内, 它与 *Claviophyllum* 的唯一区别是前者具不稳定的 Metriophylloid 型脊板。Fedorowski (1987)认为, 仅以此不能区别属级分类单元, 只可作为种间差别。笔者以为, 脊板的出现完全可以划分属级单元, 因为脊板作为一种独立的衍征存在于 Stereolasmatidae Fomichev 科中而从未在本亚科成员的个体发育中出现。至于 *Claviophyllum* 与 *Clavilasma* 的其余性状的高度相似性很可能是趋同的结果。因而 *Clavilasma* 作为独立的属拟应置于 Stereolasmatidae。另外, 笔者同意 Hill (1981)和 Fedorowski (1987)的观点, 将 *Saleelasma* Weyer, 1970 排除在本亚科之外, 理由是: 1)原生隔壁与其余一级隔壁等长, 表现明显的近祖性, 2)Metriophylloid 型脊板的存在, 3)有独立发展的对侧次级隔壁(衍征), 4)对隔壁有缩短的趋势。因而, 本文分支分析时没有包括 *Saleelasma* 和 *Clavilasma* 两属。

Weyer 和 Ilina (1979)研究 *Pseudobradiphyllum* Dobroljubova, 1940 的模式标本后认为它是 *Paracania* Chi, 1937 的同义名, 前者是后者青年期的切面。故本文的分支分析中排除了 *Pseudobradiphyllum*。

本文作为一项尝试性工作, 肯定存在不少问题, 需要作进一步的完善和改进。努力的方向是尽量多选取性状以及选取二态性状, 但对于后者, 意味着性状定义时的“有”或“无”, “多”或“少”, “长”或“短”等较笼统的概念, 结果必然降低了分析的精确性。

综上所述, 笔者对 Antiphyllinae 的特征和分类位置描述如下:

Suborder Stercolasmatina Hill, 1981

Family Hapsiphyllidae Grabau, 1928

Subfamily Antiphyllinae Ilina, 1970

小型单体, 直或略弯曲, 对隔壁发育, 略长于一级隔壁, 部分呈棒槌状伸入中心, 主隔壁在个体发育后期变短或在萼壁上变短。个体发育早期一级隔壁伸入中心形成灰质柱, 后期退缩, 主内沟明显, 两侧近平行或向中心渐变窄的三角形。其余一级隔壁近等长, 都分棒槌状, 常呈辐射状排列, 少数羽状。二级隔壁微弱, 无鳞板, 横板向轴部拱起, 中心略下凹。

应包括下列各属:

Actinophrentis Ivanowski, 1967

Longiclava Easton, 1962

Neozaphrentis Grove, 1935

Fasciculophyllum Thomson, 1883

Rotiphyllum Hudson, 1942

Falsiamplexus Fedorowski, 1987

Lytvolasma Soshkina, 1925

Monophyllum Fomichev, 1953

Bradyphyllum Grabau, 1928

Claviophyllum Hudson, 1942

各属之间的特征对比见表(表Ⅲ)。

表Ⅲ Antiphyllinae Ilina, 1970 的各属的特征对比
Comparison Chart of genera in Antiphyllinae

属名	主隔壁	主内沟	对隔壁	侧隔壁	一级隔壁排列	一级隔壁长度	轴部构造	其他
<i>Actinophrentis</i>	短, 小于一级隔壁之半	深, 向中心缩小的三角形	略加长	与一级隔壁等长	羽状	达中心, 可具灰质柱	无	
<i>Longiclava</i>	短, 小于一级隔壁之半	深, 两侧平行	加长并呈棒槌状	与一级隔壁等长	半辐射状	达中心或略退缩, 无灰质带	对隔壁伸达中心的假中轴	对部生长加速
<i>Neozaphrentis</i>	短, 小于一级隔壁之半	深, 两侧平行	加长并呈棒槌状	与一级隔壁等长	羽状	达中心或略退缩, 无灰质带	对隔壁伸达中心的假中轴	对部生长不加速
<i>Fasciculophyllum</i>	短, 大于一级隔壁之半	较浅, 向中心渐小	略加长	与一级隔壁等长	半辐射状	近达中心无灰质带	无	一级隔壁可呈束状
<i>Rotiphyllum</i>	近达中心	较浅, 向中心渐小	略加粗或加长	与一级隔壁等长	辐射状	达中心, 具灰质带	无	
<i>Falsiamplexus</i>	短, 常大于一级隔壁之半	两侧近平行或向中心缩小	略加粗和加长	与一级隔壁等长	辐射状	不达中心明显从中心退缩	可具轴管	隔壁数少
<i>Lytvolasma</i>	短, 常大于一级隔壁之半	向中心缩小的三角形	略加长	略加长	半辐射状	近达中心	具半轴管	
<i>Monophyllum</i>	短, 常大于一级隔壁之半	较浅, 向中心渐小	加长和加粗的棒槌状	略加长	辐射状	达中心, 可具灰质带	无	
<i>Bradyphyllum</i>	短, 小于一级隔壁之半	向中心缩小的三角形	青年期加长, 后期缩短	略加长	辐射状	不达中心明显退缩	无	
<i>Claviphyllum</i>	短, 小于一级隔壁之半	两侧近平行或渐向中心缩小	加长和粗的棒槌状	缩短	半辐射状	部分一级隔壁从中心退缩	对隔壁伸达中心的假中轴	部分一级隔壁可呈棒槌状

参 考 文 献

乐森珥、吴望始. 1964: 四射珊瑚. 科学出版社.

孟 津、王小鸣. 1990: 系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨(7). 古脊椎动物学报, 28(2): 159—164.

俞建章、林英锡、时 言、黄柱熙、俞学光. 1983: 石炭纪二叠纪珊瑚. 吉林人民出版社.

Conover, M. V., 1991: Epidermal pattern of the reticulate-veined Liliiforae and their parallel-veined allies. Bot. J. Linn. Soc., 107: 295—312.

Cracraft, J., 1975: Paleontology and phylogenetic: a response to Bretsky. Syst. Zool., 24: 119—120.

Cracraft, J., 1983: Cladistic analysis and vicariance biogeography. Amer. Scientist, 71: 273—281.

Easton, W. H., 1962: Carboniferous Formations and faunas of central Montana. Prof. Pap. US. Geol. Surv., 348: 3—

126.

- Fedorowski, J., 1981: Carboniferous corals: distribution and sequence. *Acta Palaeont. Pol.*, **26**: 87—160.
- Forey, P. L., 1983: Introduction to Cladistics. 分支系统学译文集(周明镇等编译), 152—196页. 科学出版社.
- Groot, G. E. D., 1963: Rugose Corals from the Carboniferous of northern Palencia (Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, **29**: 1—125.
- Grove, B. H., 1935: Studies in Paleozoic Corals. Pt. II: A revision of some Mississippian zaphrentids. *Amer. Mid. Nat.*, **16**: 337—378.
- Hill, D., 1956: Rugosa: in R. C. Moor (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata*. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas (New York, Lawrence), p. 233—324.
- Hill, D., 1981: Rugosa and Tabulata. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Supplement 1, Vols. 1 and 2*. C. Teichert ed., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, p. 1—762.
- Hudson, R. G. S., 1945: On the Lower Carboniferous Corals: *Permian capax* and *P. rota* n. spp. : *Leeds Philos. Soc. Sec. Sci., Proc.*, **4**: 285—298.
- Ilina, T. G., 1970: Some new Permian Rugosa from the southeastern Pamir: in G. G. Astrova and I. I. Chudinova (eds.), *New Species of Paleozoic bryozoans and corals*, p. 146—151. (Russian).
- Kluge, A. G., 1985: Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics*, **1**: 13—27.
- Kluge, A. G. and Strauss, R. E., 1985: Ontogeny and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16**: 247—268.
- Kraus, F., 1988: An empirical evaluation of the use of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. *Syst. Zool.*, **37**: 106—141.
- Mitchell, C. E., 1987: Evolution and Phylogenetic classification of the Diplograptaceae. *Palaeontology*, **30**: 353—405.
- Nelson, G. J., 1973: The higher-level phylogeny of Vertebrates. *Syst. Zool.*, **22**: 87—91.
- Nelson, G. J., 1978: Ontogeny, Phylogeny and the biogenetic law. *Syst. Zool.*, **27**: 324—345.
- Nelson, G. J., 1985: Outgroups and Ontogeny. *Cladistics*, **1**: 29—46.
- Oekentorp, K., 1984: Aragonite and diagenesis in Permian corals. *Palaeontogr. Amer.*, **54**: 282—292.
- Oekentorp, K., 1989: Diagenesis in corals: Syntaxial cements as evidence for post-mortem skeletal thickenings. *Mem. Ass. Australasian Palaeontologists*, **8**: 169—177.
- Patterson, C., 1977: The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. In: M. K. Hecht, P. C. Goody and B. M. Hecht (eds.), *Major Patterns in vertebrate evolution*. New York, Plenum, p. 579—643.
- Patterson, C., 1982: Morphological characters and homology. In: K. A. Joysey and A. E. Friday (eds.), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. London and New York: Academic Press, p. 21—74.
- Ramskold, L. and Chatterton, B. D. E., 1991: Revision and subdivision of the Polyphyletic *Leonaspis* (Trilobita). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **82**: 333—371.
- Rosen, D. E., 1982: Do current theories of evolution satisfy the basic requirements of explanation? *Syst. Zool.*, **31**: 76—85.
- Schaeffer, B., Hecht, M. K. and Eldredge, N., 1972: Phylogeny and Paleontology. *Evolutionary Biology*, **6**: 31—46.
- Schindewolf, O. H., 1952: Korallen aus dem Oberkarbon (Namur) des oberschlesischen Steinkohlenbeckens. *Abh. Akad. Wiss. Lit., Math., naturw. Kl.* (Mainz), **4**: 143—227.
- Voorzanger, B. and Van Der Steen, W. J., 1982: New perspectives on the biogenetic law? *Syst. Zool.*, **31**: 202—205.
- Weyer, D., 1974: Das Rugosa Genus *Antiphyllum* Schindewolf 1952 (Unternamur, Oberschlesisches Steinkohlenbecken): *Das mineral. geol.*, **19**: 345—365.
- Weyer, D., 1975: Zur Taxonomie der Antiphyllinae Ilina, 1970: *Z. Geol. Wiss.*, **3**: 755—775.
- Weyer, D. and Ilina, T. G., 1979: Die permischen Rugosa-Genera *Pieramplexus* und *Pentamplexus*. *Z. Geol. Wiss.*, **7**: 1315—1341.

[1993年5月10日收到]

REVISION OF ANTIPHYLLINAE ILINA, 1970 WITH A METHOD OF CLADISTIC ANALYSIS

Wang Xiang-dong

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

Key words: Antiphyllinae, cladistic analysis, ontogenetic criterion, subdivision

Summary

Great controversy has been evoked with the erection of the Antiphyllidae by Ilna in 1970. The subdivision of Antiphyllidae (Antiphyllinae) has been changing with different authors. The methodology employed here for the cladistic analysis with computer is a tentative of classification under a certain criterion.

Evaluating character polarity is doubtless the most important step in cladistic study. This study applies the ontogenetic criterion, which is a potentially powerful method for assessing the direction of character transformation (Nelson, 1973, 1978, 1985; Patterson, 1982; Rosen, 1982; Voorzanger *et al.*, 1982; Cracraft, 1983; Conover, 1991) to the formulation of the polarities of 7 character states as follows: 1) Length of cardinal septum; 2) Pattern of cardinal fossula; 3) Length and thickness of counter septum; 4) Length of alar septum; 5) Arrangement of major septa; 6) Length of major septa; and 7) Axial structure. The reason why microstructure is not employed lies in its problematical biological origin (Oekentorp, 1984, 1989). Likewise, the tabular structure is not used due to lack of information.

The data of character states matrix from ontogeny polarization procedure were analysed using the Hennig-86 program, version 1.5 and a cladogram has been obtained (Table I, fig. 1).

Claviphyllum Hudson, 1942 is located at the end of the tree, because of its apomorphic characters in underdevelopment of the alar septa and counter-lateral septa and elongation of rhopaloid counter septum and some metasepta, which do not coincide with its horizon of lower Viséan. Therefore, a hypothesis is needed, supposing that *Monophyllum* Fomichev, 1953 or its ancestor "a" in the tree will be found at a lower geological level such as lower Viséan.

In the produced tree, *Monophyllum* Fomichev, 1953 exhibits a close phylogenetic relation with *Bradyphyllum* Grabau, 1928 and *Claviphyllum* Hudson, 1942 instead of with *Rotiphyllum* Hudson, 1942. The writer supports Fedorowski's (1987) opinion to consider

Monophyllum Fomichev, 1953 as not a junior synonym of *Rotiphyllum* Hudson, 1942 in contrast to de Groot (1963), Weyer (1975), Hill (1981) and Yu C. C. *et al.* (1983). An ontogenetic study on the type specimen of *Monophyllum sokolovi* Fomichev by Fedorowski (1987) shows that its counter septum remains long and some rhopaloid in all growth stages, and cardinal septum is shortened at a calix floor to form a triangular cardinal fossula. Dissimilarly, the counter septum of *Rotiphyllum* Hudson, 1942 elongates in later growth stage and its cardinal septum remains long in all ontogenetic stages (Hudson, 1945).

The cladogram displays that the two North American genera *Neozaphrentis* Grove, 1935 and *Longiclava* Easton, 1962 represent a sister group indicating a close relation with *Actinophrentis* Ivanowski, 1967. The writer does not consider *Neozaphrentis* Grove, 1935 a member of Hapsiphyllinae Grabau, 1928 (Grove, 1935; Hill, 1981), and *Longiclava* Easton, 1962 an element of Plerophyllidae Koker, 1924 (Easton, 1962) and Hapsiphyllinae Grabau, 1928 (Hill, 1981). In the writer's consideration, Hapsiphyllinae Grabau, 1928, instead of *Longiclava* Easton, 1962 and *Neozaphrentis* Grove, 1935, should have a well-developed wall of cardinal fossula in all or some growth stages. In fact, the nature of six protosepta is most important to subdivision of small cornuted solitary Rugosa such as Polycoellidae de Fromental, 1861; Plerophyllidae Koker, 1924; Pentaphyllidae Schindewolf, 1942 etc. The well-developed counter septum and underdeveloped cardinal septum of *Longiclava* Easton, 1962 and *Neozaphrentis* Grove, 1935 support such a concept including them in Antiphyllinae Iliina, 1970, and excluding them from Hapsiphyllinae Grabau, 1928.

The writer is not in favour of Fedorowski's opinion to consider *Clavilasma* Weyer, 1975 a junior synonym of *Claviophyllum* Hudson, 1942. *Clavilasma* Weyer, 1975 included in Stereolasmatidae develops metriophylloid septal flanges (carina ?), which exist in Stereolasmatidae Fomichev, 1953 as a distinct apomorphic character for distinguishing it from members of Antiphyllinae Iliina, 1970 including *Claviophyllum* Hudson, 1942. The morphological similarity between *Claviophyllum* Hudson, 1942 and *Clavilasma* Weyer, 1975 could be the result of convergences. In addition, the writer accepts Hill's (1981) and Fedorowski's (1987) concept to exclude *Saleelasma* Weyer, 1970 from the analysed Antiphyllinae Iliina, 1970 in respect of metriophylloid septal flanges, counter-lateral minor septa and shortened counter septum.

In conclusion, the Antiphyllinae Iliina, 1970 should include such genera as *Actinophrentis* Ivanowski, 1967; *Falsiamplexus* Fedorowski, 1987; *Longiclava* Easton, 1962; *Lytvolasma* Soshkina, 1925; *Neozaphrentis* Grove, 1935; *Monophyllum* Fomichev, 1953; *Fasciculophyllum* Thomson, 1883; *Bradyphyllum* Grabau, 1928; *Rotiphyllum* Hudson, 1942; and *Claviophyllum* Hudson, 1942.