

评述腕足动物门高级别分类的新方案^{*}

戎 嘉 余 李 荣 玉

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

提 要 对 Popov 等(1993)、Williams 等(1996)用分支系统学(cladistics)的方法提出的腕足动物门高级别分类的新方案分别作了评述;新的方案取消腕足动物的“无铰纲、有铰纲”之分,“无铰纲”彻底解体,“有铰纲”范围扩大,包括从“无铰纲”中分出的髑髅贝类(craniids)和原货贝类(obolellids);这些新观点强烈地动摇了统治百余年的世界腕足动物高级别分类研究的基础,改变了国际腕足动物专家长期沿用的传统分类格局,反映了本世纪腕足动物门高级别分类研究领域一个最重大的进展。还对新方案的建立背景和条件,它的优点和存在问题,以及新方案给我们的启示,进行了评述,认为 Williams 等(1996)的新方案是一个折衷方案,其中的 3 个亚门级分类单元(舌形贝型、髑髅贝型、小嘴贝型等亚门)作为纲级分类单元可能更合适,他们的 8 个纲也宜相应地降为亚纲级分类单元。有关髑髅贝型腕足动物的系统发育位置还了解得不甚清楚,这个亚门的确立有待于对化石和现生腕足动物的深入研究以及随分支系统学的发展而作进一步的检验与修正。

关键词 高级别分类 腕足动物门 分支系统学

1 引言

九十年代以来,正当全世界腕足动物化石的研究处于相对平静的时期(大量地建立新科、属的年代已经过去,有关专家权威正着手重编 *Treatise on Invertebrate Paleontology* 中的 pt. H 腕足动物卷之时),在一系列前人工作的基础上,Popov 等(1993)、Williams 等(1996)用分支系统学(cladistics)的方法,重新认识腕足动物门中目以上的高级别分类单元及其格局,修改和调整了原有的分类方案,提出了一系列崭新的观点。这些观点包括:取消腕足动物“无铰纲、有铰纲”之分,“无铰纲”彻底解体,“有铰纲”范围扩大,髑髅贝类(craniids)和原货贝类(obolellids)从“无铰纲”中分出,改归“有铰纲”等。

对腕足动物目级以上的高级别分类方案的重大修正首先是由 Popov 等(1993)、Holmer 等(1995)做出的。尽管在讨论这些学者的新观点时仍有不同的看法(Carlson, 1991, 1993, 1995),并展开了激烈的争论(Carlson, 1993; Bassett *et al.*, 1993)。但由于新编 *Treatise on Invertebrate Paleontology*, pt. H Brachiopoda(腕足动物卷)的编撰工作已到了最后定稿和出版阶段,而新的分类方案无疑要在其中确定,遂由主编 Williams 领衔,与 Carlson, Brunton, Holmer, Popov 一起,撰文公布了一个新的较为折衷的方案(Williams *et al.*, 1996)。这个方案强烈地动摇了统治一百多年来世界腕足动物高级别分类研究的基础,改变了国际腕足动物专家长期沿用的传统分类格局;从某种意义上说,它反映了本世纪腕足动物门高级别分类研究领域一个最重大的进展。这一分类方案将被新编 *Treatise* 采用,并将成为今后若干年内全世界腕足动物专家最常用、最基本的一个高级别分类方案。

2 新的分类方案

长期来,由 Huxley(1869)在十九世纪后期提出的腕足动物两大纲的分类,被全世界腕足动物专家普遍

^{*} 国家自然科学基金(49372081)资助课题成果之一。

接受。其分类的主要根据在于:“无铰纲”缺失铰合器官,套膜的两叶分开,有肛门;“有铰纲”具铰合器官,套膜叶在背方连接,无肛门(参见王钰、金玉、方大卫,1966)。显然,上述这些特征被突出地加权了。当然,从分类学的角度看,加权的本身并不是一件不妥当的事,或者说在分类过程中不是不能采用加权行为;事实上,在众多的各种分类操作活动中,存在着大量的加权现象。问题在于,所加权的特征对于分类研究对象是否是关键性的、根本性的、特征性的、不可缺少的和易于识别的。

Hennig (1966)提出,生物应当根据它们所共有的衍生性状,即共同衍征(synapomorphy)进行归类。这样便产生一个关系网络,这个网络可能源自每一个性状状态极向(polarity)的假设(从原始到后生),或者利用一个或多个外类群(outgroup),假定它的性状状态代表所研究的类群中最原始的类型。若将这一学说运用到腕足动物分类研究中去,就可以看出,简单地根据两壳“铰合”与否来进行最高级别的分类(即产生“无铰纲”和“有铰纲”两大类),是有一定缺陷的。Popov 等(1993)先对所有现生腕足动物的目级类群,用 PAUP Program (Phylogenetic Analysis Using Parsimony 的缩写,意为“用简约法方法进行系统发育分析”;见 Swofford, 1990)进行分支系统分析,将帚虫(Phoronida)选作腕足动物分类对比基础的一个外类群,选定 29 个性状状态(见下文),作出分支图(cladogram)。这些性状是无序的,也没有任何加权行为。

2.1 Popov, Holmer 等的分类方案

来自 4 个国家的 4 位腕足动物专家 Popov (俄罗斯), Holmer (瑞典), Bassett (英国)和 Laurie (澳大利亚),选取 29 个特征性状(character),用分支分类学的方法进行分析,获得以下的认识:

1) 取消腕足动物“无铰纲”;原归“无铰纲”的腕足动物至少包括三大类型,即发育几丁-磷酸盐壳质的舌形贝类(lingulids)、具钙质壳的髑髅贝类(craniids)和原货贝类(obolellids),它们不宜被置于同一纲内;这样,腕足动物“无铰纲”范畴便不复存在。

2) 舌形贝类(lingulids)因发育几丁-磷酸盐壳质,与具钙质壳的“无铰纲”腕足动物差异甚大,另立新纲,称舌形贝纲(Lingulata)。

3) 髑髅贝类(craniids)因具有钙质壳,而与所有“有铰纲”腕足动物的壳质相同,并考虑其它重要特征,应与后者一起归并到同一大类中。

4) 取消腕足动物“有铰纲”,为所有具钙质壳的腕足动物建立一个新纲,称钙质壳纲(Calciata)。舌形贝纲与钙质壳纲并列为腕足动物的两大纲。

他们由此得出结论,由 Gorjansky 和 Popov (1985, 1986)提出的舌形贝纲(Lingulata),包括所有原归“无铰纲”的、具几丁-磷酸盐壳质的腕足动物,代表一个自然的、腕足动物门以下最高级别的分类单元;其典型成员包括 *Lingula*, *Disciniscia*。需要指出的是, Gorjansky 和 Popov (1985, 1986)当初拟将舌形贝纲排除在腕足动物门以外,因为它与其它类腕足动物的差异太大,遂将舌形贝纲与苔藓动物(Bryozoa)和帚虫动物(Phoronida)放在一起,它们拥有一个共同祖先。然而,最近 Popov 等(1993)考虑到诸多因素,特别是肌肉系统和其它软体解剖证据所确定的相似性,舌形贝纲仍被保留在腕足动物门内。据此,腕足动物的基本涵义仍然不变。

这样,腕足动物的共同衍征是:过滤腔是由背和腹套膜形成并伴有若干个体腔;纤毛环内发育两个体腔;细密纤毛以单栅式环绕纤毛环轴部排列;腕唇围限食槽;纤毛环内发育坚实、透明、软骨状的结缔组织;外套膜具边缘刚毛(Popov *et al.*, 1993)。

而舌形贝纲的固有特征是:具几丁-磷酸盐壳质;肉茎是腹壳套膜叶后部的外延物质并与体腔相连;向后弯曲的消化道具前位肛门;幼虫和成年期发育平衡囊;仅具一个近肠神经节;发育边缘套膜神经;发育 3 或 4 对斜肌肉;肛门位于边缘;脉管末端指向边缘和中央(Popov *et al.*, 1993)。

Craniids 代表了腕足动物门的一个大类,因缺失铰合构造而一直被划归于“无铰纲”。然而,它究竟与“有铰纲”,还是与“无铰纲”关系密切,是腕足动物分类学中长期争论的问题之一。其争论的焦点之一是在两个特征的分类意义的大小上,也就是“两壳铰合或不铰合”重要还是“发育几丁-磷酸盐质壳或钙质壳”重要。从系统发育的角度来分析,铰合构造的缺失并不是一个衍生特征,而是原始特征(primitive character)。

因而不能被用来作为确定“无铰纲”是单系群(monophyletic group)(Gorjansky and Popov, 1985, 1986)的根据。这里,存在着一个对同源(homology)和同型(homoplasy)的认识问题。同源是指同类生物的对对应器官在进化过程中相似而非相同;(异源)同型则是指不同生物之间因进化趋同或平行而产生的相似器官或相似构造特征。后者的例子在古代和现代自然界中既普遍又丰富。对壳质性质和铰合与否的根本性质不清楚,也许是腕足动物高级别分类格架和系统发育关系争论如此长久的原因之一。

Gorjansky 和 Popov (1986)在排除了舌形贝类(还包括顶孔贝类 acrotretids)后,将原归“无铰纲”的剩余部分称为“Class Inarticulata”(即他们认为的“无铰纲”),或称钙质壳无铰纲(calcareous shelled inarticulates), 涵盖 3 个目: 1) Craniida(具疹质壳,内脏腔顶粘附于背壳 5 个不同的位置上,大部分代表以腹壳胶结于海底实物之上), 2) Craniopsida [具无疹质壳,两壳中部的内脏台多变发育,套膜腔后部肋腔良好发育(pleuro-coel),以腹壳顶区胶结于实物上或自由躺卧于海底]和 3) Trimerellida(具无疹质壳,发育的铰合面和特殊的铰合构造,内脏台通常在两壳良好发育,贝体自由躺卧于海底)。这 3 个目也被 Williams 等(1996)所承认,但现在均被提升为纲级分类单元。

原货贝大类(obolellids)长期被划归“无铰纲”,经 Gorjansky 和 Popov (1986)研究该类寒武纪的新材料后发现,它们应改归于“有铰纲”,即归于钙质壳纲。这也是这次新变革的一个重要内容。提出这一观点不仅仅是因为它们发育钙质壳,还由于它们具有两壳的铰合构造,包括位于腹壳窗板两侧的两个铰齿和位于背壳上相应位置的一对铰窝;其旋转轴与短直的铰合面边缘吻合。这一铰合机制被认为是扭型铰合中最原始的类型。直接用于其两壳开闭的肌肉系统与 craniids 和“有铰纲”的同源。其内脏腔位于贝体中前部,但比钙质壳无铰纲的代表要小得多。最早的原货贝类见于西伯利亚早寒武世的 Tommotian 阶,它们缺失铰合构造,其肌肉系统也很原始。上述事实表明,铰合机制是腕足动物早期进化过程中,在若干个支系中独立产生的;最早期的原货贝类具有原始的组织构造特征,可能相似于其他有铰腕足动物的祖先(Gorjansky and Popov, 1986)。

根据化石记录中腕足动物的肌肉痕迹和其它软体解剖证据,大量已绝灭类型的分类地位也可据此确定。上述学者所确定的分类格架如插图 1 所示。

2.2 Williams 等的分类方案

Williams, Carlson, Brunton 这 3 位新编腕足动物 Treatise 的主编和副主编,联合前述方案提出者之二 Holmer 和 Popov 共同撰文,探讨了腕足动物门目以上级别的分类格局(Williams *et al.*, 1996)。各类腕足动物的归属及系统发育关系见插图 2。以下是他们最近发表的新的分类方案:

腕足动物门 Phyla Brachiopoda

舌形贝型亚门 Subphyla Lingulata Gorjansky and Popov, 1985

1) 舌形贝纲 Class Lingulata Gorjansky and Popov, 1985

2) 神父贝纲 Class Paterinata Nov.

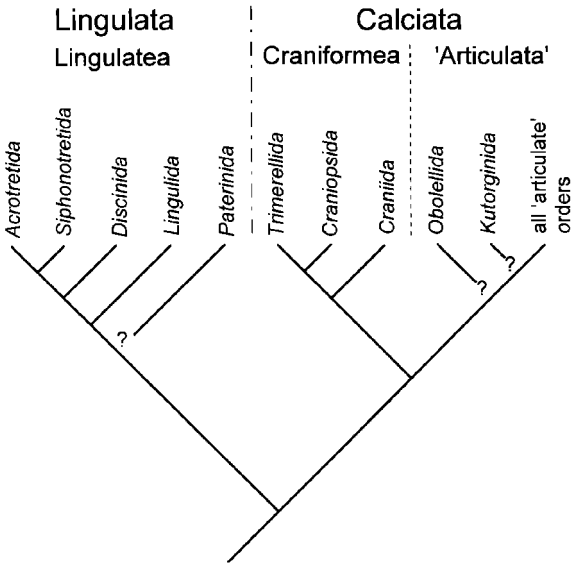
髁髅贝型亚门 Subphyla Craniiformea Popov *et al.*, 1993

1) 髁髅贝纲 Class Craniata Nov.

小嘴贝型亚门 Subphyla Rhynchonelliformea

插图 1 Popov *et al.* (1993)提出的纲、亚纲的划分方案及其命名

Supra-ordinal classification and nomenclature proposed by Popov *et al.* (1993)



- 1)奇里贝纲 Class Chileata Nov.
- 2)小圆货贝纲 Class Obolellata Nov.
- 3)库脱贝纲 Class Kutorginata Nov.
- 4)扭月贝纲 Class Strophomenata Nov.
- 5)小嘴贝纲 Class Rhynchonellata Nov.

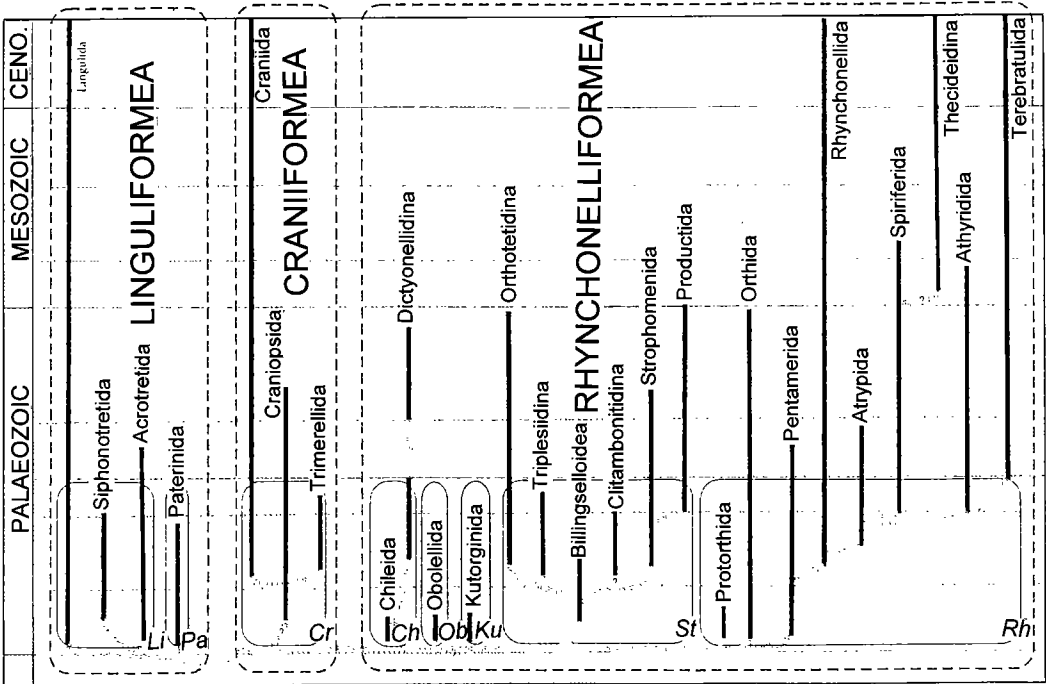


插图 2 Williams *et al.* (1996)的分类方案

The supra-ordinal classification of the Brachiopoda proposed by Williams *et al.* (1996)

各亚门以虚框为界。从左到右各字母代表为

Li; Lingulata, Pa; Paterinata, Cr; Craniata, Ch; Chileata,

Ob; Obolellata, Ku; Kutorginata, St; Strophomenata, Rh; Rhynchonellata

根据上述,可以看出,他们的新方案是在 Popov, Holmer 等人工作的基础上提出的。他们在腕足动物门中确立了 3 个亚门、8 个纲级的分类单元。亚门级分类单元在腕足动物门中,从未建立过,包括:舌形贝型亚门(Linguliformea)、髯瓣贝型亚门(Craniformea)、小嘴贝型亚门(Rhynchonelliformea)。这 3 个亚门中,前两者是从纲级提升上来的,后者则是新建的。在纲级分类单元中,除舌形贝纲(Lingulata)和髯瓣贝纲(Craniata)外,其余都是新建立的。

这一新方案的实质以及与 Popov 等(1993)观点的差异主要反映在以下几个方面:

- 1) 同意 Popov 等(1993)的意见,把舌形贝大类作为腕足动物门中一个独立的最高级别分类单元;但把 Popov 等(1993)的舌形贝大类纲级水平提升到亚门一级;
- 2) 不赞成 Popov 等(1993)的具钙质壳的髯瓣贝大类与也具钙质壳的“有铍纲”划归在同一个门内的观点,也就是说,不同意他们所建立的“钙质壳纲”(Class Calciata),因为 craniids 与传统含义的“有铍纲”腕足动物差异太大,足以将它们归入完全不同的两大类别之中;遂将髯瓣贝大类提升为一个与舌形贝大类并列的分类地位,建立髯瓣贝型亚门;

3) 不仅仍保留原归“有铰纲”各大类的分类属性,还赞同 Popov 等(1993)将原归“无铰纲”的圆货贝大类也归入到“有铰纲”的范畴中;但不用“有铰纲”这个名称,而是启用一个新名称小嘴贝型亚门,并将其提升到亚门一级,与上述两个亚门并列。

他们这一个折衷型的、新的分类格架将在最新编著的腕足动物 *Treatise* 卷中得到采纳。这样,Williams 等(1996)为舌形贝大类、髑髅贝大类和具铰合构造的钙质壳腕足动物确立为 3 个门以下的最高级别(亚门级)的分类单元。

3 评述

腕足动物高级别分类格局由于上述这些新举措而发生了重大的变革。

3.1 新方案的确立主要得益于以下三方面的工作

1) 化石腕足动物特别是寒武纪“无铰纲”化石的不断发现和对它的深入研究,以及对现生腕足动物认识的不断深入是创立上述新分类的基础。长期来,国际腕足动物研究中,原来的“无铰纲”,相对而言,是一个易被忽视的领域。其大的分类格局多半还是基于上个世纪和本世纪上半叶的研究结果。大致在 1950 年以前,由于一度受旧的化石处理方法的限制,新的材料发现较少,故其研究程度远不如“有铰纲”腕足动物的深。近 30 年,尤其是近 10 年来,有关“无铰纲”腕足动物化石的研究论文层出不穷(也包括我们国家,如 Jin and Wang, 1992);对现代生物的深入研究,尤其是用解剖学、胚胎学、个体发育学、功能形态学等,揭示了现代腕足动物的神经系统、消化系统、肌肉系统、肉茎、壳质成分与超微结构等特点;对寒武纪化石的研究,涉及到整个腕足动物门的起源和早期分异。所有这些,不仅加深了人们对该类化石的认识和理解,而且基于这些方面的精深研究结果,最终动摇了统治上百年的腕足动物纲一级的分类格架,使其高级别分类发生了一次革命性的变革。

2) 国际古生物学界对早期带骨骼的后生动物的深入研究是这项新变革的一个极为重要的借鉴。近 20 年来,早期带壳的后生动物的研究取得了长足的进步。古生物学家普遍认识到,其壳质具有不同成分和不同超微结构性质的早期后生动物,往往有着完全不同的起源(Valentine, 1977)。对具壳后生动物壳质成分、超微结构、壳质起源、演化研究的深入,有助于在分支系统分类过程中确定腕足动物各性状状态的性质,即有助于更准确地判断同源或同型性状,以及确定性状演化的极向(polarity),进而识别祖征(plesiomorphic character)和衍征(apomorphic character),这对分支系统分类结果的准确性具有十分重要的意义。

3) 分支系统学是这次新变革所使用的一个最根本的方法。在本世纪五六十年代创立的系统发育分类学(Phylogenetic systematics),似乎给人们提供了一个研究生物类别宏进化的最合适的方法。它减少了分类的人为主观性,增加了分类的客观自然性,使分类方案更趋于自然、合理、适用,更令人信服,更容易被大家所接受和采纳。用这种方法所做出的结果可以被检验和证伪。Popov 等(1993)、Holmer 等(1995)使用了这个方法,产生了上述新观点,并非仅仅是根据壳质结构,也未对后者进行强烈的加权,而是选定了包括摄食系统(纤毛环)、固着系统(肉茎)、消化系统、生殖系统、神经系统、肌肉系统、外套膜和壳质成分等 29 个性状状态,才得出新的分类格架。从此,两壳是否铰合尽管可以作为纲级分类单元的一个重要特征,但已不宜再被视作是识别腕足动物最高级别分类的最根本的理由。这就使得传统的分类方案黯然失色,而新的方案尽管尚需进一步检验,已更接近自然分类的范畴了。

3.2 新方案的优点和存在的问题

以往对腕足动物的分类更多地突出某一“主要”特征,如纤毛环在两壳内的展布方式(Gray, 1848);肉茎的有无及其伸展方向(相对于壳体)(Beecher, 1892; Schuchert, 1897);两壳间铰合构造的有无及其性质(Huxley, 1869)。Treatise 第一版的分类方案也正是基于铰合构造将腕足动物划分成“有铰纲”和“无铰纲”(Williams and Rowell, 1965)。尽管众多古生物学者在实际工作中采用了这一方案,但在 Treatise 第一版出

版后不久,该分类方案就引起了激烈的争论(如 Hennig, 1966; Cowen and Valentine, 1973; Valentine, 1975, 1977; Williams and Hurst, 1977; Wright, 1979; Rowell, 1981a, b, 1982; Rowell and Carso, 1985; Gorjansky and Popov, 1985, 1986; Holmer, 1989, 1991; Carlson, 1991, 1995; Popov, 1992; Popov *et al.*, 1993; Holmer *et al.*, 1995),越来越多的学者认为腕足动物门中“有铰”、“无铰”两纲的划分不再是无懈可击的。

正如 Schuchert (1893) 早就指出的,生物的分类必须建立在“进化的事实上”,并应尽可能反映其系统发育关系。由于分支分类学的方法减少了人为的经验性,各性状状态未经加权从而不突出某一二个“主要”特性,故其结果应更接近于自然分类,即其分支图能更好地反映出分类群间的系统发育关系。由于新的分类方案综合了最新发现的寒武纪腕足类化石的新资料、汲取了现生腕足动物研究在解剖学、胚胎学乃至分子生物学方面的最新成果、借鉴了近年来腕足动物高级别分类研究的新认识、采用了分支分类学的方法并结合计算机技术的辅助,因此该方案就目前来说最大程度地反映了各类别间的系统发育关系,使得分支分类更接近于自然分类,这应该说是新分类方案的一个最显著的优点。

新的分类方案承认以下两个前提(Williams *et al.*, 1996, p. 1172): 1) 触手动物(Lophophorate)属于原口动物(protozostome),从而明确了腕足类、苔藓类、帚虫类之间的密切关系; 2) 腕足动物是单系起源的(monophyletic),这说明旧分类方案中将腕足动物作为一个门的观点仍然是正确的,从而否定了 Gorjansky 和 Popov (1985, 1986) 将舌形贝类排除出腕足动物门的做法。这两个结论是生物学家、分子生物学家、古生物学家长期研究得出的认识,我们认为是经得起时间检验的。

腕足动物门中对于原“有铰纲”的单系起源说并没有什么争议,但对原“无铰纲”的起源却众说纷纭。尽管 Rowell (1981a, b, 1982)、Carlson (1991, 1995) 认为它是单系起源的,但有的学者指出原“无铰纲”是多系起源(polyphyly) (Wright, 1979) 或“双系”起源(diphyly) (Gorjansky and Popov, 1985, 1986; Popov, 1992), 甚至还有并系起源(paraphyly)的可能(参见 Carlson, 1995; Nielsen, 1991)。问题的焦点在于原归“无铰纲”的瓣鳃贝类在不同学者得出的分支图中或同一学者因选取不同外类群得出的分支图中的位置不稳定(参见 Carlson, 1995; Holmer *et al.*, 1995; Williams *et al.*, 1996)。正因为这样,Williams 等在新分类方案中将其单独建立一个亚门(瓣鳃贝型亚门 Craniiformea)。可以说这个亚门的设立多少有些“不得已而为之”,正如 Williams 等所说“该亚门的提出主要是因为瓣鳃贝类的系统发育位置是如此的不确定”(Williams *et al.*, 1996, p. 1182)。这样看来,新分类方案的不足主要体现在瓣鳃贝类分类位置的不确定性上。对于该类群现生和化石材料的进一步研究,可望对该类有更全面更深刻的认识,从而可进一步完善该分类方案。

另外,新分类方案将 Popov *et al.* (1993) 区分的(2 纲)³ 亚纲提升到亚门一级是否必要、这些大分类单元之间的差别是否足以建立亚门的级别,似仍有商榷的余地。特别是,长期以来,腕足动物学者习惯于纲及其以下级别的区分,舌型贝型、瓣鳃贝型、小嘴贝型各类之间的差异在分类级别上以纲级为宜;若对比脊椎动物(亚门)的目级以上分类单元,也可以发现鱼类、两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类在系统分类上均作为纲级分类单元;同样的例子还见于软体动物门、腔肠动物门等。当然,在系统分类中种可以说是最基本的单元,是可以通过居群的研究加以识别的客观实体,种级以上的分类阶元则更具有相当程度的人为性,正因为如此,我们更应该合理地处置和确定属级以上的分类阶元。

3.3 新方案的提出给我们的启示

1) 相当多的、一直以为定论的研究结论,仍可以质疑,是因为它具有大量的、潜在的探讨价值。腕足动物高级别分类研究的新变革,就是一个突出的例子。自从腕足动物门被识别出“无铰纲”和“有铰纲”(或称为“腹茎纲”和“尾茎纲”)两大类以来,对其有效性和可使用性似乎得到了普遍的认可和接受,许多古生物学家甚至对此没有产生过任何怀疑。然而,新材料的积累,新方法的应用,进一步的深入探讨,却发现这样的传统分类方案有着许多难以解决的问题。Popov 等(1993)、Williams 等(1996)提出的新的高级别分类观点可能就目前而言是最先进的、最理想的,但也不是唯一正确的,一成不变的,还必须经受今后进一步工作的检验甚至修正。

2) 古生物学研究应强调与现生生物学紧密结合。不了解现代生物学,不清楚化石现生代表的解剖学

功能形态学等内容,那么对于其祖先的研究准确程度便会大打折扣。详尽研究现代海洋中的腕足动物,了解其活体标本的肌肉系统、神经系统、摄食系统、消化系统、固着系统以及壳质成份与超微结构,是提出上述新观点的主要依据。现代生物的细节弄明白了,据此追溯到远古年代的化石身上,许多问题就会迎刃而解。对 *craniids* 现生标本的研究,是将其从“无铰纲”腕足动物群体中移出的一个重要依据。

3) 古生物学研究需要提倡使用先进的、科学的方法。寻找到一种好的研究方法,会使古生物学者如虎添翼,在各种新的研究领域里驰骋、翱翔。能够被检验、或者说能够被证伪的论点,才是科学的。要去检验或证伪一种新的论点,就必须使用先进的、科学的方法。分支系统学就是这样的一种比较可行的方法。

4 结语

Bassett 等(1993)在谈到 Popov 等(1993)的分类模式时指出,“如果需要的话,我们的模式将受到检验和修正”(p. 386)。对 Williams 等(1996)最近提出的分类方案同样如此。纵观各学者对腕足动物高级别分类单元的研究,各分支分类图的分歧主要源于以下三方面的不同认识:

1) 外类群的选择及其性状的编码(coding)。有的学者选取单一的外类群,有的则选取两个或多个外类群(复合外类群),不同外类群的选取及对其性状编码的不同完全可能产生不同的分支图(参见 Williams *et al.*, 1996, figs. 1, 2);

2) 性状的选取和性状状态的确定。选取什么样的性状及选取多少个性状得出的分支图才最可靠,这是很难有统一意见的。Holmer 等(1995)在评述各家的分支分类图时,在 Carlson(1995)所选取的 112 个性状的基础上增加 6 个性状后得出了不同的分支图(Holmer *et al.*, 1995, fig. 5A, B),这正说明了性状选取的难度。而对同源性状、同型性状的识别以及性状状态极向的确定,即对祖征、衍征的判定同样尚未获得统一的认识;

3) 分支分类图中化石类群的插入(inclusion of fossil taxa)。有的学者认为分支图中应该而且可以包含化石类群(如 Patterson, 1981; Forey, 1992),有的则认为分支图中化石类群的插入,可能会改变整个分支系统分类的结果(Gauthier *et al.*, 1988; Donoghue *et al.*, 1989)。由于在现生类别中识别出的诸多解剖学特征如神经系统、生殖系统等,在化石类群中几乎不可能识别,因此在分支图中插入化石类群时确实存在相当大的难度,但作为一个完整的高级别的分支系统分类,即使可能存在某些不确定性,也应该包含化石类群,特别像腕足动物这一类群数量丰富、时限悠长的门类。

上述三方面与分支系统分类学本身的方法论有关,也与对分类群的认识有关。我们认为随着分支系统分类学的进一步完善和发展,随着早期腕足动物化石资料的不断丰富,以及对现生腕足动物研究(特别是分子生物学研究)的更加深入,目前的分类方案也将得到进一步的修正和完善,特别是在解决髑髅贝类的系统发育关系方面,得出更接近自然分类的模式。

金玉 研究员为本文提出了宝贵意见,特此致谢。

参 考 文 献

- 王 钰、金玉、方大卫, 1964: 中国的腕足动物化石。1—777 页。中国各门类化石。科学出版社。
- Bassett, M. G., Holmer, L., Popov, L. E. and Laurie, J., 1993: Phylogenetic analysis and classification of the Brachiopoda——reply and comments. *Lethaia*, **26**(4): 385—386.
- Beecher, C., 1892: Development of the Brachiopoda. Pt. II. Classification of the stages of growth and decline. *Am. J. Sci.*, ser. 3, **44**: 133—155.
- Carlson, S. J., 1991: Phylogenetic relationships among brachiopod higher taxa. In: Mackinnon D. I., Lee, D. E. and Campbell

- J. D. (eds.), *Brachiopods through time*, pp. 3—10. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Carlson, S. J., 1993: Investigating brachiopod phylogeny and classification. Response to Popov *et al.*, 1993; *Lethaia*, **26**(4): 383—384.
- Carlson, S. J., 1995: Phylogenetic relationships among extant brachiopods. *Cladistics*, **11**: 131—197.
- Cowen, R. and Valentine, J. W., 1973: Brachiopoda. In: Valentine, J. W.; Coelomate superphyla. *Systematic Zoology*, **22**: 97—102.
- Donoghue, M. J., Doyle, J. A., Gauthier, J., Kluge, A. and Rowe, T., 1989: The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 431—461.
- Forey, P. L., 1992: Fossil and cladistic analysis. In: Forey, P. L., Humphries, C. J., Kitching, I. J., Scotland, R. W., Siebert, D. J. and Williams, D. M.; *Cladistics: A Practical Course in Systematics*, 124—136. Clarendon, Oxford.
- Gauthier, J. A., Kluge, A. G. and Rowe, T., 1988: Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, **4**: 105—209.
- Gorjanski, W. J. and Popov, L. E., 1985: The morphology, systematic position, and origin of inarticulate brachiopods with carbonaceous shells. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1985**(3): 3—13. (In Russian).
- Gorjanski, W. J. and Popov, L. E., 1986: On the origin and systematic position of the calcareous-shelled inarticulated brachiopods. *Lethaia*, **19**: 233—240.
- Gray, J. E., 1848: On the arrangement of the Brachiopoda. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, **2**: 435—440.
- Hennig, W., 1966: *Phylogenetic Systematics*. 263pp. University of Illinois Press, Urbana.
- Holmer, L., 1989: Middle Ordovician phosphatic inarticulate brachiopods from Västergötland and Dalarna, Sweden. *Fossil and Strata*, **26**: 1—172.
- Holmer, L., 1989: Phyletic relationships within the Brachiopoda. *Geologiska Föreningens Stockholm Förhandlingar*, **113**: 84—86.
- Holmer, L., Popov, L. E., Bassett, M. G. and Laurie, J., 1995: Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology*, **38**(4): 713—741.
- Huxley, T. H., 1869: *An introduction to the classification of animals*. Churchill, London.
- Jin Yü-gan and Wang Hua-yu, 1992: Revision of Lower Cambrian brachiopod *Helionedusa* Sun and Hou. *Lethaia*, **25**: 35—49.
- Nielsen, C., 1991: The development of the brachiopod *Crania* (*Neocrania*) *anomala* (O. F. Muller) and its phylogenetic significance. *Acta Zool. (Stockh.)*, **72**: 7—28.
- Patterson, C., 1981: Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**: 195—223.
- Popov, L. E., 1992: The Cambrian radiation of brachiopods. In: Lipps, J. H. and Signor, P. W. (eds.); *Origin and early evolution of Metazoa*, pp. 399—423. New York; Plenum.
- Popov, L. E., Bassett, M. G., Holmer, L. and Laurie, J., 1993: Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda. *Lethaia*, **26**(1): 1—5.
- Rowell, A. J., 1981a: The Cambrian radiation; monophyletic or polyphyletic origins? In: Taylor, M. E. (ed.); *Short papers for the Second International Symposium on the Cambrian System* (U. S. Geological Survey, Open File Report 810743), pp. 184—187. Reston, U. S. Geological Survey.
- Rowell, A. J., 1981b: The origin of the brachiopods. In: Lophophorates. Notes for a short Course, pp. 97—109. Knoxville; University of Tennessee.
- Rowell, A. J., 1982: The Monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, **15**: 299—307.
- Rowell, A. J. and Caruso, N. E., 1985: The evolutionary significance of *Nisusia sulcata*, and early articulate brachiopod. *Journal of Paleontology*, **59**: 1227—1242.
- Schuchert, C., 1893: A classification of the Brachiopoda. *Am. Geol.*, **11**: 141—167.
- Schuchert, C., 1897: A synopsis of American fossil Brachiopoda, including bibliography and summary. *Bulletin U. S. Geological Survey*, **87**: 1—464.

- Swofford, D. L., 1990: PAUP; Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3.0. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Campaign, Illinois.
- Valentine, J. W., 1975: Adaptive strategy and the origin of grades and ground plans. *American Zoologist*, **15**: 391—404.
- Valentine, J. W., 1977: General patterns of metazoan evolution. *In*: Hallam A. (ed.): *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record*, pp. 27—57. Elsevier, Amsterdam.
- Williams, A. and Hurst, J. M., 1977: Brachiopod evolution. *In*: Hallam A. (ed.): *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record*, pp. 79—121. Elsevier, Amsterdam.
- Williams, A. and Rowell, A. J., 1965: Evolution and phylogeny. *In*: Moore, R. C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Palaeontology*, Part H, H164—197. Geological Society of America, Lawrence.
- Williams, A., Carlson, S. J., Brunton, C. H. C., Holmer, L. E. and Popov L., 1996: A supraordinal classification of the Brachiopoda. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351: 1171—1193.
- Wright, A. D., 1979: Brachiopod radiation. *In*: House, M. R. (ed.): *The Origin of Major Invertebrate Groups*, pp. 235—252. Academic Press, London.

[1997 年 1 月 15 日收到]

REVIEW OF THE NEW SUPRA-ORDINAL CLASSIFICATION OF THE BRACHIOPODA

Rong Jia-yu and Li Rong-yu

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

Key words: supra-ordinal classification, Brachiopoda, cladistics

Summary

The authors review the supra-ordinal classifications proposed by Popov *et al.* (1993) and Williams *et al.* (1996). The most important point of the proposals is that the traditional division of the phylum Brachiopoda into two units of Class rank, the Articulata and Inarticulata, is not supported by their cladistic analysis. Popov *et al.* (1993) recognized a new separation in class rank as Lingulata and Calciata, the former including the Subclass Lingulatea, while the latter containing the new Subclass Craniiformea together with the "articulates" of previous classifications. Chiefly based on the framework of Popov *et al.* (1993) and Holmer *et al.* (1995), Williams *et al.* (1996) divided the Brachiopoda into three Subphyla: Linguliformea, Craniformea and Rhynchonelliformea. The new division is a breakthrough at the long-standing classification of the phylum, and it is the most important progress of this century in the study of higher taxa classification of the Brachiopoda. The authors have given comments on the new classification, its advantage and drawback. Although the classification through cladistic analysis is nearly natural, the phylogenetic relationships of craniids is undetermined yet, and the Subphylum Craniiformea has been erected somewhat subjectively. The three subphyla may be better recognized as three classes. With the development of cladistics and the deepening of research on fossil and living brachiopods, the scheme of the classification will be subject to testing and revision in the future.