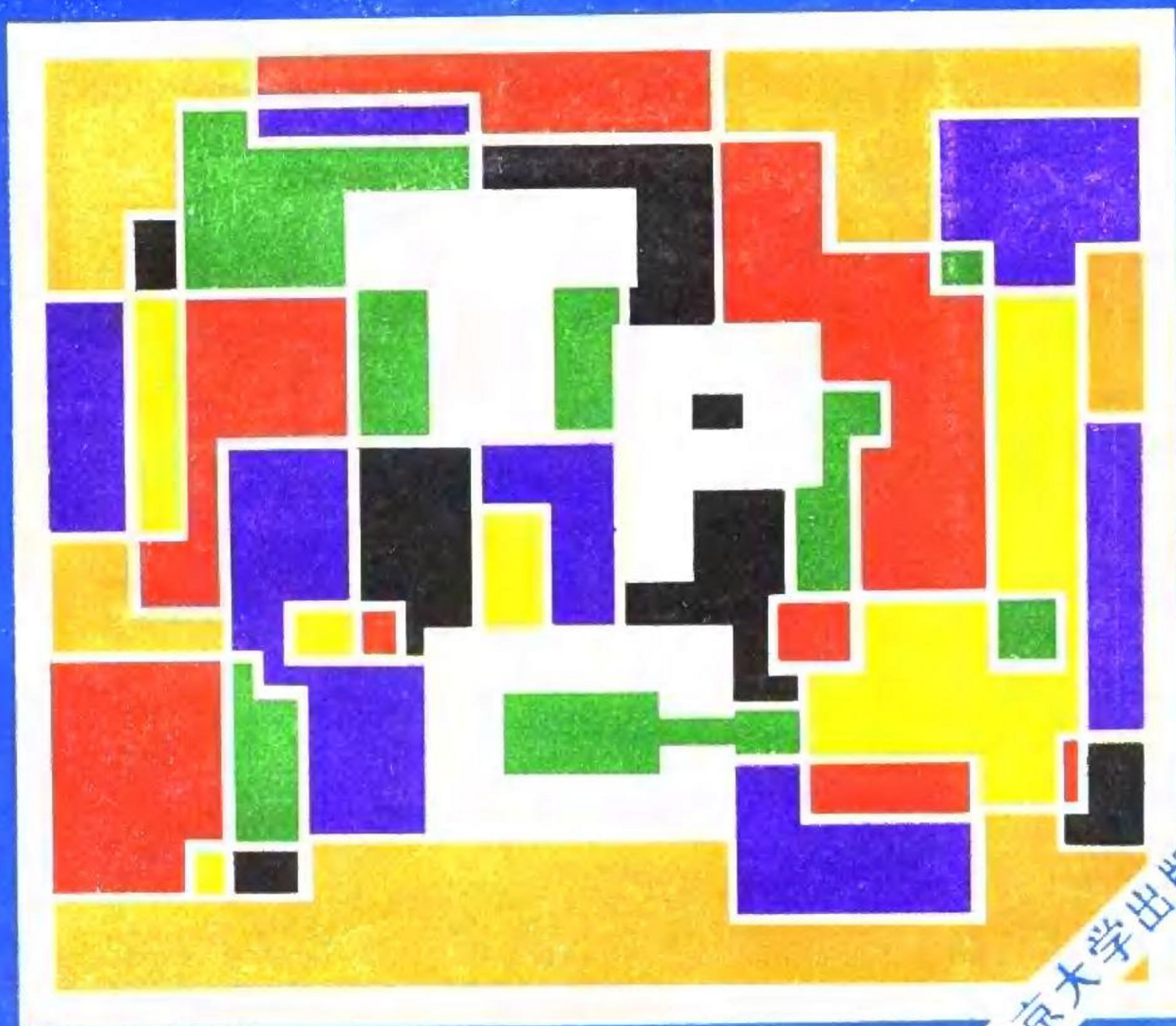




理论 古生物学 文集



南京大学出版社

内 容 简 介

本文集是一本有关古生物学现代理论的集子, 主要涉及“点断平衡论”与“种系渐变论”、“宏进化”与“微进化”、“新灾变论”与“均一论”以及“分支系统学”、“生物地理学”和“异时发育”等方面的内容。全书包括两部分: 第一部分为中、外学者首次发表的论文, 有关新理论、新方法的概念及其应用; 第二部分系外国学者论著的中译文, 大都是七、八十年代发表的。书末附有约一千四百条汉英和英汉对照词汇和一百六十条名词术语简释, 均与上述内容有关, 其中不少术语的系统解释在国内还是首次。

本书内容广泛, 观点新颖, 可作为高等院校古生物学、地史学课程和生产、教学、科研部门古生物学者的参考书, 对现代生物学者也有一定的参考价值。

本文集和第一部分论文的参考文献列法建议

1. 戎嘉余、方宗杰、吴同甲(主编), 1990: 理论古生物学文集。1—447页, 南京大学出版社。
2. 周志炎, 1990: 中生代银杏目植物的系统发育和进化趋向。理论古生物学文集(戎嘉余、方宗杰、吴同甲主编), 1—19页。南京大学出版社。

References to this book

It is recommended that reference to the whole or part of this book be made in one of the following forms, as appropriate:

1. Rong Jia-yu, Fang Zong-jie, and Wu Tong-jia (eds.), 1990: Selected Papers of Theoretical Palaeontology. 447pp. Nanjing University Press.
2. Zhou Zhi-yan, 1990: Phylogenetic interrelationships and evolutionary trends of Mesozoic ginkgoaleans. In: Rong Jia-yu, Fang Zong-jie and Wu Tong-jia (eds.), 1990: Selected Papers of Theoretical Palaeontology, 1—19. Nanjing University Press.

理 论 古 生 物 学 文 集

主编: 戎嘉余 方宗杰 吴同甲

南京大学出版社出版

江苏农业科学院印刷厂印刷

开本787×1092 1/16 印张28.5 字数714千 印数1—1000

1990年5月第1版 1990年5月第1次印刷

ISBN 7—305—00544—4/P.39 定价16.00元

责任编辑: 吴同甲

SELECTED PAPERS OF THEORETICAL PALAEOLOGY

Edited by

Rong Jia-yu, Fang Zong-jie and Wu Tong-jia

6042/22

Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica

and

Laboratory of Paleobiology & Stratigraphy, NIGPAS

Nanjing University Press

May, 1990

前言

本世纪六十年代以来,国际古生物学发展得很快。生物学上进化理论的深化变革、地质学上板块学说的兴起推广,和科学哲学思想的新变化,猛烈地推动着这门古老的学科。理论的更新、观点的争论、新领域的开拓和新技术的运用,为古生物学开辟了广阔的前景。科学的发展依赖于新生长点的不断发现。新理论的创立又常常与学科间的交叉、渗透和融合密不可分。为解释地史时期生物进化的规律、型式及其控制因素,一些欧美学者提出了一系列孕育新意的概念,使人耳目一新。各种类型的会议、样式各异的杂志、广为发行的书刊,使这些新颖的观点得以广泛传播。理论的检验,证真与证伪(falsication)的反复交锋,各派之间、派内不同观点之间的争论时有发生,甚至达到白热化的程度。

理论古生物学的研究在我国古生物学界一直是个薄弱环节。在一些局外人的眼里,古生物研究似乎仅仅是对标本进行采集、编号、描记以及“对图版”之类的简单而又繁琐的工作,似乎无需科学哲学观的影响,无需高深理论的指导,以致有人对古生物学的科学性产生了疑问。事实表明,如果不重视理论研究,不重视新理论的探讨和新方法的推广,不重视充分发挥我们在国际上屈指可数的那些宝贵材料的科学价值,必将进一步扩大我们与国际先进水平的差距。

应该指出,这一差距已引起我国古生物学者的关注。近年来某些国外理论古生物学的新内容已陆续引入我国。周明镇、张弥曼、于小波等(1983)编译的“分支系统学”,殷鸿福(1983a)、杨湘宁(1988)评述的“点断平衡论”,孟津、王晓鸣(1988,1989),王晓鸣、孟津(1989a,b)对生物系统学的系列述评,殷鸿福等(1988)编著的“地质演化突变观”,周志炎(1989)译述的“进化分支系统学和被子植物起源”等,都对我国古生物学者的深入研究起了推动作用。但是,有关理论古生物学的国内论文还为数尚少,反映国外最新观点的某些重要原作尚未译成中文介绍给国内读者。让更多的古生物研究者瞭解和理解这些新理论的含义,借他山之石,以振兴我国的古生物事业。这是编著本集的第一个目的。

我国拥有大批具全球对比价值的地层剖面 and 多种类型的化石材料。截止目前,难以计数的成果业已发表,许多新分类单元已经创建。近十余年来,仅全国各类古生物图册就记载了约24000个属、45000个种,其中有近1000个新属、13500个新种;如若加上其它书刊发表的新分类单元,数目还更惊人。这些均反映了我国古生物学界多年来勤奋工作的成果。但是从总体上看,我们的基础研究还问题不少,有相当数量的化石材料(特别是属级和种级分类单元)亟待厘订。分类研究是基础,倘若化石研究粗糙,分类鉴定不可靠,必将严重阻碍古生物学的发展。居群生物学(population biology)已经使分类学的模式概念发生深刻的变化,我们也应在分类研究中注重运用居群生物学的概念,以提高分类研究的水平。扩大理论知识面,重视用公认的先进理论指导实际工作,抓住关键性的化石材料,检验有关理论和模式,甚至提出新的理论观点,是我国古生物学者的努力方向。这是编著本集的第二个目的。

近年来盛称的Paleobiology* (古生物学)视化石为地史时期的生物实体,强调从生物学的角度,运用生物学的原理和方法来研究化石,并将来自化石记录中的信息注入到生物学

的理论研究中去, 穿越生物学、分子生物学和生物化学的界线, 包括生物进化和功能形态、系统发育、进化过程与型式、历史生物地理学、古生态学、绝灭现象、分子古生物学等内容。一些学者认为, 它与传统的古生物学(Palaeontology)有别, 后者强调化石的地质学意义, 偏重于描记性的分类古生物学和生物地层学的研究。但是, Palaeontology 在解决地质学问题的同时, 也要求探讨生物进化规律、古生态系、古生物地理区系及其演变等问题。古生物学不能只依附于地质学。要使其真正成为介于地质学和生物学之间的分支学科, Paleobiology 与 Palaeontology 只宜互有侧重, 而不宜人为地分割开。长期来, 我国古生物学领域中, 由于种种原因, 多半侧重于传统古生物学的研究, 而 Paleobiology 的工作做得很少, 生物学的基础知识明显不足, 缺少居群生物学、生物系统学和古生物学之间的相互渗透。试图弥补这一缺陷, 是编著本集的第三个目的。

本文集由两部分组成: 第一部分系中外学者首次发表的论文; 第二部分系外国学者近年原作的汉译文, 主要涉及当前国际古生物学界普遍关心的以下几个问题:

1. 点断平衡论(Punctuated Equilibrium)与种系渐变论(Phyletic Gradualism) 点断平衡论是七十年代初问世的(Eldredge, 1971; Eldredge & Gould, 1972)。: 殷鸿福(1983a)、杨湘宁(1988)、殷鸿福等(1988)曾对其作过介绍与评述。本集选译了Eldredge与Gould(1972)当年创立该论及后来Gould(1982)进一步论述其含义的原文, 以便读者全面理解点断平衡论的基本内容。同时, 选译了Schopf(1981)对点断平衡论的批评性文章。此外, 还选译了用该论解释生物进化型式的例文(Ager, 1986), 编入Malmgren等(1983)提出点断渐变论(Punctuated Gradualism)的译文, 从中可以看出生物界进化的复杂性。方宗杰从假铰蚌类的进化论述了有关边域成种(Peripatric Speciation)、成种事件与物种概念的问题, 揭示了一个地史时期的边缘隔离体实例, 并尝试提出新的物种定义。

2. 宏进化(Macroeolution)与微进化(Microevolution): 生物进化存在着等级现象为人们所普遍重视。宏进化与微进化都是进化的组成部分, 但微进化的原理可否用来解释高层次的宏进化现象, 却有两种对立的观点。本集选用了Stanley(1982)、Mayr(1982)、Levinton(1983)和Stebbins & Ayala(1981)的论文, 试图反映探讨不同层次进化机制的不同观点。Stanley的“宏进化”一文是专为本集撰写的, 反映了他近年来致力于宏进化研究的最新观点。戎嘉余概述了宏进化与微进化的认识历史及各自的含义, 指出物种进化在讨论进化等级问题时的特殊意义, 并以腕足动物早期石燕族的宏进化为例进行了探讨。

3. 分支系统学(Cladistics)和传统的进化系统学: 邱占祥(1978)首先对分支系统学作了评述; 嗣后, 周明镇、张弥曼、于小波等(1983)编译了“分支系统学”一书, 周志炎(1989)译述了“进化分支系统学和被子植物起源”一文。国内读者可以比较全面地瞭解分支系统学的方法和原理, 这个新兴学派与传统的进化系统学以及数值分类学(Numerical Taxonomy)的异同, 进一步瞭解其理论实践及在系统发育和生物地理学研究中的意义。殷鸿福(1983b)也对此作了简述。所以本集没有选用有关的国外论文。周志炎用分支系统学的原理和方法研究了中生代银杏目植物的系统发育, 並对其演化规律进行探讨, 在国内尚属新的尝试。李淳、刘冠邦也以分支系统学的观点对假希瓦格蕨类的系统发育进行了研讨。

4. 新灾变论(Neo-Catastrophism)和均一论(Uniformitarianism): 近年来, 新灾变论的研究相当活跃, 不仅在国外, 也反映在国内的古生物界(徐道一等, 1987; 殷鸿

福等, 1988), 并远远超出古生物学的范围, 涉及到天文学、天体物理学等其它学科, 引起了公众的兴趣。但是, 不同的观点争论亦很热烈, 如刘弟墉(1987)在探讨集群绝灭时, 对新灾变论的解释提出了不同的见解, 值得重视。本集选用Padian等人(1984)的文章, 从一个侧面反映了重视地外因素的研究进展情况。相比较而言, 有关均一论(曾译作均变论)的理论研究尚未引起重视, 本集选译Gould (1965) 否定实质均一论, 提倡方法均一论的文章, 以引起国内学者的注意; Ziegler等(1984)根据“将今论古”的原理, 用碳酸盐岩的分布来推断地质历史时期的古气候演替; Raup (1984, 1987)对辐射与绝灭, 特别是对集群绝灭(Mass Extinction)的研究颇有见地, 他与Sepkoski (1982)提出了集群绝灭周期性的观点, 引起了普遍的争论; Hallam (1987)列举了一系列地内成因的论据, 对绝灭的地外成因说表示异议; Walliser (1986)主持的IGCP 216项目在世界上有广泛的影响, 他对生物事件研究的新评价反映了这几年研究工作的新进展。陈旭、戎嘉余从集群绝灭的基本概念入手, 剖析了晚奥陶世的幕式集群绝灭事件。

5. 生物地理学的散布说 (Dispersal) 与隔离分化说 (Vicariance): 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所张弥曼等正在编辑出版有关这一领域的文集, 故本集只选译两篇论文, 一是Brown & Gibson (1983) 的“恢复生物地理史”, 可以瞭解重建生物地理史的若干问题及不同学派的研究方法; 二是Wiley (1981) 用分支系统学的原理和方法来研究生物地理学。

6. 其它: 异时发育 (Heterochrony) 是近年来古生物学中研究相当活跃的一个领域, 对于探讨生物的系统发育和进化趋势具有重要的意义。本集选用McNamara (1982) 和杨湘宁撰写的两篇论文以反映这方面研究的新成果。其它两篇论文是Boucot (1976) 对Raup等提出的系统发育随机模式的质疑, 以及Cracraft (1979) 对系统发育研究历史、现状的回顾与评述。

本集共收入1400余条词汇(绝大部分是本集中涉及的), 用英汉和汉英对照, 便于读者查对使用。由于近年来古生物学的新理论、新概念增加很多, 创用了一批新的名词术语, 有的尚未正式译成汉名; 一些旧的术语被赋予新的含义, 不少术语的汉译名也不统一, 个别的竟达七、八种之多, 这些均给研究工作带来不便。我们勉力而为, 作了试译并对部分译名进行了校订。对某些国内长期使用的汉译名, 虽原译不够理想, 但因尚未发现更妥贴的译名代替而仍予保留。为有助于读者理解, 我们还从中选择160条词汇, 参照国内外有关书刊和原著作了简要的解释。为节省篇幅, 第二部分所有译文的参考文献均予省略, 读者可从原文中查找。

中科院南京分院、南京地质古生物所所长基金和该所现代古生物学和地层学开放实验室给予经费资助, 在此深表谢意。在编写过程中, 中国科学院南京地质古生物研究所吴望始、徐均涛和科技处给予关心和鼓励, 周明镇、张弥曼、金玉珩、胡兆珣、邓龙华等同志给予宝贵的支持, 杨湘宁、钱建新、刘裕生等同志提供重要信息或文献资料, 李歌军同志为本集设计封面并清绘插图, 李一军同志使用计算机编排词汇, 我所许多同志提出建议或给予帮助。在涉及部分概念、观点和词汇定义时, 还得到许多外国学者的帮助, 他们是: M.G. Bassett, W. B. N. Berry, A.J. Boucot, B. Chatterton, R. Fortey, C. H. Holland, M. E. Johnson, G. Klapper, B.A. Malmgren, S.M. Stanley, J. Temple, 和 A. M. Ziegler. S.M. Stanley博士应邀特地为本文集撰写专文。在此一并致谢。

由于编者水平有限, 对上述各种新理论、新概念的理解还不全面; 国外近20年来发表的

有关著述，文献量极大，又散见于各类书刊杂志之中，我们选译的论文对于概括全貌定有不尽人意之处（如有些优秀的具代表性观点的论文没有入选）；其中有些文章读起来艰难晦涩，要求译文尽可能地接近“信、达、雅”的标准，难度很大；不少新词汇、新术语的汉译名恐怕亦欠准确。全书定有错误和不当之处，衷心希望读者直率赐正，不胜感激。

戎嘉余 方宗杰谨识

一九八九年夏

主要参考文献

- 王晓鸣、孟津，1989a：系统发育系统学——对现代生物系统学的理解与探讨——同源性与简约法则。古脊椎动物学报，27卷1期，72—76页。
- 王晓鸣、孟津，1989b：系统发育系统学——对现代生物系统学的理解与探讨（4）科学哲学与生物系统学。古脊椎动物学报，27卷3期，225-232页。
- 刘弟墉，1987：从集群绝灭到集群替换——兼论进化的时空层次与系统地质学。古生物学报，26卷3期，354-366页。
- 孟津、王晓鸣，1988：系统发育系统学——对现代系统学的理解与探讨（生物系统学及其不同学派）。古脊椎动物学报，26卷4期，309—313页。
- 孟津、王晓鸣，1989：系统发育系统学——对现代系统学的理解与探讨（物种——系统生物学中的基本分类单元）。古脊椎动物学报，27卷2期，147—152页。
- 杨湘宁，1988：点断平衡论学说的提出、质疑和进展。古生物学报，27卷4期，515-520页。
- 希尔，K.R.，克伦，P.R.，（周志炎译），1982：进化分支系统学和被子植物起源。南京大学出版社，1—113页。
- 邱占祥，1978：评亨尼希《系统发育分类学》。见周明镇、张弥曼、于小波等（1983）的分支系统学译文集，197—201页。
- 周明镇、张弥曼、于小波等，1983：分支系统学译文集，1-209页。科学出版社。
- 徐道一、张勤文、孙亦因，1987：古生物大量绝灭——地质历史发展阶段划分的基本标志。地质学报，61卷3期，195-204页。
- 殷鸿福，1983a：“间断平衡论”风靡欧美——国外古生物学新动向之一。地球科学——武汉地质学院学报，1983，2期，1-8页。
- 殷鸿福，1983b：分支系统学及微板块假设——国外古生物学新动向之二。地球科学——武汉地质学院学报，1983，4期，49-56页。
- 殷鸿福、徐道一、吴瑞棠，1988：地质演化突变观，1-202页。中国地质大学出版社。

*国内一些学者曾分别采用“新古生物学”、“化石生物学”、“现代古生物学”、“古生命学”、“历史生物学”、“古生物学”等汉译名，使之与 Palaeontology 的汉译名区别。与 Palaeontology 和 Paleobiology 相对应的名词分别是 Neontology 和 Biology。一般说来，现代生物学的这两个名词是相互通用的，两者并无实质差异。从这个含义上说，古生物学也一样，无论是从词汇本身的含义，或是从它们的研究对象和内容看，都不可能真正将 Paleobiology 和 Palaeontology 区分开，只是人们的研究有所侧重而已。Paleobiology 的最合适译名仍应是古生物学。在实际使用中，有时为强调某方面的意义，可在“古生物学”后附上相应的英文名称以示区别。

目 录

前 言 (Introduction)

.....戎嘉余 方宗杰 (Rong Jia-yu and Fang Zong-jie) (.iv)

第 一 部 分

1. 中生代银杏目植物的系统发育和进化趋向 (Phylogenetic interrelationships and evolutionary trends of Mesozoic ginkgoaleans)
.....周志炎 (Zhou Zhi-yan) (1)
2. 分支系统学在假希瓦格鲎类系统发育及分类上的应用初探 (Preliminary studies of cladistics applied to the phylogeny and taxonomy of pseudoschwagerinids)
.....李淳 刘冠邦 (Li Chun and Liu Guan-bang) (20)
3. 边域成种、成种事件与物种概念——从假铰蚌类的演化谈起 [Peripatric speciation, speciation event and species concept with a review of phylogenetic evolution of pseudocardiniids (Bivalvia)]
.....方宗杰 (Fang Zong-jie) (35)
4. 宏演化 (Macroevolution) (S. M. Stanley) 杨湘宁译 戎嘉余校 (50)
5. 微进化与宏进化的含义并论腕足动物石燕族的起源和早期宏进化 [Meaning of microevolution and macroevolution with special reference to origin and macroevolution of early eospiriferids (Brachiopoda)]
.....戎嘉余 (Rong Jia-yu) (68)
6. 集群绝灭的基本概念及奥陶纪晚期的实例剖析 (Concepts and analysis of mass extinction with an example of Late Ordovician event)
.....陈旭、戎嘉余 (Chen Xu and Rong Jia-yu) (91)
7. 异时发育概念及其在 *Robustoschwagerina* 演化分析中的应用 (Concept of heterochrony and its application to analysis of evolution of *Robustoschwagerina*) 杨湘宁 (Yang Xiang-ning) (121)

第 二 部 分

一、点断平衡论 (Punctuated Equilibrium) 与种系渐变论 (Phyletic Gradualism)

8. 点断平衡论：一种替代种系渐变论的学说 (N. Eldredge 与 S. J. Gould, 1972) 杨湘宁译 方宗杰、张建平校 (135)
9. 点断平衡论的含义及其在确立宏演化的等级研究方法中的作用 (S. J. Gould, 1982) 杨湘宁译 耿良玉、张建平校 (159)

10. 对点断平衡论的批评性评述 I. 分类单元的延限 (T. J. M. Schopf, 1982)
.....李军译 吴同甲校 (174)
11. 晚新第三纪浮游有孔虫 *Globorotalia tumida* 种系点断渐变论的证据 (B. A. Malmgren, W. A. Gerggren 与 G. P. Lohmann, 1983)
.....罗辉译 戎嘉余、徐珊红校 (186)
12. 中生代腕足动物演化型式 (D. V. Ager, 1986)
.....孙东立译 戎嘉余校 (197)

二、宏进化 (Macroevolution) 与微进化 (Microevolution)

13. 宏进化和化石记录 (S. M. Stanley, 1982)方宗杰译 周志毅校 (204)
14. 物种形成和宏进化 (E. Mayr, 1982)耿良玉译 顾和林校 (216)
15. 新的演化综合论必要吗? (G. L. Stebbins 与 F. J. Ayala, 1981)
.....陈秀琴译 鲍惠铭、戎嘉余校 (227)
16. 前进中的停滞: 宏进化的经验基础 (J. S. Levinton, 1983)
.....鲍惠铭译 吴同甲、方宗杰校 (235)

三、新灾变论 (Neo-Catastrophism) 与均一论 (Uniformitarianism)

17. 均一论必要性质疑 (S. J. Gould, 1965)杨恒仁译 孙卫国校 (255)
18. 均一论与古气候: 据碳酸盐岩的分布推论 (A. M. Ziegler, M. L. Hulver, A. L. Lottes 与 W. F. Schmachtenberg, 1984)
.....何国雄译 戎嘉余校 (259)
19. 突发事件对生物辐射和绝灭的可能影响 (K. Padian 等, 1984)
.....朱怀诚译 廖卫华、方宗杰校 (271)
20. 对生物事件更精确的评价 (O. H. Walliser, 1986)
.....陈旭译 戎嘉余校 (286)
21. 海相化石记录中的集群绝灭 (D. M. Raup 与 J. J. Sepkoski, Jr., 1982)
.....倪寓南译 吴同甲校 (292)
22. 集群绝灭: 评述 (D. M. Raup, 1987)李军、冯伟民译 孙东立校 (296)
23. 白垩纪末集群绝灭事件: 地内成因说的论据 (A. Hallam, 1987)
.....张建平译 杨湘宁校 (305)
24. 进化辐射与绝灭 (D. M. Raup, 1984)戎嘉余译 吴同甲校 (312)

四、生物地理学 (Biogeography)

25. 恢复生物地理史 (J. H. Brown 与 A. C. Gibson, 1983)
.....陈金华译 戎嘉余校 (318)
26. 生物地理学 (E. O. Wiley, 1981)王鑫甫译 方宗杰校 (344)

五、其 它 (Others)

27. 系统发育分析、演化模式及古生物学 (J. Cracraft, 1979)

-张建平译 章森桂、杨湘宁校 (362)
28. 异时发育和系统发育趋势 (K. J. McNamara, 1982)
-周志毅译 方宗杰、李军校 (378)
29. 讨论系统发育的随机模式与多样性进化 (A. J. Boucot, 1976)
-沙金庚译 方宗杰校 (390)

附 录

1. 词汇简释 (附参考文献)戎嘉余、方宗杰编 (393)
2. 汉英词汇对照方宗杰、戎嘉余编 (406)
3. 英汉词汇对照方宗杰、戎嘉余编 (427)

中生代银杏目植物的系统发育和进化趋向

周志炎

(中国科学院南京地质古生物研究所)

一、前言

长期以来,人们对以银杏 *Ginkgo biloba* L. 为代表的银杏目内的系统发育关系几乎毫无所知,因为现存仅有包括一个单型属的银杏科,而化石只提供了价值相当有限的信息。在中生代这个被称为银杏类植物最繁盛的地质时代里,已发现的差不多全为叶部化石。古植物学家们只能根据其形态与银杏的多少相似而确定它们大体的分类位置 (Harris, Millington & Miller 1974; 斯行健、李星学等, 1963)。也有学者依据叶部化石把银杏目划分为若干科或进化支系 (如: Tralau 1968; Daber, 1980)。由于生殖器官化石的贫乏,它们在银杏目内确切的系统位置和彼此间相互关系无从知晓。有些叶部化石甚至是否属于银杏目也不无疑问。茨康目 (Czekanowskiales) 的认识和建立,就是通过对以往归入银杏目的某些化石深入研究的结果 (Harris, 1951; Krassilov, 1970; Harris, Millington & Miller, 1974; Harris, 1976)。近十多年来,在我国和苏联西伯利亚等地陆续发现了相当丰富的银杏目雌性生殖器官化石 (Krassilov, 1970, 1972; 周志炎、章伯乐, 1988; Zhou & Zhang, 1988, 1989a, b)。这些化石为探究银杏目植物的系统发育提供了珍贵的素材。本文的目的是在这些新资料的基础之上结合以往研究成果,采用目前流行的分支 (支序) 系统学的观点和方法对银杏目 (主要为中生代的) 植物作一系统发育分析。这样的工作对我来说只是一个尝试,主要想通过它介绍分支 (支序) 分析法的一些基本内容和银杏目研究的新进展,以期激起更多的同行对分支系统学的兴趣和对银杏目植物系统发育问题的关切。

二、材料

植物营养叶的形态极易受外界因素的影响而改变。它们在同一物种内、居群内和各个个体发育阶段也相当不稳定。当前国际流行的整体研究和重建 (whole-plant research and reconstruction) 方法是探究分散保存的古植物各种器官之间的有机联系并在这个基础之上尽可能地加以重建。重建起来的古植物尽管和现存植物相比仍是非常不完整,但它们比那些仅仅依据叶部化石等个别器官建立起来的化石分类单元包含着多得多、也可靠得多的信息 (周志炎, 1989a)。本文所选用的中生代材料仅限于这种不仅知道其营养叶的形态而且还在很大程度上了解其雌性生殖器官构造的银杏目化石。作为比较还选用了晚古生代唯一发现雌性生殖器官的银杏目成员 *Trichopitys*, 尽管目前我们对其胚珠结构还不了解。在分析中为了便于处理把这些化石分类单元均作为代表完整植物的分类单元来对待。

1. *Trichopitys* Saporta (1875) emend. Florin (1949) .

此属迄今仅发现一种：*T. heteromorpha* Saporta (Florin, 1949)，标本产自法国南部 Lodeve (Dept. Hérault) 地方的早二叠世 (Autunian) 的板岩中，包括了两个着生胚珠的生殖枝和一个营养枝，其基本特征如下：营养叶(和苞片同形)螺旋状着生于长枝上，无柄，在中、上部两歧分叉1-3次；裂片细狭，可能只具单脉并尚未完全扁化。雌性生殖短枝(总柄 peduncle)自叶的腋部伸出，其上螺旋状着生3-20个具珠柄(pedicel)的直生而向内(近轴)面弯转的胚珠。本文未采用Meyen (1987)把腋生生殖短枝视为羽状而扁平的载籽器官的解释。

2. *Karkenian* Archangelsky (1965) .

模式种为*K. incurva* Archangelsky,产于阿根廷Santa Cruz区的早白垩世Ticó植物群中，其特征如下：胚珠器官呈穗状，自一级短枝上生出，由一总柄和不规则分出的珠柄组成；胚珠顶生在珠柄上，直生而内弯，3mm x 2-2.5mm，多达100枚，具微弱角质化的珠被表皮层和厚不到1um的大孢子膜，其珠心和珠被内角质层除在胚珠基部外彼此全部分离，珠被内含树脂体。Archangelsky根据它与*Ginkgoites tigrensis*密切伴生，认为它们属于同一种植物。Krassilov (1970)在苏联远东布列亚河流域晚侏罗世塔仑詹组中发现此属的另一种：*Karkenian asiatica* (Krassilov, 1972)，其基本特征都与模式种一致，只是胚珠有些是直立的。和它伴生的是具宽裂片的*Sphenobaiera*型的营养叶。据Krassilov (1970, 16页)推测，具*Eretmophyllum*叶型的植物也可能着生*Karkenian*的胚珠器官。本文以*Karkenian*作为代表具上述特征的雌性生殖器官和伴生营养器官的化石“整体植物”名称。

3. *Yimaia* Zhou et Zhang (1988, 1989b) .

模式种*Y. recurva* Zhou et Zhang产于我国河南义马中侏罗世义马组中部，其特征如下：胚珠大而少(8-9个)，无珠柄，密生在总柄顶端，直生，但多数向外(远轴)面下弯，其珠被外角质层和大孢子膜厚，珠心和珠被内角质层薄且仅在胚珠上部彼此分离，珠被内含细小的树脂体，密切伴生的有一级短枝和裂片较细狭并具叶柄的*Baiera*型叶，后者的角质层特征与*Yimaia*的总柄和珠被外的角质层一致。本文以*Yimaia*这一器官属名作为具有以上特征的银杏目植物的“自然属名”。

4. *Umaltolepis* Krassilov (1970) .

模式种为*U. vachrameevii* (Krassilov, 1972)，产于苏联远东布列亚河流域乌马尔塔(Umalta)的晚侏罗世塔仑詹组中。在同一地区早白垩世乌加尔组中发现另一个种：*U. rarineruis*。这类雌性生殖器官由一个大的顶生苞片和一个柄构成；柄的基部有鳞叶包裹；苞片呈伸长形有时两裂，其内凹的近轴面可能着生一枚种子。密切伴生有一级短枝和营养叶*Pseudotorellia*，后者的角质层和苞片相同。种子*Burejospermum crassitestum* Krassilov (1972)具厚的珠被外角质层，且珠被内含有和*Pseudotorellia*相类似的线形树脂体。本文建议以*Umaltolepis*一名代表具上述特征的“整体植物”。

5. *Ginkgo* L.

除了现生的模式种*G. biloba* L.以外，在我国河南义马中侏罗世义马组中上部发现的*G. yimaensis* Zhou et Zhang (1988, 1989a; 周志炎、章伯乐, 1988)，可能还有英国约克郡中侏罗世的*G. huttonii* L. et H. (Harris, Millington & Miller, 1974)，为中生代已知具可靠雌性生殖器官的化石种。*G. yimaensis*的特征是：叶片分裂深，胚珠具2-3(4)枚胚珠着生在珠柄上。*G. biloba*正常的叶片仅叶缘中间微凹缺，其成熟的胚珠

通常仅一枚且不具珠柄。在其它主要特征上，化石种和现生种并无明显区别。

发现在苏联顿涅茨盆地晚三叠世瑞替期的 *Toretzia* Stanislavsky (Stanislavsky, 1973) 也是已知其雌性生殖器官的中生代银杏目的成员。它具有长、短枝。营养叶螺旋状着生在长枝上并呈簇状生在短枝上，长线形，具2-4根不清晰的叶脉，大孢子叶球生在短枝上，由4-6个簇生在一个短的轴上的大孢子叶构成。大孢子叶柄状，顶端生有单个倒转的胚珠。胚珠卵圆形，扁平，8-9mm x 6-7mm。正如 Stanislavsky 指出的：它很可能代表着中生代银杏目的一个独立的科 *Toretziaceae*。由于其胚珠内部构造不明，无法将它和其它成员进行详细比较，以确定其系统发育关系，因而在以下分析中未将它包括进去。

三、方 法

详细介绍和评述分支（支序）系统学的原理和方法论以及它同传统系统学（或进化分类学）和表型分类学的异同不是本文的目的。对此有兴趣的读者可参看周明镇、张弥曼、于小波等（1983）和周志炎（1989b, c）等的译述和评论以及所引用的文献。在此仅举一个“三分类单元的问题”（a three-taxon problem）为例，简要地说明分支系统分析法对性状的取舍原则和作图解的方法。

表1所示为假设的A, B, C 三个分类单元性状（状态）的分布情况（材料矩阵 data matrix）。根据这一材料，我们可以作出若干性状分布状况完全不同的图解。传统系统学者常常采取对某个（些）性状加权的办法来进行系统发育分析。这种办法过分依赖研究者个人的水平和修养（甚至偏爱），而且选择什么性状予以加权并无一定的客观准则，因而不同的研究者、甚至同一研究者在不同时间和场合有可能作出完全不同的图解。表型分类学者不主张采取事先加权的办法，而是根据全部性状的总体相似程度来判别分类单元之间的亲疏。在此例中，三个分类单元彼此分别共有4对性状状态（即总体相似的程度相同）的情况下，就

表 1. 示A, B, C三个分类单元中性状分布。

a, b, c, d, e, f等示不同的性状；+和-示同一性状的不同状态，+为不见於A, B, C, 之外的性状状态，-为也见於其它类别的性状状态。

性状	A	B	C
a	-	+	+
b	-	-	+
c	+	-	-
d	-	+	-
e	-	-	-
f	+	+	+
g	-	-	+
h	-	+	-

很难作出抉择。分支（支序）系统学并不认为每一个性状（状态）在任何情况和场合下都具有等同的系统学上的价值。在某一特定范围内有系统发育意义的性状（状态），在另一范围可以成为没有价值的，或者恰好相反。这就需要在作图解以前对性状作详细的区分。对于在A, B, C三者中共有性状状态的e和f，几乎所有的研究者都会同样认为它们在确定A, B,

C之间彼此的关系亲疏方面是无价值的。从分支系统学的观点来看，e与f还有所不同。因为f的性状状态不见于A，B，C以外的任何分类单元中，它可以作为限定A + B + C这一个较高级别的分类单元的一个特征，而e的性状状态却无此功用。同样A，B，C三者虽分别共有4对性状状态，这些性状状态在性质上也是有区别的。材料矩阵中除去e，还有其它的、也见于这三个分类单元以外的性状状态，如A单元的a，b，d，g，h的性状（状态），B的b，c，g等等。这种普遍较大的性状（状态）显然无助于限定A或B，因而也是毫无价值的。分支（支序）系统学中称之为祖征（plesiomorphies）。唯一有价值的是A的c和B的a，d等只见于A + B + C这个大单元之内某些成员之中的衍生性状（状态）或衍征（derived character states or apomorphies）。衍生性状又可进一步区分。凡是只在一个分类单元中出现的，称为独有衍征（autapomorphies）。这种性状（状态）可作为这一个分类单元本身的区分特征。若是出现在部分分类单元（如A和B或B和C等）中，则称之为共同衍征（synapomorphies）。分支（支序）系统学者认为只有这种性状（状态）才有助于分辨A，B，C三个单元之间彼此相对的亲疏关系。前述的f的衍生性状则是这三个单元区别于其它分类单元的共同衍征。分支（支序）系统学就是在这样严格地分析性状性质的基础上作出分支图解和分析各分类单元之间的系统发育关系的。任何研究者按照上述原则对表1的性状分布材料进行分析，都会得出相同的结果。也就是说 这种方法是客观的，普遍适用的，用这种方法得出的结果可以重复和进行检验的。

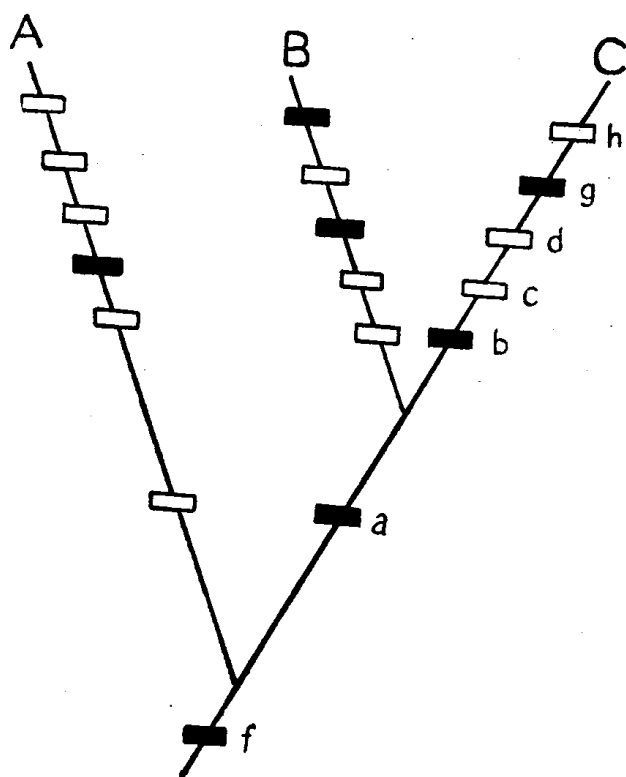


图 1 根据表1材料所作的分支图解。黑色长方形示衍征（状态）；白色的示祖征（状态）。

如图1所示，f的衍生性状（状态）可视为A + (B + C) 类群的限定性特征，a的衍生性状（状态），为B和C两单元所共有、而为A不具备，故B和C在系统发育关系上比起它们中间任何一个和A单元的关系要亲近。至于b，c，d，g和h的衍生性状状态只分别为三个单元中

的一个所有，无法用来分辨单元间的亲疏。

图2和3则是分别利用祖征（状态）作出的图解。图2根据A和B共有b和g 有两个祖征状态，推测它们最为亲近；图3则根据A和C共有d，h判断它们在系统发育关系上比它们中任

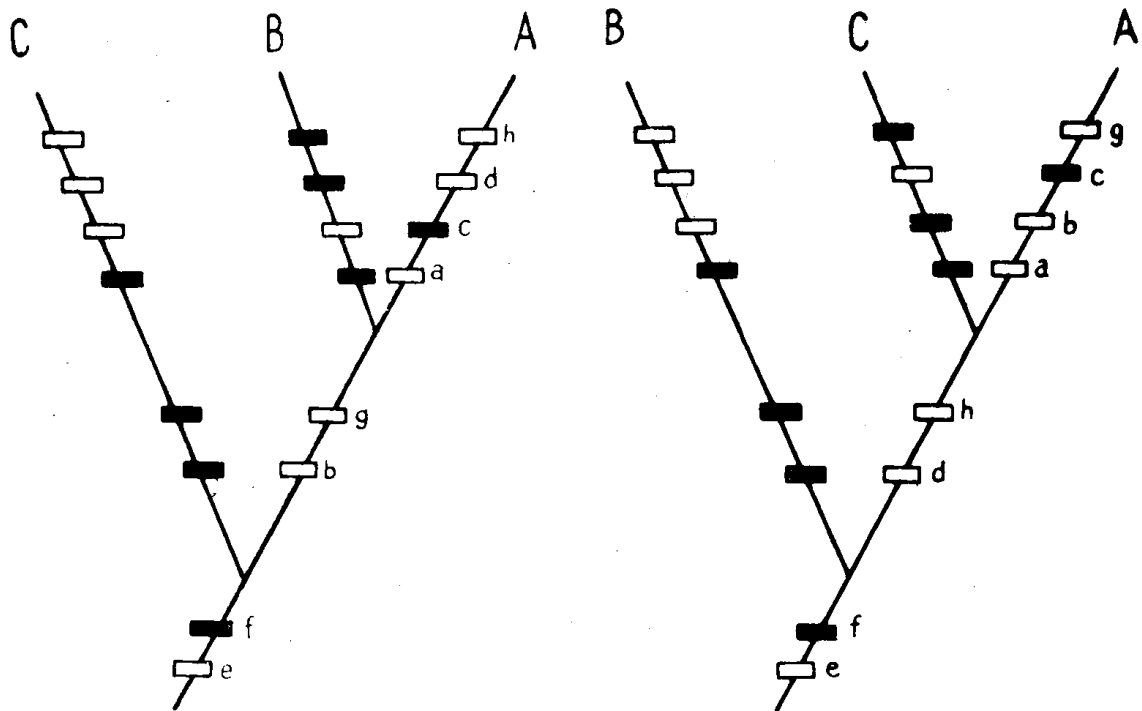


图2, 3 根据表1材料所作的另两个分支图解。

何一个和B的关系更近。由于A, B和A, C之间缺乏共同衍征（状态），假设它们之间有着密切的系统发育关系显然是没有说服力的。

按照分支（支序）系统学的原理，分类单元具有共同衍征（近裔共性）意味着同源，尽管对同源的含意在分支（支序）系统学家之间有着不同的看法：分支（支序）系统学的创始人Hennig (1966) 等认为共有衍征意味着分类单元来自同一假设的祖先，而方法论分支（支序）系统学者（如Patterson和Platnick等）则认为同源可以视为使类别得以识别的性状（见Forey, 1983; 周志炎, 1989b, c）。同源的类群在分支（支序）系统学中称之为姊妹群（sister groups or sister taxa）。分类单元B和C就是一对姊妹群，而A和B + C则组成了一对分类级别较高的姊妹群。也可以说 B + C和A + (B + C)都是单系群（monophyletic groups）（从理论上说，还应把假设的共同祖先包括在内）。分类单元之间的相对亲疏关系也可以用共祖近度（recency of common ancestry）来表示：即B和C具有一个不为A所共有的祖先，它们两者之间的关系近于与A的关系。

实际工作中，分辨性状的性质是原始的、还是衍生的（进步的），以及性状（状态）的相似是出于同源还是同塑（homoplasy）（由趋同，反向和平行进化造成）的结果通常就是采用前述的扩大比较范围的办法。这种方法称为外类群比较法（out-group comparison method）。从理论上说，应该把比较范围扩大到全部生物。实际上，只需参考和所研究类群最相近的、在进化程度上较低（或相当）的一个或几个外类群。这是因为我们是在前人成就的基础上工作，无需一切都从头开始研究。除了外类群比较法以外，个体发育的资料历来是确定性状极向（polarity）的重要依据，对于判别性状（状态）是否同源极有价值(Nel-

son & Platnick, 1981; Rothwell, 1987)。只是这方面材料在化石中较难获得。当然,在分析过程中,参考有关性状的总的演变趋向的各种假说,如Zimmermann (1989等)关于植物体进化的顶枝学说(telome theory)等,也是有益的。对于化石记录和地层证据在性状分析中的价值则是颇为分歧的(Patterson, 1981; Nilson & Platnick, 1981; Hill & Crane, 1982; Hill & Camus, 1986; Crane & Hill, 1987; Stein, 1987; Doyle & Donoghue, 1986, 1987; 周志炎, 1989b等)。本文在以下分析银杏目性状的过程中,除了采用外类群比较以外,将尽可能地考虑和参照各方面获得的可靠证据,尤其是银杏个体发育的信息,并不只依赖一种方法而排斥其它的。

在实践中,对于根据同一材料矩阵作出的多个不同的分支图解,是根据简约性法则(law of parsimony or Occam's razor)来进行筛选的。具体地说是从中选择那种性状以最经济的方式组合的图解。这种图解中包含着最少的关于同一性状由于同塑而分别出现在不同单元的假设。前面列举的图1就是最好的例子。图2和图3的图解则是明显不简约的,其中B和C共有的衍生性状a被假设为非同源的而是由于平行演化而分别获得的。其结果是:图1所示A + (B + C)为一单系类群,而图2的C + (B + A)和图3的B + (C + A)则包含着并系和复系成分。后两个图解显然把本来可以简明处理的三单元之间的关系复杂化了,而且这样做并无任何理由,也不必要。需要指出的是:简约化的图解在逻辑上的合理性并不意味着它最符合客观真实性,因为自然界是以它自己的方式进化的。

四、性状的分析

本文主要以科达类+早期松柏类为外类群作为分析银杏目成员性状时的参考。这一选择是根据许多古植物学家的研究成果(Chamberlain, 1934; Emberger, 1954; Pant, 1977; Florin, 1949; Crane, 1985; Doyle & Donoghue, 1986, 1987等)作出的。他们从不同角度和学术观点出发,得出了相同或十分近似的结论,即:科达类和松柏类为银杏目(或银杏)的同源平行进化支系或姊妹群。在研究银杏目成员性状的普遍性程度和极向等问题时,这两个类群的有关资料有着重要的比较参证价值。关于银杏目的亲缘关系还存在种种不同的认识和见解(如Meyen, 1984; Stewart, 1983)。本文均未予采用。

根据Crane (1985, p. 773)银杏(目)和科达类+松柏类的共同衍征是具有腋生的雌性生殖短枝。其它一些性状,如具腹背性的种子、有单列射线的密木式次生木质部和分离的花粉囊(小孢子囊)等也是一致的。不过这些性状普遍性较大(Meyen, 1984; Crane, 1985等),而且有关后两个性状银杏目化石中也很少可靠的资料。

下面分别对所选用的9个性状作一分析:

1. 雌性生殖短枝散生或单独组成‘简单’果穗。科达类和松柏类(尤其在古老成员中更为明显,如*Lebachia*)生殖短枝常与不孕鳞片一起组成种鳞复合体(seed-scale complexes, Samenschuppen Komplexes),这种复合体还和苞鳞一起组成复合的果穗(或花序 inflorescens)*。银杏目现存代表银杏与之区别处是其雌性生殖枝虽也生在叶腋,却

*例外的情况也有,如*Ernestiodendron*和*Cephalotaxus*等就不具不孕性鳞片(李星学、周志炎、郭双兴, 1981),但仍组成复合果穗;南半球古生代的*Buriadia*与*Walkomiella*不具复合果穗,但其胚珠和许多不孕性叶片混生(Pant & Nautiyal, 1967; Pant, 1982)。

不具不孕性鳞片并且总是散生的，从不构成复合的果穗。早二叠世的*Trichopitys*的生殖枝也是如此 (Florin, 1949)。 *Karkenia*和 *Yimaia* 的胚珠器官虽然形态殊异，但仍应把它们视为*Trichopitys*和银杏的腋生生殖枝的同源器官，因为没有任何证据表明这些中生代的胚珠器官是由复合果穗进化(简化和退缩)而来的。*Umaltolepis*只发现脱落的种子。在本文中，假设其生殖短枝也是腋生的，但已强烈退缩。(详细讨论见后) 由于腋生生殖枝组成复合果穗和‘简单果穗’这两个性状均不普遍，至今未见于其它类群 (Crane, 1985, p. 768—769)，很难判别哪个性状(状态)更进步。本文暂把后一性状作为银杏目区别于科达类+松柏类的独有衍征。

2. 具短枝。 这一性状是指银杏长枝上所具着生叶和胚珠器官的一级短枝。它也为已知几个研究程度较高的中生代银杏目成员所共有，但未见于早二叠世的*Trichopitys*。把具短枝作为一个衍征也符合外类群中性状演变趋向。只见于晚古生代的科达类从不具短枝。在松柏类中，短枝也是到中生代后期才出现的(松科) (Miller, 1982, p. 102, 图2)。

3. 珠被内含树脂体。 这一性状除了在*Trichopitys*中不明外，见于本文讨论的所有中生代银杏目成员和银杏。考虑到在科达类和松柏类中以及除了*Nilssoniales*以外的其它裸子植物的胚珠中均不含溶生性树脂体，因而假设这一性状是派生的。或许它是银杏目植物普遍具有的性状，这有待于今后的研究证实。

4. 胚珠少而大。 早二叠世*Trichopitys*的生殖短枝可具多达20枚胚珠，且个体甚小 (4-6mm x 3-4mm x 2.5mm) (Florin, 1949, p. 98)。现代银杏虽然在异常发育的生殖枝上可有多达10-15个胚珠，但这种生殖枝通常败育。正常的生殖枝上为两个胚珠，往往仅一枚成熟，其个体可达3-4cm x 2-2.5cm x 1-1.5cm。中侏罗世的*Ginkgo yimaensis* (周志炎、章伯乐, 1988; Zhou & Zhang, 1988, 1989a) 有成熟的胚珠2-3 (-4) 枚，但其形体较小，仅10-15mm x 8-12.5mm (厚度不明)。北美古新世的一种银杏，其胚珠数和现生种一致，但形体却为后者之半 (Crane, Manchester & Dilcher, personal communication)。同样的胚珠由多到少，个体增大的演化趋向在科达类和早期松柏类中也可见到 (Florin, 1944, 1950a, b, 1951)。

5. 珠被外角质层薄。 银杏和松柏类等一般具有厚的珠被外角质层，而*Caytonia*，许多本内苏铁和被子植物均具薄或发育微弱的珠被外角质层 (Harris, 1954)。后者似可视为胚珠在进化过程中因子房(或同功、同源器官)包裹而获得的一种适应。*Karkenia*的珠被外角质层薄，虽然其原因仍有待研究，无疑也是一种衍征。

6. 珠心大部与珠被合生。 由于银杏胚珠个体发育过程中珠心与珠被从大部离生向大部合生转变，把后者视为衍生的性状状态是有充分根据的 (Sporne, 1965; Bierhorst, 1971)。在中生代银杏目成员中，已知其胚珠的珠心和珠被大部分离的只有*Karkenia*。*Burejospermum* (可能属*Umaltolepis*) 的构造，根据手头文献 (Krassilov, 1970) 看，也不同于*Karkenia*的胚珠，而是和*Yimaia*与*Ginkgo*的胚珠类同。它的珠心很可能也是大部与珠被合生。在科达类和早期松柏类中 (Stewart, 1983; Miller & Brown, 1973; Florin, 1951)，胚珠的珠心几乎全部和珠被相分离，而在现生松柏类成熟的胚珠中，常可见到两者较多地合生(除南洋杉科和粗榧科外) (Bierhorst, 1971)。这一性状进化趋向和银杏目也是一致的。

7. 裂叶(片)宽。 Florin (1936) 提出以裂片宽与窄，内含叶脉多或少于4条的准则来区分