

定量生物地层学与物种进化序列*

徐桂荣 龚淑云 王永标

(中国地质大学地学院, 武汉 430074)

袁 伟

(中国地质大学电教中心, 武汉 430074)

摘要 把物种进化序列引入定量生物地层学, 无论在研究生物进化, 地层对比和恢复地质历史事件等方面都是十分有用的. 建议采用两种方法来确定物种消失事件: (a) 由生物地层末次事件逼近物种消失事件; (b) 求母种的生存期, 以确定物种消失事件. 这两种方法互相校正, 是目前确定物种消失事件的最好方法. 以二叠纪瓦岗珊瑚类的成种序列和其他重要化石的生物地层序列为例, 用族群失秩相关检验方法比较四类计算的两种序列, 检验假设的标准序列, 并找出异常. 按照异常的不同情况, 修正标准序列, 最后确定成种和物种消失序列, 以及物种的生存期. 物种进化序列的引入可大大提高生物地层学事件序列的可靠性. 在地层对比中事件序列比生物延限带更为精确. 这项工作作为生物进化理论研究和高精度地层对比, 提供了基础.

关键词 定量生物地层学 成种事件序列 物种消失事件序列

定量生物地层学在 70~80 年代飞速发展, 提出了一系列研究方法, 其中较有效的方法包括概率地层^[1, 2]和在这基础上发展的序列优化和测评法^[3~5]. 由于化石的保存和采集等因素, 生物地层学事件有较多的随机因素. 概率地层是有效的手段, 用于发现生物地层事件较可靠的顺序. 但是这种顺序的可靠程度取决于资料的丰富程度, 一般来说有大量资料比贫乏资料的概率分析可靠性要高. 但是生物地层工作中, 化石资料常常受到限制.

进化序列系统学研究的物种进化序列^[6, 7], 其确定性较高. 把物种进化序列引入定量生物地层学, 使两者结合和互相检验, 无论在研究生物进化, 地层对比和恢复地质历史事件等方面都是十分有用的.

1 成种事件序列

进化序列系统学确定成种事件序列^[6, 7]的原理和方法简述如下: 最亲近物种间的近裔共性来自同一母体; 自体近裔性状是从母体经性状变异而来, 是新种形成时或形成后产生的. 姐妹群是具有共同祖先的单系群, 判断姐妹群的原则只能根据近裔共性; 近祖共性不能确定姐妹群. 根据隔离异域成种的原理同一个姐妹群中各物种的形成一般是有先后的. 但姐妹群中不同种的时间间隔不会相隔太长. 最亲近姐妹群中物种成种的间隔不会超过一个物种世代.

理解性状镶嵌分布是进化序列系统学的关键. 在姐妹群的一物种中总可以找到一个或几个性状状态比另一物种中的原始; 相反, 也可以在后一物种中找到一些性状状态比前一种中原始. 这就是镶嵌分布^[8]. 性状镶嵌的事实早已被生物学家所公认, 是生物界普遍存在的事实.

2000-06-09 收稿, 2000-07-29 收修改稿

* 国家自然科学基金(批准号: 49872014)和高教博士点基金(批准号: 97014001)资助项目

图 1(a)表明 Wwe 和 Wvm 两种有 5 个近裔共性组成一个姐妹群, 它们与 Wku 种之间有 4 个近裔共性. 显然 Wwe 和 Wvm 之间的亲近度大于它们与种 Wku 的亲近度. 性状 AZ 和 SN 在种 Wvm 中出现状态 2 和 0, 在 Wwe 种中为祖征. 同时性状 FS 在种 Wvm 中为祖征, 在种 Wwe 出现状态 1. 这就是性状镶嵌分布. 种 Wwe 与 Wku 在性状 AZ, WZ 和 FS 之间也呈现镶嵌分布. 镶嵌分布提供了物种形成顺序的可靠信息, 图 1(b)说明种 Wwe 的形成早于种 Wvm. 种 Wwe 与假设的祖先种比较有一个自体近裔性状(1c), 种 Wvm 与假设的祖先种比较有两个自体近裔性状(2c). 若假设从祖先性状状态到衍生状态每一性状的变化需要一单位时间. 从祖先种到种 Wwe 需要一个单位时间, 而到种 Wvm 需要两单位时间, 因此种 Wwe 的形成时间比种 Wvm 早一单位时间. 由于性状镶嵌确定物种形成顺序的前提条件是在一个单系群的物种, 所以姐妹群的研究必须先于镶嵌分布的研究. 这是确定物种进化序列的主要方法.

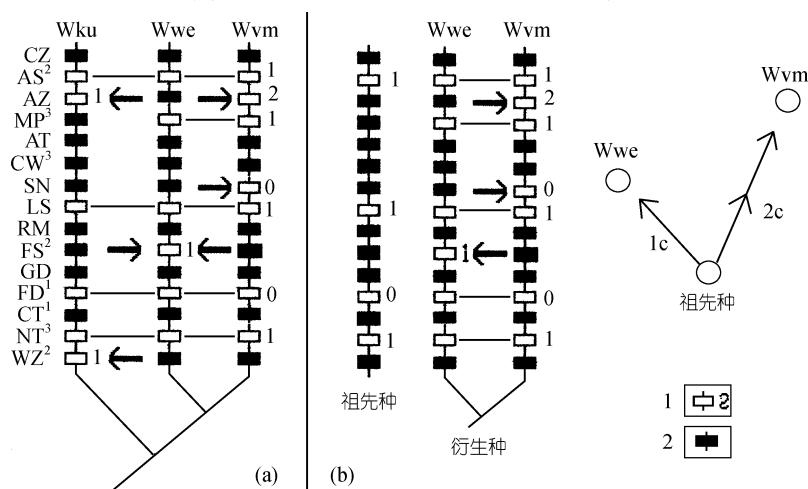


图 1 性状镶嵌分布和物种序列

(a) 图解性状镶嵌分布; (b) 图解成种顺序. 以瓦岗珊瑚类的 3 个化石种之间的性状关系说明镶嵌分布和成种顺序(Wku = *W. kueichowense* Huang, 1932; Wwe = *W. wenchengense* Huang, 1932; Wvm = *W. virgalense mongoliense* Grabau, 1931). 图例: 1. 为衍生性状状态; 图内的数字为性状状态编号; 连接衍生性状状态的横线表示近裔共性. 2. 为祖征. 粗箭头表示镶嵌关系.

1c 代表一个性状的镶嵌; 2c 为两个性状的镶嵌. 左侧代码和上标为各种性状及性状分级(引自文献[7]有修改)

2 物种消失事件的确定

目前学术界对物种消失事件的研究还无满意的方法. 本文讨论两种替代方法:

(1) 定量生物地层学的末次事件, 可在某种程度上逼近物种消失事件.

生物地层首次出现事件不等于成种事件; 末次出现事件不等于物种消失事件. 但是一地区许多剖面的生物地层资料, 在定量地层学排序过程中可能逼近该地区物种出现和消失. 主要取决于资料的完整性. 如有较多的剖面 and 较可靠资料(如化石鉴定正确、采集周到等), 定量生物地层学分析能较可靠地代表工作地区物种出现和消失序列^[9]. 但地区性物种出现和消失序列与成种和绝灭事件序列是有差别的. 能概括世界各区的定量生物地层学分析, 才能较好地反映成种和绝灭序列.

(2) 以姐妹群母种的生存期来近似地代表该姐妹群物种的生存期.

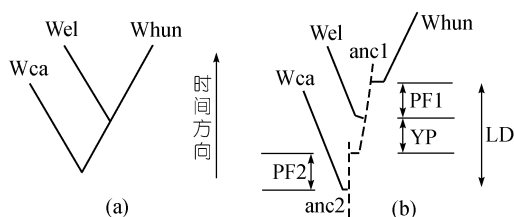


图 2 图解物种的近似生存期

(a) 3 个瓦岗珊瑚种(Wca, Wel, Whun; 见文献[6], 图 3)构成次亲近姐妹群; (b) 次亲近姐妹群的最早物种的生存期. 间断线代表两假设母种的生存期, “anc1”表示假设的最亲近姐妹群的母种, “anc2”表示次亲近姐妹群的母种(祖母种). PF1 表示母种的中年期; PF2 表示祖母种的中年期; YP 表示母种的少年期. LD 表示物种 Wca 的近似生存期

物种的生存期主要取决于遗传基因和环境条件两方面, 在环境条件大体相同的条件下遗传基因是决定物种生存期长短的主要因素, 子代的生存期可能与母种生存期大体相当. 我们不知道姐妹群母体的生存期, 但在进化序列系统学中我们知道姐妹群的最早和最晚成种事件. 姐妹群中最早和最晚成种事件之间的间隔可认为近似地代表母种的中年期. 一物种的生存期可经少年、中年和老年 3 个时期. 假定每个时期基本相等, 如图 2 所示. 我们可用次亲近姐妹群的最早成种事件和最亲近姐妹群的最晚成种事件之间的时间间隔, 即两个中年

期和一个少年期可近似地代表姐妹群母种的生存期. 因而最亲近姐妹群的最晚成种事件可代表次亲近姐妹群的最早物种的消失事件, 除非在成年夭折.

3 生物地层学事件顺序

定量生物地层学与一般生物地层学在若干基本概念上有所不同. 定量生物地层学以研究生物地层事件的顺序为主要手段. 在地层划分和对比中强调生物地层学事件的顺序, 在工作精度上比不考虑事件顺序要高. 序列对比的原则, 主要辨别由于事件间的相对不足延限和超长延限引起的异常顺序.

一般生物地层学以生物带为出发点, 生物地层学中有各种不同的生物带, 其中以延限带最为常用. 生物延限带对比的精确性取决于有关化石的演化速率, 延限短地层对比精确度较高, 延限长对比精确度较差. 由于化石在各地保存的延限不同, 化石带的对比一般是穿时的.

定量生物地层学对生物地层事件作概率分析的主要出发点是研究事件相对上下关系的概率, 并用统计方法来检验事件序列的可信度. 主要方法有 3 种: (1) Hay 法——求频率矩阵的上三角所有元素大于至少等于下三角所有元素($P_{ij} \geq P_{ji}$), 并作概率分析^[1]; 这方法后来经 Agterberg 等人^[3]的工作作了改进. (2) 拣分法——在频率矩阵的基础上求事件上下相对关系的定序量(A_i); 计算公式为:

$$A_i = (N - 1) a_i / (N - 1 - b_i),$$

式中各参数的含义参见文献[3]或[5]. (3) 测评法——测算两两相继事件之间的“距离”, 并求“距离”的标准差^[4, 5]. 这 3 种方法可通过计算机连续依次计算, 最后作统计检验. 本文以改进了的 Hay 法和拣分法作为基本方法. 因为测评法求“距离”的目的主要是归并生物带^[4, 5, 10], 本文以进化序列系统学的“时间单位”替代“距离”.

4 实例分析

4.1 资料选择

我们曾对二叠纪瓦岗珊瑚类的成种序列作出分析^[6, 7]. 对晚二叠-早三叠世生物地层作过定量分析^[5, 9]. 在这些工作的基础上, 进一步整理和搜集二叠纪的有关生物地层资料. 由于单

个剖面的化石资料极为分散, 因此采用地区综合资料. 地区是按生物区系大体一致为划分根据. 对各地区的化石资料进行了选择, 选择是按照以下思路进行的: (a)在 3 个或 3 个以上地区都有产出的化石才采用; (b)在瓦岗珊瑚类进化序列中删去进化异常物种, 包括平行演化、趋同和退化等, 已在早先的文章中讨论到^[6, 7]; (c)在瓦岗珊瑚类进化序列中, 按次亲近姐妹群只选一种作代表; (d)瓦岗珊瑚类以外的其他化石用产出顺序较可靠, 一般公认的较重要化石, 如代码为 Pas, Tfl 和 Pfu 等化石的序列已有讨论^[5], 代码为 Nes 和 Prs 等化石的重要性是公认的^[11]. 从 70 多瓦岗珊瑚类种和约 30 多待选择的其他化石中, 选择出 42 个生物地层学事件用于研究, 列于表 1. 表中的编号是按照地层层位与瓦岗珊瑚类序列排出顺序, 作为假设标准序列, 以便最后检验. 各地区的综合资料列于表 3. 经选择的瓦岗珊瑚类大多为次亲近姐妹群, 作为试验还包括了一个单种和一个最亲近姐妹群(表 2).

表 1 经过选择的二叠纪瓦岗珊瑚类姐妹群中代表性物种的最早和最晚成种事件
与其他代表性化石的首次和末次事件^{a)}

编号	种名	代码	编号	种名	代码
1	<i>Pseudotirolites asiaticus</i> *	PasU	22	<i>W. songshanense</i>	WsoU
2	<i>W. indicum frechi</i>	WifrU	23	<i>Neoschwagerina magaritacea</i> +	NesU
3	<i>Tapashanites floriformis</i> ○	TflU	24	<i>W. indicum frechi</i>	WifrL
4	<i>Pseudogastrioceras guizhouense</i> *	PguU	25	<i>W. wengchengense</i>	WweL
5	<i>Palaeofusulina fusiformis</i> ○	PfuU	26	<i>W. minor</i>	WmikU
6	<i>L. diphyphyllodeum</i>	LdiU	27	<i>W. wuxiense</i>	WwuU
7	<i>Pseudotirolites asiaticus</i> **	PasL	28	<i>W. lui</i>	WluL
8	<i>Codonofusiella simplex</i> ■	CsiU	29	<i>L. crassicumellum</i>	LcrU
9	<i>L. stereoseptatum</i>	LstU	30	<i>L. ditabulatum</i>	LditU
10	<i>Tapashanites floriformis</i> ○○	TflL	31	<i>W. simplex</i>	WsiL
11	<i>Pseudogastrioceras guizhouense</i> **	PguL	32	<i>W. pulchrum</i>	WpuU
12	<i>Palaeofusulina fusiformis</i> □□	PfuL	33	<i>W. pulchrum</i>	WpuL
13	<i>W. lui</i>	WluU	34	<i>W. minor</i>	WmikL
14	<i>W. simplex</i>	WsiU	35	<i>W. minurum</i>	WmiuL
15	<i>L. stereoseptatum</i>	LstL	36	<i>Parafusulina multiseptata</i> ::	PrsU
16	<i>W. asperum</i>	WasU	37	<i>Neoschwagerina simplex</i> ++	NesL
17	<i>W. asperum</i>	WasL	38	<i>W. songshanense</i>	WsoL
18	<i>Codonofusiella simplex</i> ■■	CsiL	39	<i>L. ditabulatum</i>	LditL
19	<i>L. diphyphyllodeum</i>	LdiL	40	<i>L. crassicumellum</i>	LcrL
20	<i>W. minurum</i>	WmiuU	41	<i>Parafusulina multiseptata</i> ::::	PrsL
21	<i>W. wengchengense</i>	WweU	42	<i>W. wuxiense</i>	WwuL

a) 表内种名后附有符号的为瓦岗珊瑚类以外的化石. 代码中 L 是指最早成种事件或首次出现事件; U 是指最晚成种事件或末次出现事件

表 2 经过选择的瓦岗珊瑚类姐妹群成员及其所处的“时间单位”^{a)}

代表种	姐妹群成员和(“时间单位”)	生存期	修改后的生存期
Wifr(11)	Wir(5), Wda(5.5), Lga(12.5)	7.5	7.5
Ldi(6)	Lli(9), Wno(11.5)	5.5	2
Lst(7)	Lstr(10)最亲近姐妹群	3	3
Wlu(8)	Lmi(4.5), Hae(5.5), Lwu(5.5), Hls(6.5)	3.5	3.5
Wsi(4)	Wra(3.5), Wma(6.5), Wicr(7.5)	4	4
Was(6.5)	Lhum(6), Wgan(6.5)	0.5	5
Wmiu(4.5)	Wmiw(5), Hra(5.5)	1	1
Wwe(5)	Hgu(5.5), Lzh(7)	2	0.5
Wso(2.5)	Wmc(1.5), Wti(5.5)	4	4
Wmik(3)	Wde(4.5), Wvm(5)	2	1
Wwu(4.5)	Hcu(1), Lsa(3)	3.5	3.5
Lcr(4)	Lqi(1), Hlo(1)	3	3
Wpu(3.5)	单种群	?	?
Ldit(1.5)	Lin(2.5), Llu(3), Lsi(4)	2.5	2.5

a) 括弧内的“时间单位”, 是镶嵌性状状态变化的量度(据文献[6], 表 4, 图 3)

表 3 8 个地区有关二叠纪瓦岗珊瑚类和代表性化石的生物地层事件^{a)}

GXP	GZP	JSP	NWH	SCP	SSH	TTY	XZA
1 [*]	1 [*]	1 [*]	1 [*]	1 [*]	1 [*]	2	14
3 [◻]	5 [◻] ,4 [•]	5 [◻] ,4 [•]	4 [•] ,5 [◻]	5 [◻]	4 [•] ,5 [◻]	6	13
7 ^{**}	7 ^{**}	14	2	2	14	19	22
10 ^{◻◻}	12 ^{◻◻} ,11 ^{••}	20,22	3 [◻]	3 [◻] ,4 [•]	16	20	28
20	16	26	7 ^{**}	7 ^{**}	2	26	29
35	17	31	8 [■]	8 [■]	7 ^{**}	30	38
13	2	35,34	10 ^{◻◻}	9	11 ^{••} ,12 ^{◻◻}	32,33	40
16	9	38	27	12 ^{◻◻} ,10 ^{◻◻}	20,22	34	2
17	15	27	12 ^{◻◻} ,11 ^{••}	13	24,21	39	24
21	24	7 ^{**}	14	14	27	21	31
28,27	31	8 [■]	24	20	35	23 ⁺ ,25,24	23 ⁺
40	14	12 ^{◻◻}	42	26	38	35	32,33
25	21	18 ^{■■}	31	28	42	37 ⁺⁺	37 ⁺⁺
29	25	11 ^{••}	18 ^{■■}	34,35	13	36 ^{■■}	
26	30	42	23 ⁺	11 ^{••}	17	14	
34	39	2	37 ⁺⁺	30	26	31	
23 ⁺	6	24		18 ^{◻◻}	30	41 ^{■■■}	
42	23 ⁺	23 ⁺		24	31		
14	37 ⁺⁺	32,33		31	34		
31	19	37 ⁺⁺		39	40		
37 ⁺⁺		36		15	9		
		6		21	15		
		19 ^{■■}		25,23 ⁺	28		
		41 ^{■■■}		37 ⁺	29		
				36 ^{■■}	39		
				41 ^{■■■}	25		

a) 8 地区: GXP 为广西地区(包括广东); GZP 为贵州地区(包括云南); JSP 为江苏地区(包括浙江和安徽); NWH 为湖南地区(包括湖北西部); SCP 为四川地区; SSH 为陕西地区; XZA 为西藏地区(包括青海); TTY 为其他特提斯地区. 编号所代表的化石名称和表内符号的含义见表 1. 表内符号作为地层粗略对比的依据

4.2 计算方法

用电脑程序 EQB(The Program of Evolutionary Sequence and Quantitative Biostratigraphy)作资料整理和计算. 把剖面资料输入数据矩阵, 包括 F 矩阵、T 矩阵和 R 矩阵; 进而计算 S 矩阵; 并使 S 矩阵的上三角大于等于下三角, 得到第一个序列, 即由改进了的 Hay 法求得的序列, 本文称为 S 序列; 接着用拣分法计算 A 矩阵, 得到第二个序列, 本文称为 A 序列; 最后计算距离系数和标准差(具体方法和计算公式参看文献[3, 4 或 5]).

4.3 计算结果

程序中分别作 4 种不同类型的计算: A 类, 8 个地区资料作单纯的定量生物地层计算; B 类, 瓦岗珊瑚类次亲近姐妹群最早成种事件序列与生物地层首次事件序列一起, 计算首次事件混合序列; C 类, 姐妹群的最晚成种事件序列与生物地层末次事件序列一起, 计算末次事件混合序列; D 类, 最早和最晚成种事件与生物地层首次出现和末次出现事件一起计算首末延限混合序列. 其结果列于表 4.

4.4 检验

定量生物地层学一般以距离系数和标准差为基础作统计检验, 在先前的文章中已有讨论^[5]. 本文因涉及两种不同序列的比较检验, 一般的统计检验不能有效地表明序列的对比. 本文采用矢秩相关检验(Spearman Rank-Correlation Test)^[12]. 此方法简便并能说明两序列间的相

关程度. 求矢秩相关系数(r)和假设检验的 Z 值, 计算公式见文献[12]. 此方法以矢秩相关系数(r)的中数和标准差作 Z 值假设检验, 如果零假设不成立则相关成立. 如果 Z 值大于 1.96 或小于 -1.96, 为拒绝零假设接受相关假设, 大于 1.96 为正相关, 小于 -1.96 为负相关.

表 4 4 不同类型和两种序列的计算结果^{a)}

编号	S 序列	A 序列	编号	S 序列	A 序列	编号	S 序列	A 序列	编号	S 序列	A 序列	编号	S 序列	A 序列	编号	S 序列	A 序列
1	1	1	22	9	28	7	7	7	1	1	1	1	1	1	22	18	27
2	5	5	23	10	34	10	10	10	2	5	5	2	5	5	23	15	24
3	4	4	24	13	30	11	12	12	3	4	4	3	4	4	24	19	35
4	16	3	25	30	24	12	11	11	4	16	3	4	16	3	25	24	28
5	22	7	26	28	42	15	35	17	5	2	2	5	2	2	26	30	15
6	38	2	27	31	6	17	17	18	6	3	8	6	3	7	27	39	25
7	2	22	28	18	18	18	34	35	8	8	16	7	7	8	28	21	30
8	3	10	29	24	40	19	15	28	9	9	9	8	8	10	29	25	38
9	7	12	30	32	31	24	18	24	13	14	13	9	6	12	30	27	34
10	8	16	31	6	25	25	19	19	14	6	14	10	20	6	31	28	29
11	12	8	32	33	29	28	28	15	16	13	6	11	35	16	32	29	21
12	20	20	33	15	15	31	24	34	20	20	22	12	17	13	33	38	31
13	35	14	34	39	33	33	25	25	21	22	20	13	9	11	34	31	33
14	27	38	35	21	32	34	31	38	22	26	26	14	10	14	35	40	32
15	17	13	36	25	19	35	38	31	23	30	27	15	12	9	36	23	42
16	14	35	37	29	21	37	33	33	26	21	30	16	11	20	37	33	40
17	26	27	38	23	23	38	39	42	27	27	21	17	13	22	38	32	23
18	34	11	39	37	39	39	40	40	29	29	29	18	14	17	39	42	39
19	11	26	40	36	37	40	42	39	30	23	23	19	26	26	40	37	36
20	40	17	41	19	36	41	37	37	32	32	32	20	34	19	41	36	37
21	42	9	42	41	41	42	41	41	36	36	36	21	22	18	42	41	41
A			B			C			D								

a) 表下 A 为纯定量生物地层序列; B 为首次事件混合序列; C 为末次事件混合序列; D 为首末延限混合序列

由于假设标准序列中原来包含“时间单位”为依据的层组^[6, 7], 所以还必须作族群矢秩相关检验. 族群矢秩相关检验首先要计算每层组的中数作为序列比较的基础. A 类族群矢秩相关检验的计算结果表明与假设标准序列的匹配很差; D 类计算结果与假设标准序列的匹配较好, 但与 B 和 C 类计算相类似, 所以这里只列出 B 和 C 类的这种检验结果(表 5).

表 5 B 和 C 两类的族群矢秩相关检验及其异常^{a)}

标准序列	S 序列	S 异常	A 序列	A 异常	标准序列	S 序列	S 异常	A 序列	A 异常				
7	7	35 34 28	7	35 34 15,38 25	1,2	1	16	1	16				
10,11,12	10,12,11		10,12,11		3,4,5	5,4,3,2		5,4,3,2					
15	17,15		#		6	#		#					
17,18,19	18,19		17,18		8	8		8					
24,25	24,25		28,24,19		9	9		9					
28	#		31,33 # 40,42,39,37 41		13	14,13		13					
31,33	31,33				14			14					
34,35	#				16	#	#						
37	39,40,42,37				20,21,22	20,21,22	22,20						
38,39					23,26	26	27,26 30,29 32 36						
40,41,42					27	27							
B 类检验	$r = 0.958, z_{(r)} = 2.536$		$r = 0.944, z_{(r)} = 2.312$		29,30	29,30	23	30,29	21,23				
a) B 和 C 类的含义与表 3 同。有符号#为不能匹配的层组。 r 为矢秩相关系数; $z_{(r)}$ 为假设检验值。					32	32		32					
					36	36		36					
					C 类检验			$r = 0.988, z_{(r)} = 3.123$		$r = 0.997, z_{(r)} = 3.152$			

a) B 和 C 类的含义与表 3 同. 有符号#为不能匹配的层组. r 为矢秩相关系数; $z_{(r)}$ 为假设检验值.

4.5 异常事件的确定

通过族群矢秩相关检验能鉴别序列的异常分子, 层组间不匹配的为异常事件. 表 5 说明, B 类的 S 序列与假设标准序列有 8 个层组可匹配, 有 4 个异常, A 序列与假设标准序列有 7 层组可匹配, 有 5 个异常; C 类的 S 序列与假设标准序列有 11 层组可匹配, 有 3 个异常, A 序列与假设标准序列有 11 层组可匹配, 有 4 个异常.

4.6 修正假设的标准序列

如何根据这些异常事件来修正假设的标准序列, 必须根据不同情况分别对待, 本文采用以下原则和方法:

(1) 假设标准序列中的生物地层事件若发现异常分子, 应根据检验结果作调整. 如化石种代码 Nes 的末次事件(编号 23)在 C 类 S 序列和 A 序列中都为异常, 应调整到与 Lcr 化石末次事件(编号 29)以下或至少相同层位.

(2) 姐妹群的最早成种事件比较可靠, 但由于在作姐妹群和镶嵌分析时, 确定祖征和性状级别可能会存在误差. 如果异常较多, 说明这类误差较大, 需重新作进化序列分析. 如只少量异常, 其原因多半由于异常分子的姐妹群关系或地层层位不确定. 例如, 物种 Lst 的最早成种事件(编号 15)在 S 和 A 序列中, 都低于 Was 的最早成种事件(编号 17), 这是姐妹群的问题, 因为作为试验我们把只有最亲近姐妹群关系的 Lst 和 Lstr 两种选入(表 2), 所以它的异常是可以预见的. 编号 15 和 17 这两个事件可放入同层位. 又如物种 Wmik(编号 34), Wmiu(编号 35)和 Wso(编号 38)成种事件的异常显示在标准序列中的位置偏低. 有两个可能原因: a. 进化序列中的误差, 物种 Wmiu(编号 35)的“时间单位”为 4.5(表 2), 理应在序列中位置较高. b. 其他两物种的化石常保存在较高的层位, 而进化序列显示可出现在较低层位, 可能是化石保存不完全的原因. 化石 Wlu(编号 28)和 Wwe(编号 25)在 S 或 A 序列中稍偏离, 但不清楚其原因. 可暂时保留.

(3) 姐妹群中的最晚成种事件有较大的不确定性, 需要以地层资料作检验. 如 Was 的最晚事件(编号 16)在 S 和 A 序列中都在 Lst 的最晚事件(编号 9)之上, 说明在假设标准序列中是不充分延限, 应向上调整. 最晚事件 6 和 21 的异常, 表明是超延限异常. 这意味着在姐妹群最晚成种事件以前, 这些种已夭折. 这可能发生在环境异常时期, 二叠纪可能有这种情况. 事件 6 应与事件 13 和 14 放入同一层位. 而事件 21 可保持在原来序列中, 因它在 S 序列中没有异常, 在 A 序列中偏离也较小.

调整后的首次和末次混合序列及整个序列见表 6. 修正后的序列基本保持了瓦岗珊瑚类姐妹群的成种序列, 它们之间的族群矢秩相关系数达到 5.5 ~ 6.0, 十分密切的相关关系.

4.7 修改后的瓦岗珊瑚类物种生存期

根据修改后瓦岗珊瑚类各物种所处“时间单位”的位置, 可为修正后的物种序列排出时间顺序(表 6). 其中事件 16(种 Was)向上调整后, 它的“时间单位”无法确定, 11 只是估计值. 在时间顺序的基础上, 由次亲近姐妹群中最早和最晚成种事件所处的“时间单位”可得到母种的生存期(表 2). 在同一次亲近姐妹群中物种的生存期, 可认为近似地接近母种. 而单种无法确定生存期.

表 6 修正后的序列和层序^{a)}

时间地层	首次事件修正序列	末次事件修正序列	体修正序列		时间顺序
			物种编号	物种代码	
长兴阶		1,2	1,2	PasU*, WifrU	12.5
		3,4,5	3,4,5	TflU*, PguU*, PfuU*	
	7		7	PasL*	
		8	8	CsiU*	
		16	16	WasU	11?
吴家坪阶		9	9	LstU	10
			10,11,12	TflL*, PguL*, PfuL*	
		13,14,6	13,14,6	WluU, WsiU, LdiU	8~7.5
	17,15		17,15	WasL, LstL	7~6
	18,19		18,19	CsiL*, LdiL	6
		20,21,22	20,21,22	WmiuU, WweU, WsoU	5.5~5
	24,25		24,25	WifrL, WweL	5
	28,35	26	28,35,26	WluL, WmiuL, WmikU	4.5
		30,27,29,23	29,30,27,23	LcrU, LditU, WwuU, NesU*	4.5~4
	31,33,38	32	31,32,33,38	WsiL, WpuU, WpuL, WsoL	3.5~3
栖霞阶	34	36	34,36	WmikL, PrsU*	3
	42,40,39,37		37,39,40,42	NesL*, LditL, LcrL, WwuL	1.5~1
	41		41	PrsL*	1

a) 物种代码有*号上标的为瓦岗珊瑚类以外的化石。时间顺序是作为镶嵌性状态变化量度的“时间单位”的顺序(据文献[6], 表 4, 图 3)

5 结语

- 定量生物地层学引入物种进化序列使我们对一些问题有更深刻的认识。
- (1) 生物地层学事件与成种事件是两个不同范畴的概念, 虽然大量化石材料的定量研究可在某种程度上逼近成种事件^[2, 9], 但如上述 A 类计算所表明的, 仅作生物地层事件的计算与成种事件的差距是很大的。进化序列与生物地层序列结合后, 在以成种序列为基础的假设标准序列引导下, 可产生良好的效果。同时通过发现异常事件, 使成种序列和生物地层事件序列互相校正。
- (2) 长期以来物种消失事件, 是古生物学中一个困难问题。用姐妹群的最晚成种事件和生物地层的末次出现事件结合研究, 是一个有效的方法。这方法为生物绝灭的研究开创一新的途径。物种生存期的确定长期只是估计, 这方法的应用可较可靠地估计不同物种的生存期, 对进化理论研究有促进作用。
- (3) 在成种序列和生物地层序列研究中采用姐妹群有明显的优点, 可以避免岩相和生物相对生物地层事件序列的影响。
- (4) 可靠的事件序列和较确切的物种生存期为高精度地层对比和划分提供有力的依据。新种一旦形成, 一般能迅速广泛分布, 从理论上说成种事件的穿时量要比一般生物带的穿时量小得多。

致谢 杨遵仪教授对此项研究工作的鼓励和帮助以及中国地质大学(武汉)地史古生物教研室领导和同事们的多方面支持和帮助, 均致谢意。

参 考 文 献

- 1 Hay W W. Probabilistic stratigraphy. *Eclogae geol Helv*, 1972, 65(2): 255~266
- 2 徐桂荣, 肖义越. 定量地层学. 见: 吴瑞棠, 张守信. 现代地层学. 武汉: 中国地质大学出版社, 1989. 104~129
- 3 Agterberg F M. Methods of Ranking Biostratigraphic events. In: Gradstein F M, Agterberg F M, Brower J C, et al. *Quantitative Stratigraphy*. Holland: D. Reidel Publishing Company, 1985. 161~194
- 4 Agterberg F M. Methods of Scaling Biostratigraphic events. In: Gradstein F M, Agterberg F M, Brower J C, et al. *Quantitative Stratigraphy*. Holland: D. Reidel Publishing Company, 1985. 195~241
- 5 徐桂荣. 用序列优化和测评法探讨生物地层事件的最优分带和对比. *地质科技情报*, 1991, 10(4): 73~81
- 6 Xu Guirong, Gong Shuyun, Wang Yong biao. On evolutionary sequence systematics: taking permian waagenophylloid coral fauna as an example. *Journal of China University of Geosciences*, 1999, 10(3): 215~227
- 7 徐桂荣, 龚淑云, 王永标. 进化序列系统学——以二叠纪瓦岗珊瑚类为例. *地球科学*, 2000, 25(1): 1~10
- 8 Hennig W. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 1~263
- 9 Xu Guirong. Stratigraphical time-correlation and mass extinction event near Permian-Triassic boundary in South China. *Journal of China University of Geosciences*, 1991, 2(1): 36~46
- 10 Agterberg F P, Gradstein F M. The RASC method for ranking and scaling of biostratigraphic events. *Earth-Science Reviews*, 1999, 46: 1~25
- 11 Jin Yugan, Shang Qinghau, Wang Xiangdong, et al. Chronostratigraphic Subdivision and Correlation of the Permian in China. *ACTA GEOLOGICA SINICA*. *Journal of the Geological Society of China*, 1999, 73(2): 127~138
- 12 Hawley W. Spearman rank-correlation test. In: Hawley W. *Foundations of Statistics*. Saunders College Publishing, Harcourt Brace College Publishers, 1966. 490~504