

# 系统发育系统学——对现代生物系统学的理解与探讨 (6) 生物分类及相关的单系、并系与复系的问题

王晓鸣

孟津

(美国堪萨斯大学系统学与生态学系)

(美国自然史博物馆古脊椎动物学部)

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

本系列第五篇中(孟津、王晓鸣, 1989),我们讨论了对生物系统的不同表达方法,即:系统树与支序图,其中曾提到生物系统分类中的单系的问题。本篇将试图探讨生物分类原理及相关的几个种以上分类单元的重要概念:单系,并系与复系。在本文的讨论中,除非特别指出外,我们则假设生物系统发育(phylogeny)为已知,即:在已知支序图或系统树(已知有关生物之间的亲近关系或祖裔关系)的情况下如何将生物种归入更高级的分类阶元(如属,科等)。当然,我们必须强调,现实中的生物演化史是无法确切知道的。我们只能通过分析的方法去重建系统发育。重建的系统发育只是科学的假说而不一定是生物发展史的真实记录(王晓鸣、孟津, 1989a)。

本篇所谓假设生物真实的系统发育史为已知,意即假设已知所讨论的生物亲近关系和祖先—后裔关系及各种特征(character)在不同生物类群中的分布(在实际的生物系统研究中,系统发育关系总是由特征的分布推测而来,即由可观察到的静态现象去推测其发生的动态历史)。这样当我们讲到支序学家与传统演化学派的分歧时,两派都基于某一共同的系统发育的假说,而所争论的则只是其具体分类方法而已。本篇将分为两部分:第一部分讨论关于分类方法的基本原理;第二部分讨论单系,并系与复系的概念。

## 一、生物分类的基本原理

本系列第三篇中(孟津、王晓鸣, 1969)讨论了生物系统学的基本单元——物种及其概念。物种是生物分类的基本的自然单位。物种体现了生物的一些自然属性(例如杂交不育)。演化与绝灭都主要发生在种一级水平上。任何时候当我们把两个以上生物种归入一个新的大类时,就构成了一个高级分类单元(种上分类单元)。任何种以上的高级分类单元都常常不同程度地带有有人为性。下面将看到,生物分类学家都试图在自己的分类系统中反映自己认为是“自然的”生物属性,如形态相似性,适应性,遗传关系等。

在系统生物学的历史中,“自然”一词似乎常常被滥用。几乎每个人都喜欢称自己的分类系统是自然的,任何其它不同的分类系统则被称为“人为”的。然而对自然这一词的理解却因人而异,并常常是出于支持自己的解释上的方便。在一定程度上,生物分类确实

有其自然的依据。古人对鸟兽虫鱼的直觉的分类就是一例。直到今天,鸟依然归之为鸟,鱼则仍旧是鱼。显然,这种直观的分类包含了某些生物的自然属性(例如生物形态的间断性)。用现代生物学语言,这种自然属性的根本原因就是生物的基因。不同的基因型(genotype)导致了不同的表型(phenotype)——即我们所观察到的形形色色的生物体。分类系统与系统发育的对应也就是力求在分类中反映生物的基因型(Mayr, 1969)以及其内含的系统发育关系。

任何学科在研究多种多样的不同物体时,都要应用分类这一古老的学问。对任一组实物,总可以按照其不同属性作出不同的分类系统。例如对日用家俱的分类,既可以根据其材料分成木质,铁质,塑料家俱,也可以根据其用途分成桌椅床柜,还可以按照颜色,形状,制造厂家等进行不同的分类。理论上讲,物体的任何属性都可以做为分类的根据。多数非生物体的分类目的是最大限度地简化信息的检索(例如图书的分类)。实际生活中,由于目的不同,对同一类实体的不同分类系统是无法比较其好坏的。本文对生物分类方法的讨论则着重在对分类目的的讨论。

生物的高级分类古已有之,西方从亚里士多德就开始探索将生物种归入各种各样的组合(Mayr, 1982)。中国则自古将动物分作鸟兽虫鱼。但这毕竟是很直观的分类。其结果常常是反映了生物间的表面相似性。直到林奈的分类系统,人们才开始对生物间自然关系有了一个直觉但又模糊的概念。达尔文以后的生物系统学家则把寻找自然的生物分类作为自己的目的。自从达尔文的演化学说以来,生物分类与系统发育的关系就成为系统学家永无终止的争论题目。当代三大系统学派(见孟津、王晓鸣,1988)都卷入了这场争论之中。每一派别都有与其理论相应的分类原理。

这些争论的一个极端是由支序学派所代表(系统发育分类)。该学派要求每一分类群都代表某一独特的演化事件(某一物种的形成),即分类与系统发育严格地一一对应。所有分类单元都要以裔征(apomorphic character)作为鉴定特征(diagnosis),而不允许应用祖征(plesiomorphic character)。这样得来的所有分类单元都是单系的(见下面)。因而支序图可以直接转化为分类系统。反过来,由此而来的分类系统又可直接翻译成支序图形(或在分类中可以直接读出分类群间的系统关系)。这种主张很少考虑化石在其分类系统中的地位或者将化石与现代生物分别放入不同的分类系统。毫不奇怪,多数持这种观点的人是现代昆虫学家或其它现代生物类群的系统学家。他们甚至主张将化石作单独的分类系统。这种与支序图严格一一对应的分类系统被认为是逻辑上与系统发育相一致的(Hull, 1964),同时又是包含了最大量的有关该生物演化的信息(Wiley, 1987)。

批评这种分类方法的人认为这种对系统发育的严格表示方法对系统发育假说的变化过于敏感。由于系统发育分类法对表达系统发育的精确性,任何低级单元的微小变化都可能导致整个分类系统的大变化。如果将某一属提升到高一级的分类级别(如亚科),那么所有更高的分类单元都要依次向上提升,导致新的分类系统面目全非。对演化学派的人来说这是一个极不稳定的因素。

McKenna (1975) 的哺乳动物分类是应用严格的支序分类法则的一个典型例子。为了保持其单系分类单元以及等级(hierarchy)系统的需要,他引进了大量的新的高级分类单元(23个)及级别(如: superlegion, sublegion, grandorder, magorder, mirorder等)。

并相应提高了许多已有单元的级别。McKenna 最大限度地将分类系统与其系统发育一致起来。对这一点,他的反对者也无非议(如 Gingerich, 1979)。至于讲到其分类系统的稳定性问题, McKenna 希望通过对其分类系统的逐渐微小调整会最终趋向于一个稳定的哺乳动物的分类。然而即便如此, McKenna 的分类也只限于目以上的高级分类单元。如果按照相同方法对目以下进行细分,尤其若要将数量众多的化石种类包括进来,则需要引入更多的分类级别。

分类方法的另一极端则由表形学派所代表(表形分类),该派认为表形图只表示了生物间的总体相似性,因此由表形图而得出的分类自然就不一定与系统发育有关。表形学派更关心的是分类过程的可操作性,即最大限度地增加分类结果的可重复性与稳定性(Sokal and Sneath, 1963)。由于其对生物亲缘关系不关心,本文将不进一步讨论其分类思想。

综合学派(演化分类)则站在比较中间的立场。他们接受生物分类的人为性,同时认为分类应受到系统发育的限制,也就是说分类要建立在系统发育的假说上。但强求二者的绝对统一是不现实的(Simpson, 1961)。因而分类只是部分地反映了系统发育。Gingerich (1979) 则毫不掩饰其分类方法的多重性:“单独依系统发育得来的分类忽视了有关适应性,生物地理及地质年代等重要分类特性。有效的科学交流要求生物分类尽量地简单,平衡而且相对稳定”。然而生物适应性主要是生物本身基因与外界生态环境相互作用的结果。生物的地理分布则常常受到地表的地质变迁的影响。所有这些因素都由不同的自然原理所控制。很显然,即便是在最理想的情况下, Gingerich 提出的这些不同的生物特性也不太可能是相互一致的。因此这样的分类必然要依赖人为的判断,对不同特征给予不同的侧重。我们曾指出(王晓鸣、孟津, 1989a),早期分类学所具有的“艺术色彩”就是这种模糊性的根源之一。

尽管其模糊性,演化学派坚持认为他们的方法是唯一能将化石与现代类群融合在一起的实际可行的方法(Simpson, 1961; Mayr, 1969)。他们从更实用的角度认为生物分类系统是一个普遍的参考系统。一个较简单而又稳定的分类系统对标本收藏,图书馆检索,生物教学等方面都有更大的益处(Gingerich, 1979)。Simpson (1945) 的哺乳动物分类就是这种方法的典型。他应用了人们熟知的分类名称及其级别(rank)(如食虫目(Order Insectivora),灵长目(Order Primates)等)。所得的分类系统用了较少分类单元并对人们的传统习惯给予充分的考虑。

演化学派及早期传统的分类学家在分类方法上与支序学派的另一个区别在于前者的分类系统强调生物间的差异性而后者则强调生物间的相似性。因此早期的分类学者常常以两类群间的区别作为分类的依据,其鉴定特征也往往是对这些区别的列举。相反,对支序学者来说,几乎所有生物种都必然是不同的。而相同性才是生物间自然联系的纽带(即分类的依据)。这也是其鉴定特征只包含裔征的原因之一。

## 二、单系,并系与复系

在对单系,并系与复系概念做详细讨论以前,我们将首先对其做如下定义:

单系类群 (monophyletic group): 一生物类群称为单系的, 如果它不但包含其最近  
的共同祖先种 (已知的或假设的) 而且还包括该祖先种的所有后裔类群。图 1, 1 中 X、  
Y、Z 都是单系类群。表 1, 1 是根据图 1, 1 得出的分类系统。上面讲到, 如此得来的单  
系分类具有众多的分类级别 (这里比并系 (表 1, 2) 或复系 (表 1, 3) 的分类多出一个)。另  
外, 这样的分类对称性较差 (如 G 科只有一种一属, 而 Y 科则有多种多属)。

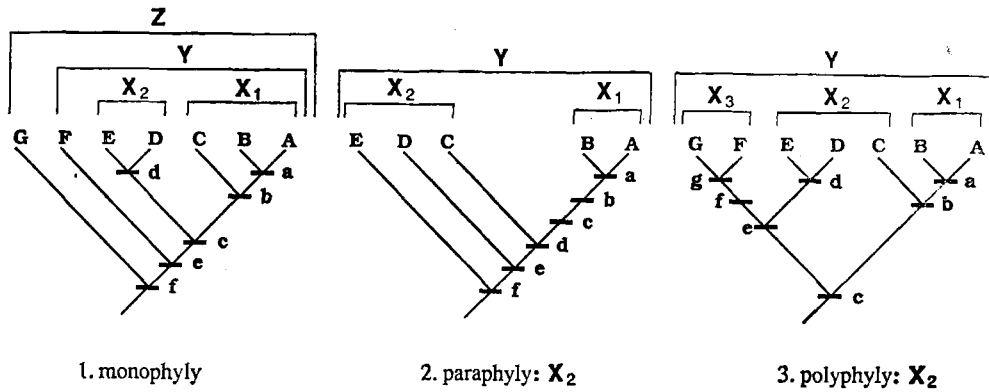


图 1 单系 (monophyly), 并系 (paraphyly) 与复系 (polyphyly) 的关系 (详见正文)。分叉处横线及字母表示新的成种事件产生的裔征。另见表 1 中相应的三种分类系统

表 1 与图 1 三种分类概念对应的分类系统

1.	2.	3.
Order Z	Family Y	Family Y
Family G	Genus X <sub>1</sub>	Genus X <sub>1</sub>
Genus G	Species A	Species A
Species G	Species B	Species B
Family Y	Genus X <sub>2</sub>	Genus X <sub>2</sub>
Genus F	Species C	Species C
Species F	Species D	Species D
Genus X <sub>1</sub>	Species E	Species E
Species A		Genus X <sub>3</sub>
Species B		Species F
Species C		Species G
Genus X <sub>2</sub>		
Species D		
Species E		

并系类群 (paraphyletic group): 一生物类群称为并系的, 如果它包含其最近  
的共同祖先种及部分 (并非所有) 后裔类群。图 1, 2 中 X<sub>2</sub> 是并系类群。图中 a-d 一系列裔  
征表示 AB 与 CDE 之间的形态间断 (见下文), 由此形态上的区别而把 CDE 与 AB 分  
开。表 1, 2 是相应的分类系统。这种分类为一些演化系统学家所接受。

复系类群 (polyphyletic group): 一生物类群称为复系的, 如果它既不包含其最近  
的共同祖先种也不包含所有的后裔。图 1, 3 中 X<sub>2</sub> 是复系类群。DE 与 C 有不同的祖先 e  
和 b, 由于趋同演化的结果而具有相似的形态。表 1, 3 则是其分类的代表。

以上定义为很多支序系统学家所接受 (例如: Hennig, 1966; Wiley, 1981)。象支序

学家一样, 演化分类学家基本上同意分类单元应是单系的原则。然而后者常对单系的定义各有己见。如 Ashlock (1971) 的全系 (holophyly) 就相当于这里的单系, 而他的单系则包括了本文定义的单系与并系。Simpson (1961) 则有所谓最低限度的单系 (minimum monophyly)。其范围包括本文定义的单系以及并系的一部分。本文将不细追究对单系的定义上的问题。因为对单系的不同定义无非是试图掩盖其对并系应用的实质。

从单系到并系再到复系, 分类结果离开其系统发育越来越远。一个单系永远只代表一个物种形成事件; 而一个复系类群则代表了二个以上物种形成事件, 由此得来的分类则常常是趋同演化的结果而与亲缘关系无关。很清楚, 复系既无客观的依据(与祖裔关系无关), 又缺乏实际价值。实际分类过程中, 复系类群常常是错误的系统发育假说所致。

然而对并系类群的认识则远不是这样黑白分明了。从生物分类原理上讲, 对并系的争论集中在什么样的分类系统构成自然的系统。关于是否可以用并系类群作为分类单位的争论主要发生在比较严格的支序学家与传统的演化系统学家或一些古生物学家之间。采纳并系作分类单位主要有以下几点缺陷:

1. 并系分类最明显的弱点是分类体系与系统发育的不一致性。一个自然的分类单元不仅要包含其唯一祖先而且还应包括其所有后代。因此, 任何将一个自然类群切割成数个并系类群的企图都不可避免地带有某些人为性。

2. 并系的高级分类单元不可避免地要用祖征作为鉴定特征 (diagnosis)。其特征组合中必然包含其它分类单元的鉴定特征。图 1, 2 中, 并系分类单元 Genus  $X_2$  (表 1, 2) 只有用  $f$  作为鉴定特征。因为  $f$  是 CDE 所唯一共有的特征。但  $f$  又为 AB 所共有。这样,  $f$  作为 CDE 的鉴定特征的唯一性被破坏。在实际的分类中, 人们常用  $f$  加以  $b, c$  的缺失作为 Genus  $X_2$  的鉴定特征(这样, 拥有  $f$  而没有  $b, c$  就足以在逻辑上将 CDE 与 AB 区分开来了)。这种作法在野外指导一类书籍的检索表中常常见到, 其目的不在于对分类单元的精确描述而是对采得标本的迅速鉴定。而在严格的分类描述中, 鉴定特征在不同单元中的反复使用自然会带来混乱。

3. 并系分类的非唯一性。在允许并系的情况下, 对同一生物类群的分类方法可以是多种的。每一个单系类群都可以人为地细分为多种不同的并系类群。这样得来的分类结果很容易受到人们的偏见所左右。

尽管如此, 很多演化学派的学者并不顾忌分类系统中存在并系。对他们来说, 一个分类系统不应表现生物的系统发育, 也应表现生物适应性, 形态相似性, 形态距离 (morphological distance), 生物地理等。即分类系统不仅可以代表生物的支序 (clade), 也可代表其级序 (grade)。级序的概念主要是用以区别于支序。一个支序是指一组具有共同祖先的生物类群。因此它必然是单系的。而一个级序则指一组具有相似形态的生物类群。它是由一个或数个不完全的支序组成。一个级序中的成员只要相互形态相似即可, 而不一定有共同的祖先或同属一个支序。级序常常是趋同演化(如图 1, 3 中的复系类群  $X_2$ ) 或者后裔类群迅速演化而与祖先的几个种大不相同(如图 1, 2 中的并系类群  $X_2$  与单系的  $X_1$  的形态距离)的结果。在实际应用中, 级序常常取决于分类学家的主观取舍而不是产生于生物的自然演化过程中。

赞成使用并系的人认为: 分类系统不光要表达有关系统发育的信息而且也要表达级

序的信息。即形态上的相似性也有同样重要的理由作为一种信息而保存于分类系统中 (Mayr, 1969: 244; Gingerich, 1979)。因为形态的相似性毕竟是生物系统学中的一大重要特征。这里表达的是人们对不同类型的信息(祖裔上的或是形态上的)重要性的不同看法而与生物系统发育的实质无关。另外, 高分类单元的大小(即对称性)也可以作为考虑的因素 (Michener, 1957, 1963)。即各高级分类单元中应具有大致相等数目的低级分类单元。

从更实际的具体分类工作讲, 尤其是在将化石也放入分类系统中考虑时, 则并系的应用似乎有更实际的价值。古生物学家都知道, 化石动物系统中常常包括众多的原始种类, 从中辐射出多种类群的现代生物。很多古生物学家将这些原始化石类群与现代类群并列起来作为相互独立的分类单元。如肉齿类 (Creodonta), 踝节类 (Condylarthra) 等。它们几乎可以肯定是并系的。从肉齿类产生了很多现代不同科的食肉类动物。踝节类中的不同种分化出现代的有蹄类等现代哺乳类。由于踝节类没有包括其所有的后裔类群, 按本文开篇的定义即为并系。这些动物形态上非常相近, 包含有大量的原始特征而很少共祖裔征。对这些类群的鉴定有时只能用原始特征。在大多数现代哺乳动物各个门类出现以前, 许多古新世到始新世的哺乳动物类群都属这种情况。

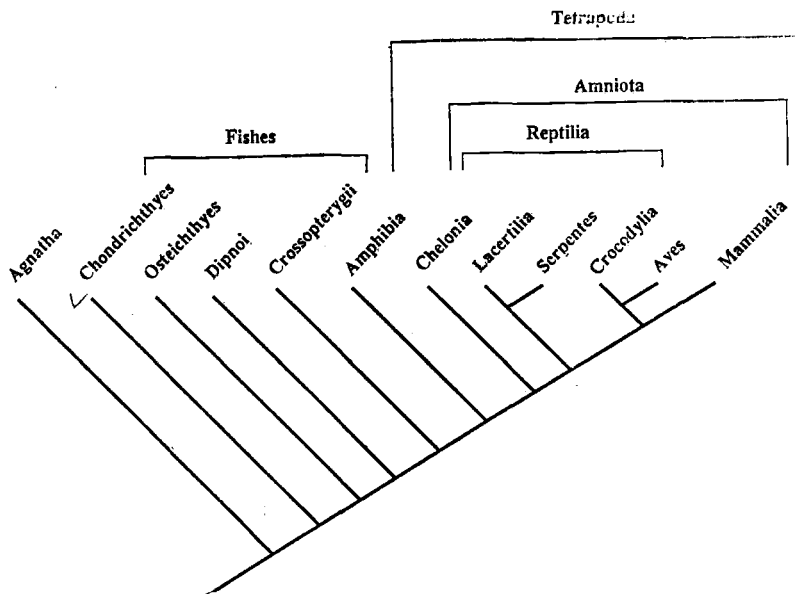


图 2 现生脊椎动物的系统关系及分类。爬行类 (Reptilia) 是典型的并系的例子。由于爬行类只包含龟鳖类 (Chelonia), 蜥蜴类 (Lacertilia), 蛇类 (Serpentes), 以及鳄类 (Crocodylia) 而不包括鸟类 (Aves) 与哺乳类 (Mammalia), 按本文定义它不包括其所有后裔而属并系分类。鱼类具有相同的问题, 然而由于鱼本身不常用于正式的分类单元, 故很少有人追究其并系方面的缺陷。有羊膜卵类 (Amniota) 显然是单系的。因此越来越多的人用非热血的有羊膜卵类代替爬行类以避并系之嫌。四足类系统发育部分根据 Carroll (1988)。鱼类系统发育部分根据 Forey (1988, fig. 4b)。如本文开篇所述, 这里假设脊椎动物的系统发育为已知。因此这里的支序图只是作为例子, 本文无法详述所有不同的脊椎动物系统发育的具体假说

传统的演化学派对系统发育分类法的异议并不是针对其分类系统与系统发育相互转换的精确性,而是在并系的适用性问题上。他们从分类系统的简单性与稳定性出发,认为允许并系的存在也并非是完全无益的。生物分类作为一个生命科学所共用的参考系统,应具有一定的稳定性以便非分类学家的引用(例如 Bigelow, 1958; Gingerich, 1979 等)。上面提到的踝节类是古哺乳动物学者常常应用的一个分类单位。虽然每个人对该类群的具体内容意见各有不同,但多数人都会很容易同意该类群包括一些共同的原始种类,即踝节类在科学交流中有其实用价值。而如果我们坚持单系为唯一可接受的分类群,那么踝节类就不能被接受了。

在现生脊椎动物系统分类中,爬行类恐怕是最明显的并系的例子了(图 2)。除个别人外(Jarvik, 1980),绝大多数人都同意哺乳类与鸟类都是从爬行类的不同支系中演化而来的。因而按本文的定义,爬行类属并系类群(即,不包括其所有的后裔)。然而,这并不影响爬行类这一词的广泛应用(例如 Carroll, 1988)。因为在现生的脊椎动物中,“爬行类”毕竟与其它大类有极大的不同:其外表的鳞甲与哺乳类的毛发及鸟类的羽毛都极大不同。而且后二者又是热血动物并具有与此相关的一系列与冷血动物不同的特征。在现生的生物界中,这种所谓的形态间断(morphological gap)是到处可见的(图 1, 2)。我们在日常生活之所以可以正确无误地区分周围环境中的鸟兽虫鱼,就是因为不同生物大类之间的形态间断所产生的显著差异。

### 三、结 语

生物的演化为地球上的所有生命提供了连续性。每一种生物都不同程度地与其他生物相关(假设生命起源为单一事件)。而生物的绝灭以及跳跃式的演化(如间断平衡式的演化使祖先种与后代种之间产生“突然”的形态变化,见 Gould, 1980)则使现今的生物之间具有明显的差异。分类学就建立在这种连续性与差异性之上。没有演化的连续性分类系统就失去其逻辑的内在联系;没有差异性则使分类无法对一连续演化系列进行切割。

长期以来,分类学家就努力寻找生物界中的这种形态上的自然间断。然而,我们今天所见的生物只是漫长生物史中的一个短暂切面。如果将化石证据考虑进去,这些形态的间断则远不那么清晰可辨了。这在爬行动物到哺乳动物的演化过程中可清楚看出:我们通常所习惯的现代“爬行类”与哺乳类之间的巨大间断被越来越多的化石证据所填补(Simpson, 1959, 1960)。从爬行到哺乳类的化石演化系列是如此连续,以致众多系统学家对二者之间的界线争论不休(见 Miao (苗德岁), in press, 所作的最近的总结)。很显然,以形态间断作为分类依据时常是靠不住的。

在这种逐一试验各种各样不同的分类标准过程中,人们很快认识到教条地遵循任一分类方法都有其弊端。分类学本身也在演化。严格的不变与求稳是不现实的。而爬行类的持续使用则反映了分类学中社会学因素的作用。人们不愿放弃爬行类这一分类单元,除上面讲到的实际原因外,恐怕还存在一定的心理习惯性。科学也象其他社会过程一样——不变总是比求变更稳当。人们对分类系统稳定性的追求,有时会达到不惜牺牲生物的自然属性的程度。任何一门学科都不应断更新。分类系统也一样,只有随时反映其最

新的发展才能作为一个有活力的科学。

苗德岁博士对本文初稿的改进提出诸多宝贵意见,作者深表谢意。

(1989年8月29日收稿)

### 参 考 文 献

- 王晓鸣,孟津,1989a: 系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨,科学哲学与生物系统学。古脊椎动物学报, 27(3), 225—232。
- 王晓鸣,孟津,1989b: 系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨,支序图,系统树及祖裔关系。古脊椎动物学报, 27(4), 306—312。
- 孟津,王晓鸣,1988: 系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨。古脊椎动物学报, 26(4), 309—313。
- 孟津,王晓鸣,1989: 系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨,物种——系统生物学中的基本分类单元。古脊椎动物学报, 27(2), 147—152。
- Ashlock, P. D., 1971: Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.*, 20, 63—69.
- Bigelow, R. S., 1958: Classification and phylogeny. *Syst. Zool.*, 7, 49—59.
- Carroll, R. L., 1988: Vertebrate paleontology and evolution. W. H. Freeman and Co., New York.
- Forey, P. L., 1988: Golden jubilee for the coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Nature*, 336, 727—732.
- Gingerich, P. D., 1979: Paleontology, phylogeny, and classification: an example from the Mammalian fossil record. *Syst. Zool.*, 28, 451—464.
- Gould, S. J., 1983: Punctuated equilibrium and the fossil record. *Science*, 219, 439—440.
- Hennig, W., 1966: Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- Hull, D. L., 1964: Consistency and monophyly. *Syst. Zool.*, 13, 1—11.
- Jarvik, E., 1980: Basic structure and evolution of vertebrates (vol. 2). Academic Press, New York.
- Mayr, E., 1969: Principles of systematic zoology. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Mayr, E., 1982: The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Harvard University Press, Cambridge.
- McKenna, M. C., 1975: Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In Phylogeny of the primates, W. P. Luckett and F. S. Szalay, eds., Plenum Publ. Corp., New York, 21—46.
- Miao, D., 1990: On the origins of mammals. In H. P. Schultze and L. Trueb, (eds.), Controversial views on the origins of the higher categories of tetrapods. Cornell University Press, Ithaca. In press.
- Michener, C. D., 1957: Bases for higher categories in classification. *Syst. Zool.*, 6, 160—173.
- Michener, C. D., 1963: Some future developments in taxonomy. *Syst. Zool.*, 12, 151—172.
- Simpson, G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85, 1—350.
- Simpson, G. G., 1959: Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. *Evolution*, 13, 405—414.
- Simpson, G. G., 1960: Diagnosis of the classes Reptilia and Mammalia. *Evolution*, 14, 388—392.
- Simpson, G. G., 1961: Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Sokal, R. R. and P. H. A. Sneath, 1963: Principle of numerical taxonomy. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Wiley, E. O., 1981: Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Wiley, E. O., 1987: The evolutionary basis for phylogenetic classification. In Systematics and evolution: a matter of diversity, P. H. Hovenkamp, ed., University of Utrecht.