

系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨

孟 津

王晓鸣

(美国自然史博物馆古脊椎动物学部) (美国堪萨斯大学系统学与生态学系)
(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

物种——系统生物学中的基本分类单元

在进行系统发育及分类的研究中,常常要碰到的两个问题是: 1. 什么是我们进行系统学研究的基本单位? 2. 什么是系统学研究中所使用的基本信息单位? 第一个问题是指各种分类单元,如生物个体,居群,亚种,种,属等等。它们形成系统学分析中可独立存在的一个个实体(entity)。而第二个问题则指我们是根据什么样的信息单位来建立、识别这些实体,并找到这些实体之间的相互关系,也就是重建系统发育。对于第二个问题,简单的回答是: 系统学研究中所使用的基本信息单位是性状(character)或性状状态(character state)。性状本身不能单独作为一个实体存在于系统学的研究体系中,但性状的载体——分类单元则依赖性状与别的载体建立联系。关于性状的一些问题,我们将在以后的篇幅中讨论。本篇的中心是物种及系统生物学中的基本单元。

众所周知,现代分类学的奠基人是林奈(Carclus Linnaeus, 1707—1778)。林奈所建立的分类体系仍然是我们今天所使用的分类体系的核心。林奈本人(如1758)相信种是固定的,真实的,客观上可以区别的。因此林奈被认为是一个模式观念者(typologist)(Mayr, 1969)。种在林奈的体系中最基本的单位。他的模式种概念至今仍广泛地为生物学和古生物学者所使用。但需要指出的是,模式种的概念,随着现代生物学对物种认识的发展而发生了根本的变化。在传统的认识中,一个种的模式,即是该种的标准。由于一个种里的个体不可能完全一模一样,所以别的个体就成了围绕模式的变异,而这种变异被认为成正态分布。随着居群(population)概念的产生以及对物种认识的深化,一个种的模式不再被认为是一个种的标准,而仅仅是该物种名称的载体或该物种定义的实体部分。这样,使种的定义不仅仅只有文字内容,同时也更易于与其它个体进行比较。而种本身则意味着全部的个体。若该种的某个个体表现出明显的变异,并不能说该个体偏离了该种的标准,仅仅是该种本身的变异之一而已。所有各自相异而又具有相同点的个体组成一个物种,该物种涵盖了所有个体的变异。因此,不管变异如何,一个物种内的所有个体在分类学意义上都是平等的。其中一个个体被指定为模式,只不过是它比较幸运而已,而不是因为它“长得标准”。在古生物学研究中,由于标本的稀少和保存的不完整,我们往往使用最先发现的标本中保存状况最好的标本来作为模式,这也不是因为它“标准”,而是因为它载有较多的可供比较的信息。

物种是林奈体系中的基本单元,那么什么是一个物种呢?这个问题也许是生物学中争论最多,认识各异的一个题目。现代生物学中对种的看法和定义可以说是五花八门,很多人甚至怀疑物种在自然界中的真实性。事实上,现代进化生物学的奠基人达尔文(C. R. Darwin, 1809—1882)本人对物种作为一个界线分明的实体也并不表赞同。翻阅他的《物种起源》一书,可以感到达尔文更侧重于物种在自然界和家养情况下的变异以及物种之间形态上的相似或过渡性质。他倾向于否认物种作为一个客观单位的生物学真实性,而认为物种仅是对生物系统连续性的人为的割裂或是为了方便认识而人为划分的单位。

现代生物学研究发展过程中, Mayr (1940, 1969, 1976) 提出了生物种 (biological species 或 biospecies) 的概念, 即: “一组自然居群, 它们之间可以实际上(或潜在地)相互进行交配活动, 但与其它的自然居群在生殖上隔离”。Mayr 认为, 生物种概念的优点并不是因为它适用于生物分类的目的, 而在于该定义本身是生物学的, 即自然的。生物种概念强调了种内个体生殖遗传上的连续性和相通性, 存在着基因交流, 而不是形态上的相似性。也就是说, 两个物种可以是在形态上极为相似, 但因不存在相互间生殖交配的可能性而被区分开来。如图 1 中, 居群 A_1 、 A_2 具有实际的交配可能性, 因此形成一个种, 而它们与任何其它的种如 B、C 在生殖上都是相隔离的, 不存在基因的交流。由于强调了生殖上的不连续性, 物种作为一个客观实体存在于自然界中的事实便变得更为清晰, 因而生物种也就成为现代生物学中最广为流传的一个概念。然而在实际的操作中, 很少有人认真地、严格地按照生殖隔离的标准来识别物种, 在现生生物中, 这样做常常是极为困难, 且不一定必要的; 而在古生物中, 则更是不可能做到。因此, 生物种的概念基本上是生物学理论上的一个较为完善的定义, 很少被用在实际之中。我们今天已知的绝大多数物种, 都是以形态为识别基础的。

作为对 Mayr 的生物种生殖隔离概念的一种深化, Paterson (1978, 1982) 提出了种的识别概念 (Recognition Concept), 即: 种是一些为了交配受精的目的而可以相互识别的生物体。因为正是这些特殊交配识别系统 (specific mate recognition system, SMRS) 在物种的形成中起到关键的作用。因此, 为了鉴定一个种, 人们也许只要了解那些在生物体交配过程中真正起作用的特征就可以了。但特殊交配识别系统很可能完全由非形态学的特征所构成, 如听觉的, 行为的, 化学的等等。因此, 理论上我们不能有效地将 SMRS 用在化石种的区分上, 尤其是对于所谓亲缘种或孪生种 (sibling species; twin species), 即常常为同域分布的亲近种, 它们在形态上无法区别, 但在生殖上是相互隔离的。

Mayr 的生物种严格地说是一个无度 (nondimensional) 种的概念, 限于一个特定的地点和特定的时间, 如图 1 中, 种 A、B 和 C 都是处在特定的时间平面 τ 上, 而且在一定地理分布范围内。而 Simpson (1951, 1961) 提出的进化物种概念, 则是一个多度 (multidimensional) 种的概念。他认为, 一个进化物种是一个世系 (lineage), 即居群的祖-裔系列, 它与别的世系相分离而进化, 具有自己特有的进化方式和趋势。进化物种概念的一个好处是, 它可以应用于非两性繁殖的生物。Mayr 认识到种是进化中的系统, 在时间尺度中, 要限定一个种从理论上是不可能的。Simpson (1961) 也认识到同样的问题: 如果从祖-裔系列的任何一点沿时间追索, 不可能找到一个自然的分界点, 将一个进化种与另一个进化种分开。那么, 为了分类的目的, 我们就必须人为地将这一连续系列切

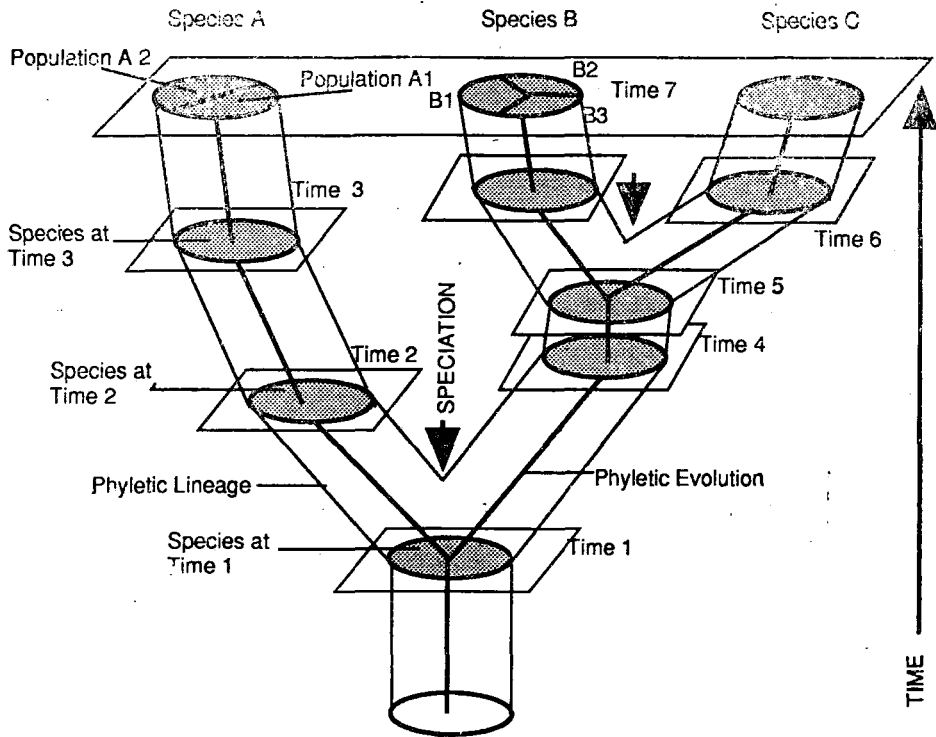


图 1 简化的树状图,表示时间与支系、种与居群、种与种,以及物种形成和种的划分等关系(详见文中解释)

成段落,(图 1 中时间面 2 和时间面 3 之间的一段)。因此,在实际的工作中,问题不在于是否应将这连续的序列割开,而在于依照什么样的准则去切割这样的序列。一个简单的准则是:这种割开来的种之间,形态上的差别至少要象同一类的两个现生种之间的差别那么大。由此可见,Simpson 实际上又回到了形态种的概念上了。当一个连续的世系被切成若干段落,由此而造成的种被称之为序列种(successive 或 successional species),异时种(allochronic species),时间种(chronospecies),或古生物种(paleospecies)。但两个相近的现生种之间的差别到底有多大,这种差别是否可以直接应用到古生物种中去则仍然是一个问题。更何况,自然界中常有种内差异大于种间差异的例子。依据形态特征定种的方法,虽然是目前真正实用的手段,但是我们必须意识到,这个过程中或多或少总会有人为的因素在里面。严格地说,以上所提及的各个种的概念,基本上是分类学意义上的种,即是一个分类单元,而不是生物学意义上的种。

与 Simpson 的进化种相似,Wiley (1978, 1979) 提出了一个更具分支系统学味道的进化种概念:“一个物种本质上是一条具有自己特征和进化方向的祖裔居群构成的支系。新物种是由其祖先支系分裂而成,而该物种保持自身的存在直到这条支系绝灭或是分裂形成两个或两个以上的新种。由此而形成的新种与它们的祖先种具有不同的进化趋势”。如图 1 所示,从时间 1 到时间 5 的一段形成一个种,而该种分裂形成两个新的支系,它们各自成为一个新的种。依据这个定义,在两个成种事件或一个成种事件与一绝灭事

件之前的支系应当仅为一个种而不能被分割成若干个种。

而 Hennig (1966) 的分支系统学意义上的种, 则被定义为两个相邻成种事件之间的居群系列, 即如图 1 中时间 1 到时间 5 之间的那一段。Bonde (1977) 将 Hennig 的这一概念标之为时间生物种 (time-biospecies)。这样的种的定义显然对物种的形成 (speciation) 有其特定的依存关系。也就是说, 一个物种的产生和消亡, 是由于支系的分裂而造成的。当一个祖先种的支系分裂成两个子系以后, 从方法论的角度上来看, 这个祖先种便不复存在了。而两个新的种则由此产生, 直到它们各自再分裂为止。支系的分裂是由于某种变化引起的, 这种变化表现于两个子系身上便是它们的裔征 (apomorphy)。但两个子系又不可能完全不同于祖先支系。祖先支系中的裔征, 留在两个子系身上, 便是它们的共同的祖先的裔征 (synapomorphy), 不过, 这类裔征不易鉴别。

Bock (1979) 则极为反对进化物种和类似的概念。他认为, 同域种 (Sympatric species) 是最为客观的, 因为同域种为我们作了自然条件下的生殖隔离试验, 由此观察到的种才是真正的生物种。而异域种 (Allopatric species) 则无法肯定。因为如果存在自然地理隔离, 我们无法知道两个种在自然状况下会不会存在基因交流。如果从时间上或地理上逐渐向前、向外推延, 一个物种的明确性就会变得越来越模糊。比如一个异域分布的环种 (ring species), 尽管相邻居群可能有基因交流, 但当分布环上两个端点的居群重叠而共同生活于一地时, 它们之间已没有生殖上的交流。Bock 用世系 (phyletic lineage) 来表达一个种在时间上形成的连续体, 而将这个种在时间上的变化过程称之为世系进化 (phyletic evolution) (见图 1)。在任何情况下, 如果一个世系发生变化或不发生变化, 分裂成若干支系或仍保持为一支, 一个世系中的任何时间段上都不存在种的界限。然而, Bock 又认为, 在一条世系上任何一个时间点上作的横切面, 都是一个种 (图 1 中, 时间 2, 3 切面上, 分别为两个种)。而在同一支系上, 不同时间点上所作的横切面, 既不是同一个种, 也不是不同的种。这里显然存在着某种矛盾。由于过分强调了 Mayr 生物种的无度性, 而进入了一个两难境地。如果我们说, 图 1 中, 时间 2 和时间 3 切面上为两个不同的种, 这就承认了在一个世系中可以划分出两个以上的种来; 如果认为它们是同一个种, 也就承认了种是有时间度量的, 而这正是 Bock 所反对的。由于坚持生殖隔离与否这样一个准则, 我们显然无法讨论在时间 2 和时间 3 上的居群是否为一个种, 就象不能回答地球上两千年前靠骑马旅行的人和今天坐飞行器旅行的人是否属于同一个种。这里我们无法观察这两类人是否产生生殖隔离。因此, Bock 也承认, 为了实用的目的, 生物种概念也可应用于多度概念中, 也就是说, 那些两千年前骑马旅行者也是智人 (*Homo sapiens*), 和我们是同一个种。

对于物种还有各式各样的看法和定义, 比如认为它是最小的单系 (monophyletic) 类群, 支序图上终端的分类元等等 (见 Eldredge 和 Cracraft, 1980; Nelson 和 Platnik, 1981; Cracraft, 1983)。大致来说, 种的概念基本上可有两大不同派系: 一是纯粹的生物种概念, 也就是 Mayr 的生物种概念。另一个是形态种概念。在形态种概念中, 又大致可划分出两种不同的观点, 一是以进化论为基础的进化物种概念, 其基本特点是, 在一个支系中可以有若干种, 根据一定的标准, 可以进行人为的划分; 另一种观点是分支系统学的观点, 即物种只是相邻成种事件之间的居群系列, 而在同一系列中不能划分出两个或

更多的种来。这两种观点都承认种的时间量度,都使用形态学的标准来认识种。只是后一种观点特别强调了裔征与祖征的区别。因此,从实际可行的角度来谈论种的概念,我们不妨视其为—分类学中的单元,它可以通过其特有的裔征和祖征来识别,或者说这种特征的组合可以使我们认识和区分这样的实体,并且推测可能的进化趋势。要找到一种完美的种的定义似乎不可能,也不必要。其原因大致有二:一是生物界的复杂性。各种生物间的隔离机制常常是不大相同的,单细胞生物的无性繁殖及植物中不同种间的杂交都与动物的有性生殖大不相同,一种定义常无法面面俱到;另一是理论概括与实际操作的差别。一个含义广泛的定义常常很难实际应用。形态种的缺陷是很明显的,而人们却有意无意地一直延用至今。

如果我们认可种是一个分类单元,那么,它是否为最基本的分类单元呢?传统的看法认为,物种是最低的分类类别(如 Mayr, 1969)。对这个问题也有各种不同的看法。Hennig(1966)认为,系统生物学中的基本单位不仅是个体,而且是在一个特定时间上的个体。他将这样一个特定时间中的个体称之为单态体(Semaphoront),如昆虫发育周期中的蛹、幼虫和成虫分别为不同的 semaphoront,代表了一个个体的不同发育阶段。各个阶段上均表现出形态、生理、行为上的明显差异。而这些不同的 semaphoront 表现出的性状特点,都使它们可以被用于系统学研究中。对于现代生物学来说,semaphoront 可能是一种实用的单元,但将此概念推广到化石中,就会产生许多困难,因为严格地讲,我们所看到的化石只能代表某个 semaphoront 的残余部分。在大多数情况下,只代表一个 semaphoront 的硬体部分。区别一个个体不同的 semaphoront 的化石部分,以及区别不同种的同一 semaphoront 和不同 semaphoront,将是极为困难的。在化石保存较少的情况下,基本上是不可能的。

对于表型分类学家(phenetists)来说,分类中的基本单位是操作分类单位(operational taxonomic units: OTU)。OTU 被定义为在一个特定问题中的最低类别单位。因此,根据具体问题,OTU 可能是单态体,个体,种或种以上的任何高级分类单元。但 Sneath 和 Sokal (1973)认为,在大多数情况下,基本的分类单元是生物个体。

由于我们今天使用的分类体系仍然保留了林奈体系的一些基本内容,如以双名法命名的种,因此,物种仍然是在绝大多数情况下所见到的基本单位。由于物种在现代生物学意义上是唯一有可能被相互分隔开的实体,即种内个体具有生殖交配的可能性,存在基因的交流,而种间个体则生殖上相互隔离,没有基因交流,这样,种以上的分类单元如属、科等以及种以下的分类单元如亚种,便没有一种真正客观的,自然的界线;又由于种作为一个单元具有其相对的稳定性、简单性和实用性,我们认为种仍然是现代系统生物学中所使用的基本单元。

本文初稿由罗哲西博士阅读并提出宝贵意见,在此表示衷心感谢。

(1989年1月14日收稿)

参 考 文 献

- Bock, W. J., 1979: The synthetic explanation of macroevolutionary change—A reductionist approach. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 13, 20—69.
- Bonde, N., 1977: Cladistic classification as applied to vertebrates. in *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, M.

- K. Hecht, P. C. Goody and B. M. Hecht, eds., Plenum Press, New York, 741—804.
- Cracraft, J., 1983: Species' concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, 1, 159—187.
- Eldredge, N. and J. Cracraft, 1980: Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Columbia University Press, New York.
- Hennig, W., 1966: Phylogenetic Systematics. University of Illinois, Urbana.
- Linnaeus, C., 1758: Systema Naturae per Regna tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis, Synonymis. Locis. Edition decima, refomata, Laurentii Salvii, Stockholm.
- Mayr, E., 1940: Speciation phenomena in birds. *Amer. Nat.*, 74, 249—278.
- Mayr, E., 1969: Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, New York.
- Mayr, E., 1976: Species concepts and definitions. in Evolution and the Diversity of Life: Selected Essays, E. Mayr, ed., Harvard University Press, Cambridge, Mass., 493—508.
- Nelson, G. and N. I. Platnick, 1981: Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York.
- Paterson, H. E. H., 1978: More evidence against speciation by reinforcement. *South Afr. Jour. Sci.*, 74, 369—371.
- Paterson, H. E. H., 1982: Perspectives on speciation by reinforcement. *South Afr. Jour. Sci.*, 78, 53—57.
- Simpson, G. G., 1951: The species concept. *Evolution*, 5, 285—293.
- Simpson, G. G., 1961: Principles of Animal Taxonomy Columbia University Press, New York.
- Sneath, P. H. and R. R. Sokal, 1973: Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco.
- Wiley, E. O., 1978: The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, 27, 17—26.
- Wiley, E. O., 1979: Ancestors, species, and cladograms—Remarks on the symposium. in Phylogenetic Analysis and Paleontology, J. Cracraft and N. Eldredge, eds., Columbia University Press, New York, 211—225.