



动物分类 原理与方法

● 郑乐怡 编著

高等教育出版社

本书简要而系统地讲解动物分类学的基本原理与方法。内容力求反映自 60 年代以来生物分类理论界蓬勃开展的学派之争,以及近年来出现的近代分类学方法。着重介绍了支序学派理论和方法、细胞学分类方法、生物化学分类方法、数值分类方法,以及进化理论的近代进展和论争。可作为大专院校生物系、地理系本科或研究生课程的教材或教学参考书,也可作为动物分类学工作者、农、林、牧、医、水产、环保等专业及其有关人员以及中学生物学教师的参考用书。植物分类学工作者也可参考。

动物分类原理与方法

郑乐怡 编著

*

高等教育出版社出版
新华书店北京发行所发行

北京印刷三厂印装

*

开本 850×1168 1/32 印张 6.25 字数 154 000

1987年8月第1版 1987年9月第1次印刷

印数 00 001—2 630

ISBN7-04-000075-X/Q·7

书号 13010·01452 定价 1.55 元

前 言

近 20 余年来,生物分类学理论有很大的发展,出现几大学派,学术论坛空前活跃。在方法方面,除经典方法以外,生物化学方法、细胞学方法、数值分类方法等应用也日益增多,因此,在教学中也应充分反映。本书是在“动物分类原理与方法”课程所用的讲义基础上,经过几年的试用后,改写编成的。在编写过程中,力求深入浅出,并较全面地反映这一领域中的新进展,希望能够适应这方面教学的需要。

由于内容涉及的学科范围较广,作者水平与知识面有限,错误在所难免,希望读者予以指正。

本书承蒙中国科学院动物研究所朱弘复教授审阅全稿,广东昆虫研究所彭统序、南开大学陈瑞阳、中国科学院植物研究所汤彦丞、中国科学院动物研究所虞佩玉、王淑芳、陈元清、北京师范大学经希立、华南农业大学张维球、东北林学院方三阳等同志均对初稿提出宝贵意见,特在此表示热忱的谢意。

作者

识于南开大学生物系

目 录

第一章	动物分类学的目的、任务和发展概况	(1)
第二章	进化及其机制	(8)
一、	种群的遗传结构	(8)
	种群和基因库	(8)
	遗传变异和进化	(9)
	单一座位的等位基因变异	(10)
	分子生物学在遗传变异方面的研究成果	(11)
	Hardy-Weinberg 氏平衡	(15)
二、	自然选择	(15)
	突变	(15)
	选择值与选择系数	(16)
	多型现象与平衡自然选择	(18)
	分异自然选择	(20)
	稳定自然选择	(21)
	断裂选择	(21)
	性选择	(21)
	群选择与家族选择	(22)
	遗传稳态	(23)
	拟态	(23)
	工业黑化等其他例证	(24)
	遗传同化	(25)
	行为与自然选择	(26)
三、	影响进化的其他力量	(27)
	近亲交配	(27)

遗传偏离.....	(29)
迁移和基因流动.....	(30)
四、关于进化理论的争论.....	(32)
中性论观点.....	(32)
主动进化或自主进化的观点.....	(33)
第三章 分类阶元.....	(36)
一、种下阶元.....	(36)
种下阶元.....	(36)
种内亚群的遗传结构.....	(38)
二、物种及其形成方式.....	(40)
种的定义及性质.....	(40)
生殖隔离.....	(40)
姐妹种与半种.....	(42)
物种形成的种种方式.....	(45)
生殖隔离在“再次同域”后的强化 与“特征取代”.....	(49)
岛屿上的物种形成(种化)过程.....	(50)
植物与动物在物种形成方式上的区 别.....	(51)
三、高级分类阶元.....	(53)
高级分类阶元的性质.....	(53)
属.....	(53)
科.....	(54)
目、纲、门.....	(55)
高级阶元的形成机制.....	(55)
第四章 分类程序.....	(59)
一、标本的收集和利用.....	(59)
二、鉴定.....	(62)
三、鉴定依据的特征.....	(66)

形态特征·····	(66)
统计学方法的应用·····	(67)
生态 - 生物学特征·····	(72)
生物化学特征与化学分类·····	(73)
细胞学特征——细胞分类学·····	(85)
四、 研究结果的整理·····	(100)
第五章 动物学命名法规 ·····	(107)
一、 优先律·····	(108)
二、 可用名和有效名·····	(109)
可用名·····	(109)
有效名·····	(110)
异名关系·····	(110)
同名关系·····	(111)
三、 各阶元的名称组成·····	(114)
四、 属的转移和其他名称变动·····	(121)
五、 模式·····	(125)
第六章 系统发育与分类 ·····	(130)
一、 传统分类学派·····	(131)
二、 支序分类学派·····	(132)
三、 进化分类学派·····	(159)
四、 数值分类学派·····	(164)
第七章 分类学理论研究的进展对生物地理学的影响 ·····	(178)
参考文献 ·····	(186)

第一章 动物分类学的目的、 任务和发展概况

动物分类学是一门历史悠久的基础学科。其目的和内容有以下几个方面：

1. 研究、区分和确定动物界中的各个物种，予以命名、加以描述，提供正确认识 and 辨别物种的知识和资料。
2. 根据物种之间的异同，确定所属的分类阶元层次，制定各个物类的分类系统。
3. 探寻物种或物类之间的亲缘关系，追溯其进化过程。

简要概括为①鉴定 (identification)；②分类 (classification)；③系统发育 (phylogeny) 三个方面或三个阶段。

完成上述这些任务，有以下一些艰巨性：首先，由于生命自然界十分纷纭复杂，动物种类繁多，已知动物种类至今达 150 万种左右，仅昆虫一类已知种约有百万左右。新种记载的数量每年在万种以上，加上在研究的历史过程中，存在若干同物异名现象，因此，目前在科学上已存在的动物种名及亚种名估计可达 200 万个，昆虫即可达 150 万个 (Metcalf 1940 年的估计)。对于如此众多的种类，加以正确的鉴别和描述，工作十分繁重。邻近种的发现和区分，需要更多的工作。因此，对整个动物界说来，第一步描述、鉴别工作还远未结束。

在分类系统的制定和系统发育的探寻方面，由于物类历史发展的过程实际难以完全再现，化石资料零星片断或完全缺失；物类的进化途径往往并非直线式进行，而是形式多样。所以分类学家虽以建立符合进化实际的分类体系为最终目的，但实际上最多也

只能是相对接近而已。

此外,对于各个物种特点的认识深度,与其他学科的发展程度也有密切关系。生物学、化学、物理学的许多分支学科与技术上的进展,都会对分类学发生重大的推动作用。这种依赖其他学科发展的特性在许多方面障碍了分类学的发展和完善。

由于各种因素的影响,动物分类学的历史虽较悠久,文献资料浩如烟海,但离完成上述任务,尚极遥远。也正因任务的艰巨,就更加激励、吸引着生物学工作者,尤其是对于丰富多姿的动物自然界有强烈爱好的人士,在这一领域中努力奋进。

随着科学的发展,生物学各分支学科自成为独立的体系,分别研究生命现象各个方面的规律,多以统一的生活有机体为着眼点。但是生命现象是通过地球上过去和现存的千千万万种具体的物种体现出来的。生物分类学正是以生物界各个物种或物类为具体研究对象,并作为一个整体进行研究的一门学科,这也就是它所具有的独特性质和不可代替性。

因为分类学的研究对象是生命自然界的各个组成成员,正如一座大楼的各个砖瓦,所以就具有明显的基础性质。生物学各领域中任何科学研究,首先要正确判明研究材料或对象是何种类,否则就会丧失客观性、对比性和重复性,因而不具科学价值。微观的研究是如此,宏观自然界的,如生态学、群落学等,更是如此。农、林、牧、渔业等有关领域也不例外。对于研究对象的错误鉴定,将会带来整个工作的失误,造成生产上的损失。这在害虫防治、天敌引进和饲养释放等方面均有明显的例证,经济动物优良种类的选育,更是直接涉及近缘种和种下阶元的分类问题。精确可靠的分类鉴别将会带来重要的经济效益(例如食用鱼、蜜蜂等近年来应用生物化学分类方法取得的成果)。对于系统发育关系和系统地位的正确认识,以及对物类特性的深入研究将会有助于有关领域的科学思维,推动有关研究的发展。分类理论的变革或进展更将

影响到对整个生命世界的基本认识。

因此,生物分类学与生物学其他分支学科之间存在着密切的、相互依存的关系。

Mayr et al. (1953) 认为动物分类学发展史可以分为三个阶段:

第一阶段或称地区种类研究阶段。以林奈 (Carole Linnaeus) 为代表。人类由于生活需要,必需认识和辨别周围的生物种类,因此“动物分类”的实践实际已开始于远古时代,各种动物的名称早已出现于各民族的语言中。但动物分类学成为一门系统的科学,则发生较晚。在西方出现于文艺复兴以后,开始大量研究和描述当地的植物与动物,在我国则更早,明代李时珍的《本草纲目》对我国药用植物和动物种类已作了大量记载和描述,为世界上最早出现的优秀分类著作之一。这种对当地动、植物进行描述的过程,在西方持续数百年,到 18 世纪中叶林奈的时期达到顶峰。林奈在本人的大量工作以及前人的工作基础上,于其代表作《自然系统》(Systema Naturae) 第 10 版中,提出双名法的命名系统。并系统地用于动物分类,并在前人基础上提出按属、目、纲等不同层次的分阶元归纳种类的方法。从而将各个孤立的种归纳排列成一定的系统,促使生物分类工作成为统一的学科,林奈也获得了“生物分类学之父”的美称。

林奈时代的学者在工作中虽然看到生物种类之间存在着各种程度的相互联系,并提出分类系统和阶元的基本概念,林奈还以“自然系统”命名其主要著作,但当时对于物种则认为是静止的、不变化、不发展的。并多以神创论的观点来解释分类学中的各种现象。这是与宗教的影响,以及当时科学发展的局限性分不开的。当时对于地球和整个自然界的认识尚极为粗浅,生物学的其他学科几乎尚未产生,这些均为这一阶段的历史局限性的根本原因。

第二阶段为进化思想的阶段。随着资本主义的发达和技术进

展,生物学的一些分支学科开始建立和形成。欧洲航海和探险事业兴起,带来世界上许多为欧洲人所不熟悉的地区的动、植物标本,大大开阔了博物学家们的眼界。地质学的发展对地球的现状和历史带来了全新的认识。这些重大的变化最终形成了以达尔文为代表的生物进化思想。

这一时期,在分类学方面有以下两方面的特点。一是大量描述欧洲以外,尤其是热带地区的种类。新种、新属、新科等层出不穷,奠定了生物分类的基本体系。分类工作者的眼光由局限的当地种类移向世界范围。导致人们将空间概念引入分类学研究,推动动物地理学的形成和发展。另一方面是进化思想使生物学摆脱了神创论的束缚。19世纪中叶以来,分类学者不满足于林奈时期的“由上帝安排的”人为的生物系统,努力追求合乎进化历史实际的“自然系统”。寻找各方面的证据,推动了比较形态学,比较生理学和比较胚胎学等方面的发展。在此基础上,在各类动物中建立了许多更为合理的分类系统,有力地推动了生物分类学的发展。

第三阶段是种群研究阶段。这一阶段是以研究种下单元的进化为特点。自19世纪后半叶及20世纪初,在鸟、昆虫与软体动物等门类中,开始研究种内各种群间的细微差异及与物种形成、进化之间的关系,推动了对物种性质和结构的理解。另一方面,遗传学关于变异、突变以及基因理论的重大发展又为上述研究提供了依据,分类学理论与遗传学相结合,取得了新的生命力。二者相结合,由T. Dobzhansky为代表的种群遗传学,在理论上剖析物种的进化过程,克服和解决了达尔文等早期进化论者遇到的若干难题和疑点,成为现代分类学与进化理论的重要支柱之一。与此同时,生物学各分支学科中许多新成就也被用于解释分类学的基本问题,出现了Mayr关于物种的近代定义。这是一个运用、融汇其他学科成就于分类学并推动其发展的时代。小赫胥黎(J. S. Huxley)予以总结,认为这时的分类学可视为地理、生态、细胞、生理诸学科

以及种群遗传学的一种综合 (Synthesis), 特称之为“新系统学” (New Systematics), 以区别于早期的较为孤立的分类学。说明分类发展到这个时代, 与其他学科的关系更为密切了。

自 Mayr, Linsley & Usinger (1953) 的教科书出版以来, 分类学理论与方法发生一系列重要变化和发展, 似乎可以说已开始进入一个新的阶段。首先是遗传学等学科的研究进入分子水平后, 许多发现对进化论的若干方面提出了补充和修正, 引起很多争论, 直接影响到分类学的理论基础。此外, 细胞学、血清学、生物化学、电子计算机技术的发展带来一系列新的分类手段和方法, 从而产生一些新的分类方法论。因此, 由 60 年代中期开始, 分类学领域中出现一个学术思想十分活跃的时代, 出现所谓三大学派或四大学派之争, 一直延续至今, 推动分类学理论进入一个新的繁荣阶段。

从分类的工作水平这一范畴考虑, 可以分为三个发展阶段。这一发展顺序也是和前述的分类学三项任务相一致。它们习惯称为:

1. α 分类阶段 主要为种类区分、鉴定和命名的阶段。
2. β 分类阶段 将物种归纳、排列于适当的分类阶元中, 建立分类系统的阶段。
3. γ 分类阶段 种内变异的分析、种下阶元及其进化的研究阶段。

以上所论, 均指整个分类学的学科发展历史而言。具体到不同的动物门类或不同地区和国家, 则存在着很大的不平衡现象。

以不同的动物门类来看, 脊椎动物优于无脊椎动物, 在脊椎动物中, 以鸟类和兽类的水平最高, α 级的工作已基本结束, 世界上的种类已基本记载定名, 新种已不易发现, 主要的研究工作已进入 β 级和 γ 级阶段。在无脊椎动物中, 经济上重要、或易于发现、或色彩华丽引人注目、或身体坚硬、便于保存的类群, 常常研究较多, 反之, 如生活隐蔽、身体微小、软弱、不易保存、难以发现或收集、不

引人注目的类群则研究较少,甚至直至目前,只是刚刚进入 α 级研究阶段。就整个昆虫纲而言,由于体小而种类众多,目前 α 级工作尚远未完成,虽经二百余年的研究,一般认为目前尚有大量种类仍未被发现。从昆虫纲内的各个类群来看,蝴蝶、蚊类、果蝇等研究较好。前者华丽动人,为收集家所喜爱,研究历史悠久。蚊虫与传播疾病有关,出于医学的需要,研究较为详细。果蝇作为遗传学的实验材料,分类研究也相应细致深入。昆虫纲中的大量类群,基本上均处于发现、描述种类,厘订(revise)已有工作的 α' 与 β 阶段。许多类群,直至目前,种类的数目仍以惊人的速度增长,例如半翅目中最大的科——盲蝽科(Miridae),50年代出版的世界目录中包括5千左右已知种,至80年代,一般估计已知种类达万种。30年来增长了一倍。一些微小纤弱的类群,已记载的种类距离实际存在的情况差距更大。例如寄生蜂类,近年的权威性估计均认为已记载种只为实际存在之10—30%。经济上颇为重要的瘿蚊科(Cecidomyiidae),由于体小而需专门饲养才能获得标本,分类研究亦甚为不够。

以世界不同地区而言,西欧的面积小而经济发达的国家,如英、德、法、北欧诸国研究水平最高。以昆虫为例,这些国家中多数类群的 α 级分类已较清楚。苏联、美国、加拿大虽然研究历史较长,人员众多,但因幅员广大,自然环境复杂,国内种类也未调查清楚,如苏联亚洲部分及美国西部目前正在进行大量 α 级工作。广大的第三世界诸国,目前除巴西、墨西哥、印度、巴基斯坦等具有较多本国的分类学家外,多数分类工作仍由发达国家的人员研究,有待发现的种类更多。

我国的动物分类工作在新中国成立后,有了极大的发展,不论在学术上和为生产实践服务方面均作出了大量贡献。但由于基础薄弱,发展很不平衡。以昆虫为例,目前尚有大量的门类(科)处于空白状态,除外国人早年的一些零星记载外,其余一无所知,国内

无人进行任何研究。这种资源不清、家底不明的状况决不应长期存在，希望在这方面的有志之士，能够力排困难，以发展我国动物分类学为己任，为尽快在这一领域中赶上世界先进水平而努力。

第二章 进化及其机制

生物进化的基本原理是分类学的理论基础。现代进化理论一般仍以达尔文的进化论为核心。经过一个世纪左右的补充、修正，有了很大的变化和发展。达尔文进化论的基本点为：生物进化是自然选择作用于生存能力和繁殖能力各不相同的个体的结果。近代一般认为：生物进化是种群遗传组成的改变，其起始点是形成不同基因型的个体。生物进化的原因有：①突变，为进化提供原材料；②自然选择，为生物进化过程中最为重要的力量，只有自然选择才能造就变化万千而且具有高度适应性的自然界；③遗传偏离，通过这一作用，在小种群中能迅速产生基因频率的变化；④迁移或基因流动，通过种群之间的个体或遗传信息的交换，也能改变基因频率。

一、种群的遗传结构

种群和基因库

种群 (population, 或称居群) 的定义颇多, 各有一些出入, 现综合 Johanssen 1903, Merrell 1981 的意见, 可以解释为: 同一物种在某一特定时间内占据某一特定空间的一群个体所组成的群集。这些个体通过交配以及一定的亲缘关系发生联系, 并享有共同的基因库。遗传学上又常将一群营有性繁殖的个体称为孟德尔种群 (Mendelian populations)。如将种群与其分布地区结合起来考虑, 即为地理种群 (geographical populations)。某一地点上的种群称为

“deme”（有译为“小区种群”、“同类群”、“混交群体”者），为地理种群范畴中的最小单位。种群间的界限可以比较模糊，即连续性较大；也可以界限比较清楚，或间断较大。种群的范围可大可小，范围最广的种群或繁殖群体即为物种。

进化过程是在种群中发生的。一个个体发育长大、死亡，在此过程中遗传组成不会变化。因此个体无进化可言。从进化的角度来看，个体是瞬息即逝的，而种群则持久长存。

孟德尔种群内，全部个体的基因型的总和称为基因库（gene pool）。在描述基因库时，尚应包括其中各等位基因的频率，以及不同座位（loci）上的等位基因之间的联系情况。

遗传变异和进化

达尔文的“自然选择 - 适者生存”论是以存在有利变异为前提的。他虽不知变异出现的机理，但认为必有一些优于一般的变异存在。这种变异出现后，生存能力与繁殖率均优于一般个体，故得以繁衍后代而传播这种变异。

R. A. Fisher (1930) 用数学证实了与繁殖能力有关的遗传变异量的大小，直接与自然选择所造成的进化变化速度相关，即变异量越大，进化越快。说明自然选择要有“材料”为其基础，各种不同的变异材料越丰富，则选择效果越著，也就是进化越快。

Ayala (1965, 1968) 以果蝇 (*Drosophila Serrata*) 作了下列实验：一组源采自于一个地点的种群，另一组源采自于两个地点的混合种群，在密集饲养的竞争条件下经 500 天约 25 代。结果是两组虽然最终均能产生更能适应环境的种群，但后一组要快得多。又以采自 A、B 二地的单一种群与源自 A+B 混合种群的组别作上述饲养实验，结果 A 与 B 各以每周 10.5 ± 4.6 蝇的速度增长，而 A+B 组的增长速度则为 19.5 ± 5.8 蝇，后者明显较快。认为 A+B 组有 A 或 B 组的两倍变异量，故进化性变化（即产生能适应新环境的类型）的速度相应加快。

下面讨论变异来源于种群遗传结构的变化这一问题。

早期的观点认为在一自然种群中，其基因库绝大部分基因座位上的等位基因几乎都是正常型的，或者说，正常型等位基因的频率接近于 1。虽然所有基因都可能有突变型等位基因出现，但频率极低。因此典型的个体几乎在所有座位上都是纯合的正常型等位基因，只在极小部分的座位上才是正常型和突变型等位基因的杂合，而突变型的纯合情况则极为罕见。这一学派认为突变等位基因几乎都是有害的，因此出现后，将在自然选择作用下被去除。有利突变只在极少数的偶然情况下才会出现，一旦出现后，其频率将逐渐增加，终于代替原来的正常型等位基因而其自身成为新的正常型基因，后者又复出现纯合。这一过程也就是进化发生的过程。这种观点源自 Morgan 及其学生 Müller。他们的工作以果蝇为对象，以人工刺激的方法促使突变的产生，这样产生的突变多数是畸形变异，在野生状态下是极少存在的。基于这种原因，因而得出上述的观点。现常称之为种群遗传结构的“经典模式”，一般认为过于简化，与事实不符。

另一学派以 T. Dobzhansky 等为代表，认为绝大多数基因座位都有一些不同的等位基因，其频率大都是中等的（即不是极多或极少），即在自然种群中，普遍存在着等位基因的多型性（allelic polymorphism），且以一定的频率比例在种群中长期维持，呈现平衡状态。这种平衡的多型现象之所以能存在，是由于平衡自然选择（balancing natural selection）的结果。并认为某一等位基因的优点的能否表达，常取决于其他座位上是什么样的基因及其情况如何而定，此外还取决于环境。整个基因库因此是一个相互适应的系统。进化的发生既通过许多座位上的等位基因种类的变化，也通过其频率的变化来实现。

单一座位的等位基因变异

动、植物及人类中的种内形态及其他性状变异比比皆是。

Mayr (1963, 1970) 报导在鸟类分类学历史中, 将不同的颜色型描述为独立的种的事例多达 100 个以上。

但这种性状上的变异的遗传分析工作真正做得并不很多, 只在材料条件好的情况下才得以进行。因此工作只限于少数种类, 如蜗牛、蝶类、蝗虫、瓢虫、鸟的色斑多型性方面, 蜗牛壳的左、右旋方面, 花的颜色型方面, 小鼠的色斑型、人的血型等问题上做了较多工作。

Dubin 等 (1937) 在苏联收集 10 馀万头果蝇 (*Drosophila melanogaster*), 发现具有肉眼可辨的变异个体数为 2.08%, 其中部分很明显地可以解释为隐性或显性突变, 有些是与实验室中熟知的突变型一样。

用近交法曾做过许多研究, 以揭露隐藏着的隐性突变。结果发现这种突变是相当普遍存在的, 一般一头野生(相对于实验室中饲养的)果蝇具有可见效应的突变基因数达 1—5 个左右。在家蝇、伊蚊等许多种动物中都有类似情况。

人的因近交引起的可见不良突变出现率在人口中达 4.5%。由一个或数个基因座位所引起的血型变化, 在人类中已知达 40 多种。

以上均说明基因的多型现象是相当普遍地存在的。

分子生物学在遗传变异方面的研究成果

用孟德尔遗传学方法可以得知在自然种群中有大量突变基因的存在。但这种方法有以下的局限性: 一是在孟德尔遗传方法中, 某个基因的存在只有通过交配后的分离才能觉察, 因此只有表现出易于觉察的变异的等位基因才能显示是存在的。而表现为不易觉察的变异的基因则不能被证明。因此如果用这种方法随机地抽出一些基因进行统计或研究, 得出的结果并不能真正代表整个染色体组的总体情况。因为所抽出的这些基因只是实际存在基因的一个部分而已。其二是这种方法往往只能显示产生出区别明显