

The Theories and Methods of Cladistics

分支分类的理论与方法

钟 扬 李 伟 黄德世 编著

Zhong Yang, Li Wei and Huang Deshi



科学出版社

分支分类的理论与方法

钟 扬 李 伟 黄德世 编著

科 学 出 版 社

1 9 9 4

(京)新登字092号

内 容 简 介

分支分类学是现代生物分类学的一种重要方法论。本书概述了这门学科的主要原理与方法,详细介绍了分支分析的操作步骤与算法,为系统阐述分支分类学理论与方法的最新之作。

全书共分五章,包括引论、分支分类学原理、分支分析、分支树的优化与分支分类及分支分类学的若干应用等。书后附有700余篇参考文献、拉丁名索引和英汉词汇索引,便于读者查阅。

本书可供生物分类学研究人员及其他生物科学工作者阅读参考,也可作为高等院校有关专业高年级学生和研究生的教材。

分支分类的理论与方法

钟 扬 李 伟 黄德世 编著

责任编辑 王 军

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

中国科学院武汉分院科技印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1994年12月第 1 版 开本:850×1168 1/32

1994年12月第一次印刷 印张:10

印数:1—2 000 字数:278 000

ISBN 7-03-004642-0/Q·575

定价:24.00元

前 言

1990年,我们在编著《数量分类的方法与程序》一书时,就萌生了撰写其姊妹篇《分支分类的理论与方法》的想法,并着手收集了一批资料。尽管当时已对该学科领域的主要原理和方法有了一定的了解,但仍感觉掌握的材料还不够多,理解也不够深,因此只是试写了几段就搁下来了,仅对当时手头上几本还算新鲜的原著(如 E. O. Wiley 的 *Phylogenetics* 一书和 T. Duncan 与 T. F. Stuessy 合编的 *Cladistics* 论文集等)作了一些翻译工作。1992年初,我到美国密西根州立大学(MSU)做访问学者,研究项目为分类信息系统(TIS)的设计,有关分支分类学的研究也算是“业余”课题。在 MSU 的图书馆,我开始为本书补充资料,却很快发现这一学科领域近几年有了突飞猛进的发展,浩如烟海的文献、眼花缭乱的方法和功能多样的程序使我感到必须对本书另起炉灶才行。到了1993年下半年,我们向美国国家自然科学基金会(NSF)申请新的课题,得到了将分支分类方法与分类信息系统相结合的建议,这就让我“名正言顺”地重新开始撰写本书。在 MSU 的植物标本馆,我和同事们关于分支学的多次讨论使我获益匪浅。回到武汉植物所后,我们植物计算生物学青年实验室的同志们团结奋斗,发挥集体的智慧和力量,终于在短短的半年时间内完成了本书的修改、定稿和计算机排版工作。

本书的编著过程在一定程度上反映了科学工作者面对新的学科领域所应具备的学习探索和协作攻关的精神。当然,犹豫和彷徨也属正常。我们承认自己是初学者,愿意与读者们一道从头学起。从这个观点出发,本书希望能用有限的篇幅来介绍有关分支分类的各种理论和尽可能多的方法,并辅以例子说明,最后附录了大量

的参考文献,以使初学者能对该学科的基本原理和方法有一个初步的了解,也使研究者能根据讨论和文献目录作进一步的深入研究。

中国科学院分类区系特别支持费为我们撰写本书提供了有利条件。感谢中国科学院武汉植物研究所和密西根州立大学的同事们,特别是胡鸿钧所长和 John H. Beaman 教授,没有他们的鼓励、支持与帮助就不可能完成本书。感谢王恒玲、刘莹、雷一东、余清清和洪亚平等同志协助文字输入工作,特别感谢君安证券有限公司为本书出版印刷所给予的雪中送炭般的资助。我们还必须感谢各位编著者的家属们多年来不断的支持和极大的忍耐,使我们在无数个夜晚及节假日得以对这本“讨厌”的书进行写作、讨论和修改。

最后,我们殷切期待着读者对本书的缺点错误和可商榷之处批评指正。

钟 扬

1994 年 10 月于

武昌 磨山

目 录

前 言	(i)
第一章 引论:生物分类学的若干问题	(1)
第一节 分类学术语	(1)
第二节 物种与物种形成	(5)
第三节 性状与性状加权	(21)
第四节 分类学方法论	(40)
第二章 分支分类学原理	(52)
第一节 分支分类的基本概念	(52)
第二节 性状分析	(65)
第三章 重建系统发育关系:分支分析	(84)
第一节 基本方法	(85)
第二节 简约性方法	(96)
第三节 相容性方法	(121)
第四节 方法的比较	(137)
第四章 分支树的优化与分支分类	(150)
第一节 分支树的优化	(150)
第二节 分支树与分支分类	(167)
第五章 分支分类的若干应用	(195)
第一节 分支生物地理学与协同进化研究	(195)
第二节 定量分子系统学	(213)
参考文献	(255)
索 引	(294)
拉丁名索引	(294)
英汉词汇索引	(298)

第一章 引论:生物分类学的若干问题

第一节 分类学术语

众所周知,分类学在其漫长的发展过程中曾出现过大量的术语及定义和概念,沿用至今的术语之多、之细、之繁乃至争议之大都使其他学科领域相形见绌。正如 Sneath 和 Sokal (1973) 所言,“分类学术语的确切定义本身就几乎需要一本书。”然而,鉴于本书的性质,这里只拟介绍若干较为常见的术语,给出比较通用的定义。有关分支分类学的专门术语将在第二章、第三章中详细讨论。

一、分类学与分类

分类学 (taxonomy) 研究和描述有机体的变异,探讨这种变异的因果关系,并运用所掌握的资料去建立某个分类系统的学科 (Stace 1980)。

另一个常用的定义是:有关分类的理论研究,包括其基础、原理、程序和规则的学科 (Simpson 1961)。

前一个定义含义较广,其中包含了系统学 (systematics) 一词的含义 (Stace 1980)。然而,不少学者还是强调二者的区别,认为系统学是“有机体种类和多样性研究以及与它们之间的任何或全部相关的科学研究” (Simpson 1961)。这一定义不仅包含了对有机体的排列与命名,而且涉及了排列的原因和起源等问题。

分类 (classification) Stace (1980) 将这一术语在两种意义上予以区分:作为一种过程的分类,是指建立一个合乎逻辑的分类阶元系统,每个阶元系统可以包括任意数量的有机体,从中容易发现有机体的种类;而作为一种目的的分类,是指分类阶元系统本

身,其中有多种类型。

通常,一个得到承认的分类(第二种意义)应发表在公开发行的正式科学出版物上。简单的种类名录(checklist)或计数表格(enumeration)都不应算作分类(Zhong et al. 1995)。

鉴定(identification 或 determination)和**命名**(nomenclature) 鉴定是指借助和参考已有的分类并确定其中的有机体名称的工作(Stace 1980)。将鉴定和分类相混淆是不妥当的。

命名则包括对有机体命名的制度和方法以及对各种命名法规的建立、解释和应用的研究。

α 分类学(alpha taxonomy)和 **ω 分类学**(omega taxonomy)

Turrill (1935) 将分类学发展划分为两个阶段。其中 α 分类学是指有限范围内标本采集及其后的分类(调查)和广泛选择每个分类群的材料,从事大量的标本室和野外研究(系统学)阶段;而 ω 分类学是指终极的、完善的表型性系统建立的阶段。

α 分类学和 ω 分类学代表了分类学发展的两极。从基础到顶点实际上还需漫长的发展过程。目前,绝大多数分类群研究尚未超越 α 分类学阶段。

自然分类(natural classification) 尽管自然分类一直是分类学家们追求的目标,然而对这一术语本身争议很大。不同的分类学家在不同的时期对自然分类可能有不同的解释。

Gilmour (1937, 1961) 在讨论自然分类问题时提出了最大预见性(predictability)原则,即自然分类就是具有最大预见性价值的分类(Stace 1980)。这里的预见性有两层含义:一是对某一新的类群在一个限定的分类群范围内或等级上的归属的预测;另一层含义是对某一分类群内一些未知性状存在与否的预测。

除以上定义外,对自然分类的含义还有其他几种理解(徐炳声 1986):

- (a) 最能反映事物本质的分类;
- (b) 最有用的分类;
- (c) 客观的、非人为的、非任意指定的分类;

(d) 符合进化关系的分类。

与自然分类相对的是人为分类 (artificial classification), 它们分别代表了两个极端。

二、分类群与性状

分类群 (taxon) 给定名称的有机体的一种特定组合 (Wiley et al. 1991)。更一般地说, 是指任何一个分类学上的类群 (Stace 1980)。

分类群不可与分类群的等级 (rank) 相混淆。例如, 睡莲目 (Nymphaeales) 是包含所有属于该目的植物分类群, 而不管这些植物是在科的等级还是属或种的等级。

自然分类群 (natural taxon) 由一个自然分类所划分出的分类群。但是由于对自然分类的理解不同, 可能造成对自然分类群的不同划分。

由于一些学者将分类群作为 taxonomic group 的略语 (Sneath & Sokal 1973), 所以自然分类群有时与自然类群 (natural group) 通用。

与自然分类群相对的是人为分类群 (artificial taxon)。显然, 它是指人为分类的产物。

分类阶元 (category) 分类群的阶元表明了分类阶层系统 (hierarchy) 中分类群的相对位置。

例如, 林奈等级系统是分类学中最常见的阶层系统, 其分类阶元包括纲、目、科、属和种等等。

分类阶元通常用等级一词代替。目前使用的《国际植物命名法规》(International Code of Botanical Nomenclature, ICBN) 中的分类学等级分别为界 (kingdom)、门 (division 或 phylum)、纲 (class)、目 (order)、科 (family)、族 (tribe)、属 (genus)、组 (section)、系 (series)、种 (species)、变种 (variety) 和变型 (form) 等 12 个。其中界、门、纲、目、科、属、种等 7 个可称为必需等级

(mandatory rank), 其他则称为非必需等级 (optional rank) (Zhong et al. 1995)。根据需要还可在各等级间设立亚等级 (sub-) 或超等级 (super-)。当然, 它们都是非必需等级。

性状 (character) 即特征, 是有机体的特性或可观测部分。

性状是分类学研究的根本对象, 也是建立各种分类方法和分类系统的重要基础。本书中对性状的讨论主要包括:

- (a) 性状的来源与选择 (见本章第三节和第二章第二节);
- (b) 性状的相关与加权 (见本章第三节);
- (c) 性状的量化与编码 (见第二章第二节) 等等。

仅选取某一类性状或以该类性状为主的分类学研究, 构成了分类学中的一些分支领域, 如细胞分类学 (cytotaxonomy) (细胞学性状)、化学分类学 (chemotaxonomy) (生物化学性状) 等等。

三、进化与系统发育

达尔文进化论 (Darwin theories of evolution) 也称达尔文主义 (Darwinism)。包含 5 种学说 (Mayr 1988):

(a) 进化学说。该学说认为世界既不是固定不变的, 也不是循环不止的, 而是稳定地并且可能是定向地变化着的。一些生物随时间而演化。

进化学说本身构成了其他 4 个学说的事实根据 (Mayr 1988)。

(b) 共同祖先学说。每一类生物都来自一个共同的祖先, 或者说是由共同祖先进化而来的。

(c) 渐进学说。进化演变总是逐渐进行, 绝非跳跃式的。渐进学说与骤变学说是相对立的。

(d) 物种增殖学说。该学说揭示了生物多样性的来源, 说明了物种形成的过程是加数的。

(e) 自然选择学说。该学说涉及进化演变的机制, 并能解释生物界外表上的和谐与适应现象。

新达尔文主义 (Neo-Darwinism) 由 A. Weismann 的理论发展而来。包含 7 个部分 (Mayr 1988):

- (a) 遗传变异的根本起因是突变;
- (b) 如果遗传变异已由突变产生,那么真正出现在个体中的基因组合将由生殖系统来确定;
- (c) 如果个体间出现遗传差异,那么它们就很可能显示出表型差异;
- (d) 某些表型可能比其他一些表型更适合某一特定的环境;
- (e) 如果自然选择确实起作用的话,在物种的遗传组成上也会发现变化;
- (f) 虽然人们预期,一般的最具适应性的类型占优势地位,但是物种内仍然存在着许多遗传变异;
- (g) 一个物种内选择的不均一性足以导致宗和种形成的规模。

个体发育 (ontogeny) 与系统发育 (phylogeny) 个体发育是指某种生物从其生命中的某个阶段 (孢子、合子和种子) 开始,经过一定的发展阶段,再出现当初这个阶段的整个过程,其中包括形态和生殖各个方面的发展变化。

系统发育是生物种群的发展史,可以特指一个类群形成的历史,也可以泛指生命在地球上起源和演化的整个历史过程。

在个体发育中有时可以反映系统发育的某些性状。例如,银杏的精子有鞭毛,反映其祖先可能是有鞭毛的、水生的。

第二节 物种与物种形成

物种 (species) 是生物圈中的自然单位。然而,长期以来物种概念和物种形成 (speciation) 问题一直吸引也困扰着一代又一代的生物学家和其他学者,迄今为止仍是生物学研究中最疑难的问题之一。除了基督教的神创论外,对物种概念的各种定义和对物种形成过程的解释都具有不同程度的合理性。鉴于本书的性质,本节

只能着重介绍与进化有关的物种概念,同时讨论物种形成的几种主要模式。

一、物种概念

“物种”一词在理论与实践上具有双重含义:一方面物种是自然存在的单个有机体的集合,它构成了进化的基本单位;另一方面它也是林奈等级系统中的一个阶元,见诸于各种命名法规。一些学者把前一种含义称为“作为进化实体”的物种概念,而后一种则称为“作为分类实体”的物种概念。同时认为,后一种物种概念必须从属于前一种的要求 (Ghiselin 1974, Hull 1975, Mayr 1976, Wiley 1978)。

物种概念和定义也可以归并为以下 4 大类 (Mayr 1988):

- (a) 模式物种概念;
- (b) 唯名论者的物种概念;
- (c) 生物学物种概念;
- (d) 进化(的)物种概念。

其中:(a) 相当于“作为分类实体”的物种概念;(b) 由于唯名论者只承认自然界中的个体,认为这样的一些个体由某个名称归并到一起是人们主观意识的产物。因此,唯名论实际上否定了物种的客观真实性。对于这两类物种概念,这里不拟赘述。下面将着重讨论 (c) 和 (d) 中的观点,它们都反映了“作为进化实体”的物种概念。

1. 生物学物种概念

生物学物种概念 (biological species concept) 是一些分类学领域 (如脊椎动物系统学) 中占统治地位的现代物种概念。按照 Mayr (1957, 1976) 的定义,一个生物学种 (biological species) 是“能够杂交的自然种群的集合,它与其他这样的集合在生殖上是相互隔离的。”换言之,生物学种是最大的基本繁殖单位,而个体和混交群体则是较小的单位。

生物学物种概念得以广泛应用的主要原因是其对物种的自然实体所应具有某些性质做出预测的能力。这些性质主要是：作为物种形成过程的结果，新的物种必须具有与其他物种生殖隔离的能力；它还必须具有新的和稳定的集成完善的基因型；在绝大多数情况下，它会占有一个物种特异性的生态位等等（Mayr 1988）。利用这一概念随时可以对类似的（或不太类似的）种群是否属于同一个物种进行检验，因而，受到大多数动物学家、群体遗传学家和生态学家等生物学工作者的欢迎。运用生物学物种概念解决实际分类学问题的例子不少。如 Mayr 和 Short (1970) 分析北美有关鸟类物种地位的约 80 个有争议分类群的事例。Shapiro (1982) 澄清蝴蝶分类学问题等。Mayr (1988) 还曾尝试用此概念分析过北美一个地区的植物区系。这些都说明了生物学物种概念所涉及的有关进化、生物地理学和系统学等问题的重要性。

与传统的、本质论的物种概念相比，生物学物种概念有 3 个值得注意的方面：第一，不是把物种视为一种类型，而是群体或群体组合，也就是说，从本质论转移到群体思想；第二，不是依据差异的程度，而是根据生殖上的间断来划分物种；第三，不是完全根据内在的特性，而是根据一个物种与其他共存的物种间的关系。这种关系既表现在行为上（非杂交繁殖），又表现在生态上（不进行毁灭性竞争）。显然，对物种的如此定义只能属于生物学范畴，而不可能用于任何非生物物体。这就是这一概念的名称由来。

尽管生物学物种概念兼有理论和应用上的优点，但仍然存在着一一些问题。这些问题包括：

(a) 可以肯定这一概念无法应用于无性繁殖类群的划分；

(b) 尚不清楚在所有的有性繁殖物种中，混交群体间的繁殖联系（基因流）是否都是主要的物种内聚力（species cohesive force）。因而在这种情况下，物种的生殖隔离标准的适用性就存在疑问；

(c) 这一概念强调了物种的生物学意义，但缺乏时间观念，因而忽略了生物进化的事实。不少分类学家（特别是古生物学家）

认为难以采纳这一概念。

实际上, Mayr 本人和其他学者也许都注意到了上述问题, 并着手对生物学物种概念进行补充和修正 (Mayr 1982, 1988)。

2. 进化物种概念

鉴于多因素的种群复合群在运用生物学物种概念上的困难, 一些学者试图提出反映生物进化事实 (尤其是适合于古生物学和系统发育研究) 的物种概念。Simpson (1961) 给出了进化物种 (evolutionary species) 的定义: “一个进化物种是这样谱系 (种群的祖先—后裔序列), 它和其他谱系分别进化演变并具有本身的单一进化功能和趋向。”Wiley (1978, 1981a) 将之略加修正为: “进化物种是祖先—后裔种群的单个谱系, 它保持着与其他类似谱系相区别的本身个性, 并具有自己的进化趋向和历史命运。”

从以上定义出发, Wiley (1981a) 给出了若干有关进化物种的推论, 以详细阐述进化物种的作用和判别标准。

推论 1 所有的有机体 (无论过去与现在) 都属于某些进化物种。

由于每一个有机体都属于某一个谱系, 其中至少包含了它的亲本或单亲, 因而如果物种是一个谱系, 那么所有隶属于这个谱系的有机体必定属于这个物种。从这一推论可以演绎两点结论: ① 系统发育树实际上是由进化物种所组成的; ② 所有的终端分类群都是物种, 它们之间也是靠物种联接的。因此, 可以认为所有的种上分类群都是以物种的形式起源的 (Hennig 1966, Bonde 1975, Wiley 1977a, 1978)。

推论 2 物种之间生殖隔离的程度必须达到能够保持它们各自独特的确认性、趋势和命运的水平。

生殖隔离的问题在进化物种概念中亦被涉及。杂交的能力依赖于 3 个因素, 即繁殖模式 (mode of reproduction)、发育可塑性 (developmental plasticity) 和地理位置 (geographic position)。然而, 与生物学物种概念中将生殖隔离作为唯一标准所不同的是, 进

化物种的重要问题不在于两个物种是否能杂交,而在于它们是否会因杂交而丧失各自的确认性以及趋势和命运的独特性。例如,即使两个类群间存在一些杂交,但它们并不融合,那么它们仍然是两个独立的进化物种。

推论 3 进化物种可以表现也可以不表现出明显的表征差异,任何研究者在估计所研究类群内的物种数目时都有可能因此而产生偏差。

在生物分类学和生物多样性研究中,物种的数目常常作为一个重要的指标。然而,高估或低估物种数目的情况十分普遍。Wiley (1978) 曾划分了误差的类型。这一推论提醒我们在比较物种数目的差异时应考虑多方面的因素,特别是造成误差的可能性。

推论 4 物种是一个独立的、单一的、进化的谱系,其中不可能包含另一个谱系,即不可能分离出另一个物种。

这一推论与进化物种的定义在逻辑上是不言自明的。然而,很多古生物学家将一个单一的谱系划分为一系列的物种。这些物种又被称为古种 (paleospecies)、演替种 (successive species) (Simpson 1961) 或年代种 (chronospecies) (Mayr 1942) 等等。Wiley (1981) 认为这些名称都是不必要的。

除了以上推论外,Wiley (1981a) 还专门讨论了与进化物种概念有关的 3 个内容。

(1) 作为祖先的进化物种

如前所述,在谱系发生树中所有的终端分类群都是物种,而将这些物种联接起来的物种被称为祖先物种(祖种)。在物种形成过程中,祖先物种可能消失(绝灭),也可能留存下来,这与物种形成模式有很大的关系(Wiley 1978)。

然而,Hennig (1966) 在奠定分支分类学基础的时候,将祖先物种的绝灭作为物种形成和构造系统发育的分支型式的前提条件。一些学者强烈地反对将这一假设作为生物学原则(Engelmann & Wiley 1977, Platnick 1977a, Hull 1980),甚至反对将其作为分支分类学的原理(Wiley 1979)。目前,作为祖先的进化物种

在物种形成过程中存在两种可能性的观点已被普遍接受。

(2) 无性和单性进化物种

无性物种 (asexual species) 是指主要的或全部的生殖模式不包括个体间的交配 (即部分基因组的交换) 的物种。换言之, 无性种进行准性生殖 (parasexuality) 或有性生殖的程度极低, 不能影响进化新征在整个谱系中的扩散。无性种并不是兼性的无性繁殖体 (facultative asexual propagator)。虽然确定某一特定物种究竟是无性种还是准性种并不完全是分类学家的任务, 但分类学家必须认识到无性物种的存在, 将其作为进化物种看待, 并在今后构建系统发育分类时将无性种作为真实的分类学实体来加以处理。

鉴于生物学物种无法包含无性物种, 或者权且将无性物种称为假种 (pseudospecies) 的情况 (Grant 1971, Dobzhansky 1970), Meglitsch (1954) 发展的进化物种概念得以广泛应用。有关无性进化物种的讨论很多, 值得一提的是 Grant (1971) 对有性和无性进化物种之间的异同进行了深入的理论探讨。Wiley (1978) 则强调了无性物种和有性物种的完全异域的混交群体间的相似性。

(3) 不同繁殖模式与谱系发生

不同的繁殖模式不仅影响着物种的概念, 而且决定了谱系发生的型式。例如, 在动物中约 0.1% 的物种是网状进化形成的 (White 1978)。植物中则较为普遍 (Grant 1971)。网状进化的例子见图 1-1。

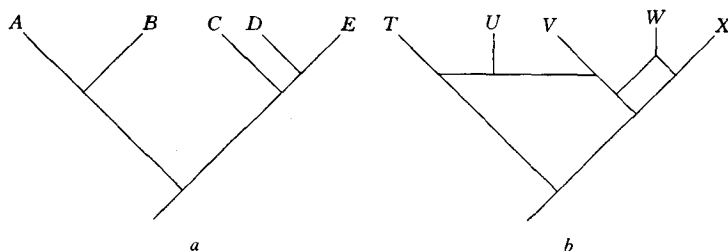


图 1-1 网状进化的谱系发生型式
a. 树状分岔 b. 分岔加网状进化

二、物种形成的模式

物种形成是许多包含新的进化谱系(物种)形成的不同过程的通用名词。物种形成的所有问题不仅没有随达尔文的《物种起源》问世而自动解决,而且直到今天在某种程度上甚至还有愈演愈烈之势。这一方面是因各种学说的理论基础和研究角度的差别所致,另一方面则是由于存在若干条途径使得物种能够获得进化上的独立性,因而不可能将所有的物种形成模式都归并于一个单一的广义进化物种概念之下。

物种形成的主要模式有下述 3 大类若干种模型(Wiley 1981a)。

1. 线系成种 (phyletic speciation)

许多进化论者将物种形成视为“双维 (dual dimensions)”现象 (Ross 1974):一维是谱系分裂,另一维是在一个单一的进化谱系中物种的序贯形成。后者就是所谓线系成种 (Mayr 1963),或称为时间性物种转换 (transformation of species in time) (Romanes 1897) 和线系进化 (phyletic evolution) (Simpson 1961)。而由此产生的新种则称为演替种 (successional species)、古种 (paleospecies) (Simpson 1961) 或异时种 (allochronic species) (Mayr 1942) 等等。由该物种形成模式而引起的绝灭通常称为分类学绝灭 (taxonomic extinction)。

尽管一些学者将线系成种视为一种重要的物种形成模式,但 Wiley (1978, 1979, 1981a) 认为这是一种无效的模式。原因是:

- (a) 实践上确定线系种是任意的;
- (b) 任意的物种将导致任意的物种形成机制;
- (c) 线系成种假设尚未得到过满意的证明。

总之,从一个物种到另一个物种的线系转换假说与进化物种和生物学物种概念都是背道而驰的 (Eldredge & Gould 1972, Wi-