

# 系统生物学的概念和方法

赵铁桥 编著

科学出版社

# 系统生物学的概念和方法

赵铁桥 编著

国家自然科学基金资助项目

科学出版社

1 9 9 5

(京)新登字 092 号

## 内 容 简 介

本书比较全面和系统地介绍现代生物分类学和生物地理学的基本概念和研究方法，重点介绍革新支序系统学和分替生物地理学原理、若干新的物种概念和多种数值研究方法。主要采用 70 年代中期至 90 年代初的资料，在较深的层次上作了理论评述和探讨，以澄清概念和术语；详细例示了多种数学方法，以利于应用。深入浅出，图文并茂。

本书可供从事生物分类和区系研究的科学工作者参考，可作为高等学校生物系、地理系有关专业研究生和大学生的教材和教师的参考书，还可供农、林、牧、医、水产、自然资源和环境保护等专业及有关工作人员参考。

## 系 统 生 物 学 的 概 念 和 方 法

赵铁桥 编著

责任编辑 李峰 高峰

科学出版社

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

香河县第二印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1985 年 1 月第一版 开本：787×1092 1/16

1985 年 1 月第一次印刷 印张：15 3/4

印数：1—1365 字数：340 000

ISBN 7-03-003900-9/Q·473

定价：19.50 元

## 前　　言

支序系统学和数值分类学的出现大概是达尔文进化论问世以后系统生物学领域的最重大的变革。Simpson(1961)的《动物分类学原理》一书可作为前一百年的系统学的总结和进化系统学的巅峰。Sokal 和 Sneath(1963)的《数值分类学原理》一书的出版,宣告了数值表相学派的诞生,而 Sneath 和 Sokal(1973)的《数值分类学》一书标志着该学派趋于成熟。数值分类学将数学分析和电子计算机技术引入了系统生物学领域,掀起了分类学的计算机革命,对进化系统学的原理和方法首先提出了挑战。1966 年 Hennig 的《种系发生系统学》英译本出版后,支序系统学迅速发展,形成了新学派,对种系发生系统学作出了根本性的变革。正如婴儿落地总是呱呱大叫并伴随着喧嚣、激动,本世纪 60—70 年代是系统生物学界百家争鸣空前繁荣的时期,很多学者对有关概念、观点、原理和方法进行了全面而系统的研讨,终于形成了三大学派鼎足而立的局面。学派之间和学派内部发生了尖锐激烈的争论,一波未平,一波又起。随着板块学说和支序系统分析方法的日渐深入人心,生物地理学的分替理论如睡狮猛醒,蓬勃复兴,迅速地结束了散布学说的上百年统治。公正地说,这三十多年的系统生物学主要是数值分类学,特别是支序系统学的发展。近十多年生物地理学主要是分替理论的进步。

Hennig 本人和 1975 年前的支序系统学原理和方法是从进化角度阐述和应用的。其概念和术语的进化含义显而易见,仅有少数例外。70 年代初以来,支序系统学在历史背景、哲学、逻辑、方法论、潜在含义和与生物学有关学科的应用及科学评价等各方面的自身审议,还有学派间的论战,使得分支分析方法简化,并且具有更广泛和普遍的意义。于是;支序系统学的方法论无需与进化、种系发生或物种形成相关,与它相关的是发现自然类群,寻找性状普遍性格局,重建生命多样性的历史,阐明生命的层次有序,而可以不管可能产生这些类群的具体历史过程。这就是现代支序系统学——革新支序学或格局分支论。结合 Croizat 的时、空、形三位一体的生命和地球同步演化的分替论观点,发展了分替历史生物地理学,使生物地理学走向分析和综合。Nelson 和 Platnick(1981)的《系统学和生物地理学》是这方面的代表性论著。

由于种种原因,我国的系统生物学研究长期大大落后于国际先进水平。新的理论和方法的引进,总是有力地推动着国内有关研究水平的迅速提高,例如:郑作新等译《动物分类学的方法和原理》(1965),周明镇等编译《分支系统学译文集》(1983),赵铁桥译《数值分类学》(1984)的出版(科学出版社),使国内学术界系统地了解和熟悉了三大学派。伍献文等(1981)关于鱼类,尹文英(1983)和朱弘复(1984)关于昆虫等的分支系统学研究已经取得令人瞩目的成就,朱弘复(1987)和郑乐怡(1987)的著作则较为系统和详细地介绍了进化支序系统学。但是,革新支序学和分替生物地理学还缺少全面系统的介绍和评述,本书旨在弥补这一不足。

作为国家自然科学基金资助项目的一项研究内容,作者结合近年留美所学心得和给中国科学院西北高原生物研究所等有关专业研究生讲授现代分类学和生物地理学原理与

方法的体会,主要依据 70 年代后尤其是 80 年代以来的一些英文文献,撰写了本书,奉献给读者。

本书重点介绍革新支序系统学(格局分支论)和历史生物地理学(分替论)。在第一章学科概述后,第二章至第八章主要针对大系统学即种上水平的系统学问题,其中第二章是格局分支论原理,第三章和第六章是支序分析方法,第四、五章是基本概念的评述,第七章是分替论生物地理学的原理和方法,第八章主要是数值表相学,第九章专论物种概念问题,最后两章则针对小系统学即种级和种下分类问题。

工欲善其事,必先利其器。概念清楚的重要性是众所周知的,明确的概念是正确思维和清晰思路的前提。由于学科发展迅速和争论叠起,系统生物学的许多基本概念及术语存在不同的含义和用法,混淆往往导致误解,有时十分严重,故本书注重概念及术语的澄清,这需要有一定深度的理论探讨。有效的方法需要正确把握和应用,故书中尽量给予例解说明,便于理解和掌握。由于主题的广大和深邃,一些概念和方法又很有新意,且资料以外文为多,限于作者的学识,虽然勉力而为,仍恐难尽如人意。某些术语有多种说法或译法,有的虽较流行,却不合概念本意,甚至很成问题,作者只能择一用之,为免误解,都在适当处所加注了英文,选择是否合适,则很可以探讨。

在一定意义上,本书是作者十余年来学习和思考生物分类理论的总结和汇报。在书中尝试了从系统论角度去理解系统生物学,从辩证逻辑观点去阐述物种问题,并借用了物理学场论的基本概念去解释生物系统关系格局,提出用简化场图来表达关系格局。感谢朱弘复、周尧、郑乐怡、袁锋教授和黄大卫博士分别对有关部分论述提出宝贵意见,并借此机会感谢已故胡淑琴教授和陈世骥教授给予的鼓励和支持,感谢张春光、陈桂琛先生帮助收集部分参考资料,感谢陕西省科学院吴守贤、汪欣院长的支持。

由于笔者水平有限,书中可能有不妥或错误之处,敬祈有关专家和读者不吝批评指正。若读过本书后似觉有所裨益,笔者将深感欣慰。

赵铁桥

1992 年 12 月

# 目 录

## 前 言

**第一章 系统生物学概论** ..... (1)

- 一、多样性和一致性 ..... (1)
- 二、有机体的种类 ..... (2)
- 三、比较生物学 ..... (4)
- 四、系统学 ..... (5)
- 五、分类学 ..... (7)
- 六、分类学的功用 ..... (8)
- 七、分类和鉴定 ..... (8)
- 八、分类目的 ..... (9)
- 九、分类程式和步骤 ..... (10)
- 十、阶层制 ..... (12)

**第二章 革新支序系统学** ..... (14)

- 一、种系发生场 ..... (15)
- 二、种系场的变化 ..... (17)
- 三、分支图和同远态 ..... (21)
- 四、性状类型和格局 ..... (25)
- 五、分支图和种系树:组分分析 ..... (28)
- 六、分支图择定和性状型相持 ..... (34)
- 七、系列三类元分析 ..... (37)

**第三章 支序分析方法** ..... (45)

- 一、直观论证方案法 ..... (45)
- 二、最小方式组分分析法 ..... (47)
- 三、最小进化单质法 ..... (49)
- 四、相容性分析 ..... (54)
- 五、基型趋异分析 ..... (64)
- 六、定量俭约法 ..... (68)
- 七、转化系列分析 ..... (74)
- 八、曼哈顿度量加性法 ..... (78)
- 九、俭约性 ..... (82)
- 十、计算机程序和方法比较 ..... (83)

**第四章 种系发生、单系和关系** ..... (85)

- 一、传统的种系发生 ..... (85)
- 二、Hennig 的种系发生 ..... (87)

三、单系和多系	(87)
四、传统的单系概念	(88)
五、Simpson 的单系概念	(88)
六、Mayr 的单系概念	(89)
七、Hennig 的单系概念	(89)
八、并系和多系	(90)
九、Farris 的定义	(91)
十、Holmes 的定义	(93)
十一、关系概念	(97)
十二、遗传种系关系	(99)
十三、单系关系	(100)
十四、邻系关系	(101)
十五、种系关系	(101)
十六、分支关系	(102)
十七、种系发生关系	(102)
<b>第五章 同源和同远态</b>	(103)
一、平行和趋同	(103)
二、同源和同源物	(104)
三、进化创新	(104)
四、同源组和系列同源	(104)
五、种系发生同源	(105)
六、种系发生同源与平行	(105)
七、种系发生同源与功能	(106)
八、种系发生同源与相似性	(106)
九、形态同源概念	(107)
十、祖原和同塑	(107)
十一、同源性状和同远态	(108)
十二、同远态和组群普遍相似性	(110)
十三、性状和状态	(110)
十四、近态和远态	(111)
<b>第六章 性状极性分析</b>	(114)
一、个体发生标准	(114)
二、内群比较	(123)
三、外群比较	(125)
四、形态学标准	(133)
五、转化系列相关标准	(134)
六、古生物学标准	(134)
七、寄生虫学方法	(135)
八、地理分布标准	(136)

<b>第七章 生物地理学:分替论</b>	.....	(137)
一、散布和分替	.....	(137)
二、种系发生生物地理学	.....	(139)
三、分替生物地理学:Rosen 的轨迹法	.....	(141)
四、分支生物地理学:Platnick 和 Nelson 的方法	.....	(143)
五、中美洲胎鳉的实例	.....	(145)
六、祖先种地图	.....	(147)
七、组分分析	.....	(149)
八、Nelson 问题	.....	(152)
九、俭约性	.....	(153)
十、组分相容性	.....	(155)
十一、组分分析的定量化	.....	(158)
十二、特有性俭约分析	.....	(160)
十三、总结	.....	(162)
<b>第八章 非种系发生分类学</b>	.....	(164)
一、什锦分类学	.....	(164)
二、数值分类学与表相学	.....	(164)
三、表相学和表相关系	.....	(165)
四、表相学原理	.....	(166)
五、表相分类程式	.....	(167)
六、表相分析例示	.....	(171)
七、表因学	.....	(174)
<b>第九章 物种概念</b>	.....	(176)
一、物种的本体和概念	.....	(176)
二、林奈和达尔文的物种概念	.....	(180)
三、生物学种概念	.....	(181)
四、表相种概念	.....	(183)
五、进化种概念	.....	(183)
六、“又变又不变”物种概念	.....	(185)
七、物种的识别概念	.....	(187)
八、种系发生种概念	.....	(188)
九、结语	.....	(192)
<b>第十章 物种形成和种级决定</b>	.....	(194)
一、物种形成	.....	(195)
二、异域物种形成	.....	(197)
三、异并域物种形成	.....	(202)
四、并域物种形成	.....	(203)
五、静域物种形成	.....	(203)
六、同城物种形成	.....	(204)

七、种级决定	(205)
八、两性种——同域出现	(207)
九、两性种——异域出现	(210)
十、生物地理资料和异域决定	(211)
十一、实验资料和种的决定	(211)
十二、隐种或孪种	(212)
<b>第十一章 性状类别和定量分析</b>	<b>(213)</b>
一、形态性状	(213)
二、核型性状	(214)
三、生化性状	(216)
四、非结构性状	(218)
五、定量性状及其选取	(219)
六、单变量或单性状分析	(220)
七、二变量和三变量性状分析	(222)
八、主分量分析——多变量分析 I	(223)
九、判别式分析——多变量分析 II	(226)
十、典型变量分析——多变量分析 III	(229)
<b>参考文献</b>	<b>(231)</b>

# 第一章 系统生物学概论

系统生物学(systematic biology)或称生物系统学(biosystematics)，是生物学的基本分支。它系统地研究生物、生物的层次系统，其研究成果是生物的分类系统，它是研究生物学其他问题的基础。它古老而又年青，新的概念、观点和方法层出不穷。它任重而道远，其任务不是几代人就能完成。它通常也简称为系统学(systematics)、分类学(taxonomy)或分类(classification)。

## 一、多样性和一致性

大自然丰富多彩，生机盎然，它是各种物质系统相互联系、相互作用的整体。有机的生命在地球上出现，使大自然丰富多彩，生气勃勃，它与地球一同演化，以多种多样的形式构成了生态系统，形成生物圈。生命之链使生物界呈现为多样性的统一整体。生物种类不同，形体各异，但生物体都是含蛋白质和核酸的蛋白体存在形态，都是有组织、有结构的统一体，都有物质、能量和信息代谢的生命功能。生物生生不息，繁衍进化，作为统一的生物界——有机界，区别于无生命的无机界。有机体有无限的多样性，其间又有不同程度的层次一致性或统一性。

多样性是生命的最突出的表征。有机体种类、形态和有机体间关系的多样性，是生命多样性的具体表现。生物高级类元(taxa)、物种、同一物种的居群、同一居群的个体，都充分独立，各不相同。独特性组成多样性，多样性是独特性之和。

多样性存在于有机界的每一层次。一个高等有机体至少有10万种大分子，这些大分子组成若非成亿也有几百万个不同的细胞，细胞核中的所有基因处于不同的阻遏状态和消阻遏状态，细胞形成成千种不同的组织、器官、腺体、肌肉和神经中心(Mayr, 1982)。莱布尼茨早就说过，天地间找不到完全相同的两片树叶。个体不仅可以在遗传上、生长发育上不同，年龄性别可以相异，而且其开放的记忆程序和免疫系统积累了不同的信息类型。这种多样性是生态系统的基础，是竞争和共生的原因，它使自然选择成为可能。每个有机体的生存都依赖其对环境多样性的“感知”，至少是取决于它对环境的应付能力。其实几乎没有一种生物学现象和过程不涉及多样性。

对不同层次的多样性，可以提出颇为相似的问题，比如多样性的程度和变化、它的平均值、起源、机制和作用、它的选择意义等。这一点特别重要，因为这些问题的答案大多是定性的，不是定量的。一致性寓于多样性之中。不论研究哪一层次的多样性，第一步都要编列一份清单，发现和描述不同的种类，不论它们是解剖学上的不同组织或器官；细胞学上的不同细胞和细胞器，生态学上的不同植物群落或动物社群，生物地理学上的不同生物区系，还是分类学上的不同的物种和高级类元，它们都各组成一个特殊的类。“类”意味着一定的共性，某种一致性。种类的描述和清列，构成了有关科学深入发展的基础。有机体种类的多样性，是生命多样性的一个特定组分，一种概括，具有根本的意义。

## 二、有机体的种类

有机体种类繁多，大类别分为动物、植物和微生物。现生 25 门动物的种数如表 1 所示（依 Mayr, 1969）。表中括号内数字依吴宝铃（1983），他把线形动物门（10）各纲和总担动物门各亚门均列独立的门，把颤口虫动物门称为颤胃动物门，在后生动物的有刺泡动物门和栉水母动物门之间，加上了新动物门扁盘动物门或吞噬动物门（Placozoa/Phagocytellozoa），该门仅一种丝盘虫 *Trichoplax adhaerens* Schuke，是 1971 年才识别的。正如 Mayr（1982）提及，它是已知最原始的后生动物（Metazoa）。

表 1 现生动物类元的种数

动物界 Animalia	1 071 000 种
1. 原生动物门 Protozoa (Protista)	28 350
肉足鞭毛虫亚门 Sarcomastigophora	17 650
鞭毛虫纲 Mastigophora	6 000
玛瑙虫纲 Opalinata	200
肉足虫纲 Sarcodina	11 450
孢子虫亚门 Sporozoa	3 600
刺孢虫亚门 Cnidospora	1 100
纤毛虫亚门 Ciliata	6,000
2. 中生动物门 Mesozoa	50
3. 多孔动物门 Porifera	4 800(10 000)
4. 腔肠动物门/有刺泡动物门 Coelenterata /Cnidaria	5 300(9 000)
5. 栉水母动物门 Ctenophora	80(90)
6. 扁形动物门 Platyhelminthes	12 700
涡虫纲 Turbellaria	3 000
吸虫纲 Trematoda	6 300
绦虫纲 Cestoda	3 400
7. 颤口虫动物门 Gnathostomulida	45(80)
8. 内肛动物门/弓曲动物门 Entoprocta/Kamptozoa	75
9. 纽形动物门/腔吻动物门 Nemertinea/Rhynchocoela	800(650)
10. 线形动物门/袋形动物门 Nemathlinthes/Aschelminthes	12 500
腹毛纲 Gastrotricha	170(400)
轮形纲 Rotatoria	1 500(1 800)
线虫纲 Nematoda	10 000
线形纲 Nematomorpha	230
动吻纲 Kinorhycha	100
棘头虫纲 Acanthocephala	500
11. 蛇尾动物门 Priapulida	8(9)

12. 软体动物门 Mollusca	107 250
多板纲 Polyplacophora(Loricata)	1 000
无板纲 Aplacophora(Solenogastres)	150
单板纲 Monoplacophora	3
腹足纲 Gastropoda	80 000
掘足纲 Scaphopoda	350
双壳纲/瓣鳃纲 Bivalvia/Lamellibranchia	25 000
头足纲 Cephalopoda	750
13. 星虫动物门 Sipunculida	250(300)
14. 蛲虫动物门 Echiuria	150
15. 环节动物门 Annelida	8 500(8 700)
16. 有爪动物门 Onchophora	70
17. 缓步动物门 Tardigrada	350(400)
18. 五气门动物门/舌形虫动物门 Pantastomida/Linguatulida	65(90)
19. 节肢动物门 Arthropoda	838 000(923 000)
螯肢亚门 Chelicerata	575 000
肢口纲/剑尾纲 Merostomata/Xiphosura	4
蛛形纲 Arachnida	57 000
全足纲/强足纲 Pantopoda/Pycnogonida	500
颤肢亚门 Mandibulata	780 500
甲壳纲 Crustacea	20 000
边足纲 Chilopoda	2 800
寡足纲 Pauropoda	7 200
综合纲 Symphala	120
昆虫纲 Insecta	750 000
20. 总担动物门/触须动物门 Lophophorata /Tentaculata	3 750
帚形亚门 Phoronidea	18
苔藓虫亚门 Bryozoa	3 500(4 000)
腕足亚门 Brachiopoda	230(280)
21. 半索动物门/鳃孔动物门 Hemichordata/Branchiotremata	80
22. 软皮动物门 Echinodermata	6 000
海胆亚门 Echinozoa	1 750
海参纲 Holothuroidea	900
海胆纲 Echinoidea	850
海百合亚门 Crinozoa	650
海星亚门 Asterozoa	3 600
太阳海星纲 Somasteroidea	1
海星纲 Asteroidea	1 700
蛇尾纲 Ophiuroidea	1 900
23. 须腕动物门 Pogonophora	100
24. 毛颚动物门 Chaetognatha	50
25. 脊索动物门 Chordata	43 000

(续表 1)

被囊亚门 Tunicata	1 300
头索亚门 Cephalochordata	25
脊椎亚门 Vertebrata	41 700
无颌纲 Gnathata	50
软骨鱼纲 Chondrichthys	550
硬骨鱼纲 Osteichthys	20 000
两栖纲 Amphibia	2 500
爬行纲 Reptilia	6 300
鸟纲 Aves	8 600
哺乳纲 Mammalia	3 700

Mayr(1969, 1982)一再述及本世纪新发现的一些动物类元鼓舞人心。1956年发现最原始的软体动物属 *Neopilina*, 同年识别上述颤口虫为新动物门。1955年发现最古老的节肢动物组群头虾类 *Cephalocarida*。1938年发现活化石空棘鱼类矛尾鱼属 *Latimeria*。1937年发现须腕动物门, 其100种的大多数是在50年代后描记的。在腔肠动物门中, 最近识别了一个新纲 *Cubozoa*(Werner, 1975)。据估计, 60年代末每年约描记新动物6 000种, 而80年代初每年约描记10 000个新种。现今已知动物达150万种左右, 昆虫约占100万种。由于存在同物异名现象, 已有动物种名和亚种名可达200万个, 其中昆虫约为150万个(郑乐怡, 1987)。

地球上的现生植物, 估计有科学记载的约为50万种。此外还有众多的微生物种。大量的生物种类尚待发现和描记。对生物区系最丰富的热带雨林地区的研究工作还远远不够。有人估计现生生物种数范围高达500万或1 000万种, 按最保守的估计, 起码还要发现和描记200年。

已绝灭的化石种, 是曾在地球上生活过的有机体, 对系统生物学研究很有价值。绝灭种远比现生种多, 估计为5亿。早寒武纪化石无脊椎动物的发现, 把生命历史从6.5亿年前推了3.5亿年。比较细心地研究现有化石, 时常得到重大发现, 新近描记的已绝灭的无脊椎动物门 *Agmata*, 产自早寒武纪, 就是如此(Mayr, 1982)。因此, 说系统生物学的99%信息来源于化石生物, 不无一定道理。

生物的种类, 说到底是物种和种群(species group), 种群是物种的组群(group of species), 如特定的门、亚门、纲乃至属类元, 通常称为类群或类, 比如哺乳纲也叫哺乳类, 它们是历史的组群, 各有自己独特历史, 其实不是“类”。这样的种群当然不是同种个体的组群, 而是多个种组成的组群, 与生态学所说的“种群”——同种个体群截然不同。

### 三、比较生物学

现代生物学汇聚了许多学科分支, 是个广博的领域。当代生物学已经表明, 应当而且可以把生命世界看成一个愈益包罗和繁复系列的层次系统, 从有机大分子、细胞, 直到生态系统。也许因为人们自身是生物个体, 所以很自然地按个体层次来划分生物学, 分成在

有机体层次及其上的生物学和只涉及有机体不同部分的生物学。但这样的划分不是无懈可击的。

围绕着进化论,可以将生物学划分为进化生物学和功能生物学。进化生物学探究进化的终极原因,即支配有机体遗传程序变化的因子,回答“为何”问题。功能生物学探究近因,即支配有机体及其部分对环境反应的因子,回答“如何”问题。可是“描述性结构研究”这一重要研究领域余下了,不好划分。如果把后者扩大为“结构和功能生物学”,或者改为“非进化生物学”,或把前者改为“进化和系统生物学”,无论如何都不明确了。

针对生命现象的一致性或多佯性,能将生物学划分为普通生物学和比较生物学。普通生物学通常凭单一物种来工作,用它做实验材料,希望在它身上发现能证明是普遍的性质,即一致性。因此,多样性是普通生物学的障碍,研究者宁愿选一个种的实验品系,它们表现出来的个体变异量最小。然而普通生物学在一个种里发现的性质,也常适用于另一些种,有少数性质则证明适用于一切现生物种。终于普通生物学的研究成果既积累了生命统一性的资料,又积累了关于生命多样性的资料。力图理解这样积累起来的资料,就成了比较生物学的任务,于是,比较生物学是关于有机体多样性的科学。

在历史上,博物学家们区分、描记和命名了大量生物学实体和过程,逐步积累起关于有机体属性多样性的资料,比较生物学由此得到发展。进化论作为有关生命现象的统一理论,为阐释这些资料提供了手段,于是生命多样性的研究变成了生命历史的研究。空间和时间是物质存在和运动的基本形式,生命的本质在于其特定的物质性,因此生命进化历史也有时间维和空间维。换言之,生命有时间上的历史和空间上的历史。一切生物都具有某种形态,要理解生命,比较生物学必须包含三个可区分的组分:(1)形态——有机体属性的相似和差异;(2)有机体时间上的历史;(3)有机体空间上的历史。这里所说的形态是广义的,不仅指有机体的结构,还指其一切属性,不论是结构的还是功能的或行为的属性,Hennig(1950, 1966)称之为全(形)态(holomorphy)。

几乎所有生物学分支都为比较生物学提供有机体的属性,但是有四个描述性的分支学科实质上属于比较生物学:(1)系统学,主要关心广义的形态,其次关心时间;(2)生物地理学,主要关心空间,其次关心时间;它们形成比较生物学的核心;(3)胚胎学,广义地包括一切个体发生过程;(4)古生物学,它们主要关心时间,其次关心形态,当然古生物学也在一定程度上关心空间(Nelson 和 Platnick, 1981)。)

把 Croizat(1964)的“空、时、形”顺序颠倒成“形、时、空”,理由有二:第一,系统学概括关于有机体属性的知识,是其他领域的一个必要的实际前提。没有适当的系统学,生物地理学、古生物学和胚胎学就几乎无法工作。第二,关于有机体时间历史的假说,要用关于有机体属性的陈述来检验,而关于有机体空间历史的假说,要用关于有机体时间历史的假说来检验。

## 四、系统学

广义的系统学指关于事物秩序的研究,它是富有普遍意义的科学,旨在将现象世界有序化和合理化。研究的对象可以大不相同,例如社会、语言、生物、历史、环境等等。在根本意义上,系统学指研究自然事物和自然过程之间关系的一切学术活动,只要它们拥有合规

律性的性状(Hennig, 1966, 1982; Forey, 1983)。

从系统论(systematic theory)观点看,可以而且应该把要研究和处理的对象视为系统。系统是由要素作为部分组成的有机整体,具有特定的功能,而要素是相互作用、相互依赖的。这个系统本身又从属于一个更大的系统,为其组成要素(部分)。系统论强调从整体与部分即系统与要素之间、系统与外部环境之间、要素与要素之间的相互联系、相互作用、相互制约的关系上,综合地精确地考察对象,以达到整体上的最佳效果。简言之,要求把对象放在系统的形式中加以考察。系统论是一种科学方法论,作为一门科学,它是科学的科学,即科学学。因此它不同于这里要说的系统学。但是系统论的方法是普适的,当然也适用于系统学。系统论的创始人贝塔朗菲(Bettallanffy)说:活的东西的基本特征是它的组织(organization),对各个部分和各个过程进行研究的传统方法,不能完整地描述活生生的现象……寻找理论生物学基础的尝试会根本上改变世界的面貌。这种观点在作为研究的方法论基础时,可以称为“机体生物学”,在用于解释生命现象的概念时,可以称为“机体系统论”(Bettallanffy, 1980)。

整个自然界形成一个系统,即各个物体相互联系的总体。有机界或生物界是自然界的一个部分,它是自然界大系统的一个子系统,也是一个整体。这里要说的正是这个系统整体的研究。在生物学上,这种研究就是系统生物学或生物系统学。这两个词时常交替使用,例如孟津、王晓鸣(1988, 1989)和王晓鸣、孟津(1989a, b),也许是为了简便和由于约定俗成,更常称为系统学(Mayr, 1969, 1982; Nelson 和 Platnick, 1981; Simpson, 1961; Wiley, 1981a; Hennig, 1966, 1982)。

对生物系统学或系统学理解不同,其含义有广有狭。Mayr(1969, 1982)援引Simpson(1961)的定义:“系统学是有机体的种类和多样性及其任何关系和全部关系的研究”,甚至更简化为“系统学是有机体多样性的研究”。这样的系统学就等同于前述Nelson和Platnick的比较生物学,而比他俩的系统学理解广泛得多。Sneath和Sokal(1973)也采用Simpson的定义,并指出“这一定义是在系统学的广义上使用它,就其本身而论不仅包含有机体成类元排列和为之命名,而且包含这些排列的起因和起源。”

Тахатаджян(1970)认为:生物系统学是作为综合的、学科间的科学出现的,它全面地结合各种途径来研究物种的结构和进化。生物系统学研究物种的分类结构和居群结构、它的形态地理的、生态的和遗传的分化、它的起源(突变和杂交的过程)和进化。它不仅采用分类学的阶元,如种和亚种,而且也采用物种生态学和居群遗传学的阶元,如生态型和居群。因此生物系统学的任务实际上超越了系统学的范围。他引证国际植物生物系统学家组织规章第2条:“生物系统学被广泛地理解为实验分类学、物种生态学、细胞分类学、化学分类学、小进化研究,以及植物世界所有组群的物种形成的研究”(Taxon, 1965, 2: 48)。这样理解似乎在植物学界比较普遍,但包含的生态学成分太多。他还指出生物系统学这个名称不是很合适,可是传播很广,难以更换其他名称。

Wiley(1981a)提出一个较狭的定义:“系统学是有机体多样性的研究,那种多样性与某一特定种类的关系相对应,而关系被看作存在于居群、种或高级类元之间”。因此,比如比较若干物种生态学的多个方面,就不属于系统学的实践。

Forey(1983)说得好:“系统学的终极目的是识别并用语言和图解表达一种次序,这种次序在研究者看来即是(不依赖于观察者而独立存在于研究对象之间的)自然的真实的关

系，并且可以用来作为一种总参照系(general reference system，或译为“通用参证系统”)。总参照系是表达事物和现象间多种关系的系统，其特点是尽管它可能根据一种关系而建立，却可以解释其他许多关系。换言之，总参照系具有比最初建立时更为广泛的应用性。”这就是 Hennig(1950, 1965, 1966, 1982)一再强调的，生物系统学要为生物学提供总参照系。

根据什么关系建立总参照系呢？进化系统学者 Mayr 说“关系”指一切生物学关系。Simpson 认为一切关系都可以分成两类，按邻接结合的和按相似性结合的，生物学关系中最重要的进化关系亦然，垂直的传衍关系和水平的相似性关系，应当兼顾。Simpson 实际上更强调传衍关系，而 Mayr 更着重于进化过程和遗传相似性。表相分类学者 Sokal 和 Sneath 明确指出，应当根据全面(overall, 或译总体)相似性的表相关系。进化支序学者强调种系发生的系谱关系，Wiley 认为关键在于分支格局和过程。革新支序学者如 Rosen, Nelson, Patterson 和 Platnick 等认为根本在于分支格局，过程可以撇置一旁，系统学不要求来自进化或种系发生的额外信息输入，进化和种系发生只是结果的阐释问题。正是在这一点上三大系统或分类学派之间发生了根本性的激烈论战，而在学派内部也多争论，有时其尖锐激烈不亚于学派之间。

## 五、分类学

Mayr(1982)详细回顾了系统和进化生物学的发展，指出在本世纪前期一般认为分类学和系统学是同义词，本世纪中期充分认识了多样性研究——系统学的巨大意义，然而狭义的分类学仍是系统学的脊梁和基础。Тахтаджян(1970)却说：“许多生物系统学的研究与分类学没有直接和间接的关系”，似乎令人费解，看来这与他的概念中包含许多生态学成分有关。Sneath 和 Sokal(1973)指出，有一种区分系统学、分类学和分类的趋势，尤其在美国。

分类学是分类有机体的理论和实践(Mayr, 1969)。Sneath 和 Sokal(1973)采用 Simpson (1961)的定义：“分类学是分类的理论研究，包括其基础、原理、程式和规则”，并声明他们的数值分类学是这种意义的分类学，但包括了鉴定的理论方面。Nelson 和 Platnick(1981)很少使用分类学这个术语，而更多地使用系统学。他们认为，一项分类理论(系统学)主要关注应当识别哪些组群和组群如何再分，其次关注组群和亚群应当有什么秩级和名称。Forey(1983)所谓“目的是发现自然阶层秩级上的组群”的生物系统学，看来就是分类学。Wiley(1981a)认为：“分类学包括描述有机体的多样性和把这种多样性安排进一个词汇系统中的实践，这个系统包含研究者认为与有机体相对应的那种关系的信息。换言之，分类学包括描述和分类与分类的理论和历史。”因此，一般说来分类学是关于分类的科学，包括分类的理论和实践。分类学的研究对象是分类，它比分类的理论意味浓厚。

显而易见，系统学、分类学和分类在一定范围内交迭无可避免，然而相对粗略地加以区分不无益处。例如，对数值分类学的某些批评不顾其经典作家声明它是分类学，而称之为数值系统学，予以指责(Mayr, 1974)，就不免过分。至于把分类学称为“分类方法学”，而把分类称为分类学或分类法，早已有之(Gregg, 1954; Blackwelder, 1967)，现在仍有(周明镇等, 1984; 孟津、王晓鸣, 1988)。但是这种用法难免失之偏颇，正如 Simpson(1961)以及 Sneath 和 Sokal(1973)早已指出的那样，诚然我国的分类学研究理论意味长期淡薄，多数

确实只是分类实践而已。

按类元的阶元秩级,可以种为界限,种上部分称为大系统学(macrosystematics)、大分类学(macrotaxonomy),大进化(macroevolution),种和种下部分称为小系统学(microsystematics)、小分类学(microtaxonomy)、小进化(microevolution)。Mayr(1982)指小分类学为“种的科学”,大分类学为“分类的科学(science of classifying)”。

就研究深度而论,每个组群的分类学历史都可证明,分类学有三个阶段或水平(Mayr, 1969)。第一阶段称为 $\alpha$ 分类学或 $\alpha$ 水平,重点是新种描述,并将新种安排在相应属中。第二阶段称为 $\beta$ 分类学或 $\beta$ 水平,在此阶段仔细地在种或高级类元水平上确定关系,重点在发展一项坚实可靠的分类。第三阶段是 $\gamma$ 分类学或 $\gamma$ 水平,更注意种下变异,多种多样的进化研究和多样性的因果阐释。三个水平是可以交叉的。郑乐怡(1987)就分类学目的和内容把这三个阶段概括为:(1)鉴定,(2)分类,(3)种系发生(phylogeny)。不过自数值分类学和支序系统学兴起和流行以后,似乎作 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 三段划分的越来越少了。

## 六、分类学的功用

分类学描绘出地球上生命多样性的生动画面,它是这样做的唯一科学。它提供了许多信息,从而有可能重建种系发生的历史——编年史(O' Harra, 1988)。它揭示了无数有趣的进化现象,从而生物学的其他分支学科可利用来研究因果关系。它独一无二地为一切生物学分支(例如生物地理学)提供所需信息。它提供分类,分类对大多数生物学分支学科有巨大的启示和阐释价值;例如对进化生物化学、免疫学、生态学、遗传学和个体生态学,还对历史地质学。对于研究有经济意义和医药价值的生物,它是不可或缺的。它对生物学作出重大的概念贡献,例如居群思想,因此也为生物科学的拓宽和平衡作出贡献。

## 七、分类和鉴定

分类是人类最古老的一项活动。但凡涉及多样性,分类就是必要的,因此有语言、货物、商品、图书等等的分类。在一定意义上,分类不是人类特有的一种能力。例如原生动物变形虫,能够把它周围环境中的东西区分为食物和非食物,这也是一种分类。但是作为人类的科学活动,当然不是指这种生而有之的本能。作为生物分类学的实践部分,普遍同意分类是在有机体关系的基础上将它们整理成组群或集合(Simpson, 1961; Sneath 和 Sokal, 1973)。分类是根据有机体的相似性和关系,将有机体整理成类元;相似性和关系是由有机体的分类性状决定或推演来的(Mayr, 1982)。

如果发现某个有机体的一项特性,马上可以问:“它有多普遍?”答案往往是它有一些普遍性,但是有限。它对一些有机体成立,但不是对一切有机体都成立。如果发现第二项特性,就不仅能问“它有多普遍?”,而且可以问“它比第一项特性普遍还是不如?”能回答这些问题,就能识别有机体的集合,就能对这个集合作出普遍的陈述:“这些有机体(1, 2, ..., n)全都具有特性 A, 并且再无别的有机体具有特性 A”,“具有特性 B 的有机体(1, 2, ..., m),组成具有特性 A 的有机体集合的子集合”。这样就界定了有机体集合和子集合,