

分支系统学译文集

周明全 张作霖 于小波 等 译

科学出版社

内 容 简 介

“分支系统学”是生物分类学的三大学派之一，本书收集了这个学派有代表性的论文11篇，全面地介绍了本学派的发展动态。

本学派的创始人是德国昆虫学家和分类学家亨尼希(W. Hennig(1913—1976))，他的第一本理论著作是1950年出版的《系统发育系统理论的基础》(德文)，1966年后，英语国家的许多生物科学家对亨尼希的理论及其应用产生了强烈的兴趣，并推动着这一学科的迅速发展。

本书可供生物研究者，动植物分类学家，综合大学、师范学院生物系及农林院校师生参考。

分支系统学译文集

周明镇 张弥曼 于小波 等 译编

责任编辑 张志强

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院开封印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983年9月第 一 版 开本：787×1092 1/16

1983年9月第一次印刷 印张：13 1/2

印数：0001—2,950 字数：310,000

统一书号：13031·2352

本社书号：3224·13—6

定价：2.10元

前 言

近年来,分支系统学(cladistics)的理论和方法在生物系统学(“分类学”)中得到日益广泛的传播和应用,已成为当今系统学的三个主要学派(综合系统学、数值系统学、分支系统学)之一。

二十世纪三、四十年代,在系统学、遗传学和古生物学相结合的基础上形成了以Mayr和Simpson为首的综合系统学派(亦称进化系统学派)。以Sneath和Sokal等人为代表的数值系统学派,兴起于五十年代初期,主张对生物的全部性状进行不加权的定量(数值)分析,并依据统计结果的分类意义建立相应的分类系统。分支系统学派(亦称系统发育系统学派)的创始人是德国昆虫学家和分类学家W. Hennig (1913—1976)。他曾是美国系统动物学会的名誉会员,并荣获美国自然历史博物馆的“杰出科学贡献”金质奖章。Hennig早期从事双翅目昆虫的研究,他关于分支系统学的理论最早见于1950年出版的《系统发育系统理论的基础》一书(*Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*)。由于此书用德文出版,并与当时盛行的综合系统学观点相抵触,没有引起足够的重视。最初运用分支系统学原理的著作是Hennig本人1953年评论昆虫系统发育系统的文章(*Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten*),而大多数系统学家在1950—1966年间对于Hennig的理论贡献几乎全然不知。

1966年前后,几乎同时出现了三篇著作,使Hennig的理论及其应用为广大英语读者所了解,并在整个系统学界引起强烈反响。第一篇即收入本书的《系统发育系统学》(*Phylogenetic Systematics*, Hennig, 1965)一文。第二篇是Hennig (1966)的一本同名的书,此书是在1950年《系统发育系统理论的基础》一书德文版基础上改写后用英文直接出版的。第三篇是瑞典昆虫学家Brundin关于摇蚊的一篇文章,题为“Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges”[1966, *Kungl. Svenska Vetensk. Handl.* 11 (1)]。

尽管Hennig本人的分类工作主要限于双翅目昆虫,他提出的系统学原理和方法却大大影响了其他昆虫类群以及整个无脊椎动物和脊椎动物的系统发育研究和分类工作。Hennig要求建立一种能研究和表述生物间全部关系的理论和方法,使系统学成为生物科学的通用参证系统,进而使之成为基于严格哲理的有预见性的科学分支。Hennig首次从共祖近度的角度给亲缘关系下了严格定义,提出用近裔共性判别亲缘关系,并提供了用二分式分支图解表示亲缘关系的方法。

不少系统学家,特别是较年轻的一代,热烈拥护Hennig的学说,曾一度兴起“分支系统热”。例如,哥本哈根大学的N. Bonde (1977)认为Hennig倡导的系统发育系统像元素周期律一样,是为人们所发现的自然界客观规律,而不是主观臆造的东西。在更早的一篇文章中,他预言大约二十年以后,分支系统学将在系统学和系统发育研究中占主导地位,数值系统学将局限于特殊目的的应用,而综合系统学将成为仅具有历史意义的东西。

特别值得指出的是,分支系统学的理论和方法最初仅应用于昆虫分类工作,如今却广泛应用于包括化石在内的各主要动物类群的系统发育研究和分类工作中,以至 Campbell 在1975年写道:“一个幽灵——分支系统学的幽灵——正在古生物学中作祟”。当然,分支系统学在问世以来的十余年间,本身也有了若干发展和变化。例如,目前已不像过去那样突出强调偏离法则,而依据起源年代进行类群级别排列的概念,也仍有值得商榷之处。

由于分支系统学派的基本概念、原理和方法与综合系统学派和数值系统学派颇为抵触,在生物系统学界引起激烈争论。有趣的是,这三个系统学主要学派,除了共同攻击林奈时期模式化的旧系统学以外,又都相互指责其余两方也是模式化的。这场争论的规模和激烈程度是近半个世纪以来所罕见的。在美国系统动物学会出版的《系统动物学报》(Systematic Zoology)中,涉及到这一争论的文章有时竟达三分之二,而有关系统学和进化理论的国际学术讨论会往往也成为几派争论的讲坛。例如,1978年在英国雷丁大学举行的第二十六届古脊椎动物学与比较解剖学讨论会上,综合系统学派与分支系统学派的争论几乎超出了纯学术讨论的范围。会后双方仍不罢休,又在 Nature 杂志开辟了新的战场。雷丁大学的 Halstead 抨击英国自然历史博物馆的 Greenwood 等人以“宗教狂热”推崇分支系统学,并惊呼分支系统学派已在几个世界主要的自然博物馆中盘营扎寨。Greenwood 等人对 Halstead 逐条驳斥,并指责他的攻击具有麦卡锡主义和宗教迫害的冒犯色彩。

本书收集的十篇译文,从不同角度反映了这场争论的一些问题。其中有分支系统学创始人 Hennig 和 Brundin 的文章,也有综合系统学派代表人物 Mayr 和 Simpson 的文章。后者在肯定分支系统学派对某些概念有所澄清的同时,也就一系列问题提出反驳意见。Platnick, Aschlock 等人的文章重在讨论分支系统学的概念和原理,而 Delson 等人关于人科系统发育的文章提供了应用分支系统学的实例。英国自然历史博物馆 P. L. Forey 博士特地为本书撰写《分支系统学评介》一文,谨在此致以谢意。

我们编辑此书的目的,在于向国内读者介绍国际生物学界的这一新动向,以期引起对这一新兴学派的重视。本书最后收入邱占祥在1978年发表的介绍 Hennig (1966)《系统发育分类学》一书的文章,供读者参考。邱占祥、翟人杰副教授参加了本书编辑工作,于小波同志协助进行编校。由于编译者水平有限,对于分支系统学这一新兴学派的了解也比较肤浅,书中编译方面的缺点错误,恐仍难免,对不少新的术语的汉文译名也欠妥贴,希望关心这一学科的读者提出批评或修改意见,以待今后再版时改正。

编者 于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所

1980年4月

目 录

前言	(iii)
系统发育系统学	W. Hennig (陈宜瑜译, 伍献文校) (1)
系统发育原理在系统学和进化理论中的应用	L. Brundin (张弥曼译, 周明镇校) (13)
系统发育与古生物学	
.....	B. Schaeffer, M. K. Hecht, N. Eldredge (周明镇译, 翟人杰校) (28)
分支系统学的用途	P. D. Ashlock (马黎元译, 翟人杰校) (40)
分支分析法还是分支分类法	E. Mayr (马黎元译, 张弥曼校) (55)
系统发育推论方法的新进展	G. G. Simpson (吕文瑛译, 于小波校) (85)
人科系统发育的复原	
.....	E. Delson, N. Eldredge, I. Tattersall (倪绍衣译, 周明镇校) (100)
并系类群和复系类群	N. L. Platnick (马黎元译, 周明镇校) (114)
祖先、后裔、姊妹类群与系统发育假设的检验	F. S. Szalay (倪绍衣译, 周明镇校) (119)
物种水平之上的系统发育推论法	
.....	M. K. Hecht, J. L. Edwards (周明镇, 张弥曼, 于小波译) (125)
分支系统学评介	P. L. Forey (于小波译, 张弥曼校) (152)
[附]评亨尼希《系统发育分类学》	邱占祥 (197)
附记	(202)
中英名词对照	(203)
英中名词对照	(206)

系统发育系统学

(Phylogenetic Systematics*)

W. Hennig

自从进化论出现以后，研究物种之间的系统发育关系已成为生物科学的任务之一。由于存在于种间的所有差异，无论是形态学的、生理学的、生态学的，或是行为和地理分布上的不同，都与物种本身一样，是在系统发生过程中形成的，因此这个任务就显得特别地重要。也就是说，当我们认识到这一点，并且阐明了种的系统发育关系，那就很容易理解现生物种的多样性及其相互差异。

研究现存物种之间的系统发育关系，并明确地以一种不会造成误解的形式表达出研究的结果，这是系统发育系统学的任务。

要理解生物学这个重要领域所涉及的问题和方法，必须提出并回答如下三个基本问题：什么是系统发育关系？它是怎样建立的？如何正确地表达它而不至产生误解？

“系统发育关系”概念的定义是建立在这样一种事实的基础上，即多数生物都是有性繁殖的，而且这种繁殖经常只在遗传上相互隔离的特定繁殖集团内部进行。本文主要涉及到的昆虫尤其是如此。存在于自然界中的繁殖集团我们称其为物种。新物种的产生，首先是在繁殖集团的一部分与另一部分之间出现延续一段时期的外界隔绝，在这期间遗传隔离的机制得以发展，以致在导致隔绝的外界障碍被排除以后，它们之间再也不可能建立生殖的关系。因此，生活在一个特定时期内的（例如现代的）所有物种（即繁殖集团）都是由较老的同源繁殖集团分裂而成的。按照如上事实，“系统发育关系”概念的定义是：在这种概念下，当物种B与物种C来源于一个共同的祖先，而这个祖先却不是物种A的祖先时，那么物种B与物种C的关系要比物种B与物种A的关系为近（Hennig, 1953）。

“系统发育关系”是一个相对的概念。象通常那样，说一个种或种的类群与另一个“有系统发育关系”那是没有意义的，因为这是不言而喻的。更确切的问题在于要弄清一个物种或物种群与另一个的关系是否比第三者更近。正如上述概念的定义所示，系统发育关系的程度标准是“共祖近度”（Bigelow, 1956）。无论我们知道与否，在所有的现生物种之间都存在着不同程度的系统发育关系。系统发育系统学的研究目的就在于揭示在某一生物类群内系统发育关系的恰当程度。

存在于种间的系统发育关系的程度，也就是系统发育系统学的研究结果，可以用一种不致于被曲解的形象化形式表现出来，而所谓的系统树（或树状图解）是可能被曲解的。为了便于讨论，在图解中的物种以及所有的单系类群，都必须给予名称。“单系类群”是一个或大或小的物种群，在这个类群内的物种相互之间比之与类群外的物种有更近的关系

* 原文载于《Annual Review of Entomology》10: 97—116 (1965)。

[Hennig, 1953]。在一个符合这种先决条件的系统发育图解中, 当所有的单系类群均被命名使其适于讨论时, 那么我们就可以抛开图解, 而单独地使用类群名字的等级排列来表示它们的关系:

- A. 多足纲 Myriopoda
- B. 昆虫纲 Insecta
 - B. 1 内口类 Entognatha
 - B. 1a 双尾系 Diplura
 - B. 1b 缺尾系 Ellipura
 - B. 1ba 原尾目 Protura
 - B. 1bb 弹尾目 Collembola
 - B. 2 外口类 Ectognatha

这种按照系统发育关系程度对动物单系类群的排列, 在狭义上可称为该类群的系统发育系统。这样的系统属于典型的“等级”系统。而在广义上, “系统”意味着按某一特定原理对成员进行的排列, 因此系统树也可称为一种系统发育系统。系统发育图解和单系类群名称的等级顺序排列, 虽然有所不同, 但它们是表达相同内容的两种类似形式。所以, 无论是使用系统树, 或者是使用狭义的系统发育系统, 即单系类群名称的等级排列, 来表达研究结果, 关于系统发育系统学方法的论述(见下)都是普遍适用的。

在某种情况下, 类群名字的等级排列, 即狭义的系统发育系统要比系统树更为可取。例如, 在一个新北区的双翅目(Diptera)昆虫的目录或名单中, 我们可以准确无误地表达已知的所有新北区双翅目种类的系统发育关系, 而无需使用系统树。

然而由于那些并非表达系统发育关系的等级系统也被用于生物学, 因此产生了颇大的困难。在进化论出现的很久以前, “系统学”就已作为生物科学的一个分支存在, 其目的是提供反映生物多样化的一个有条理的概观。当然在这种分类学中, 分类的原理不可能是物种的系统发育关系, 而仅是生物之间的形态相似性。虽然林奈已经认识到生物之间的形态相似性相当于一种多维的网状结构, 但这种形态系统学却仍然使用等级系统来表达其结果。在生物系统学上曾试用过许多非等级的系统[见 Wilson 和 Doner, 1937], 但都没有成功。

至今还有许多人认为生物“系统学”的目的就是按照生物的形态相似性对它们进行分类, 他们仍按这样的目的去使用等级系统。因此由形态学系统和系统发育系统的形式上的等同而产生的谬误是不足为奇的。

在这两种形式上相同而所依据的分类原理不同的系统中, 每一个类群的组成都与一个“始祖”相联系, 而这个“始祖”又通过“一种到多种的关系”(one-many relations)与这个类群的所有成员相联系, 并且只与它们相联系, 这就是产生混乱的根源所在(Gregg, 1954)。在形态学系统中, 属于每个类群的“始祖”是一个形式的理想化标准(“原型”), 它与该类群中每个成员的联系同样纯粹是形式的和理想化的。然而在系统发育系统中, 与每个类群组成有关的“始祖”是一个真正的繁殖集团, 它在过去的某一时期内, 曾作为这个类群的祖先种而真实地存在, 决非主观的想象。这个“始祖”与这个类群的其他成员有着系谱上的联系, 而且也仅仅与它们发生系谱上的联系。根据形态系统学原理所想象的一个类群的形式上的“始祖”(原型), 由于这种逻辑错误而往往被误认为一个单系类群的真正“始祖”(祖先种), 这种例子在过去的文献中是常见的。

如果形态相似性的程度可以作为系统发育关系的一个准确衡量标准,那么在(模式的)外部形态学和系统发育系统学这两种等级系统之间就不存在根本性的差异。但事实并非如此。况且目前既没有一个可在理论上免受指摘的有关形态相似性的概念的定义,也没有一种可被接受作为对形态相似性作进一步正确判定的唯一方法,以用来判定存在于具有许多一致性状的比较相似的种类之间的相似程度。

在这种情况下,被简单地称为系统学的这个生物科学分支,在其系统中或者一致地用以表示生物的形态相似性,或者用于表达系统发育关系,只有这样才能避免这两种系统由于表面的等同而产生的混乱。

在为形态相似性系统辩解时,总是声称它比致力于阐明系统发育关系的系统具有历史的优先权,因为形态学系统作为“系统学”的研究方向,早已存在于进化论出现之前。至今尚且有人进一步发挥这一论点,认为进化论的建立除其他因素之外,还借助于生物之间分级的形态相似性系统,如果反过来又将进化论及随之产生的生物间系统发育关系的概念作为生物系统分类的理论出发点,那就是一种无谓的循环(Sokal, 1963; Blackwelder, Alexander 和 Blair, 1962)。这种“ebenso halt-wie heillose Einwand”(Günther 对 Sokal 的工作的评论, Hennig, 1960)早已遭到多次反驳,至今还坚持这种论点的人只是表明自己孤陋寡闻而已。

按照生物形态相似性的分类曾导致产生进化论,这无疑是正确的。这仅仅是由于生物之间形态学上的差异是历史(系统发育)发展的结果,而且至少从表面上看,很相似的生物之间事实上要比有显著差异的生物之间具有较近的亲缘关系。因此,按照形态相似性,连同个体发育和它们的地理分布上的某些特性,对生物进行分类不可避免地终究要导致发现系统发育关系的相继程度,进而导出进化理论。

然而,生物之间不仅在狭义的形态差异上有其历史的根源,而且在其生理功能和行为方面的不同也有历史的根源,除了这些实质的(“全态学的”)特性之外,在它们的地理分布和生态空间上的区别也是如此。在生物之间的种种全态学的和生物地理学的相似性上不存在同一程度的异同,这是早已被认识并众所周知的,因此可以建立生物的系统发育关系来作为分类原理,用以代替单一性状相似性的相继程度,因为只有从系统发育关系出发,才能在生物的一切可以想象到的特性异同之间建立直接的联系。采用系统发育系统并非摒弃原来的非系统发育相似性的系统学,而是这种系统学进一步发展的结果。

系统发育系统声称能够上升为生物学的普遍参证系统(universal reference system),即使无历史基础也有其逻辑的根据,而且很难设想这样的研究领域会毫无成效,以致于不能在通过对其研究对象的系统发育关系的了解得到较深刻的结论,或者通过互换情报也不能发现迄今未知的关系。而建立在任何其他分类原理基础上的任何其他系统都不能同样如此。其他系统也可能具有本身的知识价值,但这种价值往往被局限于回答某一个具体问题。

系统发育系统的意义还在于只有它才可能为生物系统学研究领域的每一部分提供一个共同的理论基础(Kiriakoff, 1960)。固然,系统发育关系只存在于不同的物种之间,而物种并非生物系统学中最简单的单元。这种最简单的单元甚至也不是“个体”,而只是在其生活史的一个特定短暂阶段中的个体(即“semaphoronts”)。系统学的首要 and 基本的任务

就是要确定不同的个体（更确切地说即“semaphoronts”）属于特定的物种。这个任务的困难在于作为一个不依赖于人的认识而真实存在于自然界的物种并非形态学单位，而是遗传单位。它们是繁殖集团，而不是相似集团。当然，一个物种的成员之间的形态相似性在实际建立物种的界限上并非不重要，但其作用是有限的，仅有辅助意义。这是由于物种之间的系统发育关系的定义和物种概念的定义都是从同样一个事实推论出来的，这个事实就是物种的繁殖一般仅仅发生在被限定的集团中，如果按照系统发育系统的要求，生物系统学把发现和记录存在于所有生物之间的“全遗传”联系（“Hologenetical” connections）作为它的全部工作的共同目的，那么这个集团就不可能是无条件的相似集团。与此相反，形态相似性分类学虽然不否认现代遗传学的物种概念，但它在种上和种下水平的分类中却使用了不同的分类原理。

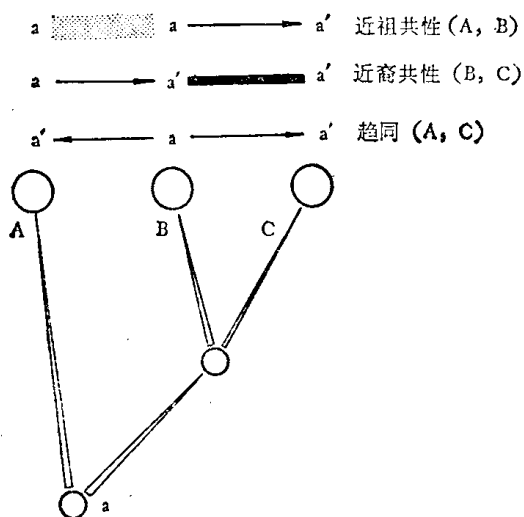


图1 形态相似的三种不同类型。形态性状a的近祖表现(a)和近裔表现(a')。相似性的依据可以是近祖共性(a-a)，近裔共性(a'-a')，或趋同(a'-a')。

当然，无论系统发育系统的理论根据如何，如果不能将其付诸实践，那么宣扬对于它的需要则是毫无意义的。在事实上有一种普遍的看法，认为至少在没有化石可供利用的动物类群中，系统发育系统学是没有独特办法的，它只能按照系统发育关系的程度与形态相似性程度相等同的原则去解释形态系统学的结果。这种看法是错误的。形态系统学和系统发育系统学的方法之间的根本区别在于系统发育系统学打破了“相似性”的简单概念(图1)。

进化论告诉我们，各种生物之间的差异是由历史进程中的性状变化而产生的。所以，对于研究系统发育关系有重要意义的不是各种生物之间的异同程度，而是一致的或分异的性状与先前性状状态的关联。按照这种关联的性质来识别相似性的不同类型才是可靠的。

在系统学的历史上，从趋同的概念被引用开始，相似性的概念就被分为几种类型。这个概念总是与同功器官和同源器官的区别相联系的。在事实上，趋同现象通常的表现是不同的生物从不同的形态学基础适应同样的功能而产生出相似的器官，但也有这种情况，同源器官所表现的完全一致也是建立在趋同的基础上。“趋同现象”是指不同物种的性状从先前的相异状态经过独立变化而达到相似，它说明了原来相互不同的物种如何成为后来相似物种的祖先。如果在一个类群中物种的相似性是建立在趋同的基础上，那它就不是单系类群，而是复系类群。现在只有极少数人还明确地支持在一个系统中包含证据确凿的复系类群。因为“趋同现象”和“复系类群”都是以接受进化论为先决条件的概念，以致于有某些分类学家(systematists)认为，当他们在评价形态相似性时从他们的系统中排除了趋同现象和复系类群时，就已经是做“系统发育系统”的工作了。

但是，即使排除了趋同现象，形态相似性仍然不是一个衡量种间系统发育关系的令人满意的标准。它们仍然不能提供一个如同系统发育系统所要求的那样的纯单系类群。因为在多次物种形成过程中，性状可能被保持不变，所以保持不变的共同的原始（“近祖”）性

状不能作为亲缘关系相近的证据。

通常，一个特定种可能与具有一个特殊的衍生（“近裔”）性状的种有较近的系统发育关系，而与那些在原始（“近祖”）性状上相一致的种反而关系较远。因此，基于近祖共性的相似性，在证实系统发育关系相近的假设中并不比通过趋同现象获得的相似性具有更大的价值。在一个系统中，如果将物种依据趋同的一致性归入一个类群，那就形成一个如上所述众所周知的复系类群；如果相关联的种是依据近祖共性的一致，那就形成了一个并系类群（图2）。在昆虫纲中，倘若考虑到蜻蜓类（Odonata）与新翅类（Neoptera）有被确认的较近的亲缘关系，那么“无翅类”（“Apterygota”）与古翼类（Palaeoptilota）就是并系类群。并系的脊椎动物类群有“鱼类”（“Pisces”）和“爬行类”（“Reptilia”）。

关于两个或两个以上的种彼此之间具有比其他任何物种都更为亲近的关系，即共同组成一个单系类群的假设，只要找到它们共同具有的衍生性状（“近裔共性”）就可能得到证实。而当这些衍生性状被确认后，也就证实了具有这些性状的全部物种是从一个共同的祖先种那里承继这些性状的。

只要没有理由怀疑性状的一致性来源于近祖共性或趋同现象，就应将其解释为近裔共性，这应该被确认为一个系统学实践中的研究原则。

系统发育系统是生物科学的一部分，它的任务是研究种间的系统发育关系程度并在预定的系统中加以表达，它的研究方法具有如下基础：种间的形态相似性不能被简单地作为系统发育关系的标准。

这种相似性的概念可以被区分为近祖共性、趋同现象和近裔共性等三种类型，其中只有最后这种相似类型才能被用以确定亲缘关系的程度。

系统发育系统与一切其他基于形态相似性同样地对物种进行分类的系统之间有如下区别：（A）使用形态相似性的简单标准的系统，它包括了复系的、并系的和单系的类群。（B）使用形态相似性的标准但不考虑由趋同现象产生的相似性状的系统，在这种系统中复系类群被排除了，但并系类群和单系类群同样地被接受。（C）系统发育系统，在这种系统中，由趋同现象或近祖共性产生的一致性性状一律不加考虑，因此复系的和并系的类群一概被排除，只有单系类群才被接受。

上述的B系统在有些著作（如Stammer, 1950; Verheyen, 1961）中，往往也被称为系统发育系统。但他们忽视了被接受在这些“假系统发育的”或“隐模式的”系统（“pseudo-phylogenetic” or “cryptotypological” systems）（Kiriakoff, 1960）中的并系类群在许多方面与复系类群是相似的。因为复系类群既不存在自己单一的祖先，又没有独立的历史，

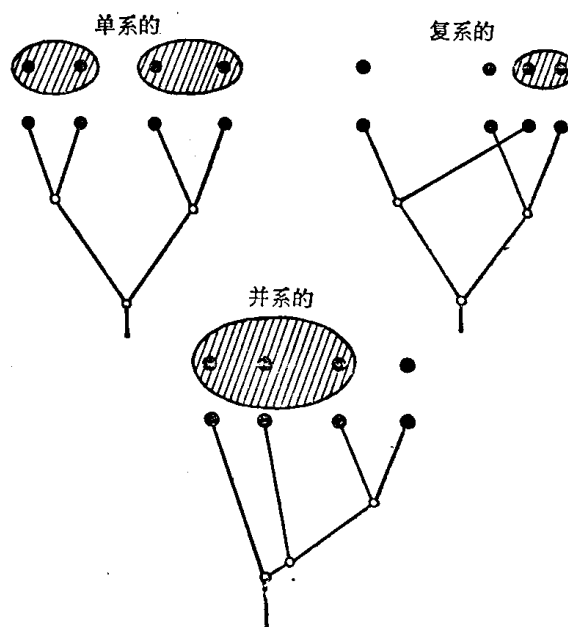


图2 与相似性类型相对应的三种不同的系统学类群组成。相似性的依据可以是近裔共性（单系类群），趋同（复系类群），或近祖共性（并系类群）。同图1对比。

所以在涉及到系统发育过程和最终规律的研究（在此也包括动物地理学）中是无法考虑的，对于并系类群也是如此。例如，所有的所谓“无翅类（Apterygota）”的唯一的祖先也是有翅类（Pterygota）的祖先，无翅类历史的开始并非其作为一个类群的独立历史开端，而是昆虫纲的独立历史的开端，因为从形态-模式学的意义看来在昆虫纲中首先出现的是无翅类。此外，在“绝灭”的概念上，并系类群与单系类群也是不同的。只有单系类群才能成为“绝灭”，这种绝灭的意义是指从某一特定时间以后该类群的任何成员都没有实际后代存活下来。然而如果说一个并系类群“绝灭”了，这只是意味着在某一特定时间之后这个类群失去了其形态性状的继承者，而这个类群的成员中具有变化了的性状的的实际后裔却继续生存着。所以单系类群和并系类群在任何与其历史有关的问题上都不可能相互比较。忽视了这个事实，不加考虑地将并系类群和单系类群进行比较，那将在关于“系统发育进程”（Grossablauf der phylogenetischen Entwicklung）（Müller, 1965）和动物分布历史的研究上导致某些错误的结论。

当形态相似性被判断为近裔共性时，才足以证实有关的物种属于单系类群的假设，以此假设为前提可以导引出为分类学家实际工作所需要的“系统发育系统学推理图解”（图3）。这个图解表示，在一个仅仅包含有单系类群的系统发育系统中，不管属于哪个等级的每个类群的结构都必须根据基本的衍生（“近裔”）性状来建立。而且它还清楚地表明，在两个联合组成更高等级单系类群的单系群（因此被称为“姐妹群”）中，总可以发现有一个特殊的性状在一个类群比在它的姐妹群处于较原始的（相对近祖的）状态，而后者又在其他性状上表现出同样的情况。这种在相关的物种和物种类群中相对原始和相对衍生的性状的镶嵌分布（Takhtajan, 1959）是一个早就知道的事实。但是，仍然可以发现在一些著作中偶然提到某些动物类群，由于不存在完全原始或完全衍生的物种或物种群，以致于不能按确定的顺序对其所包含的类群进行分类，而将此看为该类群的特殊性。在一个系统发育系统中，的确不可能存在有完全原始或完全衍生的类群。一个类群被确认为单系类群的先决条件是它们至少具有一个衍生（相对近裔）的基本性状，而这个性状在与它关系最接近的类群中必然处于更原始的（相对近祖的）表现阶段。相对近祖性状的单纯出现是并系类群的标志，这种并系类群仅仅发现于假系统发育系统（即上述的B系统）和纯形态系统（即上述的A系统），而不存在于系统发育系统之中。因此性状的异级性是建立物种的系统发育关系和进而建立系统发育系统的先决条件。

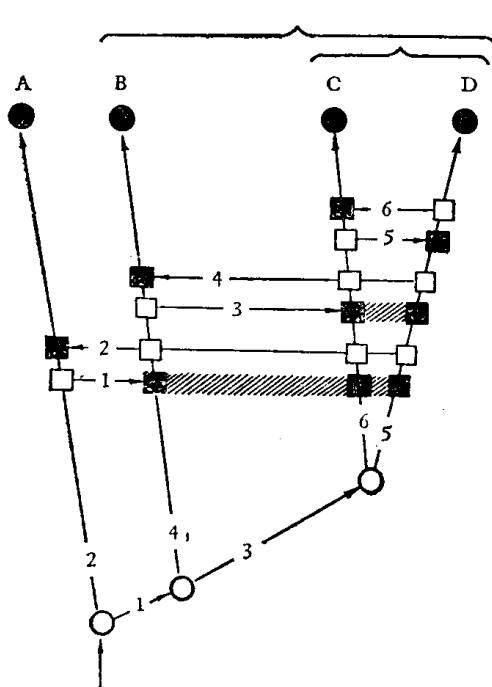


图3 系统发育系统学的推理图解。□示性状的近祖表现，■示性状的近裔表现。相同数字表示如何通过相对近祖性状（白色）和相对近裔性状（黑色）的分布（“性状的异级性”）确定姐妹群关系。依Hennig。

某些时候有人认为系统发育系统学的目的无论在实践上或是在理论上都是不能实现的，其理由是生活在一个特定时间水平上（如现代）的物种的比较，无论如何也不可能反映出它

们之间处于完全不同向度的系统发育关系。这种观点是错误的。就好象本身仅仅呈现一个平面上的同景双像可能进而提供三度空间的准确资料一样，在同一时间内生活的物种之间的异级性状在分布上的镶嵌，也包含着物种在不同时间从共同祖先演化的顺序的可靠资料。当然，研究和运用如何揭示这些资料的方法，所需要的知识和经验要比某些分类学家所习用的多的多。这个方法的理论基础及其进一步完善构成了系统发育系统学理论上的一个重要章节，在这个短文中仅能初步触及。

曾经有人认为重视那些迄今未曾研究过的性状是系统发育系统学进步的前提，特别是将昆虫系统学局限于直观的、易于识别的外骨骼特征上通常不为人们所赞许，这是不无理由的。趋同现象（特别是那种被称为“平行发展”的变异）、性状的反向发展和幼态持续会导致假近祖状态的出现，造成确定真正的近裔共性发生困难。在一群特定的物种中，我们掌握的异级性状的镶嵌愈复杂，从中推断的系统发育关系就愈可靠。

然而，只有采用系统发育系统学的特殊方法去加以分析，对新的和至今未观察过的性状所进行的考察才能带来进展。所以，在内部解剖、化学结构、生理学、血清学方面和考虑不同的行为方法时也都必须区别性状的近祖表现和近裔表现，而且要如同排除趋同现象一样地排除近祖共性。如果不遵循这一点，无论考察多少性状，充其量只能对那些具有这些性状的物种的总体相似性得到一个比较准确的判断，而不可能比较准确地确定它们的系统发育关系的程度。

在象昆虫这样，在个体发育上必须经过变态的动物类群中，这一点尤为明显。这就是在形态系统学和假系统发育系统学中经常出现幼虫、蛹及成虫分类“不一致性”的原因。这种“不一致性”只有在系统发育系统学中才能找到一个理论上可以被接受的解决方法。确实，用以确定单系类群的近裔共性的某些特殊例证，可能仅仅存在于幼虫或蛹的时期，另一些例证则仅仅存在于成虫阶段。但这并非真正的不一致性，因为系统发育系统并不按照相似程度去对生物进行分类，而是按照系统发育的关系程度对物种进行分类。因此在根据近裔共性确定亲缘关系时，使用哪一个生长发育阶段是无关紧要的，一个单系类群甚至可以只根据单一生长发育阶段的性状来建立（详见 Hennig, 1957）。

对于研究系统发育关系有意义的不是相似性本身，而只是在一类特定性状上的一致性，这一事实使系统发育系统学有可能引用除实质（全态学的）性状以外的其他的性状。这些非全态学的性状是物种的生活史和地理分布。例如，一些物种表现出一个很清楚的衍生的（“离态”）生活史同时又有一定亲缘关系的其他证据，它们就可能组成一个单系类群，对于寄生虫来说往往就是如此。系统发育系统学可以从这种假设出发，然而，由于适应性趋同对于相似生活史特别常见，因此这类假设往往必须通过仔细的形态学研究去加以证实。

寄生虫及吃植物的单食性和寡食性动物（按系统发育方法的观点看来它们是相同的）对于系统发育系统学往往具有特别重大的意义。所谓的寄生世系规律为此提供了理论根据。其中特别重要的是“Fahrenholz 规律”，它假定在多数情况下寄生的动物类群与它的寄主之间在系统进化上是明显并行的。要是果真如此，从一个单系的寄生虫类群被局限于一个特殊的寄主类群可以推断这个寄主类群也是一个单系类群。但是，只有假定寄主类群的祖先种只被一种寄生虫所寄生，而且此后在寄主类群的每一次物种形成过程中都伴随着寄生虫的物种形成过程，上述的推断才有可能是正确的。显然这种前提是很难得到的，因为在

性状的变化和物种形成过程上,寄生虫的演化速度似乎总是比它的寄主慢。其结果是并系的寄主类群也可能被单系的寄生虫类群所寄生。此外寄生虫还可能次生性地转移到为它提供相似生活条件的新寄主的身上(这个转换并非在物种形成过程中由祖先到后裔的变换)。在为特定的寄生虫物种或单系类群所寄生的寄主物种之间,这也经常被认为是具有较近亲缘关系的标志,但这种设想只有在假定不同物种的“相似程度”与“它们的系统发育关系程度”彼此一致的情况下,才可能是正确的。如前所述,情况并非如此,例如基于近祖共性的相似性就不能被用于建立系统发育关系。不能设想寄生虫在对寄主范围的选择中会区别不同类型(近祖共性、共裔共性和趋同现象)的相似关系,而这种区别对于系统发育系统学却是很重要的,因此想通过寄生虫单系类群的出现去引出它们寄主的系统发育关系的结论时,必须十分谨慎。寄生虫学对于系统发育系统学的重要性是可观的,但是基于上述原因,特别是在整个这类复杂的问题尚未被令人满意地阐明之前,这种重要性并非有时所想象的那么大。

对于系统发育系统学,生物的地理分布的重要性是不可低估的,但也是有限的。这种重要性往往来自如下假说,一个祖先可能被假定是从其他地区迁入的类群,它的各部分又被局限于整个分布区的一个多少有些隔离的区域之内,那么这个类群就构成一个单系类群。对于那些在地史的不同时期中接近的难易程度不同的边缘大陆(澳大利亚和南美)和某些岛屿(如马达加斯加岛和新西兰)的动物区系,上述假说尤为适用。例如,我们可以假设澳大利亚的有袋类构成了一个单系类群,然后用系统发育系统学的形态学方法去证实或推翻这个假设。对于不连续分布的动物类群,可以设想在分布的两地(如澳大利亚和南美有袋哺乳类的情况)居住着具有姐妹群关系的单系亚群。动物类群系统演化的广泛研究(例如Hofer对有袋类的研究)往往由于不是以上述这类假设为出发点,其结果也没有回答这类假设中首先明确提出的问题,以致于毫无成效。对于地理空间的栖息历史的研究,这种假设通常具有更大的意义。关于现在已经分离的两个地区之间原有的陆地联系的讨论〔马达加斯加岛与东洋区,Günther(1959);新西兰与南美洲,Hennig(1960)〕与试图证实和否定特殊动物类群的单系、并系或复系性的假设具有某些相同的意义,在这里形态学系统和假系统发育系统的缺陷被表现的特别清楚。

关于化石在系统中的位置是系统发育系统学理论上的一个特殊内容(Hennig, 1954),在此仅能稍为涉及。尽管存在着普遍的不同看法,但建立化石动物群的系统发育关系总是要比现生动物困难,这是因为在化石材料中可以得到的往往只是整个生物性状结构的一小部分,而且通常是极小的一部分。由于系统发育系统学的方法有一个数学的特性,其结论的可靠范围随着它们所能利用的性状的数目的增加而增大(见上述),因此在建立亲缘关系的可靠性上化石肯定没有现生种类那样大。在系统的较低阶元(种和种下单位)的范围内,古生物系统学还有一个更为不利的条件,由于决不可能观察到活的研究对象,因此只能依靠相对不可靠的形态标准来解决问题。确实,现生生物的系统学也是借助于形态标准来建立物种界限的,然而在理论上它却具有这样一种可能性,那就是在关系重大的情况下,可以通过自然生活的观察或繁殖和杂交的试验去证实形态上相似或相异的个体到底是属于一个还是属于几个不同的繁殖集团。对于具有季节和性别二态性或在个体发育中包含变态的物种,系统学就是依赖于上述方法,而这种方法在古生物学却是无法使用的。古生物中系

统学仅能建立一个比现生生物准确程度低的多的物种界限。然而，因此而推论认为在古生物分类学中使用另外的概念（如不同的物种概念）和方法，便是完全错误的。古生物分类学与适用于现生动物的分类学的区别仅仅是它的可靠和准确程度要小些而已。

这对于探索物种界限和建立种间系统发育关系是同样适用的。如果系统学的目的不仅是在于对任何时间内生活在地球上的动物进行调查，那么古生物学就必须尝试将它的对象与现生生物的系统发育系统联系起来，即将这些对象纳入这个系统之中。如果古生物学能够提供已经确切知道的并在每种情况下都能清楚地表达出来的知识范畴，那么这样做将是富有意义和成效的。

在上述条件下，化石材料的价值就在于使人们可能解释那些仅仅依靠现有材料的知识无法解释的现生物种的性状一致性。在现生动物类群中，有的单系类群与其他一些单系类群在肯定是衍生（近裔）的性状上出现一致。某些这样的一致性一定是建立在趋同的基础上。但是要准确地判断这些一致性中哪些是基于趋同现象哪些是基于真正的近裔共性却往往是办不到的。在这种情况下，判断的可能性只能依赖于对所述性状演化顺序的认识，这一点有时可被化石所阐明，海胆（Echinoidea）就是一例。

以特殊的棘刺结构为特征的一个单系类群——头帕目（Cidaroida）海胆，与多数其他现生海胆一样具有坚硬的壳板，与此相对的原始性状是柔软的壳板，仅发现于柔海胆科（Echinothuridae）。在另一方面，柔海胆类又与其他不属于头帕目的海胆完全一样地具有外鳃，这同样也是一个衍生的性状。这样的性状分布无法决定头帕目和柔海胆科两类海胆中哪一类更接近于多数现生海胆的问题。在外鳃和硬壳这两个衍生性状中必定有一个是通过趋同而至少两次独立地发生的。被其棘刺结构表明是属于头帕目的最古老化石具有柔软的壳板，这就是确凿地证明现生的头帕目海胆和其他现生海胆（除柔海胆科外）的壳板变硬是一种趋同现象。关于外鳃则不存在任何认为是趋同发展的理由，所以出现在不属于头帕目的现生海胆身上的外鳃可以被作为近裔共性，但必须指出这个性状经常次生性消失。在另一些情况下，只有化石的发现才可能确定性状的表现是近祖的还是近裔的。

所以化石的重要性不仅在于它能减少现生动物区系的不同单系类群之间的形态学差距，而且更在于它可能帮助确定性状的一致属于那种相似性类型（近祖共性、近裔共性或趋同现象）。

化石的更大价值在于确定动物类群的年代。但在这里必须认识到年代的确定只有在单系类群才是有意义的，因为只有单系类群才有它们自己的历史（见上述）。然而一个化石与特定的单系动物类群之间的关系的确定可能是困难的。如上所述，性状的异级性是关系相近的单系类群的特性，因此两个姐妹群之一被确定为一个单系类群有时只依靠难以证实的或仅仅出现在变态的特殊阶段的少数近裔性状。这样的性状在区别两个类群和鉴别属于这两类的物种上是没有意义的，因为在建立类群的单系性上不被考虑的近祖性状确可能被用于鉴别。例如，我们可能从同规体节（homonomous body segmentation）以及三个以上的胸节连有附肢这两个特征立即认出属于多足纲（Myriopoda）的现生节肢动物，然而这两个特征都是近祖性状，不能被用于证实多足纲是一个单系类群的假设。而在化石情况就并非如此，我们不能无条件地设想凡具有同规体节和在三个以上的胸节连有附肢的化石（特别是早古生代的）都是属于多足纲。这两个特征是近祖性状，也就必然出现在昆虫纲（Insec-

ta) 和多足纲的共同祖先身上。要证实化石事实上是属于多足纲, 就必须指出在这个类群基本结构中具有单系意义的近裔性状, 即不存在单眼和复眼。由于这些性状在化石中是不能被保存下来的, 所以要证实总是十分困难的。在这种情况下, 如果不加考虑地根据那些足以识别一个单系类群所有现生种类的近祖性状来对化石进行分类, 那么通过纳入化石, 这个类群将变为一个并系类群。在系统发育的研究中, 如果将单系类群与并系类群相互比较就必然发生错误(见上述), 这种情况就可能成为错误的根源。

然而当能够确定一个化石属于某一特定的单系类群时, 那么这个化石的重要性就不仅仅在于确定其所属类群的最起码的年代, 而且还可以确定与其相关而又无化石证据的那些类群的最起码的年代。在泥盆纪存在的 *Rhyniella praecursor* 不仅证实了弹尾虫类(Collembola)(*Rhyniella* 属于这一类群) 在那时已经出现, 而且根据我们关于昆虫各重要单系类群的系统发育关系的确切知识可以推测, 在同一时期原尾虫类(Protura)、双尾虫类(Diplura) 和外口类(Ectognatha) 昆虫也都已存在, 当然它们并非其现代后裔的这种样子。

在确定动物类群的年代时, 也必须同时考虑另外一个因素。在单系动物类群的历史中, 有两个时间是特别重要的(见图4): 一个是该类群与它的姐妹群由于共同祖先的分裂而相互分离的时间(起源年代); 另一个是这个类群的所有现生种的最后一个共同祖先种不再作为一个同源繁殖集团存在的时间(分离年代)。对于那些其现生种根据大量衍生性状的一致性有别于其他类群的物种的类群来说, 区分这两个时间是特别重要的。必须假定这些衍生性状是已经存在在最后一个共同祖先种的身上, 而在它们的后裔中不变地被遗传下来或部分被发展了, 这些性状的形成必然在上述两个时间之间。

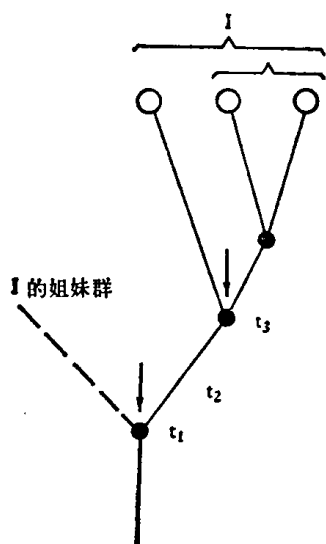


图4 关于一个动物类群的“年代”问题的三种不同含义。

- t_1 起源年代(类群 I 与其姐妹群相分离)。
- t_2 类群 I “典型”性状的首次出现。
- t_3 类群 I 所有现生种的最后一个共同祖先。

一个特定的动物类群的年代推测有三个适当的而又各不相同的含义, 其含义是: (a) 具有祖先遗传下来的衍生性状的这个类群的所有现生种的最后一个共同祖先种生活在什么时候?(关于类群分离年代的问题)。(b) 该类群与它的姐妹群在什么时间分离?(关于类群发生年代的问题)。(c) 在这两个时间之间, 物种什么时候获得能够证明它是归属于现生种所代表的那一“类型”的那些性状?

当问及关于蚤类、虱类或其他动物类群的年代时, 很难搞清问的是这三个本质不同的问题中的哪一个。问题的含混不清, 加上在系统发育中主要注意按照主观标准确定的特定“类型”或“Baupläne”的出现的习惯, 这就造成了对某些问题的无休止和无结果的争论, 这些问题是关于某些化石是否属于“爬行类”、“鸟类”、“哺乳类”或“人类”以及这些类群发生的时间。

关于动物类群的年代问题可能被置于系统学范畴之外, 但实际并非如此。上述例证表明, 回答年代问题与在特定的类群中对化石进行系统分类有着相同的意义, 而一种回答的含义则取决于所使用的分类原理。

在某种情况下，动物类群的年代对于系统发育系统学还有另外一种意义。前面曾经提到系统发育图解和等级系统是对相同内容的两种相当接近的表达形式，在作为系统树最重要的因素的时间向度上，物种或单系类群之间的系统发育关系的程度是通过它们从每个共同祖先种演化的顺序（即共祖近度）表现出来，而在等级系统中则是通过各类群阶元的从属序列来表示。通过不仅表现单系类群发生的相对顺序，而且也表现它们发生的实际时间去完善系统发育图解，是一个理所当然的目的。一个完善的系统发育图解的这种细节也可以用阶元的绝对级别表现在等级系统之中。在一个等级系统中不仅引述了单系类群的名称，而且也给它们一个特定的绝对级别（纲、目、科等等）。某些目光敏锐的学者（如Simpson, 1937）曾十分正确地认识到，一个绝对级别（例如科）被给予某一特定类群，并非普遍地意味着这个类群可以在任何特定方面与同一级别的其他任何类群相比较。只有在同一个从属序列之内，较低的级别才真正地表示出比较高的级别具有较近的系统发育关系程度。只承认这种情况不会违背系统发育系统学的基本原理，如果将阶元的绝对级别与它们的发生时间联系起来，那上述情况即使发生变化也无损于这些原理就象在地质学上不同大陆的地层顺序通过与地史的特定时期（如三叠纪、侏罗纪、白垩纪）的对应关系来进行比较一样。某些学者（如Stammer, 1961）认为，当给系统学类群规定绝对级别时必须考虑导致形态“差异”大小不一的不同演化速率，但这显然是与系统发育系统学的理论原则相违背的，也必然导致出现假系统发育系统。这一点早已被如下事实所说明，那就是两个姐妹群可能理所当然地具有演化速率完全不同的形态学进程（即从它们共同祖先的形态分离的过程），但在系统发育系统中，无论建立级别的方式如何，两个姐妹群都必须是同一个级别。

生物系统学与其他任何科学一样，不可能没有一个开展工作理论基础。系统发育系统学的理论是一个综合性的复杂思想体系，在本文中只能稍微论及，甚至在最重要的方面也只不过如此。在这个体系中始终存在有一个分立问题的逻辑顺序安排，在关键的阐述中必须注意到这个逻辑顺序。象在某些时候那样，将对回答逻辑上次要问题的评论与对关于系统发育系统原理的评论混为一谈，那是不允许的。作为一个完全彻底的系统发育系统学理论必然要对分类学家的实际工作提出某些意想不到的要求。如果这个理论在原则上已经被接受，那就不应该因为这些要求与在系统学没有理论指导时所采用的某些传统方法有抵触，而对这些要求加以拒绝或置之不理。在生物学中许多问题的回答是取决于对一个或多个物种系统发育关系的了解程度，也就是取决于一个或多个动物类群的系统发育系统的知识。因此要避免错误的结论特别重要的是，每个提出一个系统的作者应该使别人容易认识到他的系统是否符合或在多大程度上符合系统发育系统学理论所提出的要求。但即使在一个系统中这些要求都已按作者的意愿得以满足，在某些物种或物种群的实际亲缘关系上总是还有不同的观点。一个以系统发育系统作为他的工作前提的人，在必须决定从哪方面寻找更好的论据时，亦将从系统发育系统学的理论中得到所需要的标准。无论如何，在事实上意见的不同并非系统发育系统学的一个特殊的缺陷，这是在每个自然学科都普遍存在的。

在一篇短文中，即使是概要地论述系统发育系统学的广阔领域及其在系统学实际工作的全部重要的细节问题，都是不可能的。因此正在用西班牙文和英文准备一篇比较全面的并且带有文献目录的报告。在Günther(1956, 1962)的著作中曾对系统发育系统学的理

论和方法论基础进行了很好的介绍,同时还对现代系统学工作作了许多评论。Kiriakoff (1960)在最近也曾发表一篇有关生物系统学哲学基础的有价值的研究论文。

(陈宜瑜译,伍献文校)

参 考 文 献

- [1] Bigelow, R. S. Monophyletic classification and evolution. *System. Zool.*, 5, 145—46 (1956)
- [2] Blackwelder, R. A., Alexander, R. D., and Blair, W. F. The data of classification, a symposium. *System. Zool.*, 11: 49—84 (1962); [Critical review by Günther, K., in *Ber. Wiss. Biol.*, 1963]
- [3] Gregg, J. R. *The language of taxonomy. An application of symbolic logics to the study of classificatory systems.* (Columbia Univ. Press, New York, 70pp., 1954)
- [4] Günther, K. Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1939—1953. *Fortschr. Zool. (N. F.)*, 10: 33—278 (1956)
- [5] Günther, K. Die Tetrigidae von Madagaskar, mit einer Erörterung ihrer zoogeographischen Beziehungen und ihrer phylogenetischen Verwandtschaften. *Abhandl. Ber. Staatl. Mus. Tierkde Dresden*, 24: 3—56 (1959)
- [6] Günther, K. Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954—1959. *Fortschr. Zool. (N. F.)*, 14: 268—347 (1962)
- [7] Hennig, W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.* (Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 pp., 1950)
- [8] Hennig, W. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Entomol.*, 3: 1—85 (1953)
- [9] Hennig, W. Flügelgeäder und System der Dipteren, unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. *Beitr. Entomol.*, 4: 245—388 (1954)
- [10] Hennig, W. Meinungsverschiedenheiten über das System der niederen Insekten. *Zool. Anz.*, 155: 21—30 (1955)
- [11] Hennig, W. Systematik und Phylogenese. *Ber. Hundertjahrh. Deut. Entomol. Ges. (Berlin)*, 1956, 50—71 (1957)
- [12] Hennig, W. Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. *Beitr. Entomol.*, 10: 221—329 (1960)
- [13] Hennig, W. Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. *Ber. Wandervers. Deut. Entomol. (Berlin)*, 1951, 9: 29—42 (1962)
- [14] Kiriakoff, S. G. Les fondements philosophiques de la systématique biologique. *Natuurw. Tijdschr. (Chent)*, 42: 35—57 (1960)
- [15] Müller, A. H. *Der Grossablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung.* (Gustav Fischer, Jena, 50 pp., 1955)
- [16] Simpson, G. G. Supra-specific variation in nature and in classification from the view-point of paleontology. *Am. Naturalist*, 71: 236—67 (1937)
- [17] Sokal, R. R. Typology and empiricism in taxonomy. *J. Theoret. Biol.*, 3: 230—67 (1963); (Critical review by Günther, K., in *Ber. Wiss. Biol.*, 191: 70, 1963)
- [18] Stammer, H. J. Neue Wege der Insekten-systematik, *Verhandl. Intern. Kongr. Entomol., Wien*, 1950, 1: 1—7 (1961)
- [19] Takhtajan, A. *Die Evolution der Angiospermen* (Gustav Fischer, Jena, 1959)
- [20] Verheyen, R. A new classification for the non-passerine birds of the world. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 37(27): 36 pp. (1961)
- [21] Wilson, H. F., and Doner, M. H. The historical development of insect classification (Planographed by John S. Swift Co., Inc. St. Louis, Chicago, New York, Indianapolis, 1937)