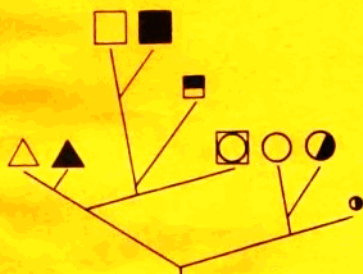


进化分支系统学和 被子植物起源

克利斯托弗 R. 希尔 彼得 R. 克伦 著
周志英 译



南京大学出版社

1989

内 容 简 介

本书是结合分支(支序)系统学研究被子植物起源的论著。第一部分评论了生物分类和系统发育重建的一些总的概念,系统和深入地论述了分支系统学的理论、学说和方法论以及进化分支系统学和方法论系统学在观点和实践方面的异同。第二部分应用进化分支系统学原理对被子植物起源作了探讨。最简约的结果支持以松柏类或蕨类植物作为被子植物的姐妹群。被子植物起源可能在石炭纪至白垩纪之间。本书可作为大专院校地质系、生物系师生和有关研究人员学习的参考资料。

进化分支系统学和被子植物起源

克利斯托弗 R. 希尔 彼得 R. 克伦著 周志炎译

南京大学出版社

江苏新华书店发行 中国科学院南京地理与湖泊研究所制印

1989年10月第1版

1989年10月第1次印刷

开本: 850×1168

1/32

印张: 3 21/32

字数: 76千字

印数: 1—1300册

ISBN 7-305-00482-0/P·32

责任编辑 黄尧棋 定价: 2.00

目 录

节要	(1)
第一节 系统发育学说的评论	
(一) 绪言	
1. 理论问题	(2)
2. 进化树 (谱系树)	(5)
3. 分类	(8)
(1) 相似性和相异性	(8)
(2) 亚类关系	(10)
(3) 简约化原则	(16)
(4) 同源和同功 (异源)	(18)
(5) 同源观点的歧异	(20)
4. 分类的进化含义	(24)
5. 比较	(26)
(1) 进化系统学	(26)
(2) 表型分类学	(28)
(3) 分支系统学	(31)
(二) 分支系统学内容的进一步阐述	
1. 异级性	(35)
2. 文字分类	(37)
3. 数值分支系统学	(37)
4. 方法论分支系统学还是进化分支系统学	(39)
5. 杂交和网状进化	(47)
6. 分支系统学的物种概念	(48)
7. 祖先	(51)

8. 祖先问题	(53)
9. 进化树	(53)
第二节 被子植物起源	
(一) 进化系统学研究的概要和讨论	
1. 原始的基本图样 (“形态型”)	(57)
2. 化石裸子植物之间的异级性现象	(58)
3. 寻找共同的原始性	(60)
4. 复系和单系; 被子植物是否是单系	(61)
5. 分离器官的地层学	(63)
(1) 有识别力的认识	(64)
(2) 异级性	(65)
(3) 被证实了的还是谬误的知识	(67)
(二) 分支系统学研究的概要	
1. 暂拟的分支系统学图解 (分支图解)	(69)
(1) 材料和方法论	(69)
(2) 解释	(84)
2. 种子植物化石的讨论	(87)
3. 被子植物是否是单系的 (事后观)	(88)
4. 达尔文之谜能否解开	(94)
参考文献	(95)
部分英汉译名对照	(109)
译后记	(112)

进化分支系统学和被子植物起源*

克利斯托弗 R. 希尔 彼得 R. 克伦 著

周志炎 译

节要 尽管有些论著继续为被子植物复系(多元)说辩解, 有的则主张其起源要早得多, 被普遍接受的被子植物系统发生的观点主张早白垩世单系(单元)起源说。在本章第一节中评论了生物分类和系统发生重建的一些总的概念。特别着重论述分支系统学以及这种学说的基础、生命力和局限性, 因为在此以前分支系统说还未和被子植物起源联系起来讨论过。第二节应用分支分析方法于现生种子植物。按照进化分支系统学(evolutionary cladistics)的说法, 有 6-7 个独特的共有性状(近裔共性)可以把被子植物联系在一起成为一个单系类群, 按照方法论分支系统学(methodological cladistics)的说法, 这种共有性状是 3 个。最简约化的结果

• 本文为 Systematics Association Special Volume No. 21, Problems of Phylogenetic Reconstruction, edited by K. A. Joysey and A.E. Friday, 1982, Academia Press, London and New York 一书中的第 10 章, 269-361 页。

支持这样一种观点：除银杏以外的松柏类 (coniferophytes) 也组成一个单系类群，并且是被子植物最相近的现存姐妹群。然而将买麻藤纲（盖子植物纲）单独作为被子植物最亲近的姐妹群，这样的分支图解也不是不简约的，因此，这些结果表明一个可能的原始形态型，应符合于在被子植物和几乎每个任何其他现生种子植物类群中所能看到种性状的一个复合物，而且被子植物起源的时间从石炭纪至白垩纪都是有可能的。因为先前提出的许多起源假说，不是把某一类就是把另一类裸子植物当作祖先，它们是彼此抵触的。对起源时间的推测同样也有很大分歧，在石炭纪和早白垩世两个极端之间争执。根据分支分析所得出的论据似乎可以调和这些假说；它还给我们提示：建立一个较粗略的假说是适当的。这种假说目前还难以预料是否一定有益。象其它推测一样，它也有待于以新化石的发现来检验。

第一节 系统发育学说的评论

（一）绪言

1、理论问题

达尔文在一世纪前说过有花植物起源是一个“令人憎恶的谜”，他触及了一个系统生物学中未曾得到解决的重大的问题(Sporne, 1971)。解开这个谜的种种尝试，主要集中于对现存被子植物进行比较，以弄清楚最原始的现存类群为首要目的，同时这种或那种观点则一直被古植物学家们用作辨认裸子植物中可能的祖先的指南。过去20年中，许多一度被

当作被子植物祖先的化石已被认为是虚夸的，或者象 *Sanmiguelia* (Tidwell 等, 1977) 等，由于只保存有限的特征性状而归属可疑 (Ash, 1976; Daghljan, 1978; Doyle, 1978)。白垩纪和第三纪的许多被子植物模样的分散器官，如叶、花粉等也被重新详细研究 (Hughes, 1976; Hickey 和 Doyle, 1977)，还有近年来对花的研究 (Dilcher, 1979)，并在确定这些器官与现存的分类单元在何种程度上真正可以比较这一方面取得了进展 (Dilcher, 1971; Doyle, 1978; Crepet, 1979)。重要的实际进展或许是 Dilcher (1979) 最近关于木兰型的花并不比茱萸花在化石中出现得早的认识。被普遍接受的观点，将早白垩世定为被子植物起源的时间，而分异主要发生在白垩纪后期和早第三纪 (Beck, 1976; Doyle, 1977, 1978; Crepet, 1979)。

虽然关于早期被子植物的知识已有这么多的新发展，对它们起源问题的主要的理论上的看法，在过去二十年里却变得极少 (Takhtajan, 1959)。就如被子植物彼此间的关系问题一样，被子植物起源问题也是一个系统发育的问题，同时它也涉及到被子植物和其它种子植物的关系这样一个广泛的问题。被子植物确切地是由哪一类或哪几类演变而来，以及怎样来确定被子植物是两个曾引起许多猜测的明显相互关联的问题 (例如 Melville, 1963; Meeuse, 1965, 1977; Krassilov, 1977; Nair, 1979)。面对这些形形色色的推测，近年来许多植物学家和古植物学家已趋向于避免提出更多的系统发生见解，而系统发生学通常也不再象过去一度那么受人重视 (Harris, 1954, 290 页; 1961, 179-180 页; Davis 和 Heywood, 1963, 32 页; Gould 和 Delevoryas, 1977, 396

页) 为数不多的系统发生图解偶或发表时(例如Chaloner和Boureau, 1967; Doyle, 1977, 图1), 也常常为了便于使人充分理解它们如何得出的而被处理得太直觉或带尝试性。正如Harris等(1974, 85页)明确指出的, 在许多这样的情况下根据相同的已发表的证据, 似乎完全有可能得出其它同样似为合理的结论。多数古植物学家由于认识到化石保存和不严密的推测两者的局限性, 转而致力于阐明具有永久性价值的客观事实。尽管如此, 某些粗略的系统发育的推测, 如: 把胚珠限定为一个包含着一个能育的大孢子的、具有珠被的大孢子囊(Smith, 1964)以及裸蕨类并非一个自然类群的认识(Banks, 1968)等仍被普遍地接受。

Harris等(1974)所提到的这些困难之所以存在, 其原因之一可能是由于很少有表达明确的分类程序的规则可用。此外, 也许是忽视了科学只有通过观察和推理积极地相互作用才可认为是有所进展, 并且人类知识的真正增长很少可被妥切地解释为不带偏见地增加新的观察这样一个单独的过程, 而这种过程是和理论上的预想和评价相脱离的 (Popper, 1959, 1972; Lakatos, 1968, 1970, 1974; Magee, 1972)。因此, 关于被子植物起源的种种猜测的出现, 我们以为是值得鼓励的。不过, 重要的、或许也是最困难的任务是如何对这些猜测进行筛选以便发现那些看来最接近于客观真实的那些观点。这样一种有理论根据的选择依次地可引导至新的而有价值的观察(如果新的实际可能性有待探究的话)和取而代之的理论。对于被子植物起源这一方面很少有所讨论就是我们编写本章的最初的推动力。尽管, 无论是在进行这一工作中那些固有的困难以及我们自己的相当不胜任, 在下文中将

是极其明显的。以上的评价本身，如果没有分类学其它一些领域在系统发育理论上的相应进展的话，似乎是消极的和吹毛求疵的。过去三十年里，无论是新的还是老的学说的方法论都趋于更加明确，而且有迹象表明，不管人们信奉有争议的分支分类学派与否，系统发生学说总的说来正向着一个较坚实的基础前进。

以下我们将从什么是进化（系统发育）树的问题开始进行评述，从它导出生物怎样进行分类的实际问题，再回过头来重新考虑进化树的重建和祖先的问题。通常，根据其最终目的可区分出三种分类法，如 Bock（1973, 1979）的分类，一般称为“进化系统学”，“表型分类学”和“分支系统学”，尽管根据区分相似性状的方法的实质，基本上有两个途径：根据全部相似性状的聚类（clustering）的进化系统学和表型分类学以及根据衍生相似性状的分支系统学。数值分类学因为涉及到包括进化系统学在内的所有学派的发展没有单独予以论述。

2、进化树（谱系树）

系统发育学的最终理想是详尽地，一如其实地重建单系的真正的进化树。树的形状（图3）暂且可以假设为具有代表终端物种（如 B、E、D）的末级分支和代表生命起源时的物种（A）的树干基部以及代表它们之间的物种（C）的分支。每一个终端的物种是由一种连续的（递进和向上发生的）成分反向地从上而下连接在一个单系的、祖先-后裔系列之内，直至基端，而树干不断分出的枝桠代表着一种不连续的（分散的、分枝发生的）成分。无论哪一种成分都不能单独地用来完整地说明进化树。假设进化完全是向上发生的，



图1 直进（向上）发生，进化的连续成分

就只有一个茎干导致一个单独的现生种（图1），如若完全是分枝发生的，那么一系列不同的物种只有一个点把它们联系起来（图2）。

倘若有从时空分布上来说材料充足、保存完整的化石记录，就可以直接了解到真正的进化树的实际形状，并从细节上验证它。然而，正如古生物学家们所普遍承认的，这样完整的检验在实际上是不可能的。达到已描述的化石种是否确实相当于“生物种”甚至比大部分已描述的现生种更为可疑 (Bremer和Wanntorp, 1979)。因此，相应物至多也只能被视为近似的、支离破碎和实用的，这迫使分类学家们不可避免地依赖于进化树可能的模样的理论性推测，如若只有目前可能

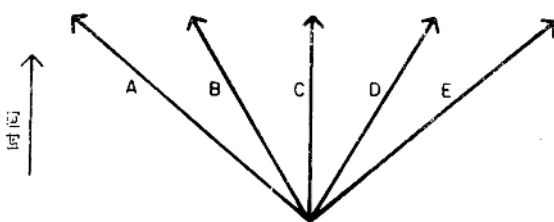


图2 分支发生，不连续（分裂）的成分

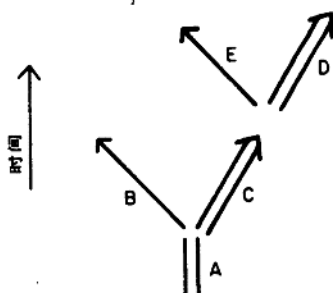


图3 进化树

双线箭头表示物种A到D直进发生的成分，而B-E的歧异表示分支发生的成分。

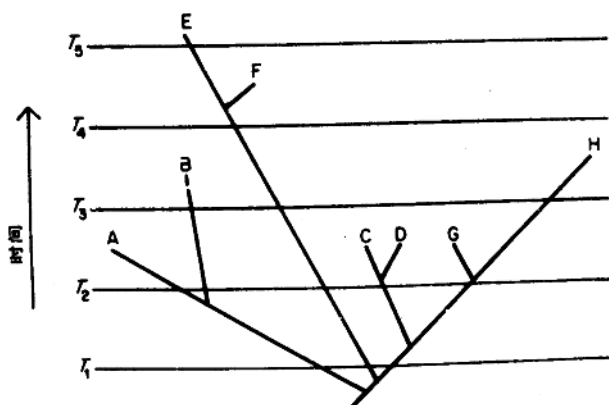


图4 假设的8个分类单元A-H的进化树，表示它们的地层关系。若在时间面 T_2 和 T_3 取化石样品且并只依据它们出现的相对时间来建立系统发生（关系），那就只能知道 $A+B+(E+F)+(C+D)+(G+H)$ 这样一个集合实体以某种方式产生 $B+(E+F)+H$ ，并在 T_5 时间面上最后产生E。为了分辨分类单元和它们的叠覆关系，除了时间以外参照性状的相似性和区别也是必须的。

得到有限的知识，而不是绝对的和所希冀的知识的话。这里涉及到许多合理的假设，例如“天津不变”的观念，假设现今生物种的概念完全适用于地质历史时期，等等。系统发育学的实际课题因此可以说是双重性的：（a）确定一种最符合于目前所有的观察的进化学说；（b）有鉴于种种固有困难，使有关的推测尽可能地明确。这些假说不可避免地是脆弱的，不过由于它们的明确性，易于遭到批评也因而可望得到增益。

图3所示的树的形式是一个反映出流行的达尔文学说的模式，和图2所示的模式不同，后者是特创论者所主张的一种模式。完全可以想象，真正的进化树不象任何一个模式并且是超乎人类目前认识的限度之外的。

3、分类

（1）相似性和相异性 在传统上，系统发育学说是建立在两个来源的证据之上的，即：分类单元的相似性及其出现的时间。然而，单单地层学（时间）的证据是几乎没有什么价值的，因为如果没有A和B彼此间相似的程度大于和它们同时的C、D、G或H这样一个概念的话，发现A化石早于B也没有什么作用（图4；Davis和Heywood, 1963, 33—34页，图2；Colless, 1967; Schaeffer等, 1972; Cracraft, 1974; Hecht, 1976）。因此，注意及此的生物分类对于系统发育学的理论有根本的重要性。

不过，如果系统发生学说都依据比较相似性，人们很可以问，为什么观点如此分歧呢？其理由可能是：尽管辨认相似性和相异性是人类最基本的一种智力功能，它仍然是很成问题的。Lombard和Bolt（1979）恰切地引用柏拉图的

“智论”（Plato's theory of knowledge）中的一句话
 “一个谨慎的人应该特别审慎地来对待相似性：相似性是一种很难捉摸的东西。”来说明这一点。就如图5和图6表示在相似性的复杂程度上差别很大的一些个体。图5的一些个体很容易分类，但在图6中的一些个体，其复杂程度与现生物可相比，对它们就有许多分类方案可以遵循，视人们所依据的观点而异。

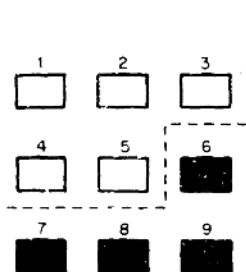


图5 9个以符号表示的个体形状和大小相同，但颜色相异

个体1—5由于彼此完全相同而易于和6—9区分。两组都是以长方形符号表示的大组中的亚组。

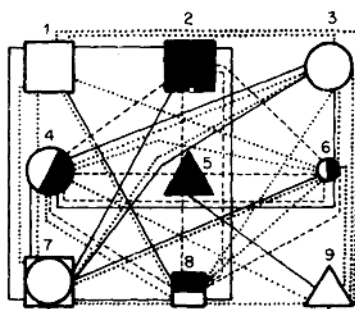


图6 9个较为复杂的个体以线相连以显示它们的相似性和相异性，构成一个极复杂的网络

为简明起见只比较3个性状：形状由实线表示；黑线由虚线表示；白色以点线表示。

(2) “亚类关系” (“sub-class relation”) 生物分类实际上究竟怎样构成的？在图6中，“客观的”、直观的比较所得出的一个复杂的网络表示各种可被观察到的特征，例如形态学(狭义)、解剖学、生物化学、染色体和DNA序列等方面的相似性。为了得到这些相似性的更明细的分辨，它们通常被排列和组合在一个类和亚类的等级系统中(此处，术语“类”和“亚类”是逻辑学的含义，和“分类单元”和“亚分类单元”这样的不受约束的生物学概念相当)。这样做，例如图7，可以从图6的错综复杂的状态中得出不同的分类等级。在这里，组合起来的相似性的亚类群已被多少象俄罗斯玩偶一样，在递进的、越来越高的一致性水平上

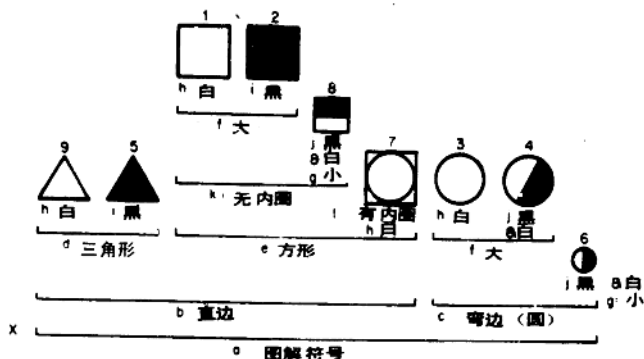


图7 图6所示个体的相似性以亚类群的等级表示

x类是一致性水平最高的，包罗了所有用来构成亚类群等级的性状a-l。图示的是可以把个体安置在某种亚类群关系里的许多等级(形式)之一。这一形式中颜色差异因对形状的加权而处于从属的位置。

一个套叠在另一个里，排列成为等级。（此处所用“一致性水平 (level of universality)”和生物学中“等级 (rank)”的含义相等）因此，可以用逻辑学家的语言把等级分类概括为在递增的一致性水平上组合起来的相似性和相异性亚类群的一种等级关系，或者较不累赘地概括为在某种程度上代表演绎逻辑学的所谓“亚类关系”（例如 Popper, 1959, 64—68, 115页）。用生物学术语来说，这种分类是一个套叠的亚分类单元群的等级系统。它是基于在递增级别上把各个体所共有的相似性和区分它们的相异性分开而建立起来的。

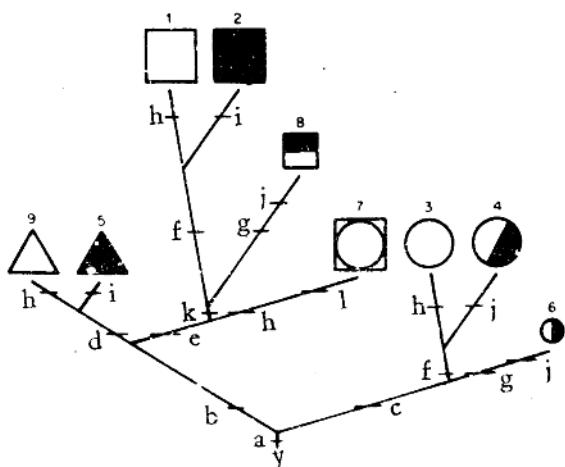


图8 以Y点为根基的树状图解，表示图7所示的等级（形式）
性状a—l 表示在各分枝上。

有两个附带的问题是根本性的，需要作进一步说明。首先，分类阶梯可以用树状图解的形式形象地表示出来，无需作任何进化的解释。图 8 就是这样来表示图 7 的，图中的线条可以设想为表示已被抽象地普通化的共同相似性的一种方法或仅是表示一如图 7 的“亚类”的图形界线，只是它们被连接起来以更形象地表示它们的叠置排列。其次，“分类”这个术语，如同用于文字形式的分类（也就是人们较为熟悉的一种形式）一样，同样也可用于这种图解。图 9—11 试图阐明这些问题并表明建立这种最简单的等级的要求：三个分类单元组合为一个单一的类和亚类（Popper, 1959, 115 页：

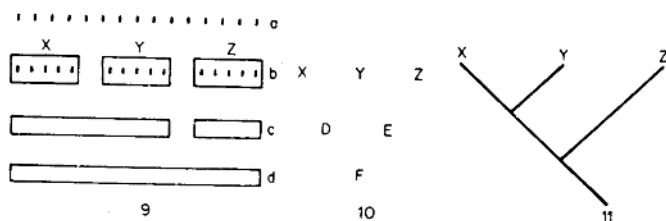


图 9—11 三种图形的对照

图 9 为设想中和个体 (a) 相关连的亚类群划分；图 10 为相应的文字分类；图 11 为一种相应的分类图解，其中的线条可被视为表示着思维抽象的方向。每一种图解都依据相同的信息，只在符号表达上不同。

a = 个体；b = 以相似性的第一级抽象水平为依据划分的个体群（等于 X、Y、Z 已命名的种）；c = 以次一级普遍性水平划分的类群（等于以 D、E 为名称的属）；d = 以普遍性程度更高的水平所作的分类（等于以 F 为名称的科）。图 11 形象地说明 X + Y 亚类怎样套叠在一个普遍性水平更大的 X + Y + Z 类之中。

Nelson, 1972)。图10是图11图解分类的文字书写形式的分类，它依次地是以图9所表示的几个个体以及它们的组合起来的相似性为基础的。各个图都表示相同的原始资料。

用实例来说明，维管植物门(Tracheophyta)是根据所有的成员个体都具有它们特有的某种结构的木质化输导细胞这样的一致的或“普遍化的”相似性而联系起来的一个大类。组合在这个大类里的亚分类单元，如盖子植物纲(或买麻藤纲)，是一个在普遍性水平上较局限的亚类，因为它的成员共有导管这种特殊型式的输导细胞，也就是说处于较不普遍化的状态。对于何者是一个特定性状的较普遍化的而不是较不普遍化的状态的了解密切地依赖于相对的一致性水平(等级)，反之亦然。在管胞+导管这样一般意义上的输导细胞比以导管为输导细胞在植物中出现更为普遍。因此，对于任何一个分类单元，判断它所具的一个性状状态在分布上普遍化程度的大小的初步方法是提高一致性的水平以进行比较。这种比较有时称为“外类群比较”(“out-group comparison”)。倘若这个性状状态只出现在这个分类单元中，它是不普遍化的(相对而言)，如若在其它分类单元中也能找到，它是相对地较普遍化的、并且是不能严格地用来限定这个分类单元的，因为这样的性状在逻辑上代表着繁冗信息(redundant information)。

按照这一方法，在现生苏铁类中，可以对 *Stangeria* 属的带羊齿型的叶是否比 *Cycas* 属的较深裂的叶形更加具有相对普遍性的问题进行考察。用提高一致性水平的方法把这两个属和苏铁类、本内苏铁类、五柱木类和具带羊齿叶的种子蕨化石作比较。在这些化石类群中，带羊齿叶型出现得比苏