

中国科学院动物研究所动物进化与系统学青年实验室系列专著之一

支序系统学概论

黄大卫

国家自然科学基金资助项目
中国科学院院长基金资助项目

中国农业出版社

中国科学院动物研究所动物进化与系统学青年实验室系列专著之一

支序系统学概论

黄大卫

国家自然科学基金资助项目
中国科学院院长基金资助项目

中国农业出版社

Contributions of
Laboratory of Systematics &
Evolutionary Biology of Animals
INSTITUTE OF ZOOLOGY
CHINESE ACADEMY OF SCIENCES

Monograph No. 1

AN INTRODUCTION TO CLADISTICS

DAWEI HUANG

CHINA AGRICULTURE PRESS

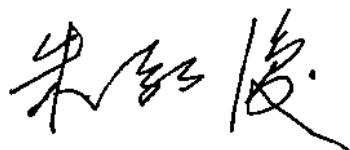
Beijing, China

序

1987年，我编著的《动物分类学理论基础》绪言中谈到：“查阅近年分类学文献，五彩缤纷，目不暇接，甚至理论深邃，非一目所可了然。倘若近代分类学工作者置若罔闻，墨守数十年前成规，未免相形见绌”。

近十年过去了，生物系统学理论有了很大发展，我国的生物系统学研究队伍也有了长足进步。我们的事业虽然遇到前所未有的困难，队伍逐渐缩小，研究经费捉襟见肘，但可喜的是一支年轻队伍正在成长起来。这支队伍是中国生物系统学事业承前启后的希望。黄大卫同志是他们中间比较优秀的代表，他是我的博士研究生，近年来在科研工作中取得了丰硕成果，从1987年到1995年八年间共发表科研论文42篇，专著两本（其中一本在中国出版、一本是英文专著并在英国出版）。现在，他又完成了这部支序系统学理论专著。看到他在短短几年内取得如此大的成绩，我感到非常高兴。这本专著的问世，对我国的支序系统学研究和系统发育研究会有很大推动作用。

长江后浪推前浪，愿我们的生物系统学事业像长江一样，奔腾万里，一往无前，愿我们的后辈奋发图强，继往开来，为中华民族做出无愧于时代的贡献。



一九九五年十二月于北京

前 言

支序系统学的出现为生物系统学的理论和方法都注入了新鲜血液。支序系统学，在 Hennig 的定义下称做系统发育系统学(phylogenetic systematics)，其核心是运用共近裔性状确定源于共同祖先的姐妹群，用姐妹群和它们的共同祖先构成单系，由单系进行归类。自从 Hennig (1950, 1966) 首先提出系统发育系统学的概念，基于进化理论的科学方法论取得了重大进展，并逐步改变了生物系统学研究的性质和程式。同时，支序系统学本身在基本理论和概念、哲学体系与方法论上也经历着一个进化和演变过程。支序系统学派中生派，新观点、新争论层出不穷。派内各派之争愈演愈烈，各执门户之见，不拘一格。正是这种派中之派的争论有力地推动了支序系统学的进化和完善。支序系统学已不再是曲高和寡之说，新一代理论家不断涌现，为支序系统学的发展带来了生机。

支序系统学研究种级分类单元或更高级分类单元之间的系谱关系格局，寻求分类单元之间的共同祖先关系，然后将这种关系以一种大家习惯的等级系统表达出来。支序系统学严格地将分类建立在反映分类单元间系谱关系的系统发育之上，并有相应的一套方法来保证科学地推断这种系统发育关系。支序系统学在探讨系谱关系格局的理论和实践两方面对生物系统学做出了重大贡献。

由于支序系统学无论推断系统发育关系还是分类的方法都是比较严格的，所以它的研究方法与结果是透明的，具有高度的可重复性和可比性。使用支序系统学方法进行的研究工作，其取材方法、分析步骤、研究结果等等，不管对与错，都能被任何科学家用同样的素材、以同样的方法进行重复。支序系统学理论和方法决不因人而异，它的分析手段、工作程式和分类结果不依赖于一些特殊而神秘的、只有专家才能理解的知识，更不依赖于研究者的主观意见。有些人自称使用了支序系统学方法和原理，但常常自觉不自觉地使用经验和直觉，特别是在确定性状的演化极向上表现得尤为突出。这种现象只是这些研究者本身的问题，而不是支序系统学的问题。

支序系统学研究分类单元之间的系谱关系，并用严格的科学方法来保证它能真正反映分类单元的进化关系格局。因此，支序系统学研究的系统发育能够作为其它与进化有关的研究的解释性模板。支序系统学既能用于研究性状的分布来揭示分类单元间的进化关系，它所产生的系统发育关系作为比较分析的模板，也能用于研究与这些分类单元的进化历史密切相关的区域进化历史(生物地理学)、寄主(或者寄生物)进化历史(协同进化)、DNA 和蛋白质进化历史(分子进化)，以及用于研究各种进化过程的机理。所以说，支序系统学成为比较生物学的核心，在生物地理学、生态学、进化论等学科和生物系统学之间架起了一座前所未有的桥梁。

1986 年我开始从师朱弘复教授、廖定熹教授攻读博士研究生的时候,对研究系统发育的有关理论和方法开始发生了较大的兴趣。朱弘复教授对我给予了很多指导和教诲。那个时候,国内有关支序系统学的介绍还很少,仅有周明镇教授等编译的《支序系统学译文集》可供参考。而且由于对支序系统学在许多问题上还有争论,一些新观点、新技术和新动向没有及时介绍给国内的生物系统学工作者。1989 年,南开大学郑乐怡教授敦促我们研究所的年青人在国内一些杂志上介绍一些支序系统学的方法和进展,可惜由于当时我自己还没有真正地弄懂,特别是没有太多的实践经验,许多东西仅仅停留在表面的理解上,没有在实践中进行检验,所以没有能力做这方面的工作。

近五年来,国内许多从事生物系统学研究的科学工作者纷纷开始运用支序系统学方法研究有关类群的系统发育和建立自然分类,取得了很大进展。我本人也将支序系统学的原理和方法应用于金小蜂科的研究,同时注意国内外的最新进展,在支序系统学的外群分析、计算机程序的应用方面都做了一些研究。随着经验和资料的积累,我意识到具备了编写一本有关支序系统学专著的基本条件,1993 年开始着手编写这本书。经过两年的艰苦工作,今天总算能向前辈们交上一份答卷,以报答恩师们对我的培养和教育。希望此书的出版能对我国生物系统学的发展做出一些贡献。

在编写本书的过程中,我发现最大的困难是处理那些专门的术语和概念。特别是一些国际上长期争论而不决的那些概念,如性状的定义和与性状有关的那些概念。加上国内对一些术语有不同的译法,更增添了许多困难。本书在编写过程中,因为术语概念的改变(或者是译法的变化),进行了多次修改。尽管如此,在概念术语的统一上可能还会有一些问题,虽然我曾经就一些术语与专家们进行过探讨,但几乎很难形成统一的意见。希望今后与大家进行更广泛的交流与讨论。

我非常感谢导师朱弘复教授、廖定熹教授、郑乐怡教授对我的教育和指导,感谢中国科学院院士陈宜瑜教授的鼓励和鞭策。在本书编写过程中,我曾在中国科学院研究生院连续三年讲授了支序系统学的原理与方法,感谢研究生们就有关问题和我进行的热烈讨论和交流。1995 年动物进化与系统学青年实验室成立以来,我们开展了积极的学术交流活动,有关的理论问题也曾在各种学术活动中与我的同事们进行了研讨,我非常感谢他们对我的帮助。本书得到朱弘复教授、郑乐怡教授的审阅,提出了宝贵的批评和建议,我的研究生肖晖同志也对文稿进行了仔细校对,在此深表谢意。本书的完成,得到国家自然科学基金优秀中青年专项基金 39421002 和面上基金 39270114 以及中国科学院院长基金项目的支持,我非常感谢有关方面的大力支持。

我期待着大家对本书提出宝贵的意见,让我们携起手来,为我国的生物系统学的发展做出新的贡献。

黄 大 卫

1995 年 12 月于北京

目 录

序

前言

1. 生物系统学概述.....	1
1.1 生物系统学定义和研究范畴.....	1
1.1.1 生物系统学的定义.....	1
1.1.2 生物系统学的研究范畴.....	2
1.1.3 生物系统学的科学意义.....	4
1.2 动物系统学的发展历史.....	5
1.2.1 林奈前期.....	5
1.2.2 林奈时期.....	6
1.2.3 达尔文时期.....	7
1.2.4 新系统学时期.....	7
1.2.5 现代生物系统学.....	8
1.2.5.1 进化系统学.....	8
1.2.5.2 数值分类学.....	9
1.2.5.3 支序系统学.....	10
1.3 生物系统学在生物学发展史上的作用.....	11
1.3.1 理论生物学方面.....	11
1.3.2 应用生物学方面.....	11
1.3.3 对其它生物学分支学科的贡献.....	12
1.4 挑战与未来.....	12
1.4.1 关于物种的鉴定和分类.....	12
1.4.2 关于物种相互关系的研究.....	13
1.4.3 未来与机遇.....	13
2. 支序系统学基本概念与术语.....	15
2.1 支序系统学对生物系统学的贡献.....	16
2.2 支序系统学的基本概念和术语.....	18
2.2.1 关于分类的术语.....	18
2.2.1.1 分类.....	18

2.2.1.2 自然分类	18
2.2.1.3 人为分类	19
2.2.1.4 安排	19
2.2.1.5 等级系统和阶元	19
2.2.2 关于分类类群的术语	20
2.2.2.1 分类单元	20
2.2.2.2 自然分类单元和人为分类单元	21
2.2.2.3 单系群、并系群和多系群	21
2.2.2.4 祖先分类单元	24
2.2.2.5 分支	25
2.2.2.6 内群和外群	25
2.2.2.7 姐妹群	25
2.2.3 描述分类单元相互关系的术语	27
2.2.3.1 关系	27
2.2.3.2 支序图	27
2.2.3.2.1 有关支序图的术语	28
2.2.3.2.2 有关支序图的类型	29
2.2.3.3 系统发育树	29
2.2.3.4 套嵌框图	30
2.2.4 与性状有关的术语	30
2.2.4.1 性状	30
2.2.4.1.1 近祖性状和共近祖性状	31
2.2.4.1.2 近裔性状和共近裔性状	32
2.2.4.1.3 自近裔性状	32
2.2.4.1.4 同源性状和非同源性状	33
2.2.4.2 性状演变系列	33
2.2.4.3 性状论证与性状优化	35
2.2.4.4 性状编码和性状数据矩阵	35
2.2.5 与推断方法有关的术语	36
2.2.5.1 支序图的优化	36
2.2.5.2 简约法	36
2.2.5.3 同等简约的支序图	36
2.2.5.4 合意分析	36
2.2.5.5 支序图的长度	36
3. 选取研究对象与性状分析	37
3.1 选取研究对象(内群)	37
3.2 性状分析	39
3.2.1 选择和描述性状	40

3.2.2 性状论证	41
3.2.2.1 外群分析	41
3.2.2.1.1 如何选择外群	42
3.2.2.1.2 外群分析的具体方法	46
3.2.2.2 个体发育	56
3.2.2.2.1 个体发育与系统发育	56
3.2.2.2.2 利用个体发育信息推断系统发育的两种途径	56
3.2.2.2.3 关于个体发育方法的争论	59
3.2.3 性状编码	62
3.2.3.1 性状演变系列的类型	62
3.2.3.1.1 二性状演变系列	62
3.2.3.1.2 多性状演变系列	63
3.2.4 性状优化	70
3.2.5 性状权衡	71
4. 建立与优化支序图的技术	73
4.1 建立支序图的几种经典方法	73
4.1.1 Hennig 论证	73
4.1.2 包含 / 排除规则	75
4.1.3 Wagner 算法	78
4.1.3.1 Wagner 算法中特定的术语	78
4.1.3.2 Wagner 算法的具体步骤	80
4.2 建立优化支序图的标准	84
4.2.1 简约法	85
4.2.1.1 Wagner 简约法	87
4.2.1.2 Fitch 简约法	91
4.2.1.3 Dollo 简约法	94
4.2.1.4 Camin-Sokal 简约法	96
4.2.1.5 多态现象简约法	97
4.2.2 相容法	101
4.3 处理祖先性状含糊性的辅助标准	101
4.3.1 寻找最简约的重建集	104
4.3.2 ACCTRAN 辅助标准	105
4.3.3 DELTRAN 辅助标准	106
4.4 寻找最简约的支序图的最新技术	111
4.4.1 精确的算法	111
4.4.1.1 彻底搜索	111
4.4.1.2 分枝界限搜索	112
4.4.2 启发式搜索	113
4.4.2.1 加入顺序	113

4.4.2.2 分支互换	115
4.4.2.2.1 最近邻居互换	115
4.4.2.2.2 亚支序图修剪与嫁接	116
4.4.2.2.3 二分支序图与重联	118
5. 支序图的比较	121
5.1 支序图的量度	121
5.1.1 支序图的长度	122
5.1.2 一致性指数	123
5.1.3 F-比	131
5.2 合意支序图技术	134
5.2.1 严格合意支序图	135
5.2.2 Adams 合意支序图	138
5.2.3 多数合意支序图	140
5.2.4 Nelson 合意支序图	141
6. 根据系统发育关系建立自然分类	145
6.1 一个分类的表述形式	146
6.1.1 林奈等级系统	146
6.1.2 数字前缀系统	146
6.1.3 缩进与附属系统	147
6.2 根据系统发育关系建立自然分类的方法	148
6.2.1 Hennig 的同等级别法	149
6.2.2 采用一套约定建立分类	150
6.3 修改一个现行的分类	155
6.3.1 一个分类到分类分支图解的转换	156
6.3.1.1 只能转换成一个分类树的分类	156
6.3.1.2 能转换成多个分类树的分类	157
6.3.2 判别系统发育与分类逻辑一致的方法: 逻辑一致	158
6.3.2.1 分类树衍生物方法	158
6.3.2.2 套嵌框图法	159
索引	161
中英文名词对照	165
参考文献	169

1. 生物系统学概述

支序系统学是生物系统学中一个年轻而有活力的学术流派。对生物系统学较全面的了解,有助于我们对支序系统学的贡献、意义和作用的深入认识,有助于我们对支序系统学的基本原理和方法的理解和掌握。因此,在第一章中,我们首先对生物系统学进行扼要的概述。

万事开头难。特别是面对复杂的问题,我们需要认真思考、反复琢磨,从一团团乱麻中理出一些头绪来。对任何复杂的问题,如果缺少有序的研究基础,就不可能取得重大进展。众所周知,生物系统是自然界最复杂的系统。无论从分子到生物圈任何一个层次水平,都充满了悬念和难题。研究这样一个复杂系统,需要对五彩缤纷的生物现象进行深层的认知,而这种认知则首先基于对千姿百态的生物物种的有序研究,即对生物物种进行调查、鉴别、命名、归类、描述并探索它们之间的相互关系和历史渊源。生物系统学就是生物学中专门进行这方面研究的学科。因此说,生物系统学是生物学最基础的支撑学科之一,是生物学研究智慧的开端。那么,什么是生物系统学的科学定义?生物系统学的研究范畴又是什么?它在生物学发展的历史上起过什么作用?它的未来又将怎样?下面我们将逐一讨论这些问题。

1.1 生物系统学定义和研究范畴

1.1.1 生物系统学的定义

生物系统学(systematics or biosystematics)源于拉丁化的希腊字 systema,由早期著名的瑞典自然学家林奈(Linnaeus)应用于分类系统。Simpson (1961:7)给生物系统学定义如下:"Systematics is the scientific study of the kinds and diversity of organisms and of any and all relationships among them."由于"多样性"一词已经有了多种多样种类的含义,所以我们可以从Simpson的定义中总结出两个核心:一个是生物种类的多样性,另一个是生物之间各种关系的多样性。从生物系统学的任务和研究范畴上看,它所研究和探讨的始终是与物种相关的问题。所谓与物种相关,既包括种下分类单元,也包括种上分类单元。关于种下分类单元,我们可以从下面两方面考虑:(1)从概念上讲,种下分类单元属于种级阶元(species category);(2)从研究手段上看,虽然关于种下分类单元的研究常常被认为是种群遗传学家的工作,但生物系统学家的工作对种下分类单元的研究仍然起着十分重要的作用。

用。关于种上分类单元，首先是它们都由物种组成，其次它们反映的是物种之间系谱关系格局（自然分类）或者表面相似关系格局（人为分类）。所以我们不妨这样为生物系统学下定义：生物系统学是关于生物物种多样性及物种间相互关系的科学。从这个定义中我们看到，生物系统学具有一个内核即“物种”，两个外延即“多样性”与“相互关系”。换句话说，生物系统学研究的对象是物种以及与物种相关的分类单元，它的研究内容涉及物种的多样性和物种间的相互关系。我们如果接受上面的定义，则生物系统学的研究范畴就明确了。

1.1.2 生物系统学的研究范畴

现在我们用图解方式来阐明生物系统学的研究范畴（图 1-1）。在图 1-1 中，我们以圆角矩形框代表生物系统学的取材；矩形框代表生物系统学的分析研究步骤；圆形框代表生物系统学的核心；四方形框代表生物系统学的几个阶段性结果；椭圆形框代表物种之间的现行关系网。由图 1-1 可见，生物系统学的研究取材于：(1) 已有的标本（特别是模式标本）；(2) 已有资料（物种的原始描述、后来描述、检索表、地理分布记录、生物学特性等）；(3) 任何我们未知的、对分类学而言是新的材料（新分类单元、新寄主记录、新分布记录、新生物学资料等）。

生物系统学的分析研究步骤有 5 个：(1) 物种的鉴定；(2) 物种的安排即建立分类 I（见后述）；(3) 物种之间系统发育关系的推断；(4) 根据系统发育推断结果建立自然分类；(5) 比较分类 I 与分类 II（见后述）。生物系统学家根据取材的类型、大小和范围，比较、分析标本的相似性和相异性，通过参考已有的分类资料和检视模式标本，鉴定他的研究对象，确定他所研究的标本是属于一个已知种还是一个新种，然后将其安排到一个分类中去（分类 I）。这也是传统意义上生物分类学的研究范畴。过去，甚至现在绝大多数分类学家只依靠经验和直觉将物种安排到一个分类系统中。由于生物物种是如此丰富，生物系统学家在这一方面的工作异常繁重。仅在这个意义上讲，一个好的生物系统学家（分类学家）能提供一个条理清楚、层次分明、描述严谨、好学易用的分类，而一个不称职的分类学家则不可能做到这一点，这些人的研究结果往往仍然给人一种混乱的感觉。生物系统学的另一个重要的研究步骤是推断研究对象的系统发育关系，然后根据这个推断结果建立起一个合乎系统发育关系的分类（分类 II）。由于分类 II 所产生的途径完全不同于分类 I（理由见下一段），生物系统学家有必要比较二者之间的异同，发现由经验和直觉导致的错误信息，这就引出生物系统学研究的第五个步骤。

生物系统学的阶段研究结果有三个，一个是系统发育树，另两个是分类 I 与分类 II。分类 I 不同于分类 II，主要在于二者的来源不同。分类 I 是分类学家对他所研究的物种进行的一种安排，这种安排主要根据他的经验和直觉而做出的；分类 II 则是将系统发育分析的结果转变为一种更直观、便于使用的等级系统，它反映了所包括的物种之间的血缘关系或称系谱关系。分类 I 和分类 II 在某些情况下可能比较接近或者完全一致，这时分类 I 的结果是非常理想的；但在很多情况下，分类 I 与分类 II 之间的差距很大。分类 II 符合生物物种的系统发育关系，是自然分类；分类 I 则可能与自然分类吻合，是自然分类；也可能与自然分类相差很大，是人为分类。

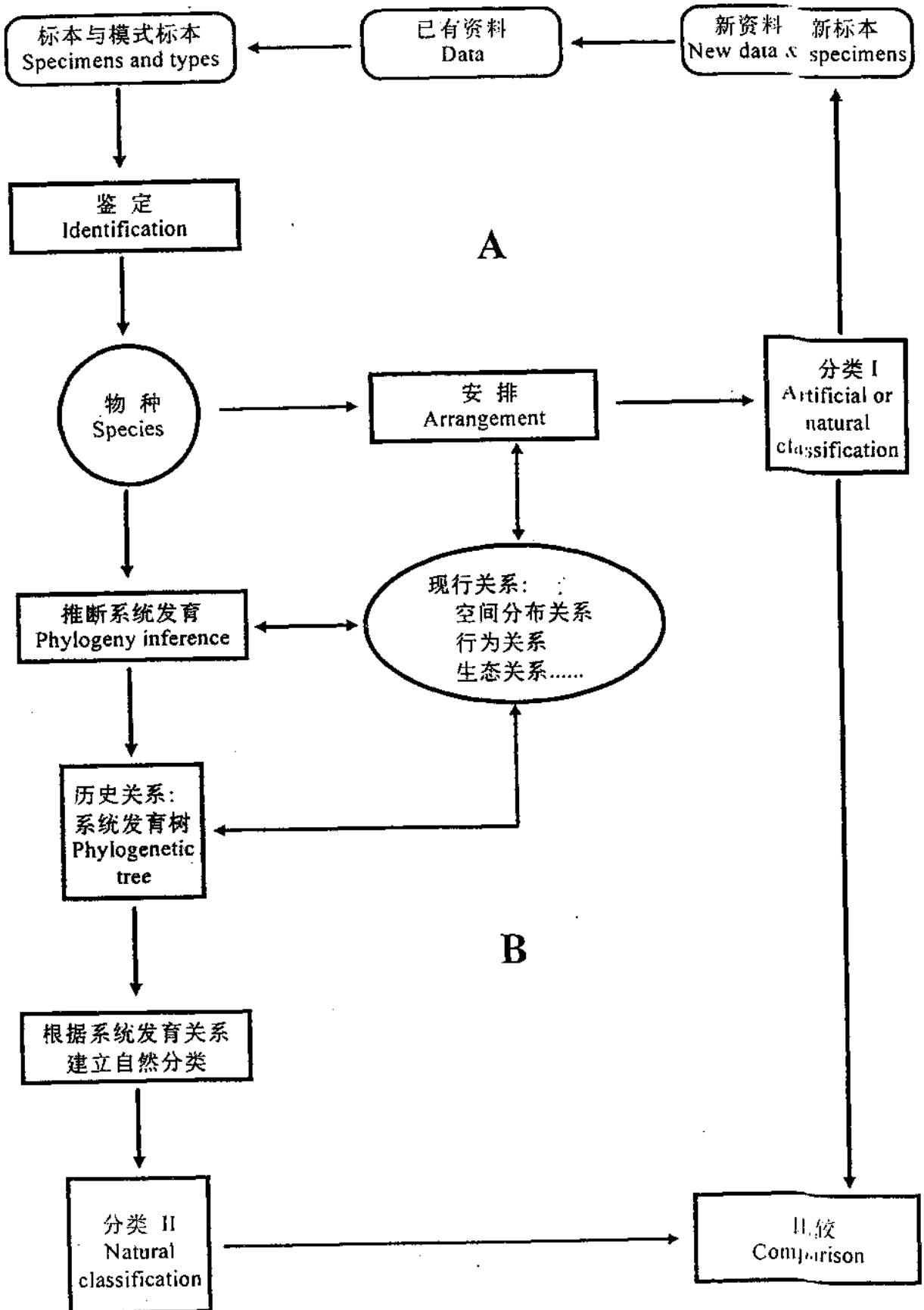


图 1-1 生物系统学的研究范畴

物种之间的现行关系网涵盖面很广，任何可以对生物系统学产生影响的关系”都可以包容在这个网中。例如，物种的空间分布关系，栖息地关系，行为关系，食物链关系，寄主与寄生物关系等等。也正是由于这个关系网的存在，生物系统学才与生物学的其它分支学科产生相互依赖、相互促进的密切关系。也正是由于这个关系网的存在，生物系统学对其它生物学科分支学科的支撑跃上一个更高、更新的层次。现行关系网与历史关系不是孤立的，它们之间有十分密切的联系。生物系统学家可以从现行关系网中提取很多信息，帮助推断生物类群间的历史关系。从历史关系的研究结果中，也可以推测相关类群的其它生物学关系。

从图 1-1 看出，在物种（生物系统学的核心）和分类以上的部分构成传统意义上的生物分类学，它们以下的部分则研究物种之间各种历史的和现行的相互关系。尽管生物分类学与生物系统学在定义与研究范畴上都有很大重叠，为了突出生物系统学研究物种之间各种相互关系这方面的内容，作者主张使用系统学，而在这个意义上避免使用分类学。

1.1.3 生物系统学的科学意义

1. 生物系统学是研究物种多样性的科学。

生物多样性是一个涉及基因、物种和生态系统的涵盖非常广泛的概念。生物系统学仅在物种水平上研究生物多样性。它用一种更易掌握和表述的形式（生物等级系统 biotic hierarchy）表达与物种相关的生物多样性的知识。生物系统学以物种和与物种相关的分类单元为对象，研究生物形式、结构与功能多样性。在物种水平上对生物多样性的研究，即生物系统学为在基因和生态水平上的生物多样性研究提供有序的研究基础。

至今已经命名并描述的各类生物约 180 万种，但这一数字远不能表达生物物种多样性。从不同的角度，许多科学家估计地球上的生物物种的总数在 500 - 3000 万之间。因此，已知的物种与未知的物种在数量上的比例大约是 1:3 至 1:15，完成生物的编目是一个遥远的目标。甚至有人说，这个目标可能永远也实现不了。每年有大量的新物种被发现、命名和描述，但与实际的情况仍然相去甚远。在很多情况下，生物系统学家为生物学其它领域提供的有序研究远不能适应这些学科的要求。随着工业和经济的发展，人类曾经或者正在（特别是在许多发展中国家）肆意滥用人类赖以生存的、有限的生物资源。人类这种没有节制的活动加速了生物资源的衰竭和生物物种的灭绝速度。由于我们对生物物种的有限认识和物种灭绝的可怕趋势，在物种水平上对生物多样性的研究即生物系统学在分类方面的任务更加繁重，继续深入开展这方面的研究则显得更为迫切。在物种水平上进行生物多样性的研究首先是对物种命名、描述，确定它们各自在生物界的地位，建立符合自然规律的分类等级系统并编制方便简洁的检索表。这一内容也是传统概念上分类学 (taxonomy) 的研究范畴，即关于生物分类的理论与实践。

2. 生物系统学是研究物种相互关系的科学。

生物系统学既然是生物学其它分支学科的基础，除了对生物物种分类的基本任务之外，它更致力于研究物种间的相互关系。也就是说，生物系统学对物种之间的历史关系和现行关系颇为关注。所谓物种间的历史关系，指物种在漫长的历史长河中进化而来的系谱

关系,具有广义的系统发育关系之意。生物系统学对物种建立的分类系统力图能反映这些物种之间的血缘关系,将这种血缘关系以各种科学的方式表现出来。在对物种的这种历史关系的研究中,分子生物学家同生物系统学家一道从不同的角度破译生物进化的密码,追寻物种发生发展的历史轨迹,试图重建物种的自然历史。所谓现行关系,则指生物物种之间性状分布的异同规律(性状分布格局)、现代空间分布格局、物种在行为、生态学方面的广泛联系,这方面包括广义的生物物种之间所有的生物学关系。关于物种之间这种现行关系的研究,为生物系统学家与行为学家、生态学家、生理学家、地理学家等学科的科学家人联手研究提供了广阔的领域。

这里讲生物系统学是研究物种相互关系的科学,并不意味着忽视种下分类单元之间的关系。相反,生物系统学家对种内不同亚种、不同种群之间的相互关系同样给予高度的重视,试图从形态差异、功能适应、结构特点、分布格局探讨它们的自然历史和进化趋势。

3. 生物系统学是在物种水平上探索生物系统复杂性的科学。

众所周知,生物系统是自然界最复杂的系统。从普通的概念和认知上讲,生物系统是复杂而难理解的,绝大多数情况下无法用定量的方法进行研究。从多样性的角度看,在基因、物种和生态系统不同的层次上,多样性的形式、结构和功能甚为复杂。在信息含量、信息表达和信息交流的意义上,生物系统仍然是复杂的。生物系统具有久远而深奥的历史渊源、无穷无尽的形态变化、频繁多样的动态过程。归根结底,研究如此复杂的系统,首先需要生物系统学家开那个难开的头,为其它分支学科提供关于这貌似无序的复杂巨系统的有序研究结果。

我们已经讨论了生物系统学的定义和生物系统学的研究范畴,现在简要地回顾生物系统学的发展历史。因作者对动物学了解的较多一些,所以本书下一节以动物系统学为主。

1.2 动物系统学的发展历史

Simpson (1961) 对分类历史及其概念的发展进行了极有价值的探讨, Mayr (1982) 对动物系统学发展的各个历史阶段作了详尽的描述。这里只扼要介绍动物系统学的发展历史。文中所划分的动物系统学历史发展时期,只是为了叙述方便,它们之间没有截然不同的断面。这一点需要注意。

自从有了人类以来,五彩缤纷的生物界就始终吸引着人们。认识自然、改造自然的要求,首先需要人类了解人类赖以生存的动物、植物。我们将动物系统学的历史分为下面几个主要时期。

1.2.1 林奈前期

公元前古希腊的 Aristotle (384-322 B.C.) 是大家公认的生物分类学之父。他在古希腊的勒斯波斯岛 (Lesbos) 居住多年,在那儿一直从事动物学研究,尤其是海洋生物,不仅研究

形态,而且注重胚胎、栖境及生态。他主张对动物的分类应考虑所有的属性,认为动物可能因生活方式、行为、栖境不同而具有不同的性状。他的研究范围涉及鸟、鱼、鲸及昆虫等多类动物。在昆虫分类方面,他把昆虫分为具颚类 (mandibulate) 及吸吮类 (haustellate),有翅类和无翅类。他建立了鞘翅目、双翅目等,这些分类单元沿用至今。他建立了许多复合阶元 (collective categories) 如属,为此使用了一些区别性状 (differentiating characters),如有血与无血,两只足与四只足,有毛与有皮,有外壳与无外壳等等。所有这些与他之前的分类学家如古希腊的 Hippocrates (460-377 B.C.) 相比取得了巨大进步。在这之后 2000 年里, Aristotle 的思想和方法在动物分类学中占据主导地位。然而,他没有采用有序的,完全连续的动物分类系统。Aristotle 之后近 2000 年里,人类对动物及其自然历史的研究没有取得重大进展,动物分类学家对分类学的概念也贡献甚微。动物知识往往被用于说教而不是作为科学。到了公元十六世纪中叶,由于 William Turner (1508-1568)、Pierre Belon (1517-1564) 和 Guillaume Rondelet (1507-1566) 的研究,动物的分类书籍大量涌现,动物分类的知识得以发展。但所涉及的动物类群主要是水生生物等。

1.2.2 林奈时期

有时人们称林奈 (Carolus Linnaeus, 1707-1778) 为分类学之父,他为生物分类学的发展做出了巨大贡献。他坚持通过逻辑区分的向下分类的原则。向下分类是通过二分法先把很大的类群分成两个亚类群,再将这些亚类群分为更小的类群;如有必要的话,用这种方法一直分下去。如将动物分为有血动物和无血动物,有血动物又分为有毛动物和无毛动物等等。到 18 世纪末这一原理在分类学中一直占主导地位。林奈的思想是实质分类学家 (essentialist) 的思想,认为物种是固定不变的模式反映。林奈对分类学的最重要的贡献是发明了双名法,双名法使生物分类及命名有了一个统一而且简单的标准,使生物分类避免了走向混乱。1735 年林奈在《自然系统》第一版中建立了双名法 (Nomenclatura Binomina)。1758 年,林奈在《自然系统》第十版中自始至终用双名法命名动物。双名法的建立,为物种学名的记录、引用和有关物种信息的快速而准确的存取提供了科学方法。林奈比较详细的检索表,简洁的鉴别系统,同物异名录的标准化,均加速了生物分类学的进程。林奈在动物分类学方面的工作虽不及在植物分类学方面的贡献,但也做了不少开创性的工作。他根据动物的心脏、血液、呼吸器官、感觉器官、皮肤及生殖方式等不同性状,把动物界分成六个纲:哺乳纲、鸟纲、两栖纲、鱼纲、昆虫纲和蠕虫纲。林奈对昆虫的分类至今大多数仍可接受,但对鸟、两栖类及一些低等脊椎动物的分类则不如他之前的一些分类学家。林奈主张在分类过程中,既要注意外部形态性状,也要注意内部结构与生殖发育等方面的性状。

与林奈同期的法国科学家 G.L. Buffon (1707-1788) 虽然不是一个生物系统学家,对于分类及高一阶元阶元兴趣甚微,但他在某些生物学概念方面的贡献对生物系统学产生了深远影响。首先, Buffon 用生殖隔离而不是形态差异作为鉴别物种的标准,制定了生物物种概念,对生物系统学的理论与实践都具有重要作用。其次, Buffon 强调性状的生物学解释

并主张利用尽可能多的性状，为生物系统学在方法上的拓宽和发展，以及生物系统学与生物学其它分支学科的交流奠定了基础。

到十八世纪中叶，生物系统学家逐渐认识了通过逻辑区分向下分类的缺点。这种向下分类的方法实际上仅仅是鉴定方法，它的结果是根据生物系统学家的意愿对所研究的物种做出的一种安排，而不是一个自然分类。它给出的安排完全依靠分类学家所采用的不同性状的调用顺序，具明显的人为性质。改变这种顺序，就极有可能产生新的安排。向下分类很难将大的类群排序。生物系统学家认识到向下分类的缺陷，逐步采纳与之不同的向上分类法。这一方法先通过检视有关类群挑出种的集合，这种集合可以是种团或属；再将这些集合（下级分类单元）组合形成较高级的分类单元，然后将这些不同级别的分类单元组成一个完整的等级系统。这种方法实际上是将相似的物种组合起来，同时区分开不同组合，并把不同层次上的这种组合安排到一个等级系统中去。植物学家 Michel Adanson (1727-1806) 系统地应用了这一向上分类的方法 (*Les familles naturelles des plantes*, 1763)，这一方法也被林奈以后的动物学家所接受。

林奈时期，分类学具有下面几个特点：(1) 从方法上实现了向下分类到向上分类的转变；(2) 建立了双名法，而且分类的等级系统逐步完善；(3) 分类学家逐步向专门化发展，越来越多的分类学家成为单一类群的专家；(4) 物种概念以“不变论”占主导地位。虽然法国生物学家拉马克于 1908 年在《动物哲学》一书中对物种不变的观点提出了挑战，并提出了进化的思想，但最终没有获得多数人的支持。

1.2.3 达尔文时期

达尔文 (1809-1882) 于 1859 年《物种起源》，提出了生物进化论。根据达尔文的进化理论，属于同一种上分类单元的物种，起源于共同的祖先，是同一祖先的共同后裔；而属于不同的种上分类单元的物种，由于来自不同的祖先，它们之间相似之处就少得多。达尔文的物种起源为生物系统学家组建分类提供了明确标准，即物种之间的血缘关系、系谱关系。在物种起源发表后的 50 年间，生物系统学家致力于根据共同后裔的分类，为这些共同后裔寻找祖先，重建系统发育树也成为生物系统学家的一个重要任务。这种努力在比较系统学、比较形态学及比较胚胎学的领域中取得了可喜的成绩。十九世纪末，生物系统学家从事的工作包括描述、鉴别和命名物种，并把它们安排到分类等级系统中去。在这个期间，少数分类学家由于建立了许多同物异名并频繁地、不负责任地拆分分类单元，建立了一些混乱的分类。

1.2.4 新系统学时期

由于进化的物种概念的冲击，关于物种的教条主义的模式概念已经失效。尽管这样，为了方便起见，分类学家在分类的具体形式上一直以实质分类学（模式学）的方式把物种作为不变的单位。但与以前不同的是，将属于同一物种的来自不同分布区域的种群进行比