

化石数据在生物分类学中的作用

张 弥 曼 周 明 镇

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

内 容 提 要

从生物分类学的研究历史来探讨化石在分类学中地位的变化, 以及这种变化和思想观念更新的关系。用脊椎动物高级类群关系的变化作例子, 说明化石类群在动物系统发育研究中的作用。

关键词 化石 生物分类学

化石是古生物学研究的主要对象。分类学是“系统分类学”的通俗叫法, 是古生物学(以及今生物学)最基础的分支学科。古生物学的许多有关学科及分支学科(如进化理论、历史生物地理学、古生态学、古生物地层学等)都是建筑在分类学的基础上, 它们的研究成果的可靠性, 则在很大程度上取决于分类学的研究程度。

化石在分类学中的作用, 似乎应该是不言而喻的。但人们对化石在分类学中的作用的认知有过多次变化, 每一次变化都反映了思想观念的更新。

达尔文提出进化论之前, 人们没有看到生物界各类群之间的联系, 也没有看到化石和现代生物之间的联系。根据现代生物的特征, 可以把它们列入一个等级系统, 林奈的“自然系统”代表了当时的分类学认识, 化石在当时的分类系统中是没有地位的。

拉马克是最早将绝灭的化石种类与现生物种纳入同一分类系统的。自达尔文提出进化论以来, 人们认识到, 生命曾经历了漫长的历史, 化石则是了解这一历史过程的重要信息来源。人们开始热衷于研究起源, 寻找祖先类型的化石和过渡类型即所谓的“缺环”(missing link), 化石被看作复原系统发育史(phylogeny)的重要成分。美国古脊椎动物学家 Simpson (1961) 说: “化石为进化的分类提供了坚实的基础”。离开了化石, 得出的结论就没有充分的依据。

德国昆虫学家 Hennig (1950, 1966) 将区别类群间相似性的注意重心, 由传统分类学上使用的“总体相似性”转向“离征”, 总体相似性(overall similarity)是指包括从来自同一祖先的共同特征——祖征(plesiomorphy)和离征(apomorphy), 离征是指后裔所有的特征。Hennig 提出了用共有离征(synapomorphy)来判别亲缘关系, 首次从共祖近度(recency of common ancestry)的角度给亲缘关系下了严格定义, 并用二分式分支图来表示亲缘关系, 使分类学转移到具有较严格的逻辑推理的基础上来。同时, 他也批评了进化论者过分强调化石在分类学中的作用的看法, 他认为化石在判定性状进化方向时是有用的, 也可以帮助发现趋同(convergence), 例如通过发现不具有现生类群中趋同性状的近祖分类单元(plesiomorphic taxa)来判断性状的极性(polarity), 但 Hennig 时常强调, 化石总是没有现生生物那样保存

得完整，所以在阐明系统关系中就不那么有用。后来他又认为，化石可以归入导向现生类群（或称冠群——crown group，终端类元——terminal taxa）的祖群（stem-group）。Hennig 分类学观点的概念、原理与方法，从七十年代开始，在分类学这样一门长期以来一直被人们视为十分古老的、在原理与方法上早已定型了的基础学科中引起了一场空前激烈的论争。这次论争情绪之激烈，论争双方上纲之高，用词之刻薄，是自达尔文提出进化论以来 130 年间所未有的。分类学的观点、基本原理与方法的改变，影响到几乎一切生物学科（包括古生物学）的基本数据。对数据性质的认识和系统关系的改变，将直接或间接影响到研究工作的进行和成果的性质，因此这次系统生物学的论争引起如此广泛和产生如此强烈的反响就不足为奇了。遗憾的是，我国古生物学和生物学工作者一直未能参与到这场论争中去。

这次论争中的一个“热点”是对化石在重建系统发育史中的作用与价值问题。值得注意的是，尽管许多古生物学者，特别是古脊椎动物学者，他们是分支系统学的热心追随者，但是他们中的一些分支系统学者（cladists）十分强调化石的不足之处，特别是批评了古生物学家认为可以直接从化石中看到系统发育的观点。他们认为：1)化石记录只不过是等待说明的资料；2)高级祖先分类单元（ancestral higher taxa）常常是并系的（paraphyletic），而祖先种则很难被发现；3)用地层年代来决定性状极性也是不可靠的。许多分支系统学者都认为，系统发育只能建立在现生生物的基础上，然后再把化石加到这一系统的祖系（stem lineage）中（Ax, 1987）。著名的分支系统学家 Patterson (1981) 曾经说：“实际上，化石在根据现生生物建立的系统关系中影响是很少的。”他甚至断言“现生生物间的姐妹群（sister groups）关系，不会因为化石加入到它们的祖系中而改变。”（这里所说的姐妹群是指来自同一祖先的，在亲缘关系上最为亲近的两个“姐妹式”的物种或类群，在法国文献中有时被称为兄弟群——groupes freres）这种说法，在相当大的程度上否定了化石在分类学中的作用。

我们对几个类群之间的关系认识，主要是基于对它们性状的认识，例如，三个类群 A、B、C 之间的关系究竟是 B 和 C 之间的关系比它们中的任一个和 A 的关系更近（插图 1a），还是 A

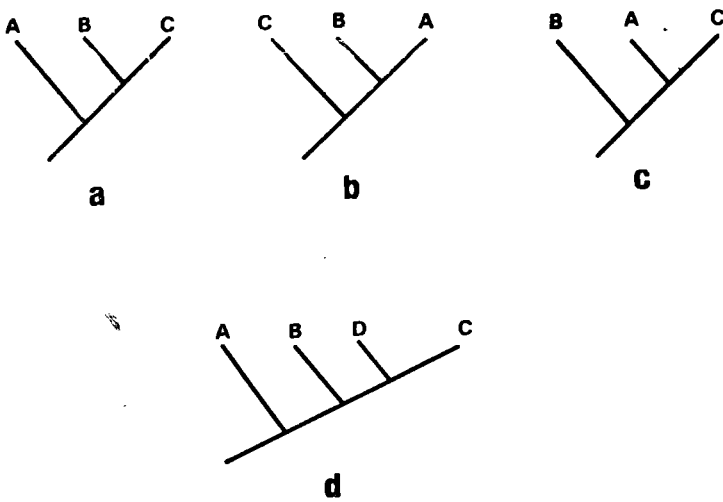


插图 1 分支图
Cladogram

a, b, c. 三个类群 A, B, C 之间可能存在的三种关系(三种分支图); d. 在图 a 的 B, C 间插入类群 D。

和 B 的关系比它们中的任一个和 C 的关系更近(插图 1b), 还是 C 和 A 的关系比它们中的任一个和 B 的关系更近(插图 1c)呢? 主要是根据我们对它们性状的认识。如果我们原先对它们之间的关系持一种看法, 后来又持另一种看法, 这是因为它们的性状有了改变, 或是增加了新的性状, 或是对它们的性状有了新的认识。我们把化石加到它们的祖系中会不会改变它们的姐妹群关系呢? 也就是原先我们对现生类群 A、B、C 的关系的认识如插图 1a 所示, 现在加进了化石, 它们之间的关系会不会变成如插图 1b 或插图 1c 所示? Gauthier(1984, 1986)、Gauthier 等(1988) 以及 Donoghue 等(1989)作了一系列尝试来回答这一问题。他们选取了 Gardiner

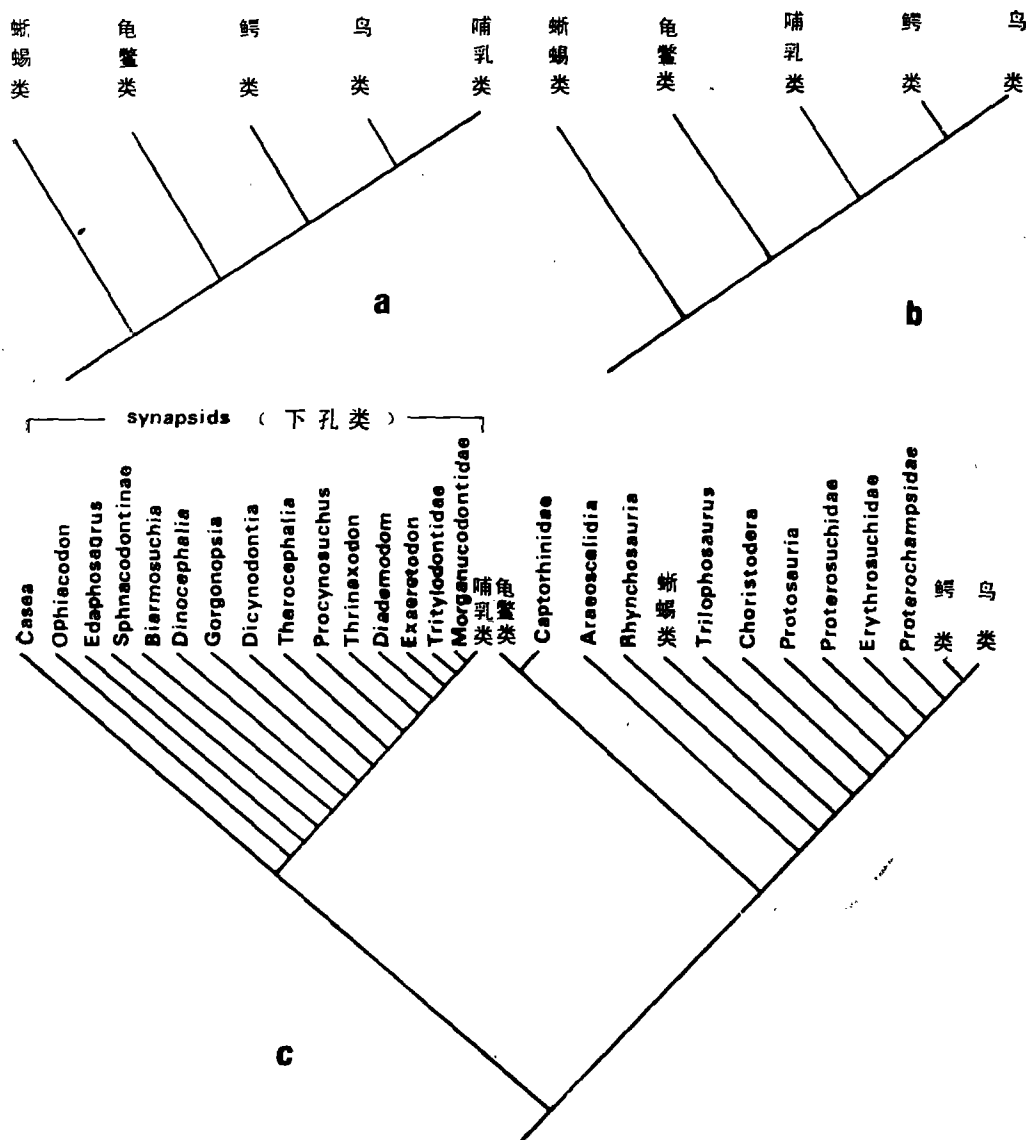


插图 2 关于羊膜类系统关系的假说

Hypothesis on phylogenetic relation of Amniota

- a. Gardiner (1982) 基于现生类群的分支图; b. Gauthier 等(1988)基于现生类群的分支图;
c. Gauthier 等(1988)基于现生和化石类群的分支图。

(1982) 根据现生类群作出的包括爬行类、鸟类与哺乳类的羊膜类 (Amniota) 的系统关系分支图(插图 2a), 同时又重新检验了 Gardiner 所用的性状, 补充搜集了新的性状, 作出了自己的分支图(插图 2b)。由于采用的性状不尽相同, 这两个分支图中的一些类群的位置是有区别的, 但在这两个分支图中, 哺乳类、鳄类、鸟类都归类在一起。Donoghue 等又在插图 2b 中

加入了化石材料, 得出的分支图(插图 2c) 在一些类群的位置上既和 Gardiner 的不同, 也和他们自己根据现生类群所作的分支图不同。可以说, 由于化石类群的加入, 改变了根据现生类群作出的分支图中的姐妹群关系。这些分支图都是用专门为分支分析设计的计算机软件作出的。因为随着被分析的分类单元数目的增加, 可能得出的分支图的数目剧增, 例如, 三个分类单元可能得出 4 个分支图(包括三分式分支), 四个分类单元可能得出 26 个分支图(包括三分、四分式分支图, 余类推), 十个分类单元可能得出的分支图的数目将增加到 282、137、824 个 (Patterson, 1980)。要想从这么多的分支图中选出最简约的 (即要求作最少特定假设的), 决非手算能够解决。目前常用的作分支分析用的计算机软件有 PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) 和 Hennig86。Gauthier 等又用计算机作了一系列实验来寻找分支图发生变化的原因。他们首先从插图 2c 中删去了 24 个绝灭分类单元, 但保留了根据外类群作出的对硬组织性状极性的估价。得出的分支图和插图 2b 一样, 即哺乳类、鳄类和鸟类归类在一起。表明化石外类群以及它们所提供的对性状极性的估价不足以引起哺乳类位置的改变, 使得关系改变的分类单元, 应该在内类群化石中。那么究竟是哪些内类群化石起到了重要的作用呢? Gauthier 等又先从插图 2c 中删去全部爬行动物, 运算的结果, 分支图上现生类群的关系仍维持插图 2c 中的状况。然后, 他们再从插图 2c 中删去全部下孔类 (synapsids, 即似哺乳动物的爬行类), 这时分支图中现生类群的关系才恢复到哺乳类、鳄类和鸟类归类在一起的情况, 反过来说, 正是由于加入了一个由已全部绝灭了类群组成的下孔类的化石数据, 才使原先基于现生类群的分支图中哺乳类的位置发生了变化。为了找到下孔类中哪些化石起了关键作用, 他们又将下孔类化石逐一加到分支图中, 这些检测表明, 插图 2c 中自 *Ophiacodon* 以上, 可以卡氏

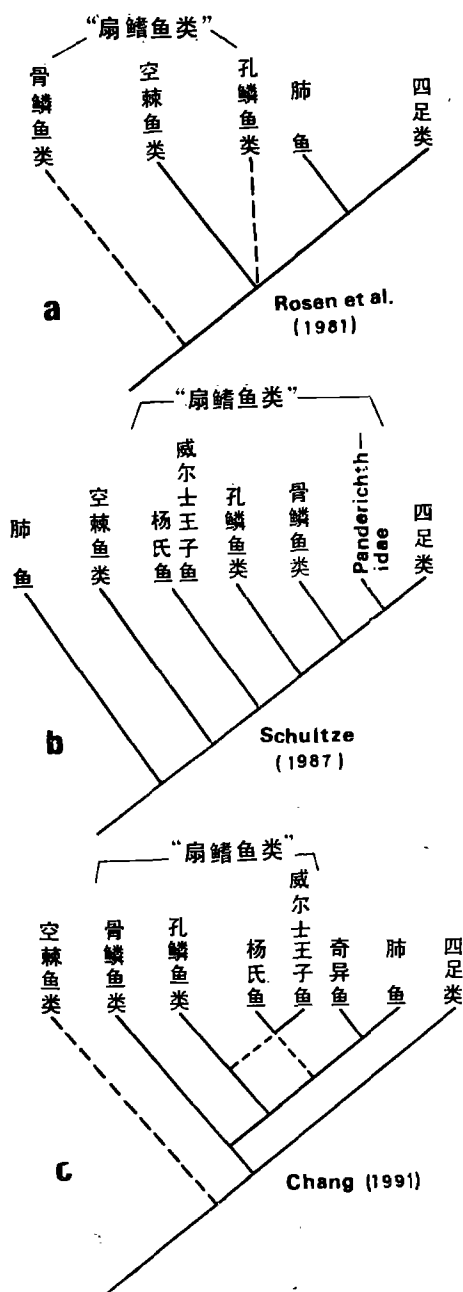


插图 3 关于四足动物起源的假说
Hypothesis on origin of tetrapods

a. Rosen 等(1981); b. Schultze (1987);
c. Chang (1991)。

兽 (*Bienotherium*) 为代表的三列齿兽科 (*Tritylodontidae*) 以下的每一个下孔类都有关键意义。把它们当中的任何一个加进分支图中都足以改变仅基于现生类群的分支图。反之,把它们从分支图中除去,则哺乳类、鳄类和鸟类又合并成一类。相反,加入更早的或最晚的下孔类都不会改变基于现生类群的分支图。这可能是由于现生哺乳类、鳄类和鸟类曾独立地获得肩带、四肢以及脊柱的许多变化,以利于较直立的体态和较窄的步态,使它们能在奔跑的同时进行呼吸,因此,它们所共有的性状中有 80% 与运动系统有关。最早的下孔类,如三叠纪早期的 *Casea*, *Varanops* (插图 2c) 等,具有很少的现生哺乳类性状,而且完全不具有将哺乳类、鳄类和鸟类联系起来的性状,把这些分类单元加到分支图中去时,它们总是位于分支图的最下部,而不和哺乳类接近,它们和哺乳类共有的少量性状被哺乳类、鳄类和鸟类共有的大量性状所压倒。最晚的三叠纪末期和侏罗纪早期的三列齿兽和莫良兽 (*Morganucodon*) 具有将哺乳类和其他现生羊膜类 (*Amniota*) 区分开来的硬组织性状,以及哺乳类、鳄类和鸟类所共有的运动系统的全部特化。此外,像哺乳类一样,它们已高度特化,早期下孔类的一些离征在它们身上或者已经倒转,或者在没有发现具有过渡性状状态的早期种类的情况下,已无法辨认。由于 *Ophiacodon* 以上、三列齿兽科以下的下孔类化石的加入,使得哺乳类在基于现生生物和化石类群的分支图中的位置,与仅基于现生生物的分支图有很大的区别;它既不再是鸟类的姐妹群(如 Gardiner 的分支图),也不再是鸟类加鳄类的姐妹群(如 Gauthier 等的分支图)。原先的分支图中的哺乳类、鳄类、鸟类共有的性状便只能解释为趋同或平行进化。由此可见,如插图 1a 所示的现生类群 A, B, C 的系统关系,在加入了化石类群后变为插图 1b 或插图 1c 所示的可能性是存在的。

Gardiner 的分支图曾在 1986 年我国高校入学考试的语文试卷中引用过。当时“哺乳-鸟”这个新鲜的名词并未引起语文教师们的注意,但却使生物老师感到意外。如果当时老师们从 Donoghue 等 1989 年的分支图中见到哺乳类的位置被放到了龟、蛇、蜥蜴、鳄鱼的下方,一定会感到更惊讶。人们长期以来就习惯于把万物之灵的人类所从属的类群,放在生命发展阶梯的最高位置上。对于这种科学认识上的改变和系统生物学上的“颠三倒四”难于接受,这是和长期以来人们在认识上和心理潜意识上以“人类自我”为中心的“人类中心主义”(anthropocentrism) 思想的深远影响分不开的。

另一方面,在系统发育学理论中,从逻辑上讲,没有理由对绝灭的种类(化石)和现生的种类予以区别对待。应该说,在基于现生类群的分支图中加入化石,即使不引起原有类群相对位置的变化,实际上也改变了它们之间的姐妹群关系;也就是说,在插图 1a 中,由于化石 D 的加入(插图 1d),B 和 C 的姐妹群关系就不复存在,C 就不再是 B 的姐妹群,而是 D 的姐妹群了。但一些激进的分支系统学者通常把化石 D 看作现生类群 C 的祖群,而不把它看作和现生类群同等的终端类元,这里所说的加入化石而改变原有姐妹群关系的情况,他们是忽略不计的。严格地说,化石和现生生物在生命历史(或分类系统)中占有同等的地位,现生类群的姐妹群可以是现生生物,同样也可以是化石类群。在四足动物起源的研究中长期存在的争论是,化石的扇鳍鱼类和现生的肺鱼类究竟谁是四足动物的姐妹群。Rosen 等(1981)认为肺鱼类是四足动物的姐妹群(插图 3a),而 Jarvik (1942, 1980)、Schultze (1987) 等则认为扇鳍鱼类是四足动物的姐妹群(插图 3b)。中国发现的化石杨氏鱼和奇异鱼 (Chang, 1982; Chang and Yu, 1981, 1984), 它们表现出既和扇鳍鱼类、又和肺鱼类共有的性状。因此,很可能扇鳍鱼类和肺鱼类相互构成一对姐妹群(插图 3c) (Chang, 1991)。不过,如果不把扇鳍鱼类看作一个独

立的类群而只看作祖群,则肺鱼类和四足类之间的姐妹群关系依然不变,但这样做无异是闭上眼睛不承认化石类群的存在和可以成为现生类群的姐妹群的事实。实际上,化石和现生生物在分类中应该具有同样的作用。在无论是基于现生生物或化石、或二者的分支图中,加入现生生物或化石,都有可能改变原来的姐妹群关系。

此外,已有证据表明,化石类群的蛋白质的免疫学分析可被用来鉴定从形态上未被辨认的物种,并得到系统关系的新的信息和进化离异的数据 (Lewenstein, 1985)。这方面在某些第四纪的研究中已取得了有意义的结果。举一个最普通的例子:长期以来动物学者与古脊椎动物学者都把化石猛犸象或毛象 (*Mammuthus primigenius*) 与现生的长鼻类印度象与非洲象相比较,毛象的牙齿形态与非洲象的有很大的差异,而它们的颊齿形态与印度象的较相似,因而一直将毛象视为印度象的一种特化类型。可是,近年来的形态分析表明,毛象和印度象的一些相似形态都是趋同发生的性状,而且不止限于这两个支系。它们显然没有直接的系统关系。RIA (radioimmunoassay) 放射免疫试验研究表明,这三个种的祖先在 3—5Ma 前就已分异,故印度象与毛象的关系与非洲象一样,也离得很远。这一结果至少对过去形态研究的结论提出了质疑,而支持了新的分类学的观点。再举一个有意义的例子:在人类进化史研究上,过去人们几乎全都把森林古猿视为人猿类 (anthropomorphs) 的共同祖先。后来一些分支系统学者,如 Andrews (1987)、Delson 等 (1977, 参看周明镇等, 1983) 提出了不同观点,认为应该将森林古猿类,以及现生的长臂猿等排除在人猿类或人猿超科 (homonoids) 之外。这一推论和分子生物学方法试验结果相一致。应用新的系统分类方法,引起了对亚洲现生人猿类和化石类群森林古猿,以及拉玛古猿类的系统位置认识的改变,因而大大地改变了我们对于“人类起源”这个重大问题的认识。黑猩猩等现代非洲的猿类,比之亚洲的猿类和拉玛古猿等,是我们更为亲近的“姐妹、兄弟群”。

上述两个例子都表明,分类学观点和方法的更新,对于一些过去视为定论的重要问题的认识会产生重大的影响。

分类学虽然是一门十分古老的学科,但还有一些基本问题没有解决,例如同源的问题、选取性状的标准、划分性状的标准等。这些问题在化石类群、现生类群,甚至在 DNA 序列中都同样存在。化石在解决上述问题中,应该也能起到与现生类群同样重要的作用。

人们对化石在分类学中的作用的認識变化,反映了思想观念的更新。特别是近期的思想观念的更新,使传统的、在很大程度上基于经验和直觉的分类学,逐渐转移到具有严格逻辑推理的、在一定程度上可以得到检验的方法论的基础上来,使得研究结果更有理论依据。这样可以使这一古老的学科获得新的生机,从而也推动其他相关的学科,使得这些学科的研究结果具有更大的可靠性。

主要参考文献

周明镇等, 1983: 分支系统学译文集。科学出版社。

Andrews, P., 1987: Aspects of hominoid phylogeny. In Pattersen, C. (ed.): Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise? Cambridge University Press, 23—53.

Ax, P., 1987: The phylogenetic System: The Systematization of Organisms on the Basis of Their phylogenesis. New York. Wiley.

Chang Mee-mann, 1982: The braincase of Youngolepis, a Lower Devonian crossopterygian from Yunnan, South-western China. Stockholm University, Stockholm, 113pp.

———, 1991: Rhipidistians, dipnoans and tetrapods. In H. -P. Schultze and L. Trueb (eds.): Origins of major groups of tetrapods: controversies and consensus. Cornell University Press, Ithaca.

- and Yu Xiao-bo, 1984: Structure and phylogenetic significance of *Diabolepis speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, **107**: 171—184.
- Donoghue, M. J., Doyle, J. A., Gauthier, J., Kluge, A. G. and T. Rowe., 1989: The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **20**: 431—460.
- Gardiner, B. G., 1982: Tetrapod classification. *Zool. J. Linn. Soc.*, **74**: 207—232.
- Gauthier, J. 1984: A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida. PhD thesis. Univ. Calif., Berkeley.
- , 1986: Saurischian monophyly and the origin of birds. In Padian, K. (ed.): *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. Calif. Acad. Sci. Mem., **8**: 1—56.
- , Kluge, A. G., and T. Rowe., 1988: The early evolution of the Amniota. In Benton, M. J. (ed): *The phylogeny and classification of the tetrapods. I*: 103—55. Oxford: Clarendon.
- Hennig, W., 1966: *Phylogenetic systematics*. University Illinois Press. Urbana.
- Jarvik, E., 1980: *Basic structure and evolution of vertebrates*. Academic Press, London.
- Lowenstein, J. M., 1985: Molecular approaches to the identification of species. *Amer. Scientist.*, **73**: 541—47.
- Patterson, C., 1980: Cladistics. *Biologist.*, **27**(5): 234—240.
- , 1981: Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 195—223.
- Schultze, H. -P., 1987: Dipnoans as sarcopterygians. *J. Morph. (suppl.)*, **1**: 39—74.
- Simpson, G. G., 1961: *Principles of animal taxonomy*. Columbia Univ. Press. New York.

[1991 年 5 月 25 日收到]

ROLE FOSSILS PLAYED IN PHYLOGENETIC STUDIES

Zhang Mi-man (Chang Mee-mann) and Zhou Ming-zhen

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044*)

Key words fossil, phylògenetic