

分支系统学简评

冷 琴

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

周 巍

(南京市玄武区花园路, 南京 210037)

1 前言

分支(支序)系统学(Cladistics, Cladistic systematics), 又称系统发育分类学(phylogenetic taxonomy), 最早萌芽于本世纪四十年代的德国(Schoch, 1986), 五十年代由动物学家 W. Hennig(现已被公认为分支系统学的创始人)和植物学家 W. H. Wagner 各自独立地着手进行探索, 并在六、七十年代经一大批系统发育学工作者的努力得到发展(Stewart, 1993)。经过几十年的不断改进和完善, 分支系统学现已成为建立了一整套科学的理论依据和实用的计算方法的体系。

Hennig 及其追随者们(又称 Hennigians)认为生物分类应当直接反映系统发育本身, 也就是说从分类中我们能够直接得到关于系统发育关系、分类群间相近程度及分支形式等信息。所采用的方法就是强调生物间的相似性(传统分类学家强调的是生物间的差异性), 即仅仅以共近裔性状(synapomorphy, 又译作近裔共性)作为鉴定特征(diagnosis), 依据共近裔性状的相似性, 采用数学逻辑方法来构建系统树。由于只有分支系统学才能从理论上推导出自然的分类系统(Ridley, 1993), 使其从建立至今短短的几十年间已得到广泛的认可和应用。

本文并不试图对分支系统学的原理和方法进行介绍, 这方面已有足够详尽的资料(Wiley, 1981; 钟扬等, 1994)。由于笔者的专业是(古)植物学, 因此愿意从(古)植物学的角度谈谈自己对分支系统学的理解并进行评论。本文将沿着分支系统学分析的几个主要步骤进行论述, 即: 单系类群分析—性状的选择及极向(polarity)判断—分支分析运算方法—分支图与生物分类系统的建立。并在文章最后专门讨论分支系统学在(古)植物学上的发展和应用及笔者个人对分支系统学的若干问题的看法。

2 单系类群分析

分支分析是建立在严格的单系原则(the principle of strict monophyly)的基础上的。因为一个单系类群(monophyletic group)永远只代表一个物种形成事件(王晓鸣等, 1990), 建立在这样的类群上的分类才是最自然的分类。那么, 如何判定一个类群为单系类群? 从分支系统学的理论来说, 当然毫无疑问靠共近裔性状。然而在纷繁复杂的生命世界里, 要判定某个性状状态是近裔还是近祖在实际分析中远非理论上那么简单。许多文章的作者似乎为了避开这个难题, 而走入了一个套路, 那就是罗列出传统分类学上将该类群划归一类的鉴定特征, 然后用一句诸如“这些特征可看作是由共同祖先所保留的近祖共性”之类的话来结束对所分析类群是否单系类群的讨论, 并不去深入分析这些所谓的“鉴定特征”是不是分支系统学所要求的共近裔性状。

那么, 有没有定量方法可以检验单系类群的可靠程度呢? 分支系统学家已进行过这方面的探索。例如由 Felsenstein(1985)引入的一个统计学方法“再抽样自检法”(“bootstrap”, 译名见杨洪, 1995), 即可用于“评价单系类群的可靠程度”(“to estimate the reliability of monophyletic groups”)(Felsenstein, 1985; Li *et al.*, 1994; Pennington, 1995; Soltis *et al.*, 1995 等)。当然, 再抽样自检法目前仅限于分子生物系统学的研究。另外, 也有一些学者如 Soltis 等(1995)采取了这样的方法: 首先用一个“大的系统学分析”(broad phylogenetic analysis)来证实其中的某个分支为单系类群, 然后再对该类群进行详尽的分支分析, 这不失为一个好办

法,只可惜过于繁琐。

在这里,笔者还想谈谈并系类群(paraphyletic group)的问题。毫无疑问,分支系统学是排斥并系类群的。这必然涉及如何对待化石分类群的问题(关于化石在分支系统学中的地位问题本文后面将继续讨论)。化石只是地史时期曾经存在过的生物的极少一部分的记录,谁也不敢肯定地史时期曾经存在过的生物都已保存了并且被人们发现了化石记录,换句话说,谁也不敢保证所研究的系统中由同一祖先衍生出的所有后代没有“缺失”。这种由于绝灭而导致的姊妹单元的“缺失”其实就意味着并系类群的客观存在。许多分支系统学家(特别是现生生物系统学家)为了避开这个事实,干脆将化石类群全部排斥在外(见王晓鸣等,1990),这仅仅是一种消极的逃避,事实毕竟是客观存在的。更何况,从分支系统学对并系类群所下的定义——“并系类群包括一个祖先及其部分而不是全部后代。哪些后代被包括,哪些不包括,是基于性状改变程度”(Ridley, 1993)——来看,它所指的并系类群仅指由人为因素造成的并系类群,因为“包括”或“不包括”是由人根据对“性状改变程度”的理解而决定的。即分支系统学上的“并系类群”概念并没有包含由于绝灭而导致的客观存在的“并系类群”的概念。这又是一种“逃避”的态度。况且,从单系类群的定义——“不但包含其最近的共同祖先种,而且还包括该祖先种的所有后裔类群”(王晓鸣等,1990)——来看,单系类群也并没有排斥化石类群的意思。

那么,是否意味着分支系统学允许所研究的对象是并系类群?这又是与分支系统学的基本原则相矛盾的。如何解决这个问题?人们期待着分支系统学的发展能给出答案。

前面已指出,分支系统学所指的并系类群是指由人为因素造成的并系类群,那么,分支系统学又该如何对待那些由于历史原因而众所周知并被习惯于使用的并系类群,如爬行类(reptiles)(王晓鸣等,1990; Ridley, 1993)?笔者比较赞同Ridley (1993)的观点:对待这种众所周知的并系类群,如果不影响具体的分支分析,就没有必要过分斤斤计较于并系的形式。但除此之外,应尽量避免并系类群。当然,也有一些相当狂热的分支系统学家是坚决抵制这种观点的。

3 性状选择和极向判断

“广义的分支分析包括了分支分类学研究中的一系列定性定量分析方法;狭义的分支分析则是指性状分析(character analysis)(钟扬等,1990,1994),这句话,道破了性状分析在分支系统学中的重要地位。

我们知道,性状从本质上来说可以分成两大类:同源性状(homology)和同塑性状(homoplasy)。后者包括3种情况,即平行进化(parallelism)、趋同进化(convergence)及反向进化(reversal,又译作逆进化),其中平行进化和趋同进化又并称同功现象(analogy)(Ridley, 1993)。同源性状又包括两种:近祖性状(plesiomorphy)和近裔性状(apomorphy)。对于分支系统学来说,只有近裔性状才有选择意义。

具体的分支分析,不仅要求获得近裔性状,而且要对性状极向进行判断。性状极向判断是分支系统学中“最具特色及基础性的步骤”(李岗,1993),也是花费时间最多的工作(路安民等,1994)。

由于同塑现象的影响,也由于性状进化中普遍存在镶嵌(mosaic)现象,甚至由于某些人为原因,使得性状极向分析出现较大的困难,也使得完全建立在性状推导上的分支分析的结果的可靠性遭到怀疑。正因为此,判断性状极向的原则的可靠性受到人们的广泛关注。

3.1 外类群比较原则(principle of out-group comparison)

外类群比较原则被认为是最可靠的原则(Wiley, 1981; Donoghue, 1985等),甚至被认为是“唯一的”(路安民等,1994)。特别是在Watrous等(1981)清晰地表述了这种原则的中心思想后,外类群比较原则获得了广泛的承认和应用。

Maddison等(1984)和徐克学(1992)*都用简约性标准(the criterion of parsimony)(见下文)描述并评价了外类群比较原则的可靠性。用外类群比较原则可以获得不论是二态(binary)还是多态(multistate)特征的极向的最简约结果(Maddison *et al.*, 1984)。通过外类群比较还可以纠正同塑现象对分类系统建立的影

响(钟扬等, 1990; 徐克学, 1992)。

确定外类群的原则是选择那些与内类群在演化关系上最接近的类群。因为只有这样, 它们的最近共同祖先才能更接近内类群的最近共同祖先, 而从最近共同祖先的性状状态才能获得更多的关于内类群的信息(徐克学, 1992)。

外类群比较原则虽然赢得了一片赞扬声, 但仍遭到了是否会进入循环论证(circular reasoning)的怀疑(如钟扬等, 1994; 李岗, 1993); 识别外类群需要系统发育知识作为基础, 但由外类群比较原则确立的性状极向却又反过来推导系统发育, 如何避免循环论证? 笔者认为, 只要处理得当, 完全可以避开循环论证的泥淖而成为递推论证(recursive function); 首先, 要谨慎对待前人建立的分类系统。尽量选择没有争议或争议较少的系统, 最好是那些经古生物地层证据证实了的或者是公认为较可靠的系统, 从中选择所需的外类群。其次, 选择多个外类群作为复合外类群(complex out-group)(见钟扬等, 1994)。第三, 配合其它原则来判断性状极向。

3.2 个体发育原则(principle of ontogeny)

个体发育原则的原理是生物发生律(biogenetic law), 又称为重演律(recapitulation)或 Haeckel 律(Haeckel law), 即“个体发育是系统发育的简短重复”(“Ontogeny recapitulates phylogeny.”)(张永谔等, 1988)。例如复叶的种, 常常在幼苗时出现单叶, 由此似可判断出“单叶性状”较“复叶性状”原始的结论。

虽然生物发生律已不像十九世纪时那样被广泛接受, 受到了诸如“Von Baer 发生律”的反对(孟津等, 1990), 但从个体发育可以获得系统发育的有关信息, 从普遍意义上说仍是人们公认的观点。因此, 个体发育原则仍是判断性状极向的一个可取方法。当然, 由于个体发育的研究需要耗费大量的时间和精力, 而且在较低的分类等级上(如“种”), 个体发育往往只能表现出极小的差别, 从而限制了个体发育原则的应用。

3.3 古生物地层原则(principle of palaeontology and stratigraphy)

毫无疑问, 从化石中可以发掘出真实的(关于时间的、形态的)生物演化序列, 所以常认为由此得出的结论较其它原则可靠(李岗, 1993)。大多数生物学家大概都会承认化石证据在确定进化方向上的重要性, 只可惜由于化石证据的不完备性, 不可能所有性状都有化石证据(例如被子植物中十分重要的性状——花, 就极难保存为化石), 因而局限了这一原则的利用价值。当然, 也由于其它的一些原因(本文将在后面继续讨论), 如何对待古生物地层原则在分支系统学家中有较大争议。但不管怎样, 化石有助于人们对性状演化的理解(不论是在作极向判断时还是最终检验分支系统的可靠性时)是毫无疑问的。

正如周志炎(1993)所说:“各方面的证据实际上可以起到并行不悖, 相互核对、参证和支持的作用。其中, 化石和地层学证据起着不可替代的独特作用。”这似乎可以说明, 当由形态比较、个体发育分析等方式引出性状极向分析的矛盾结果时, 化石可以起到仲裁者的作用, 因为, 化石是关于过去的唯一可靠的直接实证。

3.4 普遍性原则(commonality principle)

一般认为, 这是一种由 Crisci 和 Stuessy 提出的性状极向分析方法, 究其实质属于内类群比较法(in-group comparison)(钟扬等, 1994)。其核心是“普遍即原始”(“Common equals primitive”)的观点, 萌芽于 Frost 提出的“在所研究类群中广泛分布的性状是最原始的”这一思想(钟扬等, 1994)。

在外类群比较原则被证实其科学性并被广泛使用以前, 这是被大多数生物学家如 Crisci and Stuessy, Eldredge, Boudreaux 等(见 Watrous, 1981)所广泛支持的判断性状极向的原则。但普遍性原则的可靠性已受到越来越多的怀疑。Watrous 等(1981)在详细介绍和论证外类群比较原则之前, 先对普遍性原则进行了

* 徐克学, 1992: 分支分类学(讲义)。中国植物学会中科院植物所系统与进化植物学开放实验室数量分类学研究

评判,认为其在实际应用中将遇到很多困难甚至解决不了的问题。人们普遍认为,普遍性原则是一种传播学派(Dispersalism)的观点,而外类群比较原则则较符合替代学派(Vicarism)的观点。事实上,替代学派正日渐取代传播学派的地位。那么,普遍性原则(内类群比较法)在性状极向判断中的地位被外类群比较原则所取代也就不足为奇了。

其实,就其本质来说,普遍性原则是一个被生物学家所公认的原则,甚至外类群比较原则也可看作是普遍性原则的一个特例。Frohlich(1987)就曾清楚地指明,“普遍及原始”原则可应用于两种形式的性状比较——内类群比较和外类群比较。从 Hill 等(1982)(周志炎译,1989)对外类群比较法所下的定义——判断一个分类单元所具有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,这种比较称为“外类群比较”——来看,他们已把“普遍”等同于“原始”、即赞同“普遍即原始”的原则,并且把外类群比较作为判定普遍化程度的一种方法。可见,普遍性原则并非与外类群比较原则相对立。相反,前面所谈的“普遍性原则”实际上是一个狭义的概念,在某种程度上甚至可以说是真正意义上的普遍性原则的误解。因此,只要慎重对待,普遍性原则在判断性状极向方面的作用还是不可忽视的。当然,如果不慎重对待所需解决的问题,而是机械地、死板地运用普遍性原则,结果自然会导致错误结论。路安民等(1994)举的例子很能说明情况:某一个属有 100 个种,它们隶属于 5 个组。某一个性状出现在 80 个种中,而这 80 个种仅仅局限于 1 个组。很多使用普遍性原则的人只单纯地看到这“80 个种”是“100 个种”中的“普遍”,于是机械地判断该性状(状态)为原始。却没有想到从较高的分类阶元——“组”上去考虑,那么,“1 个组”相对于“5 个组”反而是不普遍的了。普遍性在研究的类群中应该以较高的分类阶元为基本单位(路安民等,1994)。

3.5 性状相关原则(principle of character correlation)

通俗地说,就是当某些性状稳定地、相互联系地出现或者缺失时,则当其中一个性状的极向得以确定,与之相关的性状极向也相应确定了(李岗,1993;路安民等,1994)。该原则的基础是 Curvier 提出的生物各部分器官发育的相关性即相关律(law of correlation)(张永谔等,1988)。

3.6 协同进化原则(principle of coevolution)

这在性状极向判断中是一种间接但却有力的原则。例如寄生植物与寄主植物之间的协同进化,虫媒花的构造与传粉的昆虫之间的协同进化等,均有助于对性状的极向进行判断。

除了上面所讨论的原则外,还有地理递进原则(见张奠湘,1991)、公认的演化极向原则等等,但这些原则都只有辅助作用,很少独立使用。

长期以来,生物系统学家用以推测系统发育的证据主要来自 3 个方面:比较形态学、个体发育和地层学,这就是 Lours Agassiz 所提倡的“三元平行原则”(threefold parallelism)(见周志炎,1993;李岗,1993;Nelson *et al.*, 1981)。(李岗译为“三重平行演化”,笔者认为扭曲了原义,故采用周志炎的“三元平行”译法)。而这 3 个方面正好与分支系统学性状极向判断的 3 个主要原则(即外类群比较、个体发育、古生物地层原则)相符合,这很难说成仅仅是一种巧合。

4 分支分析运算

由于分支系统学出现时间晚,发展时间也较短,在实际操作中必然有方法不成熟的缺陷,因而分支系统学家使它与数量分类学相结合而产生了数量分支系统学(numerical cladistics 或 numerocladistic systematics),以定量的观点和数学方法来研究生物的演化(徐克学,1992)。由于数量分类学最早是与表征分类(phenetic classification)相结合的,因此一提数量分类学,就容易使人产生误解,以为与表征学派有关。其实,数量分类学是一个大的范畴。笔者很赞同钟扬等(1990)在编“数量分类的方法与程序”一书时,将数量分支系统学作为其中的一部分。分支系统学完全可以使用数量分类学中成熟的数学模式以及某些术语,例如 OTU——operational taxonomic unit(分类运算单位,即用于分支分析的所有分类群),HTU——hypo-

thetical taxonomic unit(假想分类单位,即由分支分析推断出的可能祖先分类群)等。分支系统学的这种取人之长、补己之短的做法,也是它在短短几十年中得到了飞速发展,从理论(principles)到实践(practices)都深入人心的原因之一。

在这里笔者想顺便提一下,人们普遍认为分类学(系统学)有三大流派,其实从根本的理论上区别,只有两种,即表征分类(系统)学派和分支分类(系统)学派。至于综合分类(系统)学派(synthetic systematic school)或称演化系统学派(evolutionary systematic school),实际上是传统分类学对表征分类思想和分支分类思想的“综合”(实际上是一种“折中”)。它自称吸收了两大学派的优点而避免了它们各自的弱势(见 Ridley, 1993),但实际上,表征和分支这两大学派在基本理论上的矛盾是不可调和的。

让我们转入正题,进行分支运算的基础是对性状状态进行编码以获得原始数据矩阵。关于编码的具体方法在此无须赘述,笔者只想谈谈对个别无法确定的状态的解决办法。有人会干脆剔除该性状。但为了个别分类单元的某个状态的不确定而浪费一个性状,毕竟有失公允,而且可惜。大多数人会将其用“?”表示,在实际运算中分别赋值“0”或“1”,经比较后再选取较好的结果。这不失为一个解决办法,但必须有个前提条件:分析所选用的性状数目较多。当然,这也为最终结果的可靠性埋下了隐患。特别是将化石引入分支分析后,这个问题将更加突出:化石的不完备性将导致对性状(特别是不易或不能保存为化石的性状如“花”等)进行状态编码时产生太多的“?”。这就要求古生物学家尽量对化石进行整体重建(见周志炎, 1992)。当然这是十分不易的。

获得原始数据矩阵后,就可以进行真正的分支分析运算了。

分支分析运算的实质就是在尽可能多的已知性状中,根据对共近裔性状间联系程度的估计来建立系统发育假说。这种“估计”也就意味着不同的方法。

谈及分支分析的方法,Hennig 的论证法和 Wagner 的平面分异法(groundplan divergence, 简称 GPD)一直被认为是分支分析的基本方法(钟扬等, 1994)。虽然 Hennig 论证法侧重于理论探讨而 GPD 法更侧重于实际操作,但从方法论上考虑,它们都属于非数值法(或半数值法)。在分类单元和性状的数目都极少的情况下,人工构建分支图还勉强可行,而一旦分类单元和(或)性状的数目增加,工作量将大大增强,计算过程也将更加繁琐、易于出错。数学模型和计算机的介入使情况有了根本改观,为数众多的数值方法蓬勃地发展起来。虽然方法各异,但从基本原理来看,主要的方法仍可分成简约性(parsimony, 见下文)法和相容性(compatibility, 又译为“和谐性”)法两大类。需要指出的是,这两种方法都是对 Hennig 论证法和 GPD 法的补充和发展(钟扬等, 1994)。各种方法具体的原理和操作步骤,钟扬等(1994)已作了详尽的介绍,并附有实例以帮助读者便于理解和运用,本文不再重复。

除了以上两类基本方法外,一大批学者还尝试了许多新的方法,如统计学方法(见钟扬等, 1994)、信息法(见徐克学, 1992)等。此外,国内也有不少人在运算方法上进行过探索,如李朝奎(1990)提出了“中值淘汰法”,但由于某些原理与分支系统学背道而驰,引起了一片批驳声(如张奠湘, 1991; 李岗, 1993; 秦延奎等, 1993 等)。再如徐克学(1989, 1992, 1993, 1994),他试图把两种基本方法,即简约性法和相容性法(他译作“和谐性法”)结合起来,即首先进行性状的和谐性分析,然后根据和谐的数据进行分支运算得到数个分支图,再根据简约性原则从中选出最简约的分支图来。这种做法在观念上非常鼓舞人心,而且他也进行了较完善的数学分析。可惜的是,他得到的“数个”分支图并不是一种方法得出的,而是使用了不同的方法(如最大同步法、最小平行进化法等),每个方法仅得到一个分支图。这就给反对者(如李岗, 1993 等)找到了突破点。他们认为,如果一个数学方法仅产生恒一解,将此法运用到系统发育分析上,那么必然是基于这样一种认识,即系统发育过程是恒一的。但生物学家们普遍认为,人们对系统发育的认识还很肤浅,远远未达到肯定它是恒一的地步。那么,在这种情况下,最好还是一法多解,然后由简约性原则从多个可能性中选择出一种最为可能的(当然并不必然是真的,见下文)。细读徐克学的讲义原文可以发现,徐确实建立了一系列比较完善的数学系统,也许正因为此,使他过分依赖于数学模型而忽略了生物学上系统发育的复杂性。但不管怎样,徐的尝试令人赞赏,如果确实能找到这样一个综合了分支分析运算的两类基本方法

的方法,那无疑是对分支系统学的一大贡献。

5 分支图与生物分类系统的建立

分支分析运算的结果将获得分支图。如前所述,同样的方法可以获得数个分支图,如何从这些分支图中获得最合理的分支图?倘若从时空分布上来说材料充足、保存完整的化石记录,这个问题就不成其为问题了。当然,这样完整的记录在事实上是不可能的(周志炎,1989)。于是,我们不得不借助于另一个办法,也就是简约性原则(the principle of parsimony)。让我们先来分析一下简约性原则。

简约性原则(又称 simplicity, economy, 或 Occam's razor),在科学中被广泛地运用。Sober(1983)对简约性原则本身及其在系统学中的应用有较公正的评价。此原则原意是指对于凡是可以简明地予以假设的,在没有必要时不必以复杂的形式来加以假设(周志炎,1993),即尽量减少“特定假说”(ad hoc hypothesis)。或者解释成:可以完全、充分地并且经济地对资料进行解释的假说中最简单的假说是首选的(schoch, 1986)。虽然逻辑上的简约并不能完全等同于生物的实际演化过程,但当我们没有彻底搞清生物界的本来面目之前,简约性原则无疑是目前最佳的选择(任东等,1994)。同样,我们使用简约性原则来选择分支图,也“不是因为认定自然界是简约的,而只是简约性原则能被不受控于权威性或先验论的研究人员所拥护”(Wiley, 1975),或者说,“并不是假设演化沿着最简约的路径(the most parsimonious path)进行,它仅仅是一个寻找被现有性状所最支持的假说(the most supported hypothesis)的一个方法”(Doyle et al., 1987a)。因此,简约性并不一定会增加所选择方案接近真实的程度,只是可以看作为了在几个同样可能的方案中进行选择的一种逻辑上的必然性(logical necessity)(周志炎,1993)。

其实,在分支系统学中,简约性是贯彻始终的一个基本原则。例如在性状极向分析中,对多态性状(multistate character)的处理原则是使多态性状存在的时间总长度最短;在系统树的构建过程中,尽量减少同塑现象;在最终构成系统树时,选择最简约的系统树等。由于简约性原则的应用,使分类有了统一的尺度,不受个人的直觉、经验或权威仲裁的影响,这也是分支系统学被普遍认为优于传统分类学的一个重要原因(任东等,1993)。

通过简约性原则获得了最简约分支图后,是不是就意味着大功告成了呢?严谨的分支系统学家并未满足于此。他们又建立了对分支系统学推导出来的系统本身的精确性(phylogenetic accuracy)进行评估的方法。第44卷第1期的“系统生物学”杂志(Systematic Biology)就是关于如何评估系统精确性的专集,提供了4个主要方法(见 Hillis, 1995),当然,这些方法目前还局限于分子系统学范畴的运用。

下面再来谈谈具体的分支图的形式。

某些学者受分支系统学的严格意义所限,认为分支图也该有个固定的形式。其实,只要分支分析的过程是严谨的,结果的表达大可不必拘泥于形式。分支图的形式可以是多种多样的,从二维到三维的,从树状结构到网状结构和平面发散式的(groundplan divergence)等等(钟扬等,1990)。甚至,由于分支图是由姊妹群叠置(group-within-group, 又译作“嵌套”,见钟扬等,1994)而成的等级系统,还可以直观地用维恩图(Venn diagram)形式来表示(周志炎,1993)。某些学者坚持将所有 OTU 放在同一个平面上,究竟代表什么含义?若表示它们处在同一个时间层次上,那么必然又意味着排斥化石作为 OTU。而这又是古生物学家所不愿看到的结局。

另外,由于严格意义上的分支图是具有谱系含义的,许多人就发现了一个关于等级(hierarchy)的问题,即:分支图上每个分支都表明一种从属关系,那么现有的林奈等级系统(Linnaean rank system)和各级分类群的名称会显得远远不够,必须建立许多新的级别和名称,这样,一个系统等级就会显得异常庞杂。更由于分支系统学表达系统发育的精确性,任何低级单元的微小变化都可能导致整个分类系统的大变化(王晓鸣等,1990),那就意味着已建立的等级中所有相关的级别都要重作相应的调整。那么,分支系统学,你将如何解决这个问题?

笔者认为,现有的分类等级和分类群名称是人为建立的,只是由于历史的原因而成了人们的一种习惯。完全没有必要因为这种人为性对分支系统学进行诘难(好在这个问题并非对分支系统学的根本理论提出质疑)。那么,是否该为分支系统学专门另建一套分类等级系统呢?没有必要,也不太可能。

其实, Hennig 早就给了人们很好的答案。他在其关于昆虫的分支分析中,就建立了一个数字等级系统(numeric rank system)来描述他的各分类等级,每一等级用一套数字(a series of numbers)来表达,等级越高,数字越多(见 Ridely, 1993)。当然,为了解决等级问题, Hennig 提出的另一方法就显得有点画蛇添足了。他提议将地史时期划分为 6 个连续的时间带(time bands),每一个带代表一个等级(rank)——门、纲、目、科、属、种。某一分类群最早的化石发现于哪个时间带,那么它就属于那个相应的等级(见 Forey, 1994)。这个提议在古生物学家看来,几乎是荒诞可笑的(比如,如何对待那些跨越多个时间带的分类群?)。笔者认为,最好的解决办法就是,在分支分析的过程中,完全可以撇开林奈等级系统,用 Hennig 的数字等级系统对分类单元进行分析。最终的分析结果再转换成相应的林奈等级系统。这样,既解决了分支系统学分析本身等级繁杂的问题,又照顾了人们的传统习惯。

6 分支系统学在(古)植物学上的应用和发展

分支系统学出现以前的系统学常被称为“不精确的科学”,原因是它一直建立在比较和综合的基础上。分支系统学的出现改变了这种状况。它的严密的方法论在判断各种性状在确定生物间相互的亲疏和建立系统发育系统的价值方面是先前的各种系统学说所远不能及的(周志炎, 1993)。鉴于此,分支系统学首先在动物学界引起极大变革之后,又逐渐被引入植物学界。虽然由于某些客观原因,诸如分支系统学家对古生物学、地层学资料的偏见,及古植物本身整体重建的困难性等(周志炎, 1993),古植物学界对分支系统学的反应较迟滞,但发展到今天,分支系统学也已成了古植物学研究的一个重要手段。例如 Stewart 等(1993)就在他们的“Paleobotany and the evolution of plant. 2nd edition”一书中对分支系统学推崇备至,认为由分支系统学推导出的系统是最接近自然的系统。

当然,分支系统学与古植物学的结合的不易远不是“迟滞”两字可以表达清楚的。因为,这涉及到“化石在系统研究中的地位”这个敏感的问题。

如何看待化石在系统研究中的地位,概括起来有以下观点:

(1)“化石在系统研究中居于首要地位”。持这种观点者当然大部分是古生物学家。他们认为“化石是系统重建(phylogeny reconstruction)不可缺少的的时间尺度(time dimension)”,“要建立完整的系统树就不能缺少古生物证据”(Schoch, 1986 等)。由于化石是关于地史时期系统演化的唯一可靠的直接证据,当然其它一切以假设和推理为依据的方法要让位于化石。

(2)“化石应该从系统研究中排斥出去”。这是某些现生生物学家的观点。由于化石本身的不完整性及某些历史的原因,导致古生物学(特别是与地层学密切相关,而非纯形态学的部分)某些资料在人们的观念中造成了声名狼藉的“不可信”的印象,而导致了某些现生生物系统学家对化石的排斥。例如 Patterson 就认为“古生物学必须永远让位于现生生物学,它在系统学中没有完整的、独立的地位”(见 Schoch, 1986)。如果说这有点过分偏激的话,至少,某些现生生物系统学家是很少考虑化石在其分类系统中的地位的,或者将化石与现生生物分别放入不同的分类系统(王晓鸣等, 1990)。特别是由于分支系统学可以仅从现有特征的分布直接推导出系统演化关系,而不用考虑演化理论(theory of evolution)、时间(time axis)等(李岗, 1993; Forey, 1992; Crane, 1985),这一方面使系统学研究变得简便,另一方面也使分支系统学更与古生物地层学远离。因为寻找祖先(往往是化石)并非分支系统学的目的,只要有假想的祖先(putative ancestor, 或 HTU)可以协助推导出 OTU 之间的亲缘关系就足够了,这也为排斥化石在系统研究中的地位提供了可能。

(3)中立的态度。例如, Stein(1987)就选择了一条中间路线(intermediate route)——“化石是重要的,但不是必不可少的。”

其实,系统学最早由 Haeckel 创立时指的是物种在时间上的古生物演化历史("the history of the palaeontological development of species through time",见 Forey, 1992)。不言而喻,化石是理解生物演化的钥匙。今天,虽然“系统学”一词已有了更广阔的含义,但化石在重建系统发育中的地位仍是毋庸置疑的。其实,大多数分支系统学家原意上是不排斥化石参与现生生物的分支分析的,只是由于化石往往是生物体的碎片,而要对古生物进行整体重建不仅要有足够丰富的化石材料,还不可避免地要参照现生生物的特征,这就导致了对化石的不信任感。但若因为化石并非完美无缺或可能提供时代或性状分布方面错误的信息而从根本上全部予以否定和摒弃,显然是不妥的(周志炎, 1993)。

较早引用分支系统学对种子植物进行系统学分析的(如 Hill *et al.*, 1982 等),由于未考虑化石因素,再加上对分支系统学原理的某些误用而导致不少缺陷(见 Doyle *et al.*, 1987b)。后来, Meyen(1984)、Crane(1985)、Doyle 等(1987a, b)等加入了化石资料,就有了明显的合理性和较少的片面性(周志炎, 1993)。

分支系统学的优点之一就是可以进行大的系统学分析,例如 Hart(1987)关于裸子植物、Chase(1993)关于种子植物的整体系统学分析。在分支系统学出现之前,几乎没有任何一种方法可以对如此大范围的分单位进行如此简便的系统学研究。这也导致了植物系统学近年来产生了巨大的变革。

以上是关于分支系统学在植物学的宏观领域的发展和运用,进入到微观领域,其发展之快、应用之广更是不可同日而语。毋庸置疑,八十年代以来分子系统学已逐渐成为国际系统学研究的前沿。与植物系统学上的其它资料相比,植物分子系统学所提供的资料反映了植物体内更多的遗传信息(路安民等, 1994),这也许正是分支系统学在分子植物学上得到突飞猛进的发展和运用的主要原因。然而,分子生物学家也许由于过分依赖于日趋成熟而简便的电脑化的分支系统学方法,而在某种程度上忽略了与传统系统学的结合。传统系统学家往往又由于传统观念的影响或其它一些原因而难以跟上日新月异的分子生物学资料的步伐而导致分子生物学性状被排斥在系统学分析之外。也许分子生物学家和系统学家进行通力合作是最好的途径。毕竟,分子系统学只是系统学中的一个部分,其最终目的仍是揭示生物本身的系统演化历史。好在,这种通力合作已逐渐变成了现实(见 Crane *et al.*, 1995)。近年来由于严格的分支系统分析在植物形态学和植物分子资料上的应用,关于被子植物的起源和早期扩散这个已讨论了一百多年的话题又被重新热炒起来,特别是最新的化石资料的介入,使得传统的关于被子植物起源和早期扩散的观点正面临全新的挑战(见 Crane, 1995)。这是一项分支系统学、植物形态学、植物分子生物学、古植物学等相互联手的工作,具有十分重要的意义,为今后系统学的发展指出了一条多学科交叉研究的捷径。

7 对分支系统学发展的展望

人们经常讨论某个科学理论与哲学的关系问题。“哲学与科学无疑是携手共进的,哲学主要与概念打交道,而科学侧重于将哲学概念引入经验的现实世界(empirical world)(Schoch, 1986)。因此,真正有意义的科学理论往往是具有哲学意义的。Ridley(1993)认为分支系统学具有坚实的哲学基础, Nelson 等(1981)也从哲学角度对分支系统学和泛生物地理学(Panbiogeography)进行了评判,认为分支系统学家 Willi Hennig、泛生物地理学家 Leon Croizat 和科学哲学家 Karl Popper 三者的观点具有极大的相容性(Nelson *et al.*, 1981)。另外还有大量的文章(如 Wiley, 1981; Schoch, 1986; 李岗, 1993 等)讨论过分支系统学的哲学意义。分支分析的实际操作方法一直是符合 Popper 的证伪主义(falsification)哲学原则的,即:建立一系列的可能性,然后依据某一标准(主要是简约性原则)来保留一种可能性而将其余的可能性全部排除。这一逻辑体系在日新月异发展的分支系统学的理论体系中一直是较为稳定的(钟扬等, 1994)。由以上分析不难看出,人们已普遍认为,即使是从哲学意义上来讲,分支系统学也是一门科学的理论。

由于分支系统学理论的可靠性和方法的实用性,使得它倍受青睐。不仅在系统学内部各个领域(从动物学到植物学,从现生生物到古生物,从宏观到微观)大力发展,而且把范畴扩展到了其它学科。例如与泛生物地理学结合形成了分支生物地理学(Cladistic biogeography)(Platnick *et al.*, 1978; Humphries *et al.*,

1983;钟扬等,1994;张奠湘,1995),给历史生物地理学(historical biogeography)注入了活力。因为有了分支分析的介入,使得分支生物地理学方法成为生物地理学研究中可操作性最强的方法,其结论的可检验性、可证伪性最高,可预测性最明确(张奠湘,1995)。同时,分支系统学也从生物地理学中获得进化在历史上如何分化的启示,反过来可以对所建立的系统关系进行验证。这种相辅相成的关系对两者来说都能产生有利的促进作用。分支系统学与泛生物地理学的完美结合为分支系统学的发展展示了一个美好的前景。

当然,任何一门科学理论都有着缺点和局限性。分支系统学也一样存在一系列有待解决的问题。如前所述:如何对待由于物种绝灭而自然产生的并系类群?如何看待化石在分支系统中的地位?有没有更好的办法可以解决与林奈等级系统的矛盾?还有,分支系统学的基本理论和方法是由一系列基本假设和原则衍生而成的,虽然这些假设和原则已经被许多学者进行过论证(例如钟扬等,1994;徐克学,1992等),但假设毕竟是假设,有没有更好的办法可以确证?另外,由于分支系统学对性状的“苛求”,使得增加或减少一个或几个性状(甚至对一个状态观测有误)所造成的影响较大(钟扬等,1994),使得人们对分支系统学的结果的稳定性表示怀疑。当然,这种不稳定性,也许和性状的信息量不够有关。

分支系统学在创立至今的几十年中,经受过这样或那样的怀疑甚至攻击,但真正的分支系统学家们却并不担心这些意见,因为他们知道,任何健康的理论(healthy theories)都是随着新观念的加入而不断改变、完善自身的(Ridley,1993)。人们相信,随着分支系统学的进一步发展,许多问题都将迎刃而解,并且,分支系统学本身也将在解决这些问题的同时得到完善。

本文在成文过程中得到了南京大学张永铭教授的热心指导;美国密执根大学杨洪博士帮助查找了部分外文资料;中国科学院南京地质古生物研究所周志炎院士在审阅初稿后提出了许多宝贵意见,作者在此一并致以衷心的感谢。

参 考 文 献

- 王晓鸣、孟 津,1990: 系统发育系统学——对现代生物系统学的理解和探讨(6)。古脊椎动物学报,28(1):71—78。
- 任 东、洪友崇,1994: 现生和化石蛇蛉科的支序分析(昆虫纲:蛇蛉目)。中国地质科学院院报,29:103—117。
- 李 岗,1993: 分支系统学评述。植物分类学报,31(1):80—89。
- 李朝奎,1990: 一个新的分支系统分析方法,中值淘汰法。植物分类学报,28(1):34—53。
- 张永铭、刘冠邦、边立曾,1988: 古生物学(上册)。地质出版社。
- 张奠湘,1991: 简约性、极性分析及中值淘汰法——与李朝奎先生商榷。植物分类学报,29(3):283—287。
- 张奠湘,1995: 替代学派生物地理学几种研究方法简介。热带亚热带植物学报,3(2):36—46。
- 杨 洪,1995: 古代 DNA 序列的分析和甄别——兼评恐龙 DNA 的研究。古生物学报,34(6):657—673。
- 周志炎,1989(译): 克利斯托弗 R·希尔和彼得 R·克伦著,进化分支系统学和被子植物起源。南京大学出版社。
- 周志炎,1992: 古植物整体研究和重建。古生物学报,31(1):117—126。
- 周志炎,1993: 进化分支(支序)系统学——一个古植物工作者的评述。见:穆西南主编,古生物学研究的新理论新假说。科学出版社。
- 孟 津、王晓鸣,1990: 系统发育系统学——对现代生物系统学的理解和探讨(7)。古脊椎动物学报,28(2):159—164。
- 钟 扬、李 伟、黄德世,1994: 分支分类的理论与方法。科学出版社。
- 钟 扬、陈家宽、黄德世,1990: 数量分类的方法与程序。武汉大学出版社。
- 秦延奎、段 宇,1993: 李氏方法与 Farris 氏方法产生的分支系统树的比较。植物分类学报,31(1):100—104。
- 徐克学,1989: 分支分类的一种计算方法——最大同步法。植物分类学报,27(3):232—239。
- 徐克学,1993: 分支分类的一种计算方法——最小平行进化法。植物分类学报,31(6):578—586。
- 徐克学,1994: 分支分类中和谐性概念与和谐性分析方法。植物分类学报,32(4):380—388。
- 路安民、陈之瑞,1994: 被子植物系统学的原理和方法。见:陈家宽、杨继主编,植物进化生物学。武汉大学出版社。
- Chase, M. W. et al., 1993: Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. Ann.

- Miss. Bot. Gard., **80**, 528—580.
- Crane, P. R., 1985: Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. Ann. Miss. Bot. Gard., **72**, 716—793.
- Crane, P. R., Friss, E. M and Pedersen, K. R., 1995: The origin and early diversification of angiosperms. Nature, **374**, 27—33.
- Donoghue, M. J., 1985: Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and Caprifoliaceae *sensu lato*. J. Arnold Arb., **66**, 421—469.
- Doyle, J. A. and Donoghue, M. J., 1987a: The origin of angiosperms; a cladistic approach. In: E. M. Friss (ed.), The origins of angiosperms and their biological consequences. Cambridge University Press.
- Doyle, J. A. and Donoghue, M. J., 1987b: The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. Rev. Palaeobot. Palynol., **50**, 63—95.
- Felsenstein, J., 1985: Confidence limits on phylogenies; an approach using the bootstrap. Evolution, **39**, 783—791.
- Forey, P. L., 1992: Fossils and cladistic analysis. In: P. L. Forey, C. J. Humphries, J. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert, and D. M. Williams (eds.), Cladistics: A practical course in systematics. Oxford University Press, Oxford.
- Hart, J. A., 1987: A cladistic analysis of conifers; preliminary results. J. Arnold Arb., **68**, 269—307.
- Hill, C. R. and Crane, P. R., 1982: Evolutionary cladistics and the origin of angiosperms. In: K. A. Joysey and A. E. Friday (eds), Problems of phylogenetic reconstruction. Academic Press, London.
- Hillis, D. H., 1995: Approach for assessing phylogenetic accuracy. Syst. Biol., **44**(1), 3—16.
- Humphries, C. J., 1983: Cladistic Biogeography. In: P. L. Forey, C. J. Humphries, J. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert, and D. M. Williams (eds.), Cladistics: A practical course in systematics. Oxford University Press, Oxford.
- Li, W. H. and Zharkikh, A., 1994: What is the bootstrap technique? Syst. Biol., **43**, 424—430.
- Maddison, W. D., Donoghue, M. J., 1984: Outgroup analysis and parsimony. Sys. Zool., **33**, 83—103.
- Maddison, D. R., 1991: The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious tree. Syst. Zool., **40**, 315—328.
- Meyen, S. V., 1984: Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. Bot. Rev., **50**(1), 1—112.
- Nelson, G. J. and Platnick, N. I., 1981: Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Pennington, R. T., 1995: Cladistic analysis of chloroplast DNA restriction site characters in *Andira* (Leguminosae: Dalbergiense). Amer. J. Bot., **82**(4), 526—534.
- Platnick, N. I. and Nelson, G., 1987: A method of analysis for historical biogeography. Syst. Zool., **27**, 1—16.
- Ridley, M., 1993: Evolution. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Schoch, R. M., 1986: Phylogeny reconstruction in paleontology. van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Sober, E. R., 1983: Parsimony methods in systematics. In: N. I. Platnick and V. A. Funk (eds.), Advances in cladistics, vol. 2, Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. Columbia University Press, New York.
- Soltis, D. E., Qiu-Yun Xiang, and L. Hufford, 1995: Relationship and evolution of Hydrangeaceae based on rbcL sequence data. Amer. J. Bot., **82**(4), 504—514.
- Smooth, E. L., Jansen, R. K., and Taylor, T. N., 1981: A phylogenetic analysis of land plants; a botanical commentary. Taxon, **30**, 65—67.
- Stein, W. E., 1987: Phylogenetic analysis and fossil plants. Rev. Palaeobot. Palynol., **50**, 31—61.
- Stewart, W. N. and Gar. W. Rothwell, 1993: Paleobotany and the evolution of plants (2nd edition). Cambridge University Press.
- Watrous, L. E. and Wheeler, Q. D., 1981: The out-group comparison method of character analysis. Syst. Zool., **30**, 1—11.
- Wiley, E. O., 1975: Karl R. Popper, systematics, and classification; a reply to Walter Book and other evolutionary taxonomists. Syst. Zool., **24**, 233—243.
- Wiley, E. O., 1981: Phylogenetics; the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York.

[1996 年 7 月 5 日收到]