

# 系统发育系统学——对现代生物系统学的理解与探讨——同源性与简约法则

王晓鸣

孟津

(美国堪萨斯大学系统学与生态学系)

(美国自然史博物馆古脊椎动物学部)

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

本刊上期题为“生物系统学及其不同学派”一文中，我们对现代生物系统学的三大主流学派作了简明的阐述。该文中指出系统学的两个最基本的前提之一是祖先的遗传特征会被其后代所继承(另一前提是：生物演化确曾发生)。这一前提是重建所有生物系统发育的起点。正是由于生物的遗传性，祖先形态的部分信息才得以保存，这使我们能够按照生物的同源性重建生物的发生史。本文将较详细地讨论这一重要概念——同源性以及其判断方法简约法则。

## 1. 同源性 (homology)

生物系统科学是一门通过观察生物体所展现的形态(这里指广义的形态特征,包括所有从分子结构到组织器官的特性)去推论其获得该形态的历史过程的科学。象任何一门历史科学一样,有关历史过程本身的信息已经一去不复返地失掉了,所剩下的只是由该过程所遗留下来的一些印迹。如果一只恐龙走过一片浅滩,假如其脚印为后来覆盖的沉积物所保存下来,亿万年后我们所能见到的最多只是一行脚印而已。至于该恐龙行走的速度,步调及姿式等一系列有关行为的信息都转瞬即逝了(当然,我们可以根据脚印的形状作某些推测,但这些推测却永远无法得到证实)。甚至连它行走的方向我们都不一定有确切的把握——试想这恐龙偶尔会倒着走起来,从未见过活着的恐龙的古生物学家将永远无法确凿无误地肯定其行走方向。在生物系统科学中,生物体上遗留下来的印迹就成为有关生物间相互关系(这里仅指遗传上的而不包括其它环境上的关系)唯一的见证。这些印迹常常表现出生物体间的某些相似性。例如,所有的鸟类都长羽毛与翅膀,任何哺乳动物都有毛发并会哺乳,等等。下面要讲的同源性即蕴于生物间遗留下来的相似性中。

Owen (1843) 最早提出了同源这一词。然而那是在达尔文的生物进化论发表之前。Owen 把同源性归结为生物的某种“基本的相似性”(essential similarity)而不具有任何生物演化的意义。他的同源性可能在很大程度上是从创世论中上帝仿照人的形体而创造万物而来。达尔文以后,同源性被赋予新的含义。随着时间的变迁,同源性这一概念也在不断地发展。Owen 最早的概念是一种归纳式的定义,即由生物体间不同部分的相似性而归纳出同源器官或构造。

这种逻辑方式由后来的数值分类学家所继承。他们借鉴了 Bridgeman 的操作主义

(operationalism) 科学哲学,而称做操作同源 (Sokal and Sneath, 1963)。数值分类学家们认为,任何科学概念都应是可操作(执行)的。换言之,如果一个概念只能存在于抽象的思维中而无法具体体现在实体上,它就很难在实践中具有一个统一的标准,从而更难以达到统一的结果,因而这个概念就不是科学的概念。这种哲学态度是将科学过程理想化而很不现实。事实上,很多科学概念都是无法具体表现在实体上的。例如,“适者生存”这一陈述自从达尔文以来的一百多年来一直在困扰着生物学家。定义“适应性 (fitness)”这一概念的方式恐怕要与下定义的人一样多。然而这并不影响“适者生存”这一陈述在生物演化研究中起到巨大的推动作用。衡量一个科学概念应看其是否具有较大的启发性价值,而不一定强求能够具体实现。

与上面实验主义方法相反,目前更为普遍接受的看法是将同源定义为由于共同祖先所导致的相似性特征 (Simpson, 1961; Wiley, 1981); Eldredge and Cracraft (1980) 则更进一步将同源性范畴缩小到等同于共祖裔性 (synapomorphy)。这里概念的形成过程是典型的假设演绎式推理 (hypothetical deductive) (Gaffney, 1979)。

本文将同源定义为:由二个以上类群所共有的性状为同源性状,如果它们的共同祖先已经具有该性状。这样定义的好处是生物演化意义在概念上的明确性。其弱点则在于逻辑上某种程度的循环:同源特征是起源于共有的祖先的特征,因而由这些特征所建立的生物系统关系就当然地反映出其同源性。这里的困难在于,我们寻找同源性的目的是据此建立系统关系,而建立起系统(即建立二个以上类群及其共同祖先的关系)以前,同源关系又是不可知的。然而演绎式概念又不是一个完全的逻辑循环。因为同源性不一定是生物系统演化的唯一证据,比如化石所包含的年代关系就是生物系统演化证据的另一来源。在某些情况下,当存在较完整的化石记录时,生物间亲缘关系有可能直接从它们间的新老关系推导出来。即由化石年代得到的生物演化关系同样可以作为性状同源性的佐证。数值分类学中,归纳式概念虽有其具体应用与定义内容相一致的好处,但它弃生物演化于不顾的含混的处理方法使同源概念失去其启发性价值。

## 2. 简约法则 (principle of parsimony)

在同源性问题,我们的任务是尽可能合理地这些遗传下来的相似性中区分出同源性状与由于其它偶然的原因所致的相似性。那么如何才能知道我们选择的相似性状是真正的同源性状而代表正确的生物体系呢?这里,我们有一个非常有力的检验工具——一致性 (congruence) 原理。任何相似性特征都要最终经受一致性原理的检验。简单地说,一致性原理就是要求每一个性状在支序图中的分布应该是相互协调的。广义地讲,在任何一门科学中,一个假说的合理性不仅要经受假说本身逻辑性的检验,更重要的是它应与其它假说的结果相一致。图 1 可以帮助理解一致性原理的含义。

在理想的情况下,我们希望见到所有的性状(相似性)都是相互一致的。而在现实中这几乎是绝少发生的。平行及趋同演化总会以各种各样的形式掺杂在我们的分析中。假如摆在我们面前的是一只狗,一只熊,和一只猪,我们会很快发现它们间都有某些只存在于二者之间独特的共有相似性。狗与熊的四肢都有五个指,而猪只有四个指。然而熊与猪具有非常相似的杂食性颊齿,狗却是一口尖锐的食肉性牙齿。这里我们面临的是一个

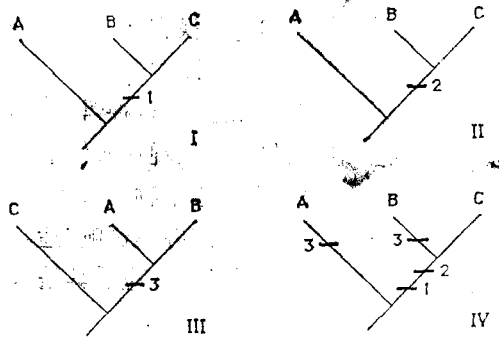


图1 A、B、C 是三种不同的生物, B与C之间共有相似性状 1 和 2, A与B之间共有性状 3。如果按照每个单独的性状去建立支序图的话, 其结果应是 I, II 和 III。显然, 性状 3 与 1 和 2 是不一致的。我们把三个支序图合并为一, IV 代表了三个性状联合的结果, 在此应用了简约法则。这时性状 3 表示为趋同演化的结果

典型的系统学中的二难境地: 是根据四肢的相似性将狗与熊视为近亲, 还是选择猪与熊牙齿的相似性而把二者归为同类呢?

下面我们将讨论支序学中的一个重要原理——简约法则。

在讨论简约法则本身之前, 简短地回顾一下传统分类学的一些背景会有助于了解问题的症结:

很多古生物学者都可能有这样的经历: 当他还是个学生的时候, 周围的师长会介绍一些当代的著名古生物学家及其著述(如 G. G. Simpson 的著作等)。他立即以极大的兴趣拜读其原著。然而即使是最认真的读者, 读后往往还是不得要领。传统分类学家好象嫉讳别人询问自己是如何具体得到某一分类系统的。你只要自管去做而不要多问为什么。似乎生物系统学这门“艺术”只可意会而不可言传。

造成这种“艺术感”的原因很多, 其中很重要的一个是对性状间关系的认识。在同一生物类群中, 某人用牙齿形态建立一个系统, 另一人用耳区构造建立一个完全不同的系统。二者往往是相互不一致的。分类学家都知道, 在鉴别不同的鹿时, 鹿角性态是重要特征; 而在鉴别有蹄动物时, 奇蹄类与偶蹄类间的一大区别在于距骨的不同。因此性状在分类学家手中随意变换。由于缺少一个公共的判别标准, 这类由应用不同性状而引起的意见分歧往往最终要由该门类的“权威”仲裁或请教于“天赋”的灵感。

在这种背景下, 为推进生物系统学的严谨性, 人们试图将古老哲学中欧坎的剃刀(Occam's razor)——简约法则——介绍到系统学中来。简约法则的基本陈述是: 对任一自然现象, 当存在两个以上可以解释该现象的假说时, 在其它条件一样的情况下, 应采用涉及最少数量特定假设(ad hoc hypothesis)的假说, 即最简单的假说。在支序学中, 特定假设是指为使某一特定的支序图成立而采用的某一附加的假设。这一点可由图 2 较清楚地看出。

最早提出在建立生物系统上应用简约法则的是数值分类学家。支序学派则将其进一步推广应用于建立支序图上。归纳起来, 应用简约法则的理由有三:

1. 最大限度地减少特定假设。一个简单的比喻可以帮助理解简约法则的真义: 如果

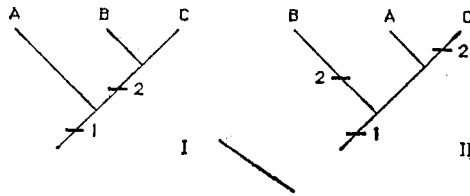


图 2 I, II 是 ABC 三类生物的两个可能的支序图。如果我们坚持选取 II 的话, 那么就必须假设性状“2”曾经独立地发生过两次。这即为一个特定假设。但如果我们选取图中 I 的话, 我们就不必要引入这样一个特定假设。因而 I 较 II 更为简约

将二历史事件简化为几何平面上的二个点, 当我们试图重建历史中二事件之间的过程时, 此二点之间的连线可有无数条, 但只有一条直线最短。在没有其它理由支持某一特定的曲线时, 我们只能假设其过程发生在二点间最短的直线上。

2. 应用简约法则的另一理由是: 由此而得到的生物系统在 Popper (1968; Wiley, 1975) 的哲学意义上更加易于证伪 (falsification)。我们将在以后的文章中进一步论述其哲学意义。在此只指出, 所谓更易于证伪的意思是: 由于大家共同应用简约法则这一公共的标准, 这样任何由此而得到的理论都可以用简约法则这一标尺检验。由于早期综合学派分类学家对待生物系统的“艺术性”, 每个人都有其衡量生物间亲近关系的尺度, 因而是难于证伪的。这种没有统一标准而公说公有理婆说婆有理的局面或者说不可证伪的情况, 在 Popper 的哲学体系中被认为是不科学的。

3. 应用简约法则的一个更现实的理由是: 有人 (例如 Eldredge and Cracraft, 1980) 认为理论上讲新性状的产生比性状的重复应更为频繁, 否则生物演化将成为一个信息的毁灭过程, 而我们已经知道生物演化是一个由简单到复杂的过程, 即一个信息的建立过程。这个假设的一个直接推论是平行或趋同演化 (或称同塑性, homoplasy) 是罕见的 (图 1 中性状“3”)。如果这一假设成立, 则上面图 2 的 II 中的过程应该是罕见的。

以上论述了应用简约法则的理由。然而如同任何科学原理一样, 教条地套用某一方方法往往是危险的。简约法则固有其简明易用的好处, 但它不一定是通向成功的捷径。简约法则的中心假设——过程的最简性——并不总是成立的。实际上, 如果事物发展过程有极多数目的可能路程, 而且每一路程都具有相同的可能性的话, 那么按照简约法则而发生的过程的几率应是很小的。绝大多数的生物演化很可能并不是最简的。简明并不等于正确。很少有系统学家幼稚到真正相信生物演化是严格按照简约法则的限制而演变的。简约法则只应作为一个在方法论上衡量不同假说的一个相对较好的公共尺度。事实上, 有些人提出有力的证据, 证明亲近类群在相似环境条件下平行演化或趋同演化并不是罕见的 (Gosliner and Ghiselin, 1984)。从而对简约法则在生物系统学中的适用性提出疑问。

支序学的一个最大贡献之一是它冲破了传统分类系统学的神秘感和无所适从性。它试图对生物系统科学的每一步骤都给予明确的分析并将其系统化。简约法则的应用就是其中的一例。这无疑给生物系统科学带来了精确性和严谨性。

本文由邱占祥教授审阅, 作者深表感谢。

(1988 年 5 月 3 日收稿)

## 参 考 文 献

- Eldredge, N. and J. Cracraft, 1980: Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia University Press, New York.
- Gaffney, E. S., 1979: An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. In J. Cracraft and N. Eldredge (eds.) Phylogenetic analysis and paleontology. Columbia University Press, New York, 79—111.
- Gosliner, T. M. and M. T. Ghiselin, 1984: Parallel evolution in Opisthobranch gastropods and its implications for phylogenetic methodology. *Syst. Zool.*, **33**, 255—274.
- Owen, R., 1843: Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. Logman, Brown, Green & Longman, London.
- Popper, K. R., 1968: The logic of scientific discovery. Harper Torchbooks, New York.
- Sokal, R. R. and P. H. A. Sneath, 1963: Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman and Co., San Francisco and London, 1—359.
- Wiley, E. O., 1981: Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York.