

## 评介与动态

### 评亨尼希《系统发育分类学》

Hennig, W., 1966: *Phylogenetic Systematics* Urbana: Univ. of Illinois Press  
Transl. by Davis, D. D. et R. Zangerl

本世纪六十年代后期,在生物分类学(或系统学)界兴起了一个新的学派。现在一般都称之为“分支系统学派”(Cladistics)。创导人是德国的昆虫学家和分类学家,威里·亨尼希(Willi Hennig)。早在1950年亨尼希就写了一本名为“一种系统发育分类理论的基础”(Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik)的书。书中的观点与当时盛行的综合系统学(Synthetic Systematics)颇多抵触,又是用德文写的,所以并没有引起很多人的重视。

“系统发育分类学”一书,是在1950年德文版的基础上重新改写并径直译为英文出版的。所以并没有德文的原版本。这本书问世以后,在生物分类学界引起了激烈的争论。不少分类学家,特别是较年轻的一代,热烈拥护这一学说,一时兴起了一阵“分支系统热”。

这个新学派的观点,目前已有若干发展和变化。但基本的概念、原理和方法仍是亨尼希1966年一书中所阐明了的。所以,到目前为止,这本书仍是分支系统学的基本著作,有必要予以介绍。

全书共263页,分为四章:一、分类学在生物学中的地位(p.1—27);二、分类学的任务和方法(p.28—196);三、系统发生学中的问题、任务和方法(p.197—233);四、结论(p.234—239)。文末并附有文献目录及索引(p.240—263)。

为了使读者对这一新的学派有一概括的了解,本文把该书中所阐明的基本原理和主要方法简要地归纳为以下几个方面。

一、“分类学家的任务乃是创造一种通用参证系统(general reference system)并研究它和生物学中其它各种可能而必须的分类系统的关系”(p.7)。亨氏并不象有的分类学家那样,认为只有自己的分类系统才是唯一正确的、真实的;其余的

都是错误的,主观唯心的等等。相反,他认为现有的许多分类法都是必要的、真实的,也是互相有联系的。但必须从中找出一个能够最全面地反映生物间的关系,最容易代表所有其它各种分类的通用参证系统。根据亨氏的意见,这种通用参证系统只能是严格地建立在单纯的亲缘关系基础上的分类,亦即他所倡导的“系统发育分类学”。因为生物界是按照达尔文所揭示的原理,单系地、历史地进化形成的,这样,生物各个物种或类群间的各种关系最终势必是系统发育关系的反映。建立在其它各种关系基础上的分类只能反映生物间的局部关系。只有建立在系统发育,亦即亲缘关系基础上的分类才能全面地反映生物间的关系。此外,亲缘关系还有一个对于分类来说是很重要的优点,那就是可度量性。亲缘关系的远近可以根据分支的早晚确切地度量。

亨尼希认为,现有的各种分类,归根结蒂,还是建立在形态相似的基础上,没有摆脱掉古老的形态分类的思想束缚。实际上形态的相似性和亲缘的接近度有着根本的差别。亨氏列举了大量的实例,从个体发育中的变态现象到生物种的多形性,论证了两者并不等同。其次,从根本上说来,生物的形态是无法确切地度量的。亨氏引用了别人的话,戏谑地说:为了能确切地度量生物的形态,就需要产生像当年的牛顿和莱布尼茨那样的数学天才!而这样的天才,今天还没有。这样,不管在何种程度上,根据形态相似原则建立的分类,势必会产生出许多系统发育上不直接相关的分类单元;同时,由于缺乏统一的度量标准,这种分类也势必是因人而异的,这就使分类歪曲了事物的本来面目,并且失去了客观检验的标准。因此,只有严格地建立在单纯的亲缘关系上的分类,才是在概念上严格,方法上准确,首尾一贯,不容含混的一种系统。

二、亨尼希认为进化的“最特征之处乃是物种的分裂”(p. 235)。生物学家都承认,生物的进化是由两个过程组成的。一是渐进(transformation),即随着时间的推移物种自身发生变化,但不分裂;另一则是分裂(Cleavage),或称物种形成(speciation)。亨氏认为,只有分裂才是进化中最本质的过程。只有渐进,则生物种始终不会增多,也就不会有今日千变万化的生物界。亨氏还认为,分裂一般总是一分为二,称为姐妹组。姐妹组中必有一个进化较快,变化较大。虽然亨氏说过:“极不可能从一个祖种中一次分出几个女儿种”(p.211),但这时他还没有把这种“两分性”(dichotomy)提到理论原则的高度,而只是强调了,这种“两分”在分析现生物的亲缘关系时很实用,似乎是一种必然的结果。有时出现的“辐射”现象(radiation)往往是由于其分裂的确切时间无法得知而造成的。

三、基于上述的理解,亨尼希提出生物的分类,应该完全与上述的“分裂”对应起来。

在种及其以下的阶元,对现生生物,归根结蒂可以使用遗传原则,即:种为具有共同基因库之实际或潜在繁殖群体。但对时间度量中的种,则无法运用遗传原则。在这种情况下,亨氏认为“种的垂直时限,应由两次分裂过程来限定,一次是它形成为一独立的繁殖群体的那一次分裂;另一次则是它不再作为一个繁殖群体存在而分裂为其后代的那次分裂”(p. 58)。这样,一个物种在两次分裂之间,无论形态上发生变化与否,或变化多少,都应认为是一个种;相反,如果发生了分裂,不管其中一个女儿种与母种有无形态上的差异也应该认为是不同的种。这可以用图 1 来表示。左边的树形段弯曲的地方代表某种形态上的改变,根据

传统的分类方法,不管其分裂与否,应该划分为不同的种;而根据分支系统原则,则应如右图所示。

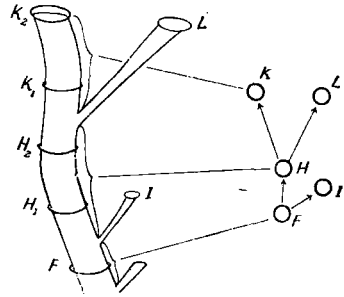


图 1. 对时间度量中的种的两种类分法 (依亨尼希, 1966, p. 60 改画)

亨氏自己也承认,这种划分法在实践中还有不少困难,很难为一般分类学家理解和接受。

根据同一原理,种以上的高级分类阶元则必须是严格地按下述原则组成: 1. 每一个分类单元只能有一个最近的祖种; 2. 同一祖种的所有后代必须无一遗漏地包含在该单元内。只要稍稍偏离了上述二原则就会导致复系(polyphyletic)或并系(paraphyletic)的分类单元(见图 2)。

亨氏指出,目前绝大多数分类学家都同意在高阶元分类单元中排除复系发生,但很多人都没有注意到并系发生的问题。现在的分类中还混有大量的并系单元,须逐步澄清。

亨氏还提出了高级分类阶元的绝对级别的概念(absolute ranking)。一个祖种通过分裂所产生的一对姐妹组,不管它们在后来的进化中发生了多大的差别,例如,一组可能很快地灭绝,而另一组可能又产生大量的分裂,但这原始的两个姐妹组应视为同级阶元。尔后所发生的分裂则应

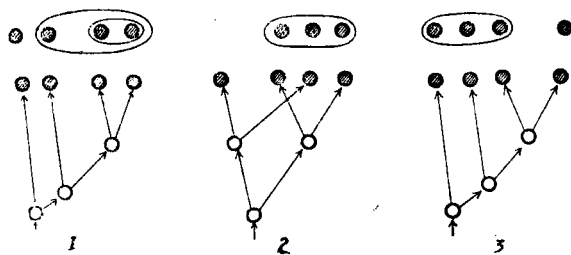


图 2. 1. 按分支系统学原理划分,为单系分类单元  
 2. 按形态分类原理划分,产生复系分类单元(该单元包括了两个最近的祖种)  
 3. 按形态分类原理划分,产生并系分类单元(该单元没有包括一祖种之所有后代)  
 (设水平距离代表某种形态差异程度,依亨氏图 45 改画)

依时间顺序依次递减其阶元级别。这样阶元就和分裂的时间顺序对应起来了,而只有这样,生物间的同级阶元才是可以比较的。现行的分类把不是同一级分裂所产生的后代,仅仅按其形态分异程度和数量多少划为同级阶元,例如鱼类、爬行类、哺乳类等都为纲一级分类单元;再如原生动动物门中纲一级的单元,所有这些同级单元,实际上在系统发育上是无法相比的。亨氏认为,分类学要成为一种科学就必须使其分类具有可比性,而现有的分类在这一点上使分类学的科学价值大大地降低了。亨氏根据生物发展的阶段性,参照地质学中地史划分的原理,把生物分为六大阶元(见图3)。

地 史 期		阶 元
VI	中新世	属
V	渐新世	族
	晚白垩世	
IV	早白垩世	科
	三迭纪	
III	二迭纪	目
	石炭纪	
II	泥盆纪	纲
	寒武纪	
I	前寒武纪	门

图3. 生物分类六大阶元的发生期

四、怎样才能正确地辨认出上面所说的那种系统发育的关系呢? 亨尼希提出了如下的方法。除了在现生种以下的阶元可以运用遗传原则外,在其它情况下都要充分使用形态、分布和古生物三个方面的证据。需要强调的是,亨氏认为这些都只是找出系统关系的证据,而不是分类的依据。他对前两方面特别重视,并特别仔细地分析了形态方面的证据。他首先强调必须研究全部性状,包括各种外部、内部的形态、生理、习性等各方面的证据,这叫做全态学(holomorphology)。其次,他认为必须对上述性状作严格的区分。他认为,生物间的性状的相似实际上包含着三种情况,即:共近祖性状(Symplesiomorphy)、共近裔性状(synapomorphy)和趋同性状(convergence)。其中只有共近裔性状才反映从祖种最后分出的时间,才是分类的主要依据,这叫做“共近裔性状原则”。正

确地运用了这个原则,就会得出单系的分类单元,否则就会出现并系或复系的单元束(图4)。

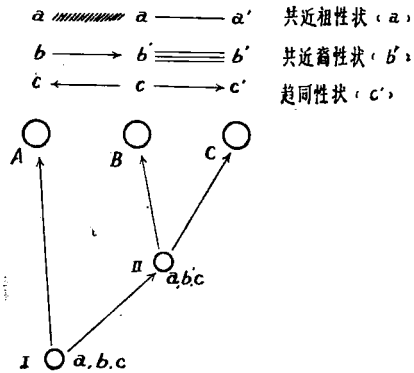


图4. 设祖种 I 具 a, b, c 三个性状, 祖种 II 具 a, b, c 三个性状。

A 种与 B 种共具 a, 但 a 为祖种 I 之未变性状, 亦即共近祖性状, 表明两者系统关系远。  
 B 种与 C 种共具 b', b' 系祖种 II 从 I 中变化得来, 即共近裔性状, 表明两者系统关系近。  
 A 种与 C 种共具 c', c' 在祖种 I, II 皆未有, 系分别从 I, II 变化而来, 为趋同性状, 表明两者关系更远。

(依亨尼希图 44)

但是怎样判断哪些是近裔性状呢? 亨尼希提出了如下的工作顺序。

假如有 a, a', a'', 要判断 a'' 是否是 a 这一系列性状中的近裔性状, 那就必须:

1. 首先要确定 a, a', a'' 为同一性状的不同状态(character states), 即并不是毫无关系的相似性。这就要借助于同源(homology)分析。一般判断同源性状主要根据三条: ①在整个结构中位置相同; ②有变化的联接环节; ③特征的独特性。

2. 其次要确定 a, a', a'' 的发生顺序, 亦即性状的系统发生史(Character phylogeny)。这里主要有四条原则: ①在地史中出现的早晚, 亦即古生物原则; ②分布地区渐进原则, 即分裂产生出的新种一般总是自祖种的分布区向外延伸, 性状本身也有这样的规律性, 亦即近裔性状(apomorphy)和近裔分布(apochory)之间有一定的关系; ③性状在个体发育中出现的顺序, 亦即重演律。当然, 对重演律绝不能机械地运用, 大量的研究工作已经证明, 重演律只能应用于部分情况; ④相关原则: 如果几组性状的变化平行发生, 只要其中一组得到证实, 其它的也可以认为是得到证实的。

3.除此之外,还必须采取一切手段排除反向进化、平行进化、趋同进化等现象。

按照上述的工作顺序,一般能将性状进行区分,并找出近裔性状。

这样,按照上述原理和方法提出的分类就和过去的分类有相当大的差别。首先,按照这种分类,形态上比较接近,因而过去分在一起的一些分类单元可能分在不同单元,而形态上相差较大,过去分在不同单元的,反而可能分在同一单元里(图2中1)。其次,同一阶元,例如一对姐妹组,完全不考虑其分异的程度和下属阶元的多寡,而只考虑其分裂之时间顺序,所以姐妹组的阶元虽相同,但所包含的内容可以差别极大。总之这种分类法是严格的单系分类,一切与此抵触的因素全部排除,因此也不会因在诸因素之间权衡而产生各种不同的折衷方案。

整个说来,亨尼希的这本书立论还是谨严的。但文字比较艰涩,这当然也和翻译中的一些技术困难有关。但主要的不足之处是对新提出的论点缺乏足够的论证,对运用这种新方法在实际分类工作中产生的问题没有真正解决,一般仅归诿于基本概念的不同,显得说服力不大。如对时间中种的概念,处于分裂阶段的祖种的归属,两分概念等等都有类似的情况。书中对寄生学方面的资料

对分类学的作用似乎有些过于夸大,而对古生物方面的资料对分类学的作用,认识有些不足,甚至稍显偏执。这可能和开始阶段古生物学家持反对态度的较多这一点有关。例如在第二章的结语部分对持异议的古生物学家说了如下一段话:“系统学的基础和出发点是现生动物界。……化石如能帮助建立这样一个系统,当然欢迎。……但是把化石包括进来必须不破坏这个系统的结构原则才行。然而,有很多化石,一包括进这一系统就会产生很多困难,特别是古生物学家也没有办法的化石保存不全及其它缺憾,使得没法弄清其确切的系统关系。在这种情况下,化石对系统发育分类学不是帮助,而可能成为负担。无论如何,古生物学家的想法不能废除系统发育分类学的这些原理。”(p. 192):

目前,围绕这一学派所提出的观点已经展开了热烈的辩论。以梅耶(E. Mayr)为首的综合分类学派,在肯定这一学派对某些基本概念有所澄清和发展的同时,也就一系列问题提出了反驳意见,分支系统学源,除对综合分类学源的反驳写了大量辩解文章外,并已开始大量应用于实际的分类工作中。总之,当前生物分类学界的思想相当活跃。这是值得我们注意的新动向。

(邱占祥)