

支序分类学简介(Ⅱ)

A BRIEF INTRODUCTION TO CLADISTICS (Ⅱ)

李新正

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

3 区分同源性状与异源性状的原则

在探寻系统关系时,当然要求应用同源性状,但同时还需设法辨别出易与同源性状混淆的异源同形现象,这往往不很容易。根据分类工作者的长期经验,认为以下一些原则对辨别同源性状与异源同形现象可能有所帮助:

3.1 凡受选择压力最小,或与环境选择作用关系最小的特征,其多次独立地重复出现的机会最小,即属同源性的可能性大。例如哺乳动物的毛的长度,作为一种特征用于系统发育分析,如果其中分布在北方的分类单元均具长毛,则可能由于北方寒冷这一环境因素的选择,结果造成两个种同时分别适应这种条件而独立地产生了长毛这种特征,故不是同源特征的可能性大。如另一特征为阳茎骨的形状,则受环境条件选择的共同影响而出现平行趋同的可能性小,其异同反映种系关系的可能性更大。

3.2 结构越为复杂精细、各部分配合精巧的构造,在进化中越不容易重复出现。即使大体上或表面上很相似,也易在仔细研究时发现某些本质上不同的、非同源的现象而露出破绽。例如人的眼球结构、昆虫的复眼等,现均认为在生物发展史上只出现过一次。因为如要在众多的遗传组成基础上屡次地发生完全雷同的变化,机会是不大的。相反,越是构造简单,异源同形的可能越大。

3.3 凡属于“缺失”性质的特征,如“无翅”、“无足”、“无眼”等往往难以排除异源同形的可能性。因为它们是一种“负”状态特征,缺乏判断是否趋同的指标。故而在系统发育分析中,如有可能时,最好避免选用。

4 祖征与新征的判断——特征分析

一个特征序列中,哪一端代表祖征,哪一端代表新征状态,即所谓特征序列的极性(Polarity)(或极向)问题,在系统发育分析中至为重要。但在实际应用中,极性常常不易判断。因此旁推法或根据逻辑推理来判断的成

份往往很强。实践中可在一般比较形态学基础上参考下列原则:

4.1 化石顺序 在地层系列中出现的次序先后(祖征出现的时间必然早于新征),一般具有一定价值。尤其是具有多种性状的平行发展的共同趋势时,或结合比较解剖学研究的结果进行分析时,价值常较高,可靠性较大(逆转的可能性较小)。如昆虫中的古翅与新翅的演变序列问题,即为一例。但有时情况比较复杂,例如鱼鳍—四足—鲸鳍序列的极性问题,如单纯依靠化石资料,有些也不易作出正确判断。此外,化石资料的缺乏,常会造成错觉,例如某类群虽然原始(发生历史必然古老),但无化石记录,而另一类群发生历史虽较之为晚,但有较长时间的化石记录,如只根据化石资料判断,则将造成混淆。而且分类工作的常识告诉我们,任何物种的各种特征的状态往往是镶嵌存在的,原始类群虽有许多原始的特征,但在某一或某些其他特征上常常出现特化(即处于相对的新征态)。因此,如只根据化石年代,将某些在地层中出现较早的分类单元所具有的新征特征笼统地视为祖征时,就会导致极性判断上的错误。同样,不加判断地将具有某一处于原始状态特征的化石种视作该系列的祖先,也是危险的。因为有可能该化石种实际上在进化系列中并不原始,只是在某一特征上保留了祖态而已。以上种种,说明应用化石资料作为极性判别的依据存在着许多复杂性。有些分类学者在极性问题上不甚赞成使用这一依据,在这方面有不少争论。

4.2 外群比较 即与已知的姐妹群或其他邻近群的同源特征系列中的有关特征相比较。如某状态为外群所共有,则常认为是祖征的证明(其根据为共同新征确定单系群定义的逻辑推演)。反之,如该状态为外群所无,即为该群所独有,则应视为新征。例如甲壳纲十足目中真虾类抱卵这一特征,在对虾类中没有出现,显然属于新征状态。使用外群比较法时,必须考虑到有平行或趋同现象存在的可能性。一般认为,为了减少这些问题

所造成的错误,在进行支序分析时,如有可能,选作对象的外群数目越多越好。

在实际工作中,有时分析对象的上一级阶元的系统关系不明,因而很难找出或确定姐妹群,使外群对比工作很难进行,这是常常遇到的困难之一。这就涉及到在进行支序分析时,必须明确所分析的分类群为一单系群,并对其在所属的高一级单元中的系统位置和姐妹群关系有一定明确的了解,作出的分析才可能是有效的。例如,分析的对象为一个属,企图找出属内各种的系统关系,则需首先明确此属属于一个已确知为单系群的科,同时自身又是具有一个或多个共同新征的类群。如果没有这样的前提,所分析的对象就有可能实际上是一个并系群或复系群,必然导致错误的结论,使分析失去意义。

与“外群比较”有关的另一问题为特征存在的普遍性与极性的关系问题。有人认为,某一特征在类群的成员中存在越是普遍,则越为原始(祖征态),这种笼统的说法并不正确,因为如果是指在群内和群外都有存在或普遍存在,则事实上与“外群比较”相当,此特征为祖征态的判断是对的;如只在群内普遍发生,则属于祖征或新征两种状态的可能性均有。因为共同新征为单系群的重要特点,新征在群内各成员中同样有可能是普遍存在的,因此不能用作判断极性的依据。

4.3 类群系列对比 如所分析的同分类单元的成员之间存在着好几组不同特征的演变系列(或所谓“形态梯变”(Morphocline 或 Phenocline),例如一组是特征 $A \rightarrow A' \rightarrow A''$ 系列,另一组是特征 $B \rightarrow B' \rightarrow B''$ 系列……等等,则常认为这些系列之间是相互相关的。因此,如果能够比较有把握地确定其中某一个系列的极性,其他系列的极性也可由此而被推知。如 A 为祖征态, A' 为中间衍生状态,即成 $A \rightarrow A' \rightarrow A''$ 序列时,则可推知 B 序列也为 $B \rightarrow B' \rightarrow B''$ 。在实际工作中,这一原则的应用常只具参考价值,因为推论的成份太强。在没有把握时,可以和外群比较法结合起来使用,检查有关系列的特征在外群中是以什么样的状态存在,如果在外群中一为祖征态(如上述系列中的 A 与 B)时,则证明二系列确是相关系列,如二特征在外群中一为祖征态,一为新征态,则其中必然存在某种错误或问题。因此,这一原则的应用,也可用来检验已有设想或已有系统的正确程度。

4.4 类群趋势 在一个大类群中,常在许多亚群中多次出现一些共同的性状演变趋向。在植物中,花瓣与萼都有由分离到愈合的趋向。这种极性特点作为平行系列极性的参考依据常常大体上是有用的。但具体讲来,逆转的可能常存在,因此也需慎重对待,多作具体分

析。

4.5 个体发育证据的应用 在一个物种中,各特征在该物种所存在的单系群中的历史发展或演变过程,常常在个体发育过程中的时间顺序上得到反映(海克尔的生物发生律)。在历史上出现较早的祖征态常出现于个体发育中该特征发生的早期,越是衍生的状态,在个体发育中出现愈晚。此一规律相当重要,一般认为,根据个体发育证据推知的极性,比较可靠,逆转的可能性较小,因此是很有用的一项指标。需注意的是,某些动物类群在个体发育中存在幼态持续(Neoteny)现象。遇到这种场合,如果对之没有足够的认识,有可能在极性上得出相反的结论。故在运用这一指标时,需考虑到这种可能。此外,从理论上讲,特征的个体发育过程也可反映分支过程,一定程度上可以借此判断姐妹群关系。例如在支系(Clade)A 中,特征 Y 的个体发育顺序为 $Y_1 \rightarrow Y_2 \rightarrow Y_3 \rightarrow Y_4$,而在另一支系 B 中,此特征在个体发育中出现的顺序为 $Y_1 \rightarrow Y_2 \rightarrow Y_7 \rightarrow Y_8$ 。可以看出该特征的发育在这两个支系中最初的两个阶段是共同的,在 Y_2 以后,开始出现分歧(即分支过程)。同理,可以从上述特征个体发育顺序的情况推知 A 和 B 两个支系为一在 Y_2 出现以后的阶段发生分支的姐妹群。

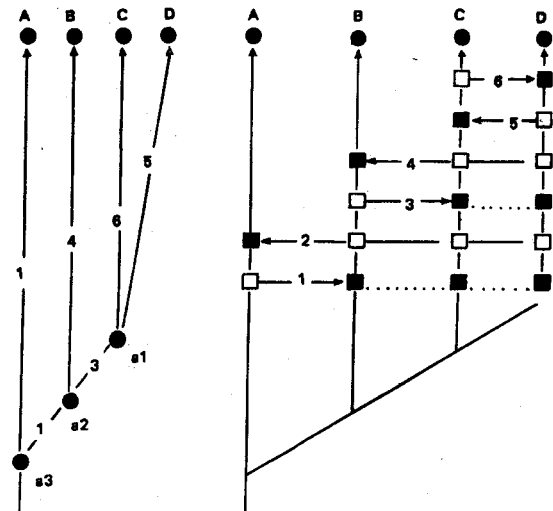


图 8

综上所述,在系统分析或支序分析中对于用作分析依据的性状的选择,同源性状的判别以及极性的确定,均不可避免地会带入许多主观成份,误差在所不免。对于一个类群的各方面知识越为丰富,工作时越为可靠。

特征分析是支序分析的关键步骤,也是通过支序分析建立生物类群系统发育关系的核心环节,其正确与否对于最后的分析结论至关重要。下面简述支序分析的步

骤。

5 支序分析的步骤

支序分类学通过制定支序图(或称分支图, Cladogram)来建立系统发育关系。支序图所反映的主要是分支事件(或共同新征发生事件)发生的相对顺序。当赋予进化意义时,该图形就成为系统树(或谱系树、谱系图)。一个新的分类单元的产生一定伴随一些新性状的产生。反之,某一新的性状状态由原有状态演变产生,可以代表新分类单元的出现,也即可以通过性状分析的途径来反映系统发育或种系发生的过程。如果用图形反映,则树形的支序图上,每一分支点代表新特征的最终形成(其形成的过程是由前一分支点开始逐渐发生的)或新分类单元的生产。这一分支点实际代表已成历史的事件,一般认为代表一个假想的祖种。其存在是通过由此衍生且与之具有相同新征的现存后代而推知的。因此,重要的是确立各分支点在支序图中的相对位置或相对顺序。这一过程称为“支序分析(Cladistic analysis)”。支序分析是依靠分析性状及其状态,在所需分析的一批分类单元中,通过“共同新征”这一特点寻找和确立姐妹群的办法,在某些分类单元之间建立起各种分支关系(主要是单系群关系)。并依次类推,逐级扩大,由近及远(或由今及古)地确定分支位置,最终建成完整的支序图。由于支序图着眼在各分支的相对顺序(即孰先孰后),因此在图上某一分支点在其前、后二分支点之间的具体位置是任意的。即假设有3个分支点依次为A、B、C,分支图中AB与BC的长度是任意的,不具任何意义。由上述可见,支序图不仅表示了分类单元之间的进化关系、顺序和过程,同时也可说是各个性状的演变关系图。

支序分析或建立支序图的具体步骤如下:

(1) 首先根据对该类群的背景知识的全面分析,初步确定其为单一系群,并了解其与邻近类群的关系,或其在更高级阶元中的地位。

(2) 选出作为分析依据的各个特征。

(3) 判断这些特征的极性,确立各分类单元中这些性状是属于祖征状态还是新征状态。

(4) 根据上述材料,寻找并确立姐妹群,建立支序关系,画出支序图。此步骤是支序分析的关键。支序学说认为共同新征是判断姐妹群的标志,据此在各分类单元间进行比较,找出姐妹群。

如图8。欲对分类单元A、B、C、D的系统发育关系做支序分析,共选择六个特征作为分析依据。其中C与D共有特征3的新征状态,故首先将C与D归为一姐妹群,具有一最近共同祖先 a_3 。B、C与D共有特征1的

新征态,故B与(C+D)为姐妹群,具有一最近的共祖 a_2 。A则为(B+[C+D])的姐妹群。最后得出支序图。

在这里可以看出,在支序图中,各特征的祖征态与新征态常以镶嵌的形式配置着,称特征镶嵌现象(Heterobathy of characters)。就各个个别的特征来说,其演变的方向各不相同。

由上述支序分析的方法可以看出,Hennig支序分类学说的主要特色是根据共同祖先的相对近度来进行归类,即以相对时间来表达亲缘关系的。这样做,比用形态上的总体相似性进行归类的方法(数值分类学即如此)更能反映历史的实际过程,便于克服趋同和平行而引起的混淆和干扰。

6 支序分类学的应用

从上面的介绍,我们已经看出,支序分类学说主要用于研究生物类群的系统发育关系,探讨系统演化过程,并可据之进一步提出生物类群的合理分类系统。支序分类学还可发挥其优势,在其他学科领域进行应用,其中最典型的是在生物地理学上的应用。此一理论的出现对于生物地理学产生了巨大的影响,特别是使历史生物地理学的研究方法和水平有了很大的飞跃。生物地理学工作者希望所依据的生物分类系统确能反映系统发育的客观过程,而支序分类学正是企图以较严格的方法达到这一目的。例如通过数个大类群中各小类群的分支图,以及各小类群的分布区域,在承认物种形成过程与地理事件是同步发生这一原则基础上,综合得出地域分支图(Area cladogram),从而可据此地域分支图推知另外一些生物类群的分支关系,还可推知原始生物相的发生演变,以及与之伴随的该地域分裂变动的过程,解释一些替代生物地理学(Vicariance biogeography)现象,寻找某类群的发生中心和扩散途径,等等。同样也有人在尝试其在古生物的地层分布研究上的应用。支序分类学其它方面的应用也正在开发探索中。

7 现状与展望

关于支序分类学的一些基本观点和概念,世界上许多知名的生物系统学家曾在70年代至80年代,以美国期刊《Systematic Zoology》为战场,展开过激烈的争论,支序分类学也因此经受了考验和挑战,从而站稳了脚跟。目前,支序分类学的理论,以及支序分析的方法和手段正在逐步走向成熟,也与其他分类学派的一些观点相揉和。越来越多的生物学工作者,特别是一些年轻的生物系统学工作者正在应用并进一步发展这一理论。

海洋科学

由于这一理论的基本原理,使工作时很容易利用计算机进行支序分析运算,因而一些既掌握这一理论,又精通计算机的生物系统科学家便开发出了许多计算机软件,如 PAUP、HENNING86、PHYLIP 等都是目前较为

流行的支序分析软件,为生物系统学研究提供了极大的方便。经过深入的探讨和研究,克服其自身的一些缺陷,吸收其它学派的优点,支序分类学必将走向更加完善、更加成熟。