

系统发育系统学——对现代系统 生物学的理解与探讨(5) 支序图、系统树及祖裔关系

孟 津

王晓鸣

(美国自然历史博物馆古脊椎动物学部)

(美国堪萨斯大学系统学与生态学系)

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

一、引 言

在重建系统发育关系的研究中,对于祖裔关系的认识存在两种主要的不同派别,即传统的演化论学派和支序学派。传统的演化论学派认为,通过古生物资料来找到系统发育中的实际祖先类型是重建生物系统发育的一个基本内容,而祖先类型是有可能被认识到的(Bretsky, 1979; Gingerich, 1979)。支序学派并不回避对祖—裔关系的讨论,因为支序学的一个前提便是生物演化曾经发生过。那么,祖先和后裔的存在,便是这一前提的必然结果。但问题在于怎样去认识祖—裔关系,而不是祖—裔关系是否曾经存在过。后者并不成为一个问题。与传统的演化论观点相反,支序学派一般认为祖先类型是不可能被真正认识到的,不能被验证的,至多只是一种形态型(morphotypes)(Nelson, 1970)。但这种所谓的祖先形态型并不是一个关于祖先的科学陈述,而只是由支序学假说中产生的一种特征的集合体(Engelmann and Wiley, 1977)。这两个不同学派在表达对系统发育的重建时,采用了系统树与支序图两种不同的形式(或者说两种不同的假说)。这两种表达形式体现了两种学派对祖—裔关系的不同看法。

二、系统树与支序图的形式与差别

系统树是一种关于系统发育的假说,它的基本特点是表达了系统发育中各个生物分类元之间直接的祖—裔亲缘关系。在经典的教科书中;如 Romer 的《古脊椎动物学》,这种系统树是屡见不鲜的。图 1 是取自《古脊椎动物与古人类》学报的一个简单例子。在一个系统树中,每一条线都代表了一个系统发育的支系(lineage,又译作“世系”),其上的任何一点都是具有某种意义的。两条支系的分叉点代表了一次物种的形成(speciation)。线条的宽度常常表示了支系的丰富程度(diversity)。如图 1 是以属为基本单位的系统树,其中亚洲冠齿兽 *Asiocoryphodon* 至真恐角兽 *Eudinoceras* 的一支以较粗的线条表示,说明这一支中含有较多的种。线条的长度往往代表了该支系的地史分布。线条之间

的角度则代表了两支系之间演化的速度或者是形态上的差异程度。同一支系不同位置上的分类单元,则明确地是祖—裔关系。如图 1 中亚洲冠齿兽为真恐角兽的祖先类型,这是在属水平上的祖先;而北美的冠齿兽 *Coryphodon* 是欧洲冠齿兽的祖先,这则是在种水平上的祖先。在系统树中,分类单元可以位于树系的任何位置,即可在其端部,分叉点或两点间的任一位置。而各个分类单元并不一定是单系的(本文下篇将对单系的问题进一步讨论)。因此,我们不妨将系统树视作一个由分类单元组成的树系实体。

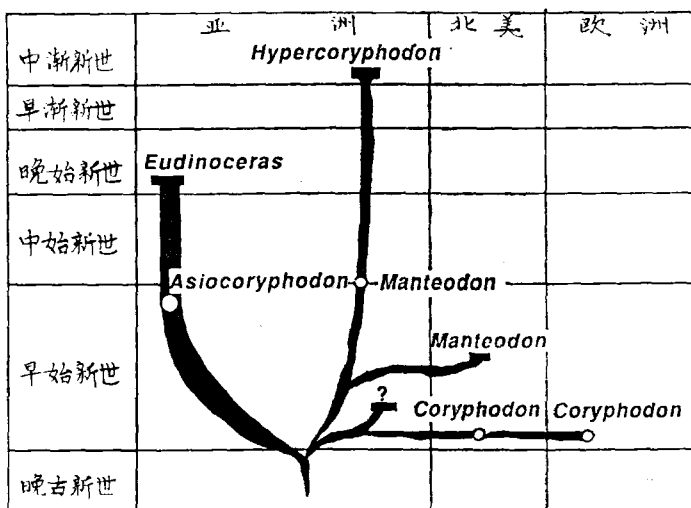


图 1 冠齿兽 *Coryphodontidae* 系统发展示意图。引自徐余璋 1976

支序图(图 2A)则具有一些与系统树不同的特点。支序图中的线条不代表任何具体的支系,因此任何线条都没有长度,宽度和角度的特征,或者说支序图不包含分类元丰富程度、地史分布、演化速度及形态差异程度等内容。支序图中分类单元都位于线条的端部,而不位于任何其它位置上。分叉点也不代表物种形成。因此每一对相联的支线都可以依其连接点转换位置而不改变其含义。支序图中的基本分类单元都是一个在更低水平上的单系类群,它们的单系类群性质应当是可检验的(Gaffney, 1979)。一个支序图既不特指某一祖—裔关系,也不排斥这样的关系。因此,支序图只是一种分类元间亲近程度关系的表达形式,并不代表某种实体。

系统树的建立,至少需要两个附加的假设。第一个假设是,在我们分析的类群中某些种是另外一些种的直接祖先,或者说由一个物种形成事件连接的种,至少是潜在地存在于我们的样品中(Eldredge and Cracraft, 1980)。这一假设涉及到演化机制以及遗传(inheritance)等方面的一系列问题。第二个假设是特征的逆演(reversal)在系统发育中没有发生过,因为祖先种对于一个后裔种来说,只应当具有原始特征。如果在一个假设的祖先种身上发现特有裔征(autapomorphy),将排除这个种作为祖先种的可能。但如果特征的逆演确实发生过,即在假设的祖先身上确实出现特有裔征,那我们就不能用特征分布来检验祖先假说(Gaffney, 1979; Eldredge, 1979)。支序图的建立则不需要这样的假设。支序图描述了裔征的分布,从分类元的相互关系出发,以共同祖先的远近将分类

元排列组合起来。因此,支序图与物种形成方式,演化机制和速度等都没有直接的关系。是否在我们所研究的类群中存在可能的祖先种对支序图的建立也无关紧要。

有的学者(如 Mayr, 1974; Blackwelder, 1977) 批评支序学的方法是基于一种生物学上不能接受的物种形成方式,即二分式 (dichotomous) 的物种形成方式,而且演化的速度必须总是相等(或总是不相等)。这种批评是对支序学说基本假设的误解。就象上面已经提到的,支序图的建立并不需要二分式物种形成模式作为前提。认为支序图是基于二分式物种形成模式的看法是混淆了支序图与系统树之间的差别 (Platnick, 1977)。

然而系统树与支序图并不是毫无关系。支序图实际上相当于一系列的系统树(Harper, 1976)。或者说支序图包含了一系列系统树的内容。对于一个由三个分类元构成的类群来说,可以有四种支序图(图 2A1—A4)。对应于每一个支序图有 B 至 E 的一系列系统树。其中 E 这一行是外形上与支序图一样的系统树。对于支序图 A1,其基本含义就是分类元 B 和 C 之间的亲近程度较二者任何之一与 A 的亲近程度都要高。这种亲近程度是由共祖裔征 (synapomorphy) 来决定的。支序图 A1 概括了 B1、C1、D1 和 E1 中系统树的内容。比如,分类元 A 可能是 B 的直接祖先,而 B 又可能是 C 的直接祖先(图 2B1 左边的树

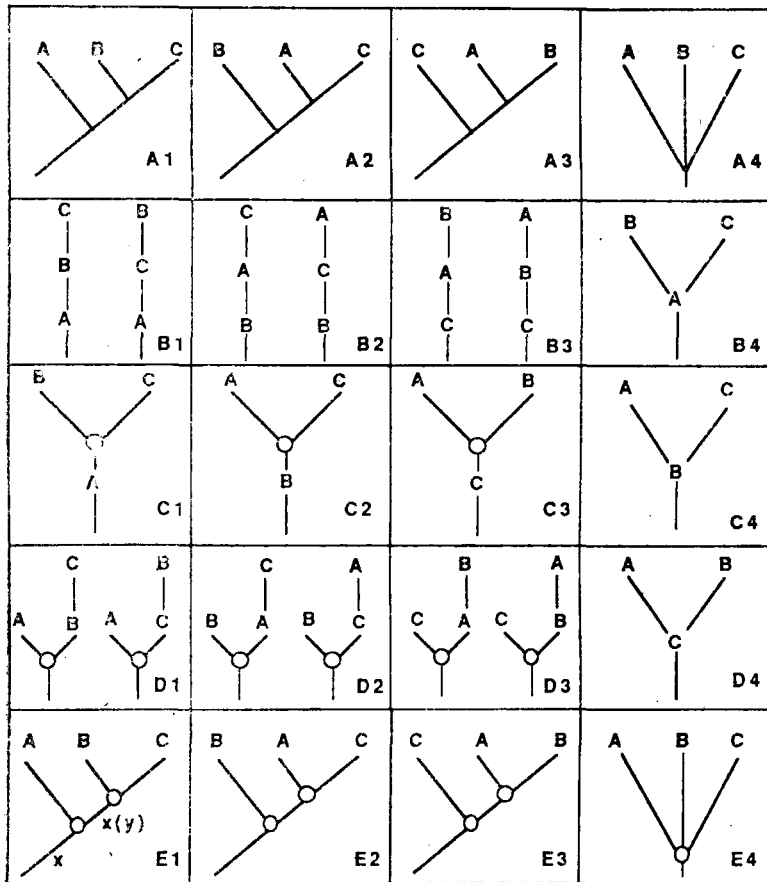


图 2 三个分类元所具有的四支支序图 (A1—4) 以及每一支序图所对应的系统树 (B—E)。根据 Platnick 1977

系)。又如当 A、B 和 C 三个分类元身上都有特有裔征时，它们当中任何一个都不可能是另一个的祖先，因此支序图 A1 所代表的系统树就只有 E1 一种。E1 尽管形式上与 A1 相同，但由于它们基于的前提不同，所表达的内容也就不同。E1 这一系统树所表达的内容是：一个假设的祖先 X 在产生出分类元 A 的同时自己保持不变，或者产生出另一个新的类群 Y。X 或 Y 作为一个假设的祖先，又产生出分类元 B 和 C。B 和 C 身上具有各自的与 X 或 Y 不同的特征，即特有裔征。E1 中的两个分叉点代表了两次而且仅是两次物种形成事件。其中的线段都代表了分类元实际的或假设的系统发育过程。而 A1 中的线段和分叉点都没有具体的含义。两个分叉点之间可能的物种形成次数也不能确定，或者说允许有若干次的物种形成事件。

可以看出，从内容上来说支序图与系统树的基本差别在于后者认可祖先的存在，而前者则不含这样的内容。从方法上看，支序图是一种更为一般性的假说而系统树则更加具体。系统树可以表达较多的信息量，它不仅包含特征在分类元间的分布，而且还可以包含诸如具体的物种形成事件和地史分布等内容。但系统树的建立又必须引进附加的假设并要求更多的信息。引入这些附加的假说，如祖—裔关系的假设，使系统树作为系统发育假说的科学性降低。因而系统树假说的建立付出了更大的代价。而这种代价大概是支序学说不愿意付出的。因此，通常在只知特征分布时，我们只能得到较为一般性的支序图。在同样基础上要推论出系统树，则可能是对已有资料的过多解释，必须付出降低科学性的代价。在已知的信息条件下我们能够得出多少推论，这也许是传统分类学与支序学针对系统树争论的一个基本点吧。

三、祖先的认识与检验

上面已经谈到系统树的一个基本特点是对祖—裔关系的认可，而支序学则不认为祖先是可以被认识和检验的。在进一步说明为什么以前，我们先看一下什么可以作为一个祖先。祖先(ancestor)一词可用于三种情况(Engelmann and Wiley, 1977)：生物个体作为祖先，居群或种水平上的祖先，以及种以上分类元作为祖先。对于个体作为祖先的情况，除了现代生物学中某些实验观察的例子外，一般是难于识别的。在古生物学研究中，没有以个体作为祖先的例子。

对于种或种上分类元作为祖先的情况，Patterson (1983) 认为有 6 种基本的祖先形式被用于系统树中：① 高分类元产生低分类元；② 一个类群产生另一个相当等级的类群；③ 一个未知的或假设的类型产生出某一分类元；④ 已绝灭的较低的分类元产生出较高的分类元；⑤ 由个体发育中推测出来的类群，以及⑥ 某个实际的种(现生或绝灭的)为另一分类元的祖先。

种以上分类元作为祖先，需要引入一些特别的要求(Engelmann and Wiley, 1977; Harper, 1976)：① 祖先分类元逻辑上不能包含后裔分类元；② 那些构成后裔分类元中的种应当是祖先分类元中某些种的后裔。第一个要求是显然的。如图 1 中亚洲冠齿兽属是真恐角兽属的祖先，因此真恐角兽就不可能被包含在亚洲冠齿兽这一分类元中，否则两个分类元间的祖—裔关系便不存在了。这一要求使种以上分类元作为祖先成为一个非

单系类群。因为任何一个单系类群的祖系种或干种 (stem species) 与该分类元应当是等价的,即该祖系种所代表的分类元水平,应当包含了其所有的后裔。严格地说,种上分类元如果是单系类群,它就不可能产生另一个相分离的单元,而一个单系类群只能产生于另一个较高水平的单系类群中。如图 3a 中由 B 和 C 构成的单系类群 x, 只能产生于单系类群 y 中,而不可能由分类元 y 产生相分离的分类元 x。第二个要求也表明,任何种上单元作为祖先一定是并系的 (paraphyletic), 而不可能是单系的。因为那些由祖先分类元中的种产生的后裔被归于后裔分类元中,这就意味着该祖先分类元没有包含它的所有后裔,因而是并系的。如图 1 中亚洲冠齿兽是真恐角兽的祖先,那么真恐角兽属中的种一定是亚洲冠齿兽属中某个或某些种的后裔。由于亚洲冠齿兽中的种所产生的后裔没有被包含于该属中,则亚洲冠齿兽作为一个祖先属便是并系的。因此,种以上分类元作为祖先只能是一种人为的,非自然的单元。而种或居群则是剩下来值得考虑的祖先单元。

下面我们来看一下祖先假说的科学性。需要再一次强调,问题不在于祖先种是否曾经存在过。如果生物演化是我们所接受的前提,那么逻辑上祖先种就一定会存在。问题在于,① 我们是否可以依照一些客观的,不以观察者偏见所左右的原则来鉴别化石种中的祖先种类;② 如果祖先种不能够被认识,能否建立一种可检验的祖-裔关系假说。

在上期的学报中(王晓鸣,孟津,1989),我们曾介绍了 Popper 的科学哲学方法。其中一个基本要点是,验证一个假说的唯一方法是去证伪该假说。也就是说一个假说必须总是处在可以被证伪的状态中,不论它已经多少次通过了证伪。因此,终极真理在任何时候都不可能认识到。即便我们已经得到了某个真实的陈述 (statement), 我们也没有任何方式来检验其真实性 (Engelmann and Wiley, 1977)。在科学中不存在绝对的肯定 (certainty), 实际上,自然科学对百分之百的肯定是不感兴趣的,否则科学也就不存在了。在生物系统学研究中,我们同样不可能肯定地确认某个种是另一个种的祖先,没有任何法则可以使做到这一点,否则我们便可以达到科学中的绝对肯定或终极真理。

在实际的研究中,认识祖先也有方法上的困难。设想我们三个分类元 A、B 和 C

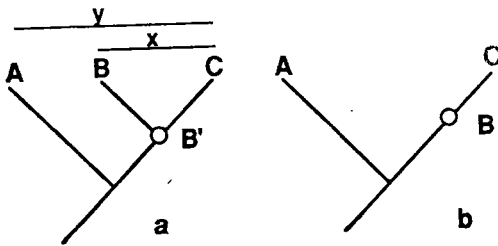


图 3 分类元 A、B 和 C 间的关系。B' 代表了 B 和 C 的假设祖先(a); B 与 C 具有直接的祖-裔关系(b)

(图 3)。如果 B 是 C 的祖先,那 B 身上每一个与 C 相对应的特征都应当是较原始的。但 B 对应于 C 的特征都是原始的并不一定能说明 B 就是 C 的祖先。如图 3a 中 B 相对于 C 的特征可能都是原始的,但它不是 C 的祖先,因为 B 身上还具有 C 所没有的特有裔征。该裔征否证了 B 作为 C 祖先的可能。我们只能假设一个祖先 B' 位于分叉点上。在图 3b 中, B 是 C 的祖先,但这并不是因为 B 身上

相对于 C 的特征都是原始的,而是因为 B 身上除了那些原始特征外,没有任何特有裔征,即特有裔征不存在的情况下, B 是 C 的祖先这一假说才能被确立。一般地说,没有特有裔征,也就是说只有负面证据 (negative evidence) 才能支持祖先假说,而没有正面证据 (positive evidence) 可以支持祖先假说 (Nelson, 1969)。换句话说,我们不能指望某个

种具有某些特征而视其为祖先，而只能因为它不具有某些特征将其定为祖先。这就等于在说种水平上的祖先之所以是祖先，是因为它不是后裔 (Schoch, 1986)。由此看来，种水平上的祖先不能由特有的正面证据来认识到。

然而，上面的例子似乎表明建立一种可检验的祖—裔关系假说是可行的，即如果 B 被认为是 C 的祖先(图 3b)，那么只要在 B 身上发现特有裔征就可以将这一假说证伪。而另一方面，如果 B 和 C 是姐妹群 (sister group)，B 身上发现特有裔征并不能将这一姐妹群关系证伪。表面上，祖—裔关系假说具有比姐妹群假说更易被证伪的性质，因而可能是更好的假说。这个结论涉及到对特有裔征的认识。在图 3a 中，B 具有一个特有裔征意味着该特征为 B 所专有，而且 B 由于具有该特征而不同于其可能的祖先 B'。祖先 B' 是假设而不能被观察到的。因此，B 具有一个特有裔征这一陈述，必须要在图 3 中 a 这一系统关系得到承认的情况下才能被确定，即 B 和 C 共有最近的一个祖先 B'，而 B 身上发现的某一特征没有被发现于其它的类群 (外类群 outgroup)。也就是说在最简约的系统关系被承认的前提下，一个特有裔征才能被确认。这种关系只能是图 3a 的形式而不能是图 3b 的形式。换句话说，特征分布只能检验图 3a 的关系，而不能检验图 3b 的祖—裔关系。

Platnick(1977) 提出了另一个看法来说明祖—裔关系的系统树假说不能够用特征分布来检验。如图 2，一个三分类元的类群有至少 22 个可能的系统树。如果系统树假说能够被证伪的话，我们必须能够证伪其中的 21 个。如果我们假设①分类元 A、B 和 C 具有一共同祖先；② B 和 C 共有一直接祖先；③ A 具有一个特有裔征；④ B 具有另一特有裔征；以及⑤ C 没有任何的特有裔征。第一个条件使我们将问题局限于图 2 中的 22 个系统树。第二个条件将第 2, 3 和 4 纵列的系统树假说排除掉，第三个条件证伪了 B1 和 C1 的系统树。第四个条件证伪了 D1 中左边的系统树假说。最后剩下 D1 中右边的系统树和 E1 的系统树。第五个条件是分类元 C 不具有任何特有裔征。现有的条件对 E1 和 D1 右边的系统树是同等的，即该两系统树都可以成立。如果我们要证伪 D1 中的右边一个系统树，只要可以在分类元 C 身上找到特有裔征。但要证伪 E1，我们必须知道分类元 C 具有“无特有裔征”(has no autapomorphy)。深入一点说，如果在分类元 C 身上发现特有裔征，只能确证 (corroborate) E1 这个假说。但我们需要的不是去确证一个假说，而是要去证伪它。原始特征在分类元 C 身上出现并不能证伪 E1 的假说。因此要证伪 E1，只能在 C 身上去找“无特有裔征”。具有“无特有裔征”不等于具有原始特征，而等于具有一种无信息的特征。这种无信息的特征显然难于作为一种可行的检验假说的手段。由此可见，当我们所研究的某个类群中的一些种类没有特有裔征时(这是这些种类可能为祖先的条件)，我们没有办法在 E 行的系统树之一与 B、C 及 D 三行的系统树之一间做出选择，因而系统树假说不能由特征分布来检验。进一步说，科学的系统发育关系不能建立在系统树的水平上，而只能建立于支序图的水平上。

以上的讨论强调了系统树假说所表达的祖—裔关系难于验证，这并不等于说我们认为系统树是一种错误的假说而应当被抛弃。任何假说都不会是错误的。但应当认识到，支序图与系统树是在不同水平上的假说。系统树假说比支序图假说引入了更多的假设。

作者感谢苗德岁博士对本文初稿提出宝贵意见。

(1989 年 6 月 10 日收稿)

参 考 文 献

- 王晓鸣,孟津,1989: 系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨(4),科学哲学与生物系统学。古脊椎动物学报, 27(3),225—232。
- 徐余璋,1976: 河南浙川早始新世冠齿兽化石。古脊椎动物与古人类, 14(3),185—193。
- Blackwelder, R. E., 1977: Twenty-five years of taxonomy. *Syst. Zool.*, 26, 107—137.
- Bretsky, S. S., 1979: Recognition of ancestor-descendant relationships in invertebrate paleontology. in *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, J. Cracraft and N. Eldredge, eds., Columbia University Press, New York, 113—163.
- Eldredge, N., 1979: Cladism and common sense. in *Phylogenetic Analysis and Paleontology*. J. Cracraft and N. Eldredge, eds., Columbia University Press, New York, 165—198.
- Eldredge, N. and J. Cracraft., 1980: *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York.
- Engelmann, G. F., and E. O. Wiley, 1977: The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Syst. Zool.*, 26. 1—11.
- Gaffney, E. S., 1979: An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. in *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, J. Cracraft and N. Eldredge, eds., Columbia University Press, New York, 79—111.
- Harper, C. W., Jr., 1976: Phylogenetic inference in paleontology. *Jour. Paleontol.*, 50. 180—193.
- Mayr, E., 1974: Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeit. Zool. Syst. Evolut. -forsch.*, 12. 94—128.
- Nelson, G., 1969: Origin and diversification of teleostean fishes. *Ann. New York Acad. Sci.*, 167, 18—30.
- Nelson, G., 1970: Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.*, 19, 373—384.
- Patterson, C., 1983: How does phylogeny differ from ontology? in *Development and Evolution*, B. C. Goodwin, H. Holder, and C. C. Wylie, eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1—31.
- Schoch, R. M., 1986: *Phylogeny Reconstruction in Paleontology*, Boston University.