

动物的系统发育系统

——简介分支系统学的系统原理和特征分析方法

褚新洛

陈宜瑜

(中国科学院昆明动物研究所) (中国科学院水生生物研究所)

美国动物学家辛普森 (G. G. Simpson, 1961)^[22] 曾在《动物分类学原理》一书中引了凯因 (A. J. Cain) 的话: “年轻的分类学者, 象表演的猴子一样, 几乎全靠模仿来受到训练, 只极偶尔地才被教以分类学理论, 这难道是正常的吗?” 这就是说分类学工作者不能光凭模仿, 而是要学习理论, 才有可能向更高的境界发展。这是五十年代提出来的, 那时分类学已有将近两百年的历史, 积累了丰富的实践经验, 为探索分类学的理论奠定了雄厚的基础。近三十年来, 分类学原理有了很大的发展, 这些原理反过来指导分类实践或接受实践的检验, 使分类工作不断地往高里提, 同时又促进了分类理论的进一步上升。

在探索分类理论的过程中, 逐渐形成了不同的学派。现阶段可归纳为三个大学派, 即以麦尔 (E. Mayr)^[27] 和辛普森^[22] 为代表的进化系统学 (Evolutionary systematics), 以索卡尔 (R. R. Sokal) 和思尼斯 (P. H. Sneath)^[23] 为代表的数值分类学 (Numerical taxonomy), 以及晚近发展起来的以亨尼希 (W. Hennig)^[24, 25] 为代表的分支系统学 (Cladistic systematics 或 Cladistics)。所以, 现在关于分类学的理论, 正面临着—一个热烈争鸣的局面^{[8][10][13][16][18][20][21]}。

分类学的理论, 大致包括种的概念、系统原

理和特征分析等几个方面^[3]。这里仅就其中有关系统发育系统 (Phylogenetic system) 的内容, 结合近几年来发展情况以及在工作中的体会, 作一简单的介绍。

一、什么是动物的系统发育系统

动物界是在漫长的进化过程中形成并发展起来的, 所以有它自己的发展历史。这部历史的系统总结, 就是动物的系统发育系统。因此, 大至整个动物界, 小至种以上的任何分类阶元, 都有自己的系统发育系统, 大的系统是许多小系统的综合。

因为多数动物是两性繁殖的, 所以又可称为动物的系统发育亲缘关系。好比把人的一个家庭、一个家族或几个宗族关系系统化, 成为通常所说的宗族谱系。只是其复杂的程度却远非宗谱所能比拟。一个宗谱可追溯的历史不过几百年, 而动物的系统发育系统, 随便一个类群少得几十万年, 远在人类历史之前, 人类不可能直接观察, 这正是研究动物的系统发育所遇到的最大困难。但人们还是一直在极尽自己的努力, 探索这部历史的真实面目。

一切种间的形态、生理、生态、行为、分布等特性的差别, 都是在系统发育的过程中发生的, 一切分类阶元之间的差别都是比各自低一级阶

元之间差别的综合。所以动物的系统发育系统是客观存在的,通常称之为自然系统,以与人为系统相区别。分类学的目的之一,就是要建立一个分类系统,以符合自然系统为最高准则。但至今还没有任何一个人敢说自已提出的系统是真正符合自然系统了。近几十年来,几乎毫不例外地在各个动物门类中都先后提出过不少系统,但是在进一步的研究过程中,都逐渐为新的系统所替代或被修正了。问题就在进化的历史太长,纵横交叉,错综复杂,没有直接的证据可依,又不能在实验室里重复,故至今仍多依赖于形态学方法。虽然,从理论上说,遗传型的相似性和亲缘关系是相一致的,但相似性的实际表现型却不尽如此,因此对待形态相似性要具体分析,慎重对待,过分地依赖于表现型的形态相似程度,必然会导致片面性,这就是传统分类学的缺陷所在。

二、怎样建立系统发育系统

关于这个问题,历来是有争论的,这是概念上的原则之争,实质上是不同学派哲学上的认识论和方法论之争。最早的观点是不可知论,觉得系统发育是很玄乎的事,无法知道的。目前参加争论的都是可知论者,分歧就在于以什么作为建立系统发育系统的基础。进化系统学派的最新论点是:具有共同基因是建立系统关系的根据,即要建立在分子水平上。这种说法很动听,也似有道理。但在目前阶段做不到,尤其对已经绝灭的类群,将来恐怕也很难做到。鉴于这种情况,他们提出形态相似是共同基因的反映。因此,把形态相似作为衡量亲缘关系的标志,结果仍回到传统的老路上去。与此相对的是分支系统学派,他们确定亲缘关系的依据是共同祖先的远近程度,这可通过性状比较加以判别。因为性状是在漫长的进化过程中形成和发展起来的,每个性状都带有进化的烙印,在一定程度上反映进化的历史渊源,暗示具有这些性状的物种或更高分类阶元是从什么而来和怎样来的。这个学派在思想上有新的发展,有独创之处,在手段上目前虽然还多局限于形态

特征的比较和分析,但已建立了一套切实可行的比较分析方法,在理论上和实践上都比较容易接受,所以很快在国际范围内得到广泛地应用^{[9], [12]},成为当今的分支系统热。国内也已开始注意^[2],并应用于鱼类的系统发育研究,取得了良好的结果^{[1], [4], [6]}。

(一) 系统发育关系的概念

自然界中的许多生物都是有性繁殖的,而这种繁殖只在遗传上相互隔离的特定繁殖集团内进行,这种繁殖集团称为物种。一个新的物种的产生,往往是在一个物种内部的两个种群之间首先出现地域隔离,进而发展到生殖隔离。因此,自然界的任何两个物种都可能追溯出它们的共同祖先。如图 1 所示,物种 A 和 B 有一个共同祖先 a_1 ,物种 A 和 C 有一个共同祖先 a_2 ,而物种 A 和 F 的共同祖先是 a_3 。据此,亨尼希对系统发育关系下了一个定义:当物种 A 和物种 B 来源于某一个共同祖先,而这个祖先却不是物种 C 的祖先时,那么物种 A 与 B 的关系,要比 A 与 C 的关系为近。这个概念是一个相对的概念,衡量系统发育关系程度的标准是共同祖先的近度 (Recency of common ancestry)。

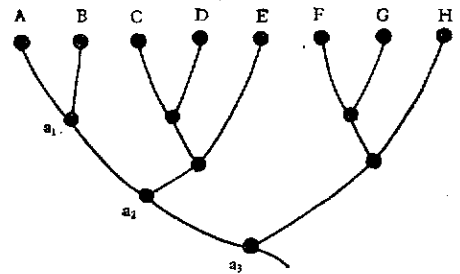


图 1 物种之间的系统发育示意图

这个概念与传统概念上的差异是非常明显的。说明这种差异的一个突出的例子是关于鲑鱼、肺鱼和母牛三者之间的亲缘关系的争论^[11]。在这个问题上,有三种可供选择的系统发育分解图(图 2)。第(1)种情况显然是毫无根据的。第(2)种情况是进化系统学派所主张的。根据的原则是鲑鱼和肺鱼虽有很大的差别,但是差别没有超出水生有颌动物的一般特征范围,所以鲑鱼和肺鱼的关系要比二者之中任何一个和

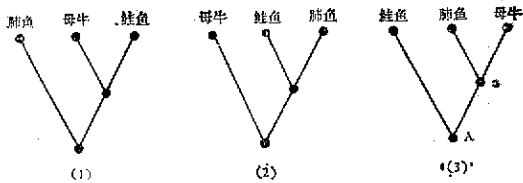


图2 蛙、肺鱼和母牛之间三种分支系统发育图解
(仿 Gardiner 等, 1979)

母牛的关系为近。第(3)种情况是分支系统学派所主张的,认为肺鱼和母牛之间具有许多共同的进步特征,如有内鼻孔和会厌,心脏具有两个心耳等等,而肺鱼和蛙鱼之间的相似却都是低等脊椎动物所共有的特征。据此推测,蛙鱼和肺鱼有一个共同的原始鱼类祖先(图2, A),由这个祖先分化出具有内鼻孔、会厌和双心耳的原始的内鼻类(图2, a),由 a 这样的共同祖先进一步分化产生原始的肺鱼和两栖类,再从两栖类继续发展,最终进化为母牛。在图2有两个共同祖先——A和a,其中A是蛙鱼、肺鱼和母牛的共同祖先,而a是肺鱼和母牛的共同祖先。根据这样的分析,肺鱼和母牛的共同祖先,要比肺鱼和蛙鱼的共同祖先为近,也就是说前二者的亲缘关系要比后二者为近。这个例子说明形态相似不能与系统关系等同。在建立系统发育关系时,由于使用的概念不同,所得的结果迥异。

(二) 性状的系统发育

和动物的所有分类阶元一样,性状也有系统发育的进程。这里的性状是泛指动物的属性,形态的和非形态的都包括在内,不过形态性状比较普遍地被采用罢了。按照分支系统学的观点,物种在进化的过程中,总是按二分支的方式不断分裂,在分裂的过程中,祖先的一些性状被保留下来,另一些性状发生了变化,成为后裔的特征,没有这个特征,后裔便失去了标志。尔后,在又一次分裂过程中,这个特征又发生了分歧,成为另一些新的后裔的特征。如此不断分裂,性状不断发生改变,这种变化的系列就叫性状的系统发育。因为这种性状的变化是在进化过程中发生的,所以必然有一个时序,既有时序,就有一个相对的始端和终端。相对来说,早

先出现的比较原始,后出现的比较进化。因为性状不是孤立的,它总是伴随某一物种或类群的实体而存在,所以性状的系统发育,为探索动物的系统发育提供了线索。

对一个具体性状来说,研究它的系统发育首先要确定所研究的性状的系列,是不是同一性状的不同态,也就是说不是毫无相关的相似性,而是出于同源。判断同源性状(Homologous Character)一般根据三条:第一、在整个结构中位置相同;第二、有变化的联接环节;第三、特征的独特性。只有确定了同源性状,才有可能借助于以下几个方面对该性状进行系统发育的分析。

1. 古生物学资料 在地史上出现早的是原始的,出现晚的是进化的。根据这个原则,就可能把性状的演化系列排列出来。例如大家熟的马的脚趾的进化,由始新世的始祖马到上新世出现的单趾马,脚趾的演化序列是5→1,反映从适应森林泥土上跃行到逐渐适应草原奔驰的过程。对于这种证据的可靠性,大概不会有人怀疑。但由于化石资料的残缺,并不是每一个性状都能得到满意旁证的。

2. 地区渐进原则 即从现生动物的地理分布来探索性状的系统发育。其理论基础是:通过分裂而产生的后裔,一般总是自祖先的分布区向外延伸,性状也随之发生相应的改变。所以可以从某一类群的现生种的分布,探索性状变化的系列。

3. 相关原则 如果几个性状的变化平行发展,只要找出其中一个的变化系列,另一个性状的变化系列也就明白了。

4. 重演律 亦即性状在个体发育中出现的顺序。但不能机械地运用,大量的研究证明,重演律只能应用于部分情况,只可作为辅助材料。

5. 根据性状的功能和适应意义结合具体动物类群的生态环境,推演动物的演化趋势,从而找出性状的演化系列。举鳃鲮鱼类为例^[7],这是一群适应高海拔山区(藏南、川西和滇西北),冲刷力很强、枯洪水位相差悬殊的急流的鱼类。主要演化趋势是适应底栖石居及发展抓附功

能。据此分析,胸鳍条增多是演化趋势;唇后沟由不通到通,并且形成吸盘,是演化趋势;鳃孔由大到小,退化是演化趋势;上颌须由尖到钝,最后失去须状外观,表现出退化的演化趋势。每一个性状都有了各自的演化系列,有始端有终端,再和具体对象结合起来,恰好始端都落在原鲮属,终端都落在拟鳃属,由此便可得到推断,前者原始,后者特化,性状的系统发育就和类群的系统发育密切挂钩了。

如果能综合以上五个方面的分析,互相参照,就可以得出更加可靠的性状系统发育,这是建立动物系统发育系统的重要依据之一。

(三) 特征分析

按照分支系统学的观点,特征可以区分为三种,即祖征、离征和趋同现象。祖征(Plesiomorphy)是指在物种分裂时由祖先遗留下来保持不变的征,相对位居特征演化序列的始端,时间较早。离征(Apomorphy)是在物种分裂时由祖先派生出来的特征,来源于祖先的相应性状,但又与其不同,而成为后裔的特征,在演化序列上较祖征近于终端,时间也要晚些。就一个性状演化序列而言,近于始端的是祖征,近于终端的是离征。存在于不同后裔之中的相同祖征叫共同祖征(Symplesiomorphy),存在于同一后裔类群之中的相同离征叫共同离征(Synapomorphy)。祖征和离征是相对的,只有在比较时才有价值。在实际工作中,通常采用类群外分析法(Out-group analysis)来判别祖征和离征。这个方法是在对某一类群(如一个科)进行特征分析时,将范围扩大到这一类群之外,了解所分析的特征在较高一级分类阶元(如亚目或目)内的各类群中的状态,如果该特征是普遍存在的,就可能是祖征,如果它仅仅是该类群所特有的,那就可能是离征。在高一级类群的亲缘关系比较清楚的情况下,还可以在类群外选定一个适当的祖先型,作为比较的模本。例如,在探讨鲤亚目中胭脂鱼科或双孔鱼科的分类位置时,可选择原始的脂鲤类作祖先型^{[1],[6]}。在分析平鳍鳅科鱼类的系统发育关系时,则可选择原始的鲤科鱼类作为祖先型^[4]。讨论鲈形目各

个科的系统发育关系时,可选择最原始的类群——南美的齿鲈科鱼类^[5]为祖先型。在比较中,接近祖先型的性状可视为祖征,反之则为离征。使用这种方法时,最重要的是对祖先型的选择要有确凿的根据,其次必须具有上述特征系统发育的佐证。

至于趋同现象是指起源于不同祖先的某些类群的某些特征,由于适应相同的环境而变得相似了。这一类的例子很多,如鱼类和鲸类,狼和袋狼的趋同现象,已被普遍识别和注意。这样的特征相似与系统发育毫不相关,所以在特征分析时不予考虑。只有祖征和离征才具有系统关系的意义,特别是在物类分裂时派生的离征,是识别和划分单源群的标志。祖征虽在探索物类渊源上有一定价值,但由于它可以在演化过程中连续保持不变,所以不能据以划分单源群。最好的例子是始祖鸟,它与爬行类的共同祖征是具有牙齿和多节的尾椎骨,如果依据共同祖征来划分类群,则把始祖鸟归入爬行类而与鸟类分开,这当然是不对的。所以祖征只有在探索物类的渊源上有一定价值,而不能据以划分单源群。

祖征、离征、趋同现象的相似性,从图3分析。图中a是祖征,a'是离征,a''是趋同现象,而A、B、C代表了三个物种或物种类群,它们之间的相似可以有三种情况:1. A和B具有共同祖征a; 2. B和C具有共同离征a'; 3. A和C

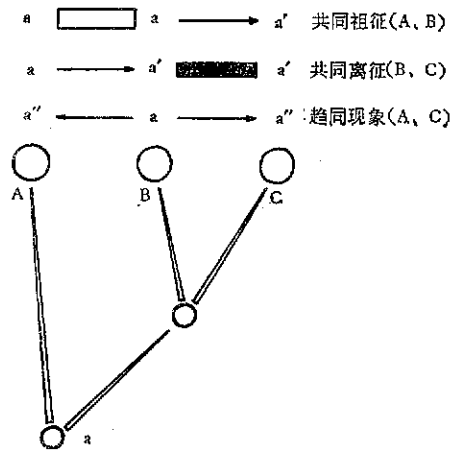


图3 形态学相似性的三种类型(仿 Hennig, 1965)

具有趋同性状 a”。

这只是简单的图式,更复杂的情况,道理也是一样的。这三种不同类型的相似性都可能被用于建立分类类群,然而只有根据共同离征建立的类群才是在系统发育中有意义的单系类群,而根据共同祖征建立的是并系类群,根据趋同现象建立的类群则是复系类群。

(四) 单系、并系和复系

纳尔逊 (G. Nelson, 1971) 曾给予单系、并系和复系以一个比较明确的概念^[19]:

1. 单系 (Monophyly) 指由一个祖先的所有后裔组成的类群,它包括所有的相互关联的物种,形成一完全的姐妹群系统。

2. 非单系 是一个未包括由一个祖先传下来的所有后裔在内的类群,其物种虽然互相关联,但只构成姐妹群系统的一部分。这样的不完全的姐妹群系统可以分为两类:

(1) 并系 (Paraphyly) 指缺少一个物种(或单源的种的类群)的不完全姐妹群系统。

(2) 复系 (Polyphyly) 一个姐妹群系统缺少两个以上的物种(或单源的种的类群),而所缺少的部分又不能组成一个单源群。

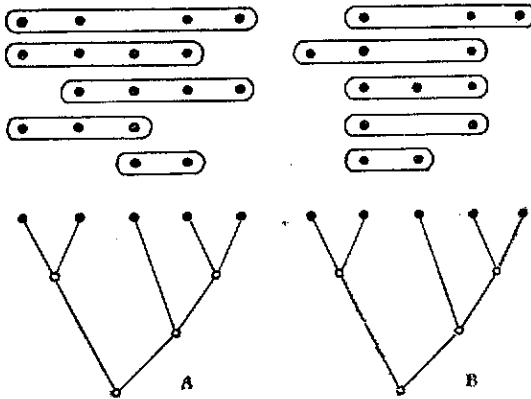


图 4 并系和复系示意图(仿 Nelson, 1971)

图 4 为五个物种组成的姐妹群系统,其中按 A 图组合的类群都是并系,而按 B 图组合的类群都是复系,其他组合则都是单系。

根据趋同现象而建立的复系(或称多源类群)早已为分类学家所摒弃。然而并非排除了趋同现象所产生的复系,就能建立真正的单系

(或称单源类群)。因为一群物种之间的联系如果仅仅建立在祖征的一致性上,往往组成了并系(或称并源类群),而并系在建立系统发育关系上,与复系一样是没有意义的。然而,并系至今仍然被许多人作为单系来使用。如图 5 所示,“鱼类 (Pisces)”就是并系,它们不存在自己单一的祖先,也没有自己独立的历史,所以在涉及到系统发育过程及其规律的研究中是无法进行比较的。分支系统学家称那些在生物系统中包含并系的系统为“假系统发育系统”,他们认为只有既排除了由趋同现象产生的复系,又排除了基于共同祖征而建立的并系,只接受真正的单系的生物系统,才是名符其实的系统发育系统。

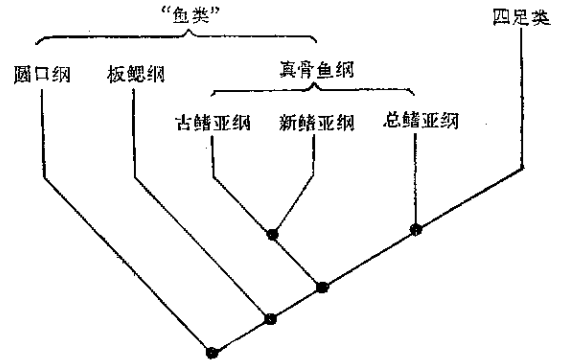


图 5 “鱼类”的系统发育

(五) 姐妹群与特征镶嵌

当两个种或种的类群具有共同的派生性状(即共同离征)时,表明具有这个性状的所有物种是从一个共同祖先那里继承这个性状的,也就是说它们是一个单系群。在高一级单源系统上联合的两个单系群称为姐妹群 (Sister-group)。例如在骨鳔鱼类中,脂鲤超科和电鳗超科是一对姐妹群,它们联合组成了脂鲤亚目;脂鲤亚目与鲤亚目是高一级的姐妹群,它们联合组成鲤形目;鲤形目和鲇形目是更高一级的姐妹群,它们联合组成了耳鳔总目;而无耳鳔总目和耳鳔总目是骨鳔类中的最高一级姐妹群(图 8)。姐妹群的概念是分支系统学中的一个十分重要的概念,是建立系统发育系统的基本结构。

因为单系是依据共同离征建立的,所以在

一对姐妹群中，必须各自具有自己独特的共同离征。那么，作为一对姐妹群，其中某些（至少是一个）性状在一个类群必然比另一个类群特化，而另一些性状则恰好相反，这就叫祖征和离征的镶嵌分布。根据特征的镶嵌分布建立姐妹群，是重建系统发育系统的先决条件。

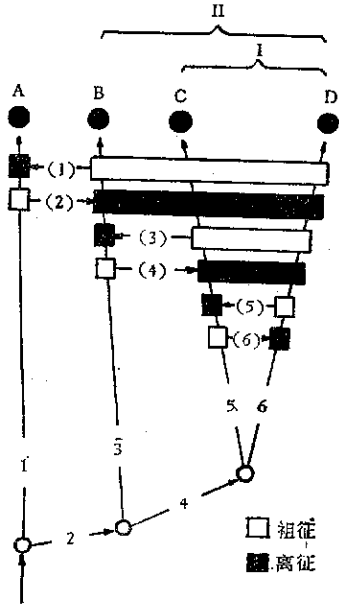


图6 特征的镶嵌与姐妹群关系的确定
(仿 Hennig, 1966)

图6是一个三级分裂的系统发育系统。物种B、C、D具有共同离征(1)，故组成单系群II，该特征在物种A表现为祖征，物种A具有离征(2)，相应性状在类群II表现为共同祖征。特征(1)和(2)在A和II中镶嵌，所以A和II是一对姐妹群。根据特征(3)、(4)的分布，物种B与类群I又是一对姐妹群。根据特征(5)、(6)的分布，物种C、D组成了最低一级的姐妹群。

在一对姐妹群中，相对应的特征可以有许许多多，其中相对原始的类群，相对祖征可能多一些，但无论如何至少必须有一个派生性状(相对离征)，这个性状在相对特化的姐妹类群中则处于原始状态。这一点在建立姐妹群关系上是非常重要的，因为派生的共同离征是建立单系类群的唯一根据，没有确定的离征就无法排除一个类群作为并系存在的可能性。图7中有

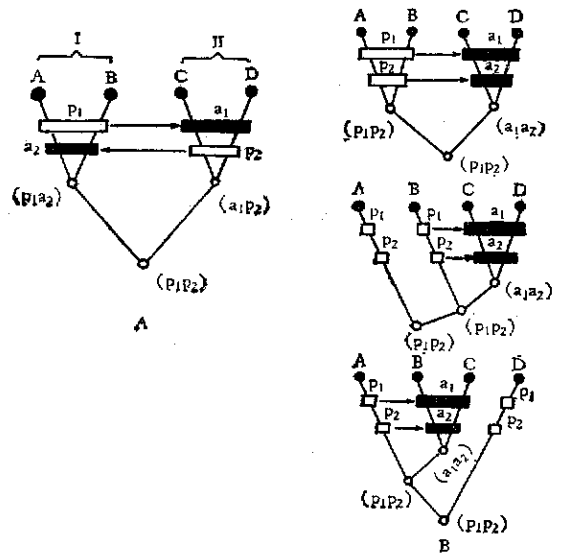


图7 特征分布与系统发育关系

A、B、C、D四个物种，有 a_1P_1 和 a_2P_2 两组相对的离征和祖征。当这两组特征分布如A图所示时，表明A和B起源于具有 P_1P_2 特征的共同祖先，组成一个单系群，而C和D起源于具有 a_1P_2 特征的共同祖先，组成另一个单系群，这两个单系群(I、II)又构成了一对姐妹群，起源于具有 P_1P_2 原始特征的祖先。在这种情况下，特征的镶嵌分布决定了这四个物种的系统发育关系只能是如此。如果两组特征不呈镶嵌分布，而如B图所示，那么只能确定C、D两个物种组成一个单系群，而它们与物种A和B之间的关系就存在着如B图所示的三种可能性，在这种情况下将A、B组成一个类群就难免出现并系群。

因此，在同一时间内生活的(如现生的)物种之间，祖征和离征在类群间的镶嵌分布，包含着物种在不同时间从共同祖先演化的一个顺序的可靠资料。在一个特定的类群中，我们所掌握的特征镶嵌分布越复杂，从中推断的系统发育关系也就越可靠。

三、系统发育系统的表达

生物系统学的目的就在于揭示特定的生物类群之间的系统发育关系，并且用明确无误的形式把这种关系表达出来。一般有以下三种表

达方式。

(一) 谱系树 模仿树木的生长发育来表达某类动物的系统发育系统。树的下面是主干,向上生出侧枝,侧枝上又生出大小不等不分枝,力图把进化的结果都表达出来。因为不是采用二歧的姐妹群表示方法,显得较繁杂。进化系统学派一般采用这种表示形式。

(二) 分支图解 (Cladogram) 这是分支系统学派采用的形式,多数情况下呈二歧分支,形式上比谱系树简单,重点表达基于共同祖先远近程度的亲缘关系。如图 8。

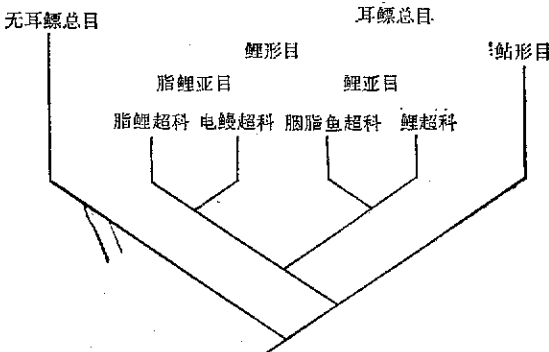


图 8 骨鳔鱼类的系统发育分支图解

(三) 梯级排列法 按照类群的等级,由高到低作梯级排列。这种表达形式同时被分支系统学和进化系统学所采用。但是各派所取含义并不尽同。分支系统学以共同祖先的近似度作为衡量系统发育系统的标准,强调构成一对姐妹群的两个单系群必须给予相同的分类等级,成对地按姐妹群逐级排列,从这样的梯级排列中可以直接看出各个类群的亲缘关系。进化系统学则缺乏这种概念,较多地依据形态相似程度,而不能正确反映类群间的系统发育关系。所以不可以从形式上的相似而混淆了两种不同的概念,更不可把它们等同看待。诚然,我们常常遇到进化系统学和分支系统学所得的结果相同的情况,这是因为形态相似和系统发育关系正好相一致。可见进化系统学仍有其合理的内容。

分支系统学,如果从 1966 年亨尼希的《系统发育系统学》^[15]一书的英文版公开发行算起,至今才十五年的历史。正象一般自然科学原理一样,分支系统学原理从一开始就受到生物学

界一部分人的支持和另一部分人的反对,而且这种反对有时是很激烈的,引起学派间的争论。即使在学派内部,对分支系统学原理的理解也不尽相同。然而,这种广泛的争论却有力地促进了分支系统学的发展并使其日臻完善,同时在世界范围内广为传布,在分类学界激起强烈的反响。就应用的范围来说,已从原来的昆虫学逐步扩大到动物学、植物学、古生物学和生物地理学等领域。特别是鱼类学,由于得到一些世界名流的推崇,影响更为显著。应用的结果已初步显示出分支系统学的强大的生命力,对一些类群的分类系统提出许多修正的意见,有的甚至是较大的更改,从而把人们的注意力从常规的分类鉴定引向更高的境界——探索自然系统。可以预料,随着争论的深入以及实践的检验,分支系统学将不断得到充实和完善,对分类学必将产生深远的影响。

参 考 文 献

- [1] 伍献文等 1979 双孔鱼科 (Gyrinocheilidae) 鱼类的系统发育和分类位置。动物分类学报 4(4): 307—310。
- [2] 邱占祥 1978 评亨尼希《系统发育分类学》。古脊椎动物与古人类 16(3): 205—208。
- [3] 陈世骧 1978 进化论与分类学。科学出版社。
- [4] 陈宜瑜 1980 中国平鳍鳅科鱼类系统分类的研究。III. 平鳍鳅科鱼类的系统发育。动物分类学报 5(2): 200—210。
- [5] 陈湘舜 1977 我国鲶科鱼类的总述。水生生物学集刊 6(2): 197—216。
- [6] 罗云林、伍献文 1979 中国胭脂鱼的骨骼形态和胭脂鱼科的分类位置。动物分类学报 4(3): 195—202。
- [7] 褚新洛 1979 鳃鲈鱼类的系统分类及演化谱系,包括一新属和一新亚种的描述。动物分类学报 4(1): 72—82。
- [8] Banareseu, P. 1978 Some critical reflexions on Hennig's phyletical concepts. Zeit. Zool. Syst. Evol. 16(2): 91—101.
- [9] Bonde, N. 1977 Cladistic classification as applied to vertebrates. In Hecht, M. K., P. C. Goody and B. M. Hecht (eds.), Major patterns in vertebrate evolution. Plenum Press, New York, pp. 741—804.
- [10] Darlington, P. J., Jr. 1970 A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic systematics" and antarctic biogeography. Syst. Zool. 19: 1—18.
- [11] Gardiner, B. G. et al., 1979 The salmon, the lungfish and the cow: a reply. Nature 277: 175—176.

- [12] Greenwood, P. H., R. S. Miles, C. Patterson (eds.) 1973 Interrelationship of fishes. Acad. Press, London.
- [13] Halstead, L. B. 1978 The cladistic revolution—can it make the grade? *Nature* 276: 759—760.
- [14] Hennig, W. 1965 Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Ent.* 10: 97—116.
- [15] Hennig, W. 1966 Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana.
- [16] Hennig, W. 1975 "Cladistic analysis or cladistic classification?": a reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.* 24: 244—256.
- [17] Mayr, E. 1969 Principles of systematic zoology. McGraw-Hill Book Co., New York.
- [18] Mayr, E. 1974 Cladistic analysis or cladistic classification. *Zeit. Zool. Syst. Evo.* 12:94—128.
- [19] Nelson, G. 1971 Paraphyly and polyphyly: redefinition. *Syst. Zool.* 20: 471—472.
- [20] Nelson, G. 1972 Comments on Hennig's "Phylogenetic systematics" and its influence on ichthyology. *Syst. Zool.* 21: 364—374.
- [21] Nelson, G. 1974 Darwin-Hennig classification: a reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.* 23: 452—458.
- [22] Simpson, G. G. 1961 Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press, New York.
- [23] Sokal, R. R. and P. H. Sneath 1963 Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman Co., San Francisco.