

白,与 Gi 协同作用;或者目前认同的 Gi 实际上是另一类 G-蛋白。小鼠精子中的 Gz、Gq 的作用,目前也不明确。上述问题有待进一步深入研究,给几种精子顶体反应机制的假说提供直接有力的证据,并且探明哺乳动物精子顶体反应过程中的一系列代谢活动,从而确定其真正的信息传导机制^[14-15]。

参 考 文 献

- 1 Turner PR, Jaffe LA. G-proteins and the Regulation of Oocyte Maturation and Fertilization. *The Cell Biology of Fertilization*. Academic Press. Inc. U. S. A., 1989:297—318.
- 2 郑国钊、瞿中和。细胞生物学进展。高等教育出版社, 1989, 第一卷: 39—66。
- 3 Kopf GS & Woodkali. Evidence for a Guanine Nucleotide binding Regulatory Protein in Invertebrate and Mammalian Sperm. *J. Biol. Chem.*, 1986, 261(16): 7327—7331
- 4 Milligan SE. *Oxford Reviews of Reproductive Biology*. Oxford University Press. Oxford, U. B. K. 1989, 11(3): 339—388
- 5 Baccetti B. Comparative Spermatology 20 Years After. Raven Press. N. Y., U. S. A. 1991, 75: 185—190, 249—253.
- 6 Ward CR. Activation of a G_i protein in Mouse Sperm Membranes by Solubilized Proteins of the Zona

Pellucida, the Egg's Extracellular Matrix. *J. Biol. Chem.* 1992, 267. (20):14061—14067.

- 7 Myles DG. (Review) Molecular Mechanism of Sperm-Egg Membrane Binding and Fusion in Mammals. *Dev Biol.* 1993, 158: 35—45.
- 8 Tesarik J. A. Carreras and C. Mendoza. Differential Sensitivity of Progesterone and Zona Pellucida-induced Acrosome Reactions to Pertussis Toxin. *Mol. Dev.* 1993, 34: 183—188.
- 9 Yanagimachi R. *The Physiology of Reproduction*. 2nd edition, edited by Knobil E & Neil JD, et al. Raven Press, Ltd., New York. Ch5: Mammalian Fertilization. 1994, 190—317.
- 10 Bleil JD. and DM. Wassarman Autoradiographic Visualization of the Mouse Egg's Sperm Receptor Bound to Sperm. *J Cell Biol.* 1986, 102: 1363—1371.
- 11 Leyton L. and P. Saling. Evidence that Aggregation of Mouse Sperm Receptors by ZP3 Triggers the Acrosome Reaction. *J Cell Biol.* 1989, 108: 2163—2168.
- 12 Leyton L. 95kd Sperm Proteins Bind ZP3 and Serve as Tyrosine Kinase Substrates in Response to Zona Binding. *Cell.* 1989, 57: 1123—1300.
- 13 Lincoln DW. Human Contraception: Development of New Scientific Opportunities. *J. Reprod. suppl.* 1992, 45: 175—192.
- 14 Ward CR. and GS. Kopf (Review) Molecular Events Mediating Sperm Activation. *Dev Biol.* 1993, 158: 9—34.
- 15 Atlas D, Y. Kapitz Fertilization and Ion Channels. *Science.* 1994, 263: 988.

分 支 系 统 学 简 介

樊 晋 江

(浙江省医学科学院寄生虫病研究所 杭州 310013)。

关键词 分支系统学 分支分类 系统发育

1950 年诞生的分支系统学,现在已经发展成为探索生物系统发育的有效工具之一。分支系统学与现代计算机技术的结合形成了新的分支学科——数值分支系统学(Numerical cladistics),有形成新的“数值分支系统学热”之势。自从 1966 年 Hennig 的《系统发育分类学》(Phylogenetic systematics)英文版出版以来,迄今才 20 余年,在生物分类、系统和进化研

究领域,分支系统学已与传统的综观分类、表型分类和进化分类鼎足而立,形成了四大派系之一——Hennig 学派(分支系统学派)^[1,2,3]。分支系统学已有其自己的组织——国际亨尼希学会,并多次举办国际性的专题学术讨论会。一些著名的国际分类学杂志,如《Systematic Bi-

收稿日期:1995-04-25,修回日期:1995-07-18

ology》(曾用名为《Systematic Zoology》)、《Systematic Entomology》、《Taxon》、《Evolution》和生物数学杂志,如《Biometrics》,经常刊登分支系统学的文章。国际亨尼希学会还创办了自己的刊物——《Cladistics》。在 D. R. 布鲁克斯等著的一本支序分类学工作手册(中译本)中,就列出了仅发表在《Systematic Zoology》一种杂志上的近 170 篇文章,可见欣欣向荣^[4]。

我国的分支分类研究还在开拓时期。最早的分支分类学研究开始于对鱼类系谱关系的探讨,而在昆虫中的应用发展较慢,并且多用 Hennig 论证法或少数用其它一些方法^[5,6,7]。总的来看,还在摸索阶段,就国际上相比发展迟缓。我国分类学者对分支系统学这一名称不陌生,但对其原理和方法,尤其是数值分支分类方法,还不够熟悉和理解,这与分支分类的理论与方法传统的理论和方法相距甚远而不易适应有关,也与中文参考书太少有关。P. 史尼斯和 R. 索卡尔著(赵铁桥译)的《数值分类学》一书仅一小部分涉及到分支分类。但朱弘复^[8]著的《动物分类学理论基础》和郑乐怡^[7]著的《动物分类学原理与方法》均占有大量篇幅讨论分支分类。D. R. 布鲁克斯著(戴爱云等译)的《支序分类学原理和方法》是一本专门讨论分支分类的小册子^[4]。周明镇等^[9]编译的《分支系统学译文集》论述了分支分类的原理及其争论的要点。笔者略述其基本原理和方法以抛砖引玉。

1 什么是分支系统学?

分支系统学的英文名称为“Cladistics”。Cladistics 一词的译法分歧,尚未统一,有分支系统学、歧序分类学、支序分类学、系统分类学等多种异译。按字表上讲,“Clade”为分支的意思。另,“Cladistics”研究的内容可分为两大部分:①通过分支分析重建系统发育的分支型式;②根据这个分支型式去建立分支分类。因此,“Cladistics”研究的中心问题在“分支型式”,并且分支本身就已包含了次序的涵意。故应译为“分支系统学”较为妥切。

实质上,分支系统学(Cladistics)是研究生

物学进化过程中“分支事件”的,并用分支型式去推断生物的系统发育过程的一门学科。而数值分支系统学(Numerical Cladistics)则是借助数值分类的特征编码法,以分支系统学的共缘近度(recency of common descent)原理,利用计算机所进行的分支分析研究。

2 分支系统学基本原理

为了使广大分类工作者对这一新的学派有一概括了解,本文把该学派的基本原理归纳为以下 3 个方面。

2.1 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需的分类系统的关系。此学派认为现有的许多分类都是必要的、真实的,也是相互联系的。它们反映了某些方面的联系。但必须从中找出一个能够最全面地反映生物间关系,最容易代表所有其它各种分类的通用参证系统。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 Hennig 所提倡的“系统发育分类学”。只有建立系统发育才能全面地反映生物间的关系。此外,亲缘关系的远近可以根据共缘近度(recency of common descent)——即分支的早晚确切地度量。

由于此学派强调系统发育中的血缘关系的重要性。因此,严格规定任何一个自然类群,不论其阶元级别的高低,均应源自同一祖先,即应该是一个“单系类群”(monophyletic group)。反映或代表这一自然类群的分类单元,也应如此要求。因此,一个分类单元是否为单系类群,就成为归类的标准。此学派十分重视这一标准,不承认非单系分类单元的存在。

2.2 进化的最特征之处乃是物种的分裂。生物学家都承认,生物的进化历史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)。Hennig 学派强调,只有分裂才是进化中最本质的过程。只有渐进,则生物始终不会增多,也不

会有今日的千变万化的生物界。分裂终是一分为二,称为姐妹群(sister group)。姐妹群中必有一个进化较快,变化较大。现在已经认识到两分性(dichotomy)的重要性,这种“两分性”在分析现有生物的亲缘关系时十分有用,似乎是一种必然的结果。有时出现的“辐射”现象(radiation)往往是由于其分裂确切时间无法得知而造成的。

2.3 在一类群中,性状在类群的进化过程中发生顺序性的变化。性状是分类的依据,性状演变的顺序常被用作系统发育的指标或依据。所以 Hennig 学派十分重视研究全部性状,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,必须对上述特征作严格的区分。生物间性状的相似实际上包括着三种情况,即共同祖征(sympleiomorphy)、共同衍征(synapomorphy)和趋同性状(convergence)。其中只有共同衍征才反映从祖先最后分出的时间,才是分类的主要依据。这叫做“共同衍征原则”。正确运用了这个原则,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。但究竟如何判断共同衍征可详见研究程式的第3步。

3 分支系统学研究的程式

分支系统学研究方法丰富多彩,本文不一一作介绍。以下着重叙述分支系统学研究的一套较为固定的研究工作程式和有关要点。程式大体如下:制定课题→选取分类证据→性状状态分析→性状状态编码和建立数据矩阵→分支系统分析→绘制分支图→分支图解的“检验”→系统发育推论→形式分类→结果的表示和阐释→成果发表。

3.1 制定课题 制定分支系统学研究课题必须要有统筹观点。首先要对所研究的类群有一概括的了解,最好有前人利用其它方法对其进行过系统研究的知识。其次,对自己及合作者的数学知识有一个恰如其分的估计。若借用别人的计算机程序运行,还必须具备计算机知识,包括支承软、硬件的要求等。总之,至少应具备

分支系统学的基础知识。最后,应该考虑计算机的容量和运行速度,是否方便使用,经费支出等要作到心中有数。这样才能在预期的时间内完成研究课题。

3.2 选取分类证据,包括选取分类单元和分类性状 运筹分类单元(operational taxonomic units, OTU's)是数值分支分类学借用数值分类学中的术语,使用最频。OTU's 的选择非常灵活,据研究对象可以为种群、种、属、亚科、科,甚至更高级的分类单元。OTU's 的选择要周密考虑慎重决定,一旦选定不可随意更动。OTU's 选择的太细(多)则丧失很多信息,难以揭示系谱关系;OTU's 选择太粗(少)则揭示的问题过于简单,达不到研究的目的。因此,OTU's 大小要选择得当,如研究一个科,最好要选用属级、或亚科或亚属,总之必需选用单系类群。

然后选择分类性状。也就是要选择所研究有机体的分支系统学数据。对“性状”(character)有多个定义,但是为研究的方便我们定义如下:一个性状是指可以用具两个或更多个彼此独立和具序列的状态变量来衡量的有机体的特征。该定义有两个基本的假定:(1)有机体指所研究的对象,即内类群(ingroup)和作为参照的对象,即外类群(outgroup);(2)性状最本质的特性是这些有机体中有一系列同源性的状态。该定义给分支系统学数据中加了两个条件:序列性和独立性。

为了进行分析,我们必须明白性状(character)和性状状态(character state)两字不应该混淆。性状状态是在一个更加限定的条件下的性状,或性状和性状状态只是意味着不同等级水平。在任何水平,一个共同衍征可以是一个性状或性状状态,但考虑到所有可能的共同衍征时,每一同源性状有许多个状态。在这一意思上,“性状”这一术语应包括它的所有可能性状状态。

在许多分支系统学研究中,所有特性被看作为唯一的属性,并且以“存”或“缺”加以表示。在这些研究中有些特性属于两态性状,但

其它性状则并非如此。对于后者则明显混淆了性状和性状状态。例如,当有的生物学家把“足红色”和“足黑色”作为足颜色这一性状的性状状态时,有的人则认为“足红色”和“足黑色”是单独的性状。如果被研究的一组中包括具“足红色”和另一些具“足黑色”的分类单元,并且两颜色被认为是独立的性状并标记为“有”或“无”,颜色的“无”则被考虑了两次;并且确定一种颜色的“无”则意味着另一种颜色的“有”。所以我们应力求避免重复。据性状的定义,我们还应避免使用那些不存在于该类群中的一些性状,并标其为“有”或“无”。例如,脊椎动物均有脊椎,但其它类群则无。因此,脊椎的“缺”既不是一个性状也不是一个性状状态。我们并非坚决主张标有“缺”的性状必须排除在分支系统学的数据之外,但有效的“缺”应是丧失,如某些昆虫跗肢的丧失,应当明确的是“缺”只能是衍生的,即“缺”可以作为分支系统学变量,但不能作为共近祖性状状态。故在分支系统分析中,如有可能,最好避免选用。

另外,还有两点则有助于我们识别性状状态的同源性:(1)凡受选择压力最小,或与环境选择作用关系最小的特征,其多次独立重复出现的机会最小,即属于同源性的可能性大。在昆虫中,常用一些被遮盖的、不暴露在外的,而功能意义变化不大的构造,可作为分支系统分析的依据。例如,半翅目昆虫后翅的脉相,鞘翅目昆虫的胸部骨片和内骨骼等,还有目前在昆虫中广泛使用的外部生殖器构造;(2)结构越为复杂精细,各部分配合精巧的构造,在进化中不易重复出现。如昆虫的复眼,人的眼球结构。相反,越是构造简单,异源同形的可能性越大。

3.3 性状状态分析 一个性状状态序列中,哪一端代表祖征状态,哪一端代表衍征状态,即所谓的性状状态序列的极向(或相)(polarity)问题,在分支分析中甚为重要。亦有人称其为性状的系统发生史(character phylogeny)。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论的成份往往很强。可以在一般比较形态学基础上参考下列原则:

(1) 古生物原则 在地史中性状状态出现的早晚(祖征出现的时间必须早于衍征)。如昆虫的古翅与新翅的演变序列问题。

(2) 外类群比较原则(outgroup comparison) 即与已知的姐妹群或其它邻近类群的同源性性状系列中的有关性状相比较。如某状态为外类群所共有,则常认为是祖征的证明(其根据为共同衍征确定单系类群定义的逻辑推演)。反之,如该状态为外类群所无,即为该类群所独有,则应视为衍征。如鳞翅目的鳞翅与该目的邻近群长翅目、毛翅目等相比较,为该目所特有,显然属于衍征状态。为了减少平行或趋同现象所造成的错误,在进行分支系统分析时,选择比较对象的外类群数目越多越好。

(3) 分布地区渐近原则 分裂产生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,亦即衍征(apomorphy)和衍征分布(apochory)之间有一定的关系。

(4) 相关原则 亦即类群系列对比原则(cpmparison of transformation series)。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),只要其中一组得到证实,,其它的可以认为也得到了证实。

(5) 类群趋势(group trend) 在一大类群中,常在许多亚群中多次出现一些共同的性状演变趋势。如在昆虫中,随体形变小而翅脉数目变少。翅脉相的演变,随着进化的过程,往往是由繁到简,由多到少,由均匀到向前集中等。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。但具体来讲,可能常存有逆转,因此也要慎重对待,多作具体分析。

(6) 个体发育分析 在历史上出现较早的祖征态常出现于个体发育中该性状发育的早期。越是衍生的状态,在个体发育中出现越晚。此规律与 Ilaeckel 的生物重演律(law of recapitulation)相当。应该注意的是生物重演律仅适用于部分情况。

除以上六条原则外,还必须采用一切手段排除反向进化、平行进化、趋同进化等现象。这

样能将性状进行正确区分,并找出衍征。

3.4 性状状态编码和建立数据矩阵 有些方法(Hennig 论证法)可省去这一步。通过第 3 步分析的性状状态序列,将每一状态用数值编码填入矩阵,称为数据矩阵。由外类群比较法或其它方法所确定的祖征状态一般用“0”来表示,但是只要将同一性状状态在任何单元中每次都给以相同数码,也可以用其它任何数码。

应该注意的是有些性状状态是序列性的,如“0→1→2→3→4”,有些则为非序列性状态;如“0→1→2→3”。在计算中均应加以

↓
4

说明,由计算机自动进行处理(据 PAUP 程序,如用“order”或“unorder”命令)^[9]。若自行设计计算方法,则需要统一自己的编码方法:叠加二元编码(adding binary coding)和多态编码(multistate coding)两者可选其一^[11]。

3.5 分支系统分析(cladistic analysis) 即确立各分支点在分支图中的相对位置或相对顺序。这一过程是依靠分析性状及其状态,在所分析的一批分类单元中,通过“共同衍征”这一特点寻找和确立姐妹群来实现的。

分支系统分析的具体方法很多,如支序分支分析法(Hennig 论证法)、Nelson 及 Platnick 法、Kluge 及 Farris 法、Farris' Wagner 法^[12]、以及由朱弘复修改简化的 Nelson-platnick 法^[6]等。但最常用的是支序分支分析法和 Farris' Wagner 法。无论哪一种方法,均遵循“简约原则”(principle of parsimony),即一般认为,自然界发展所遵循的道路一般采取捷径,或最短或最简单的路程而不走弯路(要求趋同现象最少)。

3.6 绘制分支图 从第 5 步所得的结果就是分支图。在分支图中,各特征的祖征态与衍征态常以镶嵌的形式配置着,称为特征镶嵌现象(heterobathmy of characters)。分支图反映了共缘近度(recency of common descent),即反映了相对时间上的亲缘关系。这样做,比用形态

上的总体相似性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。

但实际工作中仍不可避免地遇到一些难题,如最后分支图中往往出现三分叉或多分叉的图形。三分叉图形的出现,说明可能有以下情况或问题:①悬而未决的二分式分歧;此群分类单元的相似性程度较大,或分化不明显,或对之认识不足,造成判别各分类单元的不同性状状态时发生错误;②存在杂交现象:如被子植物菊科的 *Anacyclus* 属有一实例:最初基于两态性状建立一个三分式分支图;随后由减数分裂中染色体组型的行为以及实验杂种的花粉能育性等证据,认为其中一个分支为另两种的杂交种;③代表复式物种形成事件:

Mayr(1974)指出简单的二分式分歧分为姐妹种并非通例,并引用了富种属的事实支持上述说法。但是,我们从未观察过物种形成事件,富种属同样可以产生一系列紧密相接的二分式分歧;④错误:分析时,将趋同同源同形现象误当作同源特征看待,造成失误。因此,作者应该明确某一具体的三分式分歧(或复分式分歧)实际想表达的含义。

3.7 分支图解的“检验”和系统发育推论 唯一可用的“检验”即是增加更多的性状。这一分支图解假说的精确检验是演绎方法的基本功能。

近年来,现代分支系统学似乎走上了两条道路。一方面分支系统学家认为 Hennig 为分支系统学方法寻找的进化解释今天无疑是不必要的了。但是这一学说的基本原则依然存在,目标仍是识别式样而不涉及过程。所得的分支图解是一种关于类群和性状的陈述,这种陈述具有潜在的“可检验性”。另一方面,有些分支系统学家试图在进化论的范围内解释分支图解,希望分支图解能够对进化过程有所揭示。

确定生物在时间和空间上相互关系的过程称为系统发育推论(phylogenetic inference)。系统发育推论的目的是产生一个表现有关分类单元系谱关系的体系或思绪产物。这种图解即称为系统发育。指示系统发育关系最重要的内

在资料是共同具有的派生性状(分支系统发育学派称为共同衍征)。所以说分支图解在这种意义上是可以用来反映分类单元间系谱关系的。

3.8 形式分类 对大多数人而言,分类乃是“对实体或现象进行归类,并对所得的类群进行命名^[13]。但是,此处的主题是将分支图解系统树转换为语言(或数字);这一过程即称为形式分类。

形式分类是等级层次的,大多数系统学家使用林奈的等级体系及其习见的级别名称(属→界)进行工作。形式分类应是自然的,即要求所有分类单元均是单系,并且在分支分类和从它派生的分类之间存在直接的对应关系。结果形式分类是有一群基于系谱关系的单系类群所构成,问题即在如何将分支图解或系统树明确无误地转换为语言。

现已创立了一些语言或数字系统专门处理分支图解/系统树,我在此仅提及其中少数。

(1) 从属排列原则 即绝对等级排列。Hennig 提出形式分类若要准确反映相互关系假说,姐妹分类单元则应给予同等级别。这种方法必然会导致过多的“空头级别”,而不能表达更多的信息。很明显,解决这种空头级别的问题有多种方法①增加新的名称和使用传统的前缀方式增添级别名称(如: superlegion, infralegion)。另外,使用常见级别前缀组合(如, mega / hyper / super-cohort);②数字级别系统:用数字表示分类单元名称;③分类单元名称缩行排列,但要克服排版困难。

(2) 顺序排列(phyletic sequencing) 将不同层次的分类单元作为同级别单元看待,作顺序排列,即每一分类单元作为随后分类单元的姐妹群。

综上所述,使用从属排列和/或顺序排列的方法可将现有生物的分支图解/系统树转换成形式分类而不减少信息的含量。就分支图解而言,至少关于共同衍征分布的陈述,共同衍征使我们得以识别类群(自然类群),当然要表达

进化中的其它一些概念,如祖先、复式物种形成、杂交、共生起源分类单元等,必须增加其它更多的表达方法。

3.9 结果的表示和阐释以及成果发表 就研究的课题不同,可能会得出不同的结论,给出不同的解释。但要求数据全面可靠,这样才能正确揭示利用传统分类所不能揭示的问题。所以,发表结果中必须包括特征分析这一项,否则读者将无法判定结果的可靠性。数据的错误和分析的失误将会失之毫厘、差之千里,正如 R. A. Pimentel 所描述的“garbage in, garbage out”。

总之,从以上整个学科概况来看,一个基于分支系统学原理而建立的分类系统是动物学家的最好的通用参照系统。对于分支系统学还有许多人提出相反的意见,但正如 Hennig(1966)指出:对于一个作者的批评性的讨论,不会贬低他的作品价值;与此相反,一个没有价值的作品是不值得予以批评的。何况分支系统学近年来渗透了不少的数学内容,有人预言已形成或即将形成一个新的分类学派——“改造分支系统学派”或称之为“自然程序学派”。分支系统学的发展将日趋完善。

参 考 文 献

- 1 Hennig W. Phylogenetic systematics, *Ann. Rev. Entomol.*, 1965, 10: 79—116.
- 2 Hennig W. *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 1966. 263.
- 3 Hennig, W. *Insect Phylogeny*, New York Press, 1981. 514.
- 4 D. R., 布鲁克斯. 支序分类的原理和方法(戴爱云等译). 北京:北京大学出版社,1985.
- 5 朱弘复. 中国蝙蝠属支序分类. *动物分类学报*, 1984, 9 (4): 391—401.
- 6 朱弘复 & 王林瑶. 钩翅蛾亚科的系统演化. *昆虫学报*, 1985, 28(4): 406—411.
- 7 郑乐怡. *动物分类学原理和方法*. 北京:高等教育出版社,1987.
- 8 朱弘复. *动物分类学理论基础*. 上海:上海科学技术出版社,1987.
- 9 周明镇, 张弥曼, 于小波等编译. *分支系统学译文集*. 北京:科学出版社,1983.
- 10 Swofford D. L. *PAUP (Phylogenetic Analysis Using*