

# 物种概念与分类原理

陈世骧

(中国科学院动物研究所,北京)

## 摘 要

本文运用又变又不变的物种概念,讨论了两个问题: 1. 为什么分类系统反映进化历史? 2. 如何反映?

物种是变的,每一物种都有自己的特征,没有两个物种完全相同;物种又是不变的,每一物种都保持有一系列的祖传特征,以此反映其进化历史,决定其分类隶属。这是分类系统之所以反映进化历史的根本原因。

如何反映进化历史,关键在于特征分析。结合分支系统学和进化系统学两个学派的观点,作者综合了六条特征准则,为分析进化历史提供依据。

分类系统是进化的历史缩影。这是进化论为分类学提供的理论根据,是分类学的基本原理。分类的根本问题就在于,如何使分类系统正确地反映进化历史。分支系统学派和进化系统学派的一切争论都归结到这一问题。但另一问题,为什么分类系统可以反映进化历史,却很少受人注意。“如何”和“为什么”是相互关联的,只有解答了“为什么”的问题,才能更好地解决“如何”的问题。本文的目的就是要讨论两者之间的这个关系——问题的关键是物种概念。

## 一、物种概念与进化历史

物种概念反映时代思潮,林奈和达尔文是两个时代的两个代表人物。林奈相信物种是不变的,不变的物种只能来自上帝。达尔文说明了物种是变的,进化通过物种的演变而进行,每一物种都有自己的进化历史。这是两个时代的两种对立的物种概念,达尔文以变的概念否定了不变的概念,才使进化思想取得了决定性的胜利。

但是,分类学的事实说明,变与不变并不是相互排斥,而是相辅相成的,现代的物种概念该是又变又不变的概念<sup>[1-3]</sup>。物种有变的一面,又有不变的一面:每一物种各有自己的特征,没有两个物种完全相同,这是变的一面;每一物种又各保持有一系列的祖传特征,以此决定其分类隶属,反映其进化历史,这又是不变的一面。以天牛为例,天牛隶属于昆虫纲、有翅亚纲、全变态类、鞘翅目,组成为一个科,即天牛科。从纲到科的特征层次是: 1. 成虫体分头、胸、腹三部,胸部具足三对(纲的特征)。2. 成虫具翅两对,着生在中胸和后胸(亚纲特征)。3. 生活史有四个时期,卵、幼虫、蛹和成虫(全变态特征)。4. 成虫一对前翅特化为鞘翅(目的特征)。5. 成虫五个跗节,第四节很小,隐藏在第三跗节的两叶之间;触角着生在额突上(科的特征)。五个

分类层次显示了天牛作为一类昆虫在其进化史上所经历的五个主要阶段。第一个阶段是头、胸、腹体型的形成,昆虫的起源。第二是翅的产生,有翅昆虫的起源。第三是蛹态的出现,全变态类的起源。第四是前翅之特化为鞘翅,甲虫的起源。第五是角突的耸起,天牛的起源。所有天牛都保持了这五个进化阶段的特征,没有变。这是一个简化的例子,天牛作为动物界的成员,还具有纲以上的门级、界级特征,而每一种天牛,除了自己的种征外,又都具有它所隶属的亚科、族、属等级特征。

天牛的例子适用于一切其他生物。每一物种都具有它所隶属的界、门、纲、目、科、属等上级单元的特征,以此反映其进化历史。分类学的事实说明,物种是在又变又不变中进化的,全部进化历史是又变又不变的过程。

正是由于又变又不变,每一物种保持有自己的历史标志,才是分类系统可以反映进化历史的根本原因。物种如果没有不变的一面,进化的历史便不留标志,无从追溯;如果没有变的一面,便不会有进化,更不会有进化历史。林奈的物种概念没有进化意义,达尔文的物种概念没有历史标志的意义,只有又变又不变的物种概念,才符合系统分类学的事实,才能解答为什么分类系统反映进化历史。

## 二、物种概念与特征分析

分类是通过特征对比而进行的,特征对比是分类的基本方法。分类系统之所以反映进化历史,就是通过特征来体现的;事实上,是分类特征反映进化历史。联系到篇首提出的问题,如何正确地反映进化历史,关键就在于特征分析。

分析分类特征,首先应把特征分为两类:新征和祖征。每一物种都有自己的种征,种征是物种的新征,是随着新种的形成而产生的特征,代表物种的变的一面。每一物种又都具有它所隶属的一系列的上级单元特征,这些上级特征都是物种所保持的祖征,代表其不变的一面。新征与祖征是相对的,种的特征对物种本身来讲是特有的新征,对种下单元以至种内个体来讲,则是共有的祖征。各级单元都是如此。例如,鞘翅目的特征是本目特有的新征,又是目下单元(亚目、科、属、种等等)共有的祖征;昆虫纲的特征是本纲特有的新征,又是纲下单元共有的祖征。上级单元的特征是下级单元的祖征,本级单元的特征是本系获得的新征。同一特征,在这一情况下是新征,是变的产物;在另一情况下是祖征,是不变的保持。

分类特征是对立的特征,只有对立的意义,没有单独的意义,决定于物类之间的对比,不决定于特征本身。我们说鞘翅目的特征是一对鞘翅,并不是因为它有了鞘翅,才以此为特征,重要的是它的相对物类不具鞘翅而具膜翅。我们说无翅亚纲的特征是无翅,亦是因为它的相对物类是有翅亚纲;如果在多足纲内,没有具翅类群的对立存在,无翅便根本不能作为分类特征。分类特征总是决定于对立单元之间的对比,各级物类都是如此。例如动物界与植物界对比,昆虫纲与多足纲对比,全变态类与半变态类对比,鞘翅目与脉翅目、膜翅目等对比,天牛科与豆象科、叶甲科等对比,等等。如果一个科内只有一个属,或属内只有一个种,这个属或种的特征,由于没有对立单元可作对比,便难以确定。

各级单元的特征有一定的出现时序,单元的级别愈高,其特征的出现时间愈早。界级特征早于门级,门级早于纲级,纲级早于目级,目级早于科级,等等。这叫做特征时序或相对时序。特征的相对时序反映进化的阶段历程。前面提到天牛作为一类昆虫所经历的五个进化阶段,

便是一个具体的例子。

上下单元之间的特征时序反映了祖征的阶段发展,祖征是进化的历史记录,是追索历史渊源的根据。对立单元之间的特征对比显示了新征的独特性质,新征是本系的起源标志,是建立单源系群的根据。在对立物群中,每一物群都有自己的新征,但从对立关系来讲,可有两种不同的情况,一种是祖征与新征的对比,一种是新征与新征的对比。图 1a 系仿自亨尼希 Hennig 的昆虫纲系统图<sup>[4]</sup>。图上 E 和 F,即衣鱼目 Lepismatodea 和有翅昆虫 Pterygota,作为两个对立的物群,它们的特征关系是祖征与新征的对比,因为有翅昆虫源出于原始衣鱼类,衣鱼目是有翅昆虫的母群,它的对比特征,原始无翅,是有翅昆虫的祖征。A 和 B 两支,即弹尾虫 Collembola 和原尾虫 Protura 两个对立物群,它们之间的特征关系则是新征与新征的对比,因为两者中的任何一方都不是另一方的母群。

分支系统学派主张系谱分支是反映亲缘关系的唯一标准,他们把系谱上从同一基点、即共同祖先所分出的对立支系(即对立物群)称为姊妹群,凡姊妹群都应列为同等分类级别<sup>[5-6]</sup>。图 1 的 A 和 B, AB 和 C, E 和 F, D 和 EF, ABC 和 DEF 都是姊妹群。b 是按照姊妹群原理的分支分类<sup>[4]</sup>,昆虫纲首先应分为两个物群,内口群 Endognatha 和外口群 Ectognatha,前者包括原尾目 Protura (A)、弹尾目 Collembola (B) 和双尾目 Diplura (C),后者包括石蛎目 Machilodea (D)、衣鱼目 Lepismatodea (E) 和有翅昆虫 Pterygota (F)。内口群又可分为 AB 和 C 两类,外口群分为 D 和 EF 两类。c 是传统的分类,把昆虫纲分为无翅和有翅两个亚纲。d 是作者建议的三亚纲分类<sup>[7]</sup>。此外,还可有其他的分类。

分支分类要求分类系统严格地反映宗谱分支;传统分类则除宗谱分支外,还考虑支系的进化阶段和水平。F 一支之所以分出,就是考虑到有翅昆虫的进化水平与空间地位和无翅昆虫有明显的差距,代表进化的一个新的阶段。一个标准还是两个标准,是分支系统学派和进化系统学派的分歧焦点。

让我们再举一个更通俗的例子。根据近年来非洲出土的化石资料,人们相信人类起源于非洲,黑猩猩属 (*Pan*) 和人属 (*Homo*) 近缘,是一对姊妹群,而和亚洲的猩猩属 (*Pongo*) 反而较远。图 2a 表示三者之间的这个宗谱关系。按照分支学派,如果把三者分为两类,则黑猩猩必须与人类归为一类,而和猩猩分开 (b),因为它和猩猩的共同祖先在 II 处,和人类的共同祖先在 I 处;共同祖先的远近,决定亲缘关系的远近。但是,根据进化水平,人类一支不宜嵌入猿类,两者必须分开,人类为一科 Hominidae,猿类为另一科 Pongidae (c)。这就是说,人属必须上升为科,和黑猩猩属的上级单元并立。这是传统的分类。

怎样看待两个学派的分歧呢?我们认为,首先要明确的是,什么是分类学的理论要求?是反映宗谱历史,还是反映进化历史?如果是反映宗谱,那就是一个标准,即共同祖先的远近。如果是反映进化,那就必须同时考虑进化水平。进化是系统发育的过程,又是空间发展的过程,是生物不断适应新生活 and 进入新环境的过程。在进化过程中,每一物种或物类都具有两种地位,宗谱地位和生态地位;所以分类工作必须考虑两个标准,宗谱分支和适应水平。一切生物都是进化的产物。

这里,顺便谈一下两个学派的名称问题。亨尼希把分支分类取名为系统发育系统学 phylogenetic systematics, 迈尔 Mayr<sup>[8-9]</sup> 把传统分类称为进化系统学 evolutionary systematics, 很多人对此表示反对,因为系统分类 systematic classification 总是要研究系统发育和进化历史,不

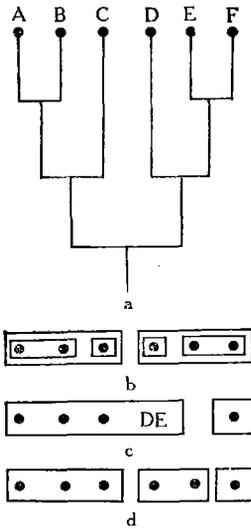


图 1 昆虫纲的分支分类与系统分类

a. 昆虫纲系统图, b. 分支分类,  
c. 传统分类, d. 作者的分类

- A. 原尾目 Protura, B. 弹尾目 Collembola,
- C. 双尾目 Diplura, D. 石蛃目 Machilodea,
- E. 衣鱼目 Lepismatodea, F. 有翅昆虫 Pterygota,
- DE. 缨尾目 Thysanura.

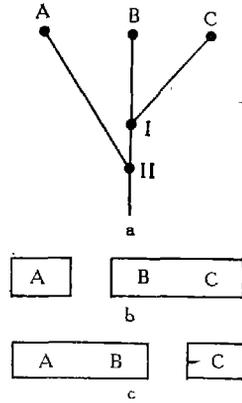


图 2 猩猩属、黑猩猩属和人属的两种分类

a. 猩猩 *Pongo* (A)、黑猩猩 *Pan* (B) 和人类 *Homo* (C) 之间的宗谱关系,  
b. 分支分类,  
c. 传统分类.

能把两者分别为学派命名。可是从上述分析,可见这两个名称,正好说明了两个学派的各自特点,并不是不合适的。

目前一般采用的分类是传统分类,不是分支分类,如果严格地按宗谱分支进行调整,将会出现怎样的情况呢?这也是必须考虑的问题。举例来讲,据目前知识,一般同意生物界应首先分为原核生物和真核生物两类,以反映进化的两个基本阶段。但是,按宗谱分析,真核源出于原核,是原核生物中的一个支系,很可能是蓝藻的一个支系(内共生学说与化石记录不符),不能和原核并立为界。动物起源于植物,是植物发展到一定阶段的一个分支,假定裸藻门 Euglenophyta (或别的藻门)和动物是一对姊妹群,按分支系统原理,动物便不能和植物并立为界,而只能是植物界下的一个门级单元。依此类推,哺乳类(兽孔类 Therapsida 的后代)和鸟类(鳄鱼类 Crocodylia 的姊妹群)是爬行类的两个分支,爬行类是两栖类的一个分支,两栖类是硬骨鱼类的一个分支;如果按分支系统原理进行调整,鸟类和哺乳类将归入爬行类系统,爬行类将归入两栖类系统,两栖类将归入硬骨鱼类系统。有翅昆虫将归入衣鱼目系统,因为它们衣鱼目系统的一个早期分支。全部生物将归入原核系统,因为一切后起的物群,归根结底,都是原核生物的分支后代。全部真核生物将归入植物系统,因为最早的真核生物是植物(真核藻类),动物和真菌都是真核植物的分支后代。当然,这只是一种推论,但也是按宗谱分析所可得出的必然结果,生物界的大类划分势将陷入困境。

分支分类的中心问题是“追根”,即追溯共同祖先。亨尼希把特征分为祖征和离征,结合姊妹群概念,通过共同离征以追溯共同祖先,建立单源系统,反映宗谱历史,是分支分类的基本原理和方法。它的优点是理论严密,方法明确,足以减少分类判断的主观性。缺点是没有考虑进

化阶段. 分类学是生物学的一个分支,是为生物学服务的,生物学上许多问题都要联系到有关对象的分类地位,以显示其进化意义. 分类学必须重视生物学要求.

离征和新征是两个不同的特征范畴: 新征是本系获得的独有特征, 离征是姊妹支系来自最近祖先的派生特征. 分支学派以姊妹群的共同离征作为建立单元物群的根据, 是追根的一种有效方法, 在许多场合下可以采用. 但进化系统学考虑两个标准, 共同起源和进化阶段, 前者的关键是找同源共性, 后者的关键是比适应水平, 从水平差距中衡量进化的阶段意义. 我们把分类特征分为新征和祖征两类, 亦可有利于解决两个标准的问题, 特别是第二个标准, 因为进化阶段是在新征和祖征的对比中体现的. 例如有翅昆虫与衣鱼目 *Lepismatodea* 的主要区别是有翅与无翅, 无翅是有翅昆虫的祖征, 翅的获得使昆虫进化进入了一个新的阶段. 人属 *Homo* 和黑猩猩属 *Pan* 的特征关系亦是新征与祖征的关系. 人类具有直立行走的姿势, 上肢比下肢短, 能制造工具, 在地上生活; 这些都是新征. 黑猩猩只能半直立行走, 前肢比后肢长, 不会制造工具, 营树栖生活; 这些都是人属的祖征, 也是黑猩猩属的祖征. 前面指出, 分类特征决定于物群之间的对比, 不决定于特征本身. 对比的物群如果不同, 得出的特征亦会不同. 黑猩猩属亦有自己的新征, 当它和猩猩属 *Pongo* 或大猩猩属 *Gorilla* (图 2 未列) 对比, 得出的特征是本属的新征; 但是, 当它和人属对比, 得出的却是它的上级单元猿科 *Pongidae* 的特征, 亦就是它所保持的祖征. 因此, 尽管人属与黑猩猩属是一对姊妹群, 按照特征的对比关系, 人属的分类地位应与猿科等级, 而不是和黑猩猩属等级.

新征与祖征是横的关系, 祖征与新征是纵的关系, 只有在纵的母子关系中, 才可区分进化阶段. 问题是如何区分. 进化阶段必须联系到适应意义和物类的空间地位, 每一物类都有自己的适应特征和空间地位, 阶段的区分只能在有关支系的对比中得出. 例如图 1 的 F 与 E 对比, 适应差距显著, F 作为一个新的进化阶段十分明显; 而 E 与 D 对比, 虽亦属于新征与祖征之比而含有阶段意义, 但差距远不及 F 与 E 那么显著; 因此, 从三个支系的对比结果, 可以决定 F 应与 DE 等级, 而不是与 E 等级 (图 1d). 当然, 这种对比判断免不了主观成分, 具有明显的缺点, 但如要求分类系统反映进化历史, 则必须在系统中突出进化的阶段现象, 至于存在的缺点, 可留待以后改进.

总之, 运用又变又不变的物种概念, 可以有助于阐明分类原理, 指导特征分析. 根据以上讨论, 我们试把分类特征, 总结为六条准则如下:

1. 分类特征是对立的特征, 决定于物类之间的对比, 不决定于特征本身.
2. 分类特征是反映历史的特征, 决定于物种又变又不变的进化历史, 不决定于单纯的异同对比. 变是产生新征的原因, 不变是保持祖征的原因. 每一物种都有自己的新征与祖征, 以此反映其进化历史, 决定其分类隶属.
3. 新征是建立单源物群的根据, 祖征是追溯历史渊源的根据. 新征与祖征是相对的, 上级单元的特征是下级单元的共同祖征, 本级单元的特征是本系获得的特有新征. 整个阶元系统的特征序列表现为新征与祖征和变与不变的相对关系.
4. 鉴定新征, 除根据其本身的独特性外, 还可采取分支系统学的方法, 以姊妹支系的共同离征(最近祖征), 决定其顶头上级的特有新征. 祖征与新征相互转化是特征鉴定的重要根据.
5. 姊妹支系一般应列为同等级别; 如果支系间的特征关系是新征对祖征, 而其中新征的一支又足以代表显著的阶段进展, 则应提升其级别, 以与另一支的上级单元同级(图 1d, 图 2c).

6. 分类阶元中的上下级别具有一定的特征时序, 单元的级别愈高, 其特征的出现时间愈早, 特征的相对时序反映进化的阶段历程。

### 三、变与不变和适应与不适应

进化是物种变与不变的斗争, 又是适应与不适应的斗争, 通过自然选择而进行。不变是原有适应的保持, 变是原有适应的破坏, 破坏的结果可以产生新的适应, 亦可产生新的不适应而被淘汰。进化是生物不断向空间发展的过程。

前面提到的天牛例子, 它的五个进化阶段亦是五个适应阶段, 每一种天牛都保持有这一系列的原有适应。但新的适应亦会破坏原有的适应。昆虫六足体型的形成, 破坏了原先的多足体型; 全变态类蛹态的获得, 破坏了原先的半变态发育方式。许多后起的物群, 随着新征的产生, 失去其母物群的特征: 人科失去了猿科的特征, 鸟纲失去了爬行纲的特征, 动物界失去了植物界的特征, 真核生物失去了原核生物的特征, 等等。因此, 从变的一面, 新征否定了祖征, 许多祖征没有被保存下来。从不变的一面, 每一物种又都保持有一定的祖征, 从而可据以追溯其适应阶段和进化历程, 决定其分类隶属。由于又变又不变, 物种所保持的祖征很不全面——既有所保持, 亦有所丧失。每一物种的祖征, 只能反映其一定阶段的历史。天牛作为一类昆虫, 没有保持其祖先多足类的特征; 作为一类动物, 没有保持其祖先植物的特征; 作为一类真核生物, 没有保持其祖先原核生物的特征。生物界的全部历史, 要依据生物的全面研究, 才能得出整体概念。

物种概念是分类学的时代标志, 每一时代各有其自己的物种概念。现代分类学已进展到一个新的时代, 需要有新的物种概念, 以健全其理论基础, 又变又不变的概念无疑地符合于这一要求。我们希望, 这个物种概念将得到一般的公认, 在分类工作中发挥其应有的作用。

### 参 考 文 献

- [1] 陈世骧, 科学通报, 8(1975), 348—357.
- [2] ——, 昆虫学报, 20(1977), 359—381.
- [3] ——, 进化论与分类学, 增订重印, 科学出版社, 1978.
- [4] Hennig, W., *Syst. Zool.*, 24 (1975), 244—256.
- [5] ——, *Ann. Rev. Ent.*, 10 (1965), 97—116.
- [6] ——, *Phylogenetic Systematics*, Univ. Illinois Press, Urbana, 1966.
- [7] 陈世骧, 科学通报, 4(1958), 110—111.
- [8] Mayr, E., *Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch.*, 12 (1974), 95—128.
- [9] ——, *Evolution and the Diversity of Life*, Harvard Univ. Press, Cambridge, 1976.