以橈足類為例簡介支序系統學的概念與原理

李長縈
水產試驗所海洋漁業組

理論

生物分類學家為究明物種或物種以上(高階) 的分類單元之間的相互進化關係，在理論與實務上逐漸發展出三大生物系統學派(Biosystematics)。首先，根據達爾文的物種起源理論 (即共同後裔的分類觀念) 重建生物自然史的標準，形成進化系統學(Evolutionary systematics)，又稱為傳統分類學或常規分類學。本派之學者常憑直覺對研究對象的特徵加權處理 (character weighting)；也就是說，科學家在研究一群生物體時，常會將他們認為重要的形態特徵(例如某部位的外觀相互類似) 挑選出來，然後根據這些特徵判定種及高階類群。因此當各系統分類學家對各個特徵的重要性有不同的主觀認知時，常會產生不同的意見或結果。此外，傳統分類學很可能會用一些沒有進化意義的特徵來劃分類群，因此其結果有時往往難以代表自然界中真正的類群。

第二個學派係以 1950 年代之美國昆蟲學家 Michener 等為首，以數值分類的經驗與方法為基礎所發展的數值分類學 (Numerical taxonomy)，亦稱為表型分類學 (Phenetics)。其主要的原理為：根據很多生物特徵來判定、任何一個性狀都同等重要、以整體的相似性為標準、僅依據表型而不暗示親緣關係，目標是要做到客觀及可重複並含有自然族群的概念等。但其所得到的分類單元之間的表型關係圖 (phenogram)，在實際應用中，有時並不一定比傳統分類學正確，因為它的各種算法所著重的都只是反映研究對象的總體相似性 (overall similarity) 而已，相似性較高的生物被歸類在一起，但這種相似性有可能只是來自平行進化 (parallel evolution) 或趨同進化 (convergent evolution) 的結果。因此，由表型分類學所得到的結果仍有可能是人為主觀判定的類群。

面臨系統分類時，我們想研究的對象類群，應該是自然的或單系的 (monophyletic)，亦即在一系列分類單元中，究竟哪兩個相互之間的親緣關係比它們其中之一與其他所有分類單元的關係更近？方法之一是先尋找二者的共同祖先，進而釐清其與共同祖先的關係，這種證據著重於以共享衍徵 (shared derived characters) 為依歸。例如，鳥類(Aves)、鱷類 (Crocodylia) 及有鱗類(Squamata，包括蜥蜴、蛇及蚓蜥類) 中，鳥類和鱷類被認為有更近的親緣關係，這是因為牠們出現在這二個分類單元的共同祖先之後，也就是說鳥類與鱷類可能是由同一個祖先進化而來。

1966 年，德國昆蟲學家 Hennig 率先提出親緣關係系統學 (Phylogenetic systematics) 的研究概念，主要是藉由共同衍生形質的特徵 (共衍徵，synapomorph) 來重建與共同祖先的關係，並在共同祖先的架構上將分類單元歸類 (grouping)，以建立親緣關係樹(phylogenetic tree)。這對系統分類學日後的研究本質與演進，有相當深遠的影響。大多數

生物學者對這種方法感到認同的原因很簡單：不屬於親緣關係的分類，大多潛藏著人為的主觀因素，因此只能用於鑑定，而不適用於研究有關進化的課題。

親緣關係系統學與傳統系統學不同之處，在於它不但用經驗的方法重建親緣關係，並嚴格遵守進化原理，而不是只根據直覺或專業權威來分類。其與表型分類學不同之處，在於它致力於找出分類單元之間的譜系關係 (genealogic relationships)，而不是僅如表型分類學致力於表達分類單元之間的總體相似性而已。由於有進化科學理論與判斷準則的優點，在既有的親緣基礎架構上，再結合以數值化與簡約化的分類分析理念和方法所形成的數值支序系統學 (Numerical cladistics)，遂逐漸演變成為現今系統分類學的主流學派—支序系統學 (Cladistics)。其主要概念及前提假設包括：生物有其進化的歷史、分類單位在進化過程中會產生新的性狀或狀態、新產生的性狀或狀態會持續存在並可供辨認、進化樹枝沒有交叉的現象、進化分歧都是二叉性、種和種獨立分開、趨同進化或平行進化不會對整個形式有太大的影響 (稱為 Hennig 輔助原理，即在缺乏相反證據的情況下，假設為同源，而不假設為趨同進化或平行進化) 等。

自從進化理論發展得更臻完善以來，系統分類學家就一直在探溯生物的進化歷史，並試圖使該歷史符合其階層結構 (hierarchical structure)，亦即在分類研究後能反映出自然的類群。當這些類群被視為自然界秩序的一種反映時，相關的支序分類研究成果便可以進一步應用於其他領域，例如生物地理學 (Biogeography)、共同進化學 (Coevolution)、分子進化學 (Molecular evolution)、進化速率 (rate of evolution)、生態學 (Ecology) 及生物多樣性 (Biodiversity) 等。

實務

將近一個半世紀以來，生物學家對橈足類在目 (Order) 的分類位階上進行系統分類時，其主要架構基礎均建立在：一、體制；二、各附肢的有無及其分節及三、攝食構造的特化情形等三大特徵上。當累積了非常豐富而有用的重要分類訊息時，Huys and Boxshall (註 1) 便運用支序系統學的方法，從歸納共衍徵 (synapomorph) 及建立特徵矩陣 (character matrix) 開始，藉助電腦程式的計算與歸類，將龐大的原始資料化為簡易而有意義的親緣關係支序圖 (cladogram)，清楚的呈現了橈足類的十個目在進化史上的親緣關係 (圖 1)。

由以往的研究顯示，台灣周邊海域的浮游橈足類 (圖 2)，以哲水蚤目 (Calanoida)、摩門水蚤目 (Mormonilloida)、鞘口水蚤目 (Poecilostomatoida) 及劍水蚤目 (Cyclopoida 等四個目 (如圖 1 框中所示) 的種類最多，因此本文就以這四個目為例，扼要說明支序圖劃定的原理與方法。

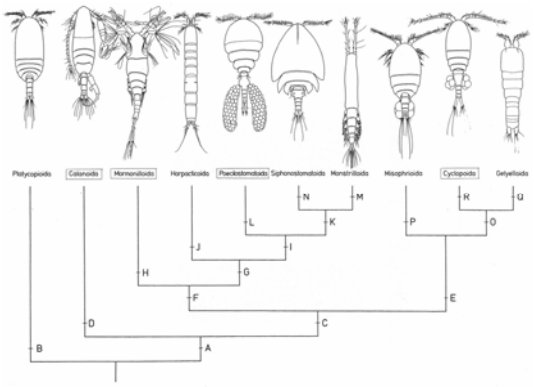

圖 1　橈足類的十個目在進化史上的親緣關係 (after Huys and Boxshall, 1991)

圖 2　台灣周邊海域的橈足類，數量大、種類多，體長大多介於 1-3 mm

例證中需要的計算數據係出自 Huys and Boxshall (1991) 的特徵矩陣原始資料 (表 1)。兩位學者將 54 個有進化意義的性狀 (character，亦稱為特徵) 先行編碼，主要目的在將所有複雜的原始紀錄 (可能包括文字、數字、形狀或特殊規定等)，轉變為適合於數學運算的形式，接著將每個性狀依各自的狀況，給予多態性的特徵值 (multistate character score，註 2) 後，十個分類單元 (目) 便各自有了相對應的數值 (特徵值)。本文取當中的第 1, 2, 3, 4, 14, 15, 18, 19, 20, 25, 29, 30 等 12 個特徵 (星號所示)，重建簡易的特徵矩陣 (表 2)，使其特徵值簡化為 0 和 1，目的是藉由簡單的手算過程，瞭解電腦輔助程式如何依支序系統原理執行分類運算 (包括計算和歸類)，並得出支序圖。

支序分析的流程如圖 3 所示，首先算出矩陣中各目特徵的相似度 (最低值為 0，最高值為 12，數值愈大，二者之間愈相似)，可得出較相近的兩個目，即摩門水蚤目 (MORMON) 與鞘口水蚤目 (POECILO)，兩者相似值達到 9 最高，先歸為一群 (MO + PO)。然後重新以非加權配對算數平均法

表 2　重建的簡易特徵矩陣原始資料

Taxon	Characters 1-12											
CALAN	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
MORMON	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
CYCLO	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
POECILO	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1

說明：

1. 0 和 1 為原文慎選的操作單位 (Operational Taxonomic Unit, OTU)，亦稱特徵值。
2. 例如第 2 個特徵代表橈足類個體前、後體部可活動的關節位置，0 表示位於第 5 胸節和第 1 腹節之間 (視為祖徵，即後裔的特徵中，存在與它們的祖先相同的性狀，也稱為近祖性狀)，1 表示位於第 4 胸節和第 5 胸節之間 (視為衍徵，即只出現在後裔的獨特性狀，又稱為衍生性狀，是進化的產物)；其餘特徵之含意詳見原文。

表 1　橈足類特徵矩陣原始資料 (Huys and Boxshall, 1991)

Taxon	Characters 1-54
PLATY	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 9 9 9 0 9 9 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 9 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0
CALAN	0 0 1 1 0 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0
MISOPH	0 1 1 1 0 0 1 0 1 2 0 1 0 0 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 1 0 1 1
HARPACT	0 1 1 1 1 1 1 1 1 2 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 1 0 1 0 1 0
MONSTR	1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 1 1 1 9 0 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 9
MORMON	0 1 1 1 1 9 1 1 1 2 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 0 9 9 9 1 0 1 1 1 9 1 1 1 9 2 2 2 2 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9
GELYELL	0 1 1 1 1 9 1 1 1 2 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 2 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 9 9 1 1 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9
CYCLO	0 1 1 1 1 0 1 1 1 2 1 1 1 0 1 9 9 0 1 0 2 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 0 0 9 1 0 0 1 0 0 1
SIPHON	1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 1 1 1 1 0 9 9 1 1 1 2 9 9 9 1 9 9 9 1 2 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
POECILO	0 1 1 1 1 1 1 1 2 2 1 1 1 1 0 9 9 1 1 1 2 9 9 9 1 9 9 9 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 9 1 1 0 1 1 1 1
	* * * *　　　　　　* *　　* * *　　　*　　　* *

Special Report

(UPGMA) 計算第一次歸類後的相似值，例如 MO + PO 與哲水蚤目 (CALAN) 的相似值為 5.5 (即 MORMON 與 CALAN 之間的 7 和 POECILO 與 CALAN 之間的 4 相加後除以 2 的值)；MO + PO 與劍水蚤目 (CYCLO) 的相似值為 7.5 (即 MORMON 與 CYCLO 之間的 8 和 POECILO 與 CYCLO 之間的 7 相加後除以 2 的值)；檢視結果，以 MO + PO 與 CYCLO 的相似值為最高，再歸為一群 (MO + PO + CY)。最後，四個目都歸在一起的相似值為 6 (即 MORMON 與 CALAN 之間的 7、POECILO 與 CALAN 之間的 4 和 CYCLO 與 CALAN 之間的 7 相加後除以 3 的值)。巧合的是，本例已相當簡化，但最後得到的支序圖，與上述二位學者的計算結果，在親緣關係的表現上相當一致。

若以最廣為使用的平均歐氏距離法 (註 3)，計算橈足類各目之間操作單位的距離 (最低值為 0，最高值為 1，數值愈小，二者之間愈相似)，再利用 UPGMA 重新計算距離係數之後 (計算方法與前述相同)，作聚集分析結果，可得圖 4 的親緣關係支序圖，與上述的相似度計算法所得結果亦相當一致。

註 1： Huys, R. and G. A. Boxshall (1991) Copepod Evolution. The Ray Society, London, U.K., 468pp.

註 2： 以表 1 中第 30 個特徵為例，指顎足 (maxilliped)基節上的剛毛數，0 代表有 3 根 (祖徵)，1 代表有 2 根 (衍徵)，2 代表有 1 根 (進一步的衍徵)，9 代表沒有 (缺乏)。

註 3： 平均歐氏距離系數 (average Euclidean distance coefficient, $d_{ij}=\sqrt{\sum \Delta_{ij}^2/n}$) 屬於相似性系數當中的相異系數的一種，系數愈小，表示相似性程度愈高；反之亦然。

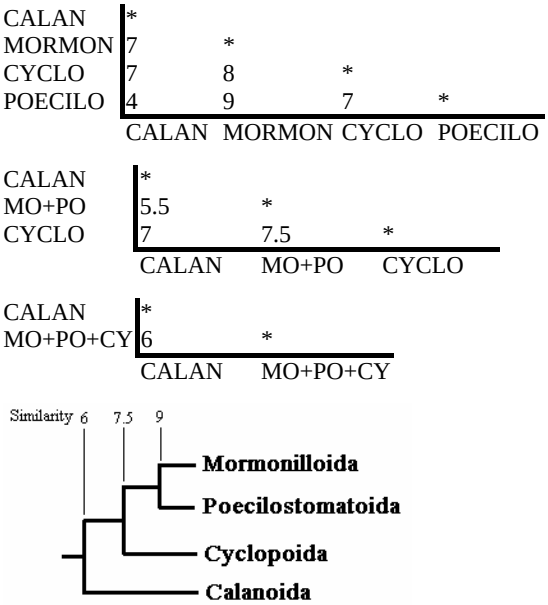

圖 3 計算橈足類各目特徵的相似度 (similarity)，再以 UPGMA 計算合併群，直到四個目都歸在一起為止，最後得到一分支序圖

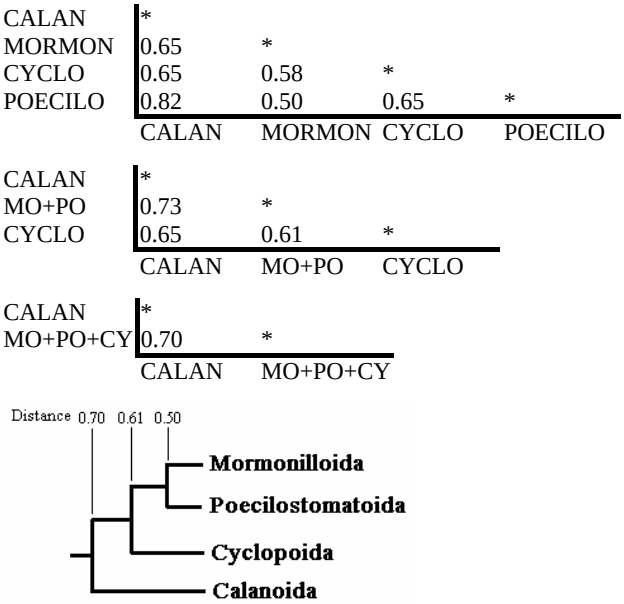

圖 4 用平均歐氏距離法計算操作單位之間的距離 (distance)，再以 UPGMA 計算距離係數後作聚集分析結果，可得親緣關係之支序圖