

"自然分类"—老概念，新诠释

Natural Classification, Old Concepts and New Interpretations

任东*

首都师范大学生命科学学院及交叉科学研究院，北京 100048

*通讯作者邮箱: rendong@cnu.edu.cn

引用格式: 任东. (2021). "自然分类"—老概念，新诠释. Bio-101 e1010607. Doi: 10.21769/BioProtoc. 1010607.

How to cite: Ren, D. (2021). Natural Classification, Old Concepts and New Interpretations. Bio-101 e1010607. Doi: 10.21769/BioProtoc. 1010607. (in Chinese)

摘要: Hennig 提出的"单系原则"、"共有衍征是确定共同祖先的唯一基础"和"二分支 (姐妹群)" 原则等，极大地推动了生物分类学工作，使得当代生物分类学主要使用分支分析方法进行系统发育关系的研究。

Hennig的"单系原则"就是"自然分类"，但不同时期分类学者所声称的"自然分类"的含义是不同的！目前"自然分类"的概念还没有一个统一清晰的定义，需要进一步地细化和增强其操作性！本文对"自然分类"的类群和性状二个基本要素、自然分类的定义、系统发育关系的运算方法进行了讨论。将自然分类的概念定义为：自然分类是仅包含单系群全体已知现生及绝灭成员之间亲缘发育关系和自然演化过程的分类。单系关系和已知全体成员是"自然分类"概念的核心。只有当内类群内"已知全体成员"和"全体性状"的概念都包括在内时，系统发育分析才能称为"全证据"分析。古今结合、宏观与微观结合是实现自然分类的最好选项。

只有将更多的具有时间和空间信息的化石种类与已知成员利用"简约法"联合运算，利用已知化石在地层中出现的时间顺序和空间关系来验证系统发育关系，得到的系统演化关系才能最大限度地逼近自然类群的真实演化过程。

关键词: 单系，性状，全证据，自然分类

研究背景

生物分类学是生物学最古老的经典学科，是整个生命科学体系的源头，是生物学其他分支学科健康发展的基础和前提。生物起源、演化及每个生物类群在演化树上的位置 (系统发育关系) 是生物分类学和生命科学研究追求的最终目标，也是人类探索的最大哲学问题之一。

人类朴素的自然分类思想最早可追溯至公元前 770 年周朝时期的《尔雅》。《尔雅》又称为"雅学" (高建, 1984; 郭郭, 2013), 是中国古代第一部通释语义的训诂专著, 是一部百科全书式的著作, 是中国古代学者必读的《十三经》之一, 是中国古代生物学的代表和中国博物学的典籍祖本。全书分十九个部分, 前十二部分为其他自然学科领域研究的成就, 后七个部分即第十三章至第十九章, 最早创建了生物分类学的历史, 记载了自然界生物各个门类的相关种类及其生活习性和一些生态环境等, 至少包含了四级分类体系, 体现了"类下分类和类上归类"的思想。在《尔雅》流传约 400 年后, 古希腊学者亚里士多德 (公元前 384-322 年, 相当于中国的春秋战国后期) 在他的《动物志》里描述了 500 多种动物, 并将其分为有血动物和无血动物两大类, 对动物分类学作出重要贡献。但不论是《尔雅》还是亚里士多德的《动物志》, 虽然体现了生物分类学的朴素思想, 但并没有明确提出"自然分类"的字样和生物演化及亲缘关系的概念和观点。

"生物分类学之父"林奈的巨作《*Systema Naturae*》首次使用了"自然分类"的字样 (Linnaeus, 1735 and 1758) (1735第1版, 1758第10版), 但林奈的物种概念是不变的和孤立的, 物种和物种之间无演化和发展的关系。1859年达尔文《物种起源》和演化论的提出, 使人们认识到现存生物种类的多样性是几十亿年长期演化形成的, 各种生物之间存在着不同程度的亲缘关系 (Padian, 1999; Simpson, 1961), 但如何确立这种关系并没有明确统一的可操作性的方法, 人为因素、专家的经验成分和权威性起很大的主导因素 (任东, 2017)。

Hennig (1966, 1981) 创立分支 (或支序) 分类学后, 提出的"单系原则"、"共有衍征是确定共同祖先的唯一基础"和"二分支 (姐妹群) "原则等, 极大地推动了分类学工作, 使经典的生物描述性分类学上升到新的高度, 使得当代生物分类学主要使用系统发育系统学的理论和分支分析方法 (Ashlock, 1971; Nelson, 1973 and 1974; 朱敏和邱占祥, 2015)。经过实践的考验和学术争鸣, 生物学家已认识到 Hennig 提出的"单系原则"就是"自然分类" (It is concluded that natural taxa are monophyletic sensu Hennig) (Wiley,

1979), 它反映了生物的亲缘关系和进化的脉络。"自然分类"因此成为生物分类学界常用的概念和名词。许多生物分类学家在他们的论著中常用"自然分类 (natural classification)"来描述各自的研究结果。但不同时期, 尤其是 Hennig 创立分支分类学前期和后期, 分类学者所声称的"自然分类"的含义是不同的 (Irmin, 1953; He-Nygren *et al.*, 2006; Rodriguez *et al.*, 2012; 周明镇等, 1983; 赵铁桥, 1995) ! 目前对于如何确定"自然分类"的概念还没有一个统一清晰的定义。

权威的柯林斯英语词典 (Collins English Dictionary, 2014) 将"自然分类"定义为: 根据共同祖先的血缘关系对生物进行的分类 (biology classification of organisms according to relationships based on descent from a common ancestor)。

目前人们通常认为: 自然分类 (natural classification) 是根据生物界自然演化过程和彼此之间亲缘关系进行分类, 从形态, 生理遗传, 演化等方面的相似程度和亲缘关系来确定在生物界的系统地位。依据是"自然演化过程和亲缘关系"。分类等级的顺序是: 界、门、纲、目、科、属、种。 各单位以下又分亚级: 亚门、亚纲、亚目、亚科等。

可以看出, 不同的学者对"自然分类"的理解程度并不完全一致 (黄大卫, 1996), 概念的具体内容和含义比较笼统, 需要进一步的细化和增强其操作性! 本文将针对"自然分类"的二个基本要素、自然分类的定义、系统发育关系的运算方法, 结合现代分类学研究中经常出现的问题进行讨论。

1. 自然分类的二个基本要素

对自然生物类群进行分类归属研究时, "类群"的性质和依据的"性状"是二个基本要素, 但不同的作者对"类群"的属性和"性状"的使用方面理解并不完全相同, 还存在概念不清晰和内涵不正确的情况。在实际研究工作中, 还经常出现"全证据" (total-evidence) 这一词。由于分类学者的出发点和标准不同, 往往造成盲人摸象的结果。为了回答如何构建自然分类体系和如何检验一个分类系统是否为自然分类! 本文还需要进一步明确"类群"和"性状"这二个概念的含义。

1.1 类群 (group)

类群是生物进行分类鉴别及系统发育关系分析的基本单位。不同的生物类群具有不同的亲缘关系和自然历史演化过程。根据共同祖先关系或者系统发育关系, 通常将类群的种系发生和演化过程细分为: 单系类群、并系类群和复 (多) 系类

群 (Farris, 1974; Platnick, 1977; 黄大卫, 1996; 朱敏和邱占祥, 2015; 任东, 2017)。为了更好的阐述自然分类的概念和常见误区, 本文将单系、并系和复系类群的概念简述如下。

a) 单系群"monophyletic group"

具有一个共同祖先的所有后裔成员称为单系群,有时也称为一个分支"clade"。只有共近裔性状"synapomorphies"才能支持单系群 (图1)。

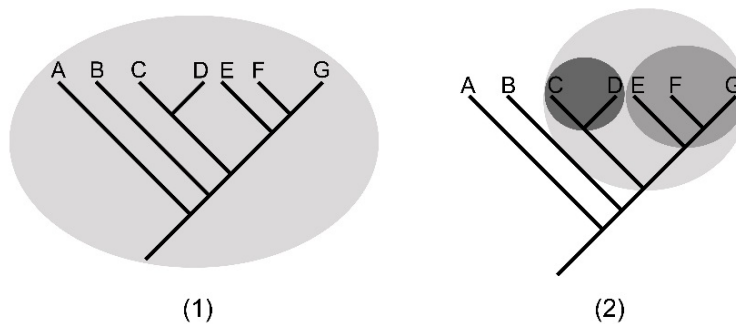


图 1. 自然系统中的单系举例

(1) {A,B,C+D,E,F+G}; (2) { C+D }, { E,F+G}, {C+D,E,F+G}

b) 并系群"paraphyletic group"

成员具有同样最近共同祖先, 但没有包括该共同祖先的所有后裔 (图2)。

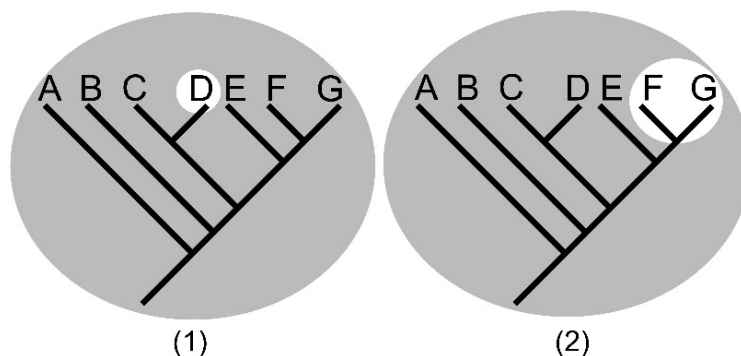


图 2. 自然系统中的并系举例

(1) {A,B,C,E,F+G}; (2) { A,B,C+D,E }

c) 复系群"polyphyletic group"

成员具有二个以上的最近共同祖先 (图3)。

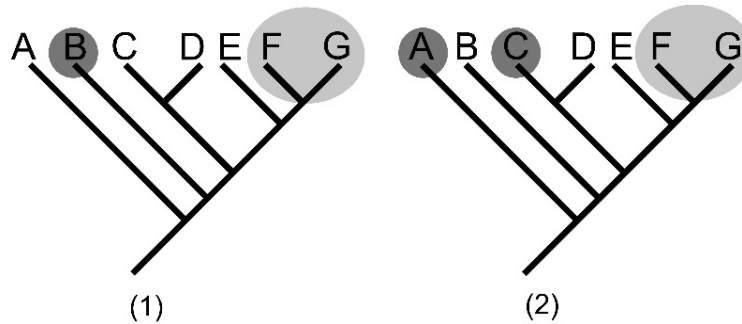


图 3. 自然系统中的复系举例

(1) { B, F+G}; (2) {A, C, F+G }

关于分支系统学的一些主要概念和术语的演变过程, 朱敏和邱占祥 (2015) 已给出了简明扼要的解释, 本文不再赘述。

1.2 性状 (character)

性状 (或特征) 是识别生物和进行系统发育关系分析的基本要素, 存在于生物体不同发育阶段的分子、细胞、组织、显微或宏观的各种解剖构造等多个层次之中。一些重要的生物学习性、生理、生化和生态学特征也常被选择参与分析。显然, 每个具体的性状在生物个体上所起的作用 (或称为权重) 一定是不同的 (任东, 2017)。因此, 具体分类研究中所选取的性状数量和质量将直接影响分析的结果。

自然选择可以在宏观和微观不同的水平上发挥作用。宏观性状的优势在于直观和易于观察、相应的形态功能对应关系较清楚, 弱点是性状数量少, 当类群种类结构较简单或者当生物个体很小时 (如病毒、单细胞动物、隐存种等), 肉眼能观察的形态性状数目往往有限, 宏观形态性状有时显得不够用, 无法起到精确分析的作用, 这时只能依靠分子性状。基于遗传信息的分子数据和其它微观信息为生物分类和系统学研究提供了一个新的选择。从数据量角度讲, 分子遗传信息分析较形态分析更有优势和更大的类群适用范围, 但分子性状的劣势在于功能清楚的有效位点并不多、无法知道序列的变异频率、偏向、独立性, 同源关系和可逆性, 利用基因组结构分子标记的研究还缺少统计学评价, 因此分子数据也绝非万能良方 (谢强等, 2015; 任东, 2017)。

事实上，宏观的形态性状的数量“少”是相对的，利用几何形态学的手段研究宏观性状已取得了快速的发展。只要性状选取得当，形态性状也可以变成成为“大数据” (Goloboff *et al.*, 2016)，使得系统发育分析更加准确 (Bai *et al.*, 2012 and 2013; Lin *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2020)。

在性状选择上并不是越多越好，在具体研究中应防止盲目追求分子数据，要防止分类和系统发育研究中的“过度医疗”。对大数据的无休止的使用，将导致分类学演变为“数值分类学派”的整体相似性，最终偏离分支系统学所要求的单系原则。

在利用形态性状时要注意性状的趋同现象和同源性。另外在系统发育分析中对性状是否加权和如何加权是一个十分复杂和争论不休的问题。每个具体的性状在生物个体上所起的作用 (或称为权重) 一定是不同的，在具体操作过程中一般会平等地对待所有性状的价值 (任东, 2017)。

大量的演化生物学研究证实，仅用现代生物的分子数据无法恢复和重建祖先类群和已绝灭种类的形态性状和功能习性。如我们利用现代传粉昆虫的分子数据，无法预测也无法理解最早期的传粉昆虫种类和传粉方式与现生类群的巨大差异 (Ren, 1998; Ren *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2019); 有关昆虫原始类群的拟态和伪装行为 (Fang *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2010 and 2012)、寄生行为 (Gao *et al.*, 2012, 2013, 2019 and 2021; Yao *et al.*, 2014)、社会群聚行为 (Zhao *et al.*, 2020)、性双型 (Du *et al.*, 2017)、鸣声的复原 (Gu *et al.*, 2012)、携带传播行为 (Robin *et al.*, 2016)、以及特殊的取食产卵习性、地理分布与大陆漂移等生物学问题仅依靠现生昆虫的微观性状数据是无法重建和复原的。

1.3 关于全证据 total-evidence

在分类学和系统发育的研究文献中，常出现“全证据 (total-evidence)”的提法，研究者声称研究结果是根据“全证据”产生的。但仔细分析相关的论著，一些所谓的“全证据”研究，虽然包括了宏观形态性状和微观分子遗传数据，但其类群并不完全，只限于已知的现生类群 (Goremykin *et al.*, 2015; Pyron, 2017)，其系统发育分析的结果必然是并系。详见下节“自然分类的定义”及图 4。事实上证据是无法穷尽的。即使形态性状和分子序列都包括在内，还有行为的、生理生化的、物理的、地理分布的等一系列的可用证据，当条件许可时都可以纳入证据的范畴。

就目前生物系统学研究现状而言，建议只有当"全体类群"和"全体性状"的概念都包括在内时，系统发育分析才能称为"全证据"分析。即"全证据"=全体性状+全体成员。因此在具体研究中，如只使用"全体性状"进行系统发育关系分析时，由于类群不完全，为了避免误解，建议使用"性状全证据 (total character-evidence)"。

2. 自然分类的定义

本文在明确了自然分类的二个基本要素之后，将自然分类的概念定义如下：自然分类是仅包含单系群全体已知现生及绝灭成员之间亲缘发育关系和自然演化过程的分类 (Natural classification is a classification of organisms according to their phylogenetic relationships and natural evolution process of all extinct and extant known members in the monophyletic group)。

单系关系和已知全体成员是"自然分类"概念的核心。

这里需要强调2点：

2.1 之所以利用"已知"来冠以全体现生及绝灭成员之前是因为单系群内的成员永远是相对的!新的成员还在不断地被发现!旧的成员可能还需要重新组合或转移。一个单系群内的所有已知分类单元必然有出现时间早晚的问题，理论上讲最远的(或最原始的)共同祖先的所有后裔都包括在内才能称作是一个完整的单系。

2.2 仅单系才是自然分类，只有包括所有已知全体现生和绝灭成员在内的单系分类 (monophyletic classification) 才能称为一个自然分类系统

单系关系是支序分类学的原则之一，但在自然分类研究工作中很少被清晰的表达和严格遵循 (Wiley, 1981 and 2009)。当该类群的最远共同祖先和所有后裔都包括时，这种亲缘关系等同于系统发育过程!但在具体实践中，这个原则并没有得到严格的遵守。在一些研究工作中常常由于一个单系成员的大量缺失，没有构成一个有效的单系，其结果将在非单系类群间的关系识别过程中造成关键类群和性状数据的缺失、遗漏和认知错误 (Hayden, 2020) ! 由此产生的并系或复系分类将导致性状鉴别和系统发育分析中的无效和错误。

在最新的一些现代生物的系统发育重建工作中往往存在一个常见的误区：在一个单系类群中由于选择的成员不完全而声称是一个自然系统。造成这一现象的原因在于对单

系概念的片面理解，没有从类群的角度和时间的维度考虑类群漫长的演化过程。

如只考虑现生类群 (图 4-1) 的 A, B, C, D, E 五个分类单元，它们构成一个简单清晰的"单系"，但如果将现生种类和它们在自然历史演化过程中已绝灭的种类 a,b,c,d,e 综合考虑时，所谓的单系均变成为并系或复系 (图 4-2) (任东，2017)。

例如:利用第二代 DNA 序列研究的 198 种现生鸟类演化过程 (Prum *et al.*, 2015)，作者认为结果代表了鸟类完全的系统发育过程 (A comprehensive phylogeny of birds)。但世界范围内有效命名的中生代鸟类化石有 100 余种。中国白垩纪热河生物群鸟类已有 15 科，47 属，53 种 (Zhou *et al.*, 2017)，显而易见，虽然 Prum 的鸟类系统发育研究中选取了现生 198 种鸟类的 390,000 个碱基基因组序列数据，但由于缺乏最远共同祖先和大量的绝灭类群，没有构成一个单系，给出的演化关系实为一个并系。研究结果只是反映了现生鸟类 40 个已知目级类群 122 个科级阶元之间的亲缘关系，而不能称为鸟类完全系统的自然演化过程。类似的研究工作在许多重要的论著中也常见 (Song *et al.*, 2015; Wiegmann *et al.*, 2011; Rodriguez *et al.*, 2012; He-Nyngren *et al.*, 2006)。上述列举的工作虽然在相关类群的系统发育重建中具有重要的里程碑式的科学意义，但我们也应该用单系和并系的原则更好地欣赏和解读相关研究工作在自然分类工作中的科学意义和今后的努力方向。

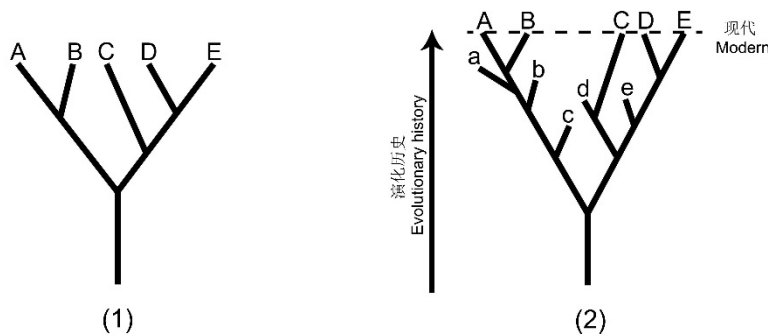


图 4. 自然系统中现生 (1) 与绝灭类群 (2) 的单系、并系和复系关系 (大写字母代表现生类群，小写字母代表绝灭类群)

单系类群举例: {A,B}, {A,B,a,b,c}, {D,E}, {d,C,e,D,E}, {a,A,B,b,c,d,C,e,D,E}; 并系类群举例: {A,B,b}, {A,a,b}, {C,e,D,E}, {d,C,D,E}; {a,A,B,b,c,e,D,E}; 复系类群举例: {A,B,C,D,E}, {A,B,b,C,e,D,E}, {A,B,C}, {A,B,D,E}。

上述论述表明，解释现生物种之间的亲缘关系和重建该类群的系统发育过程是有区别的。当该类群的共同祖先和所有后裔都包括时，这种亲缘关系才等同于系统发育过程！

例如：研究孔子家谱时，孔子后代已有 83 代，当只讨论后 80-83 代的关系时，应称之为后几代人的亲缘关系，只有包括孔子在内的全体成员的亲缘关系才是真正完全的孔子"家谱"！因此，研究成员不完全的一个生物类群时，由于它们不是单系，讨论它们的亲缘关系不等同于系统发育过程，不能称之为自然分类 (**natural classification**)

3. 古今结合、宏观与微观结合是实现自然分类的最好选项

通过上述得知要做到"自然分类"，应尽可能做到"全证据"分析。要求一个单系类群既要包括全体成员，还要求性状广泛，综合分析类群的宏观和微观性状或特征才能保证结果的可靠性。

现在的生态系统在自然历史发展的过程中只不过是短暂的一瞬间。对于一个具有漫长演化发展历史的类群而言，由于绝灭类群的分子遗传数据无法获得，形态性状是沟通古今的唯一纽带。只有形态性状分析能够解决早期生物类群的习性、行为生态和系统演化关系等重要生物学问题和自然历史发展过程。分子遗传数据这时只起到提高现生类群亲缘关系研究精度的作用。

在重建具有较长演化历史的生物类群系统发育关系研究中，只有将现代种类和绝灭种类联合分析，才能确保研究类群的单系原则，因此古今结合是必然选项。

在实际工作中，利用生物宏观形态性状数据将一个自然类群的现生和绝灭类群联合共同构建系统发育关系已很普遍 (Zhao *et al.*, 2019; Yang *et al.*, 2019 and 2020; Zhou *et al.*, 2020)。随着分子数据的积累和共享系统的完善，联合分子数据和形态数据将绝灭和现生种类进行分析，对某些具有漫长演化历史的类群进行全证据的系统发育分析也已取得了突出的进展 (Gavryushkina *et al.*, 2017; Koch *et al.*, 2020; Rongquist *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2015; Shi *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2018)。

4. 系统发育关系的数据与运算方法的思考

进入21世纪以来!当代分类学主要使用系统发育系统学的理论和分支分析方法 (任东, 2017)。但受统计学和数值分析过程中尽可能多的信息量的要求!在具体分支分析过程中使用的数据越来越倾向于大规模的分子序列 (Yang *et al.*, 2012)。由于过度地强调

来自于微观的分子遗传信息，造成了研究工作重技术而轻理论、重尖端而轻基础的现象。人们过多的将注意力集中在分子数据的获得和运算方法的探索，而将分支分类学数据运算程序编写过程的特征等价和简约原则等一系列假设和前提抛在脑后，由此对所得结果不加分析地进行解释，为了得出预期的结论，甚至对序列数据进行人为地取舍。

实际上，利用分支分类学原理设计的数据处理的各种软件和运算方法，都是根据似然法、距离原则、或是贝叶斯法得出的，都是简约法 (Philippe *et al.*, 2009)，并且假设各个性状或位点变化都是等价和匀速的。因此得出的结果是演化过程中最短的和最便利的路径！不一定完全符合历史的实际过程。

简约不等于历史过程，要用化石记录来检验和校正。将通过数学和程序运算出来的"简约"或最"似然"的关系当作自然亲缘发育系统，是系统发育重建过程中存在的一个明显软肋。因为我们是无法估算出这些"随时间变化"和"随生物类群变化"的物种实际的形成及灭绝速率的 (Louca *et al.*, 2020)。只有将更多的具有时间和空间信息的化石种类与已知成员利用"简约法"联合运算，利用已知化石在地层中出现的时间顺序和空间关系来验证结果的正确性 (Cui *et al.*, 2019)，得到的系统演化关系才能最大限度地逼近类群的真实自然演化过程 (任东, 2017)。

结论

对自然生物类群进行分类归属研究时，"类群"的选择和依据的"性状"是二个基本要素。只有当"类群全体已知成员"和"全体性状"的概念都包括在内时，系统发育分析才能称为"全证据"分析。

自然分类是仅包含单系群全体已知现生及绝灭成员之间亲缘发育关系和自然演化过程的分类。单系关系和已知全体成员是"自然分类"概念的核心。仅单系才是自然分类，只有包括所有已知现生和绝灭成员在内的单系分类 (monophyletic classification) 才能称为一个自然分类系统。

自然分类才是好的系统学，才是生物分类和系统发育关系研究的终极目标！

现在的生态系统在自然历史发展的过程中，只不过是短暂的一瞬间！

重建一个符合自然历史发展进程的生物系统演化树是正确认识和解析物种的关键！古今结合、宏观和微观结合，利用分子-形态-化石性状全证据，将化石类群和现生类群放在一颗演化树上重建生物的系统发育树和历史演化过程，是重构自然分类的必由之路！

致谢

感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的朱敏研究员和二位匿名审稿人对本文初稿提出的重要修改建议。本研究得到了国家自然科学基金项目 (41688103, 32020103006) 的支持。

参考文献

1. 高建. (1984). [《尔雅》、“雅学”与中国古代生物学谏议大自然探索](#). 1: 168174.
2. 郭郛. (2013). *尔雅注证*. 商务印书馆. 北京. ISBN: 978-7-100-07081-2.
3. 黄大卫. (1996). *支序系统学概论*. 中国农业出版社. 北京. 1-189.
4. 任东. (2017). [重构符合自然历史的演化树是系统生物学的终极目标](#). *昆虫学报* 60(6): 699-709.
5. 赵铁桥. (1995). *系统生物学的概念和方法*. 科学出版社. 北京. ISBN: 7-03-003900-9.
6. 周明镇, 张弥曼, 于小波等编译. (1983). *分支系统学译文集*. 科学出版社. 北京. ISBN: 13031-2352.
7. 朱敏, 邱占祥. (2015). 脊椎动物总论. 见朱敏等编著, 中国古脊椎动物志. 第 1 卷. 鱼类. 第 1 册, 无颌类: 总第 1 册. 科学出版社. 北京. 294.
8. Bai, M., Ahrens, D., Yang, X. and Ren, D. (2012). [New fossil evidence of the early diversification of scarabs: *Alloioscarabaeus cheni* \(Coleoptera: Scarabaeoidea\) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China](#). *Insect Sci* 19(2): 159-171.
9. Bai, M., Beutel, R. G., Shih, C., Ren, D. and Yang, X. (2013). [Septiventeridae, a new and ancestral fossil family of Scarabaeoidea \(Insecta: Coleoptera\) from the Late Jurassic to Early Cretaceous Yixian Formation](#). *J Syst Palaeontol* 13(3): 359-374.
10. Cannatella, C. D. (1991). [Phylogeny and the classification of fossil and recent organisms](#). *Syst Biol* 40(3): 376-378.
11. Collins English Dictionary. (2014). Complete and Unabridged, 12th Edition 2014 © Harper Collins Publishers.
12. Crowson, R. A. (1970). *Classification and biology*. Heinemann Educational Books Ltd. London.

13. Cui, Y., Ren, D. and Bethoux, O. (2019). [The Pangean journey of 'south forestflies' \(Insecta: Plecoptera\) revealed by their first fossils](#). *J Syst Palaeontol* 17(3): 255-268.
14. Fang, H., Labandeira, C. C., Ma, Y., Zheng, B., Ren, D., Wei, X., Liu, J. and Wang, Y. (2020). [Lichen mimesis in mid-Mesozoic lacewings](#). *eLife* 9: e59007.
15. Farris, J. S. (1974). [Formal definitions of paraphyly and polyphyly](#). *Syst Zool* 23: 548-554.
16. Gao, T., Yin, X., Shih, C., Rasnitsyn, P. A., Xu, X., Chen, S., Wang, C. and Ren, D. (2019). [New insects feeding on dinosaur feathers in mid-Cretaceous amber](#). *Nat Commun* 2019(10): 5424
17. Gao, T., Shih, Ch. and Ren, D. (2021). [Behaviors and interactions of insects in ecosystems of Mid-Mesozoic northeastern China](#). *Annu Rev Entomol* 66: 337-354.
18. Gao, T., Shih, Ch., Xu, X., Wang, S. and Ren, D. (2012). [Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates](#). *Curr Biol* 22(8): 732-735.
19. Gavryushkina, A., Heath, A. T., Ksepka, T. D., Stadler, T., Welch, D. and Drummond, J. A. (2017). [Bayesian total-evidence dating reveals the recent crown radiation of penguins](#). *Syst Biol* 66(1): 57-73.
20. Goloboff, A. P. and Catalano, A. S. (2016). [TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics](#). *Cladistics* 32: 221-238.
21. Goremykin, V. V., Nikiforova, S. V., Cavalieri, D., Pindo, M. and Lockhart, P. (2015). [The root of flowering plants and total evidence](#). *Syst Biol* 64(5): 879-891.
22. Gu, J., Montealegre, Z. F., Robert, D., Engel, M. S., Qiao, G. and Ren, D. (2012). [Wing stridulation in a Jurassic katydid \(Insecta, Orthoptera\) produced low-pitched musical calls to attract female](#). *Proc Natl Acad Sci U S A* 109(10): 3868-3873.
23. Hayden, E. J. (2020). [Monophyletic classification and information content](#). *Cladistics* 1-13.
24. Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Urbana. 1-263.
25. Hennig, W. (1981). *Insect Phylogeny*. Wiley. New York. 1-514.
26. He-Nygren, X., Juslen, A., Ahonen, I., Glenny, D. and Piippo, S. (2006). [Illuminating the evolutionary history of liverworts \(Marchantiophyta\)—towards a natural classification](#). *Cladistics* (2006): 1-13.
27. Irmin, M. N. (1953). [The natural classification of the rhombognathinae \(Acari,](#)

- [Halacaridae](#)). *Syst Biol* 2(3): 119-135.
28. Li, L., Shih, P. J. M., Kopylov, S. D., Li, D. and Ren, D. (2020). [Geometric morphometric analysis of Ichneumonidae \(Hymenoptera: Apocrita\) with two new Mesozoic taxa from Myanmar and China](#). *J Syst Palaeontol* 18(11): 931-943.
 29. Lin, X., Shih, J. H. M., Labandeira, C. C., and Ren, D. (2016). [New data from the Middle Jurassic of China shed light on the phylogeny and origin of the proboscis in the Mesopsychidae \(Insecta: Mecoptera\)](#). *BMC Evol Biol* 16: 1.
 30. Lin, X., Labandeira, C. C., Shih, C., Hotton, L. C. and Ren, D. (2019). [Life habits and evolutionary biology of new two-winged long-proboscid scorpionflies from mid-Cretaceous Myanmar amber](#). *Nat Commun* 10: 1235.
 31. Linnaeus, Carl. (1735). *Systema Naturae*. 1st edn. Holmiae. Stockholm. 1-12.
 32. Linnaeus, Carl. (1758). *Systema Naturae per Regna Tria Natura, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis Synonymis, Locis*. 10th ed. Laurentii Salvii. Stockholm.
 33. Louca, S. and Pennell, M. W. (2020). [Evolutionary trees can't reveal speciation and extinction rates](#). *Nature* 580: 502-505.
 34. Koch, N. M. and Thompson, R. J. (2020). [A total-evidence dated phylogeny of echinoidea combining phylogenomic and paleontological data](#). *Syst Biol* 70(3): 421-439.
 35. Nelson, J. G. 1971. ["Cladism" as a Philosophy of Classification](#). *Syst Biol* 20(3): 373-376.
 36. Nelson, J. G. (1973). [Classification as an expression of phylogenetic relationships](#). *Syst Biol* 22(4): 344-359.
 37. Padian, K. (1999). [Charles Darwin's views of classification in theory and practice](#). *Syst Biol* 48(2): 352-364.
 38. Platnick, N. L. (1977). [Paraphyletic and Polyphyletic Groups](#). *Syst Biol* 26(2): 195-200.
 39. Philippe, L., Marco, S. and Anne-Mieke, V. (2009). *The Phylogenetic Handbook-A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing (Second Edition)*. Cambridge University Press. Cambridge. 1-723.
 40. Prum, O. R., Berv, S. J., Dornburg, A., Field, J. D., Townsend, P. J., Lemmon, E. M. and Lemmon, R. A. (2015). [A comprehensive phylogeny of birds \(Aves\) using targeted next-generation DNA sequencing](#). *Nature* 526: 569-573.

41. Pyron, R. A. (2017). [Novel approaches for phylogenetic inference from morphological data and total-evidence dating in squamate reptiles \(lizards, snakes, and amphisbaenians\)](#). *Syst Biol* 66(1): 38-56.
42. Ren, Dong. (1998). [Flower-associated Brachycera flies as fossil evidences for Jurassic angiosperm origins](#). *Science* 280: 85-88.
43. Ren, Dong, Labandeira, C. C., Santiago-Blay, A. J., Rasnitsyn, A., Shih, Ch., Bashkuev, A., Logan, M. A. V., Hotton, L. C. and Dilcher, D. (2009). [A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian, long-proboscid scorpionflies](#). *Science* 326(5954): 840-847.
44. Ren, D., Shih, C., Gao, T., Wang, Y. and Yao, Y. (2019). *Rhythms of insect evolution-evidence from the Jurassic and Cretaceous in northern China*. Wiley Blackwell. New Jersey. ISBN: 9781119427988.
45. Robin, N., Bethoux, O., Sidorchuk, E., Cui, Y., Li, Y., Germain, D., King, A., Berenguer, F., and Ren, D. (2016). [A carboniferous mite on an insect reveals the antiquity of an inconspicuous interaction](#). *Curr Biol* 26: 1376-1382.
46. Rodriguez, E., Barbeitos, M., Daly, M., Gusmao, C. L. and Haussermann, V. (2012). [Toward a natural classification: phylogeny of acontiate sea anemones \(Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria\)](#). *Cladistics* (2012): 375-392.
47. Ronquist, F., Klopstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, L. D. and Rasnitsyn, P. A. (2012). [A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera](#). *Syst Biol* 61(6): 973-999.
48. Schmidt-Lebuhn, N. A. (2014). ["Evolutionary" classifications do not have any information content—a reply to Stuessy and Horandl](#). *Cladistics* 30(3): 229-231.
49. Shi, C., Winterton, L. S. and Ren, D. (2015). [Phylogeny of split-footed lacewings \(Neuroptera, Nymphidae\), with descriptions of new Cretaceous fossil species from China](#). *Cladistics* 31(5): 455-490.
50. Simpson, G. G. (1961) [Principles of animal taxonomy](#). Columbia University Press. New York. ISBN: 0231024274.
51. Song, H., Amedegnato, C., Cigliano, M. M., Desutter-Grandcolas, L., Heads, W.S., Huang, Y., Otte, D. and Whiting, F. M. (2015). [300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling](#). *Cladistics* 31: 621-651.
52. Wang, F., Shih, Ch., Ren, D., Wang, Y. (2017). [Quantitative assessments and](#)

- [taxonomic revision of the genus *Archirhagio* with a new species from Daohugou, China \(Diptera: Archisargidae\)](#). *Syst Entomol* 42(1): 230-239.
53. Wang, M., Rasnitsyn, P. A., Li, H., Shih, C., Sharkey, J. M. and Ren, D. (2016). [Phylogenetic analyses elucidate the inter-relationships of Pamphilioidea \(Hymenoptera, Symphyta\)](#). *Cladistics* 32(3): 239-260.
 54. Wang, Y., Liu, Z., Wang, X., Shih, Ch., Zhao, Y., Engel, M. S., Ren, D. (2010). [Ancient pinnate leaf mimesis among lacewings](#). *Proc Natl Acad Sci U S A* 107(37): 16212-16215.
 55. Wang, X., GrohéCamille, S. F. D., White, C. S., Ji, X., Kelley, J., Jablonski, G. N., Deng, T., You, Y. and Yang, X. (2018). [A new otter of giant size, *Siamogale melilutra* sp. nov. \(Lutrinae: Mustelidae: Carnivora\), from the latest Miocene Shuitangba site in northeastern Yunnan, south-western China, and a totalevidence phylogeny of lutrines](#). *J Syst Palaeontol* 16(1): 39-65.
 56. Wiegmann, M. B., Trautwein, D. M., Winkler, S. I., Barr, B. N., Kim, J. W., Lambkin, C., Bertone, A. M., Cassel, K. B., Bayless, M. K., Heimberg, M. A., Wheeler, M. B., Peterson, J. K., Pape, T., Sinclair, J. B., Skevington, H. J., Blagoderov, V., Caravas, J., Kutty, S. N., Schmidt-Ott, U., Kampmeier, E. G., Thompson, F. C., Grimaldi, A. D., Beckenbach, T. A., Courtney, W. G., Friedrich, M., Meier, R., and Yeates, K. D. (2011). [Episodic radiations in the fly tree of life](#). *Proc Natl Acad Sci U S A* 108(14): 5690-5695.
 57. Wiley, E. O. (1979). [An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems](#). *Syst Biol* 28(3): 308-337,
 58. Yang, H., Yin, X., Lin, X., Wang, C., Shih, Ch., Zhang, W., Ren, D. and Gao, T. (2019). [Cretaceous winged stick insects clarify the early evolution of Phasmatodea](#). *Proc R Soc B* 286: 20191085.
 59. Yang, H., Shi, C., Engel, S. M., Zhao, Z., Ren, D. and Gao, T. (2021). [Early specializations for mimicry and defense in a Jurassic stick insect](#). *Natl Sci Rev* 8: nwa056.
 60. Yang, Z. and Bruce, R. (2012). [Molecular phylogenetics: principles and practice](#). *Nat Rev Genet* 13: 303-314.
 61. Zhang, W., Li, H., Shih, C., Zhang, A. and Ren, D. (2018). [Phylogenetic analyses with four new Cretaceous bristletails reveal inter-relationships of Archaeognatha and Gondwana origin of Meinertellidae](#). *Cladistics* 34: 384-406.

62. Zhao, Z., Eggleton, P., Yin, X., Gao, T., Shih, C. and Ren, D. (2019). [Oldest known mastotermitids \(Blattodea: Termitoidae\) and phylogeny of basal termites](#). *Syst Entomol* 44: 612-623.
63. Zhao, Z., Yin, X., Shih, C., Gao, T. and Ren, D. (2020). [Termite colonies from mid-Cretaceous Myanmar demonstrate their early eusocial lifestyle in damp/rotting wood](#). *Natl Sci Rev* 7(2): 381-390.
64. Zhou, Y. L., Caterino, S. M., Ren, D. and Slipinski, A. (2020). [Phylogeny and evolution of Mesozoic and extant lineages of Histeridae \(Coleoptera\), with discovery of a new subfamily Antigracilinae from the Lower Cretaceous](#). *Cladistics* 2020: 1-19.
65. Zhou, Z., Wang, Y., Xu, X. and Ren, D. (2017). Jehol Biota: an exceptional window to the Early Cretaceous terrestrial ecosystem. In: Fraser, N.C. and Sues, H.D. (Eds.). In: *Terrestrial Conservation Lagerstätten—Windows into the Evolution of life on Land*. Dunedin Academic Press Ltd. Scotland. 169-214.