

生命百态

Amazing lives

物种起源Q&A

Darwin 200



1859年出版的查尔斯·达尔文(Charles Darwin)编写的伟大著作《物种起源》(On the Origin of Species), 似乎对揭开物种形成这一“神秘之谜”提出了可行之举。然而, 即便我们现在对物种形成的了解比150年前要多得多, 但是这一谜团似乎更加纷乱复杂, 可能的揭秘方案也更为多样。

物种确实存在么?

我们所说的“物种”, 其作为拥有不同谱系和潜在的独立进化方向的生物种群来说是确实存在的。但是从生物分类学角度上来说, “物种”这一名词又是模糊和难以界定的。比方说, 遵照不同进化分支中生命体所具有的一些标准而界定出的物种或者是不同生物学家界定出的物种概念都不尽相同。从这个意义上来说, 分类学角度上的“物种”一词在很大程度上只不过是生物学家为了对自然界进行组织和简化而衍生出来的一个构想。达尔文自己也在《物种起源》一书中流露出这样的想法: “简言之, 我们应当怀着自然学家看待‘属’的态度去看待‘物种’一词。自然学家已承认‘属’只是他们为求方便设想出的一个名词而已。虽然这无法令人欣喜, 但是我们至少应当从对‘物种’一词未知的和不可知的本质的徒劳求索中解脱出来。”虽然达尔文因为这种不确定的表述受到过人们的批判, 但是现代研究从很多方面已经让我们再次回到他这一最初的阐述中去。

我们现在谈论的分类群是什么？

答案是所有的分类群。我们周围生物的多样性是进化的产物，是不同进化道路上所产生的不同生物体形式，这种表述适用于大到北极熊和灰熊，小到各种菌株和病毒等所有生命体。但是当提及如何在这些林林总总的种群当中进行物种界定时，问题也就出现了。

生物学家如何描述“物种”一词？

长期以来，人们一直希望寻求一个普遍意义上的“物种概念”。对这一概念最基本的要求就是能够广泛适用于进化过程中产生的众多生命的分支，清晰、客观、对等地将各物种区别开来。显然大家都很热衷于对这一概念的界定，因此仿佛就像家庭手工作业那般一下子冒出二十多个不尽相同的说法。虽然没有一个能被普遍认可，但其中最能被人们接受的还是“生物物种概念”（biological species concept, BSC）。

什么是“生物物种概念”（BSC）？

“生物物种概念”认为，物种是指在自然条件下具有实际或者潜在的繁殖能力，但是与其它种群存在生殖隔离的一组生物种群。有时人们用“生物物种概念”来解释分属不同物种的两个生物种群彼此之间完全没有可能完成种间杂交的极端状况，那么这种状况下的种群就可以称之为一个单独的物种。但也有一些一直以来已经被人们普遍认为能够代表独立物种的种群超出了这个严格的限定，比如有专家估计，四分之一的植物物种和十分之一的动物物种能够与至少一种其它物种进行种间杂交。人们后来认为，部分因为只要各种群能够保持自然条件下的基因完整性，它们就能被视为一个独立物种。因此从这一点上来说，“生物物种概念”并不很严格。虽然该标准理解起来更为复杂，但它在避免物种同一化的前提下允许物种之间存在一定程度的基因交换（也叫基因流动），因而更加适用。

“生物物种概念”或其它可选概念所面临的挑战是什么？

其中一个挑战就是“生物物种概念”很难适用于那些地理隔离的种群（异域型），因为如果这些种群之间确实存在某些接触（成为同域型），就无从判断出它们是否会演化成为一个独立的物种。这种不确定性就是上面给出的“生物物种概念”定义中特别提到“潜在”这个限定词的一个原因。比如说，纽约中央公园的松鼠之所以不会与附近新泽西州的松鼠发生种间杂交，很可能只因为两地之间水土辽阔，无法逾越。通常可绕过这一难题的解决方案是人为地

（比如在实验室中）让这些种群得以彼此接触。不过这样还是存在不确定性，因为实验中所观察到的交配模式不一定能反映出自然条件下的真实状态。另一个挑战就是“生物物种概念”也不适用于大多数有机体，包括无性繁殖的生物体，如病毒等微生物和一些已灭绝的生物体。鉴于诸如此类的种种原因，新的物种概念就需要从各种群形态学和遗传学差异的量化角度出发来定义。而界定这些概念的难点就在于，无法确定两种群间的差异究竟要多大才可以被划为单独的物种。

种群如何上升为物种？

最好不要把物种形成看作是一个特定的终点（前文也已强调建立一个合适的阈值是颇为困难的），而应当视其为生殖隔离和形态/遗传差异随着时间逐渐积累的过程。这种强调物种形成是一个过程的说法有助于我们的研究重新定位于那些促进或阻碍该过程开始和继续发展的相关因素。这种定位同时也避免了若将物种形成视为一种终点的话，那么就要求子代一生下来就与亲代分属不同的物种这一哲学尴尬（当然下文会提到在某些时候这种情况也有可能发生）。

现在已有多少物种？

自林奈双名法诞生到现在，分类学家大约已经鉴定出150万种生物物种。

‘人类’用这一分类法命名就是 *Homo sapiens*。各个法定物种描述中的都是一个模式标本，即各物种的典型代表。奇怪的是，人类并没有一个特定的模式标本（尽管美国古生物学家 Edward Drinker Cope 试图依照自己来设定那个特定标本）。150万听起来已经很多了，但是还有许多其它物种缺少法定描述，甚至还未被发现，所以实际上分类学可以命名的物种总数有可能直逼千万。而且不可否认，现存的物种远比已灭绝的要少得多。动物之中物种最多的当属昆虫，而昆虫中，最大的物种家族又属那些植食性昆虫。据说当年进化生物学家 J. B. S. Haldane 接受神学者询问关于他对于创世者的看法时，他这样表示：“创始者一定是对那些小甲虫格外宠爱。”（图1）



图1 疯狂的甲虫：据估计已有35万个甲虫物种拥有法定描述。

物种形成需要多久？

从达尔文开始到近些年，人们一直认为物种形成是一个相当缓慢的过程——可能需要上百万年的时间。但也不尽如此，例如非洲维多利亚湖中成百上千的丽体鱼物种就是在不到一万五千年的时间中形成的。而自上一个冰川时期结束之后，也是差不多在一万五千年当中，北半球出现了数不胜数的鱼类和鸟类物种。也有人认为，生殖隔离在几十代之后就可以达到较高水平并逐渐累积，但要达到牢不可摧的不可逆的程度却要花上更多时间。当然这一说法也颇具争议。一个例外就是当种群的基因组加倍，但彼此倍数不同因而不能成功杂交时，往往就会发生瞬时物种形成。例如英国的一种常见植物大米草（*Spartina anglica*）就是当地大米草（*S. maritima*）与引进的大米草（*S. alterniflora*）物种杂交导致染色体加倍产生的新物种。

物种形成的原动力是什么？

20世纪的绝大多数时间中，关于物种形成的主导思想认为，异域分布种群间的随机遗传差别逐渐增加，并最终导致阻碍种间成功杂交的遗传非亲合性（genetic incompatibilities）的出现。直到近些年，人们才意识到这些差异是进化选择的结果。此外，选择会导致生殖屏障，并非严格的遗传非亲合性，并且同域分布和异域分布的种群都如此（下文有更多介绍）。特别是最近，人们的关注点在于各种群对于不同环境的适应性如何能促进生殖隔离，也就现在我们所说的“生态物种形成”。

适应性差异如何推动生态物种形成？

达尔文有一个观点备受后世无数研究者的推崇。那就是：生活在不同环境中的种群，其特性可反映出适应性差异，从而有助于改善其生存和繁殖成功率。在某些情况下，这种适应趋异（adaptive divergence）会导致生殖隔离。例如，在适应趋异中表现出来的特性会影响择偶偏爱性，就是说在不同环境中生活的生物个体无法将对方视为自己的候选配偶。而且即使出现种间杂交，它们的后代也会因为对双方环境的不适应而死亡。尽管达尔文并未对此表明态度，但很显然他对于适应趋异就是物种形成的原动力也进行了深思熟虑。目前，人们普遍认为生态物种形成在生命多样性中扮演了重要角色。脊椎动物中就有一些众所周知的例子，包括加拉帕戈斯群岛的达尔文雀、北半球的三刺鱼和非洲的丽体鱼。

物种形成是否需要地理隔离（也称异域分布）？

我认为不需要或可能不需要。同域物种形成还是异域物种形成一直是进化生物学中最具争议的问题之一。直到现在，人们仍普遍认为完全分布在同域下物种的形成几乎是不可能的（虽

然人们对于“同域分布”的定义各持己见，但普遍认为同一个地方或小林地中的昆虫，小湖泊中的鱼类或小岛上的鸟类或植物属于同域分布物种）。20世纪，以恩斯特·迈尔（Ernst Mayr）为代表的权威学者一直对任何相反的观点予以打击否定。但是在过去的十年中，众多数学模型的出现表明在同域分布情况下，生态物种的形成是有可能的，而且也出现了几个可能的例子，包括可适应不同的植物宿主的昆虫物种，可适应不同的湖泊栖息地的鱼类物种，可适应不同的食物种类的鸟类物种及可适应不同的土壤类别或授粉者的植物物种。即便如此，大部分生物学家依然认为同域物种的形成相对罕见。

为什么反对同域物种形成的情绪如此强烈？

导致此现象的部分原因可能是证实同域性的标准并不统一。异域物种形成通常被认为是自然界吝啬定律的结果，可以用“奥卡姆剃刀”理论（见小词典）的简单性来解释。只有完全排除异域物种形成的可能性才能接受同域物种形成。但这其实是不可能的，因为现在生物体的分布已无法反映出物种形成时它们的分布状况。而且，自然本身并不一定遵循吝啬定律，也无法用“奥卡姆剃刀”理论来解释。

竞争是否有助于同域物种形成？

至少在某些情况下是这样。对同域内共有资源的竞争有助于促进一个种群分裂为两个种群，从而减弱竞争。该过程被称为“适应性物种形成”或“竞争性物种形成”。之前已有研究证实，当之前的异域种群发生间接接触时，该过程有助于加速种群分裂。只是目前尚无法确定的是，在不存在早期异域的情况下，种群内部的竞争需要达到何种激烈程度才会导致种群分裂和同域物种形成。

种间杂交是否也有助于同域物种形成？

答案是肯定的。如上所述，物种形成被认为是形态/遗传差异和生殖隔离缓慢积累的过程，也就是从单个祖先而来的种群逐渐分裂为后代众多的种群。种群融合也会产生新物种，这使得现存种群之间的杂交有时会偏离其祖先进化的道路（图2）。对植物来说，杂交物种形成确实重要，差不多有十分之一或者更多的植物物种就是通过杂交形成的。许多动物物种也是因为杂交才出现的。许多情况下，杂交物种的形成涉及到染色体数目的改变，有时也不会涉及。例如研究者们已经能够通过人工杂交的方法使得向日葵和蝴蝶重现已有的杂交种的特性，并且不会出现染色体数目的改变。

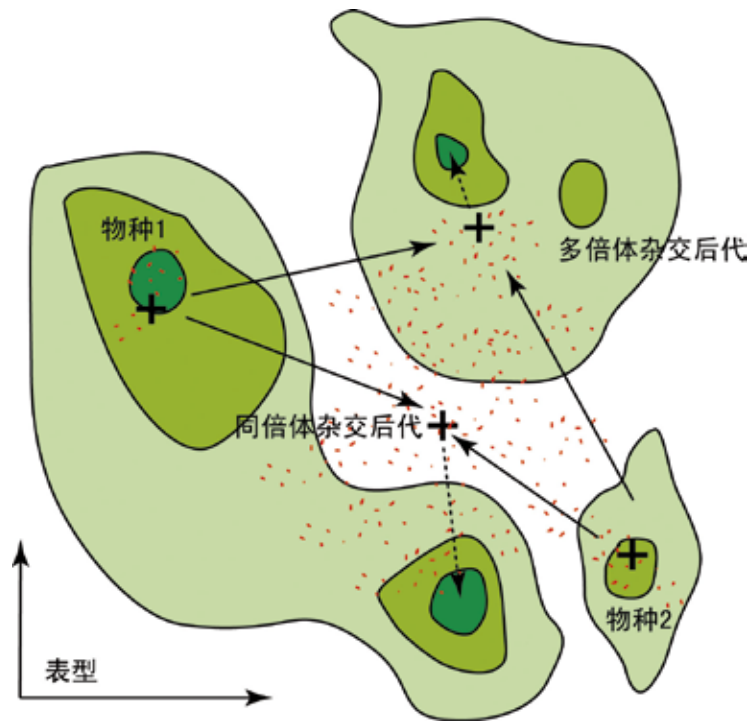


图2 杂交物种形成。图中展示了进化适应性（等高线表示，其中深绿色代表高适应性）对两种具有不同表型特征的物种的作用（二维）。从图中可以看出早期可能存在一些代表高适应性的峰，分别为物种1和物种2所占据，但两物种的均值存在交叉，每个红点代表一个个体。然后物种1和物种2发生杂交，后代染色体数发生改变（成为多倍体）或不发生改变（仍为同倍体），个体表型特征相组合并形成一个新的适应性峰。杂交后代适应性若能达到该峰值则有望产生一个新物种。(Modified from J. Mallet *Nature* 446, 279–283; 2007.)

是否存在“物种形成基因”？

就像许多生物学研究的那样，对物种形成的研究也深入到基因水平。其中一项主要研究就是探明导致生殖隔离的基因的数量和类型。已有研究发现，不同物种的基因各有差异，并会导致强大的生殖屏障。虽然目前还不清楚推动物种形成的基因差异究竟是什么，以及差异出现后是什么在逐渐积累并最终导致物种形成，但人们认为与物种形成有关的基因可能很少。相反，“生态物种形成”概念认为，生殖隔离是适应趋异的结果，通常是由许多基因共同作用导致的。这样说来，“物种形成基因”或许相当庞大，它们彼此的相互作用错综复杂，且难以阐明。尽管如此，关于生殖屏障的遗传学基础研究还是让我们在物种形成的理解上受益匪浅。

人类能促进物种形成么？

是的。人类有时候会打破种群原先连续的分布状态，从而导致不同的进化路径。人类活动还会提供新的不同的栖息环境，也有助于促进生态物种的形成。例如人类引进一些外来植物，

并由此会导致以这些植物为特定宿主的昆虫种群的进化。在不到一个世纪的时间里，这些寄主彼此之间的生殖隔离就相当明显了。最近在一种从亚洲引种到北美的忍冬属植物上就发现了一个新的适蝇科果蝇 (*Rhagoletis*) 寄主族。该果蝇的出现也回答了上面提出的物种形成速度究竟有多快 (短短几十年内) 以及种间杂交如何形成新物种 (如这个果蝇新物种最初来自于两种其它适蝇科果蝇杂交后代) 等问题。

人类会阻碍物种形成么？

当然会。因为存在一些各种差异的积累尚不充分，还不足以防止其再次融合的未完全分裂的种群，那么人类可以将它们重新融合。人类还可以通过引入过渡或重叠资源等手段，以减少各自资源 (如栖息地和食物种类) 差异性来阻碍物种形成。人类活动还会减弱保持物种独立的交配信号的传递，例如降低水的清澈度会干扰那些凭借颜色来选择伴侣的鱼类的交配。到目前为止，人类的影响会导致“反物种形成” (reverse speciation) 或“物种形成消除” (despeciation) 现象的出现，如加拿大英属哥伦比亚的三刺鱼就是一个例子 (图3)。

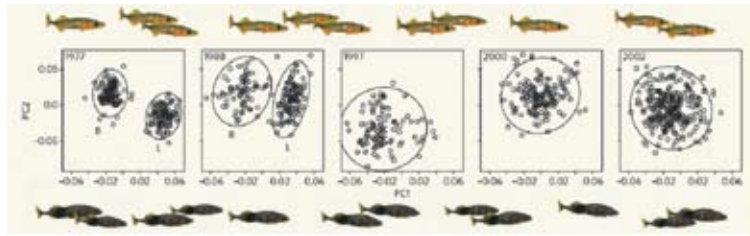


图3 反物种形成。加拿大英属哥伦比亚Enos湖中的三刺鱼在以前有两个不同种群，一种是深水鱼 (B)，一种是浅水鱼 (L)。上图展示了两个正交轴线 (用PC1和PC2表示) 限定的形态学空间中的两个鱼类种群个体 (小圆圈表示)。从图中可以看出，早些年在这个小湖中只有这两种鱼类并存 (分别用L和B表示)，几乎不存在过渡性个体 (杂字型)。而最近，这两个种群融合成一个单独种群，并且表现出高度的表型和遗传变异。或许正是人类活动的影响导致了两种物种的融合。(Modified from E. B. Taylor *et al. Mol. Ecol.* 15, 343–355; 2006. Fish images courtesy E. Cooper, WWF.)

以后会怎样？

同域物种形成仍旧是该领域备受瞩目的研究内容之一，关于此的争论至少在将来一段时间内仍会继续。然而作者表示，对其来说，最让人耳目一新的观点是减少对地理因素影响物种形成的关注，转而强调其特定的推动因素。今后的工作应当着重考察自然选择 (如竞争) 和性选择等因素在物种形成中的作用。显然性选择有助于物种形成，但问题在于缺少自然选择和性选择其中一种时，另一方的作用效率如何。最后，基因组研究确实有助于我们更好地理解自然选择如何改变了生物体基因组，并导致物种形成。不过看起来同其它研究一样，我们对物种形

成了解的越多，未知的也更多。因此，与150年前的达尔文相比，虽然我们所了解的要多得多，但依然有太多未知在等待我们。我不知道再过150年，我们是不是还这样认为，或许那时候关于物种形成的问题已经得到解决，又或者那时的人们对此已不再感兴趣了。

小词典

林奈双名法

又称学名、二名法，是生物学上对生物种类的命名规则。为每个物种命名的名字由两部分构成：属名和种加词（种小名）。属名须大写，种加词则不能。在印刷时使用斜体，或是用加底線的方式取代。例如：人类用林奈双名法命名就是*Homo sapiens*。*Homo sapiens*（种名）= *Homo*（属名）+ *sapiens*（种加词）。

生殖隔离和物种形成

由于各方面的原因，使亲缘关系接近的类群之间在自然条件下不交配，即使能交配也不能产生后代或不能产生可育性后代的隔离机制，便称为生殖隔离。现代进化论认为，物种形成大致要经过3个阶段：1)由于基因突变、染色体变异和基因重组，使种群中产生可遗传的变异；2)自然选择等因素作用于可遗传的变异，使种群的遗传结构(基因型频率和基因频率)发生了适应性的改变；3)不同种群由于地理隔离和生态隔离而加深了性状分歧，逐渐形成亚种，一旦出现了生殖隔离，亚种就变成了新种。此外，在植物界异源多倍体的产生亦可导致新种形成。

“奥卡姆剃刀”（Occam's Razor）理论

“奥卡姆剃刀”（Occam's Razor）理论是14世纪逻辑学家奥卡姆·威廉（William Occam）提出的一个原理。人们常常引用奥卡姆剃刀的一个强形式是：如果你有两个原理，它们都能解释观测到的事实，那么你应该使用简单的那个，用奥卡姆剃刀将理论中不能被观测到的所有特征都割除掉，直到发现更多的证据。“奥卡姆剃刀”理论也称为吝啬定律或朴素原则。当然吝啬原理不能取代洞察力、逻辑和科学方法，永远也不能期望依靠它创造或者维护一个理论。作为正确性的判别方法，只有逻辑上的连贯性和实验的证据才是绝对的。爱因斯坦就曾警告说：“万事万物应该尽量简单，而不是更简单。”

异域性物种形成

与原来种由于地理隔离而进化形成新种，为异域性物种形成。异域性物种形成最易发生在边缘隔离、处在种分布区的极端边缘的小种群。小的非典型种群与极端环境条件的混合作用可产生迅速而广泛的遗传重组（遗传革命），从而导致物种形成。

同域性物种形成

同域性物种形成可能发生在没有地理隔离，但具有宿主选择差异、食物选择差异或生境选择差异的种群。同域性物种形成是否发生尚有争议，尽管已观察到植食性昆虫宿主选择的快速变化。植物可以通过多倍体进行同域性物种形成。

<http://jpkc.swu.edu.cn/data/stx/stxkj/%C9%FA%CC%AC%D1%A7%BF%CE%BC%FEO.ppt>

原文作者：Andrew P. Hendry，就职于加拿大麦吉尔大学（McGill University）生物系及校内Redpath博物馆。

原文检索：<http://www.nature.com/nature/journal/v458/n7235/full/458162a.html>

注：本文观点仅代表原作者个人意见，不代表本刊立场！

 Kitty/编译