

•物种概念专题•

为什么在物种概念上难以达成共识?

张德兴^{1,2*}

1 (中国科学院动物研究所, 北京 100101)

2 (中国科学院北京基因组研究所, 北京 100101)

摘要: 生物学家通常认为物种是生命多样性的基本单位。然而, 尽管近一个世纪以来生物学家们不断地讨论物种概念问题, 但到目前为止仍然难以形成共识。大多数生物学家关注如何定义物种主要是因为它有非常重要的实践意义, 所以, 不同学者提出的物种概念在很大程度上是基于实践应用上的可操作性, 并且其视角难免受其专业见地以及对形成新物种的进化过程的认识所影响。物种代表了进化过程的一个阶段, 而且不同的“物种”可能处于物种形成这个进化过程的不同阶段。鉴于“定义”实际上是一种类似协议的约定或界定, 任何定义都是一种带有局限性的概括, 因此我们可能很难建立一个与分类实践中千变万化的情况都能完全匹配协调的物种定义。已经提出来的那些物种概念或定义都有其合理性, 但是也没有一个是完美无缺的。认识到这一点很重要, 否则就可能会因为固执地坚持某一特定的物种概念而在物种界定和进化研究中自觉或不自觉地引入错误甚至制造混乱。

关键词: 物种; 物种概念; 物种形成; 生殖隔离; 种群分化; 分歧原理; 神奇性状

Why is it so difficult to reach a consensus in species concept?

Dexing Zhang^{1,2*}

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Beijing Institute of Genomics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: Biologists believe that species is the basic unit of biological diversity, and few people will doubt the fact that there exist distinct species in nature. Nevertheless, despite of ceaseless debating on species concept or species definition among biologists over nearly a century, no consensus has been reached. Species definition concerns many biologists because it has far-reaching practical implications. Therefore, species concepts proposed by various scholars zero in greatly on their operational convenience and practical applicability in research activity such as taxonomic classification. As a result, these concepts and definitions are unavoidably shaped by the visions of the scholars which are further shaped by their insights into the evolutionary process of speciation. Speciation represents a stage in evolutionary divergence, and also different “species” may be at different stages of the speciation process. Since a “definition” is a kind of convention or confining description, every definition would bear some limitations. It would be thus very difficult, if not impossible, to define a perfect species concept that will accord with all species in taxonomic practice. From this perspective, we should confess that while every species concept or definition proposed thus far is reasonable, none is faultless or flawless. It is very important to bear this in mind, because, otherwise, one may stubbornly insist on one single species concept and introduces errors or even triggers chaos and confusion, consciously or unconsciously, in taxonomic and other evolutionary researches.

Key words: species; species concept; speciation; reproductive isolation; population subdivision; principle of divergence; magic trait

没有多少人会对自然界中存在着形形色色的不同物种这个事实产生怀疑, 但是也没有多少人能

给物种下一个确切的定义。甚至可以说, 尽管近一个世纪以来生物学家们不断地讨论物种概念问题,

收稿日期: 2016-08-15; 接受日期: 2016-08-19

基金项目: 中国科学院先导专项动物复杂性状的进化解析与调控(XDB13030200)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dxzhang@ioz.ac.cn, dxzhang@big.ac.cn

先后提出了几十个不同的定义(洪德元, 2016), 可是到目前为止也并没有形成共识。为什么呢? 至少有三个方面的主要原因: (1)专业见地(*insight*)和视角(*vision*)的局限性; (2)对形成新物种的进化过程认识的局限性; (3)理论定义与分类实践之间的一些不协调也是生命多样性进化的固有特性所决定的。

1 见地影响视角

除了少数人特别关注物种概念的哲学涵义之外(例如Devitt, 2010), 大多数生物学家之所以关注怎么样定义物种主要因为它有非常重要的实践意义。因此, 不同学者提出的物种概念在很大程度上是基于使用或实践上的可操作性。例如, E. Mayr (1940)曾明确地说他感兴趣的是一个具有实用性的物种定义。显然, 这些学者本人的专业背景、对本学科的见地以及对其他相关学科的认识会对物种概念的涵义产生很大影响。应该说, 已经提出来的那些物种概念或物种定义都是有其合理性的, 但是几乎没有一个是完美无缺的。认识到这一点很重要, 否则就可能会因为固执地坚持某一特定的物种概念而在物种界定和进化研究中自觉或不自觉地引入错误甚至制造混乱。

实际上, 很多学者(例如de Rubeiroz, 2007)都曾指出, 近半个世纪以来, 物种概念问题对物种界定造成了混乱, 因为依据不同的物种概念会引起对同一生物的物种地位的不同解读; 本期所刊的洪德元先生的文章生动地展示了这方面的若干例子(洪德元, 2016)。下面我通过另一个典型例子进一步探讨这个问题。在生物学物种概念(*biological species concept*, BSC)这个英文名称被正式提出之前若干年, T. Dobzhansky已经在不同场合阐述过内涵很近的一种物种概念, 只不过他当时所强调的是物种之间由于生理特性上的差别不能相互交配繁殖(Dobzhansky, 1935, 1937), 也可以理解为生理隔离。Dobzhansky的物种概念深刻地影响了人们随后对物种问题的思考。Mayr后来在他的专著中正式给出了后来被称之为BSC的物种概念(Mayr, 1942), 其中借用了A. E. Emerson早先在评论Dobzhansky 1937年的专著时提出的“生殖隔离(*reproductively isolated*)”这个术语(Emerson, 1938), 尽管两年前他还批评这个术语有很多问题, 并特别指出其最主要的问题在于难以在实际中进行检验(Mayr, 1940)。

Dobzhansky作为一个具有深厚博物学和遗传学背景的进化生物学家, 深刻地认识到物种代表了进化过程的一个阶段, 因此并不认为只有存在地理隔离才能形成新物种, 并且认为生殖隔离应该是物种分化的副产品(Dobzhansky, 1935)。而Mayr作为一个当时对遗传学和进化理论认识并不充分的鸟类分类学家则断然批评Dobzhansky的观点是错误的, 认为物种是进化过程的结果而不是一个阶段(Mayr, 1942), 并且随后逐渐把BSC神圣化了。Mayr和他的一些拥护者声称生殖隔离是形成新物种的先决条件, 否认同域物种形成的可能性。

视角的局限性还会导致思维固化, 逻辑不清, 轻率否认不同的观点, 甚至颠倒是非。例如, 在BSC的大旗下, 无性繁殖生物被完全忽略了, 因此这个物种概念对细菌、古菌等完全没有意义。再如, 我们是应该先弄明白形成物种的进化过程, 再看看怎样定义物种呢, 还是应该先对物种从理论上加以定义, 再研究符合这个定义的物种的进化过程? 许多BSC的拥护者似乎认为后者才是王道, 这无异于先买一个自己喜欢的玩具, 然后再根据从产房抱出来的孩子是否喜欢这个玩具而判别他/她是不是自己亲生的。

2 形成新物种的进化过程

达尔文在《物种起源》中提出了一个“分歧原理”(principle of divergence)用以阐述和解释新物种的形成和生物多样性的进化(Darwin, 1859); 他指出了变异分离的重要性, 但并没有认为地理隔离是必要前提。正因为后一点, Mayr及其追随者认为达尔文忽视了“生殖隔离”这个“法宝”, 进而讽刺达尔文的书取名不当或名不符实, 指责他几乎没有讨论新物种是怎么产生的, 即使说了那么一丁点也是错误的(Mayr, 1942; Coyne & Orr, 2004)。虽然达尔文当时并不知晓遗传学原理, 更不知道DNA的存在, 但是他对形成新物种的进化过程的推断总体上是正确的。这不只是我个人的观点(Zhang, 2010), 其他学者例如当代研究物种形成的知名专家, 原伦敦大学学院教授Mallet博士(现在哈佛大学)也曾鲜明地指出, 达尔文关于物种起源和形成的见解比150多年以来的所有其他提法都更接近于真实情况——我们21世纪的进化生物学家们都应该重新正视这个事实(Mallet, 2010)。

对于产生新物种的进化过程, 当代进化理论大致形成了以下共识:

(1) 生物繁殖的核心实质是DNA的复制, 而DNA在复制过程中不可避免地会发生错误, 这些错误不可能被生化机制所完全校正; 此外, DNA还会发生损伤, 这些损伤也不可能总是被修复。结果是DNA在从一代向下一代的传递中难免会发生错误, 因此, 生物在繁殖过程中不可避免地会产生遗传变异, 导致一个物种的不同个体之间存在遗传(和表型)差异。同时, 有性生殖时, 父母本基因的自由组合以及遗传重组的发生, 也会导致一个物种的不同个体间产生遗传和表型差异。所以, 由于一个物种的个体之间存在遗传(和表型)异质性, 因而物种在遗传上是异质的, 通常其成员数量越大, 异质性越高。

(2) 由于地质、地理和生态环境异质性普遍存在, 一个物种的成员常常聚集为不同的种群, 即成员间能够进行随机交配繁殖后代的一群个体。物种的分布区越大, 迁移扩散能力越弱, 物种内种群的数目就会越多。种群间由于个体交换(即基因流)受到限制, 不能进行完全的随机交配。这样, 两种重塑遗传变异的重要进化力量——随机遗传漂变和自然选择——在不同种群中便会独立发生作用, 其后果是: 只要种群间基因流较弱或者只要适应(选择)的方向有所差别, 随着时间的流逝, 种群间的遗传差别就会变得越来越大, 从而使种群发生显著的遗传分化。

(3) 给定足够的时间, 不同种群的成员间在基因组上的遗传差别会越来越大, 基因表达调控网络甚至重要生理代谢机制也会产生显著差别, 并最终导致种群间产生生殖隔离。这时, 分化了的种群就变成了不同的物种。新形成的物种内部也同时开始了新的遗传变异和种群分化过程, 只要不走向灭绝, 它们便进入新一轮新的螺旋式重复。因此, 我们可以引用Dobzhansky (1935)的原话加以总结: “Considered dynamically, the species represents that stage of evolutionary divergence, at which the once actually or potentially interbreeding array of forms becomes segregated into two or more separate arrays which are physiologically incapable of interbreeding” (动态地来看, 物种代表着进化分歧的那样一个阶段, 即曾经进行或潜在可以进行相互交配繁殖的一整系列个

体分化为生理上彼此不能交配繁殖的两个或多个不同的系列)。物种间的生殖隔离是遗传分化的副产品这个观点已被当代进化生物学家广为接受。

有各种各样的机制可以阻碍基因流的发生并进而造成生殖隔离, 例如地理隔离、基因组加倍、染色体重排、雄性快速进化以及既受分歧选择影响又能引起生殖隔离的多效性“神奇”性状的进化等等(Coyne & Orr, 2004; Servedio et al, 2011)。理论上, 任何能够阻碍基因流的机制都能促进种群分化, 进而促进新物种的形成。地理隔离是直接通过生殖隔离阻碍基因流的一个最简单的机制, 由此所导致的物种分化被称为异域物种形成。然而, 如上所述, 各种各样的遗传变异总会不断产生和积累, 即使在相同的地理区域, 如果遗传变异(1)使得个体或种群在交配时间上存在差异, 以至于不同种群的个体在交配季节难以相遇, 或者(2)导致两个种群占据不同的生态位, 例如一个主要在树冠而另一个在地面上觅食, 或者(3)致使个体或种群在行为上发生分化, 例如一些个体喜欢与红色羽毛或有某种特定气味的个体交配而另一些喜欢与蓝色羽毛或具有另一种气味的个体交配, 亦或(4)引起个体或种群在对传粉媒介动物的吸引方面存在差异, 例如一个花为粉色, 更易吸引蜂类为它们传粉, 而另一个花为红色, 能更有效地吸引蜂鸟传粉, 这样便降低了这两类花间相互授粉的机会(例如北美洲的某些猴面花物种, 见Ramsey等, 2003), 等等, 则它们之间都能产生一定程度的生殖隔离。那么, 在持续的选择和漂变压力下, 生殖隔离会不断加强, 导致分化成不同的物种。所以, 近十几年以来, 越来越多的生物学家认为同域物种形成可能并不像以前认为的那样罕见(Via, 2001; Servedio et al, 2011)。

当然, 有些进化过程甚至能即时阻断基因流从而建立起生殖隔离, 例如种间杂交和多倍化导致的多倍性物种形成(speciation by polyploidy), 这在植物中并不罕见, 在动物和真菌中也存在(Coyne & Orr, 2004)。

(4) 物种问题的复杂性。现代研究表明, 种群分化达到生殖隔离所需要的时间是一个变量, 不同类群间差别非常大, 从几千年到几百万年甚至数千万年不等(Coyne & Orr, 2004)。而且与生殖隔离相关的基因也多种多样, 在不同类群间没有统计规律。此外, 在物种分化过程中, 各种各样的表型差异都可

能出现(不过有时可能已产生生态、生理或行为性状等方面的差别,但是却可能没有明显的形态差别),而只有在经过足够的分化时间后,这些表型差异才可能具有种属特异性。尤其需要了解的是,形态(表型)性状间的差异程度跟物种间产生生殖隔离的时间没有直接关联性,而全基因组水平的遗传差别程度则与物种形成的时间有很强的关联性,因此遗传数据可以用来重建物种间系统发生关系和估计分歧时间(综述参见Yang, 2014)。这也是为什么分类学家现在把遗传差别作为重要性状纳入物种鉴定研究的原因之一,本期洪德元先生的文章(洪德元, 2016)也一再证明了这一点。此外,即使发生了生殖隔离,也并不意味着基因组在所有位点上都不发生基因流。如果把上述若干方面(生殖隔离的程度、分化时间、各种表型差别、基因流等)比喻为组成森林的树木的特征,那么试图通过比较树木的个别特征而确定两片森林是否相同的策略显然存在问题,也必然会引起争议。

3 生物多样性进化的固有特性意味着我们可能难以建立一个完美无缺的物种概念

在了解了产生物种的进化过程后,让我们再回过头来看看物种概念问题。除了前文讨论的物种问题的各种复杂性以外,还有另外一个极为重要的事实常常被忽略:我们今天所面对的地球生态系统存在着数以千万计的物种,各个物种出现的时间不同,持续的时间也不一样,因此它们处于不同的进化阶段。例如,有的已走完物种分化的整个过程,与最近的近缘种间存在完全的生殖隔离;有的在此基础上已步入下一个分化轮回,正在形成遗传上显著分化的种群;有的还处在物种分化的早期阶段,既存在已产生完全生殖隔离的较远的近缘种,又存在显著分化的但尚未完全生殖隔离的种群(亚种),等等。前两种情况有很多熟悉的例子,一般不会产生分类困难。最后一种情况会给物种鉴定带来诸多麻烦,一个研究很深入的典型例子是拟暗果蝇(*Drosophila pseudoobscura*)的哥伦比亚波哥大种群和美国种群(详见Orr & Irving, 2001)。对于任何一个潜在的新物种,我们既不知道它处于什么样的进化阶段,也不可能在没有进行系统研究的情况下判定它处于什么阶段。可以猜测的是会有很多物种处于类似拟暗果蝇那样的进化阶段。“定义”实际上是一

种类似协议的约定或界定,任何定义都是一种带有局限性的概括,服务于实践的物种概念更是如此。因此,我们可能很难建立一个与分类实践中千变万化的情况都完全匹配协调的物种定义。这是生命多样性进化的固有特性所决定的。

通过归纳,我们可以得出一个结论:所有的生物学物种都是一个独立进化的种群遗传谱系——正如de Queiroz (2007)所指出的。实际上目前所提出的所有物种概念都直接或间接地承认这一点,它是不同概念之间在物种进化本质上的唯一共识(应该强调的是,生殖隔离只是一个表型现象)。然而,遗憾的是,种群(种内遗传谱系)本身也存在概念上的争议,在实践中如何界定独立的种群也是一个争议的焦点(参考Waples & Gaggiotti, 2006; Ma et al, 2015),因为它们都涉及到如何确定发生类别转变的“临界标准”问题。这些争议的存在,也是生命多样性在进化进程上的异质性和进化的相对不连贯性的固有反映。由此,我们不得不赞叹Dobzhansky (1935)关于物种代表着进化分歧的一个阶段的深刻论断。科学大师的洞察力常常让后人称奇,似乎总能给后人一些不同凡响的启示或灵感,这也是为什么我们今天仍然有必要阅读那些覆盖着历史尘埃的经典著述的原因。

致谢: 真诚感谢马克平主编鼓励作者撰写这样一篇关于物种概念的评述性短文。张勇和吉亚杰对本文提出了建设性的意见,在此表示衷心感谢。

参考文献

- Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer, Sunderland, MA.
- Darwin C (1859) On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- de Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56, 879–886.
- Devitt M (2010) Species have (partly) intrinsic essences. *Philosophy of Science*, 77, 648–661.
- Dobzhansky T (1935) A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, 2, 344–355.
- Dobzhansky T (1937) Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Emerson AE (1938) The origin of species. *Ecology*, 19, 152–154.
- Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–

999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]
- Ma L, Ji YJ, Zhang DX (2015) Statistical measures of genetic differentiation of populations: rationales, history and current states. *Current Zoology*, 61, 886–897.
- Mallet J (2010) Why was Darwin's view of species rejected by mid-20th Century biologists, and how does it fare today? *Biology & Philosophy*, 25, 497–527.
- Mayr E (1940) Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*, 74, 249–278.
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Orr HA, Irving S (2001) Complex epistasis and the genetic basis of hybrid sterility in the *Drosophila pseudoobscura* Bogota-USA hybridization. *Genetics*, 158, 1089–1100.
- Ramsey J, Bradshaw HD, Schemske DW (2003) Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution*, 57, 1520–1534.
- Servedio MR, van Doorn GS, Kopp M, Frame AM, Nosil P (2011) Magic traits in speciation: 'magic' but not rare? *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 389–397.
- Via S (2001) Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 381–390.
- Waples RS, Gaggiotti O (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 15, 1419–1439.
- Yang ZH (2014) *Molecular Evolution: A Statistical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Zhang DX (2010) A neglected dimension of evolution and the origin of species. In: *Darwin's Heritage Today: Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference* (eds Long M, Gu H, Zhou Z), pp. 271–287. Higher Education Press, Beijing.

(责任编辑: 黄祥忠)