



评述

物种——老问题新看法

杨永^①, 周浙昆^②

① 中国科学院植物研究所, 系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093;

② 中国科学院昆明植物研究所, 生物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650204

Email: ephedra@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2009-08-31; 接受日期: 2009-11-27

国家自然科学基金(批准号: 30600035, 30670159)、中国科学院知识创新工程重要方向性项目(批准号: KSCX2-YW-Z-067, KSCX2-YW-Z-0927)和中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室项目资助

摘要 简要回顾了物种概念争论的历史. 根据来源将这些争论划分为 4 个阶段: 第一阶段是在达尔文《物种起源》发表前, 争论的主导概念是模式种概念; 第二阶段从《物种起源》发表到综合进化论期间, 争论的主导概念是形态种概念; 第三阶段从综合进化论到 Hennig 的分支分类时代, 以 Mayr 的生物学种概念为代表从机制上阐明了物种存在的生物学原因; 第四阶段, 分支分类以来, 以系统发育种的概念为代表. 在分析物种关键问题的基础上, 结合物种研究新的进展, 提出物种是由特定机制所维系的具有一定属性表现的优良基因组合的保存单元. 基于植物演化的特点, 提出认识植物物种的 3 个阶段: 形态识别阶段、多学科证据积累和检验阶段与优良基因组合保存机制阐明阶段.

关键词
物种
概念
植物
进化
系统发育

遗传与变异是生命的基本特征. 地球上的生命已经有 35 亿年的历史, 经历了由低等到高等、简单到复杂、水生到陆生的演化^[1,2]. 生物的演化(evolution)是指晚出的可遗传的变化, 其要点在于特征的转换(transformation)和谱系分化(diversification). 在漫长的演化过程中, 生物世界进行着激烈的斗争, 那些具有不利于生存的变异的个体被淘汰, 而对生存有利的变异则被保存, 生存环境对变异的保留和积累起着筛选作用. 生命演化的具体表现就是其遗传变异在自然选择的作用下, 有利变异的逐渐积累, 不利变异的绝灭从而形成自然界彼此间断的生命群体单元. 根据间断程度的大小, 分类学家将这些生命群体单元置于阶元系统的不同等级, 其中物种是最基本的分类单元. 物种是自然界生物多样性存在的最基本的形式, 是生物学大部分分支学科研究的最

基本的单元^[2-7]. 尽管所有生物学家在谈到物种的时候似乎都知道所指的物种是什么, 但要准确地界定物种的概念, 却还没有一个被大家公认的标准, 而是存在广泛的争论^[7-14]. 物种概念的争论被称为所谓的“物种问题(species problem)”^[7].

探索物种概念不仅有重要的理论意义, 而且有很强的实践价值. 首先, 物种问题是生命科学中的一个最基本的问题^[15], 又是一个至今未有共识的问题. 理论上, 物种在生物学中的重要性可与细胞在生物有机体构成中的重要性相比^[7]. 系统生物学需要回答的 7 个大问题^[4], 其中首要的就是物种问题; 其次, 物种问题不只是一个理论问题, 在生物学领域又是一个实践性很强的应用性问题^[16], 从这个意义上讲, 物种概念在实践操作上随意性应该降低到最小, 使物种的鉴定做到准确、规范、便捷. 为了解决实践上

的困难, 当前国际许多项目都在试图利用 DNA 条码标定物种^[17-19], 但是这项工作面临的问题是标准问题, 是以 DNA 的差异量为标准, 还是以形态种的差异为标准? 其核心仍然可以归结为物种的概念问题。

本文在回顾物种概念争论历史的基础上, 分析物种问题的不同理论来源, 探索物种概念的关键, 并结合植物演化上的一些特性尝试给出一个实践上可行的物种概念模型, 引起生物学家对物种问题的关注, 促进物种问题的解决。

1 物种概念争论及其关键问题

关于物种的概念相当多, Mayr^[8,20], Davis 和 Heywood^[21], 同号文^[22], 徐炳声^[23], 赵铁桥^[24], 倪永清和李红玉^[25], Lee^[26], Stuessy^[27]等人都先后进行了简单整理和介绍。以 Mayden^[10]收集的最多, 共总结了 22 个物种的概念。在 20 世纪末, 关于物种概念的争论达到了一次新的高潮^[27-29]。生物物种^[30-32]、Hennigian 种的概念^[33-35]、系统发育种的概念^[36-38]和演化种概念^[39-41]在批判别的物种概念的同时, 提出本学派关于物种概念的要点。此后, 又有不少生物学家从不同角度探讨了物种概念的问题, 如 Wu^[13], de Queiroz^[7]等人。认识如此多样、复杂的物种概念只有先理清物种概念的理论来源, 然后才能明白物种概念的关键所在, 而理清物种概念的关键是辨别物种概念合理性的基础。

到目前为止, 进化生物学思想经历了 3 次重要的革新, 每一次新思想的出现都在推动物种概念的发展。第一次革新是以达尔文的《物种起源》为代表, 改变了物种不变的神创论观念, 提出物种的共同起源思想和自然选择作为进化的动力; 第二次是以 Mayr 和 Dobzhansky 等人为代表的综合进化论(Modern evolutionary synthesis)将遗传学整合进演化生物学, 从遗传学角度阐明自然选择作用; 第三次是以 Hennig 为代表的分支分类学将数学的方法引入进化生物学(evolutionary biology)研究, 从理论和方法论上为进化生物学的进一步发展奠定了基础。每次生物学思想的革新都为物种概念的产生或发展提供了重要的理论来源。已有的这些物种概念根据其理论来源大致可以划分为 4 个阶段: 第一阶段在达尔文《物种起源》发表前, 这个阶段争论的主导概念是模式种概念(Typological species concept); 第二阶段从达尔文的

《物种起源》发表到综合进化论期间, 争论的主导概念是形态种概念(Morphological species concept); 第三阶段从综合进化论到 Hennig 的分支分类时代, 以 Mayr 的生物物种概念(Biological species concept)为代表从机制上阐明了种存在的生物学原因及物形成机制; 第四阶段, 分支分类以来, 以系统发育种的概念(Phylogenetic species concept)为代表, 阐明种间系统发育关系。

分析每个时期的物种概念都可以找到其理论根源。《物种起源》发表前, 模式种概念为主导, 人们都在寻找物种不变的式样(pattern)。《物种起源》在理论上动摇了先前不变的物种概念, 提出了同源共祖概念和自然选择作为进化的动力, 认识到变异的连续性并以寻找形态变异的间断作为确立形态种的依据。遗传学与进化论的整合是综合进化论的标志, 并以遗传学阐明进化的现象和机制, 倡导以生殖隔离方式来保护基因库的生物物种概念。分支分类学在分类理论和方法上创新形成了以分支种、系统发育种等为代表的新的物种概念。每个阶段都产生一些新的概念, 与前一阶段形成的概念并存, 或者老的概念与新概念在争论中发展形成新的版本。现在不同学科的交叉整合也在不断形成新的概念或对老概念有新的理解, 如分子生物学的研究支持保护优良基因组合而不是整个基因库的物种概念, 更多数据的积累可能酝酿着新的理论综合。

1.1 达尔文前的争论

早期的人们没有认识到种的生物学完整性。如亚里士多德和 Theophrastus 认为, 一种植物的种子能够萌长成另外一种植物^[8]。由于“种”的意义的不确定性, 人们在术语使用上也不固定, 即同一个术语指却是不同的内容。直到 16 世纪, 欧洲的宗教改革才将术语“物种(species)”的使用固定下来, 物种使固定不变的概念成为教条^[8]。创世纪要求每个植物和动物种类在亚当前创造出来, 因此, 物种是一个创造单元(the unit of creation)。当时大多数的植物学家在研究野生植物过程中也注意到物种是很好定义的自然单元, 它们稳定不变, 且彼此明显不同^[8]。

本质论物种的概念(Essentialist species concept)是基督教原教旨主义者所认同的对物种的神创论的解释, 它主张每个物种具有不变的特征, 并且通过明确的间断来区别于所有其他种类, 即共有同样本质

(essence)的物体属于同一个种^[8]. 因此, 物种不仅用于生物, 也包括那些非生物学的物体, 如矿石. 本质的存在通过相似性来推测, 因此, 物种被定义为相似的个体群, 它们与其他物种的个体不同. 本质论种的概念在后林奈时代普遍被分类学家(如 Lyell, Michel Adanson)接受, 这个概念提出物种的4个特征: (1) 物种由具有相同本质的相似个体组成; (2) 每个物种与其他物种之间界线分明; (3) 每个物种不随时间发生改变; (4) 物种的变异被严格限定^[8,25]. 尽管 Buffon 提出用生殖隔离的标准来判断种, 但仍然认为种是稳定不变的, 接受本质论种的概念^[8]. 与之相近的模式种概念是指具有稳定集要特征区别于其他种的实体, 但是每个人所认为的集要特征差异完全是主观的. 所谓的模式种概念实际上根本不是一个概念, 而仅是界定种的人为的方法. 由这个方法产生的结果是一些没有生物学属性的自然类别.

唯名论种的概念(Nominalistic species concept)也是同时代的类似的概念, 唯名论(nominalism)是中世纪的一个哲学学派, 拒绝本质论概念, 宣称相似的物体共有的仅是一个名字, 这里只有个体, 种是人们的想象而并不实际存在, 唯名论种的概念在 18 和 19 世纪比较流行^[8,25].

1.2 达尔文到综合进化论时期的争论

达尔文的《物种起源》是人类思想史上的一次变革. 对演化生物学而言, 该书的贡献主要有两个方面: 物种是可变的(演化的), 自然选择是生物演化的动力; 共同祖先原理, 即同一谱系的类群来源于一个共同的祖先. 这两个框架即使在 150 年后的今天人们仍然没有超越. 值得指出的是, 达尔文虽然将其最有影响的著作取名叫《物种起源》, 但是关于什么是一个物种的问题, 达尔文并没有给出一个具体的概念. 达尔文的种的概念是基于形态学的, 认为“当决定一个类型究竟应列为物种还是列为变种的时候, 有健全判断力和丰富经验的博物学者的意见, 似乎是应当遵循的唯一指针”^[42]. 由此看来, 达尔文判断物种并没有什么客观的、公认的依据, 他在《物种起源》中所说的物种其实就是以形态差异程度作为物种的判断标准的形态种. 种与属或科之间仅表明其在涵盖性上的差异, 而没有本质的不同. 如科包含属、属包含种, 即涵盖性上科大于属, 属大于种, 科之间的差异要大于科内属之间的差异, 而属之间的差异要大于

属内种之间的差异. 达尔文既然没有发现物种与属或变种有本质的不同, 为什么要给其巨著取名为《物种起源》呢? 这个问题很值得探讨.

达尔文的物种概念发生过变化, 由早期的近似生物学种的概念转变为形态种^[8]. 其《物种起源》里的形态种概念一直被沿用至今. Cronquist^[43]讲到, 物种是具有稳定差异且用普通方式就可以识别的最小群体; 分类种概念(Taxonomic species concept)及 Sokal 和 Crovello^[44]主张的依赖于种的组成分子的总体相似性表征种(Phenospecies, Phenetic species concept), 其区别于其他物种在于变异的间断. 目前, 植物分类学研究中的物种概念仍然是基于形态学差异的概念.

1.3 综合进化论到分支分类时期的争论

达尔文在《物种起源》中所提到的形态种的概念虽然隐含了种内变异的连续和种间变异的间断, 但是并没有很好地解释自然界生物为什么以种的形式存在. 综合进化论将遗传学很好地整合到进化论, 并解释进化现象和物种形成. 将物种概念争论推向高潮的是综合进化论时期的几位大师级人物, 即 Dobzhansky T, Mayr E, Simpson G G, Stebbins G L 等人. 19 世纪末 20 世纪初, 一些昆虫学家和鸟类学家先后提出生物学种的概念, 尤以 Mayr^[20]的生物学种概念阐述的最为经典, 成为后来半个世纪争论中的主导概念.

Mayr 发展了早期 Buffon 的种的概念, 认为物种是由一组居群(population)构成, 这些居群彼此之间交配可育而与其他种之间交配不育, 这就是生物学种的概念^[20]. 所谓居群是指在一定时间和空间内生活的同一物种的个体的集合, 彼此间可自由进行基因交流, 物种由一个或多个这样的居群组成. 这个概念为物种提出了一个客观的判断标准, 就是生殖隔离(reproductive isolation)^[20,45]. 生殖隔离是一个群体遗传学(Population genetics)概念, 指的是彼此接触的 2 个种之间没有基因交流, 基因流的停止是 2 个种遗传属性导致的结果, 而不是外在障碍阻止接触所引起的. 此外, Mayr^[8]认为, 物种概念是没有空间和时间维度的(non-dimensional), 但是具体的物种是有维度概念的. 生物学种概念的吸引人之处在于其简单, 与综合进化论强调的基因流和异域物种形成一致, 及其可检验性^[46].

生物学种回答了物种的两个基本问题: 一个是

为什么的问题, 另一个是怎么样的问题. 首先, 为什么生物以物种存在? Mayr 认为, 种的生物学意义在于保护优良基因库, 保护基因库有两种方式, 一是营有性生殖的种, 二是营无性繁殖的无融合生殖种 (Agamospecies); 其次, 物种通过生殖隔离得以存在, 即怎么样的问题. Mayr^[8]后来认为, 先前提出的概念不完善, 认为物种不仅是生殖上隔离的一个繁殖集团, 而且在自然界占据一定的生态位, 认为生殖隔离和生态位是种的两个重要特征, 就像一个硬币的两面一样. 但他同时又说, 有性生殖的种考虑的是生殖隔离, 而只有无法应用生殖隔离标准时, 如在无性繁殖植物中, 才使用生态位标准. Mayr 和 Ashlock^[45]又恢复了早期的概念. 相似的强调基因流的物种概念还有隔离种概念 (Isolation species concept)、遗传种概念 (Genetic species concept)、内聚种概念 (Cohesion species concept) 及生态遗传种概念 (Ecogenetic species concept) 等^[10,47].

不能否认的是生物学种存在不少问题. 首先, 生物学种是针对有性繁殖的生物, 而不包括无性繁殖的生物^[8,23,48], 因此与生物学种并列同时存在的还有一个概念, 即无融合生殖种 (Agamospecies concept). 无融合生殖种不适用于行双亲的、有性生殖方式的生物, 而适用于所有行单亲的、无性繁殖的生物, 这些种通常是种间或属间杂交的结果, 这些种也许产生配子, 但常常不受精, 除了杂交外. 无融合生殖种也许是一个种复合体的部分, 这种复合体也有两性生殖的种. 这些种类通常具有十分有限的分布区, 有些人将分布区直径小于 20 km 的看作是一个种; 其次, 从应用的角度来说, 生殖隔离在应用上比较困难, 远没有形态种或时间种在判断上的便利; 再次, 实际上, 在许多存在明显区别的植物物种间有基因交流, 但是它们仍能保持自身种的特征等, 生物学种在解释这些问题上显然十分困难, 因此, 尽管有众多的追随者对生物学种提出新的解释^[49], 自从这个概念被提出后, 仍然有不同的观点或者不断形成新的物种概念, 如进化种^[50]、基因种^[13]等.

综合进化论时期另一个重要概念是由 Simpson 从历史来源的角度阐述物种, 他基于化石研究提出进化种 (Evolutionary species concept)^[50], 进化种是由祖先——后裔居群序列所组成的谱系, 具有自身单一的进化趋势, 种间的不同是根据形态或时间上的间断来判断的, 有很大的随意性, 且淡化了物种概念的

本质问题, 与此类似的概念还很多, 如替代种 (Successional species concept)、古种 (Palaeospecies concept)、时间种 (Chronospecies concept) 和线系种 (Phyletic species concept) 等^[2,10,22].

1.4 分支分类发表以来的争论

Hennig^[51]的分支分类学 (Cladistics) 将严密的逻辑方法引入生物学, 给系统生物学带来了一场革命, 不仅是方法上, 而且在理论上, 为后来的生命之树的构建奠定了基础^[24]. 一些学者基于分支分类学的理论以及分子生物学数据对物种重新进行了定义. 分支分类学强调单系概念和分支发生 (cladogenesis). 所谓单系 (monophyly) 是指演化上的一个分支, 是由一个共同祖先及其所有后裔构成的一个进化支 (clade). 由共同祖先分裂形成两个姊妹种的过程称为分支发生.

分支种 (Cladistic species concept) 是一个谱系 (lineage), 实际包括 3 种情形, 一是两次物种形成事件之间的一群生物, 或称节间种 (Internodal species), 二是一次物种形成事件和一次绝灭事件之间的一群生物, 三是由一次物种形成事件所衍生的一群生物^[10].

Hennigian 种 (Hennigian species concept) 是生殖上隔离的一个天然居群或一组天然居群, 起源于一次物种形成事件中主干种 (祖先种) 的分裂, 通过绝灭或新的物种形成而停止存在^[33]. 这个概念来源于 Hennig^[52]物种概念的一个早期版本, 由 Meir 和 Willmann^[33]增加生殖隔离内容而进一步发展.

随着系统发育系统学 (Phylogenetic systematics) 的发展, 人们需要物种有一个与过程无关的可操作的谱系概念, 系统发育种概念 (Phylogenetic species concept) 因此产生, 包括单系的、可辨别和基础排它性 3 个不同的版本. 独征版本 (Autapomorphy species concept) 的单系标准要求一个种包含来源于一个共同祖先居群的所有后裔并可由独征来鉴定, 由 Donoghue^[53]提出. 可辨别版本 (Diagnosability species concept) 的可辨别标准要求一个系统发育种是最小的居群簇 (有性生殖) 或谱系簇 (无性生殖), 在比较的个体里可以通过一个独特的特征状态组合来辨别, 这是一个基于特征的概念, 由 Nixon 和 Wheeler^[54]提出. 而谱系版本 (Genealogical species concept) 的基础排它性 (basal exclusivity) 标准实际上是单系标准和可辨别标准的结合产生的一个版本, 它规定一个群内成员之间关系要比群内成员与其他成员间的关系更为密切,

如果一个群内个体间较群间个体共有最近共同祖先基因, 由 Baum 和 Shaw^[55] 提出。

在基因水平上的物种概念也不同于生物学种概念。差异适应种(Differentially adapted concept)或称基因种(Genome species)即物种是差异适应群, 物种之间彼此接触时不能够通过直接交流或间接的杂交居群而共享控制这些适应特征的基因^[13]。差异适应种允许物种间的杂交, 但各自仍能保持自己的特定基因组合。生物学种强调生殖隔离, 基因组任何部分的交流都会导致种的基因组的完整性被破坏。因此, 差异适应种与基于生殖隔离的生物学种概念不同, 而与达尔文的物种形成观点接近, 即物种是对不同环境(自然的或有性的)的差异适应群。Noor^[56]承认了 Wu^[13]观察到的证据, 但仍坚持认为还没有到修订生物学种概念的时候。毋庸置疑的是, 基因种的总结为物种形成机制的研究开启了一扇大门, 为物种问题的解决提出了新的思路^[57]。尽管复杂的物种形成机制还不清楚^[57,58], 但是, Wu^[13]在物种为什么存在方面的认识已经较生物学种有了明显的进步, 物种不再是保护整个基因库的, 而是特定基因组合的保存形式, 随后的生殖隔离是这种差异适应的副产物。这个认识似乎更符合实际情况, 尤其是在植物中。

de Queiroz^[7]试图提出物种更综合的概念, 认为物种是一个复合居群谱系(metapopulation lineage), 即复合居群种概念(Metapopulation species concept, MeSC), 所谓复合居群就是 Mayr 生物学种概念里的一组居群。但这个概念明显违反了 Mayr 物种概念没有空间和时间维度的提法。

1.5 物种概念的关键

(1) 物种概念的两重性。从前人的争论中不难发现, 物种问题涉及两个方面, 一方面是物种作为一个阶元的概念问题, 另一方面是作为一个具体类群的问题, 人们争论的物种问题主要指前者, 不能将二者混淆^[3,5], 少数人甚至认为物种问题包括物种概念、物种阶元和物种类群等3个方面^[59]。物种阶元概念是一个抽象概念, 是物种问题的核心, 物种阶元涵盖了所有自然界存在的物种。具体的被描述的物种是一个具体的、待检验的科学假说(scientific hypothesis), 只有反复检验合格的假设才是合格的科学假设, 植物中的一个好种就是一个好的假设, 如银杏(*Ginkgo biloba* L)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu et

Cheng)、杜仲(*Eucomia ulmoides* Oliver)等。有分类经验的植物学研究人员都会发现, 每个属(含有多个种)内都有一些独特的种类, 同时有一些变异式样复杂而难于界定的种类, 那些独特的种类多数都经得起反复研究和检验, 就是好种, 如麻黄属(*Ephedra* L)植物中有斑麻黄(*Ephedra rhytidosperma* Pachomova), 三蕊麻黄(*Ephedra triandra* Tul), 樟科(Lauraceae)有山胡椒(*Lindera glauca* Bl), 壳斗科(Fagaceae)中的栓皮栎(*Quercus variabilis* Blume)。每个这样的好种就对应于科学上的一个好的假说。中国 30000 多种高等植物, 就对应于 30000 多个假说, 这些假说合格与否还有待于进一步检验。

(2) 物种的生物学意义。探讨物种的概念需要回答的首要问题是: 自然界为什么会有种? 或者说, 为什么自然选择支持种之间的不连续性而不支持生物界称为一个连续的整体? 这其实也是物种在生物界存在的意义^[32]。生物学种的依据是物种能保护基因库, 物种间的任何形式的基因交流都将打破物种的生殖隔离。但是, 最近的分子生物学研究结果与生物学种倡导的这种基因库隔离不同, 物种是保护或保存优良基因组合的方式, 即种间可以存在一定形式的基因交流, 只要物种所特有的那些基因组合没有被打破^[13]。

(3) 物种的一个概念和多重属性。物种的概念很多, 有的强调机制, 如生物学种、识别种概念(Recognition species concept)、内聚种概念(Cohesion species concept)及生态种概念, 有的强调历史, 如: 进化种概念、系统发育种的可辨别版本(Diagnosability species concept)、谱系种概念及表征种概念^[60]。仔细分析发现, 这些概念也有一些共同点, 即所有的物种概念都基于物种重要的生物学属性, 如形态种基于物种的形态特征, 进化种概念基于物种的时间属性, 生物学种基于物种的繁殖属性, 生态种基于生态学属性, 而系统发育种基于物种的系统发育属性(单系、可识别、或二者的结合)等。

具体的物种作为存在于自然界的一个实体, 是有时间、空间和特征属性的三(多)维实体, 因此, 本身具有多重属性。物种既然客观存在, 而人们的知识是认识客观事物的主观反映、是人们的理解, 因此, 二者之间很大可能存在一些偏差, 毕竟人们的认识可能不全面、不准确。而实践上, 研究人员常常将种的概念和被人们描述的物种等同, 这也许是物种问

题存在的原因之一。

物种是一个抽象概念,是繁殖单元、进化单元、分类单元^[2],是自然界客观存在的实体,是在时间和空间上延伸的一群生物,这群生物具有一系列属性。不同的物种间可能是在物种多个属性中的一个或几个方面存在差异,有可能是生殖属性、形态属性、进化属性、生态学属性等。物种的差异不能完全归属于某一类属性,但是可以通过一定的方式感知,当然,不一定是肉眼可以识别的。换句话说,能被人们认识到存在差异的实体肯定是客观存在的物种的属性差异之一,而理论上的物种的潜在差异可能还没有被人们认识到,如端始种或同胞种(*incipient species* 或 *sibling species*),需要通过一定的方式去认识。根据在基因水平上的研究,物种的维持机制不完全是由生殖隔离造成,而可能是物种本身的一种遗传属性^[13,14]。Stebbins 强调物种必须是形态上完全间断或至少有明显变异的居群系统,而这些间断必须有一定的遗传基础^[61]。

认为,物种是由特定机制所维系的具有一定独特属性的优良基因组合的保存单元。这个物种概念包括 3 个方面的涵义。首先,物种是一个优良基因组合的保存单元,生物学种强调的生殖隔离保护的是物种的基因库,是极端的物种形式;其次,一定的基因组合在生物的形态或生理特征上必然有一定的表现,不同的基因组合表现出不同的形态和生理生化特征,因此,物种是可以被识别的;再次,物种的优良基因组合的保存和维持需要一定的机制,保存机制还需要深入地研究才能阐明物种形成。

2 植物中的物种和研究方案

2.1 植物中的物种

一些学者怀疑植物物种的真实存在,将植物物种看作是人的主观想象^[62,63],而不是代表生殖上独立的谱系或进化单元的离散的、客观的实体。Rieseberg 等人^[64]设计了两套方法检验这种说法,一是用统计方法分析离散的表型簇和种的对应关系以检验种是否为离散的客观实体,二是利用反映受精后隔离的杂交指数来检验种(代表表型簇)是否为生殖上独立的谱系。他们的表型分析(*phenetic analysis*)表明,大多数分类群确实存在表型上的间断(*discontinuities*),即离散簇(*discrete clusters*),植物为 83%,动物

为 88%,但是种类和这些离散簇的对应比例较低,植物中 52.8%,动物中 52.1%,缺少对应性很大程度上是由于过度细分(*over-differentiation*),当分类、生活和杂交不影响对应关系时,无性繁殖和多倍化减少了这种对应关系。该研究也表明,杂交(*hybridization*)并不显著引起分类问题,而生殖隔离在离散形态群的形成和维持方面有重要作用,生殖上强烈隔离的类群趋向于具有独特的表型。有趣的是,该研究发现大多数植物种类(表型簇)代表了生殖上独立的谱系,尤其是蕨类中的种类很好地代表了生殖上独立的谱系,而鸟类的代表性最低,平均水平上,植物物种较动物种类具有更强的隔离。这表明,许多植物物种确实反映了生殖上独立的谱系,因此,代表了生物学上真正的实体。由于该研究使用的杂交指数仅基于受精后隔离,而生殖隔离还有其他机制,因此,实际上能代表生殖上独立的谱系的植物种类比例可能更高。无融合生殖确实引起植物种类的问题,但是,无融合生殖植物在植物中的比例很低,不到 1%,种子植物 13000 属植物,有 126 属有无融合生殖现象^[64]。因此,植物的物种确实是离散的、客观的实体,它们也代表了生殖上独立的谱系。结合多年的野外调查经验和分类学实践,认为植物物种确实是客观存在的实体。

现在大家已经知道,大多数高等植物并不是以 Hennig 的简单二叉分支方式进化,而是物种之间杂交、遗传渗入形成复杂的网状进化格局^[65]。植物的物种之间的生殖隔离并不普遍。此外,不能适用生物学种的无融合生殖的生物还有一个专门的名字叫无融合生殖种(*agamospecies/microspecies*)。正是由于生物学种概念存在的问题^[21,48],在 Mayr 生物学种概念发表之后,关于物种问题仍然有争论,生物学家们还在尝试给物种一个概念。

在大多数植物中,能否产生杂种和进行基因交流不能用来作为建立物种的一般标准。Jeffrey^[66]没有完全套用生物学种概念,而是依据植物变异的复杂性发展形成了一个实践上可操作的物种概念,认为物种是分类的经验单元(*empirical units of classification*),由一系列居群组成,这些居群(特征上)连续过渡且彼此之间杂交可以产生后代,它们具有可识别的独特属性而区别于其他这样的居群系列,由遗传控制的隔离阻止它们与其他居群系列杂交。简单地说,物种是特征上可识别的生殖上隔离的居群系列。Jeffrey^[66]对物种的定义有两个关键词,即“可识别的

独特属性(recognizable distinctness)”和“生殖隔离(reproductively isolated)”。他对植物物种的定义实践操作上有难度,另外,可识别的独特属性与隔离机制并不同步,因此,存在一些形态上相似但生殖上已经隔离的“隐种”。Jones 和 Luchsinger^[67]谈到虽然四倍体和二倍体不能有效进行基因交流,但是,分类实践上,同一形态种的不同倍性水平常常处理为同一个物种。

在分类学实践活动中,人们对种的划分是种的概念在实践上的应用。从生物学意义来看,种是保存特定优良基因组合的存在形式,特定的基因组合在大多数情况下反映出形态、生理等方面的差异,因此,物种可以通过形态、生理等方面的特征来预测。由形态+地理构成的形态种是植物分类学实践中种的主导定义,或者说植物形态种是基于特征时空变异式样的分类实体,其要点在于特征变异的间断和相关。

跨世纪巨著《中国植物志》已经完成,共 80 卷 126 册,记载了中国 31180 种植物^[68],修订版 *Flora of China* 也已经出版了 16 卷,但是还有相当一部分种类不清楚。目前的植物分类研究中存在的问题:一是能够获得的证据常常不完整或不够,许多种类的知识还局限于少数几份标本甚至一份标本,这些数据难以描述种类完整的变异式样,也不能说明居群的结构和分布;二是分类上对难于鉴定的物种复合群缺乏深入细致的分类学研究。因此,不仅许多植物种类还没有被描述和命名,而且很多植物种类被描述和命名了不止一次,同物异名比较普遍。在深入的野外调查的基础上,利用恰当的分析方法对变异式样进行分析是解决问题的关键。

2.2 植物物种研究的阶段性

描述新物种并不需要搞清优良基因组合的保存机制,即使是生物学种的倡导者 Mayr,也一直在强调物种描述并不需要做生殖隔离实验^[69]。在绝大多数情况下,描述新的物种是基于形态、生理等方面特征变异式样的一种推测。在植物分类学实践上,常常以具有稳定差异且以普通方式就可以识别的最小分类学实体作为种的操作性定义。这种推测具有一定预见性,预见性高低是分类好坏的重要标准,预见性强说明是好的分类,预见性差则说明是不好的分类。影响植物分类预见性水平很重要的两点就是材料的完整性和分析的可靠性。当前,植物分类研究中存在

的主要问题是:一是相当一部分种类的馆藏标本只有 1~2 份标本,无法了解其真正的变异式样,对于这样的分类,预见性差是显然的,当介于二种之间的一个材料出现时就不知道如何确定新材料的归属了,而且常常会让人们将本来是连续的变异也当做是间断变异来处理^[23];二是材料的不完整性加上定性分析和各地区研究人员的独立研究导致出现很多分类上难于处理的物种复合群,对这部分类群一定要在野外调查的基础上对关键分类特征进行定量分析方能搞清其变异式样,如此得出的结论具有较强的预见性;三是缺乏野外认真的观察和广泛的采集,许多植物的类群压制成标本以后,有些重要的形态特征就无法观察,比如凤仙花属(*Impatiens*)植物的标本,如果不在野外认真做好花的解剖和观察,仅凭标本馆的标本是很难进行种类的区分和鉴别的。基于形态变异式样描述的新物种如果能得到孢粉、染色体和解剖等方面证据的支持则新种更接近于好的假设。回答物种问题与物种形成和维持机制的研究是分不开的。因此认为,植物物种应该可以通过分阶段研究的方式逐步搞清。

第一个阶段,就是通过形态特征变异式样的间断属性来识别,这种方式可以预测大部分植物种类。在种的实践操作上,赞同 Jeffery 的“可识别”的说法,即具有稳定差异且以普通方式就可以识别的最小分类实体。现阶段相当一部分植物种类的描述还基于一份或少数几份标本,材料的不足不能完整描述植物的变异式样,也不能说居群结构和分布,还存在许多分类复合体没有搞清。在针对性的野外观察和标本采集的基础上,对这些存疑种类的变异式样进行深入分析是解决这些问题的关键。全球植物保护战略(GSPC)的第一个目标就是全球植物物种名录^[70],这个名录的可靠程度取决于植物物种变异式样观察的详尽程度。

第二个阶段,获得孢粉、染色体、解剖等其他方面的证据佐证外部形态特征的不连续性,更为精确地识别物种的存在。描述的物种是一些假设,这些假设有待于新数据和新分析方法的反复检验,经得起检验的是好的假设。证据越多,预见性越强。DNA 条码在标识和检验已经提出的假设中有一定的作用,并且可以进一步推动研究人员回过头来深入研究已经描述的物种是否还包含有姊妹种(sibling species)。

第三阶段,物种形成和维持机制的研究。这实质

上是搞清物种优良基因组合的保护机制, 搞清这些机制对人们更好地理解物种概念起关键的作用。

3 结束语

2009年是达尔文诞辰200周年、《物种起源》出版150周年, 国际、国内相关组织机构都在组织一些学术活动纪念这位对人类思想影响深远的博物学家。美国植物学报2009年第1期(*American Journal of Botany*, 96卷第1期)就是纪念达尔文的专刊, 主题是探讨被达尔文称为“令人讨厌的迷(abominable mystery)”的被子植物起源之谜。 *Science* 和 *Nature* 在2月初都开辟专刊或专栏发表纪念达尔文的文章, 讨

论物种形成^[71]、自然选择^[72]等达尔文重点讨论的问题。认为纪念达尔文及其《物种起源》最值得谈的就是与达尔文论题有关的物种问题。

虽然通过分析, 已经理清了物种问题的关键部分, 但是由于对优良基因组合的保存和维持机制仍然不清楚, 因此, 物种问题显然还需要深入地研究, 争论仍将继续。在《物种起源》发表100周年的时候, 综合进化论曾将物种的概念乃至当时的生物学研究推向了一个高潮。在过去的半个世纪里, 分子生物学、遗传学、生态学和保护生物学等领域知识以越来越快的速度在积累, 期待在《物种起源》发表200周年的时候, 即未来的几十年中, 出现另外一个综合时期, 将物种问题和系统生物学研究推向另一个高潮。

致谢 感谢中国科学院植物研究所王利松博士提供了部分文献资料并开展了讨论。

参考文献

- 1 郝守刚, 马学平, 董熙平, 等. 生命的起源与演化. 北京: 高等教育出版社&海德堡: 施普林格出版社, 2000. 242
- 2 陈世骧. 进化论与分类学. 北京: 科学出版社, 1987. 100
- 3 Bock W J. The species concept versus the species taxon: their roles in biodiversity analyses and conservation. In: Arai R, Kato M, Doi Y, eds. *Biodiversity and Evolution*. Tokyo: National Science Museum Foundation, 1995. 47—72
- 4 Cracraft J. The seven great questions of systematic biology an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Ann Miss Bot Gard*, 2002, 89: 127—144
- 5 Mayr E. What is a species, and what is not? *Philos Sci*, 1996, 63: 262—277
- 6 Simpson G. *The Tempo and Mode of Evolution*. New York: Columbia University Press, 1944. 237
- 7 de Queiroz K. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 6600—6607
- 8 Mayr E. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 1982. 974
- 9 Mallet J. A species definition of the Modern Synthesis. *Tree*, 1995, 10: 294—299
- 10 Mayden R L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R. *Species: the Units of Biodiversity*. London: Chapman&Hall, 1997. 381—424
- 11 Hey J. On the failure of modern species concepts. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 447—450
- 12 Sites J W, Marshall J C. Operational criteria for delimiting species. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 2004, 18: 462—470
- 13 Wu C Y. The genic view of the process of speciation. *J Evol Biol*, 2001, 14: 851—865
- 14 Wu C Y, Ting C T. Genes and speciation. *Nature Review Genetics*, 2004, 5: 114—122
- 15 Dobzhansky T. A critique of the species concept in biology. *Philos Sci*, 1935, 2: 344—355
- 16 Mace G M. The role of taxonomy in species conservation. *Phil Trans R Soc Lond B*, 2004, 359: 711—719
- 17 Ford C S, Ayres K L, Toomey N, et al. Selection of candidate coding DNA barcoding regions for use on land plants. *Bot J Linn Soc*, 2009, 159: 1—11
- 18 Hebert P D N, Stoeckle M Y, Zemplak T S, et al. Identification of birds through DNA barcodes. *Plos Biology*, 2004, 2: 1657—1663
- 19 Kress W J, Wurdack K J, Zimmer E A, et al. Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 8369—8374
- 20 Mayr E. *Systematics and Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1942. 334

- 21 Davis P H, Heywood V H. Principles of Plant Taxonomy. Edinburgh&London: Oliver&Boyd, 1963. 556
- 22 同号文. 有关物种概念与划分中的一些问题. 古生物学报, 1995, 34: 761—776
- 23 徐炳声. 中国植物分类学中的物种问题. 植物分类学报, 1998, 36: 470—480
- 24 赵铁桥. 分支系统学和种系发生种. 植物分类学报, 2001, 39: 481—488
- 25 倪永清, 李红玉. 从毕达哥拉斯学派到现代分子生物学——关于物种概念、分类及系统进化的哲学回归. 自然辩证法, 2004, 20: 9—18
- 26 Lee M S Y. Species concepts and species reality: salvaging a Linnean ranks. J Evol Biol, 2003, 16: 179—188
- 27 Stuessy T F. Plant Taxonomy: the Systematic Evaluation of Comparative Data. New York: Columbia University Press, 1990. 514
- 28 Cracraft J. Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000. 1—14
- 29 Wheeler Q D, Meier R. Species Concepts and Phylogenetic Theory—a Debate. New York: Columbia University Press, 2000. 230
- 30 Mayr E. The biological species concept. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000a. 17—29
- 31 Mayr E. A critique from the biological species concept perspective: what is a species and what is not? In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000b. 93—100
- 32 Mayr E. A defense of the biological species concept. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000c. 161—166
- 33 Meir R, Willmann R. The Hennigian species concept. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000a. 30—43
- 34 Meir R, Willmann R. A defense of the Hennigian species concept. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000b. 167—178
- 35 Willmann R, Meir R. A critique from the Hennigian species concept perspective. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000. 101—118
- 36 Mishler B D, Theriot E C. The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000a. 44—69
- 37 Mishler B D, Theriot E C. A defense of the phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000b. 179—197
- 38 Wheeler Q D, Platnick N I. A critique from Wheeler and Platnick phylogenetic species concept perspective: problems with alternative concepts of species. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000. 133—145
- 39 Wiley E O, Mayden R L. The evolutionary species concept. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000a. 70—89
- 40 Wiley E O, Mayden R L. A critique from the evolutionary species concept perspective. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000b. 146—158
- 41 Wiley E O, Mayden R L. A defense of the evolutionary species concept. In: Wheeler Q D, Meier R, eds. Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate. New York: Columbia University Press, 2000c. 198—208
- 42 达尔文. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙, 译. 物种起源. 北京: 商务印书馆, 1997. 573
- 43 Cronquist A. Once again, what is a species? In: Knutson L V, ed. Biosystematics in Agriculture. New Jersey: Allenheld Osmun, 1978. 3—20
- 44 Sokal R R, Crovello T J. The biological species concept: a critical evaluation. Amer Nat, 1970, 104: 127—153
- 45 Mayr E, Ashlock P D. Principles of systematic zoology. New York: McGraw-Hill, 1991. 475
- 46 Judd W S, Campbell C S, Kellogg E A, et al. Plant Systematics: a Phylogenetic Approach. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 1999. 464
- 47 Baker R J, Bradley R D. Speciation in mammals and the genetic species concept. J Mammal, 2006, 87: 643—662
- 48 Raven P H, Johnson G B. Biology. 6th ed. New York: McGraw-Hill, 2002. 1238
- 49 González-Forero M. Removing ambiguity from the biological species concept. J Theoret Biol, 2008, 256: 76—80

- 50 Simpson G G. Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia University Press, 1961. 247
- 51 Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: University Illinois Press, 1966. 263
- 52 Hennig W. Grundzuge einer Theorie der Phylogentischen Systematik. Berlin: Aufbau Verlag, 1950. 246
- 53 Donoghue M J. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. Bryologist, 1985, 88: 172—181
- 54 Nixon K C, Wheeler Q D. An amplification of the phylogenetic species concept. Cladistics, 1990, 6: 211—223
- 55 Baum D, Shaw K L. Genealogical perspectives on the species problem. In: Hoch P C, Stephenson A G, eds. Experimental approaches to plant systematics. Monographs in Botany from the Missouri Botanical Garden, 1995, 53: 289—303
- 56 Noor MAF. Is the biological species concept showing its age? Trends Ecol Evol, 2002, 17: 153—154
- 57 Lexer C, Widmer A. The genic view of plant speciation: recent progress and emerging questions. Philos T R Soc B, 2008, 363: 3023—3036
- 58 刘志瑾, 任宝平, 魏辅文, 等. 关于物种形成机制及物种定义的新观点. 动物分类学报, 2004, 29: 827—830
- 59 Bock W J. Species: the concept, category and taxon. J Zool Syst Evol Research, 2004, 42: 178—190
- 60 Levin D A. The origin, expansion, and demise of plant species. New York: Oxford University Press, 2000. 230
- 61 古尔恰兰·辛格. 刘全儒, 郭延平, 于明, 译. 植物系统分类学——综合理论及方法. 北京: 化学工业出版社, 2008. 436
- 62 Kunz W. Species concepts versus species criteria. Trends in Parasitoloty, 2002, 18: 440
- 63 Levin D A. The nature of plant species. Science, 1979, 204: 381—384
- 64 Rieseberg L H, Wood T E, Baack E J. The nature of plant species. Nature, 2006, 440: 524—527
- 65 Sang T, Crawford D J, Stuessy T F. Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA; implications for biogeography and concerted evolution. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, 92: 6813—6817
- 66 Jeffrey C. An Introduction to Plant Taxonomy. London: Cambridge University Press, 1982. 154
- 67 Jones S B, Luchsinger A E. Plant Systematics. New York: McGraw-Hill Book Company, 1979. 388
- 68 Ma J S, Clemants S. A history and overview of the *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (FRPS, Flora of China, Chinese edition, 1959~2004). Taxon, 2006, 55: 451—460
- 69 Mayr E. Local flora and the biological species concept. Am J Bot, 1992, 79: 222—238
- 70 Paton A, Brummitt N, Govaerts R, et al. Towards target 1 of the global strategy of plant conservation: a working list of all known plant species-progress and prospects. Taxon, 2008, 57: 602—611
- 71 Schluter D. Evidence for ecological speciation and its alternative. Science, 2009, 323: 737—741
- 72 Pagel M. Natural selection 150 years on. Nature, 2009, 457: 808—811