

生态物种形成及其研究进展

吕昊敏 周仁超 施苏华*

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘要: 物种形成是基本的进化过程, 也是生物多样性形成的基础。自然选择可以导致新物种的产生。生态物种形成是指以生态为基础的歧化选择使不同群体分化产生生殖隔离的物种形成过程。本文首先回顾了生态物种形成的研究历史, 并详细介绍了生态物种形成的3个要素, 即歧化选择的来源、生殖隔离的形式以及关联歧化选择与生殖隔离的遗传机制。歧化选择的来源主要包括不同的环境或生态位、不同形式的性选择, 以及群体间的相互作用。生殖隔离的形式多种多样, 我们总结了合子前和合子后隔离的遗传学机制以及在生态物种形成中起到的作用。控制适应性性状的基因与导致生殖隔离的基因可以通过基因多效性或连锁不平衡相互关联起来。借助于第二代测序技术, 研究者可以对生态物种形成的遗传学与基因组学基础进行研究。此外, 本文还总结了生态物种形成领域最新的研究进展, 包括平行进化的全基因组基础, 以及基因流影响群体分化的理论基础。通过归纳比较由下至上和由上至下这两种不同的研究思路, 作者认为这两种思路的结合可以为生态物种形成基因的筛选提供更有力量也更精确的方法。同时, 作者还提出生态物种形成的研究应该基于更好的表型描述以及更完整的基因组信息, 研究的物种也应该具有更广泛的代表性。

关键词: 生态物种形成, 生态因素, 歧化选择, 生殖隔离, 基因组学, 平行进化, 基因流

Recent advances in the study of ecological speciation

Haomin Lyu, Renchao Zhou, Suhua Shi*

College of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

Abstract: Speciation is a basic evolutionary process, which plays a fundamental role in the formation of biodiversity. Ecological speciation refers to the process by which barriers to gene flow evolve between populations as a result of ecologically-based divergent selection. In spite of the continual accumulation of experimental and theoretical evidence, our understanding of ecological speciation remains incomplete. In this review, we first briefly introduce the history of research on ecological speciation and focus on its three components: a source of divergent selection, a form of reproductive isolation, and a genetic mechanism linking the two. Sources of divergent selection include differences in environment or niche, certain forms of sexual selection, and the ecological interaction of populations. There are various barriers of reproductive isolation, and we summarize pre-zygotic and post-zygotic isolation mechanisms and their roles in ecological speciation. Pleiotropy and linkage disequilibrium are the two mechanisms to link divergent selection and reproductive isolation. The applications of next generation sequencing technologies have contributed greatly to the research of gene and genome based ecological speciation. In addition, we review the recent advances in ecological speciation understanding, including the genomic basis of parallel evolution and the theories of speciation-with-gene-flow. By comparison of up-down strategy and down-up strategy, we put forward that the combination of these ideas which can provide more powerful and precise methods to find the ecological speciation genes. More detailed phenotypic description and more complete genomic information, as well as more representative species can facilitate greater exploration of ecological speciation.

Key words: ecological speciation, ecological factor, divergence selection, reproductive isolation, genomics, parallel evolution, gene flow

收稿日期: 2015-03-22; 接受日期: 2015-05-08

基金项目: 国家自然科学基金(41130208; 91331202; 31170213; 91231106)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lsssh@mail.sysu.edu.cn

物种形成(speciation)是指由物种通过各种机制进化出新物种的过程,是进化生物学领域最基本也是最重要的问题之一。从根本上来说,物种形成是生物多样性产生的基本机制。尽管达尔文在《物种起源》中就已经提出,自然选择是物种形成的主导因素(Darwin,1859),但一直以来,物种形成过程一直被认为是由随机过程导致的(Templeton, 1980)。直到生殖隔离的概念被提出,并用来对物种形成过程进行重新定义(Dobzhansky, 1951),自然选择在物种形成中的作用才重新受到重视。经过几十年的研究,尤其是分子及基因组数据的广泛应用,自然选择导致物种形成在理论基础与实验证据方面都得到了积累和突破。一些学者提出生态物种形成(ecological speciation)的概念,并认为这是自然选择在物种形成过程中最为重要的作用机制。本文对生态物种形成进行了较为详细的综述,并且介绍了生态物种形成在平行进化和杂交物种形成中的研究进展,最后总结了生态物种形成的研究方法及存在的问题。

1 生态物种形成的概念

自然选择导致物种形成的机制主要包括生态物种形成与突变主导的物种形成(mutation-order speciation)两种类型(Schluter, 2009)。生态物种形成是指基于生态学的歧化选择(divergent selection)造成群体之间形成基因流障碍的过程,是物种形成的一种方式,其形成机制是歧化选择(Rundle & Nosil 2005)。而突变主导的物种形成则强调不同群体在相同的选择压力下,因为固定不同的适应性突变而导致群体分化(Mani & Clarke, 1990; Schluter 2009)。在突变主导的物种形成过程中,不同群体固定了不同的适应性变异,同时由于基因多效性和连锁不平衡作用产生了不同类型的生殖隔离。尽管在这两种机制中,自然选择作用都会促进适应相关的基因在各自群体中固定下来,但是群体间的分化方式却有着很大的不同。生态物种形成中,选择压力会促进群体间产生分化;而在突变主导的物种形成过程中,群体间分化是一个随机的过程(Schluter & Conte, 2009)。

生态物种形成的概念至少可以追溯到达尔文的物种起源理论,他认为物种形成的主要机制就是自然选择(Darwin, 1859)。随后, Walsh(1864, 1867)

提出当昆虫转变寄主并适应于新的寄主植物时,会形成新的物种,也支持了生态因子可以促进物种形成的观点。明确的生态物种形成假说的表述,一直到现代进化综合理论(modern evolutionary synthesis)时代才出现(Muller, 1942; Dobzhansky, 1951; Mayr, 1963),但那个时代相关的研究却很少。Bush(1969)对寄生于苹果和山楂的*Rhagoletis*属实蝇的物种形成研究是一个很好的例子。该研究尽管聚焦于同域物种形成(sympatric speciation),但无疑支持了差异适应(differential adaptation)能够产生新物种的观点。20世纪90年代,以Schluter为代表的一批学者,对物种形成过程中的生态学作用再次产生了兴趣(Schluter, 1996, 1998; Funk, 1998)。从这个阶段开始,生态物种形成这个术语逐渐开始得到广泛的应用。野外调查及分子实验等数据自此逐渐应用于生态物种形成研究当中。在过去的20年中,本领域所强调的主要科学问题是:适应于不同的生态环境能否以及如何促进或加速物种形成的过程(Rundle & Nosil, 2005)?

生态物种形成的一个关键因素就是生态学差异产生的歧化选择,这也是与其他方式的物种形成模式如随机遗传漂变(random genetic drift)、均一选择(uniform selection)、性选择(sexual selection)等的主要区别。需要注意的是,有些性选择导致的物种形成也属于生态物种形成的范畴,如由于不同的生态环境产生的性选择差异所造成的物种形成(Schluter, 2001)。生态物种形成可以有异域(allopatric speciation)、邻域(parapatric speciation)和同域的模式,但这些模式的关键之处都是基于生态差异产生的歧化选择。

2 生态物种形成的要素

生态物种形成具有3个要素:(1)歧化选择的来源;(2)生殖隔离的形式;(3)关联歧化选择与生殖隔离的遗传机制(Rundle & Nosil, 2005)。

2.1 歧化选择的来源

生态物种形成的动力来自于基于生态差异的歧化选择,因此一个关键的问题是:这种歧化选择的来源是什么?总结起来,歧化选择的来源主要有4个:(1)环境的差异是最明显的来源,如不同生物群体在海拔、温度、降水、土壤等方面的差异可以导致在不同的群体中自然选择产生不同的性状

(Schluter, 2000)。有时, 很小范围内环境的差异就会产生不同的选择压, 例如红树植物海桑属(*Sonneratia*)的物种分别适应于与海相连的河流的上下游或者下游的高低潮带(Zhou *et al.*, 2008)。除此之外, 群体之间一些生物因子的不同, 如取食昆虫或寄生真菌等也是歧化选择的来源; (2) 基于生态学的性选择会直接作用于涉及交配识别或产生择偶偏好的性状(Panhuis *et al.*, 2001); (3) 生态相互作用(ecological interaction), 如不同群体中存在的生态竞争关系(Schluter, 2000); (4) 强化选择(reinforcement selection)通常会与杂交过程相结合而起作用(Servedio & Noor, 2003)。尽管近年来在物种间的竞争驱动分化、物种内的竞争和性选择在生态物种形成中的作用等研究领域取得了一些进展, 但支持每一种选择来源能够产生生殖隔离的证据还十分缺乏。通常情况下, 这4种生态因素不是单独出现的, 它们的共同作用推动了物种形成过程。在这些生态因素的影响下, 物种间生殖隔离的程度和形式取决于物种产生何种适应性性状, 以及这些性状如何在遗传上与生殖隔离产生联系。总结起来, 生态物种形成具有两个特点, 一是以生态为基础的自然选择产生性状差异, 二是性状差异推动生殖隔离。

2.2 生殖隔离的形式

生殖隔离是指由于行为、生理、遗传等差异而阻止或减少物种间基因流的机制(Coyne & Orr, 2004)。生殖隔离是生态物种形成过程中必不可少且最为关键的一步。生殖隔离通常可以分为两类, 即合子前隔离与合子后隔离。其中, 一些以生态学为基础的隔离机制是生态物种形成所独有的。

2.2.1 合子前隔离

在生态物种形成过程中, 合子前隔离降低了来自不同群体的个体发生交配的几率, 主要包括迁移不适应(immigrant inviability)和择偶偏好(assortative mating)两种类型。所谓迁移不适应是指从其他群体迁移而来的个体不具有适应该群体生态环境的表型, 从而降低了其生存能力, 减少了其产生后代的机会(Nosil *et al.*, 2005)。这一机制直接来源于不同群体歧化选择产生的适应性性状差异, 被认为是生态物种形成所独有的。豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)是一种生长在豆科植物上的昆虫, 按照其宿主植物的不同可以分为11个品种。通过不同品种的宿主植

物迁移实验, 发现豌豆蚜在非最适宿主植物上的生长能力降低, 说明自然选择不利于迁移的豌豆蚜品系, 使品系间产生了生殖隔离(Via *et al.*, 2000; Pécoud *et al.*, 2010)。

择偶偏好也是生态物种形成中导致合子前隔离的一种机制。来自于不同群体的个体之间的吸引力降低, 甚至无法相互辨认, 从而降低了相互交配的几率(Kirkpatrick & Ryan, 1991; Coyne & Orr, 2004)。这种合子前隔离的方式是非常普遍的, 但是其生态学基础的确定也是最为困难的, 因为择偶偏好的发生涉及生物对性选择相关的性状进行信号识别。在植物中, 所谓择偶偏好往往与传粉者相关, 比如猴面花属的两个姐妹种*Mimulus lewisii*和*M. cardinalis*就是一个非常典型的例子。从表型上来看, 这两个种的花色不一样, 前者为粉色花, 而后者为红色花。研究者通过野外观察和传粉实验发现, *M. lewisii*通过蜜蜂传粉, 而*M. cardinalis*由蜂鸟传粉, 同时也证明了花色这一性状是导致传粉者差异的主要因素(Bradshaw & Schemske, 2003)。对于动物而言, 择偶偏好的发生往往是因为动物倾向于和体型相似、性状相同的个体交配。以两种蝴蝶为例, *Heliconius cydno*和*H. pachinus*之间的选择性交配可以归结为两者均倾向于与翅的颜色及斑块相同的个体发生交配(Jiggins *et al.*, 2001)。

2.2.2 合子后隔离

在适应不同的生态环境时, 群体间会发生分化, 而两个群体的杂交个体若在两个亲本群体的生境中均无法适应或交配繁殖的几率降低, 这种现象被认为是以生态学为基础的合子后隔离。在这种形式的隔离中, 杂交个体的表型和适应能力无法与其两个亲本的环境相匹配(Rundle & Whitlock, 2001; Schluter, 2001)。斑姬鹀(*Ficedula hypoleuca*)与白领姬鹀(*F. albicollis*)同属于鹀亚科, 是遗传上非常相近的两个姐妹种, 同时这两种鸟在分布上存在部分重叠, 并且能发现杂交个体。但是, 研究发现, 它们的杂交后代无法吸引任何一种亲本进行交配(Ellegren *et al.*, 2012; Nadachowska-Brzyska *et al.*, 2013)。更进一步的探究为这一合子后隔离机制提供了生理学和遗传学上的解释: 这两种鸟的雄性都通过叫声吸引异性, 而杂交个体的声带结构和发声均与两个亲本不同, 这就导致杂种雄性吸引雌鸟并交配的机会大大下降(Qvarnström *et al.*, 2006)。这种现

象在*Heliconius*属的不同蝴蝶种之间也有发生, 区别在于蝴蝶杂种是因为翅的颜色和斑块性状与两个亲本均有差异, 以致无法在择偶中吸引异性(Mavárez *et al.*, 2006)。

上述合子后隔离机制属于外源的合子后隔离。除此之外, 还存在内源的合子后隔离, 即由基因组的遗传不兼容(incompatibility)造成的合子后隔离(Coyne & Orr, 2004)。研究者很早就开始关注内源合子后隔离, 但研究主要集中在遗传基础及其进化的理论模型(Coyne & Orr, 2004; Wu & Ting, 2004)。在存在内源合子后隔离的群体间, 杂种个体因为具有杂交不相容的基因组成分, 导致适应能力降低, 从而产生生殖隔离。Dobzhansky-Muller不兼容模型(Dobzhansky-Muller incompatibility model)很好地阐释了这一隔离方式的遗传学基础, 即认为杂交个体内拥有的两套基因组成分之间存在冲突, 而这种冲突至少在两个不同基因之间发生(Coyne & Orr, 2004; Presgraves, 2010; Rieseberg & Blackman, 2010)。最新的研究用黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)为实验材料, 结果表明物种内的遗传不相容是广泛存在的(Corbett-Detig *et al.*, 2013)。尽管如此, 内源生殖隔离的作用并没有在现有生态物种形成研究中凸显出来, 其主要原因在于因为受到自然选择的作用, 遗传不兼容的基因并没有广泛地在两个物种或群体内固定下来。研究者发现猴面花(*Mimulus guttatus*)因为生态物种形成而产生了两个存在内源的合子后隔离的类群, 一种生活在铜矿富集的土地上, 而另一种却无法在铜矿地区存活。通过杂交实验得知, 猴面花两个群体的杂交后代不能存活(Macnar & Christie, 1983)。Wright等(2013)鉴定了产生遗传不兼容的基因和耐受铜矿环境的基因, 发现两者之间存在紧密的连锁效应。歧化选择使耐受铜矿环境的基因在适应铜矿地区的猴面花群体中快速固定下来, 同时搭便车效应(hitchhiking)使产生遗传不兼容的基因在该群体中也具有很高的频率。

2.3 关联歧化选择与生殖隔离的遗传机制

在生态物种形成的生态要素当中, 群体间受到歧化选择的不同表型与生殖隔离的产生之间的联系是研究者需要考虑的关键问题。这需要对产生适应性性状的基因与导致生殖隔离的基因关联起来, 探讨其内在关系(Kirkpatrick & Ravigné, 2002)。一般

认为, 这种建立在基因功能水平上的联系至少存在两种不同类型的机制。一种是所谓的基因多效性(pleiotropy), 即控制适应性表型与产生生殖隔离的是同一个基因。在植物中, 择偶偏好往往与花的颜色、开花时间等表型密切相关, 因此控制这些性状的基因往往会导致合子前隔离的产生。例如前面所说的*M. lewisii*和*M. cardinalis*, 当改变这两个种的关键花色控制基因*YUP*时, 其传粉者专一性就会失去, 即这两个种将能同时吸引蜜蜂和蜂鸟进行传粉(Schemske & Bradshaw, 1999; Bradshaw & Schemske, 2003)。在动物中, 如控制*H. cydno*和*H. pacheus*这两种蝴蝶之间产生翅的颜色及斑块差异的基因被命名为*wingless*, 而该基因同时也是导致这两个种发生选型交配的基因(Kronforst *et al.*, 2006)。

控制表型的基因与导致生殖隔离的基因产生联系的第二种方式则基于连锁不平衡效应, 也就是说它们是连锁的。相对于基因多效性而言, 连锁不平衡产生的联系较弱, 并且会被重组过程所打断(Kirkpatrick & Ravigné, 2002)。因此在生态物种形成的研究中, 由于研究方法等局限, 这种连锁效应产生的关联作用显然比基因多效性更难以探究。通过对斑姬鹀与白领姬鹀全基因组上控制分化和生殖隔离的区域进行研究, 发现产生两者表型分离的基因与导致生殖隔离的基因主要分布在性染色体上, 并且存在很强的连锁不平衡效应(Sætre & Sæther, 2010; Ellegren *et al.*, 2012)。

要完整地研究一个物种形成的过程, 需要对一个随机交配的群体从产生分化之前开始跟踪, 直到该群体分化为两个不可逆的物种为止。但事实上这几乎是不可能实现的。如果从基因组的角度看物种形成过程, 一般会倾向于认为物种形成是一个连续的过程。在两个群体分化的初始阶段, 基因组上会出现少量高度分化的区域; 而随着分化的进一步加深, 这些区域会逐渐扩大, 直到这两个群体成为不可逆的两个物种(Wu, 2010)。生态物种形成中出现的生殖隔离可以归结为3类: 一是合子前隔离, 包括生境适应隔离、表型差异和择偶偏好所导致的隔离; 二是外源的合子后隔离, 主要表现为杂交后代的生存能力和繁殖几率下降; 三是内源的合子后隔离, 这主要是由遗传不兼容导致的。如果将生态物种形成作为一个连续的过程, 那么首先产生的是以生态适应性差异为基础的歧化选择和性选择导致

的合子前隔离与外源的合子后隔离,而内源的合子后隔离在物种形成的后期才会出现(Presgraves, 2010; Seehausen *et al.*, 2014)。合子前隔离和外源的合子后隔离都依赖于物种与环境的相互作用,而内源的合子后隔离与各种生态因素之间则不存在直接的作用关系,这也是生态物种形成的一个重要特点,亦即由生态因素主导物种形成过程。从物种形成连续体(speciation continuum)的角度看,许多物种形成的例子均能在这个过程中找到各自所处的时期。

3 生态物种形成的遗传学和基因组学基础

哪些基因有助于生态物种形成?它们的效果有多大?是不是相同的基因多次导致独立的物种形成事件? Dobzhansky-Muller不相容性和加性遗传(additive genetic)效果相比,哪一种更普遍?是调节区还是编码区的变化更有可能导致物种形成?回答这些问题有助于澄清物种形成的过程。物种形成基因的筛选和鉴定无疑是整个生态物种形成研究的最终目的之一。但不是所有的影响生殖隔离的基因都在物种形成过程中发挥作用,发挥作用的是那些有助于群体之间生殖隔离进化的基因(Sun *et al.*, 2004)。Nosil和Schluter (2011)提出了鉴定物种形成基因的3个标准:(1)该基因对生殖隔离具有作用,一个显著的例子就是果蝇中的气味结合蛋白OBP57d和OBD57e,该蛋白影响味觉感知和寄主植物偏爱,很可能促进了黑腹果蝇和*D. sechellia*的生殖隔离(Matsuo *et al.*, 2007);(2)该基因的分化在物种形成完成前;(3)该基因的分化增加了总的生殖隔离。对于生态物种形成基因来说,该基因还必须受到歧化选择的作用。目前,很明确的生态物种形成基因的例子还很少,基因组学的工具有望鉴定出更多的生态物种形成基因。

在群体分化和物种形成过程中,遗传分化在一些区域积累,而基因流的作用则使其他的区域不产生分化。多种因素可以造成这种异质性的基因组分化,包括歧化选择(Via, 2001)或遗传漂变、异质性的突变率和染色体的结构等。以往的研究得出以下结论(Nosil *et al.*, 2009):(1)群体基因组研究往往可以检测到异常位点(outlier);(2)那些受选择的区域通常散布在整个基因组中;(3)它们通常在不同地点的群体对中显示出重复的分化;(4)它们有时与特定的

生态变量相关。

至少有两个机制可以产生广泛的基因组的分化:分化搭便车(divergence hitchhiking)效应和基因组搭便车(genome hitchhiking)效应。前者仅一个或少数特定的基因受到歧化选择的搭便车效应,而后者则涉及到基因组中很多区域。目前的基因组扫描研究支持基因组分化的“岛屿”的观点,即基因组上散布着高分化的区域(Emelianov *et al.*, 2004; Turner *et al.*, 2005; Nosil *et al.*, 2009),而支持基因组中广泛分化的证据很少。这有可能是因为只依赖于基因组扫描来检测选择具有一定的局限性,不可避免会造成只有分化最大的区域被鉴定为异常位点。因此,实验的数据和自然界基因流的信息对于检测基因组中广布的弱选择信号具有很关键的作用。

有关基因表达在生态物种形成中的作用研究相对较少,鉴定生态相关的表达基因有助于用基因组学的手段解决生态物种形成问题。生态物种形成需要新建立的群体能够在新的环境中持续存在,基因表达可以实现快速的表型变化而不需要长时间的等待期。很多研究发现了群体之间基因表达的不同,但这些不同不一定是可遗传的分化(Oleksiak *et al.*, 2002; Whitehead & Crawford, 2006)。已有不少例子证实了在产生适应性分化的群体中存在可遗传的表达差异(Derome *et al.*, 2008; Whiteley *et al.*, 2008; Bernatchez *et al.*, 2010)。在确定表达差异的基因组区域时,eQTL是一项被广泛使用的技术(Gilad *et al.*, 2008)。

4 生态物种形成的其他问题

4.1 平行进化

当相似的生态物种形成过程在不同的区域同时发生,而且这些区域之间的基因流对独立的物种形成过程不产生显著影响,这就是平行物种形成(parallel speciation) (Schluter & Nagel, 1995; Nosil *et al.*, 2002; Schluter & Conte, 2009)。一般认为相似的选择压力会导致物种产生相同的基因分化模式和相似的适应性性状,这种可重复的进化过程即平行进化的理论基础。一直以来,研究者针对进化过程的可重复性进行了大量的探究。三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)在生态物种形成的研究中受到了广泛的关注。它的分布极为广泛,分化为两种生态型,即海洋类型和河流类型,以及适应不同生

境的表型, 比如体型大小、背板多少等差异, 并且这两种类型之间出现了明显的合子前隔离和合子后隔离(Barrett *et al.*, 2008, 2009; Malek *et al.*, 2012)。经过对比多个区域内海洋与河流三刺鱼的基因组, 发现在高分化的基因组区域中有35.3%为不同地区所共有, 而其他的高分化区域则不是, 表明物种发生平行进化的遗传学基础中, 有一部分来自于共同祖先所带有的多态性位点(Rundle *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2012)。如果两种三刺鱼的祖先群体已经同时带有了适应海洋和淡水的基因型, 那么分化为两种类型的过程就只是不同群体分别固定不同基因型的过程。事实上, 研究者倾向于认为当发生平行的生态物种形成时, 至少在分化的早期阶段, 不同生境的群体发生的适应性进化依赖于共同祖先的多态性(McKinnon *et al.*, 2004)。

另一个例子来自于一种竹节虫(*Timema cristinae*)。其宿主植物分别为*Adenostoma fasciculatum*和*Ceanothus spinosus*, 根据宿主植物不同, 这种竹节虫可以分成两种生态型, 这两种生态型正处于平行物种形成的早期阶段。研究者利用群体基因组学的手段, 在4个不同地区的两种生态型中分别选取多个个体进行全基因组测序, 并通过筛选不同生态型之间以及不同分布地点之间基因组上的高分化区域, 发现竹节虫不同生态型间高分化的基因组区域大多并不是重复出现在不同地区, 但同时也发现有大量的区域为不同地区所共有, 而这些共有的高分化区域包含了很多控制关键表型的基因(Soria-Carrasco *et al.*, 2014)。

4.2 基因流与物种形成

基因流存在下的物种形成(speciation-with-gene-flow)一直是物种形成研究的热点内容。Wu (2001)提出了存在基因流的情况下物种形成发生的理论模型。杂交对物种形成的影响主要集中在异源多倍化和同倍化杂交导致的物种形成, 以及杂交带来的基因流和重组可能会减慢或逆转群体分化(Husband, 2000; Otto & Whitton, 2000; Ramsey & Schemske, 2002)。红树植物杯萼海桑(*Sonneratia alba*)在海南南部和北部的居群之间大多数基因上没有任何分化, 而在少数基因上却存在强烈的分化, 也支持在强基因流的情况下自然选择仍然可以促进群体之间的分化, 进而有可能导致物种形成的观点(Zhou *et al.*, 2011)。但是, 最新的物种形成研究

也提出了基因流的存在也可能会促进群体的分化过程(Seehausen *et al.*, 2014)。很多研究指出基因流会使得适应性基因发生转移, 并在基因组上重新组合, 促进新物种的形成(Seehausen, 2004)。通过对两种达尔文雀长达30年的观察, 研究者发现为了适应食物类型的变化, 粗喙与尖喙达尔文雀之间存在适应性基因的交流(Grant & Grant, 2002)。随着所有达尔文雀物种的全基因组被测序, 研究者从全基因组上检测到不同类群之间存在基因流, 并为适应性基因交流促进类群间分化提供了全新的视角(Lamichhane *et al.*, 2015)。

除此之外, 对基因流促进两个群体分化的研究, 现有的结果还比较缺乏, 以下仅对其理论基础作一介绍。两个分化群体的内源合子后隔离是一个不受生态为基础的歧化选择影响的过程, 这是一个比较缓慢的过程, 而生态物种形成往往在一个比较短的时间尺度上发生, 这种时间尺度的不协调可以用耦合理论(coupling hypothesis)来解释。耦合理论假设物种内存在不同的生殖隔离形式, 并且在基因流持续作用下, 通过渐变群(cline)发生动态移动。渐变群指的是带有生殖隔离基因的两个类群分界的区域。如果不同的渐变群在空间上发生耦合, 那么耦合渐变群的两侧群体间分化将会加剧。一般来说, 这种耦合来源于3个方面: (1)控制不同生殖隔离形式的基因之间重组作用减弱; (2)对耦合的生殖隔离形式的选择作用加强; (3)物理障碍阻止渐变群移动(Abbott *et al.*, 2013)。基于这一理论, 基因流的存在使得渐变群不断移动, 为不同的生殖隔离形式提供发生耦合的机会, 从而推动物种形成的过程。生态物种形成中, 歧化选择产生的合子前生殖隔离基因与物种内已经存在的内源性不兼容基因在生态过渡区(tension zone)发生耦合, 并促进两个群体间的分化, 这也是很多生殖隔离基因可以追溯到物种分离之前的原因(Colosimo *et al.*, 2005; Wood *et al.*, 2008)。

基因流的存在还会产生强化选择。即如果存在合子后隔离的群体之间发生杂交, 那么其后代的生存和繁殖能力低下, 会进一步强化这两个群体间的生殖隔离, 从而使得这两个群体的分化程度加强(Hopkins & Rausher, 2011, 2012)。如前所述, 斑姬鹀与白领姬鹀之间存在合子后隔离, 并且在它们的分布重叠区域能发现强化选择的证据。在重叠区域分

布的雄性斑姬鹁背部毛色从暗黑色变为亮棕色,而雄性白领姬鹁颈部白色环带则更宽,这种改变被认为是为了降低两种姬鹁发生杂交的几率(Sætre & Sæther, 2010)。另一项关于小家鼠两个亚种 *Mus musculus musculus* 和 *M. musculus domesticus* 的研究也发现了这种择偶偏好性状的地理差异,其结果显示分布重叠区域的两个亚种之间交配信号传递更加困难(Bimová *et al.*, 2011)。对耦合理论和强化选择的研究主要集中在理论研究和特定性状观察的水平上,而基于全基因组的发现还有待进一步研究。

5 生态物种形成的检验途径和研究方法

生态物种形成假说具有一些可以检验的预测,通过检验这些预测,可以将生态物种形成与其他形式的物种形成机制区分开来。Nosil (2012)提出了5种检验方法:(1)比较途径,即比较多对分类群之间生态分化的水平与生殖隔离水平的相关性,检验是否符合生态物种形成所预测的正相关关系;(2)基于性状的途径,也就是检验经过歧化选择的性状是否影响生殖隔离;(3)基于适合度的途径,检验群体间是否产生了迁移不适应和杂种生活力降低;(4)基因流途径,检验当群体间的适应性分化增加时基因流是否减少;(5)系统发育的途径,可以应用于没有基因流的类群中,检验系统发育树上的分支事件(即物种形成事件)是否与栖息环境的转变相对应。

在对生态物种形成机制进行研究的过程中,用到的方法主要可以归结为两种,即由下至上和由上至下的方式(Schluter, 2009)。所谓由下至上的方式是从两个相近物种的基因组数据中筛选高分化的区域,而后从这些区域出发去鉴别和检验控制适应性表型和产生生殖隔离的基因;而由上至下的方式则相反,即通过基于表型的观察和实验判断造成差异的表型和生殖隔离的方式,而后利用QTL性状定位等遗传学方法找到候选基因。统观这两种方法,前者的难点在于如何在大量的高分化区域中挑选出与物种形成相关的基因;而后者进行性状定位的过程很困难。

第二代测序技术的发展给生态物种形成的研究带来了新的机遇,基因组学工具将有望鉴定出更多的生态物种形成基因。基于全基因组的研究大多是基于由下至上的方式进行的。例如,在研究冈比

亚按蚊(*Anopheles gambiae*)的M型和S型的分化时,研究人员在全基因组范围内找到436个高分化基因,并认为这些基因有可能与物种分化相关(Lawniczak *et al.*, 2010)。相似的研究策略也被用于前面提到过的斑姬鹁与白领姬鹁以及三刺鱼的生态物种形成研究中(Ellegren *et al.*, 2012; Jones *et al.*, 2012)。然而这种研究策略的难度很大,如何从数百个候选基因中找到与物种形成相关的基因,是一个非常棘手的问题。除此之外,基因组上高分化区域也会受到独特群体历史的影响,其中就包括其他群体的基因流,这会造成很多假阳性的高分化区域(Bierne *et al.*, 2011)。

6 展望

生态物种形成假定以生态为基础的歧化选择和生殖隔离之间存在直接的联系。虽然这方面的研究已经取得了很多成果,但是距离完整揭示生态物种形成的机制还有很长的路。首先,对表型的精确描述十分必要,因为这是自然选择的直接作用对象。过去的研究往往只关注一些明显的质量性状,而对更多的可能与适应紧密联系的数量型性状则关注甚少。另外,尽管一些形态学性状表面看起来与适应相关,但往往缺乏实验的支持。开展实验室条件下生态因子可控的实验,有助于确定到底哪些性状受到选择的影响。

借助第二代测序技术,我们可以获得非模式生物的全基因组序列,但是用短序列进行拼接得到的基因组数据会直接影响到对高分化区域的推断,并且会缺失大量的遗传连锁信息。此外,以前的研究多数都关注基因的功能,而忽略了染色体重排在表型分化中扮演的角色和重要性。例如,苹果实蝇和山楂实蝇(同属于 *Rhagoletis pomonella*)的滞育时间不同,因为两者的寄主植物果实成熟的时间存在差异,而经研究发现导致这种滞育时间差异的遗传基础正是基因组上的倒位变异(conversion) (Feder *et al.*, 2003)。

除了上述之外,还有两个重要方面存在扩展的必要。其一是研究物种的全面性。因为现在的生态物种形成研究中,研究者往往倾向于选择那些已经产生一定程度表型分化和生殖隔离的类群,这可能会造成对连续性物种形成过程的认识上出现偏差。因此,以后的研究可以通过扩大研究类群的范围来

校正这一偏差, 包括那些没有明显分化、隔离或者杂交发生的群体。其二是解释各种类型生殖隔离的形成机制以及这些隔离机制之间是如何相互影响的。虽然理论上基因流可能促进不同的生殖隔离的相互影响, 但是这个过程的具体机制仍然需要进一步的实验证据。

参考文献

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Dieckmann U, Eroukmanoff F, Grill A, Cahan SH, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Marczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Möst M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfennig K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura JM, Väinölä R, Wolf JBW, Zinner D (2013) Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 229–246.
- Arias CF, Rosales C, Salazar C, Castan J, Bermingham E, Linares M, Mcmillan WO (2012) Sharp genetic discontinuity across a unimodal *Heliconius* hybrid zone. *Molecular Ecology*, **21**, 5778–5794.
- Barrett RDH, Rogers SM, Schluter D (2008) Natural selection on a major armor gene in threespine stickleback. *Science*, **322**, 255–257.
- Barrett RDH, Rogers SM, Schluter D (2009) Environment specific pleiotropy facilitates divergence at the ectodysplasin locus in threespine stickleback. *Evolution*, **63**, 2831–2837.
- Bernatchez L, Renaut S, Whiteley AR, Derome N, Landry L, Lu G, Nolte AW, Østbye K, Rogers SM, St-Cyr J (2010) On the origin of species: insights from the ecological genomics of whitefish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 1783–1800.
- Bierne N, Welch J, Loire E, Bonhomme F, David P (2011) The coupling hypothesis: why genome scans may fail to map local adaptation genes. *Molecular Ecology*, **20**, 2044–2072.
- Bímová BV, Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Dufková P, Laukaitis CM, Karn RC, Luzynski K, Tucker PK, Piálek J (2011) Reinforcement selection acting on the European house mouse hybrid zone. *Molecular Ecology*, **20**, 2403–2424.
- Bradshaw HD, Schemske DW (2003) Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkey-flowers. *Nature*, **426**, 176–178.
- Bush GL (1969) Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution*, **23**, 237–251.
- Colosimo PF, Hosemann KE, Balabhadra S, Villarreal GJ, Dickson M, Grimwood J, Schmutz J, Myers RM, Schluter D, Kingsley DM (2005) Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles. *Science*, **307**, 1928–1933.
- Corbett-Detig RB, Zhou J, Clark AG, Hartl DL, Ayroles JF (2013) Genetic incompatibilities are widespread within species. *Nature*, **504**, 135–137.
- Coyne JA, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Darwin C (1859) *The Origin of Species*, 6th edn. John Murray, London.
- Derome N, Bougas B, Rogers SM, Whiteley AR, Labbe A, Laroche J, Bernatchez L (2008) Pervasive sex-linked effects on transcription regulation as revealed by expression quantitative trait loci mapping in lake whitefish species pairs (*Coregonus* sp., Salmonidae). *Genetics*, **179**, 1903–1917.
- Dobzhansky TG (1951) *Genetics and the Origin of Species*, 3rd edn. Columbia University Press, New York.
- Ellegren H, Smeds L, Burri R, Whiteley AR, Labbe A, Laroche J, Bernatchez L (2012) The genomic landscape of species divergence in *Ficedula* flycatchers. *Nature*, **491**, 756–760.
- Emelianov I, Marec F, Mallet J (2004) Genomic evidence for divergence with gene flow in host races of the larch budmoth. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 97–105.
- Feder JL, Roethele JB, Filchak K, Niedbalski J, Romero-Severson J (2003) Evidence for inversion polymorphism related to sympatric host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*. *Genetics*, **163**, 939–953.
- Funk DJ (1998) Isolating a role for selection in speciation: host adaptation and sexual isolation in *Neochlamisus hebbianae* leaf beetles. *Evolution*, **52**, 1744–1759.
- Gilad Y, Rifkin SA, Pritchard JK (2008) Revealing the architecture of gene regulation: the promise of eQTL studies. *Trends in Genetics*, **24**, 408–415.
- Grant PR, Grant BR (2002) Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science*, **296**, 707–711.
- Hopkins R, Rausher MD (2011) Identification of two genes causing reinforcement in the Texas wildflower *Phlox drummondii*. *Nature*, **469**, 411–414.
- Hopkins R, Rausher MD (2012) Pollinator-mediated selection on flower color allele drives reinforcement. *Science*, **335**, 1090–1092.
- Husband BC (2000) Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 217–223.
- Jiggins CD, Naisbit RE, Coe RL, Mallet J (2001) Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, **411**, 302–305.
- Jones FC, Grabherr MG, Chan YF, Russell P, Mauceli E, Johnson J, Swofford R, Pirun M, Zody MC, White S, Birney E, Searle S, Schmutz J, Grimwood J, Dickson MC, Myers RM, Miller CT, Summers BR, Knecht AK, Brady SD, Zhang H, Pollen AA, Howes T, Amemiya C, Broad Institute Genome Sequencing Platform, Whole Genome Assembly Team, Lander ES, Palma FD, Lindblad-Toh K, Kingsley DM (2012) The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks. *Nature*, **484**, 55–61.
- Kirkpatrick M, Ryan MJ (1991) The evolution of mating pref-

- erences and the paradox of the lek. *Nature*, **350**, 33–38.
- Kirkpatrick M, Ravigné V (2002) Speciation by natural and sexual selection: models and experiments. *The American Naturalist*, **159**, S22–S35.
- Kronforst MR, Young LG, Kapan DD, McNeely C, O'Neill RJ, Gilbert LE (2006) Linkage of butterfly mate preference and wing color preference cue at the genomic location of *wingless*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 6575–6580.
- Lawniczak MKN, Emrich SJ, Holloway AK, Regier AP, Olson M, White B, Redmond S, Fulton L, Appelbaum E, Godfrey J, Farmer C, Chinwalla A, Yang SP, Minx P, Nelson J, Kyung K, Walenz BP, Garcia-Hernandez E, Aguiar M, Viswanathan LD, Rogers YH, Strausberg RL, Saski CA, Lawson D, Collins FH, Kafatos FC, Christophides GK, Clifton SW, Kirkness EF, Besansky NJ (2010) Widespread divergence between incipient *Anopheles gambiae* species revealed by whole genome sequences. *Science*, **330**, 512–514.
- Lamichhaney S, Berglund J, Almén MS, Maqbool K, Grabherr M, Martinez-Barrio A, Promerová M, Rubin CJ, Wang C, Zamani N, Grant BR, Grant PR, Webster MT, Andersson L (2015) Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature*, **518**, 371–375.
- Macnar MR, Christie P (1983) Reproductive isolation as a pleiotropic effect of copper tolerance in *Mimulus guttatus*? *Heredity*, **50**, 295–302.
- Malek TB, Boughman JW, Dworkin I, Lexer C (2012) Admixture mapping of male nuptial colour and body shape in a recently formed hybrid population of threespine stickleback. *Molecular Ecology*, **21**, 5265–5279.
- Mani GS, Clarke BC (1990) Mutational order: a major stochastic process in evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **240**, 29–37.
- Matsuo T, Sugaya S, Yasukawa J, Aigaki T, Fuyama Y (2007) Odorant-binding proteins OBP57d and OBP57e affect taste perception and host-plant preference in *Drosophila sechellia*. *PLoS Biology*, **5**, e118.
- Mavárez J, Salazar CA, Bermingham E, Salcedo C, Jiggins CD, Linares M (2006) Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature*, **441**, 868–871.
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- McKinnon JS, Mori S, Blackman BK, David L, Kingsley DM, Jamieson L, Chou J, Schluter D (2004) Evidence for ecology's role in speciation. *Nature*, **429**, 294–298.
- Muller HJ (1942) Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biological Symposia*, **6**, 71–125.
- Nadachowska-Brzyska K, Burri R, Olason PI, Kawakami T, Smeds L, Ellegren H (2013) Demographic divergence history of pied flycatcher and collared flycatcher inferred from whole-genome re-sequencing data. *PLoS Genetics*, **9**, e1003942.
- Nosil P, Crespi BJ, Sandoval CP (2002) Host-plant adaptation drives the parallel evolution of reproductive isolation. *Nature*, **417**, 440–443.
- Nosil P, Harmon LJ, Seehausen O (2009) Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 145–156.
- Nosil P, Schluter D (2011) The genes underlying the process of speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 160–167.
- Nosil P, Vines TH, Funk DJ (2005) Perspective: reproductive isolation caused by natural selection against immigrants from divergent habitats. *Evolution*, **59**, 705–719.
- Oleksiak MF, Churchill GA, Crawford DL (2002) Variation in gene expression within and among natural populations. *Nature Genetics*, **32**, 261–266.
- Otto SP, Whitton J (2000) Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, **34**, 401–437.
- Panhuis TM, Butlin R, Zuk M, Tregenza T (2001) Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 364–371.
- Peccoud J, Simon J (2010) The pea aphid complex as a model of ecological speciation. *Ecological Entomology*, **35**, 119–130.
- Presgraves DC (2010) Speciation genetics: search for the missing snowball. *Current Biology*, **20**, R1073–R1074.
- Qvarnström A, Haavie J, Sæther SA, Eriksson D, Pärt T (2006) Song similarity predicts hybridization in flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1202–1209.
- Ramsey J, Schemske DW (2002) Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 589–639.
- Rieseberg LH, Blackman BK (2010) Speciation genes in plants. *Annals of Botany*, **106**, 439–455.
- Rundle HD, Nagel L, Boughman JW, Schluter D (2000) Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. *Science*, **14**, 306–308.
- Rundle HD, Whitlock MC (2001) A genetic interpretation of ecologically dependent isolation. *Evolution*, **55**, 198–201.
- Rundle HD, Nosil P (2005) Ecological speciation. *Ecology Letters*, **8**, 336–352.
- Sætre GP, Sæther SA (2010) Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers. *Molecular Ecology*, **19**, 1091–1106.
- Schemske DW, Bradshaw HD (1999) Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**, 11910–11915.
- Schluter D, Nagel LM (1995) Parallel speciation by natural selection. *The American Naturalist*, **146**, 292–301.
- Schluter D (1996) Ecological speciation in postglacial fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **351**, 804–814.
- Schluter D (1998) Ecological causes of speciation. In: *Species and Speciation*, pp. 114–129. Oxford University Press, New York.
- Schluter D (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Schluter D (2001) Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 372–380.
- Schluter D (2009) Evidence for ecological speciation and its

- alternative. *Science*, **323**, 737–741.
- Schluter D, Conte GL (2009) Genetics and ecological speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 9955–9962.
- Seehausen O (2004) Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 198–207.
- Seehausen O, Butlin RK, Keller I, Wagner CE, Boughman JW, Hohenlohe PA, Peichel CL, Saetre GP (2014) Genomics and the origin of species. *Nature Reviews Genetics*, **15**, 176–192.
- Servedio MR, Noor MAF (2003) The role of reinforcement in speciation: theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 339–364.
- Soria-Carrasco V, Gompert Z, Comeault AA, Farkas TE, Parchman L, Johnston JS, Buerkle CA, Feder JL, Bast J, Schwander T, Egan SP, Crespi BJ, Nosil P (2014) Stick insect genomes reveal natural selection's role in parallel speciation. *Science*, **344**, 738–742.
- Sun S, Ting CT, Wu CI (2004) The normal function of a speciation gene, *Odysseus*, and its hybrid sterility effect. *Science*, **305**, 81–83.
- Templeton AR (1980) The theory of speciation via the founder principle. *Genetics*, **94**, 1011–1038.
- Turner MG (2005) Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 319–344.
- Via S (2001) Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 381–390.
- Via S, Bouck AC, Skillman S (2000) Reproductive isolation between divergent races of pea aphids on two hosts. II. Selection against migrants and hybrids in the parental environments. *Evolution*, **54**, 1626–1637.
- Walsh BD (1864) On phytophagic varieties and phytophagous species. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, **3**, 403–430.
- Walsh BD (1867) The apple worm and the apple maggot. *Journal of Horticulture*, **2**, 338–343.
- Whitehead A, Crawford DL (2006) Neutral and adaptive variation in gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 5425–5430.
- Whiteley AR, Derome N, Rogers SM, St-Cyr J, Laroche J, Labbe A, Nolte A, Renaut S, Jeukens J, Bernatchez L (2008) The phenomics and expression quantitative trait locus mapping of brain transcriptomes regulating adaptive divergence in lake whitefish species pairs (*Coregonus* sp.). *Genetics*, **180**, 147–164.
- Wood HM, Grahame JW, Humphray S, Rogers J, Butlin RK (2008) Sequence differentiation in regions identified by a genome scan for local adaptation. *Molecular Ecology*, **17**, 3123–3135.
- Wright KM, Lloyd D, Lowry DB, Macnair MR, Willis JH (2013) Indirect evolution of hybrid lethality due to linkage with selected locus in *Mimulus guttatus*. *PLoS Biology*, **11**, e1001497.
- Wu CI (2001) The genic view of the process of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 851–865.
- Wu CI, Ting CT (2004) Genes and speciation. *Nature Reviews Genetics*, **5**, 114–122.
- Zhou R, Gong X, Boufford D, Wu CI, Shi S (2008) Testing a hypothesis on unidirectional hybridization in plants: observations on *Sonneratia*, *Bruguiera* and *Ligularia*. *BMC Evolutionary Biology*, **8**, 149.
- Zhou R, Ling S, Zhao W, Osada N, Chen S, Zhang M, He Z, Bao H, Zhong C, Zhang B, Lu X, Turissini D, Duke NC, Lu J, Shi S, Wu CI (2011) Population genetics in non-model organisms. II. Natural selection in marginal habitats revealed by deep sequencing on dual platforms. *Molecular Biology and Evolution*, **28**, 2833–2842.

(责任编辑: 孔宏智 责任编辑: 时意专)