

# 基因流存在条件下的物种形成研究述评: 生殖隔离机制进化

李忠虎<sup>1,2\*</sup> 刘占林<sup>2</sup> 王玛丽<sup>2</sup> 钱增强<sup>3</sup> 赵 鹏<sup>2</sup> 祝 娟<sup>2</sup> 杨一欣<sup>2</sup>  
阎晓昊<sup>2</sup> 李银军<sup>2</sup> 赵桂仿<sup>2\*</sup>

1 (新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室, 新疆阿拉尔 843300)

2 (西北大学生命科学学院西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 西安 710069)

3 (陕西师范大学生命科学院, 西安 710119)

**摘要:** 物种形成过程是生物多样性形成的基础, 长期以来一直是进化生物学的中心议题之一。传统的异域物种形成理论认为, 地理隔离是物种分化的主要决定因子, 物种形成只有在种群之间存在地理隔离的情况下才能发生。近年来, 随着种群基因组学的发展和溯祖理论分析方法的完善, 种群间存在基因流情况下的物种形成成为进化生物学领域新的研究焦点。物种形成过程中是否有基因流的发生? 基因流如何影响物种的形成与分化? 基因流存在条件下物种形成的生殖隔离机制是什么? 根据已发表的相关文献资料, 作者综述了当前物种形成研究中基因流的时间和空间分布模式、基因流对物种分化的影响以及生殖隔离机制形成等问题, 指出基因流存在条件下的物种形成可能是自然界普遍发生的一种模式。

**关键词:** 基因流, 物种形成, 生殖隔离, 自然选择, 分化选择

## A review on studies of speciation in the presence of gene flow: evolution of reproductive isolation

Zhonghu Li<sup>1,2\*</sup>, Zhanlin Liu<sup>2</sup>, Mali Wang<sup>2</sup>, Zengqiang Qian<sup>3</sup>, Peng Zhao<sup>2</sup>, Juan Zhu<sup>2</sup>, Yixin Yang<sup>2</sup>, Xiaohao Yan<sup>2</sup>, Yinjun Li<sup>2</sup>, Guifang Zhao<sup>2\*</sup>

1 Key Laboratory of Protection and Utilization of Biological Resources in Tarim Basin, Xinjiang Production & Construction Corps, Alaer, Xinjiang 843300

2 Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069

3 College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119

**Abstract:** Speciation has long been a core issue in evolutionary biology and is of fundamental importance to the formation of biodiversity. The traditional view of allopatric speciation holds that geographic isolation is a major driver of speciation and that species divergence only occurs in circumstances where there is geographic isolation between populations. In recent years, with the development of population genomics and the advance of coalescent-based analytical methods, speciation with gene flow has become a topic of major interest in the field of evolutionary biology research. Does gene flow occur during the process of speciation? How does it affect species divergence? What are the reproductive isolation underlying the speciation in the presence of gene flow? All these questions are foci of attention in current speciation research. In this paper, we review the distribution patterns of temporal and spatial gene flow, and elucidate the effects of gene flow on speciation and the evolution of reproductive isolation. We conclude that speciation with gene flow could be common in nature.

收稿日期: 2013-06-22; 接受日期: 2014-01-22

基金项目: 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室开放课题(BRYB1304)、国家自然科学基金项目(41101058)、陕西省教育厅科研计划项目(2013JK0713)、高等学校博士学科点专项科研基金项目(20126101120021)、西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室基金项目(13JS094)、西北大学优秀青年学术骨干项目(PR12146)和西北大学自然科学基金项目(12NW18)

\* 共同通讯作者 Co-Author for correspondence. E-mail: lizhonghu@nwu.edu.cn; gzfzhao@nwu.edu.cn

**Key words:** gene flow, speciation, reproductive isolation, natural selection, divergent selection

自达尔文时代以来,物种形成过程一直是进化生物学领域的核心研究课题之一(Darwin, 1859)。然而,什么是物种?什么是物种形成?物种形成的主要进化驱动因素是什么?物种形成过程中是否有基因流的发生?在进化生物学高度发展的今天,这些问题仍然充满争议。对于物种,目前学者们普遍接受的是“生物学物种”概念,认为“物种是一群可以相互进行自由交配的自然集群,并且这些集群和自然界其他的物种/集群之间存在着生殖上的隔离”(Mayr, 1942, 1970)。随着生物学的发展,尽管物种的这一概念逐渐得到了不同领域生物学家的广泛认同,但对物种形成过程本质的争论从来没有停止。

基因流指的是遗传物质在种间和种内种群间的传递和交换,包括基因/个体的运动、花粉和种子介导的基因流,以及植物无性繁殖器官等介导的基因流(Slatkin, 1987)。由地理隔离和遗传漂变介导的异域物种形成(allopatric speciation)理论认为,种群之间的基因流可以被地理隔离所阻断,经过自然选择、突变和环境因素等的共同作用,隔离形成的不同小种群逐渐适应于不同的生态环境,逐步形成不同的生态型或地理宗(geographic race),随着时间的推移,这些生态型或地理宗之间的性状逐渐发生分化,最终产生了生殖隔离,并导致了新物种的形成(Mayr, 1942; Coyne & Orr, 2004; Shafer & Wolf, 2013)。近年来,随着高通量测序技术的进步带动的种群基因组学的发展和溯祖理论(coalescent theory)分析方法的完善,非完全地理隔离条件下的物种形成研究成为了进化生物学领域新的焦点(Bolnick & Fitzpatrick, 2007)。大部分学者认为,种群间没有完全的地理隔离或空间隔离,种群间存在一定程度基因流条件下的物种形成可能是自然界普遍发生的一种模式(Nosil, 2008; Smadja & Butlin, 2011; Strasburg & Rieseberg, 2011; Shafer & Wolf, 2013; Flaxman *et al.*, 2013)。

那么,基因流如何影响物种的形成与分化?基因流存在条件下物种形成的生殖隔离进化机制又是什么?本文综述了近年来的相关研究,阐述了基因流存在条件下的物种形成模式,物种形成过程中

基因流的时间和空间分布,基因流对种群遗传结构、分化和物种形成的影响及生殖隔离机制进化等问题,以期加深对物种形成本质的全面认识。

## 1 基因流存在条件下的物种形成模式

传统的异域物种形成理论认为,物种分化只有在种群之间存在明显地理隔离的情况下才能发生。一般来说,祖先种群由于受某些地质或气候因素的影响,形成了地理上相互隔离、相互分割的若干小种群,这些被隔离的种群间不存在连续的基因流,逐渐导致遗传趋异的发生,最终分化产生了不同的物种(Coyne & Orr, 2004)。例如, Lee和Lin(2012)对分布在东亚热带和亚热带地区近缘昆虫物种的研究表明,在4个幽螳属(*Euphaea*)物种中,东南亚大陆分布的*E. decorata*和海南岛分布的*E. ornata*分化过程中没有基因流的发生,符合传统的异域物种形成模式,推测这两个物种的分化可能是由于海平面上升导致的地理隔离所致。

然而,对于一些岛屿分布的物种的研究表明,不同岛屿之间物种分化的过程中也可能会发生不同程度的基因流,暗示地理隔离在物种形成过程中可能只起到阻止或减弱基因流的作用。同样, Lee和Lin(2012)的研究发现,分布在台湾岛上的*E. formosa*和分布在日本八重山群岛上的*E. yayeyamana*分化过程中就存在着双向的、明显不对称的基因流;又如, Li等(2010)对分布在中国大陆的画眉(*Leucodioptron canorum canorum*)和分布在台湾岛上的台湾画眉(*L. taewanus*)进行研究,发现二者分化之后也存在着明显的、双向的基因流。这些结果表明,不同生态环境条件下的自然选择(natural selection)和性选择(sexual selection)可能是这种基因流存在条件下物种分化的主要驱动因素。

基因流存在条件下的物种形成模式包括以下几类:

(1)分化/分裂选择(disruptive/divergent selection)介导的适应性物种形成(Gavrilets, 2004; Flaxman *et al.*, 2013)。该模式认为,种群由于在空间和时间上的异质性分化减弱了它们之间的基因流;同时,一些受正选择作用(positive selection)或者与正

选择作用位点相连锁的基因位点在不同的种群中发生了快速分化,使种群产生了对异质性环境的局域适应(local adaptation),最终导致生殖隔离机制形成。一般来说,异质性生境和气候变化产生的分化选择压力是适应性物种形成的主要驱动因素(Elias *et al.*, 2012)。

(2)由自然选择或性选择介导的生态物种形成(Shafer & Wolf, 2013)。该物种形成模式一般包括3个条件:不同生态环境条件下的分化选择压力、生殖隔离机制形成和联系两者之间的遗传进化机制。一般来说,历史上的地质环境变迁和气候波动,会逐渐导致产生不同的地理小环境,这些小环境又会使种群产生生态位上的分异,进而导致性选择或分化选择的进化,使得祖先种群个体产生表型分异(phenotypic diversification),随之产生物种分化。

生态物种形成与其他基因流介导的瞬时物种形成模式主要区别在于生殖隔离机制的进化模式不同(Smadja & Butlin, 2011)。后者主要是指多倍化、杂交、遗传漂变、奠基者事件和种群瓶颈效应等介导的物种形成模式。多倍化物种形成主要是由于基因组加倍形成了多倍体,一些基因组染色体重排和DNA水平的改变导致多倍体与二倍体亲本物种基因流的中断;杂交物种形成的隔离机制也涉及到基因组染色体重排和结构的改变,但主要是由于生态选择或杂交后代同亲本物种之间生态位上的差异导致基因流的中断,进而产生新物种;而遗传漂变、奠基者事件和种群瓶颈效应介导的物种形成理论认为,受到过去气候波动的影响,不同种群产生的等位基因或位点变异被随机固定,随着时间的推移,遗传趋异逐渐形成。此外,大量的实验验证,生态物种形成在自然界可能普遍发生,其生殖隔离机制的形成是种群对于不同生态环境适应性进化的副产物(Rice & Hostert, 1993; Shafer & Wolf, 2013)。

(3)种群间存在部分基因流条件下的同域(或邻域)物种形成。这种物种分化模式与传统的异域物种形成的观点相对,主要强调分化过程中地理隔离尺度的差异(Bolnick & Fitzpatrick, 2007)。该模式认为,物种分化在没有完全地理隔离的情况下也可以发生,主要是因为虽然相邻种群的个别基因或位点存在基因流,自然选择导致不同的亚种群分别固定不同的基因或位点区域,当它们适应各自的环境条件时,生殖隔离机制逐渐形成(Shafer & Wolf, 2013)。

一个经典的例子来自于边缘性物种形成(peripatric speciation)模式:有些物种的自然地理分布范围很广,但扩散能力(如种子和花粉介导的基因流的传播距离)较弱,位于物种分布区边缘地带的一些种群由于栖息地生态环境的差别而导致基因流的中断,逐渐建立起自己独特的基因库,并形成生殖隔离,最终导致了新物种的产生(Sobel *et al.*, 2009)。

(4)通过性状强化选择(reinforcement)介导的物种形成模式(Bolnick & Fitzpatrick, 2007)。主要是指由于受地质或气候环境变迁等因素的影响,已经产生明显分化(包括外部形态和内部遗传特征分化)的种群再次相遇或接触而进行交配后,产生的杂交后代个体对于不同生态环境的相对适合度较低时,强化选择作用将会加速同域或邻域分布的物种/种群间与生殖隔离相关的性状的进化,导致完全生殖隔离的形成(Servedio, 2009)。性状强化选择一般表现在近缘物种之间的性状替换(character displacement)上,即两个或多个近缘物种的种群在异域分布条件下常常表现出相似甚至很难区分的外部形态特征,而在同域分布条件下自然选择反而可能减弱了种群之间的竞争,促使种群间一些与生殖相关的性状(包括外部形态和内部遗传特征性状)产生分化(Brown & Wilson, 1956)。由于同域/邻域和异域环境下分布的自然种群通常受到不同的环境选择压力,故这些种群间与资源利用或生殖相关的性状通常也都会发生分化(Servedio *et al.*, 2011)。另外,两个物种在重叠或相邻分布的区域环境下的分化程度,要远远大于异域环境下的分化程度(Servedio *et al.*, 2009; Matute, 2012)。

## 2 基因流的时空分布检测

重建物种形成与分化的历史过程,对于深刻理解种群对于所处生态环境的适应及最终的新物种形成非常重要(Coyne & Orr, 2004)。多样化的自然选择能够驱使不同地理种群产生生态分化,最终通过生殖隔离的进化导致生态物种形成或同域/邻域物种形成(Schluter, 2009; Shafer & Wolf, 2013)。同时,种群之间发生的基因流对物种分化也有着重要影响。一般来说,当种群之间存在着有限的基因流或强烈的自然选择足以克服种群之间基因流对种群分化的稀释作用时,物种分化就会发生(Hey, 2006; Nosil, 2008)。由此可见,准确描述物种分化过程中

基因流的大小及时空分布模式, 对于深刻理解物种形成的本质至关重要。

近年来, 随着种群基因组学的发展和基于溯祖理论的分化种群遗传学(divergence population genetics)统计分析方法的完善, 物种分化过程中基因流的时空分布模式的检测研究得到了空前的发展, 不断有研究成果在*Science*, *Nature*, *PNAS*, *Molecular Biology and Evolution*和*Evolution*等国际顶尖学术期刊发表(Nielsen & Wakeley, 2001; McKinnon *et al.*, 2004; Becquet & Przeworski, 2007; Yang, 2010; Strasburg & Rieseberg, 2011)。

分化种群遗传学的统计方法主要是对物种形成过程中基因流发生的时间和空间分布参数的后验概率进行检验(Hey, 2010a; Yang & Rannala, 2010), 以判断物种分化的具体过程。该理论认为: (1)如果基因流发生的时间主要存在于物种分化的起始阶段, 据此构建的基因树上的空间迁移事件应主要出现在系统发育分支的基部, 物种形成符合异域分化模式; (2)如若不同物种/种群之间发生了明显的近期的基因交流, 而物种之间的起始分化时间比较久远, 基因树上的空间迁移事件应集中体现在系统发育分支的顶点, 物种形成应该是异域分化伴随着近期的再次接触(secondary contact)模式(Won & Hey, 2005; Hey, 2006, Strasburg & Rieseberg, 2011); (3)如果在物种分化的整个历史过程中一直都有基因流的存在, 且基因流的大小明显不为零, 基因树上的迁移事件在所有的系统发育分支节点上几乎都有分布, 则物种形成符合邻域或同域模式(Hey & Nielsen, 2007; Hey, 2010a)。

近年来, 大量的实验研究已经利用上述方法检测到了物种分化过程中基因流的存在, 如隔离迁移模型(isolation-with-migration, 如Hey, 2010b; Michel *et al.*, 2010), 而有力支持了同域/邻域物种形成模式(Niemiller *et al.*, 2008; Nadachowska & Babik, 2009)。例如, Niemiller等(2008)利用线粒体和多个核基因DNA序列变异基于溯祖理论研究了美国田纳西州分布的洞穴动物蝾螈属(*Cynops*)的物种分化, 结果强烈不支持物种分化过程中不存在基因流的假说, 而有力支持了物种形成的邻域分化模式(“适应漂变”模型); Nadachowska和Babik(2009)基于8个核基因和1个线粒体DNA序列标记并基于隔离-迁移模型的嵌套分支分析研究了2个蝾螈亚种

(*Lissotriton vulgaris kosswigi*和*L. vulgaris vulgaris*)间的分化过程, 结果表明: 尽管2个亚种之间存在着深度的遗传分化(能形成两个明显的谱系遗传分支, 分别对应于2个亚种), 然而线粒体DNA序列标记和1个功能未知的核基因片段上明显地检测到了近期基因流存在的信号, 表明物种起始分化过程中可能存在着基因流。研究者在植物物种形成与分化的研究中也大都检测到了基因流的存在(Zheng & Ge, 2010; Li *et al.*, 2012)。如Zheng和Ge(2010)利用多个叶绿体和核基因DNA序列变异研究了两个邻域分布的稻属(*Oryza*)物种, 发现物种分化过程中一直存在着基因流; Li等(2012)基于13个核基因座位标记研究了青藏高原4个刺柏属(*Juniperus*)物种的分化过程, 基于隔离迁移模型和近似贝叶斯计算(Approximate Bayesian Computation)都检测到了明显的、不对称的基因流。

此外, 还有些学者利用基因组内不同基因位点上不一致的遗传结构或分化模式, 或连锁不平衡情况来推测物种形成的过程(Panova *et al.*, 2006; Via *et al.*, 2012)。该理论认为, 在严格的异域物种形成过程中, 地理隔离和遗传漂变是物种分化的主要驱动因素, 基因组内不同的基因位点一般都表现出了相似或相近水平的种群遗传分化; 而基因流存在条件下的同域或邻域物种形成过程中, 由于不同的基因位点可能经历了不同的自然选择或生态分化选择压力, 因而表现出了不一致的遗传分化模式(Grant *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2013a)。例如Wang等(2013b)利用8个核基因位点研究了2个沙芥属(*Pugionium*)近缘物种的分化过程, 基于溯祖理论的群体遗传学分析表明, 其中3个核基因位点(*Det1*, *Chs*, *MPS33*)表现出了更为显著的种群遗传分化, 这3个基因位点上存在较低水平的基因流(Wang *et al.*, 2013b)。

### 3 基因流对种群遗传结构、分化和物种形成的影响

植物种群间的基因流主要由花粉、种子、无性繁殖器官、重力和动物等介导, 包括短距离传播和长距离传播的基因流。一般而言, 短距离传播的基因流主要影响本地种群花粉和种源的扩散, 而长距离传播的基因流主要影响种群的扩散程度(Nathan & Muller-Landau, 2000; Soons & Ozinga, 2005)。

不同植物种中, 花粉和种子介导的基因流其基

因组的遗传方式可能不同。在大部分被子植物中, 细胞器基因(包括叶绿体基因和线粒体基因)为种子基因流介导的母系遗传方式, 传播距离有限; 而核基因组为花粉和种子基因流介导的双亲(父系和母系)遗传方式, 有较强的传播能力, 可能导致不同的种群结构和遗传分化。例如Petit等(2005)总结了来自52个科103属183种植物核基因、叶绿体和线粒体基因中的种群遗传分化, 发现线粒体基因(平均 $G_{ST}$ 值为0.67)比核基因和叶绿体基因(平均 $G_{ST}$ 值约为0.1)具有更高的遗传分化水平。

在裸子植物中, 复杂的细胞器基因的遗传方式可能导致不同基因组具有不同程度的基因流速率, 进而造成不同的种群遗传结构和物种分化。如松科植物中, 线粒体基因组为种子基因流介导的母系遗传方式, 基因流速率较慢; 而叶绿体基因组为花粉流介导的父系遗传方式, 具有较快的基因流速率。Du等(2009)比较了松科5种云杉复合体物种(*Picea crassifolia*、*P. asperata*、*P. meyeri*、*P. koraiensis*和*P. obovata*)的种群遗传结构和物种分化, 发现种子流介导的母系遗传线粒体基因(低速率基因流)具有更明显的谱系地理结构和种群分化; 而花粉流介导的父系遗传叶绿体基因(高速率基因流)能更好地区分和鉴别物种。Zhou等(2010)利用叶绿体基因和线粒体基因对两种松属(*Pinus*)植物黄山松(*Pinus taiwanensis*)和马尾松(*P. massoniana*)30个种群285个个体的种群遗传分化的研究, 也得出了相似的结论。

基因流发生的时间和强度会显著影响物种形成的概率(Feder *et al.*, 2012)。理论和实验研究已经证实, 中度水平的基因流可能有利于适应性分化的产生。基因流一般是从两个不同方向对物种分化产生影响: 一是消除单个基因位点上的遗传分化, 保持物种的完整性; 二是通过重组和分离作用使得各个基因位点之间的连锁程度下降, 增加遗传分化的程度, 从而促进物种形成(Nosil *et al.*, 2009; Flaxman *et al.*, 2013)。传统观点认为, 物种内种群间的基因流可以维持物种自身的完整性, 防止不同区域种群的适应性分化或遗传漂变引起种群产生遗传分化(Mayr, 1963; Abbott *et al.*, 2013)。但是, 自然界中的小种群由于过度的基因交流, 可能会产生近交衰退(inbreeding depression)和遗传多样性的丧失, 种群数量减少甚至趋于濒危(Garant *et al.*, 2007)。另

外, 在分化/分裂选择介导的适应性物种形成过程中, 基因流能够增加选择作用介导的遗传变异, 允许来自不同种群的遗传变异聚集到一个种群, 进一步加速物种多样化的进程(Rundle & Nosil, 2005; Nosil *et al.*, 2012; Flaxman *et al.*, 2013)。

与物种内的基因流相比, 不同物种种群间的基因流或杂交渐渗可以极大地丰富自然界生物多样性的程度, 进一步促进物种形成(Bell & Travis, 2005; Abbott *et al.*, 2013)。已有研究表明: 自然界中约40–70%的被子植物在其起源和进化历史过程中包含了种间杂交和基因渐渗事件(Mallet, 2007)。例如模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*), 经历了2次或3次的种间基因组复制事件, 其中1次与被子植物的早期分化有关(Bowers *et al.*, 2003)。然而, 不同物种种群间过度的基因交流也可能导致小种群的遗传同化(genetic assimilation), 从而降低生物多样性(Levin *et al.*, 1996)。遗传同化也称遗传均一化(genetic homogenization), 指的是两个可以相互进行杂交的物种/种群, 当其中一方的个体数量远远多于另一方时, 来自小种群的个体和大种群的个体进行交配(物种/种群间基因流), 降低了小种群个体产生属于自己“纯”后代的比例, 从而可能会被大种群逐渐稀释掉, 最终导致小种群遗传多样性的丧失(Levin *et al.*, 1996)。此外, 一些变异的物种或种群在邻域或同域重叠分布的地区由于基因流或种间杂交的作用, 往往会呈现出明显的中间混合过渡状态而形成潜在的杂交带或杂交区(hybrid zones), 这些杂交带或杂交区空间遗传结构的复杂性促使该区域中基因流动态的进一步复杂化, 为杂合子提供了更多的遗传变异来源, 有利于后续的多样化和适应性进化进程(Abbott *et al.*, 2013)。

#### 4 生殖隔离机制进化

一般来说, 不同物种的种群由于地理隔离或物理障碍阻止或减弱了基因流, 逐渐形成生殖隔离机制(Smadja & Butlin, 2011)。这种隔离因素一般包括栖息地隔离(地理隔离)、时间隔离、行为隔离和性选择隔离等。

栖息地隔离指的是不同物种的种群在空间上相互分隔以后, 种群之间基因流中断, 继而导致生殖隔离机制进化(Coyne & Orr, 2004)。一般而言, 当不同物种的种群产生了对于相互分隔的栖息地的

偏向性适应时, 它们互相接触的几率就会减小, 地理隔离就会发生(Shafer & Wolf, 2013)。例如 Knowlton(1993)的研究表明, 巴拿马地峡在大约3百万年前的隆升造成的地理隔离导致了地峡两边物种的分化, 如鼓虾属(*Alpheus*)有7个物种对分别来自陆桥两边的加勒比海和太平洋地区, 这些物种对之间都存在很强的生殖隔离。被子植物中比较经典的例子来自北美和东亚间断分布的物种类群。很多学者注意到这两个地区存在一些亲缘关系很近的物种对, 这种间断的分布格局被认为是由于联系北美和东亚的白令陆桥消失后的地理隔离造成的。例如 Xiang 等(2000)研究了来自北美和东亚的11个近缘物种对, 发现其中有10个具有相对一致的分化时间(大约发生在5百万年前), 表明是地理隔离造成了这一现象。

时间隔离一般指的是不同物种的种群由于交配时间的不同, 导致基因流受阻或中断的现象(Xiang *et al.*, 2000)。例如一些物种间由于最佳交配时间存在差异, 尽管生活在同一地区的相同生境, 彼此之间仍然不能进行交配, 进而导致生殖隔离(Rundle & Nosil, 2005)。近期的研究表明, 栖息地隔离和时间隔离在基因流介导的生态物种形成过程中可能普遍发生, 因为种群能够产生对于不同生态环境的适应或者对多样化栖息地的偏向性选择, 最终导致生殖隔离(Rundle & Nosil, 2005; Shafer & Wolf, 2013)。

行为隔离指的是两个物种/种群的个体在时间和空间上都能相遇, 但是它们彼此之间不把对方作为潜在的配偶来识别, 不能够产生基因流。例如萤火虫的雄性个体利用一种特定的闪光形式来向同种雌性传递信号, 雌性用相同的闪光形式作出响应, 吸引雄性个体进行交配, 而来自其它物种的个体则不能交配(生殖隔离)(Barton & Bengtsson, 1986; Mendelson, 2003)。

性选择隔离也是自然界普遍发生的一种不存在基因流情况下的隔离形式。一般来说, 不同物种/种群性偏向的差异(性选择)是由于自然选择或遗传漂变导致的交配选择进化的副产物(Coyne & Orr, 2004)。当一些重要的生态学性状影响物种间的交配选择时, 或者当不同生态环境条件下的生态差异影响交配系统产生分化选择时, 生殖隔离就会形成。近年来, 性选择的研究已受到了较大关注, 许多研

究已经证实基于不同生态位的分化选择作用在性选择的进化过程中扮演了重要角色(Leal & Fleishman, 2004; Ohshima, 2010)。例如适应于不同生态环境的种群一般比适应于相同环境的种群, 能够产生更强烈的性选择隔离(McKinnon *et al.*, 2004; Ohshima, 2010)。

然而, 自然界不同物种的种群由于受到气候波动和地质环境变迁的影响而经常会发生分布区和范围的改变, 相互之间可能发生二次接触导致基因流的发生(Abbott *et al.*, 2013)。大量的野外调查和实验研究发现, 这种基因流存在情况下生殖隔离机制的形成主要依赖于一些基因座位上的适应性选择和重组之间的权衡。一般来说, 由于受到分化选择的影响, 与生殖隔离相关的基因位点上的基因流水平会逐渐减小, 同时个别基因位点的加速分化导致了杂交后代个体适合度的严重降低, 最终导致物种间产生了完整的生殖隔离(Nosil *et al.*, 2009)。

根据Wu(2001)物种形成的基因观点, 物种分化过程中有一类基因(一般是物种形成相关基因或位点变异)决定了种群对于所处不同生态环境的适应性分化, 而当个别种群的某些等位基因通过基因流进入另一种群时, 可能导致其生殖能力的下降, 从而产生不同的进化适应(Wu, 2001; Wu & Ting, 2004)。例如, 在黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)中, 一种编码去饱和酶基因*desat-2*(desaturase gene)启动子的丢失, 导致了黑腹果蝇在非洲中南部津巴布韦地区和世界其他地区产生物种分化。基于*desat-2*基因的种群遗传学研究发现, 正选择作用可能导致了两种*desat-2*等位基因在不同地理分布范围上的明显差别(*desat-2*<sup>+</sup>主要分布在非洲, 而*desat-2*<sup>0</sup>分布在世界其他地区)(Takahashi *et al.*, 2001)。近期有研究表明, 不同基因间的不相容性可能引起杂交功能障碍(如杂交不育和杂交不能存活), 从而导致生殖隔离机制形成。例如在果蝇(*D. mauritiana*)中发现的杂交不育(hybrid sterility)基因*OdsH* (Odysseus-site homeobox), 能够编码一种转录因子, Bayes和Malik(2009)将该基因导入拟果蝇(*D. simulans*), 发现能够与拟果蝇的Y染色体相结合, 从而损害精子的形成过程, 最终导致合子后生殖隔离。又如, Schartl(2008)在剑尾鱼(*Xiphophorus helleri*)的X染色体上发现了一个杂交不能存活(hybrid inviability)基因即黑色素瘤受体激酶基因

*Xmrk-2* (*Xiphophorus melanoma* receptor kinase 2), 该基因的表达与鱼类的物种分化明显相关。

## 6 问题和展望

物种形成的实质是生殖隔离机制的进化, 因此研究物种形成主要是研究各种生殖隔离机制形成和进化的过程。传统观点认为地理隔离是物种形成的决定因素, 然而近期的研究表明, 基因流存在条件下的物种形成可能是自然界普遍存在的模式。物种形成的遗传学机制涉及到一些与形态分化相关的关键基因或位点区域的分化选择, 不同生态环境条件下的性选择, 基因组染色体重排和DNA水平的改变, 基因组间的不亲和性导致的杂交不育或杂交不能存活, 以及物种形成相关基因或位点变异导致的生态或生殖相关性状的加速进化等因素导致了生殖隔离机制的进化, 最终导致新物种形成。

然而, 关于基因流存在条件下物种形成机制仍存在一系列问题:

(1) 由于自然界中物种形成的过程受到地质环境变迁和气候波动的影响而变得复杂, 基因流存在条件下物种形成的进化驱动力到底是什么? 根据适应性进化阻碍种群中部分基因流的论断, 大多数进化生物学家推测一个可能的原因是不同环境中的生态位分化所致, 在此理论下种群中适应性的表型分化和受选择作用的相关位点的遗传差异可能存在着正相关关系。然而这些都需要大量的基于种群基因组学的实验数据的验证(Shafer & Wolf, 2013)。高通量测序技术为从基因组水平寻找适应性进化相关基因及位点变异提供了有力的工具。今后, 结合大量的野外形态学调查和对近缘物种种群的大规模密集取样, 通过比较研究物种外在表型分化以及中性进化和适应性进化基因的分化模式, 有望揭示近缘物种形成的本质过程。

(2) 尽管大量的研究已经证实, 利用溯祖理论的分析方法可以检测分化过程中基因流发生的时间和空间分布模式, 然而种群历史动态变化对基因流水平的影响仍不十分清楚。例如研究中检测到近期发生基因流的概率要比检测祖先基因流的概率高很多(Strasburg & Rieseberg, 2011), 这是因为大量的研究一般是基于基因序列变异的方法推断基因流的溯祖时间, 而近期发生的基因流对序列变异具有更大的影响(Becquet & Przeworski, 2009)。将来可以

结合各种不同遗传背景的分子标记(如双亲遗传的微卫星标记、核基因标记以及单亲遗传叶绿体和线粒体分子标记等), 利用不同地理分布区域(邻域、同域和异域)的多个近缘物种/种群和多个基因组位点变异的方法检测物种分化的历史过程。

(3) 对于分化过程中不同的基因位点基因流发生的时间和频率, 以及具体分化过程的检测需要多少个基因位点和多少个个体的序列变异等问题仍不十分清楚。研究表明一些特定基因位点(如物种形成相关基因)基因流发生的时间和频率明显区别于中性进化基因(Nosil & Schluter, 2011), 然而这些研究主要集中在模式生物, 例如果蝇(*Drosophila melanogaster*)、拟南芥属(*Arabidopsis*)物种等(Takahashi *et al.*, 2001; Roux *et al.*, 2011)。今后需要关注更多非模式生物不同基因位点的基因流和物种分化。

## 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, Eroukhmanoff 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.
- Barton N, Bengtsson BO (1986) The barrier to genetic exchange between hybridising populations. *Heredity*, **57**, 357–376.
- Bayes JJ, Malik HS (2009) Altered heterochromatin binding by a hybrid sterility protein in *Drosophila* sibling species. *Science*, **326**, 1538–1541.
- Becquet C, Przeworski M (2007) A new approach to estimate parameters of speciation models with application to apes. *Genome Research*, **17**, 1505–1519.
- Becquet C, Przeworski M (2009) Learning about modes of speciation by computational approaches. *Evolution*, **63**, 2547–2562.
- Bell MA, Travis MP (2005) Hybridization, transgressive segregation, genetic covariation, and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 358–361.
- Bolnick DI, Fitzpatrick BM (2007) Sympatric speciation: models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 459–487.
- Bowers JE, Chapman BA, Rong J, Paterson AH (2003) Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events. *Nature*, **422**, 433–438.
- Brown WL, Wilson EO (1956) Character displacement. *Sys-*



- tematic Zoology, **5**, 49–64.
- Coyne JA, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Darwin CR (1859) *The Origin of Species*, 6th edn. John Murray, London.
- Du FK, Petit RJ, Liu JQ (2009) More introgression with less gene flow: chloroplast vs. mitochondrial DNA in the *Picea asperata* complex in China, and comparison with other conifers. *Molecular Ecology*, **18**, 1396–1407.
- Elias M, Faria R, Gompert Z, Hendry A (2012) Factors influencing progress toward ecological speciation. *International Journal of Ecology*, (2012), 1–7.
- Feder JL, Egan SP, Nosil P (2012) The genomics of speciation-with-gene-flow. *Trends in Genetics*, **28**, 342–350.
- Flaxman SM, Feder JL, Nosil P (2013) Genetic hitchhiking and the dynamic buildup of genomic divergence during speciation with gene flow. *Evolution*, **67**, 2577–2591.
- Gavrilets S (2004) *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Grant PR, Grant BR, Petren K (2005) Hybridization in the recent past. *The American Naturalist*, **166**, 56–67.
- Garant D, Forde SE, Hendry AP (2007) The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology*, **21**, 434–443.
- Hey J (2006) Recent advances in assessing gene flow between diverging populations and species. *Current Opinion in Genetics and Development*, **16**, 592–596.
- Hey J (2010a) Isolation with migration models for more than two populations. *Molecular Biology and Evolution*, **27**, 905–920.
- Hey J (2010b) The divergence of chimpanzee species and subspecies as revealed in multipopulation isolation-with-migration analyses. *Molecular Biology and Evolution*, **27**, 921–933.
- Hey J, Nielsen R (2007) Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 2785–2790.
- Knowlton N (1993) Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 189–216.
- Leal M, Fleishman LJ (2004) Differences in visual signal design and detectability between allopatric populations of *Anolis* lizards. *The American Naturalist*, **163**, 26–39.
- Lee YH, Lin CP (2012) Pleistocene speciation with and without gene flow in *Euphaea* damselflies of subtropical and tropical East Asian islands. *Molecular Ecology*, **21**, 3739–3756.
- Levin DA, Francisco-Ortega J, Jansen RK (1996) Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology*, **10**, 10–16.
- Li JW, Yeung CKL, Tsai PW, Lin RC, Yeh CF, Yao CT, Han LX, Hung LM, Ding P, Wang QS, Li SH (2010) Rejecting strictly allopatric speciation on a continental island: prolonged postdivergence gene flow between Taiwan (*Leucodioptron taewanus*, Passeriformes Timaliidae) and Chinese (*L. canorum canorum*) hwameis. *Molecular Ecology*, **19**, 494–507.
- Li ZH, Zou JB, Mao KS, Lin K, Li HP, Liu JQ, Källman T, Lascoux M (2012) Population genetic evidence for complex evolutionary histories of four high altitude *Juniper* species in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Evolution*, **66**, 831–845.
- Mallet J (2007) Hybrid speciation. *Nature*, **446**, 279–283.
- Matute DR (2012) Reinforcement of gametic isolation in *Drosophila*. *PLoS Biology*, **8**, e1000341.
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*, pp. 235–240. Belknap Press, Cambridge.
- Mayr E (1970) *Populations, Species, and Evolution*. Belknap Press, Massachusetts.
- 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.
- Mendelson TC (2003) Sexual isolation evolves faster than hybrid inviability in a diverse and sexually dimorphic genus of fish (Percidae: Etheostoma). *Evolution*, **57**, 317–327.
- Michel AP, Sim S, Powell THQ, Taylor MS, Nosil P, Feder JL (2010) Widespread genomic divergence during sympatric speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 9724–9729.
- Nadachowska K, Babik W (2009) Divergence in the face of gene flow: the case of two newts (Amphibia: Salamandridae). *Molecular Biology and Evolution*, **26**, 829–841.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278–285.
- Nielsen R, Wakeley J (2001) Distinguishing migration from isolation: a Markov chain Monte Carlo approach. *Genetics*, **158**, 885–896.
- Niemiller ML, Fitzpatrick BM, Miller BT (2008) Recent divergence with gene flow in Tennessee cave salamanders (Plethodontidae, *Gyrinophilus*) inferred from gene genealogies. *Molecular Ecology*, **17**, 2258–2275.
- Nosil P (2008) Speciation with gene flow could be common. *Molecular Ecology*, **17**, 2103–2106.
- Nosil P, Funk DJ, Ortiz-Barrientos D (2009) Divergent selection and heterogeneous genomic divergence. *Molecular Ecology*, **18**, 375–402.
- Nosil P, Gompert Z, Farkas TE, Comeault AA, Feder JL, Buerkle CA, Parchman TL (2012) Genomic consequences of multiple speciation processes in a stick insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 5058–5065.
- Nosil P, Schluter D (2011) The genes underlying the process of speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 160–167.
- Ohshima I (2010) Host-associated pre-mating reproductive isolation between host races of *Acrocercops transecta*: mating site preferences and effect of host presence on mating. *Ecological Entomology*, **35**, 253–257.
- Panova M, Hollander J, Johannesson K (2006) Site-specific genetic divergence in parallel hybrid zones suggests



- non-allopatric evolution of reproductive barriers. *Molecular Ecology*, **15**, 4021–4031.
- Petit RJ, Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Salvini D, Vendramin GG (2005) Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology*, **14**, 689–701.
- Rice WR, Hostert EE (1993) Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years. *Evolution*, **47**, 1637–1653.
- Roux C, Castric V, Pauwels M, Wright SI, Saumitou-Laprade P, Vekemans X (2011) Does speciation between *Arabidopsis halleri* and *Arabidopsis lyrata* coincide with major changes in a molecular target of adaptation? *PLoS ONE*, **6**, e26872.
- Rundle HD, Nosil P (2005) Ecological speciation. *Ecology Letters*, **8**, 336–352.
- Schartl M (2008) Evolution of Xmrk: an oncogene, but also a speciation gene? *BioEssays*, **30**, 822–832.
- Schluter D (2009) Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, **323**, 737–741.
- Servedio MR (2009) The role of linkage disequilibrium in the evolution of premating isolation. *Heredity*, **102**, 51–56.
- Servedio MR, Saether SA, Saetre GP (2009) Reinforcement and learning. *Evolutionary Ecology*, **23**, 109–123.
- Servedio MR, Van Doorn GS, Kopp M, Frame AM, Nosil P (2011) Magic traits in speciation: ‘magic’ but not rare? *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 389–397.
- Shafer ABA, Wolf JBW (2013) Widespread evidence for incipient ecological speciation: a meta-analysis of isolation-by-ecology. *Ecology Letters*, **16**, 940–950.
- Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, **236**, 787–792.
- Smadja CM, Butlin RK (2011) A framework for comparing processes of speciation in the presence of gene flow. *Molecular Ecology*, **20**, 5123–5140.
- Sobel JM, Chen JF, Watt LR, Schemske DW (2009) The biology of speciation. *Evolution*, **64**, 295–315.
- Soons MB, Ozinga WA (2005) How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions*, **11**, 165–172.
- Strasburg JL, Rieseberg LH (2011) Interpreting the estimated timing of migration events between hybridizing species. *Molecular Ecology*, **20**, 2353–2366.
- Takahashi A, Tsaur SC, Coyne JA, Wu CI (2001) The nucleotide changes governing cuticular hydrocarbon variation and their evolution in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**, 3920–3925.
- Via S, Conte G, Mason-Foley C, Mills K (2012) Localizing FST outliers on a QTL map reveals evidence for large genomic regions of reduced gene exchange during speciation-with-gene-flow. *Molecular Ecology*, **21**, 5546–5560.
- Wang JJ, Glor RE, Losos JB, Adler F (2013a) Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecology Letters*, **16**, 175–182.
- Wang Q, Abbott RJ, Yu QS, Lin K, Liu JQ (2013b) Pleistocene climate change and the origin of two desert plant species, *Pugionium cornutum* and *Pugionium dolabratum* (Brassicaceae), in northwest China. *New Phytologist*, **199**, 277–287.
- Won YJ, Hey J (2005) Divergence population genetics of chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 297–307.
- 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.
- Xiang QY, Soltis DE, Soltis PS, Steven, Manchester R, Crawford DJ (2000) Timing the eastern Asian-eastern North American floristic disjunction: molecular clocks confirm paleontological estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **15**, 462–472.
- Yang Z (2010) A likelihood ratio test of speciation with gene flow using genomic sequence data. *Genome Biology and Evolution*, **2**, 200–211.
- Yang Z, Rannala B (2010) Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 9264–9269.
- Zheng XM, Ge S (2010) Ecological divergence in the presence of gene flow in two closely related *Oryza* species (*Oryza rufipogon* and *O. nivara*). *Molecular Ecology*, **19**, 2439–2454.
- Zhou YF, Abbott RJ, Jiang ZY, Du FK, Milne RI, Liu JQ (2010) Gene flow and species delimitation: a case study of two pine species with overlapping distributions in southeast China. *Evolution*, **64**, 2342–2352.

(责任编辑: 邱英雄 责任编辑: 周玉荣)