物种与物种多样性*

周红章

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要 本文首先讨论生物物种的科学概念和生物学本质,分析物种客观存在的自然属性和物种概念的局限性,认为物种的生物学属性和物种多样性的科学属性之间有着本质联系。物种多样性研究的实质是研究生物物种的生物学多样性。度量物种多样性程度有多种方法,但物种数目是物种多样性程度最直接、也是最基本的表达,估计物种多样性数目是当前国际上物种多样性研究的核心与热点内容。物种多样性产生的根源是物种形成,物种绝灭速率是维持物种多样性的关键因素。本文简要总结了物种形成与绝灭的基本模式和机制,通过分析生物地理区系与物种多样性研究的密切关系,说明物种的区系成份分析是物种多样性大尺度格局研究的重要内容。

关键词 物种多样性,物种概念,物种产生

Species and species diversity/ZHOU Hong_Zhang

Abstract This paper discussed the scientific concept of species and the biological nature of species as a natural group. It is high diversity of species that makes it impossible to produce general, applicable and theoretically significant species concepts for all the organisms existing or once existed on the earth. Species communities of composition diversity should have characters which correspond with different biological aspects of individual species, i. e. species diversity should actually be the biological diversity of species. There are many different methods to measure the degree of species diversity, but the total number of species should be the most explicit and direct one. A lot of studies in the last decade tried to value how many species exist in the world. The origin of species diversity is through speciation, and its loss through species extinction. The model and mechanism of speciation and extinction and the possible causes were briefly discussed. The author strongly argues that there exists a close relationship between biogeographic analysis and species diversity researches. Pattern identification and component analysis on fauna and flora should be an important part of species diversity researches on a relatively large scale.

Key words species diversity, species concept, speciation

Author's address Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

生物多样性研究越来越受到全球科学家的关注。深入探讨物种多样性的科学本质和变化规律,是整个生物多样性研究领域中的关键一环。在大自然中,生物物种是构成物种多样性的基本单元,是物种多样性演变、生态功能发挥和自然资源持续利用的基本单位,因而也是研究物种多样性的前提和基础(Claridge et al., 1997)。然而,人们对生物物种的认识和科学界定没有统一标准(Scudder, 1974; 同号文, 1995; Hull, 1997; Mayden, 1997)。本文试从生物物种的科学概念和物种形成的基本模式出发,通过讨论物种的生物学性质,认识物种多样性的科学含义,并把物种和物种多样性的生物学属性联系起来进行讨论。此外,关于物种数目估计的科学途径与方法,也是物种多样性研究的核心问题之一。相对精确地估计物种数目,对于物种多样

本项研究由国家自然科学基金“九五”重大项目(No. 39893360)和中国科学院生物科学技术研究特别支持费项目(No. STZ97_1_03)资助
收稿日期:1999-07-02;修改稿收到日期:1999-09-28
作者 e-mail: zhouhz@panda. ioz. ac. cn

性的现状估计和长期监测、濒危物种的保护等生物多样性科学问题有重要价值。因此本文也用一定篇幅讨论这方面的进展。

1 物种的科学属性

1.1 物种的科学定义

物种,简称“种”,是生物分类学研究的基本单元与核心,也是物种多样性研究的基础与前提。Mayr(1963)认为,关于物种概念的定义有四大类:模式物种概念、唯名论者的物种概念;生物学物种概念、进化物种概念。物种概念的历史演变反映了生物分类学的历史发展阶段。赵铁桥(1995)对陈世骧(1978)提出的“又变又不变”物种概念进行了专门的讨论。

在林奈(Carl von Linne)创立生物分类学时期,认为物种是不变的,是上帝按照特定模式创造的,物种的所有成员都保持上帝造物之初的特征而永不变化,物种的确定是基于少数模式标本的特征,这是一种神创物种概念(typological species concept)。

随着达尔文生物进化论的确立,产生了进化物种概念(evolutionary species concept)。当代的进化物种概念认为,物种是一个独立的进化支系,与其它同样的支系相比,经历了自己独特的进化历史,有独有的进化特征、进化潜力和进化发展趋势,是具有祖裔关系的一系列自然种群的进化事件的概括。进化物种概念是从进化历史的角度定义生物学物种,既强调物种是最基本的进化单位,又强调物种是完成繁衍的基本生物学单位。与进化物种概念相近的有支序发育物种概念(phylogenetic species concept)(赵铁桥,1995)。

在以赫胥黎(Julian S. Huxley)为代表的新系统学(new systematics)时期以后,生物学物种概念(biological species concept)广为流行(Dobzhansky,1951;Mayr,1942)。这种概念认为,物种是个体间可以自由交配和生殖繁衍(或潜在地具有这种能力)的一组自然种群,通过某种隔离机制,使得它们在遗传上同其它类似的一组种群相互隔离着。这种主要基于生物学特征确立的物种称为生物学物种(biospecies)。

与上述相对并且仍然在使用的有形态物种(morphospecies),指完全基于形态特征确立的物种。随着数值分类学派的产生,出现了表形物种概念(taxospecies concept),指通过数值分类学分析,在总体相似性的基础上确定物种。在古生物学研究中,为了对生物化石进行分类,引入了时序物种或年代种(chronospecies concept)、古种(paleospecies)等概念。另外,还出现了大量与物种发生与演化有关的概念,如异时种(allochronic species)、痕迹种(ichnospecies)、绝灭种(extinct species)、垂直种(vertical species)、同层种(synchronic species)等。Mayden(1997)总结出至少22种不同的、现在仍在采用的生物物种概念。可以相信,这并不是全部。关于生物物种概念的文献非常多,讨论历史很长,而且在当前仍然是一个非常活跃的科学专题。这充分说明,物种问题不仅是进化与分类学的一个重要领域,同时也是生物多样性研究乃至整个生物学科的一个关键问题。

1.2 物种的生物学本质

关于生物物种的内在科学含义以及与此相关的自然属性,有很多专门的论著讨论(同号文,1995;Mayden,1997;Mayr,1963;陈世骧,1978)。就生物物种的生物学本质而言,物种是生物多样性描述与分类的基本单位,指具有一定形态、生理和生态特征,占有相应的自然地理分布区域,以一定的生活方式进行繁衍并相互交流基因的自然生物类群。这样的类群与其它同样的类群在生殖上相互隔离,即一个物种中的个体一般不与其它物种中的个体交配,或交配后一般不能产生有生殖能力的后代。物种是生物进化的基本单元,物种的产生是生物进化中的

一种本质性的飞跃 ,现今地球上的生物物种存在和多样化的构成 ,是在地球演化背景下长期的物种形成、进化发展和自然选择的结果。

1.3 物种的客观性及物种概念的局限性

生物物种作为生态适应、繁衍分化和物种保护的单元 ,是客观存在的自然现象 ,无论门类之间的差别有多大 ,每个物种作为独立生物单元是客观存在的。为了认识生物物种的多样性变化 ,生物学家提出了不同的物种定义 ,都在一定程度上反映了生物物种的客观属性。然而自达尔文以后 ,人们不再认为物种是固定不变的 ,而且正是由于生物物种的时空变化和门类差异 ,反映了物种的丰富多样性 ,因此用单一的概念来概括所有的生物物种是不可能的。同时 ,理论上的物种定义和实践中可操作的物种概念不可能完全等同 ,这方面的困惑是非常明显的。

首先 ,无性繁殖的生物物种(无性种 *agamospecies*)是无法应用生殖隔离标准来区分它们的 ,只能从形态或生态上进行界定。因而 ,无性生物物种不是形态种就是生态种。无性繁殖并不等于在个体之间无基因交流 ,很多细菌和原生生物要定期地聚在一起完成遗传物质交流 ,这也就是基因种(*genospecies*)概念提出的原因(Quick ,1993)。其次 ,由于生物进化谱系的连续性 ,生物物种之间存在过渡类型 ,有时物种之间的间断并不能明显地反映在形态结构上 ;镶嵌进化和平行进化导致性状镶嵌 ,也很大程度上模糊了物种间的界限。所有这些原因 ,不仅给分类学理论与实践工作带来极大的困难 ,也在很大程度上影响了物种多样性研究 ,特别是影响物种数量统计的精确性和可靠性。

2 物种多样性的科学属性

2.1 物种的绝对数量与相对估计

物种数目是物种多样性程度的直接量度 ,也可能是相对可靠的量度。科学地描述并认识现有的生物物种 ,搞清生物物种数目 ,是生物多样性研究的关键和前提 ,对生物多样性研究整体水平的先进性和研究结果的综合可靠性有决定性影响。如果能通过细致的分类学工作基本搞清现有物种并对其总数进行统计计算 ,是一条理想的途径。然而 ,生物物种是如此浩瀚 ,这在近几个世纪内是不可能实现的。

毫无疑问 ,我们决不能等所有物种都搞清了再来研究物种多样性 ,再来探索建立生物多样性保育的科学基础。为了提高生物多样性研究与保护的水平和可靠性 ,迫切需要对物种数目进行相对精确的估计。研究相对可靠、具有相当说服力和精确度的物种数量估计方法 ,是物种多样性研究的重要环节。研究物种多样性的科学本质 ,探索物种多样性在大时空尺度下的变化规律 ,认识物种多样性在多维的生态学和生态地理学空间中的变化及其关联性 ,在比较精确的数量级上寻求物种数目估计的科学途径与方法 ,探索估计我国的物种数目特别是节肢动物的数目 ,能为物种多样性的现状估计、长期监测和濒危物种保护等提供更加坚实的科学基础。

当前国内外对生物物种数目的研究比较活跃。从手段与方法角度看 ,主要进展是 :从简单的地域类比和类群类比^①发展到从食物营养角度进行物种数目估计(Erwin ,1991) ;从已描述物种数目推断可能存在的物种数目(样本—总体估计思路)(May ,1988)。此外 ,也有一些研究者从理论与实验两方面探讨能量分配(Guegan et al. ,1998)、体形长度大小(Nee et al. ,1996)、形态变异幅度和生境异质性(Guegan et al. ,1998)等与物种数目的关系。近几年 ,为了认识物种多样性的起源与演化 ,也为了在生物多样性保护中选取最佳策略 ,人们提出了系统发育多样

张广学 ,尹学英. 应加强昆虫分类学研究. 《中国科学报》1994 年 11 月 16 日

性,并探索如何描述系统发育多样性及其与生物多样性的关系(Faith, 1992; Krajewski, 1994)。

我国幅员辽阔,自然地理格局独特,具有复杂多变的气候分带和生物地理区域分化,是世界上生物多样性最为丰富的国家之一。在所有的生物门类中,高等动物和高等植物的分类背景知识有相对较好的积累,但以昆虫为代表的无脊椎动物和孢子植物(低等菌物),物种数量巨大,有相当的空白类群。我国现有的、但尚未被认识和描述的生物物种大约是现在已知生物种数的5倍或更多。由于各生物门类研究程度的不均衡性,影响了物种数量估计的精确度,特别是那些物种数目巨大的门类(如昆虫纲鞘翅目)。

2.2 物种多样性的科学概念

物种多样性的基本概念,从理论上讲是指地球上所有生物物种及其各种变化的总体。这就意味着研究物种多样性要以物种为单元,以系统学为基础,探讨物种多样性的空间格局、时间格局和生物学格局,从进化与系统发育的角度认识物种多样性的产生与发展历史。因此,有人把系统分类学称为关于生物多样性的科学^①(Simpson et al., 1995)。生物分类学的首要任务是发现和描述生物种,然而地球上的生物物种是如此的浩瀚无穷,在相当长的历史时期,彻底认识所有生物物种只能是人们梦寐以求的向往。从可以操作的角度出发,关于物种多样性的概念可以有以下的含义:1)特定地理区域的物种多样性。是在一定区域范围内研究物种多样性。认识一个地区内物种的多样化,主要通过区域物种调查,从分类学、系统学和生物地理学角度对一定区域内物种的状况进行研究;2)特定群落及生态系统单元的物种多样性。是从生态学角度对群落的结构水平进行研究,强调物种多样性的生态学意义,如群落的物种组成、物种多样性程度、生态功能群的划分、物种在能量流和物质流中的作用等(贺金生等, 1997);3)一定进化时段或进化支系的物种多样性。从生物演化角度看,物种多样性随时间推移呈现特殊的变化规律,不仅生物物种本身以及物种的集合(分类单元)有起源、发展、退缩和消亡的过程,就是物种多样性整体也有自己特定的演变规律。

关于物种多样性研究的主要内容,集中在物种多样性的现状(包括受威胁现状)和物种多样性的形成、演化及维持机制等方面。测度区域物种多样性的常用方法有以下几种:1)物种丰富度:指一个区域内所有物种数目或某些特定类群的物种数目(Frankel et al., 1995),这是区系分类学研究的基本内容;2)单位面积物种数目或物种密度:有时从物种-面积关系考虑把物种数目或区域面积取对数求比值(Cowling et al., 1994);3)特有物种比例:指在一定区域内特有物种与物种总数的比值(Cowling et al., 1994);4)物种多样性的区系成份分析:对研究地区的生物物种,分析其生态地理和生物地理成份,从发生地点与时间角度区分不同组成类别,用定量化的方法对物种多样性的组成进行分析(周红章, 1999)。

从上述的多样性测度来看,如何确定一个区域或地球上到底有多少物种,是物种多样性研究的基本任务。这个问题自达尔文时代开始就困扰着生物学家(May, 1988)。随着当代日益严重的环境问题,世界上已经灭绝或濒临灭绝的物种数量迅速增加,物种多样性研究的重要意义已经超出了分类学本身的范畴,通过与保护生物学的相互结合与影响,必将对科学技术、社会发展和经济建设等产生重大影响,甚至对包括传媒、宗教及大众意识等产生巨大的渠道作用(Erwin, 1991)。物种多样性的研究以及整个生物多样性的研究影响如此深远,涉及面也如此之广,应得到足够的重视。为了科学地认识地球上的物种多样性,研究物种多样性的时

空格局 ,首先就要分析物种及其多样性的本质。

2.3 物种多样性的科学认知——物种的生物学多样性

研究生物物种多样性 ,不能不对物种多样性这一概念的科学内涵与外延有一个明确的认识。物种多样性 ,实质上是关于生物物种的生物学多样性 ,物种数量是物种多样性最直接也是最重要的度量。但是不能仅以此为度量 ,只有与下列内容结合起来 ,才能真正认识物种多样性的科学实质。这些内容包括 :生态尺度的物种多样性(即物种的生态功能多样性) ;物种组合的变化——物种多样性在生态演替与进化演替中的变化 ;生物物种的形态多样性——物种多样性的形态学变化规律 ,生物物种的生命周期多样性 ,进化历史背景下的物种多样性变化 ;物种多样性的系统发育格局——系统发育多样性。限于篇幅 ,本文不对上述各个方面都展开讨论。

3 物种多样性的产生——物种形成

3.1 物种形成及其基本模式

物种多样性产生的根本原因在于物种的形成与不断分化。物种形成是指物种数量的增加。由于没有人能亲历自然界物种的形成过程 ,所以物种形成方式的理论基本上是一种人为的推测。既然是推测 ,那么不同的角度或思路就可能产生不同的成种模式。到目前为止的两个世纪内 ,科学家已经提出了若干大类物种形成模式及理论(Mayr ,1963 ;White ,1978 ;Wiley ,1981)。Mayr 认为 ,地理隔离和染色体倍数增加是最重要的成种机制。而其他的学者认为 ,其成种模式也是合理可信的 ,地理分隔不一定是物种演变发生的必要前提 ,Wiley 就强调染色体重组排列的重要作用。所有这些都对我们了解物种的形成模式有很大的帮助。

各种生物物种成种理论的出现 ,反映了科学家对这一问题的关注与重视。然而由于所处的研究领域不同 ,理论基础与出发点的不同 ,代表不同理论学派的专家之间的磋商、探讨甚至争议就在所难免。这类争议归纳起来表现在以下几个方面 :物种形成是渐变还是突变 ,地理成种和非地理成种的相对重要性 ,遗传物质与表型特征在物种形成中的作用 ,物种形成的模式是线系还是分支。生物界的各个门类变化很大 ,对于相应的类群来说 ,特定的成种理论可能更为适合。应清楚说明的是 ,关于物种形成的各种理论并不是相互排斥或对立的 ,只是强调物种形成的不同方面 ,它们之间很多是相互包容或互为印证的。为了更好地了解物种形成 ,下面以目前较为完善并被普遍接受的成种模式——地理成种模式为重点 ,从地理和非地理角度来剖析物种形成的机制。

3.2 地理成种(异域成种)

地理成种有非常广泛的证据(Mayr ,1942) ,主要来自地理变异的研究。在地理上更远的群体较之邻近的群体更能通过不育或行为差异而形成隔离 ,这是因为群体两端的亚种已高度分化 ,远距离的群体如果相互接触 ,可能不发生杂交繁殖。

地理隔离分化也可以反映在形态或其它生物学特征上。对淡水动物的研究表明 ,最大的区域多样性发生在山区 ,那里有许多被隔离的河系。一个均匀覆盖陆地的物种 ,如果到了一个海域群岛的每个岛屿上 ,可能会发生外形、生态和行为上的显著分化。例如 ,东半球热带各岛上卷尾属(*Dicrurus*)鸟的群体 ,它们间肉冠形状的不同 ,可用于求爱炫耀 ,但不知道它们是否能进行杂交。由此视为单个种的地理宗或亚种。

地理成种理论的可信性高 ,但地理成种是如何经过漫长的地史时间形成的 ? 这个问题无疑是研究者最关心的。一般来说 ,地理成种过程分为以下四个步骤 :1)地理障碍限制基因流

在种群内流动 2)隔离的亚种群在一定时期内的独立进化 3)产生成为不同种的足够差异 4)当地理隔离消失后形成生理隔离 ,种群间不能或很难再进行杂交繁殖。当物种形成后 ,主要应考虑隔离形成的速率和隔离后新种形成的速率 ,以及速率对多样性的动态影响。首先 ,影响地理成种速率最强的是上述过程的第一阶段——种群隔离 ;第二、三阶段主要依靠种群自身的进化 ,即使位置和时间影响其进化速率 ,也是非常微弱的 ;而第四阶段——障碍的消失 ,则不受时空影响。因此 ,至少有两种空间因素可直接影响障碍形成的速率——地理环境和物种的地理范围。

3.2.1 地理环境 业已形成的周边隔离将种群限制在一个区域内 ,假设不断有小种群 (propagules) 或奠基者种群 (founder population) 偶然越过障碍 ,只要经过足够长的成种时间 ,这个区域的周围就会不断地形成新种 ,这是一种特殊的地理成种模式。群岛和山峦最可能构成这样的成种模式。通常其中含有许多近似种 ,典型情况下 ,这些物种被限制在一、两个岛上或孤立的山峰或山谷中 ,另一个岛屿或山峰上有相似但不同的物种。

例如 ,夏威夷群岛总面积仅有 16 600 km² ,但它包括 7 个主要岛屿及若干小岛 ,并且有显著的山脉分区 ,这里有非常典型的辐射分化例证 (Simon, 1987)。钩蛾亚科 (Drepaninae) 原来只有 1 个种 ,但当 1000 多年前波利尼西亚人定居在该岛上时 ,已经发展到 43 个种了 (Freed, 1987)。陆生蜗牛的 2 个属也显示了极度的多样性 :*Partulina* 有 44 种 ,而 *Achatinella* 则有 42 种。1 种植物复合种也发展到 28 种 (Carr, 1987)。很多种昆虫也是这样 :*Hypsnocoma* 350 种 ; *Sierola* 182 种 ;*Odynerus* 105 种 ;*Proterrhinus* 181 种 ;*Plagithmysus* 144 种 (Carson et al., 1976 ; Kaneshiro et al., 1987 ; Grimaldi, 1990)。群岛及山峦往往能提高成种速率 ,这就解释了为什么一个群岛中的每个岛时常有几个近缘种 ,而在一个遥远的、类似大小的岛屿却只有 1 个种。地雀亚科 (Geospizinae) 的情况让我们更加理解这种观点的精髓 :达尔文发现并命名的达尔文雀 (Darwin's finch) 在加拉帕戈斯群岛 (Galapagos) 有好几个种 ,而 960 km 外的科科斯岛 (Cocos) 上却只有 1 个种。前者是一个荒漠群岛 ,有很多此亚科的种 ;后者为热带森林性岛屿 ,通常认为此环境下鸟类的物种会极为丰富 ,然而科科斯岛上仅有 1 种达尔文雀 ,虽在形态上有了显著差别 ,但已无机会扩增为更多的种。一般认为产生这种差异的原因是科科斯岛孤立于太平洋中 ,而在加拉帕戈斯群岛的群体能在不同的岛上发生变异 ,并可重新回到原来的岛上繁殖 ,在它们分布不重叠期间就形成了生殖隔离 ,进而发展成新种。

3.2.2 地理范围 由于地理范围的大小不同 ,形成地理障碍的难易也不同。通常小的范围不易形成地理障碍 ,因为若障碍形成后 ,范围也就消失了 (Rosenzweig, 1975, 1978)。一般说来 ,种的分布区范围越大 ,其中的障碍也就越多 ,障碍越多 ,隔离也就越多 ,进而能形成更多的种。如果范围大到足以包括所有障碍 ,那么隔离方式是否仅取决于障碍的种类呢 ?

地理障碍有两种类型 :剪切式 (knives barrier) 和环堡式 (moats barrier)。

环堡式障碍环绕在周围 ,它是一个类似岛屿的封闭系统 ,将进化途径屏蔽在内部 ,产生一个隔离的范围。种的范围越大 ,它在地球表面遇到环堡式障碍的概率也越大。

剪切式障碍 ,如山川河流 ,有始有终。若要形成隔离 ,剪切式障碍必须横穿整个分布区。否则基因流就可越过这类障碍 ,以维持原始的基因库 ,这样剪切式障碍将不能形成隔离。地理范围增大 ,包含剪切式障碍的概率也增大 ,而被此类障碍完全隔离的概率则减小 ,这是两个独立的概率 ,分别取决于分布区范围的形状大小和障碍的长度。采用 "Vanilla" 模式可以确定剪切式障碍发挥最大效用的点 (Rosenzweig, 1978) :在这个模型中 ,假设范围是一个均匀的圆 ,而障碍则是圆上的弦 (segment) ,这条弦的位置是随机的 ,而且这条弦的任意尺度 (从 0 到整个

圆)的发生机会都是均等的。这个模型显示,当范围达到地球表面积的 29.7% 时,弦切点达到最大值(Rosenzweig ,1978)。在海洋中,范围大得难于分开。但实际上不是这样的。大多数海生种类的范围依海岸线而定,其范围近似海岸线的轮廓。

3.2.3 隔离后的分化速率 一旦隔离形成,物种一定会产生分化。分化包括分裂和分离的过程。人们已经从遗传和生态两方面来研究这种分化过程:在遗传上,强调非选择性进化和次要突变的积累而加大隔离程度;从生态上,强调地球上根本没有两块完全相同的环境,这种差异有利于产生新物种。隔离的变异性越大,新物种产生的机率也就越大。两者的共同结论是:在小隔离带(从大的隔离带上发展过来的)上分裂过程快,因为小的隔离带容易产生创始者效应;而大的隔离,尤其是面积非常大的隔离,分裂是一种折衷的结果。

然而,这种结论同样也面临着挑战。有许多证据支持相反的观点,即大的隔离进化更快,而小的隔离是相对保守的。典型的例子是广布于北美大陆的白足鼠(*Peromyscus*)(Blair ,1950 ;Greenbaum ,1978)。

3.3 非地理成种

非地理成种也就是广义的同域成种,在不经地理隔离的情况下,在原来的区域内产生新种。这样的例子主要有杂交成种和多倍化成种。

杂交成种(hybrid speciation)是直接起源于自然的杂种(Grant ,1981)。杂交成种已越来越普遍地被认为是植物的一种重要的成种方式。在动物中杂交成种多年来一直被否定,但也发现了一些好的杂交成种的例子,如蝗虫、竹节虫、象鼻虫、飞虱、淡水蜗牛、鱼、水螅、青蛙及鳄类等(White ,1978)。

多倍化成种(polyploidy speciation)的发现比地理成种更早,它曾被定义为“瞬时成种”。与其它成种方式相比,它的速度实在是太快了,几乎可在实验室内发生。不规则的减数分裂可以产生二倍体配子。如果两个这样的配子结合,将形成染色体多于亲本的新种。此新种的染色体均为配对的,所以这个新种能够进行正常的减数分裂(Jackson ,1976)。当两个二倍体配子来自相同亲本时,此过程为同源多倍化;当它们来自不同亲本时,称为异源多倍化。同源多倍体是一个四倍体(甚至配子本身也来自多倍体)。除非已经知道异源多倍体的祖先及其核型,否则就不可能知道它有四套染色体,只能将异源多倍体定为二倍体。如果两个二倍体物种杂交变成四倍体,则它将与其二倍体亲本发生明显的生殖隔离,因为三倍体回交后代为非整倍体,不能成活的配子占很大比例。在二倍体和四倍体当中或不同三倍体之间,受限制的杂交繁殖还可以产生其它的多倍体。这样的多倍体复合体在许多植物都有报道(Grant ,1981),可以认为是植物的瞬间物种形成(即通过多倍化的物种形成)。

多倍体成种速度对两个变量非常敏感:该单元的物种形成和单元内的物种数目。某些种类易于产生多倍体,如植物,而兽类和鸟类中几乎没有发现多倍体。另外,物种的数目也与多倍性的产生呈正相关:物种越多,产生多倍体的可能性也越大。

4 物种多样性的丧失——物种的绝灭

在自然界中,与物种形成相对的过程即是物种的绝灭。无论形成还是绝灭都是自然选择的结果,体现了种群的遗传成分与环境不断适应的过程。物种的绝灭通常起因于环境变化,当环境变得不利时,一个种群可以发展到适应了变化了的环境,或迁移到更有利的地区,或者绝灭。当一个种的全部种群用进化或迁移方法与不利环境斗争而失败时,此种就趋于绝灭。引起绝灭的环境变化可以是物理的、化学的或生物的。突发事件和种间相互作用可能是引起物种绝

灭的主要原因。例如恐龙的绝灭就是突发事件的典型事例。种间相互作用更加普遍,我们已经看到一个有适应优势的种群是如何替代另一个种群的。通过过度捕食,也可以导致一个类群绝灭。至于哪个因素对绝灭更重要,目前尚未弄清。

4.1 地理因素

子遗类群的存在反映了地理因素在绝灭中的重要性。子遗类群是当其同类在其它各地灭绝很久以后仍继续存在于有限区域的类群。澳洲有袋类哺乳动物是一类子遗动物。接近中生代时,有袋类享有全球性分布。新生代早期,当哺乳动物开始其惊人的适应辐射时,遍及世界各地的有胎盘类哺乳动物替换了有袋类。当时与其它大陆没有联系的南美和澳洲,由于缺少来自有胎盘类的竞争和捕食压力,有袋类在那里继续存在。然而接近上新世末期,南、北美由一狭窄的陆桥——巴拿马地峡相连通,北方有胎盘类的一些种向南迁移,代替及捕食有袋类而导致其绝灭。仅有的残存者是袋鼠,是在隔离早期派生出的多种南美有袋类的原始类型。而现在仍然隔离着的澳洲,另一些有袋类动物则继续保持繁盛。

虽然一个类群的某些代表可能受地理隔离的保护而成为子遗,但其整个门类可能受到损害。这是因为在半隔离的地理区中可能产生新适应的种群,在一个极小而隔离的区域中很少得到发展机会。环境的多样性在小区域内同样也受到限制,较大的环境变化可能对整个动物群有不利影响。现代加勒比地区的造礁珊瑚,是因隔离而使多样性衰退的一个最好例子。新生代早期,古地中海区珊瑚动物群和印度洋及东印度地区的珊瑚动物群发生了联系。渐新世晚期,加勒比动物群中很多欧洲分子已经灭绝,遗留的属形成了几乎与今天残存于加勒比海地区的动物群一样的类别。中新世时,地中海和印度洋之间的海水通道阻塞,这些障碍和随之而发生的气候变冷实际上在地中海区排除了礁体生长,因而留下了两个分开的珊瑚动物群继续存在至今,即西印度洋动物群和印度-太平洋动物群。在晚上新世巴拿马地峡出现以前,两个动物群之间很少联系,自此以后就再也没有了。占据小地理区隔离的加勒比动物群,自中新世以来减少到大约36个种,而广布的印度-太平洋动物群已达500种以上。

绝灭淘汰不适应者,导致幸存者总体适应水平的提高。普遍认为,白垩纪的哺乳类比巨大的爬行类适应能力强。绝灭还为幸存者或新生者腾出了广阔的生态域。如在二叠纪末的恶劣灾变环境压力下,占领着广阔浅海领域的腕足类大部分被迅速淘汰(绝灭)。到三叠纪早期,随着环境好转,空出的这一生态领域立即被具有与腕足类相似生态条件的双壳类所占领。许多新类型爆发式地应运而生。大新生总是紧随着大绝灭,绝灭和物种起源同样普遍且对演化同等重要(殷鸿福等,1993)。

4.2 绝灭的模式

一般认为,地球上曾经生存过的物种至少有99%都已绝灭(Romer,1949;Simpson,1952),然而人们对导致绝灭的最直接原因知之甚少,人们不清楚物理环境变化和生物环境变化哪一个相对更重要些。生态学家常撰文证明由于竞争排斥而引起种群绝灭的事件。某些种群的绝灭,或由于寄生者或捕食者的侵入,或由于天气变化,或由于天气和物种间相互作用的综合因素而发生。致病有机体的存在也很重要。过去几十年中,美洲栗(*Castanea dentata*)因感染外来真菌(*Endothia parasitica*)几乎灭绝,就是一个典型例证(Rosenzweig,1995)。现在,栖息地环境的破坏也严重地威胁着物种的生存。

Simpson(1953)指出,依赖于环境变化,绝灭模式也会变化。火山爆发显然是没有任何进化能够抵挡的。另一些变化在理论上可能因为抗性基因型的产生而被生物所克服,但也可能因为这些变化来得太猛,以致抗性基因型来不及产生,生物就绝灭了。他举出食肉猫鼬(*Her-*

pestes auropunctatus)在加勒比海岛屿上使鸟种绝灭的事实来说明这一问题。这种情况下 ,只有在灾害发生时抗性基因型业已存在 ,物种才能继续生存下去。若真菌遍布时几种抗病的美洲栗已经存在 ,那么真菌的生存就将取决于这些栗树。其它环境变化 ,如我们正在经历的环境污染物不断聚集的过程 ,由于发生得相当缓慢 ,物种能够在无法忍耐之前就产生新的突变 ,甚至促进抗性基因型的形成。

不过 ,由于许多导致绝灭的环境变化不能对物种施加新的选择压力 ,它们并不引起任何适应性反应。例如 ,在受资源限制的物种中 ,许多个体因为缺乏充足的资源而不能生存。如果不是同其它物种进行竞争抵消了选择压力 ,那么能够利用其他资源的基因型将具有很大的优势。如此说来 ,这样的物种似乎将无止境的处于一定压力之下去扩展其生态位。但事实并非如此。当有限资源减少时 ,群体将减退 ,个体将更迅速地死亡。

5 物种多样性与生物区系

对于物种多样性程度的表述、分析和认识 ,因学科不同和目的不同 ,可以有不同的方式。以群落为单元分析物种多样性组成 ,计算物种多样性指数 ,侧重于认识物种多样性的生态学功能及属性 ;系统分类学的目的 ,就是要用以进化历史为基础的等级系统表述物种多样性 ,强调的是物种多样性的自然选择、适应进化的生物学属性 ;生物地理学的目的 ,就是要在全球、自然地帶或大自然区域的尺度上 ,分析物种多样性的基本地理格局、成因及其变化规律 ,重点是分析现有物种多样性的构成成分 ,即生物区系分析。物种多样性研究的上述三方面都非常重要。

特定地域的动物区系 ,是指许多分类明确、分布上重叠的种的组合 ,指在一定历史条件下和现代自然环境中形成的所有动物。根据 Udvardy(1969) ,动物区系一词有三种含义 :其一 ,自然的(地形的)或人为的(即政治疆界的)任何地理单元中 ,整个动物群体的种名录 ;其二 ,地理区域中某一较大分类单元的种名录 ,例如鸟类区系、软体动物区系、昆虫区系等 ;其三 ,单一生态单位如生物群落以及类似单位的种名录。分析区系的组成状况 ,为对其形成过程与演化发展趋势进行客观分析和探讨准备材料 ,可以从不同的角度、采用不同的方法来进行。

5.1 从地理角度分析

分类单元(尤其是种)的地理分布状况是任何区系研究工作的基本素材。种的分布是一种客观现实 ,种的分布记录及其在地图上的反映 ,即种的分布式样 ,是对这种客观现实的反映。进行任何区系分析工作之前 ,必须详细总结分布记录情况 ,并努力以一定的方式尽可能全面准确地反映这种分布情况 ,这是从地理角度研究区系的基本目的。就其内容来说包括三个方面 : 1)地理分布指有达到一定详细程度的记录并反映在地图上 2)分析比较不同种类的地理分布图样 ,区分不同的分布类型 3)总结各分类单元的地理分布 ,联系确定地理区域(尤其是自然地理区域) ,划分出特定的地理成分。

客观地反映以分布记录为代表的种的实际分布状况 ,是从地理角度分析的基本原则 ,它要说明“ 是什么 ” ,而不是“ 为什么 ” ,这是区系分析工作的第一步 ,也是区系分析得以深入的基础。

5.2 从生态地理角度分析

与地理分析密切相关的是生态地理分析。特定的地理区域无不具有自己独特的自然地貌与生态环境 ,分布于此区域的各种动物类群总是与特定的生境相联系。分析生态因子在地理上的变化规律以及不同地区的生境特点 ,并进一步研究种的生态适应特性(有可能的话) ,是此类分析的基本内容。进行这方面的研究 ,对解释种的分布及其成因可以提供较具说服力的

材料,对于解释分布范围广阔、生态气候条件差异比较明显的大陆性种类分布区的形成会更为合理。生态地理分析的结果是划分出不同的生态地理成分,指出这些成分的生态适应特点。目前在我国昆虫区系分类研究中,这方面的工作占有一定的数量,如陈世骧等(1962)对新疆叶甲的分布与适应的研究以及王书永等(1981)在《西藏昆虫》中对西藏叶甲区系的讨论。前文提出“绿洲种”与“荒漠种”,并论及垂直分布与荒漠适应状况;后文提出“高山种”、“喜马拉雅山地种”与“横断山区种”,这些都是典型的生态地理成分。

从生态地理角度分析并划分出生态地理成分,基础是分析归纳物种对特定生态地理条件的适应性状,其中包括文献资料总结、野外观察与室内实验和形态解剖研究等。由于生态地理条件的地域性特点,使地理成分与生态地理成分往往容易混淆。前者基于广阔地区,突出区域性,如中亚、北温带、旧大陆热带等,有强调平面分布的含义;后者突出地区的景观特征,如中亚荒漠、内蒙草原、东北森林、西藏高原和华北农田等等。

5.3 从地史演变角度分析

要想研究动物区系的形成与演化并进一步推测其发展趋势,就必须充分利用现有的资料。以现存的区系组成状况及物种分布式样为基础,将其视为历史纵向发展中的一个横向剖面,试图向两侧——过去与未来——窥视区系形成与演化的过程和可能的发展趋势。另一方面,地史与古生物资料、地史演变、气候变迁以及所研究类群及其祖先的化石材料,也是本项分析的主要依据。认识区系形成与演化过程,需要认识各种区系成分的发生地点,即源于何地,确定是本地种还是迁入种,这样就提出了区系发生成分分析。如马世骏(1959)提出我国昆虫区系从起源上看分属于四个系统:中国—喜马拉雅区系、中亚细亚区系、欧洲—西伯利亚区系和印度马来西亚区系。这实质上就是发生地的区系成分分析。当研究深入到一定程度时,若能确定区系成分的发生时间,就可以提出历史成分分析。历史成分分析在植物区系研究中非常普遍,而在浩瀚的昆虫学文献中,其例甚鲜。对于分支分类学研究和进化速率研究来说,进行历史成分分析具有非常重要的意义。从历史演化角度分析并划分出发生成分与历史成分,是研究深入到一定程度、证据比较充分的情况下所进行的探讨性研究。进行这项探讨,态度必须十分谨慎,因为这是面对客观对象,在有限的化石材料基础上进行的推断,这与前两项分析是不同的。

5.4 从生物地理角度分析

动物地理区划是汇集动物分布、生态、地理和地质历史等各种因素,全面衡量、综合评价的结果(章士美,1962;郑作新等,1959,1961)。在以动物地理区划为参考、分布为依据,对区系进行动物地理成分分析时,必须考虑这种综合性。在目前昆虫学研究中,尚是一个比较困难的工作,往往只能做到一定的深度。而且由于动物地理成分划分的综合性与判断性,往往会因作者不同而有不同的倾向性与主观性。在进行这样的分析时,明确叙述分析方法和标准,使所得结果具有可比性,是值得提倡的做法。

致谢 这篇文稿的初衷是为完成陈灵芝和马克平两位先生给我出的题目,他们提纲挈领的启发对于这篇文章的完成有着决定性的作用。对于生物多样性研究,我就象乘一叶扁舟置身于茫茫大海之中,目之所见、手之所触是那样地有限,如果不是王美林先生的鼓励,我想我是不会有勇气将此发表的。研究组的于晓东、罗天宏、何君舰等对这篇文章的素材收集与加工贡献很大。在此,我真诚地感谢他们。

参 考 文 献

- 陈世骧,王书永,1962. 新疆叶甲的分布概况与荒漠适应. *动物学报* **14**(3):338~354
- 陈世骧,1978. 进化论与分类学. 北京:科学出版社
- 贺金生,马克平,1997. 物种多样性. 见:蒋志刚,马克平,韩兴国(主编). 保护生物学. 浙江:浙江科学技术出版社 20~33
- 马世骏,1959. 中国昆虫地理区划. 见:郑作新,张荣祖,马世骏(主编). 中国动物区划与中国昆虫地理区划. 北京:科学技术出版社
- 同号文,1995. 有关物种概念与划分中的一些问题. *古生物学报* **34**(6):761~776
- 王书永,陈世骧,1981. 叶甲科:叶甲亚科. 见:中国青藏高原综合考察队,西藏昆虫(第一册). 北京:科学出版社
- 殷鸿福,张克信,1993. 新灾变论. 见:穆西南(主编),古生物学研究的新理论新假说. 北京:科学出版社
- 章士美,1962. 江西省昆虫地理区的讨论. *昆虫学报* **11**(4):103~104
- 赵铁桥,1995. 系统生物学的概念和方法. 北京:科学出版社
- 郑作新,张荣祖,马世骏,1959. 中国动物区划与中国昆虫地理区划. 北京:科学技术出版社
- 郑作新,张荣祖,1961. 论动物地理区划的原则和方法. *地理* **6**:268~271
- 周红章,1999. 福建省肖叶甲科属种分布类型与动物地理格局. *动物分类学报* **24**(1):65~75
- Blair W F, 1950. Ecological factors in the speciation of *Peromyscus*. *Evolution* **4**:253
- Carr G D, 1987. Beggar's ticks and tarweeds: masters of adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* **2**:192
- Carson H L, Kaneshiro K Y, 1976. Drosophila of Hawaii: systematics and ecological genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**:311
- Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R, 1997. Species: the units of biodiversity. *Systematic Association*(Special Volum), **54**:1~425
- Cowling R M, Hilton-Taylor C, 1994. Patterns of plant diversity and endemism in South Africa. In: Huntley B J (ed.), *Botanical Diversity in Southern Africa*. Pretoria: National Botanical Institute 31~53
- Dobzhansky T, 1951. Genetics and the origin of species. New York: Columbia University Press
- Erwin T L, 1991. How many species are there? Revisited. *Conservation Biology* **5**(3):330~333
- Faith D P, 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* **61**:1~10
- Frankel O H, Brown A H D, Burdon J J, 1995. The conservation of plant biodiversity. Cambridge: Cambridge University Press
- Freed L A, 1987. Evolutionary ecology and radiation of Hawaiian passerine birds. *Trends in Ecology and Evolution* **2**:196
- Grant V, 1981. Plant Speciation (second edition). New York: Columbia University Press
- Greenbaum I F, 1978. Chromosomal evolution and the mode of speciation in three species of *Peromyscus*. *Evolution* **32**:646
- Grimaldi D A, 1990. A phylogenetic revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **197**:139
- Guegan J_F, Lek S, Oberdorff T, 1998. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* **391**:382~384
- Hull D L, 1997. The ideal species concept—and why we can't get it. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R (eds.), *Species: the Units of Biodiversity*. *Systematic Association*(Special Volum), **54**:357~380
- Jackson R C, 1976. Evolution and systematic significance of polyploidy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**:209
- Kaneshiro K Y, Boake C R B, 1987. Sexual selection and speciation: issues raised by Hawaiian Drosophila. *Trends in Ecology and Evolution* **2**:207
- Krajewski C, 1994. Phylogenetic measures of biodiversity: a comparison and critique. *Biological Conservation* **69**:33~39
- May R M, 1988. How many species are there on earth? *Scientific American* **10**:18~24
- Mayden R L, 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R (eds.), *Species: the Units of Biodiversity*. *Systematic Association*(Special Volum), **54**:381~242
- Mayr E, 1942. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a taxonomist. New York: Columbia University Press
- Mayr E, 1963. Animal Species and Evolution. Cambridge M A: Harvard University Press
- Nee S, Lawton J H, 1996. Body size and biodiversity. *Nature* **380**:672~673
- Quick D L J, 1993. Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy. Glasgow: Black Academic and Profes-

sional

Romer A S , 1949. Time series and trends in animal evolution. In : Jepsen G L , Soklov V E , Simpson G G (eds.) , *Genetics*. New Jersey : Princeton University Press

Rosenzweig M L , 1975. On continental steady states of species diversity. In : Cody M L , Diamond J M (eds.) , *The Ecology of Species Communities* , Cambridge ,Mass : Belknap Press of Harvard University Press

Rosenzweig M L , 1978. Geographical speciation : on range size and the probability of isolate formation. In : Wollkind D (ed.) , *Proceedings of the Washington State University Conference on Biomathematics and Biostatistics*. Pullman ,Wash : Washington State University

Rosenzweig M L , 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge : Cambridge University Press

Scudder G G E , 1974. Species concepts and speciation. *Canadian Journal of Zoology*. **52** :1121 ~ 1133

Simon C. Hawaiian evolutionary biology : an introduction. *Trends in Ecology and Evolution* , 1987 **2** :175

Simpson B B , Cracraft J , 1995. Systematics : the science of biodiversity. *BioScience* **45**(10) 670 ~ 672

Simpson G G , 1952. How many species ? *Evolution* **6** 342

Simpson G G , 1953. The Major Features of Evolution ,New York : Columbia University Press

Udvardy M D F , 1969. Dynamic Zoographical—with Special Reference to Land Animals. New York : Van Nostrand Reinhold

White M J D , 1978. Modes of Speciation. San Francisco : Freeman

Wiley E O , 1981. Phylogenetics : the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. New York : Wiley

(本文责任编辑 :王美林)

《中国西北地区脊椎动物系统检索与分布》简介

郑生武、李保国两位教授主编的《中国西北地区脊椎动物系统检索与分布》一书 ,60 多万字 ,1999 年 10 月由西北大学出版社出版。

该书包括分布在我国西北五省(区)的全部脊椎动物(鱼、两栖、爬行、鸟、兽) ,以其分类系统为依据 ,检索顺序为纲、目、科、属、种 ,亚种附在种之下。截止目前 ,西北地区脊椎动物有 1282 种 ,另 459 亚种。对有分类争议的种 ,则酌用当前比较通行的、具有更充分理由且已得到较多学者赞同的修正意见 ,对有争论而认为应该予以解释的地方 ,随文加以说明 ,供读者参考。

该书能帮助人们在纷纭繁杂的动物界分门别类地了解动物的特征 ,对于那些企望知道各种动物的分类地位与名称的人们而言 ,无疑具有导航和引路的重要作用 ,亦是至为重要的知识铺垫。

本书介绍了西北地区脊椎动物各纲的全部分类及其内容 ,概述了各纲分类阶元特征 ,有助于对该区动物的全面了解。对研究动物分类、生态及地理分布都有参考价值 ,同时对野生动物保护与管理亦有一定的实用意义。并为当前国家建设重点转移到大西北提供一些有关动物方面的参考资料。

欲购者请联系 :西安市太白路 1 号 西北大学生物系 李保国先生 ,邮编 :710069