

■ 李承森 主编

植物科学进展

(第三卷)

ADVANCES IN PLANT SCIENCES Vol.3



CHEP

高等教育出版社



Springer

施普林格出版社

内 容 简 介

本卷分6个专题,共收集论文26篇,分别从系统与演化植物学、结构与生殖生物学、发育与分子生物学、生态学、资源与利用、空间植物学等方面论述了植物科学的发展趋势和解决问题的新思想。作者均为国内科研一线的青年科学工作者,他们结合自己的研究实践,详细地介绍了该领域的前沿研究成果和对一些问题的新见解。本书可作为从事植物科学和农、林业研究的科技工作者、管理人员、以及大专院校师生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物科学进展.第三卷/李承森主编. —北京:高等教育出版社;
海德堡:施普林格出版社,2000.12
ISBN 7-04-009159-3

I. 植… II. 李… III. 植物学—研究—进展 IV. Q94-1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 77552 号

植物科学进展(第三卷)

李承森 主编

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010-64054588

传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 787×1092 1/16

版 次 2000 年 12 月第 1 版

印 张 17

印 次 2000 年 12 月第 1 次印刷

字 数 450 000

定 价 28.00 元

©China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Heidelberg 2000

版权所有 侵权必究

《植物科学进展》编委会

顾 问 吴征镒 张新时 许智宏 肖培根 匡廷云
洪德元 王文采 郝 水 蒋有绪 朱大保

主 编 李承森

副主编 陈家宽 林金星 祖元刚
顾红雅 王宇飞 林金安

编 委 (按姓氏笔划排序)

王士俊	王仁卿	王凤春	王幼群	王印政
王德利	左家哺	白书农	刘公社	刘博林
安树青	朱玉贤	闫章才	余懋群	吴庆余
吴雪梅	吴 鸿	李俊清	李 冠	李凌浩
李德铎	杨 劼	杨亲二	杨 继	陈永喆
陈建群	陈 放	陈晓亚	范六民	周永红
杭悦宇	郑海雷	郝小江	施苏华	施国新
唐 亚	赵南先	徐正尧	郭友好	高玉葆
阎秀峰	黄百渠	傅承新	葛 颂	韩兴国
谭仁祥	潘晓玲	魏令波		

责任编辑	吴雪梅
封面设计	张楠
责任排版	李杰
责任印制	陈伟光

目 录

I. 系统与演化植物学

植物物种形成的研究进展·····	葛 颂(3)
CHS 基因的分子进化研究现状·····	王金玲 顾红雅(17)
松科分子系统学与分子进化·····	汪小全(25)

II. 结构与生殖生物学

被子植物配子体发育的遗传研究·····	杨维才(37)
松杉类植物的传粉机制·····	邢树平 陈祖铿 胡玉熹 林金星(49)
松杉类植物雌球花发育的研究进展·····	张 泉 胡玉熹 林金星(57)
麻黄属植物的双受精·····	杨 永 傅德志 温利体(67)
植物胞间连丝的结构、生物化学成分及其次生形成·····	王幼群 林金星 王奎玲(75)

III. 发育与分子生物学

植物功能基因组学·····	马闻师 崔海洋 薛勇彪(85)
植物转录因子的结构与功能·····	曹志方 李 洁 刘 强(95)
FT 及其相关基因对拟南芥开花的调控·····	孙伟伟 陈永喆(109)
海洋有毒微藻核酸分子探针·····	庄 丽 陈月琴(117)
G 蛋白信号途径与植物细胞跨膜信号转导·····	马力耕(125)
植物光敏色素信号转导研究进展·····	王小菁(137)
植物抗冻蛋白研究进展·····	王维香 费云标 魏令波(147)
植物耐盐机制及植物耐盐基因工程·····	方孝东 林栖凤 屈良鹤(155)

IV. 生态学

沙漠植物种子的传播与萌发机制·····	黄振英 Yitzchak GUTTERMAN 胡正海 张新时(169)
气孔参数对大气 CO ₂ 浓度变化的指示·····	陈立群 孙启高 李承森(179)
我国现代云冷杉林环境空间格局与末次冰期古气候重建·····	王 燕 吴锡浩(187)
定量分析第三纪气候与环境的新方法 ——共存类群生态因子分析法·····	徐景先 王宇飞 李承森(195)

V. 资源与利用

果蔬采后生物防治研究进展·····	范 青 田世平(207)
芦苇研究·····	王仁卿 郭卫华 张淑萍(217)
重要药用植物研究现状·····	陈虎彪 张志耘 苏艳芳 刘叔倩 张文衡(227)
药用植物组织培养研究进展·····	孙震晓 马清温(237)
蒙古高原民族植物学·····	陈 山 满 良 金 山(245)

VI. 空间植物学

地外植物学与植物重力学·····	赵 琦 蔡伟明(255)
------------------	--------------

I . 系统与演化植物学

植物物种形成的研究进展

葛 颂

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093)

Advances in Plant Speciation

Song Ge

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

-
- 1 引 言
 - 2 物种形成的基本过程
 - 3 物种形成的基本模式
 - 4 生殖隔离的起源
 - 5 物种形成的分子基础

1 引 言

物种形成是生物进化的重要步骤,是进化生物学中的基本问题,同时又是让生物学家们始终困惑不解的一个难题。早在 100 多年前,达尔文就把物种形成称为“迷中之迷”,因为它曾经发生过却又难以被观察和检验。在植物界,营养繁殖和单亲生殖(即无融合生殖)现象广泛存在,杂交、多倍化现象更是普遍,同一类群植物可以有各种复杂的倍性系列(洪德元,1990);而且,植物物种的生殖隔离程度与根据形态不连续性所建立的分类等级往往没有一致的关系(Grant,1981)。这些因素同时存在于植物中,导致植物的进化变成了复杂的网状。正如 Grant 所说:“在所有主要的高等植物类群中,我们所处理的不是系统发育树,而是系统发育网”。所以,植物物种形成的复杂程度远远地超过动物。

当前,对物种形成的研究主要分为两大阵营,一是以群体遗传学家为主的学者,侧重在对物种形成机制的研究;另一些以古生物学家为主的学者则侧重在对物种形成时间尺度的研究。本文对物种形成的一些基本概念进行了介绍,并就本人所熟悉的专业领域,重点评述植物物种形成机制的研究进展,以期推动国内该领域的研究。

2 物种形成的基本过程

物种形成(speciation),又称为成种作用,是一个物种的群体(population,又称种群、居群)体系在各种进化力量作用下发生分化从而形成两个或多个不同物种的过程(Mayr,1970)。更简单地说,物种形成就是谱系分裂,新形成的谱系彼此之间在遗传上相隔离,在形态上有差别或在生态要求上不相同。迄今,对物种形成的研究主要是针对有性生殖的真核生物,无性生殖的生物,特别是原核生物物种形成的研究还很少,而且目前对于无性生殖生物的物种概念和物种识别的标准仍无一致意见。因此,本文所谈的物种形成的过程和式样主要是针对有性生殖生物而言。

在探讨物种形成时涉及到生物学中的一个基本概念,即什么是“物种”?然而,“在生物学中,再没有哪个概念能像物种概念那样引起人们的争议”(Mayr,1982)。在关于物种五花八门的定义中,常用的物种概念有“形态学种”、“生物学种”、“系统发育种”、“进化种”、“生态种”等等(Mayr,1982; Futuyma,1986)。由于物种的概念和定义不是本文所涉及的内容,不便展开。在此,我们所说的“种”基本上采用“生物学种”的概念,这也是探讨物种形成问题时通常采用的物种概念。即物种是互交繁育的自然群体,这个群体与其他群体在生殖上相互隔离(Mayr,1970; Ayala, Valentine, 1979)。所以采用生物学种概念,一方面在于生物学种有比较清楚的界定且被广泛采用。据统计,生物学种概念适用于绝大多数动物种,同时也适用于 70%~80%的植物种(Stebbins,1963)。另一方面,生物学种概念中引进了物种形成过程中的一个最重要环节——生殖隔离。事实上,采用哪一种物种概念并不会影响到对物种形成机制的研究,因为物种仅仅是一个研究或操作单位,物种形成研究中的关键问题在于分歧式进化是如何产生的,而分歧式进化必须经过生殖隔离这一关键环节,进而才有物种多样性以致生物多样性的出现。

Grant(1991)把物种形成的过程概括为:多基因变异的产生→新等位基因重组的出现→新等位基因重组在衍生群体中被固定→新等位基因重组被生殖隔离加以保护。由此可见,上述过程中最后生殖隔离被保护这一步是使物种形成无法逆转的关键。

生殖隔离机制(reproductive isolating mechanism)的建立是物种形成过程中最关键的步骤,也是物种得以保持其完整性和独立性的基础。正如 Ayala 和 Valentine(1979)所说,物种是生殖隔离的群体,因此物种是如何形成的问题与群体之间生殖隔离是如何形成的问题相等。生殖隔离机制包括导致群体体系之间基因交流下降或完全受阻的各种因素,可按表 1 作进一步细分。

通常,把生殖隔离机制划分为合子前(prezygotic)和合子后(postzygotic)机制。前者阻碍不同群体成员之间的杂交,因此阻止了杂种合子的形成;而合子后机制则降低杂种的生活力或生殖力。合子前与合子后机制所产生的结果是相同的,即避免了群体间基因的交流,但二者间的重要差别在于合子后机制在生殖上的浪费要大于合子前机制,是一种保证生殖隔离效果较差的方式。

值得注意的是,除了上述生殖隔离机制以外,其他的隔离机制也会在物种形成过程中起作用。如地理(空间)隔离可能是植物中一种重要的隔离方式,尽管这种隔离可能还未导致生殖隔离的形成。如第三纪广布于北半球的木兰科鹅掌楸属(*Liriodendron*)现仅残存 2 个种,分别生长于北美和中国,地理上的隔离至少有 1300 万年。然而,当对二者进行人工杂交时,所得杂种后代不仅没有任何衰退,而且表现出明显的杂种优势,即杂种后代在生长和适应能力上均优于双亲(Hong, 1993)。

表 1 生殖隔离机制的分类

-
1. 合子前生殖隔离,阻止了杂种合子的形成。
 - a. 生态(ecological)隔离:群体占据同一地区,但生活在不同的栖息地,因此彼此不会相遇。
 - b. 时间(temporal)隔离:交配期或开花期不同,不是在不同的季节就是在一天中不同的时间。
 - c. 行为(behavioral)隔离:雌雄两性间的性吸引力很弱或不存在,也叫性隔离。
 - d. 机械(mechanical)隔离:因受到生殖器大小和形状的不同或花的结构不同而使交配或传粉受阻。
 - e. 配子(gametic)隔离:雌雄配子不能相互吸引,或者是精子在动物的生殖道中失活或花粉在柱头上不萌发。
 2. 合子后生殖隔离,降低了杂种的生活力和生殖力。
 - a. 杂种无生活力(hybrid inviability):杂种合子不发育或至少达不到性成熟阶段。
 - b. 杂种不育(hybrid sterility):杂种不能产生有功能的配子。
 - c. 杂种败育(hybrid breakdown):杂种后代(F_2 或回交世代)的生活力或生殖力降低。
-

2.1 合子前生殖隔离

合子前隔离机制限制了群体间或种间的杂交,防止产生不能生存、不育或适应性很差的杂种,从而在生殖方面不会过于浪费。生境隔离在植物中是很普遍的,紫露草属(*Tradescantia*)中的 2 个种是生境隔离的典型例子。生长于美国中部的 *T. canaliculata* 和 *T. subaspera* 在分布区上重叠,前者生长在阳光充足的石坡,而后者则生长在浓荫沃土之中;若生长在同一悬崖,*T. canaliculata* 则长在悬崖顶部,而 *T. subaspera* 长在悬崖下部。由于它们所处的生境很不相同,通常无法杂交。

时间隔离是一种很有效的隔离机制,因为大多数动植物的交配节令和开花季节只限于一年中的某一时期,这样使得近缘的动物种在不同时间发情或者是植物种在不同季节开花,形成基本上很彻底的种间生殖隔离。如兰科石斛属(*Dendrobium*)的 3 个种就是典型的例子。它们的花都在傍晚开放,天黑后花就枯萎了,所以受精只能在不到一天的期间内进行。然而,这 3 个种的开花都需要一定天气条件的刺激,如热天突然出现的暴雨。有趣的是,3 个物种对这种刺激的反映不同,一个物种是在受刺激后的第八天开花,另一个物种是第九天,第三个物种则是第十或第十一天开花,因此有效地阻止了种间的授粉(Ayala, Valenline, 1979)。植物中更常见的的时间隔离是季节隔离。如辐射松(*Pinus radiata*)和加州沼松(*P. muricata*)在美国蒙特里海湾附近重叠,尽管是风媒传粉但很少杂交,因为辐射松通常在二月初散粉而加州沼松到四月才散粉(Stebbins, 1950)。

机械隔离在具有复杂花器官结构的一些植物中很常见,如兰科、蝶形花科、唇型科、玄参科和萝藦科等。玄参科的马先蒿属(*Pedicularis*)在美国加州有许多种,有趣的是同地分布的 *P. groenlandica* 和 *P. attollens* 尽管都由相同的大黄蜂(熊蜂)传粉,却不会进行杂交。因为这 2 个种的花形态不同,从而导致熊蜂的头部传送 *P. attollens* 的花粉,而腹部传送 *P. groenlandica* 的花粉。

配子不亲和也是一种合子前隔离机制,在被子植物中已有不少报道。有时是异种花粉落在柱头上不会萌发,如曼陀螺属(*Datura*)的 *D. stramonium* 花粉落在 *D. meteloides* 柱头上不萌发。还有时即使花粉能萌发,但花粉管在异质花柱中伸长时会破裂,如鸢尾属 *Iris tenuis* 花粉在 *I. tenax* 花柱上就是如此(Merrell, 1981)。

2.2 合子后生殖隔离

合子前机制是很常见的隔离机制,但有时这种机制会偶然被打破,形成杂种合子,但这种合子通常是不能发育为成熟个体的,出现杂种无生活力。在许多植物种间杂种中经常出现杂种无生活力,如在已进行过种间杂交的棉属(*Gossypium*)、罂粟属(*Papaver*)、烟草属(*Nicotiana*)和 *Gilia* 属等等(Grant, 1981)。

有时杂种合子可以发育为成体,甚至很健壮,但却不育。杂种不育的经典例子就是骡子——马和驴之间的属内杂交,骡子不仅能存活,而且很富有活力。通常杂种不育包括一系列在配子发育过程中出现的现象,其不育的机理可以是基因的、染色体的,也可以是细胞质的,或者是不同阶段各种因子的组合。配子阶段产生的不育已在 *Nicotiana*, *Geum*, *Gilia*, *Bromus* 等许多植物属的杂种中出现(Grant, 1981)。

杂种败育曾出现在棉属(*Gossypium*)的种间杂交中,虽然杂种 F_1 有活力且能育,但有很多 F_2 植株死亡或生活力很弱。在 *Gilia malior* $\times$ *G. modocensis* 的杂交后代中,大约 42% 缺乏生活力,而菊科 *Layia gaillardoides* $\times$ *L. hieracioides* 的 F_2 子代中 80% 缺乏生活力(Grant, 1981)。

应该说明的是,在很多情况下,产生隔离机制的因素并不是单个因子,而是许多因素共同作用的结果。例如,在美国加州南部同地分布的唇型科 *Salvia mellifera* 和 *S. apiana* 在花部构造上很不相同,前者依靠中小型的蜜蜂传粉而后者依靠大型的蜜蜂传粉,形成一种机械性隔离。与此同时,二者在开花时间上也不一致,形成季节隔离,*S. mellifera* 早春开花而 *S. apiana* 在晚春和初夏开花,这和 2 个种各自传粉昆虫的物候有关。此外,二者之间还存在部分杂交不亲和性障碍等等(Grant, 1981)。

关于动植物各种生殖隔离机制的实例已有很多报道(Stebbins, 1950; Dobzhansky, 1951; Ayala and Valentine, 1979; Merrell, 1981; Grant, 1981)。

3 物种形成的基本模式

物种形成的模式基本上等同于生殖隔离机制的起源方式,有不同的划分方法。1) 根据物种形成或生殖隔离建立的快慢而分为:渐进式和跳跃式;2) 根据物种形成或生殖隔离建立所涉及的空间范围分为:异地的,邻地的和同地的;3) 根据物种形成或生殖隔离建立所涉及的遗传基础分为:基因的和染色体的等。在植物中还常常出现与杂交事件相伴的杂种式物种形成。

3.1 渐进式(gradual)物种形成

又被称为地理式(geographical)物种形成,是物种形成的一种最重要方式(Ayala and Valentine, 1979; Grant, 1981)。早在 20 世纪初,摩尔根就明确提出,“物种之间的不同不是起因于单个孟德尔式的差异,而是起因于许多微小的差异”,这一观点基本上源自于达尔文渐进的进化理论,长期以来人们一直接受这样的观点(Avise, 1994)。

当一个物种在其分布区内因地理的或其他环境因素而被分隔为若干相互隔离的群体时,这些被隔离群体之间的基因交流将大为减少或完全隔断,从而使各隔离群体之间的遗传差异随时间的推移而逐渐增大,通过一定的中间阶段(如地理宗、地理亚种等)而最后达到生殖隔离。这样,原先因环境而分隔的两个或多个初始群体就演变为形态上不连续、生殖上隔离的新种,在此过程中生殖隔离是逐渐建立的。渐进的物种形成过程往往伴随着初始群体在地理上的隔离,根据隔离方式的不同又可分为异地物种形成和邻地物种形成(见后),一旦生殖隔离完成,新种的分布区即使再重叠(环境隔离因素消失),也不会再融合为一个种。渐进的物种形成过程通常要经历很长时间,因而不可能直接观察到,多半是根据某些间接证据推断的。

果蝇 *Drosophila willistoni* 复合群就是动物中渐进式物种起源的典型实例。Ayala(1975)采用酶电泳技术对该复合群不同进化水平的群体进行了研究(表 2)。结果表明,在第 1 级生活于不同地区的群体间,没有任何生殖隔离,遗传一致度(I)高达 0.97,说明群体间具有高度的遗传相似性。第 2 级涉及不同的亚种,亚种间出现杂种不育形式的合子后生殖隔离,因而存在较大的遗传分化

($I=0.795$)。第3级为初始种阶段,与前一级不同的是,除了有杂种不育外还出现杂交不亲和,即在合子后生殖隔离基础上进一步建立了部分的合子前生殖隔离。这一级在遗传上的分化和第2级相当,Ayala认为这是由于遗传分化主要是在物种形成的前一阶段建立的。第4阶段为生殖隔离基本完善的姊妹种阶段。虽然姊妹种间在形态上仍很相似,但因生殖隔离已完全建立,使得它们之间的遗传分化明显加大($I=0.563$),不同姊妹种基本上是独立发展的类群,平均100个位点上已有大约58个位点发生了等位基因的置换($D=0.581$)。最后在第5级形态上明显不同的物种间,遗传分化很大($I=0.352$),平均每个基因位点均发生了一个等位基因的置换($D=1.056$)。

表2 果蝇 *Drosophila willistoni* 复合群不同进化水平的
群体间遗传一致度(I)和遗传距离(D)(括号内为标准误)(引自 Ayala,1975)

进化水平	遗传一致度(I)	遗传距离(D)
地理群体	0.970(0.006)	0.031(0.007)
亚种	0.795(0.013)	0.230(0.016)
初始种	0.798(0.026)	0.226(0.033)
姊妹种	0.563(0.023)	0.581(0.039)
形态种	0.352(0.023)	1.056(0.068)

对植物来说,像 *D. willistoni* 复合群这样研究十分透彻而又存在各种进化水平的类群还不多,但针对近缘类群已开展了不少研究,积累了丰富的资料。Clausen等(1951)对 *Layia* 属的6个种进行过深入的物种生物学研究,包括形态学、生态学和杂交试验等,结果他们将6个种分为3个复合体,并认为6个种的关系体现了地理式物种形成过程。Warwick和Gottlieb(1985)用等位酶位点进行了验证,结果发现3个复合体内遗传一致度(I)平均值分别为0.880、0.824、0.901,而在不同复合群的种间 I 值下降到0.576~0.642。遗传分化的大小与进化水平是一致的。在对泡沙参(*Adenophora potaninii*)复合体的研究中,我们也发现群体间的杂交亲和性、等位酶分化等与地理隔离成正比(葛颂和洪德元,1998; Ge, Hong, 1994)。类似的研究实例还有不少(葛颂,1994; Grant,1981; Crawford,1985)。

3.2 跳跃式(saltational)物种形成

又被称为量子式(quantum)或突变式(abrupt)物种形成。与渐进式物种形成不同,在跳跃式物种形成过程中生殖隔离是快速形成的。新种甚至新属都可起因于单个突变,一种能使生物体从一种形式突然转变为另一种形式的特殊的“大突变”或“系统突变”(Goldschmidt,1940)。跳跃式物种形成模式也是后来进化学说中“间断平衡论”(Eldredge, Gould,1972)提出的理论基础。支持跳跃式物种形成模式的一部分学者来自古生物学界,他们用这种跳跃式的方式来解释化石记录中的“缺环”,并认为一个新种能快速出现,一旦形成就成为自我调节的稳定系统以抵制谱系内的任何变化直到下一个物种形成事件再次发生。其次,一些遗传学上的特殊事件也可能导致跳跃式物种形成的出现。如Mayr提出,在一个小而隔离群体中出现的“建立者效应(founder effect)”往往会引发导致新种形成的“遗传革命”(Futuyma,1986)。近来的分子遗传学研究也支持跳跃式物种形成模式的存在。因为一些分子事件可能涉及到基因调节的变化,也许是由很少调控因素决定的,而这些因素却能对物种形成产生很大的影响(Avise,1994)。现已清楚,产生跳跃式物种形成的遗传机制可有下列几种。

3.2.1 多倍化(polyploidization)

引发跳跃式物种形成的常见形式是多倍化,即整套染色体的加倍。由于多倍体群体与祖先种往往在生殖上隔离,很容易进化为新种。多倍体在植物中很常见,是植物中十分重要的一种物种形成方式。根据对高等植物的统计,蕨类植物有95%为多倍体,80%以上的被子植物也为多倍体,尤其是异源多倍体在植物中更为常见(Leitch, Bennett, 1997)。以水稻所在的稻属(23种)为例,1/3的物种为多倍体且都是异源多倍体(Ge, *et al*, 1999)。但是,多倍体在动物中很少见(Ayala, Valentine, 1979)。

多倍体与祖先种间基因交流受阻,不是由于地理的分离,而是由于细胞学上的不正常。如果二倍体和它们可育的多倍体在彼此靠近的地方能产生杂种,杂种形式的不育所形成的生殖隔离不需要多少代就可以建立。最早发现染色体倍性变化能产生新种的例子来自对普通月见草(*Oenothera lamarckiana*)的研究。早在19世纪末,De Vries就在该种中发现了一种突变型,其组织和器官明显变大,并认为这是基因突变的结果,该种也因此被定名为巨型月见草(*O. gigas*)。后来的细胞学研究表明,巨型月见草体细胞染色体数为 $2n = 28$,正好比普通月见草染色体数($2n = 14$)多一倍。近来分子生物学技术的应用使得多倍体的确认更为有效,许多过去认为是二倍体的类群已被证明是多倍化起源,说明多倍化是这些类群早期物种形成的主要机制。例如,通过比较图谱方法发现,过去认为是二倍体的玉米有两套明显不同的基因组,显然是四倍体起源的(Leitch, Bennett, 1997)。

3.2.2 染色体重排(chromosomal rearrangements)

近缘类群通常会由于一系列染色体结构上的变化而发生分化,这些包括易位、倒位等染色体结构上的变化往往会快速地产生生殖隔离。来自植物的一个典型例子是对柳叶菜科 *Clarkia biloba* 和 *C. lingulata* 种对的研究。这2个种均为自交亲和但以异交为主的一年生种,它们形态上的差异表现为 *C. biloba* 在花瓣顶端有凹缺而 *C. lingulata* 全缘, *C. biloba* 染色体 $2n = 16$, 分布在加州 Sierra Nevada 北部及邻近的大片潮湿生境中,而 *C. lingulata* 染色体 $2n = 18$, 只分布在 *C. biloba* 分布区南缘很小的干燥河谷地带。细胞学研究表明, *C. lingulata* 是由 *C. biloba* 经过二次独立的染色体易位并固定后在近期内快速形成的,由于新种在染色体数目和结构上均不同于祖先种,因而很快建立起完全的生殖隔离(Grant, 1981)。这种衍生种在祖先种的边缘群体中快速形成,并通过染色体重构与祖先种在生殖上彻底隔离而不经任何中间的过渡,正是跳跃式物种形成的典型特征。类似的祖先种和衍生种种对的研究实例还不少(葛颂, 1994; Crawford, 1985)。

Small 曾对 *Clarkia* 属 *Myxocarpa* 组开展了一系列包括形态、生理生态和细胞遗传等方面的综合研究。结果发现,6个二倍体姊妹种是在美国加州由北向南、由湿润向干旱迁移的同时进行了一系列重大重构而先后起源的。他认为,这些类群在向干旱生境扩展其分布区时,由于选择压很强,染色体重构类型有较多机会以纯合状态被固定,并通过遗传漂变被保存下来,然后又向新的生境扩张从而在近期形成6个彼此异地出现、分布区狭小、生殖上隔离、染色体基数由北向南逐渐递减($x = 7, 6, 5$)的系列(洪德元, 1990)。

通过染色体重排而导致快速物种形成的例子在动植物中还有很多(Ayala, Valentine, 1979; Grant, 1981)。

3.2.3 交配系统的变化

许多植物物种具有自交不亲和性,即花粉不能在同一个体上萌发受精。其机制可能与自交不亲和位点上的等位基因有关(Richman, Kohn, 2000)。自交不亲和机制也可能与诸如花柱和雄蕊长度不同从而抑制自交等机械障碍有关。通过花柱异长变为花柱等长从而导致交配系统的变化能引发快速的物种形成,而遗传组成上变化很少。例如,在许多植物类群中,紧密亲缘的类群显示出完

全不同的生殖模式,表明花部特征的进化及其对交配式样的影响与生殖隔离的建立和物种形成是密切相关的(Avise,1994)。例如,自交亲和的 *Stephanomeria malhurensis* 显然起源于自交不亲和的祖先种 *S. exigua* ssp. *coronaria*,二者之间的不同在染色体重排上,这种重排可能是导致杂种不育的主要原因(Grant,1981)。

值得注意的一点是,由于跳跃式物种形成发生迅速,所以所形成的新种和祖先种之间的遗传差异往往很小。例如,由同工酶体现出的种间遗传相似性在许多这样的种间均很高,其遗传一致度值(I)通常高达0.9以上,与同种不同群体间的遗传相似性相当(葛颂,1994)。

根据生殖隔离建立所涉及的空间范围还可把物种形成分为异地的、邻地的和同地的。

3.3 异地(allopatric)物种形成

异地物种形成是被广泛接受最重要的一种物种形成方式,曾被认为是动物物种形成的唯一方式,甚至在植物中也是主要的方式。Mayr(1970)认为,有性生殖的动物,如果某个群体与其亲本种的其他群体在地理上隔离,而且隔离期间所获得的性状在隔离屏障破除以后仍能维持或保证生殖隔离,那么新种形成就成了必然。同时,Mayr还把“建立者效应(founder effect)”作为异地物种形成的一种方式,涉及到很小而被隔离的边缘群体。

此方式要求同种群体必须首先在空间或地理上出现分隔,并且假定物种形成是一个逐渐的过程,涉及大量基因位点上遗传差异的积累,而生殖隔离机制是作为这些隔离群体遗传分异的偶然副产品而出现的。因此,异地物种形成有时又和地理式物种形成等同。

3.4 同地(sympatric)和邻地(parapatric)物种形成

同地物种形成是由达尔文在《物种起源》中提出的,也是在进化生物学中长期争论的一个问题。同地物种曾被有些学者尤其是昆虫学家广泛采用,在高等植物中也认为有一半的种是通过同地的物种形成产生的(Merrell,1981),但另一些学者对同地物种形成则基本持否定态度(Avise,1994)。

同地物种形成往往是由产生跳跃式物种形成的机制引发的,如多倍化、交配系统转换等等,但也有人认为分歧(disruptive)选择可以造成同地物种形成的发生,只要选择强度足够大的话,如在重金属污染生境中的植物。Merrell(1981)认为,同地物种形成过程是异地物种形成的反过程,因为在同地物种形成中,第一步是完成生殖隔离,接着是渐进的适应性遗传分化。

邻地物种形成是介于异地和同地物种形成之间的一个过渡类型,不同之处在于初始群体分布于邻接的地区,群体间有一定程度的基因交流。由于邻地物种形成的含义不甚明确,不少学者不赞成或不承认邻地物种形成(Grant,1981;Merrell,1981)。有关上述异地、同地和邻地物种形成的实例可详见有关论著(Grant,1981;Merrell,1981;Futuyma,1986)。

3.5 杂种式(hybrid)物种形成

Grant(1981)根据植物的特点,将植物的物种形成划分为二种主要类型,即原发性(primary)物种形成和杂种式(hybrid)物种形成。前者指的是群体间分化在进化过程中逐渐加大直到种的水平,又称为进化性分化;而后者则表示新种的出现是由于种间天然杂交形成了杂种,再经过无性或两性方式(均有二倍或多倍体水平)达到稳定的新种。此处的原发性物种形成,基本上包括前面所介绍的地理式和量子式物种形成(图1)。

值得注意的是,Grant十分强调杂种式物种形成的意义,因为不同类群之间自然杂交形成的杂种经过加倍等遗传机制可形成与原来类群在生殖上隔离的新类群。由于杂交以及与杂交相伴的基因渗入等现象在植物界广泛存在,植物中近缘类群的杂交并伴随着此后对特定重组类型的选择,是植物物种形成的重要途径(葛颂,1994; Grant,1981)。20多年前,Knobloch(1972)就给出了23 675

例植物的种间或属间杂交,尽管当时进行过详细研究的类群只占植物类群的小部分。例如,在对夏威夷群岛 Gesneriaceae 科 *Cyrtandra* 属的研究中,就发现了 70 多个种间杂交种 (Smith, *et al*, 1996)。

通常,杂交可以形成杂种群 (hybrid swarm), 也可以通过渗入将子代与亲本相联系,这都不可能导致新种的形成,杂种式物种形成必须经过杂种后代的稳定化,或通过有性方式或通过无性方式来达到 (Grant, 1981)。Grant (1981) 认为,只有有性生殖的稳定化杂种才能算是新的物种的起源,这又包括二倍体水平和多倍体水平 (图 1)。

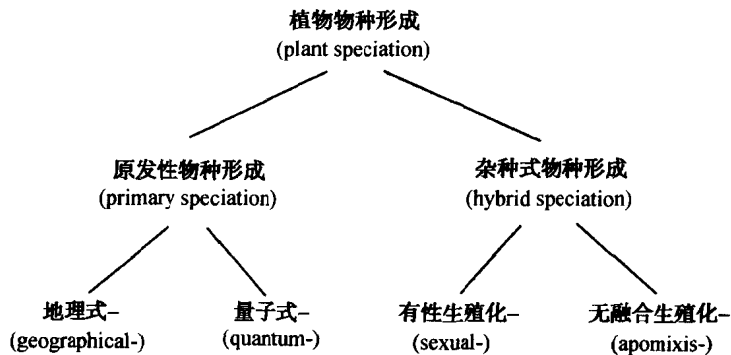


图 1 植物物种形成模式简图 (Grant, 1981)

多倍体水平上的物种形成主要涉及异源多倍体,包括不同生态型或不同地理宗之间的杂交,不同种间或属间的杂交等等。例如,四被体鸭茅 (*Dactylis glomerata*) 在地中海地区以北的欧亚大陆占优势并广泛分布于北美和其他大陆,从形态和生态上看介于 *D. aschersoniana* 和 *D. woronowii* 之间。前者明显是中生性的,限于林中,主要分布于中欧和北欧;但 *D. woronowii* 占据亚洲西南部半干旱的草原地区;而典型的 *D. glomerata* 在这些特征和生境上表现为中间状态,比 *D. woronowii* 喜湿润,但又比 *D. aschersoniana* 喜阳 (洪德元, 1990)。此类实例还有很多 (Grant, 1981; Futuyma, 1986; Rieseberg, 1997)。现已发现,在稻属 (*Oryza*) 现有的 23 个物种中,有 10 个染色体组 (AA, BB, CC, BBCC, CCDD, EE, FF, GG, HHJJ, HHKK), 其中染色体组为 CCDD 的 3 个异源四被体物种是一次起源的,染色体组为 BBCC 的物种则至少独立起源过 3 次,而 2 个 HHJJ 物种和 2 个 HHKK 物种的二倍体祖先均已不存在了 (Ge, *et al*, 1999)。可见,杂交以及杂种式物种形成在稻属的进化过程中曾频繁发生。近来的分子证据也表明,芍药属 (*Paeonia*) 中的许多异源多倍体是在该属分化的早期通过杂种式物种形成方式产生的 (Sang, *et al*, 1995)。

与多倍体杂种式物种形成相比,二倍体水平上的杂种式物种形成就比较难于确定。Rieseberg (1997) 认为,有 8 例二倍体杂种的起源已得到包括分子资料在内多方面证据的支持。其中的一个典型实例来自对我国高山松 (*Pinus densata*) 的研究。吴中伦 (1956) 对中国松属进行初步整理时,首次提出高山松可能是油松 (*P. tabulaeformis*) 和云南松 (*P. yunnanensis*) 的种间杂种,这一推测有许多形态学性状和地理分布方面的证据 (Wang, *et al*, 1990)。从现今的地理分布上看,油松和云南松分布区不重叠,高山松的分布正好在它们之间。因此,一些学者认为高山松可能是云南松和油松的祖先,向南演变为云南松,向北演变为油松;但大多数学者认为高山松是油松和云南松于第三纪相遇在云南北部时形成的杂交种 (Wang, *et al*, 1990)。Wang 等 (1990) 应用等位酶技术以及 Wang 和 Szmidt (1990) 进一步利用叶绿体 DNA 的 RFLP 分析对高山松的起源进行了较为深入的

探讨,令人信服地证实了高山松杂交起源的推测。例如,他们对叶绿体 RFLP 的分析发现 *Bcl*I 和 *Dra*I 两种限制性酶的杂交片段在油松和云南松种内不存在变异,但却可以将 2 个种清楚地区别开来,是物种专一的谱带。油松和云南松均具有各自专一的片段,而高山松既包括 2 个亲本种的片段式样(1 条带),也包括亲本种片段式样的组合(2 条带),明显是杂种起源的(Wang, Szmidt, 1990)(图 2)。其他的有关实例还有很多(洪德元, 1990; Rieseberg, 1997)。



图 2 叶绿体 DNA 经 *Dra*I 限制性酶消化后用 *psbC* 作为探针对高山松、油松和云南松进行杂交的片段式样(自 Wang, Szmidt, 1990)

d 为高山松个体, y 为云南松个体, t 为油松个体, s 为 1 kb 的标准

4 生殖隔离的起源

对于某一物种形成事件来说,产生隔离机制的因素可能很多,多种类型的隔离机制也可能同时在起作用。尽管往往一种隔离机制只可能产生部分生殖隔离,但几种机制的联合效应就能完全切断近缘种之间的基因交流。

当前有两种理论来解释生殖隔离的起源和发展。一种理论认为,生殖隔离是遗传分歧的一种偶然副产品,当群体在遗传上变的越来越不同时,最终将因为它们的基因库已经不能相互和谐一致从而达到相互不能繁育;另一种理论把生殖隔离看作是自然选择的产物,即当杂种不如亲本种适应时,自然选择将对杂种不利,进而直接促进生殖隔离的发展(Merrell, 1981)。

4.1 生殖隔离作为遗传分化的副产品

生殖隔离由于进化性分歧而产生,这一想法最早是由达尔文在《物种起源》中提出的,并被动植物中的大量实例所证实。这一模式本质上在于,当一个物种的隔离群体由于选择、突变、遗传漂变的共同作用而出现分化时,将产生生态型、地理宗等实体,这样偶然积累的遗传变异可能引起生殖隔离。例如,隔离群体中如果在生境偏爱、繁殖季节或交配(授粉)行为等方面的差异得到发展,那么当这些群体再次相遇成为同地分布时,隔离机制就会出现。前述果蝇 *D. willistoni* 复合群就是很典型的例子(表 2)。

表 2 *Gillias* 属不同分化水平的二倍体种间的杂交不亲和(自 Grant, 1981)

杂交类型	杂交组合数	平均每朵花的饱满种子数	每 10 朵花所得杂交个体数
同一个群体的个体间	4	17.8	22
同物种不同地理宗间	26	15.2	12
同组的不同物种间	103	3.7	3
同属不同组的物种间	41	0.004	0.038

松科的云杉属(*Picea*)有许多种间杂交的成功实例,但也有一些杂交失败。Wright(1955)发现,那些杂交不成功的亲本种在地理上都相距很远,在形态上的分化也很明显;而反过来,分布区相邻的种间杂交比较容易,说明种间的不亲和障碍可能是在分化过程中逐渐建立的。

部分的生殖隔离经常出现在同种不同宗(race)之间,如与气候、传粉媒介和其他环境因素相伴