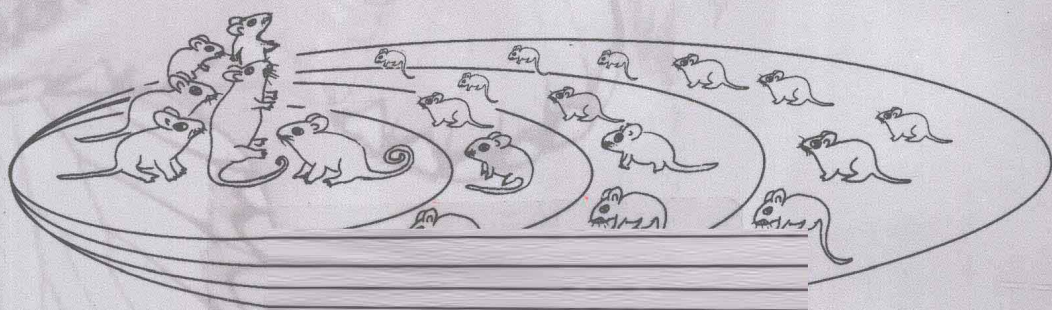


THE STATUS AND DEFINITION OF SPECIES

物种的存在与定义

周长发 杨 光 编著



科学出版社

内 容 简 介

物种是生物学的核心概念,也是生物存在的基本单元,对其本质的正确认识和准确把握是理解进化论、生态学以及生物系统学甚至整个生物学的基础和起点。本书系统有序地介绍了几乎历史上所有的物种定义及其主要观点,并对物种在自然界的存在、起源和灭绝理论也有所论述。在此基础上,作者还提出了自己对物种的定义及看法。

本书图文并茂、语言简洁,论述深入浅出,可供生物多样性、生物系统学和进化论研究人员阅读参考,也可作为生物专业本科生和研究生的指导教材。

图书在版编目(CIP)数据

物种的存在与定义/周长发,杨光编著. —北京:科学出版社,2011
ISBN 978-7-03-031147-4

I. ①物… II. ①周… ②杨… III. ①物种-研究 IV. ①Q111.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 093070 号

责任编辑:王海光 孙 菁/责任校对:钟 洋
责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

骏杰印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011年6月第 一 版 开本:B5 (720×1000)

2011年6月第一次印刷 印张:14

印数:1—1 800 字数:258 000

定价:52.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

资 助 项 目

南京师范大学动物学国家重点学科

教育部“211”三期重点学科建设项目“动物多样性与功能基因研究”

江苏高校优势学科建设工程资助项目（生物学）

江苏省生物多样性与生物技术重点实验室

江苏省高校重大基础研究计划（07KJA18016）“重要濒危和经济水生动物遗传多样性与种质遗传资源现状及其保护与利用”

国家自然科学基金重点项目（30830016）

南京师范大学创新团队项目（0319PM0902）

知识之基 生命之石

*The species is the fundamental concept of biology and
basic unit of life!*

争起于异 辩止于理

The consensus usually roots in and surfaces from debate!

序

生物有机体在自然界以物种作为组成单元的形式长期存在，也以物种为进化基本单元的形式演绎着自然选择和适应的精彩过程，它更是人类认识生物、了解生命现象的基本分类单元。因此，对物种这一概念和本质的科学认识 and 正确把握是生物学研究的基础。然而，由于生物进化历史漫长悠远、生物物种形成复杂、生物研究历程曲折婉转、人类认识的主观和局限，对物种存在的认识及其本质的定义和限定长期以来纷争不断、众说不一，且随生物学的蓬勃发展和更新演进，这一争论还在不断发展。可以说，物种问题是生物学中最让人激动也最让人烦恼的本质问题之一，也是亟待解决的核心问题之一。

长期以来，国际上对此问题的研究十分重视，观点层出不穷，但国内对此问题的参与和讨论相对较少，更鲜有提出让人耳目一新的观点和意见。这种状况给我国生物学尤其是生物系统学、进化论、分类学等多个分支学科的教学和研究带来了一些问题。

该书作者不畏艰辛地持续关注、长期跟踪，近年来更是广泛收罗、深入比对、潜心想考，取得了独特心得和新颖成果，他们的巧思妙想、刻求苦寻、所得所获和博览广阅都包含于这本《物种的存在与定义》书中。

该书分 16 章，对物种在自然界的存在、起源和灭绝，人类对其的定义、描述、分类和区别等相关问题进行了深入浅出、图文并茂的介绍，尤其是对多样繁杂的物种定义进行了分门别类和对应比较，使读者可以在阅读过程中十分容易地认识到各种定义的长短之处、适用之域、取舍之道和好坏之别。值得一提的是，作者还用一整章的篇幅对主要物种定义之间的联系与区别、共性与变化、相同与不同、外延与内涵、本质与表象等方面进行了深入的对比和梳理、简化与明确，这可使读者较轻松地获得知识、明辨论点、磨砺视角和裁选观点。难能可贵的是，作者在此基础上还提出了自己对物种的定义，其综合了现代多种定义的长

处，使描述与定义、标准与判断、主观与客观、实用与理论等多个方面取得了相对统一的协调，是可喜的新视角和新观点。

综览全书，其文字流畅明白、笔墨纵横驰骋、图文相辅相成、叙述活泼有序、见解独到深刻，表现出作者对生物分类理论有精深掌握、对进化理论有全面理解。该书是我国研究人员对物种这一生物学核心问题研究的又一较大进展，相信它的出版与发行会对我国生物学的研究有诸多助益，欣然为序。



中国科学院院士

2011年4月

前 言

凡事需求其根本，知其要素。孙子有云：“声不过五，五声之变，不可胜听也；色不过五，五色之变，不可胜观也；味不过五，五味之变，不可胜尝也。”是故一旦领会事物之原理、掌握变化之机制，则能融会贯通、高登远览、内统外合也！

生物之根本在于物种，生命之元素在于种群。然生物物种丰富多彩、形态千奇百怪，对其之定义古今中外论文虽已浩瀚如海、使之得描述五湖四海愿望也深切似谷，但时至今日，仍未见有一统之说、广受之论。且随生物宏观之学蓬勃发展、微观之说日臻完善，奇思妙想更是层出不穷、新说高论也就频绵不绝。而我观之，物种之议虽流派众多、种群之作已汗牛充栋，但大多隔靴搔痒，甚至炫耀文字，少有切中要害、深得要领者也。

况生物之学源于异邦、兴于西方。因语言之隔、文化之别，我等宏观研究常常流于细枝末节、未能触及核心本质。如仅以具体生物之解剖描述，国人也屡有斩获；然若论抽象物种之定义概括，吾民则鲜有创造。吾虽不才，却钟情于进化分类之说、好奇于基础本质之论，又因教学之需、授课之用，对物种定义、种群概念等基本问题也曾广泛阅读、仔细比对、深入思考。偶有心得，便下笔以记；稍有新知，就开纸以录。锱铢积累、汇成此辑。只望给有需者以资料、省同道者以时间，不敢以论著称矣！

我本有幸，生于生物之学勃兴之时；吾也不幸，恰逢重学之风式微之季。而我却坚守清冷之业，苦思玄奥之题。愚乎？忠乎？

周长发

2011 年春于南京师范大学生命科学学院

zhouchangfa@njnu.edu.cn

目 录

序

前言

1 地球上的物种数目及其估计	1
1.1 全球物种数目的估计	2
1.2 已知的物种数目	4
1.3 物种多样性示例	7
1.4 物种在地球上的分布	8
2 物种之含义	11
2.1 种作为最低的分类阶元	12
2.2 种作为最小的分类单元	13
2.3 分类单元种与分类阶元种的区别和联系	15
3 生物物种在自然界的存在	17
3.1 种群	18
3.2 复杂多样的生活史	20
3.3 生殖隔离及其机制	21
3.4 生殖隔离的原因	25
3.5 时间维度中的物种	26
4 自然物种的识别	31
4.1 用形态特征来区分物种	32
4.2 用时间上的存在过程来区分物种	34
4.3 用生物学或生殖隔离标准来区分物种	35
4.4 用遗传距离来区分物种	36
4.5 用独特生态位来区分物种	37
4.6 多种标准综合运用来区分物种	38
4.7 评论	39
5 物种定义简史	40
5.1 达尔文之前的物种定义——自然朴素的物种定义时期	41
5.2 1859~1900 年以进化论为基础的物种定义时期	42
5.3 1900~1950 年生物学物种定义时期	43
5.4 支序系统学形成至成熟时期的物种定义——系统发育物种定义时期	

(1950~2000 年)	44
5.5 当前的物种定义——多种定义并存时期	45
5.6 物种定义名称	46
6 强调形态相似和识别的物种定义	52
6.1 形态学物种概念	53
6.2 分类学物种概念	55
6.3 表征物种概念	56
6.4 人为物种概念	57
6.5 评论	59
7 强调进化或世系传承的物种概念	62
7.1 唯名论物种概念	63
7.2 进化显著单元物种概念	65
7.3 进化物种概念	66
7.4 连续物种概念和时间种概念	68
7.5 统一物种概念	69
7.6 评论	69
8 强调生物学和生殖隔离的物种定义	71
8.1 生物学物种定义	72
8.2 无维度物种概念	85
8.3 识别物种概念	85
8.4 评论	87
9 建立在支序分类理论上的物种定义	88
9.1 内节点物种概念	92
9.2 组成物种概念	94
9.3 血亲物种概念	95
9.4 亨氏物种概念	95
9.5 系统发育物种概念(单系版)	97
9.6 系统发育物种概念(识别版)	98
9.7 最小聚合分类单元物种概念	102
9.8 单体生物物种概念	102
9.9 系统发育物种概念(单系-识别版)	103
9.10 评论	103
10 强调基因区别的物种定义	104
10.1 遗传学物种概念	105
10.2 基因型簇物种概念	106

10.3	基因物种概念	106
10.4	血亲协调性物种概念	108
10.5	基因组种	108
10.6	用遗传差异来区分物种	109
10.7	评论	110
11	适用于特定对象或领域的物种定义	112
11.1	无性繁殖物种概念	113
11.2	似然物种概念	113
11.3	细菌物种概念	115
11.4	掠夺物种概念	116
11.5	异源多倍体物种概念	116
11.6	生态学物种概念	117
11.7	近群种	119
11.8	生殖竞争物种概念	119
11.9	评论	120
12	调和性的物种定义	122
12.1	三单元论物种定义	124
12.2	进化生物学物种概念	125
12.3	内聚物种概念	125
12.4	全面生物学物种概念	128
12.5	评论	128
13	主要物种定义之间的争论焦点	129
13.1	物种的客观性与主观性	130
13.2	物种定义的主观性与客观性	131
13.3	物种定义是适用于部分生物还是全部生物	132
13.4	物种是分类单元还是分类阶元	132
13.5	种级阶元标准	133
13.6	时间与空间	134
13.7	瞬间与长期	134
13.8	物种的时间边界	135
13.9	物种的空间边界	135
13.10	物种是多地域种群还是单一地域种群	136
13.11	物种定义是依据种群本身特性还是其外在表现	137
13.12	什么特征可用来定义物种	138
13.13	数量性状与质量性状	139

13.14	多种标准与单一标准	139
13.15	理论与实用	140
13.16	物种与其他高级阶元有无区别	141
13.17	物种与高级分类单元的组成有无本质区别	142
13.18	高级分类单元的性质	142
13.19	物种是否是单系群	144
13.20	先验与后验	144
13.21	相似与相异	145
13.22	祖先物种	145
13.23	种化模式及过程	146
13.24	前进进化能否产生新种	147
13.25	时间种	147
13.26	动态与静态	148
13.27	矛盾与统一	148
13.28	包罗万象与简洁单一	149
13.29	物种定义的重要性	149
13.30	物种能不能被定义	150
14	综合物种定义	152
15	物种形成	157
15.1	物种形成过程	158
15.2	物种形成方式	160
16	物种灭绝	169
16.1	近现代有案可查的物种灭绝事件示例	170
16.2	常规灭绝	173
16.3	大灭绝	173
16.4	容易灭绝的生物体本身因素	175
16.5	可能引起灭绝的外部因素	177
16.6	灭绝效应	178
16.7	当前人类影响下的生物灭绝	179
16.8	当前生物灭绝的主要原因	181
	参考文献	184
	中文索引	196
	西文索引	201

1 地球上的物种数目及其估计



生物与人类息息相关、关系密切。在人类生活的周围，就存在着各式各样的生物，如猪、牛、羊、马、狗、猫、蟑螂、苍蝇、蚊子等。如果你再仔细观察，在人居附近也会看到更多形形色色的生物，如蜻蜓、蝴蝶、飞鸟、鱼儿等，显示这个世界上的生物是极其多样的（图 1.1）。那么地球上到底有多少生物物种呢？

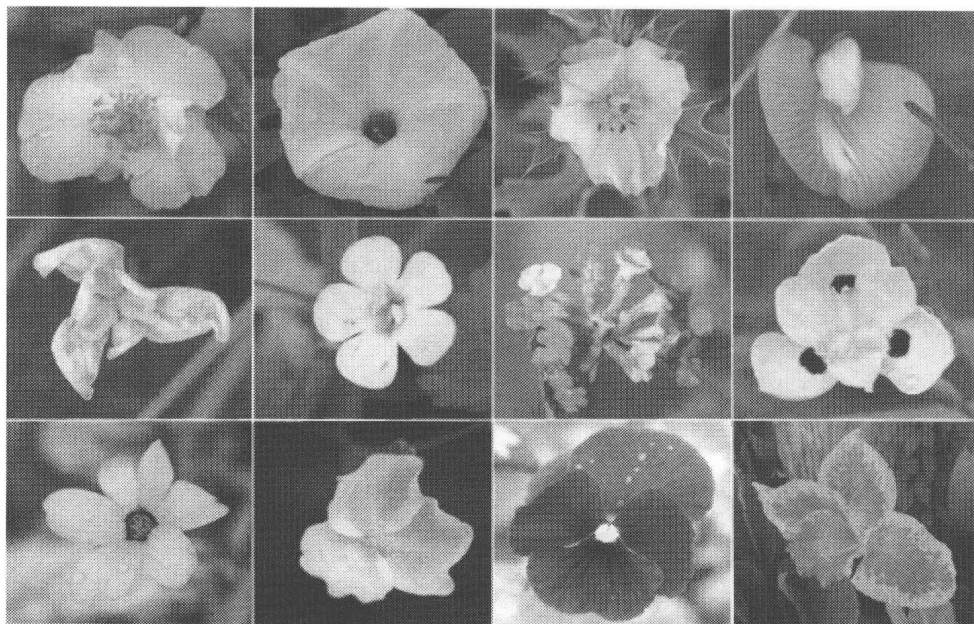


图 1.1 植物多样性示例

1.1 全球物种数目的估计

欧洲的生物种类研究得较早也较彻底，此处的数据有一定的权威性和代表性。Stork 和 Gaston (1990) 认为英国有蝴蝶 67 种，昆虫约 2.2 万种。而全世界的蝴蝶种类为 1.5 万~2.2 万种，如果用同样的比率推算，则全世界的生物种类为 490 万~660 万种。然而，生物在地球上的分布不是很均匀，就陆地生物而言，低纬度地区生物种类往往要远远多于高纬度地区，因此英国的数据可能更适合估算同纬度地区的生物种类，就全球而言，其代表性有待进一步验证。

Raven (1983) 指出，就全球而言，鸟类和哺乳动物等大型动物人们已了解得相对清楚。从地理分布上看，它们在热带地区的种类约为温带地区种类的 2 倍。如果这个比例在所有生物中也存在，那么由于目前已记录的生物种类约 150 万（主要是温带种类），因此全球生物种类应该为 300 万~500 万种。但是，由

于寄生虫等原因，温带与热带地区生物种类的比例关系不一定就是 1 : 2，这个比例可能偏低。有些生物在温带可能更多。

May (1988, 1992) 综合多种资料指出，生物体的大小（如长度或质量等）与其物种数目之间可能有一定的相关性。一般而言，个体大的生物其物种数目相对要少。常见的例子如昆虫多而微小，哺乳动物则大而少见。常见生物体的大小与种类之间的关系可以表示为 $S \approx L^{-x}$ (S 为物种数目, L 为生物个体大小, x 为相关性系数, 其数值一般为 1.5~3, 图 1.2)。据此, 他提出全球的物种数目为 1000 万~5000 万。然而, 由于有些生物体十分微小, 目前对它们的研究或认识十分缺乏, 其真实数目仍难以估计。

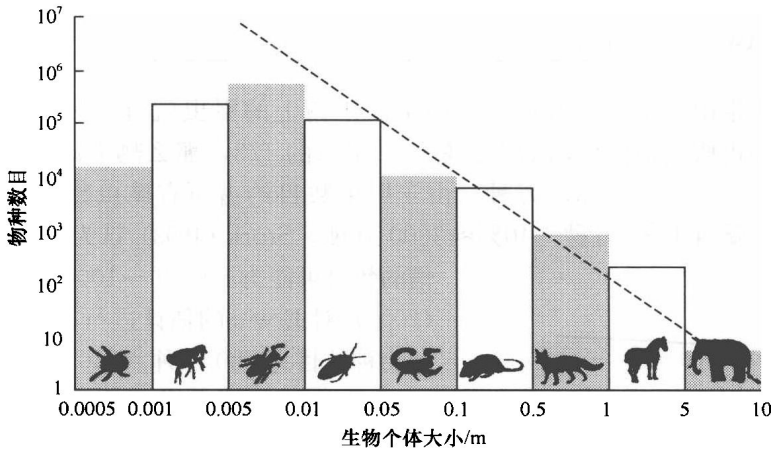


图 1.2 生物个体大小与其数目之间的相关性示意 (May, 1992)

以上的物种数目估算办法基本都是理论性的。由于分类工作中存在着同物异名、异物同名以及仍有大量未知种类还没有被人类认识, 这些估算数目的准确性都有待检验。Erwin (1982) 想用实证的方法来进行推测。他在南美洲国家巴拿马的热带雨林中调查常绿、中高、大叶的赛氏马鞭椒 (*Luehea seemannii*) 树上的甲虫数目。调查对象包含 19 棵赛氏马鞭椒树, 在每棵树的周围都铺上塑料布, 然后向树上喷射可降解杀虫剂。一年中调查 3 次, 分别选在雨季、旱季以及两者过渡期。通过对收集的甲虫进行分类, 共鉴定出超过 955 种的鞘翅目昆虫 (不包括象鼻虫)。后来, 他们又在巴西用同样的办法进行采集, 发现象鼻虫的种类几乎与其他甲虫类似。故他在 955 种的基础上加上 206 种象鼻虫, 并据此认为他在赛氏马鞭椒这一树种上收集到的甲虫种类共约 1200 种。然而昆虫是会到处移动的, 如果要推测物种数目, 还必须识别出这其中有多少甲虫是专性寄生于赛氏马鞭椒的。

在以前的研究中, Erwin 得到一个数值 (表 1.1 中的比值)。据此推算, 他认为在他所收集到的 1200 种甲虫中, 约 13.5% (162 种) 是专门寄生于赛氏马鞭椒上, 或者说只寄生于赛氏马鞭椒这一树种上, 剩下的 1038 种 (86.5%) 是可以在不同树种上生活的。

表 1.1 赛氏马鞭椒树上甲虫生态类型分布 (Erwin, 1982)

营养类型	物种数目	寄主专一性甲虫所占比例(估计值)/%	寄主专一性甲虫数目
植食性甲虫	682	20	136.4
捕食性甲虫	296	5	14.8
菌食性甲虫	69	10	6.9
腐食性甲虫	96	5	4.8
估计的甲虫总数	多于 1200		162.9

如果热带雨林中有 5 万种树, 则生活于树上的甲虫就有 $163 \times 50\,000 = 815$ 万种。如果再假定地面生活的甲虫是树上甲虫的 $1/3$, 那么热带雨林中的甲虫为 $815 \text{ 万} \times (1 + 1/3) \approx 1087$ 万种。由于甲虫数目约占所有昆虫数目的 40%, 因此全球昆虫就有 $1087 \text{ 万种} \div 40\% \approx 3000$ 万种。Stork (1993) 认为此数目太大, 可

信的数目可能为 500 万~1000 万。Ødegaard (2000) 对 Erwin 的估计进行检验, 调整后全球物种数目为 480 万种 (240 万~1020 万)。

Erwin (1991) 进一步指出, 从目前已有研究来看, 新种仍层出不穷。而如果对某一类群研究得越好, 其新种的发现频率会逐渐变平变小 (图 1.3)。因而可以认为目前我们所知道的生物仍是很少一部分。

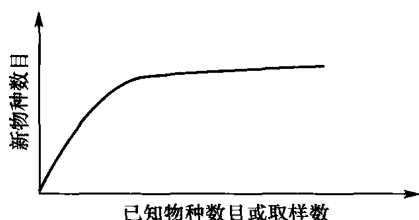


图 1.3 新物种报道频率与已知物种数目的关系曲线 (改自 May, 1992)

1.2 已知的物种数目

Mayr 等 (1953) 统计出当时已报道的动物数目超过 100 万种 (表 1.2)。

表 1.2 主要动物类群的物种数目 (Mayr et al., 1953)

动物门类	物种数目
原生动物门 Protozoa	30 000
中生动物门 Mesozoa	50
多孔动物门 Porifera	4 500
腔肠动物门 Coelenterata	9 000

续表

动物门类	物种数目
栉水母动物门 Ctenophora	90
扁形动物门 Platyhelminthes	6 000
棘头虫纲 Acanthocephala	300
轮虫纲 Rotifera	1 500
腹毛纲 Gastrotricha	175
动吻纲 Kinorhyncha	100
线形纲 Nematomorpha	100
线虫纲 Nematoda	10 000
曳鳃动物门 Priapulida	5
纽形动物门 Nemertina	750
内肛动物门 Entoprocta	60
环节动物门 Annelida	7 000
螯虫动物门 Echiuroida	60
星虫动物门 Sipunculoidea	250
缓步动物门 Tardigrada	180
有爪动物门 Onychophora	65
舌形动物门 Linguatula	70
螯肢动物亚门 Chelicerata	35 000
甲壳纲 Crustacea	25 000
其他节肢动物 (不包括昆虫)	13 000
昆虫纲 Insecta	850 000
软体动物门 Mollusca	80 000
须腕动物门 Pogonophora	1
苔藓动物门 Bryozoa	3 300
腕足动物门 Brachiopoda	250
棘皮动物门 Echinodermata	4 000
帚形动物门 Phoronidea	4
毛颚动物门 Chaetognatha	30
半索动物门 Hemichordata	80
被囊亚门 Tunicata	1 600
鱼类	20 000
两栖爬行动物	6 000
鸟类	8 590
哺乳动物	3 200
总计	1 120 310