

## 物种形成方式及成种理论述评\*

同 号 文

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

**提 要** 物种的形成是生物进化的最根本问题,但谁也没有亲历过自然界物种的形成过程。因此,才会出现数十种不同的成种假说或模式。生物界是极其多样的,物种的形成方式也必然是多样的;过去那种将不同观点对立或进行简单取舍的做法是不对的。事实上,不同观点都有一定的代表性。有关成种作用的遗传学实验已进行了近半个世纪,但对自然界中物种的形成问题尚未带来革命性的影响。过去一味地从地理隔离方面来研究成种问题,难免有其局限性;而真正与成种作用关系密切的是繁殖率(或出生率),繁殖率越高,生物间遗传物质的交换和重组的机会就越多,产生变异的机会也就越多,这样就越容易产生新物种。关于物种形成中的中间环节(过渡类型)的问题已争论了近一个世纪,实际上,这是一个由渐变成种论所带来的问题(渐变成种与中间环节的问题);在突变成种中,不需要过渡类型,新旧物种的更替是通过突变-共存方式完成的。

**关键词** 成种方式 繁殖速率 物种更替 述评

物种的形成与物种概念及划分问题一样,是长期困扰科学界的一大难题。1859年, Darwin 发表了《物种起源》一书,首次科学地提出了物种形成的一套理论。其实在此之前,先辈们就提出过一些有关成种作用的思想。

### 1 历史回顾

#### 1.1 物种不变论(Immutability of species)

物种不变论有两层涵义:一是物种是神创造的,并且永远不会发生变化(神创论者的观点);其二是尽管承认物种是自己起源的,但是在瞬间形成的,并在起源后永远保持不变。

Lamarck 认为物种的起源是瞬时的。每个演化系列都是不同的瞬间起源的简单生物的产物,它们后来都进化为较高等的生物。Lamarck 的进化论是纵向的,只承认线系成种(phyletic speciation),即一个老的物种只能演化成另一个新物种。

当 Linnaeus 发现了三四种自然杂种,并将它们命名为新的物种后,便认为自然界所有的物种都是通过杂交而产生的,进而提出,上帝创造了所有植物目以上的阶元,而目以下,一直到种的所有分类阶元,都是通过杂交而产生的(转引自 Mayr, 1982a)。

所有 Darwin 之前的学说,都可称为本质论(essentialism),从 Maupertuis 到 Bateson,该学派认为,每个物种都有其特有的种质,因此,物种是不可能变化和进化的。Lyell 认为,自然界是由各种固有的类型组成,它们是在一定的时间内被创造的,要想一个物种变成另一物种是不可能的(Mayr, 1982a)。

本质论认为快速成种是通过两种方式来实现的:突变(drastic mutation)和杂交(hybridization)。

事实上,在 Darwin 之前也曾出现过与本质论不同的学说。早在 1825 年 Leopold 和 Buch 就提出过地理

\* 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所所长基金资助(课题号:350801)。

隔离成种的基本思想。

### 1.2 物种多起源论 (Multiple creation of disjunct species)

Alohnse de Candolle (1806—1893)认为那些分布不连续的物种,尤其是植物,居群与居群之间相隔很远,用流行的迁徙理论很难对其作出解释,而物种多起源学说却能很好解释这种现象。

Louis Agassiz (1857)认为上帝的创造力是无限的。同一种在分布上不连续的居群是被分别创造的,他提出了物种起源的多中心理论(转引自 Mayr, 1982a)。

### 1.3 达尔文时代

最早较为系统地提出一整套成种理论的当首推 Darwin,在他的《物种起源》(1859)一书中,虽然对生命的起源这一根本问题并未涉及,但他却从进化的角度对物种的形成问题提出了完整的理论。

Darwin 的物种理论与前人相比,其进步性在于承认物种是可变的,可以从一个物种演化为另一个新的物种,或者是一个物种可以分化成几个新物种。所有物种都是从一个祖先种(ancestor species)或亲本种演化来的。但这一成种理论是建立在地理隔离的基础上,并很强调这是一个渐变的过程。

达尔文在《物种起源》中提出,新物种只能以两种方式产生:通过整个居群从一种状态向另一种状态的转化(单系演化或前进发生)(anagenesis);或通过分歧发生(cladogenesis)。从整个生物界的发展历史来看,生物的多样性是在不断增加,这用第一种成种方式是无法解释的。因此,对绝大多数生物而言,成种作用的前提是复化(multiplication of species)(Tong, 1995)。

Darwin(1868)曾作出这样的总结:没有变异,便没有一切。尽管是个体间的微妙差异,也可能足以导致产生新的物种。Darwin 反复强调,成种过程是一个适应过程,地理成种是一个渐变过程。他的地理成种理论是建立在鸟、蝴蝶、蜗牛及广布性的昆虫等生物门类之上的。

Darwin 和 Wallace 提出了地理进化理论,他们不去从时间向度来比较研究主要生物门类及生物多样性的起源问题,而是将注意力放在比较同时代的不同地理向度的类群,他们重点研究在地理分布上,不同居群和物种是如何相互更替的。因此, Darwin 的进化论也被称作水平进化论(horizontal evolutionism),这种理论认为物种可以复化,即一个物种可以产生数个不同物种;同一物种内的隔离居群,可以被视作不同的雏形种(incipient species)。

对那些不很了解成种作用的人来说,成种作用就是,由于地理屏障的出现,而将一个物种一分为二(White, 1978 将其称为哑铃模式)。

### 1.4 遗传学对成种理论的贡献

本世纪以来,随着遗传学和生物化学的飞速发展,人类对物种的本质和物种的形成机制有了更为深刻的认识;现代遗传学认为基因突变、基因重组和染色体变异都能产生新物种。Mendel 和 de Vries 认为,新物种和变种是从已有的生物种中跃变产生的。

1937 年, Dobzhansky 在他的《遗传学和物种起源》一书中提出,通过染色体加倍就可产生新物种。但到目前为止,人们试图通过实验方法来产生新物种的努力尚未取得成功。

## 2 成种方式及理论概说

由于我们谁也没有亲历自然界物种的形成过程,因此,所谓的成种方式或理论在很大程度上是推测性的。既然是推测性的,那就会仁者见仁,智者见智。在过去的近两个世纪里,科学家共提出了 20 多种成种模式或理论:地理成种、异域成种、同域成种、边域成种、滞域成种、邻域成种、歧域成种、隔离分化成种、不等成种、异时成种、线系成种、分支成种、分歧成种、加权成种、减数成种、渐变成种、聚量(量子)成种、瞬时成种、跃变成种、爆发性成种、内因成种、同序成种、定向成种、离子成种、局域成种等。总之,这些模式或理论都与当时的认识水平或认识角度有关,或者是与某些特定类群有关,很难简单地评说孰优孰劣。但可以肯定的是,人类是在不断加深对这一问题的认识。

尽管成种理论已经提出了很多,但总体可以归纳为以下几个主要方面:渐变与突变、地理成种与非地理成种、遗传物质与表型特征、线条与分支等。生物界是极其多样的,既有渐变的事例,也有突变的例子;同样,既有线系变化,也有分支变化。过去,把渐变论和突变论完全对立起来,这种做法有欠妥当。现在,不仅在自然界发现了很多截然不同的现象,就是在一些新的成种和进化理论中,也同时包含了渐变与突发的思想,例如间断平衡理论。

## 2.1 渐变与突变

在所有关于成种的问题中,渐变论与突变论的论战是最持久的。围绕这一主题,主要有以下不同理论:

渐变论者认为,成种事件发生时,极少或几乎无形态变化发生,随后便产生了亲缘同形种(Levinton, 1988)。笔者认为渐变论与突变论的主要分歧在于新物种的形成快慢,而不在于新物种相对于祖先种究竟发生了多大(形态)变化。不论是渐变成种还是突变成种,都只是一种大概的分类,而不是一种确切的机制,因为它们并不深究成种作用的具体过程,只是从物种形成的快慢上来进行简单区分。

渐变成种(gradual speciation):新物种的形成,是通过相当长期的变异积累来实现的,从个体变异开始,经过居群分化,产生亚居群,进而分化成不同居群、不同亚种、不同半种,最后发展成不同的亲缘同形种和不同的物种。实际上,同一物种内不同居群之间的关系是相当复杂的(同号文,1995),上面所述的只是一个理想的模式,并不是所有的渐变成种都必须经过这么多过程。

突变成种,贵在快速,至于通过什么方式,并不十分关心。这可以从突变成种的有关概念中明显看出。Goldsohmidt认为新物种或较高阶元的产生是由一个个体的一次突变形成的(Mayr, 1982b)。与突变成种论相近的尚有下列概念:

聚量(量子)成种(quantum speciation)(Simpson, 1944):由自然选择和基因漂变共同作用,再加上适当的空间隔离而快速形成新物种。Grant(1963, 1971):一个新的特异的子种从祖先种的一个半隔离的边缘居群中萌发出来,代表成种的一种捷径;相当于Mayr的边域成种概念。Ayala(1982)认为,聚量成种就是跃变成种。

瞬时成种(instantaneous speciation):新物种或变种是通过突变产生的,从亲本种中分离出来的一个个体,可以建立起另一个新的物种居群(de Vries, 1906; Bateson, 1922; Goldschmidt, 1940)。诚然,瞬时成种可以通过多倍体或染色体变化而产生,尤其是在植物中,但它绝非主要的成种方式;实际上,在高等动物中,这种成种方式还是未知的(Mayr, 1980)。

跃变成种(saltational speciation):指与突变事件有关的成种作用(Lewis, 1966)。

爆发性成种(explosive speciation):指一个类群或居群在相对较短的时间内分裂成多个支系的后代(Mayr, 1963, 1982b)。

间断成种(punctuational speciation):物种是通过快速的成种事件而形成的,在形成后,可以保持长时期的稳定(Eldredge and Gould, 1972)。

实际上,像线系成种、杂交成种、基因成种及染色体成种等都可以被列为突变成种的范畴。

## 2.2 地理成种与非地理成种

在地理隔离的情况下,通过自然选择,使生物产生变异,进而形成新的物种,这是流行于 Darwin 时代的成种模式。现代最流行的成种理论,也都是建立在地理隔离基础上。地理成种理论之所以盛行,与占主导地位的生物物种概念不无关系,因为目前绝大多数(现生)生物物种的判别标准仍是生殖隔离。Mayr(1980)认为,几乎所有的成种作用都需要地理隔离。在地理隔离的前提下发生的成种作用被称作地理成种(geographical speciation)。在这一标准下,成种作用可分为如下几种情况:异域成种(allopatric speciation) = 歧域成种(dichopatric speciation, Cracraft, 1984) = 隔离分化成种(vicariance speciation)、边域成种(peripatric speciation) = 不等成种(differential speciation)、邻域成种(parapatric speciation)、滞域成种(stasipatric speciation)、同域成种(sympatric speciation)和半地理成种(semigeographical speciation)。严格来说,只有异域成种

(包括边域、邻域和歧域成种)才算真正的地理成种,同域成种和滞域成种几乎与地理隔离无关。

地理成种理论,实际上只与渐变成种过程有关,对那些快速成种或突变成种的生物来说并不适宜;此外,地理隔离,只是成种作用的前提条件,它只是外因之一。由此看来,仅从地理隔离来划分成种方式,并不是最科学的。关于地理成种理论的介绍请见下文。

### 2.3 线系成种与分支成种

最早的成种理论是线系的,从 Darwin 时代以来,分支成种理论才较为盛行。分支成种理论是建立在自然历史的基础上,并且与生物界发展的规律较为相符。因为,只有分支成种,才能带来发展和繁荣,才能增加生物的多样性。在地球历史中,生物类别的数量是在逐渐增多。尽管分支成种能反映生物界演化的总体特征,但也不能排除某些个别类群是线系成种的可能。从新老物种的更替方式及物种数量有无变化等标准,成种模式可分为如下几类:线系的种转化(species transformation);祖种分裂(parent species splitting)成两个新种,而自己本身灭绝;分支成种(branching speciation),新种为一个旁支,原有物种继续存在;杂交成种,两个物种变成一个物种。

减数成种(reductive speciation):指原有的两个独立的物种经杂交后完全变成同种。但也不能排除产生杂种的只是两个亲本种的一小部分,即在形成杂种后,两个亲本种继续存在(Wiley, 1981; Ax, 1987)。

异时成种(allochronic speciation):指不需要经过地理隔离,而由不同的交配季节或交配方式引起的成种作用(Mayr, 1982a);另一意思是指新老物种的更替是随时间而发生的(Lincoln *et al.*, 1982)。

线系成种(phyletic speciation 或 excurrent speciation)=演替成种(successional speciation)=单系成种(agenetic speciation):老的物种总是被一个新的物种替代,但物种的数量永远保持不变。这种线系成种方式并不反映自然界的真实情况,它是一种人为的模式(Ax, 1987);但 Dillon (1978)认为,这种成种方式也许在化石记录中能找到证据。

分支成种(branching speciation)=分歧成种(cladogenetic speciation)=歧异成种(divergent speciation):指一个老的物种被两个或更多新的物种所替代,在整个演化过程中,物种的总数是在不断增加(Dillon, 1978)。

加权(数)成种(additive speciation):指成种后增加了种类的成种事件,类同于分支成种等。自然界的成种过程绝大多数属于这个类型(戎嘉余等, 1990)。

### 2.4 遗传物质与表型变化

现代的成种理论,已不满足于从自然历史资料推测和从表征变异来研究成种,而是大量地进行科学实验,试图从内因中寻求成种作用的机理,同时也研究伴随着成种作用,究竟有多少表征和遗传物质发生了变化。从遗传物质的变化与成种作用的关系考虑,成种作用又可归纳为如下几类:

染色体成种(chromosomal speciation)和多倍化成种(polyploidy speciation):通过改变染色体的数目(包括非整倍性和整倍性)来产生新物种(Dobzhansky, 1937; Stebbins, 1950; Grant, 1971; White, 1968, 1978)。

基因成种(gene speciation):由基因的置换、易位和倒置等引起的成种作用。

内因成种(apomictic speciation):主要指无性生物通过种间杂交的方式产生新种(Lincoln *et al.*, 1982)。

雏形成种(incipient speciation):女儿种与亲本种只在生殖上发生了隔离,但并没有明显的形态变化发生(Dillon, 1978)。

滞形成种(stasimorphic speciation):指不伴有形态变化发生的成种作用(Lincoln *et al.*, 1982)。

同序成种(homosequential speciation):Carson (1975)提出,并非所有成种作用都是由染色体重组引起,有些成种作用并不伴随染色体数目的变化,这类成种作用就被称作同序成种。

Bateson 和 Goldschmidt 在本世纪初分别提出种间巨大的形态差异是由一次突变所引起。事实上,在成种过程中表现型与基因型的互动关系并不十分明了,因为有些成种事件并不产生明显的形态变化(如亲缘同形种);相反,有些物种内的不同居群,尽管在形态上已发生了明显分异,但却没有发生生殖隔离。

### 2.5 其它的成种模式

从其它因素出发,前人还提出了如下成种模式:

杂交成种 (hybrid speciation): 通过种间杂交而形成新物种, 此模式最早由 Linnaeus 提出 (Grant, 1981)。

定向成种 (directed speciation) (Stanley, 1979): 成种事件普遍向一个特定的适应方向发生 (Stanley, 1990)。

离心成种 (centrifugal speciation) (Brown, 1957): 物种的形成不通过隔离, 而是依靠脱离中心居群的一系列辐射变异而形成。

局域成种 (insular speciation): 仅限于一个小岛或局部地区的成种作用 (Dillon, 1978)。

共生成种 (symbiotic speciation) (Kitzmilller and Laven, 1958): 主要指共生生物或寄生生物的成种方式 (转引自 Minelli, 1993)。

主要成种 (primary speciation): 指一个 lineage 被分成两个或更多独立演化 lineage 的过程 (Lincoln *et al.*, 1982)。

次要成种 (secondary speciation): 由属于不同 lineage 的物种杂交而产生新物种的过程 (Lincoln *et al.*, 1982)。

以上并不是说成种方式有这么多种, 只是它们强调的是成种作用的不同方面而已, 它们很多是相互包容或互为印证的。目前, 较为完善的并被普遍接受的成种模式当首推地理成种理论。现今的地理成种理论, 与往日相比, 更加完善和充实, 尤其是基因学说的引进, 不仅大大丰富了这一理论, 而且使其在形成机制方面得到了科学的解释。

成种作用可能通过不同的途径来实现, 没有一个固定的模式, 但它们的共同点就是促使生殖隔离的形成和产生更多的分支 (Wright, 1982)。

### 3 现代流行的几种成种模式简介

White (1978) 提出有 9 种成种模式, 其中 3 种是属于异域成种的范畴, 3 种是半地理成种的, 其余 3 个成种方式分别是同域成种、多倍化成种和无性繁殖成种。

Rice 和 Hostert (1993) 提出, 成种作用有 4 种方式: 异域地理成种模式、增强型模式 (reinforcement model)、基因流分异模式 (divergence-with-gene-flow) 和瓶颈模式。

笔者认为, 成种作用大致可分两类: 由地理 (geographical) 因素引起的 (包括传统的地理成种理论和新兴的隔离分化成种理论) 和非地理 (non-geographical) 因素产生的成种作用。

#### 3.1 地理成种

大多数西方学者认为地理成种作用可分为异域成种、边域成种、邻域成种和同域成种 (Minelli, 1993)。但从逻辑学来讲, 真正属于地理成种范畴的只有异域成种 (包含边域成种), 而后两种成种方式实际上与地理隔离无关或关系很小。

异域成种模式是从 Darwin 理论继承来的。当某一个居群与亲本种 (parental species) 在地理上发生隔离后, 它就获得一些性状, 即使地理障碍消失后, 它与亲本种之间的生殖隔离仍保持, 于是新物种就产生了 (Mayr, 1942, 1963)。在这一模式中, 一个种的分布域被自然障碍 (山脉, 河流等) 阻隔为两部分, 从而阻碍了基因交流。在障碍两边的居群开始各自独立演化, 在基因方面的分化日趋明显。作为基因差异的副产物, 前合子 (prezygotic) (即避免产生杂种的积极交配) 和后合子 (postzygotic) (即减少杂种的成活性或繁殖力) 生殖隔离不断在这两个居群中发展。一旦前和/或后合子隔离完成后, 成种作用也就结束 (Rice and Hostert, 1993)。近年来, 在进化生物学中已达到这样一个共识, 即所有有性繁殖动物的新种, 无一例外都是通过异域成种的过程而形成的。早期的异域成种模式是分两步实现的: 首先是一个种被隔离成不同的地理居群; 然后这些居群在不同的选择机制和漂变下, 在遗传方面发生分异。Mayr (1978) 提出, 异域成种模式是最能被人们接受的, 鸟类的成种作用, 无疑都是异域的。异域成种理论在很大程度上保留了传统的

渐变理论,首先是居群内分化,变成不同的亚居群,不同的亚居群演化成不同的居群,不同的居群演化成不同的亚种及半种,然后发展成不同的亲缘同形种乃至不同的种。

异域成种理论有几种不同的模式:最简单的是哑铃模式(dumbbell model),此外,还有雏形种成种模式、边域成种模式、瓶颈成种(或创始者居群成种)模式(bottleneck or founder population speciation)。

1) 哑铃成种模式:由于新地障的出现,使祖先种的分布域对等地一分为二,然后,在这两半上的居群各自逐渐发生遗传分异。这是一种理想化的模式。White(1978)称其为哑铃模式。

2) 边域成种:是在边域中的创始者居群中所发生的成种作用(Mayr, 1954),这一概念与 Grant(1963, 1981)提出的量子成种及 Bush(1975)的异域成种概念相似。地处边缘隔离的居群具有多重性(系微进化的能容,如进化速率的强烈差异性、进化系列的间断性和显著的突变性等),剧烈的基因重组(遗传革命 genetic revolution)可能使边域隔离居群产生进化变化而导致创始者效应(founder effect),其速度远较快于该种居

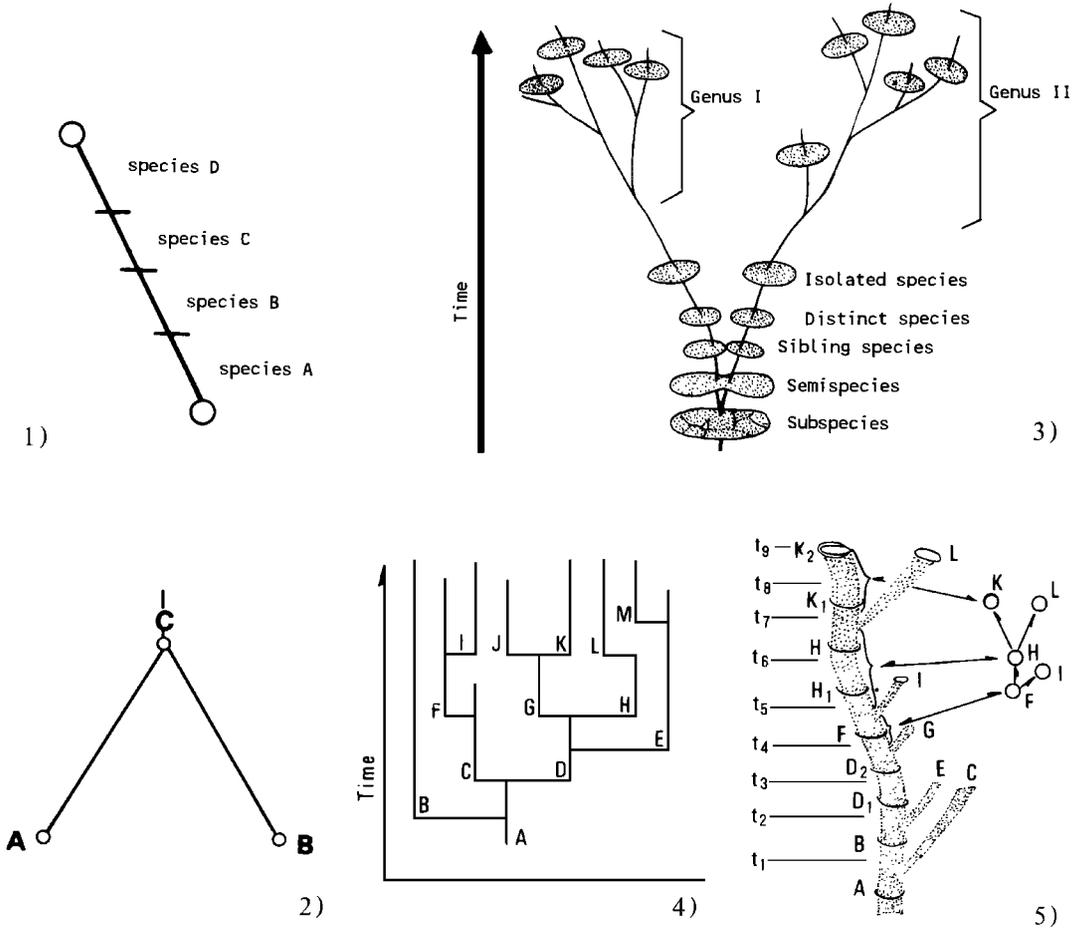


插图 1 从系统学角度出发,可能出现的几种成种模式

1) 线系成种; 2) 杂交成种; 3) 两分岐式成种(Dillon, 1978); 4) 间断平衡成种(Eldredge and Gould, 1972);

5) 分支系统学成种(Hennig, 1966)

Some prevailing hypotheses on speciation from the viewpoint of phylogenetics

1) Phyletic speciation or anagenesis; 2) Hybrid speciation; 3) Dichotomous speciation (Dillon, 1978);

4) Punctuational speciation(Eldredge and Gould, 1972); 5) Cladistic speciation (Hennig, 1966)

群主要区域内的变化。这种机制引发新性状的快速出现而导致新种的形成(转引自戎嘉余,1990)。越是靠边缘的居群,其趋异性越大,常常达到种级甚至属级的差异(Mayr,1982b)。相对哑铃模式而言,边域成种是一种不对称的隔离,即祖先种的分布域被分成了两个不对等的部分,因此,边域成种也被称作不等成种。靠边缘的那一小部分往往是新物种的发源地,这一部分上,有可能只有几个个体,甚至只有1个已怀孕的雌性个体——“创始者个体”。例如,当一个受精的雌性个体迁居到某一隔离的岛屿上时,从此,一个新的居群就可能产生(Mayr,1954)。边域成种的最大特点是,在成种作用发生时居群的规模要经历一个剧减的过程。因此,边域成种模式又被形象化地称为瓶颈模式、创始者成种模式或雏形成种模式(founder-flush speciation = flush-founder speciation = flush-crash speciation = founder-effect speciation)(Mayr,1970,1982b;Carson and Templeton,1984;Rice and Hostert,1993)。

3) 邻域成种模式:在一个物种的分布范围内,沿着某一由地理变化而形成的生态群,发生了基因流被阻断(Smith,1965,1969)。相邻而又不同的两个生境,在它们之间并不存在一个不毛地带,即在两个相邻的居群之间总有一个交叉地带,新的物种就在此产生。这是地理成种模式的一个特例,Mayr(1982a)只承认在成种作用发生后的邻域分布格局。White(1978)认为邻域成种是一种就地成种的作用。邻域成种过程中,亲本种与新种的分布域始终是沟通的。从严格意义来讲,邻域成种不能算是异域。

4) 隔离分化成种=歧域成种:同一物种的分布域,在隔离分化事件后发生破裂,从而其上的生物也发生分异,形成新物种。它和传统的地理隔离的不同之处在于:地障的出现在生物迁徙之后发生,而传统的扩散(dispersal)理论认为生物在跨越过地障后再发生分异;隔离分化生物地理学是受大陆漂移学说的启发。隔离分化理论更有利于异域地理成种(Croizat *et al.*,1974;Rosen,1975;Platnick,1976,1978)。

5) 半地理成种(semigeographical speciation):发生在生态过渡带的成种作用,类似邻域成种(Lincoln *et al.*,1982)。

6) 增强型成种模式(reinforcement):属于异域成种的一种类型,指隔离在地障两边的亚居群尚未完全达到生殖隔离之前,地障却消失了,尽管这两个亚居群又可以混交,但它们产生的杂交子代适应能力极低,这样长期交配选择,这两个亚居群最终达到完全生殖隔离(Dobzhansky,1937;Rice and Hostert,1993)。这一模式的前一阶段属于异域成种,而后一阶段却属于同域成种。

Ax(1987)认为异域成种、歧域成种和边域成种是同义词。

### 3.2 非地理成种或广义的同域成种

该模式由 Mayr(1942,1963)提出,至今仍争议很大。在没有出现任何阻碍基因交流的障碍的情况下,一个居群被分成在生殖上相互隔离的两个居群。目前最为流行的有3种机制来解释这一成种模式:1)分异(或断裂)选择(diversifying or disruptive selection):这可以拉开双型基因分布,2)异时成种:由于脱离了交配季节;3)更换了新的寄主(主要适用于对寄主有特殊要求的物种)。适应新的寄主可能是同域成种的主要途径,尤其是对很多食植类动物的确如此(Mayr,1982b)。

1) 同域成种(Mayr,1942,1963)和滞域成种(White,1968,1978,1982)

Bush(1975),Endler(1977),Price(1980)及其他学者认为,断裂选择在有些食植性昆虫和动物寄生虫中是很普遍的,因为它们对某种植物或寄主已有了极为固定的适应。同域成种也可通过染色体变化(染色体上基因频率的变化或染色体数目的变化)来实现。Ax(1987)认为同域成种实际上是指亲本种的分布域内产生新物种的过程。

滞域成种概念由 White(1968)提出,属于同域成种的一个特例,其中自然选择的主要动力是减数分裂。滞域成种的实质是染色体快速重组,包括易位(translocation)、融合(fusion)或臂间倒位(转)(pericentric inversion)(White,1978)。滞域成种过程是发生在祖先种的分布范围内,然后在起源点以同心状向外扩散。但这一模式受到 Mayr(1982a)、Grant(1985)及 Hewitt(1988)的反对。

2) 基因流分异模式(Divergence-with-gene-flow model)

实际上,这一成种模式仍可归在同域成种这一大的范畴。该模式的前提是不同居群或亚居群之间仍

存在基因交流,但必须发生遗传分异。在同一物种的分布域内,若不同地区、生境及小生境的选择方式(selection regime)不同,就可能产生局部性的或生境型的不同适应,尽管它们之间的基因交流仍然存在。

能阻隔基因交流的障碍不完全或根本不存在,而在基因方面有所差异的亚居群之间的生殖隔离是逐渐形成的,最终产生新的物种(Smith, 1966; Endler, 1977; Felsenstein, 1981; Rice and Hostert, 1993)。

### 3) 染色体成种

White(1968, 1978)一直是一个非地理成种论者,他反对异域成种理论,并提出了自己的非异域成种模式(nonallopatric speciation)——染色体成种。染色体成种有两种模式:侵入型的(invasive)和滞域型的(stasipatric)。当染色体重组发生在边域居群中时,它们就可能侵入到新的未曾被该种占领的地区,这就是侵入型染色体成种(White, 1982);滞域型染色体成种是指染色体重组是发生在亲本种的分布范围内,并从起源点向外扩散;这种成种方式是内部的,即新种是起源于亲本种的地理分布范围之内(White, 1982)。White(1978)提出染色体成种在迁徙能力差的生物中较为普遍,这些生物的居群中有很多是在原地繁衍了很多代。

通过多倍化(染色体重组),即染色体数目的加倍,一下子可以产生一个新的物种,这叫多倍化成种。但并非所有成种作用都需要进行基因重组(Stebbins, 1950; Grant, 1971)。

### 4) 杂交成种

杂交成种是指新种是直接起源于自然的杂种(Grant, 1981)。杂交成种已越来越被普遍认为是植物中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,但最近几年,却发现了一些很好的杂交成种的例子,如蝗虫、竹节虫、象鼻虫、飞虱、淡水蜗牛、真涡虫、鱼、水螅、青蛙及鳄类等(White, 1978; Bullini, 1985)(转引自 Minelli, 1993)。

## 4 影响成种作用的主要因素及成种机制

Mayr(1942)将影响成种作用的因素归纳为两类:内因(生理的和遗传的)和外因(环境的);在外因中,最重要的是能限制随意迁徙的地理障碍。

随机事件和选择过程是 Carson(1971)所提出的 flush-and-crash 成种模式的两个必备条件(转引自 Minelli, 1993)。

Bush(1975)认为,研究成种作用,在很大程度上是在研究产生生殖隔离机制的遗传学和进化问题。

Powell(1982)总结了导致成种作用的主要因素有5个方面:选择、重组、遗传漂变、突变和迁徙。

从杂交实验得到的证据表明,有时,变异在新物种或形态品种及亚种的形成过程中起很大作用(Stebbins, 1982)。

成种作用实际上是相互隔离的居群之间遗传趋异的副产物(Minelli, 1993)。Endler(1977)提出,生殖隔离是成种作用的最终产物,而非前提条件。成种作用的最终目的是达到生殖隔离,但能产生(引起)生殖隔离的途径很多:1)来自两个居群的精子和卵子的结合受阻(包括地理隔离、繁殖季节的差异、诸如求偶等方面的行为差异、生态差异、解剖学上的差异、生物化学方面的障碍等);2)即使能交配,但由于两种遗传性状不能完全协调而影响成功地结合,有时可能产生子1代,但在子2代及其以后的子代中,其繁育能力大为降低;3)染色体重组干扰减数分裂,从而导致染色体的非整倍数,进而使分化初露端倪;4)由于细胞核-细胞质的不兼容性引起(Wright, 1982)。Rice和Hostert(1993)认为,通过多效性(pleiotropy)和机因顺变(genetic hitchhiking),不论在异域或同域的情况下,都可能产生生殖隔离。Templeton(1992)更为详细地罗列了引起生殖隔离的机制,共有9种可能。

### 4.1 遗传物质的变化对成种作用的影响

遗传物质(genetic material)在成种过程中的变化主要表现在两方面:1)染色体的数目可以通过增加或减少1个或多个的方法来改变,此法称非整倍性(aneuploidy);或通过加倍的方法来改变,例如二倍体和三

倍体,这些称多倍性(polyploidy)。2)染色体数目虽然不变,但在同一染色体内的遗传物质却发生了重组(倒转),或遗传物质从一个染色体转移到另一染色体上(易位)。

已经发现,在植物中,有时即使1个或仅仅数个基因足以形成生殖隔离;在动物中,成种作用需要相当大量的基因重组。依照传统的异域成种模式,只有在经过长期地理隔离后,才能慢慢地积累起成种作用所需的大量基因变化(Mayr, 1982b)。

如果是DNA中极少一部分就能控制物种之间的生殖隔离,很有可能不需几次突变或核型的重组就能形成新物种。但确切地说,在成种过程中究竟发生了什么尚不完全清楚,成种过程的最大之谜是基因变化问题(Mayr, 1982b)。

Mayr的基本思想是基因漂变和遗传显性(epistasis)在小的、侵入异域的居群中的成种过程中发挥着举足轻重的作用。祖-裔之间的基因趋异不仅能形成生殖隔离,并且在形态方面也会引起深刻变化,这在Darwin所提出的常规的选择中是不能达到的(Coyne, 1994)。

所有证据表明,由染色体易位(chromosomal translocations)、倒转(inversions)或置换(transpositions)所引起的杂交不育主要取决于积累的变化的次数,而不是看已发生变化的染色体片段(chromosomal segment)的规模有多大。基因渐变或基因突变和染色体重组有关(Stebbins, 1982)。

由于多倍性的发现,人类认识到,通过染色体组的加倍可以产生新的物种(Stebbins, 1950; Grant, 1971)。但Carson(1975)提出,并非所有成种作用都是由染色体重组引起的,在夏威夷岛上果蝇的迅速成种,几乎看不出有什么染色体变化发生。他把这种成种作用叫作同序成种,即在关系密切的物种之间,不存在染色体差异。Rice和Hostert(1993)在总结40年来对成种作用的实验研究时指出,有些实验可以产生一小部分生殖隔离,但这种生殖隔离并不一定需要基因漂变(genetic drift)。

Ayala(1982)在对比不同居群、不同亚种及不同半种之间的基因距离D(genetic distance)后提出,D值在0.2—1.0是成种作用所伴随的基因距离变化的平均值,但在快速的突变成种中,D值的变化只有0.05。与成种作用所伴随的遗传物质变化,是极其多样的。同一属的两个物种之间明显的形态分异,有时可能只受1或2个基因控制(Minelli, 1993)。目前,尚无很好的证据能表明在成种过程中,必然会伴随大量的跳跃性的基因变化,大量研究显示,不同分类群之间在基因、形态和染色体等方面的差异并非能很好地对应起来(Mayr, 1978)。

White(1978)认为,即使很亲近的物种,它们之间也存在很大染色体差异,例如臂内(paracentric)和臂间(pericentric)倒转、分裂(fissions)、融合(fusions)、易位及其它的核型重组方式。他估计,90%以上(也许98%以上)的成种事件都伴有核型的变化发生,并坚信,其中大多数肯定与染色体的重组有关。

值得肯定的是,近40年来,科学家做了大量遗传学和分子生物学实验来进行进化论研究,但是绝大多数实验是以果蝇(*Drosophila*)为素材的,这种实验究竟有多大的代表性,尚有待进一步商榷。

基因变化既是引起成种作用的原因,同时也是成种作用的结果(Minelli, 1993)。因此,在成种过程中,遗传物质究竟是怎样变化的,至今仍是谜。

## 4.2 地理环境对成种作用的影响

尽管从Darwin时代开始,就不断有人提出生理成种(physiological speciation)和生态成种(ecological speciation)及其它同域成种的模式,但Mayr一直坚定地认为,几乎所有成种作用都离不开地理隔离(Provine, 1991)。

进化生物学家普遍认为,地理成种模式是合理的,并且是重要的成种机制。地理隔离的重要作用在于能形成异域(无基因交流),这是其能促使形成物种的主要作用(Mayr, 1963)。

但实验表明,地理隔离更重要的作用在于限制基因交流,并在强烈而多样的选择中形成明显的间断。地理隔离是减少基因交流的简单易行的途径,但并不一定要完全阻止基因交流(Rice and Hostert, 1993)。

White(1978)很机械地将异域成种所需的地障理解为山脉和冰川等地理障碍,这是很片面的,实际上,所谓障碍,就是只要能减少基因流动,保证相互隔开的基因座能独立发展即可,植被和其它的生态障碍也

同样有这样的功能(Mayr, 1978)。

### 4.3 物种的形成机制

物种的形成方式有多种多样,但它们有一个共同特点,即最终结果都是促使生殖隔离的形成。因此,物种的形成机制等同于产生生殖隔离的机制。强分异选择(strong divergent selection)、随机漂变(sampling drift)和性选择(sexual antagonistic selection)是形成新物种的主要动力。而成种作用的必要条件是有限的基因交流,具有强而间歇性的多重的分异选择环境(Restricted-Strong-Discontinuous-Multifarious-Conditions)(Rice and Hostert, 1993)。

很显然,当某一物种被迁徙的地障隔开,使得种间的竞争压力减轻,这会导致成种作用快速发展。实验已经证明,伴有基因流分异的成种作用在遗传学上是可行的(Rice Hostert, 1993)。

值得说明的是,生殖隔离是建立在生境隔离的基础之上。有很多记载表明,有些居群,在它们的生境保持不变时,它们表现为不同物种,而一旦这种生境被改变,这些不同居群间的生殖隔离也就随之消失。有些物种在较大范围内重叠分布,在有些地区,二者相安无事,而在另一地点,这两个重叠分布的物种却可以杂交。这些都说明生殖隔离也有其不定性。此外,生殖隔离也是一点点积累形成的,很多雏形种的生殖隔离并不是完全和彻底的(Mayr, 1992)。

居群的大小也是影响成种作用极为重要的因素,但 White 却严重地忽视了这一点。毫无疑问,快速成种很容易在小的居群中实现(Mayr, 1982a)。

现代的成种理论,一般都是传统的地理隔离理论与先进的分子生物学理论综合的产物(Mayr, 1978)。

物种的形成机制,永远只是理论上的,因为它们都是间接推断的。尽管有人试图用实验的方法来产生果蝇新种(Powell, 1982),但并没有成功(Provine, 1991)。

## 5 繁殖率与成种速率

除了像多倍化那样的瞬时成种方式外,绝大多数成种作用都是极其缓慢的过程,几乎是难以观察到的,因此,成种作用的过程只能靠推测来重建(Mayr, 1978)。

从速率方面,成种作用可分为两大类:1)传统的渐变成种:这要经历很多世代才能实现;2)瞬时成种:在动物中,向专营孤雌生殖的漂变或杂交都可能导致快速成种;在植物中,由异源多倍化(allopolyploidy)可以快速形成物种,通过种间杂交,使基因组二倍体化,例如,多倍体基因组 AABB 就是由分别来自两个祖先种的单倍基因组 AA 和 BB 组合成的(Minelli, 1993)。

从居群遗传学角度, Templeton (1982)也将成种作用归为两类:1)通过趋异而引起的慢速成种(slow speciation by divergence):由于隔离障碍是逐渐演化形成的,并伴有自然选择,不论是直接的或间接的,它们都是导致生殖隔离的主要动力;2)由突变引起的快速成种(quick speciation by transience):突变成种,意味着不连续,其中有些选择障碍被其它的演化力所克服。

自然界并不存在任何固定的成种速率(方宗杰, 1990)。在短短的 5Ma 间,夏威夷群岛的果蝇竟然由 1—2 个祖先种演化出近 500 个物种! 在只有 10 000 年历史的菲律宾拉瑙(Lanao)湖,居然出现了 18 个地方性鲤科鱼种(另一说是 29 种)(Reid, 1980)。

Sebbins(1982)将成种作用的时间尺度分为 4 级:1)基因-历史;2)考古;3)短的古生物时期;4)中长的古生物期。基因-历史范围,包括从现在到 6 000 年以来的这段时间,对遗传学家来说,时间尺度是代,在 6 000 年期间,对快速繁衍的果蝇来说,可以繁殖 200 000 代;小哺乳动物,如鼠类,可以繁衍 20 000—25 000 代;一年生的植物和一化性的昆虫可繁衍 6 000 代;大哺乳动物和绝大多数木本植物可繁衍 200—300 代。总之,6 000 年对一个隐含生殖隔离机制的小居群来说,完全可以演化出新的物种来。

笔者认为,物种的形成速率与繁殖速率(breeding rate)成正比,因为生物的变异主要发生在出生之前,尤其是交配过程是生物变异的最大源泉,繁殖速率越快的生物,其产生新种的机会越多,即形成的物种越

多;相反,繁殖速率越慢,产生新种的机会越少,即产生的新种越少。

绝灭速率制约着成种速率;享有高成种速率的分类单元也具有高绝灭速率。这些分类单元的例子有哺乳动物、菊石和三叶虫,相反,成种速率低的分类单元通常也经历较低的绝灭速率(Stanley, 1990)。Raup (1992)指出,古生物证据表明,在地球历史中,生物大规模灭绝是幕式发生的,在每次大灭绝后总是紧跟着大规模的成种作用发生。

关于物种的延限,Simpson(1944)提出了3种类型:1)近乎停滞的(bradytely),可延续数亿年;2)正常速率(horotely),但不同门类各不完全相同;3)相当快速演化的(tachytely)。

Teichert(1956)提出物种的平均延限是12 Ma。Simpson(1953)认为一个物种从起源到灭绝一般要经历2.75 Ma。事实上,不同种类生物的演化速率是极其不同的,不同物种的延限自然也就差异很大。

就整个显生宙的生物平均而言,物种的延限是5—10 Ma(Raup, 1987);美国西部的大部分木本植物的物种延限是15—50 Ma;同样是在美国西部,一些灌木的新形态种显然是最近1万年来到2万年来才演化成的(Stebbins, 1982)。Stanley(1979)提出,有些物种是在最近的2 000—4 000年内形成的。

但从间断平衡论的观点出发,成种速率和物种的演化速率(物种的延限)没有必然联系。所有物种在形成过程中都经历着高的演化速率,而在形成后却是另一种演化速率。

## 6 小 结

关于上述种种成种理论,其关键问题可归纳为以下几点:1)突变与渐变的划分,从来没有一个客观标准,更没有量化的尺度。遗传学家认为的突变,在古生物学家眼里可能就是渐变,同样,在古生物学家建立的生物渐变演化系列中,可能包含了很多突变事件。过去,将突变与渐变完全对立的做法是不可取的。其实,突变和渐变是在不同情况下和在不同生物类群中出现的不同现象,它们在自然界有各自的代表性。2)过去,多门类系统演化树的画法有些过于理想化,绝大多数没有处理好祖先种与女儿种的过渡或共存关系,究竟是新老更替还是新老交替,并没有人认真研究过。而在很多重建的演化谱系中,母亲种总是被女儿种突然完全取代,这是不合乎逻辑的,因为不论在何种情况下,祖先种与女儿种都应当有一个过渡阶段。在渐变成种中,这种过渡表现为中间环节的存在;在突变成种中,表现为祖先种与女儿种有一个共存阶段。插图1中的几种成种模式,在自然界都可能存在,但它们中的任何一个都不能完全代表自然界中的所有成种方式,它们各自代表一个侧面或仅代表某一类生物而已。3)在成种过程中,内因与外因、原因与结果等关系处理得不够清楚,甚至有些混淆。如地理隔离、生殖隔离等与成种作用的关系。前人过分夸大了地理因素在成种过程中的作用。其实,地理隔离只是外因之一,它的主要作用是阻止基因交流(现在认为地理隔离并不能完全隔断基因交流,只能减少基因交流),使生物发生分异,并使分异持续发展。至于生殖隔离,并非成种作用的原因,而是结果。关于基因重组与成种作用的关系,其认识就更为混乱,因为它既是成种作用的原因,也是成种作用的结果。4)目前,检验成种作用完成与否的唯一标准是生殖隔离,既然如此,成种过程中所发生的一切变化(包括基因型和表现型)都是副产物,现在尚无人能证明这些变化与生殖隔离是什么样的关系。5)成种问题与物种概念紧密相关。目前最流行的是生物学物种概念,即以生殖隔离与否来判别物种。因此,现在的成种理论或模式,绝大多数和是针对有性繁殖的生物而言,这难免有失普遍性。更重要的是这一准则并不能适用于单亲(uniparental)或无性繁殖(asexual reproduction)的生物,包括自体受精(self-fertilization)、孤雌生殖(partenogenesis)、假受精(pseudogamy)及营养体生殖(vegetative reproduction)等。6)几十年来的成种理论,并未给成种问题带来革命性的变化。尽管实验已经证明,通过基因重组、染色体重组等可以直接产生新物种,但在自然界,究竟什么样的因素才能引发基因重组和染色体重组呢?遗传物质的变化与生殖隔离之间是什么样的对应关系呢?这些问题至今仍是谜。此外,也有实验证明,在有些成种过程中,并没有染色体或基因重组发生。

本文插图由杨明婉女士清绘,笔者在此表示衷心感谢!

## 参 考 文 献

- 方宗杰, 1990; 域成种、成种事件与物种概念——从假较蚌类的演化谈起。理论古生物学文集(戎嘉余、方宗杰、吴同甲主编), 35—49 页。南京大学出版社。
- 戎嘉余, 1990; 微进化与宏进化的含义并论腕足动物石燕族的起源和早期宏进化。理论古生物学文集(戎嘉余、方宗杰、吴同甲主编), 68—90 页。南京大学出版社。
- 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。
- Ax, P., 1987; The phylogenetic system—The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis. Chichester. New York: John Wiley and Sons, pp. 10—24.
- Ayala, F. J., 1982; Gradualism versus punctualism in speciation: Reproductive isolation, morphology, genetics. In: Barigozzi, C. (ed.) Mechanisms of speciation. New York; Alan R. Liss, pp. 51—66.
- Brown, W. L., 1957; Centrifugal speciation. Q. Rev. Biol. **32**: 247—277.
- Bullini, L., 1985; Speciation by hybridization in animals. Bull. Zool., **52**: 121—137.
- Bush, G. L., 1975; Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst., **6**: 399—364.
- Carson, H. L., 1971; Speciation and the founder principle. Stadler Genet. Symp., **3**: 51—70.
- Carson, H. L., 1975; The genetics of speciation at the diploid level. Amer. Nat., **109**: 83—92.
- Carson, H. L. and Templeton, A. R., 1984; Genetic revolutions in relation to speciation phenomena; the founding of new populations. Ann. Rev. of Ecol. and Syst., **15**: 97—131.
- Coyne, J. A., 1994; Ernst Mayr and the origin of species. Evolution, **48**(1): 19—30.
- Dillon, L. S., 1978; Evolution——concepts and consequences. The C. V. Mosby Company, Saint Louis, 504pp.
- Dobzhansky, T., 1937; Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
- Eldredge N. and Gould, S. J., 1972; Punctuated equilibria; an alternative to phyletic gradualism. pp. 82—115. in Schopf, T. J. M. (ed.) Modes in paleobiology. Freeman. Cooper, San Francisco.
- Endler, J. A., 1977; Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Felsenstein, J., 1981; Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? Evolution, **35**: 124—138.
- Goldschmidt, R., 1940; The material basis of evolution. Yale Univ. Press, New Heaven.
- Grant, V., 1971; Plant speciation. New York; Columbia Univ. Press.
- Grant, V., 1981; Plant speciation(2nd ed.). New York; Columbia Univ. Press.
- Kitzmilller, J. B., Laven, H., 1958; Current concepts of evolutionary mechanisms in mosquitoes. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **24**: 173—175.
- Levinton, J. S., 1988; Genetics, paleontology and macroevolution. Cambridge; Cambridge Univ. Press.
- Lewiss, H., 1966; Speciation in flowering plants. Science, **152**: 167—172.
- Mayr, E., 1942; Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E., 1954; Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J., Hardy, A. C., Ford E. B. (eds) Evolution as a process. London; Allen and Unwin, pp. 157—180.
- Mayr, E., 1963; Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E., 1969; The biological meaning of species. Biological Journal of the Linnean Society, **1**: 311—320.
- Mayr, E., 1970; Population, species, and evolution. Cambridge; Harvard Univ. Press.
- Mayr, E., 1978; Book Review——“Modes of speciation” by White. Syst. Zool., **27**(4): 478—482.
- Mayr, E., 1982a; The growth of biological thought. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E., 1982b; Speciation and macroevolution. Evolution, **36**: 1119—1132.
- Mayr, E., 1993; Fifty years of progress in research on species and speciation. Proc. of the California Academy of Science, **48**: 131—140.
- Mayr, E. and Provin, W. B., 1980; The evolutionary synthesis. Cambridge; Harvard Univ. Press.

- Minelli, A., 1993; *Biological systematics*. Chapman and Hall, London.
- Powell, J. R., 1982; Genetic and nongenetic mechanisms of speciation. In: Barigozzi, C. (ed.). *Mechanisms of speciation*. New York; Alan R. Liss, pp. 67—74.
- Provine, W. B., 1991; Mechanisms of speciation; a review. In: Osawa, S. and Honjo, T. (eds); *Evolution of life*. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 201—214.
- Raup, D. M., 1992; Large body impact and extinction in the Phanerozoic. *Paleobiology*, **18**: 80—88.
- Reid, G. M., 1992; Explosive speciation of carps in Lake Lanao (Philippines)—fact or fancy? *Syst. Zool.*, **29**: 314—316.
- Rice, W. R., and Hostert, E. E., 1993; Laboratory experiments on speciation; what have we learned in forty years? *Evolution*, **47**: 1637—1653.
- Simpson, G. G., 1944; *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- Simpson, G. G., 1953; *The major factors of evolution*. Columbia University Press, New York.
- Smith, H. M., 1965; More evolutionary terms. *Syst. Zool.*, **114**: 57—58.
- Smith, H. M., 1969; Parapatry, sympatry or allopatry? *Syst. Zool.*, **18**: 254—255.
- Stanley, S. M., 1979; *Macroevolution; Pattern and process*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Stanley, S. M., (杨湘宁译, 戎嘉余校) 1990; 宏演化。理论古生物学文集(戎嘉余, 方宗杰, 吴同甲主编), 50—67页。南京大学出版社。
- Stebbins, G. L., 1982; Perspective in evolutionary theory. *Evolution*, **36**(6): 1109—1118.
- Templeton, A. R. 1982; Genetic architectures of speciation. In: Barigozzi, C. (ed.). *Mechanisms of speciation*. New York; Alan R. Liss, pp. 105—121.
- Tong Haowen, 1995; Continuing diversifying—the only megatrend of evolution. *Chinese Biodiversity*, Vol. 3, supplement: pp. 94—96.
- White, M. J. D., 1978; *Modes of speciation*. W. H. Freeman, San Francisco.
- White, M. J. D., 1978; Chain process in chromosomal speciation. *Syst. Zool.*, **27**: 258—298.
- White, M. J. D., 1982; Rectangularity, speciation and chromosome architecture. In: Barigozzi, C. (ed.). *Mechanisms of speciation*. New York; Alan R. Liss, pp. 75—103.
- Wiley, E. O., 1978; The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, **27**: 17—26.
- Wright, S., 1982; Character change, speciation, and the higher taxa. *Evolution*, **36**(3): 427—443.

[1995年8月27日收到]

## OVERVIEW WITH SOME COMMENTS ON SPECIATION THEORIES

Tong Hao-wen

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044*)

**Key words:** speciation modes, review, breeding rate, species turnover

### Summary

Nobody has ever witnessed the process of speciation in nature, and so what we can do is only to experiment and hypothesize. Up to now, more than 20 speciation modes or hypotheses have been proposed. The author thinks that almost all of them are acceptable, though some of them seem opposite to

each other, because they are either from different points of view or from representatives of some special organism groups. The modes of speciation are determined by the fairly diversified living world.

The author advocates that breeding rate is an important factor of speciation, because the more frequent the breeding, the more probable the genetic materials will change, and the more variations will take place.

As to the “missing links”, the author proposes that it is a topic only related to gradualism. In saltational speciation, there is no need for any links or transitional forms.

In the past and even today, our forerunners paid too much attention to geographical speciation, and overemphasized the role of geographical isolation in speciation.

Another problem linked with speciation is the turnover between ancestor species and daughter species, which was seriously neglected or oversimplified in the past. In most of the phylogenetic trees, new species always appear abruptly and replace the source species completely. On this problem, the author has different opinions, and holds that there are two modes of turnover. In the mode of gradual speciation, parent species and daughter species are linked up by transitional forms; in the mode of saltational speciation, the transition from parent species to daughter species was fulfilled through a coexistence period of both generations.