

综合评述

# 物种形成研究的新动态

徐炳声

顾德兴

(复旦大学, 上海)

(南京农业大学)

## RECENT DEVELOPMENTS IN SPECIATION STUDIES

Hsu Pingsheng

Gu Dexing

(Fudan University, Shanghai)

(Nanjing University of Agriculture)

**关键词** 物种形成; 渐进式物种形成; 量子物种形成; 同域性物种形成; 遗传漂变; 自然选择; 奠基者原理

**Key words** Speciation; Gradual speciation; Quantum speciation; Sympatric speciation; Drift; Natural selection; Founder principle

物种形成 (speciation) 是遗传进化研究的一个重要的课题。近十年来一连发表了好几部有关物种形成的专著 (White 1978<sup>[32]</sup>; Grant 1981<sup>[18]</sup>) 和论文集<sup>[2,4]</sup> (Atchley & Woodruff 1981; Barigozzi 1982), 足见当前学者对这方面研究的重视。

按照定义, 物种形成包括三个含义: (1) 新种的形成; (2) 谱系 (lineage) 的分裂; (3) 获得了生殖隔离机制, 使群体之间产生间断。简言之, 物种形成是指通过谱系的分裂和形成隔离机制而由一个种分裂为两个种的过程。自然界有机体丰富的多样性是物种形成直接的结果, 而每一个种代表着沿着自己的进化命运进行的、封闭式的 (与其他的种不相干的) 遗传系统<sup>[6]</sup>。

从这意义上讲, 继承式物种形成 (successional speciation) 的进化方式就不能算是真正的物种形成, 因为种的数目并未增加。古生物学家把这一被称为“系统渐变论” (phyletic gradualism) 的连续进化顺序中的每一个主要的、具有不同结构特性的阶段叫做古代种 (paleospecies) 或年代种 (chronospecies), 给予不同的种名。

关于物种形成的方式是一个多年来在进化学者中有着许多争论、对抗和持续的意见分歧的论题。近年来, 关于系统进化 (phyletic evolution) 的时态式样产生了新的、常常是对抗的观点。许多系统渐变论的支持者 (如 Simpson 1953<sup>[28]</sup>; Mayr 1963<sup>[23]</sup>) 强调甚至在同一进化线内进化的速率可以有很大的变化。进化的中断平衡 (punctuated equilibrium) 模型的提倡者<sup>[10,13,27]</sup> 甚至对物种形成无比的重要性作了更多的强调。他们认为系统进化通常是伴随着物种形成的快速进化的时期继之以在下一个物种形成事件以前比较少的变化所组成。一些古生物学家, 特别是从事水生无脊椎动物的

研究者指出,化石记录中的新种经常是突然出现的,然后持续数百万年而没有实际的变化。

总之,这场争论是围绕着以下几个论题展开的:(1)从进化的速率看,是渐进的还是不连续的;(2)从空间关系看,是异域的(即地理的)还是同域的或邻域的;(3)从群体变异的方式看,是分裂还是出芽(budding);(4)从遗传机制看,是基因的还是染色体的。其实,这些论点有不少是相互联系的而不是对抗的。正如1981年在罗马召开的物种形成专题讨论会所表明的,不管给物种下什么定义,它们可以通过若干不同路线中的任何一个而产生<sup>[4]</sup>。为此,似可把物种形成问题归纳为以下几个方面。

## 一、渐进式物种形成

渐进式物种形成(gradual speciation)又叫寻常的物种形成(conventional speciation),是达尔文最早提出的物种形成方式,至今仍受到许多传统的进化学家的支持。这一理论假定进化通常是通过群体作为对环境变化的反应及较小的表型变化的不断积累和在异域的物种形成中的趋异逐渐前进的。换言之,群体通过突变、重组、选择和隔离而使所产生的差异逐步积累,最后形成新种。在这种物种形成过程中,首先必需有地理或空间的隔离,然后才能产生生殖隔离。有时由于新的障碍物侵入(如大陆冰川的推进或伸入内陆的海的升起)所造成的地理或空间隔间使群体间的散布和基因流受阻,从而促使群体发生分化。环境异质性的加深使遭受到不同选择体制的隔离群体的趋异进行得更快。所以,渐进式物种形成必然是地理的或异域的,即从种原来的分布区向外扩展而占领具有不同环境条件的毗邻分布区,从而发生分化和变为另一个种(图1)。但从一个祖先种分化为二个或二个以上的子种(daughter species)是一个需要经过许多中间性阶段的缓慢的过程。它首先形成地方宗(local race)和地理宗(geographical race),然后形成异域的半种(allopatric semispecies)和生物学种(biological species),而分类群在其间表现出基因型、形态、生理、生态和行为上的不断分化以及最后形成强有力的生殖隔离机制。

当前,替代现象(vicarism)和替代分类群被广泛地用来描述地理性物种形成的生物地理学结果。所谓替代现象是指一度连续的分布区由于形成了自然障碍而被分裂为二个或许多个不同的地理分布区,而替代分类群是指来自一共同祖先的、生态上对应的和相互排斥的、具有不连续地理分布区的种或分类群。例如,中国和美国有许多成对的替代种,它们属于榧属(*Torreya*)、黄杉属(*Pseudotsuga*)、鹅掌楸属(*Liriodendron*)、梓属(*Catalpa*)、山荷叶属(*Diphylleia*)、扯根菜属(*Penthorum*)等等。

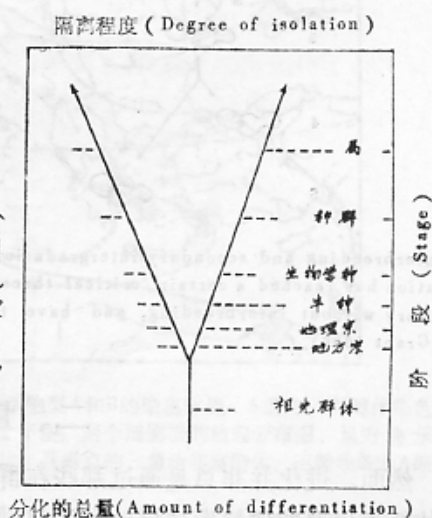
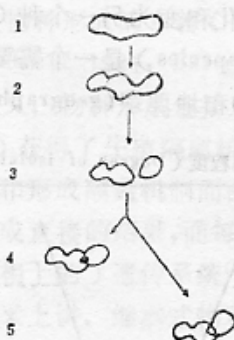


图1 群体分化的阶段(Grant, 1985)  
Fig.1 Stages of divergence (Grant, 1985)

由于渐进式物种形成是一个非常缓慢的过程,需要几百万年或甚至更长的时间,因此对全过程来说不是实验所能重复和证明的。这方面的实例是很难找的。但物种形成能通过地理隔离而发生无疑是存在的,而且在许多类群中是一种普通的物种形成方式。据 Stebbins (1982) [28] 推测,在这一过程中最初发生的是形态和生态趋异,继而由于中间性群体的灭绝而使趋异的群体产生间断,从而加快了趋异的速度(图2)。

在渐进式物种形成中,除了基因水平的变化外,显然还有染色体水平的变化,即染色体结构的逐渐变异。这种结构变异如以纯合状态固定下来就可能形成新的基因连锁群。这就赋予携带这种基因连锁群的个体以崭新的适应能力<sup>[15]</sup>,使它们在新的环境中扩展成独立的群体、地方宗和地理宗,然后通过地理隔离和生殖隔离的逐步加深而使它们最后成为不同的种。例如,我国的杉木(*Cunninghamia lanceolata*,  $2n=22$ )存在着与地理分布相联系的、地理宗水平的染色体结构的分化<sup>[11]</sup>。又如,据洪德元报道<sup>[18]</sup>,欧洲、小亚细亚和北非所产的二倍体植物秋绵枣儿(*Scilla autumnalis*)有两个细胞型,都有一对随体染色体,但A型的一对具中部着丝点,而B型的一对具近中部着丝点。这两个细胞型的分布基本上是异域的,即A型分布于北非的广大地区和希腊爱琴群岛,而B型分布于欧洲大部分地区至小亚细亚,只在爱琴海地区有重叠(图3)。但尚未发现两种细胞型之间的二倍体杂合体。这两个细胞型在外部形态上却是不可分的。



is interbreeding and secondary intergradation(4). But if the contact comes later, after reproductive isolation has reached a certain critical threshold, the divergent populations can live in the same territory without interbreeding, and have thus attained the stage of young biological species (5)(Grant 1985).

图2 渐进式物种形成的各个阶段: 一个分布广的均一的种(1)开始分化为邻近的地理宗(2), 这些地理宗后来分裂为不连续的宗(3)。作为副产品的生殖隔离在不连续的宗的分化过程中形成了。迁移使这些宗再一次接触。如果这种接触来得太快, 则导致互交繁育和次级间渡(4)。但如果这种接触来得较晚, 在生殖隔离已达到某一临界限度以后, 则趋异的群体能在同一地区生活而不互交繁育, 因而已达到了年轻的生物学种的阶段(5)(Grant 1985) [17]。

Fig. 2 Stages of geographical speciation. A wide-ranging uniform species(1) becomes differentiated into contiguous geographical races (2) which later break up into disjunct races (3). Migration then reestablishes contact between the races. If this contact comes too early the result

## 二、量子物种形成

然而, 进化并非总是通过那些在群体中最经常发生的变化逐渐积累而前进的。以极低的频率出现的偶然发生事件在进化过程中的效应常常比我们根据它们的罕见性所估计的要大得多。量子物种形成(quantum speciation)就是自然界偶发事件的一种形式, 是由 Simpson<sup>[25]</sup>提出的, 经过 Grant<sup>[14, 15, 17]</sup>和 Carson<sup>[7, 8]</sup>的讨论。后来 Ayala<sup>[3]</sup>把它叫做跳跃式物种形成(saltational speciation)。Mayr<sup>[24]</sup>最近又提出了一个同名词——

边缘物种形成 (peripatric speciation), 但未提及较老的和目前广泛应用的术语。

Grant (1985, 第249页) <sup>[17]</sup>最近给量子物种形成下的定义是: “从一个大的多型祖先种出芽的一个小的边缘隔离种群(isolate)”。假设一个小的子代集落 (daughter colony) 是由越出祖先种分布区边缘的一个或少数几个迁移生物体所建成。这个子代集落在分布区边缘呈空间隔离状态。作为奠基者的个体仅从祖先群体带走基因库的少量非随机样本至子代集落。因而在创建新集落时发生了遗传漂变 (drift)。再有, 鉴于奠基者个体开始时必须彼此互交繁育, 因此在新集落的早期世代中产生了近亲繁殖和更多的遗传漂变。控制量子物种形成的进化力被认为是选择与漂变的结合。也有人提出过其他的决定因素如奠基者效应 (founder effect) <sup>[21-23]</sup>和灾变式选择 <sup>[19]</sup>, 但把它们看成是选择与遗传漂变的特殊情况更为可取 <sup>[17]</sup>。总的来说, 量子物种形成有以下几个特点: (1) 非



图3 上图: 秋绵枣儿 (*Scilla autumnalis*) 的两个细胞型A和B的染色体组, A型的一对随体染色体具中部着丝点, 而B型的一对随体染色体具近中部着丝点。下图: 两个细胞型的地理分布图。黑方块示二倍体; 具星圆圈示具B染色体的二倍体; 实心三角示四倍体; 具黑点的三角示非整倍体。连续线条示A细胞型; 虚线示B细胞型 (Hong, 1982) <sup>[18]</sup>。

Fig. 3 Somatic idiograms of *Scilla autumnalis* L. Right, Type A, from Crete, Greece. Left, Type B, from Tunisia. Below, Cytotypic distributional map. Solid dots=diploids; circles with a star=diploids with B-chromosomes; squares=tetraploids; solid triangles=hexaploids; triangles with a black dot=aneuploid hexaploids. The continuous line=the area of the cytotypes with the satellite chromosomes Type A; the broken line=the area of the cytotypes with the satellite chromosomes Type B (Hong 1982).

常快速,只需要少数几个世代就可以形成新种;(2)新种的祖先并不包括属于先存种的地理宗的大部分群体,而可能只包括地方宗的一个或几个个体;(3)就群体变异的方式而言,寻常的物种形成是一个分裂的过程,往往由群体面积的缩小和分裂所引起,而量子物种形成是一个出芽的过程,不需要通过群体面积的剧烈缩小;(4)寻常的物种形成就整体而言要么受自然选择的支配,要么是自然选择的副产品,而在量子物种形成中则自然选择与近亲繁殖和遗传漂变相结合。

量子物种形成主要见于植物界,大致有以下几种具体的途径。

**1. 杂交和多倍化** 又叫爆发式物种形成 (abrupt speciation)<sup>[30]</sup> 或杂种性物种形成 (hybrid speciation)<sup>[15]</sup>。在这一过程中,新产生的杂种不仅获得杂合性和开旷性生境以形成在自身范围内进行基因交换的新群体,而且还具有一个或几个阻障导致同亲本群体的生殖隔离。象月见草属 (*Oenothera*) 中的永久性杂合子、双二倍体、具外部阻障的杂种性物种形成和重组性物种形成都属于这一范围。我们将着重谈谈量子物种形成的主要途径之一——异源多倍性 (allopolyploidy) 的问题,因为异源多倍体在植物中异常普遍。

远缘种之间的杂交一般不易成功,因为亲本种的染色体差别太大,以致在二倍体杂种内完全不能配对,或只能形成少数配对的松散的二价体。但不育的种间杂种因未减数配子的作用而不仅一开始就完全能育和稳定,而且还同它们的最近亲缘种之间建立起坚强的生殖隔离机制,表现为完全独立的种。例如,千里光属 (*Senecio*) 的 *S. cambrensis* ( $2n=60$ ) 1948 年第一次在英国威尔士的路边发现。它显然是由土著的欧洲千里光 (*S. vulgaris*) ( $2n=40$ ) 和来自意大利的“移民”、1974 年在牛津大学的围墙上首次采到,后来广布于大不列颠的 *S. squalidus* ( $2n=20$ ) 之间继杂交之后而产生的异源六倍体。有三方面的证据来证实这一推断:(1) *S. cambrensis* 花的形态介于 *S. vulgaris* 和 *S. squalidus* 之间;(2) *S. vulgaris* 和 *S. squalidus* 之间不育的三倍体杂种 ( $2n=30$ ) 曾在英国少数地方找到;(3) 从 *S. vulgaris* 和 *S. squalidus* 人工合成了

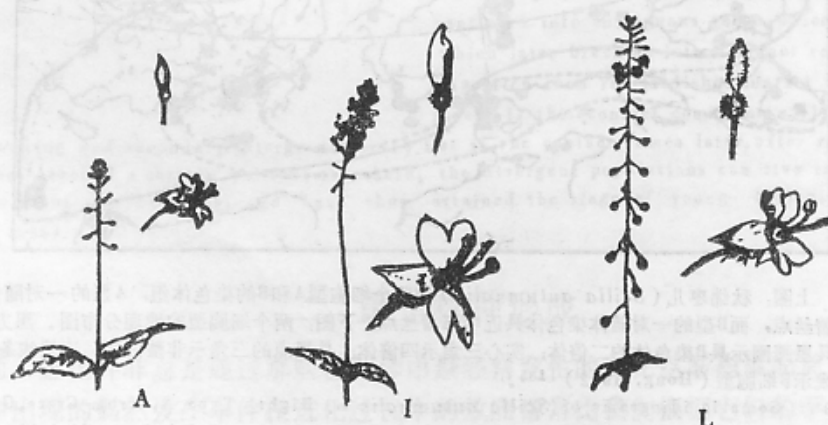


图4 露珠草属 (*Circaea*) 的 *C. alpina* (A), *C. lutetiana* (L) 以及它们的不育性杂种 *C. intermedia* (I) (Raven, 1963)。

Fig. 4 *Circaea alpina* (A), *C. lutetiana* (L) and *C. intermedia* (I) (the sterile hybrid between the former two species) (Raven 1963)

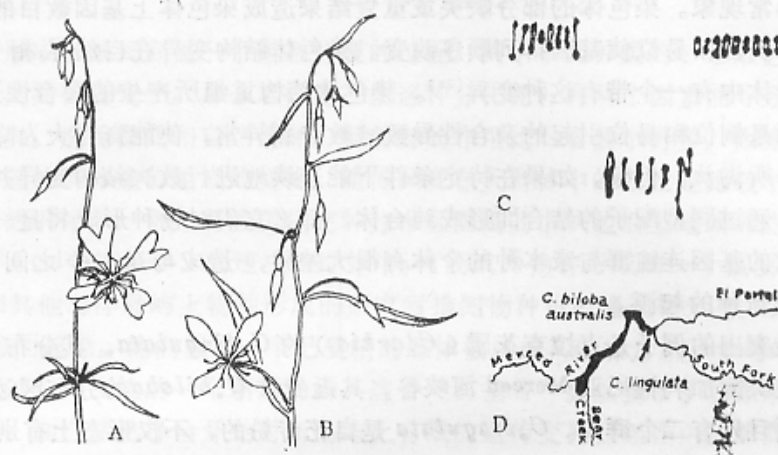


图 5 克拉克花属 (*Clarkia*) 二个近缘种的外部形态、染色体组和地理分布  
A. *Clarkia biloba* 的花枝, 示二裂的花瓣. B. *C. lingulata* 的花枝, 示舌形的花瓣. C. 减数分裂后期的染色体. *C. biloba*  $n=8$ , *C. lingulata*  $n=9$  (上面). 杂种(*C. biloba* × *C. lingulata*), 表明两亲本种染色体之间强烈的同源性(下面). 杂种的17条染色体(8条来自*biloba*, 9条来自*lingulata*)组成4对和二个环(一个环由4条组成, 另一环由5条组成), 表明亲本种之间至少存在染色体片断的二个相互易位的差异. D. *C. biloba* 和 *C. lingulata* 在美国加利福尼亚塞拉内华达的分布区图. 涂黑部分为 *C. biloba*; 箭头所指为 *C. lingulata* (Dobzhansky 等1977). [9]

Fig. 5 The morphological, cytological, and geographical relationships between two species of *Clarkia* in the Sierra Nevada of California. A. Flowering branch of *C. biloba*, showing distinctive bilobed petal. B. Flowering branch of *C. lingulata*, showing similarity to *C. biloba* except for petal shape. C. Paired chromosomes, at meiotic metaphase, of *C. biloba* ( $n=8$ ) and *C. lingulata* ( $n=9$ ), which when crossed produce a hybrid (*C. biloba* × *lingulata*) showing strong homology between chromosomes of the parental species. The 17 chromosomes in the hybrid (8 from *biloba*, 9 from *lingulata*) are shown at meiotic metaphase forming four pairs, a ring of four, and a chain of five, indicating that the parental species differ from each other with respect to at least two reciprocal translocations of chromosome segments. D. Map of a small portion of the Merced River Canyon, in the Sierra Nevada of California, west of Yosemite Valley. The black dots (at left) indicate the southernmost populations of *C. biloba*; the asterisk (at right) indicates the two known populations of *C. lingulata* (Dobzhansky et al. 1977.)

与 *S. cambrensis* 十分相似的杂种。

2. 杂交和无融合结籽(包括营养繁殖) 染色体数目相同或不同的种之间杂交后杂种往往不育。但通过由异花传粉向营养繁殖或无融合结籽的转化, 杂种就能存活。例如, 石蒜 (*Lycoris radiata*) ( $2n=33$ ) 是个靠营养繁殖的不育同源三倍体杂种, 但在我国分布甚广, 其对受干扰环境的适应能力往往胜过同属的许多二倍体种, 又如, 露珠草属 (*Circaea*) 的 *C. alpina* 和 *C. lutetiana* (均  $2n=22$ ) 杂交后形成不育的 *C. intermedia*, 后者靠营养繁殖繁衍后代。在英国, 只要这两个种接触的地方都会出现这种杂种, 而且杂种在许多地方比它们的亲本种更加普遍(图4)。

**3. 染色体结构变异** 又叫染色体畸变,是指由于遗传物质的缺失、重复或重排而造成的染色体异常现象。染色体的部分缺失或重复结果造成染色体上基因数目的减少或增多。染色体的倒位和易位使基因排列顺序改变。染色体结构变异在自然界相当普遍,大约500个个体中有一个带有这种变异<sup>[32]</sup>。染色体结构重组所产生的杂合性通常对个体不利,特别是倒位和易位引起的杂合性导致减数分裂异常,使生育性大为降低,因而常为自然选择所淘汰。但是,如果在特定条件下能连续地进行数次结构变异并以纯合状态固定下来,通过同型配子的结合而形成纯合体,那么它们对物种形成将是一大贡献。因为,新形成的基因连锁群与亲本种的个体有很大差异,造成与亲本种之间的生殖隔离,最后导致新种的起源。

这方面最突出的例子是克拉克花属(*Clarkia*)的*C. lingulata*,其分布区非常局限,至今只在美国加利福尼亚 Merced 河峡谷,其近缘种*C. biloba*的分布区边缘的单个地点发现,而且只有二个群体。*C. lingulata*是自花传粉的,不仅形态上有别于虫媒传粉的*C. biloba*,染色体也多出一对( $n=9$ ),而且至少有一个易位和一个臂内倒位与 $n=8$ 的*C. biloba*相区别。这两个种的杂交后代几乎完全不育,也不可能回交。Lewis和Roberts<sup>[20]</sup>认为*C. lingulata*是*C. biloba*在其分布区的边缘经过一系列迅速的染色体重构在近期内突然形成的(图5)。Gottlieb<sup>[12]</sup>对这两个种的同功酶研究表明它们是非常一致的,从而支持了以上推论。

Lewis<sup>[19]</sup>的灾变式物种形成假定物种形成主要通过以下条件和步骤:(1)环境的急剧恶化(如干旱等)使正常的异花传粉群体减少到只有极少几个个体;(2)这些幸存的个体转变为自花传粉;(3)染色体进行广泛的重构;(4)经过重构的染色体在偶然的纯合重组时形成染色体单型的群体;(5)杂种不育或新种的自花传粉方式导致新种与亲本种之间的生殖隔离;(6)由于新种和亲本种之间尚未形成其他的生殖障碍,同域个体常发生杂交,但杂交又不育,由此造成互相消除的效应。所以新种和老种只有在保持异域或生态条件多少不同的情况下才能保存下来,直到产生新的隔离机制为止。

### 三、关于同域性物种形成问题

同域性物种形成(sympatric speciation)的确切含义是一个多年来一直有争议的问题。Grant<sup>[17]</sup>认为存在生物的同域性物种形成的可能性极小。地理上的同域性物种形成实际上是指毗邻的同域性物种形成。有两种机制被提出来解释这一物种形成的过程。如果强大的选择使群体适应于二个或更多个环境体制,则它能将一个祖先群体拉开,并通过隔离机制的进化所造成的基因流受阻而最后导致物种形成。Endler<sup>[11]</sup>认为沿着这一环境梯度起作用的歧化选择(disruptive selection)会逐渐加强梯度变化,直到祖先群体被肢解为二个或更多个种为止。这种物种形式的方式常被叫做邻域性的(parapatric)<sup>[6]</sup>或稳定的(stasipatric)<sup>[31]</sup>,因为分化的群体虽然地理上各别,但彼此保持接触。它和量子物种形成一样,也是一个只包括亲本群体的少数几个个体的快速进化的过程。所不同的是它不需要空间隔离,而生殖隔离机制的建立被认为完全是受自然选择支配的。和量子物种形成一样,它也会包括若干程度的近亲繁殖。

#### 四、物种形成的动力

物种形成归根到底是一个谱系分裂的过程,其中不同种类的、形形色色的有机体不断地从一共同祖先发生。那么怎样会产生这种分化呢?有两个因素能导致群体在遗传特性上的趋异:遗传漂变和自然选择,但前者的作用比后者要小得多,因为它只涉及由偶然事件引起的群体遗传组成的变化。遗传漂变在大群体中的效应是比较小的,但它在小的、隔离的群体中,例如那些居住在种分布区周围的小块边沿土地或那些最近通过远距离的移居(colonization)而建立的群体中,可能成为物种形成的一个重要的动力。Mayr, Carson 和其他海洋岛屿上物种形成的研究者推测物种可以通过极少数的“奠基者”(founder)而起源。他们假定一个已受精的雌体被风或其他媒介从一个岛屿运送到先前从未出现过这种生物的一个新的岛屿。这个“奠基者”显然携带了它原来群体基因库的一小部分,而自然选择会开始对新岛屿上有限的遗传变异性起作用。然而,奠基者通过繁殖几个世代的后代以后可能逐渐含有原来岛屿上从未或很少有过的基因组合。新岛屿上的群体可能经历快速的遗传变化而变成新种。Mayr<sup>[21]</sup>把这一过程叫做奠基者原理。Mayr 用这一原理来说明岛屿鸟类群体中所显示的随机差异的原因,而这些鸟类群体很可能是由少数几个成功的移居者而来(图6)。

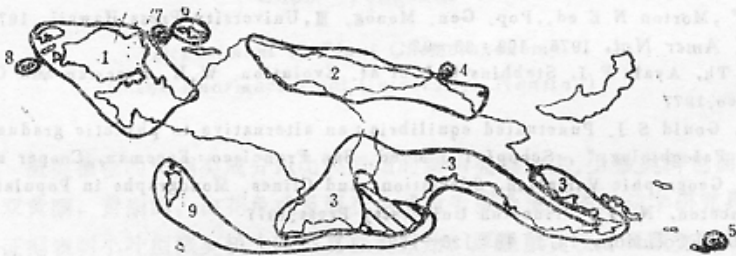


图6 新几内亚及邻近岛屿上翠鸟(*Tansysiptera galatea*)的地理变异。号数指不同亚种的地理上隔离的群体的分布区。这些类型有许多居住在小岛上,它们的变异看来基本上象是随机的,导致 Mayr 提出这主要是由遗传漂变所造成或他称之为奠基者原理的理论。亚种3和9显然先前是隔离的,最近或许由于海平面的变化才相接触(Mayr, 1942)<sup>[21]</sup>。

Fig. 6 Distribution of the races of the kingfisher, *Tansysiptera galatea*, and the related species *T. hydrocharis*, in New Guinea (Redrawn from Mayr 1942). Numbers indicate areas of the geographically isolated populations of various subspecies.

最近实验的证据表明奠基者效应在物种形成中能起较重要的作用,因为开始时的随机遗传样本对小的移居群体后来的遗传分化同样有效<sup>[29]</sup>。Stebbins<sup>[28]</sup>也认为奠基者原理是物种形成事件中最可能发生的过程。另一方面,自然选择在大、小群体中都能成为它们进化性变化的有效的动力。自然选择是群体内所产生的经过遗传得来的变化,因为某些个体比其他个体留下更多的后代。许多世代以后,具有能使植物存活和留下更多后代的特性的基因靠牺牲那些提供较少适合度的基因来增加其频率。因为生存和生殖主要取决于有机体与其环境的相互作用,所以只要环境中有足够的变异让不同的遗传品系去适应环境的不同部分,一个群体就能对自然选择作出反应而分歧。这一对环境异质性的充分协调的现象在所有有机体类型中,甚至在群体水平上,都是一种极其普遍的现象。

## 五、结 语

尽管物种形成在进化研究中的重要性是无可置疑的,但人们至今对它所包含的大部分过程还缺乏了解。当前的研究工作多半停留在对物种形成的产物而不是它的过程的解释的阶段。这种状况是因为每一个动、植物新种的起源代表着进化事件中的一个独一无二的系列。物种形成中所包含的过程甚至在同一谱系中也决不会精确无误地重演。每一个群体以其自己特有的基因库经历着一个不同式样的突变、基因流、选择和漂变的群集。正是这种独一无二的事件和永不再现的性质使得要系统地表示物种形成实际的和无所不包的样式,或设计出检验我们原理的合适的实验,即使不是完全不可能,也是十分困难的。

## 参 考 文 献

- 1 徐炳声,方永鑫.植物学报,1986; 28(2): 150—155
- 2 Atchley W R, Woodruff D S. *Evolution and Speciation*. Cambridge University Press, 1981
- 3 Ayala F J. *Evol Biol*, 1975; 8: 1—78
- 4 Barigozzi C. *Mechanisms of Speciation*. Alan R. Liss, Inc. 1982
- 5 Bush G L. *Ann Rev Ecol Syst*, 1975; 6: 339—364
- 6 Bush G L. What do we really know about speciation? In "Perspectives on Evolution", Milkman R ed., Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 1982
- 7 Carson H L. Reorganization of the gene pool during speciation. In "Genetic Structure of Populations", Morton N E ed., Pop. Gen. Monog. III, University Press Hawaii, 1973: 274—280
- 8 Carson H L. *Amer Nat*, 1975; 109: 83—92
- 9 Dobzhansky Th, Ayala F J, Stebbins G L et al. *Evolution*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1977
- 10 Eldredge N, Gould S J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In "Models in Paleobiology", Schopf T J M ed. San Francisco: Freeman, Cooper and Co. 1972
- 11 Endler J A. Geographic Variation, Speciation, and Clines. Monographs in Population Biology, no. 10. Princeton, N. J., Princeton University Press, 1977
- 12 Gottlieb L D. *Evolution*, 1974; 10: 126—138
- 13 Gould S J, Eldredge N. *Paleobiol*, 1972; 3: 115—151
- 14 Grant V. *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, 1963
- 15 Grant V. *Plant Speciation*. Columbia University Press, 1971
- 16 Grant V. *Plant Speciation*, 2nd Ed. New York: Columbia University Press, 1981
- 17 Grant V. *The Evolutionary Process, a Critical Review of Evolutionary Theory*. New York: Columbia University Press, 1985
- 18 Hong D Y. *Hereditas*, 1982; 97: 227—235
- 19 Lewis H. *Evolution*, 1962; 66: 257—271
- 20 Lewis H, Roberts M R. *Evolution*, 1956; 10: 126—138
- 21 Mayr E. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1942
- 22 Mayr E. Change of genetic environment and evolution. In "Evolution as a Process", ed. Huxley J, Hardy A C, Ford E B, Allen and Unwin, London, 1954
- 23 Mayr E. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1963
- 24 Mayr E. *Biol. Zentralblatt*, 1982; 101: 161—174
- 25 Simpson G G. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press, 1944
- 26 Simpson G G. *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press, 1953
- 27 Stanley S M. *Macroevolution: Pattern and Process*. San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1979
- 28 Stebbins G L. Modal themes: A new framework for evolutionary syntheses. In "Perspectives on Evolution", R-Milkman, ed., Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, 1982
- 29 Templeton A R. *Genetics*, 1980; 94: 1011—1038
- 30 Valentine D H. *Acta Biotheor*, 1949; 3: 75—88
- 31 White M J D. *Animal Cytology and Evolution*, 3rd ed. Cambridge University Press, 1973
- 32 White M J D. *Modes of Speciation*. W H Freeman and Company, 1978