

从棉铃虫和烟青虫的种间杂交理解生物学物种概念

王琛柱

(中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080. E-mail: czwang@ioz.ac.cn)

摘要 以棉铃虫和烟青虫种间杂交作为一个案例, 讨论了生物学物种概念. 根据 Dobzhansky 对生殖隔离机制的分类, 棉铃虫和烟青虫之间存在合子前隔离和合子后隔离, 表现为两性间化学通讯系统有差异, 生殖器不匹配, 以及杂种性别缺失和部分不育. 棉铃虫和烟青虫种间杂交的研究结果为生物学物种概念的合理性提供了依据. 此外, 还简要探讨了种间杂交在物种形成中的作用.

关键词 生物学物种概念 生殖隔离 种间杂交 棉铃虫 烟青虫

物种是生物界基本的单元, 但是关于物种有很多不同的概念, 如生物学物种概念、形态学物种概念、进化物种概念、系统发育物种概念及生态学物种概念等. 当前, 生物学物种概念(biological species concept)被生物学家, 特别为动物学家广泛接受, 它强调物种间的生殖隔离^[1]. 自“棉铃虫和烟青虫的种间杂交”一文于 2000 年在《科学通报》发表以来^[2], 我的同事和我围绕这一发现做了进一步的工作, 包括杂交后代的性比和特征^[3,4]、性信息素的生物合成途径^[5]、雄性成虫对性信息素的行为和电生理反应^[6], 以及幼虫对寄主植物的取食选择^[7,8]等. 在此期间, 不少读者和同行常常提出这样的问题: 既然棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和烟青虫(*Helicoverpa assulta*)之间可以进行种间杂交, 并能获得可育的杂交子一代和回交代, 甚至 F₂ 代, 那么二者是否应属同一个物种? 如果不是, 这与生物学物种概念是否存在矛盾? 本文将分析物种概念和已有的棉铃虫和烟青虫杂交研究结果, 以期回答这些问题.

1969 年著名系统学家 Mayr^[9]对生物学物种概念是这样定义的: “Species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups”, 即“物种是相互繁殖的自然种群所组成的群体, 它与其他这样的群体在生殖上是隔离的”. 显然, 能否相互繁殖(interbreeding)和有无生殖隔离(reproductive isolation)是判别生物学物种的重要标准. 在这里, 同一物种个体间能相互交配并产生可育的后代, 或不同物种间存在生殖隔离是指在自然条件下而言的. 很多种间杂交无任何后代产生或产生不育的后代; 有的物种间杂交在诱导和强迫下能产生部分或全部可育的后代, 但它们在自然环境中很少或从来不进行杂交. 棉铃虫和烟青虫的

杂交就属于后者.

生殖隔离有很多机制, Dobzhansky^[10]把生殖隔离的机制概括为两类, 即合子前和合子后隔离(表 1). 根据现有研究进展可知, 棉铃虫和烟青虫的生殖隔离不是通过一种机制完成的, 而是多种机制共同起作用(表 1).

棉铃虫和烟青虫合子前隔离的主要机制是性或行为的隔离, 即它们的性信息素成分比例和雄性对其的行为反应有显著差异. 棉铃虫和烟青虫的性信息素都由顺 11-十六碳烯醛(Z11-16:Ald)和顺 9-十六碳烯醛(Z9-16:Ald)组成, 但两组分在两种昆虫中的比例正好相反, 在棉铃虫中比例约为 97:3, 而在烟青虫中比例约为 7:93. 棉铃虫以饱和十六酸为底物, 经 $\Delta 11$ 脱饱和化及其后的还原和末端氧化反应合成其性信息素主要组分 Z11-16:Ald; 同时以饱和十八酸为底物, 经 $\Delta 11$ 脱饱和化和一轮碳链缩短反应, 以及其后的还原和末端氧化形成次要组分 Z9-16:Ald; 烟青虫则以饱和十六酸为底物, 分别通过 $\Delta 9$ 和 $\Delta 11$ 脱饱和化, 及其后的还原和末端氧化反应合成其性信息素主要组分 Z9-16:Ald 和次要组分 Z11-16:Ald; 同时, 作用于 Z11-18:Ald 的碳链缩短反应少量发生, 形成少量的 Z9-16:Ald^[5]. 室内风洞实验表明, Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 以 97:3 比例混合做成的棉铃虫性信息素诱芯可以引起雄性棉铃虫起飞、逆风飞行、接近诱芯并着落在诱芯上或者诱芯附近等行为, 但烟青虫对该诱芯没有显著的行为反应, 在网笼内保持静止不动; 雄性棉铃虫、烟青虫对 Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 的 7:93 比例混合物做成的烟青虫性信息素诱芯都有显著的趋性反应^[6]. 可见, 烟青虫和棉铃虫对性信息素诱芯的识别能力有差异, 烟青虫的反应更为专一. 进一步的雌雄引诱实验结果表明, 两种

表1 Dobzhansky^[10]对生殖隔离机制的分类及棉铃虫与烟青虫的生殖隔离机制

生殖隔离机制的分类	棉铃虫和烟青虫的生殖隔离机制
1. 合子前隔离机制: 防止杂种合子的形成	存在
() 生态或栖息地隔离: 有关的群体在同一区域但在不同的栖息地发生.	无. 尽管二者的寄主范围差异很大, 但具有重叠的寄主植物范围和栖息地.
() 季节或时间上隔离: 交配或开花在不同的季节或在一天内的不同时间.	无. 二者发生的季节重叠, 夜间交配的高峰期虽有一定差异但难以截然分开.
() 性或行为的隔离: 不同物种的异性之间相互吸引不足或缺乏.	有, 为重要机制. 二者雌性产生的性信息素组分相同, 但比例相反; 雄性对雌性的行为反应有物种的特异性.
() 机械隔离: 生殖器在解剖结构上不匹配或花的结构防止交配或花粉的转移.	有. 阳茎上刺的大小和分布存在差异, 有时交尾后分不开, 但不足以防止交配的发生.
() 配子隔离: 体外受精的生物, 其雌雄配子可能相互不吸引. 体内受精的生物, 一个物种的配子或配子体在另一个物种的生殖管道或花柱中不能生存.	无. 双方精子都能在对方的交配囊和输精管内存活.
2. 合子后隔离机制: 减小杂合子的生存力和可育性.	存在
() 杂种不存活: 杂合子的生存力减小或不能存活.	可能有. 棉铃虫雌性和烟青虫雄性杂交的子一代缺少雌性, 有可能雌性的杂合子不能成活.
() 杂种不育: 杂种子一代的一个性别或两个性别不能产生有功能的配子.	部分有. 棉铃虫雌性和烟青虫雄性杂交的子一代约有一半为畸形不育个体, 但烟青虫雌性和棉铃虫雄性杂交的子一代雌雄均可育.
() 杂种衰弱: F ₂ 代或回交代的生存力减小或不育.	部分有. F ₂ 代或回交代存在部分不育个体和性比偏离.

昆虫的雄性只被同种的雌性吸引, 而不被异种的雌性所吸引(结果未显示).

棉铃虫和烟青虫的合子前隔离机制还表现在生殖器上的不匹配. 在实验室条件下, 棉铃虫、烟青虫种内交配, 雌成虫的交配率分别为 67%和 48%; 雌性棉铃虫与雄性烟青虫杂交时雌成虫的交配率为 10%, 雌性烟青虫与雄性棉铃虫杂交雌成虫的交配率为 12%. 种间杂交的配对个体在交尾后有的分不开, 这与它们的生殖器在结构上不吻合有关. 棉铃虫和烟青虫雄性的阳茎上都分布有大小不同的刺, 前者上的大刺分布比较均匀, 而后者上的大刺则主要分布在后 2/3 的区域^[11].

棉铃虫和烟青虫之间的合子后隔离表现为杂交子一代缺少雌性和部分不育^[2-4]. 雌性烟青虫与雄性棉铃虫杂交 F₁代均为正常的雌雄个体; 雌性棉铃虫与雄性烟青虫杂交 F₁代雄性个体中约有一半的个体畸形不育, 而且缺少雌性. 霍尔丹定律(Haldane's rule)指出一种不完全的合子后隔离的常见现象, 即动物种间杂交如果子一代缺失一个性别, 或该性别个体稀少或不育, 那么这一性别是异配性别(XY, XO和ZW)^[12]. 鳞翅目昆虫的雌性均为异配性别ZW, 可见雌性棉铃虫和雄性烟青虫的种间杂交结果符合这一定律.

因此, 棉铃虫和烟青虫之间存在生殖隔离, 应属两个不同的物种; 二者在实验室诱导和强迫下杂交可产生部分可育的杂种, 说明二者亲缘关系很近, 但

并不意味着我们必须把它们当作一个种来重新命名. 这一种间杂交的例子, 不仅不能否定生物学物种概念, 反而为这一概念的合理性提供了证据.

完全生殖隔离的群体无疑是不同的物种. 事实上, 在自然状态下不同物种的同域群体间有时会出现局部的杂交繁殖, 产生一些杂种后代, 这种区域被称作杂种地带(hybrid zone). 这种情况偶见于动物中, 常见于植物中. 一般认为, 物种形成是进化过程中由单个物种分裂成两个物种, 杂种地带的存在通常表明物种正处于物种形成的中间阶段, 生殖隔离还没有完全形成. 但是, 最新的研究表明, 两个物种通过种间杂交有可能产生第 3 个物种. 热带蝴蝶 *Heliconius heurippa* 具有一个杂合的基因组, 很像是另外两个种 *Heliconius cydno* 和 *Heliconius melpomene* 的杂种. 通过室内 *H. cydno* 与 *H. melpomene* 的种间杂交实验, 昆虫学家获得了具有与 *H. heurippa* 相同翅色型的杂种, 该杂种与两个亲本存在生殖隔离, 其翅色为两个亲本的中间类型. 这 3 个种之间具有很强的选型交配, 而翅的色型在其中起重要作用^[13]. 由此可见, 种间杂交对于了解物种形成的机制也具有重要意义. 在棉铃虫和烟青虫的子一代中, 可育的杂种均具有与棉铃虫相似的性化学通信特点, 因此即使自然界棉铃虫和烟青虫在极偶然的情况下发生杂交, 其后代也很难形成独立的物种.

生物学物种概念亦存在局限性. 首先, 这一概念只适用于两性生殖的有机体, 而对于化石物种和营

无性生殖的有机体则需要使用不同的物种概念,如形态学物种概念;其次,生物学物种概念强调生殖隔离,但是在很多情况下验证近似种间能否杂交是不现实的,我们不能指望分类学家通过杂交的办法来鉴定采集来的很多标本^[14]。尽管如此,诸如棉铃虫和烟青虫种间杂交的研究是很重要的,这不仅可从真正的意义上考量物种的存在,同时也让我们认识种间生殖隔离的复杂性,了解物种形成的机制。

致谢 感谢赵成华教授、阎云花高级工程师和博士研究生王鸿雷、赵新成、汤清波、董钧锋、明庆磊以及荷兰访问教授 van Loon 博士参与部分研究。本工作为国家自然科学基金(批准号: 30330100 和 30471148)和中国科学院国际合作伙伴创新团队(批准号: CXTDS2005-4)资助项目。

参 考 文 献

- 1 Ridley M. Evolution. Boston: Blackwell, 1993. 383—407
- 2 王琛柱, 董钧锋. 棉铃虫和烟青虫的种间杂交. 科学通报, 2000, 45(20): 2209—2212
- 3 汤清波, 阎云花, 赵新成, 等. 雌性棉铃虫和雄性烟青虫杂交子一代幼虫的精巢和染色体观察. 科学通报, 2005, 50(11): 1103—1108
- 4 Zhao X C, Dong J F, Tang Q B, et al. Hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*: Development and morphological characterization of F₁ hybrids. Bull Entomol Res, 2005, 95: 409—416
- 5 Wang H L, Zhao C H, Wang C Z. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrids. Insect Biochem Mol Biol, 2005, 35(6): 575—583
- 6 Zhao X C, Yan Y H, Wang C Z. Behavioral and electrophysiological responses of *Helicoverpa assulta*, *H. armigera*, their F₁ hybrids and backcross progeny to female sex pheromones. J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol, 2006, 192(10): 1037—1047
- 7 Wang C Z, Dong J F, Tang D L, et al. Host selection of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* and its genetic basis. Prog Natl Sci, 2004, 14(10): 880—884
- 8 Tang Q B, Jiang J W, Yan Y H, et al. Genetic analysis of larval host-plant preference in two sibling species of *Helicoverpa*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2006, 118: 221—228
- 9 Mayr E. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill, 1969
- 10 Dobzhansky T. Genetics of the Evolutionary Process. New York: Columbia University Press, 1970
- 11 Matthews M. Heliothine Moths of Australia: A Guide to Pest Bollworms and Related Noctuid Groups. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 1999, 106—119
- 12 Mavárez J, Salazar C A, Bermingham E, et al. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. Nature, 2006, 441: 868—871
- 13 Haldane J B S. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. J Genet, 1922, 12: 101—109
- 14 Futuyma D J. Evolutionary Biology. 3rd ed. Sunderland, USA: Sinauer, 1998. 447—479

(2006-07-05 收稿, 2006-09-21 接受)