

有关物种概念与划分中的一些问题*

同号文

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

内 容 提 要

关于物种的问题已经争论了几百年,但至今仍未达成完全一致,尤其是在物种的概念、物种的划分及物种的形成等主要方面的观点分歧较大,可说是学派林立、百家争鸣。引起这些分歧的根本原因是生物的极端多样性,当然,也与每个人的观察角度和认识水平不无关系。目前,最大的矛盾是,一方面大家竞相给物种想下一个简明而又高度概括的定义,另一方面在实际操作中,对不同生物却是各有其标准。这样就必然产生了很多不同的物种概念,甚至产生了混乱。此外,种下单元的划分,不论在标准还是术语方面,都存在很大问题,尤其是种和亚种的分类及系统关系问题过去和现在都被严重地忽视了。

关键词 物种 定义 分类 种下阶元

人类对物种问题的探索和争论已经持续了几百年,至今,在一些根本问题上不但未达成一致,相反,由于新概念、新名词和新观点的不断涌现,使得后人在认识这一问题上感到更加困难。有鉴于此,笔者愿将所涉猎的有关物种问题的概念和观点加以归纳,并提出自己的一些不成熟的看法,尤其是对种下单元的划分和系统关系做了尝试性讨论。

一、有关物种的不同定义

Mayr(1982a)曾经说过:“在生物学中,再没有像物种概念那样能引起人们的争议。”人类对物种问题已经争论了二百多年。

1. 实质论学派物种概念(essentialist species concept)

John Ray 是第一个提出物种的生物学定义的人,他认为那些具有相同后代(sharing a common descent)的生物,即使在外形上有很大不同,它们仍属于同一种。Linnaeus(1751)提出:现在的物种数,和初创时的物种数是一样多。Buffon(1749)认为物种是那些可以产生后代的相似个体的稳定连续体。Von Baer(1828)将物种定义为:“由共同后代维系在一起的个体的集合体。”

所有以上观点都可归为实质论学派,他们的物种概念,可归纳为以下4个特点:1)物种由那些具有相同实质的相似个体组成;2)物种之间有间断;3)物种在时间长河中保持稳定;

* 古脊椎动物与古人类研究所所长基金资助(课题号:950801)。

4)物种的变异是极其有限的。

2. 唯名论学派的物种概念(nominalistic species concept)

唯名论学派认为只有个体存在,而种和其它的分类都是人为的。

Robinet 提出:“只有个体,而无门、纲、属或种”。Bessey(1908)表示,“在自然界中,种是不存在的,它顶多只是一种意念,是人们用来表示大量的个体集合体的。”在二十世纪九十年代,也有与唯名论学派相类似的观点,例如 Longino(1993)提出:分类是一种在多维的性状空间(multidimensional character space)中,区分和命名不同点簇(clusters of points)的过程,这些点代表不同个体,而这些簇代表不同物种。

3. Darwin 的物种观点

物种是可变的,可以从一个物种变成另一新种,或者从一个物种分化成几个其它物种。这是 Darwin 的最大贡献,也是人类对物种问题在认识上的一次飞跃。物种可变的观点,是现代生物进化论的基石。

Darwin 认为物种仅仅是高度演化的形态变异体(的确,物种的起源应当称作适应的起源),但他混淆了种系内的适应和新种系起源这一问题(Coyne,1994)。

4. 本世纪以来流行的物种定义

从本世纪以来,关于物种的定义更是五花八门,其中影响最大和被普遍接受的是 Dobzhansky 和 Mayr 的生物学物种概念及 Simpson 的进化物种概念。

1)生物学物种概念(biological species concept 或 biospecies)

物种是一群可以交配并繁衍后代的个体,但与其它生物却不能交配(不能性交或交配后产生的杂种不能再繁衍)(Dobzhansky,1951)。

物种是可以进行交配的自然居群(population,国内也有人将其译成“种群”),它和其它居群之间存在生殖隔离(Mayr,1940,1942)。

自然界中所有基因变异体可以分成各个小单元,即所谓的物种,它们相互存在生殖隔离,以此来阻止产生过多的不协调的基因组合。这就是物种的基本含意,这也是为什么在同域种之间存在不连续的原因(Mayr,1969)。

Mayr(1982a,b)对物种的定义进行了修订:“物种是由居群组成的生殖单元(和其它单元在生殖上是隔离的),在自然界占据一定的生态位。”其中后一条款可以用来区分无性生殖的生物。

Mayr(1992b)提出:“物种变成了一个表示关系的词,就像‘兄弟’一词一样,它不能表明个体的任何内在特征,而只是与源于同一父母的其它个体间的关系。”新的物种概念,阐述了一个全新的种级分类的实质。这一观点认为,物种仅仅是进化的突发事件,是在种系内演化的多向的和不适应的副产物。

Mayr 和 Dobzhansky 最先意识到物种的起源是和基因间相互作用的起源是同物异语。

强调染色体数目(如二倍体、多倍体、无融合生殖种)作为分种依据而将外部形态作为次要特征依据的称为生物学种(陈世骧,1991)

生物学物种概念是以居群之间的生殖隔离为基础的。它强调种内个体生殖遗传上的连续性和相通性,即存在着基因交流,而不是形态上的相似性;其最大特点是物种可以通过居群之间是否交配而加以区分;但其致命的缺陷是它不能解决所有无性生殖的物种划

分问题,其中包括绝大多数细菌、原生动物、真菌、孤雌生殖的生物以及次生的失去有性繁殖能力的植物。

2) 进化物种概念(evolutionary species concept)

Simpson(1961)罗列了生物学物种概念的几大缺陷。首先是名词上,他认为所有的物种都是生物的,因此,物种前面加生物两字真是多此一举;此外,他还强调了生物学物种概念不能在化石类型中应用。鉴于上述原因,他提出物种应当作为居群进化的线系来定义。这种进化物种定义可以避免生物学物种概念所引起的错误,尤其是它可以同样用于有性繁殖和无性繁殖、化石的和现生的生物类型。他的进化物种定义是:“进化物种是一个独立进化的世系(lineage)(居群的祖-裔系列),扮演着固有的进化角色,有它自己的进化趋势。”

但这一物种定义并没有提供任何可以区分不同进化线系的有效方法,即没有解决怎样实际划分化石物种的具体问题。此外,这一物种概念的最大缺点是它淡化了有关物种的根本问题,如物种间的不连续是如何产生和保持的;相反,它却把注意力放在了如何划分多向度种(multidimensional species)的问题上。

与上述观点大同小异的物种概念还有很多,下面是国内、外较常提到的几种:Hull(1975,1978)认为物种是个体的集合,它们具有时空的均一性和历史的连续性。陈世骧(1987):“物种是生命系统线上的基本间断。物种是由居群所组成的生殖单元(和其它单元生殖上隔离着),在自然界占有一定的生境,在宗谱线上代表一定的分支。”他认为,鉴定物种有两个基本要求:第一,要求特征分明(间断性),没有中间类型存在;第二,要求特征固定(不变性)。方宗杰(1990):“物种是由成种事件相互联系着的独立世系,它是由祖-裔居群系列组成的生殖和遗传单元,保持着不同于其它世系的独特的同一性,具有自己的进化地位和历史命运,在自然界占据(或曾占据)着一定的生态位。”本世纪以来,与渐变论物种概念截然不同的观点是Eldredge和Gould(1972)提出的点(间)断平衡论。点断平衡论把古生物学家从寻找“连续的、分级微细的化石序列”的徒劳中解放出来,这一理论强调种内连续,种间间断的概念,并认为种间间断是与化石记录的不完备性无关的客观存在,物种应被视为生物进化的不连续实体。

总之,关于物种的不同定义,Ereshefsky(1992)归纳为3个大类:第一是广为流传的生物学物种概念,该定义将生殖隔离作为区分物种的标准;第二是系统发育和演化物种概念,通过系统发育分析,划分演化单元,进而确定物种;第三是形态种概念,以表型或基因型的差异来区分物种。

二、物种的多样性及其定义的局限性

关于物种概念,笔者有两种困惑:1)自从达尔文提出物种是可变的,至今甚少有人对此提出异议。既然物种是可变的,这就说明其具有可变性或不确定性;对于一个有可变性的事物要严格定义它,多少是有些困难的;2)物种之间的差别是惊人的,物种的多样性也是千变万化的,因此,用一个简明的概念来概括所有物种的共性几乎是不可能的。在实际工作中,我们要遇到很多例外,在此择其主要者介绍之。

1. 无性繁殖生物的物种问题

生殖隔离的标准是无法用来划分无性繁殖的生物物种。过去,通常认为这类生物的物种

是从形态上来区分的;Mayr(1982a)提出,无性繁殖生物的种可以从生态方面来划分。因为所有的物种都占据特有的生态位(ecological niche),对无性繁殖的生物而言,一般是将占据同一生态位或者是在生态系统中起相同作用的个体或克隆(clone)划为同一种。这类生物的物种被称为无性种(agamospecies),但其物种的划分依据却是形态的或生态的。因此,无性生物种不是形态种就是生态种。无性繁殖,并不等于在个体之间不存在基因交流,有越来越多的证据表明,很多细菌和原生动物要定期地聚在一起,以便交流遗传信息,从而产生了基因种(genospecies)的概念。所谓基因种,是指可以相互交流遗传信息的菌株或变种的集合体(Quicke,1993)。

内因种(apomictic species);两物种通过无性繁殖的方式杂交产生的新克隆或无性的微种(microspecies)。

2. 性双形、变态和多态问题

不论在现生生物物种还是在化石物种概念中,都没有很好地体现出性双形(sexual dimorphism)、变态(metamorphosis)及多态(polymorphism)等特殊现象,这对划分物种带来一定困难。事实上,很多物种的不同性别的个体之间、同一个体的不同发育阶段乃至同一居群的不同个员或个体之间,都存在惊人的差异,Callomon(1969)认为有些生物的两性差别之大,足以使人们将其置于不同的种或属,甚至于不同的科(转引自方宗杰,戎嘉余,1991);在珊瑚虫和一些社会生物中,不同的“个体”虽然在结构形态上是独立的,但在功能上却严格分工,相互依赖性很强,整个群体或居群的生理、生殖过程及群体形状的构建等,都是不同类型个员共同参与的结果,它们之间的关系是密不可分的。因此,它们不能算是真正的独立个体(individual),而只能称其为个员(zoid),不同类型的个员之间差异也很大;群体动物中的任何一个个员,都不能作为所代表物种的“模式”;其实,严格地说,在任何有性繁殖的动物中,一个个体是无法反映其物种特性全貌的。由此看来,建立在个体和模式标本基础之上的物种概念已不再合时宜。所有个员、个体、单态体都只能反映它们所代表物种的一个部分、一个特例或一个阶段,即一个表型单元。为了解决变态在生物分类中引起的问题,Hennig(1966)提出,系统生物学中的基本单位不仅是个体,而且是在一个特定时间上的个体,即单态体(semaphoront),如昆虫发育周期中的蛹、幼虫和成虫分别为不同的单态体(转引自孟津、王晓明,1989)。目前,在生物学界已基本达成这样一个共识,即“物种在自然界存在的基本形式是居群,而不是个体”。必须声明的是,尽管建立在模式标本基础之上的物种概念已经过时,但现今在生物分类命名中,仍离不开模式标本,所不同的是,现在的模式标本系列中又增加了十多种模式标本类型,种类已达 18 个之多,包括正模、副模、配模、新模、地模等,其目的是要尽量给同一物种或亚种下的不同类型(包括不同性别、变态体、变异体等)都有模式标本,这样才能反映物种的真实特征。

3. 古生物学中的物种问题

古生物学家一直将形态间断作为划分物种的主要依据,这样就出现一些无法解决的问题:1)因为有时很难确定某些特征究竟是代表性别或年龄还是不同物种的差异。2)不同器官定不同物种,例如恐龙和恐龙蛋甚至脚印都是按不同分类体系进行分类的;古生代的鱼化石,有时仅依据鱼的耳石、鳞片或鳍刺来建立分类体系;目前,公认牙形刺是某一类动物的器官,但它的分类命名几乎是纯形态的;古植物学家甚至把采自同一层位的植物叶子、树干、和

是从形态上来区分的;Mayr(1982a)提出,无性繁殖生物的种可以从生态方面来划分。因为所有的物种都占据特有的生态位(ecological niche),对无性繁殖的生物而言,一般是将占据同一生态位或者是在生态系统中起相同作用的个体或克隆(clone)划为同一种。这类生物的物种被称为无性种(agamospecies),但其物种的划分依据却是形态的或生态的。因此,无性生物种不是形态种就是生态种。无性繁殖,并不等于在个体之间不存在基因交流,有越来越多的证据表明,很多细菌和原生动物要定期地聚在一起,以便交流遗传信息,从而产生了基因种(genospecies)的概念。所谓基因种,是指可以相互交流遗传信息的菌株或变种的集合体(Quicke,1993)。

内因种(apomictic species);两物种通过无性繁殖的方式杂交产生的新克隆或无性的微种(microspecies)。

2. 性双形、变态和多态问题

不论在现生生物物种还是在化石物种概念中,都没有很好地体现出性双形(sexual dimorphism)、变态(metamorphosis)及多态(polymorphism)等特殊现象,这对划分物种带来一定困难。事实上,很多物种的不同性别的个体之间、同一个体的不同发育阶段乃至同一居群的不同个员或个体之间,都存在惊人的差异,Callomon(1969)认为有些生物的两性差别之大,足以使人们将其置于不同的种或属,甚至于不同的科(转引自方宗杰,戎嘉余,1991);在珊瑚虫和一些社会生物中,不同的“个体”虽然在结构形态上是独立的,但在功能上却严格分工,相互依赖性很强,整个群体或居群的生理、生殖过程及群体形状的构建等,都是不同类型个员共同参与的结果,它们之间的关系是密不可分的。因此,它们不能算是真正的独立个体(individual),而只能称其为个员(zoid),不同类型的个员之间差异也很大;群体动物中的任何一个个员,都不能作为所代表物种的“模式”;其实,严格地说,在任何有性繁殖的动物中,一个个体是无法反映其物种特性全貌的。由此看来,建立在个体和模式标本基础之上的物种概念已不再合时宜。所有个员、个体、单态体都只能反映它们所代表物种的一个部分、一个特例或一个阶段,即一个表型单元。为了解决变态在生物分类中引起的问题,Hennig(1966)提出,系统生物学中的基本单位不仅是个体,而且是在一个特定时间上的个体,即单态体(semaphoront),如昆虫发育周期中的蛹、幼虫和成虫分别为不同的单态体(转引自孟津、王晓明,1989)。目前,在生物学界已基本达成这样一个共识,即“物种在自然界存在的基本形式是居群,而不是个体”。必须声明的是,尽管建立在模式标本基础之上的物种概念已经过时,但现今在生物分类命名中,仍离不开模式标本,所不同的是,现在的模式标本系列中又增加了十多种模式标本类型,种类已达 18 个之多,包括正模、副模、配模、新模、地模等,其目的是要尽量给同一物种或亚种下的不同类型(包括不同性别、变态体、变异体等)都有模式标本,这样才能反映物种的真实特征。

3. 古生物学中的物种问题

古生物学家一直将形态间断作为划分物种的主要依据,这样就出现一些无法解决的问题:1)因为有时很难确定某些特征究竟是代表性别或年龄还是不同物种的差异。2)不同器官定不同物种,例如恐龙和恐龙蛋甚至脚印都是按不同分类体系进行分类的;古生代的鱼化石,有时仅依据鱼的耳石、鳞片或鳍刺来建立分类体系;目前,公认牙形刺是某一类动物的器官,但它的分类命名几乎是纯形态的;古植物学家甚至把采自同一层位的植物叶子、树干、和

义,都代表成种过程的一个阶段;Mayr(1982b)认为,现在已经证明亲缘同形种不是锥形种。尽管亲缘同形种已经在生殖上表现为不同的种,但要在形态上区分它们却是相当困难的,例如 *Anopheles* 类蚊子。

Schopf(1982)认为,就现代生物来说,任何一个大类群中,大约有 10—20%的物种是亲缘同形种,它们在形态方面仅仅有很微小的区别,但在进行核型或电泳分析时,就可发现他们的基因频率各不相同。

成对种(twin species)=孪生种(geminate species);指一对亲缘同形种。

此外,杂种(如骡)的物种问题也是一个令分类学家头痛的事。

5. 物种的向度问题

研究现代生物的学者研究的是整个生物界演化系统的一个瞬时截面,而古生物学家把整个生物界作为一个历史连续体来对待。本质论的物种和生物学物种概念都是无向度种(nondimensional species)。这里所说的向度,是指将空间和时间作为限定物种的主因素;古生物学家、进化论学家和系统分类学家的物种概念是多向度的。多向度种(multidimensional species)是一种理想状态;事实上,现代生物学家很难将时间尺度引用到生物分类当中去。

在 Lincoln 等(1982)编的《生态学、进化论及系统学词典》中,对无向度种的另外定义是:通过共生居群间的生殖隔离来区分物种;不能交配的同域居群可视为不同的种,而那些能交配的居群,尽管能产生形态过渡类型,可视为同种。对多向度种的不同解释是:指物种是由多个居群组成的体系。尽管可以明显地区分出几个形态种,它们之间也无表型过渡类型存在,但多向度种的概念认为所有这些居群都属于同一种系(species network),只是随着地理变化而在形态上发生了一系列分异。

6. 物种的极端多样性和分布的不均衡性

物种的多样性不仅表现在形态结构方面,而且在基因、生态、习性及行为等方面也是千差万别的。目前,科学家已发现和记述了近百万个物种,这些物种在不同门类中的分布是很不均衡的。仅昆虫纲下就有 85 万个物种,几乎占当前世界上物种总数的一半;仅果蝇属下就有数千个物种。相反,有些动物门类中的物种数却极为有限,甚至在一个目下只有一种,例如楔齿蜥。生态学家和古生物学家常常把一个居群内的物种,按照其个体数的多少区分为优势种(dominant species)、常见种(common species)和稀有种(rare species)。但这类物种概念只是一种相对的数量关系,而与物种本身的特征无关。

三、物种的不同判别标准和方法

尽管对物种的定义还远未达成一致,但并没有因此而使分类工作停滞不前;事实上,科学家已成功地区分出了近百万个现生物种和几百万种化石物种,尽管这些物种的划分标准不同,甚至会出现相互矛盾或重复,但目前只能这样。实际和理论总是有一定的距离的。

物种的极端多样性决定了人类对物种本质认识的分歧,而这种分歧必然带来分类上的不一致甚至混乱。对解剖学家而言,物种是鉴定和分类的最基本单元;实验生物学家认为物种是具有特定的生理、生化或行为的一类生物;在进化论学家眼里,物种是进化的单元;古生物学家认为物种是系统谱系(phyletic lineage)的一部分。本世纪以来,科学家不断尝试新的分类方法,例如化学分类(chemotaxonomy)、免疫学分类(immunotaxonomy)、细胞分类(cy-

totaxonomy)和数值分类(numerical taxonomy);这些新的分类方法和方案,打破了传统的物种间的界限(Goto,1982)。不同的专家都强调不同的方面,这是可以理解的,问题是他们得出的结论却是截然不同的。

目前,我们已经有4种不同的命名法规:第一种主要是对细菌类(原核生物)的《国际细菌命名法规》(ICNB,1975);第二种是针对植物(包括藻类和真菌)的《国际植物命名法规》(ICBN,1988);第三种是针对动物(包括原生动物)的《国际动物命名法规》(ICZN,1985);第四种是《国际栽培植物命名法规》(ICNCP,1969)。但最近十年来,有那么一些人强烈要求把所有的真核生物分成4—16个独立的界。另外,有些人还认为每个界应有各自的分类命名法规,因为目前的动、植物命名法规是无法解决低等的真核生物——原生动物中的一些特殊问题(Corliss,1993)。

Cain(1954)提出了以下几种实用的物种概念:形态种(morphospecies)、生物种(biospecies)、古种、生态种(ecospecies)和行为种(ethospecies)等,这些物种概念在实际运用中随意性更大。下面将就不同的物种定义及划分方法做一简要概述。需要说明的是,下列诸多物种概念中,有些是从不同角度对物种所下的定义,而更多的是关于判别物种的不同类型的术语。

1. 形态种概念(morphological species concept)

形态种是从形态结构方面来判别物种的,包括花色图案、体表结构、某些器官的长短、性器官的形状以及任何解剖上的差异,用来划定形态种的上述特征被称作表型或表征(phenotype)。

形式种(form species):指在形态上很相似的种,但还不能确定它们是否起源于共同的祖先,有时和形态种(morphospecies)同义。

形态种的概念主导分类界直至本世纪三十年代。至今,形态特征也是生物分类和鉴别的首要标准。

2. 系统发育种概念(phylogenetic species concept)

“物种是有性繁殖生物的最小的可存在的群体,至少有一种可供鉴定的特征是该群体中的每一个成员都具有的,但这一特征在相近的其它群体中却不存在(Cracraft,1983;Donoghue,1985)。”

与类型学观点(typological view)一样,用可判别的性状或离征来定义物种。

1)系统发育种是最小的(基本的),可与其它聚类区分的生物聚类(cluster),在其内部存在祖—裔关系(Cracraft,1989)。

2)物种是具有共同祖先的最小单系类群(monophyletic group)(de Queiroz and Donoghue,1990)。

在系统发育物种中,常常会出现下列关系:亲本种(parental species);母亲种(mother species);后裔种(descendant species);女儿种(daughter species);和姐妹种以及孑遗种(relict species)。

3. 演化物种概念(evolutionary species concept)

物种是具有祖—裔居群的单一世系,或者是保持自己特性和演化趋势及历史命运的生物(Wiley,1978)。

Simpson(1961)认为,如果从祖一裔系列的任何一点沿时间追索,不可能找到一个自然的分界点,将一个进化种与另一个进化种分开;但为了分类的目的,我们必须人为地将这一连续系列切成段。当一个连续的世系被切成若干段后,由此而命名的种被称之为年代种(或时间种)、古种、异时种、演替种和垂直种。由于化石材料的缺乏,世系中常常出现间断,这样就会导致在古生物中出现垂直种(vertical species taxa),这类物种带有很大的人为性,因为世系是一个开放体系,在这个连续体中,我们很难掌握在何处划定它的起始点和终点(Mayr,1982b)。

从演化的角度,Eldredge 和 Gould(1982b)将物种区分为两类:其一是在边域隔离状况下产生的新种(neospecies),这类物种在形成过程中和形成之后都经历了快速的变化;第二类是老的较成熟的物种,可称它们为不变种(constant species)或停滞种(static species),它们在很长时期内(数百或数千万年)保持稳定而几乎无进化发生,直至最后灭绝。

在一个物种形成到灭绝这一发展过程中(species' lift cycle),物种一般要经历 4 个主要阶段(Dillon 1966):1)新生种(neospecies):由于有利的基因变异或基因组合,产生了新种。新生种有很强的扩散性和基因变异性。2)中种(或兴盛种)(mesospecies):停止了快速扩散,物种有较稳定的分布界线,具有亚种和很多个体。3)真种(euspecies):分布地盘稳定,个体十分丰富,但无亚种。4)衰种(teleospecies):在变异性、分布地盘和个体数量等方面都在减少(或小),直至灭绝。

4. 判别种概念(recognition species concept)(RSC)

物种是由很多个体组成的居群,这些个体具有双亲,并且有一个共同的繁衍系统(fertilization system)(Paterson,1985)。

White 等(1990)提出用 SMRS 系统(specific-mate recognition systems)来判别物种,不同物种具有不同的系统。

遗传学的物种定义(genetic definition of species):物种作为一种生殖单元,它们与其它类群杂交,只能形成无生育能力的后代。

基因种概念(genetic species concept):物种是一种基因库(gene pool),在 DNA 复制过程中,基因是无性繁殖的,并产生表型(生物),这些表型生物是有性繁殖的,它们能产生新的基因组合。基因种概念与基因种不是一回事。基因种(genospecies):指可以自由交配,并共享一个基因库的居群联合体(Lincoln *et al.*,1982)(这一定义与前段 Quicks 对基因种的定义有出入)。

根据表型的变化,这类物种又可分为多态型(polymorphic species)和单态型(monomorphic species)。多态型是指在一个居群中同时出现几个不连续的表型或基因型。

生物种概念(BSC),基因种概念(GSC)和判别种概念(RSC)在内容上大同小异,因此,在 Paterson(1985)提出判别种概念后,在学术界曾引起一阵大讨论(见 Lambert *et al.*,1987;Coyne *et al.*,1988;Masters *et al.*,1989;White *et al.*,1990)。

5. 生态种概念(ecological species concept)

生态种概念的物种定义是:物种是占据着一定适应带(adaptive zone)的世系或世系组,它在分布方面可以和其它种系区分,它的演化对其分布域以外的其它世系而言是独立的(Van Valen,1976)。

生态种(Turesson, 1922; Cain, 1954)是相对形态种而言的,这类物种是从生态学角度来区分的。生态种是指一组居群或生态型(ecotype),它们之间可以自由交换遗传物质,而不会降低其生殖力和活力;但和其它生态种进行基因交流时,其生殖力和活力都会降低。生态种在植物学中有较大的应用价值。植物学家总是提到橡树,这类树会产生具有过渡性质的杂交后代,这些复杂种十分有可能是同一种的不同生态型,由于强烈的生境选择,它们在某几个性状上发生了分异(Coyne *et al.*, 1988)。

Turesson 提出了另一个生态种的名词“coenospecies”,用以表示能通过杂交而相互交换基因的居群(或种)的全部。这是一个集合名词,包涵不同的分类单元,它是指在有限的程度上,可以交配的所有生态种(Clausen, Keck, and Hiesey, 1945)。

生态学家应用的下列术语,与物种概念无关,例如土著种(地方种)(endemic species)、狭适性物种(stenotopic species)、同域种(sympatric species)及边缘种(edge or marginal species)。从盐度和温度等方面,可将物种区分为:广盐种(euryhaline species)、狭盐种(stenohaline species)和广温种(eurythermal species)、狭温种(stenothermal species)、中性环境种(circumneutral species)(繁盛于pH值为中性的生境)。

特征种(characteristic species = guide species = index species = indicator species);常常出现于特有的组合中的植物种。相反,有些生物的分布却很广,并无确定性,这类物种被称为companion species 或 indifferent species。

6. 内聚物种概念(cohesion species concept)

物种是包括很多个体的居群,通过内部的内聚机制,这些个体在表型上具有内聚性(Templeton, 1989)。

7. 节间种概念(internodal species concept)

同一物种的个体,它们都是存在于同一谱系(genealogical network)某两个分歧事件之间,或者同是存在于某一分歧事件和灭绝事件之间(Kornet, 1993)。与分支分类学的物种概念类似。

8. 类型学物种概念(typological species concept)

认为物种是一群生物,它们遵循共有的形态模式;该概念强调物种是在本质上稳定的和不变的组合。

9. 分支分类学的物种概念(cladistic species concept)

物种是系统发育树上两个分点之间的距离(Hennig, 1950)。认为物种是在时间长河中的客观存在,它们是由一系列成种事件来分开的。成种事件中起源于祖先种(ancestral species or protospecies),延续到直至下一个成种事件时,它又分成两个女儿种(daughter species)。

四、种级阶元的上下分类

在过去的两百多年间,不论是研究分类还是系统演化,都是把物种作为最基本的单元,甚至有人认为物种是最小的单系类群,是支序图上终端的分类元(Eldredge and Cracraft, 1980, 转引自孟津, 王晓明, 1989);这无意中掩盖了物种本身的复杂性和忽视了种下分类的重要性。随着知识的积累和手段的提高,对生物的分类工作也越来越细,不能老是停留在物

种水平上。从更深层次上来对生物进行分类和研究已成必然趋势;人们要从亚种、品种、居群、亚居群、甚至分子水平去划分和研究生物。

“据 Mayr(1969)估计,在现生物种中,40%—80%是多型种(polytypic species)”(方宗杰、戎嘉余,1991),即 40%—80%的现生物种包含两个以上的亚种;分布在北美的一种鹿鼠(*Peromyscus maniculatus*)有 50 个亚种之多;这说明种级阶元以下的划分问题,是非常重要的。总之,物种的划分不容易,而种下类元的划分则更为困难,因为物种的划分至少还有一个可实际操作的标准——生殖隔离准则;而到目前为止,种下类元的划分却无一个统一标准,因此,不可避免要出现混乱。严格来讲,亚种划分也属于物种问题的范畴,但在实际操作中,两者相距甚远。

总体来说,种下类元的划分,目前主要存在 3 方面问题:第一,名词不统一,不够规范;第二,缺乏统一标准,随意性太大;第三,不同的种下分类单元的系统关系不清,尤其是亚种与本种的关系研究不够。

1. 近种类群的划分及名称

超种(superspecies),从字面看,好像是一个种上的分类阶元,实际上它是指一组地理变异居群(以前被认为是多型种),这些居群(Amadon,1966 称其为异种)已经相互隔离了很长时间,并各自进化到了不同的物种(Mayr,1982b);或者是指完全或基本异域的单系居群,它们在形态上已有明显变化,很难将其归入同一个种;该概念还指一组雏形种(或半种)或种的集合体(collective species);在分类中,超种名是置于方括号内,并位于属名与种名之间。包括在同一超种内的种被称作异种(allopecies)(Lincoln *et al.*, 1982),异种=半种(semispecies);半种是指那些同一种内的不同居群,尽管它们可以杂交,但在行为和其它方面存在不同,从而限制了它们的交配(例如海鸥)。值得说明的是,超种这一阶元很少用到。Amadon(1966,1968,1976)先后提出了“超种”和“巨亚种”的概念,但由于在分类、命名和检索方面很繁杂,因此,至今响应者寥寥无几。

与超种意思相近的还有多型(形态)种、复合种、林奈种、巨种和巨亚种等,但这些名词只说明物种的构成情况,并不是分类单元。此外,这些术语大多是用来表示那些正在形成中的物种,尽管快要接近种一级的水平,但目前还不能确立为一个独立物种的种下类元。

多型种(polytypic morphospecies)或复合种(composite species):普遍认为多型种是指由几个亚种组成的物种(Mayr,1969),例如灰狼(*Canis lupus*)在欧亚有 12 个亚种,在北美有 24 个亚种(转引自 Dillon,1966);单型种和多型种的区分在于是否有亚种存在。多型种概念的引入,减轻了物种划分的压力,但却增加了种下分类的复杂性,例如早在 1920 年时,世界上记录在案的鸟类种数已达 20 000 个,但后来,由于多型种概念的引入,使鸟类种数减少到现在的 9 000 个(Mayr,1982a)。从此例可以看出,多型种与超种很相似,关键是看分类者持什么样的标准。

林奈种(Linnaean species)或巨种(macrospecies):是指含有数个变种的物种或称其为大的多型种(polymorphic species)(Lincoln *et al.*, 1982)。“植物分类有大种和小种之分:‘归并派’主张大种概念,又称林奈种,把种的范围划得较大,有时甚至很大,包括近缘种在内;‘细分派’主张小种概念,又称‘约而丹种(jordanon)’,常把亚种、变种、生态型等划分为种,种下不再分类”(陈世骧,1991)。

巨亚种(megasubspecies):“正在接近物种水平的一个或数个亚种。在同一物种内,可以有两个以上的巨亚种存在”(Amadon and Short,1976)。

2. 种级以下的分类阶元(infraspecific categories)

种间的判别可以通过生殖隔离加以鉴别,而种下的进一步分类却无统一规章可循,性别、地理、行为、生态和分工等方面都可作为划分的标准。因此,种下的分类元名称更是多样,尽管国际命名法规只承认亚种和变种这两个种下的分类阶元,但事实上,在生物学文献中,却出现了很多名词。以下是一些常在生物学文献中出现的正式与非正式种下分类阶元名称。

亚种(subspecies):“指种下表征相似的居群的集合,分布在该种分布范围内的某一地区;与本种内的其它居群有差异;它是为了分类方便而建立的单元,而不是演化单元”(Mayr,1969)。亚种往往是地理性的,即地理亚种(geographical subspecies),但也有生态亚种(ecological subspecies),这类亚种的分布,不像地理亚种那样受气候和地貌所限定,而是受植被或更小的生态变动所控制(Dillon,1978)。多元亚种(polytypic subspecies)是指一个亚种是由在表型上有明显区别的两个以上居群组成。“在动物学中,亚种是种级名称中种以下唯一的在命名法规中被承认的分类等级。而在1960年以前定的变种、变型、异种、异型等,可视为亚种。而1960年以后定的变种、变型等都视为亚种以下的单位”(张永谔,1984)。究竟哪些居群代表物种,哪些居群代表亚种,到目前尚未达成共识;在美国鸟类学家 Baird, Coues, Ridgway 等人的影响下,大家基本按照这样一个准则来判别种和亚种,即所有的居群,只要其变异与本居群(parent population)的有重叠(即逐渐过渡),它们就可定为亚种;这个准则可以用一个流传的名言来概括,即“逐渐过渡是三名法的试金石”,其言外之意是,一旦出现明显的形态或其它方面的间断,当另定立新种,而不是亚种的问题了(Mayr, 1982a)。我国鸟类学家郑作新(1982)提出了划分亚种的定量标准:“凡是地方性居群,彼此间在分类上互有差异,而其差异至少达到居群的75%,就成为不同的亚种。不同的亚种在其分布相接触或跨越的地区,彼此互相杂交而产出居间类型,这是与种间的情况截然不同的。”在实际工作中,本种与亚种的确立,往往是按发现和命名的先后顺序来决定的;严格来说,这是不很科学的。“和除种以外的其它任何分类阶元一样,亚种的划分也是人为的”(Amadon and Short,1976)。

变种(variety):在一个种内,如果有些个体与种的规范有些许微妙区别,它们就可被视为变种;变种还可分为亚变种(subvariety);亚变种之下又分为型(form),其下又分为亚型(subform),这些概念通常只用在植物学中。变种这一概念最早在 Linnaeus(1751)的物种定义中就出现过,在过去的两百多年里,变种这一术语用得很复杂,有的指个体变异,有的指群体类型,意义很不明确;目前,在动物分类中已废除不用。在植物分类中,一般用以区分居群内部的不连续变体。

地理品种(geographical races):比变种的差异还要大,就成了地理品种。Esper 用变种一词表示居群内的变异个体(variant);而用亚种一词来表示地理品种(Mayr,1942)。许多植物学家至今仍将地理品种称作变种。陈世骧(1991)认为:“人工选育的动植物种下单元称为品种。”但实际上,品种这一术语经常出现在国外的生物学论著中。

生物品种(biological races):同域居群内不同的品种,尽管其形态相似,但由于不同的食物、对寄主的喜好或行为周期等原因而使其相互间的交配受到抑制(Lincoln *et al.*,

1982)。

生态品种(ecological races):某一物种的区域性品种,它对某种生境有明显的适应性,例如 edaphic race 就是对特定土壤或底栖环境有适应的生物品种(Lincoln *et al.*, 1982)。

染色体品种(chromosomal races):同一物种的不同居群,具有不同数目的染色体,例如,分布在中东地区的一种穴居啮齿类(*Spalax ehrenbergi*)的不同居群,其染色体数分别是 52、54、58 和 60(Nevo and Bar-El, 1976)。

微种(microspecies):一个很小的地理品种或指亚种以下(infrasubspecies)的一个小类群(Lincoln *et al.*, 1982)。

居群(population):是指同一种内不同的地理居群。尽管大家公认,居群是物种的最基本的存在形式,但并非最小的分类单元,居群还可以分为亚居群(subpopulation)和集群(colony),集群可以分成不同的亚群(subgroup)或级 caste),一些社会昆虫,例如,蚂蚁有工蚁、蚁王、蚁后和兵蚁之分;蜜蜂有蜂王、工蜂和雄蜂之分,同一种群内的不同成员(个元)有不同的体形或大小,从事不同的工作,有不同的生理活动。尽管这些都是一些特例,但在一定程度上,也说明在同一居群内部,也存在极大的形态、生理及功能的差异。

此外,还有变体(morph)、表型单元(phenon)、生态群(cline)、克隆(clone)等分类单元名称;Sneath(1963)提出了操作分类单位(OTU)(operational taxonomy unit),根据具体问题,OTU 可能是单态体、个体或种以上的任何高级分类单元,但在多数情况下,基本的分类单元是生物个体。随着人类对生物界研究程度的加深,这种分类元的数量和名称还会不断增加。必须说明的是,种下类元有较大的变异性和过渡性,很多人认为亚种实际上是正在形成中的物种(Raup and Stanley, 1971);例如,分布于意大利的一种蚊子, *Anopheles labranchiae* 和它的一个亚种 *A. labranchiae atroparvus* 在意大利中部的混居地带杂交,产生的第一子代中,雌性个体是有生殖能力的,而雄性个体是不育的,这说明该亚种快要发展成为一个新种(Goto, 1982)。至于品种,其变异性就更大。因此,种下的分类元有很大的暂时性和不确定性。这种暂时性和不确定性在很大程度上是由客体的多变性而引起,而不是由研究者的观察角度和认识水平所决定。

除形态方面的差异之外,科学家还发现同一居群内的不同个体之间在基因方面存在明显差异。在植物中,有些物种尽管很相似,并可以杂交,但它们却有数百种基因互不相同。在动物中,相互杂交是很少见的,物种之间在基因方面的差别可以通过检测其不同的蛋白质来寻找,找出不同部分的蛋白质在组成上的差异及其对基因的控制。物种之间蛋白质的差异,大致可以反映出它们在基因上相差多少。用这种方法检测,发现两种很相似的果蝇,它们有数千个基因不同,这相当于其所有基因总数的 30%—40%。以上事实说明,有些物种尽管很相近,但这不能保证它们在基因方面也是相同的。在人和其它几种分布广范的脊椎动物物种中,即使在同一居群,不同个体之间也有大约 6% 的基因不同。在无脊椎动物中,同一居群的不同个体之间有 15% 的基因不同。如果依次类比同一居群的不同个体、不同居群、不同亚种及不同物种,就可以发现其基因的差异幅度在逐渐增大(Patterson, 1978)。

从基因方面,例如核型,来限定物种,似乎很有前景,但目前还不够成熟,因为并不是所有物种都有它特有的核型。“随着研究的深入,发现不同的种间,存在着完全相同的 2n 数目和染色体分类形式。同样,很多不同种的动物有相同的核型,而有些物种在群体中存在着几

种不同的核型(这种情况称为多态现象)”。

生物分类是一个开放体系,人们随时可以增加新的类元(taxa)甚至设置新的阶元(rank),在不久的将来,也许还会出现比上述更小的生物分类单元。

3. 种级以下分类阶元的系统关系

出现的类元与阶元名称越多,说明工作开展得越深入、分类越仔细,但在系统关系方面出现的问题也相应增加。在系统关系中,亚种与本种(此处“本种”一词与系统学中的 stem species 及 parental species 有所区别,在分类上,“本种”与亚种属于同一物种,而后两者是指系统上相连的不同物种)的关系、亚种之间的关系及亚种与地理品种的关系等,都是缺乏深入探讨的。按正常理解,种下的分类顺序应当是:种→亚种(变种)→亚变种→型→亚型→品种(微种)→居群→亚居群→生态群(集群、克隆)→表型单元(变体、级、亚群)→个体。但到目前为止,有关种下阶元的系统关系的论述很少,这可能都是受 Mayr 的“亚种不是进化单元”的观点影响所致。在植物学中,种下阶元的关系较清楚,例如虎耳草(*Saxifraga aizoon*)这一物种下又依次命名了变种(var. *aizoon*)、亚变种(subvar. *brevifolia*)、型(forma

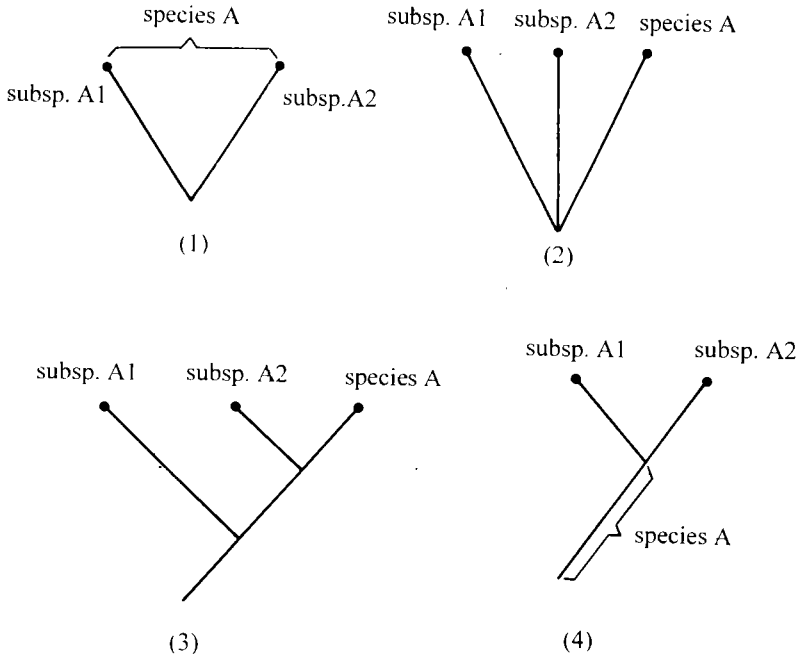


插图 1 本种与亚种的分类及系统演化关系

1) 包容关系; 2) 平行关系; 3) 侧生关系; 4) 祖裔关系

Relationships between species and subspecies in taxonomy and phylogeny

- 1) species' name is a group name of subspecies; 2) As initially established, the species represents certain populations, but subspecies represents others; 3) Subspecies originated from species, but species still survives; 4) Subspecies originated from species, but species was extinct

multicaulis)、亚型(subforma *surculosa*); 虎耳草 *surculosa* 亚型拉丁学名全称是: *Saxifraga aizoon* var. *aizoon* subvar. *brevifolia* forma *multicaulis* subforma *surculosa* (Voss, 1983)。

这样一来,到亚型一级的名称中,已包含了 6 个不同阶元的拉丁名称,已远远超过了二名法和三名法的规定,目前种下分类命名的复杂由此可见一斑。

关于亚种与本种的关系,笔者提出如下 4 种可能:1)包含关系,即种本名不代表任何实体,如同属以上名称一样(插图 1-a);2)本种和其它亚种是姐妹关系或平行关系,即种本名也占据一个亚种的位置(插图 1-b);3)侧生关系,即在系统关系上,亚种是从本种演化来的,但本种继续存在(插图 1-c);4)祖一裔关系,亚种是从本种演化来的,但本种已经灭绝,这种关系在现生生物中是不可能存在的。亚种与本种的关系是 3 个不同层次的:其一是发现和命名方面的,究竟是亚种还是本种,往往只是反映被发现和命名的先后顺序,而并不表示它们之间的主次或系统关系;其二是系统分类方面的,藉以建立物本种的居群或化石材料与藉以建立亚种的居群或化石材料之间,究竟是平行关系还是上下级关系,至今尚无人明确论述过;其三是系统演化方面的,要真正搞清本种与亚种的关系,绝不能受限于分类命名的格局,必须全面比较,其结果有可能是亚种是祖先或系统关系更老,而本种更新。

总之,要想理顺种下类元之间的关系,关键是要了解物种形成的原理和过程。

杨明婉女士为本文清绘插图,笔者在此表示感谢!

参 考 文 献

- 方宗杰,1990: 边域成种、成种事件与物种概念——从假假蚌类的演化谈起。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。
- 方宗杰,戎嘉余,1991: 表型单元、形态种和生物种——关于化石种判别问题的探讨。古生物学报,30(5):537—555。
- 张永裕,1984: 古生物命名拉丁语。科学出版社。
- 陈世骧,1987: 进化论与分类学(第二版)。科学出版社。
- Amadon,D.,1966: The superspecies concept. *Syst. Zool.*, **15**:246—249.
- Amadon,D.,1968: Further remarks on the superspecies concept. *Syst. Zool.*, **17**:345—346.
- Cain,Arthur J.,1954: *Animal species and their evolution*. Hutchinson's University Library,London.
- Clausen,J. C.,Keck,D. D.,and Hiesey,W. M.,1945: Experimental studies on the nature of the species. **1**. Plant evolution through amphiploidy and autopolloidy with examples from the Maelinae,Carnegie Inst. Wash. Publ. 564:154—163.
- Corliss,J. O.,1993: Should there be a separate code of nomenclature for the protists? *BioSystems*,**28**(1):1—14.
- Coyne,J. A.,1993: Recognizing species. *Nature*,**363**:298.
- Coyne,J. A.,Orr,H. A. and Futuyma,D. J.,1988: Do we need a new species concept? *Syst. Zool.*, **37**:190—200.
- Coyne,J. A.,1994: Ernst Mayr and the origin of species. *Evolution*,**48**(1):19—30.
- Cracraft,J.,1989: Speciation and its ontology:the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. pp. 28—59,in Otte and Endler 1989.
- Darwin,C.,1859: *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. J. Murray,London.
- de Queiroz,K.,and Donoghue,M. J.,1990: Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics. *Cladistics*,**6**:61—75.
- Dillon,L. S.,1966: The life cycle of the species:an extension of current concept. *Syst. Zool.*, **15**:112—126.
- Dillon,L. S.,1978: *Evolution—concepts and consequences*. The C. V. Mosby Company,Saint Louis,504pp.
- Dobzhansky,T.,1951: *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.

- Ereshefsky, M. (ed.). 1992: The units of selection; Essays on the nature of species. MIT Press, Massachusetts.
- Gingerich, P. D., 1979: The stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology. in Cracraft, J. and Eldredge, N. (eds). Phylogenetic analysis and paleontology. Columbia Univ. Press, New York.
- Goto, H. E., 1982: Animal taxonomy. Edward Arnold, London.
- Hull, D. L., 1975: Are species really individuals? *Syst. Zool.*, **25**:174—191.
- Hull, D. L., 1978: A matter of individuality. *Phil. sci.*, **45**:335—360.
- Jeffrey, C., 1973: Biological nomenclature. Edward Arnold, London.
- Kornet, D. J., 1993: Permanent splits as speciation events; a formal reconstruction of the internodal species concept. *J. Theor. Bio.*, **164**:407—435.
- Lambert, D. M., Michaux, B. and White, C. S., 1987: Are species self-defining? *Syst. Zool.*, **36**(2):196—205.
- Lincoln, R. J., Boxshall, G. A. and Clark, P. E., 1982: A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press.
- Longino, J. T., 1993: Scientific naming. *Natl. Geogr. Res. and Explor.*, **9**(1):80—85.
- Masters, J. C. and Spencer, H. G., 1989: Why we need a new genetic species concept. *Syst. Zool.*, **38**(3):270—278.
- Mayr, E., 1940: The origin and history of the bird fauna of Polynesia. *Proc. of the Sixth Pac. Sic. Congr.* **4**(1941):197—216.
- Mayr, E., 1942: Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E., 1963: Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E., 1969: The biological meaning of species. *Bio. J. of the Linn. Soc.*, **1**:311—320.
- 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., 1992b: Controversies on retrospect. pp. 1—34, in: Futuyama, D. J. and Antonovics, J. (eds), *Oxford surveys in evolutionary biology* 8. Oxford University Press, New York.
- Mayr, E., 1993: Fifty years of progress in research on species and speciation. *Proc. of the Cali. Acad. of Sci.*, **48**:131—140.
- Otte, D. and Endler, J. A. (eds), 1989: Speciation and its consequences. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Nevo, E. and Bar-El, H., 1976: Hybridization in fossorial mole rats. *Evolution*, **30**:831—840.
- Paterson, H. E. H., 1985: The recognition concept of species. pp. 21—29, in: Vrba, E. S. (ed.), *species and speciation*. Transvaal Museum Monograph no. 4, Pretoria.
- Patterson, C., 1978: Evolution. University of Queensland Press, 197pp.
- Quick, D. L. J., 1993: Principles and techniques of contemporary taxonomy. Black Academic and Professional, Glasgow.
- Raup, D. M. and Stanley, S. M., 1971: Principles of Paleontology. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Schopf, T. J. M., 1982: A critical assessment of punctuated equilibria, I Duration of taxa. *Evolution*, **36**(6):1144—1157.
- Simpson, G. G., 1961: Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G. L., and Ayala, E. J., 1981: Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science*, **213**:967—971.
- Templeton, A. R., 1989: The meaning of species and speciation; a genetic perspective. pp. 3—27, in: Otte and Endler 1989.
- Turesson, G., 1922: The genotypic response of the plant species to the Habitat. *Hereditas*, **3**:211—350.
- Van Valen, L., 1976: Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, **25**:233—239.
- Voss, E. G., 1983: International code of botanical nomenclature, adopted by the 13th International Botanical Congress, Sydney, 1981. Utrecht: International Association for Plant Taxonomy.
- White, C. S., Michaux, B. and Lambert, D. M., 1990: Species and NeoDarwinism. *Syst. Zool.*, **39**(4):399—413.
- Wiley, E. O., 1978: The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, **27**:17—26.

[1995年3月25日收到]

OVERVIEW OF SPECIES CONCEPTS AND REMARKS ON INFRASPECIFIC CLASSIFICATION

Tong Hao-wen

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044)

Key words: species concepts, infraspecific classification

Summary

As Mayr said: "There is probably no other concept in biology that has remained so consistently controversial as the species concept," indeed, the species problem has puzzled biologists for a long period of time. The author is afraid that we can never reach a general conclusion on this subject, because what we are facing is a fairly diversified living world. It is diversity, ununiqueness, variability and intermediateness that makes the species problem very knotty.

There is growing evidence that species is not the basic unit of classification and evolution. That is to say, we can no longer stay at the species level. The present author thinks that infraspecific categories will become the frontier of classification. But the infraspecific categories of today are not quite satisfactory, and even chaotic to some extent. The infraspecific problems lie not only in the disunity of terminology, but also in the unclearness of systematic relations; especially, the relationships between species and subspecies are badly ignored.

The relationships between species and subspecies can be expressed in three aspects: nomenclature, assortment and phylogenetic systematics. In nomenclature, specific name is usually prior to subspecific name, but as to which populations represent the species, and which populations represent the subspecies, it is always arbitrary, because it depends on which populations have been discovered and nominated earlier. In assortment, when a species has several subspecies, it is not clear whether the specific name represents any entity or not, in other words, whether the subspecies is subordinate to, or parallel to the species; that is to say, whether a specific name stays at the status when it was initially established based on some populations or it is only a group name of subspecies. In phylogenetic systematics, the relationships between species and subspecies may be completely different. As mentioned above, the specific and subspecific names are given according to the order of discovery; this means that the phylogenetic relationships are completely ignored in the infraspecific assortment. Up to now, it is really a pity that almost no one has introduced the cladistic method into the infraspecific assortment.