

第3版  
Third Edition

# 生物进化

Evolution

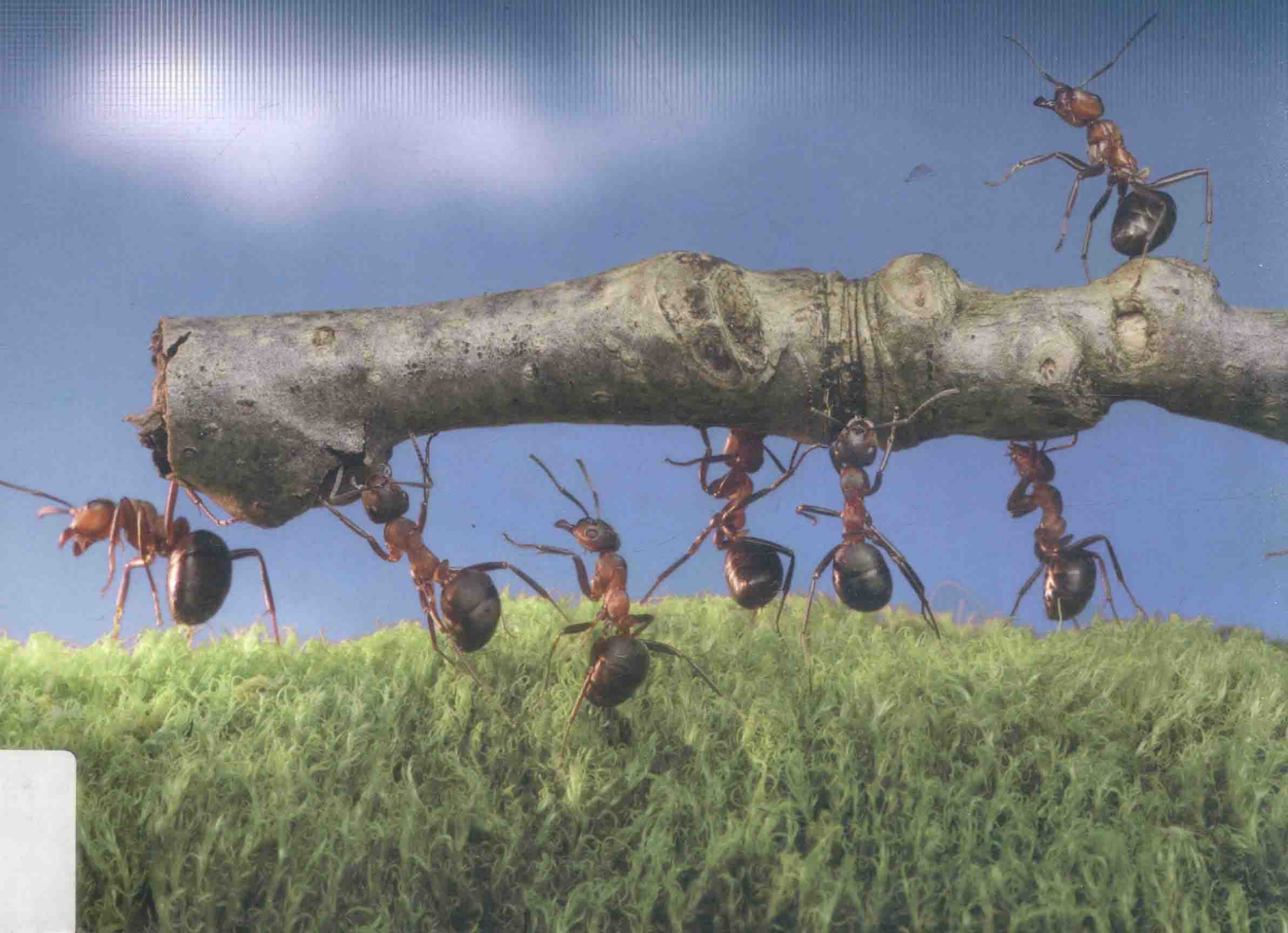
[美] DOUGLAS J. FUTUYMA 著

葛 颂 顾红雅 饶广远 张德兴

杨 继 孔宏智 王宇飞

主译

高等教育出版社



第3版  
Third Edition

# 生物进化

Evolution

[美] DOUGLAS J. FUTUYMA 著

葛 颂 顾红雅 饶广远 张德兴

杨 继 孔宏智 王宇飞

主译

高等教育出版社·北京

图字:01-2015-3392 号

*Evolution, Third Edition* by Douglas J. Futuyma

Copyright © 2013 by Sinauer Associates, Inc.

All Rights Reserved.

This Chinese translation edition is published by Higher Education Press Limited

Company with license by Sinauer Associates, Inc.

#### 内容提要

本书是一部全面而系统介绍进化生物学的教科书。全书共分 23 章,涵盖了进化生物学的各个方面,还涉及生命科学甚至社会科学的不同领域。从西方早期的自然神学到达尔文进化论,从生命的早期起源到当今的生物多样性,从传统的化石和形态学证据到如今的 DNA 和基因组信息,从经典的群体遗传学理论到物种形成的新假说,从基本的生命之树的构建到进化发育研究的最新成果,既充分介绍了该学科的基本概念、产生和发展历史、重要的科学问题以及相应的研究领域,也反映了当前人们在宏、微观不同层次上对进化的认识和最新进展。

全书内容丰富,结构简洁,语言深入浅出,尤其是各章节均提供了大量的研究实例和参考文献,并配以精美直观的图表和照片,具有很高的可读性和趣味性。可作为生物学及其相关专业高年级本科生和研究生的教材,也是大学教师和相关领域研究人员不可多得的参考书。

#### 图书在版编目(CIP)数据

生物进化:第3版/(美)弗图摩(Douglas J. Futuyma)

著;葛颂等主译.——北京:高等教育出版社,2016.12

书名原文:Evolution, Third Edition

ISBN 978-7-04-045701-8

I. ①生… II. ①弗…②葛… III. ①进化论—高等

学校—教材 IV. ①Q111

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第316335号

策划编辑 王莉 责任编辑 王莉 特约编辑 靳然 封面设计 张申申  
责任印制 尤静

出版发行 高等教育出版社  
社址 北京市西城区德外大街4号  
邮政编码 100120  
印刷 北京鑫丰华彩印有限公司  
开本 889mm×1194mm 1/16  
印张 42.5  
字数 1100千字  
购书热线 010-58581118  
咨询电话 400-810-0598

网址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.hepmall.com.cn>  
<http://www.hepmall.com>  
<http://www.hepmall.cn>  
版次 2016年12月第1版  
印次 2016年12月第1次印刷  
定价 196.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换

版权所有 侵权必究

物料号 45701-00

主 译

葛 颂 顾红雅 饶广远 张德兴  
杨 继 孔宏智 王宇飞

译校者

艾宇熙 崔一鸣 葛 颂 顾红雅  
郭 洁 吉亚杰 蒋陈焜 孔宏智  
李耕耘 倪喜军 饶广远 沈初泽  
施逸豪 孙 斌 孙田舒 田一杰  
王梦黎 王培培 王 伟 王雪霏  
王宇飞 王子猛 杨 继 姚 序  
叶玲玲 张楚杰 张德兴 张志飞  
周成钊 朱辰麒 邹新慧

(按姓氏拼音排序)

献给 Tom 和 Theresa, Jeanne 和 Todd, Paul 和 Lindsay,  
以及 Annabelle、Matthew、Phoebe 和 Audrey



# 中文版序

1859年，达尔文做出了一件震惊世界的事情。他提出了一个观点，从而彻底改变了人类对生命世界的看法，并推动生物学成为一门真正意义上的科学。这一观点所产生的巨大影响不仅限于科学，同时也触动了哲学以及改变了我们对人类自身及其在自然界中地位的认识。这一观点就是达尔文的自然选择进化理论。他提出，所有生命都经历了相当长的演化过程，来自某个或某些原始祖先，通过自然选择的过程获得了千差万别的不同特征。这一过程完全是自然的，是产生生命多样化的物质基础，因而可以通过科学的探索而认知。

早在19世纪末，中国近代启蒙思想家严复就已将英国哲学家赫胥黎的《进化论与伦理学》翻译成中文，起名《天演论》，从而将达尔文及其著作引入中国。当达尔文的思想传播到中国，随即在学术界受到热捧，尽管当时欧洲和美国的许多宗教团体持反对意见，达尔文的思想最终还是被科学界所接受，并被不断证明是正确的。如今我们都知道，所有的物种都起源于35亿年前的古老祖先；这一演化的主要原因在于自然选择作用于随机产生的遗传变异；每个物种的每个特征，从基因组到行为，再到地理分布，都有其进化演变的历史。

因此，对生物各个方面的研究，从基因组学和神经生物学到分类学和生态学，都可以置于一个进化的框架之上，依据进化的原理逐级排列（至少在时间上）。人类生物学同样如此。和所有科学领域一样，进化这门科学也具有其实用价值：可以运用到大型计算、病虫害控制、食品生产以及许多其他领域，尤其是医学和公共健康方面。

如今我们对进化的理解及其在生物各个不同领域的应用仍在持续扩展和不断变化；随着科学研究带来许多新的观点和新的信息，进化的影响力还在不断扩大。世界各地成千上万的科学家都在各自领域进行着探索，为进化生物学添砖加瓦，从复杂的基因组解析到物种及其生态特性的系统发生研究。许多动植物迄今还没有被描述，更不用说细菌和其他微生物了，这些都是我们当前要关注的重点。在上述许多领域，中国科学家正在发挥日益重要的作用。例如，经过45年的努力，《中国植物志》这一世界上记载物种数目最多的志书于2004年完成。这些基础研究为植物多样性普查、为摸清中国植物家底以及植物资源的可持续利用奠定了非常重要的基础。中国还在古生物学研究方面有着优良的传统，受到国际社会的尊重，最著名的要数对恐龙羽毛的研究。并且，如今的中国生物学家同样在群体遗传学、进化基因组学、系统发生重建以及许多其他领域做出了重要的贡献。

得知葛颂教授及其同事计划将这本进化教科书翻译成中文，我感到十分荣幸。我知道，要完成这一工作需要大量的付出和努力。我希望本书的翻译将对中国学生和研究人员有所裨益，我也希望这本书能激发学生的学习热情，有助于他们更好地理解生命世界以及存在于生命世界中的人类。

Douglas J. Futuyma

石溪大学教授

美国纽约，石溪

# 译者的话

生物进化被确立为科学事实经历了非常曲折的过程。1859年达尔文《物种起源》的发表标志着以自然选择为核心的进化论的诞生。一个多世纪以来，进化论所经历的争论之长久和激烈，对自然科学和人类社会影响之广泛和深远，都是科学史上从未有过的。如今，进化生物学，作为研究生命进化的历史过程、机制和规律的一门独立学科，已融入生命科学各个分支学科。正如著名进化论学者迈尔(E. Mayr)教授所言，“进化论是生物学中最高的统一理论”。与此同时，生命进化的研究成果已广泛应用于医学和健康、农林牧副渔业生产、生物技术以及全球气候变化，甚至生态文明建设和社会发展等各个方面。

本书作者 Douglas J. Futuyma 为美国石溪大学(Stony Brook University, 原纽约州立大学石溪分校)教授、美国科学院院士和美国艺术与科学学院院士，长期从事进化生物学的研究和教学，是该领域造诣深厚的学者。本书原名 *Evolution*，是一部广受欢迎、全面而系统地介绍生物进化的教科书。全书内容丰富，结构简洁，语言深入浅出，尤其是各章节提供了大量的研究实例和参考文献，并配以精美直观的图表和照片，每章还为读者提供了进一步讨论和思考的问题，具有很高的可读性和趣味性。《生物进化》(中文版)是 *Evolution* 第3版的中文翻译版，不仅继承了2009年第2版原有的核心内容和风格特点，并根据该学科领域的最新研究成果进行了增补和修改。

进化生物是一“无限综合”的理论，涉及生命科学甚至社会科学的不同领域。从西方早期的自然神学到达尔文进化论，从生命的早期起源到当今的生命多样性，从传统的化石和形态学证据到如今的DNA和基因组信息，从经典的群体遗传学理论到物种形成的新假说，从基本的生命之树构建到进化发育生物学研究，等等。因此，完成一部相关领域教科书的翻译，绝非易事，更无法靠个人的力量来实现。为此，我们于2015年4月成立了由7位专家组成的《生物进化》(中文版)译校组，并确定了全书译校工作的分工。译校组成员分别来自中国科学院植物研究所(葛颂、孔宏智、王宇飞)、北京大学(顾红雅、饶广远)、中国科学院动物研究所/北京基因组研究所(张德兴)、复旦大学(杨继)，均长期从事进化生物学科研究和教学工作，并在进化生物学不同领域各有所长。译校组成员在分工负责相关章节翻译的同时，还完成了其他部分章节译稿的校阅。承担具体翻译工作的成员还包括这7位专家所在课题组的一批年轻学者和研究生。

本书内容不仅涵盖许多传统学科领域，如形态学、分类学、地质学、古生物学等，还涉及一系列前沿研究方向，如发育通路和生化系统、DNA测序和分子机制、基因组和代谢组等，甚至许多内容还和人类社会、宗教和哲学密切相关，这些都为本书的翻译增加了很大的难度。这不仅体现在如何准确地理解英文原文，更涉及如何用清晰而流畅的中文表达书中的科学内涵。为此，译校组专门召开了两次翻译工作研讨会，就全书翻译应遵循的基本原则以及可能存在的问题



进行了充分的沟通和研讨。尽管如此，在全书翻译过程中，大家还是遇到了一系列的问题，特此做几点说明。

首先，与许多科学著作的翻译一样，在本书翻译过程中遇到最大的难题之一就是科学术语的中文翻译。进化生物学领域不仅有许多传统的专业术语，还涉及很多因学科发展而出现的新术语或新词汇；尤其是有些术语虽然已经有了汉译，但译法差异很大，使我们难以取舍。我们采取的基本原则是，凡由全国科学技术名词审定委员会审定公布的名词术语，尽量采纳其译名，对少量汉译明显不妥的词汇则按我们的理解适当调整，作为我们推荐或倾向性的汉译。尽管最后译校组成员对大多数术语的汉译达成了共识（见该书“术语汇编”），但有些术语的汉译即使在译校组成员之间也有很大分歧，最典型的例子就是本书最重要的术语（也是本书的原书名）“evolution”一词的汉译。该词审定的名词中有“进化”和“演化”两种译法，而我们译校组成员对该词的翻译存在三种观点：统一采用“进化”，统一采用“演化”或两种译法同时使用。考虑到这两种汉译在实际使用过程中广泛采用且均为“合法”译名，最后本书尊重译校专家的意见，采用第三种观点，即同时保留两种汉译，大概这也是多样性的一种体现吧。需要说明的，凡在本书中出现“进化（的）”和“演化（的）”时，两种译法在含义上完全等同。

其次，译稿中一个共性问题物种名称的翻译处理。我们对种以上的分类群（属、科、目等）以及重要或常见类群（尤其是模式生物），原则上采用中文译名，并在每章第一次出现时按“中文译名（拉丁原文）”的方式展示；对其他一般性物种（尤其是中国没有或没有现成汉译的类群），我们基本上采用原名（拉丁名），以免带来不必要的混乱。同理，对人物、国家、城市、机构等，除非已为学术界或大众所熟知并已有固定汉译，否则均采用原文。书中对著作和文献的引证，除学术界或大众共识的著作（如达尔文《物种起源》等）以外，均用原文，如“Mayr (1982a)”和“Stebbins (1950)”，以便于读者查阅。

第三，对于一些目前还没有经审定的名词和术语，我们尽可能在忠实原著含义的情况下，用简洁、不产生歧义的汉语来表达，因此有些译法还属尝试，恳请读者批评指正。此外，在翻译过程中，译校者还发现原书中存在少量概念、书写或排版错误，也尽可能在忠于原著的基础上予以改正，并以脚注的方式进行了说明。

第四，本书的一大特点是采用了上千幅精美的彩色图片或照片，来配合论述相关的主题和研究实例。遗憾的是，书中相当比例的图（照）片的版权并不属于原出版社（Sinauer Associates）。尽管我们采取了各种办法来购买和获取相关图（照）片的使用权，但最后还是有部分图（照）片的使用权无法得到。因此，一些图（照）片最后不得不忍痛割爱被舍去，另有一些图（照）片则只好用其他类似图（照）片来替代。凡此情况，都在图注中进行了标注。

在此，我们要衷心感谢所有参与翻译和校阅以及为我们的工作提供方便和帮助的学者、老师和同学。除了署名的30多位译校者和参译人员以外，许多同事和朋友为本书的翻译提供了帮助。张富民博士协助获取图（照）片的使用权，黄力、江建平、雷富民、李保国、王德华、姚一建、张宪春、赵佳媛、朱朝东等帮助确认一些动植物物种学名和俗名的翻译，在此对他们的付出一并表示致谢。

我们还要特别感谢原书作者 Futuyma 教授对本书翻译的支持和无偿提供相关图（照）片的使用权，并欣然为本书中文版作序。感谢高等教育出版社林金安副总编给予的鼓励和支持；感谢高等教育出版社王莉、靳然两位编辑为本书的编辑加工和出版付出了大量的心血和汗水；尤其是王莉副编审全程参与了本书的翻译

工作，给予了大量技术上的指导，她高度的责任心和忘我的工作精神令人钦佩。本书的翻译得到了国家自然科学基金项目（J1310002 和 91231201）的资助，在此表示感谢。

由于本书内容覆盖面大，涉及各方面的细节很多，加上文化和社会背景的差异，虽然我们竭尽全力，但限于时间和学识所限，仍然会出现这样那样的疏漏，译文中的不当和错误之处也在所难免，敬请读者批评指正。

译校者

2016 年 12 月

# 前言

自从沃森和克里克于 1953 年发现 DNA 双螺旋结构以来,分子生物学的蓬勃发展和不断壮大不仅使人们对基本生物学过程的理解达到了前所未有的深度,同时也促成了分子生物学和细胞生物学的分道扬镳,而且还催生出常被冠以“整体生物学”之名的学科。进化生物学在很大程度上是由整体生物学家来践行的,尽管他们经常宣称进化如果不是唯一、也应该是生物学中最重要的统一理论,但这种统一或通俗意义上的整合可能还很难界定。

生物学绝不是上述这些细分学科的简单拼凑,尤其在生命科学研究和人才培养日益专业化的今天。当前,学科间的隔阂正在被打破,统一正在不断发生。如同所有其他生命科学学科一样,进化生物学面对分子生物学理论和方法的渗透,其叙事方式同分子-机理性的学科并无二致。由于涉及一系列前沿领域,诸如基因组进化、代谢组、生化通路、复杂系统以及从 DNA 序列到表型的多种发育过程等,进化生物学正在变得越来越强调机理。相反,从事分子、基因组、细胞和发育生物学研究的科学家则愈发认识到,进化生物学的解释框架、原理以及分析方法不仅有用,而且对他们的领域至关重要:进化科学已整合到整个生物学之中。同时,生物诸多学科,如古生物学、生态学、功能形态学和生理学、动物行为学和分类学,仍将继续在进化科学中发挥重要作用,而其自身也在很大程度上建立在进化原理之上。在本书中,我与 Scott Edwards 和 John True 一起尝试将进化生物学和各生物学学科之间的诸多关系进行一些梳理。

随着新的分析技术和实验方法的建立以及对生物学机理认识的不断深入,进化生物学发展的步伐大大地加快了,因此更新《进化》一书就显得十分必要。越来越多的证据表明,真核生物基因组中的非编码 DNA 大部分都行使功能,这对于我们理解分子进化具有重大启示;越来越多的争论和证据已聚焦到基因的表现遗传修饰在进化上的意义;比较基因组学正在不断阐明新的遗传和发育功能是如何演化而成。伴随着新的分析方法的建立,系统发生学和进化基因组学的作用越来越大;从历史的、系统发生的视角看问题正在重塑群落生态学;大量新奇化石的发现则丰富了我们生命历史的认知。

这一领域最重要的变化之一就是进化生物学的社会意义和实际价值受到越来越多的关注。可以肯定的是,人类进化研究对解释人类的多样性以及人类的行为具有很多启示意义,当然争论也持续了 150 多年。长期以来生物学家一直认为,阐明进化过程在健康、农学及许多其他领域中都有重要的实用价值。但如今这些实际应用已实实在在地出现在传统的杂志和新出现的期刊上,如《进化的应用》(*Evolutionary Applications*)、《进化、医学和公共卫生》(*Evolution, Medicine, and Public Health*)。然而,我们不得不提及还存在对进化持反对意见的人或观点,这在美国表现得最为明显,可看作是对科学持广泛怀疑态度的一种表现,这种怀疑论确实带来了许多负面影响,正如在美国就全球气候变化发生的争论一样。



本书延续了前一版的结构,开篇以系统发生作为框架来推断进化历史,并从自然历史的角度来阐释进化生物学。接下来是宏观进化的式样,我觉得它将激发初学者的兴趣,并便于引入一些最重要的生物进化证据,这也是该领域任何一门本科生课程不可或缺的内容。同时,宏观进化的式样也包含了进化生物学中许多待解之谜,即进化理论所必须解释清楚的现象。随后的大多数章节围绕进化的过程以及如何通过这些过程来解释各种各样的现象而展开,从基因组到种间生态互动。最后一章又回到宏观进化,再次透过进化过程来审视进化的证据、科学的本质与神创论的缺陷,以及进化生物学在一些社会实践中的应用。本书没有把人类的进化作为一个单独主题来处理而是贯穿在本书的各个部分,这样可以体现进化科学不同主题与社会和大众的关联,并点明人类与其他生命的共性所在。与前一版本相比,本书的每一章节都进行了更新,其中有些章节在方法和内容上都与上一版本大相径庭。

在进化生物学几乎所有领域,文献资料的增长都超乎想象,很多研究方法改变很大,要想及时跟踪或充分理解几乎是不太可能的。在此,我想再次感谢 Scott Edwards (哈佛大学) 和 John True (纽约州立大学石溪分校) 分别在修订基因组进化和进化发育生物学章节方面所作出的贡献,若没有他们的帮助,我想我自己将难以胜任这方面的内容。

本书的完成得益于许许多多同事和学生的贡献,他们提供了各种讲义和书刊文献,以及通过口头交流和问题讨论等为本书的完成提供帮助。还有很多同行提供了各种建议、参考文献,并解答了我的问题或纠正了我的错误,对本书做出了直接的贡献,包括 David Begun、Michael Bell、Jerry Coyne、Liliana Dávalos、N. Delaney、Daniel Dykhuizen、Walter Eanes、Bruce Grant、Mark Kirkpatrick、Jeffrey Levinton、Joanna Masel、Hugh McGuinness、Mohamed Noor、Sally Otto、Joshua Rest、Marty Schoenhals、Brad Shaffer、Ellen Simms、Chris Simon、Jason Weir、John Wiens 和 Jerry Wilkinson。我要特别感谢 Scott Edwards 和 John Wiens,他们帮助完善了对系统发生重建方法的处理。我还要感谢我收到的所有建议,尽管有些建议未被采纳。当然,我对本书还存在的错误或不足之处承担全部责任。许多同事为本书提供了照片,在图例中一一表达了谢意。此外, Aman Gill 帮助完成了一些图注, Rob DeSalle 和美国自然历史博物馆慷慨地为我提供了舒适的工作空间, Michael Purugganan 和纽约大学在本书最后准备阶段热情接待了我的到访,纽约州立大学石溪分校生态与进化生物学系一直在物质和精神上给予我充分的支持。在此,我对那些提供了帮助而我却未能提及的同事表示歉意。另外, Scott Edwards 想对 Feng-Chi Chen、Allan Drummond 和 Harold Zakon 在其撰写第 20 章过程中所作出的贡献表示感谢, John True 要感谢台湾大学的 Jer Ming Hu 教授的建设性意见,使得第 21 章植物进化发育生物学方面的论述更为透彻。

自 1977 年以来,我有幸与 Sinauer Associates 出版社的团队合作,目睹其出色的专业能力和奉献精神。我要特别对 Laura Green、Jefferson Johnson、David McIntyre、Norma Roche 和 Chris Small,尤其是 Andy Sinauer 表示感谢。

Douglas J. Futuyma

纽约,石溪

2013 年 2 月

# 致读者

因发现基因调控机制而获得诺贝尔生理学或医学奖的遗传学大师弗朗索瓦·雅各布 (François Jacob) 在 1973 年提到:“生物学中存在不少普世规律,但重要的理论并不多。进化的理论就是迄今最为重要的理论。”这是因为进化对各种各样的生物学信息给出了解释,并将所有生物科学——从分子生物学到生态学——统一起来。“简言之,进化为生命世界及其复杂性提供了符合逻辑的解释。”

雅各布虽然自己并不从事进化研究,但他像绝大多数勤于思考的生物学家一样,意识到进化在生物科学中的关键作用。进化为理解从基因组结构和大小到不同物种间生态互作等现象提供了不可或缺的理论框架。

进化生物学不仅是解释生物现象的框架,还具有重要的哲学意义(如欧美国家长期存在对进化论教学的抵制),并有各种各样的实际用途。当你能够用 DNA 测序技术来查明你的祖先系谱时,就是直接使用了进化科学的成果。仅仅在过去一年中,进化研究就为商业捕捞的管理提供过指导,提出了控制带病蚊虫和其他害虫的方法,发现了多种途径可以用来对付致病微生物对抗生素抗药性的演化和入侵物种的不断演变,以及由于人类导致的气候变化所引发的生物灭绝或适应性改变。进化医学这一领域也得到了快速发展,包括对人类种群内和种群间具有重要医学价值的遗传变异的研究;人类无法适应某些现代环境所引发的后果(如自身免疫性疾病、过敏、心血管疾病以及癌症);老龄化问题;病原体对抗生素的抗性进化;以及有关其他物种是如何适应导致人类发病的生物或外部因素的研究(为什么其他的灵长类动物不会感染艾滋病,哪怕它们携带了 HIV 病毒)。

因此,如同遗传学和生理学一样,进化与我们的生活息息相关,也就是说每个人都应该对它有所了解。对于那些想要在生物科学领域施展才华的人来说,无论是想成为医生还是想从事生物学研究,对进化的了解都是必不可少的。

那么,怎样才能最好地理解进化呢?因为所有的生物及其特征都是演化改变的历史产物,所以进化生物学的范畴远比其他任何生物科学领域都要大得多。为此,进化课程通常不拘泥于特定生物类群的演化细节——那样的话信息量会过于庞大。相反,进化课程强调进化的普适原理,即适用于大多数或所有生物演化改变的过程,以及最常见的变化式样,即概括许多不同类群特征的式样。重要的是要学会如何检验进化的假说,换句话说,面对所提出的进化改变的原因和式样,我们得到了哪些支持(或反对)的证据。

进化生物学主要涉及过去发生的事件,因此与只分析生物特征的性质和功能而不涉及其历史的其他大多数生物科学不同。然而,在进化生物学和其他生物学科中,我们都必须对不可见的事物和过程(如, DNA 复制)进行推断。这些推断可以通过:(1)对于这些事物是什么及其如何起作用提出有根据的假说,接着(2)用基于可以实际获取的数据,根据上述假说做出预测(推断),最后(3)通过对比我们的观测和假说成立时的预期是否匹配来判断每个假说的正确性。在本



书中，我们常常首先通过对某一进化过程或式样的假设进行描述来提出问题，通常基于语言或数学模型，然后展示具备证据的实例，在这个实例中将观察所得与假设所作的预测进行对比。在某些情况下，我们会进一步描述进化过程中的细节或者潜在意义，并阐释一些有助于解答问题的生物学现象。

你可能会发现，课程中的重点不同于你在其他生物学课程中所学到的内容。我建议你特别注意对基本原理和方法进行介绍的章节或段落，确保在继续往后学习之前真正理解这些内容，并在经过一个或多个后续章节的学习后重读这些段落（你可能需要特别重温第 2、9、10 章以及第 12—13 章）。一定要注意理解，而不是死记硬背（除了一些特别重要的信息，比如地质年代表和生命历史上的重大事件）。请注意，本书中的素材是逐步累积起来的；几乎每个概念、原理或各章节介绍的主要技术术语在后面的章节中都会再次出现。进化生物学是统一的整体；正如糖类代谢和氨基酸合成在生物化学中不能分开一样，表面上似乎不相干的物种系统发生和遗传漂变理论一样也是分不开的。

不管在科学的哪个领域，未知远远多于已知。在每年发表的数以千计有关进化的研究论文中，许多研究在试图回答旧问题的同时又提出了新的问题。没有人，尤其是科学家，会怯于说出“我不知道”或“我不确定”，因此这种说法会在本书中频繁出现。知道我们的知识在哪里有欠缺以及我们的理解在哪里不确定，就是我们下一步研究之所在，或者预示着激动人心的新的研究方向。我希望读者能发现进化蕴藏着无比丰富的主题，充满了智力上的挑战和深刻独到的见解，以及深远的意义，从而将进化生物学研究作为毕生的追求。与此同时，我希望所有读者在学习进化生物学的过程中，都能感受到理解生命世界（包括我们自己）所带来的兴奋感，以及在找到答案和提出新问题的过程中所得到的成就感。正如古罗马诗人维吉尔（Virgil）所言：能够认知事物本质的人是幸福的（*Felix qui potuit rerum cognoscere causas*）。

# 目 录

## 1 进化生物学 1

- 什么是进化? 1
- 达尔文之前 3
- 达尔文 5
- 达尔文的进化理论 6
- 哲学问题 8
- 伦理、宗教与进化 9
- 达尔文之后的进化理论 10
- 综合进化论 10
  - 进化的基本原则 11
- 综合进化论之后的进化生物学 12
- 如何研究进化 13
- 进化是事实也是理论 14

## 2 生命之树：分类和系统发生 19

- 分类 20
- 推断系统发生史 24
  - 系统发生树 24
  - 用于系统发生推断的数据 27
  - 推断系统发生：最大简约法 29
  - DNA 序列的简约性分析：一个案例 32
  - 系统发生分析的统计学方法 34
  - 评估系统发生假说 37
- 分歧时间估计 39
- 基因树和物种树 42
  - 水平基因转移 42
  - 不完全谱系分选 43
- 系统发生分析的其他事项 45
- 系统发生学的应用和扩展 46

## 3 演化式样 51

- 对特征演化历史的推断 51
- 以分类学为依据推测而来的一些演化式样 53
  - 生物体的大多数特征都从早先存在的祖先特征演化而来 54
  - 同塑性很常见 55
  - 特征演化的速率不同 59
  - 演化往往逐步进行 60
  - 外形改变往往与功能改变相关 62
  - 物种之间的相似性随个体发生而改变 62
- 发育和形态演化 63
  - 个性化 63
  - 异时发生 63
  - 异速生长 65
  - 异位发生 65
  - 复杂度的增加和减少 66
- 系统发生分析揭示了物种演化的趋势 67
- 许多分支都有适应辐射演化的现象 69
- 基因和基因组的演化模式 70
  - 趋同演化 70
  - 基因组大小 71
  - 重复基因与基因组 73

## 4 化石记录中的进化 77

- 地质学基础 77
  - 板块构造 77
  - 地质时期 78
  - 地质年代表 79
- 化石记录 79
  - 种内的进化改变 81
  - 高阶元分类群的起源 82

|           |    |
|-----------|----|
| 人族化石记录    | 89 |
| 系统发生和化石记录 | 94 |
| 进化趋势      | 94 |
| 间断平衡      | 95 |
| 演化速率      | 98 |

## 5 地球上生命的历史 101

|               |     |
|---------------|-----|
| 生命的历史格局       | 101 |
| 生命出现之前        | 101 |
| 生命出现          | 102 |
| 前寒武纪的生命       | 104 |
| 古生代生命：寒武纪大爆发  | 108 |
| 古生代生命：奥陶纪至泥盆纪 | 110 |
| 海洋生物          | 110 |
| 陆地生物          | 111 |
| 古生代生命：石炭纪和二叠纪 | 113 |
| 陆地生物          | 113 |
| 二叠纪末期大灭绝      | 114 |
| 中生代生命         | 114 |
| 海洋生命          | 116 |
| 陆地植物和节肢动物     | 116 |
| 脊椎动物          | 118 |
| 新生代           | 120 |
| 水生生物          | 121 |
| 陆地生物          | 121 |
| 哺乳动物的适应辐射     | 122 |
| 更新世事件         | 124 |

## 6 演化的地理学 131

|               |     |
|---------------|-----|
| 演化的生物地理学证据    | 131 |
| 分布的主要式样       | 133 |
| 影响地理分布的历史因素   | 134 |
| 检验历史生物地理学的假设  | 137 |
| 历史生物地理学的分析举例  | 138 |
| 区域性生物群的组成     | 142 |
| 谱系地理学         | 142 |
| 更新世种群变迁       | 143 |
| 现代人起源         | 144 |
| 地理分布的界限：生态和演化 | 148 |

|                |     |
|----------------|-----|
| 生态位            | 148 |
| 范围的局限性：一个演化的问题 | 150 |
| 地理分布式多样性的演化    | 150 |
| 群落趋同           | 150 |
| 历史对分布式多样性的影响   | 152 |

## 7 生物多样性及其进化 157

|                       |     |
|-----------------------|-----|
| 生物多样性变化的估测与建模         | 157 |
| 多样性变化速率建模             | 157 |
| 化石记录中的多样性             | 159 |
| 多样性的系统发生研究            | 160 |
| 显生宙内的生物多样性与差异         | 162 |
| 生成与灭绝的速率              | 165 |
| 随着谱系存续时间的推移，灭绝速率会变化吗？ | 167 |
| 灭绝的原因                 | 167 |
| 大灭绝                   | 168 |
| 多样化过程                 | 171 |
| 物种的多样性会达到平衡吗？         | 171 |
| 为什么某些类型的生物比其他类型更为多样化？ | 174 |
| 生物特性对分化的影响            | 176 |
| 适应辐射                  | 177 |
| 影响多样性的其他因素            | 179 |

## 8 遗传变异的起源 183

|           |     |
|-----------|-----|
| 基因和基因组    | 183 |
| 突变：概述     | 186 |
| 突变的种类     | 187 |
| 突变的实例     | 190 |
| 突变率       | 191 |
| 突变的表型效应   | 195 |
| 突变对适合度的影响 | 198 |
| 突变的限制     | 200 |
| 突变是一种随机过程 | 201 |
| 核型的改变     | 202 |
| 多倍化       | 203 |
| 染色体重排     | 203 |

## 9 变异：进化的基础 211

表型变异的来源 212

变异的遗传和环境来源 212

非遗传性传承的变异 214

了解进化：遗传变异的基本原理 216

等位基因和基因型频率：哈迪-温伯格定律 217

示例：人类 MN 基因座 218

哈迪-温伯格定律的意义：进化的各种因素 220

等位基因、基因型及表型的频率 221

近亲交配 221

自然种群中的遗传变异：单个基因 223

形态和生存力 223

近交衰退 225

分子水平的遗传变异 226

自然种群的遗传变异：多基因座 228

连锁和连锁不平衡 228

数量性状变异 232

种群间变异 237

地理变异的模式 237

基因流 240

种群间等位基因频率的差异 241

人类遗传变异 241

## 10 遗传漂变：随机进化 249

进化中的随机过程 249

遗传漂变理论 250

遗传漂变即为取样误差 250

溯祖 251

等位基因频率的随机波动 252

遗传漂变下的进化 254

有效种群大小 255

奠基者效应 257

现实种群中的遗传漂变 258

分子进化的中性理论 260

中性理论的原理 261

中性理论所获得的支持 263

再论分子钟 264

基因流和遗传漂变 265

基因树和种群历史 267

再论现代智人的起源 268

## 11 自然选择和适应 273

现实中适应的实例 273

自然选择的本质 276

设计和机制 276

自然选择的定义 276

自然选择与偶然性 277

实物选择和属性选择 278

环境是否有效取决于生物 279

自然选择的例子 279

演化实验 280

雄性生殖成功率 281

群选择 282

亲缘选择 283

自私的遗传元件 284

选择的层次 285

个体和种群的选择 286

物种选择 287

适应的本质 288

适应的定义 288

认识适应 289

对适应性演化的观察 293

自然选择和适应所不具备的特性 295

适应的必然性 295

完美 296

进步 296

自然的和谐与平衡 296

道德和伦理 297

## 12 自然选择的遗传理论 299

适合度 300

自然选择的模式 300

定义适合度 301

适合度的要素 302

选择的模式 303

定向选择 305

天然种群中的有害等位基因 308

平衡选择维持的多态性 310