



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 进化生物学 (第2版)

*Evolutionary Biology* 2nd edition

沈银柱 黄占景 主编

王正询 李晓晨 张尚宏 副主编



高等教育出版社  
Higher Education Press

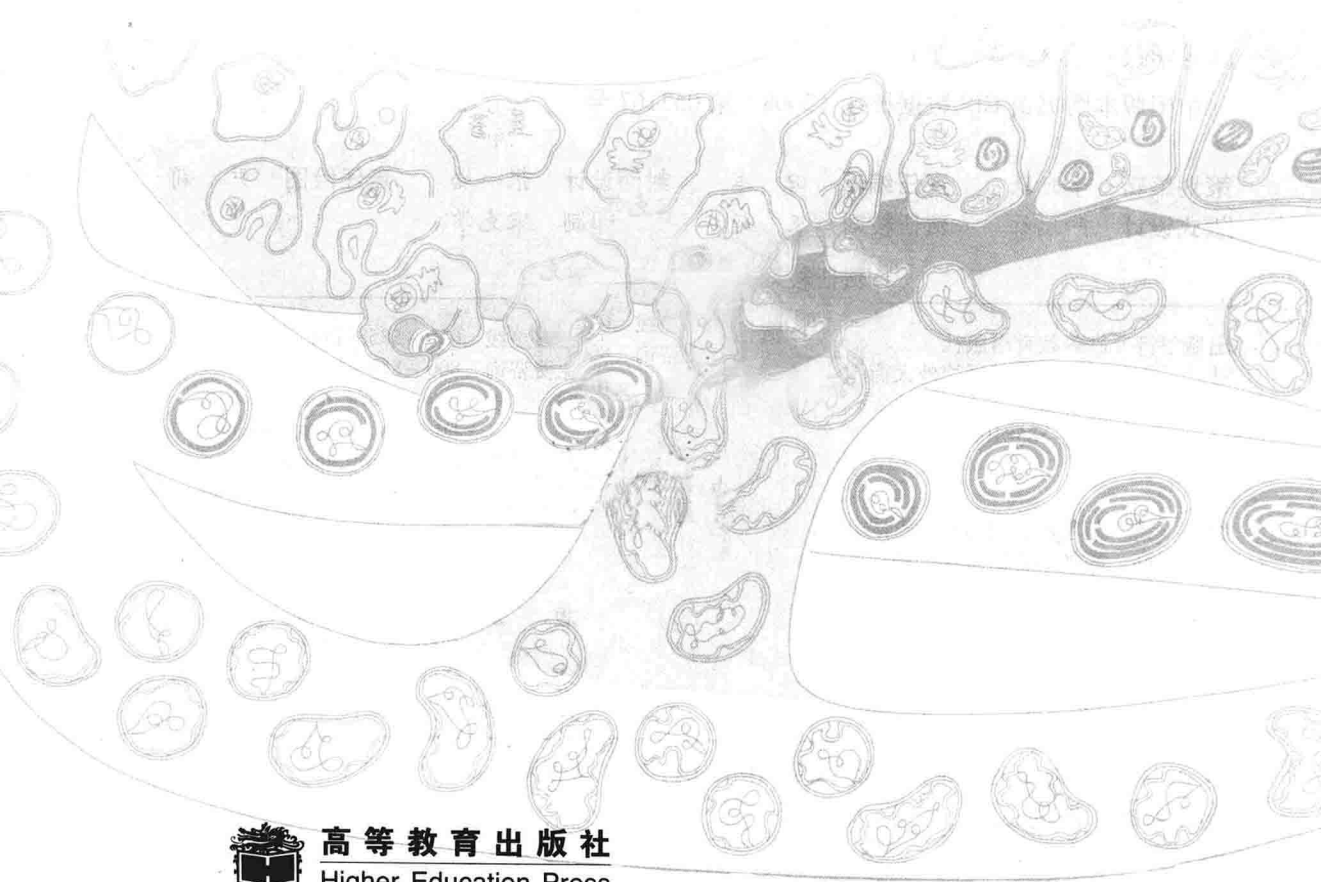
普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 进化生物学 (第2版)

*Evolutionary Biology* 2nd edition

沈银柱 黄占景 主编

王正询 李晓晨 张尚宏 副主编



高等教育出版社  
Higher Education Press

## 内容提要

本书是教育部“普通高等教育‘十一五’国家级规划教材”,是在第一版的基础上修订而成。

本书吸收了迄今为止进化生物学关于地球上的生命起源、生物发展史、生物遗传系统的进化、物种形成和人类起源与进化等诸多方面的最新研究成果,在介绍生命产生、发展的同时,将现代综合进化论与现代分子生物学的研究成果融为一体,从生物与环境、微观与宏观、表型进化与遗传系统进化的辩证统一关系出发,阐明生物界进化发展的机制、规律,以及如何运用这些规律更好地服务于人类社会。本书既比较简要地介绍了达尔文的自然选择和人工选择的理论与实践,又突出了对达尔文学说的补充和发展。内容富有先进性、实践性和哲理性,对当代大学生科学世界观的形成将起到促进作用。全书共分12章,内容包括生物大分子、生命、细胞、物种、人类以及行为的起源,生物进化发展的分子基础和一般规律,进化的复杂性和多样性等。

本书适合于高等院校生物科学、生物技术本、专科学生作为教材,也可供理科、文科各专业公共选修课使用,对科研工作者和中学生物学教师也有重要的参考价值。

## 图书在版编目(CIP)数据

进化生物学 / 沈银柱, 黄占景主编. —2版. —北京: 高等教育出版社, 2008. 6

ISBN 978-7-04-023972-0

I. 进… II. ①沈…②黄… III. 生物-进化学说-高等学校-教材 IV. Q111

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第053167号

策划编辑 李光跃 责任编辑 田军 封面设计 张楠 责任绘图 尹莉  
版式设计 陆瑞红 责任校对 王超 责任印制 宋克学

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  
总 机 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印 刷 高等教育出版社印刷厂

开 本 787 × 1092 1/16  
印 张 18  
字 数 430 000

购书热线 010-58581118  
免费咨询 800-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landraco.com>  
<http://www.landraco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2007年7月 第1版  
2008年6月 第2版  
印 次 2008年12月 第2次印刷  
定 价 24.60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

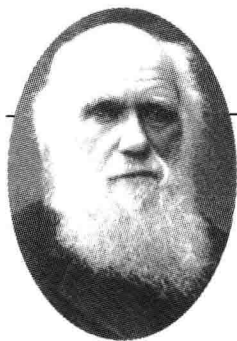
物料号 23972-00

## 编写人员

主 编 沈银柱 黄占景

副主编 (以姓氏笔画为序)  
王正询 李晓晨 张尚宏

编 委 (以姓氏笔画为序)  
王正询 朱正歌 刘敬泽  
齐志广 李 娜 李晓晨  
沈银柱 张尚宏 周春江  
赵宝存 黄占景 康国章  
葛荣朝



## 前 言

本书第1版自2002年8月出版后受到广大读者的欢迎,在此表示深切的谢意。

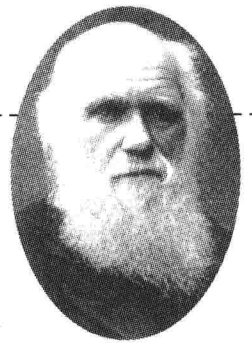
近年来随着分子生物学的发展,特别是分子人类学、古生物学和环境生物学研究的深入,使进化生物学的内容得到不断的更新与充实。因此,我们编写了进化生物学的第2版,并将于2008年出版,时逢达尔文诞辰200周年(2009.2.12)的前一年,我们愿以该书的出版作为对这位人类最伟大的科学家和生物进化论奠基者的纪念。

本书第2版仍分为12章,在章的顺序上作了部分调整,将“生物遗传系统的进化”作为进化的机制和本质改为第九章,放在了“生物的微观进化”、“物种与物种的形成”和“生物的宏观进化”之后;将“生态系统的进化”作为总结放在了本书的最后。各章编写人员如下:第一章“绪论”仍由河北师范大学沈银柱教授执笔;第二章“生命及其在地球上的起源”由河北师范大学沈银柱教授和朱正歌副教授编写;第三章“细胞的起源与进化”和第七章“物种与物种的形成”由广州大学王正询教授和康国章讲师编写;第四章“生物发展史”、第五章“生物表型的进化”由陕西师范大学李晓晨教授编写,由河北师范大学齐志广副教授负责修改和补充;第十一章“人类起源与进化”由陕西师范大学李娜副教授和河北师范大学葛荣朝副教授编写;第九章“生物遗传系统的进化”由中山大学张尚宏副教授编写;第六章“生物的微观进化”、第八章“生物的宏观进化”、第十章“分子进化和分子系统学”及第十二章“生态系统的进化”分别由河北师范大学赵宝存副教授、周春江副教授和葛荣朝副教授、黄占景教授和刘敬泽教授编写。最后由河北师范大学沈银柱教授和黄占景教授负责统稿,并对有关章节依据最新的研究成果进行了补充和修改,特别是中山大学张尚宏副教授对全文又进行了认真审读,并提出了宝贵意见。河北师范大学葛荣朝副教授对全书版式及图题、图注又进行了统一修订。我们的目的是在介绍生命自然界产生和发展的同时,将现代综合进化论和现代分子生物学的研究成果融为一体,从生物与环境、微观与宏观、表型进化与遗传系统进化的辩证统一关系出发,阐明生物界进化发展的规律,以及如何运用这些规律更好地服务于人类社会。内容富有先进性、实践性和哲理性。

为了保证本书的编写质量,我们在主编审阅初稿的基础上,又经各编委修改后进行了重审,其中第一章由刘敬泽教授负责,其余各章分别由沈银柱教授和黄占景教授负责。特别应当提出的是在第2版的编写过程中始终得到高等教育出版社王莉、吕庆娟、李光跃、田军、张楠、尹莉和陆瑞红等老师的关心和指导,在此一并表示衷心的感谢。

尽管我们反复审阅、修改,但难免会有疏漏,会有不当之处,敬请读者批评指正。

沈银柱 黄占景  
2007年11月18日



# 目 录

## 第一章 绪 论

### 一、进化、生物进化与进化生物学 /2

- (一) 广义进化 /2
- (二) 生物进化 /2
- (三) 生物进化论与进化生物学 /2

### 二、从进化论到进化生物学 /3

- (一) 进化思想的产生 /3
- (二) 进化论的形成 /4

(三) 进化论的发展 /12

(四) 进化论在我国的传播 /14

(五) 进化生物学的诞生 /15

(六) 进化生物学发展的新方向 /15

### 三、学习和研究进化生物学的意义和方法 /16

- (一) 学习和研究进化生物学的意义 /16
- (二) 学习和研究进化生物学的基本方法 /17

## 第二章 生命及其在地球上的起源

### 一、生命的本质 /21

- (一) 生命的物质基础 /21
- (二) 生命活动的基本特征 /24
- (三) 生命和熵 /27

### 二、生命在地球上的起源 /28

- (一) 人类对生命起源的几种认识 /28
- (二) 生命起源的条件 /30
- (三) 生命起源的过程——生命起源的化学

演化学说 /35

### 三、遗传密码的起源与进化 /44

- (一) 最早的遗传密码子 /44
- (二) 密码进化的方向 /44
- (三) 密码的进化过程 /44

### 四、有关生命起源问题的探讨 /47

- (一) 陨击作用与生命起源 /47
- (二) 其他天体上是否有生命 /48

## 第三章 细胞的起源与进化

### 一、原始细胞的起源 /51

- (一) 超循环组织模式 /51
- (二) 阶梯式过渡模式 /52

### 二、细胞的进化 /54

- (一) 原核细胞的出现 /54
- (二) 古细菌的发现和早期生物三分支进化

## II 进化生物学(第2版)

观点的形成 /54

(三) 真核细胞的祖先可能是古细菌 /55

(四) 真核细胞的起源途径 /56

三、真核细胞起源的意义 /63

(一) 为生物性分化和有性生殖打下基础 /63

(二) 推动生物向多细胞化方向发展 /63

### 第四章 生物发展史

一、化石和地质年代的划分 /67

(一) 化石 /67

(二) 地质年代 /70

二、生物界系统发展概况 /73

(一) 生物界的系统发展 /73

(二) 生物界系统发展的规律 /83

三、几种生物的进化史 /84

(一) 象的进化史 /84

(二) 马的进化史 /85

四、生物的分界 /86

(一) 两界说 /86

(二) 三界说 /86

(三) 四界说 /86

(四) 五界说 /87

### 第五章 生物表型的进化

一、形态结构的进化 /90

(一) 新构造的起源及其在进化中的意义 /90

(二) 形态结构进化的两个方向:复杂化和简化 /90

(三) 形态结构进化的总趋势:复杂性的提高和多样性的增长 /91

二、生理功能的进化 /92

(一) 新功能的起源及其在进化中的意义 /92

(二) 新功能起源的基本方式 /92

(三) 功能进化的实例 /92

(四) 结构和功能进化的统一性 /94

三、行为的进化 /94

(一) 行为进化的基本环节 /95

(二) 通讯行为的进化 /98

(三) 争斗行为的进化 /101

(四) 利他行为的进化 /103

(五) 性行为的进化 /107

(六) 行为进化的研究方法 /108

### 第六章 生物的微观进化

一、微观进化的概念 /111

二、生物微观进化的单位——无性繁殖系和种群 /111

三、种群的遗传结构 /112

(一) 种群遗传基础的杂合性 /112

(二) 基因频率和基因型频率 /112

(三) 群体遗传平衡——Hardy - Weinberg 定律 /113

四、改变基因频率的因素 /118

(一) 突变对基因频率的影响 /118

(二) 在选择作用下基因频率的变化 /119

(三) 迁移(基因流动)对基因频率的影响 /123

(四) 遗传漂变对基因频率的影响 /124

五、自然选择的作用 /126

(一) 自然选择的概念 /126

(二) 自然选择的类型 /127

(三) 自然选择的意义 /130

六、适应 /132

(一) 适应的概念 /132

(二) 适应形成的条件及过程 /132

(三) 自然选择下的适应进化 /134

- (四) 适应的普遍性和相对性 /136
- (五) 适应在进化中的作用 /138

## 七、微观进化在生物进化中的意义 /139

## 第七章 物种与物种的形成

### 一、物种 /143

- (一) 物种的概念 /143
- (二) 物种的标准 /144
- (三) 现代物种的定义 /146
- (四) 物种的结构 /147

### 二、物种的形成 /149

- (一) 物种形成的三个主要环节 /149
- (二) 隔离的机制 /149
- (三) 物种形成的方式 /153

### 三、人工控制下的物种形成 /158

- (一) 远缘杂交 /158
- (二) 体细胞杂交 /159
- (三) 染色体工程——再造小麦 /159

### 四、物种形成在生物进化中的意义 /160

- (一) 物种形成是生物对不同生存环境适应的结果 /160
- (二) 物种间的生殖隔离保证了生物类型的稳定性 /160
- (三) 物种是生物进化的基本单位 /160
- (四) 物种是生态系统中的功能单位 /160

## 第八章 生物的宏观进化

### 一、宏观进化的概念 /163

- (一) 复式进化 /163
- (二) 特化式进化 /163
- (三) 简化式进化 /167

### 二、宏观进化型式 /167

- (一) 渐变型式 /167
- (二) 间断平衡型式 /168
- (三) 渐变与间断并存 /170

### 三、进化趋势 /171

- (一) 进化趋势的概念 /171
- (二) 表型趋异与谱系趋异 /172
- (三) 从系统树看进化趋势 /172

### 四、生物进化的速度 /173

- (一) 镶嵌进化 /173
- (二) 不同物种进化速度的不平衡性 /173
- (三) 影响生物进化速度的因素 /175

### 五、灭绝 /176

- (一) 灭绝的概念 /176
- (二) 常规灭绝 /176
- (三) 集群灭绝 /177
- (四) 灭绝的生物学意义 /178

### 六、关于宏观进化与微观进化问题的讨论 /179

- (一) 微观进化能否解释宏观进化 /179
- (二) 是否存在宏观进化的特殊机制——大突变 /179
- (三) 个体发育能否反映系统发展(重演律是  
否正确) /180

## 第九章 生物遗传系统的进化

### 一、染色体的进化 /183

- (一) 染色体数目的进化 /183
- (二) 染色体结构的进化 /184
- (三) 染色体功能的进化 /185

### 二、基因与基因组的进化 /185

- (一) 基因的进化 /185
- (二) 基因组的进化 /190
- (三) 进化基因组学 /200
- (四) 环境基因组学 /200

### 三、蛋白质和蛋白质组的进化 /201



(一) 蛋白质的进化 /201

(二) 蛋白质组的进化 /205

## 第十章 分子进化和分子系统学

一、什么叫分子进化 /208

二、分子进化的特点 /208

(一) 分子进化速率的恒定性 /208

(二) 分子进化的保守性 /211

三、分子进化的中性突变理论 /213

(一) 随机漂变对等位基因的作用 /213

(二) 小群体引起的遗传漂变 /214

(三) 替换率与突变率的关系 /214

(四) 有关中性突变进化学说的讨论 /214

四、分子系统学和分子系统树 /215

(一) 分子系统树的构建方法 /215

(二) 分子系统学的研究进展 /216

五、古分子系统学 /218

(一) 古蛋白质分子的研究 /218

(二) 古DNA的研究 /218

(三) 研究进展 /218

六、分子钟 /219

(一) 什么叫分子钟 /219

(二) 分子钟建立程序 /219

## 第十一章 人类起源与进化

一、人类的起源 /222

(一) 对人类起源的几种认识 /222

(二) 人的概念和人的双重属性 /222

(三) 人类起源于动物界的证据 /223

(四) 从猿到人体质形态和行为特征的主要变化 /226

(五) 关于人类起源问题的一些争论 /230

(六) 人类起源发展的几个阶段 /231

二、现代人的进化 /236

(一) 现代人的产生与分化 /236

(二) 人类未来的进化 /239

## 第十二章 生态系统的进化

一、生物圈 /246

二、生态系统的组成 /247

(一) 生态系统的成分 /247

(二) 生态系统的组织化水平 /248

三、生态系统中的物种进化 /250

(一) 物种在生态系统中的地位和作用 /250

(二) 竞争、协同进化与共存 /251

四、生态系统在时间尺度上的变化 /253

(一) 生态系统在短时间尺度上的变化——小周期 /253

(二) 生态系统在中等时间尺度上的变化——生态

演替 /253

(三) 生态系统在长时间尺度上的变化——生态系统的进化 /255

五、生态系统的进化趋势 /258

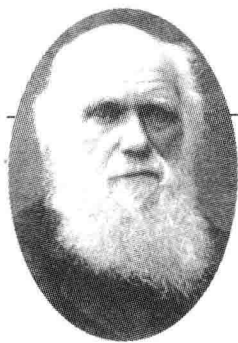
(一) 生态系统复杂程度逐步提高 /258

(二) 生态系统的物质能量利用效率逐步提高 /258

(三) 生态系统所占的空间逐步扩展 /258

(四) 生态系统内空间逐步被占用 /258

六、人类对生态系统的影响 /259



## 第一章 绪 论

进化论是生物学的核心理论。世界上第一位系统阐明生物进化思想的是法国著名生物学家拉马克(J. B. Lamarck, 1724—1829)。到了 19 世纪中叶,达尔文(C. R. Darwin, 1809—1882)的《物种起源》为其奠定了科学基础。随着科学的发展,20 世纪 30 年代出现了现代综合进化论,使达尔文学说得到了继承和发展。特别是进入 50 年代以后,随着遗传学、分子生物学,以及生物学各分支学科的发展,进化论的研究已经逐步由推论走向验证,由定性走向定量,学科的名称已不再是“生物进化论”而改称“进化生物学”。

当你面对五彩缤纷、生机盎然的生物界时,你会发现生物的种类极其繁多,它们的形体大小不一,形态构造也各具特色,有的繁殖速度也十分惊人。目前生物种类多达 200 多万种,在动物界个体最大的属兰鲸,其体长可达 34.6 m,重 170 t,相当于 30 只大象的重量。植物界中的“巨人”要属美国加利福尼亚州的巨杉,高达 150 m,茎粗 11 m;我国山东莒县浮来山有一株银杏,树高 24.7 m,胸围 12.7 m,树冠遮阴在 600 m<sup>2</sup> 以上,当地人都说它已有 3 000 多年,是商代所植。而生物中最小的个体莫过于类病毒,它没有蛋白质外壳,是一种裸露的单链环状 RNA 分子,仅含有 300~400 个核苷酸。生物界繁殖最快的是微生物,如大肠杆菌在适宜的条件下,12.5~20 min 即可繁殖一代,1 h 可分裂 3 次,经过 24 h 可由最初的 1 个细菌变成 4 722 366 500 万个,重量高达 4 722 t,经过 48 h 就可以产生  $2.2 \times 10^{43}$  个后代,其重量约相当于 4 000 个地球(裘娟萍等,2005)。但常常因环境条件的限制,其指数分裂速度仅能维持数小时,在液体培养基中细菌的浓度一般只能达到  $10^8 \sim 10^9$  个/ml。

人们不禁要问,生物界为什么具有如此惊人的复杂性和多样性? 这些生物是怎样进化而来的? 它们为什么都能适应一定环境,都具有生长、发育、繁殖和死亡等生命现象? 究竟什么是生命? 地球上的生命又是怎样起源的? 生物进化的机制是什么等诸如此类的问题都有待于我们在进化生物学中加以研究。

## 一、进化、生物进化与进化生物学

### (一) 广义进化

广义进化是指事物的变化发展。它包含了宇宙的演化即天体的消长,生物的进化,以及人类的出现和社会的发展。早在达尔文时代,进化(evolution)一词已被赋予“进步的含义”,即指事物由低级的、简单的形式向高级的、复杂的形式转变的过程。但达尔文接受了莱尔(C. Lyell)的观点,认为生物的进化不一定是“进步”。达尔文用“有变化的传衍”(descent with modification)来表示生物随时间既变化而又连续(传衍)的过程。最早给 evolution 一词提出现代定义的是英国哲学家斯宾塞(Spencer),他在 1862 年出版的《第一原理》一书中写道:“进化乃是物质的整合和与之相伴随的运动的耗散,在此过程中物质由不定的、支离破碎的同质状态转变为确定的有条理的异质状态。”可见斯宾塞所说的进化是一切物质的发展规律,是指物质从无序到有序,从同质到异质,从简单到复杂的有向变化过程。所以,进化的基本含义是“进步性的发展”。但是,在任何生物随时间而改变的过程中,既有“进步”的改变,也有相反的“退步”的改变。例如寄生于人体的蛔虫,其消化、呼吸、循环和神经等系统均已退化,唯独生殖系统发达了,每一条蛔虫每天可产 20 万粒卵。这能说是“退化”吗?实际上是“退步性的进化”。因为“进步性的发展”和“退步性的进化”都是以生物适应环境为标准的。我们承认“退步性的进化”,并不等于承认进化是可逆的过程,进化事实上是不可逆的,“退步性的进化”也是自然选择的结果。

### (二) 生物进化

生物进化(biological evolution)与非生物系统的演化截然不同。生物进化是自然界中的一种特殊现象,它是通过传代即遗传过程中的变化而实现的,生物进化的结果导致生物对环境的适应;而非生物系统的演化不存在传代,也不存在适应。1998 年北京大学张昀将生物进化的概念表述为:生物在与其生存环境相互作用过程中,其遗传系统随时间而发生一系列不可逆的改变,并导致相应的表型改变,在大多数情况下这种改变导致生物总体对其生存环境的相对适应。这一概念用遗传系统代替了种群,说明进化的单位可大可小。定义中增加了“表型的改变”和这种改变的总体后果——对环境的“相对适应”,从而突出了生物进化的最显著特点。总之,生物进化是指某种有趋势的变化,这种变化包括了复杂性和有序性增长的趋势,适应生存环境的趋势,与无方向的循环往复的变化不同。而演化越来越多地被应用于非生物学领域。

### (三) 生物进化论与进化生物学

生物进化论(the theory of biological evolution)是研究生物界进化发展的规律以及如何运用这些规律的科学。它的主要研究对象是生物界的系统发展,当然也包括某一物种或某一完整的生物类群的发展。其重点是研究生物如何由简单到复杂,由低等到高等的发展过程。达尔文的生物进化论是 19 世纪自然科学的三大发现之一,为马克思主义的辩证唯物论提供了自然科学方面的依据。它涉及生物学的多个学科领域,是它们研究成果的概括和总结,所以进化论是高度综合的,哲理性很强的学问。随着生命科学,特别是分子生物学的发展,进化论的研究逐步由推论走

向验证,由定性走向定量,于是产生了进化生物学(evolutionary biology)。

进化生物学是研究生物进化的科学,不仅研究进化的过程,更重要的是研究进化的原因、机制、速率和方向,也就是说进化生物学是回答“为什么”的科学,是追究事物或过程的因果关系的科学。它不仅要从生物组织的不同层次揭示进化的原因,也要从时间上追溯进化过程。它吸收生物学多个学科的成就,特别是将进化论与生态学、分类学、行为学综合起来研究有关的生命现象。

生物进化论是进化生物学的理论基础,是生物学中最大的统一理论。生物界的复杂现象,诸如形态的、生理的、行为的适应,物种的形成和灭绝,种内和种间关系等现象都只能在进化理论的基础上得到统一的解释,也都只能通过进化生物学的研究而明确其内在的原因与机制,生物学各学科无不贯穿进化的原则思想,正如杜布赞斯基所说的“没有进化论的指导,生物学就不成其为科学”(Dobzhansky, *et al.*, 1977)。

## 二、从进化论到进化生物学

### (一) 进化思想的产生

进化思想的产生过程贯穿了两种宇宙观的斗争。在原始社会,生产力水平低下,人们对复杂的自然现象往往不能解释。当时存在着宗教神话式宇宙观和朴素的唯物观念。前者认为是超自然的神灵控制着自然的变化,有所谓“雷公爷爷”、“风婆婆”之说,认为不同的氏族,有不同的徽号,这就是所谓的“图腾主义”;后者则认为万物变化不居,似乎没什么规律可循。

奴隶制社会,随着生产力的发展,出现了私有制,当时有所谓“尊天神”与“反天神”的斗争。尊天神论的代表人物是亚里士多德,他信奉宗教,提倡神学,主张万物有灵,认为失去灵魂,躯体就会腐烂。反天神论以恩伯多利克为代表,主张用自然解释自然。当时在我国流传的《易经》中提出的“八卦”即“天、地、风、雷、水、火、山、泽”,认为是这八种自然现象相互作用构成万物的变化。

封建制社会,宗教神学占据了统治地位,是自然科学史上的黑暗时期。当时有所谓“特创论”、“目的论”和“物种不变论”。认为世界上的万物都是上帝创造的,并且每一物种都是上帝为了一定的目的创造出来的。托马斯阿奎那认为在混沌初开时,万能的神创造出了多少物种,到现在还是多少物种。但是,物种可变的思想仍然存在。我国公元6世纪,北魏时期的贾思勰著有《齐民要术》,其中“种谷”篇,记载了86种谷子,并按性状分成4类。清朝陈淏子著有《花镜》,提出了“花小者可大,实小者可巨,酸苦者可甜……人力可以回天。”

文艺复兴时期,仍然是物种不变论占据统治地位。其代表人物是现代生物分类学的创始人——林奈(C. V. Linne, 1707—1778)。他认为物种的数目同最初所创造出来的各种不同类型的数目是相同的,认为这些类型按照繁殖规律又产生其他的,但永远是同自己相似的类型。他这种观点,在很长的一段时间里影响着一些学者,严重地阻碍了科学的发展。当时与之展开斗争的是布丰(G. L. Buffon, 1707—1788)的“变化论”,布丰认为物种可变并认为生物是逐渐演化的,认为生命源于海洋,以后慢慢发展到陆地上,在不同的环境



林奈

条件下,生物的器官会发生变化。但是后来,在教会势力的压力下,布丰不得不放弃自己的观点。这是许多新生事物成长过程中遭受挫折的一个典型的事例。

总之,进化思想的产生说明人的认识来源于实践,取决于生产力的发展。而认识的发展动力在于客观过程中的矛盾和斗争。

## (二) 进化论的形成

### 1. 拉马克学说的创立及其主要内容

拉马克学说的创立经历了同灾变论的斗争。当时灾变论的代表人物是居维叶(G. Cuvier, 1769—1832)。他比较解剖学和古脊椎动物学的创始人,曾提出器官相关定律。但是,他对这一原则却做了唯心主义的解释,按照他的看法,这一原则是由造物主的意志安排的。另外,他在研究了巴黎近郊不同地质年代地层里的化石后,提出了“灾变说”,认为地球在不同时期,不同地点发生了巨大的“灾难”,毁灭了当时的动植物,以后由其他地方迁来了新的类型,所以不同地层有不同的化石类型。他的学生多宾尼提出每次灾难后都由上帝重新创造出来,还说这种特定的创造行为发生过27次。恩格斯指出:“居维叶关于地球经历多次革命的理论在词句上是革命的。而在实质上是反动的,它以一系列重复的创造行为代替了单一的上帝的创造行动。使神迹成为自然界的根本的杠杆。”

但是,同样研究巴黎近郊地层丰富化石的拉马克却认为是生物进化的证据。拉马克在卢梭、布丰思想的影响下,曾以皇家植物学家的名誉,参加了欧洲的考察,之后他描述了2000个属的植物,绘制了900种植物的图鉴,在长期的工作实践中逐渐形成了他的生物进化的思想。1794年他第一次将动物划分为脊椎动物与无脊椎动物,从而结束了沿用2000年的将动物区分为无血与有血的古老分类法。他在对动植物的研究中,发现动植物都具有生命的特征,都受自然规律的支配,所以认为应该对它们进行综合性研究,于是他第一个提出“生物学”这个名词,并首先应用到科学中来,从此结束了将动物、植物看做截然不同的两个领域的看法。他是古无脊椎动物学的创始人,先后发表了33篇关于巴黎附近的贝壳类化石的论文。由于拉马克对动植物的深入研究,加上他敏锐的观察力,他看到了古代生物和现代生物相似又相异,栽培植物、家养动物与野生动植物存在着较大的区别,而这些动植物又是从野生动植物传下来的。他从正确观察中得出科学的结论,认为物种不是不变的,更不是上帝创造的,而是在自然界里,在环境的影响下发生变异,并且从一种生物类型演变成另一种生物类型。



拉马克

他的进化思想集中反映在名著《动物学哲学》一书中。他提出了完整的生物进化理论,批驳了当时占统治地位的神创论和物种不变论。其学说的主要内容是:①环境条件的转变能够引起生物的变异;②环境的多样性是生物多样性的原因。认为环境条件对植物和低等动物的影响是直接的,如水毛茛的叶片在水上是广阔圆形浅裂叶;在水中的叶片,裂成枯枝状(图1-1)。这种变化过程可以表示为环境的改变→机能的改变→形态构造的改变。环境条件对具有神经系统和习性复杂的动物的影响,按照拉马克的看法,其影响是间接的,即环境的变化→动物需要的变化→动物习性的改变→机能改变→形态构造发生改变。他在研究动物习性和器官的相互作用中得出了两个著名的法则,一是“用进废退”,即经常使用的器官就发达,不使用的就退化;二是“获得

性状遗传”，指由器官的使用与不使用而导致的变异是可以遗传的。如拉马克所说，有些鸟类不愿意游泳，它们只愿在水边觅食，当它们涉水觅食时，为了身体不被水沾湿，就用力伸展两腿，久而久之，代代相传，腿就特别长(图1-2)。另外他还提出了等级进化即生物具有按等级向上发展的趋向。他认为最原始的生物源于自然发生，如水螅每年在适宜的季节里从淤泥中发生，并认为各系统或群体生物并不起源于共同祖先，是典型的生物进化多元论的观点。

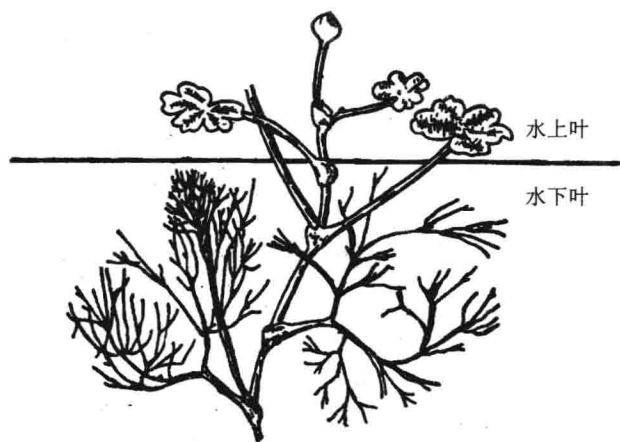


图1-1 水毛茛对环境的适应(自 Bonnier)



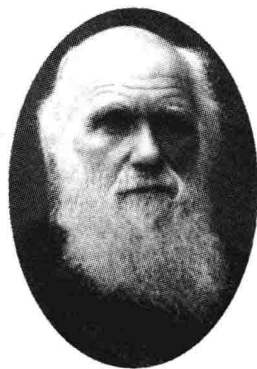
图1-2 美洲火烈鸟(自翟飙,2005)

事实说明拉马克是历史上第一位提出比较完整的进化理论的学者。达尔文曾给他以高度评价，认为拉马克动摇了特创论的基石，敲响了“目的论”的丧钟，为进化论的胜利铺平了道路。

## 2. 达尔文学说的创立及其主要内容

随着生产的发展，自然科学的进步，生物学的各分支学科也得到发展，为达尔文进化论的创立提供了成熟的条件。17世纪英国人胡克首先用显微镜观察植物材料发现了细胞；18世纪居维叶提出器官相关论，圣提雷尔提出同源器官(homologous organs)和同功器官(analogous organs)，在比较解剖学上取得了进展；胚胎学方面，法国的沃尔弗(C. Wolff)提出各器官在胚胎发育中的渐成说，发现脊椎动物胚胎发育初期非常相似，说明它们有共同的祖先；古生物学方面，不少学者发现不同地层有不同的化石，同时越古老的地层，化石构造越简单。总之，各个学科的发展，都有力地冲击了物种不变论。为生物进化提供了丰富的证据，促成了进化论的形成。所以，进化论的形成是科学发展的必然结果。

科学进化论的形成还离不开生产发展的推动。达尔文的《物种起源》(Origin of Species)是1859年问世的。在此之前，即19世纪的上半叶，英国处于资本主义上升的时期，工业的迅速发展迫使资产阶级为了寻求原料市场而组织探险队，达尔文到贝格尔(Beagle)号军舰，历时5年(1831年12月27日—1836年10月2日)进行了广泛的考察(图1-3)，在环球航行中目睹了物种可变的事实。其中最令人思考的有以下事实：①在南美洲草原的地层中发现巨大的动物化石，这些化石与现代的犰狳十分相似，说明现代生物与古代生物之间存在着一定的亲缘关系。②随着南美



达尔文

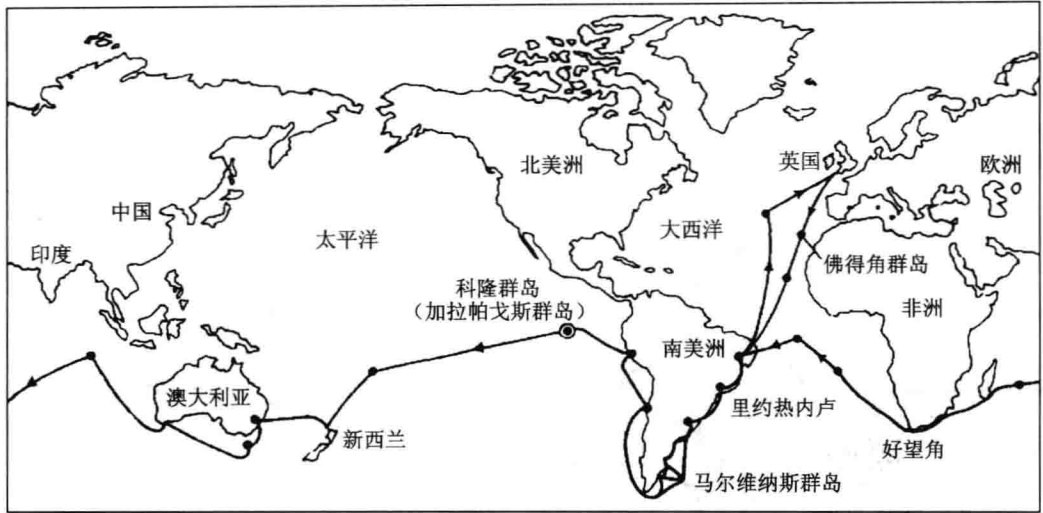


图 1-3 达尔文乘贝格尔号舰环球航海考察路线(1831—1836)

洲大陆向南漂移的程度不同,构成了生物类型的更替,说明生物分布受到地理环境的影响。③加拉帕戈斯群岛(现称科隆群岛)不同岛上的地雀彼此不同,在那里达尔文可区分出 13 个物种,说明环境的影响使物种发生分化,说明物种并非一成不变(图 1-4)。④南美洲某地有 2 万多头牛,因连续三年的干旱而死亡,说明不是造物主的干预而是自然的原因引起的。⑤火地岛上的土人赤身裸体,使用石器和弓箭过着原始生活,这对他认识人类起源起了重要作用。这些事实使他由一个盲目相信神学的人转变为一个进化论者。环球航行之后,他又从事了 20 多年的研究,访问了动植物育种工作者,参加了养鸽俱乐部,进行杂交试验,发现同种动植物在人工培育条件下的区别比在自然条件下更明显(图 1-5),于是他提出了人工选择(artificial selection)。在这一事实的启发下,他在思考自然条件下又是怎样的呢?于是提出了自然选择(natural selection),最终提出了完整的科学进化论。

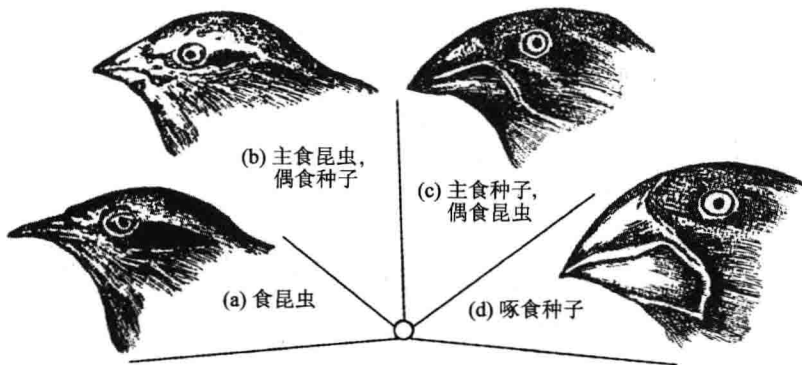


图 1-4 加拉帕戈斯群岛的雀科鸣禽的鸟喙(仿达尔文)

- a. 舍契德雀(*Geothlypis trichas*); b. 小喙地雀(*Geospiza parvula*);  
c. 勇敢雀(*Geospiza fortis*); d. 大喙地雀(*Geospiza magnirostris*)

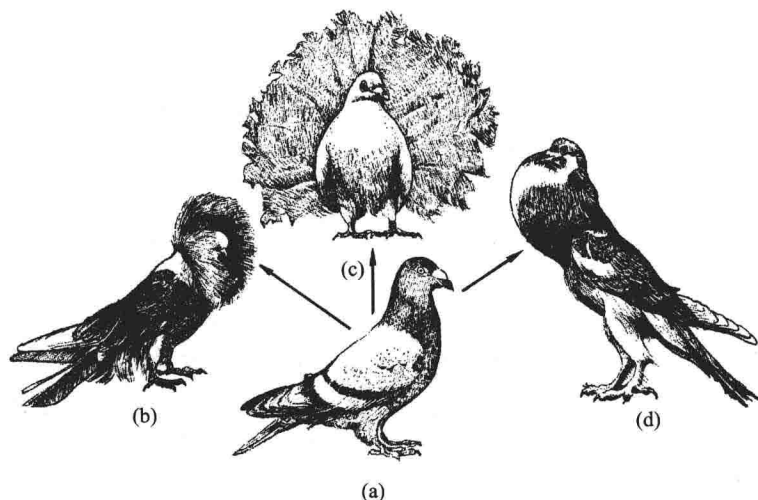


图 1-5 几种家鸽品种及其野生祖先(仿达尔文)

a. 岩鸽; b. 毛领鸽; c. 扇尾鸽; d. 球胸鸽

### 史诗般的科学考察和影响人类发展进程的划时代巨著 ——《物种起源》

著名的生物学家、博物学家、地质学家，生物进化论的奠基人——达尔文 1809 年 2 月 12 日生于英国施鲁斯伯里，1882 年 4 月 19 日卒于英国唐恩。

少年时代的达尔文热爱大自然，经常到野外搜集昆虫、鸟蛋和贝壳等。16 岁时进爱丁堡大学学习医学，19 岁时进剑桥大学学习神学。在大学学习阶段，他利用大量时间采集生物标本，自学自然科学书籍，并经常参加科学集会和科学考察。1831 年，22 岁的达尔文大学毕业后，受生物学教授亨斯罗 (J. S. Henslow) 的推荐，他以不支取薪金的博物学家的身份参加了贝格尔号 (Beagle) 航海考察，开始了史诗般的科学考察之旅。1831 年 12 月 27 日，贝格尔号驶出英国德翁港，穿过大西洋到达南美洲。达尔文利用贝格尔号测绘南美洲海岸线的时间，在南美洲东西海岸和附近岛屿上共停留了 3 年零 8 个月，采集了许多难得的热带昆虫、植物标本；同时观察和研究了智利的蜂鸟、火地岛的单声鸟、加拉帕戈斯群岛雀科鸣禽类的生活习性等。然后横渡太平洋进入印度洋，在基林群岛考察了珊瑚礁岛，之后横渡印度洋，绕过非洲好望角，又回到了南美洲巴西海岸，经过非洲西面的一些岛屿穿过大西洋，于 1836 年 10 月 2 日回到英国。通过这次考察，他搜集了大量的第一手资料，活生生的生物学事实，以及后来进一步的调查和实验使他从相信神学转变为坚定的进化论者。

1842 年前后他开始撰写《物种起源》这部巨著的提纲，直到 1859 年 11 月问世，经历了 17 年的时间。这部惊世骇俗的著作包括：绪论、家养状况下的变异、自然状况下的变异、生存斗争、自然选择、变异法则、学说的难点、对自然选择学说的种种异议、本能、杂种



性质、地质记录的不全、生物演替、地理分布、地理分布(续)、生物的亲缘关系、复述与结论,共16部分。由此他第一次把生物学建立在完全科学的基础之上,彻底推翻了“神创论”和“物种不变论”。在这部影响人类发展进程的划时代巨著里,他倡导的进化论思想,被诸多学者誉为有史以来最伟大的科学发现之一。恩格斯给予高度评价,将达尔文的进化论与基尔霍夫的能量守恒与转换定律、施莱登和施旺创立的细胞学说并称为“19世纪自然科学的三大发现”。达尔文为什么会取得如此巨大的成功呢?正像他自己所说:“我之所以能够成为一名科学家,是决定于我的复杂的心理特质和条件。最重要的是爱好科学、不厌深思、勤勉观察和收集资料、相当的发现能力和常识。……凭着这些平庸的能力,我居然在一些重要的地方相当影响了科学家的信仰。”他不受现有理论的束缚,在实践中勇于探索。他说:“科学在于综合事实,从而才能从其中得出一般的法则和结论。”

达尔文学说的主要内容:

虽然达尔文接受了拉马克的获得性状遗传和用进废退学说,虽然二者均主张生物的进化是渐进的,正像达尔文所说:“自然选择只能通过累积轻微的、连续的、有益的变异而发生作用,所以不能产生巨大的或突然的变化,它只能通过长而慢的步骤发生作用。”但二者截然不同,组成达尔文进化论的一个重要方面是他主张物种演变和共同起源,这里体现了物种变与不变的思想斗争,也就是进化论和神创论之间的思想斗争。

物种起源 { 物种不变——上帝创造  
物种演变——生物进化

达尔文认为物种是可变的,进化通过物种的演变而进行,地球上现今生存的物种,都是曾经生存的物种的后代,渊源于共同的祖先。共同起源是生物进化一元论的观点,与拉马克的看法不同。这一点十分重要,正是因为起源于共同祖先,生物界才成为历史连续的统一整体,进化论才成为生物科学的核心理论,一切生命现象才可以追踪其历史渊源。

达尔文进化论的第二个基本点是“生存斗争(struggle for existence)和自然选择”。达尔文认为在生活条件发生改变的情况下,生物可以在结构上、功能上和习性上发生变异。他把“个体有益变异之保存与有害变异之消灭称为选择或适者生存”,他说:“照字面讲,没有疑问,自然选择这一用语是不确切的,然而,避免“自然”一词的拟人化是困难的;但我们所谓的“自然”,只是指许多自然法则的综合作用及其产物而言,而法则则是我们所确定的各种事物的因果关系。”他举出了许多有趣的例子,如在马德拉群岛的克格伦岛上的甲虫有550多种,其中有200种甲虫的翅膀不会飞(图1-6),并且在当地29个属中,有23个属的物种都是这样,当暴风骤雨来临的时候,它们藏得非常好,直到风和日丽方才出来。为什么如此呢?达尔文解释说:“这样多的马德拉甲虫之所以没有翅膀,主要原因大概是与不使用结合在一起的自然选择的作用,因为在连续的世代中,或者由于翅膀发育的稍不完全,或者由于习性怠惰的那些甲虫个体飞翔最少,所以不会被风吹到海里去,因而获得最好的生存机会;反之,那些最善于飞翔的甲虫个体最常被风吹到海里去,因而遭到毁灭。”另外,达尔文还指出,除了那些少飞或不飞的个体被留下来以外,那些翅膀非常强大的,有力的,可以抗风的昆虫也被留下来,由此达