

# 生物科学参考资料

第十八集

科学出版社

## 内 容 简 介

本集一共选了 17 篇文章,第一篇是介绍达尔文的巨著《物种起源》是如何问世的;第二、第三篇文章是达尔文当年与华莱士联合起来在 1858 年 7 月 1 日在英国林奈学会学术会议上所宣读的论文;第四篇是国内科学家从动力学方面的观点来阐释现代生理学、生物化学、细胞学和药理学来进行分子生物学的研究;其他十二篇全部都是译文,从细胞学、微生物学、抗生素、生物化学、分子生物学、植物生理学、遗传学等方面介绍新近的研究动态;最后一篇是介绍潜水期中的脑、肺和心脏等三个中央器官代谢功能的协同作用,这对于海洋调查和潜水技术的提高当有重要效果,值得注意。

本书可作为生物科学者的阅读资料。

## 生 物 科 学 参 考 资 料

### 第 十 八 集

责任编辑 黄宗甄

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1983 年 10 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1983 年 10 月第一次印刷 印张:8 1/2

印数:0001~4,000 字数:191,000

统一书号:13031·2404

本社书号:3286·13-6

定 价: 1.35 元

# 目 录

|                                                                         |                                                                                                                              |
|-------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 划时代的著作《物种起源》的原稿·····                                                    | 周邦立 ( 1 )                                                                                                                    |
| 论生物在自然状况下的变异; 论自然选择法; 论家养亚种和真正种的比较——“联合论文”第一篇·····                      | Ch. 达尔文 ( 4 )                                                                                                                |
| 1857 年 9 月 5 日查理士·达尔文从达温宅寄给美国波士顿的阿沙·葛雷教授一封信的摘录——“联合论文”第二篇·····          | Ch. 达尔文 ( 8 )                                                                                                                |
| 示踪动力学及其应用·····                                                          | 杨守礼 黄胜利 ( 11 )                                                                                                               |
| 植物细胞的生长与细胞壁·····                                                        | 增田芳雄 ( 20 )                                                                                                                  |
| 微生物细胞作为人类蛋白质的潜能·····                                                    | C.I. Waslien K. H. Steinkraus ( 32 )                                                                                         |
| 使用一氧化碳生产单细胞蛋白质·····                                                     | Ortwin Meyer ( 35 )                                                                                                          |
| 质粒与细菌病原体·····                                                           | J. R. Saunders ( 39 )                                                                                                        |
| 利用甲基营养嗜甲基菌 ( <i>Methylophilus methylotrophus</i> ) 改进甲醇转化为单细胞蛋白的过程····· | J. D. Windass M. J. Worsey E. M. Pioli D. Pioli P. T. Barth K. T. Atherton E. C. Dart D. Byrom K. Powell P. J. Senior ( 41 ) |
| DNA 甲基化与基因表现的调控·····                                                    | Thomas Lindahl ( 50 )                                                                                                        |
| 细菌的趋药性: 传感系统的分子生物学·····                                                 | G. L. Hazelbauer ( 53 )                                                                                                      |
| 关于细胞呼吸的研究工作·····                                                        | 田宫博 ( 62 )                                                                                                                   |
| 抗生素研究的近期进展及其展望·····                                                     | J. Bérdy ( 77 )                                                                                                              |
| 乙烯生物合成的调节·····                                                          | 杨祥发 ( 92 )                                                                                                                   |
| 树木生长的调节控制·····                                                          | J. W. Hanover ( 100 )                                                                                                        |
| 16S 核糖体 RNA 的二级结构·····                                                  | H. F. Noller C. R. Woese ( 109 )                                                                                             |
| 脑、肺和心脏在潜水期和恢复期的功能·····                                                  | P. W. Hochachka ( 121 )                                                                                                      |

# 划时代的著作《物种起源》的原稿

周 邦 立

1867年,马克思在《资本论》第一卷中,把达尔文的《物种起源》一书称做“划时代的著作”。《物种起源》是在1859年11月问世的。可是,它的孕育以至诞生,却经历了漫长的岁月,竟怀胎达二十多年之久。

1835年9月中旬,达尔文随贝格尔舰到达太平洋的赤道地区加拉帕戈斯群岛,考察了一个多月,开始怀疑上帝创造物种。从1836年6月起,他在航行到非洲途中,就开始专用一本红色笔记簿,记述关于进化问题方面的资料和见解,一直写到回国后1837年6月为止。

从1837年7月起,他开始记写第一册关于物种变异的笔记本,到1838年2月为止;其中已经提出了关于生物界的生存斗争的思想。此后,他又陆续记写了第二册(1838年2—7月)、第三册(1838年7月15日—10月2日)和第四册(1838年10月—1839年7月),同时还有订正和增补几十页。

达尔文在自己的《回忆录》中写道(在1838年):“当时我根据长期对动物和植物的生活方式的观察,就已经成竹在胸,能够去正确估计随时随地都在发生的生存斗争[的意义],马上在我头脑中出现一个想法,就是:在这些[自然]环境条件下,有利的变异应该会被保存的趋势,而无利的变异则应该有被消灭的趋势。而其结果,应该会引起新种的形成。因此最后,我终于获得了一个用来指导工作的理论;可是,我为了竭力避免先入为主的成见,决定在相当时期内暂不把它写出来,甚至连最简略的摘要也不写。1842年6月,我初次打算满足自己的心愿,用铅笔把自己的理论草写成35页很简单的概要;1844年夏季,我又把这篇概要增充而成为230页的理论概要,而且把它仔细誊清,直到现在仍旧保存着。……”

“早在1856年,莱伊尔向我建议,要我把自己的观点相当详细地写述出来;于是我马上开始写作,而原稿的篇幅要比后来出版的《物种起源》一书超过三、四倍;但它还只是我过去收集到的资料的摘要罢了。我依照上述的篇幅比例,写出了大约一半的书稿,但是在1858年夏初,我这个计划却遭到了彻底的毁灭;那时,正在马来群岛的华莱士(Wallace)先生,寄给我一篇论文《论变种无限偏离原始类型的倾向》(On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type);这篇论文的内容,正好同我的理论不谋而合。……”(后作为“联合论文”第三篇于1958年7月1日在林奈学会学术会议上宣读)

“当时我答应莱伊尔和霍克的要求,把我的[1844年的论文]原稿的摘录和我在1857年9月5日给阿沙·葛雷的信(联合论文第二篇),连同华莱士的论文一起同时发表出来;……”

1858年7月1日,在林奈学会的学术会议上,宣读了达尔文和华莱士的《联合论文》;后来,它就被刊载在1858年第3卷第9期《林奈学会会报》第45—62页上。它的全名是

《论物种形成变种的倾向;兼论自然选择法所引起的变种和物种的存续》(On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection)。

在宣读《联合论文》时,首先宣读了莱伊尔和霍克联名写的一封对它的推荐信。这封信可算是《联合论文》的“前言”。

达尔文的《摘录》(即《联合论文》的第一篇),是1844年的论文稿中第一部分第二章的第二节《自然选择方法》(Natural means of Selection)全文,但在抄写时有个别几处被更改了。它是由莱伊尔夫人誊写的。在宣读时和在《林奈学会会报》上发表时,它的题名,就抄用了第二章的题名《论生物在自然状况下的变异;论自然选择法;论家养族和真正种的比较》(On the variation of organic beings in a state of nature; on the natural means of selection; on the comparison of domestic races and true species)。

这篇《自然选择方法》,正就是生物进化学说史上最早发表的划时代文件。正如达尔文的《回忆录》中所述:“我们这次发表的《联合论文》,却很少引起人们的重视;……要使大家对它重视,就多么需要相当详尽地去解释它”。

达尔文的1842年和1844年的两篇《概要》,后来也被称为《论文》。它们的全文,最早是在1909年发表,由法朗士·达尔文编辑和作为《引言》,剑桥大学出版社出版。那一年,正是达尔文诞生100周年和《物种起源》发表50周年。

1842年的《概要》,先以单行本出版,书名为《〈物种起源〉的基础稿,1842年写的概要》(The foundations of The origin of species, a sketch written in 1842);扉页、目录和绪论等22页,正文53页;照片一帧,真迹图一幅;每页纸长220毫米。共分10节:第一部分3节,第二部分7节,末节是“复述和总结”。

同年,又出版了《〈物种起源〉的基础稿,1842和1844年写的两篇论文》(The foundations of The origin of species. Two essays written in 1842 and 1844);内扉、目录和引言等29页,第一篇《1842年的概要》为第1—53页;第二篇《1844年的论文》为第57—255页;照片一帧,真迹图一幅;每页纸长220毫米。第二篇《论文》分10章:第一部分3章,第二部分7章;每章再分几节;篇幅约为第一篇的4倍。

1958年,在《联合论文》发表100周年时,剑桥大学出版部重版了这本书,并加印了《联合论文》,由Gavin R. de Beer爵士\*编辑和作《前言》。书名改为《自然选择的进化》(Evolution by natural selection);扉页和目录等8页;编者《前言》第1—22页;法朗士·达尔文的《引言》(1909年6月9日作)第23—38页;《1842年的概要》第39—88页;《1844年的论文》第89—254页;《联合论文》第255—279页;《索引》第280—288页。每页纸长218毫米。但无照片和附图。

1959年,在《物种起源》发表100周年时,苏联出版俄文《达尔文全集》第9卷;书中第90—127页,最早发表了达尔文在1837年7月—1838年2月记写的《第一册笔记本》全文。

1960年1月,de Beer编辑的英文《第一册笔记本》,发表在英国自然博物馆出版的《史料丛刊》第2卷第2期第23—73页。

\* Gavin Ryland de Beer (1899—1972), 动物学家,1940年为皇家学会会员;1950—1960年任英国自然博物馆馆长。

此后,他又陆续编辑和发表了第二册(同上卷第3期第75—118页,1960年5月);第三册(同上卷第4期第119—150页,1960年7月)和第四册(同上卷第5期第151—183页,1960年9月),还有“增订部分”(同上卷第6期第185—200页,1961年10月)以及“笔记本中被达尔文剪裁去的部分”(同上第3卷第5期第129—176页,1967年3月21日)。

达尔文在1856年开始写的关于物种变异的书稿,后来又被称为“大物种起源”。其中第一部“家养状况下的变异”,后来经达尔文整理重写后,在1868年分两卷出版,书名是《动物和植物在家养下的变异》,已有科学出版社出版的中译本。可是,这部书的初稿已经散失。

1975年,剑桥大学出版部出版了《大物种起源》的第二部未完成的遗稿,由 Robert C. Stauffer\* 编辑;书名是《自然选择》(全名是 Charles Darwin's Natural Selection; being the second part of his big species book written from 1856 to 1858);除扉页、目录及编者前言等12页外,全书692页,达尔文原稿正文第25—566页,散页文稿第567—575页;附图一幅。

达尔文在1836年6月—1837年6月记写的《红色笔记簿》,是最近才发现的,直到1980年才正式发表,刊载在英国自然博物馆出版的《史料丛刊》第7卷,由 S. Herbert 编辑,共164页。

上面是《物种起源》的原稿的写作经过和出版情况。

---

\* Robert Clinton Stauffer, 美国麦迪逊市威斯康星大学动物学教授。

# 论生物在自然状况下的变异;论自然选择法; 论家养亚种和真正种的比较<sup>1)</sup>

——“联合论文”第一篇——

Ch. 达尔文

这篇论文,是在 1858 年 7 月 1 日举行的林奈学会学术会议上宣读的。题名相同于达尔文关于物种变异的《1844 年的论文》(誊清稿)的第二章的总题;但实际上宣读的,是其中一节的全文,原题为《自然选择方法》(Natural means of selection)。它属于达尔文和华莱士的《联合论文》中的第一篇。《联合论文》的全名是《论物种形成变种的趋势;兼论自然选择方法所引起的变种和物种的存续》(On the tendency of species to form varieties; and On the perpetuation of varieties and species by natural means of selection)。本文由莱伊尔夫人根据原稿抄写后,于 6 月 30 日送交林奈学会的秘书 J. J. Bennett, 后来刊载在同年第 3 卷第 9 期《林奈学会会报》上,但在文句上有几处被修改,与原稿稍有差异。译者增加了一些注释。——译者

德堪多<sup>2)</sup>在一篇雄辩有力的论文中声称,整个自然界处在战争状态中;每一个生物,在同另一个生物作战,或者在同个体外的自然界作战。在粗粗一看自然界的心满意足的外表时,这种说法很值得令人怀疑;可是,在经过一番思考以后,就会不可避免地证明,这是正确的。不过,这种战争,却不是经常不断的,而是在短暂的周期内轻度地发生,有时也偶而在较长的周期内较严重地发生;因此,它的效果,容易被人们忽略。这是马尔萨斯学说,以 10 倍的力量应用于大多数的事例<sup>3)</sup>。因为在每个气候地区,各有其季节,各有其生物,它们年年都要繁殖后代,其数目有时增加,有时减少;而且它们完全没有人类的道德约束力;人口的增长,就可以用道德约束力来作一些轻度的抑制。人口的增长,即使较为缓慢,但是经过 25 年,也会增加一倍;人类如果能够加速增产食物,那么,人口也可能在较短一些的时期内增加一倍。可是,对于动物来说,它们却不会采取人工的方法;对每个物种的食物数量,平均说来,是一个恒量;同时全部生物数目的增加,其趋势是按照几何级数的;而且在极大多数事例中,其增加的比例极大。假设在某一个地区内,有雌雄成双的鸟 8 对,而其中只有 4 对,每年都只是繁育出 4 只幼雏(每年孵生两窝);此后又一年年照此速度比例繁殖

1) 原名是 On the variation of organic beings in a state of nature; on the natural means of selection; on the comparison of domestic races and true species。本文译自《自然选择的进化》(Evolution by natural selection), 第 259—263 页, 1958 年剑桥大学出版社为纪念《联合论文》发表 100 周年而出版;编者为 Gavin de Beer。

2) 德堪多 (Augustin deCandolle, 1778—1841), 瑞士植物学家, 又称老德堪多 (The elder deCandolle), 参看《物种起源》第 3 章第 3 段。其子阿耳丰沙·德堪多 (Alphonse deCandolle, 1806—1893), 继承父业。两人共编《植物界自然分类长编》17 卷。

3) 在《物种起源》第 3 章, 有类似的文句: “这是马尔萨斯的学说, 以数倍 (manifold, 很多倍) 的力量应用于整个动植物界。”参看科学出版社的中译本, 第 44 页第 7 行。可是, 在《物种起源》中, 达尔文删去了他在后面写的关于人类能用道德约束力来抑制人口增长和用增产来减弱人口增长的威胁等文句。

下去,那么到了第7年的年底(对任何的鸟,除了遭到横死者以外,7年是一个不算长的时期),不再是原先的16只鸟<sup>1)</sup>,而成为2,048只了。因为这种增长的数字是完全不可能出现的,所以我们必须断定说,或者是这些鸟不能繁育出近于半数的幼雏来,或者是每只鸟的平均寿命由于偶然事故而活不到7年。这两种降低鸟数的情形,都可能发生。这种推算情形,也同样适用于一切植物和动物方面,其结果总是相当显著的;不过在同人口增长方面比较看来,则其显著的事例就为数不多了。

根据过去的记载,有许多实例,可以说明生物数目迅速增加的趋势;其中,由于气候变化特殊,就有某些动物数目大量增加;例如,在1826—1828年间,拉普拉塔地区<sup>2)</sup>发生了旱灾,当地的好几百万头牛马牲口都饿死了;可是同时,鼠类却确实在这整个地区到处充斥了。在这里,我以为确实无疑的是:在繁育的季节中,所有的鼠类通常都是成双交配(雄性和雌性的数目不相等的例外情形是很少的),因此在三年的繁育期间,它们增加的数目,一定比通常第一年存活的鼠数,要多得令人吃惊;它们就这样繁育到第三年为止;这时却又轮到了雨涝时期,鼠数也因此锐减到通常的极限值了。如果人类把植物和动物引进到一个良好的新地区内,那么不到几年,这个地区就变得到处充斥着这些生物;这一类很多事例是多么的惊人啊!当生物充斥在这个地区时,它们的增长就不得不马上停止下来;同时,我们也不无理由地相信,从过去野生动物方面的情形可以知道,全体都在春季成双交配。在绝大多数事例中,很难使人想象到,种子、卵子以及幼龄生物的数目,会受到抑制;不过,显然无疑,通常是有抑制的;可是,如果我们回想到,甚至在人类方面(比了任何的其他动物方面,我们要知道得更加多得多),也不可能根据多次随意的重复考察来推断出各地区的平均寿命多少,或者是去查明死亡率和出生率的差数怎样,那么,我们对于人们看不出动植物受到抑制的情形,就理所当然地不足为奇了。大家应该时常想到,在多数事例中,抑制现象每年在正常地发生着,其程度是轻微的;但是在偶然出现的异常寒冷、炎热、干旱或者水涝的年份中,由于上述地区的生物体质的差异,它们受到抑制的程度也就变得极大了。如果把任何的抑制稍为减轻一些,那么,每个生物就要按几何级数增加起来,因此优秀的物种几乎马上就会增加其平均数目。可以把自然界比拟成一个表面;在它上面安放着成千上万个锐利的楔形物,它们由于受到连续不断的打击,正在互相碰撞着,被推动到中央去<sup>3)</sup>。要充分表达出这些观点,还需要作很多的思考。要去研究马尔萨斯的人口论;还要去仔细考虑所有这一类事例,就是:拉普拉塔地区的鼠类充斥;在南美洲初次输入牛马放牧;还有上述对鸟的繁殖数目的推算等。要考虑到全部动物所固有的而且年年在起作用的高倍数的几何级数;也要考虑到所有植物在年复一年地施用千百种精明的技巧,把多得无数的种子散布在整个大地表面上;而且我们确实有理由可以假定:通常在一个地区内,每种生物的平均百分数,总是一个恒量。最后,还应该记住,在每个地区内,每种生物的个体的这种平均数值(在外界条件经常相同的情形下)所以能保持不变,是因为这个物种经常在同其他的物种进行斗争,或者在同体外的自然界进行斗争(例如,在两极地区内,冻寒在抑制生物的繁殖);还有,各种生物的每一个体,常常保持着自己的地位;这情形,一方面

1) 在《1844年的论文》稿中,“鸟”(birds)、原用“歌鸫”(robins)。这个例子,后来没有采用。

2) 拉普拉塔地区(La Plata),指南美洲拉普拉塔河的流域地区,即潘帕斯草原区。

3) 在《物种起源》的初版中,刊有这一则比喻,但是在后来的版本中被达尔文删去了。达尔文在本文中用辩证观点,说明生物界的互相制约以及质变与量变的因果关系,当然他并不是单纯的哲学家,不能用明确的哲学名词来表达。



是依靠于它本身从破卵而出后所进行的斗争和它一生中某个时期内获得食料的本领；另一方面是依靠于它的双亲（在寿命短促的生物方面，这时主要的抑制起有较长时间的作用），在与同一物种或与相异物种的个体间所进行的斗争。

可是，假定一个地区的外界条件发生了变化。如果这变化的程度不大，那么，在多数事例中，各种生物的相对比例数简直就很少变动；不过，假定是在一个海岛上，生物数目不多，而这个海岛又孤离于其他的地区，还假定外界条件正在逐渐不断地发生变化（例如开辟新的牧场和种植场），那么，在这一类事例中，当地原有的生物就一定不能象它们原先的情形那样，就是不能再完全适应于变化了的外界条件。在本书的前面部分，已经说明，这一类外界条件的变化，对于生物的生殖系统起有作用，因此在家养状况下，也可能会使这些生物的机体受到很大的影响，而变得具有适应性。这样，由于生存斗争，每一个体必须去获取生活资料，而且为了能够更加良好地适应于新的外界条件，它在体格上、习性上或者本能上就要发生各种细微的变异，一定要保持自己旺盛的精力和健康的体质——这一点能使人怀疑吗？在生存斗争中，它就会有一个生存下去的良好的机会；而且它的后代中遗传到这种变异的个体，即使是这变异很轻微，也就会有同样良好的生存机会。能够存活的个体，就一年年繁育下去；年长月久，天平上的最小的“格令”<sup>1)</sup>，一定会告诉我们，谁该死亡，谁该生存。假定一方面在于这种选择工作，另一方面也在干消灭工作，一直经历了千百个世代，那么，谁敢于擅自断定说，这种工作干得毫无效果呢？在不多几年内，就由于采用了同样的选择原理，在培克威尔地区<sup>2)</sup>，对牛群发生了作用；还有在英格兰西部，也对羊群发生了作用——这两个事例，我们不是记忆犹新吗？

再来举出一个假想的关于一个海岛上发生渐进变化的例子<sup>3)</sup>：假定有一种犬属动物（Canine animal），它主要是捕食穴兔（rabbits），但有时也捕食兔类（hares）：它的体格就变得略有适应力；还假定同样的这些变化，在引起穴兔的数目缓慢地减少，而兔的数目则相应增加；这种变化的影响结果就是，狐或狗不得不去捕食更多的兔；无论如何，它的体格是略有适应性的，它们的体型最轻捷，四肢最长，视力也最佳；假定这种差异始终很小，那么，在逢到食料极其稀少的年头，它们就显得略为优越，而且有寿命较长和存活下去的趋势；它们也会生育出较多的幼仔，后者也会遗传到这些细微变化的特征。那些奔跑较缓慢的个体，就一定会被消灭。我认为毫无疑义的是：这些因素，将在千百个世代中产生出显著的效果，使狐或狗的体型适应于捕食野兔，而不去捕家兔；同理，灵提<sup>4)</sup>也是由于人工选择和精心培育而才能改进成这种体型的。在类似的环境条件下，植物也会发生这类情形。如果有一种产生带有羽毛的种子的植物，它的个体数目能够在其生长地区依靠较大的散布本领而增加起来（就是说，如果抑制主要是对于种子数目的增加方面），而且，这些种子总是产生出来，而且数量也不会减少，因而长期下去也就被散布得最多；因此，这样产生的数目较多的种子就会发芽生长，其趋势是成长的植株也会遗传到较强大的适应性<sup>5)</sup>。

1) 格令 (grain)，是英美最小的重量单位，等于 64.8 毫克，即小麦籽粒的平均重量。这里指丰产的物种由于人工选择会生存下去。

2) 培克威尔 (Bakewell) 是英格兰中部的城镇，位在谢菲尔德市 (Sheffield) 西南约 16 英里处。这里说明了人工选择的威力和对人类生存的重要性。

3) 参看《物种起源》第四章中的《自然选择，即适者生存的作用的事例》一节，中译本第 59—60 页。

4) 灵提 (greyhounds)，是一种身体瘦长而善于奔跑的跑狗。

5) 达尔文原注(1858)：我可以很容易看出这一点来，例如作物栽培家正在培育棉花的变种成为优良的品种。

自然选择方法，正在把这些个体保存下来，它们不论是卵子，或者是幼虫，或者是成虫，都是最能适应于它们在自然界中所充满的地区。除了这种自然选择方法以外，还有第二种因素，在对多数雌雄异体的动物起着作用，也会产生同样的效果；这就是雄体为争取雌体而发生的斗争<sup>1)</sup>。这些斗争，通常取决于战斗法则 (law of battle)，但是在鸟类的事例方面，显然是取决于雄鸟优美的鸣叫声，它艳丽的羽毛外表或者高明的求爱本领，例如圭亚那的一种善于跳舞的岩鹑就是这样的。其中最强壮有力的雄鸟，就具有充分的适应本领，通常一定会在竞争中获胜。可是，这种选择，却不及另一种选择那样激烈<sup>2)</sup>；它不至于使失败者死亡，但是会使失败者减少繁殖后代。还有，在食料丰足的年头，斗争就会锐减；也许主要的所产生的效果，会是第二性征的变异；这些性征，却与获取食料的本领无关，也与保卫自身的对敌斗争无关，而只不过是与其他雄鸟的争斗或竞争有关罢了。这种雄鸟相争的结果，在某些方面，好比是农学家之间发生的竞争情形：他们不太注重去精心选择自己所有的幼龄动物，而是更加注重去偶然使用一只宠爱的雄性动物<sup>3)</sup>。

[周邦立 译]

- 
- 1) 参看《物种起源》第4章，中译本第58页《性的选择》一节。达尔文认为，圭亚那的岩鹑 (rock-thrush) 等的雄鸟争斗事例，是不流血的和平竞争。
  - 2) 这里指性的选择没有自然选择那样激烈。
  - 3) 在1844年的论文原稿上写的英文是 male (雄性动物)，但在《林奈学会会报》上刊印为 mate (配偶)，这大概是抄误或刊误。

# 1857年9月5日查理士·达尔文从达温宅寄给 美国波士顿的阿沙·葛雷教授一封信的摘录<sup>1)</sup>

## ——“联合论文”第二篇——

Ch. 达尔文

人类运用选择原理而获得的成果,是令人惊奇的;这个原理就是:选取一些具有某种所需品质的个体,把它们培育,此后又再从其后代中选取。甚至是育种家,也对自己培育出的成果感到异常惊奇。他们能够对那些不能被无经验的眼力所觉察到的变异,起有影响。在欧洲,只有在最近50年内,方才有计划地去进行选择。可是,甚至在很早的古代,人类也有时偶而相当有计划地进行选择。在远古时代,一定还有一种无意识的选择,就是:各族人在自己的特殊环境中,保存下本族最有用的动物个体(却不去考虑到它们的后代)。这种“去劣”法,也是一种选择方法;这是苗木栽培者用的术语,借此除去那些偏离其原型的变种。我确信,有意识的和偶然的选择,对培育我们的家养族方面,是一个主要的因素;无论如何不容争辩,在后来的时间考验中,它已经显示出了强大的变异本领。选择所以能起有作用,是依靠于外界条件引起的轻微的或显著的变异,或者只是由于在繁育中子代并不绝对相似于父代这个事实。人类就采用这种积累变异的本领,使生物适合于自己的需要。——可以说<sup>2)</sup>:人类既能够制造出一种羊的羊毛,很适合于做毛毯;也能够制造出另一种羊的羊毛,很适合于做衣料;等等。

现在,假定有一个人,他并不是单凭外表形象来下判断,而是善于探究整个内部结构;他从来不见异思迁,而是一往直前,抢定了一个目的,在[生物的]千百万个世代中进行选择工作;这难道还有谁会说,他干不出一成绩来吗?!在自然界中,有时可以见到,在[生物体的]各部分,偶然出现一些轻微的变异;我认为,这就可以表明出,生存条件所发生的变化,是使子代不完全相似于父代的主要原因;还有,地质学告诉我们,在自然界中,过去发生过怎样的变化,现在又正在发生着怎样的变化。我们知道,时间几乎是无限长久的;除了有实践经验的地质学家以外,谁也不能意识到这一点。可以推想到冰川时期;在这整个时期内,至少是有同一种贝类软体动物生存着;在这时期内,一定继续出现了千百万个

1) 原名是 Abstract of a letter from Charles Darwin to Professor Asa Gray of Boston, U. S. A. dated Down, 5 September 1857. 本文是由莱伊尔夫人按达尔文的原信稿抄写后,于1858年6月30日送交林奈学会,在7月1日宣读;前面六段,在原信中标明“1, II, …… VI”的次序号。文中有几处被修改,与原信有差异。本文译自《自然选择的进化》一书第264—267页,1958年剑桥大学出版社出版;编者为Gavin deBell爵士。译者参照原信,作了一些附注。

阿沙·葛雷(1810—1888)是美国植物学家,1842年起任哈佛大学博物学教授,1873年被选为英国皇家学会国外会员。1855年前后,他最初在伦敦邱园皇家植物园同达尔文和霍克见面,1868年又访问达温宅,是达尔文的亲密朋友。

2) “可以说”的原文,在原信中用斜体字排印。这第一段是专讲人工选择。达尔文认为,远古以来,人类的祖先就由于自己的辛勤劳动,选择和培育出家养动植物,获得惊奇的成果,造福后世。

世代。

我以为,可以证明,在自然界中,有一种确实存在的力量在起着作用;这就是自然选择(这是我正在写作的书的名称),它专门为了各种生物的利益而进行选择。老德堪多、赫伯特<sup>1)</sup> (Herbert) 和莱伊尔,都已经对生存斗争问题写出了卓越的论著;可是,甚至是这几位,也写述得不够明确。要考虑到每种生物(甚至是象)的繁殖率,就是:在几年内,至多是在几个世纪内<sup>2)</sup>,在地球表面上,就要容纳不下任何一个物种的后代了。我觉得,时常不易明白,每个独立的物种,它在数量增加上受到的抑制,究竟发生在它一生的某个时期,还是在某些短促的后代的时期内。在这些每年出生的生物中,只有少数能够生活下去,传种接代。一定有多么微小的差异,正在经常决定着谁会生存,谁会死亡!

现在来举一个例:有一个地区正在发生着某种变化。这种变化,会使这地区内有些生物发生轻微的变化;我并不想说,多数生物经常在发生着变化,而且使选择对它们起着相当大的作用。其中有几种生物将被消灭,而其余几种生物则将参加新的生物群落的相互作用。我以为,这种相互作用,对于每种生物的生活,比其单纯的气候的作用,要更加重要得多。如果注意到生物采用着千变万化的无穷方法,去同其他生物斗争而获取到食料,在各个生活期内逃避敌害,产卵和散布种子等等情形,那么,我以为毫无疑义的是:在千百万个世代中,一个物种的个体应该会偶然获得一些轻微的变异,有利于自己的机体的某个部分。这样的个体,就会有更加良好的机会使自己生存下去,并且把这种新的轻微变化的构造传递给后代;由于自然选择的累积作用,这种变异就可以缓慢地增加到某种有利的程度。这样形成的新的变种,有时将同自己的亲代类型共存下去,或者更加常见的是,它就把亲代类型排除去了。一种生物,例如啄木鸟或者槲寄生,也因此变得能够适应于对付很多偶然的故事。——这是因为自然选择在它的构造的各部分中,积累了这些轻微的变异,使之在各个生活期内到处都能应付自如。

每一个人对于这个理论,都会提出很多反驳的难点来。我以为,有很多难点,是可以获得令人满意的解答的。自然界没有跃变 (Nature non facit saltum)<sup>3)</sup>——这句话,就可以解答一些最重大的难点。变异是缓慢的,而且只有极少数个体在同时发生变化——这又可以解答另一些难点。其余的难点,则是由于我们的地质记录不完备而发生的。

还有一个原理,可以称做分歧原理;我认为,它在物种起源方面起着重大的作用。如果在同一个地区内,生物类型越是多种多样,那么,这个地区就能够维持更加多的生物。我们可以从下面的事实来看到这一点:在一平方码的草地上,生长出很多属的类型<sup>4)</sup>;还有,在任何一个匀整的小岛上,植物或者昆虫,几乎总是不变的,就是有多少属和科,就有多少物种。从我们已知其习性的高等动物中,就可以理解到这种事实的意义。我们知道,实践已经证明,在一块土地上,如果播下了几个种和几个属的草籽,那么它的产量,就要比那只

---

1) 老德堪多,即奥古斯丁·德堪多(1778—1841),瑞士植物学家;赫伯特 (William Herbert, 1778—1847), 是英国曼彻斯特的教长,诗人,植物栽培家。1845年,达尔文去访问和参观他的植物园。

2) 在这里,原信中还有“或者在几千年内”几个英文词。这一段参看《物种起源》第三章中的《照几何比率的增加》一节,科学出版社的中译本第44页。

3) 这句话是莱布尼茨 (Leibniz, 1646—1716) 提出的。达尔文就引用它来作为自己的论据之一;但他指出,只能把它来解释一部分问题。

4) 在原信中,这里还有一句写在括弧内:“我统计过,有20个种,分属于18个属。”这里说明了生物群落的互相制约和共存的重要性。

播下两、三个种的草地的产量更加多些。因此可以说，每一种生物，就靠了这种迅速的繁殖本领，正在用尽全力地增加自己的数目。同理，任何一个物种在分离成为变种、亚种或纯种以后，其后代也是这样的。而且我以为，从上述的事例中，可以推断出，每个物种的正在变异着的后代，就会尝试(但只有少数会成功)在自然界的结构中，去占领尽可能多的和尽可能不同的地盘。每个新的变种或者新的物种，在形成以后，通常都要取代自己的适应力较差的亲代，因而也就消灭了亲代。我相信，这也就是历来一切生物的分类和亲缘关系<sup>1)</sup>的起源；因为，生物始终好象是树枝一样，象是同一树干上分生出的大小枝条；茁壮成长的新生的嫩枝，正在破坏着衰弱的老枝；——死去的和落下的树枝，有些象是已经绝灭的属和科。

这个概要是非常不完善的；可是，在这样简短的篇幅内，我无法把它写得更好的了。您的高见，一定会填补其中许多很大的空白点。……

〔周邦立 译〕

---

1) “亲缘关系”(affinities)，在原信中写的是“排列”(arrangement)。

# 示踪动力学及其应用

杨守礼

黄胜利

(中国医学科学院临床医学研究所)

(中国医学科学院肿瘤研究所)

## 1 示踪动力学的产生和发展

现代生理学、生物化学和药理学等基础生物科学的研究,在深入到分子水平的同时,观察和分析问题的方法也越来越由静态转向动态<sup>[1]</sup>。静态观察只能反映生命不断更新过程的一个断面,动态的全过程才能充分反映本质。物质的水平不变,不一定说明它的代谢状态没有改变,例如当其合成和降解同时加快或减慢时,其水平可能不变,但反映其动态性质的合成、降解或更新的速率却已明显改变。因此动力学方法是生命科学研究不可缺少的手段,这就是酶学动力学<sup>[2]</sup>、药物动力学<sup>[3]</sup>、细胞动力学<sup>[4]</sup>、示踪动力学<sup>[5]</sup>和受体动力学<sup>[6]</sup>相继出现的原因。这里除细胞动力学外,其他几种动力学都采用了物理学中的动力学基本分析方法。

示踪动力学目前在国内还不为大家所熟悉,但示踪方法却因其对生命科学发展作出的重要贡献而早已为人们所了解。其实在示踪方法使用的早期,示踪动力学就已经孕育了,如在四、五十年代就进行了毛细血管通透性和血容量的测定,特别是测定了许多物质的更新率和更新时间。进入六十年代以后,它逐步发展成为一门相对独立的分支学科,不少专著相继问世<sup>[7-10]</sup>,并深入到不同学科,出现了一批更加深入的著作,如药物与示踪动力学<sup>[11]</sup>、激素研究中的示踪动力学<sup>[12]</sup>、医学生理学中的示踪动力学方法<sup>[13]</sup>等。仅从这些著作的名称就不难了解示踪动力学在医学生物学研究中有着多么广阔的天地。

随着示踪动力学在各个学科的广泛应用,不同作者根据需要引入了一些新的概念、术语和符号,以至出现同一概念有不同术语,同一术语有不同概念的混乱现象,影响了学术的交流和学科的发展。为此国际辐射单位和测量委员会(ICRU)于1967年特聘有关专家,在该委员会放射性医学生物学应用计划局的协同下,广泛收集了有关著作和文献,写出一份《示踪动力学命名法》的专题报告<sup>[14]</sup>,并组织各国专家对它进行了讨论。今天看来,虽然许多作者出于习惯上的原因,没有完全按照这一报告运用定义、术语和符号,但是它对于示踪动力学的发展还是起了积极的作用。

国内一批学者已经强调过示踪动力学中的某些方法<sup>[14,15]</sup>,若干单位也开始了一些初步的工作<sup>[16-18]</sup>,甚至正在组织出版专题小册子<sup>[19]</sup>。就国内刚刚开始的工作来看,同样存在国际上曾经出现过的概念和术语的混乱,也有及时进行交流和讨论的必要。

示踪动力学(tracer kinetics)是用动力学方法分析处理的示踪方法。它以数学模型来描述示踪物(tracer)及其代谢物在生物系统内的变化规律,定量地给出相应的内源性物质或药物的动力学参数。“示踪”故名思义,它本身就包含着示踪物显示自己踪迹并追踪被示踪物的动态概念,但若不用动力学方法去分析和处理,也只能在其运转的流程中截取几个断面,只利用了示踪物易于探测的优点,却丢掉了连续运动追踪的长处。

示踪动力学所用的数学方法与酶学、化学和药物动力学基本上是一样的,特别与药物

动力学更为接近,有许多概念和方法是共同的。示踪动力学和药物动力学间的差异在于引入生物系统的物质不同,示踪动力学主要引入内源性物质或其前身物的标记物,药物动力学引入药物;示踪动力学侧重于研究内源性物质在体内的分泌、分布、代谢和排泄,主要在生理状态完成,而药物动力学侧重于药物在体内的吸收、分布、代谢和排泄,主要是在药理水平上完成;由于引入物质的差异,对样品的测量方法不同,示踪动力学借助示踪物完成测量,药物动力学主要用非同位素方法进行测量。当然示踪方法也已渗透到药物动力学中;正是在用标记的药物进行药物动力学的研究时,这两个学科之间的界线变得更不清晰了。

示踪动力学可以追踪示踪原子本身或其所在集团的转归;高比度的标记物可以使引入的化学量极少,不干扰正常生理状态;同位素测量有很高的灵敏度。这些特点对于深入分子水平的研究,特别是对于激素和其他体内微量生物活性物质的研究具有特殊重要的意义。

现在示踪动力学已经发展成为一门具有丰富内容的边缘学科,它不仅可以测定人们熟悉的代谢更新率 (turnover rate),而且可以给出生物系统的输入、输出和交换速率,以及有关的速率常数 (rate constant)、产生速率 (production rate)、代谢廓清率 (metabolic clearance rate)、传递因子 (transfer factor)、贡献因子 (contribution factor)、代谢区的大小、分布体积 (volume of distribution)、半衰期 (half time)、更新时间 (turnover time) 和平均通过时间 (mean transit time) 等动力学参数。对于一个无限制的两代谢区系统,可以求得二十多个动力学参数,研究者可根据需要,采用适当的设计去获得感兴趣的那一部分参数。

## 2 示踪动力学处理问题的过程

示踪动力学处理问题的过程可以概括于图 1。

### 2.1 确定研究的系统

它是机体的一种或多种物质及其分泌、分布、代谢和排泄的过程,这一确定的研究对象称为系统。那些可有可无的因素尽量排出系统之外,而系统外则被认为是一个没有结构的空间,研究的物质一旦离开系统,也就超出了我们研究的范围。

### 2.2 选择物理模型

系统可从解剖学、生理学、生物化学或药理学的观点,区分为若干个部分,各部分之间存在着一定的物质交换或转化关系,它们可以用一个简明框图表示出来,也可以用流体的运动或电子学过程来模拟,这就是一个物理模型。

### 2.3 建立数学模型

用数学方法来分析物理模型,给出按不同方式引入示踪物后系统各部分的比放射性的数学表达式,预言放射性或比放射性随时间的变化规律。在这些表达式中包含着描述系统动态过程的各种动力学参数。

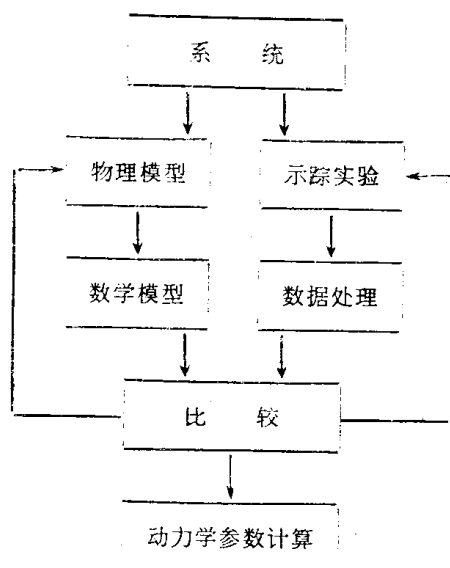


图1 示踪动力学处理问题的过程

## 2.4 示踪实验

确定示踪物及其参入系统的方式和取样方法。示踪物可以一次瞬时给人,亦可恒速连续注入;可以给一种示踪物,也可给两种甚至多种示踪物;可以间隔地从系统的一部分或几部分取样,亦可在同位素达到平衡后单次取样,也有从排泄物(如尿)中取样的,以便分析其中示踪物及其代谢物的放射性的变化,确定被示踪物的分泌速率或其他动力学参数<sup>[20-22]</sup>。这些具体问题都要视研究的目的和代谢过程的特点而定。

示踪物一般采用被示踪物的标记物,但有时要用被示踪物的前身物的标记物。要求示踪物在所研究的水平(原子、分子或集团)上严格模拟被示踪物,因此要防止因同位素间物理性质上的差异而引起的同位素效应。对生理水平的研究,示踪物的化学量应以不干扰正常生理状态为限。在选择示踪物的同时,必须考虑取样、分离(样品制备)和测量方法的难易。示踪物目前多以放射性同位素  $^3\text{H}$ 、 $^{14}\text{C}$  和  $^{125}\text{I}$  标记,因三者(特别前两者)都能用自动化液体闪烁谱仪测量,但原则上任何能达到示踪目的的标记都是可行的,如稳定性同位素  $^{13}\text{C}$  或  $^{15}\text{N}$  的标记<sup>[23]</sup>,因此示踪动力学是一种广泛适用的方法,它的使用价值不会因某类示踪物的兴衰而改变。

## 2.5 实验数据的处理

由实验资料算出不同时相的放射性(或比放射性),在半对数坐标纸上画出比放射性随时间的变化曲线。曲线可利用最小二乘法作多指数拟合,这些工作和以后的计算均可在电子计算机上完成。

## 2.6 数学模型和实验结果的比较

实验比放射性曲线是被研究系统的动力学特征的客观反映,如果数学模型预言的曲线与之相符,那么这个模型就是可以接受的,如果两者不符,就要修改物理模型,改变它的结构,重新作数学处理,给出新的比放射性曲线表达式,再与实验曲线进行比较,直至得到可以接受的模型。有时模型比较复杂,动力学参数较多,单示踪物实验不能提供系统动力



学特征的足够信息,这就要补充实验,给两种示踪物,或从多个部分取样,以获取更多条实验比放射性曲线,来判定模型是否能正确反映系统的动力学特征。在示踪动力学中有一类分析方法可以不考虑系统的结构,以后另作叙述。

## 2.7 计算系统的动力学参数

实验比放射性曲线可以分解为指数曲线,各指数成份的截距和斜率是一些具体的数据,工作方程把这些数据和理论曲线中的动力学参数联系起来,由此即可求出这些动力学参数。

## 2.8 分析动力学参数的生物学意义

获取可以接受的物理模型的过程,实际上是预言和验证代谢过程,也是对所研究的系统的生理生化过程深入认识的过程。所得到的动力学参数都具有特定的生物学意义,深入揭示这些参数的生物学意义是示踪动力学关键的一环。从物理数学模型的建立,到动力学参数生物学意义的分析,需要有多学科的工作者共同努力。

# 3 确定性模型和随机模型

示踪动力学中有两种基本的物理数学模型:确定性模型和随机模型。与此相对应的有两种基本的分析方法:代谢区分析 (compartment analysis)<sup>[24]</sup> 和非代谢区分析 (non-compartment analysis)<sup>[25,26]</sup>。后者是相对前者而言的,在概率论和统计学中它被称为随机分析 (stochastic analysis),在物理学中又被称为黑盒分析 (black box analysis)。

## 3.1 确定性模型和代谢区分析

确定性模型 (deterministic model) 把系统区分为若干个相互间可以进行物质交换或转化的亚区,因此系统内的结构是确定的,系统的前一个状态通过确定的结构决定着下一个状态。这里的亚区被称为代谢区 (compartment),此术语在药物动力学中被译为隔室、室、房和房室等,这是一个假想的空间,未必与解剖学部位完全一致,它很象“新陈代谢”中这个广义上的“代谢”的概念,所以在示踪动力学中译为代谢区。在代谢区内物质的分布是瞬时均匀的。由代谢区构成的系统称为代谢区系统,借助这种系统进行的数学分析称为代谢区分析。

系统内代谢区的划分决定于多种因素:(1)对这个系统已经积累的知识:例如所研究的物质的前身物和产物,有关各物质在体内的分布与平衡情况等。原则上每一种物质都可以作为一个代谢区,有时一类物质归为一个代谢区。同一物质在不同部位之间若存在着明显的浓度差异而又不能很快达到平衡,那么也应划为不同的代谢区;(2)研究的目的和要达到的精细程度:在研究人体内有机碘和无机碘之间的转换时,只需区分有机碘和无机碘代谢区,而无需区分  $T_3$  和  $T_4$  代谢区;若研究  $T_4$  的脱碘过程,  $T_3$  和  $T_4$  代谢区的区分就是势在必行的了;(3)实验技术允许区分到什么程度:如果两种物质的实验分离和测定还不能进行,那么这种区分也是没有意义的。由此可见,代谢区的划分并非一成不变,它随着研究的深入和实验技术的提高而被区分得越来越精细。