

〔英〕K. J. R. 爱德华兹 著

现代生物学中的进化论

科学出版社

现代生物学中的进化论

[英] K. J. R. 爱德华兹 著

喻 珈 译

喻诚鸿校

科学出版社

内 容 简 介

本书是英国生物学研究丛书之一。作者根据遗传学与分子生物学的新成就,简明扼要地阐述了在经典达尔文主义中尚未圆满解释的问题,如生命起源、物种形成以及生物进化的动力与机制等。此外还提出了在进化学说中有待进一步解决的问题。本书可供农、林、医等方面的科技人员参考,也可供有关专业的师生阅读。

K. J. R. Edwards
EVOLUTION IN MODERN BIOLOGY
Edward Arnold, 1979

现代生物学中的进化论

〔英〕K. J. R. 爱德华兹 著

喻珈译

喻诚鸿 校

责任编辑 林 娜

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

1987年12月第一版 开本: 787×1092 1/32

1987年12月第一次印刷 印张: 2 5/8

印数: 0001—3, 300 字数: 56,000

ISBN 7-03-000059-5/Q·12

统一书号: 13031·3911

定价: 0.66 元

总 序

在编写单一教科书时，由于缺乏足够的最新材料，致使其包括生物学整个领域是不再可能的。为此，生物研究所主持编辑了这套小丛书，以便教师和学生能够学习本学科有关重要进展。本丛书受到的热情欢迎，表明了这套书在生物学课题的很多论点上是具有权威性的。

本丛书的特点是注意了研究方法，并精选了书目，以便读者深入探讨和尽可能为实际工作提出建议。

本研究所主管教育负责人欢迎读者的批评意见。

生物研究所 伦敦

1976年

目 录

引 言	1
1 理论结构	2
1.1 达尔文的困境	2
1.2 有关进化的一些其它观点与拉马克主义	3
1.3 新达尔文主义	6
2 变异的起因	8
2.1 个体差异及其遗传基础	8
2.2 突变	10
2.3 生殖系统和遗传变异	13
3 自然选择的作用	18
3.1 达尔文氏适合度	18
3.2 工业黑化的史实	23
3.3 镰形细胞贫血症和疟疾	27
3.4 控制害虫和病原菌措施中出现的抗性的进化	31
4 变异的保持	32
4.1 群体和多态现象	32
4.2 所有差异都是可适应的吗?	35
4.3 长期生存与潜在变异	38
4.4 地区适应性和迁移	40
5 族和种的形成	45
5.1 族和种的概念	45
5.2 地理差异	50
5.3 群体之间繁育的障碍	51
6 有待解答的一些问题	57

6.1	进化变化有时是随机的吗？	57
6.2	有自然选择就足够了吗？	60
6.3	新机能是如何出现的？	63
6.4	生命的起源	65
7	进化可以控制吗？	67
7.1	动植物的育种	67
7.2	自然保护与进化	70
7.3	优生学和人类进化	71
参考文献		77

引 言

自从1951年发现了DNA的结构以来，分子生物学得到了快速发展。由于分子生物学的一些观点几乎对生物学的所有其它分支都产生了巨大的冲击，因而导致了一场生物学的革命。

在进化生物学方面，这个冲击最初是通过遗传学引起的。在遗传学中，分子生物学使人们能清楚地理解遗传物质的本质、遗传物质复制的机制、遗传信息编码的方式以及突变的过程。尤其重要的是认识到蛋白质中氨基酸的顺序是RNA中碱基顺序的直接翻译，而RNA碱基顺序又是DNA碱基顺序的直接转录。一般说来，蛋白质，特别是酶的氨基酸顺序以及它们的其他生物化学性质对于研究长进化期和短进化期的变化已成为一种新的特征组合。蛋白质的这些特征要比生物的形态特征和生理特征优越之处在于它们是遗传信息更为直接的表达。因而使人们获得了生物进化中在遗传变化方面的比较明确而不是含糊不清的知识。

根据分子生物学的这种极为迅速的发展所产生的这些新信息和新理论，对当前有关进化变化的实质以及产生这些变化的动力的理论作一简明扼要的评述似乎是合时宜的。作者希望这本书将提出一些具有方向性的见解，并将此现代进化论的理论作为探讨有关生物学各个不同方面问题的基础。

K. J. R. E.

1977年于剑桥

1 理 论 结 构

1.1 达 尔 文 的 困 境

自从1858年查理斯·达尔文 (Charles Darwin) 和A. R. 华莱士 (Wallace) 在林奈学会上宣读了有关生物进化论的论文以来, 至今已有一百多年了。一年后 (1859年), 达尔文出版了《物种起源》一书。这两个年份, 尤其是1859年, 常常与生物进化论的诞生联系在一起。但是, 进化论的观点大约还要早一百年就在一些场合中被提出来了。达尔文所做的只是对进化这一事实提出了难以反驳的证据, 并且提出了进化所赖以发生的机制, 这个机制就是自然选择。在以后的几十年中, 围绕着这一假设进行了许多争论, 但大多数生物学家很快地承认了进化这一事实 (虽然这一事实为公众所接受还是相当迟缓的)。

很多有关自然选择的争论已变得与遗传规律的问题纠缠在一起了。不言而喻, 按照自然选择的理论, 只有对选择能起作用的差异具有遗传性时, 进化上的变化才会发生。因而, 如果某一种鸟类, 其中的一些长翅的个体比短翅的更易于生存的话, 只要长短翅之间的差异具有遗传基础, 那么经过若干代以后, 这种鸟的翅膀就会逐渐增长。达尔文对遗传的见解也是当时普遍为人们所接受的观点: 遗传是一种融合。这种解释是基于一种大体的观察, 即一般说来, 后代的外貌趋向于双亲之间。于是, 人们把融合遗传比做是两种不同颜色的液体混合在一起的——“染缸”理论 (the “paint pot” theory)。在融合遗传之中, 个体差异最终将会消失, 而一个种

中的所有成员都将变为中间型；这对任何一种进化理论来说都是一个严重的问题。那么，自然选择又能如何起作用呢？为了绕过这个障碍，达尔文不得不假定产生新的遗传差异的速度是十分快的，并且他还接受了对特殊环境的适应性是可以遗传的这一观点，当然这就意味着他接受了获得性遗传的观点。这个观点与其说与达尔文有关，倒不如说与拉马克（Lamarck）有关。事实上，本世纪的前五十年，关于获得性遗传有助于进化方面的争论，多表现在拉马克与新达尔文的观点之间，而较少出现在拉马克与（旧）达尔文的观点之间。新达尔文理论是（旧）达尔文主义的一种修正形式，它兼收并蓄了孟德尔遗传学中的种种发现。

孟德尔主义指出了一条摆脱由于承认融合遗传而出现困境的路子。孟德尔的解释（虽然在《物种起源》一书出版后六年就首次提了出来，但直到1900年才引起注意）主要特点就在于：虽然后代的外貌可能趋向于他们的双亲之间，但基本遗传因子是颗粒的，不能融合的，而且可以在后代中再现。我们在讨论遗传学与达尔文理论结合之前，应当先考虑其它那些试图解释生物界中多样性的观点。

1.2 有关进化的一些其它观点

与拉马克主义

有一种观点认为，极其多种多样的物种完全不是由进化过程产生的。象“特创论”这一学说在科学上是难以论证的，因为它无法对物种作出预测，也不能用实验的方法来加以验证。因此，这种学说既没有证据从正面加以支持，但也难以反驳。甚至由多样的生物界所构成的大自然的秩序，虽然可以根据进化论的假说构想系统发育的途径来加以说明，但

在此却被解释为是上帝的一项“伟大设计”。人们所以相信进化论胜过特创论是在于进化论所作出的解释的合理性，而不是对特创论有确切的反证。

当前已广为生物学家所接受的进化理论，是结合了孟德尔遗传学的达尔文主义的现代见解。但是许多年来，拉马克的理论曾是它强劲的竞争者。我们已经看到了达尔文是怎样把拉马克的一个观点——获得性遗传——与他自己的理论相结合的。甚至到分子生物学时代的今天，仍然还持有这样的观点，即修饰作用可以在个体对新环境因素的反应中出现，以提高个体的适应性，而这些修饰作用后来又可能传递到后代中去。毫无疑问，为了适应环境的变化，生物体在特征上确实发生了变化（例如植物在激烈的竞争条件中或荫蔽的条件下变得越来越高）。有争议的问题是这些环境的诱变是否总是具有遗传性。

人们曾经做过许多实验，这些实验一直声称是作为支持这个学说的基础。最著名的一个实验与叫做 *Alytes obstetricians* 的蟾蜍（即产婆蟾蜍）有关。不寻常的是这种蟾蜍在陆地上而不是在水中进行交配。和亲缘关系密切的种相比，不同之处在于其雄性个体的前掌上没有交配季节所特有的深色婚垫。而婚垫对于在水中进行交配的种是适应的，因为它有助于雄性蟾蜍抓住雌性蟾蜍。本世纪初有一位名叫保罗·坎默尔（Paul Kammerer）的奥地利生物学家，他对实验室品系的蟾蜍进行了实验。在实验中，他迫使蟾蜍在水中进行交配。他论证道：如果获得性遗传是一个站得住脚的理论的话，这个实验最终将会产生出具有交配季节特有婚垫的雄性蟾蜍。的确，他报道了在经过若干代之后，这个品系的雄性蟾蜍在繁殖季节确实出现了婚垫。他的主张为大多数孟德尔派的遗传学家所怀疑，特别是威廉·贝特森（William Bateson）。这种

怀疑看上去是有道理的，因为在1926年发现坎默尔水中交配实验的最后一个存留的雄性蟾蜍的标本是伪造的。产生的黑斑点是由于注射了防水墨汁。现在似乎令人十分怀疑的是关于坎默尔本人是否有可能参与了这场不寻常的骗局。在最近出版的一本叫做《蟾蜍事件》(The Case of the Midwife Toad, 1971) 的书 中，凯斯特勒 (Koestler) 企图为坎默尔恢复名誉，并且打算对获得性遗传学说重新进行讨论。但是，即使人们承认有关蟾蜍的实验确实产生了具有真正婚垫的雄性蟾蜍，也不能为获得性遗传提供令人信服的证据。因为根据“传统”的遗传学似乎也能做出合理的解释。现在人们已经知道，具有交配婚垫的雄性蟾蜍可在野生种中找到，如果自然选择对这一特征有利的话，那么必要的遗传变异显然在该物种中存在，使得发生率高的婚垫得以进化，正如在迫使蟾蜍进行水中交配时所预期可能发生的情况一样。因此存在着这样的可能性，即坎默尔实验中的蟾蜍原始品系在遗传上是异质的，而他的实验结果是由于自然选择所致。即使开始实验时所用的那一群蟾蜍没有显示出可见的交配婚垫，这样的选择效应也可能发生。现在人们已经知道，必然的遗传变异可以存在，但并不一定要表现出来，因为它不出现在适当的基因组合中。选择作用如何产生这样的组合将在以后(6.2节)讨论。

坎默尔的实验结果，如果是真实的，就可以象其它这类实验一样，用孟德尔的遗传学和达尔文的自然选择相结合来做出似乎更为合理的解释。这种结合已多次提到，本书的大部分内容都与阐明进化论的这种现代学说有关。这个学说就叫做新达尔文主义，或者是进化论的综合学说。

1.3 新达尔文主义

为了给后面几章提供一个理论体系，列举出新达尔文主义的主要特点对读者可能是很有帮助的。所列出的七点虽不能确切地与各章相对应，但它们却能指出发展的顺序。

(1) 遗传变异的根本起因是突变。分子生物学的最新发展使我们更好地理解这类突变活动的本质以及确定突变发生率的因素。

(2) 如果遗传变异已由突变产生，那么真正出现在个体中的基因组合将由生殖系统来确定。属于这一讨论范畴的有：有性生殖与无性生殖间的差异、近交与远交间的差异以及同一染色体上基因间的连锁作用。

(3) 如果个体间出现遗传差异，那它们就很可能显示出表型差异。但这些差异究竟如何与它们的遗传基础相联系，还将取决于这样一类现象，即等位基因间的显性和不同基因间在表达中所起的相互影响。

(4) 某些表型可能比其它一些表型更适合某一特定的环境。这可能是由于生存机会或是繁殖潜力的差异而产生的。但是这两种原因都会引起对于下一代个体数目的差异分配，也就是说，在达尔文氏适合度方面将存在着差异。

(5) 如果自然选择确实起作用的话，在物种的遗传组成上也将会发生变化。适应性最强的基因型会取代适应性较弱的。很少会有新出现的突变型反而比现存类型更为适应；而另一种情况是，环境可能发生变化，使得一个现存的但为数不多的、原先是不利的突变型变得更为适应。

(6) 虽然人们预期，一般的最具适应性的类型显然占优势地位，但是物种内却仍然存在着许多遗传变异。从时间

上来说，这可能是由于自然选择在环境变化后当即或在一段时间内起作用的缘故。但也可能存在正向选择，以保持遗传上的差异。一个明显的例子就是：虽然存在有雄性和雌性，但还有许多更微妙的类型。

（7）最后，一个物种内选择的不均一性可足以导致族和种形成的规模。

这个方案的基础是对遗传学的一种理解，它由于近来分子生物学的发现而得到充实。本书的目的就是以评论的眼光去探讨新达尔文主义对多种进化的事实所能作的令人满意的解释究竟达到何等程度。

2 变异的起因

2.1 个体差异及其遗传基础

孟德尔遗传学唯一的最重要的发现就是遗传因子（即基因）的颗粒本质。这项发现是根据检测出某些由物种特征所表现出的有规则的遗传模式所作的一种推论。孟德尔根据纯系高豌豆品种和矮豌豆品种之间杂交后所产生的第二代（ F_2 ）出现了高矮植株之间的比例为3 : 1的事实，而推断出高度上的差异是起因于一种单一的、具有两种交变型因子（后命名为基因）。此外，这两种型都保持它们的完整性，即使两者都存在于一个单一个体中而仅以一种形态表现出来。在杂交的第一代（即子一代 F_1 ）中，所有的植株都是高的，对矮的而言，高的具有显性。在子二代（ F_2 ）中，再次出现了占四分之一的矮植株，这说明了决定矮的那种基因形态（现在叫做等位基因）在 F_1 代中只不过是未表现出来而已。对于具有显性的植株与具有隐性的植株之间的有规律的比率为3 : 1的解释，已得到了进一步的育种实验的充分证实，并且被称为孟德尔的分离规律，这是孟德尔遗传学的一个基础。豌豆高度的遗传可以通过第9页下面的图解（图2-1）来表示。这个图解对于其它动植物的许多别的特征也是一样适用的。字母 T 和 t 指的是控制高度基因的两种交变型（等位基因）；在合子（二倍期）中有两个等位基因，但是仅有一个存在于配子（单倍体阶段）中。

本书的目的并不是为了重复阐述遗传规律，它所要强调的是，虽然还几乎没有什么有关基因的直接资料，但是运用

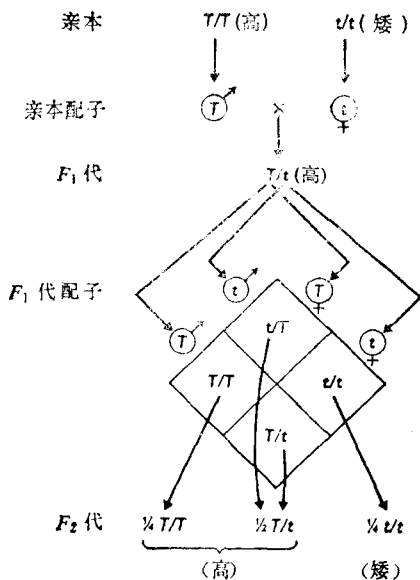


图2-1 豌豆实验中高度遗传形式的图解。 T 和 t 是决定高度基因的两个等位基因。 δ 表示雄性配子， ϕ 表示雌性配子。

孟德尔规律，通过分析某些特征差异的遗传是可以间接地研究基因的。为人们所识别的那些特殊的表型差异可能只是某一个遗传差异所表现的几种形式之一。研究自然选择所面临的问题之一，就是要找出在这些影响（如果有的话）之中，究竟哪一种或哪几种具有适应的意义。甚至在有证据表明自然选择对某一特殊的表型起作用的情况下，这也不可能就是全部情节，因为可能还有其它选择对该遗传差异进一步表现的各个方面起作用。简要论述一个例证就可以说明这一点。

此例与一个众所周知的由工业黑化而引起的现象有关。这个现象在桦尺蛾 (*Biston betularia*) 中一直被广泛地研究。福特 (1971年) 曾对这一物种的广泛研究进行过评述。在这

一物种中，近一百多年来，黑色型已在工业区中占优势。直接的实验表明，工业区中的捕食鸟类者较少捕食黑色型蛾。据推测这是因为它们停落在为煤烟熏黑了而又不长地衣的树干上休息时，黑色型没有浅色型那么显眼的缘故。相反，在乡村中，浅色型则不甚显眼，因而较少遭受捕食。这可能使人们推测出：在工业区所有这种蛾定是黑色的，在空旷的乡野则全是浅色的，而两种色型混杂的可能出现在大城市的边缘。但是这种情况似乎并未发生，即使在污染最严重的地区，也总是有一定比例的浅色型蛾存在。福特根据基因的可能作用而不是用成虫颜色的显眼性讨论了某种遗传变异的保持；而且确实有实验证据支持这一观点，即对幼虫的存活性也有影响。这种基因可以识别出来的表现是在成虫的颜色方面，黑色型与浅色型相比占有优势。也就是说，杂合体是黑色的，在表型上难以与黑色的纯合体区别。实验室的实验已经表明，杂合体幼虫存活的可能性要比纯合体的大。由于杂合体具有比纯合体更大的存活机会，这一情况使一个遗传上变异了的群体得以保持，这将在第四章中加以说明。目前我们可以把黑化的例子看作是对个体基因可能存在多种影响的说明。

2.2 突 变

分子生物学的研究使我们对突变的基础有了更为深入的了解。遗传信息是按照在DNA（脱氧核糖核酸）的双螺旋上的碱基顺序而编码的，这已成为众所周知的事实。对于通过RNA而转译到蛋白质中的那部分信息，其遗传密码是这样的：蛋白质中的每个氨基酸都是由DNA中的碱基对的三联体所确定的，因此，基因中三联体的顺序就确定了蛋白质

中氨基酸的顺序。蛋白质的所有其它性质，例如酶活性、对温度的敏感性等，都是源于这个原始顺序。DNA内的其它基因还包括未被译成蛋白质的顺序，但是这些顺序与转译机制中RNA分子的产生有关（核糖体RNA与转移RNA），与被转译信息的“标点”或与其表达调控的其它方面有关。关于由这种未被转译的信息所引起的特种编码，人们还知道得很少，但这种碱基的顺序与产生蛋白质的那些基因同样重要。

有两种途径可以扰乱DNA的基本顺序。其一，由于化学变化的结果，一种碱基可能转化成为DNA中的其它三种碱基之一。（这四种碱基是：腺嘌呤和与它配对的胸腺嘧啶以及胞嘧啶和与它配对的鸟嘌呤。）其二，可能有一些物理变化影响到不止一对碱基的顺序，例如增加或缺失若干碱基。因为信息是以三联体的顺序来读出的，那么即使是微小的增减都能使信息的解读越出常轨而产生严重的影响。因此，在DNA顺序中物理变化对蛋白质的影响很可能要比在一特定的碱基对中那些导致氨基酸互换的化学变化所产生的影响要大。但是在蛋白质中处于某种关键位置的氨基酸的变化却可对其功能产生极大的影响，由此而产生出可以觉察得到的表型变化。例如，在西部非洲许多群体中患有发生率达10%的镰形细胞贫血症，就是血红蛋白分子 β 链中的谷氨酰胺被缬氨酸所取代而引起的。

虽然突变可以归咎于DNA中分子的活动，但是只有通过它们对表型的影响才可以被识别及计算出来。那么，突变率是如何测量的呢？显然，突变率涉及到某种类型的时间尺度，而测量突变的天然单位就是世代。世代又是通过生殖系统来定义的：在靠细胞分裂进行繁殖的细菌中，细胞加倍所需的时间就是它的合理单位；在比较高级的、进行有性生殖