



进化生物学

主编 彭奕欣 黄诗笈

武汉大学出版社



JIN HUA
SHENG WU XUE

ZHU BIAN PENG YI XIN HUANG SHI JIAN

图书馆

进化生物学

主 编	编 委	彭奕欣	黄诗笺
		田 洺	陈建华
		黄诗笺	彭奕欣
		马德如	梁前进

武汉大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

进化生物学/彭奕欣,黄诗笺主编. —武汉:武汉大学出版社,1997. 12
ISBN 7-307-02266-4

- I 进…
- II ①彭… ②黄…
- III 进化学说:生物学
- IV Q11

武汉大学出版社出版

(430072 武昌 珞珈山)

湖北省黄冈日报社印刷厂印刷

(436100 湖北省黄州市八一路7号)

新华书店湖北发行所发行

1997年12月第1版 1997年12月第1次印刷

开本:787×1092 1/16 印张:24.75

字数:615千字 印数:1—2 000

ISBN 7-307-02266-4/Q·54 定价:25.80元

本书如有印装质量问题,请寄承印厂调换

一五五五五五五

编译者的话

进化论是人类认识生物自然界的一大思想成果，最先由拉马克全面提出，19世纪中叶C. 达尔文在其名著《物种起源》中为它奠定了科学的基础。随着自然科学的进步，20世纪30年代出现了现代综合进化论，继承和发展了达尔文主义。近40年来，在飞速发展的生命科学的渗透、影响下，进化论的研究逐步由推论走向验证，由定性走向定量，学科的名称也从“生物进化论”变成“进化生物学”。

“进化生物学”大概有两层意思：一是指力求从生物学的各个方面去阐明生物进化的现象和机理；二是相对于“功能生物学”(functional biology)而言的“进化生物学”(evolutionary biology)。功能生物学研究从分子、细胞、组织、器官到整个生物有机体的结构与功能(包括形态学、生理学、遗传学、生物化学等实验性学科)；进化生物学则是吸收各生物学分支学科的成就，特别是将进化论与生态学、分类学、行为学等结合起来，研究有关的生命现象。近年国际上进化论教材的编写，主要也向着这两方面努力。

西方第一本名为“Evolutionary Biology”的大学教材，是美国石溪纽约州立大学生态进化系教授 Douglas J. Futuyma 于1979年编写出版的；1986年他又进行了全面的补充和修订，出了第二版。该书不但吸收了遗传学、分类学、生物地理学、古生物学、分子生物学、体质人类学和生物统计学等学科的研究成果，充分讨论了种内进化、自然选择、物种起源、种上进化以及新性状的出现、分子进化、人类起源及文化进化等传统的进化论内容，而且还注意与生态学、系统学和行为学结合，以探讨诸如适应、绝灭、物种相互关系的进化、行为性状的变异等等生命现象的原理和规律，同时还涉及到许多特殊问题和概念，如遗传同化与表型渠限化 (canalization)、进化上的稳定战略 (ESS)、基因族的进化、横向的基因转移等等。在讨论上述各种问题时，广泛应用了数学模型，力求从定量上加以分析，而所用的数学知识一般不超过高等代数的水平。此外，该书还扼要地介绍了当前进化论上的几个重大问题的争论情况，如“中性论者与选择论者的争论”、“系统学中的学派之争”、“间断平衡论的赞成和反对意见”等等。该书内容丰富，材料较新(引用了1100余篇文献，其中近一半是80年代发表的)，述评得体，图文并茂，是当前较好的一部进化生物学教科书。

为了提高我国进化论课程的教学质量，加快与国际先进科学水平接轨，我们编译了《进化生物学》这部书。编译基本按 Futuyma 的“Evolutionary Biology”(第二版)的框架和陈述，保留了原书绝大部分的事例和插图，但删去了某些节段和评论，并参考了其他文献，改写了部分节段，特别在化石记录、生命起源、分子进化、发育调控等方面补充了不少的内容，最新的资料为1992年出版。

限于篇幅，大量原始文献未能在本书列出。有兴趣进一步研究的读者，请按正文括号内注明的作者及年代查找原文。

全书共分17章。第一章由田洛编译；第二、五、六、七章由陈建华编译；第三、四、九章由黄诗笈编译；第八、十三、十七章由彭奕欣编译；第十、十一、十四、十五章由马

德如编译；第十二、十六章由梁前进编译。全书由彭奕欣、黄诗笺审改统稿。

本书的编译，得到武汉大学外国教材中心的大力支持，原书作者 Douglas J. Futuyma 教授同意我们编译，原出版者 Sinauer Associates, Inc. 无偿惠赠编译版权，武汉大学出版社全权出版本书，武汉大学生命科学学院王莉娟、陈宝联同志绘制全部插图，使本书得以问世。在此，我们致以深切的谢意。

由于本书涉及的范围较广，有的内容难度较大，以及编译者的水平有限，疏漏之处在所难免，敬请读者批评指正。

编译者

1995年10月

目 录

第一章 进化思想的源流和影响	1
第一节 进化思想的起源	1
第二节 《物种起源》	4
第三节 正确与错误的进化概念	5
第四节 达尔文以后的进化论	6
第五节 现代的综合	7
第六节 综合后的进化论	9
第七节 如何学习进化论	9
第八节 作为事实和理论的进化论	10
本章提要	11
思考讨论题	11
主要参考书	12
第二章 进化性变化的生态背景	13
第一节 几个生态学概念	13
第二节 群体增长	15
第三节 密度对群体增长的影响	17
第四节 生物环境	19
第五节 物种间的关系	22
第六节 群落与环境模式	25
本章提要	28
思考讨论题	29
主要参考书	29
第三章 遗传	30
第一节 两个遗传学原理	30
第二节 遗传的分子基础	31
第三节 基因型与表现型	37
第四节 基因表达的调控	39
第五节 发育	41
第六节 遗传性变异的来源 (一): 染色体畸变	42
第七节 遗传性变异的来源 (二): 基因突变	46
第八节 遗传性变异的来源 (三): 重组	53
第九节 变异的外部来源	56

本章提要	56
思考讨论题	56
主要参考书	57
第四章 变异	58
第一节 哈迪-温伯格定律	58
第二节 数量性状的变异	62
第三节 自然群体中的变异	64
第四节 蛋白质中的变异	67
第五节 遗传变异的结构	69
第六节 群体间的遗传变异	71
第七节 地理变异	72
第八节 物种	77
第九节 种内变异和较高级的分类阶元	79
本章提要	80
思考讨论题	80
主要参考书	80
第五章 群体结构与遗传漂变	82
第一节 近交理论	82
第二节 近交群体的遗传结构	88
第三节 近交、群体大小和遗传漂变	90
第四节 有限群体中的突变	94
第五节 建立者效应与基因流	96
第六节 自然群体的有效大小和群体间的基因流	100
第七节 自然群体中的遗传漂变与进化	102
第八节 根据表型进行的非随机交配	104
本章提要	105
思考讨论题	106
主要参考书	106
第六章 自然选择对基因频率的影响	107
第一节 自然选择的含义、测度、水平和模式	107
第二节 恒定适合度与定向选择	112
第三节 对遗传变异的解释	116
第四节 选择与群体的平衡	125
第五节 群体适合度与遗传负荷	128
第六节 中性学说与选择学说	130
本章提要	135
思考讨论题	135
主要参考书	135

第七章 对多基因性状的选择	136
第一节 涉及两个基因座位的选择.....	136
第二节 多重平衡.....	139
第三节 多基因的遗传.....	145
第四节 遗传力与对选择的响应.....	149
第五节 遗传相关与对人工选择的响应.....	153
第六节 遗传稳态和发育稳态.....	157
本章提要.....	162
思考讨论题.....	162
主要参考书.....	163
第八章 物种形成	164
第一节 物种的概念.....	164
第二节 物种差异的遗传学.....	164
第三节 物种形成的模式.....	167
第四节 物种形成的遗传理论.....	173
第五节 物种形成的时间要求.....	180
第六节 物种和物种形成的意义.....	182
本章提要.....	182
思考讨论题.....	183
主要参考书.....	183
第九章 适应	184
第一节 关于适应的认识.....	184
第二节 “适应论者纲领”	185
第三节 选择水平.....	187
第四节 模拟适应的理论探讨.....	194
第五节 生活史特征的进化.....	196
第六节 性选择.....	200
第七节 重组和性别的进化.....	202
本章提要.....	204
思考讨论题.....	204
主要参考书.....	205
第十章 确定进化史的方法	206
第一节 定义.....	206
第二节 分类.....	207
第三节 系统学中的对立学派.....	208
第四节 推导谱系的困难.....	211
第五节 由形态学证据推导谱系.....	214
第六节 从大分子推导谱系.....	219

第七节 生物大分类群谱系研究的新进展	225
本章提要	227
思考讨论题	227
主要参考书	228
第十一章 化石记录	229
第一节 确定过去的年代	229
第二节 地球的历史	229
第三节 生命的起源	232
第四节 前寒武纪生物	234
第五节 古生代	236
第六节 中生代	242
第七节 新生代	247
本章提要	250
思考讨论题	250
主要参考书	250
第十二章 生物多样性的历史	252
第一节 多样性的变化	252
第二节 多样性的调节机理	257
第三节 起源和绝灭的模式	259
第四节 生物进化的趋势	268
本章提要	271
思考讨论题	271
主要参考书	271
第十三章 生物地理学	273
第一节 种系分析的重要性	273
第二节 地理分布区	274
第三节 地理分布的原因	276
第四节 历史的生物地理学	278
第五节 地区生物区系的历史与组成	281
第六节 生物群落的平衡问题	281
第七节 物种多样性的区域变化	282
第八节 占优势类群的起源	283
本章提要	284
思考讨论题	285
主要参考书	285
第十四章 大进化的遗传基础	286
第一节 进化的速率	286
第二节 间断平衡论	289

第三节	表型进化的规律·····	292
第四节	异速生长和异时进化·····	294
第五节	高级分类群的起源·····	299
第六节	从适应角度看进化上的新事物·····	302
第七节	遗传、发育和进化·····	304
第八节	果蝇中的异位同形突变·····	308
第九节	发育程序的保守性和变化·····	311
第十节	进化的约束因子和表型的不连续性·····	312
第十一节	发育上的整合现象和大进化·····	314
第十二节	新达尔文主义和它的批评者·····	315
	本章提要·····	316
	思考讨论题·····	316
	主要参考书·····	316
第十五章	分子进化 ·····	318
第一节	分子进化的研究范围和方法技术·····	318
第二节	基因的进化·····	319
第三节	可动遗传因子及转座因子效应·····	326
第四节	基因组大小的进化·····	329
第五节	基因族的进化·····	333
第六节	适应性进化的分子观·····	339
第七节	基因的横向转移·····	344
第八节	进化论与生物工程·····	345
	本章提要·····	345
	思考讨论题·····	346
	主要参考书·····	346
第十六章	物种在相互作用中的进化 ·····	347
第一节	协同进化·····	347
第二节	协同进化的遗传研究·····	360
第三节	进化与群落结构·····	363
	本章提要·····	364
	思考讨论题·····	364
	主要参考书·····	364
第十七章	人类进化与社会问题 ·····	365
第一节	人种的谱系位置·····	365
第二节	人猿超科的化石记录·····	369
第三节	文化进化·····	372
第四节	体质进化与智力进化·····	373
第五节	种群内的遗传变异·····	374
第六节	行为性状的变异·····	379

第七节 智力的变异.....	380
第八节 进化与社会.....	382
本章提要.....	383
思考讨论题.....	383
主要参考书.....	384
附录	385

第一章 进化思想的源流和影响

“旧观念的消失是缓慢的，因为它们不仅仅是抽象的逻辑形式和范畴。旧观念是一些习惯和倾向性，是深深地植根于厌恶和偏爱的看法。而且，虽然历史表明，下述的信念——即人类提出的所有问题都能用问题本身所具有的不同方式来回答——是一种妄想，但依然有人坚持这种信念。可是实际上，智力的进步通常是通过完全抛弃某些问题及对它的种种假设而产生的，这种抛弃由于它们的生命力减退和人们兴趣的急剧改变而引起。我们不解决这些问题，而是越过它们。旧的问题通过化解、升华而消失，而符合于改变了的企图和喜爱看法的新问题，则取代了它们。在当代思潮中，旧问题的最大“溶剂”，各种新方法、新概念、新问题的最大“结晶”，无疑是由一场科学革命引起的，这场科学革命在《物种起源》一书中达到了顶峰。”

以上是美国教育家和哲学家杜威 (John Dewey, 1859~1952) 在其 1910 年发表的《达尔文对哲学的影响》一文中所得出的结论。达尔文的著作出版一百年以后，哲学家们还能证实“由达尔文的著作所催化释放出来的观念，影响了整个生命科学、人类的看法或惯常势力” (Collins 1959)。

生物进化论是两种革命思潮的成熟表现；这两种思潮都是与长期流行的世界观对立的。首先，变化的宇宙观被长期深信不疑的静止的世界观，即造物主的创造是完美无缺的观点所取代。达尔文却将变化的宇宙观扩展到生物界，扩展到人类物种，并得出自然界的次序是变化的，而非静止的结论。其次，人们长期从“目的”的角度，即上帝的意愿或亚里士多德的“最终因”（即事件发生的目的）来探索现象的原因，而非作用的原因（即引起事件发生的机制）。达尔文证明，物质本身的原因不仅能充分说明物理现象（如笛卡儿和牛顿所已证明的那样），而且还能解释作为造物主设计和“目的”证据的生物学现象。达尔文通过将非定向的、无目的的变异，与盲目的、不引人注意的自然选择过程结合起来，从而使对生命过程的神学解释显得多余。连同马克思的关于历史和社会的唯物理论，以及弗洛伊德 (Sigmund Freud, 1856~1939) 的将人类行为归因于人们难以控制的因素，达尔文的进化学说也成了许多科学的机理和唯物论的重要基础，简言之，已成了后来许多西方思想的重要基础。

第一节 进化思想的起源

在每个科学领域，流行的观点，甚至所提出的问题，都是历史发展的产物。因此，要理解现代进化生物学所涉及的诸多方面，就必须了解这个学科的历史。

虽然动态世界的观点对古希腊人来说并不陌生，但是恩培多克勒（Empedocles，约公元前492~432）和阿那克西曼德（Anaximander，约公元前615~546）关于生物起源的非静态的、主要是神话式的解释，却被柏拉图（Plato，公元前427~347）的哲学所取代，而柏拉图的哲学又被结合到基督教神学之中，从而对以后的西方思想产生了持久而重大的影响。柏拉图哲学中首要的是“理念”（idea）的概念。“理念”是一种先验的理想形式，尘世间有不完全地模仿它的代表。“理念”是永恒不变的本质；因此，尽管有不同的三角形，但是任何三角形三角之和都是 180° 。三角形的这一“本质”特征，就使它与矩形区别开来。按照柏拉图的观点，我们在物质世界所看到的三角形或马，不过是存在于理念世界中真实而完全的三角形和马的不完全的复制品。在这种本质论的哲学中，变异毫无意义，只存在本质问题。

基督教神学几乎完全采用了《圣经》的字面解释，包括特创论（万物实际上都是按现存的形式被直接创造的）在内。但基督教神学还融汇了柏拉图本质论中的充实性（plenitude）概念（Lovejoy，1936）。万物的永恒不变的本质存在于上帝心中，但是上帝不使其构想的万物有物质的存在，因为它们是不完美的。由于上帝是完美的，所以他必定以他的理念赋予已存在的各种事物。因为任何时候否定任何事物的存在都会导致他创造的不完美，所以万物一定在最初就被创造，而且上帝认为适于创造的东西都不可能绝灭。再者，由于有序显然优于无序，所以上帝的创造必然符合于一定的模式，即“自然阶梯”（Scala Naturae）或“存在的巨大链条”（Great Chain of Being）。这一“生命的阶梯”，由无生物通过植物、“低等动物”、人到天使和其他神灵，可以看出是分级的，而且必然是完美无缺环的；这一生命阶梯必定是持久不变的，每一生物都有其符合上帝计划的固定位置。由于这一自然顺序由完美无瑕的上帝所创造，故只要是自然的就是好的，并且这个世界在可能有的世界中是最好的。这一自然阶层系统在人类社会就扩展为高等的和低等的阶级。因此，鼓吹变革社会秩序肯定是不道德的，认为生物是进化而来的就更不可思议了。

按照上述观点，自然科学的作用是编列“存在的巨大链条”上各个环节的“目录”，并发现它们的顺序，以显示和赞美上帝的智慧。诚如英国学者约翰·雷（John Ray，1627~1705）在《表现在创世工作中的上帝智慧》（1691）一书中所说的那样，“自然神学”把生物的适应视为造物主仁慈的证据。林奈（C. Linnaeus，1707~1778）影响极大的分类学著作（《自然系统》1735和《植物种志》1753）同样是说明“上帝更大的荣耀”。

随着经验科学的发展，上述传统的观点逐渐趋于消失。以前被奉为神圣的一些概念如“地心说”等遇到了挑战。牛顿、笛卡儿等发展了严格机械论的关于物理现象的理论。到18世纪末，康德（I. Kant，1724~1804）和拉普拉斯（P. S. de Laplace，1749~1827）将世界变化的概念应用到天文学中，他们提出了天体演化的观点；世界变化的观念应用到地质学，揭示出了地壳变化和物种绝灭的证据。这种思想也运用到人类事务，如启蒙运动引入了进步和人类完美性的观念。

地质学家认识到沉积岩是在不同时期形成的，并且认识到地球的年龄很长；伟大的法国博物学家布丰（G. L. L. Comte de Buffon，1707~1788）于1779年提出，地球的年龄可能有168 000年。当时人们普遍认为，能表示不同地层特点的化石，反映出像洪水那样的连续灾变；另有些人认为，还发生过多次连续的创造。然而，到1788年，英国地质学家赫顿（J. Hutton，1726~1797）发展了均变论（uniformitarianism）原理，认为发生在过去和现

在的（地质）过程是相同的。这就意味着地球的历史非常悠久，并且像赫顿所说的“既没有开始的痕迹，也没有结束的征象”。伟大的地质学家赖尔（C. Lyell, 1797~1875）竭力倡导均变论，虽然他本人信奉静态的地球观，并且不承认生物的进化，但他的《地质学原理》（1830~1833）一书，却大大地影响了达尔文采纳均变论的地质观点和生物变化的观点（Mayr, 1982）。

到了18世纪后期，认为不仅连续创造的可能性，而且新物种通过更自然的方式连续起源的可能性的观点，都已流传开来。莫泊丢（P. L. M. de Maupertuis, 1698~1759）、狄德罗（D. Diderot, 1713~1784）和哥德（J. W. von Goethe, 1749~1832）等人已经设想，新的生命形式可能产生于从非生命物质的自然发生，或是产生于已有物种中固有潜能的“展现”（unfolding）（这是“进化”（evolution）一词的字面含义）。在这一含义中，“进化”并非指物种的饰变，而是指显现原先物种已经存在的本质。只有布丰在1766年提出，不同的物种可能由共同的祖先通过变异而形成，但他立刻又提出证据反对这种观点。

最早坚定地倡导进化论的是法国学者拉马克（Jean-Baptiste de Lamarck, 1744~1829），他在《动物学哲学》（1809）一书中首次广泛地论述了他的学说。拉马克并没有提出不同的生物来自共同的祖先，而是认为通过自然发生由非生命物质连续地产生出低等生命，并且由于“万物创造者所赋予的力量”发挥作用，生物必定向着更复杂和更完善的方向进步，即生物由于内在的倾向性而趋于复杂。拉马克认为，环境的作用决定了生物进步的具体途径，变化了的环境改变了生物的需求，进而生物的行为也发生了相应的改变，结果某些器官的使用超过其他器官。换句话说，用与不用导致形态上的改变，而这种改变可以传至后代。显然，这种理论更适于说明动物而非植物。

拉马克不幸被很多人不公正地记录为错误的人。但他的理论所依据的获得性遗传观点却不是他最先提出来的，这种观点曾广为人们所信奉，甚至达尔文也将它写进《物种起源》中。拉马克理应受到尊敬，因为他是第一个无畏地倡导进化论并试图提出一种机制来说明它的科学家。他的理论遭到普遍的反，并非由于他接受了获得性遗传，而是因为当时著名的博物学家尚未发现进化的证据。特别是比较解剖学的奠基人、19世纪声望最高的生物学家和古生物学家居维叶（C. Cuvier, 1769~1832）给了拉马克学说以沉重的打击。居维叶指出，化石记录中并未发现祖裔和后裔有逐渐过渡的中间环节，而且生物的构造是如此的和谐，适应是如此的完善，任何变化都将毁坏生物组成的完善性。赖尔在他的《地质学原理》中，也提出根据反对进化论，特别是拉马克的进化论。

由于拉马克的倡导，进化论在19世纪中叶才成了公众谈论的话题。例如，钱伯斯（R. Chambers）匿名发表的《自然创造史的痕迹》（1844）一书就被人们广泛阅读。这是一本带想象性的小册子，它发挥了拉马克的观点。但是进化的证据尚未充分掌握，而且自拉马克受到攻击后还没有人能提出更令人满意的进化机制。奇怪的是，当时“生存斗争”被用来解释绝灭，但除了威尔斯（W. Wells）（1818）和马修（P. Matthew）（1831）以外，无人认识“生存斗争”还能说明物种的饰变。不过他们在文章中所描述自然选择概念，只是作为谈论其他题目时的一种陪衬，所以很少有人注意它。

查尔斯·罗伯特·达尔文（Charles Robert Darwin, 1809~1882）的事业，是作为一名博物学家随贝格尔舰航行（1831年12月27日至1836年10月2日）开始的。显然，作为一名英国国教的正统成员，在航行期间他似乎并未接受进化观念。直到1837年3月，当鸟

类学家古尔德 (John Gould) 指出, 达尔文从加拉帕戈斯群岛采回的嘲鸫 (mockingbird) (不是雀科鸣禽 (finches)) 标本, 从一个岛到另一个岛差异很大, 代表着不同的物种, 这时达尔文的思想才发生了根本的转变 (Sulloway, 1979)。这一启示似乎使达尔文对物种的固定不变性产生了怀疑, 于是他着手搜集有关“物种演变”的证据。他关心的不仅是大量进化的证据, 而且是构想可以解释进化的机制。自然选择学说开始形成于 1938 年 9 月 28 日, 当时, 正如达尔文在“自传”中所描述的, “为了消遣我偶然阅读了马尔萨斯 (T. R. Malthus, 1766~1834) 论人口的书, 通过长期对动、植物习性的观察, 已经认识到生存斗争无处不在, 我突然想到, 在环境中有利的变异会保存下来, 不利的变异将被淘汰。”马尔萨斯的《人口论》(Essay on the Principle of Population) (1798) 指出, 人口的增长若不加以控制就必然导致饥荒。达尔文阅读这部书绝不是为了“消遣”, 可能是探索进化机制的一个重要步骤。

这一值得纪念的事件过去 20 年后, 达尔文才出版他的第一部进化论著作。其原因除了畏惧拉马克和钱伯斯曾遇到的敌视外, 主要还是由于达尔文一直忙于搜集进化的证据和花了 8 年时间撰写有关藤壶分类的 4 卷本著作。1844 年他写了一篇有关自然选择的论文, 但是没有发表, 到 1856 年才开始写作他那本“大书”——《自然选择》。但是这部书并未完成, 因为 1858 年 6 月, 他接到年轻的英国博物学家华莱士 (A. R. Wallace, 1823~1913) 的题为“论变种无限偏离原始类型的倾向”的论文。华莱士在南美和马来群岛从事过采集生物标本的工作并独立构想出自然选择。达尔文在他的朋友赖尔和胡克 (J. D. Hooker, 1817~1911) 的督促下, 从他 1844 年的论文中抽出一部分, 与华莱士的上述手稿一起, 于 1858 年 7 月 1 日在伦敦林奈学会会上宣读, 后来它又被刊载在 1858 年第 3 卷第 9 期的《林奈学会会报》上。但无论是论文的宣读还是发表, 都没有引起什么反响。遵照朋友们的建议, 达尔文于 1859 年 11 月 24 日出版了他那本大书的“摘要”, 书名是《通过自然选择或在生存斗争中保存优良族的方式的物种起源》, 该书的第一次印刷一天内就售罄, 这部书所引起的争论, 至今仍未完全平息。

第二节 《物种起源》

华莱士的自然选择学说也像达尔文的那样, 是精心构想出来的, 因此他完全应该享有进化主要机制共同发现者的荣誉。但是, 虽然华莱士一生的大部分时间都坚持不断地从事进化问题 (特别是生物地理学问题) 的研究, 但是他既没有像达尔文在《物种起源》中那样展示出广泛的综合, 也没有像达尔文在其后来的大量著作中那样探讨过生物进化的细节。已经有人 (例如 Ghiselin, 1969) 中肯地指出, 所有达尔文的著作, 从《兰花借助于昆虫传粉的种种技巧》到《蚯蚓作用下腐植质土壤的形成》, 都探讨了《物种起源》中所包含的观点和原理。

《物种起源》有两个论题: 所有生物都是由共同祖先演变而来的; 导致生物演变的主要因素, 是自然选择对个体变异的作用。达尔文首次为第一论题提供出大量的证据, 通过引用化石记录、物种的地理分布、比较解剖学及胚胎学、家养生物的演变等有关信息, 充分说明生物进化是历史上真正存在的事实。他的大多数论据都由在这些领域中的自然观察 (如不能飞甲虫的残翅等) 所组成, 由此他提出了共同祖先的推测, 并指出特创论假说难以

置信。达尔文在发挥他的论据时，较早地使用了假说-演绎法，按照这种方法，应利用观察来证实由假说推出的演绎，从而检验了假说。在当时，人们尚未普遍接受这种方法，反而认为科学研究所用的方法应是归纳法（通过积累许多观察而得出结论，这样的结论不言自明）。可是现在人们普遍认为，假说-演绎法是最有说服力的科学方法（见 Ghiselin 1969 和 Hull 1973，有关达尔文方法的哲学方面对这一复杂问题的论述）。

诚如我们已经看到的那样，进化观点并非达尔文所首创，但是他提供的证据非常有力，故遭到激烈的反对（特别是基于宗教背景的反对），同时使不少科学家在不到 20 年内转而相信了进化论。然而，真正是他首创的观点——自然选择机制，却没有多少人相信，而且直到 20 世纪 20 年代后期，实际上自然选择学说一直遭到越来越深的诋毁。“生存斗争”的概念曾被用来解释物种的绝灭，但是只要将物种视为柏拉图式的本质或“类型”，人们便只能将选择看作是消除脆弱的生物，而不能产生出什么新的东西来。达尔文和华莱士的见解基于认识到不仅一个物种中个体的变异是不完善的，而且“选择”能使变异成为形成更适应生命形式的原材料。达尔文更改了马尔萨斯的竞争原理，不仅用它来说明物种间的竞争，而且用它来说明物种中个体间的竞争。达尔文通过强调变异——Mayr (1982) 称之为“群体思想”——而取代了本质论，这一点是他的学说的基础，也是他对生物学的最富有革命性的贡献。

第三节 正确与错误的进化概念

像所有的重要概念那样，对进化论也发生过争议；像许多重要的概念那样，进化论也曾被用作哲学、伦理学或社会观的基础或作为理论基础的说明。就广义上说，进化仅仅是变化，所以是普遍存在的；星系、语言和政治制度都在进化。生物进化（或有机界的进化）是生物群体特征的变化，这种变化超出了单个个体的生命周期。一个个体的生活史并不被认为是进化；单个生物是不进化的。带进化性的群体变化，能通过遗传物质从一代传至下一代。生物进化可能是轻微的但却是实实在在的；生物进化汇集了一个群体中不同等位基因（如决定血型的等位基因）的微小变化，直至连续性的改变，这种改变从最早的光合生物直到蜗牛、蜜蜂、长颈鹿和蒲公英都有发生。

包括自然选择在内的几种进化机制，可以说明生物对不同环境的不同适应。无论自然选择还是其他机制都不具有预见性。例如，自然选择仅仅使普遍发生在某一时期的环境条件下的一些遗传变异，具有更优越的生存力或生殖力。故自然选择不能预先改变一个物种使其适于将来出现的新的突发变化。自然选择并无目的或目标，即使就物种的生存来说也是如此。随着环境的改变，自然选择的因素也发生改变，因此，虽然在某些生物种群中可以看到一些进化的趋向（如马的进化），但并没有必然的理由能期望任一谱系都有恒定的进化方向，更谈不到所有生物都按既定方向进化了。而且，作为像“万有引力”那样的纯机械的作用，自然选择既不是道德的，也不是不道德的。

进化机制的完全非拟人化的 (impersonal)、机械的性质，似乎令人难以掌握（在那些相信万物的存在皆有其目的的人看来，进化机制是很不调协的），除了达尔文和现代进化生物学家外，一般人都惯常地认为进化是具有目的性的。有些人把进化等同于生命形式从“低等”到“高等”的“进步”，但是运用任何非人为的标准都不可能衡量什么是“进步”。

“进步”一词含有方向的意义，是前进就得向着一个目标，但在进化的机制中既不含方向性又不含目的性，尽管有的流行观念把进化看作是导致人类出现的方向性变化。在达尔文看来，将进化表示为“进步”这样的论述，错误太明显了，所以他在笔记本中提醒自己，在谈到不同的生命形式时，“绝不说高等或低等”，不过他本人并没有一贯地遵守这个诺言。

中世纪经院哲学的充实性原则 (principle of plenitude) 的遗产之一就是“自然的谬误”，即设想凡是“自然的”就是“好的”。因此，“自然规律”不仅被视为自然的规则性，而且被当作道德的约束原则，正如 Collins (1959) 所说，“它为从‘是’到‘应该’的转变提供了宇宙的依据”。进化与自然选择，像飓风和摩擦起火一样，是属于“是”的范畴，但它们是否“应该”如此，却不属于科学领域内的问题。不过，虽然进化完全是超道德的（不是不道德的），但自然选择还是被视为应指导人类行为道德的适当的“自然规律”。19 世纪末 20 世纪初的社会达尔文主义者，在自然选择中发现达尔文所否认的道德原则，并为不受制约的经济竞争、资本主义及帝国主义辩护 (Hofstadter, 1955)。更多出于善良而非逻辑的考虑，克鲁泡特金 (П. А. Кропоткин) (1902) 等人指出，动物合作的社会行为的进化，可作为更合作的经济制度的依据；进化生物学家赫胥黎 (J. S. Huxley, 1887~1975) 试图提出一种“进化伦理学” (evolutionary ethics)，认为它会引导人们坚决地走向更高的觉悟和人道主义。所有这些思想都信奉“自然即善，非自然即恶”这一臆断，这是一种至今仍存在的哲学上站不住脚的信条。当人们反对计划生育或同性恋时，就常称这些行为是“非自然的”。早在进化论问世之前很久，就已有“自然即善，非自然即恶”的臆断，进化论不过被看作是保持这一偏见的理性基础罢了。

第四节 达尔文以后的进化论

《物种起源》中的两个主要论题——生物是由共同祖先演变而来的历史产物，进化的主要机制是遗传变异的自然选择——分别对应着两个主要的研究领域，即生物进化史的研究和进化机制的阐释。这两个领域所提出的问题，所使用的方法以及对研究者的训练都很不相同，而且几乎没有一个生物学家能同时在这两个领域都作出过重要贡献。通常，一个领域的研究者对于另一个领域的问题及理论抱有错误的认识，并且由于两个领域之间缺乏完全的理解而妨碍了进化论的发展。

《物种起源》最直接的影响，就是提供了一个概念框架，用以研究比较形态学、描述胚胎学和生物地理学，用以根据对共同祖先的理解，而不是根据特创设计的联系（如自然阶梯）来找出生物之间的“亲缘关系”。这些研究资料为生物的系统分类奠定了基础，而系统分类又被广泛地用作描述进化亲缘关系的框架。生物地理学及古生物学中的许多知识，则被用来推断空间的分布及时间变化的历史。系统分类学的资料已提供并将继续提供有关进化趋向、适应模式、生物特征的进化变化的类型、进化序列中的中间环节，以及物种内变异的类型等方面的信息。部分地由于分类学的研究，物种概念本身也发生了变化。许多粗糙的概念，如海克尔 (E. H. P. A. Haeckel, 1834~1919) 的个体发育的变化重复了系统发生的演变的理论，也已经被修正了。虽然许多分类学家主要致力于生物的分类，只是偶然发现了他们所研究的生物的进化史，但他们的工作却能不断提供资料，由此可以推断出生物界的进化史。在过去 20 多年中，主要根据这些资料，通过更明确的推导系统发生史方法