



进化理论之审读与重塑

谢 平 著



科学出版社

进化理论之审读与重塑

谢 平 著



科学出版社

北 京

内 容 简 介

生命是地质历史过程的产物，走过了 30 多亿年的演化征程。大自然创造出数以千万计的物种，之后又将其销毁，终而复始，生生不息。对进化这样涉及数以千万计的物种、覆盖整个地球表面以及跨越数十亿年的历史过程来说，即便汇集全人类的所有经验，也不过是沧海之粟。何谓生命？何谓物种？何谓进化？何谓变异？物种如何进化？物种为何进化……这些似乎易于感知或想象，却十分难以准确作答。

人类对进化的认知与其自身的生物学演化一样，都是历史的产物，从古代的哲学猜想延续到现代的科学论证。关于进化，可谓众说纷纭，但每一种学说都只映射了一个或少数侧面。本书旨在构建一种多维的进化视角，对达尔文主义、拉马克主义、孟德尔遗传学、群体遗传学、表观遗传学、中性进化论、直生论、古生物学、生态学、行为学、发育生物学以及哲学等进行了跨越范式的整合，并借助希腊古贤关于事物存在的哲学范式，提出了进化“四因说”。从本质上来说，有机体也是质料、形式、动因和目的的统一，进化是种族承载于无数个体的一种生命运动，是多层次运动的复合，承受遗传·生理·生态等诸多动因的联合驱动。

进化论，从古希腊哲学家亚里士多德的“存在巨链”扬帆启航，搭载 19 世纪的拉马克和达尔文学说，在 20 世纪“现代综合”的喧闹声中，又重新驶回了亚氏的理性港湾——“四因说”，这在表象上看似回归，而在本质上却是重塑！

本书绝非进化理论及其历史的简单罗列，而是批判性地审读与革新式的重构。本书兼顾专业性和科普性，可供进化生物学、基础生物学、分子生物学、发育生物学、古生物学、生物地理学、动物生理学、动植物分类学、生态学、生物哲学、微生物学、生命科学史、系统科学、环境科学等领域的科研人员、师生及感兴趣的社会公众参考。

图书在版编目(CIP)数据

进化理论之审读与重塑/谢平著. —北京：科学出版社，2016. 3

ISBN 978-7-03-047329-5

I. ①进… II. ①谢… III. ①进化论—研究 IV. ①Q111

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 026733 号

责任编辑：韩学哲 孙 青 / 责任校对：赵桂芬

责任印制：徐晓晨 / 封面设计：铭轩堂

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 3 月第 一 版 开本：720×1000 1/16

2016 年 5 月第二次印刷 印张：19

字数：358 000

定价：178.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)

Critical Reviews and Reconstruction of Evolutionary Theories

by

Xie Ping

Science Press

Beijing

前言

宇宙中并无永恒，一切都摇曳于过程的链条之中，生命更是如此——没有生灵不是凡尘中的匆匆过客，无论个体，还是种族。生命是地质历史过程的产物，走过了 30 多亿年的演化（进化）征程——从混沌到秩序，从简单到复杂，从共性到个性……物质世界因此而获得了学习、适应、组织、竞争、创造与超越的神奇力量。大自然将奥秘或法则隐匿于密码之中，借此创造出数以千万计的物种，之后又将其销毁，终而复始，生生不息。但是，何谓生命？何谓物种？何谓进化？何谓变异？物种如何进化？物种为何进化……这些似乎易于感知或想象，却十分难以准确作答。

巴顿等（2010）指出，“对于发生过的历史的追溯以及探讨历史为什么会这样，比起对现存机制的解释更为困难。实际上，许多这类问题也许是无法回答的……科学家常常提出可能但不能验证的说法来解释为什么这种或那种特征进化”。Rolston（2003）认为，“趋势是历史解释所必需，却绝不能直接观察到，也难以在有限的时间间隔或观察范围内检测出来”。但是，困难并未能阻挡人类对进化奥秘的探寻（因为这关乎人类自身从何而来），从古希腊一直延绵至今，而我也是这沧海一粟。在达尔文点燃熊熊圣火之后，进化论是否已从璀璨绚丽步入日暮黄昏？

1. 一滴露珠——倾听自身滴落的声音

我主要研究淡水生态学，但生态学在现代进化论中却难有一席之地，在达尔文时代也仅停留于描述性的博物学阶段。我在过去 20 多年的专业研究生涯中，其实与进化论毫无关系，只因一次偶然而“误入”了进化论的“歧途”：在写作《从生态学透视生命系统的设计、运作与演化——生态、遗传和进化通过生殖的融合》（谢平，2013）一书时对有性生殖介导的进化问题产生了浓厚的兴趣。但那本书对进化只是轻描淡写而已。之后，我在《生命的起源-进化理论之扬弃与革新——哲学中的生命，生命中的哲学》（谢平，2014）一书中对进化论花费了相当的笔墨。但是，当我将与进化相关的内容转载于科学网时，一些读者批评我未涉及较为近期的进化理论（如中性假说、表观遗传学等）。因此，我决意写作本书，力图对进化理论进行更为全面、深入而系统的审读与梳理。有人或许会质疑为何像我这样背景的人居然去写进化之作。这又有何奇怪呢？现代遗传学的基本理论不也是由一个奥地利牧师（孟德尔）在 1866 年所创建的吗（虽然被埋没了 30 多年）？我告诫自己应该心无旁骛，不要在意尘土般的功名，不必畏惧时代的“骄儿”，更要坦然面对辛辣苦涩之言！要坚信，“真容”总有一天会从乌云的帷幔中出露！

2. 憧憬“站在巨人的肩膀上”

人类对进化的认知与其自身的生物学演化一样，都是历史的产物，从古代的哲学猜想延续到现代的科学论证。在本书的写作过程中，我试图铭记英国进化生物学史学家皮特·J·鲍勒（Peter J. Bowler）的忠告：“有少数人是想通过宣称达尔文只不过是别人已经奠定的基础上添砖加瓦而企图巧妙地贬低达尔文本人的真正作用。更普遍的原因是，寻找先驱是一些科学家技术上的考虑，他们无法相信在我们今天看来是如此明显的真理竟然长时间未被发现。如果达尔文的理论正确地解决了如此多的生物学问题，那么在达尔文之前的某些人肯定窥见了至少部分真理。那些按照旧的想象即把科学视为事实知识不断累积过程而从事历史研究的人，简直无法接受有可能发生真正的科学革命；他们根本不能想象在历史上存在这样的时期，那时现代的观念毫无踪影，因为在那样的智力环境中，现代观念不可能形成。相反，他们从早期的文献中寻找关于这一真理的蛛丝马迹，试图从传统的错误自然概念中找到真理的雏形”（鲍勒 1999）。这是对一些怀揣类似心态的从事进化论历史研究者的无情讽刺。Cox 和 Moore（2007）有这样一句名言：“研究历史的最好理由之一是向它学习——不然它就仅仅成为一份枯燥的成就目录”。对笔者来说，回顾历史的目的就如牛顿所言：“站在巨人的肩膀上”。

教育既传承真理，也传播谬误，虽然我对中性理论的价值持怀疑态度，但这不妨碍我欣赏木村资生的一句名言：“如果某一个学说经常有大多数人说它好，有权威人士在他们的书中表示赞同，又在课堂上讲授，在人们的心中会逐渐建立起来信念，最终成为指导原则和价值判断的标准”（Kimura 1983）。木村资生曾试图冲破传统观念的禁锢，推出他的中性进化理论，但具有讽刺意味的是，他自己的假说后来也被崇拜者以同样的方式神化成了教条。19 世纪的名著《自然创造史的遗迹》的作者钱伯斯曾说，专业科学家过于沉湎于细节，不能得出真正综合性的理论，这似乎也给予我一种暗示或鞭策——在追寻真理的道路上去勇敢跋涉！

3. 喧腾的综合——“青春”如梦

19 世纪中叶，英国博物学家达尔文的登场标志着科学进化论扬帆启程。达尔文在个体异质性存在的直观意识下，强调了外在的生态动因——个体（同种或异种）之间的竞争/斗争，并用拟人化（人对动植物品种的选育）的“选择”来渲染自然的裁决，人们常常抱怨他的选择理论将自然界贬低成残酷斗争、偶然无意的产物，是一个盲目的生错、试错与择优的理论，是向偶然性的还原。但是，从某种意义上来说，达尔文的随机性或偶然性却迎合了现代遗传学家的短视或还原性的思维特征。诺贝尔奖得主、法国生物化学家莫诺（Monod, Jacques Lucien）宣称，“机遇本身就是一切新事物的源泉，生物圈中全部创造的源泉”。

20 世纪初，进化论试图走向综合：早期是达尔文的自然选择和孟德尔的遗传学的联姻，后古生物学加入进来。遗憾的是，在不同尺度认知的转换或衔接上却

并不那么令人满意，遗传学家受困于无限的细节之中，而古生物学家则迷失在化石碎片之中。20 世纪中叶，生命科学解密了遗传密码、基因以及基因组等，使达尔文进化论中未知的个体变异机制得到了诠释。

另外，群体遗传学试图在孟德尔（经典遗传学）与达尔文（博物学）之间架设桥梁，但却并不那么成功。Falconer 和 Mackay（2000）曾说，“数量遗传学所涉及的是那些个体间差异的遗传性，这些差异是程度上的而不是种类上的，是数量的而不是质量的”。但是，物种分化恰恰需要本质的差异，而群体遗传学并不能告诉人们量变是如何转变为质变的。数学，在蛮荒的野生动物世界中，原本是在上演捕食者的追逐与猎物的逃亡游戏时双方的一种经验心算，而到了能娴熟使用工具的人类社会中，则发展成了一门能够精确丈量的科学，甚至被一些超越现实的复杂运算所充斥。毫不奇怪，依赖一些刻板的数学，群体遗传学难以驾驭瞬息万变且充斥着非线性的生物界。

对进化论来说，现代分子遗传学也背负短板。试问，根据基因数量的差异何以能准确辨识不同的物种？巴顿等（2010）也承认，“分子方法在很大程度上改变了进化生物学的研究，但它并不能立刻回答任何核心问题……在某种程度上，分子生物学和进化生物学领域仍然保持隔离，因为它们问的是不同类型的问题……分子生物学问‘如何？’，进化生物学问‘为什么？’。”

美国鸟类学家和进化生物学家迈尔曾批评道，群体遗传学的各种理论只是把群体看成是一个装满着各种颜色豆子的布袋，这种简单化的思想会导致错误（Kimura 1983）。英国发育生物学家瓦廷顿对早期的群体遗传学家这样抨击道：“他们所创建的数学理论缺乏正常地应期望于数学理论的两件事：第一件是这一理论没有得出关于进化的任何值得注意的数量论述，因为公式中包含着不能精确知道的选择有利性、有效群体大小、突变率等参数。第二件是它没有揭露出能解释以往不清楚的现象的新的关系和过程”（Waddington 1957）。精通数学的群体遗传学家也不甘示弱：当迈尔谈到较新的群体遗传学是遗传“相对论”时，木村资生反击说，这个较新的群体遗传学完全是言辞上的，缺乏任何数量上的处理，同物理学中的相对论是完全相反的（Kimura 1983）。

英国动物行为学家和进化生物学家道金斯（2005）曾说，“我们的大脑习惯于处理的时间量程与进化过程中典型的时间量程有着天壤之别。我们习惯于理解数秒钟、数分钟、数年，或者至多数十年完成的过程。而进化论是一个缓慢累积的过程的理论，这些过程需要上万年、甚至上千万年才能够完成。我们所有的直觉判断在被放大许多个数量级之后变成了谬误。我们精心调整的充满怀疑论和主观概率论的器官失去了效力，因为它被调整为——具有讽刺意味的是，它是由进化本身加以调整的——在几十年的生命过程中发挥作用”。遗传学家和分子生物学家对进化论的态度莫不正是如此，它们搭建的塔楼，从一开始起就像是要坍塌欲坠！

4. “先天”与“后天”之舟在生命的海洋中驶行

自魏斯曼以来的遗传或分子遗传学家们用形而上学来神话所谓的“中心法则”，将悠长的进化历史仅用一个可怜的瞬时过程就模式化了，在他们为打败拉马克的获得性遗传而欢呼雀跃的同时，也暴露了其自身在进化论与生命本质认知上的微观与短视！

长期以来，一直存在所谓先天和后天之争，拉马克主义者信奉后天可以改造先天，而分子生物学家则用“中心法则”坚决否认。我们既有本能，也有习性，而绝对的本能就是天生的，习惯则是后天的。为何先天与后天不能合而为一？如果后天不能获得，那本能从何而来？

莎士比亚在《暴风雨》（创作于 1611 年）中曾让普洛斯彼罗这样来侮辱卡利班：“一个魔鬼，一个天生的魔鬼，后天培育也改不了他的先天本性”。之前，曾有一位伊丽莎白时代的经院学者穆尔卡斯特（Richard Mulcaster），在 1582 年出版的《论小学》一书中说，“先天给他定向，后天则是使他沿此向前”。

里德利（2005）指出，“每个哪怕只是有一丁点常识的人都知道，人类是这两者之间的一种交互作用的产物……争论双方，一方是天生论者，我有时将之称为遗传学者、遗传论者或自然论者；另一方是经验论者，我有时也会将之称为环境论者或培育论者……人类本性的确混合了达尔文的普遍（universals）、高尔顿的遗传（heredity）、詹姆斯的本能（instincts）、德费里斯的基因（genes）、巴甫洛夫的反射（reflexes）、华生的联想（associations）、克雷普林的历史（history）、弗洛伊德的塑形经验（formative experience）、博厄斯的文化（culture）、迪尔凯姆的劳动分工（division of labour）、皮亚杰的发展（development）和洛伦兹的印刻（imprinting）。你可以发现，所有这些东西在人类的心智中都能起到作用。任何对人类本性的论述都必须包括所有这些内容才算完整”。

动物行为学家发现，在哺乳动物发育早期存在所谓“印刻”（imprinted）现象，我确信这就是我一直在寻找的“后天”与“先天”的连接桥梁之一。它给动物的先天本性留存了一定的后天可塑性，也可能为后天改造先天留下了一个行为调节的窗口。换言之，它留下了先天的法则，指挥运行一个根据后天进行反馈调节的系统。当然，我相信，这种先天法则也不是一成不变的，它也可发展或被修正、甚至被摧毁。

最近的表现遗传学研究发现，环境可诱导 DNA 修饰（如甲基化），从而影响基因的表达，进而改变表型，这种甲基化模式据说可以遗传给子代。如果这是事实，这便是一种后天获得的遗传记忆，是将后天融入先天的一个步骤，或者说，这也可视为是“硬”遗传打开的对可变生存环境进行适应的一个遗传调节窗口。

5. 匠心独妙——用模块堆砌复杂

物质世界的表象看似纷繁杂乱，但本质却相对简洁，即用简单创造复杂。这

是一个层次化的世界，每一个层次都由一些模块堆砌而成，原子如此，生物大分子（蛋白质、核酸、多糖等）、细胞、组织、器官、个体、种群乃至群落也如此。

生命的起源与演化就是一个在太阳光能驱动下的自组织与结构化的过程，其主要特征就是模块化与层次化，它们相互嵌套，互为因果。20 世纪 80 年代以果蝇为材料的研究发现了遗传发育的模块化特征，特别是揭示了同源异型基因（*hox* 基因）家族的调节功能，它们神奇地指挥着哪里长头、哪里长腿、哪里长翅膀等，而该基因家族的突变可使应该长触角的地方长出了一双腿，使平衡器发育为翅膀等。进一步通过对不同类群中 *hox* 基因排列方式的变异研究发现，物种的演化就是一个模块重组的过程。

无人知晓生命的演化为何要采取这种模块化的方式，或许是生命的一种内禀特性吧。不过模块化使物种的创造在技术上更为容易，这也意味着，像 *hox* 这种调节基因的微小突变也许会带来在进化上具有重要意义的形态结构的变化。模块化也符合大多数物种修修补补的演化方式，意味着物种的创造是一种继承与发展的过程。

变化既有基因的，也有表型的，遗传学家喜欢用“突变”，而博物学家喜欢用“渐变”，前者针对基因，后者针对表型。木村资生喜爱那些功能不重要的 DNA 序列的变异，而达尔文喜欢那些表型上的变异。其实，对生殖的影响才是最重要的，无论多么重大的形态变异或 DNA 序列变化，如果不能导致种群间的生殖隔离，其进化意义也是微小的；反之，即便是一个微小的形态、生理或基因变异，如果它能导致生殖隔离，其进化意义就是重大的。此外，生命构建的模块化或许为动植物应对外界环境的变化留下了发育调节的窗口。

6. 寻觅动因——从哲学吮吸晶莹的甘露

对进化这样涉及数以千万计的物种、覆盖整个地球表面以及跨越数十亿年的历史过程来说，即便汇集全人类的所有经验，也不过是沧海微尘！因此，对进化精髓的把握，还需借助思维演绎工具——哲学。道金斯（2005）说，“我们的大脑是被设计用来解释狩猎、采集、交配以及抚养幼童的：这是一个中等体积的对象以及中等的速度在三维中运动的世界。我们不善于理解非常小和非常大的事物、存续期以兆分之一或十亿年记的事物……我们只有通过受它们影响的、我们能够看到和触摸到的事物才了解了它们。”

我坚持认为，既然进化是一种生命运动，它就必须有动因——这才是进化论的真正核心，而哲学家正好擅长窥视宇宙万物的动因。古希腊哲学家、辩证法的奠基人——赫拉克利特认为，相反者相成，对立者统一，斗争者变化，发展是对立面的斗争与相互转化，这也是万物产生的根源。笔者主张，进化的驱动正是源自一系列对立面的矛盾或斗争，如基因库的稳定性 vs 变异性，生理生化系统的正反馈 vs 负反馈，物种内禀增长的无限性 vs 资源有限性，植物 vs 牧食者，捕食者

vs 猎物，寄生虫 vs 寄主，病原菌 vs 宿主，显花植物 vs 传粉昆虫……而在如此之多层次上的对立面，恰好反映了进化与诸多生存机制/因子的密切关联性。

达尔文正是从马尔萨斯的人口论得到启发，关注到物种内禀增长的无限性与资源有限性之间的矛盾，从而得出通过生存斗争推动进化的观点，但笔者认为，虽然它十分重要，却仅是进化动因之一。而拉马克强调的则是一种内在的生理动因，即用进废退，认为这种变化经过足够的岁月可被遗传所固定。

即便是在科学技术如此发达的今天，人们对生理系统能否影响遗传系统这样的问题依然没有答案。由于人们迷信所谓的“中心法则”，拉马克主义的命运便可想而知了。笔者相信，随着未来对生命起源的揭密，代谢系统与遗传系统的起源、整合及协同演化过程终将水落石出。如果没有一种生理性的适应机制，如何将一个小小的细胞内包含的数以万计的各类生物分子进行有序管理并用以应对瞬息万变的生存环境呢？如果没有获得遗传固定的适应，习性如何能够转化为本能？

事实上，人们无法否认在各个生命层次上适应性的存在，如生理适应、行为适应等，此外，既有个体的适应，也有物种的适应。达尔文强调通过对随机变异的筛选获得适应性，而拉马克则强调通过用进废退获得适应性。试问，为何现代的生命科学家就不能相信生理性适应能通过某种途径整合进遗传系统呢？其实，在生化体系中，代谢系统和遗传系统是相互衔接的，如一些核苷酸既是遗传物质的原料，也是代谢循环的能量载体（可能因此才在两者之间架起了桥梁——这或许就是遗传信息的开端）。但不得不承认，能够被遗传所固定的适应性是需要经历漫长岁月的（对复杂的动植物更是如此），百年人生不可能观察一个完整的过程，因此，不可能通过实验观察获得实证（当然，也无法证伪）。

我认为，种族的遗传也必定包含一些生存法则（编织于生化系统之中），而法则留下了塑性，使有机体得以灵活地去应对变化莫测的现实世界，而用进废退便是诸多生存法则之一。遗传不可能决定所有细节，形象地说，它留下的法则就如同一些数学公式一样，根据环境参数（自变量）来调整自身的生理响应（因变量）。如果环境诱导的生理响应（行为、形态、生理或色泽等）显著影响到了个体的生殖，导致了种群基因库的分离，那么，种族自身制定的生存法则也会导致自我分裂甚至灭亡。其实，我并不否定基因突变对进化的巨大贡献，作为一种遗传动因，它是无与伦比的伟大，但用进废退和获得性遗传对生命世界的贡献也不容扼杀，这是一种为了生态目的的生理动因，或许它有时也能与基因突变相媲美。

7. 期冀联姻——经验论与唯理论，还原论与整体论

数千年来，人类一直疑惑，自然知识是如何获得的？古希腊哲学家普罗泰戈拉（Protagoras，前 490～前 420 年）曾说，人是万物的尺度，是衡量存在的事物之所以存在的尺度，也是衡量不存在的事物之所以不存在的尺度。而柏拉图（Plato，公元前 427～前 347 年）则主张知识是先天的，他认为，学习就是回忆，具有普

遍和必然性的知识不可能建立在相对偶然的经验基础之上。

经验论和唯理论之争从古希腊、经过中世纪、文艺复兴一直延续到近现代。英国经验论认为，经验是人的一切知识或观念的唯一来源，而大陆唯理论则认为感觉经验是相对的、不可靠的，科学性具有普遍性和必然性，因此，一切科学来源于理性自身。英国哲学家洛克（John Locke，1632~1704年）认为人的心灵宛如一张白纸，外部事物刺激心灵产生印痕，这种印痕也称之为观念，观念组合起来就形成了知识。英国哲学家休谟（David Hume，1711~1776年）对感觉经验的来源表示怀疑，他认为经验重复一万遍还是经验，经验只对过去和现在经历的东西有效，对未来无效，因此，归纳推理不能下全称判断，而因果观念则来源于习惯性的联想。德国哲学家康德（Immanuel Kant，1724~1804年）认为，光有经验不够，心灵不是像洛克所说的像一张白纸，我们的认识主体本身具有一套认识形式和结构，它独立于经验并构成经验的先决条件，我们通过它来认识世界。其实，英国哲学家培根（Francis Bacon，1561~1626年）曾试图协调经验和理性之间的矛盾，他将几千年来科学的停滞不前归咎于两者不幸的离异，他说，经验论像蚂蚁，只会把材料搬来搬去堆在那儿，而理论派则如蜘蛛一样从自己的肚子里吐丝，空洞无物，真正的科学家应该像蜜蜂，去采集花粉，然后经过自己的加工，酿出来的是蜜，因此，两者需要联姻。

19世纪，在科学研究或思维方法上，出现了还原论和整体论之争。还原论认为复杂系统可以化解为部分之和来理解，复杂现象可分解为基本模块及其相互作用来认识，因此，有人认为生命运动形式可归结为物理-化学运动形式，如德国物理学家亥姆霍兹（Hermann von Helmholtz，1821~1894年）曾说“一旦把一切自然现象都化成简单的力，而且证明自然现象只能这样来简化，那么科学的任务就算完成了。”而整体论认为，系统内部各部分之间的整合作用与相互联系规定系统的性质，将一个高度复杂的系统肢解成零散的组成部分难以认识系统的整体功能。

无限细分可谓现代生命科学的一大特色，即一个完整的有机体被分解为成千上万个部分，而每一部分又汇集或堆砌了无数的事实、假设、概括等。无数科学家满足于将毕生精力倾注于这其中某个十分微小的部分（甚至一两个基因），至少对进化论来说，这似乎是一种悲哀，然而，这却使生命科学得以积聚海量的知识碎片——将这些从有机个体上撕扯下来的裂片一一复原，勾勒出一个结构化或逻辑化的进化体系……

本书尝试着对进化论进行了跨越范式的整合——涵括达尔文主义、拉马克主义、孟德尔遗传学、群体遗传学、表观遗传学、中性进化论、直生论、古生物学、生态学、行为学、发育生物学以及哲学等，因为每一个理论都映射了一个或少数侧面，而整合就是构建多维的进化视角。进化是一种穿越诸多层次的复杂生命运动，从分子→细胞→组织→器官→个体→种群→群落→生态系统→地理区域，从生产者→消费者→分解者……进化既然是运动，就会有方向、速度和动因。

生命存在的实体——个体是质料、形式、动因和目的的统一。基因是遗传的质料，基因组储存了生命形成的原则（形式），个体在初生动因（太阳光能）和次生动因（遗传的、生理的、生态的）的联合驱动下，通过求生（一种次生的目的性），推动着种族的延绵与分化。进化论，从古希腊哲学家亚里士多德的“存在巨链”扬帆启航，搭载 19 世纪的拉马克和达尔文，在 20 世纪“现代综合”的喧闹声中，又重新驶回了亚里士多德的理性港湾——“四因说”，这在表象上看似回归，而在本质上却是重塑！哲学宛如大海，一切知识或智慧终向它奔泻而去！我也曾打算为本书加上一个副标题——从“存在之链”到“四因说”（from “Great Chain of Being” to “Doctrine of Four Causes”）。人类 2000 多年的进化思想轨迹惊奇地描摹出了一个从哲学→科学→哲学的循环（可谓完璧归赵），而无数这样的循环或许就能使我们不断接近真理……

我祈盼自身的进化思维，从往昔的灰烬中走出，携带上神奇的生命分子及其被禀赋的遗传规律，重返绚丽多姿的大自然——在阳光沐浴下由形形色色的有机体编织出的相互依存与相互制约的复杂网络系统。不仅仅是基因，更是搭载它们的动植物实体，建构了各种纷繁复杂的群落，在内外动因的联合驱动下，背负着各自不同的命运，在浩瀚的时空中演进，镌刻出无数蜿蜒曲折的演化轨迹……而我，力图将心灵退遁到天然质朴的状态，恰似一只偷呷群花精髓的蜜蜂，沉湎于寻觅的夷愉与惊奇之中，也庆幸能在不经意间为人类认知的茫茫原野点缀上一小朵斑斓幽芳的春花……

谢 平

2015 年 9 月于武汉

目 录

前言

第一章 定义——生命、物种和进化	1
一、何谓“生命”？	1
二、何谓“物种”？	4
三、何谓“进化”？	9
四、直线进化与分支进化	11
五、进化的证据	14
六、进化依然留下许多未解之谜	22
第二章 古代哲学家的朴素生命进化观	24
一、阿那克西曼德——人是从鱼而来	24
二、恩培多克勒——“适者生存，自然选择”思想的萌芽	24
三、亚里士多德——“存在之链”与生存斗争	25
四、列子——类无贵贱	26
五、庄子——万物皆种也，以不同形相禅	27
第三章 启蒙运动时期——不变与进化之激烈交锋	28
一、生物学家施旺麦丹——万物同源，但第一种动物由上帝创造	28
二、外交官和旅行家马耶——物种总在变化，新获得的性状可以遗传	28
三、分类学家林奈——上帝创造基本结构，自然通过杂交填补上帝计划中 细节上的空缺	29
四、博物学家布丰——生物因环境变化而变异，并遗传给后代， 因此物种可变	31
五、哲学家狄德罗——如果生命是偶然的，那就没有理由保持不变	32
六、博物学家邦尼特——造物主塑造了存在之链上的种源序列	33
七、博物学家罗宾奈——存在之链上只有连续的个体，而没有物种	33
八、哲学家霍尔巴赫——自然规律支配着一切物质的运动和结构， 人类也是自然的产物	34
九、哲学家康德——自然界由没有计划的机械力产生出从粗糙的物质 到人的存在之链	34
十、诗人歌德——生物同宗说	36

十一、医生伊拉斯谟——上帝设计的生物可自我完善，通过获得性遗传 发展新器官	36
第四章 纷杂的前奏——从拉马克到华莱士	38
一、博物学家拉马克——动态化的存在之链，直线性的种系进化	38
二、解剖学与古生物学家居维叶——器官相关法则，按结构的分类动摇了 存在之链	41
三、动物学和胚胎学家塞因特-希莱尔——通过原型分化对（趋异）类型 进行统一	42
四、哲学家黑格尔——沿着存在之链进化与流射的统一	43
五、园艺学家马修——没有先前生物的模式或胚种，也可能产生新类型	44
六、发育生物学家冯·贝尔——胚胎发育中留存的演化痕迹	44
七、赖尔——均变论，将连续性引入到创世过程中	45
八、地质学家布赫——环境变化驱动新种从较旧的形态中形成	46
九、业余博物学家钱伯斯——生命通过上帝赋予的冲动和对环境的 适应性向人类线性发展	46
十、博物学家奥肯——复杂有机体是纤毛虫的聚合体，结构可缓慢改变	47
十一、动物学和古生物学家欧文——区分“同功”与“同源”结构	47
十二、植物学家和古生物学家翁格尔——所有植物从某个早期植物 （通过植物的内部变化）演变而来	48
十三、博物学家华莱士——自然选择理论的共同发现者	48
第五章 进化论的圣歌——逢迎伟大的达尔文	50
一、达尔文进化论的核心——个体变异、生存斗争与自然选择	50
二、新物种如何得以形成？	53
三、大灭绝——旧类型被新类型排挤的结果	56
四、共同祖先理论	56
五、近亲交配导致衰退	58
六、从不同视角对达尔文进化论的透视	58
第六章 达尔文之后的进化论	61
一、海克尔——“生物发生律”	61
二、直生论——进化的趋势是线性的，但是非适应性的	61
三、德弗里斯——生物进化的“突变论”	62
四、一些哲学家的进化观	63
五、新达尔文主义和综合进化论	66
六、“中心法则”真的是否定获得性遗传的利器吗？	67

七、分子进化的中性理论	68
八、古生物学家的“间断平衡”理论	73
第七章 对达尔文的物种形成观之解读	75
一、成种的内在条件——连续变异的累积	75
二、成种的外在条件——没有空缺的位置就没有自然选择	77
三、成种的过程——新旧变种更替	78
四、地球上物种的分化趋势——不可能无限增加	79
五、物理性隔离——重要，但未必那么？	81
六、淡水——安逸的天堂？	84
第八章 对达尔文进化论之诘难	85
一、自然选择和适者生存——一种定义的循环？	85
二、来自恩格斯的批评——马尔萨斯的“斗争”是自然选择的唯一手段吗？	90
三、不是所有的性状都是有用的——达尔文的“相关生长”	91
四、达尔文理论能解释在进化的独立路线中出现相同器官的现象吗？	91
五、达尔文理论能解释“不可降低的复杂性”吗？	92
六、进化论——以辩护代替求证的理论？	93
第九章 变异从何而来？	95
一、拉马克和达尔文（博物学家）——环境与适应决定变异	95
二、魏斯曼（发育遗传学家）——有性生殖是变异的唯一来源	96
三、柏格森（哲学家）——生命的原始冲动是变异的根本原因	97
四、德弗里斯（遗传学家）——新物种通过突变（而不是微小的 连续变异）而形成	97
五、薛定谔（物理学家）——只有突变才能遗传	98
六、遗传突变——复制错误、染色体重组与多倍化	99
七、变异在群体中的保存与扩散——孟德尔的性状分离与自由组合定律	102
八、对种内个体间表型变异之疑惑	103
九、种内个体在分子水平也存在高度变异	104
十、为何存在杂合性？	106
十一、因果关系之颠倒	109
十二、个体变异性的本质	110
第十章 谁选择？为何选择？选择什么？	114
一、自然选择概念的历史回顾	114
二、谁选择？为何选择？	115
三、选择什么？	118

四、自然选择之我见	126
第十一章 坐什么井观什么天	128
一、月见草与果蝇的随机变异——突变论	128
二、拟态物种的微小变异的连续累积——渐变论	130
三、长颈鹿的脖子、洞穴动物的眼睛及人类的诞生——用进废退，获得性遗传	135
四、“爱尔兰麋鹿”的过度发育——直生论	141
五、“完美”适应或自然选择的代价与命运	142
第十二章 浅尝辄止——谁是谁非？	145
一、渐变与突变，孰对孰错？	145
二、随机（偶然）性或目的性？	146
三、什么才应该是自然选择的真正含义？	146
四、马尔萨斯的“斗争”对物种分化真的是如此重要吗？	148
五、生物界之目的性——既有也没有	151
第十三章 自然选择——有无方向？	154
一、何为“自然”？	154
二、复杂化 vs 简化	154
三、何为“进步”或“高等”？	156
四、为何自然界不同等级生物能够共存？	159
五、自然选择之方向性——依赖于物种的生态功能与生存环境	161
六、分解者之选择方向性——快速的分解代谢，因此细菌独霸天下	163
七、陆生植物之选择方向性——最大的光能利用，因此群落结构立体化	164
八、海洋藻类之选择方向性——漂浮于表层获得阳光，进化停留于原始微藻	165
九、动物之选择方向性——捕食与被捕食的军备竞赛，虫与花的互惠进化	166
第十四章 物种——缘何如此纷繁？	169
一、地球上的物种——已知有 175 万种，以昆虫最多	169
二、物种不断地多样化	170
三、关于物种创造的先人之见	171
四、物种创造的遗传学机制——源自有性生殖物种基因库的反复分裂	172
五、物种创造的生理学机制——氧化环境对物种分化的巨大贡献	173
六、物种创造的生态学机制——生态位的不断创造与细分	175
七、有性生殖物种的分化速率随体积增大而降低	176
八、无性生殖微生物的种类稀少，从公共基因库中组合物种实现快速适应	177
九、体制越简单，可塑性越大，成种速率越快	178

第十五章 划时代的生命三域说——真理 or 谎言? 180

一、“三域”说横空出世 180

二、为古菌域“站台” 183

三、醉人的幻想? 186

第十六章 拉马克主义之还魂——后天是先天的延绵与超越 190

一、分子遗传学家率众“围剿”拉马克主义 190

二、达尔文也曾为拉马克站台 192

三、用一个 22 代老鼠尾巴的切割实验就能否定获得性遗传吗? 194

四、“为了要在一边消费，自然就被迫在另一边节约” 194

五、鱼变成人，兽变成鲸——“使用”难道毫无意义? 195

六、动态特征偶联“用进废退”，而静态特征偶联随机变异 197

七、难道生理适应性就不会留下任何遗传痕迹吗? 198

八、先天本能 vs 后天习性 200

九、先天免疫 vs 后天免疫 202

十、行为印刻(imprinted)——架起“先天”与“后天”连接之桥 202

十一、表观遗传变异——环境对基因表达的可遗传塑造 204

十二、生命 = 种族的记忆 + 个体的学习 205

十三、灵魂缺失——从结构主义俯视进化论 207

第十七章 白云苍狗——“积木”搭建起生命世界 209

一、用质子拼装出各种化学元素 209

二、用小分子模块拼装出生物大分子 210

三、细胞器的内共生起源——将细菌吞噬与同化 213

四、用细胞堆砌出五颜六色的生物个体 214

五、个体发育——用模块搭建躯体 215

六、物种演化与模块重组 218

七、为何模块化? 222

第十八章 进化之“四因说” 223

一、未竟的综合 223

二、若干进化概念之审读 224

三、演化是一种漫长的生命运动——方向、速率和动因 225

四、进化论：一个理论，一个侧面，一种视角 229

五、进化“四因说” 231