

THE FIRST SCIENCE VIEW | 第一科学视野

《环球科学》杂志社 编
飞思科普出版中心 监制

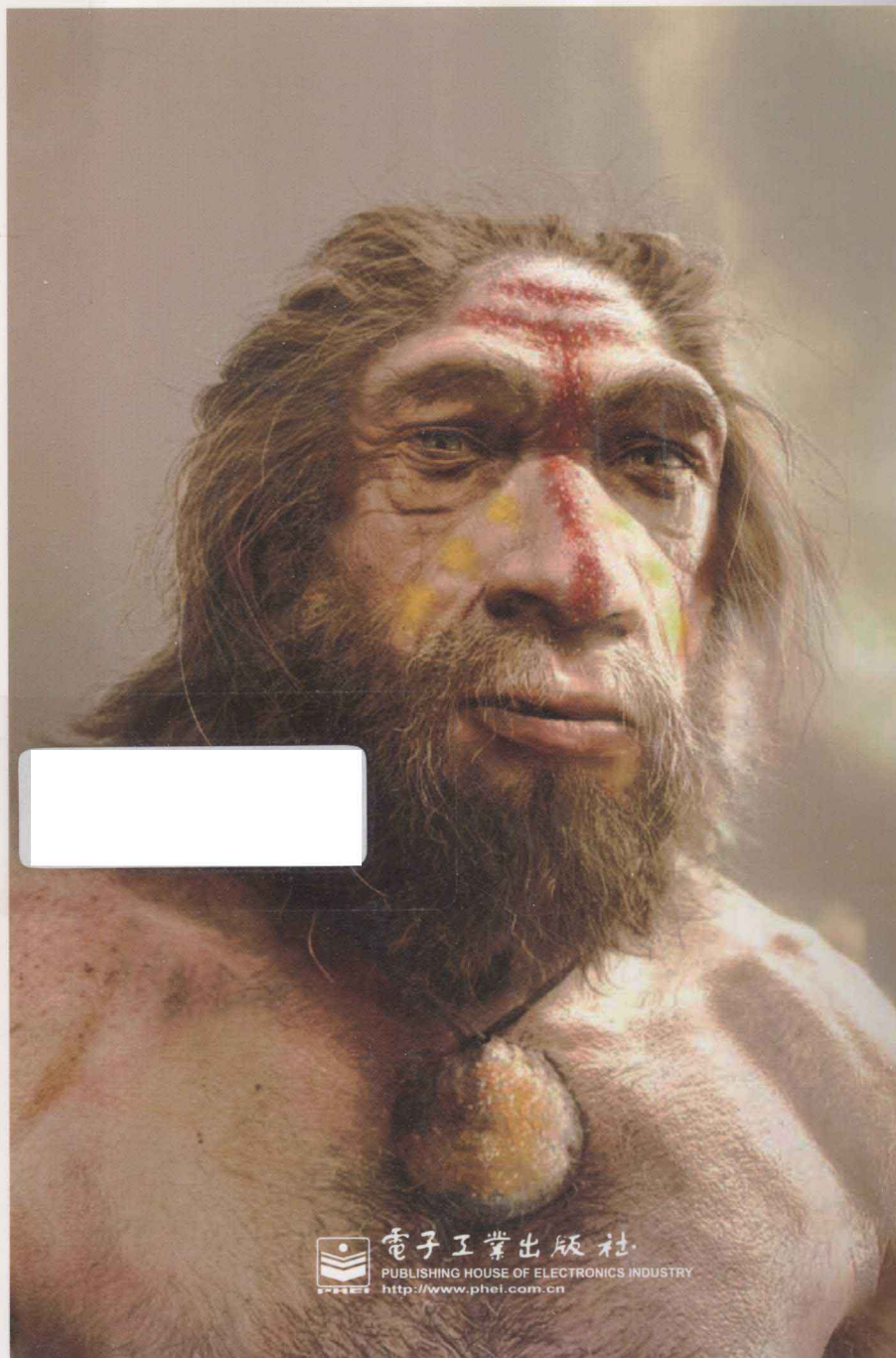


生命与进化

修订版

全球顶级科普杂志《科学美国人》精选

众多
诺贝尔奖 得主及
荟萃从 **爱迪生** 到 **比尔·盖茨**
都喜欢阅读的 **大众科普** 文章
科学家倾力撰写



电子工业出版社
PUBLISHING HOUSE OF ELECTRONICS INDUSTRY
<http://www.phei.com.cn>

内容简介



历史长河中，没有什么比研究人类自身的起源和进化更能带来成就感的事了；除此之外，恐龙灭绝的原因、其他哺乳动物的智慧、微生物的世界、外星生命的探索……每个主题下的真相，都是人类长久以来孜孜不倦追求的目标。本书不但很好地解释了以上疑惑，还为读者带来了动物学、生物学、遗传学、医学等多个交叉学科的前沿研究动态。本书精彩而不生僻，毫无疑问，将成为相关领域的研究人员和科普爱好者的高品质读物。

未经许可，不得以任何方式复制或抄袭本书的部分或全部内容。
版权所有，侵权必究。

图书在版编目 (CIP) 数据

生命与进化 / 《环球科学》杂志社编. -- 修订本. -- 北京 : 电子工业出版社, 2012.8
(第一科学视野)
ISBN 978-7-121-17276-2

I. ①生… II. ①环… III. ①生命起源 - 普及读物 ②生物 - 进化 - 普及读物
IV. ①Q10-49②Q11-49

中国版本图书馆CIP数据核字(2012)第121411号



责任编辑：郭晶 彭婕
特约编辑：赵宁 赵海红
印刷：北京天宇星印刷厂
装订：三河市鹏成印业有限公司
出版发行：电子工业出版社
北京市海淀区万寿路173信箱 邮编：100036
开本：889×1194 1/16 印张：17.25 字数：772.8千字
印次：2012年8月第1次印刷
定 价：65.00元

凡所购买电子工业出版社图书有缺损问题，请向购买书店调换。若书店售缺，请与本社发行部联系，联系及邮购电话：(010) 88254888。

质量投诉请发邮件至zltts@phei.com.cn，盗版侵权举报请发邮件至dbqq@phei.com.cn。
服务热线：(010) 88258888。

第一科学视野

生命与进化

(修订版)



《第一科学视野》
丛 书 编 委 会

丛书主编

刘 芳 褚 波

丛书编委 (按姓氏音序排列)

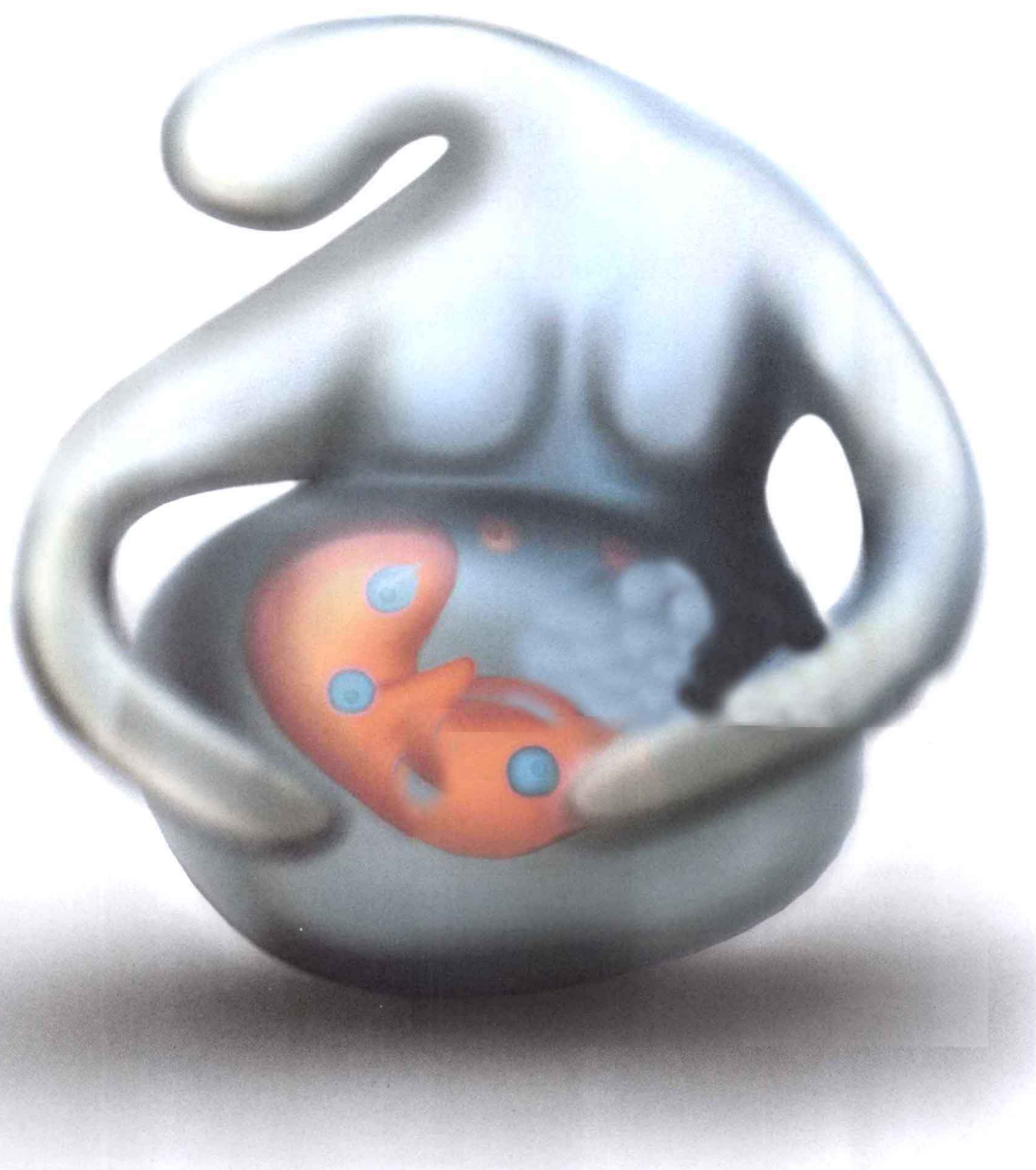
陈宗周 刘 明 龙 晔

罗丽聪 罗 绮 申宁馨

THE FIRST
SCIENCE VIEW

第一科学视野

《环球科学》杂志社 编
飞思科普出版中心 监制



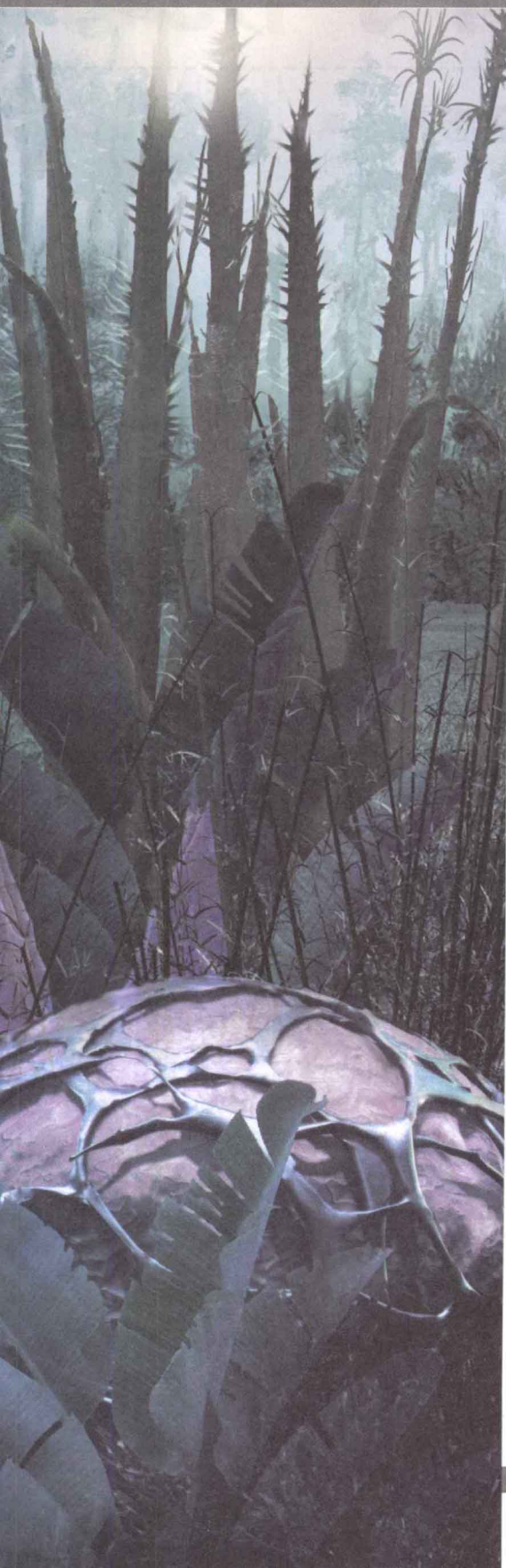
生命与进化

(修订版)

电子工业出版社
Publishing House of Electronics Industry
北京·BEIJING

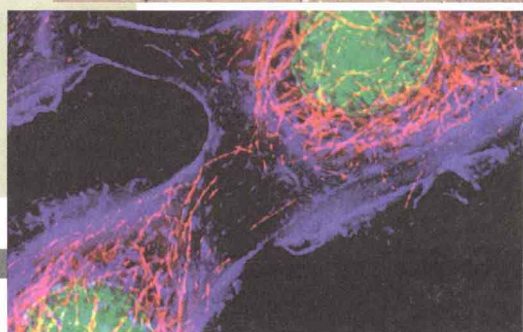
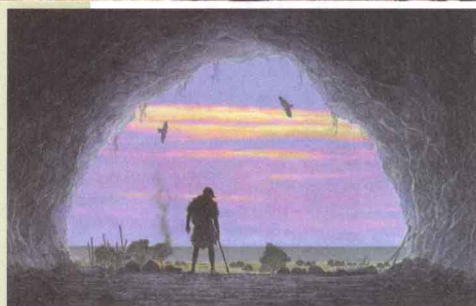
试读结束：需要全本请在线购买：www.ertongbook.com

目录 CONTENTS



- 006 达尔文的进化路
- 012 自然的主动选择
- 020 进化论的扩张
- 028 证明达尔文
- 036 谁在批判达尔文
- 044 打破达尔文的神话
- 047 谁最先享受了鱼水之欢、进化研究简史
- 052 人类的家谱
- 057 人类停止进化?
- 064 我们的心理停留在石器时代?
- 072 “北京人”是我们的祖先吗?
- 074 尼安德特人像现代人一样思考?
- 079 人类濒临灭绝时
- 086 人类进化研究简史
- 088 进化里程碑：人类看到了彩色的世界
- 096 “赤裸”的真相
- 104 人类被猫“驯化”的历史
- 112 人类进化使癌细胞受益
- 121 你的体内有别人的细胞
- 128 进化出来的抑郁

- 132 人类嗅觉的“特异功能”
- 138 声带：在简单中孕育美妙
- 146 物种分类：三百年的糊涂账
- 154 显微镜下的美丽细胞
- 160 微观世界的美丽
- 166 生命来自外星球？
- 174 外星植物的诡异色彩
- 182 穿越亚马孙秘境
- 191 现代鸟飞翔在恐龙时代的天空
- 196 谁屠杀了马达加斯加的恐龙
- 204 还原恐龙集体死亡现场
- 210 化验恐龙血
- 218 尘封 3000 万年的南美动物王国
- 226 重建史前北美生态系统
- 235 断肢再生
- 242 蝠翼上的进化谜题
- 251 鲨鱼的第六感
- 258 它们能感到同伴的痛苦
- 264 有文化的红毛猩猩
- 272 杰斐逊的驼鹿



达尔文的进化路

达尔文提出进化论已有 150 年，但它依然深深影响着现代科学研究。

撰文/加里·斯蒂克斯 (Gary Stix)

翻译/杨宁宁

进化论的发展

- 达尔文的进化论已经经受了 150 年的检验。
- 随着与遗传学的融合，进化论的内涵更加广泛。
- 进化生物学家仍须回答一个困扰了达尔文多年的问题：究竟什么是物种？

1835 年，26 岁的查尔斯·达尔文 (Charles Darwin) 搭乘英国皇家海军的“小猎犬号” (HMS Beagle) 双桅横帆船来到南美洲的加拉帕戈斯群岛 (Galápagos) 时，他并未过多留意那些如今与他名字密切相关的鸟类，他甚至错误地把一些小鸟当做蜡嘴雀 (grosbeak)，其中就包括如今的“达尔文雀” (Darwin's finche)。回到英国后，鸟类学家兼画家约翰·古尔德 (John Gould) 为“小猎犬号”带回的鸟类标本制作详细图解时才发现，达尔文眼中的“蜡嘴雀”，其实属于不同的雀科种类。

从古尔德的工作中，达尔文这位自学成才的博物学家逐渐明白，雀科鸟喙的大小是经过几代改变，才得以适应不同岛屿上植物种子和昆虫的体积差异。1839 年，达尔文回到英国后，发表了《小猎犬号航海记》 (The Voyage of The Beagle)。他在书中写道：“看

见在这样一小群有着亲密关系的小鸟中，居然存在这种渐变特征和结构上的多样性，任何人都可能会想到，它们是由这座岛屿上最初的几只小鸟发展而来的——同一种群的小鸟经过不断‘改良’形成了不同的发展‘终端’。”

大约 20 年后，达尔文将他的所见所闻，以及对雀科鸟类适应不同岛屿环境方式的理解，整理成为一套完整的进化理论，着重强调了自然选择的力量——正是它确保优势性状能在种群内代代相传。多年来，虽然科学界和宗教界的批评家们总在批判达尔文进化论的核心观点，但这套理论却像一把钥匙，开启了一个似乎永无止境的研究领域。直到今天，生物学家仍在寻找能合理解释自然选择如何在分子水平上发挥作用，以及如何影响新物种形成的实验依据。

在此过程中，著名的“达尔文雀”一直扮演着重要角色。达尔文曾认为，进化过程极为缓慢，生命短暂的人类根本察觉不到生物在进化。由于“达尔文雀”的繁殖相对迅速，生活在与世隔绝的岛屿上，而且鲜有迁徙，这类小鸟就成为科学家实时观测生物进化的理想对象。

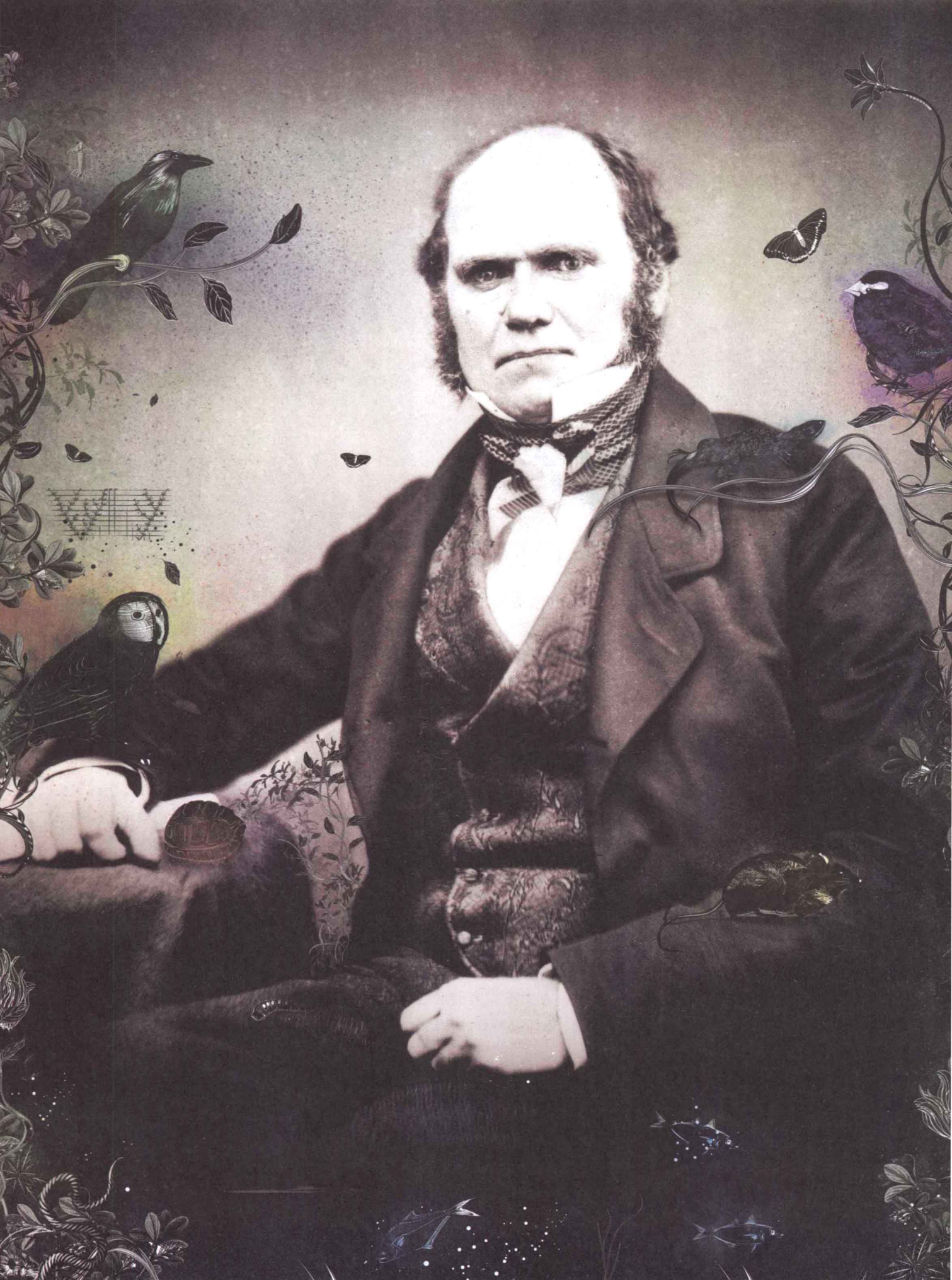
从 20 世纪 70 年代起，美国普林斯顿大学的进化生物学家彼得·R·格兰特 (Peter R. Grant) 和 B·罗斯

玛丽·格兰特 (B. Rosemary Grant) 夫妇便将加拉帕戈斯群岛当做一个“巨型实验室”，观察两万多只雀科类小鸟的习性和身体变化。他们的研究明确显示了新生代雀类的平均个头和鸟喙的大小如何随着厄尔尼诺现象的反复，以及岛上气候从湿润到干燥的变化而变化。他们甚至还能根据观察数据，编写出新型雀类出现的大致时间表。

实际上，很多科学家都在通过各种方式观察生物进化，格兰特夫妇不过是其中两位。除了达尔文雀，科学家还研究过非洲大湖地区的丽鱼 (cichlid fish)、阿拉斯加的棘鱼 (stickleback)、中南美洲及加勒比群岛的卵齿蟾属蛙类 (Eleutherodactylus frog) 等。

从他们观察到的典型实例中，我们可以得出一个与达尔文传统观念截然相反的结论：生物进化并非始终缓慢而稳定，有时会突然加速，在数年（而不是数千万年）内完成一次飞跃。

人们对进化（往往是为什么只有“适者”才能生存）的思考已有悠久历史，甚至可追溯到苏格拉底 (Socrates) 时代。18 世纪和 19 世纪，很多科学家都提出过关于生命如何进化出来的猜想，其中就包括达尔文的祖父伊拉斯谟·达尔文 (Erasmus Darwin, 1731—1802)。



进化论的“进化史”

进化的概念可以追溯到古代，以下重要时间点展示了进化论不断完善的过程。

公元前610年—公元前546年：
希腊哲学家和生物学家阿那克西曼德（Anaximander）认为，所有生命都是从海里的鱼进化而来的，它们登上陆地以后经历了一个调整过程。



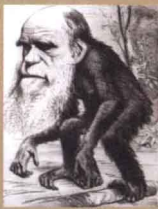
1735年：
林奈（Linnaeus）发表《自然系统》第一卷，为分类学奠定了基础。他相信植物有一个共同祖先，但人类和动物是由上帝直接创造的。

1838年：
达尔文提出自然选择学说，但20多年后才正式发表。



1865年：
奥地利牧师孟德尔发表了遗传学理论，但人们在此后30多年里都未认识到这一理论的重要性。

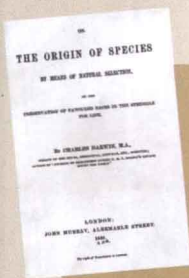
1871年：
在《人类的起源》一书中，达尔文将人类谱系和灵长动物的祖先联系在一起，激起某些学术阵营的强烈反对，并以他的肖像创作讽刺漫画。



1925年：
美国田纳西州的年轻教师斯科普斯（Scopes）因为教授达尔文进化论而受到法律制裁——相关法律规定，教授任何否定神创论的理论都是违法的。



1859年：
《物种起源》发表，一出版便迅速脱销。



通俗易懂的进化论

对于任何具有一定文化修养的人而言，读懂达尔文的著作都不困难，尤其是《物种起源》中他对自然选择学说的描述：“当一个物种内的个体数量超过环境可接受的程度时，个体间就会为了生存而竞争。在复杂多变的生存环境里，如果一个个体以某种方式发生了哪怕很轻微的有益于生存的改变，它就能获得更大的生存几率，成为自然选择的‘宠儿’。根据遗传定律，任何由大自然选中的变异特征，都倾向于以经过改良的新形式传递给后代。”

19世纪以来，达尔文进化论是首个能经受科学界严格检验的理论。当代科学家配备有精密摄像设备、高性能计算机和DNA取样工具，与当年“小猎犬号”上的设施相比，可谓天壤之别，而他们的研究也证明了达尔文理论的正确性。今天，不论是生命科学这样的基础学科，还是法证科学类的应用领域，都与达尔文相关理论有着千丝万缕的关系，这也是全世界都在庆祝达尔文诞生200周年、《物种起源》出版150周年的原因。

达尔文进化论与相对论、量子力学等其他重要理论体系一起，构成了现代科学的支柱。正如哥白尼推翻“地球中心说”一样，达尔文理论否定了人类主宰自然世界的说法。美国加利福尼亚大学欧文分校的进化生物学家弗朗西斯科·J·阿亚拉（Francisco J. Ayala）用“没有设计者的设计”生动地解释了自然选择学说，同时一语双关地嘲讽了某些神创论者对进化论的刻意抹煞。阿亚拉在2007年写道：“达尔文彻底完成了哥白尼式革命：他为生物学带来全新概念，将自然界看做一个运动中的有序物质体系——人类不需要借助任何超自然力量，就可以解释这个概念。”

在达尔文提出进化论150年后，他留给我们的伟大遗产仍然显著影响着当今世界：世界上的众多学术著作都由《物种起源》衍生而来。这些“遗产”也反映了过去一个多世纪里，进化论经历了怎样的巨变：早期理论已

与基因科学融为一体。对于达尔文和他之前的科学家而言，基因科学或许是个超乎想象的研究领域。

本书着重讨论了一些目前仍有待解决的问题：自然选择有多普遍？自然选择如何在基因水平上发挥作用？自然选择作用下，遗传变异如何发生？它是通过测试单个基因或有机体，甚至整个动物、植物或微生物群体的适应能力而起作用吗？如果人类有能力严格控制环境，甚至自身生物特性，自然选择是否同样适用？

环球之旅

经过57个月的航行，达尔文带回了一个大型“数据库”：数千页笔记和大量动植物标本，这为进化论诞生奠定了基础。

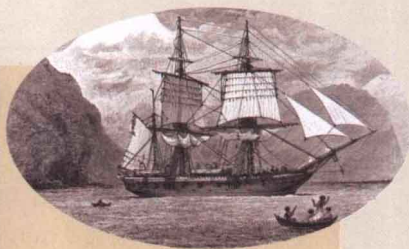
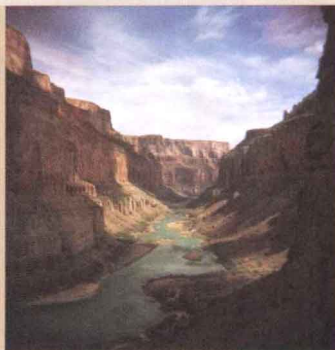
与所有才华横溢的天才一样，达尔文自有一套行事方式。小时候，他在学业上并无超人一等的表现。1809

**1809年:**

达尔文(左一, 对面是他的妹妹)出生于英国施鲁斯伯里的一个富裕家庭。

1830年:

莱尔发表《地质学原理》, 这本书对达尔文产生了深远影响。美国大峡谷(右图)就是书中提到的地质均变论的证据。

**1831年:**

达尔文跟随“小猎犬号”开始了为期5年的环球之旅。

1936年—1947年:

结合了达尔文进化论和孟德尔遗传理论的现代进化综合论出现。

1953年:

沃森和克里克发现DNA双螺旋结构, 让科学家有可能深入到分子水平研究进化论。

**2005年左右:**

通过遗传分析, 科学家发现了人类最近几千年来的进化过程。

2009年:

达尔文诞生200周年, 相关纪念活动在全球范围内开展。



年2月12日, 达尔文出生在英格兰一个富裕的乡村家庭。少年时期, 他是个不爱学习, 讨厌上课的普通学生(和爱因斯坦很像)。后来, 他遵从父亲的期望考入一所医学院, 但由于不愿解剖尸体, 没能完成学业。与此相反, 在狩猎时, 达尔文很喜欢捕杀鸟类和小动物——观察野生动物和收集动物标本是他给自己布置的任务之一。

看着儿子一事无成, 父亲罗伯特·达尔文(Robert Darwin)非常失望。无奈之下, 他只得命令达尔文去剑桥大学攻读神学学位, 以便能加入牧师行列。在大学里, 达尔文的一些想法被神职人员认为是对宗教信仰的亵渎, 但幸运的是, 他最终勉强毕业了。

当“小猎犬号”考察船向达尔文发出邀请时, 尽管父亲竭力劝阻, 他仍欣然接受。就这样, 达尔文以一名博物学家的身份, 跟随“小猎犬号”开始了长达5年的环球之旅。对于达尔文, 这段经历是他受到的“第一次真正训练, 或者说思想教育”。环

球旅行作为达尔文提供了深入自然的机会, 也让他拥有足够的时间进行思考——进化论思想便是由此成形的。

航行途中, 达尔文有过多次数里程碑式的发现。在巴西, 他找到大量物种以及相关化石, 比如在距离阿根廷首都布宜诺斯艾利斯(Buenos Aires)南面约640千米处发现了巨型树獭化石, 这使达尔文开始思考物种是怎么灭绝的; 阿根廷草原上的牧民对当地土著人的杀戮, 让他看到人类也具有动物般守卫领土的原始冲动; 在酷热难当的加拉帕戈斯群岛, 尽管只逗留了短短5周, 当地地理条件却让他有机会思考, 相邻小岛上的海龟或知更鸟(mockingbird)的亲缘关系到底有多亲近、它们是否源自同一祖先?

在海上航行中, 达尔文认真阅读了查尔斯·莱尔(Charles Lyell)的著作《地质学原理》(*Principles of Geology*)。书中阐述的地质均变论(uniformitarianism)提到, 历史上

达尔文语录

除了科学研究, 从语言里也能看出达尔文的非凡智慧:

“在人类的整个身体上, 都存在着无法擦除的低等起源印迹。”
(Man still bears in his bodily frame the indelible stamp of his lowly origin.)

“任何人像我这样专注于某个问题, 都会变成受到上帝诅咒的魔鬼。”
(It is a cursed evil to any man to become as absorbed in any subject as I am in mine.)

“我的大脑似乎变成了一台机器, 专门从大堆的事实中提炼规律。”
(My mind seems to have become a kind of machine for grinding laws out of large collections of facts.)

“有时, 消灭一个错误的意义, 等于甚至胜于发掘一条新的真理。”
(To kill an error is as good a service as, and sometimes even better than, the establishing of a new truth or fact.)

地质的侵蚀、沉降过程, 以及火山活动发生的频率和现在是一致的。莱尔还否定了当时流行的地质灾变说(catastrophism), 他认为地貌并不由超自然能量引起的突发剧烈地质活

本文译者

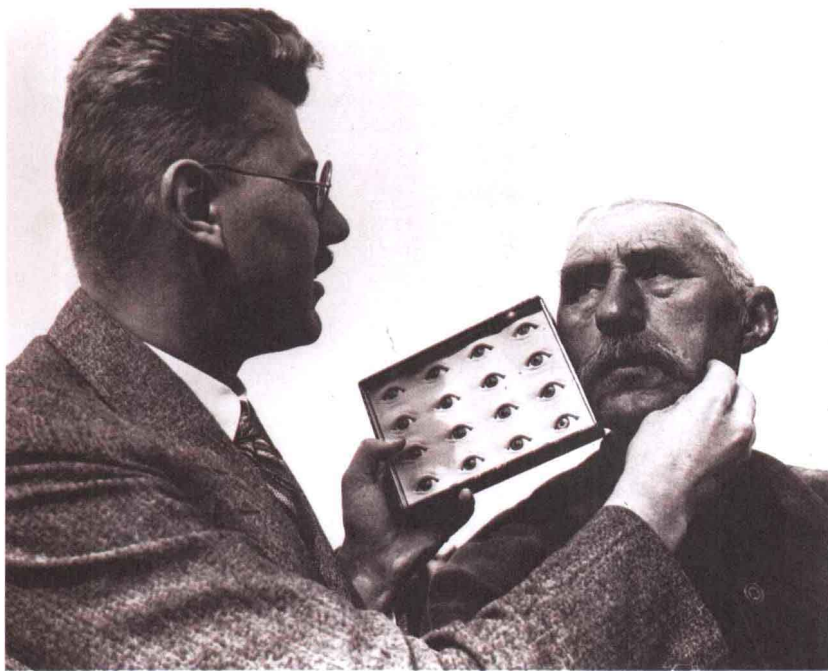
杨宁宁，英国伦敦大学学院遗传、进化和环境系遗传学博士，目前主要从事美洲土著人遗传进化史相关研究。

动决定。船队探险者在秘鲁内陆的一次徒步旅行中，在海拔 2 100 多米的高处发现了一个古代海洋沉积层，这一地质现象证实了莱尔的观点。

达尔文完全没意识到，他已踏上一段彻底改变生命科学的旅程。虽然在 57 个月的环球航行中，达尔文没能像 1905 年的爱因斯坦一样，接连发表关于狭义相对论、布朗运动以及其他主题的重量级论文（1905 年被称作爱因斯坦的“奇迹之年”），但他带回的“宝藏”即便在今天看来也是一个大型数据库：368 页动物学笔记、1 383 页地质学笔记、770 页日记、1 529 个保存在酒精瓶里的物种标本、3 907 个风干的物种标本，这还没算上从加拉帕戈斯群岛捕捉的活海龟。

1836 年 10 月，“小猎犬号”返回英国。达尔文的书信和一些标本开始在

▼ 从 19 世纪末到 20 世纪初，社会达尔文主义 (Social Darwinism) 和优生学 (eugenics) 开始在西方国家兴起（现已证明这两门学科缺乏科学依据），一些学者试图将达尔文思想运用到社会规划中。下图为一位德国人类学家试图从眼睛确定一个人的种族特征。



英国科学界流传，不少科学家已把他看做同行。学术界的认可更坚定了达尔文的研究之路，他完全将父亲的期望抛在脑后。回国后不久，达尔文便和表姐艾玛·韦奇伍德 (Emma Wedgwood) 结婚，搬到一处乡村住所——对于他的研究而言，这里的花园和温室简直就是天然实验室。得益于殷实的家底，达尔文能轻松维持生活与研究。不幸的是，“小猎犬号”启航后不久，达尔文就患上不明疾病，头疼、心动过速、肌肉痉挛等症状总是挥之不去，反复无常的病情打消了他再次出海远航的想法。

●●● 进化论的诞生

1859 年，达尔文发表《物种起源》，酝酿了 20 多年的进化论终于面世，新理论的诞生引发了一场旷日持久的争论。

19 世纪 30 年代末，达尔文开始著书阐述自己的理论。为了确保证据和论点无可挑剔，他在 20 多年后才将著作公开发表 [达尔文急着发表《物种起源》的另一个原因是，他的竞争对手阿尔弗雷德·罗素·华莱士 (Alfred Russell Wallace) 也准备发表的相似理论]。

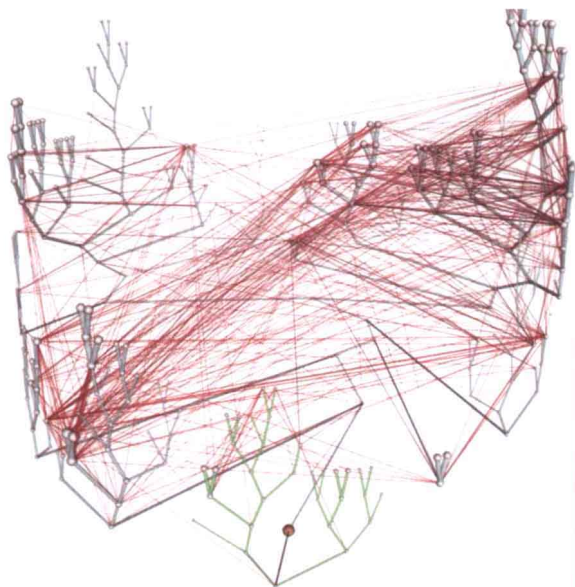
进化论的构建过程极为缓慢。读了莱尔的著作，达尔文接受了地质均变说的观点，并推测生物进化也是如此：一个物种会衍生出其他物种。最初，一些具有进化思想的人也意识到生物体会发生改变，但他们认为是一种“自然阶梯” (scala naturae) 式的改变：每个谱系的植物或动物都是从无生命的物质自然产生的，初等生命会沿着向上的“阶梯”变得更为复杂，直至完美。

但达尔文并不认同上述进化论，而是赞成“分支进化论”，即不同物种由同一祖先沿着不同路径分化而来，这一点悖于“新物种不会与祖先存在显著差异”的主流观点。达尔文回忆起，他在加拉帕戈斯群岛上看到的 3 种知更鸟，很有可能是从南美洲一种知更鸟的近亲演变而来的。《物种起源》中唯一的插图，就是达尔文所作的有许多分支的“生命进化树”。

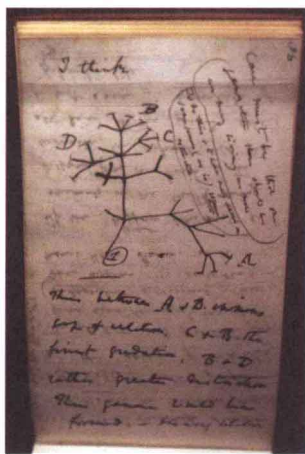
然而，要完善“生命进化树”这个概念，就必须回答一个问题：进化是如何进行的？正是这个问题促使达尔文产生了一个最具革命性的想法——自然选择学说。从汤姆斯·马尔萨斯 (Thomas Malthus, 英国经济学家) 的著作中，达尔文了解到生物群体总倾向于迅速增长，从而导致资源缺乏。他对动物和植物的繁殖也产生了浓厚的兴趣，时不时走访农贸市场并且收集植物图册。

1838 年，达尔文开始意识到，当种群数量不断增长，它们所在环境的资源即将耗尽时，自然界自有办法解决资源的供需矛盾，而不会像培育种牛的人那样刻意选择优势特征（最初，达尔文只和少数朋友分享了这些想法）。在某个遗传多样性极为丰富的物种中，自然选择会“清除”一些优势特征较少的个体——这就是阿亚拉所说的“没有设计者的设计”。另外，如果同一物种的两个群体长时间隔离（比如一个在沙漠里，另一个在深山里），他们很可能发展成完全不同的物种，并且不能相互交配。

1859 年，华莱士撰写了一份手



■下图所示的“生命进化树”为达尔文在1837年绘制的草图，今天看起来仍然非常复杂。多维计算机模型（左）不仅展示了分支进化如何进行，我们还可以从中看到微生物如何通过交换基因来完成进化。



稿，部分内容与达尔文的结论雷同。迫于竞争压力，《物种起源》仓促发表。该书的第一版是一份只有15.5万字的“摘要”，共印了1500本，很快销售一空。读者的追捧证明达尔文的论述通俗易懂——不像爱因斯坦的著作那样，“地球上大概只有3个人能看懂”。

达尔文的晚年是在伦敦以南约26千米的唐恩村（Downe）度过的。即便是在这段时间，他仍在观察家里的兰花和其他植物，不断探索自然选择现象。达尔文与世无争，从不为自己的理论作任何辩解。《物种起源》的发表激起了一场旷日持久的论战，神创论的拥护者至今还要求西方国家的教科书里不能含有与进化论相关的内容。1860年11月17日发表在《科学美国人》上的一篇文章，描述了英国科学院的一场会议，与会者布罗迪爵士（Sir B. Brodie）这样批判达尔文的理论：“人类拥有一股叫做自我意识的力量，将我们与地球上的其他物体从本质上区别开来，而他（达尔文）并未看到这股力量是怎样从低等生物中起源的。人类的这股力量与神的智慧并无二致。”尽管如此，还是有一些著名科学家为达尔文辩护。那一期的《科学美国人》还报道，在同一场会议中，著名英国植物学家约瑟夫·胡克（Joseph Hooker）指责一位来自牛津市的主教，

认为他根本没有看懂达尔文的著作。

在《物种起源》中，达尔文刻意避开了关于人类进化的问题，但在另一本著作《人类的起源》（*The Descent of Man*）中，他提到人类起源于旧大陆的猴子。这个观点冒犯了很多，漫画杂志因此创作了讽刺漫画，把达尔文描绘成半人半猴的怪物。到了19世纪60年代，达尔文的堂兄弗朗西斯·高尔顿（Francis Galton，英国人类学、遗传学家）和其他一些人甚至开始批评，现代社会庇护“不适应环境”的成员免受自然选择。这无疑是对达尔文思想的曲解和误用，但从纳粹思想到新自由主义，再到流行文化，类似的曲解和误用从未停止过。美国作家库尔特·冯内古特（Kurt Vonnegut）还曾批评达尔文“宣扬

那些死掉的人是该死的，说那些尸体是进步的表现”。

由一个共同祖先进化出不同物种分支的进化理论，在较短时间内就得到了大众的认可，但自然选择学说的命运要曲折得多，即使在科学界也是如此。实际上，人们迟迟不肯接受自然选择学说是可以理解的，因为达尔文在著作中并没有详细描述遗传机制，只是假设一个个微小的“胚芽”（*gemmule*）从各种组织中分裂出来，然后进入性器官进行复制，并传给下一代。直到20世纪三四十年代，自然选择学说才被广泛接受。

后来，现代进化综合论（*Modern evolutionary synthesis*）出现，扩展了进化论框架，并把自然选择学说与格雷戈·孟德尔（*Gregor Mendel*）的遗传理论融合起来。1959年，《物种起源》发表100周年，自然选择学说的地位似乎已不可动摇了。

然而随后几十年，进化生物学的范围不断拓宽，科学家不得不考虑更多的问题：进化是否间歇性的（一次突变发生后紧跟着一个较长的间隔期）？随机突变的出现或消失是否会改变生物体的适应性？每一个生物特征都是进化适应的产物吗？有些特征会不会是随机产生的优势特征的副产物？

进化生物学也将重申曾被我们否定掉的达尔文观点：作用于整个生物群体的自然选择可以解释生物的利他特征。至于物种起源，单细胞生物之间经常交换整套基因组的现象是否动摇了物种的定义（一种生物不能繁殖出另一种生物）？无休止的争论体现了进化生物学的无限生命力，也是达尔文留下“活的遗产”的实际证明。

拓·展·阅·读

What Evolution Is. Ernst Mayr. Basic Books, 2002.

The Cambridge Companion to Darwin. Edited by Jonathan Hodge and Gregory Radick. Cambridge University Press, 2003.

On the Origin of Species: The Illustrated Edition. Charles Darwin. Edited by David Quammen. Sterling, 2008.

The Complete Works of Charles Darwin Online can be accessed at <http://darwin-online.org.uk>

自然的主动选择

借助最复杂成熟的遗传学工具，生物学家的研究向我们展示了自然选择在基因进化过程中发挥的巨大作用，这种作用远远超出了大多数进化学家以前的认识。

撰文/H·艾伦·奥尔 (H. Allen Orr)
翻译/冯志华

分子水平上的自然选择

- 达尔文认为借由可遗传的有益突变，自然选择推动了生物的进化。如今他的理论在与其他理论的激烈竞争中获得了生物学界的认同。
- 既无益处也无害处的随机遗传突变一度被认为是在分子水平上推动进化的力量，但最近的实验表明，有益遗传突变的自然选择是一种颇为普遍的现象。
- 植物遗传学领域的研究发现，有时单个基因的改变对物种的适应性差异有很大影响。

在学科的发展历程中，一些理论很晚才被人们洞悉，原因在于这些理论微妙、复杂或艰深，但自然选择学说不在此列。尽管与一些革命性的科学理论相比，自然选择的发现相对较晚——达尔文和华莱士 (Alfred Russel Wallace) 在 1858 年同时发表了有关这个理论的论文，1859 年达尔文才出版了他的巨著《物种起源》，但自然选择学说十分浅显易懂。在一定条件下，如果某些生物比另外一些更具生存优势，前者便会有更多后代存活下来，并且随着时间推移，种群数目也越来越多。在这个过程中，环境“选择”了那些最适应当前条件的物种。在环境条件改变之时，如果一些物种恰好具备了最适应这些新环境的特性，它们就将逐渐成为优势种。达尔文主义之所以具有革命性，并不是由于它做出了有关生物学的神秘断言，而是因为它表明，自然背后的逻辑可能异常简单明了。

尽管逻辑上简单浅显，但自然选择学说的发展历程可谓坎坷曲折。达尔文有关物种进化的论断很快被生物学家接受，但他的另一个主张——绝大多数物种改变的动力源自自然选择却并非如此。实际上，直到跨入 20 世纪之后许久，自然选择是进化的主要动力这一观点才被广泛接受。

目前自然选择学说的学术地位非常牢固，这反映了该领域数十年来细致入微的实证工作，但自然选择的研

究远未完善。时下在生物学领域，对自然选择的研究甚至比 20 年前还要活跃，一方面新的实验技术已经发展起来；另一方面，自然选择背后的遗传机制现在已经成为一个精细的实证研究问题。最近许多有关自然选择的实验研究主要关注如下三个焦点：确定自然选择在多大程度上发挥影响；精确鉴定自然选择导致的适应性特征背后的遗传改变；评估自然选择在进化生物学的重要问题，在新物种的起源中扮演了何种重要的角色。

●●● 自然选择理论

自然选择是生物进化的动力，可以筛选出对环境更为适应的生物个体。

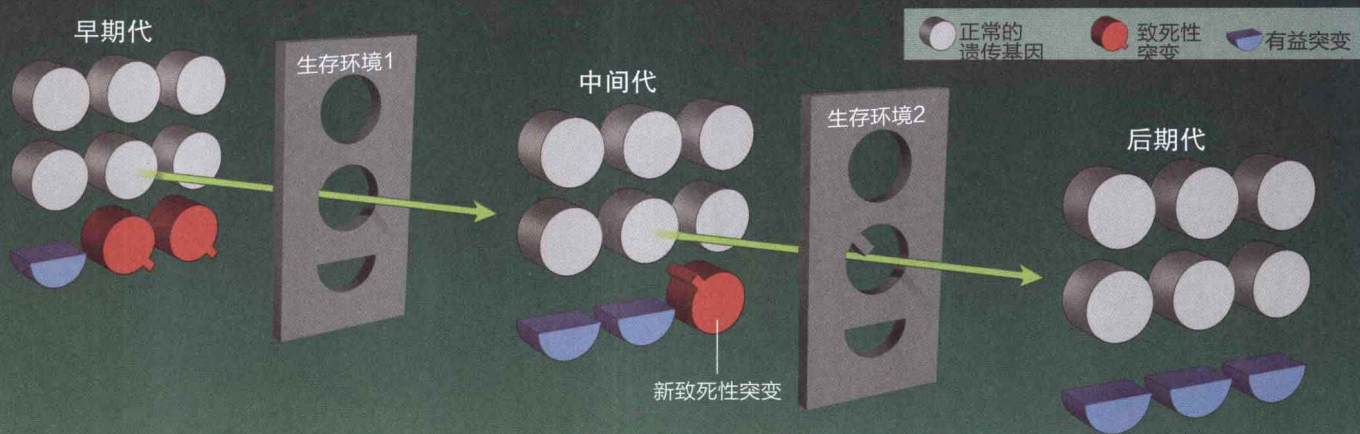
想要理解自然选择推动的进化，最佳途径就是找到某种生物，它的生命周期要非常短，使得我们有足够的时间观察它的许多世代。一些细菌每半小时就可以自我复制一次。我们可以设想有这样的一个细菌群落，该群落存在甲、乙两种基因型 (genetic type) 的成员，最初二者数目相等。另外假设甲型只产生甲型的后代，乙亦如此。现在如果环境突然改变：一种抗生素出现在这些细菌的生存环境中，甲型对这种抗生素具有抗性，而乙型没有。在

▶ 标本制作师的精湛技艺与科学博物馆馆长的专业知识强强联合，向我们展示了动物王国中进化带来的、多种多样的生命形式。这张展览照片的拍摄地点是纽约市美国自然历史博物馆生物多样性展厅。



突变与自然选择

自然选择推动的进化过程分为两个步骤：首先一个种群中出现随机遗传突变，然后生存环境再对携带这些突变的生物体进行筛选。



一些随机突变是致死性的（红色）：携带这种突变的生物无法存活，因而不能把基因传递给自己的后代。通过这个过程，环境可以有效地将物种基因组中的致死性突变剔除出去。

一种突变是有益的（蓝色）。相比没有这种突变的生物，携带这种突变的生物更有可能存活，并将这种突变传递至下一代。因此，有益突变基因就取代了种群中原先存在的旧版基因。与此同时，新的致死性突变依旧在种群中随机出现。

生存环境改变后，有益突变在种群中的存在频率日益增加。

这一新环境下，甲型比乙型更为适应环境，因此，前者幸存了下来，并且复制次数比后者多。结果就是甲型将会比乙型产生更多的后代。

适应度（fitness）是一个进化生物学学术语，意为在一个给定的环境中，某物种生存或繁殖的可能性。这一选择性过程在不同的情境中无数次地重复着，其结果我们在自然界中也随处可见：植物、动物（还有细菌）都在以错综复杂的方式适应着它们周围的生存环境。

进化遗传学家通过丰富的生物学细节使得先前的论点愈加有血有肉。例如，我们知道基因型的不同源自DNA突变——即核苷酸序列 [A（腺嘌呤核糖核酸）、T（胸腺嘧啶核糖核酸）、G（鸟嘌呤核糖核酸）、C（胞嘧

啶核糖核酸）的有序集合] 组成的基因组语言的随机改变。我们对一种常见的突变类型——点突变（DNA链中一个核苷酸突变为另一个核苷酸）的发生几率也有了了解：每个世代中任一配子（gamete，指生物进行有性繁殖时由生殖细胞所产生的成熟性细胞）的所有核苷酸都有十亿分之一的几率突变为另一个核苷酸。最为重要的是，我们对突变在适应度中发挥的作用也有所了解。绝大多数随机突变都是有害的（即这些突变降低了适应性），只有一小部分是增加适应性的有益突变。正如在计算机程序代码中，大多数打字排版错误都是有害的一样，大多数突变也是如此：在一个精确协调的系统中，随机的调整更有可能起到破坏而不是建设作用。

因此，适应性的进化过程被严格地分为突变和选择两个步骤。在每一世代中，突变都为种群带来了拥有新遗传变异的变种，而后自然选择对它们进行筛选：严苛的生存环境降低了适应性相对较差的突变体的存活率，而适应性较强的突变体存活率则会提高。值得一提的是，一个种群可以同时保留很多遗传变异突变体，它们的存在可以帮助种群应对生存条件的改变。在早期无抗生素的环境中，保护甲型细菌免遭抗生素戕害的基因是无用的甚至有些许害处的。但正是这一基因的存在，使得甲型细菌在生存条件改变时能够幸存下来。

群体遗传学家（population geneticist）用数学语言描述自然选择，为我们提供了新的见解。例如，他们的研究表明，在一个种群中，更具适应性的亚群所占比例增长更为快速。事实上，我们已经可以计算出亚群以怎样的速度增长。群体遗传学家还发现了一个惊人事实，自然选择拥有难以想象的“火眼金睛”，可以察觉不同基因型微弱的适应度差异。在一个拥有100万个体的种

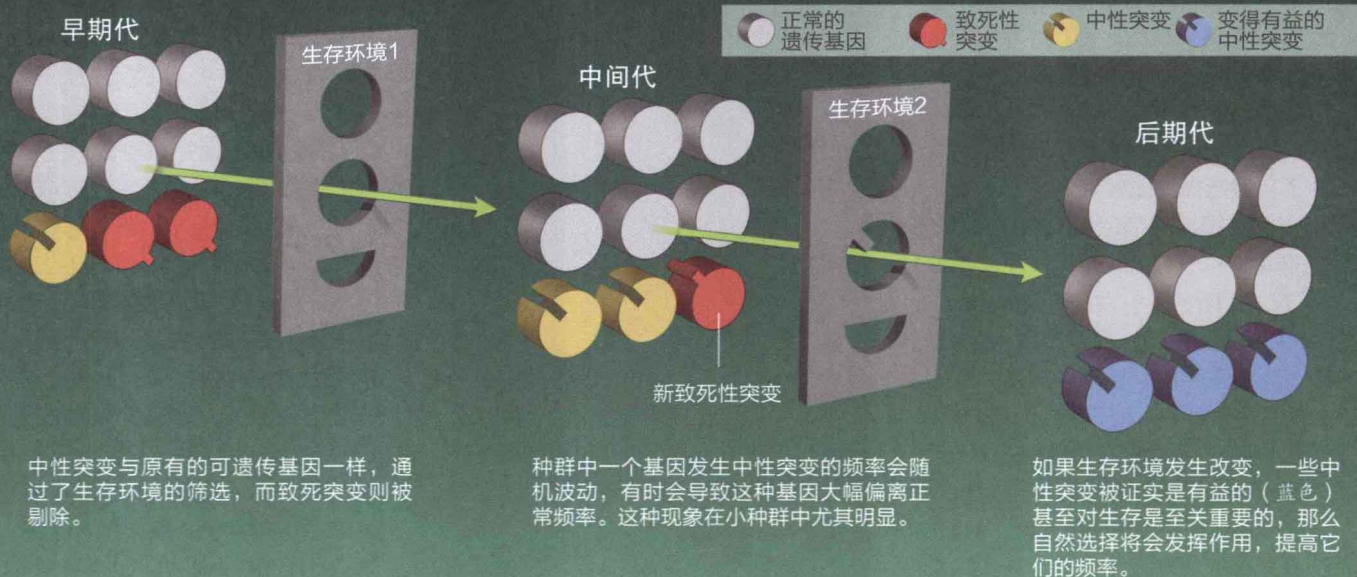


本文作者

H·艾伦·奥尔是美国罗彻斯特大学教授以及雪莉·考克斯·柯恩斯冠名生物学讲席教授，曾与杰里·A·科因（Jerry A. Coyne）合著过《物种的形成》（Speciation）。他的主要研究领域是物种形成及适应的遗传学基础。奥尔曾获得过伦敦林奈学会颁发的达尔文—华莱士奖章、古根海姆学者奖、戴维与露西·派克德基金会科学和工程奖，以及进化研究协会颁发的多布赞斯基奖。他已经在《纽约客》及《纽约书评》上发表了多篇书评和短文。

“中性”进化与遗传漂变

直到最近,生物学家依旧相信,在一个种群中连续多个世代都存在的DNA改变是中性的(黄色),对物种的生存与繁殖没有影响。在一个种群内,这些改变混合在一起,可以在代代相传的过程中随机波动起伏,这就是遗传漂变的过程。据推测,中性突变的出现频率很高,使得一些遗传学家认为,导致种群内DNA发生改变的主要推动力是遗传漂变而非自然选择。新近的一些实验发现表明,自然选择也是导致这些改变的重要因素。



群中,自然选择能察觉到哪怕一个个体适应度的不同,并发挥作用。

与自然选择有关的论点有一个值得注意的特点:自然选择的运行逻辑似乎对从基因到物种的所有层次生物学实体都有效力。当然,达尔文以来的生物学家只考虑了不同生物个体之间的适应度差异,但原则上讲,自然选择还会对其他层次的生物学实体在生存繁殖方面的适应性差异产生影响。人们往往会推论,地理上分布区域广泛的物种要比分布区域狭窄的物种生存得更久。毕竟相比后者,前者更能承受一些局部地区发生的种群灭绝。根据自然选择的逻辑也许可以预测,分布广泛的物种所占比例将与日俱增。

然而,尽管这一论点听起来煞有介事,进化学家也开始怀疑更高水平的选择是否会时不时地发生,但大多数生物学家认为,自然选择一般发生在生物个体或基因型的水平之上。一个原因是生物个体的寿命要远小于物种的存在时间,因此很明显,发生在生物个体上的自然选择通常会淹没物种水平上的自然选择。

自然选择的影响程度

新的研究显示,在基因水平上,有大约19%的进化改变受自然选择所驱动,这比遗传学界以前所认为的比例大了许多。

令人吃惊的是,有关自然选择,生物学家提出的最简单问题却最难回答:自然选择究竟对一个种群整体遗传构成的改变起多大程度的作用。自然选择推动了现存生物大部分身体特征的进化,对于这一点,从未有人严肃地质疑过。因为目前并没有其他合情合理的途径去解释如此大范围的特征,如鸟喙、二头肌和大脑等怎么进化形成。但在分子水平上,自然选择对突变发生起多大的作用,目前仍有质疑之声。在过往的数百万年间,DNA水平上有多大比例的进化性改变是由自然选择造成的,而非其他作用机制所驱策的?

直到20世纪60年代,生物学家在基于假设的基础上,对上述问题的回答是“几乎全部”,但是以日本研究者

木村资生(Motoo Kimura)为首的部分群体遗传学家,对这一观点发起了强烈挑战。木村认为,分子水平上的进化通常并非由“正向”自然选择推动。(所谓的“正向”自然选择是指,生存环境增加了起初稀少却更具适应性的基因型的存在比例。)相反,他说道,能够在一个种群中保持或达到较高出现频率的所有遗传突变,几乎都是选择中性(selectively neutral)的,这些突变对适应度并没有明显的正向或反向作用。(当然,有害突变可能持续以较高几率出现,但这些有害突变在种群中绝不会达到较高比率,因为它们在上进化上将被终止。)因为在目前的生存环境下,中性突变基本上无法察觉,所以这些改变能在一个种群中悄无声息地传递,这样一来就会导致种群的遗传组成随时间推移发生改变。这一过程被称为随机遗传漂变(genetic draft)。这是分子进化中性学说(neutral theory of molecular evolution)的核心所在。

到了20世纪80年代,大多数进化遗传学家都接受了中性学说,但是牵涉这一学说的数据绝大多数都是间