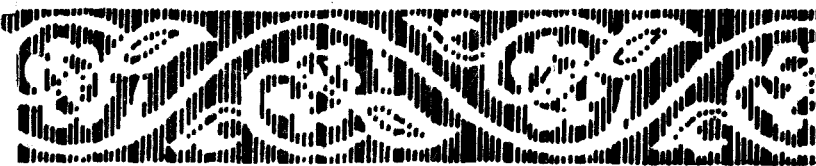


现代生物学的进化论

111



北京师范大学出版社

K.J.R.Edwards
Evolution of
Modern Biology
Edward Arnold, 1977
现代生物学的进化论
〔英〕K.J.R爱德华兹 著
彭奕欣 译



北京师范大学出版社出版
新华书店北京发行所发行
河北省大厂县印刷厂印刷



开本: 787×1092 1/32 印张: 3 字数: 58千
1981年8月第1版 1982年2月第1次印刷
印数: 1—10,500
书号: 13243·12 定价: 0.30元

译 者 的 话

达尔文生物进化论是十九世纪自然科学的三大发现之一，它不但搜集了大量的事实证明生物是进化而来的，而且提出了自然选择理论说明了生物进化的机理。一百多年来的实践表明，正如恩格斯所说的：“不管这个理论在细节上还会有什么改变，但是总的说来，它现在已经把问题解答得令人再满意没有了。”

当然，达尔文生物进化论也要发展，而且它本身也是有缺陷的，这主要是对变异和遗传的规律了解得很少，因而也就限制了它对问题的深刻说明。1900年重新发现的孟德尔遗传学说，以及三十年代由基因学说和自然选择理论相结合而产生的现代达尔文主义，弥补了这个缺陷。近三十年来随着分子生物学的飞速发展，现代达尔文主义或现代综合的进化理论，也得到了相应的发展。本书就是一部全面而扼要地介绍现代达尔文主义的基本内容和主要观点的小书。它首先根据分子生物学的成就来说明变异的性质和来源，然后指出各种繁殖方式怎样把变异组成个体的基因型和群体的遗传组成，最后阐明自然选择如何对变异起作用从而导致亚种和物种的形成。同时还讨论了现代生物进化论中有争论的几个重大问题，如随机变化的作用，后天获得性能否遗传，新功能如何产生以及生命的起源等等。此外，关于进化能否控制的问题，作者也提出了自己的看法。

本书的特点是能够反映出科学的时代面貌和发展趋势，阐述简明而内容充实，它是大专院校生物系师生、广大中学生物学教师和生物科学爱好者的一本良好读物，同时对自然辩证法工作者和研究其他有关学科的同志，也有一定的参考价值。

明年（1982年）4月19日是达尔文逝世100周年，我们翻译、出版这本小册子奉献给广大读者，作为对这位伟大科学家的纪念。希望今后我国有更多的同志从事进化论的研究和普及工作，为发展生物科学和加速实现四个现代化，作出我们应有的贡献。

本书译稿蒙邢其华先生进行了全面而细致的审阅，改正了不少的缺点、错误并提出了许多宝贵意见，谨表示衷心的感谢。

由于本书涉及方面较广，译者水平有限，不妥乃至错误之处，可能还有，敬希读者批评指正。

译 者

1981年8月

序 言

自从1953年发现DNA结构以来，分子生物学的发展非常迅速。几乎所有其他的生物学科都受到分子生物学思想的冲击，从而生物学又发生了一次革命。

对于进化论来说，这种冲击主要是通过遗传学体现出来的，分子生物学使遗传学对遗传物质的性质及其复制机制，遗传信息的编码方式和突变过程，都有了清楚的理解。尤其重要的是，认识到蛋白质中的氨基酸顺序，是RNA碱基顺序的直接翻译，而RNA的顺序，又是DNA碱基顺序的直接转录。特别是在短期的和长期的规模上来研究进化的变化，氨基酸顺序和蛋白质（通常是酶）的其他生化性质，都已产生了一系列新的特征。蛋白质的这些特征，优于生物体的形态、生理特性之处，在于遗传信息的表达要直接得多，从而为进化中的遗传变化提供了更清楚明确的知识。

根据这种基于分子生物学的突飞猛进而产生的新知识和新思想，来对现行的关于进化变化的性质及其动力作一简要的评述，看来是适时的。本书将为读者提供一些现代进化论的思想方法，作为考虑生物学许多不同方面问题的框架，这就是作者的愿望。

K. J. R. 爱德华兹

1977年 于剑桥

目 录

译者的话

序言

第一章 理论概述	(1)
1. 达尔文的困境	(1)
2. 另一些观点和拉马克学说	(2)
3. 新达尔文主义	(5)
第二章 变异的起源	(7)
1. 个体的差异及其遗传基础	(7)
2. 突变	(9)
3. 繁殖方式与遗传的变异	(12)
第三章 自然选择的作用	(18)
1. 达尔文的适合度	(18)
2. 工业黑化史的实例	(23)
3. 镰形细胞贫血症与疟疾	(27)
4. 病虫害抵抗控制措施的进化	(32)
第四章 变异的保持	(33)
1. 群体与多态现象	(33)
2. 所有差异都是适应的吗?	(37)
3. 长期生存与隐藏的变异	(40)
4. 原地适应与迁移	(43)
第五章 亚种和种的形成	(48)

1. 亚种和种的概念.....	(48)
2. 地理上的差异.....	(54)
3. 类群间杂交的障碍.....	(55)
第六章 一些待回答的问题.....	(62)
1. 进化的变化总是随机的吗?	(62)
2. 只是自然选择够吗?	(65)
3. 新的功能如何发生?	(68)
4. 生命的起源.....	(70)
第七章 进化能控制吗?	(73)
1. 动物和植物的育种.....	(73)
2. 保存与进化.....	(76)
3. 优生学与人的进化.....	(77)
参考文献.....	(84)

第一章 理论概述

1. 达尔文的困境

自从查理士·达尔文 (Charles Darwin) 和 A·R·华莱士 (Wallace) 1858 年在英国林奈学会宣读了关于生物进化的论文以来，至今已一百多年了；1859 年达尔文出版所著《物种起源》一书。这两年——特别是 1859 年——就永远与生物进化论的诞生联系在一起了。但在距今约 100 年前这一时期，早已屡次有人提出进化论的思想。达尔文的贡献，在于提出了大量无可辩驳的有关生物进化的事实证据，并阐明了发生进化的机制。这一机制当然就是自然选择，而围绕着这种假说，在其后的几十年间曾进行过许多激烈的争论，接着进化论的事实就被大多数生物学家所接受（尽管一般公众接受得还较慢）。

关于自然选择的许多争论，由于与遗传的规律问题纠缠在一起，因而无法解决。只有当选择对生物所起作用的性状差异能够遗传下去时，进化的变化才会发生，因此自然选择的理论便是合理的。例如，如果某种鸟类具备大翅的个体较之具备小翅的个体更适于生存，那么，只有当长、短翅之间的差异是能够遗传下去的，这种鸟翅的长度世代逐渐增大的情形才会发生。达尔文关于遗传的观点（认为遗传是融合的），在当时是人们所普遍接受的。这种看法是基于通常的观察：平均说来生物的后代在外形上好象是介于两亲本间的中间

体。融合遗传的看法，就好比两种不同颜色的液体相混合时的情形一样。但这里对于任何一种进化理论都出现一个严重的问题：在融合遗传的情况下，个体差异会最终消失掉，而物种的全部成员都会变成中间体；那末，自然选择又怎么能起作用呢？为了绕过这个障碍，达尔文不得不假定：可遗传的新差异必定以很快的速度出现，此外，他还接受了特殊的环境条件所引起的适应能够遗传的观点。这当然意味着他接受了获得性遗传的思想，而获得性遗传与其说是达尔文的概念，还不如说是拉马克的思想。事实上，在本世纪的前一半时间内，关于获得性遗传在进化变化中的作用的许多争论，在拉马克学说和达尔文主义之间，远不如在拉马克学说和新达尔文主义之间的冲突大。所谓新达尔文主义，就是吸收了孟德尔遗传学的种种发现、经过改进后的达尔文主义。

孟德尔主义提出了对于接受融合遗传而陷入困境的摆脱方法。孟德尔学说（它首次发表于《物种起源》一书出版后仅仅六年，但直到1900年以前都未引起人们注意）的基本要点是：虽然生物后代的外形可以是双亲的中间体，但基本的遗传因子是颗粒性的，它们不会融合，因为在以后的世代中它们又会重新出现。在结合遗传学来讨论达尔文的理论之前，我们还应考察一下试图解释生物界的多样性的另一些观点。

2. 另一些观点和拉马克学说

有一种观点认为，已发现的数量极为庞大的众多物种，根本不是通过进化过程产生的。这种被称为“特创论”的看法，却不能用科学方法来对待它，因为对它作出能用实验来检验的明确预言是不可能的。这样一来，尽管没有支持

它的正面证据，但人们也很难将它驳倒。甚至按照进化论观点所重建起来的系统发生的历程，用以阐明生物多样性的序列，都可能被它解释为上帝“伟大设计”的表现之一。因此，要保持进化论对于特创论的优势，只能依靠用进化论来解释问题的合理性，而不是必需明确驳倒特创论。

与孟德尔遗传学相结合的现代达尔文主义进化学说，现在在生物学家中已广泛地被接受。但多年以来拉马克学说却一直是现代达尔文主义的劲敌；并且我们已经看到，达尔文如何把拉马克的一种观点，即获得性遗传的观点结合到他的理论中去。认为新的环境因素可导致产生饰变以提高个体的适应性，而且这种饰变可以遗传于将来的世代，直到今天分子生物学时代还有人坚持着这样的观点。毫无疑问，环境的改变会引起生物性状发生变化（例如在激烈竞争或十分荫蔽的条件下，植物会变得更高些），但这些由于环境条件所引起的变化到底能否遗传下去，却是大有争论的问题。

许多人宣称已取得了支持获得性遗传理论的试验论据。其中最著名的一个就是关于产婆蟾(*Alytes obstetricians*)的实验。此种动物的特点是不在水中而在陆上进行交配，而且雄蟾的前肢掌部不具备黑色的婚瘤(nuptial pads)，这一点也区别于它的近缘种。婚瘤对于在水中交配的种类，是一种适应性，可以帮助雄蟾去握抱雌蟾。本世纪初，一位名叫保罗·坎默勒(Paul Kammerer)的奥地利生物学家设计了一些实验，以产婆蟾作为实验动物，强迫它们在水中交配。他认为，如果获得性遗传是站得住脚的理论，那么，这个实验最终将会产生出具有婚瘤的雄蟾。确实，他曾报导过：经过许多代之后，这种动物的雄体在繁殖季节里长出了

婚瘤。对于他的宣布，大多数孟德尔遗传学家〔特别是威廉·贝特逊（William Bateson）〕都表示怀疑。1926年，有人发现坎默勒的水中交配实验最后保存下来的雄蟾标本是伪造的，黑色的婚瘤是由于注射墨汁所产生，于是就更证实了这类怀疑。现在看来，坎默勒自己到底能否搞成这种特殊的骗局确实令人怀疑。数年前（1971年）出版一本名叫《产婆蟾问题》的书，作者凯斯特勒（Koestler）试图为坎默勒恢复名誉，并重新挑起讨论获得性遗传的问题。但是，即使产婆蟾实验真的能产生出具备婚瘤的雄蟾，也不能为获得性遗传提供令人信服的证据，因为根据正统的遗传学观点，也能对此作出合理的解释。现在知道，在野生的产婆蟾中能够找到具有婚瘤的雄体；因此，其必然的遗传的变异显然存在于物种之中，从而出现婚瘤的进化有可能发生，如果在自然选择中这种性状对生物有利，那么当强迫雄蟾在水中交配时，就可期望其发生婚瘤。就是说，在坎默勒原来实验的动物中，已存在着发生婚瘤的可能性，这种可能性就是遗传上的异质性，而婚瘤的出现却是由于自然选择。即使起初的动物群不出现可见的婚瘤，这样的选择作用也是可能发生的，因为现已了解，能遗传的变异可以存在而不表现出来，这是由于没有适当的基因组合的缘故。至于选择如何创造出这些组合，我们将在后面讨论（第六章，2）。

如果坎默勒的实验（以及其他类似的实验）结果是真的，我们也能用孟德尔遗传学和达尔文自然选择的综合理论予以更合理的解释。我们已几次提到这样的综合，这本小册子将用大部分篇幅来说明这种现代进化论即所谓新达尔文主义（Neo-Darwinism）或综合的进化理论（Synthetic Thé-

ory of Evolution)。

3. 新达尔文主义

为了对以下各章勾画出一个轮廓，这里先列出新达尔文主义的基本特征，可能对读者有所帮助。下面列举的七条，并不一定都同各章相对应，但它们却表示了发展的次序。

(1) 遗传的变异之基本来源是突变 (mutation)。最近由于分子生物学的进步，对突变的性质已有了更好的理解，对决定突变率的各种因素也了解得更多了。

(2) 如果遗传的变异已由突变产生，则确实存在于各个个体之中的基因组合，将由繁育系统 (breeding system) 来决定。这包括讨论无性繁殖和有性繁殖、近交 (inbreeding) 和远交 (outbreeding) 的差别，以及几个基因连锁在一条染色体上的效应等等。

(3) 如果个体间有遗传上的差异，那么它们就更可能表现出表型的差异 (phenotypic differences)，但这些表型的差异，如何准确地与其遗传基础相关，将取决于等位基因间的显性现象，以及不同基因在表现时的相互影响。

(4) 某些表型可能较别的表型更适应于特定的环境条件。这种情形或者由于生存机会会有差别，或者由于生殖潜力的不同所致，但无论那种原因都会导致下一代生存个体的数目有差异，这将是所谓达尔文适合度 (Darwinian fitness) 的差异。

(5) 如果自然选择起作用，改变了物种的遗传组成 (genetic composition)，那么，最适应的基因型将取代不适应的类型。在稀有情况下，新产生的突变体比现存的类型更能适应；或者是环境起了变化，那些不寻常的和先前不

适应于生存的突变体，现在反而变得更适应了。

(6) 虽然可以设想，通常最适应的类型会显著地占优势，但是更多的遗传的变异 (genetic variation) 依然保存在种内。这可能是由于环境条件在时空上发生改变之后，自然选择起作用需要一段时间，但也可能是由于正选择可以保持遗传的差异。一个明显的例子是存在着雌雄的个体，但也有许多更精巧的类型。

(7) 最后，一个种内选择的不均衡性，还可以达到导致形成亚种 (races) 和种 (species) 的规模。

上述这种理论体系的基础，是对遗传学的理解，而遗传学近年由于分子生物学的种种发现而大大加深了。这种说明的目的，在于审慎地考察一下，新达尔文主义在多大范围内能对进化的事实提供令人满意的解释。

第二章 变异的起源

1. 个体的差异及其遗传基础

孟德尔遗传学的一个最重要的发现，是遗传因子（或称基因）的颗粒性质。这种发现，是基于检查通过特殊性状所表现出来的、具有一定规律的遗传模式进行推论而得的。通过高茎豌豆品种与矮茎豌豆品种杂交，第二代（ F_2 ）高茎豌豆与矮茎豌豆表现出 3 : 1 的比例这一事实，孟德尔推论出，豌豆高度的差异是由单个因子（后来称为基因）决定的，而这个因子又有两种相对的类型。而且甚至当它们存在于一个个体之中时，这两种类型都保持着各自的完整性，但只有一种类型得以表现出来。杂交后的第一代（ F_1 代），全部植株都是高的，高对于矮是显性。在 F_2 代，矮的性状又在四分之一的植株上重新出现，表明决定矮的性状这种类型的基因（现称等位基因），依然存在，只是在 F_1 代不表现出来而已。对这种有规则的 3 : 1 显性隐性比例的解释，通过进一步的杂交试验*已得到充分的证明。此类事实被归结为孟德尔的分离定律（Mendel's Law of Segregation），它是孟德尔遗传学的基础。豌豆株高的遗传可用以下的组合图（图 2-1）来表示。这种组合图亦可用来表示其他动植物性状的遗传。字母T和t分别表示控制高度基因的两种类型（等位基因），

* 即回交或测交。——译者注

在合子（二倍期）中有两个等位基因，而在配子（单倍期）中却只有一个。

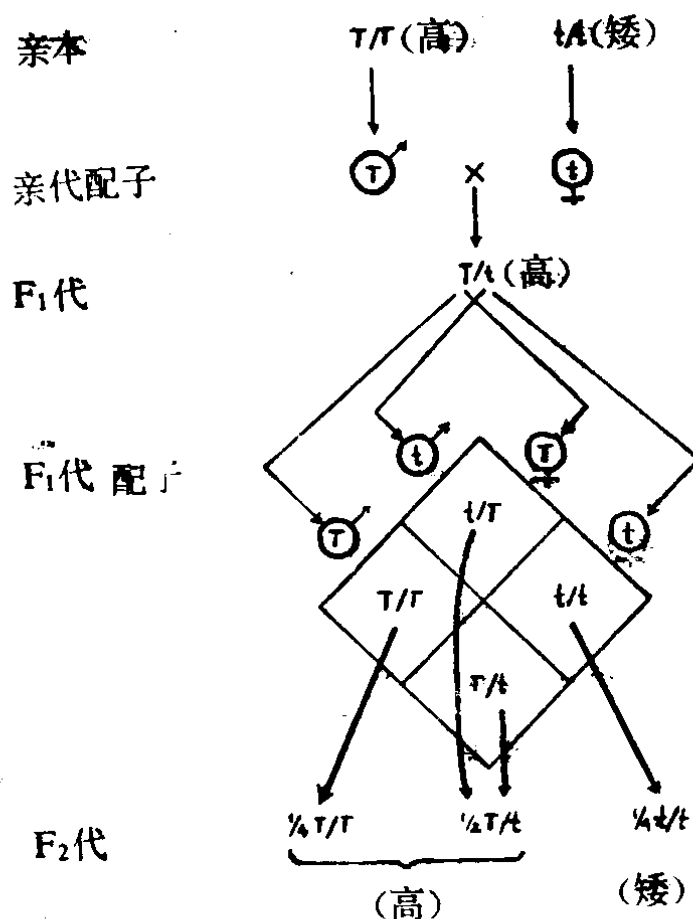


图 2—1 表示株高遗传的组合图。T和t是株高的两个等位基因。♂代表雄配子，♀代表雌配子。

重述遗传学的原理不是本书的任务；这里需要强调的是，有关基因的直接知识是很少的，但可运用孟德尔定律通过分析某些性状差异的遗传来间接地研究它。能够识别的特殊的表型差异，可能仅仅是遗传差异的几种表现中的一种，而研究自然选择问题之一，是要弄清哪些甚至哪一种效应（如果有的话）具有适应的意义。甚至在自然选择明显地作用于某个特殊的表型方面的场合，它也可能不是这种遗传差

异表现的全部，因为这里也可能由于其他某些方面的选择效果。我们简述一个例子就可以说明这一点。

这个例子就是大家熟悉的工业黑化现象的发生。在这方面研究得最广泛的是桦尺蛾(*Biston betularia*)。福特(Ford)1971年已对有关这个种的广泛研究工作作了述评。经过大约一百年，桦尺蛾的黑色类型已在工业区占了优势。直接的试验证明，在工业区蛾的黑色类型不易被食肉的鸟类吃掉，这可能是因为煤烟已经熏黑了树干，地衣不能生长，黑色类型的蛾停留在树干上就不象灰色类型那样显眼。反之，在农村地区，灰色类型的蛾在树上并不显眼，也不易被鸟类所捕食。这种情况可能使人设想：在工业区的所有桦尺蛾都应该是黑色类型的，在开阔的农村地区全部都应该是灰色类型的，而黑色和灰色的混合群体，则应分布于大城市的边缘。但看来并未发生这样的情况，甚至在受污染最厉害的地区，也存在着一定比数的灰色类型。福特正是根据这种基因的可能效果，而不是根据成体的显色，来讨论某些遗传变异的保持问题的；并且关于对幼体生存性能产生效果的观点，确实已得到实验证据的支持。基因的可识别的表现，体现于成体的体色，于是黑色的黑化类型就对灰色类型占了优势，但杂合体的黑色，在表型上与纯合体的黑色是难以区分出来的。实验室里的试验业已证明，杂合的幼体比纯合的幼体有更大的生存几率。我们在后面（第四章）将要说明，杂合体比纯合体的生存机会更多，这样就使遗传上发生了变化的种群仍得以保持现状。现在我们可以把黑化问题看作是单个基因可能有多方面效果的一个例证。

2. 突变

分子生物学的研究，大大加深了对突变基础的认识。遗传信息在 DNA（脱氧核糖核酸）双螺旋中以碱基顺序编码的事实，现在已为大家所熟知。由于一部分遗传信息通过 RNA 而被翻译成蛋白质，因而蛋白质中的每个氨基酸都由 DNA 中碱基对的三联体来决定；如是，基因的三联体顺序就决定了蛋白质的氨基酸顺序。所有蛋白质的其他特性（如酶的活性和对温度的敏感性等等），都导源于这种基本的顺序。在 DNA 分子内还含有另一些基因顺序，这些顺序并不翻译为蛋白质，但与产生涉及翻译机制的 RNA 分子（核糖体 RNA 和转移 RNA）有关，或与产生翻译信息的“标点”^{*}有关，或与遗传信息表达的调控有关，等等。关于这类不翻译为蛋白质的特殊编码，现在还知之甚少，但这类碱基顺序和产生蛋白质的基因顺序，都是同样重要的。

有两种情形可以使 DNA 的基本顺序被打乱。第一，由于化学变化，可使一种碱基变为 DNA 的另外三种碱基中的一种（DNA 的四种碱基是：与胸腺嘧啶配对的腺嘌呤，与鸟嘌呤配对的嘧啶）。第二，由于一段碱基顺序发生了物理变化（例如若干碱基对的增加或缺失），这比对一个碱基对的影响要大。由于遗传信息是作为连续的三联体而被识读的，所以甚至小的增加和缺失都会因“识读框架”的错位而受到剧烈的影响。这样，DNA 顺序的物理变化对于蛋白质的影响，就可能比导致氨基酸置换的某一碱基对的化学变化还要大。但蛋白质中某些关键部位氨基酸的改变，确能对蛋白质的功能发生重大的影响，以致产生可察觉的表型变化。例如，流

*指遗传密码中的起始信号和终止信号。——译者注