

遗传学与物种起源

T. 杜布赞斯基

科学出版社

遺傳學與物種起源

T. 杜布贊斯基 著

談家楨 韓安 蔡以欣 譯

科學出版社

1982

THEODOSIUS DOBZHANSKY
GENETICS AND THE ORIGIN OF SPECIES
Columbia University Press
New York, 1953

内 容 简 介

本书是讨论遗传与进化问题的专著之一。全书共分十章，从染色体和基因出发，详细地论述了遗传、突变、适应、杂交及进化等方面。本译文系根据1953年第三版第二次印刷本译出。可供遗传学、细胞学及一般生物学工作者参考。

遗 传 学 与 物 种 起 源

T. 杜布赞斯基 著

谈家桢 韩 安 蔡以欣 译

责任编辑 蒋伯宁

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

*

1964年8月第 一 版 开本：850×1168 1/32

1982年11月第二次印刷 印张：10 1/4

印数：1,801—8,300 字数：269,000

统一书号：13031·2228

本社书号：3042·13-10

定价：1.90 元

第三版序

自从这书的第二版出版以来,十年已经过去。这十个年头经历了战争的扰乱和战后的暗淡。但自达尔文的经典著作在 1859 年发表以来,在进化思想史上,这十年要算是最有成绩的。

有关进化的不同生物学科所得到的早期结论,似乎常常是彼此不一致的。在对进化问题感兴趣的遗传学家、分类学家、古生物学家、生态学家、胚胎学家以及比较解剖学家之间,似乎并没有共同的语言。而现在则已不再是这样的情形了。Mayr 的“分类学和物种起源”(Systematics and the Origin of Species, 1941)与 Stebbins 的“植物的变异和进化”(Variation and Evolution in Plants, 1950),已经证明动物、植物分类学家的发现,与遗传学家所发展的有关进化机制的学说完全相符合。Simpson 的“进化的速度和方式”(Tempo and Mode in Evolution, 1944)和“进化的意义”(Meaning of Evolution, 1949),结束了曾经使人诧异地广为流行的关于古生物学所曾发现的一种奇妙的“种外进化”(“Macroevolution”)的信念,这种信念是为遗传学上已知的原理所不能解释的。看来,造成超过十亿年以上的漫长进化过程的一些基本原因,在今日仍然发生作用,并且可以付诸实验。Rensch(1947)和 Schmalhausen(1949)将比较形态学和比较实验胚胎学的各种事实进行了概括,并把它们与遗传学结合起来。Huxley (1942)、Lack (1947)和 Emerson (见 Allee 等的著作, 1949)把在生态学上和自然历史上的发现以及 White (1945)在细胞学上的发现,作了同样的结合。只有生理学和生物化学的领域受到进化论进展的影响仍还较少。虽然如此,我们现在正眼见一种新的、由伟大的进化概念所统一起来的生命科学的出现,来代替生物学的不同部门所提出的各式各样的进化学说。把生命的过程一个一个的加以分析和叙述,这是完全有

可能的。但是，生物学已成为不只是关于有机物质和有机过程的工艺学上一个分支了。它的抱負是要理解生命和人。这种理解就需要懂得有关有机体作为自然間經常改变和发展形式的一部分的知識。进化生物学是一种生命动力学研究。

近年来所发表的有关进化論方面的新的資料是非常丰富的。当預备发表本书第三版时，必須比过去更要注意在評論新的文献时，不要把关于进化思想的基本原理埋沒掉。这意味着在不少例子未能充分討論，或甚至沒有提到一些有价值的論文。为了节省篇幅起見，本书比前两版更須把問題多用叙述的方式提出，而少用論爭的方式。

T. 杜布贊斯基

哥伦比亚大学 1951 年 4 月

目 录

第三版序	v
第一章 有机界的多样性.....	1
第二章 遗传与突变.....	16
第三章 群体中的突变.....	45
第四章 选择.....	71
第五章 适应性多态现象.....	102
第六章 族的形成.....	127
第七章 隔离机制.....	168
第八章 杂种不育性.....	199
第九章 种为自然的单位.....	239
第十章 进化的式样.....	259
参考文献.....	290

第一章 有机界的多样性

多样性与适应性

世界上有机体的极度多样性(Diversity),常使人感到惊奇。人們已經用了許多方法,想嘗試去了解这种多样性的意义,及其形成的原因。这个問題对于許多人具有不可抗拒的美学魅力。科学研究在一定程度上是一种美学的努力,因此生物学之得以存在,部分亦是由于这种美学的魅力所造成的。

生物在身体的大小結構或显微結構方面,都具有惊人的变异。它們在生活方式上亦有同样多的变异。关于現代生物的結構,已有几代的形态学家和解剖学家作了不少描述工作,而这种工作的結束,現尚遙远无期。古生物学家繼續在发现大量种类的化石。生态学家方正开始探索生物与其环境之間的多方面的关系。生物之生理和生化性状的多样性的范围,仍然尚未完全知道。

所有这种多样性,初看起来,使人感到惊奇和迷惑。到現在为止,生物科学最大的成績就在于証明这种多样性不是偶然的。多样性并不来自于神的任性。它是进化的产物,是长久历史发展的結果。这种进化的时期,估計約在二十亿年以上(Simpson, 1949)。生物学不去猜测生命到底是不是宇宙計劃的一部分。但是生物学却証明,控制着地球上生命进化的原因是人的理智所能明白的。达尔文第一个推想:有机界的多样性是由于生命物質对于地球上多样性环境的反应。

生物对于环境的适应性是惊人的。每一物种的結構、功能和生活方式至少須同环境的需要,相当的和諧。每一生物都适合于占居和利用一定的生存場所。但是生存場所在空間上是有变化的。进化对于居住在不同区域內的异地分布生物,当然会使其适

成多样性。但在一个生物体的生活期间，于其可能出入活动的地域中，或者在一个个体散播生殖细胞或种子的地域内，也存在着多样的生存场所。适应于这种局部性生存场所的多样性，其结果就造成了同地分布生物的多样性。再者，生存场所是随时改变着的，生存者也就常常随着环境的改变而发生相应的改变。进化性变异不单使生命能忍受由环境所发生的震动；同时，它们还使生命能够不断征服新的生存场所，并对老的生存场所逐步地建立起更加巩固的控制。

不 连 续 性

生物的多样性，多少是为每个人所熟识的、一种可以观察到的事实。它是在我们意识之外，不依赖于我们的意识作用而被我们所察觉到的东西。经验证明，我们所遇到的每个人都和以前所曾遇到的不同。每一个人都是独特的，与现时生存的或已死的人都有所不同。人以外的其他生物个体，大致也是如此。

个体的独特性和不可重复性，主要是属于哲学家和艺术家所研究的范畴。虽然生物学家所接触的首要实体是只能生存一个短时期的生物个体，然而只要能够更熟悉了生命世界，就会发现另一个几乎和多样性同样奇异的事实。这就是生物变异的不连续性（discontinuity）。若是我们尽可能地收集生活在同一个时期内的许多生物个体在一起，我们立刻就可发现所见到的变异并不形成一种连续的分布，而是许多分离的、分立的分布。生物界并不是一个单一的行列，并不是其中任何两个变异体都是被不断的中间类型连接起来的；而是一个含有或多或少明显地分离的多个行列的行列，且在行列与列行之间没有或至少罕有中间类型。每一行列是多数具有一些共同特征的个体的集合体。一些小的集合体群结合起来形成较大的次级集合体，较大的集合体又形成更大的集合体。如此类推而发展成为一种自然阶梯性系统（hierarchical order）。

生物学家就利用变异的不连续性来制订生物的科学分类。所观察到的不连续性的自然阶梯性，显然对于这种目的提供了极大

的方便。为便利起见，就把分立的集合体称之为族、种、属、科等等。这样总结出来的分类，在某种程度上可以说是人为的，因为这是为了方便和习惯起见而把某集合体称作属、科、或是目。但是这些集合体的本身和在它们之间所观察到的不连续性，却不能认为是分类学家的空想或杜撰。这种分类，反应了客观地可以探知的变异的不连续性，并且在种、属以及其他范畴之间所作的分界，相当于生物的分立集合体之间的间隙；就这些方面而言，分类是自然的而不是人为的。但生物学分类既是一种人造的格局，是为了便于记载观察的实用目的而设计的，同时也是对于生物不连续性事实的承认。用一个实例就足以来证明这一点。

任何两只猫在个体上都能够分辨出来，任何两只狮子也是如此。决不会有一只动物被看见时，人们会确定它究竟是属于猫（*Felis domestica*）还是属于狮子（*Felis leo*）。这两个种是分立的，因为在它们之间没有中间环节。因此任何人都可以有把握地说，任何猫都是不同于狮子的。在对 *Felis domestica* 和 *Felis leo* 种各别地下定义的时候也可能发生些困难，但这并不是因为这些种是人为的，而是因为“猫”和“狮子”这两个字不论是科学名称还是普通名称，都并不是指这些动物的个体，也不是指所有这些种的现存个体，而是指某种模式的或平均的猫和狮子。这些模式和平均乃是统计的抽象，只存在于观察者的心目中。猫种和狮种显然是不靠我们所设计的抽象模式而存在的。无论在寻觅模式的猫和狮子时会遭遇到多大的困难，但决不至会影响到这些种的分立性。

在有性繁殖和异体受精的生物中，作为生物学单位的种的真实性，可用一个很不同的方法来表明。若是观察到有交配和生育的行为发生，则很快就可发现这些生物就要形成一般地非常分立的繁殖集团。这些集团包含着借助于有性结合而组合在一起的个体，也就是包含着共同的后裔和共同的亲代。随后，无疑地就会发现，在这些繁殖集团中的一个，根据已往形态学的研究而就称之为猫，同时另一集团就称之为狮子。一对猫不能产生出一个小狮子来，也不能看见一对狮子可以产生出一只小猫来。因此，物种不仅是分类

的一个类羣和一个范畴,而且也是一个超个体的生物学单位,在原則上,可以不問这些个体是否具有共同的形态特征。

上面所說的关于獅种和猫种的情况,对于其他不可胜数的成对的物种也同样有效。分立的类羣发生在动物以及植物中,也可以发生在結構简单的以及极其复杂的类羣中。分立类羣的形成是如此的普遍,这就必然可以認為是生物多样性的基本特征。生物多样性問題的合理解决,必須包括:第一,对于生物間差异的范围、性質和起源的叙述;第二,对于生物界所分化出来的分立类羣的起源和性質的分析。

目前对生物多样性的实际范围还只能推测。在 1758 年林奈 (Linnaeus) 知道有 4,235 种动物。現在已經知道了多少种,以及还有多少种尚待发现,只能粗略地估計而已。依照 Mayr (1946a) 的报告,已有 8,616 种鳥被描述过,但是否还有 100 种尚待发现的鳥,这似乎还是可能的。鳥的分类所以比其他大小近似的类羣要清楚得多,还不单是因为鳥类的采集已遍及全世界的大部分地方,并且因为有关鳥的种、族、和亚种类型的描述,在分类学上的評價已經获得了相当的可靠性和內部的一致性。在别的类羣中,尤其是在昆虫中,每年有許多新种被描述出来,而且将来也还会有大量的增加;并且有些現在認為是种的,将来有可能最后会降到亚种的地位,而有的則將有相反的变动。因此,已知物种数字的估計,在不同的类羣中包含着不同程度的錯誤。对脊椎动物的估計是比較可靠的, Mayr 对它发表了下列的数字:

哺乳类	3,500
鳥类	8,600
爬行和两栖类	5,500
魚类	18,000
脊椎动物总共	35,600

Mayr 对于动物界各个門的估計是:

脊椎动物	35,600
被囊类和原脊索类	1,700

棘皮动物	4,700
节肢动物	815,000
軟體动物	88,000
蠕虫类和有关类羣	25,000
腔腸动物和櫛水母类	10,000
海綿动物	5,000
原生动物	15,000
总計	1,000,000

在估計的 815,000 种节肢动物中,昆虫占有 750,000 种。这些数字增长得很快,有可能将会超过一倍。植物的种类比动物少。下列估計是由 Carl Epling 教授供給的:

被子植物	150,000
真菌类	70,000
苔蘚类	15,000
藻类	14,000
羊齿植物	10,000
地錢类	6,000
裸子植物	500
总計	265,500

根据最低的估計数字,現今活在世界上的动物和植物共有一百五十万种。

適 应 峯

生物变异的多样性和不接續性是由直接观察所察觉到的。同样地,我們也可以通过观察和实验,来認識存在于不同生存場所里的生物具有不同的身体結構,并且可以認識到它們具有使它們能够猎食、获得藏身之地、御敌以及用无数的方法来照顾它們后裔的器官、性状和行为。在一方面为多样性和不連續性,在另一方面为对于环境的适应性,两者之間有着因果上的相互关系,这是一种很自然的推测,同时也是一个有利的工作假定。本书的目的就在于

致力探討这种关系的性質。首先，我們可以參考 Wright (1932) 所設計的有关生物和环境关系的象征图，它可以幫助我們对这些問題得到一个清楚的說明。

每个生物都可以認為是器官或性状的一定組合，以及也是促使这些性状发育的基因的一定組合。不同的生物具有与其他生物相同的基因，也具有一些不同的基因。在不同的生物中，可以設想的基因組合的数目，自然是很巨大的。实际存在的基因組合的数量，不过只是可能的或至少可以設想的数量中的一个极微小部分。所有这些組合，可以認為是造成一个多面性的空間，在此空間內，每个生物或可能存在的生物都有它的地位¹⁾。

現存的和可能有的組合，可以按照它們对于世界上現有环境的生存适合性而加以分級。有些設想中的組合，事实上是其中的絕大多數，在任何环境中都是不調和的和不适合生存的。有一些則适合生存于某些生存場所和生態龕(ecological niches)中。总起来說，有关的基因組合在适应值上是相同的。所以，基因組合場可以最簡單地想象为一个地形图，图中的等高綫象征着不同組合的适应值(图 1)。因此，具有能够使生物占居一定生態龕的有关基因組合的类羣，是以处在这种場中不同部分的“适应峯”(adaptive peaks)来表示的(图 1 中的正号)。而使携带者不宜生存于任何現有环境中的不利基因組合，是以峯間的“适应谷”(adaptive valleys)来表示的(图 1 中的負号)。

生物的廣闊的多样性，可以想象是与地球上各种各样的环境和生態龕相关的。但是生態龕不单繁多，而且是不連續的。例如一种昆虫可以食橡叶生活，而另一种可以食松針；如果有一种昆虫它所要吃的食物是介于橡叶与松針之間，那它恐怕就要餓死。因此，生物界不是一个任意結合在一起的基因和性状的无形集体，而是一个聚集在数目很大、但又有限的适应峯上之众多相关基因組合的大行列。每一个活着的物种，可以認為是在基因組合場內占据

1) 关于 Wright 的象征图，在本书的第十章內，將作更清楚逼真的說明。

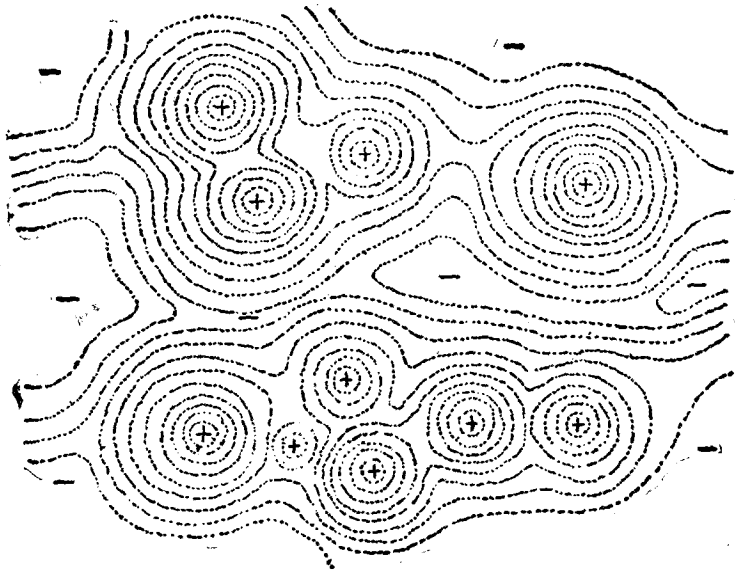


图1 在基因组合场内的适应峯和适应谷。等高线代表基因型的适应值(达尔文式的适应性)(仿 Wright)

了有效高峰中的一个。适应谷是被放弃和空虚的部分。

再者，适应峯和适应谷并不是随便散布的。“邻近的”适应峯成羣地排列着，正象山脉一样，其中独立的尖峯被較浅的凹地所分割开来。于是，“獅”种所占据的生态龕，与那些虎、豹、秘魯豹所占据的比較接近，而与那些狼、北美狼、胡狼所占据的則相对地較为远些。獅类的适应峯羣是不同于狗类的“峯”羣的。但是，獅羣、狗羣、熊羣、鼬鼠羣和另一些其他羣的高峯，形成了肉食类的适应山脉，这些山脉被深的适应低谷与齧齿类、蝙蝠类、有蹄类、灵长类等所占居的“山脉”分割开来。再有，这些“山脉”又都是哺乳动物适应系統中的成員，它們在生态方面和生物学方面自成一类，而有別于鳥类、爬行类等的适应系統。生物学分类的自然阶梯性，反应了在客观上可以确实的适应龕的不連續性。換句話說，也就是反应了居住在世界上的生物借以从环境中获得其生活的手段与方法的不連續性。

进 化

对生物的多样性和适应性之科学的研究，必須从描述和分类开始。当生物学开始成为一門科学的时候，就被迫把似无边际的生物种类納入一个合理的系統中。在十八和十九世紀的时代，分类学和形态学，这两門有势力的描述性学科，在生物科学里处于先进的地位。但是描述只是学科探討的第一步。一个研究者，在他的观察和正确的事实記錄中，无论获得多么巨大的滿意，他迟早总会覺得必須要对这些所观察到的現象追求其間的因果性联系。从一大堆显著的在分类学上和形态学上的記錄中，经过了归納和推論，就在十九世紀产生了进化論 (The theory of evolution)。这对生物学思想提供了一个合理的体制。

进化論主张：(1)現存的生物是从以前存在的不同生物所传下来的；(2)进化性的变更多少是逐漸的，因此，若是我們能把从前曾經生存在地球上的生物聚集起来，就会出现一个有相当連續性的各种类型的行列；(3)变更显然是有分歧的，所以現在活着的生物，其祖先的差异总的說来要比現存类型来得少些；(4)引起所有这些改变的原因，現在仍在繼續活动中，所以它們是可以利用实验的方法来加以研究的。

十九世紀的进化論者，都极有兴趣地致力于証明进化确实是在进行着。他們的工作获得了显著的成就。作为历史过程的进化已經彻底地完全地建立起来了，正如科学能够証实了过去为人类的眼睛所不能見到的事实一样。現在，一个有知識和有理性的人，对于进化論在說明进化确实是发生的这种意义上，其真实性几乎不能再有什么怀疑了。极少数的例外（如 Marsh, 1947）仅仅証明，有些人由于具有強烈的感情上的偏見和成見，而使他們拒絕虽已完全确立了的科学事迹。虽然如此，成堆的証据，可以举出来說明在地球的历史上，进化是确实发生的；但这并不在本书内來討論，而只是作为已經承訖的事实来看待。

在进化論发展的相当早期，关于进化問題的探討已結晶出两

个不同的方面。第一方面，系集中力量在发掘和叙述于地球历史上所曾进行的进化过程，及导致我们在现代水平上所发觉的有机世界之状态的实际途径。历史过程，即系统发生，乃是进行这方面工作的人们的中心课题，他们所用的方法主要是分类学、比较形态学、比较胚胎学和古生物学。第二方面，则着重在研究造成进化的机制，即是研究原因问题而不是研究历史问题，以及着重在研究可以用实验来进行研究的现象，而不是研究在以往所曾发生过的事件。总之，关于进化问题的系统发生方面的研究，在十九世纪下半期是很突出的；但到了二十世纪，则注意力转移到研究原因的方面来了，这方面是由遗传学和有关的生物学科所承担起来的。事实上，达尔文就是十九世纪那些主要兴趣在于研究进化机制的极少数进化论者之一，即在于研究原因问题而不是历史问题。在这个意义上，遗传学而不是进化形态学乃是达尔文传统的继承者。末了，最近的发展指出了一种倾向，即过去往往认为是分歧的历史方面和原因方面，现在正在趋向于综合，并且也正在趋向于产生一种综合进化生物学。

遗传学和进化论

遗传学(Genetics)作为一种学问并不是进化论的同义辞，而进化论也不是遗传学任何部分的同义辞。但是，遗传学对进化机制问题具有重大的关系，任何进化学说若不注意遗传学上业已确定的原则，必在根本上是错误的。每一个体在有些方面象它的亲体，而在另一些方面则又并不象。每一物种的后代都象它的前代，但绝不是前代的重版。进化就是亲代群体和子代群体间的相异性的发展。决定亲体和子代的相同性和相异性的机制，就是遗传学的研究课题。遗传学就是遗传和变异的生理学。

遗传学直到今天的显著成就，就在于研究从亲本到子代间遗传特征的传递机制，也就是在于研究性细胞种质(germ plasm)的结构。种质已经证明是由叫作基因的分立的微粒所组成。对于作为基因携带者的染色体已经有了详细的研究。遗传性状的传递，在

某种意义上已经处于人类的控制之下了；这就是说，在遗传上已经仔细研究过的生物中，只要知道了亲本的特征以后，常常是可以高度准确地预测到其子代的特征。

由于从遗传学上所创立出来用以控制在很多遗传特性上不同的个体之杂交试验结果的方法之精妙和准确，因此导致了这样的说法，认为遗传的问题已经解决了。虽然在这方面还有许多工作要做，但确可公道地说，关于遗传性状的传递规律，现在大致都已搞明白了。但遗传问题的范围是十分广阔的。在一个受精卵内的基因和由这卵长大的成体的性状之间，包含着整个的个体发育；在这个过程中里，基因起了决定性的作用。在发育过程中基因作用的机制，已成为遗传学第二大部分的中心问题；这部分有过不同的名称，曾把它称之为遗传性状实现的遗传学、表型遗传学(Phenogenetics)、或发育遗传学(developmental genetics)。

基因作用的问题，迄今还未得到解决；虽然近年来遗传学家和生物化学家在这方面做了许多重要的工作(见 Beadle, 1945, 1946, 1947, 1949; Wright, 1941b, 1945 和 Horowitz, 1950 所写的评论)。基因影响生物的发育，其唯一可能的途径，是通过在活体内之生理过程，而最终乃是通过化学的过程。诚然，我们在有几件事例中，已知成体特性的形成包含着一连串的化学反应，这些反应至少有些是受基因所控制的。Beadle 学派对真菌类的红色面包霉(*Neurospora*) 在代谢作用的生物化学上所做的卓越工作，已经揭露了有些基因的突变，是在连锁反应中的特殊点上起了阻止一定的反应作用，并且使细胞内在正常情况下只呈现为中间产物的物质积累起来。

虽然这些发现对化学生理学的关系很大，但对基因作用的本身仍少有认识。在研究红色面包霉时，Beadle 和他的同事们曾经假定，基因的“正常”等位基因(alleles)系产生促成特殊反应的酶，而这些基因的突变(或者消灭)，则是造成了酶的不能产生和化学反应的中断。他们更进一步设想，每一个基因只产生一种酶，而且这种酶只对一个特殊反应起触媒作用。这个假说是诱人地简单

的,并且到现在还辯解为一个有启发性的工作假定。可是一个基因一个酶的假說,并没有得到充分的証据,并且所假定的酶也很少被識別出来。在这方面, Caspari (1946) 在蛾类 *Ephestia kühniella* 中以及 Wagner 与 Guirard (1948) 和 Wagner (1949) 在紅色面包霉中,都曾做过了精密設計的試探性工作,但是所得的結果却不太分明。

一个基因是一个分子大小的微粒。它位于細胞核的染色体上 [若是胞質基因(Plasmagenes)則是在細胞質內]。这些微粒,怎么在活体内往往会引起很显著的宏观的变化的呢? 基因的作用开始时必須是在細胞內进行的,随后轉移成一連串的反应,而最終归結到可見特性的出現。关于在細胞內的这些过程,也就是关于染色体組成部分与其細胞核及細胞質环境之間的相互作用,人們还知道得很少;虽然 Muller (1947)、Rapoport (1947)、Mather (1948) 和 Spiegelman (1948) 曾經提出过一些关于基因在发育过程中可能起的作用机制的有趣假說。是否所有的基因都是連續作用着的? 还是每个基因只有在一定发育时期起決定性的功能,而在另外的时期就停止不动的呢? 基因的作用是否只是細胞分裂时作为基因自体繁殖的一种副产品呢? 基因的特异性和化学物質的特异性之間有何关系? 尤其是与构成生物体和特別表现在血清反应中的蛋白質有什么关系?

生物物理学和生物化学的工作,在分子集合体的超显微水平上已經显示了細胞組織的非常复杂性。那对遺传学家来講,似乎基因应当是决定这种“分子形态学”的因素。在这个重要領域里, Delbrück (1941) 和 Emerson (1945) 曾提出了一些有趣的建議,对进一步的思考和試驗将会大有帮助。依照 Emerson 的意見,基因的特异性,主要在于基因分子表面的輪廓。这就可使基因的特异性传至于不同化学組成的分子上,并且后者的有一些,又可作为合成新基因和酶(也就是基因繁殖)的“样版”¹⁾。

1) 这还是前些年观点,現在一般的观点是以基因本身作为合成新基因的样版的,而只有合成的酶才可能是基因的产物。——譯者