

现代综合进化理论

Francisco J. Ayala

James W. Valentine

胡 楷 译

Evolving

THE THEORY AND ORIGINS
OF MODERN EVOLUTION



高等教育出版社

现代综合进化理论

Francisco J. Ayala
James W. Valentine 著

胡 楷 译

高等教育出版社

现代综合进化理论

Francisco J. Ayala著

James W. Valentine

胡 楷 译

*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

北京印刷三厂印装

*

开本850×1168 1/32 印张14 字数350 000

1990 年6月第1版 1990 年6月第1次印刷

印数0 001—1 110

ISBN7-04-002009-2/Q·122

定价 4.35元

谈家桢教授为本书写的序

正如阿耶拉教授在新序中所说的，进化论已经发展到了一个新的、重大突破的前夜。这种突破是从50年代分子生物学的建立而开始的。这本书是对这二十多年的发展所作的一个很好的缩写。目前，国内进化论的研究和教学与这种时代感脱节了一大段，本书的翻译可以作为一个跳板，使我们能快捷地赶上这个飞速发展的时代。

进化论是整个生物学的指导思想，杜布赞斯基 (Th. Dobzhansky) 说：“没有进化论，生物学便成为不可理解的。”因为，一大堆割裂开的事实、片断，在没有把它们用一根线索串连起来成为一个整体观念之前，决不是科学，而这根赋予生物学以生命的线，就是进化论。它包括了生物学的一切分支学科的进展，甚至还超过这些，它还包括了地球科学、对人类未来的探讨，还涉及了社会科学，它对唯物主义哲学作出了巨大的贡献。人类对自身的起源和发展有了认识，就可以更好地掌握自己的将来。

把这本书介绍给我国的大学生作为主要读物是非常适当的，然而，我还是希望本书作为一种过渡，在近几年内能拿出一本我们自己编写的进化论新教材来，它必需是具有时代感的。

谈家桢

1984年11月21日

原书作者为中译本写的序

本书最早出版于1979年，在这以前的二十多年来，我们看到进化研究方面积累下了大量的硕果。进化知识的扩展，大部分是由其它学科的进展所导致的。

第一，凝胶电泳，分析蛋白质变异性的简单技术的发展。分子生物学的“中心法则”确定了在DNA中编码的遗传信息，可以翻译为蛋白质中的氨基酸顺序。因此，在蛋白质中的变异性就反映出遗传的变异性。用凝胶电泳法就可以对自然群体中遗传变异的数量作出估计，也可以对新物种形成时，物种遗传结构的改变，物种的遗传变异等作数量的估计。

第二，生态学分支的重要进展，建立了生态学的主要理论；而这些理论又为实验室内进行的实验和在野外进行的实验所进一步发展，开创了一个生态学的新时代。在群体动力学方面和物种彼此之间、物种与环境之间的相互作用这两方面都有了新的理解，自然选择被理解为一个多种多样的过程，比过去所理解的，要更为复杂和有意义得多。性状替代、亲选和群选的概念勾画出了一个新的进化生态学来。

第三个重要的发展，发生在地质学上。由于汇聚了各方面的、无可辩驳的证据，板块学说已为大家所接受。地球的地质史比过去所设想的，实际上更加地动力学一些。为什么不同大陆和海洋盆地的动植物区系彼此间的相似性具有某种平行性？运用板块学说，就能更好地理解。由此，出现了一个新的生物地理学，也出现了一个与这个新生物地理学相一致的对生命进化历史的理解。

最后，第四，贮存在DNA中的核苷酸顺序和多肽的氨基酸

顺序之中的遗传信息，使大家把核酸和蛋白质理解为具有信息的大分子。遗传信息也就是进化信息，因为这些顺序只能很慢地一步一步地改变，所以在核酸或氨基酸的直线顺序中记录下了生命的历史。由此，带来了种系发生的重建，生命界的历史的研究经历了一个大跃进。细胞和多细胞生物早期的发展，是过去所无法进行研究的领域，由于进化钟这个假说，使我们克服了这个困难。我们现在能对如此遥远的时代所发生的进化事件，可以作出时间上的估计。当然，也可以对比较晚近的、古生物记录中最欠缺的部分作这种估计。

我们想在一本书中记录下上述各方面积累下来的重大进展，同时，又想让它作为课本为学生所接受，便写了这本书。前面说的四方面的进展，继续不断地向前发展而不衰，从而又积累了许多的真实信息，随之而来的对进化过程的更深入的理解。目前，确实已经发展到了这样一个前夜，我们有可能亲眼目睹一个进化论上即将发生的、新的、重大的突破。

现在已经有可能分离出单个的基因或DNA片断，在实验室中繁殖它们，定出它们的顺序来。这方面的发展肯定能对DNA中编码的遗传信息，如何在生物的表型上作最先的表达问题，大大地推进一步。例如，花朵和鸟类羽毛所呈现的彩色缤纷和斑斓夺目，在鱼鳍和飞翅的形状上，鸟类对食物的偏爱上和狒狒及蚂蚁的社会行为上，信息是如何表达出来的。

把表型在基因型上详细地制出图来，以及这两者之间的反馈关系，似将开创进化理解的新纪元。还有，DNA的克隆和制定DNA的顺序，将会揭开基因是从何进化而来的问题。我们正在期待着进化理论作戏剧性地大发展，这种发展将使本书有重写的必要。但是，这些进展目前尚未充分和具体化。所以，我们相信，目前这本书会适用于中国的学生、科学工作者和那些希望对进化论过程能够初步理解的其它读者的需要。我们研究的进化过程，就是研究它为什么会使生物，包括人类自己在内，发展为既具有如此之

复杂性，又具有如此之多样性（即变异性）的物种之进化过程。

F.J.阿耶拉

J.W.瓦伦丁

1984年9月于美国·加州·戴维斯

前 言

生命是群体不断变化的动态系统。地球环境由于自然因素和人的活动而改变；地球上的生命通过自然选择而适应这些变化。某些进化过程导致新的物种形成和某些物种绝灭。生物圈则不断地进化。

本书的目的和重点

近十年来，对进化过程的了解有了显著的前进。有许多杰出的新发现，其中多数涉及较高水平的工作。本书的目的是为只具高中生物学基础或同等学历的读者提供进化论的现代的、最新的理解，其份量也适合于作大学一学期的课程之用。

主要的目的之一，是尽可能多地概括进化论的突出成就，包括最新的发现。由于生物学的一切领域皆受进化论的影响，而本书又不可能包罗一切。因此，我们集中于小进化、大进化、系统学和进化生态学，也考虑到一些社会伦理学方面的问题。我们概括了进化变化的历史 and 过程，然而重点放在进化的过程方面，故而本书涉及的生物学和古生物学范围是很广的。

本书特点

为了赢得更广大的读者，我们以专题的方式来充实书中现代进化科学的基本内容。这些专题安排在书的各章的专栏之中，包括对进化论新概念的考察，对进化研究有特殊意义的技术和一些补充性的、更深入的问题(如：达尔文的生平)的描述，可启发读者进一步学习。书中包括有基础的数学式，对这些式子，不一定必须知道它们的来源，故而只用了简单的说明。在附录中还包括了自然选择的数学引论，它可以作为该课中最基本的群体遗传学。

这些另外列出的专题和附录可以不讲，也不影响学生对全书

的理解。具有一定遗传学知识的学生，可以略去第二章。由于课程的水平 and 目的不同，教师可以以某些章节为重点，或略去、或减少某些章节的内容。

每章后，有讨论题及推荐进一步阅读的材料。根据书中内容设计的讨论题富有启发性，这些题不是考试题，但它们可引起思考和进一步的研究。推荐的读物之中，有些可在这章学完后立即阅读，有些较深的读物，最好在学完本书之后，再行阅读。在书中首次出现的名词都有定义，但书后仍有名词解释，以供学习不熟悉的名词所用。书后的文献目录是第一手材料，特别是一些新概念的来源及说明。

.....

F. J. 阿耶拉

J. W. 瓦伦丁

目 录

谈家桢教授为本书写的序.....	(1)
原书作者为中译本写的序.....	(1)
前言.....	(1)
1 进化科学本身的进化.....	(1)
自然科学和进化论.....	(1)
特创论.....	(4)
拉马克主义.....	(5)
达尔文主义.....	(6)
专题1.1 查理士·达尔文.....	(8)
突变主义.....	(11)
综合理论.....	(13)
进化研究的新趋势.....	(15)
讨论题.....	(16)
推荐的附加读物.....	(17)
2 基础遗传学.....	(18)
孟德尔和遗传学的诞生.....	(18)
显性和分离.....	(20)
基因, 遗传性的携带者.....	(21)
独立分配.....	(24)
基因和染色体.....	(27)
专题2.1 有丝分裂和减数分裂.....	(29)
连锁与交换.....	(33)
专题2.2 基因制图.....	(40)
复等位基因.....	(41)
连续变异.....	(43)
专题2.3 多基因和连续变异.....	(45)

基因型和表型.....	(47)
遗传物质.....	(48)
转录和转译.....	(53)
讨论题.....	(55)
推荐的附加读物.....	(56)
3 遗传的变异.....	(57)
群体和基因库.....	(57)
遗传变异和进化速率.....	(59)
群体结构的古典和平衡模式.....	(62)
大量存在遗传变异的某些证据.....	(63)
如何去衡量遗传变异量的问题.....	(66)
为遗传变异计量.....	(68)
专题3.1 凝胶电泳.....	(69)
专题3.2 对遗传变异的衡量.....	(73)
自然群体中的遗传变异.....	(75)
专题3.3 凝胶电泳中的等位频率.....	(77)
遗传变异的起源.....	(79)
基因突变.....	(82)
突变速率和进化.....	(87)
倒置和易位.....	(90)
缺失, 重复和基因组大小的进化.....	(93)
DNA顺序重复的进化.....	(98)
染色体数的改变.....	(101)
讨论题.....	(104)
推荐的附加读物.....	(104)
4 进化发生的过程.....	(105)
生物的进化, 一个两步的过程.....	(105)
哈代-范堡定律.....	(105)
突变.....	(107)
基因流动.....	(109)
随机遗传漂变.....	(109)
建立者效应和瓶颈效应.....	(111)

自然选择的概念	(114)
达尔文的适应值	(116)
正态化选择	(119)
方向性选择	(124)
分歧性选择	(129)
多态性和平衡选择	(133)
讨论题	(136)
推荐的附加读物	(136)
5 自然选择在作用	(138)
遗传的共适性	(138)
不平衡连锁	(142)
专题5.1 不平衡连锁	(143)
超基因	(145)
倒置多态性	(147)
群体的生长	(152)
种间竞争和性状置换	(157)
掠食, 寄生和共进化	(160)
性选择	(165)
亲选和群选	(169)
适应性和适应值	(172)
适应性的遗传基础	(175)
自然选择作为一个创造性过程	(179)
自然选择作为一个机遇性过程	(182)
讨论题	(185)
推荐的附加读物	(185)
6 物种起源	(187)
什么叫物种?	(187)
生殖隔离机制	(191)
前合子隔离机制的例子	(192)
后合子隔离机制的例子	(196)
物种形成的过程	(197)
地理的物种形成	(200)

爆发式的物种形成.....	(205)
在地理的物种形成中遗传的分歧性.....	(209)
专题6.1 计算遗传的等同性和遗传的距离.....	(211)
在爆发式物种形成时的遗传分歧性.....	(215)
无性繁殖生物的物种.....	(218)
讨论题.....	(218)
推荐的附加读物.....	(219)
7 重建生命之树.....	(220)
等级分级分类学.....	(220)
类型和种系发生学.....	(222)
适应的型式.....	(224)
嵌合进化.....	(227)
重演律和幼虫的相似性.....	(228)
遗传的种系发生.....	(229)
真正的种系发生.....	(237)
分类学的艺术.....	(237)
计量分类学.....	(239)
分支分类学.....	(241)
会有一个真正的分类学吗?	(242)
讨论题.....	(244)
推荐的附加读物.....	(245)
8 种上进化.....	(246)
进化的进步性概念.....	(246)
分支和分级.....	(246)
新的适应类型的起源.....	(248)
专题8.1 新类群起源的一个说明性模式.....	(249)
物种发生的中断模式.....	(252)
属的起源.....	(253)
属级以上的分类群的起源.....	(257)
专题8.2 物种发生的中断模式带来的一些进化的后果.....	(259)
基因调节和分支, 分级.....	(260)
基因调节和新的躯体计划.....	(262)

新事物的进化.....	(264)
讨论题.....	(266)
推荐的附加读物.....	(267)
9 进化论与生态学.....	(268)
生物圈的结构.....	(268)
生物个体.....	(268)
群体.....	(269)
群落.....	(272)
大区.....	(275)
生物圈.....	(279)
适应的策略.....	(279)
生态系统内的多样性.....	(283)
生态系统的稳定性.....	(285)
生物地理学.....	(289)
讨论题.....	(292)
推荐的附加读物.....	(293)
10 地质记录.....	(294)
环境的进化.....	(295)
海底地板的扩展.....	(296)
大陆漂移和板块结构.....	(299)
大陆移动的结果.....	(300)
海平面的变化.....	(303)
基于生物学的物理环境改变.....	(306)
生物学的环境改变.....	(307)
环境改变的生物学反应：化石记录.....	(307)
专题10.1 大陆的型式和物种的多样性.....	(310)
绝灭和假绝灭.....	(312)
决定性的和或然性的因素.....	(313)
多样化的调节和绝灭.....	(314)
分歧性.....	(318)
生物的大变：质和量的改变.....	(320)
绝灭和分歧.....	(323)

讨论题.....	(325)
推荐的附加读物.....	(326)
11 进化的主要途径.....	(327)
生命的起源.....	(327)
前生物的化合物.....	(327)
前生物化合物的数量及浓度.....	(329)
自然选择的起源.....	(330)
单细胞生物：原核生物.....	(331)
单细胞生物：真核生物.....	(333)
原始的多细胞生物和生物界.....	(335)
较低等的后生动物等级及体躯方案.....	(337)
较高级的后生动物等级及体躯方案.....	(341)
早期后生动物的化石记录.....	(345)
从生活中的模式作为线索来推测早期后生动物.....	(349)
从功能方面的线索来推测早期的后生动物.....	(350)
真体腔的底上区系的进化.....	(351)
体腔动物的辐射.....	(354)
第一个脊椎动物.....	(356)
两栖类和爬行类.....	(358)
哺乳类.....	(361)
植物进化.....	(365)
讨论题.....	(366)
推荐的补充读物.....	(367)
12 人类的进化.....	(368)
人和猿.....	(368)
人类的化石历史.....	(370)
人和猿的共同祖先.....	(375)
人和猿间的相似性.....	(377)
人类的独特性.....	(379)
文化，人类的领域.....	(382)
进化和伦理学.....	(384)
进化和宗教.....	(387)

讨论题.....	(389)
推荐的附加读物.....	(389)
13 未来的进化	(391)
现代人的生物学进化.....	(391)
人类的生物学未来.....	(394)
专题13.1 有害基因和遗传疾病的发生率.....	(395)
积极和消极的优生学.....	(396)
人类应该搅动他自己的进化吗.....	(398)
人类和有机界的进化.....	(403)
讨论题.....	(405)
推荐的附加读物.....	(406)
附录	(407)
名词术语解释	(415)
译后记	(526)

1 进化科学本身的进化

在现代世界中，我们周围所看到的数百万种生活着的、多样化的物种，都是从遥远的过去生活着一个共同祖先传衍而来的（图1.1）。这种导致物种多样化的许多过程总称为进化。19世纪，谈到进化的“理论”时，总带有不同的含义，那时认为进化是不正确的，从一个祖先来的进化似乎不可能真正发生过。今天，已经公认，进化确实发生这种主张已不再受到怀疑，对进化有利的证据实在是太多了。确切地说，进化论根本不是一个简单的理论，而是一个研究领域，一个科学分支。在这个科学分支中许多理论已被科学所确证，虽然也有许多尚待继续研究。

自然科学和进化论

在自然科学中，和在其它领域中一样，一个问题的解决，通常又能揭示出许多新的问题来。知识的增进解决了老的矛盾，但它也带来了新的问题，而这些新问题则是我们从前所意料不到的。我们的进化论知识现正在快速地增加着，这些新知识带来了许多尚未解答的新问题。所以，目前，进化论者都感到面临着一个非常激动人心的时期；因为，他们看到了解释进化过程的能力产生了质的进步，但同时，他们也发现：那些新问题是具有挑战性的。我们希望，在这本书中能表达出这种面临挑战 and 激动人心的情景。本书将叙述我们现在对进化论的了解，指出我们所面临的重要的科学挑战，并引导去寻找它的解答和推测科学发展的方向。

把一种推测叫做科学的，这好像有矛盾；但事实上，推测是科学进展所必不可少的部分。人们往往误解，认为对科学方法的研究，是哲学家、历史学家的兴趣所在。但是，某些科学活动