

学校的理想装备

电子图书·学校专集

校园网上的最佳资源

生物进化的新探索



## 前言

地球上绚丽多彩的生命是怎么来的呢？这是一个一直困扰着人类智慧的千古之谜。对此，有宗教的神创论，也有科学的探索。神创论只是人类借助超自然的力量来对生命世界所作的一种肤浅的解释，它是以宗教的形式存在的。而用科学的态度去探索生命世界则产生了不断发展的生物进化理论。进化理论的创立是人类在认识生命本质过程中的一个重大突破，标志着生物学新纪元的开始。进化论的先驱们，如拉马克、达尔文等，为后继者指出了探索生命源流之谜的道路。然而，这一条道路并不是平坦的，人类在探索生命起源与生物进化的过程中，遇到了一个又一个的难题。面对着这些难题，人类并没有退缩，而是以更大的勇气和更先进的手段，进行更深入的研究，使得作为科学的进化论不断地发展。可以说，人类正在向揭开生命源流之谜的目标不断迈进。

生物进化所涉及的范围很广，生物大分子、基因和基因组、细胞、生物个体、生物群体以至地球上的整个生物圈的发展和变化都与生物进化有关，从而在各个水平上的生物结构都有其起源与进化的历史。探讨这些生物结构的起源过程及演化方式，重建其历史是生物进化研究的重要方面。这些研究必将能大大提高人类对生命以及对自身的认识。

科学的发展主要体现在科学理论的进步，而科学理论本身都是有承先启后的作用。因此，要进一步深入探索生物进化的问题并发展进化理论，就必须首先了解这一门科学的历史和现状。本书的目的就是通过深入浅出的语言，向读者比较全面地介绍进化论的过去和现在，以激起读者学习、研究生物学和生物进化的兴趣。

本书首先回顾了进化论产生的历史，对现代进化论的两大学派——达尔文主义和非达尔文主义，进行了介绍和分析，并从广义进化的角度探讨了这两大学派统一的可能性。然后，从生命起源的问题开始，概括了基因和基因组的起源与进化、细胞的起源和进化、生物物种的起源和进化的有关研究及其新进展，其中也包括了作者本人的一些研究工作。最后还谈及了生物进化与人类的未来这一问题。

当然，科学的真理性是相对的。本书提及的很多理论和学说有不少仍在发展的过程中，其中一些甚至还未成定论。不过，它们对进化论的发展无疑都会有促进的作用。

本书力求既有深度，又容易阅读和理解。希望本书对各个层次的读者都能有所启示。

张尚宏  
1996年10月  
于中山大学

## 序

生物学是研究一切生命现象及其运动规律的科学总称。由于它与人类生存、人民健康和社会发展密切相关，生物学一直是自然科学中最受关注的学科之一。特别是近半个世纪以来得到迅猛发展的现代生物学，更有可能成为 21 世纪自然科学的主角。

生物学是农业生产的理论基础。近两百年来，生物学家将地球上的生物进行了科学分类，并初步揭示了绿色植物光合作用的秘密、生物新陈代谢的生理生化机制和生长、发育、生殖、遗传、进化的规律。在这些研究的基础上，农业科学家培育出了各种优良的动植物品种，研究出了各种农业生物优质高产的生产技术，从而促进了农业生产率的大幅度提高，满足了人类的生活需要。但是，随着人口的急剧增加和耕地面积的减少，对农业生产的要求越来越高，科学家必须培育更多的高产、优质、抗逆、抗病虫的动植物品种，提供效率更高的高产优质生产技术和更好保护地球环境的可持续发展策略。要做到这些，必须依靠现代生物学和技术的发展。

依靠生物学和医学的帮助，人类已经战胜了天花、霍乱、伤寒、鼠疫、结核等许多可怕的疫病。但人类的生命仍然面临着免疫系统疾病、恶性肿瘤、心血管病和遗传性疾病的严重威胁，而现代生物学的发展可以为人类降服这些病魔奠定胜利的基础。

现代生物学是依靠化学、物理学、数学和技术科学之助成长发展起来的，而生物科学的成就也成为工程原理和技术思想的源泉。可以预期，在 21 世纪，生物学与技术科学和其他自然科学会更紧密地结合，从而导致计算机、人工智能、机器人、生物工程和太阳能利用等高新技术领域的革命性变化。

生物学对人类社会的发展实在是太重要了。要把握住新世纪的脉搏，就必须多了解一些生物学的知识。湖南教育出版社的这套《科学家谈生物》丛书，正好可以满足读者的需要。丛书各册均由著名的生物学家撰写，内容丰富，深入浅出，较好地介绍了生物学方方面面的研究和发展概况，是值得一读的生物学普及读物，故乐于为之作序，并郑重向读者特别是青少年朋友推荐。

# 生物进化的新探索

## 一、追根溯源

## 多姿多彩的生物世界

作为生活在地球上的人类，我们不得不赞叹地球母亲的伟大：她哺育着无数的生命，构成了一个多姿多彩的生物世界。

陆地上，有茂密的森林、参天的大树、一望无际的草原，栖息着各种各样的动物；海洋里，有绚丽的珊瑚礁，鱼儿在欢快地游动；天空中，鸟儿、蜜蜂在自由地飞翔；地下，蚂蚁在忙碌地建造家园。

从简单的生命形式到复杂高级的有机体，从肉眼不见的微生物到重达百吨的巨鲸，它们全都生活在地球上。

把形态结构特征相同的生物作为一个物种或种来算，地球上现存的生物已被记载的有约 200 万种，包括 100 多万种动物，其中以昆虫占大多数，另外还有几十万种植物和大量的微生物。这已经是一个十分庞大的数目。不过，科学家们的研究表明，实际上现存的生物有 1000 万种以上，也就是说，地球上还有很多生物有待人们去发现。生存在热带的物种数目估计可占地球上生物物种总数的 80%，这使得有些科学家风趣地说，只要到热带雨林（图 1）中去转一圈，就可以把自己的名字与一大串新发现的生物物种的名称连在一起，传播于世了。

图 1 热带雨林奇观

地球上的生物一般都是在比较温和的条件下生活的，即主要存在于常温的地面、土壤层、浅海、低空等，但也有一些生物可以生活在极端严酷的环境中。一种属于原细菌（细菌的一大类）的微生物可以在高达 110 的高温热泉中生长繁殖，在常温下反而不能生长了。在地下 3000 多米的岩层中，可以找到一些以岩石为生的细菌。在几百个甚至上千个大气压的深海，同样可以发现不少微生物以及一些较大型的生物。有一种苔藓植物，在完全没有水分的极端干燥的情况下仍能生存，即使被压成标本放置几年后，只要几滴水，就可以使其重新焕发生机、长出新芽新枝。有些鸟类可以在大气压力只有地面的 70%、温度为零下 30 以下的高空飞行，如天鹅就可以飞越海拔近 9 千米高的珠穆朗玛峰，横跨世界屋脊。

生物世界真是无奇不有。微生物，顾名思义，是肉眼不可见的，必须通过光学显微镜甚至电子显微镜才可以看到它们的芳容。但近年却在鱼的肠道中发现一种细菌“怪物”，它长达 0.5 毫米，粗也有 0.06 毫米，肉眼清晰可见。伞藻是海生藻类，它们长成后可有几厘米高，顶部成伞状。令人惊奇的是，整个伞藻只由一个细胞组成，这比起其他必须在显微镜下才能看到的细胞不知大多少倍。有一种称为蜂鸟的美丽鸟类，只有蜜蜂般大小，靠着长长的嘴在花丛间飞来飞去采蜜。当它以每秒钟 50 次快速拍打翅膀时，可以静止停留在空中，还能倒退着飞行，这真是少见的大自然杰作。鸭嘴兽，这种既下蛋、又哺乳的动物，样子叫人觉得既可爱又可笑。动物吃植物，自古天经地义，但却有一些植物，如茅膏菜、猪笼草、狸藻等，是以“吃”动物为生的，成为绿色的狩猎者。科学家还发现一种真菌，它的个体在土壤中生长，占地可达 15 公顷（15 万平方米），重达 1 万公斤，不愧为地球上最大的生物个体。不过相比之下，地球上最奇特的生物还是我们人类本身。人类有如

---

生物物种的名称（学名）一般由发现者命名，并把发现者的名字放在该种生物的学名之后。

此发达的智力，以至可以探索多姿多彩的生物世界，思考生物世界的由来。

## 生命源流之谜

面对着如此绚丽多彩的生物世界，人类除了赞叹地球母亲的伟大、惊叹种种自然界中的杰作外，还必然会想到：这样一个世界，包括人类本身，是如何产生的呢？又是如何会成为我们今天所看到的样子呢？这些问题就是一直困扰着人类智慧的生命源流之谜。

上下四方为宇，古往今来为宙。人类作为一种有自我意识和高度智慧的生物，在好奇心和求知欲的驱使下，必定会对上下四方、古往今来的宇宙进行思考与探索。随着哥白尼的“日心说”战胜托勒密的“地心说”，人类迎来了以科学的观点、科学的方法探索宇宙的时代。宇宙学、天文学的发展又促进了人类对生命源流之谜的探索。

现代宇宙学发现，我们所在的宇宙的年龄已有近 200 亿年，而我们所居住的地球的年龄却不到 50 亿年，她只是浩瀚宇宙中称为太阳的那颗小恒星的行星。另据古生物学的研究，地球上在约 35 亿年前就有生命的存在。在这种情况下，人们不禁要问：宇宙中除了地球，还有没有其他存在着生命的地方？现在地球上的生命是起源于地球，还是起源于外星球然后再被传播到地球的？随着航天技术的发展，在太阳系的其他行星上找到现存生命的希望已经破灭。不过近年来，天文学的研究发现宇宙中的一些恒星也具有行星系统，其中一些行星可能与地球的状况相似。因此，外星球生物的存在是可能的，地球上的生命源于外星球也不是没有可能。但归根结底，这还是存在着宇宙中生命起源的问题。而对生命的起源，甚至对生命在宇宙中的可能存在形式，我们了解还不多。因此，科学家主要还是把研究精力放在生命起源于地球的探索上。

即使只对地球上的生命源流进行探索，也是十分不容易的事情。从生命的出现到今天的生物世界，要跨越几十亿年的时间和广阔的空间，其中发生的很多事情已是“逝去的光环”——不可再现，不被人们所知。这种情况以及诸如“如果生命起源于简单的形式，又如何发展成今天多姿多彩的世界？”“如果生命一开始就绚丽多彩，又如何从无生命的世界发展成有生命的世界？”之类的问题，使得生命源流之谜充满了神秘和奥妙，使得解开生命源流之谜困难重重。这是对人类智慧的最大挑战。然而，对解开这一千古之谜一直就有两种方式，一种是宗教的教义，另一种是科学的不懈探索。



## 二、宗教与科学——神创论与进化论

## 超自然的神

神是人类思维的产物，又是人类传统文化的重要组成部分。人类赋予神一种超自然的力量，并把其作为供奉的对象，这样便形成了宗教。在科学发达以前，宗教一度是人类的重要精神支柱。由于神具有超自然的力量，可以把整个自然界处于完全的控制与掌握之中，所以在神的意愿与作用下，自然界中任何的事情都是可以发生的。从而，任何自然现象、自然之谜都可以通过神而得到解释。科学的发展使很多自然现象得到了可为人类接受的科学解释，但只要科学未能解释或未能完全解释的东西，人类就会把神看作是一种起作用的因素。生命源流之谜就正是这种情况。由于神是“生存”在人的意识中，因此通过神的干预去说明未解的自然现象归根结底是人类本身对自然之谜的一种肤浅的解释。

对于地球上生物世界的产生，在神的手中只不过是一件轻而易举的事情。各个民族、各种宗教都有其各自的神开创宇宙、缔造生灵的创世传说。如中国的“盘古开天辟地”、“女娲补天”等神话，古希腊的宙斯、雅典娜诸神的传说，伊斯兰教的《古兰经》教义，印度婆罗门僧侣的《摩拏法典》故事。不过，与生命源流之谜关系最密切且影响也最大的则是基督教中的上帝创世说。

根据《圣经》，我们所见到的世界，乃至整个宇宙，都是在近期被创造出来的东西。上帝在几天的时间内先后创造了天地、昼夜、花草树木、各种动物和人。人类是上帝依照自己的样子创造出来的，上帝先创造了一个男人，取名亚当，然后又用亚当的一根肋骨造出一个女人，取名夏娃。所有人类都是亚当和夏娃的后裔。后来，上帝为了惩罚人类对创世主的不敬，令大雨倾盆、江河泛滥、山洪暴发，使人类遭受灭顶之灾。在此之前，上帝命挪亚造了一艘大船，长 135 米，宽 23 米，高 14 米，并把地球陆地上的所有飞禽走兽每种各选一对，放入大船中，使它们以及挪亚一家能避过这场灾难。这就是众人皆知的“挪亚方舟”。洪水退后，当方舟每到达一个大陆，挪亚就放出一部分种类的生物，让它们在那个大陆自由繁衍。这样，就使各个大陆都有其特异的生物种类，成为今天地球上生物世界的样子。

神创论是人类文化发展过程中的一种必然产物，并通过宗教的形式得以广为传播。宗教曾一度拥有强大的势力，这从世界上很多国家的近代建筑就可以看出。意大利的近代建筑是闻名于世的，而她的每一个城市中最雄伟、最漂亮和最有代表性的建筑都与宗教有关，如教堂、洗礼堂、钟楼等。在宗教势力的影响下，神创论达到了登峰造极、家喻户晓的地步。但是，即使在这种情况下，仍然有一部分人不满足于这样一种解释世界的神学学说，他们努力寻求一种对世界更为深刻的认识。他们不愧为人类的“思想探险家”。

## 地质学、古生物学的启示

人类在寻求对世界更为深刻的认识的初始阶段，在不违反宗教教义的前提下，对自然界进行了详尽细致的客观描述，从而产生了宗教与科学的暂时统一——自然神学。自然神学认为研究自然界的和谐及其多样性就是认识与接近上帝的最好方式。以对生物世界进行观察为职业的博物学家的早期活动促进了自然神学的发展。但是，宗教是不变的，而科学是发展的，这就造成了宗教与科学的分道扬镳，并使两者之间产生了越来越大的矛盾。

地质学是一门研究地球的科学，包括研究地壳里以层状排列的称为地层的岩石层。人类很早就发现在地层里可以找到一些称为化石（图 2）的生物残骸，这些化石就是古生物学的主要研究对象。按照神学的解释，地层以及地层内的化石是上帝创世时为了使世界不至于太单调而创造的或是后来洪水的产物，但科学家却不断发现一些难以用宗教教义解释的事实。

19 世纪初，法国动物学家居维叶在研究巴黎近郊的地层的过程中，发现在不同的地层里有不同类型的化石动物，而且处于较上面的地层的化石与现代动物的结构比较相似，处于较深的地层的化石则与现代动物的结构相差较大，从下到上，地层中的化石显示出一种从与现代种类不相似到相似的趋势。居维叶对此提出了灾变说，他认为这是由地球上的一系列激变事件造成的。每次激变事件，如陆地成为汪洋、海底突然升高变为陆地，都会使无数生物灭绝，其中一些就成为地层中的化石。居维叶的这个发现是一个奠定了古生物学基础的重大发现，但他对这个发现的解释却仍然局限在神创论的框框内。灾变说暗示着每次激变后，都要由上帝重新创造出地球上的生命，而且每次创造的生命都比上一次的要接近现代的种类。

图 2 居维叶研究过并命名的一种会飞的爬行动物 翼龙的化石

然而科学是不断发展的。英国地质学家赖尔通过对欧洲各地的地层进行深入细致的考察，发现雨水、河流、冰川、海洋、潮汐和火山等都可以对地层的形成有影响，而且这些因素的作用还有一定的规律性。他在 19 世纪 30 年代初发表了《地质学原理》这一著作，以详尽的事实论证了地球的变化以及地层的形成和变迁并不是由激变引起的，而是由可观察到的自然因素长期作用的结果，即地层的形成及变化是逐渐的、是有规律和有成因的。自然，化石也是在地层形成的时候产生的。这一理论就是与灾变论相对立的均变论。赖尔的地球均变理论不仅为现代地质学奠定了基础，而且还为古生物学的研究开辟了新的途径。但是，赖尔并没有把地球渐变的观点扩展到生物界。在他一生的大部分时间内，赖尔是不相信地球上的生物会变化的。

居维叶和赖尔在地质学以及古生物学上作出了重大的发现，这些发现给了后来的探索者很大的启示。既然非生物的自然界存在着渐变的过程，而且古生物也呈现出一种由古代到近代的发展趋势，那么现代的生物真的是不变的吗？

## 进化论的创始人——拉马克

生物演变的问题其实早在 18 世纪就由法国博物学家布丰提出过。他试图把生物世界的历史和地球的历史联系起来，认为生物可能会随着环境的变化而改变其形态和功能。他在《博物学》这部共有 44 卷的百科全书式的巨著中提出了上述观点，论述了很多与进化有关的问题，并指出地球的历史应比《圣经》上说的几千年要长得多。这些思想是与宗教的教义相违背的，因此后来在宗教势力的干预下，布丰不得不公开放弃这些观点，以与神学和解的方式表达其思想。

18 世纪至 19 世纪的法国是一个思想家、哲学家和科学家层出不穷的国度。布丰之后，又出了一位伟大的博物学家，他就是拉马克（图 3）。拉马克其实有一个长长的名字和称号，他出生于一个没落的贵族家庭，年轻时曾在军队服役，并参加过战斗。他对博物学，特别是植物学，十分感兴趣，靠自学在 30 多岁时写成并出版了四卷本的《法国植物志》。布丰对这部著作评价甚高，并聘请拉马克为家庭教师，后来又为他在自然历史博物馆找到了一份工作，任植物部助理员。拉马克在植物学这个领域进行了很多研究，发表了很多文章，但他早期的思想是认同生物是被创造出来的，而且是不变的。

到了近 50 岁的时候，拉马克被任命为动物学教授，从此将其研究领域转移到动物学。他还要讲授低等动物，即当时人们称为“蠕虫类”的动物的课程。当时有关这类动物的知识还很少，拉马克给它们起了一个新的名字，叫无脊椎动物，这个名字一直沿用至今。

拉马克是一个自学成才，没有受过多少系统训练的科学家，而且他对很多领域都感兴趣，都想进行研究，因此往往缺乏深度。他还想研究出一个物理学、化学和生物学的“总理论”，当然是不甚成功的，但是有不少光辉的思想混杂在他大量的模糊甚至愚蠢的怪念头中。他的这种特点导致了他后期在无脊椎动物学这一新领域的研究过程中取得卓越成就。

图 3 法国博物学家拉马克

拉马克在进行现代无脊椎动物分类的同时，还研究了许多无脊椎动物的化石。他发现许多活着的动物与化石中的动物很相似，而且，在化石资料比较充分时，还可以看出某类动物从化石到现存种类有一系列的变化。这些观察使他产生了生物是缓慢而逐渐变化的思想萌芽。

成为动物学教授以后，拉马克每年都要讲授无脊椎动物学这门课程，第一讲的题目都是叫作“开场白”。在 1800 年的“开场白”中，他已经不像以前那样说生物是不变的，而是提到了生物进化的问题。此后，再经过多方面的研究和思考，他写成了《动物学哲学》一书，并于 1809 年出版。《动物学哲学》的副题是：“有关动物博物学思考的阐述”。该书是拉马克的代表作，在书中他系统地论述了对生物进化的见解。全书分为 3 个部分，第一部分论及动物界的分类及它们的进化过程，第二部分是生理学，第三部分是有关心理学的研究。这是在生物学史上第一次比较完整地提出了进化理论。

拉马克通过引入时间这一个因素，发现了自然神学中的致命弱点。自然神学认为造物主创造出来的生命是完美的，这对于一个短暂而且静止的世界是行得通的。但是，事实上可以看到环境是在不断地变化，那么生物又如何能保持完美地适应环境呢？另一方面，如果地球已有很长的历史，那造物主

的设计又怎么能预见所有的气候变化和海洋陆地的变化呢？在这样的情况下，生物如果不是不断地调节自身，即不断地进化，那又怎么能适应多变的环境呢？诸如此类的思考以及大量对自然界的实际观察，使拉马克抛弃了生物不变的观点，甚至抛弃了生命是由神创造的宗教圣条。

那么，生命又是如何产生和进化的呢？根据在自然界中存在着不少十分简单的生物以及有一些从简单生物到复杂和高级生物的变化系列，拉马克赞同在古代就有人提出的自然发生说，认为生命确是自然的产物，自然界具有直接产生生命的能力。不过，他否定从无生命的自然界中可以直接产生出复杂的生命，认为最初产生的生命只能是一些最简单的生物体，然后，不同类型的简单生命通过漫长岁月的进化，逐渐发展成为各类复杂的生物。

对于生物进化的动力和机理，拉马克认为，首先是生物具有一种不断地增加结构复杂性和完美性的天生趋势，其次是生物具有对环境变化的反应能力。这样，当环境不变时，生物进化就是一种完美化的发展；如果环境改变，生物就产生适应环境的需要和行为习性并引起有关的适应性进化。拉马克还把两个古老的观点用于他的进化理论。一个是器官用进废退的观点：即某种器官用得越频繁，就会越强壮、越发达；某种器官如果经常不用，其功能就会不断衰退，器官本身也会退化，直至消失。另一个是获得性状遗传的观点：即生物个体在环境的长时间作用影响下而获得或失去的任何性状，都可以遗传给后代。这两个观点在拉马克之前就已经相当流行，拉马克巧妙地利用它们来阐述进化的原理。他还用这种原理来说明长颈鹿的进化。长颈鹿的祖先生活在干旱缺草的非洲地区，为了生存，它们不得不改变吃草的习性而尽量伸长颈和前肢去吃树上的嫩叶。这样，颈和前肢由于经常使用而逐渐得到少许延长，这种变化通过获得性状遗传就传给了后代。以后，长颈鹿的祖先代代保持吃树叶的习性，结果就使得颈和前肢越来越发达，成为了现代的长颈鹿。

拉马克的思想是进化论的第一次突破，他在科学上的贡献是巨大的。他提出由自然产生的最简单生物发展到最复杂生物这样一种真正的进化思想，勇敢地把人类也包括在进化历程之中。他强调地球年代的久远性，强调进化的渐进性，认识到环境与生物习性在进化中的作用。在拉马克时期，他已经可以比布丰更公开、更直接地宣扬自己的观点。但这一时期的宗教势力仍然强大，神创论在人们的心目中仍然占有重要的位置，再加上拉马克的思想的臆测成分较多，缺乏强有力的证据，因此他的学说在当时影响不大，甚至很少有人认真读过他的著作。

此后，地质学、古生物学的发展，特别是居维叶和赖尔各自的重大发现，以及比较解剖学——对各种生物的内部结构的比较研究和胚胎学——对各类动物胎儿发育的研究，都为进化论思想提供了佐证。不过，直到1859年达尔文正式提出他的进化理论以后，进化论才被人们广为接受。

为了纪念拉马克的科学功绩，人们在他的代表著作《动物学哲学》发表100周年，即1909年的时候，在他曾经工作过的地方——现在的巴黎植物园，建立了他的一座半身雕像。雕像下写着：进化论的创始人。

## 进化论的功臣——达尔文

拉马克以后，有不少学者也曾以这样或那样的方式提出过他们的进化理论，但同样不能战胜神创论，而且还招来对进化论一连串的批评。不过，这类批评为后来的进化论者提供了一定的启示，使他们意识到如何才能使进化论被普遍接受。另一方面，科学上支持生物进化的事实和新发现不断增多。所有这些都为达尔文提出他的进化理论打下了基础。

十分巧合，查尔斯·达尔文是在拉马克发表《动物学哲学》的1809年出生在英国的施罗普郡的。他的祖父和父亲都是医生，家境富裕。据达尔文的《自传》所称，儿童以及少年时期所受到的教育对他影响都不大，但他却说：“我是一个天生的博物学家。”因此，他喜欢采集标本、钓鱼，爱好打猎，爱好读一些博物学方面的书籍。他曾先后进入爱丁堡大学学医和剑桥大学学习神学，但他对这两门学科均不感兴趣，不过还是通过了各种考试。出于对博物学的热爱，达尔文在大学期间结识了不少地质学家、植物学家、昆虫学家和动物学家。从他们那里以及通过阅读很多他感兴趣的书籍，达尔文学到了不少博物学的知识，掌握了不少观察、记录与采集的技能，为他将来的事业作了很好的准备。

正因为他认识很多博物学家和已掌握了比较丰富的博物学知识，所以从剑桥大学毕业后就以一个不取报酬的博物学家的身份被邀请参加英国皇家军舰“贝格尔”号的环球航行。在克服了种种障碍以后，达尔文终于如愿地登上了“贝格尔”号，参加了这次作为他一生中的决定性事件的航行。

“贝格尔”号在1831年12月27日离开英国的普利茅茨港口，原计划在2年内完成环球航行和考察，但实际上共用了5年时间。“贝格尔”号航行的主要目的是勘察南美洲东西两海岸和附近的一些岛屿，并且进行环球各地的计时测定。为此，该舰环行了整个地球，并曾在大西洋的佛德角群岛、南美洲东西海岸的多个地方、处于赤道地带离南美洲西海岸约965公里的加拉帕戈斯群岛、太平洋的塔希群岛、新西兰、澳大利亚、毛里求斯和南部非洲等地停泊过，在1836年10月2日才回到英国（图4）。这次航行使达尔文获益非浅，他在世界各地观察到大量以前没见过的自然现象和生物类型，采集到大量的研究素材，写下了很多有价值的手记。航行结图4 达尔文随“贝格尔号”环球考察的路线束时，达尔文已经成为了一名成熟的博物学家。

达尔文早年也是一个神创论者，他相信《圣经》中的每一句话。即使在“贝格尔”号的旅程中，他仍然是一个宗教信徒。不过，随着观察到越来越多自然界中的生物现象和时间的推移，他的宗教信仰受到了动摇和削弱。在“贝格尔”号环球考察期间，达尔文通过阅读赖尔的《地质学原理》，接受了赖尔认为地球是逐渐变化的观点。另外，有几件事情给达尔文留下的印象特别深，并使他对生物不变的信念产生了疑问。首先，在南美大草原地层中发现的巨大化石动物有像现代犰狳那样的背甲，但个体却要比现代的犰狳大很多；其次，沿着南美大陆自北向南，可以看到一种生物逐渐被另一种十分相似但不同的生物代替；第三，绝大多数生长在加拉帕戈斯群岛的生物都与南美大陆的有关生物有相似之处，而且特别令人惊奇的是，群岛中不同岛屿的同种生物的性状也彼此略有差异、各具特点，以至可以从中辨别出是属于

---

一类哺乳动物，头尾及背部均有鳞片。

哪一个岛的生物。这些现象使达尔文觉得很难用上帝创造生物的观点来解释。因为要说明这些现象，就必须假定上帝对每一种生物都要创造出很多稍有不同的形式，并且使它们分布在不同的地方。如果上帝对每一种生物只创造一个模式，那么现实就说明生物并不是固定不变的，而且这种变化还与地理因素有关。

航行结束回到英国时，达尔文的思想已经有了一定的转变。再通过进一步整理、分析航行考察中的笔记资料和收集到的生物标本，到了 1837 年夏天，他终于认识到生物是在不断演变的，从而成为了一个进化论者。这种转变使他对所有事物都产生了新的看法，并接受了生物源于共同祖先的观点。但是，生物如何进化的问题仍然困扰着达尔文相当长的一段时间。

达尔文最感兴趣的进化问题是生物种类的问题，即生物种类的多样性是如何产生的问题。他并没有从时间的角度去着手这方面的研究，而是从地理分布的角度来进行分析。他认为从实际上能观察到的生物分布格局可以看出地理因素的重要性，但地理因素中又是什么在起作用？如何起作用呢？

在 1838 年 9 月底，达尔文为了消遣而阅读了马尔萨斯的《人口论》，他被马尔萨斯的一些观点吸引住了。马尔萨斯认为人口可以按几何级数增长，而食物只能按算术级数增长，因此在任何地方，人类的生殖能力都超过了食物的供应能力，从而会导致人类个体之间对生活必需资料的激烈竞争以及随之而来的为生存而斗争。马尔萨斯还论证了可以通过疾病、饥荒、战争、罪恶以及道德上的节制生育等来减少人口的增长，认为生存竞争具有残酷的性质，但却可以使人口保持相对的恒定。这些观点为达尔文形成一种生物进化的新理论提供了一定的启发及“催化”作用。达尔文后来在自传中写道：“在我开始系统地进行研究 15 个月后，我为了消遣偶然阅读起马尔萨斯的《人口论》。由于我以前对动物和植物的习性长期不断的观察，已充分意识到生存竞争无处不在，因而它使我忽然想到在这些情况下，有利的变异将被保留下来，而不利的变异将被淘汰，其结果是新的物种会形成。由此我终于得到了一个可以用来指导研究工作的学说。”

这个学说就是自然选择学说，它是达尔文各种学说中最大胆也是最新颖的学说。这个学说不是一下子得出来的，而是在对生物界有了充分了解的前提下，通过长期的思考以及发展和抛弃形形色色的理论而创立出来的。达尔文的自然选择学说包括基于 5 个事实而得出来的 3 个推论。

第一个事实：如果所有出生的个体都能成功繁殖的话，那么每种生物便都会具有巨大的潜在生殖力，每一种生物的个体数量将按指数式增长。这对于人类来说，便是马尔萨斯所称的几何级数增长。

第二个事实：从实际观察可知，一种生物的群体大小（个体数量）在正常情况下是比较稳定的。

第三个事实：自然资源是有限的，在某一种环境中，或在某一个地理区域内，自然资源保持着相对的恒定。

第四个事实：在每一种生物的群体中，没有两个完全一样的个体。这是分类学家和育种学家长期观察所得到的结果。

第五个事实：生物群体中个体的变异大部分都是可以遗传的，这个事实可以从植物人工育种、动物家养品种培育的实践中观察到。

从前三个事实可以得出第一个推论：既然生物通过繁殖所产生的个体数量超过了自然资源能够维持的数量，而生物群体的大小却是保持相对稳定，

那么这就意味着在一种生物群体的个体之间存在着激烈的生存竞争，结果在每一代中只有一部分个体能够存活下来。马尔萨斯在他的《人口论》中强调人类个体之间的生存竞争，这一点对达尔文作出这样的推论是有启示的。

从后面两个事实和第一个推论，达尔文得出了第二个和第三个推论。其中第二个推论是：一个个体在生存竞争中能否存活下来不是随机的，而是取决于它的生存能力，生存能力又是与个体的遗传特性有关。具有有利于生存的性状的个体就容易存活，而具有不利于生存的性状的个体就难存活。这种对是否能存活的筛选就构成了自然选择的过程。于是又有第三个推论：经过许多世代以后，自然选择将导致生物群体逐渐地变化，这种变化就是进化，由此可以产生新的生物种类。

通过自然选择学说，原来必须归因于造物主“设计”出来的生物世界奇妙性就可以用自然的原因来加以解释，这是一种对这个世界全新的解释。达尔文意识到这种革命性的理论将会受到强烈的反对和抵制，必须要有足够的证据才会被接受，因此在这种情况下，他并不急于发表其新理论，而是进一步收集和更多的资料去完善这一理论，使其更具说服力。另一方面，达尔文以为其他人独自得出相似的观点的可能性不大，从而不存在发现的优先权之争。这样一拖就近 20 年。如果不是另一位英国博物学家华莱士的出现，达尔文很可能还要继续拖延下去。

华莱士没有受过什么高等教育，但他对博物学十分感兴趣，在 1845 年前后就已确信进化论。此后，他怀着要解决生物进化中的神秘问题的目的，曾先后到南美的亚马逊河流域和亚洲的马来群岛分别进行过 4 年和 8 年多的探险考察。在马来群岛期间，他写出并发表了《论制约新种引入的法则》一文，探讨了生物进化中新种类如何产生的问题，但没有引起多大的反响。华莱士继续他的考察和研究，在 1858 年 2 月，受到马尔萨斯的一些观点启发，又写下了一篇题为《论变种无限地离开原始模式的倾向》的论文。在该文中华莱士非常清晰地表述了他的观点：“自然界中存在着能引起许多变种比其亲本物种更好地存活下去的一般原则，并且产生出连续的变异，使变种与原始类型的差距不断加大。”

年轻的华莱士把这篇论文的手稿寄给了达尔文，征求达尔文的意见，并请他代为转交给赖尔，希望能够发表。此时达尔文也正在撰写他的著作，已经完成了十章半的草稿。当他看完华莱士的论文后，感到十分的震惊，他发现华莱士的思想和他自己的思想几乎完全一样，因而就产生了优先权的问题。后来在赖尔等人的安排下，华莱士的论文与达尔文的论文摘要同时呈递给林奈学会，并于 1858 年 8 月发表在《林奈学会会刊》上。这是达尔文和华莱士首次公开地提出自然选择的进化理论。他们两人有不少相似的经历，他们都是长期从事博物学研究，在热带岛屿进行过长时间的考察，而且都读过马尔萨斯的《人口论》。因此，他们各自能提出这样的理论并不是偶然的。

达尔文和华莱士的文章发表后，在当时造成的影响非常小。达尔文原计划要写一本巨著以阐明他的理论，但考虑到这种状况以及巨著不会很快写成，他决定先写一本“摘要”。经过“13 个月又 10 天”的紧张工作，达尔文终于写成了这本“摘要”——490 正页的《物种起源》。该书题目的全称

---

以著名的瑞典植物学家林奈（1707—1778）命名的学会。



是：《论通过自然选择的物种起源或在生存斗争中优良种族的保存》。《物种起源》第一版于 1859 年 11 月 24 日出版，1250 册很快销售一空，此后在十几年内又再出过 5 版。

在《物种起源》中，达尔文充分强调了参加“贝格尔”号环球航行的作用。该书的第一句话就是：“当我以一位博物学家的身份参加‘贝格尔’号军舰航行时，观察到南美洲生物的地理分布以及这块大陆上现存与古代生物的地质关系的许多事实，在我看来，这些事实清楚地显示出物种的起源——这个被我们时代最伟大的一名哲学家称之为神秘中的神秘的问题的曙光。”

随着《物种起源》的出版，进化论得到了越来越多的人的接受，再加上一些科学家的大力宣扬和捍卫，进化论终于取得了胜利，在科学的领域里战胜了神创论。这是历史学家最热衷于详细描述的生物学史上的一个时期。

华莱士和达尔文都是这种进化理论的提出者，但由于达尔文的学说更详细、更具说服力，而且《物种起源》的出版为进化论的普及起到了十分重要的作用，因此人们往往把华莱士放在从属的地位。华莱士也谦逊地创造出“达尔文主义”这个词，以把他们这种新的进化理论与以前的进化学说区别开来。

达尔文在完成了《物种起源》一书后，并没有继续写他的巨著，而是只在《物种起源》其后的几版中作了少量修改和增补。他继续进行其他有关的研究，并先后发表了《动植物在家养条件下的变异》、《人类的由来和性选择》、《人和动物的表情》等著作。至于达尔文计划写的巨著，直到他逝世后近 100 年，即 1975 年，才由别人根据他的手稿和笔记编辑而成，并冠以《自然选择》这一书名出版。

《物种起源》所产生的影响是巨大的。普遍认为，达尔文的《物种起源》是自《圣经》以后对西方人的思想影响最大的一部著作。除了弗洛伊德的外，或许再也找不到另一位科学家的著作是被如此广泛地翻译过、如此频繁地和详尽地评论过。此外，对于达尔文及其学说，很多期刊和杂志都大量地加以介绍和评论，连宗教和神学的期刊杂志也不例外。有关达尔文的书很多，以至在《物种起源》出版 100 周年以后，形成了一种“达尔文行业”，每年都有两本关于达尔文及其工作的某些方面的书问世，另外还有大量的杂志文章。发掘和整理达尔文未公开的笔记、手稿和书信也成了不少人热心从事的工作。

## 斗争还在继续

达尔文的《物种起源》发表后，进化论取得了一定的胜利，得到了很多人的认同和接受。但是，作为科学的进化理论并没有被真正地认识，很多引用达尔文著作的人以及一些社会团体、政治派别只不过是为了给他们各自的观点增添光彩而显示所谓的“科学依据”。这样做的结果对进化论的发展不但没有多大作用，反而往往使进化论本身受到了歪曲，以至阻碍了进化论的传播。另一方面，神创论是宗教的一种存在形式。只要宗教存在，神在人们的心目中就会继续占有一定的地位，神创论就不会消亡。因此，神创论与进化论之争一直延续至今，最能体现这种宗教与科学之争的领域是教育。

19世纪中叶，即使在大学的生物教科书中，进化论并不占有一席之地，后来才被引入大学课程内，但马上就遭到反对势力的谴责。即使在20世纪的今天，神创论在大学的教育中仍有一定的势力，甚至还有专门的高等教育机构从事这方面的活动。美国加利福尼亚州圣地亚哥附近，就有一间“创世研究学院”，在90年代仍然有权对在论文中声称化石是没有进入挪亚方舟而被洪水淹死的生物遗留下来的残骸以及声称地球的历史少于10000年这样的研究生授予科学理学硕士学位。

在中学的教育中，进化论与神创论之争就更加激烈了，这从美国这个科学最发达的国家的情况就可以看出。

1925年，美国田纳西州达顿城的中学教师斯科普斯在课堂上通过列举达尔文所收集到的生物进化的证据，试图向学生解释人是从猿猴进化而来的理论。当地教会人士知道后，立刻向法院起诉，说斯科普斯侵犯了基督教义，违背了田纳西州的法律条文，应以判罚。经过法庭上的激烈辩论，结果斯科普斯被判有罪，罚金百元，不准再讲授进化论。这就是曾轰动一时的“猴子审判案”。田纳西州历史学会还把这件事刻记在一块石碑上，并把该石碑立在达顿法院的庭院里以作纪念。

虽然后来该判决被撤销了，但对进化论的教学还是影响很大。斯科普斯案件以后，进化论的教学水平实际上是大大下降了。在该案发生过了47年以后，即1972年，有人对达顿城的中学生进行过一次调查，结果表明还有四分之三的学生相信《圣经》中的创世说而不相信达尔文的进化学说。由于反进化论者的活动，使得中学教育往往采取或者取缔讲授进化论，或者要求在讲授进化论的同时，用相等的时间来讲授《圣经》中的“创世纪”。1970年，加利福尼亚州就立法规定，中学的生物学教科书要同时含有进化论和神创论的内容。

到了80年代后期，类似的案件仍有发生。路易斯安那州的一名中学教师也因讲授进化论而被起诉。这一案件的审判历时数年，受到社会各界的极大关注，各种科学杂志也作了大量的报道。直到不久以前，案件才有审判结果，法庭作出了有利于反进化论的控方的判决，并引用法律条文，再次强调要把神创论和进化论看作是同等的学说，要讲授进化论，就必须用相等的时间同时来讲授神创论。

在进化论与神创论正面交锋的同时，也有的反进化论者试图通过科学的途径来宣扬他们的观点。虽然现在进化论的科学地位已不可动摇，但这些“科学的创世论”者仍期望通过一些现代的科学方法与科学途径来证明“创世”这种事件的存在。十几年前，在美国就有一批学者组成“特创论研究学会”，

宣称是科学机构。此后，类似的活动一直存在，并在公众中产生一定的影响。

进化论与神创论之争继续存在的主要原因是科学与宗教这两个阵营不可能进行理性的争论。科学否定超自然的启示，而宗教往往否定科学事实，因此两个阵营没有可能达到一种统一。宗教是人类传统文化的一部分，而科学还没有如此发达，以至可以完全代替宗教在人们心目中的地位。只要宗教存在，进化论与神创论之争就不会停止。

在宗教仍然普及的今天，进化论是取得了重大的胜利的。实际上，许多博学的生物学家和非生物学家以及公众已不仅把生物进化看作是一种学说，而且把其看作是像地球围绕太阳旋转那样的事实。进化的思想已不再局限于生物学，而是对人类思想的一切范围都有影响，任何含有历史成分的领域都采纳了进化的思想和方法。现在，“进化”这个词已被广泛地使用着：从化学进化、宇宙进化到人类社会的进化、语言的进化。这不仅要归功于达尔文、拉马克等先驱的工作，而且也要归功于他们的后继者的不懈努力。

### 三、一路领先——达尔文主义的进化论

与进化论和神创论之争的性质完全不同，进化论者阵营中也存在着经常而又激烈的基于科学事实的理性争论。这是因为达尔文、拉马克等先驱只是把生物进化作为一个科学问题正式提出来，同时开创了研究生物进化的方向，但决不是解决了生物进化的所有问题。实际上，达尔文提出的新的重大科学问题比他所解决的重大问题还要多。因此，进化论在达尔文之后是不断发展的，并且产生了很多不同的学派以及形形色色的进化学说。不同的学派从不同的角度、不同的层次去探讨生物进化的问题，往往会得出一些不同的观点与结论，从而产生了学派之争。这种学术争论一般都是有助于科学发展的，因此各个学派对生物进化的研究都是有贡献的。在这些学派中，最有代表性的就是达尔文学派，又称达尔文主义。

## 始祖达尔文的思想

“达尔文主义”这个词的含义随着岁月的流逝而不断变化。《物种起源》发表后的一段时间，达尔文主义就是指达尔文本人的全部思想。达尔文的思想是十分丰富和具创新性的，同时也是容易被混淆的。有一些争论就是由于混淆了这位达尔文主义始祖的思想而造成的。要弄清楚什么是达尔文主义，就必须首先弄清楚达尔文本人的思想。

达尔文的进化论实际上是主要包括 5 个相对独立的理论：

1. 进化论本身。这个学说指出世界既不是固定不变也不是循环式地变化，而是发展式地演变，一切生物都随时间而演化。达尔文并不是第一次提出这个理论的人，但他把进化思想发展成有充分根据的进化学说。他在《物种起源》中提出的大多数进化证据都非常明确，使得大部分生物学家在短时间都成为了进化论者。

2. 共同祖先学说。达尔文明确提出所有的生物都是通过连续的趋异过程来自共同的祖先，每一类生物都来自一个祖先种，所有这些祖先种也是源于一个更远古的祖先种，从而可以追溯到一种最原始的生命形式作为所有生物的共同祖先。所有支持生物进化的证据也是共同祖先学说的证据，而共同祖先的理论又极大地促进了人们接受进化论。这一学说能很好地把比较解剖学中的所谓结构“原型”解释为来自一个共同祖先的遗迹；把生物在地球上怪诞的分布格局用祖先的散布来解释。这一学说还使分类学上的等级结构变得十分合乎逻辑。共同祖先学说把人类也包括在生物进化的系谱之中，从而取消了《圣经》赋予的以及普遍认为的人在自然界中的特殊和优越的地位，这是一个无法被达尔文的同代人接受的革命性观念。然而对于人来自猿的观点，现在已不仅可以从化石记录上得到证实，而且从生物学的其他方面也得到很多有力的支持。

3. 渐变性进化学说。这个学说指的是生物进化总是逐渐进行的，而不是跳跃式或骤变式的。达尔文认为进化是通过积累一系列细微、连续的有利变异而产生，新物种是由原已存在的物种通过缓慢的过程逐渐进化而形成，而且在进化的每一阶段都保持其对环境的适应性。由于实际上所观察到的生物界普遍存在着物种之间的不连续性，地质记录也显示出化石种类的不连续性，因此为了说明这与渐进化并不矛盾，达尔文用生物性状的分歧和中间类型生物的灭绝以及化石记录不全来解释这种自然界中的不连续现象。渐进化理论在达尔文之前就被提出过，达尔文是进一步发展了该理论，而且他一直坚信渐进化的重要性，尽毕生精力重建生物逐渐进化的过程。渐变性进化是在进化论者中争议最多的进化学说之一，至今仍然是争论的热点。

4. 物种形成及增殖学说。这一学说是解释生物世界的多样性以及庞大的物种数目的来源问题。物种增殖是由一个祖先种产生出几个子代种的进化，这在拉马克的进化论中并没有涉及到，只有像达尔文和华莱士那样对自然界进行过长期观察的博物学家才充分认识到自然界中存在着这样的过程。他们观察到一个物种实际上是由一群群的个体组成，每一群都有特定的地理分布区域，而且具有一定的个体数量，个体之间往往在形态特征上互有微小差异。组成物种的任何一群这样的个体就称为种群。达尔文把种群思想引入到生物学，强调生物个体的特异性，而不把物种看作是一种无个体间差异的模式。这种思想对认识物种形成和物种增殖是具有重要意义的。达尔文认为处于不

同地理区域（如不同的海岛）的种群对物种形成十分重要，这样的种群往往显示出种群间比较明显的差异，可以看作是物种形成的中间阶段，再发展下去，就会成为不同的物种，从而造成物种的增殖。后来他认为在同一地理区域也有可能通过种群内个体之间的差异而导致物种形成。虽然现在对物种形成以及物种增殖的过程仍有不少争议，而且这仍然是一个未解决的问题，但进化论者都公认物种形成和增殖是生物进化的重要组成部分。

5. 自然选择学说。这是最先由达尔文提出来的革命性学说，是最能代表达尔文思想的学说之一。它涉及到进化演变的机理，以及如何通过这样的机理使生物界的各类生物都表现出机体上的和谐与对环境的高度适应。自然选择不仅否定任何超自然的作用，而且还否定在生物界中存在任何形式的决定论与目的论，从而认为生物世界的任何部分都是自然界通过选择而完成的杰作。达尔文的自然选择学说也是以种群思想为基础的，他认为自然选择的对象是生物的个体。正是由于物种的个体间存在着适应性、生存和生殖能力上的差异而使得自然选择可以进行，通过自然选择，就会造成“适者生存发展，不适者被淘汰”。自然选择使得生物世界千姿百态、奇妙无穷，使得生物世界表现出完美的和谐，即生物彼此之间具有相互依存的密切关系以及生物对自然环境高度适应。有神论者强烈反对自然选择的观点，进化论者中对自然选择的作用也一直存在着激烈的争论。这一学说本身也曾几起几落，不过最终还是成为了达尔文主义的中坚成分。

与达尔文的进化论相比，拉马克的进化论在进化本身、渐变性进化这两方面是与达尔文的进化论相同的或相似的，而其他 3 个方面则是达尔文的进化论特有的。拉马克认为进化是一种直线上升式的演化，强调生物的自我完善；达尔文则认为进化是一种分枝式的演化，强调自然选择。对于进化的遗传机制，达尔文和拉马克都相信获得性状遗传，不过达尔文只是把其作为一种次要的辅助机制。

## 魏斯曼的“种质”与“体质”

在达尔文生活的时代，人们普遍对生物的遗传规律不了解。为了能建立一种包括遗传、变异和进化的理论，特别是为了说明获得性状遗传的原因，达尔文作了勇敢的尝试。他复活了古希腊著名医生希波克拉底的遗传学说，并称之为“泛生子假说”。这套学说包括两个方面：首先，认为遗传物质的传递以及生物的发育是由一些单个的、小得不可见的颗粒，即所谓“胚芽”，引起的。生物体里的每一部分、每个细胞都有其特异的胚芽。其次，胚芽可以从细胞中游离出来，在生物体内自由循环，并可在生殖器官中积累，重新装配起来成为生殖细胞内胚芽的组成部分。根据该学说，若生物体的某个部分发生了改变，获得新的性状，其内的胚芽也会产生相应的变化。这些胚芽游离出来，再进入生殖细胞，就可以把新获得的性状传给后代。这样，通过泛生子学说，就可以说明获得性状遗传，说明进化的遗传机制。

达尔文的这个遗传理论认为生物体的各种性状都有独立、可分的颗粒基础——泛生子。这是一个虽然肤浅，但却比较圆满，本质上不相矛盾的理论，还可以解释不少观察到的事实。但是，泛生子的存在是没有任何事实依据的，以至达尔文本人对这一理论也持有怀疑的态度。

就在达尔文苦苦探求生物的遗传问题的时候，德国也有一位生物学家清楚地意识到，必须要有正确的遗传理论，才能够解决生物进化的根本问题。这位生物学家就是魏斯曼。当达尔文提出他的进化理论时，魏斯曼才是一个20多岁的年青人。他早年曾从事过医学，研究过动物学。后来由于眼疾，他从实验研究转向理论研究，把精力放在思考生物学上的一些重大问题及其解决途径上，所涉及到的领域包括自然选择与进化、遗传的物质基础、生物发育的机制。

在魏斯曼开始研究进化的时候，他跟当时的大多数人一样，也是相信获得性状遗传的。但随着细胞学研究的惊人进展，获得性状遗传的不合理性便逐渐显露出来。根据当时的观察，魏斯曼相信所有的遗传物质都包含在细胞核里。在细胞结构上以及细胞分裂的过程中，没有什么可以使获得性状遗传成为可能。当他认定获得性状遗传不能成立后，便潜心探索遗传变异的新的途径。

魏斯曼根据他对细胞结构、生殖以及繁殖的事实的了解，特别是他自己以前对红虫、水螅和水母等无脊椎动物所作研究的结果，发现在这些生物的胚胎发育早期，未来的生殖细胞经过少数的几次分裂后，就被“搁置”在一旁，不再与躯体的其他细胞发生任何生理上的联系。实际上，这些未来的生殖细胞是被隔离起来了，没有一条途径可以将作用于有机体其余部分的影响传递到这些生殖细胞的核里。直到生殖过程的开始，这些生殖细胞才重新活动起来。

从这些事实和观察中，魏斯曼得到了很大的启发。他认为生殖细胞——种质细胞，与生物体的其他细胞——体质细胞，从一开始就是分开的，因而在体细胞（体质）中发生的任何事情都不会影响到生殖细胞以及它们的细胞核（种质）。这样，就导致了他在1885年提出了著名的“种质连续学说”。按照种质连续学说，种质细胞是连续的，是世代相传的，并始终和体质细胞分离；而体质细胞是不连续的，每一代的体质细胞都是由前一代的种质细胞衍生而来，体质细胞只起着保护和帮助种质繁殖自身的作用（图5）。遗传

是由种质中具有—定化学成分和具有—定分子性质的物质从—代到另—代的传递来实现的。

另—方面，魏斯曼通过引证和亲自进行—些实验来证明获得性状遗传的不存在，如连续多个世代去除—种生物体的某个器官，结果并不能导致这种器官的退化。这类实验虽然十分粗糙，但在当时还是有相当大的说服力。

此外，对以往需要用获得性状遗传来解释的现象，魏斯曼指出可以用自然选择来更好地予以说明。他还列举了许多事例说明生物的适应现象不可能通过“用进废退”的获得性状遗传原理来解释。例如，蚂蚁中的工蚁和兵蚁有许多特殊的适应，但它们本身并不繁殖，因此这些适应不可能通过获得性状遗传而形成。

否定了任何形式的获得性状遗传，自然同时也否定了达尔文的“泛生子学说”。但对于达尔文进化论的主要方面，魏斯曼是完全接受并继承了。而且，通过发展他的遗传理论，魏斯曼成为了一位完全的选择论者，认为进化除了自然选择外，就不再需要其他机制了。

魏斯曼的学说为以前细胞学上混乱的事实提供了一种形成有条理有组织的理论框架的可能性，他的遗传理论也为进化论的进一步发展打下了很好的基础。基于种质连续理论的进化学说完全否定了获得性状遗传的存在，不妥协地强调自然选择，从而被称为新达尔文主义。可以说，魏斯曼是19世纪中在达尔文之后对进化论贡献最大的人。



## 孟德尔遗传学的兴起，达尔文主义一度受挫

魏斯曼在倡导新达尔文主义的同时，也为遗传学的发展铺平了道路。不过在包括魏斯曼在内的众多的科学家探求生物遗传的规律的时候，早已有一人发现了这种规律。但是，颇具讽刺性的是，他的发现竟然被埋没了 30 多年，以至当时几乎无人知晓。做出这个伟大发现的人就是名字现在常与遗传学连在一起的孟德尔。

孟德尔当时是奥地利布隆地区一间修道院的修道士。他在中、小学受过良好的教育，对科学十分感兴趣。进入修道院后，他还到维也纳大学学习过两年，曾从师于他那个时代的杰出物理学家和生物学家。在这两年的时间里所受到的教育对他启发很大，他接受了进化的观点，并相信研究变异是解决物种起源问题的关键。这促使他在结束学业回到布隆的修道院后便开始研究遗传学。实际上孟德尔是在与世隔绝的情况下进行他的遗传学实验的。幸运的是，修道士的工作比较清闲，使他可有较多的时间从事研究，另外，修道院中也有地方使他可以进行有关的实验。他研究过豌豆象鼻虫，种植了 34 个品种的豌豆，饲养了 50 箱蜂，甚至还养过老鼠。他曾试图用来自美国、埃及、欧洲的蜂群进行杂交试验，不过他的伟大发现是通过豌豆的杂交研究得出的。

他从 34 个品种的豌豆中挑选出 22 个性状比较稳定的品种进行杂交试验，并分析这些品种中便于研究的 7 个性状在所有杂交后代中的情况。这些性状包括种子的形状及颜色、豆荚的外形及颜色、花着生的部位、植株的高矮、子叶的颜色等。虽然当时的植物学家已普遍地进行植物杂交试验，但是却没有一个植物学家曾想到要对所有的杂交后代进行数学统计，而孟德尔这样做了。他对杂交所得的全部后代进行计数，并对后代的性状进行归类，计算不同类别的个体在数量上的比例。在这一点上，孟德尔的工作在当时是独一无二的。他的豌豆杂交试验历时 7 年，他逐个地分析了数以万计的种子和植株。根据这些实验结果和理论推测，他发现了经典遗传学上的两个重要定律，即所谓遗传因子的“分离定律”和“自由组合定律”（图 6）。他把这些结果写成论文寄给布隆自然历史学会，该论文于 1866 年发表在这个学会的杂志上。

孟德尔的杰出贡献在于他证实了颗粒式的遗传，即控制一种生物性状不同表现的因子在杂交后代里保持分立而不融合，在杂交后代形成生殖细胞时这些因子便再度分离。这个发现被广为接受后，遗传学得到了近乎爆炸性的发展。可惜，从作出发现到被广为接受足足等了 30 多年，原因是孟德尔的工作被当时的科学界完全忽视了，这不能不说是近代科学史上的一大憾事。

直到 1900 年，孟德尔的工作及其遗传学说才被三位植物学家——荷兰的德弗里斯、德国的柯伦斯和奥地利的丘歇马克各自通过研究植物杂交而“重新发现”。此后，大量的植物以及动物杂交试验都表明，孟德尔发现的遗传规律同样适用，因此他所发现的定律就被称为“孟德尔定律”、“孟德尔遗传学”。

孟德尔遗传学在 1900 年以后进入了突飞猛进的时期，使人们的注意力从 19 世纪后期的进化论转移到 20 世纪初期的遗传学。由于当时人们对遗传物质的本质并不清楚，对遗传变异与进化的关系的探索仍然处于初始的阶段，再加上孟德尔的理论达尔文的学说似乎有不少矛盾，因此，孟德尔遗传学

的发展导致了达尔文主义进化论的一度衰落。

孟德尔所研究的生物性状是具有不连续变异的，即某一性状的不同表现形式之间存在着显著的差别，孟德尔定律的重新发现也是通过研究具有这种性质的性状的遗传规律而作出的。对这类性状变异的研究得出了如此清晰、简明而且是可重复的遗传规律。另一方面，物种之间正是不连续的。那么，通过变异来形成新物种不也理应由不连续的变异造成的？从而，进化理应是基于不连续变异的。这样，就使人们一度只重视不连续变异，而认为连续变异是无足轻重的。

而达尔文却是相信微小的、连续的变异是进化的基础，他的自然选择学说也是建立在连续变异的基础上的。虽然达尔文强调种群思想，在实际中也可以观察到一些生物性状的连续变化，但是他的进化理论以及初期的达尔文主义都没有坚实的遗传学基础。达尔文的泛生子学说被魏斯曼的种质连续学说所否定。此外，达尔文相信的是融合性遗传，即父母的遗传因素在后代中是混合起来，不再分开的。当时人们认为融合性遗传可以解释连续的变异，但这只是基于一些表面上的观察。孟德尔提出的颗粒式遗传以及孟德尔遗传学的发展又使融合性遗传被否定。这样，达尔文的进化论以及初期的达尔文主义就完全丧失了其遗传学基础。而且，当时达尔文主义提出的通过自然选择的渐进化缺乏一种令人信服的机制。在孟德尔遗传学蓬勃发展的形势下，由不连续突变引起进化的突变论思想占了上风，而通过自然选择的渐进化思想却落到几乎被遗弃的境况。很多遗传学家，包括对遗传学作出重大贡献的摩尔根，当时都是热衷于进化的突变理论的。

## 达尔文主义再度突飞猛进

即使在孟德尔遗传学兴盛，达尔文主义衰落的时期，仍然有一部分人坚信自然选择的渐进化学说。首先向孟德尔遗传学或孟德尔学派发起挑战的是一批称为“生物统计学派”的科学家，他们当中大部分都是正统的达尔文主义者。生物统计学派的名称来源于他们所从事的研究工作，他们着重研究连续的变异，并对连续变异的性状进行测量和数理统计。生物统计学派对于把统计学应用于生物学问题是有开创性的贡献的，但他们只强调连续变异是自然选择赖以存在的基础，从而进化是由连续变异引起的。他们认为通过研究生物体的大小、活力、智力等具有连续变异的性状就可以总结出遗传和进化的规律。另一方面，他们轻视孟德尔式的遗传，相信融合性遗传，认为具有连续变异的性状的遗传并不遵循孟德尔的遗传法则。于是，在 20 世纪初的一个时期便出现了生物统计学派和孟德尔学派的激烈论战，双方各执己见，形成了互不相让的局面。

此后，博物学家也加入了反孟德尔主义的阵营，而实验遗传学家则找出更多的事实来支持孟德尔学派的观点。两个阵营在发展各自的学说的同时，也在连续变异重要还是不连续变异重要等方面产生了很多混淆不清的观点与看法。他们说着不同的科学语言，提出不同的问题，信赖不同的学说。

这种僵局后来是如何被打破的呢？随着争论的继续和遗传学研究的深入，逐渐有一些人觉得论战的双方都有一定的道理，也有不少的事实依据，从而有可能把双方的学说在一定程度上统一起来。此时，新一代的遗传学家出现了，他们不只对单个性状的不连续变异感兴趣，而且对普遍存在的连续变异的遗传也感兴趣，他们接受种群思想，对渐变性的进化不再带有偏见。另外，原来的突变论者和生物统计学派的思想已不那么盛行，博物学家也觉得必须正视基于大量事实的孟德尔式的遗传，并逐渐抛弃融合性遗传的思想。

在这种条件下，人们开始认真地探索连续变异与孟德尔式遗传的关系。早在 1902 年，就有人提出，如果有大量的遗传因子在对一个性状起作用，那么这个性状表现出来的变化就会是接近连续的，从而用孟德尔的遗传机理也可以解释连续变异性状的遗传。不过，这一观点在当时没有被接受，也没有受到重视。后来，瑞典育种学家尼尔森·埃尔首次用实验证实了接近连续变异的性状能以孟德尔方式遗传下去。他利用小麦的两个品种进行杂交，一个是红色种子，另一个是白色种子。杂交几代后，他发现后代的种子的颜色有从深红至浅红，最后至白色多种，虽然颜色的变化仍然不完全连续，但相邻两种颜色的差别已经不明显。他根据实验结果推测小麦种子的颜色是由 3 个分离的、独立遗传的因子控制的。接着，人们通过研究烟草和玉米的具有连续变异的性状的遗传，以及通过对人体肤色遗传等研究，同样得出了单一性状可以由多个遗传因子控制的结论。这样，就为解决连续变异性状的遗传与孟德尔式的遗传之间的矛盾打开了一个关键性的突破口。为了更好地区别生物性状的外部表现与控制这些性状的遗传因子，人们还赋予遗传因子一个特别的名字——基因。

随后，人们还发现了更多有关基因之间存在着相互作用，并影响到生物的外部性状的情况。最特殊的一种相互作用是基因具有多效性，即一种特定的基因能够直接或间接地影响若干不同的性状。这样，通过发现多基因遗传

——多个遗传因子同时控制单一性状，以及基因的多效性，使人们相信一切遗传现象都能从可分离的、不连续的基因的角度去解释（图 7）。连续变异的遗传学基础这一疑难终于解决了，而且这种遗传也是符合孟德尔原理的。这是孟德尔遗传学的胜利，同时也使达尔文主义的进化论找到其坚实的遗传学基础。

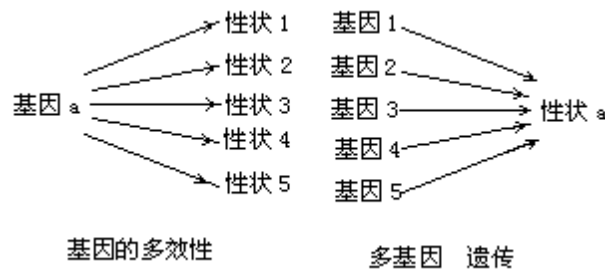


图 7 多基因遗传和基因的多效性

自此，达尔文主义便进入了再度突飞猛进的时期。首先是研究种群内变异的种群遗传学的发展，然后在短短的十几年的时间内，形成了一种基于渐进化、自然选择和种群思想，同时又符合已知的遗传学机制，此外还考虑到环境因素影响的综合的进化理论。综合的进化理论并不是由一个人完成的，而是通过一批达尔文主义进化论者的努力而产生的，他们包括杜布赞斯基、赫胥黎（达尔文的朋友 T.H.赫胥黎之孙）、迈尔、辛普森、伦斯、斯特宾斯，还有费舍尔、赖特等。

进化论综合的重要成果之一就是突变对遗传学实质形成了统一的观点，认为不连续的、激烈的突变和渐进的、细微的变异都可以用相同的遗传机制来说明，同时彻底否定了获得性状遗传和融合性遗传。进化论综合还是对达尔文认为生物的一切适应性进化都是自然选择对种群中大量随机变异直接筛选的结果这一观点的再次肯定，并进一步认识到生物个体作为一个整体是自然选择的主要目标。同时，也强调了地理环境因素对新物种形成的重要作用，更加深入地说明了物种形成的进化是渐进化。

进化论的综合解决了大量的旧争论，使大部分进化论者放弃了偏见，思想上达到了一种相对的统一，并为探讨全新的进化生物学问题开辟了道路。可以说，进化论的综合虽然不是伟大的科学创新，但却是自 1859 年达尔文的《物种起源》问世以来进化生物学历史上的最重要事件。综合进化理论的提出标志着现代达尔文主义的产生。

## 庞大的现代达尔文主义阵营

从现代达尔文主义的产生可以看出，科学往往是在学术争论中发展的。通过抛弃一些错误的概念与偏见，融合不同观点的合理方面或可取之处，是科学发展的一种途径。现代达尔文主义正是这样产生，也主要是以这种方式发展的。进化论的综合基本上完成后，达尔文主义者继续对仍然比较粗糙的进化理论进行精雕细刻，以造就更加完善、更加实际的学说。同时，他们把进化的思想扩展到生物学的所有分支，以消除进化生物学与生物学其他领域之间的隔阂。他们也把现代生物学中各个领域的进展尽量融入其理论框架之中。这样就使达尔文主义的进化论在整个生物学中脱颖而出，并产生了巨大的影响。而且，还出现了很多与进化研究有关的学科，以至著名的现代达尔文主义者杜布赞斯基在 70 年代提出过一句名言：如果不用进化的眼光看问题，生物学上的研究将是没有意义的。

由于众多科学家的努力，现代达尔文主义的势力越来越大，形成了一个庞大的阵营。在学术上，与其他的学派相比，现代达尔文主义被认为是一个正统的进化论学派，其观点与学说往往更受重视，而且比较普遍地被接受。与进化论有关的科学杂志、科学协会，大部分都是以研究、论证和宣扬现代达尔文主义的观点为主。综合进化论的创始人之一迈尔就创办了一份专门报道进化生物学研究的杂志《进化》，《进化》现在已成为颇具影响的国际杂志，是达尔文主义者的重要阵地之一。在教育上，中学与大学开设的进化论或进化生物学课程主要也是讲授达尔文主义的进化论，从而在一般人的概念中，达尔文主义等同于生物进化论。此外，在进化论与宗教神创论的斗争中，达尔文主义是作为进化论一方的代表，神创论的矛头也主要是指向达尔文主义的进化论。

现代达尔文主义的阵营是如此庞大，以至在这个阵营内部也有不少分歧，存在不少的流派。因此，要给现代达尔文主义下一个明确的定义是困难的。而且，现代达尔文主义也在不断地完善和作出某些修改。但不管怎么样，现代达尔文主义者始终认为通过达尔文主义的基本原理可以解释生物进化的主要问题，始终坚持强调变异的偶然性、自然选择的重要性以及进化的渐变性。自然选择学说是达尔文的独创性理论，也是现代达尔文主义的一个基本原则和核心。

另一方面，现代达尔文主义认为进化论的综合尚未完成，承认有很多进化生物学的问题还未解决，但一再强调，任何新的发现都将不能导致极大地修改已有的综合进化理论的框架。这一点可以从当代最有代表性的达尔文主义者之一迈尔的两部近期著作《生物学思想的发展》和《生物学哲学》中看出。实际上，现代达尔文主义力图以其理论框架为核心来形成更大的进化论综合。

#### 四、后起之秀——非达尔文主义的进化论

达尔文主义在进化论的领域中取得了不可磨灭的功绩，而且现在仍然在发展。不过，千姿百态的生物世界充满了奥秘，从宏观到微观，都有很多未知的现象等待人们去探索。因此，达尔文主义的理论框架很难也不可能说明所有的生物进化问题。从而，除了达尔文主义或达尔文学派以外，还有其他一部分进化论者从与达尔文学派不同的立足点、不同的角度、不同的层次去探索生物进化的问题，结果便产生了与达尔文学派的学术争论。从广义上来说，这一整个与达尔文主义不同的进化论者阵营都可以称为非达尔文学派或非达尔文主义。但实际上，这样的一个非达尔文主义阵营是十分不统一的，也很难给其下一个明确的定义。因此，非达尔文主义往往指一些着重针对达尔文主义核心思想的进化学说。虽然广义的非达尔文主义的进化论与达尔文主义的进化论一样，已有很长的历史，而且在 19 世纪后期和 20 世纪初期，甚至有过非达尔文主义的进化论比达尔文主义的进化论更为普遍地被接受的时期，但随着达尔文主义的迅速发展，特别是综合的进化理论形成以后，非达尔文主义的进化论就一直处于从属的地位。只是在近二三十年，或更确切地说，在近年来，现代生物学的许多新发现使非达尔文主义获得了新的飞跃性进展。下面所谈的主要就是现代的非达尔文主义进化论。

## 分子生物学的兴起与达尔文主义的困境

分子生物学是从分子的角度与层次去探讨生命现象的科学。1953年，沃森与克里克共同提出了作为遗传物质的DNA分子的结构模型。这个模型就是著名的“DNA双螺旋结构模型”。它能解释当时已发现的遗传物质的各种性质以及能很好地说明遗传的分子机制，它使经典遗传学的基因概念发生了深刻的变化。经典遗传学中的基因是抽象的、不可分的遗传单位，而DNA被确定为遗传物质及其双螺旋结构被发现后，基因便是一个实实在在的化学分子，基因被定义为DNA分子上的一个带有遗传功能的片段。按照这样的概念，不仅能够解释经典遗传学所能解释的一切，而且还能解释经典遗传学难以解释的问题。如对于基因的代代相传，就可以用DNA分子的自我复制来说明；对于突变，则可以解释为DNA分子上的变化。因此，这一发现大大地深化了人们对基因的认识，也大大地促进了分子生物学的发展，从而被誉为20世纪生物学上最伟大的发现之一。

分子生物学正是在DNA的双螺旋结构被发现后兴起的，此后在这个领域的一系列重要发现，包括“中心法则”的确立、遗传密码的破译、对基因精细结构和对基因表达的调控的认识，使得分子生物学现在已成为生物学中的一个举足轻重的分支学科。

达尔文主义的进化论在分子生物学兴起之前就已经进入了鼎盛时期，并以博物学和经典遗传学作为其主要的基础。新兴的分子生物学在开始时对于生物进化的研究来说是陌生的，但很快便对其产生了直接和重要的影响，从而生物进化的理论必须能包融分子生物学的发现。达尔文主义也正是在这方面进行着努力。要在一个已有的理论框架中包融一个新的领域是十分困难的事情，即使如此，达尔文主义的进化论确是能说明分子生物学中不少与进化有关的问题。不过，犹如进入了一个陌生的世界，达尔文主义也面临着不少困境。

分子生物学对进化理论的重大贡献之一就是发现所有生物的遗传密码都是一样的。这一发现对于认为所有的生命都可以追溯到一个单一起源的观点无疑是最有力的支持，从而为达尔文主义进化论中的共同祖先学说提供了又一个重要的证据。此外，通过研究DNA分子（或蛋白质分子）在不同生物中的差异情况，发现亲缘关系越相近的生物，其相应的DNA分子（或蛋白质分子）的差异就越小，反之，就越大。从而，这种差异就可以显示出生物之间的亲缘关系以及进化关系。这样，就可以在生物大分子的层次上直接研究生物进化，这就是蓬勃发展的分子生物学与进化生物学的交叉学科——分子进化研究的领域。分子进化不仅能再次显示进化本身的存在，而且也能在一定程度上反映出进化的过程与途径。

分子生物学技术的发展大大地促进了分子进化的研究。首先是发展出在凝胶上分离分子量大小不同或带有不同电荷的蛋白质的所谓电泳技术以及相应的染色检测技术，这样便能很方便地研究生物的蛋白质种类。此后又利用类似的技术，对核酸（DNA和RNA）的各种分子或片段进行分离与检测。再进一步，还发展出测序技术，可以测定组成蛋白质大分子的基本单位氨基酸分子在任何一种蛋白质中的排列顺序，以及测定组成核酸大分子的基本单位核苷酸分子在任何一种核酸中的排列顺序。另外，可以检测不同核酸分子之间在序列上的相似程度的所谓“分子杂交”技术也被广泛地应用。这些技术上

的进展导致了分子进化方面的很多重要的发现，其中一些发现是对达尔文主义进化论有利的，但很多发现却使达尔文主义的进化论面临着严峻的考验。

自然选择对生物大分子同样会起作用，这一点从动物血液中的血红蛋白的变异情况就可以清楚地看出。血红蛋白由 500 多个氨基酸组成，并形成十分精巧复杂的立体结构。血红蛋白的氨基酸排列顺序是不能随意变化的，若其中一个发生变化（如被另一种氨基酸替换，或被删除），都有可能产生十分有害的后果。人类的镰刀形细胞贫血症 就是由于血红蛋白分子上的一个氨基酸被替换。此外，已发现人类中有 200 多种血红蛋白的突变，其中不少是这种或那种血液病的原因。虽然血红蛋白有如此多种的突变，但却没有一种能在人类的祖先中成功地传播开来，从而现在人类的绝大多数始终保持有正常的血红蛋白。即使在其他动物，它们的血红蛋白与人类的相差也很小。黑猩猩有比人类更高的血红蛋白突变速率，但其血红蛋白与人类的几乎相同。因此，确是有一种作用在清除带有有害突变的血红蛋白，这种作用就是自然选择。

但是，当生物大分子的变异不会造成有害的后果时，自然选择似乎就不起作用。而分子生物学的研究发现，实际上在自然的生物种群中，这类变异是普遍存在的。

通过对蛋白质的电泳分析，发现很多这样的情况，就是某一种在新陈代谢中起重要催化作用的称为“酶”的蛋白质可有数种不同的、能用电泳分离的形式。同一种酶的几种形式具有相同的功能，因此通常把它们称为“同工酶”。同工酶之间的差异是由于蛋白质分子在氨基酸的排列顺序上发生了一些变化，但这些变化并不影响相应的酶的功能。而根据“中心法则”，蛋白质分子的序列是由 DNA 的序列编码的，因此，作为遗传物质的 DNA 也肯定发生了序列上的变化。事实上正是如此，DNA 链上的核苷酸序列发生了一些可使蛋白质中的氨基酸序列改变的变化。而且在很多情况下，即使蛋白质的序列没有发生变化，编码这一序列的 DNA 也会发生变化，这是因为并不是所有 DNA 链上发生的变化都会导致其编码的蛋白质发生变化。编码蛋白质的 DNA 链上的每三个核苷酸可以决定一个氨基酸，这就是“三联遗传密码”。常见的氨基酸有 20 种，而编码同一种氨基酸的遗传密码往往有一种以上，甚至可多达 6 种，这些编码同一种氨基酸的遗传密码一般是三联体中的第三个核苷酸不同。这样，如果遗传密码中的第三个核苷酸发生了突变，被另外的核苷酸替代，结果通常并不影响其编码的氨基酸种类。这种不会导致所编码的氨基酸改变的突变又称为“同义置换”。

同工酶与同义置换的存在使蛋白质和 DNA 都可有不少不影响本身功能的所谓“多态性”。此外，分子生物学的研究还发现很多其他类型的 DNA 多态性，这些多态性一般都是对生物无害的，但又不是有利的。从而，自然选择对这些生物大分子变异就不能起到保留有利、淘汰有害的筛选作用。

对基因和基因组（一种生物中所有遗传物质的组合）结构的研究还发现，这两者的结构中都存在着一些令人费解的组成成分。如很多基因中都有一些非编码的间隔序列，在基因从 DNA 转录到 RNA 后，这些间隔序列是要被切除掉的，余下的转录部分“拼接”起来才是真正执行功能的成熟的 RNA（图 8）。这些又称为“内含子”的间隔序列的作用一直不清楚，但可以肯定它们大部

---

患有这种贫血症的人的红血球细胞成镰刀状，故得其名。



分并不是必不可少的。因此，对这种奇特的断裂式基因结构的起源以及内含子的功能存在着很多争议。如果内含子没有什么特别的功能，那它们为什么能够存在？除了基因中有这种“累赘”的结构外，基因组中也存在着另一种类型的“累赘”结构。很多生物的基因组中都或多或少地存在着一些反复出现的所谓“重复序列”。绝大部分重复序列都不编码蛋白质，也不转录成 RNA，而且通常没有什么明显的功能，因此它们的存在也是分子进化研究中的一个谜。有一种相当流行的解释，就是认为内含子和重复序列都是一些分子寄生物，是“自私的” DNA，生物无法阻止它们在基因和基因组中复制及积累。这种解释是有一定的依据的。这就产生了一个问题：如果它们真的是自私的 DNA，自然选择难道不能抑制和淘汰这些分子寄生物，而要生物付出如此高的代价去“养育”它们？这未免使达尔文主义陷入了困境。

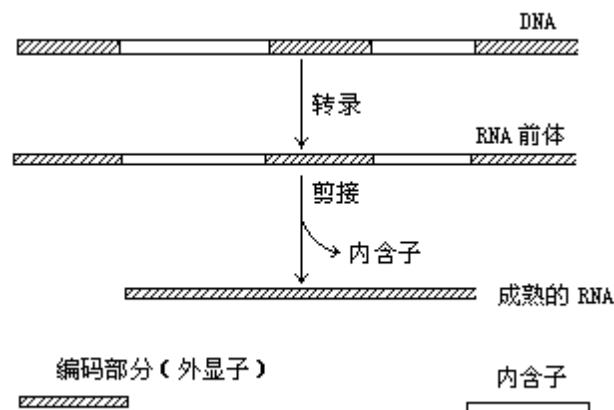


图8 基因转录后，RNA 前体通过“剪接”而成为成熟的 RNA

当然，在内含子和重复序列的起源与功能完全弄清楚之前，还不能过早地下结论。但非达尔文主义根据分子生物学及其他方面的新发现，就生物进化的问题提出了一些与达尔文主义不同的观点和学说，从而再度引发达尔文主义与非达尔文主义之间的争论。

## 适者生存还是幸运者生存——中性理论浅说

对生物进化的研究是由博物学家开始的，他们所观察的都是肉眼可见的生物现象和生物结构，如鸟类的翅膀、长颈鹿的脖子、鱼类的体型。从而，生物进化的研究也主要是对这些生物现象和生物结构以及整个生物体的来源与演化的探索。达尔文的进化论正是基于这种研究而提出的可以称为自然选择或适者生存的理论，综合了达尔文的主要思想和经典遗传学的现代达尔文主义的核心仍然是自然选择。现代达尔文主义曾发展到这样的程度，以至普遍认为所有的生物性状都是在自然选择的作用下通过适应性进化而来的，同时自然选择对所有的基因变异都起作用。但实际上，这些结论是通过生物的形态结构的观察得出的，而对于作为遗传物质的基因的内部结构在进化中发生了什么变化却完全没有考虑。这当然是由于当时的研究技术水平所限，同时也是由于达尔文主义对其理论核心的过分自信。

分子生物学的发展揭示了很多在分子水平上的生物进化现象，这些现象很多都是以前没有预料到的。通过比较不同生物的同一种蛋白质的氨基酸序列或同一种基因的核苷酸序列并结合古生物学的资料，就有可能估计在进化中蛋白质的氨基酸替代速率以及基因内的核苷酸替代速率。结果发现进化过程中突变的积累要比以前预计的高得多。另外，通过电泳技术所检测到的很多生物的蛋白质多态性以及 DNA 多态性十分丰富，同样要比预期的高得多。从而，生物实际上具有比以前认为的高得多的变异性。而且，更令人惊奇的是，在生物个体和种群中发现的蛋白质或核酸的很多变异都是无害的，并不影响这些生物大分子的功能，也不影响生物本身的生存与繁殖，同时这些变异也不具什么优越性。以至对于一种生物甚至可以说，不存在“标准的”蛋白质、“标准的”基因，大部分蛋白质和基因都是以多型的形式存在的。

鉴于这种情况以及通过一些有关的计算，日本科学家木村资生提出了著名的“中性理论”。确切地说，中性理论应称为中性突变与随机漂移学说，中性理论只不过是对该学说的习惯性称呼。这一理论的雏形在 60 年代就已经形成了。1968 年，木村资生在英国的权威科学杂志《自然》上发表了一篇题为《分子水平上的进化速率》的文章，这便是他的中性理论的第一篇论文。此后，他又陆续发表了一系列有关文章，不断完善和发展该学说，回答反对者的抨击。到了 1983 年，木村资生的代表著作《分子进化的中性理论》出版，这是一部对中性理论带有总结性的著作，使该理论学说得到进一步的传播。

中性突变与随机漂移学说的核心就是认为大部分对生物种群的遗传结构与进化有贡献的分子突变在自然选择的意义上都是中性或近中性的，因而自然选择对这些突变并不起到筛选的作用。中性突变产生后是通过一代一代的随机漂移，或者被固定在种群中并占有一定的比例，或者消失。生物种群内的遗传多样性，如蛋白质（酶）以及 DNA 的多态性，都是通过这类中性或近中性突变的随机漂移而产生的。中性理论并不是说所有突变都是中性的，实际上，相当大的一部分突变是有害的，这一部分突变具体有多少与有关分子本身可容许的变化程度有关。有害的突变产生后，会影响携带这些突变的蛋白质以及基因的正常功能，影响生物的生存与繁殖，因此很快就会被淘汰掉，从而在进化上是没有意义的。另一方面，对生物有利的所谓正突变其实是很少的，从而对种群的遗传结构也没有什么贡献，不能说明分子进化中的多态性现象。自然选择只对那些对种群的遗传结构并不重要的有害突变和正突变

起作用，却不能决定对种群的遗传结构起重要作用的中性或近中性突变的命运，中性或近中性突变的命运是由随机因素决定的。因此，又可以把中性理论看作是一种“幸运者生存”的学说。

根据中性理论的观点，在分子水平上有进化意义的突变（如核苷酸、氨基酸的中性置换）与所能观察到的核酸以及蛋白质的多态性并不是两互不相关的现象，而是同一现象的两个方面。换句话说，核酸与蛋白质的多态性是代表着分子进化过程中的一种状态。

中性理论除了提出了与分子进化有关的新概念外，还有其较为坚实的、与种群遗传学密切联系的数学基础，因此可以在一定程度上定量地处理遗传多态性、变异性以及分子进化中的其他问题。

分子生物学上的许多新发现都支持中性理论。早就发现编码蛋白质的DNA中不会导致改变氨基酸序列的同义置换（图9），即一般是遗传密码的第三个核苷酸的置换，要比会影响到氨基酸序列的置换的出现频率高得多。由于蛋白质的氨基酸序列发生改变有可能导致生物发生一些变化而受到自然选择的作用，而若蛋白质不发生变异，生物则不易发生变化，因此可以认为核酸中改变蛋白质序列的突变要比不改变蛋白质序列的突变易受自然选择的作用。实际上发现的核酸变异大多数都是同义置换和非基因的DNA的变异，因此都是不易受自然选择作用的。此外还发现，基因中的内含子序列在进化中明显地比编码部分的序列发生较多的核苷酸置换。内含子由于在转录后要被除去，其变化不会引起基因编码的产物发生改变，因而其上发生的变异也是不易受自然选择作用的。

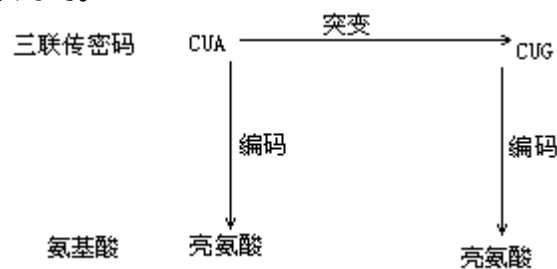


图9 同义置换 中性突变的一种

这样就得出了一条规律：进化中不易被自然选择作用的分子变异出现得较多。这一规律从中性理论的角度是很容易理解的。由于这些变异一般不会影响有关分子的功能，从而在自然选择上是中性或近中性的，这些变异发生后，不受自然选择的筛选与淘汰，而是通过随机漂移被固定下来了。因此，中性变异发生后只受随机因素的影响，继续存在的机会是比较大的。

根据中性理论，一种分子所受的功能制约越少，那么可有的中性突变就越多，从而其进化速率就越大。此外，对分子的已有结构和功能影响越小的突变，也越容易在种群中出现。这样就很好地解释了三联密码中的第三个核苷酸具较高的置换率，以及基因中的内含子、基因组中的其他非编码区域（包括基因之间的间隔、丧失功能而被称为假基因的序列等）的核苷酸被替换率也是较编码序列、调控序列的高得多的事实。若是根据达尔文主义的自然选择学说，突变有较多的积累是由于对这些突变有较强的选择。这样就必须假定进化速率较快的分子的各种变异都有一些未知的功能，积累下来的变异基本上都是有利的，从而是一种快速的适应性进化。而实际上，不可能每一种存在的分子变异都有其功能及优越性。

分子进化的又一个现象是基因的重复。在高等生物的基因组中，一种基因往往都是以数个甚至多个拷贝的形式存在的。基因的重复看来与新基因的形成、基因组的复杂化以及发展性的进化有关。一个基因产生了额外的拷贝以后，那么只要其中一个或一些拷贝保持原基因的功能，其他拷贝发生变化也不会对生物造成十分有害的影响。这样，这些额外的拷贝就获得了较高的变异自由度，即较小的选择压力，它们可以比较随意地变化而继续存在于基因组中。在允许各种变异存在的情况下，虽然相当大部分的基因额外拷贝会变成一些丧失原功能的假基因（死基因），但也有一些可以变成具有新的功能的新基因，导致基因组复杂化和发展性的进化。中性理论也能很好地说明这样的进化过程。基因重复后，其中一些拷贝的变化其实就是中性或近中性变异，正是这类变异有导致形成新基因的可能。

中性理论是通过研究分子进化而提出的，是一种分子水平上的进化理论。那么，中性理论是如何把分子水平上的变异和进化与生物的形态结构等性状的进化联系起来呢？由于很多生物性状都是由多个基因共同作用的结果，因此可以认为控制这些性状的其中某个基因的一个变异所造成的后果往往是很小的，即一般是介乎于稍微有害和中性之间，这种变异的命运仍主要受随机漂移的控制。这样，即使在形态结构水平的进化主要是受自然选择的作用，在分子水平上仍然是中性突变与随机漂移的中性进化，虽然进化的速率会比完全的中性进化要低一些。

中性理论又是如何说明生物对环境的适应性的产生呢？木村资生认为，中性突变也有潜在的受自然选择作用的属性。虽然突变在产生时是中性或近中性，不受自然选择的作用，只通过随机漂移的过程而固定或消失，但当一种中性突变在种群中被固定下来后，在进化过程中如有新的环境与条件出现，这种突变便有可能显示出其优越性或有害性，从而是会受到自然选择作用的。这样，中性的变异就会成为适应性进化的原材料，即中性突变也是适应性进化的根源。

中性突变与随机漂移学说是分子进化的重要理论之一，对整个进化生物学都有着广泛而且重要的影响。它的提出是对达尔文主义的挑战，因而受到了很多达尔文主义者的强烈反对。为了维护达尔文主义的核心理论，他们在自然选择的框架内提出各种替代性的假说，力图说明分子进化的问题。另一方面，中性理论得到多方的支持。因此，在进化论者的阵营内引起了激烈且持续至今的争论。在这场持久的争论中，中性理论始终没有被推翻，相反，它在不断地发展壮大，使得现代达尔文主义也不得不正视其存在，并承认中性突变的客观性，虽然仍然否定中性突变的普遍性及其在进化中的作用。而中性理论的拥护者则在这一学说的发展过程中，不断强调分子水平上的进化规律是不同于形态结构水平上的进化规律，中性突变与随机漂移正是分子进化的规律。

现代非达尔文主义的进化论不仅通过分子生物学的兴起而发展，而且在其他领域，如古生物学，同样也有非达尔文主义的进化学说提出。

## 变与不变——间断式的平衡

古生物学研究的主要对象是地层中的化石，地层犹如一部巨大的自然史卷，化石就是这部史卷中文字的一部分。不同的地层代表着不同的地质年代，而不同的地层中的化石类型往往是不同的。化石的这种分布模式不仅是对生物进化的一个有力支持，而且也是研究生物进化的方式与途径的极好资料。因此，古生物学的研究对进化论的发展一直都是有着重大贡献的。

不过，曾经在地球上生存过的生物只有一小部分能够留下化石。地层中的化石记录一方面是不完全的，另一方面又是未被完全发现的。古代生物能否留下化石主要受以下因素的影响：

1. 在生物曾经生活过的地带是否有相应于其生活时期的沉积层保存下来，如果地层受到侵蚀，那么即使原来有化石，也会很容易消失掉。
2. 生物是否有能够持久保存的硬体部分，如骨骼、枝叶等。
3. 生物体的大小，如太小，则不易成为化石或不易被发现。
4. 种群的大小，如果种群的生物个体数很少，也不容易留下化石。
5. 生物分布区域的地理范围，如果范围太狭小和局部化，则留下化石的机会也减少。
6. 生物进化的速度，如果是快速进化，那么这一过程是很难留下详细的化石记录的。

对于研究进化的过程，意识到最后三点是很重要的。若新的物种起源于很小的局部地区，那么只有当它散布得比较广泛后才有可能在化石记录中出现，这个事实早已为古生物学家熟知。另外，一个要很长时间才完成的进化过程比一个在短时间内完成的进化过程有更大的机会在地层中留下化石记录。有研究指出，若一种能形成化石的生物在地球上生存过 500 万年，那么可有一半的机会在地层中找到其化石。假设新物种的形成也需 500 万年，那么这一进化过程也有同样的可能性在地层中留下记录。但如果新物种的形成只发生在 5 万年内，那么就很难在地层中找到这一过程的痕迹了。

随着越来越多的生物化石被发现，已有可能对化石的类型、分布规律和变化规律进行深入的分析，并以此来探讨生物进化的方式与过程。在很多情况下，同一物种的化石生物在它们存在的地质时期内似乎都没有什么改变。如具有充分化石记录的一些海洋底栖生物物种的平均持续不变时间为 2 千万年。另外，古生物学家早在 19 世纪初就已经知道所谓“活化石”的存在，即一些现存的生物在很久以前就出现，经历千万年至今也没有什么改变。古生物学家艾尔德里奇在研究古生代三叶虫时也发现，大部分种类的三叶虫在它们出现于地层的全部时期内，每一个物种的特异性状并没有发生变化，而在地层中却可以看到新物种非常突然地出现，它们的出现或增加了生存物种的总数，或替补了灭绝的物种。

为了说明化石的这种变化特点，艾尔德里奇与另一位生物学家古尔德提出了生物进化的间断平衡学说。虽然类似间断平衡的概念在较早的时候就已经有人提出过，但间断平衡这个术语是在艾尔德里奇与古尔德 1972 年合作发表的论文中首次采用的。他们认为，生物进化的历史并不是一部大张旗鼓的变化历史，而是一部处于相对的稳定平衡状态的历史，这种平衡状态偶尔受到迅速发生的新物种形成事件干扰，新物种形成后生物进化又重新进入另一种平衡状态。因此，生物进化其实是一种间断式的平衡，已有的物种在相当

长的一段时间内都处于进化停滞阶段，没有什么重大变化，但一旦有重大变化，则会在很短的时间内完成（图 10）。这种变化往往能导致新物种的产生，即重大的进化演变和物种形成是同时发生的。

图 10 间断平衡式的进化与纯粹的渐进化

当然，这里所说的时间长短是在地质年代的意义上而言的，500 万年、1000 万年是相当长的时间，而 5 万年、10 万年以下则可以看作是“瞬间”。在这样的“瞬间”内发生的进化过程是极难留下地质记录的，更不用说找到有关的化石了。在这种情况下，新物种是如何在很短的地质时间内形成便成了达尔文主义和非达尔文主义争论的问题。

对间断平衡式的进化，达尔文主义者坚持用渐进化的观点来解释，认为这只是进化速度的不均匀所致。物种在平常时期的进化速度极其缓慢，但在形成新物种时，进化由于遗传剧变而进行得极其迅速，不过和平常时期一样，进化始终是一个种群现象。在一些被隔离的小种群中最有可能出现这种迅速的进化演变。这种进化的速度不管有多快，变化不管有多大，按照人类的时间尺度看，进化过程始终是逐渐的。但在用地质时间的尺度来衡量时，进化便显示出跳跃性，再加上快速进化一般局限在被隔离的小种群中，因此这种过程是难以留下化石记录的。

与达尔文主义相反，非达尔文主义认为间断平衡的进化方式说明了物种形成的进化与进化停滞时期物种内的变异进化是不同的。停滞时期的进化是一种在生物种群内发生的微小的进化，属于渐进化的范畴，可有一定的适应性而受自然选择的作用。而物种形成的进化是一种跳跃式的、不连续的大进化。这种跳跃式的演变只发生在少数的生物个体上，这些少数的个体在成功的物种形成进化中，便成为新物种的创始者。但如果是不成功的演变，这些个体便会成为畸形的怪物，难以继续生存。在这种意义上来说，物种形成的进化用人类的时间尺度来衡量也是一种真正的非渐进性过程。只有这样的过程才能出现真正的进化奇迹，甚至不同类型的生物也是通过这样的过程而产生。这是对达尔文主义的渐进化学说的挑战。

至于这种跳跃式的大进化的机制，现在仍然是不很清楚的，不过它可能涉及到遗传物质的系统性改变。这种推测是有一定的事实基础的。

艾尔德里奇和古尔德的间断平衡学说的最大贡献就是提出一切物种在物种形成过程结束后便处于停滞阶段这一论点，正是这一论点遭到最强烈的反对。但不论是反对这个学说，还是对之加以大量的修正，都不能抹杀这个学说对古生物学和进化生物学是一大冲击这个事实。间断平衡学说否定了进化速度的一致性，使得不能再以化石记录不全为理由来说明物种间缺乏过渡型的生物，而必须正视物种形成是迅速的过程这一基于大量事实的观点。另一方面，间断平衡理论强调物种形成在进化中的重要意义，因此促进了对物种形成的机制的研究。这种研究涉及到古生物学、种群遗传学和分子生物学等多个领域，虽然产生了不少分歧的观点，但却为进化论的进一步发展打下了很好的基础。

## 拉马克式的遗传

在魏斯曼提出了他的“种质连续学说”后，拉马克倡导的“获得性状遗传”在科学上的地位受到了严重的动摇。此后，孟德尔遗传学的兴起、颗粒式遗传机制的发现以及分子生物学的中心法则的提出，就更使得任何形式的获得性状遗传学说失去了继续存在的意义。到了20世纪60年代，已普遍公认获得性状遗传的机制是不存在的，甚至是想象不出的。从那时起，生物学教科书都很少提及获得性状遗传这个概念，即使有提及，也是将其作为一个被废弃的理论来对待。这在很长的一段时间内似乎已成定论。

但是，在现代生物学蓬勃发展的形势下，有必要重新考虑获得性状遗传的问题。获得性状遗传的含义原来是不够明确的。在拉马克—达尔文时代，获得性状遗传指一个生物体在其生活的时期内获得的新性状可以遗传给后代，这里并没有涉及到遗传物质是否有相应的改变的问题。在现代生物学的意义上，如果生物体的新性状是由构成其身体的细胞的遗传物质改变而导致的，并且这种改变也同时发生在生殖细胞内，那么这种新性状当然是可以遗传的，其实这是一般意义上的变异与遗传。但如果新性状并不是由于遗传物质的改变而产生的，或只是由于身体某部分的细胞（体质细胞）的遗传物质改变而产生的，那么若这些新性状能传给后代，那就是获得性状遗传。完全不涉及遗传物质改变而产生的新性状的遗传，如果存在的话，是严格的获得性状遗传；只涉及体质细胞的遗传物质改变而产生的新性状的遗传，如果存在的话，是广义的获得性状遗传。

魏斯曼否定获得性状遗传的学说是基于种质细胞与体质细胞隔离这一事实，这一事实是通过对比较复杂的、身体由很多个细胞组成的多细胞动物的生长、发育与繁殖过程的观察而获得的。对只由一个细胞组成的单细胞生物来说，很明显并不存在种质细胞与体质细胞之分，这些单细胞生物的生长、发育与繁殖全部都在同一个细胞内进行。另外，对于构成自然界生物的另一大类群——植物来说，种质细胞与体质细胞的界限是不严格的。植物在生长发育过程中，并没有严格限定哪些细胞是属于种质，哪些是属于体质。而且，很多体质细胞都有转化为种质细胞的潜力，如在原来只长枝叶的部位可以形成花的胚芽，开花结果留下种子。更特别的是，很多的植物在正常条件下只能形成体质细胞的部位经过特殊的处理，都可以产生种质细胞或起到种质作用的细胞，甚至只要植物中的一个完全的体质细胞，就可以培养出一个完整的植物个体。这就是与现代植物组织培养和细胞培养有关的过程，是属于一种无性的繁殖，即不通过两种性别的生殖细胞结合而产生后代的繁殖。与植物的无性繁殖相对应，在单细胞动物和一些较低等的多细胞动物中，也普遍存在着无性生殖的现象。种种这样的事实和现象使得可以认为魏斯曼的种质连续学说并不是完全正确的。

对获得性状遗传的否定还由于经典遗传学和分子遗传学的一系列重大发现，特别是分子遗传学的“中心法则”的确立。中心法则说明了遗传信息只能由脱氧核糖核酸（DNA）向核糖核酸（RNA）然后再向蛋白质传递。虽然后来发现了逆转录，即遗传信息也可以从RNA向DNA传递，但始终没有发现遗传信息可以从蛋白质向核酸传递，这样的一种传递方向被认为是不可能的。

在这种情况下，确实是很难想象获得性状遗传的分子机制能够存在。一个生物体如果在生长发育过程中由于环境的改变而产生了某些变化，获得了

一种新的性状，那么可以肯定地说，这个生物体的某种或某些蛋白质发生了改变。若只是蛋白质本身发生改变，则是没有可能把变异的信息传递给作为遗传物质的核酸的，从而没有可能把新的性状传给后代。因此，严格的获得性状遗传是不存在的。若蛋白质的改变是由于核酸的变异而引起，那么只要核酸的变异是发生在体质细胞而不发生在种质细胞，就会由于体质与种质的隔离，没有什么可能的途径把体质细胞的变化传递给种质细胞，使得新获得的性状也没有可能传给后代。因此，广义的获得性状遗传也是不存在的。而一般来说，种质细胞受到体质细胞的保护，其内的遗传物质是不易受外界环境的影响而发生变异的。因此，生物体在环境的影响下而获得的新性状即使是由于遗传物质的变化而造成，也往往只是涉及到体质细胞的遗传物质的变化。种质细胞的遗传物质的变化一般不能通过环境的改变而造成。

这是近年来对获得性状遗传的普遍看法。不过，自然界中确实存在着一些难以用孟德尔遗传法则来解释的事例。另外，种质与体质细胞在一些生物中的界限不严格性，再加上分子遗传学也发现一些新的自然过程与现象，使得在完全符合中心法则的情况下，有可能存在着体质细胞与种质细胞之间遗传物质转移的途径。这样，获得性状遗传又在科学发展的新进程中重新被提出来了，并被赋予新的内容。毫无疑问，在获得性状遗传存在的前提下，这一种遗传方式对生物进化的作用和意义是不可忽视的。

这里先列举几个属于获得性状遗传的例子。

有一种称为草履虫的原生动物，即单细胞的低等动物，其单细胞虫体的表面有一类特异的蛋白质，这类蛋白质可有几种形式，而每一个虫体的表面特异蛋白质只能是其中一种形式。一个虫体的表面特异蛋白质是什么形式，其后代的也是什么形式，因此这种特性是能够遗传的。但是，若改变草履虫的生长环境一段时间，如提高温度数小时后再回复到原来的生长温度，就会使虫体表面的特异蛋白质从一种形式转变为另一种形式，而且转变后可以一直稳定地遗传下去。现在已知这种变化并没有涉及到遗传物质本身的改变，而只是由有关基因的表达方式的改变造成。这是一种严格的获得性状遗传，同时又完全没有违反已有的遗传学定律和分子生物学的法则。

获得性状遗传在细菌中也存在。细菌一般都有一层在外围起保护作用的细胞壁，这是由其遗传物质所决定的。枯草杆菌是一种杆状的细菌，其形状必须靠细胞壁来维持。当用一种酶把枯草杆菌的细胞壁去除后，在特定的生长条件下，它们就会变为一些大小不等、形状不固定的无壁细菌体。令人惊奇的是，这些无壁细菌体不但可以继续繁殖，而且其后代也是无细胞壁的，这种状态可以一直遗传下去。只有把它们放在另外的一种生长条件下，细胞壁才会重新长出来。在这个例子中，虽然遗传物质同样也没有发生改变，但失去细胞壁这一后天获得的性状却是可以遗传的。这是因为细菌细胞壁的形成是与构成细胞壁物质的合成与分解有关，当细胞壁被去除后并在特定的生长条件下，细胞壁物质的合成与分解的速度相等，因此就没有细胞壁的形成，并且在后代中也一直保持这个性状。这种失去细胞壁的获得性状遗传在其他种类的细菌中也有存在。

生物外表形态的改变也有获得性状遗传的情况。在一些原生动物中，通过切割或其他偶然因素而导致的外表形态的改变往往可以遗传给后代。更奇特的是，某些种类的两个个体有时会并排融合起来，不再分开，成为“双体怪物”，以后便一直以双体的形式进行生长和繁殖，并在其后代中也一直保



持这种“双体”的性状。从单体变为双体并不是由于遗传物质的改变，因为只要把双体后代切开为两个单体，就可以使其重新恢复为原来正常的单体形态（图 11）。

上述的几个例子都是严格的获得性状遗传，新性状都是在生物体的生活期间短时间内获得的，并且可以一代代稳定地遗传下去。此外，在一些生物中，后天获得可遗传的新性状是由于遗传物质 DNA 上的修饰部分发生了变化，但并没有改变 DNA 的图 11 某些原生动物从单体变为双体的获得性状遗传序列本身。DNA 上的修饰部分在生物的正常生长发育过程中也会作为调节基因表达的一种方式而发生变化，从而这种变化并不是遗传物质的真正变异。因此，通过改变 DNA 的修饰部分而产生的新性状的遗传仍然是获得性状遗传。

在多细胞生物中，如果体质细胞由于环境的影响而发生了遗传物质的变异并由此产生了原来不存在的新性状，那么体质细胞有没有可能把这种变异传递给种质细胞以使其能遗传下去呢？根据魏斯曼的种质连续学说，这是不可能的，因为该学说认为不存在体质与种质两者之间遗传物质交换的途径。但实际上，植物的种质细胞与体质细胞界限的不严格性使得一些体质细胞有可能转变为种质细胞。若这样的体质细胞刚好发生了变异，那么由此而获得的性状就可以遗传了。另外，近年还发现，即使种质细胞和体质细胞严格隔离，也存在着两者之间遗传物质交换的可能途径。

有一类称为病毒的比细菌还要小得多的微小生物，它们靠寄生在细菌内或其他生物体的细胞内生存和繁殖。其中一部分种类的病毒的遗传物质是 RNA，它们可以通过逆转录把其 RNA 转为 DNA，然后整合到寄主的基因组中成为原病毒。待到繁殖时原病毒才游离出来，并以其 DNA 为模板，合成出很多拷贝的病毒 RNA。这是一种正常的 RNA 病毒繁殖过程。近年发现某些这样的病毒可以把属于寄主的一些 RNA 与病毒本身的 RNA 合在一起，全部逆转录成 DNA，再整合到寄主的基因组中。由于这样的病毒与其他病毒一样，都是可以在多细胞生物的细胞之间转移，因此，它们可以把一个细胞或一类细胞的某些 RNA“包装”起来，然后转移到另一个或另一类细胞内并逆转录为 DNA，再整合到其基因组中。这样就实现了多细胞生物的细胞之间遗传物质的转移。当这一过程发生在种质细胞与体质细胞之间，那么就成为两者之间遗传物质交换的途径。因此，广义的获得性状遗传在现代分子生物学和遗传学的规范中也是可以存在的。

自然界的生物现象十分丰富多彩，有些现象不用获得性状遗传的观点是难以解释的。现代达尔文主义强调生物进化是基于随机变异和自然选择，完全否定获得性状遗传的存在。因此，一些基于获得性状遗传的进化方式与途径就超出了现代达尔文主义进化论的范畴。

获得性状遗传有什么进化意义呢？承认获得性状遗传的存在，就必须承认存在着环境对变异和进化的比较直接的作用，而这一点正是现代达尔文主义所否定的。另一方面，在已知的获得性状遗传的例子中，获得性状都是在生物体的生活期间短时间内形成的，由于其可遗传性，因此对不连续和跳跃式的进化是有一定的作用的。在这种意义上，获得性状遗传的进化作用就等价于生物体从其他种类的生物中获得一些遗传物质而导致新性状产生的进化作用，两者都是使得进化可以具有不连续的特性。从而，新的获得性状遗传理论也是对达尔文主义的渐进化学说的一种挑战。

## 遗传的智慧性——适应性突变之争

获得性状遗传强调外界环境对生物获得新性状的直接作用。虽然确实有一些生物对环境的变化作出反应并且是可以遗传的例子，但对遗传物质能否受环境的直接作用这一点是不清楚的。而且，大部分的遗传现象还是孟德尔式的遗传，即遗传是以颗粒式基因的稳定性为基础，基因既不发生融合，也不易发生变化，遗传物质的变异只是偶然的。在这种情况下，一般认为遗传物质的突变或变异是非定向性的，也即是随机的，外界环境的作用最多只能改变遗传物质突变出现的频率，而不能影响突变的方向。事实上，不少突变确是非定向性的。有害的突变出现后，由于影响生物的生存，因此往往被淘汰了；一般的中性突变则随机漂移；而有利的突变即使存在，也是随机产生的。

达尔文主义的理论核心正是认为遗传物质的突变是完全随机的，环境只起到自然选择的作用，突变出现后就要被“适者生存，不适者被淘汰”的原则筛选。因此，达尔文主义是完全否定突变本身可以具有方向性和适应性的。这种观点一直处于统治地位并且是绝大多数人所接受的。

正是由于这种状况，所以在1988年，当盖恩斯及其合作者根据他们的发现，在英国的《自然》杂志上发表了一篇题为“突变体的起源”的论文，提出了在环境的作用下，突变的产生可以是非随机的，环境会导致有利的突变以较高的频率出现，从而突变本身就具有适应性的观点后，便在学术界引起了轩然大波。争论不但在生物学家之间进行，还波及到哲学界，并且一直延续至今。

盖恩斯他们的发现是什么呢？在研究最常见的一种细菌——大肠杆菌的变异时，他们设计了一个巧妙的实验。他们选择了大肠杆菌的一个带缺陷的菌株，这个菌株不能利用环境中的乳糖作为“食物”。这是由于这些细菌中与分解乳糖有关的基因有缺陷，因此在一般情况下，必须供给这些细菌其他种类的糖才能使它们正常地生长和繁殖。不过，这些有缺陷的细菌也有可能通过突变而恢复能利用乳糖的功能，虽然产生这种突变的频率一般是很低的。盖恩斯等人用这个带缺陷的菌株作为材料，就是为了研究细菌从不能利用乳糖到恢复利用乳糖的这一突变。他们把这些细菌放入只含有乳糖而不含其他糖的细菌培养基中，由于不能利用乳糖，这些细菌便处于“饥饿”状态，停止了生长和繁殖。但是过了一段时间后，奇迹出现了，可以看到一些细菌活跃起来，重新开始了生长和繁殖。随着时间的推移，重新活跃起来的细菌不断增多。

有以下几个理由和事实说明这种从不能利用乳糖到可利用乳糖的突变是非随机的，而且是由乳糖诱导产生的：

首先，盖恩斯等人通过对以往证明突变是随机发生的实验进行重新分析，指出以往的实验虽然能证明随机突变确实存在，但是由于所用的选择条件是致死性的，所以只能研究加入选择因素之前出现的突变情况，而不能研究加入选择因素后的突变——已死亡的生物是不会再突变的。因此，以往的实验并不能证明非随机的、由选择因素诱导的突变是不存在的。实际上，很多人都知道这一点，只不过是较主观地认为所有突变都是随机的。盖恩斯他们所用的选择因素是只提供乳糖，这样即使细菌不能利用乳糖，也不至于马上死亡，而只是处于饥饿状态，并且能继续生存相当长的一段时间。因此，

用这种非致死性的选择条件才能研究加入选择因素之后的突变情况。另一个与以往的实验不同的是，以往只研究生长时期的突变，而盖恩斯等人研究的是在生长停顿期的突变。

第二，在盖恩斯等人的实验中，细菌从不能利用乳糖到能利用乳糖的突变是在被放入只含乳糖的培养基后才产生的，而且随着时间的推移，这种突变不断增多。从而，这种突变是由乳糖诱导的，虽然根据这一点还不能说明只有乳糖才能诱导出这种突变。

第三，把乳糖缺陷型细菌放在不含任何糖的培养基中，使细菌处于饥饿状态，但这样并不能诱导产生出能利用乳糖的突变体。这说明乳糖的存在对产生能利用乳糖的突变体是必需的。

第四，在乳糖诱导下不断产生能利用乳糖的突变体的细菌种群并不能不断产生其他与此无关的突变体，这说明乳糖诱导产生的突变体是有特异性的，即并不是任何突变都能被乳糖诱导产生。

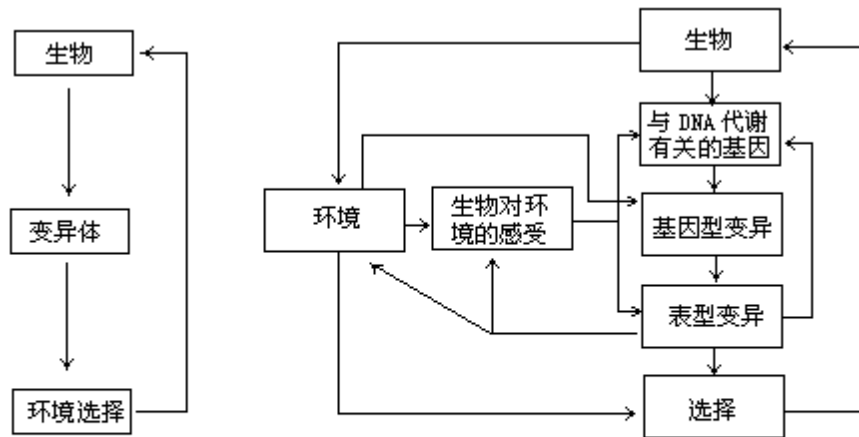
综合上述几点，盖恩斯等人就得出了如下结论：细菌在停止生长的时期存在着一些机制，这些机制使它们能够在环境的作用下，只产生最合适的突变。

这种现象提出后，被冠以多种称呼：如适应性突变、定向性突变、盖恩斯式突变、选择引致的突变、生长停滞期的突变等等，真是五花八门，叫人一下子无所适从。不过，这种现象其实是符合拉马克的进化学说的，即环境对生物有直接的作用，生物在进化中具有对环境变化作出反应的能力。从现代生物学的角度看，适应性突变可以看作是一种遗传的智慧性。适应性突变的观点是属于现代的拉马克主义，因此受到现代达尔文主义的攻击是不足为奇的。

现代达尔文主义者从各个方面试图找出盖恩斯等人的实验的不完善性和漏洞，或对他们所观察到的现象提出另外的解释，希望能在所有突变都是随机的这样一个理论框架中说明这些现象。这种努力导致很多反对适应性突变的文章相继发表。

适应性突变的支持者当然也不甘示弱。他们不断地深入研究，以更严格的手段找出了更多的适应性突变的例子，并且提出了适应性突变的具体机制。这些机制包括在生长停滞期存在着特异的 DNA 代谢（合成与修复）途径，从而可以导致基因组中一些特异区域的变异；存在着一种对 DNA 的变化进行“尝试”的途径，以只保留有用的变化，使之成为可遗传的变异等等。所提出的机制都是得到一些实验结果的支持的。这样，通过多方面的努力，使得适应性突变现在已经成为一个不容忽视的现象，从而必须认真地考虑其进化意义。

在达尔文主义的进化模式中，生物体的遗传物质可以偶尔随机和无方向性地产生突变，这些突变



达尔文主义的进化模式

新的进化模式

图 12 环境与生物之间相互作用的进化模式通过影响生物体的外表形态或新陈代谢而表现出来，然后受自然选择的作用，有利的、使生物更适应环境的突变就被保留下来，而很多对生物的生存不利的突变就被淘汰掉。生物进化就发生在“随机突变—自然选择”这样一个不断循环的过程中，环境只是在突变体产生后而被选择的阶段才起作用。而适应性突变的存在就必须要有个更全面的进化模式才能说明生物进化中的各种情况（图 12）。

在新的更全面的进化模式中，环境与生物体之间可以在多个层次上、以多种方式相互作用，并存在着遗传变异和环境选择之间的反馈效应（图 12）。一方面，环境当然可以对已产生的变异体进行选择，另一方面，生物体通过感受环境的变化，可以改变基因的表达方式，还可以影响遗传物质本身的变异途径，使适应性突变出现。此外，环境中的辐射或某些化学因子也可以直接导致遗传物质的变异。遗传物质的各种变异（又称为基因型变异）导致生物体形态结构或新陈代谢的变异（又称为表型变异），表型变异又可以在一定程度上反作用于环境，引致环境也发生某些变化。在生物体的遗传变异中，随机性变异受环境的选择或随机漂移，或被保留或被淘汰，而适应性突变都是产生成功的突变体。在这种意义上，遗传物质系统并不总是惰性和被动的，它们还有智慧性的一面，这无疑对生物适应性的起源和进化有很大的作用。

## 雄心勃勃——超越达尔文主义

虽然达尔文主义的势力十分强大，但现代非达尔文主义的崛起已经打破了进化论综合时期达尔文主义称霸天下的局面。而且，非达尔文主义的阵营正在不断地扩展，从外围到核心向达尔文主义发起了全面的进攻。在这种形势下，出现了一大批捍卫达尔文主义的文章和书籍，而以前人们认为这样做是不必要的。在现阶段，非达尔文主义与达尔文主义相争得十分激烈，双方各不相让，大有决一雌雄之势。实际上，非达尔文主义的目标不仅是要与达尔文主义平分秋色，而且是要进一步超越达尔文主义。

达尔文主义的核心在现代生物学飞速发展之前就已经形成，现代达尔文主义始终坚持其始祖的核心思想，因此必须主要在已有的框架内对生物学的新发现和生命世界中的新现象予以解释和说明。这对现代达尔文主义的发展既有有利的一面，也有不利的一面。当新发现是对达尔文主义有利的，那便好像是锦上添花；但当新发现是对达尔文主义不利时，那又很容易使其陷入困境。在与非达尔文主义之争中，达尔文主义是处于卫冕的一方，这免不了要背上这样或那样的包袱。相比之下，现代非达尔文主义所受的约束比较少，可以相当自由地发展其学说。虽然非达尔文主义的基础不如达尔文主义的雄厚，但却可以充分利用现代生物学各方面的新进展、新发现去构建其理论，并以此与达尔文主义抗衡。因此，现代非达尔文主义雄心勃勃，对其前景、对超越达尔文主义都是充满自信的。

首先，一些学者质疑达尔文主义学说的科学哲学基础，认为其学说中存在着不可证伪性，即不存在可以通过观察、实验、思辩等途径去对其进行否定的可能。因此，认为其科学价值是有限的，必须用新的进化理论去代替达尔文主义。

其次，非达尔文主义者认为达尔文主义的学说只涉及到生物进化的一个方面，即生物与环境的关系的进化作用这一方面，而没有涉及到生物的生长发育在进化中的作用这另一个重要方面。由于生物的变异和进化最终都要通过其生长发育的改变而体现出来，因此进化理论必须说明生物生长发育的进化与遗传物质改变的关系。

此外，非达尔文主义者指出，现代达尔文主义只注重孟德尔式的遗传，而忽视非孟德尔式的遗传，如获得性状遗传的存在。非孟德尔式的遗传在进化中的意义是不能低估的，进化理论必须认真考虑这类非常规的遗传方式。

在不否认自然选择存在的前提下，非达尔文主义认为生物进化是有其内在的规律，而且这些规律和自然界的其他规律一样，是符合已有的物理和化学定律的，自然选择对生物进化并不是起一种主导的作用，而是起一种修饰的作用。这样，就使得非达尔文主义在更广阔的范围内去探求生物进化的动力和机制，同时强调进化以及进化研究的多元性，并从整体上研究生物和生物进化。非达尔文主义认为整体的观点在达尔文主义的进化论中是往往缺少了的，因为通过自然选择而形成的适应性往往是指某个或某种生物性状而言，若只研究各个部分而没有研究各个部分之间的联系就会忽视了整体。只有通过整体论的方法和观点，才能发现生物进化中的普遍规律以及进化的本质。

非达尔文主义通过与达尔文主义不同的方式、不同的角度去探索生物进化的问题，对生物进化的学说同样是有很大贡献的。至于非达尔文主义能否超越达尔文主义，那就要看其将来的发展。

## 五、谁胜谁负——展望达尔文主义与非达尔文主义进化论的统一

达尔文主义与非达尔文主义对生物进化的研究都有其各自的重大贡献，这是不容抹杀的。因此，不管今后是达尔文主义继续领先，还是非达尔文主义超越达尔文主义，发展趋势都是要包融双方有价值的观点和学说，在更高的层次上达到综合，形成统一的进化理论。而在现阶段，对这一科学目标进行展望，探讨统一的可能途径是很有意义的。

## 争论之焦点

要促成达尔文主义和非达尔文主义的统一，首先就要弄清楚双方的分歧所在，达尔文主义和非达尔文主义都是内容非常广泛的进化学说，要给它们下一个简单而全面的定义是十分困难的，但双方争论的焦点还是比较显而易见，并且可以归纳为以下的几个方面：

第一，自然选择在生物进化中的作用及其重要程度：自然选择对产生和维持生物种群中的多态性是否必需的？自然选择是否进化的主要动力？

第二，生物进化的方向性及其性质：进化能否使生物越来越适应环境？进化是否具有方向性和内源动力？生物为什么能从简单到复杂的进化？这种发展式的进化的实质是什么？

第三，生物进化的模式、机制及过程：进化是连续的还是间断式的？新物种的形成、新类型生物的产生等大跨度的进化是不断积累微小变异的渐变过程，还是不连续的、跳跃式的过程？

达尔文主义与非达尔文主义对上述问题的解答似乎都是针锋相对的。

达尔文主义注重现代生物的微小变异和生物种群的多态性。认为自然选择对维持生物种群中的多态性是必需的，并起着一种创新性作用，即可以选择性地保留生物的某些变异。正是这种作用使生物以连续渐变的方式进化。自然选择既决定了物种内的连续性，又是导致新物种形成的重要原因。达尔文主义对生物进化的方向性基本上予以否定，认为即使在某些过程有方向性，也只是生物不断地增加对环境的适应性的一种趋势。

非达尔文主义则是注重现代生物种类之间的不连续性，同时也比达尔文主义更注重生命的起源以及早期生物进化的问题。认为自然选择在生物进化中只是起着一些较为次要的作用，由于中性突变的存在，生物种群的多态性也不必由自然选择来维持。生物进化是受自然界的一些基本规律，包括物理和化学的规律的控制，从而是有其内在规律和方向性的。进化过程中生物与环境是保持着一种平衡状态，而不是越来越适应环境。物种之间的不连续性是由物种形成的机制决定的，而物种形成等大跨度的进化是一种不连续的、跳跃式的过程。

在达尔文主义与非达尔文主义的各种分歧之中，虽然很多都是双方互不相让的热点问题，但也存在着一些互有妥协的方面。双方的进化理论都有其各自的事实作为依据，可以说是描述了生物进化这一自然现象的不同方面，因此分歧并不是绝对的，而是有可能在更高的理论层次上得到统一。

从达尔文主义与非达尔文主义争论的焦点可以看出，统一这两个进化论学派的关键是要解决生物种群的多态性与物种间不连续性的根源、生物复杂性的由来、微小和连续的变异对大跨度的生物进化的作用、跳跃式的大突变以及突发性的进化机制是否有可能存在等问题。要解决这些问题，光是局限于双方的论战是不行的，必须要运用新的研究方法和新的思维方式，在整个生物学乃至整个科学的范围内寻求解决的途径。

## 解决之途径

首先探讨一下生物多态性的根源的问题。

生物系统包括从微观到宏观，即生物大分子、细胞、个体、种群、生态系统、以至整个地球的生物圈这样的一系列等级结构，它们是既相对独立、又相互制约和联系的系统。每一个等级的系统内部都存在着丰富的多态性，即一种生物大分子、一种基因组、一个物种等都可以有多种状态。对于这种多态性，我们最熟悉的大概就是人类自己的相貌和指纹。可以说没有两个人的相貌是完全相同的；人类的指纹也有十分专一的个体特异性，以至可以作为一种特别的鉴证。

自然选择可以解释一部分生物多态性，中性理论也较为成功地解释了生物种群在分子水平上具有丰富的多态性这一现象。不过，生物系统的多态性是否有更为深刻的基础呢？当把生物结构看作是物质结构的一种形式，那么就不难看出，生物多态性是有其物理基础的。

物质结构也是分等级的。简单的、微观的一般是较为低级的物质结构，如电子、原子的结构，复杂的、宏观的一般是较为高级的物质结构，如地球、太阳系。而从物理学量子论的一般原理来看，处于物质结构等级中级别较高的系统比起处于级别较低的系统来，具有更多的量子态，即具有更多可取的状态。如一个分子要比一个电子有多得多的量子态。量子态的概念不但可在微观的、非生物的系统运用，而且也可以应用到宏观的、生物的系统中去。不少著名的物理学家，包括量子物理的创立者之一薛定谔，对此都是认同的。

因此可以认为，一个生物系统在某一时刻是处于一个特定的（即单个的）量子态。例如，一个生物大分子在某一时刻的构型就可以看作是这个大分子的一个量子态；一个基因的稍有不同的序列结构及其状态就代表着这个基因的不同的量子态；一种生物的一个个体在某一时刻也是处于一种特定的量子态。

把单个量子态的概念应用到各种等级的生物系统中去，就可以使量子态与生物的各种多态性有一种对应关系，从而可以用量子论的观点来探讨生物系统的多态性问题。生物系统在物质结构的等级中处于人们所知的最复杂也是最高的级别，那么根据量子论的一般原理，这些系统可能具有的量子态当然是一个巨大的数目了，而每一种量子态都可以代表生物系统多态性中的一个状态（图 13）。当然，生物系统可具有的量子态也包括“稳定的量子态”，即可长期存在的多态性状态，以及“不稳定的量子态”，即不能长时间存在的或对生物有害而易被淘汰的状态。这样，通过量子论就不难从定性上解释生物世界是如此千姿百态，在基因、基因组、生物个体和种群等水平上都存在着如此丰富的多态性现象。换句话说，遗传多态性的存在是有一个深刻的物理基础的。

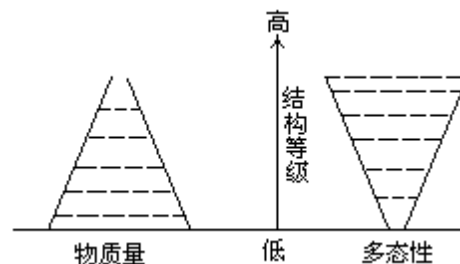




图 13 生物多态性的物理基础。结构等级越高，  
所含的物质质量越少，而多态性则越丰富

在这种意义上可以认为，生物系统所具有的多态性或“量子态”数目是系统本身的一个内在性质，与外部环境是无关系的，从而生物多态性本身并不需要某种力量或方式来维持。由此可知，生物即使生活在一个十分均匀的、没有变化的环境中，遗传多态性仍然存在。事实上正是这样，例如在没有火山活动的深海的海底，虽然环境是十分的稳定，长年几乎没有什么变化，但生活在这样的海底的生物却普遍具有极高的遗传多态性。

另一方面，物质结构系统的各种量子态出现的频率是受外界环境影响的，环境甚至能促进或阻碍系统的某种或某些量子态的形成，这对于生物系统同样是适用的。因此，生物多态性的各种状态的频率是受环境，即自然选择，以及中性理论所说的随机漂移过程影响的。自然选择以及随机漂移主要是对多态性中的某些状态的保持、发展或淘汰起作用，从而在一定程度上影响着部分（如物种内）甚至全部（整个生物界）的多态性模式。此外，生物系统的状态除了可以自发地、随机地产生外，还可通过环境促使原本就可以存在的某种状态的出现，即环境可以引起适应性突变，然而并不是所有突变都是随机的。而环境对多态性模式或某些状态的影响这种作用在多大程度上对新物种的形成有贡献是需要进一步研究的。

对于生物的复杂性根源和进化的方向性问题，则要把生物进化与整个宇宙的进化联系起来看，从中便可以发现一些物质（包括生命物质）发展的普遍规律。这是要解决生物为什么能从简单到复杂地进化，或发展性生物进化的实质这一问题的关键。

只通过生物对环境的适应这一点是不能说明生物从简单到复杂地进化的实质的。因为没有足够的证据表明生物在进化中是越来越适应环境，把现代各类生物与环境的关系作一比较，也会发现并不是越复杂的生物就越适应环境。一些生长在温泉中的细菌是十分适应其生活环境的，比起我们人类对环境的适应可以说是有过之而无不及。另外，也不是越复杂的生物就越能适应环境的变化。微生物是无处不在、无孔不入的，其生存的空间和生存的条件范围比很多复杂的高等生物还要大，而且更能耐受环境的变化。

从量子论的观点看，生物系统的某一种或某一类状态要长时间存在，就必须是稳定的，即是适应环境的。因此，在生物进化的不同历史时期，大多数生物都应是适应相应时期的环境的。当然，在生物进化史上的一些特别时期，如生命刚起源后、新物种刚形成后，新生命、新物种并不一定十分适应当时的环境，但它们必须在较短的进化时间内完善起来，适应环境，才能进入长远的进化历程。长远的生物进化使生物从简单向复杂发展，但生命形式不管是简单还是复杂，适应环境的程度都是相当的。

因此，如果把生物进化单独地看待，就会容易得出发展性生物进化是一种偶然的结论。但是，当把生物进化与各个等级的物质发展的过程联系起来比较，就会发现发展性的进化是一种普遍的规律，从而生物由简单到复杂的进化应该是一种必然的结果。这一个问题在后面的章节中还要谈到。

最后，探讨一下物种间不连续性的根源的问题以及大突变式的突发性进化机制是否存在的问题。这些问题看起来是很难解决的，因为目前还没有可能通过实验的手段来真正地模拟物种形成的过程，而且也很难在自然界中直

接观察到这样的过程。不过，通过以下的一些途径来进行研究将是有助于解决这些难题的。

深化种群遗传学的研究，探讨种群遗传结构与遗传变异性的关系。物种间不连续性的根源肯定是与种内和种间进化的过程有关的。如果认为种内进化，即物种内多态性的形成，与种间进化，即新物种的形成的过程是完全一样的，那么就必须用中间过渡类型生物的灭绝来解释物种间的不连续性。而支持这一点的事实是很少的，往往只能归因于地质记录的不全。这样就很难在物种形成的机制上作出进一步的突破。因此，应先把种内进化与种间进化的过程区别来看待，在深入研究种内进化的基础上，寻求种间进化、物种形成的可能途径。例如通过充分研究生物种群的遗传多态性的各种状态，看是否存在某种或某些状态是比较易变甚至是能引起一系列变化的。这样的研究有助于探讨种群的多态性模式与物种形成的关系。

对生物进化中最本质的一面——基因和基因组的进化的研究是解决生物进化的模式和过程问题的关键。生物的外部形态、结构功能的进化是由其遗传物质的进化决定的，遗传物质的进化又是在其组成与结构上的进化，而这主要在基因和基因组的进化上体现出来。因此，很多生物进化的问题都可以归结为基因和基因组的进化问题。物种间的不连续性很可能是由于不同物种的基因组在组成与结构上存在着不连续性，这种不连续性包括基因组中基因组成的不同、基因间连结方式的不同，甚至也包括基因之间的空间关系，即基因组的三维结构的不同。探讨物种间基因组的不连续性的起源是认识物种形成的遗传学基础的必由之路。

如果基因组的进化是连续渐变的，那么生物进化也必然是如此；但如果基因组可以从一种结构组成状态跳跃式地转变为另一种相当不同的结构组成状态，那么生物进化，特别是物种形成等大跨度的生物进化，就有可能是跳跃式和突发式的。从目前对基因组进化的研究来看，基因组大突变式的进化是有可能存在的，不过，参与这样的过程的有关基因和基因组的状态对这些过程所起的作用是不能低估的。因此，即使大突变式的进化机制在基因组水平上存在，并且也不难导致生物在宏观形态水平上产生类似的效应，与自然选择和随机漂移有关的生物种群多态性模式对生物进化的作用仍然是不能忽略的。这一认识是消除达尔文主义与非达尔文主义在生物进化的模式和过程方面的分歧的基础。

## 历史将作见证

科学是发展的，科学的发展主要体现在科学理论的进步，而这又在理论的更新替换中得到实现。一个科学学说是为了说明和解释一些科学事实而被提出来，它的作用是把零碎的事实与现象连结成为一个有机的整体，使之成为科学。一个学说能否成为成功的科学理论取决于它的解释能力与预测能力。成功的科学理论能解释大部分已知的事实，同时也能解释新发现的事实或预测未发现的现象。但一般说来，随着越来越多的新发现、新现象的涌现，一个科学理论的局限性便会或迟或早地表露出来。因此，一个成功的科学理论总会有其发展时期、鼎盛持续时期与衰退时期，接着又会被另一个更成功的科学理论所代替。在这一过程中，科学又前进了一大步。在有些情况下，以往的旧理论会在一定程度上复活，融入到全新的理论中去。科学之所以能发展，是因为科学的每一个阶段、每一个理论，都有着承先启后的作用。生物学的理论虽然有其独特性，但它们的发展与科学理论发展的总体模式是一致的。因此，科学上任何的故步自封都是不可取的。

科学上常常存在着学术派别之争，自由的、客观的学术争论往往是能促进科学发展的。争论的结果可有两种：一种是争论的其中一方完全取胜，通过争论辨明了事非；另一种是争论的双方或多方在更高的理论层次上达到了统一，这是由于科学上的很多事情并不一定是非此即彼，而是可以相互交融的。

进化论的情况也是这样，从进化论先驱们的开拓性研究到现代的进化论学说，作为科学理论的进化论是在不断地发展。进化论的每一种科学学说对进化论的发展都是有贡献的，尤其是达尔文主义与非达尔文主义的进化学说。由于在生物进化领域的新发现、新问题层出不穷，因此从科学发展的观点看，新的进化理论的创立将是必然的。而生物进化所涉及到的范围十分广泛，目前的各种进化学说都不可能完全包括生物进化的所有方面。现代达尔文主义与现代非达尔文主义都有其合理的一面，但也不可避免地有其局限性。因此，对于达尔文主义与非达尔文主义进化学说这一现代生物学中重要的学术之争，结果很可能是两种学说走向统一，融合到新的进化理论中去，而不是一种主义战胜另一种主义。对此，科学的发展史将作见证。

展望未来，新的生物进化理论将首先能解决达尔文主义与非达尔文主义的分歧，并解释和说明所有有关生物进化的现象和问题，特别是现代生物学发现的新现象、新问题。而且，新的生物进化理论将不是只局限在生物进化的领域，而是把生物进化作为物质发展的一种方式来看待，即在广义进化的规范下来说明生物进化的特点和规律。

## 六、道生一，一生二，二生三，三生万物——广义进化论

进化并不局限于生物界，宇宙万物都是在发展演化的。中国古代的道家思想就含有这种观点。老子在《道德经》中说：“道生一，一生二，二生三，三生万物。”道是“有物混成，先天地生。”作为万物之源的道，经过一系列的演化，便可生成万物。这些观点即有物质是逐级发展演化的思想萌芽，用现代的科学语言来说，这便是一种广义进化论。

## 宇宙的进化

现代宇宙观认为，宇宙是有其起源的，而且宇宙本身还有一个发展演化的过程。虽然对于早期宇宙是如何产生这样一个问题还没有完整的科学答案，但这并不影响整个宇宙在进化这一事实。

现在比较普遍接受的观点认为，我们所在的宇宙是起源于称为“大爆炸”的过程。150 多亿年前，宇宙只是挤在一个很小的、几乎是一点的区域，其内的物质是处于极不寻常的密集状态，因而就产生了“大爆炸”，物质以极高的速度向四面八方膨胀，使得宇宙不断扩大，开始了其演化历程。

在“大爆炸”开始后很短的时间内，就产生了氢、氦等轻元素，这些化学元素就成为了宇宙的主要组成成分。直到现在，我们这个宇宙的物质绝大部分仍然都含有氢元素。随着宇宙的不断膨胀，宇宙中的物质不再是均匀分布的了，在一些区域比较密集，在另一些区域比较稀疏。在物质密集的区域，通过引力的进一步作用，就会形成一些原始星体的结构，并发展成为发光的恒星，同一区域的恒星再组成星系，这就演化成了今天我们可以看到的仍然在膨胀着的宇宙的基本结构（图 14）。整个过程历时上百亿年。

较重的化学元素就是在恒星以及星系演化的过程中产生的。这些重元素在其后的星体演化中就有可能参与聚集成行星，使得一些恒星还可有环绕其周围且含较重物质的行星。太阳系就是一个典型的例子。

由于行星上的温度比较低，物质进一步的演化还可以发生。首先是分子形成了，分子又聚集成液体和固体，使行星的物质结构越来越复杂。最后，在一些温度及其他条件适当的行星上还形成了被称为生命的东西。生命继续演化，把这些行星打扮得绚丽多彩，就像我们的地球一样。

由于宇宙的巨大和时间的长久，可以认为像地球这样的行星是为数不少的，即在宇宙中是有不少生命形式的存在，地球只不过是一个特殊的例子。据估计，在每一个星系中，类似太阳的恒星有近 100 亿个，它们都可能有像地球那样的行星。若宇宙中有 100 亿个星系，那么整个宇宙就可有  $10^{20}$  个类似地球的行星，其中一些这样的行星上存在着生命，甚至高级智慧生命是很有可能的。因此，地球并不是宇宙中的一个十分特别的行星，生命的起源和进化其实是宇宙演化过程的一部分。科学家近年确实发现了宇宙中的一些恒星具有行星系统，并正在对外星球生物的存在这一问题进行多方面的探索。

这是我们现在对这个正膨胀着的宇宙的起源和进化的认识。但宇宙起源之前的情况又是怎么样的呢？宇宙是将会无止境地膨胀下去，还是会发展为一个恒稳态的宇宙？或这个宇宙是一个“膨胀——收缩——膨胀”的脉动宇宙？对此，我们知之甚少，只能作一些推测。因此，对宇宙进化和对生物进化都有很多问题未解决，其中不少问题甚至是超出了现代科学的极限的。虽然如此，认识到宇宙进化和生物进化的关系，就可以从更广阔的角度去纵观生物进化，做到“既见树木，又见森林”。

## 螺旋的阶梯

宇宙中的物质由低级向高级的发展演化过程就是广义进化。自然界的物质结构是分级的，广义进化也是分级的。最低级的进化在宇宙起源的早期就开始了，这是与物质结构的本原有关的进化，即是所谓“基本粒子”的产生和相互关系的发展。虽然这样的过程也许是十分单一的，但却是广义进化中最基础的一步。有了这样的基础，才能在宇宙演化到一定的阶段后，进入级别稍高的化学进化。化学进化是随着一系列化学元素和简单化合物的形成而开始的。正是化学进化使得化学物质从简单到复杂地发展，并为生命起源提供了可能的途径，导致了高级的生物进化的出现。生物进化经历了漫长的过程，从简单的生命形式发展到既有丰富的生物多样性，又有复杂而具自我意识的高级智慧生命形式的存在。高级智慧生命形式的出现，又导致了一种新的、比生物进化更高级别的进化——社会文化进化。地球上的高级智慧生命，即我们人类的很多活动实际上就是这种在地球上处于初始阶段的社会文化进化的组成部分。

这是一种从简单到复杂、从无秩序到高度有序、从非生物到生物、从非意识到自我意识的分级进化。但是这整个进程并不是宇宙中所有物质都参与的。实际上现在宇宙的大部分区域仍然处于化学进化的最初始阶段或甚至还没有进入化学进化，还只是一些稀薄的氢气云。宇宙中的氢气云只有一小部分能够形成恒星，而恒星中的氢只有在内部的一小部分能够转变为较重的化学元素。一些较重的化学元素就在恒星爆炸时被抛射到宇宙空间，其中只有一小部分能够聚集起来形成行星，并在行星上产生了化学分子，真正进入了化学进化的历程。而行星中又只有一小部分与恒星的距离不太远也不太近，温度适中。这些行星的环境使得其上的很少一部分物质可以通过化学进化不断形成复杂的分子，产生出生命起源所需的物质。生命起源后，简单的生命物质便又在生物进化中发展，从中产生出小部分高级的智慧生物。因此，宇宙中能成为高级智慧生物，进入社会文化进化的物质是极其稀少的。

这就是宇宙中物质结构的状况：处于越低级结构的物质质量越多，处于越高级结构的物质质量越少。在广义进化中，进化的级别越高，所直接涉及到的物质也越少。

这就使得广义进化具有一种重复性，每一个级别的进化都是从简单到复杂地发展，在形成了该级别中足够复杂的结构后，才能进入高一级别的进化。化学进化使简单的化学分子发展为复杂的化学分子，在形成了复杂的分子后，简单的生命才有可能起源，生物进化才有可能开始；生物进化也是使简单的生物发展为复杂高级的生物，在产生了人类这样的高级智慧生物后，才能进入更高一级的社会文化进化。因此，广义进化中每一级别的进化趋势都会在高一级的进化中得到重复。从而，广义进化并不是直线式的发展，而是沿着螺旋式的阶梯逐级的递升。

另外还有研究表明，除了进化趋势在不同进化级别的重复外，每一级别的进化模式和过程都是可以与其他级别的比较的。在广义进化的不同级别之间，特别是化学进化、生物进化和社会文化进化这三个进化等级之间，在结构模式及其发展动态上都可以找到一些共同的特点和规律，从而可以应用分级类比的方法来研究广义进化。分级类比方法就是通过对不同级别的物质的结构模式与发展过程的分析，找出对应和类似的方面，再通过类比，从各个

级别的共性来研究某一级别的特殊性。

生物系统的复杂性与多态性使得从整体上对它们进行研究十分困难。生物系统的一些基本规律由于受到系统结构本身的多态性掩盖而变得不明显，生物进化的模式与过程更是难以直接研究。分级类比方法通过分析和比较生物系统与较低级别的化学系统的基本结构模式及其形成与变化，从而在化学世界找到生物世界的参照系统。利用这样的参照系统，就有可能发现一些被多态性和时间掩盖的生物学规律。

## 化学进化的启示

化学进化是研究得比较清楚的一种进化。虽然对其完全的整个过程还不十分了解，但是对化学进化的机制以及部分的过程还是比较清楚的。化学进化主要就是通过一系列化学反应实现的，从而化学反应实质上就是化学进化的机制。对于化学反应本身及其具体过程，通过化学方面的研究，我们已经了解得相当清楚。因此，化学进化可以为研究广义进化中其他级别的进化模式与过程提供不少启示。

在化学进化的早期，大部分化学元素已经形成，通过元素之间的各种结合产生了多种简单的化学分子。化学分子与元素，以及化学分子之间又再进一步通过化学反应而形成复杂一些分子。在以后的化学进化过程中，通过一个又一个的化学反应，一些很复杂的分子就产生了。当然，有些化学反应在原始地球的条件下是不容易进行的，需要相当长的时间才可以完成，因此一些与生命起源有关的分子是几经周折才产生的。化学进化在生命起源之前已经进行了很长很长的时间。

化学元素是如何形成？化学反应又是如何发生的呢？

一种化学元素即是一种特定的原子。原子是由原子核和外围的电子组成的，原子核又是由质子和中子组成，一个原子的重量几乎完全集中在原子核。原子核里质子的数目决定了一个原子是属于什么种类的原子，而中子的作用一般认为是稳定原子核，其数目一般比质子稍多，增减一二个中子并不改变原子的种类，只是会形成所谓的“同位素”。改变原子核中质子的数目就会使有关的原子变为另一种原子，即是使一种化学元素变为另一种化学元素。当然，在这一过程中，原子核的中子和外围的电子也会作出相应的调整。因此，化学元素是通过质子、中子和电子组成原子结构而形成的，新的化学元素的产生首先是由于原子核中质子的数目改变，其次是中子与电子的数目作出相应的变化。而在形成新的化学元素的过程中，质子和中子本身作为结构单元是没有变化的。这一点有助于加深对其他级别中物质结构的基本模式的认识。

至于化学反应，有以下几种：两相同或不同的化学元素反应生成一种化学分子；一种分子和一种元素反应生成另一种新分子；两种分子反应生成一种或另外两种新分子；一种分子分解为两种分子；等等。此外还有多种分子参与的反应。对于所有种类的化学反应，都有一个共同的特点，就是在化学反应的过程中，化学元素本身并没有发生重大变化，并没有转变为另外的元素，发生变化的只是各种有关的化学元素之间的相互关系。正是这种相互关系的改变导致新的化学分子的形成。即新分子的产生是已有原子重新的化学组合，化学结构的改变并不会使组成该结构的原子改变。因此，化学进化中虽然也可以有新的化学元素通过已有元素的原子核的改变而产生，但主要还是已有的化学元素之间、化学分子之间相互关系的发展变化。这一点对研究其他级别的进化过程是很有启示的。

为什么化学进化能够进行呢？从广义进化的观点看，物质由简单向复杂地进化是其一种内在性质，这种性质在合适的条件下就会显现出来。从而，宇宙中物质结构从低级向高级的发展是一种必然的局部趋势。这就意味着化学进化并不是在宇宙的任何地方都能进行。化学进化必须在有了一定的物质基础，即一定种类且数量足够多的化学元素，以及有合适的环境，还有充足



的能量供应等条件后，才有可能进行。原始地球就为化学进化提供了十分合适的条件，使得化学进化能不断进行，直至为生命起源提供了可能性。

在生命起源后，生物进化便开始了，化学进化又会怎么样呢？在这种情况下，化学进化已经很难进一步进行了。这首先是由于物质结构的发展已进入了更高的一个级别，已着重于生物系统的发展而不是化学系统的发展；另外，化学系统本身已经发展到接近其极限的程度，形成了一些十分复杂的分子，已经没有什么继续发展的余地了，虽然化学反应仍然时刻都在发生。因此，生物进化开始后，化学进化便失去了继续发展的意义和可能性，从而可以看作是停止了。

所有这些对化学进化的认识对研究整个广义进化，特别是广义进化中的生物进化，都是很有意义的；对深入认识生物系统的结构模式，揭示生物进化的过程都是很有启发性的。

## 广义进化中的生物进化

根据现在掌握的资料，地球上生命的起源要早于 35 亿年前，那时地球才形成了 10 多亿年。最初出现的生命是十分简单的，可能并没有留下任何的地质记录。其后，出现了一些称为原核生物的原始生命，包括原始的细菌和蓝藻（又称为蓝菌）。它们都是没有细胞核的微小生物，不可能在地层中留下它们完整的形态，只能留下一些它们活动的遗迹。在非洲、澳大利亚和加拿大等地都发现了一些称为叠层石的岩层，在叠层石里，就有远古的原核生物活动的痕迹。从这些岩石材料推算，最早的原核生物在 35 亿年前就出现了，而且种类越来越多。

生物进化早期的另一件大事是真核生物，即有细胞核的生命的出现，最初的真核生物是单细胞的。从细胞结构的复杂性来看，真核生物比原核生物进化了一大步。近年发现，真核生物出现的时间要比原来公认的早得多。根据以前的化石材料，真核生物是起源于 15 亿年前，而现在有可靠的资料表明，最古老的真核生物化石已有 17 至 19 亿年，甚至是 21 亿年的历史。这些新发现使得一些人认为真核生物的历史也有近 30 亿年。真核生物的出现导致生物进化可以向大型化和复杂化发展。

从单细胞生物向多细胞生物进化也是生物进化中很重要的一步，这似乎比较容易实现。通过多个同种的单细胞生物个体聚集成群体，然后建立细胞之间的联系，便有可能发展为多细胞生物。另外，单细胞生物的细胞核分裂多次而生物体不分裂，这样就成了多核细胞，然后再在细胞核之间形成间隔，也有可能发展为多细胞生物（图 15）。多细胞生物的出现使得生物体的不同部位可以行使不同的功能，从而有利于进化形成更加复杂的生物。有迹象显示，多细胞生物大约是在 10 亿年前出现的。

生物一方面从单细胞生物体进化为多细胞生物体，一方面又分化为动物和植物。从 6—7 亿年前开始，生物类型显著增多。

动物方面，首先是无脊椎动物的兴起，在海洋中相继出现了三叶虫、鹦鹉螺、笔石、菊石，在陆地上出现了昆虫。在此期间，脊椎动物也出现了，它们是从还没有真正脊椎的、类似现代文昌鱼的原始脊索动物进化而来的。海洋中的脊椎动物发展成各种软骨鱼类和硬骨鱼类；陆地上的脊椎动物从两栖类开始，接着有爬行动物的发展（其中特别有恐龙类的兴盛和衰落），鸟类的产生、哺乳动物的兴起，最后到灵长类、直至人类的出现。灵长类的出现距今只有 6000 图 15 多细胞生物起源的两种可能途径 万年左右，人类更是只有一二百万年的历史。

至于植物，是从藻类开始，一些多细胞藻类进化产生出结构比较复杂的叶状体，为植物从水生到陆生的发展打下了基础。植物登陆发生在 4 亿多年前，是生物进化史上的又一件大事，对改善陆地的环境有很大的作用。陆地上有了植物，真正的陆生动物才能出现。首先登陆的植物是低级的蕨类植物，如裸蕨，它们还没有根茎叶的分化，只有假根和原始的输水组织。苔藓植物也是最早的登陆者之一，它们具有原始的叶片结构。接着，其他蕨类植物在陆地上大量繁衍，它们已有根茎叶的分化，较为适应陆地上的环境。裸子植物在 3 亿多年前出现在陆地上，它们是一类能形成裸露种子的植物，又比蕨类植物进化了一大步。最后，有花的被子植物成为陆上植物最成功的类群，它们也有近 2 亿年的历史，至今仍然是地球上最繁盛的植物（表 1）。

表 1 生物进化中的重要事件及其地质年代

	地质年代	开始时间 (百万年前)	动物	植物
新生代	第四纪	2.5	猿人出现, 现代人在后期出现	被子植物繁盛
	第三纪	65	哺乳类及鸟类繁盛, 灵长类出现	被子植物繁盛

续表

	地质年代	开始时间 (百万年前)	动物	植物
中生代	白垩纪	135	恐龙灭绝, 昆虫繁盛	被子植物大量出现
	侏罗纪	190	爬行类繁盛, 鸟类出现	被子植物出现
	三叠纪	225	原始哺乳类出现	裸子植物繁盛
古生代	二叠纪	280	三叶虫灭绝	蕨类植物衰落
	石炭纪	345	鱼类繁盛, 爬行类出现	裸子植物出现
	泥盆纪	400	昆虫出现, 两栖类出现	蕨类植物繁盛
	志留纪	440	原始鱼类出现	陆生植物出现
	奥陶纪	500	螺、笔石等繁盛	藻类繁盛
	寒武纪	570	无脊椎动物(特别是三叶虫)繁盛	藻类繁盛
				化石开始大量出现
元古代和太古代		1000	多细胞生物(原始无脊椎动物、多细胞藻类)出现, 原生动物的开始繁盛	
		2000	真核生物出现, 原核生物繁盛	
		3500	生命起源, 原始原核生物(蓝藻、细菌)出现	
		4600	地球形成	

动物和植物虽然有各自的进化途径, 但它们是相互依存的。因此, 它们的进化并不是互不相干的, 而是有一定的协同性, 某一动物类群的兴衰往往和某些植物类群的兴衰有或多或少的联系。

生物进化中既有新种类的产生, 也有旧种类的灭绝。但总的来说, 生物是越来越高级、越来越复杂, 而且种类也越来越多, 低级和高级的共存, 简单和复杂的共存。

从广义进化、物质发展的角度可以说明生物这种从低级到高级、从简单到复杂的进化, 那么生物进化中有没有一些模式和过程可以与化学进化比较呢?

生物系统的多态性比化学系统的多态性肯定要高得多, 但与化学系统一样, 都是有其本质的。一个化学系统的性质主要取决于系统的化学元素组成及其相互关系, 从而, 化学分子的结构就是化学系统的本质。对于生物来说, 最根本的东西是能遗传的东西, 即遗传物质。而生物的性质又是取决于遗传物质的状况, 即基因的种类及其相互关系。因此可以说, 基因组的结构就是生物系统的本质。把化学系统和生物系统的本质进行一些比较对研究生物进

化是十分有意义的。

化学分子与基因组两者表面上看来是如此的不同，以至除了可以说基因组是由复杂的生物大分子组成外，还能说什么呢？因此很少有人把两者进行过比较。不过，深入的研究发现两者确实存在着一些微妙的对应关系。

这种关系首先表现在构成化学分子的原子与构成基因组的基因之间。原子的主要部分是原子核，原子核的种类是由其所含的质子和中子决定的，越简单的原子核所含的质子和中子的数目就越少。一个原子核每增加或减少一个质子就变成另一种原子（核），中子的数目在一定范围内的变化使得同种原子（核）可有多种状态（同位素）。与此对应，基因是由编码的序列（外显子）和非编码的内含子序列相间构成的，基因的种类正是由其所含的外显子和内含子的组成与排列方式决定，最简单的基因相当于单个外显子。外显子的种类和排列顺序不变，基因的种类就不变，而内含子作为基因的组成元件，在同种基因内的数量、存在与否是可变的。新的基因可以通过增减、重组已存在的外显子和内含子而形成。因此，原子（核）与基因在结构组成与变化方面是可以进行类比的，这样就可以把原子（核）看作是基因结构的一种模型。虽然现代基因中的外显子与内含子有很多种，但只要考虑到外显子与内含子在序列、大小方面的进化，就仍然可以把所有外显子看作一类结构单位，把所有内含子看作另一类结构单位来进行上述的类比。

化学元素与基因之间存在着如此微妙的对应关系，那么化学分子与基因组之间又如何呢？事实上，一种化学分子是特定化学元素的特定三维结构组合，一种基因组也是特定基因的特定三维结构组合，只是后者的多态性比前者的要高得多。另外，通过一定数量和种类的原子的增减、重复及不同的立体结合，就可以形成不同的分子，相似的化学分子都含有一些相同的化学元素或相同的化学基因；同样，大量的研究表明，通过一些基因的增减、重复、重新组合和排列，也可以形成新的基因组，类似的基因组（物种）无疑都是含有一些同样的基因或基因组合。因此，化学分子与基因组在结构组成与变化方面也是可以进行类比的，化学分子是基因组结构的一种模型，对研究基因组的三维结构是可以提供很多启示的。

再进一步，新的化学分子的形成要通过化学反应，而在化学反应中，主要是已有原子重新的化学组合，原子本身是基本上不变的。新基因组的形成主要也是已存在的基因之间新的关系的建立，作为基因本身的变化是很小的，只是一些状态或多态性的变化。从而，化学反应与新基因组形成的过程同样是可以进行类比的，这样就可以把化学反应作为基因组进化的一种动态模型。

如上所述的化学系统与生物系统的各种微妙对应关系的意义是多方面的，最重要的是可以把化学进化与生物进化进行比较，通过认识化学进化而加深认识生物进化。这是从广义进化的角度来研究生物进化的一种有效途径。实际上，通过这种研究途径，已经可以对不少生物进化的问题、特别是基因的起源和基因组的进化问题、物种形成的模式与过程问题、生物进化的前途问题，提出一些有根据的新看法。

基因的起源和基因组的进化是生命起源和生物进化的重要方面。最原始的基因的结构是怎么样的呢？从化学元素的结构模式中我们可以得到一些启示，进而可以推测最原始的基因是由一些相同的结构单位组成的。实际上，已有研究表明最原始的基因很有可能是由一些一定长短的重复序列组成，每

一个重复单位就是原始基因的结构单位，即基因起源于原始的重复序列。这种重复序列式的基因结构通过序列的分化成为具有原始外显子和内含子的断裂式基因结构，然后外显子和内含子的序列与大小进一步特化，才成为可以有多种外显子和内含子作为结构单位的所谓现代基因结构。当然，基因的起源和进化都是在基因组内以基因间相互联系的方式实现的。

由于很多“现代基因”在从低等到高等的几乎所有的生物中都存在，因此其实大部分所谓的现代基因在生物进化的早期就已经产生。此后的基因和基因组进化除了是已有基因的不断特化与多态性的产生外，更重要的是少数新基因的产生以及众多的新基因组通过已有的基因重新建立新的结构关系而形成。

从对现代基因和基因组结构的有关研究结果以及通过化学元素和化学分子结构模式的启示，可以认为基因和基因组的重大进化，即新基因和新基因组的产生很大程度上是不连续的结构变化，这种变化主要是基因和基因组各自的结构单位的增减与重组，而DNA序列方面的变异往往只能增加基因和基因组的多态性。

新基因组的形成无疑是物种形成所必需的，由于基因组进化的不连续性，就使得物种形成起码在基因组水平上是不连续的。在形态水平上，这种不连续性也会或多或少地表现出来。从而，跳跃式的物种形成是存在的，虽然这并不排除渐进化的物种形成方式存在的可能性。

地球上的生物进化产生了人类后，将是何去何从呢？会不会进化出一种“超人”来呢？从广义进化的观点看，这是没有什么可能的。物质在同一个级别上的发展是有一定的极限和饱和效应的，当形成了一些足够复杂的物质结构后，就会跨进高一个级别的进化。化学进化就是一个很好的例子。

人类直至今日，仍然与猩猩等灵长类有着十分密切的生物学亲缘关系，所以人类作为一种具有高度智慧的生物，与其他生物的巨大差异并不是在于其生物学特性，而是在于她有高度的自我意识、社会意识和不断更新的传统。这使得人类的发展主要是社会文化方面的而不是生物学方面的，使得人类与地球上其他生物的总体差别越来越大，使得人类有了可以影响甚至控制生物进化本身的能力，并使得人类的进化已超脱了生物进化的范畴，从而生物进化失去了在同一等级上继续发展的意义。因此，地球上的生物进化在产生了人类这样的生物以后，就开始进入了更高级的进化，这种进化可以称为社会文化进化。同时，在这种意义上，地球上发展性的生物进化也结束了，虽然新的物种仍然可以不断产生，但已没有什么可能进化出更高级的生物。

## 生物进化的延伸——社会文化进化

社会文化进化随着人类的出现而开始，而且也是一种主要与人类及其各种活动有关的进化，因而人类在自然界中的位置还是十分特殊的。人类至高无上的特殊贡献是文化，文化包括人类的一切生物学活动和社会活动。文化是由社会结构形式、法律和习俗、宗教和伦理传统、教育规范、语言、科学、艺术、技术与发明创造等组成，是人类特有的。虽然社会形式也在某些动物中存在，但它们却是没有任何与文化相似的东西。

人类除了其遗传物质可以遗传外，文化也是可遗传的，而且文化的遗传还是一种主要通过教育来实现的“获得性”的遗传。这使得文化可以在人类的代与代之间积累性地传递，并不断地更新发展，产生社会效应，从而成为社会文化进化。

社会文化进化的内容很广，影响也是超出地球范围的。社会文化进化包括人类的智力发展、人类与地球上其他生物的关系的发展变化，当然还包括人类社会形态的发展、新文化与新文明的形成、传播和灭绝等，以及由此而引起的对整个宇宙发展的影响。

正是由于社会文化进化，使得人类在近几千年内，大大地改变了她的生活环境，做到了很多光凭其生物学能力做不到的事情。例如：通过利用火以及制造遮蔽身体和保暖的衣服，人类从温暖的热带和亚热带的居住地扩展到几乎整个地球；通过制造出船舶和潜水工具，人类虽然没有鳃和鳍也可以在江河大海上旅行，并可以长时间地到水下猎奇和探险；通过制造出飞机，人类比有翅膀的鸟类还飞得高、飞得快和飞得远；更不寻常的是，通过制造出航行太空的装备，人类已开始了对地球外的宇宙空间的探索，并进行着寻找地球外生命的尝试。

社会文化进化也有很多和生物进化相类似的方面。首先，两者都遵循广义进化中从简单到复杂的规律。在人类社会发展的初期，文化的形式是极其简单的。人类只会制造和使用一些简单的工具，运用简单的语言进行交流，社会活动的仪式，如祭祀、典礼等，也是十分简朴的。随着社会的发展，文化的形式越来越复杂、越来越多样化。人类的社会文化从原始的采猎时代开始，经历农业时代、工业化时代等多个发展阶段，如今又正在跨进各种高精尖的科技产品琳琅满目的信息化时代。与此同时，人类的宇宙观，包括对自身的认识，也不断地发展和充实。人类社会的整体能力也从弱小到强大，从敬畏自然，到认识自然，直至能够影响自然和改造自然。

此外，如同生物进化中有遗传信息库并可以对其加以选择一样，文化进化中也有文化信息库，人类社会的历史其实就是选择和更新文化信息库的历史。任何一种文化形式都有其兴起、持续发展、转变为另外一种文化或灭绝的过程，这与一种生物物种的历史十分相似。

人类的大脑在文化进化中的作用是十分重要的。文化观念主要是在人脑中形成和发展，然后通过各种文化传递的途径，如人与人之间的交流、团体集会、书信报刊、广播、电视、电影、艺术形式、建筑等在社会中传播，从一个人的大脑进入另一个人的大脑。这样又使得文化观念可以在人脑中“生存”、“复制”和“变异”。这点与基因的可复制性和变异性又有相似的一面。因此，有人把文化中的精神、思想和信息方面的抽象结构或观念称为

meme，以相应于生物结构中的 gene（基因）。

因此，虽然人类社会的进化是文化性而不是生物遗传性，但社会文化进化却是其生物学基础的。在人类进化中基因放弃了它们的首席地位而让位于一种全新的、非生物学的、超机体的文化因素，而这种文化因素完全取决于人类的生物学遗传特性。

另一方面，社会文化进化的速度要大大高于生物进化的速度，这是因为文化的传播要比基因的传播快得多。一种新的基因或一种新的基因组合要经过很多代才能在一种生物物种中传播开来，而文化

---

meme 与 gene 的构词方式相似，而且 meme 源于法语 mêm e 一词，法语中 mêm e 的意思是指“同样的”。用法语 mêm e 来表达文化中的这一概念，以表示它与 gene 在某些方面是“同样的”、“一致的”。中文可称为“智因”，以便与“基因”相应。

## 七、混沌初开——DNA 世界，蛋白质世界，还是 RNA 世界？

生物进化中的一个重要的未解之谜就是生命起源之谜。科学自从与宗教分道扬镳，抛弃了生命的神创论后，就必须面对生命起源的问题。

对于这个问题，在生物学史上一度盛行过自然发生说。该学说认为在地球目前的条件下，生物可以从非生命的物质中迅速而直接地产生出来。例如从腐肉中生出蛆，从潮湿的土壤中产生出青蛙及老鼠。这些表面现象虽然可以观察到，但却是不完整的事实。后来发现，只有苍蝇在肉上产卵，肉才会长出蛆；小青蛙和小老鼠也不是由土壤和水分生成的，而分别是已有的青蛙和老鼠的后代。另外，通过实验还证明了现代的微生物也不可能自然发生。这样就使得自然发生说再也站不住脚了。不过，自然发生说强调了生命与非生命物质之间在发生上的联系，这对其后的生命起源学说还是有启示的。

此外，还流行过“天外胚种论”。这一观点认为宇宙中存在着一些生命胚种，它们以孢子的形式在太空中游荡，如果落在一个合适的行星上，便会发育成活跃的生命，地球上的生命就是从天外飞来的。但是现代科学发现，星际空间中有强烈的紫外线和其他高能宇宙射线，会很快杀死有生命的孢子，使它们难以在星球之间传播。虽然有人提出宇宙中的生命孢子是通过深藏在陨石中而被传播，但这种说法也是缺乏科学根据的。而且，这同样要面对宇宙中生命起源的问题。

早在 20 世纪 20 年代，俄国的生物化学家奥巴林和英国的遗传学家霍尔登就提出了由化学进化而产生原始生命的观点，他们是对生命起源进行研究的先驱者。此后，大量的有关研究都支持这种观点，但是对于最原始的生命是由什么构成却有不少分歧。它们是蛋白质呢？还是核酸？还是两者的复合体？各种看法都有不少的支持者，真是众说纷纭。



## 从人工合成生命的尝试谈起

根据对地球发展史的研究，原始地球的大气、海洋与现在的很不相同。当时的大气是还原性的，含有氮气（ $N_2$ ）、甲烷（ $CH_4$ ）、氨（ $NH_3$ ）、二氧化碳（ $CO_2$ ）、一氧化碳（ $CO$ ）、水蒸气（ $H_2O$ ）、氢气（ $H_2$ ）、硫化氢（ $H_2S$ ）等，基本上没有氧气（ $O_2$ ）。而原始的海洋要比现在的小得多。至于原始地球的能源，则包括有源于地球内部的热能，另外还有太阳能、雷电和各种射线。要研究地球上生命的起源，就必须从这些条件开始。

1953年，米勒进行了一个著名的模拟地球上生命起源的实验。他当时还只是美国芝加哥大学的一名研究生，他与合作者尤利设计了一种简易的密闭装置，装置里混有甲烷、氨、水和氢气，以模仿原始地球的条件。他们通过对这种装置里的混合物进行加热，使之产生水蒸气，并使水蒸气、甲烷、氨和氢气在装置内形成循环，然后通过电极对水蒸气和其他三种物质的混合气体进行火花放电，以促进化学反应。随着不断加热，混合气体不断在装置内循环和受电火花的作用。这样连续处理了一个星期，结果发现在装置里冷凝的液体中含有几种氨基酸和其他一些化合物。这表明在原始地球的条件下，当时的一些简单化合物有可能通过化学反应或化学进化产生出生命起源所需的化学分子。这个实验结果轰动了当时的科学界，大大地鼓舞了科学家们进行人工合成原始生命的尝试。

继米勒的实验之后，很多科学家用改良过的装置对类似或不同的混合气体进行火花放电处理，都得到了令人振奋的结果，而且还发现如果在混合气体中含有氧气，就不会有氨基酸的生成。这说明了原始地球的还原性大气条件对生命起源的重要性。

接着，通过多方的努力，并利用各种能源，包括火花放电、紫外线、射线、电子束和高温热能（800—1300℃）等，对模拟的原始地球大气成分进行作用，先后合成出几十种氨基酸，包括天然蛋白质中所含的全部氨基酸。

除了对气态成分进行氨基酸合成的模拟试验外，有人还在模拟原始地球的条件下，对溶液中和固态的简单铵类以及其他一些化合物进行光照、射线照射或加热处理，结果也是能够从中产生出氨基酸。这类实验也有很重要的意义，说明了原始地球的氨基酸合成场所还可以扩展到液体和固体中。这使得氨基酸的模拟合成更符合自然界的实际情况，因为生命起源前的化学进化无疑也会在液体和固体状态中进行。

在氨基酸的模拟合成试验取得了如此重大突破的同时，其他与生命起源有关的物质的模拟合成也取得了不少进展。较复杂的碳氢化合物、脂肪酸、糖类等都可以在模拟原始地球的条件下合成出来。更重要的是，作为核酸重要组成成分的嘌呤和嘧啶也同样被合成出来了。

从1960年起，欧罗及其合作者就开始了模拟合成嘌呤的试验。他们把氢氰酸（ $HCN$ ）和氨的水溶液加热回流数天，发现生成物中除了一些含有氨基酸的聚合物外，还有大量的腺嘌呤。另一种嘌呤，即鸟嘌呤，也可以通过类似的方式产生。氢氰酸或氰化氢可以很容易从原始大气通过放电或射线照射而产生，因此作为合成嘌呤的原材料，其来源是不成问题的。

至于作为DNA和RNA组成的3种嘧啶，则可以通过几种反应条件比较温和的方式模拟合成出来，而且所需的原材料都是可以在原始地球的条件下形

成的。

核糖也是一种比较容易模拟合成出来的化合物。早在 19 世纪末，俄国的布特列洛夫发现通过将甲醛与石灰水一起摇动，便可得到核糖。20 世纪 60 年代以后，科学家通过用紫外线或 射线照射甲醛的水溶液，还获得了核糖和脱氧核糖。此外还有几种在模拟的原始环境下获得核糖的方法。

接着就要考虑核苷酸的来源问题了。核苷酸是由嘌呤或嘧啶连结到核糖上成为核苷再连结到磷酸上而形成的。正如蛋白质是氨基酸的长链，核酸是核苷酸的长链，所以核苷酸是核酸的结构单位。虽然核苷酸的模拟合成要比氨基酸困难一些，但也有不少成功的报道。例如把嘌呤或嘧啶与核糖在无水的条件下加热至 130—170 ，便有可能生成相应的核苷。在有磷酸或磷酸盐存在的情况下，核苷似乎更容易产生，甚至在水溶液中也会生成。进一步，在无水或少水的情况下对核苷与无机磷酸盐的混合物进行加热，产物中便有核苷酸的存在，不过产率一般比较低。但是，如果用多聚磷酸代替磷酸盐，则在常温下也可生成核苷酸，包括一些具有生物活性的核苷酸，如三磷酸腺苷 (ATP)。原始地球上的可溶性磷酸盐，如磷酸氢铵等，会比现代的多，它们在受热后可以形成多聚磷酸或多聚磷酸盐或类似物。这些无机的多聚磷酸或磷酸盐是一类反应活性剂，同时又可作为脱水剂和磷酸化剂。它们的存在大大地促进了核苷酸的生成。

因此，生命起源所需的氨基酸和核苷酸及其他一些小分子化合物目前都可以在实验室通过比较接近原始地球的条件模拟合成出来，从而可以认为它们同样也能在原始地球上自发形成。这不但可以从模拟合成出来的化合物种类，而且还可以从有关化合物的状况来说明。例如对于氨基酸这类化合物，在实验室中模拟合成出来的绝大部分都是  $\alpha$ -氨基酸，即氨基与  $\alpha$  位的碳连结，这与实际上生物中的氨基酸全都是  $\alpha$ -氨基酸的情况相符；另外，模拟合成出来的氨基酸最多是甘氨酸、丙氨酸、天门冬氨酸和谷氨酸，而这些正是生物蛋白质中含量最高的几种氨基酸。这些相似性进一步说明了现代的人工模拟合成基本上能反映生命起源前有关小分子化合物的自发形成过程。

有了小分子物质后，人工合成生命的尝试就向生物大分子进军了。要把氨基酸、核苷酸这些小分子构件连结成为复杂的蛋白质或核酸长链，似乎是一件困难的事情。因此，人们在开始的时候只是研究 1 种或 2 种氨基酸如何能在模拟原始地球的条件下连结成二肽，结果发现长时间的光照或紫外线照射有可能使水溶液中的两个氨基酸连结在一起成为二肽，不过产率都比较低，而且没有什么可能再进一步形成更长的链。正当科学家对蛋白质的模拟合成一筹莫展的时候，新的突破出现了。

美国科学家福克斯及其合作者在 20 世纪 50 年代中后期就开始了在无水的条件下通过加热多种氨基酸的混合物来模拟合成蛋白质的试验，并在 20 世纪 60 年代取得了重大进展。他们发现若氨基酸混合物中有一部分是带酸性或带碱性的氨基酸，那么只要在水状态下对混合物加热至 170 左右几个小时，就会形成一类分子量几千至上万的高分子聚合物。这类聚合物后来就被称为类蛋白。类蛋白的形成十分容易，在较低的温度下只需要延长加热时间也可以产生，在有磷酸或聚磷酸存在的情况下，加热温度还可降至 60 。可以想象，在原始地球上类蛋白也是不难产生的。

通过对类蛋白进行研究，发现它们虽然和现代蛋白质在结构上有一定的差异，但已含有现代生物中常见的全部 20 种氨基酸。更重要的是，类蛋白表

现出氨基酸排列顺序的非随机性，氨基酸组成的特异性、与蛋白质相似的染色反应特性，此外，还表现出类似酶的催化特性、类似激素的活性，还有能选择性地和其他大分子相互作用的性质。

由于类蛋白具有这些性质，再加上它们很容易自发形成，因此有理由认为类蛋白就是现代蛋白质的前身，在生命起源的过程中起着重要的作用。

核酸的模拟合成比起类蛋白来要困难。目前比较符合原始地球状况的模拟合成是把核苷酸与多聚磷酸或磷酸盐在无水的情况下混合起来加热一段时间，再经过一些处理，就有可能得到类似核酸的高分子聚合物。由于分子间的相互作用，可以设想在类蛋白存在的情况下，核酸自发形成的可能性会更大，核酸形成后反过来又会促进真正蛋白质的形成。

在有了蛋白质和核酸这些生物大分子后，模拟合成生命的最关键的一步就是如何把生物大分子组织起来成为一个生命系统，使之能够自我复制和具有某些新陈代谢的功能。虽然经过很多努力，但直到目前还不能在实验室中做到这一点，很重要的一个原因就是并不清楚最原始的生命系统是怎么样的。它们是单独由一种生物大分子组成？还是一开始就是几种生物大分子的复合体？或者还有可能是其他的形式？

即使在这种情况下，迄今已有几种取得一定进展的尝试。最有代表性的是从60年代起福克斯等人的“微球体”研究和奥巴林等人的“团聚体”研究，另外还有近年来一系列在试管内模拟生命自复制的试验。

微球体是类蛋白与水或盐溶液相互作用后形成的一种体系。只要把沸水或沸氯化钠稀溶液与类蛋白小心混和，然后倒出澄清的液体部分并把其静置一段时间至冷却，即可形成大量很好的微球体。微球体是很多很多的类蛋白分子自行组成的一种相当稳定的结构。

类蛋白的微球体是一些大小较为均一的微小球形物，直径一般只有几微米，必须在显微镜下才能看到。微球体有时还可以连结在一起成链状。微球体在大小、形状和连结方式上都与一些球菌十分相似。

微球体有明显的边界结构，对染料可以选择性地吸收。在微球体内保留了类蛋白的催化特性。微球体还具有一些类似细胞的性质，如可以通过分裂一分为二，又可以通过出芽“长出”一个小微球体，小微球体还可以“生长”变大。此外，微球体之间也能形成一些类似细胞间联系的特异连结。这些性质使得可以把微球体作为一种原始细胞的模型（图16）。

图 16 由类蛋白自发形成的微球体。微球体正在通过出芽来产生新的微球体

团聚体则是通过混合两种带有不同电荷的胶体溶液而得到的，通常是把白明胶与阿拉伯胶溶液混合而得。混合之前两种溶液都是透明的，混合之后就变得混浊，并产生了称为团聚体的小滴。团聚体的直径也只有几微米，它们有明显的边界，可以从外部选择性地吸收一些物质，同时可以向外排出某些小分子化合物。此外，团聚体也显示出一些类似细胞的性质，如长大、出芽等。用蛋白质、核酸、多糖等溶液也能形成类似的团聚体。不过，团聚体的稳定性比起微球体来要差，比较容易解体。而且，团聚体的形成要利用现代生物中的大分子物质，微球体则是用模拟原始地球的条件而合成的高分子产物就可以产生。因此，后者在生命起源的意义上似乎更有价值。

最近几年，有些科学家进行了对一些非蛋白质非核酸的化学分子，包括

一些相当简单的分子的自复制能力的研究，发现确实存在着一些具有一定的自我复制能力的化学分子，它们可以在试管内进行简单的自复制。因此有人认为，这些非蛋白质非核酸的化学分子在生命起源的过程中曾起到十分重要的先导作用。

但是，即使通过所有这些模拟生命起源的尝试，我们对于生命起源时最初的生物结构是什么还不能十分肯定。DNA 在现代生物中作为遗传物质的不可被替代的地位，使得认为它是最初可复制的生物结构的看法有一定的根据，但必须解决它的自我复制的机理这样一个难题。另一方面，现代蛋白质存在着一些特殊的情况：如短杆菌肽和酪杆菌肽的生物合成并不依赖核酸，只由酶催化完成；存在着只含蛋白质的所谓“朊病毒”。再加上类蛋白可以很容易地自发形成，由类蛋白溶液经加热形成的微球体表现出一些类似细胞的性质。所有这些又使得蛋白质（类蛋白）或“原始细胞”作为最初具自我复制能力的生物结构的可能性不能被排除。因此，人工合成生命的尝试还只能算是处于初始阶段，离成功还相当遥远。

先有蛋白质还是先有 DNA 这样一个与生命起源有关的问题困惑了人类近半个世纪，这主要是因为蛋白质和 DNA 在现代生命系统中的功能是如此的不同，但两者又是有如此特异的相互依赖关系，以至即使认为它们是同时出现，也会面临着同样的难题。

## 至高无上的统治者——DNA

在现代生命系统中，DNA 是至高无上的统治者。它是地球上绝大多数生物的遗传物质，即使不含 DNA 的少数病毒，也是以与 DNA 有关的 RNA 作为遗传物质的。

遗传物质，顾名思义，是可以在生物中一代一代传下去的东西，因而遗传物质对于生物来说是极其重要的。一只猴子之所以会长成猴子而不是猩猩，就是因为它接受了上一代的猴子双亲传下来的遗传物质。如果没有遗传物质的传递，生命将是难以存在的。因为生命要在这种情况下存在，那么或者要生命的个体永恒地生存，或者要不断地从无生命的物质直接产生有生命的生物。而这两种情形不管从物理学或生物学的角度来考虑，都是不可能的。另外，如果没有遗传物质的传递，也谈不上现在所说的生物进化的问题了。

DNA 的重要性不仅在于作为遗传物质而被传递本身，而且更主要的是在于 DNA 所具有的各种功能。

首先，细胞内的 DNA 含有生物正常发育、生长和繁殖所需的全部信息，它好比是一套详细、完整的“生物建筑蓝图”，决定生物长成什么样子，长到多大，什么时候开始繁殖下一代，甚至什么时候开始衰老，什么时候死亡。

此外，DNA 在很大程度上决定了生物的习性。据近年的研究成果，错综迷离的动物行为的根源是可以追溯到遗传物质 DNA 本身的。

第三，DNA 还决定了生物与环境的关系，决定了一种生物能在什么样的环境范围内生存，决定了生物对环境因子变化的反应。

第四，DNA 通过“半保留式的复制”，可以精确地把其所含的遗传信息从 1 份变为 2 份，再变为多份，使得一个细胞可以分裂为多个含有相同 DNA 的细胞，使得一个小小的受精卵可以长成一个成熟的生物体，使得遗传物质可以精确地从上一代传给下一代。从而，才有“种瓜得瓜，种豆得豆”，使生命得以延续。

第五，DNA 通过 RNA 的中介和一整套的遗传密码，编码了生物所需的所有蛋白质，决定了蛋白质链中的氨基酸种类及其排列顺序。离开了 DNA 的指引，细胞内将是混乱一团。

第六，生物能够进化，也完全是由于 DNA 的存在。DNA 在精确复制的同时，还可表现出一定的变异性。可以说，细胞内 DNA 的变异，特别是 DNA 整体结构的变异，是生物进化的基础，所有生物进化最终都要归结于 DNA 的变化。

因此，概括地说，生物细胞内的 DNA 好比是发号司令的总部，细胞王国的国王，拥有至高无上的地位和权力。任何重大的指令都是从 DNA 发出，任何进化都与 DNA 有关。

另一方面，DNA 也正像“动口不动手”的君王，整天只顾颁布指令，而不作任何亲自的实行动。执行命令的是一班“群臣奴仆”，而且在遇到特殊情况时，也是由这班“群臣奴仆”通风报信，等候“君王”的下一步指令。离开了这班“群臣奴仆”的服侍和应命，DNA 将是一事无成的。在细胞内，这班“群臣奴仆”就主要是由蛋白质组成。

## 多面手蛋白质

在细胞内，蛋白质除了不能充当遗传物质的角色外，就几乎无所不能，绝大部分的生命活动都离不开蛋白质。因此，自从蛋白质被发现后，其重要性便一直受到人们的重视，并曾一度把蛋白质看作是遗传物质。在确立了核酸作为遗传物质以后，蛋白质就似乎处于一种从属的地位。不过，正是由于蛋白质的存在和发挥作用，遗传信息才可以在细胞内传递和传给下一代，生命的有机体才能显示出生命的特征。蛋白质的功能主要可以归纳为以下几个方面：

第一，作为催化生物体内各种代谢过程的酶。酶是一类生物催化剂，比一般的化学催化剂的催化效率高得多。生物体内几乎所有与生命过程有关的生物化学反应都是在有关酶的催化下快速而有条不紊地进行的。其中最重要的生化过程包括：遗传物质 DNA 的复制，从 DNA 转录为 RNA，在 RNA 的指导下合成新的蛋白质；分解养分，从中获取生命活动所需的能量；合成构建生物体的物质，使生物可以按照遗传物质的指令生长、发育和繁殖。

第二，起到激素的作用，调节生物体内的各种新陈代谢的过程。酶虽然起到催化代谢过程进行的作用，但这些过程进行的快慢主要是由激素直接调节的。激素的种类有很多，最重要的就是由蛋白质构成的激素。如调节哺乳动物血糖含量高的一种激素——胰岛素，就是一种蛋白质。

第三，起到在细胞内和生物体内运输和贮存各种小分子物质的作用。进入生物体内的小分子物质除了是以游离的方式随体液而被输送外，有一些还通过与运输蛋白结合而被输送。如动物血液中的血红蛋白能把氧气输送到组织细胞中，又能把组织细胞中排出的二氧化碳携带出来。

第四，蛋白质还可有防御和免疫的功能，防御异体的入侵。若有异物入侵，蛋白质则起到消灭或协助消灭异体的作用。这类蛋白质中最重要的就是各种免疫球蛋白。

第五，对于生物体的运动，蛋白质也是不可缺少的。正是肌肉蛋白使得肌肉可以收缩和放松，从而动物可以运动。

第六，蛋白质可以作为接受和传递调节信息的受体。例如，通过各种激素的专一性受体蛋白，激素才可以发挥调节作用；通过接受外界刺激的感觉蛋白，我们才可以看到东西，尝到食物的味道。

此外，蛋白质还可以参与生物生长发育的调节，参与生物体各个部分，包括动物的韧带、血管壁、皮毛、蹄角等的构成。生物向外分泌的物质也有很多是蛋白质，如蛇毒、蚕丝、蜘蛛丝。蛋白质对于构成地球上这个绚丽多彩的生物世界是有举足轻重的作用的。

蛋白质的生物合成虽然要在核酸的指导下才能进行，但是蛋白质本身也可以具有一定的自主性。最有代表性的例子就是所谓的“朊病毒”，它们只由蛋白质组成，因为至今仍未能检测出“朊病毒”中含有任何核酸。研究得最多的是能引起羊群致病死亡的所谓“羊搔痒病毒”，这种“羊搔痒病毒”是一种蛋白质粒子，会侵害羊只的神经系统，引起搔痒等症状，最后可导致羊只死亡。一直令人迷惑不解的是，这种不含核酸的蛋白质粒子竟然可以像其他含有核酸的病毒一样具有传染性。当一只羊有病，这种病就可以很快在羊群中传播，从所有患病的羊只中，都可以分离出不含核酸的“羊搔痒病毒”。把这种分离出来的蛋白质粒子人工传染给健康的羊只，同样可以使其染病，

同时又可再分离出更多的这些蛋白质粒子。从而，可以认为“羊搔痒病毒”是能复制的。这样就产生了如下的问题：在没有核酸，只有蛋白质的情况下，“羊搔痒病毒”怎么可能复制呢？难道这是一种新的生命形式吗？

对这些问题长期存在着争议。有人认为这类“朊病毒”是有核酸的，只不过还未检测出来；有人则认为它们确是能自复制的蛋白质，甚至可能是生命起源时期的一种“遗迹”，说明当时的蛋白质也是可以自复制的。随着时间的推移，情况逐渐明朗起来，到最近这个问题才有了比较清楚的答案，原来是蛋白质具有一定自主性的一种表现。

最近的研究结果表明，“朊病毒”本身是不含核酸的，只是一类蛋白质，确切地说，它们是从生物体内的一种正常蛋白质变化而来的变异蛋白质。而该种正常的蛋白质是由生物体自身的基因编码的，因此可以不断地产生，并对生物体起着一定的功用。但奇妙的是，当变异的蛋白质，即“朊病毒”，存在的时候，这种正常的蛋白质就会转变成变异的蛋白质，即成为“朊病毒”，这样看起来就好像是“朊病毒”本身能自我复制了（图 17）。“朊病毒”的这种实质解释了其传染性和扩增性。有关的研究还表明，类似“朊病毒”的蛋白质在不少生物中都存在，说

图 17 朊“病毒”的“复制”方式

明了蛋白质具有一种可以自主变化的性质。

但不管怎么样，蛋白质始终是要核酸来编码并指导其合成，这点起码在现代生命系统中是确立的。蛋白质主要是执行 DNA 的指令，而同时又是 DNA 的复制所必需的。现代生命系统中 DNA 和蛋白质的关系可以说是“唇齿相依，唇亡齿寒”。这种关系最初是如何建立起来的呢？

## 鸡生蛋还是蛋生鸡？

这是一个古老的问题，没有鸡何来鸡蛋？但没有鸡蛋又何来鸡呢？如果把思维始终局限在这一个圈子里，是不能解决这个问题的。因此必须探讨鸡和鸡蛋存在以前的情况。对于分子水平上的“鸡生蛋还是蛋生鸡”的问题，即先有核酸还是先有蛋白质的问题，情况也是这样。蛋白质需要核酸的编码才能合成，而核酸的合成也需要蛋白质的催化，即信息和功能分别由两类不同的生物大分子执行。因此，关键是要解决两者的这种相互依存的关系是如何建立起来的问题。作为蛋白质和核酸，它们都有可能在原始地球的条件下自发形成。在这种情况下，讨论先有核酸这种物质还是先有蛋白质这种物质这个问题本身的意义并不大，但对于核酸如何能编码出可以催化它本身复制的蛋白质这个问题的探索则是解答现代生命系统起源之谜所必不可少的。

“超循环论”为解决这一个生物进化的难题提供了很有意义的启示。早在1970年，德国科学家艾根就提出了超循环的思想，一年后他在德国的《自然杂志》上发表“物质的自组织和生物大分子的进化”一文，正式建立了超循环理论。此后，艾根又发表了很多有关的论文和著作，并和其他科学家合作，不断发展这一理论。到现在，超循环论已成为现代科学中的一个重要理论，可以应用于探讨自然科学中很多方面的问题，尤其是生命起源这一生物进化的重大问题。

什么是超循环呢？顾名思义，它是超级的循环，因此首先也是一种循环。但与一般的循环不同的是，超循环中的每一个环节都对下一个环节的产生提供足够的帮助，因此一旦建立起来，便会永恒存在。

艾根认为，生命起源既要产生、保持和积累信息，又要能选择、复制和进化，这个过程只能采取超循环的形式。与生命起源有关的超循环是催化的超循环，即自催化系统的建立。

一个催化的超循环，是一个由自催化或自复制单元通过循环连接而联系起来的系统（图18）。作为其中的一个自复制单元，首先能对其自身的复制提供指令，同时又能对下一个自复制单元的复制提供催化支持。当这些自复制单元形成了特定的耦合，最后的一个单元能够对第一个单元的复制提供催化支持，超循环就产生了。当超循环产生后，哪里是超循环的开始，哪里是超循环的结束这个问题已变得无关重要了。概括地说，超循环是一个自然的自组织原理，它保证了一组功能上相关的自复制单元的共存和一起进化。

图18 催化的超循环

在现实中，原始的多聚核苷酸就是一种自复制单元，它们通过碱基的配对而提供自复制的信息。设想这些多聚核苷酸与氨基酸分子间的相互作用导致原始密码子的产生，从而能指令形成一些只含少数几种氨基酸的蛋白质。由一种多聚核苷酸指令产生的蛋白质有可能对其他的某种多聚核苷酸的复制有一定的催化作用，这样就形成了一种多聚核苷酸与另一种多聚核苷酸的耦合。而这另一种多聚核苷酸又可指令另一种蛋白质的产生，后者又可对某种多聚核苷酸的复制有催化作用。如此下去，就有可能使得某种多聚核苷酸指令生成的蛋白质能促进第一种多聚核苷酸的复制，这样就形成了一个闭合的超循环，循环中各种多聚核苷酸的复制都得到了强化。超循环的建立使得生命大分子系统的进化成为可能。



因此，超循环组织本身是起源于随机过程，但是在合适的条件下，它的出现是不可避免的，只是一个或迟或早的问题。生命若起源于超循环系统，则同样也是必然发生的事情。

超循环学说强调进化起始于随机事件，而且在超循环自组织的过程中，也包含了很多随机事件，因此并不能揭示进化历史的具体过程，特别是核酸如何编码出蛋白质这一过程。不过，艾根在他的理论中，充分强调了 RNA 的作用，认为最初的超循环组织中的信息分子是 RNA。随着对 RNA 研究的深入，这种看法得到了肯定。此外，科学家还发现了 RNA 分子的一系列新功能，这些发现导致了对生命起源研究的进一步突破。

## RNA 的新发现

以往人们一直认为，只有蛋白质才有催化功能，因此不言而喻，所有称为酶的生物大分子都是蛋白质。蛋白质是一类功能分子，而核酸是一类信息分子。蛋白质负责催化生物体内的生化过程，核酸则负责编码出这些蛋白质。实际上，在绝大多数现代的生物系统中，情况确是这样。

但到了 80 年代，人们就开始发现一些例外的情况。最初是在一种称为四膜虫的原生动物中发现内含子的剪接可以在没有蛋白质酶存在的情况下进行。这一现象是由美国科学家切克等人首先发现并报道的，该发现开辟了 RNA 研究的新领域。

在真核生物中，很多基因都是断裂式的，即由编码序列的外显子和非编码序列的内含子相间构成。一个断裂基因起码含有一个内含子。当从这些断裂基因的 DNA 转录出 RNA 后，紧接着就会除去 RNA 中非编码的内含子并把外显子连接在一起，这一过程就称为剪接。剪接后的 RNA 才能用于编码蛋白质或执行其他功能。一般的剪接都需要有蛋白质酶参与催化才能进行。

但是在四膜虫的核糖体 RNA 唯一的一个内含子的剪接过程中，却是不需要任何蛋白质的催化。那么这种剪接过程又是如何进行的呢？切克等人发现，这个核糖体 RNA 中的内含子可以自行进行剪接，说明这种 RNA 分子具有“自剪接”的功能。这一 RNA 的新功能引起了众多的科学家对研究 RNA 内含子的兴趣，由此进一步发现了更多的 RNA 内含子都具有自剪接的功能，而且可以看出这些内含子在结构上都有一些相似的特点。于是，有人便把它们归纳成为两大类，分别称为 I 类和 II 类内含子。

通过对这些 RNA 内含子的研究，发现它们除了可有自剪接的功能外，还可有其他一些与酶十分相似的功能。例如，它们可以把核酸分子长链的某个特定部位切开，即相当于一种内切酶的作用；它们也可以把两段寡聚核苷酸的短链连结起来，起到相当于一种连接酶的作用；更有甚者，有一些还能以自身的某部分序列作为模板，进行简单的部分自复制。另外，通过在试管里的选择还可以找到一些有催化小分子有机化合物异构化等功能的 RNA。RNA 这些类似酶的催化功能不断被发现，使得人们对这类生物大分子刮目相看，并相继冠以它们新的名称，计有“RNA 酶”、“核酶”、“酸”、“拟酶”，等等。

RNA 酶与蛋白质酶的区别不仅在于它们的化学本质不同，而且在于蛋白质酶只作为一种催化剂，而很多 RNA 酶本身是集催化剂与反应物于一体，因此所起的催化作用是自催化。不过，有关研究也发现 RNA 酶同样可以进行一些异体催化。如一种称为核糖核酸酶 P (RNase P) 的酶是蛋白质和 RNA 的复合物，可以催化核酸的特异剪切，研究发现这种催化作用主要是由 RNase P 中的 RNA 行使的。

近两三年来，RNA 的新功能仍不断地被发现。

核糖体是细胞内合成蛋白质的重要场所，它由几种大小不等的 RNA 分子和多种蛋白质组成。在核糖体内，各种氨基酸被逐个连接成肽链，随着越来越多的氨基酸加入，肽链不断地延伸，最终就合成出了完整的蛋白质分子。在蛋白质的生物合成中，把一个新的氨基酸连接到已存在的肽链的末端是极其重要的反应，这一反应称为转肽反应。以往一直认为该反应是由肽基转移酶催化的，而肽基转移酶的角色是由核糖体内的某种蛋白质担当。也有人认

为是由蛋白质加上某种 RNA 的辅助来起催化转肽反应的作用。但令人迷惑的是，即使用到最新的技术，也没有分离出这种肽基转移酶。随着 RNA 的催化功能的发现，人们恍然大悟，并猜测催化转肽反应的可能不是蛋白质，而是 RNA，或是由 RNA 起到主要的作用。这种猜测在不久前被证实了，因为即使把核糖体中的蛋白质完全去掉，转肽反应仍然能够进行。有关的研究还表明，在核糖体中最大的那种 RNA 分子才是催化转肽反应的最重要的作用因子。从而可以得出结论，就是核糖体中的 RNA 比蛋白质更重要。

RNA 编辑是在 80 年代中期发现的一种新的遗传现象，这种现象首先是在一种称为锥体虫的原生动物中发现的。这种锥体虫的线粒体内的一个基因转录出 RNA 后，该 RNA 分子中的一些特异部位便会有某种核苷酸加入，从而改变了这一 RNA 的序列，因此称为 RNA 编辑。此后，RNA 编辑不仅在锥体虫线粒体内更多的基因的转录产物中发现，而且在其他生物，包括高等植物、哺乳动物和病毒的某些基因的转录产物中同样有 RNA 编辑的存在。RNA 编辑的范围也扩展到在 RNA 分子的特定位置上插入或删除某个核苷酸，用另一种核苷酸取代 RNA 特定位置上的核苷酸等。

RNA 编辑的结果使得有关基因上的遗传信息在传递的过程中发生了变化，因此这一发现开始被认为是向“中心法则”的挑战。但后来发现有关如何编辑的信息仍然是来自基因组的，只不过这些信息可以不在有关的基因之内，从而 RNA 编辑是对中心法则的一个非常重要的补充。另一方面，RNA 编辑的机制仍然不很清楚，有人认为编辑是在由 RNA 和蛋白质组成的核蛋白体内进行。近年的体外研究表明，第 I 类内含子 RNA 可以催化加入核苷酸这种编辑过程，因此推测在体内实际进行的 RNA 编辑中，可能有一些具催化功能的 RNA 参与而且它们是必不可少的。

所有这些有关 RNA 的新发现促使人们重新考虑 RNA 在生命起源过程中的作用。

## 曾一统天下的 RNA 世界

随着一系列 RNA 新功能的发现，科学家们看到了解决生命起源这一难题的曙光。在现代生物系统中，遗传信息携带者与功能执行者是分离的，这使得科学家为这种体系的起源问题大伤脑筋。而现在发现 RNA 不仅可以是信息的携带者，而且还可以是功能的执行者，这不能不使科学家们欢欣鼓舞，马上想到了原始的生物世界可能是一个只由 RNA 组成的“RNA 世界”。

这种猜测并非是没有道理的。首先，在人工模拟的原始地球的条件下，核糖核苷酸或多聚核糖核苷酸要比脱氧核糖核苷酸或多聚脱氧核糖核苷酸相对容易形成一些。即使在现代的生物系统中，核苷酸的生物合成也是首先从糖、氨基酸、二氧化碳等小分子物质合成出 RNA 的前体核糖核苷酸，然后再由核糖核苷酸经还原反应去氧生成 DNA 的前体脱氧核糖核苷酸。因此，认为 RNA 比 DNA 先出现是合理的。

RNA 能贮存遗传信息这一点也是无疑的。在现代生物中，仍然有少数病毒的基因组完全由 RNA 组成。从而，认为最早的遗传物质是 RNA 也是合理的。

RNA 一般以单链的形式存在，而单链的 RNA 可以折叠成多种多样的结构，这就为 RNA 可以具有多种功能提供了结构上的基础。现代的蛋白质酶也正是靠有多种多样的立体结构才可以担当催化生物体内众多的新陈代谢过程的重任。另一方面，虽然类蛋白可以很容易在模拟原始地球的条件下产生，但至今仍未能通过模拟的途径来形成具某种功能的简单蛋白质。在这种情况下，把 RNA 看作是先于蛋白质的生物催化剂是可行的。

单独由 RNA 组成的原始生命系统的进化潜力已通过不少实验得以说明。这种进化潜力以不完全精确的 RNA 自复制为基础，这完全符合生命起源初期生物系统自复制的情况。有关的实验表明，从大量的 RNA 变异体中，通过不断的选择，可以使 RNA 的某种催化功能得到大大的强化，甚至产生出具有新的催化功能的 RNA 分子。因此，只由 RNA 构成的生命系统是可以进化的。

种种理由使得越来越多的科学家相信，最原始的生物世界是由 RNA 一统天下的世界。在这个 RNA 世界中，RNA 本身能自复制，并且能进行一些十分简单的生命活动，如 RNA 分子内或分子间的重组（类似于现代的 RNA 自剪接），催化一些早期的生物化学反应。进一步，RNA 还有可能促进 DNA 和蛋白质的产生。

这样，接下来的问题就是：RNA 如何把其长期贮存遗传信息的功能移交给 DNA，把它的大部分催化功能移交给蛋白质？

从化学的角度来看，RNA 比较容易降解，而 DNA 具有比 RNA 稳定的结构，因此 DNA 比 RNA 更适合于作为遗传信息的永久载体；蛋白质则具有比 RNA 更多样化的结构，更适合于催化种类各异的生物化学反应。因此在 DNA 和蛋白质产生后，RNA 一体化的系统就会或迟或早地被 RNA—DNA—蛋白质这种三元系统取代。但这种取代必须以进化的方式来完成，而不是以“另起炉灶”的方式来实现。

RNA 通过逆转录就可以把其上的遗传信息完整地传递给 DNA，在进化早期没有蛋白质酶存在的情况下，逆转录只能由某种 RNA 酶催化。至于 RNA 如何把催化功能移交给合适的蛋白质，则是一个比较复杂的问题。这首先要涉及到 RNA 引导的蛋白质合成，即遗传密码的产生。很难想象有某种催化功能的 RNA 分子能够直接编码出具有同一功能的蛋白质分子，因此，超循环的产生

对这一进化过程可能起到很重要的作用。RNA 指导蛋白质合成的出现是生物进化中的一大跃进，直到今天，也只有 RNA 才能直接指导蛋白质的合成。

实际上，在现代生物系统中仍然可以找到不少远古“RNA 世界”的遗迹，从中就可以推测出一些由 RNA 世界进化为“RNA—DNA—蛋白质世界”的过程。

在细胞内的新陈代谢方面，作为 RNA 结构单位的核糖核苷酸及其衍生物起着十分重要的作用。例如，生物合成和生命活动的能源是三磷酸腺苷（ATP），细胞内传递代谢信息的信使是环腺苷酸（cAMP）、环鸟苷酸（cGMP）等。

在催化活力方面，“RNA 世界”的遗迹就更多了。除了 RNA 的自剪接以及 RNase P 和核糖体中的情况外，辅酶是另一种形式的遗迹。不少现代酶类都需要所谓辅酶的辅助作用才能正常地发挥其催化功能，而辅酶大多数都是 RNA 的结构单位核糖核苷酸的衍生物。从现代酶类的这些结构特点便可以看出生物催化剂的一些进化过程。

在 RNA 世界中，RNA 是唯一的生物催化剂，图 19 生物催化剂的进化  
这种催化剂类似于现代的 类和 类内含子。随着蛋白质的出现，产生了以 RNA 为主、分子量较小的蛋白质为辅的生物催化剂。蛋白质的加入使得生物催化剂的催化能力有所加强，因为蛋白质可以帮助 RNA 形成更合适的立体结构。RNase P 可能就是这种生物催化剂的直接后裔。当翻译的机制完善后，大分子的蛋白质随之产生。由于它们有更适合于作为生物催化剂的特性，因而就逐渐取代了 RNA 的生物催化剂地位。这样，就从以 RNA 为主、蛋白质为辅的催化剂进化到了以蛋白质为主、RNA 或其衍生物为辅的催化剂，这种催化剂就正如现代需要辅酶的蛋白质酶类那样。再发展下去，就产生了完全由蛋白质组成的酶（图 19）。

在遗传信息的传递方面，现代生命系统必须依赖作为中介的 RNA。RNA 除了是蛋白质合成的模板外，还参与了蛋白质合成中氨基酸的运输（转移 RNA 的功能）和肽链的延伸反应（核糖体 RNA 的功能）。实际上，只有 RNA 才能使 DNA 和蛋白质建立一种对应的关系。因此，在生命起源时期，即使有 DNA 和蛋白质的存在，也不可能建立起生命系统。在“RNA 世界”后，先有“RNA—DNA”系统，还是先有“RNA—蛋白质”系统，或直接就产生“RNA—DNA—蛋白质”系统，这是需要进一步研究的。

“DNA—RNA—蛋白质”这种三元生命系统的建立，大大地加快了生物进化的进程，使得生命系统可以进一步向复杂化和多样化发展。

## 八、生命大分子的舞台——基因和基因组的起源与进化

不管最原始的生物结构是什么，基因和基因组是生物系统贮存遗传信息和进化所必需的。但是，对于最原始的基因和基因组，现在已没有什么可能找到任何实际的记录。不过，在现代的基因和基因组中，却有可能找到一些原始的基因和基因组留下来的遗迹，通过寻找这些遗迹就可以研究基因和基因组的起源与进化。因此，让我们首先详细地分析一下现代基因和基因组的结构吧。

## 遗传信息的承载体

遗传信息和其他信息一样，都要有实实在在的承载体。遗传信息最基本和最初级的承载体就称为基因，由特定的基因组合形成的相对独立的且包含整套遗传信息的复合体结构就是基因组。基因组一般存在于细胞之内，不同的生物就有不同的基因组。基因和基因组都有一定的大小，它们的大小就是指其所含的遗传物质量。在双倍体或多倍体生物中，基因组的大小则一般是指一整套单倍体所含的遗传物质量。

作为一个基因，一般来说是 DNA 链上一特异的而且具有一定遗传学效应的片段。最小的基因只是一段约 100 个核苷酸对的序列，而较大的基因可以有上万个甚至更多的核苷酸对。基因通过转录，把其上的遗传信息传递到 RNA，这些 RNA 主要有三种：或是核糖体 RNA ( rRNA )、或是转运 RNA ( tRNA )、或是信使 RNA ( mRNA )，mRNA 还可以进一步通过遗传密码指导蛋白质的合成。转录出来的 RNA 和合成出来的蛋白质一般都有特定的功能，所以基因就是通过转录和间接指导蛋白质合成来产生生物学和遗传学效应的。一个基因在多数情况下是编码一个完整的 RNA 分子或蛋白质分子，但有时是只能编码一个蛋白质分子的一部分。在后一种情况下，就需要两个或几个基因共同来编码一个完整的蛋白质。

基因除了对应于转录成 RNA 的那一部分外，还包括转录开始部位之前的一小段和转录结束部位之后的一小段。转录开始部位前的那一段是基因的调控区域，可以起到控制基因的转录或不转录的作用；转录结束部位后的那一段是控制转录停止的。这些前后区域的长短是因基因而异的，在有些基因中甚至可以完全不存在。

基因和基因之间同样是 DNA 链，把两个相邻的基因连接在一起的 DNA 区域就称为基因间隔，基因间隔也是可长可短。由于基因和基因间隔都是 DNA 构成的，因此有时很难确定一个基因的精确起始和终止位置。

由于没有发现天然分枝的 DNA 链，所以在 DNA 链上，基因都是一个一个首尾相接的，有时也可以重叠在一起。多个基因排列在一起就形成了一个分子量很大的 DNA 生物大分子。有些含有多个基因的 DNA 链的首尾相连，形成一个 DNA 环；而有些即使含有成千上万个基因的 DNA 链仍然保持线状。因此，有些生物的基因组就成环状，有的单一个环就是整个基因组的情况，也有几个环或多个环才构成一个完整的基因组的情况；有些生物的基因组则是线状的，包括单线状和多线状，后者指多条不同的大分子 DNA 链才构成一个完整的基因组。当然，在自然状态下，基因组中基因间的关系不单是一种线性排列的首尾相接关系，而且是更高级和更复杂的立体结构关系，从而使得基因组中基因间可有多种多样的相互作用方式。不过，由于其复杂性和技术等原因，基因组中基因间的三维结构关系至今还甚少研究。

在细胞分裂时期，真核生物的多线状基因组就会浓缩成一条条在显微镜下清晰可见的染色体。染色体的数目在一种生物的基因组中是保持不变的，通过研究染色体的结构可以获得不少有关基因组的信息。

不同的基因组在大小上可以有极大的差别。最小的基因组只有几千个核苷酸对，一般细菌中的基因组有几百万个核苷酸对，而我们人类的基因组则有多达 30 亿个核苷酸对。把 30 亿个核苷酸对长的 DNA 分子塞在一个小小的细胞的中央，可以想象这是多么不容易的事情啊。更有甚者，一些生物的基

基因组有超过 1000 亿个核苷酸对，它们无疑是基因组中的“巨人”。基因组大小的这种巨大差别不能不令人惊讶，同时又使人觉得这种现象里面可能会蕴藏着某些进化的秘密。



## 苗条的基因和基因组与臃肿的基因和基因组

基因组大小的进化是基因组进化的一个重要方面，有关不同生物中基因组大小变化的数据能为我们提供一些有意义的进化线索。因此，掌握这些数据对深入研究基因组的进化是很有帮助的。在目前来说，这方面的数据大部分只是一些约数。

基因组的大小除了取决于所含基因的数量外，还和基因组的结构特点有一定的相关性。实际上，基因组中往往有相当一部分的 DNA 是非基因 DNA，这就使得基因组中基因的数目与基因组的大小并无一定的对应关系。由于以前对基因组的大小习惯用 DNA 的含量来表示，含量的具体数值被称为 C 值[单位一般是皮克 (pg，即  $10^{-12}$ g) DNA]，因此这种基因数目与用 C 值表示的基因组大小的无相关性就被称为 C 值佯谬。在对基因组的结构缺乏比较详细的了解之前，C 值佯谬曾使科学家们大伤脑筋，还使得有人甚至对基因是由 DNA 构成这一点产生了怀疑。

随着对基因组结构研究的深入，发现 C 值佯谬在真核生物的基因组中特别明显。在个别生物中，基因组的 DNA 总量甚至超过编码蛋白质的基因的 DNA 量的 5 万倍！并且发现，真核生物中非基因的 DNA 很多都是重复 DNA。重复 DNA 有多种多样，长短、序列各异。每一种重复序列可在基因组内重复出现成千上万次，有的甚至出现百万次以上。重复出现的方式有串联式，即重复单位首尾紧接，也有散布式，即重复单位散布在基因组中。至今，仍然不断有新的、非基因的重复序列在真核生物的基因组中被发现。另一方面，在原核生物，即通常所说的细菌中，基因组的 DNA 含量与基因数目还是有较好的对应关系。因此，真核生物和原核生物的基因组结构特点是十分不同的。

在单个基因的结构方面，也有两种情况。一种情况是转录出来的 RNA 不经剪接就可以进一步起作用，或指导蛋白质的合成，或成为 tRNA、rRNA 等；另一种情况是转录出来的 RNA 必须经过剪接，去掉把编码区域间隔开的非编码部分，即内含子后，才能进一步起作用。在后一种情况下，基因的大小要比其实际编码的部分大得多。

基因组中的非基因 DNA 和基因中的非编码部分（内含子）有何功能一直不很清楚，因而在这方面一直有着激烈的、持续至今的争论，有关的问题也成为了分子生物学和进化生物学中的热点问题。有一点可以肯定的是，这些成分并非是现代生物的生存必不可少的，因此可以把它们称为“非必需成分”。有意思的是，含有很多非基因 DNA 的真核生物基因组的基因也含有很多内含子，较少非基因 DNA 的原核生物基因组的基因也基本上没有内含子。相比之下，原核生物基因和基因组就显得相当“苗条”，而真核生物的基因和基因组就显得过分“臃肿”。

原核生物的基因组又称为类核基因组，它们一般成环状，再形成一定的高级结构。类核基因组都比较小，大小的变化范围在四五十万个至一千多万个核苷酸对之间，从而基因组大小的两个极端相差只有 20 多倍。基因组只有几十万核苷酸对种类基本上都是一些细胞内专性寄生或共生的细菌，而大部分其他细菌的基因组都在 100 万个核苷酸对以上，1000 万个核苷酸对以下（图 20）。例如，大肠杆菌这种与人类关系最密切，而且也是研究得最详细的细菌的基因组有 470 万个核苷酸对。

类核基因组基本上都是由单拷贝或低拷贝的 DNA 序列组成，基因的排列

比较紧密，以至在转录时可以一下子连续转录出几个相邻基因的 RNA。基因组内较少非编码序列，非编码的重复序列和内含子就更少了。以前普遍认为原核生物的基因组是完全没有非编码的重复序列，而且原核基因是连续的，

图 20 细菌基因组大小的分布

即是完全没有内含子的。不过，随着研究的深入，近年来在一些细菌的基因组中发现有少量种类各异的重复序列或内含子的存在。这些发现在一定程度上改变了人们以往对细菌基因组的看法，但不管怎么样，这些“非必需”的成分只是占细菌基因组 DNA 总量的很小一部分。

真核生物的基因组一般是指细胞核内的基因组，因此又称为核基因组。核基因组都是多线状，然后再形成更高级更复杂的结构。它们的大小一般要比类核基因组大好几个数量级，而且大小的变化范围也很大。最小和最大的核基因组相差可达 8 万倍。

酵母菌的核基因组是真核生物中最小的，它们只有 900 多万个核苷酸对，以至比个别原核生物的基因组还要小；而具有最大核基因组的是一种称为变形虫的单细胞的原生动物，其基因组有约 7000 亿个核苷酸对。从中我们可以看出，最小和最大的核基因组都是在单细胞的真核生物中。至于多细胞生物，基因组大小的变化范围没有如此之大，不过大小仍然可以相差数千倍。多细胞动物中核基因组最小的是海绵动物，它们的基因组有约 6000 万个核苷酸对；核基因组最大的是一种肺鱼，其基因组有 1000 多亿个核苷酸对。在两栖动物中，有一些种类的核基因组也很大。而在爬行动物、鸟类和哺乳类动物中，核基因组大小的变化范围比较小，基因组一般都在 10 亿至 60 亿个核苷酸对之内。植物核基因组大小的变化范围也相当大，最小和最大的相差可达上千倍。蕨类植物中最小的核基因组有上亿个核苷酸对，最大的则有 1000 多亿个核苷酸对。裸子植物的核基因组普遍都很大，大部分都是在 100 亿个核苷酸对以上，大小的变化范围则相对较小。而被子植物最小和最大的核基因组相差有 1000 多倍，具有最小核基因组的拟南芥是分子遗传学上研究得较多的一种材料，这正是由于它的基因组比较简单和相对较小，单倍体时只有 7000 万个核苷酸对；相比之下，百合科的一种贝母有最大的、多达 1000 多亿个核苷酸对的基因组。

虽然核基因组的大小可以如此悬殊，但它们所含的基因数目却相差不过四五十倍。因此，核基因组中普遍存在着大量的非编码序列，其中非编码的重复序列一般可占基因组的三分之一以上，在植物的核基因组中，重复序列所占的比例就更高了，在有些种类中甚至可达 90%。此外，核基因组中的基因大部分都是含有内含子的断裂基因，内含子也占了基因组相当重要的比例。一个基因的长度可有多至 90% 是内含子，一些复杂的真核生物的基因组转录出来的所有 RNA 可有一半是由内含子组成。而在 1977 年以前，由于研究的主要是含内含子较少的细菌基因组，所以还一直认为真核生物基因也是一个连续的转录单位。内含子的发现是近 20 年来分子生物学上最重大的发现之一，大大地促进了对真核基因组的研究。

重复序列和内含子的含量直接影响了真核基因组的大小，以至以前把重复序列和内含子的存在作为真核基因组的特征。

因此，从结构方面看，原核生物的基因组与真核生物的基因组相差甚远，从而可以很自然地把它分为两大类，这两大类的显著差别在于基因组的大

小以及重复序列和内含子的含量。总的说来，类核基因组以基因组较小，不含或只含少量重复序列和内含子为特点，可以称为“小基因组”型；核基因组以基因组巨大，含有大量的重复序列和内含子为特点，可以称为“大基因组”型。

类核基因组和核基因组在各自的细胞中都是处于至高无上的地位，因此，两者是等价的，而且在进化上两者也必须一起考虑。把它们区分为“小基因组”型与“大基因组”型对研究基因组的进化途径是很有用处的。

## 微型的基因组

除了类核基因组和核基因组外，还有一些微型的基因组，包括病毒基因组和细胞器基因组。前者是一类简单的寄生生物病毒的基因组，一般都很小，最小的只有几千个核苷酸对，它们必须进入宿主的细胞内才能复制。在结构上，它们与宿主基因组中富含基因的区域相似。例如，真核生物的病毒的基因组除了没有什么非编码的重复序列外，其他方面的结构特点与核基因组的有很多共同之处；细菌病毒的基因组的结构特点则与细菌的相似。因此，有人认为病毒是从宿主基因组中分离出来或“逃跑”出来的一部分基因。由于病毒基因组的结构与宿主基因组的相似，从而它们的进化是在很大程度上取决于宿主基因组的进化。

细胞器基因组则存在于真核生物细胞中的两种细胞器官内。细胞器官是细胞内专门进行某一类新陈代谢并且有一定结构的小体系，它们好比一个个微型的生物化工厂，利用细胞内的原料生产出各种“产品”。例如，为细胞内各种各样的生命活动提供能量，合成出各种生命分子。大部分细胞器官内是没有基因组的，但有两种细胞器官是例外，一种是进行细胞呼吸，即产生能量的线粒体，另一种是进行光合作用的叶绿体。线粒体和叶绿体由于具有基因组，从而可以在一定程度上掌握自己的命运，例如可以自行编码细胞器官内的核糖体 RNA 和一些蛋白质，并可以在细胞内通过分裂而进行“繁殖”。不过，它们的基因组是不完全的基因组，不少构成线粒体或叶绿体的蛋白质仍然是要核基因组编码并且在细胞质中合成后才运送到线粒体或叶绿体内的。因此，它们并不能脱离细胞而长期生存。线粒体内的基因组就称为线粒体基因组，叶绿体内的基因组则称为叶绿体基因组。核基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组是真核细胞内的 3 种既相对独立、又有相互联系的遗传系统。

线粒体存在于几乎所有真核生物的细胞中，而且都起着同样的作用。不过，其基因组的大小和结构在不同的真核生物中却差别很大。线粒体基因组的大小可以从猪蛔虫的 14300 个核苷酸对直至甜瓜的 240 万个核苷酸对。而且在结构组成特点上，它们同样存在着很大的种类间差异。

多细胞动物的线粒体基因组有着相当一致的结构特点。它们都十分细小和致密，大小只有 16000 个核苷酸对左右。基因组呈单环状，基因的排列顺序比较稳定，而且也排列得很紧密，没有或很少基因间隔序列，所有基因都没有内含子，基因组中也不存在非编码的重复序列。除了一两千个核苷酸对的序列作为非编码的调控区外，整个基因组都是编码的（图 21）。因此，多细胞动物线粒体基因组被认为是极端遗传节俭的例子。下表是有代表性的动物线粒体基因组的大小和构型的情况。

表 2 多细胞动物线粒体基因组的大小和构型

物种	大小 (核苷酸对)	构型
人	16569	环状
黑猩猩	16400	环状
小家鼠	16295	环状
黄牛	16338	环状
家兔	17300	环状
家鸡	16200	环状
蜥蜴 ( 11 种 )	17500	环状
爪蟾 ( 2 种 )	17700	环状
海扇	32100 ~ 39300	环状
果蝇 ( 2 种 )	15700 ~ 19500	环状
猪蛔虫	14300	环状

图 21 多细胞动物的线粒体基因组,  
图中的符号为基因的代号

从表中可以看出,绝大部分动物线粒体基因组的大小都在 15700 至 19500 个核苷酸对这个范围内,这个大小只有最小的动物核基因组的 1/4000 左右。另一方面,线粒体基因组的大小与动物类群并无一定的关系,如在昆虫果蝇中,基因组的大小就几乎包括了所有动物的变化范围。近年来发现了一些较为特别的例子,如猪蛔虫只有 14300 个核苷酸对的基因组,而软体动物海扇却有大于 30000 个核苷酸对的基因组,是一般动物的两倍。这些例子在一定程度上影响了多细胞动物线粒体基因组大小的均一性,但与其他种类比较,这一类群的线粒体基因组的大小和结构总的说来是十分保守的。

与此相反,高等植物线粒体基因组是各类真核生物线粒体基因组中最大、最复杂的。目前已知的最小的高等植物线粒体基因组是苔藓植物地钱的 186608 个核苷酸对的基因组,这一基因组的全部核苷酸序列已在几年前被测定出来。此外,已知白芥具有最小的被子植物线粒体基因组,其大小差不多有 21 万个核苷酸对,比动物的线粒体基因组大 10 倍以上。而最大的被子植物线粒体基因组是甜瓜的 240 万个核苷酸对的基因组,比一些原核生物的类型基因组还要大。因此,在高等植物中,线粒体基因组的大小相差可达 10 多倍。即使是在同一个科的植物中,变化范围也可以很大,如葫芦科中的西瓜与甜瓜的线粒体基因组大小的差异可有 7 倍之多(表 3)。

在结构组成上,植物线粒体基因组的变化也很大。基因组呈单环状、多环状或多线状,基因的排列顺序在不同种类中往往不一样。植物线粒体基因组所含的基因可比动物的多两倍左右,但这远远不能说明它们是如此之大。因此,它们是含有大量的非编码序列,包括基因间隔、重复序列和内含子。这样就使得基因散布在基因组上,使得基因和基因组都显得“臃肿”。

表 3 高等植物线粒体基因组的大小和构型

物种	大小 (核苷酸对)	构型
地钱	186608	环状
白芥	208000	环状
野油菜	218000	三环
豌豆	370000	—
西瓜	340000	—
西葫芦	870000	—
黄瓜	1500000	—
甜瓜	2400000	—
玉米	570000	多环 (多线状)

可以说，多细胞动物与高等植物的线粒体基因组是真核生物中这种细胞器基因组在大小和结构方面的两个极端的代表。

其他几类较为低等的真核生物，即原生动物、藻类和真菌的线粒体基因组在结构上一方面可以说是或偏向于动物型，或偏向于植物型，另一方面又有它们的独特之处。

原生动物的线粒体基因组的大小在 18500 至 55000 个核苷酸对之间，它们在有些种类中呈环状，在另外一些种类中则呈线状，或甚至是由大环与小环组成的网状结构（表 4）。基因组不像多细胞动物的那样致密，可有一些非编码的区域，在有些种类的线粒体基因组中已发现有长短不一的多种重复序列的存在。不过，还没有在研究过的原生动物线粒体基因组的基因中发现有内含子。

表 4 原生动物、藻类和真菌线粒体基因组的大小和构型

物种	大小 (核苷酸对)	构型
原生动物		
疟虫	18500	环状
梨形四膜虫	55000	线状
布氏锥虫	20000 ~ 22000	大环
利什曼虫	30500	大环
藻类		
莱因衣藻	15800	线状
蛋白核小球藻	80000	—
纤细裸藻	60000	—
无色鞭毛藻	200000	—
真菌		
构巢曲霉	32000 ~ 33000	环状
异旋孢腔菌	115000	环状
姆拉克汉逊酵母	55000	线状
粗糙脉孢菌	62000	环状
柄孢壳	95000	环状
酿酒酵母	68000 ~ 77800	环状
粟酒裂殖酵母	17600 ~ 23000	环状

藻类的线粒体基因组被研究得不多。比较突出的是莱因衣藻的 15800 个核苷酸对的线状基因组，它是已知的单细胞真核生物中最小的，在结构上也更像动物的而不像植物的线粒体基因组。有一些藻类，如无色鞭毛藻，却有植物线粒体基因组般大小，在结构上也似乎偏向于植物型。

真菌的线粒体基因组也有较大的变化，大小从粟酒裂殖酵母的 17600 个核苷酸对到异旋孢腔菌的近 12 万个核苷酸对。绝大部分基因组呈环状，基因的排列顺序在不同种类中可以很不同。由于基因组中所含的基因数目在不同种类的真菌中都差不多，所以基因组的大小主要由非编码区域的多少，包括基因间隔的长度、内含子及重复序列的数量等来决定。此外，部分基因组片段的倍增也会影响到基因组的大小。随着基因组变小，非编码序列，特别是内含子的数量，也减少，使得基因组比较致密，偏向于动物型。但与多细胞动物不同的是，即使在最小的真菌线粒体基因组中，也有个别基因有内含子。

概括起来，多细胞动物和高等植物线粒体基因组的差异与类核基因组和核基因组的显著差别类似，也是在于基因组的相对大小以及重复序列和内含子等非编码成分的含量。它们代表了线粒体基因组在大小、结构上的两种形式，因此也可以把它们分别称为（线粒体）“小基因组”型（即动物型）和（线粒体）“大基因组”型（即植物型）。“小基因组”型以线粒体基因组细小、致密，基本上不含重复序列和内含子等非编码成分为特点；“大基因组”型则以线粒体基因组相对较大，含有很多非编码序列为特点。至于原生动物、藻类和真菌的线粒体基因组，虽然在大小和结构上差异很大，而且在同一类生物中也很不同，不过总的说来，基因组较小的偏向于动物型，基因组较大的则偏向于植物型。

与线粒体存在于所有真核生物的细胞中不同，叶绿体只存在于能进行光合作用的高等植物和藻类的细胞中。而且，与不同类型生物的线粒体基因组有上述如此之大的差异比较起来，叶绿体基因组是相对的均一。

从最低等的藻类到最高等的被子植物，已研究过的种类的叶绿体基因组绝大多数呈单环状，大小的变化范围在 85000 至 29 万多个核苷酸对之间(表 5)。若把刺松藻、衣藻等几种藻类排除在外，则这一变化范围大大缩小。在高等植物中，叶绿体基因组大小的变化范围在 12 万至 22 万个核苷酸对之间，不过基因组超过 16 万个核苷酸对的只有 3 种被子植物，它们是烟草、少根紫萍和天竺葵。因此，绝大部分高等植物叶绿体基因组的大小都在 12 万至 16 万个核苷酸对之间。

叶绿体基因组的大小虽然在绝大多数种类中都比较均一，但在藻类中却有一个特例。伞藻属种类的叶绿体基因组有 200 万个核苷酸对左右的大小，是一般叶绿体基因组大小的 10 几倍(表 5)。伞藻是一类海藻，个体成一小伞状，故得其名。伞藻的高

表 5 高等植物和藻类叶绿体基因组的大小和构型

物种	大小(核苷酸对)	构型
被子植物		
(200 多种)	120000 ~ 217000	环状
裸子植物		
银杏	158000	环状
松树(2 种)	120000	环状
蕨类植物		
分株紫萁	144000	环状
雀巢蕨	150000	环状
蜈蚣草	150000	环状
苔藓植物		
地钱	121024	环状
囊果苔	125000	环状
藻类		
刺松藻	85000	环状
椭圆小球藻	174000	环状
莱因衣藻	195000	环状
卵配衣藻	243000	环状
摩氏衣藻	292000	环状
无柄无隔藻	125000	环状
无色鞭毛藻	127000	环状
纤细裸藻	130000 ~ 152000	环状
网地藻	123000	环状
间囊藻	140000	多环
黑顶藻	150000	多环
地中海伞藻	2000000	—
伞藻	2000000	—



度和伞的直径都可有数厘米，而如此之大的一个个体只由单个细胞组成，因此是非常特别的。正是由于这种特殊性，它们成为了细胞学研究的一种很好的材料。对它们的叶绿体基因组的研究也发现了与一般的叶绿体基因组十分不同的情况。由于伞藻叶绿体基因组是如此之大，所以其构型还未能确定下来。另外，也还没有发现更多的类似例子。不过，伞藻中叶绿体基因组的这种特殊性无疑是代表了叶绿体基因组的另一种形式。考虑到有很多藻类的叶绿体基因组还未被研究过，因此完全有可能会再发现一些类似伞藻属叶绿体基因组的情况。

在大多数藻类和高等植物的叶绿体基因组中，通常有两段相当大、成两侧对称分布且编码基因的反向重复序列。这两段序列占了基因组很重要的比例，从而成为叶绿体基因组的一个标志（图 22）。基因组的基因排列顺序在藻类中变化较大，而在大部分高等植物中却没有什麼变化。基因的总数有 100 个以上，而且一些基因是编码分子量较大的核糖体 RNA 或与光合作用有关的酶，从而对于一个只有 10 多万核苷酸对的基因组来说，基因的排列还是相当紧凑的。在基因组中只发现少量的非编码重复序列，其拷贝数的多少对基因组的大小有一定的影响。此外，基因组中的一些基因具有内含子，总数与生物种类有关，可从几个至几十个。藻类叶绿体基因组的内含子多在编码蛋白质的基因中，而被子植物的则多在转移 RNA 基因中，少数也可在编码蛋白质的基因中。同样的一种基因，在一种生物中有内含子，而在另一种相似的生物中却可以没有内含子。因此，内含子在某一基因内存在与否是比较随意的，而且总的数量也不多。

图 22 典型的叶绿体基因组。IRA 和 IRB 为反向重复序列，LSC 为大单拷贝区域，SSC 为小单拷贝区域，其余符号为基因代号

伞藻属种类的叶绿体基因组却与众不同。虽然详细的基因组结构还有待进一步研究，但已有的资料表明，这些基因组所含的基因和一般的叶绿体基因组差不多，所不同的是含有很多的非编码序列，包括重复序列。

因此，虽然大多数叶绿体基因组都比较均一，但与线粒体基因组类似，叶绿体基因组也有两种可从其大小及相应的结构特点加以区分的形式，这两种形式也可以称为（叶绿体）“小基因组”型和（叶绿体）“大基因组”型。“小基因组”型包括大部分已研究过的藻类和高等植物的叶绿体基因组，以叶绿体基因组较小，基因排列较紧密，重复序列，内含子等非编码成分虽然存在，但数量较少为特点；“大基因组”型则以伞藻属的叶绿体基因组为代表，以叶绿体基因组相对很大，含有很多非编码序列为特点。

## 瞎子钟表匠与基因组的起源问题

从以上对各种基因组的介绍和分析可以看出：虽然核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组三者的大小和功能差异很大，而且还处于不同的细胞部位或细胞器官之中，但这三种基因组都存在着“小基因组”型和“大基因组”型。更有意思的是，三种基因组的“小基因组”型的结构特征十分相似，三种基因组的“大基因组”型的结构特征也很相似。这说明三种基因组都有一些共同的进化过程，或更确切地说，都有相应于“小基因组”型和相应于“大基因组”型的两种进化途径。从进化的观点看，所有基因组都起源于一种原始的基因组。因此，这三种基因组如何从它们共同的原始祖先进化成各自的现代形式除了与上述的两种进化途径有关外，还在很大程度上取决于原始基因组的构成，而这就涉及到基因组的起源问题。

基因组的起源，即基因组如何由原始的生物大分子形成的问题与瞎子钟表匠装配钟表有一定的相似之处。设想一个瞎子钟表匠要设计和装配出一个精密的钟表来，在只有零配件供应而没有任何其他人帮助的情况下，他如何才能达到这一目的呢？

比较可行的途径是，他设计的钟表的结构必须是分成几个结构等级的，首先由零配件构成一些较稳固的第一级的结构，然后由一定数量的第一级的结构组合成较稳固的第二级的结构，第二级的结构再组合成较稳固的第三级的结构，如此下去，直至构成一个完整的精密钟表。

这样，在开始“摸索着”装配钟表的时候，瞎子钟表匠可以想办法先装配出钟表的各种第一级的结构。在这一过程中，如果发生差错的话，则要重新从零配件开始，但一旦装配成功，就产生了一种不易被拆散的组合结构。当装配出所有的一级结构后，进一步的装配就以一级的结构为基础来装配二级的结构。在这一过程中，如果出了差错，装配中的钟表并不会散成零配件，而只会散成一级的结构。从而，瞎子钟表匠并不需要从头开始，而只要继续把一级的结构装配成二级的结构。装配出二级的结构后，它们就不再容易散成一级的结构，更不易散成零配件。以这种方式继续下去，瞎子钟表匠很有可能再装配出三级的结构、四级的结构……最后装配出精密复杂的钟表。但是，如果所设计的钟表在结构上是零散的、不成等级的，那么在装配的过程中一出现差错，装配中的钟表就会散成零配件。这样的话，瞎子钟表匠只能一次又一次地从零配件开始装配钟表，从而有可能一辈子都装配不出一个精密的钟表机械来。

这种情况又好比一个人要从地面登上很高的地方。如果是通过梯级式的路径来攀登，则可以在任何一个台阶上停下来歇息，即使发生失足，也不易跌回地面。通过这样的路径是比较容易登上终点的。但如果是通过一个很陡的斜面来攀登，则时时处处都要小心谨慎，稍有失足就要滑回地面。这样登上终点的可能性是不大的。

基因组起源的情况也是这样。自然界好比是一个瞎子钟表匠，只能“摸索着”进行基因组的装配。如果基因组结构的各部分是零散的，则只要在装配的过程中一发生差错，就得从头开始。这样的基因组是很难在自然界中形成的。因此，自然界必须采取“步步为营”的策略，一步一级，才能从原始的生物大分子装配和进化出结构复杂而精密的基因组。

那么，最原始或最初级的基因组又是怎样的呢？

设想自然界通过化学进化形成了一种或几种能自我复制的原始生物大分子。根据目前的研究，这些原始生物大分子很可能是 RNA，且有一定的大小，太小了不可能有自我复制的功能，太大了则不可能通过化学进化形成，因此它们的大小可能有 100 个核苷酸左右。有关的研究表明，如果在开始的时候只有一种自复制的原始生物大分子，那么通过复制作用，便会产生数量众多的同种生物大分子；如果一开始就有两种或两种以上同类的（只是序列不同的）可自复制的原始生物大分子，则由于不同种的大分子各自的复制不可避免地要产生空间和资源（小分子构件）上的竞争，从而存在着一种所谓的竞争排斥作用，结果只能有一种“幸运的”原始生物大分子可以成功地扩增其数量，其他不同种的都会逐渐地被排斥掉。由于同样的原因，当一种原始生物大分子复制出大量的拷贝以后，就很难再有其他同类不同种的可自复制的大分子出现。因此，最初的生命世界很有可能只是由种类单一的可自复制的原始生物大分子组成，这些原始生物大分子在起源的意义上就是最原始的“基因”。

当这些原始生物大分子复制到具有一定的数量后，又如何进一步发展呢？是各自独立地发展？还是组织在一起呢？如果是独立地发展，那将不可避免地要面临两大难题：第一，当一个发展中的原始生物大分子与原来的大分子之间的差异变得足够大以后，就会产生大分子种间的竞争排斥作用，结果可能导致其被排斥；第二，一个单独的原始生物大分子很难在保持其自复制能力的情况下产生合适的变异以获得更高级的功能，因为变异往往会使它的自复制能力丧失，这样原始生物大分子的进化又得从头开始。因此，原始生物大分子必须组织起来，形成一种过渡性的初级结构，才有可能进一步发展。这种过渡性的初级结构就是同种的原始生物大分子之间通过化学连结而组成的重复序列。

通过形成重复序列，不但可以使生物大分子成十倍百倍地增加其大小并有可能形成更稳定的结构，而且更重要的是获得了比单独存在的原始生物大分子大得多的进化潜力和进化可能性。这种进化潜力和可能性包括在保持整体的自复制能力的情况下形成一些具较高级功能的基因，以及降低能自复制的生物大分子之间的竞争程度以形成较高的生物多样性。重复序列可以通过只改变其中的一部分重复结构单元而达到这样的目的。好比一排横列的人组成的队伍，只要其中大部分的人能够走动，整个队伍就可以通过手挽手前进那样，重复序列中只要大部分或相当一部分的结构单元仍保持自复制的能力，整个重复序列就可以继续自复制。因此，重复序列中的少数结构单元就可以比较随意地变化，直至获得一种新的功能。而只有少数结构单元变化的重复序列与原来的重复序列的差异并不大，仍然相当于同一种生物大分子，因此基本上不存在不同种大分子之间的竞争排斥作用。在这种意义上，可以认为最原始的“基因组”就是由可自复制的原始生物大分子组成的重复序列，而且这种结构是基因组进化的必由之路。

如果最原始的“基因组”是由一段段重复的结构单元构成，那么在这样一个基础上，一方面可以通过进化在以后的基因组中产生种类繁多的重复序列，另外更重要的是可以直接形成断裂基因的雏形。断裂基因是由重复序列构成的最原始的基因组最有可能的进化产物。

在早期的基因组进化过程中，由于还没有由酶催化的复制，从而原来最原始的基因组中可自复制的重复结构单元对后来的基因组的自复制和组织都

是必不可少的，而且这些结构单元必须以相间排列的方式存在才能保证整个基因组的自复制。另外，成功的变异也是有限的。因此，直接从最原始的基因组进化而来的基因组只能有一部分结构单元的序列发生比较大的变化并获得了新的功能，而另外大部分相间其中的结构单元则基本上没有什么变化。变化得比较大且具有新功能的那些结构单元就成为了原始的外显子，每个外显子可以有一个至数个结构单元的大小，而相隔在其中的那些变化较小的且对基因组的复制是必不可少的结构单元就成为了原始的内含子，这样便形成了断裂基因的雏形。至于基因组中连续很多个结构单元都没有发生什么变化的区域便有可能成为原始断裂基因之间的间隔，它们也是原始基因组的复制所必需的。此后，随着生物系统的不断完善，基因中的外显子不断特化，内含子的序列和长度也可以不断分化，从而进化成为现代断裂基因的形式（图 23）。而且，也使得重复序列和内含子不再是基因组中必不可少的成分。

因此，根据这种观点，原始的基因组是由重复序列和原始的断裂基因构成的，重复序列在最原始的基因组中就存在，而紧接着就是断裂基因（内含子）的出现。

现在已经有越来越多的事实支持上述的观点，图 23 断裂基因“内含子”的起源和进化其中比较重要的是：

1. 多聚体生物大分子的自发形成是一个非随机的过程，从而其序列的种类是有限的。再加上竞争排斥作用，就使得生命起源时期和生物进化初期能自我复制的原始生物大分子的序列种类十分单一。这样，重复序列就可以通过原始生物大分子之间的化学连结而产生。

2. 在一些研究得比较详细的现代基因组中，发现很多所谓的“单拷贝”序列其实是分化了的重复序列或“化石重复序列”，从而重复序列对现代基因组的构成所起的作用比原来认为的还要大。

3. 对现代 DNA 序列的分析表明，基因中存在着一些寡聚核苷酸的重复序列，它们有可能是地球上的原始编码序列。另外，从对大量的核苷酸序列的统计学分析发现，现代核苷酸序列中存在着一种远距的自相似或相关现象。这一现象可以很好地解释为原始基因组中的重复序列在现代基因组中的进化遗迹。

4. 在断裂基因中，内含子与外显子的连接序列具特异的重复模式。通过初步的分析，结论是这一特异的重复模式说明了原始外显子与内含子的序列至少在它们相应的边界区域是相同的，其起源与重复序列有关，也是原始重复序列的一种遗迹。从而可以认为，断裂基因（内含子）是在生物进化的早期直接由原始重复序列进化产生的。

5. 有分子证据显示，内含子在原核生物与真核生物分化之前就存在了。而且，现代基因组中还有一些内含子具有自剪接及催化的特性，说明它们是一种原始的结构。

6. 作为原始基因组含有重复序列和内含子的重要非直接证据，在原核生物基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组中都发现有重复序列和内含子的存在。

既然一系列事实表明生物基因组起源于重复序列，并在这样的基础上进化产生具有原始的内含子和外显子（原始的断裂基因）以及重复序列的原始基因组，那么，这种原始的基因组又如何进化成为现代的各种基因组呢？

## 各行其道

在现代的三种生物基因组中，核（类核）基因组可以比较直接地从原始基因组进化而来，而从原始基因组进化成线粒体基因组和叶绿体基因组还要经历一个称为“内共生”的过程以及一系列包括把一部分基因转移到核基因组的基因组变迁。由于内共生是发生在生物进化和基因组进化的比较原始的阶段，所以进入内共生状态初期的线粒体和叶绿体各自祖先的基因组是仍然含有重复序列和内含子的。对此，特别是对含有内含子这一点，已有不少共识。从而可以认为，核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组的进化起点在结构特征上是相似的。而通过对现代核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组的结构分析发现，这三种基因组都存在着“小基因组”型和“大基因组”型以及与之对应的结构特点。因此，这三种基因组都有相应于“小基因组”型和“大基因组”型的两种进化途径，或者说，这三种基因组的进化都存在着“各行其道”的现象。

在核（类核）基因组中，类核基因组是“小基因组”型，核基因组是“大基因组”型。前者的结构特点是基因组相对较小，较少非编码序列，不含或只有少量重复序列和内含子；后者的结构特点是基因组相对很大，含有大量的非编码序列，包括种类繁多的重复序列和内含子。因此，从原始的基因组进化为类核基因组就必须在进化过程中把重复序列和内含子等非编码成分“丢掉”；而从原始的基因组进化为核基因组则必须在进化过程中保留并发展重复序列和内含子。这样，实际上就存在着两种进化途径。根据它们的特点，可以把它们分别称为“小基因组”进化途径和“大基因组”进化途径。

这两种进化途径同样能说明线粒体基因组和叶绿体基因组的进化。以多细胞动物线粒体基因组为代表的（线粒体）“小基因组”型以及包括大多数藻类和高等植物叶绿体基因组的（叶绿体）“小基因组”型的结构特点都与类核基因组的相似；而以高等植物线粒体基因组为代表的（线粒体）“大基因组”型和以伞藻属叶绿体基因组为代表的（叶绿体）“大基因组”型的结构特点都与核基因组的相似。因此，线粒体基因组和叶绿体基因组各自的祖先也是一方面通过“小基因组”进化途径分别进化为“小基因组”型的线粒体基因组和叶绿体基因组，另一方面通过“大基因组”进化途径分别进化为“大基因组”型的线粒体基因组和叶绿体基因组（图 24）。

在三种基因组中都相应地存在着两种进化途径这一现象是有其原因的。首先，进化途径是基于进化可能性的，进化的可能性允许向“小基因组”和“大基因组”的方向发展。其次，选择压力的差异会导致各种基因组的两极分化。在进化过程中，生命始终承受着效率方面的选择压力，如对生长速度的选择、对繁殖速度的选择，等等。在一般情况下，生物对这种选择压力可有两种应答方式：或者变得具图 24 核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组的进化更高效率、更快速繁殖，使这种选择压力得以加强，从而使向高效率的进化成为一种趋向；或者变得更复杂、具有更多功能，从而减少了效率方面的选择压力，使得进化可以继续向复杂和多功能的方向发展。原核生物的祖先朝高效率化进化，发展成今天的原核生物；真核生物的祖先则是朝复杂化和

---

内共生是指一种单细胞的生物进入另一种生物的细胞内，建立起一种互惠的共生关系。详见本书第九部分的“本是同根生——内共生学说”。

多功能化进化，发展成今天的真核生物。它们的基因组的进化也分别遵循两种不同的途径：原核生物的向高效的“小基因组”发展，真核生物的向复杂的“大基因组”发展。

在线粒体中的情况也是相似的。线粒体是真核生物的能量代谢（呼吸作用）所需的重要细胞器官，因此生物的能量代谢率的大小就会对线粒体及其基因组产生一种效率方面的压力。动物需要行走、跳跃、游泳，甚至飞行，而植物一般是在原地生长发育和繁殖，并不需要运动。因此，动物的能量代谢率在绝大多数情况下都要比植物的高得多。这种能量代谢率的差异就使得动物线粒体及其基因组比植物线粒体及其基因组要受到大很多的效率方面的选择压力，从而导致线粒体在动植物之间多方面的不同。在基因组结构方面，动物的就向高效的“小基因组”发展，植物的就向较为复杂的“大基因组”发展。

叶绿体基因组在大多数藻类和高等植物中都偏向于“小基因组”型，说明在这些生物中叶绿体所承受的效率方面的选择压力都基本上一致而且是比较高的。而以伞藻属为代表的小部分种类的叶绿体基因组偏向于“大基因组”型的原因还未十分清楚，不过已有迹象显示这些种类可有较低的光合作用效率以及叶绿体 DNA 复制效率，可能正是这些综合因素导致伞藻属叶绿体基因组向较为复杂的“大基因组”发展。

综合起来，含重复序列和内含子的原始基因组，包括线粒体和叶绿体各自祖先的基因组，若向“小基因组”方向进化，是由于效率选择压力大，而且有空间大小的约束，这种进化使基因组趋向于只含必需的序列和基因，非必需的重复序列和内含子就在进化过程中被“丢掉”了；若向“大基因组”方向进化，是由于效率选择压力较小，以及较少空间约束，这种进化使得基因组中的重复序列和内含子可以与必需的成分共存并进一步发展，同时起着结构上与进化上的作用，另外还使得基因组大小的变化范围可以很大。

因此，“小基因组”进化途径以“丢失”、“残留”重复序列和内含子为特点，包括类核基因组、动物型线粒体基因组以及大部分藻类和高等植物的叶绿体基因组的进化；“大基因组”进化途径以“保留”、“发展”重复序列和内含子为特点，包括核基因组、植物型线粒体基因组和以伞藻属为代表的叶绿体基因组的进化。这样，就通过“小基因组”进化途径和“大基因组”进化途径把核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组的结构特点的产生予以说明，并把这三种基因组的进化统一起来了（表 6）。

表 6 核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组的结构特点及共有的两种进化途径

基因组种类	“小基因组”型		“大基因组”型	
	代表	原核生物	代表	真核生物
核（类核）基因组	特 点	类核基因组相对较小，没有或较少“多余的”DNA，只在一些基因组中发现少量重复序列或内含子	特 点	核基因组巨大，且大小变化范围很大，非编码的重复序列和内含子占了基因组很重要的比例
线粒体基因组	代 表	多细胞动物，具较小线粒体基因组的低等真核生物	代 表	高等植物，具较大线粒体基因组的低等真核生物

续表

基因组种类	“小基因组”型		“大基因组”型	
线粒体基因组	特点	基因组细小、致密，完全没有或只有少许重复序列或内含子	特点	基因组相对很大，且大小变化范围大，基因成散布状排列，有很多非编码序列，包括重复序列和内含子
叶绿体基因组	代表	大部分藻类和高等植物	代表	伞藻属
	特点	基因组小，基因排列紧密，非编码序列较少，其中有一些为重复序列和内含子	特点	基因组相对很大，已有资料显示含较多的非编码序列，包括重复序列
基因组进化	“小基因组”途径		“大基因组”途径	
原始 [核 (类核)、线粒体、叶绿体] 基因组	共同点	在同一种基因组中属小型，基因排列紧密。重复序列和内含子在进化过程中丢失，因此不含或只有少量这些成分	共同点	在同一种基因组中属大型，基因排列分散。在进化过程中保留并发展重复序列和内含子
组现代 [核 (类核)、线粒体、叶绿体] 基因组				

“小基因组”进化途径与“大基因组”进化途径在三种基因组中都存在，说明生物进化在基因组水平上是有一定的普遍性和方向性的。另一方面，沿“小基因组”途径进化的代表生物与沿“大基因组”途径进化的代表生物不但在有关基因组的结构组成上十分不同，而且在整体的微观和宏观形态结构上

图 25 特殊的海藻 伞藻

也差别很大，以至在分类上一般把它们很自然地分为十分不同的生物类群，如核（类核）基因组进化途径不同的原核生物与真核生物、线粒体基因组进化途径不同的动物与植物。但是，叶绿体基因组沿“大基因组”途径进化的代表伞藻类（图 25）在现有的各种分类系统中都是属于绿藻门，甚至被认为是属于绿藻纲，与沿“小基因组”途径进化的其他绿藻同属一个门类。而实际上，伞藻这一类群除了叶绿体基因组的独特性外，还有不少其他特异的性状。这样就产生了一个问题：在系统分类上是否应该把伞藻作为一个独立的门类来看待？目前的一些研究结果确实是支持把伞藻这类生物另立为一个独立的门类。由此可见，基因组进化的理论对生物的系统分类也是有一定的指导作用的。

## “ 多余的 ” DNA

上面所说的是基因和基因组起源与进化的一种新理论，这种理论能说明大部分已观察到的现象与事实，并能把基因和基因组进化的很多方面统一起来，而且还有一定的预测能力。在此之前，已经有过几种与上述的新理论完全不同或有所差别的理论。这些不同的理论之间的差异主要就是在它们对基因组中非必需的成分，即非编码的重复序列和内含子等的起源和功能持有不一样的看法。

由于重复序列和内含子在现代基因组中并非必不可少，从而减少基因组中的一些重复序列对有关生物似乎没有什么影响，而且还有直接及间接的实验表明，大多数内含子可以从基因中除去而对有关生物的生存及其外部形态没有什么效应。因此，重复序列和内含子这些非必需的成分又被称为“多余的”DNA。自从发现了它们的存在以后，对它们的起源和功能就一直众说纷纭。

对于重复序列，一直普遍认为它们是从基因组中已有的序列通过复制扩增而产生的，因此是“后起源”或“近代起源”的。这一看法的主要依据就是一些现代基因内的序列与某些重复序列有一定的相似性。这种相似性又称为同源性，可以表示两种相比较的生物大分子序列的基本单位（核苷酸或氨基酸）在排列顺序上的相似程度，如果相似的程度超过一定的大小，就可以认为相比较的两种序列是有共同来源的。重复序列与一些基因内的序列的相似性或同源性只能说明两者在起源上是相关的，但却不能说明哪一种在先，哪一种在后。因此，认为重复序列是由基因组中已有的序列产生这种观点还需要另外的依据。

这一观点的提出者和支持者根据基因的序列比较少变异而与之相似或同源的重复序列比较多变化这一现象，再加上某些表明某种重复序列是从某一基因的序列复制扩增而来的间接证据，就比较主观地认为基因组中种类繁多的重复序列都是后来才起源于原来已存在的基因序列。“重复序列后起源”的观点很难解释重复序列存在的普遍性及其功能，从而也很难解释它们为什么能作为基因组的重要组成成分。因此，这一观点的支持者大部分都认为重复序列是基因组进化的“副产品”，认为它们是“无用的”、“无功能的”，甚至是“自私的”、“寄生的”DNA，它们唯一所作的就是随基因组的复制而复制并扩增。这样又产生了更多的问题：为什么生物（主要是真核生物）及其基因组可以容许如此之多“自私的”、“寄生的”DNA存在？为什么它们在进化中没有被淘汰掉？等等。对此，一些“重复序列后起源”的提倡者认为重复序列是有一些功能的，如对基因表达进行调控、对基因组的结构起一定的作用等。

与“重复序列后起源”的观点相反，近年来有一些学者认为，重复序列与某些基因序列的同源性以及某些重复序列在基因组中的近代扩增并不能说明所有重复序列都是后来才起源于已有的基因序列，而更有可能的是，重复序列在功能基因出现之前就存在了，它们在现代基因组中是一类“进化遗迹”，从而重复序列是具有很原始的起源或是“先起源”的。

“重复序列先起源”的观点认为，重复序列的起源可以追溯到生物进化的最早期，最原始的“基因组”就是由能自我复制的原始生物大分子的重复序列构成。在这一基础上，首先有重复序列的一部分通过变异转变为具较复



杂的生物学功能的基因，而另外的部分则保持相对原始的形式，然后再进一步发展。这一观点有其内在的逻辑性以及很多事实依据，有关的情况已在“瞎子钟表匠与基因组的起源问题”一节内作了介绍。

重复序列如果有一个很原始的起源，那为什么它们能和特化的基因共存并经历了漫长的进化历史，而且还能不断地发展呢？这是因为它们一直有着结构上与进化上的功能，而不因为它们“自私的”。

首先，作为最原始的“基因组”的唯一组成成分，重复序列就成了在进化早期形成的功能基因的“构件”和“原材料”。大部分所谓的现代基因很可能就是在这个时期形成的，因此它们几乎存在于所有的生物中。正是由于这个原因，现在可以找到一些功能基因，特别是具有悠久历史的基因——如rRNA基因、tRNA基因，与一些现代重复序列在序列上的同源性；而且还有研究表明，一些编码蛋白质基因的序列是起源于重复序列的。这是重复序列在生物进化的早期所起到的作用。

此外，重复序列还起着一种持续至今的作用。在进化早期没有构成或变成功能基因的重复序列本身也可以在其后的进化过程中演变成基因组中各种各样的现代重复序列，它们同样起着结构上与进化上的作用。例如，影响某些基因的表达或功能，影响整个基因组的三维结构及重要基因之间的关系，促进或阻碍基因组中某些基因的重新排列。在这种意义上，重复序列的存在和变化会导致有关生物在生化、生理、形态结构上的变化，以至新物种的形成。也正是由于重复序列具有这些功能，因此新的重复序列可以在基因组进化的各个时期从基因组中已有的序列通过复制扩增而产生出来，这样就使得有些重复序列是近代起源的。

另一方面，由于重复序列在进化了的基因组中并非必不可少，因此在基因组沿“小基因组”途径进化的生物中，为了有更高的繁殖效率，重复序列就逐渐被“丢掉”了。丢掉了重复序列的生物可以获得更高的效率，但同时也丧失了一些进化的潜力。

总之，重复序列在生物进化中的作用是很重要的，它们能赋予其携带者更多的进化可能性、更大的进化潜力。但重复序列这种对生物“未来”的作用并不能说明它们“现时”存在的原因，而且少数重复序列具有对基因的调控功能也不能解释重复序列这种成分存在的如此普遍性。因此，只有“重复序列先起源”的观点才能较好地解释现代基因组中重复序列的状况以及它们的潜在功能。

对于内含子的起源和功能，同样也有几种不同的看法。

第一种观点认为内含子是在真核生物出现以后才起源的，所以又称为“内含子后起源”观点。对于内含子的起源方式，该观点认为内含子是通过在连续编码的基因中插入间隔序列而形成的。这一观点主要根据真核生物起源于与现在的原核生物没有太大不同的原始原核生物这一前提。由于现代原核生物的基因是连续编码的，所以原始原核生物的基因也应该是连续编码。这样，真核生物基因中的内含子只能是在真核生物起源时或起源后才加上去的。

“内含子后起源”的主要依据现在看来是不合适的。有分子证据表明，原核生物与真核生物是起源于一个共同的祖先，并在生物进化的早期就开始分化了。而且，越来越多的证据表明内含子在原核生物与真核生物分化之前就存在了，近年来在现代原核生物的基因组中发现有内含子的存在就是一个很有力的证据。从而，原始原核生物基因并不是没有内含子的。这就使“内

含子后起源”的观点陷入困境。这一观点必须面对的另一个难题就是：内含子如何能插入到完整的连续编码的基因序列中而对其功能丝毫无损？对此，至今还没有很好的说明。持有“内含子后起源”观点的人往往都认为内含子是一类“自私的”DNA。虽然也有人认为一部分内含子可有对基因进行调控的功能，但这并不能说明内含子普遍存在的原因；还有人同意内含子可以加速基因组进化的观点，但内含子这种对“未来”的作用也不能作为其“现时”存在的理由。

第二种是“内含子先起源”的观点，这一观点认为内含子在原始的基因组中就已存在。由于早期的内含子具有自催化、自我复制等能力，因此是原始基因组必不可少的组成成分。至于现代的内含子，则是一类进化遗迹，它们能在进化了的基因组中继续存在，是因为它们能够重新组合基因组中的外显子以形成新的基因，从而可以加速基因和基因组的进化。因此，内含子同样能赋予其携带者更大的进化潜力。另外，近年还发现内含子中有时也有基因的存在，从而形成基因中的基因这种结构形式。例如，一些有功能的小分子RNA往往就是由某些基因中的内含子编码的。正是由于这些原因，内含子普遍存在于现代真核生物的基因之中。而在原核生物，由于高效率的需要，基因中的内含子就在进化过程中被除去了。在进化中从基因除去内含子这样一种结构比向完整且连续编码的基因加入这样一种结构要容易得多。目前已有越来越多的证据支持“内含子先起源”的观点。不过，这一观点也有其不足之处，就是没有把基因组中的两种最主要的非编码成分——内含子和重复序列的起源与进化结合在一起考虑。

最后一种观点已经在前面介绍过，就是认为内含子（断裂基因）是直接起源于由重复序列组成的最原始的基因组。这种观点是与“内含子先起源”的观点互补的，而且把内含子和重复序列的起源与进化联系在一起了。

实际上，内含子与重复序列确是有很多相似的性质。例如，它们在基因组中所起的主要是一种结构与进化上的作用，因此它们“现时”的存在都不能光用它们“现时”的功能去解释；内含子和重复序列的进化趋势也十分相似，在核（类核）基因组、线粒体基因组和叶绿体基因组中，“小基因组”型都以不含或只有少量重复序列和内含子为特点，而“大基因组”型都以含有大量这些成分为特点，因此内含子和重复序列好像是“同生死，共存亡”的。没有其他观点能比认为内含子在起源上是与重复序列有关的这样一种看法更好地解释内含子和重复序列这一共同的进化趋势。

当然，科学理论的真理都是相对的。有关重复序列和内含子的起源与进化的各种观点谁对谁错以及如何进一步发展，相信在不久的将来便会有分晓。

## “自私的”基因

在 20 世纪 70 年代中期，英国科学家道金斯写了一本题为《自私的基因》的书。该书于 1976 年出版，它是为行外人写的，但由于书中提出了很多新的见解，因此同样在学术界引起了很大的反响，对该书的书评达 100 多次。《自私的基因》一书的主要观点正好就是书名。道金斯认为，生物的个体和群体只是基因的临时载体，只有基因才是永恒的，基因既是遗传的基本单位，也是自然选择的基本单位。而且，基因的本质是自私的，它们控制了生物的各种活动和行为，目的就是为了使基因本身能更多、更快地复制，只要能达到这一目的，基因是无所而为之的。不同的基因组合在一起，是基因之间的一种互相利用，目的也是为了更好地复制。不同的生物运载着不同的基因组合，好的组合使所包含的基因都能成功地扩增，承载这些基因组合的生物也能兴旺发达；而不好的组合会导致所包含的基因的扩增不那么成功，承载这些基因组合的生物也会衰亡。这就从基因的自私性这一方面说明了生物的兴趣史，亦即生物的进化。

“自私的基因”的观点同样能说明很多生物的行为，竞争性、争斗性的行为当然是可以追溯到基因的自私性，就连“利他主义”与“利他行为”也是自私的基因在作祟。在“利己”与“利他”两种可选的策略中，哪一种能使更多的基因生存和复制，生物就会选择哪一种策略。

这里列举几个“利他行为”的例子。

许多种类的小鸟在看到捕食的猛禽飞近时都会发出特有的警告声，同种的鸟群一听到这种警告声便会采取适当的逃避行动。发出警告声的那只鸟由于把捕食者的注意力吸引到自己身上，因而处于特别危险的境地，有可能为了鸟群的利益而成了牺牲品。这就是动物中的一种利他行为。

蜜蜂中也有利他行为的存在。工蜂尽职照料蜂王，抚育幼儿，自己却不生育。在有外敌入侵掠夺蜂蜜时，成群的工蜂会勇敢地用尾部的刺去刺蜇入侵者。这种进攻对赶走入侵者十分有效，但却会把工蜂体内的一些内脏也拖了出来，这样工蜂很快就会死去。它们用生命保护了蜂群和珍贵的食物，却不能继续活下来受益。

动物的利他行为中最普遍最明显的例子是一些比较高等的成年动物对下一代的孕育和抚养。它们或在巢内或在体内孕育下一代的小动物，付出巨大的代价去喂养它们，冒很大的风险来保护它们免受捕食者之害。而小动物长大后对养育它们的父母往往没有任何回报。

如何用基因的自私性来解释这些动物的利他行为呢？很关键的一点，就是利他的个体和受益的个体含有很多相同的基因。如鸟群中的报警小鸟与其他受益小鸟，蜂群中的工蜂与蜂王及其后代，成年动物与它们的下一代，这些同种生物的不同个体所携带的基因有很多甚至绝大部分都是相同的。这样，牺牲个别个体或通过少数个体付出代价而使更多的同类个体能成功地生存和繁殖，实际上就是使更多的同类基因能成功地生存和复制。从基因的自私性来说，这是合算的，因此就导致了生物中一些利他行为的出现。

“自私的基因”的观点认为只有基因才是自然选择的对象，而个体、种群等都不是自然选择的对象，因此在学术界引起了很大的争论。不过，这种观点在很多方面都是有一定的道理的。

实际上，基因本身确是有不少“自私的”表现。

早在 20 世纪 40 年代，美国女科学家麦克林托克在研究玉米的遗传规律时发现，玉米的某些性状的改变是和一些基因在染色体上的位置变动有关的。进一步的研究还发现，这些基因可以从染色体的一个位置“跳到”另一个位置，从一条染色体“跳到”另一条染色体。于是她便提出了“可移动的遗传因子”的概念。但由于当时人们普遍认为基因在染色体上的位置在正常情况下是不变的，因此麦克林托克的发现没有受到重视，被冷落达二三十年之久。直到 70 年代以后，随着分子遗传学的发展，科学家们证实了“可移动的遗传因子”确是存在的，而且还发现这些因子并不罕见。事实上，在很多种生物的基因组中都有它们的踪迹，它们还对有关的生物产生一定的影响。于是，有人便给这些遗传因子起了一个正式的名字——转座子，麦克林托克也因为她在这方面的开创性工作而获得了 1983 年的诺贝尔奖。

转座子中包含一些基因，这些基因可以使转座子从原来的 DNA 链位置上断裂开来，然后再插入到另外的 DNA 链位置上，因此转座子实际上可以在基因组中“游来游去”。当插入到一个新的位置后，转座子对附近基因的功能会造成一定的影响，在离开该位置时，它又有可能把一些附近的基因也一起带走。转座子的这种行为有点“唯我独尊”，是基因的自私性的一种表现。但无疑转座子对基因组的进化是有很大作用的。

还有一种转座子的自私性就更厉害了。这种转座子本身并不离开原来的位置，而是先转录出 RNA，再由 RNA 反转录成 DNA，然后插入到基因组的其他位置上。反复进行这一过程，就会使这种转座子在基因组中的拷贝数不断增加。由于这种转座子的特殊性，因此又把它们称为逆转座子。有人认为逆转座子是与重复序列的扩增有关的。

近年还发现了一种极端自私的基因。在一种甲虫的基因组中，发现一种基因有一特殊的形式（即等位基因，指在染色体同一个位置上的基因的一种形式），这种基因的特殊形式与甲虫胚胎的生死存亡关系极大。在双倍体的胚胎发育时，如果来自母本和父本的染色体都有或都没有这种基因的特殊形式，甲虫胚胎就可以正常发育；如果只有一方的染色体有这种基因的特殊形式而另一方的染色体没有，则甲虫胚胎在发育的过程中就会死亡。可见这种基因的特殊形式是极端自私的，为了不让与其竞争的其他等位基因形式生存，宁愿与它们“同归于尽”。

病毒其实也可以看作是一些“自私的”基因，它们进入宿主的细胞中，掠夺宿主的养分，并利用宿主的“生物合成机器”大量地复制自己。更有甚者，一些病毒的基因组插入到宿主的基因组中，潜伏下来，与宿主的基因组一同复制，过了一段时间又重新走出来大量繁殖，搞得宿主不得安宁。这些病毒原来有可能是宿主基因组中的一部分基因，它们为了更多地复制，“逃跑”出来成为病毒，过着寄生的生活。

基因的“自私性”是基因组进化的一个重要方面。“自私的”基因的存在使得基因组常常处于一种动态和变化的状况，因此它们在一定程度上是加速了基因组的进化。

## 基因系统和基因组系统

除了最原始的“基因”和“基因组”有可能是“裸露”的外，进化了的基因和基因组都是存在于一些具有精细结构的生物大分子复合体中。这些复合体一方面对基因和基因组起到一种保护作用，另一方面又是基因和基因组发挥功能所必需的。设想只有一条裸露的 DNA 链，它的核苷酸序列完全和某一完整的基因甚至某一完整的基因组相同，这条 DNA 链现在又能干什么呢？可能什么都干不了，不管它相应于一个如何高级和复杂的基因或基因组的序列，等待它的将是被分解为大小不一的各种分子的命运。

也许你会说，现代的 DNA (RNA) 是和蛋白质相互依存的啊。没错，情况确是这样。而且，DNA、RNA 和蛋白质三者的关系可能要比我们目前所理解的更为密切，它们实际上是组成了一种系统的。因此，对于一种基因来说，就有一种相应的“基因系统”；对于一种基因组来说，就有一种相应的“基因组系统”。基因系统和基因组系统的核心就分别是基因和基因组本身，而外部则包括 RNA 和蛋白质。在比较完善的生物系统形成以后，基因和基因组的进化实际上就是新的基因系统和新的基因组系统建立的过程。

在这种意义上说，DNA、RNA 和蛋白质是基因组系统的三个不同的层次或三个级别的状态，它们共同构成了基因组系统。DNA 是基因组系统的最基本状态，而蛋白质则是基因组系统的最高级状态。为了把细胞内的所有蛋白质与其基因组相对应，最近还有人提出了“蛋白组”的概念。

至于现代的基因系统，相当部分都有 DNA、RNA 和蛋白质三个级别的状态，而有些只有 DNA 和 RNA 两个级别的状态，可能还有一些只有 DNA 级别的状态。但不管怎么样，基因的存在形式实际上是基因系统。

有一个有趣的现象，就是不进一步翻译出蛋白质的 RNA 都或多或少地表现出类似蛋白质在结构上或催化上的功能。例如，rRNA 对构成核糖体有很重要的作用，而且还发现它们对催化蛋白质的合成是必不可少的；刚转录出来的 RNA 中往往有不编码的内含子，其中一些内含子就有催化功能或调控基因表达的功能；tRNA 则是可以与氨基酸进行特异性的识别和结合，而且一些 tRNA 还具有类似酶的功能。而翻译出蛋白质的 RNA 就一般不再表现出上述的任何一种功能。出现这种现象的原因是不能仅用 RNA 本身所可以具有的各种功能这一点来说明的，其中可能蕴含着有更深刻的、与基因系统起源有关的东西。

如此推理，基因组中既不编码蛋白质、又不转录的 DNA 是不是也应该会有一些类似蛋白质的功能呢？拿重复序列来说，它们无疑是有结构上与进化上的功能的，至于它们有没有一些更像蛋白质的功能，这是值得从基因系统和基因组系统的角度进行深入考虑和研究的。

## 分子钟

分子进化的研究是探索基因和基因组进化的一个重要方面。分子进化除了指生物大分子在原始地球条件下的自发形成外，另外主要是指生物大分子的序列在进化过程中的变化。对生物大分子序列的进化研究又包括对有关的蛋白质序列、RNA 序列或 DNA 序列在不同生物中的差异进行比较和分析。由于测定蛋白质序列的技术比测定核酸序列的技术早产生，因此早期的分子进化研究都是通过测定蛋白质的序列来进行。

在 60 年代初期，对蛋白质研究有重大贡献的美国科学家鲍林领导一个研究小组，分析了血红蛋白分子的氨基酸序列在人、大猩猩、牛、马等生物之间的差异，这一研究得出了很多有意义的结果。

首先，首次在分子水平上验证了进化的共同祖先学说。研究发现，不同生物的血红蛋白都十分相似，在序列上只有个别氨基酸的差异，从而对认为这些生物都是源于一个共同祖先的观点是一个有力的支持。

该研究的另一个重要发现是不同生物之间血红蛋白的氨基酸序列差异的大小与它们的亲缘关系有关，越相近的生物之间的差异就越小，亲缘关系越远的生物之间的差异就越大。例如，人与大猩猩之间的差异就比较小，人与牛或马之间的差异就比较大，而牛与马之间的差异又比较小。由于人、大猩猩、牛、马等生物之间的亲缘关系比较清楚，且它们出现的年代都有比较详细的地质记录，从而就可以根据这些资料来分析血红蛋白氨基酸序列的变异程度与时间的关系。这种分析令鲍林等人惊奇地发现，血红蛋白氨基酸序列在不同生物中的差异还可以反映出有关生物的分歧年代，即任意两种有关的生物从它们的共同祖先开始分化至今的时间长短。因此，一种蛋白质分子的进化在不改变其功能的情况下，变异的多少与时间成正比，亦即以每百万年或千万年改变多少个氨基酸来衡量的进化速率几乎是一个常数。根据这一发现，鲍林等人提出了“分子钟”的概念。

“分子钟”是指对于某一种生物大分子来说，由于其序列进化的速率是一个或非常接近一个常数，因此序列变异的程度就可以像一个钟那样来计量时间的长短。这是一个很有意思的概念，因为如果正确的话，就可以在知道某一种生物大分子的进化速率的前提下，通过测定和比较不同生物中的这种大分子的序列，就可以推测这些生物出现或起源的年代。这对研究生物进化当然是很有意义的，而且对于一些起源年代不清楚、缺少化石或地质记录不全的生物类群的进化研究的作用就更大了。

后来证实，“分子钟”不仅在血红蛋白分子中存在，而且在其他一些蛋白质分子中也存在，只不过是不同的“分子钟”行走得快慢不同而已。

随着分子生物学研究的进展，测定 DNA 和 RNA 序列的技术被建立起来了。这些技术简易、快速，使得测定核酸的序列比测定蛋白质的序列方便得多，从而后期的分子进化研究主要是 DNA 或 RNA 序列的分析比较。在分子进化方面研究核酸比研究蛋白质有更大的优越性，首先是编码蛋白质的核酸可以比蛋白质本身揭示更多的分子变异，其次是还可以研究基因组中一些非编码蛋白质区域的分子进化。

因此，对 DNA 和 RNA 的分子进化研究的进展十分迅速，其中进行得比较多的是对各类生物的 rRNA 或 rRNA 基因序列的测定和同源性分析（即两两比较分析）。rRNA 基因是一个很适合于进行分子进化研究的基因，它存在于除

了病毒以外的几乎所有的生物中，也存在于线粒体和叶绿体基因组中，而且这一基因既有在进化中变得较快的区域，又有变得很慢，即十分保守的区域，因此既可以用于研究亲缘关系相近的生物的进化，又可以用于研究亲缘关系很远，甚至跨越整个生物界的生物的进化。有关的研究已经得出了很多重要的成果（图 26）。此外，对不少其他的核酸分子和基因也进行了一些分子进化方面的研究。这些研究首先是验证了以往从形态结构等水平上对各类生物的亲缘关系及进化关系的认识，同时也解决了一些以往从形态结构、细胞等水平上无法解决或一直含糊不清的分类学问题和进化生物学问题。分子进化研究的优越性在于有关生物大分子序列的数据具有精确性和特异性，而且还易于进行数量化处理，所以对解决一些进化研究上模棱两可的问题是很有帮助的。

DNA 和 RNA 的分子进化研究还发展和修改了“分子钟”的概念。通过对不同生物中很多核酸分子的比较分析，在证实了“分子钟”是存在的同时，也发现了不少例外的情况。总的来说，“分

图 26 通过对 rRNA 基因的分子进化研究而得出  
的各类生物的进化关系图

子钟”的精确度要比原来估计的低得多。DNA 链上核苷酸被替换的进化速率在不同的生物、不同种类的基因组中都可有差异。例如，鼠类的核苷酸替换率比人类的高；哺乳动物线粒体基因组的核苷酸替换率比核基因组的高，而最近又发现鲨鱼类的线粒体基因组的核苷酸序列进化速率比哺乳动物的低 7 至 8 倍；在植物中，却是核基因组的核苷酸替换率比叶绿体基因组的高，而叶绿体基因组的又高于线粒体基因组的。因此，在应用“分子钟”来研究生物进化时，必须注意到这些问题。

1987 年，美国加利福尼亚大学伯克利分校的一些人类学家通过应用分子进化研究的方法，分析、比较了世界上有代表性的人类种族的线粒体 DNA 部分序列，发现非洲种族的人类个体之间的线粒体 DNA 差异特别大。由于 DNA 变异得越多，要积累这些变异所需的时间就越长，因此线粒体 DNA 的这种状况就说明人类生活在非洲的时间最长，即起源于非洲。他们再进一步分析、计算，得出现代人类的“线粒体祖先”距今有 20 万年左右。由于线粒体是只从母亲传给后代的，所以这个“线粒体祖先”也应是女性的。为了便于人们接受这一结论，他们称这个非洲的线粒体祖先为“线粒体夏娃”。

当然，“线粒体夏娃”的假说并非指人类都是源于唯一的一个女性，而是指现代人类的线粒体 DNA 都源于人类的其中一个女祖先。由于线粒体在母系传递的过程中会“丢失”，如一个女性没有留下后代或只有男性后代，都会造成她的线粒体不再遗传下去，因此是有可能在所有的女祖先中，只有一个幸运的女祖先的线粒体及其 DNA 能留传至今。

“线粒体夏娃”的假说很快在科学界和舆论界传播开来，并得到不少人，特别是认为人类起源于非洲的科学家的支持，使这个假说得到了发展。这个假说的提出者后来也进一步分析了更多的数据，得出了相同的结论。这样，“线粒体夏娃”似乎已不再有任何神话的成分，而是曾经生活在地球上的一个人类祖先。

不过，有人发现在原来的数据分析中有一些漏洞，通过重新分析有关数据，得出了一些不同的结果，从而对人类的祖先是否在非洲、“线粒体夏娃”

是否曾经存在等问题提出了异议。甚至有舆论认为，“线粒体夏娃”又重新回到神话世界了。另一方面，现代非洲种族的人类具有较多的遗传差异确是一个事实。因此，又引起了进一步的争论。“线粒体夏娃”到底是现实还是神话，还有待今后的分子进化研究来揭晓。

分子进化的研究虽然取得了很大的进展，但利用生物大分子的序列进行分子进化研究也有一些不足之处。由于测定序列的工作量很大，在目前的条件下，一般只能对个别基因或某些生物大分子的序列进行分析、比较，还不能普遍地对整个基因组的序列进行分子进化的研究，因而就造成了一定的局限性和片面性。另一方面，生物大分子序列的变异往往都是其多态性的一种表现，而序列的进化则是生物大分子的状态随时间的改变，因此并不能说明生物进化的本质，只能看作是进化的一种“量度标尺”或“指示标尺”。这好比是路标与路的关系，路标只是路的长短的一种量度，而不是路的本身。一种生物进化为另一种生物，并不是由于或仅仅由于其 DNA 分子上变化了多少个核苷酸造成的，而是有着更为深刻且还未被人们充分认识的机制与过程。因此，必须对基因组进化的各个方面进行深入的研究，才能导致揭示这些机制与过程。



## 九、生命小围城的历史——细胞的起源和进化

现代地球上绝大部分的生命都是以单个细胞或多个细胞的形式存在的。生命起源后细胞基本结构的形成和细胞结构在进化过程中的发展都是一些重大的生物进化事件。因此，对细胞本身的起源和进化的研究是探索生物进化的重要组成部分。

## 组成生命的基本单位

除了病毒以外，所有生物体都是由细胞构成。单细胞生物是只有一个细胞的生物体，由单个细胞包办一切生命活动；多细胞生物是由多个细胞组成的生物体，低等的多细胞生物只由几个至几十个基本上相同的细胞组成，而比较高等的生物则是由数量极多的细胞组成。成年人的个体大约有  $10^{14}$  个细胞，刚出生的婴儿个体也大约有  $2 \times 10^{12}$  个细胞。1 克动物的肝组织就有近 3 亿个细胞。

在多细胞生物中，除了最低等的种类外，组成生物体的各个部位的细胞都是有适当的分工，分别具有几大类不同的功能，功能相同的细胞就构成了生物体的组织。例如在动物中，肌肉组织的细胞是与运动有关的；神经组织的细胞是用来传导刺激和命令的；血液中的红血球细胞和白血球细胞就分别是起到输送氧气、带走体内的二氧化碳和防御侵入体内的病菌的作用；上皮组织的细胞则起到保护、吸收养分、交换气体等作用；还有专门起到生殖作用的细胞，即卵细胞和精子细胞。在植物中，叶子表皮组织的细胞起到保护和交换气体的作用；叶肉组织的细胞具有利用太阳能来合成碳水化合物，即进行光合作用的功能；根、茎中的维管组织细胞则起到输送水分、养分和支持植物体的作用；等等。

细胞不但可以有多种多样的功能，而且形状也可以是千奇百怪的。从单细胞生物到多细胞生物，细胞一般有圆形、椭圆形、柱形、扁平形、梭形、星形、线形等，甚至可以是没有固定的形状，能够随时随地变化。细胞的大小也可以从必须用电子显微镜才能看到的 0.1 微米直至肉眼清晰可辨，有些甚至达数厘米之大。

尽管细胞的功能、形状和大小可以有很大的不同和变化，但它们都有一些共同的结构特点和本质。而且，它们还是相对独立的。这种独立性在单细胞生物中不用说，在多细胞生物中也是很明显的。虽然多细胞生物中的每一个细胞只是生物体的一个微小的局部，并且会受到整个生物体活动的制约，但是每个细胞都有明显的边界，分离出来后大多数都可以在体外培养、生长、繁殖与传代，有些经特殊的培养还可以长成一个完整的多细胞生物体。因此，细胞是组成生命以及生命活动的基本单位，它们好比是一个个生命的“小围城”、“小王国”。

细胞既然是生物体的基本单位，那么它们有些什么共同之处呢？首先，构成细胞的生物大分子的种类基本上都是相同的，主要包括核酸、蛋白质、脂类复合物和糖类复合物。其次，细胞都有一个精细完善的边界系统，这个边界系统就称为细胞膜。细胞膜主要是由脂类组成的，它能使细胞的内环境相对稳定，同时又使细胞可以与外界存在着能量和物质的交换。此外，细胞内都有基因组，含有细胞的生长、代谢和繁殖所需的全套基因；细胞中还毫无例外地有合成蛋白质的“机器”——核糖体。这样，遗传信息才能够沿 DNA → RNA → 蛋白质的方向流动，从而才会有生命现象的存在。最后，细胞都有进行一分为二的分裂，从一个完整的细胞增殖为两个完整的细胞的能力或潜力。这样，生物才能生长和繁殖。

除了这些作为细胞所必须具有的条件外，生命世界的细胞还或多或少地有一些其他的结构。根据细胞整体结构的复杂程度和特点，可以把所有的细胞分成主要的两大类：一类是原核生物的原核细胞，另一类就是真核生物的

真核细胞。

原核细胞的结构比较简单，而且一般都比较小，只有细胞膜、细胞质和界限不明显的核区（图 27）。基因组就在核区内，因此核区又称为拟核或类核。细胞质内有核糖体，但没有其他细胞器官。细胞分裂是以直接分裂的方式进行。

单个的细菌是一种典型的原核细胞。其核区比较集中，呈丝状结构。细胞膜的形态和结构则是比较多样化，其上含有丰富的酶系统，一些核糖体也附着在其内侧。因此，细菌的细胞膜除了与外界进行能量和物质的交换外，还是进行很多代谢活动的地方，包括为细胞提供能量，协助核糖体合成蛋白质。细胞膜外还有一层较厚的细胞壁，其机械强度很高，对细菌起到保护的作用。此外，一些细菌的表面还有鞭毛，是一种运动的器官。

与原核细胞相比，真核细胞要复杂得多，而且一般也比较大，细胞内部有许多由生物膜分隔形成的精细且具专门功能的结构。除了细胞膜和细胞质图 27 原核细胞与真核细胞的模式图外，还有一个界限分明、且由核膜包围的细胞核（图 27）。细胞核是真核基因组的所在地，是由 DNA 和蛋白质组成的复杂结构。细胞核中有一个称为核仁的区域，主要由 RNA—蛋白质以及 DNA—蛋白质组成，是专门转录 rRNA 和装配核糖体的地方。细胞质中除了有与原核细胞的有所不同的核糖体外，还有很多其他的细胞器官。其中主要有进行能量代谢的线粒体；作为蛋白质、糖类和脂类合成基地及输送系统的内质网，很多核糖体就是附着在内质网上进行蛋白质合成的；进行细胞内物质加工的高尔基体；相当于细胞内的消化系统的溶酶体；等等。在真核藻类和高等植物的细胞中，还有一种称为质体的细胞器官，这种细胞器官在进行光合作用的细胞中就称为叶绿体。叶绿体是进行光合作用的场所，它与不进行光合作用的细胞中的质体在结构上是相似的。此外，植物细胞中还有液泡，起到调节细胞的渗透压和贮存养分或代谢物的作用。

上述的各种细胞器官中，线粒体和内质网似乎是最重要的，它们在绝大多数真核细胞的细胞质里都存在，质体则是真核藻类和高等植物的细胞独有的。

植物细胞与动物细胞比较起来，除了细胞器官有些不同外，还在细胞膜外有细胞壁，不过植物的细胞壁与细菌细胞壁的化学成分是不同的。

真核细胞的分裂方式主要是有丝分裂，有明显的细胞周期，即有分裂期和间期之分。

当然，原核细胞和真核细胞各自的基因组也有十分不同的结构特点，这已在本书的第八部分作了详细的介绍。

原核细胞与真核细胞的所有这些不同的特点造成了原核生物与真核生物之间的重大差异。

## 最原始的细胞

细胞既然在生命世界中具有如此重要的地位，那么它们又是如何产生的呢？要解决这一个问题就必须知道最原始的细胞是什么样子的。可惜的是，最原始的细胞十分脆弱，留下地质记录的可能性很小，即使找到有关的化石，也可能只是一些它们活动的痕迹，从而对其结构仍然是不清楚的。因此，这方面只能根据有关的事实进行一些推测。实际上，直接的事实是很少的，不过在现代的各类细胞中，有可能保留了一些原始细胞的遗迹，而且还可能有某些细胞与原始的细胞比较相似。从而，通过综合分析与比较的途径，我们是可以对细胞起源这一重大问题作一些有意义的探索的。

现在已有大量的分子生物学和古微生物学方面的事实表明，原核细胞与真核细胞是有共同的起源，即共同的祖先的，而且，原核细胞比真核细胞在生物进化史上先出现。因此，真核细胞是源于远古的原核细胞，从而可以把原核细胞看作是一类比较原始的细胞。这样，细胞起源的问题首先就是原核细胞起源的问题。不过，原核细胞毕竟已经是一类结构相当精密的细胞，很难想象它们能一下子在生命起源时形成或一下子从非细胞的生命形式中产生。

实际上有没有比典型的原核细胞更原始、更简单的细胞或生物结构呢？

病毒无疑是一类更简单的生物结构，它们主要由核酸包以蛋白质外壳而构成。过去一度认为病毒是从非生物到生物的过渡形式，生物大分子首先形成了病毒的结构后，再由此产生原始细胞的结构。但随着对病毒研究的深入，发现有很多现象不能用这种观点去解释。例如，病毒是专性细胞内寄生的，它们只有在细胞内才能表现出生命现象，脱离细胞后就不能繁殖，因此这样的病毒是不可能先在细胞之前起源的；病毒的基因组与其寄主的基因组在结构特点上十分相似，有些甚至在核苷酸序列上与寄主基因组的某些区域也无太大差异；此外，病毒的结构与现代细胞内的核酸和蛋白质的复合体——核蛋白的结构也有相似之处。所有这些事实使得人们现在比较普遍地认为病毒是由细胞衍生的，是细胞内“逃跑”出来的一些基因及蛋白质的复合体。不管怎么样，像现代病毒那样的生物结构是不可能作为最原始的细胞的。

还有一类称为枝原体的微生物，它们可以说是现代最小最简单的细胞。枝原体能独立生活，除了可以在细胞内寄生繁殖，还可以在无细胞的培养基中生长繁殖。它们多为球形，比细菌小得多，直径只有 0.1 至 0.3 微米，从体积上来说比一般的细菌小 1000 倍，只相当于一些病毒的大小。枝原体能引起多种人和其他动物的疾病，在植物中也发现有寄生的枝原体存在。最早被发现的枝原体是引起牛胸膜肺炎的病原体，因此又曾把枝原体称为类胸膜肺炎微生物。

枝原体细胞的结构极为简单，除了具有作为细胞所必需的结构外，就几乎没有什么其他东西了（图 28）。枝原体的外围是细胞膜，其内的细胞质中只有核糖体这种细胞器官，数目可有上千个之多。至于枝原体的基因组，则为双链 DNA，散布于整个细胞内，没有形成核区或类核。在这种细胞内，含有 DNA、RNA 和多种蛋白质，包括上百种酶。可见尽管枝原体很小，但在结构和机能上是可以与其他较为复杂的原核细胞比较的。因而，它们确是一类完整的生物。

图 28 现代最简单的细胞 枝原体

根据有关研究,一个现代的细胞要进行独立的生长和繁殖,至少需要 100 种酶。这些生物大分子进行生命活动必须要有一个直径约为 0.05 微米的空间,再加上编码这些蛋白质的基因组、合成蛋白质的核糖体以及包围在外面的细胞膜,从而就使得一个完整的细胞的最小直径在理论上无论如何都要有差不多 0.1 微米。最小的枝原体的直径刚好是 0.1 微米,因此,似乎已不可能找到比枝原体更小、更简单的现代细胞了。

由于枝原体具有简单性和自主性,因此可以把它作为原始细胞的一种模型。不过,作为最原始的细胞,这还是太复杂了。另一方面,福克斯的“微球体”与奥巴林的“团聚体”虽然有点像细胞的样子,而且也很容易形成,但它们毕竟是无生命的结构,从而如何进化成类似枝原体的原始细胞就有一道难以逾越的鸿沟,这实际上要涉及到生命起源的问题。因此,最原始的细胞像“微球体”或“团聚体”的可能性也是不大的。

那么,最原始的细胞比较有可能是怎样的呢?根据对现代细胞结构的研究以及对“RNA 世界”、基因和基因组起源的认识,我们可以作一些合理的推测。

设想“RNA 世界”中产生了能自我复制的生物大分子,开始时这种大分子很可能是裸露的,原始的生命还处于非细胞的时期。此后,一些这样的生物大分子被比较容易形成的脂类膜包围,成为一种具膜的系统。初期的膜和具膜的系统都是不稳固的,容易破裂,也容易与另一个具膜的系统融合。这种不稳定性使得膜内的生物大分子可以继续利用环境中的小分子构件进行自我复制,从而产生更多的这种具膜的系统。膜的存在能为作为最原始的“基因”或“基因组”的生物大分子提供一定的保护,同时也不会把它们完全隔离起来,从而是有利于它们向结构和功能的复杂化发展的。因此可以说,这种由脂类的膜与其内的可自复制的生物大分子组成的系统就是最原始的细胞。

这种最原始的细胞可能还没有或很少蛋白质的参与,因为真正的蛋白质的自发形成比较困难,另外早期的原始生物大分子同时具有贮存遗传信息、自复制以及一定的催化功能,也使得蛋白质并非是必不可少的。这样,只要有原始的膜系统加上“基因”或“基因组”,就可以形成最原始的细胞。

最原始的细胞的进化首先是其内的“基因组”向复杂化和多功能化的发展,从而导致蛋白质生物合成的出现,进一步通过自组织建立起比较完善的膜系统和合成蛋白质的“机器”——核糖体,这样就形成了现代细胞系统的雏形。这种细胞可能就有类似现代的枝原体。再发展下去,通过建立比较完善的能量代谢系统,而且基因组相对集中,形成类核,就进化为原始的细菌类;如果还建立了光合作用系统,就进化为原始的光合细菌,成为现代蓝藻(蓝菌)的祖先。这些原始的原核细胞已有可能留下它们的形态或活动痕迹的地质记录。

## 细胞核的由来

从原始的原核细胞进化为真核细胞，最关键的一步是细胞核的形成。原核细胞与真核细胞的最根本差别也就是在于细胞核的有无。

细胞核可以说是真核细胞中最大也是最重要的细胞器官，通常一个细胞只有一个核，不过也有一个细胞有两个或更多的核的情况。细胞核主要由核膜、染色质、核仁和核质等组成。

核膜是双层的生物膜，分外膜和内膜，两层膜之间有一定的间隙。核膜把整个细胞核包围在内。外膜的某些区域往往和内质网直接相连，且外膜的外表面常常像内质网那样有大量的核糖体附着。核膜上还有很多核孔，核孔是由核膜的内外膜彼此融合而产生的细胞核与细胞质之间的环状通道，直径可达 0.1 微米之大。每个细胞核的核孔数目随细胞的种类而异，可从几百个至上万个。核孔并非是一个畅通无阻的通道或是一层隔膜，它们其实是有复杂的结构的，能有效地控制着细胞核与细胞质之间的物质交换。因此，核膜使细胞核成为细胞中的一个相对独立的体系，为其内的基因组的活动提供一个更合适的环境。

染色质是指细胞核内的 DNA 和蛋白质所组成的复合结构，这种结构易被染料染成深色，故得其名。染色质实际上就是基因组的存在形式。在细胞分裂时，染色质浓缩为一些具有特定形态的染色体。

核仁是细胞核中转录 rRNA 和装配核糖体的地方，是细胞核内十分显著的结构，它们由基因组特定区域的 DNA、rRNA 和核糖体蛋白质等组成。核质则是细胞核中比较均匀的基质。

细胞核是如此的精细复杂，那么它们又是如何在进化过程中产生的呢？

细胞核的起源最关键的一点是核膜的起源，因为核膜是原始细胞所没有的，必须重头开始建造，而染色质和核仁等无疑是可以从原始原核细胞的基因组加上蛋白质的参与发展而来。直至现代，一些低等的真核生物的细胞核与原核细胞的类核还有不少相似之处，所不同的主要就是前者有了核膜。

对于核膜的起源，目前有以下的一些观点。

第一种观点认为核膜是由细胞膜内褶把原始类核包围而起源产生的，内外两层的核膜都是源于原始原核细胞的细胞膜（图 29）。这一观点的依据是在现代的原核细胞中，可以观察到很多细胞膜内褶或内陷，甚至由此形成一些特殊的结构的现象。另外，类核也往往直接或间接地附着在细胞膜上。因此，在细胞的进化过程中，细胞核便可以通过细胞膜的内褶把类核包围而形成。而要把类核包围，比较合适的方式就是内褶形成双层膜。这种观点并非没有道理，而且还能解释为什么核膜是双层膜。不过，对于核孔是如何形成等问题却不能很好地予以说明，另外也不能很好地解释核膜的内外膜在形态结构上和化学组成及性质上的差异。以这种方式形成的核膜开始时是没有核孔的，核孔只能在其后的进化过程中产生。因此，这一观点的最大问题是如何能保证刚形成的具有稳固核膜的原始核与细胞质之间正常的物质交换。

第二种观点认为核膜的内膜与外膜有不同的起源，内膜源于细胞膜，而外膜则源于内质网膜（图 29）。原始原核细胞的类核被内褶的双层细胞膜包围，继而外膜被单层的内质网取代。这一观点首先能解释核膜的内外膜之间的差异，此外还得到不少事实的支持。例如，核膜的外膜在结构和组成上确实是与内质网膜相似，而且外膜往往和内质网直接相连，还像内质网那样附

有核糖体。这种看法意味着内质网比细胞核先起源，这也是与观察到的事实不矛盾的。原核细胞的细胞膜内褶能产生一些内膜系统，其中就有与内质网很相像的情况，在真核细胞中内质网与细胞膜有时也会相连在一起。因此有理由认为，内质网也是起源于细胞膜的，内质网的前身就是原始原核细胞的细胞膜内褶产生的某些内膜系统。另一方面，这种观点同样存在着核孔如何形成、如何保证刚形成的原始核与细胞质之间的物质交换的问题。此外，还有一个问题就是内质网膜如何取代刚形成的双层核膜的外膜。

第三种观点认为核膜不是直接起源于细胞膜，

图 29 有关细胞核起源的几种观点

而是起源于由细胞膜形成的原始内质网（图 29）。原始内质网把原始细胞的类核包围起来，从而产生了原始的细胞核。这种观点能比较好地说明现代真核细胞中核膜和内质网的连续性。核膜在细胞的有丝分裂过程中消失，分裂后参与核膜重建的一般除了有原来核膜的碎裂物外，还有内质网的成分。因此，核膜和内质网实际上是同一类膜系统，甚至可以认为核膜是内质网的一个特殊的组成部分。那么，双层的核膜又是怎样产生的呢？这可以从内质网的结构特点来说明：内质网也往往是成为双层膜结构的，两层膜之间的距离与核膜内外膜的间隙差不多。核膜在细胞的进化过程中正是起源于具有双层膜结构的原始内质网。

最后的这种观点把原始内质网作为核膜的前身，而原始内质网又是起源于细胞膜，所以核膜不是直接源于细胞膜，而是通过原始内质网过渡而来。这种观点能较好地说明核孔的形成，因为可以认为首先是具有双层膜结构的原始内质网的两层膜在某些区域融合而产生穿过两层膜的孔道，然后再由有了这种结构的原始内质网形成核膜。从而，这种原始的核膜并不是完全封闭的，而是有很多能与细胞质畅通无阻的孔道，这些孔道就是原始的核孔。原始核孔以后再进化发展为能控制细胞核与细胞质物质交换的核孔。这样的一种过程并不存在刚形成核膜时细胞核与细胞质之间难以进行物质交换的问题。实际上，现代具双层膜结构的内质网系统确是有不少贯通双层膜且形状不规则的孔道，其中一些孔道的大小还和核孔差不多。因此，原始的内质网同样是有这类孔道的，这就使得原始的核膜也具有这类孔道。这些孔道是原始的细胞核与细胞质沟通的桥梁，也是形成真正的核孔所必需的结构基础。

依照这种看法，原始的核膜上是有很多完全开放的孔道，那么现在是否能找到这种原始核膜的遗迹呢？最近发现，一些十分低等的单细胞真核生物（如双滴虫类）的细胞核的核膜有不少大小不一的缺口，而在这些核膜上却没有观察到核孔的存在，从而这些生物的核膜很可能就是原始核膜的遗迹。这一事实对上面这种关于核膜与核孔起源的看法是一个有力的支持。

至于现代核膜的内外膜在形态结构与化学组成上的差异，则可以认为是在核膜起源后再分化产生的。

综合起来，第三种观点是核膜起源，也就是细胞核起源的最有可能的方式和途径。

另一方面，核膜是双层膜还有其内在的原因，这一原因就是核膜必须有大口径的核孔才能满足细胞核与细胞质之间的物质交换。如果在单层膜上，即使可以产生如此大的孔，也是一种不稳定的结构，只有在双层膜上，通过

两层膜的部分融合，才有可能形成大口径且稳定的孔道。

细胞核的产生使得真核细胞的核质相对分离，遗传信息的转录与翻译分别在核内和细胞质中进行，而在原核细胞中这两种过程是可以同时同地进行的。细胞核的建立还提供了一种有利于其内的基因组向复杂化、多功能化发展的环境。



## 本是同根生——内共生学说

真核细胞除了有细胞核外，细胞质中还有多种细胞器官。这些细胞器官的起源和进化同样是细胞进化的重要事件。内质网的起源已在前面提及过，对认为它们是起源于细胞膜内褶的看法也基本上有了公认。至于其他细胞器官的情况，研究得最多、争论也最大的是有关两种重要的细胞器官——线粒体和叶绿体的起源和进化。

与其他细胞质中的细胞器官相比，线粒体和叶绿体有很多特殊性，如都是外围有双层膜的独立体系，都具有独立的微型基因组（即线粒体基因组和叶绿体基因组），并能进行独立的蛋白质合成。这些特殊性为它们的起源过程蒙上了一层神秘的色彩。不过，也正是这些特殊性提供了解决它们的起源问题的线索。

作为经典的学说，一直有人认为线粒体和叶绿体是原始的真核细胞或真核细胞的祖先自行产生的，至于具体的起源方式则是和细胞核的起源有点相似。首先是与能量代谢或光合作用有关的那部分细胞膜发生内褶和间隔化，形成比较复杂的膜系统，然后这些膜系统再发展成外围双层膜的密闭体系，并脱离细胞膜独立存在。在形成密闭体系的过程中，还把一份基因组包含在体系里面。与能量代谢有关的体系就进化为线粒体，其内的基因组就简化为线粒体基因组；而与光合作用有关的体系就进化为叶绿体，其内的基因组就简化为叶绿体基因组。线粒体在进化的早期就起源了，因此存在于绝大部分真核生物的细胞中；叶绿体则较迟才起源，因此只存在于藻类和高等植物细胞中。

这个经典学说表面上能说明线粒体和叶绿体的起源，但对线粒体和叶绿体的很多具体情况却不能予以解释。而且，面对着越来越多的新发现，这个学说就显得越来越无能为力，以至一些原来是这个学说的积极倡导者现在也把它放弃了。

线粒体和叶绿体起源的另一个学说是“内共生学说”。所谓内共生，就是指一种较大的细胞把另一种较小的细胞“吞吃”到细胞里面，但并不把小细胞消化掉，而是与其建立起一种互惠的共生关系，即大细胞利用小细胞的某种功能，从中得益，小细胞则利用大细胞提供的环境与食物，得以更好地生存。建立内共生关系的大细胞与小细胞可以是同一类的细胞，但在更多的情况下是不同类的细胞。

内共生的例子在现代生物界还是有不少的。有真核细胞共生于其他种类的真核细胞的情况，如许多种单细胞的绿藻、甲藻和硅藻可以共生于高等植物、真菌、其他藻类以及脊椎动物和无脊椎动物的细胞中。此外，也有原核细胞共生于真核细胞的情况。例如，蓝藻可以共生在真菌、变形虫、鞭毛虫以及已失去叶绿体的绿藻的细胞中，蓝藻可以进行光合作用，为宿主提供一定的养分；细菌也可以共生在真核生物的细胞中，在不少昆虫的特殊细胞中，就有正常共生的细菌，这些细菌对于宿主来说往往是有重要生理意义的；特别有意思的是，一种巨大的（大小有2至3毫米）池沼多核变形虫的细胞中并没有线粒体，但却有一些需氧的胞内共生细菌，这些细菌实际上是起到了线粒体的作用。

细胞器官的内共生起源学说就是根据自然界中比较普遍地存在着细胞内共生这一现象，认为一些细胞器官也是通过细胞内共生的过程而起源的。设

想一种较大的单细胞生物“吞吃”了另一种较小的单细胞生物，两者首先建立起内共生的关系，然后在细胞进化的过程中，被“吞吃”的小细胞逐步高度特化，不能再在细胞外长期生存，从而就成为了细胞内的一种具有专门功能的细胞器官。由于建立内共生关系的那两种生物原来是独立生存而且在进化上是有共同祖先的，只不过在建立内共生关系后，被“吞吃”的那一种发展为细胞器官，从属于“吞吃”它的那种生物细胞，所以简单概括起来，内共生学说其实就是“本是同根生，相吞成主仆”。

有人曾尝试用内共生学来说明细胞核的起源，但由于缺乏逻辑性和事实的依据，实际上是没有人接受这种观点。不过对于说明线粒体和叶绿体的起源，这一学说虽然几经曲折，但却是十分的成功。

早在 20 世纪初，就有人提出了叶绿体是起源于胞内共生的蓝藻的设想。导致这一提法的是很早就发现叶绿体可以通过分裂来进行增殖。至于线粒体，也早在发现这种细胞器官时，就有人指出它们在大小和形状上与细菌很相似。在这种相似性的基础上，20 世纪 20 年代前后有人提出线粒体是来自胞内共生的细菌。后来发现线粒体也可以像细菌那样通过分裂而增殖，这就给以上的提法增添了一些依据。不过，光凭这几点就认为线粒体和叶绿体是内共生起源的，这又未免缺乏足够的说服力。因此，直到 60 年代，这一学说都没有得到多大的发展。

从 20 世纪 60 年代初起，现代细胞生物学和分子生物学进入了突飞猛进的时期，从而也使内共生起源学说重新被提起并得到很大的发展。

这里值得一提的是美国女科学家马古利斯，她对内共生学说的发展作出了很大的贡献。早在 60 年代，马古利斯就开始了真核细胞起源问题的研究，她把注意力集中在研究细胞器官，特别是线粒体和叶绿体的起源上。她通过对许多古微生物学、地质学、生物化学和细胞学的资料进行综合分析和研究，充分认识到原核细胞与真核细胞的不连续性，同时也找到了很多支持线粒体和叶绿体内共生起源的事实依据。在这样的一个基础上，马古利斯提出了她的内共生学说。然而这一过程并不是一帆风顺的，马古利斯在这方面的早期研究文章甚至很难找到发表的地方，即使发表了也没有受到重视。但她并不气馁，而是仍然不懈地努力，终于从 70 年代开始取得了比较大的突破。在 1970 年和 1981 年，马古利斯的重要著作《真核细胞的起源》和《细胞进化中的共生》相继出版，使得内共生起源学说在科学界越来越受到重视。

《细胞进化中的共生》一书还在 1993 年出了第二版，概括了该学说的一些最新进展。

按照马古利斯的设想，真核细胞的直接祖先是一种巨大且有吞噬能力的单细胞生物，它们靠吞噬糖类并把其分解来获得生存所需的能量。线粒体的祖先则是一种需氧的细菌，它们能更好地利用糖类，能把其分解得更彻底以产生更多的能量。在生命演化的过程中，真核细胞的祖先吞噬了这种细菌并建立了内共生关系。真核细胞的祖先能为细胞内的细菌提供较好的环境，并供给细菌未完全分解的糖类，而细菌由于可以轻易得到这些物质，从而能产生更多的能量，并可以供给宿主利用。因此，这种细胞内共生对于双方都是有好处的，从而双方在进化中就可以建立一种逐步稳固的关系。在细胞内共生的细菌由于所处的环境与其独立生存时不同，因此很多原来的结构及功能都变得不必要，这些结构及功能便有可能在细胞进化的过程中被“丢掉”。从而，胞内共生的细菌便会变得越来越特化，最后就演化为一种专门进行能

量代谢的细胞器官——线粒体（图 30）。

叶绿体则是起源于被吞噬进细胞内的蓝藻，它们与宿主细胞建立起内共生关系，并通过类似于线粒体在进化中形成的过程特化为叶绿体（图 30）。

线粒体和叶绿体的内共生起源学说之所以十分成功，就是由于有越来越多的事实以及新发现支持这个学说，而却没有观察到这个学说绝对解释不了的事例。到目前为止，支持这一学说的已经多得不易一一数清，其中比较重要的是：

#### 1. 现代真核细胞中的线粒体或叶绿体只能由

图 30 内共生学说图解

原有的线粒体或叶绿体通过分裂、断裂或出芽等产生，而不能从细胞的其他部分重新形成。失去线粒体或叶绿体的真核细胞是不能再产生这些细胞器官的。

2. 把线粒体从一种真核细胞中分离出来后再引入到另外一种真核细胞中，便可以观察到这些异源的线粒体能在细胞中生存很长的时间。叶绿体在异种细胞中的生存能力就更大了。一些海螺靠吸食海藻为生，在它们的消化细胞中可以发现所食那种海藻的叶绿体。这些叶绿体不但能很好地生存，而且在光照下仍然可以进行光合作用，从而有叶绿体的海螺在光照下即使长期不进食也不会饿死。这些海螺的卵和幼虫内都没有叶绿体，表明叶绿体是在海螺进食海藻后才从海藻细胞进入其细胞内的。此外，离开细胞的线粒体和叶绿体都有一定的独立生存能力，叶绿体甚至可以在细胞外人工培养。人工培养的叶绿体可进行一定次数的分裂，并在相当长的时间内保持光合作用的能力。

3. 在某些现代的真核细胞中，可以找到一些介于胞内共生蓝藻与叶绿体之间的生物结构。例如在一种真核藻类的细胞内，只有称为蓝小体的东西而没有通常所说的叶绿体。蓝小体跟蓝藻特别相似，以至曾有人把它们作为一种生物那样命名。但后来发现，蓝小体并不是一种蓝藻，它们的 DNA 已和叶绿体的基因组差不多。

4. 从显微形态结构、化学成分、蛋白质来源等方面的差异可以看出，线粒体和叶绿体的两层膜是有不同的进化来源的。如线粒体的内膜与原核生物的细胞膜相似，而外膜则与真核细胞内的膜系统相似。

5. 线粒体和叶绿体都有自己特有的基因组，这些基因组在多个方面与细胞核的基因组有较大的差异，却与细菌的基因组比较相似。特别的是，这两种细胞器官中 DNA 复制与 RNA 转录所需的酶都与一般细菌中相应的酶相似。

6. 线粒体和叶绿体中蛋白质合成的体系，包括核糖体（rRNA 和核糖体中的蛋白质）、mRNA、tRNA 以及有关的酶，还有对蛋白质合成抑制物的反应，都与一般细菌中的相似，却与真核生物细胞质中的有较大差异。

7. 近年来分子进化的有关研究表明，线粒体中的 rRNA 序列与一般细菌中的比较相似，而与线粒体所在的细胞质中的 rRNA 序列则有较大差别。这是从分子水平上对线粒体内共生起源学说的一个有力的支持。对其他生物大分子（包括一些蛋白质）的序列分析也得出相似的结论。通过这些分析，还肯定了线粒体的祖先与现代称为紫细菌的那一个类群中的某些种类相似。在叶绿体方面，叶绿体 rRNA 的序列与蓝藻中的 rRNA 序列的相似程度很高，而与叶

绿体所在的细胞质中的相应序列却相差较大。分子进化的研究还进一步确定了叶绿体是起源于现代某一类蓝藻的远古祖先。

8. 在新陈代谢途径以及参与代谢的有关酶这一方面，线粒体和叶绿体也分别是与细菌和蓝藻的相似，而与真核生物细胞质中的有较大的差别。

以上的事实对线粒体和叶绿体的内共生起源学说是十分有力的支持。不过，反对这一学说的人仍然可以认为整个真核细胞都是起源于某一种细菌，只不过特化为线粒体或叶绿体的部分在进化过程中特别保守，这样在真核细胞的其他部分都发展进化了以后，线粒体和叶绿体还保留着细菌的种种特性。在对真核细胞的直接祖先没有足够的认识之前，并不能排除这种说法。但是，通过对各类细菌的分子进化研究，现在已经可以肯定，真核细胞的直接祖先与一般细菌是十分不同的，而后者却与线粒体和叶绿体有很多相似之处。因此，现在已经没有理由设想含有线粒体或同时含有线粒体和叶绿体的整个真核细胞都是起源于同一种远古的原核生物。

当然，现在还没有足够的直接证据证实线粒体和叶绿体确是通过内共生的过程起源的，不过如果不这样认为的话，就要面临一大堆不能解释的现象。因此，实际上内共生学说现在已经得到普遍的公认。

## 细菌并不原始

在一般人的心目中，细菌是低级的、原始的生物。如果说它们在结构和功能上与其他较大型生物的整体生物体比较起来是十分低级，那倒是真的。但如果说是原始的，那就要十分谨慎了。我们现在观察到的细菌其实都是已经进化了几十亿年的现代生物。生物在进化中，一些性状可能发展得较快，而另一些性状则可能发展得较慢，保持相对原始的状态。可以说，生物进化至今，已不可能找到所有性状都停留在原始状态的现存生物。细菌的情况也是这样。

通过使用显微镜，人们很早就发现了细菌这类微生物。由于细菌在形态结构上有一定的相似性，而且进一步的研究还发现它们都是没有细胞核的原核生物，因此一直把细菌看作是一类亲缘关系比较相近且比较原始的生物。至于蓝藻，由于它们具有明显的绿色色素，能进行光合作用，表面上与一般的细菌差异较大，因此习惯上也把它们称为藻类。

然而，实际上蓝藻与一般所说的细菌并不是相差很大的生物，而细菌作为原核生物的另一个称呼，却又不是一大类亲缘关系相近的生物。

蓝藻与一般的细菌同属原核生物，在内部结构上也与一些细菌相似，而且分子进化的研究表明，蓝藻与一般的细菌确是相差不大的生物。它们之间唯一的显著差异就是蓝藻具有一些进行光合作用的绿色色素和特异结构。不过，这一差异并不是本质性的，因为在一般的细菌中也有一些种类可以进行光合作用，只是所含的色素不同。蓝藻与细菌的这些相似性使得有人认为某些种类的细菌是失去了色素的蓝藻。现在，为了避免和真核的藻类混淆，已逐渐不使用蓝藻这一术语，而是把这一类生物称为蓝细菌，或直接称为蓝菌。

而另一方面，对不同种类细菌的分子进化研究却得出了一些令人惊讶的发现。首先，在一类能用二氧化碳和氢气产生甲烷的厌氧细菌中，发现了其 rRNA 序列与一般细菌的十分不同，不同的程度比一般细菌的 rRNA 序列与真核生物的 rRNA 序列的差异还要大。因此，这些产甲烷的细菌很有可能是代表一个既不同于一般的细菌，又不同于真核生物的生物类群。于是发现者就把这一特殊的生物类群称为原细菌，而为了与之区别，一般的细菌（包括蓝藻）就称为真细菌。最初原细菌只有产甲烷细菌类作为代表，后来便逐渐鉴别出越来越多的原细菌种类，包括生长在极浓的盐水中的盐细菌、可以在自燃的煤堆中生长的嗜热细菌、在硫磺温泉中或海底火山区生长的嗜硫细菌等等。这些原细菌都是在比较极端的环境和条件下生存的，真细菌以及真核生物在这样的条件下早已一命呜呼了。

进一步的研究确证了原细菌与真细菌之间的重大差异，不过却发现原细菌的一系列分子生物学特性与真核生物的有不少相似之处，原细菌似乎是与真核生物有更密切的亲缘关系的原核生物（图 31）。因此，真核生物的祖先应该是远古的原细菌，而不

图 31 原细菌、真细菌与真核生物之间的进化关系

是远古的真细菌。

原细菌的发现使得可以把现代具有细胞的生命形式分成三个超级的门类，即原细菌、真细菌和真核生物。由于现代的原细菌的生活环境相对来说比较接近原始地球的环境，因此可以认为它们是原始生物的比较直接的后

代，它们所拥有的原始性状会比较多。真核生物由于有不少与原细菌相似的分子生物学性状，因此它们在某些方面也是相当原始的，虽然在具有细胞核和细胞器官这一点上无疑是进化的。至于真细菌，虽然在没有细胞核这一点上是原始的，但它们在很多其他的分子生物学和细胞生物学性状上与原细菌相差甚远，因此真细菌其实是拥有不少进化或特化的性状的。对基因组的结构及进化的研究也表明，真细菌的基因组是十分特化的（见本书的第八部分）。

通过这些分析，我们可以说，一般的细菌并不原始。

## “不进化”现象

在生物进化的前期，细胞进化经历了一系列重大事件，从细胞的起源、原核细胞的形成到真核细胞的出现、真核细胞的复杂化。在这一时期，细胞的结构模式发生了重大的演变。此后，除了已有的细胞结构稍作一些特化以外，细胞进化就主要是产生不同形态的细胞，而细胞本身的结构特点是基本上没有变化的，即原核细胞始终保持原核细胞的特点，真核细胞始终保持真核细胞的特点。可以说，生物进化后期的细胞进化实际上是进入了一个停滞的时期。

对现代的各类原核生物的细胞进行比较，可以发现它们在结构上是高度一致的，因此可以有一个原核细胞结构的“模式”。对现代的各类真核生物的细胞进行比较，同样可以得出这一结论。例如在细胞水平上，从单细胞真核生物的细胞核到多细胞真核生物的细胞核，甚至到人类细胞的细胞核，都没有发生任何重大的变化。对于线粒体、内质网等细胞器官，情况也是这样。还有，真核细胞的鞭毛，包括动物精子的鞭毛、苔藓植物和蕨类植物雄性生殖细胞的鞭毛，在结构上都十分一致。再从细胞的整体来看，在两种形态结构十分不同的多细胞生物中，同种组织的细胞却是十分相似的。低等的多细胞动物水螅的消化腔细胞与哺乳动物小肠中的消化细胞的差异是微不足道的，虽然两类动物的整体结构及能力简直有天壤之别。

显然，在细胞结构的水平上，存在着进化的极端保守性或可以称为“不进化”的现象。这种“不进化”现象在生物的其他结构水平上也有存在，不过都没有在细胞水平上那样明显。对于这种现象，又如何能用进化的观点去解释和说明呢？

这种细胞结构的“不进化”现象是由我国著名的细胞生物学家和进化生物学家李靖炎先生明确指出来的。对此，他用“进化焦点的转移”来加以解释。

首先，细胞，包括原核细胞和真核细胞，都是进化的产物。它们后来的“不进化”并不否定它们各自都有其起源和演化的历史。而且，所谓的“不进化”并非是绝对地没有变化，只不过是生物结构的体制和生命活动的机理不变，而生物结构与生命活动的多态性是时时处处都会表现出来的。

在生物进化的不同阶段，进化的焦点是不同的。在任何生物体内都同时存在着各种层次的生物结构与它们各自所承担的机能之间的矛盾，这些矛盾就是生物体的各种结构进化的动力。在进化的过程中，哪一个层次的生物结构与其功能之间的矛盾被激发，哪里便是进化的焦点所在。随着进化的发生，有关的矛盾得到缓解甚至得到基本上的解决，而另外的生物结构与机能之间的矛盾又被激发，这样就使得进化的焦点相应地发生了转移。

理论上，任何一种生物结构与其所承担的机能之间永远存在着矛盾，生物结构永远都有进一步改善的余地。不过，有关的结构进化到一定程度以后，与其功能之间的矛盾就会越来越小，从而进化的动力也越来越小，再加上生物整体的结构体制的限制，结果就使得这些结构的进化实际上是停顿下来了，即产生了所谓的“不进化”现象。

因此，“不进化”现象的根本原因就是某一层次的生物结构已进化到可以很好地承担其应承担的机能，使得进化的焦点转移到另外的生物结构层次，而这另外的生物结构层次一般是更高一级的层次。

在从最原始的细胞向原始的原核细胞进化之际，进化的焦点是要产生比较完善的细胞膜及合成蛋白质的“机器”。而到了从真核细胞的原核祖先向原始的真核细胞进化的时候，细胞核以及各种细胞器官的产生就成了进化的焦点。当各种细胞器官都已形成并基本上能较好地承担其机能以后，进化的焦点就又转移到细胞结构的整体布局上，这种进化使得单细胞真核生物的细胞整体结构十分多样化和特异化。多细胞真核生物的出现，又使得进化的焦点再转移到生物体的组织分化和器官形成上以及生物个体的形态结构进化上。在这一阶段及以后，细胞结构本身已不可能成为进化的焦点。于是，细胞这一个生物结构层次就很自然地“不进化”了。

另一方面，这种“不进化”现象也可以用广义进化以及生物结构的功能制约这些观点来予以说明。

在广义进化中，物质结构的进化在一个级别发展到一定程度后，就可以进入更高一个级别的进化，而这就导致了原来那个级别的进化在一定程度上的停顿。这一广义进化的规律对于不同层次的生物结构的进化也是适用的。除了遗传物质，即基因组系统本身的变化必须贯穿于整个生物进化的过程外，其他生物结构的进化都是阶段性的，并基本上遵循着“先低层次进化，后高层次进化”的原则。在较低层次的生物结构进化得比较完善以后，才有较高层次的生物结构的进化，而在较高层次的生物结构的进化中，较低层次的生物结构就处于一种“不进化”的状态。细胞是构成生命的基本单位，在高于细胞层次的生物结构的进化中，细胞便很明显地处于“不进化”的状态了。

此外，在进化历史中产生的细胞是一种比较完善的生物结构，它们在生命活动中的作用是十分重要的，任何变化都会使生命活动受到影响，甚至会生物体的生存受到威胁。在这种情况下，细胞的功能限制了细胞本身的进化，从而便产生了“不进化”现象。

当然，对于“不进化”现象的后两种解释与“进化焦点的转移”的观点是有共通之处的，“不进化”现象可以说是进化普遍性中的特殊性。



## 十、生物多样性的根源——物种的起源和进化

生物多样性可以指各个层次的生物结构的多样性，不过一般都是指生物世界中生物种类的多样性。正是各种各样多得无法精确统计的生物种类使得这个生物世界多姿多彩，充满了多样性。从生物进化的观点来看，新的生物种类可以在进化中不断地产生，从而不断地给生物世界增添色彩。因此，生物多样性的根源就是生物物种的起源和进化。

对生物物种的起源和进化的探索，可以说是生物进化研究中历史最长的一个领域。因此，有关的研究已积累了丰硕的成果，但另一方面，这一领域仍然有很多未能解决的问题。

## 分类学的宠儿

在生物分类学上，物种是一个基本的分类单位。对任何的生物进行分类，很重要的一点就是要确定它们是属于什么物种，是已有记载的物种还是新发现的物种。在分类学中，还有专门论述物种问题的分支学科。因此，物种可以说是分类学的宠儿。

物种还是生物存在于自然界的一种实实在在的形式，物种存在的客观性是不可以否定的。古人对常见的生物种类的划分与我们现代人所作的没有什么不同；世界上任何两个不同的民族在有任何形式的文化交流之前，对他们共有的生物种类的划分也是基本上一致的；对于一个分类学的外行人，他可以像分类学家那样毫不犹豫地指出猫和狗是两种不同的生物，即是两个不同的物种。从而初看起来，物种是很明显、很容易确定的生物实体，但事实上并非如此。有关物种的概念不下几十种，不过直到现在还没有最后的定论。在生物学上可能还没有其他概念像物种的概念那样一直被争论不休。

那到底什么是物种？为什么物种的概念会如此混淆不清呢？

最初，物种的概念与通常所说的“种类”没有什么两样，物种有特定的性状，依靠这些性状可以把一个物种与其他物种区别开来。在实际的分类工作中，就是根据生物的形态来鉴别物种的。在分类学上，还有所谓的“模式标本”，即是新物种的命名以及形态描述所依据的标本。模式标本在生物标本的收藏中是有特别价值的。

因此，以前曾认为每一物种都有一个独特的模式，从而完全可以按形态学的标准来分辨物种。不过，这种分类学理论在实际应用中却面临着不少的困难。第一，一个物种并不是只有一个生物个体，它是由很多个体组成的，而个体与个体之间不可避免地存在着或多或少的差异，从而对于一个物种来说，其实是没有什么标准模式的。第二，对于在形态上存在着不连续性的两个物种，可以很容易地加以区分，这就是为什么不同时代、不同民族、不同学识的人对一些生物种类的划分会有一致的结果；但是自然界中也有不少界限并不分明的生物类群，使得不可能通过形态学标准来客观地、自然地划分所有物种。只通过形态学标准来划分物种曾在分类学上造成了不少混乱。有些分类学家甚至把应属于一个物种的各种变异体都作为物种来命名，以至有时把一个物种分成数百个之多。

随着进化论被普遍地接受，也兴起了新的物种概念。这一物种概念是根据博物学家的观察结果提出来的。博物学家们发现，在任何一个地区都存在着彼此不能相互交配生育后代的生物群体。如果来自两个生物群体的个体彼此之间不能交配产生后代，那么这两个生物群体在逻辑上和实际上都是没有可能作为同一个物种而存在的（图 32）。所以就得出称为生物学物种的概念：物种是能互相交配生育的自然生物群体，一个物种的自然群体与其他物种的自然群体在生殖上是互相隔离的。

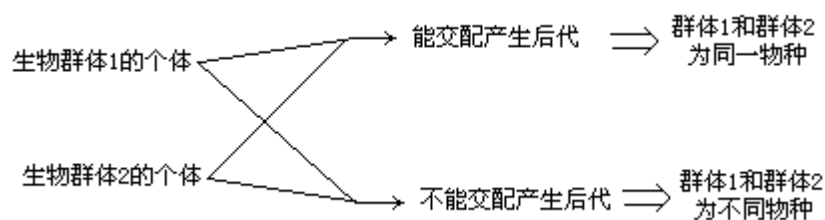


图 32 生物学物种的概念图解

生物学物种的概念解决了以往的物种概念所面临的一些难题。首先是不必找出物种的模式或本质，并允许组成物种的个体的多态性存在。其次是为判别形态界限不明显的生物类群是否属于同一个物种提供了一种衡量尺度。实际上，根据生物学物种的概念，澄清了许多以往有争议的问题，还发现了一些“姊妹种”，即在形态上几乎完全相同，但在生殖上是互相隔离的物种的存在。“姊妹种”除了生殖隔离以外，还会在行为、生态学、分子生物学等方面显示出一些差异，这其实是对生物学物种概念的一个肯定。

另一方面，生物学物种的概念也遇到不少困难。如对于古代生存，现今只有化石的生物，是不可以用生殖隔离这一标准来判别物种的；这一概念对于单性生殖或无性生殖的生物也是不适用的。此外，不同物种之间的生殖隔离有时并不是那么严格的，即会产生物种之间的杂交现象，甚至可以产生能生育的杂交后代。在植物中，这种现象就比较常见。

因此，实际上在应用生物学物种的概念时，还要和物种的形态学标准相结合。虽然不能说两个生物个体属于同一个物种是因为它们的形态很相似，但可以说两个生物个体很相似是因为它们属于同一个物种。从而，划分物种的第一步处理往往都是根据形态学标准，在有疑问的时候，再根据生殖生物学、行为学、细胞学、分子生物学等标准来加以验证。

在这种情况下，物种的概念是难以完全弄清楚的。造成物种概念混乱的原因除了是不同领域的研究者，如分类学家、实验生物学家、进化论者、古生物学家等对物种的意义理解不同外，还有很重要的一点是物种到底有没有其本质这个问题没有解决。

不可否认每一个物种都有一些共同的性质，但共同性质和本质并不是一回事。如果本质是指不变的东西，那么物种是没有本质的，因为物种具有可变性；但如果本质是指因其改变就会导致新物种形成的东西，那么这种本质是有可能存在的，而且还会对精确阐明物种的概念很有帮助。这种本质的存在与否取决于物种起源和进化的过程，要寻找这种本质，就必须深入研究物种的起源和进化。

## 不求永恒不变

只要承认生物进化，就必须承认会有新物种的产生。生物进化是以变异为基础的，新物种的起源也是由于物种可以变化，永恒不变的物种是不存在的。

达尔文的《物种起源》出版至今已有近 140 年，但很多有关新物种起源的问题还没有解决。不过，我们现在对物种起源的认识已大大超越了达尔文时代的思想。

目前比较普遍地认为大多数物种形成是种群现象，即新物种是以创始性种群为基础的，而不是以个别的创始性个体为基础的。

研究得最多的是所谓异域物种形成的模式，这一模式又称为地理物种形成的理论。设想一个分布很广的物种在其分布范围内被一地理障碍分隔成两大种群，地理障碍除了是群山、海洋等外，还包括对于有关生物来说是无法栖居的环境或无法逾越的区域。这样，由于同一物种的两个种群被隔离，不能进行相互的交配生育，从而这两个种群的变异是互不相关的，结果就使得它们之间的差异逐渐增大，最后便分化为两个不同的物种。异域物种形成的模式能解释很多海岛上、湖泊中的物种分布的状况。例如在相邻的海岛上，往往有不同种但亲缘关系十分相近的生物栖居。为了说明这种状况，可以认为最初每个海岛上都栖居着同种的生物，由于海岛之间有海洋这个很好的地理障碍，因此海岛就成了物种形成的活跃场所，不同的海岛便有不同的新物种形成。

异域物种形成的学说要求要有自然障碍的存在，但自然界中是否有足够的地理障碍来保证众多的新物种能在进化过程中产生仍然是一个问题。因此，有人又提出了同域物种形成的模式。

同域物种形成的学说认为物种形成并非一定要有地理隔离。实际上，在没有外界隔离的情况下，仍然存在着把一个物种在同一地域的个体分成两个生殖隔离的群体的途径。例如，在一个物种中，部分个体的交配季节发生变化，从而有可能使得这部分个体与另一部分个体的生殖时期不重叠；对于寄生的生物，通过寄生在不同种类的寄主并形成寄主专一性，实际上就使得寄生于不同寄主的个体被隔离开来了。同种寄生生物的个体有寄主专一性的现象在自然界中确实是存在的，因此不能排除同域物种形成的可能性。

除此之外，可以肯定还有一些物种形成是瞬时性或骤然性的，这些物种形成可以在一个或少数几个世代的时间内完成，而且新物种往往是起源于为数不多甚至个别的个体。这些物种形成的具体途径包括染色体数目的直接加倍、单性繁殖的生物的染色体变异、物种间稳定杂种的形成然后再染色体加倍或转变为单性繁殖。例如在一些植物中，就有通过染色体的加倍来形成多倍体新物种的情况。据估计，被子植物中有不少种类就是通过这种方式起源的，首先是两个物种杂交产生杂交种，然后杂交种的染色体加倍便产生能够生育的多倍体新物种（图 33）。

因此，我们对物种形成的可能途径已经有了不少的认识。但另一方面，我们对物种形成的遗传学基础至今还知之甚少，即对遗传物质要发生什么样的变化才会导致新物种的产生这样一个问题还十分不清楚。而对于两性生殖的生物来说，这主要又是生殖隔离如何通过遗传物质的变化而产生的问题。

图 33 多倍体新物种 萝卜甘蓝的形成

生殖隔离的方式多种多样，包括生活环境不同的生态隔离、生殖季节不同的时间隔离、性别吸引和性行为方式不同的行为隔离、生殖器官形态不相符的机械隔离，以及生殖细胞不易在异种个体中生存、物种间的杂交种不能成活、杂交种不能生育等。已有不少研究显示生殖隔离是与生物的基因组发生整体上的改变有关，但也有可能只是由基因组中少数几个基因的变化而造成。

在果蝇这类小昆虫中，同种的性别吸引和交配是与雌果蝇分泌在体外的激素有关，不同种的雌果蝇所分泌的体外激素有一定的不同。这样，一种雌果蝇只能吸引同种的雄果蝇前来交配。因此，这些果蝇中的生殖隔离主要是取决于雌果蝇所分泌的体外激素的物种特异性。最近有研究发现，果蝇体外激素的物种间差异只是与果蝇的其中一条染色体的部分区域有关，正是由于这条染色体的某些区域在不同物种中有所不同而造成了体外激素的物种特异性。这对于认识生殖隔离的遗传学基础是一个重大的突破，不过由于生殖隔离的方式多种多样，因此不能说这种情况是普遍适用的。但不管怎么样，新物种的产生都是要以遗传物质的变化为前提的，从而对于物种形成以及生殖隔离的遗传学基础的深入探索将有助于解决很多生物进化之谜。

## 性的利弊

在有性生殖的生物中，都有性别的存在。性别一般只有两种，即雄性和雌性。有同一个生物个体同时具有两种性别，即雌雄同体的情况；也有一个个体只具有其中一种性别，即雌雄异体的情况。生物界中绝大部分的生物都是通过两性结合而生殖的方式传宗接代的，从而性别与生物进化是有很大的关系，与生殖隔离这种现象更是密切相关。

自然界中也存在着一些不用通过两性结合而生殖的生物，它们是无性生殖或单性生殖的。低等的生物往往都是以这种方式传宗接代。

从繁殖后代的角度来看，无性生殖无疑是更有效率、更节省资源的一种方式，因为在这种生殖方式中，每一个单独的生物个体都可以生育后代，不必把时间和精力花费在寻找异性个体上，也不必把宝贵的资源花费在与性别有关的形态结构上，这种形态结构有时是复杂累赘的。

既然无性生殖有如此的优越性，那为什么在生物进化中会产生性别和有性生殖呢？另外，性别为什么是只有两种而不是三种或更多种呢？

对于第一个问题，一般认为性别的产生有利于遗传物质在同一物种的个体之间进行交流或交换。这种遗传物质的交流或交换使得某些遗传变异可以较快地在物种内传播开来，而且还有助于物种内遗传多态性的形成。因此，性别的产生对渐进性的生物进化是有一定的促进作用的。

但另一方面，对于瞬时性或骤然性的物种形成，性别存在则是起到一定的限制作用。在这种物种形成的过程中，必须相对同时地产生新物种的两种性别的个体，才能使新物种得以繁殖，加入长远生物进化的行列。否则如果新产生的物种的个体都是同一种性别，那么由于生殖隔离，新物种的个体只能存在一个世代的时间，因而并不是一次成功的物种形成。在这种情况下，性别其实是起到稳定物种的作用。

因此，总的来说，性别存在对生物进化是有利又有弊。性别普遍存在的原因则可以认为是一旦产生有性生殖的方式，就很难再返回无性生殖的方式。

至于为什么性别一般只有雄性和雌性两种呢？这个问题看起来似乎很简单和想当然，以至很多研究有性生殖的生物学家都把其忽视了。而对现代达尔文主义的创立有重大贡献的生物学家费舍尔在其 1958 年的著作《自然选择的遗传学理论》中，却明确提出了“为什么性别实际上总是只有两种？”的问题。但这个问题在此后很长的一段时间内都没有得到很好的解答。

在只有两种性别且雌雄异体的生物中，一个个体要繁殖后代，就必须要与同种的异性个体进行交配。在两种性别的个体数目大致相等的情况下，某一个个体只能有一半的机会遇到异性的个体，从而在寻找异性个体的过程中往往要浪费不少时间和精力。设想一种生物有很多种性别，如 20 种，而且这种生物的个体只要找到与己不同性别的个体就可以进行交配生殖。在这种情况下，对于某一个个体来说，每 100 个其他个体中就有约 95 个是异性个体，从而它可有 95% 的机会遇到异性的个体。这样，每一个个体都可以只用较少的时间和精力就能达到有性生殖的目的。从这个角度来看，性别种类多要比性别种类少有较大的优越性。那为什么生物进化产生的一般都是两种性别的有性生殖体系而不是多种性别的有性生殖体系呢？

这个看似简单的问题其实是不容易回答的。直到前几年，才有人提出了

一种比较合理的解释。基于在一般的有性生殖中，都有通过不同性别的生殖细胞融合而把两个细胞的细胞核以及细胞质中的遗传物质混在一起的过程，这种解释认为有性生殖体系中一般只有两种性别是基因组“争斗”的进化妥协结果。

两种生殖细胞融合后，两个细胞核会重新组合在一起成为一个整体，但来源于两个细胞的线粒体或叶绿体并不会合在一起，它们只是混在细胞质中。这样，从“自私的”基因的观点看，细胞核中的基因组不会有什么纷争问题，但细胞质中的线粒体基因组或叶绿体基因组的情况就不同了。来源于不同细胞的线粒体或叶绿体在共享同一细胞质时，双方不但不能给与对方任何好处，而且还会与对方在空间和资源上发生竞争，因此就很容易引起细胞内的“战争”。来源于不同细胞的线粒体基因组或叶绿体基因组为了各自的利益、为了更多地复制，就有可能产生一些可以“消灭”来自另一个细胞的线粒体或叶绿体的变异。这种细胞器官的“互相残杀”将会导致整个细胞的灾难。

对这种细胞内“战争”的推测并不是没有根据的，实际上有证据显示有时一个线粒体会释放出一些酶来破坏另一个线粒体。因此，如果情况是这样的话，每一次生殖细胞的融合带来的可能不是新生，而是死亡。

所以，为了使有性生殖能顺利进行，生物进化必须产生出一种能避免发生细胞内“战争”的方式。最简单的解决办法就是形成只有两种性别的有性生殖体系，其中一种性别放弃把细胞器官传给下一代的机会，而另一种性别则享有把细胞质的遗传物质传给下一代的权利。实际上，通过不同性别的生殖细胞融合而进行有性生殖的生物绝大多数都是以这种方式解决细胞器官纷争的。

在比较低等但又进行两性生殖的生物中，两种性别的生殖细胞大小差不多，其中一种是相当于雌性的(+)型，另一种是相当于雄性的(-)型。当两种生殖细胞融合后，(-)型的线粒体或叶绿体会自动解体，只有(+)型的线粒体或叶绿体可以传给后代。在比较高等的生物中，两种性别的生殖细胞大小悬殊，如人的雌性生殖细胞卵子要比雄性生殖细胞精子大近20万倍。人和其他高等动物的雄性生殖细胞精子由于很小，所以只含极少的细胞质；而雌性生殖细胞卵子由于很大，所以含有很多细胞质。在两种生殖细胞融合的时候，精子往往只把其细胞核送入卵子内，因此融合细胞的线粒体都是来源于卵子的。

不过，自然界中也有个别种类的生物有不止两种的性别。一种属于粘菌的较低等的真核生物竟然有13种性别，任何两种不同的性别通过细胞融合就可以进行有性生殖。在这样的有性生殖体系中，也是采取一种性别的线粒体传给后代，另一种性别的线粒体不传给后代的方式来避免细胞器官的纷争。但对于13种性别中的任何两种，如何确定哪一种放弃其线粒体的遗传呢？原来这13种性别分成13个等级，最高等级的性别与任何一种不同的性别进行有性生殖时，都可以把其线粒体传给后代；而低一等级的性别与比其更低级的11种性别的任何一种进行有性生殖时，也可以把其线粒体传给后代。如此类推，直至最低一个等级的性别与任何一种不同的性别进行有性生殖时，都会自动放弃其线粒体的遗传。

从中可以看出，虽然性别多了会更容易找到异性个体来进行有性生殖，但为了避免细胞内的“战争”，性别之间的相互关系也就变得复杂多了。在

这种情况下，就会比较容易出现差错，使得两种性别的线粒体都传给了后代。实际上，在这种生物中确是观察到了这一现象。这种“违反规则”的行为是会或迟或早地引起细胞内的“战争”的。由于这个原因，这种多性别的有性生殖体系是不稳定的，很难作为一种普遍的方式传播开来。因此，在生物进化的过程中，绝大部分通过细胞融合而进行有性生殖的生物都采取了最简单、最保险的只有两种性别的体系。

如果在有性生殖中，只发生生殖细胞的细胞核交换而没有整个细胞的融合，那么根据上述的观点，这种有性生殖是不会导致细胞器官纷争的，从而是应该可以产生具有多种“性别”而且稳定的有性生殖体系的。实际的情况又是怎样的呢？

这种有性生殖的方式确实是存在的。在一些比较低等的生物中，两个来自不同个体的细胞是通过“接合”的方式进行有性生殖的。在这一过程中，两个细胞紧靠在一起，并形成一条沟通两个细胞的通道（小孔、小管等），然后两个细胞通过这一通道互相交换细胞核。交换细胞核后两个细胞又重新分开，因此它们的细胞质是没有混合在一起的。这些生物确实是有多种相当于性别的“接合型”，同一接合型的个体之间不能进行有性生殖，而任何两种不同的接合型则可以进行有性生殖。

因此，用基因组“争斗”的进化妥协结果来说明一般的有性生殖中只有两种性别是有道理的。

既然大多数生物都有雌雄两种性别，那么雌性或雄性又是由什么来决定的呢？性别特征的形成与生物发育的过程密切相关，因此影响生物生长发育的因素都有可能起到决定性别的作用，而不同类型生物的性别决定方式又是不同的。一些生物的性别是由环境因素来决定的，如某些鱼类的受精卵发育时的温度高低就可以决定其性别。而在大多数高等生物中，性别是由所谓的“性染色体”来决定的。

拿人类的情况来说，人类有两条与性别有关的染色体，分别是 X 染色体和 Y 染色体。如果受精卵中的两条性染色体都是 X，那么就会发育成雌性；如果受精卵中有 X 和 Y 这两条性染色体，那就会发育成雄性。这是几十年前就已经有了的认识。不过，后来偶尔会发现个别人的性染色体是两条 X，但却是雄性；或性染色体是 XY，但却是雌性。这种现象使人们意识到人类的性别决定并不需要整条性染色体，而只要性染色体的一小部分就可以了。这样，如果 Y 染色体上决定雄性的那一部分由于染色体变异移位到 X 染色体上，就会出现“XX—雄性”这种现象；另一方面，如果 Y 染色体上决定雄性的那一部分丢失了，就会出现“XY—雌性”。

通过多年的努力，现在已把决定雄性的因子定位在 Y 染色体的一个很小的区域上（图 34）。看来决定人类雄性性别的只是 Y 染色体上的一个基因。

图 34 雄性决定因子的定位过程

这个基因具有如此重要的功能，因此无疑是一个十分了不起的、最具“阳刚气”的基因。

研究还表明，哺乳类动物的性别决定情况也是这样。



## 小进化与大进化

在生物进化主要是渐进性还是跳跃性这一争论中，不可避免地产生了有关进化的过程是否只有一种的问题。一直以来，有相当多的进化论者认为在物种之内发生的进化过程可能与一类生物进化为另一类生物的过程不同，他们把前一种过程称为小进化或微观进化，而后一种过程就称为大进化或宏观进化。对小进化和大进化到底是不是两种不同的进化过程存在着不少争论，达尔文主义与非达尔文主义在这一点上是有比较大的分歧的。

小进化与大进化到底是不是一回事呢？

在一个物种内的进化往往都是种群内发生的比较微小的变异，因此小进化其实主要就是物种内的一般变化。实际上，很多物种内的进化是可以观察到的，从而对小进化的研究也就比较容易，还可以从遗传学的角度来对其进行分析。

从遗传学的角度来研究小进化主要就是研究物种内基因频率的改变，这种改变是小进化的一个具体表现。对此，科学家们已进行了比较多的研究。

我们知道，一种生物的所有基因在其基因组中都是有各自固定的位置的，也就是说，这种生物的每一个基因都在其特定的染色体上占有特定的位置。通常，染色体某一特定位置上的基因是有几种不同的形式的，它们就统称为等位基因。在一个双倍体的个体中，最多只能有等位基因的其中两种形式。例如，决定人的 ABO 血型的基因有三种等位基因，而一个人只能有这三种等位基因中的一种或两种（它们决定了一个人的实际血型）。这样，同种的不同个体所携带的等位基因的组合情况就决定了等位基因各种形式的相对多寡。

在一个物种或一个种群中，等位基因的各种形式各自所占的比例就是等位基因的频率，即基因频率（图 35）。基因频率是有相对的稳定性的，不过也有很多因素可以导致整个物种或其中一个种群的基因频率发生改变，从而引起物种内的进化。

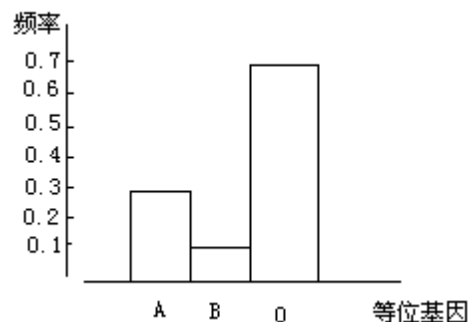


图 35 人类 ABO 血型的基因频率

第一个因素是遗传物质的突变，通过突变有可能会出现新的等位基因，从而使原来的基因频率发生改变。不过在正常的情况下，突变出现的概率是很小的，即要很长时间或很多个世代才会出现突变，因此一般对短期的种内进化是作用不大的。

第二个因素是自然选择的作用，通过选择使原来的基因频率发生改变。由于在特定的环境下，一些等位基因能使生物更好地生存繁殖，因此它们的比例就会逐渐升高，即这些等位基因在种群中能够扩散。相反，如果是对生

物的生存繁殖不利甚至有害的等位基因，则其比例就会逐渐减少，甚至降低到零，即有关的等位基因被淘汰。对于自然选择可以改变基因频率这一点，即使是非达尔文主义者也是承认的。

第三个因素是生物个体在不同种群间的迁移，从而改变了有关种群的基因频率。迁移不但可以在动物种群之间发生，也可以在植物种群之间发生。虽然植物不能像动物那样自主运动，但可以通过由动物携带其种子等途径进行迁移。光是迁移这一个因素并不能改变整个物种的基因频率，不过再加上自然选择的作用，结果便有可能是加快或减慢了基因频率的改变。

改变基因频率还有一个因素是遗传漂移或漂变。这是由一些偶然的因素，如有性生殖中的随机交配，而导致的基因频率在后代中的改变。

在上述这几种能够导致基因频率改变的因素中，突变是产生新的等位基因的根本原因；自然选择则是引起基因频率发生变化的强有力因素，在特定的选择条件下，基因频率的改变往往是定向的，即遵循“适者生存，不适者被淘汰”的原则；迁移和遗传漂移也在一定程度上影响着基因频率的变化。实际上，基因频率发生改变往往都是这几种因素中的两种或以上共同作用的结果。

由于一种生物有很多基因，而每一基因都可有多种等位基因形式，从而通过基因频率改变而造成的种内进化是十分多样的。这样，如果一个物种的两个种群被隔离而且生活在有所不同的自然环境中，那么由于基因频率的改变，势必会导致种群的分化。只要这种状况持续的时间足够长，就可以形成不同的亚种。亚种是物种以下的分类单位。和物种一样，亚种也是有特定的地理分布区域的，不过其分布区域往往只是整个物种分布区域的一部分。一个物种的亚种之间在形态学与生理学等方面存在着可以遗传的差异，但它们仍然可以相互交配并产生可育的后代，因此是属于同一个物种。

实际上可以观察到不少亚种快速形成的例子。麻雀在 19 世纪中期才被人从欧洲带到北美洲。20 世纪 30 年代，有一种群迁移到墨西哥，到了 60 年代便在那里产生了一个亚种，其羽毛的颜色和喙的大小与其他地区的麻雀有明显的差异。这是对研究种内进化很有意义的一个例子。

由于对小进化，特别是对种内基因频率变化的研究取得了不少实质性的进展，从而使得很多进化生物学家，特别是研究遗传学的进化生物学家，一度认为生物进化就是基因频率的变化。他们认为，所有生物进化的过程，包括新物种的形成，甚至还包括新类型生物的产生，都是与小进化的过程相同的。但是，这样的一个推论却是没有什么事实依据的。

在漫长的进化历史中，大多数进化现象都是与生物体内的复杂结构、器官系统、以至整个个体的重大变化有关的。通过基因频率的变化能够说明物种内的小进化，但这对于说明有重大变化的宏观进化却是无甚帮助的。没有任何证据表明大进化现象同样是由引起小进化的遗传机制引起的。

大进化现象虽然普遍存在，但其具体过程却几乎无从考据，因此只能通过推断而得知。很多达尔文主义者都认为大进化只不过是物种内进化的放大，而这一论点遭到了要同时研究不同类型生物的形态学家和古生物学家的普遍反对。非达尔文主义者也认为大进化与小进化是两种不同的过程。

实际上，大进化一直是通过比较生物的外部形态及其功能来加以研究的。虽然现在还不清楚在大进化中遗传物质到底发生了什么变化，但已经基本上可以肯定这种变化是不能还原成小进化中的遗传变异的。

生物种类虽然千千万万，但它们可以归纳为数目不多的一些大类，如脊椎动物、昆虫、被子植物等。每一大类都有很多共同的特点，如近 100 万种的昆虫都有 3 对足，哺乳动物的基本结构特点在大象、蝙蝠、鲸、人类中都是一样的。而另一方面，大类之间却似乎有难以逾越的鸿沟。如何从一大类型的生物进化到另一大类型有较近亲缘关系的生物，例如从爬行动物进化到鸟类，是生物进化研究中的一大难题。无脊椎动物现存的大部分门类都是在进化的较早时期并在较短的时间内产生的，此后就一直没有什么重大变化。古生物学中对化石生物的研究也发现，新的种类是在较短时间内形成的，然后就有一段很长的进化停滞时期。所有这些现象的存在说明不能光以研究小进化的方法来研究大进化。小进化与大进化是生物进化中的两个不同的层次，把它们区别对待是有利于进一步深入研究生物进化的问题的。

## 红王后的苦衷

在《爱丽丝漫游奇境记》故事中，爱丽丝进入了梦幻的世界。在一个地方，她遇到了不停地奔跑的红王后，于是便上前问道：“尊敬的王后，您为什么要不停地奔跑呢？”红王后喘着气，无可奈何地答道：“我必须以最快的速度不停地奔跑，这样才能够呆在同一个地方。”红王后真是有点可怜，拼命奔跑只不过是停留在原来的位置上。

这虽然是想像出来的故事，但在生物进化中确是有不少类似的情况。这些情况就是所谓的“协同进化”，又称“共进化”。

在进化中，并不是只有一种或一类生物在发展，而是所有的生物都在以这种或那种的方式进化，从而整个生物世界都是变化着的。在这种情况下，哪种生物不进化，哪种生物就要落后，就有可能被淘汰。因此，生物际遇其实就和红王后的处境相似：在不断变化着的世界中为了呆在同一位置就必须不停地向前奔跑（进化）。

在现实世界中，生物协同进化的现象是相当普遍的。在寄主与寄生生物之间、捕食者与猎物之间，就常常有这种“你进一尺，我进十寸”的情况。

一些昆虫的幼虫以吃植物的叶子为生，从而影响到有关植物的正常生长发育。在进化的过程中，有关植物便会产生一些防御的机制，它们能在叶子里形成一些对昆虫的幼虫有毒性甚至可使其死亡的物质，结果这些植物被虫侵害的可能性就会大大减少。不过，昆虫随之也会进化产生出能够分解这些有毒性物质的方式，从而可以继续以这些植物的叶子为生。这种昆虫与植物之间的“吃食—被吃食”关系在进化中不断更新，植物不断产生出防御的办法，而昆虫则不断化解植物的防线。这样，虽然两者都在进化，但实际上两者的关系并无多大的改变。植物如果不进化出新的防御机制，则有可能被越来越多种类的昆虫吃食，最终便有可能由于这个原因而灭绝；昆虫如果不进化出新的化解办法，也有可能因为找不到合适的食物而绝种。因此，生物必须不断地进化，虽然结果往往是“仍然停留在原来的地方”。

在动物中，捕食者与猎物之间同样有“你追我赶”的进化关系。猎物在进化中能越来越快地躲避捕食者，而捕食者则进化出越来越快的捕食方式。有一种蚂蚁，它用来捕食的颚可以在不到1微秒的时间内合起来，因此极少猎物能够颚下逃生。

杜鹃鸟专门在其他一些鸟类的巢中下蛋，并由它们担当起孵卵和喂养其幼鸟的职责，是一种不折不扣的“巢中寄生鸟”。那为什么这些被寄生的鸟类不会将杜鹃下的蛋推出巢外呢？实际上也有一些种类的鸟这样做了，不过进化使得杜鹃鸟下的蛋与它要寄生的鸟类的蛋十分相似，这样，被寄生的鸟类在辨认是否是自己的蛋时便很容易发生错误，以至有时会把自已下的蛋也推出巢外。如此大的代价是这些鸟类承担不起的，从而进化又使它们恢复不加辨认地孵育巢中所有蛋的习性。在进化过程中，巢中寄生与反巢中寄生的斗争此起彼伏，使得像杜鹃这样的鸟类能够存在。

在一起协同进化的两种生物中，双方的关系有时并不是完全对等，而是其中的一方占有主导的、控制的地位。有一种草本植物既可以通过风媒的异花传粉又可以通过自花传粉来繁殖后代。不过，当这种植物被一种真菌侵染后，花就不能开放，从而只能以自花传粉的方式来繁殖后代。在这种情况下，由于没有个体间的遗传物质交流，因此即使在种群中出现对该真菌有抗

性的基因，也很难传播开来。通过控制这种植物的生殖方式，真菌在协同进化中就处于比较主动的地位，在寄生与反寄生的斗争中就处于优势。

一些寄生生物在进化中则是变得十分适应寄主的生物学状况，这样寄主就不容易产生对抗这些寄生生物的方式。血吸虫是引起血吸虫病的寄生虫，它们是如此地适应寄主内的环境，以至能利用寄主本身的免疫调节蛋白质来作为其产卵和传染所必需的因子，真是搅得寄主毫无办法。

还有一些生物在进化中另寻出路，避免协同进化中的直接争斗。撒哈拉大沙漠中有一种蚂蚁，为了逃避蜥蜴等捕食者，它们大部分时间都躲在巢中，只在地面温度超过 46 摄氏度时才从地下巢穴倾巢出动寻找食物。它们可以忍受 50 多摄氏度的高温，每天只有正午前后的短短一段时间的温度是这样高。在这期间，沙漠中所有的捕食者都到比较阴凉的地方躲起来了，因而这一段时间是这些蚂蚁的大好时光，它们可以无忧无虑地四处走动。它们为了不成为捕食者的果腹之物，宁愿做“热锅上的蚂蚁”。

即使是人类这样的高级生物，与其他生物仍然会有协同进化的争斗关系。人类的很多疾病都是由细菌引起的。在发现抗菌素以后，人类便找到了治疗这些疾病的有效办法。抗菌素的使用确实是对防治由细菌引起的疾病很有成效。但是随着抗菌素的大量使用，细菌对抗菌素的抗性也逐渐产生出来了，现在已有一些细菌不再受某些抗菌素的影响。随着时间的推移，细菌对抗菌素的抗性将会逐渐增强。如果人类不采取新的防御措施，将来的状况就有可能回复到没有使用抗菌素的年代那样。这并不是骇人听闻的假想。因此，从进化的观点看，人类必须尽早寻找新的抗菌物质。

## 大灭绝

在生物进化中不但有新的生物物种的产生，而且也有旧物种的灭绝。灭绝也是生物进化中的重大事件。灭绝事件可以分为两类：一类是由于环境的缓慢改变而导致的某些物种的逐渐灭绝，结果便出现了新旧物种的正常进化交替；另一类是由于偶然发生的灾变性事件而引起的突发式灭绝。后一类灭绝往往是比较大规模的，因此又称为大灭绝。

大灭绝虽然造成很多种类的生物在短期内消失，但却使自然界空出了很多可以利用的资源 and 空间，而这对于新物种的产生是有利的。因此，大灭绝也有其创新意义和进化意义。

大灭绝在生物史上曾发生过多次。据估计，在过去的 6 亿年内，大约每 1 亿年就有 1 次大灭绝。实际上，已经可以确定在古生代末期和中生代末期都发生了大灭绝事件。根据对化石资料的研究，最早的大灭绝事件有可能是在寒武纪早期，即 5 亿多年以前。寒武纪的开始是以大量生物的出现为标志的，但过了 5 千万年以后，就有大量的海生生物灭绝。这次大灭绝大概是由于海平面的下降引起的。逃过这次大劫难的原始节肢动物——三叶虫类，就在以后的近 1 亿年内成为了海洋的霸主。

至于最近的一次大灭绝，就是 6500 万年前的白垩纪与第三纪交界时期的大灭绝。这次大灭绝可能是史无前例的，包括恐龙在内的一大批生物都在这次浩劫中从地球上消失了。至于这次大灭绝的原因，现在普遍认为这是由于地球受到一个很大的彗星甚至一个小行星的剧烈碰撞。这是因为目前已经找到两方面比较令人信服的事实依据。首先，在白垩纪与第三纪的地层交界处发现有大量金属铱的沉积物的存在。地球本身的铱含量很少，而其他天体物质中却有较高的铱含量，从而这一发现意味着白垩纪—第三纪时期有来自地球外的天体物质剧烈地撞击过地球。另外，还在墨西哥境内发现了 6500 万年前形成、现已深埋在地下近 2 公里的巨大陨石坑。近年对其进行了深入的研究，结果表明，这一陨石坑实际上要比以前认为的大得多，直径可能有 300 公里，是由一次可能是近 10 亿年来最大的撞击形成的。如此猛烈的撞击无疑是能引起地球上生物的大灭绝。

根据小行星撞击地球而引起生物大灭绝的学说，小行星撞击地球后，激起大量的尘云，遮盖阳光达数月甚至数年之久，从而使地球暗无天日且气候严寒。很多生物，包括恐龙，由于耐受不了严寒的气候和食物短缺，就相继灭绝了。有人还提出，小行星的撞击不仅导致地球进入了黑暗的冬季，而且也引起了酸雨、全球性大火等，种种因素综合起来，便造成了生物的大灭绝。这一学说相当吸引人，不过也存在很多有待解决的问题，如为什么称霸一时的恐龙灭绝了，而哺乳类、鸟类、两栖类和非恐龙类的爬行动物却能逃过灾难而生存下来呢？

恐龙的灭绝无疑是对哺乳动物的进化有很多好处的。在恐龙称霸的世界，哺乳动物历经几百万年都一直没有重大发展，它们只有老鼠般大小，到处躲避恐龙的追猎。恐龙灭绝后，哺乳类就开始了繁荣昌盛的发展时期（图 36）。哺乳动物的发展史是很能说明大灭绝在生物进化中的作用的。

图 36 恐龙的灭绝与哺乳类的昌盛

大灭绝不但可以由地球外的因素引起，地球本身的气候急剧变化、地球

板块的移动（大陆漂移）等也可导致大灭绝的发生。地球上出现人类以后，人类的活动也在一定程度上造成了局部区域的大规模生物灭绝。在过去的一两万年内，人类更是直接地造成了不少海岛及大陆上的生物大规模灭绝。到了今天，地球上未受过人类影响或破坏的环境已几乎不存在了，因而人类现在是能轻易地导致很多生物灭绝的。这种由人类造成的大规模生物灭绝是否等价于生物进化史中的大灭绝仍然是一个有待研究的问题，不过可以肯定这些大规模的生物灭绝在短期之内对人类本身是没有什么好处的。

## 谁主沉浮

生物进化中，在生物多样性不断增加、生物从低级向高级发展的同时，也有很多生物走向灭绝。生物的这种生生灭灭过程到底有没有一个主导的因素呢？

自然选择一直被很多人认为是生物进化的动力。但实际上，进化是有其多元性的。在自然选择存在的同时，还有其他因素在起作用，有时甚至是起着决定性的作用。例如，与自然选择同时起作用的往往还有一些随机的、偶然的因素。生物进化既有其外源动力，又有其内源动力。外源动力包括外界环境、生物之间的复杂关系等；内源动力则包括生物本身的遗传结构特性、种群的多态性模式等。物种形成不仅涉及到基因、染色体以及整个基因组，同时还和种群的性质及其所面临的外界环境有关。

生物进化的途径及过程必须是进化的可能性所允许的，而进化的可能性往往是多种多样的，因此实际上的生物进化途径及其过程只是多种可能性中的一种。导致生物在进化中作出实际选择的不可能只有一种因素，而是多种因素的综合作用。进化生物学中十分普遍的规律是不多的，即使是一般的规律，也不意味着在任何情况下都适用，这就是生物进化的多元性。

进化的多元性往往被人们忽视，进化生物学中的许多争议就是由于没有考虑到这种多元性而造成的。实际上，即使是同一种进化现象，在不同类群的生物中也可有很大的差异。拿物种形成来说，既有瞬时性的物种形成（起码已知有物种间杂交再多倍体化的方式），又有缓慢而渐进性的物种形成；既有与祖先种在形态特征上差别很大的新物种，又有在形态特征上几乎无法区分的“姊妹种”；有不断产生新物种的生物类群，也有生存了几百万年、几千万年甚至几亿年都没有什么变化的生物类群（即所谓的活化石）。这些事实是对生物进化具多元性的最好说明。

生物进化还是多层次性的。在微观水平上有生物大分子序列的进化，也有基因和基因组的进化；在宏观水平上有物种内的进化，也有物种层次以上的进化。较高层次上的进化是不能完全还原成较低层次上的进化的，如基因和基因组的进化不仅仅是生物大分子序列的进化，大进化也不能还原成基因频率变化的种内进化。一个层次上的进化主导因素往往是与其他层次上的有所不同，不同层次上的进化甚至可以是相对独立地进行。例如，生物大分子序列的进化主导因素是中性变异和随机漂移，而物种内的小进化则是在很大程度上受到自然选择的作用。

生物进化中还有一个现象是镶嵌进化。镶嵌进化是指生物有机体的各部分或各种性状并不是以协调的方式进化，而是会以不同的速度进化。镶嵌进化在很多生物中都存在。始祖鸟就是镶嵌进化的极有代表性的例子，就其羽毛及翼而言，它们已经进化成鸟类，但它们有牙齿及尾巴，这又仍然处于爬行动物的阶段。爪蟾这一类两栖动物在形态上十分保守，但在分子水平上却具有相当高的进化速度。人类与类人猿比较起来，从整体上来说与黑猩猩最相近，但在个别性状上却和大猩猩更相似。

因此，种种现象和事实都表明，决定生物进化的因素是多元性的，生物进化的动力也是多元性的。



## 十一、何去何从——生物进化与人类的未来

人类是生物进化的产物，人类出现以后，又可以反过来研究生物进化、探索生物进化。实际上，人类已进入了更高级的进化——社会文化进化，从而可以在一定程度上影响生物进化，甚至控制生物进化。虽然目前对生物进化的前景尚有争议，对发展性的生物进化是否已经停止这个问题也有不同的意见，但是可以肯定，多样性的生物进化仍然存在，即新物种仍然可以不断产生。而且，这种进化的过程将会越来越多地受到人类的干预，人工选择将会在一定程度上代替自然选择的作用。因此，多样性的生物进化是与人类的未来休戚相关的。

## 大地之神——盖娅

从太空上回望，可以看到地球是一个蔚蓝色的美丽星球。现在的太阳系中，唯独地球拥有生命。生命使地球充满生机和分外娇艳绚丽；生命也使地球成为一个十分独特的星球。

为了更好地说明地球的独特性，英国科学家勒夫洛克在 70 年代末提出了一个很能激发人们思想的科学假说。这一科学假说认为：地球作为一个整体，是太阳系中的一个最大的生物体；地球上的整个生物圈就像我们所熟知的生物个体调节其体内环境那样，不停地调节着地球的大气与海洋中各种化学成分的比例，使环境能适合地球上所有生物生存的需要。换句话说，地球的生物圈是在主动地调节环境，而不是在被动地适应环境。从而，像生物个体存在着生理过程那样，地球也存在着可以称为“地球生理”的过程。

勒夫洛克在提出其假说时，把地球这个太阳系中最大的生物命名为盖娅（Gaia）。Gaia 一词源于希腊文，有大地之神的意思。

这个哲学味甚浓的科学假说得到不少事实的支持。现代天文学的研究表明，地球的邻居金星在刚形成时，各方面的状况都是与当时的地球很相似。而现在，金星的大气 97% 都是二氧化碳，其余的主要为氮气，氧气的含量不到 0.4%；地球的大气则是 78% 为氮气，21% 为氧气，二氧化碳的含量只有 0.03%，此外还有少量其他气体。为什么如今这两颗行星在大气组成成分的比例上会有如此之大的差别呢？原因就是一颗行星有生命，另一颗行星没有生命。金星上由于没有形成生命，因此其演化只能遵循物理化学的熵增定律，即只能逐渐演变达到一种最稳定的化学平衡状态。而地球却由于有生命的存在，其大气圈受到生命的影响甚至控制，从而可以发展成目前的状态。

现代地球上大气的氧浓度为 21%，这是十分适合现代生物生存的。若氧气浓度减少，二氧化碳浓度势必增加，这样就会产生温室效应，使地球的气温明显升高，造成极地及高山上的冰山、冰川融化，导致海平面上升，结果便会淹没很大一部分的陆地；若氧气浓度增加，则会使潮湿的树木也可以像干柴那样燃烧，从而很容易形成一场无法扑灭的大火，烧遍整个地球的陆地。因此，地球上的氧气浓度是不能随意变更的，而 21% 的氧气浓度则刚好是现今地球上生物的生存所适合。由此看来，这一氧气浓度不可能是随机产生的，而只能是由生物的活动造成。这一点正是勒夫洛克的学说所预期的。

该学说认为，盖娅是一个可自我调节其生存环境、并且有很强生命力的巨大生物体。对调节地球环境起重要作用的地带是海洋的大陆架区域，以及陆地上的沼泽地带、热带森林等，这些地带都有很多浮游生物或大量进行光合作用的植物。有研究表明，海洋中的浮游生物确是可以影响地球的全球性气候。至于盖娅的生命力，则是可以从多方面体现出来。地球有了生命以后，虽然经历过多次大灾难，但是生命始终没有完全灭绝。而且每次大灾难后，生命都能比较迅速地恢复过来，并得到新的发展。如果地球上的所有生命不是作为一个整体的话，那么是很难有这种复苏能力的。另据估计，即使现在地球上的所有核弹头同时爆炸，也不能使这个星球的生物完全灭绝，换言之，盖娅仍然生存。如此看来，盖娅是能够承受多么大的打击啊。

盖娅学说近年来受到了越来越多人的重视。虽然地球不能完全等同于一个生物体，也未能证实生物确是为了其生存而调节着地球的环境，但盖娅学说能使我们以新的眼光、从新的角度去看待地球上的生命，看待生命与非生

命的关系。盖娅这一概念现在已被比较普遍地使用着。盖娅不但用来指地球上的生命整体，而且也用来指其他生物结构层次上的和谐统一体。

盖娅学说对研究生物进化也是很有意义的。该学说把地球上的生命看作是一个整体，从而生物进化便是整个生物圈的进化，并由此可得，各种生物之间的进化关系应该有一种协调性和统一性。这些观点和结论都是很有价值的。

对盖娅的认识还有利于保护地球上的生物及其环境。既然地球可以看作是一个自我调节的生物体，那么地球上的环境就是这个生物体的一部分，而地球上对调节环境起关键性作用的地带就是其调节系统。这样，如果这些关键性地带受到破坏，就会造成大气中的氧气、二氧化碳、氮气等比例失调，以及造成海洋中的含盐量改变。这对整个生物圈将是一个重大的威胁，从而比一般的环境污染严重得多的事情。因此，对环境的保护策略应该是着重保护原始的自然生态系统，以达到保护生物和环境的目的。对大陆架区域的海洋养殖业的发展、对沼泽地带和热带森林的开发等更是要十分慎重。

保护盖娅，是地球上每一种生物的天职。如果人类的活动威胁到盖娅的生存，那是会受到盖娅报复的，从而最终也会威胁到人类自身的生存。

## 地球的人类时代

在生物进化的每一个时期，都有一种或一类称霸地球的生物，它们代表着生物发展的某一个时代。在生物史上，就曾分别由三叶虫和恐龙代表的时代，即著名的“三叶虫时代”和“恐龙时代”。而到了今天，称霸地球的生物就是我们人类，从而现代便是人类时代。所谓某种或某类生物称霸地球，只不过是说这些生物在地球上相对于其他生物来说处于优势和称雄的地位，而不是指这些生物统治了地球和地球上的其他生物。正如盖娅学说指出的那样，地球上的生物圈是一个整体，并没有哪种生物是可以完全凌驾于其他生物之上的。对于人类来说，情况也是这样。因此，人类只是现代地球的管理者，而不是为所欲为的统治者。

作为地球的管理者，人类是否称职呢？

地球真正进入人类时代只不过几千年，而人类的活动却已经大大地改变了地球的面貌。人类现已在地球的几乎每一个角落——从高耸入云的山峰到海洋的深渊、从地球的南极到北极，都留下了其活动的痕迹。人类还是几乎无所不能，“可上九天揽月，可下五洋捉鳖”已不是神话。在地球上，人类建造了星罗棋布的公路网和铁路网，使人们可以方便地到达地球上的大多数地方。发达的交通则可以使人们在很短的时间内从地球的一个大陆去到另一个大陆。除了南极洲外，地球上的陆地都遍布着人类聚居的城镇。在大都市里，摩天大厦构成了混凝土的森林。沿着河流海岸，拦河大坝、拦海大坝比比皆是。

人类靠其智慧，成为了地球上生物的霸主；同样是靠其智慧，人类大大地提高了自身的生存能力和生活质量，并使得人类这一物种能不断兴旺发达。不过，这却是有代价的。

首先，就是造成了自然环境的恶化。人类为了自身的短期发展，不惜破坏赖以生存的环境。为了一时有更多的耕地、更多的木材，便大量砍伐森林；为了一时有更多的牛羊，便在草原上过度放牧。这样做的恶果已经很明显：大片森林被毁，造成水土流失，导致江河泛滥或大干旱；大片草原消失，甚至成为不毛之地。而且，由于大量砍伐森林和过度放牧，以至影响了自然界的生态平衡和全球性的气候，从而在很大程度上加速了地球局部区域的沙漠化。现在，沙漠化问题已变得日趋严重，各大沙漠的面积不断增加，使得本来已拥挤的地球更加拥挤。另一方面，工业化虽然大大加快了人类社会的进步，但却造成了不同程度的空气污染、河流污染、湖泊污染和海洋污染，直接降低了自然环境的质量。

另外，人类这一个物种的发展还是以牺牲其他物种的利益为前提的。正是由于人类的活动导致了大量生物的灭绝。森林，特别是热带的森林，是很多生物的栖息地，地球上很大一部分种类的生物都生活在热带雨林里。破坏森林就会使得很多生物由于失去栖息地而灭绝。目前世界上的森林面积正在不断减少，被破坏得最快的正是热带地区的森林。非洲的热带雨林、南美洲亚马逊河流域的热带雨林和东南亚的热带雨林是地球上最重要的三处热带森林，它们的面积正由于大量的成片砍伐和刀耕火种式的农业而以惊人的速度减少。我国海南岛和西双版纳的热带雨林也受到了严重的人为破坏。在被称为北回归线上绿色明珠的西双版纳，森林覆盖率现在已下降到不足 30%，真正的原始森林更是少如凤毛麟角。森林的大量被破坏导致生物物种大量地灭

绝，有不少现代的物种还未被人类所知就灭绝了。物种资源是地球上最宝贵的自然资源，是长期生物进化的产物，一旦灭绝就不可复得。而人类却是为了自身的短期利益，正在肆无忌惮地挥霍这种宝贵的资源。从长远来看，这肯定不是一种明智的方式，甚至会危害到人类自身的生存。在这种情况下，难怪有人惊呼：地球方舟正在沉没。

幸好，人类已开始醒悟到自己的所作所为，并试图采取一些补救的措施。但是，在通向与自然界、与其他生物取得和谐的道路，人类却面临着人口这一大难题。很多危机都是由这一问题直接或间接地引起的。

## 人口炸弹

人口就是人类这一物种的个体总数。从生物进化的角度看，一种生物必须有一定的个体数量，才可以作为一个物种在进化历史中存在并发展。但是，如果一个物种的个体数目过多，就会导致个体之间在生存空间和资源等方面的激烈竞争。在自然规律以及自然选择的作用下，个体数过多的物种就会通过降低繁殖率、大批个体死亡等方式来减少其个体数目，直至达到一种适宜的状况。实际上，自然界中各种生物的个体数目在正常情况下都是处于一种随空间和资源等变化而波动的状态，总的来说是处于一种动态平衡。

人类的情况就有所不同了。人类已经可以在一定程度上超越了自然选择及其他自然规律的作用，这种能力使得人口在近几百年内以一种异常的速度增加。进入了18世纪以后，由于科学技术的发展和医疗卫生的普及，人口便开始以指数的方式增长。18世纪中叶，全世界人口的总数大约才有5亿，到了19世纪初便上升到10亿。此后，人口总数每60年翻一番。在20世纪的80年代末，世界总人口已突破50亿大关（图37）。据多方面估计，再过几年，亦即在20世纪末，世界人口将达到60亿以上。

图37 地球上人口的增长

如果人口是在没有空间和资源限制的情况下增长，那当然是没有什么问题的。但实际上，人类虽然能够超越一些自然规律的作用，不过仍然要受到生存空间和生活资源的限制。因此，人口越是增长，人类面临的压力就越大，要解决所有人类个体的生存问题就越困难。

更严重的是，人口增长以及人口过剩的问题主要是在比较落后的发展中国家。现在，世界人口每天都要增加20多万人，而新增加的人口有90%来自发展中国家。就在世界“50亿人口日”不久，亚洲的“30亿人口日”和中国的“11亿人口日”接踵而来。目前，中国的人口数目估计已不少于12亿，占了世界人口的五分之一多。

人口的压力，特别是发展中国家的人口压力，使得人类为了生存而对自然资源进行不顾后果的掠夺式开发。结果造成了自然环境的严重恶化，可利用资源的不断减少，从而又加剧了人口的压力。这种恶性循环使得人口问题变成了一个“人口炸弹”，随时都会爆发造成人类大灾难的严重危机。现在世界上不少地区的大饥荒、瘟疫流行等就是直接由人口问题引起的。

从人类的伦理道德角度看，任何一个人出生以后就有权力生存在这个地球上。正是由于这一伦理原因，很多可以控制其他物种个体数目增长的方式及途径都是不被人类接受来用于自身之上的，所以能降低人口数目的办法少之又少。除了正常的死亡外，实行主动的节制生育，即计划生育，似乎就是唯一的一个可取措施。但从目前的情况看来，这一措施只在发达国家中比较成功。在发展中国家，却由于人口基数大，教育水平低下，很难通过该措施把人口数目降下来。即使采取较为极端的措施，也仍然需要几代人的时间才能达到减少人口的目的。而且，采取极端的措施又会引起不少其他的社会问题，因此实为一种权宜性的、迫不得已的办法。

难道人类真的是没有更好的良方妙策了吗？

## 基因工程——未来的“上帝”？

真正解决人口问题的办法除了降低人类的出生率外，当然也可以从扩充人类的生存空间和增加可利用资源这两方面考虑。不过，地球上可供人类居住的地方已不可能增加多少，扩充生存空间唯有走向外星球移民这一条路。而目前这只不过是一个梦想，即使能实现那也是十分遥远的事情——正所谓“远水解不了近渴”。但另一方面，在增加可利用的生活资源的探索中，人类却似乎走出了一条充满荆棘的新路，这条新路就是“基因工程”。

什么是基因工程呢？简单地说，基因工程就是通过人工的方法来模拟生物进化，制造新种类的生命。

基因工程是随着分子生物学的技术趋向成熟而诞生的。早在 70 年代初，美国科学家就成功地进行了 DNA 重组的实验，揭开了基因工程的序幕。

在实际操作中，基因工程通过类似工程技术的途径来进行。一般都是先把一种生物体中的部分遗传物质——含有某种基因的 DNA 片段，用特殊的酶切取下来，然后把其纯化，再由称为“载体”的特殊运载工具把这些外源的基因片段转移到另一种生物细胞内的基因组中（图 38）。比较常用的载体是一些病毒或细菌内的质粒。通过分子生物学的方法，把外源的基因片段整合到某些病毒的基因组中或某些细菌的质粒中。这样，当这些病毒或细菌繁殖时，外源的基因就跟着一起复制，从而可以产生大量的拷贝。由于这些载体本身具有进入细胞的能力，因此可以把外源的基因片段也带进特定的异种细胞内。这些外源的基因片段进入细胞后，在合适的条件下就会整合到细胞的基因组中。

除了使用特殊的载体外，还可以通过一些物理或化学的手段，把外源基因直接导入异种细胞中。现在常说的所谓“基因枪”就是一种进行基因工程的图 38 基因工程的一般过程物理装置。在这一技术中，首先把外源 DNA 粘在很小的金属微粒上，然后通过机械或电磁的作用，使这些微粒以很高的速度直接打入细胞中，从而把粘在其上的 DNA 也带进细胞内。由于微粒很小，不足以引起细胞的严重损伤，所以细胞可以很快复原。而进入细胞内的外源 DNA 则有可能整合到细胞的基因组中。“电击法”则是另一种较常用的进行基因工程的物理方法。这种方法在外源 DNA 与某种细胞混在一起的情况下，通过上万伏的高压电脉冲，使细胞表面产生一些很小的微孔，从而使外源 DNA 有机会进入细胞内，并有可能整合到细胞的基因组中。

在基因工程中，不管采用什么方法，目的都是把一些外源的基因片段转移到一种生物的基因组中，并希望这些外源的基因能够发挥其功能，从而使转入外源基因的生物获得新的性状。因此，基因工程的意图就是通过人工的方法改造生物的遗传物质，让生物按照人类的设想来改变其性状。

实际上，在生物进化中是存在着物种之间的遗传物质转移的，这种遗传物质的转移对新物种的形成和大进化所起的作用正逐渐被人们认识。因此，基因工程其实就是模拟生物进化，而且是试图让生物按照人类的意愿快速进化。

如果这能实现的话，那将是很美妙的。传统上，由于物种之间存在着生殖隔离，一般只能在同一物种的不同品种之间进行遗传育种，从而可产生的

---

游离于细菌基因组外的一些可独立复制的 DNA 分子，一般呈环状，分子量较小。

新性状是十分有限的。而基因工程却打破了物种之间生殖隔离的障碍，使得即使是亲缘关系很远的两种生物也可以进行遗传物质的交换，并有可能产生新种类的生物。

设想一下，通过基因工程的方法，把西红柿的一些遗传物质转移到马铃薯中，或把马铃薯的一些基因转移到西红柿中，培育出地上长西红柿、地下长马铃薯的“西红柿马铃薯”；把猪、牛、羊等动物产生蛋白质的基因转移到水稻和小麦中，使大米、面粉富含蛋白质而且味道鲜美；把植物中与进行光合作用有关的基因转移到人类的基因组，使人类也有利用太阳光来合成碳水化合物化合物的能力，成为能“挨饥受饿”的绿色人；等等。这些想法都是十分诱人的。如果能实现的话，人类无形中就起到了宗教神话里造物主的作用，成为了未来的“上帝”。

从这些设想可以看出，基因工程的成功将使人类能够按照自己的意愿，培育出新的生物，创造出新的物种，从而能大大减轻地球上人口的压力。

设想归设想，现实归现实。现实中的基因工程又是怎么样的呢？实际上，基因工程已经取得了不少成绩。这里只列举一些比较有代表性的例子。

微生物基因工程是最先发展起来的。比较成功的尝试就是把人类编码胰岛素的基因转移到大肠杆菌中，让这种细菌在生长时能分泌出胰岛素。以这种方式生产出来的胰岛素是和人类自身分泌的胰岛素完全一样的，因此比从牛中提取出来的牛胰岛素更适合于治疗人的糖尿病。这种产品已从80年代开始投放市场。此后，还有不少微生物基因工程同样获得了成功。

在动物基因工程方面，曾成功地把人类的生长素基因转移到牛中，并使其能在牛的细胞中表达，即牛的细胞也能产生人类的生长素。这样，在牛奶中就会含有人生长素这种促进人类生长的活性物质。另外，对其他动物，如小鼠，也有一些把外源基因导入而成功表达的例子。带有外源基因的动物就称为转基因动物。转基因动物这个词现在已被越来越普遍地使用着。

转基因植物的研究同样也是一个热门的领域。80年代末，科学家把荧光虫中与发光有关的荧光素酶基因导入一种植物，使其成为能发光的植物，在黑暗中发出淡淡的亮光，大大地提高了该植物的观赏价值。这一成功曾轰动一时。近年来，基因工程在农业生产上也发挥了不少作用。例如，通过基因工程方法把一种细菌中能产生杀虫毒蛋白的基因转入棉花，使棉花也能产生这种毒蛋白，从而培育出能抗虫的棉花品种。目前，这种抗虫棉花已开始商品化。

植物基因工程还可以用来提高常规育种的效率。把一种能特异地抑制植物的雄花或雄蕊发育的外源基因转入农作物中，获得该基因的农作物就会变成雄性不育，即不能产生可育的花粉。这样在品种间杂交育种中，就不必通过人工或其他方法去雄，从而大大提高了育种的效率。必要时，又可借助基因工程的方法，再转入另外的一种育性恢复基因，使转基因的雄性不育植株恢复育性。这种“来去自如”的育种方式无疑是育种史上的一场革命，目前在一些作物中已有成功的报道。

人类的基因工程也显示出美好的前景。虽然制造能光合作用的绿色人只不过是处于幻想的阶段，但在应用基因工程方法根治人类的遗传病方面已迈出了可喜的一步，这就是新兴的“基因治疗”行业。基因治疗就是把基因组中引起遗传病的病变基因用正常的基因代替，从而使患有遗传病的人能得到彻底的根治。目前，人类的基因治疗仍处于研究和试验的阶段，不过已经不



是幻想家的空想。

基因工程现在已成为一门新兴的产业，世界各国纷纷成立与基因工程有关的公司。目前，基因工程公司大大小小已达数百家。在 21 世纪，基因工程将会得到更大的发展。有人预计，从 21 世纪开始，将有越来越多按照人类的意愿培育的转基因动物和转基因植物问世；在 21 世纪 20 年代，将能开展人类癌症的基因治疗以及人类遗传病的基因治疗；到了 21 世纪中叶，将有望能根除人类的遗传性疾病。

基因工程的前途是光明的，但是目前也存在着不少问题，使得基因工程或多或少地陷入了困境之中。虽然现代基因工程已取得了一定的成绩，但与投入的研究力量和资金相比是微不足道的。造成这种局面的主要原因是现在的基因工程带有很大的盲目性。诚然，把外源基因导入微生物以及动植物都已有不少可行的方法，不过外源基因进入了一种生物的基因组后往往是难以表达或难以正常表达，而且其命运也是不可预测。常常有外源基因不久就被“丢掉”或即使存在也不起任何作用的情况。因此，目前的基因工程有点像买彩票那样靠碰运气，或更确切地说是一种“现代炼金术”。古代炼金术对化学的产生、对早期化学实验技术的发展所起的作用是不可否定的，不过要在原子理论提出以后，化学这门学科才能真正诞生。同样，目前的基因工程虽然已发展出不少在不同种类的生物之间转移遗传物质的方法，不过也要在对基因和基因组的结构与进化的认识有了重大突破以后，真正的基因工程时代才会来临。

基因工程目前面临的另一个比较大的问题是公众对基因工程产品存在着戒心甚至恐惧。通过基因工程创造出来的生物或生物产品毕竟不是大自然的产物。在人类还未完全真正了解生物进化的具体过程及其遗传学基础的情况下，进行基因工程的尝试是会有一定的危险性的。例如，基因工程是否会产生危害人类的怪物、细菌或病毒？基因工程产品的安全性如何？对人类是否有副作用？对基因工程存在着这些想法是很自然的。在现今阶段，不少基因工程产品的安全性都受到公众的怀疑，如含有生长素的牛奶在欧洲普遍受到抵制，含有杀虫基因的蔬菜在市场上也遭到冷遇。要解决这些问题，除了进行一般的常规分析和试验外，还必须更加深入地探索生物进化的奥秘。只有这样，才有助于基因工程技术的健康发展，才能造福于人类以及地球上的其他生物。

另外，在人类的基因治疗方面，除了存在着技术安全性的问题外，还有很多非技术性的，即与医学伦理道德有关的问题。及早考虑这些问题并制定有关的策略，是人类积极地面向未来的一种态度。

## 走向未来

生命起源于无生命的物质，生命在地球上已存在了 35 亿年。35 亿年的生物进化使地球上的生命从简单到复杂、从单调到多样、从低级到高级的发展。随着人类的出现，地球上的生物更是进入了一个崭新的时代。在这个新时代中，人类作为地球上的第一号生物，正在其他生物的陪伴下走向未来。

未来是充满神秘的，未来也是充满希望的，而通往未来的道路是不会平坦的。可以说，未来是希望与困境同在。人类只有勇敢地面向未来，迎接未来的挑战。

在未来向人类招手的时候，人类能为迎接未来作些什么准备呢？让我们看看人类目前在探索生命的本质和奥秘方面有什么庞大的计划吧。

在 20 世纪 80 年代中期，美国发起了一个跨世纪的“人类基因组计划”。该计划旨在测定人类基因组中 30 亿个核苷酸对的全序列。这个规模相当于“阿波罗登月探险”的生物学宏伟计划预计耗资 30 亿美元，需时二三十年。该计划由美国牵头，另外还有多个国家的共同投资和参与，因此是一项国际性的合作研究计划。现在这一计划已如火如荼地展开，并取得了可喜的成果。可以预言，这一计划将能大大地提高人类对自身以及对生命本质的认识，并为人类跨进 21 世纪和走向未来奠定良好的基础。

在参与“人类基因组计划”的同时，部分欧洲国家还制定了对其他一些生物的基因组全序列进行分析的远大规划。这些规划的重点就是要测定几种有代表性的低等生物的基因组全序列。低等生物的基因组虽然比较小，但测定它们的全序列同样能加深人类对基因和基因组结构的认识。通过 17 个国家（其中大部分是欧洲国家）的 35 个实验室的合作，酵母的第 3 条染色体的全序列已在 1992 年年中被测定出来了。该染色体是酵母的 16 条染色体中比较小的一条，共有约 315,000 个核苷酸对，估计含有 180 多个基因。而到了 1996 年，作为简单真核生物代表的酵母的基因组全序列已经显现在人类的眼前。

此外，日本、中国等国家也致力于测定作为亚洲人主要粮食的水稻的基因组全序列。

在生物学的其他领域，日本发起了一个规模庞大的“人类前沿科学规划”。该规划吸引了很多科学家参加，现在也已成为了一项国际上十分重要的、面向未来的生物学研究计划。

所有这些对生物基因组的研究计划及其他重大的生物学计划，无疑将能促进人类对生物进化和生命本质的深入探索，并使人类在走向未来的过程中朝着解决生命起源和生物进化之谜的目标迈进。

与此同时，我们也必须清楚地意识到：探索的目的是为了认识，而不是为了征服。只有这样，我们才能与自然界取得和谐，才能成为地球乃至宇宙未来的真正主人。

