

方舟子 著

生物学观念的发展

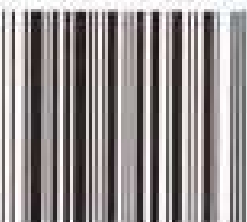
# 寻找生命的逻辑



——生物学观念的发展

# 寻找生命的逻辑

ISBN 7-313-04005-9



7313 040053 >

# 寻找生命的逻辑

——生物学观念的发展

方舟子 著

上海交通大学出版社

## 内 容 提 要

本书系统地介绍和总结了现代生物学的历史,着重于现代生物学的三门核心学科:进化生物学、遗传学和发育生物学,围绕着现代生物学的主要观念,特别是进化、遗传和发育等观念的诞生、发展、深化和统一而展开,对生物学历史上的重要人物、事件、争议作了回顾和评价,书后介绍和展望了生物学的新进展。

### 图书在版编目(CIP)数据

寻找生命的逻辑:生物学观念的发展 / 方舟子著.  
上海:上海交通大学出版社, 2005  
(科学文化系列丛书)  
ISBN 7-313-04005-9

I. 寻... II. 方... III. 生物学史—通俗读物  
IV. Q-49

中国版本图书馆CIP数据核字(2005)第051284号

### 寻找生命的逻辑

——生物学观念的发展

方舟子 著

上海交通大学出版社出版发行

(上海市番禺路877号 邮政编码 200030)

电话:64071208 出版人:张天蔚

常熟市文化印刷有限公司印刷 全国新华书店经销

开本:787mm×960mm 1/16 印张:10.25 插页:4 字数:190千字

2005年9月第1版 2005年9月第1次印刷

印数:1—4 050

ISBN7-313-04005-9/Q·016 定价:28.00元

---

版权所有 侵权必究

# 寻找生命的逻辑

——生物学观念的发展



方舟子，原名方滨兴，1967年11月生于福建云霄县。1985年毕业于中国科技大学生物系。1990年本科毕业赴美国留学。1995年获美国罗切斯特州立大学生物化学博士学位。先后在罗切斯特（Rochester）大学生物系、康尔登（Concord）生物研究所做博士后研究。研究方向为分子遗传学。

方舟子为中文互联网的无名客之一。1994年创办世界上第一份中文网络文学刊物《新语丝》，主持新语丝网站，担任新语丝社长。2002年创办中文网上第一个学术打假网站“艾文有约”，揭露了多位科学家、教育界、新闻界等领域的造假现象。目前担任《中国消费者报·冰点周刊》、《新快报·艾文·北京科学报》网络版作者。著有《进化新理论》、《方舟在线》、《批判主义——基因时代的科学》、《进化新理论》、《道义——查尔斯·达尔文与人类》、《人类与自然》、《江山无限——方舟子历史随笔》、《网络上的美国》、《基因时代的科学与真相》等著作。

## 前 言

“生物学”一语由拉马克于1802年最早使用，但是当时并无真正意义上的生物学。如果我们要给生物学找一个生日的话，可以把它定在1859年11月24日。在那一天，达尔文经过20年小心谨慎的准备，出版了《物种起源》。随着达尔文进化论的诞生，对生命现象的研究与超自然因素断绝了一切关系，而成为一门真正的科学；杂乱无章的生命现象，各行其是的各个生物学科，也从此统一了起来。

几年以后，一位名叫孟德尔的奥地利修道士在孤独地从事着豌豆杂交试验，发现了基因。遗传学在一个偏僻的角落诞生，然后又被遗忘，直到1900年才被人们重新记起，给生物学带来了又一场革命。

如果说进化论是生物学大厦的基础，那么遗传学就是生物学大厦中连接着生物学其他分支的主楼。进化和遗传是生命最主要的两个特征。进化是一切生命现象的源泉，遗传的机理是一切生命现象的核心，而基因是遗传的基本单位。要完整地解释生命现象，离不开进化和基因这两个基本概念。

为了能够理解生命现象，发现生命现象的逻辑，人类已摸索了数千年。而只有在一百多年来，有了进化和基因的观念，人们才找到了打开生命之门的钥匙。伟大的生物学家杜布赞斯基有句名言：“若无进化之光，生物学毫无道理可言。”这是就生命现象的起源而言的。如果要解释生命现象的机理，则需要借助

基因之光。

本书并不试图全面地介绍现代生物学的发展历程，而只是集中介绍进化和基因这两个生物学的基本观念是如何形成、发展和深化的。本书断断续续写了两年多。在写作过程中，除了阅读原始文献外，也参考了一些英文专著，附录中列的是主要的10本。尤其是现代综合进化论的奠基者之一恩斯特·迈尔(Ernst Mayr)的生物学史著作，更是任何对生物学思想的发展史感兴趣的人所必读的。本书中的一些观点，特别是关于“群体思维”的观点，也源于迈尔。在本书正文完成之时，恰好传来了迈尔以101岁高龄病逝的消息。我就把这本书作为对这位现代生物学的老祖父的一个纪念吧。

2005年6月20日

# 目 录

## 第一编 进化

<b>第一章 达尔文之前</b> .....	3
一、神创论.....	3
二、理念论和目的论.....	5
三、设计.....	8
四、事物大链条.....	10
五、系统分类.....	11
六、物种.....	13
七、地层.....	16
八、灾变与均变.....	17
九、同功与同源.....	19
<b>第二章 达尔文时期</b> .....	22
一、巨人出世.....	22
二、贝格尔号之航.....	26
三、共同祖先学说的威力.....	28
四、通向自然选择学说之路.....	31
五、达尔文革命的意义.....	34
六、对达尔文革命的挑战.....	37
<b>第三章 达尔文之后</b> .....	42
一、跃变论、直生论和新拉马克主义.....	42
二、新达尔文主义.....	44
三、突变论.....	47
四、群体遗传学.....	49
五、现代综合.....	52
六、基因选择学说.....	54
七、社会生物学.....	56



八、间断平衡 .....	58
九、分子进化 .....	61
十、进化发育生物学 .....	64

## 第二编 基因

<b>第一章 基因的发现</b> .....	71
一、大理论的失败 .....	71
二、孤独的创建者 .....	76
三、追踪遗传的载体 .....	84
四、细胞与遗传的统一 .....	89
<b>第二章 分子遗传学的诞生</b> .....	97
一、一个基因一个酶 .....	97
二、遗传物质 .....	100
三、双螺旋 .....	104
四、基因的功能 .....	109
<b>第三章 分子时代</b> .....	116
一、二次革命 .....	116
二、新疆域 .....	120

## 第三编 生命

<b>第一章 进化是什么</b> .....	129
一、进化没有方向 .....	129
二、自然选择 .....	132
<b>第二章 基因是什么</b> .....	136
一、基因作为遗传单位 .....	136
二、基因作为进化单位 .....	139
三、基因作为理论建构和物质实体 .....	140
<b>第三章 生命是什么</b> .....	146
一、物理主义和活力主义 .....	146

二、还原主义和整体主义 .....	148
三、生命的特征 .....	151
<b>附录 生物学大事记 .....</b>	<b>153</b>
<b>主要参考书目 .....</b>	<b>156</b>

# 第一编 进化



# 第一章 达尔文之前

## 一、神创论

“我们从哪里来？”

从人类诞生之日起，就被这个问题困扰着。所有的人类文化，对世界、生物和人类的起源都有自己的解释，而在科学产生之前，这样的解释往往是超自然的、神秘的，以创世神话的形式表现出来。几乎每个民族都有自己的创世神话，有的甚至有多种版本。但这些神话的基本格式都类似，都是为了说明宇宙如何从浑沌中产生，无物如何变为有物，人又是怎么出现的。

最早的创世神话为两河流域的苏美尔人所创作，在流传至今的楔形文字泥板《七表诗》中，描述了在创世之前有一对神灵，男神为淡水海洋阿斯普，女神为咸水海洋梯阿马特，二神生下了众多神灵，后来神之间发生大决战，一方以梯阿马特为首，一方以梯阿马特的曾孙、众神之王马尔都克为首。马尔都克战胜梯阿马特，将她的身体一分为二造出天地，又用梯阿马特的主要支持者金古的血液造出人，并强迫人膜拜神。

古埃及没有很明确的创世神话，众说纷纭。早期的说法也认为太初只有水和女神努恩，努恩造出男神阿图姆。在后来的版本中，阿图姆成了最早的创世神，他把精液与尘土混合（另一个版本说是用唾液），造出弟弟、空气与生命之神苏和妹妹、湿气女神特夫那特。苏和特夫那特交配生下那特和盖布。在那特在上、盖布在下相结合的时候，苏把他们分离，分别成了天和地。他们生下了下一代的神，神继续繁衍，最终产生了人类。

古希腊神话也认为太初只有水，女神尤利诺姆将天空从水中分离出来，并用北风造出一条蛇欧菲恩。尤利诺姆与欧菲恩交配，变成一只鸽子，产下一个蛋。欧菲恩将蛋孵化，从中生出了天体、大地、动物和植物。

古印度神话也认为太初只有水，但是水中并无神，而是出现一个金蛋，孵出梵天大神，梵天以两半蛋壳创造天地，然后从其身体的各个部位诞生万物。

还有的神话颇为离奇，例如某个印第安人部落认为神用一只在原始海洋上游泳的鸭子的蹼足上粘着的泥土造出大地和生物，而西非某个部落则认为世界是在蚂蚁的排泄物中产生的！

这些丰富多彩的故事是一笔宝贵的文学财富，但从科学的角度看，则是毫无价值的幻想。有一部分可能较为原始的创世神话显然是从生物世界得到的灵

感,认为世界是从一颗种子、一个蛋起源,或某种强大或生殖力旺盛的生物产生的。另有一部分创世神话则更具有行而上的意味,应该是在人类有了宗教之后才出现,认为世界万物是由神创造的。这种神创论在世界各地的多种文化中都可以找到,尽管它们的细节各不相同,但也可以发现一些共同特点,例如神是全知、全能的,单独存在于世界之前,他对世界的创造是深思熟虑的,细致有序的,并且是有目的的。

在形形色色的神创论中,与生物学的历史密切相关的是基督教所继承的希伯来创世神话。它的依据是《圣经·创世记》的前面几章,特别是第一、二章。按照传统的说法,包括《创世记》在内的《圣经》首五卷,是摩西在上帝的启示下写的。细心的读者会发现摩西不可能是这五卷的作者,因为在《申命记》的最后记载了摩西之死。事实上,首五卷不是某个人的作品,而是在很长的历史时期内集体创作的产物。最开始很可能是通过口述流传,大约在公元前一千年间,才开始用莎草纸纪录下来。现代研究《圣经》的学者通过分析首五卷的语言风格以及和其他文献相比较,认为它有四种文本来源。大约在公元前450至公元前400年间,有人把所有这些版本做了编辑、加工,合在一起形成了和我们今天看到的差不多的版本。

在《圣经》编撰过程中,编辑者虽然做了处理,力图让内容保持一致,但矛盾之处仍然比比皆是。神创论者作为主要依据的《创世记》前两章,就讲了两个很不相同的神创故事。第一章和第二章的前三句及第四句的前半部分,被认为来自一个较晚近的文本,上帝被称为伊洛希姆(Elohim,诸神),体裁类似于颂歌,是“巴比伦囚虏”时期(在公元前586年,新巴比伦国王尼布甲尼撒二世攻占耶路撒冷,将几万名犹太人掳往巴比伦,直到公元前538年波斯攻陷巴比伦,才把他们放回。这段历史时期,在犹太历史上称为“巴比伦囚虏”)前后犹太祭司参照巴比伦神话创作的,被抽象成了一周七天内创世:

第一日,神在黑暗、混沌和水的大地创造光、昼夜。

第二日,神创造天,将上面的水和下面的水分开。

第三日,神分离陆地和海洋,创造出种子植物。

第四日,神创造出日、月和星星。

第五日,神创造出水生动物和飞鸟。

第六日,神创造出牲畜、昆虫、野兽和男女。

第七日,神安息了。

从第二章第四句后半部分一直到这一章结束,是来自于更古老的文本,其体裁类似于民间故事。它讲了一个完全不同的神创故事。上帝首次被称为雅赫维(被基督徒错误地读成“耶和华”。在希伯来《圣经》中,上帝的名字仅记做YH-WH。犹太教禁止口呼上帝的名字,读经读到YHWH时,改读成adonay,意思

是“吾主”，有时也把 adhonay 的元音符号写在 YHWH 下面。中世纪基督教神学家误以为这是标记 YHWH 的元音，于是将 YHWH 还原成 Yehovah，即耶和華。根据近代学者的考证，正确的读法应是 Yahweh，即雅赫维），而且没有提到创造的天数。有些学者因此认为在这个故事中，所有的创造都是同时发生的。但是根据叙述的语气和上下文关系，我们可以推导出如下的创造顺序：

大地没有草木，也无人耕种。

雅赫维用地上的尘土造出第一个人亚当。

雅赫维建造伊甸园，创造出植物。

雅赫维为了不使亚当感到孤独，用土创造走兽和飞鸟。

雅赫维用亚当的肋骨造出第一个女人夏娃。

在这个版本中，没有提到创造光、水、天、陆地、日月星辰，暗示着它们已预先存在。然后，男人首先被创造出来，之后是植物、动物和女人。而在前一个版本中，生物被创造的顺序却是植物、水生动物和飞鸟，最后是其他动物和男女。

早期基督教神学家已意识到这个矛盾，并试图使之调和。当时大多数神学家将七天创世采用为神创故事，而其他神学家则采用另一版本。后来，神学家们同意，既然《圣经》是上帝的话语，两个版本都必须被无条件地接受：我们必须同时相信上帝在六天之内和同一时间内创造世界万物。根据古罗马神学家奥古斯丁(Saint Augustine, 354-430)的看法，《圣经》的权威大于人类的智力，我们觉得两个创世故事相互矛盾是因为我们智力有限。这实际上拒绝了任何理性探讨的企图。

总之，神创论认为世界万物是依靠超自然的力量形成的，创造只有一次，其结果是一个没有变化的静止的世界，而且历史非常短暂。这些观念是和进化论格格不入的，成了进化论诞生和传播的最大障碍。

## 二、理念论和目的论

与神创论相反，科学是一种自然主义的世界观，试图用自然力量解释自然现象，而不借助于任何超自然的力量。科学也是一种方法论，以实证为依据，以逻辑为工具，力图在观察或实验的基础上，对发现的自然现象提出合乎逻辑的自然解释。自然主义、理性和实证方法，是科学思想的三大不可分离的特征。这种思想，是几位古希腊自然哲学家的发明，其中最重要的有三位：第一位西方哲学家、几何学的创始人泰勒斯(Thales, 约公元前 625 公元前 547)也是第一个尝试完全用自然因素解释自然现象的人，奠定了科学的自然观，世界万物都被视为自然因素相互作用的结果，跟神无关。毕达哥拉斯(Pythagoras, 约公元前 570-500)坚信自然界并非杂乱无章，而是有完美的规律可循，从而奠定了科学的规律观。德谟克利特(Democritus, 约公元前 460 公元前 370)将原子论创建成了一个精

致而完备的体系，试图根据少数基本观念解释整个世界，并且以数学为工具，加以定量的研究，因此奠定了科学的还原观，还原分析成了科学最重要的方法。

但是这些所谓前苏格拉底哲学家对西方思想的影响都比不上苏格拉底的学生柏拉图(Plato, 公元前 427-347)和柏拉图的学生亚里士多德(Aristotle, 公元前 384-322)。柏拉图哲学思想的核心是理念论(也称做形式论)，他把世界分成了精神世界和物质世界两部分，认为我们在物质世界中所观察和感觉到的一切事物，都不过是对精神世界中潜在的“理念”或“形式”的虚幻的反映，是理念的摹本。理念是完善而永恒的，而事物则是不完善的、变化着的。例如，“马”是一种理念，它并不指特定的任何一种有形的马，不存在于空间和时间中，因此是永恒不变的。而存在于感官世界中的特定的马，却是会变化、死亡和腐烂的。

所谓理念实际上是我们对经验进行归纳，抽象而得的概念。我们从形形色色的马的个体归纳出“马”的概念，让我们能够抽象地思考马，而不是某匹特定的马。这种归纳使我们能够使用抽象的概念进行交流，同时也使我们在日常生活中可以区分马和牛，而不至于“风马牛”。但是，并不是所有的马或牛都是一样的，归纳的结果总是简单化的，而我们的经验也会影响到归纳的准确性，因此归纳并非总是可靠的。

然而，柏拉图的理念论却认为只有理念才是真实可靠的，才是实在，除此之外一切都是实在的幻象。在《理想国》一书中，他曾讲述了这么个著名的寓言：没有哲学的人们被比喻成是囚禁在洞穴中的囚犯，他们面对墙壁，观察壁上变幻的、歪曲的影子，这些影子是身后的物体所投下的，但是他们被锁链锁住，无法回头直接看这些物体。因此他们只能把观察到的那些歪曲的影子当作真实，而实际上只有背后那些物体才是“形式”或“本质”。因此，在柏拉图看来，通过感官所得对事物的认识只是“意见”，是对现实有缺陷的、不真实的反映，只有对理念的认识才是真正的知识。柏拉图并进而认为，人出世前灵魂就已具有了对理念的认识，但是灵魂投生肉体以后，被肉体玷污而暂时忘却了，人们只有摆脱肉体的干扰，才能唤起自己的灵魂对理念的回忆，从而获得真正的知识。因此柏拉图认为，物质世界是不值得研究的，从中不能产生真正的知识。这种理念论实际上是一种蔑视经验的唯心论，是与现代科学格格不入的。

柏拉图的理念论同时也是一种本质论，认为事物有一个永恒的、真实的本质。这更是与现代生物学的观念格格不入的。不错，不同的马可以说是“马”这个概念的不完善的“摹本”，但是这种多元化并非是“实在”的不完善的反映，它们本身就是实在，也只有在这些实在的基础上，才能进行归纳：没有马的个体，也就没有“马”的概念。另一方面，“马”这个概念只是对马的不同个体所表现出来的一些共同特征的归纳，反映的是由不同的马组成的群体特征。既要注意到马的共同特征(所谓“本质”)，也不可忽视马的个体差异，后者并非不重要，在一定条



件下是更重要的,它们有可能改变马的本质,马的本质并不是不可改变的。达尔文和孟德尔都不同程度地意识到了这一点,因此都特别重视生物个体的变异。柏拉图的哲学思想对后来的西方思想有深远的影响,但是对现代生物学观念的产生和被接受却起到了重大的阻碍作用,以致有人说柏拉图的著作对生物学是一场大灾难。

亚里士多德在一定程度上继承了柏拉图的哲学思想。他相信理念论,也相信物质与精神的二元论。但是与柏拉图不同,亚里士多德并不把物质世界和精神世界截然分开,相反地,他认为形式和物质是结合在一起成为一个整体的。因此,在物质世界中的每一种物体,都同时由形式和物质组成,他将这个观点称为“形式质料说”。因此,与柏拉图不同,亚里士多德认为物质世界是值得研究的,从中是能够产生有价值的真正知识的。既然物质世界是不断变化的,又如何解释这些变化呢?亚里士多德认为所有的变化,都可以用四种因素——“因”——中的一种来解释,他称之为物质因、形式因、作用因和目的因。物质因解释物体是由什么物质组成的,形式因解释物质采取的形式,作用因解释该物体是如何开始的,而目的因解释该物体的结局或目的。这四种因中,对以后生物学观念的发展影响最大的是形式因和目的因。形式因的说法源自柏拉图的形式论,任何物体的形式因变化都是因为其中具有柏拉图的形式,在生物中,这个形式等同于灵魂,植物有最低级的营养和生殖灵魂,动物除此之外还有感觉灵魂,而只有人具有能够推理的理性灵魂。亚里士多德在研究生物体的发育时,认为发育的最后阶段(成体)解释了在早期阶段发生的形态变化。在他看来,一个胚胎之所以能够发育成人,是因为它蕴涵着人这种形式(形式因),其目的是要发育成完整的人(目的因)。亚里士多德还区分了潜在性和实际性,认为所有的变化都涉及从一个潜在状态到实际状态的变化,因此,在亚里士多德看来,胚胎是潜在的人,而婴儿则是实际的人。

目的因的说法在后来被发展成了目的论。亚里士多德的“目的因”只是表明生物体一种内在的属性,但是“目的”也暗示了有意识的创造,因此生物体及其器官似乎是为了某种特殊的目的而被设计出来的(眼睛是为了看、耳朵是为了听而设计的),而每一个物种也都是为了实现某个目的而创造出来的(猫是为了抓老鼠、猪是为了让人吃而创造的)。罗马帝国的老普林尼(Gaius Plinius Secundus, 公元 23/79)即声称所有物种都是为了人的需要而创造的。但是这个目的是由谁来设定的,又是由谁来创造的呢?在基督教统治欧洲之后,目的论就与基督教的神创论结合起来。上帝不仅创造万物,而且为万物设定了目的,如中世纪神学家阿奎那(Thomas Aquinas, 1224/1274)所言:“因此有某个智能存在指导着所有的自然事物达到其结局,而这个存在我们称为上帝。”

### 三、设计

我们所处的世界，特别是生物世界，似乎是既复杂又和谐有序，就像是被有目的地智能设计出来的。从柏拉图、亚里士多德开始，这种设计现象就被用于证明造物主——上帝——的存在。古罗马演说家西塞罗(Marcus Tullius Cicero, 公元前 106 公元前 43 年)用一个著名的例子说明了这一点：“当你看到一个日晷或一个水钟，你看得出它是通过设计而不是偶然来报时的。那么，既然宇宙拥有一切东西，包括这些造物本身及其制造者，你怎么能够想像宇宙作为一个整体是没有目的和智能的呢？”阿奎那在《神学大全》(Summa Theologiae)中列举了用于证明上帝存在的五条论证，其中第五条就是“来自设计的论证”。不过，在中世纪，神学家们通过研究上帝的“话语”——《圣经》——以及自己的神秘体验来领悟上帝的旨意。这被称为神启宗教。但是人人都可以自称灵机一动或在梦中获得上帝的启示，可以对《圣经》做出独特的解释，又该听谁的呢？罗马教会一度掌握了对《圣经》的解释权，但是在宗教改革运动之后，有众多的信徒不再接受这个权威了。

到 17 世纪，随着现代科学的兴起，出现了一个用客观的科学标准证明上帝的存在的思潮。一些信徒们试图通过研究上帝的“作品”——大自然——来领悟上帝的旨意，有的甚至认为这比研究《圣经》还要可靠。《圣经》在传抄过程中会出现错误(研究《圣经》的学者们也早已发现《圣经》中的种种自相矛盾之处，为了自圆其说而伤透脑筋)，但是上帝的作品却无法篡改，是真理的体现。这个流派被称为自然神学。这个流派在英国特别流行，牧师兼博物学家约翰·瑞(John Ray, 1627-1705)在 1691 年出版的《体现在创造作品中的上帝的智慧》(The Wisdom of God as Manifested in the Works of Creation)是它的经典著作。一个多世纪后，尽管遭遇启蒙运动的挑战，自然神学仍然生机勃勃，另一名英国牧师威廉·佩利(William Paley, 1743-1805)在 1802 年出版的《自然神学》(Natural Theology)一书描述了许多生物体复杂结构以及它们对环境的巧妙适应的例子，对年轻的达尔文有很大的影响。在 19 世纪 30 年代，这个运动达到了顶峰：布里吉瓦特伯爵(Earl of Bridgewater)留下一大笔遗产供编撰、出版系列论文集论述“上帝在创造作品中的威力、智慧和仁慈”。这个多达八卷的论文集由众多著名科学家撰写，涵盖天文学、物理学、气象学、化学、矿物学、地质学和生物学，列举大量的科学事实证明上帝的存在。

自然神学的基础是“来自设计的论证”：世界——特别是生物体的构造——是如此复杂而有序，它们不可能是随机自然形成的，而只能是由一个智能设计者有目的地创造出来的。佩利在其著作中生动地论述了西塞罗已经想到过的“手表类比”，给读者留下深刻的印象，以后经常被作为佩利的发明提及：设想你走过

一片荒野，脚踏在石头上，你可能会假定这些石头一直就在那里，而不会追问它们是怎么来的；但是如果你在地上见到了一块手表，你就会奇怪它怎么会在那里，而且你知道这块手表不可能是自然而然地出现在那里的，一定是由某个手表匠制造出来的。他由此推论说：“在手表中存在的每一个加工的迹象，每一个设计的表现，在大自然的产物中也都存在着；并且，大自然的产物远胜手表，超出了一切人为的计算。”既然手表一定有一个创造它的手表匠，大自然也就应该有一个设计它的智能设计者，也就是上帝。

既然生物是由上帝创造的，那么通过仔细研究生物，特别是动物，就可以发现上帝的威力和智慧，而且也可以发现上帝的仁慈。有的自然神学家像老普利尼那样，想把一切生物的存在都解释为是为人提供服务，它们是上帝赐予人的恩典。但是只要多加考虑就不得不承认，许多生物对人类是毫无价值的。然而它们同样体现了上帝的仁慈：每种动物的每个器官是如此巧妙地适应了它们的生活方式，这表明上帝非常关心他的创造物。例如，看看狮子的爪和牙，难道不是非常适合于捕捉猎物吗？然而，一个显而易见的问题是，对狮子的仁慈不是意味着对猎物的残忍吗？一个仁慈的上帝怎么会创造出以杀戮为生的动物？自然神学家辩解说，让那些老弱病残的猎物在狮子爪牙之下迅速死亡，实际上减轻了它们的痛苦，因而是仁慈的。但是狮子显然并非只追杀老弱病残的猎物。因此自然神学家又发明了一种说法，杀戮是为了保持“自然的平衡”，如果一个物种的数量过多，就需要有捕食者来捕杀它们以保持自然系统的稳定。如果我们同意杀戮可以作为保持“自然的平衡”的一种仁慈方式的话，那么对寄生在人体身上的跳蚤、虱子、蛔虫等等，除了折磨人之外，实在想不出有何仁慈可言。自然神学家只好做了让步，承认有的东西是为了惩罚人类的原罪而设计出来的，这当然算不上什么仁慈。

英国哲学家戴维·休谟(David Hume, 1711-1776)在死后(1779年)出版的《关于自然宗教的对话》(Dialogues Concerning Natural Religion)一书中，驳斥了“来自设计的论证”，其中一个理由就是“用高级标准来衡量，这个世界是有缺陷、不完美的，是某个幼稚神灵的首次粗浅尝试，然后由于对其成果感到羞耻而抛弃了它”，换句话说，我们无法用这个不完美的世界来证明万能上帝的存在。他集中抨击把大自然与人造物做类比这样的论证：大自然和人造物并没有可比性，大自然有可能像植物那样成长，或像动物那样发育，而人造物却是死板的。人造物的制造者人是能力有限的，而且是众多的，那么怎么可以推出大自然的创造者是万能的，而且是唯一的呢？

如果休谟对“来自设计的论证”的驳斥像许多哲学家认为的那样是致命的，那么为什么在这之后的近百年间，自然神学在英国知识界仍然那么有吸引力？毫无疑问，休谟从逻辑上推翻了类似佩利的“手表类比”这样的论证，那样的类比

的确是不成立的。但是，“来自设计的论证”完全可以不必用到这个类比，它实际上是要人们在这两种可能性之间做出取舍：像生物体这样复杂而有序的事物，是随机形成的，还是智能设计的？与休谟同时代的唯物主义哲学家相信它们是随机形成的，但是对一般人来说，这种可能性微乎其微。如果只能在这两种可能性之间做出选择，又没有无神论的信仰，那么人们显然会倾向于接受智能设计说。达尔文提出了第三种可能性，而且是更大的可能性。他指出，非随机的自然选择可以令人信服地解释生物体的适应现象，而无需求助于智能设计；而且生物的适应往往是非常不完美的，因而不可能是智能设计出来。至此，自然神学才真正被判处了死刑。之后“来自设计的论证”虽然还改头换面地出现（例如“科学神创论”、“智能设计论”），但是不过是行走的僵尸而已，在学术界已无市场。

#### 四、事物大链条

亚里士多德是古代最伟大的博物学家。他描述了 500 多种动物，并试图对种种生物现象做出归纳、分类和解释。在对生物进行比较、分类时，亚里士多德认识到可以对不同的生物按从简单到复杂的次序进行排列，构成了一个等级系统。在他看来，自然界存在着从非生物、植物到动物的连续序列，组成了一个从最不完善的事物上升到最完善的事物线性链条，每个事物都是这个链条中的一环。他把这称为自然界等级。这个等级是这样的：

非生物—低等植物—高度植物—植形动物(水母、海绵等)—昆虫—贝壳动物—甲壳动物(蟹、虾等)—软体动物(章鱼、墨鱼)—鱼—鲸类—卵生四足动物(两栖类、爬行类)—鸟—胎生四足动物(哺乳类)—人—完善

每一大等级中所包含的不同物种彼此之间也有高低之分。这个看法后来被发展为“自然界阶梯”(the Ladder of Nature)或“事物大链条”(the Great Chain of Being)的观念，而上帝即代表着完善，在从人到上帝之间还可以加入“天使”这一等级。这种等级排列是上帝为世界制定的理性蓝图的一部分，它代表着大自然的永恒而和谐的秩序，从神创之日起到现在都是一直如此，没有变化。

在这个链条上，每一物种与其邻近物种应该只有细微的等级差别，因此从最不完善的事物上升到最完善的事物之间，应该存在着无数的中间过渡环节，组成一个不间断的、逐渐递升的连续谱。用特别喜欢连续性的哲学家莱布尼茨(Gottfried Wilhelm von Leibniz, 1646-1716)的话来说，“大自然不做跳跃”。但是在生物界，我们却观察到在一个环节与邻近环节之间有显著的差异，处处存在间隙。人们认为将来会有新发现来填补这些间隙，就像以前发现了珊瑚等类似植物的动物刚好来填补从高等植物到低等动物的间隙一样。但是莱布尼茨却不如此乐观。为了解释为什么会存在间隙，莱布尼茨认为有许多物种已经灭绝了，还

有许多物种则发生了形态变化,那些具有共同的特征的不同物种可能曾经属于同一个物种。莱布尼茨是第一个把事物大链条看成动态的人。

在后来的博物学家中,最热衷构建事物大链条的是瑞士博物学家查尔斯·伯纳特(Charles Bonnet,1720-1793)。他相信如果把所有的物种按照彼此之间的相似程度排列起来,必然能够形成一个从最低等的生物到人的完美的直线链条。为了达到这个目标,他不惜采取非常荒唐的排列法,例如,他违背常规,把鱼类放在爬行类之上,这样就可以通过飞鱼而与鸟类联系起来,再通过鸵鸟、蝙蝠而把鸟类和哺乳类联系起来。如果这样的排列代表着神创的蓝图,那么任何变化(例如灭绝和进化)都会破坏了其完美,是上帝所不允许的,因此作为链条上的环节,物种的构造必定是绝对固定而永恒的。伯纳特相信上帝是通过制造生物的“种子”来确保物种的稳定性。伯纳特是一个预成论者,认为生物的发育只是种子中已有结构的展开,而种子又是代代相传的,一直可以追溯到神创时该物种最初的种子。但是上帝虽然创造了所有可能的种子,却并不一定要让所有的种子都在同一时期生长,而可以让不同的种子在不同的历史时期生长,可以在不同的历史时期形成不同的链条。事实上,伯纳特后来认为大链条并非静态的,而是随着时间的推移,在最底层的最低等的生物一步一步地迈向更高等的生物,植物在将来将会成为动物,动物将会成为人,而人则会成为天使。伯特纳是以一种古怪的神学思考获得这种“进步”观念。他认为生物体内的灵魂是不灭的,在将来会在一个更高等的身体中复活。虽然在地球历史上出现过多次大灾难,毁灭了当时的生命形态,但是种子则存活了下来,在环境恢复正常时会复活,发育成新的、更完善的形态。这样生命史就是一个沿着大链条逐步攀升的历史。

这样,不论是像莱布尼茨这样的哲学家还是像伯纳特这样的博物学家,都不再把世界看成是已被完善地创造出来、永恒不变的,而是处于走向完善的进程之中。他们在思索事物大链条时,有了“物种进步”的观念。但是这种“进步”观念与我们今天所理解的进化并不相同。在他们看来,物种的演变只是实现已经存在的可能性,也就是实现上帝已经制定的蓝图,所以在表面上看来大链条在随着时间的推移发生变化,而本质上却是永恒不变的。不过,这种动态的观念毕竟与进化近了一步。

## 五、系统分类

“事物大链条”的观念对当时的生物分类有重要的影响。将动物和植物加以分类的一个目的是把它们分别放进自然界阶梯中恰当的位置,以揭示造物主的计划。另一个目的则是出于实际需要,为了便于检索和鉴定那些具有农业和医学价值的物种。对比动物更难辨认的植物来说,更是如此,古代所谓植物学著作实际上都是药学或农学著作。从亚里士多德开始一直到18世纪后期,博物学家

普遍采用的是自上而下的分类法。例如，生物根据是否会运动分成动物和植物两大类，动物根据是否有血分成有血动物（脊椎动物）和无血动物（无脊椎动物）两类，有血动物分成温血和冷血，温血动物根据是有毛发还是羽毛再分成两类（哺乳类和鸟类），等等。这样一步步地二分下去，直到一个特定的物种。

这种自上而下的分类法其实是一种鉴定法，到今天生物学家还采用类似的方法来鉴定标本。但是这并不是一个很好的分类法。它在做每一级的分类时完全依赖于一个特征，而对该特征的选择又是主观的，选用不同的特征（例如不是先把动物分成有血或无血，而是分成有毛或无毛，或者是两足还是四足）就会形成完全不同的分类系统。而且，出于实用的目的经常导致不自然的分类，例如把动物分成肉食和草食，把植物分成可食和有毒。在亚里士多德的时代，博物学家只知道 500 多种动物和 500 多种植物，采用什么样的分类法都还不是个大问题。但是到了 1617 世纪，航海业的发展带来了世界范围的贸易和探险，让西方人见识了大量的闻所未闻的动物和植物新种，如何给生物分类就成了一大难题。要根据某一个特征进行分类已难以做到。英国昆虫学家托马斯·牟菲特(Thomas Mouffet, 1553-1604)在试图描述蝗虫时，如此抱怨说：“它们有的是绿色的，有的是黑色的，有的是蓝色的。有的用一对翅膀飞翔；有的用更多对翅膀；那些没有翅膀的，能跳跃；那些既不能飞也不能跳的，则行走；有的腿长，有的腿短。有的鸣叫，有的沉默。它们在自然界的种类如此之多，因此它们的名字也几乎是无限的，由于博物学家的疏忽而不够用。”

瑞典植物学家林奈(Carlolus Linnaeus, 1707-1778)被公认为是现代生物分类学之父，他研究生物分类的一个动机也是为了便于鉴定，因此他一开始采用的也是自上而下的分类法，但不是用的二分法，而是发明了一个等级结构的分类体系，在界之下划分纲，纲划分成目，目划分成属，最后是种（后来德国动物学家海克尔在属与目之间增加科，在纲与界之间增加门）。这样一个等级体系要比二分法缜密得多，也简明得多。在其后期，他意识到自下而上的分类法要更为恰当，因此把种作为分类的基本单位，分类从对物种进行尽可能准确的描述开始，把相似的种归为同一属，把相似的属归为同一目，再把相似的目归为同一纲。他的另一个沿用至今的发明是创建了双名制，每一个物种的学名都由一个表示其归属的拉丁文属名加一个特殊名组成，例如人的学名是 *Homo sapiens*，其中 *Homo* 是属名，*sapiens* 则是特殊名。

林奈的目的是为了建立一个自然系统反映造物主的计划，其巨著的名称就叫《自然系统》(*Systema Naturae*)。但是他意识到无法处理为了建立自然系统所必需的大量的信息，因此他决定先建一个人为系统，选定某一个身体结构特征的相似性作为分类依据。即便如此，他把物种作为分类的基本单位，通过比较各个物种的结构特征而选择最恰当的分类依据，这也使他的分类比以前的分类要

自然得多。例如，在伯纳特的分类系统中，把动物分成能飞和不能飞的，因此飞鱼被当成是鱼类和鸟类的中间形态，蝙蝠又被当成是从鸟类到哺乳类的中间形态。但是如果我们对飞鱼和蝙蝠的构造做详细的描述，就很容易看出，飞鱼的身体特征基本上都属于鱼类，只是其鳍的形态发生变化用于滑翔，而蝙蝠的身体特征基本上都属于哺乳类，只是其翅膀的形态发生变化用于飞翔，它们都不具有类似鸟的构造（除了那些脊椎动物都有的构造之外）。因此飞鱼很显然属于鱼类，而蝙蝠很显然属于哺乳类。

林奈并不认为事物大链条是造物主的计划，不想让他的分类系统体现出自然界阶梯。事实上，他的分类系统是对直线性的事物大链条的否定，乃是分支式的。例如，他把动物界划分成六个纲：四足纲、鸟纲、两栖纲、鱼纲、昆虫纲和蠕虫纲。尽管六个纲的动物的身体构造有的简单有的复杂，但是林奈并不试图将它们按从简单到复杂的顺序排列起来，而是把它们作为动物界之下六个地位相等的分支。所谓等级结构的分类，仅仅是指高级的分类单位（例如“界”）包含了下属的低级分类单位（例如“纲”），但是在同一分类单位之中，并无高低之分。一个物种在分类系统中并非如“事物大链条”的观念所认为的那样只能有一高一低两个最亲近物种，而是有可能有多个亲近物种，同一属的物种都是其近亲。如达尔文在后来发现的，这种分支式等级结构，实际上反映了所有生物都由共同祖先进化而来这种亲缘关系：同一属的各个物种都有一个共同祖先，同一科的各个属又有一个早一点共同祖先，依次类推。所谓自然系统，并不是一个能够反映造物主的创造计划的系统，而是一个能够反映各个物种的亲缘关系的分类系统。这样，林奈的分类系统无意中为达尔文的共同祖先学说奠定了基础。

## 六、物种

在林奈的分类系统中，物种成了基本单位。那么究竟什么是物种？根据什么标准才能把不同的个体归入同一个物种？英国博物学家约翰·瑞给出了第一个关于物种的定义：具有共同祖先的所有成员构成了一个物种，它们最终可以追溯到一对最早的祖先。这个共同祖先观念和达尔文的共同祖先学说完全不是一回事，它仅仅表示简单的血缘关系，而不是进化关系。在瑞看来，每一个物种都各有一对共同祖先，它们是分别由神创造出来的。事实上，瑞明确否定了进化的可能性，认为“一个物种永远不会从另一物种的种子中出生”，尽管同一物种的不同个体存在着差异，但是这种差异是可以忽略的，物种本身是固定不变的。

林奈在早期也采纳了恒定种的观点。但是同一属里的不同物种有时候是如此相似，让人不能不想到它们是否也来自共同祖先。林奈起初坚决否认这种可能性，坚持认为物种不变：最初上帝创造了多少种形态，就有多少种物种，并产生同样多而且永远相似的物种。但是通过杂交试验，林奈逐渐意识到物种其实是

可变的。不同物种之间的杂交通常不能产生后代，有的话也是像骡子那样是不育的，因此不能算是新种。但是在植物界，不同物种的杂交有时候能够产生可育的后代，因为该杂交后代与父母物种都不同，应该算成是一个新物种。林奈在晚年因此认为属才是代表着造物主的计划，上帝最初创造的是属，每个属只有一个物种，而通过不同属的杂交，才出现了众多的物种。这个说法一提出来，即受到了其他博物学家的反对。德国博物学家约瑟夫·克尔路特(Joseph Gottlieb Kolreuter, 1733-1806)并做了一系列杂交试验，证明被林奈当成新物种的那些种间杂交后代都不稳定，可以通过连续的回交变回到原来的亲本物种。我们现在知道植物通过杂交的确可以产生既可育又不能回交的新物种，并借此创造出了许多新物种，不幸的是，被林奈当成新物种的杂交后代，可能只有一种是真的新物种。林奈有关物种可变的思想很快被人遗忘了，但是被当成坚持物种恒定的代表人物却被后人记住。

瑞和林奈的物种观念乃是一种理念论的观念，物种被当成只存在于造物主的心中的理念。与林奈同年出生的法国博物学家布封(Georges Buffon, 1707-1788)首次提出物种是唯一一个自然存在的分类单位。自1749年起，布封开始陆续出版其卷帙浩繁、影响深远的《自然史》(Histoire Naturelle)。在《自然史》第一卷开始，布封就猛烈抨击林奈的分类学，认为他的分类系统不过是一种想像。在他看来，物种并不是一个抽象的概念，而是自然存在的实体。同一物种的个体之间的关系，并不是一种只存在于造物主心中的抽象的关系，而是存在于自然界中的物质关系：一个物种就是一个能够通过生殖繁衍自己的群体。我们要鉴定两个群体是否属于同一个物种，不能像分类学家那样只比较标本的形态，而是要看它们之间是否存在生殖屏障，是否能产生可育的杂交后代：“如果两个动物通过交配，能够繁衍自己并保持该物种的形态，我们应该认为它们属于同一个物种；而如果它们不能以类似的方式产生后代，我们应该认为它们属于不同的物种。”

但是布封同样认为物种是不变的。他曾经考虑过所有生物都从同一个祖先进化而来这种可能性：“不仅驴和马，而且人、猿、四足动物，以及所有动物，都可以被认为组成单一的一个家族。……如果我们承认驴属于马的家族，它与马的差异仅仅是由原始形态发生的变异，那么我们同样可以说猿是属于人的家族，他是退化的人，人和猿有共同的起源；事实上，所有的家族，不管是植物还是动物，都来自同一祖先，所有的动物都是从单一的一个动物传承而来，随着时间的推移，由于进步或退化的缘故，从中衍生出了所有其他种族的动物。”但是布封随后就否定了这个天才的设想，不仅仅是由于宗教的原因，而且有科学上的理由。这些理由在当时看上去是相当合理的：①在历史上，从未有出现新物种的记载；②虽然不同物种的交配存在生殖屏障，但是同一物种的不同个体并不受这个限制，



那么,个体又如何能与同一物种中的其他个体分离开来而变成新物种呢?③如果一个物种曾经变成另一个物种,那么必定存在过渡形态,它们又在哪里呢?

在其晚年,布封与林奈一样,意识到物种其实是可变的。他发现,某些邻近的物种似乎能够产生可育的杂交后代。他做了一些不同物种的动物杂交试验,声称成功地获得了可育的后代(现代生物学家怀疑其试验结果是否真实),甚至认为骡子并非真正不育,而是具有潜在的生殖能力。由此,他认为属于同一个林奈属(大致相当于现在的“科”)的各个物种,例如猫属(猫科)的成员家猫、狮、虎、豹等等,都是源自同一个原始群体,在迁移到世界不同地方之后,由于气候的影响,而逐渐发生了形态变化,产生了一系列相似的、然而不同的物种。当时已知的200多个哺乳动物种,都是从38种原始形态演变而来的。但是,尽管有了这样的进化思想,布封却坚持认为物种是固定不变的,只不过林奈所谓的物种并非真正的物种,而是变种;林奈的属才是真正的物种,真正的物种之间的杂交是绝对不可能的。

物种的真实性在当时成了接受进化思想的重大障碍:物种是真的,然而又是固定的。因此我们不难理解,进化论的先驱、法国动物学家拉马克(Jean Baptiste Lamarck, 1744-1829)要否定物种的真实性。在他看来,物种的划分只是出于分类的需要而主观地做出的,并非实际存在。我们所观察到的物种之间(以及属之间、科之间……)的间隔,只是表面现象,并非真实存在的,因为它们之间还有未知的过渡形态存在于地球上的某个地方,只不过还未被发现而已。一旦把这些过渡形态全都发现,所有的间隔都会消失,所有的生物体就会被一连串过渡的进化形态联系在一起。

拉马克是第一个系统地研究生物进化的人。但是他所设想的生物进化,基本上只是把事物大链条设想成动态的,是一个从非生物自发产生微生物,微生物进化成低等生物,低等生物进化成高等生物,直到进化成人的过程。他认为,这个进化过程是不断在重复,至今仍在进行着的。也就是说,在今天,聪明的猩猩仍在尽力进化成人。拉马克也是试图解释进化现象的第一人,给出了第一个进化的理论,主要有两点:第一,生物体本身有着越变越复杂、向更高级形态进化的内在驱动力;第二,生活环境能够改变生物体的形态结构,生物体的形态结构遵循“用进废退”的原则,而后天获得的性状能够遗传。由于前一点,生物的进化应该是直线进步的,但由于后一点,使得事物的大链条出现了某些分叉。

在后来拉马克将以提出后天获得性能够遗传而闻名,并被称为拉马克主义。但是实际上这个观点并非他的独创,在他之前和之后博物学家都有这样的观念。20世纪前后拉马克主义曾经非常流行,到20世纪下半叶,后天获得性不能够遗传才成为生物学的定论。但是在拉马克生前及其死后相当一段时间内,并无人接受他的进化论。虽然他并没有被忽视,但是往往是被作为反面教材加以嘲笑

和批驳。这有宗教信仰的原因,也有科学上的依据。拉马克理论中的一些观念,例如否认物种的存在、认为简单的生物能自发发生以及否认物种会灭绝(他认为一个物种只会进化成另一个物种,而不会灭绝),已脱离了学术界的主流。这位伟大的先驱者在孤独和贫困中死去,埋葬在一块租来的坟地中。在租借到期后,其遗体被移走,下落不明。

## 七、地层

古希腊哲学家色诺芬尼(Xenophanes, 约公元前 560 公元前 478)是已知最早对化石进行了描述的人,他并且推测出化石是生物的遗迹。他在意大利西西里岛的采石场发现了鱼的化石,又在马耳他岛发现了海洋软体动物的化石,他得出结论说,山脉必定曾经位于海中,并认为地球在历史上多次交替出现世界性大洪水和干涸。亚里士多德在《气象学》一书中,更详细地阐述了类似的“沧桑”观点:

“地球的相同部分并非总是潮湿或干燥的,而是随着河流的出现和干涸而发生变化。而且,陆地和海洋之间的关系也发生了变化,一个地方并非总是陆地或海洋,以前是陆地的,变成了海洋,而现在是海洋的,有一天将变成陆地。……但是地球的整个有机过程是逐渐发生的,与我们的寿命相比,其时间间隔是极其漫长的,因此这些变化没有被观察到,在能够对这个过程从头到尾加以纪录之前,所有的民族都已衰亡、毁灭了。”

古希腊哲学家们普遍认为世界是极其古老的,或无始无终地存在着。但是当基督教在西方占据统治地位之后,这种世界观便成了异端。《圣经》详细地记载了从亚当开始的人类的家谱。理论上,回溯这些家谱,即可以推算出神创造世界的时间。在 17 世纪,英国大主教詹姆斯·乌瑟(James Ussher)据此推算出上帝在公元前 4004 年创造世界。后来,剑桥大学校长约翰·莱特福特(John Lightfoot)更声称上帝造人的时间发生于公元前 4004 年 10 月 23 日星期天早上 9 点。事实上,《圣经》对家谱的记载有的很含糊甚至自相矛盾,要推算出准确的日期是不可能的。不过,神创论者普遍相信世界只有几千年的历史,不超过一万年。

既然世界的历史是如此短暂,那么显然无法认为化石是由于生物体经历了长期的历史过程而留下的遗迹,而只能认为它们是和生物体没有任何关系的自然形成的石头图像。到 17 世纪下半叶,几名博物学家,包括尼古拉斯·斯蒂诺(Nicolaus Steno, 1638-1686)、罗伯特·胡克(Robert Hooke, 1635-1703)、约翰·伍德瓦德(John Woodward, 1665-1728)已先后令人信服地证明了化石必定是生物体的遗迹,那么如何解释遗留在山上的海洋生物化石,便成了难题。与《圣经》记载调和的唯一希望,是认为化石是在诺亚大洪水中灭亡的动物的遗迹,那几名

最早证明化石是生物体遗迹的博物学家都持这样的观点。但是这个希望,在发现化石是分层分布的之后,就被彻底地粉碎了:仅仅一次的大灾难,如何能使化石形成分层分布,而且每一层都有独特的动物和植物的化石?

在18世纪,地质学家已经认识到有两类岩石,一类是由于火山喷发出的熔岩和火山灰形成的火成岩,一类是泥沙在河里、海里沉淀后逐渐形成的沉积岩。火成岩是不分层的,也几乎不含化石,而沉积岩是分层的,每一层都含有独特的化石群。由于沉积岩是逐渐沉淀形成的,那么很显然,越往下的岩层,年代越久远,这样,通过比较岩层的顺序,就可以知道岩层及其化石群的相对年龄。到18世纪末、19世纪初,地质学家开始系统地研究岩层的矿物组成和化石群,其中最早的一位研究者是英国地质学家威廉·史密斯(William Smith, 1769-1839)。他在负责勘测运河期间,发现每一特定年代的地层都有独特的化石特征,因此可以反过来根据化石特征来鉴定地层。这样就可以把不同地方的地层分布联系起来。例如在一个地方发现从上到下有A, B, C, D, E五个地层,在另一个地方发现有F, G, H, I, J五个地层,但是比较其化石群特征,可以发现D和F, E和G的化石群是一样的,它们实际上是相同年代的地层,这样这两个地方的地层合起来就有了A, B, C, D(F), E(G), H, I, J七个地层,代表着地球的不同历史时期。把全世界不同地区的地层如此叠加起来,总厚度超过了100公里。尽管当时的地质学家没法测定地层的绝对年龄,但是他们知道,要形成这么厚的地层,必然经过了极其漫长的时间,因为泥沙的沉积速度是非常缓慢的。因此,《圣经》的记载肯定错了,地球有着比它所说的还要漫长得多的历史。

## 八、灾变与均变

一旦化石的生物起源被确认,就出现了另一个问题:化石所代表的生物,有许多在现在似乎不存在了。例如,人们很早以前就在马耳他岛发现有奇怪的类似舌头的石头,老普利尼认为它们是在月亏的时候从天上掉下来的,斯蒂诺注意到这些石头的形态与鲨鱼的牙齿相同,只是要大得多,因此推断它们是某种巨鲨的牙齿化石,但是这些巨鲨都已灭绝了。但是,认为有的物种已经灭绝了,是在暗示造物主在设计上出了差错,这是让虔诚的信徒觉得很难堪的一件事。那些有虔诚的宗教信仰的博物学家,例如约翰·瑞,感到难以相信一个万能而且仁慈的上帝居然会允许他的造物灭绝。瑞因此干脆否认化石是生物体的遗迹,但是这种看法已经不合时宜,其他同样虔诚然而更理性一些的博物学家则认为这些物种并非真正灭绝,而是还躲在某个偏僻的地方有待发现,例如可能在某处的海洋里,就生活着被认为已经灭绝的巨鲨。

要证明某种东西存在,很容易,只要找到它就行,而要证明某种东西不存在,是非常困难的,找不到它并不等于它不存在。而且某些原先被认为灭绝的物种,

后来的确被找到了，最著名的是1939年在东非发现的矛尾鱼，在那之前这种鱼被认为已在7500万年前灭绝。不过，法国古生物学家居维叶(Georges Cuvier, 1769-1832)还是能够令人信服地举例说明，至少有某些物种已经灭绝了。他不以海洋生物为例，因为海洋的绝大部分区域都还未被人类探索过，很难证明某种现在没有发现的海洋生物不会藏在某处的深海；的确，直到今天我们还在不断地发现海洋生物新物种。居维叶选择了陆地生物，而且是最能引起人们注意的大型哺乳动物。他指出，有许多种大型哺乳动物的化石与现存的哺乳动物类似，然而又不相同，例如在西伯利亚发现的猛犸象化石和在美洲发现的乳齿象化石，显然都是某种象，但是和现存的亚洲象和非洲象的骨架并不相同。如果这些化石所代表着的大型哺乳动物还生存着，那么是很容易发现的，既然它们在世界各地都未发现，那么可以认定它们已经灭绝了。当时还有非洲和南美洲内陆未被完全探测过，不过居维叶认为他所说的几十种大型哺乳动物不太可能全都被隔离在那两块地方，如果以后能在其中发现几种，已经是很难得的了。

那么是什么原因导致了这些物种的灭绝呢？居维叶和他的同事通过研究巴黎盆地众多的采石场，发现那里的地层可分为五层，每一层都有独特的化石群：第一层(最上层)是生活于淡水湖和沼泽地的动植物，第二层主要是海洋贝壳类动物，第三层又是淡水生物，第四层主要是海洋生物，少数是淡水生物，最下一层是淡水贝壳类动物和木头。这些海洋生物化石表明巴黎盆地在历史上曾经几次被海水淹没过。居维叶据此提出了灾变论，认为在地球历史上，周期性地出现大灾难，海洋淹没了陆地，灭绝了那里所有的生物。在海水退下之后，在未被淹没的地区的陆地生物迁移到新出现的土地。居维叶相信，这样的大灾变至少出现过三次。

居维叶还注意到，化石不仅是分层分布的，而且呈现出从简单到复杂的顺序，在他所知道的最古老的岩层中，只有腔肠动物等海洋无脊椎动物的化石，可能还有鱼化石，第二古老的岩层含有蕨类和棕榈树化石，但是没有陆地脊椎动物化石。在第三层出现了独特的陆地爬行动物和某些已灭绝的鱼，再往上一层的化石中有许多种巨大的爬行动物和单子叶植物，晚近的一层才出现哺乳动物。居维叶相信物种是固定不变的，因此他不认为从简单到复杂的化石顺序表明了生物的进化。相反地，他认为这种化石顺序不过表明每一次灾变都是在为幸存的更高级的生物创造繁衍的机会而已。他发现证据显示在五六千年前在世界范围内出现过洪水(实际上是1万年前更新世冰川融化的痕迹)，他认为这最后一次灾变自然是在为“造物主最后和最完美的作品”——人类——清理舞台了。这最后一次灾变很容易让人联想到诺亚大洪水，因此灾变论就成了神创论者的一根救命稻草，后来的灾变论者更露骨地把灾变与神创结合起来，例如曾为冰川理论做出决定性贡献的路易斯·阿加西斯(Louis Agassiz, 1807-1873)就提

出历史上有过 50 到 100 次的神创,《圣经》所记载的只是最后一次,在那之前已有过多个地质年代,试图以此调和地质发现与《圣经》记载的矛盾。

与灾变论相对立的是均变论,认为自然力量持续而均一的作用,形成了地球的面貌,今天我们所观察到的地质过程,与过去的相同。牛顿、布封都已有了这种观点,英国地质学家詹姆斯·赫顿(Jmes Hutton,17261797)将之建成了一个系统的理论。赫顿认为有三种地质过程可以解释地球的面貌:泥沙的沉积形成了地层;火山活动使地层上升形成山脉;地层上升之后,将受到雨水、河流和风的侵蚀。那些被灾变论认为在短期间内发生的剧烈的地质变化,均变论则认为是持续的自然力量的作用导致,是一个长期的逐渐发生的过程,因此地球必定是非常古老的。虽然均变论并不排除像洪水、火山爆发这样的“灾变”,但是认为它们是自然发生的,可以自然地解释的。拉马克也是均变论者,但是他否认物种会灭绝,认为环境的缓慢变化只会使一个物种进化成另一个物种,而不会使它们灭绝。另一位英国地质学家查尔斯·赖尔(Charles Lyell,17971875)在其巨著《地质学原理》(Principles of Geology)中,系统地阐述了均变论,对年轻的达尔文有重大的影响。赖尔承认物种会灭绝,但不相信物种会进化,他认为灭绝过程是随着环境的缓慢变化而逐渐发生的,而且又有新的物种随时被创造出来填补旧物种灭绝后留下的空间。

## 九、同功与同源

居维叶毫无疑问是科学史上罕见的伟大人物。他几乎以一人之力创建了古生物学和比较解剖学这两门为进化论提供了最直观的证据的学科,然而他却未能发现进化事实,并极力反对拉马克的进化论,这是令人遗憾的事。他之所以坚信物种不变,倒不是由于宗教信仰,而是基于解剖学研究。他曾经仔细研究过古埃及动物木乃伊的骨架,发现它们与现在相应物种的骨架完全一样,这说明生物经历了 4000 多年都没有发生变化,他因此认定生物很可能是不会进化的。

居维叶通过解剖、比较大量的不同物种的结构,意识到生物体的结构具有一定的规律性,即各个部分是相关的。亚里士多德早就注意到部分的相关性,不过居维叶首次对此做了系统的阐述,指出:“有机体的各个部分彼此之间是如此协调,以致人们能够根据每个部分而确认每个物种。每一个有机体形成了一个独特的,并且完美地结合在一起的整体。它的任一部分的变化都能引起整体的变化,因此根据一个部分就可以知道所有的部分。”如果一头动物的肠道构造表明它只能消化肉食,那么我们可以推断它必然具有肉食动物的其他身体特征:锋利的爪、牙,敏捷的运动器官,敏感的感觉器官,等等。他因此声称仅凭一根骨化石,就可以重构出整个古生物的身体出来。这几乎是不可能的,但是居维叶却成功地做了这样的尝试而使得他名声大振,其原因在于他所研究的古生物大多是

相当晚近的大型哺乳动物，与现存的哺乳动物很相似，因此可以参照现存的动物而重构古生物。

居维叶还意识到，不同的物种往往具有相似的结构设计，比如脊椎动物都有类似的结构或者说原型。居维叶认为无脊椎动物也有类似的情形，可以分成三种原型。这样，居维叶把动物分成了四种类型（相当于后来的“门”），而且他认为这四种类型都是平行的，彼此之间并无高低之分。无脊椎动物并不比脊椎动物低等，它们不过是采用了不同的结构、适应了不同的生活的类型罢了。甚至在脊椎动物内部的各个纲，居维叶也不认为有高低之分。在他看来，鱼类和哺乳类不过是适应了不同的生活环境的不同种类而已。如此一来，线性的事物大链条被彻底地粉碎了。那么同一类型的各个物种是否是从同一个祖先进化来的呢？居维叶坚决否定这种解释。他认为，不同的物种是同一类型的不同变异，很好地适应了不同的生活环境。每一物种的身体构造是如此协调，任何部分的重大改变都会使它无法生存，因此物种绝不可能变成新的物种，而是固定不变的。

居维叶研究的那些古埃及动物木乃伊是另一位法国动物学家乔弗莱·圣提雷尔(Etienne Geoffroy St. Hilaire, 1772-1844)担任拿破仑的随军科学家远征埃及时带回巴黎的。乔弗莱在尼罗河发现了一种怪鱼(后来被称为多鳍鱼)，鳍的形态与四足动物很相似，这使他极为兴奋：“即使我仅在埃及发现这一个物种，也足以补偿远征的痛苦。”这种鱼成了他用以证明所有的脊椎动物具有共同的结构证据。虽然乔弗莱和居维叶都意识到了生物体构造的同一性，不同的物种的结构往往具有相似的设计，但是他们对它所代表的意义的看法截然不同。居维叶认为相似的结构是由于相似的功能导致的，即使原型也不过是代表了一种适应生活环境的成功方式，而乔弗莱却认为相似的结构与功能无关，而是由于来自同一种神秘的原型，例如退化器官和胚胎发育过程中发生的形态变化，都没有任何功能，它们之所以出现，是因为受其原型的决定。原型可能会以不同的变异适应不同的环境，但是其印记还保留着。用现在的术语来说，居维叶强调的是生物结构的同功性，而乔弗莱强调的是生物体构造的同源性。人手、马蹄和蝙蝠的翅膀有不同的功能，然而其骨骼却是以相同的格式组成的，因此它们必定是来自于同一原型。

乔弗莱认为，不仅所有的脊椎动物，而且所有的动物都来自同一个原型。乔弗莱最著名的一个说法是节肢动物(昆虫、虾等)的外骨骼和肢足相当于脊椎动物的骨骼和肋骨，节肢动物实际上是用肋骨行走的、里外翻转的脊椎动物！居维叶对此表示强烈反对，认为动物界有四个截然不同的原型。在1830年，居维叶和乔弗莱的争论达到了白炽化。当时有两名年轻的博物学家对脊椎动物和头足类动物(章鱼、墨鱼、乌贼等)的解剖结构进行了比较，声称它们具有相同的基本设计。乔弗莱热情地支持这种错误的说法，把它作为所有动物都只有一个原型

的证据,而居维叶则认为这种说法与事实不符。这一年的2月到4月间,两人在法国科学院就此举行了8场公开辩论。针对乔弗莱所列举的那些结构同一性的证据,居维叶令人信服地指出它们许多都是不准确的。

在这场辩论中,居维叶获得了胜利,但是乔弗莱并没有因此放弃自己的立场,反而做了进一步的开拓。对器官同源性的强调使得乔弗莱考虑到,同一原型中的物种有可能发生进化。他在研究了一些已灭绝的古代爬行动物之后,指出它们有可能进化成现代爬行动物,甚至进化成鸟类或哺乳动物。他通过研究胚胎发育,提出了一个进化机理:环境的变化能够影响胚胎的发育,使它长出新的器官,这样的后代在一般情况下将被视为畸形,但是它有可能适应新的环境而生存、繁衍下去,形成一个新的物种。这个说法相当于现在所说的“跃变”,很难被接受,如居维叶所指出的,畸形破坏了身体结构的协调,在任何条件下都不可能生存下去,新物种也就不可能产生。要克服这个障碍,有待达尔文提出自然选择作用下的渐变理论。

到19世纪中叶,地质学、古生物学、系统分类学、比较解剖学、比较胚胎学等众多学科地发现,已动摇了物种不变的古老观念,也有少数学者考虑到了生物进化的可能性,但是没有一个获得成功。生物学界迫切需要有一个科学巨人,能够综合各个学科的证据,无可置疑地证明生物进化的事实,并且给出合理的解释。这个巨人就是达尔文。

## 第二章 达尔文时期

### 一、巨人出世

现代生物学之父查尔斯·达尔文(Charles Darwin, 1809-1882)于1809年2月12日出生于英国什鲁斯伯里一个富裕的中产阶级家庭,他的祖父伊拉兹马斯·达尔文(Erasmus Darwin, 1731-1802)和父亲罗伯特·达尔文(Robert Darwin, 1766-1848)都是很成功的医生,积累了大笔财产。他的母亲来自英国著名的制陶世家韦兹伍德(Wedgwood)。很巧的是,伊拉兹马斯·达尔文是进化论先驱,在进化论历史上占有一席之地。他在1794年出版的《动物法则》(Zoonomia)一书中简略地提出了一种进化理论,其主要内容与拉马克稍后更详细地提出的进化理论相近。但是这些主张在当时并未引起科学界的注意,以后对达尔文也无影响。

达尔文在青少年时代是个游手好闲的纨绔子弟,而不像是肩负历史使命的天才。他的父亲有一次指责他说:“你除了打猎、玩狗、抓老鼠,别的什么都不管,你将会是你自己和整个家庭的耻辱。”固然,这时候他很热衷于收集矿石和甲虫标本,但这是在男孩子当中很普遍的一种爱好,并没有什么特殊之处,虽然我们现在可以认为他未来的科学研究乃是儿时兴趣的延续。1825年秋,老达尔文准备让儿子继承家庭传统,把他送进了爱丁堡大学学医。可惜,小达尔文对医学毫无兴趣,更要命的是,当时的手术手段极为残酷,而他天性脆弱,不敢面对手术台上的淋漓鲜血。两年之后,只好从医学院退学了。医生是当不成了,当牧师也是个体面的职业,达尔文听从父命,进了剑桥大学学神学。虽然他对神学也没有什么兴趣,花在打猎和收集甲虫标本上的时间恐怕比花在学业上的要多得多,却也能应付考试,在1831年以非优等生中排名第十的成绩毕业,准备当个乡间牧师了此残生。

达尔文在晚年回顾他的一生时,认为他的所有这些所谓高等教育完全是一种浪费。他觉得正式的课程枯燥无味,也没能从课堂上学到什么。但是在这些年,他在课余结识了一批优秀的博物学家,从他们那里接受了科学训练。他在博物学上的天赋也得到了这些博物学家的赏识。1831年,达尔文完成学业后,随地质学家、灾变论者亚当·塞奇威克(Adam Sedgwick, 1785-1873)到威尔士考察,并梦想能有机会到热带地区做博物学研究。没想到这个机会很快来了。这一年的8月,他从威尔士考察回来,发现剑桥大学植物学教授亨斯楼(John Hen-



slow, 1769-1861)给他的一封信,让他赶快申请当贝格尔号的博物学家。当时英国海军计划派贝格尔号到南美海域考察,制作海图。船长罗伯特·费兹洛伊(Robert Fitzroy, 1805-1865)希望旅途中能有一名年轻的绅士作陪,于是想到要招一名不付工资的博物学家。亨斯楼推荐了忘年交达尔文。达尔文的父亲竭力反对儿子参加航行,认为这会推迟儿子在神学职业上的发展。在达尔文的一再恳求下,老达尔文终于作出让步,表示他若能找到一个可敬的人支持他去,他就可以去。达尔文找到了舅舅、他未来的丈人乔西亚·韦兹伍德(Josiah Wedgwood, 1769-1861)来说服父亲,并侥幸通过了以苛刻著称的费兹洛伊船长的面试(费兹洛伊迷信面相,认为达尔文的鼻子形状表明他不会吃苦耐劳),于1831年12月27日随贝格尔号扬帆起航,途经大西洋、南美洲和太平洋,沿途考察地质、植物和动物。在旅途中达尔文也阅读了许多科学著作,其中对他影响最大的是赖尔的《地质学原理》。他在南美洲观察到的地质现象与赖尔的学说相符,使他变成了均变论者。贝格尔号绕地球一圈,于1836年10月2日回到了英国。这五年间,达尔文一路上向亨斯楼写信报告所见所闻,并采集了无数的动物、植物、化石和矿物标本运回英国,还未回国就已在科学界出了名,从一个业余爱好者变成了著名的地质学家和博物学家。他的航行见闻后来以《贝格尔号之航》(The Journal of a Voyage in H. M. S. Beagle)为名出版,是维多利亚时代最受欢迎的航海游记。

当达尔文踏上贝格尔号的时候,他是个言必称《圣经》的神学毕业生、正统的基督教徒,他的虔诚常常被海员们取笑。但是当他返回英格兰时,在他看来《旧约》不过是一部“很显然是虚假的世界史”,其可靠性并不比印度教的圣书高。他完全抛弃了基督教信仰,并逐渐成为不相信上帝存在的无神论者,有几个因素促成了这个思想转变。在环球航行时,他亲眼目睹了奴隶制的残酷,难以想像一个仁慈的上帝怎么会允许这种制度的存在。更重要的是,他在南美洲,特别是加拉帕格斯群岛上观察到的现象使得达尔文无法接受神创论的说教,动摇了物种不变观念:他挖到的已灭绝物种的化石看上去和在当地生活着的物种很相似,然而并不相同;海岛上的物种看上去和邻近大陆的很相似,然而也不相同。他留下的笔记表明,至迟在1837年春天,他已经坚决相信新物种能够经由地理隔离而逐渐产生,以及所有的生物都是从共同祖先进化而来的。从那以后他开始思考生物进化的机制,并在1838年9月28日为了消遣而阅读马尔萨斯(Thomas Robert Malthus, 1766-1834)的《人口论》(An Essay on the Principle of Population)时,获得了灵感,开始创建自然选择学说。

在1839年1月,达尔文和他的表妹爱玛·韦兹伍德(Emma Wedgwood, 1808-1896)结婚。1842年9月从伦敦搬家到肯特的唐恩村,在那里生活直到逝世。达尔文继承了一大笔遗产,并有丰厚的经济收入,这使他可以专心致志从事

生物学研究。他的家庭生活也非常幸福。不幸的是，从30岁开始，达尔文就备受疾病的折磨，每天通常只能工作两三个小时。他究竟得的是什么病，至今没有定论。所有的症状都表明他的自主神经系统失常，但是病因是什么则众说纷纭，有的认为是在贝格尔之航时在南美感染上寄生虫锥体虫而引起的，有的认为是他吃过的药中含砷引起的重金属中毒，有的则认为是由于精神压力过大引起的心理疾病。疾病使达尔文大多数时间只能呆在家中过隐居的生活，主要靠通信与外界联系，留下了大约15000封通信。

达尔文在有了自然选择的想法之后，并没有急着发表。他在收集了大量的资料之后，到1842年才开始把这个理论记录下来，并把手稿送给一些朋友征求意见。之后他又花了八年时间研究藤壶的分类，出版了两本专著。达尔文为什么突然花这么多时间去研究一种不起眼的海洋动物让人觉得有些奇怪，现在看来他实际上是以这种生物为材料试验是否能用他的进化理论研究生物的形态和分类。1856年4月他才开始写关于物种起源的专著。他太清楚一旦自己的理论发表将会对社会产生怎样的震撼了。在1844年，苏格兰出版家罗伯特·钱伯斯(Robert Chambers, 1802-1871)匿名出版《创造的自然史之残迹》(Vestiges of the Natural History of Creation)一书，提出一种直线性进化论，把进化机制归于累积环境或营养改变引起的变异导致。该书在英国臭名昭著，不仅受到宗教人士的抨击，而且也因其中充满科学错误而饱受科学界人士的批评。达尔文很担心如果仓促发表自己的进化论，也会遭受同样的命运。作为一个天性平和的人，这是他想要尽力避免的，做好了在死后才发表其成果的准备。他留下了一份遗嘱，交代在他死后如何处理他有关进化论的手稿。

但是在1858年夏天，达尔文收到了华莱士(Alfred Russel Wallace, 1823-1913)的信，迫使他不得不在生前发表自然选择理论。华莱士是一个年轻的生物地理学家，当时正在马来群岛考察。和达尔文一样，他所观察到的生物的地理分布特点也促使他思考生物进化的问题。那一年的二月，他生了一场间歇热，在病中突然想到了马尔萨斯的《人口论》，并且也因此独立地发现了自然选择理论。他出身贫寒，又极其反对基督教，没有达尔文作为上层社会人士的种种顾虑，因此以一股初生牛犊不怕虎的劲头，用三个晚上就写成了一篇论证自然选择的论文，寄给达尔文征求意见。他并不知道达尔文此时已研究了二十年的进化论，之所以会找上达尔文，完全是由于达尔文在生物地理学学界的崇高地位；而这个地位，在达尔文完成贝格尔号之航后就确立了。

当达尔文读了华莱士的论文，见到他自己的理论出现在别人的笔下时，其震惊和沮丧可想而知。他的第一个念头，是压下自己的成果，而让华莱士独享殊荣。但是他的朋友、地理学家赖尔和植物学家虎克都早就读过他有关自然选择的手稿，在他们的建议下，达尔文把自己的手稿压缩成一篇论文，和华莱士的论

文同时发表在 1858 年林耐学会的学报上。这两篇论文并没有引起多大的反响。也是在赖尔和虎克的催促下，达尔文在 1859 年发表了《物种起源》(On the Origin of Species by Means of Natural Selection)(篇幅只是他准备多年的手稿的三分之一左右)，这才掀起了轩然大波。由于《物种起源》的成功，也可能是被达尔文的人格和智慧所折服，虽然华莱士与达尔文同享发现自然选择理论的殊荣，他却总是把荣耀归功于达尔文一人，并把自然选择理论称为“达尔文主义”——这个称呼沿用至今。这个称呼恰如其分，这不仅是因为达尔文对自然选择的发现比华莱士早了 20 年，也不仅是华莱士与达尔文联合发表的论文未受重视，《物种起源》才是真正的开山之作，而且，更重要的是，华莱士对自然选择理论的理解不如达尔文那么准确、深刻。

在《物种起源》发表之后，达尔文又出版了多部著作进一步阐明其进化理论的各个方面，其中较重要的包括：1868 年出版《家养条件下的动物和植物的变异》(The Variation of Animals and Plants under Domestication)，试图解决遗传与变异的问题；1871 年出版《人的由来与性选择》(The Descent of Man and Selection in Relation to Sex)，研究人类的进化并提出性选择理论；1872 年出版《人和动物的情感表达》(The Expression of the Emotions in Man and the Animals)，研究动物行为和心理的进化问题。在其晚年，他出版了多部实验植物学的著作，直到逝世的前一天，还在做植物学实验。这个近代史上最富有成果、最激动人心的科学生涯最终在 1882 年 4 月 19 日结束，他被埋葬在威斯敏斯特大教堂，牛顿的身旁。达尔文留下了两个女儿、五个儿子，其中四位是著名的科学家。

达尔文对生物学的贡献是多方面的，他在进化生物学、生物地理学、系统分类学、生态学、动物行为学、实验植物学等领域所做的开拓性工作，有的在几十年后才显示出其先见之明。达尔文在自传中曾经如此总结其成功的因素：“我作为一个科学人物之所以能够成功，不管这种成功的程度会有多大，据我所能判断的，是由复杂和多样的心理能力和条件所决定的。其中最重要的是对科学的热爱，长期思索任何问题的无限耐心，观察和搜集事实方面的勤勉，和除了常识之外，有相当的发明能力。”他也说：“一个假说不管是多么可爱(而对每一个课题我都忍不住要提出一个假说)，一旦事实与之相抵触，我总是尽力让自己毫不犹豫地抛弃它。”达尔文不仅继承了传统的博物学方法，细心地观察和勤勉地收集事实进行归纳，而且使用了现代的科学方法，善于提出可检验的假说，并用新的观察和设计实验来检验它。他完美地把博物学方法和科学方法结合起来，既是最后一个大博物学家，也是第一个大生物学家。

## 二、贝格尔号之航

贝格尔号之航改变了达尔文的人生，也永远地改变了生物学。达尔文在《物种起源》的开头如此写道：

“当我作为一名博物学家随贝格尔号航行的时候，有关南美洲栖息生物的分布以及那块大陆上现存和过去的栖息生物的地质关系的某些事实，给我留下了深刻的印象。在我看来，这些事实多少能够用于阐明物种的起源——这个我们最伟大的哲学家之一所说的神秘中的神秘。”

那么究竟是什么事实，让一位初出道的年轻博物学家敢于怀疑当时绝大多数博物学家所信奉的物种不变观念？达尔文晚年在自传中说，有三组事实给他留下了深刻印象：在南美大草原发现大型动物化石有犰狳一样的盔甲；从美洲大陆南行，邻近动物物种相互取代的方式；加拉帕戈斯群岛上的生物群多数有着南美生物的特征，特别是每个岛上的生物群相互之间略有差异的情形。“很明显，只有假定物种是逐渐改变的，才能解释类似这样的事实，以及其他许多事实。”

贝格尔号在南美海域来来回回开了三年多勘测南美海岸，其间达尔文多次上岸做地质考察。他在岸边挖到了一些树懒、犰狳和美洲驼的化石。这几种动物在当地都还生存着，但是比化石小多了。显然这些化石代表的是已灭绝的物种。达尔文仔细地探测了发现化石的地层和周围环境，判断这些化石的年代并不久远，而且没有发生过大洪水的任何迹象，也没有发生过其他灾难的迹象。这些生物的灭绝不像是灾变引起的，那么这些生物为什么会灭绝？它们与现代树懒、犰狳和美洲驼是否有亲缘关系，是否都是从同一祖先分支演变来的？

达尔文所观察到的生物地理分布现象更使他疑惑不解。自然神学为生物的地理分布提供了一个理由，认为上帝为每一个地区设计了适应那里的生存环境的物种。但是这个简单的解释难以说明复杂的生物地理分布现象。达尔文注意到，在南美海岸，动物群和植物群的变化极为明显。比如从阿根廷的布宜诺斯艾利斯到圣菲，纬度仅仅变了3度，物种却变了不少。达尔文在1小时之内，就观察到有6种鸟是从前在布宜诺斯艾利斯没见过的，这两个地方这么靠近，地理环境又那么相似，上帝造物时何必那么慷慨大方，给每一个地方各造出那么多不同的物种？美洲鸵鸟特别让达尔文感兴趣，这种无翅鸟和非洲鸵鸟一样，都适于在开阔的草原上过类似的生活，然而它们的形态又非常不同。上帝为什么不有着相同的生活条件的所有地区制造同一物种，却要让南美和非洲有不同的生物群呢？在南美巴塔哥尼亚大草原旅行时，达尔文起初只注意到普通美洲鸵。往南旅行了一段距离之后，达尔文的伙伴抓了一头美洲鸵来吃，达尔文才注意到那是一个新物种，与前面见到的普通美洲鸵不同。为什么在北边草原上生活的是普通美洲鸵，到南边草原却变成了新种美洲鸵？两者的地盘并无明确的界限，在

中间地带同时生活着两个物种。如果说是因为南北方的环境略有差异，所以上帝为南北方各创造了一种美洲驼的话，又如何解释它们在中间地带相互竞争的事实呢？

给达尔文留下了最深刻的印象的是加拉帕格斯群岛上的生物群。加拉帕格斯群岛在厄瓜多尔以西约 1000 公里处，由 16 个或大或小的火山岛组成，岛与岛之间的距离往往只有几公里、十几公里。我们现在知道，这个群岛形成于大约 400 万年前，从来未跟南美大陆连在一起。1835 年 9 月 10 日间，达尔文在岛上观察了 5 个星期。那里的动植物虽然总体上跟南美大陆的相似，但又有着明显的、与大陆动植物不同的特征，例如，那里没有吃虫的莺和啄木鸟，却有多种鸣雀有吃虫的习性，而这类雀在其他地方是以吃种子为生的。而且，这个群岛的一些岛上，也有自己的特有种，其形态与其他岛上的特有种既相似又不同。达尔文写道：“有几个岛拥有属于自己的龟、效舌鹑、鸣雀和众多植物的物种，这些物种有相同的一般习性，占据类似的地势，并明显是填补了这个群岛的自然体系中的相同位置，正是这种情形使我感到惊奇。”这些物种中最引人注目的是那些巨龟（“加拉帕格斯”西班牙语的意思就是龟）。它们成群结队地在岛上的沙滩上漫游，总共有 14 种亚种，而且岛与岛之间的巨龟的形态——特别是龟壳——差别非常大，以至于岛上的副总督向达尔文吹牛说，他只要瞄一眼，就知道哪只龟是哪个岛上的。为什么上帝要在这小小的角落显耀他的创造才能，他真有必要专门为这里创造出这许许多多独一无二的物种吗？

达尔文在岛上的时候，忙着做地质考察和采集标本，没有时间思考这些问题。离开加拉帕格斯群岛之后，他开始细细回味在岛上的所见所闻。1836 年 7 月，他在日记中写道，这个群岛的动物学值得仔细研究，因为它可能会推翻物种恒定的观念。对达尔文进化思想的产生起到了关键作用的是群岛上的效舌鹑。他在群岛上采集到三种效舌鹑标本，看上去与美洲大陆的效舌鹑很相似，当时他以为是由大陆的效舌鹑演变来的三个变种。1837 年 3 月他回到英国后，把标本交给著名鸟类学家约翰·古尔德(John Gould)鉴定，古尔德告诉他那不是三个变种，而是三种不同的物种。他恍然大悟，明白了地理隔离能够产生新物种：美洲大陆的效舌鹑在偶然（例如，被风吹裹）到达加拉帕格斯群岛之后，其后代以不同的方式适应新的环境，不是演变成了三个变种，而是变成了三个新的物种，物种是可变的！这显然要比认为上帝无缘无故地分别给不同的岛屿创造了不同的物种，要合理得多。他进而开始创建共同祖先学说：如果群岛上的三个效舌鹑物种都源自一个共同祖先——美洲大陆的效舌鹑，那么也可以联想到，所有美洲大陆的效舌鹑物种也都源自一个共同祖先，以此类推，所有的属、科、目、纲……所有的生物，都源自共同祖先。

### 三、共同祖先学说的威力

达尔文在《物种起源》的结束语如此写道：

“这种观点是宏伟壮丽的：生命及其若干威力最初被赋予几种或一种类型；而且，在这颗行星依据引力的既定定律运行之时，从如此简单的一个开端，最美丽和最奇妙的无穷无尽的类型已经和正在进化。”

认为地球上所有生命都是由共同祖先进化而来，这种观点不仅是宏伟壮丽的，而且有着强大的解释力量。它使得人们在系统分类学、生物地理学、比较解剖学、比较胚胎学、古生物学等领域所发现的令人迷惑的种种现象有了合理的解释。在达尔文之前，这些学科基本上是描述性的，是达尔文一举把它们变成了因果科学，将它们统一起来，牢固地建立在进化论之上。

#### 系统分类学

从林奈开始，分类学家就力图建立一个能够反映出造物主的原始计划的“自然系统”，而现在，达尔文指出，一个自然系统应该反映的是生物之间的进化关系，不同生物的异同，都可以由它们的进化关系的远近而得到解释。为什么一个自然系统会以等级结构的形式出现，也曾经让人困惑，而用共同祖先学说来解释，这种形式就是再自然不过的了：一个属的所有物种都有同一个最亲近的共同祖先（所有的猫属动物都是从同一祖先进化来的），一个科的所有物种也是如此（所有的猫科动物都是从同一祖先进化来的），以此逐级类推（所有的肉食目动物、哺乳纲动物、脊索动物门动物都分别有共同祖先），直至所有的生物都有同一个共同祖先。具有共同祖先，是一个分类等级中的所有成员为何彼此那么相似的原因。

#### 生物地理学

古人早就注意到不同地区的动植物群分布有各自的特点，把它们加以比较后，出现了一些令人疑惑不解的现象：为什么有些地理、气候条件非常相似的地区，却生活着非常不同的动植物群？而有些地理、气候条件很不同的地区却又生活着相似的动植物群？为什么海岛生物在总体上与其邻近大陆的生物很相似，然而又有独特的物种？正是对这些生物地理分布现象的思考，导致达尔文想到了生物进化的可能。动植物在现在的分布格局，只有用它们的进化史——从其原先的起源地点向四周扩散、进化的历史——才能得到合理的解释。具有相似的动植物群的地区通常在地理上是或曾经是联系在一起的，而像海洋、山脉、荒漠这样的地理障碍会使生物群体相互隔绝，而出现较大的差异。那些有能力越

过地理障碍的迁移者,通常会成为一个新型群体的祖先。这一点,在海岛上表现得非常突出,岛上的动植物都是偶然从大陆迁到了岛上,又因为适应岛上的环境而发生了各种各样的变化,产生了特有物种。最著名的是达尔文研究过的加拉帕格斯群岛上的鸣雀,后来被称为达尔文鸣雀。达尔文鸣雀在南美大陆也有,但只有一种,而加拉帕戈斯群岛上多达5属13种。达尔文正确地推断,在很早以前有一群大陆鸣雀偶然(例如被颶风吹裹)迁移到岛上(现在我们通过比较蛋白质序列,可以推测这发生于大约100万年前),在一个新的地理环境占据不同的生态空间,进化出多种不同的物种(称为“适应性辐射”),有了在别的地方只有其他鸟类才有的新习性:有的像啄木鸟一样啄木吃虫,有的以巨龟、鬣蜥甲上的寄生虫为生,有的则吸海鸟的血……其形态也出现了相应的变化。不仅是海岛,大陆也能出现这种适应性辐射。例如澳洲大陆在与其他大陆隔绝之后,真兽类哺乳动物没能迁移过去,而其原有的有袋类哺乳动物则进化成了有多种多样的形态和习性的物种。

## 比较解剖学

早在古希腊时代,亚里士多德就试图对不同种类的动物形态进行比较,找出其相似之处。例如,他认为鸟在某种程度上类似于鱼,鸟的身体上端有一对翅膀,鱼的身体前端有一对鳍;鸟的身体下端有一双脚,而大多数鱼也有第二对鳍在后端。在16世纪,皮埃尔·贝龙(Pierre Belon, 1518-1564)发现人和鸟虽然外表很不相同,骨骼组成和排列却非常相似,绘制了一幅著名的比较图。到了19世纪,这门研究不同生物种类的形态结构的学科——比较解剖学——已相当发达,各生物种类内部结构的一致性也越来越明显。英国解剖学家理查德·欧文(Richard Owen, 1804-1892)在19世纪40年代,把这样的结构称为“同源”,将它们定义为“在不同的动物中,具有不同的形态和功能的相同器官”。其中最著名的例子是四足脊椎动物的四肢都有五趾。有的从外表看来有五趾,比如鸟、蝙蝠的翅膀,或鲸鳍,但将它们解剖,仍可分辨出五个趾骨。有的在成体阶段少于五趾,比如马蹄,但是在其胚胎阶段仍有五趾。达尔文曾经感叹道:“用于抓握的人手,用于挖掘的鼯鼠前肢,马腿,海豚的鳍足,都用相同的模式构建,都包括相似的骨头并位于相同的相对位置上,还有什么比这更奇怪的呢?”如果这些器官是被分别创造出来的,造物主根本没必要让有不同功能和不同外形的器官有着相似的构造,因为这样的构造设计,就其功能和外形而言,有时显得不是那么合理,所以才让人觉得奇怪。但是如果用共同祖先学说来解释,就顺理成章了:所有的四足脊椎动物都来自同一个祖先,该祖先碰巧有五趾。在进化过程中,四足脊椎动物为适应不同的环境,在五趾的框架上做了改造,具有了不同的功能。

比较解剖学使人们认识到许多生物体都有一些退化了的器官,不具有完整

的功能,或完全没有功能。例如洞穴动物退化的眼睛,鲸、蛇体内残余的后肢骨骼,人的尾骨、转耳肌、阑尾、瞬膜等等。为什么上帝要创造出这些显然无用的构造呢?唯一合理的解释是,它们不是创造出来的,而是进化来的,这些构造原先在祖先中有完整的功能,在进化过程中由于环境、习性的改变,而逐渐退化了。

## 胚胎学

早在18世纪,动物学家就已经发现,在动物胚胎发育的过程中,会经过一系列与较低等的动物很相似的时期。事实上,爬行类、鸟类和哺乳类在胚胎发育的早期都跟鱼类相似,例如出现鳃裂,心脏只有两腔。而且在有些时期,它们的胚胎几乎不可能区别开来,这是为什么呢?在以前,这被认为是自然界阶梯的体现,高等动物的胚胎在发育过程中,逐步攀登自然界阶梯,经过类似低等动物的阶段而走向完美。在19世纪初期,自然界阶梯的观念已经难以被人接受,德国胚胎学家冯·贝尔(Karl Ernst von Baer, 1792-1876)提出了胚胎发育的“定律”,认为胚胎发育是一个从简单到复杂,从同质到异质,从普遍到特殊的过程。在胚胎发育的早期,各种生物胚胎都比较简单、同质,所以才出现了相似的形态。但是这种说法无法解释为什么胚胎发育过程中的重演现象,例如为什么爬行类、鸟类和哺乳类的胚胎会出现鳃裂?鳃裂并不比四足脊椎动物的颈部结构更同质或普遍。为什么须鲸的胚胎有牙齿?为什么高等脊椎动物的胚胎有脊索?达尔文在《物种起源》中最早指出,唯一合理的解释,就是这些奇怪的形态是它们的祖先的遗产:“胚胎结构相同透露了祖先相同。”稍后(1866年),德国动物学家海格尔(Ernst Haeckel, 1834-1919)提出了生物重演律,声称个体发育是种系发生的重演,反映了简化和压缩了的进化过程,通过研究胚胎发育,就能够弄清楚动物的进化过程。这显然是过于简单化和极端的主张,因为胚胎发育重演的只是祖先的某个特定构造,并不重演祖先的整体形态。

## 古生物学

地壳的岩层是分层分布的,越下面的越古老,越上面的越年轻,而且每一个岩层的化石群都有自己的特点。越古老的岩层中的化石与现存生物的形态差异越大,而两个连续岩层中的化石彼此之间的相似程度,要比相距较远的岩层中的要接近得多。达尔文指出,如果早期的生物群逐渐进化成了晚期的生物群,那么这种化石分布模式,正是我们预料会出现的。越古老的岩层,其化石的结构越简单,那些最简单的生物,要比更复杂的生物更早出现,而最复杂的生物,则最晚出现。这样的现象也与进化论的预测完全相符:复杂的生物是由简单的生物进化来的。但是,如果生物是进化来的话,那么我们也应该预料会发现从古老形态逐渐演变成晚近形态的连续化石纪录。然而,古生物学家却发现化石纪录到处都



是断层、鸿沟,是非常不连续的。在《物种起源》发表的时候,还找不到一具直接证明生物进化的所谓过渡型化石。

为什么化石纪录没能反映出生物的逐渐变化?达尔文解释说,这是由于化石纪录极为不完全。化石的形成是一个非常偶然的事件。在正常情况下,动植物的尸体将被肉食性、腐食性动物吃掉,残存的部分将逐渐被微生物分解,最终完全消失。只有在罕见的情况下,在死亡后尸体很快被埋葬起来,才避免了被彻底分解的结局,逐渐地变成了化石。发现化石的可能性就更低了,绝大多数化石都深埋在地层之中或海底岩层中而没有出土之日,有的虽然出土了,但在人们发现之前已被侵蚀、破坏,只有一小部分的化石才能落到我们的手里。幸运的是,在《物种起源》发表后不久,人们就找到可用于支持达尔文学说的化石。1861年,在德国出土了始祖鸟化石,它既有爬行类的特征(有牙齿和长着21块椎骨的尾巴),又有鸟类的特征(叉骨和带羽毛的翅膀),明显是从爬行类到鸟类的过渡型。在此之前进化论者已认为鸟类是从爬行类进化而来的,始祖鸟化石证实了这个预测。在《物种起源》发表后的第二年,欧文描述了一具始祖马化石,它像狐狸那般大小,前足有四趾,后足有三趾头。稍后,又有三种类似马的化石在北美洲和欧洲出土。1874年,美国古生物学家奥斯尼尔·马许(Othniel Charles Marsh,1831-1899)把这些马的化石综合起来,首次显示了一种现代脊椎动物(马)是如何通过一系列的过渡型进化而来的。

共同祖先学说是如此简单明了,如此令人信服,让人难以相信在达尔文之前竟然没有人会系统地提出,而它一旦被提出来,很快就被生物学家们所普遍接受。在《物种起源》发表之后的15年间,几乎所有的生物学家都成了进化论者,都相信共同祖先学说。确定生物之间的亲缘关系和它们的进化史,在很长一段时间内都是热门的研究课题,在现在更成了常规工作。但是生物又是通过什么样的机制,从共同祖先进化而来呢?为此达尔文又提出了另一重要学说——自然选择学说。

#### 四、通向自然选择学说之路

达尔文完成贝格尔号之航后不久,他就变成了一名彻底的进化论者。至迟在1837年7月,他已创建了共同祖先学说。虽然此后他仍继续在为共同祖先学说收集证据,但是对“生物是进化的”这个事实的正确性就再也没有怀疑过。令他疑惑不解的是“生物是如何进化的”这个问题。按达尔文本人的回忆,他在1838年9月28日这一天,有了突破。他在自传中写道:

“在我已开始从事有系统的探讨15个月后,我碰巧为了消遣阅读了马尔萨斯的《人口论》,而通过长期持续地观察动植物习性,我已为认识到无处不在的生存斗争做好了准备,不

由恍然大悟，在这些条件下，优势的变异将倾向于被保留，而劣势的变异将会被消灭。其结果将会是形成新的物种。这样，我由此终于有了一个可用于研究的理论了。”

这个理论达尔文后来称之为自然选择。达尔文本人一直把这个学说的创建归因于从阅读马尔萨斯《人口论》而获得灵感，这显然是过于谦逊和简单化的。达尔文说过，启发他的并非《人口论》全书，而仅仅是书中的一句话，即“可以很安全地宣布，人口在不受控制时，将每 25 年翻一番，或者说以几何速率增长。”也就是所谓马尔萨斯原理。生物过剩的繁殖力这一事实，在达尔文所熟悉的佩利、赖尔等人的著作中也都提到了，是一个广为人知的事实，那么为什么此前没有人由此受到启发提出自然选择学说呢？由生物过剩的繁殖力很容易联想到生存斗争，但是由生存斗争联想到自然选择却困难得多，这后一联想，完全是达尔文在那 15 个月内的研究所引起的观念变化和思想准备导致的，与《人口论》毫无关系。自然选择并不是一个简单明了的观念。在《物种起源》第 4 章的结尾，达尔文用两个长句子对这个学说做了如此总结：

“如果在漫长的岁月中和多变的生活条件下，有机体在它们的构造的一些部位存在变异的话，而我认为这是无可争议的；如果由于每一物种的高度的几何级数的增长，在某个时期、季节或年代，存在严重的生存斗争，而这肯定是无可争议的；那么，考虑到所有有机体彼此之间和它们与生存条件之间的关系无限复杂性，导致的在结构、组成和习性方面的无限多样性，和对它们所具有的优势，如果从来没有出现对每一个体的利益有用的变异，就像已出现如此多的对人类有用的变异一样，我想这会是最极端反常的事情。但是，如果对任一个体有用的变异的确发生了，具有这样特征的个体肯定将会有更好的机会在生存斗争中获得保存；而根据强大的遗传法则，它们将倾向于产生有相似特征的后代。为了简单起见，我将这个保存原则称为自然选择。”

这个总结事实上也揭示了他的推导过程。我们可以对自然选择的推导过程做一番整理。自然选择学说是由四个事实、两个推论而得出的：

事实一：生活资源是有限的；

事实二：生物繁殖力过剩；

推论一：生物后代的绝大部分必须灭亡（生存斗争）；

事实三：生物后代之间存在可遗传的变异；

事实四：不同的变异可以有不同的生存能力和繁殖能力；

推论二：在生存斗争中，劣势的变异将逐渐被淘汰，优势

的变异获得生存并留下后代(自然选择)。

事实一和事实二是显而易见的,并为马尔萨斯所强调,因此这第一个推论,可以归功于《人口论》的启发。但是这个推导的后半部分就是另一回事了。事实三和事实四的获得,如达尔文所说,来自于他“长期持续地观察动植物习性”,特别是对动植物培育——他后来称之为“人工选择”——的研究。但是要能够归纳出这两条事实,却首先要有两个观念上的突破:

(1) 由本质论思维变为“群体思维”。传统的本质论认为,每个物种都有一个不变的本质,只有本质才是真实的、重要的,而个体的变异是可忽略的、不重要的。群体思维恰恰相反,认为本质只是一种抽象,是各个个体性状的平均,个体的变异才是真实而且重要的。这种注重群体(由形形色色的个体所组成)的思维方式,是达尔文的首创,尽管他并没有意识到。

(2) 由“软式遗传”观念变为“硬式遗传”观念。在达尔文之前,人们普遍相信后天获得性能够遗传,认为遗传物质是“软”的,很容易被环境的作用、后天的使用情况而改变。这种遗传观念是和自然选择观念格格不入的,因为生物体总是能够直接通过改变性状以适应变化的环境,而不会被淘汰,而优良的性状也不会不变地遗传下去。达尔文虽然没有完全否认后天获得性能够遗传,但是他特别强调可遗传的先天变异,这构成了选择的基础。

只有了解要创建自然选择学说所必备的这一系列观念突破,才能明白它为什么是如此新颖独到。在达尔文之前,有些学者提出了某些看上去很像自然选择的观点,经常被人视为达尔文的先驱者,而事实上他们的观点或者与自然选择毫无关系,或者只涉及自然选择的某个方面。例如古希腊哲学家恩培多克勒(Empedocles, 约公元前 492 公元前 432 年)曾被有些人当成是早期进化论者。恩培多克勒认为所有生物都是从土地上自然生出来的。动物最初生出的是身体的各个部分,没有躯干的头和四肢,没有口或眼的头,等等,它们散布四方,在漂浮过程中在“爱”力的作用下随机地结合在一起,出现了各种形状的动物,不能形成完整躯体的就灭亡,能形成完整的躯体的就生存、保留了下来。把这种稀奇古怪的幻想当成进化论或适者生存的自然选择是很不恰当的,不同身体部位的结合并不是一个进化过程,躯体的完整与否也不属于对环境的适应。

布封也被有些人认为提出了自然选择学说。他曾经如此解释物种的灭绝:“所有不完美地组织起来的身体和所有有缺陷的物种,都将会消失,只有最有力量和最完整的形态才会保留下来,就像今天所见到的,不管是植物还是动物,都是如此。”类似的“淘汰”学说还有其他人提到过。这只是提及了淘汰不良形态、保留最佳形态的稳定性选择,而完全没有涉及自然选择学说中最关键的部分:对优良性状的选择将会产生新的形态、新的物种。

在 19 世纪早期,有两个英国人比较明确地论述过自然选择的观点。一位是

医生威廉·威尔士(William Charles Wells, 1757-1817), 他去世后(1818年)才发表的一篇讨论人类肤色的变异的论文在补遗中提及自然选择。另一位是博物学家帕特利克·马修(Patrick Matthew, 1790-1874), 他在1831年出版的书籍《海军用木和树木栽培》(Naval Timber and Arboriculture)的附录中阐述过自然选择观点。但是他们都只用自然选择原理来解释物种内部的变化(后来所说的“微进化”), 而且只是做了大胆的推测, 没有提供足够的证据来支持其观点。他们对这个原理的重要性也毫无认识, 只是在偏僻出版物的补遗、附录中顺笔提及, 鲜有人知, 对科学研究没有产生影响。达尔文留下的笔记表明, 他在《物种起源》发表之前, 对这两人的工作一无所知。在《物种起源》发表后, 马修才宣布他拥有优先权, 但是他承认他只是把自然选择当成一个不证自明的、凭直觉获得的事实, 从来没有想过要像达尔文那样去推导、证明它。

华莱士被普遍视为自然选择学说的共同创立者, 而事实上, 华莱士对自然选择的理解并不那么准确, 也不彻底。华莱士并没有意识到自然选择主要地是以个体为目标的, 而是把变种或亚种当做自然选择的单位, 认为新物种的产生是亚种之间相互竞争的结果。换句话说, 达尔文强调的是对个体的选择, 而华莱士强调的是对群体的选择。达尔文的学说更符合现代生物学对自然选择的理解。此外, 华莱士不相信达尔文后来提出的性选择理论。达尔文注意到, 自然选择有两种, 一种是普通的自然选择, 涉及那些与生存能力有关的特征, 例如对生活资源的利用, 对气候的适应, 对疾病的抵抗力等等。但是一个个体即使没有更强的生存能力, 只要有更强的生殖能力, 那么它也会留下更多的后代, 有关的性状也会被保留下来。达尔文将这种只与生殖能力有关的选择称为性选择, 包括雄性选择, 即雄性之间以争斗等竞争方式争夺配偶, 与之有关的性状(例如鹿角)就会获得选择; 以及雌性选择, 雌性被雄性的某个第二性征所吸引。雌性选择所涉及的性征, 例如雄孔雀的尾羽, 不仅对生存无益, 而且有害。华莱士不相信对生存有害的特征也会被选择下来, 因此不接受性选择理论。

华莱士也不相信人类能够经过自然选择进化而来, 而认为人类的进化必然有超自然的力量参与。华莱士晚年断然否认人类意识是进化而来的, 达尔文曾写信告诉他: “我希望你还没有完全杀死了属于你自己也属于我的孩子。”更确切地说, 自然选择学说是属于达尔文自己的孩子。自然选择显然是达尔文进化论中最富有革命性的观念, 它是如此大胆, 如此超前, 其命运与共同祖先学说截然不同, 从提出之日起就饱受非议, 在提出之后近百年后, 才被生物学家们所普遍接受。

## 五、达尔文革命的意义

达尔文进化论主要包括两个学说: 他的共同祖先学说揭示了生物进化的事

实,指出物种是可变的,所有的生物都来自同一祖先,生物的进化是一个树枝状不断分化的过程;他的自然选择学说则提出了解释生物是如何进化的一个机制,认为自然选择是生物进化的主要方式,是对生物适应性的合理解释。根据这两个学说,生物的进化是从共同祖先开始,在自然选择作用下的多样化过程。生物的进化模式是没有预定方向的,呈树枝状不断分化,而不是像以前的进化论先驱理解的那样是从低级到高级的有预定方向的直线式进化。生物的进化步调是渐变式的,是在自然选择作用下累积微小的优势变异的逐渐改进的过程,而不是跃变式的。达尔文进化论为生物学提供了重大理论,奠定了现代生物学的基础。但是达尔文进化论的影响绝不局限于生物学界,甚至也不局限于科学界,它具有深远的思想意义和社会影响。通过创立生物进化论,达尔文领导了人类历史上最为伟大、影响最为深远的一场理性革命。这场革命统一了生命与非生命两个世界,提供了一种全新的世界观、生命观、宇宙观和方法论,波及了几乎所有的科学和人文领域。

达尔文的共同祖先学说确立了生物的自然起源和属性,自然选择学说解释了生物的适应性和多样性。神创论认为神不仅创造了生物,而且精心设计了生物。生物界的设计现象——复杂的生物体构造和对环境的巧妙适应——一直被当成神创论的主要证据,也使从前反对神创论的人困惑。把生物体的复杂结构简单地解释成是自然随机形成的,并不能让人信服,把它们解释成是有意识的智能设计的结果,似乎更为合理。因此,在达尔文之前,虽然休谟等人已抨击过这个所谓“来自设计的论证”,但是并没有起到多大的作用,因为他们无法解释如果不借助超自然的力量,又怎么可能出现适应性构造。即使那些不相信神创论的人,也往往认为在冥冥之中有一个神秘的目的指导着生物的进化。达尔文首先指出,自然选择可以令人信服地解释生物体的适应现象,既无需求助于智能的设计或神秘的目的,也不必归功于随机因素。自然选择并不是一个随机的过程,它实际上包含了两个过程:第一个过程是随机的,变异在群体之中随机地出现;第二个过程是不随机的,自然选择就根据这些变异的适宜度改变它们在群体中的频率。当代神创论者经常打比方说,一个生物结构要随机地形成,就像是旋风吹过工场,把地上的一堆零配件吹成了一架飞机。但是自然选择并非如此这般一蹴而就的,而是经过一连串的组装步骤,每个步骤都选择合适的产品供下个步骤使用,而逐步制造出一架飞机的。换句话说,它实际上是把一个概率很小的事件分解成了许多概率很大的步骤而逐步完成的。针对这一点,神创论者反驳说,生物体的结构复杂而完美,无法简化,不可能经由一系列较简单的、不完美的过渡形态进化而来。他们经常举人的眼睛为例,人的眼睛如此完美,哪个部分都缺不得,怎么可能由不完美的眼睛逐步进化而来?不完美的眼睛能有什么用?达尔文在《物种起源》中专门用一节回答这个问题:不完美的眼睛当然有用,而且在生

物界屡见不鲜,把不同生物的眼睛从简单到复杂、从不完美到较完美排列起来,就大体可以推测人眼的进化过程。

但是,自然选择学说能够合理地解释生物适应现象的由来,只是证明了自己存在的价值,并不足以推翻神创论,神创论也可以以能够合理地解释生物适应现象的由来为由,而要求被同等对待。因此我们还必须证明神创论不能合理地解释生物适应现象的由来,理由就是生物适应往往是非常不完美的,因而不可能是智能设计出来。例如人的眼睛其实并不那么完美,而是存在许多“设计”缺陷,甚至是非常愚蠢的“设计”,最明显的一点是,它的视网膜结构采取的是一种奇怪的倒装方式,光要穿过血管、神经才能抵达感光细胞,不仅光线的质量下降,而且血管的影子会影响我们的视觉,加重了大脑处理信息的负担,还容易导致一系列疾病,如果真有一位智能设计者,决不会如此愚蠢。在人体上还有许多这样的不合理的设计,例如人的脊椎构造为什么与猿猴那么相似?这种构造很适合四足行走,但是对直立行走却存在很大的缺陷,给人类带来了许多不必要的痛苦,一位工程师完全可以为人类重新设计一副更合理的脊椎,何况是上帝。但是如果人类是从四足行走的动物经自然选择进化来的,这种结构相似性和由此带来的缺陷,就很容易解释了。自然选择对我们祖先的身体结构做了一些修改,使人类能够直立行走,但是这种修改是在已有蓝图的基础上无意识地做出的,而不是有意识地重新全盘设计,因此难免会有种种缺陷,而不可能十全十美。

这样,达尔文将上帝彻底驱除出科学领域,推翻了形形色色的神创论,也拒绝了目的论,因而否定了所有的超自然现象和因素。由于达尔文进化论的创立,科学的、自然主义的世界观和生命观才成为可能。

达尔文的共同祖先学说不仅深刻地揭示了所有生物的起源,而且牢固地确立了人类在自然界中的位置。达尔文在《物种起源》中避免讨论人的进化问题,只在结束语中含蓄地提了一句:“我看到在遥远的将来会有广阔领域供重要得多的研究。心理学将会建立在一个新的基础之上,亦即每一智力和智能必然都是经由级进而获得的。人类的起源及其历史将会得到阐明。”但是其结论是很明显的。在《物种起源》发表后不久,托马斯·赫胥黎(Thomas Huxley, 1825-1895)、海格尔等人就开始着手阐明这个问题,12年后达尔文出版了第一部研究人类进化的专著《人类的由来与性选择》(1871),决定性地证明人类必定是从猿类进化而来,并在确认了大猩猩和黑猩猩是最近似于人的动物之后,准确地预言人类的故乡在非洲。这是对传统的人类中心说的重大打击。在达尔文之前,人们普遍认为人是万物之灵,并非自然界的一部分,而是超越了自然。例如犹太—基督教神学把人视为是上帝在最后根据自己的影像创造出来的特殊作品,在世界万物中只有人才被赋予了灵魂,世界万物都是被创造出来为人服务的。伟大的哲学家,像亚里士多德、笛卡儿和康德等人,不管他们的哲学观点是多么不同,也都坚

持人类中心说,认为人与其他动物存在不可逾越的鸿沟。达尔文进化论则指出,人类是生物进化的偶然产物,是大自然的产物,是大自然的一部分,人类与大自然是同一的。今天的一切生物都是人类的亲属,人类与其他生物、特别是类人猿并无本质的区别,我们认为都是人类特有的属性——例如,智力、道德观等精神因素——可在其他动物中找到雏形,也必定有其自然的起源。达尔文进化论让我们更深刻地理解了人类与大自然的关系,更深刻地理解了人性。

达尔文的自然选择学说为科学方法和哲学思想提供了一个极有威力的崭新观念。在达尔文之前,几乎所有的思想家和科学家都是决定论者,认为自然现象是可以用普适定律加以精确的描述和预测的,在初始条件确定之后,在定律的作用下就必然会出现确定的结果。自然选择却不是一个确定性的定律,而是偶然性和必然性的统一,自然选择的产物是偶然的、无方向性的变异和必然的、适应性的选择的结果,是概率性的,无法做出绝对的预测。在达尔文之前,几乎所有的思想家和科学家也都是本质论者。他们认为各个物种(或属、科……)各有固定的、独特的本质,彼此之间存在着无法弥合的鸿沟。在他们看来,本质才是关键,值得重视、研究的,而个体差异是偶然的、无关紧要的。但是达尔文却强调个体的差异和这种差异的重要性。自然选择学说就是建立在这种“群体思维”的基础上的,它认为所有的生物群都是由独特的个体组成的群体,每一个个体都是独特的,个体差异是变化的基础,群体的差异不具有本质的差异,只有统计的差异,群体的组成将随着时间的推移发生变化。群体思维不仅对以后的科学研究有重大的指导意义,而且改变了社会观念。在日常生活中,我们也经常犯本质论的错误,例如我们经常因为看不惯某个或某些人的行为,就把它被当成是他们所属的社会类群(属于同一个城市、国家、民族、社会阶层等等)的“劣根性”加以批评,这实际上是下意识地认为凡是那个类群的人都具有某种共同的精神本质,而忽视了每个人都是独特的个体。掌握群体思维有助于指导我们恰当地处理族群与全人类、个体与群体的关系,学会宽容、尊重不同的文化,正视、尊重、利用人类个体的多样性。

## 六、对达尔文革命的挑战

达尔文革命不仅是一场科学革命,也是一场思想革命、社会革命。它挑战人类自古以来所信奉的一些重要的基本观念,也就不难想像其阻力之大。最大的抵抗理所当然地来自宗教界。进化论不仅否定了基督教《圣经》的历史真实性,也否定了所有形式的神创论,颠覆了基督教的神学基础,进而威胁到教会的社会地位。进化论者被指控试图想让人不相信《圣经》,甚至试图脱离所有与上帝有关的观念,这种指控在很大程度上是成立的。在当时的西方国家,绝大部分人都是虔诚的教徒,公开的怀疑论者、无神论者寥寥无几,被指控背离上帝几乎等于

是被指控在思想上犯了罪。反进化论者的另一个指控,甚至在那些不那么虔诚、甚至不信教的人看来,也很有道理:进化论通过否认人是上帝的作品,把猿当成“亚当”,破坏了人类的独特地位,伤害了人类的自尊心。1860年6月30日,《物种起源》发表后不久在牛津大学举行的那场著名的论战中,就很典型地表明了这一点。牛津主教韦尔伯福斯(Samuel Wilberforce, 1805-1873)问自称“达尔文的斗犬”的托马斯·赫胥黎,究竟是他的祖父一族还是他的祖母一族从猴子传承而来的?这个讥讽引来哄堂大笑,显然在听众看来,被视为猴子的后裔是一件可耻的事。赫胥黎对此的回答有多个版本,据他后来在一封信中的回忆,是:“如果问我,我是愿意有一个可怜的猿猴当祖父,还是愿意有一个有着很高的天赋和巨大的影响力,却利用这些才能和影响力纯粹只是为了在庄严的科学讨论中进行讥讽的人当祖父,那么我毫不犹豫地断言我宁可选择猿猴。”

宗教求助于人们的偏见和感情,而科学诉诸于证据和理性。这场科学与宗教的冲突,在科学界很快有了结果。达尔文在《物种起源》中对生物进化的事实所做的论证是如此严密,证据如此确凿,在其发表十几年后,绝大多数生物学家都已变成了进化论者,接受共同祖先学说。在达尔文逝世的时候,有关生物是否是进化而来的争论在科学界实际上已经结束,进化论从此取代神创论,而成为生物学研究的基石。以后的争论只发生于科学界之外,对生物学研究不具有任何影响。但是围绕着生物是如何进化——也即进化机制——的争论,在生物学界却从未平息过,在达尔文的时代更是众说纷纭。与达尔文同时代的生物学家对他提出的进化机制——自然选择学说——多数抱着怀疑态度,因为自然选择学说在当时存在着三大困难。

第一,是缺少过渡型化石。按照自然选择学说,生物进化是一个在环境的选择下,逐渐地发生改变的过程,因此在旧种和新种之间,在旧类和新类之间,应该存在过渡形态,而这只能在化石中寻找。在当时已发现的化石标本中,找不到一具可视为过渡型的。达尔文认为这是由于化石记录不完全,并相信进一步的寻找将会发现一些过渡型化石。确实地,在《物种起源》发表两年后,从爬行类到鸟类的过渡型始祖鸟出土了,达尔文在《物种起源》的后来版本中很愉快地提到了这个重大发现。以后各种各样的过渡型化石纷纷被发现,最著名的莫过于从猿到人的猿人化石。在现在被称为过渡型的化石已有几千种,但是与所有生存过的动植物种类相比,仍然显得非常稀少。这是因为,生物化石的形成是一个极其稀少的事件,因此化石记录必然非常不完全。曾经生存过而已经灭绝的动植物至少在10亿种以上,而我们已发现的古生物化石不过几十万种。而且,根据现在被普遍接受的新种生成的理论,过渡类型一般只在短时间内出现在那些与世隔绝的小型群体之中,这样,过渡类型要形成化石并被发现,也就更加困难。但是在达尔文时代,化石记录的不连续性是对自然选择学说的一大挑战,甚至连赫



胥黎(他主要是古生物学家)后来也对自然选择学说失去了信心,倾向于相信生物的进化是跃变式的。即使在今天,古生物学家中怀疑自然选择学说的也不乏其人。

第二,是地球的年龄问题。既然自然选择学说认为生物进化是一个逐渐改变的过程,它就需要无比漫长的时间才能进化出现在我们见到的如此众多、如此丰富多彩的生物物种。达尔文认为这个进化过程至少需要几十亿年。达尔文不知道地球的历史究竟有多长,但是他有理由相信它必定是非常古老的。例如,当时英国地区沉积岩的已知总厚度是 77584 英尺,美国密西西比河的泥沙沉积速度据估计是 10 万年 600 英尺,即每 166.67 年沉积 1 尺。按这个沉积速度,英国沉积岩花了 1200 万年才形成,而实际的沉积速度可能比那慢得多,因此所用的时间也就长得多。在另一个例子中,达尔文估计要用大约 3 亿年的时间才能把一个高度为 500 英尺的悬崖侵蚀成现在的韦尔德平原(假定侵蚀速度是每百年 1 英寸)。然而,当时物理学界的泰斗威廉·汤姆逊(William Thomson, 1824-1907)(开尔文勋爵)(Lord Kelvin)用热力学的方法证明地球的历史并没有如此久远。他的计算原理非常简单:地球作为一个热体,必然要向太空散热,当时已知的化学反应能够补充一些热量,但是远远不足以补偿散发的热量,那么地球就会逐渐冷却,反过来,现在的地球必定是从一个更热的热体冷却而来的,一直回溯到完全由熔岩组成的无比炎热的热体。汤姆逊在假设了太阳的温度和冷却速度、岩石的热导率等参数后,计算出地壳只有大约一亿年的历史,而只有最近的 24 千万年地球才冷却到能够让生命生存,这个时间框架显然远远少于达尔文所需要的时间。这种根据物理定律所做的计算,看上去要比达尔文本人的估算准确得多。面对物理学家的挑战,达尔文无法反击,只能说“我确信有一天世界将被发现比汤姆逊所计算而得的还要古老”。我们今天知道达尔文是对的,而汤姆逊算错了,由于不知道放射性同位素的存在,他低估了太阳和地球的年龄。在 1906 年,瑞利勋爵(Lord Rayleigh, 1842-1919)指出,地球内部放射性同位素产生的热量足以平衡汤姆逊假设的冷却效应,而且由于放射性同位素的衰变速度极低,使得地球在极长的时间内都可以使温度保持稳定。在 20 世纪 30 年代,放射性同位素开始被用于测定岩层的年龄。现在地质学界公认地球有 40 多亿年的历史,而至少在三十几亿年前生命就已诞生,这对自然选择来说是绰绰有余了。但是在达尔文时代,在地球的年龄问题上,人们显然更倾向于相信物理学权威。

第三个困难是最致命的。达尔文找不到一个合理的遗传机理来解释自然选择,无法说明变异是如何产生,而优势变异又如何能够保存下去。可遗传的变异为自然选择提供了材料,它们是怎么产生的?我们现在知道它们是遗传物质随机地发生改变(基因突变或基因重组)的结果,但是达尔文当时对此一无所知,只

能笼统地说随着一个群体的个体数目增多,新的变异也随着增加,或错误地认为环境的变化能够使生物体产生可遗传的变异(不过他认为这种产生是随机而非定向的),甚至像拉马克那样认为生物体器官的用进废退也能够影响变异的产生(所谓拉马克主义)。当时的生物学界普遍相信所谓“融合遗传”:父方和母方的性状融合在一起遗传给子代。这似乎是很显然的,白人和黑人结婚生的子女的肤色总是介于黑白之间。虽然人们也观察到子代有时候只表现出亲代中的一方的性状,不过这被认为是例外情形。许多批评者据此指出:一个优良的变异会很快地被众多劣等的变异融合、稀释掉,而无法象自然选择学说所说的那样在后代保存、扩散开来,就像一个白人到一个非洲黑人部落结婚生子,几代以后他的后代就会完全变成了黑人。达尔文提出一些假设回应这些批评,例如,他指出,从动植物培养中可以知道,如果一个优良的变异由于某种原因而与群体中的其他成员分离开来,那么是可以被保留下来的;有些性状不会在后代中被稀释掉,还有的优良性状不会只出现一次,而会经常出现,因此也不容易被稀释掉;自然选择不仅保留、传播优良变异,而且也淘汰不良变异,相应地优良变异所占的频率也就增加了,因此也就不容易被稀释,等等。但是这些回应都缺乏可靠的遗传理论的支持。为了摆脱困境,达尔文后来提出一种颗粒遗传的假说——泛生子假说。他假设在身体所有器官组织中,都分别产生控制性状的极其微小的遗传颗粒“泛生子”,经由血液循环到达生殖器官,进入性细胞共同组成遗传物质。在受精时,来自父母的泛生子混合在一起遗传给后代,表现出性状的融合,但是泛生子本身则是稳定的,控制优良变异的泛生子不会由于融合而消失,就还有机会继续遗传下去。但是,没有任何实验证据可以用来支持泛生子假说,反而有反面的证据,因此很难被接受。而且,泛生子假说也可以用来解释拉马克主义:既然身体的每一部位都对遗传做出贡献,那么由于环境影响或用进废退而在各个部位发生的变化,也就都可能遗传下去。达尔文被迫做出让步,承认拉马克主义也是成立的,可以用来补充自然选择学说。事实上,在达尔文逝世(1882年)前后,生物学界普遍接受拉马克主义,而怀疑自然选择学说。

如果达尔文知道奥地利遗传学家孟德尔(Gregor Mendel, 1822-1884)的实验,就不会在遗传问题上陷入绝境了。孟德尔在1865年就已经发现了基因的分离定律和独立分配定律。生物遗传并不融合,而是以基因为单位分离地传递,随机地组合。因此,只要群体足够大,在没有外来因素(比如自然选择)的影响时,一个遗传性状就不会消失(肤色的融合是多对基因作用下的表面现象)。在自然选择的作用下,一个优良的基因能够增加其在群体中的频率,并逐渐扩散到整个群体。很显然,孟德尔主义正是达尔文所需要的遗传理论。可惜,孟德尔的发现被当时的科学界完全忽视了。具有讽刺意味的是,当孟德尔遗传定律在1900年被重新发现时,遗传学家们却认为它宣告了达尔文主义的死亡,在他们看来,随

机的基因突变,而不是自然选择,才是生物进化的真正动力。还要再过四五十年,达尔文的自然选择学说才最终与遗传学紧密结合起来,而获得新生。

## 第三章 达尔文之后

### 一、跃变论、直生论和新拉马克主义

1882年,达尔文临死前心满意足地看到了他的两个思想产儿之一——共同祖先学说已获得了生物学界的公认,已难以找到生物学家还会怀疑进化的事实。但是他更心爱的另一个思想产儿——自然选择学说却遭遇不同的命运,只吸引了少数追随者。它面临的一些科学难题在当时没有令人满意的解答,而它的思想含义——那种机械的、看上去冷酷而消极的世界观——也让人在感情上排斥它。在达尔文死后,自然选择学说越来越失去其吸引力,越来越多的生物学家采用其他机制来解释进化是如何发生的。生物学家普遍排斥自然选择学说的这个时期一直持续到20世纪40年代“现代综合”学说统一了进化论与遗传学为止,被托马斯·赫胥黎的孙子、“现代综合”学说的创始人之一朱利安·赫胥黎(Julian Huxley, 1887~1975)称为“达尔文主义的日食”。

到1900年前后,自然选择学说的声誉跌到了低谷。大多数生物学家都支持别的学说,其中有三种学说被广泛接受。其一是跃变论,认为新的形态和器官是源自大的跃变,而不是微小的变异在自然选择的作用下缓慢而逐渐地累积下来的。包括赫胥黎在内的一些古生物学家由于强调生物化石的不连续性,而持这种观点。在遗传学诞生之后的一段时间内,遗传学家们由于强调遗传性状的不连续性,也普遍接受跃变论。其二是直生论,认为在生物体有一种内在的“种系动力”在驱使生物朝着固定的方向进化,这种进化是非适应性的,与环境没有关系,在某些情况下甚至能使物种因此灭绝。也有一些古生物学家持这种观点。他们注意到某些动物化石的性状,例如哺乳动物的牙齿和角的进化,似乎是呈直线性不断增大的。他们认为,虽然牙齿和角最终会对生物体有用而变成一种适应性,但是在其进化初期,它们非常小,不可能有任何用处,因此它们的进化不可能是外在的自然选择所驱动的,而是内在的动力使然,是一种促使牙齿或角不断增大的动力驱使的结果。最终,这种动力会使牙齿和角大得变成累赘,失去了作用,甚至导致物种灭绝。例如,爱尔兰麋鹿的角在内在动力的驱使下,变得越来越大,最终压得无法抬头,或容易与树枝纠缠在一起,而导致爱尔兰麋鹿的灭绝。古生物学家用来支持直生论的化石证据其实是一种假象。在只有少数化石标本时,很容易把它们用直线连接起来,而认为进化是直线式的,但是在有了更多的化石标本后,人们发现进化其实是分支式的。而且,那些被直生论者认为是一种

累赘甚至导致物种灭绝的大型结构,也并非就没有用途,例如爱尔兰麋鹿的大角可能像现代麋鹿一样是雄性用来相互角斗争夺配偶的,或是用于炫耀以吸引雌性,是性选择的结果,而它们的灭绝发生于冰川纪结束时,是由于不能适应环境变化导致的。

当时信奉者最多的是第三种反选择主义的学说——新拉马克主义。拉马克用用进废退机制来解释生物的进化,但是在其生前和死后相当一段时间,很少有人相信生物是进化来的,自然更少有人会去支持其进化机制。只有在达尔文确立了生物进化的事实之后,那些对自然选择学说不满意而寻找其他机制的生物学家,才重新发现了拉马克提出的用进废退机制,为了与拉马克提出的其他显然已经不合时宜的进化理论有所区别,它被称为新拉马克主义。在19世纪末和20世纪初新拉马克主义非常流行,甚至当时著名达尔文主义者斯宾塞(Herbert Spencer, 1820-1903)、海格尔都认为只有把自然选择学说和新拉马克主义结合起来才能正确地解释进化。

新拉马克主义的核心是后天获得的性状能够遗传,也就是说,由于生物体的活动而出现的结构变化能够传给下一代,导致后代出现适应环境的进化。例如,拉马克主义是这么解释斑马为什么能够跑得那么快的:因为古代的斑马为了躲避捕食者的追捕,要不断地跑,腿步肌肉因此受到锻炼,变得越来越发达。发达肌肉的特性传给了下一代,一代又一代传下去,斑马的腿部肌肉越来越发达,也就跑得越来越快。而穴居动物之所以没有眼睛,是因为在黑暗的环境中眼睛对它们没有用处,没有得到使用,日益萎缩,最终消失。后天获得性遗传不仅包括这种用进废退的情况,还包括任何由环境导致的适应性变化,例如生长在干燥环境中的植物,会进化出保留水分的特征。用进废退和环境的作用都能使生物体的结构出现相应的变化,问题是这种变化能否传给下一代?在达尔文时代,这不成问题,因为当时几乎人人想当然地认为后天获得性是能够遗传的,甚至达尔文也在其进化理论中给用进废退保留了一席之地。只有在魏斯曼开始质疑、否认后天获得性遗传之后,新拉马克主义者才面临着用实验证明自己的难题。

但是新拉马克主义者能够用来支持自己的实验很少,他们反复引用的实验也可以有别的解释。例如,法国生理学家布朗-塞奎(Charles Edouard Brown-Sequard, 1817-1894)曾经做过一个实验,损害豚鼠的大脑,则豚鼠的后代会出现痲癲。但是这并不足以证实痲癲就是遗传而来,也有可能大脑的损伤产生了一种毒素,传递到子宫中而影响了胚胎的发育。遗传学诞生后,新拉马克主义者被逼入了绝境,更需要用实验来证明自己。其中最热衷于此的是奥地利生物学家卡姆梅勒(Paul Kammerer, 1880-1926),他用两栖动物做了许多实验以证明环境能够导致可遗传的适应性变化。其中最著名的一个是他第一次世界大战前做的产婆蟾实验。产婆蟾是一种陆生的蟾蜍。水生的蟾蜍,雄的都有一个黑色

指垫，交配时用于抓在雌蟾蜍身上免得滑倒，陆生的蟾蜍则没有这个黑色指垫。卡姆梅勒强迫产婆蟾在水中生活，繁殖了几代之后绝种了，但是在绝种之前，雄蟾蜍据称长出了黑色指垫，而且一代比一代更明显。卡姆梅勒声称水生的环境导致了“黑色指垫”这种适应性突变。第一次世界大战后，卡姆梅勒为了拉到资助，周游列国到处演讲。1923年，他带着产婆蟾标本去英国演讲，引起了轰动，也引起了遗传学家贝特森的怀疑，要求检查标本，遭到拒绝。有些生物学家试图重复卡姆梅勒的实验，都失败了，因为产婆蟾极难养殖。1926年，在多方压力下，卡姆梅勒终于允许美国自然历史博物馆爬行类馆长和维也纳大学的一名教授检查产婆蟾标本，他们发现所谓“黑色指垫”乃是用黑墨水涂上去的，向英国《自然》杂志写信揭露此事。此时卡姆梅勒正忙着往莫斯科寄运实验设备和个人物品，准备到那里担任莫斯科大学的教授。一个多月后卡姆梅勒开枪自杀，留下一封给莫斯科科学院的遗书，在辞职的同时声称他是无辜的，是另外有人在他不知道的情况下造假。

在卡姆梅勒死时，新拉马克主义在西方国家已接近破产，这个丑闻不过是压垮骆驼的最后一根稻草，但是新拉马克主义在苏联却正在兴起。苏联政府邀请卡姆梅勒去苏联，就是想让他领导对抗遗传学的运动。卡姆梅勒的自杀使得这场运动被推迟了，直到1935年有了合适的人选——李森科。米丘林—李森科主义其实也是一种新拉马克主义，这场政治闹剧在压制俄国生物学研究达30年之后，终于在1964年降下了帷幕。但是新拉马克主义并没有彻底退下舞台。虽然在当代生物学家当中几乎无人相信新拉马克主义，但是在生物学界之外，特别是在人文学界，新拉马克主义仍然大有市场。这些当代新拉马克主义者对达尔文主义的排斥不仅是出于对现代生物学的无知（拉马克主义要比达尔文主义直观得多，更容易被外行理解），而且更是出于一种思想感情：如果用进废退能够成立，那么它表明生物并不是被动而缓慢地接受自然选择，而是可以主动而快速地适应并改变世界。强调主观能动性的新拉马克主义要比达尔文主义积极得多，也温暖得多，它给了人们美好的希望。但是美好的希望并不等于就是真理。

## 二、新达尔文主义

达尔文本人首先是个博物学家，他的学说在很大程度上是建立在对生物变异和地理分布的研究基础上的。在达尔文主义日食时期，接受自然选择学说的也主要是一部分追随达尔文研究生物变异和地理分布的博物学家。他们在野外亲眼看到了生物对环境的奇妙适应性，这是无法用随机的跃变或定向的直生说来解释的。对许多适应性现象，既可以用进废退也可以用自然选择学说来解释。但是对某些适应性现象，则只有用自然选择来解释才显得合理。早期的一个例子是在《物种起源》发表后不久，贝茨(Walter Bates)发现的昆虫警戒拟态现

象。昆虫中常见的拟态现象是伪装,例如枯叶蝶伪装成枯叶、竹节虫伪装成树枝,以避免被鸟发现。相反,那些味道难吃的昆虫则尽量使自己翅膀的颜色鲜艳、耀眼,广告自己的存在,以免被鸟误食。贝茨在亚马逊雨林研究蝴蝶翅膀的形态时,发现了一种新的拟态。他发现,在一个地方,不同种类的蝴蝶的翅膀图案往往很相似,对鸟类来说,这些蝴蝶有的是不能吃的(例如透翅蝶),有的是可以吃的。贝茨认为,那些鸟类可以吃的蝴蝶通过模拟透翅蝶的警戒色,而保护了自己。由于蝴蝶并不能像控制肌肉那样控制翅膀的颜色,因此像伪装、警戒色以及警戒拟态的进化,就不可能是经由用进废退而来的,唯一合理的解释就是自然选择:那些碰巧具有这样的形态变异的昆虫,较不容易被鸟捕食而能够留下更多的后代。

在达尔文之前,博物学家并不关心一个物种内部的个体变异,把它们视为偏差。达尔文的自然选择学说强调个体变异的重要性,将之视为自然选择的基础,变异以及选择作用成了研究进化论问题的博物学家们关注的核心问题。在19世纪后期,博物学家开始定量地研究变异及选择作用。最早系统地定量统计生物性状的是达尔文的表弟高尔顿(Francis Galton, 1822-1911)。高尔顿同时也是“优生学”的创始人,这是由于他的错误的遗传观念。他不仅错误地认为人类一切特征,特别是智力、品质、道德、创造力等等,都是能遗传的,而且错误地认为人类遗传受两条“原理”的制约:① 祖先遗传律:人的性状各有一半来自父母,各有四分之一来自祖父母,依此类推;② 退化律:性状显著偏离平均值的父母生下的后代,该性状将比其父母更接近于平均值。例如,假设有一群高个子的人互相通婚,数代之后他们的后代的身高将退化到人类的正常身高。高尔顿认为自然选择无法改变这种退化趋势,如果不加以人工干预,优良性状将会逐渐丧失,人类的遗传就是一代不如一代。为了将人类从灾难的边缘拯救下来,高尔顿从动植物育种得到启发,提出了两套方案(这两套方案被其追随者称为“积极优生”和“消极优生”),一方面,“上等人”只能跟“上等人”结婚,并且要尽可能多地生孩子,另一方面,高尔顿呼吁政府插手,劝阻或防止“下等人”生殖。为了证明他的主张,他做了许多统计。比如,他统计了从1660年到1865年间共286位著名的英国法官,发现九分之一有父子或兄弟关系。于是他得出结论说,当法官的能力是遗传的,这些法官天生就继承了当法官必备的品质。显然,高尔顿犯了统计上的两大错误,一是取样不随机,二是完全无视其他因素的影响(例如家庭环境对职业取向的影响、裙带关系对升迁的影响等等)。他用同样的方法证明了科学家、诗人、政治家、将军甚至划船手等等全都是遗传的。

在高尔顿的影响下,一些生物学家也采用统计方法研究动物群体,但是目的却是为了证明自然选择的作用。威尔登(Raphael Weldon, 1860-1906)测量不同地区的虾的各种性状,发现它们呈正态分布,并测量虾的器官,研究其相关性。

许多人认为这项研究奠定了生物统计学的基础。威尔登的好友、数学家皮尔森(Karl Pearson, 1857-1936)不仅发明了许多统计分析方法,而且从理论上证明即使高尔顿的“遗传原理”能够成立,自然选择也会对动物群体产生持久的影响。维尔登通过多项野外研究证明了这一点。例如,他统计了螃蟹身体大小与死亡率的相关性,发现在沉积物较多的水中,体型较大的螃蟹要比较小的螃蟹更容易存活,在经过许多代以后,累积下来的选择作用将使螃蟹群体发生永久性的变化,使其平均体积变大。

威尔登和皮尔森都是坚定的达尔文主义者,以后也成了孟德尔主义的顽固反对者。不过,在达尔文主义日食这个时期最坚定、最著名的达尔文主义者是德国生物学家魏斯曼(August Weismann, 1834-1914)。在1883年发表的《论遗传》(On Heredity)一书中,魏斯曼认为自然选择是进化的唯一机制,不仅反对跃变论、直生论,也否认用进废退以及一切后天获得性的遗传。这种强硬的态度,显然与达尔文本人既强调自然选择的重要性,又不否认用进废退的作用的灵活态度不同,因此达尔文的学生罗曼斯(George J. Romanes)认为这背离了达尔文本人的主张,而将之称为新达尔文主义,也即排除获得性遗传的达尔文主义。魏斯曼原先是个实验动物学家,研究昆虫的变形和水螅的性细胞。由于视力出了问题,不适于做显微镜观察,逐渐改而从事理论研究。但是早期对水螅性细胞的观察已使他认识到在动物性细胞中,包含着某种特殊的遗传物质,必须被仔细地保存,并一代代传下去。他把这种遗传物质称为种质,而身体结构(体质)是根据来自上一代种质提供的信息建造的,并且是用来携带种质,进而传给下一代的。种质与体质是隔离的,在体质发生的变化无法传给种质,是不能遗传的,生物体只能传递种质。

魏斯曼的种质学说在理论上否认了拉马克主义。由于用进废退而导致的身体变化不能影响到种质,因此就是无法遗传的,被用来证明用进废退机制的进化现象,例如退化器官,可以解释为是由于自然选择压力的松弛导致的。魏斯曼并且试图用实验来否认拉马克主义。在著名的切老鼠尾巴实验中,他连续切除了22代老鼠的尾巴,测量各代老鼠尾巴的长度,发现老鼠后代的尾巴并没有因此而变短。拉马克主义者抗议说这个实验并无说服力,因为他们所说的获得性遗传是对自然环境的适应,而不是人为的损伤。拉马克主义者在这么为自己辩护的时候,却忘了他们拿来证明获得性遗传的那些实验中,有的正是要证明人为的损伤也是能够遗传的(例如布朗-塞奎的豚鼠痛癩实验)。魏斯曼的实验至少证明了发生在身体组织的损伤不会影响到种质。魏斯曼同时也首先尝试用实验来显示自然选择的作用。例如,他把各种颜色的毛毛虫放在各种颜色的背景中,统计鸟类、蜥蜴的捕食结果。

达尔文的自然选择学说是建立在生物群体中具有多种变异的基础之上的,



但是达尔文一直对变异的来源感到困惑。他认为它们可能是环境的作用、生物体的用进废退导致的。魏斯曼既然彻底否认获得性能够遗传,就必须为变异寻找新的来源。他认为这个来源就是有性生殖。魏斯曼认为种质的基本单位是定子(相当于后来说的基因),在有性生殖过程中,来自父母双方的定子混合起来,出现了新的遗传组合。这种遗传重组,提供了几乎是无限的变异可能性。这样,魏斯曼就正确地认识到,有性生殖导致的遗传重组是变异的主要来源,这也是有性生殖的意义。但是,这个过程只能是重组已有的变异,全新的变异是如何出现的?魏斯曼也意识到了这个问题,却没能给出令人满意的解释。他认为新变异是由于定子的变化引起的,但是他否认这种变化是随机产生的,而是环境的直接影响或种质内部营养因素差异直接导致,并且在种质内部经历了适者生存的过程,他称之为“种质选择”。魏斯曼显然没有意识到,他的“种质选择”学说虽然有选择之名,却承认环境的诱导作用,已经背离了自然选择学说。魏斯曼犯下的这个错误,是因为他把新拉马克主义者所做的一个实验结果信以为真。新拉马克主义者声称,在把蝴蝶的蛹进行冷或热处理之后,不仅羽化而出的蝴蝶的翅膀色彩发生了变化,而且其未经处理的后代的翅膀色彩也发生了变化。

魏斯曼是比达尔文本人还要坚定、彻底的达尔文主义者,终其一生一直在为捍卫达尔文主义而战。在其晚年,新拉马克主义已经没落,他需要面对的是一种新兴的跃变论——突变论。

### 三、突变论

生物性状的变异有两类,一类是连续变异,例如人的身高,它的数据分布是连续的,在高矮两个极端中间有无数只有细微差异的变异,没有明显的分界线。另一类是不连续变异,例如孟德尔所研究的豌豆种子形状,一种是圆形的,一种是皱形的,界限分明。那么,哪一种变异是生物进化的源泉呢?以威尔登和皮尔森为代表的生物统计学派认为连续变异是重要的,而不连续变异是没有意义的异常现象。当时在英国,以贝特森(William Bateson, 1861-1926)为代表的遗传学家则持相反的观点,认为不连续变异要比生物统计学家所愿意承认的普遍得多,也比连续变异重要得多,进化是以跳跃的方式进行的。这两个学派争论极为激烈,乃至导致威尔登和贝特森由同事好友变成仇敌。

孟德尔从研究豌豆的不连续变异入手,发现了遗传定律,其论文在1900年被重新发现,贝特森很快将其译成英文,并成为英国孟德尔主义的领袖人物。根据孟德尔遗传定律,生物遗传是稳定的,不受环境直接的影响,而且是颗粒性的,遗传物质不互相融合。这不仅否定了拉马克主义,也否定了传统的融合遗传观念,从而解决了达尔文主义面临的如何避免优势性状因为融合而被稀释的问题。孟德尔遗传定律正是自然选择学说所需要的遗传理论。但是,由于当时遗传学

家和生物统计学家之间的激烈冲突，使双方都看不到这一点，错过了将孟德尔遗传定律与自然选择学说相结合的机会。生物统计学家排斥孟德尔定律，认为大多数性状是连续的，不在孟德尔定律的解释范畴内；而遗传学家则认为大多数性状都是不连续的，能够用孟德尔定律解释其遗传。

孟德尔定律的重新发现者、荷兰植物学家德弗里斯(Hugo de Vries, 1848-1935)在研究月见草时，发现它们偶尔会突然地出现新的类型，他把这种现象称为“突变”(我们现在知道，这些新类型并非基因突变导致的，而是染色体重排的结果)。“突变”的结果使花的形态出现重大变化，甚至像是不同的物种。在德弗里斯看来，新物种的形成并非像达尔文主义者所设想的那样是在自然选择的作用下缓慢地累积微小变异的结果，而是通过一次突变突然形成的，“没有任何可觉察的预备，也没有任何过渡阶段”。他在1901-1903年陆续出版的《突变论》(The Mutation Theory)一书中，系统地阐述了这个新的进化学说。德弗里斯认为自己并不是完全否定达尔文的自然选择学说，而是对它进行了修正：自然选择不是对个体变异发挥作用，而是在更高的层次上发挥作用，是在突变产生新种后，决定它们是否能够生存下去还是被淘汰掉。

丹麦遗传学家约翰森(Wilhelm Ludwlg Johannsen, 1857-1927)所做的纯系菜豆实验似乎为突变论提供了证据。菜豆豆粒有的大，有的小，如果总是让大豆粒植株自交，小豆粒自交，这样持续选择下去，是否会让大豆粒植株的豆粒越来越大，小豆粒植株的豆粒越来越小呢？他让菜豆自花授粉，这样持续若干代后，获得了一大一小两个纯系菜豆，它们无法做进一步的选择，豆粒大小保持稳定。纯系菜豆的大小虽然仍会出现变异，但是这种变异是环境因素导致的，不能遗传，对这些变异进行选择不会有效。因此约翰森认为自然选择只能对已有的遗传差异进行挑选，而一旦获得了纯系，自然选择就不再起作用，因此只有通过突变，才能使菜豆的性状出现真正的改变，从而创造出新种。

摩尔根(Thomas Hunt Morgan, 1866-1945)实验室在研究果蝇时，发现了大量的突变，并且通过对突变的研究，证明了基因位于染色体上。这样，就证实了魏斯曼的种质学说，从而彻底否定了后天获得性能够遗传。基因突变被视为是产生新性状的唯一源泉，进化中的变化都是由于出现新的突变导致的。突变压力驱使生物体朝着某个特定的方向突变以系统地产生新的性状。因此，进化的动力不是自然选择，而是突变压力，自然选择对生物进化是无关紧要的，最多不过是消极地淘汰有害的突变。这种非适应性的突变压力的观念让人联想到了直生论所说的内在动力。突变论在否定后天获得性遗传的同时，也否定了自然选择的威力，在其主张者看来，达尔文主义和拉马克主义一样，都成了过时的学说。

## 四、群体遗传学

在以威尔登和皮尔森为代表的生物统计学派和以贝特森为代表的孟德尔主义学派激战正酣的时候,曾有人试图当和事佬。早在1902年,皮尔森的好友、英国统计学家犹勒(George Udny Yule, 1871-1951)发表论文指出,孟德尔遗传定律和生物统计学派所测量的连续变异并不是不相容的。由于这句话,犹勒在后来被许多人视为群体遗传学的先驱,并对生物统计学派和孟德尔主义学派听不进去犹勒的真知灼见而深表惋惜。事实上,仔细阅读犹勒的论文可以发现,犹勒试图调和孟德尔定律与连续变异的解决方案与后来的群体遗传学并无相同之处,甚至是背道而驰的。群体遗传学以孟德尔定律为基础,把连续变异当成孟德尔定律的特例(多基因遗传),而犹勒恰恰相反,把高尔顿的祖先遗传律做了修改后当成基础,而把孟德尔定律视为特例。犹勒的做法,理所当然地两面不讨好,被生物统计学派和孟德尔主义学派所共同拒绝。

此后的十几年间,遗传学的研究表明孟德尔主义者把遗传规律设想得过于简单了。1909年,瑞士遗传学家尼尔森-厄勒(Herman Nilsson-Ehle, 1873-1949)在研究小麦种子颜色的遗传时,发现红色种子与白色种子的比例是63:1,而不是孟德尔定律所预测的3:1;而且红色种子的颜色深浅不尽相同,有的较深,有的较浅。他推断必定有3对基因依照孟德尔定律同时控制着小麦种子颜色的遗传,才会出现这种情况。他进而指出,如果某个性状是由10对基因控制的话,就会出现近6万种不同的表现型,而由于这些表现型的差异很小,就会形成连续变异。差不多同时,美国遗传学家伊斯特(Edward Murray East, 1879-1938)和爱默森(Rollins Adams Emerson, 1873-1947)在研究玉米性状的遗传时,也有了类似的发现。越来越多的遗传学家意识到,连续变异也是可以用孟德尔定律来解释的,只不过涉及到了多对基因。另一方面,遗传实验也表明,基因突变极少导致生物形态出现重大变化,而且这种大突变几乎都是有害的。更常见的突变是温和而细微的突变,只能使性状出现细小的变异。如果没有自然选择的作用的话,这些细小的变异就难以累积下来、传播开去。由于这些发现,到20世纪10年代后期,摩尔根等遗传学家逐渐放弃突变论,改而接受自然选择学说。但是他们对自然选择学说的理解相当简单:在有益的突变逐渐扩散到群体中去的同时,有害的、甚至中性的突变一旦出现,就会很快被淘汰。这种简单化的观点被称为选择的“经典假说”。

将基因学说和自然选择学说真正结合起来的,是群体遗传学的三位创建者,英国的费歇(Ronald Fisher, 1890-1962)、霍尔登(J. B. S. Haldane, 1892-1964)和美国的莱特(Sewall Wright, 1889-1988)。这三个巨人的专业背景各不相同。费歇在大学读的是数学和物理专业,1912年剑桥大学获得数学学士学位,其毕业

论文研究的是天文学的测量问题。但是他对生物学的兴趣由来已久，在中学毕业时获得一套达尔文全集作为毕业礼物，后来与达尔文的儿子莱奥纳德·达尔文(Leonard Darwin, 1850-1943)结成忘年交。他力图把遗传学与达尔文进化论结合起来，而他在大学时期所受到的物理训练，又激励着他去寻找像物理定律那样简单明了而又量化的生物定律。在毕业前夕发表的题为《孟德尔主义与生物统计学》演说中，费歇已设想两者终将会结合在一起。毕业后，费歇做过保险公司统计员、中学数学教师等工作，业余从事学术研究。在他担任中学校长期间，完成了一篇论文证明孟德尔定律能够用于解释生物统计学派对连续变异的研究成果。此时英国孟德尔主义学派和生物统计学派还在恶斗，这篇调和派论文被伦敦王家学会所拒，1918年发表在爱丁堡王家学会的会刊上。之后，费歇先后到罗森斯坦研究站、伦敦大学学院、剑桥大学从事专业研究，致力于从数学上证明孟德尔遗传定律不仅不与自然选择学说相冲突，而且正是达尔文进化论所需要的遗传理论。他的这些研究成果，于1930年汇集成《自然选择的遗传理论》(The Genetical Theory of Natural Selection)一书出版。荷尔登的父亲是一名著名的生理学家，他从小就帮助其父亲做生理学实验，之后在牛津大学接受人文教育，但是最终以科学研究作为职业，其研究生涯始于1922年到剑桥大学研究生物化学，1933年转到伦敦大学学院担任遗传学教授。荷尔登多才多艺，是罕见的百科全书式的人物，在生物化学、遗传学、生理学、进化论、生命起源、医学、数学等众多领域都做出了开创性的贡献，并热衷于科学普及、文学创作和政治活动。他在1924年发表了其第一篇研究群体遗传学的论文，在1932年出版群体遗传学的经典著作《进化的因素》(The Causes of Evolution)(在该书中他写道：“我能够以权威身份论述自然选择，因为我是最懂得其数学理论的三个人当中的一个。”)。莱特与另两人不同，他是生物学科班出身，1912年去哈佛大学拜卡斯特(William E. Castle, 1867-1962)为师研究哺乳动物的遗传，其博士论文有一个通俗易懂的题目——《对豚鼠毛色及其他皮毛性状的遗传的细致研究》。这篇论文使他在1915年毕业后很容易就获得了美国农业部的一份工作，因为美国农业部自1906年以来就在研究豚鼠的近亲繁殖，正需要有人来分析这些数据，用以指导如何改良牲畜。在为美国农业部工作期间，莱特研究出了一种统计方法(通径系数法)用以分析近亲繁殖的效果(莱特自己喜欢指出，他本人就是近亲繁殖的产物，其父母是表兄妹)，这个方法后来被广泛应用于行为遗传学、社会学和经济学的研究。1926年莱特前往芝加哥大学担任遗传学教授时，他已经系统地研究了群体遗传学问题，形成了一系列独特的看法，例如他的长篇经典论文《孟德尔群体中的进化》(Evolution in Mendelian Populations)实际上在1925年已经完成，但是迟至1931年才发表。群体遗传学是莱特的生命，他的研究工作一直持续到生命的最后一年。

这三个人通过创建群体遗传学,为现代进化论奠定了数学基础。群体遗传学把生物的进化定义为一个群体内部基因频率的改变。如果某个基因突变能使生物体具有生存优势,即使这个优势非常细小,在自然选择的作用下,也会逐渐累积下来,只要有足够长的时间,就会逐渐扩散到整个群体,而如果知道了这个优势的大小(适宜度),那么就可以定量地计算出该基因频率的增长速度。但是自然选择并不像摩尔根认定的那样必然会淘汰有害的基因突变,如果有害基因是隐性的话,那么自然选择只会降低其频率,却不会消灭它。特别是,如果杂合体(在一对等位基因中一个正常一个有害)比纯合体(两个等位基因都是正常或有害)更有生存优势的话,那么自然选择将会让两个等位基因的比例保持平衡状态。而且,基因突变是按一定的速率随机出现的,即使这些突变没有优势,也会以低频率持续在群体中出现、流通。在环境变化时,这些原来没有优势的突变有可能变得具有优势,而被自然选择所利用。这样,保持遗传多样性就有利于一个群体长期的生存。

但是在一些具体问题上,三位创建者却有不同、甚至针锋相对的看法,特别是在费歇和莱特之间,长期存在激烈的争论。费歇受物理学的影响,把自然选择定律视为像气体定律那样精确的定律,在为自然选择学说建构数学模型时,做了一些简单化的、抽象的假设。他认定只有在一个大群体中才会出现有意义的进化,如果一个群体过小的话,不具有足够多的遗传变异,很容易灭绝。而在一个大群体中,从长远来看,随机因素显得不重要,只有自然选择才是生物进化的决定性因素。费歇假定新的基因突变对性状的影响一般来说是很细小的,属于一个物种的正常变异,在自然选择的作用下,优势基因突变才会缓慢地增加其频率。他只研究自然选择对单个基因的影响,而不考虑不同基因之间的相互作用,这种做法被其批评者贬称为“豆袋遗传学”,因为在以前遗传学教科书中,习惯用不同颜色的豆子代表不同的等位基因,一个基因组就像是一袋互不相干的豆子的集合。“豆袋遗传学”并不像其批评者所指责的那么简陋。如果一个群体非常大,而每个基因的作用都很小,随机分布在整个群体中,那么各基因就可看成或多或少是独立的。相反地,莱特通过动物育种意识到,在小群体中,不同的基因之间往往能够出现复杂的相互作用,特别是近亲繁殖能够产生在大群体中不容易见到的基因组合,而这些新的变异有可能被随机地保留、固定下来,也就是所谓遗传漂变。在莱特看来,在自然环境下,一个大群体也能被分隔成一些局部小群体,在这些小群体中,遗传漂变会产生新的基因组合。自然选择进而发挥作用,决定这些新组合的命运,从而出现比费歇所设想的要快得多的进化。莱特对小群体中遗传漂变的重视,使他被称为“遗传漂变先生”。荷尔登的立场大致处于费歇和莱特之间。荷尔登所建立的数学模型与费歇的相似,针对的是大群体和单个基因的变化。但是荷尔登认为自然选择对单个基因的作用过程并非总是

很缓慢的,有时能比费歇所提出的快得多。他用实例说明了这一点,最著名的一个例子是英国桦尺蛾的工业黑化现象。在19世纪中叶之前采集到的这种蛾的翅膀都是浅灰色的。1848年,昆虫学家首次在工业城市曼彻斯特附近采集到了黑色翅膀的桦尺蛾标本。荷尔登假定这时候黑蛾的比例只有1%,而经过53代后,到了1901年,黑蛾比例则几乎达到100%。荷尔登计算出,这个进化过程要能发生,平均每一代黑蛾和灰斑蛾后代的生存比例必须高达1.5,这种选择强度是费歇理论难以想像的。在后来,荷尔登也认为基因之间的相互作用是很重要的,独立提出了一些与莱特非常类似的观点。不过,荷尔登认为大多数群体在大部分时间内是不分隔成小群体的,因此从长远来看,遗传漂变的作用是很有限的。遗传漂变对生物进化的作用究竟有多大,直到今天仍然是个有争议的问题。

## 五、现代综合

进入20世纪30年代,群体遗传学的三位创建者虽然在一些具体问题上有所争议,但已一起从理论上证明了达尔文主义和孟德尔主义不仅不互相冲突,而且相辅相成。那些在野外做观察研究的生物统计学家所获得的进化数据,都可以从遗传学原理推导出来。在孟德尔遗传学的基础上,自然选择可以完满地解释生物的适应性进化,不需要拉马克主义、直生论、突变论等其他学说。这些理论研究涉及到复杂的数学计算,不是一般的生物学家们所能理解的。而且只有理论没有实验和野外观察的验证,也很难被生物学家们所接受。因此,他们的研究工作,对当时的生物学界并没有产生太大的影响。群体遗传学的创建者关心的是一个群体内部的演变,并不考虑更高层次的进化,特别是物种生成的问题,只有荷尔登在其经典著作中有过简略的讨论,提及隔绝群体是物种生成和大进化的关键,但是在当时研究物种生成问题的主要是博物学家、系统分类学家和古生物学家,而他们对群体遗传学还几乎一无所知。只有把群体遗传学的成果应用于实验和野外观察,解决物种生成的问题,综合生物学各个领域的成果,才能完成自然选择学说和基因学说的统一,让自然选择学说和共同祖先学说一样成为生物学的理论基础。在20世纪三四十年代,众多生物学家为完成这个目标添砖加瓦,代表人物是四个美国生物学家——遗传学家杜布赞斯基(Theodosius Dobzhansky, 1900-1975)、动物学家迈尔(Ernst Mayr, 1904-2005)、古生物学家辛普森(George Gaylord Simpson, 1902-1984)和植物学家斯特宾斯(George Ledyard Stebbins Jr., 1906-2000),其中,又以杜布赞斯基的影响最大。

杜布赞斯基出生于俄国并在俄国受的教育。在20世纪20年代,俄国遗传学家契特维里科夫(Sergei S. Chetverikov, 1880-1959)独立地发现了群体遗传学的一些原理,并且强调理论与实验的结合。他和费歇一样,相信在自然群体中存在着众多隐性基因,但是和费歇不同的是,他用从美国购买来的果蝇做遗传实

验证了这一点,这是首次用实验证明在自然群体中存在着广泛的变异。契特维里科夫还是一个杰出的教师,影响了许多俄国生物学家,包括在俄国研究瓢虫的杜布赞斯基。可惜的是,在李森科主义兴起后,契特维里科夫学派就被消灭了。幸运的是,在此之前,1927年,杜布赞斯基移民美国,把契特维里科夫学派的影响带到了西方。杜布赞斯基到美国后最初跟随摩尔根研究果蝇遗传学,此后果蝇一直是他的实验材料。但是,杜布赞斯基在俄国接受的博物学训练使他在从事遗传学研究时有一个独特的视角,他强调实验室里的发现必须在野外获得证实,从而成为弥合理论、实验室实验和野外观察的鸿沟的最佳人选。1937年,杜布赞斯基发表了《遗传学和物种起源》(Genetics and the Origin of Species)。在这部继《物种起源》之后最为重要的进化论论著中,杜布赞斯基介绍了群体遗传学家所做的数学研究,特别是莱特的研究,总结实验遗传学家对遗传突变的研究成果,并证明在实验室里通过人工突变产生的变异在自然群体中也存在,而且自然群体有足够的可遗传的变异为自然选择提供原料。这样,杜布赞斯基就在理论上、实验上和观察上综合了自然选择学说和孟德尔遗传学,对实验生物学家和野外生物学家产生了巨大的影响,刺激了各个领域的生物学家都投身到进化论的研究中来。

接下去的10年,是达尔文主义硕果累累的10年。杜布赞斯基与莱特合作,继续研究自然群体的遗传。有趣的是,在此之前,在《遗传学和物种起源》初版中,杜布赞斯基认为自然群体中的大部分变异是中性的、非适应性的,是遗传漂变产生的。但是在与“遗传漂变先生”的合作研究之后,杜布赞斯基反而更加强调自然选择的作用。他发现许多以前被认为是漂变导致的中性变异,很显然具有适应性,是自然选择的结果,从而证明群体遗传学的创建者已提出来的“平衡假说”:自然选择不仅能够导致群体的进化,而且也能保持遗传多样性。杜布赞斯基也触及了被群体遗传学创建者所忽略的物种问题,认为物种是由群体组成的生殖共同体,不同的物种之间存在“隔离机制”(例如地理、行为或生理差异)使它们无法杂交。杜布赞斯基并指出,同一物种的不同群体之间的地理变异,特别是地理隔绝,是导致它们进化成不同物种的必要条件。迈尔发展了杜布赞斯基的这些观点,把达尔文主义应用于分类学研究,提出一个至今仍被广泛接受的物种定义(所谓物种的生物学概念:“物种是一群实际上或有可能相互交配的自然群体,它们与其他这样的群体存在生殖隔绝。”),并提出了在地理变异和隔绝条件下新种产生的模型,认为重大的进化几乎总是发生在隔绝的群体之中。他在1942年出版的《系统分类学与物种起源》(Systematics and the Origin of Species)是现代进化论的经典著作。如果说群体遗传学创建者解决了颗粒遗传与连续变异的矛盾的话,那么杜布赞斯基和迈尔则解决了连续变异与分立(不连续)的物种的矛盾。比物种产生更高层次的进化,即生物的不同类群之间的大进



化,又是如何产生的呢?古生物化石记录了大进化的证据。辛普森在1944年出版《进化的步调与模式》(Tempo and Mode in Evolution),将达尔文主义推广到古生物学。他所做的定量分析表明,达尔文主义能够很好地被用于解释化石记录,古生物的大进化可以被视为是微进化的累积结果,而且是像达尔文主义所预测的那样不具有方向性。杜布赞斯基、迈尔、辛普森都只研究动物的进化,斯特宾斯则指出植物的进化同样能被达尔文主义所解释(代表作为1950年出版的《植物的变异与进化》(Variation and Evolution in Plants)一书)。

20世纪40年代,现代进化论已经被成功地应用于生物学的各个领域。1942年,朱利安·赫胥黎发表《进化:现代综合》(Evolution: The Modern Synthesis)一书,综合了达尔文主义在各个领域的研究成果,现代达尔文主义也因此被称为“现代综合学说”。标志着这个伟大的综合过程的最终完成的,是1947年在普林斯顿成立了“遗传学、分类学和古生物学的共同问题委员会”。组成这个委员会的三十个学术权威代表着生物学的不同领域,但有着一个共同的观点:自然选择是一切适应性进化的机制。1959年生物学界纪念《物种起源》发表100周年,同时也在庆祝自然选择学说的全而胜利。

## 六、基因选择学说

现代综合进化论为进化生物学的研究搭起了一个基本框架。在20世纪50年代之后的所谓后综合时期,进化生物学的理论研究向两个方向演变,一方面是“硬化”现代综合进化论,进一步扩大自然选择的适用范围,强调生物进化的适应性和渐变性,形成选择主义或适应主义流派,被其对手贬称为极端达尔文主义,更中性的说法也许该称为强达尔文主义;另一方面则是质疑自然选择的适用范围和功效,与强达尔文主义针锋相对,强调生物进化的非适应性、偶然性、定向性和跃变性,提出种种所谓非达尔文主义学说。

强达尔文主义集中研究的主要问题是,复杂的动物行为是如何进化而来的?特别是,动物的利他行为是如何诞生的?有一些利他行为是所谓“互惠利他”(reciprocal altruism),即甲帮助乙,并预料乙在以后会回报甲。这种行为对自己有利,严格地说不是真正的利他行为,用自然选择解释其起源毫无困难。但是有一些社会行为则明显是利他的,特别是社会性昆虫的无私行为,该如何解释?在达尔文研究自然选择理论时,就对工蚁的利他行为感到不可思议。它们放弃了繁殖能力,却一心一意地为别的蚂蚁服务,这似乎是与自然选择相违背的,因为自然选择是一个完全自私的过程,是以个体的繁殖优势来衡量的,那些繁殖能力差的个体的后代将逐渐被淘汰,更不要说根本就不能繁殖的个体了。如何解决自私的自然选择和利他的社会行为的矛盾?达尔文注意到,一个蚁巢中所有的个体都是最直接的亲属,不是父母与子女关系,就是兄弟姐妹关系,因此一个蚁



巢可以视为一个巨型的个体,其成员的分工合作就像一个个体的不同器官组织分工合作一样,工蚁放弃了生殖能力为别的蚂蚁服务就像胃放弃了生殖能力为别的器官服务一样,没什么可奇怪的。不过,在达尔文之后到现代综合完成这段时间内,利他行为的问题基本上被忽略了,在群体遗传学的创建者中,只有霍尔登研究过这个问题,指出帮助近亲的利他行为有助于近亲们所共享的利他基因的生存与传播。

在后综合时期,一场有关“集体选择”的争论使利他行为又成为热点。自然选择历来被认为是对个体所做的选择。但是在1962年,英国动物学家维因—爱德华兹(Vero Copner Wynne-Edwards, 1906-1997)认为自然选择也可以对集体进行选择,“集体选择”学说可以很容易地解释动物的利他行为,它们是为了集体(特别是物种)的利益而牺牲了个体利益。但是许多进化生物学家怀疑集体选择是否能够发生。他们坚持达尔文的观点,认为自然选择只是对个体而不是群体做出选择。如果个体只是为了集体而牺牲自己和后代的利益,就会被集体中的自私自利者坐享其成,这种纯粹利他的个体的后代要么也变成自私自利者,要么就被淘汰,因此利他行为为自然选择所不容。抨击集体选择学说最有力的是美国生物学家威廉斯(George C. Williams, 1926),他在1966年出版的《适应性与自然选择》一书给了“集体选择”学说致命的一击。威廉斯进而指出,基因才是自然选择的真正目标,自然选择是经由基因之间的竞争而实现的。这个“基因选择”学说后来被英国动物学家道金斯(Richard Dawkins, 1941)形象地称为“自私的基因”,成功地进行了普及而广为人知。

基因选择学说的成功,在很大程度上是由于它能够很好地解释利他行为。英国生物学家汉密尔顿(W. D. Hamilton, 1936-2000)把达尔文、霍尔登对利他行为的解释加以改进,提出了“亲属选择”的概念:一个个体能够通过帮助亲属的繁殖而影响自然选择的结果。亲属选择概念被成功地应用于破解社会性昆虫的利他行为之谜。蚂蚁等社会性的昆虫有一套独特的遗传系统:受精卵发育成雌蚁(新蚁后和工蚁),未受精的卵则发育成雄蚁。因此雌蚁的基因组一半来自蚁后,一半来自蚁王,而雄蚁只有来自蚁后的那一半,基因组是雌蚁的一半。在遗传学上,雄蚁属单倍体,雌蚁属双倍体。蚁王当然也是单倍体,它的精子不必像卵子那样要经过减数分裂(即把二倍体变成单倍体)丢掉一半基因,而是把全部的基因都传给了雌蚁。因此,对于雌蚁来说,她们的基因来自蚁后的那一半最可能有二分之一相同,但是来自蚁王的那一半则是完全相同的,姐妹们彼此之间的遗传关系不是象人那样只有二分之一,而是四分之三。如果她们生儿育女,与儿女的遗传关系不过二分之一,还不如姐妹们亲。这样,对于工蚁来说,与其生儿育女,不如一心一意照顾蚁后让她生产更多的姐妹,那样更有利于保存自己基因。

在用自然选择学说解释动物行为时，英国生物学家梅纳德·史密斯(John Maynard Smith, 1920-2004)提出的“进化稳定策略”是另一个与“集体选择”针锋相对的重要概念。为了争夺资源(比如食物、配偶)，一个物种的成员彼此之间要进行争斗。在这种争斗中，那些能凶狠地攻击、杀死对手的个体似乎更有生存优势，但是为什么同一物种的成员之间的争斗经常只是一种装模作样的仪式，靠虚张声势就决出了胜负，而不是你死我活的？在集体选择学说看来，这是因为用仪式争斗法解决冲突可以避免伤害，对物种的繁衍有好处。但是梅纳德·史密斯给出了一个更为精致的答案。作为一个最简单的例子，假定个体在搏斗时，只采用两种极端的战术：“鹰派”不顾一切地搏斗下去，直到一方受重伤或死亡而失去搏斗能力为止；“鸽派”只是虚张声势地吓唬一番，一旦搏斗真正开始，就逃之夭夭。很显然，一个完全由鸽派组成的群体不可能是稳定的。因为如果突变出了一只鹰派，在与鸽派搏斗时战无不胜，有生存优势，它的鹰派后代也会越来越多。但是，一个全部由鹰派组成的群体不可能是稳定的。因为如果突变出了一只鸽派，虽然它在搏斗中每战必败，但是也不会有伤亡，而鹰派彼此之间的争斗会有伤亡，这样，在一个由鹰派组成的群体中，作为鸽派有生存优势，它的基因就会在后代中传播开去，鸽派在后代中会越来越多。只有鹰派和鸽派各占一定的比例，这个群体才达到了进化稳定策略状态。这样，通过分析动物争斗行为，梅纳德·史密斯开创了一个新领域——进化博弈论，自然选择是博弈的决策者。

## 七、社会生物学

1975年生物学家爱德华·威尔逊(Edward O. Wilson, 1929)出版《社会生物学：新的综合》(Sociobiology: The New Synthesis)，标志着一门新的学科——社会生物学的诞生。威尔逊将“社会生物学”定义为系统地研究所有社会行为的生物学基础，在书中总结了相关领域的研究成果，将达尔文主义与动物行为学综合起来。在最后一章，他将动物行为学的研究成果推广开去，试图将进化论也用于解释人类的行为，把心理学和社会学也和进化论综合起来。恰恰是这一章，引起了广泛的关注和激烈的争议，引发了自《物种起源》出版以来最为激烈的一场进化论大辩论。在威尔逊看来，人类的行为在很大程度上就像其他动物的社会行为一样，是由基因决定的，是自然选择的结果。尽管其本意不过是试图为人类行为的起源提供一个进化论的解释，而不是宣扬什么政治主张，但是这种有遗传决定论嫌疑的主张让人联想起了20世纪初期“优生学”运动的悲剧和纳粹的罪恶。因此，在人权活动家看来，威尔逊是种族主义者、社会达尔文主义者。又因为威尔逊认为男女的行为差别由遗传决定，因此在女权活动家看来，威尔逊是性别歧视主义者。右翼保守分子也同样不放过威尔逊，因为他居然认为进化论可以解释宗教、道德的起源。威尔逊有一度如过街老鼠，在各地做学术报告时经常遭

遇抗议示威,甚至遭到袭击:他在美国科学促进会的年会上做完报告后,一个听讲者朝他泼了一脸冷水。连他的同事好友、遗传学家列万廷(Richard Lewontin, 1929)也与他反目成仇。他们两个人曾在芝加哥大学一起将群体遗传学结合进生态学。威尔逊搬到哈佛大学后,也请列万廷搬了过去。为了抗议越南战争,列万廷放弃了美国科学院院士的头衔,成立“科学属于人民”、“生物学辩证法组织”,反对任何形式的打着科学旗号的反动势力。在列万廷看来,威尔逊已与反动派为伍了。

面对着来自左右两方面的攻击,威尔逊能够用来支持自己的观点的证据很少。其中最强有力的,是有关人类乱伦禁忌的研究。对人类乱伦禁忌的起源,历来有两种不同的看法。弗洛伊德(Sigmund Freud, 1856-1939)和列维-斯特劳斯(Claude Levi-Strauss, 1908)认为乱伦禁忌是文化现象。弗洛伊德相信,人类普遍存在恋父、恋母情结,乱伦禁忌作为一种强加的道德观念抑制在家庭成员中自然产生的性欲望。与弗洛伊德同时的芬兰社会学家威斯特马克(Edward Westermarck, 1862-1939)的观点恰好相反,把乱伦禁忌当成遗传现象。他认为其起因是因为熟悉消灭了性欲望,也就是说,儿童发育时期的亲密关系(母子之间,同胞之间)导致性吸引力的消失。威斯特马克认为,这是自然选择的结果,因为乱伦后代得隐性遗传病的机率大大增加,具有生存劣势。也就是说,生物学的原理是支持这种解释的。以后的研究证实了威斯特马克的观点,乱伦禁忌的确是遗传决定的。这些证据来自三个方面:

(1) 社会生物学的研究表明,所有的灵长类动物都存在乱伦禁忌,那么人类作为灵长类的一员,似乎也应该有这样的本能。这种现象,最早于50年代在日本的一个动物园观察到。那里饲养的日本猕猴存在着社会等级制度,最高等级的雄猴与任何一头雌猴频繁交配,却避开了它的母亲。以后这种现象在所有的灵长类中都被观察到,包括最为淫荡的矮小种黑猩猩。在许多灵长类,为避免近亲繁殖,青春期的成员将加入别的群体,而那些呆在一起的同胞,一般也避免彼此交配。

(2) 跨文化的人类学研究表明,所有的人类社会,不管多么野蛮,也都存在乱伦禁忌,也就是说,这很可能是与文化无关的一种本能。也许有人会举出反例:古埃及、印加和夏威夷的王室要求王室的同胞通婚。但是这只是王室的特例,可以认为是为了保证王权不旁落而采取的违反自然天性的举动。

(3) 社会学的调查也支持熟悉消灭了性欲望的说法。在以色列的集体农庄,成员的儿女被混在一起集体抚养。调查表明,那些在同一组里一起长大的小孩,特别是那些在37岁之间一起长大的小孩,彼此之间虽然感情深厚,却不存在性的吸引力。近年来,斯坦福大学的人类学家阿瑟·沃尔夫(Arthur P. Wolf)调查了台湾14400名妇女的婚姻史。这类婚姻都是包办婚姻,但是分为两类:一

类是童养媳,一类由媒人撮合,在结婚当天男女双方才见面。结果也支持预测,前者的离婚率更高,生育率更低,表明小时候一起生活的确破坏了性吸引力和婚姻幸福。

威尔逊开创的这个研究领域,虽然仍不乏争议,却已被越来越多的人承认。近十几年来,行为遗传学和神经生物学的研究已提供了大量的证据,足以证明至少人的某些行为,是受遗传因素影响的。遗传因素必定是长期进化而来,那么,用进化论解释人的本能行为的由来,就成了一个可以成立的课题。社会生物学中针对人类行为的这部分内容因此独立出来,形成一门被称为进化心理学的新学科。但是,这门学科从它诞生之日起,就已先天不足。它既不可能在人类进化史上找到任何心理“化石”作为直接证据,也不会被允许以人为材料进行进化实验,因此注定了它不可能像进化生物学一样成为真正的科学,而必定像它所希望取代的社会科学一样在科学与非科学甚至伪科学之间徘徊。由于缺乏直接的证据,进化心理学的研究只能依赖从间接的证据得出推论。这些间接的证据来自四个方面:生物学的原理(一种行为有无生物学上的优、劣势,自然选择能否因此起作用),跨文化的研究(如果一种人类行为在不同文化中都存在,就可能是先天的),与其他动物特别是灵长类动物的社会行为的比较(如果一种社会行为在其他动物中也存在,那么可能是一种本能),以及在人类社会中做的调查。显然,一个进化心理学的结论能否令人信服,取决于这些证据是否确凿。对乱伦禁忌的研究成果被认为是进化心理学的一个胜利,但是进化心理学的结论很少像乱伦禁忌这样有强有力的证据,而且不涉及敏感的社会问题。毕竟,把乱伦禁忌视为本能,不会冒犯任何人。当触及敏感的社会问题时,就可能遭遇强烈的批评,而如果没有足够的证据支持自己,那是咎由自取。2000年,美国生物学家兰迪·桑希尔(Randy Thornhill)和人类学家帕尔默(Craig T. Palmer)合出一本书《强奸的自然史》(A Natural History of Rape),声称强奸是一种自然行为,是男人的本能,是男人用于传播基因的一种生殖策略,理所当然地引起了众怒。他们能用于支持自己的观点的证据都经不起推敲,连许多进化心理学家也认为是一个耻辱。

## 八、间断平衡

生物的进化可以分成三个层次:物种内部的微小变化即所谓“微进化”、新种生成和产生物种以上的新类群(新属、新科等等)的所谓“大进化”。现代达尔文主义将生物的进化定义为群体内基因频率的改变,这种改变不仅产生了微进化,也导致了新种的产生和大进化,也就是说,新种产生和大进化并没有特别的进化机制,而是微进化缓慢累积的结果。但是这种渐变观似乎与化石记录并不吻合,化石记录表明,新种、新类群往往是突然出现的。现代达尔文主义对此的解释与

达尔文当初的解释相同,归结为化石记录不完全,是过渡型物种没有能遗留下化石而导致的假像。20世纪三四十年代,现代达尔文主义兴起后,在20世纪初风靡一时的跃变论没有了市场,只有个别的人在抵抗这个潮流,其中最为著名的是德裔美国遗传学家高兹史密特(Richard Goldschmidt, 1878-1958)。他在1940年提出微进化的结果不能推广到物种形成和大进化,每一个新种的产生、每一次大进化都来源于一次跃变——一次对生物发育有重大影响的大突变产生了一些“有希望的怪物”,再由这些有希望的怪物产生新的物种、新的类群。高兹史密特的观点很自然地饱受非议,因为在当时遗传学家们已经知道,对生物形态有重大影响的大突变的结果几乎总是灾难性的,使生物无法存活,出现的怪物更可能是“无希望”的。

到了20世纪70年代,跃变论又开始以新的面目出现。一些古生物学家觉得总把新物种化石的突然出现归结为记录的不完全难以令人信服,他们认为新形态的突然出现未必都是假像,有可能是真实存在的。1972年,两名美国古生物学家埃尔德里吉(Niles Eldredge, 1943)和古尔德(Stephen Jay Gould, 1941-2002)联合提出“间断平衡”学说,认为从化石记录看,生物的进化有这样的模式:长时间的只有微小变化的稳定或平衡,被短时间内发生的大变化所打断,也就是说,长期的微进化之后出现快速的大进化,渐变式的微进化与跃变式的大进化交替出现。在间断平衡学说的支持者们看来,大进化有着与微进化不同的机制,而这种大进化机制,不是自然选择,而是其他因素导致的。其中一个重要的因素是“发育制约”:胚胎发育的模式——蓝图——一旦建立起来,就有了一种内在的连贯性,难以通过突变逐渐加以改变,生物体将沿着固定的途径发育、生长,使物种长期保持稳定,新的遗传变异由于不能与已有的发育模式相容,因此不可能出现或保留下来。只有在特殊的情况下,发育制约被解除了,胚胎发育沿着新的途径进行下去,使得生物体形态出现重大的变化。间断平衡学说的支持者们很明智地避免把跃变的原因归结为大突变,而是归结为调控基因发生的突变,这类基因的突变即使非常微小,也能够对发育过程产生重大影响,使生物形态出现大的变化。但是,并不是所有的这些改变都是可行的,已有的发育模式也制约了发生变化的可能性,限定了生物体只能沿着为数不多的新途径进化。换句话说,新性状的产生并非是非随机的,而是有一定的方向性,这些方向是被发育蓝图决定了的。另一个重要因素是“历史偶然性”,例如创立者效应(一小群个体偶然离开群体到别的地方开辟领地,在基因漂变的作用下,本来稀少的基因可能会急剧增多,本来频率高的基因反而变得很低或丢失)或瓶颈效应(一个群体受到灾难性打击,只有少数个体存活了下来,基因频率因此发生改变),在这种情况下出现的新性状并非自然选择的结果,未必具有适应性。

间断平衡的倡导者是以反对强达尔文主义的面目出现的,他们并不否认渐

变和自然选择的重要性,但是他们强调跃变在大进化中的重要性,在解释伴随着大进化出现的多样性时,他们更强调它的非适应性、历史偶然性和发育制约。他们对自然选择机制的看法也与强达尔文主义者不同,认为自然选择不仅仅对基因或个体起作用,也能在更高的层次上(群体、物种)进行选择,对基因或个体的选择出现了微进化,对群体的选择出现新物种,而对物种的选择则出现了大进化。但是,生物进化的速率是难以测定的,那些被用于支持间断平衡的化石证据,也能够被用于支持渐变论。在某个层面上看来是稳定的现象,在另一个层面上看却可能是不断变化着的,只不过没能在化石中体现出来。例如,中生代哺乳动物化石的形态变化看上去并不大,但是在这个时期,哺乳动物在生理方面的进化(例如胎生、哺乳、体温调节等等)一定是非常重大的,只不过无法从化石中觉察出来。因此,平衡有可能只是假像。另一方面,间断式的跃变也有可能是假像。道金斯曾经举过一个假想的例子,一个鼠群在经过6万年缓慢的难以觉察的进化后,其身体可以变成像大象那么大,但是6万年在地质上只是一瞬间,是不可能分辨出来的,因此原本极其缓慢的微进化在化石上就会表现出快速的大进化。

即使间断平衡是真实存在的进化模式,也与现代达尔文主义并不矛盾。达尔文主义并不认为进化的速率必定是均匀的,群体的结构(大小、遗传变异程度、分布等等)、发育制约、在不同时间不同地点出现的不同选择方向和压力等因素都能影响进化的速率,出现不同的进化模式。物种出现长期的稳定并不是不可思议的事,例如稳定性选择能够消灭那些偏离常态的个体,减少变异,使得群体在稳定的环境中保持相同的性状。现代达尔文主义也不否认在特殊的情况下,生物能发生跃变式的进化。在许多植物中,异源多倍体化(杂交之后,染色体数目倍增)被公认为能导致“瞬间”生成新种,例如两种樱草 *Primula verticillata* 和 *P. floribunda* 的杂交。这两种樱草各有9对18条染色体,它们的杂交后代一般地也有18条染色体,但是因为其中的一半各来自两种樱草,没法配成9对,所以是不育的。然而,有少数杂交后代的染色体数多了一倍,成了36条,因此就可以配成18对,这样的杂交后代可以自行繁殖,并无法再跟其父母本交配,是一个新的物种。类似这样的多倍体化很可能是被子植物产生新物种的最主要方式,在进化史上,可能有超过半数的单子叶植物是多倍体化的产物。除了这种特殊的跃变,渐变的速率也可能很快。莱特早就提出,一个群体如果被分成数个区域性同类群,进化速率会快得多,而另一位现代达尔文主义的创建者迈尔最早强调因创立者效应和瓶颈效应导致的小群体对产生新种的重要性,在这种情况下,进化的速率会是非常快的。灾难性事件和其他独特的历史事件对生物进化的重大影响也早就被认识到,只不过其不可预测性使得人们难以对它们做定量的研究。总之,虽然大进化的机制是否等同于微进化的机制,是一个仍有争议的问题,但

是,间断平衡学说与现代达尔文主义的分歧,实际上要比其倡导者要人们相信的小得多。

## 九、分子进化

当达尔文创建进化论时,人们对遗传的机制还一无所知。而当现代达尔文主义的创建者们欢呼达尔文主义与经典遗传学成功地结合在一起时,人们对遗传的化学本质和分子机制同样一无所知。现代达尔文主义创建于分子生物学诞生的前夜。1944年艾菲力(Oswald T. Avery, 1877-1955)证明DNA是遗传物质,1953年沃森(James Watson, 1928)和克里克(Francis Crick, 1916-2004)提出DNA的双螺旋结构模型,生物学从此进入了分子时代。正如经典遗传学草创之初,有许多人认为达尔文主义已被推翻一样,在分子生物学刚刚兴起时,同样有人预言达尔文主义将会成为历史。事实恰恰相反,分子生物学的研究基本上支持达尔文主义的主要结论。分子生物学揭示了生物界在分子水平上的一致性,在所有的生物体中遗传密码以及基本的分子机制都是相同的,证明了进化论关于“所有的生物由同一祖先进化而来”的命题。假基因等所谓“垃圾DNA”的发现表明生物体内存在“分子化石”,这是生物进化的一条极其重要的证据。分子遗传学的“中心法则”表明遗传信息是单向的,只能从核酸传向蛋白质,而不能从蛋白质传回核酸,从而从根本上否定后天获得性遗传的可能性,否证了达尔文主义在历史上的主要对手拉马克主义。同时,分子生物学为研究生物进化的过程和机理提供了强有力的工具。在以前,生物学家们只能通过古生物化石的研究和现存生物的形态结构比较确定各物种亲缘关系的亲疏,从而绘出种系发生树;现在,我们已完全可以在分子水平上,通过比较蛋白质的氨基酸序列和基因的核苷酸序列,不仅在总体上肯定了传统生物学的结果,而且使种系发生树的描绘更精确,达到了量化的程度。

分子生物学的发展在使进化论的研究更加精确的同时,也发现了新的问题。在以前,对遗传变异存在两种观点,摩尔根、缪勒(Hermann J. Muller, 1890-1967)的“经典假说”认为大多数基因座上的等位基因都是“野生型”的,突变型基因多是有利的,自然选择会使突变型基因只以很低的频率存在。而现代达尔文主义的“平衡假说”则认为自然选择也能保持遗传多样性,如果杂合体具有优势,就会使得大多数基因座会有多种等位基因。杜布赞斯基等人通过研究果蝇的变异,发现其遗传多样性更符合“平衡假说”的预测。但是在分子生物学诞生之前,对遗传变异的研究只限于对形态变异的观察,无法精确地知道有多少基因的参与才导致了所观察到的形态变异,而对那些不显著的微小变异则根本无法观察到。在20世纪60年代早期,人们开始用电泳技术研究蛋白质的变异。1966年,杜布赞斯基的学生列万廷与哈比(John L. Hubby, 1932-1996)合作,为了验



证“平衡假说”，用这个方法首次对群体中的遗传变异程度做了定量的估计，发现要比以前认为的高得多，在一个果蝇群体中，大约 30% 的基因座是多态的（有不同的等位基因）。以后的研究发现，一般生物的遗传多态性都是 10%~20%。如此高的遗传多态性与“经典假说”相矛盾，但是却同时对“平衡假说”也提出了挑战。由此出现了“中性学说”学派，认为蛋白质存在如此高的多样性，表明在分子水平上，生物进化受自然选择的作用很小，而是按一定的速率随机地突变。一个蛋白质的变异能够被保存下来，不是因为它有生存优势，而是因为它对生存没有太大的坏处，也就是说，它是好的、不好不坏或只有轻微的坏处，都有同等的机会被保留下来（坏处太大了当然就被自然选择淘汰了），谁能保留下来是中性漂变的结果。

中性学说是日本遗传学家木村资生 (Motoo Kimura, 1924-1994) 在 1968 年提出来的。除了蛋白质的变异数太高外，中性学说还有其他的依据。20 世纪 60 年代以后，分子生物学家开始能够测定蛋白质的氨基酸序列，他们通过比较不同物种的同一种蛋白质的氨基酸序列的异同，推算出蛋白质的突变速率大概是每年  $10^{-9}$  个氨基酸。这个数目看上去很低，但是木村资生认为，如果蛋白质的进化是受自然选择的作用的话，这个数目则显得太高了。荷尔登曾经提出了一个“选择的代价”的模型，认为自然选择会给生物体带来代价，导致死亡或绝后，因此自然选择不能太强，速度不能太快，否则会引起生物群体内个体数目的锐减，最终导致灭绝。他根据这个模型估算了一下，得出自然选择速度的上限是大约每三百代发生一次基因改变。木村指出，对于哺乳动物而言，蛋白质的突变率大概等于每两三年基因组就要发生一次改变，远远高于荷尔登给出的上限，因此蛋白质的进化不可能是由自然选择导致的，只能是中性漂变的结果。中性学说的第三个依据是，尽管不同的蛋白质的进化速率有快有慢，它们似乎都有一个固定不变的进化速率（所谓“分子钟”）。在他看来这不可能是自然选择的结果，因为环境的变化速率不可能是固定不变的。最后一个依据是，一个蛋白质的不同部分有不同的进化速率。蛋白质的不同部分的重要性不同，比如酶的活性区就要比边沿区重要。研究表明，蛋白质的重要区域的进化速率要比别的区域慢。木村资生认为，如果自然选择对蛋白质进化起作用的话，一个区域越重要，选择的压力就越大，它的进化速率就应该越快才对。而如果分子进化是中性漂变导致的话，一个区域越重要，可能的中性突变就越少，进化的速率理所当然就显得慢。

木村资生提出了分子进化的中性学说，在进化生物学界掀起了轩然大波。反对中性学说、相信自然选择对分子进化起决定性作用的所谓选择主义者对中性进化的依据一一做出了反驳。针对木村在荷尔登的模型基础上认为蛋白质突变率过高的说法，选择主义者反驳说，荷尔登的模型只适用于那类导致群体规模



减少的“硬性”选择,但是自然选择也可以是软性的,并不一定导致群体规模的减少。对于软性选择来说,选择的速度不受限制。由于自然选择在实际上可软可硬,难以给它定一个上限,我们也就不清楚蛋白质的进化速率对自然选择而言是不是太高了。选择主义者进一步指出,木村计算得出每两三年基因组就改变一次时,是假定每个基因都是独立受自然选择作用的;但是,实际上不同的基因往往连锁在一起,同时接受自然选择的挑选。如果考虑到这种情况,蛋白质的进化速率实际上并不像木村认为的那么高。同样,木村经过计算,认为基因多态性若是自然选择保留优势杂合基因的结果,则 10%20%的多态性高得离谱。但是他的计算也是假定了每个基因都是独立的。如果考虑到一次自然选择能够同时对一个以上的基因起作用,这个数目也就不算那么高。有的选择主义者更指出,如果基因多态性纯属中性漂变所致的话,它应该比我们已知的高得多。

木村用中性漂变解释分子钟现象,也遭到了选择主义者的质疑。木村认为,中性漂变是一个随机的过程,随机的过程在长时间来看变化总是很稳定的,而自然选择不可能产生稳定的变化,因为自然选择与环境的变化相关,环境在长时间来看很难有持续稳定的变化。生物形态的变化无疑是自然选择作用的结果,它们就不像分子钟那样有固定的速率。那么分子钟是以代还是以年为单位呢?根据中性学说,进化的速率等于中性漂移的速率,也就是正比于基因突变的速率。基因突变是在细胞分裂时 DNA 复制发生了错误而产生的,因此基因突变的速率应该正比于细胞分裂的次数,也就是正比于代数。因此,中性学说预言分子钟应该以代为单位,那些每一代时间较短的动物的分子钟要比每一代时间长的跑得快。可惜,比较结果表明,蛋白质的分子钟是以绝对时间,而不是以代为单位的,每代时间短的动物的分子钟跑得跟每代时间长的一样快。这是不符合中性学说的预测的,相反的,却可以用自然选择来解释。举个例子来说,老鼠大概每 4 个月一代,大象大概每 30 年一代,它们都受到细菌的选择。4 个月后,细菌积存了 4 月的变化,就对老鼠选择一次,而对大象要每 30 年才选择一次。但是在 30 年后,感染大象的细菌与感染老鼠的细菌相比,积存了 100 倍的变化,因而对大象的选择强度也就是对老鼠的 100 倍,其结果是,尽管老鼠和大象的代数不同,进化速率却是一样的。这是个过于简单的例子,但是却说明自然选择要比中性漂变更好地解释为什么蛋白质分子钟以绝对时间为单位。

木村的最后一个依据是蛋白质不同区域的进化速率不一样,重要的区域进化速率慢,而不重要的区域进化速率快。他认为,这种现象最好用中性漂变来解释。不重要的区域要比重要的区域可以有更多的不好不坏的中性突变,所以那里的进化速率就会比较快。但是选择主义者指出,这个现象同样可以用自然选择来解释。用收音机的选台来打个比方,蛋白质的重要区域就像是粗调旋钮,选定了就不好乱动,以免跑台,但是不重要的区域却是微调旋钮,可以不停地转

动直到选准了台。所以，在选择主义者看来，蛋白质不重要区域的进化并非毫无意义的中性漂变，而是在慢慢地以微弱的优势逼近最佳的结果。这两种说法孰是孰非呢？因为我们不知道一种蛋白质是否可以有很多种完全相同的突变，也不知道非重要区的那些被保留下来的突变是对蛋白质功能毫无影响还是有微弱优势，所以我们不知道究竟谁的理由更站得住脚。

木村是根据蛋白质序列提出中性学说的，20世纪80年代以来，越来越多的DNA序列被测定，中性主义和选择主义之争的战场从蛋白质转到了DNA。DNA的进化速率和蛋白质的进化速率并不相同，我们已经知道蛋白质的分子钟是以绝对时间为单位的，但是DNA的分子钟却是以代为单位的，即每代时间较短的生物，其DNA分子钟要比每代时间长的跑得快，这是符合中性学说的预测的。绝大部分DNA序列是不具有功能的（例如不编码氨基酸的内含子、假基因等所谓“垃圾DNA”），而那些编码氨基酸序列的DNA序列中，有一些位点即使发生了改变也不会影响氨基酸序列。序列分析表明，一般来说，那些不编码氨基酸或不影响氨基酸序列的DNA序列（简称非功能区）的多态性，要高于那些编码或决定氨基酸序列的DNA序列（简称功能区）的多态性。由于DNA功能区决定着生物的性状，这就表明它们受到了自然选择的作用，是自然选择减低了功能区序列的变异程度。换句话说，DNA非功能区的变异程度是由中性漂变决定的，而自然选择则对功能区发挥作用。

总之，自然选择无疑能够影响并保持分子多态性，但是中性漂变也是导致某些多态性的重要因素。有关中性学说的正确性和适用范围目前仍然没有定论。不过现在大多数生物学家都认为，中性学说能够更好地解释DNA特别是非功能区DNA的进化，而功能区DNA和蛋白质的进化则还要受到自然选择的作用。

## 十、进化发育生物学

早在19世纪，胚胎学家就已经开始在思考动物胚胎发育与进化的关系。德国胚胎学家拉特克(Martin H. Rathke, 1793-1860)在19世纪20年代发现在鸟类和哺乳类的胚胎的早期都出现了鳃裂，它们在胚胎发育时似乎经过了鱼的阶段。这个发现看来很符合“事物大链条”(自然界阶梯)的观念：如果胚胎发育是一个从不完美到完美的过程，那么，较完美的动物(鸟类、哺乳类)在胚胎发育时就必然出现较不完美的动物(鱼类)的形态。在此基础上，德国麦克尔(J. F. Meckel, 1781-1833)和法国赛利(Etienne Serres, 1787-1868)归纳出了一条后来被称为“麦克尔-赛利定律”的法则：高等动物的胚胎在发育过程中，基本上逐步经过类似低等动物的阶段。这听上去有点像进化论，其实是目的论的：胚胎如此发育，是由于它们有某种追求完美的内在倾向，使得它们跟自然界阶梯相平行。

实验胚胎学的创始人冯·贝尔既反对进化论,也反对自然界存在从低到高的阶梯,认为各种动物都按一定数目的原型分门别类。在他看来,胚胎发育是一个从简单到复杂,从同质到异质,从普遍到特殊的过程。在胚胎发育的早期,各种生物胚胎都比较简单、同质,所以才出现了相似的形态。这个后来被称为“冯·贝尔定律”的胚胎发育法则,也完全是目的论的。他也无法解释,为什么鳃裂就是同质的、普遍的?

达尔文最早指出,动物的胚胎发育,是反对神创论的最有力的证据:如果生物是神创的,他应该让受精卵以最直接的方式发育成成体,何必让整个胚胎发育过程如此迂回曲折?为什么陆栖的脊椎动物的胚胎发育要经过鳃弓阶段?为什么须鲸的胚胎有牙齿?为什么高等脊椎动物的胚胎有脊索?唯一合理的解释,就是这些奇怪的形态是它们的祖先的遗产。为什么这些遗产在胚胎发育中会保留下来呢?达尔文认为,这是因为导致进化的变异一般是在胚胎发育的晚期才发生的,对早期胚胎几乎没有影响,这一方面增加了成体和胚胎的差异,另一方面又使得不同类群的动物的早期胚胎保留它们的共同祖先的形态,非常的相似:“因此,胚胎结构相同透露了祖先相同。”他并预言:对不同种类的胚胎进行比较,应当能够找出共同祖先的线索。

达尔文曾经抱怨说,他在《物种起源》中所提出的这些胚胎学的证据,没有引起注意。不过这种情形很快就改变了。在《物种起源》发表后不到10年,海克尔不仅大力鼓吹达尔文的说法,并把它推向了极端:动物的胚胎发育是在遗传和适应规律的制约之下,简化和压缩了的进化过程的重演。如果这条“重演律”是正确的,那么,通过研究胚胎发育,就能够弄清楚动物的进化过程。在重演律提出之后的三四十年间,激发了研究者极大的兴趣,促进了胚胎学研究的繁荣,使得胚胎比较成为确定生物同源关系的重要工具,并做出了许多重大的发现。

但是进入20世纪之后,虽然胚胎比较仍然被视为生物进化的重要证据,动物在胚胎发育时的确保留着某些祖先的特征,但是极端的重演律却逐渐被抛弃了。一个原因是重演律有太多的例外,胚胎发育对进化过程的重演并不那么忠实。另一个原因是找不出一个有说服力的理由说明胚胎为什么要重演祖先特征——历史上存在过的,并不等于就应该被保留下来,特别是那些历史特征并无用处,比如,哺乳动物的胚胎并不用鳃裂呼吸。因此,后来的胚胎学家倾向于接受冯·贝尔定律,简单地把胚胎发育视为从简单到复杂的过程。但是,在上面我已说过,冯·贝尔定律无法解释鳃裂和其他的重演特征。

胚胎学的研究虽然提供了许多有关胚胎发育的知识,但是都是描述性的,没法回答有关胚胎发育的最根本的一些问题:是什么样的因子导致胚胎发育过程中发生的变化?这些变化是如何遗传下去并进化的?从1930年代起,高兹史密斯等人试图用遗传学的方法回答这些问题,从而创建了发育遗传学,但是进展极

其缓慢。直到 20 世纪 80 年代,由于分子遗传学方法被应用于研究胚胎发育,发育生物学才发生了一场革命。近 20 年来的研究使我们从分子水平上对胚胎发育有了一定的了解,也使得我们可以重新评价、解释重演律。

发育遗传学的研究表明,生物的胚胎发育,是一个基因调控的过程,不同的基因依次被打开、关闭。由于这是一个信号一级一级地放大的过程,越早表达的基因,其后来的影响将会被越放越大。因此,达尔文的解释是对的:能够保留的突变一般发生在胚胎发育的晚期,因为如果突变发生在发育的早期,将会对后面的发育过程发生重大的影响,其结果往往是灾难性的。这样,那些较早表达的基因,往往是在进化史上较为古老的祖先基因,较晚表达的基因,则是后来逐渐加入的。既然胚胎发育过程,是一个从祖先基因到新近基因的依次表达的过程,那么,重演进化过程的某些特征,也就并不奇怪了。

在最早表达的基因中,有一种属于同源异形基因的 Hox 基因,它是动物形态蓝图的设计师,在发育过程中控制身体各部分形成的位置。如果同源异形基因发生突变,会使得动物某一部位的器官变成其他部位的器官,叫做同源异形。比如,让某个同源异形基因发生突变,能使果蝇的身体到处长眼睛,在该长眼睛的地方长出翅膀,或者在该长触角的地方长出了脚。Hox 基因在所有的脊椎动物和绝大部分无脊椎动物中都存在,调控的机理也相似,这表明它可能是最古老的基因之一,在最早的动物祖先中就已存在。Hox 的突变一开始时在胚胎早期引起的变化不大,但随着组织、器官的分化定型,突变的影响逐步被放大,导致身体结构发生重大的改变。这可以用来解释所谓“寒武纪物种大爆发”。寒武纪开始于 5.7 亿年前,结束于 5.1 亿年前,是地质年代古生代的第一个纪。寒武纪之前的地层的动物化石较少,而在寒武纪的地层中,发现了种类繁多的动物化石,有的古生物学家甚至认为动物各门的祖先在这个时期都已出现,称为“寒武纪物种大爆发”。为什么会发生“寒武纪物种大爆发”,长期以来被视为一个谜,有多种解释,现在有了一个较令人信服的解释:那时候基因结构、发育过程都较简单,Hox 的基因突变容易被保留,结果导致了身体结构的多姿多彩。除了 Hox 基因,还有其他一些在发育过程中起着重要作用的调控基因在不同类群的动物中都存在着。在分子水平上,所有的动物都有着非常相似的基本发育机制。

发育生物学的这些重大发现,甚至使我们可以实验室中模拟生物的大进化现象。比如,把斑马鱼的 Hox 基因的表达速度变慢,结果发现在胚胎发育时,鱼鳍细胞层层堆积变成了骨头,最后又长出了趾头。这可以使我们了解鱼鳍是怎么进化成四肢的。又比如,Tbx4 和 Tbx5 是控制前肢(翅膀)和后肢的分化的基因,Tbx4 只在后肢细胞中表达,Tbx5 只在前肢细胞中表达。在鸡的胚胎发育时让这两种基因的表达掉换,让 Tbx5 在后肢部位表达,让 Tbx4 在前肢部位表达,结果发现鸡翅膀变成了鸡腿,而鸡腿变成了鸡翅膀。从这些研究中我们也

可以知道,胚胎发育时的调控基因的微小突变可以导致成体的巨大变化,生物新类型的产生可能是在生物胚胎发育过程中基因突变的结果。

一个生物体既是在发育过程中它的基因相互作用以及基因与环境的相互作用的产物,也是一个历史进化过程中突变与自然选择的产物。通过分析发育过程中的基因表达、突变和选择,不仅可以了解生物发育的过程和机制,知道一个生物体是如何形成的;而且可以揭示生物进化的历史和机制,知道一个物种是如何起源的。可以预见,随着发育生物学的发展,越来越多的进化难题,特别是大进化难题,将被解决。一门统一了进化生物学与发育生物学的新学科——进化发育生物学已经诞生,并成为当代生物学中最活跃的研究领域之一。



## 第二編 基因





# 第一章 基因的发现

## 一、大理论的失败

如果说进化论是生物学大厦的基础,它使得多姿多彩的生物界统一了起来,那么遗传学就是生物学大厦的主楼,连接着生物学的其他分支:分类学、形态学、生理学、发育生物学、生态学和进化论生物学。这是因为遗传是生命主要的特征,遗传的机理乃是一切生命现象的核心。然而有趣的是,生物学大厦的建筑却违背了常规,它先是未打地基在四周盖了几幢小楼,然后才开始奠基,最后才建筑中心主楼。分类学、形态学、生理学和发育生物学(胚胎学)都已有了数百年乃至几千年的漫长历史,而进化论以及与之相关的生态学和进化生物学却迟至19世纪中叶才建立(以1859年《物种起源》的发表为标志),而遗传学的创建,又晚了40年(以1900年孟德尔定律被重新发现为标志)。

遗传学的建立为什么如此艰难?这似乎是很奇怪的事。遗传与变异是相当直观的现象,人类自古以来就已注意到。人类培育、养殖动植物,已有上万年的历史。所有的动植物育种,不管是通过人工选择还是杂交,都是因为已意识到优良的变异能够遗传。早在公元前六世纪,《越绝书》就说过“桂实生桂,桐实生桐”,东汉思想家王充则在《论衡》中做了一个普遍性归纳:“万物生于土,各似本种。”甚至还谈到了变异:“瑞物皆起和气而生,生于常类之中,而有诡异之性。”就是说,那些奇形怪状的所谓“瑞物”,不过是常类的变异而已。但是科学研究不能仅仅停留于对表面现象的描述、归纳,更重要的,必须探究现象背后的原因,试图做出解释,而这首先要知道问问题。能提出恰当的问题,是寻找正确答案的第一步。对遗传现象来说,必须提出的主要问题是:

遗传是否存在物质基础?

遗传的物质基础是什么?

遗传物质是如何传递的?

遗传和环境的关系如何?

古希腊哲人比古中国哲人的高明之处,就在于他们能够提出问题并试图做出理性的解释。遗传学就像几乎所有的科学学科,最终都可以追溯到古希腊。但是与现代科学不同,古希腊的原始科学并不重视实证,而处于思辨的状态。古希腊思想家所思考的问题,有时根据的不过是传闻。比如,据传说,有一群麦克罗色法利人,以头长为高贵,因此他们的父母在新生儿的头骨还柔软的时候,习

惯将其尽量拉长，结果麦克罗色法利人都有长脑袋。在公元前 410 年左右，希波克拉底(Hippocrates, 约公元前 460 公元前 377)据此做了一番推测：

“该性状起初是通过人工的方法而获得的，但是随着时间的推移，它会成为可遗传的性状，人工的方法就没有必要了。种子来自身体的所有部位，健康的种子来自健康的部位，有病的种子来自有病的部位。因此，如果秃头的父母通常有秃头的孩子，灰色眼睛的父母有灰色眼睛的孩子，那么，长头的父母为什么就不应该有长头的孩子呢。”

希波克拉底在这里提出了遗传学史上的三个重要观念：① 遗传有物质基础，而且是以看不见的颗粒形式(“种子”)传递的。② 泛生论，即认为身体的每个部位都提供了遗传颗粒。遗传物质来自于整个肉体。③ 后天获得性能够遗传。这个观念虽然常常与 1819 世纪的法国博物学家拉马克联系在一起，其实是一个很古老的观念。在这些观念中，颗粒性遗传是正确的，而泛生论和后天获得性遗传则是错误的。后两者其实是不可分的，如果相信后天获得性能够遗传(从前的人或多或少都相信)，那么只能用泛生论来解释。

大约一个世纪后，亚里士多德对希波克拉底提出的遗传问题做了进一步的探讨。他列举了支持和反对泛生论的证据之后，认为反对的理由更充分。主要的反对理由是：① 像头发、指甲这类死组织怎么可能也产生种子？② 子女不光是继承了父母的身体特征，也能继承声音、步法等行为特征，行为怎么可能产生种子呢？③ 还没有长胡子或白头发的年轻父亲生下的儿子以后却会变成长胡子或白头发，胡子和白头发的种子又从哪里来？④ 子女有时不像父母，却像他们的远祖，远祖的这些性状在父母中没有，所以父母也不可能产生携带这些性状的种子。⑤ 将植物的某些部分去掉后，其后代仍然能长出这些部分，而且象其亲本，说明这些部分的遗传并不是来自它们本身产生的种子。⑥ 如果身体的每个部分都产生了代表它的种子，而子女同时从父母继承了这些种子，那么他们就应该有两个头，四根胳膊，四条腿，等等。

这些理由未必是很有说服力的，泛生论并没有遭受重大的打击。但是亚里士多德由此得出的结论却值得注意：“为什么我们不直接了当地承认精液是用于形成血肉的，而它本身并非就是血肉？”或者说，他持有的是一种后来被称为“渐成论”的正确观点，这是相当了不起的——甚至在 2000 年后还有科学家相信渐成论，认为精子是具体而微的完整的小人。亚里士多德不仅确认了遗传有物质基础，遗传物质就在精液之中，而且做了个非常重要的区分：父母遗传给子女的，并不是性状本身，而是能够发育出这些性状的因素。这个因素我们现在叫做遗传信息，亚里士多德把它叫做形式因。但是，亚里士多德认为只有雄性的精液才提供了形式因，而与之对应的雌性生殖物质(他认为是月经)不过是质料因，即提供由形式因塑造的原料。亚里士多德认为遗传主要由雄性决定，雌雄的地位不

平等,这是他的遗传学说的一大缺陷。

尽管古希腊的思想家对遗传的解释还相当模糊,全都存在重大的缺陷,但是他们不把遗传看做神秘的现象,而认为存在着客观的规律,是可以研究的一门学科,这种理念,才是他们对遗传学的最大贡献。但是随着基督教在西方占据了统治地位,西方进入了黑暗的中世纪,几乎所有的科学研究都终止了。遗传学的理论探讨在亚里士多德之后的两千年间可以说一无长进。文艺复兴之后西方的科学研究开始复苏,在1819世纪,博物学家对动植物的遗传与变异做了大量观察,植物学家也热衷于做杂交试验,为遗传学的建立积累了丰富的材料,遗传的理论问题再次被提了出来。达尔文在1868年正式发表的泛生论对遗传学创立之前的遗传理论成果做了最好总结,是遗传学史前期最精致的一个假说。

达尔文对遗传变异的研究,是研究进化论的必然延伸。达尔文的自然选择学说认为生物进化的主要因素,是由于在生物个体中存在形形色色的变异,那些能够适应环境的优良变异在后代中得到保留,不能适应环境的劣质变异则被淘汰,长期选择的结果,使得生物出现适应环境的进化。但是,如果新的变异不能不断地产生,那么自然选择就失去了材料,在大多数变异都被淘汰之后,进化就会停止。变异是如何产生的?优良的变异又如何能保留、传播?当时的遗传知识无法回答这些问题,其答案甚至与自然选择学说相冲突。当时的人们普遍相信融合遗传,认为后代是父母性状(或者说血缘)融合的结果,比如黑人和白人通婚后生下的小孩肤色介于中间,如果一个白人到黑人部落生活、繁衍,他的后代的肤色会变得越来越黑,白肤色这种性状最终会消失。同理可证,一个适应环境的优秀变异也会一代一代地被其他变异稀释掉,而无法得到传播。我们现在知道融合遗传是错误的,是数量遗传(由多个基因决定的性状)造成的假象,基因本身是不会被稀释掉的。但是达尔文却为此苦恼终身。

在达尔文的晚年,他的主要精力都用于思考、研究遗传与变异的问题。他擅长的研究方法是归纳法,收集尽量多的有关事实,从中归纳出一些结论,然后提出一个假说来解释所有的结论。达尔文用这个方法成功地创建了自然选择学说。他决定对遗传学的遗传问题也如法炮制。在《动植物在家养条件下的变异》(1868)这部两卷本的大部头著作中,达尔文收集了当时最为完备的有关动植物遗传与变异的资料,并逐一做了归纳推理。

在当时并不是所有的人都相信生物的变异是遗传的,许多人认为变异主要是由于环境引起的。达尔文收集了大量的证据证明后代不仅总体上与父母相似,而且有一些很特别的性状能够一代一代地传下去。比如有一个家庭,连续四代有人生下来不久就患鱼鳞癣,而且只限于男性成员,由偶然因素引起的概率微乎其微。因此达尔文得出结论说,至少有些变异是能够遗传的。遗传必定有其物质基础。

由于在体外授精的动物中,卵和精子是联结上、下代的唯一物质,因此所有的遗传物质必定包含于卵和精子之中,并通过卵和精子传递。

但是有的生物,比如水螅,同时存在有性繁殖和无性繁殖的方式,经由发芽长出的水螅和受精卵长出的水螅完全相同,这说明遗传物质不可能只存在于卵和精子中,其他细胞也可能有。此外,许多动物和植物都有再生现象,能够重新长出损失的器官,这说明许多甚至可能全部的体细胞也都包含有遗传物质。

达尔文对隔代遗传和返祖现象特别感兴趣。祖父母辈的某个特征在父母之中不存在,在孙辈却重现。有时候,孩子能够出现远祖才有的某个特征。这说明遗传物质能够处于隐藏状态,而且是较为永恒和稳定的。达尔文甚至触及了现代遗传学的一个核心观念。他指出,在杂交时,第一代往往表现为亲代特征的混合,而第二代有时却又不同程度地表现出亲代双方或一方的特征。这说明第一代的混合特征并不是由于遗传物质的融合导致,而是由极细微的遗传物质颗粒镶嵌而成的,在第二代中又分开了,也就是说,融合遗传至少并不总是成立的。

由于遗传物质是一代代地传递的,那么必定存在着对遗传物质进行复制的某种机制。又由于新的变异能够突然出现,那么遗传物质又是可以被改变的。

以上这些观察、归纳和结论都是正确和基本正确的。但是达尔文也相信了某些错误的观察结果,从而得出了错误的结论,最终危及了他的遗传学说。

尽管达尔文认为器官受损一般来说不能遗传,比如犹太人已对男孩实施割礼数千年,而犹太男孩出生时还是有包皮。但是达尔文又提到有一些观察表明器官受损能够遗传,比如有一头母牛由于事故化脓感染失去了一根牛角,结果它生下的三头牛犊在同一侧都没有角。这些观察有很权威的来源,使达尔文无法否定其真实性,因此他认为对器官受损是否能遗传,无法有确定的结论。事实上,达尔文一直相信某种程度上的后天获得性能够遗传,在晚年这个倾向更严重。他需要用后天获得性的遗传来解释新变异的产生,而让自然选择来从事剩下的挑选工作。但是他没有意识到的是,如果后天获得性能够遗传,又何必依赖自然选择的挑选?

他相信某些育种学家所说的,单个的花粉不能使植物授精,而必须有几个花粉才行。这使他误以为在遗传时雄性配子和雌性配子不存在一配一的关系,而无法进行定量的研究,尽管他自己在做金鱼草杂交实验时,也得到了3:1这个“孟德尔比例”,却完全忽略了其中所隐含的定律。

他相信动物育种学家所普遍相信的,一头纯种的母畜在与不纯的公畜交配后,其血缘就受到了污染,即使以后再跟纯种公畜交配生子,后代也不纯。他提到,摩顿勋爵有一头阿拉伯栗毛母马,与一头南非斑驴(一种斑马,现已灭绝)交配后,生下的后代在形态上介于阿拉伯马和南非斑驴之间,这并不奇怪。但是这头母马后来被送到另一个牧场与一头阿拉伯公马交配,生下的马驹在腿部却有

斑纹,就像是与南非斑驴的杂种一样,这就比较奇怪了。达尔文把这称做“迟滞遗传”,认为母马的遗传已被南非斑驴的精液所污染。我们现在知道并非如此,阿拉伯马本身就存在腿部有斑纹这种变异。但是达尔文不知道有这样的变异存在,他对“血缘污染”现象的接受,成了他的遗传学说的一个致命伤。

达尔文将这些或真或假的结论全综合在一起,用一个他谨慎地称之为“临时性的泛生假说”来解释。这个假说认为每一种器官,每一种细胞都能产生一种极其细小的颗粒“微芽”决定着生物的遗传和发育,即心脏能产生心脏微芽,眼睛能产生眼睛微芽,等等。这些微芽能在体内各部分传输,所以所有的细胞,包括精子和卵,也都含有所有种类的微芽。父母的生殖细胞收集了所有种类的微芽,然后在授精时结合起来一起传给下一代。鱼鳞癣病患者产生了鱼鳞癣微芽传给下一代,所以其后代也天生就得鱼鳞癣。后代的性状表现为父母的融合,是由于父母微芽混合的结果。有时父母一方的性状较明显,是由于其微芽有某种优势。由于体细胞也含有整套的微芽,所以无性繁殖和再生能够发生。隔代遗传和返祖现象是由于休眠的微芽复苏。某种遗传病较多地在某个性别表现出来的性连锁遗传现象是由于该遗传病的微芽在这个性别有优势。人工选择是可能的,因为人们在选择某种渴望得到的性状时,实际上是选择、累积了代表这种性状的微芽。器官损伤一般是不能遗传的,因为在器官受损之前,该器官产生的微芽已遍布全身,送到生殖细胞了。那些能够遗传的器官损伤,似乎都与病变(比如化脓)有关,可能是由于病变能够把该部位原先产生的微芽都吸引来聚而歼之。环境能够刺激体细胞产生新的微芽,这些新微芽又能送到生殖细胞遗传给下一代,所以后天获得性能够遗传。微芽又能够传染,当斑驴与母马交配时,其精液中包含的微芽不仅传给了下一代,也进入了母马的卵巢,污染了母马的血缘,所以以后母马与公马的后代还携带着斑驴的微芽。

就这样,达尔文用泛生论成功地解释了当时所知的所有遗传现象,这并不奇怪,因为这个假说本来就是为了解释所有的这些遗传现象而发明出来的。可惜的是这些遗传现象中有的只是虚假的,这就使得这个看上去很完美的解释也变得虚假。用归纳法得来的结论很容易被相反的现象否定,何况它所归纳的现象中有的根本就靠不住呢?达尔文的表弟高尔顿对这个泛生假说不以为然,做了个实验加以否定。他将黑毛兔子的血抽出来输入到银灰毛兔子的身体中,让这些银灰毛兔子互相交配。如果泛生论是正确的,那么我们预计这些银灰毛兔子的后代的毛色应该会变得深一些,然后结果并非如此。高尔顿向达尔文报告说,他通过这个实验已否定了表哥的泛生论。达尔文有点生气地回答:他从来没说过微芽是通过血液传输的,微芽也不能是通过血液传输的,因为有许多生物并没有血液循环;所以这个实验不能否定泛生论,最多说明微芽是通过血液循环之外的途径传播的。在1909年,有两名科学家做了进一步的实验,使得连这样的辩解

也无效。他们将一只未成熟的黑色豚鼠的卵巢移植到一只切除了卵巢的白色豚鼠中，然后将这只白色豚鼠和一只未经白色雄豚鼠交配，连续三窝的后代的皮毛都是黑色的。这说明除了卵巢，身体的其他部位对遗传没有任何影响。泛生论至此被完全否定，这时达尔文已逝世多年了。

为什么用同样的研究方法所得到的自然选择学说是一个伟大的成功，而泛生论却是一个失败呢？为什么科学史上最伟大的人物之一在为生物学的创立贡献了如此之多的成果之后却在遗传问题上失手呢？自然选择定律就像经典物理定律一样简明而美丽，以致赫胥黎在读完《物种起源》后，感叹道：“此前没有想到它，是多么的愚蠢！”但是遗传学却没有这么幸运。生物的遗传是极其复杂的现象，再伟大的人物，也不可能以一己之力，面面俱到、一蹴而就地完成遗传学的理论建造。雄心勃勃的大理论是注定要失败的。遗传学需要有一个更为谦卑的开端。遗传学的创建，需要先从一个具体的问题入手，做细致的分析，而不是大而无当的综合。在当时几乎无人知道的是，一个相信进化论的天主教修道士，同样为了解决进化的遗传问题，在修道院的花园默默地做着豌豆杂交的实验，而且早在1865年，即达尔文提出泛生假说的前三年，就已经在当地的一次学术会议上报告了他的发现。但是这个划时代的发现看上去非常的不起眼，以致毫无反响。遗传学事实上早已诞生，然而其基本观念与时代风气是如此的格格不入，却注定还要被遗忘35年。

## 二、孤独的创建者

进化论和遗传学的创建是生物学史上两个最重大的事件，因此达尔文和孟德尔(Gregor Mendel, 1822-1884)共享生物学创建者的殊荣。然而，达尔文的研究者远远多于孟德尔的研究者。研究达尔文的传记、专著、论文、评论汗牛充栋，研究孟德尔的却难得一见。其中一个因素是，有关达尔文的原始史料无比丰富。他身后留下了多达172卷的著作、论文、笔记和书信，光是他27岁之前所写的书信汇集出版时就多达702页，真可谓取之不尽、用之不竭，其生平研究者永远不愁不会挖掘出新东西。而孟德尔在身前极少发表著述，逝世后不久其手稿又被全部烧毁，现在所能找到的全部原始材料，不过是几篇论文和报告，一份申请中学教师文凭时写的简历，十几封书信和两首少年时代写的诗，一天时间就可全部读完。

还有一个因素是，两个人在历史上的重要性难以比拟。达尔文是科学史和思想史上的数一数二的巨人，在身前就已被视为可与牛顿比肩的伟人，拥有丰富的思想和无穷的魅力，他的发现对人类社会有极其宽广、深远的影响；而孟德尔显得很普通，甚至是否算得上科学天才都有学者怀疑。他在历史上几乎没有任何影响。当所谓“孟德尔定律”在1900年被三位科学家同时重新发现的时候，他

们都声称自己已独立地做出了同样的结果,是否果真如此是很值得怀疑的,但他们都敢于同时如此声称,至少也说明了“孟德尔定律”在当时已经是呼之欲出了。的确,就在孟德尔定律被重新发现的一年前,英国遗传学家贝特森(William Bateson, 1861-1926)在英国王家园艺学会召开的国际学术会议上指出:

“我们首先要知道的是当一个变异与它最接近的变异杂交时,结果将会是怎样。如果要使这个结果有科学价值,那么该杂交的后代几乎绝对有必要用统计方法进行检验。我们必须记录有多少后代与其亲代之一相象,又有多少后代显示出了亲代之间的中间性状。如果亲代在几个性状上都存在不同,那么后代必须用统计的方法对各个性状分别进行检验。”

这段话,完全可以被当作孟德尔试验的导言。如果孟德尔不曾存在过,历史的进程不会受到什么影响。

但是孟德尔毕竟超前了35年。孟德尔毫无疑问算得上科学史上最具有独创性的人物之一,因此也就成了科学史上最孤独的人物。他曾经把自己所从事的研究称作“一个与世隔离的试验”,而他在短短的十几年科学生涯中所迸发出来的耀眼光辉,只有在他逝世17年后才传播开去,并将永被敬仰。孟德尔究竟有什么独特之处?为什么遗传学会在一个偏僻的花园里诞生而后又被遗忘?

孟德尔总被描绘成一个业余研究者,这种说法也许对现在那些指望闭门造车做出重大科学发现的业余科学家们是个鼓舞。但是,且不说现代科学早已过了单枪匹马闯天下的草创时期,孟德尔也很难算得上是个业余研究者。按19世纪的标准,孟德尔乃是一个很典型的专业科学家。不错,他的职业是神甫,但是他就职的修道院(位于奥地利摩拉维亚的布隆)其实是当地一个科研、文化中心。在19世纪初,摩拉维亚作为奥地利重要的农牧业地区,掀起了一股用科学技术改进农牧业的热潮,动植物育种风行一时,布隆也成立了一个果树学会。修道院前任院长纳普(C. F. Napp)即是该学会的会长,在修道院建了果树苗圃。到1830年,修道院已成为葡萄育种的研究基地。孟德尔还没去修道院时,已有一位植物学家梭勒(Aurelius Thaler)教士在那里工作,建了一个非常丰富的植物标本室,并主编《摩拉维亚园艺报告》周刊。1843年,纳普向奥尔米茨大学哲学院的物理教授要一名毕业生,21岁的孟德尔正处于贫困之中,为了能够完成学业成为一名中学教师(这是他的理想),便被推荐到了布隆的修道院。1851-1853年,纳普将孟德尔推荐到维也纳大学进修,其教师包括著名的物理学家多普勒(C. Doppler, 1803-1853)、物理学家和数学家冯·埃丁豪森(Von Ettinghausen)、植物生理学家温格尔(Franz Unger, 1800-1870)。这段大学生活为孟德尔以后的研究工作产生了深刻的影响。在大学期间孟德尔加入了维也纳植物学会,并在学会会刊上发表了一篇关于豌豆蚜的论文。1855年,修道院建了温室,供孟德尔和另两名教士从事研究。孟德尔后来参与创建了布隆自然科学学会



(他有关遗传学的论文就是 1865 年在该学会聚会上宣读的)、养蜂学会。自 1856 年起,他花了很多时间从事气象观察,是奥地利气象学会的首批会员。在 1868 年孟德尔继任院长后,虽然自己逐渐脱离了科学研究,但仍然继续支持修道院的科研工作。

孟德尔能够成功的一个关键是他 在物理和生物学两方面都受到了良好的训练。物理似乎是孟德尔当中学教员时担任的主课。在维也纳大学期间,他不仅受业于著名物理学家,而且还在物理学院当过一段时间的实验助教。从物理学那里他学到了建立假想模型然后用实验加以验证并做数量统计的研究方法,这在生物学研究中是前所未有的。但是与当时那些从事生物学研究的物理学家(比如赫尔姆兹(Hermann von Helmholtz, 1821|1894))不同,孟德尔对生命并不持有一种机械主义、物理主义 的观念,并不把生命活动仅仅看成力和运动。他的研究观念来自于生物学。他的老师、著名植物生理学家温格尔是一位进化论的先驱,曾经因为宣扬进化论而差点被学校解雇。他主张种内变异产生了变种,变种产生了新种,因此研究变种能够解决物种起源的问题。和达尔文一样,孟德尔正是为了解决物种起源问题而从事遗传学的研究,他在 1866 年的论文中提到,他从事豌豆试验的目的,是为了“解决一个问题,这个问题对有机体的进化史的重要性决不能低估。”孟德尔自己觉得是在从事进化论的研究,无意之中却创建了遗传学,这是他自始至终都没有意识到的。

达尔文从育种学家那里得到了一条错误的信息,误以为单个的花粉无法使植物授精,使得他的遗传学说先天不足。但是孟德尔从温格尔那里已了解到只要一个花粉就足以使卵子授精。他对此深信不疑,曾在给瑞士著名植物学家耐格里(Karl Wilhelm Von Nageli, 1817|1891)的信中反驳“一个花粉不足以使卵细胞受精这个达尔文的观点”,并用紫茉莉做试验加以证明。他据此建立的工作模型是:对于每一种可遗传的性状,植物都能产生两种卵细胞和两种花粉,然后随机地授精。也就是说,受精卵中的每一性状,都由两个遗传因子决定,其中一个来自母本(卵细胞或雌配子),一个来自父本(花粉或雄配子)。我们不知道孟德尔是什么时候起有了这样的假设。我们知道的是,在 1856 年,孟德尔开始用豌豆杂交试验来验证这个模型。他选用豌豆并不偶然。在他之前的植物学家已意识到豌豆作为试验材料有许多优点。它们容易栽培,换代时间短;变异特别多,而且很多变异在形状、大小、颜色上都有明显的特征,容易区分;杂交得到的后代可育。豌豆花的结构也特别适于做杂交试验。豌豆雌雄同花,而且花蕊被花瓣和花萼包裹着,因此只要把花朵包起来防止昆虫传粉,就能保证它们自花传粉。而如果在花药成熟之前把它去掉,而后从别的植株取来花粉授精,又能保证是异花传粉,便于杂交。

孟德尔收集到了 34 种豌豆变种,先试着种了两季,发现其中有 22 种是纯



种,便以之为试验材料。这 22 种变种的许多性状存在着不同,但是孟德尔只挑选出了其中的七对性状加以研究:

种子形状:圆的——皱的

种子颜色:黄色——绿色

种皮颜色:白色——灰色

豆荚形状:饱满——皱缩

豆荚颜色:绿色——黄色

花的位置:腋花——顶花

茎的长度:高的——矮的

将每一对变异进行杂交,得到的第一子代全都相同,都带着亲代一方的性状。例如,将圆种子变异与皱种子变异杂交,得到的第一代都是圆种子变异,而不是像“融合遗传”设想的那样介于两者之间。像圆种子这种总是表现出来的性状被称为显性,而皱种子这样被掩盖住的叫隐性。性状有显隐性之分,在孟德尔之前已有人发现。那么隐性性状有没有完全消失了呢?没有。让这第一子代自相交配,得到的第二子代,又同时有圆种子和皱种子。像这种“隔代遗传”现象,也早有人观察到了,达尔文的著作中就有提及,是让他很感兴趣的一种遗传现象。但是孟德尔做了一件前人没有做过的事:他挨个挨个去数所得到的豌豆,并试图从数量关系推导出规律。他发现,从 253 株第二子代的植株所收集到的 7324 粒种子中,有 5474 粒是圆的,1850 粒是皱的,比值为 2.96:1。其他的六对性状也出现了类似的情况。比如就种子颜色而言,第一子代只有黄色,而在第二子代,从 258 株植株收集的 8023 粒种子中,6022 粒是黄色的,2001 粒呈绿色,比值为 3.01:1。或者说,有四分之三出现了显性性状,有四分之一出现了隐性性状。显然,这是一条规律。

怎样解释这条规律呢?第一,这与孟德尔最初的工作模型相符,也即每一个性状是由两个因子决定的,它们可能相同,也可能不同。孟德尔所说的因子,也就是我们现在说的基因。这两个决定一种性状的因子,我们现在称为一对等位基因。换句话说,决定性状的基因都是成对的。第二,基因有显性和隐性之分。比如种子形状这个性状,有决定圆形的基因,记为 R,还有决定皱形的基因,记为 r。其中 R 是显性基因,r 是隐性基因,所以一对等位基因(现在称为基因型)为 RR 和 Rr 都表现出圆形(现在称为表现型),只有基因型为 rr 时才表现出皱形。第三,基因是不融合的。当基因型为 Rr 时,r 虽然不表现出来,却不受 R 的感染,R 也不受 r 的感染,两者都可以独立传播下去。第四,在卵细胞和花粉中,只有一种等位基因,或者为 R,或者为 r,在授精时才又结合成一对等位基因。换句话说,配子的基因都是“纯”的。第五,具有不同基因的配子的结合完全是随机的。

以上五点，第二和第三点是以前已有植物学家注意到的，第一、四、五点才是孟德尔的独特贡献。当时，即使是在相信颗粒遗传的学者心目中，每一个性状都是由无数的颗粒(比如达尔文的“微芽”)决定的，根本没有想到可以简化为一对，更没有想到配子的因子还能是单纯的，因此也就不会去注意性状的数量关系。而只有如此这般地简化之后，才可能理解孟德尔比例。

以种子形状的变异为例，在亲代，由于孟德尔采用的都是“纯种”(也就是现在说的是纯合体)，所有圆种子植株的基因型为  $RR$ ，只产生一种配子  $R$ ，皱种子植株的基因型为  $rr$ ，只产生一种配子  $r$ 。两者杂交产生的第一子代，基因型为  $Rr$ ，表现型为圆种子，每一株都产生两种配子  $R$  和  $r$ 。第一子代的两种配子随机组合的结果，产生的第二子代，其基因型有四分之一为  $RR$ ，二分之一为  $Rr$ ，合起来有四分之三的表现型为圆种子，剩下的四分之一基因型为  $rr$ ，表现型为皱种子。这样就解释了  $3:1$  这个“孟德尔比例”。

但是这种解释是否成立，却还必须经过检验。根据这个解释，我们可以做出两个可以检验的预测。第一个预测是，第二子代的圆种子植株的基因型中，必定有三分之一是纯合的( $RR$ )，三分之二是杂合的( $Rr$ )。我们没法用肉眼区分纯合和杂合，但是如果让它们自交，纯合植株将只产生圆种子，而杂合植株将产生两种种子。孟德尔继续把试验做下去。的确，第二子代的圆种子植株在第三子代又发生了分离，在 565 株植株中，有约  $1/3$ (193 株)只结圆种子，即纯合体，约  $2/3$ (372 株)植株既结圆种子又结皱种子，比例也是大约为  $3:1$ 。孟德尔将大多数试验一直做到了四到六代，结果都一样。第二个预测是，如果把第二子代的皱种子植株( $rr$ )与第一子代的圆种子植株( $Rr$ )杂交(称为回交)，那么所得到的圆种子和皱种子应各占一半。孟德尔做了回交试验，发现结果的确如此。这样，他的解释的两个预测就都被验证了。

孟德尔进一步研究了两对性状的遗传情况，例如种子形状和种子颜色这两对性状。在第一子代，全部得到的是圆形黄色种子，这是预料中的，因为圆形、黄色都是显性性状。在第二子代应该出现什么情况呢？如果将这两对性状分开检验，圆形和皱形的比例应是  $3:1$ ，黄色和绿色的比例也应是  $3:1$ ，而如果种子形状和种子颜色的遗传是相互独立的，那么把这两对性状合起来检验，圆形种子中应该有黄色和绿色的比例应是  $3:1$ ，皱形种子中黄色和绿色的比例也应是  $3:1$ ，这样圆形黄色、圆形绿色、皱形黄色、皱形绿色的比例就应该是  $9:3:3:1$ ，孟德尔实际得到了 315 粒圆形黄色种子，108 粒圆形绿色种子，101 粒皱形黄色种子，32 粒皱形绿色种子，比例为  $9.8:3.4:3.2:1$ ，接近  $9:3:3:1$ 。这 32 粒皱形绿色种子按照预测，应该是纯合体( $rryy$ ， $y$  表示隐性的绿色基因， $Y$  表示显性的黄色基因)，让它们自交，不会再出现别的性状。的确，孟德尔将这些种子播下去后，得到了 30 株第三子代植株，全部都结皱形绿色种子。101 粒皱形黄

色种子看上去完全相同,但理论预测它们实际上有两种基因型( $rrYY$  和  $rrYy$ ),因此其  $1/3$  应该是纯合体( $rrYY$ ),只结皱形黄色种子,而  $2/3$  应是杂合体( $rrYy$ ),将结皱形黄色和皱形绿色种子,且比例为  $3:1$ 。这 101 粒种子长出了 96 株植株,其中 28 株(预测为 32 株)只产皱形黄色种子,而 68 株(预测为 64 株)以  $3:1$  的比例同时产皱形黄色和皱形绿色种子。圆形绿色种子植株的第三子代的结果与此类似。更复杂的是圆形黄色种子。理论预测它应该有四种基因型  $RRYY, RRYy, RrYY, RrYy$ , 比例为  $1:2:2:4$ 。在第三子代,应该有  $1/9$  ( $RRYY$ )只结圆形黄色种子,  $2/9$  ( $RRYy$ )同时结比例为  $3:1$  的圆形黄色和圆形绿色种子,  $2/9$  ( $RrYY$ )同时结比例为  $3:1$  的圆形黄色和皱形黄色种子,而剩下的  $4/9$  ( $RrYr$ )就跟第一子代一样,应该继续产生比例为  $9:3:3:1$  的四种种子。孟德尔从 315 粒圆形黄色种子得到了 301 株植株,理论上这四种植株的数目应该分别为 33, 67, 67 和 134,他得到的是 38, 65, 60 和 138,很接近。孟德尔也做了回交试验,将双隐性变异皱形绿色种子植株( $rryy$ )与第一子代(圆形黄色,  $RrYr$ )杂交,应该得到数量相等的四种种子,结果也的确很接近。

总之,每一次试验结果所得到的数据都与所预计的非常接近。孟德尔也很清楚,实际所得和理论预测不可能完全相同,因为理论预测根据的是一种理想的状态(样本非常大,交配完全随机),样本越小,偏差就会越大。当时统计学的数学方法还未确立,无法检验统计的显著性,孟德尔只有加大样本数量尽量减少偏差。他总共栽培、检验了 3 万多株植株!有趣的是,孟德尔的数据后来遭受了两方面的攻击。在孟德尔定律被重新发现后,英国生物学家威尔登攻击其数据太差,不相信孟德尔定律。威尔登属于用统计方法研究生物问题的生物统计学派,却对概率统计如此无知,令人费解。但孟德尔的追随者、生物学家费歇在做了一番概率统计计算后,反而觉得孟德尔得到的数据好得出奇,怀疑这个数据是伪造的(他认为是孟德尔的助手为了取悦孟德尔而编造数据,孟德尔本人则是无辜的)。孟德尔从来就没有发表他的完整的记录(他的所有记录后来也被烧毁),我们所根据的是他的两篇在演讲基础上改写的论文,在这种论文中只报告最好的结果是不奇怪的。而且在 1900-1909 年间,有六名遗传学家重复了孟德尔的豌豆试验,发现结果完全相符。比如在种子颜色这对性状的杂交中,他们共得到了 179399 粒种子,其中黄色种子 134707 粒,绿色种子 44692 粒,分别占 75.09% 和 24.91%。而孟德尔报告的是 75.05% 和 24.95%。孟德尔或许做过几次试验,而只报告最好的结果,但是无须怀疑他弄虚作假。

孟德尔于 1865 年在布隆自然科学学会的会议上报告了他的结果。第二年,他的报告整理成论文按惯例登在了学会的学报上。孟德尔在收到论文的单行本后,分寄给世界各地著名的植物学家,试图引起科学界的注意。毫无回音。孟德尔给当时最著名的植物学家耐格里写了许多封信,向他报告自己的试验成果,并

愿意向他提供豌豆种子供检验。这位当时首屈一指的专家完全不能理解孟德尔工作的意义，在1867年2月25日的一封信中，傲慢地教训孟德尔说，他的试验“还远远没有完成，其实只是个开端”，建议孟德尔改用山柳菊（耐格里喜用的研究材料）重复这些试验。这是一个糟糕得不能再糟糕的建议。山柳菊完全不适于做杂交试验。它存在无数的难以观察的变异，花非常小，不容易操作，而且当时无人知道的是，它有时候行有性繁殖，有时候行无性繁殖，这样是根本不可能在其后代中发现数量关系的。孟德尔却认真对待这位权威的建议，花了几年时间用于研究山柳菊，一无所获。这时候想必连他自己也怀疑他发现的遗传规律并不是普适的，这无疑使他很沮丧。恰好在这个时候（1868年）他被选为修道院的院长，便逐渐把精力转移到修道院的行政事物上，放弃了科学研究。1884年1月6日，孟德尔因心脏病逝世。《布隆日报》发布的讣告称：“他的逝世使穷人失去了一位捐赠者，使人类失去了一位品德高尚的人、热心的朋友、自然科学的促进者和模范神甫。”没人知道人类失去的是一位天才的科学家。

当孟德尔发表遗传定律的时候，学术界正迫切需要遗传定律，而孟德尔的工作是如此的简明而有说服力，为什么却没有引起注意？其中一个因素是孟德尔对发表论文不热心。根据他写给耐格里的信，我们知道他在豌豆试验之后，又从事了紫罗兰、玉米、紫茉莉的杂交试验，完全证实了豌豆试验结果的正确性。但是他却没有发表这些成果。在杂交试验方面，除了豌豆试验的结果，他只在1870年发表了有关山柳菊杂交的论文，而那却是和豌豆试验结果不符的。他发表豌豆试验结果的刊物不过是个地方学会的会刊，虽然被送往欧洲100多个大学和图书馆，但是有谁会去注意从这么个偏僻地方寄来的会刊呢？在当时，大家只习惯于在伦敦出版的《林奈学会会刊》上寻找重大的生物学发现。

孟德尔希望通过与权威私下交流的方式引起他们对他的成果的重视，可惜他与耐格里的交往完全是一场灾难。耐格林不仅给了最糟糕的建议，而且也完全忽视了孟德尔的豌豆试验的结果。他在1884年出版了一部有关遗传和进化的大部头学术著作，总结了他所知道的有关植物杂交的所有实验，唯独没有一个字提到孟德尔。耐格里对孟德尔的工作如此轻视，恐怕并非偶然。他相信的是融合遗传，而孟德尔的结论如果是正确的，就将使他的观念被彻底推翻，或许正是这种心态，使他想当然地做出了孟德尔肯定错了的结论，而不愿多加考虑。

在1900年以前，孟德尔的豌豆试验曾被引用了11次。最早的是霍夫曼（H. Hoffman），他在1869年的一篇论文中简单地提及孟德尔的试验，并将孟德尔的论文列为引文。这个引文引起了德国著名植物学家福克（W. O. Focke）的注意，他在1881年出版的《植物杂种》这一名著中简短地评价了孟德尔的工作，其语气颇为不屑：“孟德尔所做的许多杂交的结果，与奈特（A. Knight）的十分类似，但孟德尔却自以为发现了各种杂种类型之间稳定的数量关系。”福克虽然

如此贬低孟德尔的贡献,但提及孟德尔,却无意中做了一件大好事,因为他的这本书后来成为从事植物杂交的工作者人人必备的参考书,孟德尔的工作才因此得以被记载下来,并最终在1900年被三位查阅这本书的生物学家同时发现。

显然,在1900年以前,孟德尔的工作被遗忘,不是因为权威们不知道它,而是因为他们不觉得他有什么了不起。这是为什么呢?因为他不幸处于巨人的阴影之下。达尔文在1859年出版的《物种起源》一书在生物学界引发了一场革命,进化论的研究是当时最引人注目的一个领域。从事遗传研究的人,甚至包括孟德尔,都觉得自己也是在解决生物进化的问题。在他们看来,对进化论而言,物种间的杂交要比物种内的杂交意义重大得多。孟德尔本人也用菜豆和山柳菊从事过种间杂交,他的这些工作在1900年常被植物学家们提到(甚至包括耐格里!),而他的豌豆试验,看上去不过是个琐屑的小工作,不值一提。

孟德尔被时代所忽略的,恰恰是他的天才之处。以前研究生物遗传的学者,当他们比较子代和亲代的异同的时候,是把亲代作为一个整体,又把子代作为另一个整体进行比较的。他们相信的是,亲代存在一种“本质”,子代存在另一种“本质”,遗传就是这种本质的传递和变化。子代内部的变异被看做是可以也应该忽略不计的偏差,只有其平均的性质才有研究的价值。但是孟德尔在做豌豆试验时,却不抱这种本质论的思想,采用的是群体思维。在他看来,子代群体是由一个个不尽相同的个体变异组成的,每一个个体都是有价值,值得研究的,个体变异并不是偏差,而恰恰是遗传的表现。因此,别的植物学家在研究豌豆杂交试验时,只停留于对现象的概括描述:第一子代只出现一种性状,第二子代两种性状又都出现了,等等,而孟德尔却知道要挨个挨个去数豌豆种子,每一粒种子都是宝贵的,不可抛弃。

孟德尔的天才之处,恰恰也是达尔文的天才之处。达尔文之前的进化论先驱们,在研究进化问题时,抱着的也是本质论的观点,每个物种都存在着一种代表它的本质,进化就是从一种本质到另一种本质的变化,而物种内的个体变异是可以忽略不计的。而达尔文恰恰重视的是物种内的个体变异,这些变异提供了自然选择的材料,生物才得以进化。很难说哪一个变异更重要,现在看上去不起眼的变异,以后很可能成为适应变化了的环境的优势变异而传播开去。这种强调群体内部个体的重要性的群体思维,可以说是达尔文的首创。

《物种起源》德语版在1860年出版后不久,孟德尔就已仔细地阅读,并在书上做了批注。据说,孟德尔的论文在1868年发表后,他寄了一份给达尔文,但是达尔文从来没有阅读它——人们在达尔文藏书中发现它的时候,论文的连页没有割开(当时人们阅读一本新书时,必须自己把纸页割开)。在现存的达尔文藏书中,并无孟德尔的论文,这个说法是否可靠不得而知。这两位生物学的创建者,如果在科学思想上曾经有过交流的话,也肯定是单向的。但无论如何,他们

是殊途同归了。

### 三、追踪遗传的载体

当孟德尔自称与世隔绝地做着豌豆杂交试验的时候,有一批人正沿着另一条道路逼近遗传的本质。他们不再试图通过研究遗传与变异现象归纳、推理遗传的一般规律,觉得这种办法过于空幻,此路不通。他们采取了更为实在的态度,力图一步一步地挖掘出遗传物质(不管是希波克拉底所说的种子还是达尔文所说的微芽)的藏身之处,进而破解遗传的机制。

既然人人都假定遗传物质如果存在的话,必定是极其细小,非肉眼所能见,那么显然只有在显微镜发明之后,才能开始寻找。而既然遗传物质必定存在于生殖物质之中,寻找就应该从生殖物质开始。荷兰科学家列文虎克(Antonie van Leeuwenhoek, 1632-1723)是精子的首位描述者,但是根据他在1677年向伦敦王家学会提交的报道,精子是由一位“汉姆先生”发现的。在那一年的早秋,汉姆给列文虎克带来了一小瓶一位淋病患者的精液,告诉列文虎克他在显微镜下看到了精液中有在游泳的带尾巴的小生物,他相信是由于腐烂而生的。列文虎克在确认了汉姆的发现后,也从健康人的新鲜精液(“不是从病人,不是保存了长时间而腐败了的,也不是经过几分钟的延迟而液化了的;而是在射精之后的、脉搏还没跳到6下就立即检验”)中看到了精子。列文虎克深信精子就是男性繁殖下一代的“种子”。次年,在列文虎克的发现开始传播之前,哈佐尔克(Nicolaus Hartsoeker, 1656-1725)也在人的精液中独立发现了精子,而且把精子描绘成了一个弓身抱膝、大头而无脸的小人,只有在子宫中,这个小人才会长大出世。也就是说,女性不过是提供了个生长场所,而精子决定了遗传的一切。这种精子主义很使当时的一些“思想家”担忧。有人设想精子中的小人也有精子,其精子中还有小人……往回推,则亚当的精子中已包括了以后的所有人,而一旦这些小人全部用完,世界末日也就到了。也有人设想,每一次射精,在无数小人中,最多只有一两个小人发育成人,岂不都等于一场大屠杀?

但是也有许多专家不接受精子主义。他们怀疑所谓精子不过是寄生在精液中的微生物,而卵才是真正的遗传种子。1664年,在列文虎克发现精子的十几年前,另一位荷兰科学家格拉夫(Regnier de Graaf, 1641-1673)在解剖兔子的卵巢时,声称发现了哺乳动物的卵子。他发现的其实是卵泡,但在当时被视为是与鸟卵同等的东西。稍后,意大利科学家、胚胎学的鼻祖马尔比基(Marcello Malpighi, 1628-1694)不仅证实了格拉夫的发现,而且在显微镜下看到了受精卵的发育,使他相信下一代已预先存在于卵子中,精液不过是起到了刺激其长大的作用。精子主义与卵子主义之争一直持续到了19世纪,精子主义者渐渐失势,终于在1827年受到了致命的一击。这一年德国胚胎学家冯·贝尔在解剖一头怀

孕的母狗时,发现了真正的卵子,随后他也证明其他哺乳动物包括人都从卵子诞生。冯贝尔是个极端的卵子主义者,就像他 100 多年前的前辈,仍然认为精子是精液中的寄生虫,虽然早在 1824 年已有两位瑞士生理学家通过一系列实验证明精子是使蛙卵授精的要素,精液不过是精子的载体。要证明精子不仅仅在生殖中起作用,而且在遗传上与卵子等价,并非容易。在 1841 年,柯利克(Rudolf Kolliker, 1817-1905)发现睾丸中的某些细胞变成了精子,也就是说,精子不过是变形的细胞。随后卵子也被证明是一个单细胞。在授精过程中,精子也被发现进入了卵细胞中。对植物的研究也得出了类似的结论。孟德尔在开始做杂交试验之前,已经知道精子和卵子都是生殖细胞。但是他认为精子和卵子对遗传有同等贡献,授精就是父母双方的遗传物质的融合的观点,在当时却并不是学术界的共识。虽然植物杂交试验已表明雌雄的遗传贡献大致相同(在杂交时,选择何种为父本何种为母本,对结果没有影响),然而直到 19 世纪末,仍有许多生物学家认为所谓授精,不过是精子在“激发”卵子。

为什么卵子主义的寿命如此之长?这其实并不怎么令人奇怪。蚜虫的孤雌生殖现象早在 1740 年就已被发现,使人们知道在生殖过程中雄性并不总是必需的,以后假授精现象(用机械作用刺激未授精的卵子分裂、发育)的发现更加深了人们这种信念,并有了精子也只是起刺激作用的印象。即使在精子和卵子都被证明是单一的细胞之后,也很难让人就相信精子和卵子的遗传贡献相当,因为作为单细胞,它们的体积是如此的悬殊。只有在人们认识到并不是整个细胞都携带遗传物质,遗传物质只存在于细胞里的某一结构的时候,才能消除这种偏见。这个认识的获得也相当漫长。虽然早在 1663 年,英国科学家胡克(Robert Hooke, 1635-1703)就已在伦敦王家学会的会议上,让同行们用显微镜观看软木,从而证明了细胞的存在,以后他们也在其他植物看到了类似的结构,但他们看到的,实际上只是细胞壁。在以后的 150 年间,人们对细胞的研究并没有什么进展,只有到了 19 世纪二三十年代,显微镜技术的改进才改变了人们对细胞的看法。这时候,人们不仅发现动物也由细胞组成,从而提出了细胞是生命的基本单位的细胞学说,而且也开始注意到细胞中的物质,发现细胞并不是空的,还有别的东西,特别是充满了看来很粘稠的液体,被称之为原生质,一度被认为是特殊的生命物质(电子显微镜出现以后才发现原生质并不存在,而是细胞液和细胞器及其他细微结构的混合物。原生质一词现已废弃不用)。细胞中最显著的结构是细胞核。早在 1833 年细胞核就已被布朗(Robert Brown, 1773-1858)发现,在 1839 年施旺(Theodor Schwann, 1810-1882)把细胞核当作细胞的特征,他提出动植物都由细胞组成的主要理由就是因为它们都有细胞核,但是,对细胞核的功能却长期不明。虽然德国生物学家海格尔早在 1866 年就提出遗传物质就在细胞核中,却不过是没有根据的猜测,当时许多细胞学家认为细胞核并非细胞的



重要部分，甚至可有可无——的确，在细胞分裂时，核看来消失了。因此有人设想细胞核在细胞分裂过程中溶解，新的核从细胞质中产生。

要明了细胞核的命运，显然离不开对细胞分裂的仔细观察。德国细胞学家弗莱明(Walther Flemming, 1843-1905)并不是第一位观察到细胞有丝分裂的人，但却是19世纪最为详尽地描述了有丝分裂，并确立了有丝分裂在细胞研究中的重要地位的人。他在1882年发表的有丝分裂的绘图，已包含了光学显微镜下所能观察到的有丝分裂的全过程，在他之后，人们只增添了一些细节。弗莱明的成果，得益于当时的两大工业发展。一个是德国的染料业。细胞学家们尝试了种种染料，试图使细胞的不同结构能不同程度地被染色，以便能在显微镜下区分开来。在1858年，被广泛用于染布的洋红被发现稀释后滴到细胞上，能使细胞核着色比细胞质更深。1865年，又发现了一种用于染细胞核的重要染料——苏木精。染色最深的“染色体”因此被发现。染色体这个名称表明它们可能只是人为的假象。要证明染色体的真实存在，还需要另一个工业成果：德国的光学工业在当时正迅猛地发展。在1878年，弗莱明成了首批使用油浸透镜显微镜的人，放大倍数达到1000倍。8年后，他又使用消色差透镜，放大倍数达到了光学显微镜的极限——2500倍。

正是借助于高超的显微镜技术，使人们观察到在细胞分裂即将开始时，包裹细胞核的膜虽然消失了，细胞核里面的物质却没有溶解。核内的物质也并非以前有人设想的那样是颗粒状物质，而是由细丝构成的网络(染色质)。在核膜消失的同时，染色质凝缩成一些染色更深的带状物，即染色体。每一个物种的细胞中都有固定数目的染色体(人体有46条)，有规律地排列在细胞中间的赤道平面上。之后，每条染色体都分成两半，彼此分开并移向细胞的两极。在那里形成新的核膜包裹染色体，染色体则又恢复成丝状的染色质。

以上对有丝分裂的描述是大大简化了的，甚至连有丝分裂的名字由来都未提及(在分裂过程中出现由许多纺锤丝构成的纺锤体)。在这里没有必要涉及这个过程细节，这个过程实在是太过复杂。为什么细胞核的分裂要这么复杂？为什么不能像细胞质的分裂那样简单地在中间分成两半？在物理学家看来，这种关于过程的意义“为什么”的问题也许是无意义的不可能有解的问题，但生物学家却不然。生物已经过了长期的进化，历经试一错，那么一个复杂的生理过程，就并非必然如此，而是有隐含着的生理意义，或者说，有与进化有关的终极意义在里头。在弗莱明详细描述整个过程后的第二年(1883)，德国生物学家儒(Wilhelm Roux, 1850-1924)首先问这个问题：“染色体的舞蹈”需要有理论上的解释。仔细观察弗莱明等细胞学家所绘制的有丝分裂图，可以发现在细胞分裂周期的早期，染色体似乎变成了双份，每一条染色体的每一点都被复制。因此儒认为染色体上的每一点颗粒都是遗传所必需的，而且是具有不同的功能的，“染



色体的舞蹈”就是为了保证染色体能够被平等、精确地传递给子细胞,象细胞质分裂那样只做简单、大略的平分是达不到这个要求的。

在儒做出这个推测的前后,已有许多证据表明遗传物质就在细胞核之中。在1876年,赫特维奇(Oskar Hertwig, 1849-1922)在研究海胆的授精过程时发现,在授精后不久的受精卵中出现了两个细胞核。一个细胞核在细胞中间,是卵子原来的核,另一个细胞核则紧靠在细胞表面之下,赫特维奇正确地推测它是来自精子。在授精五分钟之后,这第二个核移向了细胞的中心,再过五分钟,两个核排列在一起,又过五分钟,两个核融合成了一个,以后胚胎细胞的细胞核都是由这个核分裂而来。也就是说,在受精卵的核和新一代的有机体的全部细胞核之间存在着不间断的连续性,细胞核从不消失,也不从其他物质凭空产生,细胞核只能来自细胞核。有一系列的实验也可证明细胞核的重要性。例如,把单细胞的原生生物分割成两半,一半含细胞核,另一半不含核。含核的那一半将再生出任何丢失的结构,重新长成为完整的个体,而不含核的另一半只有死亡。在1889年,波弗利(Theodor Boveri, 1862-1915)直接证明了细胞核决定生物性状的遗传。他用强烈震动把海胆卵震碎,发现没有核的卵碎片能够用其他种的海胆的精子授精。这样形成的单倍体幼体主要具有父本特征。同时用两种不同种的海胆精子授精所形成的幼体则具有中间形态特征。

在1883-1885年间,四名德国生物学家分别独立地得出了细胞核中的染色体是遗传的物质载体的结论。他们是魏斯曼、赫特维奇、柯利克和斯特拉斯伯格(Edouard Strasburger, 1844-1912)。前三位都是细胞学家,魏斯曼则由于患了严重眼疾不能在显微镜下从事观察,而主要做理论探讨,最早也最完整地提出了以细胞核物质为遗传基础的学说,即种质连续学说。他的学说把生物体分成体质和种质两部分,认为种质是亲代传递给后代的遗传物质,存留在生殖细胞的染色体上,世代相传,绵绵不绝;体质即生物的躯体,是由种质产生的,随着躯体的死亡而死亡,种质的变化不可能影响到种质。这样,魏斯曼就在理论上彻底否定了后天获得性遗传的观念,他本人和后来的实验者也做了大量的实验证明后天获得性不能遗传。

如果染色体是遗传的物质基础,就存在着一个问题。染色体的数目在有丝分裂过程中先复制加倍再传给两个子细胞,以保持子细胞染色体数目与母细胞相同。如果卵子和精子都是通过有丝分裂生成的,那么当卵子和精子结合成为合子(受精卵)时,染色体数目就会加倍,这样生物后代的染色体数目就会一代一代地加倍增多。但是观察表明每一个物种的染色体数目都是恒定的。这样,就必定存在某种机制,使染色体数目在授精前后减少。这有几种可能性,比如在授精时卵子和精子的染色体融合,或者有一方的染色体被抛弃。也可能在形成卵子和精子之前,染色体数目就已先被减少。魏斯曼认为后一种可能性是正确的。

这种减数分裂现象随后也就被观察到了，在性细胞形成过程中，细胞分裂了两次，而染色体数目只复制了一次，因此性细胞的染色体数目只有体细胞的一半。在雌雄性细胞结合后，才又恢复到正常的染色体数目。

魏斯曼已为遗传学确定了理论基础，在此之后，孟德尔遗传定律被重新发现，也就是顺理成章的事了。但是这个理论在当时还只是间接推断，缺少实验支持。染色体是不是遗传的物质基础，每一条染色体是否各不相同且都是遗传所必需的（即所谓染色体的个体性。魏斯曼在这个问题上，错误地主张每条染色体都包含了一切遗传物质），甚至在进入 20 世纪、孟德尔遗传定律被重新发现之后，对这些问题都还有争议。只有实验能够解决这些争议。但是当时并无条件去除某条染色体看是不是就破坏了生物的遗传。在 1902 年，波弗利以海胆做实验，巧妙地解决了这个难题。

海胆体细胞有 18 对（36 条）染色体，而性细胞则有 18 条染色体。在授精时，精子一旦进入卵子，卵子细胞膜就发生变化阻止其他精子的进入，所以在正常情况下，一个卵子只能被一个精子授精，来自精子的 18 条染色体和卵子原有的 18 条染色体配对，又恢复到 18 对染色体，这 36 条染色体在细胞分裂时再复制成 72 条，平分到两个子细胞。但是在精子浓度非常高的情况下，在卵子细胞膜发生变化之前，可能有第二个精子已进入卵子，从而出现了两个精子同时使卵子授精的异常情形。在双精子授精的情况下，来自精子的染色体总共有两组  $2 \times 18$  条，而卵子的染色体只有一组 18 条，无法一一配对。一般情况下，这种受精卵会出现四个分裂中心（纺锤体），染色体被分散到四极，分裂成四个子细胞。但是如果摇晃受精卵，其中的一个纺锤体可能消失，细胞中只出现了三个纺锤体，染色体被复制后分散到三极，最终会分裂成三个子细胞。如果染色体的个体性是正确的，即每条染色体都是遗传所必需的，这些受精卵的命运如何呢？

让我们来看看三极（即会分裂成三个子细胞）的情况。所有三组（ $3 \times 18$ ）染色体的某一条染色体可能位于一个纺锤体，复制后分散到两个子细胞，而第三个子细胞没有该条染色体，其概率为  $1 \times 1/3 \times 1/3 = 1/9$ ，那么，三个子细胞中至少有一条该条染色体的概率为  $1 - 1/9 = 8/9$ 。因此，三个子细胞都分得 18 条染色体的概率为  $(8/9)^{18} = 0.12$ 。只有这种受精卵才能正常发育。波弗利发现，在 719 个三极双精受精卵中，有 58 个能正常发育，占 0.08，接近理论预测。

再看看四极（即会分裂成四个子细胞）的情况。只有在这两种情形下，才能保证四个子细胞都分得某条染色体：

第一种情况，三组染色体的某一条染色体分别位于三个纺锤体，这又有两种可能：一个可能是，第一组到四个纺锤体之一，第二组到相邻的两个纺锤体之一，第三组到仍空缺的两个纺锤体之一，概率为  $1 \times 2/4 \times 2/4 = 4/16$ 。另一个可能是，第一组到四个纺锤体之一，第二组到与之相对的纺锤体，第三组到仍空缺的

两个纺锤体之一, 概率为  $1 \times 1/4 \times 2/4 = 2/16$ 。

第二种情况, 两组染色体的某一条染色体位于同一个纺锤体, 另一组的该条染色体在与之相对的纺锤体。这也有两种可能: 一个可能是, 第一组到四个纺锤体之一, 第二组加入它, 第三组到相对的纺锤体, 概率为  $1 \times 1/4 \times 1/4 = 1/16$ 。另一个可能是, 第一组到四个纺锤体之一, 第二组到与之相对的纺锤体, 第三组或者加入第一组, 或者加入第二组, 概率为  $1 \times 1/4 \times 2/4 = 2/16$ 。合计  $4/16 + 2/16 + 1/16 + 2/16 = 9/16$ 。四个子细胞都分到 18 条染色体的概率为  $(9/16)^4 = 0.000032$ 。波弗利发现, 在近 1200 个四极双精受精卵中, 没有一个能正常发育, 也符合理论预测。

1918 年, 美国最负盛名的细胞学家 E. B. 威尔逊 (Edmund Beecher Wilson, 1856-1939) 写道: “像笔者一样对海胆的双授精卵之谜疑惑不解的人, 在读到波弗利完整而美丽的解答的时候, 不能不感到激动; 在现代生物学文献中, 是否还能找到压缩在如此短小的篇幅内——一篇由 20 页纸组成、没有插图的关于多极有丝分裂的论文——比它更好的实验、分析和建设性工作, 是值得怀疑的。”的确, 在生物学史上, 很难见到如此简明、漂亮、富有说服力的量化预测、实验和分析, 就像是一项最好的物理实验。“激动”绝非是夸大其词的形容。在波弗利的实验之后, 细胞学家中已很少有人还对染色体在遗传上的地位有所怀疑 (但其他领域的生物学家直到 20 年代仍有很多人怀疑)。在今天, 我们已把染色体是遗传的载体视为再自然不过的事, 生物学教科书上对这个事实的确认过程往往一笔带过, 以致很少有生物学的学生知道, 曾经有过如此激动人心的经典实验。

#### 四、细胞与遗传的统一

遗传学的诞生有一个非常确定又好记的年份: 1900 年。这一年的春天, 在两个月内, 三个人, 在三个国家, 先后宣布“重新发现”孟德尔遗传定律。在科学史上, 很难再找到如此巧合的例子。但是如果仔细研究这个“重新发现”的过程, 就会发现其实并不怎么巧合。

这三个人是: 荷兰的德弗里斯、德国的柯伦斯 (Karl Correns, 1864-1933) 和奥地利的丘歇马克 (Gustav Tschermak, 1871-1962)。首先是德弗里斯托人于 3 月 26 日在巴黎法国科学院宣读了一篇植物杂交的论文《关于杂种的分离定律》, 稍后发表在法国科学院的院刊上。柯伦斯在 4 月 21 日读到了这篇论文, 立即写了一篇评论, 指出它其实是用不同物种重复了孟德尔的工作, 却对“3:1”这个孟德尔比率的由来没有深刻的理解, 而且对孟德尔只字不提。德弗里斯获悉了柯伦斯的反应, 在自己论文的德文版出版之前, 匆匆忙忙地加注了孟德尔的论文, 但是否认自己只是在重复孟德尔的工作, 在注解中辩解说, 孟德尔的“重要论文由于极少被引用, 以致我在已经完成了我的实验的大部分工作并从中推导出了

本论文中的结论之后，才第一次获悉它的存在。”我们现在知道，至少在此一年前，很可能是两三年前，德弗里斯就已经读到了孟德尔的论文。在1897年伦敦的一次会议上，德弗里斯报告他对剪秋罗的杂交结果，声称在子二代两种变异（有毛和无毛）的比例是2:1，而不是3:1。在1899年伦敦的另一次会议上，他再次报告了对剪秋罗的杂交结果，子二代的情况是99株有毛，54株无毛，这个结果显然仍然接近2:1，然而让听众疑惑不解的是，德弗里斯在会上却坚持其比例是3:1。我们不能不猜疑，他在这两年间读到了孟德尔的论文，从而知道3:1才是正确的结果。德弗里斯由于被柯伦斯说破，不得不提及孟德尔，但以后孟德尔定律引起的轰动使他本人大力倡导的“突变理论”相形见绌，他未免感到忌妒，以致一再贬低孟德尔定律的重要性。1907年他出版《植物杂交》一书时，竟未提及孟德尔。1908年丘歇马克发起呼吁在布隆建立孟德尔纪念碑，德弗里斯也不予支持。

柯伦斯读到德弗里斯法语论文的六天之后（4月27日），也向德国植物学会提交了一篇论文，在标题中大书“孟德尔”——《关于种间杂种后代行为的G·孟德尔定律》。然而，柯伦斯同样在论文中声称自己独立做出了发现，并拉德弗里斯陪衬：“发生在我身上的事情看来也同样发生在德弗里斯身上，我还以为我发现了新东西。但是随后就确信布隆的格里戈·孟德尔院长在60年代不仅通过持续多年的广泛的豌豆实验得到了与德弗里斯和我一样的结果，而且也给出了完全一样的解释，而这竟可能发生在1866年。”他声称遗传定律是在1899年10月的某一天他躺在床上等天亮时突然“像闪电似的”进到他的脑海中的，几个星期后他才偶然读到了孟德尔的论文。这种说法也很值得怀疑。柯伦斯是耐格里的学生，而且娶了耐格里的侄女。孟德尔曾与耐格里长期通信，柯伦斯很可能早就从耐格里那里知道了孟德尔的工作，而且其试验的植物也是豌豆。以后柯伦斯在遗传学研究上也没能做出重要贡献。

第三位重新发现者是在维尔纳学习的26岁的研究生丘歇马克，他在1900年6月份也发表了一篇植物杂交的论文，提及了孟德尔的论文。但是从他的论文看，他其实并没有真正明白显隐性现象、分离规律和孟德尔比例，也没有试图从试验数据中推导出一般性结论。虽然后来他一直声称自己是孟德尔定律的重新发现者之一，人们一般也把他算进去，但严格地说，他并不是。不过他以后在引导植物学家们注意孟德尔定律方面却起了相当大的作用。

如果没有这三个人发现孟德尔论文，有一个人倒是非常可能在不久独立发现孟德尔遗传定律，他就是英国生物学家贝特森。在前面我们已经说过，他1899年在英国王家园艺学会召开的国际学术会议上的报告，几乎可以看做是对孟德尔工作的总结，做出同样的发现，所需要的只是时间而已。但是他永远地失去了这个机会。在1900年5月8日这一天，他乘火车从剑桥到伦敦，准备在王

家园艺学会召开的会议上介绍德弗里斯的工作。在阅读德弗里斯的最新论文时,贝特森知道了孟德尔的论文。他在火车上读完了孟德尔的论文之后,当即改变了主意,改在会议上介绍孟德尔的工作。这是孟德尔的工作首次在英语世界被知晓,随即也在英语世界引起了重大争议。三位著名英国生物学家高尔顿、威尔登和皮尔森都反对孟德尔定律的有效性。具有讽刺意味的是,这三个人都是所谓生物统计学家,即用统计方法研究生物问题,而孟德尔的结果恰恰是依赖于统计方法。就像赫胥黎是达尔文的斗犬,贝特森也成了已无法为自己辩护的孟德尔的斗犬。贝特森和威尔登原是同事好友,友谊因此而破裂。争论是如此激烈,以致1906年威尔登因操劳过度在剑桥英年早逝时,有谣言说是贝特森谋杀了他。贝特森做了大量的动植物杂交试验(许多在他知道孟德尔论文之前就已在做),不仅证明了孟德尔定律的正确性,也发现了它的局限性,包括发现遗传的半显性(并非总有显性和隐性之分)、多基因(一个性状不总是只由一对基因控制,而往往是两对甚至许多对基因共同作用的结果),以及连锁(两对性状不分离)现象等等。他还为遗传学发明了一系列沿用至今的术语(包括“等位基因”、“纯合体”、“杂合体”),以及在1905年为遗传学命名。贝特森对孟德尔遗传学的贡献,远在那三位所谓重新发现者之上,甚至也可说他才是遗传学的真正创始人。

从1900到1910年这10年间,贝特森是革命家。然而从那以后他却成了保守分子。在这10年间,已有了确凿的证据证明染色体是遗传的物质基础,贝特森却是染色体学说的主要反对者,一直要到1921年,他到美国亲访摩尔根的果蝇室,才被说服接受了染色体学说。染色体学说却并非摩尔根所创。它是在1901到1902年间,由蒙哥马利(T. H. Montgomery)、柯伦斯、萨顿(Walter Stanborough Sutton, 1877-1916)、E. B. 威尔逊、波弗利等人几乎同时提出的。从理论阐述来说,威尔逊的贡献最大,但是从实验结果来说,又以萨顿和波弗利的贡献最大,因此威尔逊将染色体学说称为瑟顿-波弗利染色体遗传学说。我们前面已经详细地介绍了波弗利是如何用海胆双授精试验巧妙地证明了这个学说。但是波弗利的试验结果与孟德尔定律无关。首次证明遗传性状与染色体都存在分离和自由组合现象,即遵循同一规律,从而将遗传学和细胞学统一起来的,是威尔逊的学生萨顿。

萨顿的工作,是建立在蒙哥马利的工作的基础之上的。蒙哥马利对多种半翅目昆虫(蟋象)的精子形成和卵子形成过程做了仔细的研究。蟋象的染色体数目不多,而且每个染色体形状差别明显,容易区分。更重要的是,它们的睾丸中不同阶段的精原或精子细胞恰好按顺序分布,不成熟的细胞在一头,经过不同的形成阶段,已成熟的精子在另一头,便于追踪精子形成过程中染色体的变化。蒙哥马利的研究显示,染色体是细胞中的永久性结构,在体细胞中它们成双成对

(同源染色体),一条来自父方,一条来自母方。在减数分裂时,两条同源染色体联会之后,每个精子细胞分得其中一条。蒙哥马利还发现了不能配对的“副染色体”,即性染色体。蒙哥马利在1901年发表了他的研究成果。第二年,萨顿也发表了一篇论文,以蝗虫为材料得到了与蒙哥马利相同的结果。蝗虫的精原细胞有23条染色体,萨顿对其形状进行了仔细测量,发现可以分成11对常染色体,再加上一条副染色体,经过减数分裂后,精子将含有11条常染色体。萨顿也发现雌性细胞含有22条染色体,可分成11对,形状与雄性的相同,因此看来雄性双倍体含有11对常染色体加1条副染色体,而雌性双倍体只含有11对常染色体。在一年前,麦克隆(C. E. McClung)已提出这条副染色体(因其功能不明,也叫做X染色体)可能决定了雄性的性别。萨顿认为,经过减数分裂后将产生两种精子,一种只含有11条常染色体,一种除了含有11条常染色体外,还含有1条副染色体。与卵子结合的结果将产生两种后代,那些含有23条染色体的将发育成雄性,那些含有22条染色体的发育成雌性(实际上雌性还含有1对副染色体,未被萨顿发现)。在1903年一篇题为《遗传中的染色体》的论文中,萨顿总结了这些发现:

(1) 双倍体的染色体都由两套形状相似(后来称为同源染色体)组成,其中一套来自父方,一套来自母方。

(2) 在减数分裂过程中所观察到的联会现象,就是同源染色体的配对。

(3) 减数分裂的结果,使得配子(性细胞)只得到同源染色体中的一套。

(4) 在有丝分裂和减数分裂过程中,尽管染色体的形状发生了变化,但其个体性不变。

(5) 在减数分裂时,每一对同源染色体的分配,是独立于其他对同源染色体的,每个配子得到每对同源染色体中的一条,得到哪一条是随机的。

萨顿指出,如果孟德尔的遗传因子是染色体的一部分,且一对因子Aa各位于一对同源染色体上,那么减数分裂将使Aa细胞形成各含A和a的配子,且两种配子的频率相等,这就解释了孟德尔的分离规律。而且,如果A和a是一对同源染色体的一部分,而B和b是另一对同源染色体的一部分,那么含AB,Ab,aB和ab的配子的频率将会相等,这就解释了孟德尔的独立组合规律。萨顿并进而推论说,由于染色体数目很少,而遗传因子很多,必然会有许多遗传因子位于同一条染色体上,作为一个单位一起遗传下去,而不会发生自由组合,也就是说,孟德尔的自由组合规律只是当遗传因子位于不同染色体上时才发生的。这种连锁现象,由贝特森首次发现。

萨顿的这个推论,不管多么深刻和富有启发性,也仅仅是推论,要被广泛接受,仍然需要实验的支持。萨顿在读完研究生后从医,脱离了科学研究,并在39岁时过早地去世,只留下了在2526岁时发表的两篇可与孟德尔的豌豆杂交论文媲美的经典论文。对染色体遗传学说的验证工作,是在1910-1915年间由纽约哥伦比亚大学的摩尔根实验室用果蝇完成的。摩尔根在1909年开始培养果蝇,因为他没能申请到培养哺乳动物的经费,结果却无意中发现了一种最好的实验动物。果蝇繁殖周期短,又可用香蕉喂养,费用很低。摩尔根实验室将果蝇养在牛奶瓶中,据传说,这些牛奶瓶是他们在上班路上从居民的家门口偷来的。又据传说,最早的一批果蝇是从摩尔根实验室窗口的一个菠萝上采集来的。摩尔根的实验室——后来被称为“蝇室”——是一个极其窄小的房间,在这里,他和三名学生缪勒、布里吉斯(Calvin Bridges, 1889-1938)和斯特提万特(Alfred H. Sturtevant, 1891-1970),以及来自世界各地的访问学者,挤在紧靠墙壁的桌前,名副其实“肩并肩”地做出了一系列重大发现。

摩尔根培养果蝇的最初目的,并不是为了研究遗传规律,而是为了验证德弗里斯的突变学说,试图用化学药品、温度处理、镭和X射线辐射在果蝇中引起突变,但是都未成功。摩尔根被广泛当做染色体遗传学说的创建者,是一个天大的误会。事实上,在该学说被波弗利、萨顿等人提出来后,摩尔根一度是最坚定的反对者,在1903-1910年间在一些著作和论文中猛烈抨击孟德尔规律的意义和染色体是遗传物质的载体这些说法,认为它们只是没有实验依据的推论,算不上科学。在1910年8月,《美国博物学家》发表了摩尔根在2月份提交的一篇批评染色体学说的长达48页的论文,而在三周前,摩尔根已在《科学》上发表了一篇关于果蝇的性连锁现象的论文,为染色体学说提供了重要的证据。摩尔根当时已48岁,一向以顽固著称,却在一夜之间彻底改变立场,这究竟是怎么一回事?

这得归功于果蝇中一个自发突变——一只白眼雄果蝇(果蝇的眼睛在正常情况下是红色的)。摩尔根一直把它称做“我发现的那只白眼雄果蝇”,但据传说,真正的发现者是布里吉斯,他在把一个装有几百只果蝇的牛奶瓶放进消毒炉中销毁之前,发现其中一只长得与众不同,被保留了下来。布里吉斯虽然是个色盲,却以眼力敏锐著称,以后还发现了许多果蝇突变。这只白眼雄蝇与红眼(正常)雌蝇交配,其后代(F<sub>1</sub>代)不管雌雄都是红眼(事实上,在1240只后代中,有3只白眼雄蝇,显然是由于新的突变导致,忽略不计)。将这些F<sub>1</sub>代红眼雌雄交配,产生的F<sub>2</sub>代中,所有雌蝇都是红眼的,但是雄蝇却大约有一半是红眼的,一半是白眼的。让最早的那只白眼雄蝇与F<sub>1</sub>代的红眼雌蝇交配,得到的F<sub>2</sub>代,雌雄都有红眼和白眼,而且数量大致相等。

如何解释这个现象?当时已经知道果蝇的性别由一对染色体决定,即雄蝇是XY,产生X和Y两种等量的精子,雌蝇是XX,只产生X卵子。如果决定白

眼的基因是一个在 X 染色体上的隐性基因(w),就可以解释上面的遗传现象。第一只白眼雄蝇(wY)和红眼雌蝇(WW,W 表示决定红眼的显性基因)交配,产生的女儿是 Ww(红眼),儿子是 WY(也是红眼)。让他们自交,后代中雌蝇都是红眼(一半是 WW,一半是 Ww),雄蝇则一半是红眼(WY),一半是白眼(wY)。让第一只白眼雄蝇(wY)与其女儿(Ww)交配,则后代种雌雄各有两种:Ww(红眼)和 ww(白眼)雌蝇,WY(红眼)和 wY(白眼)雄蝇。这是一个很明显的解释的。但是摩尔根一开始还很不情愿承认基因就在染色体上,在 1910 年首次报告这个发现的论文中,错误地假定白眼基因(w)是一个独立的但又与 X 染色体一起遗传的因子,但是这个假说的预测与进一步的实验结果不符。在 1911 年的另一篇论文中,摩尔根才承认白眼基因就在 X 染色体上。

在迈出了这一关键的一步之后,进展就是日新月异的了。到 1915 年,摩尔根实验室已发现了 85 种突变基因的遗传,根据在遗传实验中它们是自由组合还是连锁,可分成四组(连锁群),而细胞学实验发现果蝇恰好有四对染色体(三对常染色体和一对性染色体)。这个结果说明了基因不仅在染色体上,而且在同一对染色体上的基因将会一起遗传。但是实验也发现,连锁往往是不完全的。如果 AABB 与 aabb 杂交,其后代(F1 代)为 AaBb。假定 A 和 B 在同一条染色体上(相应的,a 和 b 在另一条染色体上),只能产生 AB 和 ab 两种配子,那么让 F1 代 AaBb 与 aabb 回交,应有一半是 AaBb,一半是 aabb。但是实验结果往往是,虽然以这两种为主,却有一小部分出现了重组现象(AAbb,Aabb,aaBB,aaBb),似乎基因从一个染色体跑到了对面的另一条染色体上了。早在 1909 年,细胞学家就已观察到,在减数分裂过程中,同源染色体之间似乎发生了片段交换,这一现象要到 1931 年才得到细胞学实验的最终证实。不过,这次摩尔根已不要求有过硬的证据,也开始提出假说了。他在 1911 年的论文中,提出了两条假说:基因在染色体上有固定的位置,而且是线性排列的。如果假定交换可以在染色体的任何位置发生,那么在染色体上的任一片段内部发生交换的几率,将取决于它的长度,或者说,该片段越长,在它内部发生交换的几率就越高。这样,就可以根据一对基因发生不连锁的频率,来推算它们之间在染色体上的距离,从而确定它们在染色体上的相对位置,而在考虑了同一条染色体上的多种基因之后,又可以确定各个基因在染色体上的绝对位置。在 1911 年下半年,斯特提万特在与摩尔根的一次谈话中,突然有了这个天才的设想。当时年仅 19 岁的斯特提万特后来说,他作为一名本科生就已对遗传学研究做出了这么重大的贡献,使得他的人生面临着一大难题:在他成年之后,还如何能做出第二个同样重大的贡献?

现在连基因在染色体上的位置都可以计算出来了,但是摩尔根实验室仍然继续寻找基因在染色体上的证据,直到 1916 年布里吉斯发表题为《非分离现象之为染色体遗传学说的证明》的论文,才被认为是为染色体遗传学说提供了最后




的证明。布里吉斯的证明同样与白眼突变有关。让红眼雄蝇(WY)和白眼雌蝇(ww)交配,F1代应该产生红眼雌蝇(Ww)和白眼雄蝇(wY)。但是偶尔也会有数量极少的白眼雌蝇和红眼雄蝇出现,这种红眼雄蝇是不育的,但是白眼雌蝇则可育。让后者与正常的红眼雄蝇交配,后代中这种特殊的白眼雌蝇和红眼雄蝇的数目增加,大约占4%,这时候红眼雄蝇是可育的。

布吉里斯是这么解释这个现象的:在第一只白眼雌蝇(ww)产生卵子时,有极小一部分卵子得到了两个X染色体(即“非分离”),相应的另有一部分卵子没有X染色体(以O表示)。这两种卵子与正常红眼雄蝇(WY)的精子结合后,有四种结果:Www,W0,wwY,YO。其中Www和YO不能存活,wwY表现为白眼雌性,W0为红眼雄性,但因没有Y染色体而不育。特殊的白眼雌蝇(wwY)产生的卵子中,有46%是wY,46%是w,4%是ww,4%是Y,与正常的雄蝇(WY)交配,就会有2%是白眼雌蝇(wwY),2%是红眼雄蝇(WY),后者染色体正常,所以可育,但是与正常的雄蝇不同,它从父亲那里得到了X染色体,而从母亲那里得到了Y染色体。布吉里斯不仅对这个解释做了遗传学的验证,也做了细胞学的检测。他用显微镜检查果蝇的卵巢和睾丸切片,发现F1代从非分离卵子得到的红眼雄蝇的确没有Y染色体,而白眼雌蝇则多了一条Y染色体。

这样,布吉里斯就从遗传学和细胞学两方面,证明了白眼基因(w)的确是在X染色体上。在这个“最后证明”之前,在1915年,摩尔根、斯特提范特、穆勒和布里奇斯合著的《孟德尔遗传学的机理》一书就已收集了详细的资料论证了染色体遗传学说的正确性,这个“最后证明”其实只是个蛇足。但是奇怪的是,在当时,除了细胞生物学家,大多数生物学家都不接受染色体遗传学说。在20世纪20年代的英国,虽然贝特森在访问了摩尔根实验室以后改变了立场,有一种说法却是:有7个相信染色体遗传学说的人,就有700个持反对意见的人。这究竟是怎么回事?

如果相信基因是在染色体上,那就要相信是一种化学物质在控制着生物的遗传。当时的生物学家,则还大都或多或少抱着活力论的观念,相信生命之中有特殊的活性物质或活力。如果将生命现象还原为化学现象,令人难以接受。对还原主义的抵制,恐怕是抵制染色体学说的一个重要因素。苏联的米丘林—李森科主义者虽然是从政治上反对染色体学说,而其借口,也同样是染色体学说的哲学观是“片面、孤立的”。即使摩尔根本人,在基因究竟是化学物质实体还是仅仅是理论推导这个问题上,也摇摆不定。正是由于信心不足,使得摩尔根、斯特提范特和布里奇斯在1915年之后还在挖空心思证明染色体学说的正确性,寻找种种看上去与该学说不符的例外,然后以该学说做出解释。1915年之后,摩尔根实验室只是在研究旧问题,已没有新的突破。只有穆勒充满自信地独辟蹊径。他在1915年以一篇研究多种连锁基因的交流现象的论文获得博士学位后,离开



---

了摩尔根实验室,独立研究基因的突变问题,并最终于 1926 年在德州大学奥斯丁分校任教授时,发现了 X 射线能诱发基因突变,为遗传学研究开拓了一个全新的领域。缪勒坚信基因是一种决定遗传的超显微的化学分子。他对基因的化学本质的探讨对遗传学研究有深远的影响,不仅建造了概念框架,确定了实验方法,更重要的是提出了新的问题,为未来的研究指明了方向。他的许多猜测,后来都被分子遗传学的研究证明是正确的。从某种意义上说,他是第一个分子遗传学家。

## 第二章 分子遗传学的诞生

### 一、一个基因一个酶

经典遗传学的主要规律,在 1910-1915 年短短的几年内都已确立,以后的 20 年,只是在修修补补。到 30 年代末,这样的修补工作也已基本完成。遗传学要进一步发展,必须解决两个问题:基因的功能是什么? 基因又是由什么化学物质组成? 要解决这些问题,需要用到物理、化学的研究方法。在 1936 年,缪勒就已向物理学家、化学家发出了号召,呼吁他们加入到破译遗传的神秘的行列来:“遗传学家自己是无法进一步分析(基因的)这些性质的。物理学家,以及化学家,必须在此加入进来。有谁将自愿这么做呢?”

缪勒不知道的是,早在 1902 年,孟德尔定律被重新发现后不久,就已有一位英国医生加罗德(Archibald E. Garrod, 1857-1936)首次将生物化学和遗传学结合起来。大约在 1898 年,一位得了黑尿病的男婴交给加罗德诊断。黑尿病是一种罕见的疾病,患者的尿液在空气中放置一段时间后,就会变黑。这种病虽然罕见,却很容易发现,父母一旦发现婴儿的尿布变黑,就会去求医,因而引起医学界的注意。早在 1859 年,尿液中使尿液变黑色的化学物质已被分离出来,被称为尿黑酸。1891 年,尿黑酸的化学结构也被两位德国生物化学家瓦尔扣(M. Wolkow)和褒曼(E. Baumann)测定,含有苯环。生物化学家当时已知道,动物体内不能合成苯环,必定来自膳食。只有两种氨基酸含有苯环,即苯丙氨酸和酪氨酸。由于当时没能有足够的苯丙氨酸供试验,瓦尔扣和褒曼便让病人口服酪氨酸,发现尿液中尿黑酸的含量的确增加了,因此得出结论说,尿黑酸是由于酪氨酸氧化形成的。当时并不知道存在氧化酪氨酸的生化反应,因此瓦尔扣和褒曼将之归于肠道中微生物的作用,也就是说,他们把黑尿病当成了一种细菌感染导致的疾病。加罗德的研究推翻了这种说法。他发现,病人的粪便中并无尿黑酸,而且在进食四到六小时后,尿液中尿黑酸的含量最高。他指出,这应该解释为在这段时间内,膳食中的酪氨酸被消化、吸收,并在人体细胞中降解后排到膀胱中。因此尿黑病应是代谢病。在 1901 年,同一对父母又生下一个婴儿,产后第二天,就发现尿布也变黑了。这说明尿黑病很可能是遗传的。特别是当加罗德发现这对父母虽然都没有尿黑病,但是是表亲后,更相信这种看法。他做了进一步调查,发现在生下尿黑病婴儿的父母中,高达四分之三是堂亲或表亲。当时已经知道,由隐性孟德尔因子引起的遗传病是隔代遗传的,近亲结婚能大大增加

遗传的可能性。加罗德在 1902 年公布了这个发现，推断出黑尿病是由于一个隐性孟德尔因子导致的。在 1909 年，他出版了《先天代谢错误》(The Inborn Errors of Metabolism) 一书，进一步推断，在正常人的体内，存在一种酶能将尿黑酸的苯环打断使其降解，而在尿黑病病人中，先天缺少这种酶，使得尿黑酸在尿液中累积起来。这样，加罗德就第一次将遗传因子和酶的作用联系起来，间接证明了基因和性状并不存在直接的对应关系，而很可能是基因通过控制代谢途径中的酶而起作用的。可惜的是，加罗德的这个见解太超前了(直到 20 世纪 50 年代，加罗德所推测的酶，尿黑酸氧化酶，才被分离出来)，虽然他的有关研究在生物化学家中广为人知，也有一定的影响，但是在遗传学家中却遭到了和孟德尔当初一样的命运，完全被忽略了。

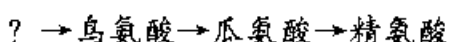
到了 20 世纪 30 年代，酶作为生物体内的催化剂，已成为生物化学的重点研究对象，才有一批生物学家，在研究基因的功能时，再次将生物化学和遗传学结合起来研究。这些数据主要来自三个方面的研究：植物色素花青素、蝴蝶眼睛的颜色和果蝇眼睛的颜色。但是所有这些研究都遇到了加罗德所遇到的困难：代谢途径过于复杂，难以分析其中间产物。其中值得一提的是最后一项研究。在 1935 年，比德尔(George W. Beadle, 1903-1989)和埃弗鲁西(Boris Ephrussi, 1901-1979)通过对果蝇的眼睛颜色的发育的研究，已使他们相信眼睛色素的合成是一系列由不同的酶催化的反应的产物，而酶本身又是由基因控制的，基因突变的直接后果，则是导致了酶系统的缺陷。要验证这个“一个基因对应一个酶”的假说，需要从研究生物的新陈代谢入手，但是果蝇这种为经典遗传学的迅猛发展立下了汗马功劳的实验材料，这时候却又显得过于复杂了，必须另外寻找实验材料。动物和植物都不适用，因为它们的营养要求过于复杂，实验时没法完全控制；原生生物的营养要求则未完全了解；绿藻的繁殖方式过于复杂；细菌和蓝藻则是因为在当时不知道存在有性生殖，没法用于杂交试验，总之这些低等生物也都被排除了。比德尔最终选定了一种真菌——红色面包霉。纽约植物园的道吉(B. O. Dodge)曾极力向摩尔根推荐面包霉作为遗传实验材料，在摩尔根 1928 年从哥伦比亚大学迁到加州理工学院时，说服他带了一个面包霉的种株过去。但是摩尔根本人对面包霉并不重视，他的实验室仍以果蝇为研究材料，只有一名研究生对面包霉的遗传做了初步的研究。1936 年比德尔离开加州理工学院到斯坦福大学任教授时，带走了面包霉种株，并邀请生化学家塔特姆(Edward L. Tatum, 1909-1975)一起研究面包霉的遗传与代谢。

比德尔和塔特姆选定面包霉的一个重要因素是其营养要求非常简单，事实上，试验的结果，比他们设想的还要简单，只需提供空气、水、无机盐、蔗糖和一种维生素(生物素)，组成最低培养基，就可以满足面包霉的营养需求，用以合成维持生命活动所必需的氨基酸、蛋白质、核酸、多糖、脂肪、维生素等物质。比德尔

和塔特姆的猜想是,特定的基因控制着特定的酶的生产,这种酶又催化某个必需的生化反应,例如催化精氨酸的合成。那么,用放射性辐射诱发面包霉的突变,如果有突变导致不能生产这种酶,不能利用最低培养液合成精氨酸,面包霉就不能生存。大量的面包霉孢子(到1945年时,比德尔和塔特姆共试验了6万孢子)经过放射性辐射后,用最低培养基培养。绝大部分孢子都能正常生长,表明它们没有突变或虽有突变而不严重。但是有少数孢子不能发芽。后者可能有各种各样的突变,其中有的可能与精氨酸有关。怎么才能把这些突变挑选出来呢?比德尔和塔特姆想到了一个简单而巧妙的办法。如果这些孢子不能发芽生长是因为不能合成自己的精氨酸,那么如果在培养液中添加精氨酸,它们就应该能够生长。那些不能在最低培养基中生长的孢子被移植到添加了精氨酸的培养基中,大多数还是不能生长,但是少数能够生长。显然,后者失去的是合成精氨酸的能力,那么这是由基因突变导致的,还是因为别的因素?这可以通过杂交试验检测,让它们与正常面包霉杂交,如果缺陷是由于控制合成精氨酸的基因A突变成了a引起的,而面包霉是单倍体(即基因不成对),a和A杂交的后代,应该有一半能在最低培养基生长,另一半只能在添加了精氨酸后增长。

有一些需要精氨酸才能生长的突变种株因此被鉴定了出来。这些突变都是由同一个基因突变引起的,还是由不同的基因突变引起的?这也可以通过杂交试验来检测。如果两个突变株的突变都位于一个基因,它们杂交的后代,都还是突变株,仍然需要精氨酸。但是如果两个突变株的突变位置在两个基因上,比如一个是由A1变成了a1,另一个由A2变成了a2呢?两个基因同时发生突变的几率很低,因此我们可以假定,a1突变株有正常的A2基因,即基因型为a1A2;a2突变株有正常的A1基因,即基因型为A1a2,它们杂交的结果,先形成二倍体合子A1a1A2a2,然后经过减数分裂形成单倍体孢子,其中,四分之一基因型是A1A2,可以在最低培养基中生长;四分之一是A1a2,四分之一是a1A2,四分之一是a1a2,这些全都需要精氨酸才能生长。比德尔和塔特姆在测试了数千个孢子后,发现有7种不同的基因突变需要精氨酸。也就是说,至少有7种基因与精氨酸的合成有关,可以设想,每一种基因生产一种酶,其中的任一基因发生了突变,导致不能生产酶或酶的功能不正常,就破坏了精氨酸的合成。

在1932年,生物化学家克莱伯斯(Hans A. Krebs, 1900-1981)已发现在脊椎动物中,精氨酸是由瓜氨酸合成的,瓜氨酸是由鸟氨酸合成的,鸟氨酸则来自未知的前体,即:



其中每一个步骤都需要一种特定的酶。一切生物的代谢途径都大同小异,

如果面包霉也以相同的步骤合成精氨酸，那么就可以进一步研究它的 7 种基因突变究竟都与哪一个步骤有关。这可以通过将突变孢子放在添加了鸟氨酸、瓜氨酸或精氨酸的培养基中培养而加以检验。结果表明，有 4 个突变株，在添加了鸟氨酸、瓜氨酸或精氨酸中的其中一种后，都能生长，证明其基因突变与鸟氨酸之前的合成步骤有关，鸟氨酸之后的步骤都正常，所以添加了鸟氨酸和瓜氨酸都能合成精氨酸。有 2 个突变在添加了鸟氨酸后还不能生长，但添加了瓜氨酸或精氨酸后能够生长，证明其基因生产的酶控制的是从鸟氨酸合成瓜氨酸的步骤，突变后破坏了这个合成能力。既然这个步骤与两个基因突变有关，可以设想，这个步骤其实至少还由两个小步骤组成。还有 1 个突变只有在添加了精氨酸以后才能生长，证明它破坏的是从瓜氨酸到精氨酸的合成。

比德尔和塔特姆在 1941 年以“红色面包霉中生化反应的遗传控制”为题，发表了他们的实验结果，证明了基因的功能之一就是控制酶的生产。1945 年比德尔正式提出了“一个基因一个酶”学说，并宣布他的实验标志着生物化学和遗传学的统一。遗传学方法从此成了研究代谢途径的一个极为有效的工具。仅仅过了几年，生物化学家采用类似的方法，确立了后来在分子遗传学的研究中大显身手的大肠杆菌(*E. coli*)复杂的代谢途径图谱。

## 二、遗传物质

遗传学与生物化学的结合，标志着遗传学的研究开始进入了分子时代。但是，在能够真正从分子水平上研究遗传之前，还必须搞清楚，基因究竟是一种什么样的分子？当时的遗传学家普遍认为基因很可能是一种蛋白质，甚至就是一种酶。这种信念并非全无道理。遗传性状是如此的复杂多样，似乎意味着基因分子也必定是复杂多样的，而已知最为复杂多样的分子就是蛋白质，组成蛋白质的 20 种氨基酸能够提供无限的排列组合。而且，如缪勒所指出的，基因作为一种分子，必须具有自催化（即自我复制）和异催化（即控制其他生化反应）两种特性，而当时已知的生物催化剂都是蛋白酶。但是研究结果却出乎意料。这个结果，有赖于另一个学科——微生物学，来自于一种比面包霉更简单的生物——肺炎双球菌。

肺炎双球菌是一种引起肺炎的细菌，在抗菌素发明之前，一直是人类的主要杀手。它对小鼠的危害更严重，往小鼠体内注入一个肺炎球菌，就能导致小鼠死亡。肺炎球菌有两种品系，根据菌落在培养基上的形态，分成光滑品系 S 和粗糙品系 R。这种形态差异是由于 S 品系的细菌包着一层多糖外膜，能抑制体内白细胞的吞噬作用，因此能引起感染；而 R 品系缺少多糖外膜，不能引起感染。多糖外膜有不同的构造，根据免疫反应可以分成 I 型，II 型等等。各型的 S 品系能够突变成同型的 R 品系，反之亦然。1928 年，在英国卫生部任职的医生格里菲

斯(Frederick Griffith, 1881-1941)对肺炎球菌的致病情况做了研究。他将活的 I 型 R 品系,加热杀死的 II 型 S 品系,以及两者的混合分别注入小鼠体内。前面两种处理都不会使小鼠生病,这是意料之中的:R 品系不是病菌,而 S 品系被杀死后也失去了感染能力。但是将活的 I 型 R 品系与杀死的 II 型 S 品系混合后注入小鼠体内,却导致了小鼠死亡。从小鼠的尸体中,找到了活的 S 品系的细菌。这些 S 品系细菌,与原来的 S 品系细菌一样都是 II 型的。看来,II 型 S 品系细菌虽然已被杀死,却含有一种物质,能指导 I 型 R 品系合成 II 型的多糖外膜,将之转化成 II 型 S 品系。这种物质究竟是什么呢?

格里菲斯并非遗传学家,他用新拉马克主义简单而又错误地解释这个实验结果:II 型 S 品系死菌刺激体内产生免疫物质,后者刺激 I 型 R 品系突变成了 II 型 S 品系。20 世纪 30 年代的遗传学家如果听说了这个实验,也不会觉得细菌的遗传有什么值得研究的,还是果蝇的研究更有价值。对这个问题感兴趣的是免疫化学家。他们相信转化一定是由于某种化学物质导致。S 品系的多糖外膜应该是合适的候选,但实验结果否定了这种想法。转化因子位于 S 品系的细胞之内。1931 年,道森(Martin H. Dawson)和西亚(Richard H. P. Sia)报告说,他们成功地在体外进行了转化实验,阿洛维(J. Lionel Alloway)则进一步显示,在体外将从 II 型 S 品系抽取出来的物质加到 I 型 R 品系细菌,也会使后者转化成致命的 II 型 S 品系。阿洛维是用盐溶液抽取转化因子,然后用乙醇将其沉淀下来,沉淀物呈纤维状。当时人们并不知道,这种性状的乙醇沉淀物是活性 DNA 的特征,而认为最可能是蛋白质,但是不可能是多糖,因为多糖不能用乙醇沉淀。不过阿洛维对鉴定转化因子的化学成分并不感兴趣。1935 年,美国洛克菲勒学院的三位免疫化学家艾弗里(Oswald T. Avery, 1877-1955)、麦克劳德(Colin M. MacLeod)和麦卡提(Maclyn McCarty)开始试图纯化这种能把 R 品系转化成 S 品系的转化因子并鉴定其化学成分。他们用了近 10 年的时间从事这项研究,在 1944 年发表报告说,他们已经将转化因子从 S 品系细菌的抽取物分离、纯化出来,它的活性极强,600 万分之一就能导致转化。化学分析表明转化因子是一种分子量至少高达 50 万的大分子,由 DNA 组成,蛋白质杂质的含量少于百分之一(他们后来又进一步提高了转化因子的纯度,将其中氨基酸杂质的含量减少到少于万分之二。这些氨基酸杂质实际上是核苷酸的降解产物,而不是来自蛋白质)。用蛋白水解酶(能将蛋白质降解)或核糖核酸酶(能将核糖核酸即 RNA 降解)处理转化因子,都不影响其转化能力,但是如果用脱氧核糖核酸酶(能将 DNA 降解)处理,其转化能力就消失了。

这个结果完全是意想不到的,在此之前人们甚至不知道细菌也有 DNA,而以为那是真核生物的特征。核酸早在 1869 年就由瑞士生理学家和化学家米歇尔(Friedrich Miescher, 1844-1895)发现。当时他刚从医学院毕业不久,听从他

的舅舅、著名解剖学家和胚胎学家希斯(Wilhelm His, 1831-1904)的建议研究淋巴细胞的化学成分。他以从医院搜集来的脓为材料,将脓细胞的细胞质和细胞核分离。米歇尔本来是想研究蛋白质,但发现细胞核主要由一种含有大量的磷的未知有机物组成,便改为研究这种他称之为核素的新物质。到19世纪80年代,细胞学家们已认识到米歇尔的核素就是组成染色质的化学物质,并普遍认为它是遗传物质。然而,据有讽刺意味的是,进入20世纪后,以列文(Phoebus A. Levene, 1869-1940)为代表的生物化学家对核酸进行了进一步的纯化和测定,初步确定了核酸的化学性质之后,却反而无人相信核酸是遗传物质。他们发现核酸可以分成两类,即脱氧核糖核酸(DNA)和核糖核酸(RNA),含有一个磷酸,一个糖(DNA含脱氧核糖,RNA含核糖)和四种碱基(DNA含腺嘌呤(A)、鸟嘌呤(G)、胸腺嘧啶(T)和胞嘧啶(C);RNA中没有胸腺嘧啶(T),但有尿嘧啶(U))。但是他们犯了两个错误,一是错误地认为DNA为动物细胞所特有,RNA为植物细胞所特有,一直到20世纪30年代才充分了解到一切动物和植物细胞都同时含有DNA和RNA;二是错误地认为四种碱基在核酸中的含量都相等,把核酸当成了一个由四个不同的带碱基的核苷酸连接而成的简单的小分子或四核苷酸多聚体。显然,DNA如果只是一种简单的小分子,就不可能是遗传物质。它究竟有何功能?有的说是协助能量转移,有的则干脆说它是充当pH缓冲剂。人们普遍相信只有结构非常复杂的蛋白质才能是遗传物质。1935年斯坦利(Wendell Meredith Stanley, 1904-1971)纯化出烟草花叶病毒并使之结晶,发现它是蛋白质晶体,更加深了人们这种观念(实际上烟草花叶病毒中还含有少量的RNA,它才是该病毒的遗传物质)。

艾弗里等人宣布发现DNA是遗传物质的时候,“DNA是四核苷酸多聚体”的说法已在学术界流行了20多年,人们如何能够相信这种小分子能控制遗传?许多遗传学家,包括大遗传学家杜布赞斯基和缪勒,都不愿相信。他们或者认为艾弗里等人纯化得到的转化因子不纯,DNA中还夹杂着少量的蛋白质,是蛋白质在起遗传作用;或者认为DNA是一种诱变剂,诱发R品系细菌定向地突变成S品系细菌,这个由格里菲斯最先想到的新拉马克主义的说法生命力极其顽强,甚至到了1958年,由杜布赞斯基等人撰写的一本遗传学课本中,还把细菌转化实验当作定向突变的例子介绍。

激烈批评艾弗里实验的人中,有多位是所谓“噬菌体小组”的成员。这个非正式组织包括从1940到1960年间那些研究噬菌体遗传学的科学家,他们都以噬菌体为材料研究遗传的物质基础,但是他们也都是把基因当成蛋白质来研究的,不相信DNA能够具有作为遗传物质所必备的复杂性。直到这个小组的两名成员赫尔希(Alfred Hershey, 1908-1997)和切斯(Martha Chase, 1927-2003)自己在1952年用实验证明了DNA是遗传物质,他们才改变了立场。“噬菌体



小组”的创建者和核心人物是德国出生的德布吕克(Max Delbruck, 1906-1981)。德布吕克原是物理学家,1930年在大物理学家波恩(Max Born, 1882-1970)的指导下获得理论物理学博士学位,之后到哥本哈根加入另一位大物理学家波尔(Niels Bohr, 1885-1962)实验室。1932年,波尔在光疗法国际大会上做了题为《光与生命》的演讲,声称物理学定律将永远无法解释生命现象,只有在发现新的原理之后,人们才能理解生命现象。在听了这个演讲之后,德布吕克开始投身于生物学研究,尝试用物理学的方法研究基因,正如量子力学研究的是基本粒子,德布吕克认为要研究生物的遗传,也应该从最基本的遗传系统入手。1937年,德布吕克获得洛克菲勒基金会的一笔资助,访问美国各主要遗传学实验室。他也访问了加州理工学院摩尔根实验室,觉得摩尔根实验室研究的果蝇太复杂了,他不感兴趣。但是此行却使他有了意外的收获。摩尔根的同事埃利斯(Emory Ellis)此时刚刚开始研究噬菌体。噬菌体是比细菌更简单的一种病毒,寄生在细菌中。德布吕克在获悉噬菌体长度不到0.1微米,似乎比基因还小(此前德布吕克用物理方法错误地估计基因的大小为几个微米),而又具有自我复制这个生命特征,便认定噬菌体相当于生物的基本粒子。1942年安德森(Thomas Anderson)用电子显微镜研究噬菌体,拍下的照片显示噬菌体乃是有着特定的结构的有机体,并非德布吕克想象的“生物基本粒子”。从错误的假定和预想出发,德布吕克先是与埃利斯合作研究噬菌体,在埃利斯放弃了噬菌体的研究之后,又在1940年与印第安纳大学的卢瑞亚(Salvador E. Luria, 1912-1991)合作。1945年夏天起,德布吕克、卢瑞亚在冷泉港主办一年一度的噬菌体培训课程,主要是面向那些想投身生物学研究的物理学家。有许多实验室因此转而研究噬菌体,这些实验室组成了一个以德布吕克为中心的信息网络。“噬菌体小组”在历史上声名显赫,但是成果却很少,与其名声并不相配。在“噬菌体小组”做出的成果中,最著名的便是赫尔希-切斯实验。

赫尔希和切斯所用的是感染大肠杆菌的T2噬菌体。T2进入大肠杆菌后,利用大肠杆菌的机件制造噬菌体,在大约20分钟内制造出大约100个噬菌体,导致大肠杆菌死亡,细胞破裂而释放出噬菌体,这些噬菌体再去感染别的大肠杆菌。噬菌体的形态像个登月舱,结构极其简单,由一个蛋白质外膜和一个DNA核组成。蛋白质外膜含硫,基本不含磷;DNA核则相反,含磷不含硫。如果用含放射性同位素磷( $P^{32}$ )的培养基培养大肠杆菌, $P^{32}$ 将被大肠杆菌整合进体内,感染这种大肠杆菌的噬菌体合成的新噬菌体,其DNA核将也含 $P^{32}$ 而有放射性标记,而蛋白质外膜将无标记。同时,让另一组大肠杆菌长在含放射性同位素硫( $S^{35}$ )的培养基中,类似的,感染它的噬菌体制造的新噬菌体,其蛋白质外膜将被同位素 $S^{35}$ 标记,而DNA核将不会被标记。这样,通过检测 $P^{32}$ 和 $S^{35}$ ,就可以追踪DNA核和蛋白质外膜。赫尔希和切斯发现,在噬菌体感染后, $S^{35}$ (蛋

白质外膜)还留在细菌的外面,而 P32(DNA 核)则出现在细菌内部。如果让噬菌体与细菌细胞的碎片在溶液中混合在一起,会发现 S35 跟细菌碎片贴在一起,而 P32 则出现在溶液中;我们可以设想,噬菌体沾到细菌碎片上后,试图将 DNA 注射入细菌,只不过另一头不是细胞,而是溶液。在经标记的噬菌体感染细菌后合成的噬菌体,都不含 S35,却有大约 30% 的 P32 出现在新噬菌体的 DNA 中。总之,这个实验表明,噬菌体在感染细菌时,蛋白质外膜留在细胞表面,而把 DNA 核注射入细胞中合成新的噬菌体,DNA 就是噬菌体的遗传物质。

与艾弗里实验的遭遇不同,赫尔希-切斯的实验结果未遭到什么批评就很快被人们普遍接受,甚至被当成了 DNA 是遗传物质的最后证明。事实上,这个实验的精确程度还不如艾弗里实验,如果以对待艾弗里实验的态度对待这个实验,同样可以进行刁难:只有大约 30% 的 P32 出现在新噬菌体的 DNA 中,如何解释剩下的 70% P32? 只有大约 30% 的 S35 留在细菌表面,剩下的 S35 如何解释? 并不是所有的噬菌体蛋白质都能被 S35 标志,只有约 90% 的蛋白质含硫,如何知道那些不含硫的蛋白质没有作为遗传物质进入细菌中? 但是自从艾弗里发表其实验结果的 8 年来,形势已发生了变化,“DNA 是四核苷酸多聚体”的说法已被生物化学家的研究所推翻,认为 DNA 在生物遗传中起主导作用已不是异想天开。在 1953 年冷泉港的大会上,赫尔希-切斯的实验结果与沃森-克里克的 DNA 双螺旋模型被一起介绍给与会者,更增加了其影响力。此后,一个个分子生物学的先驱者们获得了诺贝尔奖,但是艾弗里不仅没有得奖,而且差点被人遗忘。在介绍分子生物学历史的早期著作中,赫尔希-切斯实验被当成了证明 DNA 是遗传物质的唯一实验。在艾弗里同事们的抗议下,艾弗里实验才被补充进去。直到今天,在教科书中,艾弗里实验与赫尔希-切斯实验仍被一起介绍,无视赫尔希-切斯实验其实只是用不同的实验方法,在另一种生物体上得出了支持艾弗里实验的结果,而且相距 8 年之久。由于噬菌体小组在分子生物学领域的巨大影响力,才使得赫尔希-切斯实验有如此大的名头,也使得越来越多的人相信 DNA 是遗传物质。

### 三、双螺旋

在 DNA 被确认为遗传物质之后,生物学家们面临着一个难题:DNA 显然不可能是传统认为的四核苷酸聚合体结构,那么 DNA 应该有什么样的结构,才能担当遗传的重任? 它必须能够携带遗传信息,能够自我复制传递遗传信息,能够让遗传信息得到表达以控制细胞活动,并且能够突变并保留突变,这四点,缺一不可,如何建构一个 DNA 分子模型解释这一切?

当时主要有三个实验室差不多同时在研究 DNA 分子模型。第一个实验室是伦敦国王学院的威尔金斯(Maurice Wilkins, 1916-2004)、弗兰克林(Rosalind

Franklin, 1920-1958)实验室。他们用 X 射线衍射法研究 DNA 的晶体结构。当 X 射线照射到生物大分子的晶体时,晶格中的原子或分子会使射线发生偏转,根据得到的衍射图象,可以推测分子大致的结构和形状。第二个实验室是加州理工学院的大化学家鲍林(Linus Pauling, 1901-1994)实验室。在此之前,鲍林已发现了蛋白质的  $\alpha$ -螺旋结构。第三个则是个非正式的研究小组,事实上他们可说是不务正业。23 岁的年轻的遗传学家沃森(James D. Watson, 1928)于 1951 年从美国到剑桥大学做博士后时,虽然其真实意图是要研究 DNA 分子结构,挂着的课题项目却是研究烟草花叶病毒。比他年长 12 岁的克里克(Francis Crick, 1916-2004)当时正在做博士论文,论文题目是“多肽和蛋白质: X 射线研究”。沃森说服与他分享同一个办公室的克里克一起研究 DNA 分子模型,他需要克里克在 X 射线晶体衍射学方面的知识。他们从 1951 年 10 月开始拼凑模型,几经尝试,终于在 1953 年 3 月获得了正确的模型。关于这三个实验室如何明争暗斗、互相竞争的故事,由于沃森一本风靡全球的自传《双螺旋》而广为人知。就像一切的自传,在史实方面未必完全可靠,这也已有多部著作做了更为客观的描述,在这里不必细述这个发现过程的种种细节。值得探讨的一个问题是:为什么沃森和克里克既不像威尔金斯和弗兰克林那样拥有第一手的实验资料,又不像鲍林那样有建构分子模型的丰富经验(他们两个人都是第一次建构分子模型),却能在这场竞赛中获胜?

这些人中,除了沃森,都不是遗传学家,鲍林和弗兰克林是化学家,而威尔金斯和克里克则是属于一大批在第二次世界大战之后改行从事生物学研究的物理学家。第二次世界大战在某种意义上说,是一场科技战争,尤其是像英国这种人力和物力资源都缺乏的岛国,更倚重科技的进步来改变战争的进程。大批的物理学家、数学家被征召为军方服务,破译密码,研制雷达、声纳、计算机、核武器。克里克 1937 年从伦敦的学院物理系本科毕业后,又开始攻读物理博士学位,但是 1939 年战争爆发,他被迫中断学业,为英国海军部工作,研制磁性水雷和感音水雷。威尔金斯比克里克晚一年获得物理学士学位(剑桥大学),但在 1940 年在读完了物理学博士(伯明翰大学),其论文与雷达有关,在战争期间他参与研制雷达,1943 年又到美国伯克利参与曼哈顿计划研制原子弹。战争结束后,这些曾经为战争的胜利立下汗马功劳的物理学家的出路成了问题。许多人必须改行。其中不少年轻的物理学家,在大物理学家波尔和薛定谔(Erwin Schrodinger, 1887-1961)的激励下,投身到生物学的研究。此时的物理学界,在经历了相对论和量子力学两场革命后,进入了所谓“常规科学”时期,似乎已没有重大问题可解决,满足不了雄心勃勃的年轻物理学家的求知欲。而生物学相对来说还是一块未开垦的神秘领域,特别是生物的遗传,在当时还是一个谜。波尔和薛定谔都认为通过研究生命现象有可能发现新的物理定律,向物理学家们发

出了号召。克里克和威尔金斯后来都强调薛定谔在 1944 年出版的《生命是什么?》(What is Life?)一书对他们的影响,使他们从事生物物理研究——用物理方法研究生命现象。克里克先是研究细胞中磁性颗粒的运动,在听说剑桥大学卡文迪许实验室新成立了一个研究组用 X 射线衍射法测定蛋白质的结构后,便要求转到那里做博士论文。差不多同时,威尔金斯也在 1950 年到伦敦的国王学院用 X 射线衍射法测定 DNA 的晶体结构。威尔金斯虽然最早研究 DNA 的晶体结构,当时却对 DNA 究竟在细胞中干什么一无所知,在 1951 年才觉得 DNA 可能参与了核蛋白所控制的遗传。弗兰克林也不了解 DNA 在生物细胞中的重要性。鲍林研究 DNA 分子,则纯属偶然,他在 1951 年 11 月《美国化学学会杂志》上看到一篇核酸结构的论文,觉得荒唐可笑,为了反驳这篇论文,才着手建立 DNA 分子模型。他是把 DNA 分子当作化合物,而不是遗传物质来研究的。这两个研究小组完全根据晶体衍射图建构模型,鲍林甚至根据的是 30 年代拍摄的模糊不清的衍射照片。不理解 DNA 的生物学功能,单纯根据晶体衍射图,有太多的可能性供选择,是很难得出正确的模型的。

沃森在 1951 年到剑桥之前,曾经加入噬菌体小组,做过用同位素标记追踪噬菌体 DNA 的实验,坚信 DNA 就是遗传物质。据他的回忆,他到剑桥后发现克里克也是“知道 DNA 比蛋白质更为重要的人”。但是按克里克本人的说法,他当时对 DNA 所知不多,并不觉得它在遗传上比蛋白质更重要,只是认为 DNA 作为与核蛋白结合的物质,值得研究。对一名研究生来说,确定一种未知分子的结构,就是一个值得一试的课题。在确信了 DNA 是遗传物质之后,还必须理解遗传物质需要什么样的性质才能发挥基因的功能。像克里克和威尔金斯,沃森后来也强调《生命是什么?》一书对他的重要影响,甚至说他在芝加哥大学读本科时读了这本书之后,就立志要破解基因的奥秘。如果这是真的,我们就很难明白,为什么沃森向印第安那大学申请研究生时,申请的是鸟类学。由于印第安那大学动物系没有鸟类学专业,在系主任的建议下,沃森才改而从事遗传学研究。当时大遗传学家缪勒恰好正在印第安那大学任教授,沃森不仅上过缪勒关于“突变和基因”的课(得了 A 分),而且考虑过要当他的研究生。但觉得缪勒研究的果蝇在遗传学上已过了辉煌时期,才改拜研究噬菌体遗传的卢瑞亚为师。但是,缪勒关于遗传物质必须具有自催化、异催化和突变三重性的观念,想必对沃森有深刻的影响。正是因为沃森和克里克坚信 DNA 是遗传物质,并且理解遗传物质应该有什么样的特性,才能根据如此少的数据,做出如此重大的发现。

他们根据的数据,仅有三条:第一条是当时已广为人知的,即 DNA 由六种小分子组成:脱氧核糖,磷酸和四种碱基(A, G, T, C),由这些小分子组成了四种核苷酸,这四种核苷酸组成了 DNA。第二条证据是最新的,弗兰克林得到的衍射照片表明, DNA 是由两条长链组成的双螺旋,宽度为 20 埃。第三条证据是最

为关键的。美国生物化学家查加夫(Erwin Chargaff, 1905-2002)是听说了艾弗里的转化实验结果后就认定 DNA 是遗传物质的少数人之一,也是最热衷的一个,他甚至因此就放弃其他工作专心测定 DNA 的分子组成,发现 DNA 中的四种碱基的含量并不是传统认为的等量的,即“四核苷酸聚合体”结构是错误的。虽然在不同物种中四种碱基的含量不同,但是 A 和 T 的含量总是相等,G 和 C 的含量也相等。

查加夫早在 1950 年就已发布了这个重要结果,但奇怪的是,研究 DNA 分子结构的这三个实验室都将它忽略了。甚至在查加夫 1951 年春天亲访剑桥,与沃森和克里克见面后,沃森和克里克对他的结果也不加重视。在沃森和克里克终于意识到查加夫比值的重要性,并请剑桥的青年数学家约翰·格里菲斯(细菌转化现象的发现者的外甥)计算出 A 吸引 T,G 吸引 C,A+T 的宽度与 G+C 的宽度相等之后,很快就拼凑出了 DNA 分子的正确模型。

沃森和克里克在 1953 年 4 月 25 日《自然》杂志上以 1000 多字和一幅插图的短文公布了他们的发现。根据他们的模型,DNA 是由两条由脱氧核糖和磷酸交替组成的长链形成的双螺旋,每一个脱氧核糖上都连着一个碱基。这两条长链通过碱基之间的氢键而结合在一起,碱基以 A 对 T,G 对 C 的原则互补配对。按照碱基配对的原则,一条链上的碱基顺序确定之后,另一条链上会有什么碱基也就自动被确定了。在论文中,沃森和克里克以谦逊的笔调,暗示了这个结构模型在遗传上的重要性:“我们并非没有注意到,我们所推测的特殊配对立即暗示了遗传物质的复制机理。”在随后发表的论文中,沃森和克里克详细地说明了 DNA 双螺旋模型对遗传学研究的重大意义:

首先,它能够说明遗传物质的自我复制。在复制时,DNA 的双链拆开,成为两个模板,再根据碱基配对的原则,复制成两个与原来的 DNA 序列一模一样的新分子。这两个新 DNA 分子中,分别有一条链是旧链,一条链是新合成的链,也就是所谓“半保留复制”。

其次,它能够说明遗传物质是如何携带遗传信息的。DNA 上碱基序列就是遗传信息,由四种碱基的排列组合可以携带无限多样的遗传信息。

第三,它能够说明基因是如何突变的。基因突变是由于碱基序列发生了变化,这样的变化可以通过复制而得到保留。

沃森-克里克所提出的“半保留复制”是最简单的一种复制模式,但是 DNA 也有可能采用更复杂的复制模式,例如把旧 DNA 全部降解掉,而重新合成新 DNA;或保留旧 DNA,另外再合成新 DNA。如何证明哪一种模式是正确的呢?早在 1941 年,在人们对基因的化学性质还一无所知时,荷尔登就已提出我们可以利用像氮 15 这样的重同位素区分基因的新旧拷贝,从而研究基因是如何复制的。1957 年,麦赛尔逊(Matthew S. Meselson, 1930)和斯塔勒(Franklin W.

Stahl, 1929)实现了荷尔登的天才设想。他们让大肠杆菌在含有用氮 15 标记的氯化氮的培养液中繁殖了数代(氮 15 被结合进大肠杆菌的 DNA 中)之后,换上正常的培养液(含氮 14)继续培养大肠杆菌,每隔一段时间就取出一部分细菌抽提其 DNA,然后用超速离心机分离 DNA。DNA 含有的氮 15 越多,则密度越大,经过超离心之后,不同密度的 DNA 将形成不同的带。在换上正常培养液之前,只能见到一条密度大的 DNA 带(密度与两条链都含氮 15 的 DNA 相同),培养一段时间后,开始出现一条密度较低的 DNA 带,细菌完成一次繁殖之后,则只能见到这条密度低的 DNA 带,它的密度与一条链为含氮 15 的重链、一条链为正常的轻链的 DNA 相同。将这些 DNA 分子加热,使它们的双链因为变性而分离,然后再次离心,发现得到了两条 DNA 带,一条的密度等于重链 DNA 的密度,另一条的密度则等于轻链 DNA 的密度。这表明细菌繁殖了一代之后新形成的 DNA 分子的确是由一条重链和一条轻链组成的,含氮 15 的重链为旧链,不含氮 15 的轻链为新链,这个结果正是半保留复制模式所预测的。

DNA 的复制必须在酶的催化下进行。在沃森和克里克提出双螺旋模型的第二年,美国生物化学家亚瑟·孔伯格(Arthur Kornberg, 1918)开始研究是什么样的酶在制造 DNA。他很快就从大肠杆菌中发现、分离、纯化出一种能够合成 DNA 的酶——DNA 聚合酶,并成功地在细胞外用这种酶合成了 DNA。实验表明,要合成 DNA,四种脱氧核糖核苷酸缺一不可,而且必须先有 DNA 作为底物才能合成新的 DNA。孔伯格发现,用单链 DNA 作为底物效果最好,在新合成的 DNA 中,碱基 A 和 T 的含量总是相等,G 和 C 的含量也总是相等,而且新合成的 DNA 的碱基组成等于最初作为底物加入的 DNA,表明最初加入的 DNA 是合成新 DNA 的模板。这些结果都与沃森—克里克的双螺旋模型相吻合。但是如何证明新合成的 DNA 序列的确与旧 DNA 序列相同呢?当时 DNA 测序技术还未发明,无法直接证明这一点,孔伯格设计了一个构思巧妙的实验,他用同位素标记核苷酸,又用高度特异性的核酸酶消化 DNA,通过比较消化而得的 DNA 片段可以推测它们的序列是否相同。这个实验不仅证实了 DNA 聚合酶所合成的 DNA 序列与旧 DNA 相同,而且新合成的 DNA 链的走向与作为模板的旧 DNA 链相反,这个实验结果也与沃森—克里克双螺旋模型所预言的相符。孔伯格在 1958 年开始发表报告这些实验结果的系列论文。诺贝尔奖委员会以空前绝后的速度表彰了孔伯格的发现:1959 年孔伯格即因为发现 DNA 合成机制而被授予诺贝尔生理学或医学奖,比沃森、克里克的获奖还早三年。诺贝尔奖委员会做出这个异乎寻常的举动,显然是由于当时 DNA 已被公认为遗传物质,需要表彰在这个领域做出重大贡献的生物学家,而生物化学实验所得的成果又比沃森—克里克的理论研究结果更为确定,于是研究 DNA 性质的生物化学家成了最合适的人选。遗憾的是,艾弗里已经不在人间,这个研究 DNA 第

一人的殊荣便匆忙授予了孔伯格。有趣的是,在孔伯格获得诺贝尔奖 10 年之后,人们才知道,孔伯格所发现的 DNA 聚合酶并非细菌真正用于复制 DNA 的酶,在细胞内执行这个任务的是另一种新发现的酶——DNA 聚合酶 III。孔伯格的酶(被命名为 DNA 聚合酶 I)只是在 DNA 复制中起辅助作用。不过,两种酶有相似的生物化学性质。

#### 四、基因的功能

沃森和克里克提出的 DNA 双螺旋模型能够解释基因是如何携带并复制遗传信息,以及突变是如何出现并被保留的。但是遗传信息是如何得到表达以控制细胞活动呢?这个模型无法解释,沃森和克里克当时也公开承认他们不知道 DNA 如何能“对细胞有高度特殊的作用”。不过,在这时候,基因的主要功能是控制蛋白质的合成,这种观点已成为一个共识。比德尔等人对面包霉代谢的研究还只是间接地证明这一点,而鲍林等人在 1949 年对镰刀型贫血症这种遗传疾病的研究,则提供了进一步的证据。在 20 世纪上半叶,遗传学家已发现镰刀形贫血症与一个隐性基因(s)有关。正常人的基因型是 SS,红细胞呈圆形,基因型为 ss 的人其红细胞呈镰刀形,会聚集在一起堵塞血管,体内的免疫系统要清除它们,这就导致了贫血。而杂合体 Ss 在一般情况下表现正常,在缺氧时红细胞也会变成镰刀形。鲍林等人将三种人的血红蛋白放在电场中分离(电泳),发现它们的走向不同,正常人(SS)的血红蛋白移向正极,ss 人的血红蛋白移向负极,而 Ss 的血红蛋白则分成了两部分,一部分移向正极,一部分移向负极,这就证明了 S 和 s 等位基因分别产生了不同的血红蛋白。鲍林等人试图搞清楚血红蛋白究竟发生了什么变化,但其初步的实验结果表明正常血红蛋白和突变型血红蛋白的氨基酸组成相同,因此他们放弃了这项研究。1956 年,在克里克的建议下,英国生物化学家因格兰姆(Vernon M. Ingram, 1924)解决了这个问题。他将血红蛋白用蛋白水解酶分解成 26 个片段再跑电泳,发现在正常人和镰刀形贫血症患者只有 1 个片段不同,该片段由 8 个氨基酸组成,将两者的序列测定、做了比较后,发现只有 1 个氨基酸不同:正常血红蛋白中的一个谷氨酸,在镰刀形红细胞血红蛋白中被缬氨酸所取代。显然,由 S 到 s 的基因突变导致了血红蛋白的氨基酸序列发生变化,又由此引起了镰刀形贫血症。这个发现有非常重大的意义:它证明了基因不仅直接决定了蛋白质的结构,而且连单个氨基酸的位置这种细节也受其决定。

那么基因又是如何控制蛋白质的合成呢?有没有可能以 DNA 为模板,直接在 DNA 上面将氨基酸连接成蛋白质?在蛋白质链上,两个相邻氨基酸之间的距离是 3.33.4 埃,恰好等于 DNA 分子上两个相邻碱基的距离,这个巧合似乎支持这种设想。在沃森和克里克提出 DNA 双螺旋模型后,物理学家盖莫



(George Gamow, 1904-1968)给他们写了一封信,提出了这样的假设,认为 DNA 结构中,在不同的碱基对之间形成形状不同的“窟窿”,不同的氨基酸插在这些窟窿中,就能连成特定序列的蛋白质。但是这个假说,面临着一大难题:染色体 DNA 存在于细胞核中,而绝大多数蛋白质都在细胞质中,细胞核和细胞质由大分子无法通过的核膜隔离开,如果由 DNA 直接合成蛋白质,蛋白质无法跑到细胞质。另一类核酸 RNA 倒是主要存在于细胞质中。RNA 和 DNA 的成分很相似,只有两点不同,它有核糖而没有脱氧核糖,有尿嘧啶(U)而没有胸腺嘧啶(T)。早在 1952 年,在提出 DNA 双螺旋模型之前,沃森就已设想遗传信息的传递途径是由 DNA 传到 RNA,再由 RNA 传到蛋白质。在 1953-1954 年间,沃森进一步思考了这个问题。他认为在基因表达时,DNA 从细胞核转移到了细胞质,其脱氧核糖转变成核糖,变成了双链 RNA,然后再以碱基对之间的窟窿为模板合成蛋白质。这个过于离奇的设想在提交发表之前被克里克否决了。克里克指出,DNA 和 RNA 本身都不可能直接充当连接氨基酸的模板。遗传信息仅仅体现在 DNA 的碱基序列上,还需要一种连接物将碱基序列和氨基酸连接起来。他设想有 20 种作为连接物的 RNA 分别用于携带 20 种氨基酸,又有 20 种酶控制着这个过程。这个“连接物假说”,很快就被实验证实了。DNA 能指导合成三种 RNA:DNA 上的碱基编码以互补配对的形式合成信使 RNA,后者携带这个如何合成蛋白质的遗传信息转移到细胞质中,在核糖体与核糖体 RNA 结合。转运 RNA 的一头是碱基,进入核糖体与信使 RNA 上的碱基配对,另一头携带氨基酸,后者互相连接就形成了蛋白质。转运 RNA 就是克里克所猜想的连接物。

在 1958 年,克里克提出了两个学说,奠定了分子遗传学的理论基础。第一个学说是“序列假说”,它认为一段核酸的特殊性完全由它的碱基序列所决定,碱基序列编码一个特定蛋白质的氨基酸序列,蛋白质的氨基酸序列决定了蛋白质的三维结构。第二个学说是“中心法则”,遗传信息只能从核酸传递给核酸,或核酸传递给蛋白质,而不能从蛋白质传递给蛋白质,或从蛋白质传回核酸。沃森后来把中心法则更明确地表示为遗传信息只能从 DNA 传到 RNA,再由 RNA 传到蛋白质,以致在 1970 年发现了病毒中存在由 RNA 合成 DNA 的反转录现象后,人们都说中心法则需要修正,要加一条遗传信息也能从 RNA 传到 DNA。事实上,根据克里克原来的说法,中心法则并无修正的必要。

碱基序列是如何编码氨基酸的呢?人们首先尝试从理论上做出推导。组成蛋白质的基本氨基酸有 20 种,而碱基只有 4 种,显然,不可能由 1 个碱基编码 1 个氨基酸。如果由 2 个碱基编码 1 个氨基酸,只有 16 种(4 的 2 次方)组合,也还不够。因此,至少由 3 个碱基编码 1 个氨基酸(称为 1 个“密码子”),共有 64 种组合,才能满足需要。但是 64 种组合又显得太多了。而且,还存在一个所谓



“阅读框”的问题：在 DNA 分子上，碱基序列是一个挨一个不间断地排列在一起的，细胞如何知道蛋白质的编码是从哪个碱基开始的，又到哪里结束的？人们从理论上提出了多种方案，试图把密码子的数目减少为 20 个，以与氨基酸一一对应，并设想一种决定阅读框的简单方法。结果证明，所有这些凭空设想的方案没有一个是正确的。遗传密码的破译，必须采用实验的方法。对此，克里克也做出了重大贡献。在 1961 年，克里克、布莱纳(Sydney Brenner, 1927)等人在噬菌体 T4 中用遗传学方法证明了蛋白质中 1 个氨基酸的顺序是由 3 个碱基编码的。但是要真正破译遗传密码，确定密码子，则需要采用生物化学方法，用特定的核酸序列合成蛋白质。在能够进行这项研究之前，人们需要先建立一个细胞外合成蛋白质的系统。1950 年，加州理工学院的伯舒克(Henry Borsook)发现蛋白质合成发生在细胞中一种特定的结构中——微粒体(后来发现微粒体实际上是一些附着核糖体的内质网片段，核糖体才是合成蛋白质的细胞器)。1954 年，哈佛大学的扎梅克尼克(Paul Zamecnik, 1913)开发出了一个细胞外合成蛋白质的系统：一个由细胞提取液、用同位素标记的氨基酸、微粒体和提供能量 ATP 组成的系统，1960 年又开发出了使用大肠杆菌提取液的合成系统。万事已经具备了，只需要有人想到用它来破译遗传密码。

1961 年 5 月 22 日，在美国关节炎与代谢病国家研究所做博士后研究的一名德国生物学家马特哈伊(Johann Matthaei)往含有上述成份试管中加入几毫克人工合成的 RNA，该 RNA 完全由尿嘧啶(U)组成。在 35℃ 保温 1 小时后，将溶液中的蛋白质沉淀下来，并测量其同位素强度。结果很明显：在加了该 RNA 时，同位素标记的氨基酸被合成了一种蛋白质。接下来的几天，马特哈伊没日没夜地做实验，力图尽快鉴定出这种蛋白质是由什么氨基酸组成的。到 5 月 27 日，他有了结果：它是一条完全由苯丙氨酸组成的多肽链，证明了 UUU 是苯丙氨酸的密码子。第一个密码子被破译出来了。由于马特哈伊需要到外地参加培训，后面的工作由实验室的负责人尼伦伯格(Marshall W. Nirenberg, 1927)完成。他们想尽快宣布其发现，但是尼伦伯格在当时还没有名气，未能获准参加 6 月份举行的冷泉港会议，一直等到 8 月份才去莫斯科参加第五届生物化学国际会议。尼伦伯格被安排在一个小房间做 15 分钟的发言，只有 30 多名听众。其中一位听众向克里克转告了这个发现，克里克便邀请尼伦伯格到一个大会议室再次报告其发现，这才引起了轰动。其他实验室很快地重复了尼伦伯格和马特哈伊的发现并尝试用其他种合成 RNA 破解其他密码子。但是对那些并非完全由一种碱基组成的密码子的鉴定并不那么简单。尼伦伯格实验室发现在细胞外合成系统中加入一条非常短(仅由三个核苷酸组成)的 RNA(或者说一个密码子)也能够与微粒体和特定的氨基酸结合，印度出生的美国生物学家霍拉那(Gobind Khorana, 1922)实验室开发出了一种合成特定序列的 RNA 的有

效方法,这两个进展大大加快了破译遗传密码的进程。1966年,全部64个密码子(包括3个合成终止信号)被鉴定出来。1967年,尼伦伯格实验室破译了蛙和仓鼠所用的遗传密码,发现与大肠杆菌的遗传密码完全相同,证明了遗传密码的普适性。作为所有生物来自同一个祖先的证据之一,密码子在所有生物中都是基本相同的。人类从此有了一张破解遗传奥秘的密码表。1968年,尼伦伯格和霍拉那由于在破解遗传密码研究中所做出的贡献,而获得诺贝尔生理学或医学奖。

不同类型的细胞虽然有相同的基因组,但是却有着不同的形态和功能,这意味着它们的基因表达模式不同。有机体能适应不同的环境,也意味着它们的基因活动出现了变化。那么基因的表达是如何被调控的?首次阐明基因调控机制的,是三个在巴斯德研究所工作、1965年一起获得诺贝尔生理学或医学奖的法国生物学家:劳夫(Andre Lwoff, 1902-1994)、莫诺(Jacques Monod, 1910-1976)和雅各布(Francois Jacob, 1920)。这三个人的合作开始于1940年12月的某一天,当时正在研究细菌生长现象的莫诺走进劳夫办公室,请教他最近发现的一个奇怪的“二级生长”现象:往培养液中加入两种碳水化合物作为细菌的食物,细菌在经过一轮快速繁殖后,出现一段潜伏期,然后又开始新一轮的快速繁殖。劳夫告诉他,这是早在1900年就已经被发现的“酶适应”现象,微生物遇到新食物时,能够合成利用新食物所需要的酶。莫诺所观察的现象,是细菌对乳糖的适应,乳糖会诱导细菌合成降解这种糖的酶—— $\beta$ -半乳糖苷酶。从那以后,莫诺致力于弄清楚这种现象,甚至在一边参加抵抗德军占领运动一边秘密搞研究。不过一直到了20世纪50年代,才有了突破。对酶适应现象的最明显的解释是,在基因的控制下,细菌已预先合成了无活性的蛋白质前体,然后诱导物(乳糖)与该蛋白质前体结合,将它转变成有活性的酶( $\beta$ -半乳糖苷酶)。在1953年,莫诺用同位素标记的氨基酸做实验,结果却出乎意料: $\beta$ -半乳糖苷酶是在加了乳糖之后,用氨基酸从头合成的,并非预先已有了蛋白质前体。而且,乳糖作为诱导物,与它能作为 $\beta$ -半乳糖苷酶的底物被降解的性质没有关系,有些 $\beta$ -半乳糖苷酶的底物并不能诱导 $\beta$ -半乳糖苷酶的合成,而与乳糖结构类似的化合物虽然不能做 $\beta$ -半乳糖苷酶的底物,却能诱导 $\beta$ -半乳糖苷酶的合成。之后,莫诺又发现,乳糖除了能诱导 $\beta$ -半乳糖苷酶的合成,还能诱导其他蛋白质的合成,其中一种是乳糖通透酶,能帮助乳糖进入细菌。莫诺获得了一些细菌突变株,其中有的突变株合成的是突变型 $\beta$ -半乳糖苷酶或乳糖通透酶,还有一些突变株,在没有诱导物情况下,也持续地合成 $\beta$ -半乳糖苷酶或乳糖通透酶。莫诺实验室没有掌握研究这些突变株所必需的遗传学技术,于是他又想到了位于楼上的劳夫实验室。

第二次世界大战以后,劳夫开始研究噬菌体的溶原现象。有些菌株在被噬菌体入侵后,似乎能抵抗噬菌体的破坏,不会发生溶解,不过,过一段时间后,有

些细菌会自发地发生溶解,释放出噬菌体。“噬菌体小组”的人认为溶原现象没有研究的价值,但劳夫却对其很感兴趣。他发现了一种大肠杆菌的噬菌体 $\lambda$ ,并证明被 $\lambda$ 感染的大肠杆菌的溶原能力是能够遗传下去的,表明 $\lambda$ 以隐匿的形态——他称为原噬菌体——潜伏在细菌中,并有溶原性(不繁殖)和溶解性(繁殖)两种生长周期。他并且发现,如果用紫外线照射溶原性细菌,就能诱发溶原现象:大肠杆菌将停止生长,然后溶解并释放出噬菌体颗粒。这个发现使得对溶原现象的研究变得更加容易而且有价值了。为此,他招聘了雅各布。雅各布原是医学院学生,想要成为外科医生。1940年德军入侵法国后,他被迫中断学业逃到英国,作为军医参加了戴高乐的军队,在参加诺曼底登陆时受了重伤。虽然在战后完成了医学院的学业,但是他受的伤让他当不成外科医生。在读了《生命是什么?》一书后,他虽然对生物学一无所知,也决定从事遗传学研究,向劳夫和莫诺几次申请做博士论文研究都被拒绝。1950年,劳夫终于接受了雅各布的申请,分配他做“原噬菌体的诱导”课题。雅各布在1954年获得博士学位后,继续留在劳夫实验室,并与劳夫以前的学生沃尔曼(Elie Wollman)合作,通过研究细菌的接合现象(即细菌的有性繁殖,“雄性”细菌将部分染色体转入“雌性”细菌),逐渐揭示了溶原现象的机制。他们准确地确定了 $\lambda$ 原噬菌体结合在细菌染色体上的位置,并惊讶地发现,溶原性雄性细菌与非溶源性雌性细菌接合时,形成的合子多数都发生溶解并释放出噬菌体。这种“合子诱导”现象表明在溶原性细菌的细胞质中存在某种调控系统维持原噬菌体与细菌的平衡,而非溶原性细菌中不存在这种系统,因此在接合过程中原噬菌体一旦进入非溶原性细菌中,就被诱导繁殖发生溶解。他们也发现,在那些已携带了一个原噬菌体的细菌能够抵抗其他噬菌体的感染,这种免疫能力是噬菌体的一个基因起作用的结果。

莫诺与雅各布的合作,就是用细菌接合技术来研究 $\beta$ -半乳糖苷酶的诱导现象。到巴斯德研究所做短暂研究的美国生物家帕迪(Arthur Pardee)也参与了这项研究,并在1959年联合在《分子生物学杂志》上发表了论文,这项研究后来人们根据论文的署名顺序将其称为“PaJaMo实验”。他们发现,如果把一种只在乳糖诱导下才能合成 $\beta$ -半乳糖苷酶的雄性细菌与只能合成突变型 $\beta$ -半乳糖苷酶的雌性细菌接合,那么形成的合子在不存在乳糖时,也能快速地合成正常的 $\beta$ -半乳糖苷酶,这个合成过程在几个小时后停止下来。这个实验表明,在细菌的细胞质中,存在着某种“阻抑物”抑制着 $\beta$ -半乳糖苷酶的合成,而乳糖(更确切地说是乳糖衍生物)能够抑制阻抑物的活性,解除了对 $\beta$ -半乳糖苷酶合成的抑制,因此,乳糖诱发 $\beta$ -半乳糖苷酶的合成实际上是双重抑制导致的。莫诺与雅各布认为阻抑物是由调节基因编码的一种蛋白质,它与位于 $\beta$ -半乳糖苷酶基因上游的DNA序列(称为“操纵基因”)结合后,阻止 $\beta$ -半乳糖苷酶基因转录成RNA,从而抑制了 $\beta$ -半乳糖苷酶的合成。诱导物与阻抑物结合后,

改变了阻抑物的构象,使得它没法再与操纵基因结合,从而诱导了 $\beta$ -半乳糖苷酶基因的表达。这个现象与原噬菌体的“合子诱导”现象非常相似,同样的机制也能够解释紫外线诱导的溶原现象:紫外线作为诱导物抑制了阻抑物。在噬菌体和细菌两种系统中都存在同样的调控机制,意味着这种机制具有普遍意义(后来人们发现,在细胞中除了阻抑物,也有激活物能够激活基因的表达)。莫诺与雅各布并指出,一个调节基因能够同时控制几个结构基因(例如同时控制 $\beta$ -半乳糖苷酶基因和乳糖通透酶基因)。这些基因往往聚集在一起组成一个“操纵子”,在一段被称为“启动子”的特定 DNA 序列的控制下,转录成一条信使 RNA。

这个“操纵子模型”首次揭示了基因有着不同的种类:除了那些编码酶或结构蛋白的“结构基因”,还有一类“调节基因”,它们的唯一功能就是控制其他基因的活动。这个发现彻底改变了分子遗传学的研究,为未来的研究指明了方向:如果要知道基因是如何影响了生物的遗传、发育和生理的,就必须研究基因的表达和调控,那么控制着基因的表达和调控的调节基因及其产物就应该成为研究的核心。

分子生物学一词最早为洛克非勒基金会自然科学分部主任维佛(Warren Weaver)在一份报告中使用,意指一个用现代技术研究亚细胞物质的结构与功能的新领域。在洛克非勒基金会的资助下,德布吕克在 20 世纪 40 年代创建噬菌体小组,一向被认为是分子生物学诞生的标志。这批受波尔、薛定谔、缪勒的影响而研究生物遗传的物理学家们的最初目的,乃是要在生命现象中发现新的物理定律,而并不是真正在研究生物的遗传问题。他们把蛋白质当作遗传物质,迟迟不承认 DNA 的重要性,搞错了研究对象。他们完全忽视了化学方法的重要性——德布吕克以“贬低生物化学”著称,而生物化学其实才是在分子水平上研究遗传现象的主要方法。因此,分子遗传学的传统是从比德尔、艾弗里等人的生物化学研究开始的,而在 1953 年随着沃森-克里克模型的诞生而确立。沃森虽然是噬菌体小组的成员,然而他却从来不是物理学家,而是受过博物学教育的遗传学家。克里克虽然是学物理出身,却来自与噬菌体小组(信息学派)完全不同的另一个生物物理传统——欧洲的结构学派,这个学派坚信生命现象不存在特别的物理定律,普通的物理定律可以解释一切的生命现象,致力于探讨生命大分子的结构。而按照沃森、克里克本人的说法,他们在建构模型时,则受的是化学家鲍林的影响。建构 DNA 双螺旋模型时所依据的两条主要数据,一条来自生物物理(X 射线衍射图),一条来自生物化学(查加夫比值),而成功的关键,又是因为充分了解基因的遗传学特性。DNA 双螺旋结构的提出,不只是在化学家影响之下,一名遗传学家和一名物理学家的成功合作,更象征着生物学、化学和物理学的统一。缪勒当年的号召已经实现。分子遗传学就是一门综合了遗传学、

生物化学、生物物理和信息学,主宰了生物学所有学科的研究的新生学科。

DNA 双螺旋模型(包括中心法则)的发现,是 20 世纪最为重大的科学发现之一,也是生物学历史上唯一可与达尔文进化论相比的最重大的发现,它与自然选择一样,都是统一了生物学的大概念。分子遗传学的诞生同时也宣告了传统意义上的遗传学(经典遗传学或传递遗传学)作为一门前沿学科的终结。经典遗传学的每一条定律或例外,都可以在分子水平上加以解释,从这个意义上说,经典遗传学已被分子遗传学所取代。在经过了 100 年的探讨之后,基因的本质已经明了。但是人类对遗传现象的研究远远没有结束。有关基因的调控、功能和历史,它在发育、生理和进化的作用,还存在许多重大的问题有待解决和发现。在经历了 100 年的风雨沧桑之后,遗传学仍然是一门年轻的科学。

## 第三章 分子时代

### 一、二次革命

在 20 世纪 60 年代,分子生物学进入了全盛时期,向生物学的各个领域挺进。分子生物学的先驱们也成了科学界的英雄人物,甚至新闻界追踪的热点人物。在这场大变革中,诺贝尔奖委员会起到了推波助澜的重要作用。在 1962 年到 1969 年这 8 年的诺贝尔生理学奖,有一半奖给了分子生物学的奠基者:1962 年授予克里克、沃森和威尔金斯,1965 年授予雅各布、劳夫和莫诺,1968 年授予测定转运 RNA 结构的霍里(Robert W. Holley, 1922-1993)和为破译遗传密码做出重大贡献的尼伦伯格和霍拉那,最后,在 1969 年授予了噬菌体小组的三名创建者德布吕克、卢瑞亚和赫尔希。诺贝尔奖不仅提高了其获奖者的学术地位,而且也提高了其社会地位和政治地位,使他们能在科研规划、科研决策、科研资金分配各个方面都发挥举足轻重的作用。一些以分子生物学为重要研究领域 of 的研究所相继成立,各个研究型大学纷纷成立分子生物学系或建立分子生物学实验室,许多老牌的实验室也招收了分子生物学训练的研究人员,“鸟枪换炮”似的使用分子生物学技术。通过创办专门发表分子生物学方面的研究论文的新期刊或改造已有的期刊,分子生物学家控制了论文发表渠道。通过更新大学生物学课程,特别是遗传学和生物化学课程,分子生物学进入了大学讲堂,培养出新一代的分子生物学家。分子生物学方面的研究容易获得重大资助,不做分子层次研究的传统课题则被拒之门外。生物学开始了一个“分子化”过程,紧随分子遗传学之后,传统的学科纷纷出现了分子层次的新领域:分子分类学、分子形态学、分子进化论、分子免疫学、分子内分泌学、分子病理学、分子药理学……甚至一两篇论文就足以开创一个新的分子研究领域。分子生物学家们并不认为他们已解决了生物学的所有问题,但是相信他们已掌握了解决未解决的问题的钥匙,生物学的所有现象最终必须被还原到分子的层次才能得到解释。1967 年,因为对视觉分子机制的研究而获得诺贝尔生理学奖的瓦尔德(George Wald, 1906-1997)曾经雄心勃勃地宣布:“只有一个生物学,那就是分子生物学。”这个明显是言过其实的声明反映了当时许多分子生物学家的心声,也激起了传统生物学家的不满。面对这场分子革命,传统生物学家们为了保护所在领域的自主性和保住自己的地位、科研基金来源,奋起反抗,在传统生物学家和分子生物学家之间,爆发了一场爱德华·威尔逊所谓的“分子战争”。

与此同时,一些分子生物学创建者感到分子生物学的最主要问题已经解决,分子生物学已过了激动人心的革命时期,而进入了乏味的常规科学时期。他们试图去开辟新的疆界,从而脱离了分子生物学研究的主流。对基因的研究未能发现德布吕克所希望出现的新的物理原理,这使他非常失望,改而以一种能够对光和其他刺激做出反应的霉菌为模型,研究感觉生理学。布莱纳、雅各布分别以线虫、小鼠为模型,转而研究发育生物学。克里克在 1976 年到美国加盟新成立的索尔克研究所,改而研究意识。

就在他们以为分子生物学已功德圆满的时候,它正在孕育着新的革命。克里克在 1958 年提出的“遗传信息只能单向地从核酸传到蛋白质”这一所谓“中心法则”(central dogma)稍后被沃森更明确地表示为遗传信息只能单向地从 DNA 传到 RNA,再由 RNA 传到蛋白质,被写进了分子生物学教科书,为每一个分子生物学所接受。中心法则不过是个总结性的假说,但是克里克称之为 dogma 却让人有了这是一个不可质疑的信条的印象(克里克后来解释说,他混淆了 dogma 和 axiom(原理)这两个词)。特闵(Howard M. Temin, 1934-1994)在 1962 年的发现动摇了这个信条,也使得这个重大发现迟迟未能获得承认。特闵研究的是一种能引起鸡的恶性肿瘤的肉瘤病毒 RSV,这种病毒的遗传物质在前一年已被发现是 RNA 而不是 DNA。特闵发现,在 RSV 感染了鸡的细胞后,出现了 DNA 合成,而在鸡细胞中新合成的 DNA 具有 RSV 特异性,这意味着新的 DNA 是以 RSV 中的 RNA 为模板合成的,也就是说,遗传信息可以逆向地从 RNA 传递到 DNA。特闵在 1964 年的冷泉港会议上报告了这个发现,但是在该会议上以及随后几年中,都被忽视了。直到 1970 年,特闵和巴尔的摩(David Baltimore, 1938)分别从不同的病毒中分离出了能以 RNA 合成 DNA 的聚合酶,才获得了公认,并很快地在 1975 年分享诺贝尔奖。“中心法则”被逆反了,这种现象因此被称为逆转录,具有逆转录能力的这些病毒被称为逆转录病毒。

逆转录现象的发现,要求对“中心法则”做出局部的修正,这也许算不上什么革命。但是在这个发现被授予诺贝尔奖两年之后,一场真正的革命开始发生了。此时,人们已确定了细菌中基因的物理结构。在细菌的基因组中,基因、RNA 和蛋白质的序列有着——对应的关系。尽管真核生物要比细菌复杂得多,但是遗传学的研究已表明真核生物的基因和细菌的基因遵循相同的遗传规律,分子生物学家们也就很自然地认定所有的生物都是有着类似细菌那样的简单而完美的基因结构,因而对基因表达的调控也是类似的。不过,也有一些迹象表明这种认定可能是过于简单化了。细菌没有细胞核,遗传信息的转录(从 DNA 到 RNA)和翻译(从 RNA 到蛋白质)位于同一个地方,遗传信息从 DNA 复制给 RNA 后,能立即被用于制造蛋白质。但是真核生物有细胞核,转录发生于细胞核中,而翻译位于细胞质中,细胞核中合成的信使 RNA 要被转运出细胞核才能被用

于制造蛋白质，细胞核可能是一个加工 RNA 的地点。人们在细胞核中发现的 RNA——异质 RNA——其长度要比信使 RNA 长得多，其寿命又短得多，很可能就是信使 RNA 的前体。的确，人们发现不管是异质 RNA 还是信使 RNA，它们的两端都被加工过了：前端加了一个甲基化鸟嘌呤核苷(称为“帽”)，后端则加上一长串腺嘧啶核苷(称为“聚 A 尾”)。不过，人们相信一个基因就是一个连续的序列，对 RNA 的加工只限于在两端所做的化学修饰。因此，当 1977 年两个实验室各自宣布他们发现基因能够是不连续的，一个基因可由几个分离的 DNA 片段所组成时，它完全出乎了人们的意料。

这两个实验室是冷泉港实验室的罗伯兹(Richard J. Roberts, 1943)实验室和麻省理工学院的夏普(Phillip A. Sharp, 1944)实验室，他们研究的是同一种病毒：腺病毒。这种病毒感染高等生物(导致普通感冒)，其基因组的许多性质与其宿主细胞的基因组类似，而该病毒结构又很简单，因此是研究高等生物的基因及其功能的良好工具。该病毒的基因组是一条 DNA 分子，罗伯兹和夏普的原先目标是要确定病毒的不同基因在该 DNA 分子上的位置，采用的方法是让信使 RNA 与 DNA 杂交，信使 RNA 能与合成它的 DNA 模板结合形成双链。他们发现有一种信使 RNA 的头端不能与 DNA 模板形成双链。进一步的研究发现，与 RNA 头端片段相对应的 DNA 竟位于三个不同的地方。也就是说，这一条信使 RNA 与 4 个分离的 DNA 片段相对应。他们由此得出结论说，在病毒基因组中存在“断裂基因”，它是由不连续的 DNA 片段组成的，一条信使 RNA 即是由数条 DNA 片段转录来的 RNA 剪接而成。

那么，“断裂基因”是腺病毒特有的，还是个普遍现象呢？其他几个实验室通过将信使 RNA 与基因组 DNA 杂交，也很快地证明了在其他病毒和真核生物中，都存在断裂基因。事实上，断裂基因结构是真核生物中最普遍的基因结构。一个编码蛋白质的基因往往被数个非编码区分割开来，编码区称为外显子(能在信使 RNA 中找到的 DNA 序列)，非编码区称为内含子(在合成信使 RNA 时被切除掉、没有明显功能的 DNA 序列)。高等生物平均来说一个基因含有 8 个内含子，由 DNA 模板转录而得的初级 RNA 往往比最终得到的信使 RNA 要长 4 倍。某些基因的内含子数量高达 60 个，内含子序列占据了基因序列的 95%。用放射性同位素标记的方法做实验，分子生物学大致弄清楚了真核生物的转录过程：基因先是被转录成一整条寿命很短的初级 RNA，然后该 RNA 被“剪接”成了信使 RNA，将与内含子对应的 RNA 序列的切除，把余下的与外显子对应的片段拼接起来。这个加工过程发生于细胞核内，经过加工的信使 RNA 被转运到细胞质中，翻译成蛋白质。

内含子虽然在真核生物中普遍存在，但是绝非必不可少的。某些基因，例如组蛋白的基因，并不含有内含子。简单的真核生物(例如酵母菌)的大多数基因



都不含内含子,其内含子长度一般也比较短。个别原核生物的基因也含有内含子。所以内含子并非区分真核生物和原核生物的绝对特征,但是的确是高等真核生物(植物和动物)的一个普遍特征。

断裂基因的发现加深了我们对基因、遗传和进化的认识,给生物学带来了一场革命。只有少数内含子编码蛋白质或功能性 RNA,或有调控基因表达的功能,绝大多数内含子不具有功能,是所谓“垃圾 DNA”。在发现断裂基因的同一年(1977年),人们发现在基因组中存在“假基因”,在结构上类似于基因,但是不具有功能,是以前的基因由于突变丧失了功能后遗留下来的分子化石。假基因也是一种垃圾 DNA。在真核基因组中还有一种垃圾 DNA 为“重复序列”,通常是一些相当短简单序列重复了多次,有的高度重复序列甚至重复了上百万次。这些重复序列不被转录,并不传递遗传信息。高度真核生物的基因组大部分是垃圾 DNA。例如,人的基因组中近一半是重复序列,剩下的单一序列中,大部分是由内含子和假基因组成的。换句话说,人的基因组绝大部分(90%以上)是没有已知功能的垃圾 DNA,只有大约 3%是编码蛋白质的。为什么高度真核生物的基因组中含有如此之多的垃圾 DNA?它们是如何起源的?假基因显然是以前基因的化石。高度重复序列则可能是寄生在基因组中的“自私”DNA。内含子一般也被认为是从前在进化过程中起过重要作用的序列的残余物。在某些基因中,外显子编码的蛋白质片段是结构上相对独立的所谓功能域(domain),这表明来自不同基因的外显子经过重新排列后,能够组成含有蛋白质编码序列的新组合的新基因,称为“外显子混合”(exon shuffling)。一些研究结果支持这个假说,例如,人类编码低密度脂蛋白受体的基因的外显子,与某种血液凝结因子和表皮生长因子的外显子相同,表明它们都是经过外显子混合过程而得的基因。内含子的出现使得基因重组和重复变得容易,能够通过协助外显子混合而加速进化速度。内含子很可能在生物进化的早期,在原核生物与真核生物分离之前就已出现。在早期阶段,通过外显子混合产生新基因可能是一种主要方式。在后来,由于细胞能够快速分裂对原核生物和简单的真核生物来说非常重要,在自然选择的作用下,变得累赘的内含子逐渐从它们的大多数基因中剔除了,而细胞快速分裂对高等真核生物来说并非一种优势,因此内含子在其基因组中保留了下来。从这个意义上说,今天的细菌是进化最完全的生物,已清除了基因组中绝大部分的垃圾。不过,也有一些例子表明,有的内含子是后来被插入已有的基因中的。

传统上,生物的进化被认为是基因突变累积下来的结果。外显子混合提供了一种加速进化的新机制。断裂基因的发现也使我们发现了基因进化的其他机制。例如,在外显子与内含子交界处发生的突变,能够改变 RNA 剪接的位置,使原来的内含子变成外显子的一部分,从而在蛋白质中间新插进了一段氨基酸

序列。在初级 RNA 的不同的位置发生的剪接,能够生成不同的信使 RNA,从而使同一段 DNA 序列编码几种不同的蛋白质。

RNA 剪接发生于细胞核中一种被称为剪接体的颗粒中。这是一些由蛋白质和几种特殊的小 RNA 分子组成的颗粒。线粒体等细胞器中的某些基因也含有内含子,但是它们的剪接机制与核基因的剪接机制不同,并不通过剪接体。其中有的细胞器内含子序列编码一种蛋白质,该蛋白质再将编码它的内含子切除。比这个发现更令人惊讶的是,在 1981 年,美国生物学家切赫(Thomas R. Cech, 1913)在研究原生生物四膜虫的核糖体 RNA 前体的剪接时的发现。在没有任何蛋白质存在的情况下,该 RNA 对自己进行了剪接。也就是说,这种 RNA 是一种有催化能力的酶。在以前,酶被认为是蛋白质的专利,这是人们发现的第一种非蛋白质的酶。这种具有催化能力的 RNA 被称为核酶(ribozyme),目前已发现了近百种核酶。

核酶的发现不仅改变了人们对酶的定义,而且也有助于我们理解生命是如何起源的。在发现核酶之前,分子生物学严格地区分核酸和蛋白质的功能:核酸用于储存和传递遗传信息,蛋白质具有结构和催化功能。没有蛋白质的催化,核酸没法自我复制和翻译蛋白质;没有核酸当模板,也没法生成有特定结构的蛋白质。那么,在生命的早期,是先有核酸还是先有蛋白质呢?这成了一个是先有鸡还是先有蛋的难题。现在,我们知道了 RNA 本身就可以是一种酶,不需要借助蛋白质就可以自我催化,那么就不难想象, RNA 是最早出现的生物大分子,同时具有携带遗传信息和催化功能。在生命的早期,有一个“RNA 世界”。

## 二、新疆域

远在遗传学诞生之前,人们已经通过杂交等手段改变生物体的遗传构成,但是这种改变是相当笼统和盲目的。从遗传学诞生日起,人们就梦想着有一天能够直接而精确地改变生物体的基因,或者说,对生物体实施“遗传工程”。1927 年,缪勒发现用 X 射线辐射果蝇,可以诱发突变,人类首次拥有了可以直接改变生物体的遗传物质的方法,但是诱发突变虽然提高了突变率,它和自发突变一样都是随机的,并不能得到特定的结果。真正的遗传工程始于人们能够切割和拼接特定的 DNA 片段,而这一切,要归功于限制性酶的发现。

限制性酶的发现来自于对一种似乎没有多大价值的生物现象的研究,整个发现过程持续了近 20 年。在 20 世纪 50 年代初,人们注意到噬菌体在不同的菌株中的生长情况不同,在某个菌株中生长得很好的噬菌体,在新菌株中则生长得很差,或者说受到了“限制”。但是,有的噬菌体总是能够逃脱“限制”,在新菌株中同样可以长得很好,似乎它们获得了特定的“修饰”,使它们不受宿主的“限制”。在 20 世纪 60 年代初期,瑞士生物学家阿伯(Werner Arber, 1929)用实验

证明，“限制性”是由于噬菌体 DNA 被降解导致的，而“修饰”也发生于噬菌体 DNA 上。1965 年，阿伯推测说，在细菌中存在一种限制性酶，能切割特定序列的 DNA，使得噬菌体 DNA 因此降解；同时，在细菌中还有一种修饰酶，对相同序列的细菌 DNA 做甲基化修饰，保护细菌自身的 DNA 不被限制性酶所降解。这样，在宿主 DNA 受到保护的同时，没有经过恰当修饰的外源 DNA 在进入细菌中后就会被切割、降解掉。在阿伯做出这个推测三年后，他和同事在大肠杆菌的抽提液中发现了限制性酶的活性，同一年，麦赛尔逊和袁 (Robert Yuan) 从另一种大肠杆菌菌株中纯化出了第一种限制性酶。现在我们知道，这两种限制性酶都属于一级限制性酶，它们虽然识别特定的 DNA 序列，但是对 DNA 进行随机的切割，因此对遗传工程来说并不是很有用。遗传工程需要的是既能识别特定的 DNA 序列，又只切割该特定序列的所谓二级限制性酶，这种酶是美国生物学家史密斯 (Hamilton O. Smith, 1929) 于 1970 年从流感嗜血杆菌中首次发现的。这种限制性酶能将外源 DNA 降解成片段，但是并不攻击流感嗜血杆菌自身的 DNA。而且，史密斯发现，所有的降解片段的两端都有相同的三个碱基，表明这种酶识别一个特定的 6 个碱基对序列，该序列是对称的，并被酶从正中间切割开来。另一位美国生物学家纳善斯 (Daniel Nathans, 1928) 很快利用了限制性酶这个工具来做研究。1971 年，他用史密斯发现的限制性酶把一种猿猴病毒 SV40 的基因组切割成了 11 个特定的片段。三年后，纳善斯又用另外两种新发现的限制性酶切割 SV40 基因组，然后对用三种限制性酶切割而成的 DNA 片段进行排列组合，组成了 SV40 基因组的图谱，这是人类首次用化学方法获得的基因组图谱。1978 年，SV40 基因组序列被全部测定，就在这一年，阿伯、史密斯和纳善斯作为遗传工程的先驱者，被授予诺贝尔生理学奖。

但是第一次遗传工程是在美国斯坦福大学的生物学家伯格 (Paul Berg, 1926) 实验室完成的，并在 1972 年发表于《美国科学院院刊》。他们用一种限制性酶分别切割环状 SV40 基因组 DNA，和一段含有噬菌体  $\lambda$  DNA 和三个与半乳糖利用有关的大肠杆菌基因的 DNA ( $\lambda$ dvgal)，再用两种酶——外切酶和末端转移酶——改变这两种 DNA 片段的末端，分别重复加上 A 和 T 序列，这样这些互补的重复序列就会配对，使来自 SV40 和噬菌体  $\lambda$  的 DNA 片段能够连接起来。最后，他们加入 DNA 聚合酶和连接酶，让环状 DNA 分子闭合，形成了一个由 SV40 和噬菌体  $\lambda$  DNA 杂交而成的环状 DNA 分子，其大小大约是环状 SV40 基因组的三倍。这个实验的每一个步骤都不是伯格实验室的首创。末端转移酶、DNA 聚合酶和连接酶的作用早就被发现，而在一年前，纳善斯已用限制性酶切割 SV40 基因组。同一年，在斯坦福大学另一个实验室做博士论文的研究生洛班 (Peter Lobban) 也用末端转移酶加重复序列 A 和 T 的办法，把来自噬菌体 P22 的两段 DNA 连接了起来。伯格实验的独创之处在于它是首次综合了这些

步骤,并且首次在体外将来自不同物种的 DNA 重组起来。这个重组 DNA 分子由于含有哺乳动物病毒序列,有可能被结合进哺乳动物细胞的染色体中;又由于含有噬菌体  $\lambda$  序列,有可能在细菌中扩增。虽然,由于许多人担心扩增含有病毒序列的大肠杆菌的危险性使得伯格中断了进一步的实验,但是伯格实验已为未来的遗传工程绘制了蓝图:用细菌扩增重组 DNA,并把重组 DNA 引入生物体中。

伯格在 1971 年 6 月冷泉港会议上首次报告其实验结果时,就引起了分子生物学家们的担忧:伯格采用的病毒 SV40 是一种致癌病毒,这种研究有可能培育出携带致癌基因的重组大肠杆菌,由于人体肠道内就生长着大肠杆菌,一旦重组大肠杆菌从实验室中逃逸,就有可能在人群中传播它们所携带的致癌基因。1973 年 1 月 22-24 日在加州阿斯洛马(Asilomar)举行会议讨论重组 DNA 技术的危险性。这一年的 3 月份,波义耳(Herbert Boyer)、科恩(Stanley Cohen)实验室成功地进行了“分子克隆”,与伯格实验不同的是,他们不是采用噬菌体  $\lambda$  DNA 而是采用细菌的质粒作为重组 DNA 的载体。质粒是一种环形的 DNA 分子,携带着能抵抗抗生素的基因,一旦进入细菌细胞中,就能自动大量地复制,并表达被重组进去的基因。这个实验大大改进了重组 DNA 技术,进一步引起了分子生物学家们的担忧。美国科学院建立了一个专门的委员会,由伯格任主席,在 1974 年同时给《美国科学院院刊》和《科学》写了一封信,建议分子生物学家自愿地暂停重组 DNA 实验,召开一次讨论会讨论重组 DNA 技术潜在的危险性。会议于 1975 年 2 月 24-27 日在阿斯洛马举行,会后由伯格、巴尔的摩、布莱纳等人撰写了会议报告,在 6 月份由《科学》发表。报告衡量了重组 DNA 技术的潜在危险,建议继续从事这方面的研究,同时应采取物理和生物两方面的措施降低实验的危险性。物理措施包括在实验时穿戴实验服和手套、使用通风橱、遵循微生物学研究的消毒规范等等,以避免潜在的病原体与实验者接触或逃逸进环境中。由于分子生物学家大多不熟悉传统的微生物学研究规范,更有必要加强这方面的训练。生物措施包括对那些进行重组 DNA 实验的有机体做适当的改变,使它们无法在实验室之外生存。1976 年 6 月 23 日,美国国家卫生院在阿斯洛马会议所提出的建议的基础上,公布了重组 DNA 研究规则。与此同时,欧洲国家也制定了类似的规则。

阿斯洛马会议之后,科学界有关重组 DNA 技术的争议告一段落,但是在媒体的煽动下,在公众中却出现了恐慌。人们担心重组 DNA 实验会创造出新的病原体,引发致命流行病,会创造出难以控制的怪物,会被用于改变人类基因组,导致“优生学”运动,等等。其中最主要的,是担心会从重组 DNA 实验室逃逸出新的病原体。这种恐慌在 1976-1977 年间达到了顶峰。就在美国国家卫生院公布重组 DNA 研究规则的同一天,麻省剑桥市长针对哈佛大学拟建一个用于重

组 DNA 技术研究的新实验室,举行了一次听证会,然后禁止哈佛大学建造实验室。在经过了几个月的争论之后,市政委员会从听从专家的意见,推翻了市长的决定,同意建造该实验室。与此同时,参议员爱德华·肯尼迪(Edward Kennedy)抨击科学家们想要自我管理重组 DNA 研究,举行国会听证会打算通过立法限制重组 DNA 研究。1977 年,美国科学院举行大会时,示威者举着反科学牌子冲进会议室,抢夺话筒。国会又多次举行听证会,并提出多项法案严厉限制重组 DNA 研究。美国科学界在美国科学院的领导下奋起抗争,没有一项这样的法案获得通过,而到了 1978 年底,这场媒体和立法恐慌就基本平息了。

为什么这场恐慌能在如此短的时间内就获得平息?通过举行一系列的评估会议,科学界出示了大量的证据,让公众们相信,只要遵循国家卫生院制定的规则,重组 DNA 技术就是安全的。同时,科学界也让公众们明白,以重组 DNA 技术为代表的遗传工程不仅能够帮助科学家们从事生物学方面的基础研究,而且有着与公众切身利益息息相关的应用前景。这些应用前景包括:将人的基因重组进细菌质粒,让细菌大量地生产具有重大医疗价值的生物制剂,例如人胰岛素、生长激素或干扰素;改良农作物,使它们能抵抗虫害、疾病或具有固氮能力(从而减少施化肥);检测、治疗人的遗传病。生物学家们很快用实验结果表明他们并不是在开空头支票。1977 年秋天,波义耳实验室用重组细菌合成人生长激素抑制素,证明了用细菌合成人体蛋白质是可能的。波义耳与年轻的风险投资者斯旺森(Robert Swanson)合作,组建第一家生物高技术公司 Genentech 公司,与哈佛大学吉尔伯特(Walter Gilbert, 1932)展开了克隆人胰岛素基因的竞争。1978 年,Genentech 公司的科学家们领先于吉尔伯特实验室,首先把人胰岛素基因克隆进大肠杆菌,并成功地让大肠杆菌合成人胰岛素(1982 年,重组人胰岛素成为第一种获准上市的重组 DNA 药物)。1979 年和 1980 年,人生长激素和人干扰素也先后在重组细菌中合成出来。Genentech 公司在 1980 年 10 月 14 日以一股 35 美元上市,当天收盘时股价已涨到了 89 美元,创下了记录。

加州大学旧金山分校简悦威(Yuet-Wai Kan, 1936)实验室首先应用分子生物学技术检测遗传病。1976 年,他们分别从正常人和地中海型贫血症患者的细胞抽取出基因组 DNA,然后用编码  $\alpha$  球蛋白基因的 DNA 与之杂交。地中海型贫血症是由于丧失了  $\alpha$  球蛋白基因引起的,因此通过定量地测量 DNA 杂交的结果,就可以将正常人和地中海型贫血症患者的 DNA 区分开来。1978 年,他们开发出了一种影响更大的技术。镰刀形贫血症是由于位于 11 号染色体上的  $\beta$  球蛋白基因发生了一个点突变引起的,即序列 CCTGAGG 变成了 CCTGTGG。简悦威实验室发现,有一种限制性酶 Mst II 识别 CCTNAGG 序列(N 表示任何碱基),因此它可以识别并切割正常的球蛋白基因,却不能识别镰刀形贫血症患者所携带的该基因。这样,用 Mst II 分别切割正常人和镰刀形贫血症患者

者的基因组 DNA,就会出现不同的切割片段,产生了所谓“限制性片段长度多态性”(Restriction Fragment Length Polymorphisms,缩写为 RFLP),就可以将两者区分开来。在 20 世纪 60 年代,人们已经能够产前诊断检测某些遗传病,方法是抽取羊水,培养其中的胎儿细胞,然后检测染色体结构是否发生变化,或看看能否检测到异常蛋白质。但是如果一种遗传病不是由于染色体结构发生变化引起的,或者突变基因不在羊水细胞中表达,这种产前诊断就无效了。简悦威的方法则不存在这些问题,它直接检测 DNA 序列发生的变化,从羊水细胞中抽取出 DNA 就可以做可靠的检测(所有的细胞都会携带被检测的治病基因,不管是否在该细胞中表达)。

1980 年,分子生物学家首次把外源 DNA 结合进了植物细胞中。由于从一个植物细胞就可以克隆出一株植物,因此这个结果意味着人们很快就可以培育出转基因植物。3 年后,第一种转基因植物(一种携带了抵抗抗生素基因的烟草)诞生了。1985 年,能抗虫害、病害的转基因作物开始了田间试验。但是直到 1994 年,市场上才首次出现了转基因食品,一种软化缓慢的西红柿。目前,转基因作物已得到广泛的推广、栽培和使用。在美国市场上,大约 60%~70% 的食品含有转基因成分。1980 年,耶鲁大学鲁德(Frank Ruddle)及其同事在体外将一段人病毒基因注射到小鼠胚胎细胞中,这些胚胎细胞经过几次分裂后,被植入小鼠子宫。20 天后,产下了 78 只小鼠,其中 2 只的基因组带有外源 DNA。这些转基因小鼠能够把这些外源 DNA 一直遗传下去。转基因动物诞生了。尽管到现在,有经济价值的转基因动物还处于实验阶段,未进入市场,但是转基因动物,特别是转基因小鼠,已成为研究动物基因表达的重要工具。

这一切,都让公众相信,遗传工程具有重大的医疗价值和经济价值,也很少有人会再对科学家们在实验室从事遗传工程的研究感到恐慌。但是在遗传工程走出实验室、开始应用之后,仍然会引起争议甚至恐慌,例如转基因作物、基因疗法所引发的一系列社会风波,更多的是属于社会、政治和经济问题,而不是科学问题了。当公众切身地感受到遗传工程的好处或对其可能的害处感到忧虑时,很少有人认识到,遗传工程不仅仅是一项正在改变着人类社会的应用技术,而且已成了从事分子生物学研究一个不可或缺的工具,彻底地改变了生物学研究的策略。有了遗传工程,生物学成了一门分子水平的实验科学。

有机体中的蛋白质(或其他生物分子。由于蛋白质是最重要的生物分子,以下仅以之为例)大多很稀少,难以大量地纯化,因此要直接用生物化学方法抽取、纯化后对它们进行分析是相当困难或不可能的。另一种方法是分离出编码感兴趣的蛋白质的基因。但是有机体的基因组非常巨大而复杂,而某个基因通常只在一个细胞基因组中出现一两次,用常规的生物化学方法也无法将之分离出来进行分析。重组 DNA 技术解决了这个困难。它把可能含有感兴趣的基因序列

的 DNA 片段从基因组分离下来后,插入能够自我复制的 DNA 载体(例如细菌质粒)中,形成重组 DNA,将之转入细菌,之后,让细菌繁殖,就会“克隆”出大量的细菌。一方面,可以把重组蛋白质从这些细菌中提取出来,将之纯化,就有了足够量的蛋白质可用以做生物化学分析、结构分析(将蛋白质结晶后用 X 射线衍射法测定其空间结构)和功能研究。另一方面,将这些细菌中的质粒提取出来,就可得到足够量的重组 DNA,对之进行种种分析,包括测定其序列,这样,就得到了该基因的序列。从基因序列可以推导出它所编码的蛋白质的氨基酸序列,进而推测蛋白质的空间结构。用类似的方法也可以分离和分析控制基因表达的启动子和其他控制序列。

我们不仅可以根据蛋白质的序列和结构推测其功能,而且可以用遗传工程的方法改变其序列和结构,以验证这种推测是否正确。一种常用的方法是用定向突变技术,把蛋白质序列中的某个氨基酸置换成其他氨基酸,然后看看蛋白质的结构和功能是否发生了变化。例如,如果该蛋白质是一种酶,可以用这个办法研究其催化机制,知道哪些氨基酸参与结合底物,哪些氨基酸执行催化功能,其相对重要性如何,等等。我们也可以检验突变发生于体内时的后果。如果把突变后的基因引入卵子或细胞中,就能创造出转基因生物,从而可以研究某个蛋白质或某段 DNA 片段在体内的功能。用类似的方法,也可以研究将某个基因删除、用同源基因取代或改变基因的表达水平后,有机体所发生的变化。有了遗传工程,研究某个基因在生物发育过程中的作用,在分子水平上研究生物发育,才成为可能。

在生物学历史上,一直存在着还原主义与反还原主义之争。还原主义的基本信念是,生命现象完全是物理、化学作用的结果,因此把生物体还原到分子层次后,用物理、化学作用足以解释一切生命功能。历史上曾经有过活力主义与还原主义对抗,认为生命物质与非生命物质有着本质的差异,生物体内还存在着无法用物理、化学作用来解释的神秘的活力。进入 20 世纪后,活力主义很快没有了市场,由整体主义取而代之与还原主义相抗衡。整体主义在承认生命物质与非生命物质没有不同,生命现象完全是物理、化学作用的结果的同时,否认用还原分析的方法足以解释生命现象。对还原主义一个常见的批评是,要研究组成有机体的分子,就要杀死有机体和细胞,在体外加以研究。再精致的体外研究都是在破坏了整体结构的状态下进行的,都无法完全重复和反映活有机体的状况。因此想从分子水平上充分理解生命现象是不可能的。但是遗传工程的出现消除了这个障碍。借助于遗传工程,我们已完全可以不先杀死有机体就在分子水平上研究有机体。现在已很少有人还会怀疑,要透彻地了解某个生命功能,必须在分子层次上进行,而通过分子分析也足以阐明生命的功能。这是还原主义的胜利。





# 第三編 生命



# 第一章 进化是什么

## 一、进化没有方向

从亚里士多德开始，西方哲学家、科学家们就普遍认为自然界存在着一个从低级到高级的阶梯。当拉马克构建第一个成系统的进化假说时，他对这个自然界阶梯的观念全盘接收，只不过把它改造成了动态的。生物进化被视为是一个从低级到高级一级一级向上攀升的方向性过程，而人类就位于这个过程的高峰。这个进化观念影响深远，在历史上，大多数进化理论都认定生命的历史就是一个不断进步的历史，而直到现在，一般的人仍然是如此理解生物进化的。甚至连中国权威的辞书《辞海》至今也还将“进化”定义为“生物逐渐演变，由低级到高级、由简单到复杂、种类由少到多的发展过程。”中文今天习惯使用“进化”一语，而不用更为恰当的“演化”，就是因为一开始就将“进化”理解为具有从低级到高级的方向性。但是达尔文早就告诉我们，进化并不具有确定的方向。对达尔文来说，进化只意味着有变更的传代。对今天的生物学家来说，进化只意味着基因频率的改变。这种变更和改变主要的是在自然选择作用下对变化着的环境的适应。适应是有方向性的，但是环境的变化总体来说是无方向性的，因此生物的进化从长远来看也是无方向性的。

我们先来看第一个问题：进化是一个由简单到复杂的发展过程吗？这个问题引发了一个新的问题：如何客观地比较不同生物的复杂程度？我们很难给复杂程度下一个精确的定义。一个方案是，结构的分化程度越高，则越复杂，例如哺乳动物和鸟类的大脑一般来说要比其他动物的大脑分化程度更高，因而也更复杂。但是这个比较方法只适用于比较某些特定的结构，如果要从整体上比较两种差别很大的生物的形态、生理、行为等等，则未必能够适用。另一个方案是，如果对一种生物进行描述所需的字句越多，则这种生物越复杂，例如如果我们描述猫所需要用到的字句多于描述果蝇，那么猫就比果蝇复杂。但是“描述”本身就是一种人的行为，因此这种比较法是相当主观的。我们对某种生物所做的描述，往往取决于我们对它的了解程度和感兴趣程度（事实上，果蝇作为一种模型动物，描述它的专著、论文的篇幅会多于猫）。不过，在大多数情况下我们对生物的复杂程度有很好的直觉，不至于引起异议，例如，可能没有人会否认，一般来说真核生物要比原核生物复杂，多细胞生物要比单细胞生物复杂，脊椎动物要比无脊椎动物复杂。而在进化史上，真核生物、多细胞生物和脊椎动物都分别要比原

核生物、单细胞生物和无脊椎动物晚出现,都是从它们进化而来的。那么这是否真的意味着进化在总体上是一个由简单到复杂的发展过程呢?我们在作出这个判断之前,不要忘了原核生物、单细胞生物、无脊椎动物并没有被真核生物、多细胞生物、脊椎动物所取代,它们同时也在不同的途径上进化。这些途径,当然可能是由简单到复杂,但也可能就是由简单到简单在复杂性上保持不变,甚至可能是由复杂到简单!比如寄生生物,它们的细胞、组织、器官逐步退化,形态结构就是越来越简单。也就是说,在进化上,复杂的必然由简单的演变而来,但简单的并不一定会变成复杂,复杂的反而可能变得简单。因此,就某一条进化途径而言,并不存在从简单到复杂的发展方向。但是如果比较地球生命史不同时期所有生物的平均复杂程度,我们还是难以避免它们有不断增加的感觉:最初只有原核生物,后来出现了单细胞真核生物,后来又出现了多细胞生物……平均来说,后来的复杂程度的确增加了。但是这只是变异程度增加导致的假象。生物进化起点是一些最简单的生物,或者说,是从复杂程度的最低点开始的,无方向性的、随机的进化将会增加变异程度,也必然导致了平均复杂程度的增加。

进化是由低级到高级的发展过程吗?这同样出现了一个概念性问题:何谓高级?何谓低级?如何比较高级程度?所谓高级、低级本来就是模棱两可的概念,不同的标准可以有不同的结果,我们最好避免使用它们。传统上,越是类似人的生物,就被认为越高级,例如哺乳动物被认为比爬行动物高级,就因为人是哺乳动物。这种思维已假定了人是进化的目的,我们现在显然不能再持这种观点了。另一种比较方法,是认为越复杂的生物则越高级。那么,这个问题就化为了第一个问题了。还有一种比较方法,认为一个种类对环境的适应越成功,它就越高级。根据适者生存的原则,一个新物种能生存下来而取代灭绝的旧物种,不正说明新物种比旧物种更能适应环境,因而更高级?但是不要忘了环境已改变这一个前提。在不同的环境下比较物种的适应性可以说没什么意义。新物种在旧环境下未必就比旧物种强。在6500万年前,一个直径10公里的巨大的陨石撞击地球,带来了长达数年的没有阳光的寒冷的“核冬天”,许多生物学家相信,所有大型的植物因此枯萎、死亡(可能靠种子、根等留下了后代),恐龙以及大型动物断了食物,灭绝了,而哺乳动物却顽强地生存了下来,其中的一个因素是当时的哺乳动物都只有老鼠那么大小甚至更小,靠吃种子、啃树根、吃尸体熬过了这场全球性大饥荒。但是在此之前,体形小显然不是什么高级的特征,哺乳动物实际上已被体形庞大的恐龙压抑了1亿年才等到了这个幸运的一击,从此代替恐龙成为地球的主宰,而且也进化出了象、鲸这样的庞然大物!在同时存在的生物种类之间作低级、高级的比较也是没有意义的,因为进化大树有无数的分枝,很难说哪个枝头更高一些。生物学上有所谓低等生物与高等生物的划分,不过是说低等生物比高等生物出现的时间更早,保留共同祖先的特征更多,因而在

进化上更“原始”。这也许是一种省事的分类法,但是我们不能因此认为在进化上越“原始”对环境的适应就越不成功。事实可能正好相反。原核生物(细菌)要比真核生物更原始,但它们的种类之多、数目之巨、对环境适应之强却是真核生物所望尘莫及的。在哺乳类大家庭中,人类所属的灵长类是相当原始的一个分支,但是人类无疑是哺乳类中最成功的物种。

进化是种类由少到多的过程吗?如果拿今天的几百万个物种与生命起源之初只有一个或几个物种相比,似乎可以下这个结论。但是这个结论忽视了这么一个事实:从生命起源到今天的三十几亿年内,不断地有新物种产生,同时也不断地有旧物种灭绝;在各个时期,种类时多时少,并非累积递增。比如在5亿3千万年前著名的“寒武纪物种大爆发”中,在短短的500万年内产生的动物类群可能就要比今天的多,寒武纪之后的各动物类群不过是这次大爆发后的幸存者的进一步进化而已。研究表明,即使是在特定的某一类群内,其种类也不是不断扩增的,比如哺乳类,在两亿年的进化史中,其种类时增时减,始终保持在大约90个属。可见生物进化既是种类由少到多的过程,也是种类由多到少的过程。在发生物种大灭绝时,后一过程表现得更为明显,而物种大灭绝可能平均2600万年就发生一次。同时我想提醒大家注意:今天我们人类正以大约每年5万个物种的速度消灭野生动植物,而新的物种并没有产生。

所有生存过的物种中,99%以上已灭绝了。这个悲惨的事实说明了一点:进化是一个试错的过程,试验,失败,再试验,再失败。它不是由低级到高级,也不是由简单到复杂,更不是种类由少到多。进化没有方向,也没有终点。人们往往把进化树画成存在着一个从单细胞生物进化到人类的主干,把人类作为进化的最终产物置于进化树的最顶端,这实际上不过是人类主观上的自慰而已。进化产生了人类,但是它也产生数以亿计的其他物种。包括人类在内的现存的每一种生物,都经历了漫长的进化史,都是适应环境的结果,并无低级和高级之分。客观地说,人类并不是进化的必然产物,而是跟其他生物一样,都是无数次偶然事件的结果。如果在寒武纪的物种大爆发中,最初的弱小的脊椎动物没能幸存下来,则今天或许根本不会有脊椎动物;如果一种不起眼的鱼类不在鱼鳍中长出了骨头,则脊椎动物或许根本不可能登上陆地;如果不是一个偶然事件导致恐龙的灭绝,则小小的哺乳动物可能根本没有机会主宰地球;而如果在大约500万年前非洲大草原的气候不变干燥,迫使南方古猿的祖先放弃森林生活下地直立行走,则所谓的人类也许不过是另一类猩猩。当我们回顾这一连串的偶然事件,有什么理由认为人类在地球上的产生是必然的呢?地球上产生生命也许是必然的,但进化出人类却是十分偶然的。我们人类不过是进化的偶然产物。

## 二、自然选择

象被认为是所有已知动物中繁殖速度最慢的。达尔文曾经计算过象的最低自然增长率。假定象的平均寿命是100年,从30岁90岁是它的繁殖年龄,而一头母象一生大概能生产6头小象。如果小象个个存活,并以同样的速度繁殖,那么只要过大约750年,一对象就会有大约1900万个后代。因此象的后代不可能都存活,绝大部分在达到生殖年龄之前就会死亡。那些繁殖力旺盛的生物更是如此。实际上,长期来看,每个雌性个体平均都只能有两个成功的后代(其中平均一半是雌的)。这个结论不是观察来的,而是推导出来的。如果一个群体的每个个体的成功后代平均少于两个,这个群体很快就会灭绝;如果多于两个,这个群体的数目很快就会增长而达到生存资源所允许的极限。

生活资源的有限性和生物过剩的繁殖力决定了其后代的绝大部分必须灭亡。谁死谁活呢?有时是取决于运气,但有时则是相互竞争的结果,也就是达尔文所说的“生存斗争”。这种竞争可以是直接的(比如为保卫自己的领地而战),也可以是间接的(比如吃掉了食物,别的动物就吃不到了)。这种竞争发生在生态系统中。每一个生物都是食物链中的一环,在它之上是以它为食的捕食者和寄生虫,在它之下则是它的食物。处于同一环中的生物可能要竞争相同的食物和生存空间,所吃的食物、所生存的空间越相似,竞争也就越激烈;竞争最激烈的是在同一种生物内部,因为它们的食物和生存空间完全相同。竞争的失败者被淘汰,胜利者获得生存并留下后代,这就是自然选择。

自然选择要能够发生,必须符合四个条件:第一,要具有繁殖能力,能够产生后代;第二,要有遗传能力,后代对上一代有所继承;第三,一个群体中的个体之间存在着变异;第四,个体的变异能够影响它们的生存或繁殖能力,并且这样的变异能够遗传。这四个条件也是自然选择发生的充分条件,只要符合了这四个条件,自然选择就自动发生了,不仅仅对生物如此。如果我们编写一个计算机程序,让它具备这四个条件,同样会有自然选择。目前我们在自然界中只发现生命符合这四个条件,因此自然选择只对生命起作用。那么,自然选择是不是生物体作为一个整体时,才出现的新的性质呢?回答是否定的。实验已证实,对那些具有自我复制能力的生物大分子,即使被从细胞中分离出来放在试管中培养,自然选择同样会起作用。核糖核酸(RNA)在一种复制酶的催化下,可以在试管中自我复制、扩增,但在复制过程中会发生错误,导致它的后代存在变异,不同的变异具有不同的复制速度。如果我们将某段核糖核酸在试管中扩增一定时间后,将产物的一小部分转移到新的试管中继续扩增,如此转移多次后,所得的产物都只剩下了一种与最初的核糖核酸不同的、特定的核糖核酸序列。不管最初加入的核糖核酸的序列是什么样的,在一定的条件下,最后所得到的核糖核酸序列都是

一样的。这是可以反复测试,而不是偶然的结果。很显然,最后的产物必定是那种复制速度最快的序列。这是在自然选择的作用下所发生的分子化学进化。我们可以设想,在生命起源的某个阶段,也经过了类似的进化。

生物体从受精卵开始发育长到成年,成年后生殖产生新的受精卵。不同的生物体能长到成年的可能性可能不同,它们在达到成年后的繁殖能力也可能不同。一旦生物体有不同的生存能力,或者有不同的繁殖能力,自然选择就会发生。因此,自然选择虽然常常被称为“适者生存”,但是自然选择所决定的并不一定就是你死我活的生存问题,更为常见的是后代的多寡即繁殖能力问题。一个劣者可能能够生存下来,但是无法找到配偶,或者虽有配偶而繁殖能力不强,留下的后代不多,或者后代虽多而竞争不过别后代,其基因仍然不免会逐渐被淘汰。而一个优者可能只不过是能多留下一些适应性较强的后代而已,如果每一代都如此,它传递下来的基因就会逐渐扩散到整个群体。优者对于劣者,也许不过是在生存或繁殖上有那么一点点优势,这一点优势就会改变它们所携带的基因在群体中的频率,这个频率会逐渐增大。所谓基因频率的改变,是指一个群体而言。自然选择虽然直接作用于每一个个体,但是个体本身是不会进化的。群体是进化的最小单位。所谓群体,是指在一个地理区域一群可以互相交配的个体。如果不能互相交配,优势基因就得不到传播,基因频率无法改变,进化也就无从谈起。而特定的生存环境决定了自然选择的结果是以地点、时间为转移的。此时此地的优者在彼时彼地可能是劣者,生存环境的不同导致了不同的选择结果,才使得生物界如此丰富多彩。

由于自然选择常常被称为“适者生存”,因此一直有人指责这是一个其实什么也没有解释的同义反复:谁能够生存下来?那些适者。谁是适者呢?那些生存者。事实上,这是对自然选择的误解或有意歪曲。进化生物学并不认为凡是生存者就是适者,一个性状也有可能并无生存优势,但是在其他因素(例如随机的遗传漂变)的作用下而在一个群体中被固定下来。进化生物学也不认为适者就一定能够获得生存,它也可能由于某种原因(例如灾难)而被消灭。进化生物学不过是认为,一个适者具有较高的生存或繁殖概率,因此从长远来看,更可能使得其优良性状获得传播、固定下来。我们可以定性、定量地预测在某一环境中具有什么样的性状的个体会是“适者”,其基因在群体中会有怎样的传播、进化过程,并且能通过观察和实验加以验证。

尽管自然选择不是进化的唯一动力(还有突变、遗传漂变等因素),但是却是生物适应性的唯一合理解释。自然选择的威力在于累积效应。它在使生物体获得某种适应性时,并不是一蹴而就的,而是经过了许多代逐渐的选择之后才形成的。但是要让选择能够累积下来,光有前面所说的四个条件还不够,还需要有其他的因素。如果在这个过程中,选择的方向性不是很固定(例如气候在干季和湿

季之间循环),那么就难以累积起适应性新性状(例如适应干季或湿季的性状)。在突变和选择强度之间必须有一定的平衡,如果突变率过高,过多的变异将会淹没选择的效果;而如果突变率过低或选择强度太强,一个群体中的可遗传变异则会减少,使得以后的选择由于缺乏被选择的材料而无法持续下去。

有许多适应性性状是由于有助于生物体的生存繁衍而被选择下来的。但是也有一些适应性性状是自然选择在形成其他适应性性状时产生的副产物,只不过它们碰巧也有了用途。例如,鬣狗社会由雌性统治,雌性鬣狗有一个异乎寻常的特征:阴蒂特别粗大,就像一根假阴茎。这根假阴茎有“炫耀”功能:对着某只雌性鬣狗勃起假阴茎表示向她臣服。但是鬣狗的假阴茎并不是由于这个功能而被选择形成的。它是雌性鬣狗体内高浓度的雄性激素(比雄性鬣狗的浓度还高)的副产物,而高浓度的雄性激素才是自然选择直接作用的结果,它使得雌性鬣狗更具有攻击性,这对她们的生存至关重要。有一些适应性性状是“延伸适应”(exaptation)的结果,是从具有其他功能的性状演变而来的。例如,羽毛无疑是一种非常适于飞翔的性状。但是爬行动物的鳞片进化成了鸟类的羽毛,并不是因为它能帮助鸟类的祖先更好地飞翔。在鸟类祖先能飞翔之前,羽毛已经出现,它是由于其他适应性因素——最可能的一个因素是适于调节体温——而进化出来的。

自然选择在形成生物的适应性时,不是从无到有一蹴而就,而是一点一点地修饰、改造而来的,只是用旧瓶装新酒;因此毫不奇怪,生物的适应性并不总是十全十美的,有的甚至有明显的缺陷。导致适应性不完美的原因有很多种,有的是因为受到遗传因素的限制,比如完善某个性状所必须的遗传变异可能并不存在,能够导致某种缺陷的“坏基因”与某种具有其他优势的“好基因”被连锁在一起共同遗传下去,或者某个基因在生物发育的早期是有优势的“好基因”,而在后期却是“坏基因”,等等。有的是因为一种器官同时有几种功能,必须做出一定的妥协,比如蛇类缺少一块把鼻腔和口腔隔开的第二腭骨,它的口腔同时管吞食和呼吸,吃饭的时候就只好摒住呼吸,因此吃一顿饭往往要花好几个小时。有的是由于历史原因造成的,比如人的脊椎构造,并不完全适应直立行走,那是由于我们的祖先是四足行走的,脊椎已经先适应了四足行走了,只能为了直立行走尽量做点不完美的改造。有的是由于进化的时间差造成的。植物结出果实,是为了吸引动物来吃,动物消化了果实,而把没有消化的种子排泄出去,种子也就传播开去了。在哥斯达黎加的热带森林里,有一些植物的果实又大又硬,成熟以后掉到地上,有一些被刺鼠之类的小动物吃掉,但这些小动物跑不远,吃完了也是直接把种子排在树底下;大部分果实则在树底下堆积,慢慢地烂掉了。就让动物来传播种子这一点来说,这些植物可谓极其失败。为什么会这样呢?原来在从前,中美洲生活着许多大型草食性动物,比如猛犸象,它们以这类果实为食,并能把种



子带出很远才排泄出去。这些植物大而硬的果实就是对这些大型草食动物的适应。但是在大约一千万年前,所有的这些大型草食性动物全都灭绝了,再也没有别的动物能为它们传播种子。一千万年在进化史上不过是一瞬间,这些植物还来不及让自己适应中型或小型的草食性动物,于是便出现了这种有缺陷的适应。

## 第二章 基因是什么

### 一、基因作为遗传单位

经典遗传学是“传递遗传学”，研究遗传性状如何传递给下一代，从遗传现象中归纳出所谓“遗传定律”。经典遗传学家们认识到，生物性状的遗传，能够被解释为是通过位于染色体上的同一个位点的一对因子——“等位基因”进行的。孟德尔第一定律“分离定律”认为在生成配子（性细胞）时，这一对等位基因分离开来，分别进入两个配子中。在两个雌雄配子融合形成一个合子（受精卵）时，来自父母的两个等位基因重新配对，但是并不混杂，在形成下一代配子时又继续分离开来。孟德尔第二定律“自由组合定律”则认为，不同位点上的等位基因是独立而随机地被分配到配子中。后来发现这一定律只是个特例。位于不同的染色体上的基因是独立分配的，但是位于同一条染色体上的不同基因，却会连锁在一起进入同一个配子中。随后的研究又发现，并不是在同一条染色体上的基因就都连锁在一起遗传。染色体是成双成对的，在形成配子时，一对同源染色体分离进入不同的配子。在减数分裂时，同源染色体的某一部分会互相交换，进行基因重组。因此连锁在一起的基因可能会由于染色体交换而分离，这取决于它们之间的距离。一般来说，同一条染色体上的两个基因靠得越近，连锁的可能性越大，离得越远，交换的可能性则越大。这就是遗传学的第三定律“连锁和交换定律”。

“基因”只是根据这些规律推导出来的一个基本单位。经典遗传学的基本问题之一，是研究基因和性状之间的关系。遗传学家一开始很自然地假定基因和性状是一一对应关系，甚至一度有不少遗传学家认为连人的智力这种复杂的性状也是由一个基因决定的。但是遗传学的研究很快就发现，有许多性状，比如人的身高，是受多个基因影响的，而一个等位基因，也可能影响多种性状。而且，某些基因彼此之间还能相互作用，即某个位点上的基因的作用，与其他位点上的基因有关。因此，基因与性状的关系，不是一对一关系，而是多对多关系。

经典遗传学的另一个基本问题，是研究位于同一位点的两个等位基因之间的关系。孟德尔首先发现生物的遗传存在显隐性现象。在同一位点上的等位基因，有的是显性的，有的是隐性的。如果一个杂合的基因型  $Aa$  的表现型和纯合的基因型  $AA$  相同， $A$  就是显性的，而  $a$  就是隐性的。但是随后的研究发现，基因的显隐性关系并非都如此简单。有时候，杂合基因型 ( $Aa$ ) 的表现型介于两种纯合基因型 ( $AA$  和  $aa$ ) 的表现型之间，无法分辨哪个是显性哪个是隐性，也即

“共显性”。而有时候,杂合基因型的性状表现得比两种纯合基因型都更强烈,也就是所谓“超显性”。此外,一个能影响多种性状的等位基因,可能在影响某个性状时是显性,而在影响别的性状时,却又是隐性。

不同的基因相互作用决定了一种基因型可能表现出来的性状,而环境对基因的作用又最终决定了表现型。经典遗传学通过杂交实验研究不同基因和不同环境对遗传性状的影响,但是只是限于对现象的描述,并不涉及这些影响得以发生的机制,知其然而不知其所以然。分子遗传学则揭示了遗传现象或“遗传定律”背后的遗传机制,阐明了为什么不同的基因、不同的环境会出现不同的表现型。

分子遗传学研究遗传物质的化学性质以及遗传物质与其他化学分子的相互作用。在 20 世纪 40 年代,遗传物质被证明是 DNA。在 20 世纪 50 年代,DNA 的分子结构被确定。DNA 双螺旋模型有效地解释了经典遗传学所观察到的许多现象。遗传信息储存在由四种碱基组成的 DNA 序列中,并通过 DNA 的“复制”而传递下去:DNA 分子是由两条链以碱基互补的原则组成的双螺旋,在复制时,两条链被拆开成为模板,又在 DNA 聚合酶的作用下,根据碱基互补的原则,组成两个与旧 DNA 分子序列相同的新 DNA 分子。这就像是用复印机复印一篇文章,得到的是一模一样的复制品。DNA 分子所携带的遗传信息要得到表达而发挥作用,首先必须“转录”成信使 RNA。这个过程和“复制”相似,以两条 DNA 单链中的一条为模板,根据碱基互补的原则,在 RNA 聚合酶和转录因子的作用下,生成一条信使 RNA。和 DNA 一样,RNA 也是用碱基储存遗传信息,使用的是相同的“文字”,但是用的是不尽相同的化学材料,所以这个过程被称为“转录”,就像是把一篇文章抄写一遍,所得到的信使 RNA 被称做“转录本”。RNA 和 DNA 用的是相同的遗传密码,每三个碱基编码一个氨基酸,后者是组成蛋白质的材料。蛋白质是从事生命活动的主要化学物质,因此遗传信息要起作用,最终还必须从信使 RNA 的碱基序列“翻译”成蛋白质的氨基酸序列,就像是把一篇文章从一种文字翻译成另一种文字。这个翻译过程是在核糖体里,以信使 RNA 为模板,由转运 RNA 进行。转运 RNA 的一头是三个碱基,根据互补原则在信使 RNA 上排列。转运 RNA 的另一头携带一个与这三个碱基组成的密码子相对应的氨基酸,不同的转运 RNA 在信使 RNA 上根据遗传信息排列,它们所携带的氨基酸就连接而成了特定序列的蛋白质。蛋白质执行生命功能,就使得生物体表现出了由遗传信息所决定的性状(表现型)。

遗传信息的传递和表达过程是极其复杂的,需要许多化学分子的参与,受到细胞环境的影响。相同的 DNA 序列在不同的细胞环境中,会产生非常不同的表现型。由于转录时的起点和终点的不同,从同一个 DNA 模板有可能得到不同的信使 RNA 原始转录本。在真核细胞中,复制和转录是在细胞核中进行的,

但是翻译的场所核糖体却是在细胞质中,因此信使 RNA 原始转录本必须运输到细胞质中,在运输之前,要进行一番加工,加上“帽子”和“尾巴”,并剪掉中间一些不编码蛋白质的序列(这些序列称为“内含子”),把那些编码蛋白质的序列(“外显子”)拼接起来,组成最终转录本。由于剪接的模式的不同,就会产生不同的最终转录本。因此,同一条 DNA 序列,可以产生多种转录本,进而翻译出不同的蛋白质,从而产生不同的表现型。可见,DNA 序列和表现型并不是一对一关系,而是一对多关系。

但是 DNA 序列和表现型也并非简单的一对多的对应关系,还要复杂得多。人体由多种不同的细胞组成,这些细胞几乎全都有一模一样的全套基因(基因组),为什么却有不同形态和功能呢?这与基因表达(也就是把遗传信息表达出来)的调控有关。基因的表达受到许多因素的影响,在从 DNA 序列到生产蛋白质的几乎每一个步骤,都受到控制。DNA 上有一些所谓“调控序列”,本身并不编码蛋白质,但是会控制编码序列的转录。在编码区的前端,有“启动子”序列,RNA 聚合酶在转录时,先在这里与 DNA 结合。在原核细胞中,调控序列一般在启动子的周围,有的与“转录因子”相结合,协助 RNA 聚合酶进行转录,有的则与“阻抑物”相结合,干扰 RNA 聚合物与 DNA 的结合,从而负面地调控转录。在真核细胞中,对转录的调控要复杂得多。调控序列有时候与编码区域离得极远,被称为“增强子”。有的增强子能控制多个编码区的转录。真核基因的转录,需要一整套复杂的转录因子的参与才能启动,在不同的细胞类型中,参与的转录因子各不相同,导致了同一套基因组出现不同的基因表达。

不仅如此,染色体的结构也会影响真核细胞的基因的转录。染色体由染色质组成,染色质又由 DNA 和组蛋白组成。染色体上的 DNA 有的松散,有的紧缩,其不同状态与其活跃状况有关。DNA 被压缩得最厉害的染色质称为异染色质,通常已不能被转录。女性细胞中有一对 X 染色体,其中一条就是被压缩成异染色质形态,称为巴尔氏体,而丧失了功能。哪一条 X 染色体成了巴尔氏体,是随机的,而一条 X 染色体一旦成了巴尔氏体,在子细胞中,这条 X 染色体的后代也都继续成为巴尔氏体。因此,女性在遗传上可以说是一种镶嵌型,不同的细胞、组织,有不同的随机形成的 X 染色体模式:在某种细胞中,只有一条 X 染色体能被表达,另一条 X 染色体则是丧失功能的巴尔氏体,而在另一种细胞中,则可能反过来。

可见,细胞分裂时,不仅把基因组传给了子细胞,也能把基因调控模式传递下去。类似的还有 DNA 甲基化现象。在脊椎动物和某些无脊椎动物中,某些碱基能被进行化学修饰,加上一个甲基而“甲基化”。甲基化程度很高的 DNA 序列是不能被转录的。在 DNA 复制时,DNA 甲基转移酶能够复制甲基化模式,使得那些甲基化的序列在复制后继续保持甲基化,这样,在母细胞中由于甲

基化而不被转录的序列部分,在子细胞中就继续保持失活状态。

在细胞中,特别是真核细胞中,还有许多基因调控的方式,在这里没有必要一一介绍。有许多机制能够影响基因表达的打开和关闭,影响基因表达的速率,影响基因编码的蛋白质的形态、结构和功能。基因序列与性状的关系是极其复杂的,不是直接的,而是间接的,不是一对一的,而是多对多的关系。

从分子水平上,我们可以解释经典遗传学所观察到的所有遗传现象、规律、例外。比如,所谓隐性基因,往往是丧失了功能的基因。从这点来说,经典遗传学已被分子遗传学所还原。但是这种解释往往是复杂、多样的,并没有简单的对应关系,因此经典遗传学仍然有其适用范围。

## 二、基因作为进化单位

基因与性状不仅存在着复杂的多对多的对应关系,而且它们之间的关系随着时间的推移,是可能发生变化的。DNA 在自我复制时,是严格依照碱基互补配对原则进行的,也有一些分子机制保证复制的忠实性。但是不忠实的复制迟早总会发生,有时是随机产生的,有时是在环境刺激下(例如紫外线的刺激)产生的,这时我们就说发生了突变。有时是某个位置的碱基被另一种碱基取代(点突变),就好像抄书时抄错了一个字母,而有时则是某个碱基甚至整段序列丢失(删除突变),就好像抄书时抄漏了字句。如果突变发生在无功能的区域,或者虽然发生在编码区域但不影响编码的结果,对性状不会有影响,或者说,这样的突变是中性的。但是如果突变影响了基因的表达,改变了基因编码的蛋白质的结构、功能,那么性状就可能发生变化,从而出现了变异,也就出现了一个新的等位基因。如果基因突变是发生在性细胞中的,那么它就可能遗传下去。

现存的生物都已有长期的进化史,都很好地适应了生存环境,那么就不难想象,这种随机产生的新变异,绝大多数都是有害的,会很快地被淘汰掉。偶然地,也会出现有利于生存的新变异,特别是在环境改变时,原来不利生存的变异或中性的变异,就有可能更好地适应了新的环境。在这种情况下,这些新变异就会留下更多的后代,一代又一代,新的等位基因就会慢慢地生物群体中扩散开去,携带这个新基因的个体会越来越多,甚至占了绝对优势。这就是自然选择,它告诉我们,如果一个新的基因突变是可以遗传的,而如果它导致的新性状具有生存优势,那么它就可能一直遗传下去,并逐渐扩散开去,使得基因频率发生了变化(有的等位基因的频率变高,有的变低甚至消失)。如果一个群体的基因频率发生了变化,也就是发生了进化。自然选择也能够创造出新物种。如果一个物种的两个群体在不同的环境下生活,那么就会分别逐渐出现适应不同环境的变异,在出现的不同变异足够多时,这两个群体就可能不能再互相交配产生杂交后代,出现了生殖隔离,就分化成了两个不同的物种。

有的新变异是中性的变异,不好不坏,其基因也就既难以传播开去,也难以被淘汰,而可能以一定的比例遗传下去。但是,在偶然的情况下,中性的变异也可能传播开去。这种现象,称为中性漂变,是随机取样的结果。假定有 10 株豌豆,其中三株基因型是 AA,四株是 Aa,三株是 aa,基因 A 和 a 的频率都是 50%。假定这三种豌豆在生存优势上没有差别(就是说,豌豆颜色是“中性的”),它们的后代基因频率最可能还是 A 和 a 各占 50%。但是这仅仅是最可能,并非确定无疑。就像理论上说抛十次硬币出现正面和反面的概率相等,却不一定刚好就是五次正面五次反面。豌豆的后代可能是 70%A 和 30%a,或者 40%A 和 60%a。基因库越小,中性漂变的作用也就越大。如果一小群个体离开群体到别的地方开辟领地,就会深受中性漂变的影响,本来频率低的基因可能变得非常高甚至扩散到所有个体,本来频率高的反而变得很低甚至不再存在,许多代以后,这个新群体的成员就会跟原来群体有了很大的差别,甚至大到成为不同的物种。这种现象,称为创立者原则。与创立者原则类似的是所谓瓶颈效应。一个群体遭受天灾人祸,数量急剧减少,只有少数个体活了下来,中性漂变开始表现出它的威力,基因频率发生了改变。即使这个群体的数目又增加恢复到原来的水平,新的基因频率却可能被保留下来而没有变回去,就变成了与原来的群体不同的新的群体,甚至新的物种。

现有的所有基因必定是从其他基因经过突变以后一步一步演变而来,因此每一个基因都有自己独特的历史。既然所有的生物都由同一个共同祖先进化而来(所有生物的遗传密码都相同,就是这个断言的一个证明),那么所有的基因也必定都从最原始的基因进化而来。比较不同物种的同一种或同一类基因的序列差异,就可以确定它们之间的亲缘关系。不同物种的同一种基因的序列的相似程度越高,就说明它们的基因分化的时间越晚,亲缘关系就越近。我们甚至可以据此推算出物种进化的时间。基因是生物进化最好的历史记录。

### 三、基因作为理论建构和物质实体

遗传学的历史可以追溯到孟德尔在 1865 年发表的论文。但是孟德尔并未明确区分表现型和基因型,他用 A 和 a 表示的是单位性状(Merkmale),所以对纯合体,他只以 A 或 a,而不是后来的 AA 或 aa 表示。在论文的结论部分,他试图推测遗传的机理时,有 10 次提到了生殖细胞中的“因子”(Elemente),用法与后来的“基因”相近,但也只是假想中的泛泛而论。孟德尔定律在 1900 年被“重新发现”以后,将遗传单位与单位性状混为一谈的局面并未改变,直到 1909 年丹麦遗传学家约翰生才首次明确区分了表现型和基因型,并为基因型定下了一个单位——基因。对约翰生而言,基因只是一个计量单位,是根据测量结果推导出来的存在于配子和合子中的“某种东西”(Etwas)。在约翰生看来,在当时没有

可能说明基因的物理化学属性,也没必要对此进行猜测。对他来说,基因不过是个假想的抽象概念,而不是真实的存在。甚至在他看来,基因型也只是类似于亚里士多德所说的“类型”的理论建构,可通过推导而得,但不能将它当成真实的实体。

经典遗传学家不管是否相信基因是真实的实体,他们都只能首先把基因视为理论建构。他们无法看到基因,而只能通过研究性状的传代而推导细胞中的这个“某种东西”。在实际研究中,遗传互补是推导基因的主要方法:同一基因的突变形态通常不能互补,而不同基因的突变形态虽然也能影响同一性状,通常能够互补(将突变 a 和突变 b 交配,如果杂合子 a/b 的表现型是突变型,则两个突变不互补,是同一基因的不同等位基因;如果杂合子 a/b 的表现型是野生型,即能够互补,是不同基因的突变型,即 a+/+b)。正因为基因在此时只是个理论建构,所以它根据需要被赋予了不同的角色。当基因被用于解释亲代的性状在子代的重新组合时,它是重组单位;用于解释崭新的性状时,它是突变单位;同时它又被认为将在生物体的发育过程中表现出某种功能,也就是功能单位。即使在染色体被确认为遗传的载体,甚至可以在染色体上绘出基因图谱之后,基因究竟是染色体上一个个分立的颗粒,还是只是假想的人为划分的单位,也还是个悬而未决的问题。迟至 1933 年,摩尔根在接受诺贝尔奖的演说中,还如此说:

“现在我们将(基因)置于染色体上,那么我们是否恰当地认为它们是物质单位;是比分子更高层次的化学物体?坦率地说,从事实际工作的遗传学家们自身对这些问题并不怎么在乎,除了有时会猜测一下这些推导而得的因子的属性。在遗传学家当中,对基因是什么——它们是真实的还是纯粹虚构的——并无统一的意见,因为在遗传实验的水平上,不管基因是假想的单位,还是一种物质颗粒,并不会造成最轻微的差异。”

只有性状的差异才能在遗传实验中被研究,因此经典遗传学家们所推导而得的基因,事实上是影响了性状差异的基因。一开始他们很自然地假定一种性状对应一种基因,但很快就发现这只属于少见的理想情况。一种性状(例如人的身高)往往受多种基因的影响,而一种基因又往往影响了多种性状(例如果蝇的眼睛颜色和受精囊的形状受同一个等位基因的影响)。还有一些基因,其作用受到其他基因的影响。总之,基因和性状的关系,不是一对一的关系,而是多对多的关系。即使是同一个基因座位上两个等位基因的相互关系,也比当初孟德尔所设想的显性与隐性关系更复杂。有时杂合体只是亲代双方的性状的融合,即半显性;有时同时显示亲代双方的性状,即共显性;有时则表现出比纯合体还要强烈的性状,即超显性。对同时决定多种性状的一个基因而言,在某个场合是显性,在另外的场合则是隐性。无疑,这使得理论建构变得困难,或许需要把基因当成物质实体,从了解它的物理化学属性入手,才能摆脱这个困境。在这个问题

上,摩尔根是骑墙派,但是他的学生、诱发突变的发现者缪勒则是认定基因是物质实体的最早也是最主要的鼓吹者之一。从1916年开始,缪勒就开始估计基因组所包含的基因数目和基因的大小。在缪勒看来,虽然基因只能根据其作用而推导其存在,但这是技术上的困难,并不能否认基因的真实存在。基因乃是细胞中的“独特的物质”,是染色体上的“超显微的颗粒”;作为遗传的“原子”,基因物质具有三方面的性质:“自催化”或自我复制;“异催化”,即能够制造影响生物体的发育和生理的产物;以及能够突变并复制新的形态。基因并不是由性状决定(推导)的,恰恰相反,基因是决定性状的。

缪勒的这种观念,对遗传学的研究有深刻的影响。在20世纪40年代,基因的物质概念已被普遍接受。正是由于相信每一个基因都决定了一个主要的功能,比德尔和塔特姆在对红色面包霉的研究基础上,提出了“一个基因一个酶”假说。在这个假说的指导下,又可以分析基因的“精细结构”,发现基因并非不可分割的原子,其功能、重组和突变并不属于同一个单位。基因的三重角色开始被分离开来,由本泽(Seymour Benzer, 1921)在1957年提出顺反子学说,另立三个不同的基本单位:作为功能单位的顺反子以及更小的重组子和突变子。在基因的化学结构被阐明之后,重组子和突变子被发现是单个的核苷酸,这两个术语因此被抛弃了。一个顺反子则被视为即是一个基因,顺反试验代替遗传互补试验,成了鉴定基因的主要方法(为检验突变a和b是否属于同一个基因,比较顺式杂合体 $ab/++$ 和反式杂合体 $a+/+b$ 。如果两者的表现型类似(一般是野生型),则突变位于不同的基因;如果表现型不同,反式杂合体通常是突变型,顺式杂合体通常是野生型,两个突变位于同一个基因)。

但是顺反子试验仍然是一种根据性状推导基因的方法,其研究前提是把基因认定为物质实体,而其研究方法却仍然是对基因的建构。DNA双螺旋结构的发现,似乎为消除这种研究前提和方法的分离提供了可能。沃森和克里克在其1953年阐明DNA双螺旋结构的论文中,已明确提及了其模型可以解释缪勒所赋予基因的两个特征:自我复制和突变并保留突变。基因的第三个角色,即功能机制(编码蛋白质)不久之后也由克里克提出。分子遗传学的研究却推翻了基因作为遗传的结构单位(或遗传“原子”)的地位。染色体由连续不断的核苷酸组成,作为一个单位复制,并没有标记将它分割成一个个明确的基因。遗传的结构单位不是基因,而是核苷酸。但是基因仍然被视为遗传的功能单位,被定义为一个连续的、分立的、有功能的核苷酸片段。20世纪五六十年代对基因定义的修正,主要体现在基因“功能”上。起初这个功能被认为只是编码蛋白质,自1958年起人们开始发现一些蛋白质由两条以上的多肽组成,根据顺反子试验,这些多肽又由不同的基因编码,于是“一个基因一个酶”学说被修改成了“一个基因一条多肽”。在发现有些DNA片段并不编码多肽,而是编码功能RNA(核糖体



RNA 和转移 RNA 基因)之后,也只不过把基因的功能再扩大了一下。

在 1961 年,将基因当做功能单位的看法开始受到了冲击。雅各布和莫诺发现有些 DNA 片段并不编码任何产物,但是能够调节其他 DNA 片段制造产物。似乎并不难再把基因的概念扩展一下,分成编码产物的结构基因和不编码的调节基因。问题是,调节基因是否应该视为独立的基因?它并没有独立的功能(或者说没有自己控制的性状),只是对其他基因的功能施加影响,将它视为其他基因的一部分(启动子)似乎更为恰当。但是启动子通常并不只控制一个结构基因的转录,而是几个串联的结构基因的转录,合起来被称为操纵子。或许应该把操纵子视为一个基因?但是它的产物却是几种不同的多肽,应该被视为几个基因。尽管有这个小插曲,到 20 世纪 60 年代末,分子遗传学家们普遍乐观地认为,他们已成功地将基因还原到了分子水平。虽然还有一些细节需要阐明,基因作为一个物质实体已无可质疑,遗传学的研究也可以直接从研究基因入手,不需要再从理论上加以建构。对基因的定义也鲜有异议。

这个蜜月期并没能持续多久。从 20 世纪 60 年代开始,不编码但有调节功能的 DNA 序列的种类被发现越来越多,也越来越使分子遗传学家们困惑:启动子和终止子序列;上游序列和下游序列;前导序列和结构基因之间的间隔序列;被转录和不被转录的区域;被翻译和不被翻译的区域……是否应该把这些序列包括进基因?如果这些序列紧靠着结构基因,还可以这么划入,但是有的调节序列,如增强子和沉默子,与结构基因的距离可以远达成千上万个碱基对,它们只是对结构基因进行遥控,将其归入同一个基因,难以被接受。而且它们也同时控制着多种结构基因。还有高度重复的序列,它们既不编码也不具有调节功能,对性状没有任何影响。假基因是另一个令人困惑的例子,它们看上去很像真基因的,显然是由真基因进化而来,但是由于突变而不能被表达。我们是否可以把这些当成基因或基因的一部分?高度重复序列和假基因看来只是在进化过程中堆积下来的“垃圾 DNA”或“寄生 DNA”,占据了基因组的绝大部分。不仅 DNA 序列不都是基因,而且能被归属于基因的只是一小部分。在承认了 DNA 中有一部分并不属于基因之后,我们也可以把“调节基因”从基因中划分出来,而仅仅视为“调控序列”。

断裂基因的发现使基因的定义而临更大的困难。在真核生物中,编码的 DNA 序列并非总是连续不断的,一个基因通常由几段编码序列(外显子)和不编码序列(内含子)混合而成,内含子部分又往往比外显子长得多。其 RNA 转录本经过剪接,去除内含子,而将外显子连接成一个成熟的信使 RNA。我们是否应该把这些被去除的内含子视为基因的一部分?内含子一般并不包含影响性状的信息,类似子“垃圾 DNA”,按理不应该将之视为基因的一部分。但是内含子如果发生了能影响剪接的突变,却会摧毁了基因的功能,也不能完全无视内含子

的存在。即使解决了是否把内含子包括进基因以保持基因的连续性,我们还需面临着剪接现象的复杂性:在细胞发育过程中,一个基因的 RNA 原始转录本可以经过不同的剪接程序,把不同的外显子连接起来形成不同的信使 RNA,从而产生不同的蛋白质异型满足发育的需要。这表明一个基因并不总是对应一种多肽,而是可以有多种多肽。比这种可变剪接(alternative splicing)更复杂的是反式剪接(trans-splicing),来自不同基因的外显子被连接起来形成一条杂交的信使 RNA,也就是说,基因和多肽的关系,成了多种基因片段对应一条多肽的关系。同样打破了基因与多肽的对应关系的还有多蛋白质基因(polyprotein genes),一个基因编码的多肽,经过酶切之后产生多种多肽;以及重叠基因,两个基因的序列有一部分重叠,这段共享的序列被阅读了两次,其产物组成了两种不同蛋白质的一部分。

基因定义所面临的困难并不只这些。我们还可以再举一些例子:

(1) 可移动的基因。有一些序列(转座子)可在基因组内移动,从而影响其他基因的表达,甚至改变整个染色体的结构,也就是说,基因在染色体上并不一定有固定的座位。

(2) 套装基因(nested genes)。在一个基因的内含子中,包含着另一个基因。

(3) 组装基因(assembled genes)。在发育过程中,不同的 DNA 序列重新组合形成一个“成熟”的基因,例如免疫球蛋白的基因就被认为是由可变区、连接区、不变区三个不同的“小基因”(genelet)在细胞发育时临时组合而成的。

(4) 信使 RNA 编辑。RNA 的转录本不仅经过了剪接,而且在翻译之前,其核苷酸序列还可以被改变,在向导 RNA 和酶的作用下,去除旧的序列,插入新的序列,使得最终得到的信使 RNA 与原来的 DNA 序列不再互补。

(5) 蛋白质修饰和剪接。信使 RNA 所翻译的多肽有时还经过修饰,去除某些氨基酸序列,甚至经过了剪接,即翻译产物被酶切成几个片段再重新组合成一个新的蛋白质。有时候,核糖体还能进行反式翻译(trans-translation),将两条信使 RNA 放在一起翻译出一条多肽,也就是说,由两个基因编码一条多肽。

总之,我们对基因的结构和功能了解得越多,越透彻,反而越来越不明白基因究竟是什么。基因不是有固定位置的(可移动的基因),不是连续的(断裂基因),不是分立的(重叠基因、套装基因、组装基因),也不具有确定的产物。没有一个定义可以完整地定义基因,因为与核苷酸、染色体、基因组不同,基因并不是一个自然的单位。那么我们应该如何对待基因这个概念?

有的人主张抛弃基因这个概念,例如用基因组代替基因。但是这种整体主义的探讨方式基本上只是纸上谈兵。我们并不能总是泛泛地谈论基因组而不涉及它的组成部分。从总体上研究基因组的结构和功能并不能取代对基因组的各

个组成部分的研究。对基因组的研究也离不开对它的各个组成部分的具体分析。在基因组和核苷酸之间,我们仍需要保留一个合适的研究单位。布罗希(J. Brosius)和古尔德(S. J. Gould)提出了一个新单位,将具有结构或功能的任何 DNA 片段称之为纽恩(nuon)。这个新单位也许在进化生物学上有其价值,但是对遗传学的研究却没有用处:它抹煞了 DNA 片段的多样性和不同程度的重要性(显然,编码序列要比高度重复序列重要得多,虽然它们都是纽恩)。

既然从遗传学的角度定义基因,似乎已不可能,有人试图改从发育生物学或进化生物学的角度重新定义基因,将基因定义为在某个发育阶段生产特定蛋白质的过程,它不仅包括 DNA 序列,也包括细胞内外所有参与这个生产过程的因素。按照这个定义,发育过程中的环境因素也成了基因的一个组成部分,而环境因素是不确定的,基因也就是不确定的。这样的定义,对具体的研究没有用处。还有的将基因定义为自然选择的单位,包含了在适应过程中能被自然选择所检测的最小的遗传差异。这同样只具有思辨的意义,而无法用于指导具体的实验研究。

一个科学概念之所以有价值,是因为它有助于具体的研究。分子遗传学家们仍然频繁地使用基因一词,它出现于几乎所有的分子遗传学论文中,丝毫也没有将被摒弃不用的迹象。既然对基因的定义如此困难以致几无可能,在具体研究中又如何避免误解?事实上,分子遗传学家们在日前所普遍采用的——虽然很少如此明说——是一种最小化的办法:将基因等同于一段完整的编码序列或可读框架(open reading frame),也就是编码蛋白质或功能 RNA 的那部分 DNA 序列。当人类基因组计划宣布人类基因组只含有大约 34 万个基因时,就是针对编码序列而言的。我们目前并没有办法只根据 DNA 序列确定其编码序列(预测的准确率只 70%左右),而如前面所述的,编码序列也并非单一、固定的。所以,对编码序列,最终还是只能通过其表达的产物(多肽或功能 RNA)来确定。不是由基因确定其产物,而是由产物认定基因。基因这个术语经过了近一个世纪的演变,又回到了理论建构的起点,不同的是,它已有了无可质疑的物质基础。

## 第三章 生命是什么

### 一、物理主义和活力主义

生命是什么？这似乎并不是一个难题。每个人都很容易区分生命和非生命，因为生命有着显而易见的特征：生长、发育、繁殖。但是这仅仅是表面的现象。我们要问个究竟的，乃是导致了这些现象的生命的本质。

古代东方圣贤对这个问题的回答是令人难堪的沉默。或许他们根本就没有想过要问这种看上去没有实际意义的庸人自扰的问题，这或者正是科学没能在东方诞生的一个因素。但是，像现在的某些流行观点那样，把科学的诞生归功于犹太—基督教的一神论传统，是完全错误的。科学有更为伟大的来源：古希腊的理性思辨。当亚里士多德以超凡的博学审思考察世界万物时，生命是什么这个问题也摆在了他的面前。在他看来，生命的本质，是由于有灵魂：植物有营养灵魂，动物有感觉灵魂，而只有人类才有理性灵魂。在西方度过了蒙昧的中世纪，重新发现古希腊的经典著作之后，亚里士多德对生命的看法，就像他的其他教导，被捧为真理。到了17世纪，才有法国哲学家笛卡尔挑战亚里士多德的教导。笛卡尔的挑战，表面上看来乃是出于神学的理由：灵魂是不灭的，如果动、植物也有灵魂，意味着它们在死后也将上天堂，而这是不可接受的。所以，笛卡尔认为，只有人才有灵魂，而其他生物是没有灵魂的。那么，它们是什么呢？是自动运转的机器。这种结论，实际上是时代的产物。这时候的西方，正进入所谓“科学革命”时代，时钟之类的自动机器代表着此时的最高技术成就。笛卡尔的论断，正是这个正在兴起的机械世界的反映。因此，笛卡尔的机械主义风靡一时，并且在无神论兴起后，又有了进一步的发展。在当时的无神论者看来，既然并不存在不灭的灵魂，人和动物也就没有本质的差别，也就是说，人也是机器。这种极端的机械主义，在法国哲学家拉美特利在1749年出版《人是机器》一书时，达到了顶峰。

这当然是一种过于简单化的类比，毕竟，再自动化的机器也无法像生物那样生长、发育和繁殖。在进入19世纪之后，随着物理学和化学的发展，机械主义便被更为精致的物理主义所取代。生命不再被当成简单的机械运动，而是更为复杂的物理过程，特别是动力学、热力学和电磁学反应过程。物理主义者相信，用生物体内的原子运动、力的相互作用和能量变化，可以解释一切的生命现象。在这种观念的指导下，物理主义者发明了种种仪器用于测量生理反应，对生理学的

研究做出了巨大的贡献,例如,施莱登(Matthias Schleiden, 1804-1881)提出细胞学说,赫姆亥兹(Hermann von Helmholtz, 1821-1894)测定生命运动遵循能量守恒定律而不存在神秘的力,以及杜布瓦-莱蒙德(Emil DuBois-Reymond, 1818-1896)发现神经电流,等等。成就无疑是巨大的,但是这种仍然过于简略的思维也使物理主义者错过了重要的发现。比如,在瑞士生理学家米歇尔看来,精子在生殖中的功能,只是起着促使细胞分裂的机械作用,这使得他在1869年发现核酸时,当时的人,包括他本人,都未能意识到他的发现在遗传学上的重大意义。

生理学家们较多地受到机械主义、物理主义的影响,而对于那些亲身观察、感受到生物世界的奇妙的博物学家来说,将生命和非生命混为一谈,是难以忍受的。事实上,在《人是机器》一书发表的第二年,在伦敦就有人匿名发表了《人不是机器》与之针锋相对。起初,这种对抗只是神学和形而上学的思辨。随着物理主义对生物学的研究在19世纪开花结果,博物学家们也被迫去寻找一种具有科学意义的观念,这样,就有了所谓“活力主义”。活力主义者承认物理、化学作用可以部分地解释生命现象,但是,生命还有自己特殊的物质或力。活力主义一开始就是以对抗机械主义、物理主义的形式出现的,在活力主义者当中,具体见解多种多样。有的认为生命有一种特殊的物质,被称为“原生质”,细胞质就被认为是由原生质组成的。由于原生质被认为有一种特殊的“胶质态”,甚至有一门新的学科,“胶质化学”,被创立起来专门研究这种状态。有的认为生命当中存在一种特殊的不遵循物理定律的力,被称为“活力”。更有人认为生物具有灵力、意志力。许多活力主义者同时也是目的论者,相信生命是为了某种确定的目的而存在。

物理主义者和活力主义者其实有相同之处。从某种意义上说,他们只是在玩文字游戏。对无法具体解释的现象,物理主义者泛泛地用“运动”、“能量”说明,“运动”和“能量”成了打开所有生命之门的万能钥匙。如果我们把“运动”、“能量”改成“活力”,这样的解释,可以很方便地转换成活力主义。但是,即便如此,物理主义和活力主义还是有着根本的分歧:物理主义者相信未知的“运动”、“能量”可以通过科学研究的方法在将来得到阐明,而许多活力主义者相信“活力”乃是一种超出科学研究范围的神秘力量。这种以蒙昧区域为自己的领地的观念注定是要节节败退的。进入20世纪之后,随着生物化学和遗传学的创立和发展,活力主义不可避免地衰落了。细胞质被发现是由细胞器、大分子、膜等多种组分组成的,并不存在一种特殊的原生质,所谓的胶质态可以用生物化学解释,“原生质”一词和“胶质化学”一起消失了。以前被认为存在“活力”的“神秘”现象,逐渐地都可以在分子和细胞水平上用物理、化学的反应加以解释,“活力”失去了存在的基础。达尔文的自然选择学说最终被证实和广泛接受,也终结了

与活力主义息息相关的目的论。到了 20 世纪 30 年代，活力主义已在生物学界被完全抛弃了。具有讽刺意味的是，在活力主义已在生物学家们当中失去市场之后，却有一批物理学家试图复活活力主义，包括伟大的物理学家波尔和薛定谔。他们认为在生物体中存在着特殊的未知的物理定律，只在生物体中起作用。

同样讽刺的是，在 20 世纪二三十年代，受到物理主义成就的鼓舞，一批生物学家相信物理学的最新成果，比如相对论、量子力学的原理，也将会在生物学当中得到应用。这个愿望也落空了。生物学家们逐渐认识到，对生命现象而言，化学作用是远比物理作用更为重要的因素。生命现象，主要地应该在分子的层次上用化学作用加以阐明，物理作用的直接影响是次要的。我们不妨说，物理主义至此演变成了物理—化学主义。

## 二、还原主义和整体主义

从机械主义、物理主义到物理—化学主义，一脉相承，实际上都属于同一个哲学阵营：还原主义。它相信，某一层次的现象，都可以通过分析较低一级的各个组分的性质和相互作用而得到解释。这实际上是现代科学的一个传统：用物理作用解释化学现象，用化学作用解释生命现象，用生物作用解释心理现象，用心理作用解释社会现象。

活力主义所试图对抗的，正是这种还原主义的传统。在活力主义消亡之后，又出现了整体主义或机体主义对抗还原主义。整体主义者承认生命中不存在违背物理、化学原理的现象。但是，他们认为，整体大于部分的总和，当各个组分有机地组合在一起形成整体时，即出现了新的性质，而这种性质，无法通过分析各个组分的性质和相互反应推导出来。因此，生物体作为一个整体时，就存在不可能用物理、化学作用来解释的新现象。当整体主义在 20 世纪 20 年代由史末资 (Jan Christian Smuts, 1870-1950) 首次提出来代替活力主义的时候，只是作为一种形而上学的观念出现的，并不具有科学意义。奥地利生物学家贝塔朗菲 (Ludwig von Bertalanffy, 1901-1972) 在 20 世纪 40 年代创立一般系统论，代表着试图将整体主义改造成科学工具的最初努力。近年来开始崭露头角的盖娅假说 (The Gaia Hypothesis)，则是反抗还原主义的最新的几近绝望的挣扎。

但是，所有的这些努力，对现代生物学的研究影响甚微。他们只是少数偏爱哲学的学者以导师的身份所做的宣扬。他们所描述的那些整体现象，即使能用数学语言定量地描述，也仅仅是对表面现象的描述，让人无法不怀疑其中可能隐含着更深层的因素。生物学的发展史已一再告诉我们，许许多多曾经被认为无法还原、分析的整体现象，以后都一一被还原、分析。我们在后面还会谈到，发育生物学的最新成果，给了整体主义最为致命的一击。今天的生物学家，特别是分子生物学家，基本上都是还原主义者，尽管他们自己也许并没有意识到。今天的

功能生物学的学术论文,也都是用还原主义的观点写成的。

不过,现代的还原主义者,很少是整体主义者所抨击的那种思维简单的机械主义者。现代还原主义者,或多或少都有整体的观念。与整体主义者所丑化的相反,现代还原主义者并不是孤立地研究各个组分、只见树木不见森林的盲目的笨蛋。现代生物学的研究,十分注重研究整体内各个组分之间的相互关系;各组分的性质,正是通过与其他组分的反应而体现出来的。如果我们将某个组分分离出来研究,那也是为条件所限的不得已的尝试,并不是说我们有意忽视该组分在整体中的作用。现代还原主义者也承认,当各个组分被有机地组合在一起成为整体的时候,出现了新的性质。但是,还原主义者和整体主义者的分歧在于,整体主义者认为整体的新性质无法通过研究各个组分的相互关系而推导出来,而还原主义者却认为整体的新性质正是各个组分的相互作用的结果,因此是可以推导的。当然,跟对简单系统的预测不同,对生命这种复杂系统的预测,往往只是指出可能性,具有不确定性、概率性、偶然性、多解的性质。总之,现代还原主义者相信,通过研究生物体内的各个组分的物理、化学作用,可以解释生物体的一切功能。物理、化学原理对研究生物体的功能,是充分的,也是必要的。只有当我们需要研究这些功能的起源时,才需要加入新的、独立于物理、化学原理的原理。这个原理,就是自然选择。

生物体对环境的适应性,曾经是活力主义者反对物理主义的一大依据。他们认为,适应性是无法用物理、化学原理解释的,因此乞灵于目的论,认为宇宙间存在着一种目的,为了达到此一目的,一种超自然的神秘的力量,不管那是神、绝对精神、意志力还是别的什么东西,引导着生物去适应环境。达尔文对此的回应是自然选择。生物体对环境的适应,乃是“适者生存”的自然选择长期作用的结果。这是一个完全自然的、无意识的过程,不存在任何超自然的因素。但是,自然选择是不可能从物理、化学原理推导出来的,它是一个独立的自然定律。有的学者认为自然选择的结果可以从物理定律推导而得,例如认为自然选择只是为熵耗散提供附加的途径,是一个能够自我复制的复杂系统在趋向最大的熵产出状态时,自组织的结果。这种解释,可以说明物理选择(“稳定者生存”),却无法说明化学选择(“高效者生存”),更无法说明自然选择(“适者生存”,适者不一定是稳定者、高效者)。必须指出,达尔文主义也是还原主义的。它把生物新类群的进化(所谓大进化)还原成了新种生成,把新种生成还原成了群体中基因频率的改变,把群体的改变还原成了个体的生存、繁殖能力,最后,个体的生存、繁殖能力又被还原成了基因的作用。毫不奇怪,当今最强硬的达尔文主义者,像美国生物学家爱德华·威尔逊、英国生物学家里查德·道金斯,同时也是最强硬的还原主义者。

活力主义者反对物理主义的另一大依据,是生物胚胎发育的定向性。德国

胚胎学家杜里舒(Hans Driesch, 1867-1941)原来是个物理主义者,但是对生物胚胎的实验,却使他转变成了一个极端的活力主义者。其中一个关键的实验是:当海胆的受精卵分裂成两个细胞时,强行将它们分开分别发育。在物理主义看来,发育只是纯粹的物理作用,将两个胚胎细胞分开,就像把一台机器劈成两半,最后所得的应该是幼体的两半。有些动物的胚胎发育的确如此,比如将海鞘最初的两个胚细胞分开,它们将象没有分开一样,各发育成两个半个的海鞘幼体。但是杜里舒发现,海胆的发育却不是这样的,两个分开的胚细胞,独自发育成了较小的、然而完整的幼体(事实上这是大多数动物包括人的发育方式。同卵孪生子就是大自然所做的这种实验)。这就像是想把一台机器劈成两半,结果发现得到的是两台较小的、然而完整的机器。杜里舒认为,这是用物理、化学作用所无法解释的。在生命中,必定存在一种神秘的因素,指导着细胞去完成“整体原则”的既定目标。杜里舒将这种超自然的神秘因素,称为隐德来希(entelecheia),这是从亚里士多德的著作中借来的一个希腊词汇,意思是“完成”。杜里舒认为,隐德来希就是生命的本质。

在活力主义消亡之后,胚胎发育的定向性也一直是整体主义者攻击还原主义的最有力的武器。还原主义者的回应是:那是基因控制之下的物理、化学过程。然而,没有实验的支持,这种空泛的反击是苍白无力的。不幸的是,一直到十几年前,我们对一个受精卵是如何经过细胞分裂、分化而逐步发育成幼体的,几乎还一无所知。生物的发育机制,一向被称为生物学的最后一个谜团。20世纪的最后10年,随着分子生物学手段被应用于发育生物学的研究,这个谜团被逐步解开了。其结果表明,还原主义再一次赢了。我只举出一个例子。早在1969年,英国生物学家沃尔坡特(Lewis Wolpert)提出了一个基因表达的模型:不同基因的表达被由化学信号的浓度梯度所打开或关闭,而浓度梯度可以通过扩散产生。他把这个模型比喻为绘制法国国旗。假定你要在一个细胞层上发育出一面红白蓝三色旗,最简单的办法是先用扩散制造出一个浓度梯度:让化学信号从顶端开始往下扩散开去。然后,让不同的基因对不同浓度的化学信号起反应:在上面,控制生产红色素的基因在高浓度的信号下表达;在底下,控制生产蓝色素的基因在低浓度的信号下表达;中间则不生产色素,成为白色。以后的发现表明,果蝇胚胎的早期发育,的确采用的是这种模式。卵巢营养细胞中 Bicoid 基因最早表达,转录信使 RNA。这些信使 RNA 抵达受精卵的前端,在那里被翻译成 Bicoid 蛋白质。这种蛋白质从受精卵的前端向后端扩散,形成了浓度梯度。三组不同的基因对应不同的蛋白质浓度,被打开和关闭,它们又进一步打开和关闭其他的基因,信号被逐级放大。

一点也不神秘。这的确是一个基因控制的物理、化学过程,而基因控制乃是自然选择的结果。在解决了还原主义的最后一个难题之后,我想我们可以明确



回答生命究竟是什么了；生命，就是自然选择作用下的物理、化学现象。

### 三、生命的特征

对生命的本质究竟是什么，人们会有不同的理解，这种分歧也许是永远难以消除的。但是这并不妨碍我们对生命的认知。虽然生命和非生命一样，都遵循物理和化学定律，生命在本质上是一种特殊的物理、化学现象，但是生命是复杂有序的系统，有着非生命所不具有的一些非常明显的特征，使我们在一般情况下，很容易对生物和非生物做出清楚的划分。

我们目前所知道的生命只有地球生命，我们对生命的认识也是通过研究地球生命而得的。但是我们有充分的理由相信地球并不孤独，宇宙中还有其他星球孕育了生命。宇宙中布满了适于生命生存的行星、卫星，生命小分子到处都是，而只要有合适的条件，生命就可能产生。在某颗适宜星球上的生命产生未必是一个必然事件，但也不会是一个小概率的偶然事件，而只要考虑到宇宙星球之多，年代之久远，宇宙就必然是充满生机的。那么，我们仅仅通过研究地球生命而得到的对生命的认识，是否有普遍意义？地球生命所共同具有的特征，是否真的是切生命所共同具有的？在发现地外生命之前，对这个问题显然不可能有确切的答案。不过，我们也可以做出一些推测。

地球生命所共同具有的某些特征，例如都以细胞为基本单位，以碳为基本元素，以核酸为遗传信息的载体，以蛋白质为主要的功能分子，这些特征可能过于特殊，并不具有普遍意义。我们不难做出合理的想象，设想非细胞的，以其他元素（例如硅）为基本元素，以其他分子为信息载体和功能执行者的生命的存在，这是科幻小说中常见的主题。不过，如果将来有一天，我们能够在其他星球上发现生命，不管它们是由什么元素、分子组成的，不管它们在形态上与地球生命是多么的不同，所处的环境又是多么的独特，它们很可能都具有如下的特征：

自我组织能力。生物体有明确的边界（例如细胞膜、皮肤等）将自身与外界分离，自身具有复杂而有序的结构。

自我复制的能力，也即遗传和繁殖的能力。遗传信息很可能都是数字化的，以编码的方式存在，因为数码式的复制能够保证信息在代代相传时不会越来越失真，如果是模拟式的复制则会使信息变得越来越模糊。不过，尽管自我复制是高度保真的，但又不可能完全避免出现错误，即还会出现突变，导致后代出现变异。如果遗传信息以编码方式存在，那么还必须获得表达才能发挥作用，也就是说，生物体将会具有信息（基因型）和功能（表现型）两重性。

新陈代谢的能力。生物体是一个开放系统，不停地从外

界吸收、利用能源和物质,释放能量和排泄废物。

应激和自我调节的能力,能够对外界的刺激做出相应的反应,并通过反馈等机制,使内环境处于平衡状态。

生长和分化的能力。生物体是复杂而有序的系统,不可能一蹴而就,而必须在遗传程序的控制下逐渐地分化、生长而成。

进化的能力。不同的个体有了可遗传的变异,在自然选择的作用下,就能发生适应环境的演变,出现高度复杂的结构,并变得多样化。

有时候人们称某样非生命——例如火焰、河流、地球——有生命力,便是因为它们具有类似于上述的一种或几种特征。但是只有生命才具有上述所有的特征。

## 附录 生物学大事记

1543年,维萨里出版《人体的构造》,创建现代解剖学。

1628年,哈维发表《心血运动论》,发现血液循环。

1663年,胡克发现细胞。

1674年,列文虎克发现微生物。

1749年,布封开始陆续出版《自然史》。

1753年,林奈出版《自然系统》,根据生物体的结构进行分类,并发明双名法。

1801-1805年,居维叶发表《比较解剖学》。

1802年,拉马克首次使用“生物学”一词。

1809年,拉马克发表《动物哲学》,首次系统地提出进化学说。

1828年,冯·贝尔发表《动物的发育》,创立“冯·贝尔法则”,提出胚层学说。

1831-1836年,达尔文乘“贝格尔号”做环球考察旅行。

1839年,施旺提出细胞学说,指出细胞是动植物的基本单位。

1857年,巴斯德证明发酵是微生物引起的。

1859年,达尔文发表《物种起源》,系统提出进化论,为生物学奠定了理论基础。

1864年,巴斯德用实验否定自发发生说。

1866年,孟德尔通过豌豆杂交实验发现遗传定律。海格尔提出重演论。

1869年,米歇尔发现“核素”(即核酸)。

1871年,达尔文发表《人类的由来与性选择》。

1879年,弗莱明观察到细胞有丝分裂。

1882年,弗莱明发现染色质。

1883年,魏斯曼发表《论遗传》,否定后天获得性能够遗传。

1892年,伊凡诺夫斯基发现病毒。

1900年,德弗里斯、柯伦斯和丘歇马克分别宣布重新发现和证实孟德尔遗传定律,遗传学诞生。

1901年,德弗里斯提出突变论。

1905年,贝特森首次使用“遗传学”一词。

1909年,约翰森首次使用“基因”一词。

1911年,摩尔根实验室通过果蝇实验证明基因位于染色体上,并能测定某个基因在染色体上的位置。

1924年,欧帕林提出生命起源的化学进化假说。

1926年,摩尔根发表《基因论》一书,总结染色体遗传学。

1927年,缪勒发现用X射线能够诱发果蝇的基因突变。

1930-1933年,费歇、荷尔登、莱特相继发表专著,将孟德尔遗传学与达尔文进化论结合起来,创建群体遗传学。

1937年,杜布赞斯基发表《遗传学和物种起源》,标志着现代综合进化论的诞生。

1941年,比德尔和塔特姆证明基因的功能之一为控制酶的生产。

1944年,艾弗里等人通过细菌转化实验证明DNA是遗传物质。

1947年,麦克林托克证明玉米存在能移动的遗传单位(转座现象)。

1949年,鲍林证明镰刀型贫血症是一种由于蛋白质结构的改变引起的分子病。

1953年,沃森和克里克提出DNA双螺旋模型。米勒首次进行了生命起源的模拟试验。

1955年,桑格发现测定蛋白质序列的方法,测定了胰岛素序列。

1959年,莫诺与雅各布发现“调节基因”,提出“操纵子模型”。

1960年,信使RNA被发现。

1966年,遗传密码表被全部破译。威廉斯提出进化论的“基因选择”学说。

1968年,木村资生提出分子进化的“中性学说”。

1970年,巴尔的摩和特冈发现逆转录现象。

1972年,美国斯坦福大学伯格实验室建造了由病毒DNA和细菌DNA组成的第一个重组DNA。埃尔德里吉和古尔德联合提出进化论的“间断平衡”学说。

1973年,梅纳德·史密斯将博弈论应用于进化生物学研究。

1975年,爱德华·威尔逊出版《社会生物学:新的综合》,创建社会生物学。

1977年,罗伯兹和夏普发现“断裂基因”,一个基因可由几个分离的DNA片段所组成的。桑格和吉尔伯特分别发现测定DNA序列的方法,桑格并测定了一种病毒的基因组全部序列。

1978年,E. B. 路易斯提出,某些基因(同源异形基因)是动物身体蓝图的分子设计师,控制着动物发育过程中身体各部分形成的位置。

1980年,耶鲁大学鲁德实验室将一段人病毒基因转入小鼠,制造出第一种转基因动物。

1981年,切赫发现第一种非蛋白质的酶——具有催化能力的RNA。

- 1983年,第一种转基因植物(一种携带了抵抗抗生素基因的烟草)诞生。
- 1990年,人类基因组计划启动,计划在15年内测定人类基因组全部序列。
- 1991年,首次对人体试验基因疗法。
- 1995年,第一种有机体(流感嗜血杆菌)的基因组序列被全部测定。
- 1997年,第一只用体细胞克隆的哺乳动物(绵羊多莉)诞生。
- 2003年,人类基因组序列全部测定,人类基因组计划提前两年完成。