

第3版
Third Edition

生物进化

Evolution

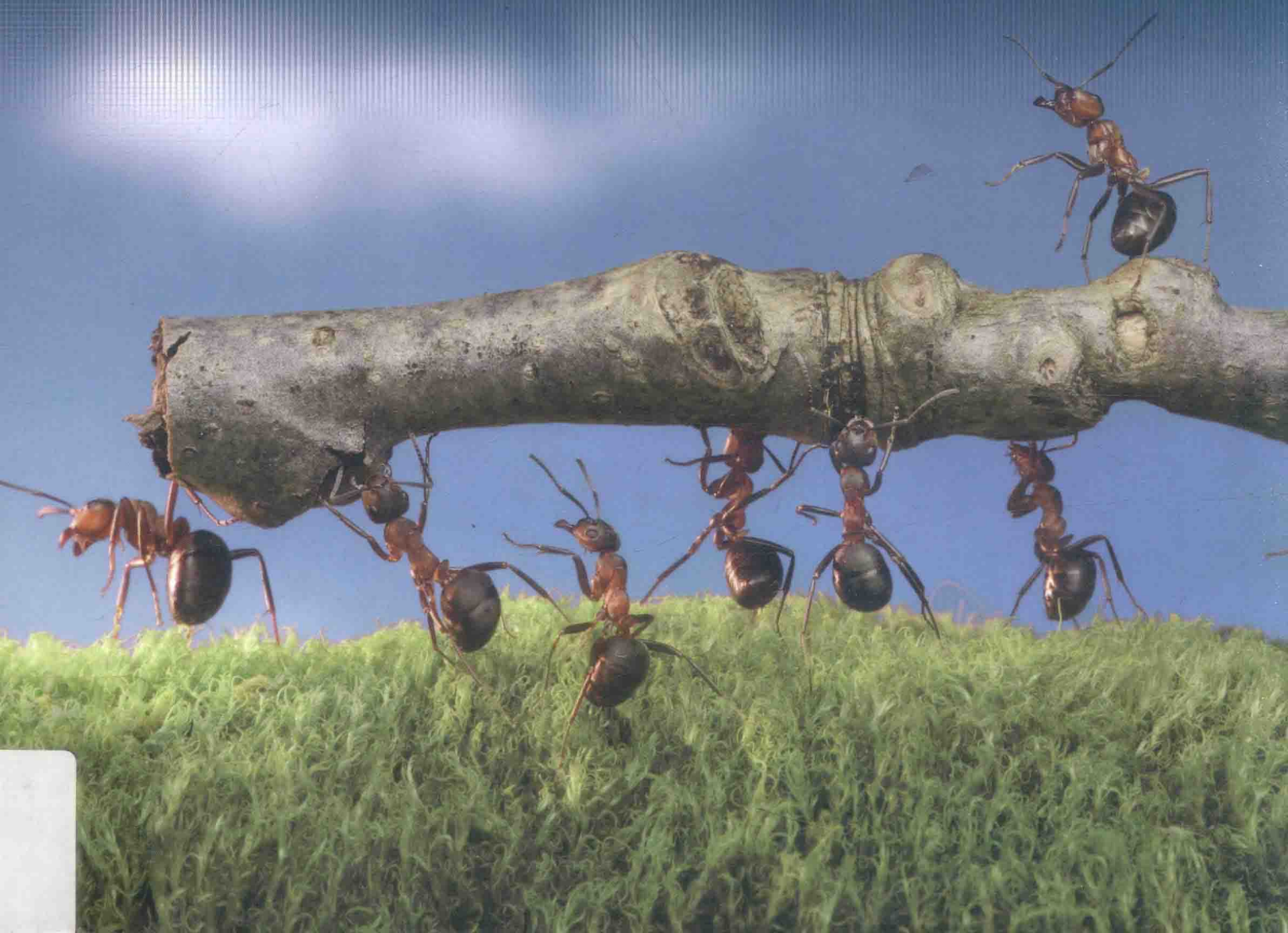
[美] DOUGLAS J. FUTUYMA 著

葛 颂 顾红雅 饶广远 张德兴

杨 继 孔宏智 王宇飞

主译

高等教育出版社



第3版
Third Edition

生物进化

Evolution

[美] DOUGLAS J. FUTUYMA 著

葛 颂 顾红雅 饶广远 张德兴

杨 继 孔宏智 王宇飞

主译

高等教育出版社·北京

图字:01-2015-3392 号

Evolution, Third Edition by Douglas J. Futuyma

Copyright © 2013 by Sinauer Associates, Inc.

All Rights Reserved.

This Chinese translation edition is published by Higher Education Press Limited Company with license by Sinauer Associates, Inc.

内容提要

本书是一部全面而系统介绍进化生物学的教科书。全书共分 23 章,涵盖了进化生物学的各个方面,还涉及生命科学甚至社会科学的不同领域。从西方早期的自然神学到达尔文进化论,从生命的早期起源到当今的生物多样性,从传统的化石和形态学证据到如今的 DNA 和基因组信息,从经典的群体遗传学理论到物种形成的新假说,从基本的生命之树的构建到进化发育研究的最新成果,既充分介绍了该学科的基本概念、产生和发展历史、重要的科学问题以及相应的研究领域,也反映了当前人们在宏、微观不同层次上对进化的认识和最新进展。

全书内容丰富,结构简洁,语言深入浅出,尤其是各章节均提供了大量的研究实例和参考文献,并配以精美直观的图表和照片,具有很高的可读性和趣味性。可作为生物学及其相关专业高年级本科生和研究生的教材,也是大学教师和相关领域研究人员不可多得的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

生物进化:第3版/(美)弗图摩(Douglas J. Futuyma)著;葛颂等主译.--北京:高等教育出版社,2016.12

书名原文:Evolution, Third Edition

ISBN 978-7-04-045701-8

I. ①生… II. ①弗…②葛… III. ①进化论-高等学校-教材 IV. ①Q111

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第316335号

策划编辑 王莉 责任编辑 王莉 特约编辑 靳然 封面设计 张申申
责任印制 尤静

出版发行 高等教育出版社
社址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100120
印刷 北京鑫丰华彩印有限公司
开本 889mm×1194mm 1/16
印张 42.5
字数 1100千字
购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598

网址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.hepmall.com.cn>
<http://www.hepmall.com>
<http://www.hepmall.cn>
版次 2016年12月第1版
印次 2016年12月第1次印刷
定价 196.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物料号 45701-00

主 译

葛 颂 顾红雅 饶广远 张德兴
杨 继 孔宏智 王宇飞

译校者

艾宇熙 崔一鸣 葛 颂 顾红雅
郭 洁 吉亚杰 蒋陈焜 孔宏智
李耕耘 倪喜军 饶广远 沈初泽
施逸豪 孙 斌 孙田舒 田一杰
王梦藜 王培培 王 伟 王雪霏
王宇飞 王子猛 杨 继 姚 序
叶玲玲 张楚杰 张德兴 张志飞
周成钊 朱辰麒 邹新慧

(按姓氏拼音排序)

献给 Tom 和 Theresa, Jeanne 和 Todd, Paul 和 Lindsay,
以及 Annabelle、Matthew、Phoebe 和 Audrey

中文版序

1859年，达尔文做出了一件震惊世界的事情。他提出了一个观点，从而彻底改变了人类对生命世界的看法，并推动生物学成为一门真正意义上的科学。这一观点所产生的巨大影响不仅限于科学，同时也触动了哲学以及改变了我们对人类自身及其在自然界中地位的认识。这一观点就是达尔文的自然选择进化理论。他提出，所有生命都经历了相当长的演化过程，来自某个或某些原始祖先，通过自然选择的过程获得了千差万别的不同特征。这一过程完全是自然的，是产生生命多样化的物质基础，因而可以通过科学的探索而认知。

早在19世纪末，中国近代启蒙思想家严复就已将英国哲学家赫胥黎的《进化论与伦理学》翻译成中文，起名《天演论》，从而将达尔文及其著作引入中国。当达尔文的思想传播到中国，随即在学术界受到热捧，尽管当时欧洲和美国的许多宗教团体持反对意见，达尔文的思想最终还是被科学界所接受，并被不断证明是正确的。如今我们都知道，所有的物种都起源于35亿年前的古老祖先；这一演化的主要原因在于自然选择作用于随机产生的遗传变异；每个物种的每个特征，从基因组到行为，再到地理分布，都有其进化演变的历史。

因此，对生物各个方面的研究，从基因组学和神经生物学到分类学和生态学，都可以置于一个进化的框架之上，依据进化的原理逐级排列（至少在时间上）。人类生物学同样如此。和所有科学领域一样，进化这门科学也具有其实用价值：可以运用到大型计算、病虫害控制、食品生产以及许多其他领域，尤其是医学和公共健康方面。

如今我们对进化的理解及其在生物各个不同领域的应用仍在持续扩展和不断变化；随着科学研究带来许多新的观点和新的信息，进化的影响力还在不断扩大。世界各地成千上万的科学家都在各自领域进行着探索，为进化生物学添砖加瓦，从复杂的基因组解析到物种及其生态特性的系统发生研究。许多动植物迄今还没有被描述，更不用说细菌和其他微生物了，这些都是我们当前要关注的重点。在上述许多领域，中国科学家正在发挥日益重要的作用。例如，经过45年的努力，《中国植物志》这一世界上记载物种数目最多的志书于2004年完成。这些基础研究为植物多样性普查、为摸清中国植物家底以及植物资源的可持续利用奠定了非常重要的基础。中国还在古生物学研究方面有着优良的传统，受到国际社会的尊重，最著名的要数对恐龙羽毛的研究。并且，如今的中国生物学家同样在群体遗传学、进化基因组学、系统发生重建以及许多其他领域做出了重要的贡献。

得知葛颂教授及其同事计划将这本进化教科书翻译成中文，我感到十分荣幸。我知道，要完成这一工作需要大量的付出和努力。我希望本书的翻译将对中国学生和研究人员有所裨益，我也希望这本书能激发学生的学习热情，有助于他们更好地理解生命世界以及存在于生命世界中的人类。

Douglas J. Futuyma

石溪大学教授

美国纽约，石溪

译者的话

生物进化被确立为科学事实经历了非常曲折的过程。1859年达尔文《物种起源》的发表标志着以自然选择为核心的进化论的诞生。一个多世纪以来，进化论所经历的争论之长久和激烈，对自然科学和人类社会影响之广泛和深远，都是科学史上从未有过的。如今，进化生物学，作为研究生命进化的历史过程、机制和规律的一门独立学科，已融入生命科学各个分支学科。正如著名进化论学者迈尔(E. Mayr)教授所言，“进化论是生物学中最高统一理论”。与此同时，生命进化的研究成果已广泛应用于医学和健康、农林牧副渔业生产、生物技术以及全球气候变化，甚至生态文明建设和社会发展等各个方面。

本书作者 Douglas J. Futuyma 为美国石溪大学(Stony Brook University, 原纽约州立大学石溪分校)教授、美国科学院院士和美国艺术与科学学院院士，长期从事进化生物学的研究和教学，是该领域造诣深厚的学者。本书原名 *Evolution*，是一部广受欢迎、全面而系统地介绍生物进化的教科书。全书内容丰富，结构简洁，语言深入浅出，尤其是各章节提供了大量的研究实例和参考文献，并配以精美直观的图表和照片，每章还为读者提供了进一步讨论和思考的问题，具有很高的可读性和趣味性。《生物进化》(中文版)是 *Evolution* 第3版的中文翻译版，不仅继承了2009年第2版原有的核心内容和风格特点，并根据该学科领域的最新研究成果进行了增补和修改。

进化生物是一“无限综合”的理论，涉及生命科学甚至社会科学的不同领域。从西方早期的自然神学到达尔文进化论，从生命的早期起源到当今的生命多样性，从传统的化石和形态学证据到如今的DNA和基因组信息，从经典的群体遗传学理论到物种形成的新假说，从基本的生命之树构建到进化发育生物学研究，等等。因此，完成一部相关领域教科书的翻译，绝非易事，更无法靠个人的力量来实现。为此，我们于2015年4月成立了由7位专家组成的《生物进化》(中文版)译校组，并确定了全书译校工作的分工。译校组成员分别来自中国科学院植物研究所(葛颂、孔宏智、王宇飞)、北京大学(顾红雅、饶广远)、中国科学院动物研究所/北京基因组研究所(张德兴)、复旦大学(杨继)，均长期从事进化生物学科研究和教学工作，并在进化生物学不同领域各有所长。译校组成员在分工负责相关章节翻译的同时，还完成了其他部分章节译稿的校阅。承担具体翻译工作的成员还包括这7位专家所在课题组的一批年轻学者和研究生。

本书内容不仅涵盖许多传统学科领域，如形态学、分类学、地质学、古生物学等，还涉及一系列前沿研究方向，如发育通路和生化系统、DNA测序和分子机制、基因组和代谢组等，甚至许多内容还和人类社会发展、宗教和哲学密切相关，这些都为本书的翻译增加了很大的难度。这不仅体现在如何准确地理解英文原文，更涉及如何用清晰而流畅的中文表达书中的科学内涵。为此，译校组专门召开了两次翻译工作研讨会，就全书翻译应遵循的基本原则以及可能存在的问题

进行了充分的沟通和研讨。尽管如此，在全书翻译过程中，大家还是遇到了一系列的问题，特此做几点说明。

首先，与许多科学著作的翻译一样，在本书翻译过程中遇到最大的难题之一就是科学术语的中文翻译。进化生物学领域不仅有许多传统的专业术语，还涉及很多因学科发展而出现的新术语或新词汇；尤其是有些术语虽然已经有了汉译，但译法差异很大，使我们难以取舍。我们采取的基本原则是，凡由全国科学技术名词审定委员会审定公布的名词术语，尽量采纳其译名，对少量汉译明显不妥的词汇则按我们的理解适当调整，作为我们推荐或倾向性的汉译。尽管最后译校组成员对大多数术语的汉译达成了共识（见该书“术语汇编”），但有些术语的汉译即使在译校组成员之间也有很大分歧，最典型的例子就是本书最重要的术语（也是本书的原书名）“evolution”一词的汉译。该词审定的名词中有“进化”和“演化”两种译法，而我们译校组成员对该词的翻译存在三种观点：统一采用“进化”，统一采用“演化”或两种译法同时使用。考虑到这两种汉译在实际使用过程中广泛采用且均为“合法”译名，最后本书尊重译校专家的意见，采用第三种观点，即同时保留两种汉译，大概这也是多样性的一种体现吧。需要说明的，凡在本书中出现“进化（的）”和“演化（的）”时，两种译法在含义上完全等同。

其次，译稿中一个共性问题物种名称的翻译处理。我们对种以上的分类群（属、科、目等）以及重要或常见类群（尤其是模式生物），原则上采用中文译名，并在每章第一次出现时按“中文译名（拉丁原文）”的方式展示；对其他一般性物种（尤其是中国没有或没有现成汉译的类群），我们基本上采用原名（拉丁名），以免带来不必要的混乱。同理，对人物、国家、城市、机构等，除非已为学术界或大众所熟知并已有固定汉译，否则均采用原文。书中对著作和文献的引证，除学术界或大众共识的著作（如达尔文《物种起源》等）以外，均用原文，如“Mayr (1982a)”和“Stebbins (1950)”，以便于读者查阅。

第三，对于一些目前还没有经审定的名词和术语，我们尽可能在忠实原著含义的情况下，用简洁、不产生歧义的汉语来表达，因此有些译法还属尝试，恳请读者批评指正。此外，在翻译过程中，译校者还发现原书中存在少量概念、书写或排版错误，也尽可能在忠于原著的基础上予以改正，并以脚注的方式进行了说明。

第四，本书的一大特点是采用了上千幅精美的彩色图片或照片，来配合论述相关的主题和研究实例。遗憾的是，书中相当比例的图（照）片的版权并不属于原出版社（Sinauer Associates）。尽管我们采取了各种办法来购买和获取相关图（照）片的使用权，但最后还是有部分图（照）片的使用权无法得到。因此，一些图（照）片最后不得不忍痛割爱被舍去，另有一些图（照）片则只好用其他类似图（照）片来替代。凡此情况，都在图注中进行了标注。

在此，我们要衷心感谢所有参与翻译和校阅以及为我们的工作提供方便和帮助的学者、老师和同学。除了署名的30多位译校者和参译人员以外，许多同事和朋友为本书的翻译提供了帮助。张富民博士协助获取图（照）片的使用权，黄力、江建平、雷富民、李保国、王德华、姚一建、张宪春、赵佳媛、朱朝东等帮助确认一些动植物物种学名和俗名的翻译，在此对他们的付出一并表示致谢。

我们还要特别感谢原书作者 Futuyama 教授对本书翻译的支持和无偿提供相关图（照）片的使用权，并欣然为本书中文版作序。感谢高等教育出版社林金安副总编给予的鼓励和支持；感谢高等教育出版社王莉、靳然两位编辑为本书的编辑加工和出版付出了大量的心血和汗水；尤其是王莉副编审全程参与了本书的翻译

工作，给予了大量技术上的指导，她高度的责任心和忘我的工作精神令人钦佩。本书的翻译得到了国家自然科学基金项目（J1310002 和 91231201）的资助，在此表示感谢。

由于本书内容覆盖面大，涉及各方面的细节很多，加上文化和社会背景的差异，虽然我们竭尽全力，但限于时间和学识所限，仍然会出现这样那样的疏漏，译文中的不当和错误之处也在所难免，敬请读者批评指正。

译校者

2016年12月

前言

自从沃森和克里克于 1953 年发现 DNA 双螺旋结构以来，分子生物学的蓬勃发展和不断壮大不仅使人们对基本生物学过程的理解达到了前所未有的深度，同时也促成了分子生物学和细胞生物学的分道扬镳，而且还催生出常被冠以“整体生物学”之名的学科。进化生物学在很大程度上是由整体生物学家来践行的，尽管他们经常宣称进化如果不是唯一、也应该是生物学中最重要的统一理论，但这种统一或通俗意义上的整合可能还很难界定。

生物学绝不是上述这些细分学科的简单拼凑，尤其在生命科学研究和人才培养日益专业化的今天。当前，学科间的隔阂正在被打破，统一正在不断发生。如同所有其他生命科学学科一样，进化生物学面对分子生物学理论和方法的渗透，其叙事方式同分子-机械性的学科并无二致。由于涉及一系列前沿领域，诸如基因组进化、代谢组、生化通路、复杂系统以及从 DNA 序列到表型的多种发育过程等，进化生物学正在变得越来越强调机理。相反，从事分子、基因组、细胞和发育生物学研究的科学家则愈发认识到，进化生物学的解释框架、原理以及分析方法不仅有用，而且对他们的领域至关重要：进化科学已整合到整个生物学之中。同时，生物诸多学科，如古生物学、生态学、功能形态学和生理学、动物行为学和分类学，仍将继续在进化科学中发挥重要作用，而其自身也在很大程度上建立在进化原理之上。在本书中，我与 Scott Edwards 和 John True 一起尝试将进化生物学和各生物学学科之间的诸多关系进行一些梳理。

随着新的分析技术和实验方法的建立以及对生物学机理认识的不断深入，进化生物学发展的步伐大大地加快了，因此更新《进化》一书就显得十分必要。越来越多的证据表明，真核生物基因组中的非编码 DNA 大部分都行使功能，这对于我们理解分子进化具有重大启示；越来越多的争论和证据已聚焦到基因的表观遗传修饰在进化上的意义；比较基因组学正在不断阐明新的遗传和发育功能是如何演化而成。伴随着新的分析方法的建立，系统发生学和进化基因组学的作用越来越大；从历史的、系统发生的视角看问题正在重塑群落生态学；大量新奇化石的发现则丰富了我们生命历史的认知。

这一领域最重要的变化之一就是进化生物学的社会意义和实际价值受到越来越多的关注。可以肯定的是，人类进化研究对解释人类的多样性以及人类的行为具有很多启示意义，当然争论也持续了 150 多年。长期以来生物学家一直认为，阐明进化过程在健康、农学及许多其他领域中都有重要的实用价值。但如今这些实际应用已实实在在地出现在传统的杂志和新出现的期刊上，如《进化的应用》(*Evolutionary Applications*)、《进化、医学和公共卫生》(*Evolution, Medicine, and Public Health*)。然而，我们不得不提及还存在对进化持反对意见的人或观点，这在美国表现得最为明显，可看作是对科学持广泛怀疑态度的一种表现，这种怀疑论确实带来了许多负面影响，正如在美国就全球气候变化发生的争论一样。

本书延续了前一版的结构，开篇以系统发生作为框架来推断进化历史，并从自然历史的角度来阐释进化生物学。接下来是宏观进化的式样，我觉得它将激发初学者的兴趣，并便于引入一些最重要的生物进化证据，这也是该领域任何一门本科生课程不可或缺的内容。同时，宏观进化的式样也包含了进化生物学中许多待解之谜，即进化理论所必须解释清楚的现象。随后的大多数章节围绕进化的过程以及如何通过这些过程来解释各种各样的现象而展开，从基因组到种间生态互动。最后一章又回到宏观进化，再次透过进化过程来审视进化的证据、科学的本质与神创论的缺陷，以及进化生物学在一些社会实践中的应用。本书没有把人类的进化作为一个单独主题来处理而是贯穿在本书的各个部分，这样可以体现进化科学不同主题与社会和大众的关联，并点明人类与其他生命的共性所在。与前一版本相比，本书的每一章节都进行了更新，其中有些章节在方法和内容上都与上一版本大相径庭。

在进化生物学几乎所有领域，文献资料的增长都超乎想象，很多研究方法改变很大，要想及时跟踪或充分理解几乎是不太可能的。在此，我想再次感谢 Scott Edwards (哈佛大学) 和 John True (纽约州立大学石溪分校) 分别在修订基因组进化和进化发育生物学章节方面所作出的贡献，若没有他们的帮助，我想我自己将难以胜任这方面的内容。

本书的完成得益于许许多多同事和学生的贡献，他们提供了各种讲义和书刊文献，以及通过口头交流和问题讨论等为本书的完成提供帮助。还有很多同行提供了各种建议、参考文献，并解答了我的问题或纠正了我的错误，对本书做出了直接的贡献，包括 David Begun、Michael Bell、Jerry Coyne、Liliana Dávalos、N. Delaney、Daniel Dykhuizen、Walter Eanes、Bruce Grant、Mark Kirkpatrick、Jeffrey Levinton、Joanna Masel、Hugh McGuinness、Mohamed Noor、Sally Otto、Joshua Rest、Marty Schoenhals、Brad Shaffer、Ellen Simms、Chris Simon、Jason Weir、John Wiens 和 Jerry Wilkinson。我要特别感谢 Scott Edwards 和 John Wiens，他们帮助完善了对系统发生重建方法的处理。我还要感谢我收到的所有建议，尽管有些建议未被采纳。当然，我对本书还存在的错误或不足之处承担全部责任。许多同事为本书提供了照片，在图例中一一表达了谢意。此外，Aman Gill 帮助完成了一些图注，Rob DeSalle 和美国自然历史博物馆慷慨地为我提供了舒适的工作空间，Michael Purugganan 和纽约大学在本书最后准备阶段热情接待了我的到访，纽约州立大学石溪分校生态与进化生物学系一直在物质和精神上给予我充分的支持。在此，我对那些提供了帮助而我却未能提及的同事表示歉意。另外，Scott Edwards 想对 Feng-Chi Chen、Allan Drummond 和 Harold Zakon 在其撰写第 20 章过程中所作出的贡献表示感谢，John True 要感谢台湾大学的 Jer Ming Hu 教授的建设性意见，使得第 21 章植物进化发育生物学方面的论述更为透彻。

自 1977 年以来，我有幸与 Sinauer Associates 出版社的团队合作，目睹其出色的专业能力和奉献精神。我要特别对 Laura Green、Jefferson Johnson、David McIntyre、Norma Roche 和 Chris Small，尤其是 Andy Sinauer 表示感谢。

Douglas J. Futuyma

纽约，石溪

2013 年 2 月

致读者

因发现基因调控机制而获得诺贝尔生理学或医学奖的遗传学大师弗朗索瓦·雅各布 (François Jacob) 在 1973 年提到：“生物学中存在不少普世规律，但重要的理论并不多。进化的理论就是迄今最为重要的理论。”这是因为进化对各种各样的生物学信息给出了解释，并将所有生物科学——从分子生物学到生态学——统一起来。“简言之，进化为生命世界及其复杂性提供了符合逻辑的解释。”

雅各布虽然自己并不从事进化研究，但他像绝大多数勤于思考的生物学家一样，意识到进化在生物科学中的关键作用。进化为理解从基因组结构和大小到不同物种间生态互作等现象提供了不可或缺的理论框架。

进化生物学不仅是解释生物现象的框架，还具有重要的哲学意义（如欧美国家长期存在对进化论教学的抵制），并有各种各样的实际用途。当你能够用 DNA 测序技术来查明你的祖先系谱时，就是直接使用了进化科学的成果。仅仅在过去一年中，进化研究就为商业捕捞的管理提供过指导，提出了控制带病蚊虫和其他害虫的方法，发现了多种途径可以用来对付致病微生物对抗生素抗药性的演化和入侵物种的不断演变，以及由于人类导致的气候变化所引发的生物灭绝或适应性改变。进化医学这一领域也得到了快速发展，包括对人类种群内和种群间具有重要医学价值的遗传变异的研究；人类无法适应某些现代环境所引发的后果（如自身免疫性疾病、过敏、心血管疾病以及癌症）；老龄化问题；病原体对抗生素的抗性进化；以及有关其他物种是如何适应导致人类发病的生物或外部因素的研究（为什么其他的灵长类动物不会感染艾滋病，哪怕它们携带了 HIV 病毒）。

因此，如同遗传学和生理学一样，进化与我们的生活息息相关，也就是说每个人都应该对它有所了解。对于那些想要在生物科学领域施展才华的人来说，无论是想成为医生还是想从事生物学研究，对进化的了解都是必不可少的。

那么，怎样才能最好地理解进化呢？因为所有的生物及其特征都是演化改变的历史产物，所以进化生物学的范畴远比其他任何生物科学领域都要大得多。为此，进化课程通常不拘泥于特定生物类群的演化细节——那样的话信息量会过于庞大。相反，进化课程强调进化的普适原理，即适用于大多数或所有生物演化改变的过程，以及最常见的变化式样，即概括许多不同类群特征的式样。重要的是要学会如何检验进化的假说，换句话说，面对所提出的进化改变的原因和式样，我们得到了哪些支持（或反对）的证据。

进化生物学主要涉及过去发生的事件，因此与只分析生物特征的性质和功能而不涉及其历史的其他大多数生物科学不同。然而，在进化生物学和其他生物学科中，我们都必须对不可见的事物和过程（如，DNA 复制）进行推断。这些推断可以通过：（1）对于这些事物是什么及其如何起作用提出有根据的假说，接着（2）用基于可以实际获取的数据，根据上述假说做出预测（推断），最后（3）通过对比我们的观测和假说成立时的预期是否匹配来判断每个假说的正确性。在本

书中，我们常常首先通过对某一进化过程或式样的假设进行描述来提出问题，通常基于语言或数学模型，然后展示具备证据的实例，在这个实例中将观察所得与假设所作的预测进行对比。在某些情况下，我们会进一步描述进化过程中的细节或者潜在意义，并阐释一些有助于解答问题的生物学现象。

你可能会发现，课程中的重点不同于你在其他生物学课程中所学到的内容。我建议你特别注意对基本原理和方法进行介绍的章节或段落，确保在继续往后学习之前真正理解这些内容，并在经过一个或多个后续章节的学习后重读这些段落（你可能需要特别重温第 2、9、10 章以及第 12—13 章）。一定要注意理解，而不是死记硬背（除了一些特别重要的信息，比如地质年代表和生命历史上的重大事件）。请注意，本书中的素材是逐步累积起来的；几乎每个概念、原理或各章节介绍的主要技术术语在后面的章节中都会再次出现。进化生物学是统一的整体；正如糖类代谢和氨基酸合成在生物化学中不能分开一样，表面上似乎不相干的物种系统发生和遗传漂变理论一样也是分不开的。

不管在科学的哪个领域，未知远远多于已知。在每年发表的数以千计有关进化的研究论文中，许多研究在试图回答旧问题的同时又提出了新的问题。没有人，尤其是科学家，会怯于说出“我不知道”或“我不确定”，因此这种说法会在本书中频繁出现。知道我们的知识在哪里有欠缺以及我们的理解在哪里不确定，就是我们下一步研究之所在，或者预示着激动人心的新的研究方向。我希望读者能发现进化蕴藏着无比丰富的主题，充满了智力上的挑战和深刻独到的见解，以及深远的意义，从而将进化生物学研究作为毕生的追求。与此同时，我希望所有读者在学习进化生物学的过程中，都能感受到理解生命世界（包括我们自己）所带来的兴奋感，以及在找到答案和提出新问题的过程中所得到的成就感。正如古罗马诗人维吉尔（Virgil）所言：能够认知事物本质的人是幸福的（*Felix qui potuit rerum cognoscere causas*）。

目 录

1 进化生物学 1

- 什么是进化? 1
- 达尔文之前 3
- 达尔文 5
- 达尔文的进化理论 6
- 哲学问题 8
- 伦理、宗教与进化 9
- 达尔文之后的进化理论 10
- 综合进化论 10
 - 进化的基本原则 11
- 综合进化论之后的进化生物学 12
- 如何研究进化 13
- 进化是事实也是理论 14

2 生命之树：分类和系统发生 19

- 分类 20
- 推断系统发生史 24
 - 系统发生树 24
 - 用于系统发生推断的数据 27
 - 推断系统发生：最大简约法 29
 - DNA 序列的简约性分析：一个案例 32
 - 系统发生分析的统计学方法 34
 - 评估系统发生假说 37
- 分歧时间估计 39
- 基因树和物种树 42
 - 水平基因转移 42
 - 不完全谱系分选 43
- 系统发生分析的其他事项 45
- 系统发生学的应用和扩展 46

3 演化式样 51

- 对特征演化历史的推断 51
- 以分类学为依据推测而来的一些演化式样 53
 - 生物体的大多数特征都从早先存在的祖先特征演化而来 54
 - 同塑性很常见 55
 - 特征演化的速率不同 59
 - 演化往往逐步进行 60
 - 外形改变往往与功能改变相关 62
 - 物种之间的相似性随个体发生而改变 62
- 发育和形态演化 63
 - 个性化 63
 - 异时发生 63
 - 异速生长 65
 - 异位发生 65
 - 复杂度的增加和减少 66
- 系统发生分析揭示了物种演化的趋势 67
- 许多分支都有适应辐射演化的现象 69
- 基因和基因组的演化模式 70
 - 趋同演化 70
 - 基因组大小 71
 - 重复基因与基因组 73

4 化石记录中的进化 77

- 地质学基础 77
 - 板块构造 77
 - 地质时期 78
 - 地质年代表 79
- 化石记录 79
 - 种内的进化改变 81
 - 高阶元分类群的起源 82

人族化石记录 89
系统发生和化石记录 94
进化趋势 94
间断平衡 95
演化速率 98

5 地球上生命的历史 101

生命的历史格局 101
生命出现之前 101
生命出现 102
前寒武纪的生命 104
古生代生命：寒武纪大爆发 108
古生代生命：奥陶纪至泥盆纪 110
 海洋生物 110
 陆地生物 111
古生代生命：石炭纪和二叠纪 113
 陆地生物 113
 二叠纪末期大灭绝 114
中生代生命 114
 海洋生命 116
 陆地植物和节肢动物 116
 脊椎动物 118
新生代 120
 水生生物 121
 陆地生物 121
 哺乳动物的适应辐射 122
 更新世事件 124

6 演化的地理学 131

演化的生物地理学证据 131
分布的主要式样 133
影响地理分布的历史因素 134
检验历史生物地理学的假设 137
 历史生物地理学的分析举例 138
 区域性生物群的组成 142
谱系地理学 142
 更新世种群变迁 143
 现代人起源 144
地理分布的界限：生态和演化 148

生态位 148
 范围的局限性：一个演化的问题 150
地理分布式多样性的演化 150
 群落趋同 150
 历史对分布式多样性的影响 152

7 生物多样性及其进化 157

生物多样性变化的估测与建模 157
 多样性变化速率建模 157
 化石记录中的多样性 159
 多样性的系统发生研究 160
显生宙内的生物多样性与差异 162
 生成与灭绝的速率 165
 随着谱系存续时间的推移，灭绝速率会变化吗？ 167
 灭绝的原因 167
 大灭绝 168
多样化过程 171
 物种的多样性会达到平衡吗？ 171
 为什么某些类型的生物比其他类型更为多样化？ 174
 生物特性对分化的影响 176
 适应辐射 177
 影响多样性的其他因素 179

8 遗传变异的起源 183

基因和基因组 183
突变：概述 186
 突变的种类 187
 突变的实例 190
 突变率 191
 突变的表型效应 195
 突变对适合度的影响 198
 突变的限制 200
突变是一种随机过程 201
核型的改变 202
 多倍化 203
 染色体重排 203

9 变异：进化的基础 211

- 表型变异的来源 212
 - 变异的遗传和环境来源 212
 - 非遗传性传承的变异 214
- 了解进化：遗传变异的基本原理 216
 - 等位基因和基因型频率：哈迪 - 温伯格定律 217
 - 示例：人类 MN 基因座 218
 - 哈迪 - 温伯格定律的意义：进化的各种因素 220
 - 等位基因、基因型及表型的频率 221
 - 近亲交配 221
- 自然种群中的遗传变异：单个基因 223
 - 形态和生存力 223
 - 近交衰退 225
 - 分子水平的遗传变异 226
 - 自然种群的遗传变异：多基因座 228
 - 连锁和连锁不平衡 228
 - 数量性状变异 232
- 种群间变异 237
 - 地理变异的模式 237
 - 基因流 240
 - 种群间等位基因频率的差异 241
 - 人类遗传变异 241

10 遗传漂变：随机进化 249

- 进化中的随机过程 249
- 遗传漂变理论 250
 - 遗传漂变即为取样误差 250
 - 溯祖 251
 - 等位基因频率的随机波动 252
 - 遗传漂变下的进化 254
 - 有效种群大小 255
 - 奠基者效应 257
 - 现实种群中的遗传漂变 258
- 分子进化的中性理论 260
 - 中性理论的原理 261
 - 中性理论所获得的支持 263
 - 再论分子钟 264
 - 基因流和遗传漂变 265
 - 基因树和种群历史 267

再论现代智人的起源 268

11 自然选择和适应 273

- 现实中适应的实例 273
- 自然选择的本质 276
 - 设计和机制 276
 - 自然选择的定义 276
 - 自然选择与偶然性 277
 - 实物选择和属性选择 278
 - 环境是否有效取决于生物 279
- 自然选择的例子 279
 - 演化实验 280
 - 雄性生殖成功率 281
 - 群选择 282
 - 亲缘选择 283
 - 自私的遗传元件 284
- 选择的层次 285
 - 个体和种群的选择 286
 - 物种选择 287
- 适应的本质 288
 - 适应的定义 288
 - 认识适应 289
- 对适应性演化的观察 293
- 自然选择和适应所不具备的特性 295
 - 适应的必然性 295
 - 完美 296
 - 进步 296
 - 自然的和谐与平衡 296
 - 道德和伦理 297

12 自然选择的遗传理论 299

- 适合度 300
 - 自然选择的模式 300
 - 定义适合度 301
 - 适合度的要素 302
- 选择的模式 303
- 定向选择 305
 - 天然种群中的有害等位基因 308
- 平衡选择维持的多态性 310

- 杂合子优势 311
- 各种拮抗选择 312
- 依频选择 313
- 进化改变的多重结果 317
 - 正向依频选择 317
- 杂合子劣势 318
- 适应景观 318
- 选择和遗传漂变间的相互作用 319
- 自然选择的强度 320
- 自然选择的分子证据 322
 - 依据地理变异来检测选择 322
 - 选择的检验：种内变异和种间变异 323
 - 基于DNA序列来检测选择：理论期望 324
 - 选择的分子印记 327
- 人类基因组的适应性进化 330
- 适应性：起因于新变异还是现存变异 331

13 表型进化 335

- 表型性状的遗传架构 335
- 表型变异的组分 338
- 遗传漂变驱动的数量性状进化 341
- 数量性状的选择 342
 - 对定向选择的响应 342
 - 对人工选择的响应 343
 - 自然种群的方向性选择 344
 - 稳定化选择和分裂选择 346
- 数量性状的关联性演化 347
 - 关联性选择 347
 - 遗传相关 348
 - 遗传相关如何影响演化 349
- 遗传学可以预测长期进化吗? 350
- 反应规范 352
 - 渠限化 352
 - 表型可塑性 353
 - 变异性的进化 354
- 适应与制约 358
 - 遗传制约与适应 358
 - 适应可以拯救物种的灭绝吗? 359

14 生活史进化 365

- 个体选择和种群选择 367
- 最优表型建模 367
- 作为适合度组分的生活史性状 370
 - 生殖力，单次生殖和多次生殖 370
 - 年龄结构和生殖成效 371
- 权衡 373
- 生活史性状的演化 375
 - 寿命和衰老 375
 - 生殖年龄时间表 375
 - 后代的数量和大小 377
 - 生活史和交配策略 379
 - 增长率的演化 380

15 性与繁殖成效 385

- 突变率的进化 385
- 有性生殖与无性生殖 386
- 性的悖论 387
 - 重组和性的利与弊 387
 - 性与重组优势的假说 389
- 性别比与性分配 392
- 近交与远交 395
- 性选择的概念 396
- 雄性间和精子间的竞争 397
- 通过配偶选择达到性选择 399
 - 配偶选择的直接利益 399
 - 没有直接利益的配偶选择 400
 - 性选择主题的变化 405

16 冲突与合作 411

- 冲突建模 411
- 社会交往互动与合作 413
 - 没有亲缘关系的个体间的合作 414
 - 通过共享基因的利他行为进化 417
- 合作和冲突的舞台：家庭 420
 - 交配制度和亲代照料 420
 - 杀婴、堕胎、同胞竞争和残杀同胞 423
 - 亲子冲突 424

- 真社会性 424
- 亲缘选择还是类群选择? 426
- 遗传冲突 427
 - 细胞质遗传 427
 - 减数分裂驱动 429
 - 分离后致畸者 429
 - 转座因子 430
 - 亲本基因组间的冲突 431
- 寄生物、共生生物、个体、组织水平 431
- 人类行为与人类社会 433
 - 人类行为的进化研究 434
 - 文化进化以及基因-文化共进化 437

17 物种 443

- 什么是物种? 443
 - 系统发生种概念 445
 - 生物学种概念 445
 - 生物学种概念的范畴及其应用 446
- 基因流障碍 448
 - 交配前障碍 449
 - 交配后、合子前障碍 450
 - 合子后障碍 451
 - 多重隔离障碍 452
- 如何鉴别物种 452
- 种间差异 453
- 生殖隔离的遗传基础 454
 - 染色体差异和合子后隔离 454
 - 影响生殖隔离的基因 456
 - 生殖隔离遗传学研究的意义 458
- 遗传分化和交换 459
 - 祖先变异和溯祖 459
 - 基因流和杂交 461
 - 杂交带的命运 463

18 物种形成 465

- 物种形成的模式 465
- 异域物种形成 467
 - 异域物种形成的证据 467
 - 隔离分化式异域物种形成的机制 470

- 生态选择与物种形成 471
- 性选择和物种形成 473
- 生殖隔离的强化 475
- 边域物种形成 477
- 异域物种形成之外的其他模式: 基因流相伴的物种形成 479
 - 基因流相伴的物种形成的基因组研究 481
 - 邻域物种形成 482
 - 同域物种形成 483
- 多倍体和重组物种形成 486
 - 多倍体 486
 - 重组物种形成 488
- 物种形成有多快? 489
- 物种形成的结果 490

19 物种间相互作用的进化 495

- 种间互作 495
 - 协同进化 496
 - 物种关系的系统发生特性 497
- 天敌与猎物的协同进化 499
 - 天敌-猎物协同进化模型 500
 - 捕食者-被捕食者的进化实例 501
 - 警戒态和拟态 503
 - 植物和植食动物 504
 - 寄生物与宿主的相互作用及感染性疾病 506
- 互利共生 510
- 竞争性互作的进化 512
- 进化与群落结构 515

20 基因和基因组的进化 519

- 基因组的参与者和进化过程 520
- 基因组进化的非适应性过程 522
- 蛋白质进化的速率和模式 523
 - 密码子偏好 524
 - 基因的可缺失性和促进翻译稳健度的自然选择 525
 - 蛋白质相互作用和进化速率 525
 - 发育生物学和蛋白质进化速率 526
- 基因组多样性及其进化 527
 - 基因组结构的多样性 527

- 病毒和微生物基因组：最小的基因组 528
- 重复序列和转座因子 529
- 全基因组的自然选择 531
 - 自然选择的证据：分子趋同 532
 - 人类谱系中的分子进化 534
- 新基因的起源 534
 - 水平基因转移 535
 - 外显子重排、蛋白质结构域的进化和嵌合现象 536
- 基因重复 537
 - 重复基因的命运 538
 - Ohno* 困境、分子混交以及近期重复基因的选择命运 538
 - 多基因家族和关键创新性状的起源 540
- 基因组与染色体重复 542

21 进化和发育 547

- Hox 基因和现代进化发育生物学的出现 547
 - Hox 基因表达和功能的进化 552
 - 同源性的新概念 555
- 形态性状演化背后的发育演化证据 555
- 进化上保守的发育通路 558
- 基因调控：发育进化的奠基石 560
- 蛋白质编码序列和表型的进化 564
- 基因调控进化的分子遗传基础 564
 - 形态性状演化的模块化 566
 - 宏进化和新性状的进化 567
- 形态性状的演化 570
 - 异时性的发育遗传学 572
 - 异速生长的进化 574
- 发育约束和形态进化 575
- 特征丢失、逆转及多洛定律 577
- 生态发育生物学 578
- 人类发育的进化 580

22 宏进化：物种水平之上的进化 585

- 进化的速率 585
- 渐变论和突变论 588
- 系统发生的保守性和变化 590
- 创新性状的演化 593

- 对初始新特征的解释 593
- 复杂性状 594
- 趋势、可预测性和进步 599
 - 趋势的种类和原因 599
 - 趋势演化的实例 600
 - 生命历程中是否存在大的演化趋势？ 602
 - 进化的可预测性和偶然性 604
 - 关于进步的问题 606

23 演化科学、神创论和社会 609

- 神创论者和其他怀疑论者 609
- 科学、信仰与教育 611
 - 科学的本质 611
 - 演化是理论，也是事实 613
- 演化的证据 614
 - 化石记录 614
 - 系统发生和比较研究 615
 - 基因和基因组 615
 - 生物地理学 616
 - 设计论论点的缺陷 616
 - 已观察到的演化及其机制 618
- 对神创论者论点的反驳 619
 - 关于演化的争论 622
- 我们为什么应该教授生物演化？ 623
 - 医药与卫生 623
 - 农业和自然资源 627
 - 环境与保护 628
 - 人类行为 628
 - 理解自然与人性 630

- 术语汇编 635
- 图片版权说明 653

参考文献*



索引*



* 请扫描对应二维码查看相关内容。

进化生物学

面对拥有形形色色个体的大千世界，生物学家们会情不自禁地提出成千上万个问题。为什么鲸有肺而蛇却没有腿？为什么有些昆虫只吃单一的植物，而另一些昆虫却要吃许多不同种类的植物？为什么蝶螈的DNA量超过人类的十倍？为什么兰花只有19 000种而甲虫却超过30万种？为什么每个人在脸部特征、肤色、态度和行为上有所不同？是什么造就了令人叹为观止的生物多样性？又是什么造就了它们错综复杂、千姿百态的适应特征？

科学史上最激动人心的想法之一，就是达尔文（Charles Darwin）提出的“地球上所有曾经存在的生命都由一个原始类型衍生而来”。依据这一想法，物种的每一个特征，如大象的鼻子、基因的数量和序列、体内酶的催化能力、细胞和器官的结构、生理耐受能力和营养需求、寿命和生殖系统及其行为能力等，都是进化的产物。进化论的观点贯穿于生命科学从分子生物学到生态学的每一个学科。事实上，进化是生物学的统一理论。正如遗传学家杜布赞斯基（Theodosius Dobzhansky）所言：“如果不从进化的角度看问题，生物学的一切都将无法理解。”

什么是进化？

“进化”（evolution）*一词来自于拉丁语“evolvere”，意为“展现或打开”，指显现或表露隐藏的潜能。今天的“进化”，简单说即指“变化”。这个词有时被用来描述像星星这样的单个物体的变化，而生物（或有机体）进化（biological or organic evolution），则是指在世代更替的过程中，一群生物在属性上的变化。单个生物的发育，即个体发育（ontogeny）不被看做是进化，单个生物体不会进化。只有一群生物〔我们称为种群（population）〕才会进化：它们代代相承，延续着变化。种群还可能被拆分，这样就会出现若干个种群都来自一个共同的祖先种群。如果在这些种群中发生不同的变化，种群就会分异（diverge），即变得彼此不同。这个过程持续了相当长时间，其结果导致数以百万计不同形式的生命得以出现，它们都来自所有已知生命的一个“统一共同祖先”。

被认为具有演化意义的种群变化是那些通过遗传物质在上下代间传递的变化。在一代又一代的传递过程中，这样的变化会不断累积，因此生物进化可以是微小的也可以是显著的，从种群里某个基因不同基因型比例的微小改变，到由最早生命过渡到珊瑚、蚱蜢、西红柿和人类所发生的各种改变，无所不包。

由自然选择引发的进化实例中最令人难忘的莫过于当今的抗生素耐药性危机。在20世纪40年代以前，医院病房里的大多数患者所患的疾病都不是癌症或心脏病，而是肺结核、肺炎、脑膜炎、伤寒、梅毒及许多其他细菌感染疾病，在

* 在本书中“evolution”又译为“演化”。——见“译者的话”

图 1.1 第一次世界大战期间在法国的一个美国陆军医院的肺结核病房。时至今日，人们都是靠抗生素来战胜这种毁灭性的细菌性疾病的，而抗生素在第二次世界大战之后才得到广泛应用。（照片来自美国国家医学图书馆）



当时几乎没有治愈的希望（图 1.1）。这些传染性的细菌性疾病导致发达国家的数百万人早逝。而在发展中国家，人们同时还要遭受疟疾和霍乱等其他疾病的侵袭，情况比现在要严重得多。

20 世纪 60 年代，医疗状况发生了巨大改变。抗生素的发现和随后其合成方法的进步，使得大部分细菌性疾病至少在发达国家被抑制。到了 20 世纪 70 年代，诸如淋病和梅毒等性传播疾病都被认为是暂时性的，因为它们可以被青霉素治愈。这些变化所带来的信心鼓舞了当时的性解放运动。1969 年，美国卫生及公共服务部部长曾宣布，是“合上传染病这本书”的时候了。

但是他错了，今天我们面对的不仅有如艾滋病这类新的传染病，诸如肺结核等以往的疾病也卷土重来。同样的细菌又回来了，但现在它们能耐受青霉素、氨苄青霉素、红霉素、万古霉素、氟喹诺酮类等所有这些曾击败过它们的“武器”。世界上几乎所有的医院都在这个战场上和不断变化的对手作战，但在这个过程中，他们已有意无意地使对手变得更为强大。凡此种种，都说明人类正在加剧演化改变的爆发（Palumbi 2001）。

例如，金黄色葡萄球菌（*Staphylococcus aureus*），一种导致许多外科患者感染的细菌，已经演变出对青霉素等一系列抗生素的抗性。对金黄色葡萄球菌唯一还有效的治疗方法是使用万古霉素，但它也正变得不那么有效了。同样，一种引起淋病的细菌，淋球菌（*Neisseria gonorrhoeae*），其耐药菌株稳步增加；许多肺炎和霍乱细菌菌株也对抗生素产生了高度抗性。相同的事情也发生在其他各类病原体中。在整个热带地区，导致疟疾的微生物如今已能抵抗氯喹，并对其他药物正在产生耐受性。HIV 是引起艾滋病的人类免疫缺陷病毒，也已迅速演化出能抵抗齐多夫定（AZT）和其他起初有抗性效果的药物。现在艾滋病患者主要通过三种药物的组合生存下来，但令人担心的是，不知再过多久这些病毒种群也会演化出对这些药物的耐药性。

随着抗生素使用的增加，对抗生素耐药的细菌也随之增加（图 1.2），因此抗生素带来的效果很快就消失了。这种情况为什么会发生？是药物造成了细菌基因的耐药性突变吗？是否这些突变与药物接触无关，即突变在未接触药物的细菌种群中已经存在？多少突变导致耐药性？这样的突变经常发生吗？突变可以从一种细菌传播到另一种细菌吗？这种传播仅限于细菌的同一物种还是能出现在不同的物种间？这种突变如何影响生物种群的增长？通过使用低剂量的药物可以防止耐药性的产生吗？更高剂量呢？不同药物的组合呢？患者是否可以通过忠实地遵从医生的处方而从耐药性生物感染中康复，或者只有当其他相关人员也尽职尽责负责时才有可能康复？

进化生物学的原理和方法能为这些问题提供答案，并能有助于解决影响人类社会的许多其他问题。进化生物学家和受过进化知识训练的科学家已经描绘出 HIV 从黑猩猩和乌白眉猴到人类的传播路径（Gao et al. 1999；Korber et al. 2000）。科学家们利用携带病菌和危害作物的昆虫研究出了杀虫剂抗性的进化，帮助制定了非化学的害虫防治方法，并为从野生植物向作物中转移抗病虫遗传材料奠定了基础。进化的原理和知识正在被用于生物技术产业、设计新的药物和其他有用的产品，而且在医学遗传学中被用于识别和分析遗传性疾病以及分析对传染性疾病的易感性。在计算科学和人工智能领域，“进化计算”采用直接源于进化理论的原理来解决数学上的棘手问题，如构建复杂的计划方案或处理雷达数据。

然而，进化生物学的重要性远远超出其实际用途，进化理论的构架还为我们人类自身的许多问题提供了答案。比如，我们如何解释人类的变异？即为什么几乎每个人在遗传和表型上都是独特的。人类是否有种族？如果有，他们差异在哪儿？人类种族是何时以及如何建立的？是什么造就了男性和女性之间的行为差异？那些精巧复杂而有用的特征，例如我们的手和眼，是如何起源的？如何解释那些显然是无用的、甚至可能有害的特征，例如我们的智齿和阑尾？为什么我们会长大、变老，最终死亡？为什么医学研究人员能够用猴子、小鼠甚至果蝇和酵母菌作为模式生物来研究人体的各种生命进程？此外，自达尔文发表《物种起源》之日起，进化的观点就成为哲学上长期争议的问题。如果人类及其复杂的精神和情感是源于自然的过程，那么人类伦理和道德戒律的基础在哪儿，又是如何起源的？进化给生命的意义和目的是否带来了启示？人们必须在进化理论与宗教信仰之间进行抉择吗？

达尔文之前

达尔文的生物进化论是西方思想中最具革命性的理论之一，也许仅有牛顿（Newton）的物理学理论能与之相媲美。达尔文的理论给当时广泛流行、主要源于柏拉图（Plato）和亚里士多德（Aristotle）的世界观带来了极大的挑战。柏拉图哲学中最核心的部分就是其“理念”（拉丁文“eidos”）的概念，也可视为“形式”（form）或“观念”（idea），即超越于现实事物之外的崇高理想。例如，真实的等边三角形的现实性，即“本质”（essence），只能由我们画出或构造出的三角形来部分感知。同样，马（或任何其他物种）有一种不可改变的本质，但每一匹

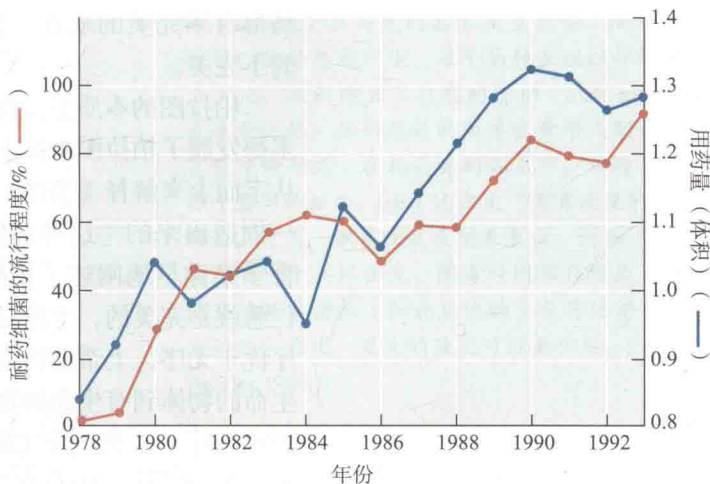


图 1.2 耐药性的演变。1978 年到 1993 年期间，芬兰某个社区青霉素类抗生素的用量与细菌 *Moraxella catarrhalis* 菌株的比例同步增加，这类菌株是从儿童中耳感染中分离到的，对抗生素具有耐药性。（来自 Levin and Anderson 1999）

马都有不完美的地方。这种本质主义 (essentialism) 哲学认为, 变异是偶然发生的不完美。

柏拉图的本质主义哲学主要是通过亚里士多德被纳入到西方哲学中的, 亚里士多德发展了柏拉图永恒不变的本质概念, 认为物种有其固有的属性。后来, 基督徒从字面上来解释《圣经》中的创世记, 并声称每一个物种都是由上帝按现今所见逐一创造出来的 [这种信仰被称为“特创论”(special creation)]。基督教神学家和哲学家详尽地阐述了柏拉图和亚里士多德的哲学, 认为既然存在是好的, 上帝的仁慈就是完美的, 上帝必定对每一个能设想到的生物都赋予了存在的意义。因为有序优于无序, 上帝造物必定按部就班进行: 具体地说, 就是建立一种等级, 从没有生命的物体到有生命的物体, 有生命的物体又按植物、无脊椎动物到更高等的生命形式排序。人类, 天生既是物质的又是精神的, 扮演着动物与天使之间的纽带角色。这个“伟大的存在之链”, 即自然的等级或阶梯 (拉丁文“scala naturae”), 必须是永恒不变的, 因为变化意味着原初的创造存在不完美 (Lovejoy 1936)。

直到 18 世纪, 自然历史得到了认可, 部分是因为通过它能阐释上帝造物的计划, 从而使我们得以感恩上帝的智慧。林奈 (Carolus Linnaeus, 1707—1778) 在他的《自然系统》(*Systema Naturae*, 1735) 一书中建立了现代分类学的框架, 该书对动植物的详尽分类赢得了全球的赞誉。林奈是抱着发现造物模式的愿望进行这些工作的, 他将相近的物种归成属, 相近的属归成目 (此处应为“科”——译者注), 以此类推。对他来说, “关联性”意味着造物主设计中的近亲关系。

18 世纪初, 深信《圣经》中字斟句酌的造物故事开始让位于被称为启蒙的哲学运动, 这一运动很大程度上受到牛顿对于物理现象解释的启发, 采用理性作为权威的主要基础, 标志着科学的出现。进化思想的根基是由天文学家和地质学家奠定的, 前者建立了恒星和行星起源的理论, 而后者积累的证据表明, 地球的历史非常古老并且经历了巨大的变化, 地球上曾经出现的许多生物都已灭绝。地质学家哈顿 (James Hutton) 和莱尔 (Charles Lyell) 提出了均变论 (uniformitarianism), 主张地质规律古今都是一致的, 因此地质学观察到的各种现象可以通过我们如今观察到的成因来解释。达尔文受莱尔思想的影响很大, 在思考生物进化时就采用了均变论。

18 世纪, 一些法国哲学家和博物学家认为物种是通过自然的原因产生的。其中在达尔文之前最重要的进化假说, 是由拉马克 (Chevalier de Lamarck) 在他的《动物哲学》(*Philosophie zoologique*, 1809) 一书中提出的, 代表了 18 世纪进化思想的顶峰。拉马克提出, 每一个物种都分别自发地产生于非生命物质, 起始于生命之链的底部, 每个物种内部都存在一种“神经液”, 导致物种在生命之链中上行, 由于物种起源于不同的时间, 故我们现在看到的是物种因年龄不同而出现了等级阶层 (图 1.3A)。

拉马克认为物种之间彼此不同是由于不同物种有不同的需求, 从而使用某些器官和附属物会比使用另外一些器官或附属物更频繁。经常被使用的器官会吸收更多的“神经液”, 从而使器官变大, 就像肌肉会因工作而变得更强壮。拉马克和其同时代的大多数人一样, 相信这种在个体一生中获得的改变是可以遗传的, 这一原则称之为获得性状遗传 (inheritance of acquired characteristics), 基于这一原理的进化理论被称为拉马克学说 (Lamarckism)。拉马克理论中最著名的例子就是长颈鹿必须伸长脖子才可以获得高处的树叶, 因此它们的脖子不断变长, 长脖子是可遗传的, 经过一代代的积累, 它们的脖子就变得越长。这一过程可以发生在任何或者所有的长颈鹿身上, 所以整个物种的脖子变长了, 因为物种是由生命中发生了这种改变的个体组成的 (见图 1.4A)。

(A) 拉马克的理论

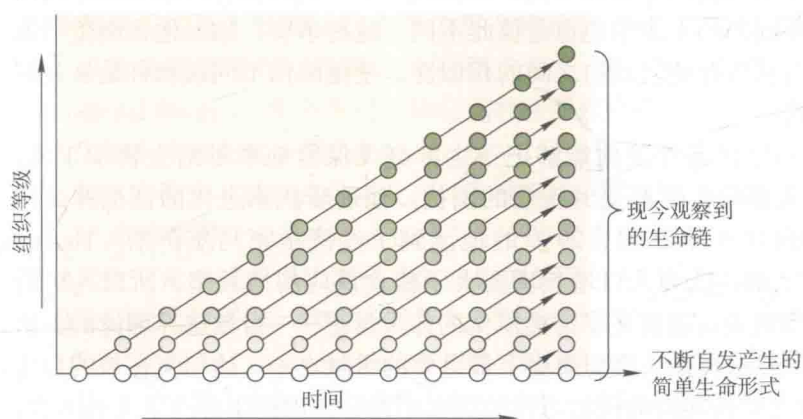
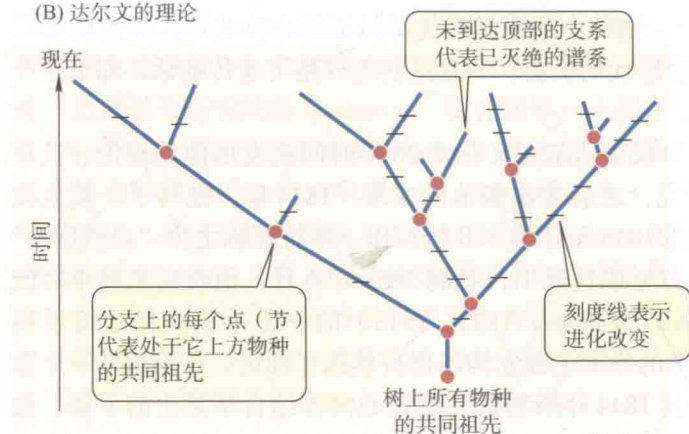


图 1.3 (A) 拉马克的器官发生理论。随着时间推移, 物种自发产生, 每个物种在组织等级中往上演化, 从而建立了自然的阶梯 (scala naturae), 或生命之链, 从新起源的简单生命形式到古老的复杂生命形式。在拉马克的体系中, 物种并不起源于共同的祖先。(B) 达尔文“带有改变的传承”理论, 可用一棵系统发生树来表示。谱系 (物种) 传承自一个共同祖先, 随着时间推移经历了各种改变。某些谱系 (如最左边的) 与其他谱系 (最右边的) 相比, 发生的改变可能更少些。(A 来自 Bowler 1989)

(B) 达尔文的理论



拉马克的观点在他生活的时代影响不大, 一部分原因是其观点受到了当时知名动物学家的批评, 另一部分原因是法国大革命后, 来自法国的想法在其他许多国家受到质疑。虽然拉马克关于进化是如何起作用的理论是有问题的, 但他作为提出完整进化论的第一人, 值得世人铭记。

达尔文

查尔斯·罗伯特·达尔文 (Charles Robert Darwin, 1809年2月12日—1882年4月19日) 是一名英国医生的儿子。他先是在爱丁堡进行了短期的医学学习, 然后就读于剑桥大学, 为成为神职人员做准备。像其他年轻人一样, 他笃信《圣经》所描述的真理, 对自然历史产生了浓厚兴趣, 并同校园里的自然科学家们朝夕相处。1831年, 在他22岁时, 达尔文的生活出现了转折, 他受邀担任英国海军军舰贝格尔号 (h.m.s. Beagle) 的博物学家, 参加了测绘南美海域的航行。

贝格尔号的航行从1831年12月27日一直持续到1836年10月2日。军舰沿着南美洲海岸航行了几年, 期间达尔文观察了巴西雨林和阿根廷潘帕斯草原的自然历史, 然后舰船停泊在厄瓜多尔海岸边位于赤道的加拉帕戈斯群岛 (Galápagos Islands)。在航行过程中, 达尔文逐渐成为了一个有成就的博物学家, 他采集标本, 做了大量的地质和生物学观察, 勾勒出了一中新的 (也是正确的) 有关珊瑚礁形成的理论。

达尔文回国后不久, 鸟类学家 John Gould 指出, 达尔文从加拉帕戈斯群岛采

集的嘲鸫标本在不同岛屿间是如此不同，因而代表了不同的物种。达尔文于是回想起加拉帕戈斯不同岛屿上的象龟也是彼此不同。这些事实，加上他在南美洲发现的哺乳动物化石和现存哺乳动物之间的相似性，使他确信不同的物种是从共同的祖先演化而来的。

达尔文宽裕的经济条件使他能够把一生都毫无保留地奉献给生物学工作，尽管他航行后的大部分生活都受到疾病的困扰。他逐步积累进化的证据并试图揭示其原因。1838年9月28日，29岁的他读到了经济学家马尔萨斯(Thomas Malthus)的一篇文章，认为人口增长率要大于粮食供应的增长率，所以人口的盲目增长必然导致饥荒。这篇文章为达尔文的伟大思想——自然选择理论的提出赋予了灵感，而自然选择是人类思想史上最重要的贡献之一。达尔文在他的自传中写道：“此时我已从长期的动植物习性的观察中充分认识到生存斗争无处不在，我忽然想到，在这种情况下，有利的变异往往会被保留下来，而不利的变异会被摒弃。”换句话说，如果一个物种中那些具有优势特征的个体比那些具有劣势特征的个体有更多生存和繁殖后代的机会，并且这些差异是可遗传的话，那么这个物种的平均特征将会改变。

考虑到这一主题充满争议，达尔文又花了20年时间来发展他的理论、搜集证据和开展其他方面的研究，之后才出版他的成果。1844年，他写了一篇未发表的短文概述他的理论，到1856年才终于开始写作一本打算称之为“自然选择”的著作。但达尔文一直没有完成这部书，直到1858年6月，他收到来自年轻博物学家华莱士(Alfred Russel Wallace, 1823—1913)的一份手稿。在这篇手稿中，曾在马来群岛收集标本的华莱士独立构思出自然选择理论。在伦敦的一个重要科学会议上，达尔文将其1844年所写短文的核心内容结合华莱士的手稿，做了一个口头报告，并且开始着手撰写他一直计划的著作的“摘要”。这篇490页的“摘要”，名为《论自然选择(即在生存斗争中保存优良种族)作用下的物种起源》(*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*)，于1859年11月24日出版，并使当时50岁的达尔文顷刻之间名声大噪，成为了有争议的人物。

达尔文在其余生中继续涉猎广泛的学科领域，修改《物种起源》(*The Origin of Species*)一书(它有六个版本)，开展各种各样的实验(特别是在植物方面)，并发表了许多文章和书籍，其中《人类的由来》(*The Descent of Man*)是最著名的一本。达尔文的著作充分显示出他是一个充满好奇的人，着迷于生物学的各个方面，在提出假说和寻找支持假说的证据方面极具创造性，并且深刻地认识到生物学的每一个事实，无论看似多么微小，都必须符合一个整体连贯的世界观。

达尔文的进化理论

《物种起源》包含两大主题。第一个主题是“带有改变的传承”(descent with modification)，即认为所有的物种，不论是现存的还是灭绝的，都不间断地继承自一个或少数几个最初的生命形式(图1.3B)。从一个共同祖先分化出的物种起初非常相似，但会随时间的不断延续而累积差异，从而变得彼此完全不同。达尔文对进化过程的构想与拉马克的截然不同，后者的理论中几乎没有涉及共同祖先的概念。

《物种起源》的第二个主题是达尔文理论中关于进化改变的原因。他是这样概括其自然选择(natural selection)理论的：“如果任何对生物有利的变异确实

发生，那么拥有这种变异的个体将会在生存斗争中有更大的机会被保存下来；而根据遗传的基本原则，这些个体将会产生具有类似特征的后代。这种保存原则，或者说适者生存，我称之为自然选择。”这一理论是涉及变化的变异理论 (variational theory)，完全不同于拉马克的转变理论 (transformational theory)，后者认为生物个体在变化 (图 1.4)。

被人们称为“达尔文的进化理论”实际上包含了五个部分 (Mayr 1982a)：

1. **进化本身** (evolution as such) 是一个简单的命题，即生物谱系的特征随时间而发生变化。这个想法不是达尔文原创的，但却被达尔文令人信服地整理出来成为支持进化的证据，这些证据使大多数生物学家很快相信进化确实发生了。

2. **共同祖先** (common descent) 是与拉马克体系完全不同的演化观 (图 1.3)。达尔文第一个提出物种由共同祖先分化而来，并且所有的生命可以被描绘成一棵大的谱系树以代表实际的祖裔关系。

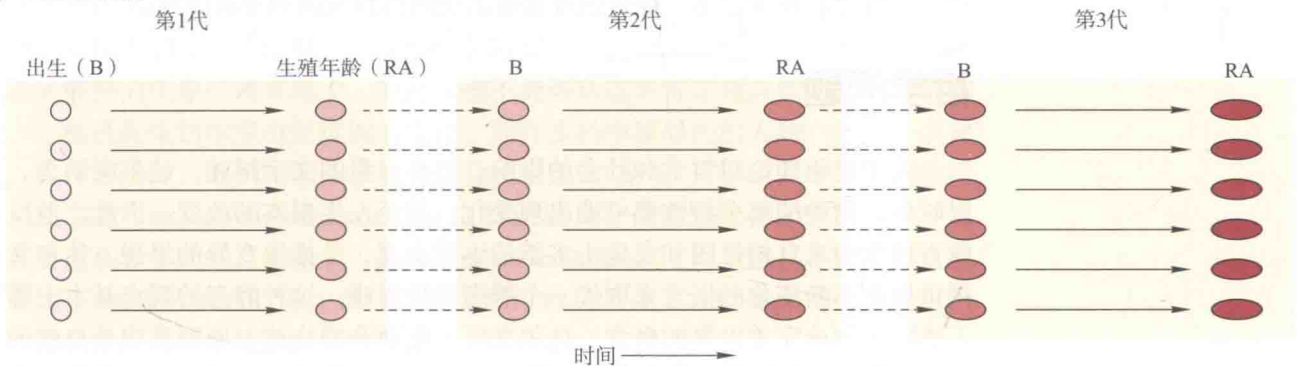
3. **渐进性** (gradualism) 是达尔文的主张，认为即使在完全不同的生物之间，其差异也是通过小的步骤经由中间类型逐步累积而来的。另一种假说认为，大的差异是通过飞跃或跳跃 (saltation) 演化而来，不存在中间类型。

4. **种群变化** (populational change) 是达尔文的假说，即当具有某些遗传特性的个体在种群中的比例发生变化时，进化就发生了 (见图 1.4B)。这个概念是原创的想法，不同于新种因跃变的突然起源以及拉马克描述的通过个体转变而产生进化的概念。达尔文引入的“种群思维”与柏拉图的本质主义形成鲜明对比，后者将与理想“类型”不同的变异视为无关紧要的不完美。对达尔文而言，平均数只是统计上的抽象概念，实际存在的是不同的个体，而且对物种可能发生的变异并不存在任何限制条件 (Mayr 1982a; Hey 2011; 参见 Winsor 2006)。

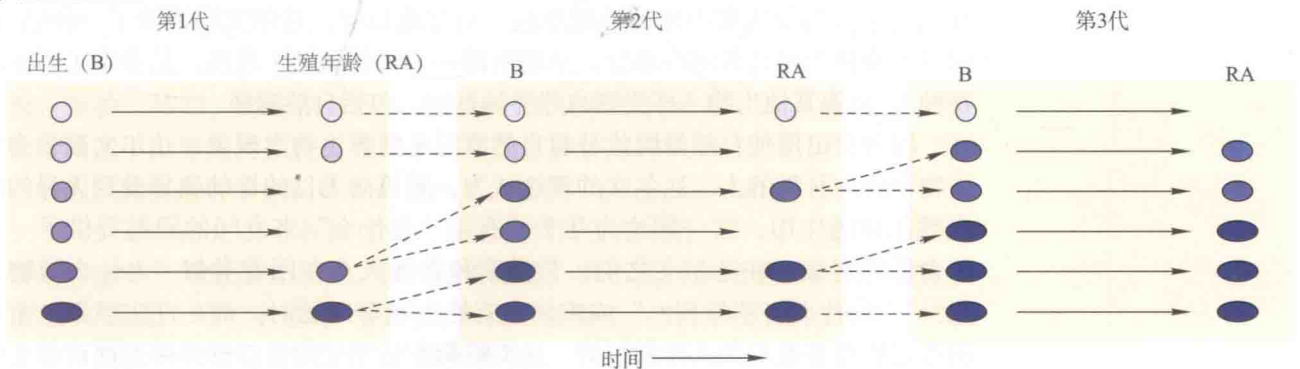
5. **自然选择** (natural selection) 是达尔文最被推崇的假说，同时也是华莱士

图 1.4 进化改变的转变理论和变异理论对比图 (跨度为三个世代)。每代中，个体被表示为出生、随后的生长、再到生殖年龄。每代左列个体是上一代右列个体的后代。(A) 在转变进化理论中，个体在其一生中会发生变化，其后代出生时就带有这种变化。(B) 在变异进化理论中，那些世代之间可遗传的不同类型并非转变而来，而是在生存率和繁殖率上存在差异，因而其比例会在世代传承中发生改变。

(A) 转变进化理论



(B) 变异进化理论



独立构想出的假说，认为不同类型的个体在种群中比例的变化是由其不同的生存和繁殖能力造成的，这种变化会导致适应性（adaptation）的演变，看起来就像“设计”好的以便使生物适应各自的环境。由于自然选择为生物适应性设计提供了完全自然的、机理性的解释（之前被归因于神的智慧），故自然选择的概念不仅是生物学上的一场革命，还彻底改变了整个西方思想。

达尔文提出，那些来自共同祖先的不同物种之所以演化出不同的特征，是因为这些特征适应于不同的“生命条件”（不同的生境或习性）。此外，竞争压力也促使不同物种利用不同的食物或生境。他认为，不论物种与其祖先之间已产生了多大差异，新的遗传变异仍会不断出现，所以只要时间足够，多大的变异都有可能出现。

那么，这些遗传变异来自何处？这是达尔文理论中的重大缺失，而达尔文从来没能解决这一问题。这问题是很关键的，因为根据当时普遍相信的“混合遗传”（blending inheritance），变异应该减少，而不是增加。由于子代往往在诸如颜色和大小等许多特征上介于双亲之间，所以当时普遍认为，特征如液体一样被继承，好比不同颜色的油漆，混合白色和黑色会产生灰色，但混合起来的灰色只会产生进一步的灰色，而不是黑色或白色。达尔文不知道孟德尔（Gregor Mendel）1865年发表的论文解决了这个问题，但该论文直到1900年才引起广泛注意。孟德尔的“颗粒遗传”（particulate inheritance）理论提出，遗传并非以混合液体而是以颗粒方式稳定地在世代间传递，因此变异才得以维持。而这类粒子（后来被称为基因）中发生“突变”（mutation）的概念直到1900年后才得以建立，并在此之后很久才被解释清楚。

《物种起源》独到的见解和深远的意义都是无与伦比的。从观察到的驯化物种的变异，到胚胎学，再到物种分布的地理格局，达尔文向世人描绘出一幅令人惊叹的宏大画面以论证自己的假说。正如他所展示或者至少是窥见的那样，生物学每一个分支学科，包括分类学、古生物学、解剖学、胚胎学、生物地理学、生理学、行为学和生态学，都会因进化的出现而得到发展和重新诠释。

哲学问题

关于进化理论对哲学和社会的影响，已有大量的文字描述。达尔文认为，假以时日，物种的每个特性都可能出现变化，甚至发生根本的改变。因此，他反对西方哲学中来自柏拉图和亚里士多德的本质主义，并推崇变异的思想。达尔文还用世界在不断变化的概念来取代一个静态的世界观，这种静态的观点基本上等同于造物主创造完美世界的概念。达尔文将变化而非静止这一原则看成是自然的法则，并将这一原则推广到包括人类在内的所有生命形式中。传统观点曾将人类提升到一个与其他生物不同的特殊地位。而与此相反，达尔文则推动了一种思潮，即将人类视为自然界的一部分，动物中的一个物种而已（当然，是非常了不起的物种），也像其他生物一样受到自然界的影响，包括自然选择。

因为提出用纯自然原因代替超自然原因来解释生物学现象，达尔文被誉为使生物学成为科学的人。达尔文的理论认为，随机而无目的性的变异受到无目的性自然选择的作用。这一理论为几乎所有以“为什么”来发问的问题提供了一种革命性的答案。在达尔文之前，哲学家和普通大众在回答类似“为什么植物有花？”“为什么有苹果树？”或疾病和有性生殖等问题时，都在设法想象上帝在创造它们时是抱着什么样的目的。这类解释在达尔文的自然选择理论面前都变得

完全多余了。长期以来生物的适应性都被认为是上帝智慧造物最明显的证据，现在完全可以由纯粹机械性的原因来解释了。对进化生物学家来说，木兰粉红色的花具有功能（function）（吸引传粉昆虫），但却不是目的（purpose）。木兰之所以有粉色的花并不是为了物种的繁衍，更谈不上是为了取悦于人类，其存在是因为花色鲜艳的木兰与花色不太鲜艳的木兰相比，能繁育出更多的后代。这种纯粹物质性解释的另一层含义是，除非涉及人类的行为，我们不需要求助于自然世界中的任何设计、目标或目的，我们也找不到任何证据来支持这样的设计、目标或目的。

必须强调的是，所有的科学都逐渐采纳了达尔文应用于生物学的思维方式。天文学家不再寻求彗星或超新星的目的，化学家也不再寻求氢键的目的。目的概念在科学的解释中已不再起作用了。

伦理、宗教与进化

在科学界，进化的真实性在最近这一百多年来已不再受到质疑，但在美国和其他一些国家，进化仍然是一个非常具有争议的话题。特创论运动（creationist movement）反对在公立学校讲授进化论，或者要求至少用“同等时间”讲授特创论的信仰。这种对抗源于下面这种恐惧，即进化科学否定了上帝的存在，因此也否定了一切道德或伦理行为所依据的准则。

我们对进化历史和机制的认知与《圣经》“创世纪”中特创故事的字面意思是不一样的，如同与其他数百个人类想象的造物神话不一致一样。同样，《圣经》中一些章节的字面意义与物理、地质学和其他自然科学的原理也是不一致的。那么，进化生物学否认超自然存在或人类灵魂的存在吗？答案是否定的，因为包括进化生物学在内的科学对这类问题是保持沉默的。从本质上说，科学只考虑和研究解释物质原因的各种假说，这些物质原因至少存在一些可能的规律；而不能检验关于超自然的存在或其对自然事物进行干涉的假说。

进化生物学为物种多样化和物种适应给出了自然的、物质性的解释，正如物理科学对地震和月食的解释。毫无疑问，随着科学的稳步发展，能用超自然的创造者来解释的现象已越来越少，但科学也不能否认或者肯定超自然的存在。事实上，一些进化生物学家也是虔诚的教徒，而许多科学家以外的人物，包括许多神父、牧师和法师，则同时信仰宗教和进化（见第23章）。科学研究中笃信方法论的自然主义（methodological naturalism）（即假设只有自然原因在起作用）并不意味着要遵从哲学式的自然主义（philosophical naturalism）（即信仰只存在于自然过程和原因）。大多数人在日常生活中使用方法论的自然主义，就好比当汽车或电脑出故障时我们会认为其原因是物质性的。

一旦问题涉及伦理和道德方面的原则，大概就和科学无关了，当然更谈不上进化生物学。进化论的反对者指责说，自然选择推动进化证明了“强权就是真理”这一原则，因而不止一个独裁者或帝国主义者援引自然选择的“法则”来为其暴行辩护。然而，进化论并没有为这种行为提供任何依据，和其他科学一样，进化论描述了世界为何如此，而不是它应该怎样。那种认为“自然的”即是“好的”的假设其实是哲学家们所说的自然主义谬误（naturalistic fallacy）。

不同的动物进化出了各种行为，例如我们所说的合作、一夫一妻制、竞争、杀婴等。这些行为是否有必要，以及是否道德，都不是科学问题。自然世界无关乎道德，“道德”和“不道德”的概念本就不适用于人类行为之外的事务。尽管如此，自然选择和进化过程的概念却被看成是“自然的法则”，马克思用以论证

阶级斗争的合理性，18世纪晚期和19世纪早期的社会达尔文主义者用这一法则来为经济竞争和帝国主义进行辩护，而生物学家 Julian Huxley 则利用这一法则来证明人道主义的合法性 (Hofstadter 1955; Paradis and Williams 1989)。所有这些想法都是哲学上站不住脚的自然主义谬误。狮子和叶猴的杀婴不能说明人类的这种行为是正当的，企鹅的一夫一妻制也与人类的行为准则无关，进化对人类的伦理道德并没有什么帮助。

达尔文之后的进化理论

尽管《物种起源》引发了巨大争议，但到19世纪70年代，大多数科学家都接受了进化这一历史事实，即生物传承自共同祖先并发生了变化。这一理论为探索 and 解释生命的历史和多样化提供了一个新的框架，尤其被德国动物学家海克尔 (Ernst Haeckel) 推崇备至。19世纪末和20世纪初是古生物学、比较形态学和比较胚胎学的“黄金时代”，期间累积了有关进化的化石记录和生物类群间关系的大量资料 (Bowler 1996)。但是，就达尔文理论中关于进化的原因，即自然选择，则并没有达成一致。在《物种起源》出版大约60年后，除了少数忠实的达尔文主义者，几乎所有人都拒绝自然选择，并且用众多其他的理论取而代之。这些理论包括新拉马克主义、定向进化、突变理论等 (Bowler 1989)。

新拉马克主义 (neo-Lamarckism) 包括多个理论，都是基于过去个体生命中的改变可以遗传的观点，这种改变可能是由于环境对个体发育具有直接影响，比如生长在炎热干燥环境下的植物会长出较厚的叶子。而在一个著名的实验中，德国生物学家魏斯曼 (August Weismann, 1914—1834) 切断老鼠尾巴并持续了多代，结果发现切断尾巴对后代尾巴的长度并没有任何影响。随后大量的研究都没有找到证据支持环境条件可以诱导出对生物有利的特定遗传变化。

定向进化 (orthogenesis) 理论，或称直线演化 (straight-line evolution) 认为，变异的产生朝向一个固定的目标，因此物种向一个预定的方向进化，并不需要自然选择的辅助。一些古生物学家认为，这种进化不一定是适应性的，甚至可以加剧物种走向灭绝。定向进化的支持者并没有阐明其发生的机制。

突变学者 (mutationist) 的理论是由一些遗传学家提出的，他们观察到突变过程可以产生间断而不同的新表型。他们认为，这种突变体构成了新的物种，因而无需用自然选择来解释物种的起源。突变理论的想法是由1900年“发现”孟德尔论文的科学家之一狄·弗里斯 (Hugo de Vries) 和果蝇 (*Drosophila*) 遗传学的奠基人摩尔根 (Thomas Hunt Morgan) 提出的。还有一位有影响力的突变论学者是戈尔德施密特 (Richard Goldschmidt)，一位杰出的遗传学家，但他却错误地认为物种内的演化变化完全不同于新种以及高阶元分类群的起源。他说，物种和高阶元分类群起源于突发的、剧烈的变化，这些变化造成了整个基因组的重组。虽然大多数这类重组是有害的，但一些“有希望的怪物” (hopeful monster) 将成为新类群的祖先。

综合进化论

20世纪30到40年代，一批遗传学家、分类学家和古生物学家将达尔文的理论与遗传学的事实整合起来，对前述反达尔文主义的思想进行了驳斥 (Mayr and Provine 1980; Smocovitis 1996)。他们整合的理论被称为综合进化论 (evolutionary

synthesis), 或现代综合论 (modern synthesis), 其主要原则就是适应性进化是通过自然选择作用于孟德尔式的颗粒遗传变异引起的, 通常被称为新达尔文主义 (neo-Darwinism)。英国的费希尔 (Ronald A. Fisher) 和霍尔丹 (John B. S. Haldane), 以及美国的赖特 (Sewall Wright) 建立了一套种群遗传学的数学理论, 表明突变和自然选择共同促成了适应性进化, 突变不能代替自然选择, 它只是自然选择的原材料。研究自然种群中的遗传变异最先由苏联的 Sergei Chetverikov 所倡导, 随后由从苏联来到美国的杜布赞斯基继续进行。在其极具影响力的《遗传学和物种起源》(*Genetics and the Origin of Species*, 1937) 一书中, 杜布赞斯基向其他领域的生物学家传播了种群遗传学家的思想, 从而影响了他们对演化遗传基础的理解。

其他对综合进化论做出主要贡献的科学家包括著有《分类学与物种起源》(*Systematics and the Origin of Species*, 1942) 的动物学家迈尔 (Ernst Mayr), 著有《物种水平上的进化》(*Evolution Above the Species Level*, 1959) 的 Bernhard Rensch, 著有《植物的变异和进化》(*Variation and Evolution in Plants*, 1950) 的植物学家史坦宾斯 (G. Ledyard Stebbins), 以及古生物学家辛普森 (George Gaylord Simpson), 后者著有《进化的速度和模式》(*Tempo and Mode in Evolution*, 1944) 和后续著作《进化的主要特征》(*The Major Features of Evolution*, 1953)。这些学者令人信服地说明突变、重组、自然选择和物种内部的其他过程 [杜布赞斯基称之为微进化 (microevolution)] 导致了新种的起源以及主要特征的长期进化 [称之为宏进化 (macroevolution)]。

进化的基本原则

综合进化论的主要论点构成了现代进化生物学的基础。虽然自 20 世纪 40 年代以来, 这些主张中的某些内容得到进一步扩展、阐明或修改, 但如今仍然得到大多数进化生物学家们的认可。因此, 这些论点是进化的基本原则, 并将在此书中进行详细讨论 (其中一部分将在后面的章节中进行阐述)。

1. 表型 (个体观察到的特性) 与基因型 (个体 DNA 中的一套基因) 是不同的。生物个体间的表型差异部分来自遗传的差异, 部分受环境的直接影响。

2. 环境对个体表型产生的影响并不改变传递给后代的基因。换句话说, 获得的性状是不能遗传的 (见第 9 章)。

3. 可遗传的变异以颗粒 (基因) 为基础, 在世代传递过程中保持其“颗粒”的特性, 不会与其他基因相混合。无论是间断变化的性状 (例如眼睛的棕色与蓝色), 还是连续变化的性状 (例如体态大小和色彩强度) 均是如此。连续变化性状的变异是建立在几个或多个独立的、颗粒状基因的基础之上, 每个基因对性状的影响都较小 [多基因遗传 (polygenic inheritance)]。

4. 遗传变异起因于随机突变和重组。基因突变发生频率通常很低, 当基因突变成另一种稳定形式时, 称为等位基因 (allele)。这种突变对表型的影响可以极其微小以至于检测不到, 也可以效果很大。突变所产生的变异可以因不同基因座间等位基因的重组而变得更大。

5. 演化过程发生在种群中。其最基本的形式就是, 种群中具有不同基因型 (因而往往是不同的表型) 个体的相对丰度 [比例或频率 (frequency)] 发生变化。(种群是指生活在特定地理空间、彼此可以相互交配的同一物种的一群个体)。在世代更替过程中一种基因型可以逐渐取代另一种基因型, 这种取代可能只发生在

某些种群中，也可能发生在构成一个物种的所有种群中。

6. 基因型频率的变化可以是随机的也可以是非随机的。突变的发生率太低，故其本身不可能将种群从一种基因型转变为另一种基因型。然而，种群中基因型频率的变化可以经由两个主要过程发生：随机波动〔遗传漂变（genetic drift）〕和非随机变化，后者的发生是由于某些基因型与其他基因型相比在生存或繁殖上具有优势（即自然选择）。自然选择和随机遗传漂变可以同时起作用。

7. 自然选择既可以解释物种之间的细微差别也可以解释物种之间的巨大差异。即使强度不高，自然选择（在某些情况下）也能随着时间的推移带来显著的演化改变。适应性是指那些由自然选择塑造的性状。

8. 自然选择可以通过增加等位基因的频率来改变种群本来的变异幅度，因为等位基因与其他基因形成新的组合可以产生新的表型。

9. 种群可以累积相当多的遗传变异。突变也会在自然种群中积累，因此许多种群包含了足够多的遗传变异以迅速应对环境条件的改变，而无需等待新的有利突变的发生。

10. 同一物种不同地区的种群之间在许多特性上存在遗传上的差异。这些差异往往是适应性的，因而是自然选择的结果。

11. 种间差异以及种内的不同种群间的差异，往往是由几个或多个基因造成的，其中很多仅有很小的表型效应。这支持了种间差异是通过很小步骤的变化不断积累的假说。

12. 物种是可相互交配或潜在交配可育的一群个体，它们与其他类似种群的个体不能交换基因。物种不能仅依据表型差异来简单定义。有性繁殖生物的不同物种代表着不同的、独立进化的“基因库”（gene pool）（见第 17 章）。

13. 物种形成（两个或更多物种起源于单一的祖先物种）通常发生于地理上隔离的种群之间出现遗传分化之时。由于地理隔离，相互交配无法进行，因而不能阻止初始遗传差异的进一步加大。即使地理隔离不再存在，完全不同的物种所具有的遗传差异也足以避免种间的相互自由交配（见第 18 章）。

14. 高阶元分类群的产生是通过微小差异的长期、连续的积累，而不是经由突发式变异来产生一个全新的“类型”。这一原则得到了观察数据的支持，即同属不同种间、不同属间、不同科间乃至更高阶元分类群之间的表型特征通常都是逐渐变化的（见第 4 章和第 22 章）。

15. 所有生物构成了一棵巨大的“生命之树”〔即系统发生（phylogeny）〕，这棵树是由共同祖先主要经由物种形成过程而分歧成不同支系而形成的（见第 2 章）。所有的生命形式似乎都来自远古时代的一个共同祖先。

综合进化论之后的进化生物学

综合进化论提出之后，已有大量的研究来检验和探讨该理论的基本原则，结果表明这些原则经受住了考验。但随着生物进化研究和其他生物学领域的进步，综合进化论的基本原则也需要进行一些调整和扩展，同时 20 世纪 40 年代尚不可知的生命现象也需要新的理论来解释。自从 1953 年沃森（James Watson）和克里克（Francis Crick）确定 DNA 结构以来，遗传学、分子生物学和分子与信息技术方面的进展彻底改变了进化研究。分子生物学作为工具被用来研究大量的进化命题，如突变、遗传变异、物种差异、发育和生物的系统发生历史等，其研究深度和细致程度都是前所未有的。新的数学理论也已建立，为新发现的分子和遗传现

象提供了进化方面的解释。

随着分子和计算技术变得更加精细和便利，涌现出一些新的进化研究领域，其中就包括分子进化（molecular evolution）（分析基因变化的过程和历史）。分子进化的中性理论（neutral theory of molecular evolution）在进化生物学领域显得尤为重要。这一假说主要来自木村资生（Motoo Kimura, 1924—1994）的贡献，认为大部分 DNA 序列的进化起因于遗传漂变而不是自然选择，中性理论为检测自然选择对 DNA 序列的影响奠定了基础。由于现在可以对整个基因组（genome）——即生物的全部 DNA 组分进行测序，分子进化研究已经扩展到进化基因组学（evolutionary genomics）——一个关注多个基因、甚至整个基因组变异和进化的学科。而建立在分子遗传学基础上的进化发育生物学则旨在揭示从细胞到整个生物体各个水平上形态特征演化的发育进化机制。

这些新领域的进展得益于进化生物学领域充满活力的研究、新的发现和新的想法，这些想法有助于解决该领域长期存在的命题，诸如适应性进化和新物种的形成。20 世纪 60 年代以来，进化论已经渗透到诸如生态学、动物行为学和生殖生物学等领域。已有一些理论详细地阐释了特殊性状的进化，如寿命、生态分布和社会行为等。这些研究的先驱者包括英国的进化理论学者 William Hamilton 和 John Maynard Smith 以及美国的 George Williams。宏观进化研究的重新活跃得益于对化石记录令人振奋的一些解释以及系统发生关系研究中出现的一些新方法。进化生物学研究正在以前所未有的势头迅速发展。

自达尔文以来，对进化、或更广泛地说对生物学的研究，已经改变了进化生物学。若达尔文重现于今日，他将无法理解当今大部分有关进化的科学论文。现代进化生物学并不等同于达尔文主义，但对达尔文思想的任何反进化的批判也与我们今天理解的进化毫无关联。

如何研究进化

与其他大多数生物学科相比，进化生物学更像是一门历史性学科，因为它试图阐明生命的历史以及造成这些历史事件的原因。细胞生物学、神经生物学和其他许多生物学科是研究生物现象的当前原因（proximate cause）（直接的、机械的原因），而进化生物学是研究生物现象的根本原因（ultimate cause）（历史原因，尤其是自然选择的作用），因而是前者的重要补充。如果我们问什么原因引起雄鸟的鸣叫，当前原因包括睾酮和其他激素的作用、鸣叫器官（鸣管）的结构和功能以及大脑某些中心的活动，而根本原因则是要解决是什么历史事件导致鸟类遥远祖先鸣叫的演化。比如，过去某些善于鸣叫的个体可能在吸引雌鸟或驱赶竞争雄鸟上更为成功，于是这些个体相对于叫声不太动听的竞争对手来说，可以将自己的基因传递给更多的后代。对雄鸟鸣叫问题的上述两种回答都是正确的，但两者合在一起比单独任何一个回答给出的解释都更为全面。

偶尔，我们可以记录到正在发生的演化改变，或者整合破碎的记录来重建近期发生的改变，正如我们研究人类历史那样。然而，更多的时候，我们必须通过解释不那么直接的证据来推演进化的历史及其原因。有些历史事件可由化石来推演，属于古生物学的范畴，而另一些进化事件的推断则是通过现存生物的比较或通过研究它们的系统发生关系，并且以此构建出的框架使我们得以对表型特征甚至基因的历史得出结论。

当我们研究诸如遗传漂变和自然选择等进化原因时，往往通过将数据（如

基因变异的式样)与理论模型(theoretical model)相比较来进行。也可以通过实验进化(experimental evolution)的方法来研究,即利用快速繁殖的实验种群来适应人为设计的环境(如胁迫性的温度)。某些特征(如鸟的鸣叫)的适应性原因可以通过实验和其他功能性研究来推断,也可以根据其理论与设计的“适合度”(如心脏如何适应预设的“泵”)来判断,或者通过多个种群或物种的比较来看这些特征是否与特定的环境因素或生活方式相关。

值得一提的是,当对进化历史或改变的原因(如自然选择)进行推演时,我们看不到变化是如何发生的,也观察不到是什么原因在起作用。但是,放眼整个科学界,原因(甚至事物的存在)不是看到的,而是推演出来的。举例来说,整个化学所关注的,就是看不见的原子以及轨道,后者决定原子如何形成分子,这些理论上推定的实体及其行为都已被证实,因为基于该理论的预期(或假设)都与实际观测到的数据相吻合。再比如,我们知道DNA半保留复制不是因为有人见过DNA那样做,而是因为那个著名的实验与半保留复制假说的预期相一致。

这种达尔文曾运用过的假设-演绎方法是达尔文时代以来整个科学界的一个强有力的工具,也是大多进化研究的基础。例如,你能预测到线粒体DNA携带了更多对男性有害的突变吗?作这样的预测并非根据什么明显的生化原因,而是依据进化的理论。男性和女性的线粒体都是从母亲遗传的,男性的线粒体无法传递到精子中,因而是一个“死胡同”。如果某个突变会降低女性的生存或繁殖能力,就不大可能传递给后代,但如果是对男性有害的相似突变,其传递就不会受到影响,因为该基因不是通过男性传递的。因此,对男性有害的线粒体突变会逐渐积累。这一预测是建立在基因水平的自然选择理论基础之上,并得到了证实:线粒体突变会影响人类和其他动物的雄性而不是雌性的生育能力,而且这些突变会导致雄性果蝇生殖相关基因表达的变化(Innocenti et al. 2011)。这个例子说明进化假设是可以被验证的,并且也展示了如何验证进化假设,以及进化假设是如何揭示生物学的方方面面,而这些都是用别的方法无法做到的。

进化是事实也是理论

进化,是事实、理论,还是一个假说?生物学家常常谈到“进化的理论”,但他们所指的意思通常与大众所理解的完全不同。

在科学界,假说(hypothesis)是有根据的猜想或可能是事实的陈述。大多数哲学家(和科学家)都认为,我们对任何一件事情的认知都不可能绝对的把握。我们称之为“事实”的,其实还是假说,只是这些假说得到了足够多证据的支持以致我们认为它就是真实的。一个假说可能刚开始鲜有证据支持,但后来得到越来越多的支持以至于可以认为是事实。例如,对于哥白尼来说,地球环绕太阳旋转是得到一定支持的假说,而对我们来说,这是一个受到强烈支持的假说,我们认为它就是事实。有时,面对新的证据,一个已被接受的“事实”可能需要重新审视,如人类有46条染色体,而不是曾经认为的48条。

在日常使用中,“理论”指的是未经证实的推测。然而,像很多词汇一样,理论在科学上有着不同的含义。科学理论(scientific theory)是指经过深思熟虑、由相互关联的解释所组成的一个有机整体,它基于推理和证据,可以解释自然的某些方面(通常是多个方面)。或者引用《牛津英语词典》(Oxford English Dictionary)的说法,理论是“一套或一系列的想法和陈述,用以解释一组事实或现象;一个被观察或实验证实、用来解释已知事实的假说;一个涉及已知(已

见)事物的一般法则、原理或原因的陈述”。因此,原子理论、量子理论和板块构造理论都是一套精心组织、由相互关联的想法所构成的体系,并有证据强烈支持,这套体系可以解释各种各样的现象。“理论”是科学界一个荣耀的术语,一位科学家追求的最大成就就是建立一个可靠而成功的新理论。

鉴于这些定义,进化是一个事实。但进化这一事实是由进化理论来阐述的。

在《物种起源》中,达尔文提出了两大假说:所有生物传承自共同的祖先,并有所改变;改变的主要原因在于自然选择作用于可遗传的变异。达尔文发现了大量证据支持有改变的传承这一假说,而达尔文之后,来自古生物、物种地理分布、比较解剖学、胚胎学、遗传学、生物化学和分子生物学的成千上万的观察也都证实了这一假说的可靠性。因此,有改变地传承自共同祖先这一假说长期以来被认为是一个科学事实。

对改变如何发生以及祖先如何产生各种不同后裔的解释,构成了进化理论的核心。我们现在知道达尔文关于自然选择作用于遗传变异的假说是正确的,但我们也知道,进化的原因比达尔文认识到的要更多,自然选择和遗传变异本身也比达尔文想象的更为复杂。大量关于进化原因的观点,包括突变、重组、基因流、隔离、随机遗传漂变、多种形式的自然选择等,都是当前进化理论或“进化论”的组成部分。同所有的科学理论一样,进化论仍在发展,因为我们还未弄清所有进化形式和生命现象的原因和机理,而这些都是进化生物学需要解答的。同其他学科一样,进化生物学中既有经受得住重重挑战、不太可能改变的“核心”原则,也有研究还十分活跃的“前沿”领域。正如本书中一些实例所展示的,前沿领域中那些曾被广泛认同的想法可能会被证明是错误的。但是,前沿领域中存在的不确定并不会削弱进化论的核心意义,进化论的主要信条,即有改变地传承自共同祖先(部分缘于自然选择)得到了如此广泛的支持,以至于几乎所有生物学家都信心十足地认同这样一个观点:进化论是生命科学的基础。

小结

1. 进化是生命科学的统一理论。进化生物学的宗旨是阐明生命的历史并揭示生物多样性和生物特征出现的原因。

2. 达尔文的主要著作《物种起源》发表于1859年,包含两个主要假说:第一,所有生物都是有改变地传承自共同的祖先;第二,改变的主要原因是自然选择。

3. 所有物种都是有改变地传承自共同祖先,达尔文的这一假说受到如此众多证据的支持,以至于成为了生物学中广为接受的事实之一。达尔文的自然选择是进化主要原因的理论直到20世纪三、四十年代综合进化论出现时才得到广泛支持。

4. 进化生物学对其他生物学科和诸如医药、农业、计算机科学等被社会关注的领域以及对认识人类自身都做出了重要的贡献。

5. 达尔文的理论彻底改变了西方的思想,其意义

在于它提出了如下观点:变化而非停滞,是自然规律;包括那些看似预设的生物学现象都可以用纯粹物质的原因而不是神创的观点来解释;和人类行为不同,在生命世界找不到目的论或目标论的任何证据。

6. 如同其他科学,进化生物学不能用来判别涉及伦理或道德的信仰问题,也不能证明或反驳诸如神的存在等神学假说。许多人认为,虽然进化与《圣经》中某些章节的字面意思不相容,但它与宗教信仰并不矛盾。

7. 进化理论在综合进化论时期及其之后得到了发展,它包含了一系列解释演化变异的原则,包括:遗传变异来源于随机突变和重组;种群内等位基因和基因型的比例会随时间发生变化;基因型比例的变化既可能起因于随机波动(遗传漂变),也可能来自非随机的、在生存或繁殖上有差别的基因型的不同(自然选择);由于遗传漂变和自然选择的历史不同,一个物种的种群间会发生分歧并成为在生殖上相互隔离的不同物种。

重要术语

本质主义 essentialism

宏进化 macroevolution

获得性状遗传 inheritance of acquired characteristics

假说 hypothesis

进化、演化 evolution

均变论 uniformitarianism

科学理论 scientific theory

拉马克学说 Lamarckism

频率 frequency

适应(性) adaptation

微进化 microevolution

新达尔文主义 neo-Darwinism

种群 population

自然选择 natural selection

综合进化论(现代综合论) evolutionary synthesis (modern synthesis)

延伸阅读推荐

每章结尾都附上了一些主要的著作, 这些著作可为读者提供一个全面的视角以及查阅专业文献的路径。每章当中所引的文献也起着同样的作用。

每个人都应该阅读达尔文《物种起源》一书, 至少其中一部分(完整书名: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*), 或者是第一版(1859), 或者是第六版(1872)(这一版中达尔文删去了书名中的“on”一词)。经过一些对维多利亚时代散文的调整, 你会折服于达尔文观点的巧妙、缜密、完整性和洞察力。这是一部令人惊叹的著作。

在达尔文的诸多传记中, David Quammen 所著的 *The Reluctant Mr. Darwin: An Intimate Portrait of Charles Darwin and the Making of His Theory of Evolution* (W. W. Norton, New York, 2006) 是一本令人着迷而不得不读的书。达尔文最好的学术传记包括 Janet Browne 两卷本的优秀作品 *Charles Darwin: Voyaging* (1995) 和 *Charles Darwin: The Power of Place* (2002) (Knopf, New York), 以及 A. Desmond 和 J. Moore 所著的 *Darwin* (Warner Books, New York, 1991), 后者强调宗教、哲学和 19 世纪英国的学术氛围在达尔文科学理论发展中所扮演的角色。

进化生物学史上的重要著作包括: P. J. Bowler 所著的 *Evolution: The History of an Idea* (University of California Press, Berkeley, 1989); E. Mayr 所著的 *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1982), Mayr 这部书全面详细地介绍了系统发生学、进化生物学和遗传学的历史, 并作为综合进化论

的主要贡献者之一烙上了其个人的印记; 还有 E. Mayr 和 W. B. Provine 所编撰的 *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1980), 该书汇集了包括综合进化论主要贡献者在内的历史学家和生物学家写的短文。

揭示创世论的谬误和解释科学与进化生物学的本质的书籍包括: R. T. Pennock 所著的 *Tower of Babel: The Evidence against the New Creationism* (MIT Press, Cambridge, MA, 1999); B. J. Alters 和 S. M. Alters 所著的 *Defending Evolution: A Guide to the Creation/Evolution Controversy* (Jones and Bartlett, Sudbury, MA, 2001); M. Pigliucci 所著的 *Denying Evolution: Creationism, Scientism, and the Nature of Science* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002); 以及 E. C. Scott 所著的 *Evolution versus Creationism: An Introduction* 第二版 (University of California Press, Berkeley, 2009)。下面两本杰出的著作展现了进化的各种证据: J. A. Coyne 所著的 *Why Evolution Is True* (Viking, New York, 2009) 以及 Richard Dawkins 所著的 *The Greatest Show on Earth: The Evidence for Evolution* (Free Press, New York, 2009)。

2009 年, 达尔文诞辰(1809)200 周年时, 人们举行了众多纪念活动并出版了很多书籍。其中包括 M. A. Bell 编撰的 *Evolution Since Darwin: The First 150 Years* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010), 该书收集了一系列由历史学家和进化生物学家所撰写的、对进化生物学所有领域知识和研究方向进行总结的短文。

网站

几个出色的网站对进化进行了很好的介绍；它们中的大多数还包含了进化和神创论方面的教学材料。

“Understanding Evolution” (<http://evolution.berkeley.edu>) 是个很棒的网站，由加州大学伯克利分校的古生物博物馆所开发。

“Evolution” (www.pbs.org/wgbh/evolution) 这个网站是以公共广播系统 WGBH/NOVA 一系列优秀节目为

核心建立的。

美国国家科学院，其成员都是科学界的领军人物，有一个专门的进化网站 (www.nationalacademies.org/evolution)，并且还出版了一本极好的 70 页的小册子 *Science, Evolution, and Creationism* (2008)，该手册可通过网站免费访问或低价购买 (order at www.nap.edu)。

问题和讨论

1. 进化观点是如何统一整个生物科学的？还有什么其他的原则能起这样的作用吗？

2. 分析和评价爱默生 (Ralph Waldo Emerson) 的诗句：“昆虫为了争取变成人的模样，竟然不惜经历所有形式的演变”。它传达了达尔文之前的什么概念？达尔文主义者将从中挑出什么毛病？

3. 当《物种起源》一书出版时，一些科学家极力排斥达尔文的观点。Richard Owen 或许是当时英国最受人尊敬的生物学家，他对达尔文的思想提出了一些反对意见，包括：“目前所有已知的生命形式是如此不同、如此复杂、如此优越于在形式和结构上均很简单的那些原始形式，难道它们的存在是为了验证自然选择在不断发生作用吗？毫无疑问不是的。大多数芸芸众生……是这样的生命，它们提供了这种简单的形式和结构，是因为能与理想的原型和平相处……植物和动物就是从中分化出来的。”达尔文，或者你将怎样反驳 Owen 的逻辑？

4. 遵循前一个问题的精神，寻找和分析欧文的其他论点，或其他反对达尔文者提出的论点，如 François Pictet, Adam Sedgwick, St. George Jackson Mivart 或

Louis Agassiz。其中的一些短文转载在 D. L. Hull 所著 *Darwin and His Critics* (1973) 一书中，其中许多的批评与当代神创论者所提出的都一样。

5. 讨论一下神创论者与进化生物学家各自将如何解释某些人类特征及其差异的意义。选取一些特征如：眼；智齿；个体独特的摩擦脊（指纹）；具五趾、而不是其他数目；易受感染；感染时发热；性取向的变化；有限的寿命。

6. 自 2001 年以来，已经确定了许多人的基因组的完整序列。如果人类和其他所有形式的生命都从一个共同祖先进化而来，那么在人类基因组中将会存在什么样的证据？进化的历史和过程能以怎样的方式帮助我们解释和理解人类基因组序列的数据？

7. 如何减缓或预防病原菌抗生素耐药性演变？为此你需要知道些什么？

8. 利用一个藏书丰富的图书馆的现有资源，讨论“达尔文革命”是如何影响到下列某个领域：哲学，文学，心理学或人类学。

9. 进化论与神创论应该在科学教学中同时作为课程讲授吗？

(邹新慧、葛颂译，顾红雅校)

生命之树：分类和系统发生^{*}

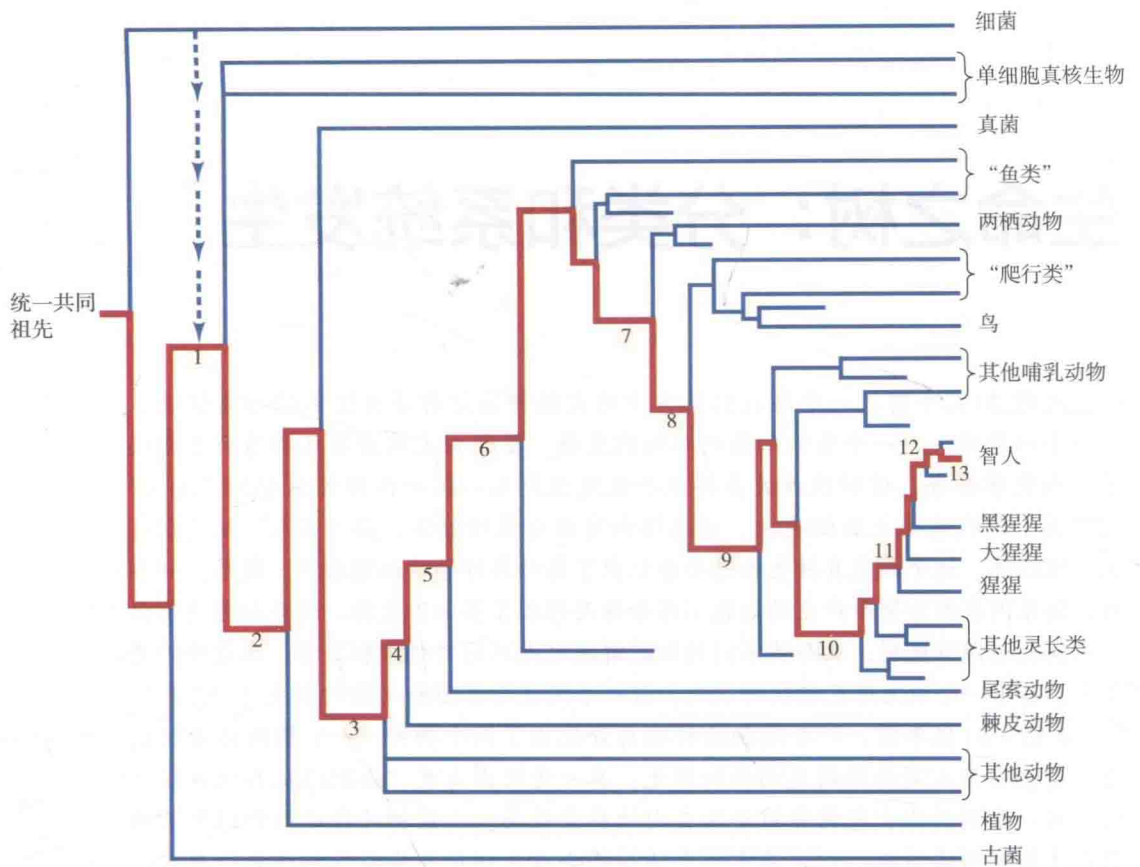
大约 20 亿年前，一个与我们肠道中的大肠杆菌没有多大区别的细菌住进了另一个细胞中——一个类似细菌的单细胞生物。鉴于宾主双方显然都为对方提供了生物化学服务，这种伙伴关系得以兴旺发达起来。这一伙伴关系中的“主人”发育出了现代意义上的细胞核、染色体和有丝分裂纺锤体，而“客人”细菌则进化为线粒体。这个祖先真核生物进而分化出了各种各样的单细胞后代。随后，一些后裔谱系因有丝分裂所产生的细胞不再分开而形成了多细胞生物。这些细胞演化出了基因表达调节机制，从而使不同的细胞群能形成不同的组织和器官。在这样的谱系中，其中一个成为绿色植物的祖先，另一个则成为真菌和动物的祖先（图 2.1）。

6 亿~10 亿年前，一个动物物种独自分化出了两个物种——它们随后分别成为有着相当惊人差异的两类动物的祖先：其一进化出海星、海胆以及其他棘皮动物，另一个则进化出包括脊椎动物在内的脊索动物。从最初的脊椎动物衍生而来的大多数物种是鱼类，但是其中一个物种将会成为四足脊椎动物的祖先。在第一批陆栖四足动物演化出来大约一亿五千万年之后，它们的一些后裔业已步入哺乳动物时代。又经历了大约一亿两千五百万年之后，哺乳动物已经分化成很多类群，包括适应树上生活的第一批灵长类动物。一些灵长类动物变得矮小，一些进化出适于抓握的卷尾，而一个物种则成为大型无尾猿的祖先。大约一千四百万年前，其中一种无尾猿分化形成了亚洲猩猩和一种非洲后裔；这个非洲后裔分化成大猩猩和另外一个物种。大约五、六百万年前，后者也分化为两个谱系，一个变成了当今的黑猩猩，而另一个经历了体姿（posture）、脚、手和大脑的快速进化，变成了我们人类的近期祖先。

这是一个令人惊奇的故事，但却是目前对人类历史最精彩部分的最佳解读，形象地说，人类只不过是一棵巨大无比的树上的一个细枝！那棵树就是伟大的生命之树。在时间的长河中，一个物种可能会“分叉”——通过一些性状特征的各自不同的饰变而演化成两个物种。那些物种会接着分叉，它们的后代可能还会进一步发生改变。这种分叉和饰变过程，在过去的千百万年间重复了无数次，于是，千百万种不同的生物便由独自一个祖先生物进化而来（图 2.2）。

进化生物学家建立了一些方法来“重建”和“组装”生命之树，来估算生物间的系统发生（phylogeny），或者系谱关系 [例如：哪些物种拥有较近的共同祖先（common ancestor），哪些物种拥有较远的共同祖先，以及哪些拥有更为遥远的共同祖先]。如此所描绘的进化关系不仅仅其本身让人着迷（你曾想象过你自己与海星、蝴蝶或者蘑菇有亲缘关系吗？），而且也是理解诸如不同生物学特性的进化路径等许多进化历史问题的重要基础。

^{*} 本章和其他各章要求熟悉诸如 DNA、转录和翻译等分子遗传学基础知识，如果你需要更新诸如密码子、外显子、嘧啶等知识，请参阅生物学导论之类的教科书。



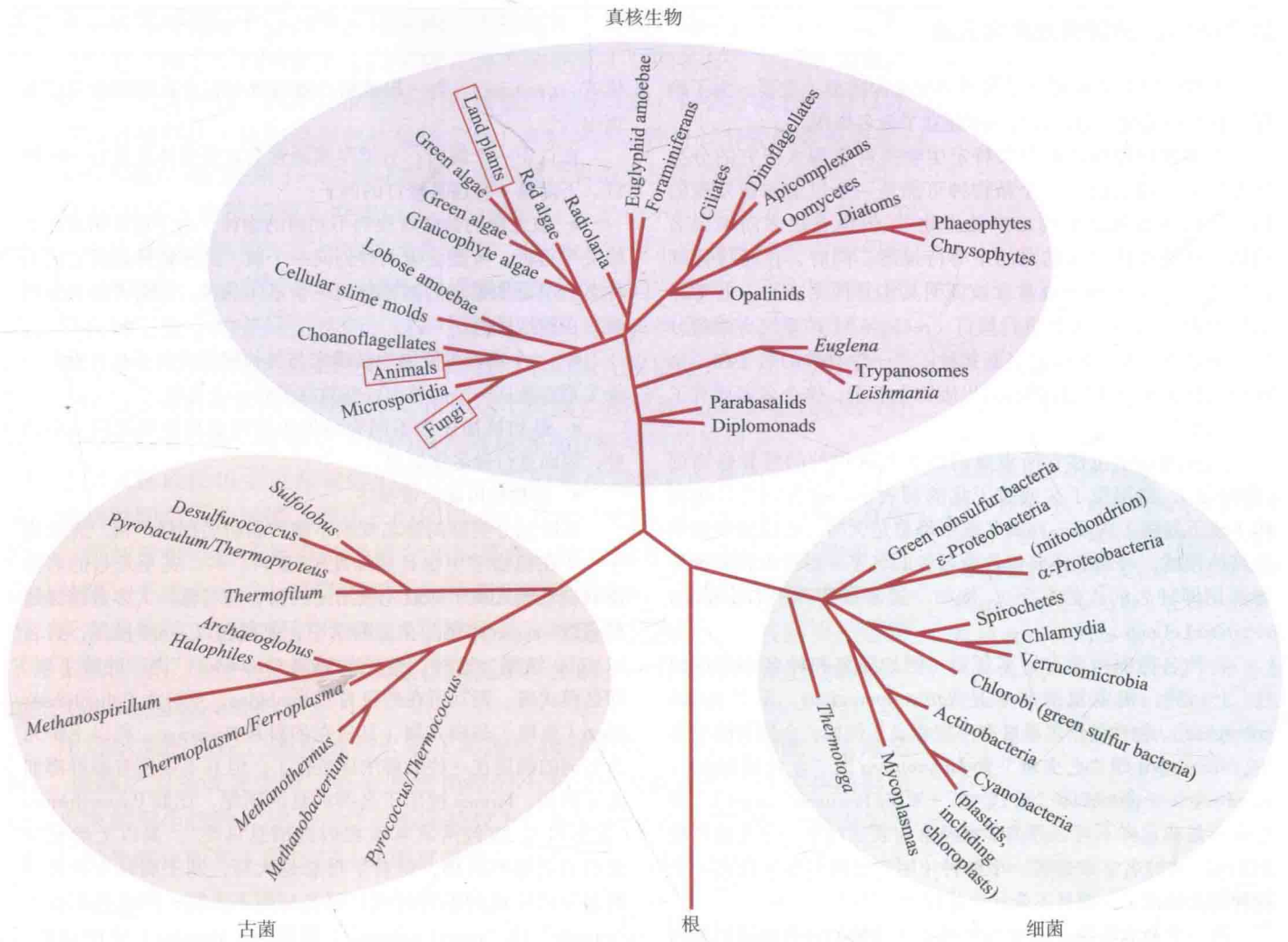
1. 真核生物的起源：一个共生细菌变成线粒体
2. 多细胞性：细胞和组织分化
3. 动物：内消化腔；肌肉
4. 后口动物：胚胎的原口（又名胚孔）发育成肛门
5. 脊索动物：脊索；背神经索
6. 脊椎动物：骨质骨骼
7. 四足动物：肢
8. 羊膜动物：羊膜卵；其他存储水的特征
9. 哺乳动物：独特的下颌关节；中耳骨；乳汁
10. 灵长类：双眼视觉；树栖习性
11. 类人猿：尾巴丢失
12. 人类：两足行走
13. 智人从非洲扩散

图 2.1 在生命之树的背景下，追踪由统一共同祖先到智人的进化路径（红色）。一些主要事件在这里展示为特征的变化，它们在树中的位置根据特征状态的系统发生分布而确定。这些进化历史常常令人陶醉。

我们对人类起源的一些基本认识，例如，关于某些事件的发生时间，是从化石记录中得到的；然而，大部分起源历史都是通过对现生生物而不是化石的研究所获得的。在本章，我们将开始熟悉一些推断系统发生关系的方法，并认识我们对进化关系的理解是如何反映在生物分类上。在随后的一章里，我们将探究这些方法所帮助阐明的一些基本进化格局。

分类

系统发生分析（phylogenetic analysis）作为研究物种间进化关系的学科在历史上曾经与物种分类和命名〔被称为分类学（taxonomy）〕密切关联。它们都属于系



统学 (systematics) 的研究范畴。

18 世纪早期，欧洲博物学家相信上帝应该是按照某种有序的体系创造了物种，就像我们在第 1 章中所看到的那样。因此，通过对造物者的作品进行归类并挖掘出一个“天然的”、真实的分类体系而发现其“创世方案”则是一项虔诚的职责。那时所采用的分类体系是由瑞典植物学家卡尔·林奈 (Carolus Linnaeus, 1707—1778) 所建立的，而且至今仍被使用。林奈引入了双名法 (binomial nomenclature)，这是一个由一个属名和一个描述生物主要特性的修饰词两部分所组成的体系 (例如: *Homo sapiens*, 智人)。他提出了一个物种归类的等级分类体系 (hierarchical classification) ——将小的类群逐级归入更大的类群 (例如: 属归在科内) (知识窗 2A)。诸如界 (kingdom)、门 (phylum)、纲 (class)、目 (order)、科 (family)、属 (genus)、种 (species) 等分类层级被统称为分类范畴 (taxonomic category)，而被指定到上述任意层级的一组特定生物则叫做一个分类群 (taxon, 复数为 taxa)。如此，猕猴 (*Macaca mulatta*) 被划入猕猴属 (*Macaca*)、猕猴科 (Cercopithecidae)、灵长目 (Primates)；而猕猴属、猕猴科、灵长目则分别代表属、科、目这些分类范畴上的分类群。除了这些人们较熟悉的通用分类范畴之外，诸如总科、亚种等一些居间分类范畴有时也会被使用。

在将物种划入高阶元分类群 (higher taxa) (种以上的等级) 时，林奈使用了

图 2.2 生命之树。对生命主要分支进化关系的推断主要基于 DNA 序列，尤其是那些编码核糖体 RNA 的基因。在生命的三大帝国中，古菌和真核生物好像拥有最近共同祖先。树中大多数分类群是单细胞生物，陆生植物、动物和真菌组成了重要的多细胞分类群。(来自 Baldauf et al. 2004)

知识窗 2A 分类常规和命名法

生物规范名称对科学家间的交流沟通至关重要。为了确保名称是规范统一的，分类学家建立了命名规则。

大多数物种都是由对某特定生物类群有深入研究的分类学专家进行命名的。一个新物种可能是一个以前未曾发现的物种（例如从深海中捞出来的生物），但也有很多尚未命名的物种正待在博物馆的藏品中等待描述。同时，在经过仔细研究之后，单个物种也常常被证明其实是两个或多个非常相似的物种。对一个类群进行修订（revision）（即系统全面的分析）的分类学家时常会命名新物种。当一个物种的名字在一个刊物上甚至在公开发行的私人出版物上发表，这个名字就有了合法的地位。

物种的名字包括它所隶属的属名和该物种的特异修饰词（即种名），都用拉丁文或拉丁化的词表示。这些词总是用斜体（或下划线）表示，且属名首字母总是大写。在昆虫学和某些其他领域，习惯上还要包含命名者的名字（指给出物种特异修饰词即种名的人的名字），例如，玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera* LeConte。

物种名称的构建有许多规则（例如属名和种名必须在词性*上一致：褐家鼠的名字是 *Rattus norvegicus*，不是 *Rattus norvegica*）。物种的学名最好有一定意义 [例如，金翅莺的学名中，*Vermivora* 即“吃虫者”而 *chrysoptera* 即“金色翅膀的”；*Rana warszewitschi* 即“沃氏蛙”（Warszewitsch's frog）]，但也并不是非这样不可。分类学家经常为表达对某一个人的尊敬而用他/她的名字来命名一个物种（用自己的名字来命名一个物种则太幼稚了，而且不合社会礼仪）。

第一个命名原则是不能有两种动物或植物具有相同的名称（然而，植物和动物使用相同的属名是允许的，例如 *Alsophila* 同时是一个蕨属和一个蛾属的名称）。第二个规则是优先权原则：一个分类群的合法名称是最早用于它的那个名称。有时候两个命名者各自独立地用不同的名称描述了同一个物种，因此，在这种情况下，较早提出的那个名称是有效的命名，而较晚的那个则是次级异名（junior synonym，也译为次定同物异名）。相反的情况是，也有可能两个或多个物种被冠以同一个名称，即该名称被不同的命名者用来描述他/她所研究的物种。为了避免这种情况所带来的显而易见的歧义，一个约定的规矩是由命名者指定一个独特样本 [即模式标本（type specimen）或正模式（holotype）] 作为“命名原型（name-bearer）”，以便后来的工作者确定若干相似的物种中的哪一个应该正当地持有该名称。正模式标本，通常还有能例示不同程度的变异的其他标本（即副

模式，paratype），会一起被精心地放置和保存在博物馆或标本馆中。

在订正一个属时，分类学家通常会对分类体系进行一些修订。下面是一些这类修订的例子：

- 被之前的命名者放到不同属的物种，由于被证明彼此亲缘关系很近，可能会被调整到同一个属。这些物种保留它们的种名，但是如果它们被转移到一个不同的属，命名者的名字则被写在圆括号内。
- 一个物种可能因为被确定与其他同属成员不具有近的亲缘关系而被从一个属移出，并放在另外一个属中。
- 最初被描述为不同物种的生物可能被证明是同一个物种，因而进行异名化处理。
- 新物种可能会被描述。

高阶元分类群的命名规则不像种属命名那样严格。在动物学中（在植物学中也日益如此），亚科、科、甚至是目的名称都取自于模式属（即最先被描述的属）的名称。大多数植物的科名以 -aceae 结尾。在动物学中，亚科名以 -inae 结尾，科名以 -idae 结尾。这样，常见的鸽属 *Columba*（“鸽”的拉丁语）即是模式属，则其所在的科为 Columbidae，亚科为 Columbinae；*Rosa*（玫瑰）是模式属，其所在的科是 Rosaceae。科以上阶元命名词的词尾在一些类群中规范化了，但并不是所有类群都如此 [例如，formes 被用于鸟类的目的结尾，比如 Passeriformes（雀形目），指包括家麻雀在内的栖息鸟类]。属以上阶元分类群的名称不斜体，但首字母总是大写；基于属以上分类群的名字所生成的形容词或口语名词则不大写，因此我们在用“murids”或“murid rodents” [指鼠科（Muridae）中的动物] 时并不大写。

当代分类学家进行生物分类的时候依赖系统发生。单系（monophyletic）分类群指那些包括了来自一个特定共同祖先的所有已命名的后裔的分类群（例如传统的鸟纲，由于包括了所有鸟类，因此是单系的）。并系（paraphyletic）分类群包括一个特定共同祖先的一些但不是全部后裔（传统的爬行纲是一个并系，因为它不包括与恐龙和鳄鱼享有共同祖先的鸟类）。多系（polyphyletic）分类群包括来自两个不同祖先的物种，每个祖先都拥有分布于不同分类群的后裔。[隼形目包括隼、鹰和雕，但是 DNA 证据表明隼与鸚鵡和鸣禽的关系更近，鹰和雕则与一个包括猫头鹰的进化支的关系更近（Hackett et al. 2008）。因此隼形目可能会被证明是多系的。] 大多数当代系统学家认为，分类系统应该只由单系分类群组成，并反映了系统发生关系。

* 拉丁文的形容词有阴、阳、中三个词性之分，需要跟所修饰的名词的词性对应；这里是指属名和种名必须是同样的词性。后面的例子中属名 *Rattus* 和种名 *norvegicus* 都是阳性。另外，在向江建平教授确认物种名称翻译时，他指出现在“沃氏蛙”不再列入林蛙属（*Rana*），其种名变为 *Lithobates warszewitschii*。——译者注

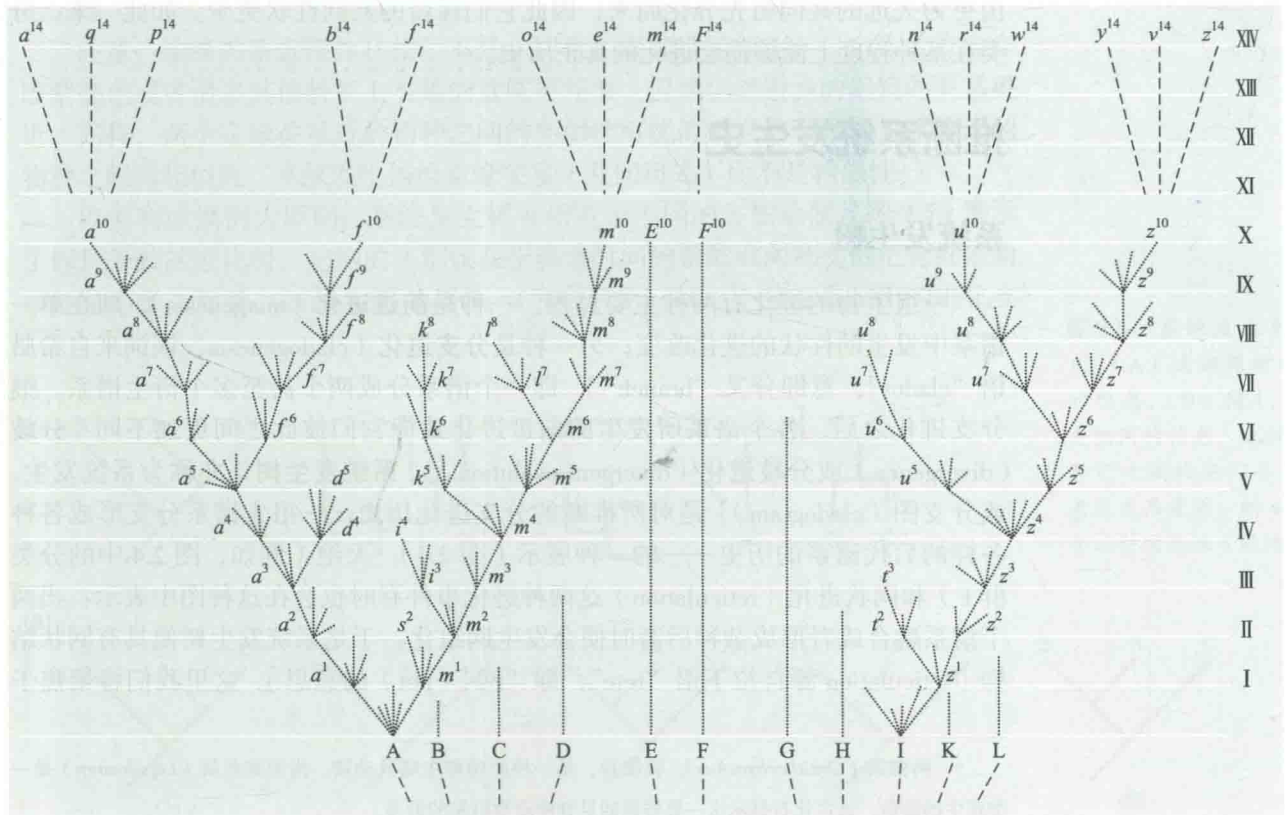
他想象中的那些接近上帝的创世体系的代表性特征。例如，他给灵长目动物下的定义是拥有“四个平行的前上（门）齿、两个胸部乳头”的特征，并以此为基础把蝙蝠也列入灵长目。但是，没有一个进化框架作为参照，博物学家便没有以牙齿而不是其他特征（比如说颜色和身体大小）来对哺乳动物进行分类的客观依据。的确，因为现在我们使用了一个进化框架，蝙蝠就没有跟灵长类动物列入同一个目。

自 1859 年《物种起源》发表以来，分类学有了完全不同的意义。像我们在第 1 章中所看到的那样，在加拉帕戈斯群岛，达尔文发现不同岛屿栖息着相似却又有区别的嘲鸫。他开始怀疑不同形态的嘲鸫都来自于同一祖先，它们随着时间的积累获得了微小的差异。然而，这一想法在逻辑上的延伸则暗示，那个祖先本身可能由更为久远的祖先经饰变而来，而这个早期祖先可能还产生出了其他的后裔——比如各种各样的南美洲嘲鸫。按照这个逻辑，某种遥远的祖先可能是所有鸟类物种的始祖，而一个更为遥远的祖先则是所有脊椎动物的始祖。

达尔文据此给出了近缘物种的概念——它们是相对较近的共同祖先的后裔，而远缘物种则是更久远的（即更长时间以前的）共同祖先的后裔。物种间共享的特征，例如脊椎动物所拥有的脊椎，并不是各自独立地由一个造物者所赐予的，而是从第一个进化出这一特征的祖先物种那里传承而来的。达尔文非常大胆地提出，所有的物种，虽然它们有着惊人的多样性，可能只是由同一个共同祖先经历了漫长的时光，通过上述过程的无数次重复所产生的——它便是所有生命的统一祖先（universal ancestor）。

用达尔文的话说，现存的和灭绝了的所有物种组成了一个宏伟的“生命之树”，或称之为系统发生树，其上紧密相邻的小细枝代表着最近才从其共同祖先衍生出来的现生物种，反之，处于不同枝杈上的细枝则代表这些物种从更为久远的共同祖先演化而来（图 2.3）。他用其最富诗意的一些语言描述了这一隐喻：

图 2.3 达尔文所展现的虚构的系统发生关系，显示了谱系是如何从共同祖先分化而出并形成现生和灭绝了的物种。时间间隔（罗马数字之间）代表数以千计的世代。达尔文省略了从 X 到 XIV 这一区段的分枝细节。现生物种（在时间 XIV）能够被追溯到祖先 A、F 和 I，所有其他原始谱系都灭绝了。沿着水平轴的距离表示分歧的程度（例如身体形态）。达尔文认识到进化速率变化很大，在图中以不同的角度表示，例如由祖先 F 而来的谱系进化速率基本上一直没变。（来自 Darwin 1859）



同一纲所有生物的亲缘关系有时可以用一棵大树来形容，我相信这一比喻基本上是真切的。绿色的冒芽小细枝可以代表着现生物种，而那些前些年长出来的小枝则可代表一连串灭绝了的物种。在每一个生长期，所有成长中的枝条都尝试向各个方向长出枝杈，并从其周围的细枝和枝杈中穿出甚至灭杀它们，恰如一个物种和一群物种在激烈的生存斗争中所一直在进行的对其他物种的征服一样。主枝干分成巨枝，巨枝再逐步分成越来越小的树枝，而这些枝杈本身都曾是一——当树还小的时候——冒芽的细枝；现在的和昔日的芽间形成的这种分杈关系能够很好地代表所有现生物种和已灭绝物种在分类中层层隶属的关系。在那些树还尚矮小时长出的许多茂盛的细枝中，可能只有两三条现在长成了大枝，并且不单幸存下来，还产生了其他的分枝；类似地，在过去漫长的地质时期所生存的物种中，只有极少数留下了依旧存活的变异了的后裔。从树的最初生长开始，许多主枝和枝杈已经枯萎脱落了；这些脱落的大小不一的树枝可以代表那些整个目、科或者属都没有现生后裔的类群——它们仅以化石的形式为我们所知。就像我们偶尔可以看到的那样，一个细弱蔓延的树枝从一棵树底部的树杈上长出来，并由于某些偶然的机会有幸受到偏爱并且依然兴旺地存活着，于是我们有机会看到像鸭嘴兽*或南美肺鱼*这样的动物；在些许程度上，它们连接起生命的两大分支，而且它们显然因为生活于一个庇护地而幸免于致命的竞争。由于芽通过生长再产生新芽，而如果这些新芽生命力旺盛就会长成枝条并盖过周围许多较弱的枝条，因此我相信恢弘的生命之树亦是代复一代地如此：这棵生命之树用它破落和枯死的树枝填充了地壳，用它不断分出的、美丽的权枝覆盖了大地。

在达尔文带有改变的传衍的假说下，等级分类反映了产生具有各种各样真切系谱关系的物种的真实历史过程。由于彼此都离它们较古老的共同祖先更远，同一个科内不同的属所共享的性状比同一属内不同的种要少；同一个目中不同的科由更为久远的共同祖先分化而来，因此它们保留的共同性状更少。如此一来，分类在某种程度上能够描绘进化的真正历史。

推断系统发生史

系统发生树

一组生物的进化有两种主要过程，一种是**前进进化**（anagenesis），即在单一谱系中发生的性状的进化改变；另一种是**分支进化**（cladogenesis，该词来自希腊语“clados”，意即分叉“branch”），即一个谱系分成两个甚至多个衍生谱系。继分支进化之后，各个谱系所发生的前进进化致使它们彼此之间更加不同〔**分歧**（divergence）或**分歧进化**（divergent evolution）〕。**系统发生树**〔亦称为**系统发生**，或**分支图**（cladogram）〕是对所推断的分支进化历史——祖先谱系分支形成各种各样的后代谱系的历史——的一种展示（图 2.4）。灭绝（例如，图 2.4 中的分类群 F）和网状进化（reticulation）这两种进化事件有时也会在这种图中表示：当两个谱系融合或者形成杂种后裔时便会发生网组化，于是系统发生树便具有网状结构〔reticulation 源自拉丁语“rete”，即“网”（net）的意思〕。这里我们将聚焦于

* 鸭獾属（*Ornithorhynchus*），鸭嘴兽，是一种原始卵生哺乳动物。南美肺鱼属（*Lepidosiren*）是一类现生的肺鱼，远古化石显示这一类群是四足脊椎动物祖先的近亲。

分支的树，网状进化放到后面考虑。

图 2.4 中的系统发生树有三个末端分类群，分别是人 (A)、黑猩猩 (B) 和倭黑猩猩 (C)，都是现生物种。[这棵树也可以代表三个高阶元分类群，例如蜥蜴类 (A)、鳄鱼类 (B) 和鸟类 (C)。] 树中的每个线段是一个谱系 (lineage) 或分支 (branch)，它可能在一个内部分支点 (branch point; 例如 D) 分叉，代表着由共同祖先形成两个后代谱系 (B 和 C)。任一祖先的所有后代谱系形成一个进化支 (clade)，因此 B 和 C 形成一个进化支 [也叫单系群 (monophyletic group)]，它嵌入更大的进化支 A+B+C。起源于一个共同祖先的两个进化支叫做姐妹群 (sister group) (如果 B 和 C 都是物种，它们被称为姐妹种)。

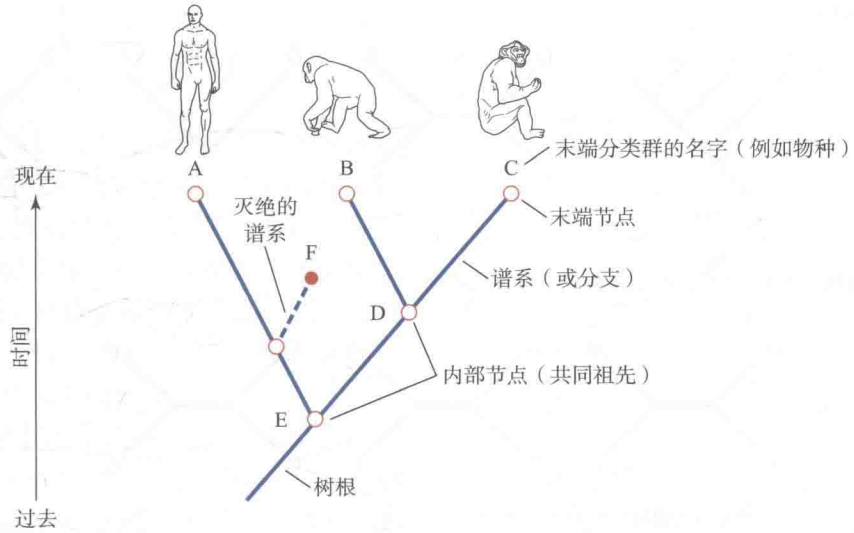


图 2.4 包含三个分类群的系统发生树，这里是人 (A)、黑猩猩 (B) 和倭黑猩猩 (C)，用以阐明一些重要的系统发生学术语。在大多数系统发生树中，时间尺度是相对的，但是树总是意味着时间由树的根部向着分支末端推移。

图 2.4 中的树代表分类群间的系谱关系，反映着它们从位于树根部的共同祖先 (图中的 E) 分化出来的时间顺序。因此进化树隐含着从过去 (树根部) 到更近的时间 (例如现代) 的时间尺度。这个时间尺度是相对的，仅仅意味着分支发生的顺序，但是有些情况下也会使用绝对时间尺度。分支点则对应着人们所认为的分支事件所发生的时间。然而，所有的系统发生树都旨在表达进化的一个关键层面：分支发生的顺序——它界定了哪些物种间亲缘关系较远，哪些物种间亲缘关系较近。如果两个物种来自于一个较近的共同祖先，那么相对于第三个物种，它们彼此间则有更近的亲缘关系。以此类推，两亲姐妹之间比她们跟堂姐妹间的关系更为亲近，因为她们共享更近的共同祖先 (即父母，而跟堂姐妹间共享的是祖父母)。

注意，亲缘关系近跟性状相似不是一回事：跟其姐姐相比，一个人也许会在眼睛颜色或者诸多其他特征上与她的堂妹更相似，但她仍然跟她的姐姐的关系更近。同样，两个亲缘关系近的物种之间的相似性可能低于它们与亲缘关系较远的物种之间的相似性。系统发生描绘亲缘关系 (共同祖先) 而不是相似性。

以便利或惯例为原则，系统发生树可用若干不同的方法绘制。图 2.5A 展示了四种等效的进化树，它们的区别仅在于隐含时间的轴的取向和支的汇合处是角形还是矩形。而且，如图 2.5B 的树 1、2 和 3 所示，从一个分支点长出的进化支

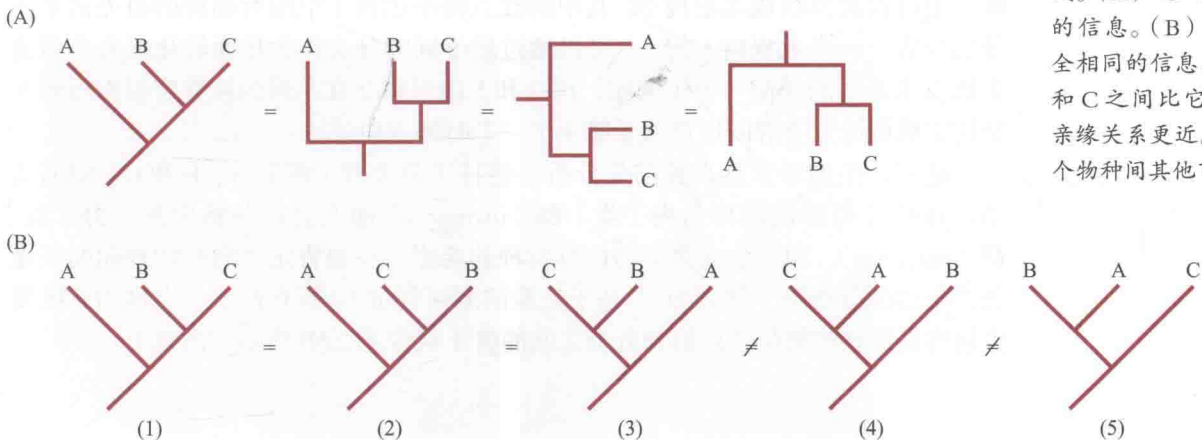
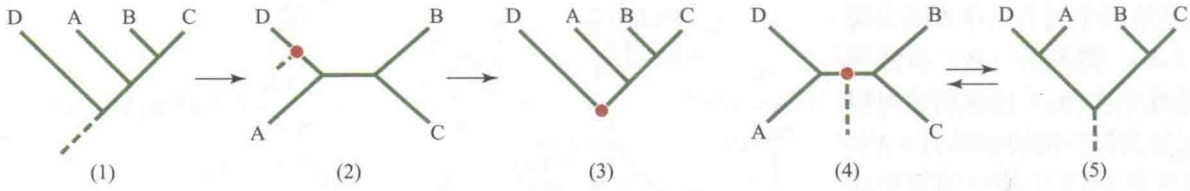
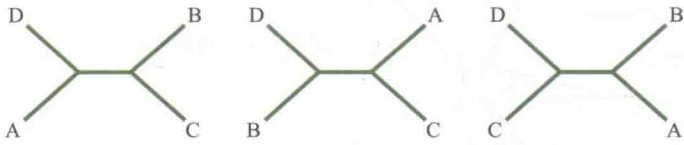


图 2.5 系统发生的不同展示方式。(A) 这四棵树携带完全相同的信息。(B) 树 1、2 和 3 携带完全相同的信息，也就是说，物种 B 和 C 之间比它们各自与 A 之间的亲缘关系更近。树 4 和 5 展示了三个物种间其他可能的关系。

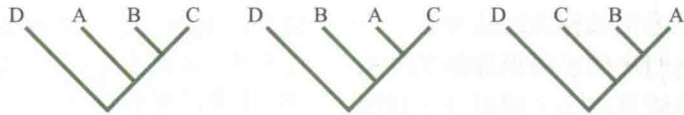
(A)



(B) 对4个分类群来说，有3棵可能的无根树：



如果树根位于D和其他分类群之间，那么将给出下面这些系统发生：



对4个分类群来说，有3棵可能的无根树；
对5个来说，有15棵；
对10个来说，则有2 027 025棵！

图 2.6 系统发生分析通常使用无根树，然后再转化为有根树。(A) 一棵有根树 (1) 可以用无根树 (2) 的形式表示。一棵无根树可以通过在一个分支上置根来转化为有根树。如树 2 所示的那样置根则形成了有根树 3，如树 4 所示的那样置根则形成了有根树 (5)。(B) 对四个分类群来说，有三棵可能的无根树。如果我们知道在哪里置根 (例如在 D 和其他分类群之间)，则有三个相对应的有根树。

可以任意旋转而不影响图的意义。然而，此图中的树 4、5 所表示的进化关系则与以各种方式在树 1—3 中所描绘的进化关系不同。

系统发生树中分支的长度是否有意义取决于研究者想要传达什么样的信息。如果树传递的信息只是分支发生的顺序，那么分支的相对长度便没有什么意义；然而，如果树携带着绝对时间尺度，那么分支点的位置和分支的长度则是真实时间的估计值。有些系统发生树的分支长度表明该谱系在进化过程中所发生的进化改变 (例如 DNA 核苷酸替换) 的数量。

系统发生树的根 (root) 是最初发生分叉并产生两个或更多后裔的祖先谱系。到此为止，我们考虑的都是有根树，然而，认识一下所谓的“无根树” (unrooted tree) 也将是有用的：这是指那些祖先 (根) 的相对位置并没有预先标出的分支图。当我们寻求确定几个可能的系统发生关系中的哪一个更可能是真的这样的问题时，这一概念则有帮助。图 2.6A 的树 1 中，树根在物种 D 和其他物种之间，树 1 也可以被描绘成无根树 2，其中的红点则指示树 1 中所有物种的祖先谱系所处的位置。一个无根树 (树 2) 可以通过把不同的分支作为根而转化成几个假定系统发生关系的任何一个 (例如，树 3 和 5 由对树 2 在不同的位置定根而得到)。给树定根则给分类群间谱系关系赋予了一个时间方向。

通常，生物学家感兴趣的是分析一些特定分类群 (例如 A、B 和 C) 间的关系，这些分类群被通称为内 [类] 群 (ingroup)。他们会在分析中加入外 [类] 群 (outgroup)，即一个或几个与内群物种的亲缘关系要肯定比内群物种间的亲缘关系更远的分类群 (例如 D) (基于先验证据而判定)。所有被认为合理的系统发生树将是那些树根位于内群和外群之间的树 (就像图 2.6B 所示的那样)。

用于系统发生推断的数据

虽然物种之间的进化关系并不等于相似性，但是物种特征上的某些异同点却构成系统发生关系推断的证据。生物的每个性状（例如后肢脚趾的数目）都被称为特征（character），一个特征可以有不同的特征状态（character state；例如人有五趾，犀牛有三趾，马有一趾）。一个特征的变异可以是连续的（例如脚趾长度），也可以是不连续的（如脚趾数）。像我们下面将会看到的那样，利用这些证据来推断系统发生关系会受到诸多麻烦的困扰。有关如何摆脱各种陷阱从而最好地推断出系统发生关系的分析方法研究至今仍然在不断完善。

那些已经被证明对各种生物的系统发生分析有效的表型特征不仅包括内部和外部形态学特征，还包括行为、细胞结构、生物化学以及染色体结构的差异。DNA 测序使系统发生研究发生了革命性的变化，它能够揭示成千上万对碱基上的变异，进而使系统发生研究有了更为坚实的基础。在每一个这样的碱基位置（即“位点”）上，核苷酸碱基的身份（A、T、C 或 G）可以被视为一个特征（由于专门给出互补的碱基并不能增加任何额外信息，因此我们只关注单个碱基，比如 A，而不是碱基对 A-T）。DNA 序列通常能够比形态学或其他表型特征提供更多的数据，这使得分类学家能够发现很多生物间的进化关系，而此前则由于这些生物在表型特征上的变异非常之少而无法对它们进行分类（图 2.7）。此外，DNA 序列上每一个特征的四个可能状态不像很多表型特征那样易于产生歧义（例如，大



图 2.7 基于 DNA 序列的系统发生分析揭示了一些以前令人困惑的生物之间的关系。(A) 大王花 (*Rafflesia arnoldii*) (左) 是有着已知植物中最大花的寄生植物，现在知道它与包括大戟 [例如黄苞大戟 (*Euphorbia sikkimensis*) (右)] 在内的几个科有亲缘关系。(B) 切叶蚁 (左) 在地下培养的真菌被确认是环柄菇科 (*Lepiotaceae*) 的一员，包括诸如高大环柄菇 (*Macrolepiota procera*) (右) 等在内的蘑菇。

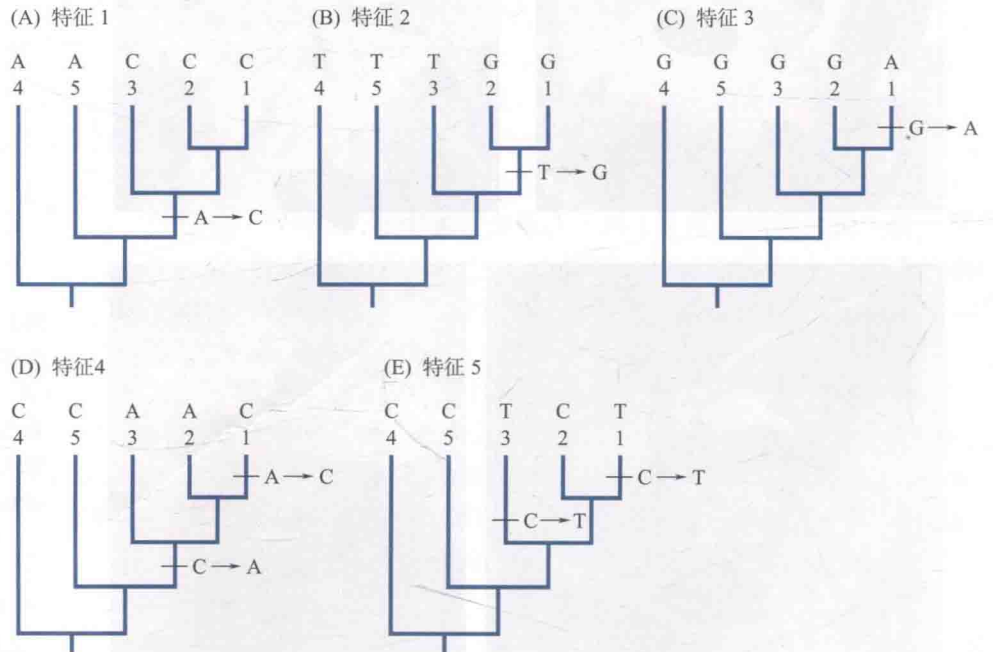
图 2.8 物种间有系统发生信息和无系统发生信息的相似性，这里用来自五个物种的 DNA 序列在 5 个位点上的核苷酸替代（标记在顶部）来展示。树显示了形成这些物种的实际分支历史。（A）在这个位点上，物种 1-3 共享一个 C（胞嘧啶），而物种 4 和 5 共享一个 A（腺嘌呤）。这一式样最简单的历史解释是在 1-3 的共同祖先中 C 替代了 A。C 是一个衍生特征状态，在这些物种中是同源的。A 是一种祖先特征状态。特征状态 C 提供了物种 1-3 形成一个进化支的证据。（B）在这个位点上，物种 1 和 2 共享一个 G（鸟嘌呤）。最简单的解释是 1 和 2 的共同祖先发生了一个由 T 到 G（胸腺嘧啶）的替代。这一式样是 1 和 2 形成一个进化支的证据，这个进化支进而嵌入 1-3 那个分支。（C）物种 1 在这个位点与所有其他物种不同，因为在物种 1 跟它最近的近亲分开之后发生了 G→A 的替代。这一特征不能告诉我们物种 1 跟物种 2 的亲缘关系比跟其他物种更近，因为它是无信息的特征。同样，2 和 3 与 4 和 5 的相似性不意味着它们是一个进化支，因为它们在这个位点上根本没有发生进化。一个特征只有在至少具有两种状态且每种状态至少被两个分类群共享的情况下才是有系统发生信息的。（D）在 1-3 的祖先中，祖先性状 C 被 A 替代，然后在物种 1 中，A 又被 C 替代；这种情况叫进化逆转（导致非同源相似）。这一特征实际上具有误导性，它可能会被当作如下演绎的证据：物种 1 跟 4 和 5 的亲缘关系比跟 2 和 3 更近，以及物种 2 和 3 共享衍生特征状态 A 因而彼此的亲缘关系最近。（E）另一个具有误导性的非同源相似的例子是趋同进化。C 被 T 替代两次，在物种 3 和 1 中独立发生。这会让我们误以为这些物种是近亲，而实际上它们不是。

小和颜色可以是渐变的)。

如果两个物种的同一特征继承自它们的共同祖先，那么这一特征是同源的 (homologous)。这一特征在这两个物种中可能是相似的或相同的 (例如，不同哺乳动物的眼睛的数量)，也可能呈现为不同的特征状态。类似地，如果两个物种的某一特征状态继承自它们的共同祖先 (例如马和斑马都是一趾)，那么这一特征状态是同源的。如果同源特征状态只进化一次并且在最初进化出这一特征的祖先的所有后裔中都保留了下来，那么这些共享的同源特征状态就提供了不同物种拥有共同祖先的上好证据。

图 2.8 展示一组五个分类群的假想的系统发生树，各自显示了一个不同特征 (这里是不同的 DNA 位点) 的进化改变。图 2.8A 和 B 中，两个 DNA 位点所发生的碱基替代符合同源性标准。对特征 1 来说，A (腺嘌呤) 是祖先 (ancestral) 特征状态，C (胞嘧啶) 是衍生 (derived) 特征状态；对特征 2 来说，T 是祖先特征状态，G 是衍生状态。如果分类群 1、2 和 3 组成一个内群，并且如果已知分类群 4 和 5 是外群，那么这些共享的衍生状态 (核苷酸替代) 则为下面的结论提供了证据：内群所包含的分类群 (3、2 和 1) 确实是一个进化支 (正如特征 1 所展示的)，而且分类群 1 和 2 彼此之间要比它们与分类群 3 之间有更近的进化关系。作为一个真实的例子，很久以来脊椎的存在都被视作各种脊椎动物拥有独特的共同祖先的证据：有充分的理由认为脊椎只进化了一次，且脊椎动物共同祖先的所有后裔都拥有脊椎。

然而，如图 2.8C—E 所示，并非所有的相似性都能提供有用的系统发生信息。图 2.8C 中，特征 3 在分类群 1 以外的其他分类群中根本没有进化。状态 G 在所有其他分类群中是同源的，但是，内群中的两个成员 (物种 2 和 3) 彼此间的相似性要高于它们和物种 1 之间的相似性，这仅仅是因为它们并没有进化：它们共享祖先特征状态 G。这三个物种之间存在三种可能的进化关系，而物种 2 和 3 与物种 1 之间的差异跟其中任何一种都是相符的。由此我们可以得出结论，不同谱系之间进化速率的差异既能导致式样上的相似性也能导致不含信息的差



异或误导性的差异。值得一提的是，物种间共享的祖先特征状态不如衍生特征状态提供的系统发生信息可靠。例如，蜥蜴和鳄鱼都有鳞片并用四足（四条腿）运动，因此跟有羽毛的、两足的鸟类相比，它们之间更相像；但是鳞片和四足运动方式是祖先特征，鸟类在这些方面进化得更快。事实上，鸟类和鳄鱼之间比蜥蜴和鳄鱼之间有更近的亲缘关系（另一方面，有羽毛和用两足行走等衍生特征是鸵鸟、燕子和其他鸟类都是由一个共同祖先产生的一个后裔进化支的证据）。

如果一个特征状态是两次或更多次独立进化所产生的，则它是非同源相似的（homoplasious），因此不具有唯一的起源。鉴于共享这种特征的分类群并非都是从共同祖先继承的这种特征，因此在系统发生上这类相似性具有误导性。造成非同源相似的原因包括进化逆转、趋同进化（趋同）和平行进化（平行现象）。

在图 2.8D 中，特征 4 展示了一种碱基替代上的进化逆转，碱基 C 被替代为碱基 A，接着碱基 A 又被替代为碱基 C。如果这一特征是推断物种 1、2 和 3 之间进化关系的唯一证据，那么我们将会被误导，从而认为物种 2 和 3 之间的关系更近。类似的，最早的脊索动物缺乏成对的肢，而大多数后来的脊椎动物具有继承自一个志留纪祖先的成对的鳍或腿。然而，海鳗，蚓螈、蛇和一些蜥蜴谱系则又回复到了无肢状态。

在趋同（convergence）和平行现象（parallelism）中，相似或相同的特征状态在两个或更多的谱系中独立地演化（图 2.8E）。上述所谈的在几个亲缘关系较远的脊椎动物群组中都丢失了肢的例子说明了趋同进化。类似的，两足运动方式在人类和兽脚类恐龙 [包括暴龙类（*Tyrannosaurus*）和鸟类] 中也是各自独立演化的（引起非同源相似的有关原因将在第 3 章中进一步讨论）。

推断系统发生：最大简约法

即便是在达尔文之前，分类学家已经坚信一些性状能比其他性状为分类提供更为坚实的基础。例如，相较于所有黑色的动物（乌鸦、熊，甲虫等）而言，有脊椎的动物形成了一个更为“自然”的动物类群。在达尔文之后，分类学者认识到是进化解释了为什么应该是这样的，因而在共同祖先的前提下基于进化分歧对分类群进行命名。例如，胚胎具有羊膜的那些脊椎动物就被划入了爬行纲，因为羊膜被视作拥有共同祖先的证据；然而虽然鸟类的胚胎也具有羊膜，但是由于它们的形态是如此的不同——已经进化到去适合一种迥异的生活方式（飞翔），因此鸟类被划到了一个独立的纲（鸟纲）。分类学者并没有制定推断进化关系的客观标准，然而，他们基于形态学特征所提出的很多分类系统确实反映了物种间的进化关系——这已为现代研究所证明。

很多分类学家将现代意义上的系统发生关系推断研究追溯到德国昆虫学家维利·亨尼希（Willi Hennig）。亨尼希指出（Hennig 1966），正如我们上面所看到的，分类群间的相似可能是因为它们共享（1）唯一衍生特征状态，（2）祖先特征状态，或（3）非同源相似特征状态。亨尼希断言，只有来自于唯一衍生特征状态的相似性 [被他称为共有衍征（synapomorphy）] 才能提供构成系统发生树的进化支——嵌套的单系群——的证据。因此，我们确信诸如四足动物的肢、羊膜和羽毛都各自只进化了一次。我们因而得出这样的结论：所有的四足动物（拥有

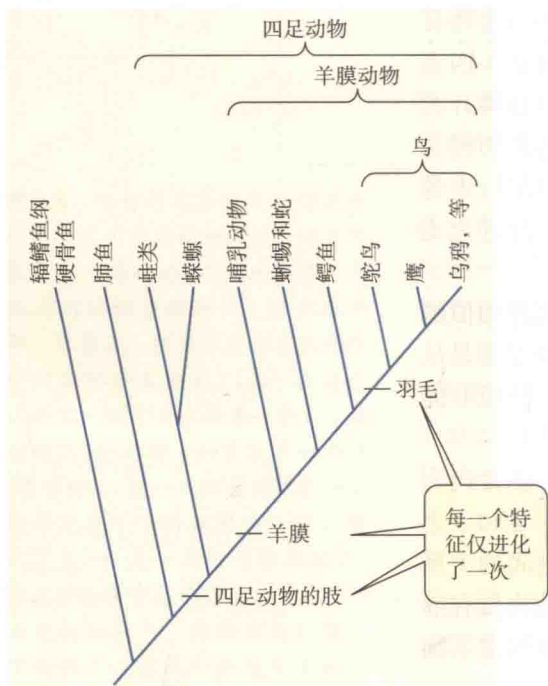


图 2.9 某些脊椎动物的系统发生，显示一些单系群（四足动物、羊膜动物、鸟类）——它们的成员间共享只进化过一次的衍生特征状态（即共有衍征）。

四肢而不是鳍的脊椎动物）形成一个单独的进化支，羊膜动物*是四足动物中的一个单系群，而所有有羽动物（鸟类）是羊膜动物中的一个单系群（图 2.9）。然而，这并不意味着所有没有羽毛的脊椎动物能形成单一的分支，事实上它们也没有这样。缺乏羽毛是一个祖先特征状态，它并不能提供无羽动物相互之间的亲缘关系比它们与鸟类之间近的证据（鱼类、蜥蜴类和蛙类都缺乏羽毛，可是，别忘了，所有无脊椎动物也没有羽毛）。因此，亨尼希明晰了确定系统发生关系的科学基础，即真实的进化历史。他和他的拥护者们还推介关于应该如何进行生物分类的观念，即每一个被命名的分类群都应该是一个单系群 [即一个进化支；这一理念的支持者被称为支序分类学家（cladist）]。

亨尼希的原则，即用唯一衍生特征状态界定单系群，在实施中有两个难点：第一、我们如何确定某一特征的哪个状态是衍生的？第二、我们怎样确定该特征状态究竟是唯一衍生的还是非同源相似的？可以料想化石记录会告诉我们祖先特征是什么样的，有时候，这的确很有帮助。但是，正如我们将会看到的，化石和现生物种间的关系也必须进行解译，就跟现生物种间的关系需要推断一样，且不说大多数生物的化石记录都非常不完全（见第 4 章）。

所有想出来的用于推断系统发生的方法都需要基于多个特征的证据而不是仅仅一个特征。理想的情况是，每一个特征都将提供独立的证据，因而，系统发生中的每一个单系群都将会被很多独立证

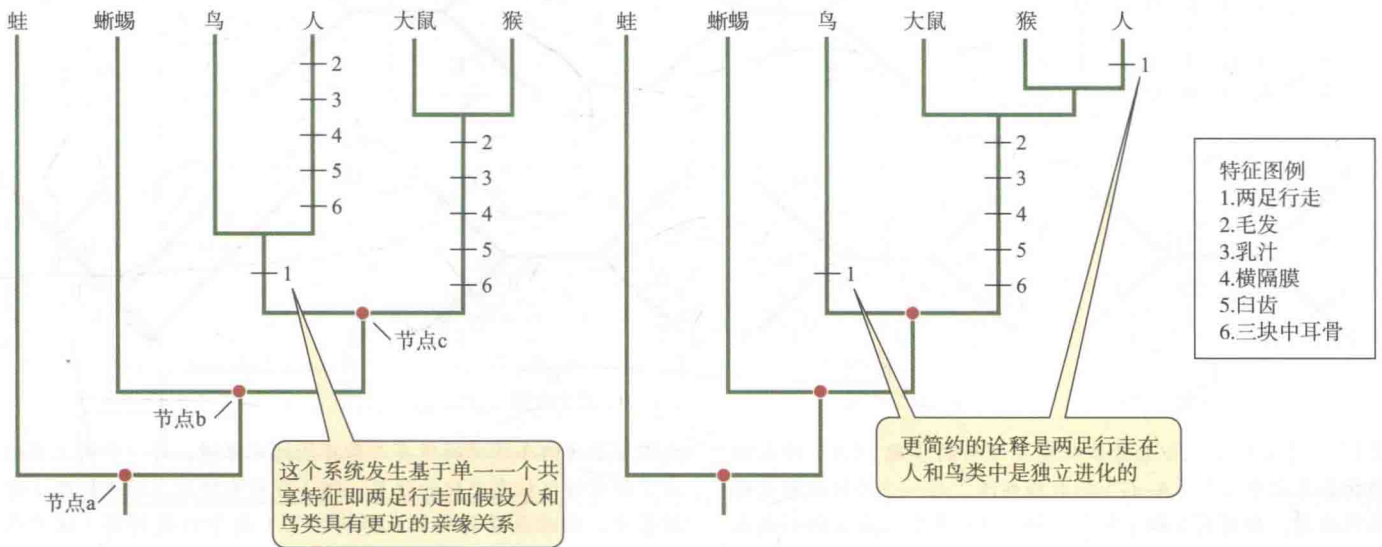
据“支持”。用于达到上述目标的一个早期方法依赖于简约性（parsimony）的概念。最迟从 14 世纪起人们就已知道简约性原理，它认为最简单的解释，即需要最少的没有依据的假设条件的解释，应该优于需要更多缺乏证据的假设条件的复杂假说。最大简约法（maximum parsimony）是系统发生分析中最简单的方法之一。

所有我们画出来的表示一组物种的系统发生的树都是一个假说，而且仅是很多可能的假说（即可能的树）中的一个（如图 2.6B 所标注的那样，即使是对于不太大的物种数目，可能的树的数量也是天文数字般的）。最大简约法依据的原则是，在针对一组分类群所能想象出来的所有系统发生树中，最接近真实系统发生的树就是所要求的进化改变数最少的那棵系统发生树。注意图 2.8 中含有严格的同源特征状态（A 和 B）的树仅仅有一个状态变化，而带有非同源相似变化（D 和 E）的树则在一个单一特征上发生了多次改变。因此，按照简约原则，拥有最少进化改变的树在特征状态上也拥有最少的非同源相似改变，即在没有其他独立证据的情况下，它要求我们只能假定最少的“额外”进化改变。如果我们相当肯定鸟类和哺乳动物的共同祖先不产奶，也不具有哺乳动物的其他典型特征（正如我们从其他脊椎动物即外群所推断出的那样，这些特征确实不存在），那么，鸟类和人类都是两足这样的事实就不会误导我们提出人类与鸟类的亲缘关系比他与其他哺乳动物的关系更近这样的假说，因为这样的假说需要假定产奶或哺乳动物的其他特征是非同源相似进化（即多次独立起源）（图 2.10）。

* 羊膜动物系指爬行类、鸟类和哺乳类等脊椎动物，它们具有一些在陆地生活的重要适应性特征，包括羊膜卵，具有坚硬的卵外壳，保护性胚胎膜（绒毛膜和羊膜），以及用于储存胚胎废弃物的膜囊（尿囊）。

(A) 虚构的系统发生

(B) 公认的系统发生



最大简约法分析的步骤如下（图 2.11）：

1. 选择一组我们想要确定其系统发生关系的动物作为内群（例如图 2.11 中的物种 1、2 和 3），一个或多个（最好多个）根据以前的信息能够确定与内群物种的关系比内群物种之间的关系远的物种作为外群（例如图 2.11 中的物种 4）。例如，内群物种可以是几种灵长类动物，而用哺乳纲其他目的物种作外群。

2. 确定每个物种每个对应特征的状态，将这些数据填入一个数据矩阵（如图 2.11A）。

3. 画一个连接所有物种的无根树，将第一个特征的状态变化在这个树上标示出来，引入能解释物种间特征状态差异的最少的变异（图 2.11B）。对所有特征重复这一步骤（例如，图 2.11C），并计算特征状态变化的总数（见图 2.11D 中的树 I）。

4. 对所有可能存在的无根树（图 2.11D 中树 I—III）重复步骤 3。除非物种数极少，否则可能树的数量将会非常庞大，因此，可使用任意一个现有的计算机程序来完成这个艰巨的任务。

5. 选择“最短”的树，即那棵仅需要最少量的特征状态改变即可解释特征状态矩阵数据的树。现在，在外群和内群中间确定树根，以形成一棵具有时间方向的常规系统发生树（图 2.11E）。

这棵树是基于最大简约法假设条件对真实系统发生的“最佳估计”。当然，可能存在很多棵树，其布局有所不同、同样短或几乎同样短，在这种情况下，研究者可以展示一棵一致树（consensus tree）。例如，假设在二十个物种的几个几乎同样短的系统发生树中，三个（或更多个）物种总是形成一个单系群，但它们的相对布局却不同。没有什么依据能够使我们对这些布局进行挑选，因此，这三个物种可以用从同一祖先节点分出来的三个分支加以表示。这些分支在一致树上形成一个不能解析的多歧分支（polytomy），而不是二歧分支（dichotomy）（又称简单叉，simple fork）。

图 2.10 有关人类系统发生关系的两个假说。青蛙和蜥蜴作为外群，它们缺乏小框中列出的六个特征。这意味着拥有这些特征是一种衍生状态。（A）一个假定人和鸟类的亲缘关系更近的虚构的系统发生，这基于一个共享衍生特征：两足（两条腿的）姿势和运动。短线标记显示每一种系统发生所隐含的几个特征改变。这一系统发生暗示特征 2-6 都进化了两次（或者，它们的进化在共同祖先 C 中发生，但是在鸟类这一谱系被丢失。无论是哪种情况，针对这五个特征需要假定有十个进化变异）。（B）公认的系统发生，即人与其他哺乳动物的亲缘关系最近。特征 2-6 被看作哺乳动物特有的共有衍征。这个公认的系统发生所要求的进化改变比（A）中的系统发生要少（即六个），因此是更简约的假说。

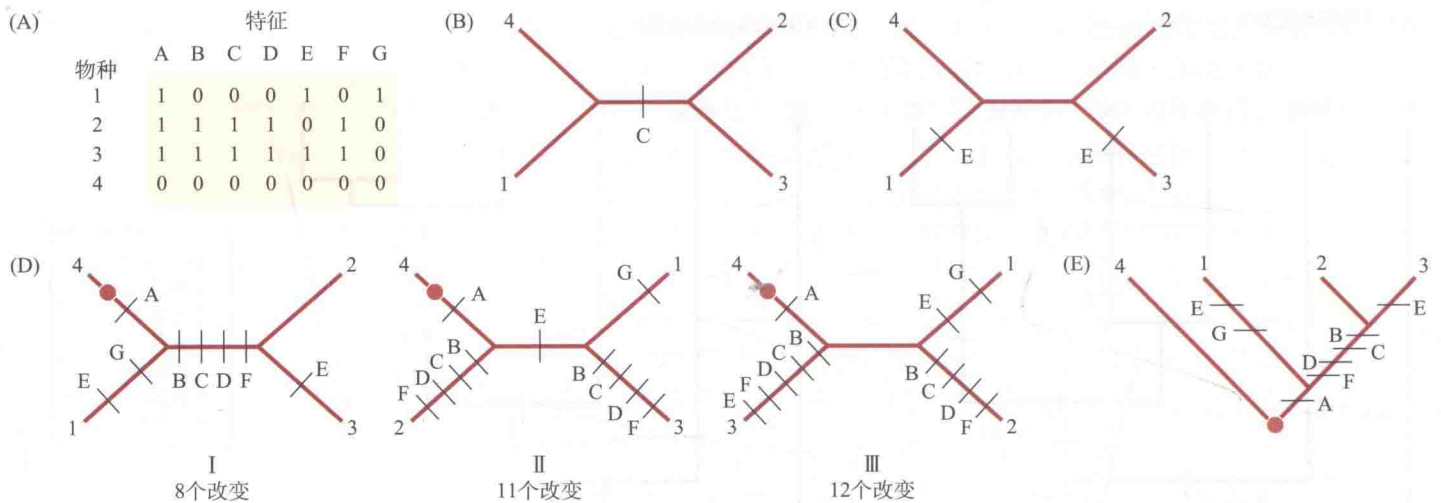


图 2.11 用最大简约法进行系统发生分析的步骤。(A) 作出四种动物各自七个特征 (A-G) 的数据矩阵。每一个特征能够有两种不同状态, 分别用 0 和 1 代表。物种 4 是外群, 我们的兴趣在于找到物种 1、2 和 3 间的关系。(B) 选择这些物种的若干可能无根树中的一个, 把特征 C 的变化标记在需要变异数最少的位置上, 也就是说, 在物种 1+4 (状态 0) 和物种 2+3 (状态 1) 之间。(C) 对特征 E 重复同样的工作, 这时则可看到给这棵树上的每一个特征假定两种状态改变 (如所标记的) 的必要性。(D)

这里显示这四个物种的所有三种可能的无根树, 每一个树上都标出了所有特征状态变化的位置。树 I 在所有特征上的进化改变的数最少, 因此是最简约的无根树。(E) 由于 D 是外群 (这里及后面都应该把“D”换为“物种 4”。——译者注), 意味着我们确信 D 跟其他物种的亲缘关系比其他物种之间的亲缘关系更远, 因此, 我们在 D 与其他物种之间为树 I 定根, 从而产生了一个最简约的系统发生, 其中物种 2 和 3 的亲缘关系最近。

DNA 序列的简约性分析：一个案例

简约法可以用来分析表型 (例如形态) 数据和分子序列数据, 但是, 它却起源于一个分子数据稀少和昂贵的时代。基于 DNA 序列而建立最简约系统发生的一个例子是 Morris Goodman 及同事对人与其他灵长类动物的关系 (图 2.12) 的开拓性分析。他们对包括一个血红蛋白假基因 (pseudogene) 在内的 10 000 多个碱基对的序列进行了测序 (图 2.13) (假基因是指那些以前有功能的基因后来失去了其功能并且也许不再转录, 它积累的突变对生物体没有影响)。图 2.13A 展示了人、三种其他猿类和两个外群 (猴类) 的一小段该序列, 依次给出了人与亲缘

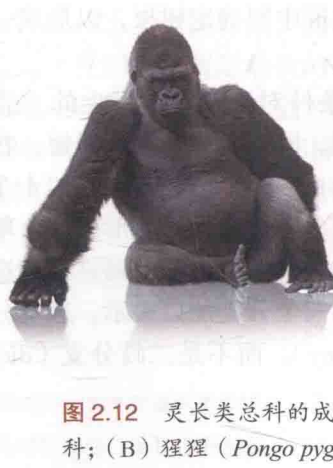
(A) 长臂猿



(B) 猩猩



(C) 大猩猩



(D) 普通黑猩猩

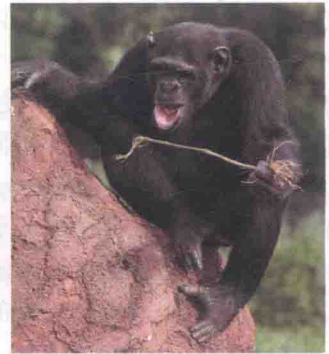


图 2.12 灵长类总科的成员 (A) 白长臂猿 (*Hylobates lar*), 长臂猿科; (B) 猩猩 (*Pongo pygmaeus*); (C) 低地大猩猩 (*Gorilla gorilla*); (D) 普通黑猩猩 (*Pan troglodytes*)。

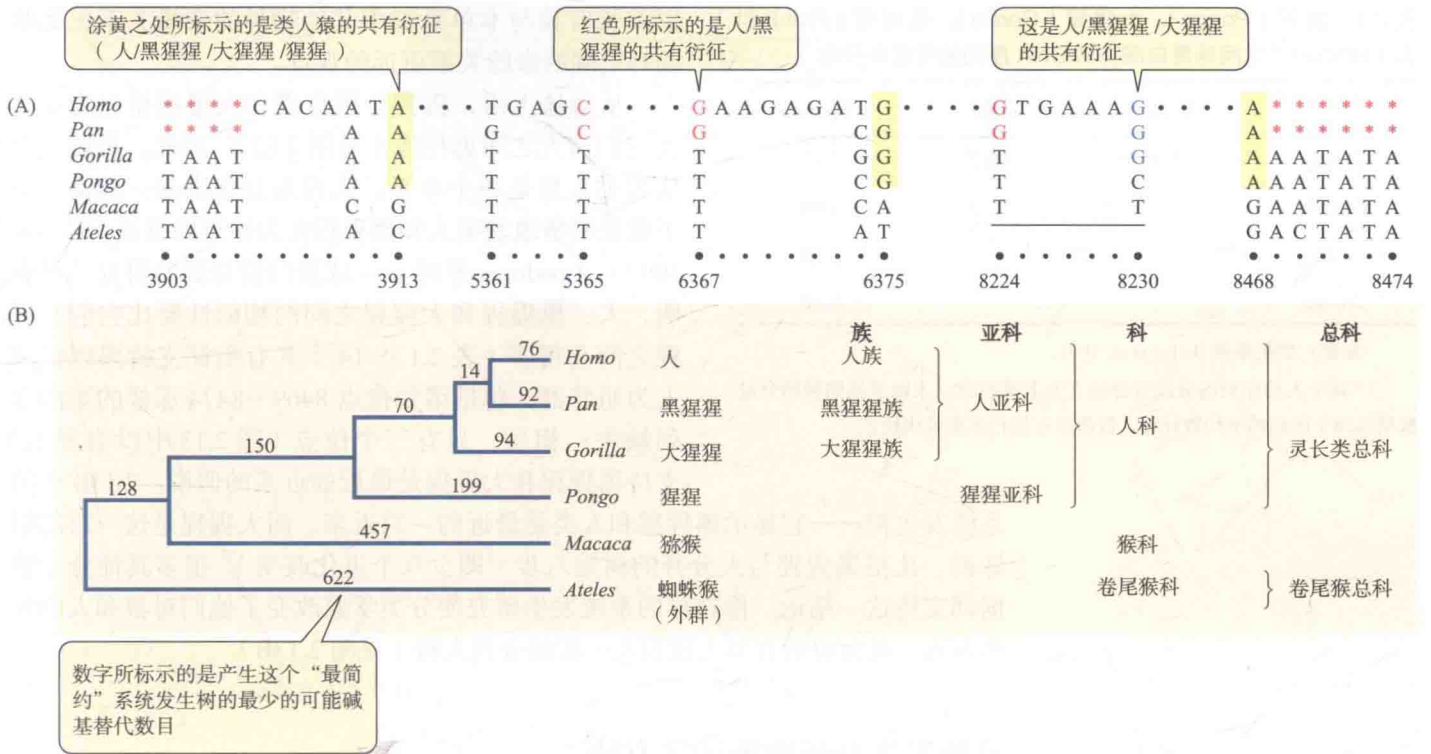


图 2.13 珠蛋白假基因所提供的灵长类动物系统发生关系的证据。(A) 六种灵长类动物的部分序列。猕猴 (*Macaca*)，一种旧世界猴；蜘蛛猴 (*Ateles*)，一种新世界猴。二者分别是跟类人猿的亲缘关系依次较远的外群。除了那些特别列出的地方之外，序列都是相同的。用蜘蛛猴和猕猴作为外群，举例来讲，位置 3913、6375 和 8468 是另外四个属的共有衍征位点，8230 是大猩猩 (*Gorilla*)，黑猩猩 (*Pan*) 和人类 (*Homo*) 的共有衍征位点。黑猩猩和人类的共有衍征位点包括在 5365、6367 和 8224 位

置上的碱基对替代和 3963-3906 与 8469-8474 的缺失 (红星号所示)*。非共享衍征状态包括 3911 和 3913 (猕猴)、8230 (猩猩 (*Pongo*)、6374 (大猩猩)、5361 (黑猩猩) 和 6374 (人类)。(B) 以蜘蛛猴做外群，基于珠蛋白假基因的最大简约系统发生。每个分支上都标示了最小变化数量。一棵把人-黑猩猩-大猩猩群组分开树需要额外 65 个变化，而把人和黑猩猩分开的树则需要额外 8 个变化。本图仅展示了若干人和类人猿分类见解中的一种。(A 来自 Goodman et al. 1989; B 来自 Shoshani et al. 1996)

关系逐步更远的物种的一些衍生特征状态。注意，以其他物种为参照，人和黑猩猩的序列数据有几个缺口 (gap) (以星号标记)。所有物种的序列都被排列对齐以使现存的碱基能够最大限度地相互匹配 (这种匹配可以由一种算法来完成，这种算法根据特定规则将一些描述更可能的或更不可能的对齐排列的标准最大化)。在进化过程中，碱基对的插入或缺失都可能会发生，从而导致错配 [也称插入缺失 (indel)] 的出现，这使得序列的对齐排列成为必要，以便确定不同序列中哪些碱基对是同源的。图 2.13A 中的两个插缺突变 (以星号标示) 其实是人和黑猩猩拥有共同祖先的附加证据。

传统分类上，灵长类总科 (Hominoidea) 由长臂猿科 (Hylobatidae)、人科 (Hominidae) 和类人猿科 (Pongidae) 三个科组成。类人猿包括生活在东南亚的两种猩猩 (*Pongo*)，生活在非洲的两种大猩猩 (*Gorilla*) 以及同样生活在非洲的黑猩猩和倭黑猩猩 (*Pan*)。解剖学的证据使人们早已接受灵长类总科是个单系群

* 一个碱基对替代是指在整个种群或物种中，一个核苷酸碱基对 (例如 A-T) 被另一个 (例如 G-C) 所替换。这样的替代有时 (但不总是) 会改变所涉及的遗传密码子所编码的氨基酸。这将在第 8 章详细解释。

表 2.1 猩猩 (*Pongo*)、大猩猩 (*Gorilla*)、黑猩猩 (*Pan*) 和人 (*Homo*)^a 之间珠蛋白假基因 DNA 序列的分歧百分比

	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Pongo</i>	3.39	3.42	3.30
<i>Gorilla</i>		1.82	1.69
<i>Pan</i>			1.56
<i>Homo</i>			0.38

来源：数据根据 Bailey et al. 1991。

^a 两个人的序列的分歧百分比在右下部给出。人跟其他物种的分歧都用这两个序列的平均数计算。数值没有进行多重替代校正。

以及长臂猿与本单系群中其他物种的亲缘关系比那些物种之间的亲缘关系更远的观点。

从形体上讲，猩猩、黑猩猩和大猩猩相互之间要比它们与人之间更相像（见图 2.12）。因此，传统观点认为类人猿是一个单系，人首先分化出来。然而，分子数据确凿地表明人和黑猩猩互为最近的近亲（Ruvolo 1997）。Goodman 等对 $\psi\eta$ -珠蛋白假基因的研究结果表明，人、黑猩猩和大猩猩之间的相似性要比它们与猩猩之间高得多（表 2.1）。14 个共有衍征支持黑猩猩和人为姐妹群，包括诸如位点 8469—8474 那样的短的序列缺失；相反，只有三个位点（图 2.13 中没有展示）支持黑猩猩和大猩猩是最近的近亲的假说。2.13B 中的

系统发生树——它显示黑猩猩和人类是最近的一对近亲、而大猩猩是这一对的姐妹群，比把黑猩猩与人分开的树短八步（即少八个进化改变）。很多其他分子数据都支持这一结论。像这样的系统发生研究使分类学家改变了他们对猿和人的分类方式，从而将所有类人猿和人一起划分到人科（见图 2.13B）。

系统发生分析的统计学方法

由于 DNA 序列数据变得更容易获取，其他推断系统发生关系的方法因为具有比最大简约法更好的一些优势而得以应用（然而，有时 DNA 序列数据也许不便获得，例如如果一项研究包含一些仅通过远古化石才知晓的物种，或者无法从博物馆标本获得 DNA 的稀有物种或由于各种原因而无法采集到的物种）。对比于形态进化没有一般性的“规则”（例如用以指示系统发生中哪些地方某些特征特别倾向于产生非同源相似并因此而误导），物种间和物种内 DNA 序列的比较却使得进化生物学家能够建立序列进化模型，这些模型提高了系统发生推断的可靠性。

例如，经过一个漫长的进化阶段后，一个进化谱系中的任何 DNA 位点都可能发生了多重核苷酸替换 [即多击 (multiple hit)]，比如 G 替代 A，然后 T 又替代 G。如果该谱系在那个时期不断地分叉形成后代物种，G 就可能被某些后裔保留下来，那么从有亲缘关系的不同物种中 A、G 和 T 的存在，我们便有可能得到谱系演化过程中发生过两次替代的证据。但是，如果该谱系没有分叉，我们就只能看到衍生出来的 T，而不能知道曾经发生过第一次替换。而且，一个核苷酸位点只有三种可能的变异，因此这些变化也完全可能是从 A 到 G 再到 A，那么在这种情况下，也将没有证据能证明曾经发生过任何进化。序列进化模型则能把这个问题纳入考虑。

如果系统发生的一个分支上的序列变异极少，我们可以假定变化稀少到在任意一个位点发生多击都是不可能的。但是，如果一个分支的 DNA 序列显现出非常多的变异，多击则很有可能，因此可检测出的变异数量可能少于实际发生的变异数量。如果一棵进化树的两个分支上每个都有很多检测不出来的变异，那么这两个分支所共享特征的很多演化历史就会丢失，而曾经被共享的特征（核苷酸）将会被不提供进化信息的核苷酸所替代，甚至可能由于这些核苷酸替代各自独立地产生而造成误导。对于长分支 (long branch，即那些好像有很多碱基替换的分支) 来说，这种情形尤其容易发生（图 2.14）。分支长有两个可能原因，一

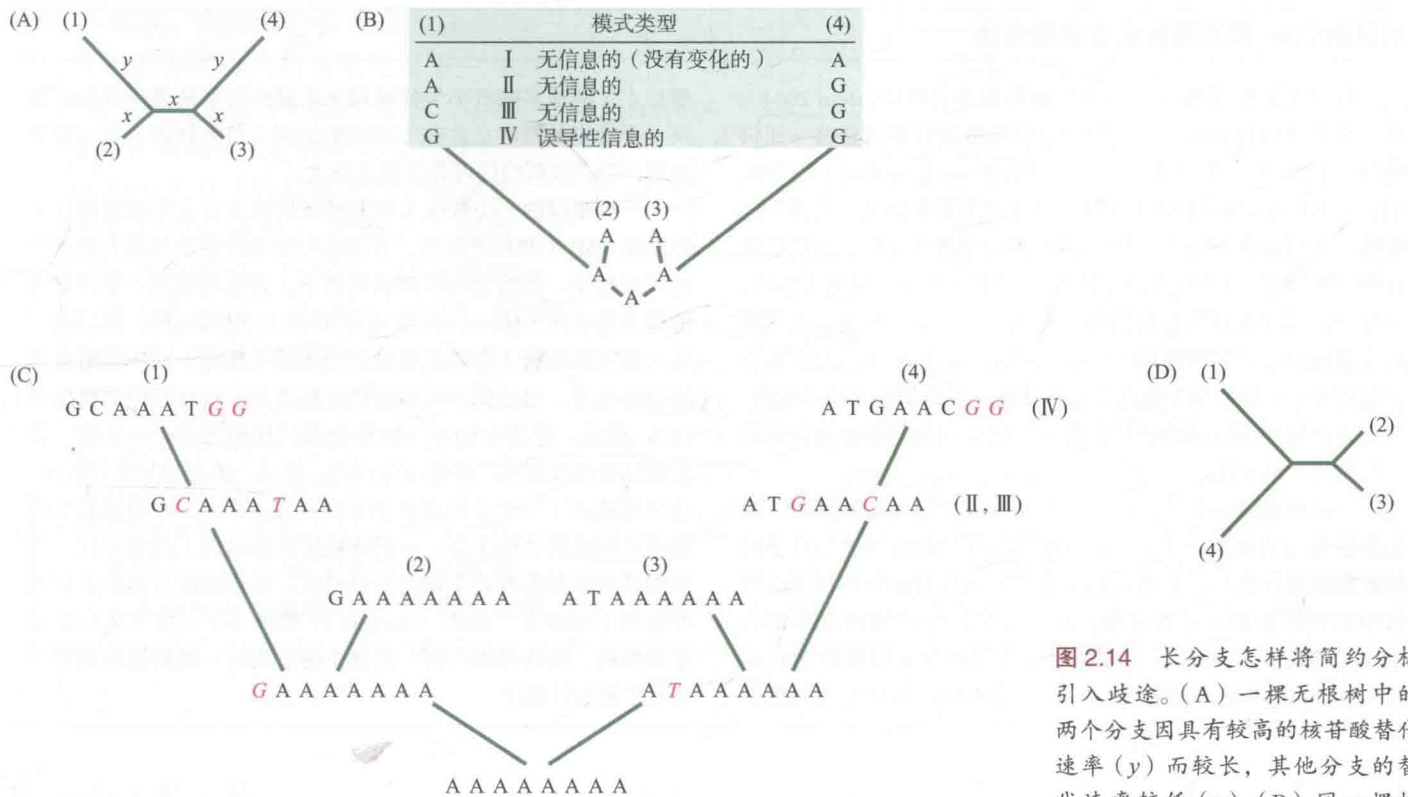


图 2.14 长分支怎样将简约分析引入歧途。(A) 一棵无根树中的两个分支因具有较高的核苷酸替代速率 (y) 而较长, 其他分支的替代速率较低 (x)。(B) 同一棵树用于显示一个 DNA 位点上核苷酸相似或差异的四种模式。第二类 (II), 只在其中一个谱系演化出一个独特差别, 对于简约分析来说也无信息。第三类 (III) 也同样无信息, 谱系 1 和 4 都产生了独特核苷酸替代。第四类 (IV) 显示误导性的趋同进化 (A 到 G)。在序列进化速率更高的谱系中, 所有这几类变化都可能会影响到更多的核苷酸位点。(C) 这棵树用 8 个核苷酸长的序列展示 B 中的四种模式。进化过程中沿着各分支发生的核苷酸替代都用红色字母突出。(D) 这棵树是最简约的, 但是, 它不是正确的树。最大似然分析考虑了由第二类和第三类替代引起的分支长度的差异, 因此更可能找到正确的系统发生。(A、B、C 来自 Swofford et al. 1996) [第一类 (I) 是没有变化的情况, 因此不能给简约分析提供信息。——译者注]

是用来做推断的特定基因的 DNA 序列进化的速率异常高, 或者是该谱系是一个貌似在相当长的时间都没有分化形成不同后裔的长命分支 (这可能是真的没有发生分化, 也可能是它的后裔灭绝了, 还可能是后裔存在, 只不过没有被包括在研究中)。这样一来, 两个长分支不仅仅会积累很多无信息碱基替换, 也会有趋同替换发生从而使两个物种看起来比它们实际上的亲缘关系更近。换句话说, 就是“长支吸引” (long branches attract)。在这些情况下, 最大简约法可能会给出错误的系统发生树。

Joseph Felsenstein 首次描述了这个问题, 并引入一种著名的统计学方法, 即最大似然法 (maximum likelihood, ML), 用于以高统计置信度估计系统发生关系这个问题 (Felsenstein 1981)。这种方法和贝叶斯法 (Bayesian method) (知识窗 2B) 是基于分子序列数据估计系统发生关系研究中目前最为广泛使用的方法。

在使用最大似然法时, 研究者基于数据本身推断或估计 DNA 序列的进化模型, 然后考察所有可能树中的哪一棵树能使所观察到的特征状态进化的可能性 (即似然性) 达到最大。体现最大似然法和最大简约法差异的重要方面之一是最大似然树所估计的分支长度通常比最大简约分析所估计的分支长度要准确得多, 这是由于前者更好地计入了多击。最大简约法不能定位发生于单一物种中的替换, 相反, 最大似然法则能够推断这种替换发生在树的哪个位置。

在最大似然分析中, 研究者使用进化模型计算在给定的系统发生树下, 所收集到的数据的似然值。例如, 在所有物种 DNA 序列的某一特定核苷酸位置, 该树能够产生所观察到的特征状态 (核苷酸) 分布的可能性。在给定的树下, 在每一个核苷酸位置重复进行这个过程。两个或多个独立事件一起发生的概率等于它们单独发生的概率的乘积。这样一来, 一个特定树产生出所观察到的各个物种的 DNA 序列的似然值就等于所有单个位点上的概率的乘积 (这是一个非常小的数

知识窗 2B 其他系统发生分析方法

有很多推断系统发生的方法被提出来 (Felsenstein 2004)。有一些是使用特定的、可重复的流程从数据计算出独自一棵树的计算机算法, 其中邻接法 (neighbor-joining method) 最为常用, 它不假定谱系间 DNA 序列的进化速率是相同的。它首先把整体上 (例如在 DNA 序列上) 最相似的物种相连接, 然后将这样的聚簇与下一个与它们最相似的物种相连接以形成更大的簇, 重复这一过程直到所有的物种都连到了一个簇。然而, 大多数研究者倾向于使用搜树法 (tree-searching method), 该方法检查大量的树——即便是少数几个分类群也存在数量庞大的可能树。这些方法运用不同的例行搜索程序来把找到与数据相吻合的最短树的机会最大化。

一些搜索树的程序, 例如那些基于最大简约法的程序, 把很多检查过的树都保存下来, 以便把所找到的最短树与几乎同样短的树进行比较。那么我们便乐于知道那棵最短的树 (或该树中的特定群组) 是否可靠, 或者它跟其他短树的差异是否仅仅是由随机性引起的。这一统计学问题通常用被称为自举 (bootstrapping) 的方法解决; 在这一流程中, 特征 (例如核苷

酸位点) 的很多随机小例样被用来重复进行系统发生分析。如果一个特定的群组在这些不同的数据组 (自举样本) 中一贯地出现, 那么该群组的可靠性就比较大。

广泛使用的、功效强大的两种搜树法是正文中描述的最大似然法 (ML) 和贝叶斯法。日益流行的贝叶斯法与最大似然法的差异在于, 在给定的模型和数据下, 它把观察到一个特定树的概率最大化 (Huelsenbeck et al. 2001)。概括地说, 这一流程从一棵可能的树 (也许是邻接法找到的一棵树) 和一个略微不同的树出发, 通过似然比检验法 (见正文) 比较它们的似然值 (L)。然后, 把其中较好的那棵跟第三棵树比较——这第三棵是通过略微改变第二棵树而得到的。把这一流程重复几百万次。这样就建立了一个 L 值递次增大的树集。最终, L 的提高变得很小进而达到平稳状态, 这意味着树拓扑结构上的各种进一步的细微差异都有着基本相同的似然值。前边的所有那些 L 比较小的树 [统称为“预烧” (burn-in)] 都被丢弃, 留下来一组非常相似的、极为可能的树。由这些树形成的一致树就是真实系统发生的最佳估计。

值)。然后, 用另一个可能树重复这整个过程, 计算给定该树而观察到数据的似然值。以此类推, 对所有可能树重复这个分析过程 (不用说, 整个过程要求进行庞大的计算, 而且只有使用高速计算机才有可能完成)。具有最大似然值 (L) 的树被认为是对进化历史的最好估计, 包括分支形成的历史 (分支进化) 和沿着树的每一分支在每一个核苷酸位点上的变化历史 (前进进化)。任意两个树的似然值可以通过对它们的比值 (L_1/L_2) (在实际操作中, 使用似然值的对数比) 的简单检验进行比较, 看看其中一个是否统计上显著地大。

最大似然法所基于的 DNA 序列进化模型是什么呢? 那些众多的可能模型在实际生物学意义上各不相同, 因而复杂性也不同。所有那些常用的模型都是“时间可逆的”, 即它们都假定在一段时间内由核苷酸 i 变为核苷酸 j 的概率与在同一长度的时间段内由核苷酸 j 变回核苷酸 i 的概率相同。最简单的模型 (即 Jukes-Cantor 模型) 假定四个核苷酸状态间所有十二种可能替换的发生概率是相同的。这个假定的合理性可以使用数据加以评估: 对成对的相似 DNA 序列 (或许来自于近缘物种) 进行比较, 估计发生每种可能替换的位点的比例。事实上, 两个状态间互换的速率 (α) 是可以从数据估计的。

Jukes-Cantor 假设通常被证明是不现实的, 因此, 普遍使用的是更加复杂的模型。例如, 木村的双参数模型 (Kimura two-parameter model), 允许嘌呤之间或嘧啶之间的可能转变 (即转换, transition) 使用一个速率 (α), 嘌呤和嘧啶之间的可能转变 (即颠换, transversion) 使用另一个速率 (β) (图 2.15)。目前大多数研究人员所采用的是最现实也最复杂的 GTR + Γ + I (General Time-Reversible + Gamma + I; 广义时间可逆 + Γ + I) 模型。这种模型允许单位时间内所有六种可能的时间可逆核苷酸替换各自有不同

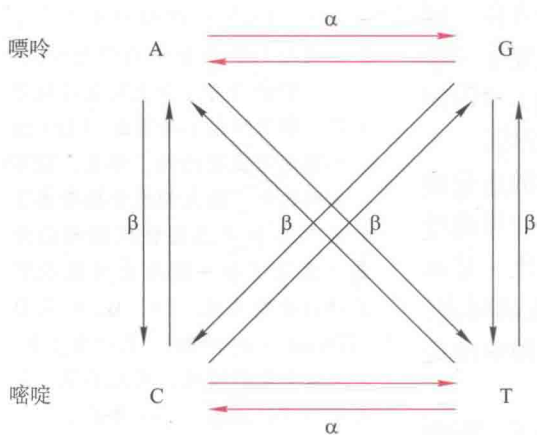


图 2.15 转换速率 (α) 和颠换速率 (β) 不同的双参数模型。转换 (红色箭头) 是一个嘌呤 (A, G) 被另一个嘌呤替代或者是一个嘧啶 (C, T) 被另一个嘧啶替代。颠换 (黑色箭头) 是发生在嘌呤和嘧啶之间的碱基替代。一些模型允许这里所显示的所有六种时间可逆性替换有不同的速率。

的发生概率，允许部分位点保持不变，允许序列的不同位点的变化速率不一致（某些位点的变化速率可能很缓慢，以至于几乎在所有被研究物种中都没有改变，而另外的一些则可能是高度可变的，显示出很高的变化速率）。 Γ 代表不同位点间不同速率的频率分布（ I 代表保持不变的位点的比例——译者注）。在最大似然分析中，所有这些速率都可以通过 DNA 序列间的比较分析来进行估计。

图 2.16 展示的是包括人类在内的一些灵长类的最大似然系统发生树，是 Page 和 Goodman (2001) 通过使用一种类似于木村双参数模型的序列进化模型

分析两个非编码区细胞核 DNA 序列所获得。这一研究所发现的进化关系与许多其他研究发现的结果（包括前面所描述的最大简约分析，见图 2.13）都是一致的。

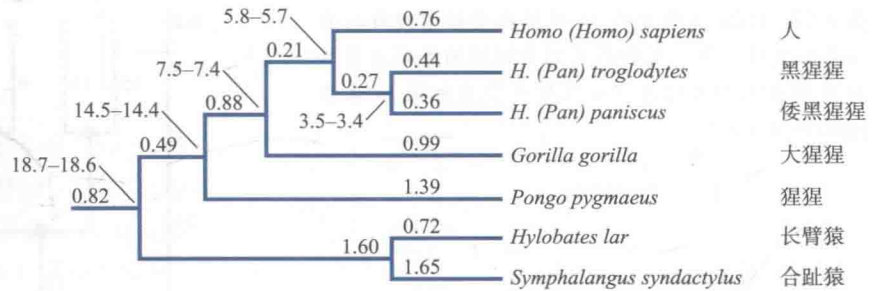


图 2.16 基于两种基因的最大似然分析所给出的人科灵长类动物的进化关系。分支上方的数字为用最大似然法推断出来的支长。每个节点上的指示线给出了每次分歧所发生的时间（百万年前，Mya）；这是基于所估计的支长依据化石证据给出的人科灵长类和旧世界猴类最保守的分化时间而标定出来的。像许多其他分析一样，该研究估计人和黑猩猩两个谱系是在 500 万年前到 600 万年前发生分歧的。（来自 Page and Goodman 2001）

评估系统发生假说

如何评判我们的系统发生推断是否正确呢？我们由一组特定数据所获得的系统发生树是一个被暂时接受的系统发生假说（就像任何科学陈述一样）。更多的数据可能导致我们修改甚至放弃那个假说，也可能给它带来进一步的支持。

检验系统发生分析方法有效性的一种策略是将其应用于绝对已知的系统发生。很多研究者通过计算机模拟进化，让计算机产生的谱系发生分支，并让它们的特征模仿不同的进化模型发生变化（例如，特征可以在不同的平均速率下随机改变，或者，衍生自一个共同祖先的两个物种中的一个可以变化得更快）。然后研究者们可以检视不同的系统发生分析方法是否能够基于模拟谱系的最终特性推断出它们分支发生的准确历史。

也许更能令质疑者信服的是应用系统发生分析方法研究真实生物的实验种群的几例研究，这些实验种群被研究者分成几个单独的谱系（即通过制造人工分支事件）并允许其进化。在一个这样的研究中，David Hillis 和同事（1992；Cunningham et al. 1998）持续地将 T7 噬菌体分系，并将它们暴露在致突变的化学物质中，这些化学物质使它们在大约 300 个世代的过程中迅速累积 DNA 序列差异。研究者们随后统计所得到的八个谱系（图 2.17）中的序列差异并对数据进行了系统发生分析。对这么多种群来说，总共有 135 135 个可能的二叉树（即每个谱系都分叉形成两个其他谱系），而研究者们所使用的系统发生分析方法正确地找到了那棵唯一的真实树。

有两种主要方法可以用来判断用任何方法所推断出的系统发生的可信性。首先，就像在所有科学研究中一样，可以用统计检验来验证一个假说（树）与数据的契合度是否好于其他假说；最大似然法和贝叶斯法（见知识窗 2B）都能进行这种分析。其次，也像在所有科学研究中一样，确认一个系统发生假说的主要方式是看它能否跟多组独立来源的数据相吻合。这些来源可以是不同的、非连锁的基因序列；或者，对形态学特征和 DNA 序列作比较分析，因为它们在内

图 2.17 Hillis 等研究的 T7 噬菌体实验室种群的真实系统发生。基于实验结束时种群间的序列差异所推断的系统发生与真实系统发生完全相同。(来自 Hillis et al. 1992)

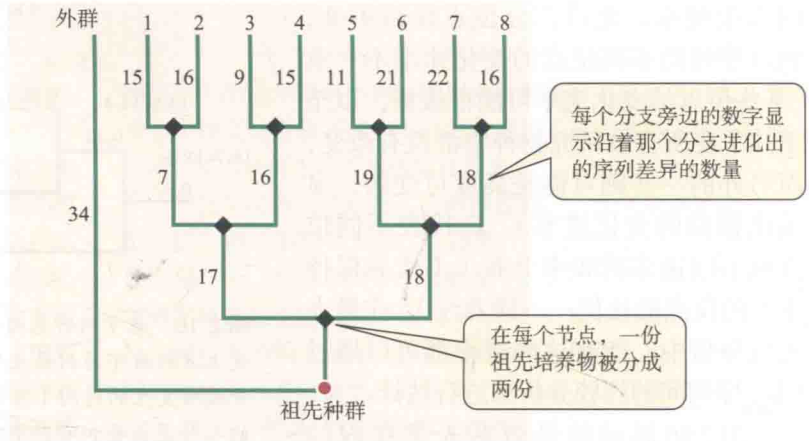
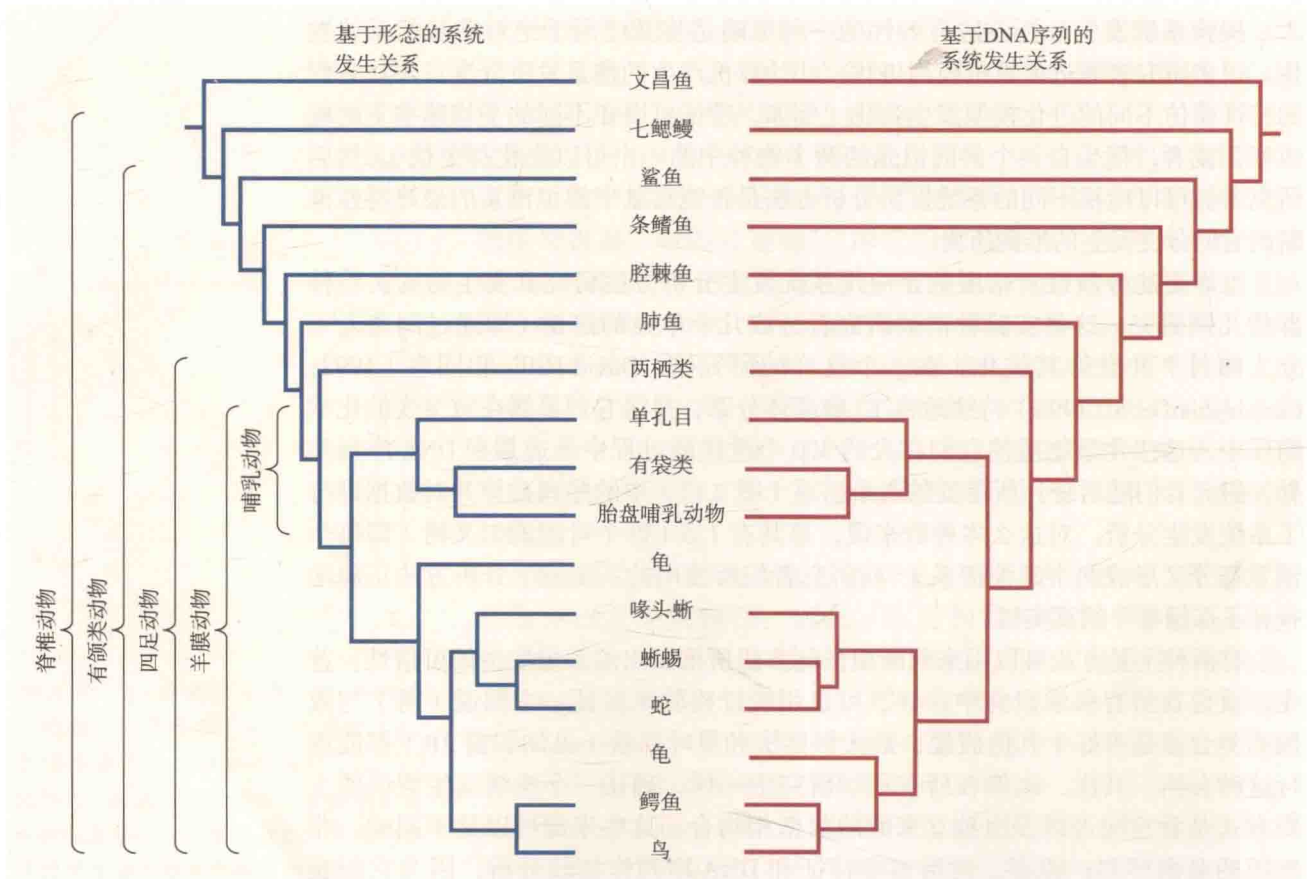


图 2.18 根据表型特征(左)和 DNA 序列(右)所推断的主要现生脊椎动物类群间的进化关系。从总体上看,两个来源的信息给出了相似的系统发生。用表型数据分析的海龟间的关系并不清晰。在这些分类群间,两种来源的数据的分析结果仅在海龟的关系上有冲突。(来自 Meyer and Zardoya 2003; van Rheede et al. 2006; Crawford et al. 2012)

很大程度上各自独立进化,因此提供了独立的系统发生信息(参见后面及第 20 章)。除了一些例外,这两类数据通常产生相似的系统发生推断结果。例如,由 DNA 序列数据所推断的脊椎动物高阶元分类群间的系统发生关系与基于形态特征的推断结果几乎毫无例外地一致(图 2.18)。同样,2006 年所测定的海胆的基因组序列(Sodergren et al. 2006)确认在无脊椎动物中棘皮动物与脊索动物(包括人类)的亲缘关系最近——这是 19 世纪 90 年代胚胎发育比较研究所得到的结论。



分歧时间估计

在分子进化研究的早期阶段就有证据表明，序列进化的速率在长的时间跨度内好像是相当恒定的，因此，序列差异可以作为估计谱系分歧时间的分子钟（molecular clock）。例如，Charles Langley 和 Walter Fitch（1974）发现，不同哺乳动物两两之间的基因序列核苷酸替代数量（由于当时 DNA 测序技术尚未发明，这是间接地从这些基因所编码的蛋白质的氨基酸序列推断而来的）与它们跟其共同祖先的分化时间呈线性相关，这些时间是根据这些哺乳动物中已知的最古老的化石的年龄估计出来的（图 2.19）。

即使在没有分歧时间信息的情况下也有可能确定序列进化速率是否相当地恒定。相对速率检验（relative rate test）（Wilson et al. 1977）即是这样一个方法。我们知道从任一共同祖先（即系统发生树上的任一分支节点）到该共同祖先的每个现物种后裔所流逝的进化时间是完全相同的。因此，如果谱系分歧速率恒定，系统发生树上沿着共同祖先到其各个衍生物种的路径上所发生的变异数量应该是大体相同的（图 2.20）。在上述那个人科动物 $\psi\eta$ -珠蛋白假基因的例子中（见表 2.1），猩猩与几种非洲猿类之间差异位点的百分率差别很小，从 3.30（跟人比）到 3.42（跟黑猩猩比）。虽然人这一谱系的速率似乎在某种程度上变慢了，但是因为这些数值是如此接近，它们能够表明一个相当恒定的分歧速率。

对各种生物 DNA 序列的相对速率检验结果表明，亲缘关系比较近的分类群间的序列进化速率通常很相似，而关系很远的分类群间的序列进化速率可能会相差很大。例如，人科灵长类（即猿类，包括人）之间的序列进化比其他灵长类间的序列进化要慢。而且，突变的速率以及其他影响序列进化速率的过程都存在相当大的内在变异，因此一定的“估计误差”总会存在的，即便从 DNA 序列所获得的最好的分歧时间估计也是如此。目前已经开发了多种方法用以辨认和校正序列进化速率的变化和其他来源的误差。

在最简单的情况下，如果我们能够确定进化的分子钟（在假定它存在的意义上）“嘀嗒”行走的速度，即核苷酸替代发生的速率（ r ），它则能够使我们估计不同分类群发生分歧的绝对时间。假定分子钟存在，

$$D = 2rt,$$

其中 D 是两个序列间碱基对差异的比例， r 是每百万年（My）每个碱基对发生分歧的速率， t 是距离共同祖先的时间（以 My 计），而系数 2 则表示那两个分歧的谱系。那么，两个序列开始发生分歧的时间就是 $t = D/2r$ 百万年前

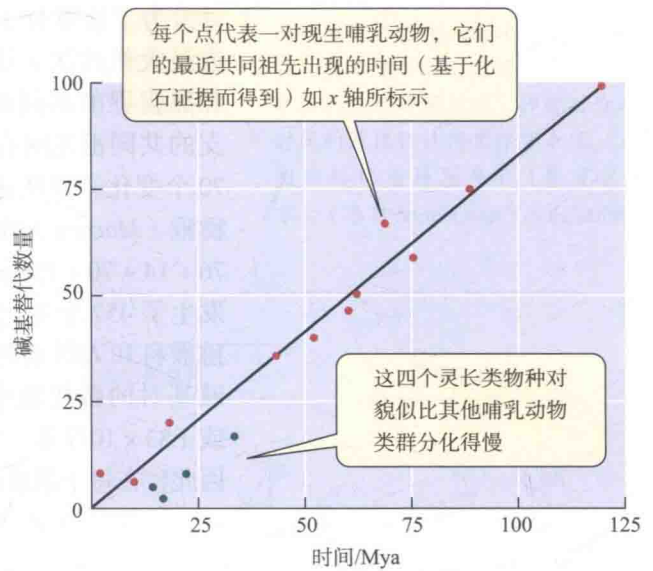


图 2.19 这个用单位碱基对差异与其对应分歧时间所绘制的图，构成了序列进化速率大致恒定的一些最早的证据。每个点代表一对现生哺乳动物，它们的最近共同祖先出现的时间（基于化石证据而得到）被标示在 x 轴上（该化石仅显示了一个现物种所属的那个谱系的最小年龄）。y 轴表示根据七种蛋白质的氨基酸序列所推断的物种间碱基对差异的数量。四个绿点表示灵长类物种对，它们的分化速率貌似低于其他哺乳动物类群。（来自 Langley and Fitch 1974）

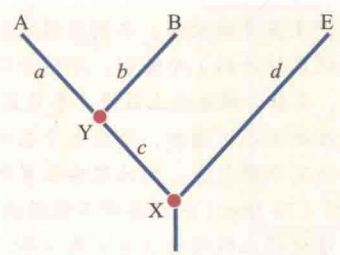


图 2.20 分子分歧速率恒定性的相对速率检验。现物种 A 和 B 以及外群物种 E 的序列已经得到。Y 和 X 代表祖先物种。小写斜体字代表沿着每一个分支的特征差异（例如核苷酸变化）的数量。A 和 E 之间的“遗传距离” $D_{AE} = a + c + d$ 。B 和 E 之间的“遗传距离” $D_{BE} = b + c + d$ 。如果核苷酸替代速率是恒定的，那么 $a = b$ ，于是 $D_{AE} = D_{BE}$ 。如果恒定的速率贯穿整个树，那么，以 X 作为共同祖先的任意物种对与其他这样的物种对间的距离就将相等。

(Mya*)。如果其中任一进化支有已定年的化石，那么，其中最古老的化石则界定了分歧发生的最小年龄（这两个分支发生分歧的时间可能会比这更早，因为更老的化石可能还没有被发现）。

为了估算分子进化的速率，我们在所推断的系统发生树上标定（用简约法或最大似然法）每一个核苷酸变化所发生的位置。例如，图 2.13B 展示人跟人和黑猩猩的共同祖先间有 76 个核苷酸变化，该共同祖先跟它与大猩猩这一分支的共同祖先间有 14 个变化，该共同祖先跟它与猩猩这一分支的共同祖先间有 70 个变化。自从这些人科动物跟通往旧世界猴类 [猕猴科 (Cercopithecidae)，以猕猴 (*Macaca*) 为代表] 的那个谱系分开以后，在通往人的这一支中共发生了 $76 + 14 + 70 + 150 = 310$ 个碱基对变化。从猕猴和人的共同祖先算起，猕猴谱系发生了 457 个变化。最古老的猕猴科猴子化石所鉴定的年龄是 2 500 万年，这为猕猴科和人科动物的分歧时间提供了一个最保守的估计。因此，猕猴谱系每个碱基对的替代速率看来是 $457/10\ 000$ 对被测的碱基 / 2 500 万年 $= 1.83 \times 10^{-3}/\text{My}$ ，或 $1.83 \times 10^{-9}/\text{年}$ 。从共同祖先到人的平均速率是 $310/10\ 000/25\ \text{My} = 1.24 \times 10^{-3}/\text{My}$ 。因此，在每个谱系中替代发生的平均速率是 $r = [(457 + 310) / 2] / 10\ 000 / 25\ \text{My}^{**} =$

$383.5/10\ 000/25\ \text{My} = 1.53 \times 10^{-3}/\text{My}$ 。假设两个灵长类物种珠蛋白假基因序列的碱基对差异比例为 0.0256，那么，我们对这两个物种由共同祖先发生分化的时间的最佳估计是 $t = D / (2r) = 0.0256 / (2 \times 0.00153) = 8.4\ \text{My}$ 。

然而，这种方法受困于两个重要的不确定性。我们已知其中之一便是它仅仅使用一个化石参考点来标定速率，这只能提供一个最小年龄估计。那么最好使用多个参考点，即在系统发生的若干进化支上都有化石，以便增加用于标定的信息。

第二个不确定性来自把分类群间（例如例子中的人和猕猴之间）观察到的核苷酸差异数当作实际发生的核苷酸变化数这个假定。我们知道，无论是从理论上看还是从数据上看，随着核苷酸替代时间的积累，越来越多的替代可能是多击，它们抹去了前边所发生的替代的痕迹。最后，多击替代可能到了这样的频度以至于分歧碱基的百分比不再上升——它达到一个平台（图 2.21）。一些基因和基因中的一些核苷酸位点的替代速率高于其他基因和位点，这将尤其有可能造成对实际发生的差异数量（即“真实”分支长度，而不是观察到的分支长度）的低估。因此，基于前面所述的碱基替代模型，使用推断出的分支长度（替代的数量）而不是观察到的分支长度来计算 r 便很重要。

例如，Steiper 和 Young (2006) 基于 13 个灵长类物种和 6 种其他哺乳动物（外群）的 59 764 个碱基对的 DNA 序列，估算了灵长类各主要进化支的分歧时间。他们从这

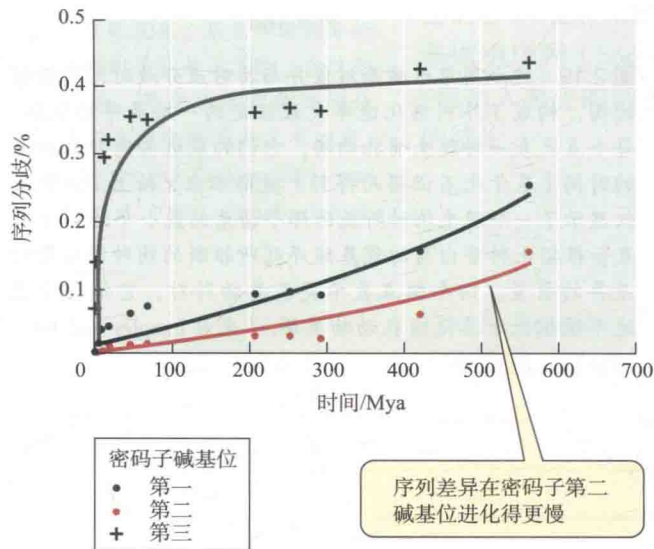


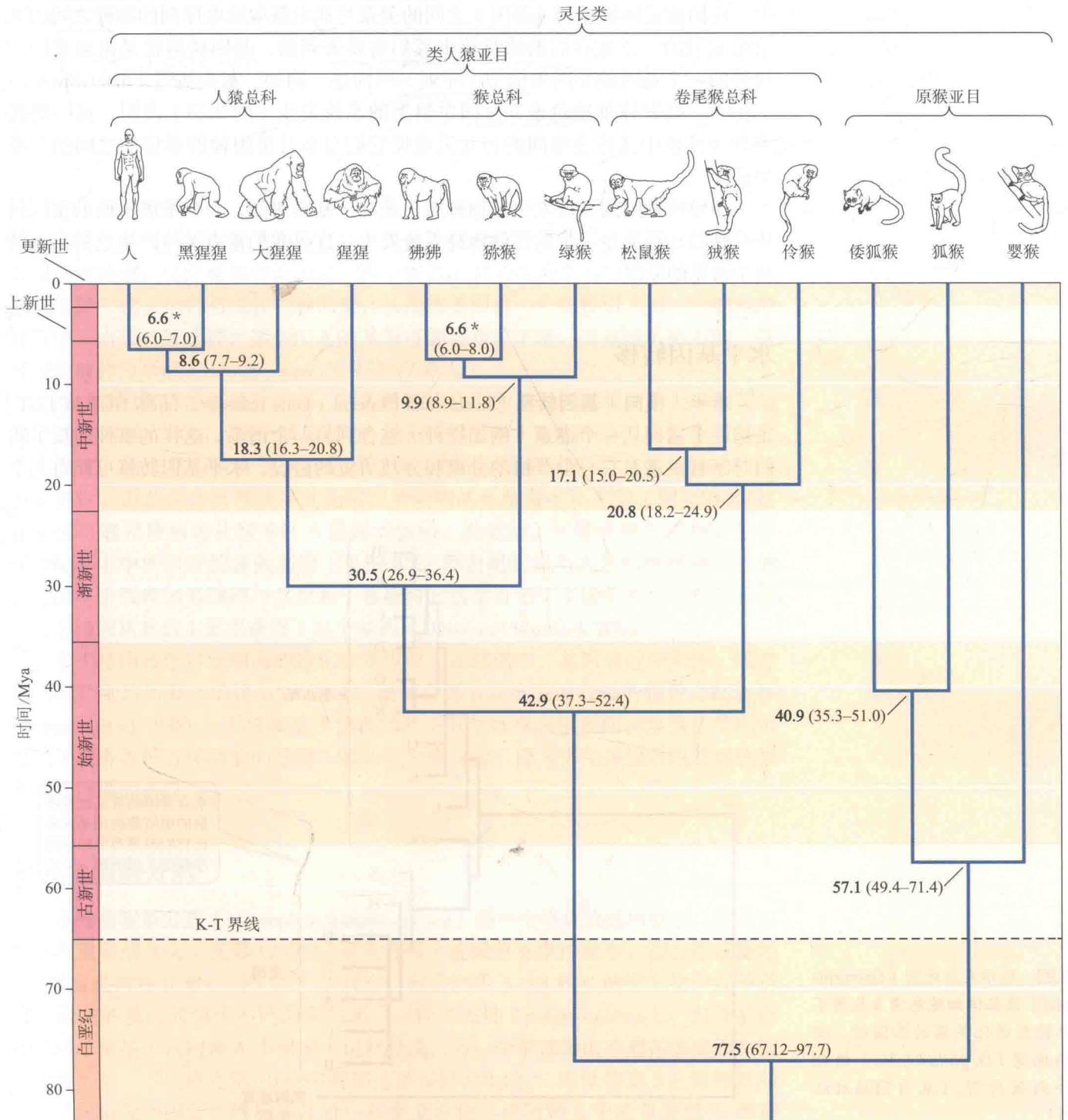
图 2.21 线粒体 *COI* 基因不同密码子位置上的碱基在脊椎动物物种对之间产生差异的比例，本图按照它们的共同祖先的时间（从化石记录估计的）而绘制。序列分化在密码子第三碱基位上最快，在第二碱基位上最慢（参见第 8 章）。在第三碱基位上的分歧起初迅速增加，随后由于在同一个位置发生的多重替换而达到平稳状态。因此这些位置对于分歧时间早于 7 500 万年前 (75 Mya) 的分类群不能提供系统发生信息，而这些序列中进化得比较慢的位点（例如第二碱基位）对于分析比较老的进化关系则有用。用来进行这一分析的物种包括两种鲤形目的鱼、一种蛙、一种鸟、一种有袋动物、两种啮齿动物、两种海豹、两种须鲸和人。（来自 Mindell and Thacker 1996）

* 依据原书和本学科领域的惯用表示方法，“百万年”简写为“My”，“百万年前”简写为“Mya”，“千年”简写为“ky”，“千年前”简写为“kya”。——译者注

** 原文算式“ $r = (457 + 310) / 2$ ”有误。——译者注

些物种的已被认可的系统发生（基于其他学者的早期研究）出发开始分析，使用最大似然法来估算分支长度，进而基于来自古生物学推断的四个分歧时间进行速率标定，用贝叶斯法估算序列的进化速率。这些标定包括以一块年代为 5.5 My 的猕猴化石为代表的狒狒和猕猴的分歧，以及以一块年代为 6~7 My 的古人类化石 (*Sahelanthropus*) 为代表的人和黑猩猩的分歧时间。他们的分析无论在年代标定还是在分支长度上都纳入了不确定性，因此在系统发生中给出的是每一个节点的年代范围（图 2.22）。

图 2.22 一些灵长类谱系分歧时间的研究结果，基于最大似然法估计的分支长度以及用若干化石标定的序列进化速率。星号表示标定节点。与使用较老的化石相比，用比较年轻的化石进行的标定倾向于给出较年轻的分歧时间估计。作者对分歧时间的最佳估计用黑体字表示。左侧的标记是地质年代（参见第 4 章）。（来自 Steiper and Young 2006）



基因树和物种树

到目前为止，我们所关心的是物种系统发生树的推断。由于基因在复制，一个物种或者多个物种的一个基因的不同拷贝都有一个源自共同祖先基因的传承历史，如同物种有传承历史那样。运用与推断物种间系统发生关系一样的原则，我们能够推断一个基因的 DNA 序列变型 [单倍型 (haplotype)] 之间的历史关系并构建基因的系统发生，通常称其为**基因树 (gene tree)** 或**基因系谱 (gene genealogy)**。这正是基于 DNA 序列推断物种间关系的系统发生分析中所做的：这时，我们假定同源序列 (基因) 之间的关系与从中获取这些序列的物种之间的关系是相同的。正如在后面的章节中我们将要看到的，基因树通常是由来自同一物种的一个基因的不同单倍型 (序列) 所构建。例如，灰头地莺 (*MacGillivray's warbler*) 线粒体细胞色素 *b* 基因单倍型的系统发生 (图 2.23) 表明，这一物种墨西哥种群中遗传变型间的相互关系比它们与来自美国种群单倍型之间的关系更近。

即便物种间的系统发生 (物种树) 是基于基因树的，一个准确推断的基因树所反映的却可能是一个错误的物种系统发生。这里我们重点关注产生这种出入的两个常见的原因。

水平基因转移

水平 (横向) 基因转移 [horizontal (lateral) gene transfer, 简称 HGT 或 LGT] 是指一个基因从一个谱系 (例如物种) 整合到另一个谱系。这样的事件违反了我们对于有关谱系有一个严格的分离和分歧历史的假设。水平基因转移可能有几个

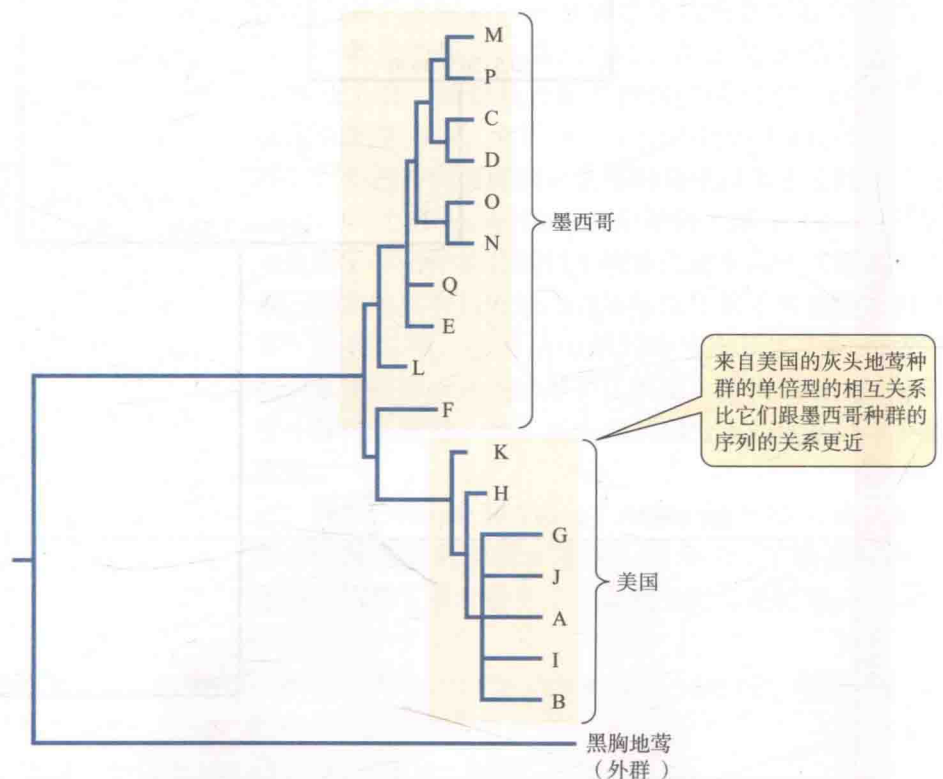


图 2.23 展示灰头地莺 (*Oporornis tolmiei*) 线粒体细胞色素 *b* 基因不同单倍型进化关系的基因树，以黑胸地莺 (*O. philadelphia*) 的相应序列做外群。(来自 Milá et al. 2000)

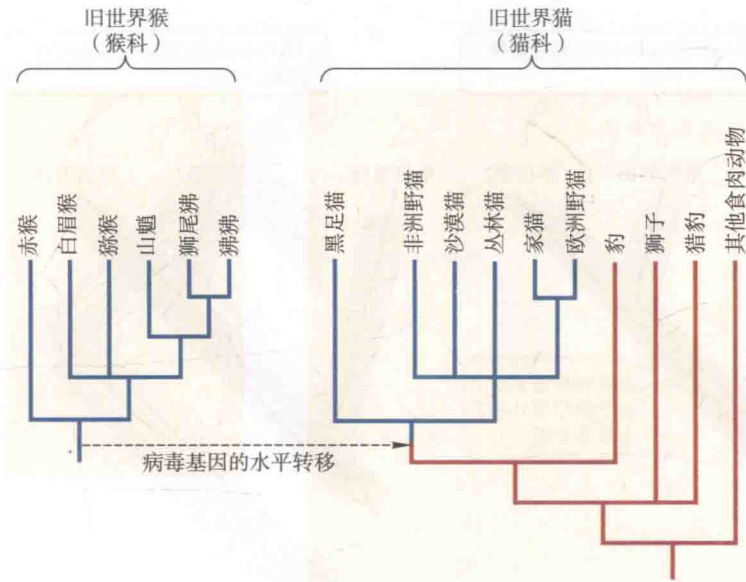


图 2.24 一些旧世界猴类和猫类(猫科)的系统发生。旧世界猴类和一组小型猫科动物(蓝色分支)都有一个很相似的“病毒基因”序列,因此最合理的解释是“病毒基因”序列是由这些猴子的祖先通过水平基因转移传到这些小型猫科动物的祖先那里的。(来自 Li and Graur 1991)

原因。一个基因可能在寄生物与其宿主或者被捕食物种与其天敌之间的物理接触过程中被转移。也许更加普遍的是,两个或多个有亲缘关系的物种偶尔杂交,且 F_1 代(第一代)杂种与亲代物种回交,从而将基因由一个物种引入另一个物种的种群中。由于自然选择,某些引入的基因可能会存留下来,而其他的则不能,这种现象被称为渐渗(introgression)(见第 17 章)。

水平基因转移能够被检测到,因为被转移基因的基因树将有别于大多数其他基因的基因树。例如,某个基因仅在一组有密切亲缘关系的猫科动物和旧世界猴中发现。这个基因意味着这些猫科动物与猴的关系比它们与其他猫科动物的关系更近,因此这显然与众多其他基因所表明的系统发生不一致(图 2.24)。这种基因可能是被病毒从猴子转入猫科动物的。类似的,尽管在寄生植物大花草(*Rafflesia*)中所研究的多数基因(见图 2.7)都表明它们与大戟科植物相近,但是它的一个线粒体基因则与其隶属于葡萄科的宿主有密切亲缘关系,这意味着这个寄生植物从其宿主那里获得了这个基因(Davis and Wurdack 2004)。

水平基因转移对于细菌的进化非常重要。在细菌中,基因通过噬菌体、通过摄入死亡细胞所释放的裸 DNA 通过生殖接合等方式在关系较远的物种之间转移(Ochman et al. 2000)。系统发生不协调和若干其他证据表明横向转移给各类细菌提供了拥有各种各样功能的基因,诸如抗生素抗性、侵入宿主并致病以及对热泉等极端环境的适应。

不完全谱系分选

不完全谱系分选(incomplete lineage sorting)是一个略具挑战的概念,但是它有一些重要的含义(见第 17 章)。假设有两个连续分支事件发生,首先形成物种 A,然后是物种 B 和 C(图 2.25)。现在,假设产生 A、B 和 C 的祖先物种携带我们所研究的基因的两个不同的单倍型[一种多态性(polymorphism)]。也许,正好凑巧单倍型 1 在物种 A 中固定(也就是说,另一个单倍型由于遗传漂变而在该物种中丢失,我们将在第 10 章中看到这是如何发生的),而单倍型 2 在物种 B 和 C 的共同祖先中固定,然后通过进一步突变分化形成物种 B 中的单倍型 2a 和物

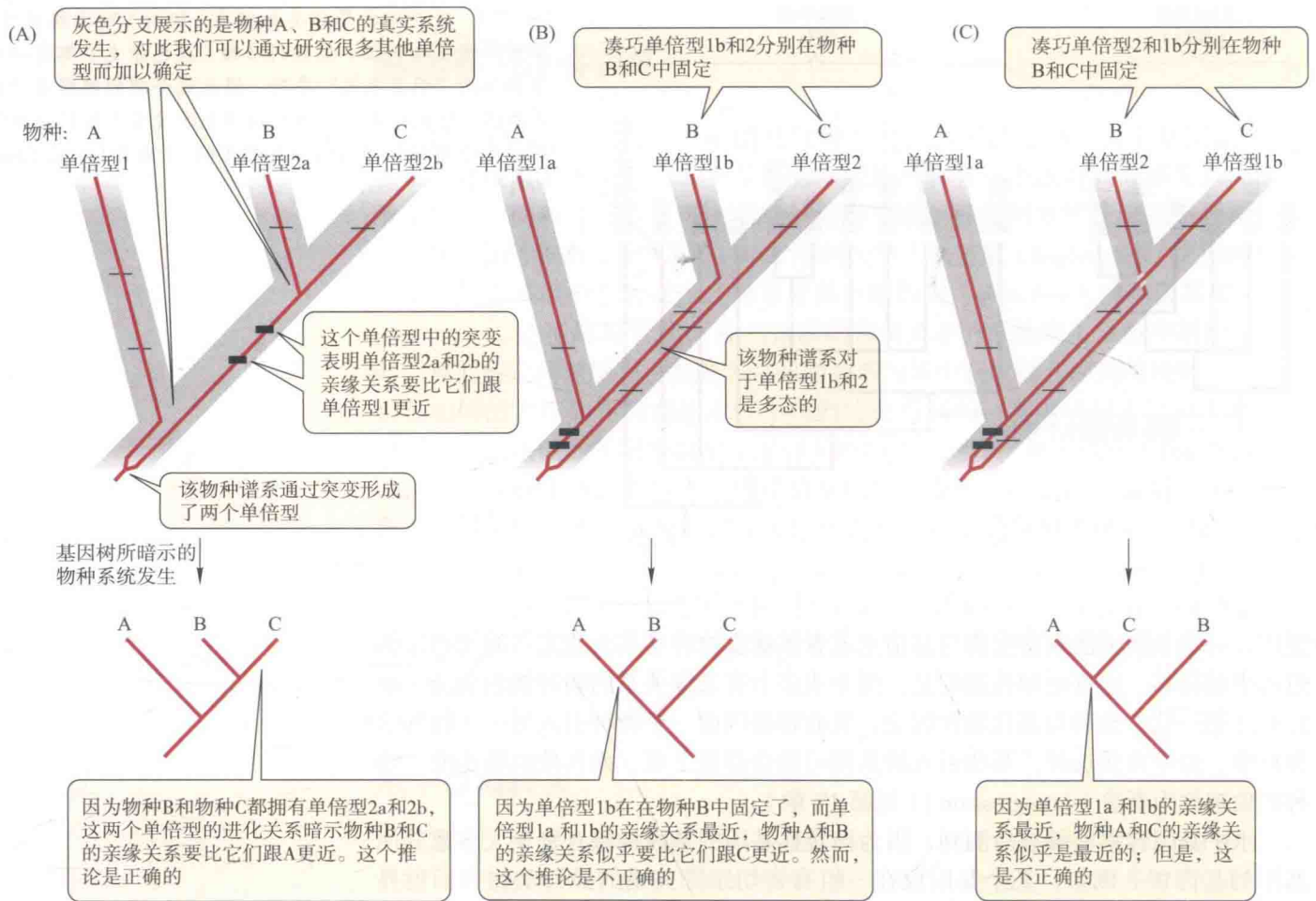


图 2.25 基因树(红线所示)不一定能反映取样物种的真实系统发生(灰色宽框)。物种A、B和C来自两个连续的分支事件。(A)单倍型2a和2b形成了一个单系群,如同两个共享的碱基替代(粗短线标记)所显示的那样,基因树所暗示的物种系统发生与这些物种的真实系统发生一致。细短线标记表示区分三个单倍型的其他突变。(B)单倍型1a和1b形成一个单系群并错误地表

明物种A和物种B是姐妹群。物种B和物种C的共同祖先在两个基因谱系上(1b和2)有多态性,在姐妹物种B和C中固定的基因谱系并不是姐妹谱系。(C)同样,物种B和物种C的共同祖先在基因谱系2和1b有多态性,但是这些基因的固定与图B相反。这个基因树错误地表明物种A和物种C在亲缘关系上是最接近的。(来自 Maddison 1995)

种C中的单倍型2b。那么,基因树将反映出物种的系统发生(图2.25A)。但是,如果在物种分化中单倍型不是这样分选的,B和C的共同祖先物种仍然具有多态性(即存在基因谱系的不完全分选),那么,这些单倍型可能在三个物种中被这样随机固定,即亲缘关系最近的物种所继承的并不是进化关系最近的单倍型(图2.25B,C)。因此,基于这些单倍型所构建的系统发生将意味着得到错误的物种进化关系。

图2.26给出了一个真实的例子。研究人员从来自四个蝗虫物种的若干个体中获得了六个独立分离的基因的序列(Carstens and Knowles 2007)。在每一个基因位点,单倍型的关系与基于所有可用数据所得到的最好的物种系统发生估计之间存在各种各样的差异;因此,从其共同祖先那里,各个物种都继承了几个基因谱系。类似地,在人、黑猩猩和大猩猩的比较中,由于形成这些亲缘关系很近的物种的分支事件间的时间间隔短,大约30%的核苷酸显示出不完全谱系分选。

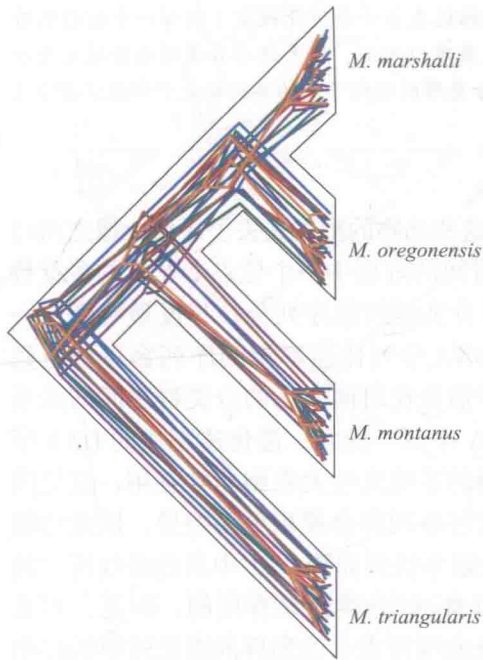


图 2.26 四种蝗虫 (*Melanoplus*) 的系统发生, 基于六个基因各自多个样本所推断。各个基因树 (右侧) 所揭示的单倍型间的进化关系与物种系统发生的最佳估计 (黑色外框线) 在很多地方都不同, 因此, 这显示出四个物种各自从它们的共同祖先那里继承了若干个基因谱系。左侧的图展示了在物种系统发生背景下的所有六个基因树。(据 Carstens and Knowles 2007, 由 L. L. Knowles 惠赠)

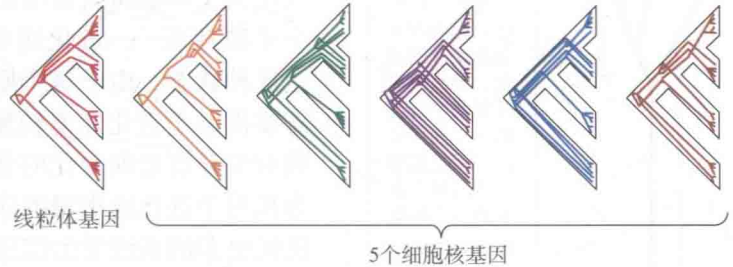


图 2.27 代表四个主要进化支的 11 种胎盘 (兽类) 哺乳动物之间的关系。这个基于 1 698 个基因的系统发生表明, 贫齿总目 (又称为异关节总目) 是非洲兽总目的姐妹群, 而不是像一些研究者早前所推测的那样是劳亚兽总目 + 灵长总目的姐妹群。Hallström 等基于一组有些不同的 1 961 个基因得出了同样的树。(来自 Wildman et al. 2007)

通常很难区分由不完全谱系分选所带来的影响和由杂交导致的水平基因转移所带来的影响, 而这两种情况在近期分化的物种或种群间都很容易发生。尽管存在这些问题, 一些借助 DNA 序列可靠地推断系统发生的方法已被开发 (Degnan and Rosenberg 2009; Knowles and Kubatko 2010)。使用独立基因的数量越多, 系统发生分析结果就可能越可靠。当前诸如灵长类等一些分类群的系统发生研究常使用提交到 GenBank 数据库中的数十条甚至数百条基因序列, 有些研究甚至会使用整个基因组序列。例如, 哺乳动物的目形成四个主要进化支, 但是连接这些主要类群的分支都不长, 表明这些谱系是在一个相当短的时间内分化的 (图 2.27)。2007 年, 两个研究组独立分析了大部分基因组都已经被测序的各进化支的代表性物种。一个研究组使用了 1 698 个基因序列, 共计 1 443 825 个碱基对 (Wildman et al. 2007), 另一个研究组使用了 1 961 个基因序列, 共计 1 569 141 个碱基对 (Hallström et al. 2007)。两个研究组得到了相同的、受到有力支持的系统发生。

系统发生分析的其他事项

在我们前面的讨论中一带而过的、进化的几个方面在系统发生分析中都是需要慎重考虑的。

像我们所看到的那样, 进化的过程常常会抹去早先进化历史的痕迹。例如, 牙齿能为确定很多哺乳动物间的关系提供一些重要特征, 但是它们不能用来评定

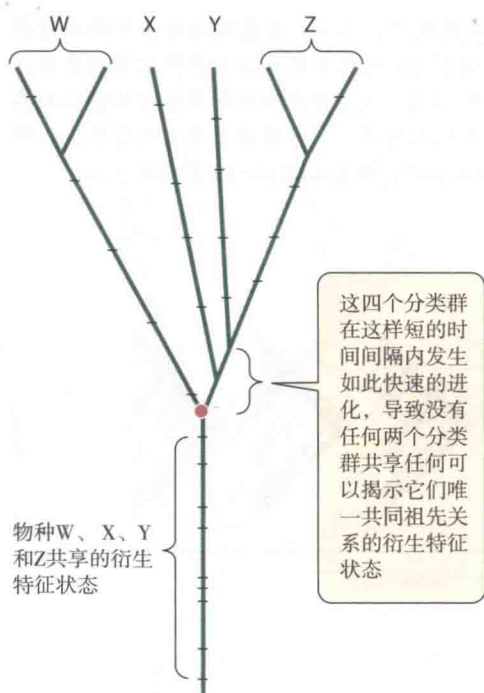


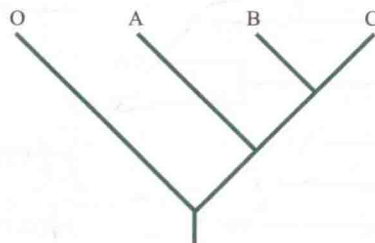
图 2.28 快速进化辐射。每一个短线标记表示一个进化改变（例如一个核苷酸替代）。进化支 W、X、Y 和 Z 之间的关系难以确定，因为这些分类群的分歧发生在一个很短的时间间隔内，导致在这些分类群的任何子集的共同祖先中都极少甚至没有进化出衍生特征状态。

无齿食蚁兽和须鲸间的关系——这些动物的祖先失去了牙齿。像之前讨论的那样，对于 DNA 序列，在时间的进程中一个位点上发生的多重替代抹去了早期的共有衍征，使得分类群间的序列分歧程度最终到达一个平稳状态——进化速率快的 DNA 序列比速率慢的序列会更快地到达这种状态。由于这个原因，评估分化时间久远的分类群之间的关系需要借助于进化速率较慢的 DNA 序列。反之，进化速率快的 DNA 序列对于分析近期分化的分类群间的系统发生关系则非常有用，这是因为相对于进化速率慢的序列，这些序列将会累积更多差异，因此将能提供更多的系统发生信息（进化速率快到如图 2.21 中灰色曲线所示的序列对于分析分歧时间小于 200 My 的分类群是有用的，但是，更老的分化需要使用具有黑色和红色曲线所表示的那样的进化速率的序列才能进行比较准确的估计）。

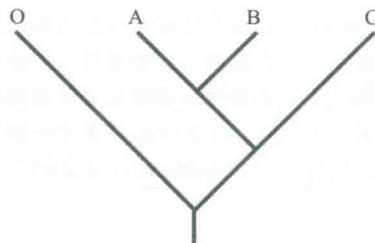
这些考虑对于分析很多谱系在短时间内的“爆发”式分歧尤其重要。由于各个谱系通常获得不同的适应性，因此这类爆发被称为进化辐射（evolutionary radiation），或适应辐射（adaptive radiation）（见第 3 章）。当在短时间内发生连续分支（即物种形成）事件时，在连续分化之间的时间段内，节点间除了那些快速进化的序列之外几乎没有碱基替代（或其他变化）发生（图 2.28）。而且，相对于时间间隔长的两个分叉点来说，时间间隔短的分叉之间更容易发生不完全谱系分选。如果爆发发生的时间很久远，适应辐射的系统发生解析则更加困难，这是因为解析这类谱系间关系所要求的快速进化基因在由辐射发生至今的时间内已经经历了多击，因此将会丢失所需要的系统发生信息。虽然古老的适应辐射很难在系统发生上得以解析，却正是这一困境揭示了一个进化辐射事件的发生。

我们已经注意到杂交（杂种繁殖）能够导致一些基因在物种间水平转移。但是，两个祖先物种的杂交也能产生全新的物种，这在植物中相当普遍，在动物中也偶尔发生（见第 18 章）。在这些情况下，局部的系统发生将会呈网状（像网似的）而不是严格的分支，杂种种群中的一些基因将同时跟其他两个（亲本）物种的基因有最近的亲缘关系（图 2.29）。

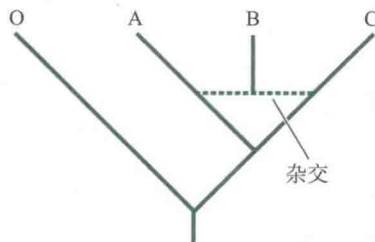
(A) 基于基因1的序列的系统发生



(B) 基于基因2的序列的系统发生



(C) 网状系统发生



系统发生学的应用和扩展

系统发生信息有很多实际应用。例如，了解传染病的起源地通常对

图 2.29 杂交和网状进化。(A, B) 基于两个不同基因序列所推断的物种 A、B、C 和外群 O 的系统发生。如果很多基因都表现这两个模式，最可能的推断是物种 B 来自于物种 A 和物种 C 的杂交，因此，这个分类群的历史最好用网状（像网似的）进化来描绘。（来自 Sang and Zhong 2000）

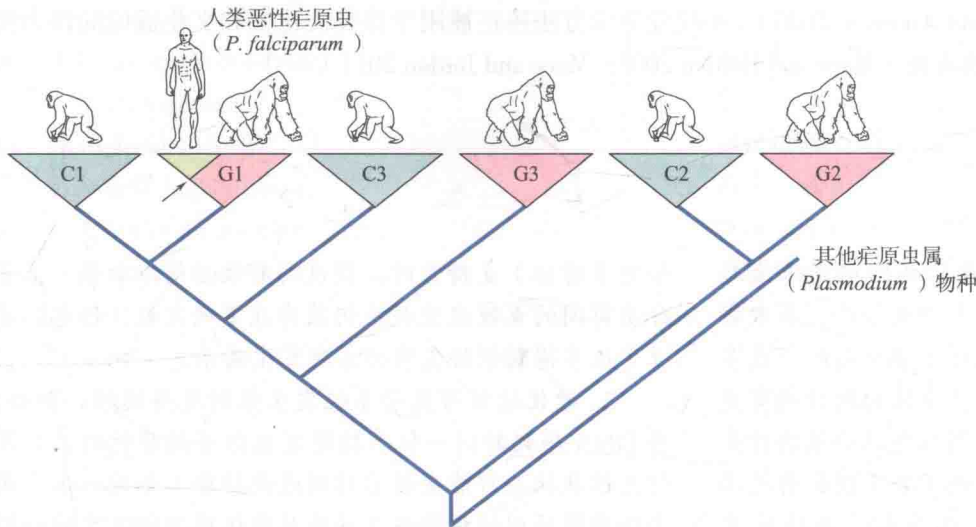


图 2.30 疟原虫株系的系统发生显示黑猩猩和大猩猩都携带若干不同进化支的疟原虫，并且人类恶性疟原虫源于一个感染大猩猩的祖先株系。最简单的解释是，早前从大猩猩到人类的交叉感染产生了人类中的疟疾类型。（来自 Holmes 2010）

于追踪它们的传播路径和机制非常重要。传染因子的基因树能够提供极为重要的信息。如致死性最高的人类疟疾是由寄生虫恶性疟原虫 (*Plasmodium falciparum*) 引起的，它的宿主仅限于人类。由于有亲缘关系的寄生虫物种通常能在有亲缘关系的宿主中发现，很长时间以来人们怀疑恶性疟原虫来源于寄生在另一个灵长类动物上的祖先物种，但是究竟来自哪一种灵长类成为一个备受争议的问题。最近的一个系统性分析表明，寄生于人的恶性疟原虫是从大猩猩所携带的一个疟原虫株系进化而来的，而不是如以前所想象的那样来自于黑猩猩身上的疟原虫物种 (图 2.30; Liu et al. 2010)。

在众多需要用到系统发生学的情境中，有害生物防控是一个例子。例如，从世界的一个地方引种到另一个地方的植物有时候会变成对经济具有严重影响的杂草。控制杂草的一个有效方式是引入来自于其起源地的植食性昆虫或其他天敌。然而，必须对用于生物防治的候选生物加以筛选以确保它们不会侵害农作物或者其他重要的非目标物种。鉴于实际可行性，这些筛选试验通常局限于那些被认为会承受巨大风险的非目标植物。由于食性窄的昆虫通常侵害与其宿主植物亲缘关系近的植物，因此处于巨大风险之中的物种可能是那些与杂草有最近的亲缘关系的物种。这类研究显然需要具备关于植物系统发生关系的知识。比如，美国豚草 (*Ambrosia artemisiifolia*) 不仅侵入农田，而且还散播高致敏的花粉，在欧洲已经成为一种有害杂草。因为向日葵 (*Helianthus annuus*) 与豚草处于同一个进化支上 (虽然它们看起来差异很大)，研究人员则在这种作物上对美国的豚草专食性昆虫物种进行了筛选，发现其中至少有一种昆虫可能不适合用来控制豚草，因为它也能取食向日葵 (Gerber et al. 2011)。

系统发生学方法的应用已经延伸到了生物学以外。作为一个非遗传的文化进化 (cultural evolution) 案例，没有人怀疑法语、西班牙语和其他的罗曼斯语是由拉丁语演变而来的。研究文化进化的学生们越来越多地借用进化生物学中的系统发生学方法来分析语言和其他文化性状的历史。研究人员最近通过使用贝叶斯系统发生学分析技术并结合“语言钟”验证有关闪米特语起源的备择假说；他们得出的结论是该语言起源于青铜器时代早期 (大约 5 750 年前) 的近东地区 (Kitchen et al. 2009)。“语言树” (language tree) 可以为人类的种群历史提供线索：一个关于 87 种语言的系统发生分析为印欧语系出现在 7 800—9 800 年前之间并随着农业从安纳托利亚 (现今土耳其的亚洲部分) 传播到欧洲提供了证据 (Gray

and Atkinson 2003)。系统发生学方法还正被用于探究文化史和文化适应的许多其他方面 (Mace and Holden 2005; Mace and Jordan 2011)。

小结

1. 系统发生就是物种或分类群从共同祖先依次起源的事件的历史。它可以用系统发生树来描绘, 其中每一个分支点(节点)代表一个祖先谱系分化成两个或多个谱系。亲缘关系近的物种比亲缘关系远的物种拥有更近的共同祖先。来源于一个特定共同祖先的一组物种是一个单系群; 一棵系统发生树则刻画了若干嵌套着的单系群。基于分类群的特征状态推断而来的系统发生树体现了进化关系, 并为多方面的进化分析提供了一个框架。

2. 生物学家们知道诸多方面的原因都可能造成在系统发生关系推断中产生错误, 他们继续开发着提高系统发生推断可信度的分析方法。例如, 生物的整体相似性并不是系统发生关系的最好指标。两个物种之间的相似性可能高于它们与第三个物种的相似性, 这可能是由于它们保留了祖先的特征状态(而第三个物种却产生了分歧), 也可能是由于它们各自独立地进化出了相似的特征状态(非同源相似), 还可能是由于它们共享了从共同祖先那里继承来的衍生特征状态。只有那些具有类群特异性的共享衍生特征状态才能作为系统发生关系的证据。因此, 一个单系群的标志是该群的成员间共享特异的衍生特征状态。

3. 系统发生关系能被谱系间进化速率的差异以及非同源相似弄得朦胧不清。尽管存在这些能产生误导的问题, 仍然有几种方法可用以推断系统发生。最大简约法被频繁使用, 它主张系统发生的最好估计就是用最少数目的进化改变解释物种间差异的那棵树。DNA 序列数据越来越多地被用来推断系统发生, 一些强大的统计学方法如最大似然法和贝叶斯分析可以用于分析 DNA 序列。

4. 一棵系统发生树是对进化关系的一种陈述, 如同所有的科学陈述一样, 它是一个假说。当新数据(例

如更多特征)支持它时, 假说的有效性得以加强。很多分类群间的系统发生关系仍然存在不确定性, 但也已建立了很多得到很好支持的系统发生关系。

5. 进化过程可能使系统发生推断变得困难。例如, 当 DNA 序列的同一位点接连发生核苷酸替代时, 共享衍生性状状态可能会被后续的进化抹除。如此一来, 两个物种间序列的核苷酸差异将只能体现实际发生的一部分核苷酸变化。缺失部分的幅度可以使用 DNA 进化模型来估计。

6. 有些案例显示 DNA 的进化速率相当恒定(因此提供了一个大概的“分子钟”), 因而, 不同谱系的序列以大致恒定的速率发生分歧。有时候序列的绝对进化速率可以被标定, 前提是一些谱系的化石年龄是已知的, 同时序列进化的速率不是用不同物种间观察到的差异数量来度量, 而是用观察到的差异数量加上由进化模型估算出来的那部分缺失的数量来度量。然后, 所估算出的序列进化速率就可以被用来估算一些进化事件发生的绝对时间, 如其他分类群的起源时间。

7. 如果多个谱系在一个很短的时间内起源于一个共同祖先, 由于那些连续的分支事件之间没有足够的时间让衍生特征状态发生进化, 这些谱系间的关系可能是不能解析的。而且, 一个精确估计的基因树(指不同物种的同源 DNA 序列的系统发生)可能由于物种间的水平基因转移或被称为不完全谱系分选的过程而与物种本身的系统发生有差异。如果有足够的证据, 这些困难通常能够被克服。

8. 一些情况下, 物种的系统发生(物种树)不是严格二歧式的(分叉式的), 而是可能包含网状结构(即把不同的谱系连在一起)。当一些物种是通过不同祖先物种的杂交而起源时, 这种状况就会出现。

重要术语

并系的 paraphyletic

不完全谱系分选 incomplete lineage sorting

单倍型 haplotype

单系的 monophyletic

多系的 polyphyletic

非同源相似(同塑性) homoplasy

非同源相似的 homoplasious

分类群 taxon (复数为 taxa)

分歧 divergence
 分歧进化 divergent evolution
 分支发生 cladogenesis
 分子钟 molecular clock
 高阶元分类群 higher taxon
 共同祖先 common ancestor
 共有衍征 synapomorphy
 基因树 gene tree
 基因系谱 gene genealogy
 假基因 pseudogene
 简约性 parsimony
 姐妹分类群 sister taxa
 姐妹群 sister group

进化支 clade
 内[类]群 ingroup
 谱系 lineage
 前进进化 anagenesis
 水平(横向)基因转移 horizontal (lateral) gene transfer
 特征 character
 特征状态 character state
 同源的 homologous
 外[类]群 outgroup
 系统发生 phylogeny
 系统发生树 phylogenetic tree
 最大简约法 maximum parsimony
 最大似然法 maximum likelihood (ML)

延伸阅读推荐

关于使用分子数据的系统发生分析方法的介绍,包括几个广泛应用的建树软件程序,参见 B. G. Hall 所著的 *Phylogenetic Trees Made Easy: A How-to Manual for Molecular Biologists* 第三版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2007)。

关于系统发生分析的深度阐述,参见 J. Felsenstein 所著的 *Inferring Phylogenies* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004)。

J. Sullivan 和 P. Joyce 在 “Model selection in phylogenetics” (*Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 445–4660,

2005) 这篇文献中综述了系统发生学中的模型选择; B. Rannala 和 Z.-H. Yang 在 “Phylogenetic inference using whole genomes” (*Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 9: 217–231, 2008) 中对使用全基因组进行系统发生推断作了综述。

D. A. Baum 和 S. D. Smith 的 *Tree Thinking: An Introduction to Phylogenetic Biology* (Roberts and Company, Greenwood Village, CO, 2012) 是适于非专业人员的对系统发生学的概念、方法和在生物学中的运用的全面介绍。

问题和讨论

1. 假设由于有大量的特征性状,我们能确定物种 1、2 和 3 之间的关系比它们与物种 4 (外群) 的关系更近。我们对一个基因进行了测序,发现这四个物种间在十个碱基上有差别。这些位点的碱基如下:

(物种 1) GCTGATGAGT

(物种 2) ATCAATGAGT

(物种 3) GTTGCAACGT

(物种 4) GTCAATGACA

请通过把这些变异标定在三个可能的无根树上来估计这些分类群的系统发生,并确定哪一个树需要最少的进化改变。

2. 有证据表明物种间 DNA 序列的很多差异与适应无关,而物种间的其余差异,无论是 DNA 序列上的还是形态学上的,都与适应有关(就像我们将会在第 12、20 章看到的那样)。适应性和非适应性差异对于系统发

生推断的用途会有不同吗?要判断一个性状是否能够为界定分类群间的关系提供证据,你能想一下关于它的适应功能的知识对你的判断会有怎样的影响吗?

3. 两个不同的基因所推断出的一组物种间的系统发生关系可能会不同。可能的原因是什么?如果这些物种只有一个真实的形成历史,我们应该怎么做才能确认哪一个基因准确地描述了这个历史?即使物种的分歧历史只有一个,这两个系统发生树有可能都是准确无误的吗?

4. 解释为什么快速进化的 DNA 序列只对确定从相当近的共同祖先分化出来的分类群的系统发生关系有用,而演化较慢的序列只对分析分化时间更为久远的分类群之间的关系有效。

5. 给定问题 4 中所陈述的原则,假设你对几个动物物种的一个特定基因都进行了测序[为便于讨论,

或许这些物种就包括马、羊、长颈鹿、人和袋鼠（外群）]。你怎样辨别这个基因是以一种适合于分析这些物种的系统发生关系的速率（不太快也不太慢）进化的？

6. 假如你在问题5中使用的DNA序列在某些谱系中（不妨是马和人）比在其他谱系中进化得快得多。它会影响系统发生推断吗？会怎样影响？有什么方法能够让你辨别谱系间序列进化速率是否真的存在很大差异？

7. 当用不同的方法分析同样的数据（比如最大简约法和最大似然法），而所得到某些分类群间的关系却不同时，生物学家应该怎么做呢？如果用不同的分析方法给出了相同的估计，但是不同的基因的推断结果却不同时，又该怎么做呢？（提示：你的答案与是否懂得最

大似然法的工作原理无关）

8. 问题7中所描述的窘境曾经发生过吗？选择一组你感兴趣的生物，找到有关这组生物的最新系统发生研究结果，看一看是否遇到过这样的问题（你们可以用一些关键词，例如“phylogeny”或像“deer”这样的分类群名，在你们的老师告诉的任何一个文献搜索引擎中搜索）。

9. 不完全谱系分选影响人类、黑猩猩和大猩猩中DNA变异的证据是什么？课文中介绍的研究工作的作者（Sclay et al. 2012）是如何辨别出这种事件是曾经发生过的？

（吉亚杰、张德兴译，王宇飞校）

演化式样

为了区别不同的生物物种，分类学家们将它们各自的特征进行比较。如果将这种综合比较与前面章节提到的系统发生分析结合起来，那么它将为推测不同生物类群精彩的演化历史打下不可缺少的基础。除此以外，这种方法甚至可以让我们在缺少化石证据的情况下去推断各种特征的演变历史 (Page1 1999)。其实，对于几乎或者完全无法留下化石证据的生物特征，如 DNA 序列、生化途径和行为等来说，这种方法是唯一的研究手段。系统发生和分类学研究使得我们可以去描述各种性状在演化历史中的变化情况，如基因、基因组、生化和生理特征、发育和形态结构、生活史和行为，以及与上述性状相关联的地理分布变化、生境相关性和不同物种间的生态相互作用等。对许多不同生物类群的研究可以让我们发现相同的主题，即演化的式样。

与物理学不一样，由于生物拥有极为丰富的多样性，生物学中几乎没有普适性的“法则” (Mayr 2004)。尽管如此，我们仍然可以对普遍发生的演化过程做一些概括，而不断发展这种概括正是演化生物学的主要科学任务之一。此外，变异的基本式样也是演化生物学要解释的最为重要的现象。例如，不同物种的基因组大小，即 DNA 总量有很大的差异；如果我们能够发现物种基因组大小在某个谱系分支上逐渐增大，而在另一个分支上逐渐减小，而不是仅仅知道某个物种的基因组比另一个物种的大，那么对于它的解释就会显得更加有趣，甚至会更容易。

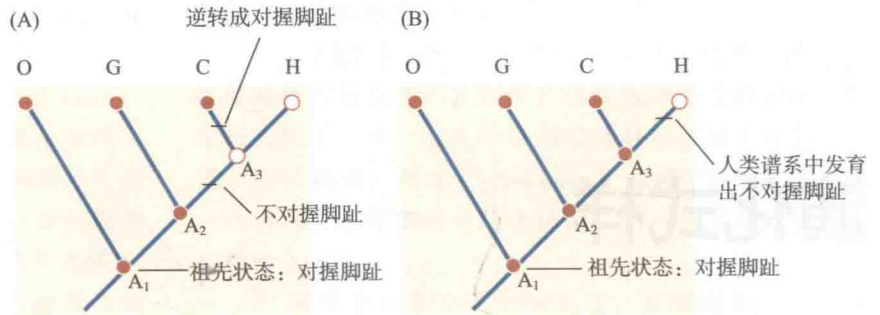
系统发生和比较研究对演化领域的方方面面都提供了思路，能帮助我们更好地理解演化的过程 (Futuyma 2004)。这一章将以形态学和基因组水平的特征为主来描述几种演化式样，这些式样是从分类和系统发生长期研究中总结出的最重要的演化式样。在之后的章节中，我们会讲述系统发生研究在很多其他领域中的重要意义。

对特征演化历史的推断

系统发生研究最重要的用途之一就是通过将生物特征状态“绘制”到系统发生关系图上，并以此推断其各自共同祖先的特征状态来重建这些生物主要特性的演变历史 (详见第 2 章)。所采用的最简单的研究手段是最大简约法：即对于那些缺少独立证据的演变，我们推测祖先类群应该拥有那些需要最少同塑性演变步骤的特征状态。这种方法让我们可以推断特征发生变异的时间 (即在系统发生树上的哪一支或哪一部分)，并以此来追溯它们的演化历史。

举例来说，人类没有对握的大脚趾，但是猩猩、大猩猩和黑猩猩都有对握的大脚趾 (和我们人类的大拇指一样)。在图 3.1 中，我们讨论两种可能的演化历史。不同物种的共同祖先按照时间的远近顺序分别标为 A_1 、 A_2 和 A_3 。如果我们

图 3.1 人猿总科 Hominoidea (O: 猩猩, G: 大猩猩, C: 黑猩猩, H: 人类) 一种特征(脚趾对握与否)两种可能的变化历史示意图。(A) 假设黑猩猩和人类的共同祖先 A_3 拥有不对握的脚趾(空心圆), 那么可以推断一定发生过两次特征状态的变异(短横线所示)。(B) 如果 A_3 拥有对握的脚趾, 那么可以推断只需一次特征性状态改变就能达到这种结果。因此根据最大简约法我们可以认为人类是从拥有对握脚趾的祖先演化而来的。



假设 A_1 和 A_2 拥有对握的脚趾, 而作为黑猩猩和人类最近共同祖先 A_3 没有对握的脚趾, 那么我们就必须假设发生过两次变异, 其中黑猩猩又变回具有对握脚趾的祖先状态(图 3.1A)。然而, 如果我们假设 A_3 和 A_1 、 A_2 一样拥有对握的脚趾, 那么我们就可以推断只发生过一次演化变异, 即人类谱系出现了不对握脚趾(图 3.1B)。这是一个更简约的假说, 从而更合理的推理是人类和黑猩猩的共同祖先拥有对握的脚趾。

图 3.2 展示了这种研究手段的另一个更复杂、更重要的应用。寄生生物如病毒所寄宿的物种类型可以被认为是该寄生生物的一种特征。根据核酸序列的差异, 造成艾滋病(AIDS)的人类免疫缺陷病毒(HIV)可以分为两大类, 即 HIV-1 和 HIV-2。它们的病因学是不一样的。在 20 世纪 80 年代艾滋病被发现的时候, 它从何而来一直是一个大问题, 尤其是原教旨主义宗教领袖们宣称这是上帝对同性恋的惩罚。对于这个问题, 科学能够提供更有用、更经得起考验的解释。不久之后, 生物学家通过对核酸序列的测定和分析揭示 HIV 与其他灵长类动物携带的慢病毒(lentivirus)有关。科学家对不同种灵长类动物携带的病毒进行了系统发生分析, 其结果有力地证明了 HIV-1 是由黑猩猩携带的病毒演化而来的, 而且至少来自两次感染; 而 HIV-2 则来自于乌白眉猴。人类可能是因为宰杀这些动物而被其 HIV 感染, 非洲部分地区有食用这些动物的习俗。

在这本书中, 我们会遇到许多依据系统发生树来推断演化关系的例子。这种推断方法在分子演化的研究中起到极为重要的作用。它已经被用来推测祖先蛋白质的氨基酸序列及其具体功能, 并据此进行了人工合成(Thornton 2004)。再举个例子, Belinda Chang 及其同事(2002)通过对不同脊椎动物中编码视色素蛋白质——视紫红质的基因进行序列比对, 推测出了现存祖龙类动物(archosaur, 包括鳄类和鸟类)共同祖先的视紫红质蛋白最有可能的氨基酸序列。而由于鸟类起源于恐龙这类祖龙动物, 此类序列重建的方法提供了恐龙蛋白质序列的最佳估计结果。这个研究小组人工合成了这种推测出来

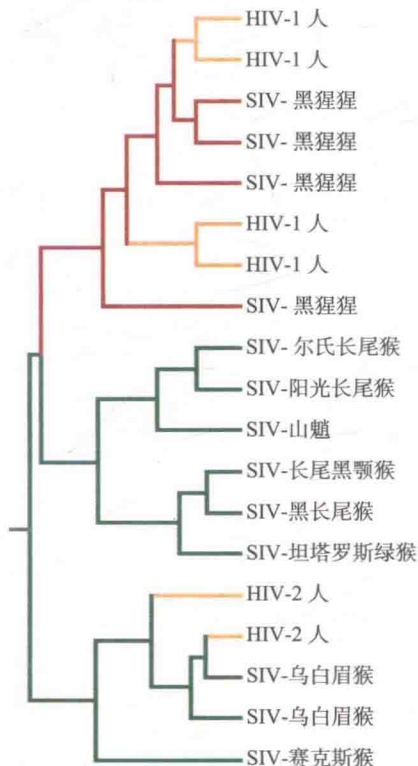


图 3.2 人类免疫缺陷病毒(HIV-1 和 HIV-2)和包括黑猩猩以及非洲猴类动物在内的猿猴免疫缺陷病毒(SIV)谱系的系统发生图。内部分支颜色分别表示祖先病毒谱系的宿主, 图中的标识基于最大简约法分析结果(绿色: 猴子; 红色: 黑猩猩; 金色: 人类)。例如, HIV-1 的不同株系与不同的黑猩猩 SIV 病毒株系亲缘关系最近, 因此根据最大简约法可以推断 HIV-1 是从黑猩猩的病毒演化而来的。HIV-1 的不同株系分布在不同的分支里, 它们显然是分别从黑猩猩传播到人的。HIV-2 病毒则可能来源于乌白眉猴向人类的一次或多次的传播。(来自 Hahn et al. 2000)

的视紫红质蛋白，并在培养的哺乳动物细胞系中进行了表达。他们发现这个蛋白质能够在细胞系中行使正常的功能，同时它的最大光吸收峰与现存祖龙类动物的视紫红质蛋白相比发生了向红光的轻微偏移。

以分类学为依据推测而来的一些演化式样

自上个世纪以来，许多重要的演化式样和演化原理都来自分类学研究，它们也得到了现代系统发生相关研究的验证。确实，对现存生物的分类学研究已经为演化的真实性提供了大量证据（知识窗 3A）。在这一节中，我们将举一些演化式样的例子，这些例子既用了传统的比较形态学方法，又采用了分子水平的现代研究方法。

知识窗 3A 演化的证据

分类学家一直通过比较生物的特征来进行分类。甚至在《物种起源》出版以前，早期分类学家就已经收集到数目巨大的此类信息，而这些数据在达尔文共同祖先理论的框架下拥有了新的意义。的确，达尔文援引了大量此类信息来支持他的论点：演化确实发生过。从达尔文时代到现在，比较分类的信息又有了巨大的增长，如今它们不仅包括来自形态学和胚胎学这类传统领域的的数据，还吸纳了来自细胞生物学、生物化学和分子生物学的数据。

所有这些信息都与达尔文的假设吻合，即现生物都来源于共同的祖先。的确，无数生物学观察难以与另一种假设相调和，即物种由某种超自然力量独立创造，除非这种超自然力量专断又反复无常，或者它故意将生物做得看起来像是演化过。从分类学家收集的比较性数据中我们可以总结出几种式样，这些式样确证了演化历史的真实性，而且只有在发生演化的前提下它们才成立。

1. **按层级划分的生命组织形式。**在林奈之前，很多人曾尝试给物种分类，但那些早期系统都失败了。例如一位作者曾试图把物种归入复杂的含有五个类别的分类系统，可是生物显然不能这样被分为五类。但生物确实能“自然地”归位于林奈描述的按层级划分、大类包含小类的系统中。一个不断分支和分化的历史进程将使事物可按层级归类，但鲜有其他过程能做到这一点。例如语言也可用按层级划分的形式被分类，但元素和矿物则不能。

2. **同源性。**一些形态相似的结构尽管有着不同的功能，但它们可用一种假设来解释，即生物的特征由它们祖先的特征修饰而来，但智能设计的假设则与此不相符。设计论并不需要用相同的骨骼成分来构建灵长类动物的手，鼯鼠挖洞的前肢，蝙蝠、鸟和翼龙的翅膀以及鲸和企鹅的鳍状肢的骨架结构（参见图 3.3）。对先前存在的结构进行修饰解释了为何胡蜂和蜜蜂的螫针是特化的产卵管，以及为何只有雌性个体拥有这种结构；设计论则不能解释这些。所有蛋白质都仅由左旋氨基酸组成，尽管假设若蛋白质由右旋氨基酸构成的话，它们可能也能很好

地行使功能。但是一旦生物的祖先采用了左旋氨基酸，它们的所有后代就一直保持了这一特征。在蛋白质中引入右旋氨基酸就像按英国靠右开车的习惯在靠左行驶的美国驾驶一样危险。与之类似，几乎普遍通用的遗传密码（参见第 8 章）也只能是共同祖先的结果。

3. **胚胎相似性。**同源特征包括一些在发育过程中出现的特征，但如果一个个体的发育不是其祖先个体发育的修饰结果，那就不一定了。例如，在食蚁兽胚胎的下颌内会出现牙齿原基，然后又消失。一些陆生蛙类和蝶螈类的幼体阶段在卵中度过，这些幼体具有典型的水生幼体的特征，但从卵中孵化出来时就可陆地上生活了。人类胚胎在发育早期会短暂地出现似鱼类胚胎鳃裂的鳃状囊。

4. **残留结构。**神创论者长期以来一直将生物适应视为造物主仁慈的证据，但对那些曾经在物种先祖中发挥作用，后来却失去作用的特征，这种说法就不适用了，而这样的特征几乎存在于所有生物中。穴居的鱼类和其他动物中存在各种不同退化阶段的眼睛；丧失飞行能力的甲虫保存有翅膀的残留物；一些物种的翅膀隐藏在融合的翅盖下，即使有必要展翅，翅膀也张不开。在《人类的由来》（*The Descent of Man*）一书中，达尔文列举了人体的 12 个残留特征，其中有一些作为不常见的变异出现。这些结构包括阑尾、尾骨（四块融合的尾椎骨）、可以让一些人动耳朵或头皮的肌肉，以及后生臼齿，即智齿，它们在很多人的口腔中中长不出来或畸形生长。在分子水平上，所有真核生物的基因组都包括大量无功能 DNA 序列，包括假基因，即一种沉默的、不进行转录的序列，但仍与其同源的功能基因有一定的相似性。

5. **趋同性。**关于趋同性有许多例子，例如脊椎动物和头足类软体动物的眼睛虽然在功能上相似，但在结构上差异很大（参见图 3.4）。如果不同结构由不同祖先的不同特征改变而来，这种差异就在预料之中，但它与全能的造物主的观点不符。因为一个全能的造物主能提供并坚持一种最佳的设计。类似地，演化历史是对不同生物通过不同结构行使相同功能的符合逻辑

知识窗 3A (续)

的解释,而神创论则不是,比如使得藤本植物能攀缘的各种特化结构。

6. **不理想的设计。**演化历史的“偶发事件”解释了许多特征,而没有任何智慧的工程师会把它们设计成这样。例如,陆生脊椎动物(包括人)的食管和气管在咽喉处相交,因此有被食物呛到的危险。人眼存在一个“盲点”,它在人视线偏左或右的约15度。这是视网膜细胞轴突毫无意义的一种分布,它向前伸入眼中,后面则汇入视神经,这样就越过视网膜向后延伸至大脑,破坏了视网膜的完整性(见图3.4)。

7. **地理分布。**分类学研究包括物种及更高阶元分类群的地理分布。这一领域,又称生物地理学,在本书第6章进行讲解。这里就强调一下,若不用共同祖先理论进行指导,许多分类群分布将解释不通。例如,包括有袋动物在内的很多分类群仅在南半球大陆分布;若你知道它们的共同祖先曾分布于南部整

个大陆,而这个大陆在中生代开始分裂,你就很容易理解有袋动物现在的分布式样了。

8. **中间类型。**演化是微小变化不断积累的过程这一假设,预言了物种之间或更高阶元分类群之间存在不同程度的生物特征变异,而且这样的例子数不胜数。在现存鸟类中,我们观察到了喙的连续变化;在蛇类中,有些种类保存了骨盆带的遗迹,而另一些种类则完全丢失了。在分子水平上,编码同一种蛋白质的DNA序列在亲缘关系紧密的物种间几乎没有差异,而在与亲缘关系越来越远的分类群相比时,则呈现出越来越大的差异。

上述每一条证据都可以得到成百上千个关于现存物种的研究案例的支持。即使没有化石证据,从现存生物获得的证据也足以阐释演化历史的真实性:所有的生物来源于同一祖先,并且经历了不断修饰的过程。我们比达尔文更有信心地断言,我们已知的所有生物都由最早的一种生命形式衍生而来。

生物体的大多数特征都从早先存在的祖先特征演化而来

演化最重要的原理之一就是生物体的特征几乎都是由祖先中已存在的特征演化而来,而不是新产生的。比如鸟类、蝙蝠和翼龙的翅膀都是特化了的前肢(图3.3),而不是从肩膀上长出来的(就像天使那样),这大概是因为这些动物的祖先并没有可以演化为用于飞行的肩膀结构。哺乳动物的中耳骨则是由爬行动物的颞骨演化而来的(见第4章)。与此相似,现存的蛋白质由祖先蛋白质修饰而来,并拥有了新的功能(见第20章)。动物体内的钠离子通道蛋白可以在神经系统中产生动作电位,而编码这类蛋白质的基因与单细胞领鞭虫类(所有动物的姐妹群)的一个基因是同源的,在领鞭虫中这个基因编码的蛋白质是作为离子选择性过滤器而发挥作用的(Liebeskind et al. 2011)。换句话说,近缘物种从其共同祖先的一个相同的器官继承了一些同源的特征,尽管这些特征有时发生了变化而行使不同的功能。同源特征往往有着相似的遗传和发育基础,尽管这种基础有时在物种间会发生显著的分化(见第21章)。DNA测序技术揭示出在不同门甚至不同界非常远缘的物种间同源基因的数量远远超出了生物学家的预期。

不同物种间的特征可能是同源的(例如“脚趾”),但一个特定的特征状态可能就不同源了(如一定的脚趾数目)。人类和鳄鱼动物所拥有的五趾型状态(有五个趾头)是同源的(据我们所知,五趾型状态可以一直不间断地回溯到这两类动物的共同祖先);然而,豚鼠和犀牛所拥有的三趾型则不是同源的,这是由于它们分别是由拥有五趾型的祖先物种独立演化而来的。

如果两个物种拥有的某个特征(或者特征状态)来自于它们的共同祖先,那么这类特征(或者特征状态)就定义为同源,但确定同源性——即确定两个物种的特征是否是同源的——是不容易的。判断解剖特征同源性的最常用标准就是观察此特征在身体上相对其他部分的具体位置,以及相应的结构(组成某一复杂特征的各个部分)。而某特征的外形和功能并不是判断同源性的适用标准(如马和老鹰的前肢)。胚胎学研究对于推断同源性常常起着重要的作用。例如,鸟类和鳄鱼的后肢形态结构在胚胎期比成年期更为相似,这是因为随着个体发育,鸟类

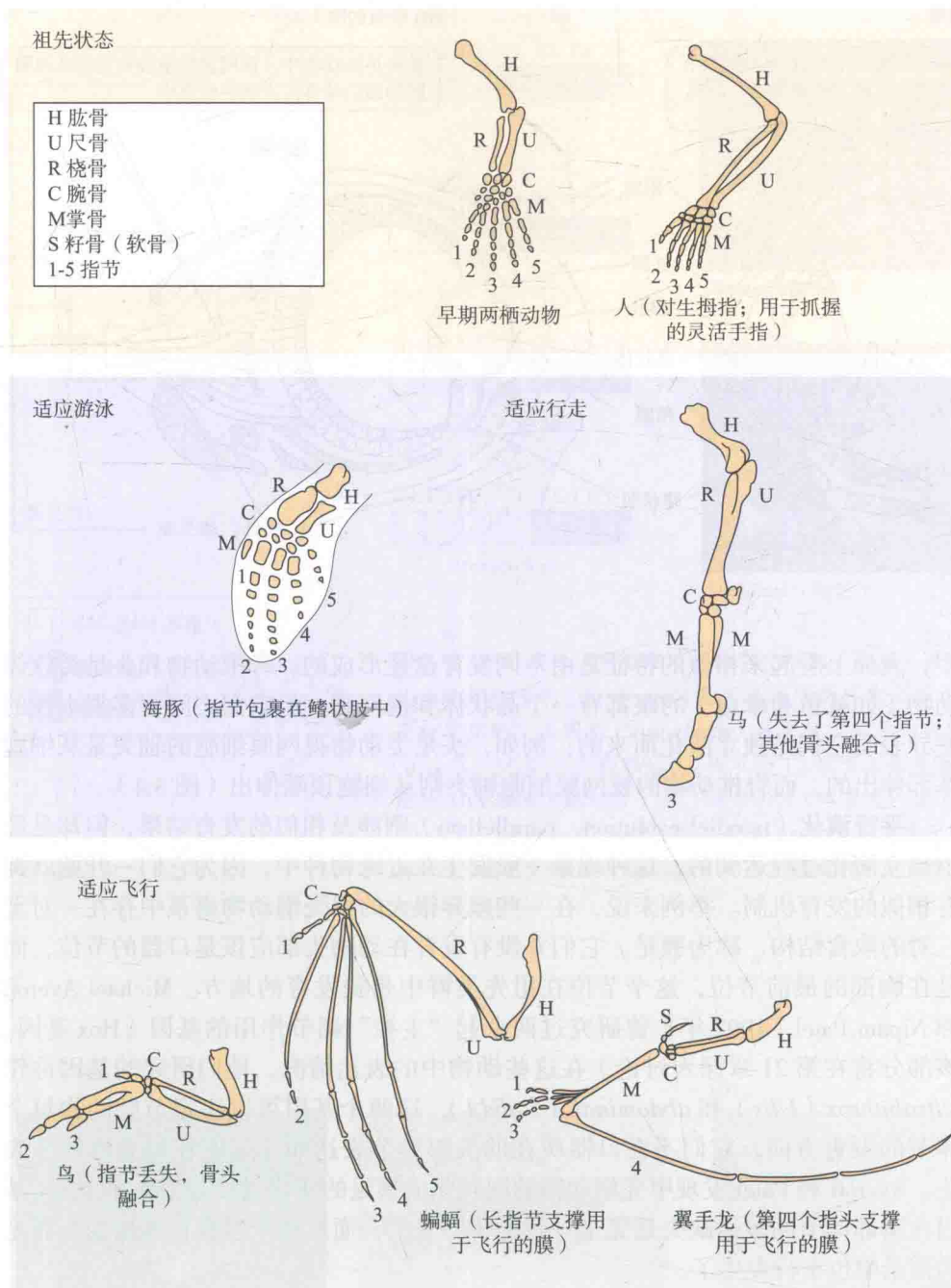


图 3.3 一些四足类脊椎动物的前肢骨骼示意图。与早期两栖动物的“基本蓝图”相比, 这些动物的骨头发生了丢失或融合 (比如马和鸟类), 或者在相对大小和外观上发生了改变。在海豚、马、鸟、蝙蝠和翼手龙等物种中的变化分别是对游泳、奔跑、飞行的适应。除了翼手龙的籽骨 (S), 图中展示的不同生物的骨骼都是同源的, 而翼手龙籽骨的发育起源与前肢骨骼中其他的骨头都不一样。(来自 Futuyma 1995)

的许多骨头都会发生愈合。当然, 判断某个特征在物种间是否同源的最重要检验是看它们在系统发生树 (依据其他性状构建的) 上的分布是否能够反映出它们是从其共同祖先传承而来的。

同塑性很常见

我们在第 2 章中已经讲过了同塑性 (即非同源相似, homoplasy), 即一个特征或特征状态在不同分类群中的独立演化, 它包括趋同演化和逆行演化两个方面。一些专家倾向于将趋同演化与平行演化区别开来, 但也有人认为这种区别没有意义 (Arendt and Reznick 2008)。在趋同演化 (convergent evolution, convergence)

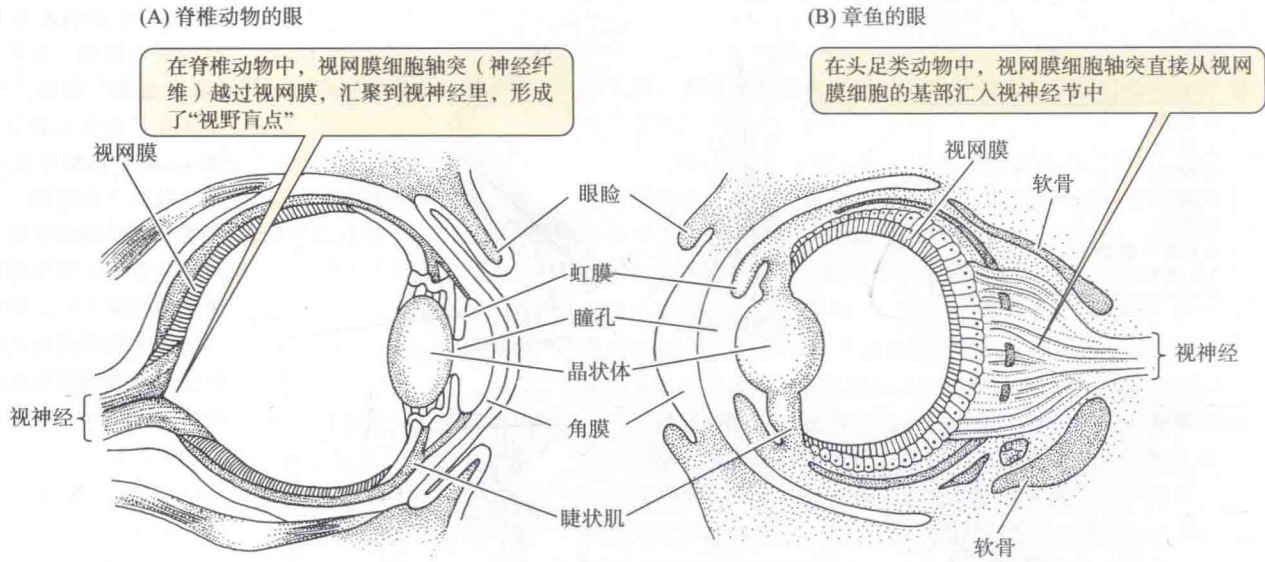


图 3.4 脊椎动物的眼 (A) 和鱿鱼或者章鱼 (头足类软体动物) 的眼 (B) 是一种趋同演化的特例。尽管它们有许多相似的特征, 但仍然有一些不同点, 比如在脊椎动物的视网膜中有视神经, 而头足动物中则没有。(据 Brusca and Brusca 1990)

中, 表面上看起来相似的特征是由不同发育途径形成的。脊椎动物和头足类软体动物 (如鱿鱼和章鱼) 的眼都有一个晶状体和视网膜, 但它们之间很多根本性的差异表明它们是独立演化而来的: 例如, 头足类动物视网膜细胞的轴突是从细胞基部伸出的, 而脊椎动物的视网膜细胞轴突则从细胞顶端伸出 (图 3.4)。

平行演化 (parallel evolution, parallelism) 则涉及相似的发育结果, 但却是由独立演化过程达到的, 这种现象一般发生在近缘物种中, 因为它们一开始就拥有相似的发育机制。举例来说, 在一些差异很大的甲壳纲动物谱系中存在一对至三对的取食结构, 称为颚足。它们并没有发育在动物头部应该是口器的节位, 而是在胸部的最前节位, 这个节位在祖先类群中是腿发育的地方。Michael Averoff 和 Nipam Patel (1997 年) 曾研究过两个起“主控”调节作用的基因 (Hox 基因, 该部分将在第 21 章深入讨论) 在这些动物中的表达情况。他们研究的基因称作 *Ultrabithrox* (*Ubx*) 和 *abdominal A* (*abdA*), 这两个基因可以决定节肢动物每个体节的发育方向, 它们不在口器所在的头部体节表达而在腿所在的胸部体节表达。Averoff 和 Patel 发现甲壳纲动物的腿转化成颚足的演化过程与 *Ubx* 和 *abdA* 基因在胸部体节的表达缺失是完全一致的 (图 3.5), 而且这个过程在其他拥有颚足的谱系中也平行发生了。

越来越多的证据表明一个特殊的基因可以在亲缘关系很远物种的相似演化过程中发挥作用。例如, 囊鼠 *Chaetodipus intermedius* 和海滩鼠 *Peromyscus polionotus* 分别属于亲缘关系较远的科, 这两个物种中促黑素-1 (melanocortin-1) 受体基因 (*Mclr*) 发生的突变都导致黑色毛发和白色毛发种群之间出现差异; 相同基因的突变也能解释在几类蜥蜴和鸟类物种中出现的黑色与白色个体间的差异 (图 3.6)。但是这两种小鼠中一些黑色毛发种群的毛色却不是由 *Mclr* 基因的突变引起, 而是由未知基因的变化造成的。因此, 即使属于同一个物种的不同个体, 相似的表型既可能有相似的、也可能有不同的遗传和发育基础 (Nachman et al. 2003; Hoekstra et al. 2006; Arendt and Reznick 2008)。

逆行演化 (evolutionary reversal) 是指一种“高级” (advanced) 或者衍生 (derived) 的特征状态演变成了“原始”或者祖先 (ancestral) 类型的特征状态 (Porter and Crandall 2003)。例如, 有翅膀的昆虫是从没有翅膀的昆虫演化而来

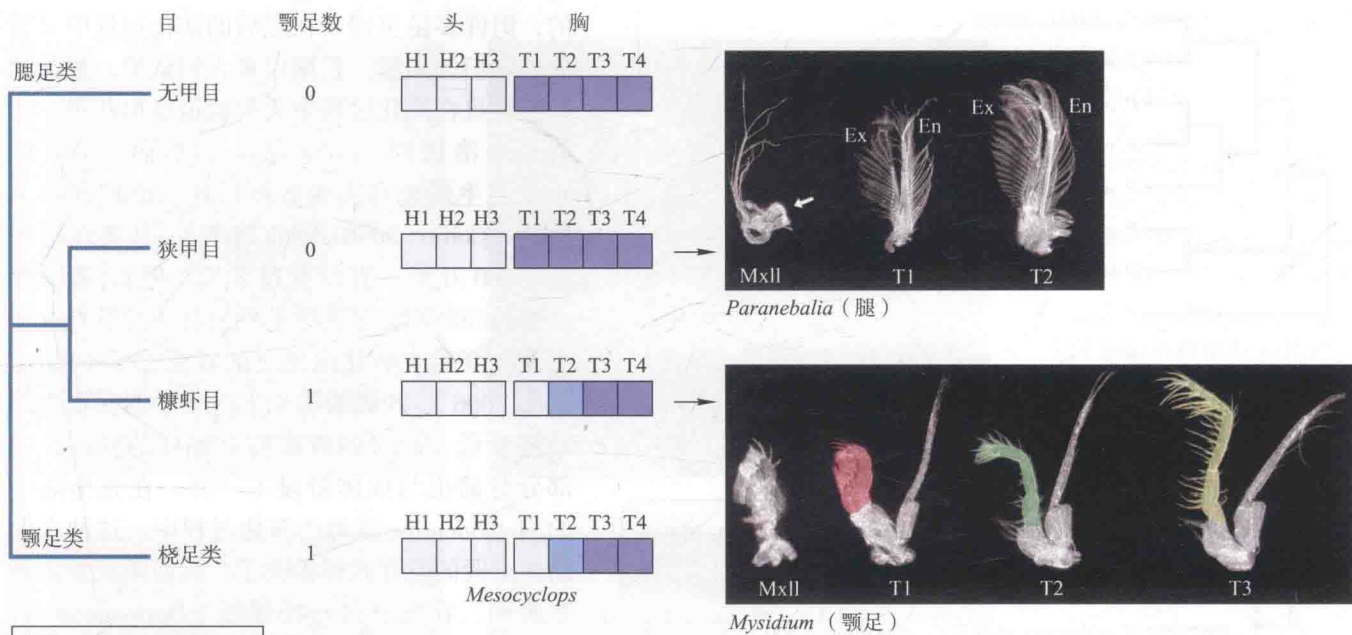


图 3.5 平行演化。甲壳纲动物的取食结构（颚足）是从胸部附肢演化而来的，这是由于处于该结构的胸部体节中 *Ubx* 和 *abdA* 基因表达降低或完全不表达造成的，这种现象在甲壳纲动物中是平行发生的。上图的 *Paranebalia*（狭甲目）展示的是祖先状况：在头部的 H3 体节上长有口器（maxilla, Mxll），在胸部的 T1 体节和 T2 体节上长有腿（每条腿有 En 和 Ex 两个分叉）。而在下图的 *Mysidium*（糠虾目）中，胸部的 T3 体节有一条正常的腿（黄色标记的 En 分叉），可是在 T2 体节，特别是 T1 体节上的附肢其 En 分叉则发生了改变，变得很像下颚（分别用绿色和红色标记）。桡足类的 *Mesocyclops*（无图）拥有相似的基因表达模式变化和形态变化。（来自 Averoff and Patel 1997）

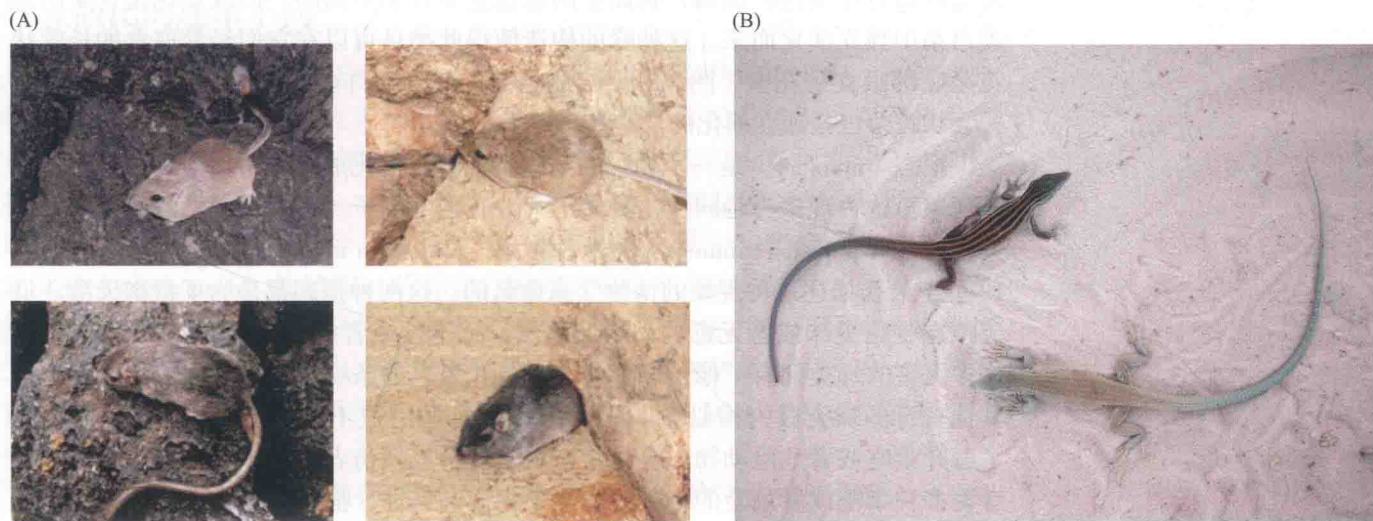


图 3.6 由同一个基因 *Mclr* 的突变引起的趋同（平行）演化。(A) 黑色毛发和白色毛发的囊鼠 *Chaetodipus intermedius* 种群分别居住在黑色裸露岩石上（左侧）和白色的荒漠土壤上（右侧）。人们认为这种差别是为了避免让天敌发现它们（将右上方图和左下方图与左上方图和右下方图进行比较）。(B) 在鞭尾蜥

Aspidoscelis inornata 的不同种群间也能观察到类似的变化，这种变化可能也是由 *Mclr* 基因的突变引起的，也与不同的荒漠土壤相关。（A 由 Michael Nachman 惠赠；B 由 Erica Bree Rosenblum 惠赠）

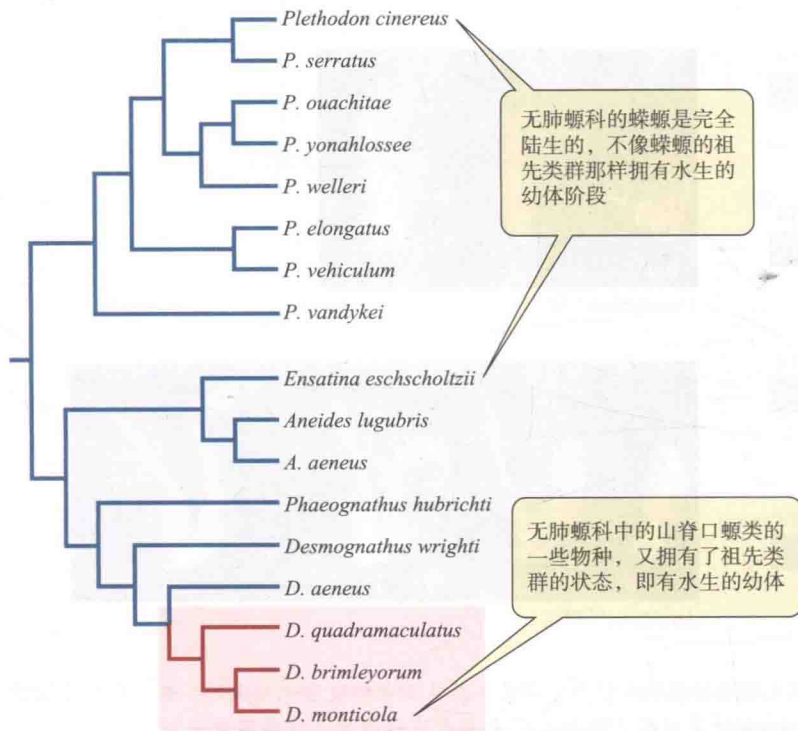


图 3.7 基于 DNA 序列构建的无肺螈科 (Plethodontidae) 部分物种系统发生树，显示一些 *Desmognathus* 属物种的水生幼体 (红色) 与一大群缺少幼体阶段的分类群 (蓝色) 聚在一起。大多数外类群 (即其他科的蝾螈) 拥有幼体阶段；一般来说，这是蝾螈类物种的祖先特征。(来自 Chippindale et al. 2004)

的，但许多昆虫谱系在随后的演化过程中又丢失了它们的翅膀。长期以来人们认为，复杂的特性一旦在演化过程中丢失就很难再获得，这就是多洛法则 (Dollo's law)。然而，最近的系统发生研究和实验数据对这一原理提出了质疑 (Collin and Miglietta 2008)。鸟类在过去的 7 000 万年一直没有过牙齿，但 ta^2 基因突变的鸡胚胎却有牙齿原基的发育，尽管有这种突变的胚胎在孵化出来之前就死亡了 (Harris et al. 2006)。蝾螈的祖先生活史中拥有水生的幼体阶段，此时的蝾螈拥有鳃样的特征，一部分骨骼也与成体阶段不一样。在完全陆生的 plethodontine 蝾螈的演化过程中，这种水生幼体阶段的发育式样丢失了。然而系统发生研究表明，在此亚科一种蝾螈 (*Desmognathus*; 图 3.7) 的谱系中，水生幼体阶段的发育式样又出现了。不过，当陆生 plethodontine 蝾螈在卵内发育时，它们仍然具有某些水生幼体的骨骼特征，只是在孵化后这些蝾螈便拥有了成体的特征 (Kerney et al. 2012)。这个观察结果表明，*Desmognathus* 蝾螈的水生幼体阶段源自一种更复杂的幼体特征，而这个特征并没有被它们的祖先完全丢失。

同塑性特征常常是 (但不总是) 不同谱系对相似环境条件的适应结果。事实上，证明不同生物类群中一个特定同塑性特征具有适应意义的最好证据就是这个特征与这些生物所处的环境或生态位的某个特征之间具有相关性。例如，长而窄的喙在至少 6 个不同的、以吸食花蜜为生的鸟类谱系中独立演化而来。这种喙的构造使得此类鸟可以在它们经常取食的长管状花朵底部吸食到花蜜 (图 3.8)。与此类似的是，在许多不同的鸟媒植物谱系中，长管状花朵也是独立演化的。

拟态 (mimicry) 是一个物种的某些特征特异演化成模拟另一个物种那些特征的现象。这种现象为趋同演化提供了十分有趣的例子。拟态最常见的两种类型为贝氏拟态 (Batesian mimicry) 和米勒拟态 (Müllerian mimicry)，它们是以两位在 19 世纪最初描述这种现象的博物学家命名的。这两种拟态都是为了抵御天敌。贝氏拟态是指美味或者无毒的动物演化出口感不佳或者危险动物的外表。比如说，许多无害的蝇类拥有了像黄蜂那样亮黄色和黑色的条纹式样；一些美味的蝶类与其他有毒的蝶类极为相似等 (见图 9.1B)。那些有过不愉快捕食经历的捕食者为了避开难吃或者危险动物也会尽量避免去攻击其模仿者。在米勒拟态中，两种或者更多种难吃或者危险的物种演化出了相似的特性，捕食者会将某个物种的特征与不愉快的捕食经历联系起来，从而避免去攻击所有拥有这类特性的物种。另外还有许多连环拟态的例子，这些例子涉及几种远缘的难吃的蝴蝶 (米勒拟态，见图 19.12) 以及一些美味的蝴蝶 (贝氏拟态) 拥有相同的色彩式样。还有一些物种处于贝氏拟态与米勒拟态的中间状态。

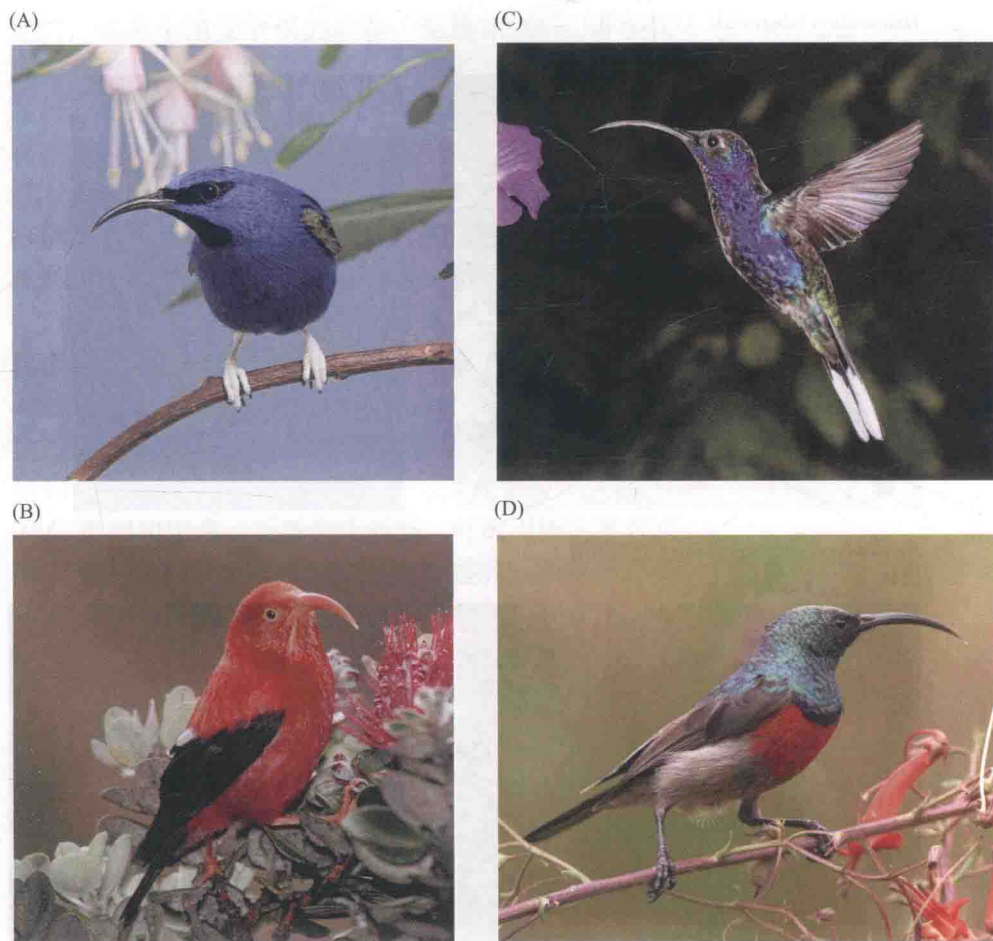


图 3.8 四种拥有相似喙形态的鸟类，它们独立演化出了这个相似的特征，以应对花蜜的取食。(A) 南美紫旋蜜雀 (*Cyanerpes caeruleus*)，裸鼻雀科 (Thraupidae)。(B) 猩红蜜鸟 (*Vestiaria coccinea*) 是众多夏威夷雀科 (Fringillidae) 旋蜜雀类之一；夏威夷旋蜜雀 (honeycreeper) 是研究适应辐射的范例。(C) 来自哥斯达黎加的紫刀翅蜂鸟 (*Campylopterus hemileucurus*)，蜂鸟科 (Trochilidae)。(D) 来自南非的大双领太阳鸟 (*Nectarinia afra*)，太阳鸟科 (Nectariniidae)。

特征演化的速率不同

不同特征的演化速率是不一样的，这从简单的观察就可以发现，任何两个物种都会在一些特征上存在差别，而在另一些特征上则没有差别。有些特征自祖先遗传至今经历了漫长的时间，却只发生了很少甚至没有任何变化，它们被称为保守特征 (conservative character)。例如，人类的五趾型四肢自早期在两栖动物出现后就一直保留至今 (见图 3.3)。所有的两栖动物和爬行动物都有两侧动脉弓 (aortic arch) 的结构，而所有的哺乳动物只有左侧动脉弓。然而，物种身体大小的演化速率却十分快，即使在哺乳动物同一个目中，不同物种的身体大小差别也能达到一百倍以上。而不同的基因、基因内部的不同片段、编码氨基酸的三个相邻碱基 (密码子) 中不同位置的碱基，其 DNA 序列演化速率也不一样。

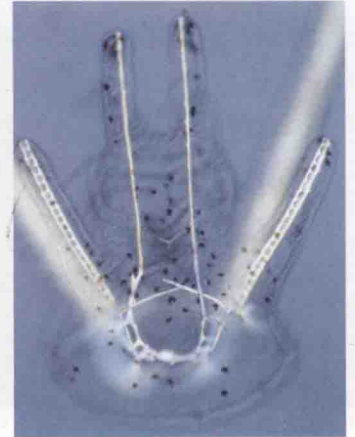
同一谱系内不同特征演化速率不一样的这一现象称之为镶嵌演化 (mosaic evolution) (图 3.9)。作为演化理论中最重要的原理之一，它告诉我们物种不是作为一个整体而是可以拆开来演化的，许多特征几乎都是独立演化。当然也存在一些重要的例外，例如那些共同执行某项功能的特征可能共同演化。这个原理有力地证明了以单个特征的变化，甚至以造成这些变化的单个基因作为对象，而不是以整个生物体作为对象去研究演化机理的方法是可行的。

图 3.9 一个镶嵌演化的例子。两个海胆近缘种 (*Heliocidaris tuberculata* 和 *H. erythrogramma*) 的成年个体十分相似, 甚至可以在实验室里进行杂交; 因此许多成年特性演化得十分缓慢甚至不发生演化。与此相反, 它们的幼体特性演化很快。*H. tuberculata* 有长腕幼体特征, 是许多种类海胆典型的特征; 而 *H. erythrogramma* 则演化出一种不进食、直接进行发育的幼体形态。(成年个体照片 © David Harasti; 幼年个体照片由 Rudolf A. Raff 惠赠)

Heliocidaris tuberculata (间接发育)
成体



幼体



Heliocidaris erythrogramma (直接发育)
成体



幼体



每个物种都是祖征 (plesiomorphic, 祖先的或“原始”的) 和衍征 (apomorphic, 衍生的或“高级”的) 的嵌合体。举例来说, 在哺乳动物谱系各个目分化之前, 两栖类谱系中的蛙类动物已分离出去了, 因此从系统发生树的分支次序来看, 蛙类相比于奶牛和人类来说就更古老。从这个角度来说, 我们可以说蛙类是更原始的动物。但与古生代早期的两栖动物相比, 蛙类既有祖先特征 (例如后足有五个脚趾以及下颌有许多块骨头), 又有比许多哺乳动物还要“高级”的特征 (例如下颌缺少牙齿), 这些特征是由祖先特征状态进一步演化而来的。此外, 不同蛙类物种之间在近期产生了巨大的差异。例如, 蛙类中有一个属的发育阶段跳过了蝌蚪时期, 而另一个属的母蛙可以直接产下蝌蚪。同样, 人类也既有“原始”的特征 (例如手指和脚趾都有五根, 下颌有牙), 也有比蛙类更“高级”的特征 (例如只有一块下颌骨)。正是由于镶嵌演化, 人们认为一个物种比另一个物种更“高级”的说法是不准确甚至是完全错误的。

演化往往逐步进行

达尔文认为演化过程是由连续的微小变化 (渐变论, gradualism) 组成的, 而不是大的“跳跃” (骤变论, saltation)。我们并不知道物种的演化过程是否总是渐

变的，这是个饱受争议的话题（见第 22 章）。许多高阶元分类群在很久以前就彼此分开了，例如不同门的动物，以及很多不同目的昆虫和哺乳动物，它们之间有很大的差异，而且无论是现存生物还是化石证据都没有找到其中间过渡类群。尽管如此，仍然有化石证据证明了在一些高阶元分类群的演化过程中存在中间类群，我们将在第 4 章中讲这个问题。

现存物种的渐变现象随处可见，这也为渐变论提供了证据。例如，不同鹬类的喙在长度和形状上有很大的差异，但差别最大的类型之间存在许多中间过渡类型（图 3.10）。在炎热干旱的地区许多不同谱系的植物独立演化出了光合作用的 C₄ 类型，它与更常见的 C₃ 类型相比多了一条生化通路，叶脉周围的维管束鞘细胞在大小和叶绿体含量上也有差异。而粟米草科（Molluginaceae）的一些植物则具有一种中间状态，相关的系统发生分析表明，典型的 C₄ 型光合作用是由上述的几个特征逐渐累加演化而来的（图 3.11；Christin et al. 2011）。

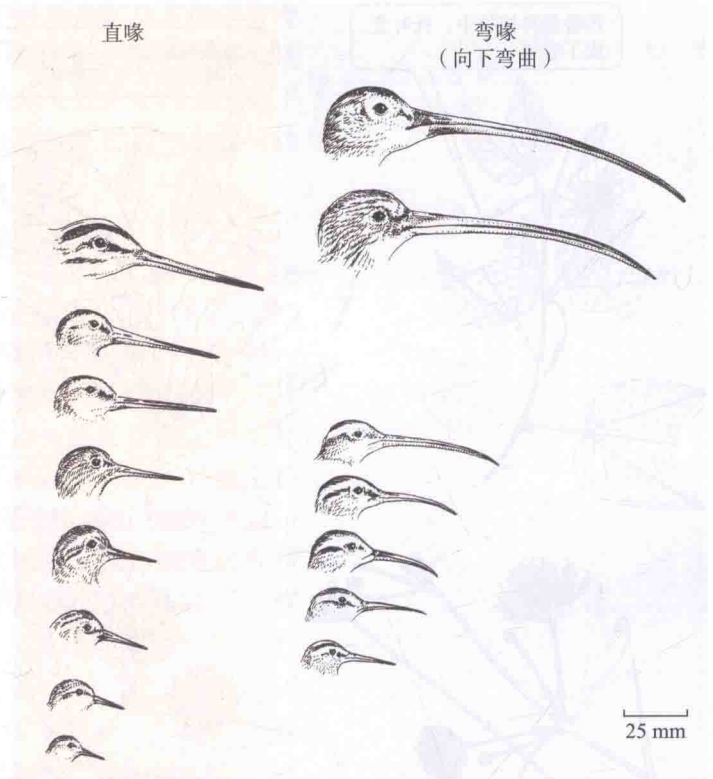


图 3.10 鹬科 (Scolopacidae) 鸟类喙外形和长度的多样性。两列图像是按实际比例绘制的，按鸟喙的长度进行排列以比较其差异；其鸟喙长度最小为 18 mm（左下角鸟类），最大为 166 mm（右上角鸟类）。请注意鸟喙的弯曲程度和长度的渐变。这些物种的系统发生关系还没有被很好地解决，但如此的多样性也表明鸟喙可以通过较小的变化逐渐演化出差异很大的外形特征。（来自 Hayman et al. 1986）

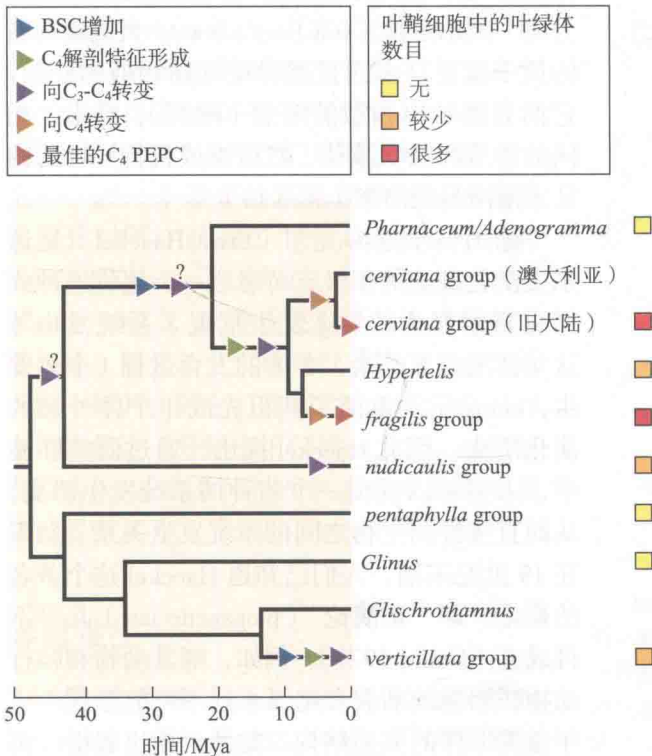


图 3.11 粟米草科 (Molluginaceae) 植物中 C₄ 光合作用相关表型的逐步演化过程。围绕叶脉维管束鞘细胞 (BSC) 的大小在两个谱系中有所增加 (蓝色箭头所示)。维管束鞘细胞呈现典型的 C₄ 植物解剖学特征 (绿色箭头所示)，其中包括叶绿体的变化，越“高级”的 C₄ 植物中叶绿体的数量也越多。在各个谱系从 C₃ 向 C₄ 转变的过程中以及转到 C₄ 光合作用时，它们也会发生一些代谢上的变化 (紫色和橙色箭头所示)。几乎与此同时，C₄ 途径中一个关键的酶 PEPC 也发生了演变 (红色箭头所示)。问号表示向 C₃-C₄ 中间态光合作用类型的过渡方式存在不同的可能性。（来自 Christin et al. 2011）



图 3.12 不同的植物类群适应攀缘习性发生改变的结构显示，一些结构的改变获得了新的功能，不同类群实现相同功能而经历的演化途径是不同的。(来自 Hutchinson 1969)

外形改变往往与功能改变相关

不同分类群中某个同源特征可能会有很大的差异，其原因之一是其功能的改变导致了外形发生演化改变。举例来说，黄蜂或者蜜蜂的蜇刺是由产卵器修饰而来的，而膜翅目其他类群使用它把受精卵注入植物或者其他节肢动物宿主的体内，这也是为何只有雌性黄蜂或蜜蜂才蜇人。有许多种植物独立演化出与藤本植物相似的攀缘习性，这些植物的根、叶、小叶、托叶甚至花序都可能演变成攀缘器官（图 3.12）。

物种之间的相似性随个体发生而改变

不同物种在胚胎期往往比成年时更为相似。1828年冯·贝尔（Karl Ernst von Baer）提出，高阶元分类群（如脊椎动物亚门）共有的特征常常比低阶元分类群（如目和科）的特有特征在更早的发育阶段出现。这种现象被概括为冯·贝尔定律（von Baer's law）。大概最著名的例子就是许多四足类脊椎动物相似的胚胎，它们先展示出相似的咽裂（鳃裂）、脊索、相同的体节和桨状肢芽，然后纲或目特异性的特征才渐渐显现出来（图 3.13）。

德国科学家海克尔（Ernst Haeckel）是达尔文演化理论的积极支持者之一，他将这种式样重新解释为“个体发生重现了系统发生”。这句话的意思是指，个体的发育过程（个体发生，ontogeny）重演了其祖先成年个体外形的演化历史。因此 Haeckel 提出，通过研究胚胎学，人们可以读出一个物种的系统发生历史，从而直接推测生物之间的系统发生关系。然而在 19 世纪末期，人们已知道 Haeckel 这个著名的推论，即“重演论”（biogenetic law）几乎不再成立（Gould 1977）。例如，哺乳动物和爬行动物胚胎期的咽裂和鳃弧永远不可能形成像成年鱼类那样的典型结构。此外，相比起祖先类



图 3.13 这组显微照片展示了几类脊椎动物的胚胎在不同发育时期的相似之处和不同之处。每一类动物刚开始时（最上一组）都拥有很相似的基本结构，尽管它们呈现出这种结构时所处的发育时期和大小都不一样。随着胚胎的不断发育，它们变得越来越不像。（修改自 Richardson et al. 1998；照片由 M. Richardson 和 R. O'Rahilly 惠赠）

群而言，其后代的各种特征发育速率也彼此不同，动物的胚胎期和幼年期也有着自身发育阶段特异的适应性（如胚胎期的羊膜）。因此，重演论显然不能作为系统发生历史的可靠依据。尽管如此，胚胎学的相似性为达尔文的演化理论提供了一些重要的证据，它们仍然可以帮助我们理解生物特征在演化过程中是如何转变的。

发育和形态演化

直到几十年之前，分类和系统发生研究还主要依靠对物种形态特征的分析，包括它们在胚胎发育时期的变化。在研究过程中，分类学家和比较形态学家描述了很多常见的演化式样，这些式样隐含了发育的变化。一些发育变化的式样在形态学表现为个性化（individualization）、异时发生（heterochrony）、异速生长（allometry）、异位发生（heterotopy），以及复杂度的改变等（Rensch 1959; Muller 1990; Raff 1996; Wagner 1996）。如今，最热门的科学领域之一就是研究这种演变的遗传学和发育学基础（例如图 3.5 中展示的甲壳纲附肢演变）。第 21 章将详细描述这个研究领域。

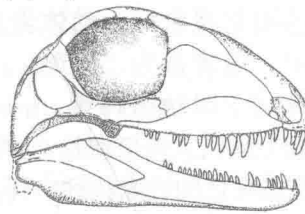
个性化

许多生物体的躯体是由不同模块（module）组成的，模块是指有特殊的遗传特异性、发育式样、部位，以及彼此之间相互作用的单元（Raff 1996）。有些模块会在躯体不同的部位重复，如果它们沿着体轴成串排列，就称为系列同源（serially homologous，如脊椎）；如果不是，则称为异位同源（homonymous）。在某些情况下，系列同源或者异位同源的各个特征之间缺少个性（如很多植物的叶子和很多鱼类的牙齿），因此可以认为它们是属于单一特征的范畴。而一个重要的演化现象是这些模块在演化过程中获得了个性，这就是个性化（individualization）（Muller and Wagner 1996; Wagner 1996），这种现象也是镶嵌演化的重要基础。例如，大多数爬行动物的牙齿都是一模一样的，但它们在哺乳动物的演化过程中个性化了（分化出了门齿、犬齿、前臼齿和白齿）。这些牙齿的个性在后来齿鲸类演化过程中又丢失了（图 3.14）。

异时发生

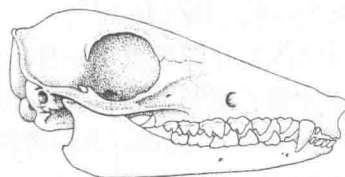
异时发生（heterochrony, Gould 1977; McKinney and McNamara 1991）可广义地定

(A) *Haptodus*



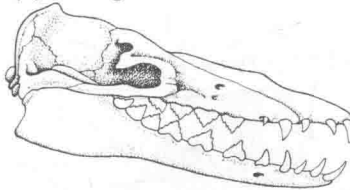
早期祖先下孔类动物牙齿的外形是一样的

(B) *Elephant shrew*



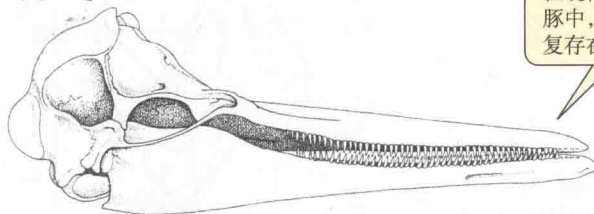
典型的哺乳动物，例如象鼩，拥有个性化的牙齿，它分化成了门齿、犬齿、前臼齿和白齿等

(C) *Prozeuglodon*



在这种来自新世的原始鲸中，牙齿的分化程度已经降低了

(D) *Dolphin*



在现代的齿鲸类动物例如海豚中，牙齿个性化的现象不复存在

图 3.14 哺乳动物牙齿为个性化的获得与丢失提供了范例。(A) 以二叠纪的一种兽 *Haptodus* 为例，祖先下孔类牙齿的形状较为均一。(B) 随着哺乳动物的演化，牙齿开始个性化。(C, D) 而在齿鲸类演化过程中，这种显著的牙齿特征又丢失了 (A 来自 Romer 1966; B-D 来自 Vaughan 1986)。

(A)



(B)

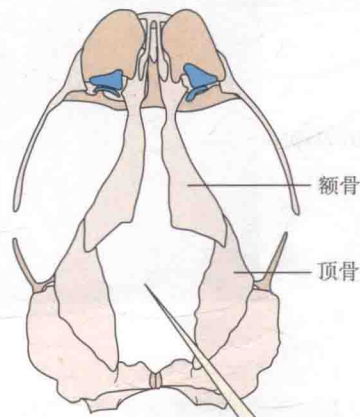


图 3.15 蝾螈类的幼体发育。(A) 与大多数蝾螈一样, 虎螈 (*Ambystoma tigrinum*) 会经历从水生幼体 (左图, 注意其裸露的鳃) 向陆生成体 (右图) 的变态发育。(B) 成年钝口螈 (*Ambystoma mexicanum*) 拥有鳃和尾鳍, 这些特征与其陆生近缘种的幼体十分相似。钝口螈终生都保留水生的习性。

义为发育事件在时序或速率上的演变 (来自于希腊语 “heteros” 和 “chronos”, 前者意为 “不同”, 后者意为 “时间”)。生物体有许多表型上的变化似乎都是由于发育过程的时序发生变化造成的, 尽管也有其他的发育生物学机制能够导致类似的变化 (Raff 1996)。

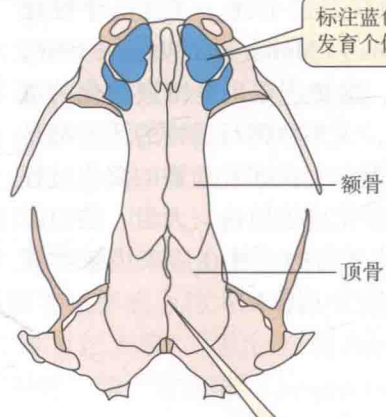
可以用一些例子来说明那些范围较广、同时影响很多特征的异时发生变化, 在这些例子中体细胞 (不同于性腺及其相关的生殖结构) 特征的发育时间与性腺的成熟时间 (即生殖过程的起始) 相比发生了变化。例如, 钝口螈 (axolotl) 与大多数蝾螈一样, 是一种不经历变态发育的物种, 但是, 它在生殖时还保留有大部分幼体 (未成年) 特征 (图 3.15)。这种成年个体拥有很多 “幼体化” 形态特征的演化现象称为幼体发育 (paedomorphosis) (来自于希腊语 “paedos” 和 “morphos”, 前者意为 “儿童”, 后者意为 “形态”)。幼体发育可以由体细胞生长速度减缓 (即幼态持续, neoteny) 造成, 也可由生长过早停止 (即性早熟 progenesis) 造成。钝口螈是一种幼态持续类型的蝾螈物种, 它的个头能长到与那些经历变态发育的近缘物种一样大; 而个头很小的 *Thorius* 属蝾螈则属于性早熟, 它们拥有许多体型较大蝾螈物种幼体所特有的体态特征, 就如同前者的发育过程被缩短了一般 (图 3.16)。

与幼体发育的现象不一样, 延迟成熟的演化现象可能会导致个体在体型更大时才生殖, 这与 “超级成年生物” 特征的发育有关。这种演变称为过型形成 (peramorphosis)。例如, 人们将人类大脑的巨大体积归咎于人类生长期的过度延长 (McNamara 1997)。

(A) 幼体发育 (*Thorius*)

Thorius 属蝾螈在成熟个体的额骨和顶骨之间仍然保留有较大空间, 而这是亚成体的特征

(B) 非幼体发育



在大多数蝾螈中, 随着个体发育成熟, 额骨和顶骨会愈合在一起

图 3.16 性早熟 (progenetic) 的 *Thorius* 属蝾螈与一种典型的非性早熟近缘属 *Pseudoeurycea* 属蝾螈的头骨比较。成年 *Thorius* 属蝾螈头骨拥有许多亚成体的特征。(来自 Hanken 1984)

异速生长

异速生长 (allometric growth, allometry) 是指在个体发育过程中同一个体不同部位或维度的生长速度不一样的现象。例如, 在人类出生后的生长过程中, 头部的生长速率总体来说要比躯干慢一些, 而腿部的生长速率则要快一些。单个特征生长速率的改变, 即“局部”异时发生在演化过程中起着极为重要的作用。例如, 很多演化变化可以被描述为是局部异时发生改变了一个或多个特征的形态: 蝙蝠手趾延长速率的增加“导致”了蝙蝠翅膀形态与其他哺乳动物的前肢不一样 (见图 3.3); 而象的长牙就是门齿, 其生长速率比其他牙齿要快得多。

异速生长通常用这个公式来描述:

$$y = bx^a$$

其中 y 和 x 是两个测量值, 例如一颗牙齿的高度和宽度值, 或者头部和躯干的大小等。在许多研究中, x 都被定为躯体大小的测量值, 例如重量, 这是由于许多身体结构的变化与躯体总体大小不成比例。 a 是异速生长系数 (allometric coefficient), 它表示两个测量值的相对生长速率。如果 $a = 1$, 生长是等比例的, 也就是说这两个结构或维度以相同的速率增加, 而整体形态不变。如果 y 的增长比 x 快, 就像人腿长度相对于躯干大小或重量, 那么 $a > 1$ (正异速生长); 如果反之, 就像人头部大小相对于躯干大小或重量, 那么 $a < 1$ (负异速生长, 图 3.17A)。如果将这些数值换算成对数, 那么 y 和 x 曲线的相关性将变得更为线性化, 使得上文提到的等式变为线性公式: $\lg y = \lg b + a \lg x$ (图 3.17B)。例如, 鹿角大小的增长相对于体重的增长是异速的。已灭绝的大角鹿是鹿中体型最大的物种, 它的鹿角大小相对对于体重来说, 比其他任何一种鹿都要大 (图 3.18)。

异位发生

异位发生 (heterotopy) 是指一个生物体某个表型特征表达的位置发生了改变 (来自希腊语“topos”, 意为“位置”)。对基因产物分布的研究已经揭示了不同物种间在基因表达部位上具有很多异位发生差异。例如, 某些深海鱿鱼物种拥有能

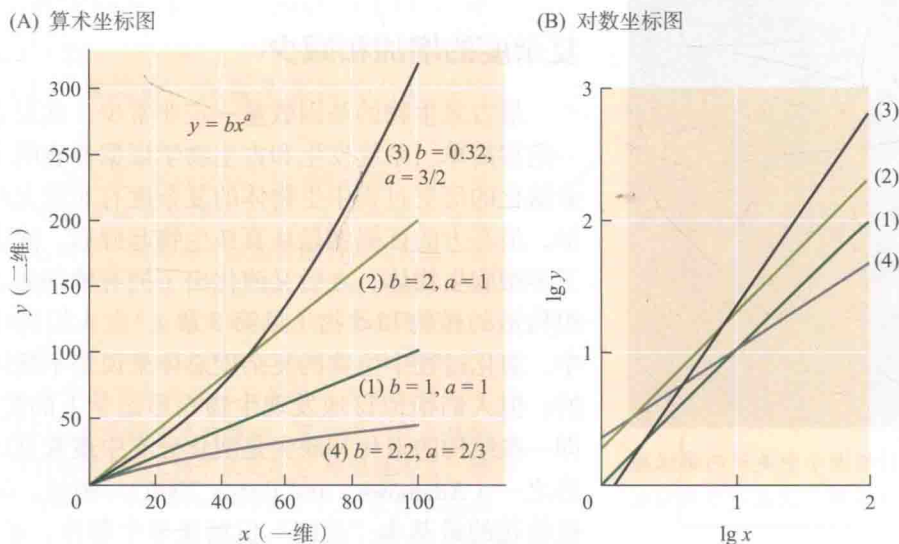


图 3.17 公式 $y = bx^a$ 中 y 和 x 是两个身体相关的测量值, 它们之间各种异速生长的关系如图中假定曲线所示。(A) 算术坐标图。曲线 1 和 2 表示等速生长 ($a=1$), 其中 y 是 x 的恒定倍数 (b)。曲线 3 和 4 分别表示正异速生长 ($a>1$) 和负异速生长 ($a<1$)。(B) 相同曲线的对数坐标图则显示出线性关系。斜率的差异由 a 决定。曲线 1 和曲线 2 的斜率等于 1。

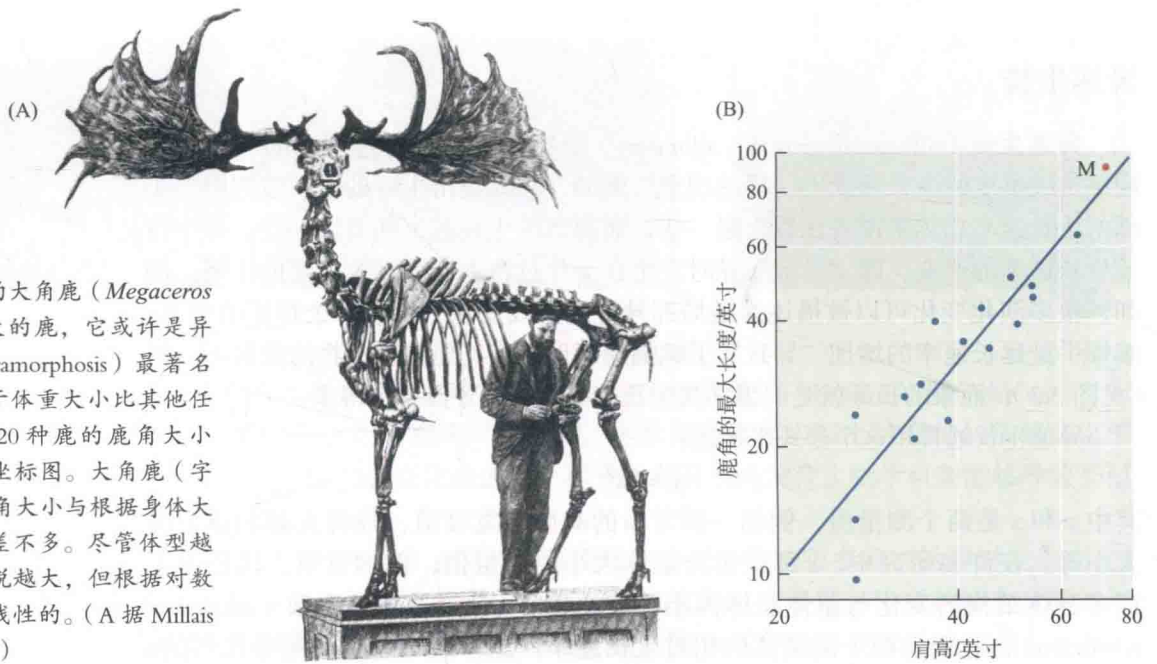


图 3.18 (A) 已经灭绝的大角鹿 (*Megaceros giganteus*) 是世界上最大的鹿, 它或许是异速生长和过型形成 (peramorphosis) 最著名的例子。它的鹿角相对于体重大小比其他任何一种鹿都要大。(B) 20 种鹿的鹿角大小相对于身体大小的对数坐标图。大角鹿 (字母 M 标记的红点) 的鹿角大小与根据身体大小相关性的预期计算值差不多。尽管体型越大的物种其鹿角相对来说越大, 但根据对数坐标图可知这种比率是线性的。(A 据 Millais 1897; B 来自 Gould 1974)

够储存发光细菌的器官。光由鱿鱼细小的晶状体折射出来, 构成这种晶状体的两种蛋白质与组成鱿鱼眼晶状体的蛋白质是一样的 (Raff 1996)。

物种之间异位发生差异在植物中十分普遍。例如, 大多数植物光合作用的器官都是叶子, 可是仙人掌和许多其他在干旱环境中生存的植物在茎中进行光合作用。许多远缘的木质藤本植物的根会沿着地上茎生长 (图 3.19)。这种根在一些木质藤本植物中起固定作用, 还有一些则从高高的树冠一直向下生长到土壤中。

脊椎动物的骨骼为异位发生现象提供了很多例子。例如, 有许多在系统发生意义上的新骨头以籽骨 (sesamoid) 的形式出现, 这种骨头由肌腱或者其他承受压力的结缔组织发育而来 (Müller 1990)。许多恐龙在尾部都有骨质的肌腱, 大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 以拥有一个“拇指”而出名, 实际上它并不是一个真正有关节的指头, 而是一个单独的籽骨 (见图 22.10)。

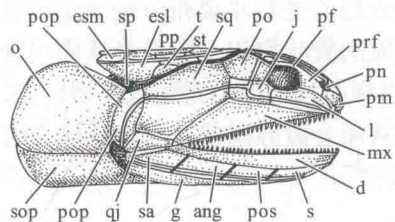


图 3.19 龟背竹 (*Monstera deliciosa*) 是一种起源于中美洲的攀缘藤本植物。该物种演化出一种从地上茎生出的气生根。这是一个异位发生的例子。

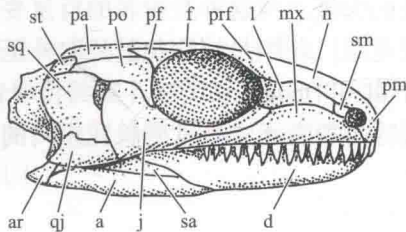
复杂度的增加和减少

最古老生物体的基因数量一定非常少, 其形态也一定很简单。系统发生和古生物学证据都表明在生命演化的历史过程中生物体的复杂度有非常大的增加, 最有力的证据就是从真核生物起源后, 演化出了多细胞生物体, 之后又演化出了拥有精细复杂组织结构的植物和动物 (见第 5 章)。在人们的印象中, 演化过程中生物的复杂度总体来说是不断增加的; 但人们很惊讶地发现生物在形态学上的简化, 即一些结构的退化和缺失是演化分支中最常见的趋势之一 (Adamowicz and Purvis 2006)。例如, 原始植物花的最基本“蓝图”包括很多个萼片、花瓣、

(A) *Eusthenopteron* (肉鳍鱼)



(B) *Milleretta* (早期羊膜动物)



(C) 犬属 (*Canis*) (现代哺乳动物)

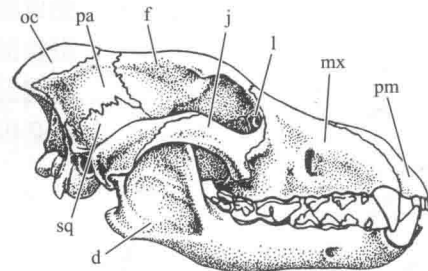


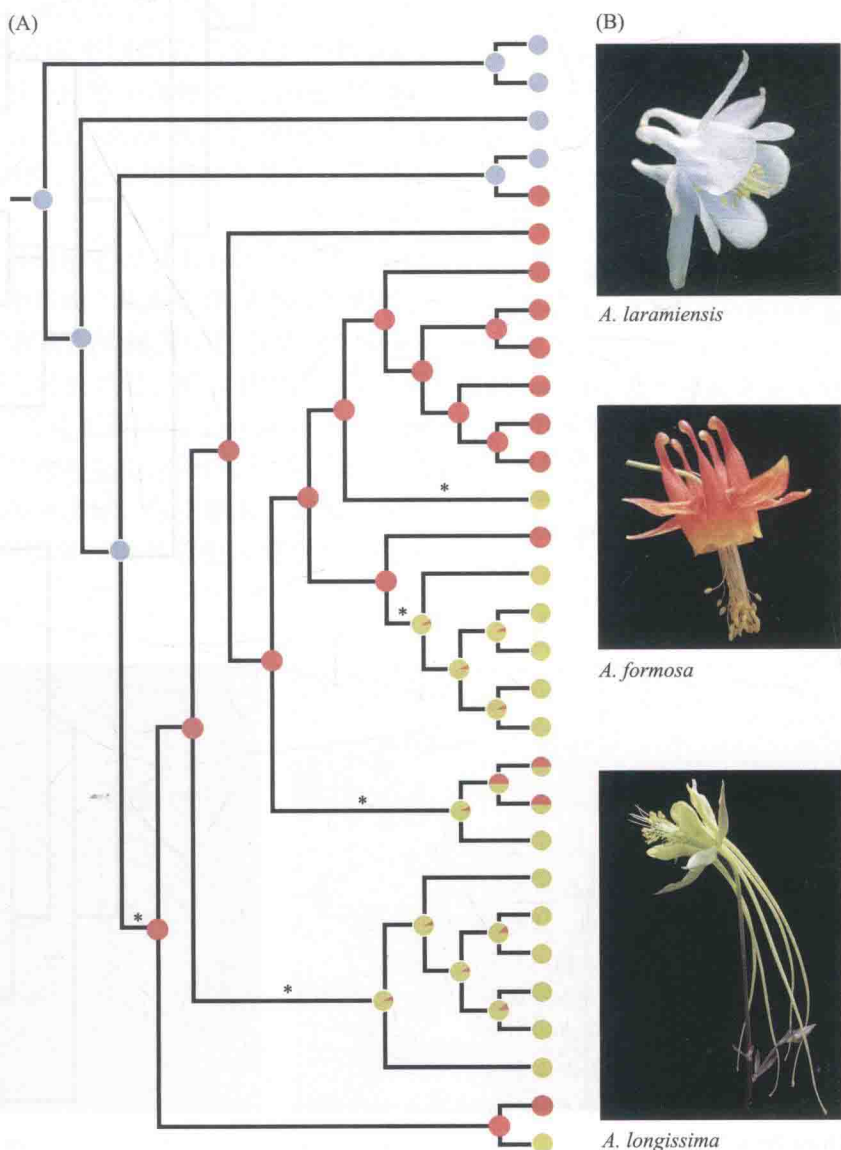
图 3.20 一个有关演化过程中生物体结构减少和丢失的例子。作为羊膜动物的祖先，早期肉鳍鱼类头骨的骨片数很多（如泥盆纪的 *Eusthenopteron*），比由它演化出的早期羊膜动物还要多（如二叠纪的 *Milleretta*）。后期的羊膜动物即有胎盘哺乳动物的头骨则拥有较少骨片，如家犬（犬属，*Canis*）。其下颌骨片数量的减少尤为显著。（来自 Romer 1966）

雄蕊和心皮，但是在很多被子植物的谱系中这些组成花朵的一个或多个基本元件的数量都减少了，有许多分支丢失了花瓣或萼片，或者二者都丢失了。四足动物的脚趾数在演化过程中也多次减少（如图 3.3 中的马只有一个趾），但也增加了一次（如已经灭绝的鱼龙）。早期肉鳍鱼（lobe-finned fish）的头骨骨片数量要远远大于羊膜动物的头骨骨片数量（图 3.20）。很多这样的变化都可归因于功能效率的增加。

系统发生分析揭示了物种演化的趋势

演化趋势（evolutionary trend）指单一谱系或者多个谱系中某个特征沿着同一方向独立地反复变化。例如，Justin Whittall 和 Scott Hodges（2007）在耧斗菜（*Aquilegia*，图 3.21）的系统发生研究中揭示了两种趋势。在耧斗菜物种分化过程

图 3.21 耧斗菜（*Aquilegia*）的演化趋势。（A）对多个物种的系统发生分析显示，其授粉媒介由蜜蜂（蓝色圆圈）向蜂鸟（红色圆圈）再向天蛾（黄绿色圆圈）转变。每个分支顶端的圆圈代表了不同的物种；内部节点处圆圈的颜色代表其祖先可能的授粉习性；星号标记出两者之间授粉式样的改变。（B）这些传粉媒介的变化与花的一些特征改变有关，其中包括花距长度的增加，正如图中代表性物种展示的那样（从上到下依次是）：蜂媒耧斗菜、蜂鸟授粉的耧斗菜和天蛾授粉的耧斗菜。（来自 Whittall and Hodges 2007；照片由 Justin Whittall 惠赠）



中，它们的授粉方式发生了反复的变化，传粉者从短喙熊蜂变成蜂鸟，又从蜂鸟变成喙更长的天蛾。与这种授粉者的反复变化相一致的是稷斗菜相应地演化出了更长的具蜜花距；花距是植物花被片向外延伸形成的管状突起，传粉者从中吸食花蜜。Whittall 和 Hodges 认为稷斗菜的传粉者一直在向长喙而不是短喙类型转变，这是因为短喙传粉者无法吸食到长花距内的花蜜从而会放弃这些花。短喙昆虫可

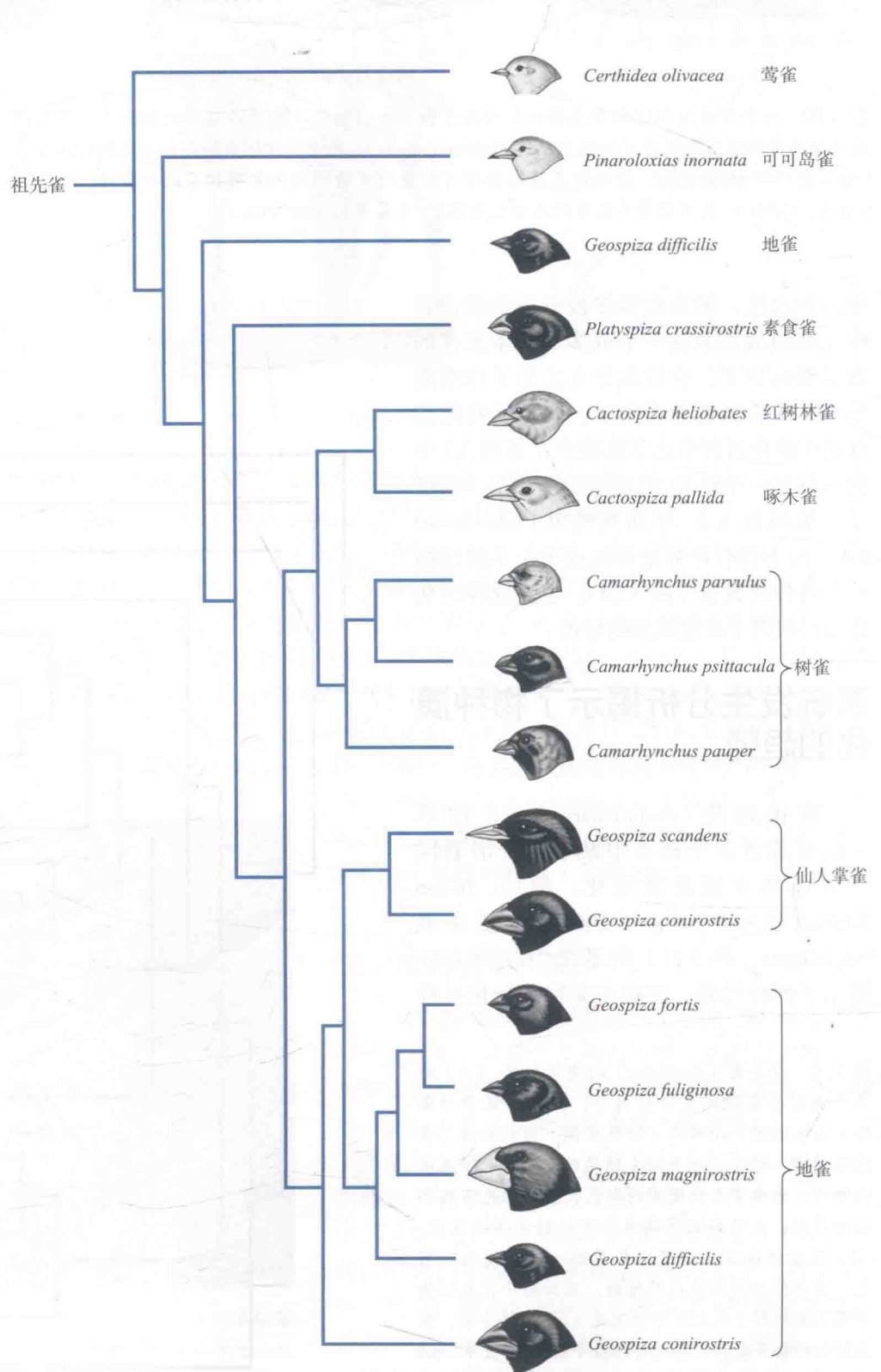


图 3.22 达尔文雀在加拉帕戈斯群岛和可可岛的适应辐射。这些物种的喙适应不同的食性。同一个属中一些近缘物种的关系并不如这个系统发生所显示的那样清晰，因为存在着杂交和不完全的谱系分选。(来自 Schluter 2000 和 Grant and Grant 2008)

以毫无偏好地到很多种植物花中采食花蜜、花粉，而这样会将稷斗菜的花粉传播给其他物种而造成浪费。因此稷斗菜长花距的演化对排除混杂的传粉者是有益的。在有花植物中其他一些常见的演化趋势还包括染色体数量和 DNA 含量的增加，花元件的简化（如雄蕊和心皮的数量减少），花元件从分离到融合，花的形态从辐射对称到两侧对称，从动物传粉到风媒传粉，从木本到草本。我们会在第 22 章中详细分析演化趋势的类型和起因。

许多分支都有适应辐射演化的现象

如前面章节所说，辐射演化指的是非常多的近缘谱系在相对较短的时间内发生了分化。在大多数情况下，这些谱系的生活方式会发生改变，辐射演化也称为适应辐射（adaptive radiation）（Schluter 2000）。辐射演化中的生物特性往往并不表现出一致的演化趋势。相比于持续且方向一致的演化趋势，辐射演化可能是长期演化历史中最常见的一种模式。

科学家们已经深入研究了几个适应辐射的事例，并在许多演化文献中广为引用。其中最著名的例子就是加拉帕戈斯（Galápagos）群岛上达尔文雀的适应辐射。这些雀拥有一个共同的祖先，这个祖先最先从南美洲来到了这个群岛。群岛上达尔文雀的鸟喙形状有很大差别，以适应不同的食物资源（图 3.22）。*Geospiza* 属几个物种取食那些大小和坚硬程度都不一样的植物种子；其他一些属如 *Camarhynchus* 的物种会在树干上凿洞取食昆虫；*Certhidea* 属的物种则取食花蜜和昆虫；*Cactospiza* 属的一个物种拥有独特的习性，会使用细枝和仙人掌的刺作为工具把昆虫从缝隙里挑出来。

在夏威夷群岛定居下来的动植物并不多，但很多定居下来的物种都发生了适应辐射。例如，在夏威夷群岛发现了超过 800 种果蝇。从形态学和性行为的角度来看，它们的多样性要比世界其他地方加起来的果蝇多样性还要大（Carson and Kaneshiro 1976）。许多夏威夷果蝇物种拥有奇特的口器、腿和触须，这与它们不寻常的交配行为是密切相关的。在植物中，夏威夷银剑菊（silversword）与同在菊科的三个近缘属的物种分布在多种生境中，这些生境范围广泛，从裸露的火山岩一直到潮湿的树林；这些植物的生活型也多种多样，包括灌木、藤本、乔木和匍匐植物（图 3.23）。尽管有这么巨大的表型差异，大多数银剑菊杂交都能产生可育的后代（Carlquist et al. 2003）。

图 3.23 夏威夷银剑菊类中的一些成员：亲缘关系很近的物种有着不同的生长型。(A) *Argyroxiphium sandwicense* 为一种缺少茎干的莲座状植物，只有开花时才抽茎（如图所示）。(B) *Wilkesia gymnoxiphium* 是一种有茎的莲座状植物。(C) *Dubautia menziesii* 是一种小灌木。



(A) *Argyroxiphium sandwicense*

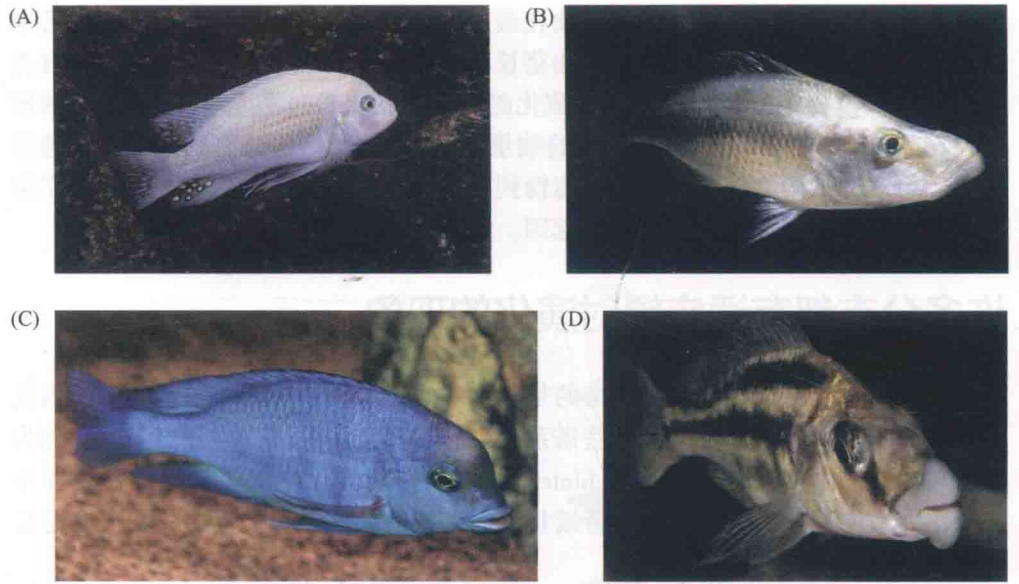


(B) *Wilkesia gymnoxiphium*



(C) *Dubautia menziesii*

图 3.24 非洲大湖丽鱼生态多样性的例子。(A) *Pseudotropheus zebra* 取食长在岩石表面的海藻。(B) *Serranochromis robustus* 捕食其他丽鱼。(C) *Cyrtocara moorii* 以小型无脊椎动物为食，这些小动物是其他丽鱼在挖沙时候扬起的。(D) *Chilotilapia euchilus* 用它增厚的嘴唇吸食岩缝里的无脊椎动物。



生活在非洲东部大湖地区（Great Lakes）的丽鱼（cichlid fish）可能是经历了最令人惊叹的适应辐射的类群（Seehausen 2006a; Koblmuller et al. 2008）。维多利亚湖（Lake Victoria）拥有超过 200 个物种，坦噶尼喀湖（Lake Tanganyika）则至少有 140 种，马拉维湖（Lake Malawi）有超过 500 个甚至达到 1 000 个物种。每个湖中的这些鱼在颜色、体型、牙齿和颌等方面都有很大差别（图 3.24），它们的食性也发生了相应的变化，分别取食昆虫、碎屑、附着在岩石上的藻类、浮游植物、浮游动物、软体动物、幼鱼和大鱼。也有一些物种会吃其他鱼的鱼鳞，还有一种丽鱼甚至有拽出其他鱼类眼睛为食的可怕习性。某些近缘种牙齿适应性的差异甚至比另一些鱼类整个科的差别都要大。每个湖里的物种都是一个单系类群，它们的分化极为迅速。

基因和基因组的演化模式

到现在为止，我们所看到的都是系统发生分析所揭示的生物表型特征演化的历史式样。而同样的方法现今也被用于探究 DNA 序列，如基因以及基因组结构的演化。本节将给大家提供一些分子层次演化式样的例子；更多的实例将在后续章节中提及（参见第 20 章）。

趋同演化

许多在形态学特征中发现的演化式样同样可见于分子层次。在蛋白质趋同演化的众多例证中有快蛋白（prestin），它定位于哺乳动物内耳的耳蜗毛细胞膜上，人们认为它影响听觉的频率选择性。当 Ying Li 等（2010 年）对很多哺乳动物中的快蛋白基因序列用最大似然法进行系统发生分析时，发现海豚（一种鲸类动物）的序列与靠回声定位的蝙蝠的序列聚在一起，而不是与已知和鲸类亲缘关系最近的猪与牛的序列聚在一起（图 3.25A）。齿鲸类，包括海豚，是除蝙蝠外唯一使用回声定位（声呐）的哺乳动物。序列中趋同的相似性主要位于蛋白质的胞内部分（图 3.25B），表明这些部分可能对回声定位尤为重要。

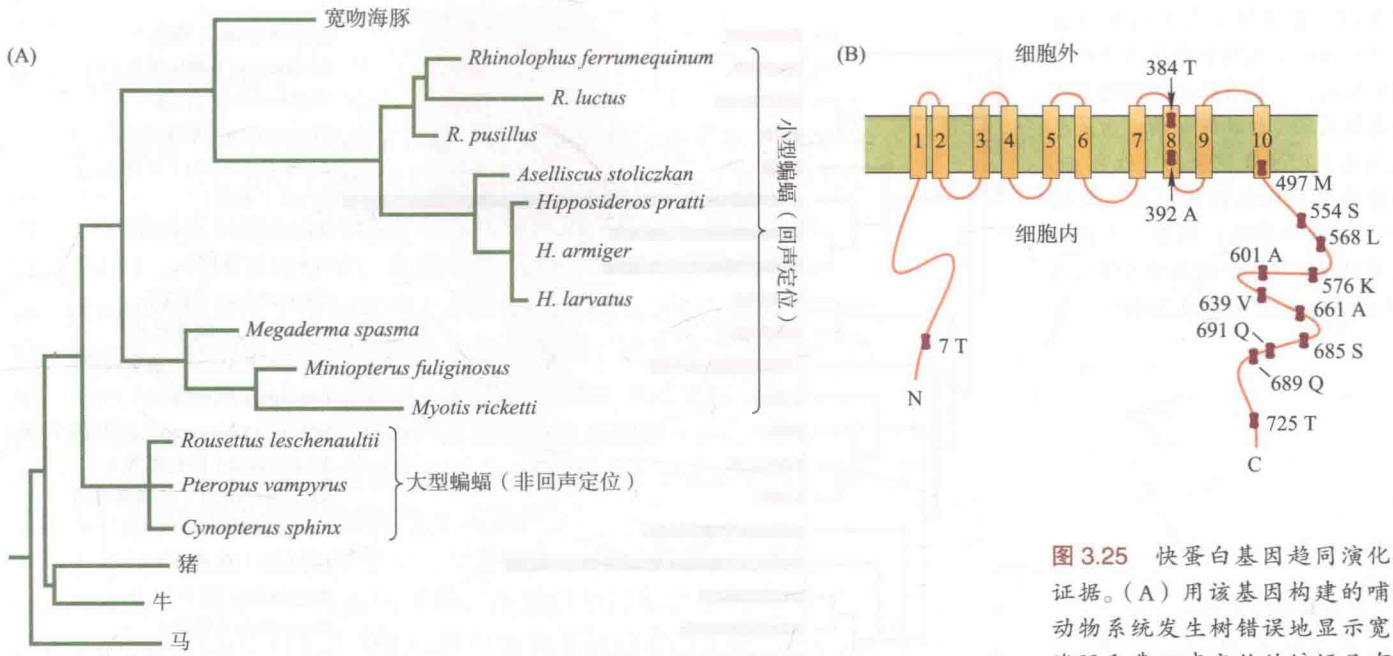


图 3.25 快蛋白基因趋同演化的证据。(A) 用该基因构建的哺乳动物系统发生树错误地显示宽吻海豚和靠回声定位的蝙蝠具有很近的亲缘关系；然而人们已知宽吻海豚与偶蹄目的哺乳动物（猪和牛）亲缘相近。大型蝙蝠（巨蝠类，megabat）则不依靠回声定位。(B) 定位在耳蜗毛细胞的快蛋白的示意图。一部分位于细胞膜上，而另一部分则在细胞内。趋同替换的氨基酸在蛋白质序列中的位置用数字表示，旁边的字母表示具体的氨基酸。（来自 Li et al. 2010）

基因组大小

基因组大小经常以 DNA 的皮克 (pg) 量级来衡量；1 pg 大致等同于 1 Gb (1 gigabase, 即 10 亿碱基对) 的 DNA 序列。当我们比较数以百计的生物体基因组大小数据时，一个奇特的式样出现了。根据预期，诸如哺乳动物这样生理上和行为上复杂的生物体，会比简单一些的生物具有更复杂、更庞大的基因组。总体上讲，这是对的 (图 3.26)：相对于真核生物，尤其是哺乳动物、两栖动物和一些植物，病毒和细菌的基因组就十分微小。然而真核生物的主要类群，如脊椎动物和有花植物，似乎并没有像预想中的那样不同。举个例子，河鲀的基因组大概为 0.5 Gb，人类和小鼠的基因组大约为 3 Gb——但是蝾螈具有高达 50 Gb 的庞大基因组。此外，在蝾螈不同物种中，基因组的大小变化可以超过十倍，甚至同属物种的差异可达到约两倍。与之相类似，有花植物的基因组大小跨越了三个数量级，从 0.1 Gb 到 100 Gb，涵盖了所有脊椎动物的范围。每个基因组中的 DNA 总量被称为 C 值，真核生物中基因组大小与表型复杂性之间缺乏一致性的现象被称为 C 值悖论 (C-value paradox)。

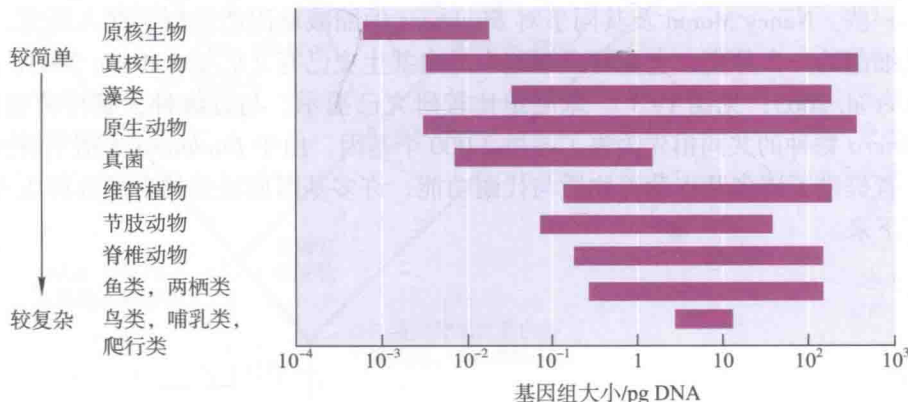
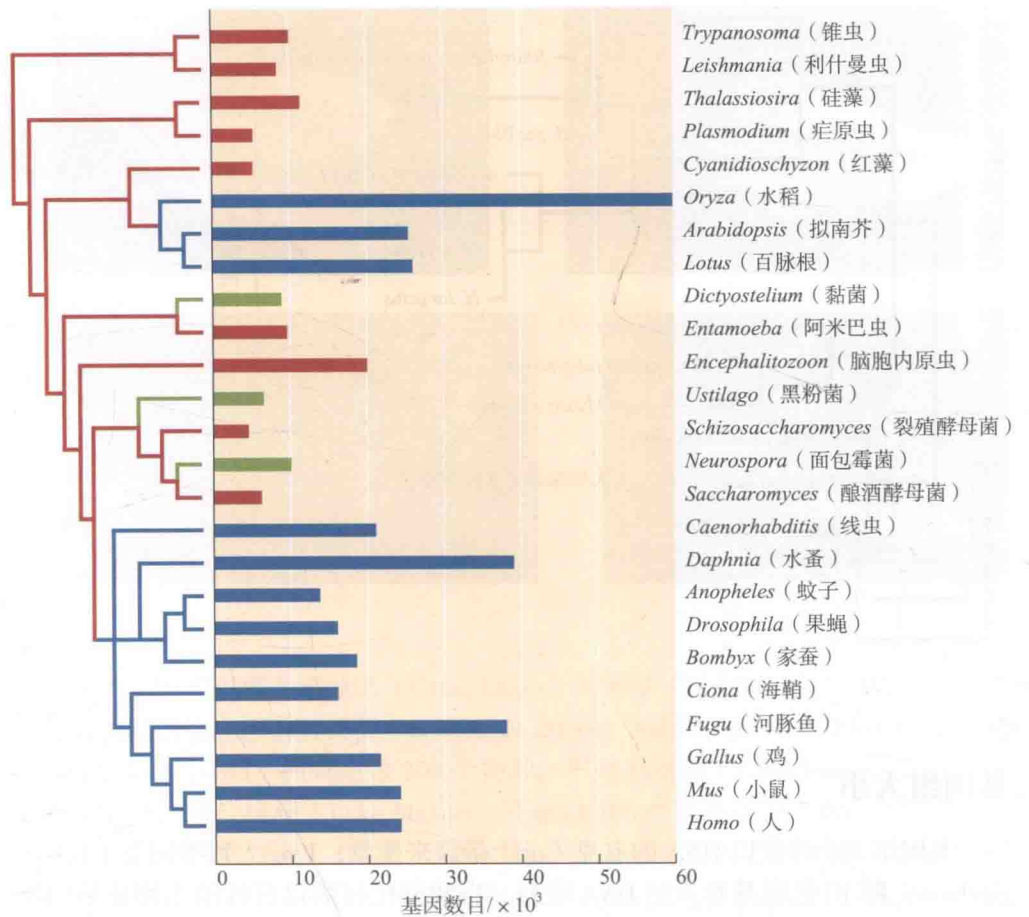


图 3.26 基因组大小的变异。线段表示了特定演化类群基因组大小的范围 (以 pg 为单位的 DNA 量；1 pg 的 DNA 约相当于 10 亿碱基对)。类群依照生物体复杂度从上到下排列。在真核生物中，基因组大小和生物体的复杂度几乎没有关系。这个“C 值悖论”可能是由于重复 (非编码) DNA 的数目在谱系之间的巨大变异所致。（来自 Gregory 2001）

图 3.27 基因组已完全测序的真核生物系统发生树和各基因组中预测的基因数。具有组织结构的多细胞真核生物（植物和动物，由蓝色支代表）比单细胞生物（红色支）和没有明显组织结构的真核生物（一些真菌和黏菌；绿色支）具有更多的基因。（数据来源于 Lynch 2007 和 Colbourne et al. 2011）



这个悖论在 20 世纪 60 年代被 Roy Britten、Mary Lou Pardue 和其他一些科学家解决了，他们揭示了真核生物基因组中常常含有大量不携带信息的、高度重复的 DNA，它们在各物种间变化很大。人们认为许多高度重复序列对生物没有用处。如今人们正在对很多生物对整个基因组进行测序，并鉴定编码蛋白质的基因，因此比较物种间具有功能的基因数目、而非简单比较 DNA 总量就成为可能。基因数目的大量增加似乎标志了真核生物从单细胞到多细胞的转变，但是令人惊奇的是在众多动植物物种之间的变异却很小。当发现人类的基因数目仅仅是一种小型甲壳纲动物（水蚤，*Daphnia*）的三分之二、并比水稻的一半还少的时候，人们可能感到很困惑（图 3.27）。

比较研究正在逐步阐明基因组大小的演化规律。例如，内共生微生物——生活在真核宿主内的寄生或互惠生物——的基因组普遍比它们独立生活的近缘种的要小一些。Nancy Moran 及其同事对 *Buchnera* 的缩减基因组进行了深入研究，该属是细菌的一个分支，它在蚜虫细胞中的内共生史已有 2 亿年（Moran 2003；van Ham et al. 2003；见图 19.3）。基因组比较研究已揭示，与近缘种大肠杆菌相比，*Buchnera* 物种的共同祖先丢失了超过 2 000 个基因。由于 *Buchnera* 的宿主蚜虫为共生者提供了诸多基本营养物质与代谢功能，许多基因所经受的自然选择压力松弛了下来。

重复基因与基因组

基因重复 (gene duplication) 是一种突变事件 (参见第 8 章), 经过该事件, 一个新基因 (记作 β) 以一个已存在基因 (α) 的拷贝形式出现, 这样祖先中单个基因位点在后代中发展为两个。随后这两个基因在序列上会有不同的演变, 最终得以区分。如果两个物种 (1 和 2) 都从共同祖先那传承了重复基因 (α 和 β), 那么在这些基因间存在两种同源关系, 分别给予它们不同的术语。起源于祖先基因重复事件的那些基因为**旁系同源 (paralogous)** 基因; 而那些通过生物系统发生分支、由共同的祖先基因分化而来的基因则为**直系同源 (orthologous)** 基因 (图 3.28)。可以用标准的系统发生方法来确定 2 个或多个物种中旁系同源与直系同源基因间的系统发生关系。

上述过程在整个演化历史中会反复发生, 最终形成一个**基因家族 (gene family)**。例如在人类基因组中, 珠蛋白基因家族里的 12 个成员包含了编码肌红蛋白以及几个血红蛋白 α 和 β 链的基因 (图 3.29)。肌红蛋白基因和血红蛋白基因起源于脊椎动物祖先的古老珠蛋白基因的重复, 现在所有的脊椎动物都有这两种基因。在有颌脊椎动物的祖先中, 基因重复产生了 α 与 β 血红蛋白, 如今该类群的所有物种都有由 α 链与 β 链组成的血红蛋白; 而无颌类脊椎动物 (如七鳃鳗) 的血红蛋白就只有一条链。其他珠蛋白基因的起源可从它们的序列和系统发生位置轻而易举地追溯到。

很多基因的重复来自于染色体大片段的重复 [旁系同源区 (paralogous region) 或旁系同源子 (paralogon)], 其中经常包含数百

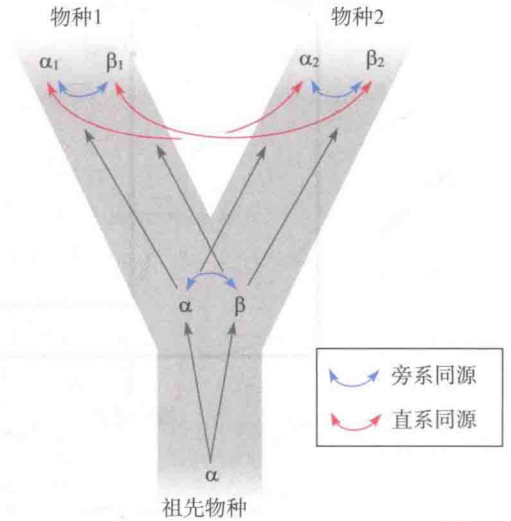


图 3.28 基因家族的直系同源和旁系同源。祖先基因 (α) 重复后, 产生的两个基因 ($\alpha + \beta$) 之间为旁系同源的关系 (蓝色箭头)。重复之后发生的物种形成事件使得在祖先中的两个旁系同源基因产生了分化。在两个分化物种的基因组中, $\alpha + \beta$ 仍然为旁系同源的关系 (蓝色箭头)。然而, 在物种 1 和物种 2 中两个 α 的拷贝则是直系同源 (红色箭头), 因为这两个基因间的关系是通过物种形成而产生的, 而不是通过基因重复产生的。同样地, β 在物种 1 和物种 2 中的拷贝也是直系同源。

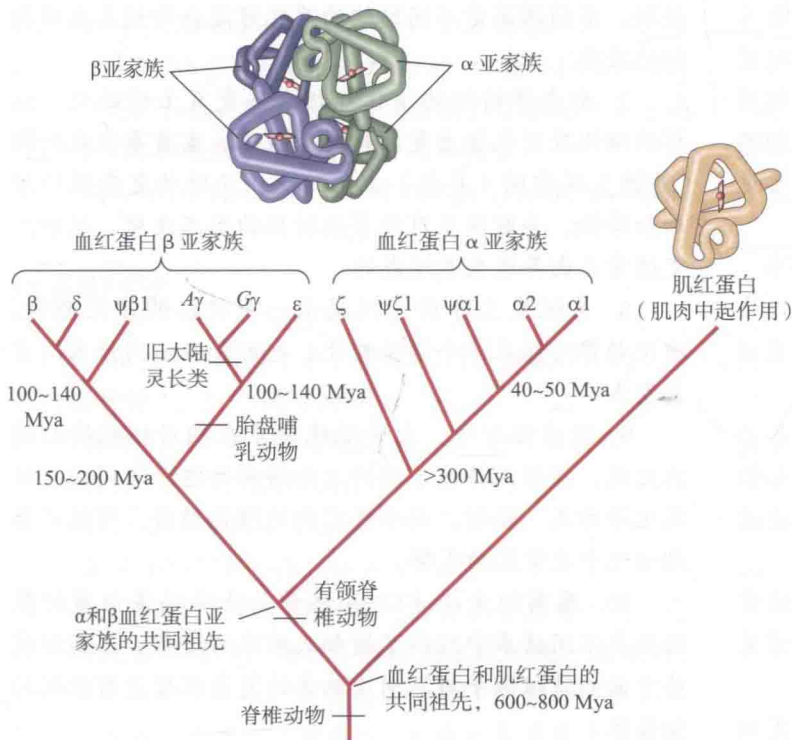


图 3.29 人类基因组中球蛋白家族基因的系统发生树。肌红蛋白由单个蛋白质单元组成, 而哺乳动物的血红蛋白包含了四个亚基, 其中两个来自 α 亚家族, 两个来自 β 亚家族。每个分支点代表一次基因重复事件; 其中一些标出了重复事件产生的估测时间。血红蛋白和肌红蛋白起源于所有脊椎动物共同祖先的一个基因, 但 α 和 β 血红蛋白亚家族起源于有颌脊椎动物祖先中的一次重复事件。因为单孔目动物和有袋类动物中缺少 $A_\gamma / G_\gamma / \epsilon$ 基因, β 血红蛋白重复成两个基因这一事件发生在胎盘哺乳动物的祖先中。在某些情况下, 通过重复事件形成的一对基因中的一个会成为无功能的假基因, 由 Ψ 表示。(来自 Li 1997 和 Hartwell et al. 2000)

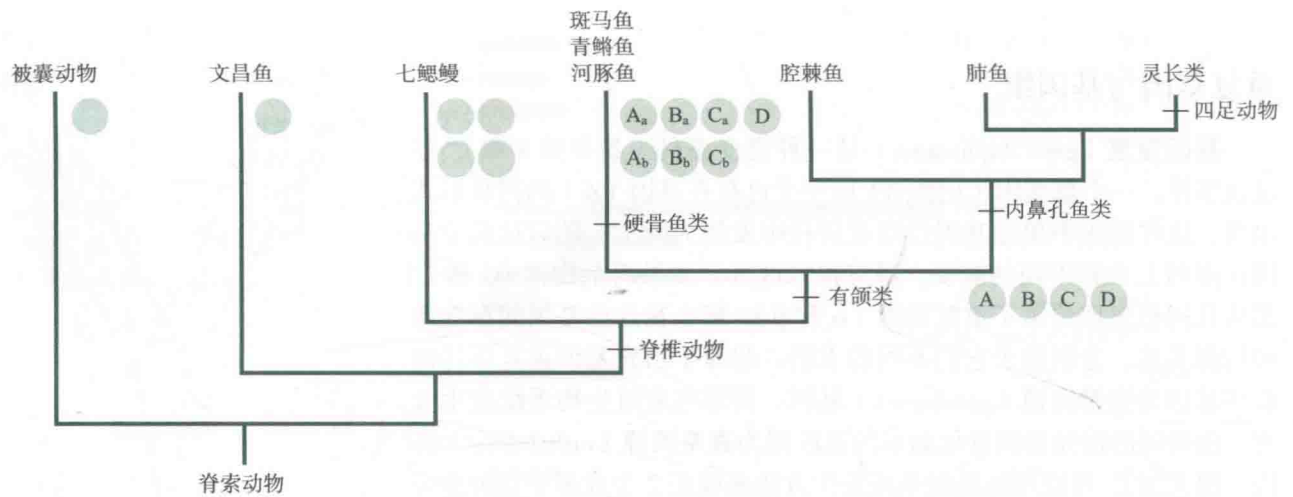


图 3.30 Hox 基因的重复。非脊椎的脊索动物（被囊类和文昌鱼）只有一个 Hox 基因簇（由单圈表示）。脊椎动物则有四个 Hox 基因簇，暗示了单个基因簇经历了两次重复。有颌类（有颌的脊椎动物）祖先中四个基因簇中的三个是在硬骨鱼类祖先中通过重复而产生的。（来自 Panopoulou and Poustka 2005）

个基因。多倍化（polyploidy），即整个核基因组的重复，确实在植物中普遍存在，而在动物则偶尔发生。在动物胚胎发育中起重要作用的同源异形（Hox）基因，在非脊椎的脊索动物中有一套基因，在大多数脊椎动物中有四套基因，而在硬骨鱼中则有七套（图 3.30）。其他一些基因家族也呈现出相似的式样。脊椎动物的祖先似乎先后发生过两次全基因组重复，之后在硬骨鱼祖先中又发生了一次（Kuraku et al. 2009）。

小结

1. 系统发生分析除了用于描述生命的分支历史外还有很多其他的用途。其中一个重要用途是推测所研究的生物特征的演化历史，我们可以将一个特征的变化用作图的方法“绘制”到用其他数据构建的系统发生树的相应位置上。这样的系统性研究提供了特征演化的常见式样及原则等方面的信息。

2. 新特征几乎都是从之前就存在的特征演化而来。

3. 演化中常见的同塑性通常是在不同谱系中产生相似的适应的结果。它包含了趋同演化、平行演化及逆行演化。

4. 大多数情况下，不同的特征以不同的速率各自独立地演化。这种现象被称为镶嵌演化。保守的特征长期保持不变或者只有微小改变；其他的特征可能会迅速演化，并在同一个谱系中有广泛的变异。

5. 对近缘种间差异的比较显示，较大的差异通常是由一些小的变化逐步积累而来的；尽管这是一种常见的演化式样，但并非适用于所有情况。

6. 结构上的改变通常与一个特征功能上的改变相

关联。不同谱系中不同结构的改变可能会导致其发挥相似的功能。

7. 形态学特征的演化包括在其发育上的改变。这样的演化改变包括重复结构的个性化、发育事件在时间（异时）及空间（异位）上的改变、及结构复杂性的增加和降低。异时发生可能导致特征的形态改变，这种改变通常是由异速生长造成的。

8. 系统发生分析可以揭示一个特征的演化趋势。演化趋势可能在单个谱系发生，也可能在不同谱系间重复发生。

9. 适应辐射中，大量近缘谱系在相对较短的时间内出现，随后向许多不同的方向演化而适应不同的生境及生活方式。辐射，而不是定向的演化趋势，可能是长期演化中更常见的式样。

10. 基因组大小（DNA 总量）及编码蛋白质的基因数在不同谱系中经历了增加或缩减的过程。基因组这些方面的特征似乎与不同生物体的复杂程度没有很强的相关性。

11. 导致基因组中基因数目增加的一个重要的演化过程是基因重复, 以及随后重复基因间的分化。重复发生的基因重复导致含有不同成员数目的基因家族的产

生。多倍化现象, 即整个基因组的重复, 在演化过程中频繁发生。

术语和概念

保守特征 conservative character

多倍化 polyploidy

个性化 individualization

过型形成 peramorphosis

基因家族 gene family

基因重复 gene duplication

逆行演化 evolutionary reversal (reversal)

旁系同源 paralogy

平行演化 parallel evolution (parallelism)

趋同演化 convergent evolution (convergence)

适应辐射 adaptive radiation

同塑性 (非同源相似) homoplasy

镶嵌演化 mosaic evolution

性早熟 progenesis

演化趋势 evolutionary trend

异时发生 heterochrony

异速生长 allometry (allometric growth)

异位发生 heterotopy

幼态持续 neoteny

幼体发育 paedomorphosis

直系同源 orthology

拓展阅读建议

大多数书籍和其他资源都只覆盖了本章讨论的众多话题的一部分。

D. R. Brooks 和 D. A. McLennan 所著的 *The Nature of Diversity: An Evolutionary Voyage of Discovery* (University of Chicago Press, Chicago, 2002); D. J. Futuyma 的文章 “*The fruit of the tree of life: Insights into evolution and ecology*” [在 *Assembling the Tree of Life* 的 25–39 页, 由 J. Cracraft 和 M. J. Donoghue 编著的 (Oxford University Press, New York, 2004)], 给读者提供了系统发生方法在研究演化和生态学领域中的应用和展望。

Stephen Jay Gould 所著的 *Ontogeny and Phylogeny*

(Harvard University Press, Cambridge, MA, 1977) 是较早的一篇从发育角度解释形态演化的综述。更现代的观点可参考 R. A. Raff 所著的 *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form* (University of Chicago Press, Chicago, 1996)。

W. -H. Li 所著的 *Molecular Evolution* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997) 主要从系统发生的角度研究基因及基因组的演化。而 S. B. Carroll 所著的 *The Making of the Fittest: DNA and the Ultimate Forensic Record of Evolution* (W. W. Norton, 纽约, 2006) 涵盖了本章的很多话题。

问题和讨论

1. 第 2 章的问题 1 中, 要求你们根据以下 DNA 序列判断物种 1、2、3 的系统发生关系:

(物种 1) GCTGATGAGT

(物种 2) ATCAATGAGT

(物种 3) GTTGCAACGT

(物种 4) GTCAATGACA

物种 4 是外类群。假设这些物种属于具有不同交配系统的灵长类动物: 物种 1 和物种 2 是一夫一妻制的, 而物种 3 和物种 4 是一夫多妻或一妻多夫制的。我们又恰好知道另一个物种 (物种 5) 也是一夫多妻 (一妻多

夫) 制, 该物种与物种 1—4 的亲缘关系较远, 远于物种 1—4 之间的关系。假定你得出的系统发生历史是真实的, 请你推测一下交配系统可能的演化历史。

2. 在没有化石记录的情况下, 如何通过系统发生分析得知不同演化谱系之间分化速率 (物种数目的增加) 的差异?

3. 已灭绝的大角鹿 (见图 3.18) 的鹿角过于庞大, 以至于有些古生物学家认为这个物种的灭绝是因为臃肿的鹿角妨碍了它们逃避天敌。一些生物学家想知道为何会演化出如此庞大的鹿角, 有人提出具有大鹿角的雄性

更易在战斗中获胜，从而获得更多的交配机会。Stephen Jay Gould (1974) 曾根据鹿科动物鹿角大小和身体大小的异速生长关系进行了计算，结果显示，大角鹿角的大小与其庞大的体型相比是符合预期的。如果鹿角大小是与身体成比例生长的结果，那么有必要为庞大的大角鹿角找一个具有适应性优势的理由么？这个身体与鹿角大小的相关性是否暗示着自然选择不能阻止鹿角变得过于庞大，因而导致了物种灭绝？

4. 上一个问题（问题3）给大家举了一个例子，说明在描述演化式样时可能出现的关于演化过程的问题。下面给出了几种演化式样，请分别就每个式样提出有关演化过程的问题：（a）不同结构的变化获得了相似的适应性功能（例如，图 3.12）；（b）演化趋势（例如，图 3.21）；（c）逆行演化（例如，蝾螈的生活史，图 3.7）；（d）演化过程中结构或基因的减少或丢失（例如，图 3.20）。

5. 早期对人类基因组的研究从演化和系统发生的角度提供了很多见解。请在阅读这些研究结果（International Human Genome Sequencing Consortium 2001; Venter et al. 2001）或相关评注后，提出 5 个可以

借助系统发生分析方法对人类基因组进行研究的问题或见解。

6. 在这一章的前面部分，提出系统发生的信息是描述演化式样的基础，但有些式样的确立并未参考系统发生树。看看下列的例子，思考一下哪些系统发生证据或推论未被提及：（a）相对于鳄鱼胚胎腿骨不融合的情况，鸟类胚胎发育过程中腿骨的融合是一种衍征，而非祖征。（b）五指或趾型在人类和鳄鱼中是同源的。（c）黄蜂的刺由产卵器衍生而来，但在结构和功能上都有所改变。（d）哺乳动物演化过程中牙齿个性化了，但这一模式在鲸的演化过程中反转了。（e）蝾螈的幼体发育是一种衍征。

7. C 值悖论的提出是基于生物学家的这样一系列假设：两栖动物比鱼类复杂，爬行动物比两栖动物复杂，且哺乳动物比爬行动物复杂。如果这些假设不成立，这个“悖论”是否就不存在了？你将如何客观地判断这些假设是否成立？

8. 人们为什么会对违反多洛氏法则（Dollo's law）的现象感到吃惊？即演化中丢失的复杂特性（如鸟类的牙齿）在很长时间之后又重新获得的现象。

（施逸豪、孙田舒、王雪霏、艾宇熙、朱辰麒、顾红雅译，饶广远校）

化石记录中的进化

尽管人们可以借助现生生物推断生物演化的部分历史，但是解读这一历史过程的直接证据是化石记录。化石可以向我们叙说地球上曾经存在的数不胜数的生物，但在现在它们没有留下任何后裔；同时，化石也能向我们讲述地球上曾经发生过的一幕幕生物大灭绝和大辐射事件，也只有化石才能解释地球早期发生的板块运动和生物的迁徙，从而更好地理解现生生物的地理分布格局。当然，也只有通过化石记录，我们才能得知演化事件发生的准确时间及促使其发生的环境条件。与此同时，化石记录还提供了许多从其他途径无法获得的细节。例如，尽管对比其他灵长类，我们可以推测人类谱系演化中的部分变化，然而化石记录不仅证实了其中的部分推论，还揭示了诸如特定解剖学结构变化序列的信息，而这些信息显然是无法仅通过对比现生类群获得的。

化石记录主要提供两大类重要证据：特定谱系的表型转换和生物多样性的时空变化。其中，第一类证据是本章节将要讲述的主要内容。

地质学基础

地球表面岩石源于其深处挤压出的熔融物质（岩浆）。这些挤压和喷出发生在火山爆发过程中，其中大多数岩石源自形成于洋中脊的新地壳（图 4.1）。由此来源形成的岩石被称作火成岩（igneous，拉丁文意为“来自火”）。经由地层的沉积、成岩作用形成的岩石是沉积岩（sedimentary，拉丁文意为“沉淀”或“下沉”），其组成成分通常来自其他更古老的岩石的风化产物以及水流搬运的沉积物。在高温高压的作用下，火成岩和沉积岩都可质变为变质岩（metamorphic，拉丁文意为“改变的类型”）。

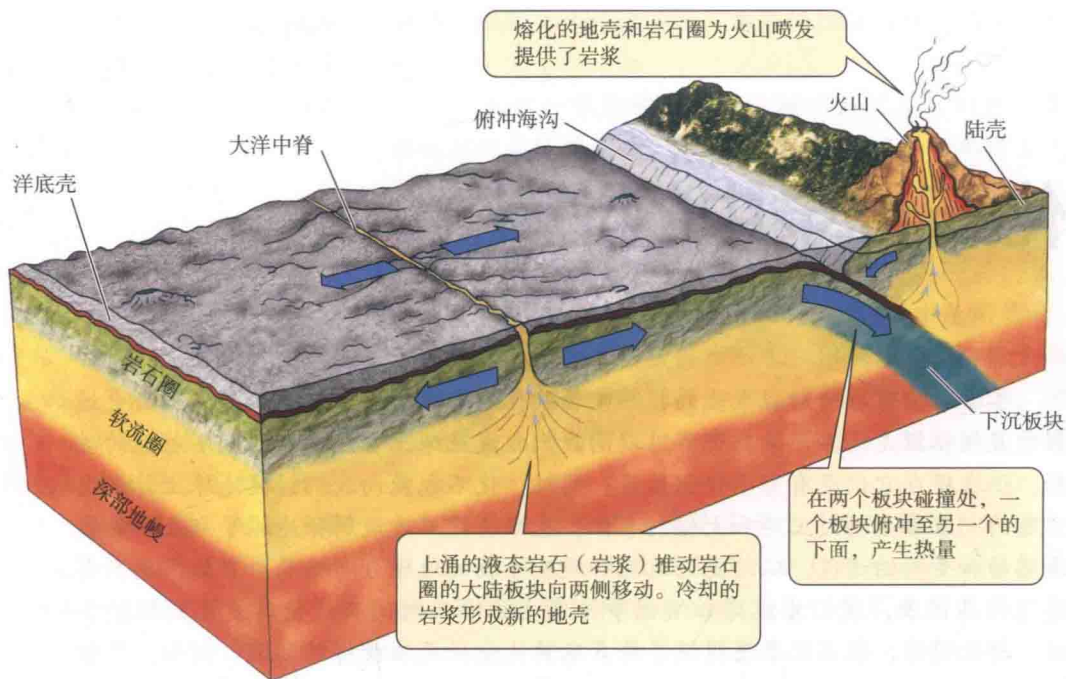
化石大多数发现于沉积岩中，而非火成岩中。在变质岩中，即使有化石，通常也已经变得面目全非。还有极少数的化石埋藏于其他基质里，例如：在琥珀（石化的树脂）中发现过昆虫，在永冻土层中发现过猛犸象及其他少数物种。

板块构造

尽管阿尔弗瑞德·魏格纳（Alfred Wegener）早在 1915 年就提出了大陆漂移概念，但是直到 20 世纪 60 年代，找到了决定性的证据和完善了大陆漂移的理论机制才使得大多数地质学家承认其真实存在。板块构造理论（plate tectonics）最终导致地质学发生了革命性的变化。

岩石圈，即地球最外层的固态部分，包括大陆以及海洋之下的地壳。岩石圈包括 8 个主要的大板块（plate）和一些小板块，它们漂浮在更致密且具流动性的软流圈之上。来自地核的热量驱动了软流层内部对流。在某些特定的地点，如大

图 4.1 板块构造理论。大洋中脊处，上涌的岩浆形成了新的岩石圈并推动着已有的板块向两侧运动。当两个板块发生汇聚，其中一个板块俯冲到另一个板块的下方，这一过程经常导致地震和造山运动。这一过程产生的热量熔化了岩石圈，造成火山活动。



西洋底部纬度方向绵延的洋中脊，来自软流圈的岩浆被挤压上涌到地球的表面，经过冷却和扩张形成了新的地壳，推动着现有的板块向两侧移动。板块移动的速度可达每年 5~10 cm。当两个板块发生汇聚时，其中一个板块的前端边缘可能被迫陷入到另一个板块的下方 [该现象被称为俯冲 (subduction)]，重新加入到软流圈中。这类碰撞产生的压力是造山运动的主要成因。当板块漂移到某个“热点”上方，岩浆可以从软流圈直接上升到地表，这样就产生了火山群，或使得大陆被分开形成裂谷。非洲东部的巨大湖泊就是这样一个大裂谷，夏威夷群岛位于太平洋底部的地壳断裂带之上，是太平洋板块运动到“热点”上方引起火山爆发而形成的火山岛链 (见第 6 章)。

地质时期

天文学家积累的证据表明宇宙发源在大约 140 亿年前的一次“大爆炸”，后以此为起点膨胀而成。地球和太阳系的其他星球形成于大约 46 亿年前，但是目前地球上已知的年代最久远的岩石仅有 38 亿年的历史。生物大约在 35 亿年前开始出现；而最早的动物化石证据距今约 8 亿年 (见第 5 章)。

如此之长的时间跨度是我们很难理解的。我们可以做如下的类比，如果地球的年龄代表一年，生命的首次出现在三月下旬；海洋动物在十月末首次出现；12 月 26 日，恐龙灭绝，哺乳动物开始分化；12 月 31 日午夜前大概 13 个小时的时候，人类和黑猩猩从共同的祖先走向了不同的分支；而从耶稣诞生之日起的公元纪年，仅仅开始于午夜之前的 13 秒。

地质事件发生的绝对年龄通常可以通过放射性同位素测年 (radiometric dating) 获得，该方法借由测定火成岩中的矿物所含的特定放射性元素的衰变而确定其年龄。随着时间推移，放射性原子 (如铀-235) 衰变为一个稳定的子系原子 (铅-207) 的概率是恒定的。因此，每一种元素都有特定的半衰期。例如铀-235 的半衰期大约为 7 亿年，意味着每经过一个 7 亿年的周期，在该周期开

始时存在的铀-235原子中的一半将会衰变成为铅-207。基于此原理，岩石样本包含的母原子与子系原子的比率便可用于估测该岩石的年龄（图4.2）。只有火成岩可以用放射性定年，因此包含化石的沉积岩的年龄必须借由测定排列于其上方或者下方的火成岩的年龄进行推算。

早在发现放射性现象之前——事实上，在达尔文时代之前——地质学家们便应用较年轻的沉积岩覆盖于较老的沉积岩之上这一原则来估测沉积岩组的相对年龄（即相对较早或较晚）。不同时间沉积的沉积岩层被称为地层（strata）。不同的地层具有不同的特征，通常包含了只在很短时间内存在的独特的化石类群，这些类群组合指示了它们所生存的时代。利用这样的证据，地质学家们可以对不同地点的同时期地层进行对比。在很多地点，沉积过程并不是连续的，并且部分沉积岩已被侵蚀；因此任何一个地区通常都存在一定不连续的地质记录，并且一定时间内的沉积地层只能在地球上很少的地方相对保存完整。总之，越是年代久远的地层，其中的化石得到较好保存的机会便越小，这是因为侵蚀和变质作用使得这些化石记录被破坏的机会大为提高。

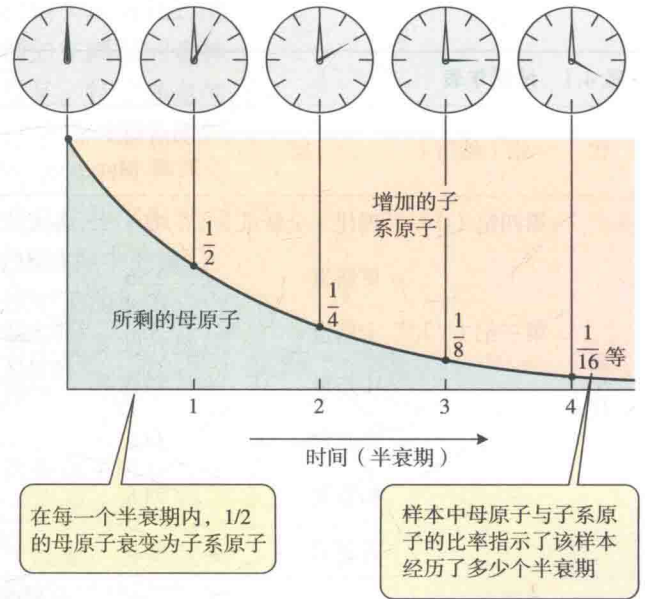


图4.2 同位素测年。母原子的减少和子系原子的增多以一个稳定的速率进行。在一个半衰期（一个时间单位，每种放射性元素有其特有的半衰期）内，一半的现有母原子衰变为子系原子。两种元素的相对含量指示了该样本经历了多少个半衰期。（来自 Eicher 1976）

地质年代表

地质年代表（geological time scale）（表4.1）中多数代和纪是由达尔文时期之前没有进化思想的地质学家所命名和排序的。这些地质学中的代和纪是通过其中所含特定化石类群进行区分的，并且时至今日，这种区分在实践中很实用。动物区系组成的巨大变化——重大灭绝事件的结果，标记了这些代和纪的界线。这些界线的绝对年龄仅是估计的近似值，随着更多信息出现和积累，会进行细微修正。

显生宙（以首次大量的动物出现为标志）分为三个代（era），并且每个代都被分为若干个纪（period）。我们其后将会经常提及这些时代的划分，还会提及新生代再分的单位“世”（epoch）。每个学习进化的学生都应该牢记地质年代的时序，以及几个关键的起点时间，例如古生代的开始时间（寒武纪，54 200 万年前，即 542 Mya）、中生代的开始时间（三叠纪，251 Mya）、新生代的开始时间（第三纪，65.5 Mya）和更新世的开始时间（2.56 Mya）。

化石记录

某些特定地点的一些较短时段的化石记录留下了详细的进化历史，而且一些生物类群，例如具有硬壳的大量浮游原生生物，留下了非常好的纪录。在某些方面，例如在许多高等级分类群（如：门，纲）的时间分布上，化石足以提供相当好的记录（Benton et al. 2000）。然而，在其他诸多方面，化石记录非常不完整（Jablonski et al. 1986）。因此，许多分类群的起源一直不清。我们熟知的化石记录不完整性还表现在持续的发掘工作不断带来新的发现。例如，2006年西班牙新发现一个巨大的恐龙化石，有可能是欧洲发现的最大的陆生动物，也是目前全球已知的最大动物之一（Royo-Torres et al. 2006）。自20世纪90年代早期以来，记录鸟类起源于恐龙的大多数发现都来自中国地层。

表 4.1 地质年表

代	纪 (缩写)	世	起点距今 时间 /Mya	大事记
新生代	第四纪 (Q)	现代 (全新世)	0.01	各大陆已处于现在位置; 多次出现冰川活动和海平面下降; 生物地理分布变化; 大型的哺乳动物和鸟类灭绝; 由直立人到智人进化; 农业和文明的兴起
		更新世	2.56	
	第三纪 (T)	上新世	5.3	各大陆接近现在位置; 气候变化趋于干冷; 哺乳动物、鸟类、蛇类、被子植物、传粉昆虫和硬骨鱼类发生辐射进化
		中新世	23.0	
		渐新世	33.9	
		始新世	55.8	
		古新世	65.5	
中生代	白垩纪 (K)		145	大部分的大陆已经分离; 恐龙继续辐射进化; 被子植物、哺乳动物和鸟类的多样性持续增加; 末期发生包括最后的菊石和恐龙在内的大灭绝
	侏罗纪 (J)		200	泛大陆分裂; 恐龙和其他爬行类多样化; 最早的鸟类; 早期哺乳动物; 裸子植物占据统治地位; 被子植物的进化; 菊石辐射进化; “中生代海洋革命”
	三叠纪 (Tr)		251	泛大陆开始分离; 海洋生物多样性增加; 裸子植物占据主导地位; 爬行动物进一步发展, 出现最早恐龙; 最早哺乳动物
古生代	二叠纪 (P)		299	各大陆汇聚成泛大陆; 冰川活动; 海平面降低; 高等鱼类大发展; 昆虫开始迅速发展, 种类增多; 两栖类动物开始衰退; 爬行动物包括似哺乳的爬行动物有了新发展。该时期结束时发生重大的生物灭绝事件, 尤其是海洋生物大量灭绝
	石炭纪 (C)		359	冈瓦纳古陆和小的北方大陆形成; 由早期维管植物, 尤其是石松类、木贼纲和蕨类组成广阔森林; 有翅昆虫的早期进化; 两栖动物多样化; 最早的爬行动物出现
	泥盆纪 (D)		416	硬骨鱼类辐射; 三叶虫多样性增加; 菊石、四足动物、昆虫、蕨类植物和种子植物起源; 晚泥盆纪大灭绝
	志留纪 (S)		444	无颌类脊椎动物辐射; 有颌鱼类的起源 (棘鱼, 盾皮鱼类, 硬骨鱼类); 最早的陆地维管植物和节肢动物出现
	奥陶纪 (O)		488	棘皮动物、其他无脊椎动物门类和无颌类脊椎动物的大辐射; 奥陶纪末大灭绝
	寒武纪 (C)		542	海洋后生动物大辐射; 现生的大多数动物门类和许多动物纲级代表在相对很短的时间内突然出现; 最早的无颌类脊椎动物; 多样化的藻类
元古代			2500	最早的真核生物起源 (约 1 900—1 700 Mya); 真核动物起源; 出现动物遗迹化石 (约 1 000 Mya); 多细胞动物的出现 (640 Mya), 可能包含腔肠动物、环节动物和节肢动物
太古代			下限不明	远古生命起源 (已知最早的化石证据距今约 3 500 Mya); 原核生物 (细菌和古细菌) 的多样性; 光合作用产生氧气, 更换了贫氧的大气; 有氧呼吸的进化

数据来源: Gradstein et al. 2004。

造成化石记录不完整性的原因有以下几点。第一，许多生物很少成为化石的原因在于它们纤弱，或者缺少坚硬部分，或者所处的环境——例如在潮湿的森林环境——在那里有机体会很快地腐烂掉。第二，由于沉积地层在某一特定地点的形成是非常偶然的，通常只能保存该地区在时间序列上曾经栖息过的小部分生物类群。第三，化石记录若要被发现，埋藏化石的沉积地层必须凝结固化成岩；这些沉积岩必须历经数百万年的历史而未被侵蚀、变质或消融；并且这些沉积岩必须露出并让古生物学家获得标本。最后，那些重要而有趣的进化过程中的变化，并不一定刚好出现在那些为数不多的、当时正好保存了相应沉积记录的地方；一个物种有可能在别处进化出了新的特征，然后再迁移并保存在后来被发掘的地层中。古生物学家认为，目前已被描述的大约 250 000 种化石生物仅占曾经在地球上生存过的生物种类的不到百分之一。

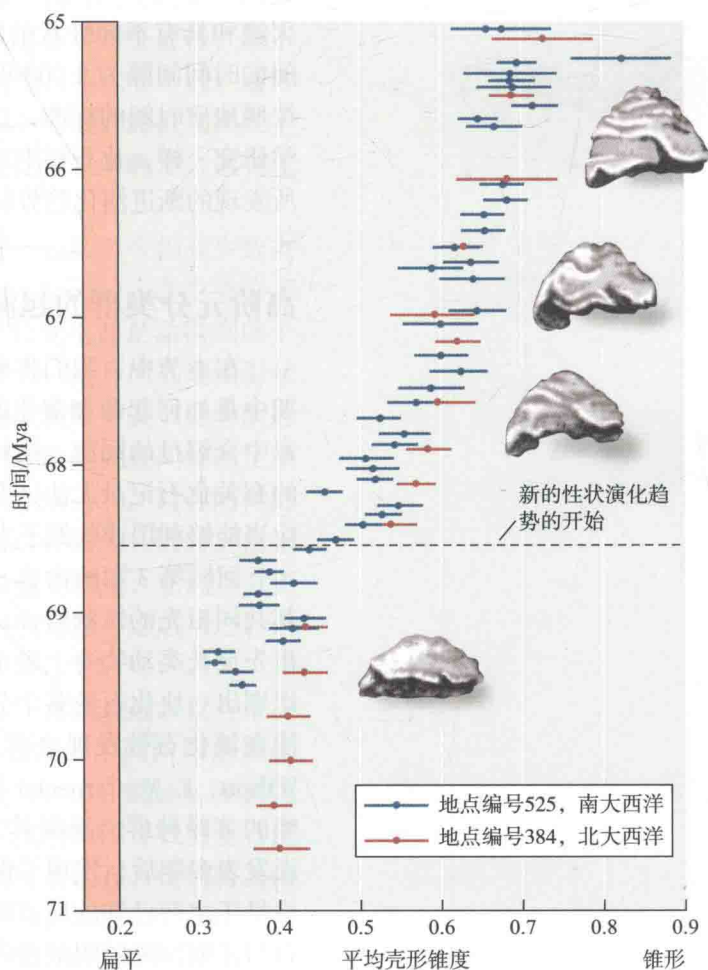
我们需要考问化石记录的两个最基本的问题。第一，它是否提供了进化改变的新证据——即带着饰变的传衍（descent with modification）。第二，是否如达尔文所提议，进化是一个渐变的过程。正如下例所展示，对于第一个问题，答案毫无疑问是“是”。而对于第二个问题，尽管化石记录提供了许多渐变性进化的例子，但我们必须承认某些特征可能是由大的、不连续的变化形成的。

种内的进化改变

只有在较短的地质时间范围内才有可能获得一段详细、连续的地层记录。而其中的某些记录保存了单个谱系的进化历程。在许多这样的案例中，生物性状趋于渐进式进化（Levinton 2001）。上述的进化历程在一种数量丰富的海洋底栖的具碳酸钙外壳的单细胞原生生物——浮游有孔虫的身上得到了很好的体现。例如，Michal Kucera 和 Bjorn Malmgren（1998）发现在一个大约 300 万年的时间跨度内，有孔虫目 *Contusotruncana* 属的壳形越来越锥形化（图 4.3）。

在另一个详细研究的案例中，Michael Bell 及其同事（1985）研究了中新世的棘鱼（*Gasterosteus doryssus*）化石，在 110 000 年的时间跨度之间，这种鱼年复一年地被埋藏到地层中。在他们所研究的 5 个性状中，有 3 个的变化或多或少体现出独立性和渐进性（图 4.4A）。而另外 2 个性状则在某个时间点突然发生了变化。导致这些变化的原因是本地生物种群的

图 4.3 有孔虫目 *Contusotruncana* 属壳形的渐进演化。图中展示了本属已发现的 3.5 My 时间跨度之间的从最古老的（虚线）到最新的（顶部）化石样本的壳形锥度平均值变化。圆点代表了样本的年代，横线则代表了该时期发现的化石样本壳形锥度的变化范围。值得注意的是，在经历了前 2.5 My 壳形相对稳定的演化历程之后，壳形的锥化趋势在之后开始加强。本案例中较早出现的原始类型，具有扁平化的壳形，被命名为 *C. fornicata*，而随后进化出的锥形化壳形的种则被命名为 *C. contusa*。（来自 Kucera and Malmgren 1998）



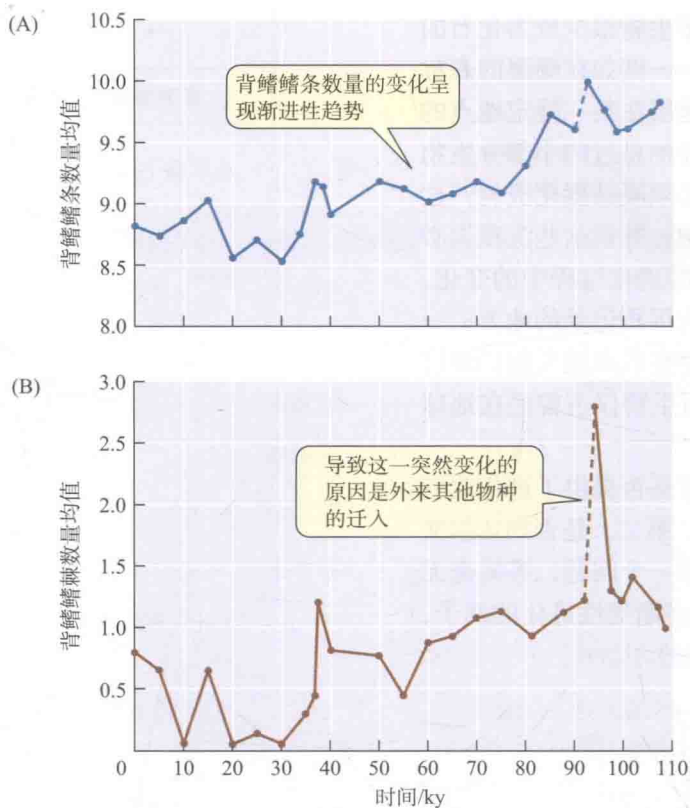
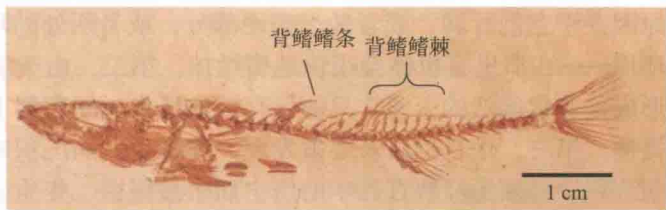
化石棘鱼 (*Gasterosteus doryssus*)

图 4.4 化石棘鱼 *Gasterosteus doryssus* 性状均值的变化趋势。(A) 在涉及 5 个性状的研究中, 包括背鳍鳍条数量在内的 3 个性状, 体现出独立性和渐进性演化的趋势。(B) 包括背鳍鳍棘的数量在内的两个性状呈现出突然变化。本图中各性状值的统计间隔为 5 000 年 (5 ky), 总时间跨度为 110 000 年 (110 ky)。(来自 Bell et al. 1985; 图片由 M. Bell 惠赠)

灭绝和具有不同性状的外来种群 (貌似不同的物种) 的迁入 (图 4.4B)。样本之间的时间间隔为 5 000 年, 按照人类的正常标准, 这是一个相当大的跨度, 然而按照地质时间的标准, 这是一个相当细微的时间尺度。如果像其他典型的古生物学研究一样, 化石样本之间的时间间隔长达数十万年, 那 Bell 及其同事的研究中所发现的渐进演化趋势就不会如此的明显了。

高阶元分类群的起源

在本节中, 我们将列举几个宏进化变化——即高阶元分类群在漫长的地质时期中是如何起源和演化的例子。这些例子阐明了一些重要的基本概念, 例如第 2 章中介绍过的同源、结构与功能的变化以及镶嵌进化。此外, 进化论反对者声称的有关化石记录无法证明宏进化的观点无疑是谎言。任何受过生物学教育的人都应当能够利用这些例子来反驳进化论反对者的上述观点。

回顾第 3 章的内容, 通过对比现生种群之间的系统发生关系, 往往可以推测其共同祖先的性状特征; 对于这一点, 我们是非常肯定的。例如, 人类从我们的祖先灵长类动物身上继承了尾骨和能对握的趾 (见图 3.3)。因此, 我们通常可以识别出一块化石是某个分类单元起源和演化历程中的一个过渡阶段, 这是因为即使在该化石被发现之前, 我们已经可以推测出它的一些关键特征。例如, E. O. Wilson、F. M. Carpenter 和 W. L. Brown 通过对比现生的较原始的蚂蚁种群和其近缘的黄蜂种群, 推测其共同祖先应当具有的性状特征。在 Wilson 及其同事的假设发表多年后, 发现了保存在琥珀中的白垩纪蚂蚁 (*Sphecomyrma*), 这一化石记录早于之前已知的所有蚂蚁化石。通过对比我们可以发现, 来自白垩纪的蚂蚁化石与先前预测的蚂蚁祖先的形态特征几乎完全相合 (图 4.5)。正是基于这样的推

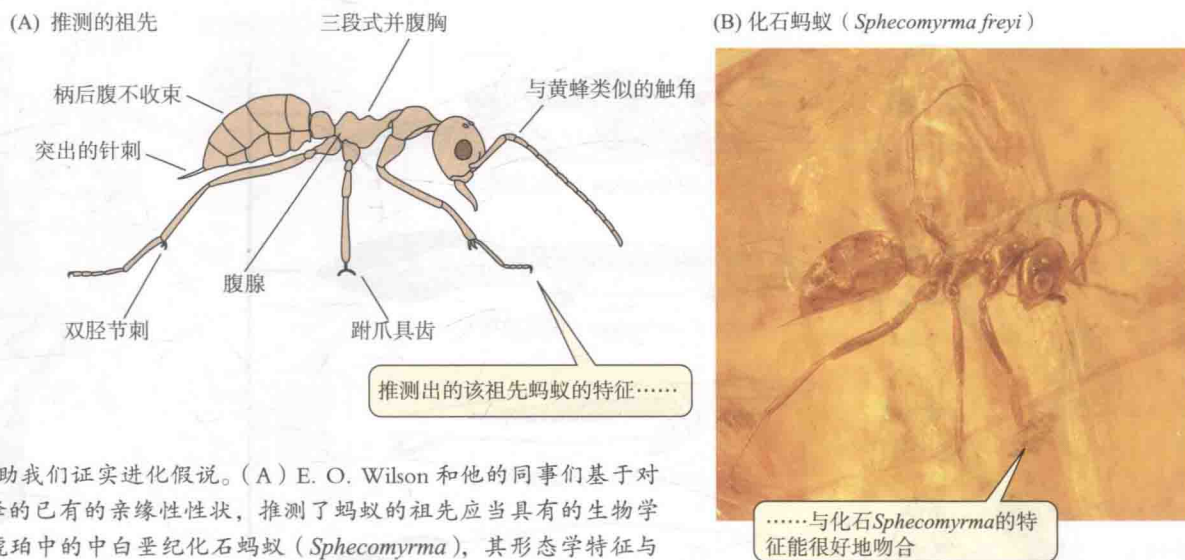


图 4.5 化石可以帮助我们证实进化假说。(A) E. O. Wilson 和他的同事们基于对比现生的蚂蚁和黄蜂的已有的亲缘性性状，推测了蚂蚁的祖先应当具有的生物学特征。(B) 保存在琥珀中的中白垩纪化石蚂蚁 (*Sphecomyrma*)，其形态学特征与先前研究人员假设的蚂蚁祖先能很好地相合。(来自 Wilson et al. 1967; B 由 E. O. Wilson 惠赠)

测，高阶元分类群演化的中间阶段才得以被识别和确认。

高阶元分类群进化的早期阶段往往是某个干群 (stem group) 的成员，并在之后由该进化支上演化出了现代的冠群 (crown group)，但该干群成员并不具有冠群的所有典型性状特征。已灭绝的类型之间的关系，或者它们与现生类型之间的关系，可经由系统发生分析进行推测。这类分析通常基于形态学特征进行，基于 DNA 序列进行的系统发生分析则很少被使用，除非涉及的化石年代非常近。通常情况下，我们无法确定一个化石生物 (例如 *Sphecomyrma*) 是冠群的祖先还是干群中与冠群祖先亲缘关系很近的其他成员。但是相较于进化位置的确定，这类化石更重要的作用在于解释性状进化的各个阶段。

四足动物的起源 肉鳍鱼类出现于 408 Mya 的泥盆纪，包括至今仍有少数类群存活的肺鱼类、腔棘鱼和已经灭绝的骨鳞鱼类 (osteolepiforms)，这些类群之间的区别在于牙齿和头盖骨的结构 (图 4.6A)。骨鳞鱼类是现生四足动物纲的干群，这类动物具有一个尾鳍和由几个较大的中心骨以及细长的侧骨向远端辐射状排列而组成的肉质偶鳍。其头部不能向身体方向弯曲，脑颅被颅中关节分为前后两部，该结构在今天生活的肉鳍鱼类中仍可见到。最先出现的毫无疑问的四足动物，如发现自格陵兰泥盆纪最末期地层中的鱼石螈 (*Ichthyostega*)，具有同样的尾鳍以及独特的牙齿和头骨构造，但是其后脑壳的鳃盖骨已经消失；同时，由于具有一个更灵活的颈部构造，其头部可以更好地转动。最重要的是，它们具有更大的胸鳍、腹鳍腰带和充分发育的具有超过五根指骨的四肢结构 (这点与之后出现的所有四足动物均不同；Clark 2002)。

显然，鱼石螈显示出肉鳍鱼类和四足动物的镶嵌特征。直到最近，仅有很少的化石，如潘氏鱼 (*Panderichthys*)，提供了从鳍向四肢过渡的中间阶段的证据 (见图 4.6A)。为了能够给这个演化序列填补更多的缺失环节，Neil Shubin 及其同事在加拿大北部可能为泥盆世的地层进行了考察，发现了他们试图寻找的化石证据：一套富含化石的地层，其中埋藏了“近四足化”的肉鳍鱼化石，他们将其命名为提塔利克鱼 (*Tiktaalik roseae*) (Daeschler et al. 2006; Shubin et al. 2006)。与鱼石螈类似，提塔利克鱼具有扁平、灵活的头骨，增长的吻部以及鳃盖骨缺失；

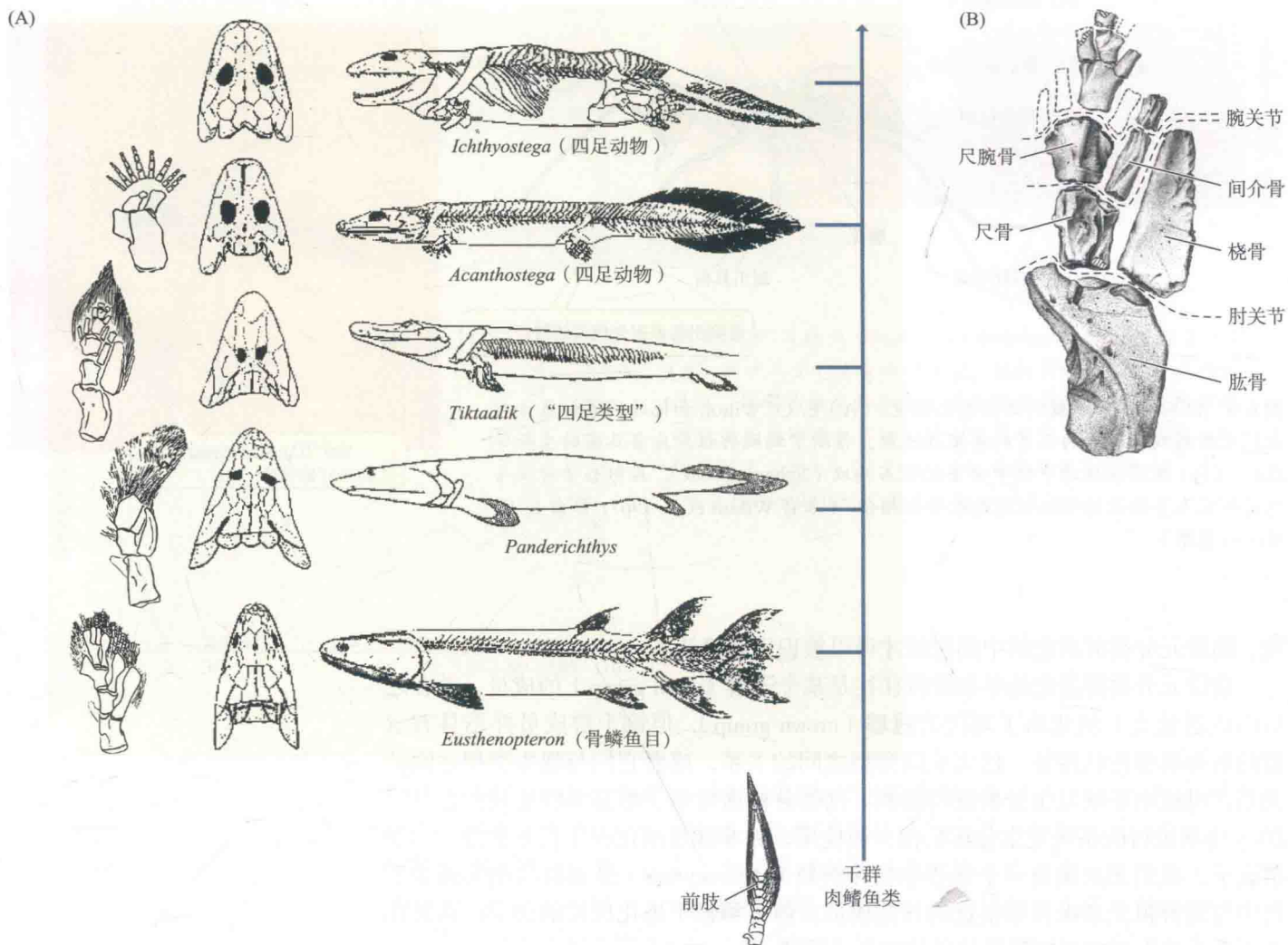


图 4.6 (A) 从干群——肉鳍鱼类到早期四足动物 [棘螈 (*Acanthostega*), 鱼石螈 (*Ichthyostega*)] 的演化, 包括新近发现的中间过渡类型 *Tiktaalik*。尽管与真掌鳍鱼相比, *Tiktaalik* 和四足动物的头骨更加扁平, 但除了头骨后部的鳃盖骨在四足动物中已经消失这一点区别之外, 二者的结构是十分相似的 (图中左

侧所示)。在左侧前肢结构的绘图中, 请注意 *Tiktaalik* 前肢的过渡结构。(B) *Tiktaalik* 的胸鳍 (或前肢) 的手绘图, 显示了关节的位置和与四足动物的四肢骨骼同源的结构。四足动物的指骨可能由鳍末端的许多小骨 (辐鳍骨) 演化而来。(A 来自 Ahlberg and Clack 2006; Shubin et al. 2006; B 来自 Shubin et al. 2006)

同时, 它还具有重叠的肋骨, 能够为其身体在陆地上进行活动提供支持。最重要的是, 提塔利克鱼的胸鳍带骨 (肩带) 是肉鳍鱼类和四足动物之间的过渡阶段。它的肱骨、尺骨、桡骨和腕骨与早期四足动物显然是同源的; 与此同时, 这还揭示了一个关键的特征: 四肢在腕部和肘部可以发生弯曲 (图 4.6B)。所有这些有关带骨、肢骨和肋骨的解剖学细节均显示提塔利克鱼能够将它的身体抬离地面——好像做俯卧撑一样。它的头骨也具有一些包括灵活性较低的脑颅关节在内的过渡性特征 (Downs et al. 2008)。它的呼吸方式也是介于肺鱼和陆生四足类之间的过渡类型。这些特征在最近发现的一种介于提塔利克鱼和鱼石螈之间的早期四足动物——孔螈 (*Ventastega*) 身上体现得更加显著。它的四肢和腰带与鱼石螈的很像, 而其头骨, 除了一些骨骼在模式上更接近鱼石螈以及丢失了头盖骨关节之外, 与提塔利克鱼更为相似 (Ahlberg et al. 2008)。提塔利克鱼、孔螈以及它们的近缘种作为进化的过渡形态, 使得鱼类和早期四足类之间的界线变得

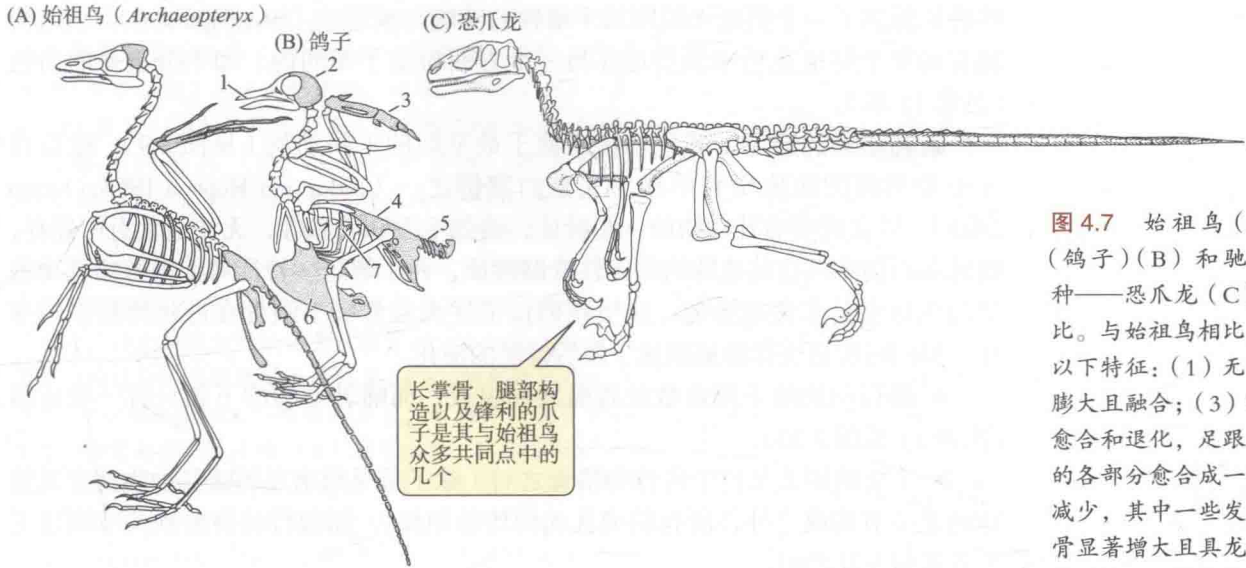


图 4.7 始祖鸟 (A), 现代鸟类 (鸽子) (B) 和驰龙类恐龙的一种——恐爪龙 (C) 的骨架特征对比。与始祖鸟相比, 现代鸟类具有以下特征: (1) 无牙齿; (2) 颅骨膨大且融合; (3) 掌部的三趾发生愈合和退化, 足跟离地; (4) 骨盆的各部分愈合成一体; (5) 尾椎骨减少, 其中一些发生愈合; (6) 胸骨显著增大且具龙骨突; (7) 肋骨骨质硬, 加强胸腔强度。兽脚类肉食恐龙与始祖鸟在结构特征上有许多共同点, 其中掌部和腿部的结构在本图中体现得最明显。(A, B 来自 Colbert 1980; C 来自 Ostrom 1976)

模糊起来。

鸟类的起源 近些年来, 科学界已经清楚地证实鸟类就是恐龙。不久之前, 鸟类 (直到近期还被归到鸟纲之下) 的定义标准还是它们的羽毛。然而由于一些发现于中国的意义非凡的化石, 原本用以区分鸟类和恐龙的标准如今已不再适用 (Chiappe and Dyke 2002; Xu et al. 2003; Norell and Xu 2005; Chiappe 2007; Xu et al. 2011)。鸟类很明显应当归入包括暴龙属和驰龙科的成员 (如: 迅猛龙, 恐爪龙) 在内的兽脚类肉食恐龙之中。

始祖鸟是首个被发现的具羽毛的恐龙 (或称原始鸟类) (1860 年, 发现于德国的侏罗纪地层)。它只具有现代鸟类的少数骨骼特征 (图 4.7A, B)。除了具有羽毛并因此拥有飞行的能力之外, 它的众多特征——如具牙齿的嘴、拥有长且具爪的发达的掌部、长尾巴以及腿部构造——都与兽脚类肉食恐龙十分相似, 而该类恐龙中的大部分成员也都具有类似的小体型 (图 4.7C)。可以预见的是, 羽毛这一曾经被作为鸟类的决定性特征, 未来将会被发现在存在于其他兽脚类肉食恐龙的身上。

自 1996 年以来, 徐星 (Xing Xu)、Mark Norell 和许多其他研究人员已经描述了发生在中国的带羽毛的兽脚类恐龙身上的惊人变化。在其中一些种类如美颌龙科中华龙鸟的身上, 羽毛呈细丝状覆盖在其身体之上。而另一些恐龙诸如窃蛋龙类尾羽龙属, 则在前肢和尾巴顶端长有长且宽阔的羽毛。至少有两种神奇的四翅恐龙——顾氏小盗龙和赫氏近鸟龙, 它们的四肢均长有长羽毛。今天, 羽毛已经被认为是整个兽脚类恐龙分支 (甚至有可能包括暴龙) 的特征性状, 而且有报道称在一种亲缘关系很远的恐龙中 (鸟臀类, 见图 5.20) 也存在。某些现代鸟类的特征, 如中空骨骼, 在兽脚类恐龙中进化出来的时间要远早于始祖鸟, 而诸如尾椎骨融合等另一些特征则在晚些时候才出现。再后来, 一个谱系演化出了诸如具有龙骨突的胸骨、牙齿消失和爪子退化等特征, 这些特征代表了现今仍然存活的 1 万余种恐龙。

我们无法确定兽脚类具有中空骨骼和中华龙鸟身体覆盖羽毛的适应性功能, 尽管保暖有可能是羽毛最原初的功能, 但它们后来在飞行中起到了相当重要的作用 (中空骨骼可以减轻负重, 同时一些羽毛也逐渐变化为像机翼的形状)。这

些特征提供了一个例证来说明某个结构的功能与预适应 (preadaptation), 该结构拥有的某个特征在后来偶然地在另一个方面扮演了不同的、却十分重要的角色 (见第 11 章)。

哺乳动物的起源 哺乳动物起源于最早期的羊膜动物 (见图 2.9), 这是有关重要类群的演化研究中最为完整的案例之一 (Sidor and Hopson 1998; Kemp 2005)。尽管现生哺乳动物的一些特征, 诸如毛发和乳腺等, 无法在化石中保存, 哺乳动物仍然具有其独特的决定性骨骼特征, 而了解这些特征对于理解哺乳动物的演化历史是非常重要的。这里我们仅描述头盖骨和下颌骨在进化历程中的变化, 但同时我们也详细地描述了颅后骨骼的演化。

- 爬行动物的下颌由数块骨骼共同组成, 而哺乳动物的下颌只有一块骨骼 (齿骨) (见图 3.20)。

- 主要的颌关节位于齿骨和鳞骨之间 (除了最早期出现的哺乳动物拥有其独特的颌关节构成之外, 所有的哺乳动物均是如此), 而爬行动物的颌关节则位于关节骨和方骨之间。

- 早期脊椎动物只有一块听骨 (镫骨), 而哺乳动物的中耳具有三块听骨 (锤骨、砧骨、镫骨)。

- 哺乳动物的牙齿分化为门齿、犬齿和多尖的颊齿 (分为前臼齿和后臼齿), 而大多数的爬行动物的牙齿并无分化, 为单一类型的牙齿。

可以将大多数哺乳动物与其他羊膜动物加以区分的其他特征包括脑颅扩大、脑容量增加、眼窝后有较大的空间 (颞窝)、次生上颚将呼吸道与口腔中分隔开来。

在石炭纪最早的羊膜动物起源后不久, 其中的一支进化为了下孔大纲, 该类动物的主要特征是具有一个颞孔, 其作用可能是为增大的腭部肌肉提供附着位置以及收缩膨大后所需的空间 (图 4.8A)。颞孔在下孔大纲后来的演化中呈逐渐增大的趋势 (图 4.8B-D)。

二叠纪时期, 出现了更为进化的下孔类动物——兽孔目 (图 4.8B), 它们具有巨大的犬牙, 并且次生颞中心下凹, 显示了呼吸路径与口腔开始初步分离。后肢能够伸直, 这种姿势更接近哺乳动物而不是爬行动物。

犬齿类兽孔动物生活在晚二叠纪到晚侏罗纪之间, 代表了更为接近哺乳动物的类群。其头骨后部扁长, 这使得它的外貌与犬类很相似 (图 4.8C, D); 犬齿大而突出; 颊齿结构复杂多尖, 并具有次生腭, 这一结构在兽孔目中的部分类群是完整的, 而在另一些则并不完整。方骨与之前的兽孔类相比变得更小、更松动, 成为嵌入到鳞骨的一小部分。

在中三叠纪到晚三叠纪的较为进化的犬齿兽类中 (图 4.8E), 颊齿已经不只是一排呈直线排列的单尖齿, 而是在其内侧也有一个牙尖。这一新出现的性状开启了羊膜动物牙尖模式复杂化的进化历程, 这一性状在不同谱系中适应食物种类的不同而进化出了不同的样式。犬齿兽类的下颞不仅有老式的方骨-关节骨关节, 也出现了齿骨和鳞骨之间的关节, 这一形状的出现标志着哺乳动物和其祖先类群之间的一个关键的过渡阶段。

来自晚三叠纪和最早侏罗纪时期的摩根齿兽的牙齿已经是典型哺乳动物的样式了。摩根齿兽的关节骨-方骨关节已经消失, 同时拥有发育得比较完整的类似哺乳动物的齿骨-鳞骨关节。关节骨和方骨与镫骨一起被吸收进耳部构造, 这一构造已与现生哺乳动物十分接近, 负责将声音传递至内耳。

来自早侏罗纪的巨颅兽, 延续了摩根齿兽向哺乳动物进化的趋势, 已经十分

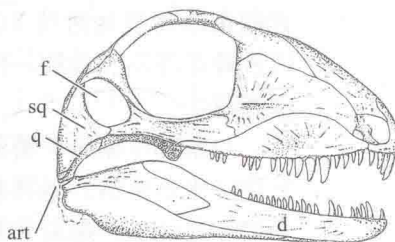
图 4.8 由下孔类到早期哺乳动物演化历程中的一些头骨：
 (A) 盘龙，哈普托兽 (*Haptodus*)。留意颞孔 (f)，下颞由多块骨头组成，单一类型牙齿，以及关节骨 (art) - 方骨 (q) 关节。(B) 早期兽孔目，巴莫鳄 (*Biarmosuchus*)。注意增大的颞孔。(C) 早期犬齿兽类，原犬鳄龙 (*Procynosuchus*)。头骨的一侧已经成为竖向的，被一个巨大的颞孔从由颞骨 (j) 和鳞骨 (sq) 组成的侧弓上分离。注意增大的齿骨 (d)。(D) 随后出现的犬齿兽类，三尖叉齿兽 (*Thrinaxodon*)。注意后部牙齿的多尖结构，大型的上下犬齿，以及相当大型的齿骨，齿骨同时在纵向上延伸以为有力的咬合肌肉提供附着的位置。(E) 相当进化的犬齿兽类，*Probainognathus*。颊齿具多尖，下颞部的关节骨和齿骨与颞骨形成关节连接。(F) 摩根齿兽 (*Morganucodon*) 几乎已经是哺乳动物了。注意具多尖的颊齿 (包括内耳) 和下颞的双关节结构，包括齿骨 (dc) - 鳞骨 (sq) 关节。(来自 Futuyma 1995; 基于 Carroll 1988 以及其他众多信息来源)

接近现生哺乳动物 (Luo et al. 2001)。这种小型动物很像摩根齿兽，但它们的关节骨 - 方骨关节已经完全从颞骨中分离并归入中耳，同时下颞完全由齿骨构成。摩根齿兽、巨颅兽以及稍后出现的哺乳动物也显示出脑容量增大的趋势，这些增大主要出现在嗅球和大脑皮层位置 (Rowe et al. 2011)。

以上描述仅仅涉及了这段复杂进化历史中最精彩的片段。例如，下颞和中耳的结构在犬齿兽类的几个不同分支内都发生了各自不同的变化 (Luo 2011)。然而，化石证据显示大多数哺乳动物式样的性状特征 (例如运动姿势、牙齿的分化、与咬合肌有关的颞骨变化、次生腭、脑容量、某些骨头变小并进一步成为中耳的小骨) 是逐渐演化而来的。进化是镶嵌发生的，不同性状特征在不同的阶段“超前”出现；并没有进化出什么新的骨头，事实上，在向现代哺乳动物进化的过程中有些骨头消失了 (Sidor 2001)，而所有保留下来的骨头都是由羊膜动物干群 (早期四足动物甚至是叶鳍鱼类) 中已存在的骨骼转变而来的。一些结构上的重大变化是与其功能的变化紧密相关的。最明显的例子就是关节骨和方骨，在其他所有的四足动物中均作为连接下颞与颞骨关节的组成部分，但在哺乳动物中转变为中耳的传声骨 (Luo 2011)。由于从下孔类向哺乳动物的进化历程经历了超过 1 亿 3 000 万年并且是渐进式发生的，因此并没有一个明确的分界点来定义哺乳动物的正式出现：有关“哺乳动物”的定义实际上具有一定随意性。

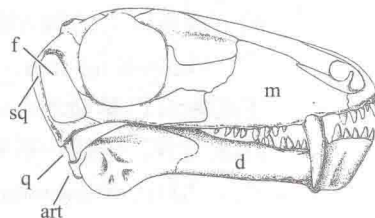
鲸类的起源 鲸和海豚，传统上被归入鲸目，

(A) 下孔类 (*Haptodus*)



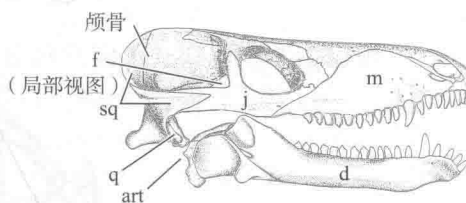
下孔类具有大型的咬合肌，下颞由多块骨头组成，齿式单一

(B) 兽孔类 (*Biarmosuchus*)



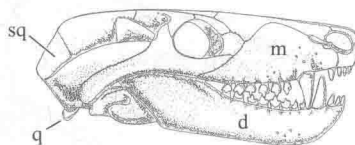
兽孔目拥有更大的犬齿，大型上颌骨 (m)，以及长脸

(C) 早期犬齿兽类 (*Procynosuchus*)



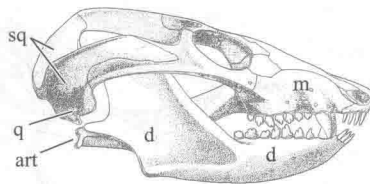
在犬齿兽类中，颞骨的侧面是竖向的，并且其侧面具有大的颞孔

(D) 犬齿兽类 (*Thrinaxodon*)



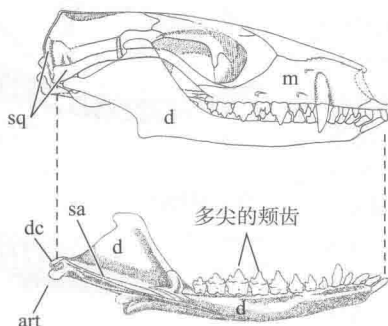
犬齿兽类的齿骨 (主要的下颞骨) 开始变大，颊齿具多尖结构

(E) 进化的犬齿兽类 (*Probainognathus*)



在相当进化的犬齿兽类中，复杂的多尖化颊齿提升了咀嚼效率，齿骨与鳞骨形成了关节连接

(F) *Morganucodon*



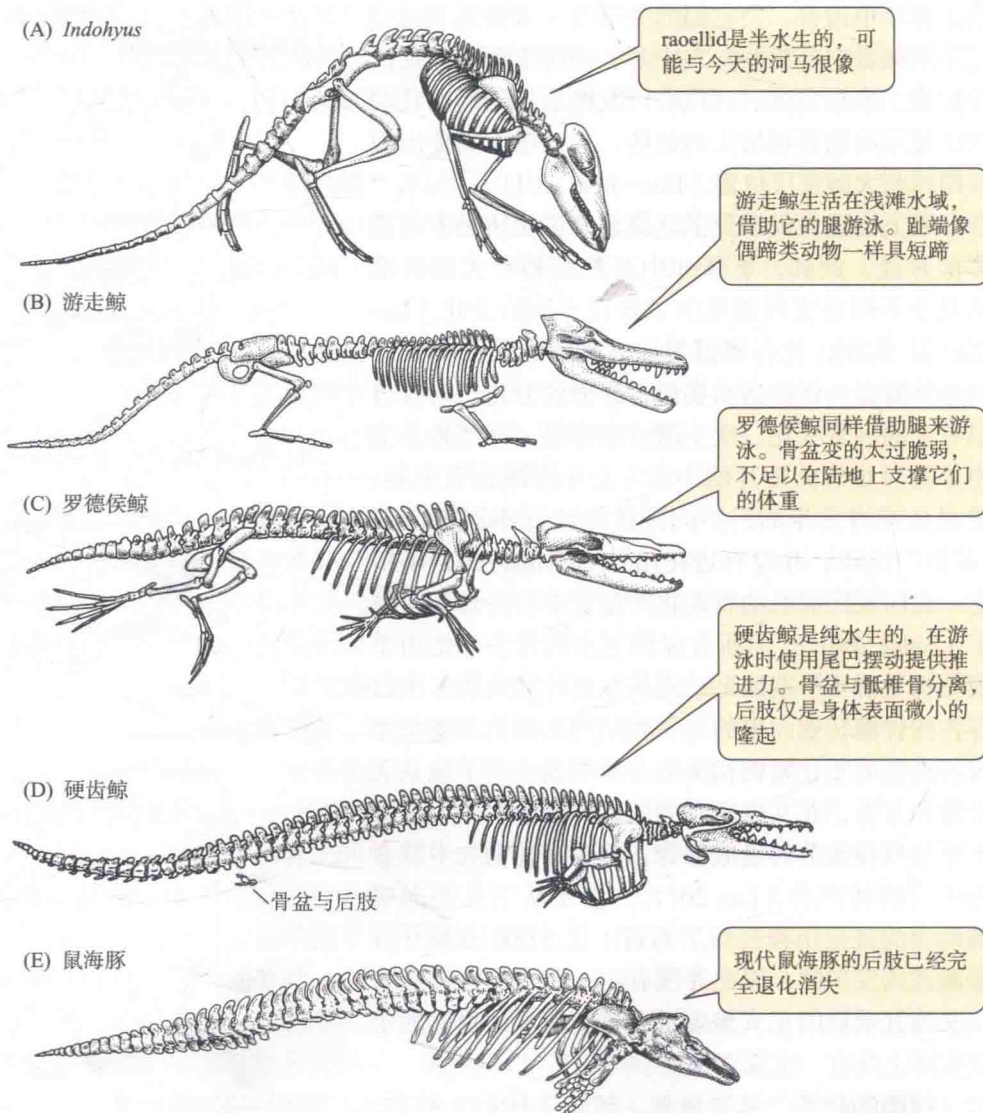
摩根齿兽几乎已经是哺乳动物了，它具有典型的哺乳动物的牙齿式样以及下颞几乎完全由齿骨构成。下颞与颞骨通过双关节连接

是由其陆生祖先进化而来的。根据分子系统发生分析，它们在现生哺乳动物中最近的亲缘类群是河马 (Gatesy et al. 1999)。因此，鲸类应当与骆驼、猪和诸如牛以及羚羊等反刍动物一样归入偶蹄目，即偶蹄类哺乳动物。现在它们被统称为鲸偶蹄目。

与基部(原始)哺乳动物相比，现生鲸类发生了巨大的变化，这是因为它们适应了水生生活。鲸类都具有形状独特的鼓骨包围耳，这是它们适应水下听音的众多变化之一；都有非常靠后的开孔于头骨顶部鼻孔；肘关节、腕关节和手指关节均被封闭在桨状鳍肢中，无法灵活转动；骨盆发育不完全(有时与下肢的残迹融合)，与脊柱分离；缺少陆生哺乳动物中普遍存在的特化融合的骶椎。齿鲸类的下颚有巨大的洞(孔)容纳脂肪垫，用以传递声音。

Philip Gingerich、J. G. M. Thewissen 及其同事发现了许多来自始新世的化石，主要来自巴基斯坦，这些化石记录了鲸类从 50 Mya 到 30 Mya 之间进化历程中的许多细节，包括一系列适应水中的运动(图 4.9)以及水下听觉的特征(Gingerich et al. 2001; Thewissen and Williams 2002; Nummela et al. 2004)。目前所知与鲸类亲缘关系最近的是生活在始新世的一种名为 Raellidae 的小型偶蹄类动物，它拥

图 4.9 重现鲸类从其陆生偶蹄类祖先以来的演化历程：(A) 生活在始新世的 raellid，有可能是鲸类的姐妹群，它们是陆生的，但是显示出了一些半水生的证据。(B) 两栖生活的游走鲸。(C) 中始新世的原鲸属罗德侯鲸具有偶蹄动物式样的踝骨，但同时已经有了很多鲸类特征。(D) 硬齿鲸，来自中始新世到晚始新世，尽管其无实际功能的骨盆和后肢仍然较大，但除此之外已经拥有了大部分现代鲸类特征。(E) 现代齿鲸类，鼠海豚 *Phocoena phocoena*。其特殊的颅骨形状说明它的鼻孔十分靠后，位于头顶，成为一个喷水孔。(A 来自 Thewissen et al. 2007; B 来自 Gingerich 2003 和 de Muizon 2001; E 由 Nancy Haver 绘制)



有与鲸类一样的独特鼓骨以及牙齿的特征，这些特征显示它像河马一样是半水生的（图 4.9A）。已知最早出现的鲸类动物，巴基鲸（*Pakicetus*，生存于 53—48 Mya），是一种陆生或半水生的动物，具有鲸类独特的鼓骨类型。稍晚出现的游走鲸（*Ambulocetus*，48—47 Mya；图 4.9B）适应沿海浅水区的生存环境。它的后腿短但是脚很大，五趾分离，趾端具短蹄。其下颌孔比巴基鲸的大，其尺寸呈稳定增长趋势。游走鲸是一种拥有长颌和齿尖减少的牙齿的捕食者。在原鲸科（如罗德侯鲸属，49—39 Mya；图 4.9C）中，骶椎间融合减弱，牙齿类型变得更加简单，同时鼻孔更加远离吻端。原鲸科具有偶蹄动物式样的踝骨同时趾端具短蹄，但是部分水生原鲸类的骨盆和后肢太过脆弱，不足以在陆地上支撑它们的体重。增大的下颌孔显示声音经由下颚的脂肪垫传入耳。生活在 35 Mya 的 *dorudontine* 龙王鲸类显示了完全适应水生生活的形状特征，它的牙齿更加简单，鼻孔更加靠后，前肢呈鳍状，腕关节和肘关节几乎不能转动。骨盆和后肢完全去功能化。缩小的骨盆与尾椎骨完全分离，后肢仅从身体表面微小的隆起。*dorudontine* 很有可能具有一个水平的尾鳍，在这点上其实离现代鲸类仅有一步之遥了。

人族化石记录

按照今天的主流观点，人科包括人类和现生大猿的共同祖先（见图 2.13）、其干群中已灭绝的成员以及该祖先的所有后代。这些后代包括非洲猿（黑猩猩、倭黑猩猩和大猩猩）及其被称为“人族”的姐妹群。由 DNA 序列的差异可推测人类和黑猩猩在 6~5 Mya 分开（见第 2 章）。迄今尚没有黑猩猩的化石被发现，但是许多种的中新世猿类曾经被明确地描述为人族化石，被认为是毫无疑问的人科干群成员。强有力的证据显示，在它们身上，许多性状特征（例如脑容量，一种度量脑尺寸的标准）普遍呈现出几乎是单向性的演化趋势（图 4.10）。很显然，现代人类在解剖学上十分接近猿猴的祖先，是由这些祖先经历了许多中间阶段进化而来的。因此，人类进化漫长历史中的绝大部分过程已经得到了很好的研究和解读。

然而，有关人族应该分为多少属和种的问题目前仍有争议，这在某种程度上是因为化石标本极其稀少，并且在时间和空间上的分布过于分散，并不足以对比发生在它们之间的差异是种内的还是种间的。某些类群的描述和鉴定仅仅是基于很少的支离破碎的骨头，而这些化石无法提供足够的信息用以进行系统发生分析。此外，各个人族成员之间的区别仅是基于一些量化（程度上不同）的差异，这些差异一般十分细微，很难判断某个较早出现的种到底是较晚出现种的祖先还是其实际祖先同支上的旁系亲属。因此，尽管人族进化的整体格局是清晰的，其内部详细的系统发生关系却并非很清楚。

所有早期的人族化石都发现自非洲，还有一些也是在非洲发现但只被某些而不是所有古人类学家认可的人族化石（图 4.11）。其中之一就是发现自埃塞俄比亚距

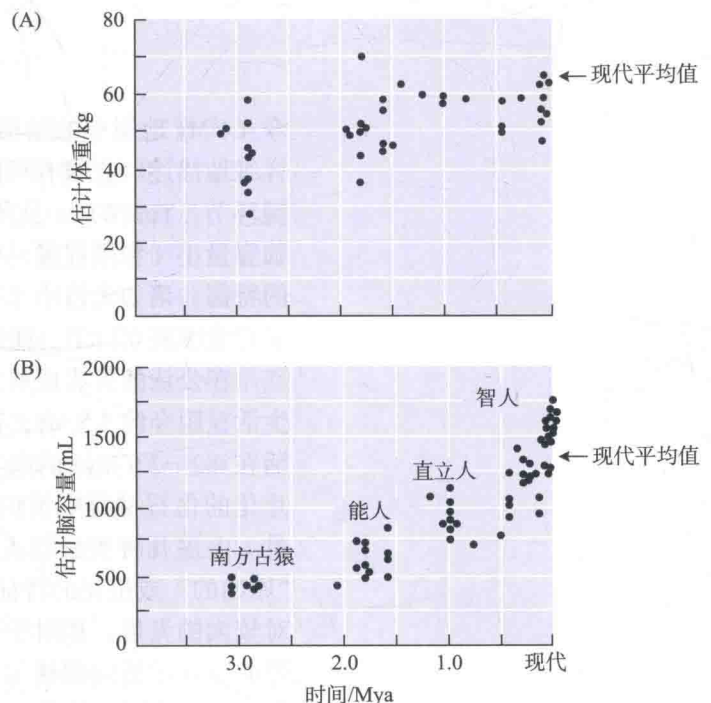
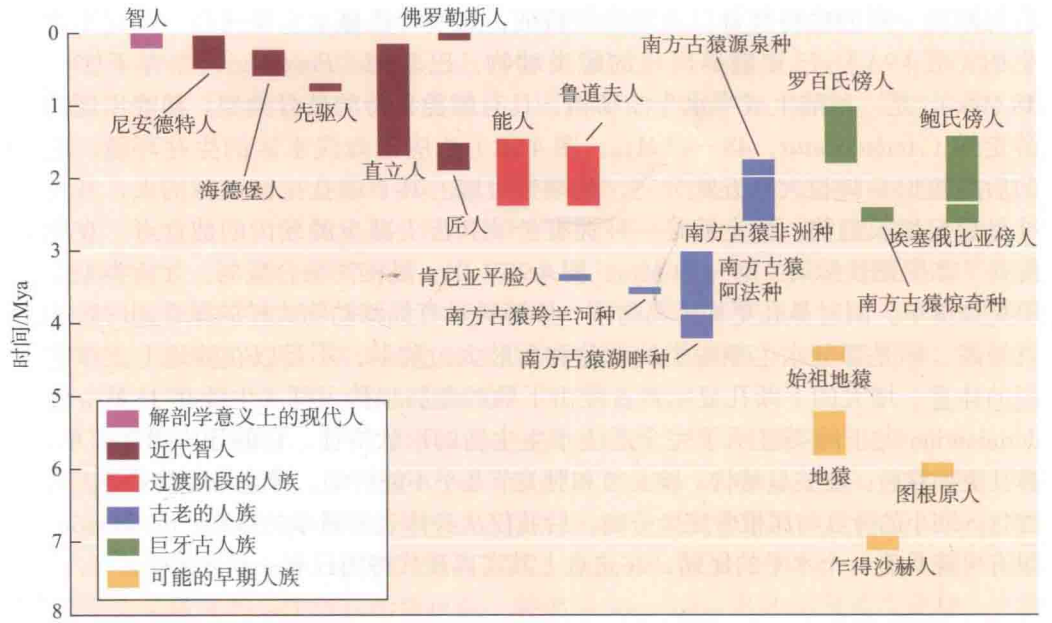


图 4.10 人族化石的体重 (A) 和脑容量 (B) 的估测值。尽管体型的大小在过去的 200 万年中并没有发生很大的变化，但是脑容量却经历了一个稳定的、持续的增长过程。（来自 Jones et al. 1992）

图 4.11 已命名的人族化石生存的大概时间跨度。每个时间跨度指示了已定年化石的年代范围或基于少量标本识别出的类群的估测年代范围。研究人员并非一致认同其中的某些形态代表了特定的物种。(来自 Wood and Baker 2011)



智人: *Homo sapiens*
 尼安德特人: *Homo neanderthalensis*
 海德堡人: *Homo heidelbergensis*
 先驱人: *Homo antecessor*
 直立人: *Homo erectus*
 佛罗勒斯人: *Homo floresiensis*
 匠人: *Homo ergaster*
 能人: *Homo habilis*
 鲁道夫人: *Homo rudolfensis*

南方古猿源泉种: *Australopithecus sediba*
 肯尼亚平脸人: *Kenyanthropus platyops*
 南方古猿羚羊河种: *Australopithecus bahrelghazali*
 南方古猿湖畔种: *Australopithecus anamensis*
 南方古猿非洲种: *Australopithecus africanus*
 南方古猿阿法种: *Australopithecus afarensis*
 罗百氏傍人: *Paranthropus robustus*
 鲍氏傍人: *Paranthropus boisei*
 埃塞俄比亚傍人: *Paranthropus aethiopicus*
 南方古猿惊奇种: *Australopithecus garhi*
 始祖地猿: *Ardipithecus ramidus*
 地猿: *Ardipithecus kadabba*
 图根原人: *Orrorin tugenensis*
 乍得沙赫人: *Sahelanthropus tchadensis*

今 4.4 My 地层中的始祖地猿 (*Ardipithecus ramidus*) (图 4.12A), 其在 2009 年被详细地描述。它很有可能是人族和人类与黑猩猩之类猿类共同祖先之间的一个关键环节。Tim White 及其合作者们报道了地猿可能拥有许多类似猿类的特征, 如脑容量小 (和黑猩猩一样的大小) 以及适应爬树的性状特征, 但它同时也具有人的特征, 诸如犬齿小 (在雄性猿类中增大以用于战斗) 以及脚和骨盆的特征指示了它能够直立行走。在他们看来地猿是否属于人族目前仍存在争议。

在公认的人族成员之中, 得到最广泛、最翔实化石证据支持的那个物种大约生活在距今约 3.5 My, 被命名为南方古猿阿法种 (*Australopithecus afarensis*)。生活在 4.2—3.9 Mya 的南方古猿湖畔种 (*Australopithecus anamensis*), 是从一些碎片化的化石材料中被识别出的, 有可能是南方古猿阿法种所在进化支的早期成员。上述几种类型与人类和黑猩猩的共同祖先相距都不远, 因为它们拥有许多“原始的”或祖先的特征 (图 4.13A, B)。它们的下面部向前突出远超过眼, 有相对较大的犬齿, 相对于手臂更长, 脑容量小 (约 400 mL), 而且指骨和趾骨均有弯曲 (指示适应爬树)。然而, 骨盆和下肢的构造清晰地显示了南方古猿湖畔种和南方古猿阿法种是双足行走的动物。实际上, 在坦桑尼亚一处阿法南猿化石点旁边, 由火山灰形成的岩石中已经发现了“化石化”的足迹。直立行走似乎是首先进化出来的人类具有的标志性特征。

晚上新世到早更新世时期, 在南方古猿阿法种之后出现的人族物种的数量

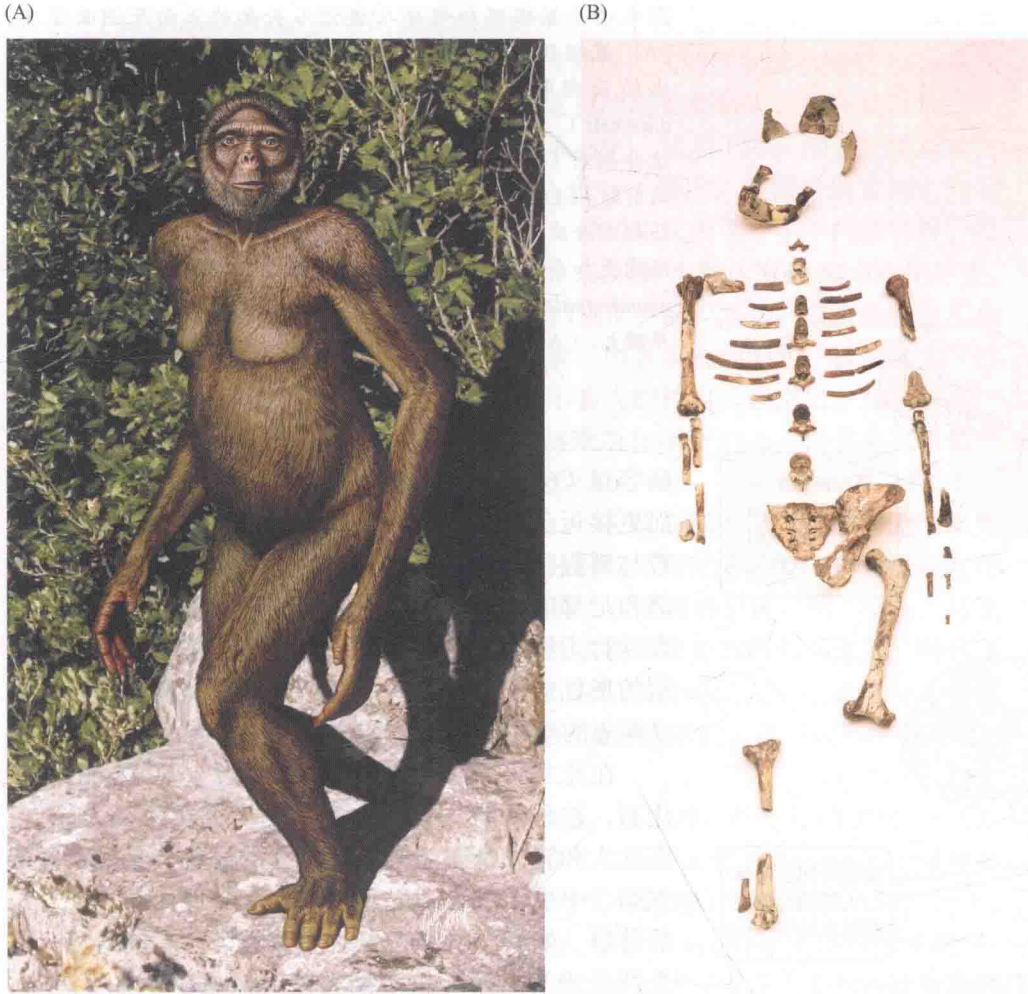
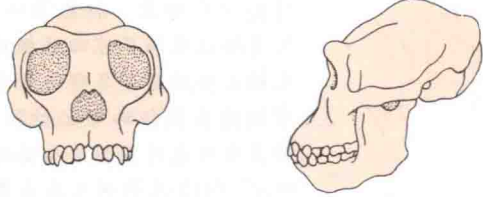


图 4.12 (A) 始祖地猿存活时的可能形象。脑容量小、长手指以及与其他四趾相对生的大拇趾是该类群与其他非洲猿类相似的原始性状，而直立行走的姿态是人类的特征。(B) 上新世人族成员南方古猿阿法种的残存骨架。这个著名化石标本被昵称为“Lucy”，保存得非常完整。这个关键的化石人族成员显示，直立行走在人类进化中比脑容量增大更早出现。

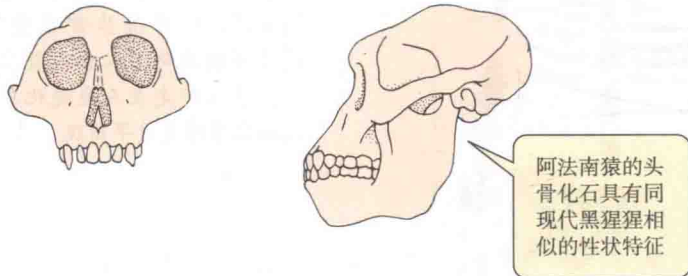
以及它们之间的亲缘关系目前尚未得到清楚的解释（见图 4.11）。大多数人类学家认同人族在这一时期分化出了很多个分支。被称为粗壮型南方古猿（“robust” australopithecine）（傍人属 *Paranthropus*）的一支，目前已有三个种被命名，它们具有大的臼齿和前臼齿，以及其他一些适应强力咀嚼的性状特征；它们很可能以块茎和坚硬的植物为食。粗壮型南方古猿很可能已经开始制作石器，目前发现的这类石器最古老的可达 2.6~2.3 My 之久。然而，粗壮型南方古猿最终还是走向了灭绝，并没有对现代人类的祖先类群作出任何贡献。另一支数量更少的是南方古猿非洲种，通常被认为起源于南方古猿阿法种，但是拥有更大的脑容量（大约 450 mL）（图 4.13C）。南方古猿非洲种的一些混生特征类似粗壮型南猿，因此可能并非现代人类的直系祖先。南方古猿源泉种在 2010 年被发表并定年至 1.98 Mya，可能起源于南方古猿阿法种并具有与现代人类非常接近的骨盆和手掌特征。

目前被归入人属范围内最早的化石大约年代是 1.9~1.5 Mya（即早更新世）。他们最初被称为能人（*Homo habilis*），基于他们的多样性，一些人类学家将其划分为两个甚至三个种：能人、匠人（*H. ergaster*）和鲁道夫人（*H. rudolfensis*）。广义上的能人是一个被发现的“缺失环节”（图 4.13D），一个“过渡阶段的人族”，可以被归入南方古猿（Wood and Baker 2011）。最早的标本非常接近南方古猿非洲种，而较晚的则可归入后期的直立人。与南方古猿相比，能人因其更大的

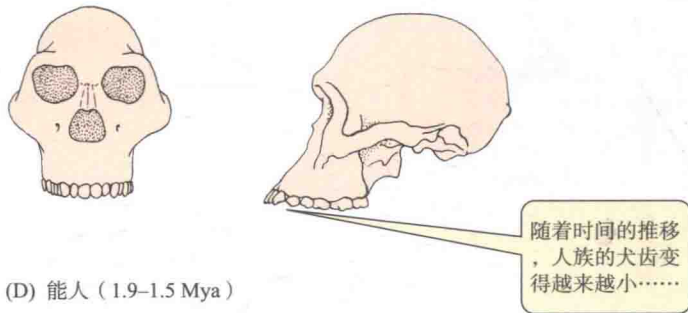
(A) 黑猩猩



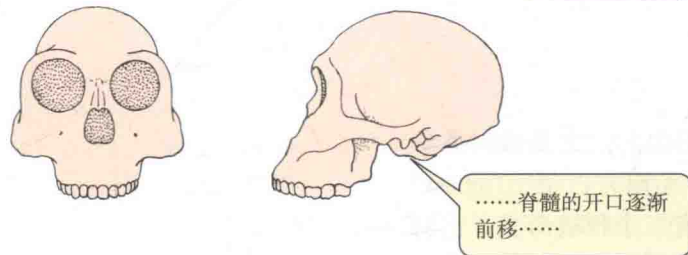
(B) 南方古猿阿法种 (3.5 Mya)



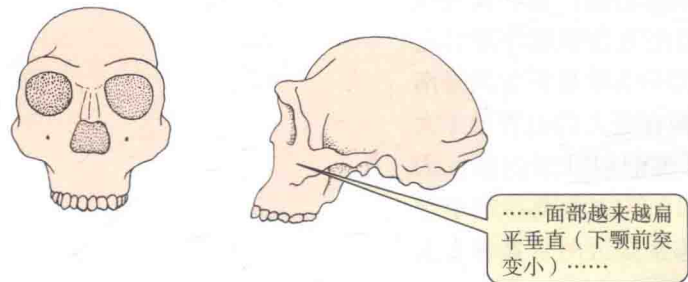
(C) 南方古猿非洲种 (3.0-2.5 Mya)



(D) 能人 (1.9-1.5 Mya)



(E) 直立人 (1.6-0.2 Mya)



(F) 尼安德特人 (120-30 kya)

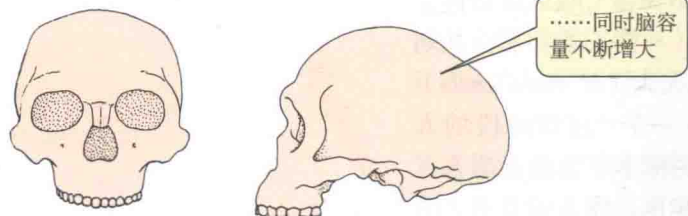


图 4.13 黑猩猩和部分人族化石头骨的正面及侧面重建。(A) 黑猩猩 (*Pan troglodytes*)。留意犬齿, 低的前额, 突出的面部和眉骨。(B) 南方古猿阿法种 (*Australopithecus afarensis*)。明显具有一些与黑猩猩相同的特征。(C) 南方古猿非洲种 (*Australopithecus africanus*), 有更小的犬齿和更高的前额。(D) 能人 (*Homo habilis*)。与之前的类型相比, 面部凸起部分减少, 头骨变得更圆。(E) 直立人 (*Homo erectus*)。注意更加垂直的面部和更圆的前额。(F) 尼安德特人 (*Homo neanderthalensis*)。头骨的后部比直立人更圆, 并且脑容量进一步增大。(A, B 来自 Jones et al. 1992; C-F 来自 Howell 1978)

脑容量 (610~800 mL), 更平的面部以及更短的齿列而更接近于现代人。尽管如此, 它们的四肢仍然保持着与黑猩猩相似的比例, 暗示了攀爬的能力, 而其腿部和足部的构造显示与南方古猿相比更接近现代人的直立行走姿态。能人被界定的标准是使用石器 (即所谓的奥杜威技术) 以及带有切割痕迹和其他古人类活动标志的动物骨头。

在此之后, 从大约 1.6 Mya 到大约 200 kya 的人族化石, 被称为直立人。大多数的人类学家认为能人、直立人和智人都属于同一个独立的进化分支。在许多方面, 中更新世以来的直立人具有与现代人几乎一致的骨骼、颅底解剖结构以及对其行为方式的适应。头骨圆且光滑, 面部较早期类型突出更少, 牙齿更小, 脑容量增大, 平均可达 1 000 mL 左右并且有证据显示随着时间的推移其脑容量仍在增大 (图 4.13E)。至少在 1 Mya (甚至有可能前推至 1.7 Mya), 直立人由非洲迁移进入亚洲, 并一路向东拓展, 到达中国和爪哇。在其整个分布范围内, 直立人与被称为阿舍利文化技术的石器相联系, 该类石器与能人所使用的奥杜威石器相比种类更多且制作更为精细。到了大约 50 万年前, 火已经被广泛使用。

从 400 kya 或 300 kya 开始, 直立人开始进入拥有更多现代人类化特征的阶段, 意味着其脑容量从 200 kya 时的 1 175 mL 逐渐增加至现代人类的平均值 1 400 mL。这些种群中最著名的是分布在欧洲和亚洲西南部的尼安德特人, 他们最先被发现在德国西部的尼安德谷 (Thal)。尼安德特人具有强健致密的骨骼、厚的头骨以及突出的眉骨 (图 4.13F), 但与过去大多数人所认为的驼背野蛮人形象不同, 尼安德特人完全直立行走, 脑容量与我们的几乎一样甚至更大 (最高可达 1 500 mL), 并且拥有包括各种各样石器 (莫斯特文化) 和仪式化葬礼在内的复杂文化。它们直到 230~30 kya 才灭绝。

一个由 Svante Pääbo 领导的研究组已经从尼安德特人的骨头中提取了 DNA 并对其进行了基因组测序, 结果表明尼安德特人同现代人的区别相当明显 (Green et al. 2010)。由此, 曾经被认为是智人的一个亚种的尼安德特人, 现在被定为一个独立的种, 即尼安德特人 (*Homo neanderthalensis*)。之后 Pääbo 的研究组对来自西伯利亚洞穴中保存的单指骨中提取的 DNA 进行了测序, 并惊奇地发现它与发现自同一洞穴的尼安德特人的区别非常明显, 说明它代表了一个不同的种群, 很有可能是一个不同的物种 (Reich et al. 2010)。这块骨头被认为有 50 000 年历史, 它的 DNA 与采自同一洞穴的一个单独白齿的 DNA 一致。而这一白齿的特征与现代人和尼安德特人的白齿均不相同。这一种群, 因其发现的洞穴, 被命名为“丹尼索瓦人”(Denisovan)。新近补充的证据显示智人的种内呈现出出乎意料的多样性, 不久前刚被曝光的发现自印度尼西亚弗洛勒斯岛距今 18 kya 的化石材料属于一个仅有一米高的“矮人”, 被命名为佛洛勒斯人。

现代智人最先出现在非洲 (距今 170 kya), 在解剖学上与今天的人类几乎无法区别。现代智人在尼安德特人历史的大部分时间里与尼安德特人同时出现在中东地区, 但是在约 40 kya 突然取代了尼安德特人在欧洲的位置。到 12 kya, 甚至有可能更早, 现代人已经从东北亚经白令陆桥扩散至北美的西北部地区, 随后迅速地遍布整个美洲。(有关现代智人的迁移历史, 以及现代人、尼安德特人和丹尼索瓦人之间的遗传关系, 均是由 DNA 序列的变异揭示的, 这一故事将会在第 6 章中继续讲述。)

“旧石器时代晚期”文化出现于大约 40 kya。最早的一些连续的文化“样式”出现在欧洲, 奥瑞纳文化 (Aurignacian) 以较之莫斯特文化 (Mousterian) 更加多样化和精细化的石器为标志。此外, 文化已经变得超越了简单的功利性: 艺术、个人的装饰以及可能的神话传说或宗教信仰从大约 35 kya 开始出现得越来越多。大约 11 000 年前, 农业的出现带来了人口密度的大幅增长以及人类对地球改造的开始。至少到目前为止, 我们无法得知这些涉及理性、想象力和认知能力的文明进步之中哪些是与基因的改变相关联的, 但很显然并没有任何脑容量的增大或其他解剖学改变伴随着它们出现。

纵观人族演化的历史, 不同人族的表型特征以不同的速率进化 (镶嵌进化)。平均来看, 脑容量在人类进化的历史中逐渐增大, 尽管增大的速率并不稳定。但某些表型的变化也会呈现出从南方古猿阿法种到南方古猿非洲种到直立人再到智人的连续性演化, 诸如牙齿、面部、骨盆、手和脚。在已命名的类型中, 分类特征的模糊不清说明了人族表型特征演化的镶嵌性和渐进性。尽管有很多疑问目前仍未被解答, 但最关键的要点已经研究清楚, 即现代人类是由类似猩猩的祖先演化而来的。

这些变化是如何发生的, 或者说它们的出现带来了那些优势? 对这一问题的解读目前多来自推测, 而很少有切实的证据 (Lovejoy 1981; Fedigan 1986)。现有的证据都是间接的, 大多是基于对其他灵长类、当代文明、解剖学以及史前古器物的研究, 进而组合推断得到的。

直立和双足行走是最先被证明向人类形态变化的特征。一个似乎可信的假说认为直立行走解放了双手, 从而可以将食物搬运回社会单元, 尤其是给它们自己的配偶以及子孙后代。食物共享也出现在黑猩猩中, 它们拥有复杂的社会结构, 包括了母系家庭的组合以及“友谊”组合。同时, 黑猩猩也制作和使用很多的简单工具, 诸如用石头或者木槌来打破坚果, 还有用细枝条将白蚁从蚁巢中“钓”出来。使用更多种类的工具带来的优势可能筛选了更大的脑容量和更高的智商。

然而，自达尔文以来，许多研究者都强调社会交往互动（例如学习如何给予亲代照料、与社群内其他成员建立合作联系、发现社会交换中的欺骗者以及在社群内和社群间争夺资源等）会引发对智力水平、学习和交流能力的额外选择，因此导致对更大脑容量和更高智力水平的青睐。

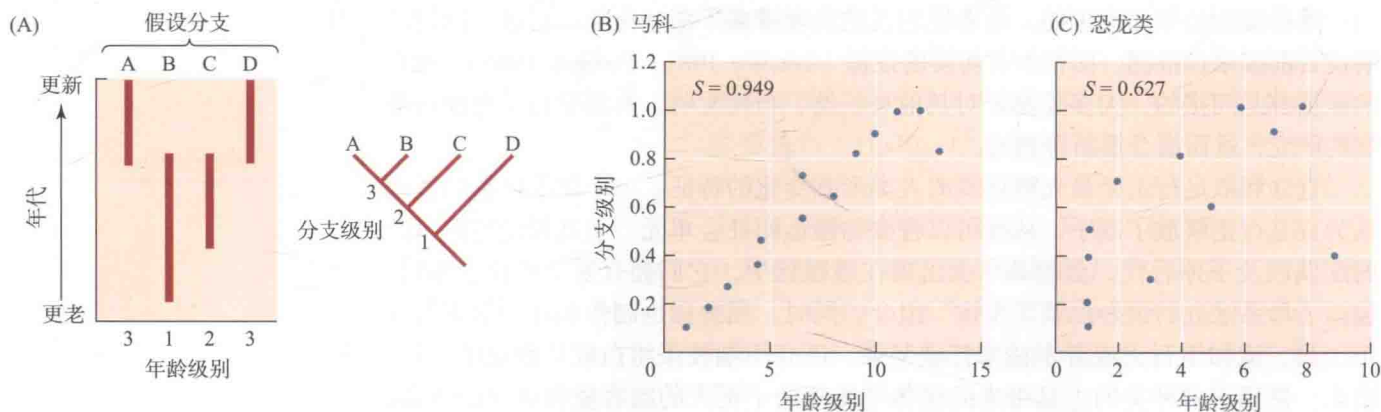
系统发生和化石记录

在推测现存类群系统发生关系的过程中，我们会得出某些分类群较之其他分类群拥有更近共同祖先的结论。如果这样的结果是正确的，那么通过系统发生分析得到的分类群起源的相对年代与化石记录中所显示的相对年代应该相对应。可以预料的是，这种对应性由于化石记录的极大不完整性而存在瑕疵。例如，一个远古时期起源的类群有可能只能从近期的沉积地层中发现并复原。此外，尽管一个谱系有可能在早期就发生了分支，但是它很可能在很久之后才获得鉴别性特征。例如下孔类这一进化支直到它与其他爬行动物产生分化很久之后，才获得哺乳动物的鉴别特征。然而在许多分类群中，通过系统发生分析得到的进化顺序与化石记录中出现的顺序呈现很好的整体对应关系（Norell and Novacek 1992; Benton and Hitchin 1997）。仅仅通过对现存种的系统发生分析，我们就可以由近向远依次推测出不同哺乳类的共同祖先、哺乳类与爬行类的共同祖先、上述类群与两栖类的共同祖先，以及所有四足动物与肉鳍鱼类的共同祖先。这些类群在化石记录中出现的时间顺序与系统发生分析所得到的结果相符。图 4.14 显示如何确定两个谱系的系统发生分支顺序（分支级别）与化石记录（年龄级别）中的分支顺序之间的相关性，并将之绘制成了图表。

图 4.14 分支级别（系统发生树自基部向上的分支顺序）和年龄级别（化石记录中分支首次出现的相对顺序）之间的相关关系。（A）图解显示关于四个假设分支 A-D 的年龄级别（左）和分支级别（右）是如何被确立的。在此例中，分支级别和年龄级别并不相关。例如，系统发生分析显示 D 支同它的姐妹支（A, B, C）年龄接近，但是它仅在近期的化石记录中被发现。（B）马科 13 个支的分支级别与年龄级别的对应关系。（C）同上，恐龙类的 12 个支。 S 为斯皮尔曼等级相关系数，其变化范围自 0（没有相关性）到 1.0（变量完全相关）。（来自 Norell and Novacek 1992）

进化趋势

化石记录提供了许多进化趋势的实例。其中一个最著名的案例是过去 50 Mya 中马科平均身体大小的稳定增长（图 4.15A）。而此谱系中的牙齿平均高度同样也在增长。在中中新世，马科的一支演化出了高冠齿，这一性状是对咀嚼粗糙草类植物的适应。自此之后，齿冠的高度在这一谱系中呈持续稳定的增长趋势（图 4.15B）。通常情况下，某些谱系会逆着整体趋势而经受进化反转：例如，一些马科的谱系逐渐变得矮小。然而有些演化从未出现反转：例如，自摩根齿兽开始，哺乳动物已经拥有了单一骨片组成的下颌而从未返回到其祖先所拥有的多骨联合型下颌。



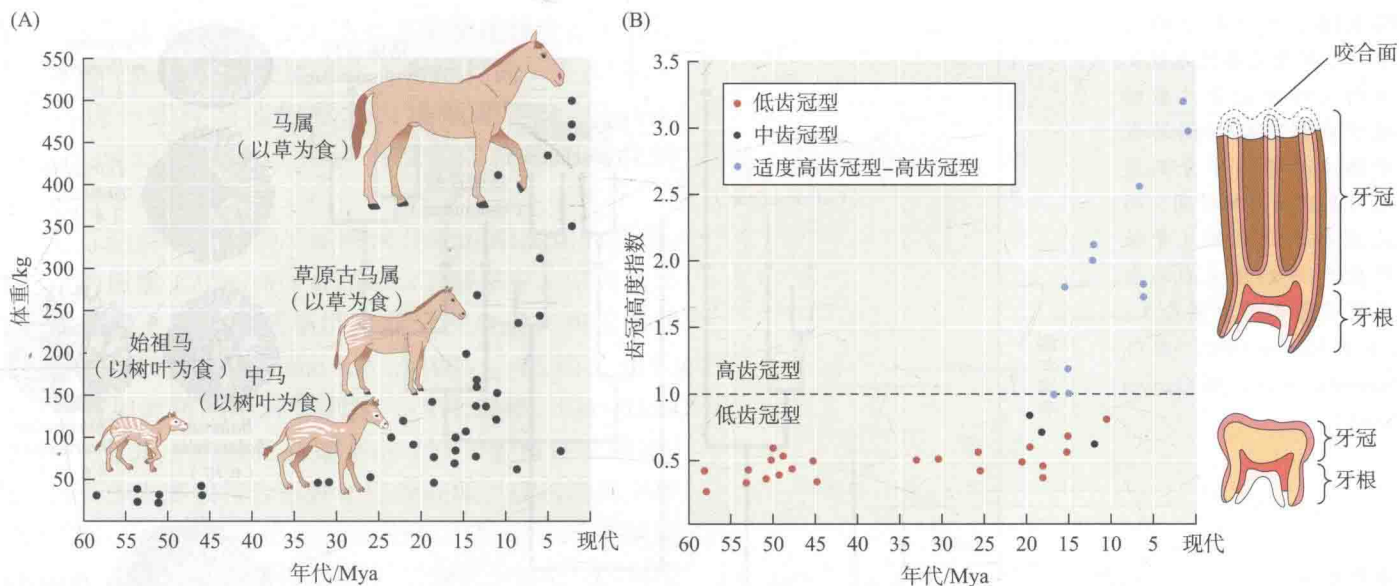


图 4.15 马科的进化趋势。(A) 40 个种的估测体重对应其出现的地质年代进行作图。尽管某些谱系的体型呈现减小趋势，但是更多的谱系呈现增长，因此马科的平均体重随时间推移呈现逐渐变大的趋势。(B) 在中新世，马科的一个谱系进化出了高冠齿。该图展示了齿冠高度在高冠齿谱系（蓝色原点）中的逐渐增高的趋势。低齿冠（红色）和中型齿（黑色）的种分别具有低和中等高度的齿冠。垂直剖面展示了高齿冠型和低齿冠型白齿的结构差异。虚线表示部分齿冠受到磨损而没有保存。(A 来自 MacFadden 1986；B 来自 Strömberg 2006)

化石记录中的某些类群呈现平行演化的趋势。例如，马科是众多哺乳动物支系中唯一呈现体型增大趋势的类群——这一模式被称为柯普法则 (Cope's rule)。类似的，多个谱系在演化过程中经常经历类似的表型阶段，这被称为进化级 (grade)。例如，最早出现在白垩纪的无柄蔓足类 (balanomorph barnacle)，顶端被一个由许多相互叠盖的骨板组成的锥形结构所封闭。该结构的祖先状态有 8 片骨板，但是随着无柄蔓足类在新生代的不断分化，具有 8 片骨板的属所占比例稳定下降，同时许多支系演化出 6 片、4 片甚至 1 片骨板的进化级 (图 4.16)。当其外壳具有更少的骨板，也就因此具有更少的易损线，这可能在面对肉食性腹足类 (蜗牛类) 时提供了更好的保护 (Palmer 1982)。

间断平衡

尽管我们已经描述了通过中间阶段渐变演化的古生物学案例，然而这些变化类型在化石记录中并非普遍存在。许多高阶元分类群的演化中间阶段并不为我们所知，同时许多很相似的物种被化石记录中一些更小但是非常明显的差异特征所区分 (图 4.17A)。大多数的古生物学家认同达尔文的观点，将这些差异归咎于化石记录的不完整。然而 1972 年，Niles Eldredge 和 Stephen Jay Gould 提出了一个更加复杂同时更具争议性的解释，他们称之为间断平衡 (punctuated equilibria)。他们的假说适用于突然出现的很相似的物种，而非更高阶的分类单元。

“间断平衡”指的不仅是一种化石记录发生变化的式样 (pattern)，同时也是一个有关演化过程的假说。Eldredge 和 Gould 认为，常见的模式为，物种在很长一段时间里的某个时期表现出很少或者很难察觉的表型变化，穿插着出现从这

图 4.16 一个平行的趋势。无柄蔓足类的系统发生树显示外壳骨片数的减少在新生代期间的数个独立的谱系中分别发生。垂直轴并非时间，而是结构的进化级（骨板片数）。手绘图来自达尔文有关藤壶的大量论文。（来自 Palmer 1982；由 G. Sowerby 绘图，据 Darwin 1854）

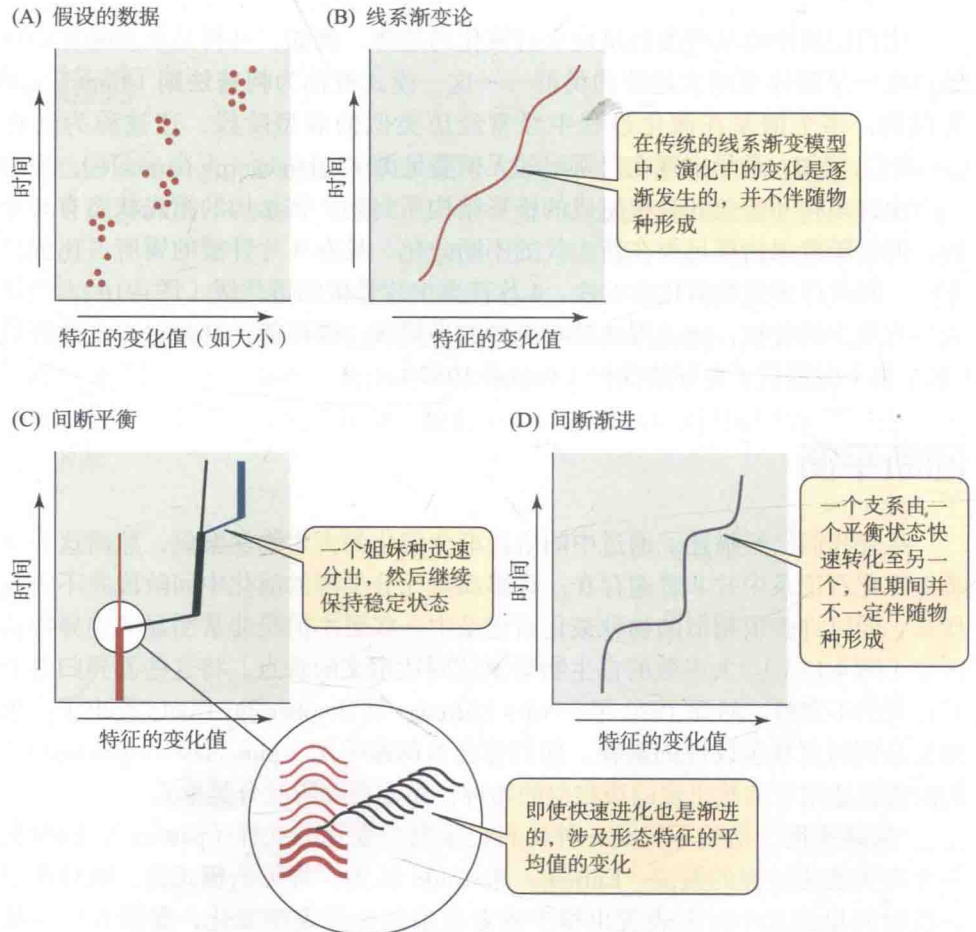
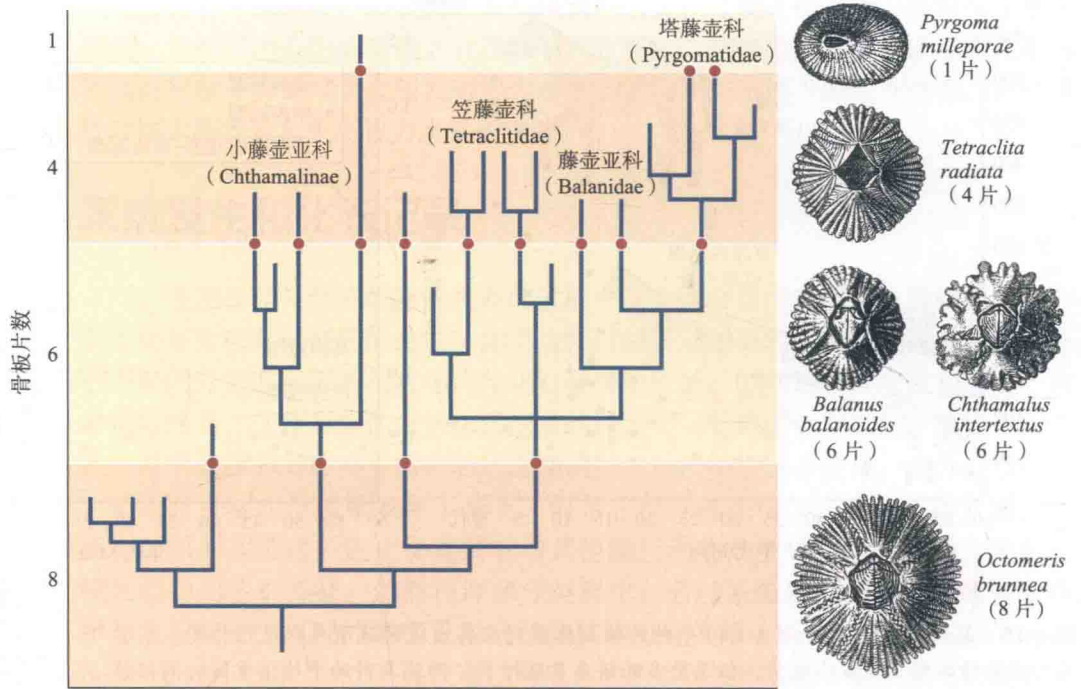


图 4.17 基于一套假想的化石记录的三种进化模式。(A) 来自不同地质时期的化石在某个性状特征上的假想数值。这些数据可能与图 B-D 中展示模式中的某个相符。(B) 传统的“线系渐变论”模式。(C) Eldredge 和 Gould 提出的“间断平衡”模式，在这一模式中，形态学变化在新物种中发生。正如嵌入的小图所示，形态学进化虽然是快速跳跃的，但仍是线性的。(D) Malmgren 等 (1983) 提出的“间断渐进”或“间断进化”模型。

种“平衡”状态向另一个平衡状态的快速转变；也就是说，停滞（stasis）被快速变化不时地打断（图 4.17C）。他们将这一式样与他们称之为线系渐变论（phyletic gradualism）（图 4.17B）的、传统的缓慢递增变化的概念进行了对比。

化石记录同时提供了渐进演化和间断演化的案例。在吃草的田鼠（*Mimomys occitanus*）谱系中，臼齿的某些特征在晚上新世和更新世时期呈现渐进式和指向性变化（图 4.18；Chaline and Laurin 1986）。然而，我们很少能够如此精细地观察到这一演化式样。Gene Hunt（2007a）分析了来自化石谱系的 250 个表型性状数据，总结出其中大多数符合一种在停滞或随机波动之间来回切换的模式，这种随机波动会随时间推移带来逐渐的净变化（图 4.19）。长期的指向性变化很少被记录，可能是因为它发生得太快而很难在粗放的化石记录中被保存下来。

Eldredge 和 Gould 提出的假说认为性状的演化伴随真正的物种形成，即祖先物种分化为两个物种（见图 4.17C）。他们的假说基于一个被称为“奠基者效应”或“边域性物种形成”的模式，该模式于 1954 年由 Ernst Mayr 提出，我们将在第 18 章中做具体介绍。该模式的核心在于新物种在化石记录中的突然出现是由于从祖先类群中分离出的小种群发生演化，然后完全成种，进而迁移至化石样品被发现的区域。它们所经历

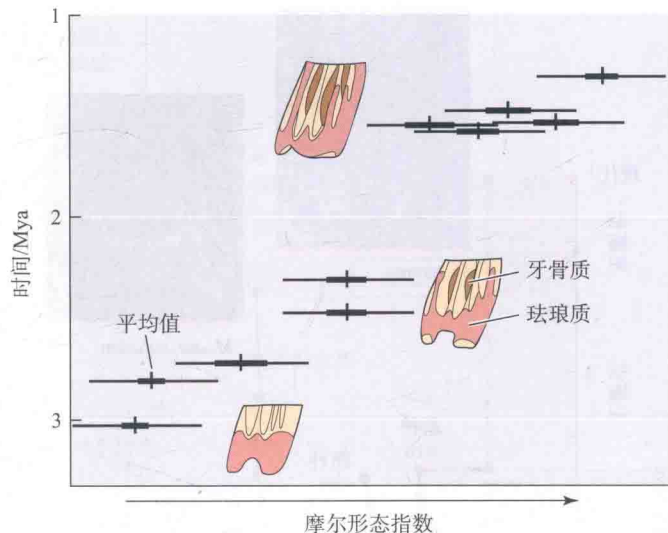


图 4.18 种系渐变论：食草田鼠 *Mimomys* 臼齿的变化。草会磨损臼齿的表面，因此拥有高冠、具有釉质（粉色）和齿质（棕色）组成、带脊纹研磨面的齿冠，无疑更具有优势。这些牙齿特征变化的指数显示在超过 1.5 My 的时间里呈渐进式变化，横杠线显示指数在平均值上下变化的范围，垂直线标记平均值。釉质、齿质和齿冠高度呈增长趋势，这些高冠齿在结构和功能上与食草类马科动物的高冠齿类似（见图 4.15）。（来自 Chaline and Laurin 1986）

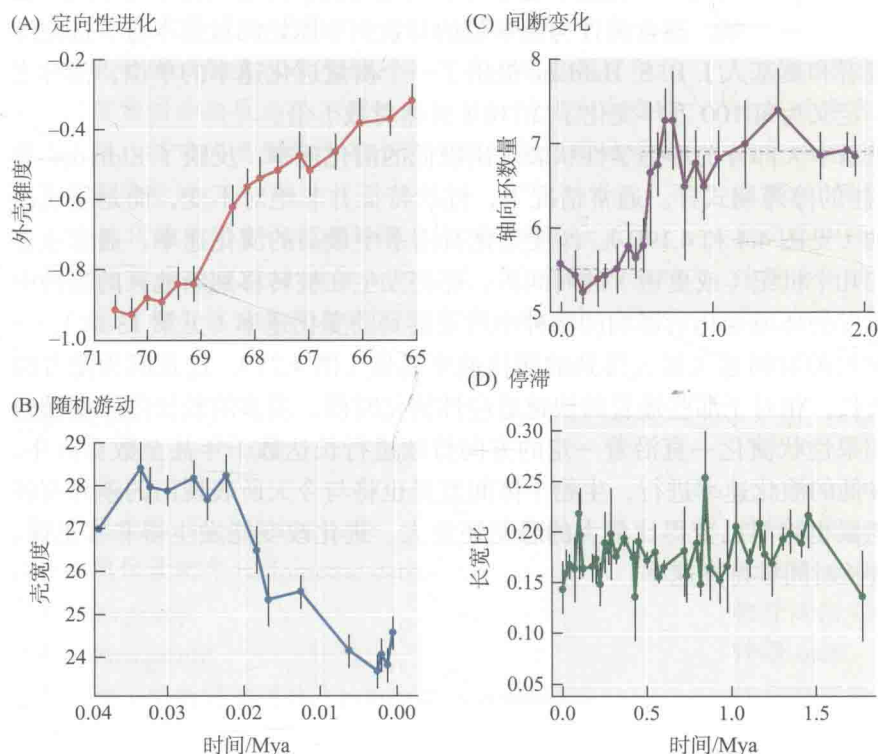


图 4.19 化石记录中符合三种演化模式的案例。(A) 定向性进化：有孔虫 *Contusotruncana* 外壳锥度的稳定变化（比较图 4.3）。(B) 随机游动：陆生蜗牛 *Mandarina* 壳宽度的随机波动变化。(C) 两个停滞期（虚线）之间的一段间断变化：奥陶纪三叶虫 *Flexicalymene* 的后段轴向环数目变化。(D) 始新世哺乳动物 *Cantius* 下颌第一臼齿长宽比变化的停滞期。注意其数值实际上存在波动，而非一成不变。（A, B 来自 Hunt 2007a；C, D 来自 Hunt 2010）

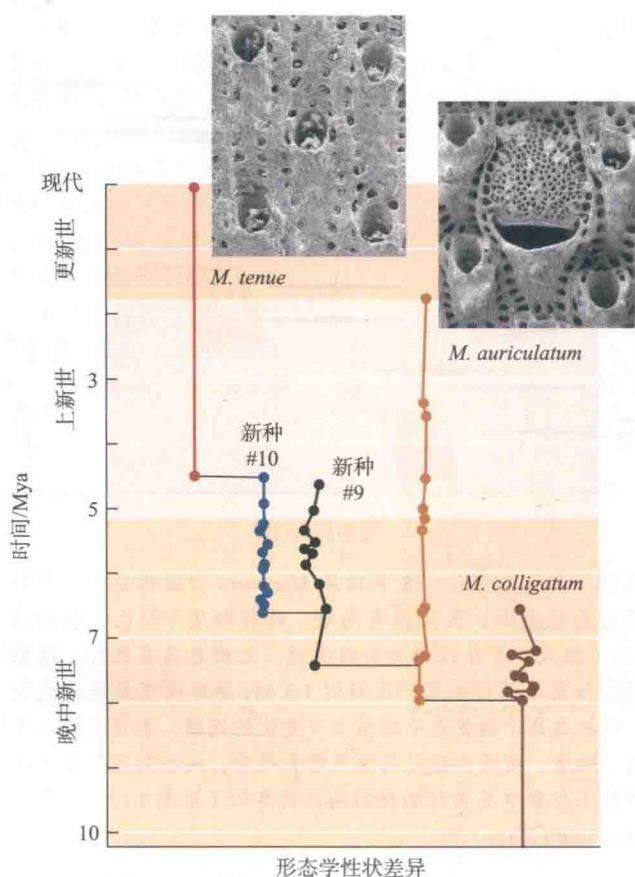


图 4.20 间断平衡：苔藓虫 (*Metrarabdotos*) 谱系的系统发生和现代分布。各点之间的水平距离代表样本间形态学性状差异的数量。其形态学形状并非稳定不变的，而是突然从一种转换为另一种。(来自 Cheetham 1987；图片由 A. Cheetham 惠赠)

的进化改变或许是渐进的，但是却快速发生并且发生在“幕后”。

与 Eldredge 和 Gould 的模式最为符合的案例恐怕就是中新世苔藓虫类的一个属，*Metrarabdotos*。该属在数百万年中一直保持微小的变化，然后新物种突然出现，没有明显的中间类型（图 4.20；Cheetham 1987）。然而，化石记录中有许多谱系在多次长期停滞阶段之间发生了快速演化，却并没有物种形成发生（见图 4.17D）。这种模式被称为间断渐进（punctuated gradualism）或间断前进进化（punctuated anagenesis）。

Eldredge 和 Gould 进一步推论，由于内在的遗传“约束”，除了正在经历物种形成的种群，形态学性状一般无法进化，这一推论使得他们有关演化爆发与物种形成密切相关的假说备受争议。而这一推论也与大量来自现生物种种群的证据相冲突（见第 9 及第 13 章），所以 Eldredge 和 Gould 有关演化变化需要物种形成的假说并未得到广泛接受（Hunt 2010）。

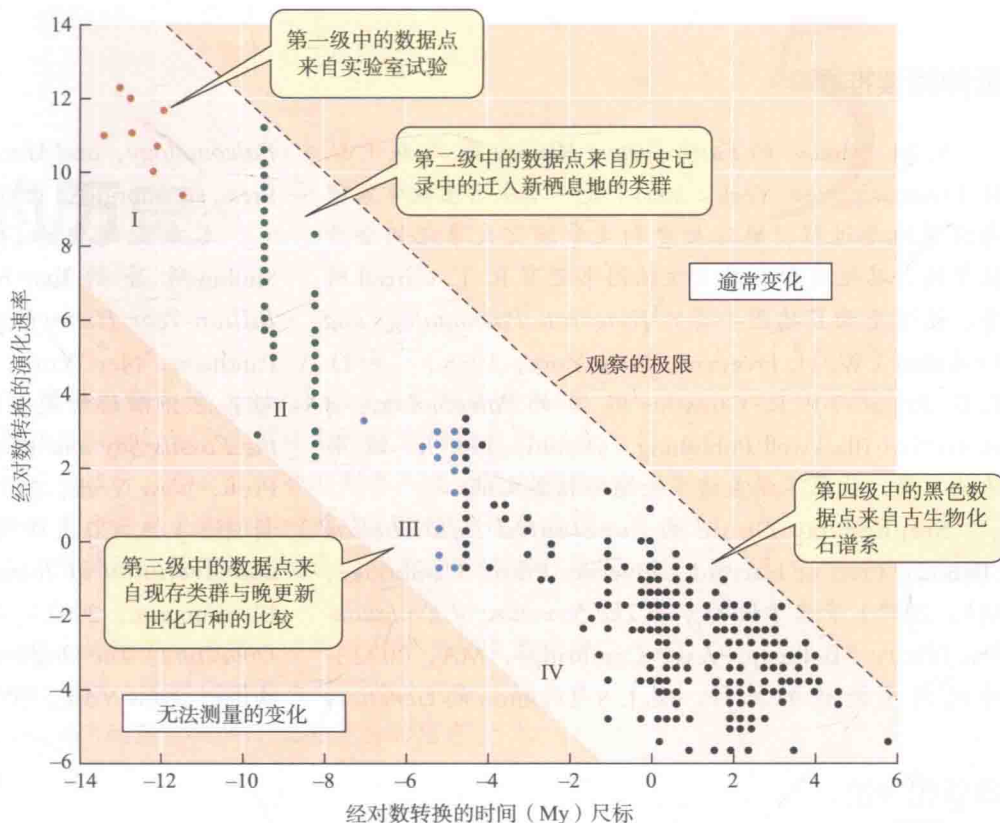
演化速率

进化变化的速率在不同性状间、不同演化谱系间以及同一谱系不同时间阶段中都会发生很大的变化。尽管我们可以将进化变化这样描述——比如以马的牙齿高度为例，每百万年变化了多少毫米（mm），但是 1 mm 的增长程度对于原先 5 mm 高的牙齿来说远远大于原本为 50 mm 高的牙齿。因此，演化速率通常并不以绝对值，而是以比率的形式来度量，通常统计为测量值的对数而非原始测量值本身。进化综

合论的拓荒者和奠基人 J. B. S. Haldane 提出了一个衡量进化速率的单位，他称之为 Darwin，定义为每 100 万年变化了 2.718（自然对数）倍。

化石谱系中大部分的形态学性状表现出极低的演化速率，反映了 Eldredge 和 Gould 所关注的停滞期式样。通常情况下，性状特征并非绝对不变，而是呈现出细微的波动（见图 4.4 和 4.19D）。即使是化石谱系中最高的演化速率，通常也都远远低于在几个世纪（或更短）的时间内，那些发生在被转移到新地区的物种中或受人类诱发的环境变化所影响的物种中所观察到的变化速率（见第 13 章）。一般说来，测量的时间越久远，得到的演化速率越低（图 4.21），这是因为随着时间间隔的增长，相对于那些短暂的快速适应性演化时段，更多的较长停滞期被包含进来。如果性状演化一直沿着一定的方向持续进行长达数千年甚至数百万年，即使是以极低的演化速率进行，生物个体间差异也将与今天所表现出的差异有极大不同，老鼠也将早已变得比最大的恐龙还要大。进化改变能发生得非常迅速，但它们无法长时间维持高速率。

图 4.21 时序上性状演化速率的度量。图中的点代表了某个性状与相应时间对应的演化速率。如图所示，数据为四类。那些由于变化过快而呈现“逾常变化”的谱系，因它们之间的关系无法被识别，不能用于比较，故在此未被考虑。本图中演化速率的尺度是对数性的，因此第四级的演化速率要远远低于第一级和第二级。（来自 Gingerich 1983）



小结

1. 尽管我们已经能够比较好地了解许多演化历史，但是大多数生物谱系的化石记录仍然很不完整。
2. 许多高阶元分类群的起源，诸如四足动物、鸟类、哺乳动物、鲸类以及人属，在化石记录中都得以记录。这些案例分别展示了不同性状的镶嵌演化和渐变演化的过程。将中间类型归于某个分类群的判断有许多都是随意和武断的。
3. 性状特征的变化有时伴随着其功能的重大改变。
4. 通过系统发生分析推断的分类单元起源的相对年代，通常都与该分类群在化石记录中出现的相对年代

有较好的吻合。

5. 进化的趋势在化石记录中是很明显的，但是这些趋势也有可能发生颠倒。

6. 单个物种内部变化的详细记录显示，尽管性状特征通常在长时间内保持相对稳定，但当变化发生时，演化的进行会非常迅速并且可能逐步通过一些中间步骤实现。“间断平衡”这一术语不仅指停滞期和快速变化期交替出现的一种式样，同时也指大多数形态学变化是伴随着新物种的形成发生的，但这一假说并未被广泛接受（例如：谱系分裂）。

重要术语

地层 strata

地质年代表 geological time scale

放射性同位素测年 radiometric dating

干群 stem group

冠群 crown group

间断渐进（间断前进进化）punctuated gradualism

（punctuated anagenesis）

间断平衡 punctuated equilibria

进化级 grade

柯普法则 Cope's rule

停滞 stasis

线系渐变论 phyletic gradualism

延伸阅读推荐

S. M. Stanley 的 *Earth System History* 第二版 (W. H. Freeman, New York, 2005) 是一本从古生物学家视角纵览地质过程、地球历史和生命演化大事记的全方位导论。其他有帮助的古生物图书还有 R. L. Carroll 所著、论述全面且插图丰富的 *Vertebrate Paleontology and Evolution* (W. H. Freeman, New York, 1988) 和 D. E. G. Briggs 与 P. R. Crowther 编写的 *Paleobiology: A Synthesis* (Blackwell Publishing, Oxford, 1990), 该书为论文集, 收录了涵盖诸多论题的权威文献。

Stephen Jay Gould 的 *Punctuated Equilibrium* (Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2007) 节选自他的专著 *The Structure of Evolutionary Theory* (Belknap Press, Cambridge, MA, 2002)。对间断平衡论的批评, 见 J. S. Levinton 的 *Genetics*,

Paleontology, and Macroevolution (Cambridge University Press, Cambridge, 2001)。

本章论题中专门为大众所做的杰作还有: Neil Shubin 所著的 *Your Inner Fish: A Journey into the 3.5-Billion-Year History of the Human Body* (Allen Lane/Pantheon, New York, 2008); D. R. Prothero 论述人类与其他脊椎动物解剖结构的同源性: *Evolution: What the Fossils Say and Why It Matters* (Columbia University Press, New York, 2007), 为一本反对神创论的有益资料书; J. A. Clack 所著的 *Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods* (Indiana University Press, Bloomington, 2002) 以及 L. M. Chiappe 的书 *Glorified Dinosaurs: The Origin and Early Evolution of Birds* (John Wiley, New York, 2007)。

问题和讨论

1. “时间平均”指的是来自不同时代的化石样品被压缩为一个样本。参考 Bell 有关刺鱼的研究 (图 4.4)。如果他得到的不是几个独立且时间间隔为 5 000 年的样本, 而是发生过崩塌和压缩, 包含时间跨度为 20 000 年的样本, 那么他研究得到数据将是怎样的呢? 如果他只有 70 kya 和 30 kya 时间跨度的样本, Bell 将会做出怎样的有关背鳍鳍条数量变化的结论呢?

2. DNA 序列 (以及其他性状特征) 的演化速率通常需要用其现生种所在分类群的化石成员的年代进行校正 (见第 8 章)。化石记录的不完整会对演化速率的估测产生怎样的影响? 有没有办法对演化速率的可能范围设置限定?

3. 理想的化石记录应当是研究人员可用以判断其演化趋势是属于线系渐变、间断平衡还是间断渐变 (见图 4.17)。若你拥有这样的化石记录, 你将如何判断? 化石记录的不完整将对这一判断产生何种影响?

4. 神创论者否认化石记录所提供的、能展示高等类群起源的中间类型。针对始祖鸟, 他们当中有些人认为由于它具有羽毛并且会飞, 因此它是鸟类而非中间类

型。请评价这一观点。

5. 考虑 Eldredge 和 Gould 提出的用以解释他们称之为间断平衡式样的假说。试着分析这一假说的对错会对演化带来怎样的影响。

6. 生物类群中的表型变化只有在具有遗传基础的情况下才被认为是演化。生物体由于所处的环境变化而直接导致特征改变并非演化。由于我们无法饲养和繁殖已经灭绝的生物进而确定其特征变化是否具有遗传基础, 我们应当如何判断哪种类型的变化代表进化而那种并非进化呢? 思考以下几个问题: (a) 刺鱼背鳍条数量在 65 kya 和 60 kya 时的差别 (见图 4.4B); (b) 同一性状在 70 kya 和 25 kya 之间的差别; (c) 后方牙齿的齿式在摩根齿兽 (图 4.8F) 和早期犬齿兽类 (图 4.8C) 之间的差别。我们是否能够有足够的自信判断某些案例中的差别是进化而某些不是?

7. 导致本章中所提到的藤壶和马的演化趋势的可能原因为何? 你将如何评价你所想到的原因中哪一个更有可能?

8. 快速变化期之前的停滞期可能由何种原因导致?

(孙斌、王宇飞译, 张德兴、倪喜军、张志飞校)

地球上生命的历史

当地球历史回溯到 35 亿年前，那时生命伊始，地球上仅存类似细菌的细胞，而我们最早的远古祖先就可能源自这些细胞，至少目前还未发现它们与我们之间有何区别。如果能沿着生命的历史进程旅行，那么我们会看到在人类出现之前就已经结束的一场远远超出我们想象的更为恢弘更为精彩的大戏：比任何作家的想象都更为惊人——数以亿计的具有不同特征、扮演不同角色的物种，在许多行星级的场景中出现、繁盛，最终消亡。

本章主要基于地质和古生物证据，描述了生命宏观演化过程中一些至关重要的发展阶段，尤其是主要生物类群的起源、多样化以及灭绝。与此同时，现生生物的系统发生研究也为我们重建生命演化的历史提供了至关重要的信息。

生命的历史格局

本章中需要记住的信息远比大家预想的要多得多。读者可以把这些信息看作一个丰富的信息库，或者仅仅把它作为整个生命演化的故事概要。在文中，作者用斜体（译文用着重号——译者注）标出了一个训练有素的生物学家应该知道的大量重要事件和时间节点。此外，在阅读本章时，请注意以下常见现象：

1. 气候与海陆分布随时间而变化，这些因素影响了生物的地理分布。
2. 生物区系的分类组成不断变化，新成员不断产生，其他分类群不断灭绝。
3. 有几个时期，物种灭绝速率相当的高 [即所谓的大灭绝 (mass extinction)]。
4. 尤其是在大灭绝事件后，高等级分类群的多样化速率有时会相对升高。
5. 高等级分类群的多样化包括物种数目的增加、形态及生态习性的多样化。
6. 已灭绝的分类群有时会被毫无亲缘关系但生态上相似的分类群所取代。
7. 远古时期高阶元分类群中出现的不同形态类型，通常仅有少数能长期存在。
8. 许多分类群的地理分布已发生了巨大的变化。
9. 随着时间的推移，生物区系的组成与现在所呈现出的式样越来越像。

生命出现之前

大多数物理学家赞同当前的宇宙是在约 140 亿年前由一个密度无限大的点发生一次大爆炸 (the “big bang”) 而出现的假说。在大爆炸发生之后不久，基本粒子就形成了氢，氢最终引起了其他化学元素的产生。在不到 100 亿年前，一个由“灰尘”和气体构成的云团崩解并形成了我们的银河系。在整个宇宙历史的进程中，尤其是恒星爆炸 (超新星) 时期，原材料被排放进宇宙空间并被压缩进第二代和第三代星体内，太阳就是这些星体的其中之一。根据陨石和月球岩石放射性定年的结果，太阳系在大约 46 亿年前形成。地球和这些星球的年龄相同，但由

于诸如俯冲等地质过程（见图 4.1），地球上已知最早岩石的年龄相对较年轻，约为 40 亿 6 000 万年前。地球可能是由许多小星体碰撞和聚合而形成的，这些撞击可以产生巨大的热能。

早期地球逐渐变冷而形成了固态地壳，并释放出含有水蒸气却几乎不含氧的气体。随着地球的冷却，可能在大约 45 亿年前，由液态水构成的海洋形成了，并很快达到了现代海洋的盐度。到了 40 亿年前，可能出现了许多小的原始陆块，在随后的十亿年间它们逐渐聚合成大型的陆块。

生命出现

那些可以被描述为“生物”的最简单物质必然已经发育成复杂的分子集合体。当然，这些分子集合体并未留下化石记录。因此，我们只能通过化学和数学理论、实验室研究以及从已知的最简单生命形式的反推来建立生命形成的模型。

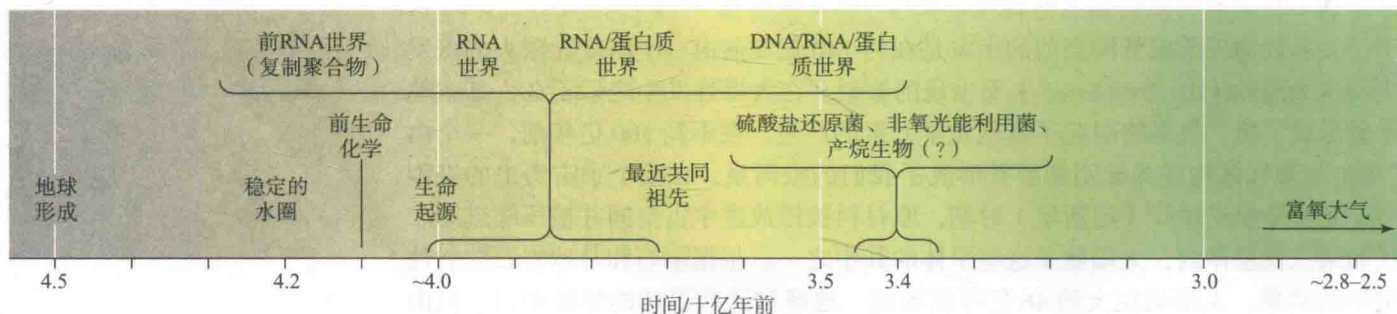
“生命”是一个难于定义的概念。然而，人们普遍认为如果一个分子集合体可以从环境中捕获能量，并使用这些能量来进行自我复制，由此具有进化能力，那么这个分子集合体就是“有生命的”。在我们已知的生物体中，这些功能是由携带信息的核苷酸和可以复制核苷酸、转化能量并产生表型的蛋白质来执行的。这些组分通过脂膜，在被称作细胞的区室中被组装在一起。

尽管生命体或半生命体可能是多次起源的，然而我们可以非常肯定的是，已知的所有生物都来自于一个共同祖先，这是由于以我们的判定能力来看它们共享了某些特征（Crick 1968; Theobald 2010）。例如，生物仅合成和使用氨基酸的 L 型光学同分异构体作为蛋白质的构件*；L 型和 D 型同分异构体在非生物合成中出现的可能性是一样的，但是一个功能蛋白质却只能由二者之一来构成。D 型同分异构体应该能够起到同样的作用。在生物中还普遍存在的一些其他特征，包括遗传编码、复制和蛋白质的合成机制，以及基本代谢反应等，意味着所有生物都源自一个共同的祖先，或者称为“最近共同祖先”（last common ancestor, LCA）。

破译生命起源最困难的问题在于已知的生命系统中只有核苷酸可以进行复制，但其复制所需的蛋白质是由核酸所编码的。尽管存在这样或那样的困难，但对于理解生命起源中可能过程的研究已经取得了一些进展（图 5.1; Zimmer 2009; Lazcano 2010; Lilley and Sutherland 2011）。

首先，简单有机分子——复杂有机分子的构建模块——可以由非生物化学反应产生。这样的分子已经在宇宙和碳质陨石中被发现。在一个著名的实验中，

图 5.1 地球和早期生命事件出现的大致时间。（来自 Becerra et al. 2007）



* 已知有些细菌使用一种特化的酶由对应的 L 型氨基酸合成一些 D 型氨基酸。

Stanley Miller 发现在甲烷 (CH₄)、氨气 (NH₃)、氢气 (H₂) 和水 (H₂O) 的混合气体中放电能够产生氨基酸以及如氰化氢 (HCN) 和甲醛 (H₂CO) 等化合物, 经进一步反应还能生成糖、氨基酸、嘌呤和嘧啶。

其次, 一些这样的简单分子必然已经形成了可以复制的聚合物。一旦复制开始, 自然选择作用下的前生命进化可能就出现了, 这是因为那些复制量更大且更为准确的变异类型相比其他类型会不断增加。聚合作用可能是通过黏土颗粒吸附或是蒸发引起的浓缩而得到促进。最有可能的早期复制因子是短 RNA (或类似 RNA) 的分子。RNA 具有催化特性, 其中包含了自我复制。一些 RNA 序列 [核酶 (ribozyme)] 可以切割、拼接以及延长寡聚核苷酸, 并且短 RNA 模板序列可以自我催化使用游离核苷酸形成互补序列。最近的实验表明, 表面吸附有 RNA 的黏土颗粒可以催化脂膜的形成, 从而依次催化氨基酸聚合进入短蛋白质。因此, 包括自我复制 RNA 在内的具有一些原始细胞关键部件的聚集物, 可以仅通过化学过程来产生。

目前, 人们认为生命起源的第一步发生在一个“RNA 世界”中, 在这里, 具催化和复制功能的 RNA 是在蛋白质或 DNA 出现之前就存在的。在这个 RNA 世界中发生进化, 这是因为自然选择和进化可以在可进行分子复制的非生命体系中发生。当 Sol Spiegelman (1970) 在无细胞的培养基中放入 RNA、RNA 聚合酶 (一种从病毒——噬菌体 Qβ 中分离出的催化性 RNA) 以及碱基时, 聚合酶以不同的速率复制不同的 RNA 序列, 因此它们各自所占的比例发生了变化。Tracey Lincoln 和 Gerald Joyce (2009) 通过混合两种可以从一个核苷酸池中相互催化彼此合成的 RNA, 扩展了这一方法。在另一个实验中, 只要将一种催化性 RNA (RNA 连接酶) 置于一个具有 RNA 聚合酶和反应物的自动体系中进行“生长”, 其与寡核苷酸的结合就会变得更为高效 (图 5.2; Paegel and Joyce 2008)。

由于突变率过高从而无法保持自身一致, 长 RNA 序列可能无法有效地复制。然而, 如果两对或更多偶合的大分子可以相互催化彼此复制的情况出现, 那么更大的基因组就可能会产生。初期的复制可能进行缓慢且不精确, 在很久以后才会出现现代生物中展示出的准确性。此外不容置疑的是, 许多不同的寡核苷酸本身能进行自我复制。在蛋白质出现之前没有表型, 只有基因型存在。由此, 最早的“基因”并不需要有任何特定的碱基对序列。因此, 正如怀疑者们频繁提出的, 并没有有力的证据支持“只有一个特定核酸序列的组合可能性极小”这一说法 (即 50 对碱基序列中的概率为 1/4⁵⁰)。

蛋白酶如何进化可能是最难解决的问题。Eörs Szathmáry (1993) 提出, 这一过程开始于由一个氨基酸组成的辅因子连接到一个短寡核苷酸序列上, 从而辅助 RNA 核糖体酶进行自我复制。许多出现在同一时期的辅因子都具有核苷酸构件。RNA 核糖体酶也能催化肽链的形成, 因此接下来一步可能会是几个这样的氨基酸-核苷酸辅因子连接在一起。最后, 核糖体酶进化形成核糖体, 辅因子的寡核苷酸则成为转移 RNA, 氨基酸链成为催化蛋白质。这样的大分子集合被包进脂膜中可能是最早的细胞前体——尽管从这一阶段到形成我们所熟知的细胞之间, 许多其他的特征也相继产生。细胞的起源常被认为是生命历史上第一个主要的进化转变 (表 5.1)。

图 5.2 催化性 RNA (一种连接酶, 可在简单的实验室系统中产生) 的序列和结构。寡核苷酸底物, 如图左灰色所示, 包括如图所示结合到 RNA 连接酶上的残基, 以及一个未结合的环。实验中发生的突变用红色标出。增强功能的突变在图中用黑色方框标出 (来自 Paegel and Joyce 2008)。

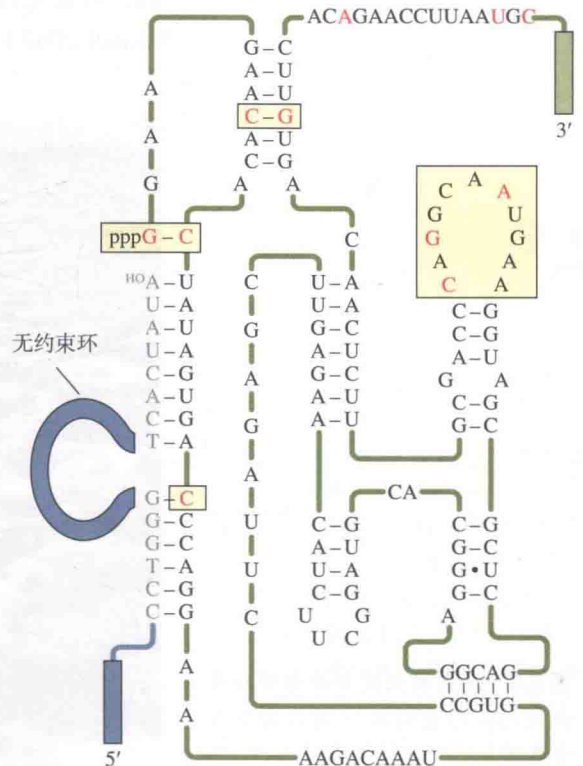


表 5.1 在进化历史上，产生较高等级类群的六次主要过渡期

主要过渡期	形成的类群	类群的转变
独立的复制因子（基因）→细胞内的基因组	有区分的基因组	大且复杂基因组的进化
独立的单细胞→共生单细胞	真核细胞	共生细胞器和核基因组的进化；它们之间的基因转移；“杂交基因”的形成
无性单细胞→有性单细胞	合子（有性生殖生物）	减数分裂和有性繁殖（通常为专性的）的进化
单细胞→多细胞生物	多细胞生物	细胞和组织分化的进化以及体细胞和生殖细胞之间的进化
多细胞生物→群居性群落	群落的起源（仅在少数谱系中）	有繁殖力和不具繁殖力阶级的进化（如社会性昆虫）
独立的物种→种间互利共生的集合	种间互利共生的起源	物理上结合伴侣的进化（如内共生体）

来源：来自 Bourke 2011；改自 Maynard Smith and Szathmáry 1995。

前寒武纪的生命

25 亿年前的太古宙和 25 亿年至 5.42 亿年前的元古宙统称为前寒武纪时期。（表 4.1 列出了主要的地质年代划分并标出了在每个时期发生的主要事件。）已知最早的岩石（距今 38 亿年）中含有碳的沉积物表明了早在这一时期可能已有生命存在。现有的证据充分表明 30 亿年前已有生命出现，其他尚存争议的证据显示，生命最早可以追溯至 35 亿年前，它们以类似细菌的微体化石和层状堆积（即叠层石；图 5.3）的形式出现——与现今温水海洋边缘分布的蓝细菌（蓝绿菌）所形成的微型结构叠层石具有相同的结构。

早期的大气几乎不含氧，因此最早的生命是厌氧的。当光合作用在蓝细菌和其他细菌中产生时，才将氧引入大气中。大气氧浓度在大约 24 亿年前曾大幅增高，可能是由于大量有机质埋藏以及阻碍有机物被氧化的地质过程所造成的结果（Knoll 2003）。随着大气中逐渐获得了氧，许多生物进化出了有氧呼吸的能力和



图 5.3 澳大利亚鲨鱼湾由现存蓝细菌构成的叠层石。（图片由原作者惠赠）

保护细胞防止氧化的机制。

现今的生物被归入三个“域”(domain 或 empire): 真核生物域(全部真核生物)和两个原核生物域——古菌域和细菌域(见图 2.1)。在超过全部生命历史一半的时间中(约 20 亿年),地球上仅生活着这两种原核生物域的生物类群。如今的很多古菌为厌氧菌,并栖息在温泉等极端环境中[其中一种古菌是聚合酶链反应(PCR)中 DNA 聚合酶(Taq 聚合酶)的来源,聚合酶链反应是许多现代分子生物学和生物技术的基础]。细菌的代谢能力极其多样化,并且许多细菌营光合生活。

原核生物及真核生物核基因的分子系统发生研究显示,真核生物域与古菌域之间的亲缘关系要近于其与细菌域的关系(真核生物域可能位于古菌域内部)(图 5.4)。然而,一些 DNA 序列所提供的证据在各个域之间及其内部的关系上相互矛盾,意味着在界限清楚、完整的基因组出现之前,生命进化早期各谱系间就已经存在大量的基因水平转移(Woese 2000; Fournier et al. 2009)。因此,原核生物的早期历史可能更像一张网络而不是一棵系统发生树,至少对许多基因而言是这样。所有现代生物的最近共同祖先毋庸置疑是长期进化的产物,在此期间 RNA 作为遗传物质被 DNA 作为遗传物质所取代,具有新功能的基因产生(通过基因

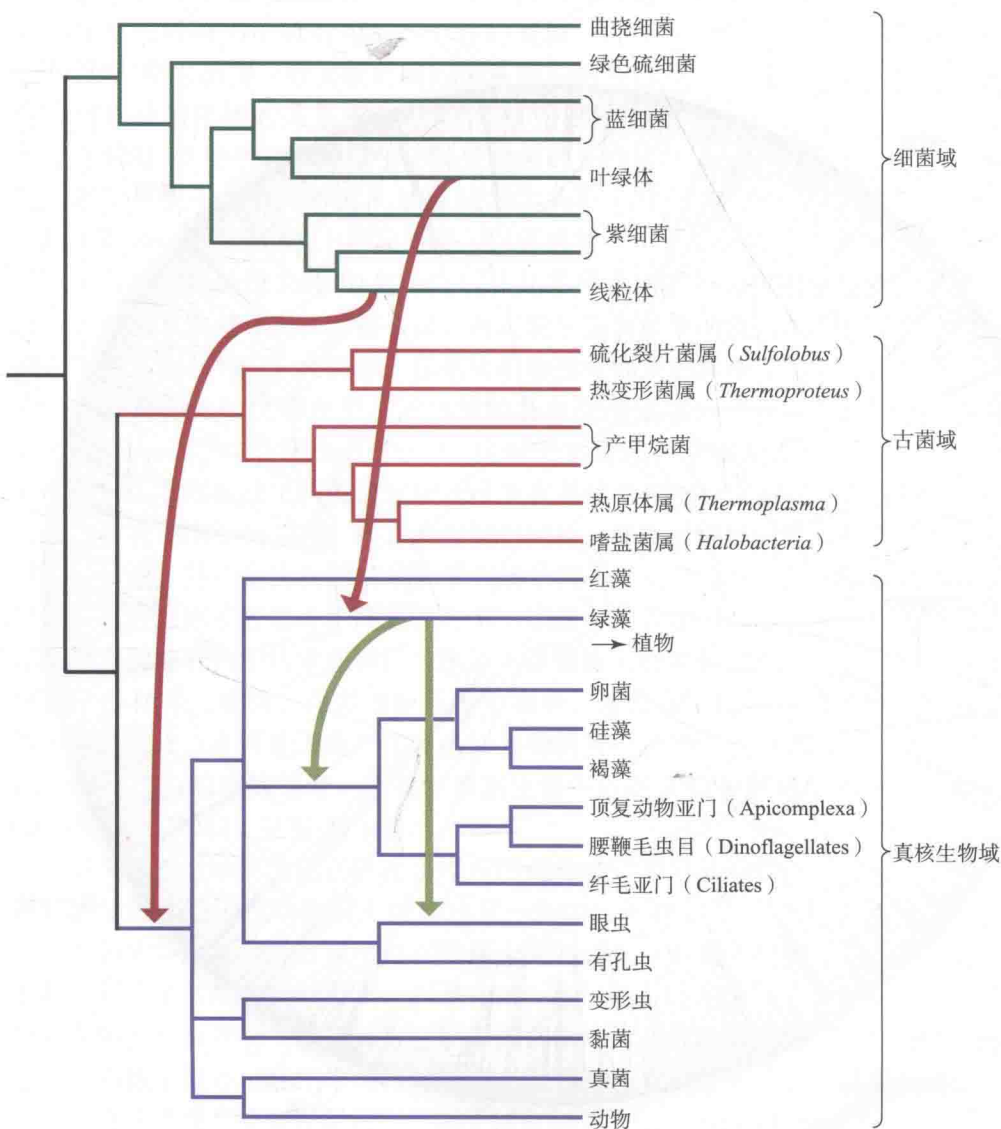


图 5.4 生命之树上的主要谱系分支,显示当前对于“三域系统”(细菌、古菌和真核生物)中各谱系之间亲缘关系的理解。红色箭头表示线粒体和叶绿体在细菌分支中的起源及其与早期真核生物之间的内共生关系。绿色箭头表示一些绿藻在其他真核生物中成为内共生体行使叶绿体功能的实例。(来自 Palmer et al. 2004; Keeling 2007; Parfrey et al. 2010)

重复和突变，见第8章和第20章），并形成新的组合（Becerra et al. 2007）。起源于最近共同祖先的原核生物在代谢能力方面发生了大幅度的多样化（Cavalier-Smith 2006）：营光合的、化学自养的、营硫酸盐还原的、产甲烷的，以及其他类型，这些持续到现今的代谢类型为生态系统赖以维持的生物化学循环提供了原动力。

真核生物起源是生命历史上的主要事件之一，其特征是具有细胞骨架、一个包含多个染色体和纺锤体的细胞核、具有细胞膜而不是坚硬的细胞壁。大多数真核生物进行减数分裂，这是高度组织化重组和有性繁殖的基础。几乎全部真核生物都具有线粒体，其中许多具有叶绿体。

线粒体和叶绿体来源于被吞噬的细菌，并随后在原型真核生物中演变为内共生体（endosymbiont）（Margulis 1993; Maynard Smith and Szathmáry 1995; 见图 5.4 和表 5.1）。内共生在生命历史中多次出现，是功能复杂性的一个重要来源；它在真核生物起源中所扮演的角色毫无疑问是最为重要的（Margulis and Fester 1991; Moran 2007）。线粒体和叶绿体在超微结构和 DNA 序列上都与细菌类似（Dyall et al. 2004）。线粒体来源于紫细菌（一个包含大肠杆菌在内的类群）；叶绿体来源于蓝细菌，是原始细胞（产生出了绿藻和红藻）中的一类。单细胞真核绿藻和红藻轮流充当过至少 6 个其他分支的内共生体，为它们提供了光合能力和其他功

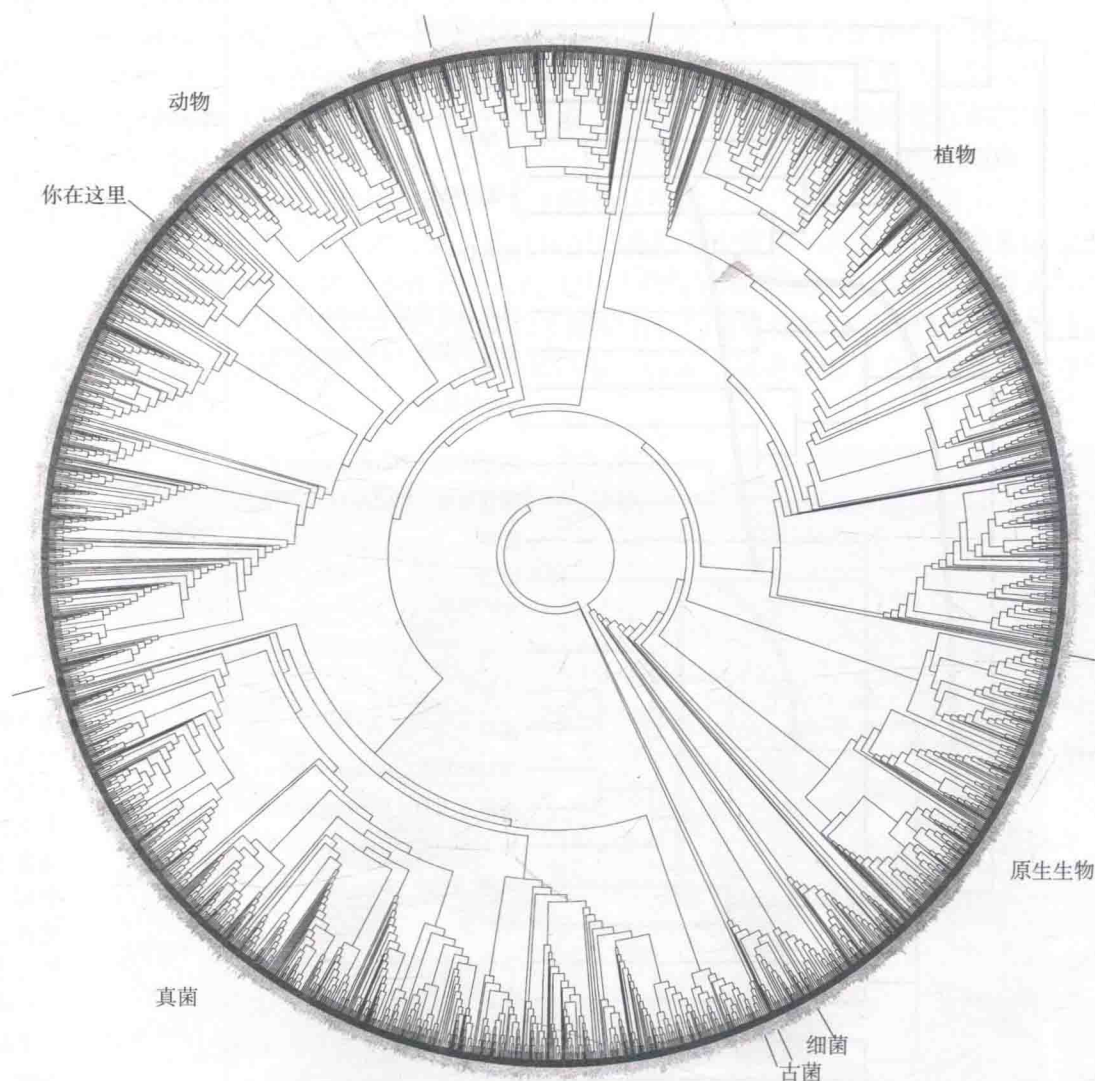


图 5.5 一棵整合的生命之树。这是最近基于 DNA 序列构建出的包含数千物种的系统发生树。系统树的根在中心位置，各分支放在圆圈图中是为了展示整体关系。请注意人的位置（图中标明“你在这里”）。如果你对放大后的分支关系感兴趣，请访问以下网页：www.zo.utexas.edu/faculty/antisense/downloadfilestol.html。（来自 Hillis 2010；承蒙 D. M. Hillis 惠赠）

能。代表第三级或第四级细胞内共生的谱系有鞭毛藻类（对鱼类有毒的单细胞生物）、褐藻类、顶复虫类〔寄生虫类群，引发疟疾的疟原虫（*Plasmodium*）属于此类群〕和其他几类（Keeling 2004; Lane 2010）。我们对这些演变成线粒体的细菌的原始“宿主”几乎一无所知。这些原始“宿主”并不可能具有细菌或古菌的特征（如具有细胞壁）；与之相反，它们可能具有原始真核生物的特征，如具有可以吞噬较小生物的细胞膜和保护细胞避免崩塌的内骨骼（Maynard Smith and Szathmáry 1995; Poole and Penny 2006）。

虽然化学证据表明真核生物可能是在大约 27 亿年前进化出现的，但最早的真核生物化石距今大约只有 18 亿年，这和通过对与 DNA 序列比较所推算出的真核生物共同祖先的年代估算相一致（Parfrey et al. 2011）。真核生物经历了可能由于氮的可用性提高而导致的快速分化。这些真核生物所囊括的类群远远不止早先教科书中所引用的 5 个界的类群：许多“藻”和“原生动”分支彼此间的关系比它们各自与真菌和动物之间的关系更远（见图 5.4）。这些谱系分支如图 5.5 中所示，描绘了一棵更全面的生命之树，展示了成千上万物种之间的系统发生关系〔万维网（World Wide Web）上的原图展示得更清楚〕。

在真核生物起源大约 10 亿年之后，几乎所有谱系仍为单细胞生物。多细胞化至少演化发生过 6 次：动物一次，两次发生在真菌中的两大类群，其余三次分别发生在“藻类”的三大类群，包括从植物进化而来的绿藻（图 5.6）。几乎可以肯定，多细胞化的优势在于不同功能的各种类型细胞的“分工劳作”（Grosberg and Strathmann 2007; Michod 2007），这对于大型和精细细胞系统的发育是一个先决条件。不仅在动植物的进化中，可能在其他多细胞分支中也一样——第一步似乎都是进化出细胞黏着。接着出现细胞间桥，加速了细胞间营养物质的流动和信号的传递，并产生出新的信号分子和转录因子（Knoll 2011）。这些新产生的信号分子和转录因子控制着不同基因在不同细胞中的表达，是组织和器官进化的基础。毫无疑问，由于转录和翻译的水平在单细胞生物中是被调控的，因此其基本机制已经存在。然而，在多细胞真核生物中，基因在不同转录因子中可能具有多个结合位点，并可能因此产生复杂而各异的发育途径（见第 21 章）。基于由细胞分裂而产生的细胞黏着，原始多细胞生物可以在实验室酵母培养中发生演变（Ratcliff et al. 2012; 见图 22.14）。

最早多细胞动物的化石出现在约 5.75 亿年前。最早动物化石为晚元古宙和早寒武纪的埃迪卡拉动物群（约 6.35 亿—5.42 亿年前）。大多数这类动物都是缺乏骨骼的软体动物，并且似乎是在海床上匍匐或直立的扁平生物（图 5.7）。它们很难依照后来的动物进行分类，但其中的一些可能是腔肠动物（珊瑚及其近缘类群）和两侧对称动物（胚胎具有三胚层的两侧均匀对称的动物门）的干群。埃迪卡拉动物似乎没有可能用来与其他动物进行相互作用的特征，如口器或运动能力等，而且几乎没有证据表明它们受制于捕食作用（Xiao and Laflamme 2009）。

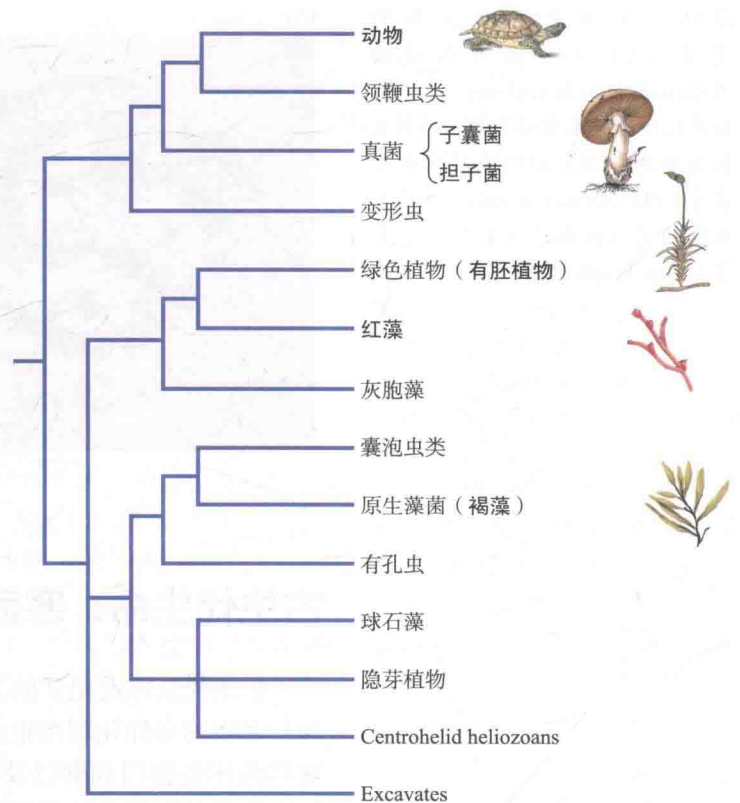
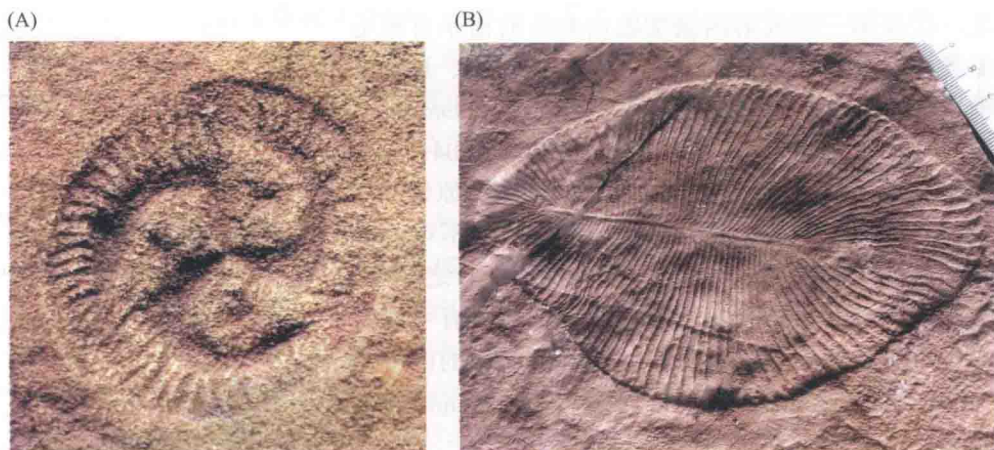


图 5.6 主要真核生物谱系的系统发生关系。粗体标出的 6 个谱系中均发生了多细胞生物的独立演化。（来自 Knoll 2011）

图 5.7 埃迪卡拉动物群的成员。(A) 三分盘虫属动物 (*Tribrachidium heraldicum*)。具有和其他所有显生宙动物都不同的三相辐射形。(B) 似蠕虫的狄更逊水母 (*Dickinsonia costata*) 和后来动物的实际关系仍然未知。(B 承蒙 Martin Smith 惠赠)



古生代生命：寒武纪大爆发

古生代从寒武纪开始，起始时间约为 5.42 亿年前。在最初的大约 1 000 万年中，动物的多样化程度很低；在接下来的大约 2 000 万年中，几乎所有具骨骼的现代海洋生物门和纲以及许多灭绝类群都出现在化石记录中。这一时期的标志性生物事件包括首次出现了腕足类、三叶虫（图 5.8）和其他节肢动物、软体动物、棘皮动物，以及（尤其是在不列颠哥伦比亚省的布尔吉斯页岩中发现的）一些难以归入后来分类群中的动物。寒武纪的生物多样化包括了最早的无颌脊椎动物（无颌纲动物）：早寒武世的海口鱼发育出眼、鳃囊、线状脊索、分节的肌肉组织，以及其他类似于七鳃鳗幼体的特征（图 5.9；Shu et al. 2003），晚寒武世牙形石具有由多孔的骨质形成的牙齿。

寒武纪辐射可能是生命历史上最为壮观的一次动物适应辐射事件（Valentine 2004），这次事件相对于其前后的事件时间较短，因此通常被称为寒武纪大爆发

（Cambrian explosion）。然而，也有一些古生物学家指出 2 000 万年是一段相当长的时间，因此更倾向于“寒武纪大融合”等其他叫法（Prothero and Buell 2007）。无论这次事件叫什么名字，在寒武纪动物门类的出现长期以来都是人们研究的一大难题和争论焦点。首先，进化到底发生得有多快？一些研究者利用现生动物门类的 DNA 序列进行分子钟研究，估算出这些动物谱系演化的时间范围变化很大，从埃迪卡拉纪（约 5.8 亿年前）至 10 亿年前（Smith and Peterson 2002）。因为大多数古生物学家认为，如果前寒武纪存在大量不同的软体动物、节肢动物和其他动物类群，就不可能没有任何化石被发现。因此他们判断——要么是早期的起源时间估算不可靠，要么代表寒武纪大爆发时不同类型动物壳体或骨骼的快速演化事件，这些动物从其共同祖先分化后经历了漫长的演化才能得以保存为化石。这第二种假说似乎更有可能。例如，已知最早的具壳头足类软体动物（鱿鱼及其近缘类群）是晚寒武纪的鸚鵡螺类，但早在 3 000 万年前的布尔吉斯页岩动物群中已发现存在无壳的头足类软体动物（Smith and Caron 2010）。

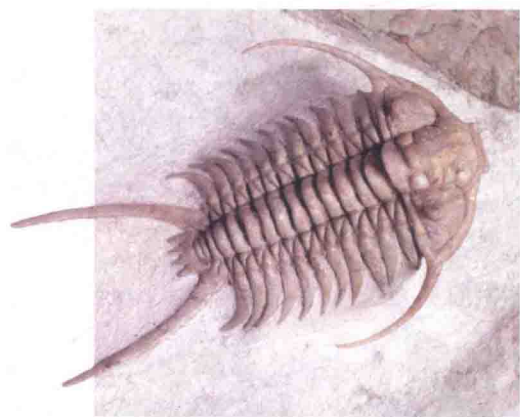
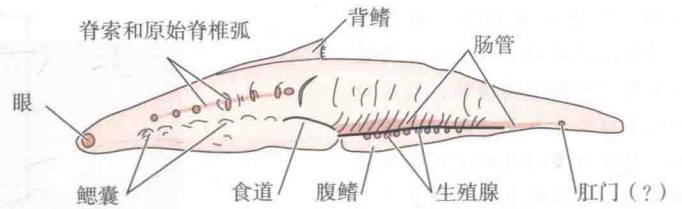


图 5.8 首次在寒武纪大爆发中出现的动物门类。该化石发现于犹他州南部的砂质页岩中，该地区曾被浅海覆盖。寒武纪的三叶虫——副角尾虫属 (*Paracerurus*) 动物。三叶虫是一类已灭绝的节肢动物，其多样性程度在整个古生代都非常高，但在二叠纪末就完全灭绝了。

分子系统学研究表明，动物与单细胞领鞭虫类（领鞭毛虫门）的



关系最近，因为单细胞领鞭虫类像动物一样具有细胞黏连蛋白和细胞信号转导因子，并通过细胞分裂来形成群落 (Abedin and King 2008; King et al. 2008; 图 5.10)。海绵 (phylum Porifera, 多孔动物门) 具有许多类似领鞭虫的细胞，许多学者认为它们是其他动物的姐妹群。领鞭虫类、海绵和后生动物具有许多相同的基因，这些基因构成控制细胞与发育过程的基因，从而表明这一动物“遗传工具箱”在埃迪卡拉时期就已经演化出来了 (Erwin 2009; Knoll 2011)。实际上，近期的 DNA 序列分析支持两侧对称动物门 (两侧对称动物) 的埃迪卡拉纪起源，这与一些埃迪卡拉纪动物可能具有两侧对称性质相吻合 (Peterson et al. 2008)。

辐射对称的刺细胞动物 (水母、珊瑚) 和栉水母门 (栉水母) 动物是与两侧对称动物相近的基部类群。两侧对称动物具头，头部通常发育口肢、感觉器官和大脑 (图 5.11)。根据基于 DNA 系统发生的研究，两侧对称动物包含了三个主要分支：一个是后口动物，它在原肠胚形成期间的胚孔变成肛门；另外两类是原口动物，其胚孔变成了口。后口动物中最大的门是棘皮动物门 (海胆及其近缘类群，它们辐射对称的成体形式是从两侧对称的祖先演化而来的) 和脊索动物门 (包含脊椎动物、被囊动物以及文昌鱼)。原口动物具两个主要分支：蜕皮动物 (节肢动物、线虫类以及一些较小的门) 和螺旋动物 (软体动物、蠕虫状的环节动物、腕足动物以及许多其他类群) (见图 5.11)。

图 5.9 寒武纪脊椎动物。已知最早的脊椎动物之一——早寒武世海口鱼 (*Haikouichthys*) 的照片和示意图。示意图展示出了眼、脊索、椎体片段、背鳍、食道、鳃囊、腹鳍，以及显示脊椎动物肛后尾区域特征的肛门。(承蒙 D.-G. Shu 惠赠，来自 Shu et al. 2003)

毋庸置疑的是，如果这一无与伦比的形态多样化事件发生在大约 2 000 万年

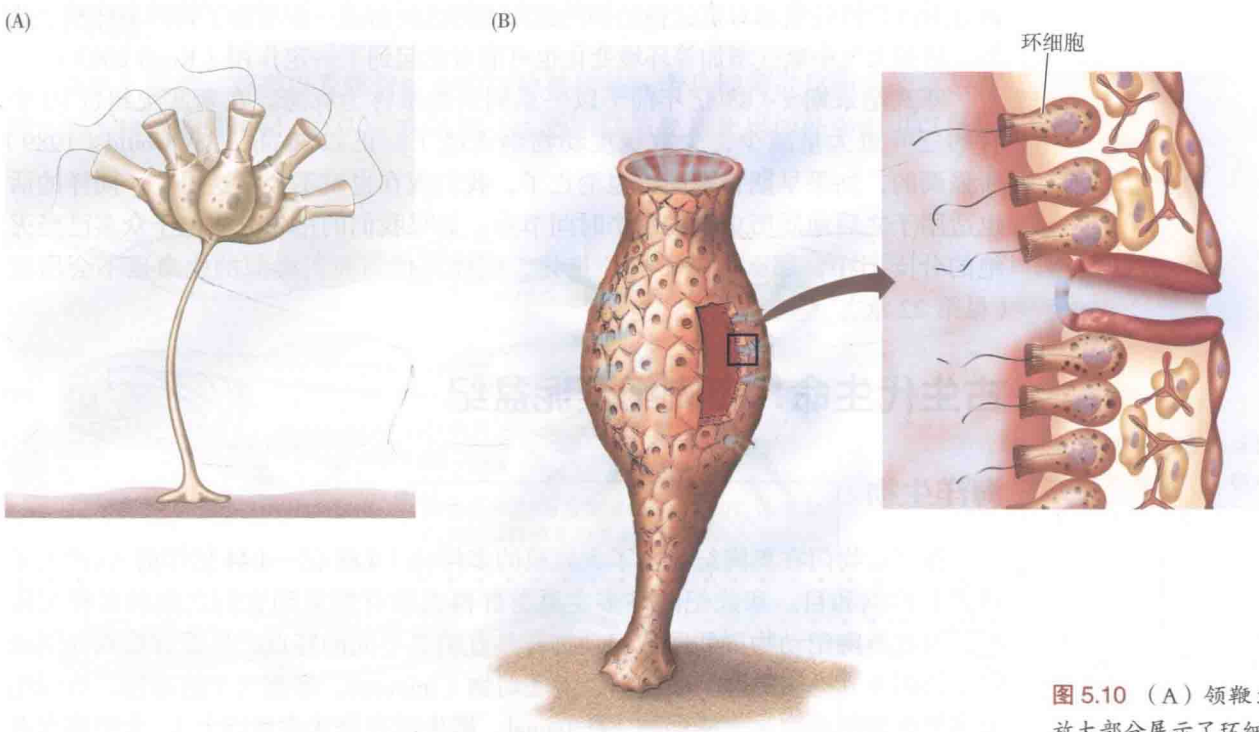
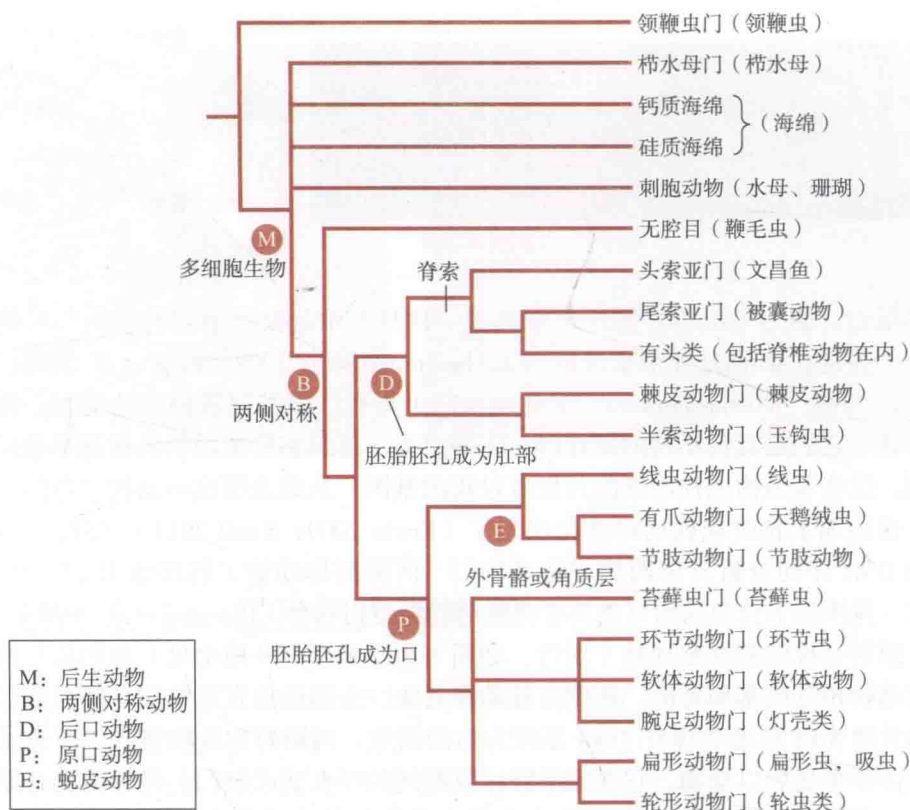


图 5.10 (A) 领鞭虫。(B) 海绵，放大部分展示了环细胞 (领细胞)。

图 5.11 基于多基因序列重建的某些动物门之间的亲缘关系。两边对称（两侧对称）的动物包括后口动物和原口动物支系。海绵、腔肠动物、栉水母类以及两侧对称动物之间的关系还不确定，在树上显示为并系。单细胞形态的领鞭毛虫门（领鞭虫类）与动物细胞的结构相似。（来自 Edgecombe et al. 2011）



时间内，那么如此巨大的变化为什么在这一时期发生，又是怎样发生的呢？遗传与生态因素的共同作用可能是这次分化产生的主要原因（Knoll 2003；Marshall 2006）。控制身体变异的调控基因 [比如同源（Hox）基因；见第 21 章] 可能在这一时期经历了重大的进化改变，导致了許多新基因组合的产生。一些由此产生的形态变化可能导致了不同生物之间产生新的相互作用（如捕食作用），这些作用通过对保护性骨骼和对抗这种防御的新方式的选择而进一步增加了物种多样性。此外，诸如大气中氧气增加等环境变化也可能对此起到了一定作用（Knoll 2003）。

寒武纪末期（4.88 亿年前）以一系列灭绝事件为标志。在寒武纪超过 90 个科的三叶虫大量减少，少数棘皮动物纲灭绝了。正如 Stephen Jay Gould（1989）所强调的，如果早期脊椎动物也消亡了，我们现在也就不会在这里了。同样的话也适用于之后地质历史中的每个时间节点：如果我们的祖先分支位于众多已经灭绝的分支当中，那么人类不可能进化，同样其他与我们类似的生命也不会出现（见第 22 章）。

古生代生命：奥陶纪至泥盆纪

海洋生物

许多动物门在奥陶纪发生了大规模的多样化（4.88 亿—4.44 亿年前），产生了许多新的纲和目。寒武纪的许多主要类群再也没有恢复到它们之前的多样化程度，因此奥陶纪动物群和寒武纪动物群具有明显不同的特点：尽管有些双壳纲动物（蛤蜊及其近缘类群）演化出了潜底动物（infaunal，即掘穴）的习性，然而绝大多数奥陶纪动物是表栖动物（epifaunal，即生活在海床表面以上）。大型捕食者

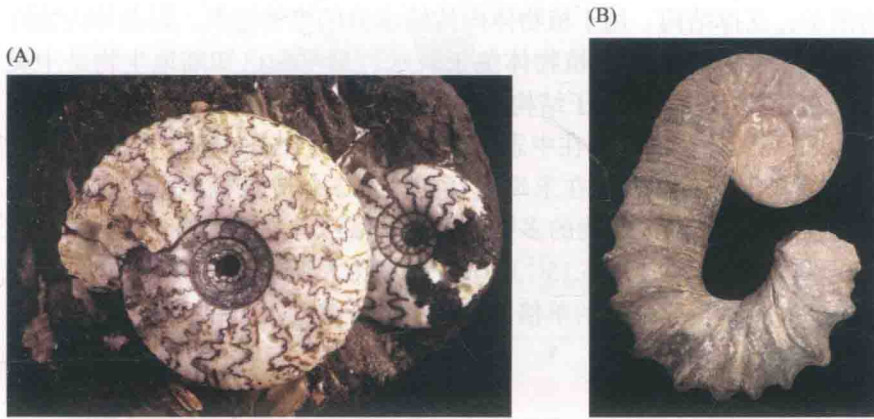


图 5.12 菊石壳内藏有类似乌贼的头足类软体动物躯体。两种形态各异的菊石类贝壳。(A) 侏罗纪菊石 (*Craspedites*), 展示了在许多后来菊石中出现的复杂的骨缝线。(B) *Australoceras* (白垩纪), 与贝壳形态差异明显。

主要为海星类和鹦鹉螺类（有壳头足类动物，如与乌贼近缘的软体动物）。礁石由两类珊瑚组成，其中也有海绵、苔藓虫以及蓝细菌的贡献。奥陶纪结束时伴有一次大灭绝，这次事件在灭绝率上可能是地质历史上第二大的灭绝事件。这次事件可能是由降温和海平面下降所引起的，因为在这一时期，大陆极区有冰川存在。

在这些类群中存活下来的是后来演化出了菊石类的鹦鹉螺类，而有壳头足类是已灭绝动物中多样化程度最高的类群（图 5.12）。在志留纪（4.39 亿—4.16 亿年前），绝大多数脊椎动物是披甲无颌类；除了一类以外，似鱼类的无颌脊椎动物都没有偶鳍（图 5.13A），目前仅存的无颌类为盲鳗类和七鳃鳗类。已知最早的有颌类为具有颌和两对鳍的海洋脊椎动物（图 5.13B, C），也出现在志留纪。在这一时期硬骨鱼（Osteichthyes, 硬骨鱼纲）也已出现。在被称为“鱼类时代”的泥盆纪（4.16 亿—3.54 亿年前），硬骨鱼类的两个亚纲分别是包含了多种多样肺鱼的肉鳍鱼类（Sarcopterygii, 肉鳍亚纲），以及之后可能演化出现代鱼类中最大的类——硬骨鱼类的辐鳍鱼类（Actinopterygii, 辐鳍亚纲）。

陆地生物

囊括了藓类、苔类以及维管植物的陆地植物是一个从绿藻进化而来的单系类群（图 5.14；Judd et al. 2007）。在陆地上生活，就需要演化出如外表面可以抵御

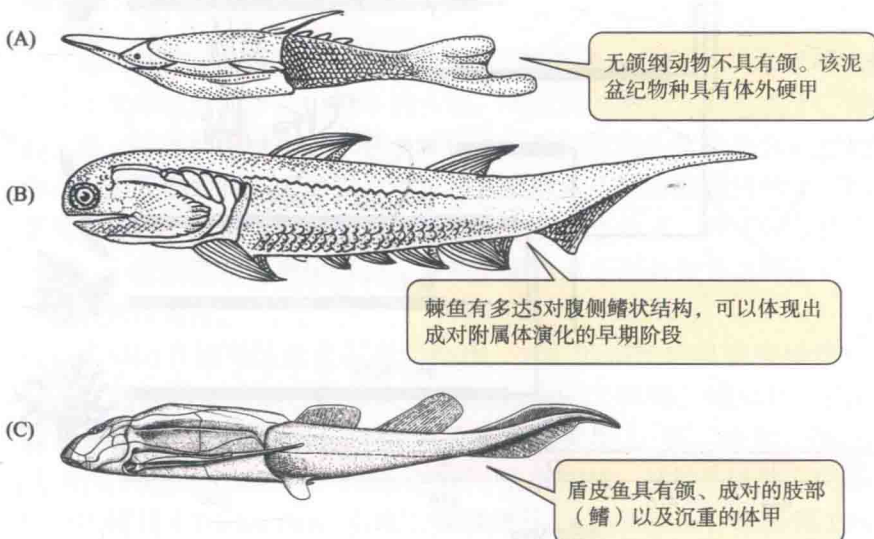


图 5.13 已经灭绝的脊椎动物古生代类群。(A) 一种无颌纲动物（无颌脊椎动物），异甲鱼目，鳍甲鱼属（*Heterostraci*, *Pteraspis*, 泥盆纪）。(B) 一种颌口类脊椎动物（有颌脊椎动物），棘鱼纲，栅鱼属（*Acanthodii*, *Climatius* 泥盆纪）。(C) 沟鳞鱼属的一种盾皮鱼（placoderm, *Bothriolepis*, 泥盆纪）。(A 来自 Romer 1966；B 来自 Romer and Parsons 1986；C 来自 Carroll 1988)

水分损耗的孢子、支撑结构、用于植物体内传输水分的维管组织，以及体内的性器官等结构，这些结构可以保护植物体免于脱水。最早的已知陆地生物是中奥陶世时期极小植物的孢子和具孢子结构（孢子囊），与现今的苔类植物有明显的亲缘关系（Wellman et al. 2003）。在中志留世出现了低于 10 cm 的小型维管植物，这些植物没有真根，但具有着生在末端短且无叶的二歧分枝柄上的孢子囊（图 5.15A）。在泥盆纪末期，陆地植物的多样性极其丰富：有蕨类植物、石松类植物（图 5.15B）以及木贼类植物（图 5.15C），其中一些为大型木本植物。在早期维管植物的生活史中，产生精卵细胞的单倍体阶段（配子体世代）和通过减数分裂产

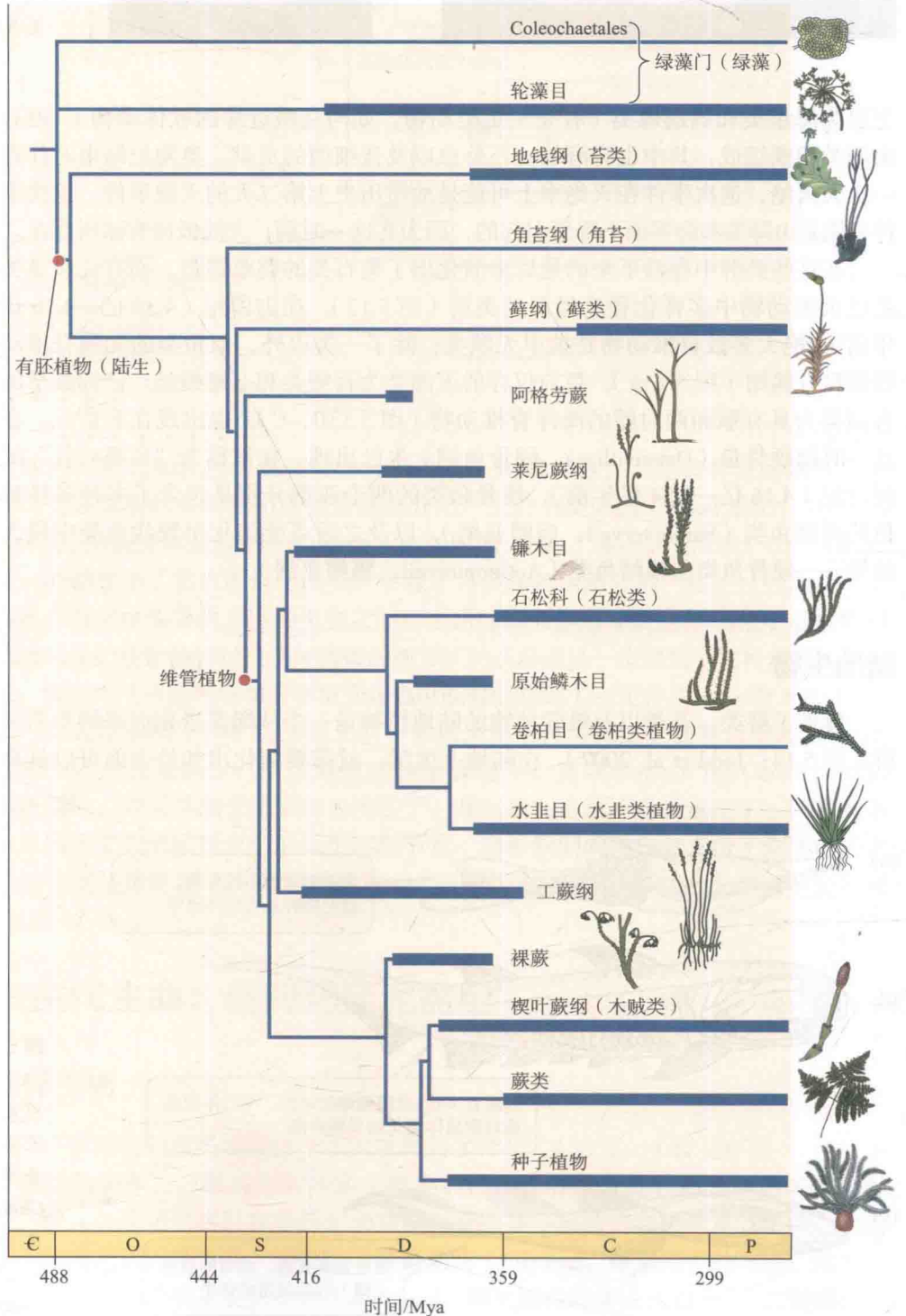
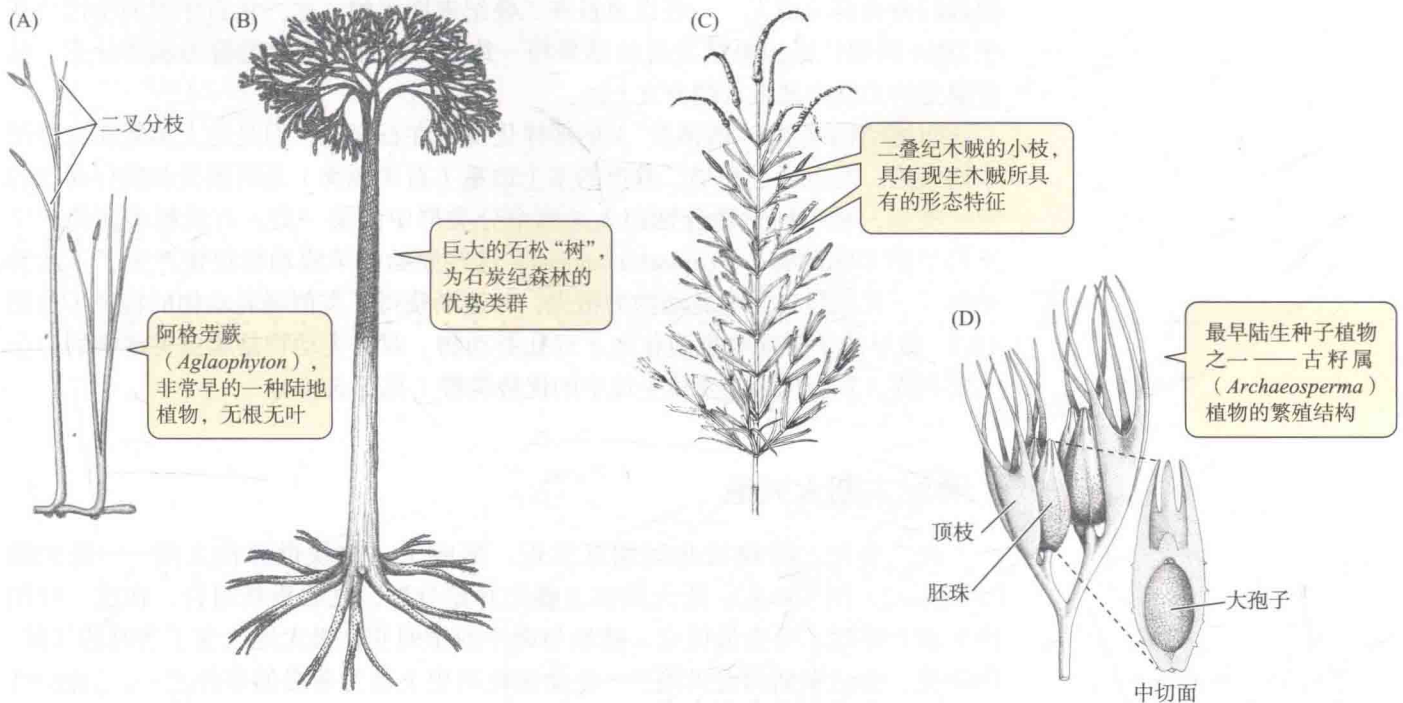


图 5.14 陆地植物主要类群与其最近亲缘类群绿藻类（绿藻门）的系统发生关系和古生代化石记录。粗线条显示每个类群化石记录的已知时间跨度。Coleochaetales 目与轮藻目（绿藻的两类）、苔类、藓类、石松类、卷柏目、水韭目、木贼类、蕨类以及种子植物都具有现存的代表类群。（来自 Kenrick and Crane 1997a）



生单倍体孢子的二倍体阶段 (孢子体世代) 一样复杂。早期植物依靠精子在水面上游动对胚受精, 这与现生蕨类和一些其他类中的情况一样。具孢子的植物在泥盆纪末期产生了最早的种子植物 (图 5.15D)。

众所周知, 最早的陆生节肢动物出现在志留纪。包括两个主要类群, 它们均包含有海洋生物的祖先。螯肢动物包括蜘蛛、螨虫、蝎子和其他几类。最早的有颚昆虫包括早泥盆世的食屑多足纲动物, 以及由甲壳纲动物进化而产生的原始无翅昆虫。最早的陆生脊椎动物——鱼石螈类四足类动物是由肉鳍鱼类在晚泥盆世进化而来的 (见第 4 章)。

古生代生命：石炭纪和二叠纪

陆地生物

在石炭纪 (3.59 亿—2.99 亿年前), 各个陆块在南半球聚成超大陆冈瓦纳古陆, 在北半球形成了几个较小的古陆。大范围的热带气候有利于广阔的沼泽森林的扩张, 在这些森林中, 木贼、石松类和蕨类植物为优势类群, 它们保藏于煤层中, 成为我们现在开采的煤。种子植物在晚古生代开始多样化。它们中一些形成了风媒传粉, 从需要在水面上完成受精中解放了出来。种子的演化为胚胎提供了保护——防止脱水并提供养分, 并使幼苗克服不利条件并迅速生长。请记住, 这些植物都没有花。

最早的有翅类昆虫在石炭纪出现, 它们的多样化出现得很快并产生了许多目, 包括原始的蜻蜓、直翅类 (orthopteroids) (蟑螂、蝗虫和它们的近缘类群) 以及半翅类 (hemipteroids) (叶蝉及其近缘类群)。在二叠纪, 出现了最早蜕变 (有明显的幼虫和蛹阶段) 的昆虫类群, 包括甲虫、原始的蝇类 (双翅目, Diptera) 以及毛翅目 (Trichoptera, 石蛾) 和鳞翅目 (Lepidoptera, 蛾蝶类) 两个亲缘关系

图 5.15 古生代维管植物, 在不同比例尺下的示意图。(A) 泥盆纪的阿格劳蕨 (*Aglaophyton*), 高度小于 10 cm。(B) 鳞木 (*Lepidodendron*), 高达 30 余米的石炭纪石松类树。(C) 二叠纪大型木贼树枝的一部分。(D) 泥盆纪种子植物古籽属 (*Archaeosperma*) 的繁殖结构。(A 来自 Kidston and Lang 1921; B, D 来自 Stewart 1983; C 来自 Boureau 1964)

很近的分类群的祖先。一些昆虫目在二叠纪末期灭绝。这一化石序列的年代与基于 DNA 的现代昆虫系统发生的结果相一致——没有蜕变的类群为基部分支，具有蜕变的类群出现在末端分支上。

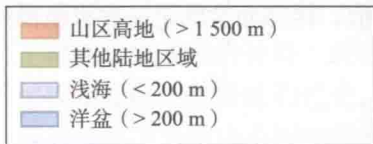
四足动物谱系（“两栖类”）的多样化发生在石炭纪，但是绝大多数在二叠纪末期灭绝。晚石炭世和早二叠世的多个谱系（石炭螈类）是两栖类和爬行动物的中间类型，被不同学者分别归入这两个分类群中的某一类。石炭螈类演化产生出最早的羊膜动物——captorhinomorph。这些原始的羊膜动物很快产生了下孔类动物，下孔类包含了哺乳动物的祖先，并逐渐获得了类似哺乳动物的特征（见图 4.8）。最早的羊膜动物也演化出了双孔类动物。双孔类动物是爬虫类动物的一个主要类群，其后代中生代生境中的优势类群（见图 5.18）。

二叠纪末期大灭绝

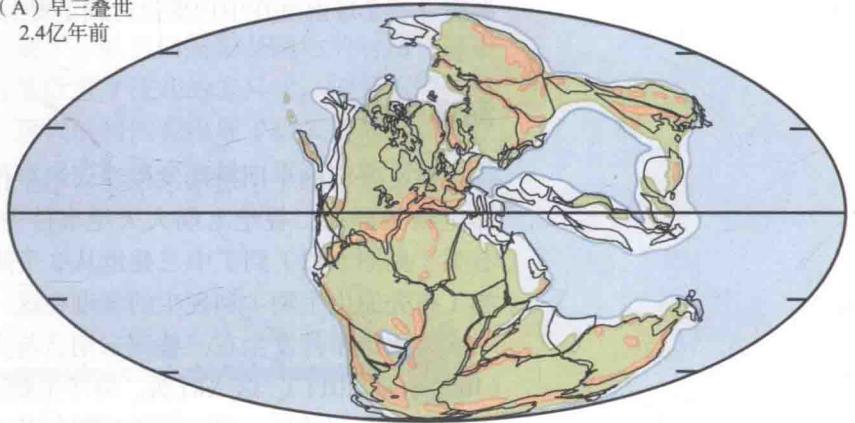
在二叠纪，陆块彼此间相互靠近，形成了一整块世界性大陆——泛大陆（Pangaea）（图 5.16A）。泛大陆在三叠纪开始分裂，之后重新组合。在这一时期海平面下降到了历史最低点，陆地与海洋的排列变化极大地改变了当时的气候。伴随着二叠纪末期的大灭绝——生命演化历史上最为著名的事件之一，二叠纪结束于 2.52 亿年前。据估计，在这次迄今为止地球历史上最大的灭绝事件中，至少 52% 的具骨骼的海洋无脊椎动物的科，可能多达 96% 的物种，在短于 20 万年的时间内灭绝了（Shen et al. 2011）。如菊石类、有柄棘皮动物、腕足动物以及苔藓虫类等类群均显著减少，并有诸如三叶虫和几个珊瑚的主要类群都灭绝了。一些昆虫目、许多两栖动物和似哺乳爬行动物的科灭绝了，植物群落的组成也发生了相当大的变化（McElwain and Punyasena 2007）。古生物学家们并没有完全认同导致这一事件发生的原因，但倾向于这样一个假说，即这次灭绝事件是由覆盖了 700 万 km²、厚达 6 500 m 玄武岩层的西伯利亚大火山爆发引起的。这一火山爆发会释放诸如硫化氢和大量二氧化碳等有毒气体，而这些气体依次导致全球变暖、干旱以及使海水温度升高（干扰了碳酸钙贝壳和骨骼的构成）。这一时期的地质记录显示，温度变化可能反过来导致水层的周转并促使含氧量降低。在陆地上，这一时期发生了森林大火、森林毁坏以及土壤侵蚀（Erwin 2006; Knoll et al. 2007; Shen et al. 2011）。

中生代生命

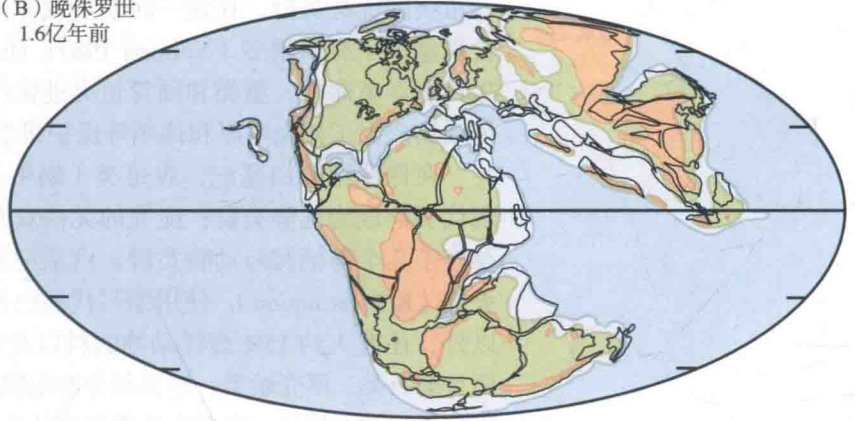
中生代包括三叠纪（2.51 亿—2 亿年前）、侏罗纪（2 亿—1.45 亿年前）和白垩纪（1.45 亿—0.655 亿年前），这一时期常被称为“爬行动物纪元”。在中生代结束时，地球上的动植物区系组成更加类似于现代，但在这一区系形成很久之前，一些极为特殊的生物就已出现了。在中生代，泛大陆开始分裂，首先是侏罗纪地层的亚非之间出现特提斯海道（Tethyan Seaway），接着是北部劳亚古陆（Laurasia）和南部冈瓦纳古陆（Gondwana）的完全分离。劳亚古陆在侏罗纪开始分成数块（图 5.16B），但北美东北部、格陵兰以及西欧直到白垩纪时仍然连在一起。南部的冈瓦纳古陆包括了非洲、南美、印度、澳大利亚、新西兰以及南极洲，这些陆块在晚侏罗世和白垩纪时逐渐分开，但即使是在这一时期，它们也只是在非洲和南美之间存在狭窄的海道（图 5.16C；也见图 6.11A）。纵贯整个中生代，海平面上升，许多陆地区域被浅海覆盖。尽管极地区域气候寒冷，然而地球上大部分地区却很



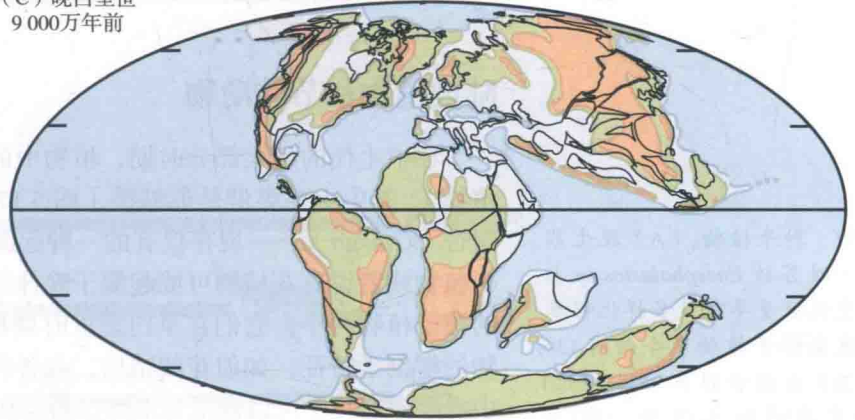
(A) 早三叠世
2.4亿年前



(B) 晚侏罗世
1.6亿年前



(C) 晚白垩世
9 000万年前



(D) 晚渐新世
3 000万年前

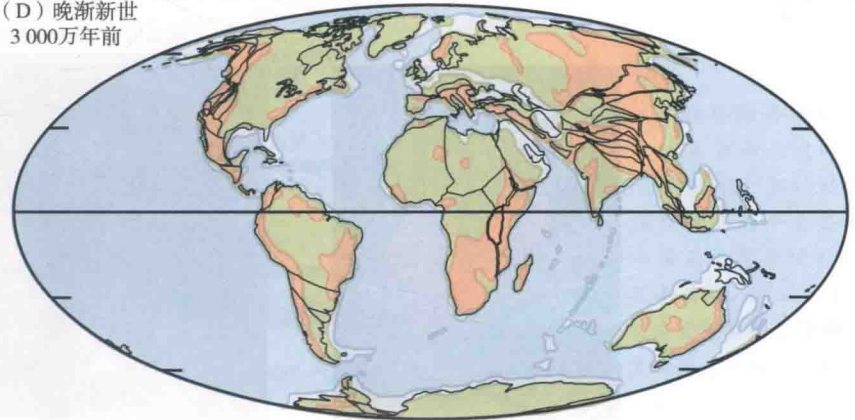


图 5.16 几个地质时期的陆块分布。(A) 三叠纪最早期, 绝大多数陆地聚成一个大块(泛大陆)。(B) 晚侏罗世时期欧亚大陆和北美完全分开。(C) 晚白垩世时期冈瓦纳古陆分裂, 大部分嵌入南半球主要陆块。(D) 在晚渐新世, 陆块的排布接近于当今的格局。现代大陆的轮廓在全部地图中均有标出; 其他黑线描绘了重要板块的边界。(地图 © 2004 C.R.Scotese/PALÉOMAP Project.)

温暖——全球温度在中白垩世达到了史上最高值，接踵而至的是一次大范围降温。

海洋生命

在三叠纪的早期持续发生着灭绝事件，但生物多样性随后慢慢恢复。许多海洋生物类群在二叠纪末期大灭绝事件中消失，但随后多样性再次恢复；例如菊石类（见图 5.12）到了中三叠世从 2 个属增加到了 100 多个属。浮游生物有孔虫类（有壳原生生物）和现生的珊瑚在这一时期产生，硬骨鱼类持续辐射分化。另一次大灭绝事件发生在三叠纪末期，与大量释放的碳进入大气以及全球变暖有关（Ruhl et al. 2011）。这一时期，海洋生物多样性降低了大约一半；诸如菊石类和双壳贝类都遭到破坏，但它们随后即复苏并再次经历适应辐射。真骨类——现今硬骨鱼类的优势类群，在这一时期形成并开始多样化。自中生代至新生代早期，捕食现象似乎有所增多（Vermeij 1987；Huntley and Kowalewski 2007）；在所谓的中生代海洋革命中，蟹类和硬骨鱼类进化产生了用来破碎软体动物壳的机制，而软体动物产生了如壳增厚和体刺等保护机制。

在侏罗纪和白垩纪，腹足类（蜗牛及其近缘类群）、双壳类以及苔藓虫类的现代类群成为优势类群；庞大的无柄双壳类（厚壳蛤类）构成了珊瑚礁；海洋也孕育了几个海栖爬行动物类群。白垩纪末期以最著名的大灭绝 [常被称为 K/T 大灭绝（K/T extinction），使用缩写代表白垩纪和第三纪] 事件为标志，除了鸟恐龙以外，还有大约 15% 海洋动物的科以及多达 47% 的属都灭绝了（Jablonski 1995），而且菊石类、厚壳蛤类、绝大部分海生爬行类以及无脊椎动物和浮游原生生物中的许多科也都灭绝了。许多古生物学家认为，这次灭绝事件是由于一颗小行星或者一些其他地外星体撞击所导致的，但这一假说受到一些学者的质疑（见第 7 章）。

陆地植物和节肢动物

在中生代的绝大部分时期，植物中的优势类群是裸子植物（如，无花的种子植物）。其中主要类群是苏铁类（图 5.17A）、松柏类及其近缘类群。松柏类包括银杏（*Ginkgo*）——现存仅有的一种起源三叠纪的“活化石”（图 5.17B, C）。被子植物或者说有花植物可能起源于晚侏罗世，该时期一些灌木和草本可归入现存的被子植物科中，它们在早白垩世时期种类繁多（Friis et al. 2010）。许多被子植物的解剖学特征，如似花的结构，在各种侏罗纪的裸子植物类群中独立进化，其中一些谱系几乎可以确定为虫媒授粉。在之后的 2 000 万 ~ 3 000 万年，有花植物大爆发并在新生代持续分化，在生态上取代裸子植物成为优势类群。

图 5.17 种子植物。(A) 现生苏铁（非洲苏铁 *Encephalartos* sp.）。在中生代数量丰富且多样化程度高，这些裸子植物现今约有 130 种。(B) 古新世银杏叶片。(C) 唯一幸存的银杏物种（*Ginkgo biloba*）的叶片。



解剖结构上最“进步的”昆虫出现在中生代。在晚白垩世，现生昆虫的绝大多数科（包括蚂蚁和蜜蜂种群）就已经出现了。纵贯白垩纪及随后的时期，昆虫与被子植物相互影响着彼此的进化，并可能促进了彼此的多样化。随着不同传粉昆虫类群的进化，为适应不同的传粉者，现代植物的花出现了极大多样性。现在的陆地生物多样性比以往任一时期都要丰富得多，这主要是由于被子植物和昆虫多样性的显著增加。

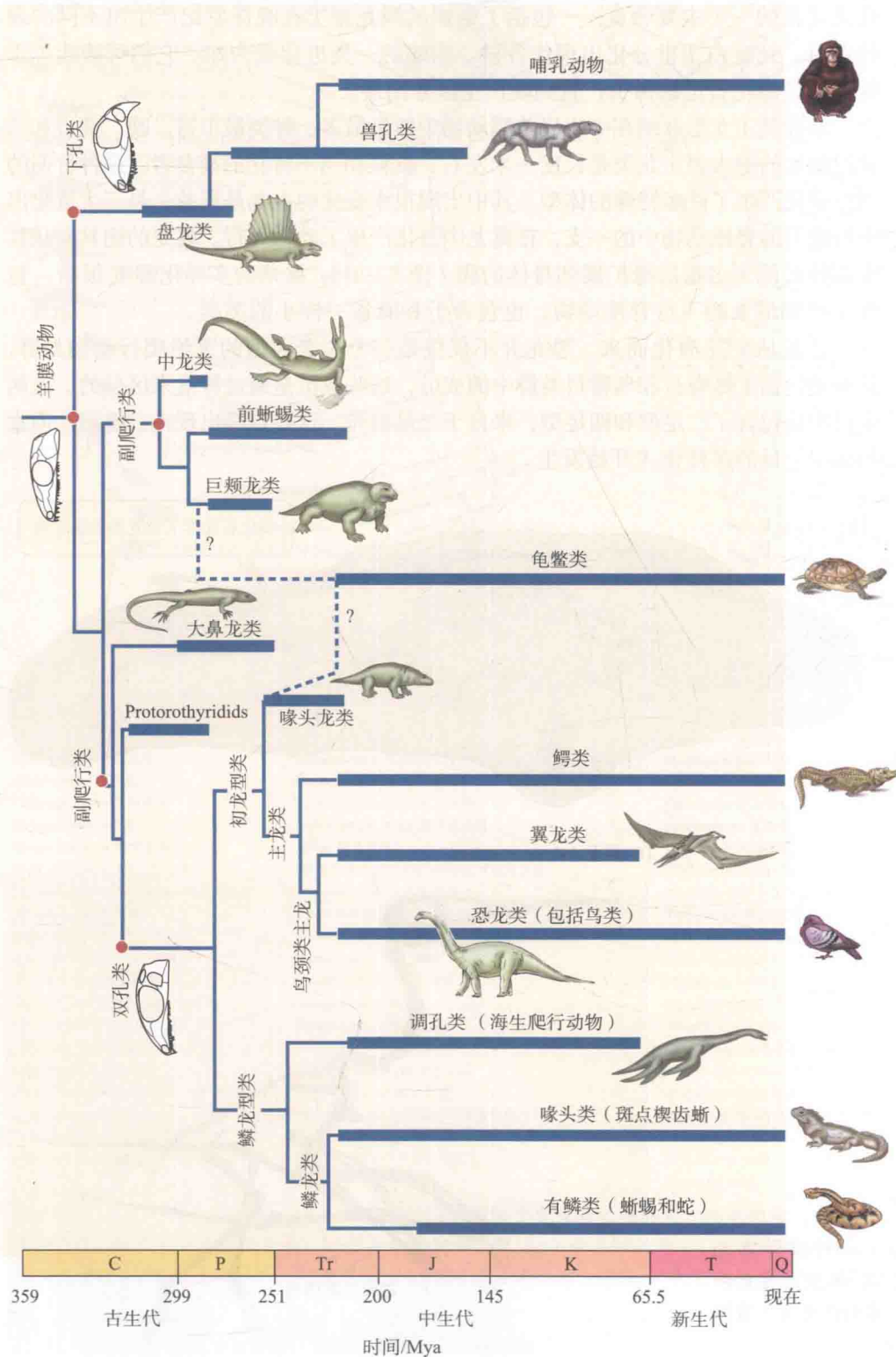


图 5.18 羊膜脊椎动物主要类群的系统发生关系和存在时间（粗轴）。一些作者将“爬行动物”定义为羊膜动物的两个主要谱系之一，另一谱系为包含哺乳动物在内的下孔类动物。最近的DNA证据显示龟为主龙类的姐妹群，并因此为高度特化的双孔类动物（见图 2.18）。（来自 Lee et al. 2004）

脊椎动物

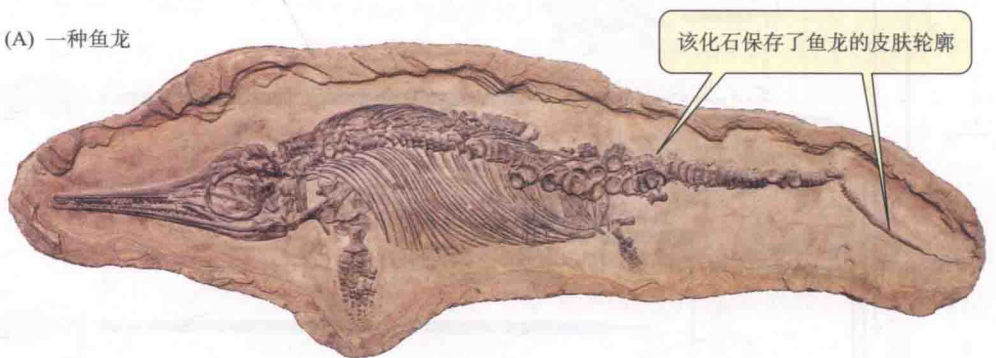
脊椎动物的主要类群是通过颅骨颞区的开孔数来区分的（至少每个谱系的干群成员是这样的；图 5.18）。繁盛于晚三叠世到白垩纪末期的海洋爬行动物就是这样的类群，其中包括一些与海豚类似的胎生龙鱼类（图 5.19A）。

具有两个颞区开孔的**双孔类动物成为脊椎动物中多样化程度最高的类群**。双孔类动物的一个主要分支——包括了蜥蜴的鳞龙型类在晚侏罗纪产生出不同的现代亚目，到晚白垩世分化出现代各科。蜥蜴的一类进化成为蛇。它们可能起源于侏罗纪，但化石记录稀少，直到晚白垩世才出现。

双孔类主龙形亚纲在中生代羊膜动物中数量最多、种类最丰富。晚二叠世和三叠纪时期的绝大多主龙类是长度一米左右、食性相当不特化的捕食者。这种普遍的体型进化产生了许多特殊的体型。其中出现很大变化的主龙是翼龙，是三大进化出飞行能力的脊椎动物中的一支，在翼龙中进化产生了动力飞行。翼龙的翅具有从其大幅拉长的无名指后缘扩展到身体的膜（图 5.19B）。翼龙的多样化程度很高：包含了已知最大的飞行脊椎动物，也包含了和麻雀一样小的类群。

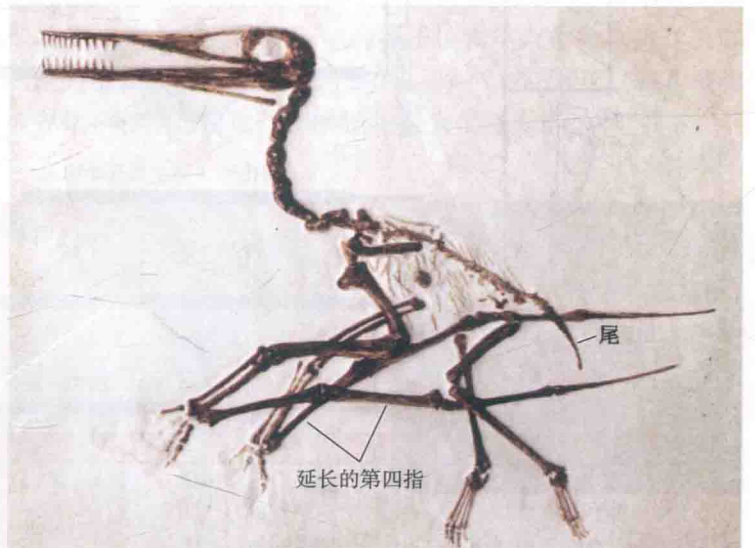
恐龙从主龙演化而来。恐龙并不仅仅是一个古老大型的灭绝爬行动物类群，其中还包括了蜥臀目和鸟臀目类群中的成员，这些成员是通过骨盆来区分的。这两个目中均包含了二足型和四足型，来自于二足祖先。这些目都出现在三叠纪，但直到侏罗纪目的多样化才开始发生。

(A) 一种鱼龙



该化石保存了鱼龙的皮肤轮廓

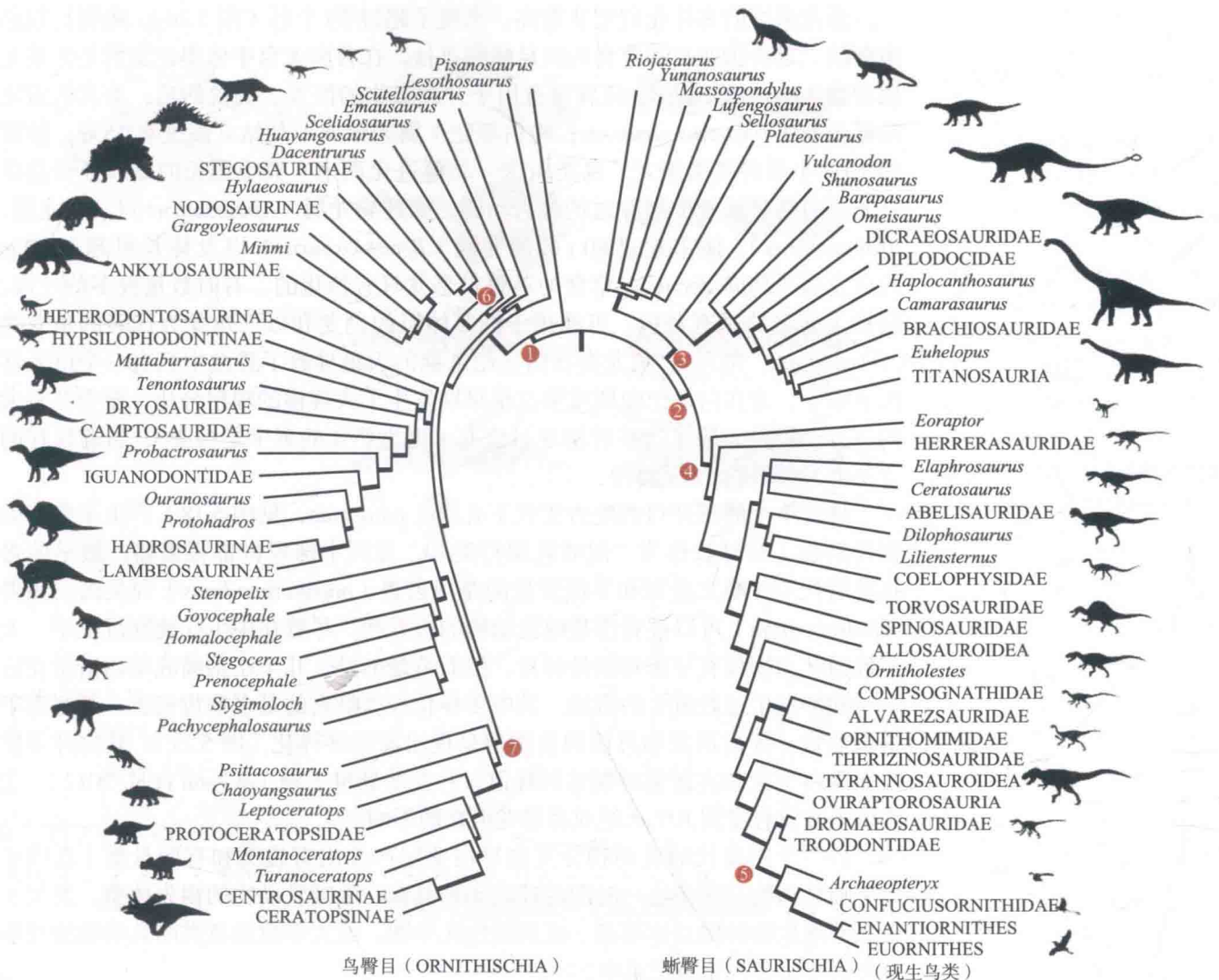
(B) 翼龙 (*Pterodactylus*)



尾

延长的第四指

图 5.19 一些中生代爬行动物。(A) 一种海洋鱼龙 (ichthyosaur, 希腊语意为“鱼形蜥蜴”), 体型与鲨鱼和海豚趋同。(B) 一种翼龙 (pterosaur, 希腊语意为“有翅蜥蜴”), 脊椎动物的三个飞行谱系之一。



鸟臀目 (ORNITHISCHIA)

蜥臀目 (SAURISCHIA) (现生鸟类)

左侧分支:

- Pisanosaurus* 皮萨诺龙属
- Scutellosaurus* 小盾龙属
- Scelidosaurus* 腿龙属
- Huayangosaurus* 华阳龙属
- Hylaeosaurus* 林龙属
- Gargyleosaurus* 怪嘴龙属
- ANKYLOSAURINAE 甲龙亚科
- HYPSILOPHODONTINAE 棱齿龙亚科
- Tenontosaurus* 腱龙属
- CAMPTOSAURIDAE 弯龙科
- IGUANODONTIDAE 禽龙科
- Protihadros* 始鸭嘴龙属
- LAMBEOSAURINAE 赖氏龙亚科
- Goyocephale* 饰头龙属
- Stegoceras* 剑角龙属
- Stygmoloch* 冥河龙属
- Psittacosaurus* 鹦鹉嘴龙属
- Leptoceratops* 纤角龙属
- Montanoceratops* 蒙大拿角龙属
- CENTROSAURINAE 尖角龙亚科

- Lesothosaurus* 莱索托龙属
- Emausaurus* 莫阿大学龙属
- Dacentrurus* 锐龙属
- STEGOSAURINAE 剑龙亚科
- NODOSAURINAE 结节龙亚科
- Minmi* 敏迷龙属
- HETERODONTOSAURINAE 畸齿龙亚科
- Muttaborrasaurus* 木他龙属
- DRYOSAURIDAE 橡树龙科
- Probactrosaurus* 原巴克龙属
- Ouranosaurus* 豪勇龙属
- HADROSAURINAE 鸭嘴龙亚科
- Stenopelix* 狭盘龙属
- Homalocephale* 平头龙属
- Prenocephale* 倾头龙属
- Pachycephalosaurus* 厚头龙属
- Chaoyangsaurus* 朝阳龙属
- PROTOCERATOPSIDAE 原角龙科
- Turanoceratops* 图兰角龙属
- CERATOPSINAE 角龙亚科

右侧分支:

- Riojasaurus* 里奥哈龙属
- Yunnanosaurus* * 云南龙属
- Massospondylus* 大椎龙属
- Sellosaurus* 鞍龙属
- Vulcanodon* 火山齿龙属
- Barapasaurus* 巨脚龙属
- DICRAEOSAURIDAE 叉龙科
- Haplocanthosaurus* 简棘龙属
- BRACHIOSAURIDAE 腕龙科
- TITANOSAURIA 泰坦巨龙类
- HERRERASAURIDAE 艾雷拉龙科
- ABELISAURIDAE 阿贝力龙科
- Dilophosaurus* 双脊龙属
- COELOPHYSIDAE 腔骨龙科
- SPINOSAURIDAE 棘龙科
- Ornitholestes* 嗜鸟龙属
- ALVAREZSAURIDAE 阿瓦拉慈龙科
- THERIZINOSAURIDAE 镰刀龙科
- OVIRAPTOROSAURIA 偷蛋龙下目
- TROODONTIDAE 伤齿龙科
- CONFUCIUSORNITHIDAE 孔子鸟科
- EUORNITHES 真鸟类 (现生鸟类)

- Yunnanosaurus* * 云南龙属
- Lufengosaurus* 禄丰龙属
- Plateosaurus* 板龙属
- Shunosaurus* 蜀龙属
- Omeisaurus* 峨嵋龙属
- DIPLODOCIDAE 梁龙科
- Camarasaurus* 圆顶龙属
- Euhelopus* 盘足龙属
- Eoraptor* 始盗龙属
- Elaphrosaurus* 轻巧龙属
- Ceratosaurus* 角鼻龙属
- Liliensternus* 理理恩龙属
- TORVOSAURIDAE 蛮龙科
- ALLOSAUROIDEA 异特龙超科
- COMPSOGNATHIDAE 美颌龙科
- ORNITHOMIMIDAE 似鸟龙科
- TYRANNOSAUROIDEA 暴龙超科
- DROMAEOAURIDAE 驰龙科
- Archaeopteryx* 始祖鸟属
- ENANTIORNITHES 反鸟亚纲

图 5.20 恐龙的巨大多样性。该系统发生树的根部位于中央接近顶部处。恐龙的两大分支为鸟臀目 (1; 左侧分支) 和蜥臀目 (2. 右侧分支), 向下弯曲以适合页面。蜥臀目包含蜥脚亚目 (3) 和兽脚亚目 (4), 兽脚亚目中的鸟类 (5) 为仅存的谱系分支, 鸟臀目中包括剑龙类 (6) 和角龙类 (7)。所有鸟臀目恐龙的谱系现今都已灭绝。(来自 Sereno 1999, *Science* 284: 2139. 版权所有 © AAAS)

* 原书有误, 此处及图中应为 *Yunnanosaurus*。——译者注

恐龙最终的多样化程度非常高，出现了超过 39 个科（图 5.20）。蜥臀目包括肉食的二足兽脚亚目和草食的四足蜥脚亚目。在兽脚亚目中值得注意的是恐爪龙属动物（*Deinonychus*），该属具有用于开膛猎物的巨大、尖锐的爪；著名的雷克斯霸王龙（*Tyrannosaurus rex*；晚白垩纪）属于该属，其站立高度有 15 m，体重约 7 t；小型兽脚类恐龙、鸟类由这一类群进化而来。头小颈长的蜥脚亚目食草恐龙，包括了陆地上生存过的最大动物，如迷惑龙属（*Apatosaurus*）（= 雷龙属，*Brontosaurus*）、体重超过 80 t 的腕龙属（*Brachiosaurus*）以及体长可超过 30 m 的梁龙属（*Diplodocus*）。草食的鸟臀目恐龙具有特化的、有时数量极多的牙齿，包括了著名的具有背板、可能用于调节体温的剑龙和以三角龙为代表的角龙类（*Triceratops*，角龙）。角龙类在白垩纪末期的灭绝导致了恐龙中只有一个谱系存活下来了，并在白垩纪晚期或第三纪早期发生了大规模的辐射分化，至今共有大约一万个物种。除了这些兽脚亚目恐龙（更为熟知的名字是鸟类），目前仅存的主龙类为鳄目的 22 个物种。

具有单个颞部开口的晚古生代下孔类（*synapsids*，见图 5.18）产生了兽孔类爬行动物（有时被称为“似哺乳爬行类”），直到中侏罗世都很繁盛。最早的兽孔类后代——晚三叠世和早侏罗世的摩根齿兽（*morganucodonts*）和吴氏巨颅兽（*Hadrocodium*）可以被看作是哺乳动物的边界群。尽管在中生代晚期沉积中，大多数哺乳动物仅有牙齿和颌骨碎片，然而清楚的是，几个小型哺乳动物谱系在这一时期都发生过数量上的激增。其中多样化程度最高的是多瘤齿兽类，其起源于中侏罗世，牙齿形态和可能的食性都呈现出高度多样化（图 5.21），其物种多样性在晚白垩世和古新世时期达到峰值，并在始新世灭绝（Wilson et al. 2012）。它们似乎并没有受到 K/T 灭绝或者恐龙灭亡的影响。

另一个中生代哺乳动物分支在早白垩纪产生出有袋类和有胎盘类（真兽亚纲）哺乳动物。许多这一时期的哺乳动物具有一般哺乳动物的祖先体型，类似于负鼠等现生物种的总体形态。直到新生代早期，绝大多数胎盘类哺乳动物的现生分类群才出现在化石记录中。

新生代

新生代包括了从古新世到更新世这 6 个世。最近 1.2 万年常被定为第 7 个世（全新世，或者称为近代）。传统上，前 5 个世（65.5—2.6 Mya）被称为第三纪，更新世和全新世（2.6 Mya 至今）则被称为第四纪。一些古生物学家将这些世分为古近纪（65.5—23 Mya）和新近纪（23 Mya 至今）。

在新生代初期，北美向西移动，在东部与欧洲分开，但在阿拉斯加和西伯利亚之间形成了宽阔的白令陆桥。在新生代的绝大多数时间里，白令陆桥都在海平面以上（图 5.16D）。冈瓦纳古陆破碎成独立的岛状陆块——南美、非洲、印度，并分布到远在南边的南极洲和澳大利亚（在始新世分开）。大约 18—14 Mya，在中新世时期，非洲和西亚发生接触，印度撞入亚洲（形成了喜马拉雅山脉），澳大利亚北移，接近东南亚。在上新世时期，大约 3.5 Mya，巴拿马地峡出现，北美和南美首次相互连接起来。

这次海陆重组引起较大的气候变化。在晚始新世和渐新世全球变干变冷；广阔的热带草原（稀疏森林草原）首次形成，南极洲在这一时期出现了冰川。海平面波动，并在晚渐新世（大约 25 Mya）大幅下降。在中新世时期，仙人掌和其他植物类群（包含进行 C₄ 光合作用的谱系）适应了干旱的环境条件，分散到全世

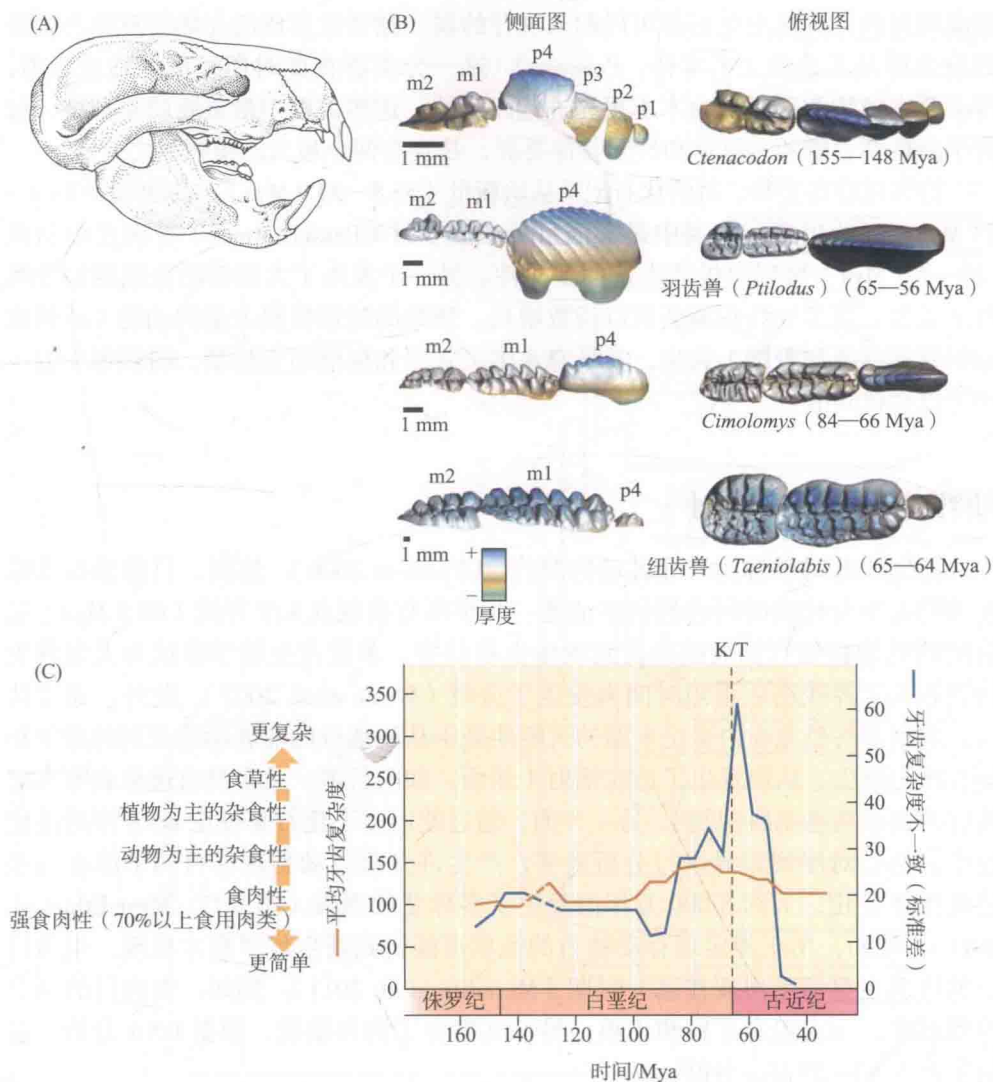


图 5.21 多瘤齿兽目哺乳动物在形态上与啮齿类动物相似, 但具有特有的刀锋形前白齿。在白垩纪, 它们的生态多样性不断增加。(A) 始新世物种纹齿兽的颅骨; (B) 不同时代 4 种多瘤齿兽类动物前白齿 (p) 和白齿 (m) 的侧视 (颊面观) 和顶视 (咬合面观); (C) 多瘤齿兽类动物牙齿的平均复杂度 (棕线) 和属间变异 (蓝线) 在 K/T 界线附近增加到最高值。属的数目变化随着齿平均复杂度的增加而变化。从强食肉到肉食性, 到杂食性, 再到草食性, 齿复杂度逐渐增加 (左侧纵向箭头)。(A 来自 Romer 1966; B 和 C 来自 Wilson et al. 2012)

界的数个区域 (Arakaki et al. 2011)。在上新世, 温度在一定程度上有所上升, 但到了上新世末期, 气温下降。始于约 2.56 Mya 的更新世以约有 11 次的一系列冰期-间冰期循环为标志。最近一次结束的“冰期”距今仅约 8 000 年。

水生生物

经历 K/T 大灭绝而幸存下来的大多数海洋类群在新生代早期数量激增, 且出现了一些新的高阶元分类群, 如被称为沙海胆的穴居海胆。新生代早期海洋生物群落的分类组成和现代非常相似。硬骨鱼类在整个新生代持续分化, 成为迄今为止多样化程度最高的水生脊椎动物。

在更新世冰期, 许多水汇集在冰川中, 由此海平面比目前的水位低了多达 100 m。北美地区大西洋沿岸分布的多达 70% 的软体动物物种在早更新世灭绝; 这些灭绝事件在热带地区尤其显著。

陆地生物

大多数被子植物和昆虫的现代科在始新世或更早就已经分化出来, 晚始新世

和渐新世的许多昆虫化石都可以归入现存的属。渐新世形成的在热带草原占优势的分类群是禾草类（禾本科，Poaceae），这一分类群在此时期经历了适应辐射，许多草本植物类群都是由木本祖先进化而来的。这些类群中最重要的是菊科，包含了向日葵、雏菊、豚草和许多其他类群，是现存两个最大的植物科之一。

许多现存鸟类科、目的化石记录从始新世（55.8—33.9 Mya）和渐新世（33.9—23 Mya）开始出现。鸟类中最大的目——雀形目（Passeriformes）首次在中新世（23—5.3 Mya）展现出极其丰富的多样性。另一个发生了大规模适应辐射的分类群是蛇类，其多样性在渐新世以指数增长。现今的蛇靠捕捉大量的动物（从蠕虫和蚂蚁到鸟蛋和野猪）为生，并具有水生、穴居和树栖的生活型，树栖型中的一些可以在树间滑行。

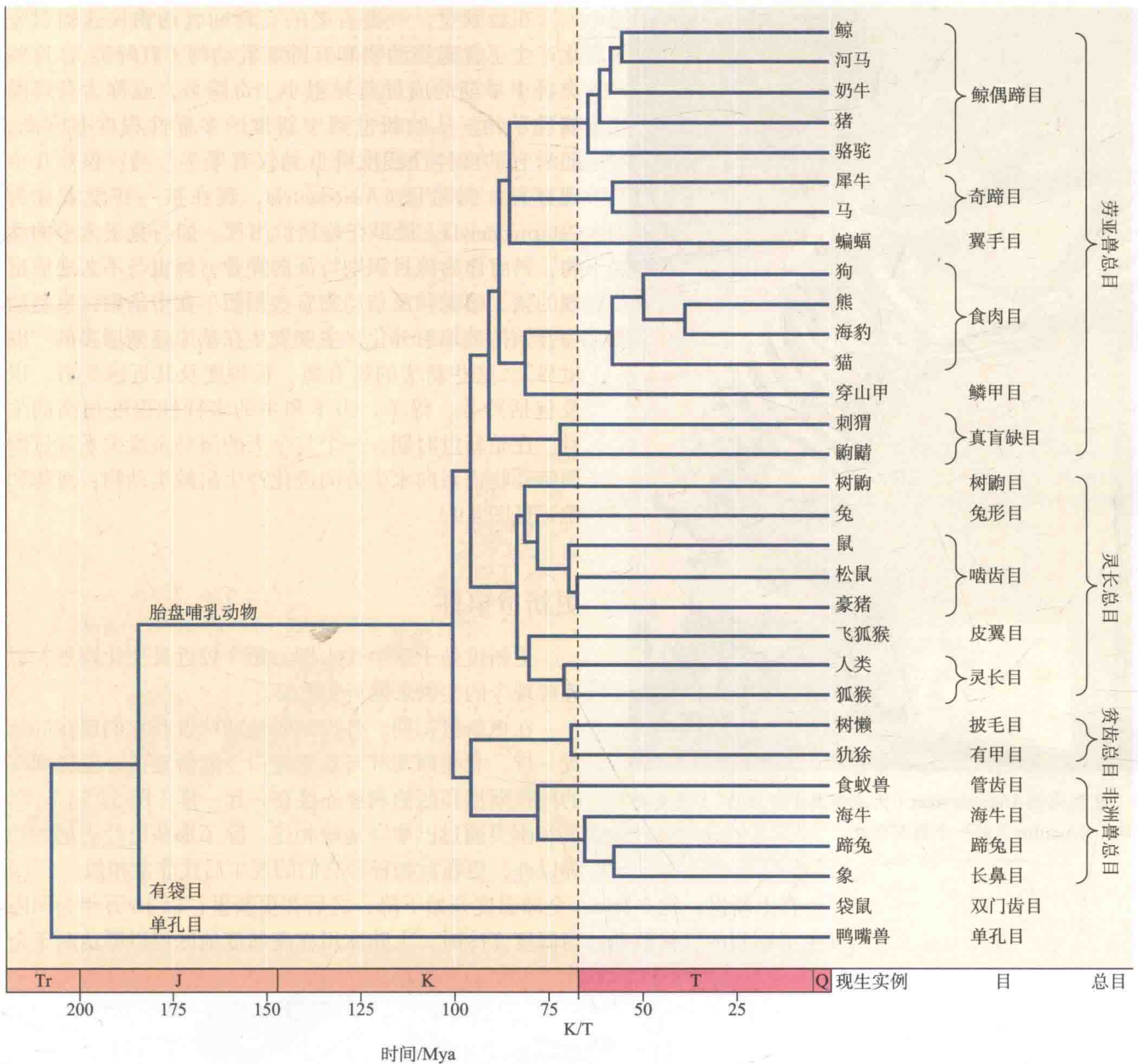
哺乳动物的适应辐射

新生代有时被称为“哺乳动物时代”（Prothero 2006）。然而，目前胎盘类哺乳动物发生分化的时间进程仍不清楚。几乎所有出现在 K/T 界线（65.5 Mya）之后的哺乳动物化石都能被指定到现生生物目中，多数古生物学家认为大多数生物目在 K/T 界线前后很短时间内发生了分歧（Wible et al. 2007）。此外，通常认为，大型非鸟恐龙在白垩纪末期的灭绝使处于从属地位的哺乳动物受到的竞争和捕食压力减少，从而发生了适应辐射（然而，如前所述，几乎没有迹象表明多瘤齿兽类被非鸟恐龙所抑制）。另一方面，通过使用多个化石来校正 DNA 序列进化速率，然后对序列差异进行分析表明，产生许多哺乳动物现存目的干群在白垩纪发生了分化，大约 8 000 万年前发生了多样化的爆发（图 5.22；Meredith et al. 2011）。然而，用于界定现存动物目的性状可能直到新生代早期才出现，生物目中的许多主要谱系出现在这一时期（Meredith et al. 2011）。例如，食肉目的两个重要谱系，一支包含了猫和土狼，另一支包含了狗和鼬类，根据 DNA 分析，它们在大约 60—55 Mya 分开。

有袋类的化石在包括南极洲在内的所有大陆都有发现。而当前它们仅分布于澳大利亚和南美（除了从其南美祖先进化而来的北美负鼠之外）。有袋类哺乳动物各科，包括袋鼠、袋熊和其他现生澳大利亚有袋类，均在第三纪中期演化而来。在南美，有袋类哺乳动物经历了一次大的适应辐射；一些成为类似于更格卢鼠的有袋类，另一些成为类似于剑齿虎的有袋类。绝大多数南美有袋类哺乳动物在上新世末期灭绝了。

除有袋类哺乳动物以外，还有许多胎盘类哺乳动物在长期与其他大陆的地理隔离中进化产生，其中包括一个有胎盘哺乳动物的祖先类群——贫齿目，该目包括存活到晚更新世的巨型地懒（图 5.23）和其他几个当前仍存在的类群——犭狨、食蚁兽以及树懒。至少有蹄哺乳动物的 6 个目，包含羊、犀牛、骆驼、象、马以及啮齿动物在南美进化产生，但是南美和北美大陆在晚上新世连接后，它们的数量逐渐减少并灭绝。许多南美哺乳动物的灭绝是由于北美哺乳动物类群，如熊、鼬、野猪和骆驼的生态影响，这些类群作为所谓“南北美洲生物大迁徙”的一部分，在这一时期迁入南美。

在有胎盘哺乳动物的各目中出现最早、并在许多方面表现出结构最原始的目是灵长目。最早归入该目的化石无论是否被称为灵长类动物，都与基部真兽亚纲动物非常相似。已知最早的猴来自渐新世，最早的猿类（人猿总科）发现于大约 22 Mya 的上新世。古人类演化的化石记录始于大约 6 Mya，这在第 4 章中



有所描述。

与灵长类近缘的啮齿类动物（啮齿目，Rodentia）最早的化石记录出现在晚古新世。啮齿类动物可能通过直接竞争取代了多瘤齿兽类动物——一个非有胎盘类但生态相似的类群，它们在侏罗纪起源于哺乳动物的干群（见图 5.21）。啮齿目成为哺乳动物中多样化程度最高的目，在某种程度上是由于在最近 1 000 万年中大鼠类和小鼠（鼠总科，superfamily Muroidea）的大量增加而造成的。

一个单系类群（非洲兽总目，Afrotheria）得到了 DNA 证据支持，包括了许多看起来非常不同的生物，如形态像啮齿类的蹄兔、水生的海牛以及大象。虽然这一类最早的记录在始新世才出现，但却代表了有胎盘类哺乳动物目中最早的谱系分支之一（见图 5.22）。象（长鼻目，Proboscidea）经历了规模最大的多样化——分化产生了至少 40 属。猛犸象活过了最近的冰期，直到一万年前的两属（非洲象和印度象）存在，且现今依然存在（图 5.24）。

图 5.22 基于 DNA 序列数据构建的现生哺乳动物系统发生树。分支年代的确定是基于多个化石校正的序列分歧时间来计算的。数据表明大多数生物目的分化发生在白垩纪。一些非常短的分支意味着一些目中类群在一个相对较短的时间内分化，代表了许多适应辐射的发生。这里显示的一些系统发生关系仍是暂时性的，比如贫齿总目和非洲兽总目的姐妹群关系。（来自 Meredith et al. 2011）



图 5.23 巨型地懒 *Megatherium* (大地懒属) (“巨兽”) 是更新世贫齿目 (Xenarthra) 的一个典型代表。

在始新世，一类古老的有蹄哺乳动物快速辐射分化产生了食肉类动物和有蹄哺乳动物 (有蹄类)，这些类群中早期的成员差异很小。奇蹄目，或称为奇蹄类哺乳动物，从始新世到中新世的多样性程度非常高，随后它的多样性程度降低到仅有犀牛、马、獾等几个现存种。偶蹄目 (*Artiodactyla*，现在被一些学者称为 *Cetartiodactyla*) 最早在始新世出现，如与兔子大小的动物，具有作为该目识别特征的踝骨，但也与不久之后出现的猪、骆驼和反刍动物有些相似。在中新世，反刍动物开始持续辐射分化，主要发生在草原逐渐增多的“旧世界”。这些新增的科有鹿、长颈鹿及其近缘类群，以及包括羚羊、绵羊、山羊和牛的多样性程度很高的牛科。在始新世时期，一个与今天的河马亲缘关系较近的偶蹄动物谱系向水生方向进化产生出鲸类动物：海豚和鲸 (见图 4.9)。

更新世事件

更新世处于新生代末期，距今较近且变化剧烈，对理解现今的生物来说至关重要。

在更新世初期，各大洲的地理位置和它们现在的位置一样。北美西北部与东亚经白令陆桥连接，就像现在的阿拉斯加和西伯利亚连接在一起一样 (图 5.25A)。北美和南美通过巴拿马地峡相连。除了那些已经灭绝的物种以外，更新世物种和它们的现生后代非常相似。

在上新世，约 3 Mya，全球温度开始下降，之后在更新世，以 10 万年为间隔发生了剧烈的气候波动。当温度变冷时，大陆冰川在高纬度地区可以厚达两千余

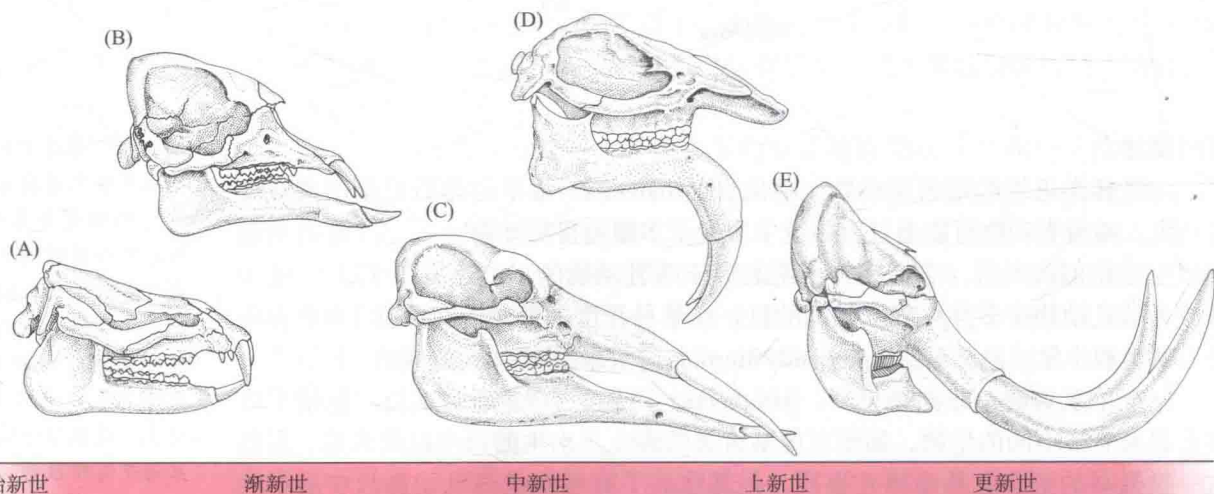


图 5.24 长鼻目 (象目)，只有两个现存属，但其多样性曾一度非常高。几个灭绝的类型有：(A) 早期、未分化的一种长鼻目动物——始祖象属 (*Moeritherium*) (晚始新世至早渐新世)；(B) 渐

新象 (*Phiomia*) (早渐新世)；(C) 嵌齿象属 (*Gomphotherium*) (中新世)；(D) 恐象属 (*Deinotherium*) (中新世)；(E) 猛犸象属 (*Mammuthus*)，真猛犸象 (更新世)。(来自 Romer 1966)

米，到了温暖期冰川消退。至少有四次大规模和许多次小规模冰川出现。最近的冰期在北美被称为威斯康星冰期，在欧洲被称为玉木冰期，在大约2万年前达到峰值（见图 5.25A），其消融发生在1万5000年前至8000年前之间。在冰期，海平面比其目前水平下降幅度多达100 m。这一下降暴露出部分大陆架延伸至超出它们目前边界的许多陆缘，并将很多岛屿和它们附近的陆地连接起来。（例如日本是亚洲的一个半岛，新几内亚与澳大利亚相连接，印度尼西亚的部分地区是东南亚的延伸；图 5.25B）赤道地区的温度显然与现在一样高，所以当时的纬向温度梯度与当前相比要大很多。全球气候在冰期时普遍干燥。因此，湿地和潮湿森林被局限在比较小的适宜地区。草原的扩张促进了非洲草食性哺乳动物的多样化，并可能促进了两足人族的起源。在间冰期，气候变得温暖和湿润。

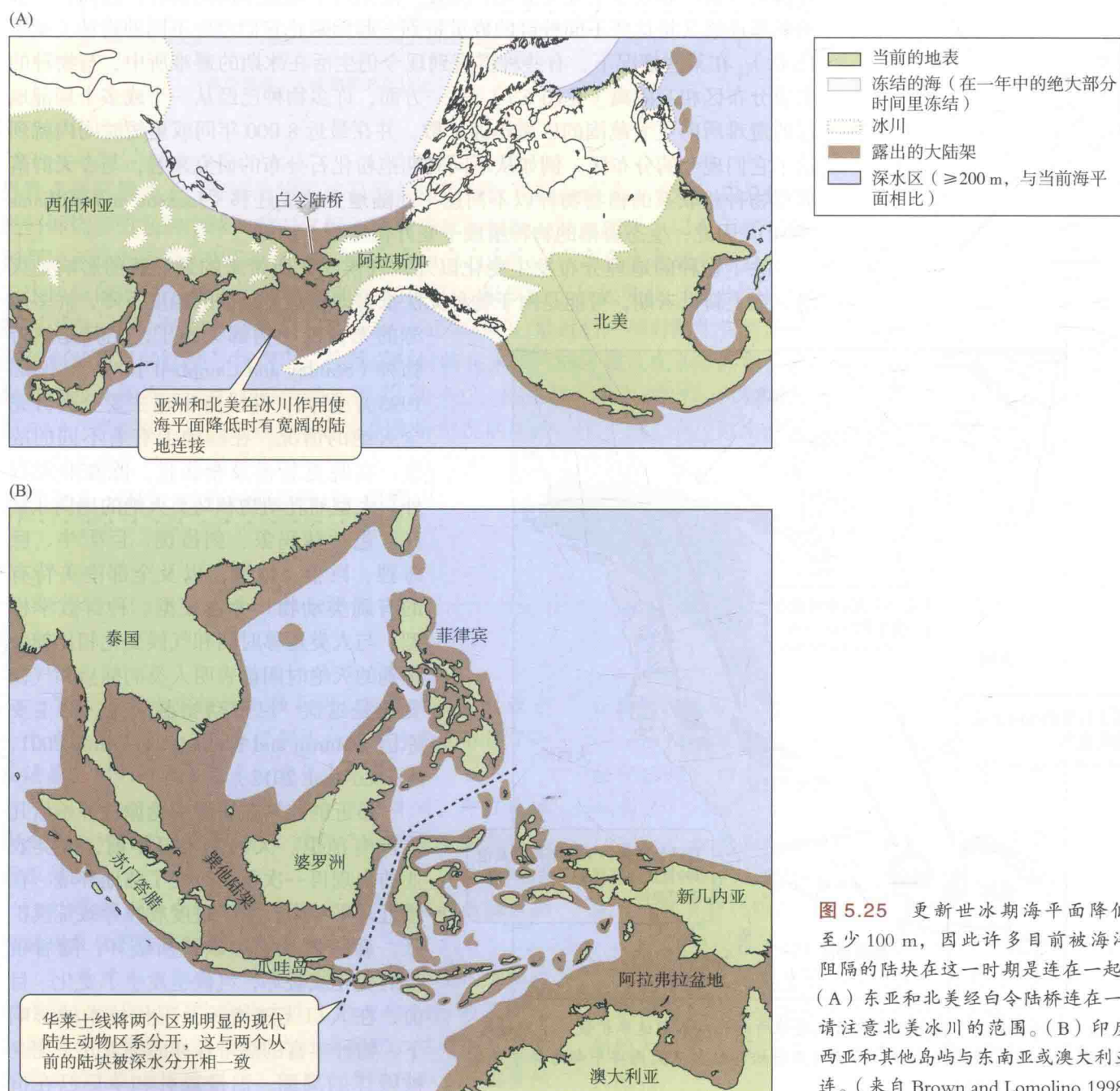


图 5.25 更新世冰期海平面降低了至少 100 m，因此许多目前被海洋所阻隔的陆块在这一时期是连在一起的。(A) 东亚和北美经白令陆桥连在一起。请注意北美冰川的范围。(B) 印度尼西亚和其他岛屿与东南亚或澳大利亚相连。（来自 Brown and Lomolino 1998）

这些事件严重影响了生物的分布（见第6章）。当海平面降低时，许多陆生物种可以自由地在现在相互分离的陆块之间迁移；如无冰的白令陆桥是一条联通亚洲与北美物种（如猛犸象、野牛和人类等）的通道。许多物种的分布在冰期向低纬度地区迁移，而在间冰期向高纬度地区回迁，在间冰期热带物种的分布远远超出它们目前的分布范围。已经在英国的间冰期沉积物中发现了大象、河马和狮子的化石，然而如云杉和麝牛等北极物种，在冰期时则分布到美国南部地区。地理分布的往复变迁起因于在新的适宜地区的扩散和定植以及在不适宜地区发生的种群灭绝。许多物种出现大范围的灭绝，比如在更新世出现在英格兰地区的一些甲虫物种，现今则分布在相隔非常遥远的非洲北部和西伯利亚东部地区（Coope 1979）。许多分布广泛、但非均匀分布的物种被隔离在不同的地区〔即避难所（refugia）〕，这些地区在冰期时仍然具有适宜生存的条件。一些这类被隔离种群会在遗传和表型上发生分化，并在一定条件下形成不同的物种。然而，种群的频繁迁移又将这些不同种群的成员带到一起而阻止它们产生不同的物种（见第18章）。在某些情况下，有些种群直到现今仍生活在冰期的避难所中，与物种的主要分布区相互隔离（见图6.7）。另一方面，许多物种已经从一个或多个局部地区的避难所向更大范围的区域迅速扩散，并在最近8000年间或更短时间内就到达了它们现今的分布区。例如从不同时期孢粉化石分布的研究来看，与今天群落典型物种相联系的植物物种以不同速率在陆地上独立迁移（Jackson and Williams 2004）。因此，生态群落的物种组成千变万化（图5.26）。

除了物种的地理分布发生变化以外，气候变化所带来的最显著的影响是灭绝。在上新世末期，可能是由于物种无法抵御即使是最轻微的温度下降，许多浅海的无脊椎动物都灭绝了，尤其是热带物种（Stanley and Campbell 1981；Jackson 1995）。然而，并没有出现主要分类群完全灭绝的情况。在陆地上有着不同的故事：在晚更新世及全新世，除在非洲以外，大型哺乳动物和鸟类灭绝的比例非常高，包括猛犸象、剑齿虎、巨野牛、巨海狸、巨狼、地懒，以及全部南美特有的有蹄类动物。考古证据、种群数学模型、与人类迁移时间和气候变化相比较而得到的灭绝时间都表明人类的捕猎和气候变化是这次“巨型动物群灭绝”的主要原因（Martin and Klein 1984；Alroy 2001；Prescott et al. 2012）。

最近的冰川在新的一轮循环开始后几乎没有消退。大约11000年前，人类农业的出现再一次重新改变了陆地环境。在最近几千年中，由于过度放牧导致荒漠扩张，森林被火灾和砍伐所破坏，随着植被的变化或破坏，气候也发生了变化。目前，在人口飞速增长及现代技术的影响下，物种丰富的热带森林面临着几乎完全被毁坏的局，温带森林和草原已在世



图 5.26 四种北美树木在末次冰期后从避难所向北以不同速率扩散。冰期过后，槭树和栗树从海湾地区向北移，而美洲五针松和铁杉从大西洋中部海岸平原扩散。（来自 Pielou 1991）

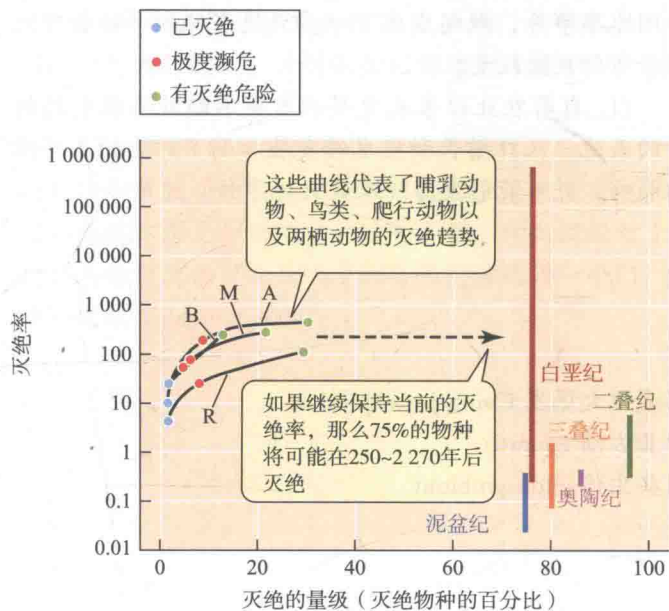


图 5.27 将现在可能发生的大灭绝事件与过去发生过的五次大灭绝事件进行比较。评估的灭绝速率 [灭绝物种数 / (物种数 × 百万年数)] 被标示在过去已灭绝或在将来可能灭绝的物种百分率上。在图中右侧，竖线表示引起“五大”灭绝事件的灭绝速率范围。左侧曲线分别为鸟类 (B)、哺乳动物 (M)、两栖动物 (A) 和爬行动物 (R) 物种在最近 500 年间的灭绝 (蓝点) 速率，以及所有目前认为“极度濒危” (红点) 以及“有灭绝危险” (绿点) 物种的假设灭绝率。如果这些灭绝如虚线箭头所指持续进行，那么无论是依据当前极度濒危的物种数计算还是根据当前极度濒危物种数和有灭绝危险的物种数一起计算，所有物种的 75% 都将会在 250~270 年内灭绝。这次灭绝的程度可能和 K/T 大灭绝——最后的非鸟恐龙类灭绝时期相当。(来自 Barnosky et al. 2011)

界许多地区消失了，海洋生物群落忍受着污染和极其严重的过度开发，并且化石燃料燃烧所引起的全球变暖对气候和环境造成的威胁是如此之快，以至于许多物种都来不及去适应 (Wilson 1992; Kareiva et al. 1993)。一项覆盖地球表面百分之二十区域的取样分析指出，在未来的 50 年中，仅仅由于气候变化，这些地区中将有 18%~35% 的物种会灭绝 (Thomas et al. 2004)。最近另一项对陆生脊椎动物濒危物种数目的详细分析指出，生物多样性将在未来 900 年或仅在 240 年内，将降低 75% (相当于 K/T 大灭绝的比例) (图 5.27; Barnosky et al. 2011; 亦见知识窗 7A)。即使这些估算悲观地看是它们实际情况的两倍，很显然，有史以来最大的生态灾难之一，也是最大的生物灭绝正在发生。只有人类果断、迅速地行动起来应对这一事件，才有可能减缓这一进程。

小结

1. 来自现生生物的证据表明，所有生命都起源于一个共同的祖先。人们在了解生命起源方面已取得了一些进展，但仍有大量的未知需要去探索。
2. 第一个生物化石追溯到约 35 亿年前，即在地球形成之后的大约 10 亿年前。我们已知最早生命形式是原核生物。
3. 真核生物在约 18 亿年前产生，它们的线粒体和叶绿体是从内共生细菌进化而来的。
4. 虽然寒武纪之前就已经产生了一些现代生物门的干群，但是化石记录显示在大约 5.42 Mya 的寒武纪初期，动物类群发生了爆发式的多样化。这种快速多样化产生的原因是有争议的，但可能是遗传和生态因素综

- 合作的结果。
5. 陆地植物和节肢动物在志留纪产生，昆虫在泥盆纪出现；四足动物在晚泥盆世从肉鳍鱼类群进化而来。
 6. 已知最具毁灭性的大规模生物灭绝事件发生在二叠纪末期 (约 252 Mya)，这一事件极大地改变了地球上生物类群的组成。
 7. 在中生代 (251—65.5 Mya)，种子植物和脊椎动物发生多样化并在生态上占优势。自白垩纪中期以来，有花植物和植食性昆虫发生大规模的多样化。中生代末期的大灭绝 (“K/T 灭绝”) 包括了最后的非鸟恐龙类的灭绝。

8. 在新生代, 气候变得更加干燥, 有利于草原的形成, 并促进了草本植物和草原动物的进化。

9. 大多数有胎盘类哺乳动物可能起源于晚白垩纪时期, 但在早第三纪经历了适应辐射。大概是由于非鸟恐龙类的灭绝使得它们的多样化成为可能。

10. 更新世(最近 2.6 My)以来发生了一系列冰期

和间冰期事件, 期间发生了一些灭绝事件和一些物种地理分布的巨大改变。

11. 自有农业以来或更早, 人类活动就已经引起物种的灭绝。人口增长和技术的发展加剧了对生物多样性的影响, 并可能引发另一次大灭绝事件。

重要术语

避难所 refugia

大灭绝 mass extinction

泛大陆 Pangaea

冈瓦纳古陆 Gondwana

寒武纪大爆发 Cambrian explosion

劳亚古陆 Laurasia

内共生体 endosymbiont

延伸阅读推荐

S. M. Stanley 的 *Earth and Life through Time* 第二版 (W. H. Freeman, New York, 1993) 对地质历史和化石记录进行了全面的介绍。在 *Life of the Past* 第四版 (Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, 1999) 中, W. I. Ausich 和 N. G. Lane 对本章所涉及的主题进行了图文并茂的介绍。A. Lazcano 在 M. A. Bell 等编著的 *Evolution Since Darwin: The First 150 Years* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010) 中第 353—375 页对生命起源给出了很好的概述。J. Maynard Smith 和 E. Szathmáry 的 *The Major Transitions in Evolution* (W. H. Freeman, San Francisco, 1995) 包括了权威进化理论家对进化中的重大事件、生命起源的范畴乃至社会和语言的形成功能等问题所做的解释。

A. K. Behrensmeyer 等编著的 *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals* (University of Chicago Press, Chicago, 1992) 详尽地总结了地质历史时期中陆地环

境和群落的变化。E. C. Pielou 在 *After the Ice Age: The Return of Life to North America* (University of Chicago Press, Chicago, 1991) 里描述了更新世气候变化对于现今生态和物种分布的影响。

对于主要类群的进化, 有以下书目可供参考: J. W. Valentine 的 *On the Origin of Phyla* (University of Chicago Press, Chicago, 2004); P. Kenrick 和 P. R. Crane 的 *The Origin and Early Diversification of Land Plants* (Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 1997); R. L. Carroll 的 *Vertebrate Paleontology and Evolution* (W. H. Freeman, New York, 1988); M. J. Benton 编著的 *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods* (Clarendon, Oxford, 1988); D. B. Weishampel, P. Dodson 和 H. Osmolska 的 *The Dinosauria* (University of California Press, Berkeley, 1990); 以及 D. R. Prothero 的 *After the Dinosaurs: The Age of Mammals* (Indiana University Press, Bloomington, 2006)。

问题和讨论

1. 在真核生物祖先的演化中, 由不同生物体合成一个单独的生物体会是有利的吗? 你能描述一个与之类似但近期出现的实例, 例如密切共生而又功能单一的联合生物体吗?

2. 就像当前所设想的一样, 在生命起源早期, 基因型和表型之间并没有区别。那么, 是什么造成了二者的区别, 以及这种区别是在哪个阶段形成的?

3. 如果我们采用生物学上的物种概念(见第 17

章), 那么物种最早何时产生? 如果物种还未出现, 那么在这之前的生物是什么? 如果物种在适应和分化过程之前产生, 那么可能的后果是什么?

4. 你如何确定自寒武纪以来动物形态多样性的增加、减少或是保持不变?

5. 请比较泥盆纪和白垩纪中的陆地生物群落, 并讨论可能是什么原因造成了它们在动植物多样性上的差异。

6. 请阅读各种估算两侧对称动物门或哺乳动物各自起源时间的文献，并讨论如何解决古生物学和分子系统学在时间估值上的差异。

7. 能被轻易归类到现生动物门类的动物，如软体动物门和节肢动物门，出现在寒武纪，而且没有能显示出其特殊体态是如何演化的过渡类型。什么证据对于重建这类体型进化中发生的步骤有用？请选择一个门，并查阅文献 Valentine 2004。

8. 在那些具有体腔的动物门类中，它们的体腔是同源的吗？见 Valentine 2004。

9. 你能提供证据说明造成更新世巨型动物群大灭绝的部分原因是人为因素造成的吗？

10. 请以威斯康星冰川退却之后为例，讨论物种分布的传播和改变对物种进化和生态群落物种组成变化的启示（亦见第 7、17 和 19 章）。

（崔一鸣、王伟、王宇飞译，张德兴、倪喜军、张志飞校）

演化的地理学

人类从何处起源，又通过怎样的途径遍布世界？为什么人们只在澳大利亚发现了袋鼠，而其他的鼠类却遍布于世界各地？为什么在热带会比温带有更多的树、昆虫和鸟类物种？

以上的例子给出了生物地理学 (biogeography) 这门研究物种地理分布的学科试图解决的一些问题。而其中的答案通常隐藏在物种的演化历史和地球历史中。举例来说，地质学对大陆块分布和气候历史的研究往往能为解释生物的分布原因提供证据；反之，物种的分布有时候也会为地质事件提供证据。事实上，远在地理学家认证了大陆漂移发生的真实性之前，一些生物的地理分布就已被一些科学家作为大陆漂移的证据。在某些情况下，历史事件可能是一个分类群地理分布的最好解释；而在其他情况下，现在的一些生态因子也许能提供最好的解释。所以，生物地理学这一领域，可以被粗略地划分为历史生物地理学 (historical biogeography) 和生态生物地理学 (ecological biogeography)。历史和生态对地理分布的解释能够互相补充，且两者都很重要 (Myers and Giller 1988; Lomolino et al. 2010)。

演化的生物地理学证据

查尔斯·达尔文 (Charles Darwin) 和阿尔弗莱德·罗素·华莱士 (Alfred Russel Wallace) 开创了生物地理学这一领域。华莱士职业生涯的晚期都投入到了这一领域，并描述了动物分布的主要式样，这些式样至今仍适用。物种的分布为达尔文和华莱士提供了灵感，也为他们提供了演化确实发生的证据。现在，对于我们来说，生物地理学中一些事实的原因太明显了，甚至几乎不值一提。如果有人问我们为什么在夏威夷群岛上没有大象，我们自然会说大象不能到达那里。这个答案假定了大象起源于其他地方：也许是某个大陆上。但是在一个与演化理论不一样的世界观，即达尔文和华莱士所反对的神创论观点中，这样的答案是站不住脚的，因为造物主可以将每个物种放到任何地方，或者同时放在很多地方；由此可以推理，造物者会将一个物种放到其生境所在的任何地方。

达尔文在《物种起源》中用两章来举出很多生物地理的例子，这些例子用神创论是解释不通的，只能用如下的事实来解释：(1) 一个物种有一个确定的起源地点或起源区域，(2) 它通过散布获得了更广的分布，(3) 在其散布到达的各个地区中发生改变并产生后裔物种 (在达尔文的时代，没有大陆移动这样的概念。而时至今日，大陆板块运动解释了很多物种分布的模式)。达尔文强调了以下几点：

首先，他说，“分布于不同地区生物类群的相同之处或者不同之处都不能完全被气候和其他物理条件所解释。”相似的气候和生境，例如沙漠和雨林，在新

世界和旧世界都存在，然而居住其中的物种却并无亲缘关系。例如仙人掌（仙人掌科）仅存在于新世界，而旧世界中与仙人掌类似的植物都是其他科的成员（图 6.1）。所有新世界的猴子属于一个解剖结构很特殊的类群（阔鼻目），而所有旧世界的猴子属于另一类（狭鼻目），尽管它们具有相似的生境和饮食结构。

达尔文第二个观点是“任何类型的隔离，或对自由迁移的障碍，都与不同地区中产物（物种）的差异具有紧密且重要的关系。”例如，达尔文注意到在南美东海岸和西海岸的海洋物种是非常不同的。

达尔文的“第三个伟大事实”即在相同大陆或者海洋的居住者亲缘相近，尽管在不同地方的物种之间有差异。他列举了南美水栖的啮齿动物（河狸鼠和水豚），它们结构上与南美山地和草原啮齿动物相似并近缘，而与北半球的水栖啮齿动物（海狸和麝鼠）既不相似也不近缘。

“我们从这些事实中看到，”达尔文说道，“在同一片土地和水域中存在一些很紧密的有机纽带，它与物理条件无关。……这种纽带就是传承（即共同祖先），据我们所知，仅此纽带本身就能产生彼此相似的物种。”

对于达尔文，重要的是将一个事实展示给大家，即一个物种不是在不同的地方被创造出来的，而是起源于单一地域，再从那里扩散出去。他基于岛屿上的生物类群给出了独特的令人信服的证据。首先，遥远的海岛通常有一些能够长距离散布的生物，而不存在那些不能长距离散布的生物。例如，在很多岛上唯一自然分布的哺乳动物就是蝙蝠。第二，很多大陆植物和动物物种由人类传播到岛屿后生长繁茂。所以达尔文说，“承认每个物种都是神创观点的人，也必须承认有相当多数目非常适应环境的植物和动物并不是专为海岛所创造的。”第三，大多数

岛上的物种与其最近大陆上的物种明显近缘，暗示了它们的来源。正如达尔文所说，几乎所有加拉帕戈斯群岛的鸟和植物都是这样的。第四，当生物散布到一个岛的可能性较小时，那么这个岛上特有种的比例就特别高。第五，岛屿物种通常具有其大陆祖先的特征。例如，达尔文注意到，种子上的钩状物是适应哺乳动物为其散布的一种结构，但海岛上没有哺乳动物，很多岛屿的特有植物的种子就失去了这样的结构。

在经历了一个半世纪的研究后，这些观点现在仍然是正确的，这充分证明了达尔文的学识和深刻见解。我们对化石证据以及大陆漂移、海平面改变这些地理事件更深入的认识，增加了人们对自然的理解，但并未否定达尔文的主要观点。

(A)



(B)



(C)



图 6.1 沙漠中植物的趋同生长形态。这些植物都是无叶的多肉植物，它们用茎进行光合作用，却分别属于三个亲缘较远的科。(A)墨西哥 Oaxaca 新绿柱属 (*Stenocereus*, 仙人掌科) 的一种仙人掌。(B)豹皮花属 (*Stapelia*, 夹竹桃科) 腐生的花，这种依靠苍蝇传粉的多肉植物分布于南非到印度东部。(C)非洲埃塞俄比亚大戟科的一种大戟属物种 (*Euphorbia candelabrum*)。(A, C 由原作者惠赠)

分布的主要式样

几乎每个物种在地理分布上都或多或少有所局限，很多高阶元分类群也同样局限于特定的地理位置（即特有的，endemic）。例如，无肺螈属（*Plethodon*）的蝾螈仅限于北美，而其中一个物种 *Plethodon caddoensis* 仅分布于阿肯色州西部的卡多（Caddo）山脉。一些高阶元分类群，例如鸠鸽科（Columbidae）几乎都是“世界性的”，即分布于世界各地，而其他一些科则为非常局部性的特有，如几维鸟科，又称无翼鸟科就仅限于新西兰。

华莱士和其他一些早期的生物地理学家意识到，很多高阶元分类群具有大致相似的地理分布，从而某些地区内生物区系的分类组成比区域间更为一致。例如，华莱士发现在东南亚和澳大利亚之间的群岛上动物物种的分类组成具有明显的断裂带：远东的婆罗洲，大多数脊椎动物属于亚洲的科和属，而东部动物群则与澳大利亚近缘。这个动物群断裂带从此被称为华莱士线（Wallace's line）。基于这些观察，华莱士划分了一些陆生和淡水生生物的生物地理区（biogeographic realm），这一划分到现在仍被广为认可（图 6.2）。这些生物地理区为：古北界（地处温带和热带欧亚大陆和非洲北部）、新北界（北美洲）、新热带界（南美和中美）、埃塞俄比亚界（撒哈拉以南非洲），东方界（印度和东南亚）和澳新界（澳大利亚、新几内亚、新西兰以及周边岛屿）。与其说这些生物地理区是现在气候和大陆块分布的产物，不如说是地球历史的产物。例如，华莱士线分开的一些岛屿，尽管它们紧密相邻并具有相似的气候，但其动物群却大不相同。这些岛屿位于两个仅仅在近期才彼此接近的岩石圈板块上，它们被分到两个不同的生物地理大区：东方界和澳新界。

每个生物地理区都栖息了很多高阶元分类群，它们在这个区比在其他地方更加多样化，甚至仅分布于这一个区。例如，新热带界的特有（或近特有的）分

图 6.2 生物地理区。华莱士划分的生物地理区：古北界、埃塞俄比亚界、东方界、澳新界、新北界和新热带界。

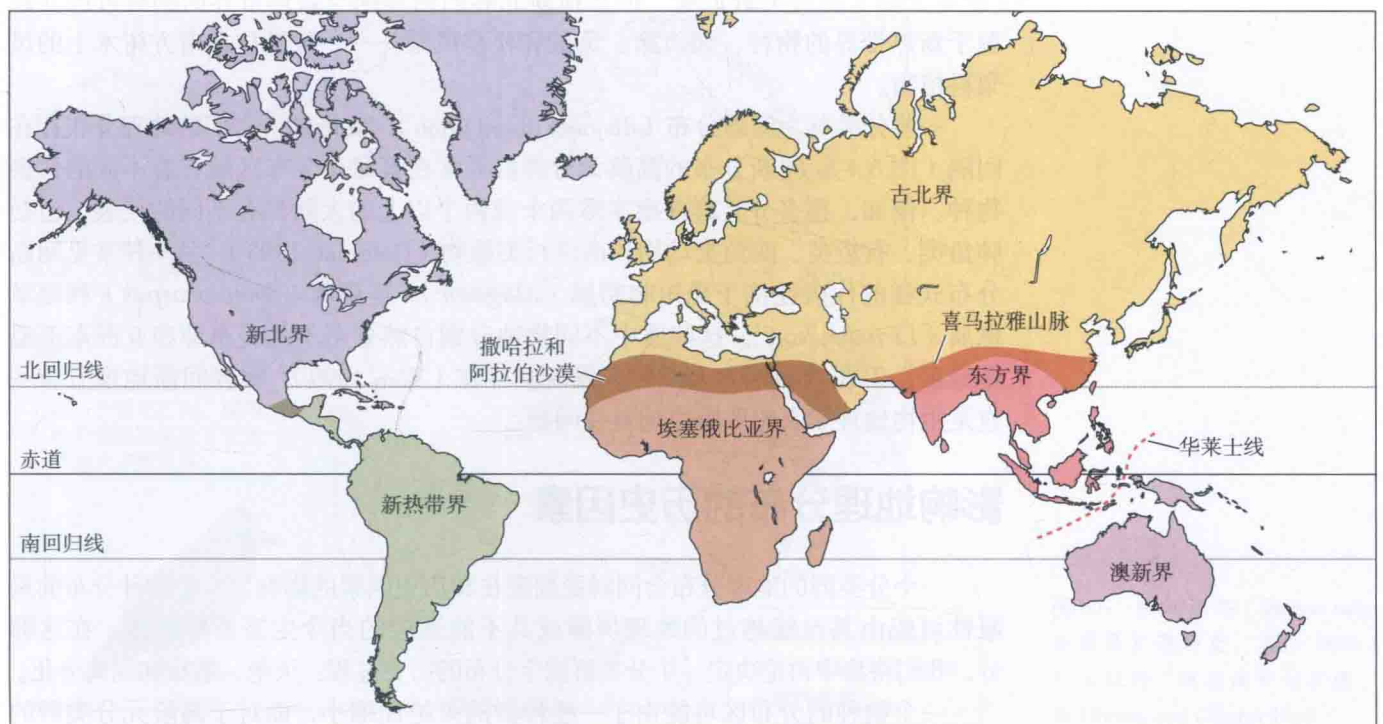
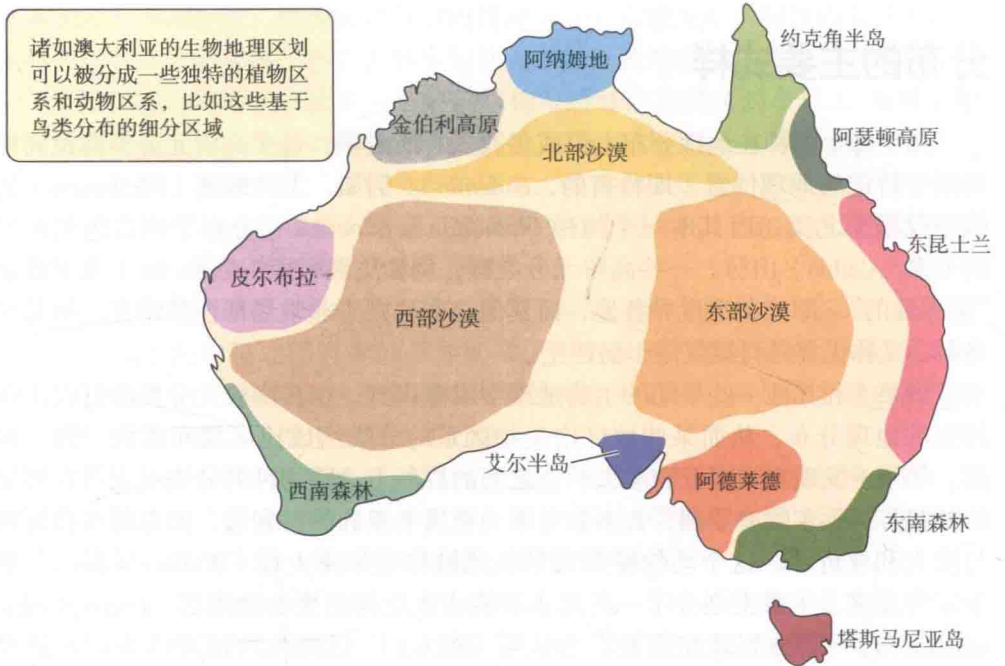


图 6.3 基于鸟类分布式样建立的澳大利亚特有区系。其他脊椎动物的分布也形成相似的式样。(来自 Cracraft 1991)



类群包括贫齿目（食蚁兽及其亲缘动物），阔鼻类的灵长动物（例如蜘蛛猴和狨猴），很多蜂鸟类群、鸣禽亚目鸟类（如鹁和蚁鸟），鲛鱼的很多科和植物的一些科（如凤梨科）等。在每一个生物地理区内，大多数物种具有更为局限的分布；生境明显不同的生物地理区，或被山脉或其他屏障隔离的地理区，往往会有完全不同的物种组合。因此，生物地理区经常可以被划分为动物和植物区系，即特有性区域（图 6.3）。

生物地理区之间的边界并不清晰，因为一些分类群会不同程度上地渗入相邻的地理区。例如新北界（北美）的一些物种，如野牛、鳟鱼和桦树，与古北界（欧亚大陆）的分类群近缘。但其他新北界的物种则与新热带界的物种近缘并起源于新热带界的物种，如犰狳，负鼠和松萝凤梨——一种悬挂在南方树木上的凤梨科植物。

一些分类群为间断分布（disjunct distribution）；就是说，它们的地理分布存在间隔（图 6.4）。间断分布的高阶元分类群通常在其每个分布区域有着不同的代表物种。例如，很多分类群在南半球两个或两个以上的大陆都有不同的代表，包括肺鱼类、有袋类、丽鱼类动物和南洋杉类植物（Goldblatt 1993）。另一种常见间断分布式样的代表性例子是短吻鳄属（*Alligator*）、臭菘属（*Symplocarpus*）和鹅掌楸属（*Liriodendron*），这些属中不同物种分别自然分布于北美东部和亚洲东部温带地区，但在别的地方人们并未发现其存在（Wen 1999）。解释间断地理分布一直是生物地理学家想要解决的首要问题。

影响地理分布的历史因素

一个分类群的地理分布会同时受到现在和历史因素的影响。一个物种分布的局限性可能由其没能越过的地理屏障或其不能适应的当今生态条件所致。在这部分，我们将集中讨论决定一个分类群现今分布的历史过程：灭绝、散布和隔离分化。一个物种的分布区可能由于一些种群的灭绝而缩小，而对于高阶元分类群的



分布区则可能会由于其中一些组成性物种的灭绝而缩小。例如马科 (Equidae) 在北美起源并发展壮大, 随后在这里灭绝, 只有非洲斑马、亚洲的野驴和野马存活下来 (欧洲殖民者又将马重新带入北美)。同样, 灭绝是导致东亚和北美东部近缘分类群间断分布的原因。在早第三纪, 很多植物和动物在北美和欧亚大陆北部扩散开来。温暖、湿润的气候以及从北美到欧洲及西伯利亚相连的陆地为它们的扩散提供了有利条件。而由于山体隆起和更加寒冷且干燥的气候, 这些生物中很多物种在北美西部于晚第三纪灭绝; 随后由于更新世的冰川, 又在欧洲消失了 (Wen 1999; Sanmartin et al. 2001)。

物种通过散布 (dispersal) (也就是个体的迁移) 来扩张其分布区域。有些植物和动物物种会非常迅速地扩张其分布区。在近 200 年, 很多植物物种由人类不经意地从欧洲带来后, 在从纽约到新英格兰的大部分北美地区扩散; 一些鸟类, 如欧洲椋鸟 (*Sturnus vulgaris*) 和家雀 (*Passer domesticus*), 也在一个世纪内经历了相同的扩张 (图 6.5)。其他物种则通过自身的力量越过主要的屏障。牛背

图 6.4 间断分布的例子。(A) 杓兰属 (*Cypripedium*) 是很多分布在北美东部和东亚的植物属之一。这是粉色杓兰 (*Cypripedium acaule*), 一种分布于北美东部的兰花。(B) 与粉色杓兰近缘的毛杓兰 *Cypripedium franchetii* 分布于中国四川。(C) 蟒蛇类群 (蟒科 Boidae) 分布于热带美洲和南太平洋岛。图为分布于南美的特有种翡翠树蟒 (*Corallus caninus*)。(A 和 B 由原作者惠赠)

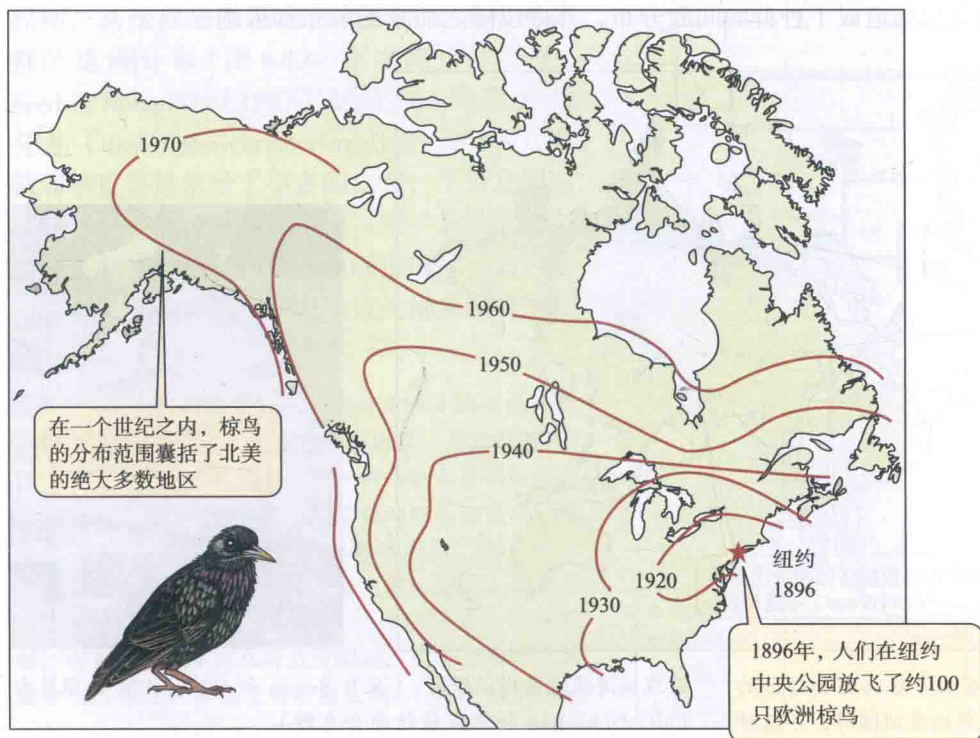


图 6.5 欧洲椋鸟 (*Sturnus vulgaris*) 分布区扩张历史, 其于 1896 年被引入纽约, 随后便开始扩张。(来自 Brown and Gibson 1983)



图 6.6 与水牛相伴的牛背鹭 (*Bubulcus ibis*)。该物种以有蹄类动物吃草时惊起的昆虫为食；原先分布在旧大陆，近期才散布到新大陆。

鹭 (*Bubulcus ibis*) 原先只分布在旧世界的热带和亚热带，大约 80 年前，它靠自身的力量到达南美地区 (图 6.6)，从此便在新世界的温暖地区扩张开来。

如果阻碍扩张的主要屏障被消除，很多物种可能或多或少地一起扩张其领域，从而导致相互关联的散布模式。例如，上新世巴拿马地峡形成时很多植物、动物在南北美之间移动；在早第三纪也有很多动植物通过跨大西洋陆桥在欧洲和北美之间移动 (Sanmartin et al. 2001)。

隔离分化 (vicariance) 是指由于地质、气候或环境变化而产生的屏障将一个广泛分布的物种种群分隔开；被分离的种群产生分异，通常分化成不同亚种、物种或更高阶元的分类群。例如，在很多鱼、虾和其他水生动物群中，与位于巴拿马地峡太平洋一侧的物种亲缘关系最近的是位于地峡加勒比海一侧的物种。这种式样是因为上新世地峡的隆起使得广泛分布的祖先物种隔离，之后两侧种群不断分化造成的 (Lessios 1998)。隔离分化有时候可以解释间断地区存在着近缘类群的现象。

散布和隔离分化都是重要的过程，两者同等重要，其中任何一个都不能单独用来解释一个类群的分布。在很多情况下，散布、隔离分化和灭绝都参与其中。例如，我们已经看到在更新世冰川期，物种通过向新地区散布来改变其分布区 (见图 5.26)。一些北部的、适应寒冷的物种的分布会远至南方。当气候变暖，这些物种重新回到北方地区，而在南方的种群则会灭绝，但其中一些物种的种群能在寒冷的山顶存活下来 (图 6.7)。那些由此被“遗留”的种群或物种，被称为孑遗。在这个例子中，由不宜生存的严酷环境产生的隔离分化造成了种群的间断分布，并伴以随之而来的散布和灭绝。

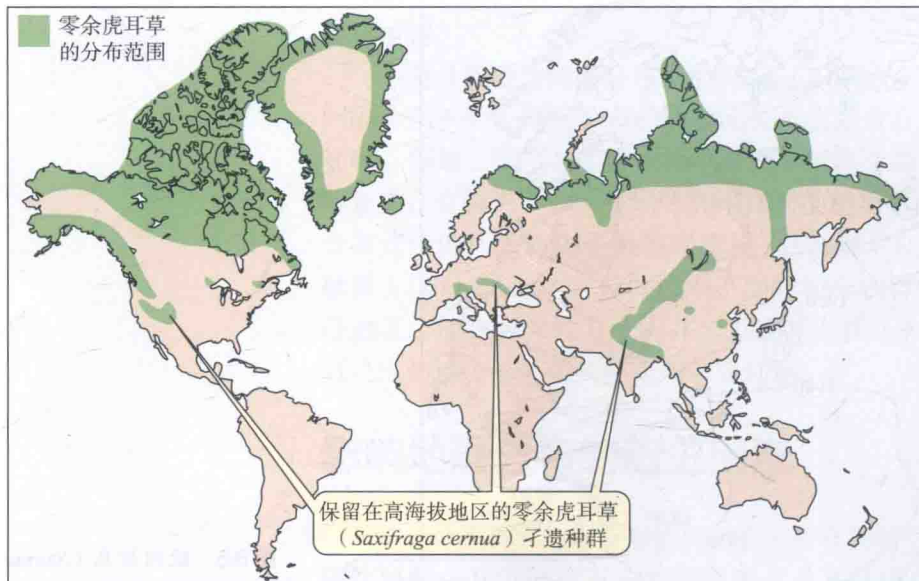


图 6.7 零余虎耳草 (*Saxifraga cernua*) 在北半球北部和山区的间断分布。当该物种从冰川期所占据的南部地区回撤时，孑遗种

群在海拔地区得以保留。(来自 Brown 和 Gibson 1983；照片由 Egil Michaelsen 和挪威植物学会惠赠)

检验历史生物地理学的假设

生物地理学家用一系列的准则来推测分布历史。其中一些准则是有理有据的。例如，一个分类群的分布不能由这个类群起源之前发生的事件所解释：一个中新世产生的属，不可能通过白垩纪发生的大陆板块运动来形成其分布区。而其他一些准则会有争议。过去一些研究人员假设一个分类群的起源地会拥有现今最高的多样性。但事实并非一定如此，正如马科那样：尽管现在它们自然分布在非洲和亚洲，但现存马科动物是其北美祖先的后代。

用以解释一个分类群分布的主要假说是散布和隔离分化。例如，有人可能会问，现在分布于澳大利亚和南美的有袋类动物是由一个大陆跨洋散布到另一个大陆上的，还是起源于一个一分为二的大陆块上的祖先。系统发生分析在评估这些假说上起了主导作用，但其他一些证据也同样有用。例如，一个地区若有高度“不平衡”的生物群，通常我们会认为这由散布来的物种所组成——也就是说，倘若该地与其他地区连着的话，此处应该有很多分类群，而现实并非如此。这一假说主要被用于解释缺少两栖动物和不能飞行的哺乳动物的海岛。化石记录同样能提供重要的证据（Lieberman 2003）——例如，它可能表明一个分类群出现在其他地区前已经在某地生存繁衍——而地质数据能够描述屏障的出现和消失。例如，犰狳的化石在整个第三纪都仅限于南美洲，只在上新世和更新世出现在北美的沉积当中，即巴拿马地峡形成之后。这样的分布式样暗示着犰狳由南美洲散布到北美洲。然而，古生物学数据必须谨慎对待，因为一个分类群可能比稀少化石记录所显示的更加古老，即在某一个区域生存了更久。

系统发生学的方法是现代历史生物地理学研究的根基。由系统发生来推测祖先的分布与推测祖先特征状态极为相似（见图 3.1）。人们开发了一些方法（Ronquist and Sanmartin 2011），其中很多方法基于简约性原则，从现存分类群的分布来重建其祖先类群的地理分布（图 6.8）。在这些方法当中，Fredrik Ronquist（1997）的散布-隔离分化分析（dispersal-vicariance analysis, DIVA）对散布的重要性给予了更多的比重，尽管它假定隔离分化造成分布的变化是一个“无效假设”，这与新物种通常在地理隔离时形成这一较为公认的原则一致。一旦用散布或灭绝来解释地理

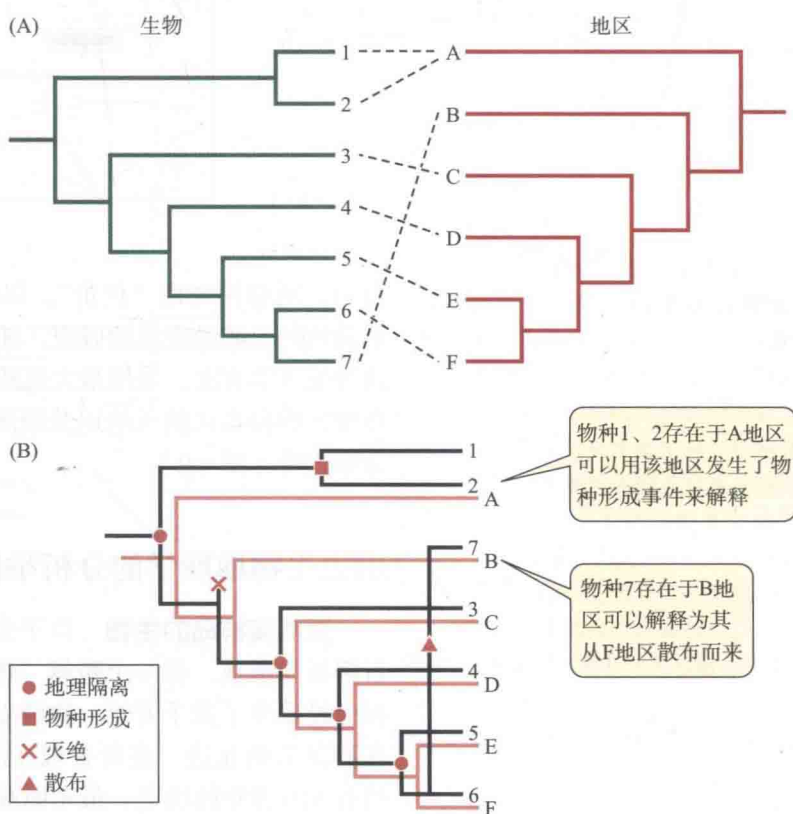
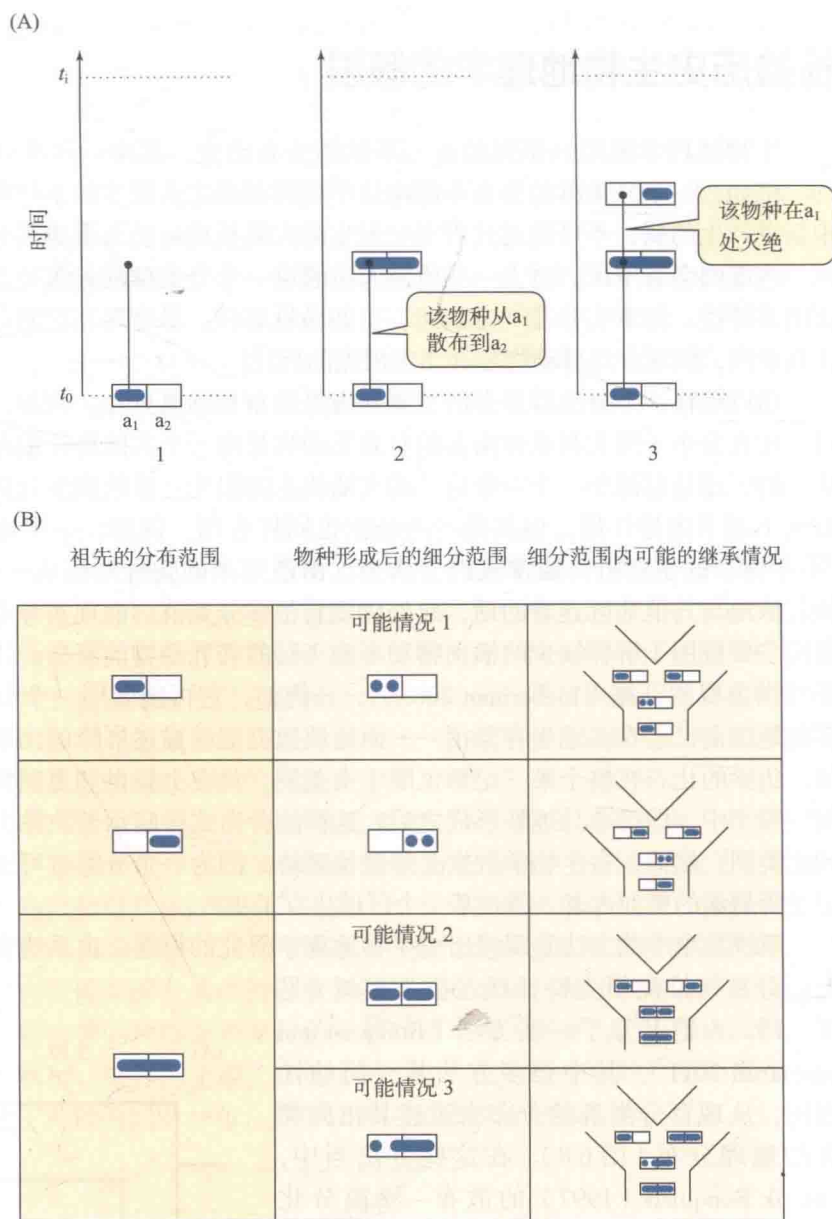


图 6.8 基于简约法建树来推测谱系分支的生物地理历史。(A) 物种 1-7 分布在 A-F 地区，用虚线表示。假设这些地区的产生是由于最初的一块大区域被某种屏障顺序隔离开来，其顺序见右边的地区分支图。例如，地区 E 和 F 是在最近期分离开来的。(B) 将物种系统发生树（黑色）与地区分支图（棕色）相叠加时，我们可以发现物种分布可以通过隔离分化来解释，有灭绝或散布现象时另当别论。这个分析假设物种分化与地区的分隔是同时发生的。（来自 Sanmartin and Ronquist 2004）

图 6.9 研究地理分布时用 DEC 方法模拟地理分布范围的变化。(A) 单个物种由于从一地 (a_1) 向另一地 (a_2) 散布, 并在 a_1 处灭绝的例子, 这导致其分布范围发生了变化。在一系列时间间隔之中, 每个到下次该类事件的时间是利用事先定好的散播和灭绝概率随机产生的。方块代表了地理区域, 着色的椭圆代表了物种分布范围。(B) 这一模型提出了几种有关新物种形成后传承地理分布范围的可能途径。第 1 种情况, 祖先的分布范围是一个单独的区域, 并被两个子代物种所继承。第 2 种情况, 祖先分布范围广泛, 而每一个子代物种只占据了其中的一部分。这一情况代表了隔离分化产生的物种分化。第 3 种情况, 新物种形成发生在一个区域内, 一个子代物种只继承了其起源的分布区, 而该谱系的其余物种继承了祖先分布的全部范围。这些情况与第 18 章中所描述的物种形成模型相对应。(来自 Ree et al. 2005)



分布, 则必须考虑“代价”。以最低的“代价”来解释物种分布的假设被认为是最简约的、或最理想的假说。随后, Richard Ree 及其合作者 (2005) 引进了 DEC 这种统计学方法, 采用最大似然法 (见知识窗 2B) 来推测分类群散布至新地区的历史、原分布区的灭绝以及用隔离分化或支序发生来解释分类群在不同区域间的分布式样 (图 6.9)。

历史生物地理学的分析举例

夏威夷群岛的生物 位于太平洋中的夏威夷群岛由一个向西北方向移动的岩石圈板块形成, 像一个跨越“热点”的传送带, 产生了一系列的火山锥。这个过程已经发生了数千万年, 曾经立在海面之上的一系列火山现在潜于水中, 位于现在群岛的西北边。在所有现在的岛屿中, 位于群岛西北端的考艾岛 (Kauai) 大约有 510 万年的历史; 最东南端的夏威夷“大岛”是最年轻的岛屿, 只有不到 50

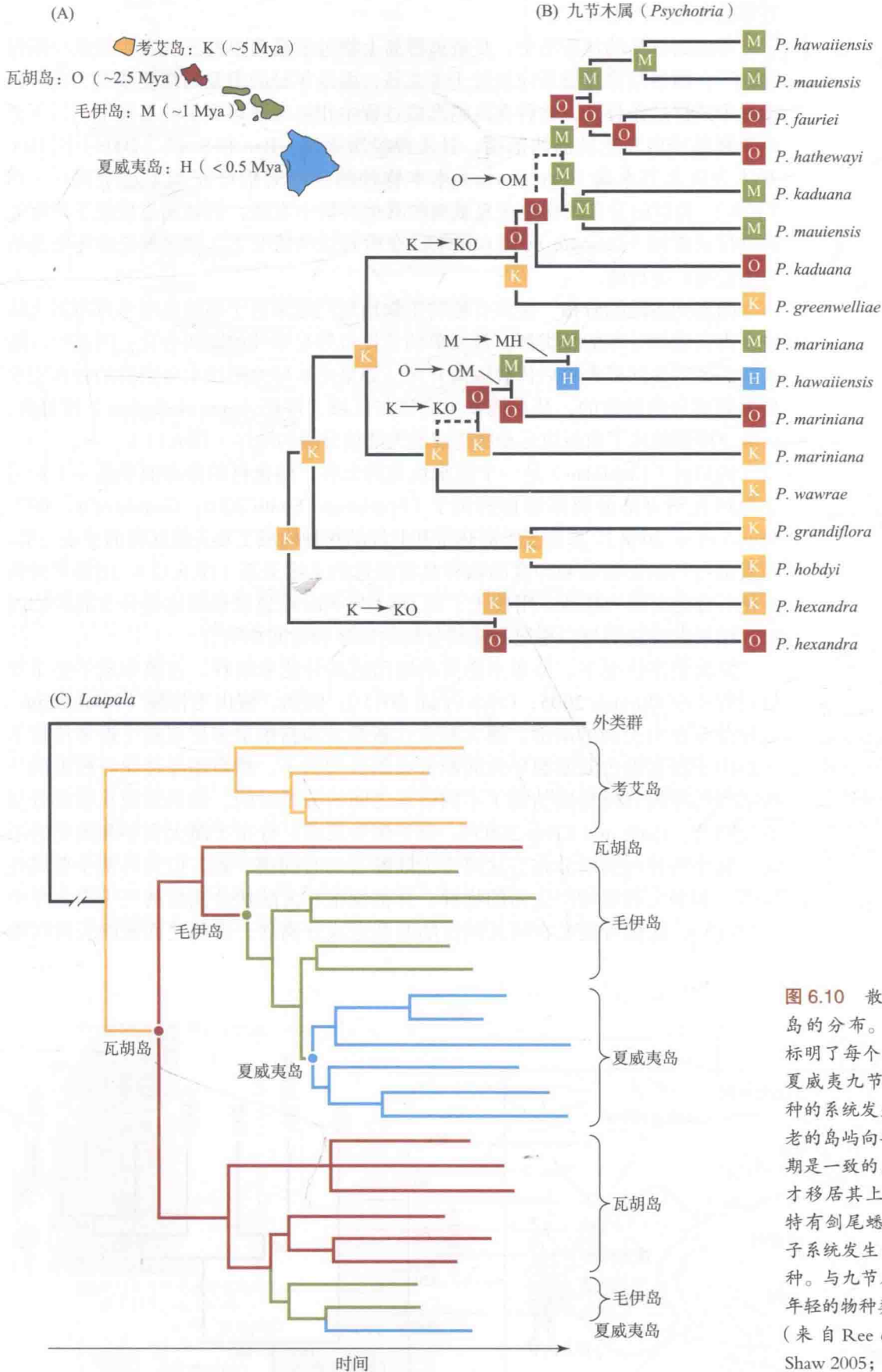


图 6.10 散布解释了物种在夏威夷群岛的分布。(A) 现在的夏威夷群岛，标明了每个岛屿形成的大致时间。(B) 夏威夷九节木属 (*Psychotria*) 植物物种的系统发生研究表明这些物种由较古老的岛屿向年轻岛屿连续迁移，这和预期是一致的，年轻岛屿形成后生物物种才移居其上。(C) 夏威夷群岛上一个特有剑尾蟋蟀属 (*Laupala*) 物种的分子系统发生；每一支代表了一个独特的种。与九节木属植物的情况相似，一些年轻的物种类群只存在于年轻的岛屿上。(来自 Ree et al. 2008 及 Mendelson and Shaw 2005; 图片由 Kerry shaw 惠赠)

万年的历史 (图 6.10A)。

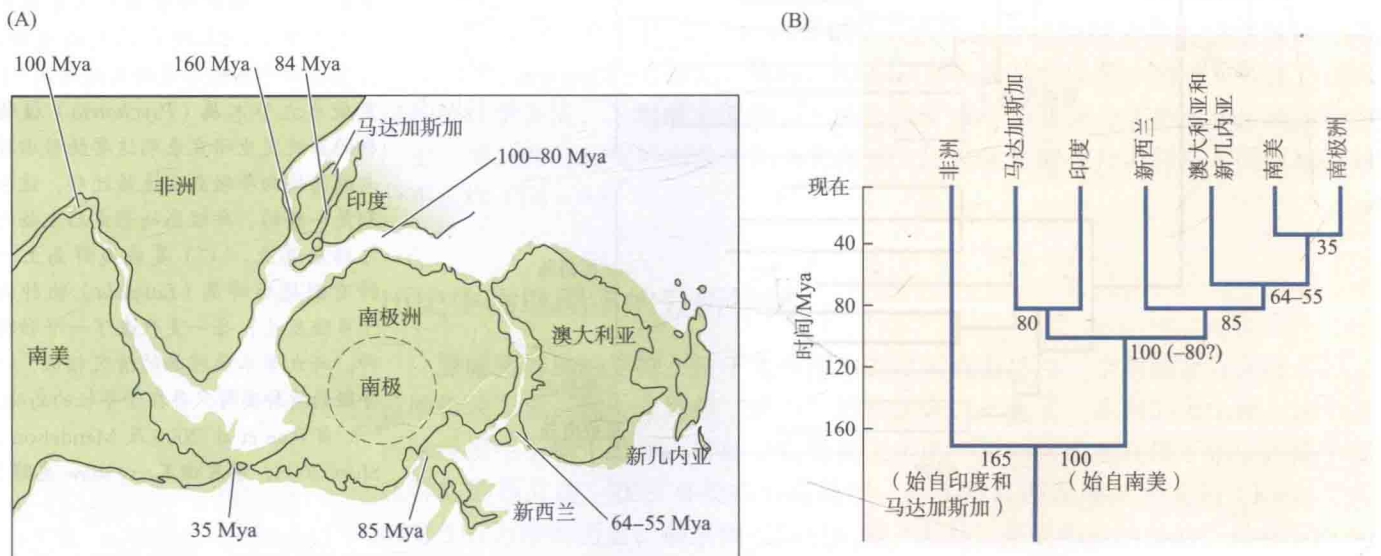
考虑到群岛的地质历史,夏威夷群岛上物种的最简单的系统发生关系应该像“梳子”,即最基部的谱系应该位于考艾岛,而最年轻的谱系则在夏威夷大岛。出现这个式样的条件是,物种在岛屿形成过程中相继地散布到新的岛屿上,且不会由年轻岛屿向年老的岛屿散播,且未尝经历灭绝。Ree 和 Smith (2008) 用 DEC 方法分析九节木属 (*Psychotria*) 木本物种的分布时恰好发现了这个式样 (图 6.10B)。类似的分布式样也在夏威夷的其他类群中发现,例如通过传统手段研究的剑尾蟋蟀属 (*Laupala*) (图 6.10C)。在所有这些情况下,散布都是由年老岛屿向年轻岛屿进行的。

冈瓦纳古陆的分布 很多有趣的生物地理问题来自于那些在南半球不同大陆块上都有成员分布的分类群。最简单的假设自然是单纯的隔离分化:冈瓦纳古陆的断裂使得共同祖先的后代被隔离开来。如果南半球大陆块上分类群的分布完全是由隔离分化导致的,其系统发生应该与区域支序图 (area cladogram) 相符合,区域支序图描述了由板块运动所造成的大陆块分隔的顺序 (图 6.11)。

丽鱼科 (Cichlidae) 是一个淡水鱼类的大科,丽鱼科的分布似乎是一个最适于以冈瓦纳古陆分裂来解释的例子 (Sparks and Smith 2005; Genner et al. 2007; Azuma et al. 2008)。来自于美洲热带和非洲的物种构成了互为姐妹群的单系类群,两者都与马达加斯加和印度的物种具有较远的亲缘关系 (图 6.12)。用很多种鱼类化石分化时间为基准,用校正了的 DNA 序列分歧速度估测这些分支起源的时间,结果发现它们与白垩纪大陆块分离的顺序和时间相吻合。

然而很多情况下,分布不能简单地用隔离分化来解释,而散布成了更重要的过程 (de Queiroz 2005; Crisp et al. 2011)。例如,假山毛榉属 (*Nothofagus*) 物种分布在南美洲的南部、澳大利亚、新西兰和新喀里多尼亚岛 (近菲律宾),它是由于冈瓦纳古陆断裂导致间断分布的典型例子。然而用经过化石校准的一些基因的序列分歧速度估测了不同谱系之间的分歧时间,结果发现只有部分与假设吻合 (Cook and Crisp 2005)。分子测年发现,分布于澳大利亚和南美的不同亚属中物种的间断分布与这两个大陆断裂的时间很一致,但另外两个亚属在新西兰和澳大利亚均产生新的物种,并都发生在大陆块分离后的三千多万年中 (图 6.13),这很可能是在冈瓦纳古陆断裂造成分离后,由随之而来的长时间散

图 6.11 冈瓦纳古陆的分裂。(A) 早白垩纪 (1.2 亿年前) 冈瓦纳古陆的图示,以现在在南极为中心,标示出了南方大陆块之间联结断裂的大致时间。现在大陆的布局用黑线表示;这些线以外的绿色区域是白垩纪早期暴露的陆地。(B) 分支图 (branching diagram),有时亦称为区域支序图 (area cladogram)。该图试图描绘冈瓦纳古陆的断裂历史。(A 来自 Cracraft 2001)



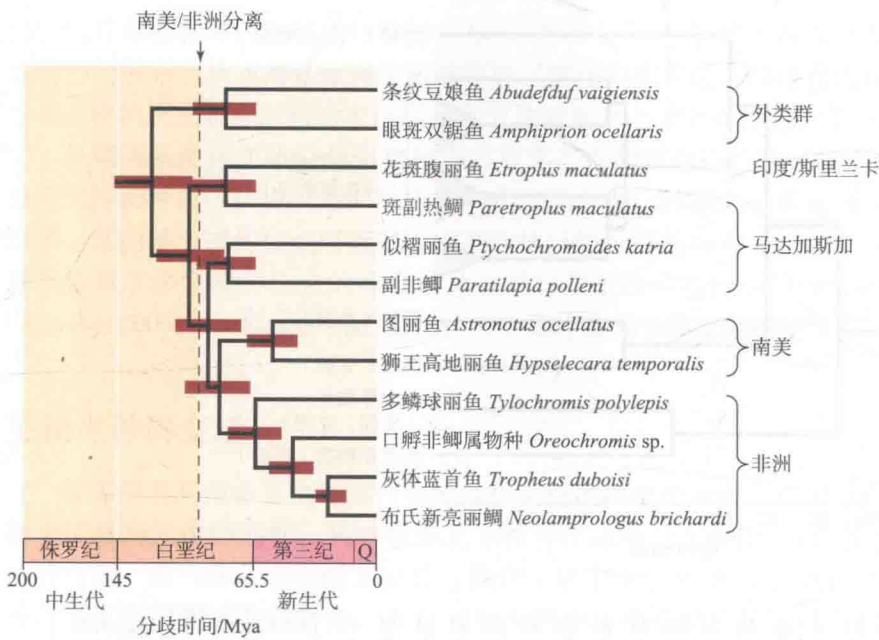


图 6.12 来自四个陆地区域的丽鱼科 (Cichlidae) 代表物种的系统发生图。每一个分支点都位于精心估测的分歧时间上, 用于构图的线粒体 DNA (mtDNA) 序列的分歧速率经过了多次校准。水平的粗实线表示估算分支分歧时间的统计误差。南美和非洲分支的分歧时间大约为 89 Mya。它们的祖先大约于 96 Mya 前从马达加斯加与印度 / 斯里兰卡的分支分开。虚线标出了在 1 亿年前非洲从南美洲分离。考虑到估测分歧的误差范围, 这一系统发生关系与冈瓦纳古陆分裂所导致的分支隔离分化一致。(来自 Azuma et al. 2008)

布造成的。

另外一个例子就是非洲东部的大岛——马达加斯加特有 (且极度濒危) 的生物群。很多类群, 例如狐猴, 在其他地方都是没有的。在 1.2 亿年以前, 马达加斯加同印度一起从冈瓦纳古陆分裂出来 (见图 6.11)。印度与马达加斯加分离约有 8 800 万年, 与亚洲南部相接大约有 5 000 万年左右的时间。多年以来, 生物地理学家推测很多马达加斯加特有的分类群起源于与非洲及其他南方大陆上亲缘物种的隔离分化。然而, 近期分子系统发生学的研究表明马达加斯加植物和动物的多数谱系都非常年轻, 不可能是通过冈瓦纳古陆的分裂而被隔离分化而来的 (Yoder and Nowak 2006)。马达加斯加的蚂蚁、青蛙、蛇、一些鸟类及所有四个陆生哺乳动物类群——包括狐猴这一马达加斯加独有的灵长类, 应该是由其跨海散布的非洲祖先演化而来的 (图 6.14A)。变色龙 (一种动作滞缓的蜥蜴, 利用其能够伸缩的独特的舌头来捕捉昆虫) 具有一个与众不同且奇特的历史 (Raxworthy et

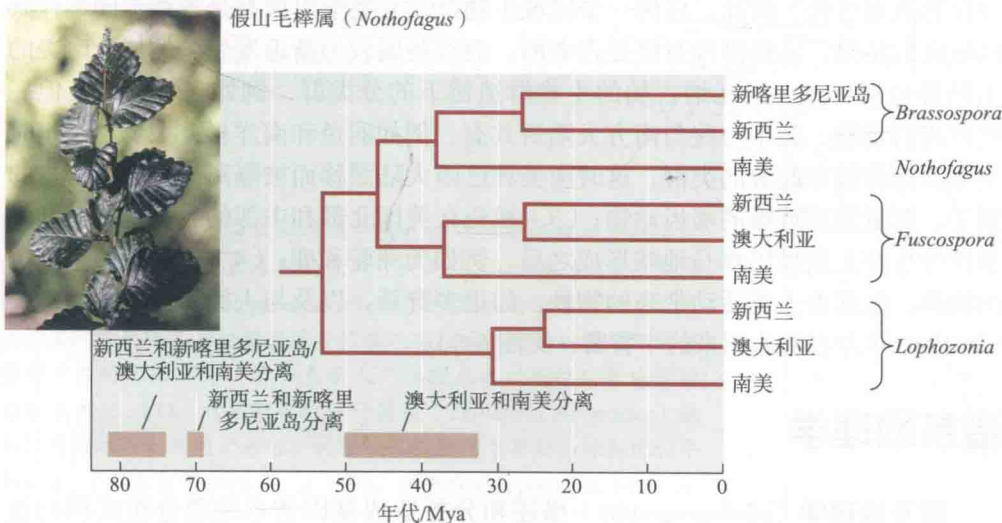
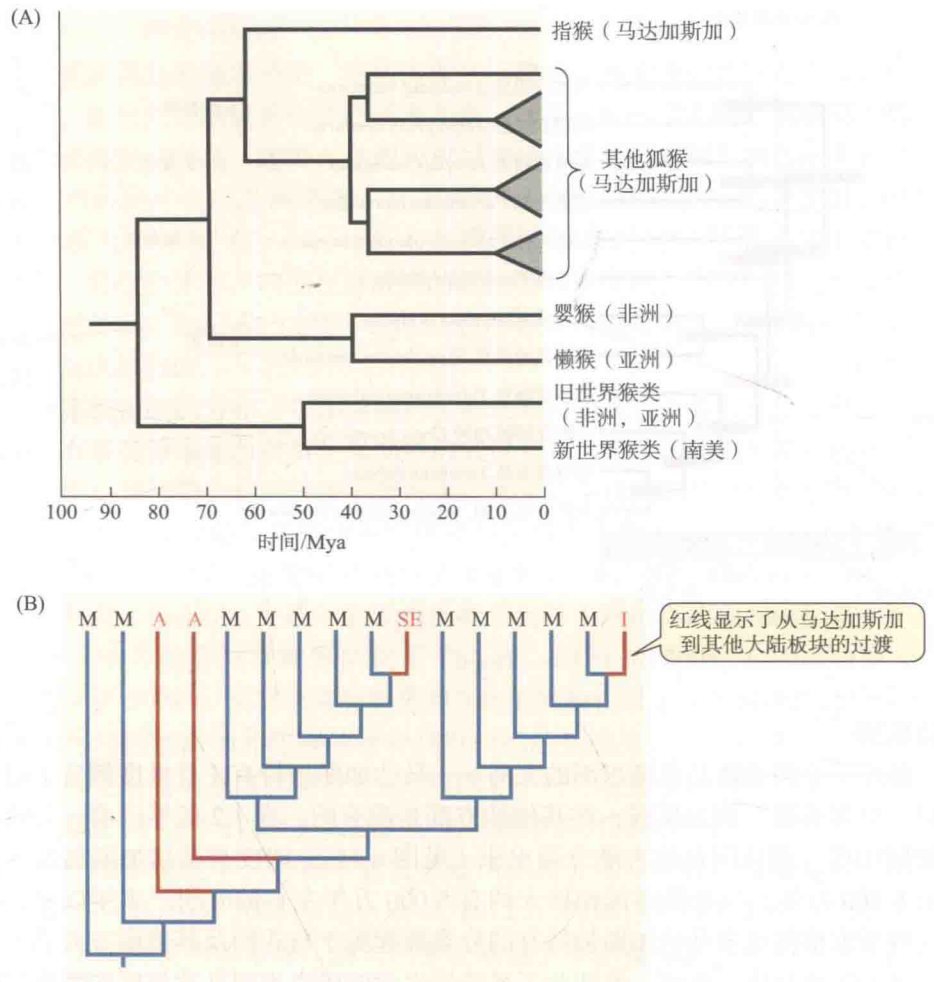


图 6.13 简化的假山毛榉属 (*Nothofagus*) 四个主要谱系 (亚属) 系统发生图, 分支点年代由 DNA 序列估测。*Fuscospora* 和 *Lophozonia* 两个亚属中亲缘关系相近的物种生长在新西兰和澳大利亚, 尽管这些大陆的分离远早于澳大利亚和南美的分离。棕色粗线条表示了冈瓦纳古陆大陆块分离的估测时间, 该时间早于 *Nothofagus* 谱系的分歧时间。因此, 大陆漂移造成的隔离分化不能用以解释这些物种间断的分布。(来自 Cook and Crisp 2005; 照片由原作者惠赠)

图 6.14 马达加斯加两个动物类群历史的系统发生证据。(A) 大约在 8 000 万年前, 马达加斯加的猿猴亚目(狐猴, 包括指狐猴) 从非洲和亚洲的猿猴亚目(夜猴和懒猴) 分化出来, 该分化事件发生在马达加斯加与其他冈瓦纳古陆大陆块分离很长时间之后。(B) 变色龙分布于非洲(A)、印度(I)、马达加斯加(M)和印度洋的塞舌尔群岛(SE)。由于这些地区变色龙物种系统发生关系与这些地区分离的顺序不同(见图 6.11B), 变色龙物种分布式样的最好解释是其由马达加斯加散布而来, 而不是由于冈瓦纳古陆分裂所导致的隔离分化。(A 来自 Yoder and Yang 2004; B 来自 Raxworthy et al. 2002)



al. 2002): 它们似乎在冈瓦纳古陆断裂之后起源于马达加斯加, 并通过水域散布到非洲、印度以及印度洋上的塞舌尔群岛 (图 6.14B)。

区域性生物群的组成

如上所述, 一个谱系分支的地理历史通常是复杂的, 并可能同时包括了隔离分化和散布事件。因此, 任何一个区域生物群的分类学组成都是各种不同事件共同造成的结果, 这些事件有些是古老的, 而有些则较为新近发生。例如, 南美的生物群包括: (1) 冈瓦纳古陆的生物群遗留下的分类群, 例如食蚁兽和其他一些贫齿目动物, 其中一些与南方大陆所共有, 例如丽鱼和南洋杉; (2) 第三纪时由非洲跨洋散布起源的类群, 这时南美洲已因大陆漂移而被隔离, 例如新世界的猴子、豚鼠及其近缘的啮齿动物; (3) 祖先在美国北部和中部的后裔物种, 这些事件发生在上新世巴拿马地峡形成之后, 例如美洲驼和鹿; (4) 史后移居于南美的物种, 包括由人类活动带来的物种, 如很多野草, 以及与人类活动无关的物种 (如 1930 年左右由非洲来的牛背鹭; 见图 6.6)。

谱系地理学

谱系地理学 (phylogeography) 描述和分析造成基因谱系地理分布式样的过

程,尤其是在物种内和近缘物种间(Avise 2000)。这些过程包括携带有相关基因的物种的散布,从而谱系地理学能够帮助了解相关物种过去的迁移以及达到现在分布式样的历史过程。科学家已用这种方法对成百上千个物种进行了分析。

早期谱系地理学研究利用物种内具有多态性的基因进行系统发生(基因树)分析来推测种群的历史。然而由于不完全谱系分选、种群大小变化和自然选择等因素,任何单个遗传位点可能都不能准确地反映种群的历史。因此,现代谱系地理学依据于多个遗传位点的综合信息,并与基于群体遗传学的模型结果相比较(Knowles 2009; Hickerson et al. 2010; 关于群体遗传学模型描述见9—12章)。

更新世种群变迁

很多作者利用谱系地理学方法来推测更新世种群的历史。正如我们通过古生物学证据所知道的那样,当时很多北方物种在冰期分布的南缘远远超出其现在的分布区,而当冰川退却时又向北方移动(见第5章)。此外,我们知道不同物种占据了不同的冰期避难所,并且具有不同的移动途径。尽管很多物种没有在其途径中留下化石记录,但谱系地理学分析可以帮助重建它们的途径(Taberlet et al. 1998; Hewitt 2000)。例如花粉化石表明,在最近的一次冰川期,欧洲木本植物的避难所位于伊比利亚(西班牙和葡萄牙)、意大利和巴尔干半岛地区(图6.15A),当冰川退却时,巴尔干半岛的植被扩张最为迅速。用样本取自整个欧洲

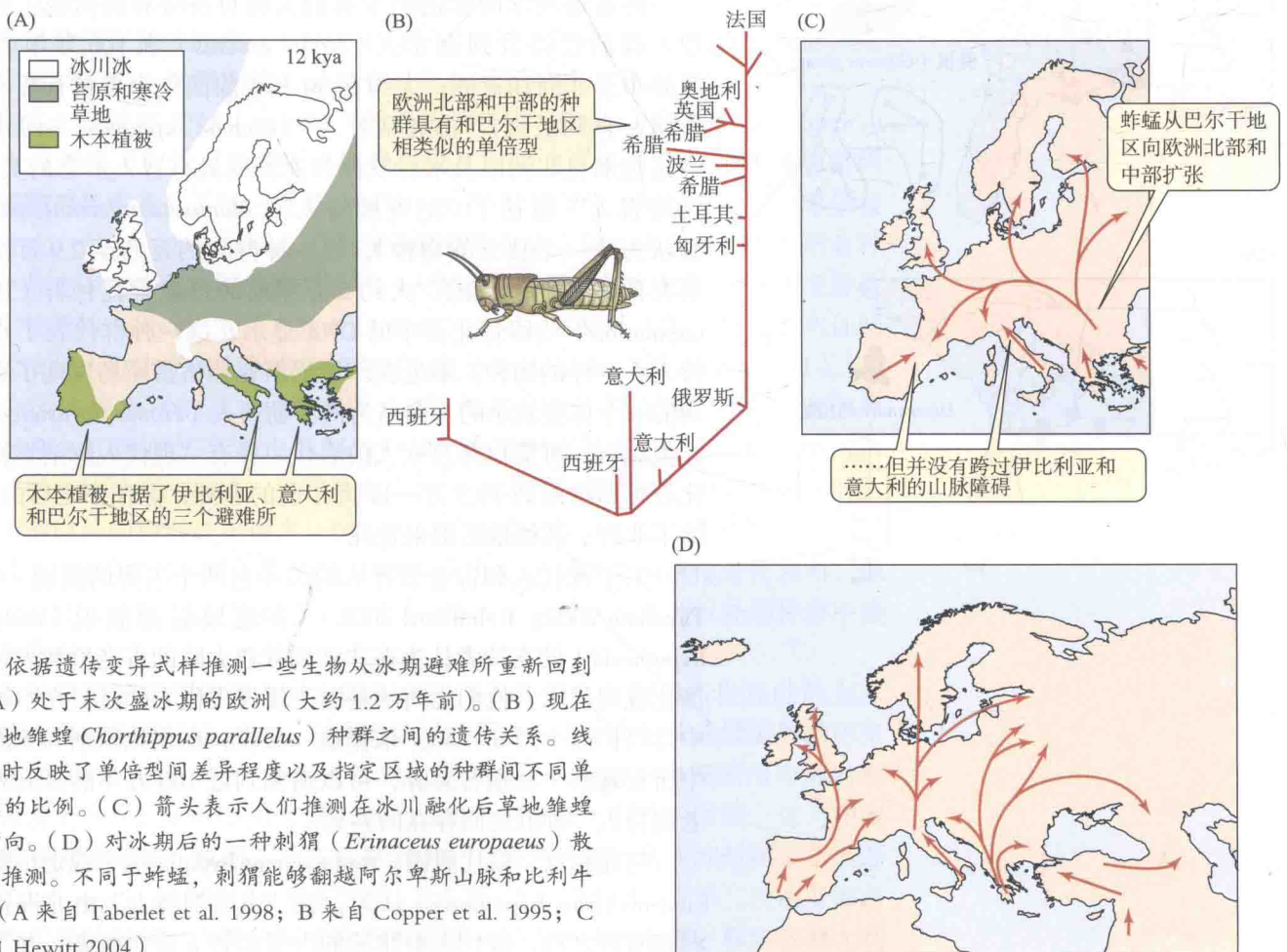


图 6.15 依据遗传变异多样样推测一些生物从冰期避难所重新回到欧洲。(A) 处于末次盛冰期的欧洲(大约 1.2 万年前)。(B) 现在蚱蜢(草地雏蝗 *Chorthippus parallelus*) 种群之间的遗传关系。线段长度同时反映了单倍型间差异程度以及指定区域的种群间不同单倍型所占的比例。(C) 箭头表示人们推测在冰川融化后草地雏蝗的扩张方向。(D) 对冰期后的一种刺猬(*Erinaceus europaeus*) 散布的类似推测。不同于蚱蜢, 刺猬能够翻越阿尔卑斯山脉和比利牛斯山脉。(A 来自 Taberlet et al. 1998; B 来自 Copper et al. 1995; C 和 D 来自 Hewitt 2004)

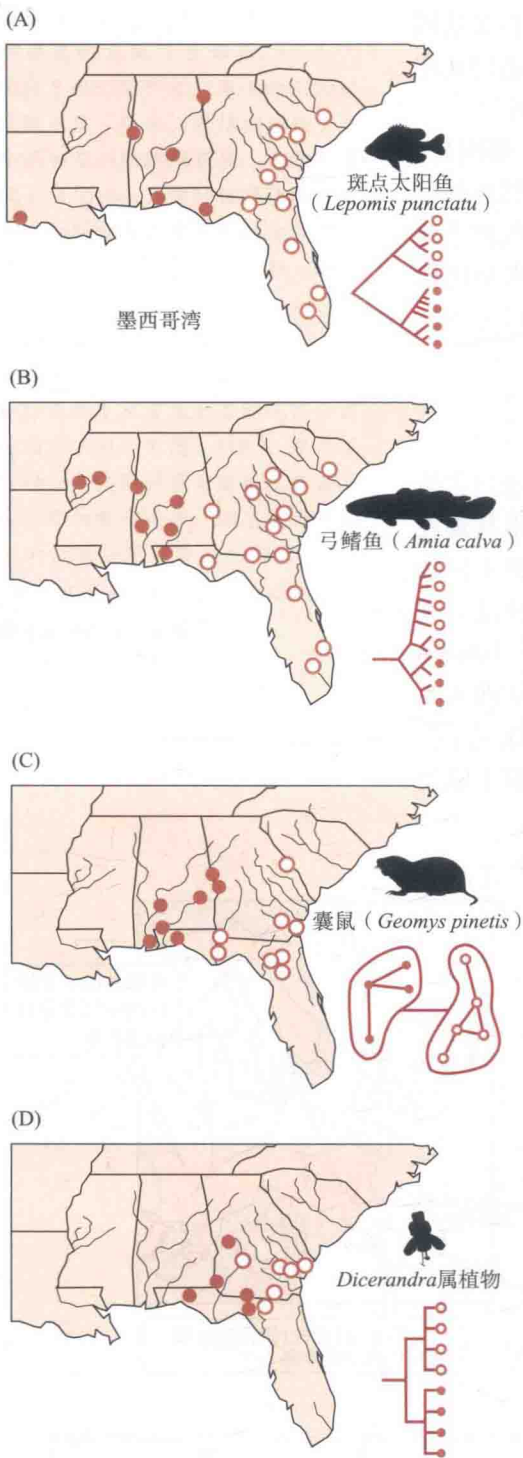


图 6.16 种群中遗传分化的式样可能表明很多物种经历了相似的次级分离历史。基因树表明，美国东南部沿岸平原的淡水和陆地物种其东西部种群间具有明显的分隔。这些种群可能在更新世时期被隔离到了两个避难所中，并各自分化。(A) 斑点太阳鱼 (*Lepomis punctatu*)；(B) 弓鳍鱼 (*Amia calva*)；(C) 囊鼠 (*Geomys pinetis*)；(D) *Dicerandra* 属的一种薄荷。(来自 Soltis et al. 2006)

的蚱蜢 (*Chorthippus parallelus*) 线粒体 DNA 做研究，发现来自伊比利亚和意大利的蚱蜢具有独特的单倍型，而来自中欧和北欧的单倍型与来自巴尔干半岛的最为接近 (图 6.15B)。因此，我们可以得出这样的结论，即这个食草昆虫主要从巴尔干半岛扩张而来，而不是越过伊比利亚的比利牛斯山脉或意大利的阿尔卑斯山脉而来 (图 6.15C)。对欧洲 2 种刺猬 (*Erinaceus europaeus* 和 *E. concolor*) 的类似分析得出了另一种结果，即这些食虫的哺乳动物来自三个避难所 (图 6.15D)。通常，很多在分布上有重叠的物种，也具有相似的谱系地理式样，说明生物多样性的地理式样部分是由地球历史所塑造的 (图 6.16)。

现代人起源

谱系地理学同样适用于我们人类自身分布的研究。在第 4 章中，我们已经看到直立人 (*Homo erectus*) 在 100 万年前就已广泛分布于非洲和亚洲；大约在 30 万年前演化为更具有智人形态的形状；直到最近，“古老型智人” (*archaic sapiens*) 一词才用于形容这些来自非洲以及来自欧洲和亚洲的具有智人形态的类型。“古老型智人”包括了“尼安德特人” (*Homo neanderthalensis*，现在被认为是一个独立的物种)，这一种群大约延续至 2.9 万年前。近期在西伯利亚发现的、大约 5 万年前的丹尼索瓦种群 (Denisovan population) 残留骨化石中的 DNA 显示，这一种群代表了与尼安德特人不一样的物种。最近在印度尼西亚弗洛雷斯岛发现了更新世晚期的一个体型较小的、命名为佛罗勒斯人 (*Homo floresiensis*) 的古人类化石，可能也是直立人的后代。具有“现代人解剖学特点”的化石可以追溯到 19.5 万—17 万年前的非洲，但在那之后的 8 万年，除了非洲，其他地区都未发现。

关于现代人和古老型智人的关系有两个主要的假说 (Satta and Takahata 2002; Relethford 2008)。多地域起源假说 (multiregional hypothesis) 的支持者认为在非洲和欧亚大陆的古老型智人种群分别演化成现代人，他们之间的基因流使得现代人的特征在不同的种群中得以扩散 (图 6.17A)。依据这一假说，在现代欧洲和亚洲人种群中所发现的一些遗传差异，可以追溯到近 100 万年前直立人和“古老型智人”种群之间存在的差异。

与此相反，取代假说 (replacement hypothesis) 或走出非洲假说 (out-of-Africa hypothesis) 认为，在“古老型智人”由非洲扩散到亚洲和欧洲之后，现代人由非洲的古老型智人演化而来，并第二次扩

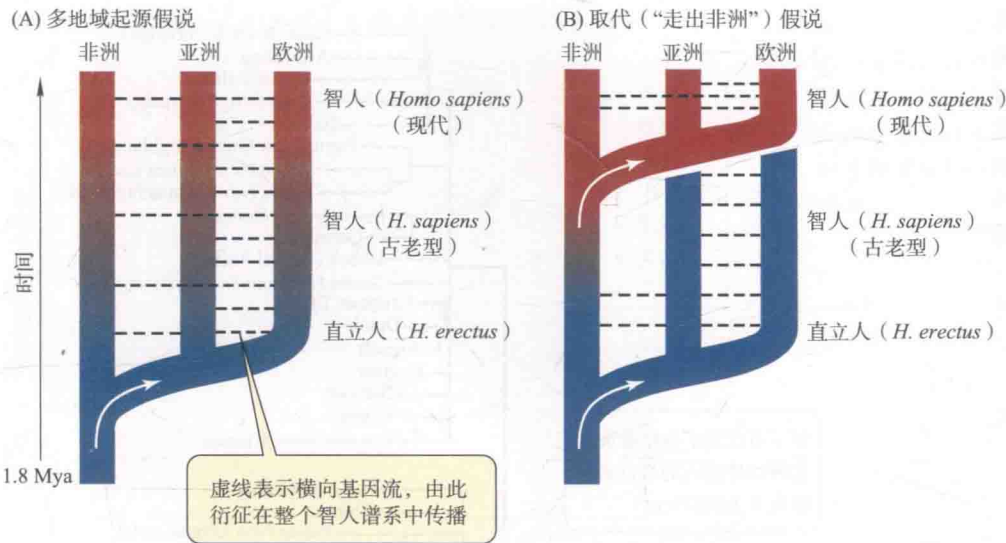


图 6.17 现代人起源的两种假说。(A) 多地起源假说认为直立人从非洲到亚洲和欧洲的扩张只发生了一次。这些不同的种群(包括称为尼安德特人的种群)都演化为现代人。虚线表示不同地区种群间的基因流。(B) 取代假说认为起源于非洲祖先的直立人种群演化成古老型智人(包括尼安德特人),但现代人第二次走出非洲向外扩张后,取代了亚洲和欧洲的古老型智人种群,后两种种群最终灭绝。

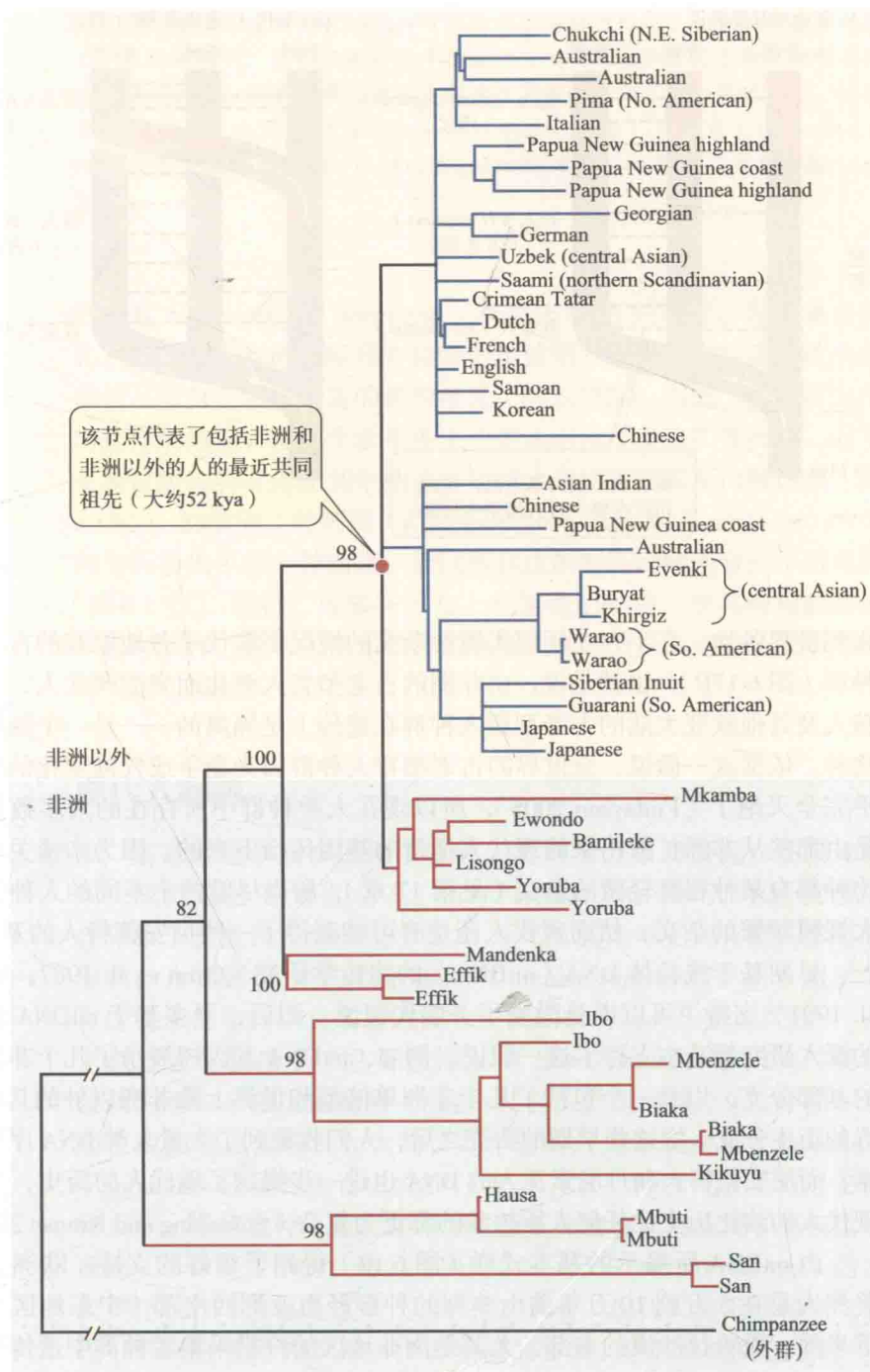
张到世界各地,在不存在任何实质性杂交的情况下取代了各地原有的古老型智人种群(图 6.17B)。也就是说,由非洲的古老型智人演化而来的现代人,与尼安德特人及其他欧亚大陆的古老型智人种群在遗传上是隔离的——是一个独特的生物物种。依据这一假说,全世界的古老型智人种群因为竞争或气候变化的原因,几乎完全灭绝了(Finlayson 2005),所以现在人类种群中所存在的大多数基因应该是由那些从非洲扩散出来的现代人携带的基因传衍下来的。因为亲缘关系很近的物种都有某种程度轻微的杂交(见第 17 章),所以尽管两个不同的人种没有发生大规模频繁的杂交,然而现代人还是有可能获得了一些尼安德特人的基因。

早期基于线粒体 DNA (mtDNA) 的遗传学研究(Cann et al. 1987; Vigilant et al. 1991) 支持(可以说是激发了)取代假说。而后,更多基于 mtDNA 和核基因的深入研究都基本支持了这一假说。例如,mtDNA 基因树展示了几个非洲单倍型的基部分支,以及一个包括了几个非洲单倍型和世界上除非洲以外的其他所有种群的衍生分支。继这些早期的研究之后,人们收集到了大量人类 DNA 序列变异数据,而尼安德特人和丹尼索瓦人的 DNA 也进一步揭示了现代人的历史,事实证明现代人的演化历史比任何人所想象的都更为复杂(Stoneking and Krause 2011)。

由 mtDNA 所揭示的基本式样(图 6.18) 得到了很好的支持:欧洲、亚洲和美洲人是在 5 万到 10 万年前由非洲的种群经由亚洲西南部(中东地区)所传衍下来的。撒哈拉沙漠的南部,尤其是南非地区的狩猎采集者种群中遗传变异的数量要比非洲以外的种群高出很多,这与我们的预期所吻合,即一个移居种群只携带祖先种群中基因的部分样本。非洲种群,尤其是采猎者中的遗传分化表明,他们之间的分歧已经有 11.5 万年之久。相反,整体上来看,在非洲以外的种群中遗传差异非常小。

人类种群中遗传相似和差异也被用来追溯人类走出非洲遍布世界的散布踪迹。人类种群离非洲越远,DNA 序列的变异越低——正如我们从连续定居的历史中所预期的那样(图 6.19)。根据遗传学证据推测,人类最早由亚洲西南部向东部的迁移发生在 6.2 万~7.5 万年前,约为人类移居到澳大利亚的时间,这与在澳大利亚的考古证据是一致的,考古证据表明,人类到达澳大利亚的时间早于 5 万年前(Rasmussen et al. 2011)。很久之后,2.5 万~3.8 万年前,在第二次由亚洲西南部向外扩张的时候,人类遍布了欧洲和亚洲。经由亚洲西南部,移居在澳大利

图 6.18 基于全世界人类种群线粒体基因组全序列构建的基因树，与人类起源非洲的预期相符，来自非洲个体（绿色背景）的单倍型处于系统发生树的基部，并表现出很高的序列多样性（由分支的长度表示）。世界其他地方个体（黄色背景）的单倍型形成了一个具有相似单倍型的独立分支（由短支表示），这与这些种群在近期起源于一个小祖先种群预期相符合。一些种群（例如澳大利亚种群）由一个以上个体所代表。数字代表了自展值（bootstrap value）（见知识窗 2B）。（来自 Ingman et al. 2000）



亚北部的马来西亚群岛，由亚洲东北部跨过白令陆桥到达北美，并很快移居到了美国的中部和南部，这一时间为1.6万~2万年前（Rasmussen et al. 2011；图 6.20）。值得注意的是，这些历史也反映在来自太平洋种群的人-病原菌菌株的系统发生关系中，以及太平洋语言的系统发生关系中（Gray et al. 2009；Moodley et al. 2009）。

在这段历史中的很长一段时间，直立人的欧洲及亚洲后裔，例如尼安德特人和丹尼索瓦人，占据了很多人（*Homo sapiens*）所定居的地方。关于他们之间基因交换的问题，现在已经通过对人类基因组与尼安德特人和丹尼索瓦人基因组之间的广泛比较得到了回答（Green et al. 2010；Reich et al. 2010；Skoglund and

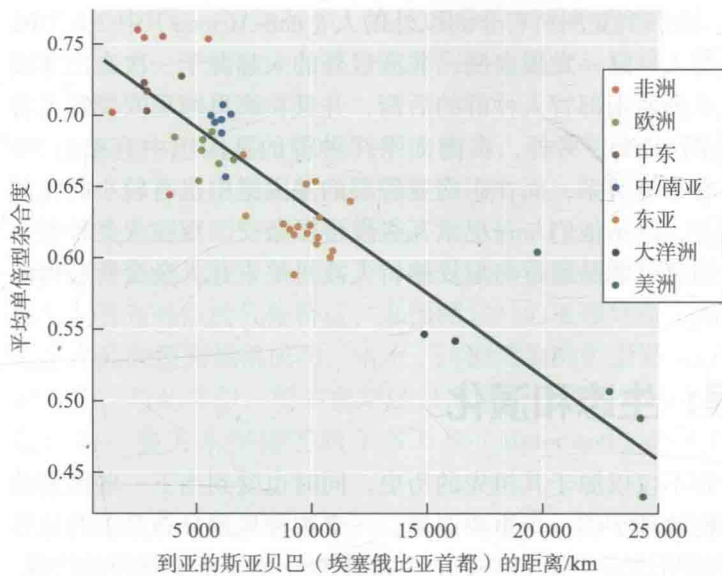


图 6.19 离非洲东部 (以埃塞俄比亚的首都为代表) 人类种群越远的种群, 其内部个体间的遗传多样性就越低。越来越多的遥远地区被移民, 这些人只携带了原种群中的部分基因样本。这里衡量遗传多样性的指标是基因组内单核苷酸位点平均杂合度 (见第 9 章)。(来自 Li et al. 2008)

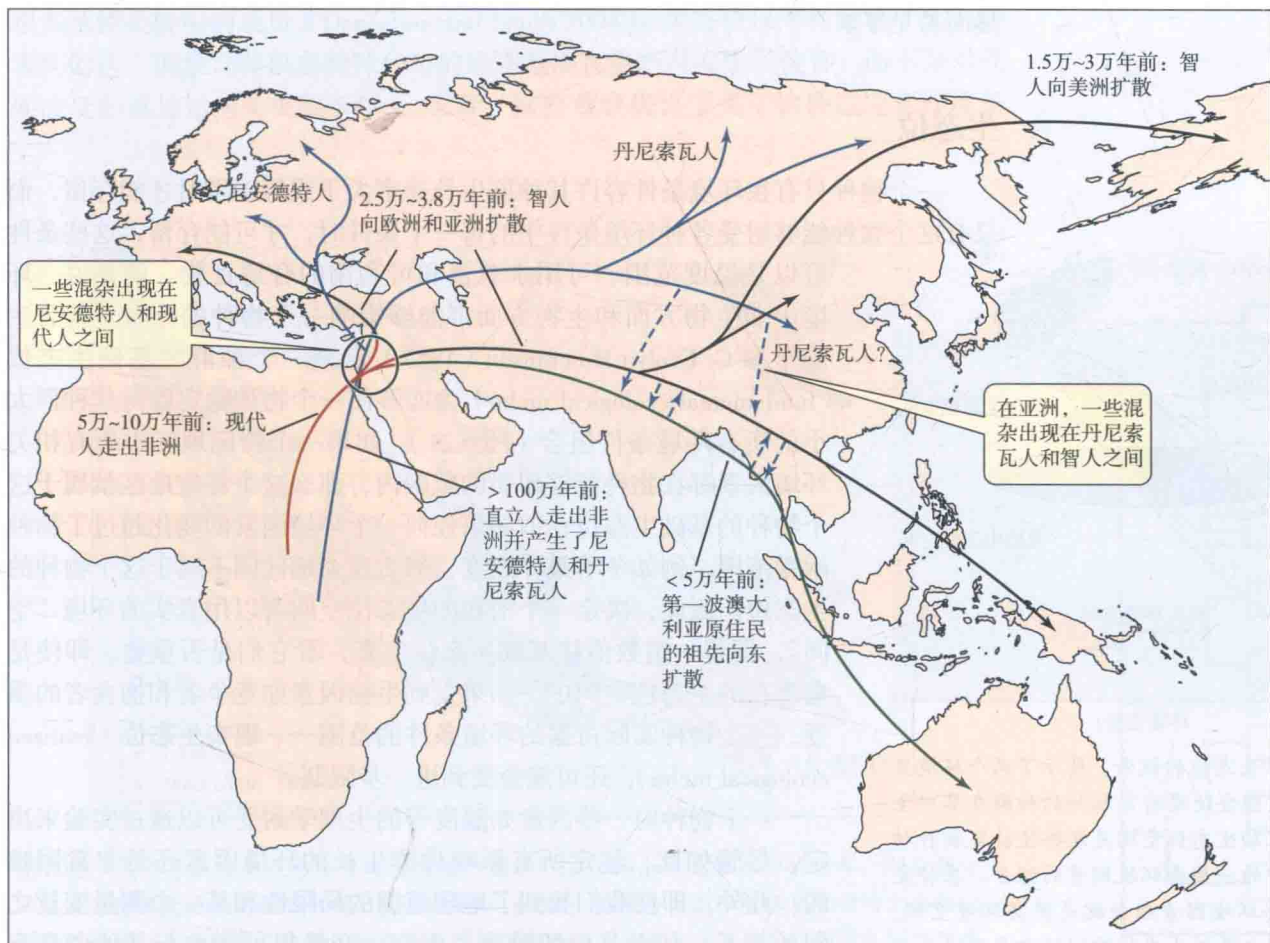


图 6.20 古人类由非洲向世界其他地方的扩散。远在 100 多万年前, 直立人扩散到亚洲和欧洲的很多地区, 并演化出尼安德特和丹尼索瓦人 (蓝色箭头)。在 5 万~10 万年前, 非洲出现了最终演化成现代人的种群 (红色路径)。尽管他们与尼安德特人几乎完全生殖隔离, 在两个物种之间还是存在着一定的杂交。现代人的两次重要迁徙则由此发生。第一次 (绿色箭头) 发生在大约 5 万年前, 成了澳大利亚土著居民的祖先。第二次 (黑色箭头) 发生在 2.5 万~3.8 万年前, 人类到达欧洲和亚洲。从东亚, 他们向东南扩散至新几内亚和大洋洲。蓝色的虚线箭头表示了类丹尼索瓦人的种群为第一次迁徙的种群贡献了一些基因, 并可能也为第二次迁徙的种群提供了一定的基因, 而且起源于两次迁徙的种群之间也交换了一些基因。在大约 3 万年之后 (1.6 万~2 万年前——前文所述, 译者注), 亚洲东北部种群越过白令海峡路桥扩散到了美洲的西北部。(来自 Stoneking and Krause 2011; Rasmussen et al. 2011)

Jakobsson 2011)。现在，欧洲到亚洲所有非洲以外的人（non-African）中 2%~4% 的基因组来自于尼安德特人。这一发现表明，非洲以外的人起源于一次走出非洲的单一事件，是居住在亚洲西南部智人种群的后裔，并且在那里与尼安德特人有着很低频率的杂交（见图 6.20）。另外，在南太平洋种群的基因组中有接近 5% 的比例与丹尼索瓦人具有亲缘关系，而在东南亚种群基因组中也有较小的比例与丹尼索瓦人基因组相关，暗示他们与丹尼索瓦人发生了杂交。现在人类种群中一些有益的免疫系统基因就可能是通过与尼安德特人或丹尼索瓦人杂交所获得的（Abi-Rached et al. 2011）。

地理分布的界限：生态和演化

一个物种的地理分布不仅仅源于其祖先的历史，同时也受到当下一些因素的影响，后者就是生态生物地理学的一个重要课题。一个物种地理分布范围的边界有时由完全不适宜的环境所决定，正如一个陆生物种的分布会止于海洋的边缘。但大多数物种分布范围会在大陆或海洋内受到约束，而这种限制的原因就不那么显而易见了。

生态位

一个物种只有在环境条件容许其种群生长速率大于或等于零时才能存留，而只有这个物种能够耐受各种环境条件中的每一个条件时，才可能存留，这些条件可以是温度范围、可用水总量和可利用的合适食物。就是说，环境中非生物方面和生物方面都能够影响一个物种的分布。著名生态学家 G. Evelyn Hutchinson（1957）定义一个种群的基础生态位（fundamental ecological niche）为能够使一个物种稳定维持其种群大小的所有环境条件组合（图 6.21）。如果一个特定地区中所有相关环境因素都在物种能够耐受的范围内，那么这个特定地区就属于这个物种的基础生态位；但如果任何一个环境因素的变化超过了物种耐受范围，例如冬季最冷温度，那么这个地区则不属于这个物种的生态位。因此，决定一个潜在的生态位空间可以用真实的环境“空间”，即将一组数值往基础生态位上套，看它们是否重叠。即使是在潜在的生态位空间中，如果受到生物因素如竞争者和捕食者的驱逐，一个物种实际占据的环境条件的范围——现实生态位（realized ecological niche），还可能会受到进一步限制。

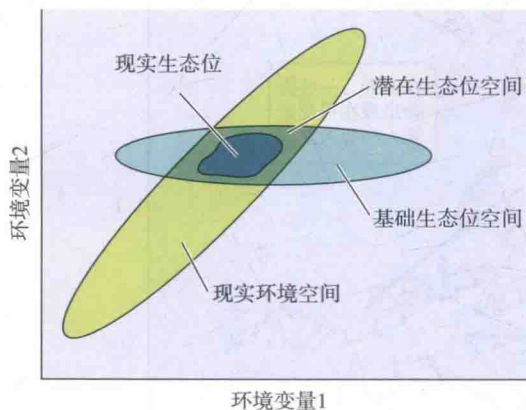


图 6.21 关于生态位的概念，展示了两个环境变量的组合，该组合使得特定物种的种群在其中生存并发展。基础生态位空间是能够使特定物种种群保留于其中的一整套环境因素的组合。在特定区域内的一套环境因素组合就是现实环境空间。现实环境空间与基础生态位空间的重叠区域是潜在生态位空间——实际符合居住条件的组合。然而，物种可能会被从一些潜在的宜居空间驱逐出去（被可能与之竞争的物种），所以它们局限在一套更小的环境条件中，即现实生态位。在实际情况下，很多环境变量（每个都需要通过另一个维度来展示，这里我们画不出来）都决定了种群的留存。（来自 Jackson and Overpeck 2000）

一个物种对一些因素如温度等的生理学耐受可以通过实验来确定，尽管如此，鉴定所有影响种群生长的环境因素还是非常困难的。此外，即使我们找到了地理范围的局限性和某一个测量变量之间的关系，如七月份的温度，而这一变量很可能也与其他变量有所关联（如一年中其他时间的温度、或温度的变化、或水分的缺乏、或必需食物的可利用性）。不过，很多物种的分布都与气候变量相关（尤其是温度和降雨方面）。一些物种在近几十年中已经改变了其地理或垂直分布的范围，明显是对人类导致气候变化所做出的响应。例如，分布范围局限在北部（或较高）和南部（或较低）的几种蝴蝶的分布就改变到更高的纬度（或海拔）（Parmesan et al.

2005)。至少在一个物种中，在北部分布的界限是由昆虫对极低温度的耐受所决定的；在另一个物种中，其分布界限是由温度对蝴蝶生活史及其食用植物季节性生长的协同影响所决定的。

可能是由于起源于它们共同的祖先，近缘物种通常具有相似的生态需求。这个式样，称为系统发生生态位保守性（phylogenetic niche conservatism），可以从非生物和生物因素两方面进行描述。A. Towne Peterson 及其同事于 1999 年通过墨西哥特万特佩克地峡一侧的鸟类、哺乳动物和蝴蝶在地峡另一侧的姐妹种（最近缘物种）分布地点的气候特征，来预测它们的地理分布（图 6.22A），几乎所有基于充足样品的预测都很成功，暗示了这些动物的生态需求在物种分化后没有大幅度的变化。与此类似，很多食草昆虫谱系一直食用着固定科属的植物（图 6.22B）；这样的一些关系保持了四千多万年（Mitter and Farrell 1991；Winkler and Mitter 2008）。

生态位保守性有着重要的后果（Wiens and Graham 2005）。例如，它能够加深我们对很多谱系分支的地理分布的理解：橡树（栎属 *Quercus*）和山茱萸（山茱萸属 *Cornus*）是分布于东北美洲、亚洲和欧洲温带，但并未适应温暖热带环境的很多植物类群中的成员（Donoghue and Smith 2004）。生态位保守性解释了人们所看到的这一现象，即很多物种分布的地理范围在更新世发生了位移，而不是对气候改变的就地适应（见第 5 章）。无疑，这些观察提出了关于物种适应新环境条

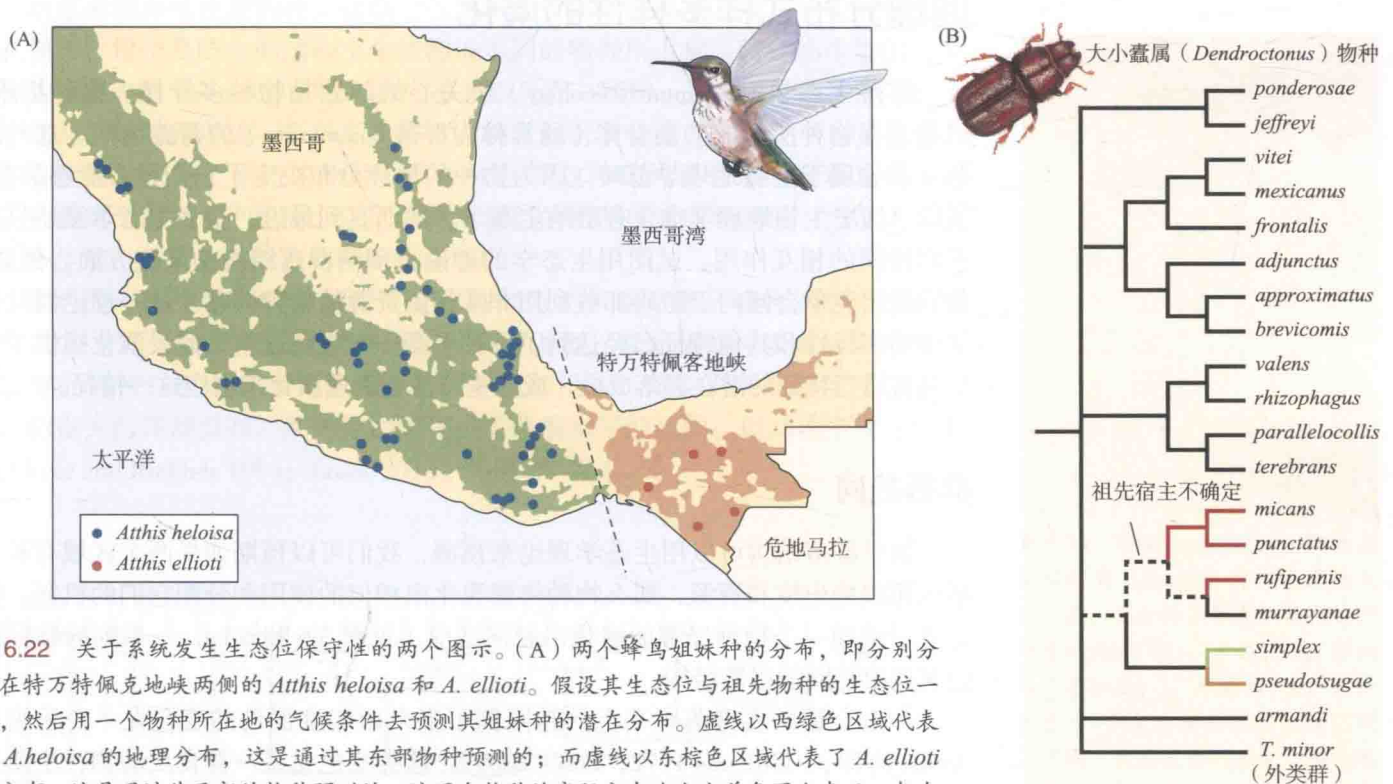


图 6.22 关于系统发生生态位保守性的两个图示。(A) 两个蜂鸟姐妹种的分布，即分别分布在特万特佩克地峡两侧的 *Atthis heloisa* 和 *A. ellioti*。假设其生态位与祖先物种的生态位一样，然后用一个物种所在地的气候条件去预测其姐妹种的潜在分布。虚线以西绿色区域代表了 *A. heloisa* 的地理分布，这是通过其东部物种预测的；而虚线以东棕色区域代表了 *A. ellioti* 的分布，这是通过其西部的物种预测的。这两个物种的实际分布地点由着色圆点表示，都在预测的区域范围内。因此这些物种保留了相似的环境耐受性或需求。(B) 很多食草昆虫物种仅以一种或少数几种宿主植物为食。这些关系通常在系统发生上是保守的，正如大小蠹虫 (*Dendroctonus*) 所展示的那样，亲缘关系相近的物种常常以相同属的植物为食。系统发生树分支的颜色表示大小蠹虫现在宿主植物的属，以及用最大简约法对它们祖先宿主关系的估测。(A 来自 Peterson et al. 1999；B 来自 Kelley and Farrell 1998。)

宿主植物：

- 松属 (*Pinus*) (松树)
- 云杉属 (*Picea*) (云杉)
- 黄杉属 (*Pseudotsuga*) (黄杉)
- 落叶松属 (*Larix*) (落叶松)

件能力的这一重要问题。

范围的局限性：一个演化的问题

一个物种分布范围的边界究竟是由气候变量所决定，还是由其他物种所决定，抑或是由一些相互作用的因素所决定，这是演化生物学中最大的疑难问题之一 (Holt 2003)：为什么物种不能适应那些处于其分布范围外、与现在略微不同的环境条件？而如果能够成功迈出第一小步，又是什么原因阻止了接下来能使其分布范围慢慢地无限扩大的每一个小步？

科学家提出了两个主要的解释 (Bridle and Vines 2007)。第一，物种可能只是缺乏决定一个或多个性状的遗传变异，而这个（些）性状的变异是适应环境必不可少的。例如，在两个生存于雨林的果蝇物种种群中没有检测到与干燥耐受性相关的遗传差异，这可能阻碍了它们向更干燥生境的扩散 (Kellermann et al. 2006)。第二，来自有利环境种群中的基因渗入可能阻碍了得到这些基因的种群对其分布范围边缘不利环境的适应，因为该过程的基因流可能会与带来局部环境适应的自然选择相冲突。很多数学模型已经表明这样的基因流可能对适应会有很强的限制作用 (Holt and Gaines 1992; Kirkpatrick and Barton 1997a; Lenormand 2002)。第 12 章给了一些基因流和自然选择相冲突的例子，但这个关于范围局限性的假说需要更多的研究支持。

地理分布式多样性的演化

群落生态学 (community ecology) 所关心的问题是物种多样性、物种组成，以及共存物种所组成的集合体 (通常称为群落 community) 的营养结构。这些问题一部分属于生物地理学范畴，因为物种的地理分布决定了它们是否能够共存。所以，历史生物地理学也含有群落生态学。然而直到最近，很多生态学家还只基于物种间的相互作用，试图用生态学的理论去预测群落结构的某些方面。例如，他们提出竞争会倾向于阻碍那些利用非常相似资源的物种共存。这一理论假设群落中的多样性和其他特征已经达到了一种平衡——它反过来又假设演化提供了一些具有适当特征的潜在群落成员，或这些特征会快速演化来适应这一情况。

群落趋同

如果群落结构可以用生态学理论来预测，我们可以预期如果两个区域有着一系列相似的生境和资源，那么物种将能演化出相似的使用和分配它们的机制。换言之，正如一个物种经常能演化出趋同适应 (见图 3.6 和 6.1)，一系列的物种则能演化出趋同的群落结构。

一个有趣的在群落水平上的趋同例子来自西印度群岛的变色龙 (安乐蜥属 *Anolis* 物种) (Williams 1972; Losos 2009)。这类变色龙是一群食虫动物，主要是新热带的树栖蜥蜴。人们已知其不同的物种之间会竞争食物，而这种竞争影响了变色龙群落的结构。在 Lesser Antilles 群岛中的每个小岛上都有一个 (独居) 或两个物种。独居的物种通常具有中等体型，而在较大岛屿上共存着小体型和大体型的物种，因为它们捕捉不同大小的昆虫猎物并占据不同的小生境。不同岛屿上的小体型物种形成了一个单系类群，同样大体型物种也形成一个单系类群。很明

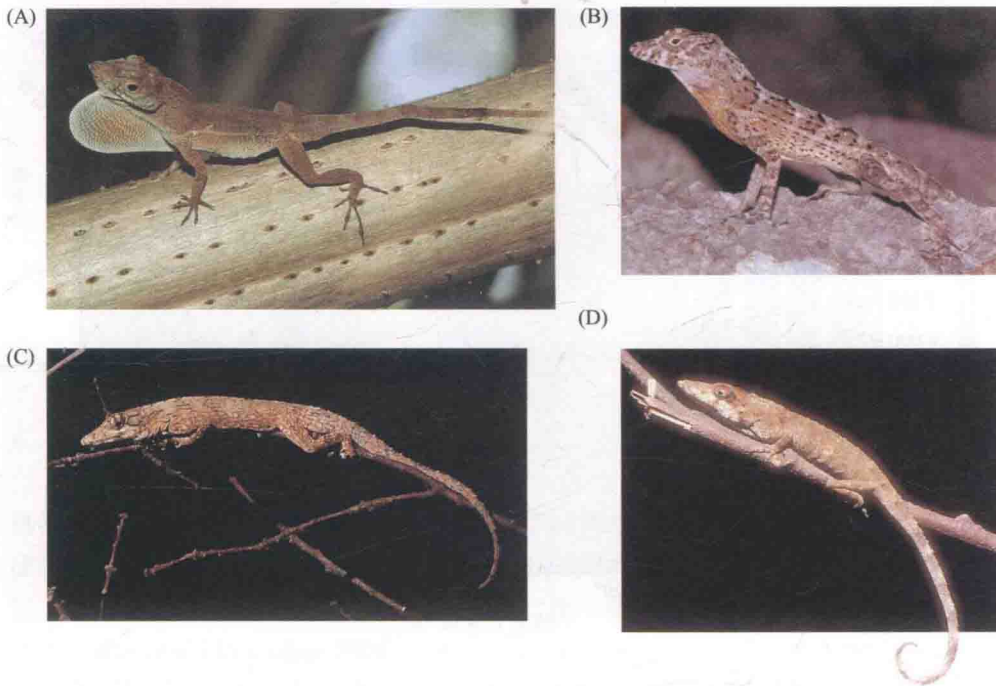


图 6.23 西印度群岛中 Greater Antilles 群岛上安乐蜥 (*Anolis*) 的趋同表型或生态表型。(A) 牙买加的 *Anolis lineatopus* 和 (B) 伊斯帕尼奥拉岛的 *A. strahmi*, 都独立地演化出短粗的头及身体、长后肢和短尾巴, 这些性状与它们在低矮树干及地面生活息息相关。而 (C) 牙买加的 *Anolis valencienni* 和 (D) 来自伊斯帕尼奥拉岛的 *A. insolitus* 都是栖息于树枝的变色龙, 它们趋同演化出了更细长的头和身体, 较短的四肢和较长的尾巴。(照片由 K. de Queiroz 和 R. Glor 拍摄, 由 J. Losos 惠赠)

显, 每个岛屿都有一对由小体型和大体型分支形成的物种组合。

在 Greater Antilles 群岛 (古巴、伊斯帕尼奥拉岛、牙买加、波多黎各) 的大岛上栖息着很多变色龙物种。这些变色龙分别占据了某种小生境, 如树冠、小树枝和树干, 每个岛屿上的这些小生境都被不同的物种所占据。特定小生境的占领者称为生态表型 (ecomorph), 每种生态表型具有一致的、适应的形态 (图 6.23)。每个岛屿上的物种形成一个单系类群, 它们以辐射演化的方式形成了与其他岛屿物种在生态和形态上平行的物种 (图 6.24)。对这一式样最合理的解释是, 当新的物种在每个岛屿上产生时, 它们演化出相似的机制以适应相同的、之前未被利用的小生境, 并以此来回避物种间的竞争。

变色龙类群中趋同现象的程度是不同寻常的: 在某地区被占据的生态位似乎常常在与之气候条件相近的其他地区未被占据。食血蝙蝠 (吸血蝠) 分布在新世界的热带, 但在有蹄类猎物充足的非洲却没有; 海蛇出现在印度洋和太平洋, 但在大西洋却没有。某些生物演化出了群落水平的趋同, 但其他生物却没有 (Schluter and Ricklefs 1993; Losos 2010; 见第 22 章)。

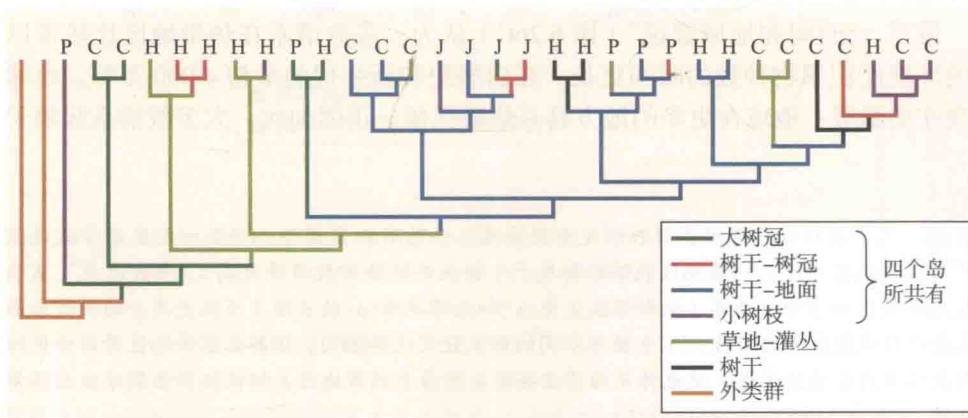
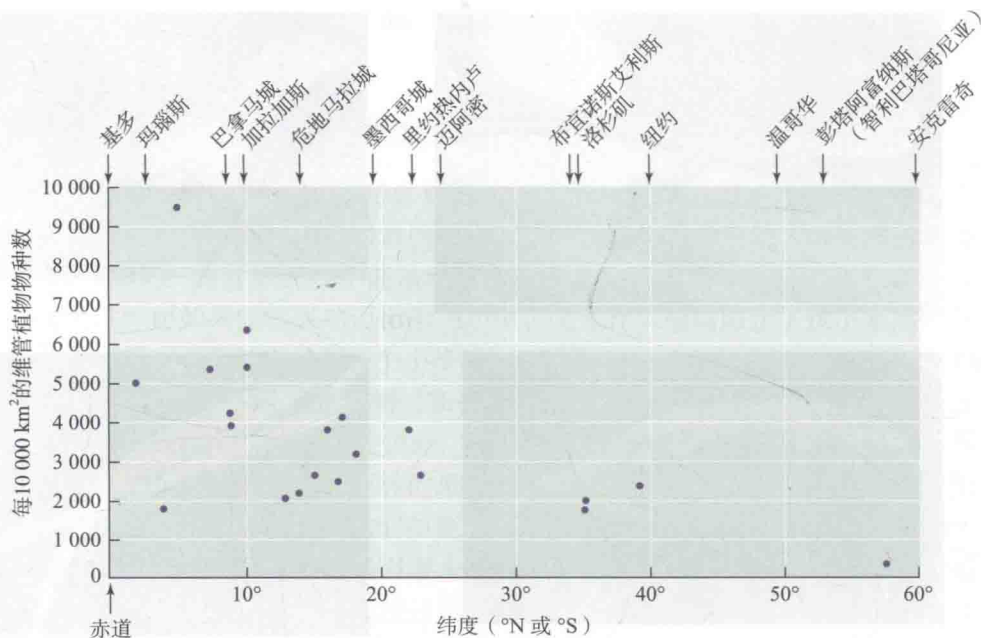


图 6.24 在 Greater Antilles 群岛上安乐蜥属 (*Anolis*) 的分子系统发生关系。上方的字母表示每个物种所在的岛屿 (C, 古巴; H, 伊斯帕尼奥拉岛; J, 牙买加; P, 波多黎各)。分支的颜色表明占据不同小环境下生态表型的类别。要注意的是, 这四个生态表型是在四个岛屿上独立演化出来的。尽管如此, 不同岛屿上变色龙物种的数目有所差异, 而一些生态表型仅出现在某些特定的岛屿上。(来自 Losos et al. 1998)

图 6.25 物种丰度呈纬度梯度的例子。相对于赤道地区，高纬度的北美和南美的不同地区中，维管植物的物种数目下降超过了 10 倍。为了方便参考，将一些城市的纬度位置在图中标出。（来自 Huston 1994）



历史对分布式多样性的影响

不同地理区域和环境类型能容纳的植物和动物物种的数目差异极大。其中最显著的例子就是被称为纬度多样性梯度 (latitudinal diversity gradient) 的式样：在陆地上和海洋中，物种和 / 或高阶元分类群如属和科等的数目随着纬度的增高而减少 (图 6.25)。在热带地区，尤其是在有着充沛降雨的低地，大多数陆地动物和植物分类群的多样性都远高于热带以外的地区。

人们主要提出了三个假说用以解释这种模式 (图 6.26)。第一，生态学因素可能使得热带物种能够共存在一个稳定的群落中 (图 6.26A)。这些因素可能包括由充足的太阳能或者食物资源在很多物种之间精细分配导致的高生产率 (Willig et al. 2003)。另一个假说是，这个式样能被数百万年的演化过程所解释 (Ricklefs 2004; Wiens and Donoghue 2004)。而“多样化速率假说”则认为较高的物种分化速率或 / 和较低的灭绝速率使得热带多样性增长的速率在很长时间内一直维持在较高水平 (图 6.26B)。David Jablonski 及其同事 (2006) 确认，在最近的 1 100 万年来海洋双壳类的新属主要产生在热带地区，并在保留在热带地区的同时向更高纬度地区扩张 (图 6.27)。

最后，“时间和地域假说” (图 6.26C) 认为，多数谱系在热带地区比热带以外的环境能积累物种数的时间更长。在白垩纪和新生代的最初 4 000 万年，地球比现在更温暖：地球在更多的地方具有热带气候。正因如此，大多数谱系起源于

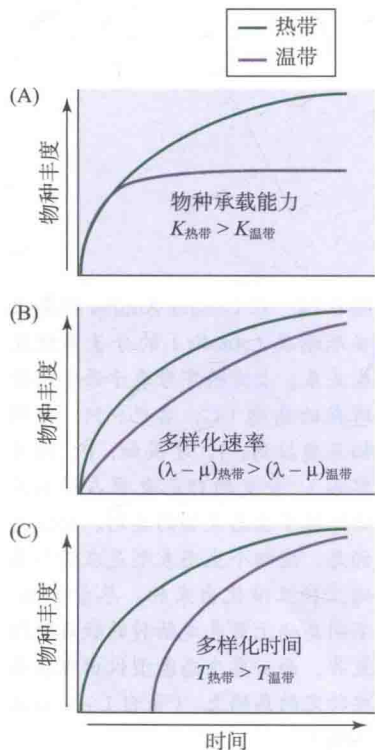


图 6.26 用于解释物种纬度多样性梯度而提出的三个物种积累模型。(A) 一些生态学假说认为，与温带地区相比，热带地区能够维持处于平衡状态的物种数目要更高 (“承载能力”， K)。 (B) 热带地区的多样化速率 (物种形成速率 λ 和灭绝速率 μ 的差值) 可能更高。物种数目不一定会达到承载能力均衡值。 (C) 虽然不同的谱系分化速率相同，但其在温带地区开始分化的时间点比在热带地区要近，这也许是由于这些谱系起源于热带地区，但仅仅在近期才适应温带的环境。(来自 Mittelbach et al. 2007)

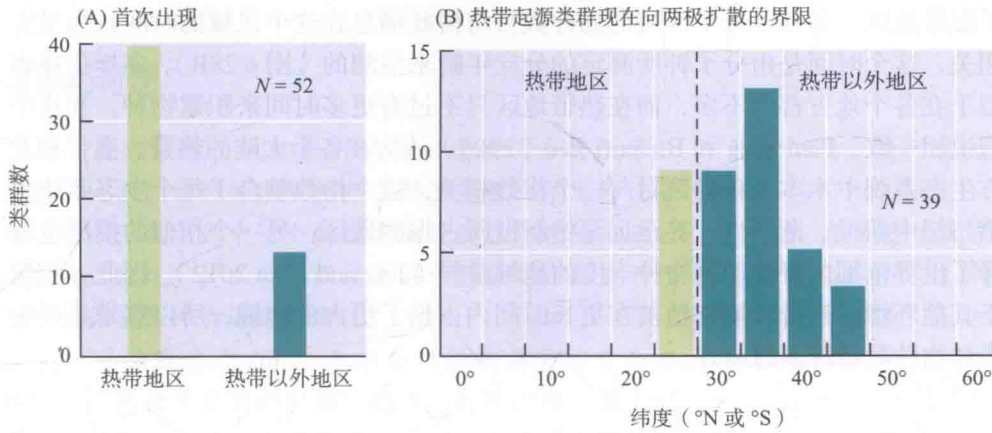


图 6.27 第三纪中新世出现的海洋双壳类的起源和分化。(A) 在热带地区和热带以外地区产生的属的数目。(B) 现在这些属分布范围在纬度上的界限。很多物种扩张到热带地区以外(竖直虚线右边), 而同一属中的一些物种仍留在热带地区。这样的式样也存在于第三纪中新世之后出现的双壳类某些属中。热带地区似乎既是新生谱系的“摇篮”, 也是遗留谱系的“博物馆”。(来自 Jablonski et al. 2006)

热带气候下, 只有相对较少的谱系演化出了对典型温带地区特征的适应, 这些特征包括不适合生长的温度以及食物供给的季节性波动等, 而这些谱系都较为年轻, 且没有足够的时间产生多样化。因此, 这一假说是基于系统发生生态位保守性的 (Wiens and Donoghue 2004)。

为解释这一问题, John Wiens 及其同事 (2006) 采用系统发生学方法对树蛙类 (树蟾科 Hylidae) 物种进行了大规模研究。分子系统发生研究结果表明, 树蛙的主要谱系及其共同祖先都分布在美洲的热带 (图 6.28A)。只有三个谱系入侵到

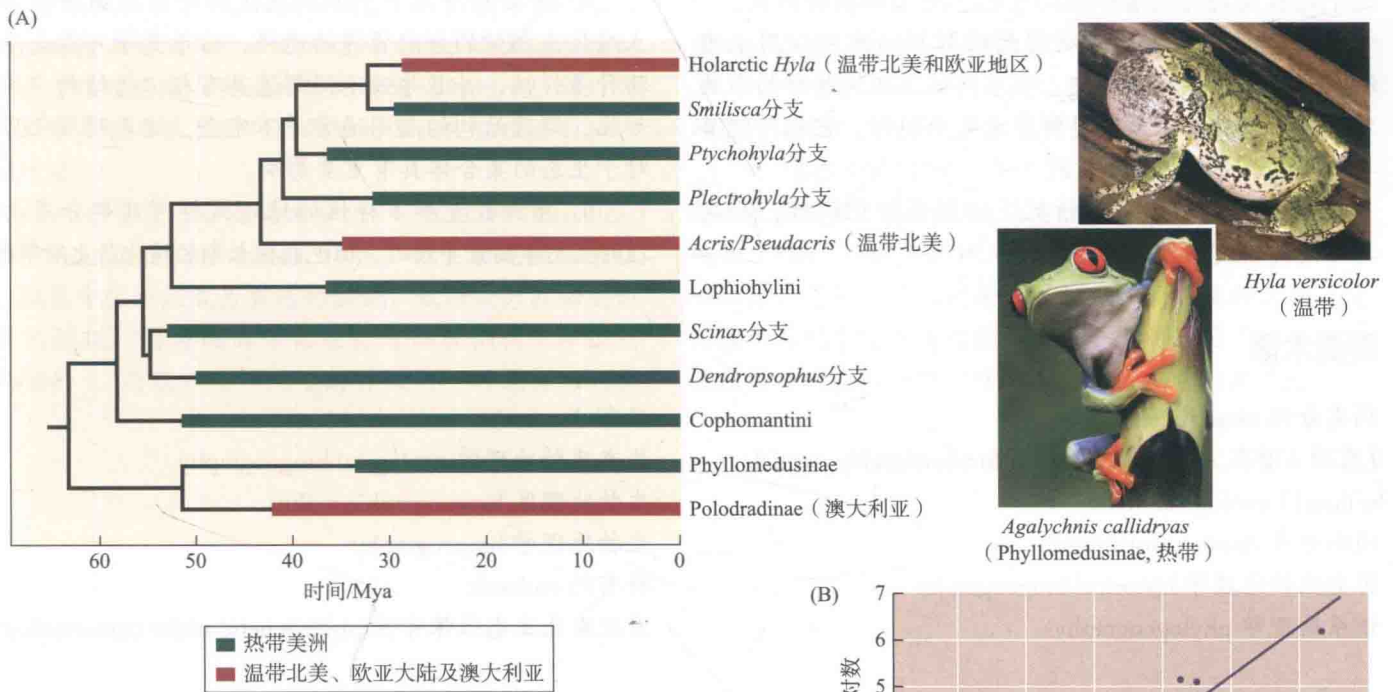


图 6.28 树蛙 (树蟾科 Hylidae) 在温带地区的多样性比在热带地区要少得多, 因为仅有几个谱系近期适应了温带地区。(A) 树蟾科 (Hylidae) 主要谱系的分子系统发生表明, 这一科在美洲热带地区呈辐射演化, 并在近期演化出三个侵入至温带地区的谱系 (红色部分)。(B) 用分子钟对系统发生分支点的时间进行估算, 在大陆地区树蛙物种的数目 (对数值) 与树蟾科在这一区域首次分化的时间有着显著相关。(来自 Wiens et al. 2006)

了温带地区。另外，每个区域的物种数目与树蛙栖息在这个区域的时间长短呈正相关，这个时间是由分子钟所测定的分支年龄来估测的（图 6.28B）。多样化速率似乎在各个地方都差不多，而在热带地区只不过有更多时间来积累物种。和这个假说相一致，Paul Fine 和 Richard Ree（2006）认为在各个大陆的热带、温带和北方生态系统中木本物种的数目与一个指数相关，这个指数整合了每个生态系统自第三纪中新世、渐新世，甚至远至始新世所占据的地区。另一个相似的模型也解释了世界范围内脊椎动物物种丰度的地域差异（Jetz and Fine 2012）。因此，相较于其他环境，热带环境和植被在更长时间内占据了更大的地域，所以热带是产生属和物种数目最多的地方。

小结

1. 生物地理学是一门研究生物地理分布的学科，包含历史和生态学两个部分。某些分布是长期演化历史的结果；而另一些则是现在的生态学因素所导致的。

2. 生物的地理学分布为达尔文和华莱士提供了一些强有力的证据，证实了演化这一事实。

3. 影响一个分类群分布的历史过程有灭绝、散布和隔离分化（连续分布的分类群被后来出现的屏障隔开）。这个过程或将伴随着环境的变化、适应和物种形成。

4. 通过系统发生分析得到的数据通常可以用来推测散布或隔离分化的历史。当不同地区之间物种的系统发生关系模式在很多分类群中重复出现时，它们可能共享一个隔离分化历史。

5. 间断分布在某些情况下由隔离分化所致，而在其他情况下是由于散布导致的。

6. 物种内地理变异的遗传式样可以为物种分布的历史变化提供信息。人们用这类研究阐述了现代智人群体的起源和扩张。

7. 环境因素会影响物种的局部分布，这些因素包括了环境中的非生物方面和生物方面如竞争、捕食等。为什么物种不能通过逐渐地适应更边缘一点的条件，从而无限地扩大其分布范围是演化生物学中的一个重要问题。

8. 在某些情况下，不同地区的一系列物种能够独立演化出相似的分配资源的途径，暗示竞争可能会限制物种多样性，并且导致不同群落具有相似的结构。尽管如此，群落结构的趋同通常并不完全，这表明演化历史对于生态的集合体具有重要影响。

9. 物种数量和多样性的地理式样可能部分是由现在的生态学因素导致的，但也能被长期的演化历史所解释。

重要术语

隔离分化 vicariance

（基础 / 潜在 / 现实）生态位（fundamental/potential/realized）ecological niche

间断分布 disjunct distribution

历史生物地理学 historical biogeography

谱系地理学 phylogeography

散布 dispersal

生态生物地理学 ecological biogeography

生物地理区 biogeographic realm

生物地理学 biogeography

特有的 endemic

系统发生生态位保守性 phylogenetic niche conservatism

延伸阅读推荐

M. V. Lomolino、B. R. Riddle、R. J. Whittaker 和 J. H. Brown 所著的 *Biogeography* 第四版（Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010）是生物地理学主要的教科书。

J. C. Avise 在 *Phylogeography* 一书深入探讨了谱

系地理学（Harvard University Press, Cambridge, MA, 2000）；而人类谱系地理学在 J. Klein 和 N. Takahata 的 *Where Do We Come From? The Molecular Evidence for Human Descent*（Springer-Verlag, New York, 2002）有所涵盖。

问题和讨论

1. 直到最近, 龙脑香科植物一直被认为局限于亚洲热带地区, 该科的很多物种在那里是生态学上的优势种。然而, 这个科中一个新种在南美洲北部哥伦比亚的雨林中被发现。什么样的假说可用于解释其在南美洲的分布, 你将如何验证这些假说?

2. 平胸鸟类 (ratite) 是不会飞的鸟类中非常古老的分支, 包括了非洲的鸵鸟、南美洲的美洲鸵、澳大利亚的鸸鹋和食火鸡以及新西兰的几维鸟和最近灭绝的恐鸟。南美洲具有飞行能力的鸸鹋与平胸鸟类有着很近的亲缘关系。这些“冈瓦纳古陆分布”的鸟类通常认为是由隔离分化产生的, 但其系统发生和分布历史有着很大程度的不确定性。下面几篇论文研究了平胸鸟类的系统发生, 并讨论了如何对它们的分布予以最合理的解释: A. Cooper et al., *Nature* 409: 704–707, 2001; O. Haddrath and A. J. Baker, *Proc. Royal Soc. Lond. B* 268: 939–945, 2001; and S. J. Hackett et al., *Science* 320: 1763–1768, 2008.

3. 在后面几章中, 我们将看到大部分物种在很多性状上都存在其演化所必需的遗传变异, 而且还会看到很多关于迅速适应人类造成的环境变化的例子。请讨论这些现象是否与很多物种所展示的系统发生生态位保守性相冲突。

4. 一些赞成“分支隔离分化”(cladistics vicariance) 学派 (Humphries and Parenti 1986) 的生物地理学家认为, 隔离分化应该成为首选的假说, 散布是只在必要时才用的假说。因为隔离分化理论可以被证伪 (即证明它是错的), 而散布可以用于解释任何一种式样从而不

能被证伪。请问这一观点的利弊各是什么? (见 Endler 1983。)

5. 在某些情况下, 可以看到一些物种在生理上不允许它在其分布边界以外地区的温度条件下生存。这些观察是否证明了寒冷地区严苛的物理条件使得物种多样性较低?

6. 目前为止保护濒危物种最有效的方法就是对包括其生境范围在内的大面积地区进行保护。由于社会、政治和经济上的原因, 那些能被指定为保护地区的地点和面积是非常有限的。如果这些地区的数目和面积是按地区特有种与不同分类群 (如植物、鸟类和哺乳类) 的相关性而确定的, 也许能更简单地保护更多的物种。它们是否存在相关性? (可参见以下的例子: N. Myers et al., *Nature* 403: 853–858, 2000; J. R. Prendergast et al., *Nature* 365: 335–337, 1993; A. P. Dobson et al., *Science* 275: 550–553, 1993。)

7. 你觉得在一定的区域内很多物种会具有相似的地理分布历史吗? 为什么? 你将如何应用图 6.16 中所示的谱系地理学分析来解决这一问题?

8. 如何验证以下假说: 迁移和来自种群分布范围内的基因流限制了物种适应其范围边界之外的环境。

9. 现在全球气候变化比地球历史上几乎所有时期都发生得更快, 很大程度上是由于人类活动产生的温室气体。你认为物种的地理和垂直分布会受到怎样的影响? 这些影响会在不同的分类群和不同的地理区域之间存在差异吗? 是否有可能很多物种都将适应气候变化并且维持其现在的分布? 什么因素将决定它们能否适应?

(孙田舒、顾红雅译, 王雪菲、王宇飞校)

生物多样性及其进化

生物学意义上的多样性，或者说生物多样性，提出了生物学界最有趣的问题。为什么啮齿类动物的数量比灵长类多，或者为什么有花植物的种类比蕨类植物的多？为什么物种的多样性在生物的演化历程中会发生变化？多样性是在稳定地增长，还是已经达到了极限？有太多的因素可以影响物种的多样性，所以这些问题既充满吸引力又富有挑战。

生物多样性可以从生态学与演化历史相结合的角度进行研究。生态学家关注的主要是那些时间尺度小、局部区域内对生物多样性造成影响的因素。但是，那些在较大时间尺度上才能显现效果的因素，比如气候变化和演化，同样会影响生物多样性。在百万年的时间尺度上，灭绝、适应、物种形成、气候变化和地理变化等事件为全新生物类群的产生和进化提供了可能。

在本章中，我们将关注生物多样性，考察在百万年时间尺度上因类群的形成与灭绝所导致多样性长期变化的式样。研究现存物种的生态学及进化可以帮助我们解读过去所发生的多样性变化及其式样。反过来说，理解过去影响生物多样性的因素也可以帮助我们预测生物多样性的未来变化及其进化趋势，比如在过分使用化石能源而导致全球变暖的情形下，多样性将如何变化。

生物多样性变化的估测与建模

在大多数的进化研究中，“多样性”用来指代类群的数量，例如属的数目或物种的数目，后者也常被称为物种丰富度（species richness）。在大的时间尺度、大的地理范围内，多样性通常是以该区域动植物区系中的物种多样性来估测，这里的物种多样性主要根据已有的文献记载以及收集于各大博物馆的标本记录汇集而成。

正如其他科学家的研究一样，多样性也是由样本来估算的。在一些生物的高阶元分类群中，我们已知的物种只是实际存在物种的一个样本，如已知的昆虫种类可能不及实际存在物种数的十分之一。但是，对少数类群来说，比如鸟类，已知种类可能是一个比较完备的样本。因此，估算多样性时除非考虑到不完全取样带来的误差，否则我们所构建的多样性就是不完善的，甚至存在误导，尤其在估算过去的多样性时更是如此。

本章的多数内容将关注多样性随时间变化而发生的改变，也就是从进化的角度来审视多样性的变化，主要有两种研究方法：古生物学研究以及基于现存物种的系统发生分析。这两种方法都基于一个多样性随时间变化的简单模型。

多样性变化速率建模

类群的数目（ N ）会因为新类群的产生和某些类群的灭绝而随时间发生变化。

这些事件与一个种群中个体数量的变化相类似，因此种群增长模型也适用于描述类群多样性的变化。对于每一个时间间隔 Δt ，假设起始时的每一个类群在该时间间隔内平均有 S 个新类群生成，同时又有平均 E 个类群灭绝，那么， N 的变化量 ΔN 就等于“出生数”，即 SN ，减去“死亡数”，即 EN ，而多样性的变化速率 $\Delta N/\Delta t$ 就是

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = SN - EN \quad \text{或} \quad \frac{\Delta N}{\Delta t} = DN$$

其中 $D = (S - E)$ ，是多样性单位平均速率（per capita rate of diversification）。当 $D > 1$ 时，类群数量为正增长。

在一段时间的开始（ t_0 ）和结束（ t_1 ）之间，由类群构成的“种群”的增长量为其初始大小乘以单位类群增长速率： $N_1 = N_0 D$ 。如果速率 S 和 E 恒定不变，那么第二个时间间隔之后，种群大小为 $N_2 = N_1 D = N_0 D^2$ 。一般来说，经过了 t 个时间间隔后，类群的数目将为

$$N_t = N_0 D^t$$

前提条件是单位类群的生成和灭绝速率保持不变。

这个等式描述了类群数目（或者种群的大小）在不连续的时间间隔内的指数增长（exponential growth）（图 7.1A）。如果是在连续时间间隔内的增长，相应的等式（用 r 代替 D ）为

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{和} \quad N_t = N_0 e^{rt}$$

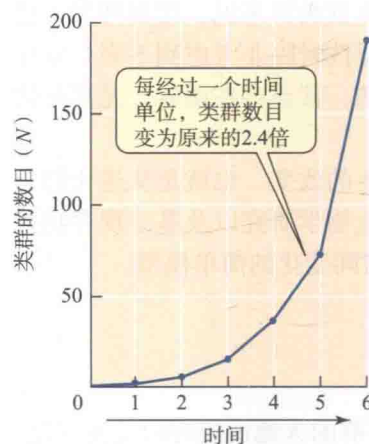
其中 r 是瞬时的单位类群的多样化速率。两边同时取对数，可得：

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt$$

其图像是斜率为 r 的一条直线。如果不同时间点类群的数目处在一条直线上，我们可以推断单位类群的多样化速率（ r ）恒定不变。

让我们继续假设一个谱系分支中的类群数目与一个种群中的个体数目（在这里，出生率与死亡率不是恒定的）是类似的。与种群密度无关的因子 [被称为非密度依赖因子（density-independent factor）]，如恶劣天气，可能会改变出生率与死亡率。与之相反，密度依赖因子（density-dependent factor）包括对食物与空间的竞争等，将会随种群密度的增加而导致出生率下降或死亡率上升。这样，种群的增长就会放缓，种群密度也会达到一个稳定的平衡状态（图 7.1B）。古生物学家发现，物种数目或高阶元分类群数目的变化同样受到多样性依赖因子（diversity-

(A) 非连续指数增长



(B) 连续指数增长

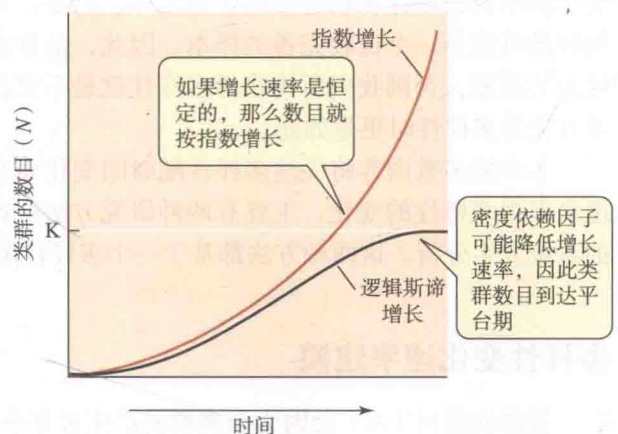


图 7.1 种群增长模型被用于描述分类群多样性的变化。(A) 类群数目 (N) 的理论增长符合公式 $N_t = N_0 D^t$ ，其中 D 为每个不连续时间间隔内的增长率，如在这个例子中， $D = 2.4$ 。(B) 连续增长（速率为 r ）时类群数目的增长。若 r 恒定不变，则类群的数目呈指数增长。若为逻辑斯谛增长方式，类群数目的增长则趋向平稳状态。

dependent factor) 的影响, 导致类群生成速率下降或灭绝速率上升。例如, 物种间对资源的竞争可能导致一定区域内物种数目存在一个上限, 记为 K 。生态学家用逻辑斯谛方程 (logistic equation) 来描述密度依赖的种群增长, 若改写成描述物种数目增长的方程则为

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r_0 N \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

其中 r_0 是物种数目较小时的单位类群增长率。随着物种数目的增加, $\Delta N/\Delta t$ 不断减小, 因为 N 的增长同时 $(K-N)$ 趋向于 0。当处于平衡状态时, $\Delta N/\Delta t = 0$, 则 $N=K$ 。这表明, 只要物种间多样性依赖的相互作用能通过降低生成速率或提高灭绝速率把多样化速率降低到 0, 类群的数目就会保持不变。

当然, 这个模型过于简单化了。因为环境的变化和生物内部的一些因素常常会影响生成速率和灭绝速率, 进一步影响多样化速率, 从而使其随时间变化而变化。

化石记录中的多样性

多数古生物学研究统计的是高阶元分类群的数目, 如科或属的数目, 因为它们的化石记录通常比单个物种的化石记录更为完备。尽管古生物学家有多种表示生成速率、灭绝速率和多样化速率的方式, 其中最常用的是单个类群在单位时间内的数目变化, 正如上一节中用 S 、 E 和 D 表示的那样 (Foote 2000a)。

古生物学家探讨了取样对多样性估算的影响 (例如 Alroy et al. 2008), 并开发出了一些在数据分析中必须考虑的修正因素 (Raup 1972; Signor 1985; Foote 2000a)。例如, 在包含更多生物个体的大样本中更可能包含一些稀有物种。如果要比较两个大小不同样本的物种多样性, 我们就必须对这个问题进行修正, 比如在不同的样本中随机挑选相同数目的标本。

此外, 地质学或地层学上不同时期 (stage) 持续的时间不同, 时期越近, 对应含化石地层的体积和面积就越大。因此, 有必要把类群的数目按照对应时间的总长和含化石岩石的体积大小进行修正。一个重要的问题是, 化石类群的记录往往是以“时段”进行描述的, 平均每个时段对应 5~6 My。因此, 一个类群最早和最晚出现记录的精确度大约是 5 My, 这导致对类群存续时间的估计不是那么准确。

化石只包含了某个时期所有实际生存生物的一小部分, 因此一个类群的记录常常在几个不连续的时期中出现, 但在它们之间其他的时期却未被发现。我们由此可以推断, 一个类群真正出现的时间可能早于最早的化石记录, 并且它灭绝的时间晚于最晚的化石记录。那么可以进一步推测, 如果多个类群在同一时期灭绝, 那其中一些类群的最晚化石记录可能会提前一些, 结果它们表现出来的灭绝时间就会分散在不同时期中。相应的, 如果多个类群实际上在同一时期起源, 其中一些类群表现出来的起源时间也可能会晚一些。

既然我们对现存物种的统计比古老物种更为完备, 那么现存类群就会比那些只在化石中出现的类群表现出更长的存续时间和更低的灭绝速率。也就是说, 一个现存类群可能起源很早、具有很长的进化历史, 我们完全可以找到很多 10 My 之前起源至今还存活的物种。当然, 一个类群起源的越晚, 它目前存活的可能性就越高, 因此随着时间由远及近, 我们观察到的多样性也越来越高。从类群 (谱系) 角度看, 这样估测多样性存在一种偏差, 即近代干扰 (pull of the

图 7.2 基于时间校正的系统发生树估测的不同时间点的谱系数目。

(A) 基于 rDNA ITS 序列重建的夏威夷银剑菊的系统发生树，分支时间是通过序列演化速度计算并辅以化石校正得到的。黑色的分支为外类群。(B) 夏威夷银剑菊的谱系-时间图，通过对图 A 中的系统发生树进行“时间切片”获得。例如，在 5 Mya 时，有 3 个可以检测到的谱系。(C) 理论上的谱系-时间图。谱系数目用对数表示，假设物种形成的速率 (S)、灭绝速率 (E) 和增长速率 $r (=S-E)$ 都是恒定不变的。银剑菊的数据与理论计算得到的曲线相符。注意，在靠近当前的时间时，曲线的斜率很大，这是因为很多谱系还没有来得及灭绝。(A, B 来自 Baldwin and Sanderson 1998; C 来自 Nee 2006)

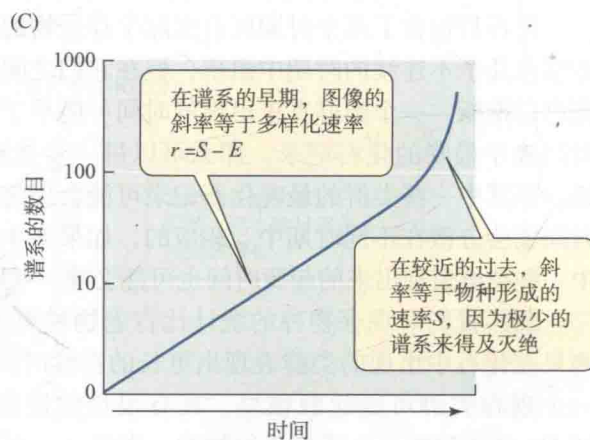
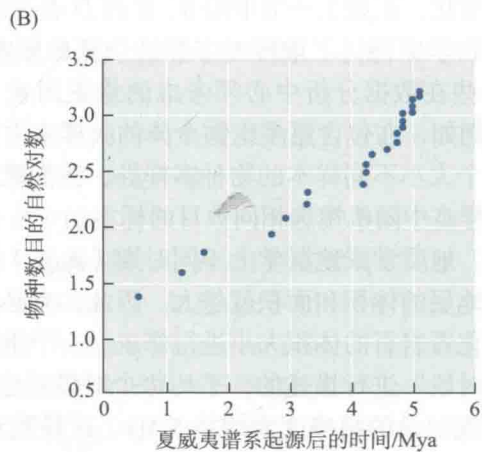
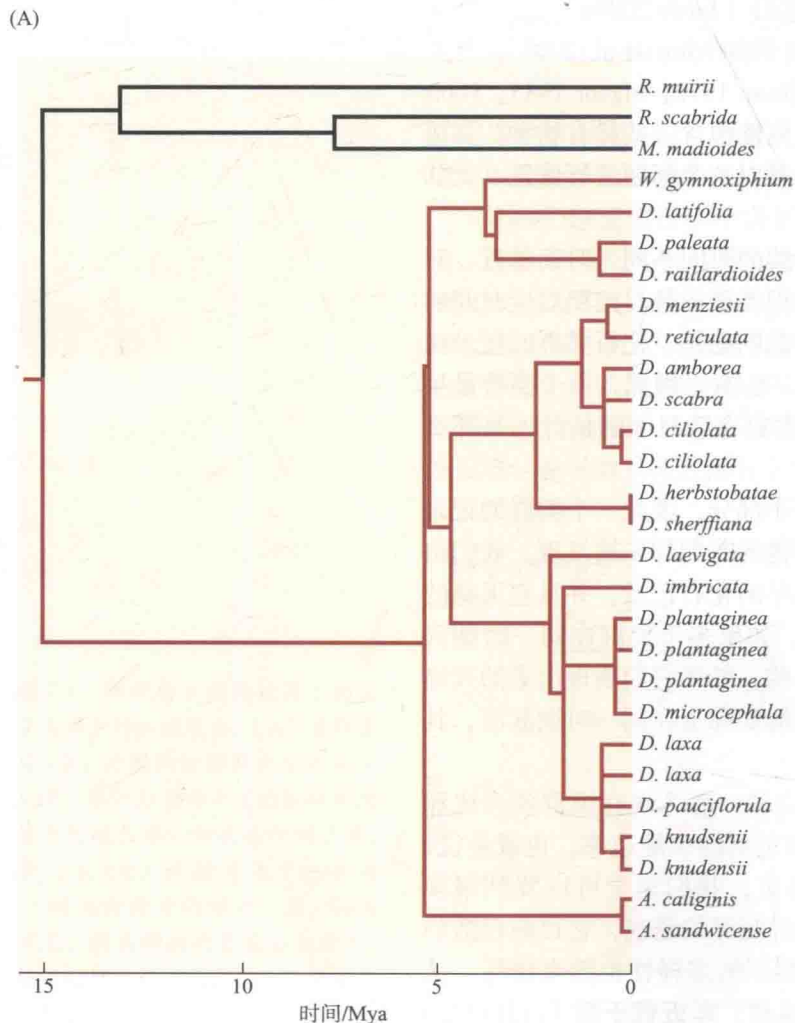
Recent)。要减少这种干扰的话，可以只统计现存类群的化石记录，而不考虑其存续的时间。

由于保存条件或一些随机因素，一个持续了很长时间的类群可能只在某一个地质时期有记录。样本量越小，这种“偶发事例”所占的比例就越高，这也导致了取样误差，进而导致生成速率与灭绝速率之间不真实的相关性，因为它们看上去可能会在同一时期生成并灭绝。如果不考虑这些偶发事例，只计算那些在多个阶段中存在的类群，所得到的多样性可能更加准确。

前面的讨论展现了包括进化生物学在内的所有自然科学的一个十分重要的环节：科学家们会讨论他们的数据可能在哪些方面被误用并导致虚假的结果，然后设计一些方法来避免这些情况发生。

多样性的系统发生研究

人们开发了一些算法，可以基于现存物种的分子系统树来推断某一分支内物种数目增长的速率，只要这颗系统树上各分支的年龄能通过分子序列的差异估计出来 (Nee 2006)。例如，图 7.2A 是夏威夷银剑菊 (参见图 3.23) 的一棵系统发生树；注意其中多数分支点都发生在非常近的时期 (Baldwin & Sanderson 1998)。谱系的总数目从 1，即 15 Mya 处的最近共祖，增长到 28 个现存物种。物种数目

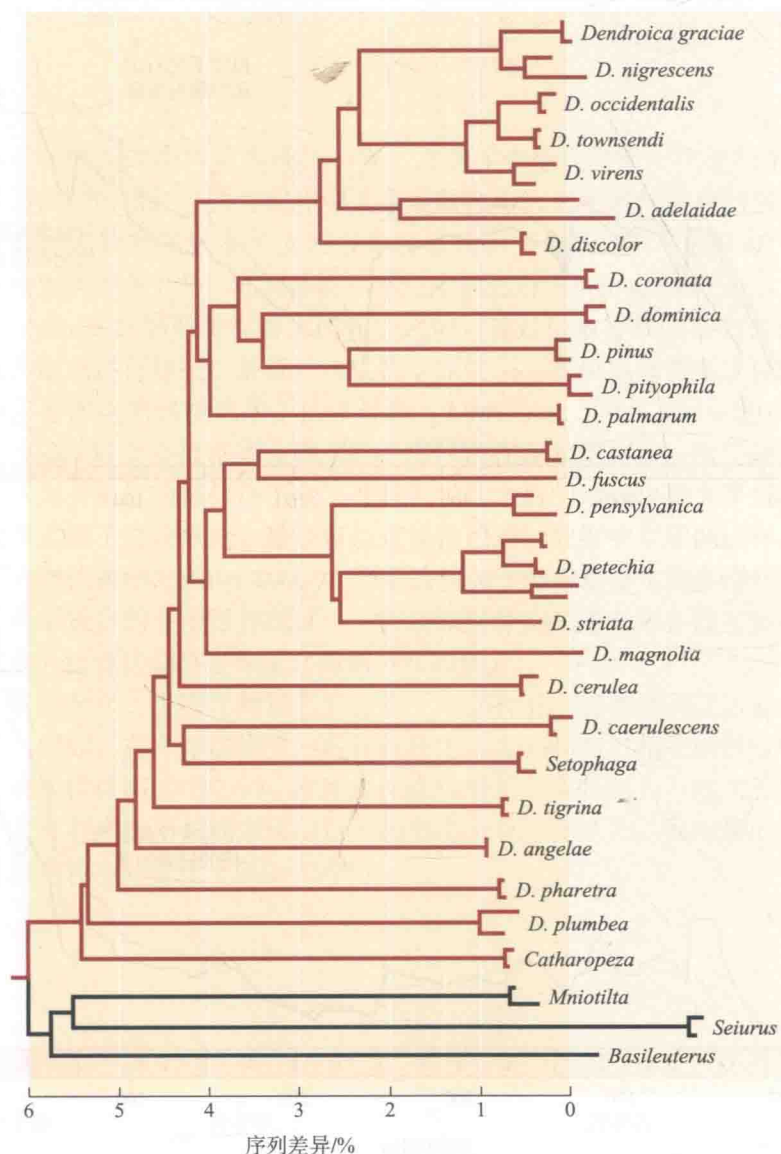


(对数值) 相对时间在谱系-时间图 (lineage-through-time plot) 上近似是一条直线, 但在较近的时期向上弯曲 (图 7.2B)。直线部分的斜率可以用来估算 r , 即单位类群的多样化速率, 亦即单位类群生成或物种形成的速率 (S) 与灭绝速率 (E) 之间的差值 ($S-E$)。我们可以假设 E 在最近时期内非常的低 (让我们假设其为 0), 这是因为最近产生的物种还没有来得及灭绝。因此在近期内, 斜率一定很接近 S (图 7.2C)。以此为前提, 我们得到了一种估算 S 的方法。借此, 我们就可以从较久远的直线部分来估算 E 。这样, 以物种形成和灭绝速率不变为前提, 我们就可以从谱系-时间图上估算物种形成速率和灭绝速率。夏威夷银剑菊的数据显示, 灭绝速率约等于 0, 而单位类群物种形成的速率是每百万年产生 0.56 个物种, 比大陆上谱系的物种形成速率要快很多。如果一个谱系分支持续以 0.5 个物种/My 的速率不受限制地分化, 那么 25 My 内它将由 1 个物种分化形成 270 000 个物种 (Nee 2006)。

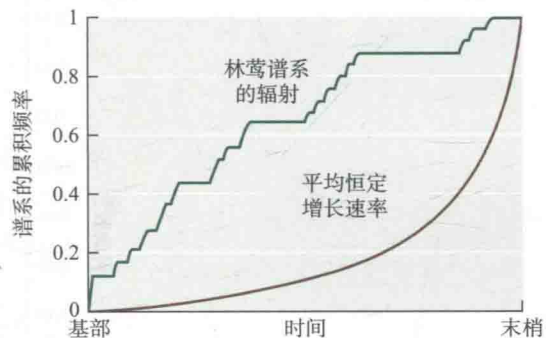
在一棵林莺 (wood warbler) (图 7.3A) 的系统发生树上, 与银剑菊相反, 多数分支点都接近于树的基部 (图 7.3B)。分化的速率 r 随时间而降低。这种

图 7.3 谱系图显示物种积累的速度随时间而下降。(A) 美洲林莺的一个谱系林莺属 (*Dendroica*) 及其近缘属 *Catharopeza* 基于 mtDNA 序列的系统发生树。其中黑色的分支代表外类群, 来自林莺科其他属。分支点的位置基于序列之间的差异程度。(B) 林莺属的时间-谱系图, 纵轴是线性的, 而不是像图 7.2 那样取了对数。注意, 增长放缓并开始趋于平稳, 而另一条是用于参考的、谱系数目以恒定速度增长的理论曲线。(C) 理论曲线显示当灭绝速率 E (蓝色线) 恒定而物种形成速率 S (红色线) 下降时, 平均单个类群的增长速率 r (虚线) 在下降。(D) 如果 E 上升的同时 S 不变, 增长速率 r 同样会下降。(A, B 来自 Lovette and Bermingham 1999; C, D 来自 Rabosky and Lovette 2008)

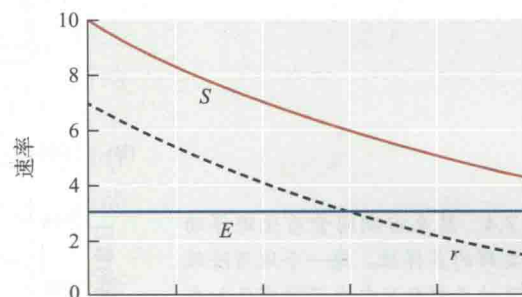
(A)



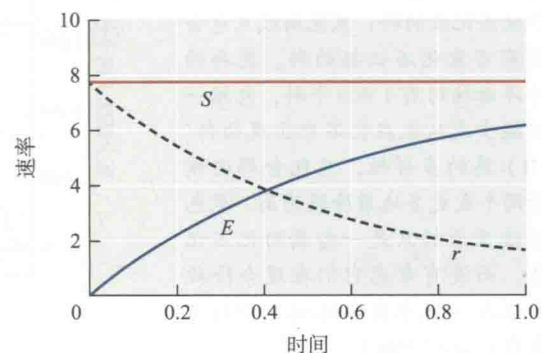
(B)



(C)



(D)



降低可能是因为物种形成速率降低 (图 7.3C), 或者灭绝速率上升 (图 7.3D), 或者两者皆有。多数谱系分支都表现出这种随着谱系数目积累而产生的速率下降; 相比之下, 很少谱系的多样化速率会上升 (McPeck 2008)。大量的讨论和研究都试图阐明如何区分 *S* 和 *E* 带来的变化, 以及如何由系统发生树提供的信息来衡量那些未知灭绝事件可能带来的影响 (Rabosky 2009, 2010; Liow et al. 2010)。

显生宙内的生物多样性与差异

最完备的化石记录来自骨质化的海洋动物 (那些具有诸如壳或骨骼坚硬部分的动物)。Jack Sepkoski (1984, 1993) 完成了一项史诗般的任务。他收集了在长达 542 My 的显生宙内 4 000 个科、包含 30 000 个属的骨质化海洋生物的数据。借助这份资料, 他绘制了显生宙内, 科水平上的多样性变化图, 这是古生物学上最著名的曲线图之一 (图 7.4A)。该图显示, 多样性在寒武纪和奥陶纪迅速上升,

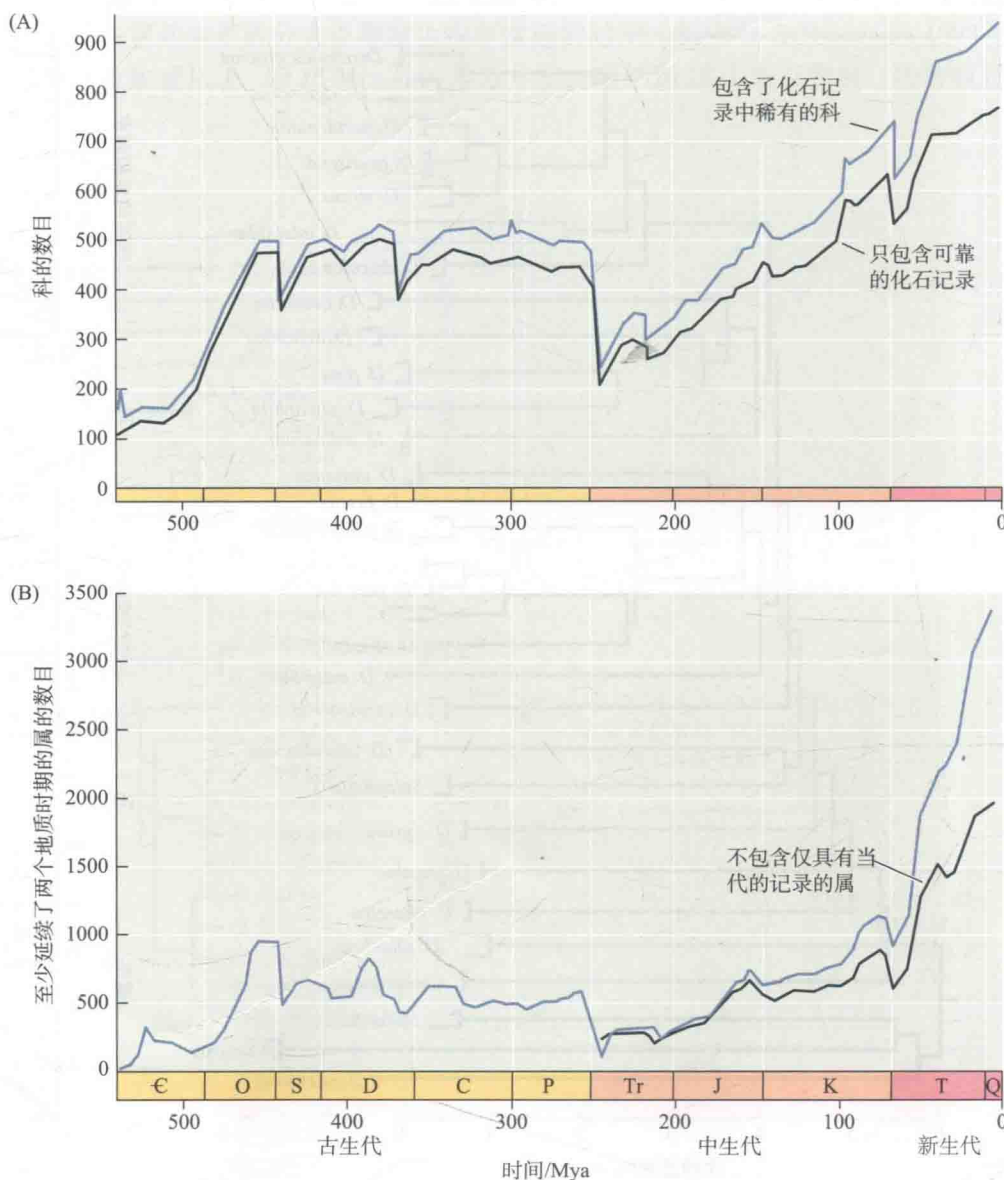


图 7.4 显生宙期间骨质化海洋动物类群的多样性。每一个地质阶段出现的类群数目包含了所有已知在那个阶段存在过的类群。(A) 科的多样性。蓝色曲线包括了具有较少化石记录的科; 黑色曲线只包含拥有可靠化石证据的科。现存海洋动物约有 1 900 个科, 包括一些极少或从未在化石中出现的科。(B) 属的多样性, 只包含那些横跨两个或更多地质阶段的属。黑色曲线显示的只是一些属的化石记录, 而没有考虑它们在现今阶段的记录。(A 来自 Sepkoski 1984; B 来自 Foote 2000a)

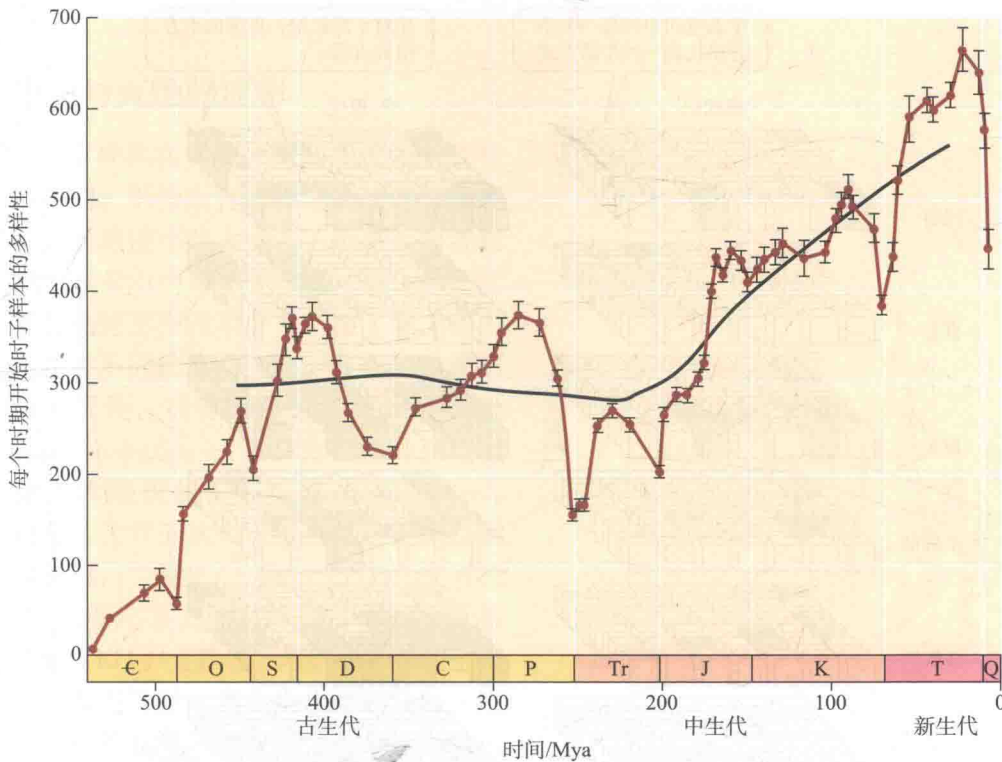


图 7.5 骨质化海洋动物属的数目随时间的变化，对不同时期岩石体积以及近代干扰进行了修正。垂直短线表示数值的变异范围，实际值在变异范围内。从晚奥陶纪到新生代中期滑动平均值对应的平滑曲线显示，除了大灭绝事件及随之而来的恢复之外，从中生代到新生代多样性有强烈的上升趋势。注意与图 7.4B 进行比较。(来自 Foote 2010)

在古生代剩余时期内基本维持不变，之后在中生代和新生代经历了一个稳定的、几乎是四倍的增长。这种式样中夹杂着数次由大灭绝事件造成的多样性下降。骨质化海洋动物在属级水平上的多样性呈现出类似的式样（图 7.4B）。在陆地上，多样性也同样在上升，尤其是在白垩纪中期之后（Benton 1990）。

Sepkoski 绘制的图没有考虑我们之前讨论过的取样误差所带来的影响，也未对这些影响进行修正。最近，古生物学家使用一些可以降低系统误差的程序重新分析了海洋生物属级水平上的多样性（Alroy et al. 2008; Foote 2010）。他们的结果与 Sepkoski 有多处不同（图 7.5）：多样性在泥盆纪存在一次下降，而不是在二叠纪末大灭绝之前都保持不变，并且古生代之后的增长也更为平缓。这份分析结果再次点燃了之前争论：是否可以直接使用原始数据中呈现的式样，尤其是古生代后的增长式样（Miller 2000）。当下这些关于如何理解生物多样性历史的激烈争论是科学进步的一个很好例证——数据和解释方法随时都在接受质疑，并且新的数据和分析方法总是在修正之前的一些理解。

从古至今，生物之间形态和生态上的多样化，亦称差异（disparity），在不断上升。例如，在海洋动物中，各种各样生活方式和与之相关的适应性状远比寒武纪时的多样性高（图 7.6）。这种多样性的增长主要是因为一些大类群的产生，且每一大类群产生不久就表现出巨大的形态分化（图 7.7），而随后的物种形成则伴随着相对较小的分化（Foote 1997）。

图 7.6 海洋动物在寒武纪和现今使用的“生态空间”的对比。每一层表示动物所使用的垂直空间，从开阔洋面（远洋生物）到深处的沉积物（海底动物）。在每一层中，从左至右的“箱体”（小方格）表示不同的食性，从前到后表示不同的移动方式（移动能力）。现今的动物比寒武纪时占据更多的方格，即生活方式。（来自 Bush and Bambach 2011）

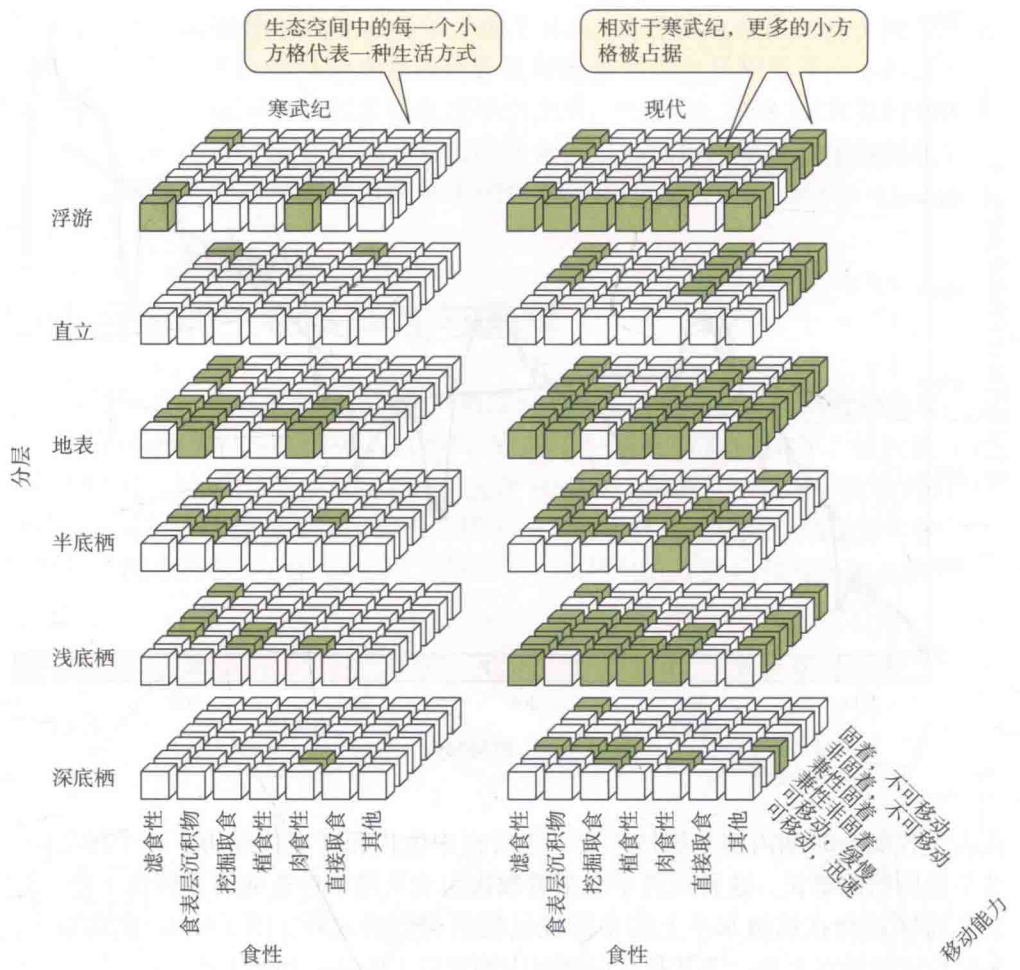
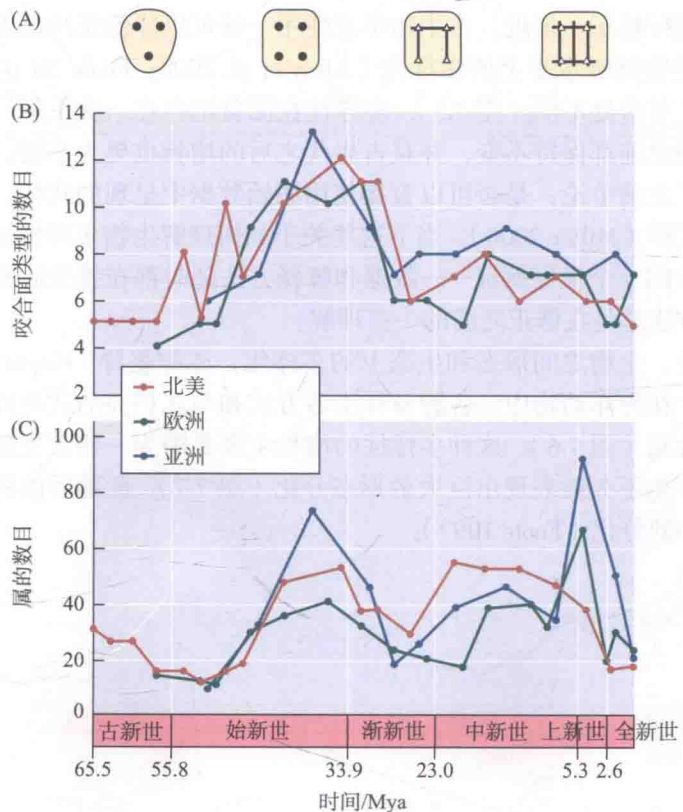


图 7.7 高阶元分类群常常在其起源后不久就表现出最大的形态差异。(A) 简图显示的是已知 28 种有蹄类白齿（包括白齿和前白齿）式样中的 4 种。图中展示了牙齿的咬合面。点和三角形表示突起，线表示连接这些突起的嵴。(B) 有蹄类白齿的差异或多样性在演化历史的早期上升，随后开始下降。(C) 有蹄类动物属的数目同样在早期表现出一个峰，但在晚期同样也有一个峰，而白齿的差异在晚期没有表现出对应的峰。（来自 Jernvall et al. 1996）



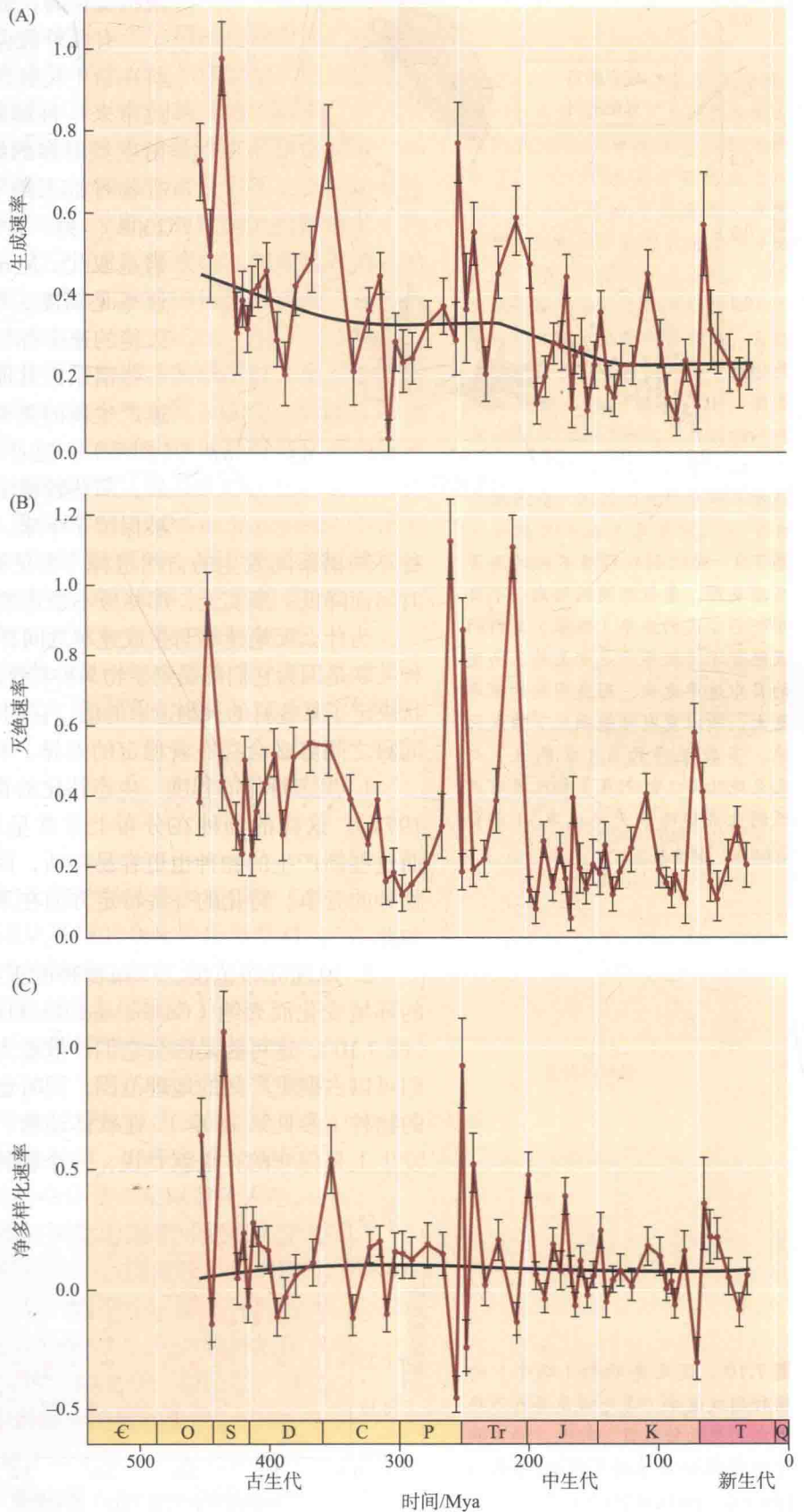
生成与灭绝的速率

多样性在中生代与新生代的生长告诉我们，平均而言，海洋动物的生成速率比灭绝速率要大得多。但是，两者在整个显生宙中都不断波动（图 7.8），尤其是灭绝速率波动非常明显（图 7.8B）。有两种不同情形的灭绝，其一是大量类群的灭绝，被称为**大灭绝**或**集群灭绝**（mass extinction）；其二为正常的灭绝或称为**本底灭绝**（background extinction）。通常认为有五次大灭绝：奥陶纪末，晚泥盆纪，二叠纪/三叠纪（P/Tr）交界处（或二叠纪末），三叠纪末，白垩纪/第三纪（K/T）交界处。新的属和科的生成速率（图 7.8A）在古生代早期及每一次大灭绝后是最高的。因为每一次的大灭绝都伴随着较低的灭绝速率和较高的新类群生成速率（Alroy 2008），所以多样性恢复得很快（从地质时期的角度），通常“只”需要不到 10 My。

David Raup 和 Jack Sepkoski（1982）发现在整个显生宙中本底灭绝速率不断降低，随后的研究工作也支持这个结论（参见图 7.8B）。平均单个类群生成新类群的速率同样也在下降（参见图 7.8A）。那么是什么导致这两者下降呢？

物种的灭绝是因为它们未能适应环境的变化。由此似乎可以推论，随着时间的推移生物的谱系越来越难以灭绝，因为它们变得越来越适应环境。但是，进化理论并不一定会推论出物种变得更难以灭绝，因为自然选择是没有预见性

图 7.8 从晚奥陶纪到第四纪末（不包括最近的时期）海洋无脊椎动物平均单个属的 (A) 生成速率、(B) 灭绝速率和 (C) 多样化速率。五次大灭绝事件分别出现于奥陶纪末、泥盆纪、二叠纪、三叠纪和白垩纪。在大灭绝之后生成速率会上升。除了这些主要的变化之外，平均（本底）灭绝速率和生成速率在下降。净多样化速率没有表示出长期的趋势。为了减小取样的偏差，寒武纪、奥陶纪早期和新生代晚期的数据没有被包括在内。



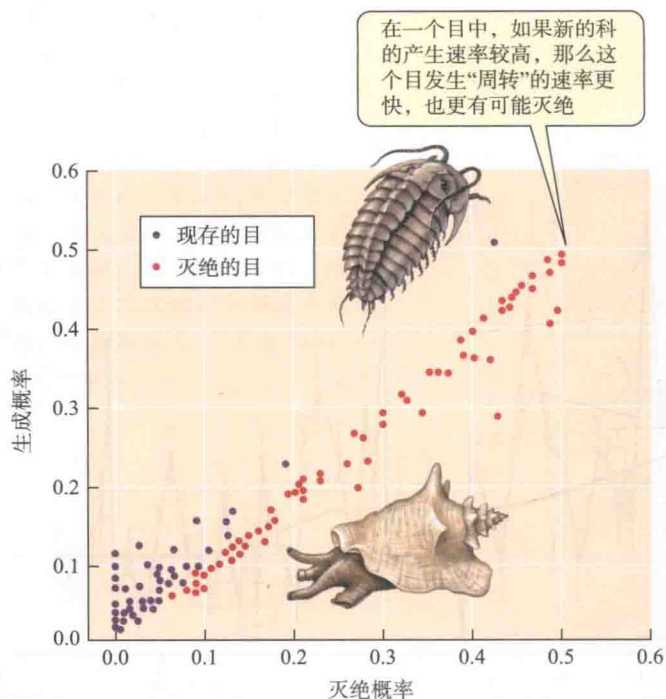


图 7.9 变化剧烈程度不同的海洋生物类群。单位时间间隔内一个目中新科生成的速率（概率）与科的灭绝速率（概率）是相关的。易变的目中速率更快，形成周转的概率更大，所以更有可能剧烈下降或灭绝。多数现存的目（紫色点）与已灭绝的目（红色点）相比具有更低的生成速率和灭绝速率。（来自 Gilinsky 1994）

图 7.10 腹足类动物（蜗牛）的物种形成速率（每个谱系每百万年形成的新物种数目）较低，谱系的平均地理分布范围比较大。（来自 Jablonski and Roy 2003）

在一个目中，如果新的科的产生速率较高，那么这个目发生“周转”的速率更快，也更有可能会灭绝

的，不能保证物种一定会适应未来环境的变化。如果会导致灭绝的环境类型有无数种，我们就不应该认为“对灭绝事件的抗性”会由一代传递给下一代。这样如果环境是随机变化的，那么灭绝速率也应该随机变化。

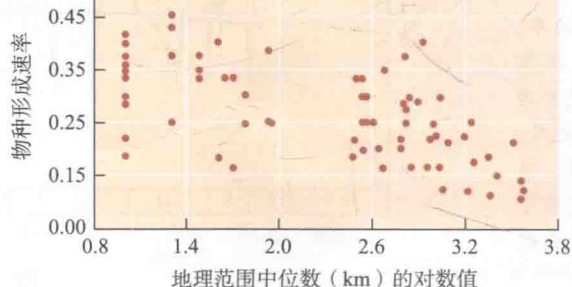
有两种假说可以解释灭绝速率的下降。每个属和每个科在新生代包含的平均物种数似乎比之前的时期更多，由此带来一种解释，即高阶元分类群更难以灭绝是因为其衍生类群多的缘故，因为只有当一个属或科所包含的所有物种都灭绝了，才可以认为这个属或科已灭绝（Alroy 2008）。另一种假说认为，较不稳定的谱系会被较稳定的谱系取代。Norman Gilinsky (1994) 证明了生成与灭绝的速率是高度关联的。例如，菊石类和三叶虫类的生成与灭绝的速率都较高，而腹足类和双壳类都较低。这是因为一些谱系比其他谱系更不稳定，具有更高的转换率，即快速产生新的类群如某些科，同时也很快“失去”较老的科（图 7.9）。这些类群在灭绝前的生活周期较短，在其灭绝后，那些较稳定、生活周期更长、灭绝速率更低的类群就被保留了下来。只要那些极不稳定的谱系不发生改变，这种

不同谱系间发生的自然选择（参见第 11 章）就会导致谱系的平均灭绝速率随时间而降低。事实上，那些极不稳定谱系发生改变的情况是很罕见的。

为什么灭绝速率与生成速率之间存在相关性呢？Steven Stanley (1990) 认为这种关联是因为它们都受到生物某种特性的影响（参见第 18 章）。如果是这些特殊性状决定了某些科的灭绝速率的话，它们一定在系统发生上相当保守，这样它们在不同科之间势必会存在着稳定的差异。有一些性状可能同时影响生成和灭绝速率：

1. **生态特化的程度**。生态特化的物种总体上更难以应对环境的变化（Jackson 1974）。这样的物种在分布上常常呈斑块状，从而使之更容易产生新的物种，而这些新产生的物种也更容易存活，因为它们具有特有的生态位，避免了和其他物种的竞争。特化的一些特定方面在系统发生学上是保守的，至少在某些类群中如此。

2. **地理分布范围**。广布物种的灭绝风险往往较低，因为它们不会因为局部的环境变化而灭绝（Gaston and Blackburn 2000）。它们生成新物种的概率也较低（图 7.10），这可能是因为它们扩散能力较强且具有更大的生态幅，这些特性让它们可以占据更广阔的地理范围，同时也让地理距离较远的种群更难以分化形成新的物种（参见第 18 章）。在软体动物、鸟类、哺乳动物中，地理分布范围在系统发生学上是保守的；也就是说，一个物种所占据的地理范围在不同的谱系之间存在着稳定的差别（Jablonski 1987; Brown 1995）。



3. **种群动态**。具有较小种群或种群大小波动较大的物种更容易灭绝。此外，有些学者认为小种群和波动种群有利于新物种的形成，当然这种假说的争议较大。

随着谱系存续时间的推移，灭绝速率会变化吗？

分析化石记录中物种灭绝速率的另一种方法，是对化石中某个更高分类阶元的部分次级类群的存续时间进行作图，例如一个科中部分属的存续时间。这种方法并不考虑灭绝速率在所涉及的地质时期内是否变化，例如侏罗纪灭绝速率是不是比泥盆纪的更低；相反，它考虑在一个谱系存续的时间跨度内，其成员的灭绝速率是否变化，而不涉及这个谱系的起源时间。如果灭绝的速率和谱系的“年龄”无关，那么该谱系存活下来的类群比例相对于谱系年龄所占的比例应该呈指数降低（类似在放射性衰变中，“存活”下来的原子所占的比例呈指数降低；参见图 4.2）。如果取对数再作图，那么存活曲线应该是一条直线。如果随着谱系的年龄增长，其中的类群变得越来越难以灭绝，那么对数作图得到的将是一条向上弯曲的有长尾巴的凹线（图 7.11A）。

当 Leigh Van Valen (1973) 用这种方法作类群的存活曲线图时，得到的结果近似一条直线。因此他认为灭绝的速率大致恒定不变（图 7.11B）。由此可以想象，这些生物持续受到不同环境变化的侵扰，而这些新出现的环境变化都会带来灭绝的风险。Van Valen 认为，还有可能是因为随着其他类群的演化，某一类群所面对的环境在持续恶化。他提出了红皇后假说 (Red Queen hypothesis)，正如 Lewis Carroll 的小说《爱丽丝镜中奇遇记》中所描写的那样，每个物种都必须尽力奔跑（也就是进化）才能够停留在原地（也就是生存），因为它们的竞争者、捕食者、寄生者都在不停地进化。它们在这种奔跑中失败的概率大致上是恒定的。然而，后来的一些作者指出有一些存活曲线在某种程度上是下凹的（参见图 7.4B），这意味着灭绝速率可能并不完全是恒定的。

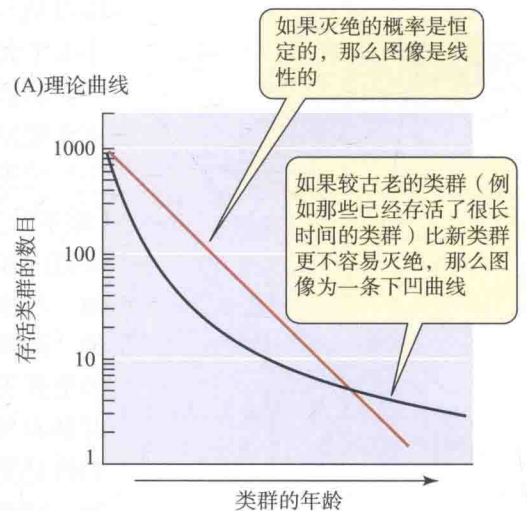
灭绝的原因

曾经的物种大多数都已灭绝，但是它们灭绝的具体原因却鲜为人知。生物学家们认为灭绝是因为它们未能适应环境的变化。生态学对现存种群和物种的研究指出，迄今为止生境的破坏是最常见的灭绝原因。在另一些记录中，捕食者的引入、疾病和竞争者也导致了灭绝。

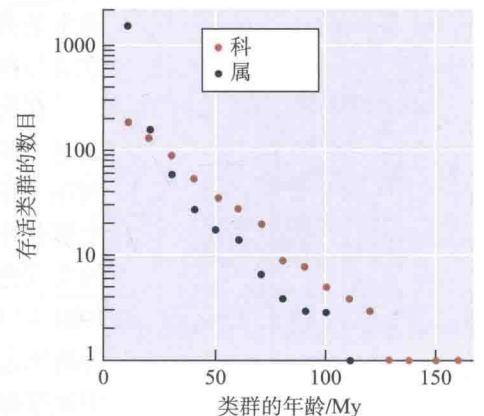
当一个物种所处的环境恶化之后，一些种群可能会灭绝且这个物种的地理分布范围会缩小，除非一些过去不适于生存的地点当下变得适宜生存了。并不是所有的环境变化都会导致种群的减小。但是如果环境变化真的导致了种群减小的话，那么这些种群，甚至整个物种的生存，就取决于其遗传上适应性的变化。这些变化是否足以避免灭绝，取决于环境变化与性状演化之间的相对速度。演化的速率可能取决于提供遗传变异的突变率，也可能取决于种群的大小，因为较小种群产生的突变较少。因此，如果一个环境变化导致种群变小，那么种群适应应该环境变化的概率也会减小 (Lynch and Lande 1993)。一个物种的存续可能需要多个性状的进化，因为一个环境因子的改变，如温度，可能会同时改变其他环境因子，进而改变一个群落中的物种组成。

在本底灭绝占主导的时期，很难确定是什么导致了个别类群的灭绝。无疑，生物因子和非生物因子都可以导致灭绝 (Benton 2009)。例

图 7.11 分类阶元的存活曲线。每一条曲线或一批点表示在给定时间内化石记录中持续存在的类群数目，而不考虑其生成的地质时间。(A) 理论的存活曲线。在半对数曲线图中，如果灭绝速率是恒定的，那么图像为一条直线。如果灭绝速率随着分类群年龄增加而下降，那么得到的是一条凹线，当适应性导致长期的灭绝速率下降时就有可能发生这种情况。(B) 菊石类科和属的存活曲线。科的存活曲线表明它的灭绝速率是恒定的，与年龄无关。而属的曲线表明年龄较大的属其灭绝速率更低。(B 来自 Van Valen 1973)



(B) 菊石类的数据



如在上新世, 双壳类和一些生活在珊瑚礁上生物的灭绝速率上升了, 可能是温度下降的结果 (Stanley 1986; Jackson and Johnson 2000)。在本章靠后的部分, 我们还会讨论竞争对灭绝的影响。

大灭绝

灭绝的历史主要由五次大灭绝事件构成, 分别位于奥陶纪、泥盆纪、二叠纪、三叠纪和白垩纪末期 (参见图 7.8B; Bambach 2006)。其中二叠纪末的大灭绝是最剧烈的, 海洋动物中 54% 的科, 84% 的属, 80%~90% 的种在此期间消失 (Erwin 2006)。在陆地上, 植物界发生了巨大的改变, 同时数个昆虫的目灭绝, 曾经占据主导的两栖类和兽孔目爬行动物让位给了新出现的兽孔类 (包括哺乳类的祖先) 和双颞类 (包括恐龙的祖先)。

发生于 K/T, 即白垩纪末期的大灭绝没有那么强烈, 但却更加有名。这次大灭绝标志着包括恐龙在内的许多陆地动植物的消亡。这次 K/T 大灭绝之所以有名, 是因为最早由 Walter Alvarez 及其同事 (1980) 提出的关于灭绝原因的假说十分富有戏剧性: 来自外太空的一颗小行星或大彗星撞击地球, 导致了不能飞行类型的恐龙的灭绝。Alvarez 等人猜想, 这个来自外太空的物体猛烈撞击地球, 扬起的尘土遍布大气层, 使天空暗淡、气温下降, 从而导致了光合作用的降低。现在, 地理学家们都同意这样的撞击确实发生过; 人们在墨西哥尤卡坦半岛 (Yucatán Peninsula) 之外的海底发现了撞击的遗址——希克苏鲁伯 (Chicxulub) 陨石坑。正如我们之前见过的 (第 5 章), 多数古生物学家都同意这次撞击导致了 K/T 大灭绝, 但是也有争论说这次撞击只是导致 K/T 大灭绝的众多环境变化之一。类似地, 二叠纪末大灭绝的原因也饱受争议, 尽管越来越多的人同意大规模火山喷发释放的气体是这次灭绝的主要原因。

大灭绝有“选择性”, 这是指有些类群比其他的更容易存活下来。腹足类 (蜗牛及其近亲) 在二叠纪末大灭绝中存活率较高, 尤其是那些具有较大地理分布范围和更广生态幅的物种, 以及那些包含更多物种的属 (Erwin 1993)。对于其他一些性状, 比如食性, 灭绝事件就显得很随机。在本底灭绝占主导的时期, 灭绝“选择性”模式是相同的, 即腹足类等地理分布较广的类群比那些分布狭窄的类群灭绝率更低 (Boucot 1975)。但是, 在 K/T 大灭绝中, 存活模式与“正常”时期有所不同 (Jablonski 1995)。在本底灭绝占主导的时期, 晚白垩纪的双壳类和腹足类存活得较好, 因为它们的幼体以浮游生物为食, 且每个属都包含众多物种。这些类群的分布范围越广, 其存活率就越高。与之相反, 在该时期大灭绝中, 以浮游生物为食的和不以浮游生物为食的类群灭绝率是相同的, 而属级的存活率虽然因地理分布范围变广而提高, 却和它们的物种丰富度无关。由此可见, 这时与存活相关的性状和“正常”时期是不同的。

在大灭绝事件中, 那些曾经极好地适应环境的物种也会灭绝, 因为它们刚好缺乏一些可以在新环境中使它们免于灭绝的关键性状。由于灭绝事件的发生, 生物在“正常”时期的演化趋势提早中断了。例如, 在一个三叠纪的腹足类谱系中演化出了能在双壳类的壳上打孔并吃掉其内部肉质的能力。但是在晚三叠纪的大灭绝中, 这个谱系消亡了, 这种能力也随之不复存在 (Fürsich and Jablonski 1984)。120 My 之后, 这种能力在另一个谱系中重新出现, 导致了荔枝螺这个类群的兴起。可以说, 在三叠纪, 这种可能带来重大的辐射性演化的性状还在摇篮中就被扼杀了。

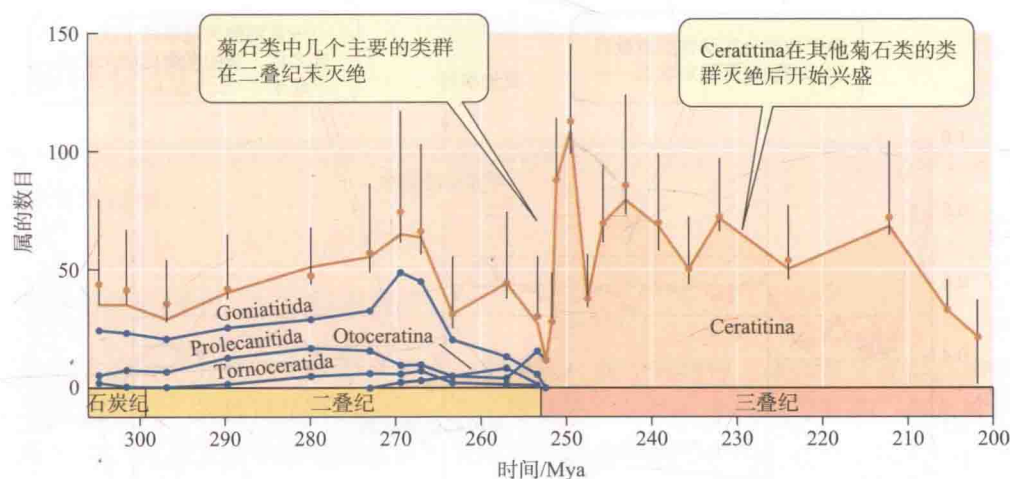


图 7.12 在大灭绝之后一些谱系迅速恢复。在菊石类主要类群中，只有一个类群没有在晚二叠纪大灭绝中消失。这个类群（齿菊石亚目）只包括了全部菊石中的一小部分，在躲过了大灭绝之后迅速壮大，产生了比大灭绝之前更多的属。（来自 Brayard et al. 2009）

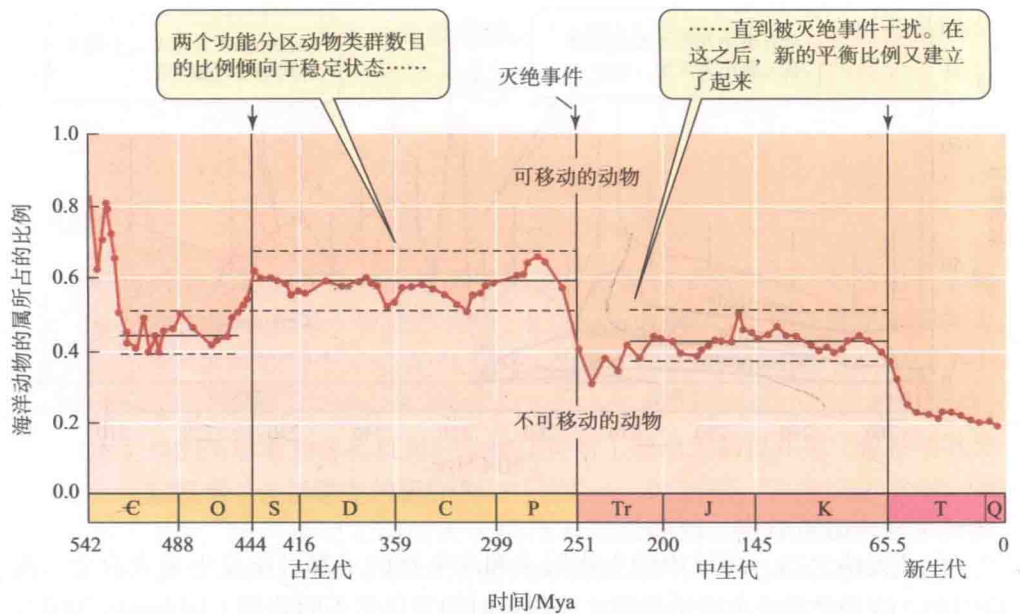
在大灭绝之后，环境中的生物因子和非生物因子都可能发生重大改变。或许因此，许多类群在大灭绝事件之后很长时间里仍然不断萎缩（Jablonski 2002），而其他一些类群，尤其是亚优势类群则不断分化。尽管菊石类等谱系的多样性可以迅速恢复（图 7.12），但另一些谱系则可能需要几百万年才能完全复原。例如在 K/T 大灭绝之后，双壳类（蚌等）一些属的生成速率上升了，并且一直居高不下。新的属主要在热带地区产生，这表明灭绝后的恢复会影响到现代多样性的地理分布格局（Krug et al. 2009）。

大灭绝事件，尤其是晚二叠纪和 K/T 大灭绝，对其后生物的进化有重大影响，因为这些灭绝事件很大程度上为后来的生物清理出了空间。Stephen Jay Gould（1985）认为进化上的改变是分层级的。如果想要了解进化的整个历史，就必须理解其中的每一个层级。第一个层级是在种群与物种水平上发生的微进化。第二个层级是“物种选择”，这是指在“正常”的地质时期物种间不同的生成与灭绝速率，这影响具有不同性状的谱系之间的相对多样性。第三个层级是大灭绝对整个生物区系的影响，它可以让众多类群灭绝，为新的辐射性进化重置舞台，书写与之前完全不同的演化故事。

Richard Bambach 及其同事（2002）在对显生宙的海洋动物进行属级分类时，主要依据三个功能标准：1）它们是否可以移动；2）它们是否具有应对生理胁迫的“缓冲”性状，如甲壳类借助发达的鳃和循环系统形成良好的缓冲能力，而棘皮动物则很差；3）它们是否是食肉性的。在整理的过程中，他们发现了一些支持 Gould 观点的证据。如果依据这三个功能性标准来划分的话，虽然现在的整体多样性和海洋动物区系的分类组成有了很大的改变，但在过去一段长达 200 My 的时间内，海洋动物中划分出的具有不同功能类群之间的比例依然保持不变（图 7.13）。但是，在奥陶纪、二叠纪和白垩纪末期，类群之间的比例从一个稳定的配置跳转到另一个稳定的配置，表明长期占优势的那些类群的灭绝为新群落结构的出现腾出了空间。

已经有 65 My 没有发生过真正的大灭绝事件了。即使更新世的气候大波动也只是改变了物种在地理分布和生态上的组合，对生物多样性造成的冲击相对较小，没有导致大灭绝。但是令人沮丧的是，很明显下一次大灭绝已经开始了（知识窗 7A）。人类对地球的支配无疑会让多样性变得更糟。如果不果断采取大规模行动的话，人类也会受到波及，同时绚丽多彩的生命世界也将慢慢消失，就像又一颗小行星撞入地球，使其笼罩在死亡的烟瘴之中。

图 7.13 显生宙中可移动与固定不动的海洋动物类群(属)所占比例的变化。在大灭绝事件之间比例大致恒定不变(水平虚线),但是在奥陶纪末、二叠纪和白垩纪大灭绝(竖直实线)后迅速改变到新的位置。(来自 Bambach et al. 2002)



知识窗 7A 正在发生的大灭绝

在地球生命史中,第一次大灭绝是由单一物种带来的。而在未来的几个世纪内,生物多样性将以前所未有的速度直线下降。

越来越强大的科技和以指数增长的世界人口使得人类对地球生物多样性的威胁在逐步增加。平均人口增长率在发展中国家最高,这些国家主要位于热带和亚热带。但是在最发达的工业化国家人均对世界环境的影响却是最高的。例如,平均一个美国人对环境的影响是一个肯尼亚人的140倍,因为美国在毫无节制地消耗着全球范围内的大量资源与能源(其影响从露天开矿和石油钻探,再到杀虫剂使用以及排放大量造成全球变暖的“温室气体”)。

一些物种受到捕猎或过度捕捞的威胁,而另外一些则受到外来种入侵的威胁。但是现在以及将来的整个21世纪,导致灭绝的最大原因可能是栖息地的破坏(Sala et al. 2000)。这也是导致北美29%的淡水鱼类濒危或灭绝的主要原因,也是全世界10%的鸟类物种被国际鸟类保护委员会认定为濒危物种的主要原因。

已灭绝及可能灭绝的物种数目在热带森林中是最高的。热带森林正以极快的速度被破坏,而且速度还在加快。正如E. O. Wilson (1992)所说,“在1989年,剩余的雨林面积大概相当于美国48个州加起来的面积那么大,而现在每年减少的面积相当于一个佛罗里达州”。多位作者估算,大约10%~25%的热带雨林将在未来30年内消失,而其中蕴含着全世界高达5%~10%的生物多样性。这里也须提到,其他生境的破坏也导致了灭绝,包括蕴含丰富物种的珊瑚礁的破坏以及海洋生境的污染,如马达加斯加及南非的开普(Cape)省。这些地区都蕴藏了极高数量的特有种。

从长远看,二氧化碳和其他温室气体导致的全球气候变暖对生物多样性的威胁可能更大。在过去一个世纪,全球平均温度提高了0.6℃,并且变暖还在加快。尽管气候变化对不同地区的影响不同,积雪层、冰川和极地冰盖在迅速萎缩,一些热带地区变得更加干旱。这些变化比过去大多数气候变化都更迅速。也许有一些物种会通过遗传的改变来适应,但是有证据

表明许多物种的分布范围会改变。然而,这种分布区的改变对于多数高山和极地物种以及许多需要扩散或迁移“廊道”的物种而言,是十分不利的甚至是致命的。基于不同的气候变暖速率和物种扩散能力的计算机模拟结果显示,在未来的50年内,18%~35%的物种将会到达“灭绝状态”,也就是说它们已无力再恢复(Thomas et al. 2004)。

如果大灭绝在过去可以自然地发生,为什么我们这么在意呢?对此不同的人给出了从实用主义到伦理以及精神层面不同的答案。有些人指出,我们人类现在需要数以千计的物种来维持生计,包括衣、食、住、行以及一些其他用处。另一些人提到,生态旅游具有巨大经济价值,在一些国家有庞大的观鸟爱好者群体。生物学家认为,成千上万的物种具有应用价值(许多已经在被用),如在害虫防控、提取复杂药物和工业生产等方面。除脊椎动物、维管植物等少数众所周知的类群之外,多数物种甚至没有被记述过,生态及社会价值清楚的物种就更少了。

但是,保护生物多样性不仅仅是出于实用主义。许多人(包括笔者)不能想象,我们的子孙后代将看不到老虎、海龟和金刚鹦鹉等。以这些物种为代表的数以万计生物构成的自然界,是对人类精神世界极大的丰富。还有一些人认为,从某种宇宙法则上来说,让那些与人类共享地球的物种灭绝是不公平的。

“保护”是一个极为复杂的话题,不仅要求关注所要保护的物种,还要同情和理解那些以砍伐森林或其他方式利用自然为生的人们及其切实需要。这要求我们不仅要懂得生物学,还要了解全球以及区域的经济、政治,还有一系列的社会问题。无论力量大多小,每一个人都可以作出自己的贡献。我们可以试着少浪费,向人们宣传控制人口增长,支援保护组织,支持那些有环境意识的企业,关心当下的环境问题,向各级政府表达自己对环境保护的诉求。众人拾柴火焰高,每一位世界公民的努力都极为重要。

多样化过程

我们现在讨论哪些因素决定了多样性的历史以及为什么一些谱系的多样性高于其他谱系。

物种的多样性会达到平衡吗？

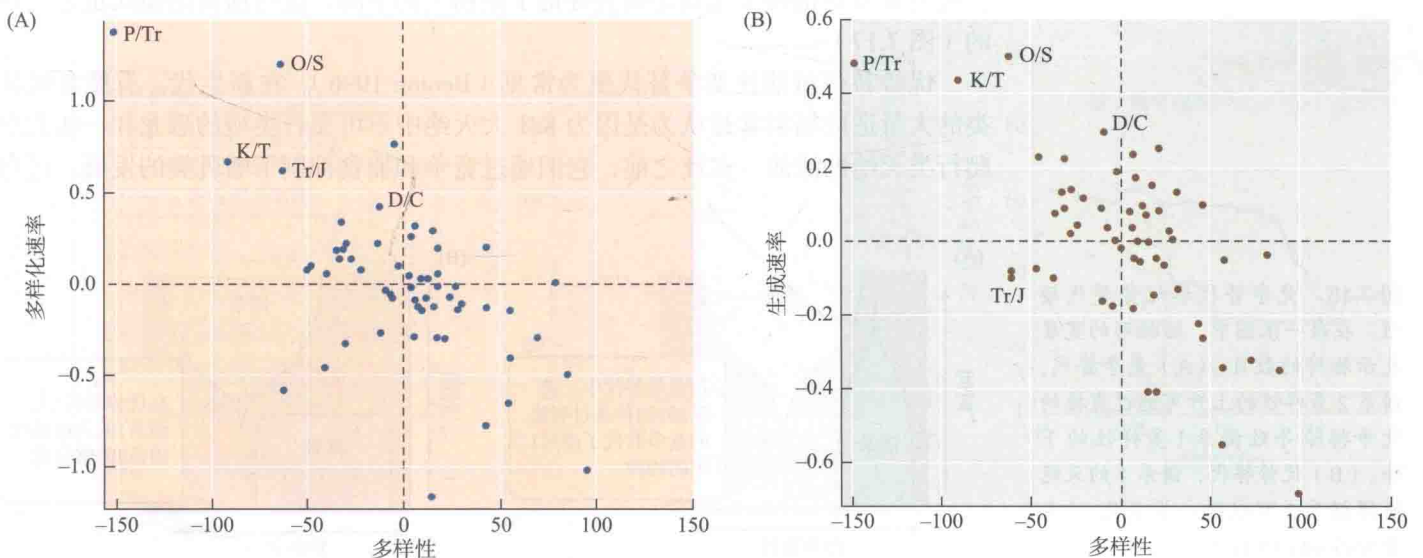
生态学上大量的文献都在讨论一个问题：现存的物种（或者某个类群，如植物或哺乳类）的数目是否趋向于一个平衡状态。尽管这个问题很复杂，尚未被完全解决，但是生态学家们同意有一些因素可能会限制物种的多样性。植物生存需要的空间和生物生存需要的资源都是有限的，所以能够维持的物种和种群总数也是有限的。同时，生物之间存在竞争排斥等现象，表明生物间的相互作用会限制局部的物种多样性。

化石记录显示，物种（或高阶元分类群）数目的单位平均增长速率是多样性依赖型的：它随着数目的上升而降低。例如，Michael Foote (2010) 借助最新的海洋无脊椎动物骨骼标本数据库计算了地层不同阶段属的单位平均生成速率 (S)、灭绝速率 (E) 和多样化速率 (D)，然后把这些短期的变化和每个阶段开始时属的数目 (N) 放在一起作图 (图 7.14)。分化速率 ($D = S - E$) 和生成速率 (S) 都随着多样性的上升而下降。在另一个类似的研究中，John Alroy (2008) 发现如果在一段时间间隔开始的时候多样性较高，那么灭绝的速率 (E) 也会更高。进一步，如果一个阶段灭绝速率较高，那么下一个阶段的生成速率也会较高 (Alroy 2008)。还有一些其他的研究也表明，类群的多样性总是趋于稳定，最后达到平衡。系统发生学对一个谱系中物种数目变化的研究也得到了相同的结论：随着多样性上升，分化的速率会下降 (参见图 7.3)。

对于多样性的这种变异式样，最合理的解释是因为食物、空间等资源是有限的，随着物种数目的增加，物种间的竞争也随之加剧，导致了新物种产生的速率降低。有多种数据都支持这种观点。

首先，对现存生物和灭绝生物的研究都发现，一个谱系遇到新的生态机会时

图 7.14 显生宙中骨质化海洋无脊椎动物的属在平均每个谱系 (A) 多样化速率和 (B) 生成速率上都是多样性依赖的。每一个点表示一个地质阶段结束时与开始时相比类群多样性的变化情况。多样性越高，分化速率越低 (在 A 中)，导致新属产生的速率降低 (在 B 中)。这种模式说明较高的多样性产生了更强的竞争力并阻碍了新属的形成。出于统计原因，标尺以零为中心。表示大灭绝事件的点分别标为 (O/S, 晚奥陶纪; D/C, 晚泥盆纪; P/Tr, 二叠纪末; Tr/J, 三叠纪末; K/T, 白垩纪/第三纪)。(来自 Foote 2010)



分化会非常快：这种机会常被称为“生态空间”或“空缺生态位”（没有被其他物种占据）。在许多与外界隔离的岛屿或水体，少数外来物种的后代已分化并占据了那些在外界由其他物种占据的生态位。这种辐射性进化现象可见于东非大湖（Great Lakes）地区的慈鲷鱼，夏威夷群岛的旋蜜雀，加拉帕戈斯群岛的达尔文地雀（参见图 3.22 和 3.24）。

其次，从化石记录中的多个实例可以看到，当一个生物类群减少或灭绝后，另一个生态上相似的类群就会兴起。例如，松柏等裸子植物衰退后，被子植物（绿色开花植物）就兴起了。类似地，在晚白垩纪不可飞行类型的恐龙灭绝后，有胎盘的哺乳类一些目就出现了。

有若干假说试图解释这种式样（Benton 1996; Sepkoski 1996a）。其中两种假说涉及两个不同谱系物种之间的竞争。一方面，较晚出现的谱系可能通过竞争致使较早的谱系灭绝，被称为竞争替代（competitive displacement）（图 7.15A）。另一方面，一个处于优势的类群可以通过“占据”资源来防止与其生态上相似的类群进一步分化。这类优势类群的灭绝会给随后的类群腾出“生态位”，让它们有空间进行辐射性演化（图 7.15B）。这种过程被 Rosenzweig and McCord（1991）称为优势替代（incumbent replacement）。他们认为，即使后来类群的性状更适应环境，也很难通过竞争来取代之前的类群。

Sepkoski 及其同事（2000）发展了一个数学模型。这个模型包含两个多样性不断增加的谱系分支，它们的增长既受自身多样性又受另一谱系多样性的抑制。他们使用这个模式来分析苔藓虫（“苔藓动物”）属的两个类群——原口虫和结肠虫。这些固着生活的动物通过出芽的方式在岩石或其他表面扩散。当这两个类群相遇时，结肠虫通常会生长到原口虫上面。尤其是在晚白垩纪大灭绝之后，结肠虫的多样性上升，而与此同时原口虫的多样性却没能恢复（图 7.16A）。Sepkoski 等人模拟晚白垩纪这两个谱系多样性下降的情形时，对多样性后续变化的预测与实际的数据很接近（图 7.16B）。这个结果并不能证明竞争决定了苔藓虫多样性的变化历史，但它与前面的假说是一致的。

如果先后两个类群生活在同一地点，使用相同的资源，前一个物种并非因为大灭绝事件而急剧减少，并且前一个类群的多样性和丰富度的下降伴随着后一个类群的提高，那么这种情形与竞争替代假说是一致的（Lupia et al. 1999）。维管植物之间显然要为空间和阳光竞争。在白垩纪，开花植物的多样性和丰富度的上升伴随着非开花植物（尤其是蕨类等孢子植物）的下降，这与前面的模式也是一致的（图 7.17）。

优势替代可能比竞争替代更为常见（Benton 1996）。在新生代，有胎盘哺乳类的大量适应辐射常被认为是因为 K/T 大灭绝中不可飞行类型的恐龙和一些大型爬行类灭绝的缘故。在此之前，它们通过竞争和捕食抑制了哺乳类的发展。还有

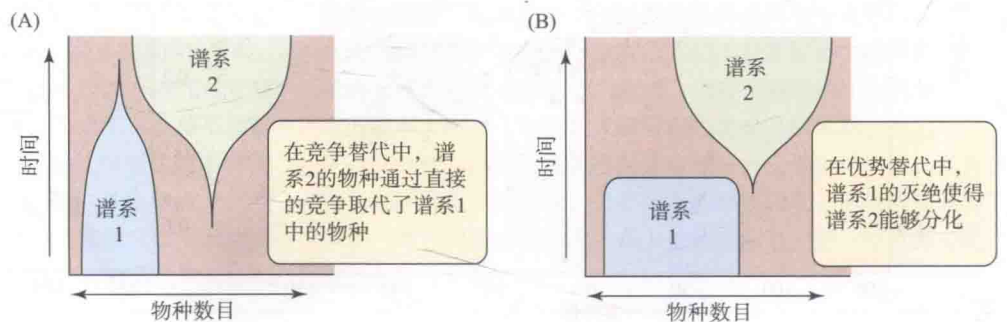


图 7.15 竞争替代和优势替代模型。在每一张图中，纺锤形的宽度表示物种的数目。(A) 竞争替代，谱系 2 多样性的上升可通过直接的竞争排除导致谱系 1 多样性的下降。(B) 优势替代，谱系 1 的灭绝使得谱系 2 可以进一步分化。（来自 Sepkoski 1996a）

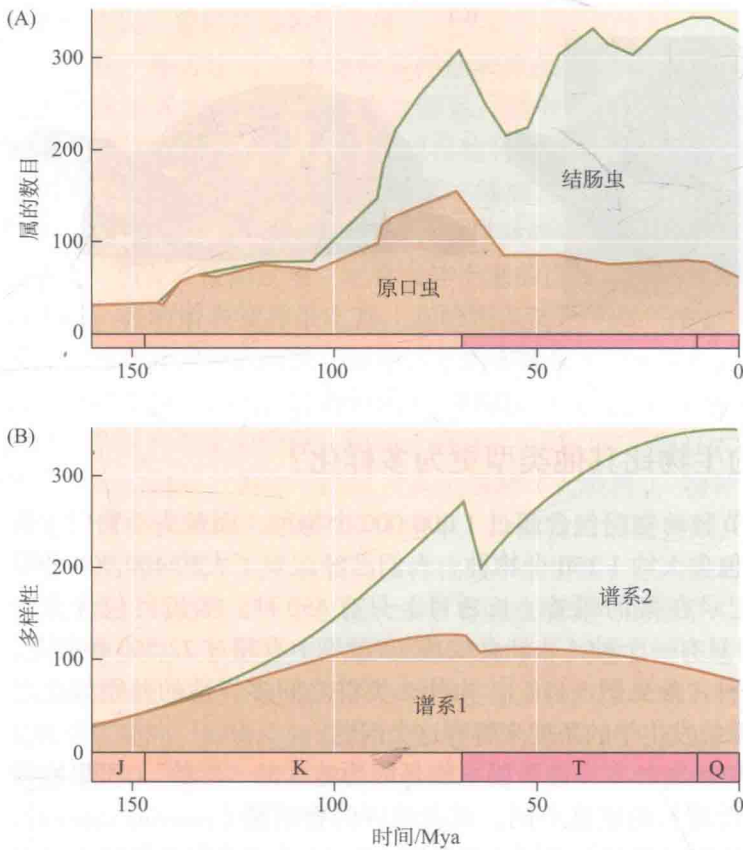


图 7.16 苔藓虫中的竞争替代。苔藓虫是一种营固着生活、在坚硬表面扩散的集群动物。(A) 结肠虫出现于晚侏罗纪, 之后其多样性迅速上升, 而原口虫的上升趋势在第三纪被逆转。(B) 一个两谱系间物种竞争模型预测的多样性变化。假设谱系 2 处于竞争优势, 并且两谱系的多样性在时间为 60 处都因为外界的干扰而下降。(A, B 来自 Sepkoski et al. 2000)

很多这样的例子, 一个谱系产生后要延迟很久才开始分化, 并在生态上获得优势。这种延迟常常是因为原有的优势类群对新类群的抑制 (Jablonski 2008a)。支持这种优势类群更替的最好证据就是反复出现的更替。例如, 两栖龟是海龟的“干群”, 特征是无法把头 and 脖子缩到壳里 (图 7.18)。现代海龟的两个类群可以把脖子弯到壳下或缩到壳内。这两个类群在世界的不同地区曾 4、5 次替代了两栖龟, 尤其是在 K/T 大灭绝事件之后。如果两栖龟不灭绝的话, 现代海龟显然就不能发生适应辐射。这种替代在不同地点、不同时间平行发生, 看上去很像是竞争造成的 (Rosenzweig and McCord 1991)。

图 7.17 白垩纪维管植物主要类群相对多样性 (蓝色曲线) 和丰富度 (个体所占的比例; 红色曲线) 的变化。有花植物多样性和丰富度的上升都伴随着有孢子植物多样性和丰富度的下降以及裸子植物丰富度的下降。这种模式与竞争替代假说是一致的。(来自 Lupia et al. 1999)

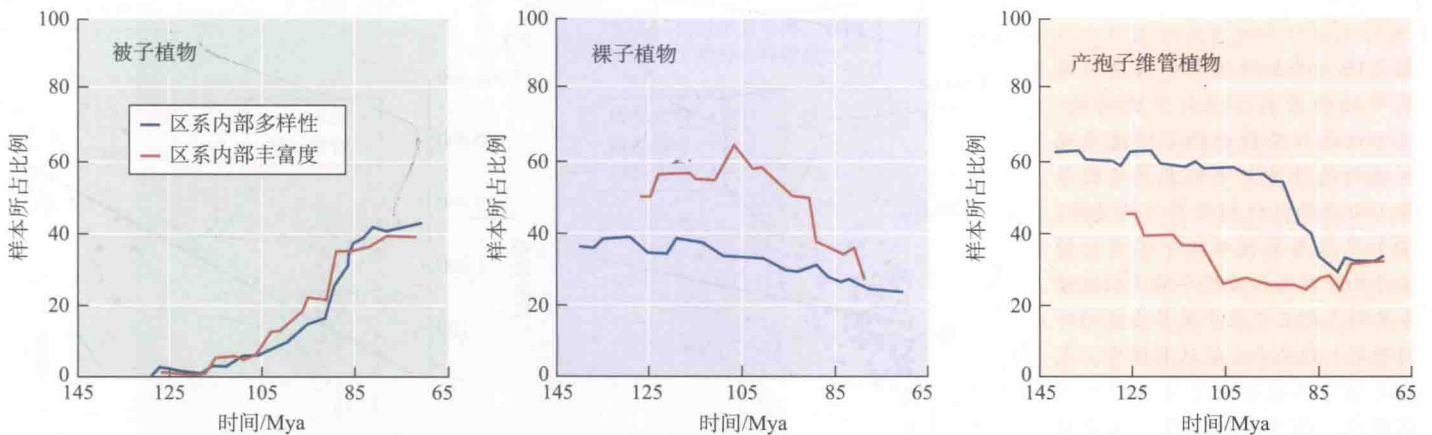




图 7.18 侧颈亚目与隐颈亚目的海龟取代了之前处于优势的两栖龟，后者几乎完全灭绝。(A) 两栖龟，通过已知最早的龟骨骼化石（原颚龟，上三叠纪）复原而来，它不能把头缩回去以获得保护。(B) 蛇颈龟，例如澳洲长颈龟，属于侧颈亚目，可以把脖子弯向一侧藏到龟甲下。(C) 隐颈亚目的龟，以一种东方箱龟为代表，可以通过垂直弯曲脖子来把头完全缩到龟甲内。(A 由 E. Gaffney 惠赠，来自美国自然历史博物馆)

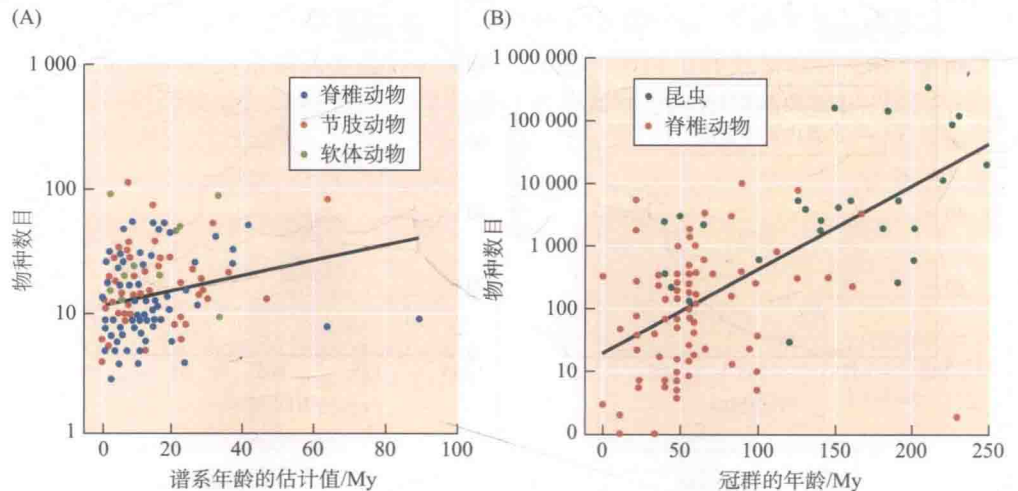
为什么某些类型的生物比其他类型更为多样化？

在动物的门中，节肢动物门包含超过 1 000 000 个物种，而棘头动物门（头部长满刺的蠕虫）只包含大约 1 150 个物种。人们已经记录了大约 400 000 种甲虫（鞘翅目），但是记录在案的蝎蛉（长翅目）只有 550 种。啮齿目包含大约 2 280 个种，而管齿目只有一个种（非洲食蚁兽）。世界上有超过 22 500 种兰花，但是银杏属只有一个种（参见图 5.17C）。为什么类群之间多样性的差别如此之大？许多研究试图从系统发生学的角度来解释这个问题。

人们提出，不同地区物种多样性不同可能是因为地区的“年龄”（积累物种的时间）不同，多样性增长的速度不同，或者地区的容纳量（carrying capacity，在平衡状态下能存在的物种数目）不同（参见图 6.26）。差不多同样的假说可以解释为什么不同谱系（以高阶元分类群为代表）的多样性不同。这些假说并不相互排斥，也不总是相互独立的。例如，当一个谱系接近平衡状态时，分化的速率会下降。这样，相同年龄谱系的多样化速率就和它们平衡时的容量是相关的了。

不同谱系之间物种多样性的差别主要是通过它们的年龄不同来解释。Mark McPeck and Jonathan Brown（2007）从动物界三个不同的门中收集了 163 个类群的分子系统发生学资料。他们发现，总体上说，无论是使用时间校正的分子序列差异（图 7.19A）还是用化石记录最早出现的时间（图 7.19B）进行相关性分析，物种的丰富度和都和多样化速率无关，而是和谱系的年龄相关。由此，许多类群有更多的物种，仅是因为它们起源更早，所包含物种数目增长的时间更长。但是这种相关性并不是很严格，其实一些现在很“单薄”的古老谱系（例如只包含一个

图 7.19 谱系的物种丰富度与谱系年龄的关系。(A) 节肢动物、软体动物和脊椎动物不同谱系现存物种的数量与它们隶属目的年龄（由分子系统树估算）的关系。(B) 昆虫与脊椎动物中不同目的现存物种数与该目的年龄（由该谱系类群在化石记录中最早出现的时间确定）的关系。从这些图中，尤其是由化石数据为基础的图中可以看出，物种的丰富度与谱系的年龄有相关性。（来自 McPeck and Brown 2007）



种的银杏属)曾经高度多样化过。

有若干种方法可以在物种多样性和单位类群的多样化速率(r , 生成速率 S 与灭绝速率 E 的差值)之间建立联系。其中一种是用 $N_t = N_0 e^{rt}$ 来估算许多独立谱系的平均多样化速率 r : N_t 是现存物种的数目, t 代表时间或年龄, 通过DNA序列差异进行估计或源自化石证据。例如, Susana Magallón 和 Michael Sanderson (2001) 使用化石数据来估算开花植物谱系的年龄(t), 并探究现存谱系的多样性是否与 r 相关。他们发现, 尽管大体上老的谱系有更多的物种, 但是相对于它们的年龄, 有的谱系物种很丰富, 有的则很贫乏(图7.20)。那是因为有些谱系的多样化速率异常得高或低。如果谱系的多样化速率 r 很低, 那么相对于年龄, 其物种数就偏少(例如, 睡莲目的 $r = 0.031$, 只包含85个种)。几乎所有 r 值极高的谱系都拥有丰富的物种; 例如, 菊目的 $r = 0.272$, 拥有大约26 000个物种。但是一些大的谱系, 例如一品红及其近缘种(大戟科), 物种丰富是因为它们历史悠久, 而不是因为较高的多样化速率。与植物的情况类似, 现存的脊椎动物中超过85%的物种属于六个有较高多样化速率的谱系: 三个硬骨鱼谱系, 一个蜥蜴和蛇的谱系, 鸟类以及一个包括大多数有胎盘哺乳类的谱系(Alfaro et al. 2009)。让我们简单探究一下是哪些可能的原因导致了不同谱系增长速率的差异。

正如我们所见, 无论是古生物学还是系统发生学都有证据表明, 分化速率是多样性依赖的, 即速率随着类群数目的增加而降低(参见图7.3和7.14)。这种结果暗示我们, 随着生成速率与灭绝速率慢慢接近, 类群的数目会达到平衡。不同

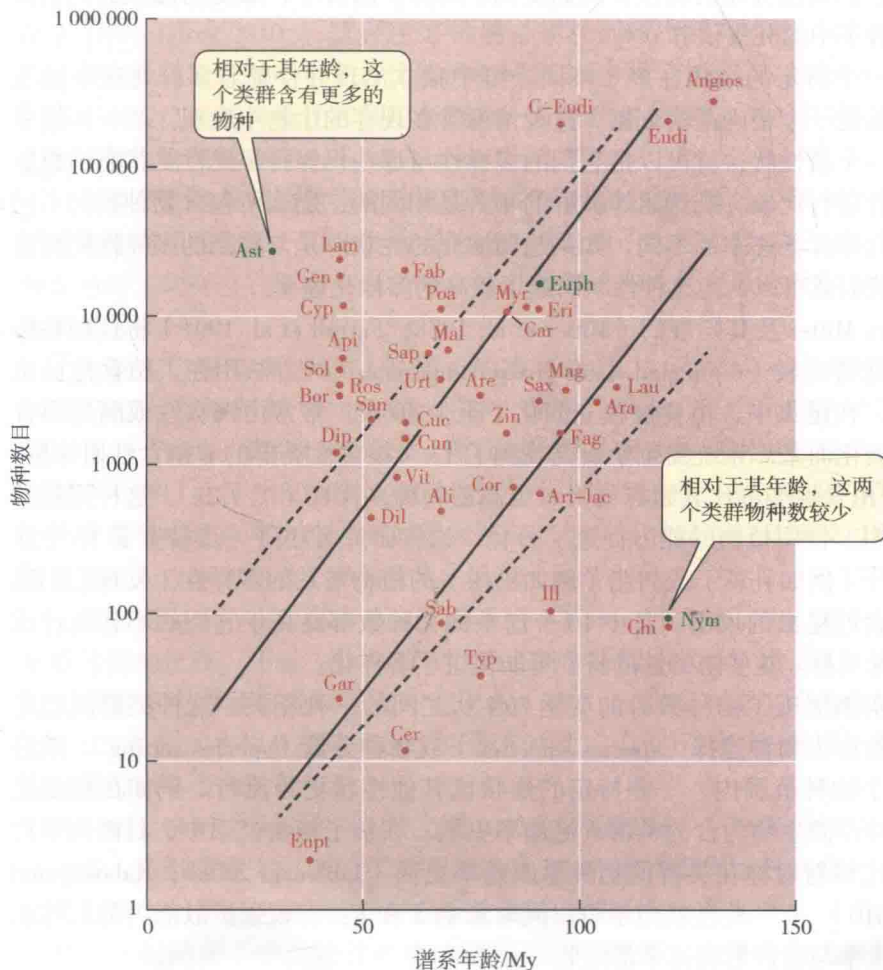


图7.20 一些谱系中现存物种的多样化速率可以解释它们现今的多样性。将开花植物中一些高阶元分类群的现存物种数对应所属谱系的年龄进行作图。假设每一个谱系的多样化速率与被子植物整体的速率相同, 平行线之间表示多样性相对于谱系年龄出现的多样性变化范围(实线假设没有灭绝, 虚线假设有极高的灭绝速率)。在平行线之间类群分化的程度与根据其年龄得到的期望值相符。平行线范围外类群的多样性相对于其年龄格外高(例如Ast)或格外低(例如Nym), 这显然是源于它们格外高或格外低的多样化速率。绿色标出的类群在本书正文中提到, 它们分别是: Ast (Asterales, 菊目); Euph (Euphorbiaceae, 大戟科); Nym (Nymphaeales, 睡莲目)。(来自 Magallón and Sanderson 2001)

谱系达到平衡时的多样性可能不同，因为许多因子，如谱系中物种能利用的资源不同，会影响平衡状态时的物种数量。Mark McPeck (2008) 通过计算机模拟证明物种间的竞争会导致多样化速率的降低：一开始，如果新种所需的资源与已有物种重叠程度不大的话，该新种就能存活下来。但是随着物种数目的增长，资源被占用的比例越来越高，新种也越来越难挤进来。这些新种因为与现有物种的竞争而灭绝，这被称为**竞争排斥** (competitive exclusion)。McPeck 同时也发现，即使新形成物种的生态位与已有物种完全一致，竞争排斥也需要相当长的时间，以至于新种在多样性中占据了相当大的比例 (参见 Hubbell 2006; Rosindell et al. 2010)。进一步，如果物种演化得更为特化，对资源进行更好地细分，平衡状态的多样性就会更高 (参见第 19 章)。因为某些原因，一些谱系的物种多样性还可能继续上升，并没有达到平衡状态。当前的物种多样性是否已经达到平衡状态仍是一个未知数 (Richlefs 2007; Wiens 2011)。

生物特性对分化的影响

一些影响物种形成或灭绝速率的特性会造成不同谱系多样化速率的差异。但是想要明确找出引起某一谱系迅速分化的具体特性是很困难的，因为在谱系中该特性是和许多其他特性相关联的，其中每一个特性都有可能加快物种的形成或降低灭绝的风险。例如，被子植物的分化程度高于裸子植物，这可能是因为它们之间有明显不同的特性：具有可以吸引动物传粉者的花。但是，我们不能排除其他可能导致它们快速分化的特性，例如受到子房保护的种子，双受精形成的三倍体胚乳来为种子中的胚提供养分等。

如果一个特定的性状在多个不同类群中独立出现并伴随着多样化速率的变化，那这就是一个很确凿的证据。这种情形常在现存的生物中发现。当一些谱系中出现了一个新性状，就可以把它们多样性和那些仍保持祖先性状状态的姐妹类群多样性进行比较。既然姐妹类群的年龄是相同的，那么所包含物种数的不同一定是来自多样化速率的不同。如果趋同演化的性状总是与较高的多样性同时出现，那么我们就可以认为这种性状引起了较高的多样化速率。

Charles Mitter 及其同事们 (Mitter et al. 1988; Farrell et al. 1991) 将这种被称为**重复姐妹群比较** (replicated sister-group comparison) 的方法用在了植食性昆虫和植物上。在昆虫中，植食性独立演化了至少 50 次，常常由肉食性或腐殖质食性的祖先演化而来。系统发生学研究找到了 13 个植食性类群的非植食性姐妹群，其中 11 个植食性类群比其姐妹群具有更高的物种多样性 (图 7.21)。这种强烈的相关性表明，食用植物的能力促进了分化。这些研究者还进一步检查了 16 个演化出了乳汁 (例如乳草) 或树脂 (例如松树) 的植物谱系的多样性，发现它们都能防止植食性昆虫的攻击。其中 13 个谱系的物种数都要高于它们的不含乳汁或树脂的姐妹类群。这些防御性的特征可能促进了多样化。

这些实例展现了物种数目的变化与性状之间的一种相关。这种类群间稳定性的差异被称为**物种选择** (species selection) 或**物种分选** (species sorting)，最终导致在整个物种范围内，一些特定的性状比其他性状更为流行。例如在腹足类中，以多种浮游生物为食的类群灭绝速率更低；在被子植物谱系中，具两侧对称花的类群比辐射对称花类群的物种形成速率更高 (Jablonski 2008b; Rabosky and McCune 2010)。有一些性状似乎可以同时影响 S 和 E ：有较强扩散能力的软体动物其灭绝速率与物种形成速率都较低。

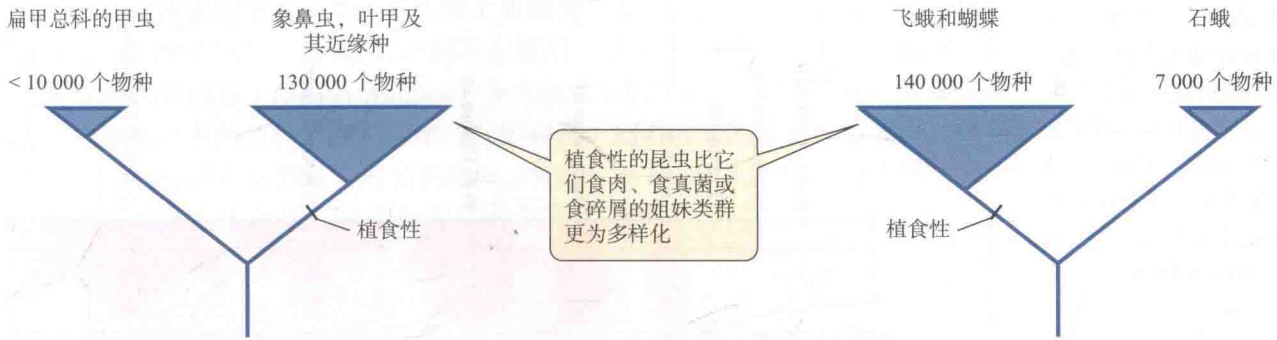


图 7.21 植食性昆虫谱系与食肉、食真菌或食碎屑的姐妹谱系构成的重复姐妹群比较。植食性谱系总是多样性更高，证明其多样化速率更高。(数据来自 Mitter et al. 1988)

适应辐射

适应辐射是指在相对较短的时间内产生了有不同适应性性状的众多物种（参见第 3 章）。有一些适应辐射，例如加拉帕戈斯群岛上达尔文地雀（图 3.22），产生的物种较少，但也有一些适应辐射（例如非洲大湖区的兰花；图 3.24）产生了数百个物种。

适应辐射由多次物种形成事件产生。近缘物种常占据比较相似的生态位，有时被统称为**适应带**（adaptive zone）。例如，有许多以昆虫或水果为食的夜行性蝙蝠，占据了两条与昼行性的食虫或食水果的鸟类不同的适应带。术语“生态空间”可以近似认为是一系列适应带的集合。一般认为，当一个谱系遇到新的生态机遇并通过分化占据一条适应带时，适应辐射就发生了（Gavrilets and Losos 2009; Glor 2010; Losos 2010）。这种生态机遇必须在地理上可行；也必须在生态上可行，即资源还没有被竞争上占优势的物种完全利用；并且适应辐射的祖先类群必须演化出或已经拥有能让其利用新资源、占据新栖息地的一种适应性。这样的适应过程被称为**关键适应**（key adaptation）。

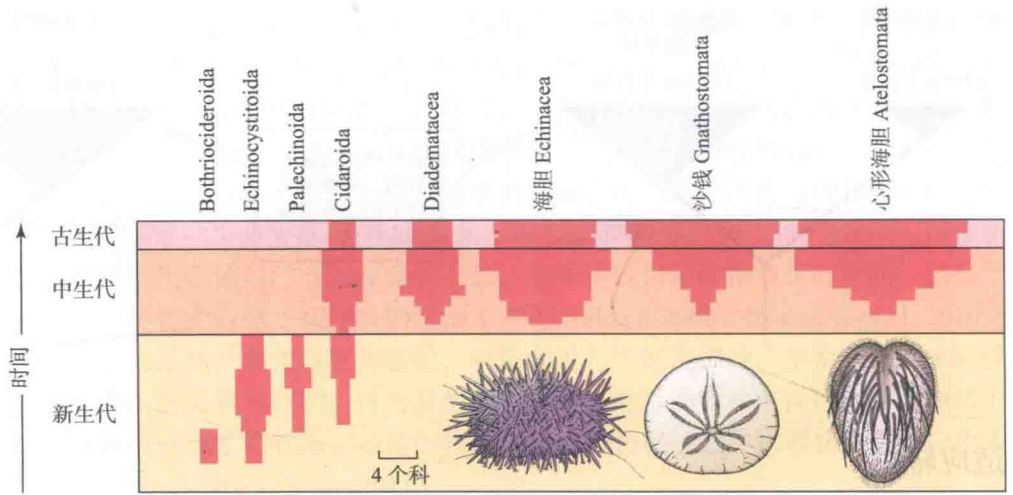
定居在岛屿或湖泊的物种会遇到更多的生态机遇，因为在那里会遇到尚未被其他物种利用的资源。因此最著名的适应辐射例子常常来自这样的地方。当物种灭绝时，同样会有资源空余出来；这也解释了为什么大灭绝后存活下来的谱系能快速增长。

关键适应是多样性随时间增长的重要推动力（Niklas et al. 1983; Bambach 1985）。例如在海胆纲（Echinoidea）中，中生代早期有三个目的多样性迅速上升（图 7.22）。其中，海胆目演化出了强壮的下颚从而能够利用更多各类食物。心形海胆（不全口总目）和沙钱（有颌总目）专一埋在沙中，靠有机碎屑为生。关键适应带来了栖息地与食性方面的重大转变，包括形成扁平的身体及可以捕捉有机碎屑并送入口中的高度多样的管足。

系统发生分析往往可以确定关键适应。其中一种方法是我们之前讨论过的重复姐妹群的比较。还有一些方法可以确定某个新的性状是关键适应，只要该性状与大的谱系中物种爆发联系在一起（Ree 2005）。例如，耧斗菜花瓣的长距（图 3.21）与较高的多样化速率相关，可能是因为它们使不同的物种可以利用不同形态的昆虫和鸟类来进行传粉（图 7.23）。

一些关键适应性状是对祖先性状的修饰，而不是一个全新的性状。例如达尔文地雀，只是喙的大小和形状不同。进一步，在物种多样性较高谱系中的物种如林莺（图 7.3）等，只在生态上比较关键的一些性状上有细微的差别。在这些以及其他类似的例子中，物种形成的速率可能非常高，这是因为迅速演化的性状

图 7.22 棘皮动物中海胆类几个类群的多样性随时间发生的变化。每个类群对称剖面的宽度表示类群中科的数目。在中生代和新生代，海胆（海胆目）、沙钱（有颌总目）和心形海胆（不全口总目）的多样性由于文中所述的关键适应而大幅上升。（来自 Bambach 1985）



虽然没有造成生态上的改变，但是阻止了不同变异类型之间的杂交（参见第 18 章）。这些例子可能并不能算是真正的适应辐射。

用计算机进行模拟后发现，适应辐射常常表现为一次“早期爆发”提升了多样性，随后伴随着生态和形态上多样性的爆发（Gavrilets and Losos 2009）。物种多样性及其差异的增长速率随着新物种的加入和生态机遇的减少而降低。正如我们前面所见的那样，化石记录中多样性的增长速率符合这种模式，另外形态差异的扩大速度也同样符合这种模式（例如有蹄类的臼齿；图 7.7）。正如我们之前看到

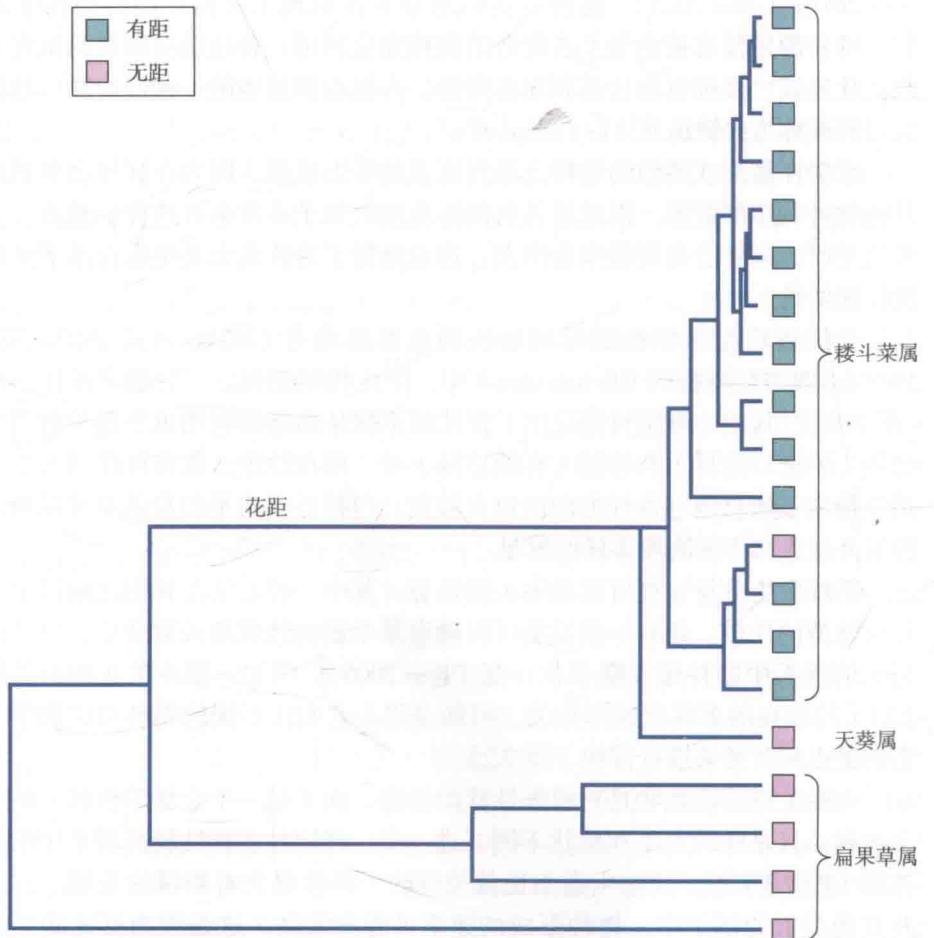


图 7.23 展示适应辐射的系统发生树。楼斗菜属 (*Aquilegia*) 植物演化出花距后，在极短时间内形成了众多新种，对应图中物种形成事件之间极短的分枝。无花距的姐妹群（扁果草属 *Isopyrum*）的分化没有这么快也没有这么丰富。（来自 Ree 2005；数据来自 S. A. Hodges and M. L. Arnold）

的, 多样化速率的爆发在系统发生树上表现为一个分支点与其后继分支点之间的枝长很短(图 7.2A)。这种模式有时不仅适用于多样性, 对差异大小也是适用的。在大安地列斯群岛(Greater Antilles)分化的安乐蜥属(*Anolis*)物种, 其在身体大小和腿长度上的差异的增长速率一开始很高, 随着时间的流逝慢慢变缓。速率尤其会受到谱系中类群数目增长的影响(Mahler et al. 2010)。但是在许多动物的谱系中, 身体大小和外形的变化在其整个演化过程中都是稳定的(Harmon et al. 2010)。

影响多样性的其他因素

把全球生物按照地理区域进行划分被称为区系分区(provinciality)。一个动物或植物的区系是指包含着大量不同本地类群的一个区域(参见第 6 章)。目前世界动植物的区系数目是古往今来最多的。在中生代与新生代, 生物类群存在着一种由全球性的分布变得更区域化的趋势。这种趋势一直延续到今天。一些古生物学家认为, 这可能是当今全球生物多样性上升的主要原因之一(Valentine et al. 1978; Signor 1990)。

在中生代, 泛大陆首先分裂为劳亚古陆和冈瓦纳古陆, 然后再分裂成现在不同的大陆板块。在大西洋和太平洋地区, 海洋动物沿纬度方向分布在越来越多的区系中。类似地, 在中生代晚期和新生代, 每一块主要大陆板块上都发展出了截然不同的陆地动物群。这样, 那些曾经占据了较大纬度范围的恐龙及其他中生代的类群让位给了纬度分布更为狭窄的现代脊椎动物。大陆板块的漂移并占据更大的纬度范围, 形成了一个比以前更强的沿纬度变化的温度梯度(Valentine et al. 1978)。环境多样性的上升和陆地的破碎化都促进了趋异性演化并阻止了物种间的交流, 而物种间交流会通过竞争或捕食导致多样性下降。

物种间的一些相互作用会引起灭绝, 例如捕食者和病原体的效应。尽管如此, 一个谱系中物种数目的增加迟早会引起其他相关物种数目的上升——尤其是可作为资源利用的生物, 如寄生者和共生者等。这种多样性带来更高多样性的例证主要来自对现存生物的研究。例如, 热带雨林比温带森林有更多植食性的昆虫, 因为热带雨林有更多种类的植物——昆虫可以向不同方向特化并对植物加以利用(Novotny et al. 2006, 2007; Dyer et al. 2007)。根据蝴蝶类最大科的系统发生关系, Nikas Janz 及其同事(2006)挑选了成对的姐妹类群来进行研究, 这些姐妹类群在其幼虫食用植物种类的多样性上有差异。在 22 对组合的 18 个组合中, 宿主植物多样性高的类群其自身物种数目也较多, 符合前面的预期, 即植物的分化有助于昆虫的物种形成和分化。在许多这样的例子中, 分子钟分析显示, 在植物的谱系分化之后, 那些利用它们的昆虫才开始分化(Winkler and Mitter 2008)。

剧烈的气候变化常伴随着灭绝速率的上升。同时, 气候变化还伴随着生物栖息地以及植被类型的改变, 导致其中生物的进一步分化。哺乳类区系的改变与气候变化相关(Figueirido et al. 2012); 例如在始新世中期, 气候变得更加干冷, 很多区域的亚热带森林被稀树草原大范围替代, 灵长类和其他生活在树上的哺乳类数目下降, 同时大型食草动物数目上升(Janis 1993)。但就总体来说, 与关键适应或生物间相互作用相比, 气候变化对多样性进化的影响尚不十分清楚(Alroy et al. 2000)。

小结

1. 多样化的单位平均速率等于单位时间的类群生成(或物种形成)速率减去灭绝速率。分析化石记录的多样性需要先修正因化石记录不完备而带来的偏差。根据现存物种时间校正的系统发生历史,也可以推断多样化速率、物种形成速率及灭绝速率。

2. 骨质化的海洋动物多样性在整个显生宙中是上升的,但这种上升的一些细节尚不清楚。多样性似乎在寒武纪出现上升并接近平衡,并持续了古生代三分之二的时间;然后经历了二叠纪末的大灭绝,中生代之后多样性继续上升,但是时断时续且速率有变化。

3. 在整个显生宙,灭绝的本底速率(在大灭绝之间)下降了,可能是因为容易灭绝的高阶元分类群在较早阶段就灭绝了。

4. 目前一共确认了五次大灭绝事件,分别处在奥陶纪、泥盆纪、二叠纪、三叠纪和白垩纪。剧烈程度空前的二叠纪末大灭绝的原因尚不清楚,但是人们猜测可能是由火山喷发释放的大量熔岩引起的。一个来自外太空的物体在白垩纪末撞击到地球,可能是导致不可飞行恐龙在内众多类群最后灭绝的原因。

5. 灭绝速率较高的阶段过后,随之而来的常常是新类群的迅速生成。这可能由于之前占据相似生态位物种的灭绝释放了大量空间和生态位的缘故。新分化的类群有时通过直接竞争来替代其他类群。但在更多情况下,只有原先的优势类群灭绝之后,新类群才能取而代之。

6. 类群的灭绝和生成速率都是多样性依赖性的。这个结论暗示多样性趋向于一个平衡状态,但现今多样性与平衡状态下多样性的差距尚不知晓。

7. 当今类群之间在物种丰富度上存在差别,在某些情况下源于它们多样化速率的不同,而在另一情况下则是因为谱系的年龄不同或是因为多样性的平衡点不同。

8. 多样性随时间的增长似乎主要源自对空缺或未被利用生态空间的适应,这常常是关键适应演化的结果。板块构造和生物间相互作用引起的区系分区也会影响多样性。在生物相互作用中,每一新物种都可以成为新的消费者物种或共生者物种所利用的资源。

重要术语

本底灭绝 background extinction

差异 disparity

大灭绝 mass extinction

多样性依赖因子 diversity-dependent factor

关键适应 key adaptation

红皇后假说 Red Queen hypothesis

近代干扰 pull of the Recent

竞争排斥 competitive exclusion

谱系-时间图 lineage-through-time plot

容纳量 carrying capacity

区系分区 provinciality

适应带 adaptive zone

物种分选 species sorting

物种选择 species selection

指数增长 exponential growth

延伸阅读推荐

本章的大多数主题可参阅 M. Foote 和 A. I. Miller 编著的一本优秀的古生物学教科书: *Principles of Paleontology* 第三版 (W. H. Freeman, New York, 2007)。更进一步学习,还可以阅读 D. Jablonski 等编著的 *Evolutionary Paleobiology* (University of Chicago Press, Chicago, 1996)。

二叠纪末的大灭绝是一本 D. H. Erwin 所著畅销书的主题: *Extinction: How Life on Earth Nearly Ended* 250

Million Years Ago (Princeton University Press, Princeton, NJ, 2006)。有关大灭绝及其后果,以下作者进行了很好的综述: R. K. Bambach 的“Phanerozoic biodiversity mass extinctions” [*Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 34: 127-155 (2006)]; D. Jablonski 的“Mass extinctions and macroevolution” [*Paleobiology* 31 (Supplement): 192-210 (2005)]。

有关适应辐射,请参阅 R. E. Glor 的“Phylogenetic

insights on adaptive radiation" [*Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 251–270 (2010)]; D.

Schluter 的 *The Ecology of Adaptive Radiation* (Oxford University Press, Oxford, 2010)。

问题和讨论

1. 试述在一个高阶元分类群中, 物种形成速率与多样化速率的区别。一个分类群现有的物种数目和它的物种形成速率、多样化速率之间可能是什么关系?

2. 不同类群现有物种数的差异是什么因素造成的? 用什么方法可以确定这种差异形成的原因?

3. Ehrlich 和 Raven (1964) 认为植食性昆虫与植物间的协同进化导致了植食性昆虫极高的多样性。Mitter 等 (1988) 发现植食性的演化与昆虫多样化速率的上升是相关的。但是, 化石记录显示昆虫中科级数目的上升速率并没有随着开花植物的多样化爆发而加快 (Labandeira and Sepkoski 1993)。试提出一些假说来解释这种明显的矛盾, 并设计一些验证方案来检验这些假说。

4. 在演化过程中, 物种数量增加的原因之一可能是物种利用资源的特化程度得到提高, 因为这使得更多物种可以通过细分资源达到共存。讨论一下我们可以用哪些方式 (使用化石记录或现存生物) 来验证一个谱系在演化过程中是否存在物种越来越特化的现象。

5. 在若干海洋无脊椎动物的谱系中, 新的目级谱

系总是先出现在浅海环境的化石记录中, 只有到了较晚时期才出现在深海环境中 (Jablonski and Bottjer 1990)。这是为什么? 注意: 尚未有人给出过确凿无疑的解释, 因此请大胆想象。

6. McPeck 和 Brown (2007) 的分析显示, 拥有物种数目较少的谱系可能非常年轻。事情一定是这样的吗? 有没有别的解释呢? 你能提供支持这些解释的一个或几个证据吗? 这样的证据应当包括哪些内容呢?

7. 物种丰富度的重复姐妹群比较法是用来寻找导致更高物种丰富度的具体适应性状。反过来, 有没有什么方法可以确认到底是什么因素导致了类群的衰退或灭绝?

8. 关于类群多样性式样及其历史成因的科学争论仍在继续。分析这些争论, 并判断是否某一方已经解决了这个问题。如果没有, 那么可以进一步进行哪些研究以便解决这个问题? 以植食性甲虫 (叶甲科) 为例进行分析, 叶甲科昆虫与它们的宿主植物之间有很长的协同进化历史 (参见 Farrell 1998; Farrell and Sequeira 2004; Gómez-Zurita et al. 2007)。

(王子猛、饶广远译, 王宇飞校)

遗传变异的起源

进化的基本过程就是种群或物种的遗传特性发生变化的过程，这一变化改变了种群的遗传组成。因此，要理解进化，就需要了解遗传学的基本原理，了解在遗传水平上能够改变生物体特征的若干过程。

种群和物种的遗传变化始于生物体携带的遗传物质的变化——突变。每个基因、DNA 序列的每个变异、物种的每个特性、甚至每个物种本身，它们的存在都归功于突变过程。突变并非进化的原因，它只不过像是汽车油箱里的燃料推动汽车运动一样。但突变是进化的必要条件，是不可或缺的要素，就像燃料一样，虽然不是充分条件，却是汽车在公路上一直行驶下去的必需品。突变的重要作用使之成为分析进化原因的合理起点。

过去几十年，分子生物学技术的进步完全改变了我们对突变属性和过程的认识。虽然很多不同类型的 DNA 改变以及它们对个别基因的影响已经被描述，但当今的突变研究已进入到一个全新阶段——我们有可能阐明各类突变如何塑造了整个基因组。科学史上的里程碑之一是 2001 年 2 月同时公布的两份人类基因组全序列“草图”，一份来自国际人类基因组测序联盟（2001），另一份则出自一家私人公司（Venter et al. 2001）。从此以后，几乎每周都有其他物种的全基因组序列被公布，因此我们可以比较众多病毒、细菌，以及从单细胞寄生物到水稻、海胆和鸭嘴兽等真核生物的遗传差异。这些序列比较给我们提供了大量前所未有的有关进化过程和进化历史的信息（见第 20 章）。但接下来我们也会看到，很多有关突变在进化中起何作用的问题并未得到圆满解答，我们还需要除分子数据之外的更多证据。

基因和基因组

我们先从分子水平开始阐述突变，但这需要我们简单回顾一下遗传物质及其组织结构。

除某些病毒的遗传物质是 RNA（核糖核酸）外，其他生物的基因组均由 DNA（脱氧核糖核酸）组成，而 DNA 则是由一系列核酸碱基对（bp）组成，每个碱基对又由一个嘌呤〔腺嘌呤（A）或鸟嘌呤（G）〕和一个嘧啶〔胸腺嘧啶（T）或胞嘧啶（C）〕组成。黑腹果蝇（*Drosophila melanogaster*）的单倍体（配子）的基因组大约有 1.5×10^8 个碱基对，而人的单倍体基因组大约有 3.2×10^9 个碱基对（32 亿）。DNA 含量在不同生物间也有很大差异：如蝶螈目物种间 DNA 含量差异可以超过 100 倍，有些甚至比人类 DNA 含量高 100 倍；而单细胞原生生物无恒变形虫（*Amoeba dubia*）的基因组大小是人类的 200 倍！

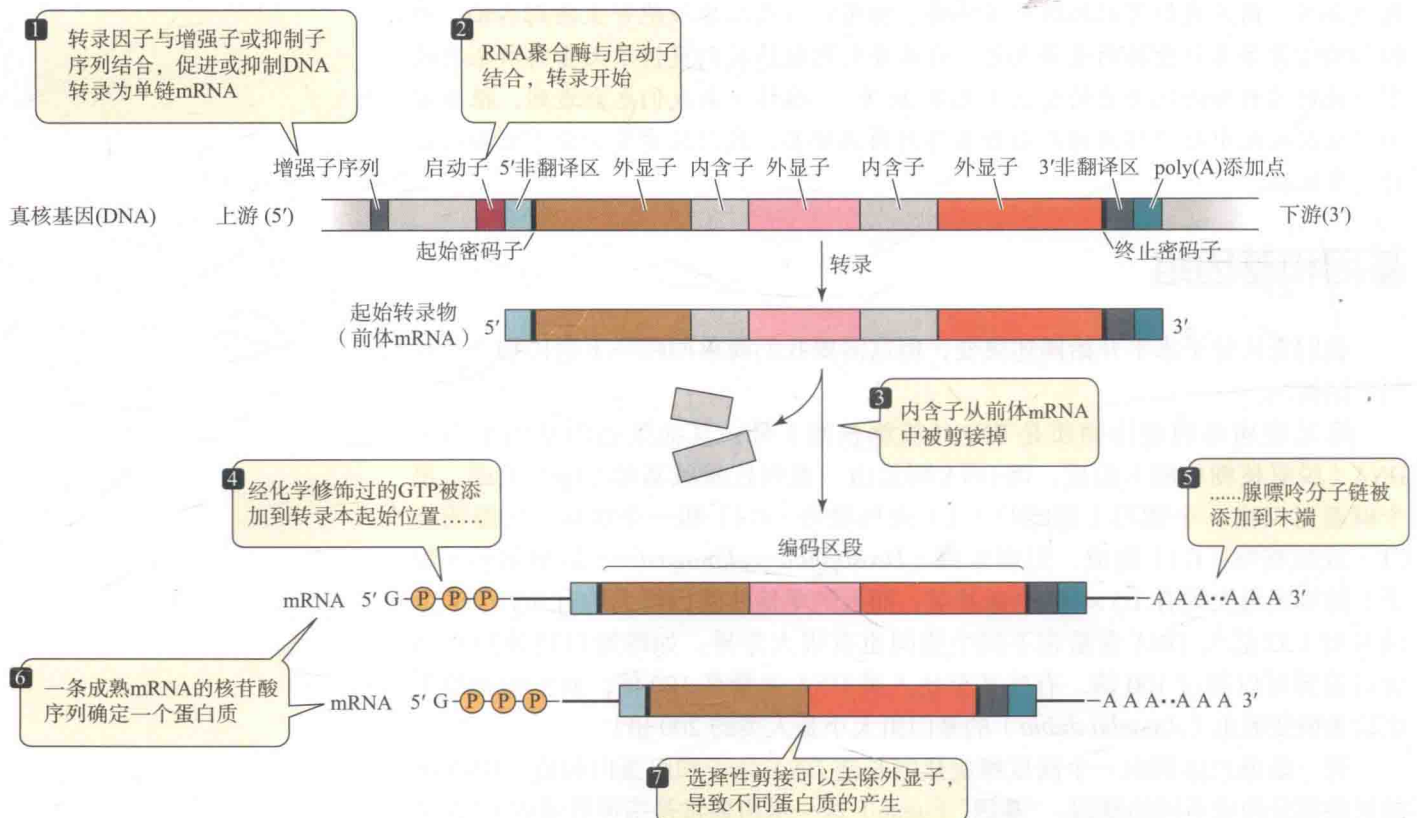
每一条染色体都由一个高度螺旋化的长链 DNA 分子和组蛋白构成。DNA 链的某些部分构成不同的基因。“基因”（gene）这一术语通常是指可转录成 RNA 的

一段 DNA 序列，包括在转录时起调节作用的任何非转录区域。“基因座”（locus，复数形式为“loci”）这一术语准确来说是指某一特定基因在染色体上所占的位置，但是它常被用来指代基因本身。人类基因组中有几千个基因编码并不翻译成蛋白质的核糖体 RNA 和转移 RNA（rRNA 和 tRNA）。在小型开花植物拟南芥（*Arabidopsis*）中，蛋白质编码基因的数量大约为 26 000 个，在真菌酵母（*Saccharomyces*）中大约为 6 000 个，在果蝇中为 16 000 个，而在小鼠和人类中大约有 24 000 个。

蛋白质编码基因中的一条链被转录成 RNA。转录过程由调控区（control region）控制，该区域为非转录序列，包括增强子（enhancer）和抑制子（repressor），其他基因产生的调节蛋白能与其结合 [调控区位于顺式（*cis*）位，毗邻编码序列，而调节蛋白或转录因子，则由位于基因组其他地方的基因进行编码，相对于被调控的基因而言位于反式（*trans*）位]。一个基因可能有多种不同的增强子序列。

在真核生物中，多数基因包括内含子（intron，基因内的一段序列，当该基因的成熟 RNA 转录本形成时会被剪接掉）和外显子 [exon，保留在成熟 RNA 转录本（图 8.1）中的散在序列]。多数外显子负责编码完整蛋白质的一个部分，而基因的调控区（如增强子）可能与编码区有一定距离，通常位于编码区“上游”，但有时也位于编码区“下游”或在内含子内。人类基因编码区平均长度为 1 340 ~ 1 500 bp（编码 445 ~ 500 个氨基酸），平均含 8.8 个外显子，由总长为 3 365 bp 的多个内含子隔开。当一个基因被转录后，从内含子转录来的部分在酶的作用下被剪接掉，而从外显子转录来的部分则组成信使 RNA（mRNA）。当成熟 mRNA 对应于多个外显子时，选择性剪接（alternative splicing）能使单个基因编码出多个蛋白质。人类基因组中至少 35% 的基因会发生选择性剪接，因此能产生的蛋白质数量远超过基因的数量。

图 8.1 一个真核基因的初始转录本（前体 mRNA）及成熟 mRNA 转录本。在编码序列上游显示调控转录蛋白与增强子及抑制子序列结合。转录从 5' 到 3' 方向进行，内含子被转录，但继而从前体 mRNA 中被剪接掉。成熟 mRNA 编码片段（翻译后产生蛋白质）对应于基因的外显子。在某些基因中，选择性剪接可能产生几种不同的 mRNA。UTR（非翻译区）有时包括调控序列。



在核糖体、酶和 tRNA 的作用下，mRNA 会根据遗传密码 (genetic code) 被翻译成多肽或蛋白质，一个碱基三联体 (密码子, codon) 决定了正在生成的多肽链中的一个特定的氨基酸。与 DNA 密码互补的 RNA 密码 (图 8.2) 由 $4^3 = 64$ 个密码子组成，但它们只编码 20 个组成蛋白质的氨基酸。换言之，遗传密码是有冗余的：多数氨基酸由两个或两个以上同义密码子 (synonymous codon) 编码。密码子上的第三位是最“简并的”。比如，所有 4 种 CC- 密码子 (CCU、CCC、CCA、CCG) 都编码脯氨酸。第二位的简并性最小——替换第二位碱基通常会导致氨基酸的改变。64 种密码子中有 3 个是结束翻译的“终止”(“链末端”)信号，另有 5 个密码子的第三位替换也会产生“终止”密码子，从而生成不完整、通常没有功能的蛋白质。

尤为奇妙的是，遗传密码从病毒、细菌到菠萝和哺乳动物几乎是通用的。此外，转录和翻译的机制也非常一致，因此如果将海胆的 DNA 或 mRNA 注入青蛙中，一样可以翻译成蛋白质。这种一致性是遗传工程的基础，比如在农作物基因组中插入能编码天然杀虫剂的细菌基因。

人类基因组中大约只有 2% 的部分编码蛋白质。正如我们已经了解的，靠近被转录基因的非编码 DNA 通常在转录过程中起调控作用，某些内含子也有调控作用。不久之前，人们都还以为真核生物中的多数非编码 DNA 都是没有功能的“垃圾 DNA”，但目前有证据表明很多此类 DNA 有十分重要的功能。大约 80% 的此类 DNA 被转录成能够执行各种功能的 RNA，而很多其他非转录区是与转录调控蛋白结合的“控制”序列。不过，人们尚未完全弄清这类 DNA 的作用。基因组中真正非功能区的碱基对序列突变不会影响生物体，因此也不受自然选择的约束 (见第 10 章)。

一些非编码 DNA 由高度重复的序列组成。例如，45% 的人类基因组是由多达 430 万个重复元件组成的，每个元件包含由几个碱基对组成的重复序列，这些很短的序列有时被称为微卫星 (microsatellite)，它们通常以串联重复 (tandem repeat) 的形式出现，在某些物种中数量可能超过 20 亿。其他可能包含编码 DNA 的重复序列包括：100 ~ 400 bp 的短散在重复序列 (SINE)、长度超过 5 kb 的长散在重复序列 (LINE) 以及 DNA 转座子。这些重复元件可能发生转座 (transposition)：DNA 片段被复制后插入到基因组新的位置，也可能就是转座的产物。能转座的 DNA 序列被称之为转座因子 (transposable element, TE)。

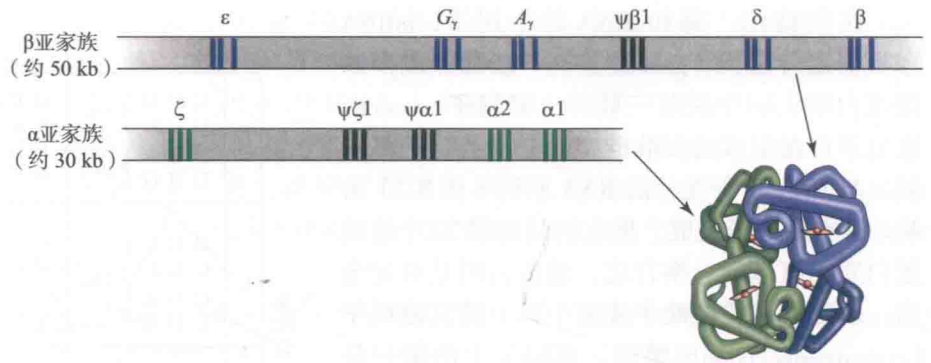
很多蛋白质编码基因都隶属于不同的基因家族 (gene family)，即序列相似且功能常常相关的基因群。例如，人类血红蛋白基因家族包括 α 和 β 两个亚家族，位于不同的染色体上 (图 8.3)，在出生前后，不同的 α 和 β 多肽链组合在一起形成不同类型的血红蛋白。基因家族是重复序列随时间而逐步分化的例证。某些基因家族，如哺乳动物嗅觉受体基因家族，拥有一千多个功能成员。 α 和 β 血红蛋

		第二个核苷酸				
		U	C	A	G	
第一个核苷酸	U	U U U } Phe U U C } U U A } Leu U U G }	U C U } U C C } Ser U C A } U C G }	U A U } Tyr U A C } U A A } 终止 U A G } 终止	U G U } Cys U G C } U G A } 终止 U G G } Trp	U C A G
	C	C U U } C U C } Leu C U A } C U G }	C C U } C C C } Pro C C A } C C G }	C A U } His C A C } C A A } Gln C A G }	C G U } C G C } Arg C G A } C G G }	U C A G
	A	A U U } A U C } Ile A U A } A U G } Met	A C U } A C C } Thr A C A } A C G }	A A U } Asn A A C } A A A } Lys A A G }	A G U } Ser A G C } A G A } Arg A G G }	U C A G
	G	G U U } G U C } Val G U A } G U G }	G C U } G C C } Ala G C A } G C G }	G A U } Asp G A C } G A A } Glu G A G }	G G U } G G C } Gly G G A } G G G }	U C A G

- | | | | |
|-----------|----------|-----------|-----------|
| Phe: 苯丙氨酸 | Ser: 丝氨酸 | Tyr: 酪氨酸 | Cys: 半胱氨酸 |
| Leu: 亮氨酸 | Pro: 脯氨酸 | His: 组氨酸 | Trp: 色氨酸 |
| Ile: 异亮氨酸 | Thr: 苏氨酸 | Gln: 谷氨酰胺 | Arg: 精氨酸 |
| Met: 甲硫氨酸 | Ala: 丙氨酸 | Asn: 天冬酰胺 | Gly: 甘氨酸 |
| Val: 缬氨酸 | | Lys: 赖氨酸 | |
| | | Asp: 天冬氨酸 | |
| | | Glu: 谷氨酸 | |

图 8.2 遗传密码。64 个密码子中有 3 个为“终止”(“链末端”)信号，其他密码子则编码组成蛋白质的 20 种氨基酸。请注意很多密码子 (尤其是那些只在第三位置上不同的) 是同义的。三个字母的缩写词代表氨基酸。

图 8.3 人类血红蛋白基因家族有两个亚家族： α （绿色）和 β （蓝色），分别位于不同的染色体上。每个功能基因用三条线表示，分别代表基因的三个外显子，假基因用 ψ 表示，这些基因复制和分化的历史见图 3.29。（来自 Hartwell et al. 2000）



白亚家族还包括一些假基因（pseudogene）：序列与功能基因相似，但在若干碱基对位点不同且不能被转录的序列（也就是说，它们是“沉默的”），因为在序列中间有“终止”密码子。已加工假基因（processed pseudogene）是一类源自反转录（reverse transcription）的假基因，它们是从 mRNA 反转录成缺乏内含子的 DNA 序列，随后又经过了沉默和进一步的碱基对变化。已加工假基因的 DNA 序列与产生该假基因的基因在编码区部分十分相似，但是缺乏相当于功能基因内含子的片段。

突变：概述

突变（mutation）一词既指基因或染色体变化的过程，又指其产物，即改变了的基因或染色体的状态。通常根据上下文可以确定其具体所指。

在分子遗传学发展之前，主要根据对表型特征的影响鉴别突变，也就是说突变是在形态、生存能力、行为或其他特性上新发生的改变，其能遗传并被定位（至少原则上能）到染色体上的一个特定位点。事实上，很多突变目前仍然是根据表型效应而得以发现、定性和命名的。所以我们经常用“突变”一词来指代基因从一种形式（或称等位基因，allele）变成另一种形式，这些等位基因是通过表型效应而加以区分的。然而，在分子层面，基因突变是指 DNA 序列的改变，与其是否产生表型效应无关。包含一个或几个突变、不同于其他同源序列的特定 DNA 序列被称为单倍型（haplotype）。我们经常提到的遗传标记（genetic marker）是遗传学家用于识别特定染色体或基因区域的可检测突变。

突变只有传递给后代才会带来进化结果。在植物和某些动物中，生殖结构来自躯体分生组织，因此体细胞中发生的突变能够遗传下去；但在发育早期生殖细胞系就与体细胞分离的那些动物中，只有发生在生殖系细胞中的突变才会遗传。突变主要发生在 DNA 复制过程中，DNA 复制通常出现在细胞分裂时。在哺乳动物、果蝇和很多其他动物中，通过精子带入种群的新突变要多于通过卵子带入的突变，因为在年龄相同的个体中，生殖系细胞在精子形成前发生的细胞分裂次数要多于卵子形成前的次数（Sayres et al. 2011）。

DNA 经常会因化学和物理活动而受损，进而导致碱基对序列发生变化。很多此类变化能被各种修复酶所修复，但也有些不能被修复。大部分进化生物学家将这些突变视为错误。换言之，突变过程通常并不认为是适应，而是损伤未被修复带来的结果（见第 15 章）。

特定变异发生在单个生物体的单个细胞内。如果这个细胞是生殖系细胞，那就可能产生一个或多个（相当常见）携带该变异的配子，并连续遗传几代。开始

时，种群中只有很少一部分个体携带该变异，由于自然选择或遗传漂变的作用，该变异最终可能被固定（fixed）下来，被整个种群的个体所携带。对这个过程最恰当的表述是**替换**（substitution，该词也被用于描述同源 DNA 序列间的碱基对差异）。但大部分变异并不会被固定。因此，**突变过程并不等同于进化**，一个携带新突变的生物体也不能构成一个全新的物种（“物种”的含义将在第 17 章中进行讨论）。

突变的种类

DNA 的突变有很多种，从单个碱基对的变化到影响更长 DNA 序列（包含基因的一部分或全部）的变化，再到整条染色体甚至整个基因组的变化。为方便起见，我们刻意区分基因突变与染色体畸变。

基因突变 最简单的突变是单个碱基对的改变，此类突变包括各种碱基对变化（base pair change）（图 8.4）。在经典遗传学中，定位到一个基因座位上的突变被称为**点突变**（point mutation）；而现在，该术语通常仅用于表示单个碱基对替换。**转换**（transition）指用一个嘌呤替代一个嘌呤（A↔G）或用一个嘧啶替代一个嘧啶（C↔T）；八种可能的**颠换**（transversion）指用嘧啶替换嘌呤或用嘌呤替换嘧啶（A 或 G↔C 或 T）。

如果突变发生在核糖体 RNA 基因、转移 RNA 基因、非翻译调控序列（如增强子）或蛋白质编码区内，则可能产生表型效应。由于遗传密码的冗余性，在编码区各种可能的碱基对突变中，有 24% 是**同义突变**（synonymous mutation），对相关多肽或蛋白质的氨基酸序列没有影响；相比之下，**非同义突变**（nonsynonymous mutation）则会导致氨基酸替换，它们有可能对多肽或蛋白质的功能属性没什么影响，不产生表型效应，但也有可能产生严重后果。例如，（RNA）密码子从 GAA 变为 GUA 会导致蛋白质序列中谷氨酸被缬氨酸取代，这个突变正是导致人类镰状细胞血红蛋白 β 链异常的突变，具有明显的表型效应，且纯合体通常是致死的。

DNA 的插入或缺失（insertion or deletion，统称“插入缺失”，indel）是另一种常见突变。插入缺失可能只涉及单个碱基对，也可能涉及多个。如果一段编码序列被插入或删除一个碱基对，那么三联体读码框就会移动一个核苷酸的位置，于是下游的三联体会被读取为不同的密码子，再被翻译成不同的氨基酸（见图 8.4）。所以插入或缺失通常会引起**移码突变**（frameshift mutation）。尽管存在个别

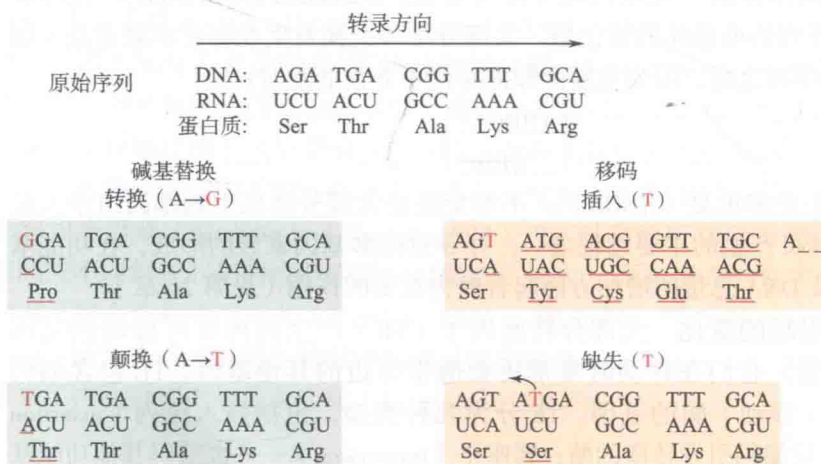
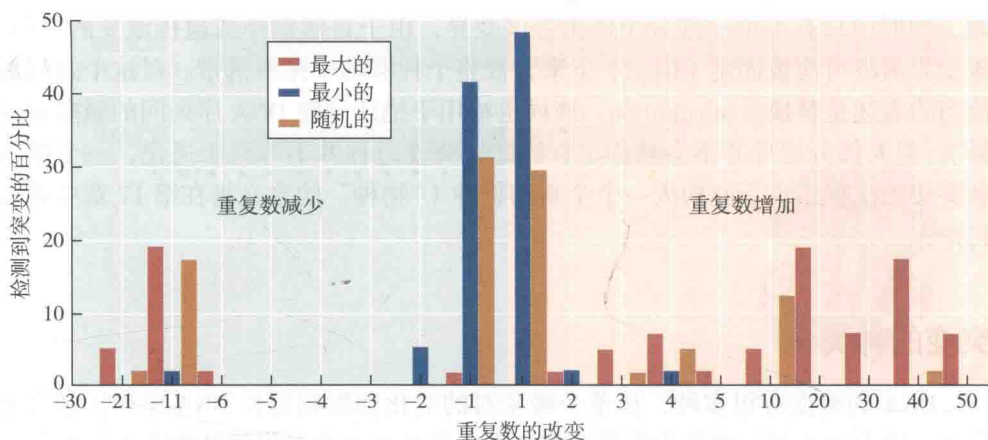


图 8.4 点突变及其对 mRNA 和氨基酸序列产生影响的实例。图中只显示 DNA 的编码链。RNA 序列从左（5'）到右（3'）翻译成氨基酸序列。左侧框在第一碱基位置显示了两种碱基对替换：一个转换和一个颠换；右侧框显示了两种移码突变：一个插入和一个缺失。请注意移码突变影响密码子，进而影响“下游”（即右侧）翻译。在该例中，插入导致读框位移，发生在其下游的缺失恢复该框，从而恢复下游的氨基酸序列。

图 8.5 壮丽细尾鹩莺 (*Malurus cyaneus*) 的一个微卫星的四核苷酸重复数突变, 通过对比后代与亲代的重复数目进行估算。最常见的是只增加或减少一个重复。结果基于以下假设之一: 被改变的微卫星的祖先是所有可能亲代等位基因中最大的(红色)、最小的(蓝色)或随机抽取的(金色)。(来自 Beck et al. 2003)

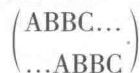


特例, 但变化很大的基因产物通常没有功能。较之插入或缺失, 碱基对改变发生得更加频繁, 其数量是人类与黑猩猩间同源的已加工假基因差异数量的 10 倍以上 (Nachman and Crowell 2000)。

复制滑移 (replication slippage) 指改变微卫星重复个数的过程。在复制过程中形成的 DNA 链的生长 (3') 端可能与模板链脱离, 形成一个圆环, 这样从模板复制出的下一个重复序列则是已复制的那一个, 因此在生长链上形成额外的重复序列。高频率的复制滑移导致出现拷贝数不同的微卫星“等位基因”。例如, 在澳大利亚堪培拉进行的一项关于壮丽细尾鹩莺 (*Malurus cyaneus*) 的长期研究中, 研究人员对 254 只雌鸟和 288 只雄鸟的 1 615 只后代在一个微卫星位点上的四核苷酸 (4 bp) 重复数量进行了记录 (图 8.5)。在所涉及的 3 230 次减数分裂事件中, 共记录到 45 个重复个数的突变, 突变率为 1.4%。该突变率远远高于每个碱基对的点突变率, 下文中我们会提到。

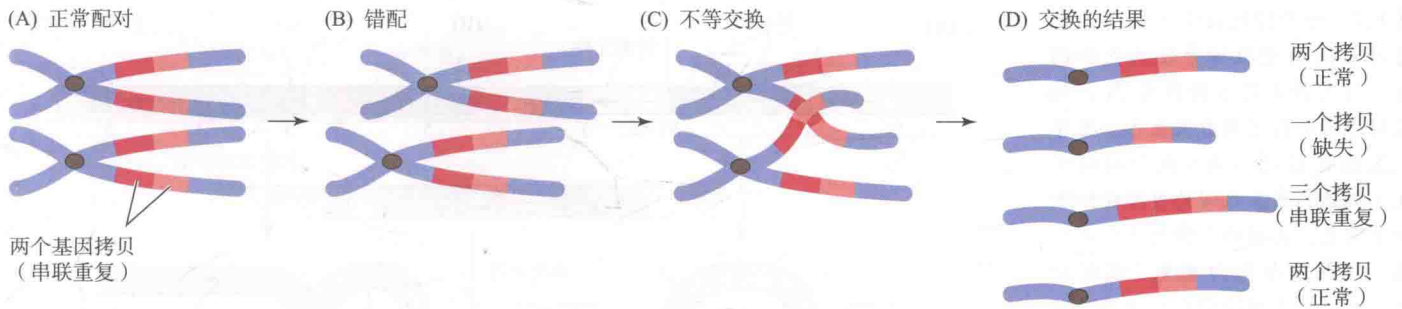
重组导致的序列变化 重组通常始于减数分裂过程中同源染色体 DNA 序列的精确对位。当各同源 DNA 序列在两个或多个碱基对上出现不同时, 它们之间的**基因内重组 (intragenic recombination)** 可生成新的 DNA 序列, 正如基因间交换生成新的基因组合一样。DNA 测序发现了很多可能源于基因内重组的变异序列的例子。

不等交换 (unequal crossing over) 可出现在没有准确对位的两个同源序列或染色体之间。重组会在其中一个重组产物上形成一个串联重复 (tandem duplication), 在另一个重组产物上产成一个缺失 (见图 8.6), 受影响区域的长度从一个碱基对到包含多个基因座位的一大块区域 (片段重复, segmental duplication), 具体取决于两个错位排列的染色体的错位量。大部分不等交换发生在存在串联重复 (如 ABBC) 的两个序列之间, 因为重复区即便对位不齐也能配对:



这种配对会产生更多重复 (ABBBC)。不等交换是大部分真核生物基因组中大量非功能性序列拷贝产生的主要过程之一, 并导致很多基因家族的形成, 在功能基因数目的进化及 DNA 总量的增加方面起着极为重要的作用 (见第 20 章)。

转座因子引起的变化 大部分转座因子 (TE) 产生的拷贝可移动到基因组内的任何位置, 它们在移动时常常还会携带旁边的其他基因。TE 包含编码用以实现转座 (移动) 酶的基因。TE 分为几种类型, 包括插入序列 (insertion sequence) —— 只编码引发转座的酶; 转座子 (transposon) —— 也编码其他功能基



因；以及反转录因子 (retroelement) ——携带一个编码反转录酶的基因。反转录因子先转录成 RNA，然后反转录成一个 DNA 拷贝 (cDNA) 并插入到基因组内。有些反转录因子是反转录病毒 (如引起艾滋病的 HIV 病毒)，其 RNA 拷贝能穿过细胞边界。

TE 经常会从原先它们插入的位点被切除，但会留下序列片段，表明它们曾经存在过。基于这些情况及更多直接证据，已知 TE 对基因组的影响是多方面的 (Kazazian 2004)：

- 插入编码区时，它们通常会引起移码突变或改变剪接模式，从而改变 (大多数情况下是破坏) 蛋白质功能。

- 插入或靠近调控区时，它们可改变基因表达 (如转录时序或转录量)，或充当增强子或其他调控因子的角色。

- 它们会增加宿主基因的突变率。

- 位于不同位点的同一 TE 的两个拷贝之间的重组能够导致宿主基因组内的重排 (图 8.7)。正如两个重复序列之间的不等交换可产生重复和缺失一样，位于非同源位置的同一 TE 的两个拷贝之间的重组也具有类似效应。具有相同序列极性的两个 TE 拷贝的重组可导致它们之间的区段缺失 (图 8.7A)，而极性相反的两个 TE 拷贝的重组则会导致它们之间的区段反转 (图 8.7B)。

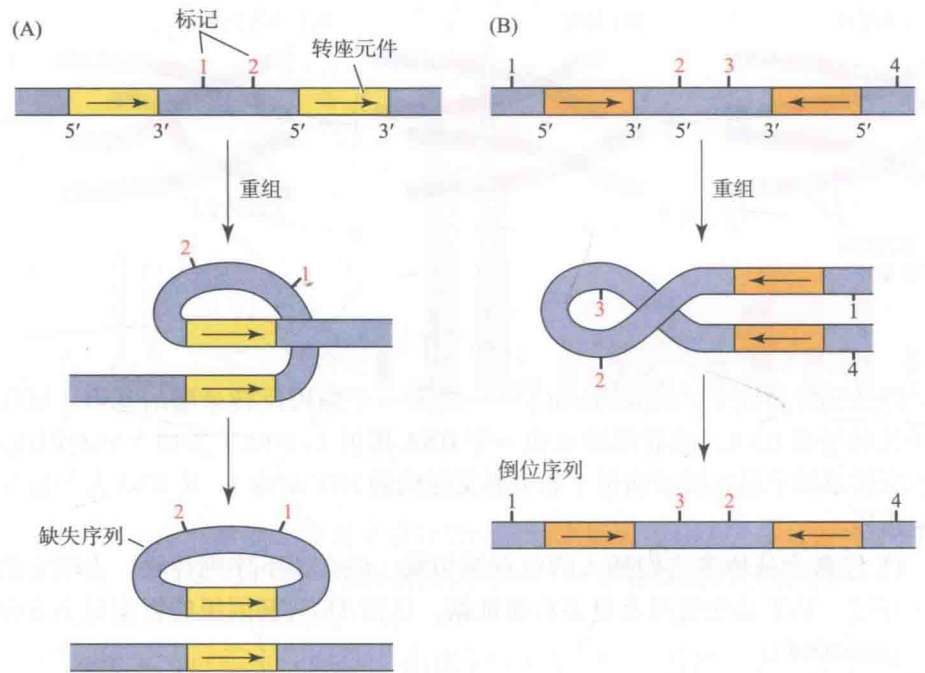
- 编码反转录酶的 TE 有时不仅能将它们自己 RNA 的 DNA 拷贝 (cDNA) 插入到宿主基因组内，还能将其他基因的 RNA 转录物也插入到宿主基因组内，这些 RNA 的 cDNA 拷贝 (反转录序列, retrosequence) 类似于基因组内其他位置上的祖先基因的外显子，只是它们没有调控区和内含子。大部分反转录序列是已加工假基因，并不产生有功能的基因产物。

- 通过转座和不等交换，TE 数量可增加或减少，从而改变基因组大小。约 10% 的人类基因组由超过 100 万个反转录因子 *Alu* 的拷贝组成，它们可能经过约 6 000 万年才逐渐形成 (Petrov and Wendel 2006)。

上述大部分或者说所有 TE 诱导的效应都已经在实验种群中被观察到了。例如，在一个黑腹果蝇的实验品系中，遗传学家通过表型效应鉴定出的大部分自发突变 (并非通过诱变剂故意引发的突变) 都是由转座插入引起的。在果蝇的自交系中，各种反转录因子的转座率大约为每个拷贝 10^{-5} 到 10^{-3} 不等，由此产生的突变率相当可观 (Nuzhdin and Mackay 1994)。TE 引起的所有变化都可以通过比较相同或不同物种的基因或基因组予以确认。例如，*L1* 反转录转座子的插入与小鼠和人类很多致病突变相关 (Kazazian 2004)，但也有一些 TE 插入引起的突变是有利的，研究人员已在野生种群中发现了此类突变 (González et al. 2008)，其中一些带来了进化过程中的重大变化 (Lynch et al. 2011)。

图 8.6 不等交换最容易出现在重复序列与其同源序列错配时。交换会导致一条染色单体上的一个重复序列缺失，而另一个染色单体上出现一个新的重复 (即该序列在这一染色单体上有三个拷贝)。重复序列可能是一个碱基对，编码一个基因的某部分，也可能编码一个或更多完整的基因。图中染色体对在经历不等交换时已有一个序列的两个重复，不等交换导致其中一个染色体上丢掉了重复，而在另一个染色体上增加了第三个重复。(来自 Hartl and Jones 2001)

图 8.7 一个转座因子 (TE) 两个拷贝之间的重组可导致缺失和倒位。内有箭头的方框代表 TE, 碱基对序列的极性用箭头表示。数字代表遗传标记。(A) 两个同向重复 (极性相同) 之间的重组会切除一个重复, 去掉两个拷贝之间的序列。(B) 两个反向重复 (极性相反) 之间的重组使它们之间的序列反向。(来自 Lewin 1985)



突变的实例

通过研究果蝇和大肠杆菌等模式生物, 遗传学家已掌握了与突变性质和原因相关的大量信息。此外, 很多人类突变也由于它们对健康的影响而被描述。同正常基因相比, 人类突变基因通常是相当罕见的; 在某些病例中, 病人携带的新突变在其父母身上都没有被发现。

上文提及的镰状细胞血红蛋白异常和性早熟之类的问题都是单个碱基对替换引起的, 性早熟是促黄体激素受体内的单个氨基酸变化导致男孩在 4 岁左右即出现青春期特征。由于蛋白质的很多变化都能削弱其功能, 所以表型相同的病情可能起因于一个基因的不同突变。例如, 囊性纤维化 (一种致死疾病, 在北欧新生儿中的发病率约为 1/2 500) 是钠通道蛋白编码基因的突变引起的, 此类突变中最常见的一种是由于一个 3 bp 缺失, 导致蛋白链上缺少了一个氨基酸; 另一种突变则是将精氨酸密码子转换成了“终止”密码子; 还有一种突变改变了剪接式样, 使 mRNA 缺少了一个外显子; 在该基因有记录的 500 多个其他碱基对变化中, 很多都会引起这种疾病 (Zielenski and Tsui 1995)。在控制某些性状正常发育的多个基因中, 发生在其中任何一个基因的突变都可能产生类似表型。例如, 在人类基因组的 23 条染色体 (单倍型) 中, 有 8 条染色体上的基因变异可引起视网膜色素变性 (一种视网膜退化) (Avisé 1998)。

两个不同的凝血蛋白编码基因的突变可引起血友病。在这两个基因中, 很多不同的碱基对替代及导致移码的小缺失和复制都会引起疾病, 约 20% 的血友病 A 是其中一个基因的一个长序列反转引起的 (Green et al. 1995)。亨廷顿氏病 (一种在中年出现的致命的神经系统疾病) 是序列 CAG 的重复数量过多引起的: 正常基因的重复数在 10 到 30 之间, 突变基因的重复数在 75 以上。 α - 血红蛋白的两个串联基因之间的不等交换 (见图 8.3) 会产生带三个串联拷贝 (重复) 和带一个拷贝 (缺失) 的变异型, 这些位点中有一个位点发生缺失就会引起 α - 地中海贫血 (一种严重的贫血)。另一个关于缺失的例子是由于一个低密度脂蛋白基因

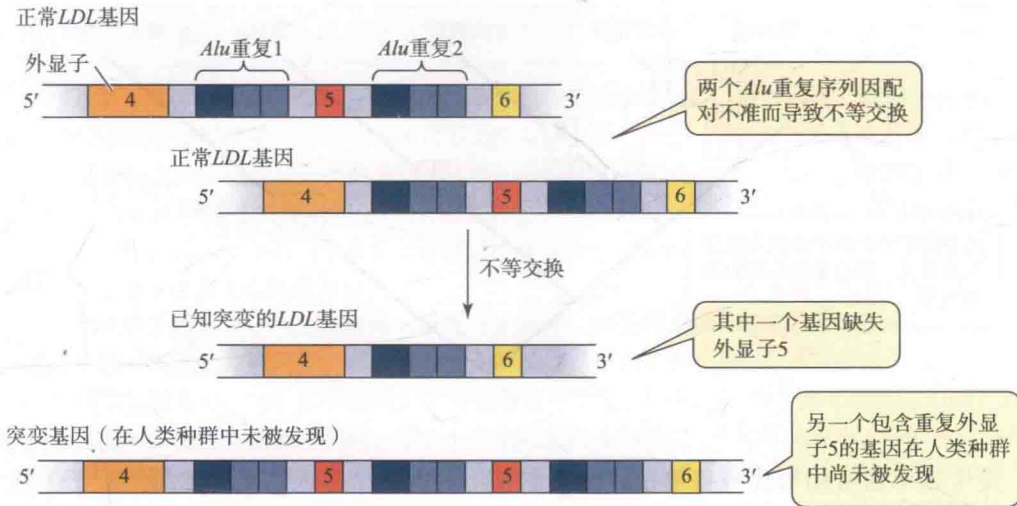


图 8.8 人体一个突变的低密度脂蛋白 (LDL) 基因缺少外显子 5。内含子中两个重复序列 (Alu, 显示为蓝色方框) 之间出现对位不准的配对, 导致两个正常基因拷贝之间出现不等交换, 进而产生这种情况。带编号的方框为外显子。(来自 Hobbs et al. 1986)

缺少外显子 5 而导致高胆固醇, 该缺失是由不等交换引起的, 位于该基因内含子内 (如前所述, 也能出现在基因组的很多其他位置上) 的一个高度重复的短序列 *Alu* 促进了这种不等交换 (图 8.8)。

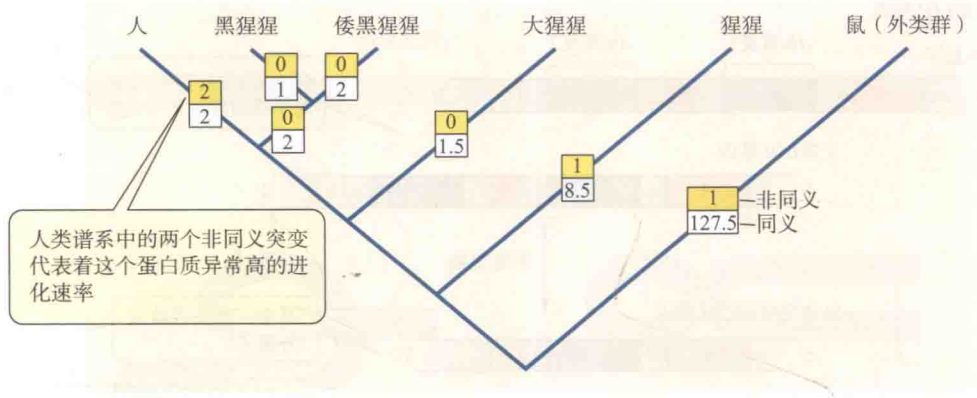
这些例子兴许让人觉得突变带来的全是坏消息。尽管这的确接近事实——有害突变远多于有益突变, 但这些例子有偏向性, 还有很多有利突变被纳入物种的基因组 (被固定), 形成现有的野生型 (wild-type), 即正常基因。我们会碰到很多有益突变的例子, 在这里我们只说明它们不仅包括点突变, 还包括一些更复杂的基因组改变。例如, 尽管从 mRNA 反转录产生的大部分序列都是非功能性假基因, 但是至少有一个已被确认是具有完备功能的人类基因组成员。磷酸甘油酸激酶由两个基因编码, 一个在 X 染色体上, 结构正常, 包括 11 个外显子和 10 个内含子; 另一个在常染色体上, 缺少内含子, 明显是从 X 连锁基因反转录产生的, 它只在睾丸中表达, 这似乎是一种补偿该组织中 X 连锁基因转录水平低而出现的新型组织表达模式 (McCarrey et al. 1996)。

当生物学家寻找与特定性状进化相关的基因时, 通常利用稀有的有害突变作为候选基因 (candidate gene) 的指示, 这些有害突变可能存在于生物学家寻找的基因当中。例如, 人类 *FOXP2* 基因 (*forkhead box 2*) 的一种罕见突变会引起严重的语言障碍, 该基因是一个转录因子编码基因, 其调控的基因对大脑某些部分的发育起重要作用。两个研究小组各自独立发现, 自人类与黑猩猩分化以来 (不到 700 万年), 该基因的正常形式在人类谱系中经历了两次非同义 (氨基酸发生了变化) 替换 (Enard et al. 2002; Zhang et al. 2002) (后来在尼安德特人的基因中也发现了相同的突变, 在尼安德特人和智人的共同祖先中也发生了相同的突变)。这一进化速率远高于预期, 因为这些物种与小鼠之间 (大约在 9 000 万年前分化) 只发生过一次此类替换 (图 8.9)。两个研究组都认为这些替换是人类语言进化的重要步骤, 这些突变影响了对下游基因的调控, 进而影响了大脑区域 (Reimers-Kippling et al. 2011)。在各个回声定位蝙蝠 (利用自己的声音信号定向、觅食及交流) 物种之间, *FOXP2* 的 DNA 序列也各不相同 (Li et al. 2007)。

突变率

频发突变 (recurrent mutation) 指一个重复发生的特定突变。一个特定突变的

图 8.9 人猿及其与外类群(小鼠)的系统发生关系。方框显示 *FOXP2* 基因非同义(黄色框)替换和同义(白色框)替换的数目。人类谱系中的两个非同义替换代表 *FOXP2* 蛋白质异常高的进化率,它们可能代表了与语言及语言表达功能进化相关的重要突变。(来自 Zhang et al. 2002)



发生频率通常用每代或每单位时间(如每年)内每个基因拷贝(如每个配子)独立发生突变的次数表示。突变率是估计值,不是绝对值,这些估计值取决于用来检测突变的方法。在经典遗传学中,突变通过表型效应进行检测,比如果蝇的白眼与红眼。但是,这种突变可能是一个基因座内多个位点中的任一改变引起的;而很多碱基对改变并不会产生表型效应。因此通过表型检测突变率会低估基因座上所有突变的发生率。此外,某些基因中发生的突变较之其他基因突变更容易在表型上表现出来,因为表型特征的发育过程会影响与发育相关基因的表达(Stern and Orgogozo 2009)。运用现代分子方法可以直接检测突变的DNA序列,并显示每个碱基对的突变率。区分每个碱基对的突变率、每个基因座的突变率(基因座内所有位点上的可检测突变之和)以及每个基因组的突变率(所有基因座的可检测突变之和)是非常重要的。

回复突变(back mutation)指一个“突变的”等位基因变回原等位基因(通常为野生型)的突变。回复突变一般能通过其表型效应检测到,它们的发生率通常要远远低于“正向”突变(从野生型变为突变体),也许是因为损害基因功能的变化要远多于恢复基因功能的变化。在分子水平上,大部分通过表型检测的回复突变并非恢复成原序列,而是在相同或不同蛋白质中发生的另一次氨基酸替换使被第一次突变改变的功能得到恢复。大肠杆菌实验种群在200代内出现了能补偿严重有害突变的有利突变(Moore et al. 2000)。

估算突变率有几种方法可用于估算不同时间范围内的平均突变率(Drake et al. 1998; Houle and Kondrashov 2006)。在较短时期内,突变可在具有明确遗传特征的父母的后代或后几代中进行筛查。这种筛查通常在实验室内完成,但偶尔也在野外种群中完成,如前文引用的有关壮丽细尾鹨的研究。在稍长的时间尺度上,可进行突变累积实验(mutation accumulation experiment),即对实验室品系(通常其初代是纯合的)经过几代后出现的新突变进行评分。由于每个基因的突变率通常很低,可靠估算突变率需要对大量后代进行评分。所以很多此类实验使用繁殖力强或繁殖速度很快的生物作为研究对象,比如果蝇或微生物。

某些突变会导致其携带者死亡,使之存活时间过短而没有被统计在内,此类突变的数量因此存在被低估的风险。这种情况当然是自然选择在起作用,所以对实验进行特别设计,使自然选择的效应降低到最低程度或得到控制。

有一种估算多代平均突变率的间接方法(知识窗 8A),该方法基于不同物种同源基因间碱基对相差的数目(相对于其从共同祖先分化以来所经历的代数而言)。这种方法依赖于分子进化的中性学说(见第10章)。根据该理论,每个碱基对每代中性突变的发生率等于两个物种间差异碱基对的比例除以它们从共同祖

知识窗 8A 基于种间的比较估算突变率

在第1章中，我们介绍了分子进化的中性学说，该学说描述了纯中性突变的结果，既不会增强也不会降低适合度。突变的可能命运之一是被固定——频率达到1.0——完全基于随机因素。出现这种情况的概率等于中性突变的发生率 u 。因此，在每一代中，之前出现的一个突变会被固定的概率为 u 。经过 t 代后，被固定的突变比例就为 ut 。

如果两个物种由 t 代之前的同一祖先分化而来，由于两个谱系中已有各种突变被固定，那么在这两个物种中，被固定突变的预期比例为 $D = 2ut$ 。如果所说的突变是碱基对变化，假设所有碱基对发生突变的概率相同，那么一个基因在两个物种之间呈现差异的碱基对比例为 $D = 2ut$ 。所以每个碱基对每代的平均突变率为 $u = D/2t$ 。

如果我们能测量一个基因在两个物种之间存在差异的碱基对比例(D)，并能估算两个物种从共同祖先分化以来经历的代数(t)，那么我们就估算 u 。该方法需要世代长度的估计值、共同祖先存在年代的绝对时间信息(基于化石记录或通过地质

确定时间的隔离分化事件，见第6章)以及对现生类群与化石类群之间系统发生关系的了解。

将该方法用于DNA序列数据时，需假设大部分碱基对替换是中性的，并需要考虑到基因内某些位点的早期替换可能被后期替换所代替(“多次发生”，见第2章)，需进行相应的修正。从共同祖先分化出来的时间存在不确定性，通常是该方法估算值的最大误差来源。

通过假基因、其他非翻译序列及四倍简并的第三碱基位置(所有突变都是同义的位置)的种间比较(因为它们受自然选择的影响最小，尽管可能并不是完全不受影响)，研究人员已从分子水平得出了突变率的最优估值。各哺乳动物物种之间的比较表明，平均核苷酸替换率约为每个核苷酸位点每 10^9 年2.2，突变率为每个位点每年 2.2×10^{-9} (Kumar and Subramanian 2002)。如果所研究谱系的平均世代长度为2年，那么每个位点的平均突变率约为 1.1×10^{-9} /代。

先分化以来所经历代数的两倍。选择性中性(selectively neutral)突变指不会改变携带者存活或繁殖能力的突变。

对果蝇和秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)进行的突变累积实验证明每个配子的总突变率很高。第一个重要实验由 Terumi Mukai 及其同事(1972)完成，他们对170多万只果蝇进行了筛查，以估算在2号染色体上累积的能影响生存力(viability, 卵到成体的存活能力)的突变的速率。他们选用了(见图9.12)携带野生型2号染色体杂合拷贝的杂交组合，使有害隐性突变能一直存留而不会被自然选择淘汰。每隔十代，他们就进行一次杂交，产生大量纯合染色体，并计算生存力降低的染色体比例。研究表明，果蝇的平均生存力下降，染色体间的生存力变异(方差)持续增加(图8.10)。根据平均值和方差变化，Mukai 等人计算出每个配子2号染色体的突变率约为0.15，该突变率相当于该染色体所有基因座上影响生存力的突变之和。由于2号染色体携带了三分之一的果蝇基因组，所以每个配子的总突变率约为0.50。因此，几乎每个合子都至少携带了一个降低生存力的新突变。后续研究表明，果蝇的突变率至少有这么高，使每代的生存力降低1%到2%(Lynch et al. 1999; Haag-Liautard et al. 2007)。

各基因间甚至基因内各区域间的突变率各不相同，但平均来看与通过表型效应计算的一样，一个基因座的突变率约为每个配子每代产生 10^{-6} 到 10^{-5} 个突变(表8.1)。大肠杆菌等原核生物每一次复制，每个碱基对的平均突变率约为 10^{-10} ；基于对果蝇实验种群的直接估算(Haag-Liautard et al. 2007)及对不同物种DNA序列进行比较等间接方法，估算真核生物每个有性世代每个碱基对的平均突变率约为 10^{-9} 。Michael Nachman 和 Susan Crowell (2000)对两个人类和一个黑猩猩的18个已加工假基因进行了测序。由于假基因并不编码蛋白质，它们通常缺乏功

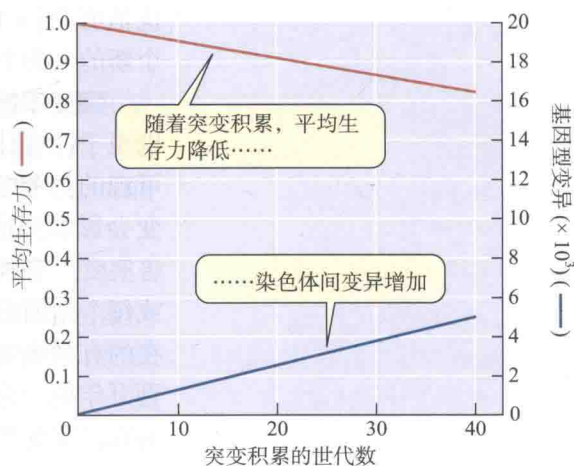


图8.10 自发突变对黑腹果蝇生存力(从卵子到成年的存活能力)的累积效应。携带新隐性突变的2号染色体导致纯合果蝇的平均生存力下降，染色体之间生存力的变异(方差)增加。突变率是基于这些数据估算的。(来自Mukai et al. 1972)

表 8.1 通过表型效应检测到的特定基因的自发突变率

物种和基因座	每 10 万个细胞或配子的突变
大肠杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	
链霉素抗性	0.000 04
T1 噬菌体抗性	0.003
无需外界提供精氨酸	0.000 4
鼠伤寒沙门氏杆菌 (<i>Salmonella typhimurium</i>)	
无需外界提供色氨酸	0.005
粗糙脉孢霉 (<i>Neurospora crassa</i>)	
无需外界提供腺嘌呤	0.000 8 ~ 0.029
黑腹果蝇 (<i>Drosophila melanogaster</i>)	
黄色身体	12.0
棕色眼	3.0
无眼	6.0
智人 / 现代人 (<i>Homo sapiens</i>)	
视网膜母细胞瘤	1.2 ~ 2.3
软骨发育不全	4.2 ~ 14.3
亨廷顿氏病	0.5

来源：杜布赞斯基，1970。

能，所以假基因中发生的突变被认为是中性的。对每个个体的 16 089 个碱基对测序后，他们发现了 199 处差异，其中 66% 是转换，26% 是颠换，8% 是插入缺失 (indel) 变异型。对分歧时间和世代长度等不同估值进行平均，Nachman 和 Crowell 估算的突变率范围是每个位点每代 1.3×10^{-8} 到 3.4×10^{-8} ，并提出一个最优估值 2.5×10^{-8} 。基于该结果及后续研究，当前最优估值为 1.1×10^{-8} ，意味着一个新的人类个体平均携带约 70 个新突变 (Keightley 2012)。

突变率的进化意义 既然每个基因座的突变率这么低，意味着突变很罕见，以至于没有什么重要作用。然而，将所有基因加和后，突变带来的影响还是相当可观的。考虑到在哺乳动物基因组中存在一定比例的核苷酸 (约 5%)，其一旦突变会影响到适合度，Keightley (2012) 估算出人类一个新合子平均携带 2.2 个有害突变。有利突变所占的比例尚不清楚，但如果我们假设其为有害突变率的 1%，或每个基因组 0.02，那么在一个有 100 万人口的种群中，每代将有约 20 000 个潜在的有利突变出现。即使潜在有利突变的比例比这低得多，在经过几千年乃至几百万年后，为适应而产生的新“原料”的数量也会相当可观。当然，也会有更多的有害突变产生，但其中很多会被自然选择淘汰。

不同基因及不同染色体区域的突变率各不相同，受环境因素影响，甚至还会受生物自身基因型的影响 (Baer et al. 2007)。例如，在 3 号染色体上携带有害基因的果蝇品系会在 2 号染色体上出现更高的突变率 (Sharp and Agrawal 2012)。诱变剂 (mutagen, 突变引发剂) 包括了紫外线、X 光及一大批化学物质，其中很多是环境污染物质。工业区内的鸟类和小鼠的突变率会升高，接触城市工业区受颗粒

污染空气的小鼠与同一地点仅接触过滤空气的小鼠或置于乡野的小鼠相比，其重复元件的突变率更高（图 8.11）。人类的突变率也可能受空气污染影响（Somers and Cooper 2009）。史上最严重的核事故是发生在 1986 年乌克兰（当时属于苏联）切尔诺贝利的核电站爆炸，研究表明从那时起该区域燕子的突变发生率明显高于其他地区（Ellegren et al. 1997）。相似的情况也发生在曾暴露在这次辐射下的很多父亲的孩子身上（Dubrova et al. 1996）。

我们在第 9 章和第 13 章将会谈及，大部分表型性状变异都是多基因的（polygenic）：它们受几个或很多不同基因座的影响，很难从这些基因座中选出一个来研究每个基因座的突变率，但是估算性状的突变方差（mutational variance）——每代由新突变引起种群内变异的增加——并非难事。对果蝇刚毛数之类的性状进行的研究表明它们的突变方差足够高，因此一个最初纯合的种群只需要经过 500 代即可达到与自然种群相当的遗传变异水平。突变方差的大小会因不同的性状及物种而异（Lynch 1988）。

总之，尽管任何特定突变都是小概率事件，但在整个基因组内以及对单个多基因性状而言，新遗传变异的发生率还是相当可观的。然而，由于突变率太低，仅靠突变本身并不能让一个性状从一种状态进化为另一种状态。假设等位基因 A_1 和 A_2 决定了一个单倍体物种的两种表型（如红色对紫色），有一半个体携带 A_1 ，从 A_1 到 A_2 的频发突变率为每个基因每代 10^{-5} 。经过一代后， A_2 基因的比例将从 0.5 变为 $0.5 + (0.5 \times 10^{-5}) = 0.50000495$ 。按此突变率， A_2 基因在种群中的比例达到 75% 需要经过约 70 000 代，而达到 87% 需要再经过 70 000 代。这一速率非常慢，由此可见，频发突变之外的其他因素对等位基因频率的影响通常要大得多，它们才是进化发生的原因。

突变的表型效应

突变可能改变一个或多个表型性状，比如体态大小、颜色、或酶的数量和活性。此类性状的改变会影响适合度（fitness）的主要组成要素：生存或繁殖（见第 11 章）。区分突变对适合度或其他性状的影响通常比较容易，即使它们可能相互关联。

DNA 序列突变产生的表型效应可能为零，但也可能非常大。在极端情况下，同义碱基对的改变没有明显表型效应，有些氨基酸替换也如此，似乎不影响蛋白质功能。调控区内发生的具表型效应的突变占多大比例目前还不是很清楚。突变对多基因性状（如人的身高、果蝇的刚毛数等）的影响从轻微到较大不等；一项研究表明，转座因子插入引起的每种突变使果蝇腹部刚毛数平均改变了约 0.9 根（图 8.12）。

即便单个碱基对的变化也可能产生新的有益的影响。一个典型的例子就是在部分铜绿蝇（*Lucilia cuprina*）种群内普遍存在的一个突变，它使铜绿蝇能对被用来控制这种严重害虫的有机磷杀虫剂产生抗性。该突变导致羧酸酯酶活性位点上一个甘氨酸被替换成天冬氨酸，破坏了它的酯酶活性，将其变成了一种有机磷水

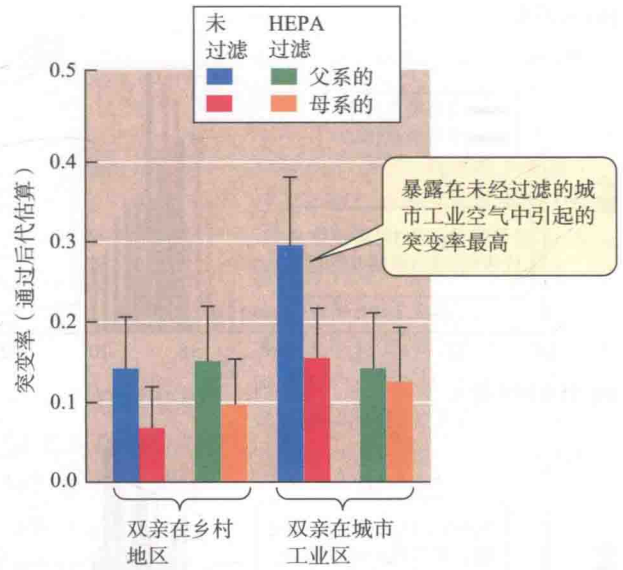


图 8.11 根据老鼠后代两个基因座的 DNA 序列估算老鼠的突变率。这些老鼠被置于乡村地区或者靠近钢铁厂和交通干道的城市工业区 10 个星期，其中部分小鼠直接暴露于环境空气中，部分暴露于经过 HEPA 过滤器过滤的空气中。（来自 Somers et al. 2004）

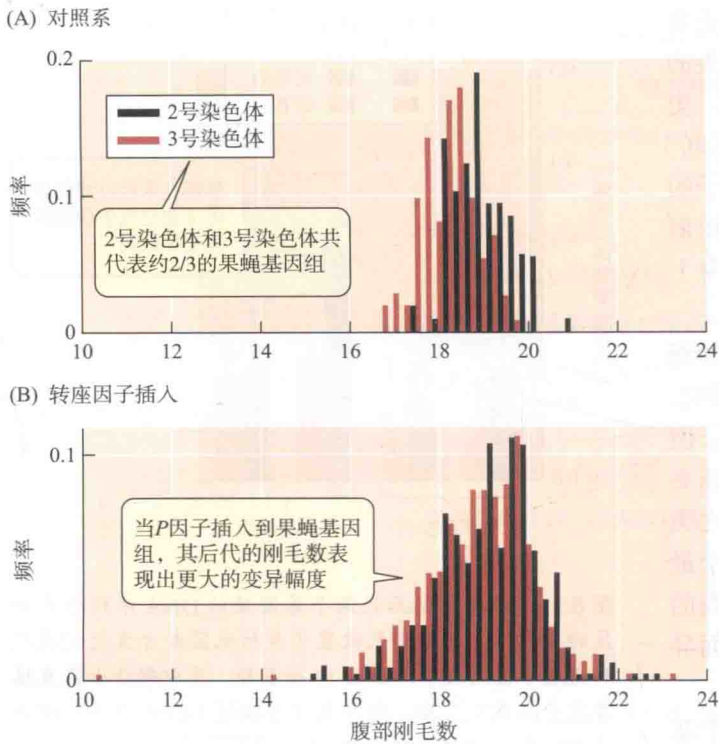


图 8.12 腹部刚毛数的频率分布: (A) 纯合对照系的 392 只黑腹果蝇; (B) 纯合实验系的 1 094 只果蝇, 在这些果蝇中, 研究人员用转座因子 (*P* 因子) 在 2 号染色体或 3 号染色体中诱发突变。与对照系相比, 突变导致了刚毛数的增加和减少。(据 Lyman et al. 1996)

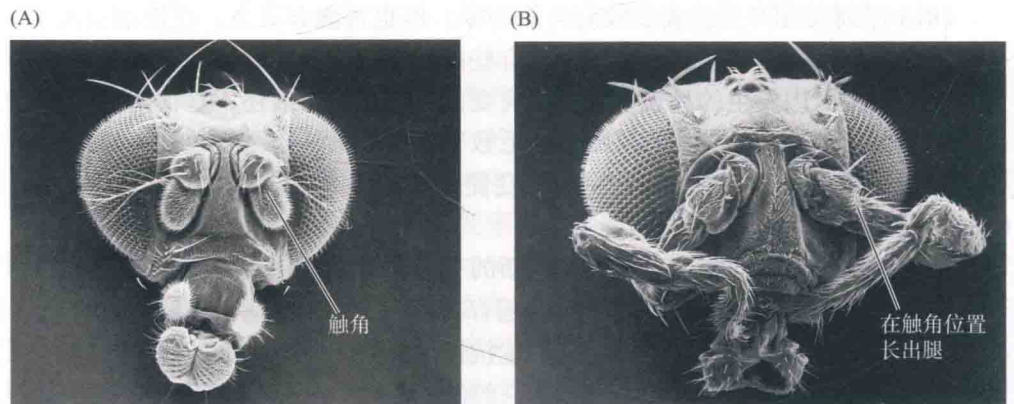
解酶 (Newcomb et al. 1997)。

最令人瞩目的突变是在发育途径中调控其他基因表达的“主控基因”的突变 (我们将在第 21 章详细讨论这些基因)。例如, 同源异形选择基因 (homeotic selector gene) 决定着一个生物体的基本身体构造, 它通过产生 DNA 结合蛋白调控决定身体各体节特征的基因的表达, 赋予发育个体各体节独有的特征。这些基因的名称来自果蝇中的同源异形突变 (homeotic mutation), 这种突变决定了一个体节向另一个体节转变的发育过程。例如“角脚”基因 (*Antennapedia* gene) 的突变导致在原来长触角的位置长出了腿 (图 8.13); 另一个主控基因 *Pax6* 则负责激活哺乳动物、昆虫及很多其他动物眼发育所需的约 2 500 个基因 (Gehring and Ikeo 1999), 该基因的突变会引起眼畸形或失明。

形态特征的发育和很多生理功能都依赖于对基因表达的调控, 调控通常通过改变转录率来实现。因此, 基因表达调控变化在进化中发挥着极为重要的作用, 这些变化可能来自编码转录因子的调控基因的突变, 也可能来自增强子等顺式调控序列的突变 (Wray 2007; Lynch and Wagner 2008)。例如, 基因 *LCT* 编码的乳糖酶在某些人群中不断被合成, 所以他们即便成人后也能消化牛奶中的乳糖, 而该基因的转录之所以得到提高是因为相邻基因 *MCM6* 的一个内含子中的几个突变 (图 8.14A); 另一项研究发现人类与黑猩猩 *PDYN* 基因 (编码一个能影响记忆、情感和痛感的神经肽) 的转录水平不同, 这种差异源于该基因顺式调控区内的 6 个突变差异 (图 8.14B)。

基因表达差异通常利用 DNA 微阵列 (microarray) 进行研究, 微阵列可测定一个组织样本中数千种基因的 RNA 转录丰度, 这种方法已被用于筛选果蝇、秀丽隐杆线虫和酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 突变累积系内的基因表达变化 (Landry et al. 2007)。Scott Rifkin 及其同事 (2005) 发现, 在 12 个最初相同并累积 200 代突变的黑腹果蝇近交系中, 在检测的 11 798 个基因中有 4 658 个在基因表达层面表现突变性变化 (图 8.15)。

图 8.13 改变发育通路的同源异形突变具有强烈的表型效应。(A) 一只野生型黑腹果蝇的头部正面图, 显示正常的触角和口器。(B) 一只携带角脚基因突变的果蝇头部, 它的触角变成了腿。角脚基因是 *Hox* 基因复合体的一部分, 该基因复合体决定各体节的特征 (见第 21 章)。(照片由 F. R. Turner 惠赠)



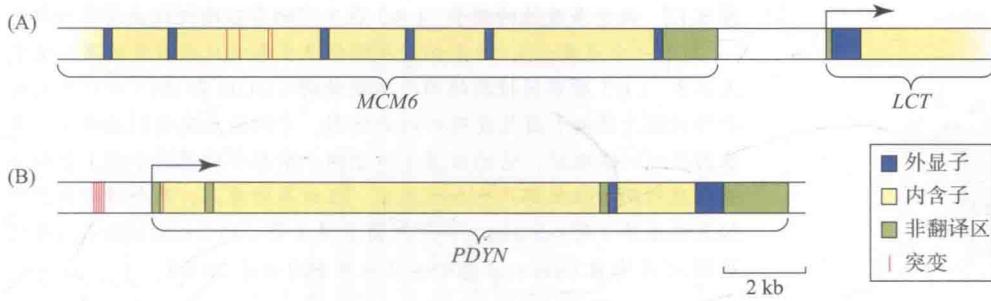


图 8.14 两个人类基因的顺式调控突变。弯曲箭头标出转录的起始位点。(A) 红色标记指示 *MCM6* 基因内含子的 4 个突变，该基因座维持成人 *LCT* (乳糖酶) 基因 (一种被称为乳糖酶持久性表型) 的转录。(B) 红色标记指示区分人与黑猩猩 *PDYN* 基因的 6 个突变，这些突变影响到该基因的转录水平。其中 5 个突变位于重复 DNA 的上游序列内；1 个位于转录调控蛋白的结合位点内。(来自 Wray 2007)

显性 (dominance) 用于描述一个等位基因在杂合条件下与另一个等位基因配对时对表型特征产生的影响。一个完全显性的等位基因 (比如 A_1) 在杂合时 (A_1A_2) 产生的表型几乎跟其纯合时 (A_1A_1) 产生的表型完全一样，在这种情况下，它对应的等位基因 (A_2) 是完全隐性的 (recessive)。不完全显性 (incomplete dominance) 有各种程度，可以通过计算杂合子与纯合子的相似度而得出。如果杂合子的表型刚好处于两个纯合子的中间，这类遗传就是加性的 (additive)。例如， A_1A_1 、 A_1A_2 、 A_2A_2 可能分别有表型 3、2、1；把每个 A_2 都用 A_1 替换产生的就是简单叠加的效应 (图 8.16)。通常，降低基因产物活性的功能丧失 (loss-of-function) 突变至少是部分隐性的，反之，显性突变往往会增加基因产物活性。

大部分基因是多效的 (pleiotropic)，即它们影响不止一个性状。多效性对进化具有极为重要的意义 (详见第 11、12、21 章)。有些多效性归因于不少酶“混杂的”活性，这些酶不仅能催化标志性的主要化学反应，还能催化其他一些、有时是完全不同的反应 (Khersonsky and Tawfik 2010)。例如，丙二酸半醛脱羧酶的“原始”活性是脱羧，但它也会在某些底物的水合中起作用。氨基酸序列的某些

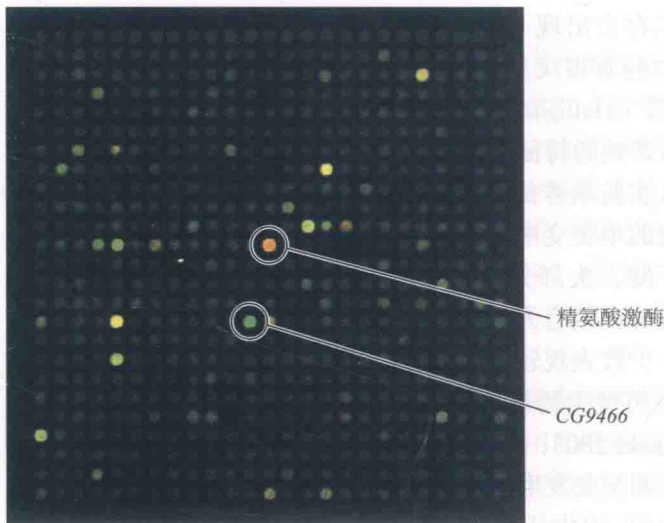


图 8.15 两个黑腹果蝇近交系自发突变引起的基因差异表达的微阵列。该图显示一个大的阵列中一个 25×25 的分块。每个位置显示单个基因 mRNA 的表达水平。在品系 71 中因突变而出现高表达的基因用红色表示 (如第 12 行、第 13 列的精氨酸激酶基因)；在品系 51 中高表达的基因用绿色表示 (如参与甘露糖代谢的 *CG9466*)。在两个品系中都有表达的基因用黄色表示。(由 Scott A. Rifkin 惠赠)

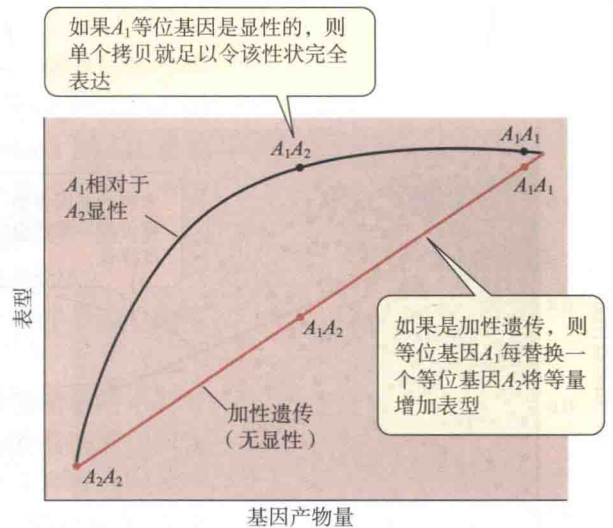


图 8.16 包含两个等位基因的单个基因座上，表型与基因型之间两种可能的关系。如果遗传是加性的，那么用等位基因 A_1 替换每个等位基因 A_2 会持续增加基因产物量，表型也会发生相应变化。如果 A_1 相对于 A_2 是显性的，那么基因型 A_1A_2 与 A_1A_1 基本相同，因为一份 A_1 已能产生令该性状完全表达的足够基因产物。

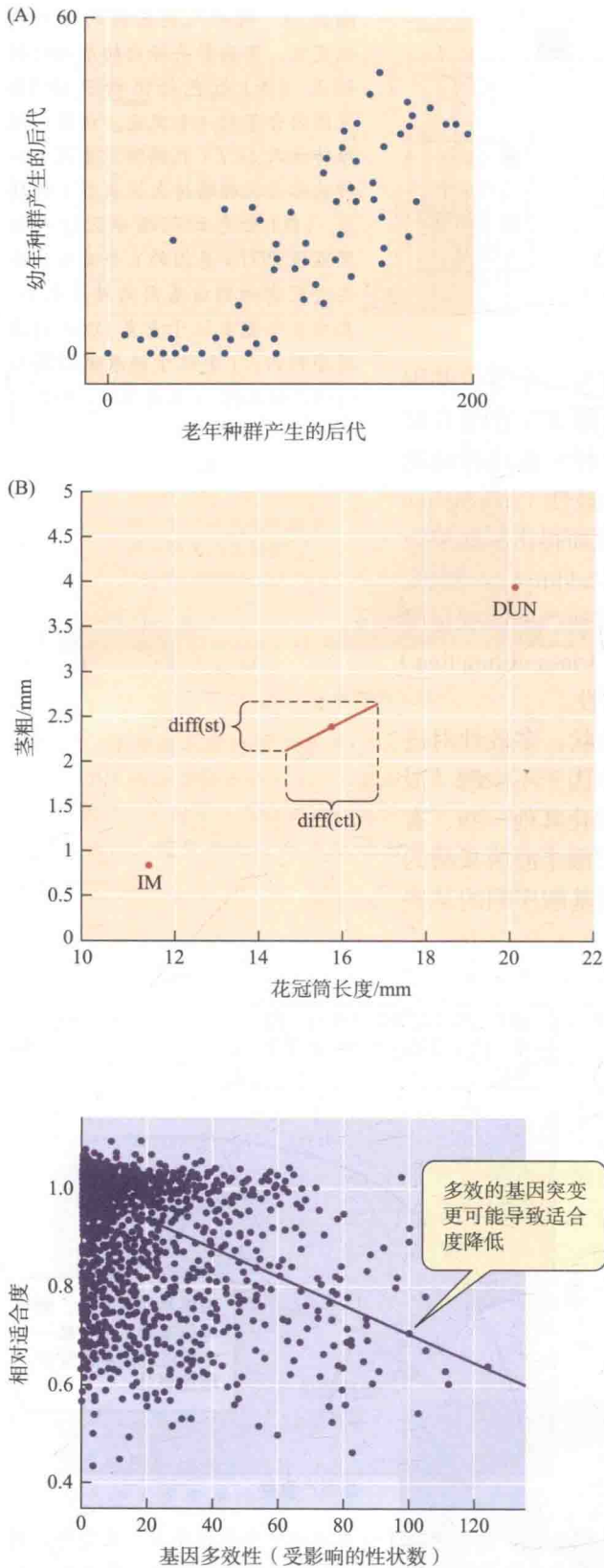


图 8.18 多效基因突变对适合度的不利影响更大。每个点代表一个因单基因缺失而完全突变的酿酒酵母菌株，用这些菌株相对于标准菌株的适合度来对被该突变改变的表型性状的数目作图。请注意单个基因能够影响 100 多个性状，所测的大部分特性都是生化功能。(来自 Cooper et al. 2007)

图 8.17 两个多效性的例子。(A) 在不同的秀丽隐杆线虫培养种群中 (分别用一个点表示), 幼年和老年群体产生影响后代数量的累积突变差不多。(B) 酸浆属植物的两个地理种群 (DUN 和 IM) 平均茎粗对平均花冠 (花瓣) 筒长度所作的曲线图, 中间点显示引起性状差异基因座之一的效应, 它的位置 (位于两个亲本平均值的中间) 表明该基因座对两个性状都产生加性效应。在该基因座上, 两个种群具有引起茎粗差异 (约 0.5 mm) 和花冠筒长度差异 (约 2 mm) 的不同等位基因。(A 来自 Estes et al. 2005; B 来自 Hall et al. 2006)

突变能提高“附加”反应的效率, 赋予酶新的功能 (如前文提及的铜绿蝇的羧酸酯酶)。在另外一些情况下, 一个基因具有多效性是因为它调控了其他一些基因, 或是因为它参与了影响多个性状的发育途径, 这也许可以解释图 8.17 所阐述的例子。

突变对适合度的影响

新突变对生存和繁殖 (即适合度) 的影响介于极其有利和极其不利之间。毫无疑问, 很多突变是中性或接近中性的, 对适合度的影响非常小 (见第 10 章)。但是那些确实影响适合度的突变的平均或净效应是有害的。通过可见表型效应确认的突变通常具有有害的多效影响。例如, 影响果蝇刚毛数的部分突变还会破坏神经系统发育, 并降低无刚毛幼虫的存活力 (Mackay et al. 1992)。突变的净有害效应在突变累积实验中显而易见, 如在上述 Mukai 的果蝇实验中, 果蝇的平均生存力出现下降 (见图 8.10)。此类实验表明, 动物和植物中的有害突变率为每个单倍体 (配子) 基因组 0.01 到 1.0 不等 (Halligan and Keightley 2009)。对于酵母而言, 多效突变所影响的特征越多, 它的有害性就可能越大 (图 8.18)。

从实验培养的荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) 中发现的单突变中, 小部分略微增强了适合度, 部分导致其显著下降, 大部分具有轻微的有害效应 (图 8.19)。有益突变的适合度效应大致呈指数分布: 大部分只是略微增加了适合度, 少数表现较大的适合度效应。证明有利突变的很多实验都是用微生物进行的, 如噬菌体、细菌、酵母等 (Elena and Lenski 2003; Elena and Sanjuán 2007), 其中有些研究报道的有利突变发生率较高 (如 6%) (Hall and Joseph 2010)。

有利、中性及有害突变的比例还可通过分析物种之间及种内 DNA 序列变异式样进行估算。有关的估算方法请参见第 12 章, 其基本原理是: 如果与基因组中性部分 (如假基因) 的序列差异相比, 一个特定序列在物种之间的差异很小, 那么该序列中的大部分突变必然是有害突变, 并被自然选择的“净化”作用所抹除, 没能被保留下来以区分物种; 相反, 如果一个序列在物种之间的差异明显大于基于基因组

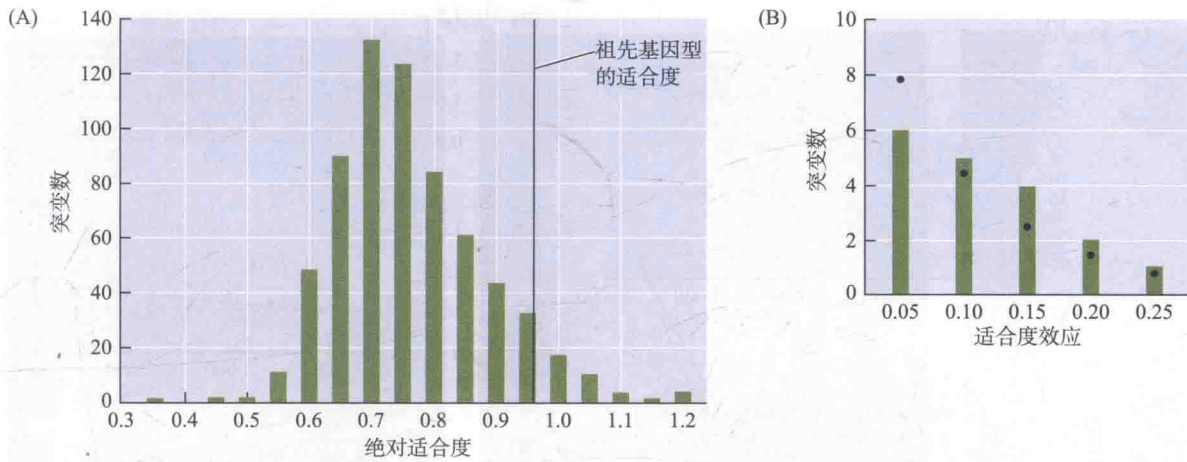


图 8.19 荧光假单胞菌的实验室培养液中新产生的 665 个突变的适合度效应分布。(A) 所有突变的适合度效应，用绝对生长率表示，竖实线标示祖先基因型的适合度。(B) 显示在 (A) 中竖实线右侧的 28 个有益突变的适合度效应，用它们相对于祖先基因型的生长率增值表示。频率分布接近指数分布，非常符合理论预期（用点表示）。（来自 Kassen and Bataillon 2006）

中性部分差异的期望值，那么其中一些差异必然代表了种内的有利突变，并被自然选择固定下来。在果蝇物种间进行的此类比较表明：在编码氨基酸的 DNA 位点突变中，有 97% 是有害的（已被清除），在种间存在区别的 DNA 碱基对中，约有一半代表有利突变（Sella et al. 2009）。此外，Peter Andolfatto（2005）发现，在非翻译 DNA 区域（包括内含子和基因间隔区）的突变中，有超过一半是有害的，因为这些区域高度保守，它们在种间的差异非常小；另外，在非翻译区存在差异的碱基对中，至少有 10% 到 20% 经历了有利突变。显然，很多以前被认为是“垃圾”的 DNA 实际上具有功能，它们可能在调控发育方面发挥着作用。这一重要结论也适用于哺乳动物的基因组，包括人类基因组（Eöry et al. 2010; Halligan et al. 2011）。

新的有益突变在适应性进化中的作用已在细菌中进行了研究，细菌可被冷冻（在此期间，它们不会有任何遗传变化），然后又被复苏。从一个进化种群的不同时间段提取样本予以储存，再对它们的适应性进行直接比较。Richard Lenski 及其同事利用这种方法追踪了大肠杆菌的实验室种群高达 20 000 代，发现它们的适应性得到了增加。每个种群都从一个个体开始，因此最初的遗传构成是一致的。尽管如此，适合度明显提升——最初提升很快，稍后升速放缓（图 8.20A）。另一项类似实验（Bennett et al. 1992）表明，大肠杆菌种群能迅速适应几种不同的温度条件（图 8.20B-D）。

这些大肠杆菌被置于一种可通过调节葡萄糖供给量来限制种群增长的培养基中培养，该培养基还含有大肠杆菌不能利用的柠檬酸作为潜在的能量来源，因为它不能将柠檬酸转运到细胞内。经过 33 000 代后，研究人员在一个种群内观察到能利用柠檬酸的突变（ Cit^+ ），令种群密度大大增加（Blount et al. 2008）；而在第 33 000 代之前的很长一段时间里，这些种群内发生过几十亿个突变，但并没有进化出适应性。Lenski 小组还证明了该种群之前必然还出现过另一个突变，该突变要么促进了 Cit^+ 突变的产生，要么使 Cit^+ 突变变得有利。也就是说，该适应性进化取决于先前的遗传变化。这个促使利用新生态位的、关键适应性出现的例证表明，新特征的进化可能依赖于极其罕见的突变事件的组合或序列。换言之，突变过程可能限制着进化。

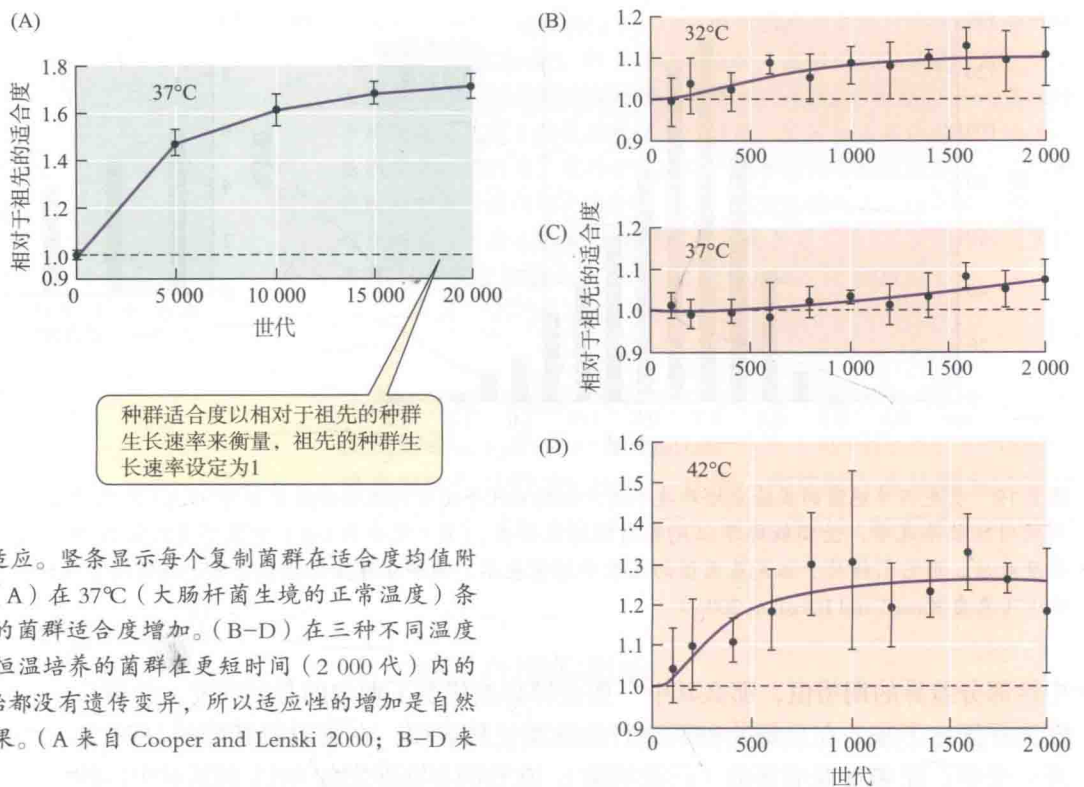


图 8.20 大肠杆菌实验菌群的适应。竖条显示每个复制菌群在适合度均值附近的变化值（95%置信区间）。（A）在 37°C（大肠杆菌生境的正常温度）条件下，经过 20 000 代恒温培养的菌群适合度增加。（B-D）在三种不同温度（32°C、37°C、42°C）条件下，恒温培养的菌群在更短时间（2 000 代）内的适应。由于所有这些菌群一开始都没有遗传变异，所以适应性的增加是自然选择作用于新的有利突变的结果。（A 来自 Cooper and Lenski 2000；B-D 来自 Bennett et al. 1992）

可以将细菌放到它们无法生长的培养基上（如缺少一种必要氨基酸或其他营养等）培养以筛选影响其生化能力的突变。无论是什么菌落，只要它们最终出现在培养基上，都必然是由少数细胞生长而来，这些细胞由于突变获得一种新的生化能力。例如，Barry Hall（1982）研究了一种缺少 *lacZ* 基因的大肠杆菌菌株，*lacZ* 基因是 β -半乳糖苷酶（使大肠杆菌能够将乳糖作为碳和能量来源进行代谢）的编码基因。Hall 筛选出了能在乳糖上生长的种群，发现了多个突变。一个基因（*ebg*）的突变改变了一个酶的正常功能，使其能分解乳糖；另一个突变改变了 *ebg* 基因的调控，而第三个突变则改变了 *ebg* 酶，使其能将乳糖代谢成乳果糖，增加了细胞对环境中乳糖的摄取。这三个突变共同作用，恢复了之前因缺少 *lacZ* 基因而丧失的代谢能力。所以，突变和选择共同作用，能带来复杂的适应性。

突变的限制

绝大部分影响表型的突变都会改变一个或多个既存性状。具有表型效应的突变能改变发育过程，但不能改变不存在的发育。我们可以想象长着翅膀的马和天使，但现实是不会有突变马或人类能在肩膀上长出翅膀，因为这种翅膀没有发育基础。

如果某些能想到的突变较之其他突变更有可能出现并对进化产生作用，那么进化方向就可能会受到制约。例如，在团藻（*Volvox carteri*）的实验室品系中，影响生殖细胞大小与数量之间关系的新突变与团藻属其他物种存在的典型特征是一致的（Koufopanou and Bell 1991）。

如果很多不同的突变都产生一种特定的表型，就如几个或多个基因座共同影响一个性状（多基因），那么突变可能不会对进化的速率或方向产生很大制约。

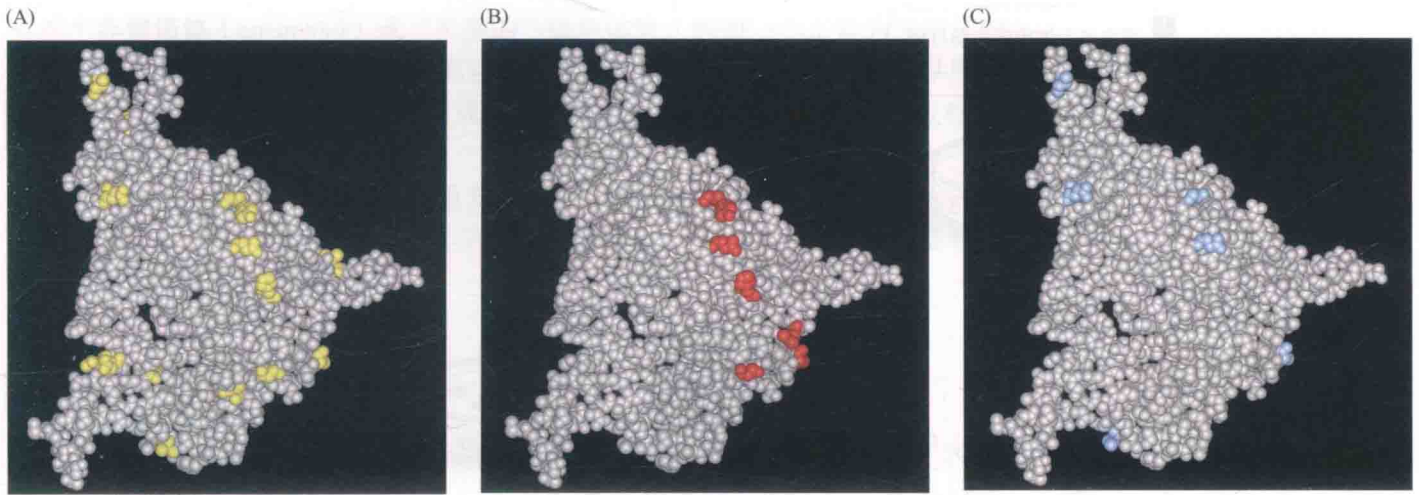


图 8.21 噬菌体 ϕ X174 和 S13 的主要衣壳蛋白 (gpF) 显示氨基酸的平行替换。(A) 实验品系内经过替换的氨基酸用黄色表示。(B) 用红色表示的是已知在两个细菌宿主中都会影响野生噬菌体适合度的氨基酸。(C) 代表两种噬菌体株 (ϕ X174 和 S13) 间差异的氨基酸用蓝色表示。请注意这些噬菌体株之间自然进化出的所有差异均出现在实验系中。(来自 Wichman et al. 2000)

例如, 把对铜有不同耐受性的几个猴面花 (*Mimulus guttatus*) 种群进行杂交, F_2 代的铜耐受性变化要大于任何一个亲代种群, 这表明各种群决定铜耐受性的基因座是有差异的 (Cohan 1984)。

然而, 某些有利表型显然是通过少数几个或仅单个基因突变引起的。在这种情况下, 稀有突变的出现数量可能会限制物种的适应能力。较为稀少的必要突变可以解释为什么物种未能适应更广泛的环境条件, 或者说为什么物种一般而言不会比原先有更强的适应性 (Bradshaw 1991)。例如, 不同种群的黑腹果蝇对杀虫剂地特灵的抗性取决于同一种突变的反复发生, 该突变被认为相当于使两个不同家族的果蝇拥有同一地特灵抗性基因 (French-Constant et al. 1990), 意味着只有极少数基因——也许仅此一个——在经历突变后能获得地特灵抗性, 这种突变是极其罕见的。在第 3 章中, 我们看到 *Mclr* 基因的同一种突变影响各种爬行动物、鸟类和哺乳动物的色素。

Wichman 等 (2000) 研究了两个关系密切的噬菌体菌株 (ϕ X174 和 S13) 的实验种群在高温条件下适应两种宿主菌的情况。实验种群中发生了很多氨基酸替换, 大部分反复发生在少数位点上, 其中很多替换与自然种群中发现的变异相同, 甚至与两种噬菌体之间的差异相匹配 (图 8.21)。该结果表明, 受有利突变存在种类的制约, 这些噬菌体的自然进化只能通过有限的途径进行 (Wichman et al. 2000)。

突变是一种随机过程

突变随机发生。准确理解这一表述极为重要。这一表述并不意味着所有能想到的突变都具有相同的发生概率, 如前所述, 有些想象中的表型转换并不存在发育基础; 它也不意味着所有基因座或一个基因座内的所有区域都具有相同的突变可能, 遗传学家已在表型和分子层面上描述了基因座之间及基因座内不同区域的突变率差异; 但这并不意味着环境因素就不能影响突变率: 辐射和化学诱变剂就能产生突变。

突变是随机的具有两层含义。第一, 尽管我们也许能预测特定突变的发生概率, 但是在大量的基因拷贝中, 我们无法预测哪个拷贝会经历突变, 突变的自发过程是随机而不确定的; 第二, “突变是随机的” 意味着发生特定突变的概率不

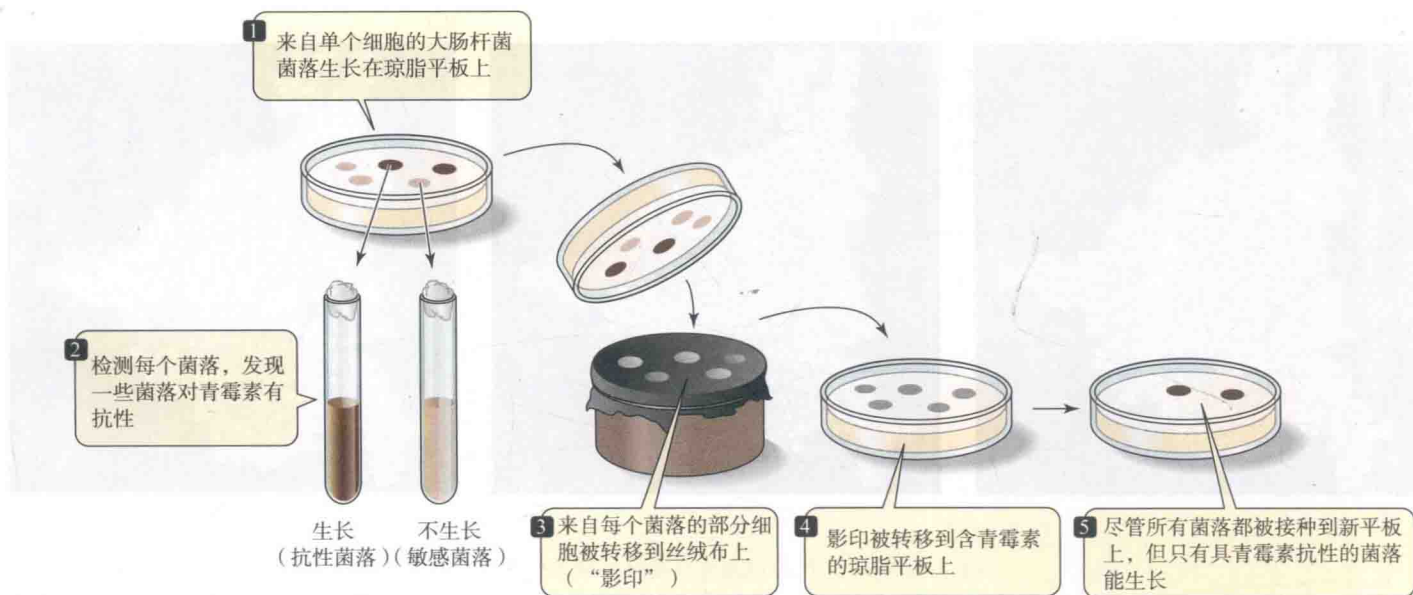


图 8.22 影印接种法。Lederberg 夫妇利用该方法证明青霉素抗性在接触青霉素之前已自发产生，而不是暴露诱发的。第一步，他们准备了一个包含很多大肠杆菌菌落的琼脂糖平板（主板），这些菌落都源自同一个细胞。第二步，测试主板上各菌落的青霉素抗性。第三步，将一块丝绒布按压在主板上，让主板上每个菌落的部分细菌转移到丝绒布上。第四步，将该丝绒布与一块带培养基和青霉素的新板接触，按照与主板相同的菌落空间构型将细菌转移到新板（副板）上。第五步，副板上出现了一些菌落，它们是从经过抗青霉素的突变细胞发展起来的。只有在主板上已具有抗青霉素性的菌落才出现在副板上，这表明突变在细菌接触到青霉素之前已发生。

受生物体是否处于有利于该突变发生的环境所影响，也就是说环境并不会诱发适应性突变。实际上，我们很难想象大多数环境因素通过只许正确碱基对发生变化来指挥突变过程。

不存在为了适应而发生定向突变的观点是现代进化论的基本观点之一。如果确实存在这种突变，那么进化将要吸收拉马克的一个原理，即生物个体在响应环境过程中将获得适应性的遗传特征。此类“新拉马克”思想在 20 世纪四、五十年代被细菌实验推翻，这些实验表明自发、随机突变之后的自然选择（而不是环境引导的突变）才能真正解释适应。

Joshua 和 Esther Lederberg (1952) 进行的一项类似实验表明，即使暴露在对生物体并非有利的环境中，有利突变也会发生。Lederberg 夫妇利用一个源自单个细胞的大肠杆菌培养基，使用影印接种法 (replica plating) 将细胞散布在一个“主”琼脂平板上 (图 8.22)，每个细胞产生一个不同的菌落。他们将一块丝绒布按压在平板上，再把布覆在另一块含青霉素培养基的新平板上，将主板上每一个菌落的部分细胞转移到副板上，使副板上的空间配置跟主板完全相同。副板上出现了一些从抗青霉素的突变细胞生长出来的菌落。Lederberg 夫妇对主板上所有菌落的青霉素抗性进行了检测，结果作为副板上抗青霉素细胞来源的那些菌落（也只有这些菌落）具有青霉素抗性，这表明突变在细菌接触青霉素环境之前就已经发生。

基于这些实验结果，生物学家普遍接受了突变是随机适应的，并没有方向。有很好的证据证明某些环境压力可提高整个基因组的突变率，但并没有令人信服的证据证明这些环境会诱发特定的有利突变 (Sniegowski and Lenski 1995; Foster 2000)。

核型的改变

一种生物体的核型 (karyotype) 是对其整套染色体的描述：数目、大小、形状及内部排列。就核型变异而言，要记住失去一整条染色体或它的主要部分通常会因基因缺失而降低一个配子或生物体的生存力。此外，如果一个配子或生物体

有一个**非整倍体** (aneuploid) 或“失衡的”染色体组, 例如一个正常为二倍体的生物如果某条染色体有三个拷贝, 那它通常无法成活或者不能正常发育 (举例来说, 人有三条 21 号染色体会 有 大脑或其他缺陷的疾病被称为唐氏综合征或称 21 三体综合征)。

如前所述, 染色体结构可能因重复或缺失 (改变了遗传物质的数量) 而改变 (见图 8.6)。其他核型改变包括整套染色体 (**多倍化**, polyploidy) 的数目变化及一条或多条染色体的重排。

多倍化

一个二倍体 (diploid) 生物有两套完整的同源染色体 ($2N$); 一个多倍体 (polyploid) 生物则有两套以上 [在讨论染色体组时, N 指配子或单倍体 (haploid) 的染色体数, 而数字则指每条常染色体的份数]。多倍体可通过多种方式形成, 尤其是在减数分裂过程中未能通过分裂减少数目而产生二倍体或未减数配子时 (Ramsey and Schemske 1998)。一个未减数配子 (带 $2N$ 条染色体) 与一个减数配子 (带 N 条染色体) 结合产生一个三倍体 (triploid) ($3N$) 合子。三倍体产生的后代很少, 因为它们大多数配子的染色体组都是非整倍型的。在分离时, 每个子细胞可能接收某些染色体的一个拷贝以及其他一些染色体的两个拷贝 (图 8.23A)。不过, 如果一个三倍体非减数 ($3N$) 配子与一个二倍体正常配子 (N) 或两个二倍体配子 (无论它们来自三倍体还是二倍体的亲代) 结合, 则可能产生四倍体 ($4N$) 后代。其他此类结合还可能产生 6 倍体 ($6N$)、8 倍体 ($8N$) 或更高的染色体倍性。有些多倍体是相同物种的未减数配子结合产生的, 这些生物体称为**同源多倍体** (autopolyploid); 但是大部分还是**异源多倍体** (allopolyploid), 即通过亲缘关系相近的物种之间的杂交产生 (见第 18 章)。

四倍体的每组同源染色体 (4 条) 在减数分裂时可能排列成一个四联体 (四价染色体), 然后以平衡 (2 对 2) 或不平衡 (1 对 3) 的形式分离 (图 8.23B)。部分此类多倍体中可能产生非整倍体配子, 导致生育能力大大降低。在其他情况下, 4 条染色体可能并不以四联体的形式排列, 而是以正常分离的两对进行对排, 产生平衡的 (**整倍体**, euploid)、有活力的配子, 所以其生育能力正常或接近正常 (图 8.23C)。这要求染色体有所分化, 从而使每条染色体能识别并与一条同源物 (而非其他 3 条) 配对。在异源多倍体中, 大部分亲代物种的染色体都有明显差异, 使来自各亲本的染色体能相互识别和配对, 所以异源四倍体减数分裂能进行正常的染色体对分离, 而不是产生染色体四联体 (见图 8.23C)。

很多植物和小部分鱒鱼、树蛙及其他动物物种是通过多倍体产生的, 有证据表明现存脊椎动物源自一个多倍体祖先 (见图 3.30 和第 18 章)。在开花植物中, 有 2% 至 4% 的新形成物种是多倍体; 据估计, 在被子植物中, 源自多倍体祖先的物种比例估计在 30% 至 70% 之间 (Otto and Whitton 2000)。新形成多倍体植物的细胞大小和很多其他特征都有变化, 此类植物在某些环境中具有直接优势 (Ramsey 2011)。

染色体重排

染色体结构的变化构成了另一类核型改变, 这些变化是染色体断裂后以新的形式重新结合引起的。部分此类变化可影响减数分裂中的分离模式, 从而影响有

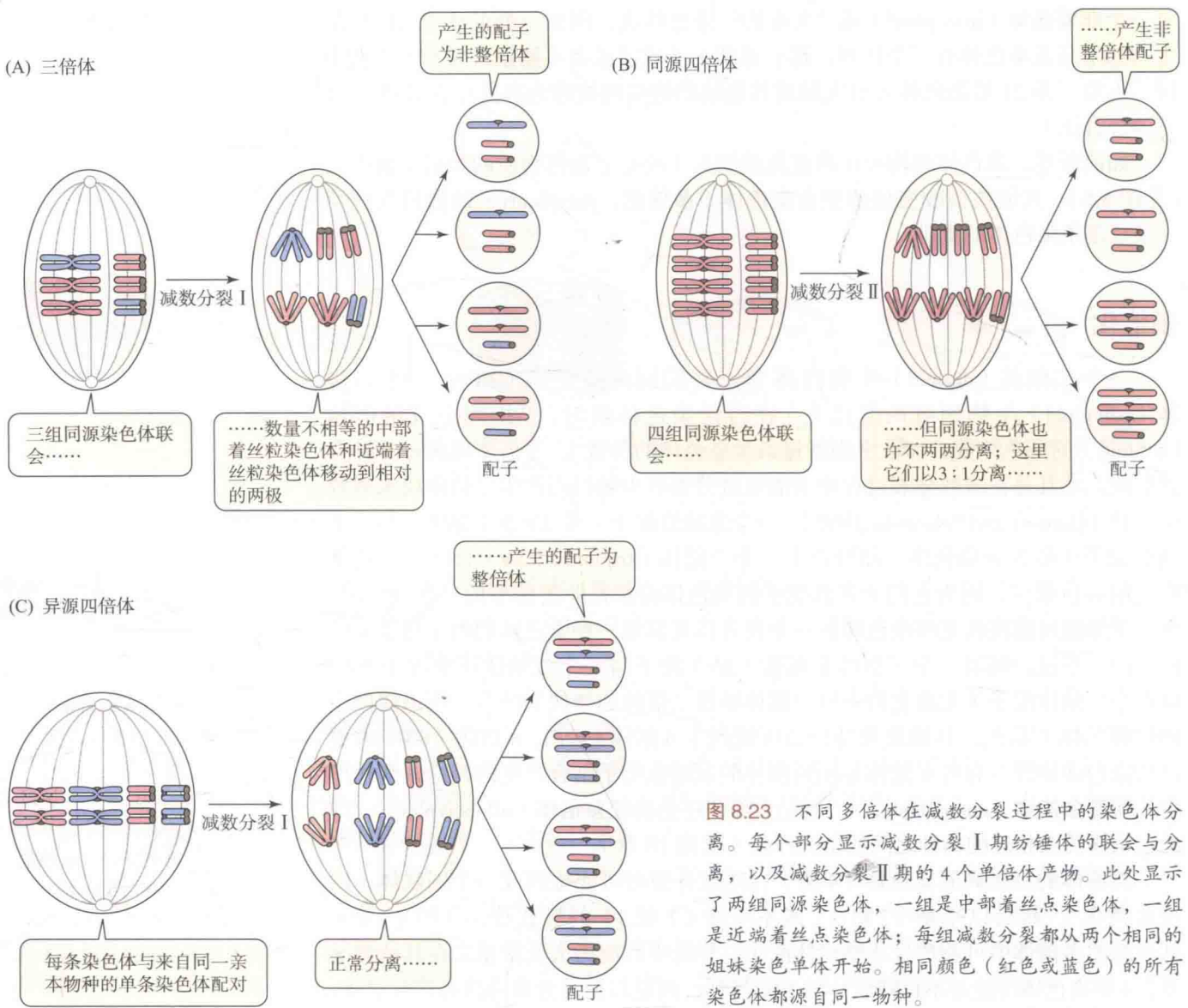


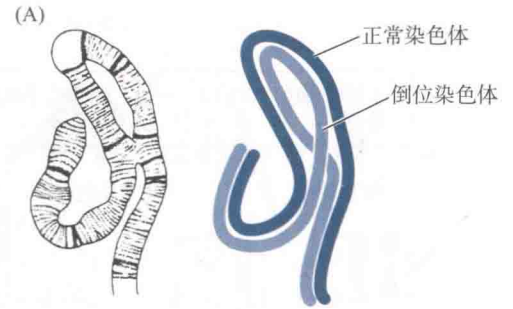
图 8.23 不同多倍体在减数分裂过程中的染色体分离。每个部分显示减数分裂 I 期纺锤体的联会与分离，以及减数分裂 II 期的 4 个单倍体产物。此处显示了两组同源染色体，一组是中部着丝点染色体，一组是近端着丝点染色体；每组减数分裂都从两个相同的姐妹染色单体开始。相同颜色（红色或蓝色）的所有染色体都源自同一物种。

活力配子的比例。尽管大部分染色体重排似乎对形态或其他表型特征没有直接影响，但基因序列的改变有时会使某些基因处于其他基因的调控区影响之下，进而改变它们的表达式样。目前还不能肯定此类“位置效应”对进化改变所起的作用。对于一条重排染色体而言，某个生物体可能是纯合的，也可能是杂合的，分别被称为纯合核型（homokaryotype）和杂合核型（heterokaryotype）。

倒位 假设在一个染色体片段中，ABCDE 代表了标记（比如基因）的顺序。如果形成一个圆环，在重叠点的位置断裂并重新连接后，可形成一个新的顺序，如 ADCBE（下划线表示倒位序列）。这样一种包含重排基因顺序的倒位，如果包括着丝点，称为臂间（pericentric）倒位，如果不包括着丝点，则称为臂内（paracentric）倒位。

倒位杂合子在减数分裂联会过程中，正常染色体和倒位染色体上基因的对位需要通过形成一个圆环来实现（有时可通过显微镜观察到）（图 8.24A）。现假设在一个臂内倒位中，交叉互换发生在两个基因座（B 和 C）之间（图 8.24B），四条链中的两条受到影响。其中一条链缺少基因区（A），还缺少一个着丝点，因此它不会移动到任何一极，最终丢失；另一条受影响的链不仅缺少某些遗传物质，

图 8.24 染色体倒位。(A) 以标准和楔形排列的拟暗果蝇幼虫唾液腺细胞内的联会染色体。两条同源染色体的联会非常紧密，看上去像一条染色体。图中显示了环状的“桥”。正在减数分裂的生殖系细胞内也有类似联会。(B) 两条同源染色体的不同之处在于其中一条 B-D 区域倒位，以及它们联会时的构型。两个染色单体 (B 和 C) 之间的交换产生的产物缺少一个着丝粒或重要基因区。由于这些产物不能形成活性配子，所以交换似乎会被抑制。只有接收两个不进行交换的染色单体的细胞才会变成活性配子。(来自 Strickberger 1968)

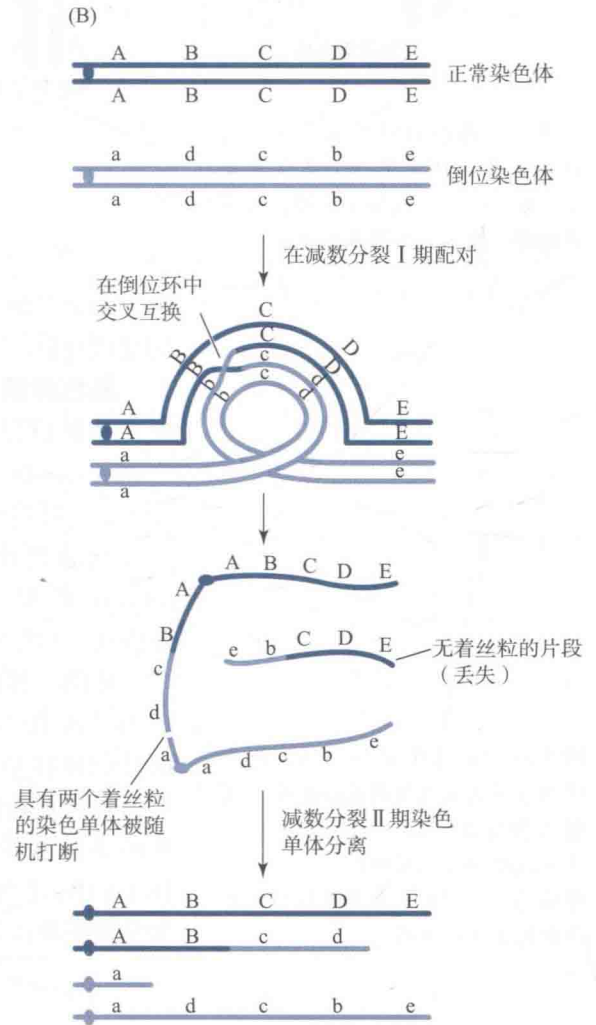


而且具有两个着丝点，所以当这两个着丝点被拉向相反的两极时，染色体断裂。由此产生的子细胞缺少某些基因区，不能形成有活力的配子。因此，在倒位杂合核型中（但不在纯合核型中），因很多配子缺乏活性而导致生育能力下降，并因携带重组染色体的配子缺少某些遗传物质且缺乏活性而使重组被有效地抑制。

然而在果蝇及其他一些有翅昆虫（双翅目，Diptera）中，不完整的重组染色体在减数分裂时进入极体，所以雌性繁殖力没有降低。利用果蝇及其他一些有翅昆虫研究倒位尤为方便，因为其幼虫唾液腺内具有保持永久联会状态（所以倒位环很容易看到）的巨型（多线）染色体，而且这些染色体存在对应不同基因的染色体带，带型跟超市商品的条形码一样具有独特性，所以有一个有经验的研究人员能通过不同带型来鉴别顺序。倒位多态性（inversion polymorphism）在果蝇中很常见——例如在黑腹果蝇中，已经有超过 20 种不同的 3 号染色体排列方式被描述——研究人员已从种群遗传和系统发生角度对它们进行了广泛研究。

易位 通过断裂和重接，两个非同源染色体可相互交换片段，导致相互易位（reciprocal translocation）（图 8.25）。易位杂合核型在减数分裂时通常会产生产很高比例的非整倍体配子，所以易位杂合核型的生育能力通常会降低 50% 以上。因此在自然种群中易位多态性是很罕见的。然而，有时亲缘物种会因易位而表现出明显差异，易位可将多组基因从一条染色体移动到另一条染色体上。例如，雄性果蝇 *Drosophila miranda* 的 Y 染色体包括一个片段，该片段与近缘物种的一个常染色片段是同源的。

分裂与融合 区分近端着丝点（acrocentric）染色体和中部着丝点（metacentric）染色体是很有用的。在近端着丝点染色体中，着丝点靠近一端；在中部着丝点染色体中，着丝点位于中间，将染色体分成两条臂。染色体融合（fusion）最简单的形式是，两条非同源近端着丝点染色体在着丝点附近经过相互易位，结合成一条中部着丝点染色体（图 8.26A）。例如，在黑猩猩和大猩猩中都存在的两条染色体，在人类融合形成了 2 号染色体，使人类基因组的染色体比它们少了一对（de Pontbriand et al. 2002）。更为罕见的是，中部着丝点染色体发生分裂（fission）。简单融合的杂合核型有一条中部着丝点染色体（用 AB 表示），它的两臂与两条近端着丝点染色体 A 和 B 同源。AB、A、B 共同联会成一个“三价体”（图 8.26B）。融合通常会形成活性配子和合子，但是非整倍体配子的出现频率也会较高，尤其是对于那些形式更为复杂的融合。染色体数目差



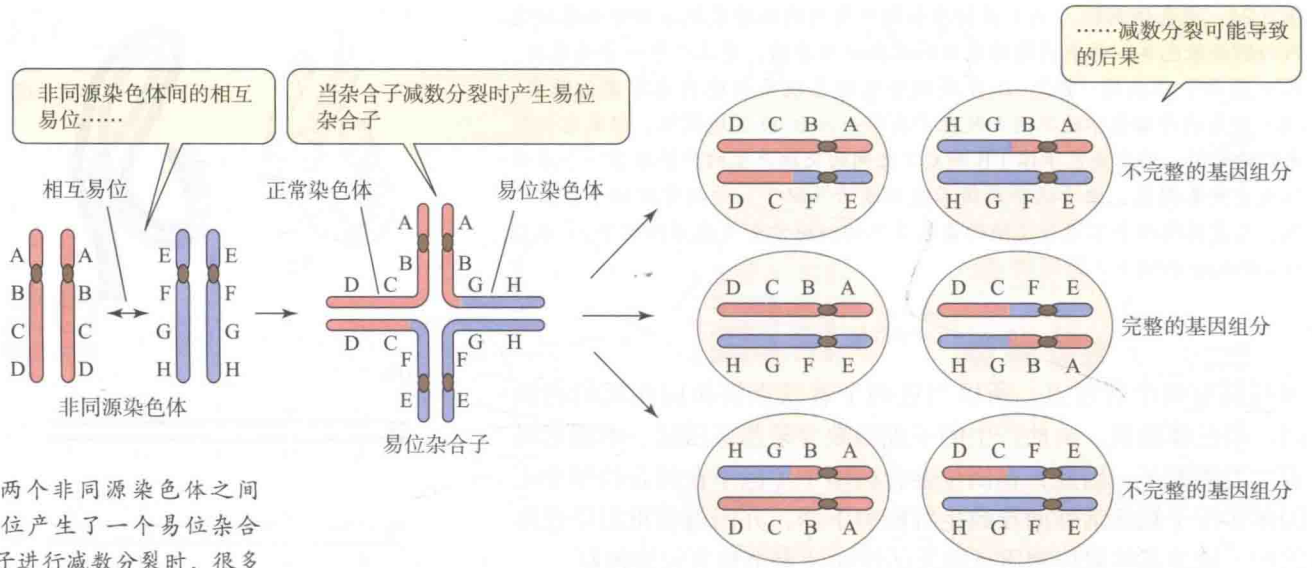


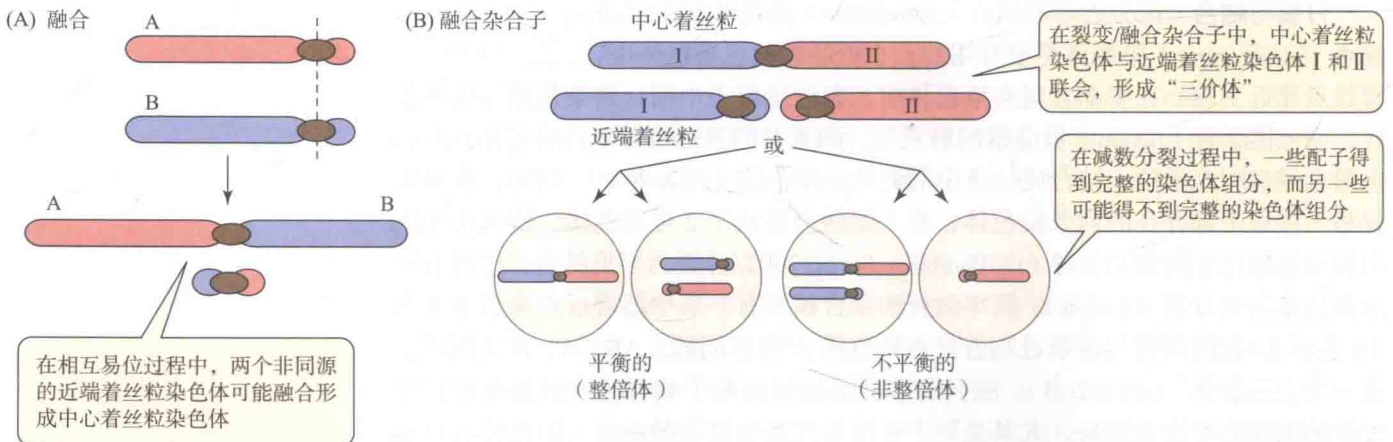
图 8.25 两个非同源染色体之间的相互易位产生了一个易位杂合子。杂合子进行减数分裂时，很多产物将含有不完全的基因组分。

异（无论是融合引起的，还是分裂引起的）通常可区分亲缘物种或同一物种的不同地理种群。

染色体数目变化 多倍化（尤其是植物）、易位及染色体融合与分裂都是染色体数目进化的突变基础。例如，哺乳动物的单倍染色体数目在 3 到 42 条之间（Lande 1979），而昆虫的单倍染色体数目则从 1 条（某种蚂蚁）到约 220 条（某些蝴蝶，已知的动物中最高的）不等。亲缘物种有时在核型上也会存在显著差异：一个极端的例子是，两个非常相似的鹿属物种——*Muntiacus reevesii* 和 *M. muntiacus*——的单倍染色体数目分别为 23 和 3 或 4（在不同的种群中）（图 8.27）。

任何一种特定染色体重排（如相互易位）的自然发生率都很高：约为每个配子 10^{-4} 到 10^{-3} （Lande 1979）。但是在这些重排中，只有一小部分会在种群内固定，而且物种核型分化的比率差别很大。通过 DNA 测序，很多基因在染色体上的相对位置可在物种之间进行比较。据此估算，人类与小鼠之间每百万碱基对每百万年的染色体断裂数约为 2.7×10^{-4} ；果蝇不同物种两两比较的数值从 6.5×10^{-2} 到 10.1×10^{-2} 不等（Ranz et al. 2001; Bartolomé and Charlesworth 2006）。人类与黑猩猩基因组倒位的差别可多达 1 500 个（Sharp et al. 2006）。

图 8.26 染色体融合。(A) 两条近端着丝点染色体的简单融合形成臂 A 和臂 B。(B) 一个融合杂合子在减数分裂过程中的分离可产生整倍的（平衡的）或非整倍的（不平衡的）遗传物质。



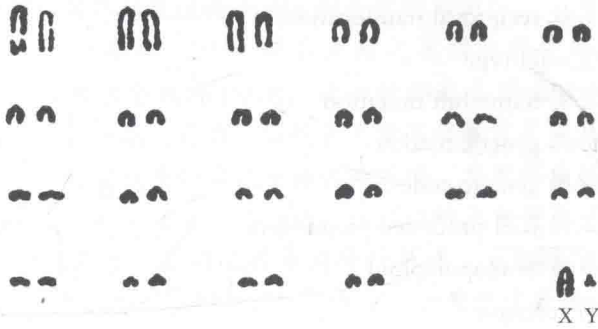
Muntiacus reevesii ($2N=46$)*Muntiacus muntiacus* ($2N=8$)

图 8.27 两个亲缘关系很近的鹿属物种的二倍体染色体组(来自显微照片)代表了已知近亲物种之间最极端的核型差异。尽管核型差异很大,但是这两个物种的表型仍非常相似。

小结

1. 染色体或基因的突变是在序列层面上发生的改变,其随后会被复制。突变通常不会形成新的物种,但在种内形成各种染色体或基因(等位基因、单倍型)的变异。突变过程是进化的必要但非充分条件:突变不等于进化。

2. 在分子层面上,基因突变包括碱基对替换、移码突变、各种转座因子插入及重复和缺失(从单个碱基对到染色体片段不等)引起的变化。基因内重组也会产生新的 DNA 序列。

3. 导致蛋白质出现氨基酸替换的突变(非同义突变)和调控序列的突变都能影响表型甚至适合度,不改变氨基酸序列的同义突变不会影响表型或适合度,所以在选择上是中性的。很多对真核生物基因组有决定性影响的非编码 DNA 的突变会影响适合度,但我们对大部分非编码 DNA 的功能还不是很了解。

4. 任何一个特定突变的发生率都很低:基于表型效应检测到的平均突变发生率每个配子约为 10^{-6} 到 10^{-5} ,每个碱基对约 10^{-9} 。突变率就其本身而言太低,

所以不能使等位基因频率发生实质性变化,但对于整个基因组或多基因性状而言,突变引起的遗传变异总量还是相当可观的。

5. 突变引起的形态或生理特征变化幅度可以从无到极大。部分是因为大多数突变具有多效性,突变对适合度的平均效应是有害的,但有些突变是有利的。

6. 突变能改变现存的生化或发育路径,但并不是所有可以想到的突变都会发生。有些适应性变化不太可能发生除非突变出现在正确的基因以及基因的合适位点上。因此,进化的速率和方向在某些情况下会因突变而受到影响。

7. 突变是随机的。这既指它们的发生概率不受环境偏好的影响,也意味着特定突变是无法预测的。一个突变的发生概率并不取决于它是否有利。

8. 核型(染色体组)的突变包括多倍化和结构重排(如倒位、易位、分裂、融合),很多此类重排会降低杂合条件下的生育能力。这些染色体变化是染色体数目进化的基础。

重要术语

不等交换 unequal crossing over

串联重复 tandem repeat

单倍型 haplotype

倒位 inversion

等位基因 allele

颠换 transversion

点突变 point mutation

多倍化 polyploidy

多效的 pleiotropic

非同义突变 nonsynonymous mutation

非整倍体 aneuploid

核型 karyotype

回复突变 back mutation

基因 gene

基因家族 gene family

基因内重组 intragenic recombination

基因座 locus

加性的 additive

密码子 codon
 内含子 intron
 频发突变 recurrent mutation
 调控区 (增强子和抑制子) control region (enhancer and repressor)
 替换 substitution
 同义密码子 synonymous codon
 同义突变 synonymous mutation
 同源多倍体 autopolyploid
 突变 mutation
 突变方差 mutational variance
 外显子 exon
 微卫星 microsatellite

显性 dominance
 相互易位 reciprocal translocation
 野生型 wild-type
 移码突变 frameshift mutation
 遗传标记 genetic marker
 遗传密码 genetic code
 已加工假基因 processed pseudogene
 异源多倍体 allopolyploid
 隐性的 recessive
 整倍体 euploid
 转换 transition
 转座 transposition
 转座因子 transposable element (TE)

延伸阅读推荐

C. W. Fox 和 J. B. Wolf 所编的 *Evolutionary Genetics: Concepts and Case Studies* (Oxford University Press, New York, 2006) 是一部为学生编写的优秀论文集, 作者均为进化遗传领域的权威学者。D. Houle 和 A. Kondrashov 撰写的“突变”一章(第 32—48 页)对突变如何作为进化的一个重要过程进行了全面概述。

D. Grauer 和 W.-H. Li 所著的 *Fundamentals of Molecular*

Evolution 第二版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2000) 着重从分子层面论述突变的进化意义。

相关突变率的综述, 包括 J. W. Drake 等 (1998) “Rates of spontaneous mutation” (*Genetics* 148: 1667–1686) 和 M. Lynch 等 (1999) “Perspective: Spontaneous deleterious mutation” (*Evolution* 53: 645–663)。

问题和讨论

1. 考虑两项可能的研究: (a) 第一项研究中, 你捕捉了 3 000 只野生雄性果蝇, 分别让它们与带杂合常染色体隐性等位基因 *vg* (“vestigial” 意为“退化”, 此基因纯合时会导致双翅微小) 的实验室雌性果蝇交配, 然后检测每个雄性果蝇的后代, 发现三分之一雄性果蝇的后代中有一半双翅微小, 其基因型为 *vgvg*。(b) 在第二项研究中, 你从 20 只野生绿头鸭身上提取了 20 个细胞色素 *b* 基因拷贝, 测定这些拷贝中 1 000 个碱基对的核苷酸序列, 发现每 30 个核苷酸位点会有某个基因拷贝带有和其他基因不同的碱基对。根据这些数据, 你是否能估算从野生型到 *vg* 等位基因的突变率 (案例 a)? 或从一个碱基对到另一个碱基对的突变率 (案例 b)? 为什么?

2. 从一个你认为在 *vg* 位点是纯合野生型 (++) 的实验室果蝇种群中获得 10 000 只后代, 分别让它们与纯合 *vgvg* 果蝇交配, 检测 100 万只后代, 发现其中有两只是 *vgvg* 型。估算每个配子从 + 到 *vg* 的突变率。你必须作出哪些假设?

3. 以下 DNA 序列代表拟果蝇 (*Drosophila simulans*) 乙醇脱氢酶 (*Adh*) 基因编码区的开始 (Bodmer and Ashburner 1984), 按密码子排列: CCC ACG ACA GAA CAG TAT TTA AGG AGC TGC GAA GGT。

(a) 确定对应的 mRNA 序列, 并利用图 8.2 确定其氨基酸序列。(b) 根据图 8.2, 确定每个位点有多少可能的点突变 (单个核苷酸变化) 会引起氨基酸变化? 有多少不会? 对整个序列来说, 在可能的突变中, 有多大比例是同义的? 多大比例是非同义的? 在密码子第一、第二和第三位分别有多大比例是同义突变? (c) 在 DNA 序列的位点 10 与 11 之间插入单个碱基 G 会对氨基酸序列产生什么影响? (d) 删除第 16 个核苷酸会产生什么影响? (e) 对于前 15 个 (或更多) 位点, 将每个可能的突变分为转换或颠换, 确定各突变是否会改变氨基酸。转换与颠换之间同义突变的比例是否不同?

4. 冰鱼 (*Channichthys*) 是南极鱼类的一个属, 缺少血红蛋白。肩孔南极鱼属 (*Trematomus*) 是它的近亲, 其血红蛋白行使正常功能。假设在冰鱼中, 血红蛋

白编码基因没有功能，不能被转录，那么你认为该基因的核苷酸序列在这两个属之间会有何不同？

5. 紫外线 (UV) 可在果蝇之类的生物中引起突变，因为它会破坏 DNA，进而破坏基本的生理机能，所以它能降低生存力。假设让大量果蝇暴露在紫外线之下，然后在成年的后代中筛选新突变，发现部分后代携带了会增加黑色素量的突变，这可以防止内部器官受到紫外线伤害。在相同数量的对照果蝇（未暴露于紫外线）后代中，这种增加色素的突变数量很少或者没有。据此你能否得出结论：突变过程与生物对环境的适应性相应相关？

6. 研究人员利用人工选择（见第 9 章）改变了黑腹果蝇的很多性状，如趋光行为和翅长，但还没有任何人工选择的果蝇（约 2 mm 长）能像大黄蜂（约 30 mm）那么大（尽管并不确定是否曾有人尝试过）。你认为该目标是否能实现？你将如何尝试？如果尝试不成功，你认为哪种假说能说明失败的原因？突变在你的

实验中扮演着什么样的角色？

7. 上文曾提到“在黑猩猩和大猩猩中都存在的两条染色体，在人类中融合形成了 2 号染色体，使人类基因组的染色体比它们少了一对”。为什么说染色体数目差异来自融合，而不是分裂？一般来说，我们能否根据突变（衍生）基因确定祖先？

8. 在本章提到的一项研究中，Nachman 和 Crowell (2000) 根据人类与黑猩猩几个已加工假基因的序列差异估算中性突变率。本章没有提到方法上的一个细节是他们还对假基因两侧侧翼 DNA 的几千个碱基进行了测序。这些侧翼序列中发现的任何碱基对差异都没有纳入突变率的计算。(a) 为什么他们选择利用假基因而不是其他类型的 DNA 序列来估算中性突变率？(b) 为什么他们要对序列的侧翼 DNA 进行测序？

9. 大部分（如果不是所有）对有益突变率进行的估算都可能出现低估，为什么？

（周成钊、杨继译，葛颂校）

变异：进化的基础

生物体随时间发生的巨大变化以及从共同祖先分化而来的物种间的差异都源自物种的遗传变异——由突变引起的变化。要理解进化过程，我们必须知道什么是遗传变异以及遗传变异转变成进化改变的途径。此外，了解遗传变异还能让我们深入了解诸如“智商测试”的意义、“种族”的含义等深刻影响人类社会的问题。在所有生物学分支学科中，进化生物学是最专注于分析和认识变异的学科，变异是所有生物系统都具有的一个极为重要的特征。遗传变异是进化的基础。

对遗传变异的讨论将贯穿本书的其余部分，所以我们需要对它涉及的词汇进行一个简要回顾：

- **表型** (phenotype) 指一种生物或一组个体共有的某种特征。除 DNA 序列以外，生物的所有特征，从基因转录水平到生物体的形态、行为和生活史等，都可被称为表型。表型变异主要源自个体间的遗传差异，但也可能源自其他因素 (详见下文)，其中最重要的是环境变化对发育的直接影响。

- **基因型** (genotype) 指一种生物或一组个体在被挑出来进行分析的单个或多个基因座上的遗传组成。

- **基因座** (locus, 复数形式为 loci) 是染色体上的一个位置，通常指基因在染色体上所占的位置。

- **等位基因** (allele) 是基因的一种特殊形式，通常通过其对表型的影响与其他等位基因进行区分。

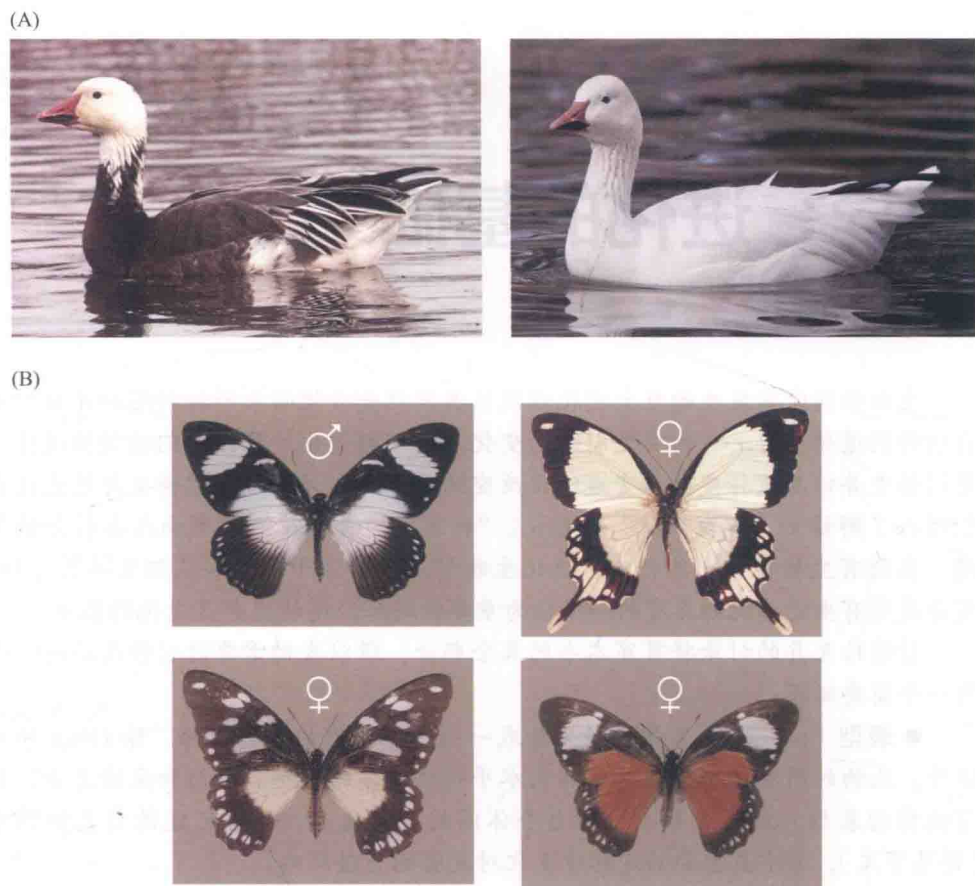
- **单倍型** (haplotype) 指可通过 DNA 测序等分子生物学方法与同源序列区分开来的一个基因序列或 DNA 片段。

- **基因拷贝** (gene copy) 是我们在统计代表一个基因的序列数量时所用的术语*。在一个二倍体种群中 (如人类)，每一个个体都携带有两个常染色体基因拷贝，因此 100 个个体样本相当于 200 个基因拷贝。“基因拷贝”一词指所有拷贝，不考虑等位基因差异或它们之间的序列差异。如果考虑这类区别，我们有时会用等位基因拷贝 (allele copy) 一词。因此，一个杂合个体， A_1A_2 ，有 A 基因的两个拷贝：一个等位 A_1 拷贝和一个等位 A_2 拷贝。

影响一个表型性状遗传变异的等位基因或基因座数目因情况而异。在最简单的情况下，单个基因座上的两个等位基因导致大部分变异 (比如雪雁的羽色组成；图 9.1A)。在其他情况下，一个种群内可能存在三个或更多等位基因。例如，非洲白翠凤蝶 (*Papilio dardanus*) 能通过不同图案模仿鸟类不爱吃的其他蝴蝶的外形 (图 9.1B)，且这些不同的图案能被遗传下去，就像是一个基因座上的多个

* 基因拷贝通常被称为“序列”，但“序列”有几种含义。在本书中，“序列”指按特定方式排列的核苷酸碱基对，其可能与其他排列方式不同。

图 9.1 由种内遗传差异引起的表型变异实例。在所有这些例子中, 各变型是自由交配的。(A) 雪雁 (*Chen caerulescens*) 的“蓝色”和白色型是单个基因座上两个等位基因产生的。(B) 非洲白翠凤蝶 (*Papilio dardanus*) 的拟态变异。雄性是非拟态的, 所有雄性看上去都差不多 (左上个体); 其他三只只是雌性, 每只模拟了一个亲缘关系较远的有毒蝴蝶物种。非洲白翠凤蝶中这种仅限雌性变异的遗传看似是一个基因座上多个等位基因引起的, 但实际上是由几个紧密连锁的基因导致的。(B 由 Fred Nijhout 惠赠)



等位基因。绝大部分表现连续变异的表型特征受多个基因座的共同作用, 比如我们熟悉的人类头发和肤色的变异。

表型变异的来源

变异的遗传和环境来源

进化生物学中最常讨论的表型变异主要归因于个体的遗传差异 (见图 9.1) 和它们所经历的环境差异。这里所说的“环境”指生物体以外的任何事物; 包括它消耗的食物以及与其他生物 (包括同一物种的其他个体) 之间的相互作用。有些环境效应是暂时的, 如生理适应、酶诱导、各种习得行为表现等; 而有些环境效应则是永久性的, 比如龟的性别取决于其发育过程中一个关键阶段的温度。有些环境因素在生物体出生或孵化前对胚胎产生作用。例如, 孕妇饮酒、吸烟或服用大量不同药物会增加宝宝出现非遗传性出生缺陷的风险。所以, 个体间某些出生时就带有的先天性 (congenital) 差异并没有遗传依据。

特定基因型的生物体在不同环境条件下呈现不同表型的能力被称为**表型可塑性** (phenotypic plasticity) (Pigliucci 2001)。有些由环境决定的表型效应并非适应性的, 且可能无法避免。例如, 大部分生物在低温条件下生长更慢, 我们中的大部分人在久坐不动或摄入过多热量的情况下就会发胖。但有些表型效应则是基于自然选择作用下对环境的响应, 代表了适应性表型可塑性 (图 9.2)。例如, 当蚜虫得到种群过密或食物变差等环境恶化信号时会长出翅膀。



图 9.2 环境条件引起的表型变异实例。(A) 很多种蚜虫只在特定环境条件下才长出翅膀。在初夏，孤雌繁殖的桃蚜 (*Myzus persicae*) 发育成没有翅膀的大型成虫 (左)，但它们的后代却有翅膀 (右)，并能在夏季即将结束时飞到中间宿主植物上。(B) 僧帽蚤 (*Daphnia cucullata*) 在幼虫期若接触过某些捕食者释放的化学物质，就会发育出保护性“头盔” (左)。这里显示的两个个体其遗传背景相同。(B 据 Agrawal et al. 1999; 照片由 A. A. Agrawal 惠赠)

很多性状的变异既有遗传来源，又有环境来源 (图 9.3)。在很多情况下，同一发育途径会同时受以上两种效应影响。当变异既有遗传来源，又有环境来源时，询问一个特征是“遗传的”的，还是“环境的”——就好像二者必居其一——是毫无意义的。此外，即使在同一种群中，遗传变异和环境变异的相对量也会因具体情况而异。如果基因型在它们的反应规范 (norm of reaction) ——即一种基因型在不同环境条件下的表型变化范围——上存在不同时，这点便尤为正确。例如，Gupta 和 Lewontin (1982) 测量了 10 个拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*) 遗传品系中每一个品系的平均腹部刚毛数，每个品系分别源自一对野外捕捉的果蝇。他们让每种基因型的果蝇在三种不同的温度下生长。这 10 种基因型的反应规范 (图 9.4) 表明温度对每种基因型的刚毛数都有影响，而且这些基因型在任一温度条件下的刚毛数各不相同，经历不同温度条件的果蝇种群在这一特征上同时显现出遗传变异和环境诱导变异 (常被称为环境方差)。此外，这些基



图 9.3 遗传和环境差异通常都会引起性状变化。(A) 长翅型的白背飞虱 (*Sogatella furcifera*)，这种水稻害虫也有短翅型。(B) 在种群密度较高的环境中养育白背飞虱，长出长翅的比例会更高 (环境效应)；但与对照系 (c) 相比，对长翅或者短翅进行选择，经过几代培养出的实验系中长出长翅的百分比较高 (m) 或较低 (b)。m、c、b 各系之间的差异是由遗传差异引起的。(C) 非洲截形小泡螺 (*Bulinus truncatus*) 是一个自体受精、雌雄同体的物种，但有些个体会长出一个阴茎状生殖器，并能对其他个体受精；在低温下发育的泡螺更有可能形成生殖器。(D) 在实验室低温环境中培养来自三个局域种群的泡螺时，它们之间的遗传差异使它们长出生殖器的倾向各不相同。(B 来自 Matsumura 1996; C 和 D 来自 Schrag et al. 1994)

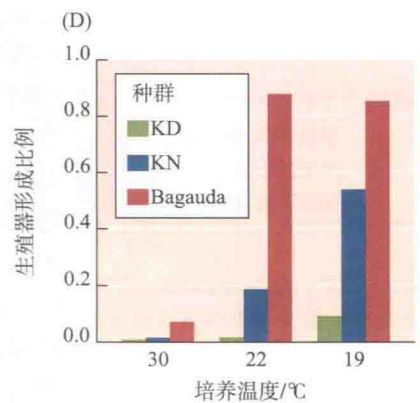
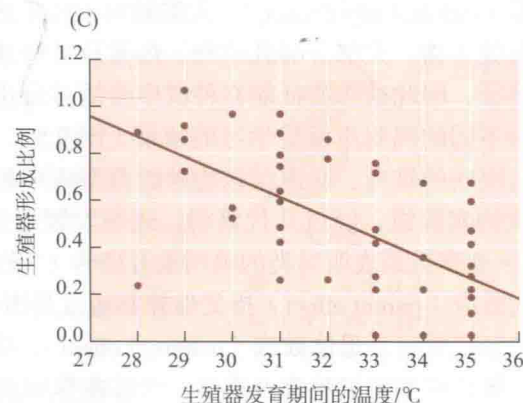
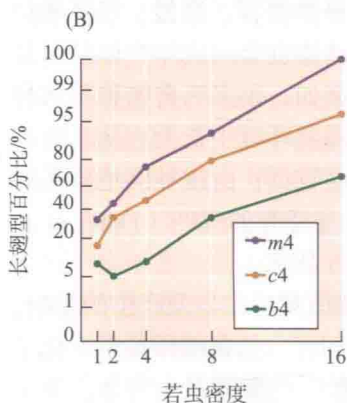
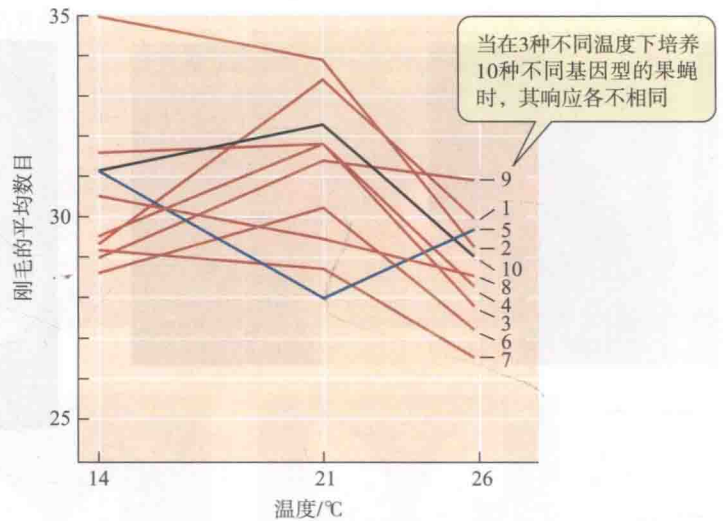


图 9.4 基因型与环境互作的实例, 显示这种互作是如何影响遗传变异和环境变异对表型变异的相对贡献。该图显示了拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*) 10 种基因型雄性个体腹部的刚毛数, 每种基因型都在三种不同温度条件下培育。在每种温度条件下, 各基因型的性状都有所不同, 但温度对每种基因型刚毛数发育的影响也各不相同, 所以该表型是基因型与环境相互作用的结果。(来自 Gupta and Lewontin 1982)



基因型的反应规范并不都是平行的: 它们反映的是**基因型与环境互作** (genotype × environment interaction), 亦即温度对表型的作用因基因型而异。由个体间遗传差异导致的种群表型变异量取决于果蝇发育的特定温度范围。

由于进化依赖于变异的遗传组分, 所以确定一个性状的变异是源自遗传或环境, 或是两种因素同时起作用非常重要。常用的方法有以下几种:

1. 可以通过杂交实验产生不同表型的 F_1 、 F_2 及回交后代。后代表型之间的孟德尔比率 (例如, 3:1 或 1:2:1) 可作为简单遗传控制的证据。
2. 后代平均表型与亲本平均表型之间的相关性, 或兄弟姐妹间的相似度高于无关个体间的相似度, 表明遗传变异对表型变异产生作用。不过, 我们必须确保兄弟姐妹 (或亲属) 所共有的环境相似度不高于非亲属。例如, 人类遗传学家主要依靠研究被收养儿童来确定兄弟姐妹之间的行为或其他相似性是因为他们拥有相同的基因, 而不是因为他们有相同的生长环境。
3. 将表型不同的亲本所产生的后代在相同环境 (通常称其为“同质园”, common garden) 中养育, 来自不同亲本的后代在该条件下始终保持的差异很可能具有遗传基础。合理的做法是在同质园中至少繁殖两代。

非遗传性传承的变异

性状变异如果是由 DNA 序列差异引起的, 称为遗传变异 (genetic variation)。但性状也可通过其他方式承袭下去 (Danchin et al. 2011)。大家最为熟知的是文化传承 (cultural inheritance)。人类倾向于传承其父母的语言、宗教、经济地位和更多其他事物。大部分哺乳动物、鸟类及某些其他动物也会向成年个体学习某些行为特征, 因此这些特征能在种群中传播并分化。例如, 很多鸣禽物种不同种群具有的不同的鸣叫声就是学习的结果 (图 9.5)。在隔离环境中长大、从未听过其他雄鸟鸣叫的雄鸟, 叫声与该物种的典型鸣声相似度较低; 由这种隔绝雄鸟的后代组成的实验组, 经过几代繁衍, 逐渐发展出了自身特有的鸣叫 (Fehér et al. 2009)。该观察结果表明鸟类的鸣叫也有遗传 (“先天”) 因素。

亲代效应 (parent effect) 指父母并非通过基因传递而对后代表型产生的影响。最常见的亲代效应是**母体效应** (maternal effect), 受诸如卵内包含的卵黄素或化学物质、母体提供照顾的种类及多少、母体在抱卵或怀胎时的激素及生理条件或是

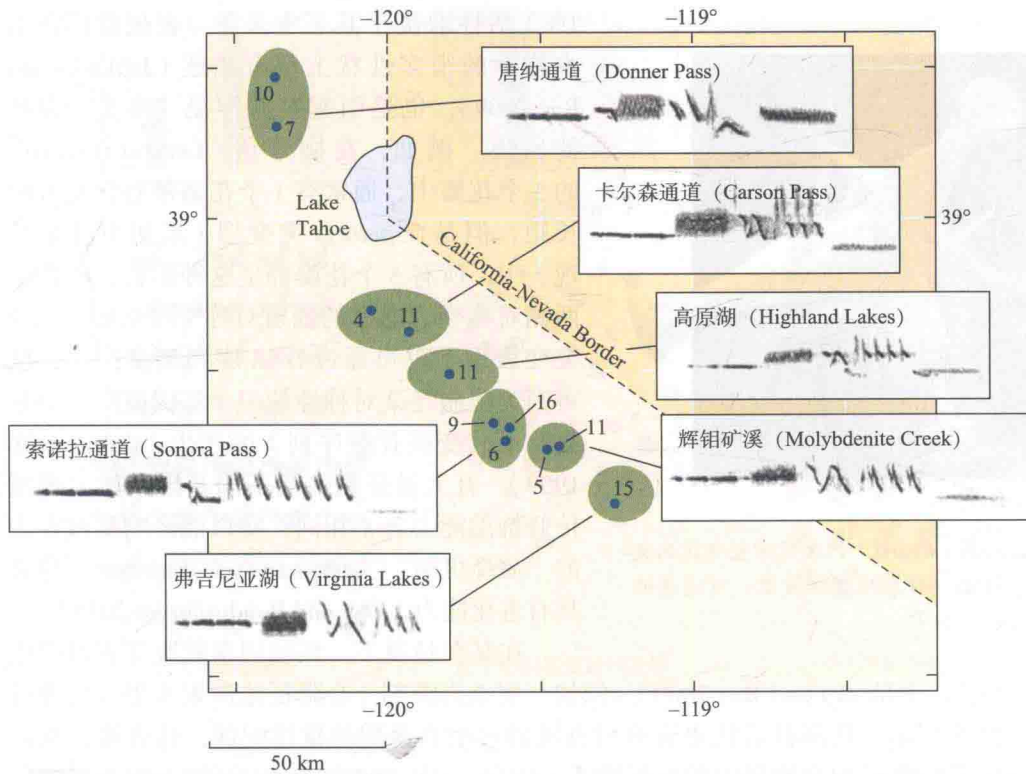


图 9.5 文化传承变异实例。加利福尼亚州东部的白冠带鹀 (*Zonotrichia leucophrys*) 各地方种群的鸣叫声不同, 雄鸟通过听其父本以及其他雄鸟的鸣叫声学会本种群的鸣叫。叫声图(声波图, 见框内)显示了每个种群典型鸣叫声的声频-时间图。(来自 MacDougall-Shackleton and MacDougall-Shackleton 2001)

所处的环境等因素影响。确定变异是源自基因还是母体效应是很困难的。研究人员通常会在同质园内养育几代来自不同表型个体的后代, 而非仅仅一代。假设第一代可能表现出母体效应, 那么此类效应很可能在此后几代中消散, 而任何一个被保留下来变异则可能是遗传性的。母体效应有很多种, 在很多情况下具有重要意义, 有时还具有适应性 (Rossiter 1996)。例如, 僧帽蚤 (*Daphnia cucullata*) 是一种淡水浮游甲壳纲动物, 一旦接触到捕食昆虫幼虫的气味, 它们就会长出防护性头盔 (见图 9.2); 接触过这种气味的雌性的后代会长出更大的头盔 (图 9.6)。同样, 如果野萝卜的亲代遭受过毛虫的侵害, 那么其后代的化学防御性就会增强, 于是毛虫就无法在这些后代植株上很好地生存 (Agrawal et al. 1999)。

在多细胞生物中, 那些并非基于 DNA 序列差异的表型差异能在细胞分裂产生的子细胞中传递 (比如肝细胞通过有丝分裂仍产生肝细胞), 有时也会从亲代传递给子代, 这种现象称为表观遗传 (epigenetic inheritance), 有几个分子层面的原因, 其中包括 DNA 甲基化 (DNA methylation), 即: 甲基与 CG 对中的胞嘧啶 (C) 结合。甲基化过程在 DNA 复制期间反复发生, 且甲基化状态能传递几代或很多代, 并会减少或抑制基因转录。跨代的表观遗传通常表现为基因组印记 (genomic imprinting), 相关基因或染色体 (可能占哺乳动物所有基因的

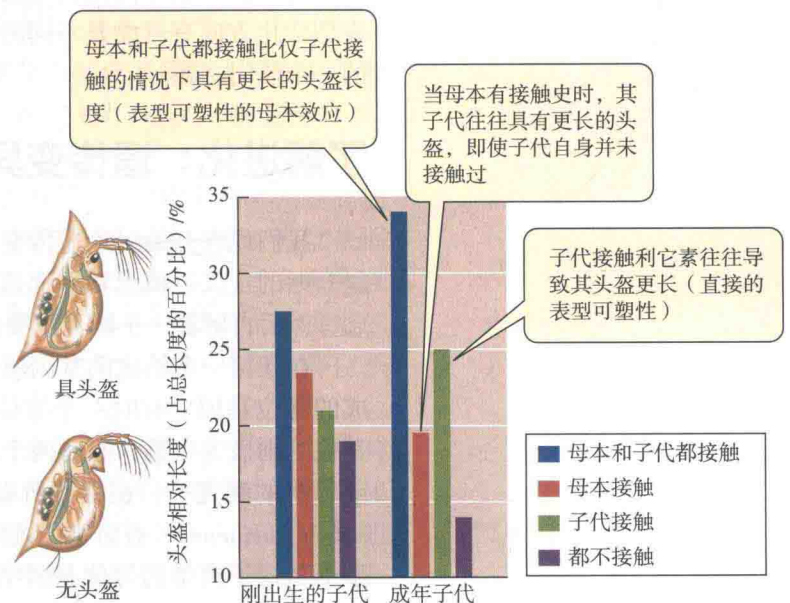
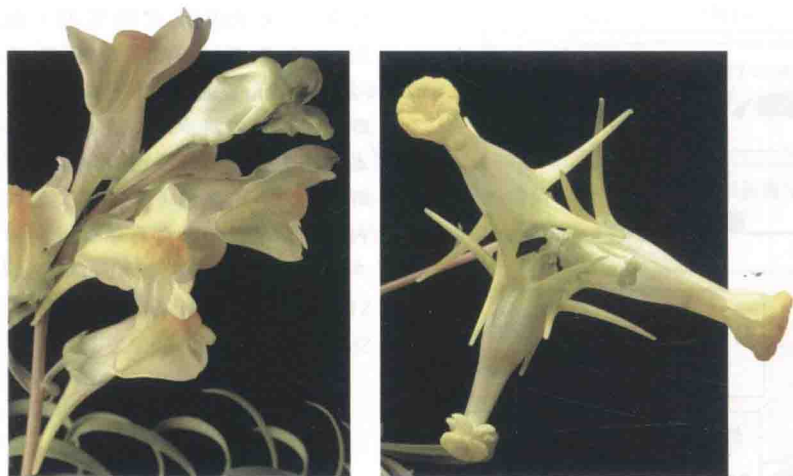


图 9.6 母体效应。该图显示了僧帽蚤 (*Daphnia cucullata*) 后代在四种实验处理下响应捕食者化学物质 (利它素) 所长出的头盔长度: 母本在繁殖第一窝之前接触利它素而子代在出生后接触, 母本接触但子代不接触, 子代接触但母本不接触, 两者都不接触 (对照组)。(来自 Agrawal et al. 1999)



柳穿鱼 (*Linaria vulgaris*) 标准型 *peloria*型

图 9.7 基因组印记让植物柳穿鱼 (*Linaria vulgaris*) 产生反常整齐花的突变 (*peloria*), 是影响花朵对称基因表达的一种表观遗传突变, 可遗传的代数依情况不等。(由 R. Grant-Downton 惠赠)

1%) 活性取决于其亲本来源。表观遗传在不少物种的很多性状上都有描述 (Jablonka and Raz 2009), 也是引起某些罕见“突变”表型的原因。例如, 在柳穿鱼 (*Linaria vulgaris*) 的 5 个花瓣中, 通常有 1 个花瓣带有含花蜜的长距, 但是在 *peloria* 突变型 (最初由林奈发现) 中, 所有 5 个花瓣都呈这种形式, 使花从两侧对称变为返祖的辐射对称 (图 9.7)。这种突变表型不仅可通过 DNA 序列突变产生, 也可因为控制花朵对称性的一个基因被广泛甲基化 (不改变核苷酸序列) 而产生 (Cubas et al. 1999)。有大量证据表明不同基因型被表观遗传修饰的能力各不相同, 所以能影响基因表达的“演绎机制” (interpretive machinery) 本身就具有进化能力 (Day and Bonduriansky 2011)。

在某些情况下, 环境因素能改变表观遗传状态 (Jablonka and Raz 2009)。例如, 用杀真菌剂 (会降低雄激素水平) 处理过的大鼠第三代雌性后代更喜欢没有接触过杀真菌剂的雄性配偶, 这表明表观遗传效应会影响自然界中的交配模式 (Crews et al. 2007)。没有证据表明表观遗传“突变”是突变所适应的环境引起的, 也就是说表观遗传并不意味着拉马克进化 (Haig 2007)。尽管表观遗传变异 (如某些基因甲基化状态的变异) 对野生种群某些性状的变异具有作用 (Herrera and Bazaga 2011), 但对表观遗传在自然种群适应性进化中作用的相关研究仍很少。理论分析表明, 表观遗传及其他形式的非遗传性传承可能会对进化产生各种影响, 因为表型变化与遗传变化之间存在某种程度的脱钩 (Bonduriansky and Day 2009)。例如, 在自然选择不再偏向于一个较极端的特性后, 表型变化仍可能沿相同的方向继续下去; 实际上自然选择的方向与表型变化方向有可能是不同的。表观遗传在进化中扮演的角色是当前讨论和研究的一个热门主题。

了解进化: 遗传变异的基本原理

我们现在开始讨论遗传变异及其影响因素, 也就是引起物种进化的因素。这里介绍的定义、概念和原理是理解进化理论不可或缺的。我们先简要描述这些概念, 然后再解释一个极为重要的模型。

在任何一个给定的基因座上, 一个种群可包含两个或多个不同时间突变而形成的等位基因。有时一个等位基因是目前最常见的, 可称为野生型 (wild type), 其他的则极为少见, 有时两个或多个等位基因都很常见。一个等位基因相对常见或稀有的程度——在种群所有基因拷贝中所占的比例——被称为等位基因频率 (allele frequency, 有时被笼统地称为“基因频率”)。在有性生殖的二倍体生物中, 卵子和精子携带的等位基因结合在一起形成纯合的 (homozygous, 两个拷贝等位基因相同) 或杂合的 (heterozygous, 两个拷贝等位基因不同) 基因型。基因型频率 (genotype frequency) 指种群中某种基因型的比例 (图 9.8)。下文中将会显示不同基因型的比例以一种简单但重要的方式与等位基因频率相关联。如果不同基因型在一个表型性状上不同, 那么该性状的变异量不仅取决于基因型之间的差异

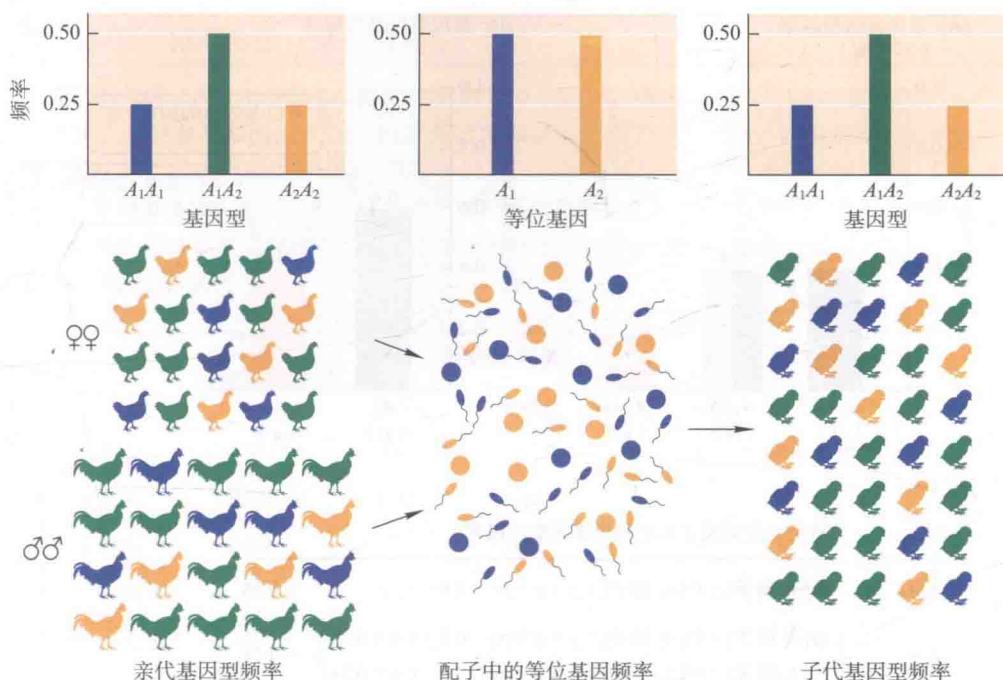


图 9.8 等位基因频率和基因型频率。对于一个有两个等位基因 (A_1 、 A_2) 的基因座, 该图显示了三种基因型在同一代雌性和雄性中的频率、等位基因在其卵子和精子中的频率以及相应后代中的基因型频率。

程度, 还取决于各基因型在种群中的相对丰度 (频率), 进而取决于等位基因频率。

某代基因型频率的变化通常会改变繁殖时该种群配子所携带的等位基因频率, 所以下一代的基因型频率也会改变。这种代代相传的改变是进化变化的中心环节。然而, 基因型和等位基因频率并不会自己改变, 一定有某种东西让它们改变。引起这些频率改变的因素就是进化的原因。

等位基因和基因型频率：哈迪 - 温伯格定律

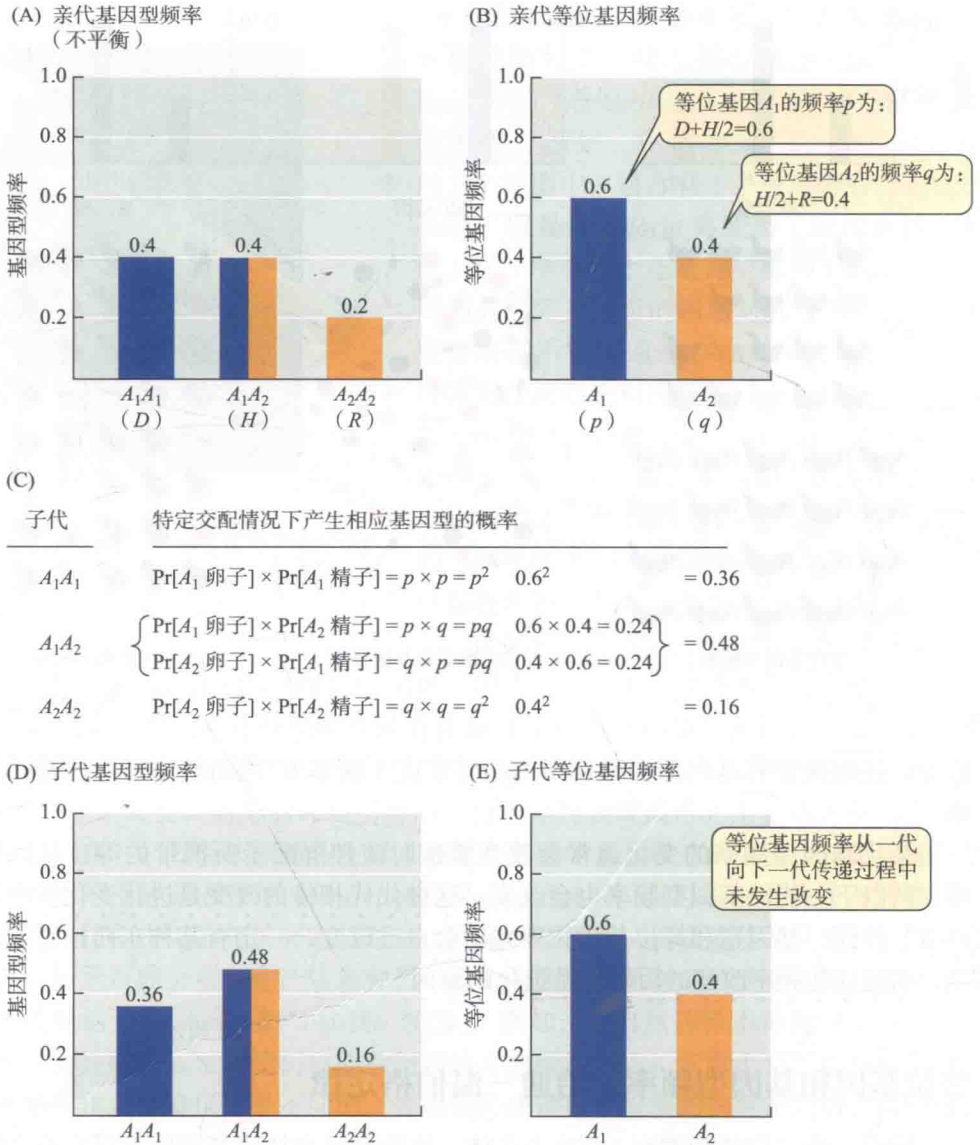
假设一个二倍体种群有 1 000 个个体, 该种群某个特定基因座上只有两个等位基因 A_1 和 A_2 。因此该基因座的基因型可能有三种: A_1A_1 、 A_2A_2 (都是纯合子) 和 A_1A_2 (杂合子)。

假设其中 400 个个体的基因型为 A_1A_1 , 400 个为 A_1A_2 , 200 个为 A_2A_2 。我们分别用 D 、 H 、 R 代表 A_1A_1 、 A_1A_2 、 A_2A_2 的基因型频率, 用 p 和 q 代表等位基因 A_1 和 A_2 的频率。由上基因型频率分别为: $D=0.4$, $H=0.4$, $R=0.2$; 等位基因频率为: $p=0.6$, $q=0.4$ (图 9.9A, B)。等位基因 A_1 的频率等于纯合子 A_1A_1 携带的所有等位基因, 加上杂合子等位基因的一半, 即 $p=D+H/2=0.6$ 。同理, 等位基因 A_2 的频率为: $q=H/2+R=0.4$ 。

假设每种基因型在雌性与雄性之间表现相等, 并且个体交配完全随机 (这与基本遗传学练习中的杂交情况完全不同, 在那种情况下, 我们所熟知的孟德尔比率是由一种基因型的雌性与一种基因型的雄性进行非随机杂交所产生的)。随机交配从概念上讲与随机混合卵子和精子是一样的, 将配子排在水中的水生动物就是这种情况。如果有比例为 p 的卵子携带等位基因 A_1 , q 携带 A_2 , 精子以此类推, 那么所有可能的等位基因组合概率 (Pr) 参见图 9.9C, 产生的后代的基因型及等位基因频率结果显示于图 9.9D, E。

要注意的是, 在新一代中, 等位基因频率仍是 $p=D+H/2=0.6$ 和 $q=H/2+$

图 9.9 一个假想的例子, 图解如何在一代随机交配后获得哈迪-温伯格基因型频率。(A) 亲代种群中的基因型频率。(B) 亲代种群中的等位基因频率。(C) 子代中的基因型频率估值。(D) 关于哈迪-温伯格定律的所有假设都成立时, 子代中的基因型频率。(E) 子代中的等位基因频率。



$R = 0.4$ 。尽管等位基因已按新的比例分散在三种基因型中, 等位基因频率并未在两代间发生改变。这些比例 (分别用 p^2 、 $2pq$ 、 q^2 表示) 构成了基因型频率的哈迪-温伯格分布 (Hardy-Weinberg distribution)。

1908 年哈迪和温伯格独立计算得出了这些结果, 提出随机交配种群中基因型将按这些频率组成, 所以该定律以他们的名字命名。广义上讲, 哈迪-温伯格定律可表述为: 无论两个等位基因最初的基因型频率是多少, 在经过一代随机交配后, 其基因型频率都将是 $p^2 : 2pq : q^2$ 。此外, 这些基因型频率和等位基因频率在随后数代中将保持不变, 除非有我们还未考虑的因素导致其改变。当一个基因座的基因型频率与哈迪-温伯格定律预测的频率一致时, 我们说该基因座处于哈迪-温伯格 (H-W) 平衡 (Hardy-Weinberg equilibrium)。知识窗 9A 列出了所有交配组合及基因型在每个后代中的比例, 以显示这些结果是如何得出的。

示例: 人类 MN 基因座

人类红细胞表面蛋白中有很多变异, 包括 MN 基因座上变异引起的变异。

知识窗 9A 推导哈迪 - 温伯格分布

设基因型 A_1A_1 、 A_1A_2 、 A_2A_2 的频率分别为 D 、 H 、 R ，等位基因 A_1 、 A_2 的频率分别为 p 、 q 。所有基因型频率之和等于 1，所有等位基因频率之和也等于 1。任何一种基因型的雌性与任何一种基因型的雄性进行交配的概率等于两种基因型频率之积。对于两种不同基因型之间的互交，我们取它们的概率之和。交配频率和产生的后代为：

交配	交配概率 *	后代基因型		
		A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
$A_1A_1 \times A_1A_1$	D^2	D^2		
$A_1A_1 \times A_1A_2$	$2DH$	DH	DH	
$A_1A_1 \times A_2A_2$	$2DR$		$2DR$	
$A_1A_2 \times A_1A_2$	H^2	$H^2/4$	$H^2/2$	$H^2/4$
$A_1A_2 \times A_2A_2$	$2HR$		HR	HR
$A_2A_2 \times A_2A_2$	R^2			R^2

*注：共有 9 种交配可能性：3 种雌性基因型 \times 3 种雄性基因型。两种不同基因型之间的互交计为 2 次。

鉴于 $p = D + H/2$ 以及 $q = H/2 + R$ ，所以后代中各基因型的频率为：

$$A_1A_1: D^2 + DH + H^2/4 = (D + H/2)^2 = p^2$$

$$A_1A_2: DH + 2DR + H^2/2 + HR = 2[(D + H/2)(H/2 + R)] = 2pq$$

$$A_2A_2: H^2/4 + HR + R^2 = (H/2 + R)^2 = q^2$$

如果基因型随机交配，那么配子，进而基因也会随机结合形成受精卵，确认这一点也可得出以上结果。因为一个卵子携带等位基因 A_1 的概率是 p ，精子也一样，所以产生 A_1A_1 后代的概率为 p^2 。下方庞氏表 (Punnett square) 列出了各种配子结合的概率：

		精子	
		$A_1(p)$	$A_2(q)$
卵子	$A_1(p)$	$A_1A_1(p^2)$	$A_1A_2(pq)$
	$A_2(q)$	$A_1A_2(pq)$	$A_2A_2(q^2)$

哈迪 - 温伯格定律可扩展为更为复杂的遗传模式，如多个等位基因。例如，如果有 k 个等位基因 (A_1, A_2, \dots, A_k)，那么任何一个等位基因 A_i 纯合子的 H-W 频率都是 p_i^2 ，任何两个等位基因 A_i 和 A_j 杂合子的 H-W 频率都是 $2p_i p_j$ ，其中 p_i 和 p_j 是这两个等位基因的频率。所有杂合子组合的总频率 (H) 有时用所有纯合基因型频率总和的补集表示，即 $H = 1 - p_i^2$ 。

例如，如果有三个等位基因 A_1, A_2, A_3 ，频率分别为 p_1, p_2, p_3 ，那么三种可能纯合子 (A_1A_1, A_2A_2, A_3A_3) 的 H-W 频率分别为 p_1^2, p_2^2, p_3^2 ；杂合子 (A_1A_2, A_1A_3, A_2A_3) 的 H-W 频率分别为 $2p_1 p_2, 2p_1 p_3, 2p_2 p_3$ 。杂合子的总频率为：

$$H = 1 - (p_1^2 + p_2^2 + p_3^2)$$

血型检定可区分两个等位基因 (M, N) 和三种基因型 (MM, MN, NN)。以 Desulo 的西西里 (Sicilian) 村 320 人为样本 (R. Ceppellini, 见 Allison 1955)，得出携带每种基因型的人数如下：

MM	MN	NN
187	114	19

基于携带每种基因型的人数在总样本数 (320) 中的比例可以估算该基因型的频率，即：

$$MM \text{ 的频率} = D = 187/320 = 0.584$$

$$MN \text{ 的频率} = H = 114/320 = 0.356$$

$$NN \text{ 的频率} = R = 19/320 = 0.059$$

注意，这些频率或比例之和必须等于 1。

接下来，我们可计算等位基因频率。每个人携带两个基因拷贝，所以总样本量是 $320 \times 2 = 640$ 个基因拷贝。由于每个纯合子 MM 有两个等位基因 M ，每个杂合子 MN 有一个，所以样本中等位基因 M 的数量为 $(187 \times 2) + (114 \times 1) = 488$ ，等位基因 N 的数量为 $(19 \times 2) + (114 \times 1) = 152$ 。因此：

$$M \text{ 的频率} = p = 488/640 = 0.763$$

$$N \text{ 的频率} = q = 152/640 = 0.237$$

与基因型频率一样， p 和 q 之和也必须等于 1。

这些数字只是对人群中真实的基因型频率和等位基因频率的估算，因为它们

只是一个样本而不是全面普查。样本越大,我们就更可能获得接近真实值的精确估值[假设该样本是随机(random)样本,即我们采集到特定类型的概率等于该类型在种群中的实际频率]。

我们假设的例子(见图 9.9)表明,对于一组给定的等位基因频率,一个种群可能有 H-W 基因型频率,但也可能没有(后代中的频率 0.36、0.48、0.16 处于 H-W 平衡;但亲代中的频率 0.40、0.40、0.20 并不是)。我们的实例与 H-W 频率分布非常接近,等位基因 *M* 和 *N* 的频率分别为 $p = 0.763$, $q = 0.237$ 。如果我们按 H-W 定律计算期望基因型频率,再乘以样本数(320),我们可得出携带每种基因型的个体的期望值。这些值实际上与观测数据非常接近:

	基因型		
	<i>MM</i>	<i>MN</i>	<i>NN</i>
	p^2	$2pq$	q^2
期望 H-W 频率	0.582	0.362	0.056
期望值 (H-W 频率 × 样本大小)	186	116	18
观测数据	187	114	19

哈迪 - 温伯格定律的意义: 进化的各种因素

哈迪 - 温伯格定律是几乎所有有性生殖生物群体遗传学理论的基础——也是大部分进化遗传理论的根基。我们在讨论自然选择理论及其他进化原因时都将提及该定律,它有两层重要含义。第一,基因型频率在经过一代随机交配后会保留它们的 H-W 值;如果之前的某种因素导致基因型频率偏离 H-W 值,那么经过一代随机交配后,上述因素带来的历史印记将被清除。第二,根据 H-W 定律,不仅是基因型频率,还有等位基因频率,在两代之间保持不变。例如,新的突变将一直保持其最初的极低的等位基因频率。

跟其他数学模型一样,哈迪 - 温伯格定律也只在特定假设条件下成立。由于等位基因频率和基因型频率会经常发生变化(即发生进化),所以哈迪 - 温伯格方程的假设并不总是成立。因此,遗传进化研究需要考虑:当放宽哈迪 - 温伯格定律的一个或几个假设条件时将会发生什么。哈迪 - 温伯格定律最重要的假设包括:

1. 交配是随机的。如果一个种群不是随机交配的(panmictic)——即种群成员的交配并不随机——那么基因型频率可能会偏离 $p^2 : 2pq : q^2$ 这一比率。

2. 种群无限大(或大到可视为无限大)。H-W 定律计算的是概率,如果事件数量是有限的,实际结果可能由于偶然因素而偏离期望值。根据概率论,如果无数地抛一个均匀的硬币,那么会有一半是头像朝上;但如果我们只抛 100 次,出于偶然,就不太可能恰好有 50 次头像朝上。同样,在有限数量的后代中,出于偶然,基因型频率和等位基因频率都可能不同于上一代。这种随机变化称为遗传漂变(genetic drift)。

3. 不会从种群外获得基因。从其他种群迁移来的个体可能携带不同频率的 A_1 和 A_2 ,如果它们与种群内的成员杂交繁殖,则可能改变等位基因频率,进而改变基因型频率。来自不同种群的个体间的交配被称为基因流(gene flow),有时简称为迁移(migration)。我们可将该假设重新描述为:不存在基因流。

4. 基因不会从一种等位基因状态突变成另一种。如第 8 章所述，尽管通常十分缓慢，但突变能改变等位基因频率。哈迪 - 温伯格定律假设不存在突变。

5. 所有个体生存和繁殖的概率相等。如果这些概率在基因型间各不相同（即不同基因型的生存率或繁殖率始终存在差异），那么等位基因频率和基因型频率将在两代之间发生改变。所以，哈迪 - 温伯格定律假设没有自然选择会影响相关基因座。

由于非随机交配、偶然性、基因流、变异和选择都能够改变等位基因频率和基因型频率，所以它们是引起种群进化的主要因素。

哈迪 - 温伯格定律的某些附属假设在一些特定情况下也很重要。首先，该定律适用于常染色体基因座，但它也能被修饰进而适用于伴性基因座（在一个性别内有两个拷贝，另一种性别有一个拷贝）；其次，该定律假设等位基因按 1:1 的比例分离到杂合子的配子中。有关研究表明，偏离该比例的情况是存在的，被称为偏分离（segregation distortion）或减数分裂驱动（meiotic drive）。

对一个特定基因座来说，如果上述假设成立，那么该基因座将显现哈迪 - 温伯格基因型频率。但请注意如果观察发现一个基因座呈哈迪 - 温伯格频率分布，并不能由此得出上述假设条件都成立的结论！例如，可能存在突变或选择，只是它们的速率非常慢，以至于我们无法检测到基因型频率与期望值之间的偏差；或在某些自然选择形式下，我们可能在生活史的某个阶段检测到偏离哈迪 - 温伯格平衡的基因型频率，但在其他阶段则不能。

等位基因、基因型及表型的频率

根据哈迪 - 温伯格平衡定律，当两个等位基因的频率相等时，杂合度（heterozygosity，杂合子的频率）最高（图 9.10）。当一个等位基因非常罕见时，它的携带者几乎都是杂合的。由于罕见隐性基因的所有拷贝几乎都由杂合子携带，所以除非所检测的样本非常大，否则我们可能无法检出该等位基因。例如，假设一个隐性等位基因的频率 $q = 0.01$ ，那么种群在其表型中表现出该隐性等位基因的比例只有 $(0.01)^2 = 0.0001$ 。因此，种群可能携带隐藏着的遗传变异。然而，显性等位基因也完全有可能不如隐性等位基因常见。“显性”是指一个等位基因在杂合条件下的表型效应，而不是指数量上的优势。例如，英国的一种尺蛾（*Cleora repandata*），其黑色体色作为显性等位基因而遗传下去，“正常”的灰色体色则是隐性的，但在某些森林中，只有 10% 的这种蛾是黑色的（Ford 1971）。

近亲交配

哈迪 - 温伯格定律假设种群是随机交配的。如果交配不是随机的会怎样？近交（inbreeding）就是一种非随机交配，即个体更有可能与有亲缘关系的个体进行交配，或者说相结合的配子中的基因拷贝更可

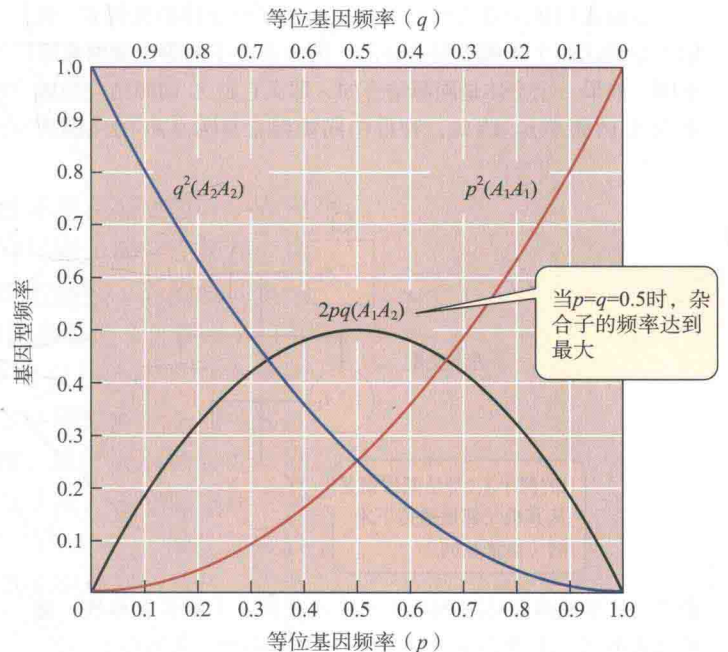


图 9.10 在有两个等位基因的基因座上，哈迪 - 温伯格基因型频率与等位基因频率的函数关系。等位基因频率在 1/3 到 2/3 之间时，杂合子是种群中最常见的基因型。（来自 Hartl and Clark 1989）

能是血缘相同的而不是随机结合。说基因拷贝是**血缘相同的** (identical by descent) 是指相对于种群内其他基因拷贝而言, 这些基因拷贝通过复制起源于一个共同祖先。我们用 F , 即**近交系数** (inbreeding coefficient), 表示随机配对的一对基因拷贝是血缘相同的概率。从**知识窗 9B** 可以看出, 随着近亲交配的进行, 纯合基因

知识窗 9B 近亲交配引起的基因型频率变化

假设我们能对某个基因座上每个基因拷贝做标记, 在后续各代中可以追踪各基因拷贝的后代, 那么我们就追踪血缘相同的等位基因。部分基因拷贝为等位基因 A_1 , 其他为 A_2 。如果我们将其中一个 A_1 拷贝标注为 A_1^* , 那么在经过一代以后, 一个姐姐 (妹妹) 和一个哥哥 (弟弟) 可能都会从父亲或母亲那里继承到 A_1^* 的副本 (概率为 $0.5^2 = 0.25$)。在兄 (弟) 姐 (妹) 交配的后代中 (对 A_1^* 来说都是杂合的), 有四分之一将是 $A_1^*A_1^*$ 。这些个体携带的两个基因拷贝不仅等位基因相同 (A_1), 而且血缘也相同 (A_1^*) (见图 1)。 $A_1^*A_1^*$ 个体可以说不仅是纯合的, 还是同源结合的 (autozygous)。相反, 异源结合的 (allozygous) 个体既可以是杂合的, 也可以是纯合的 (如果同一等位基因的两个拷贝血缘不同)。

近交系数 (记作 F) 指从种群中随机抽取一个个体为同源结合的概率。在完全没有近亲交配的种群中, $F=0$ 。在完全近亲交配的种群中, $F=1$, 即所有个体都是同源结合的。

而在存在一定程度近亲交配的种群中, F 是种群中同源结合个体所占的比例, $1-F$ 则是异源结合个体所占的比例。如果两个等位基因 A_1 和 A_2 的频率分别为 p 和 q , 那么一个个体是异源结合且为 A_1A_1 的概率为 $(1-F) \times p^2$ 。同理, 种群中异源结合且为杂合子个体的比例为 $(1-F) \times 2pq$, 异源结合且为 A_2A_2 的比例为 $(1-F) \times q^2$ 。

下面我们将注意力转向种群中同源结合个体的比例 F , 我们注意到这些个体都不是杂合的, 因为杂合子的等位基因血缘不同。如果一个个体是同源结合的, 那么它是 A_1 同源结合的概率为 A_1 的频率 p 。因此, 种群中同源结合且为 A_1A_1 的比例为

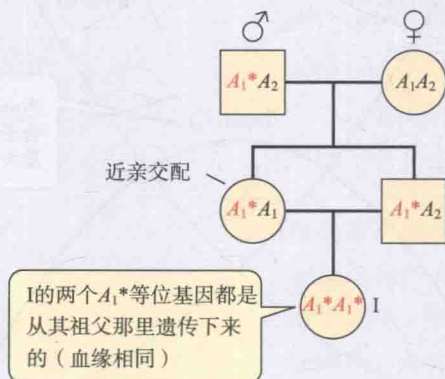


图 1 显示兄弟姐妹之间近亲交配的系谱。方框代表雄性, 圆圈代表雌性。 A_1 等位基因的拷贝 A_1^* (红色型) 被追踪了三代。个体 I 带有两个血缘相同的 A_1^* 拷贝 (她是同源结合的)。I 的母亲是 A_1 纯合型, 但是两个拷贝血缘不同 (她是异源结合的)。

$F \times p$ 。同理, 同源结合且为 A_2A_2 的比例为 $F \times q$ 。

所以, 如果考虑种群中异源结合和同源结合的比例, 那么各基因型频率 (图 2) 为:

	异源结合	同源结合	基因型频率
A_1A_1	$p^2(1-F)$	+ pF	$= p^2 + Fpq = D$
A_1A_2	$2pq(1-F)$		$= 2pq(1-F) = H$
A_2A_2	$q^2(1-F)$	+ qF	$= q^2 + Fpq = R$

所以, 近亲交配会导致纯合子频率高于哈迪-温伯格平衡, 导致杂合子频率低于哈迪-温伯格平衡。请注意近交种群中的杂合子频率 H 等于 $(1-F)$ 乘以随机交配种群中的预期杂合子频率 ($2pq$)。用 H_0 代表 $2pq$, 则有:

$$H = H_0(1-F) \text{ 或 } F = (H_0 - H) / H_0$$

因此, 近交系数可通过两个可测量参数进行估算, 即观测的杂合子频率 H 和“预期”频率 $2pq$, $2pq$ 可通过等位基因频率 p 和 q 的数据进行计算。实际中, 近交系数 F 是与有相同等位基因的随机交配种群相比, 杂合度的下降测度。

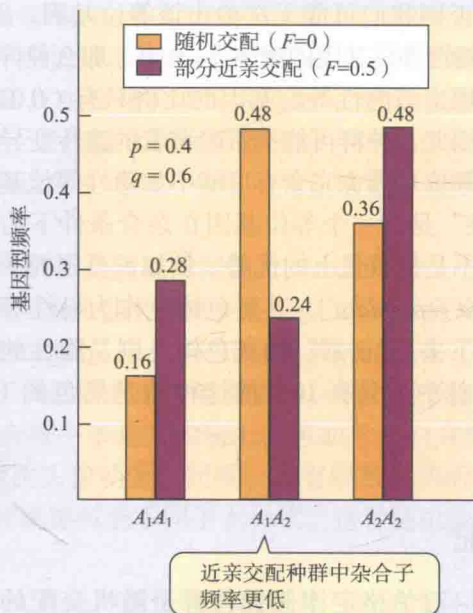


图 2 种群随机交配时 ($F=0$) 及种群部分近交时 ($F=0.5$), 某个基因座 (等位基因频率 $p=0.4$ 和 $q=0.6$) 的基因型频率。

型的频率增高，而杂合基因型的频率等量降低。杂合子频率 $H = H_0(1 - F)$ ，其中 H_0 是符合 H-W 平衡基因座的期望杂合子频率。

想象一下，如果个体只与亲缘关系最近的个体（也就是自己）进行交配——即自体受精（self-fertilization）或自交（selfing），近亲交配改变基因型频率的方式就显而易见了（你可能很难想象这种情形会发生在人身上，但对于植物来说，这种情形不仅合理，还相当常见）。纯合基因型 A_1A_1 只能产生 A_1 卵子和 A_1 精子，所以只有 A_1A_1 型后代；同样， A_2A_2 型个体也只能产生 A_2A_2 型后代。杂合子则产生比例相等的 A_1 和 A_2 卵子，以及比例相等的 A_1 和 A_2 精子，当这些卵子和精子随机结合时，有四分之一的后代是 A_1A_1 型，二分之一是 A_1A_2 型，还有四分之一是 A_2A_2 型（纯合后代携带的两个等位基因拷贝是血缘相同的）。因此，杂合子的频率在每一代都会减少一半，最终趋于零。相反， F 则随着近亲交配继续而增加；实际上 F 可基于杂合子相对于 H-W 平衡值的不足进行估算（见知识窗 9B）。如果同族（consanguineous）交配（亲属间的交配）是一个种群的一贯特征，那么 F 将一代代增加，增长速率取决于交配个体之间的平均血缘相近程度。

自体受精存在于很多植物和部分动物种群中。例如，野燕麦（*Avena fatua*）主要通过自交繁殖，这种野燕麦在已被研究过的几个基因座上呈现出很低的杂合子频率（图 9.11）。用所有基因座上所有数据估算的近交系数都基本相等，这是因为近亲交配以同样方式影响所有位点。

自然种群中的遗传变异：单个基因

形态和生存力

遗传多态性（polymorphism，“poly”指“多”，“morph”指“形态”）是指一个种群内存在两种或多种变异体（等位基因或单倍型）。不是多态的基因座或性状，就是单态的（monomorphic）。

在 20 世纪 60 年代之前，自然种群的多态性只能通过寻找在杂交实验中表现出孟德尔分离的可变表型特征进行检测和研究，这使研究局限于部分性状和少量可进行实验跟踪的物种。人们对有些多态性已进行过广泛的研究（如蝴蝶的多态性，见图 9.1B），并发现有些引人注目的变异属于单基因座多态性（如图 9.1A）。

在 20 世纪 20 年代，遗传学家发现在实验室种群中研究过的能影响果蝇体色、刚毛数、翅膀形状等的突变也存在于野生种群中。这些隐性等位基因可通过“提取”染色体（即制造带有一个特定染色体的纯合果蝇）进行展示和研究。染色体提取通过将野生种群与一个实验室品系反复杂交实现，该实验室品系带有一个显性标记等位基因和一个抑制染色体互换的倒位（图 9.12），倒位使整段染色体作为一个单位被遗传下去，而遗传标记使实验人员能跟踪它的遗传，并令野生染色体的两个拷贝以纯合形式结合。以这种方式形成的纯合染色体不仅可能携带影响形态特征的隐性等位基因，还可能携带影响诸如生存力（从卵生存到成体的能力）等特征的等位基因。通过杂交得到的 F_3 代果蝇中，预计有四分之一是野生染色体纯合型。如果没有野生型成年后代（即没有任何显性标记的后代）出

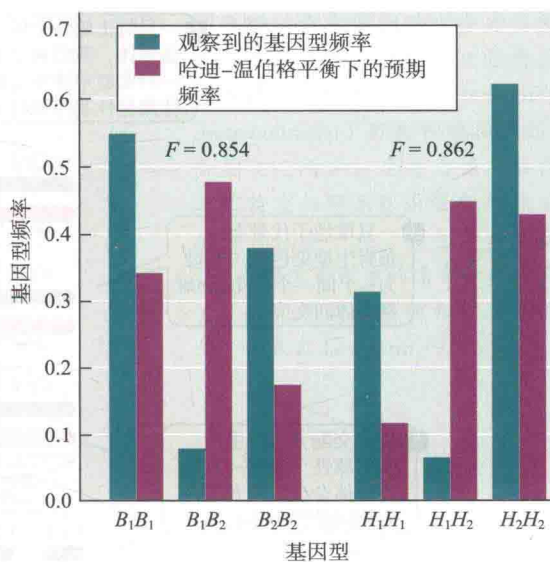


图 9.11 在自体受精的野燕麦（*Avena fatua*）种群中，两个基因座上观测得到的基因型频率与在哈迪-温伯格平衡下的基因型频率的比较。请注意两个基因座上的杂合子都偏少，且两个基因座的 F 计算值基本相同。（数据来自 Jain and Marshall 1967）

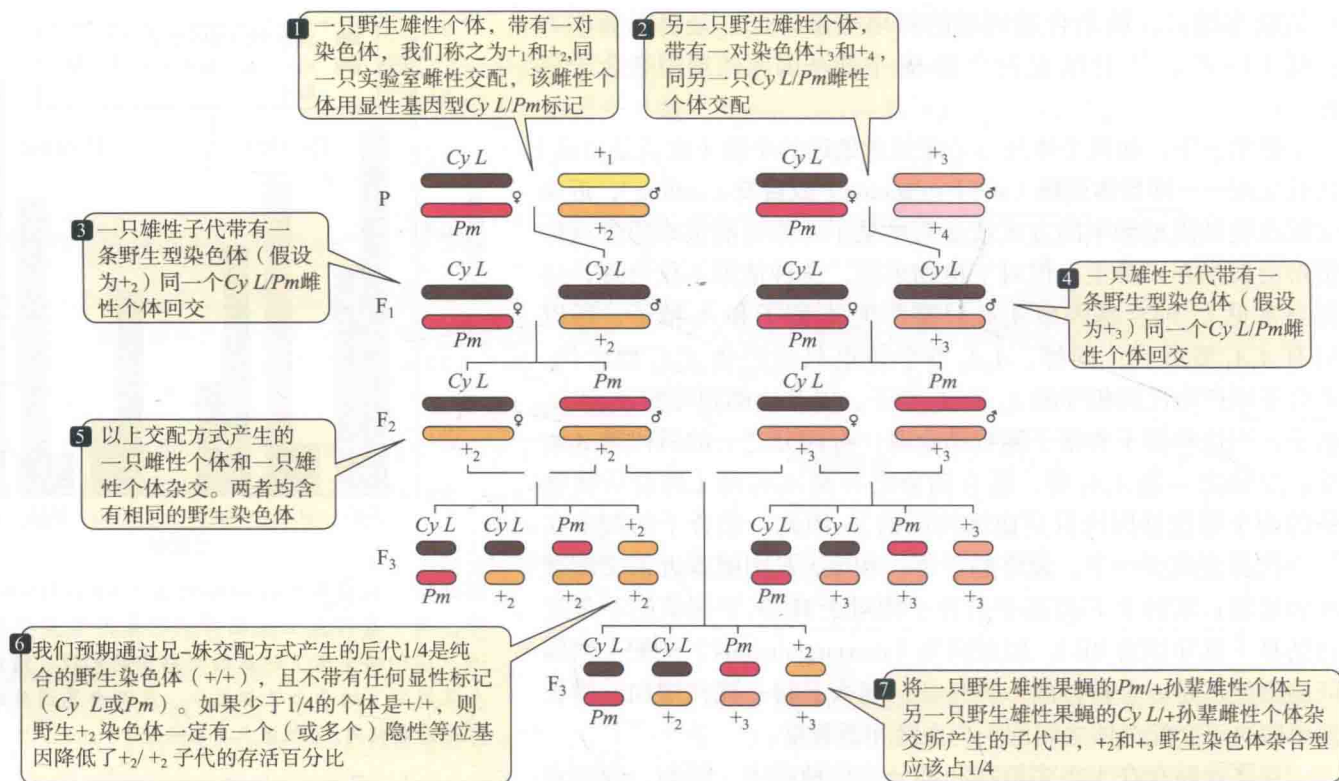


图 9.12 从野生雄性黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 身上“提取”一条染色体，使其纯合以检测隐性等位基因的杂交技术。本图中，加号代表带有野生型等位基因的野生染色体，下标数字代表一条特定的染色体。用两只野生雄性果蝇（携带染色体对 +₁、+₂ 和 +₃、+₄）来展示该过程，它们与在纯合染色体上带有显性突变标记的实验室品系 [一条带 Cy (卷翅) 和 L (裂翅)，另一条带 Pm (紫红色眼睛)] 进行杂交。每条染色体还包含防止染色体互换的倒位 (见第 8 章)。结果每只野生雄性果蝇

都有一条染色体 (比方说 +₂) 被原封不动地传递给 F₃ 代。按图示的方式进行杂交时，F₃ 代原则上由数量相等的四种基因型组成，包括 +/+ 纯合子及 Cy L/+ 和 Pm/+ 杂合子。这些基因型的生存力通过它们在 F₃ 代中的比例与预期比率 1:1:1:1 进行比较来衡量。最低的家系阐明了果蝇的两条野生染色体 (+₂ 和 +₃) 是如何杂合的。它们的生存力也通过相对于该杂交预期比率 1:1:1:1 的偏差进行衡量。(来自 Dobzhansky 1970)

现，那么野生染色体必然带有至少一种隐性致死等位基因 (lethal allele)，即导致果蝇在成年之前死亡的等位基因。用大量不同的野生果蝇进行此类杂交就能很容易地确定野生染色体的哪个片段导致了完全致死或降低了存活率。

伟大的群体遗传学家杜布赞斯基 (Theodosius Dobzhansky) 及其合作者对野生拟暗果蝇的几百个 2 号染色体拷贝进行了研究*，他们发现这些拷贝中约有 10% 在纯合后致死，该染色体其余部分约有一半至少会在某种程度上降低生存力。从基因组中的其他染色体也得到了类似结果，表明几乎每种野生果蝇都带有至少一条在纯合后会降低生存率的染色体 (图 9.13)。此外，很多染色体还会导致不育。Morton、Crow 和 Muller (1956) 采用一种不寻常的基于近亲通婚生育儿童死亡率的分析方法进行研究，结果表明人类在这方面跟果蝇相似：“正常人以杂合形式携带相当于 3 到 5 个隐性致死因子 (致死等位基因)，它们在胚胎晚期到成年早期之间产生作用。”

* 黑腹果蝇、拟暗果蝇及很多其他果蝇物种有 4 对染色体，分别用 X/Y、2、3、4 表示。4 号染色体非常小，只有几个基因。X 染色体和两大常染色体 (2 号和 3 号染色体) 携带的基因数基本相同。

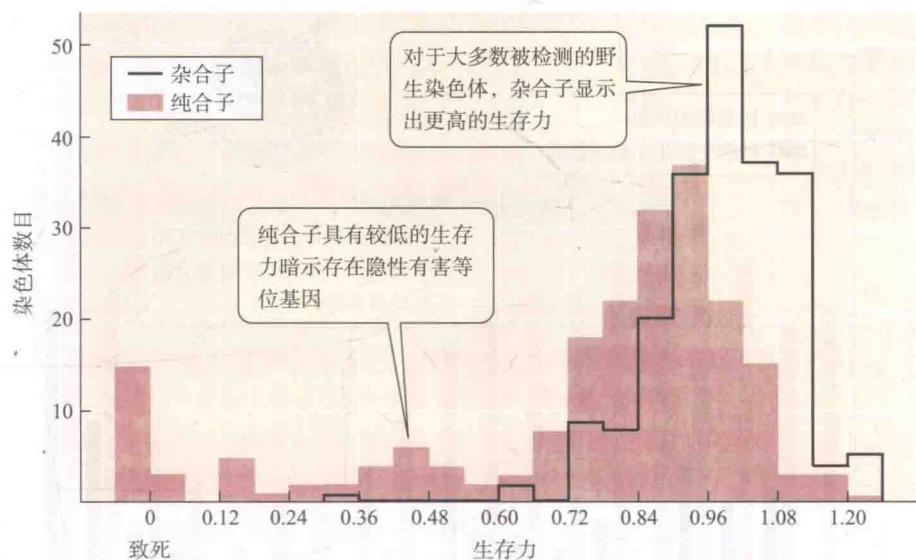


图 9.13 染色体相对生存力的频率分布，染色体是用图 9.12 所示方法从一个拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*) 野生种群提取的。如图 9.12 所示，生存力值 1.00 代表实验室与野生基因型在 F₃ 代中的预期比率一致。颜色分布显示 195 条野生染色体的杂合子的生存力 (从卵子到成年的相对存活能力)。(来自 Lewontin 1974)

上述结果在之后的研究中得到确认，威胁到生命的遗传缺陷的发生率令人吃惊。此外，这些结果还表明自然种群带有大量隐而不见的遗传变异，只有在个体纯合时才会显现。但是当带有两条不同致死染色体 (即来自两只野生果蝇) 的果蝇进行杂交时，杂合后代的生存力通常接近正常水平 (见图 9.13)，可见这两条染色体携带的隐性致死等位基因必然位于不同基因座上：假设一个致死纯合子为 *aaBB*，另一个为 *AAbb*，杂合子 *AaBb* 具有正常的生存力是因为每个隐性致死基因都被一个显性“正常”等位基因所掩盖。根据这些数据，我们可以确定任何一个基因座上致死等位基因都是非常罕见的 ($q < 0.01$ 左右)，而致死染色体的高比例是很多基因座上罕见致死等位基因叠加的结果。

近交衰退

由于人类和其他二倍体物种的种群包含具有有害作用的隐性等位基因，近亲繁殖又会增加纯合子的比例，所以同族交配较多的种群通常会在生存力和繁殖力等与适合度相关的组分中表现出衰退的现象，这种衰退称为近交衰退 (inbreeding depression)。在人类种群中早就知道存在这种效应 (图 9.14)。例如，泰萨二氏病 (一种隐性等位基因引起的致命神经退行性疾病，在德裔犹太人群中尤为普遍) 患者中，有很大一部分 (27% 至 53%) 是堂兄弟姐妹之间通婚的子女 (Stern 1973)。

近交衰退是动物园对一些濒危物种进行小范围圈养繁殖以帮助其恢复野生种群所面临的众所周知的问题，需要对繁殖方式进行特别设计以尽量减少种群的近交 (Frankham et al. 2002)。近交还可能增加自然界小种群的灭绝风险。Thomas Madsen 及其同事 (1995, 1999) 对一种小型毒蛇极北蝰 (*Vipera berus*) 的一个与外界

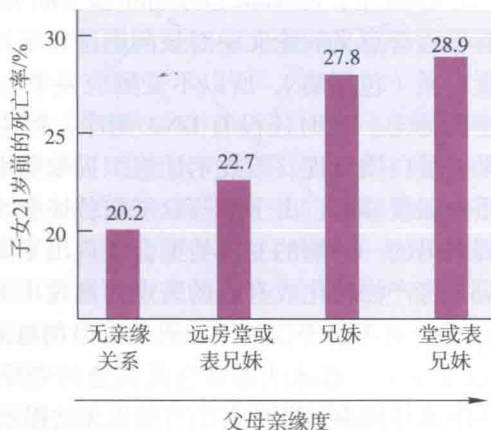
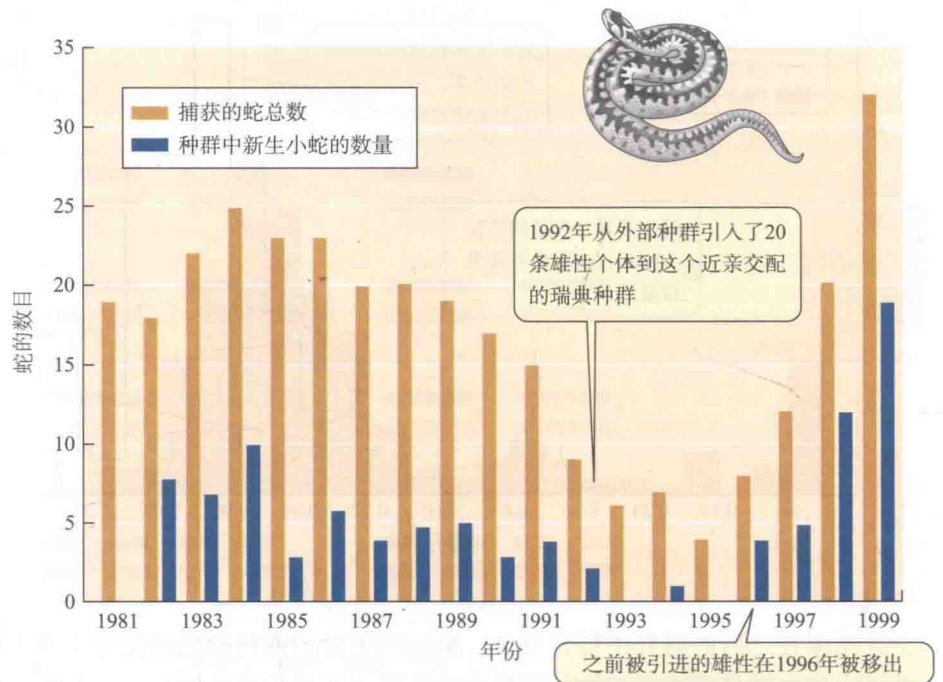


图 9.14 人类的近交衰退：双亲的血缘关系越近，其后代的死亡率越高。这些数据是 1903—1907 年期间登记结婚的意大利人的后代 (不超过 21 岁) 的数据。(来自 Stern 1973)

图 9.15 瑞典近交蝮蛇种群个体数量的增减。金色条柱代表每年种群内的雄蛇总数，蓝色条柱代表每年种群内增加的小蛇条数。(来自 Madsen et al. 1999)



隔离的瑞典种群 (不足 40 个个体) 进行了研究, 发现这些蛇纯合程度很高 (我们很快就会说明如何确定这一点), 雌蛇的窝产仔数少 (与其他种群的远交蝮蛇相比), 而且后代中有很多畸形或死胎。研究人员将来自其他种群的 20 条成年雄蛇放入该种群内, 经过四个交配季节后, 再将这些雄蛇转移出去。此后不久, 该种群的数量明显增加 (图 9.15), 这是因为远交后代的生存能力更强。

分子水平的遗传变异

如果种群在遗传上一致, 那么进化将会非常缓慢, 只有偶尔出现突变, 之前存在的基因型才会被取代。为了认识快速进化的潜力, 我们需了解自然种群带有多少遗传变异。

要回答该问题, 我们需知道一个种群的基因座哪些是多态的, 每个基因座上有多少等位基因, 它们的频率是多少。为此, 我们需要统计在基因座随机样本中单态 (不变的) 和多态基因座的数量。普通表型性状不能提供这些信息, 因为我们无法计算有多少基因对表型一致的特征作出了贡献。

1966 年, Richard Lewontin 和 John Hubby 基于对拟暗果蝇的研究, 在一篇具有里程碑意义的论文中对该问题进行了讨论。他们认为, 由于大部分基因座编码蛋白质 (包括酶), 所以不变酶应是单态基因座的标志, 而可变酶则是多态基因座的标志。当时还没有 DNA 测序, 但生物学家可通过电泳 (electrophoresis) 让某些蛋白质显现。该技术让组织提取物中的蛋白质在淀粉凝胶或其他能通电的介质中缓慢移动, 由于某些氨基酸替换会改变蛋白质的净电荷, 所以由不同等位基因编码的一些酶的变异类型会表现出不同的迁移率, 其位置可通过酶与底物的反应并将产物转化成有色的斑点而显现出来, 纯合子和杂合子也因此得以区分 (图 9.16)。由不同等位基因编码的可以用电泳区分的同一种酶的不同类型称为等位酶 (allozyme)。电泳法通常会低估遗传变异量, 因为并不是所有氨基酸替换都会改变电泳迁移率, 这种方法当然也无法揭示同义变异。

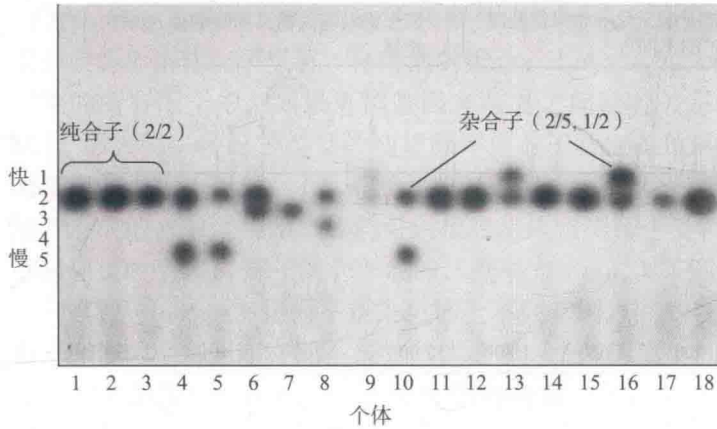


图 9.16 显示斑马底鳞 (*Fundulus zebrinus*) 18 个个体磷酸葡萄糖变位酶变异的电泳凝胶。五种等位酶 (代表五种不同的等位基因) 可通过它们迁移率的差异而加以区分。最快的 (顶部) 是等位基因 1; 最慢的 (底部) 是等位基因 5。纯合子显示一个印迹, 杂合子显示两个印迹。(由 J. B. Mitton 惠赠)

Lewontin 和 Hubby 检查了拟暗果蝇种群的 18 个基因座, 发现在每个种群中约有三分之一的基因座是多态的, 带有 2 至 6 个不同的等位基因, 它们在种群中的频率都很高。杂合度可以很好地反映各等位基因频率的接近程度 (见图 9.8 和知识窗 9A)。假设处于哈迪-温伯格平衡, 一个基因座的杂合子频率 (H) 为 $1 - \sum p_i^2$, 其中 p_i 是第 i 个等位基因的频率, p_i^2 是纯合子 $A_i A_i$ 的频率。计算所有 18 个基因座 (包括单态基因座) 的平均数, Lewontin 和 Hubby 所研究的每一个种群的平均杂合子频率约为 0.12, 也就是说平均一个普通个体有 12% 的基因座是杂合的。该计算结果称为平均杂合度 (average heterozygosity, 记作 H)。Harris 和 Hopkinson (1972) 对人类种群进行了类似研究, 结果发现 71 个基因座中有 28% 是多态的, 平均杂合度 (H) 为 0.07。在这些开拓性研究之后, 其他研究人员对几百个其他物种进行了研究, 大部分研究结果都反映出类似的高水平的遗传变异。

Lewontin 和 Hubby 的研究论文 (也见 Lewontin 1974) 对进化生物学产生了重大影响, 他们及 Harris 的研究数据确认有性繁殖物种几乎每个个体在遗传上都是独特的 (人类约有 3 000 个多态基因座, 即使每个基因座只有两个等位基因, 也能产生 $3^{3000} = 10^{1431}$ 种基因型, 一个难以想象的巨大数字)。种群的遗传多样性远远超出之前任何人的想象。Lewontin 和 Hubby 提出: “自然选择作用是否在维持这种变异? 抑或它是中性的, 只受随机遗传漂变影响?” 该问题催生了一系列研究, 群体遗传学家自此开始忙碌了起来。

这方面的探索使遗传变异研究取得了巨大进展, 因为其明确揭示了几乎在所有物种中都包含丰富的、具清晰遗传基础的多态性。这些多态性本身可以作为研究对象 (例如, 研究自然选择), 也可单纯用作遗传标记帮助确定相互交配的个体, 或显示相关物种或种群遗传差异的式样。但电泳法已逐渐被 DNA 测序所取代——尽管这个过程最初困难重重。

第一个用完整 DNA 测序研究遗传变异的是 Martin Kreitman (1983), 他研究了黑腹果蝇中编码乙醇脱氢酶 (ADH) 的基因。在全世界范围内, 该物种种群的两个共有等位基因 “快” (Adh^F) 和 “慢” (Adh^S) 都是多态的。Kreitman 对一个长 2 721 bp 的区域 (包括四个外显子和三个内含子) 的 11 个拷贝及两侧非编码侧翼区进行了测序 (图 9.17), 在这 11 个拷贝中, 他发现了 43 个可变碱基位点及 6 个插入/缺失多态性 (短序列碱基的存在与否)。外显子中的变异位点 (1.8%) 要少于内含子 (2.4%)。在编码区的 14 个变异中, 除一个外都是同义替换, 唯一例外的单个核苷酸变化导致等位基因 Adh^S 与 Adh^F 间一个氨基酸的差异。

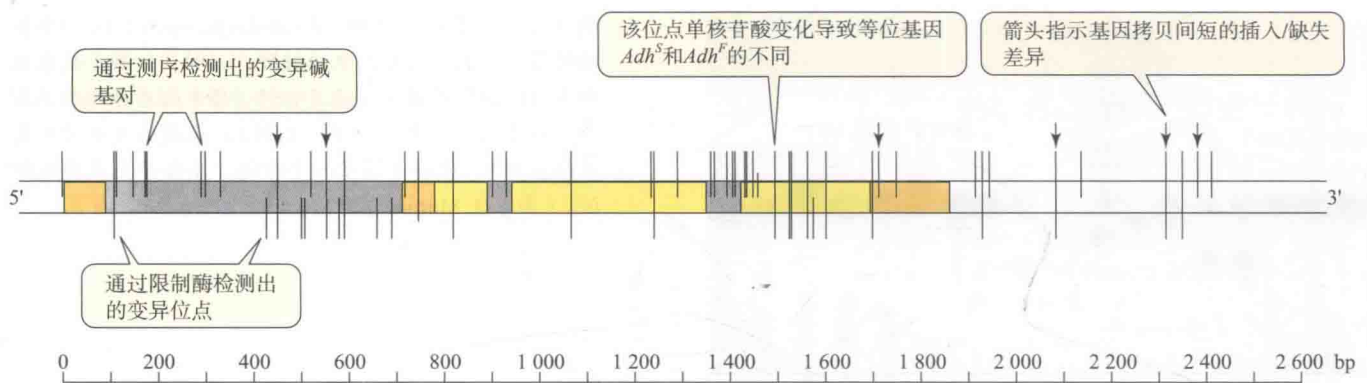


图 9.17 黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) Adh 基因座上的核苷酸变异。四个外显子 (彩色方块) 被内含子 (灰色方块) 分开。黄色方块代表外显子的编码区。从上方与图相交的线显示了对该基因 11 个拷贝进行测序所发现的 43 个可变碱基及 6 个插入或缺失 (用箭头表示) 的位置。从下方与图相交的线显示通过另一种方法 (限制酶) 在 87 个基因拷贝中发现的 27 个可变位点的位置。下方的刻度显示序列上的碱基位置。(来自 Kreitman 1983)

类似于用以量化等位酶变异的平均杂合度 (H), 位点平均核苷酸多样性 (nucleotide diversity, 即杂合度 heterozygosity, 用 π 表示) 被用于衡量序列变异, 即种群中随机的两个基因拷贝 (“序列”) 间不同核苷酸位点的比例。对于 Kreitman 的 Adh 样本, $\pi = 0.0065$, 但对整个基因组而言, 黑腹果蝇的变异性则大得多 ($\pi = 0.05$; Li 1997)。在人类种群中, 平均每个基因座核苷酸多样性是 $\pi = 0.0015$ 。

自 Kreitman 的开拓性研究以来, DNA 测序技术取得了重大进步, 目前成本也相对较低, 所以对大样本和全基因组进行测序已变得较为常见, 并且发现序列变异存在于已检测的绝大部分基因和生物中。例如, 在人类基因组中已发现超过 1 000 万个单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP), 或称单位点核苷酸变异, 这些变异是犯罪调查、亲子鉴定等过程中进行 DNA 匹配的基础, 也是目前大量进化研究的基础。自然种群中的 DNA 序列变异包括第 8 章描述的各种突变, 为研究交配模式、种群结构 (见第 10 章)、谱系地理学 (见第 6 章)、自然选择 (见第 12 章) 及很多其他问题提供了丰富的遗传标记。

自然种群的遗传变异: 多基因座

所有遗传变异的最根本来源都是突变, 但从短期来看, 种群内大量遗传变异都是通过重组产生的。在有性繁殖的真核生物体中, 遗传变异通过两个过程产生: 一是遗传上不同的配子相结合, 二是带有不同等位基因组合的配子的形成, 主要通过非同源染色体的独立分离和同源染色体之间的交叉互换而实现。

重组能够释放的潜在遗传变异是相当多的。举一个简单的例子, 假设一个个体在 5 对染色体每一对上只有一个基因座是杂合的, 那么光是独立分离就能在其配子中产生 $2^5 = 32$ 种等位基因组合, 两个此类个体进行交配可在其后代中产生 $3^5 = 243$ 种基因型。如果每个基因座影响一种不同的特征, 这代表着大量不同的性状组合。然而, 重组既可以增加又可以减少遗传变异。在有性繁殖种群中, 基因会传递到下一代, 但基因型却不会: 它们会随生物体的死亡而结束, 在下一代中重新装配。因此, 偶尔会有不常见但有利的基因组合通过重组而出现, 但如果携带这种基因组合的个体与种群内其他成员进行交配, 它又会通过同样的过程而马上丢失。所以, 重组既有可能促进适应, 又有可能阻碍适应。

连锁和连锁不平衡

假设有两个基因座 A 和 B , 每个基因座有两个等位基因: A_1 和 A_2 的频率分

别为 p_A 和 q_A ，同样， B_1 和 B_2 的频率分别为 p_B 和 q_B 。受精卵有 9 种可能的基因型，但是单倍体配子只有 4 种可能的组合： A_1B_1 、 A_2B_1 、 A_1B_2 、 A_2B_2 。在种群成员产生的所有配子中，如果等位基因 A 与 B 之间没有关系（即等位基因间没有关联），那么每一种配子类型的期望频率应等于特定等位基因 A 与特定等位基因 B 的概率的乘积。例如， A_1B_2 组合的频率应为 p_Aq_B 。对于“配子库”中的配子随机结合形成的 9 个受精卵，我们可以很容易地预测每个受精卵的频率。如 $A_1A_1B_2B_2$ 基因型是两个 A_1B_2 配子结合形成的，概率为 $(p_Aq_B)^2$ （图 9.18A）。

连锁（linkage）指同一条染色体上不同基因之间的物理关联（图 9.18B）。然而，即使两个基因座在同一条染色体上，一个基因座上的等位基因相对于另一个基因座上的等位基因而言，也可能随机分离。在这种和上一种情况下，我们说这两个基因座处于**连锁平衡（linkage equilibrium）**状态（见图 9.18A, B）。要认识到，一个卵子带有等位基因 A_2 并不能帮助你预测其带有哪种等位基因 B 。

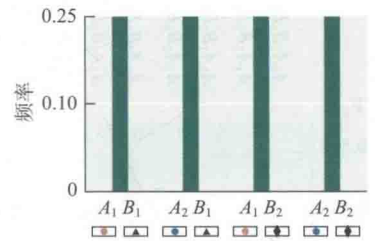
但如果我们假设有两个种群，一个只包括基因型 $A_1A_1B_1B_1$ ，另一个只包括基因型 $A_2A_2B_2B_2$ 。将这两个种群混合并随机交配，那么它们下一代种群中将有三种基因型： A_1B_1/A_1B_1 、 A_1B_1/A_2B_2 、 A_2B_2/A_2B_2 （斜线用于分开个体从双亲分别获得的等位基因组合）。在这一代中，两个基因座的特定等位基因，即 A_1 与 B_1 或 A_2 与 B_2 之间完全关联或相关，这两个基因座处于完全**连锁不平衡（linkage disequilibrium, LD）**状态。两个基因座之间的相关（或连锁不平衡）程度通常是不完全的（图 9.18C）。连锁不平衡对于研究疾病遗传或与人类遗传学及基因组学相关的其他问题有极为重要的意义（正如我们将要看到的，连锁不平衡并不总是由连锁引起的：不同染色体上各基因座等位基因之间也可能是非随机关联的，所以该术语有一定的误导性）。

如果某个基因座的等位基因总是与另一个基因座的特定等位基因关联，那么任何可以引起某个基因座等位基因频率发生变化的因素（如自然选择），都会导致另一个基因座发生相应的变化。例如，假设卵子和精子携带单倍体组合 A_1B_1 或 A_2B_2 ，那么 A_1 的频率增加会自动引起 B_1 增加（这种现象被称为遗传搭车，genetic hitchhiking）。如果基因座对不同性状产生影响，那么一个特征的适应性变化就能引起另一个特征发生非适应性变化。如果这些基因座处于连锁平衡状态，那么即使它们连锁，上述情况也不会发生。所以了解等位基因之间的连锁不平衡状态是否常见非常重要。

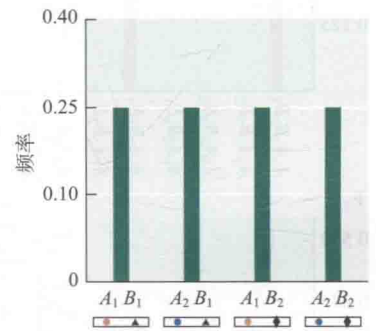
减数分裂过程中的重组可减少两个基因座上特定等位基因之间的关联（连锁不平衡程度），让两个基因座趋向于连锁平衡。如果在我们的例子中没有重组，那么配子将只携带等位基因组合 A_1B_1 和 A_2B_2 ，它们结合时只能产生跟前面一样的三种基因型。但是，双杂合子（ A_1B_1/A_2B_2 ）的重组会产生一些 A_1B_2 和 A_2B_1 配子，它们与 A_1B_1 和 A_2B_2 配子结合，会产生 A_1B_1/A_1B_2 之类的基因型，所以连锁不平衡程度就被降低了（图 9.19）。我们用 g_{ij} 表示这些配子类型的频率，其中 i 代表 A 等位基因， j 代表 B 等位基因（例如， g_{12} 是 A_1B_2 组合的频率）。连锁不平衡系数（coefficient of linkage disequilibrium）可定义为： $D = (g_{11} \times g_{22}) - (g_{12} \times g_{21})$ 。如果 $D > 0$ ，那么配子 A_1B_1 、 A_2B_2 及它们结合形成的基因型（如 $A_1A_1B_1B_1$ ）的频率会高于预期；当重组发生时， D 会因为等位基因组合（ A_1B_2 、 A_2B_1 ）的“不足”以及基因型频率一代代缓慢增加而下降，直到各基因座的等位基因相对于另一基因座的等位基因而言达到随机状态、相互之间没有关联为止。基因座之间的重组率越高，达到连锁平衡就越快：不连锁的基因最快（图 9.20）。

无论两个基因座处于连锁平衡还是连锁不平衡状态，单个来看每个基因座的

(A) 不连锁；连锁平衡



(B) 连锁；连锁平衡



(C) 连锁；连锁不平衡

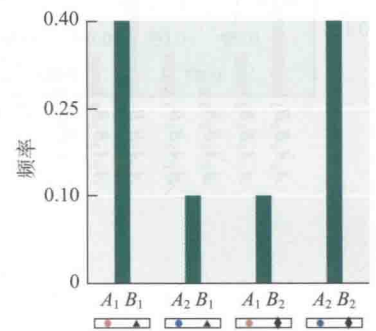


图 9.18 连锁与连锁（不）平衡之间的区别。等位基因 A_1 和 A_2 的频率都是 0.5，等位基因 B_1 和 B_2 的频率也一样。(A) A 和 B 基因座不连锁（在不同的染色体上），处于连锁平衡：每个基因组合的频率为 0.5^2 （如果各等位基因不相关联）。(B) 两个基因座连锁（在同一条染色体上），处于连锁平衡。(C) 两个连锁基因座处于连锁不平衡： A_1 和 B_1 非随机关联， A_2 和 B_2 也一样。

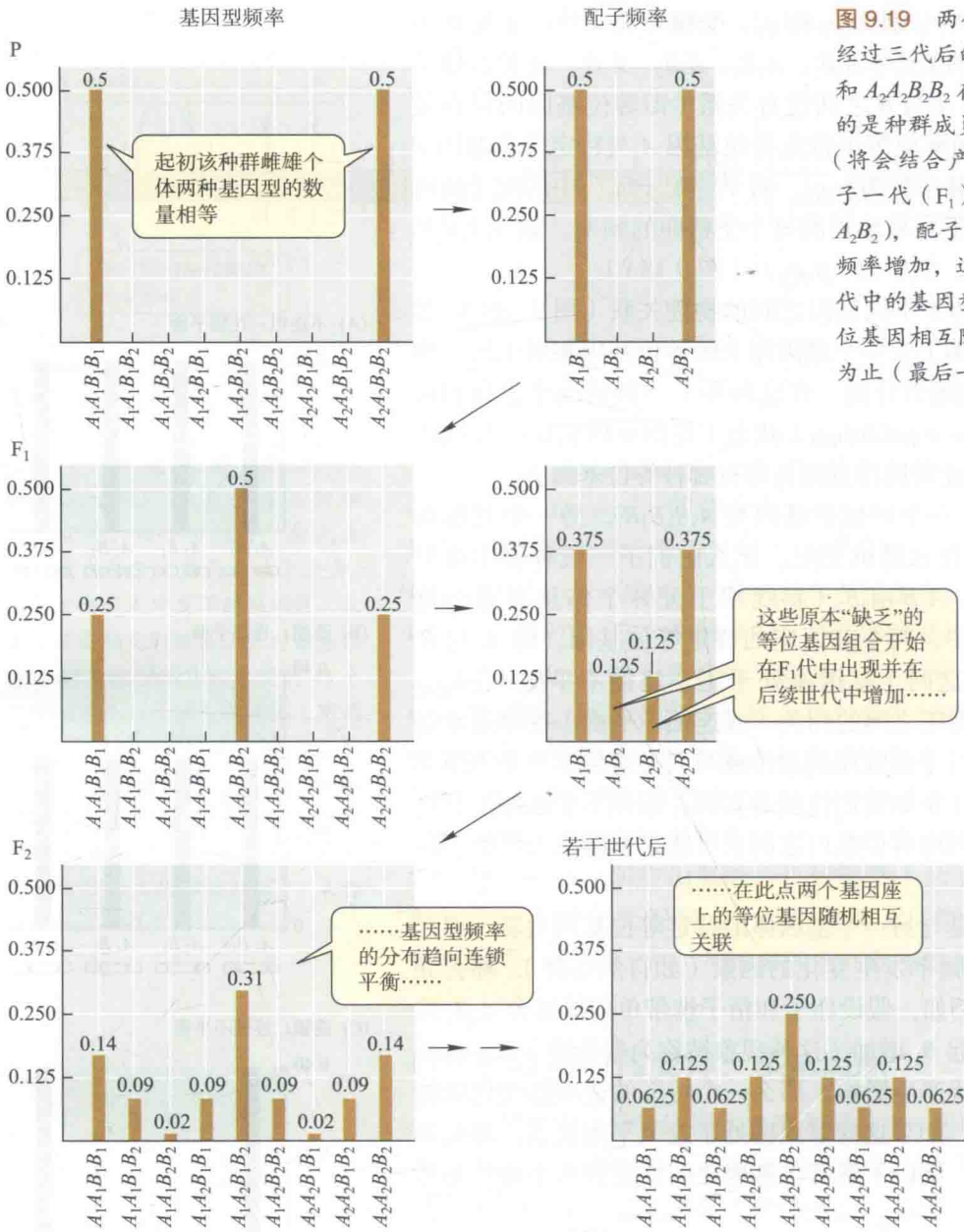


图 9.19 两个不连锁基因座之间的连锁不平衡在种群经过三代后的衰退，起先种群中两种基因型 $A_1A_1B_1B_1$ 和 $A_2A_2B_2B_2$ 在雌性和雄性中的数量相等。左侧显示的是种群成员的基因型频率；右侧显示的则是其配子（将会结合产生下一代）中的等位基因组合频率。从子一代（F₁）开始，受双重杂合子重组影响（ A_1B_1/A_2B_2 ），配子中不足的等位基因组合（ A_1B_2 、 A_2B_1 ）的频率增加，过多的组合（ A_1B_1 、 A_2B_2 ）的频率下降。F₂代中的基因型频率分布由此改变。当两个基因座的等位基因相互随机关联时，该过程会持续达到连锁平衡为止（最后一张图）。

基因型频率都符合哈迪-温伯格频率。在连锁平衡状态下，两个基因座可能密切相关，但是等位基因 A_1 的拷贝在同一条染色体上有 B_1 邻居的概率为 p_B ，这种组合在种群中的频率应该是相当高的。

既然重组会打破连锁不平衡，那我们还是能发现处于连锁不平衡状态的基因座？

原因可能有以下几点：

1. 非随机交配能够维持连锁不平衡。在极端情况下，一个显示连锁不平衡的生物样本可能实际包括两个生殖隔离的物种。

2. 当一个新的突变产生时，这一拷贝必然与同一染色体上另一基因座的特定等位基因关联，因此它与这些等位基因处于连锁不平衡状态。该突变在后几代中的拷贝将保留这种关联，直到被重组打破为止。

3. 一个种群可能是由带有不同等位基因频率的两个种群近期组合而成，连锁

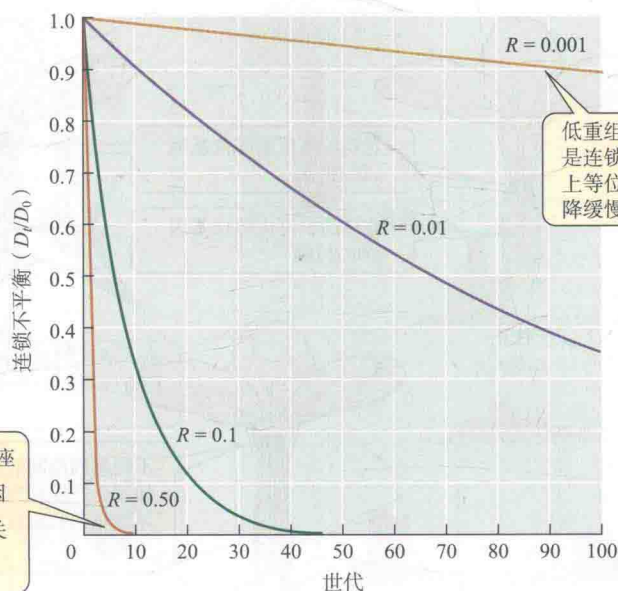


图 9.20 对具有不同重组率 (R) 的基因座对而言, 连锁不平衡 (D) 相对于其初始值 (D_0) 随时间下降; 两个基因座不连锁时, $R=0.50$ 。(来自 Hartl and Clark 1989)

不平衡还没有衰减。

4. 重组极少或不存在, 染色体倒位和孤雌生殖 (无性繁殖) 就有这种效应。

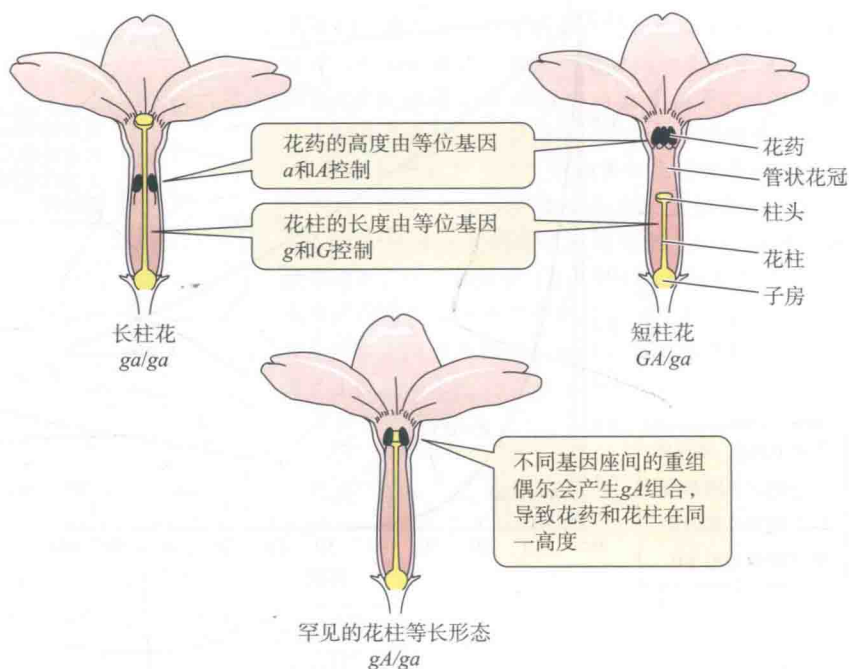
5. 连锁不平衡可能是遗传漂变引起的 (见第 10 章)。如果重组率极低, 那么上例中的四种配子类型可视为一个基因座上的四个等位基因, 它们中的某个“等位基因”可能因偶然发生漂变而获得高频率, 导致该组合相对于其他组合来说会更多。

6. 如果两个或多个等位基因组合比重组基因型适应性更高, 那么自然选择也会导致连锁不平衡。

在随机交配的有性繁殖种群中, 成对的多态基因座通常处于连锁平衡或接近连锁平衡, 但也有一些很有意思的例外。例如, 欧洲报春 (*Primula vulgaris*) 是花柱异长 (heterostylous) 植物, 也就是说种群内各植株的雄蕊和花柱 (雌蕊) 长度不一。几乎所有植株要么具有“长柱型”表型, 即长花柱, 短雄蕊; 要么具有“短柱型”表型, 即短花柱, 长雄蕊 (图 9.21), 因此每一种类型花的花药 (位于雄蕊末端) 与另一种类型花的柱头处于同一高度上。在大部分杂交实验中, 这种差异会被继承, 就好像是由一对等位基因引起的 (短柱型相对于长柱型是显性的), 但很少产生花柱等长的后代, 即雌性结构和雄性结构长度相等 (要么都短, 要么都长)。所以花柱和雄蕊的长度实际上由两个分开但紧密连锁的基因座决定: 等位基因 G 和 g 分别决定短花柱和长花柱, 而等位基因 A 和 a 分别决定长雄蕊和短雄蕊。短柱型植物的基因型为 GA/ga , 长花型植物的基因型为 ga/ga 。能导致产生花柱等长植物的配子组合 Ga 和 gA 是极为罕见的, 部分原因是短柱型和长柱型花在异花授粉中是最成功的, 一朵花的花粉被固定在访花昆虫身上的位置正好对应于另一朵花柱头表面的位置。

连锁不平衡在无性繁殖种群中很常见 (见第 15 章), 因为它们很少经历重组。这种情况也存在于离得很近的分子标记中, 如基因内的各位点。连锁不平衡提供了通过 DNA 序列数据检测诸如自然选择等变化过程的重要途径 (见第 12 章), 人类遗传学研究人员将分子标记用于连锁不平衡作图 (linkage disequilibrium mapping), 以寻找引起遗传疾病的邻近突变。大量基于人类基因组序列变异的研

图 9.21 欧洲报春 (*Primula vulgaris*) 的花柱异长是连锁不平衡的一个实例。几乎所有自然种群都由“长柱花”和“短柱花”植株组成, 它们在两个紧密连锁的基因座上的差异决定了柱头和花药的位置。在极少数情况下, 交换会产生花柱等长的形态, 在这种情况下, 柱头和花药处于同一高度。(来自 Ford 1971)



究正在进之中, 进化遗传学家在开发分析此类数据的方法学方面发挥了主要作用。

数量性状变异

表型性状中离散的遗传多态性 (如长花柱花与短花柱花) 远不如个体之间的细微差异常见, 比如果蝇腹部刚毛的数量差异或人类体重及鼻形的差异, 此类变异称为数量变异 (quantitative variation), 或称为连续 (continuous) 变异或可度量 (metric) 变异, 数量变异大致符合正态分布 (normal distribution, 图 9.22)。数量变异的遗传成分通常是多基因的 (polygenic): 也就是说它由几个或很多基因座的变异引起, 每个基因座的变异都对表型变异产生作用。

图 9.23 显示在一个多基因性状上不同的纯合株系杂交时的典型变异和遗传模式。注意在这种情况下, 后代的平均性状值大致位于双亲平均值的中间, 且 F_2 代方差增加, 这是因为在很多基因座间的重组会产生大量不同的基因型。

在数量变异情况下, 假设只有两个基因座存在变异, 那么基因型与表型关系的一个简单模型为:

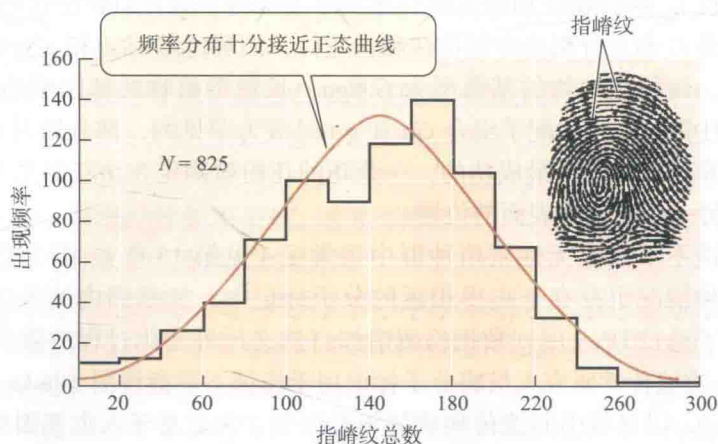


图 9.22 825 位英国男性十个手指尖指嵴纹数频率分布。该分布接近正态曲线 (红线)。指嵴纹数是一种加性遗传多基因性状, 遗传力约为 0.95。(来自 Holt 1955)

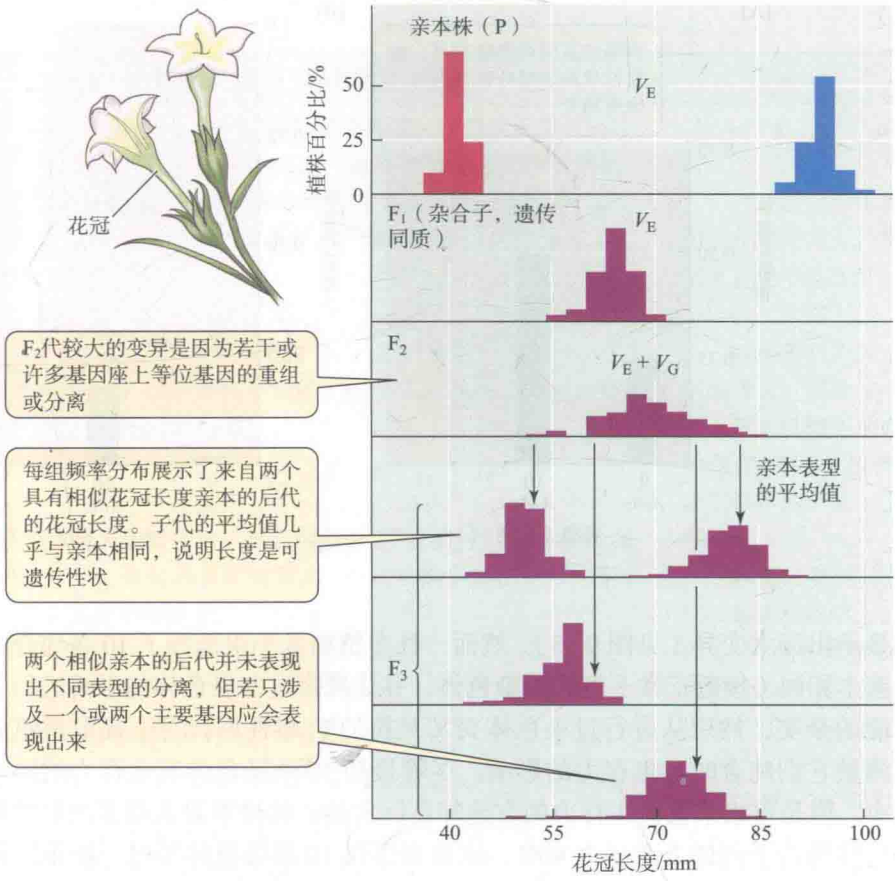


图 9.23 一个连续变异性状的遗传——长花烟草 (*Nicotiana longiflora*) 的花冠 (花瓣) 长度。 V_G 和 V_E 分别代表由基因和环境引起的变异。两个亲本植株 (P) 是纯合基因型； F_1 是杂合型，但遗传同质； F_2 显示影响性状的各基因座间的重组导致变异不仅连续且幅度更大。如果两个亲本株之间只有一、两个基因座不同，那么 F_2 会在长度上显示出离散的等级划分。图上显示了 4 个 F_3 家系，其亲代的平均值用箭头表示。每个家系后代的平均值与其亲代很接近，表明 F_2 代间的表型差异是遗传的。(来自 Mather 1949)

F_2 代较大的变异是因为若干或许多基因座上等位基因的重组或分离

每组频率分布展示了来自两个具有相似花冠长度亲本的后代的花冠长度。子代的平均值几乎与亲本相同，说明长度是可遗传性状

两个相似亲本的后代并未表现出不同表型的分离，但若只涉及一个或两个主要基因座应会表现出来

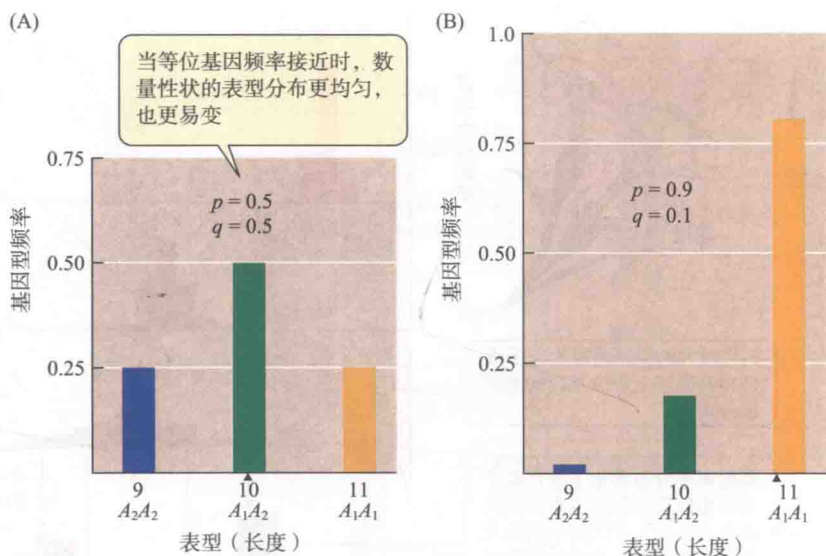
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
B_1B_1	5	6	7
B_1B_2	7	8	9
B_2B_2	9	10	11

在该例中，相对于基因型 $A_1A_1B_1B_1$ 而言，每个 A_2 等位基因每向表型增加一份贡献，每个 B_2 等位基因平均增加两份，这是一个纯粹的加性 (additive) 等位基因效应模型。例如，在图 9.23 中，“短”和“长”亲代株系可能分别为 $A_1A_1B_1B_1$ 和 $A_2A_2B_2B_2$ ； F_1 为 $A_1A_2B_1B_2$ ，而 F_2 则会包括所有 9 种基因型。

重组既可以增加也可以减少数量性状的变异，具体取决于基因型的初始分布。假设在 5 个基因座上，+ 和 - 等位基因分别增加或减少一个测度单位，比如 1 毫米 (mm)。如果我们从大小都是 20 mm 的五倍杂合双亲开始 (都是 $+ - + - + -$)，那么重组产生的后代大小在 15 mm (所有 5 个基因座都是 $- / -$) 到 25 mm (所有 5 个基因座都是 $+ / +$) 之间 (比较图 9.23 中的 F_1 和 F_2 花冠长度分布)。但如果我们从只有 + 等位基因或 - 等位基因的五倍纯合双亲开始 (基因型 $+ + + + + / + + + + +$ 和 $- - - - - / - - - - -$)，大小分别为 25 mm 和 15 mm，那么 F_2 代的方差会低于亲代，因为大部分后代遗传了 + 和 - 等位基因的各种组合 (比较图 9.23 中的 P 代和 F_2 代)。

为了判断重组会释放出多少变异，杜布赞斯基领导的小组从一个野生拟暗果蝇种群中“提取了”染色体 (见图 9.12)，对染色体效应进行了研究 (Spassky et al. 1958)。结果表明，来自自然种群的纯合染色体对该物种从卵到成虫生存力的

图 9.24 等位基因引起的数量性状(如体长)变异, 其中等位基因频率分别为: (A) $p = 0.5$, $q = 0.5$ 或 (B) $p = 0.9$, $q = 0.1$, 黑色三角形表示平均值。当等位基因频率接近时, 长度分布更均匀, 所以更具变异性。遗传方差 V_G 在 A 条件下为 0.500, 在 B 条件下为 0.472。两种情况都假设处于哈迪-温伯格平衡。



影响显示出巨大变异(见图 9.13)。然而, 杜布赞斯基小组选择了 10 条纯合时生存力基本相同(接近正常)的同源染色体, 并让携带这些染色体的果蝇进行了所有可能的杂交, 然后从进行过染色体交叉互换的 F_1 雌性后代身上提取重组染色体, 测量它们纯合时对生存力的影响。尽管最初 10 条染色体对生存力的影响差异很小, 但是重组染色体生存力的方差却是巨大的, 比样本量大得多的自然种群中染色体纯合子间的方差还大 40%, 也就是说仅 10 条染色体经过一轮重组就产生了野生种群变异的很大一部分。部分重组染色体具有“合成致死性”, 即两条能带来正常生存力的染色体重组产生纯合染色体时具有致死性。这意味着原来的两条染色体都带有一个特殊等位基因, 该等位基因本身不会降低生存力, 但与其他染色体的其他基因座上另一个等位基因结合就会引起死亡。

遗传力 对数量变异的描述和分析都是基于统计学指标, 因为即便是现在, 将影响数量变异的基因座挑选出来进行研究仍非易事。一个性状的遗传变异量取决于影响其变异的基因座数目、各基因座的基因型频率(图 9.24)及各基因型之间的表型差异。

度量变异最有用的统计学指标是方差(variance), 方差衡量个体偏离平均水平的程度; 从技术上讲, 方差是各观测值与平均值之间偏差值平方的平均值(见知识窗 9C)。在简单情况下, 一个表型性状的方差(V_P)是遗传方差(genetic variance, V_G)与生物个体之间由环境差异直接影响引起的环境方差(environmental variance, V_E)之和, 即: $V_P = V_G + V_E$ 。如果进一步简化, 我们可想象一个种群中的每种基因型有一个平均表型值(比如体长), 但由于环境效应, 同一种基因型的个体在表型上却各不相同。遗传方差 V_G 衡量不同基因型平均值之间的差异量, 环境方差 V_E 衡量(在相关基因座上)相同基因型个体之间的平均差异量。总表型方差中, 遗传方差所占的比例就是遗传力(heritability), 以 h^2 表示, 即:

$$h^2 = V_G / (V_G + V_E)$$

测量亲代与后代或与其他亲属之间的相关性*是检测变异中遗传成分并估算

* 更准确地说, 是后代平均值与双亲平均值的回归。用回归系数估量关系的斜率, 并在概念上与相关性有关。

知识窗 9C 平均值、方差及标准差

假设我们测量了多个样本的某个性状。该性状可能呈连续变化, 如体长, 或呈非连续变化, 如鱼身上某个鳍的鳍条数。设 X_i 为这一变量在第 i 个样本中的值 (比如第 3 条鱼为 $X_3 = 10$ cm)。如果我们测量了 n 个样本, 那么这些值之和为 $X_1 + X_2 + \dots + X_n$, 或

$$\sum_{i=0}^n X_i$$

(或简单表示为 X_i)。算数平均值 (arithmetic mean, 或平均数) 为

$$\bar{x} = \frac{\sum X_i}{n}$$

如果变量是非连续性的 (比如鳍条数), 我们可以假设有 n_1 条鱼的值为 X_1 , 有 n_2 条鱼的值为 X_2 , 以此类推, 共有 k 个不同的值, 那么算数平均值为:

$$\bar{x} = \frac{n_1 X_1 + n_2 X_2 + \dots + n_k X_k}{n_1 + n_2 + \dots + n_k}$$

n_i 之和等于 n , 所以我们可以将该表达式改写为:

$$\bar{x} = \frac{n_1 X_1}{n} + \frac{n_2 X_2}{n} + \dots + \frac{n_k X_k}{n}$$

设 $n_i/n = f_i$, 即值为 X_i 的个体频率, 那么该表达式变为:

$$\bar{x} = \sum_{i=1}^k (f_i X_i)$$

例如, 在 $n = 100$ 条鱼的一组样本中, 有 16 条带 9 根鳍条的鱼 ($n_1 = 16, X_1 = 9$); 48 条带 10 根鳍条的鱼 ($n_2 = 48, X_2 = 10$); 36 条带 11 根鳍条的鱼 ($n_3 = 36, X_3 = 11$)。所以表型共三种 ($k = 3$)。平均值为:

$$\bar{x} = \sum_{i=1}^k (f_i X_i) = (0.16 \times 9) + (0.48 \times 10) + (0.36 \times 11) = 10.2$$

由于我们只从该鱼种群中抽取了一组样本, 所以这组样本的平均值只是相对真实的 (参量的, parametric) 种群平均值的估计, 真实种群平均值只能在测量过种群中的所有鱼后才能知道。

我们应如何测量变异量? 我们可以测量范围 (range, 最高值与最低值之间的差异), 但是这种测量对样本量非常敏感。更大的样本可能会出现比如鳍条数为 5 根或 15 根的罕见个体。这些罕见个体不会影响我们对变异度的衡量。出于种种原因, 衡量变异最常用的测度是方差及其近亲——标准差。真实的 (参量的) 方差是观察值与算数平均值的偏差的平方的平均值:

$$V = \frac{(X_1 - \bar{x})^2 + (X_2 - \bar{x})^2 + \dots + (X_n - \bar{x})^2}{n_1 - 1}$$

$$= \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n n_i (X_i - \bar{x})^2$$

出于统计原因, 样本方差的分子为 $n-1$, 而不是 n 。在我们关于鳍条数的假设数据中,

$$V = \frac{16(9-10.2)^2 + 48(10-10.2)^2 + \dots + 36(11-10.2)^2}{99} = 0.485$$

方差是一个非常有用的统计指标, 但是不太直观, 因为它用平方单位表示。方差的平方根——标准差 (standard deviation) 则更直观 (也见图 4.20):

$$s = \sqrt{V}$$

对于我们的假设数据 $s = \sqrt{0.485} = 0.696$ 。要完全理解该数字的含义, 需要与一组直观的变异较小的样本进行比较, 比如由 1 条 9 根鳍条的鱼、18 条 10 根鳍条的鱼及 81 条 11 根鳍条的鱼组成的一组样本。那么, $\bar{x} = 10.8, V = 0.149, s = 0.387$ 。这组样本的 V 和 s 比前一组样本小, 因为更多个体的值更接近平均值。

体重之类的连续变量通常呈钟形或正态频率分布 (见图 1)。在这种数学上的理想分布形式中 (很多实际样本都相当接近), 约 68% 观察值落在平均值两侧的一个标准差以内, 96% 在两个标准差以内, 99.7% 在三个以内。例如, 假设一组鱼样本的体长呈正态分布, 如果 $\bar{x} = 100$ cm, $s = 5$ cm (所以 $V = 25$ cm²), 68% 的鱼会扩展到 95 至 105 cm 的范围之间, 包括 96% 的则为 90 至 110 cm 的范围之间。如果标准差更大, 比方说 $s = 10$ cm ($V = 100$ cm²), 那么对于相同的平均值, 68% 的样本的范围限值更广——90 cm 和 100 cm。

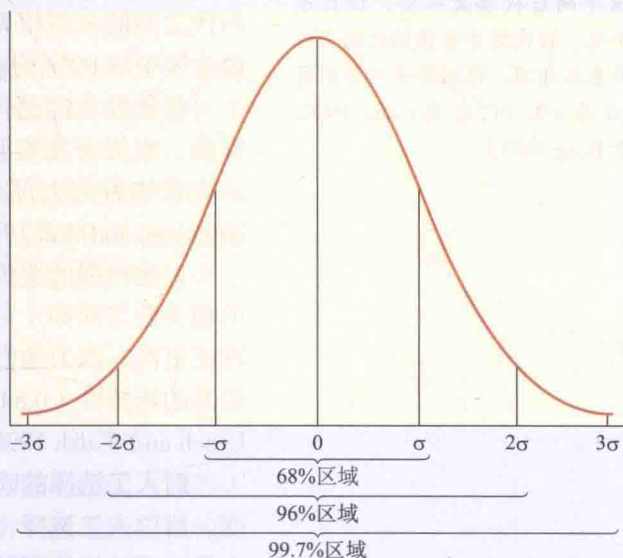


图 1 正态分布曲线, 以平均值为零参考点, 显示 x 轴表示的变量如何用标准差 (σ) 衡量。括号内的区域代表落在平均值两侧的一个、两个及三个标准差之内的曲线下区域部分 (即观测值部分)。在本书中, 标准差真实的 (参量的) 值用 σ 表示, 基于一个样本的 σ 估计值用 s 表示。

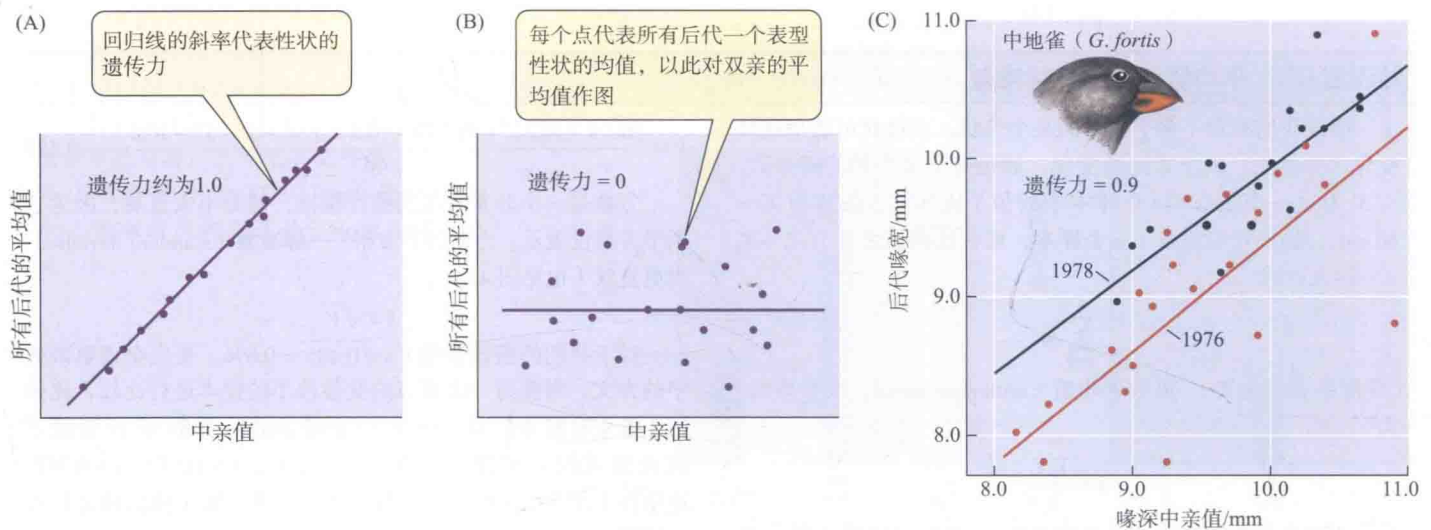


图 9.25 后代与亲代之间的表型关系可用于衡量遗传力。每个点代表一窝后代的平均值，以此对双亲的平均值（中亲值）作图。(A) 假设后代平均值与中亲值几乎相同的情况。遗传力接近 1.0。(B) 假设后代平均值与中亲值不相关的情况。相关性斜率和遗传力接近 0。(C) 1976 年和 1978 年中地雀 (*Geospiza fortis*) 的喙深。尽管 1978 年的后代要大一些，但在这两年间，后代与中亲值间的相关性斜率基本相同。根据斜率估计的遗传力为 0.9。(C 来自 Grant 1986, 基于 Boag 1983)

V_C 和 h^2 的方法之一。例如，假设在一个种群中，某个性状在每一窝后代的平均值刚好等于双亲在该性状上的平均值（中亲值，midparent mean；图 9.25A），这种完美的相关性意味着该性状有很强的遗传性。实际上，在这种情况下， V_C/V_P （即遗传力 h^2 ）等于 1.0：所有表型变异都是由遗传变异引起的；如果相关性较低，部分表型变异可能是由环境变异引起的，那么遗传力也会较低（图 9.25B）。

在实际的例子中，Peter Boag（1983）对加拉帕戈斯群岛中地雀 (*Geospiza fortis*) 的遗传力进行了研究。他通过环志的方法以区分个体，并对成对配偶及它们的后代进行了追踪。他测量了喙宽及其他几个特征的表型方差，计算了双亲与后代之间的表型相关性（图 9.25C）。据 Boag 估算，喙宽的遗传力为 0.9，也就是说个体中约 90% 的表型变异是遗传差异引起的，约 10% 是环境差异引起的。

各种性状的遗传方差和遗传力更多是通过温室或实验室培育的生物进行研究的，在温室和实验室环境中，控制交配和追踪后代都更为方便。研究结果显示大量物种的大部分特征都具有遗传变异性， h^2 值通常在 0.1 到 0.9 之间（如，Mousseau and Roff 1987）。

人类种群的遗传力一般通过对比异卵（“两合子的”或“双卵的”）双胞胎间的相关性与同卵（“一卵的”）双胞胎间的相关性进行估算，同卵双胞胎的相关性理应更高，因为他们在遗传上是一致的。身高、指长、头宽等体征在种群内具有很高的遗传性（0.84 ~ 0.94），肤纹特征（指纹）的变异几乎完全基于遗传（0.96；Lynch and Walsh 1998）。

对人工选择的响应 由于一个性状只有在具有遗传变异性时才能通过选择改变，所以人工选择（artificial selection）可用于检测性状的遗传变异。为此，研究人员（或动植物育种者）培育只带有某一种或某几种特定性状（或性状组合）的个体。人工选择可视为一种自然选择，但它们之间存在概念上的差异：在人工选择下，个体的成功繁殖主要取决于研究人员选择的单个性状，而不是个体存活和繁殖的总体能力（基于所有性状）。

大量类似的实验已完成。例如，杜布赞斯基和 Boris Spassky（1969）培育了 20 只野生雌性拟暗果蝇，将它们的后代组成一个初始种群，再从该种群中挑选一些果蝇建立几个受选种群，每个受选种群都置于一个放有食物的大笼子内，有两个为正趋光性（倾向于朝有光方向移动）受选种群，两个为负趋光性（倾向于朝

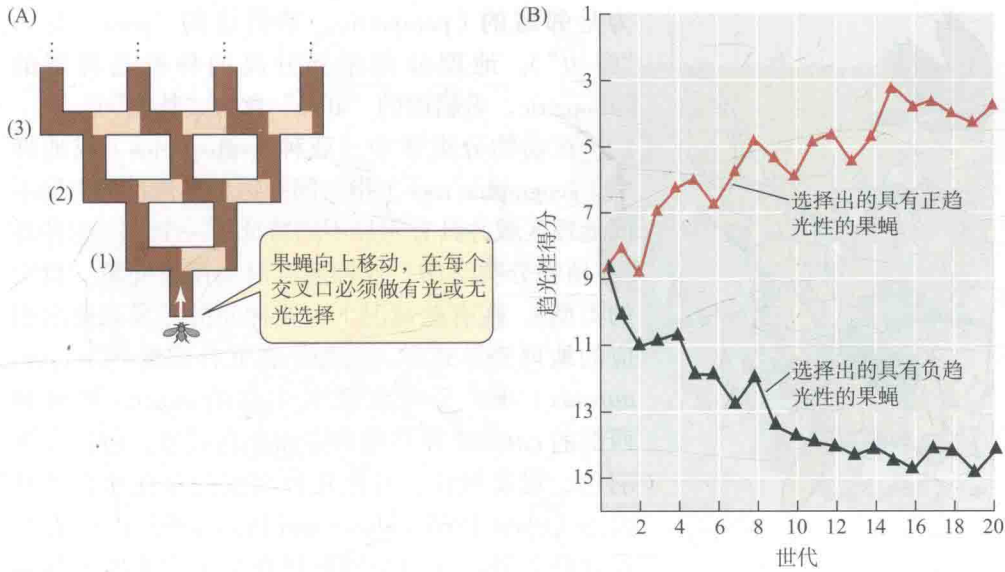


图 9.26 针对拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*) 响应光而移动 (趋光性) 的选择实验。(A) 迷宫局部图。该迷宫在光源下方垂直放置, 果蝇从底部进入, 向上移动, 在每个交叉口选择亮或暗的路径。穿过交叉口的横向移动会被障碍物阻断。该图显示了果蝇在这项选择实验的 15 个选择中作出的前 3 个选择。(B) 对两个挑选出的正趋光和负趋光种群进行选择后, 前 20 代的平均趋光性得分。(来自 Dobzhansky and Spassky 1969)

远光方向移动) 受选种群。将雄性果蝇和未交配过的雌性果蝇放入一个迷宫中, 这些果蝇必须在明亮和黑暗路径之间连续做出 15 次选择, 然后进入 16 根试管中的一根 (图 9.26A)。研究人员根据 16 根试管中的果蝇数目估算趋光得分的平均值和方差。将每一代、每个种群、每种性别的 300 只果蝇放入迷宫内, 将每种性别得分最高 (正趋光受选种群) 或最低 (负趋光受选种群) 的 25 只果蝇取出, 用于繁殖下一代。该程序重复了 20 代。最初, 果蝇并未表现出偏好, 但经过几代后, 正趋光和负趋光受选种群从最初的平均值向两极分化 (图 9.26B)。我们可由此推断果蝇对光的响应变异具有一定的遗传性。根据变化速度, 杜布赞斯基和 Spassky 计算得出趋光性的遗传力约为 0.09。

此类实验表明, 果蝇几乎所有性状都具有遗传变异性, 包括行为特征 (比如交配速度)、形态、生活史 (比如寿命)、生理 (比如杀虫剂抗性)、甚至遗传系统的一些特征 (比如交换率)。人工选择是育种者培育玉米、西红柿、猪、鸡及其他家禽家畜农用品种的主要工具, 不同品种通常在很多特征上存在极大差异。这类证据让很多进化遗传学家得出结论: **物种带有作为很多性状进化基础的遗传变异, 并且很多或大部分性状能够快速进化——甚至比达尔文想象的要快得多** (Barton and Partridge 2000)。

种群间变异

几乎所有物种都被分为若干或很多独立的种群, 大部分交配都在同一种群内的成员之间进行。一个物种不同种群的遗传组成通常不同。对不同地理区域种群差异 (或地理变异, geographic variation) 的研究为了解进化的机制提供了很大帮助。

地理变异的模式

如果不同类型或种群的地理分布重叠, 占据相同的区域, 会经常相遇, 那么通常称它们是同域的 (sympatric, 来自希腊语中的 “syn”, 意为 “一起”, 以及 “patra”, 意为 “祖国”); 地理分布相邻但不重叠并发生接触的种群, 通常称

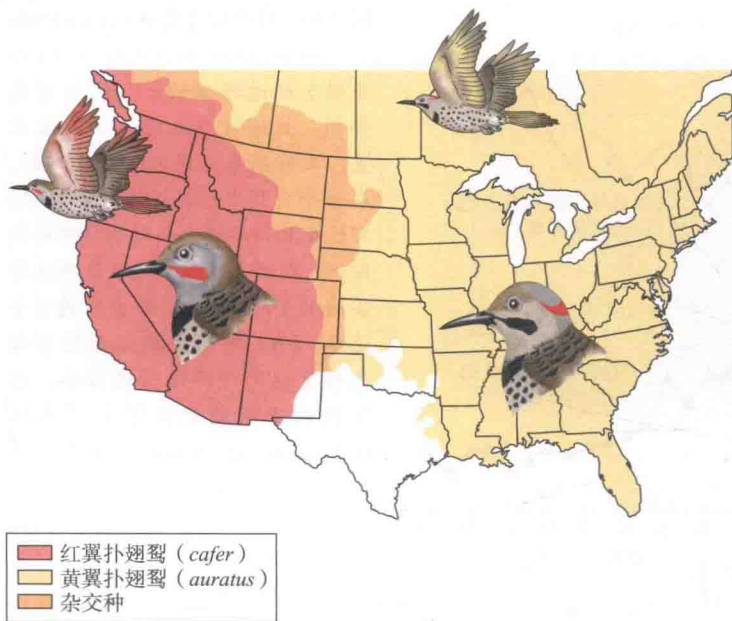


图 9.27 一种常见的北美啄木鸟——北扑翅鸢 (*Colaptes auratus*) 的两个亚种。东部 (“黄翼”) 亚种 (*C. a. auratus*) 和西部 (“红翼”) 亚种 (*C. a. cafer*) 形成了一个广阔的杂交带。(来自 Moore and Price 1993)

为是邻域的 (parapatric, 希腊语的 “para” 意为 “旁边”); 地理分布相互分离的种群是异域的 (allopatric, 希腊语的 “allos” 意为 “其他”)。

在动物分类学中, 亚种 (subspecies) 或地理宗 (geographic race) 指与同一物种其他种群占据不同地理区域并具有明显不同特征的一个或一组种群 (在植物分类学中, 亚种名有时会用于同域、自交的类型)。在有些情况下, 亚种间的差异表现出相应的地理变异式样。例如, 在北扑翅鸢 (*Colaptes auratus*) 中, 分布在北美东部的 *auratus* 亚种和西部的 *cafer* 亚种在很多方面存在差异, 包括翼下羽色、冠及颊纹、其他几种羽纹的存在与否以及大小 (Short 1965; Moore and Price 1993); 尽管存在这些差异, 这两个种群仍在北美大平原 (Great Plains) 地区杂交 (图 9.27), 形成一个广阔的杂交带 (hybrid zone, 具有遗传差异的邻域种类进行异种交配的区域)。但在其他一些物种中, 不同的性状表现出不同的地理式样。

性状或等位基因频率随地理距离逐渐发生的变化被称为梯度群 (cline)。例如, 人类群体的皮肤色素会随纬度变化呈现出梯度变异 (图 9.28); 很多哺乳动物和鸟类物种的体型会随所在地区纬度的上升而变大, 这种模式被称为伯格曼法则 (Bergmann's rule)。这种式样具有很高的—致性, 不可能是偶然现象, 是证明自然选择导致适应性地理变异的重要证据。体型大对于气候寒冷地区的恒温动物来说是有利的, 因为体型大会减少身体相对于体重的散热表面积。

在黑腹果蝇的乙醇脱氢酶基因座上, 等位基因频率的梯度变异呈现出很高的一致性, 这也有力地表明了适应性的存在 (图 9.29); 在几个大陆上, Adh^F 等位基因的频率随着个体向高纬度移动由低向高逐渐增加 (Oakeshott et al. 1982)。该例子表明一个物种的不同种群通常在两个或多个等位基因的频率上不同, 并非固定在不同的等位基因上。

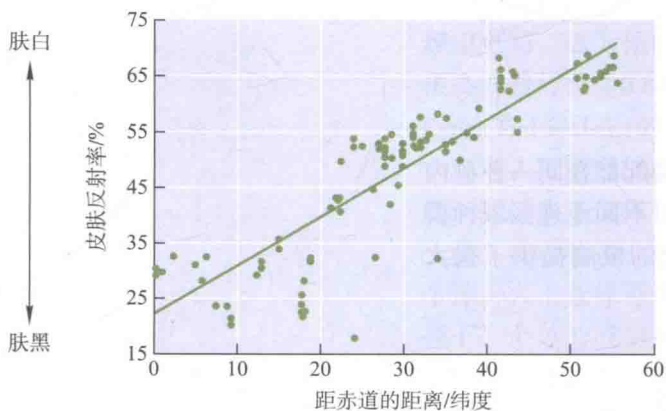


图 9.28 人类肤色在北半球呈现梯度变异: 人群的肤色随纬度增加而逐渐变白 (通过反射率测量, 即皮肤反射光的比例)。该数据并不支持基于肤色的流行的 “人种” 概念。(来自 Mielke et al. 2006)

生态型 (ecotype) 指与特定生境相关的表型, 通常呈斑块镶嵌的式样。在一项重要的早期研究中, Jens Clausen、David Keck 和 William Hiesey (1940) 试图确定生态型差异是否有遗传基础, 抑或是由环境差异直接引起的。他们研究了几种植物, 包括粘委陵菜 (*Potentilla glandulosa*)。这种植物广泛分布于北美西部, 从海平面到树线以上都有, 显示了与纬度相关的种群间变异。Clausen 及其同事选取了生长在不同纬度地区的该植物若干个不同生态型种群, 从每个种群中分离或克隆了一些植株, 将它们种在加州处于三个不同纬度的同质园内, 结果无论在哪种纬度上, 各生态型在诸如花色等特征上的差异都保持不变。Clausen 等由此得出结论: 这些特征差异来自遗传, 环境对这些特征没有明显影响; 其他一些诸如株高等特征在三个同质园间呈现出明显差异, 表

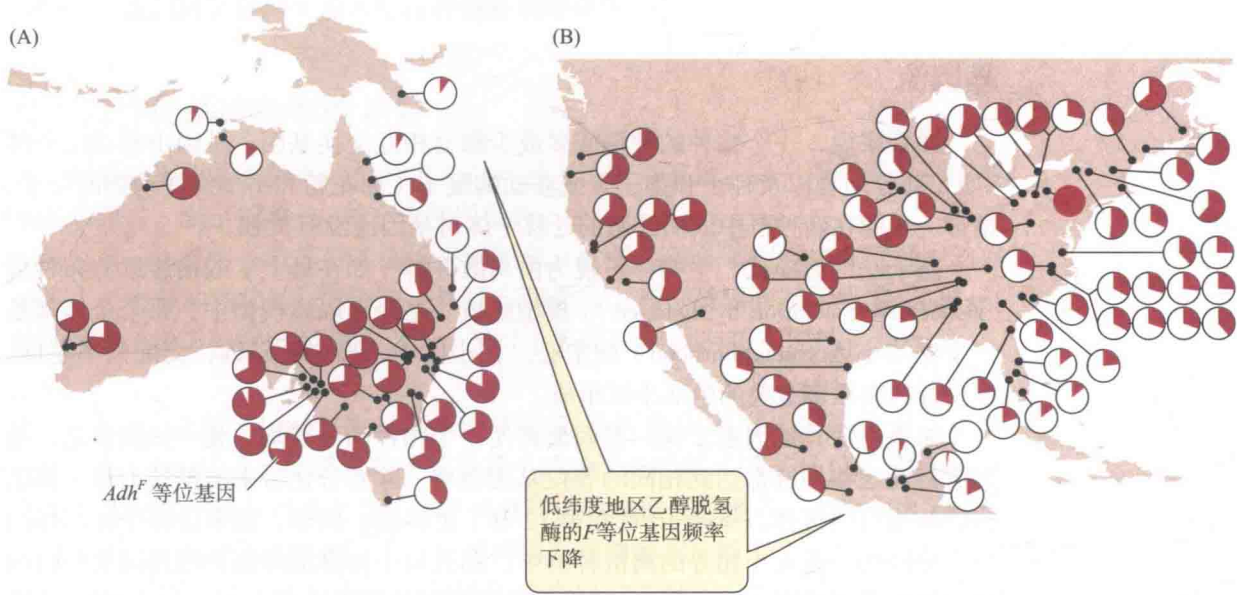


图 9.29 (A) 澳大利亚和 (B) 北美两地黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 乙醇脱氢酶基因座上 Adh^F 等位基因频率的梯度群。各“饼”图的着色区域代表 Adh^F 频率, 在两个大陆上, 该频率都随纬度增加而上升。(来自 Oakeshott et al. 1982)

明这些特征受环境影响, 但每个园内的不同生态型又互不相同, 意味着这些特征也受遗传差异影响 (图 9.30)。经过进一步研究, Clausen 等发现这些种群间的遗传差异是多基因的。

(A) 粘委陵菜 (*Potentilla glandulosa*)

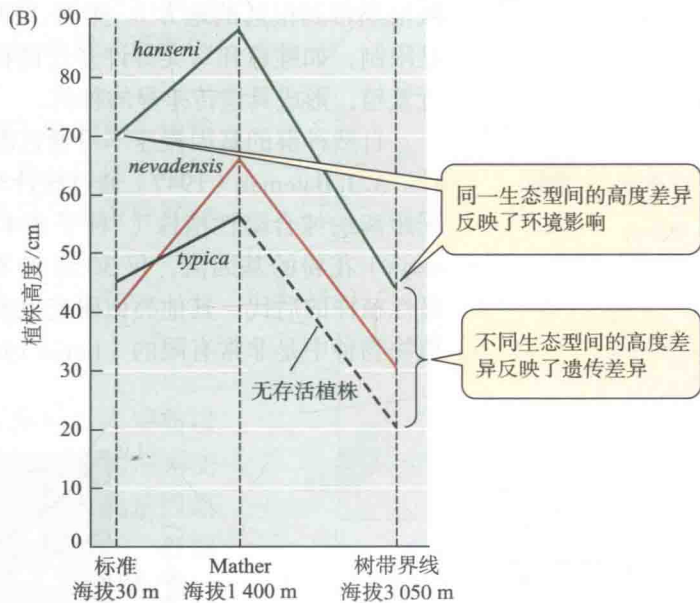
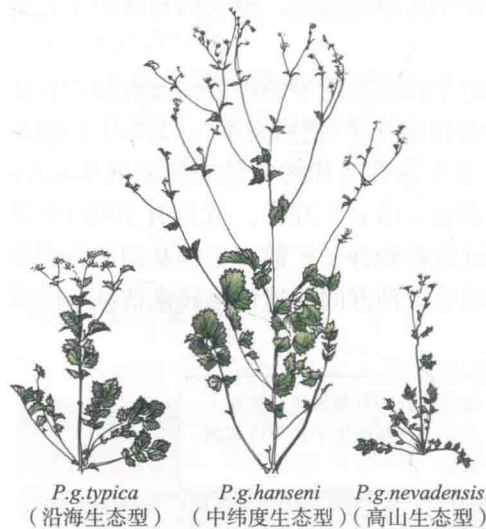


图 9.30 粘委陵菜 (*Potentilla glandulosa*) 生态型变异的同质园研究。(A) 在海拔 1 400 m 的一个地点同时种植沿海生态型、中纬度生态型、高山生态型的代表性样本。(B) 在三个海拔高度的同质园中种植的三种生态型的平均高度。在同一海拔高度上的生态型间的差异反映了遗传差异, 每种生态型在不同海拔高度上的内部差异反映了环境效应。(来自 Clausen et al. 1940)

基因流

通常来说, 一个物种的种群或多或少都会相互交换基因。基因由移动的个体(如大部分动物以及种子和孢子)或移动的配子(如花粉和不少海洋动物的配子)携带。未能在种群中成功繁殖的迁移个体对基因流没有贡献。

基于基因流模式, 生物体可视为由离散种群(如在岛上)或由连续分布种群[距离隔离(isolation by distance)]模型组成。在距离隔离模型中, 每个个体都是一个生活小区(neighborhood)的中心。在小区中, 离中心越远, 交配概率越低, 整个种群由很多重叠的生活小区组成。

如果不受其他因素干扰, 基因流将使一个物种的种群均一化——换言之, 基因流将使这些种群都达到相同的等位基因频率, 除非分化带来的抵抗力量(如遗传漂变或自然选择, 见第10章和第12章)足够强。例如, 如果迁移个体以相同概率分散到一组大小相等的离散种群中, 那么每个种群最终都会达到这组种群的平均等位基因频率(图9.31)。该进程的速率与基因流速率(rate of gene flow, 以 m 表示)成正比, 基因流速率指每一代由迁移个体从其他种群带入的繁殖个体基因拷贝的比例。这种模型假设现有种群间的迁移率是比较稳定的。但在某些情况下, 另一种基因流可能更重要(McCauley 1993)。如果某些地方的本地种群灭绝, 这些地方随后又被来自其他地区的种群个体所占据, 那么新种群的等位基因频率将是几个来源种群的混合。

一个物种的性状在很大程度上会影响到其扩散的能力和基因流。例如, 蜗牛、蝾螈和无翅昆虫之类的动物一般活动范围小, 可被分成相对较小且具有遗传差异的种群。移动性较强的生物, 其基因流也更强, 如能远距离飞行的黑脉金斑蝶(*Danaus plexippus*)以及不少贻贝和其他海洋无脊椎动物(两者的浮游幼体可被浪潮带到很远的地方)。然而, 即便是看似能移动的物种, 其扩散也常受到明显限制, 如鲑鱼和鸟类等许多迁徙物种尽管能远距离活动, 但它们只在出生地附近繁殖, 形成具遗传差异的种群。

自然种群的基因流速率可通过跟踪标记个体或其配子的扩散情况直接进行估计。A. J. Bateman (1947) 通过统计与纯合显性植株(“授粉亲本”, 父本)间隔不同距离的纯合隐性植株(“种子亲本”, 母本)杂合后代的数量来研究玉米(*Zea mays*)花粉的基因流, 仅30到50英尺(约9~15 m)开外, 就只有不到1%是显性植株的后代。其他类似研究也表明通过花粉和种子扩散产生的基因流在很多植物物种中是非常有限的(Levin 1984), 但基于种群间的遗传差异来估计基因流

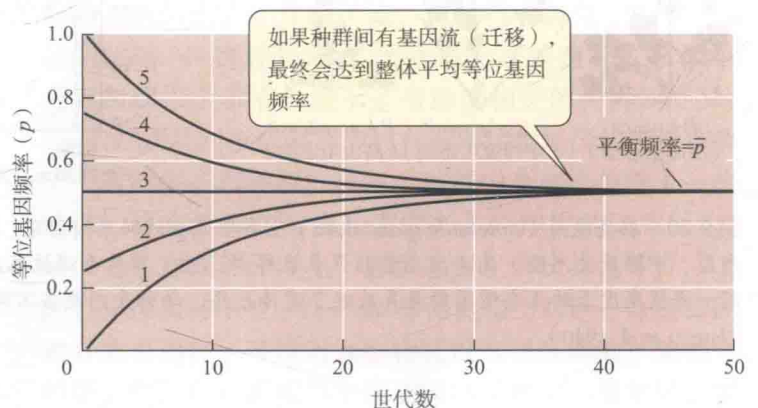


图9.31 基因流会导致种群等位基因频率趋同。该模型显示一个等位基因在5个种群中按每代 $m=0.1$ 的相同速率交换基因时, 频率随时间变化的趋势。(来自Hartl and Clark 1989)

(第10章我们将会讲到)通常比这种直接观察更可靠。

种群间等位基因频率的差异

种群间等位基因频率的差异可通过几种方法进行量化。对有两个等位基因的基因座而言,固定指数 F_{ST} 是一个常用指标。

这里 q 是其中一个等位基因的平均频率, V_q 是该等位基因频率在种群间的方差。一个类似的指标 G_{ST} 可用来计算具有两个以上等位基因的基因座。 F_{ST} 和 G_{ST} 的范围都在 0 (种群之间没有差异) 到 1 (不同种群固定在不同的等位基因上) 之间。

Armbruster 等 (1998) 通过对 5 个等位酶基因座取平均, 估算北美瓶草蚊 (*Wyeomyia smithii*, 其幼虫只在猪笼草蓄水的叶子内发育) 样本的 G_{ST} 。样本取自北美南部的几个地点以及北部几个曾被更新世冰川覆盖的地点。无论是南部还是北部地区, 间隔越远的种群, 其等位基因频率差别越大 (即 G_{ST} 越大), 反映了距离的隔离作用 (图 9.32)。但是在间隔距离类似的情况下, 北方种群的遗传相似性要高于南方种群, 最有可能的解释是: 北方种群还没有足够的时间达到充分的多样化, 因为它们迁徙去的地方过去是冰川地区。

DNA 序列不仅能提供与种群间等位基因频率差异相关的信息, 而且能提供不同等位基因系谱 (系统发生) 关系的信息, 进而帮助揭示种群的历史 (见第 2 章和第 6 章)。例如, 北美西部温带地区灰头地莺 (*Oporornis tolmiei*) 所有种群共享线粒体细胞色素 *b* 基因的同一种单倍型 (*A*), 只在部分种群中发现了极少数因单个突变而不同于单倍型 *A* 的变异类型; 相反, 来自墨西哥北部的样本则携带着各种不同的单倍型, 相互之间的差异多达 5 个突变 (图 9.33)。该式样表明墨西哥种群一直比较稳定, 其基因多样性已经过很长时间的累积。北美温带地区种群则可能源自一些于近期 (冰河期以后) 才定居在此处的携带单倍型 *A* 的初始奠基者, 那些少见的单倍型是通过新的突变由单倍型 *A* 产生的 (Milá et al. 2000)。

几乎所有墨西哥灰头地莺都有与北美温带地区灰头地莺不同的单倍型, 所以有约 90% 的遗传变异发生在这两个地区之间, 而只有约 10% 存在于种群之内。该情况与人类种群恰好相反。

人类遗传变异

自 2001 年几近完整的人类基因组 DNA 序列首次发布以来, 人们开展了大量研究以确定世界各地人类种群的序列变异特征。例如, HapMap 项目和其他研究组已在人类基因组超过一千万个位点上发现了单核苷酸多态性 (SNP)。目前有关人类遗传变异的数据要多于其他任何物种, 这些数据日益详细地描绘出人类种群的结构和历史 (Novembre and Ramachandran 2011)。

60% 以上的 SNP 属于罕见型, 其中较不常见的核苷酸频率低于 0.05。然而, 整个基因组的平均杂合度 (π) 在 0.001 到 0.002 之间, 即对一个普通个体而言, 每 1 000 至 2 000 个

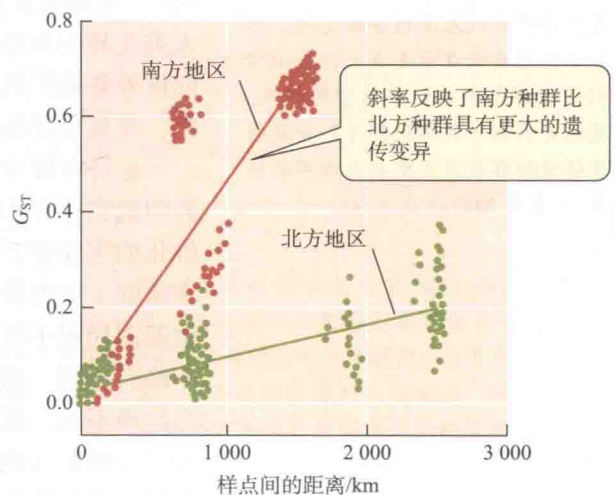


图 9.32 北美瓶草蚊 (*Wyeomyia smithii*) 种群间的遗传分化。用反映 5 个基因座平均等位基因频率差异的指标 G_{ST} 对两个种群之间的距离作图。每个点代表来自两个南方地点 (红点) 或两个北方地点 (绿点) 的样本对比。北方种群相互间的遗传相似性要高于南方种群。(来自 Armbruster et al. 1998)

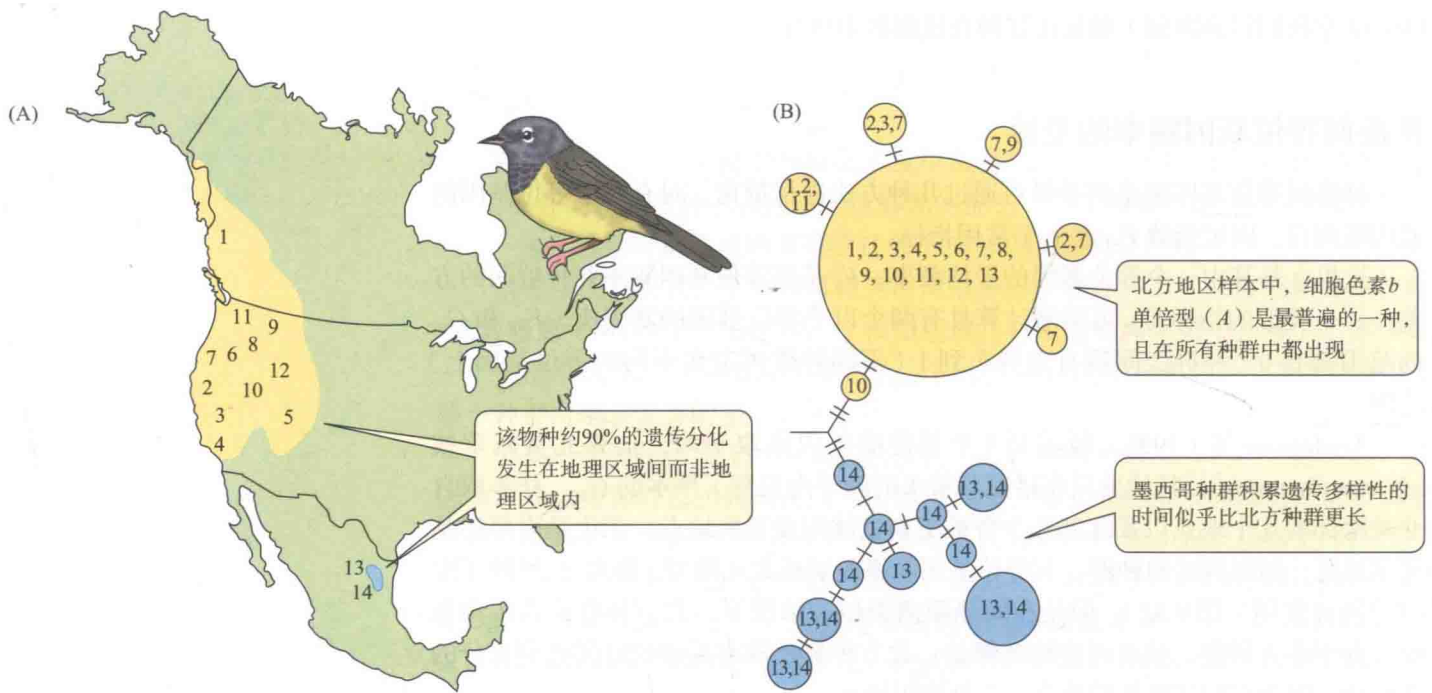


图 9.33 灰头地莺 mtDNA 的地理变异, 反映遗传多样性的地区差异。(A) 美国西部和加拿大 (1-12) 及墨西哥 (13、14) 的采样地。(B) 17 个细胞色素 *b* 单倍型构建的进化树。每个单倍型用一个圆圈表示, 标出了发现该单倍型的采样地。每个圆圈的大小与其所代表的单倍型的总频率成正比。各单倍型按序列相似度相互连接, 分支上的横条代表单核苷酸变异。部分单倍型被放在分支点上, 表示它们是该样本中其他单倍型的祖先。墨西哥样本中各单倍型序列分歧的多样性和程度要大于北美西部的样本。(来自 Milá et al. 2000)

位点中有 1 个是杂合的 (Crawford et al. 2005)。这些变异的频率在不同人群中变化很大, 所以我们可将整个人类的遗传变异分解为种群内的变异、地区 (比如各大陆) 内种群间的变异以及地区间的变异。研究人员在这方面进行了大量分析, 结果一致表明大部分变异都存在于种群内 (Kittles and Weiss 2003)。例如, J. Z. Li 及其合作者 (2008) 对来自全球 51 个种群 938 个个体的 642 690 个常染色体 SNP 进行了分析。他们发现 89.9% 的变异存在于普通种群的个体间, 2.1% 存在于种群间, 9.0% 存在于各主要地区间 (三项之和为 101%, 应为原作者笔误。——译者注)。Lewontin 等 (1984) 利用等位酶频率进行了类似分析, 得出了进一步的结论: “如果除东非的基库尤人 (Kikuyu) 外, 地球上所有其他人都灭绝了, 那么人类变异的 90% 仍将在这个改组的物种中保留。” 因为人类是不久以前才从非洲向世界各地扩散的物种, 非洲以外人群的大部分遗传变异都是非洲种群变异的子集, 而且全球各地人群在基因上都非常相似。

也许在极少数基因座上人群的等位基因是固定的, 但有些变异的频率在各种群间确实存在相当大的差异, 包括一些引起遗传疾病的变异。例如, 引起囊性纤维化的突变在北欧最为常见, 引起泰萨二氏病的突变则在德裔犹太人种群 (最初在东欧) 中的频率最高。SNP 在各种群之间的频率也各不相同, 有些罕见 SNP 等位基因局限于特定的局域种群, 而有些等位基因则是不同种群所共有的, 只是频率略有不同。如果两个种群在等位基因频率上只是略有不同, 但在足够多的位点上出现不同, 那么它们仍可相互区分。例如, 假设在 n 个 SNP 位点上, 某种罕见变异在种群 A 内的频率为 q , 但是种群 B 内没有该变异。假设 $q = 10^{-3}$, 从种群 A 中随机抽取的一个成员在任何特定位点上没有该罕见变异的概率为 $1 - q$, 该成员在所有 n 个位点上都没有该罕见变异的概率为 $(1 - q)^n$, 如果 n 很大, 那么该数值会变得非常小, 但这是该个体与种群 B 成员拥有相同基因型的概率。所以, 如果对足够多的 SNP 进行检测, 那么即使两个种群的 SNP 频率差异非常小, 出现个体分类错误的概率仍是很低的, 也就是说正确区分两个种群成员的概率很高。

通过这种方法, Li 及其合作者发现来自各主要地区人群的聚类是很清楚的

(图 9.34A)。人群间的最大区别存在于撒哈拉以南的非洲种群与非洲以外种群之间；与欧洲、亚洲或美洲的土著种群相比，撒哈拉以南的非洲种群的 SNP 杂合度 (π) 更高，且种群间频率差异 (F_{ST}) 更大 (Kittles and Weiss 2003)。种群离东非越远，其 SNP 变异水平越低 (图 9.34B)。所有这些特征都与“走出非洲”假说一致 (见第 6 章)。利用大量 SNP 数据，Novembre 等 (2008) 甚至能区分欧洲内部相距不到 500 英里 (约 800 km) 的种群 (图 9.34C)。如果有足够的遗传信息，我们能以很高的概率追溯一个人的祖先至很小的区域内。

人群之间的基因流 智人是一个独立的生物学种，不同人群之间通婚不存在任何生物学障碍，甚至连确实存在的文化障碍也常常会被打破。所以，遗传上不同的各组人群之间可以进行交配或混合 (admixture)。例如， Fy^a 是一种在欧洲种群中大量存在而在非洲种群中几乎没有的血型等位基因，尽管美国存在种族主义

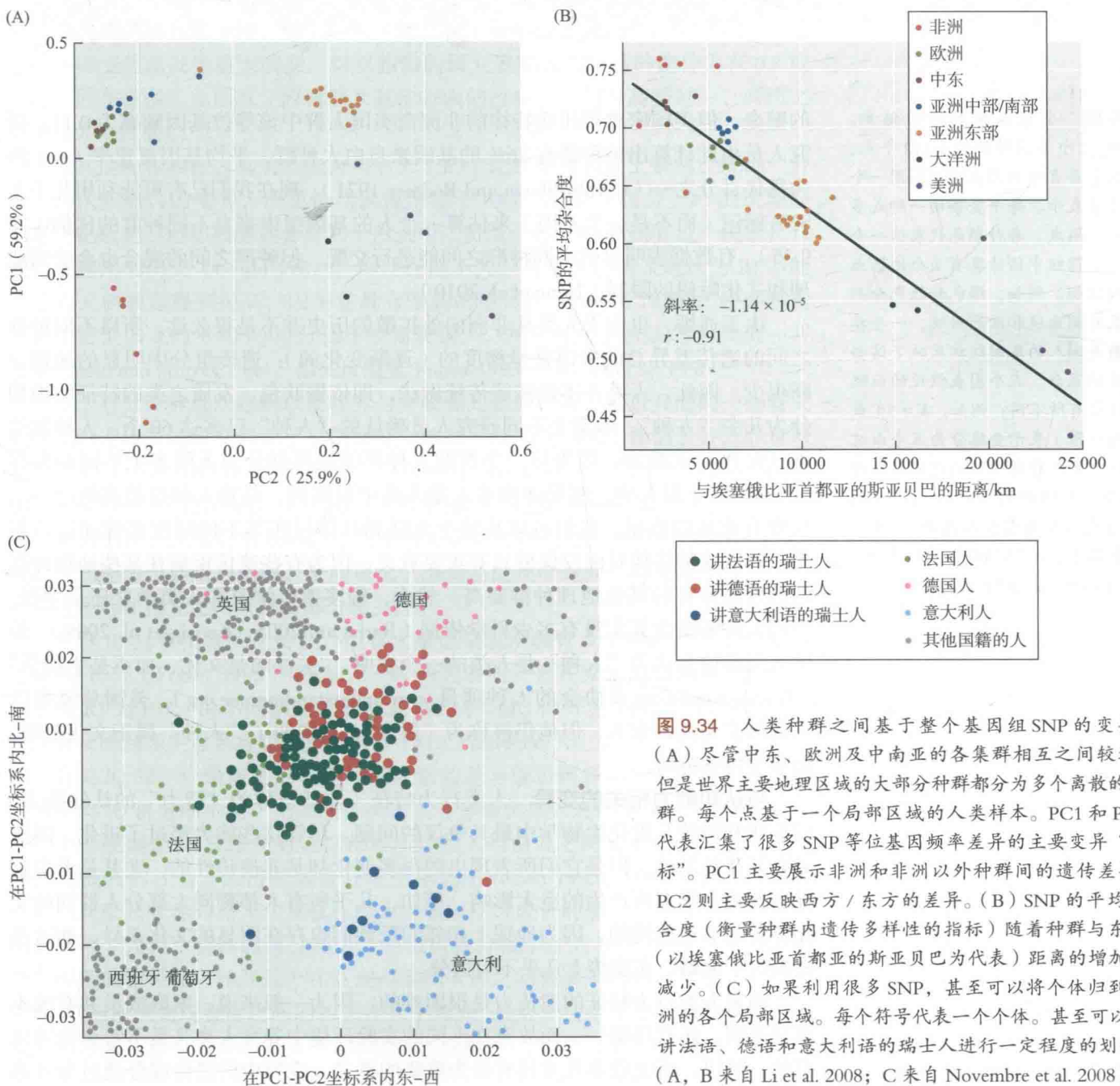


图 9.34 人类种群之间基于整个基因组 SNP 的变异。(A) 尽管中东、欧洲及中南亚的各集群相互之间较近，但是世界主要地理区域的大部分种群都分为多个离散的集群。每个点基于一个局部区域的人类样本。PC1 和 PC2 代表汇集了很多 SNP 等位基因频率差异的主要变异“坐标”。PC1 主要展示非洲和非洲以外种群间的遗传差异；PC2 则主要反映西方/东方的差异。(B) SNP 的平均杂合度 (衡量种群内遗传多样性的指标) 随着种群与东非 (以埃塞俄比亚首都亚的斯亚贝巴为代表) 距离的增加而减少。(C) 如果利用很多 SNP，甚至可以将个体归到欧洲的各个局部区域。每个符号代表一个个体。甚至可以对讲法语、德语和意大利语的瑞士人进行一定程度的划分。(A, B 来自 Li et al. 2008; C 来自 Novembre et al. 2008)

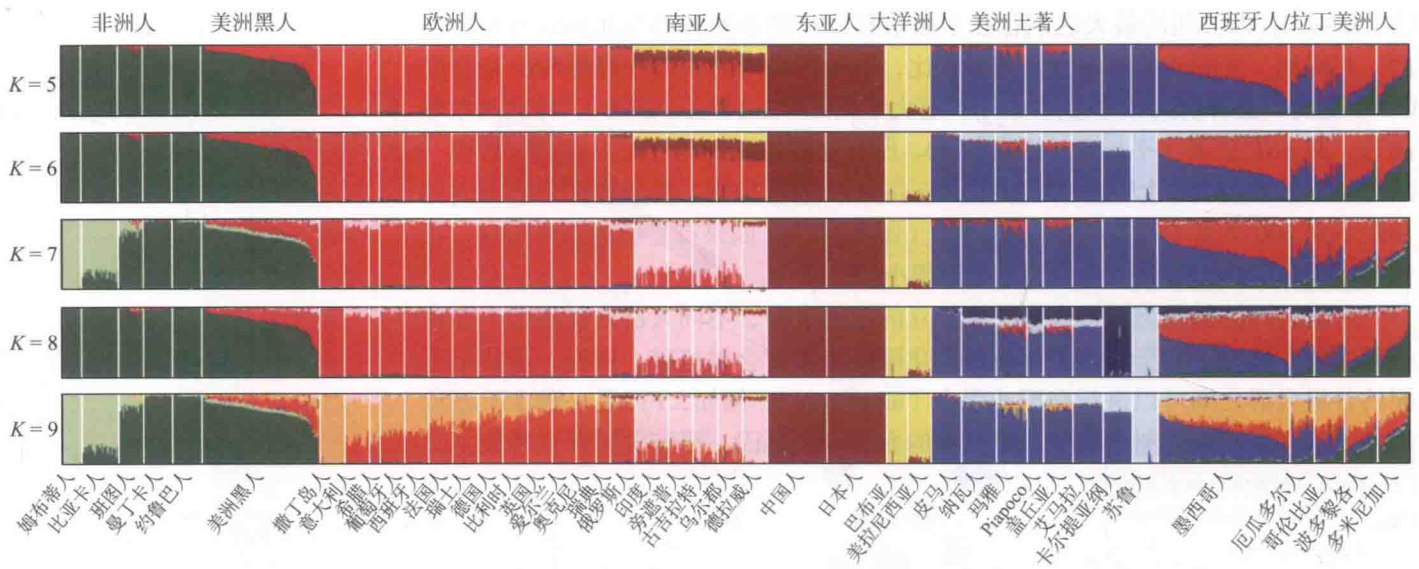


图 9.35 全球人群的遗传结构。来自 42 个不同种群的 1 112 个人，在五个垂直堆积图表中分别用一个细竖条表示。每个竖条由一种或多种颜色组成，每种颜色代表这个个体的基因组中估计具有某个地区血统的比例。例如，绿色和红色分别代表非洲血统和欧洲血统，一些非洲裔美国人的基因组就反映了这些血统的混合。五个图表假设的血统地区数有所不同；例如， $K=5$ （最上面一张）表示全球分为五个血统地区。某些种群个体的遗传混合度要高于其他种群（比如， $K=9$ 图中的欧洲人与东亚人相比）。这些图表基于超过 73 000 个 SNP 标记。（据 Henn et al. 2010）

的壁垒，但美国密歇根州底特律的非洲裔美国人群中该等位基因频率为 0.11。研究人员由此计算出该种群有 26% 的基因来自白人种群，平均基因流速率 (m) 约为每代百分之一 (Cavalli-Sforza and Bodmer 1971)。现在我们已有可能利用几千个 SNP 标记（而不是一个基因）来估算一个人的基因组中来自不同种群的比例 (图 9.35)。有数据表明尽管不同种群之间能进行交配，但种群之间的混合也会受到地理和文化障碍的限制 (Henn et al. 2010)。

由于通婚，也由于人类从非洲向外扩散的历史并不是很久远，所以不同种群之间的遗传差异总的来说是呈梯度的（逐渐变化的）：遗传组分中明显的地理分断很少。因此，人类并不能按照传统做法，即依据肤色、发质之类的特征明确划分为几个“人种”，事实上不同研究人员确认的“人种”已多达 60 个。人种数的确认是比较武断的，因为每一个所谓人种都能被再细分为无限多个不同的种群（例如，在非洲人中，刚果俾格米人是人类中最矮的，马赛人却是最高之一）。只要有充足的数据，我们可以从整个大陆到具体村庄等不同层次来描述遗传聚类，确认这种结构对医疗保健具有重要意义，因为有些遗传疾病在某些地理种群内的发病率相较于其他地理种群要高。然而，很多遗传学家和人类学家还是主张，不同人种的概念其实没有多少科学依据 (Barbujani 2005; Koenig et al. 2008)。美国人类学协会认为“人种”是人类的一个发明，“关注的是文化，而不是生物学”（见 www.aaanet.org 及协会的人种项目 www.understandingrace.org）。美国总统奥巴马的母亲是高加索人，但他仍被称为“黑人”，更说明了“人种”属于文化范畴，而非生物学范畴。

与认知能力相关的变异 人类行为特征（包括被称为“智力”的认知能力）的进化和遗传是进化生物学中最具争议的问题。尽管这些能力经过了进化，因此必有其遗传基础，但是它们所表现出的很多变化却是非遗传性的，尤其是考虑到社会环境和学习所产生的巨大影响。例如，几乎所有人都赞同大部分人群间的文化差异是非遗传性的，因为地理上相邻的民族间也存在明显的文化差异，而这些民族由于通婚，在遗传上几乎不可区分。

确定人类行为特征的遗传力是很困难的，因为一般来说，家庭成员共有的不仅是基因，还有环境——而故意在不同的实验环境中养育人类又是不符合伦理规范的。所以，研究收养儿童具有极为重要的意义，变异中的遗传成分通过分开养

育的双胞胎或其他兄弟姐妹之间的相关性，或被收养者与亲生父母之间的相关性进行估计。该方法的一个不同版本是将收养儿童与其养父母的相关性与同一父母与其亲生子女的相关性进行对比，如果变异有遗传成分，那么亲生子女与父母之间的相关性应该更强。然而，此类研究也有高估遗传力的风险，因为领养机构通常会儿童交给与其兄弟姐妹家庭相似（在宗教信仰、社会经济状况等方面相似）的家庭收养。一些现代研究试图衡量此类环境的相关性，将这些因素考虑在内。双胞胎在人类遗传研究中扮演着重要角色，因为如果变异有遗传成分的话，同卵双胞胎应比异卵双胞胎更相似，而异卵双胞胎间的遗传相关性应当不会高于非双胞胎兄弟姐妹间。

我们必须记住，一个特征具有遗传性并不意味着该特征是固定不变的（见图 9.4 和 9.30）。因此，一个遗传力值可能只适用于得出该值的特定种群或特定环境，并不能可靠地外推到其他种群。同理，种群之内变异的高遗传力并不代表种群之间的差异具有遗传性，一个性状可能在一个种群内表现出很高的遗传力，但却因环境变化而发生重大改变。对双胞胎的研究表明人类身高的遗传力在 0.8 或更高，但在很多工业国家，因营养及其他方面的改良，平均身高经过一、两代之后出现大幅提高。

与其他内容相比，有关“先天与后天”的争论在很大程度上聚焦于统称“智力”的认知能力的变异，或更恰当地说聚焦于 IQ（“智商”）得分。IQ 测试理应不受文化影响，但却被谴责为有利于白人中产阶级个体。IQ 测试有过一段漫长且被社会滥用的历史（Gould 1981），即使在前不久，有些人仍错误地认为 IQ 不能通过后天的教育得到提高，因为它具有很高的遗传性（Jensen 1973）；有些人认为非裔美国人的平均 IQ 得分低于欧裔美国人，所以他们的先天智力要低一些（Herrnstein and Murray 1994。相关反驳见 Fraser 1995；Fischer et al. 1996）

基于对分开养育双胞胎以及收养与非收养儿童的比较，最近开展的一些有关认知能力遗传力的研究修正了早期研究中的很多缺陷；例如，评估了分开养育双胞胎家庭环境的相似性（Bouchard et al. 1990；McClearn et al. 1997；Plomin et al. 1997），发现“一般认知能力”（IQ）具有很强的遗传性，令人意外的是遗传力会随年龄而增加，儿童约为 0.40，青少年约为 0.50，成年人及老年人约为 0.60；而特定认知能力（如语言理解、空间视觉、感知速度及准确性）的遗传成分要低一些，这些特征相互之间只存在部分相关性。

尽管 IQ 具有很强的遗传性，但有大量证据表明教育及丰富的环境能够明显提高 IQ 得分（Fraser 1995）。例如，一项研究表明一直在家里由父母养育的儿童的平均 IQ 为 107，由不同家庭收养的儿童的平均 IQ 得分为 116，在被收养一段时间后又回到亲生母亲身边的儿童只有 101（Tizard 1973）。

有关 IQ 的一个最敏感的问题可能是遗传差异能否解释不同“人种”或族群之间平均 IQ 得分的不同，比如欧裔美国人与非裔美国人之间的 15 分差异（其实是一个标准偏差）。几乎所有证据都表明，黑人与白人之间的平均差异是他们之间相差极大的社会、经济及教育环境引起的（Nisbett 1995；Mielke et al. 2006），对被白人家庭收养的黑人儿童或在白人儿童居住区成长的黑人儿童进行的研究表明，两种“人种”群体的得分相近。一项研究分析了个人 IQ 得分与其等位基因混合程度的相关性，涉及几个在欧洲与非洲人群之间频率不同的血型组合，结果表明 IQ 与欧洲血统程度之间的相关性几乎为 0；最终，父亲是二战时期美国白人士兵的德国儿童与父亲是美国黑人的德国儿童的平均 IQ 基本相同。

小结

1. 进化是一些基因型被另一些基因型替换引起的, 所以进化需要遗传变异。等位基因频率和基因型频率这些重要概念是哈迪-温伯格定律的核心。根据哈迪-温伯格定律, 在没有其他干扰因素的情况下, 等位基因和基因型频率在各代之间保持不变。对于一个常染色体基因座上频率分别为 p 和 q 的两个等位基因, 哈迪-温伯格基因型频率的比率为 $p^2 : 2pq : q^2$ 。

2. 导致偏离哈迪-温伯格平衡的因素是引起单个基因座上等位基因频率改变的潜在原因。这些因素包括: (a) 非随机交配; (b) 种群大小有限, 从而导致等位基因频率出现随机变化 (遗传漂变); (c) 其他种群的基因入侵 (基因流); (d) 突变; (e) 基因或基因型之间在生殖成功上的一致差异 (自然选择)。

3. 近交指亲缘个体之间进行交配并产生后代。近交会增加纯合基因型频率, 降低杂合子频率。大部分二倍体种群在很多基因座上有稀有隐性有害等位基因, 所以近交会导适合度组分的下降 (近交衰退)。

4. 大部分物种的种群都包含大量遗传变异, 此类变异包括很多基因座上的稀有等位基因, 其中大部分是有害的; 但也包括很多通过酶电泳法显示的常见等位基

因, 有多达三分之一的基因座是多态的。大部分基因在 DNA 序列水平是可变的。

5. 不同基因座上的等位基因影响着相同或不同的性状, 它们有时会在一个种群内存在非随机联系, 这种情况被称为连锁不平衡或 LD。

6. 很多“数量的”、连续变异的表型性状显示出多基因变异性, 包括形态、生理及行为特征。

7. 大部分数量表型性状的变异既包括遗传成分, 又包括非遗传 (“环境”) 成分; 某些性状的变异还可能包括非遗传亲代效应及表观遗传成分。遗传变异 (遗传方差) 占表型方差的比例就是该性状的遗传力。遗传方差和遗传力可通过育种实验和人工选择进行估计。很多特征似乎都有很强的遗传变异性, 应该进化很快。

8. 一个物种不同种群之间的遗传差异表现为不同等位基因频率的差异, 这些等位基因在种群内也可能是多态的。除非被自然选择或遗传漂变所抵消, 否则种群之间的基因流会让种群均一化。

9. 等位基因频率的差异式样及等位基因或单倍型的系统发生式样能揭示地理变异产生的历史。

重要术语

标准差 standard deviation

表观遗传 epigenetic inheritance

表型 phenotype

表型可塑性 phenotypic plasticity

纯合的 homozygous

单核苷酸多态性 single nucleotide polymorphism (SNP)

单态 (现象) monomorphism

等位基因频率 allele frequency

等位酶 allozyme

地理变异 geographic variation

电泳 electrophoresis

多基因的 polygenic

多态性 (现象) polymorphism

反应规范 norm of reaction

方差 variance

哈迪-温伯格 (H-W) 平衡 Hardy-Weinberg (H-W) equilibrium

环境方差 environmental variance

基因拷贝 gene copy

基因流 gene flow

基因型 genotype

基因型与环境互作 genotype \times environment interaction

基因型频率 genotype frequency

加性 (的) additive

近交 inbreeding

近交衰退 inbreeding depression

近交系数 inbreeding coefficient

距离隔离 isolation by distance

连锁 linkage

连锁不平衡 linkage disequilibrium (LD)

连锁平衡 linkage equilibrium

邻域的 parapatric

母体效应 maternal effect

迁移 migration

人工选择 artificial selection

生态型 ecotype

数量变异 quantitative variation
 随机交配的 panmictic
 梯度群 cline
 同域的 sympatric
 同质园 common garden
 血缘相同的 identical by descent
 亚种 subspecies
 遗传方差 genetic variance
 遗传力 heritability

遗传漂变 genetic drift
 异域的 allopatric
 杂合的 heterozygous
 杂合度 heterozygosity
 杂交带 hybrid zone
 正态分布 normal distribution
 致死等位基因 lethal allele
 自体受精 (= 自交) self-fertilization (= selfing)

延伸阅读推荐

变异研究有着丰富的历史, 其中很多在进化生物学主要贡献者的三部经典作品中进行了归纳: 杜布赞斯基 (Theodosius Dobzhansky) 的 *Genetics of the Evolutionary Process* (Columbia University Press, New York, 1970) 及其原作——几个版本的 *Genetics and the Origin of Species* 是最具影响的、从种群遗传学角度写就的进化论书籍。迈尔 (Ernst Mayr) 的 *Animal Species and Evolution* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1963) 是一部包含了大量与地理变异和动物物种本性相关信息的经典著作, 对物种形成及其他进化现象作出了重要阐释。Richard C. Lewontin 的 *The Genetic Basis of Evolutionary Change* (Columbia University Press, New York, 1974) 对通过传统方法和电泳法研究遗传变异进

行了深入分析。

与变异相关的当代优秀作品包括: D. L. Hartl 和 A. G. Clark 的 *Principles of Population Genetics* 第四版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2007) 包括了对本章及后四章很多材料的全面论述; J. C. Avise 的 *Molecular Markers, Natural History, and Evolution* 第二版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004) 对如何利用分子变异研究各类问题 (包括交配模式、物种内的亲属关系和谱系、物种形成、杂交、系统发生、保护等) 进行了出色的说明; J. H. Mielke、L. W. Konigsberg 和 J. H. Relethford 的 *Human Biological Variation* (Oxford University Press, 2008) 是这一主题极佳的入门读物。

问题和讨论

1. 在对一种蝗虫进行的酶变异电泳研究中, 你发现在一个含 120 个个体样本的特定基因座上有 62 个 A_1A_1 、49 个 A_1A_2 、9 个 A_2A_2 个体。证明 $p=0.72$, $q=0.28$ (其中 p 和 q 分别是等位基因 A_1 和 A_2 的频率), 以及 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的基因型频率分别约为 0.51、0.41 和 0.08。证实基因型频率符合哈迪 - 温伯格平衡。

2. 在来自不同种群的一个蝗虫样本中, 你发现该基因座上有 4 个等位基因。等位基因 A_1 、 A_2 、 A_3 和 A_4 的频率分别为: $p_1=0.50$, $p_2=0.30$, $p_3=0.15$, $p_4=0.05$ 。假设符合哈迪 - 温伯格平衡, 分别计算 10 种可能基因型的预期比例 (比如 A_2A_3 的预期比例应为 0.09)。证明所有各类杂合子应构成种群的 63.9%。在一个包含 100 个个体的样本中, 等位基因 A_4 的杂合个体预计会有多少? 纯合的 A_4A_4 又会有多少?

3. 在桦尺蛾 (*Biston betularia*) 中, 黑色个体要么是纯合的 (A_1A_1), 要么是杂合的 (A_1A_2), 浅灰蛾则必

然是纯合的 (A_2A_2)。假设在来自同一地点包含 250 只蛾的一个样本里, 有 108 只是黑色的, 142 只是灰色的, 问: (a) 哪个等位基因是显性的? (b) 假设基因座处于哈迪 - 温伯格平衡, 那么等位基因频率是多少? (c) 在该假设条件下, 样本中杂合个体的比例是多少? 杂合子数量是多少? (d) 在相同的假设条件下, 黑蛾的杂合比例是多少? (答案: 约 0.85。)(e) 为了回答问题 b~d, 为什么需假设基因型频率处于哈迪 - 温伯格平衡? (f) 对于包含 287 个黑蛾和 13 个灰蛾的来自另一地区的样本, 回答上述所有问题。

4. 在一个果蝇实验种群内, 一个由雄性和未交配雌性个体组成的样本包括 66 只 A_1A_1 、86 只 A_1A_2 及 28 只 A_2A_2 果蝇。每种基因型在两性中的数量相等, 每一个都可通过眼睛颜色区分。确定等位基因和基因型频率及基因座是否处于哈迪 - 温伯格平衡。现假设你丢弃一半 A_1A_1 果蝇, 用剩余的个体繁殖。假设果蝇随机交配,

那么它们后代的基因型频率将会如何? (提示: A_2A_2 型的比例应约为 0.23。) 现假设你丢弃一半 A_1A_2 果蝇 (而非 A_1A_1), 那么下一代中等位基因和基因型频率将会如何? 为什么结果会有这么大的差异?

5. 在对某种松树进行的电泳研究中, 你可区分杂合子和两种遗传变异酶的纯合子 (各有两个等位基因: A_1 、 A_2 和 B_1 、 B_2)。从自然种群抽取的一组样本中各基因型数目如下: 8 个 $A_1A_1B_1B_1$ 、19 个 $A_1A_2B_1B_1$ 、10 个 $A_2A_2B_1B_1$ 、42 个 $A_1A_1B_1B_2$ 、83 个 $A_1A_2B_1B_2$ 、44 个 $A_2A_2B_1B_2$ 、48 个 $A_1A_1B_2B_2$ 、97 个 $A_1A_2B_2B_2$ 、49 个 $A_2A_2B_2B_2$ 。(a) 确定等位基因 A_1 、 A_2 的频率 (p_A 、 q_A) 及 B_1 、 B_2 的频率 (p_B 、 q_B); (b) 确定基因座 A 是否处于温迪-哈伯格平衡。基因座 B 是否也如此。(c) 假设连锁平衡, 分别计算九种基因型的预期频率 (提示: 基因型 $A_1A_1B_1B_2$ 的预期频率为 0.106)。(d) 基于 c 部分的结果, 计算该组样本中每种基因型的预期数量, 确定各基因座是否实际处于连锁平衡。(e) 基于以上计算,

你是否能确定两个基因座是连锁的?

6. 直到几十年前, 大部分种群遗传学家仍相信, 除了稀有的有害突变以外, 不同的种群在遗传上是一致的。但是现在我们已知道大部分种群都有很强的遗传变异性。对比这两种不同观点对进化过程具有的意义。

7. 在一个物种的不同地理种群之间, 不同性状或多或少能独立地变异, 它们也可能有一致的变异 (如图 9.27 中的啄木鸟)。请说明产生不同变异式样的过程。

8. 假设两个等位基因对某个性状 (如指长) 的变异产生加性影响。比较两个带有相同等位基因频率的种群: 其中一个种群交配是随机的 ($F=0$), 另一个则为近亲交配 (假定 $F=0.25$)。请说明为什么近交种群中指长的方差更大。尝试挑战一下, 通过代数方法确定近交种群与随机交配种群的方差比率。

9. 为什么通过种群间的遗传差异估计基因流要优于直接跟踪生物体或其配子移动所进行的估计?

(王梦葵、杨继译, 葛颂校)

遗传漂变：随机进化

理科学生所学到的第一个也是最重要的教训之一，就是很多我们每天都在说的词语在科学语境中具有完全不同的含义。“偶然”（chance）一词就是一个很好的例子。很多未受过科学训练的人认为进化是“偶然”发生的。他们的意思是进化的发生没有目的或目标。不过由此说来，自然界中的每件事，例如化学反应、天气、行星运动、地震等都是偶然发生的。这些现象没有一个是有所目的的，因为“目的”意味着远见和目标。事实上，科学家们认为目的或目标为人类思维所特有，而不认为有什么自然现象是有目的的。但是科学家们也不认为化学反应和行星运动是偶然事件，因为在科学领域“偶然”具有完全不同的含义。

虽然“偶然”的含义是个复杂的哲学范畴，科学家们使用“偶然”或随机性（randomness）指的是这样一种情境：自然原因可能导致产生几种结局中的任何一个，但是我们不能预言在任何特定情况下将出现哪种结局。然而，我们可以明确给出发生一种或另一种结局的概率（probability），或者说它的频率（frequency）。虽然我们不能预言一个人的下一个孩子的性别，但可以相当肯定地说，这个孩子是女儿的概率为0.5。

几乎所有的现象都被随机的（stochastic）（亦即非决定性的，不可预测的）和非随机的，亦即决定性的（deterministic）（可预测的）因素同时影响。我们中的任何一个人都有可能因为另一个司机不可预测的行为而遭遇车祸，但是可以预见，如果我们酒后驾驶，就更容易发生事故。在进化上也是如此。正如我们将在下一章中看到的，自然选择是一个决定性的、非随机的过程。但与此同时，进化中也有很多重要的随机过程。

进化中的随机过程

我们已经讨论了突变是随机过程的一些情境（见第8章）。另一个情境是突变发生的顺序，因为一个突变在种群中的固定可能会影响其他后续突变的频率是否会升高。类似地，环境变化的次序对适应性进化有影响，而其中一些环境变化可能决定后续的哪些进化改变会具有优势。小行星对地球的撞击以及其他造成大规模灭绝的事件都是对生命历史有深远影响的偶然事件（见第7章）。

进化中最重要的随机过程之一是由于“抽样误差”引起的等位基因或单倍型频率的随机波动：即随机遗传漂变（genetic drift）过程。遗传漂变和自然选择是种群中等位基因替代——即进化改变——的两个最重要的原因。遗传漂变发生在所有的自然种群，因为不像处于哈迪-温伯格平衡（Hardy-Weinberg equilibrium）的理想种群那样，自然种群的大小是有限的。等位基因频率的随机波动能促成新的等位基因取代旧的等位基因，从而导致非适应进化（nonadaptive evolution）。虽然自然选择导致适应，但遗传漂变不会，因此遗传漂变不是造就与生物的生殖和

生存有关的那些解剖、生理和行为特征的原因。尽管如此, 遗传漂变仍然有很多重要影响, 尤其是在分子遗传水平。

由于所有的种群都是有限度的, 所有位点的等位基因都受随机遗传漂变的潜在影响, 但是并不都受自然选择的影响。由于这个原因, 也由于遗传漂变的预期影响可以从数学上进行较为精确的描述, 很多进化遗传学家认为遗传漂变应该被用作解释进化观察结果的“零假说”(null hypothesis), 除非有自然选择或其他因素发生作用的明确证据。这种看法类似于统计学上对零假说的使用: 即数据跟在纯粹偶然情况下的期望没有区别的假说*。根据这一观点, 除非有证据支持, 否则我们不能假定一个性状或者种群或物种间的差异是适应或自然选择的结果。

遗传漂变理论包括了生物学中一些极为精细的数学模型, 其中很大一部分是由美国遗传学家塞沃尔·赖特(Sewall Wright)从20世纪30年代起和日本遗传学家木村资生(Motoo Kimura)从20世纪50年代起建立的(但是不必害怕, 我们将会绕过几乎所有数学)。首先我们将探讨这个理论, 然后看看它怎么解释真实的生物学数据。在讨论中, 我们将描述两种或更多种自我复制的实体在其频率(比例)上的随机波动, 平均来看, 这些实体在生殖成功率(适合度)上没有差异(或差异极小)。就本章的宗旨而言, 这些实体都是等位基因; 但是该理论适合于任何其他自我复制的实体, 例如染色体、无性繁殖的基因型, 甚至是物种。

遗传漂变理论

遗传漂变即为取样误差

偶然性会影响等位基因的频率是很容易理解的。例如, 设想一个单一突变 A_2 出现在一个由 A_1 组成的大种群中。如果种群大小是稳定的, 且每个交配对(mating pair)平均留下两个能够存活到生殖年龄的后代, 那么对于 $A_1A_1 \times A_1A_2$ 这一特定交配(因为 A_2 只有一个拷贝)来说, 一个存活后代是 A_1A_1 的可能性是 $1/2$, 因此, 两个存活后代都是 A_1A_1 的可能性是 $1/2 \times 1/2 = 1/4$ ——这也是 A_2 等位基因将立即从种群中丢失的概率。我们可以假设所有交配对留下的存活后代的数量(0, 1, 2, 3, ...)是围绕均值随机变化的。在这种情况下, 如同种群遗传学先驱罗纳德·费雪(Ronald Fisher)所计算的, 在种群水平加以平均后, A_2 将被丢失的概率是0.368。他进而计算出经过127代之后, 该等位基因将丢失的累积概率是0.985。他发现, 即便这个新的突变具有轻微的选择优势, 这个概率也没有太大差异: 只要它是稀有的, 它就可能仅仅因为偶然性而丢失。

在这个例子中, 一个等位基因的频率能发生变化(这里, 频率从接近于零变成零)是由于一个或几个 A_2 等位基因拷贝可能恰好没有被包括在形成合子的配子中, 或者可能恰好没有被存活到生殖年龄的后代所携带。任何一代所包含的基因, 不管是在新形成的合子中还是在存活到生殖年龄的后代中, 都是前一代所携带的基因的一个样本。任何一个样本都会受随机变化即取样误差(sampling error)的影响。换句话说, 一个样本中不同种类的东西的比例(这里是 A_1 和 A_2

* 例如, 如果我们测量几个人的身高, 零假设是, 观察到的均值仅仅是因为随机取样误差而在样本之间存在差异, 取样种群在参数均值上没有差异。 t -检验或方差分析等统计检验方法被用于检测零假设是否会被拒绝。如果样本均值与从种群中随机抽取的样本的均值的差异超过理论预期, 则零假设将会被拒绝。

等位基因), 由于偶然性的影响, 可能与它们在原来抽样种群中的比例不同。

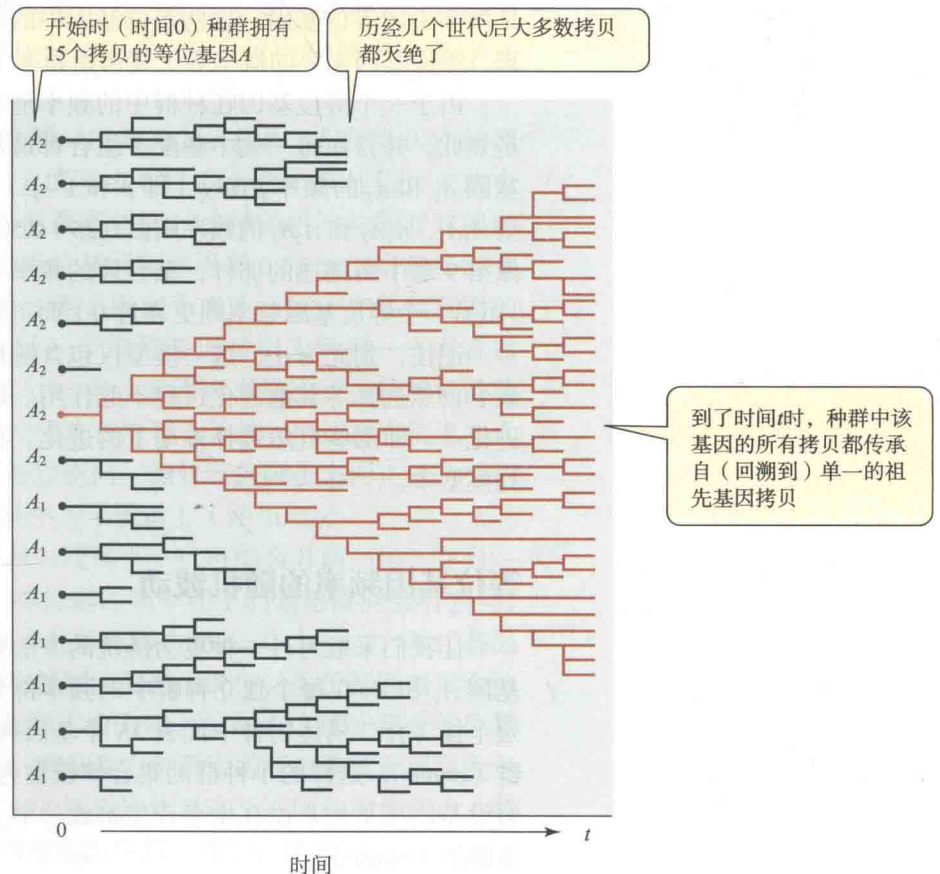
例如, 设想有这么一个陆地蜗牛种群, 其后代完全继承其母本的棕色或黄色(为便于讨论起见)。假设每种颜色的蜗牛各有 50 只栖息在奶牛牧场(黄色蜗牛的比例是 $p = 0.50$), 如果有两只黄色和四只棕色的蜗牛被牛踩死, 则 p 值将会变为 0.511。鉴于蜗牛的颜色不大可能影响它被牛踩死的概率, 恰恰相反的情况也可能会出现, 因此, 相反的比例变化真的可能在另一个牧场发生, 或者在这个牧场的下一代中发生。黄色蜗牛的比例上升或下降的概率在每代中都是一致的, 因此这个比例会发生波动。但是, 在一个世代中比例上升, 比如说 1%, 并不意味着要在下一个世代中以等量下降来抵消——事实上, 由于这个过程是随机的, 这种情况发生的可能性极小。因此黄色蜗牛的比例将会不断上下波动, 终究会接近并最后达到两个可能的极限之一: 即 0 或 1。同样合理的是, 如果种群开始的时候 80% 的蜗牛是棕色的, 20% 的蜗牛是黄色的, 那么黄色蜗牛的比例游荡到零的可能性要大于它游荡到 100% 的可能性。事实上, 黄色在种群中丢失的概率正好是 0.8, 这也是棕色将会达到 100% 即被固定 (fixation) 下来的概率。

溯祖

鉴于随机遗传漂变的概念是如此重要, 我们将从两个渠道来展现它。图 10.1 显示一个虚拟的、但是符合真实情况的基因谱系历史。首先, 让我们把该图想象为描述单个无性生殖生物比如细菌(而不是基因)的谱系。我们从自己的经验知道我们父母那一辈或者祖父母那一辈的成员并不是都有同样数目的后代; 有些人根本没有后代。图 10.1 示意了这个我们熟知的事实。我们注意到第 t 代的个体(位于图的右边)只是上一世代($t-1$)所存在的某些个体的后代: 纯粹因为偶然, 第 $t-1$ 世代的某些个体没有留下后代。类似地, 第 $t-1$ 世代种群中的个体只是第 $t-2$ 世代所存在的某些个体的后代, 并可以这样一直追溯到第 0 代原始种群。

现在, 将图 10.1 中的对象设想成某个位点的基因拷贝, 可以来自于有性生殖种群, 也可以是无性生殖种群。图 10.1 表明, 随着时间的推移, 越来越多的原始基因谱系灭绝了, 组成种群的那些后代于是来自于越来越少的原始基因拷贝。事实上, 如果我们在时间上向后回顾而不是向前瞻望, 种群中所有基因拷贝归根结底都来自于唯一的一个祖先基因拷贝, 这是由于如果这一时间足够长的话, 所有其他基因谱系都会灭绝。这时我们说, 现存种群的基因系谱溯祖 (coalesce) 到了

图 10.1 种群中基因拷贝传行的历史, 这里的种群开始时(左侧, 时间点 0)拥有两个等位基因 (A_1 和 A_2) 共 15 个拷贝。每个基因拷贝在下一代有 0、1 或 2 个后代。出现在 t 时间点(最右侧)的基因拷贝全部传行自(溯祖到)单一的祖先基因拷贝, 这个拷贝恰好是一个等位基因 A_2 (显示为红色的谱系); 从所有其他基因拷贝传行下来的基因谱系最终都灭绝了。如果基因拷贝不能留下后代的情况随机发生, 那么在时间点 t 的基因拷贝将有同样的可能从时间点 0 的任何原始基因拷贝传行而来。(来自 Hartl and Clark 1989)



一个唯一的共同祖先。由于该共同祖先仅代表两个（或更多）原始等位基因中的一个，种群中所有基因全部都从该共同祖先基因传衍而来，并注定最终变成单态的：即某个原始等位基因被固定下来（频率达到1）。种群越小，现存种群中所有基因拷贝追溯到唯一的一个共同祖先拷贝的速度越快，这是因为当基因谱系数目大时，它们需要更长的时间才能达到随机灭绝。

在我们的例子中，所有基因拷贝都来自于一个 A_2 等位基因，但是因为这个过程是随机的，如果随机事件的顺序变了， A_1 等位基因也可能会成为这个“幸运的”等位基因。如果等位基因 A_1 和 A_2 的频率在所有当代基因拷贝的单一共同祖先所生存的那一代中是相等的（ $p = q = 0.5$ ），那么 A_1 或 A_2 成为祖先基因拷贝的概率就相等；如果那一代中等位基因 A_1 的频率是 0.9，那么等位基因 A_1 成为后来第 t 代等位基因的祖先的概率就是 0.9。因此，我们的分析表明，一个种群最终会成为某个等位基因的单态种群，而且等位基因 A_1 而不是另一个等位基因在种群中固定的概率等于 A_1 的初始频率。

例如，依据这一分析，全人类的线粒体来自于生活在过去某个时期的同一个妇女所携带的线粒体，该妇女被称为“线粒体夏娃”（mitochondrial Eve）（线粒体仅通过卵子传递）。然而，这并不意味着在那个时期种群中只有一名妇女：“线粒体夏娃”碰巧是那时的很多妇女中的一个——所有线粒体的祖先都追溯到了她那里（以图 10.1 所示的模式）。类似地，各种各样的核基因也都各自来源于一个单一的基因拷贝——它们由过去人类祖先群体中很多不同的成员所携带。

如果遗传漂变发生在大量独立的、非杂种繁殖的种群中，且每个种群中位点 A 的两个等位基因的初始拷贝数相同，那么我们可以期待有 p 这样一个比例的种群会固定等位基因 A_1 ， $1 - p$ 这样一个比例的种群会固定等位基因 A_2 。因此，种群的遗传组成会发生随机分化。如果每一个原始种群都含有三个（或更多）而不是两个不同等位基因，这些等位基因中的每一个都可能在其中一些种群中固定下来，等位基因固定的概率等于其初始频率（比如 p_i ）。

由于一个等位基因在种群中的频率随着遗传漂变而改变，因此基因型频率也是如此，并且在每一代中新配子组合都遵从哈迪-温伯格平衡。例如，如果等位基因 A_1 和 A_2 的频率 p 和 q （即 p 和 $1 - p$ ）由 0.5 : 0.5 变为 0.45 : 0.55，那么基因型 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的频率则由 0.25 : 0.50 : 0.25 变为 0.2025 : 0.4950 : 0.3025。像第 9 章中所描述的那样，杂合体的频率 H 随着一个等位基因频率变得更靠近 1（而另一个等位基因频率则更靠近 0）而下降： $H = 2p(1 - p)$ 。

记住，到此为止，这一模型仅包含随机遗传漂变的效果。它假定突变、基因流、自然选择等其他进化过程不起作用。因此，这一模型不能描述适应性性状的进化——即那些自然选择推动下的进化。在随后的几章中我们将把自然选择纳入到模型中。

等位基因频率的随机波动

让我们采取另外一种更为传统的方法来理解随机遗传漂变的概念。假设等位基因 A_1 和 A_2 在每个独立种群中的频率都分别为 p 和 q ，每个种群中含有 N 个繁殖个体（在二倍体物种中代表 $2N$ 个基因拷贝）。小的独立种群有时也被称为繁殖群（deme），这样的小种群的集合体被称为集合种群（metapopulation）。我们依旧假设基因型平均来说在生存或生殖成功率上没有差别，即等位基因在适合度上是中性的（neutral）。

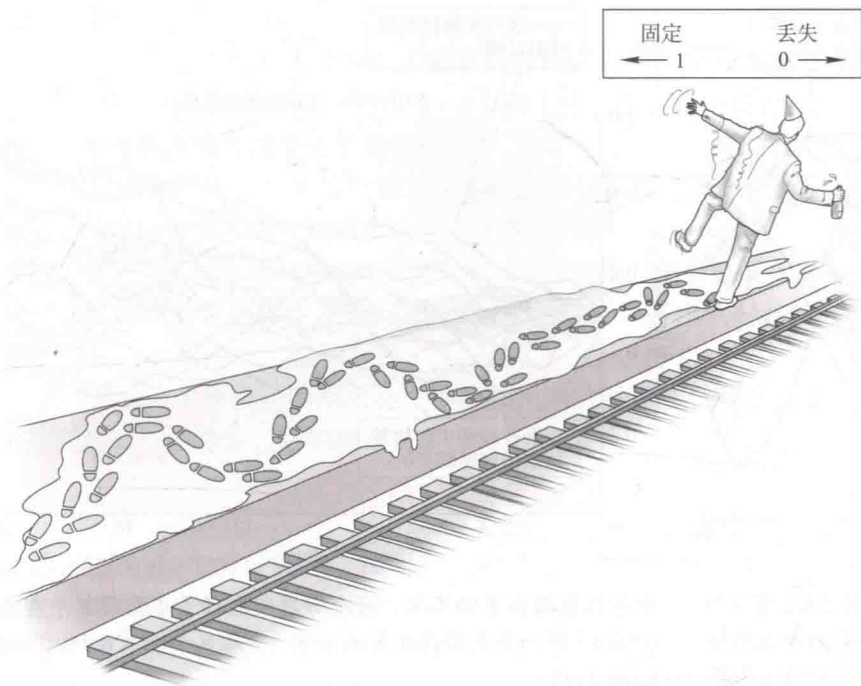


图 10.2 “随机游荡”（也称“醉鬼游荡”）。狂欢的醉汉如果踉跄歪斜得太多而难以再歪向中线，那么他最终会从站台上掉下去。站台两边（“0”和“1”）分别代表等位基因的丢失和固定。

在每个世代，大量新生合子经过死亡淘汰最后只剩下 N 个个体达到生殖年龄，这里死亡在基因型上是随机的。由于取样误差，存活者中 A_1 的比例 (p) 可能发生改变。新的 p （称它 p' ）可能取 0 到 1 中的任意一个值，就像在掷出的 N 个硬币中有头像的一面朝上的比例一样，理论上的可能是从没有头像朝上到全部是头像朝上。不管是头像朝上的比例还是等位基因 A_1 的比例，其每一个可能值的概率都可以通过二项式定理来计算，并产生一个概率分布（probability distribution）。在很多繁殖群间，新等位基因频率 (p') 将会围绕着一个平均值——即起初的频率 p ——随机变动。

现在，如果我们追踪其中一个繁殖群，比如说其 p 值由 0.5 变为 0.47 的那个，我们看到在接下来的那个世代中， p 值又由 0.47 变为某个其他值，该值有可能变大也有可能变小，但变大或变小的概率相同。这种随机波动随着时间的推移持续发生。由于没有稳定性力量使等位基因频率返回 0.5， p 值将最终游荡（漂变）至 0 或 1：即等位基因要么丢失，要么固定下来（一旦一个等位基因的频率达到 0 或 1，它将不再改变，除非另一个等位基因被引入种群——或者通过突变或者通过基因流而从其他种群迁入）。等位基因频率描述了一种随机游荡（random walk），类似于一个新年除夕夜的狂欢者沿着长长的、两边都有轨道的火车站台踉踉跄跄地前进：如果他醉到不能以歪向一侧轨道的脚步来纠正歪向另一侧轨道的脚步，将最终从站台边缘坠落到其中一个轨道上（图 10.2）。

就像等位基因频率在一些繁殖群中从一代到下一代可能会升高一样，在另一些繁殖群中它可能会下降。其结果是，等位基因频率在不同繁殖群间会有差异，并且这种差异逐代持续加大（图 10.3）。有些繁殖群达到 $p=0$ 或 $p=1$ ，等位基因频率则不再变化。在那些等位基因还没有被固定的繁殖群中，等位基因频率会持续散开，最终 0 和 1 之间的所有频率都同样可能出现（图 10.4）。固定某个等位基因 ($p=0$ 或 $p=1$) 的种群数量持续上升，直到集合种群中的所有繁殖群都发生了固定。因此，最初遗传上相同的繁殖群由于随机进化具有了不同的遗传构成（然而请记住，我们假定每个等位基因对适合度的影响是一样的，即它们是中性的）。

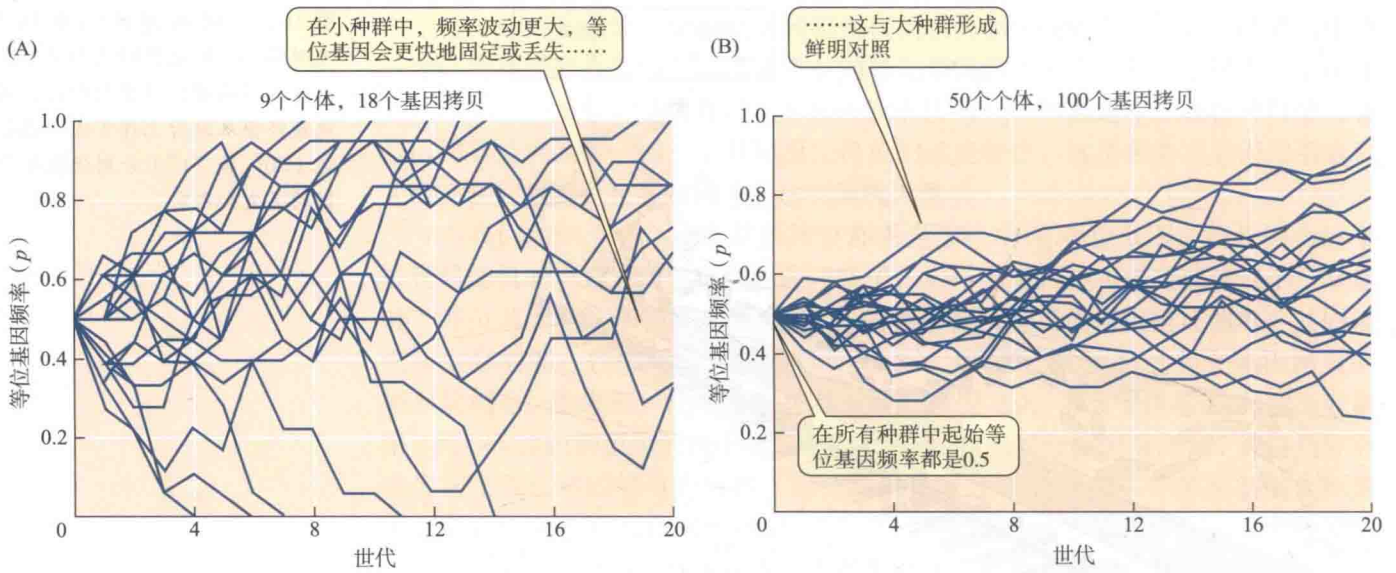


图 10.3 随机遗传漂变的计算机模拟, 其中种群 (A) 有 9 个二倍体个体 ($2N=18$ 个基因拷贝), 种群 (B) 有 50 个二倍体个体 ($2N=100$ 个基因拷贝)。每幅图显示 20 个实验重复种群中等位基因频率的变化, 每个种群的起始等位基因频率都是 $p=0.5$ (即一半基因拷贝是 A_1 , 另一半是 A_2)。(来自 Hartl and Clark 1989)

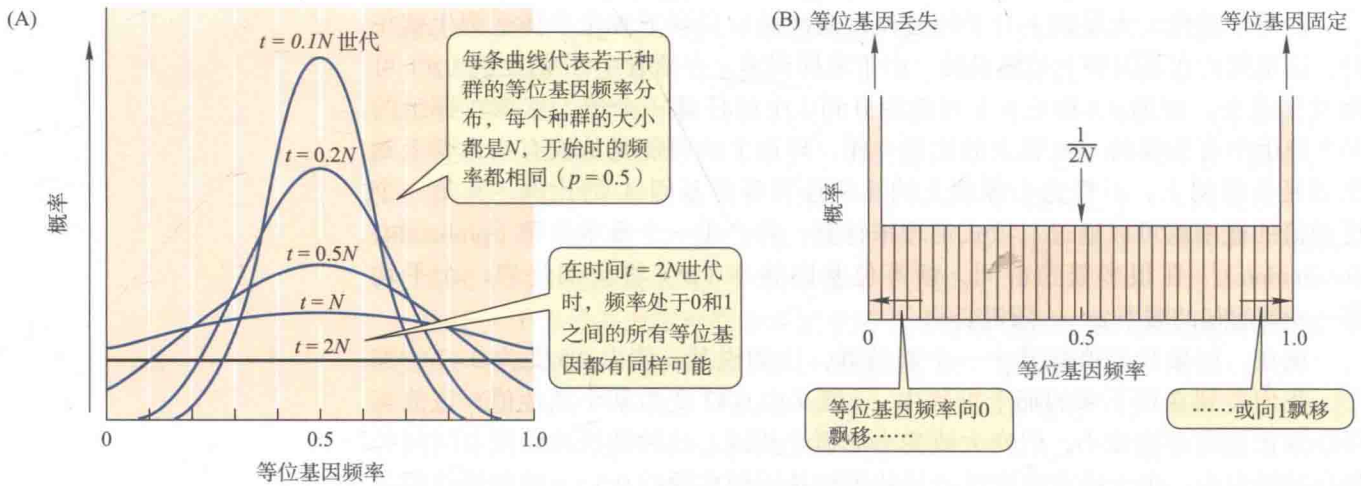


图 10.4 在遗传漂变推进的过程中, 一个等位基因处于各种可能频率的概率变化。(A) 每条曲线显示不同时间等位基因频率在 0 和 1 之间的概率分布。流逝的世代数 (时间 t) 以初始种群大小 (N) 为单位来衡量。例如, 如果种群开始时的个体数是 $N=50$, $t=2N$ 代表经过 100 个世代之后的频率分布。经历 $t=0.1N$ 个世代之后的概率分布由最上面的那个曲线表示。可以把这一曲线想象为种群大小各自为 N 、起始频率相同的若干种群中等位基因频率的分布。随着世代的流逝, 由于所有种群中的等位基因频率都向着 0 或 1 漂移, 曲线变得更低更宽。经过 $t=2N$ 个世代之后, 频率处于 0 和 1 之间的所有等位基因都有同样可能 (注意: 本幅图没有显示等位基因被固定或丢失的种群的比例)。(B) 经过 $t=2N$ 个世代之后拥有不同等位基因频率的种群的比例, 包括那些等位基因被固定 ($p=1$) 或丢失 ($p=0$) 的种群。等位基因被固定或丢失的种群的比例以 $1/(4N)$ 每个世代的速率上升, 而等位基因频率在 0 和 1 之间的每类种群的比例以 $1/(2N)$ 每个世代的速率下降。(A 来自 Kimura 1955, B 来自 Wright 1931)

遗传漂变下的进化

从上面的讨论可以看出, 遗传漂变作用下的进化呈现出以下一些最重要的特点:

1. 等位基因 (或单倍型) 频率在一个种群中随机波动, 最终某个等位基因会

固定下来。

2. 一个位点上的遗传变异会不断下降并最终丢失。随着一个等位基因的频率接近 1, 杂合体的频率即 $H = 2p(1-p)$ 则下降。杂合度下降的速率通常被用作衡量一个种群内遗传漂变速率的指标。

3. 在任何时候, 一个等位基因在未来被固定的概率等于它在种群中的频率, 既不受其以前频率变化过程的影响, 也不能被预测。

4. 某一特定等位基因初始频率 (p) 相同的若干种群将发生分化, 预期有 p 这么多比例的种群将固定该等位基因, 而 $1-p$ 这么多比例的种群将固定另一个等位基因。

5. 如果一个等位基因刚刚通过突变而出现在种群中, 那么在 $2N$ 个等位基因中只有这么一个拷贝, 它的频率是

$$p_i = \frac{1}{2N}$$

这是它达到 $p = 1$ 的可能性。很明显, 它在小种群中比在大种群中更可能固定。而且, 如果同一个突变在很多繁殖群中都出现, 每个繁殖群的大小都是 N , 那么最后固定了该突变的繁殖群的比例是 $1/(2N)$ 。同样, 在一个种群的所有新突变中 (在所有位点上), $1/(2N)$ 这样一个比例的突变最终能被固定。

6. 在小种群中遗传漂变引起的等位基因替代比在大种群中更迅速。在一个二倍体种群中, 一个新出现的中性等位基因达到固定的平均时间是 $4N$ 代。如果种群大小 (N) 很大的话, 达到固定的时间将会很长。

7. 在一些起初完全等同的繁殖群中, 平均等位基因频率 (\bar{p}) 不变, 但是既然每一个繁殖群中的等位基因频率都在变, 并最终成为 0 或 1, 那么无论在各个繁殖群中还是在整个集合种群中, 杂合体的频率 (H) 都会下降到 0。

8. 正如一个低频有利等位基因可能由于遗传漂变而在种群中丢失, 一个略微有害的等位基因的频率也可能因为遗传漂变而增加, 甚至会在种群中固定下来。结果是, 小种群的适合度有可能下降。这种下降可以看作是一种形式的近交衰退 (见第 9 章), 因为小种群中会频繁发生有亲缘关系的个体之间的交配, 这些个体的基因血缘相同 (identical by descent)。

9. 假如我们考虑两个连锁位点上的两个等位基因并忽略重组, 那么 4 种配子形态 ($A_1B_1, A_1B_2, A_2B_1, A_2B_2$) 可以被看作 4 个等位基因。它们的频率会由于随机遗传漂变而波动, 而且一种配子形态 (A_iB_j) 可能会增加到比连锁平衡下的期望值 ($p_i p_j$) 还高的频率。因此, 在遗传漂变的影响下, 可能会产生连锁不平衡 (等位基因的非随机组合)。即便遗传漂变会重建连锁不平衡, 重组也能打破它, 因此连锁不平衡的最终强度取决于重组速率和种群大小。

有效种群大小

目前所介绍的理论都是针对含有 N 个繁殖个体的高度理想化的种群。然而, 如果我们测量真实种群中成年个体的实际数量, 数出来的数量 (普查大小, census size) 会大于实际上为下一代贡献基因的个体数量。例如, 在海象中, 少数优势雄性与种群中的所有雌性交配, 因此, 碰巧被那些雄性所携带的等位基因便不成比例地传给下一代; 从遗传学上看, 不成功的亚优势雄性可能跟不存在一样 (图 10.5)。因此, 等位基因频率的遗传漂变速率和杂合体丢失的速率将会在种群普查大小下的期望要高, 相当于我们对更小种群所期望的那样。换句话

图 10.5 因为只有少数大型雄性能成功争夺到雌性（其体型较小），北方海象（*Mirounga angustirostris*）的有效种群大小比普查大小要小很多。比赛的获胜者，就像这里显示的这只一样，将会成为整个“后宫”雌性的后代的父亲。



说，种群实际上要比看起来更小。实际种群的有效种群大小（effective population size）（以 N_e 表示）是指与实际种群的遗传漂变速率相同的一个理想种群的个体数目（遗传漂变速率以杂合度下降的速率来衡量）；在理想种群中，每个成年个体都参与生殖。例如，如果我们数出来一个种群有 10 000 个个体，但是其中只有 1 000 个个体成功生殖，那么其遗传漂变的速率相当于一个只有 1 000 个个体的种群，这就是有效种群大小，即 N_e 。

若若干个原因能造成有效种群大小比种群普查大小要小：

1. 雌性、雄性或两性个体所产生的后代数量不同会降低 N_e 。海象代表了一个极端的例子。
2. 类似地，性比不是 1 : 1 也会降低有效种群大小。
3. 自然选择通过增大个体间在后代数量上的差异会降低 N_e ，例如，如果较大的个体比较小的个体有更多的后代，那么所有中性位点的遗传漂变速率可能都会增加，因为较小的个体给下一代贡献了较少的等位基因拷贝。
4. 如果有世代重叠，子代可能与亲代交配，由于这些交配对携带完全相等的基因拷贝，那么基因传递的有效数量就被降低。
5. 最重要的或许是，种群大小的波动会降低 N_e ，较小种群的影响要强于较大种群的影响。例如，如果在连续五个世代中参与生殖的成年个体的数量分别为 100、150、25、150 和 125，则 N_e 大约是 70（即调和平均数*）而不是算术平均数 110。

N_e 可以通过对上面所列因素的种群统计学研究来直接估计，但更经常从遗传数据加以估算。当前的 N_e 值往往通过代与代之间等位基因频率的变化来估算，因为这些变化在小种群中更大（Waples 1989；Wang and Whitlock 2003）。随后我们将会看到，给定一个中性突变率，长期的平均 N_e 可以用杂合度来估计，因为平衡状态下的遗传变异水平是由因突变而获得的变异和因遗传漂变而丢失的变异间的平衡所决定的。

很多动物当前的 N_e 值已被估算出来，尤其是那些受到保护管理的野生生物

* 调和平均数是一组倒数的平均数的倒数。如果一系列 t 个世代的生殖个体数分别为 N_0, N_1, \dots, N_t ， N_e 的计算式是 $1/N_e = (1/t)(1/N_0 + 1/N_1 + \dots + 1/N_t)$ 。

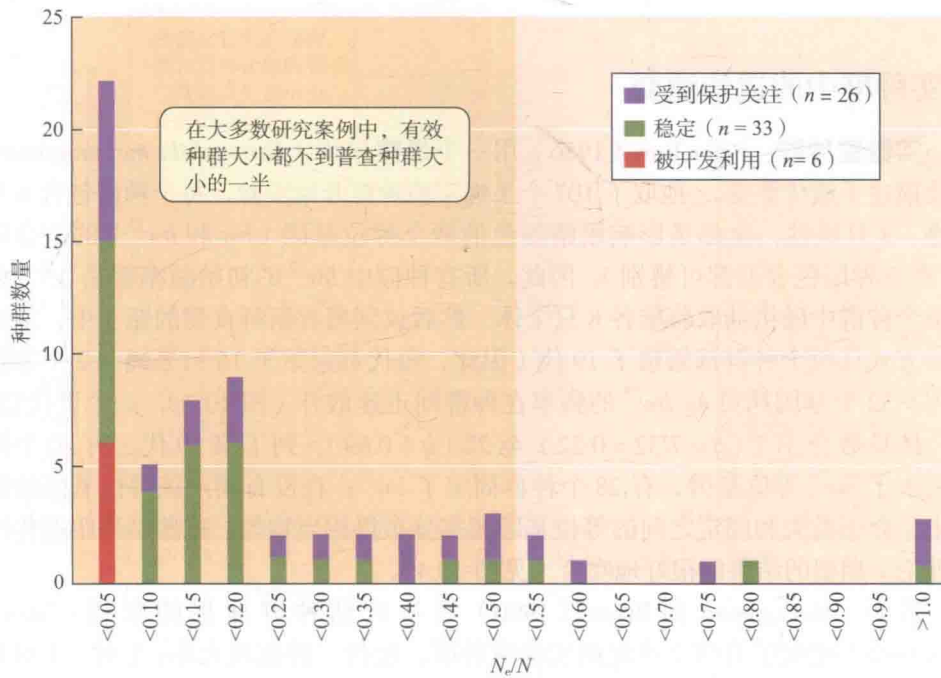


图 10.6 65 个动物种群的有效种群大小与普查大小的比率 (N_e/N)。紫色线段表示受到特别保护关注的物种；红色线段表示 6 种被开发利用的鱼类种群。(来自 Palstra and Ruzzante 2008)

种群和受到关注的物种。例如，草原榛鸡 (*Tympanuchus cupido*) 在昔日的北美洲中部大草原上已基本被消灭，仅以片段化的种群继续存在。微卫星等位基因数量和线粒体 DNA (mtDNA) 单倍型数量在过去 50 年中持续下降，局部种群的有效种群大小 (每地区 $N_e = 15 \sim 32$ 只) 仅仅是普查大小的 1/10 (Johnson et al. 2004)。根据等位基因频率变化估计的墨西哥湾的一种重要垂钓鱼类——红鼓鱼 (*Sciaenops ocellatus*; 又称眼斑拟石首鱼、美国红鱼——译者注) 的短期有效种群大小与普查大小的比例 (N_e/N) 仅为 0.001，这可能是由于某些河口中幼体的发育远不如其他河口成功；而基于杂合度得到的长期 N_e/N 比率则还要低一个数量级 (Turner et al. 2002)。一般来说， N_e/N 的比率平均在 0.10 ~ 0.14 之间 (Frankham 1995; Palstra and Ruzzante 2008; 图 10.6)

奠基者效应

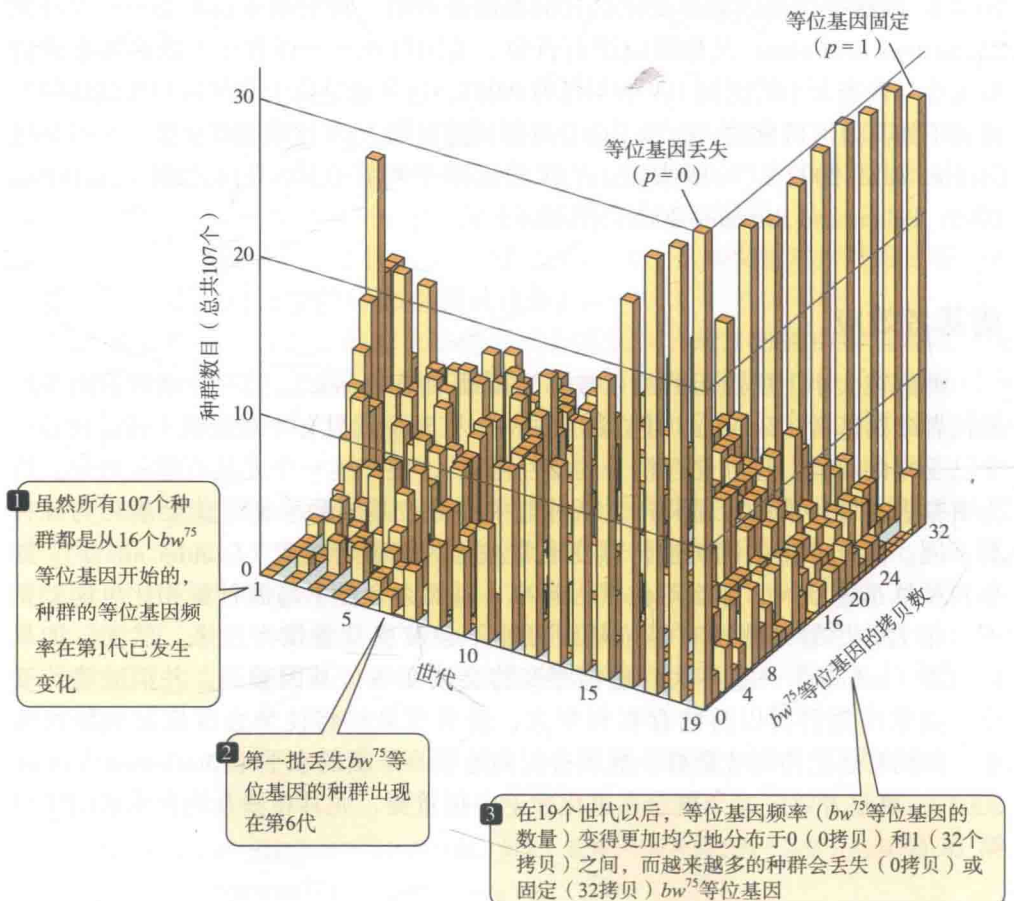
种群在大小上所经历的约束被称为瓶颈 (bottleneck)。当一个新种群由少量殖民者或奠基者 (founder) 建立起来时——有时少到只有一对配偶 (或者独自一个已受精的雌性，比如储存精子的雌性昆虫)，便产生一个尤其有趣的瓶颈。因为奠基者是源种群的少量样本，新种群中的等位基因频率便可能会凑巧与源种群不同。由此产生的随机遗传漂变通常被称为奠基者效应 (founder effect)。如果新种群迅速壮大，那么等位基因频率 (进而杂合性) 与源种群相比可能差别不是很大，尽管某些稀有等位基因可能不会被奠基者携带过来。然而，如果该集群 (colony) 一直不大，遗传漂变将会改变等位基因频率，并消减遗传变异。如果该集群得以持续存在和变大，新突变最终将使杂合度恢复到较高水平。如同普通遗传漂变那样，瓶颈会提高连锁不平衡的水平 (Charlesworth et al. 2003)。奠基者效应这个概念在进化理论中很重要，尤其在涉及物种形成时 (见第 18 章)。

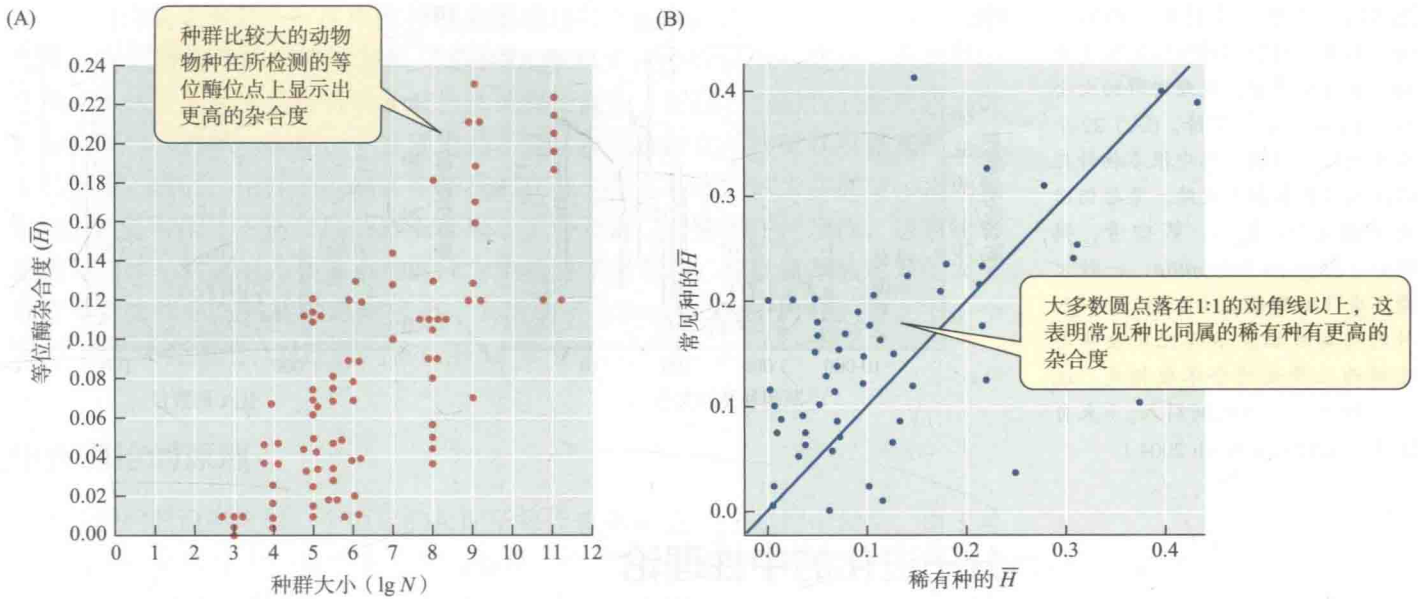
现实种群中的遗传漂变

实验室种群 Peter Buri (1956) 用一个黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 实验描述了遗传漂变。他取了 107 个果蝇实验种群开始实验, 每个种群包含 8 只雌性、8 只雄性, 全都是影响眼睛颜色的两个等位基因 (bw 和 bw^{75}) 的杂合体 (所有三种眼色表型都可辨别)。因此, 所有种群中 bw^{75} 的初始频率都是 0.5。他从每个种群中随机抽取雌雄各 8 只个体, 然后放到盛有新鲜食物的瓶子中, 以这样的方式让每个种群都繁殖了 19 代 (因此, 每代都起始于 16 只果蝇 \times 2 个等位基因 = 32 个基因拷贝)。 bw^{75} 的频率在种群间迅速散开 (图 10.7), 一个世代后, bw^{75} 拷贝数介于 7 ($q = 7/32 = 0.22$) 至 22 ($q = 0.69$)。到了第 19 代, 有 30 个种群丢失了 bw^{75} 等位基因, 有 28 个种群固定了 bw^{75} ; 在没有固定该等位基因的种群中, 介于丢失和固定之间的等位基因频率分布得相当均匀。这些结果跟遗传漂变理论下期望的结果能很好地吻合 (见图 10.4)。

最近, McCommas 和 Bryant (1990) 用从自然种群捕捉的家蝇 (*Musca domestica*) 建立了有四个重复的实验室种群, 包括三种瓶颈大小: 1 对、4 对和 16 对。每个种群都迅速增长到大约有 1 000 个个体的平衡种群大小, 然后再一次减少到同样的瓶颈规模。这个过程被重复了多达 5 次。每次从瓶颈恢复之后, 研究者们都利用电泳评估了每个种群的四个多态性酶位点的等位基因频率 (见第 9 章)。他们发现, 经过每次瓶颈事件之后, 平均杂合度 (\bar{H}) 均稳步下降, 瓶颈越小, 平均杂合度下降的速度越快。从总体上说, \bar{H} 与遗传漂变数学理论下的预测

图 10.7 107 个黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 实验种群中的随机遗传漂变, 每个种群都是由 16 个 bw^{75}/bw 杂合子奠基的, 而且每代都是由 16 只果蝇 (8 只雄性和 8 只雌性) 繁殖而来。从前到后是 bw^{75} 拷贝数的频率分布, 从左到右世代数递增。 bw^{75} 等位基因的数目由亲代种群的 16 个拷贝开始 (即频率为 0.5), 随着世代的流逝越来越均匀地分布于 0—32 个拷贝数之间, 而越来越多的种群会丢失 (0 拷贝) 或固定 (32 拷贝) bw^{75} 等位基因。(来自 Hartl and Clark 1989)





值十分吻合。

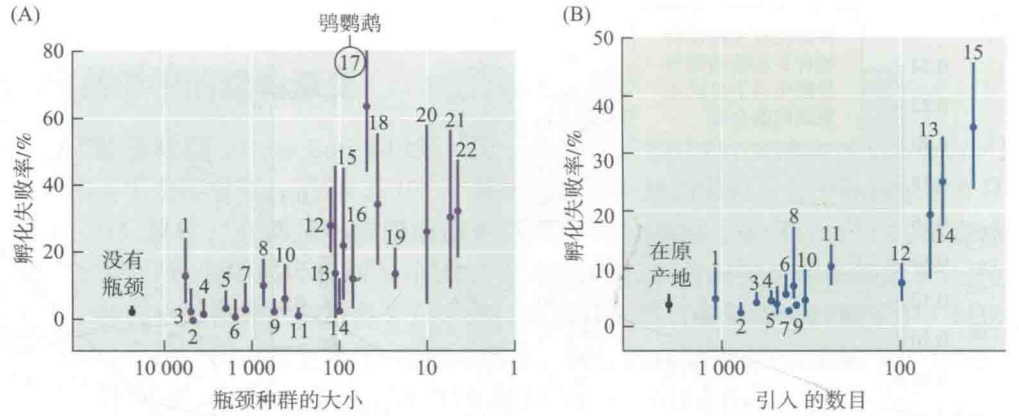
自然种群 当我们描述自然种群的遗传特征的时候, 有关数据通常不是来自于实验操作, 通常我们也并不掌握种群历史的具体信息。因此, 我们尝试通过解读所观察到的格局来推断进化的原因 (例如遗传漂变或自然选择)。这样的推断只有建立在理论之上才有可能——这些理论能够告诉我们当某种原因很重要时, 会预期出现什么样的格局。

自然种群的分子遗传变异格局经常与位点受遗传漂变影响时的预期相契合。例如, 动物和植物中的很多研究都表明, 稀有物种中等位酶的变异通常比常见物种低 (图 10.8; Frankham et al. 2002)。

我们偶尔可以使用诸如历史数据等独立信息来检验我们的推断的正确性。例如, 一个有关北方海象 (*Mirounga angustirostris*) (见图 10.5) 电泳变异的调查表明 24 个酶编码位点没有任何差异 (Bonnell and Selander 1974)——这是一个非同寻常的观察结果, 因为多数自然种群是高度多态的 (见第 9 章)。然而, 虽然该物种这个种群的个体数量目前大约是 30 000 只, 在 19 世纪 90 年代该种群的数量曾由于捕猎而减少到大约 20 只。而且, 有效种群大小可能更低, 因为交配成功的雄性通常不到 20%。后来的一项线粒体 DNA 研究表明, 与种群急剧缩小前所采集的标本的 DNA 相比, 当代种群的序列多样性严重降低 (Weber et al. 2000)。历史数据因而支持遗传漂变导致了遗传变异降低这一假说。棕硬尾鸭 (*Oxyura jamaicensis*) 是一个北美洲物种, 其欧洲种群被认为来自于从圈养种群逃逸的个体, 而这个圈养种群是由 7 只北美洲的鸟奠基的。欧洲的鸟中只发现了一个线粒体单倍型, 与此相比, 在北美的鸟中则发现了 23 个单倍型 (Muñoz-Fuentes et al. 2006)。在德系犹太人群体中 (尤其在东欧), 泰萨二氏病 (Tay-Sachs) 和其他疾病的突变频率相对较高 (约高达 0.03)。紧密连锁的遗传标记间存在的连锁不平衡模式以及这些基因序列变异的其他特点, 均与德系犹太人历史上已知的瓶颈相符, 例如公元 70 年犹太人的漂泊离散和 1348 年的黑死病 (Risch et al. 2003; Slatkin 2004)。因此, 正如理论所预测的以及在很多自然种群中所证实的那样, 瓶颈能够增加有害突变的频率 (图 10.9)。

图 10.8 在较小的种群中遗传变异会降低。(A) 一些动物物种中等位酶杂合度 (\bar{H}) 和所估计的种群大小之间的关系。(B) 每个圆点标示来自同一植物属的一对物种的平均杂合度 (\bar{H}), 其中一个是常见种, 另一个是稀有种。(A 来自 Soulé 1976; B 来自 Cole 2003)

图 10.9 在遭遇过种群瓶颈的新西兰鸟类物种中卵的孵化失败率更高。在每幅图中，瓶颈种群的大小从左向右呈对数下降。(A) 22 个本土物种的数据，其中很多物种在欧洲人殖民后接近灭绝。某些仍旧处于高危中，例如：第 17 号，鸚鵡 (Strigops habroptila, 一种大型不会飞的鸚鵡)。(B) 15 个引入种的鸟类数据显示孵化失败率与在新西兰释放的个体数相关。这些物种大多数由欧洲引入。(来自 Briskie and Mackintosh 2004)



分子进化的中性理论

在生物的很多形态和其他表型特征的进化中随机遗传漂变是否扮演重要角色是个饱受争议的话题。然而，在 DNA 和蛋白质序列水平的进化上，遗传漂变毫无疑问是一个重要影响因子。

在 20 世纪 30 年代末期到 60 年代中期进化理论的综合集成期间，基于对那些具有形态和生理效应的基因的研究，大多数进化生物学家都相信不同的等位基因对生物适合度的影响几乎都不同，因此，它们的频率主要受自然选择影响。但是，在 20 世纪 60 年代，随着两类分子数据的出现，选择上中性的等位基因在随机遗传漂变下进化的理论变得重要起来。1966 年，Lewontin 和 Hubby 指出很大比例的酶编码位点都具有多态性（见第 9 章）。他们主张自然选择不可能主动地维护如此多的遗传变异，并提出多数遗传变异可能是选择上中性的。在大约同一时间，木村资生（Kimura 1968）用第 2 章所描述的系统发生学研究（见图 2.20）计算了几种蛋白质氨基酸序列的进化速率，并得出结论说一个给定的蛋白质在不同谱系中以相似的速率进化。他主张这种恒定性不是在自然选择作用下所应期望的结果，但是如果分子水平的多数进化变化是由突变和遗传漂变引起的话，则可以预期这种结果。这些作者和其他作者（King and Jukes 1969）引发了一场持续至今的争论，被称为“中性论者 - 选择论者之争”（neutralist-selectionist debate）。虽然现在每个人都同意某些分子变异和进化是中性的（即遗传漂变的结果），但是与“中性论者”相比，“选择论者”认为有更大一部分的分子水平的进化改变是自然选择导致的。

木村（Kimura 1983）建立的分子进化的中性理论（neutral theory of molecular evolution）认为，虽然 DNA 和蛋白质序列的一小部分突变是有利的并被自然选择所固定，也有很多突变是不利的并被自然选择所淘汰，但是，就适合度而言，绝大多数被固定的突变实际上是中性的，是通过遗传漂变而固定的。根据这一理论，大部分分子水平的遗传变异是选择上中性的，缺乏适应意义。而且，这一理论认为分子水平的进化替代以大致恒定的速率发生，因此物种间的序列差异程度可以充当分子钟（molecular clock），进而使我们能够确定物种的分化时间（见第 2 章）。

中性理论在当代进化生物学中扮演着至关重要的角色。重要的是要认识到中性理论并不认为生物的形态、生理和行为特征是通过随机遗传漂变进化的。很

多——也许是大多数——这样的特征主要通过自然选择而进化，根据中性论者的观点，它们所涉及的碱基对替换只是 DNA 序列变化中的很小一部分。而且，中性理论承认很多突变是有害的并被自然选择所淘汰，所以它们对我们所观察到的差异没有什么贡献。因此，中性理论并不否认自然选择在某些碱基或氨基酸差异上的作用。然而，中性理论确实主张我们在分子水平观测到的大多数变异，无论在种内还是种间，对适合度的影响都极小。对于蛋白质编码序列来说，这意味着观察到的碱基对序列差异并不被翻译为氨基酸序列差异，或者氨基酸序列的大多数变异对生物生理机能的影响极小 [太田朋子 (Tomoko Ohta 1992) 建立了一个“近中性”突变理论，对此我们将在第 12 章中进行讨论]。

中性理论的原理

让我们假设突变以一个恒定的每配子每代速率 u_T 在一个基因中发生，由于可突变的基点数目庞大，每个突变都会形成一个新的 DNA 序列（或等位基因，或单倍型）。在所有这些突变中，一部分 (f_0) 是实际上中性的 (effectively neutral)，因此中性突变速率 $u_0 = f_0 u_T$ 将小于总突变速率 u_T 。我们说的“实际上中性”是指突变型等位基因对生存和生殖（即适合度）的影响与其他等位基因是如此接近，以至于其频率的变化完全受制于遗传漂变而与自然选择无关。当然，突变可能对适合度有轻微的影响。那么，像我们将在第 12 章看到的那样，自然选择和遗传漂变同时起作用，但是因为遗传漂变在小种群中的作用要强于大种群，如果种群足够小，突变型等位基因的频率变化将几乎完全受遗传漂变所制约。因此，在小种群中一个特定等位基因相对于其他等位基因来说实际上是中性的，但是在大种群中情况就不同了。

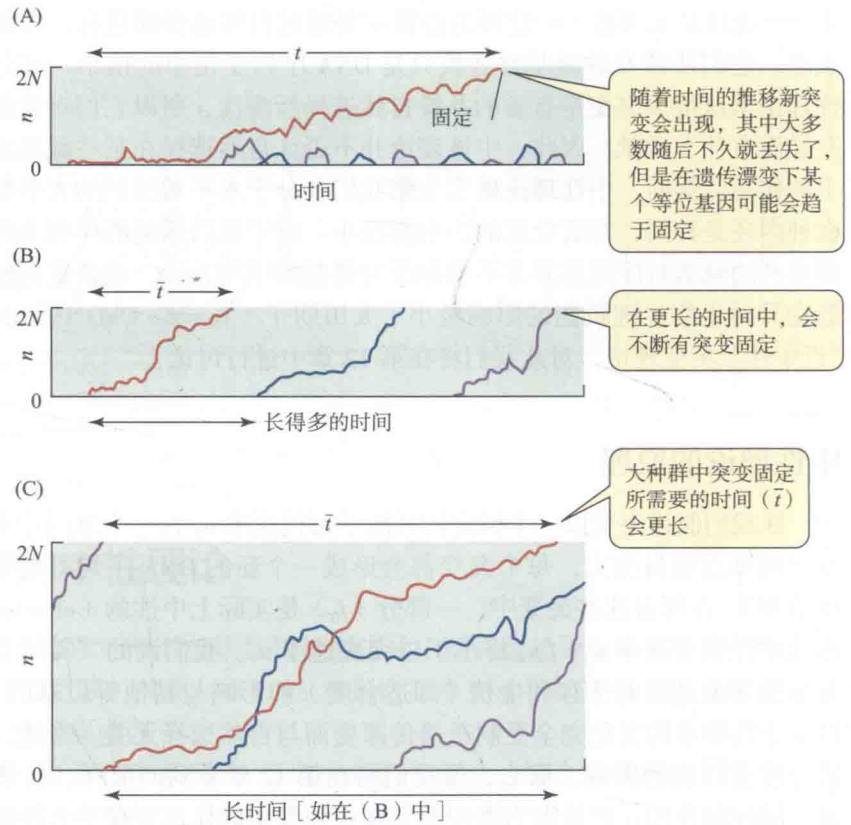
在一个位点上由突变产生实际上中性的等位基因的速率 u_0 ，取决于基因的功能。如果在一个基因所编码的蛋白质中有很多氨基酸一旦改变就会严重影响蛋白质的重要功能——也许它们影响该蛋白质结合 DNA 或其他蛋白质的构形——那么该基因上的大部分突变将会是有害的而不是中性的，并且 u_0 将会比总突变速率 u_T 低很多。这样的位点则被认为受到许多功能制约 (functional constraint)。相反，如果不管哪些氨基酸怎么变化，蛋白质都能够很好地执行功能（即限制很少）， u_0 将会升高。在 DNA 的蛋白质编码区内，我们可以预见在密码子第三个碱基位中性突变率最高，第二个碱基位中性突变率最低，因为这些碱基位分别含有最多和最少的冗余信息（见图 8.2）。对于不被转录或者没有已知功能的 DNA 序列，我们能够期望其受到的约束最少甚至不存在，中性突变（替代）的比例最大，例如很多假基因，可能还有很多内含子（通过比较序列的进化速率和中性理论预测的进化速率，进化遗传学家所发现的出乎意料的证据表明很多非编码 DNA，包括某些内含子和假基因的部分序列，实际上或许是有功能的。见第 8 章和第 20 章）。

现在考虑一个有效大小为 N_e 的种群，其位点每配子每代的中性突变速率是 u_0 （图 10.10）。由于可能发生突变的基因拷贝数是 $2N_e$ ，新的突变数平均为 $u_0 \cdot 2N_e$ 。根据遗传漂变理论，我们知道一个突变被遗传漂变固定的概率等于它的频率 p ，对于新发生的突变而言， $p = 1 / (2N_e)$ 。因此，任何一代产生的中性突变在将来被固定下来的数目为：

$$2N_e u_0 \cdot [1 / (2N_e)] = u_0$$

因为已假定 u_0 在所有世代中保持不变，所以每个世代所固定的中性突变的数目

图 10.10 遗传漂变推动的进化。每条曲线是由 N 个个体 ($2N$ 个基因拷贝) 组成的二倍体种群中中性突变的拷贝数对时间作图。(A) 大多数新突变出现之后不久就丢失了, 但是在遗传漂变的影响下偶尔也会有某个等位基因趋于固定。(B) 从更长的时间看, 该位点不断有突变被固定。这种固定所需要的平均时间是 \bar{t} 。(C) 大种群中突变固定所需要的时间更长。因此, 在任何时间大种群中都会有更多的中性等位基因。(来自 Crow and Kimura 1970)



大致相同。平均来讲, 这样的突变大约需要 $4N_e$ 代才能在种群中固定。因此, 突变的固定速率在理论上保持恒定, 并等于中性突变速率。这一原理是分子钟的理论基础。注意, 令人吃惊的是, 从长时间尺度上看, 替代的速率不依赖于种群大小: 如果种群很大, 每个突变漂向固定的速率比较慢, 但是较低的固定速率被更多的新突变所弥补。

如果两个物种在 t 代以前由共同祖先分化而来, 而且每个物种每代经历了 u_0 个替代 (相对于其共同祖先的等位基因), 那么这两个物种间碱基差异的数量应该是 $D = 2u_0t$, 因为两个谱系各自都累积了 u_0t 个替代。因此, 如果我们估计出了种群经历的世代数 (见知识窗 8A), 中性突变速率就可以按以下方式估计:

$$u_0 = D/2t$$

然而, 这一公式是有条件的: 这里我们假设共同祖先的序列是单态的, 同时假定两个物种中固定下来的所有突变都发生于共同祖先分化为两个生殖隔离的种群之后。而且, 极为重要的是, 经过足够长的一段时间, 某些基点反复发生了碱基替代 (多击): 比如说, 某一特定基点可能经过了由 A 到 C、继而由 C 到 T 甚至最终回到 A 的替代。因此, 观察到的种间差异数目会低于实际发生的替代数目。随着分歧时间的加大, 观察到的差异数目会达到饱和, 这在图 10.11 中显而易见, 该图展示的是不同哺乳动物分类群间线粒体 DNA 序列每单位碱基对上的差异数目 (也见图 2.21)。每个点表示已经通过化石记录估算了共同祖先年代的一对分类群。碱基对差异的数目在 5~10 My 间呈线性上升, 然后便由于反复发生的替代而趋向平稳。假设所有碱基对差异代表的都是中性突变, 突变速率则可以很容易地根据曲线的线性部分进行计算 [在图 10.11 中, 该突变速率大约是 0.01 个 / (碱基对 · 谱系 · 百万年), 即大约 10^{-8} 个 / 年]。

注意, 如果一个谱系的 u_0 已经被准确估算出来, 根据关系式 $t = D/2u_0$, u_0 可

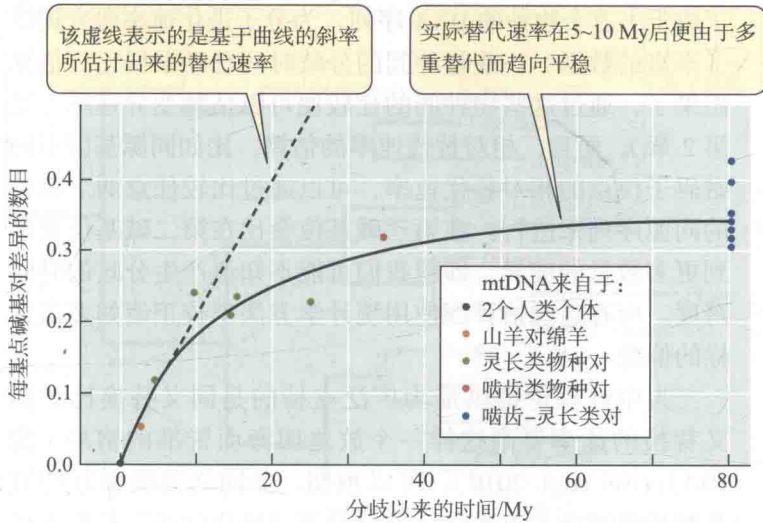


图 10.11 哺乳动物物种对间每个基上线粒体 DNA 碱基对差异的数目，以它们距其最近共同祖先的估计时间为横坐标作图。(来自 Brown et al. 1979)

以用来估算相关物种从其共同祖先分歧的时间，也可以用来估算基因树上基因谱系的分歧时间。

在种群内，等位基因或单倍型存在周转，或在不断变动（见图 10.10）。随着某个等位基因接近固定（平均约需要 $4N_e$ 代），其他等位基因会丢失。但是新的中性等位基因会通过突变不断产生，虽然其中很多因为遗传漂变而随即丢失，另一些则在丢失或固定之前漂变到较高的频率并以多态状态持续存在一段时间。虽然种群中等位基因的身份会随时间而发生变化，但是当突变产生等位基因的速率与遗传漂变造成等位基因丢失的速率相抵消时，变异的水平将达到一个平衡。平衡状态下的变异水平，用杂合子频率 \hat{H} 表示，在大种群中比小种群中要高。数学上可以证明，在平衡时

$$\hat{H} = \frac{4N_e u_0}{4N_e u_0 + 1}$$

（图 10.12）。例如，给定观察到的等位酶突变速率为 10^{-6} 每个配子（Voelker et al. 1980），如果有效种群大小 N_e 为 1 000，平衡时杂合体的频率（ \hat{H} ）将为 0.004，但是如果 N_e 是 250 000，那么 \hat{H} 则为 0.50。

中性理论所获得的支持

木村的中性理论的重要预测是：如果我们能够从生物学上确信 DNA 序列上的变化不会影响生物的适合度，那么这些 DNA 序列或核苷酸基点上的进化速率会比较高；相反，如果这些变化预计会影响生物的适合度——因为其效果极为可能是有害的而不是有利的，那么，其进化速率则会比较低。例如，木村引用了胰岛素这个肽激素，它是通过剪接前胰岛素链的两个片段而形成，而第三个部分（C 肽）则被切除——这部分除了在形成成熟胰岛素链中发挥作用外好像没什么其他作用。在哺乳动物中，前胰岛素 C 肽位点发生氨基酸替代的平均速率比编码其他部分的位点高六倍。

过去十年间，DNA 测序已成为常规手段，如今已得到

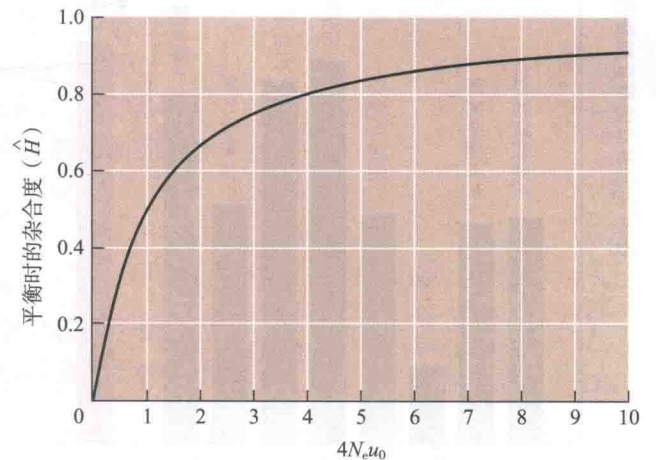


图 10.12 平衡状态下位点的杂合度水平随有效种群大小 (N_e) 和中性突变速率 (u_0) 乘积的变大而升高。(来自 Hartl and Clark 1989)

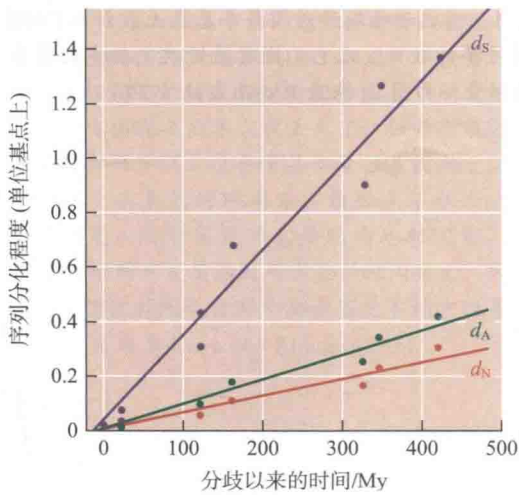
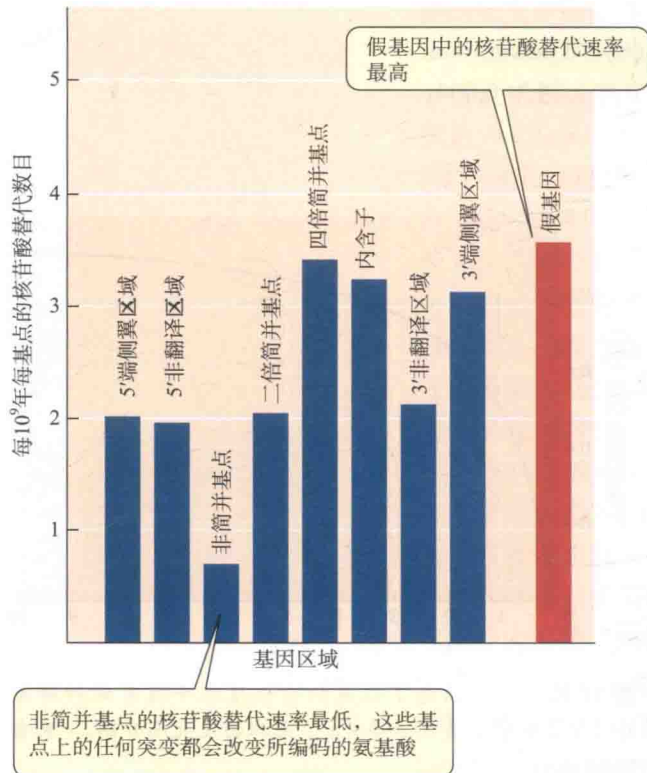


图 10.13 人和九种其他脊椎动物（哺乳动物六种以及鸟、蛙、硬骨鱼各一种）间 4 198 个细胞核基因的平均序列分歧，以距共同祖先的时间（基于化石记录估计）为横坐标作图。同义核苷酸替代（ d_S ）的累积速度比非同义核苷酸替代（ d_N ）（即其所编码的蛋白质中的氨基酸替代）快很多。这种差别为中性理论提供了强力支持。（来自 Nei et al. 2010）

了成千上万个物种的 DNA 序列，为分子进化速率研究提供了丰富的数据。一些物种间的分歧时间已经根据化石估算出来了，通过这些物种间的比较便可以估算变异速率（见第 2 章）。而且，相对替代速率的估算，如同源基因不同密码子位点的相对替代速率，可以通过比较任意两个物种的同源序列来进行：在第三碱基位点会比在第二碱基位点观察到更多数量的变异，即便我们可能不知道产生分歧的时间跨度。所有这些估算都使用统计学方法来校正诸如多击这样的偏差。

为中性理论提供最为广泛支持的是同义替换比非同义替换的速率要高这样一个放之四海而皆准的格局（图 10.13；Nei et al. 2010）。可以预期，非同义突变引起的氨基酸替代通常是有害的，并且会被“纯化性的”自然选择所剔除，而同义突变则被认为不太可能影响适合度（不过，在某些物种的某些基因中也检测到过针对某些同义突变的纯化选择，见第 20 章）。作为支持这一预期的无数的研究之一，Carlos Bustamante 等（2005）比较了人和大猩猩的 11 624 个基因，他们发现了 34 099 个固定了的碱基对差异，其中 1.02% 是同义突变、0.24% 是非同义突变*，后者与前者的比是 0.24。在早期的 DNA 序列研究中，研究人员发现替代率最高的是“四倍简并”基点（该类基点上所有的第三碱基位点替代都是同义的）和通常被认为没有功能的假基因（图 10.14）。虽然早期研究发现内含子和侧翼序列的替代率很高，但情况并不总是如此，如今的研究人员怀疑很多这类区域以及其他非编码区是有功能的。



再论分子钟

虽然木村受看似恒定的序列进化速率启发而建立了中性理论，但是现在很清楚的是，在不同生物类群之间该速率变化很大（Ellegren 2008；Lanfear et al. 2010）。例如，旧世界灵长类动物的 DNA 进化速率比其他哺乳动物类群慢，而且类人猿的 DNA 进化速率比猴子慢（Steiper et al.

* 这里所引用的数据是错误的。Carlos Bustamante 等（2005）原文中的数据是：在人和大猩猩间，总共发现了 34 099 个固定了的同义替代差异，而不是“碱基对差异”。——译者注

图 10.14 基因的不同区段以及假基因的平均替代速率（基于人和啮齿类动物的比较而估计）。这些类别间分子进化速率的差异符合中性理论。如果任何突变都不是同义的，那么这些核苷酸位置是非简并的；如果只有一种核苷酸突变是同义的，那么该核苷酸位置是二倍简并的；如果所有三种核苷酸的突变都是同义的，那么该核苷酸位置是四倍简并的（见图 8.2）。（来自 Li 1997）

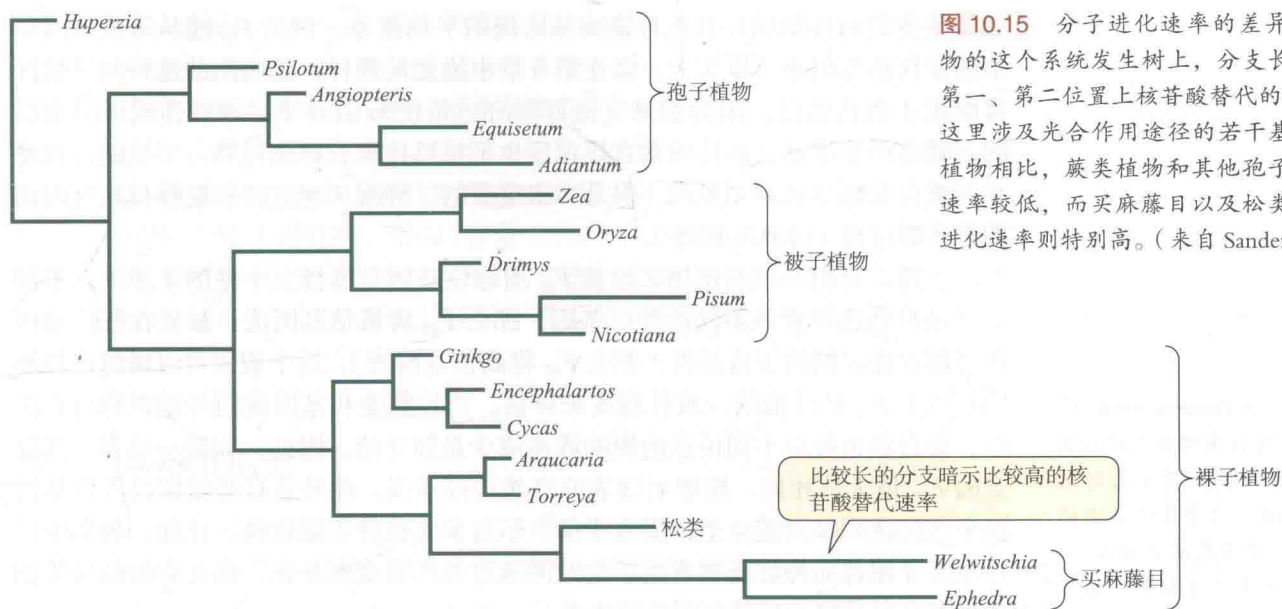


图 10.15 分子进化速率的差异。在维管植物的这个系统发生树上，分支长度与密码子第一、第二位置上核苷酸替代的速率成正比，这里涉及光合作途径的若干基因。与有花植物相比，蕨类植物和其他孢子植物的进化速率较低，而买麻藤目以及松类裸子植物的进化速率则特别高。（来自 Sanderson 2002）

2004)。分类群间的这种速率变化有几个可能原因 (Bromham 2009)。一些变化来自于世代长度：从一个世代到下一个世代基因频率会发生变化，所以，在单位时间内，世代间长度短的物种的替代速率更高。体型大的生物的进化速率比体型小的生物慢，部分原因是体型大的生物世代一般比较长。此外，物种间变异速率不同，可能还部分由于它们的代谢率不同。另一个重要因素是有效种群大小：并非只有纯中性的突变能在小种群中固定，轻微有害的突变也是如此，因为相对于大种群而言，在小种群中遗传漂变比自然选择效力更大（见第 12 章，第 319 页）。

因此，虽然近缘物种通常拥有相似的中性序列进化速率（就像同义替换所检测到的），但是在研究庞大繁杂的进化支时，不能事先假定一个恒定不变的分子钟。相反，不同进化分支可能会有行走速率不同的“时钟”（图 10.15）。多种方法已经被开发出来用以检测和校准这些速率上的差别 (Lanfear et al. 2010)。

基因流和遗传漂变

不同种群间等位基因频率变化的一个度量指标是固定指数 F_{ST} （见第 9 章）。种群向着固定某个等位基因漂变的速率跟有效种群大小 N_e （或者，为简单起见， N ）成反比。然而，引向固定的漂变以速率 m 被来自于其他种群的基因流所抵消。这些因素达到平衡时，固定指数大约是

$$F_{ST} = \frac{1}{4Nm + 1}$$

Nm 这个量是每代迁入的个体数。如果 $m = 1/N$ （即每代每个种群只有一个繁殖个体是迁入个体），那么 $Nm = 1$ ，而 $F_{ST} = 0.20$ 。也就是说，少量基因流就能使所有繁殖群保持很相似的等位基因频率，并维持较高的杂合度。

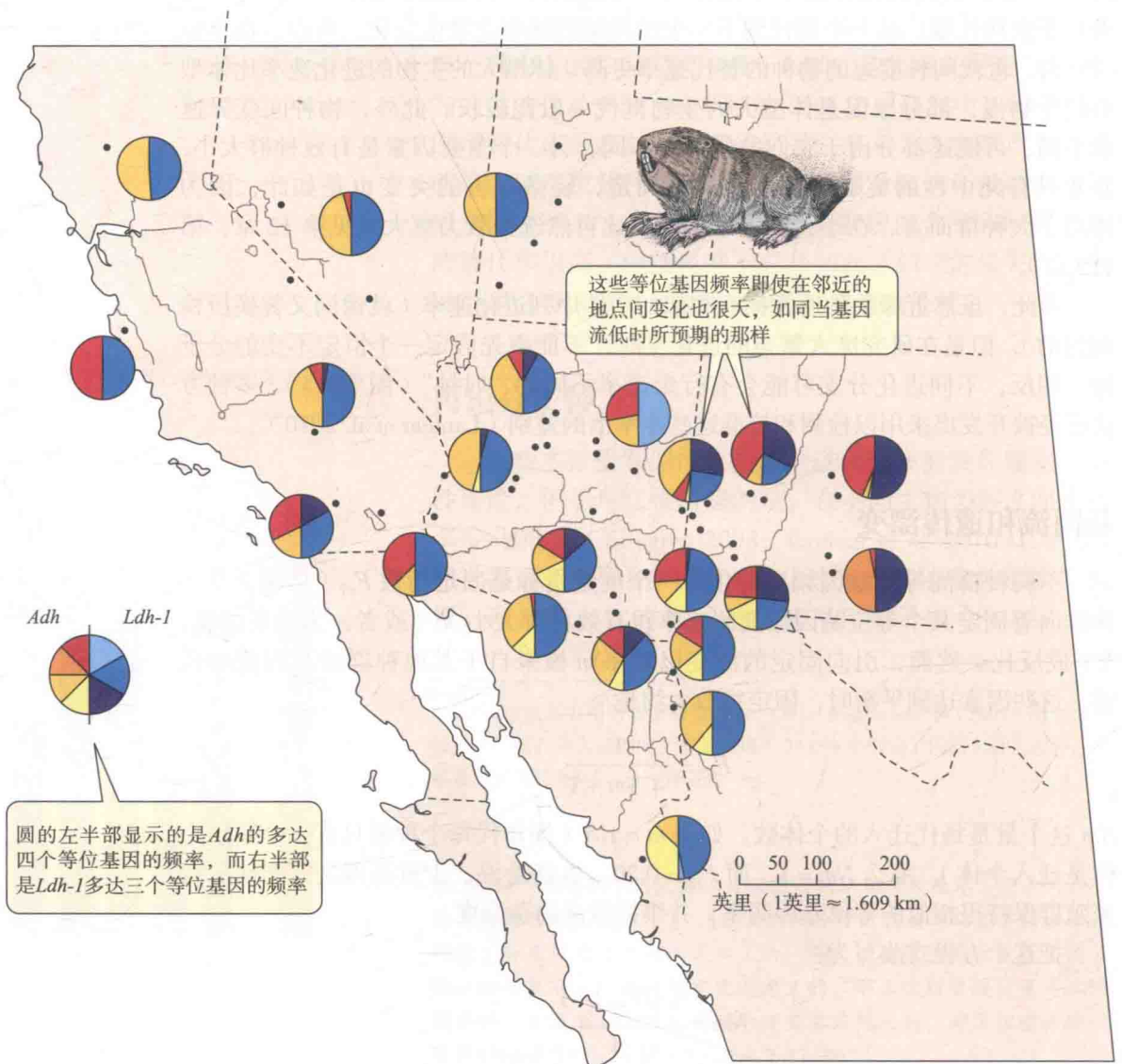
把这个方程式改写为：

$$Nm = \frac{(1/F_{ST}) - 1}{4}$$

就能使我们间接地估计自然种群间基因流的平均速率, 因为 F_{ST} 能从等位基因频率的变化估算出来。事实上, 像在第 9 章中描述的那样, 基因流的这种间接估计可能优于直接估计, 因为如果直接观察恰巧是在 m 值异乎寻常的高或低时进行的, 就会产生误导, 而且通常直接观察也不足以检测长距离迁移、罕见的大规模基因流以及那些也许罕见的 (但是却很重要的) 种群灭绝过程和能够提高基因流的再建群过程 (Slatkin 1985)。

注意, 我们必须假定用来计算 F_{ST} 的等位基因是选择上中性的 (如果在不同的区域自然选择青睐不同的等位基因, 那么 F_{ST} 将低估基因流; 如果在任何地区选择都青睐相同的等位基因, 那么 F_{ST} 将高估基因流)。这个假设可以通过比较不同位点上 F_{ST} 估计值的一致性程度来评估。遗传漂变和基因流同等地影响所有位点, 而自然选择对不同位点的影响或多或少是独立的。因此, 如果一组多态性位点的 F_{ST} 值大体相同, 则很可能表明自然选择不强。此外还有必要假设等位基因频率已经达到基因流 - 遗传漂变平衡。不过事实也许不是这样, 比如, 如果采样点最近才建群而种群还没有足够的时间通过遗传漂变而分化, 那么它们的遗传相似性将会导致我们高估基因流的速率。

图 10.16 囊鼠 (*Thomomys bottae*) 两个电泳位点等位基因频率的地理差异。圆圈的左半部显示乙醇脱氢酶基因 (*Adh*) 四个等位基因的频率、右半部显示乳酸脱氢酶-1 基因 (*Ldh-1*) 三个等位基因的频率。(来自 Patton and Yang 1977)



囊鼠 (*Thomomys bottae*) 是一种很少从土里钻出来的穴居啮齿类动物。这一物种因其局域化的体色变异和其他形态特征变异而闻名, 这导致分类学家命名了 150 个以上的亚种; 而且, 其地方种群在染色体构型上的差异高于任何其他已知的哺乳动物。这种地理变异暗示基因流可能相对较低。来自美国南部和墨西哥 50 个地点 825 个样本的 21 个多态性酶位点的数据确实显示出极端的地理分化 (图 10.16)。在所有 50 个种群间, 平均 F_{ST} 是 0.412 (这意味着 $Nm = 0.36$); 而在亚利桑那州的各地方种群间, F_{ST} 平均为 0.198 (意味着 $Nm = 1.01$)。遗传上差异最大的种群或者在地理上相距最远或者被大片不适宜生境所分离——这两种因素都会减少基因流。

基因树和种群历史

我们在本章前面介绍了遗传漂变的原理, 并说明由于种群内的基因谱系随着时间的流逝最终会随机灭绝, 当今种群中的所有基因拷贝都是从过去某个时间内存在的单一基因拷贝传衍而来的。种群内基因的系谱历史是溯祖理论 (coalescent theory) 的基础。这一理论应用于 DNA 数据上, 就可推断物种种群结构和有效种群大小 (Hudson 1990)。回想一下, 如果繁殖个体数量随着时间而改变, 那么 N_e 大约等于调和平均值, 该值更加接近于种群所经历的最小规模而不是算术平均值。例如, 如果种群从过去的很小规模迅速增长到现在的较大规模, N_e 则接近于早期的大小, 这一数值可以通过溯祖理论估计。

因为种群的有效大小 (N_e) 越小, 遗传漂变发生得就越快, 那么小种群中现存的基因拷贝应该比大种群中的基因拷贝衍生自更近的共同祖先 (比较图 10.17A

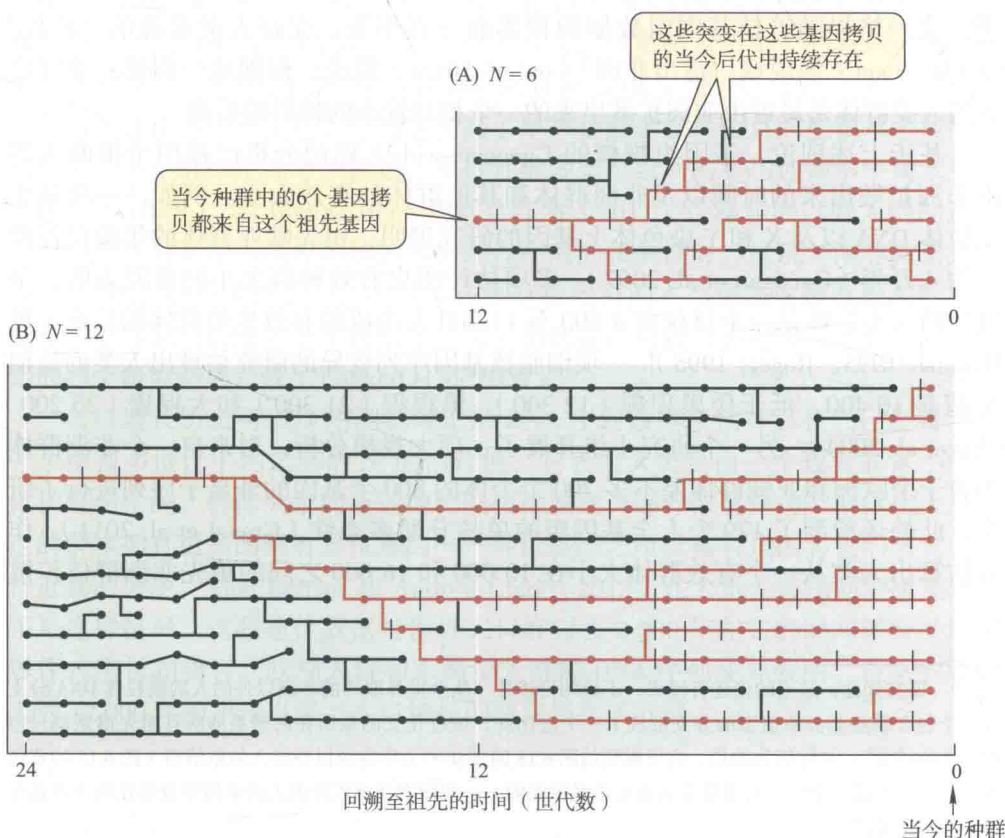


图 10.17 一个小种群 (A) 和一个大种群 (B) 的溯祖时间。当前种群的基因拷贝用红色显示, 其系谱可一直回追到溯祖后的共同祖先。对由 N 个基因拷贝构成的单倍体种群来说, 追溯到所有基因拷贝的共同祖先的期望时间是 $2N$ 个世代。短线表示各自在基因的不同基点上发生的突变。当代种群 (在时间点 0) 中的每个基因拷贝都携带有发生在其祖先基因谱系 (位于图的最左边) 中的所有突变 (短线标记)。如果溯祖时间较长, 则可以预期基因拷贝间会有更多的突变差异。

和 10.17B)。这意味着, 如果从现在往过去看, 较大种群中的现存基因需要更长的时间才能追溯到它们的共同祖先。数学模型显示, 在一个拥有 N_e 个个体的单倍体种群中, 追溯到所有基因拷贝共同祖先的平均时间 (t_{CA}) 是 $2N_e$ 代, 而在二倍体种群中 $t_{CA} = 4N_e$ 代。在二倍体种群中, 随机抽取的一对等位基因拷贝的共同祖先存在于 $2N_e$ 代之前 (对于线粒体基因, 由于它们以实际上单倍体的状态仅通过母系遗传, 因此 $t_{CA} = N_e$ 代)。

如果两个随机抽取的基因拷贝有一个 t 代之前的共同祖先, 而且平均每个基因谱系每代发生了 u 个中性突变, 那么每个基因谱系从共同祖先开始将累积 $u \cdot t$ 个突变。由于总共有两个基因谱系, 因此它们之间所期望的碱基对差异数 (π) 将是 $2ut$ 。鉴于 $t = 2N_e$, 所以 $\pi = 4N_e u$ 。我们因此预计大种群中基因拷贝之间的平均碱基对差异数会大于小种群 (这个差别在图 10.17 的基因树上以代表突变的短横线标记显示)。

事实上, 如果我们有单位碱基对突变率 (u) 的估计值, 并且计算了随机抽取的基因拷贝对间差异基点的平均比例 (π), 我们就能用下面的公式估计有效种群大小:

$$N_e = \pi/4u$$

(对于线粒体基因来说, 估计 N_e 的公式为 $N_e = \pi/u$)。

再论现代智人的起源

像我们在第 6 章中看到的那样, 从全世界抽取的人类线粒体 DNA 的基因树定根在大部分非洲谱系和一个包含某些非洲单倍型和所有非洲以外的单倍型的谱系的进化支之间 (见图 6.18)*。而且, 平均而言, 非洲以外的单倍型间的核酸差异远小于非洲单倍型间的差异。随着遍及整个细胞核基因组的数据的不断积累, 这一格局随着核基因组数据的积累而一直不变, 支持人类起源的“替代” (replacement) 假说或“走出非洲” (out-of-Africa) 假说; 根据这一假说, 非洲之外的人类群体是最近由非洲扩散出来的一个相对较小的种群的后裔。

基于上述理论, 基因组规模的 (genome-wide) 标记分析已被用于推断人类由非洲扩散出来的时间以及非洲群体和其他群体的有效大小。例如, 一项基于线粒体 DNA 以及 X 和 Y 染色体上基因的研究表明, 祖先欧亚群体的年龄仅仅距今约 4 万年 (Garrigan et al. 2007)。多项估计历史有效种群大小的研究表明, 全世界的人类群体是一个仅仅由 4 600 至 11 200 人组成的有效生殖群体的后裔 (见 Hammer 1995; Rogers 1995)! 一项细胞核基因序列变异的研究估算出人类的长期 N_e 值是 10 400, 低于倭黑猩猩 (12 300)、黑猩猩 (21 300) 和大猩猩 (25 200) (Yu et al. 2004)。另一个研究小组开展了一项大规模分析, 对来自一个非洲群体和若干个欧洲和亚洲群体差不多 700 个个体的 800 个基因的外显子序列进行了研究, 此外还检测了 179 个人全基因组的单核苷酸多态性 (Gravel et al. 2011)。作者估算出人类从一个有效群体大小在 13 000 和 16 000 之间的祖先非洲群体扩散

* 原文如此, 这里的论述有错误, 正确的论述是“从全世界取样的非洲以外的人的线粒体 DNA 分支与一个包含某些非洲单倍型的分支形成了一个进化支, 该进化支的根所在的谱系的所有祖先谱系都只包含非洲的谱系”; 与此相关的是, 这里提到的图 6.18 的图注中关于非洲以外的人的单倍型 (图 6.18 的黄色背景部分) 形成一个单一的进化支的说法也是错误的——该图中非洲以外的人的单倍型分布在两个进化支中。——译者注

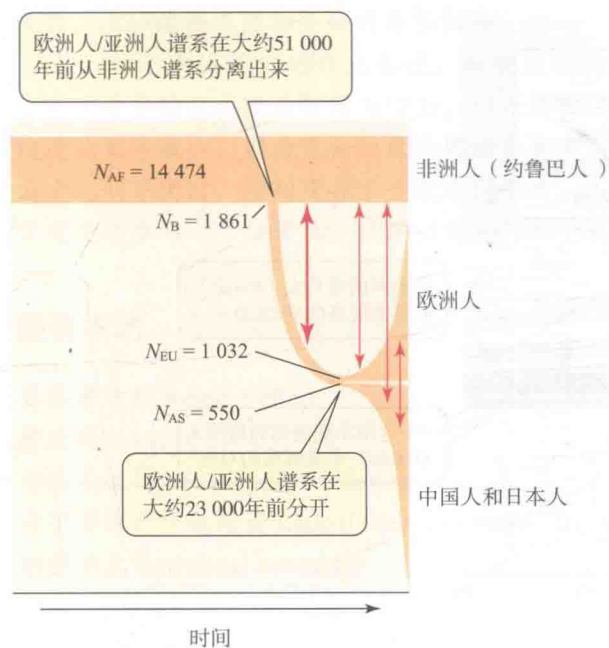


图 10.18 人类由非洲向欧洲和亚洲扩散的历史；基于非洲人（尼日利亚约鲁巴人）、欧洲人和亚洲人（中国人和日本人）样本的遗传数据得出。涂色区域的宽度表示种群大小。非洲人群的祖先种群有效大小 (N_{AF}) 被估计为 14 474。一个有效种群大小为 $N_B = 1\,861$ 的瓶颈种群 (B) 在 51 000 年前由非洲向外扩散。到 23 000 年前，人类已经扩散到欧洲和亚洲。在这两个区域，人口增长都很快，但是由于最初的种群较小，导致这两个区域的有效种群大小 (N_{EU} 和 N_{AS}) 都较小。在这个历史过程中，群体间的人员流动产生了一些基因流，图中以红色箭头表示。(来自 Gravel et al. 2011)

到欧亚地区，该扩散事件发生在大约 51 000 年前 (图 10.18)。相对比较少的个体奠基了整个欧亚大陆人群，其有效种群大小仅为大约 1 860，而祖先欧洲群体和祖先亚洲群体的有效大小，在他们于 23 000 年前分离的时候，仅为 1 000 甚至更少。把这些数字跟当今世界的人口对比一下，后者已超过了 70 亿！

随着少量移民扩散得离非洲越来越远，遗传漂变不断降低遗传多样性，无论对于 DNA 序列来说 (见图 9.34) 还是对颅骨尺寸之类的特征来说都是如此 (Manica et al. 2007)。与非裔美国人相比，欧裔美国人有更高比例的单核苷酸多态性位点被认为与蛋白质的潜在破坏性改变有关，这意味着历史上的瓶颈可能提高了欧亚人群中有害突变的频率 (Lohmueller et al. 2008)。而且，由于每代只传递一个基因组样本，致使遗传漂变也提高了单核苷酸多态性位点间连锁不平衡的平均水平。一个群体距离非洲越远，单核苷酸多态位点间的平均连锁不平衡水平就越高 (图 10.19)。当 Brenna Henn 及其合作者 (2011) 计算非洲以外人群的连锁不平衡水平与其跟不同非洲群体间的地理距离的相关性时，发现与南非狩猎人群 (丛林居民) 的相关性最强，该群体在所有被研究的人类群体中拥有最高的核苷酸多态性和最低的连锁不平衡水平。他们据此提出现代人类起源于南非，这与早期的一个研究结果一致 (Tishkoff et al. 2009)。

人口增长历史可以应用溯祖理论从 DNA 序列数据来估计。我们已经得到了一个由很多世代平均之后的 N_e 的估计值，它表明人类是由一个规模非常小的群体扩张而来的。群体大小的新近增长能被检测到，部分依据是这类群体比大小恒定的群体拥有更多的稀有等位基因——等位基因之所以稀有是因为它们来自于非常近期的突变。Alon Keinan 和 Andrew Clark (2012) 在大量人类序列中所发现的正是这种格局，这些遗传数据与世界人口在过去 2 000 年左右的时间里所经历的爆炸式增长相吻合。欧洲人群和东南亚人群的 DNA 序列变异表明，自从农业在大约 12 000 年前出现以来，人口增长的速率提高了五倍。

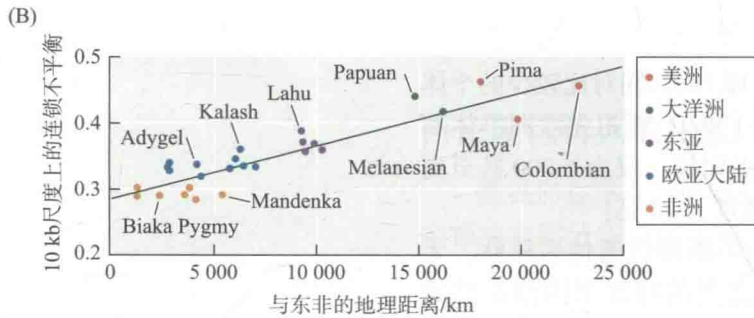
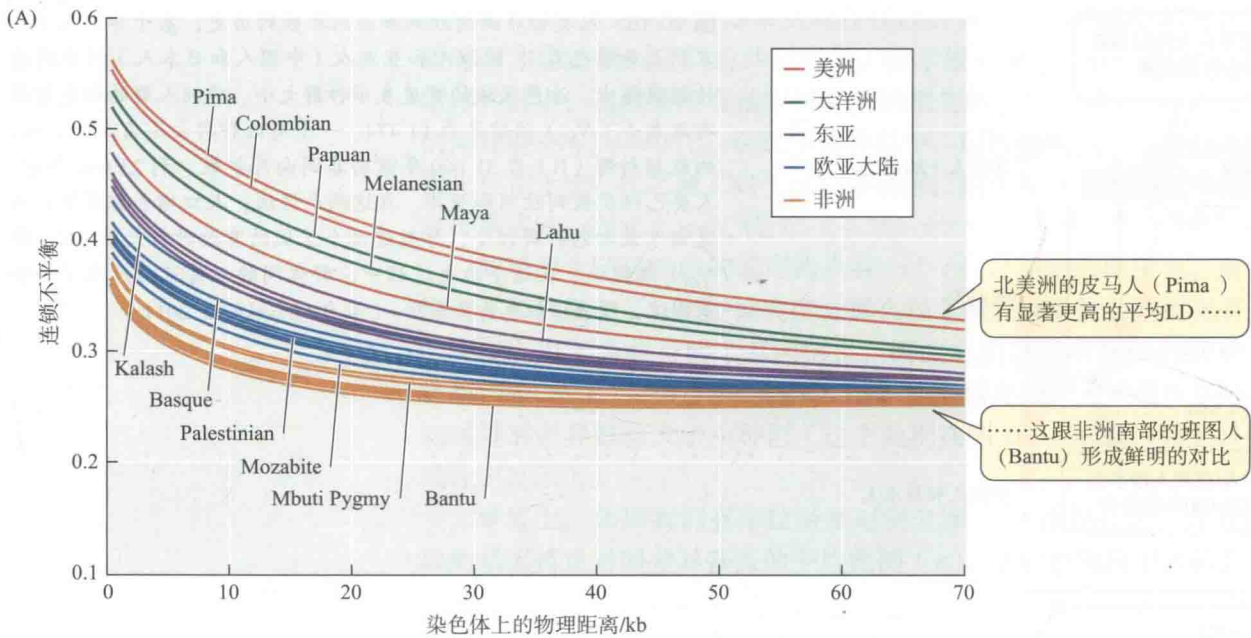


图 10.19 人类群体遗传标记(单核苷酸多态性位点)间的连锁不平衡(LD)。(A)由于重组速率的上升,很多标记对间的连锁不平衡水平随其在染色体上距离(以千碱基对计, kb)的增加而下降。不管标记间距离如何,某些人群比其他人群有更高的平均 LD。(B)距离东非越远,群体的平均 LD 越高,这与在向更远的区域殖民的过程中接连发生了奠基者事件的预期结果一致。在所展示的所有群体中,土著美洲人群[玛雅(Maya)、皮马(Pima)和哥伦比亚(Colombian)]的 LD 最高。(来自 Jakobsson et al. 2008)

小结

1. 对生物适合度的影响差别不大或没差别的那些等位基因(即中性等位基因),其频率在世代间随机波动,因为在任何时间种群中的基因都只有一部分能被传递到下一代。这个被称为随机遗传漂变的过程会减少遗传变异,并最终导致一个等位基因被固定而其他等位基因丢失,除非被诸如基因流或突变等其他过程所抵消。

2. 由于偶然性的影响,不同种群会固定不同的等位基因。

3. 在任何时刻一个特定等位基因在将来被固定的概率等于该等位基因在那个时刻的频率。例如,如果一个新出现的等位基因在有 N 个个体的二倍体种群中只有一个拷贝,那么它在该种群中达到固定的概率为 $1/(2N)$ 。

4. 有效种群大小越小,随机遗传漂变运转得越快。有效种群大小通常比表面上的种群大小要小得多。

5. 无论是在实验种群还是在自然种群中,某些位点的等位基因频率格局均符合遗传漂变理论的预期。

6. 遗传漂变理论被更多地应用于分子水平的变异。分子进化的中性理论认为虽然很多突变是有害的,少数是有利的,但是物种内和物种间的大多数分子变异是选择上中性的。中性突变的比例不尽相同:对缺乏较强功能约束的蛋白质和不转录的序列来说,中性突变的比例很高;同样,同义核苷酸替代中中性突变的比例要比非同义(即引起氨基酸替换的)核苷酸替代高。

7. 像中性理论预测的那样,与那些更可能会影响功能的突变相比,同义突变和受功能限制较少的基因的突变会更经常被固定。中性理论还预测,对一个给定基因来说,替代在较长时间跨度内将以近似恒定的速度发生(因此为“分子钟”提供了基础)。然而,可能是因为突变速率、世代间隔、种群大小和其他因素上存在

差异,这一速率在生物类群间并不相同。

8. 对于中性进化的位点来说,新突变会使序列间核苷酸差异的数量随着时间而增加,但是遗传漂变则会使得遗传变异减少,因为它会导致基因谱系丢失。当这些因素达到平衡时,序列变异水平也达到平衡。因此,给定突变速率的一个估计值,从序列变异的水平就能估计

历史上的有效种群大小。

9. 这些原理应用到人类基因,则支持人类群体起源于一个由大约 14 000 个繁殖成员组成的非洲种群这一假说,从这一种群出来的一个有效种群大小不到 2 000 的移民群也许在仅仅 50 000 年前迁移到了亚洲和欧洲。

重要术语

奠基者效应 founder effect

繁殖群 deme

非适应进化 nonadaptive evolution

分子进化的中性理论 neutral theory of molecular evolution

功能约束 functional constraint

固定 fixation

集合种群 metapopulation

决定性的 deterministic

瓶颈 bottleneck

取样误差 sampling error

溯祖 coalescence

随机的 stochastic

随机游荡 random walk

遗传漂变(即随机遗传漂变) genetic drift (= random genetic drift)

有效种群大小 effective population size

中性等位基因 neutral allele

延伸阅读推荐

由 D. Graur 和 W.-H. Li 所著的 *Fundamentals of Molecular Evolution* 第二版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2000) 是关于本章所讨论主题的一本出类拔萃的教科书, 它还包括很多其他主题。

M. Kimura 所著的 *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (Cambridge University Press, Cambridge,

1983) 由中性理论最杰出的缔造者所写, 系统全面地(尽管过时了)讨论了该理论。

J. H. Relethford 的著作 *Human Population Genetics* (Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ, 2012) 涵盖了人类种群遗传学这个进展迅速领域的主要方面。

问题和讨论

1. 给定一个二倍体物种, 设想其中一组有 100 个繁殖群, 每群的恒定大小为 50 个个体, 另一组也有 100 个繁殖群, 但每群 100 个个体。(a) 如果每个繁殖群中中性等位基因 A_1 和 A_2 的频率分别为 0.4 和 0.6, 在每一组中有多大比例的繁殖群倾向于固定等位基因 A_1 而不是 A_2 ? (b) 假设每个繁殖群中都出现了一个中性突变, 计算它在每种规模的种群中被固定的概率。你期望它大概在多少繁殖群中会被固定? (c) 如果发生固定, 你期望它需要经历多少代?

2. 假设中性突变的平均速率是 10^{-9} 个/(碱基对·配子), 在一个 2 000 个碱基对的基因中若有 20 个碱基对替代被固定, 那么平均来讲需要多少代? 假如这个基因在物种 A 和 B 间的碱基对差异数是 92, 在物种 A 和 C 间是 49, 在物种 B 和 C 间是 91, 假设任何谱系

任何基点都没有发生过重复替代, 绘出系统发生树, 估计每个分支上发生的固定的数目, 并估算两次物种形成事件各自发生以来的世代数目。

3. 一些进化生物学家强烈主张中性理论应该作为解释物种内或种群内遗传变异以及它们之间的遗传差异的零假说。根据这种观点, 只有当遗传漂变不能解释数据的时候, 适应和自然选择才应作为更可取的解释。另一些人可能主张, 既然有那么多的证据表明自然选择塑造了物种的特征, 选择应该是最佳的解释, 因此举证应该是中性理论拥护者的责任。为什么其中一个观点应该比另一个观点更有说服力?

4. 达尔文自然选择驱动进化理论的一些批评者们声称自然选择这个概念是属于套套逻辑的 (tautologous) (换言之, 它是一个恶性循环)。他们说, “自然选择就

是最适者生存的原则; 但是最适者被定义为那些幸存者, 因此没有什么方法能够对该理论加以证实或证伪。”请借鉴本章的内容, 反驳这个陈述。

5. 怎样能够用基因树估计物种地理种群间的基因流? 应该设定什么样的假设前提? (参见 Slatkin and Maddison 1989)

6. 假设研究人员想要使用诸如单核苷酸多态性遗传标记来估计物种种群间的基因流(每代迁移个体的平均数)。一位研究者想研究吼猴在巴西毁林开荒后所留下的森林斑块中的活动; 另一位计划研究貂蛙(mink

frog) 在安大略省湖泊种群间的活动, 这些湖泊位于苏必利尔湖的北部*; 第三位打算研究赤道附近加拉帕戈斯群岛 17 座主要岛屿上的莺雀。这种研究方法对于这些物种中的哪一个最有可能或者最不可能得到当前的基因流有效估计? 为什么?

7. 能用这一章的原理来估计某种传染性病原物首次侵入人群的时间吗? 该病原物的什么条件或特征能使这种研究具有可行性? 参见, 例如, Korber 等写的“测定 HIV-1 流行毒株的祖先年龄”(Science 288: 1789-1796, 2000)。

(吉亚杰、张德兴译, 葛颂校)

* 苏必利尔湖(Lake Superior)是北美洲五大湖(the Great Lakes)中最大的湖泊, 为美国和加拿大共有, 被加拿大的安大略省与美国的明尼苏达州、威斯康星州和密歇根州所环绕, 其中安大略省(Ontario)在该湖的北部。——译者注

自然选择和适应

自然选择理论是《物种起源》以及演化理论的核心。就是这个理论解释了生物对环境的适应——那些数不尽的使得生物得以生存和繁殖的精巧性状；就是这个理论解释了生物如何从共同祖先分化出新物种，以及无尽生物多样性。自然选择是个简单的概念，然而或许也是生物学中最重要的概念。它同样也是人类思想史中最重要的概念之一——哲学家 Daniel Dennett (1995) 称之为“达尔文的危险理论”——因为它认为生物世界的蓝图不是来源于超自然的、全能的设计者。

适应 (adaptation) 是一种特征，它使得拥有这种特征的生物与拥有另一些特征 (尤其是那些古老的特征，适应性的特征往往从这些古老的特征演化而来) 的生物相比，在生存或繁殖上更具优势。自然选择是导致适应性演化的唯一机制，因此很多生物学家就简单地把适应定义为由自然选择演化而来的特征。“适应”一词也指一种过程，在此过程中种群中的成员通过改变影响生存和繁殖的特征而更好地适应环境中的某些因素。

现实中适应的实例

我们可以通过一些经典的例子来加深对适应的几个要点的理解：

- 大多数陆地脊椎动物的头盖骨上骨骼块之间是严丝合缝的，然而蛇类的头骨却是松散地组装在一起。大多数蛇类可以吞下比其脑袋大得多的猎物，且其头部能惊人地向各个方向转动。它们的下颌骨 (mandible) 与一块很长的、可以向下转动的方骨相连，因此可以从头骨的整体结构中脱离；两块下颌骨的前端没有融合 (大多数脊椎动物都是融合的)，而是由可伸缩的韧带连接。因此其嘴巴张开的程度大大增加 (图 11.1A)。下颌骨以及悬挂在头颅上、着生有牙齿的上颌骨都能够独立地前后移动，从而把猎物拖拽进喉咙。响尾蛇和其他毒蛇的上颌骨较短，只着生有一个长长的中空毒牙，与来自大毒腺 (massive poison gland) (特化的唾液腺) 的输导管相连。当嘴部紧闭时，毒牙与上颌平行。当嘴部张开时，类似无毒蛇类中移动上颌骨的杠杆系统会将毒蛇的上颌骨旋转 90 度 (图 11.1B)，从而使毒牙完全立起。蛇类的头颅和很多解剖学结构一样，是一种复杂的机器，仿佛出自设计师之手，使之执行特定的功能。这些骨骼特征是由其他爬行动物对应的骨骼稍稍改动衍变而来的。

- 在 18 000 到 25 000 种兰花物种中，许多具有极端特化的花器官结构以及令人惊奇的传粉机制。例如，在一些伪交配 (pseudocopulatory) 授粉中 (图 11.2)，花的一部分结构形如雌性昆虫，并释放出一种类似性信息素的具有吸引作用的气味，不同物种的兰花能够模仿不同的雌性昆虫，如蜜蜂、苍蝇或者膨腹土蜂 (thynnine wasp)。当一只雄性昆虫与兰花“交配”时，花粉会粘在昆虫身体上，而携带花粉的位置恰好是昆虫与下一朵花“交配”时与其柱头接触的位置。

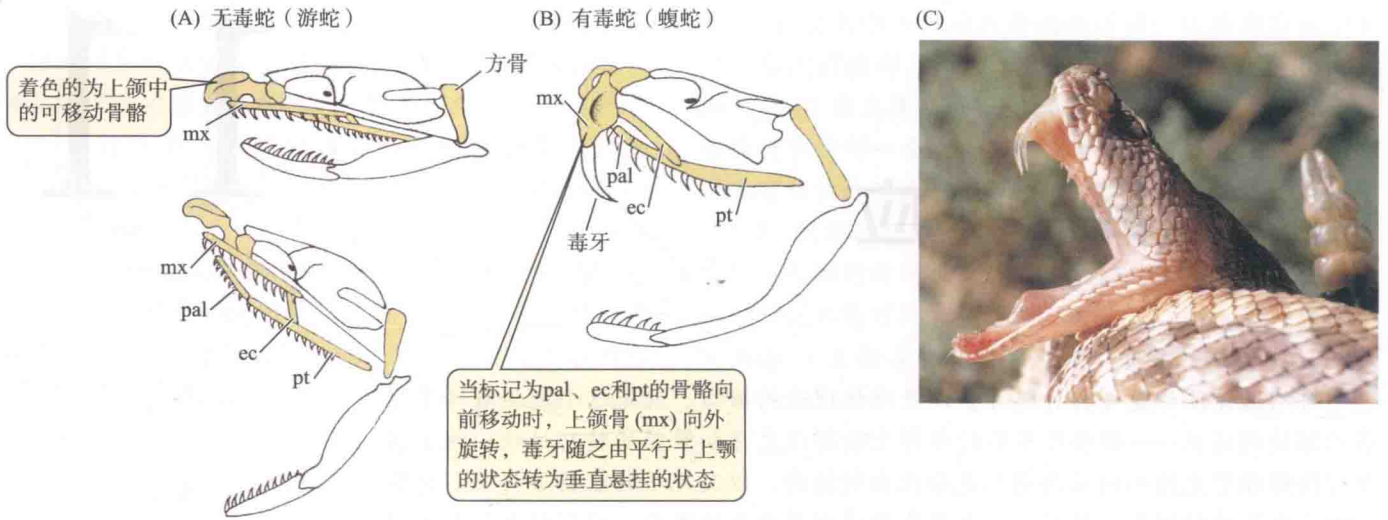
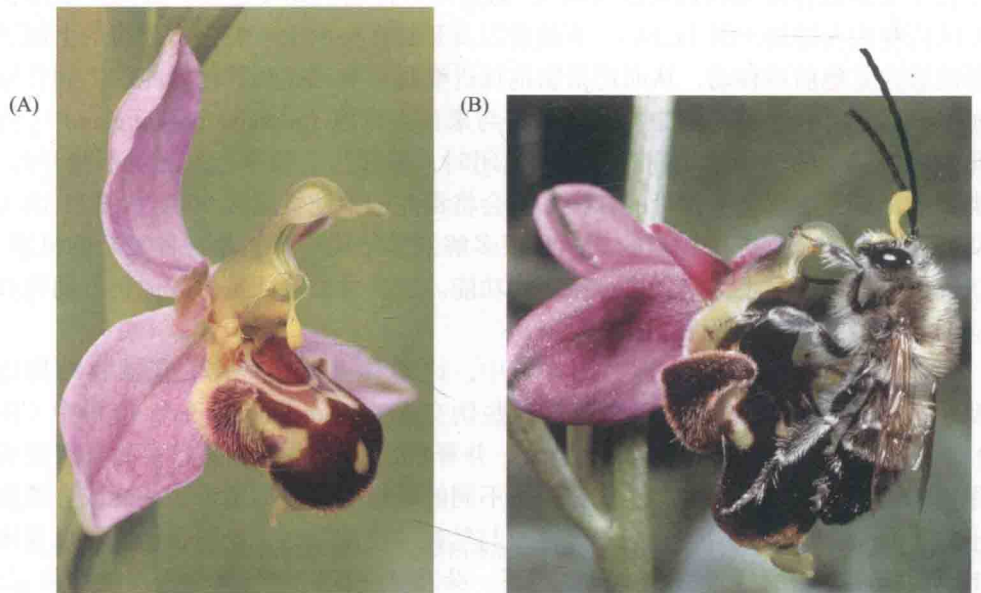


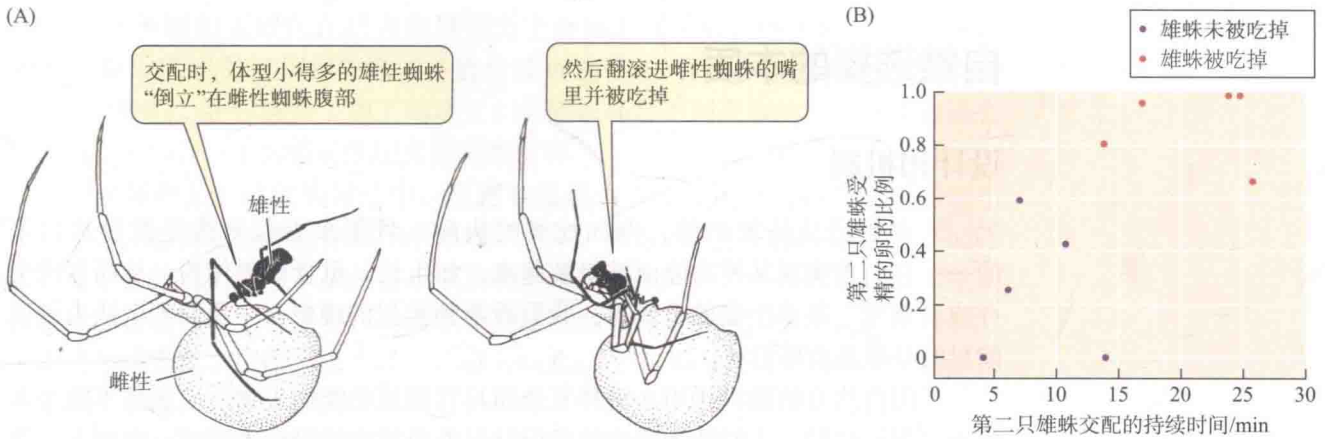
图 11.1 蛇类头骨的动力学示意图。上颌可活动骨骼标成金色。(A) 无毒蛇类颌骨闭合(上)和张开(下)时的头骨。(B) 毒蛇的头骨。(C) 进攻状态时红菱背响尾蛇(*Crotalus ruber*)的头部。缩写: ec, 外翼骨; mx, 上颌骨; pal, 上颌; pt, 翼骨。(A、B 来自 Porter 1972)

这个例子有几个有趣的方面。第一, 植物与动物一样, 也存在适应的现象。这对于达尔文来说是非常重要的, 因为拉马克的理论认为动物的遗传特征可因其父母的行为而改变, 但无法解释植物的适应。第二, 花器官形态和气味是对促进生殖的适应, 而非促进生存。第三, 兰花通过欺骗, 或利用其他生物来完成生殖。昆虫在与兰花的相互作用过程中一无所获; 事实上, 抵抗兰花的诱惑对于昆虫来说是有利的, 因为与兰花交配可能减少了其与正确配偶交配的机会。因此生物并不一定处于一种它们所能达到的最佳适应状态。

• 雄性红背蜘蛛 (*Latrodectus hasselti*; 与“黑寡妇”蜘蛛近缘) 在交配之后会翻滚至雌蛛的口器旁并被吃掉 (图 11.3A)。这种自杀行为可能具有适应意义, 因为雄蜘蛛很少有多于一次的交配机会, 且被吃掉的雄蜘蛛可能会拥有更多的后代。Maydianne Andrade (1996) 通过实验验证了这个假说, 该实验让雌蜘蛛连续接触两只雄蜘蛛, 并用遗传标记来鉴定下一代蜘蛛的父本是谁。结果发现, 吃掉与其交配的第一只雄蜘蛛的雌蜘蛛很少再次交配, 因此它所有的受精卵的父方来自被吃掉的雄性蜘蛛。而对那些与两只雄蜘蛛交配的雌蜘蛛而言, 第二只雄蜘蛛

图 11.2 伪交配传粉。(A) 蜂兰花 (*Ophrys apifera*) 用信息素来吸引雄蜂。它的花形有助于雄蜂来“交配”时花粉能够粘在其身上。(B) 一只长角蜂 (*Eucera longicornis*) 试图与 *Ophrys scolopax* 交配。一个黄色的花粉块粘在其头部。





被吃掉与不被吃掉相比，能留下更多的后代（图 11.3B）。这些结果都支持自杀行为可以增加雄性生殖成功的假说。这个例子说明长寿不一定是有利的，同时还说明了适应的假说是如何被阐明和验证的。

• 许多种类的动物都有合作行为（cooperative behavior），然而将其发挥至极致的是一些社会性昆虫。例如，一个蚂蚁群落包含一个或多个受孕的蚁后，以及众多不育的雌性工蚁。东南亚和澳大利亚的树栖织叶蚂蚁（织叶蚁属 *Oecophylla*）通过大量工蚁错综复杂的协作，用活树叶来建筑巢穴，一部分工蚁用上颚衔着一片树叶拉向另一片树叶，从而使其边缘相邻。有时候若干蚂蚁会形成一条链而共同将较远的两片树叶缘拉近（图 11.4）。另一些工蚁则携带幼虫，幼虫唇边的腺体可以吐出丝状物，将相邻两片树叶边缘黏合（成年蚂蚁不能吐丝）。工蚁在两片树叶边缘来回移动幼虫，形成的丝线将树叶粘牢。与其他蚂蚁的幼虫不同，织叶蚁的幼虫产丝不是为了做茧化蛹，而只是为工蚁建巢。这些遗传决定的行为是一种对提高生殖成功率的适应，它不是针对拥有这种行为的工蚁，因为工蚁不能繁殖，而是针对它们的母亲，即蚁后，其后代包括工蚁以及具有繁殖能力的子女。因此，某些物种的个体具有对同种其他成员的利他行为。这种特征如何演化而来是特别受关注的话题。

图 11.3 长寿不一定有利。(A) 体型小的雄性红背蜘蛛在交配后翻滚至体型大的雌蛛口器中。(B) 在第二个与雌蜘蛛交配的雄蜘蛛中，相比未被吃掉的个体，被吃掉的雄蜘蛛可以使更多的卵受精，因为它们交配的时间更长，而受精卵的数量与交配持续的时间呈正比。(A 来自 Forster 1992; B 来自 Andrade 1996)



图 11.4 织叶蚁 (*Oecophylla*) 正在筑巢。一队工蚁，用上颚衔着同伴的腰部，将叶片拉拢。

自然选择的本质

设计和机制

大多数适应是复杂的，例如蛇类的头颅，且很多看起来像是被设计出来的——它们为实现某种功能而被组装起来，如生长、觅食或者传粉，从而促进生存或者繁殖。在非生命的自然界，我们看不到类似的现象——我们不会认为侵蚀的目的是塑造山体形状。

若用自然力的随机作用来解释复杂而具有明显功能的生物适应显然不能令人信服。很长时间，人们认为适应性的设计只能由智能的设计者完成；事实上，这个关于设计者的争论被认为是上帝存在最有力的证据之一。例如，William Paley 大主教在《自然神学》(*Natural Theology*, 1802)里写道，正如复杂的手表背后是一个聪明的、有目的的手表工匠，生物界的各方面，例如人类的眼，展现出了“手表中暗含的发明及设计才能的一切迹象”，因此同样也一定存在一个“设计者”。

超自然的过程不可能成为科学的主题，所以当达尔文针对设计者的争论提出一个纯自然、唯物主义的观点时，他不仅撼动了神学和哲学的根基，还把有关生命的一切研究带入了科学的王国。在他替代了智能设计的理论中，自然选择是个完全无意识的过程，在自然选择下，带有有利于生存和繁殖变异的个体会取代那些不具有这些变异的个体，因为后者的生存和繁殖能力相对较低。这个过程没有目标性，就像侵蚀不是以形成峡谷为目标那样，因为未来左右不了当下发生的物质事件。因此除了有关人类行为学的研究，目标或者目的性概念不存在于生物学中（或许其他自然科学也同样如此）。根据达尔文和现代演化论，织叶蚁行为给人带来的设计感是因为在影响蚂蚁祖先行为的众多随机遗传变异（突变）中，被织叶蚁属 *Oecophylla* 物种传承下来的变异是有益于其在特定生态环境中生存和繁殖的。

适应的生物过程貌似有目的性：织叶蚁行为看上去是为了筑巢，兰科植物的花发育成某种适宜的形状后花就停止发育。我们或许可以不严谨地用目的论的观点（teleological statement）来描述这种特点，也就是有目标性（例如，“她学习是为了通过考试”）。但就我们现在所知，刻意预期未来并不存在于塑造花器官形状的细胞分裂过程中，同样也不存在于织叶蚁的行为中。换个角度说，这种明显的目标导向是由一种程序决定的——即存在于 DNA 序列的编码或者预先设定的信息中——这个信息控制了程序的执行过程（Mayr 1988a）。电脑芯片中同样存在着程序，而这些程序是由智能设计者编写的，但 DNA 中的信息则被自然选择的历史过程所塑造。现代生物学认为，机体的发育、生理以及行为都是由纯粹的机械过程导致，是编码指令与环境条件或诱因相互作用的结果。

自然选择的定义

认识到“自然选择”不是“演化”的同义词这一点非常重要。演化可以通过自然选择之外的途径产生，特别是遗传漂变。自然选择不一定会带来演化上的改变，比如说，有时自然选择会淘汰那些偏离最理想表型的个体，起到维持现状的作用。

满足以下三个条件，自然选择介导的演化（Lewontin 1970）就会发生：（1）可繁殖实体（如，生物）的种群中个体间在某个或多个特征上存在差异（表型变

异); (2) 不同的表型在存活力和繁殖力上存在差异 (适合度不同); (3) 亲代和子代对后代的贡献是相关联的 (适合度可遗传)。在众多自然选择的定义中 (Endler 1986), 我们选择了如下的定义: 自然选择是不同表型的生物实体在适合度上的稳定差异。下面将对此定义做详细解释。

在大多数关于演化的讨论中, 生存和繁殖力有差异的“实体”是指生物个体。然而, 适合度差异也存在于个体以下水平, 如基因水平和细胞系水平; 同样也存在于个体以上水平, 如种群水平和物种水平。换句话说, 不同类型的生物实体都可能在适合度上有差异, 导致了不同层次的选择 (levels of selection)。其中, 个体之间的选择 [个体选择 (individual selection)] 和基因之间的选择 [基因选择 (genic selection)] 最为重要。

生物实体的适合度 (fitness), 通常被称为繁殖成功 (reproductive success), 是指每个实体在数量上的平均增长率。当我们提及不同基因型和表型受到的自然选择时, 适合度包含以下几部分: (1) 存活到可繁殖年龄的可能性, (2) 通过雌性产生的平均子代数 (如蛋、种子), 以及 (3) 通过雄性贡献产生的平均子代数。“繁殖成功”与“适合度”具有相同的含义, 因为生存是繁殖的先决条件。

由配偶竞争造成子代数量上的差异被称为性选择 (sexual selection), 有些学者认为性选择与自然选择不一样。我们将采用更普遍的观点, 将性选择视为自然选择的一种。

因为在适合度的定义中包含了存活的可能性和平均子代数, 也因为这些概念只适用于整体的事件和对象, 所以适合度最好的定义对象是一类相似的实体, 例如具有特定基因型的所有个体。也就是说, 只有繁殖成功率存在平均 (即统计上稳定的) 差异时, 才会有自然选择。去推断单个个体的适合度是没有意义的, 因为其繁殖和存活的历史可能不同程度地被偶然因素所影响, 正如我们后文中将看到的那样。

只有当不同类型的实体在影响适合度的一个或多个特征或性状上有差异时, 自然选择才会起作用。对于自然选择的定义中是否应该界定所涉及的差异必须可遗传, 演化生物学家们观点各异。我们采用的观点是将个体间选择定义为不同表型在适合度上的稳定差异 (例如 Lande and Arnold 1983)。至于这种适合度的变异是否会导致演化 (即后代基因型频率的改变), 则取决于这些表型是否可遗传以及如何遗传——然而这意味着是对选择做出的反应, 而非选择的过程本身。尽管我们采取的是表型选择的观点, 大多数情况下我们讨论的自然选择都是针对可遗传表型, 因为对于不能遗传的性状, 选择很少会造成长期的演化结果。我们大多数的讨论都认为遗传的基础是基因, 然而自然选择产生演化的许多理论中也包含表观遗传 (例如, 基于 DNA 甲基化的差异; 见第 9 章) 以及文化传递的影响, 特别是亲代到子代的传递。文化 (culture) 被定义为“通过同种成员间的教授、模仿及其他社会传递方式获得的可以改变个体行为的信息” (Richerson and Boyd 2005)。

请注意, 在我们的定义中, 只要有适合度的差异便存在自然选择。自然选择不是外力, 也并非有目的。它只是表示基因、个体或者种群间在繁殖成功率上存在统计差异的一个名称, 并没有更多含义。

自然选择与偶然性

如果种群某个中性等位基因在随机遗传漂变 (见第 10 章) 过程中取代了另

一个，那么与另一个等位基因携带者相比，第一个等位基因携带者的数目将以更快的速度增加。然而自然选择并没有发生，因为这两种基因型在适合度上没有稳定的差异：另一个等位基因也可能因同样的原因而增加。两个等位基因之间没有平均差异，没有一方比另一方更倾向于增加。与此相反，适合度的差异是平均差异，是一种有偏向的、在成功繁殖上的可能性的差异。这并不是说所有具有有利基因型（或表型）的个体都能存活且大量繁殖，而具有不利基因型的个体就会死亡；生存和繁殖上的某些变异独立于表型差异，也就是说，相对于表型差异，前者是随机的。但是，自然选择造成生物实体间在数目增量上的差异就不是随机的了。与自然选择相对的是偶然性。

如果适合度以及自然选择被定义为稳定的或平均的差异，那么我们不能区分两个个体间繁殖成功率的差异是偶然原因造成的，还是由适合度的差异造成的。我们不能说同卵双胞胎中的一个因为遭受了闪电袭击，其适合度就比另一个低（Sober 1984），也不能因为俄国作曲家柴可夫斯基（Tchaikovsky）没有孩子就认为他的基因型适合度比有 20 个孩子的约翰·塞巴斯蒂安·巴赫（Johann Sebastian Bach）低。只有当在重复实验的种群中观察到稳定的、非随机的遗传改变，或者在测定大量不同表型个体的繁殖成功率并找到平均差异时，我们才能将其归因于自然选择而非随机的遗传漂变。

实物选择和属性选择

如图 11.5 所示，孩子的“选择玩具”中每一层的孔洞都比上一层小。把不同大小的球放在顶层，它们会由这些孔洞往下掉。如果玩具中最小型号的球都是红色的，其他大些的球都是其他颜色，它将筛选出最小的红球。因此我们必须区分针对实物的选择（selection of objects）和针对属性的选择（selection for properties）（Sober 1984）。这些球被选出来是因为它们具有“小”这一属性，而不是为了颜色或因为颜色而被选中，尽管最终的结果是红球被选中。自然选择可以类似地比喻为一个筛子，其筛孔将适合的体型、交配行为以及其他特征筛选出来。有可能被选中实物的其他特征碰巧与这些性状相关联。

这种文字表述的重要性在于，当我们谈及一个特征的功能（function）时，暗示着自然选择会选择拥有这种特征的个体，以及决定这种特征的编码基因，但特征本身才是被选择的属性。我们假定这种特征使得其拥有者具有更高的适合度。这种特征可能有其他的效应（effect）或后果，这些效应或后果不是该特征的功能，也不会被选择。例如，早期人类祖先的对握拇指及灵活的手指被选择下来，相巧合的是，几百万年后我们可以用它来弹钢琴。与此相似，某种鱼类的体色被选择保留下来，因为它更不易被天敌发现。那么这种体色的功能就是躲避天敌。这种演化改变产生的效应会降低此鱼灭绝的可能性，然而避免灭绝并非造成这种体色演化的原因。

用这个玩具类比自然选择，强调了自然选择是一代又一代对表型进行分选的长期过程。分选也可能发生在空间上。对一个正在扩张其地理分布区的物种来说，处于边缘的新种群可能不是其源种群中的随机样本，而是那些最具有扩散能力的“殖民者”（Shine et al. 2011）。例如，在因全球变暖而向北扩散的几种灌丛蟋蟀（bush cricket）的新种群中，长翅、具有很强扩散能力的个体所占比例高于南方的老种群（图 11.6A）。在澳大利亚，外来的甘蔗蟾蜍（*Rhinella marina*）正在快速扩散，因为在新种群中，长腿、活动能力强的个体被理所当然地选择下来

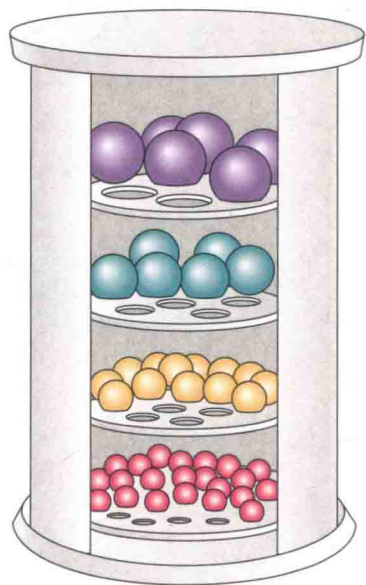


图 11.5 一种儿童玩具，可将小球从顶部层层筛选到底部。这个玩具可将红色球选留下来，因为它们恰好是最小的；实际上被选择的是球的大小。（来自 Sober 1984）

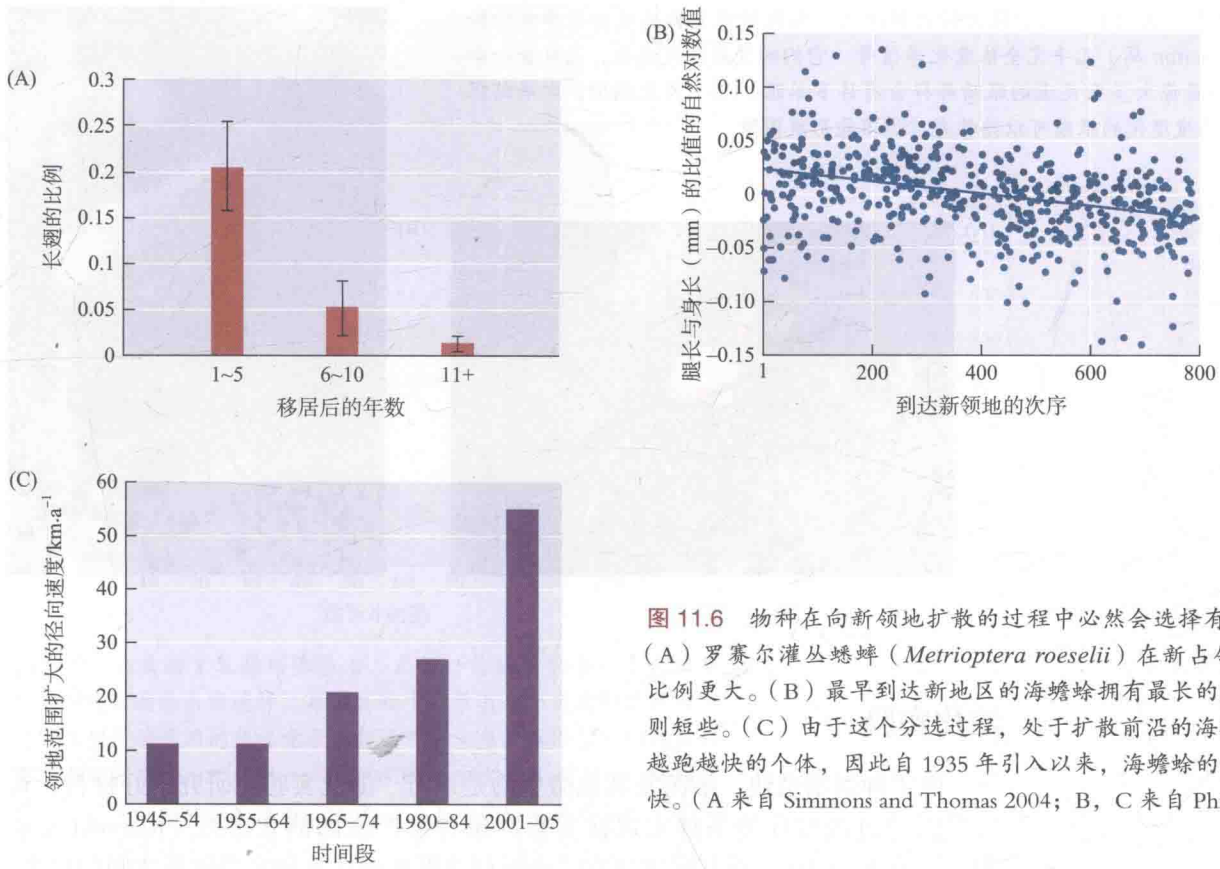


图 11.6 物种在向新领地扩散的过程中必然会选择有利于扩散的特性。(A) 罗赛尔灌丛蟋蟀 (*Metrioptera roeselii*) 在新占领领地中长翅个体比例更大。(B) 最早到达新地区的海蟾蜍拥有最长的腿; 晚些到达的腿则短些。(C) 由于这个分选过程, 处于扩散前沿的海蟾蜍种群中富集了越跑越快的个体, 因此自 1935 年引入以来, 海蟾蜍的扩散速度就越来越快。(A 来自 Simmons and Thomas 2004; B, C 来自 Phillips et al. 2006)

(图 11.6B, C)。然而这些快速扩散的个体同时也易患脊椎炎, 说明选择过程可能在个体水平存在有害的副作用 (Brown et al. 2007)。在扩散边缘, 演化的改变是短命的, 因为在扩散过程中被保留的特征在稳定种群中往往是不利的。

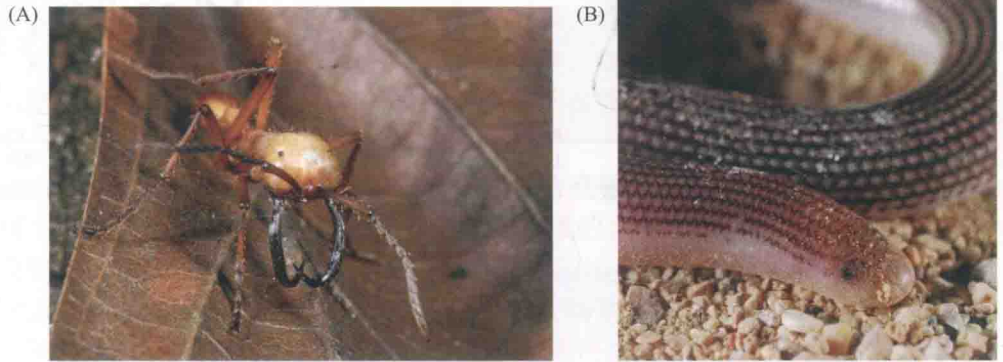
环境是否有效取决于生物

通过自然选择而起作用的环境因子在很大程度上受物种本身特性的影响: 一个物种的演化历史影响了其与环境的关系 (Lewontin 2000)。森林中树木的分枝结构对于像金莺这样的树栖鸟类来说很重要, 但与鹧鸪等地栖鸟类关系不大; 水的黏度会随温度变化, 这对于纤毛虫的重要程度要比对于鱼类来说大得多。在某种程度上, 生物体“构筑”了其生态位 (Odling-Smee et al. 2003), 这种说法有时是字面意义上的 (如海狸), 有时是一种比喻。生物会“屏蔽”其所在环境的某些因素, 可能导致自然选择不能发挥作用。许多种类的蚂蚁、啮齿类以及其他动物极度地依赖于化学信号, 以至于它们视觉的灵敏度并不受选择 (图 11.7); 而人类的许多嗅觉受体基因失去了功能, 因此人类更大程度上依赖于视觉, 而不是嗅觉。

自然选择的例子

我们可以通过几个例子来说明自然选择的重要法则, 以及我们如何研究自然选择。

图 11.7 有些动物在演化进程中对于视力的依赖降低，因此对视觉敏感度的选择就放松了。(A) 行军蚁 (*Eciton* 属) 几乎完全依靠化学信号。它们的复眼高度退化，只包含一个单元 (单眼)，而不是像大多数昆虫的眼睛那样含有许多单眼。(B) 与此相似，穴居瞎眼蛇 (*Typhlopidae*) 高度退化的眼睛可以接收光，但不能形成图像。



演化实验

由于种群增殖快，细菌及其他微生物是进行“演化实验”研究的好材料，人们可以通过改变环境条件来观察实验对象种群产生的演化改变 (Kawecki et al. 2012)。Anthony Dean 及其同事研究了大肠杆菌野生型株系和突变株系之间的竞争，这些突变发生在编码分解乳糖的 β -半乳糖苷酶基因上。每对实验材料包括两个不同基因型的菌株，一个野生型和一个突变体，将其放在乳糖作为唯一能量来源的容器中共同培养。种群数目足够大，因此仅由遗传漂变造成的基因型频率改变将极其缓慢。在突变体菌株中，频率降低的株系适合度比野生型低，很显然是因为它的酶活性较低；而另一株系则有更高的酶活性，因而频率增加，比野生型的增长率更高 (图 11.8)。

这个实验展示了自然选择的本质：自然选择是个没有预谋或目标的完全无思维的过程。适应——一个细菌种群向具有更高乳糖代谢能力的方向演化——该过程是由不同基因型细胞增殖速率不同导致的，而不同基因型的表型存在差异 (酶活性)。

另一个细菌实验说明了“实物选择”和“属性选择”的区别。大肠杆菌中，野生型等位基因 his^+ 编码合成一种必需氨基酸组氨酸的酶，而另一突变等位基因 his^- 无此功能。 his^- 在选择上呈中性，然而只有当组氨酸加入培养基时，带有突变等位基因的细胞才能够生长。Atwood 及其同事 (1951) 惊讶地发现，在提供组氨酸的实验室培养条件下，仅几百代后基因频率就有迅速并且惊人的改变 (图 11.9)。该实验说明 his 等位基因与其他位点的有利突变有搭车 (hitchhiking) 效应——这种在细菌中常见的现象是由它们重组率极低造成的。偶然情况下，由于和其他位点的有利突变相连锁，某种基因型 (如 his^-) 频率就会迅速增加。随后，另一个等位基因 (his^+) 的频率可能因为和另一位点的有利突变相连锁而增加。因此在这些细菌种群中，被选择的属性是新的有利突变，而与之相连的 his 位点上的中性等位基因只因存在于被选择的实物 (菌株) 中而保留下来。

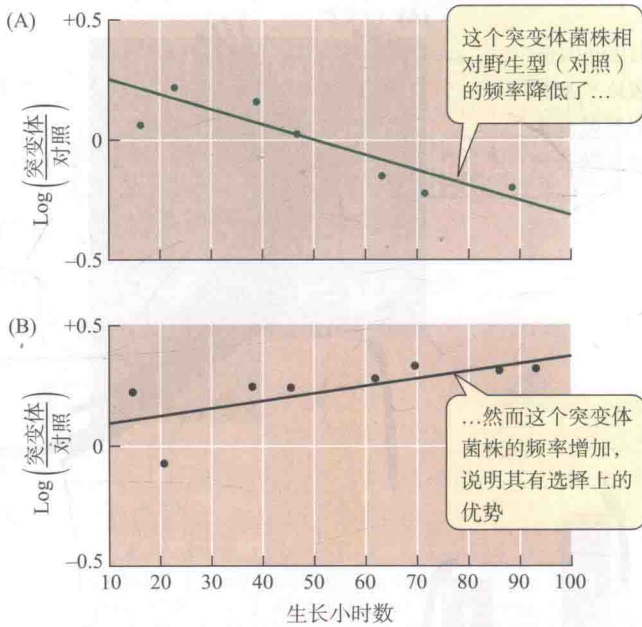


图 11.8 在实验室乳糖培养基上, 大肠杆菌菌株中 β -半乳糖苷酶基因突变面临自然选择。每组实验中, 带有一个突变的菌株与带有野生型等位基因的菌株竞争。初始种群中每种基因型的细胞数相同; 因此突变体/对照这一比值的对数在初始状态时为 0。如果没有选择, 这一对数值应该不会改变。(A) 一个突变体菌株的频率降低, 表现出选择上的弱势。(B) 另一个突变体菌株频率增加, 说明它有选择(适应)上的优势。(来自 Dean et al. 1986)

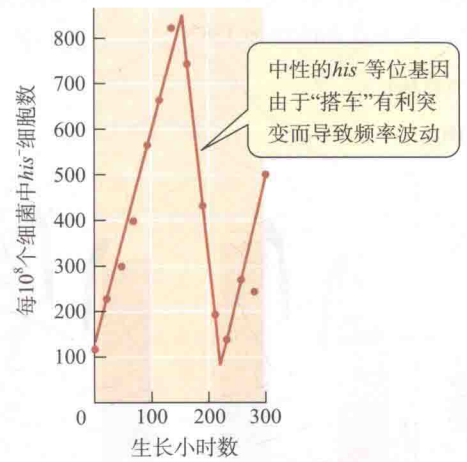


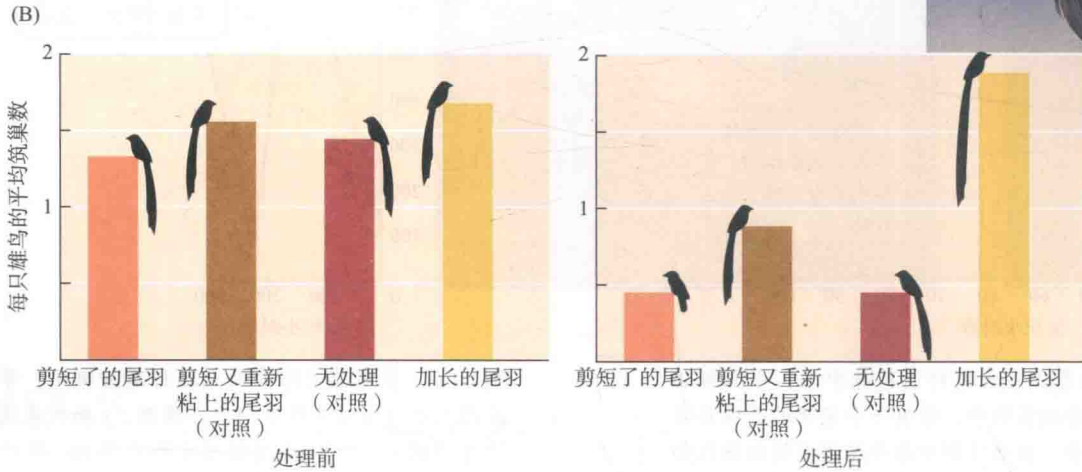
图 11.9 在实验室培养的大肠杆菌种群中, 等位基因频率因为搭车现象而上下波动。y 轴代表选择上中性的 his^- 等位基因相对于野生型 his^+ 等位基因的频率。如果携带 his^- 的细胞在另一个位点产生有利突变, 则 his^- 等位基因的频率会增加, 如果在 his^+ 细胞中发生更有利的突变, 则 his^- 的基因频率会降低。(来自 Nestmann and Hill 1973)

雄性生殖成功率

许多求偶的雄性动物具有精美的形态特征用于展示; 公鸡是个大家熟悉的例子。达尔文设想其中某些特征是通过雌性对雄性的选择而演化而来的, 具有华丽特征的雄性比那些不那么华丽的雄性享有更高的繁殖成功率(见第 15 章)。Malte Andersson (1982) 用长着极长尾羽的雄性长尾寡妇鸟 (*Euplectes progne*) 验证了这个假设。他将某些野生雄鸟的尾羽剪短, 把剪下来的部分粘到其他雄性个体的尾羽上, 使其尾羽远超出自然的长度。他观察到, 正如达尔文假说所预测的, 在人工加长尾羽的雄鸟的领地中, 新巢的数目最多, 成为其繁殖成功率增加的证据(图 11.10)。

雄性孔雀鱼 (*Poecilia reticulata*) 具有变化多端的彩色斑纹。在南美洲特立尼达岛 (Trinidad), 它们的主要天敌是矛丽鱼 (*Crenicichla*), 在有这种天敌栖息的溪流中, 雄孔雀鱼比在没有天敌的环境中斑点更小, 且颜色对比度也小。John Endler (1980) 将 200 条孔雀鱼从矛丽鱼栖息的溪流中转移到没有这种捕食者的环境中。大约 2 年后 (15 代), 他发现新建立的种群个体身上带有更大且色彩更斑斓的纹饰, 看起来与自然栖息在没有矛丽鱼的溪流中的种群相似。Endler 同时也在温室的人工大池塘中做实验。当孔雀鱼种群在这些池塘中生长 6 个月后, 他将矛丽鱼引入其中 4 个池塘, 把危险性低一些的捕食性溪鱗鱼 (*Rivulus*) 放入另外 4 个池塘, 并保留两个没有天敌的种群作为对照。4 到 10 代连续统计的结果表明, 每条鱼平均斑点数及斑点的明亮程度在没有矛丽鱼的水池中有所增加, 而在有矛丽鱼的水池中则降低(图 11.11)。拥有更多更鲜艳斑点的雄鱼交配成功率

图 11.10 性选择的例子。(A) 在领地上飞行的雄性长尾寡妇鸟 (*Euplectes progne*)。(B) 改变尾羽长度对雄性交配成功率的影响, 用每个雄鸟领地中新巢的数目来衡量。每种实验处理用 9 只雄鸟, 共有 4 种不同的处理: 分别剪短或者加长尾羽, 并将两种类型进行对照: 一种尾羽剪断又重新粘上, 另一种不做任何处理。(B 来自 Andersson 1982)



高, 但它们更容易被矛丽鱼发现而被捕食。

这些实验表明自然选择在于交配成功率差异造成繁殖成功率的不同——就是达尔文所说的性选择。孔雀鱼的实验同时也说明一个性状会承受相互矛盾的选择压 (如性选择和捕食), 那么演化的方向就取决于哪一个更强。事实上, 许多有利性状同时也有相应的弊端, 通常被称为代价 (cost) 或权衡 (trade-off)。

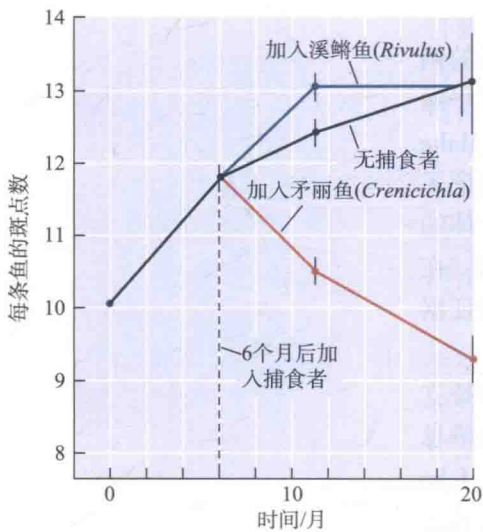


图 11.11 孔雀鱼实验种群中雄性彩色斑纹的演化。种群建成 6 个月, 在有些种群中放入成年孔雀鱼的主要天敌 (矛丽鱼), 有些种群中放入幼年孔雀鱼的天敌 (溪鱗鱼), 后者捕食效率较低, 而对照种群不受捕食者干扰。4 代和 10 代之后, 记录孔雀鱼身上的斑点数。竖线表示雄鱼间的变异。(来自 Endler 1980)

群选择

一种小甲虫 (赤拟谷盗, *Tribolium castaneum*) 在库存的谷物中繁殖, 并可以在面粉中饲养。幼虫和成虫可以面粉为食, 但也吃卵和蛹 (同类相食)。Michael Wade (1977, 1979) 在三种处理方法下分别建立了 48 个实验种群 (图 11.12A)。每个种群起始个体来源于同一世代的 16 只成虫。处理 A 中, Wade 特意选择了大种群, 让 48 个种群中每代、每个种群的 16 只成虫都选自甲虫数最多的那几个种群 (48 个种群中)。处理 B 中, 选择目标是小种群, 同样的方法, 只选择来自小种群的成虫。对照种群 (处理 C) 则简单处理为把成虫转移到新的面粉瓶中: 每个种群在每个面粉瓶中只繁殖一代。

经过 9 代, 三种处理的平均种群大小均有所下降, 处理 B 的下降幅度最大, 处理 A 最小 (图 11.12B)。净生殖率也下降了。处理 C 中, 下降必然是由种群内的演化造成的, 是通过自然选择作用于每个种群内不同基因型个体实现的。这是个体选择的过程, 与作用于孔雀鱼斑纹的选择属于同一类型。但在处理 A 和处理 B 中, Wade 施加了另一个水平的选择, 即根据每个群的表型特征, 也就是种群大小, 来决定某

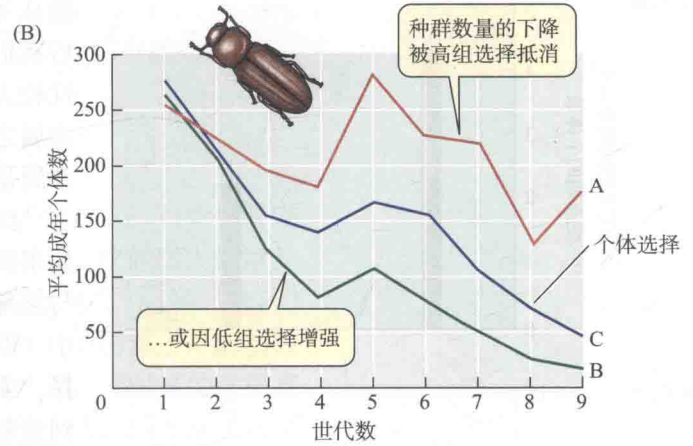
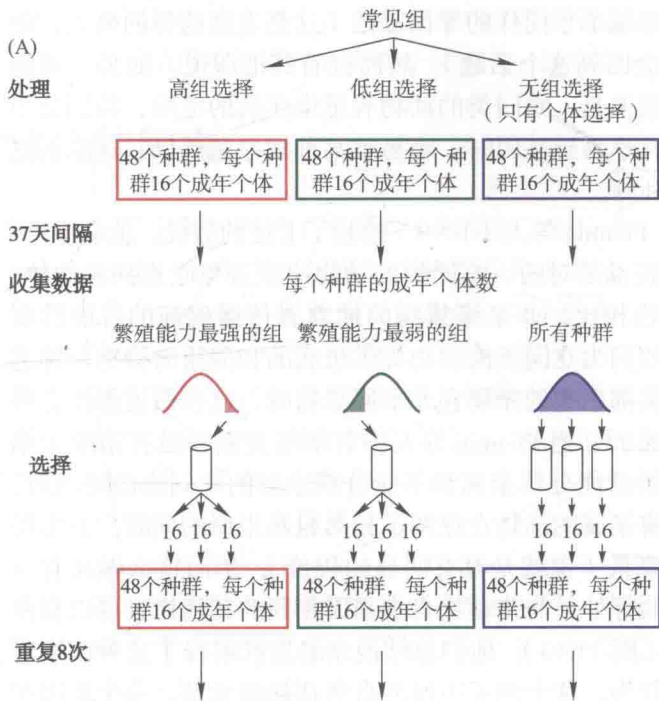


图 11.12 个体选择和组选择对一种面粉甲虫 (*Tribolium castaneum*) 种群大小的影响。(A) 实验设计。根据每代起始种群的不同来源施加群选择, 即一个实验组来自繁殖率最高的种群 (处理 A), 另一个实验组来自于繁殖率最低的种群 (处理 B); 对照实验组 (处理 C) 中, 所有种群都可继续繁殖, 因此没有群选择, 其中的任何改变都归因于种群内个体间的自然选择。(B) 三种处理下平均成年甲虫数的改变。(来自 Wade 1977)

些种群, 及一组种群 (群) 继续繁殖而其他的则不能继续繁殖。这个过程称为群选择 (group selection), 或群间选择 (interdemic selection), 是种群内针对不同基因型个体选择之外的另一种选择。我们必须将种群内选择和种群间选择区分开。

对照种群 (C) 的种群大小降低似乎是与适应相违背。然而 Wade 发现, 与原始种群, 也就是最初实验来源的种群相比, C 种群中的成虫更倾向于吃同类的蛹, 且在与其它甲虫共处于狭小的空间时, 雌虫产卵数下降。对于甲虫个体来说, 同类相食是获取蛋白质的有益途径, 并且当雌虫觉察到共存的其他甲虫可能吃掉它的卵时, 不产卵可能是有利的。尽管这些性状可能对个体有利, 但对种群来说却不利, 导致了增长率的下降。

通过对小种群的选择 (处理 B) 实验, Wade 再次证明了上述的趋势。然而在处理 A 中, 在群水平上对大种群的选择与种群内的个体选择结果相反。与 C 种群相比, 处理 A 中的甲虫在有其他甲虫存在时生育力更强, 并且吃同类的卵及蛹的可能性更小。因此群间的选择改变了演化的方向。

这个实验表明, 自然选择可能造成种群大小及增长率的下降, 尽管个体变得更加适应了。同样也说明选择可能作用于两个层面: 个体之间和种群之间。在这个例子中, 群之间的选择是人为施加的, 因此该实验只说明这是可能发生的, 但在自然界中它的重要性如何是个有待解决的问题。

亲缘选择

接着同类相食的话题, 虎蠊 (*Ambystoma trigrinum*) 的水栖幼体通常会发育出一种特殊的表型, 即猎食更小的同类幼体。大多数 (但不是全部) 吃同类的动物倾向于避免吃掉近缘亲属, 比如兄弟姐妹。关于演化出这种对亲属区别对待的原因, 人们提出了一个假说: 影响放过自己兄弟姐妹行为的等位基因频率理应增加, 因为不但执行该行为的个体拥有该等位基因, 被它放过的兄弟姐妹也很有可

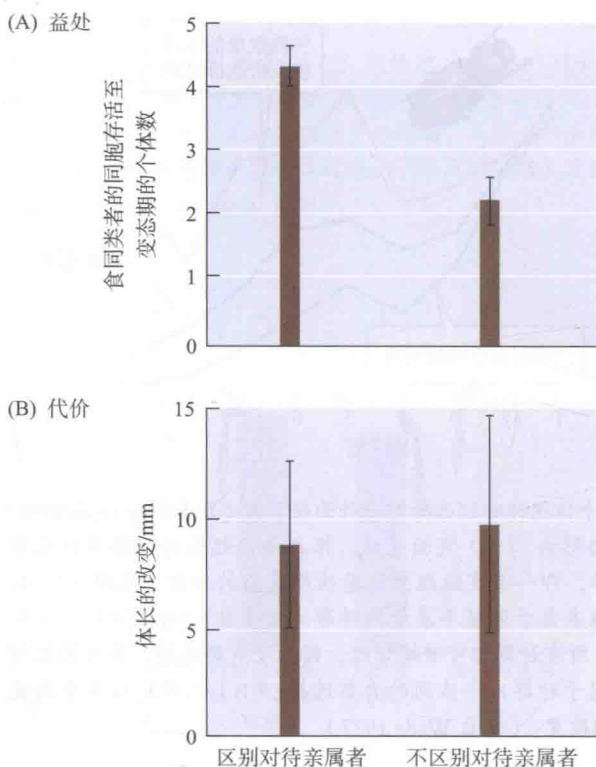


图 11.13 吃同类的虎螈 (*Ambystoma tigrinum*) 识别亲属的行为在遗传上的获益和代价。(A) 能识别亲属的虎螈从放过其兄弟姐妹的行为中获益, 因为兄弟姐妹含有与它们相同的基因。(B) 至少在它们体长的生长速率方面, 能识别亲属的虎螈的适合度没有降低, 即没有代价。(来自 Pfennig et al. 1999)

能从父母那继承了同样的等位基因 (这是亲缘选择的概念, 随后我们还会回到这个话题)。然而也有其他假说, 如另一可能性较大的假说是, 吃同类的动物有感染疾病的危险, 特别是当亲属之间共享易感基因时, 容易被某种病原菌感染, 这时不吃亲属是有利的。

David Pfennig 等人 (1999) 检验了上述的假说。他们推论, 如果疾病假说是对的, 吃同类的动物应该避免吃患病的幼体; 与亲缘猎物相比, 非亲缘猎物向捕食者传播疾病的可能性要小。但当他们为吃同类的动物提供患病的和健康的猎物两种选择, 或提供都患病的亲属和非亲属猎物时, 这些假说都没有得到验证。然而, 当 Pfennig 等人将有亲缘关系和没有亲缘关系的猎物提供给能分辨亲属和不能分辨亲属的吃同类的动物时, 发现能分辨亲属的动物在保留了兄弟姐妹生命的同时, 其生长速率并未降低 (也就是没有明显的代价); 然而这么做还有一个遗传上的好处: 与该动物自身基因相同的其他拷贝得以在种群中保存 (图 11.13)。他们总结说亲缘选择解释了这种区别对待亲属的行为。这个例子引出的自然选择概念是, 一个基因在频率上的改变可能是因为该基因对自身不同拷贝的生存具有影响, 即使这些拷贝由同物种的其他个体携带。

自私的遗传元件

许多动植物物种存在“自私”的遗传元件 (“selfish” genetic element), 它们的传递速度比基因组的其他部分都快, 并对含有它们的生物体是有害的 (至少是不利的) (Hurst and Werren 2001; Burt and Trivers 2006)。许多这样的元件有偏分离 (segregation distortion) 现象, 为配子选择 (gametic selection) 的一种形式。许多偏分离的情况是由减数分裂驱动 (meiotic drive) 造成的, 严格来说是指一个等位基因在分离过程中更倾向于进入卵母细胞而不是极体 (原文中上述定义有误, “meiotic drive” 是指一种在减数分裂中由于同源染色体 / 等位基因的不等分离而影响一个种群遗传结构发生变化的综合机制——译者注)。

一个自私遗传元件出现偏分离现象的例子是家鼠 (*Mus musculus*) 的 t 位点。一个带有 t 等位基因和正常的 T 等位基因的杂合雄鼠, 其 90% 以上的精子都带有 t 等位基因, 因为它们会杀死带有正常等位基因的精子。在纯合情况下, 某些 t 等位基因导致胚胎死亡, 另一些会导致雄性不育。尽管对个体非常不利, 但偏分离的频率很高, 以至于有害的 t 等位基因可以在种群中达到较高的频率。还有一种自私元件是寄生蜂 (*Nasonia vitripennis*) 中被称为 psr 的小染色体 (父系性比例 “paternal sex ratio” 的缩写), 它主要由精子而非卵细胞传递。当一个卵细胞与含有这种染色体的精细胞受精时, 会引起父系其他所有染色体的损毁, 只留下母系的那套染色体。金小蜂和所有膜翅目昆虫一样, 双倍体卵发育成雌性, 单倍体卵发育成雄性。 psr 元件将雌性卵转变为雄性卵, 因而可以通过精子来保证它不断被传递下去, 尽管由此造成性比率的严重偏离可能会威胁到其种群的生存。

自私遗传元件有力地说明了自然选择的本质: 它就是繁殖成功率的差异 (在上述例子中针对的是基因), 而无须带来适应及任何方面的改善。这些元件同样

说明了不同层次的选择：在上述例子中，基因选择与个体选择作用相反。基因间的自然选择结果可能不仅对生物个体有害，还可能造成种群甚至物种的灭绝。

选择的层次

最后三个例子介绍了选择的不同层次，对应于生物组织的层次。科学哲学家 Samir Okasha (2006) 将较高层次的单元称为集体 (collective)，较低层次的单元称为粒子 (particle)。因此成对的集体/粒子的对应物可能是分支/物种、物种/种群、种群/个体、或者基因型/基因。如果集体 (如种群) 中的粒子 (如基因型) 在某些特征上有变异，该特征在集体之间的平均值将不同。有时这关系很直接：种群中个体体型大小的频率分布决定了种群的平均体型大小，因此属于其成员的总体特征。但是有些种群特征 (如丰度及地理分布) 不能以个体为单位来度量，尽管它们也是由个体属性造成的。这些特征被称为突生 (emergent) 或者相关 (relational) 特性 (Damuth and Heisler 1988)。聚合的 (aggregate) 和突生的特性都会影响到种群灭绝以及新种群产生的速率。值得注意的是，我们能区分一个集体中适合度的两种度量：集体成员的平均繁殖成功率，或者其产生“子代集体”的速率 (图 11.14)。

将不同层次的选择概念化从哲学上看是一个复杂问题，对此已有很多相关文献。例如，等位基因 A 和 a 决定一种昆虫体色的深和浅，且深色昆虫种群比浅色种群灭绝的速度慢，那么这种选择是发生在种群、个体、还是基因层次上？Okasha 认为我们可以“从基因的角度”来看，即等位基因 A 的频率增加是种群延续以及个体成功繁殖共同的结果。然而这种“视角”与基因选择不一样，后者要求造成基因频率改变的原因是作用于基因层次上，而不是作用于个体基因型 (如浅色昆虫更易被捕食者发现) 或者种群层次上。相比之下，自私的“反叛基因” (outlaw gene)，如小鼠中的 t 等位基因，是因其自身的活动而增加其频率，而不是依靠该基因所属的集体 (小鼠的基因型)，因此属于基因选择。

演化生物学家广泛地讨论了基因、基因型、种群以及物种层次上的选择 (Sober 1984; Okasha 2006)。选择也可能发生在其他层次，比如多细胞生物的细胞系之间，这是肿瘤发生的基础，演化生物学家同样在对此问题进行研究 (Pepper et al. 2009)。

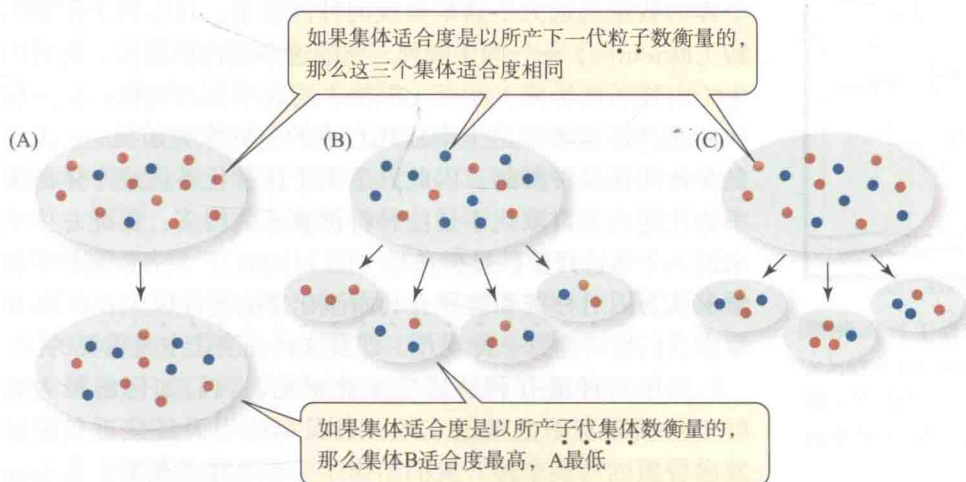


图 11.14 粒子和“集体”适合度的概念。红色和蓝色的小点表示每个粒子，如无性繁殖生物个体的两种不同基因型。每个蓝色的椭圆表示个体的集合。蓝色个体的适合度 (人均增长率) 比集体 A 中的红色个体高，比集体 B 的低，与集体 C 相同。集体 B 和 C 均通过移居的方式产生“子代集体”，但 B 的子代集体比 C 多，因此具有更高的适合度。(来自 Okasha 2006)

个体和种群的选择

说到“自然选择”，达尔文和现代演化生物学家通常指的是种群中表型和遗传上不同的个体在适合度方面具有的稳定差异。然而，人们（包括生物学家）大概知道一些说法，如牡蛎的高繁殖率是为了“确保物种的生存”，或羚羊的尖角可避免进行身体搏斗，因为“搏斗会导致物种的灭绝”。这些陈述显露了人们对于自然选择一个常见却是错误的理解。如果性状演化是由个体选择推动的——用适合度高的个体取代适合度低的个体，一代又一代循环往复——那么未来是否灭绝就不会影响到演化的进程。而且，利他行为（altruistic trait）——为了种群或物种的利益而降低个体适合度的一种特性——就不会在个体选择下演化出来。当利他基因型与非利他基因型在一起时，利他基因型频率必然会下降，因为其携带者产生的平均后代数与其他基因型携带者相比更少。相反地，如果一个种群中只有利他基因型，那么一个自私的突变体——“骗子”——将会不断增加直至被固定下来，尽管由这种自私个体组成的种群面临很高的灭绝风险（图 11.15）。

然而通过某种方式，可能演化出对种群有利而以个体为代价的性状，那就是群选择：遗传组成不同的群在生存或繁殖上的差异。例如，由自私基因型组成的种群，如繁殖率高却会耗尽食物储备，其灭绝的速度要高于由利他基因型组成的繁殖率低的种群。如果这样，具有利他个体的群会更好地生存下来，那么整体上物种会演化出利他主义，尽管群内的个体选择方向相反（图 11.16A）。

George Williams（1966）在其颇具影响力的《适应和自然选择》一书中批判了由 V. C. Wynne-Edwards（1962）修订的群选择假说。Williams 争辩道，有利于种群及物种而非个体的适应假设是不存在的：要么相关的特征根本不是适应，要么可以用对个体有益或者个体基因有益来合理地解释。例如，许多物种的雌性在种群密度大时产卵数减少，并非为了物种的利益去保证有丰富的食物储备。种群密度高时，食物稀缺，雌性根本无法形成那么多卵，其降低的生殖力是生理上的必然结果，而非适应。此外，雌性个体在这种情况下形成更少的卵确实更合适，这样可以积蓄能量维持到食物丰富的时候再产生更多的卵。

Williams 依据一个简单的论点对群选择提出异议：生物个体的数量远远大于其聚集成种群的数量，且生物个体的周转（turn over）——即生和死——的速率远比种群大，种群的生（由移居而形成）和死（灭绝）的速率都相对低。任一层次的选择都需要以出生率或死亡率的差异作为前提——无论是个体间还是种群间。因此，适应个体替代不适应个体的速率要比适应种群取代不适应种群的速率大得多，因此总体上来说，个体选择要胜过群选择（图 11.16B）。大多数演化生物学家认为因对种群和物种有利而演化出的特性极少。在第 16 章中我们将讨论另一种观点，即群选择在演化中是重要的。

如果对种群有利的适应如此罕见，我们如何解释为蚁群工作而自身不生殖的工蚁，以及那些当天敌接近鸟群时发出警报的鸟类个体？人们给出了一些可能的解释，William

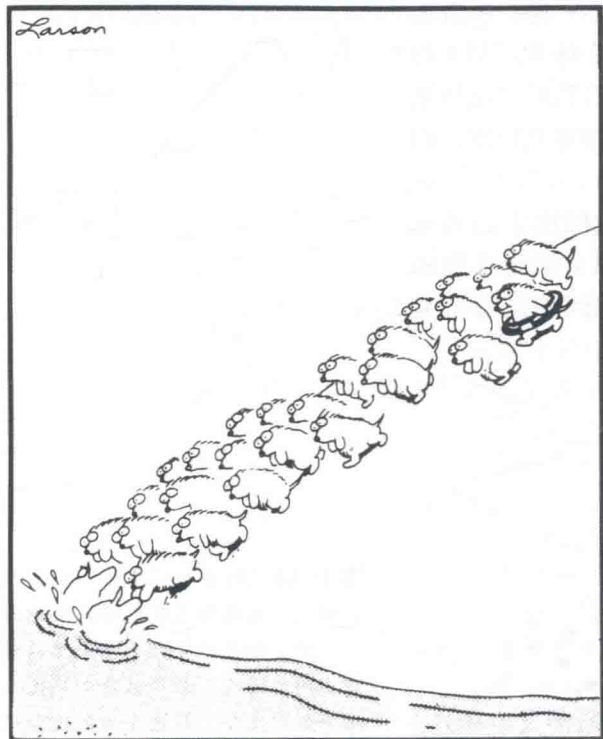


图 11.15 著名的旅鼠自杀之谜：据说为了防止种群过度增长，它们会一同冲进大海。漫画家 Gary Larson 在《远方》（The Far Side）一图中，阐明了“骗子”原理，说明为何有人认为不可能演化出利他行为。（旧金山 Chronicle Features 允许翻印）

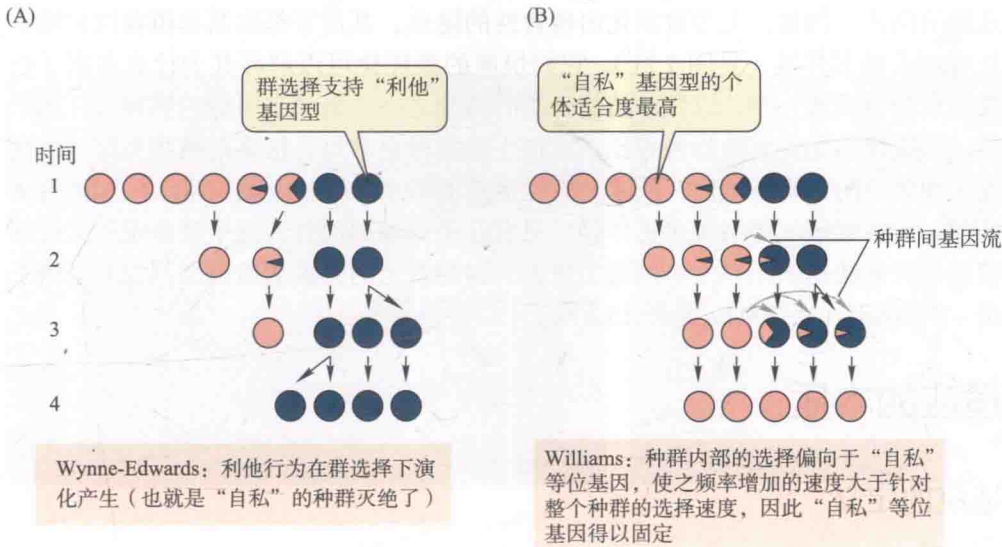


图 11.16 群选择和个体选择的冲突。圆圈代表物种中的一个种群，对四个时间点进行追踪调查。有些新种群会通过已建成的种群个体移居而产生，也有一些种群灭绝了。每个圈中蓝色和粉色的部分代表种群中“利他的”和“自私的”基因型比例。假设具有自私基因型的个体适合度更高。横向箭头表示种群间的基因流。(A) 如果带有自私基因型的种群灭绝速率很高，则通过群选择可能会演化出利他性状。(B) Williams 的论点：因为个体选择的作用速度远比群选择大，种群内的自私基因型频率增加很快，并有可能通过基因流的方式扩散进入利他者的种群中。因此自私基因型得以固定，尽管它会加大种群灭绝的速率。

Hamilton (1964) 提出的解释是：这些看似利他的行为是由**亲缘选择** (kin selection) 演化而来的，从基因的“视角”最好理解（见第 16 章）。如果利他行为的受益者与具有利他行为的个体有亲缘关系，那么种群中决定利他行为的等位基因频率就会增加（见图 11.13）。因为一般来说，利他者的亲属比种群中的其他成员更可能携带利他基因，因此尽管是以自身适合度为代价，当利他者增加了其亲属的适合度时，利他基因的频率也会同时增加。我们可以将亲缘选择定义为一种选择，在该选择中，等位基因适合度的差异是由这些基因的携带者影响了与其有亲缘关系个体的生殖成功率造成的，而这些亲属从其前辈那里继承了共同的等位基因。

物种选择

当所讨论的群是物种时，生物群之间的选择就称为**物种选择** (species selection)，并且某些特征与物种形成或灭绝的速率存在相关性 (Gould 2002; Jablonski 2008b; Rabosky and McCune 2010)。物种选择的结果是使具有不同特征状态的物种的比例随时间而改变 (图 11.17)。物种选择不会影响生物的适应性，但是会影响全球生物的差异——生物特征的多样性。

某些作者将“物种选择”同时用于“聚合”以及“突生”的集体特征，而有些则仅把它限制于物种“突生” (emergent) 的特性上。白垩纪软体动物在地质上的持续时间和它们的地理分布范围大小相关，可被认为是一个突生的属性；再者，亲缘关系相近物种的分布范围大小相似，因此在物种水平是可“遗传”的 (Jablonski 1987; Jablonski and Hunt 2006)。物种选择与物种水平的遗传相结合，可能导致物种平均分布范围大小在很长时期得以逐渐增加，但是白垩纪 - 第三纪 (K-T) 大规模灭绝事件打断了所有的变化趋势，此时分布范围大小不会对物种生存机会产生任何影响。

许多聚合性状似乎影响到了多样化的速率，因此是物种

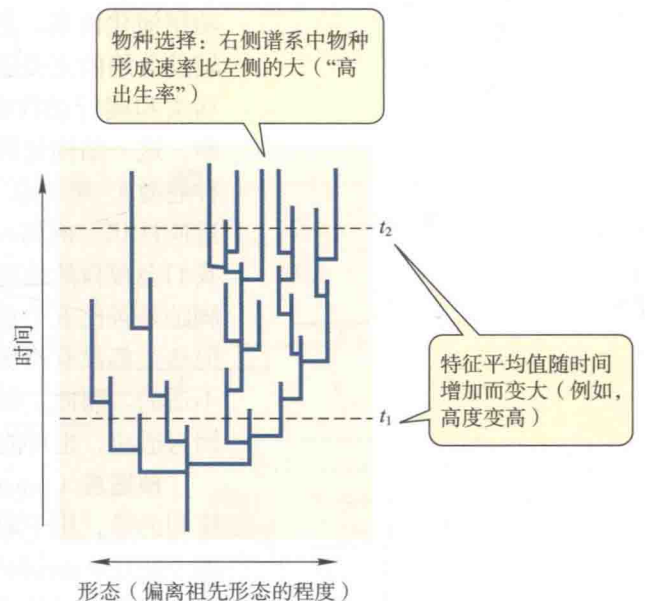


图 11.17 由物种形成速率和形态学特征（如体型大小， x 轴）的关联性导致的物种选择。大体型谱系的物种形成速率高，相当于个体选择中生物个体出生率高。某个物种特征的平均值在时间 t_2 (上面的虚线) 时比时间 t_1 (下面的虚线) 时大。(来自 Gould 1982)

选择的例证。例如，大多数演化出植食性的昆虫，其谱系都比其非植食性姐妹群具有更大的多样性（见图 7.21）。它们快速的多样化可以解释其为什么占据了已知昆虫种类大致一半，以及动植物种类的四分之一。另一个可能的物种选择例子是，与近缘的无性繁殖物种相比，有性生殖物种更常见。很多动植物类群都产生过无性繁殖的谱系，然而，从其与有性生殖的近亲在遗传上具有极大的相似性来推断，无性繁殖的谱系大多更年轻，只有几个有趣的例外。这个现象说明无性繁殖谱系灭绝的速率比有性生殖谱系更大，因为古老的无性繁殖类型都没有维持下来（Normark et al. 2003；见图 15.2）。

适应的本质

适应的定义

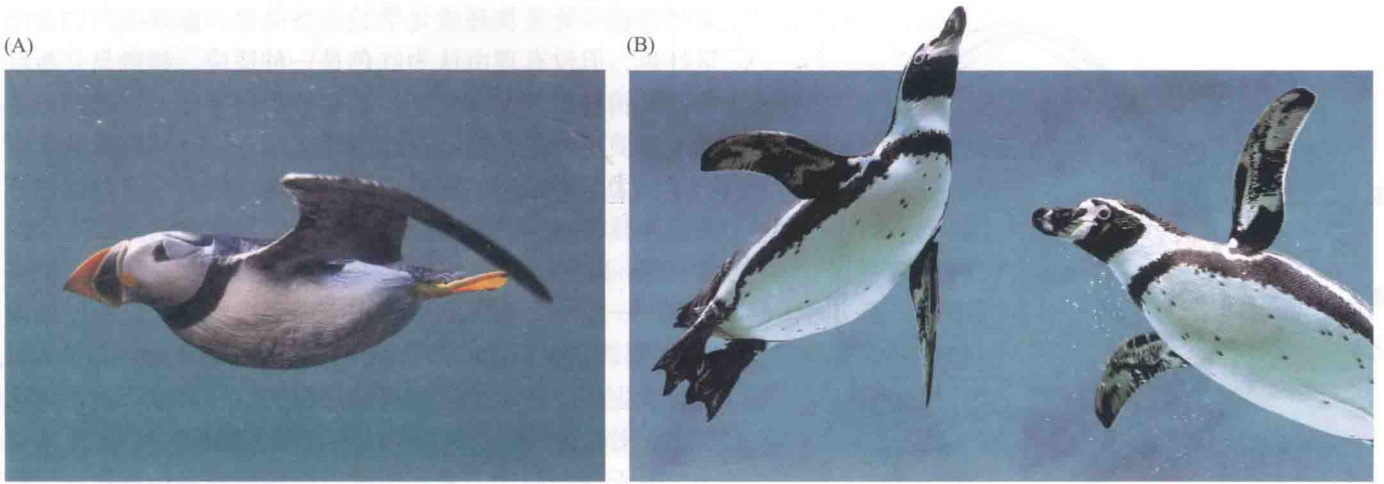
所有生物学家都认为，适应性性状是能增强适合度的性状，这种增强至少是相对于其他某些性状而言的。然而，其中一些人还将历史的观点吸纳进了适应的定义。

Kern Reeve 和 Paul Sherman（1993）提出了一个与历史无关的定义：“适应是在特定环境下，一组特定的变异中适合度最高的表型变异。”这个定义只考虑与其他变异相比，适应性性状对适合度所产生的当前效应。另一个极端，Paul Harvey 和 Märk Pagel（1991）认为“能够称之为适应的性状，必须是为响应特定选择因素所演化出来的衍生性状。”这个基于历史的定义要求我们判断某个性状对适合度的影响，应以该性状的祖先状态对适合度的影响为基准。系统发生学及古生物学的数据可能会提供有关祖先状态的信息。

如此强调历史，是因为某个特征的状态可能只是系统发生史上的一个结果，而非适应。达尔文清楚地认识到，一个性状可能是有利的，但并非是为了今天的功用演化而来，甚至不是为了任何功用：“年幼哺乳动物头骨的骨缝已经发展成辅助分娩的完美适应，无疑它有助于这一动作，甚至是必不可少的；但是年幼的鸟类和爬行动物也有骨缝，而它们只需从破碎的蛋壳里逃离出来。我们可以推断，这一结构是因符合生长规律而出现的，之后被高等动物的分娩所利用”（《物种起源》，第 6 章）。无论如何，我们应该基于这样的视角来设定一个性状是否是适应性性状。例如，我们知道鸟类羽毛有多种多样的色彩式样（见图 9.1A），所以我们会很自然地问，近缘物种颜色的差异是否也有适应意义？但是，问鹅的四个脚趾是否比五个更适应就毫无意义，因为鸟的祖先丢失了第五个脚趾，并从此任何鸟类都没有再次获得。可能是因为遗传发育上的限制，五个脚趾对鸟类来说是不适的。因此，如果我们问为何某个物种有这一性状而非另一性状，答案可能是因为适应，也可能是因为系统发生的历史原因。

预适应（preadaptation）是指偶然发挥了新功能的特征。例如，鸚鵡有坚硬、锋利的喙，用于取食水果和种子。当家羊被引入新西兰时，便遭受了当地啄羊鸚鵡（*Nestor notabilis*）的攻击。啄羊鸚鵡会撕开羊皮吃下面的脂肪。它们的喙意外地开发出新功能，可被看成是对撕开羊皮的预适应。

用来发挥新功能的预适应被称为**扩展适应**（exaptation）（Gould and Vrba 1982）。例如，海雀科鸟类的翅膀可被看作是对游泳的扩展适应：这种鸟可以在空中飞行，也可在水下“飞翔”（图 11.18A）。扩展适应可能会在选择压力下被进一步修饰，以适应某个特征的新功能：企鵝的翅膀被修饰成鳍，适合游泳而不



适于在空中飞翔 (图 11.18B)。有些蛋白质“扩展”出新功能,有些还能发挥双重作用 (Piatigorsky 2007)。例如,动物眼晶状体中多种多样的晶状体蛋白是由某些在系统发生树上广泛分布的蛋白质演化而来,包括维持细胞功能稳定的应激蛋白,以及乳酸脱氢酶等一些酶类 (图 11.19)。某些情况下,同种蛋白质同时发挥其原始功能和新功能,如爬行动物和鸟类的 τ -晶状体蛋白,同时也有 α -烯醇酶活性;另一些情况下,祖先基因发生重复,其中一份拷贝编码的晶状体蛋白存在一些氨基酸替换。扩展适应在演化产生新适应的早期阶段很常见。

图 11.18 扩展适应和适应。(A) 作为海雀科的成员,如大西洋海鹦 (*Fratercula arctica*),其翅膀可看作水下“飞行”的扩展适应。(B) 企鹅 (图中是秘鲁企鹅 Humboldt penguin, *Spheniscus humboldti*) 具有能在水下高效移动的翅膀,其翅膀上的变化则被视为一种适应。

认识适应

不是所有的性状都是适应的。生物的性状还有另外几种可能的解释。第一,

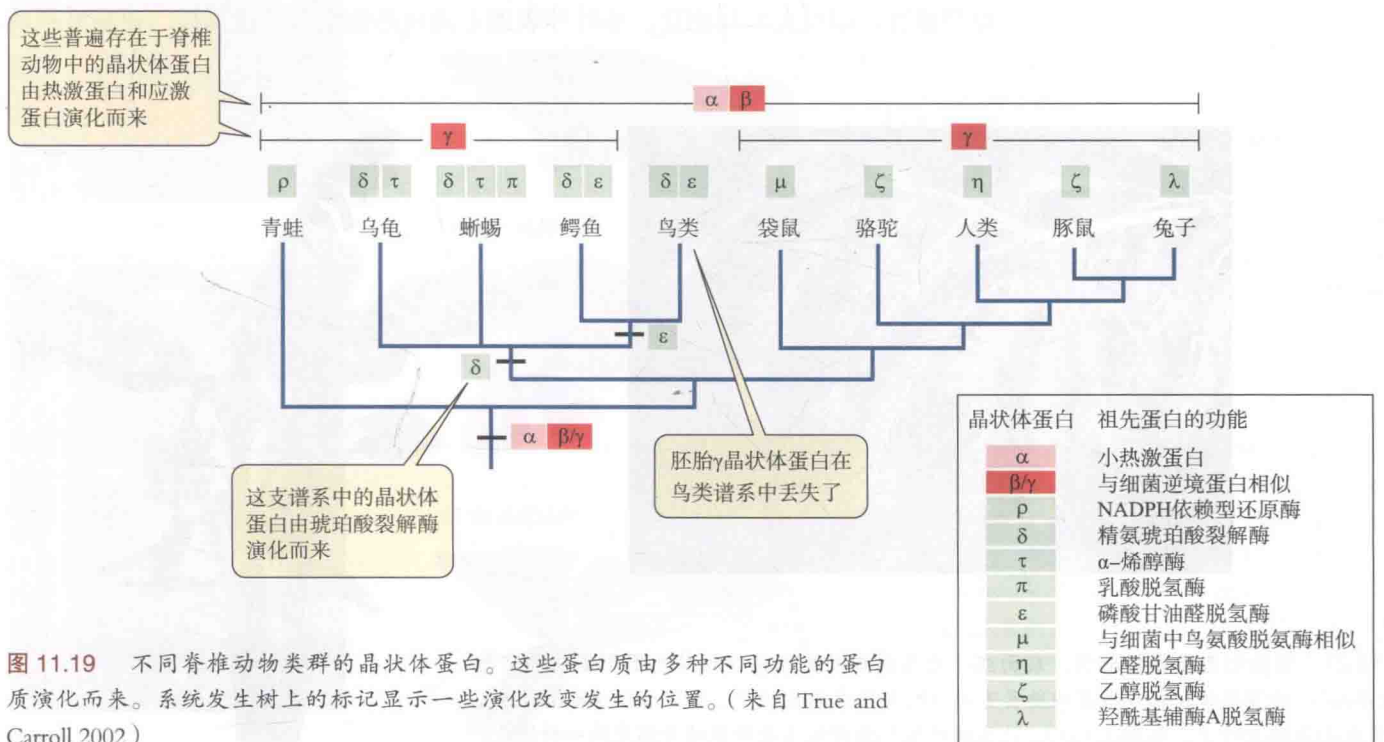


图 11.19 不同脊椎动物类群的晶状体蛋白。这些蛋白质由多种不同功能的蛋白质演化而来。系统发生树上的标记显示一些演化改变发生的位置。(来自 True and Carroll 2002)

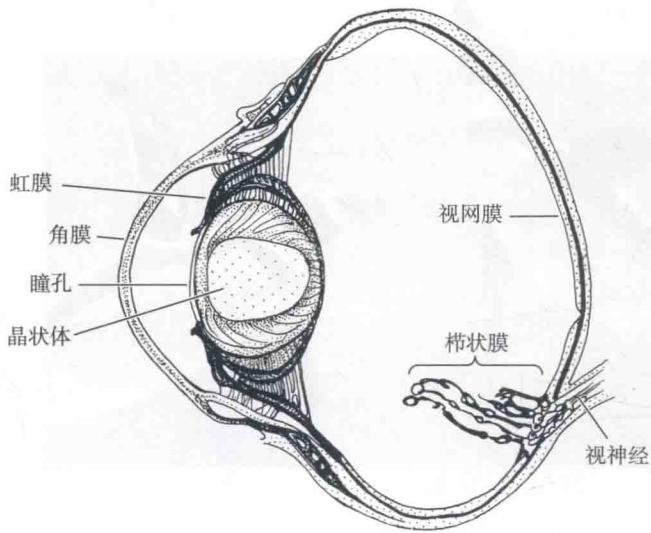


图 11.20 鸟类眼的矢状切面，展示栉状膜。在 30 余个有关栉状膜功能的假说中，可能性最大的是它向视网膜供氧。（来自 Gill 1995）

某些性状可能是物理或化学的必然结果。血红蛋白使血液呈红色，但没有理由认为红色是一种适应，红色只是血红蛋白结构的副产品。第二，某些性状可能是通过随机的遗传漂变演化产生，而非自然选择。第三，某些性状的产生不是因为它有适应的优势，而是因为和另一个有利性状相关联（其中一类关联在遗传上称为搭车现象，这在本章前面 Atwood 的细菌实验例子中已经提到；而另一种是一因多效性——即一个基因能够作用于多个性状并产生不同的表型）。第四，正如之前的章节所述，某个特征的状态可能是系统发生历史的结果。它可能是祖先的特征状态，正如达尔文在对头盖骨缝线的分析中所发现的那样。

由于存在如此之多的假说，许多研究人员认为在没有证据的情况下，我们不应该轻易认定某个性状是一种适应 (Williams 1966)。这并不是否认许多甚至大多数的生物性状是适应性的。有若干方法可以推断一个性状是否是对某些特定功能的适应。在这章只是简单地提及这些方法，而在后面的章节会有大量的举例说明。这里描述的方法只适用于表型性状；下一章中，我们将描述如何从 DNA 序列数据推测选择的信息。

用于表型性状；下一章中，我们将描述如何从 DNA 序列数据推测选择的信息。

复杂性 尽管我们不能立即猜到某个性状的功能，但如果这个性状是复杂的，我们常常猜想它有适应性的功能，因为复杂性除了依靠自然选择之外无法演化出来。例如，在鸟类眼视网膜前，有一个奇特的、高度血管化的结构，称为栉状膜（图 11.20）。最近才有证据表明栉状膜为视网膜供氧，而之前因为它的复杂性并在鸟类中普遍存在，人们始终推测它具有重要的功能。

设计 推测一个特征的功能，通常可以用工程师要完成某种任务所做的设计，或者对功能所做的预测模型来类比。例如，许多生长在炎热环境中的植物的叶子都分裂成细密的小叶片，或者沿裂缝裂开（图 11.21）。这些性状与一个预测模型相符，即与大叶片相比，小叶片表面上薄而热的空气“边界层”更易被风吹



图 11.21 功能形态学分析表明，表面积小比表面积大更容易摆脱其周围形成的热空气“边界层”。许多热带植物和沙漠植物具有由小叶片组成的大叶子，如 *Acacia karroo* (A)，或裂成小条的大叶子，如香蕉 (B)。这些树叶的形状被认为是降低叶片温度的一种适应。

散，因此分裂的叶片会使其温度有效地降低。功能形态学和生态生理学研究的的就是这一类问题。

实验 实验表明，如果某个特征能促进生存和繁殖，或者促进某些行动（如运动或防御），那么相比于拥有其他特征的个体，这个特征很可能增加个体的适合度。例如，许多花器官的特征从昆虫传粉转向鸟类传粉，这样的特征在许多植物谱系中呈现出趋同演化（图 11.22A）。有假说认为，其中一些特征促进了鸟类传粉，而另一些则阻止了蜂类传粉，因为蜂会将花粉聚成一团并喂给它们的幼虫，因此是低效的传粉者，Maria Castellanos 等人（2004）检验了这个假说。他们对由蜂类传粉植物的花动了“手术”，使其外形与近缘的蜂鸟传粉植物的花特征相似（图 11.22B-E）。然后他们记录了被改造后的花由大黄蜂和蜂鸟传粉的情况。结果显示，蜂类传粉植物具有典型的“下唇”，是蜂着陆的平台（图 11.22B），它在一些鸟类传粉植物中会缩小或消失，因为这样可以阻止蜜蜂传粉（图 11.22C）。鸟类传粉植物伸出花冠的花药也是一种“抗蜂”的适应（图 11.22D）；另外，窄小的花冠筒则同时“促鸟”和“抗蜂”：它迫使蜂鸟带走更多的花粉，且防止蜂类轻易地得到花蜜。

对比法 推测某个特征适应意义非常有效的一种方法是对比法（comparative method），就是通过不同物种间的比较以提出或检验针对适应或者其他演化现象的假设。这种方法利用了趋同演化所提供的“自然演化实验”。如果某个特征在不



图 11.22 适应假说的实验验证。(A) 蜂类传粉的 *Penstemon strictus* (上) 和蜂鸟传粉的 *P. barbatus* (下)。(B-E) 实验中模仿蜂鸟传粉的 *Penstemon* 属植物的花部特征，对蜂类传粉的 *Penstemon strictus* 花器官进行改造。(B) *P. strictus* 正常的花。改造包括 (C) 除去下唇“着陆平台”，(D) 重新接上雄蕊，使花药从花中探出，(E) 将花冠筒束紧。(B-E 来自 Castellanos et al. 2004)

同谱系中因为相似的选择压而独立演化出来，我们通常可以通过鉴定与其相关联的生态或其他选择因子来推测这个特征的功能。

例如，至少有六个以花蜜为食的鸟类谱系演化出了细长的喙（见图 3.8）。人类消化牛奶是另一个例子。乳糖是牛奶中主要的糖类，大多数成年人食用乳糖会感到不适，因为一旦成年，消化乳糖的根皮苷水解酶（简称乳糖酶）的表达水平就会被调低，所以不能很好地消化乳糖。然而，世界上某些人群，特别是在北欧和非洲，他们成年时乳糖酶也维持在高水平。牛奶和奶制品是这些人群传统食谱中的重要组成部分。成年人乳糖消化能力在不同人群中至少独立地演化了三次（Holden and Mace 1997; Tishkoff et al. 2007），其根源在于乳糖酶基因上游调控区单核苷酸多态性（SNP）造成的三个不同突变。DNA 序列证据表明，这些演化上的改变出现于奶制品食用习惯发生之后。相似的特征在奶制品饮食这类相似的生态环境下多次独立演化出来，很明显是对环境的适应。

生物学家通常基于某个模型来预测这种关联性，即在给定的选择压下，我们预期的适应性特征会重复地演化出来。例如，在一雌多雄交配的物种中，多个雄性个体的精子将通过竞争与卵细胞受精，因而产生精子数量更多的雄性将在生殖上占有优势。灵长动物中，精子的数量与睾丸大小相关，因此具有大睾丸的个体在一妻多夫的物种中比在一夫一妻的物种中具有更大的生殖优势。Paul Harvey 等人整理和分析了文献中关于不同灵长类动物交配行为和睾丸大小的数据。他们的分析结果与预期一致，即证实睾丸重量占身体重量的比值在一妻多夫类群中要明显大于一夫一妻类群的比值（图 11.23）。

这个例子引出了几点重要的信息。第一，尽管用于检验这个假说的数据早已发表，但在 Harvey 等人整理分析这些数据之前，这两个变量之间的关系并不为人所知，因为在提出适应假说之前没人想到要这么做。可以说关于适应的假说是富有成效的，因为它为我们提供了调查研究的新方向。

第二，因为之前并不知道睾丸大小和交配系统的关联性，这个假说提出了一种预测。演化理论带来的预测和许多其他科学学科一样，通常是针对我们采集数据时的发现提出的。演化理论的预测并不总能预测一个物种未来的演化路线。对可能的发现提出预测，并根据假说进行演绎推理，这就是假说-演绎法（hypothetico-deductive method），达尔文是第一个卓有成效地运用此法的典范之一（Ghiselin 1969; Ruse 1979）。

第三，科学家证明一妻多夫类群和一夫一妻类群的平均睾丸大小存在统计上的显著差异，因而支持他们提出的假说。这样做就必须有足够的数点——也就是足够大的样本量。另外，为了保证统计检验的有效性，每个数据点都应该是独立的。Harvey 等人本可以将狨属物种（marmosets）和圣柳猴属物种（tamarins）（狨科 Callithricidae）等 30 个物种作为独立的数据点，而非只使用一个，即他们本可以拥有更大的样本量。该科的所有成员都是一夫一妻，这个现象表明该科的一夫一妻制是单次起源的，并因未知的原因在所有的狨科成员中保留了下来：或许一夫一妻制对所有的物种都有利，或者存在一种内在的限制因素阻止了一妻多夫的

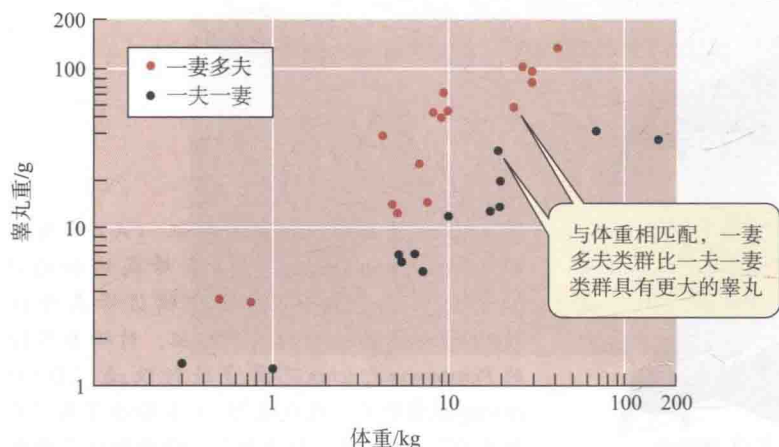
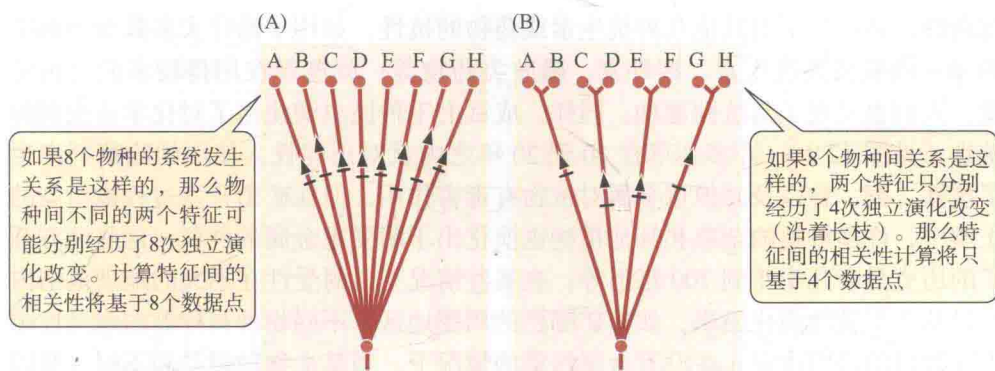


图 11.23 灵长动物一妻多夫类群和一夫一妻类群中，睾丸重和体重的关系。（来自 Harvey and Pagel 1991）



演化，尽管它可能是适应的。因为我们假设睾丸大小是针对交配系统演化的，我们一定会猜想猴科中不同的物种只代表了一种演化改变，而只能作为一个数据点（图 11.24）。因此，如果我们用趋同演化（也就是对比法）来验证适应的各种假说，我们就必须考虑在某种选择压下独立的趋同演化事件发生的次数（Felsenstein 1985; Harvey and Pagel 1991）。相应地，采用“系统发生独立对比法”（phylogenetically independent contrast）的一些方法经常被用于适应的比较研究中。

对适应性演化的观察

适应性演化的过程已记录在许多形态、生理及行为的历史数据中，特别是那些被引入新地区、或者生存环境受到人为改变的物种（Hendry and Kinnison 1999; Palumbi 2001; Smith and Bernatchez 2008）。例如，一些昆虫，像无患子甲虫（红肩美姬缘椿象 *Jadera haematoloma*; Carroll and Boyd 1992; Carroll et al. 1997），能很快地适应以新的植物为食。无患子甲虫以无患子科（Sapindaceae）植物的种子为食，用其细长的喙将种荚刺穿（图 11.25）。在美国德克萨斯州，其天然宿主植物无患子的种荚较小。然而，现在它们主要的宿主植物是来自亚洲的栲树（*Koelreuteria paniculata*），这是最近 20 到 50 年才变得常见的树种。栲树的种荚比无患子的大，因此当地以此为食的无患子甲虫种群喙的长度增加了 8%。在佛罗里达州，恰恰相反，以引进的台湾栲树（*K. elegans*）为食的无患子甲虫种群喙的长度缩短了 25%，台湾栲树同样来自亚洲，其种荚与当地无患子相比更扁更小。对新环境——即新的食用植物的适应，导致了它们在形态上的改变不仅很大而且迅速。

许多生物对新的有毒物质的抗性演化来得非常快（Palumbi 2001）。在青霉素广泛使用 3 年之后，抗青霉素的细菌就出现了。因“老”抗生素失效而研发的新抗生素又引发了新一轮的抗药性演化。抗甲氧苯青霉素的金黄色葡萄球菌（*Staphylococcus aureus*, MRSA），是医院里非常危险的病菌，它们不仅演化出对甲氧苯青霉素的

图 11.24 采用对比法时所遇到的系统发生关联性问题。假设我们在 8 个物种（A-H）中，通过计算两个特征间的相关性来检验有关适应的假说，比如睾丸大小（箭头）和交配系统（-）。（A）如果物种间的关系如这个系统发生树所示，那么每个物种的特征状态是独立演化出来的，如 - 和箭头所示，因此我们有 8 个样本。（B）如果物种间的关系如这个系统发生树所示，由于有共同的祖先，一对近缘物种的特征状态可能是相似的，而不是适应性独立演化的结果。有些人认为成对的两个物种不能作为检验假说的独立样本；在这种情况下我们只有 4 个样本。（来自 Felsenstein 1985）

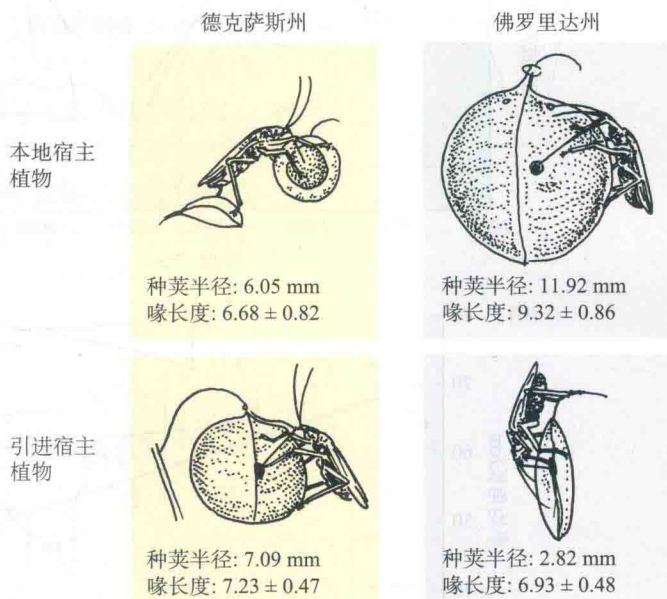


图 11.25 无患子甲虫 (*Jadera haematoloma*) 及其分布在德克萨斯州和佛罗里达州的本地和引进的宿主植物 (按比例绘制)。甲虫的喙是从头部伸出与身体呈直角的针状器官。图中绘出了每种宿主植物的平均种荚半径, 以及对应 *Jadera* 种群的平均喙长 (带有标准差)。喙长的迅速演化适应了新的宿主植物。(来自 Carroll and Boyd 1992)

抗药性，还产生了对其他几种抗生素或药物的抗性，如用于治疗大多数细菌感染的 β -内酰胺类抗生素、四环素、磺胺类药物等；就连现在用得较多的万古霉素，人们也发现了其抗性菌株。同样，成百上千种昆虫演化出了对化学杀虫剂的抗性（见图 12.9），许多杂草在 10 到 20 年之内就对田间投入使用的除草剂产生了抗性。铜、锌以及其他重金属对植物有毒害作用，但在矿山开发过程被污染的土壤中，许多种类的杂草和其他植物也演化出了耐受重金属的种群，这些地方开矿的历史只有几十年到 700 年不等；在某些情况下，耐受性在不大的地理范围内经过几十年就能演化出来，如锌矿围栏的周围地区。不同物种和种群的耐受性由不同数目的基因决定。在没有金属污染的情况下，当某个物种耐受和不耐受基因型的植株与其他物种一同竞争时，耐受型的相对适合度通常远低于不耐受型，暗示了适应是要付出代价的（Antonovics et al. 1971；Macnair 1981）。

商业化的过度捕捞已经使得许多种鱼类的种群近乎枯竭，并同时带来了演化上的改变（Kuparinen and Merila 2007）。许多物种都有体型变小和性早熟的趋势，因为人们更倾向于捕捞体型大的个体（见第 14 章）。某些物种的变化具有很明显的遗传基础，如大西洋鲑鱼（*Gadus morhua*）（图 11.26A）。相似地，针对大角羊（*Ovis canadensis*）以最大羊角为目标的狩猎方式导致了羊角向小型化演变（图 11.26B）。在这两个例子中，体现资源价值的品质因选择而变差了。

我们用最后一个例子说明对正在发生的气候变化可能出现的适应，这种气候变化是由人类产生的 CO_2 及其他温室气体造成的。自 20 世纪 50 年代，德国的一

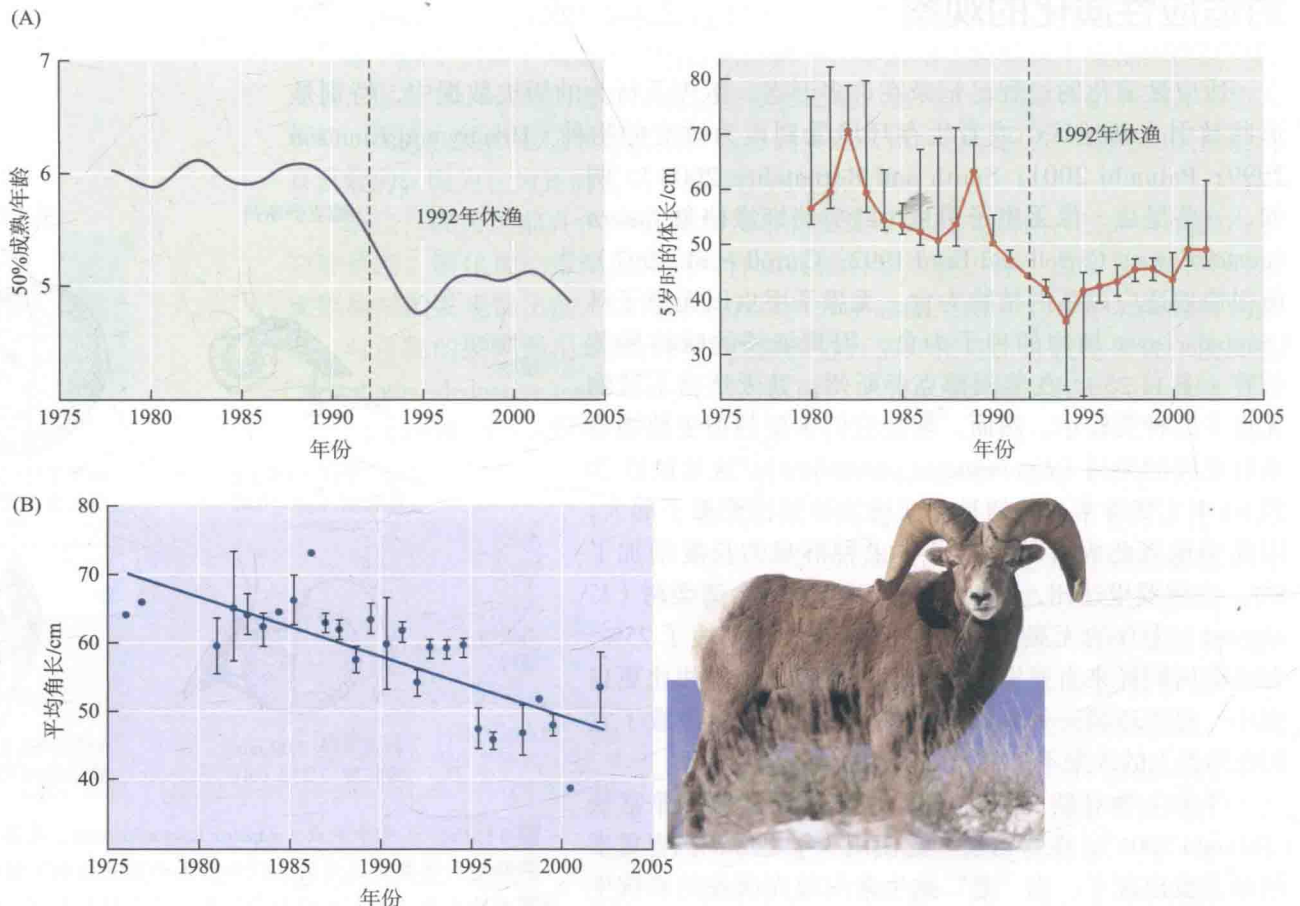


图 11.26 人类捕猎造成的演化改变。(A) 同龄的大西洋鲑鱼中成熟达 50% 的年龄持续下降（左图），直至 1992 年因为过度捕捞而休渔。5 岁时鲑鱼的体长（右图）同样在 1992 年之前持续下降。(B) 4 岁雄性大角羊的平均角长由于捕猎的选择而下降。（A 来自 Olsen et al. 2004；B 来自 Coltman et al. 2003）

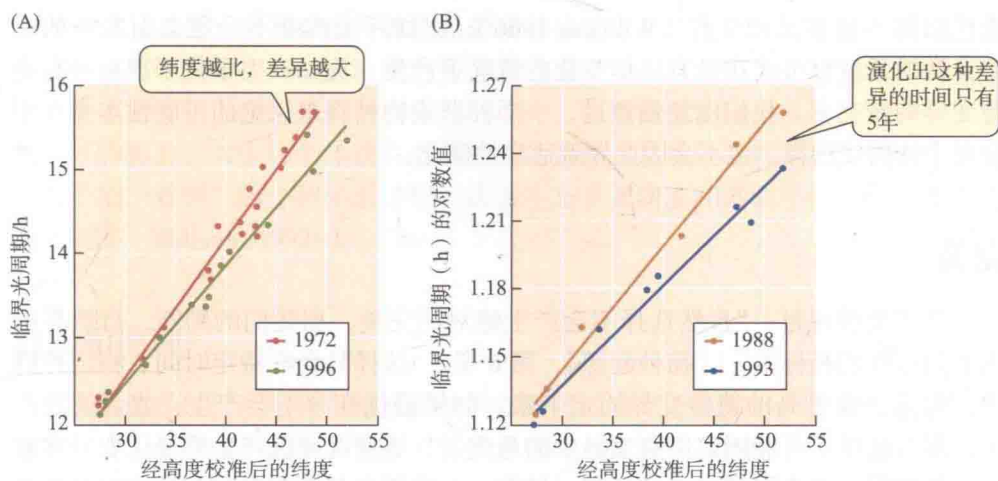


图 11.27 在北美洲，相同纬度的瓶草蚊进入休眠状态的临界光周期在 1972 年到 1996 年间呈下降趋势，尤其是更北部的种群。(A) 1972 年与 1996 年的数据比较。(B) 1988 年与 1993 年的数据比较。不同年份间的比较用两幅图分别展示，因为在 1972 年和 1996 年以及 1988 年和 1993 年的两组年份中，测量临界日长的方法不同。(来自 Bradshaw and Holzapfel 2001)

种欧洲鸣禽黑头莺 (*Sylvia atricapilla*) 不仅迁徙到地中海西部的传统越冬地区，还会迁徙到英国。这个向东北而不是东南的新的迁徙方向具有遗传基础，并是在近几十年内演化出来的 (Berthod et al. 1992)。越冬地点的改变可能是有利的，因为英国的冬季气温逐渐升高，并且相比地中海地区，从英国出发可在来年春天更早地返回德国。

昆虫的滞育是一种代谢活动处于低水平的生理状态，对于越冬生存至关重要。许多昆虫进入滞育的信号是光周期 (日长) 达到某个临界值，这是有遗传基础的。北方种群进入滞育时的日照长度比南方种群更长，因为纬度偏北的地区冬季到来得早，冬天到时白天还相对较长。William Bradshaw 和 Christina Holzapfel (2001) 在 1972 年到 1996 年间对从加拿大南部到佛罗里达同样地点的北美瓶草蚊 (*Wyeomyia smithii*) 种群进行了四次取样，并对它们的临界光周期进行了检测。他们发现北美瓶草蚊的临界光周期在此期间变短了：现在的昆虫在晚秋时才进入滞育 (图 11.27)。这种改变在最北边的种群最明显，符合预期，因为高纬度地区温度上升幅度最大。这个演化的速率是令人惊讶的，快到只需要 5 年的时间。

这些和许多其他例子都说明，物种的演化速率可以远远高于化石记录的平均演化速率——尽管时间尺度短得多。这些迅速的改变源于许多特征背后的遗传变异 (第 9 章所述)，以及种群在变化的环境中所经历的严酷的自然选择，特别是人类活动带来的环境变化 (见第 12、13 章)。

自然选择和适应所不具备的特性

最后通过介绍适应性演化理论中出现的几个常见的误解和错误推论，我们来总结这一章中对自然选择以及适应的基本特点的讨论。

适应的必然性

认为只要一个物种生存的环境改变，那么这个物种就必然会适应或者灭绝是一种幼稚的想法。并非所有的环境改变都会使种群缩减。尽管如此，即使环境的改变不会使物种面临灭绝，可能也会带来使得某些特性改变的选择，因为在新环境中某些特性相比于其他特征状态更能够促进生存和繁殖。例如，北极熊的白色毛发显然比棕色更有利，因为白色的熊更容易靠近猎物而不被发觉，但这不是说

棕色的熊不能在北极生存 (Williams 1966)。正如环境改变不一定会引发新的适应, 新的适应也可能在没有环境变化的情况下产生, 比如产生了优于现有所有遗传变异的新突变。我们已经强调过, 一个种群或物种将来灭绝的可能性本身并不会对个体构成选择, 也不会因此导致适应性演化。

完美

达尔文曾说过: “自然选择不会产生绝对的完美, 据我们的判断, 自然界也达不到这样的高标准”(《物种起源》, 第 6 章)。选择只会在特定时间、特定种群中, 将适合度更高的遗传变异固定下来。如果最优变异不会产生, 或者还没产生, 那么选择不可能固定所有变异中的最优者, 更何况可能产生的最优变异常常由于各种限制而达不到完美的标准。例如, 在能源和营养有限时, 植物有可能会向产生更多种子数的方向演化, 但会以减小种子的大小或者其他结构的大小为代价 (见第 14 章)。

进步

演化是否是“进步的”是个复杂的问题 (Ruse 1996)。“进步”一词带有目标的含义, 而我们知道, 演化是没有目的性的。即使我们不考虑“进步”中目的性的含义而只关注其“更好”, “更好”的标准也会随不同生物而异。对于如响尾蛇等大多数动物来说, 更好的学习能力或者更复杂的大脑并没有明显的适应性优势, 就像有效的毒液传导系统对人类也没有明显的适应性意义。对于“改善”或“效率”的考量必须与每个物种特定的生态位及所做的事情相联系。当然, 很多例子中的适应趋势可看作是在其特定环境中的进步。我们将在第 22 章中深入探讨这个话题。

自然的和谐与平衡

正如我们在本章前面提到的, 基因和生物个体水平的选择天生就是“自私的”: 增长最快的基因或者基因型在以降低其他基因及基因型频率为代价的情况下增加其自身频率。同种生物个体之间各种各样的自私行为, 从领地防御、寄生、直至杀婴行为, 着实令人震惊。确实, 生物间的合作需要特殊的解释。例如, 父母冒着自己暴露给天敌的危险为孩子觅食, 是一种合作行为, 但有一个显然的原因: 它的后代携带有它自己的基因, 包括决定这种行为的基因; 而与此相比, 不为后代觅食的个体其基因保留下来的可能性就更小。亲缘选择就是这种行为演化的例子, 而亲缘选择是种内合作行为演化的重要基础。

由于亲缘选择不适用于物种之间, “自然选择不可能使一个物种产生出全然对另一个物种有益的任何变异”(《物种起源》, 第 6 章)。如果一个物种表现出有利于其他物种的行为, 那么要么这种行为对实施者有利 (如蜜蜂为花传粉的同时也获得了食物), 要么是被其他物种欺骗或者操纵了 (如与兰花交配的昆虫)。大多数物种间的互利互助是相互利用的关系 (见第 19 章)。

我们在生态群落中可能观察到的平衡——所谓的自然界的平衡——同样反映不出为实现和谐所做的努力。我们看到捕食者和猎物共存, 不是因为捕食者在克制自己, 而是因为猎物的防御能力足够好, 或者捕食者的数量受到食物供给之外

的因素限制。氮元素和矿物营养在热带雨林中迅速且“高效”地循环，不是因为生态系统因效率被选择，或者其自身力求达到高效，而是因为它们在稀缺营养的竞争中，微生物演化出快速分解枯枝落叶的能力，而植物也演化出从这些分解物中获取营养的能力。对生物个体获取营养能力的选择的总体效果就是产生我们称之为生态系统“效率”的一种动态过程。认为生态系统向着和谐和平衡演化是没有科学依据的 (Williams 1992a)。

道德和伦理

自然选择仅仅指生物个体或者基因在繁殖成功率上的差异。因此不能用道德或不道德、公平或不公平、宽容或者残忍这些词来描述自然选择，就像它们也不能形容风、侵蚀以及熵一样。因此，自然选择也不能为人类的道德或伦理进行辩护或树立标杆。尽管如此，演化理论常常被误用在这些方面。达尔文在一篇文章中表达过他的苦恼：“说我曾验证过‘能力就是正确’，这么说拿破仑是正确的，每一个欺诈的商人也是正确的。”19世纪末20世纪初，Herbert Spencer传播的一种哲学——社会达尔文主义认为，自然选择使个体、种族，以及国家之间自由地竞争，因此是造成社会进步的一种有益的自然规律。演化理论同样被用来为优生学及种族主义辩护，特别是被纳粹恶意利用。但无论是演化理论还是其他科学领域的理论都不能用来谈论道德或非道德，或为其提供证据。这些规则只存在于人类社会，且科学只描述是什么，而非应该是什么。自然主义谬论 (naturalistic fallacy) 推测“自然的”便必然是“好的”，并没有合理的哲学依据。

小结

1. 一个特征是对某个特定功能的一种适应，只要这个特征受自然选择驱动而演化，以提高具有该特征的生物实体的相对数量 (适合度)。
2. 自然选择是表型有差异的生物实体在适合度上稳定的差异，它与偶然性相反。自然选择可能发生在不同层次，如基因、个体、种群，以及物种。
3. 基因和个体水平的选择可能是最重要的，因为基因和个体的数量及更新速率比种群和物种大得多。因此大多数特征不可能靠群选择演化出来；群选择是理论上的一种选择方式，它驱动有利于物种的特征的演化，尽管这些特征可能对生物个体不利。
4. 不是所有的特征都有适应性。鉴定和阐明适应

性的方法包括针对功能和设计的研究，针对适合度和物种内变异的联系，以及物种的性状和环境或者其他特征的相关性的实验性研究 (对比法)。系统发生信息在对比法的应用中至关重要。

5. 因为许多特性在自然种群中存在遗传上的变异，如果选择压有所改变，它们可能会迅速地演化。特别是人类大幅度地改变了环境并使许多物种迁移到新环境中，历史上记录了许多快速适应性演化的实例，大多是在发生在100年的时间尺度之内。

6. 自然选择并不一定产生所谓的演化上的进步。它无需促进自然界的和谐和平衡；同时，它也完全没有道德含义，不是人类行为中道德和伦理的根基。

重要术语

不同层次的选择 levels of selection

对比法 comparative method

搭车 hitchhiking

繁殖成功 (率) reproductive success

个体选择 individual selection

功能 function (vs. 效应 effect)

基因选择 genic selection

假说 - 演绎法 hypothetico-deductive method

减数分裂驱动 meiotic drive (= 偏分离 segregation distortion)
 扩展适应 exaptation
 利他行为 altruistic trait
 配子选择 gametic selection
 亲缘选择 kin selection
 群选择 group selection (= 群间选择 interdemic selection)

适合度 fitness
 适应 adaptation
 物种选择 species selection
 性选择 sexual selection
 预适应 preadaptation
 自然主义谬论 naturalistic fallacy
 自私遗传元件 selfish genetic element

延伸阅读推荐

Adaptation and Natural Selection, 作者 G. C. Williams (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1966) 是探讨个体选择和群选择的本质的经典之作, 该书清晰、有见地、有影响力。该作者的另一本著作 *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges* (Oxford University Press, New York, 1992) 也值得一读。

R. Dawkins 的两本书, *The Selfish Gene* (Oxford University Press, Oxford, 1989) 和 *The Blind Watchmaker* (W. W. Norton, New York, 1986) 深入探讨自然选择的本质, 同时也生动地讨论了许多其他话题, 科普性强。

The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus, 作者 E. Sober (MIT Press, Cambridge, MA, 1984); *Evolution and the Levels of Selection*, 作

者 S. Okasha (Oxford University Press, Oxford, 2006); *Levels of Selection in Evolution*, 编者 L. Keller (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1999); 这几本书中探讨了选择的层次及相关问题。

The Comparative Method in Evolutionary Biology, 作者 P. H. Harvey 和 M. D. Pagel (Oxford University Press, Oxford, 1991) 讨论了对比法的应用及其系统发生的基础。

Experimental Evolution, 编者 T. Garland, Jr. 和 M. R. Rose (University of California Press, Berkeley, 2009); 论文“Experimental evolution”, 作者 T. J. Kawecki 等 (*Trends Ecol. Evol.* 27: 547-560, 2012) 对实验演化研究进行了综述, 这类研究被广泛地用于阐明演化的过程以及运用在医学和技术领域。

问题和讨论

1. 说说你用什么样的标准或指标来判断种群在发生了某种演化改变后变得比之前更适应了。

2. 假设在被喷洒了杀虫剂的某个昆虫种群中, 突变产生了第一个抗杀虫剂的等位基因。这个突变是适应吗? 如果该种群经过几代后, 其中大多数个体都有抗性, 那么这种抗性是适应吗? 如果我们发现在某个没有接触杀虫剂的种群中出现与抗杀虫剂有关的遗传变异, 那么这种变异是适应吗? 如果某个昆虫种群具有两个等位基因的多态性, 分别产生针对两种交替使用的杀虫剂的抗性, 那么这种变异是适应吗? 或者两种抗性分别都是适应吗?

3. 人们常常假设某个对生物个体有利的特征是导致某些分支上拥有大量物种的原因。例如, 翅膀被认为造成了有翅昆虫物种的巨大多样性, 因为相比之下较为

原始的无翅昆虫物种数量极少。对个体有利的特征是如何导致物种多样性的? 如何验证某个特征导致了某类生物物种多样性的假说?

4. 针对无用器官在演化中丢失的现象, 如穴居动物的眼, 分别提出适应性和非适应性的假说, 那么如何验证这些假说?

5. 自然选择, 无论在哪个层次上, 是否可能导致一个种群或者物种的灭绝?

6. 如果自然选择没有预见性, 如何解释一些看上去像帮助生物应对未来事件的特征? 例如, 落叶树在冬天到来之前落叶, 雄鸟在春天雌鸟到来之前建立起自己的领地, 以及松鼠、松鸡等动物在冬季来临前储存食物。

7. 列出自然选择介导的演化能够造成“进步”的可能标准, 并查阅文献寻找与这些标准相关的证据。

(王雪菲、顾红雅译, 孙田舒、葛颂校)

自然选择的遗传理论

自然选择是进化理论中最重要的概念。显然，它解释了大多数我们感兴趣的生物特征，从DNA的起源到人类大脑的复杂性。自然选择，也即不同的繁殖成功率，本质上是一个非常简单的概念。但是，如果我们考虑到自然选择起作用的诸多方式，以及其结果不仅受环境影响还与诸如重组、表型和基因型间关系等各种遗传因素影响有关，那么自然选择的意义就更大了。考虑到这些复杂性，我们可以开始探究各种各样的问题：为什么物种的某些特性比其他特征变异更大？一个物种的不同种群间的差异究竟能有多大，比如我们人类自己？不同种群有可能演化出相同的适应性以应对特定的环境挑战么？合作和自私的行为是如何演化的？为什么有些物种行有性繁殖，另一些则是无性繁殖？我们如何解释孔雀用以炫耀的特别绚丽的羽毛，蘑菇和牡蛎所具有的超常繁殖力，蜉蝣动物生命之短暂，雄性海马却能怀孕，以及我们自己的基因组中所存在的大量转座因子？

达尔文充分认识到，一个真正完整的演化变异理论需要清楚遗传的机制。对遗传机制的认识始于1900年孟德尔工作被重新发现。现代进化理论的建立得益于不断完善的孟德尔遗传学与达尔文选择理论的有机结合（如第1章所述）。“自然选择的遗传理论”——也是种群遗传学先驱R. A. Fisher 1930年的开创性著作的标题——是当代进化理论的基石，是我们理解适应进化的基础。

我们在深入研究自然选择的遗传理论时，需要牢记关于自然选择的以下几个要点：

- **自然选择与进化不等同。**进化是一个两步的过程：首先由突变或重组产生遗传变异，随后是等位基因频率和基因型频率的变化。后者主要是由遗传漂变或自然选择引起的；无论是自然选择还是遗传漂变都不能产生遗传变异。

- **自然选择不同于自然选择下的进化。**在某些情况下选择发生了，即在每代中不同基因型在生存力或繁殖力上表现出差异，但上下代间基因型和等位基因的比例保持不变，所以没有出现演化改变。

- 虽然当不同表型在平均繁殖成功率上有差异时，可以称自然选择发生了，但是**除非表型差异是可遗传的，否则自然选择就没有演化上的效果。**例如，如果选择作用于来自一个克隆的遗传一致的个体，即使这些个体具有不同的表型，选择也产生不了任何演化性的结果。因此，描述基因型的繁殖成功（即适合度）是有帮助的，即使基因型在适合度上的差异仅仅是因为表型的不同。

- **除非一个特征影响到繁殖或生存，否则该特征不能在自然选择下发生演化。**马的长毛尾巴可用来驱赶苍蝇，其演化的发生不仅仅是因为它增加了马匹的舒适性，而一定是导致了繁殖成功率的提高，或许是降低了因苍蝇传播疾病带来的死亡率。同样，自然选择不可能减轻与伤口相关联的疼痛（诸如器官移植时），因为减轻疼痛可能会引发死亡。

遗传漂变、近交和基因流这些因素对基因组上所有位点的作用强度是一致

的，与此不同的是，对有性繁殖物种而言，自然选择引起的等位基因频率变化在不同位点上基本上是独立发生的。此外，一个物种的不同的特征以不同速度进化（镶嵌进化），正如我们所预期的那样，自然选择引起了某些特征的变化，而保持另一些特征不变（见第3章）。因此，可以从改变表型性状的单个变异位点来开始我们对自然选择的分析。

适合度

除非特别说明，以下对自然选择的讨论指的是针对有性繁殖种群个体水平上的选择。自然选择的后果取决于（1）表型和适合度间的关系（2）表型和基因型间的关系。这些关系随后产生（3）适合度和基因型间的关系，这种关系决定（4）演化改变是否发生。

自然选择的模式

造成位点上不同基因型适合度的变化可以有不同的方式并具有不同的演化后果，这些方式就是选择的模式。我们指定一个基因型的适合度为 w 。假设该位点上有两个等位基因 A_1 和 A_2 （图 12.1A），那么三个基因型 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的适

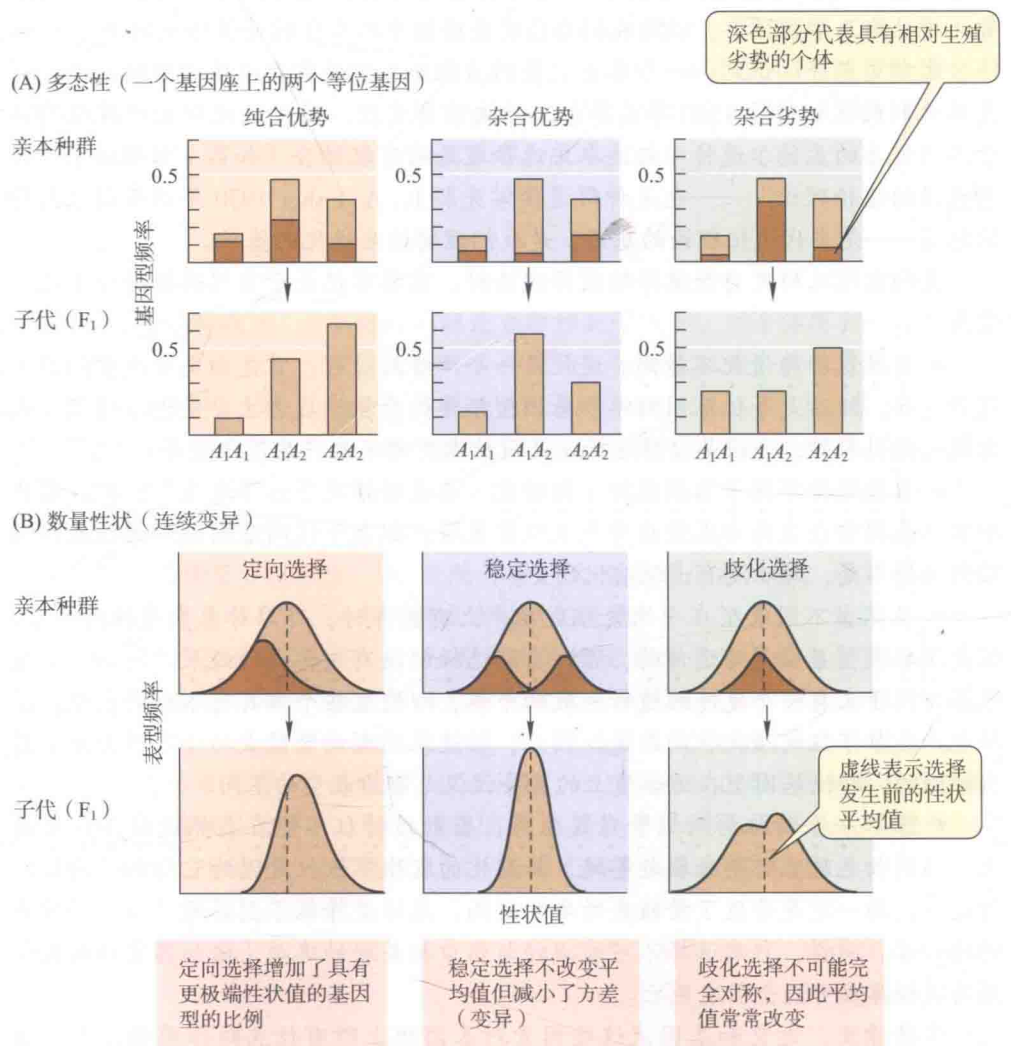


图 12.1 选择的模式。(A) 由一个基因座上两个等位基因引起的多态性；(B) 可遗传的数量（连续改变）性状。(A) 和 (B) 上部的图展示选择发生前亲本世代的频率分布。深色部分表示处于相对劣势的个体（低适合度）。(B) 中虚线表示亲本世代中特征的平均值。(A) 和 (B) 下部的图展示选择发生后 F_1 代的频率分布。（来自 Endler 1986）

适合度为 w_{11} , w_{12} 和 w_{22} 。如果 $w_{11} \geq w_{12} > w_{22}$, 选择就是定向的 (directional)。如果杂合子适合度最高 ($w_{11} < w_{12} > w_{22}$), 该位点就被称为超显性 (overdominant), 而如果其适合度最低 ($w_{11} > w_{12} < w_{22}$), 该位点就被称为亚显性 (underdominant)。在定向选择的情况下, 不利等位基因 (如例子中的 A_2) 的频率会下降甚至完全被清除, 作用于该等位基因的选择有时被描述为纯化 (purifying)。某些文献使用正 (positive) 和负 (negative) 选择来表示一个新突变是被保留还是被淘汰。对于数量 (连续变化的) 性状, 如大小, 如果更大 (或更小) 的表型比平均大的表型适合度更高, 选择就是定向的; 如果种群的平均表型适合度最高, 选择就是稳定性的 (stabilizing) [正态化的 (normalizing)]; 如果两个或两个以上的表型比其中间型的适合度更高, 选择就是分化性的 (分离式的) (图 12.1B)。

在特定的选择体系下, 哪个基因型的适合度最高取决于表型与基因型的关系。例如, 就身体大小的定向选择来说, 如果基因型 A_1A_1 最大, 那它就是最适的; 但如果 A_1A_2 比任何一个纯合体都大, 那 A_1A_2 就会被青睐。我们很快就会看到, 这种差异具有重要的进化后果: 如果纯合体最大, 那么最大的表型将在种群中固定; 但如果杂合体最大, 则情况就不是这样了。

表型和适合度间的关系可依赖于环境, 因为在不同的环境条件下, 最优的表型往往不同。这也取决于一个性状的平均值及其方差相对于适合度 / 表型关系是如何分布的。因此, 如果平均身体大小低于最优值, 身体大小将处于定向选择之下直到它变为最优 (至少近似最优); 在此之后它将处于稳定选择之下。

因为我们只关心那些依赖于遗传的选择效应, 在接下来的分析中我们将使用每个基因型都给定一个平均适合度的模型。由于环境对发育的影响, 一个基因型可能会表现出不同的表型, 所以基因型的适合度是由几种表型的适合度经频率加权后的均值。例如, 取决于发育时的温度, 拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*) 的一个特定基因型可以有不同数目的刚毛 (见图 9.4)。因此, 如果适合度取决于刚毛数目, 一个特定基因型的适合度将取决于在每种温度下发育的该基因型的果蝇的比例。

定义适合度

基因型的适合度 (fitness) 是指具有该基因型的每个个体终其一生对一个或多个世代后的种群的平均贡献 (在同一生活史阶段度量)。通常, 适合度可以被度量为每个普通卵子或其出生的后代个体在一个世代的时间里所产生的卵子或后代的平均数目。这种度量, 也被称为生殖成功 (reproductive success), 不是简单地指繁殖过程中所产生后代的平均数目, 而是统计存活到生殖年龄的后代数, 因为那些不能存活的个体无法繁殖。

适合度对符合下列条件的无性繁殖 [或孤雌生殖 (parthenogenetic)] 种群最容易认识和理解, 即所有成年个体都只繁殖一次, 而且都在同一时间繁殖 (即世代不重叠), 随后便死亡; 例如一些进行孤雌生殖的象鼻虫和其他只存活一个生长季节的昆虫。假设在此类生物种群中只有雌性, 能生存至生殖年龄的基因型为 A 的卵比例是 0.05, 并且每个成年生殖个体平均可产 60 个卵 [即其繁殖力 (fecundity)]。那么, A 的适合度为: 存活率 \times 平均繁殖力 = $0.05 \times 60 = 3$ 。此值就是基因型为 A 的普通新生个体平均为下一代所贡献的后代数。由该基因型构成的种群将以每个世代增加 3 倍的速率增长。因此该值是这个基因型或种群的平均增长率 (per capita growth rate) [或平均更新率 (per capita replacement rate)],

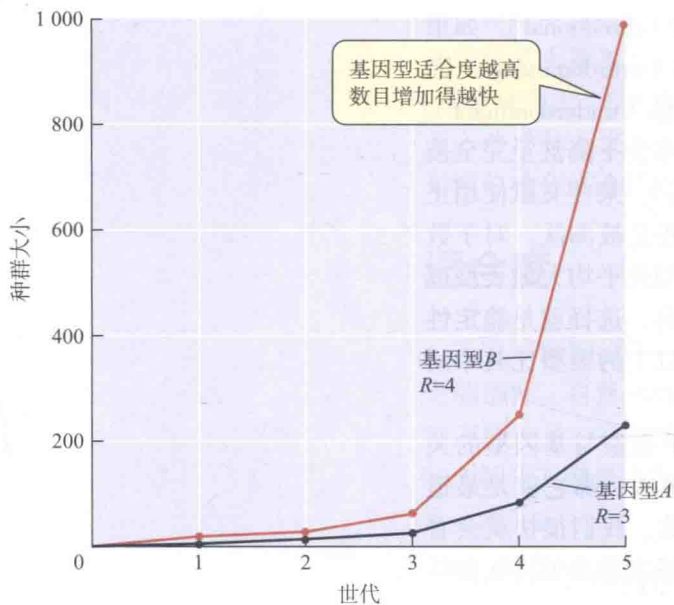


图 12.2 在世代不重叠的无性繁殖种群中具有不同平均增长率的一个基因型的生长。平均增长率 R 是适合度的一种度量。

用 R 表示，也就是适合度。同理，基因型 B 可能有 0.10 的生存率和平均 40 的繁殖力，得到的适合度为 4。随着平均增长率的提高，这两种基因型的数目都将增加，但 R 值较高的基因型的比例会迅速增加（图 12.2）。

基因型 i 的平均增长率 R_i 是该基因型的绝对适合度 (absolute fitness)。基因型的相对适合度 (relative fitness) w_i 是该基因型的 R 值跟某些参考基因型的 R 值的相对比值。根据惯例，参考基因型通常是 R 值最高的基因型，其相对适合度被指定为 1.0。因此，在图 12.2 的例子中， $w_A = 3/4 = 0.75$ ， $w_B = 1.0$ 。那么平均适合度 (mean fitness) \bar{w} 就是相对于最适基因型而言，种群中个体的平均适合度。在我们的例子中，如果基因型 A 和 B 的频率分别为 0.2 和 0.8，平均适合度就是 $\bar{w} = (0.2 \times 0.75) + (0.8 \times 1.0) = 0.95$ 。平均适合度并不表明种群是否增长，因为它只是一个相对值。

另一个重要术语是选择系数 (coefficient of selection)，通常用 s 表示，是某个基因型的适合度与参考基因型适合度的差异值。在我们的例子中， $w_A = 0.75$ ，所以 $s = 0.25$ 。

选择系数度量的是更适基因型的选择优势 (selective advantage)，或者说是不太适合基因型被选择所淘汰的强度。

数学上很容易证明，选择作用下遗传变化速率取决于基因型的相对（而不是绝对）适合度。在我们的例子中，无论基因型 A 和 B 的 R 值是 6 比 8、15 比 20、还是 300 比 400，一个种群成为由基因型 B 占主导的种群的速率是一样的。

适合度的要素

存活力和繁殖力仅是适合度可能要素中的两个。如果一个物种进行有性繁殖而且个体在其一生中多次繁殖，则适合度可能会更为复杂。雄性生殖成功的差异往往会造成适合度的差异。当世代重叠时，例如人类和许多其他可以多次繁殖的物种，一个基因型的绝对适合度在很大程度上可以用其单位时间内的平均增长率 r 来度量（见第 14 章）。 R 和 r 间的差异在于前者以每世代而后者以单位时间来表示种群增长率。这一增长率取决于存活到每个年龄段的个体的比例以及每个年龄组的繁殖力。此外， r 受雌性何时繁殖后代影响很大，而不是仅仅受雌性数目影响，也即不同基因型的世代长度会有差异。如果基因型 A 和 B 的雌性产生数量相同的后代， A 在 6 个月而 B 在 12 个月大时生育，那么 A 的增长率（适合度）约是 B 的两倍，因为在单位时间内 A 将比 B 多产生两倍世代的后代。

在有性繁殖物种中，基因型不是仅仅简单复制自己，而是能将单倍体配子传播出去。因此，基因型频率取决于结合配子中等位基因的频率（见图 9.8）。这些等位基因频率受合子（生物体）阶段多个选择要素的影响，有时也受配子阶段的选择的影响（图 12.3）。表 12.1 总结了有性繁殖物种中选择要素。

自然选择驱动的进化取决于等位基因频率变化的方式，而这种方式又是由每个合子和每个配子基因型的适合度组分所决定的。这些适合度组分会被组合（通常将其相乘）成每个基因型的总体适合度。例如，在上述简单的情况下，基因型的适合度是将每个基因型的存活率和繁殖力相乘。在这个例子中，某个基因型有

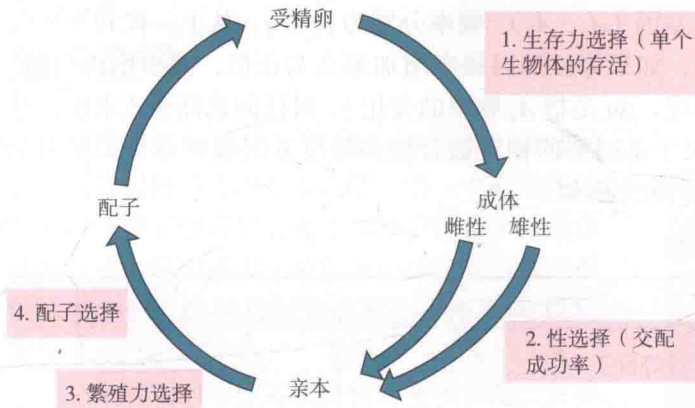


图 12.3 自然选择的要素。这些要素会影响有性繁殖生物整个生命周期中的适合度。从新形成的合子开始，(1) 在存活至成年的可能性上，不同基因型会有差异；(2) 获得伴侣的数目可能不同，尤其是雄性；(3) 成为父母后在繁殖力上可能有差异（产生的配子数目，尤其是卵子）；和(4) 选择可能会在配子的单倍体基因型中发生，如在减数分裂驱动中出现不同的配子生存能力，或不同的受精成功率。（来自 Christiansen 1984）

出众的繁殖力而另一个有出众的存活率，也就是说，一个基因型可能在某些组分上优于另一个而在其他组分上劣于另一个，但其整体适合度决定了自然选择的结果。

表 12.1 有性繁殖生物中选择的要素

I. 合子选择

- A. 生存力 (viability)。某个基因型存活到能够进行生殖的年龄和在各生殖年龄段内持续存活概率。在达到最后一次生殖的年龄以后，生存的长度或概率通常不会影响该基因型对后续世代的贡献，因此通常不会影响适合度。
- B. 交配成功率 (mating success)。个体获得的配偶数目。如果配偶的数目影响后代个体的数目，交配成功率就是适合度的要素；雄性常常处于这种情形，而雌性则不常是，因为雌性的所有卵子都可以被单个雄性受精。交配成功率的差异是性选择的基础。
- C. 繁殖力 (fecundity)。每个雌性的存活后代的平均数目。在多次生殖的物种中，每个后代对适合度的贡献取决于雌性生育它时的年龄（见第 14 章）。交配的繁殖力可能只取决于母本基因型（例如，卵子或胚珠的数目），也可能取决于交配双方的基因型（例如，如果它们表现出某些生殖不相容）。

II. 配子选择

- D. 分离优势 (segregation advantage) [减数分裂驱动 (meiotic drive) 或偏分离 (segregation distortion)]。如果杂合体的一个等位基因出现在一半以上的配子中，则意味着该等位基因具有优势。
- E. 配子生存力 (gamete viability)。配子的生存力取决于其所携带的等位基因。
- F. 受精成功率 (fertilization success)。等位基因可能会影响配子与胚珠受精的能力（例如，花粉管进入花柱的速率存在差别）。

选择的模式

在下面的讨论中，我们的简化性假设是：种群非常大，因此遗传漂变可以被忽略；交配随机发生，不存在突变和基因流；其他位点上的选择不影响我们讨论的位点。稍后我们会考虑这些不切实际的假设条件改变后情况如何。简单起见，我们还假设在世代离散的物种中选择是通过基因型的不同生存力起作用的。上述原理对选择的其他要素以及对世代重叠的物种同样适用。

一个位点有两个等位基因 (A_1, A_2), 频率分别为 p 和 q , 从上一代到下一代 A_1 的频率变化由 Δp 表示, 如果等位基因频率增加那么为正值, 减少则为负值, 而处于平衡时则为零 (同理, Δq 是指 A_2 频率的变化)。对任何选择模式来说, 等位基因频率的变化都取决于基因型的相对适合度和等位基因频率本身。知识窗 12A 给出了几个选择模式的数学框架。

知识窗 12A 具有恒定适合度的选择模型

我们首先展示自然选择下等位基因频率变化的一般模型 (Hartl and Clark 1997), 然后遇到特定案例时再进行修正。假设由于生存力上的差异具有两个等位基因的基因座上的三种基因型在相对适合度上不同:

	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
出生时的频率	p^2	$2pq$	q^2
相对适合度	w_{11}	w_{12}	w_{22}

存活成年个体间 $A_1A_1 : A_1A_2 : A_2A_2$ 的比例是

$$p^2w_{11} : 2pqw_{12} : q^2w_{22}$$

它们配子间等位基因 ($A_1 : A_2$) 的比例是

$$[p^2w_{11} + 1/2 \cdot (2pqw_{12})] : [1/2 \cdot (2pqw_{12}) + q^2w_{22}]$$

简化为

$$p(pw_{11} + qw_{12}) : q(pw_{12} + qw_{22})$$

配子频率是下一代后代间的等位基因频率, 通过将每一项除以配子总数获得, 其中

$$\begin{aligned} p &= \frac{p(pw_{11} + qw_{12}) + q(pw_{12} + qw_{22})}{\bar{w}} \\ &= \frac{p^2w_{11} + 2pqw_{12} + q^2w_{22}}{\bar{w}} \\ &= \bar{w} \end{aligned}$$

因此, 选择后的等位基因频率 p' 和 q' 是配子频率, 即

$$p' = \frac{p(pw_{11} + qw_{12})}{\bar{w}}$$

$$q' = \frac{q(pw_{12} + qw_{22})}{\bar{w}}$$

世代间等位基因差异为 $\Delta p = p' - p$, 即

$$\Delta p = \frac{p(pw_{11} + qw_{12}) - p\bar{w}}{\bar{w}}$$

替代 \bar{w} , 可得

$$\Delta p = \frac{pq [p(w_{11} - w_{12}) + q(w_{12} - w_{22})]}{\bar{w}} \quad (A1)$$

我们可以通过给 w 输入明确的适合度值来分析不同的选择案例。一些重要的案例如下:

1. 显性有利等位基因, 隐性不利等位基因 ($w_{11} = w_{12} > w_{22}$)

对于 w_{11}, w_{12} 和 w_{22} , 分别在公式 A1 中减去 1、1 和 $1-s$ 。平均适合度为 $p^2(1) + 2pq(1) + q^2(1-s) = 1 - sq^2$ (记住 $p^2 + 2pq + q^2 = 1$)。等位基因频率变化的公式为

$$\Delta p = \frac{spq^2}{1 - sq^2}$$

或等价于

$$\Delta q = \frac{-spq^2}{1 - sq^2} \quad (A2)$$

2. 部分显性有利等位基因, 部分隐性不利等位基因 ($w_{11} > w_{12} > w_{22}$)

令 h 在 0 和 1 之间, 来度量适合度的显性程度, 并且将 w_{11}, w_{12} 和 w_{22} 替换为 1、 $1-hs$ 和 $1-s$ (如果 $h=0$, 等位基因 A_2 是完全隐性的)。通过充分计算, 我们发现

$$\Delta p = \frac{spq [h(1-2q) + sq]}{1 - 2pqhs - sq^2} \quad (A3)$$

对所有 $q > 0$, 为正值, 因此等位基因 A_1 增加至固定。如果 $h=1/2$, 公式 A3 变为

$$\Delta p = \frac{spq}{[2(1-sq)]}$$

3. 杂合子适合度大于任何一个纯合子的适合度 ($w_{11} < w_{12} > w_{22}$)

使用 s 和 t 作为选择系数, 令 A_1A_1, A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度分别为 $1-s, 1$ 和 $1-t$ 。代入公式 A1, 我们可得

$$\Delta p = \frac{pq(-sp + tq)}{1 - sp^2 - tq^2} \quad (A4)$$

通过设置 $\Delta p = 0$, 发现存在一个稳定的“内部均衡”; 然后 $sp = tq$ 。用 $1-p$ 替代 q , 平衡频率 p 为 $t/(s+t)$ 。因此 A1 的频率与淘汰 A_2A_2 的相对强度成正比。

4. 杂合子适合度小于任何一个纯合子的适合度 (即 $w_{11} > w_{12} < w_{22}$)

与前面案例的正好相反, 令 $1+s, 1$ 和 $1+t$ 作为 A_1A_1, A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度。等位基因频率变化的计算公式为

$$\Delta p = \frac{pq(sp - tq)}{1 + sp^2 + tq^2} \quad (A5)$$

如果 $sp > tq$, Δp 是正值, 如果 $sp < tq$, Δp 则为负值。设置 $\Delta p = 0$ 并求解 p , 我们发现在 $p = t/(s+t)$ 时出现一个内部平衡, 但这是一个不稳定平衡。例如, 如果 $s=t$, 不稳定平衡为 $p=0.5$, 但如果 $p > q$ (即, 如果 $p > 0.5$) Δp 是正值, 如果 $p < q$, Δp 则是负值。等位基因频率因此达到两个稳定平衡点之一, $p=1$ 或 $p=0$ 。

定向选择

原理 相对不利的等位基因被优势等位基因替换是适应性进化的根本基础。当一个有利等位基因的纯合子的适合度等于或大于杂合子的适合度时，或者等于或大于种群中的任何其他基因型的适合度时，这种替换就会发生（知识窗 12A，案例 1，2）。

一个有利的等位基因最初可能很常见，只要在先前的环境条件下它是选择上中性的或由其中一种平衡选择所保持（在本章后部描述）。但是，一个有利等位基因如果是一个新出现的突变，或者如果在使其变得有利的环境变化发生之前它是不利的，那它最初也可能非常罕见。

当一个有利等位基因在种群中的频率从非常低被不断提高时，通常称该等位基因入侵（invade）了种群。对于一个很稀有的等位基因，除非其频率不断增加，否则是不可能种群中固定下来的。根据这一原则，一些设想的适应是不太可能发生的，因为如果其最初非常稀有，那其频率就不可能提高。例如，有毒的珊瑚蛇（*Micrurus*）展现出鲜艳的红色、黄色和黑色图案（图 12.4）。这种图案被认为是警戒（aposematic）色，是有益的，因为捕食者会将这些颜色与危险和躲避蛇类攻击等相联系。然而，这种颜色最初是如何出现的，长久以来一直是个谜，因为最初几条有鲜艳颜色的突变的蛇想必很容易被看到而被本地捕食者猎杀。鉴于所有珊瑚蛇都有警戒色，可以理解为捕食者可能演化出了对这类颜色的反感（的确，一些猛禽似乎对珊瑚蛇具有天生的反感）——但这些蛇的适应性如何“起飞”还不确定。一种可能性是捕食者从其他颜色鲜艳但口感不佳，甚至感到危险的生物（如黄蜂）中得出结论，因此从一开始就在躲避具有警戒色的蛇。

定向选择的一种简单情况出现在杂合子的适合度正好位于两个纯合子之间的时候（即就适合度来说任何一个等位基因都不是显性）。这三种等位型基因的频率和适合度如下：

基因型	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
频率	p^2	$2pq$	q^2
适合度	1	$1 - (s/2)$	$1 - s$

将这些适合度输入到知识窗 12A 的公式 A1 中，当公式被解出时，有利等位基因 A_1 的频率在每个世代中将按以下数量增加

$$\Delta p = \frac{1/2 \cdot (spq)}{1 - sq} \quad (12.1)$$

其中 $(1 - sq)$ 等于平均适合度 \bar{w} 。

公式 12.1 告诉我们，当 p 和 q 都大于零时， p 为正值。因此，等位基因 A_1 增加至固定 ($p = 1$)，而 $p = 1$ 表示稳定平衡 (stable equilibrium)。增长率 (Δp 的量



图 12.4 西部珊瑚蛇 (*Micrurus euryxanthus*) 的警戒色。如果某个危险或口感不佳的物种的种群具有这种色彩图案的比例很高，捕食者会很快学会躲避这种具有警戒色彩的生物，或逐步演化出这种能力。不太清楚的是，引发这种色彩的新的稀有突变如何在频率上得到增加。



图 12.5 这种热带蝴蝶 (*Mimetic mortuifolia*) 的学名名副其实: 它与一片被昆虫 (如毛毛虫和甲虫) 咀嚼且部分变成棕色的叶片十分相似。这类非同寻常的隐蔽和着色方式可以保护动物免受捕食, 是自然选择产生适应性的奇迹。

叶达到惊人的相似程度, 其翅膀上透明的“窗口”看上去像一些孔洞和斑点, 类似于真菌或藻类上的斑纹 (图 12.5)。可以想象, 一个不那么精细的相似就可以带来躲避捕食者有效的保护, 有些物种确实不那么精心隐蔽; 但如果一个额外的斑点增加哪怕是最微乎其微的一点生存可能性, 它就有可能被选择固定 (同样, 假设没有其他因素干扰)。

用描述有利等位基因增加的公式同样可以描述不利等位基因的命运: 如果 A_1 和 A_2 分别是有利和不利的等位基因, 其频率为 p 和 q , 如果 $p+q=1$, 那么 $\Delta p = -\Delta q$ 。即纯化选择会减少有害突变的频率甚至完全消除了有害突变。

一个有利等位基因替换一个不利等位基因所需的世代数取决于初始基因频率、选择系数和显性程度 (图 12.6)。显性有利等位基因与隐形有利等位基因相比频率增加得更快, 因为有利等位基因在杂合状态下表达, 在达到高频之前几乎完全由杂合子携带。然而, 在显性有利等位基因达到高频后, 有害隐性等位基因清除速度就非常缓慢, 因为稀有的隐性等位基因主要以杂合子形式出现, 因此能逃脱选择的作用。

公式 12.1 中的分母是种群的个体平均适合度 \bar{w} , 它随着有害等位基因频率 (q) 的降低而增加, 因此平均适合度会因自然选择而提高。用图形来表示这种关系 (图 12.7), 我们可以想象种群在攀登一个平均适合度递增的“山坡”, 直至到达顶峰

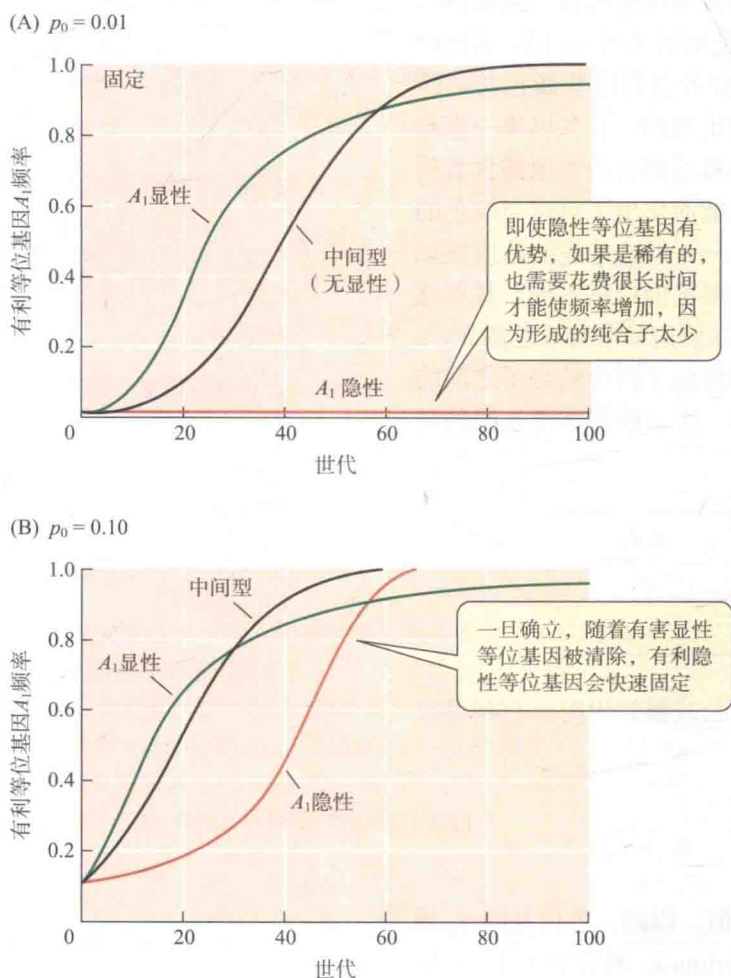
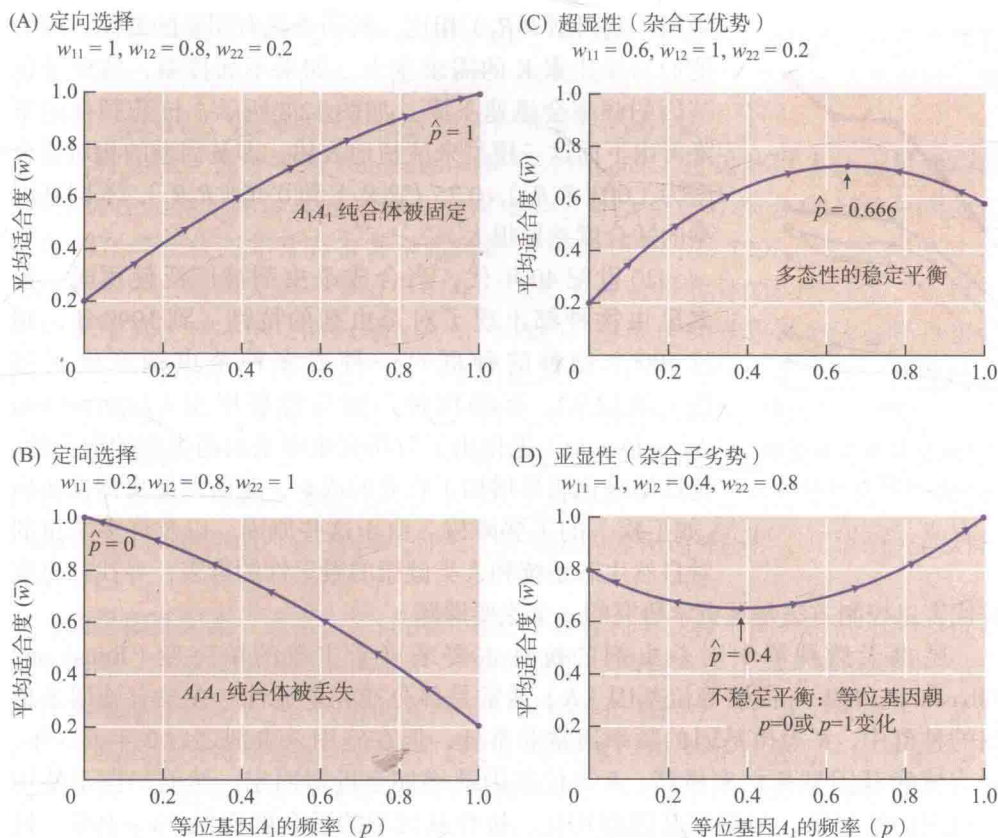


图 12.6 有利等位基因 (A_1) 频率的增加, (A) 和 (B) 的初始频率分别为 $p_0 = 0.01$ 和 $p_0 = 0.10$ 。每个图中的三条曲线分别表示完全显性等位基因 (绿色)、不完全显性等位基因 (黑色) 和隐性等位基因 (红色) 的增加。对等位基因 A_1 来说, 显性有利时, 基因型 A_1A_1 , A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度分别为 1.0, 1.0 和 0.8; “中间”情况时分别是 1.0, 0.9 和 0.8; 隐性有利时分别是 1.0, 0.8 和 0.8。



(图 12.7 中曲线的箭头显示四种不同情况下 p 值变化的方向)。

最后, 公式 12.1 可用来从数据做有趣的推断。如果我们有某个位点的基因型频率数据 (因此也得到了等位基因频率, p 和 q), 并且还有后续世代的等位基因频率数据 (即, Δp 的估计), 那么我们可以求解出方程中的 s 。这是一种估算自然选择强度的方法。还有其他几种方法被用来估计选择系数, 如通过估计天然种群不同基因型的生存率 (或适合度的其他组分) (Endler 1986)。

定向选择的实例 如果一个位点经历了长时间持续的定向选择, 有利等位基因应该是接近平衡, 即接近固定。因此, 最好在近期发生改变的环境中来研究定向选择的动态, 如因人类活动而改变的环境。此类情况下的许多快速进化实例已被观测到, 其中许多是多基因性状的变化 (将在下一章介绍)。

单位点性状快速进化的一个例子是褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 对华法林的抗性 (Bishop 1981)。华法林是一种抗凝药: 它能抑制一种负责维生素 K 再生的酶, 该酶是产生凝血因子不可缺少的一个辅助因子。易受华法林中毒的大鼠经常因轻微的伤口而出血致死。一种突变通过将该酶变成一种对华法林不太敏感的形式而得到了抗药性, 但维生素 K 的再生效率也因此下降, 导致小鼠需要摄入更多的维生素。

从 1953 起华法林开始在英国被作为鼠药使用, 至 1958 年就有老鼠种群出现抗药性的报道。由于处在华法林环境下抗药老鼠 (含有等位基因 R_1) 具有很强的生存优势, 该突变频率迅速增加至接近 1 (图 12.8)。但是, 与易感

图 12.8 威尔士大鼠种群中抗华法林 (Warfarin) 个体的比例。该比例在华法林施药计划于 1976 年启动时开始增加, 而在该计划终止时出现下降。(来自 Bishop 1981)

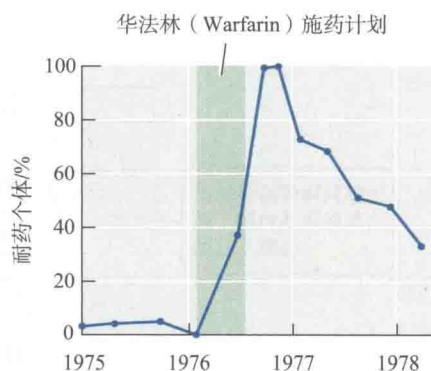


图 12.7 在基因型具有不同生存率、一个基因座上两个等位基因的情况下平均适合度 (\bar{w}) 与等位基因频率 (p) 的分布图。每个图代表一个“适应景观”, 可被认为是种群移动的一个平面或山坡。对等位基因 A_1 任意给定一个频率 (p), 该等位基因的频率会向平均适合度 (\bar{w}) 增加的方向移动。箭头显示等位基因频率变化的方向。(A) 定向选择。这里 A_1A_1 是受青睐的基因型。平衡状态 ($\hat{p}=1$) 是稳定的: 如果被扰乱, 等位基因频率会回到 $p=1$ 。(B) 定向选择, 与 (A) 相比相对适合度逆转了, 可能是由于环境条件发生了变化。 A_2A_2 现在是受青睐的基因型。(C) 超显性 (杂合子优势)。不管从何处起始, 种群都到达了一个稳定的多态平衡状态 (\hat{p})。(D) 亚显性 (杂合子劣势)。内部平衡 (以 $\hat{p}=0.4$ 为例) 是不稳定的, 因为即使是轻微位移也将导致等位基因频率向两个稳定平衡点之一变化: $\hat{p}=0$ (A_1 丢失) 或 $\hat{p}=1$ (A_1 固定)。因此这条曲线表示具有两个峰值的适应景观。(来自 Hartl and Clark 1989)

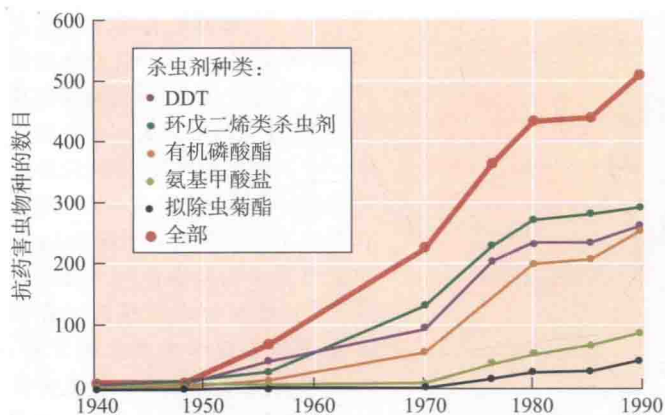


图 12.9 已知对五类杀虫剂都产生了抗性的节肢动物有害物种的累积数目。最上面的曲线显示的是抗药性物种的总数。(来自 Metcalf and Luckmann 1994)

老鼠 (基因型 R_2R_2) 相比, 抗药老鼠有明显的缺陷, 因为他们对维生素 K 的需求变大, 如果不加控制, 抗药等位基因的频率会迅速下降。如图 12.8 所示, 抗药频率的下降可由下面这一模型来清楚地表述, 即基因型的相对适合度为 1.00 (R_1R_1), 0.75 (R_1R_2) 和 0.46 (R_2R_2), 不同基因型的适合度差异很大。

20 世纪 40 年代, 当合成杀虫剂被广泛使用时, 许多昆虫物种都出现了杀虫剂的抗性。到 1990 年, 超过 500 个物种的种群对一种或多种杀虫剂产生了抗性 (图 12.9)。有些物种, 如马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata*) 进化出了对所有主要杀虫药类型的抗药性。抗性的进化明显增加了农业的成本, 是防治昆虫传播疾病 (如疟疾) 的主要障碍。由于这些原因, 以及许多杀虫剂对自然生态系统和人类健康的毁灭性的毒害, 寻找补充或

替代害虫控制方法是昆虫学研究的一个主要课题。

昆虫天然种群中对杀虫剂的抗性主要来自于主效的单突变 (Roush and Tabashnik 1990)。抗性等位基因 (R) 通常是部分或完全显性。在没有施用杀虫剂的种群中, R 等位基因的频率通常非常低, 但在施用杀虫剂之后 2 年或 3 年, 因为感病基因型死亡率极高, R 等位基因就增加至近似固定。然而, 在不使用杀虫剂的情况下, 与感病基因型相比, 抗性基因型的适合度要低 5% ~ 10%, 且其频率也在下降。与抗华法林一样, 抗杀虫剂的例子说明了适应的代价 (cost of adaptation) 或权衡 (trade-off): 有利性状往往具有不利的“副作用”, 至少在某些环境中如此。

天然种群中的有害等位基因

虽然位点上最有利的等位基因原则上应该被定向选择固定, 但有害基因能被保留下来往往是因为它们反复出现, 要么通过重复突变, 要么通过来自其他种群的基因流 (它们被这些种群所处的不同环境所青睐)。在上述任何一种情况下, 有害等位基因的频率都趋向一个稳定的平衡, 即被选择清除的速率和被突变或基因流引入的速率间的一种平衡。

选择和突变 假设一个频率为 q 的有害隐性等位基因 A_2 , 由总频率为 $p = 1 - q$ 的其他等位基因以突变率 u 而产生。 A_2 频率每代因突变而增加的幅度为 up , 但因选择而降低的幅度为 $-spq^2/\bar{w}$ (知识窗 12A 的公式 A2)。平衡时, 增加速率等于降低速率:

$$up = \frac{spq^2}{\bar{w}}$$

其中 $\bar{w} = 1 - sq^2$ 。

我们假设 A_2 很稀有, 那么 \bar{w} 近似等于 1, 然后对 q 求解, 结果得到了平衡频率, 以 \hat{q} 表示。我们发现 $\hat{q}^2 = u/s$, 所以

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}}$$

一个有害隐性等位基因的平衡频率直接与突变率成正比, 与选择强度成反比。那么, 如果 s 比 u 大很多, 等位基因将会非常稀有。例如, 如果 $s = 1$ (即,

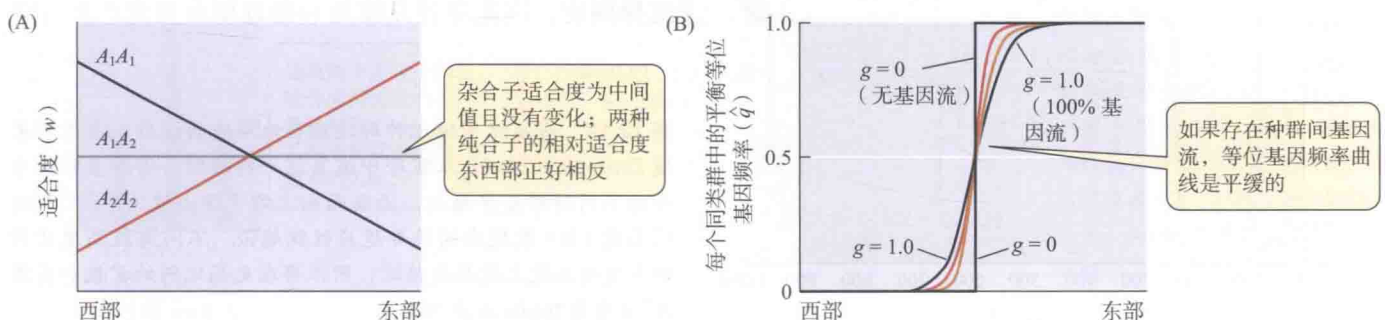
A_2 是一个隐性致死基因)且突变率为 10^{-6} , 平衡频率将等于 0.001, 但几乎所有含有该等位基因的合子将处于杂合状态。如果有害等位基因部分或完全显性, 其平衡频率会更低, 因为选择对纯合和杂合携带者都不利。

这种突变 - 选择平衡 (mutation-selection balance) 可以解释为什么果蝇种群 (同样也在人类和许多其他物种) 中很多染色体会携带在杂合状态轻微降低适合度而在纯合状态非常有害甚至致死的稀有突变 (Crow 1993; 见图 9.13)。例如在人类中, 欧洲大约一半出生前死亡的胎儿具有带肋骨的异常颈椎, 但在成年种群中其比例不到 2% (Galis et al. 2006)。淘汰这种异常表型的选择是很强的 (s 大约为 0.81), 可能是因为许多引起颈肋骨的突变具有多效性: 这些胎儿常有许多其他的反常现象。这些只是每代出现的许多有害突变的一小部分 (每个人的受精卵约产生 2.2 个突变; 见第 8 章), 这些突变无疑是自然流产率很高的原因 [多达一半的人类胚胎会在着床 12 周内死亡, 大多情况下母亲并不知情 (Benagiano et al. 2010)]。这些产前死亡为所谓的纯化选择提供了可供研究的对象或机会。

选择和基因流 通常, 不同的环境条件会有利于物种不同种群的不同等位基因。因此, 在没有基因流的情况下, 等位基因 A_2 的频率 q 在某些种群将进化至 1 而在其他种群中则为 0。种群间基因流可以将等位基因引入到其他种群中, 此时该等位基因就变得有害了。因此种群中的等位基因频率将会达到一种平衡 (\hat{q}), 这种平衡是通过基因流引入等位基因和选择清除等位基因的共同作用达到的。因此, 基因流能增加种群内的遗传变异, 同时也有助于种群适应。然而, 基因流也可能降低对局部环境的适应。例如, 如果基因流显著高于选择, 存在于特异环境中的种群与周边种群就不会产生遗传分化 (Lenormand 2002)。如果局部种群沿着环境梯度分布, 其中不同基因型的适合度不一样 (图 12.10A), 那么即使环境是渐变的, 只要不同梯度种群间缺乏基因流, 我们就会发现等位基因频率的突然变化 (一种梯度变异, a step cline)。一旦种群中任何一个纯合子具有最高适合度时, 这种情况就会发生。但是, 如果不同梯度种群间存在基因流, 等位基因频率的一个渐变梯度就可以建立 (图 12.10B)。梯度变异的宽度 (比如 q 从 0.2 变到 0.8 的距离) 与 V/s 成正比, 其中 V 用于度量基因扩散距离, s 是抵抗扩散的选择的强度 (选择系数)。因此, 如果选择强于基因流, 等位基因频率的陡直梯度变异就会出现, 并导致种群产生强烈分化。

如图 3.6 所示, 囊鼠 (*Chaetodipus intermedius*) 有深色和浅色两种类型, 在沙漠周边地带的深色熔岩床和浅色岩石间表现出陡直梯度变异 (图 12.11A)。不同的颜色起因于 *Mclr* 位点上单个等位基因的差异。以往对其他具有类似模式的物种的研究表明, 老鼠的死亡率高是由于其颜色与环境不匹配而被猫头鹰捕食。对刚毛囊鼠属 (*Chaetodipus*) 物种来说, 熔岩床上对暗色等位基因 (D) 的选择

图 12.10 在基因型的适合度沿环境梯度逐渐变化的情况下选择和基因流造成的地理变异。(A) 按种群沿东到西梯度绘制的基因型 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的相对适合度 w_{11} 、 w_{12} 和 w_{22} 。在西部 A_1A_1 比 A_2A_2 具有更高的适合度, 在东部反之。(B) 沿着梯度的一系列种群中 A_2 等位基因的频率。每条曲线代表不同的基因流水平 (g), 范围从 0 到 100% ($g=1$)。基因流水平越低, 等位基因频率的变化越陡。(来自 Endler 1973)



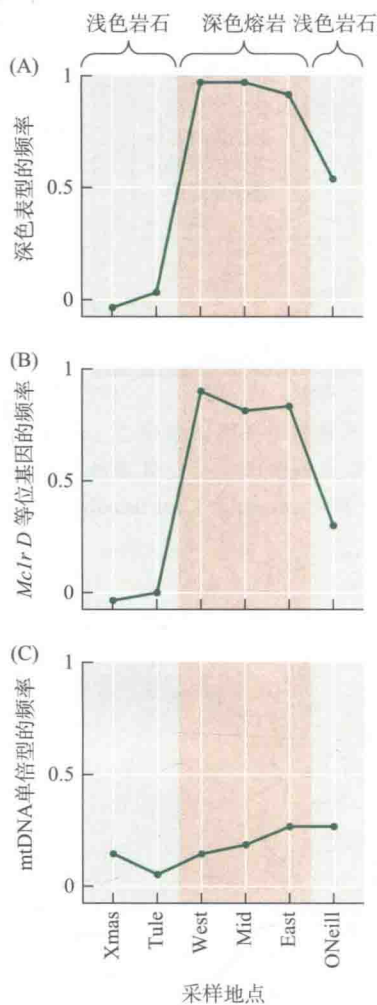


图 12.11 自然选择和基因流在囊鼠三个特征上的相反效果。这些小鼠栖息在三个采样点中心地带的黑暗熔岩床以及相邻区域的浅色岩石中。(A) 暗色(黑色)表型的频率以及(B) *Mclr* 基因座等位基因 *D* 的频率在熔岩床种群中较高, 在浅色岩石种群中较低, 但在受歧化选择青睐的地点, 基因流阻止了任一等位基因的完全固定。(C) 在所有这些种群中一个常见 mtDNA 类型的频率几乎是相同的, 表明当不存在选择对抗时, 基因流将会导致种群均一化。(来自 Hoekstra et al. 2004)

和浅色岩石上对浅色等位基因 (*d*) 的选择被基因流所抵消, 这就导致在熔岩床和浅色岩石上的种群中, 这些“错误”的等位基因频率都很低 (图 12.11B)。

利用线粒体基因 (mtDNA) 序列的中性变异, Hopi Hoekstra 及其同事 (2004) 估算了熔岩床和浅色岩石区域上的老鼠种群间的基因流 (m)。所有老鼠种群都有一个共同的 mtDNA 常见单倍型, 表明基因流很强 (图 12.11C)。回顾第 10 章 (263 页), 中性 DNA 位点上的杂合子平均频率与平衡状态下的 $N_e u$ 成正比。基于哺乳动物线粒体基因的中性突变率为 $10^{-6} \sim 10^{-7}$, Hoekstra 等人估计了有效种群大小 N_e 。同样已知 F_{ST} (mtDNA 单倍型频率在种群间的变异) 在平衡状态下等于 $1/(4N_e m + 1)$ (见 10 章 265 页)。因此, 如果给定 F_{ST} 和 N_e 估计值, 就可以估算老鼠种群间的基因流大小 (m)。Hoekstra 等人估计在熔岩床种群和最接近的浅色岩石种群间的基因流 m 为 $4 \times 10^{-3} \sim 2.5 \times 10^{-4}$ 。假定等位基因频率是选择和基因流相互作用下的一种平衡, 如果得到了基因流 (对所有基因都是一致的), 淘汰有害 *Mclr* 等位基因的选择系数 s 就可以被估计出来。他们得出结论, 在深色熔岩床上淘汰浅色老鼠的选择强度非常大 (s 可能高达 0.4), 而在浅色岩石背景上淘汰深色老鼠的选择强度较弱但也很有效。

基因流会降低种群对当地环境的适应程度。例如, Jon Bridle 及其同事 (2009) 在两个山脉的垂直样带上 (海拔高度均从 100 m 到 1 000 m) 收集了澳大利

亚雨林一种果蝇 *Drosophila birchii* 样本, 对其抗寒性进行了研究。第一个样带有 10 km 长, 第二个样带要陡峭得多, 且比第一个多延伸 4 km。在平缓的样带上, 高海拔果蝇比低海拔果蝇更耐寒, 而在陡峭的样带上则不存在这种情况 (图 12.12)。因为陡峭斜坡上垂直分开的种群相距更近, 它们之间的基因流被认为更强, 可以阻止其对不同温热环境的适应。

平衡选择维持的多态性

直到 20 世纪 40 年代, 一个流行或经典的观点是, 每个位点上最优等位基因 (“野生型”) 应接近被自然选择固定, 因此变异只能是一些近期由突变产生且注

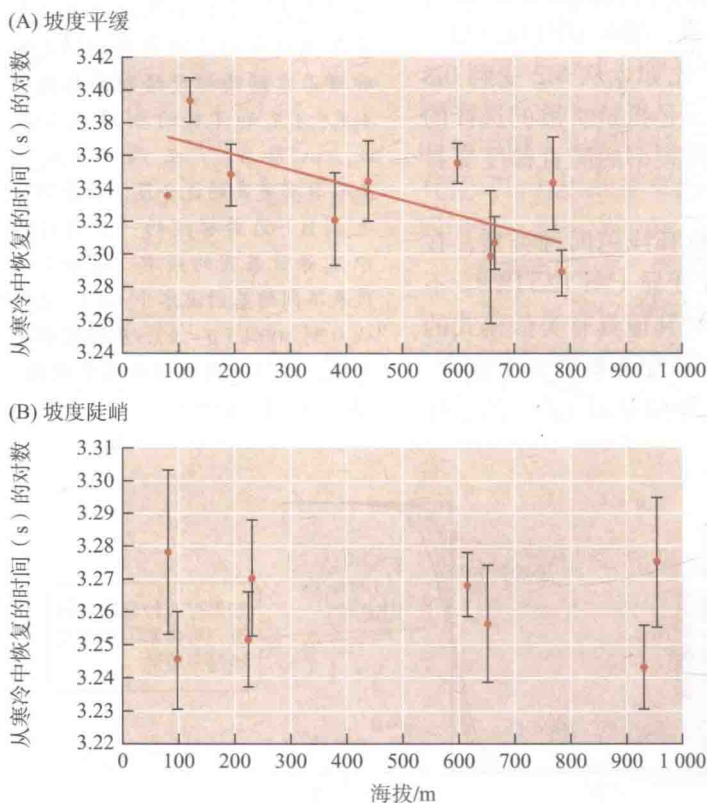


图 12.12 基因流可阻止种群适应当地环境的证据。当检测果蝇 *Drosophila birchii* 从寒冷中恢复这一特性时, 沿垂直断面分布的不同种群差异越大, 沿断面向上到平缓山坡 (A) 比到陡峭山坡 (B) 表现出的局部适应性就越强。不同海拔高度的种群在陡峭山坡上彼此更接近, 所以存在更高比例的扩散和基因流。(来自 Bridle et al. 2009)

定要被纯化选择淘汰的稀有有害等位基因。正如我们在第9章所看到的，天然种群的研究却恰恰揭示了丰富的变异。存在大量变异的原因可能是(1)产生有害等位基因的频发突变受到的选择很弱；(2)基因流从其他种群带来的在本地有害的等位基因在其原种群中是受选择青睐的；(3)选择上中性(即，遗传漂变)；和(4)通过自然选择来维持多态性。最后这个假说是由以 E. B. Ford 为首的英国生态遗传学家和以杜布赞斯基为代表的美国种群遗传学家所倡导的。他们代表的是平衡学派(Balance School)，认为大量的遗传变异是由平衡选择(balancing selection)维持的(仅仅选择就可以维持多态性)。

现在仍不确定，存在于天然种群中的大量遗传变异，到底有多少符合上述不同观点所支持的模型。自然选择的多个模型都可以解释持续而稳定的多态现象，但我们并不知道每个模型能在多大程度上解释种群内观测到的遗传变异。

杂合子优势

如果杂合子比任何一个纯合子的适合度都高，两个等位基因都将在后续世代繁衍，配子结合又将产生所有三种基因型的合子。这种杂合子优势(heterozygote advantage)也被称为超显性(overdominance)或单位点杂种优势(single-locus heterosis)。它将导致一个稳定的平衡，此时等位基因的频率取决于两个纯合子适合度值(因此也是选择系数)之间的平衡(图12.13A；参见知识窗12A的案例3和图12.7C)。

这类稳定平衡可以用杜布赞斯基及其合作者的实验来说明。拟暗果蝇天然种群具有高度的染色体倒位多态性，即染色体上基因排列顺序的差异是由染色体片段180度反转造成的(见第8章)。当杜布赞斯基观察到天然种群中有多个倒位的频率表现出有规律的季节性变化时，他就怀疑这些染色体倒位可能会影响到适合度。在实验室中，起始于两个频率非常不同的倒位种群会迅速达到相同的平衡频率(图12.14)。

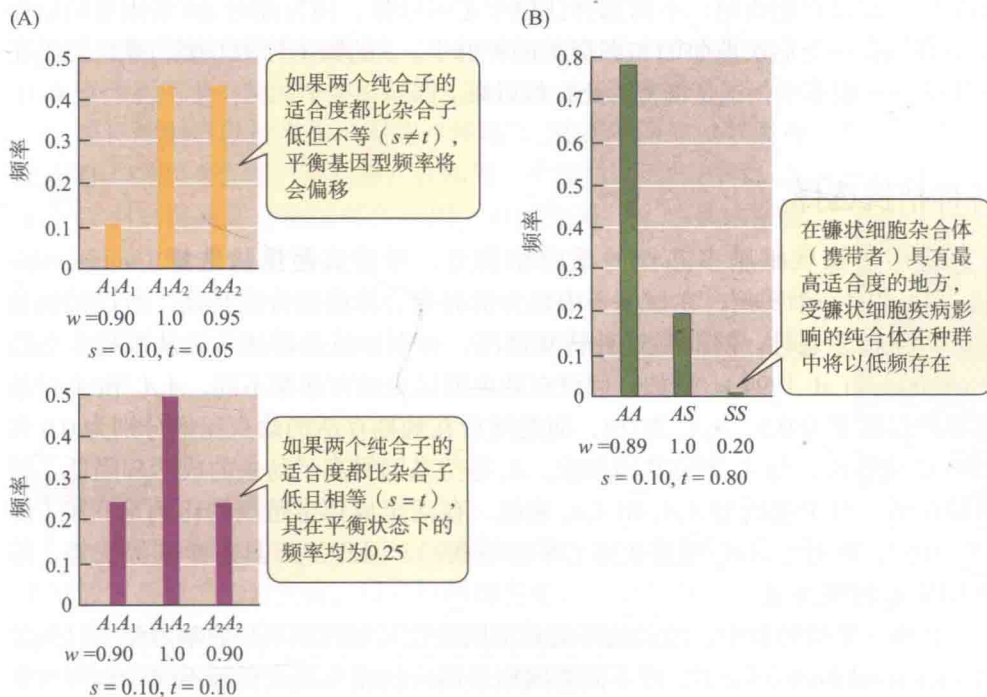


图 12.13 (A) 在具有杂合子优势(超显性)基因座上新生合子的基因型频率，这里的纯合子具有不同的相对适合度。 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度分别为 $1-s$ 、 1 和 $1-t$ ；这些值和 s 和 t (选择系数) 展示在每个图的下方。(B) 镰状细胞血红蛋白多态性的期望频率，采用感染疟疾的一个非洲群体来估计适合度。AA 是正常的纯合子，AS 携带镰状细胞性状，SS 表现镰状细胞贫血。

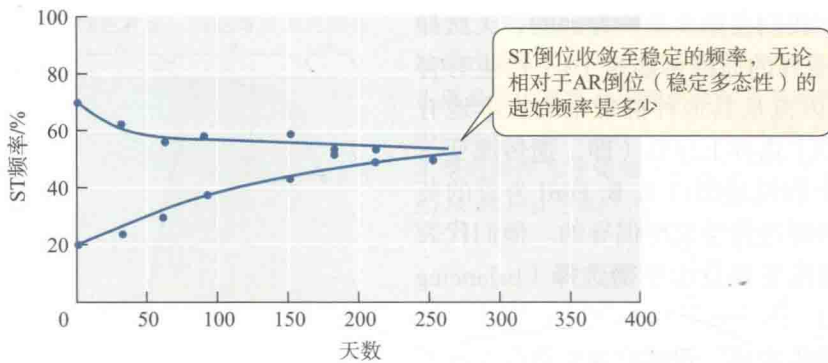


图 12.14 稳定平衡的演示。在染色体倒位 ST 和 AR 上杂合的拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*) 比纯合子具有更高的适合度。如理论预期, 起始于 ST 倒位频率完全不同的实验种群收敛于相同的 ST 平衡频率。(来自 Dobzhansky 1948)

很少有超显性适合度的案例被报道, 即使在几个或多个位点上杂合基因型比纯合基因型具有更高的适合度。例如, 当生物在近交变得更纯合时常常发生近交衰退 (见第 9 章)。然而, 这种现象可以用显性而不是超显性来解释: 因为自交品系中隐性有害等位基因变为纯合。同样, 很难证明在特定位点上的杂合子 (Aa) 比两个纯合子 (AA, aa) 有更高的适合度。假定在两个紧密连锁的位点上, 种群中的大多数染色体都是 Ab 和 aB , 其中 A 和 B 是有利显性等位基因, 而 a 和 b 是不利隐性等位基因。纯合子 Ab/Ab 和 aB/aB 每个都表达一个不利隐性等位基因, 那么这些纯合子的适合度比杂合子 Ab/aB 的适合度都低。如果我们只看一个位点的表型效应, 似乎出现了超显性的适合度。这种在观测位点上明显但带有假象的杂合子优势被称为关联超显性 (associative overdominance)。

该位点上的一个等位基因编码镰状细胞血红蛋白 (S), 与正常血红蛋白 (由 A 等位基因编码) 的区别是一个氨基酸替代。在低氧浓度下, S 血红蛋白为细长晶体, 携氧效率更低, 使得红细胞变成镰刀形状并被分解得更快。杂合子 (AS) 患有轻微贫血; 纯合子 (SS) 患有严重贫血 (镰状细胞病) 并且经常在生育前死亡。然而, “正常” 纯合子 (AA) 患疟疾的死亡率比杂合子 (AS) 要高, 因为造成最严重一类疟疾的恶性疟原虫 (*Plasmodium falciparum*) 是在红血细胞中发育生长的。由于杂合子的红血细胞被分解得更快, 疟原虫的生长就得到抑制。因此, 杂合子比任何纯合子的存活率都高, 其相对适合度估计为 $w_{AA} = 0.89$, $w_{AS} = 1.0$, $w_{SS} = 0.20$ (图 12.13B)。其结果是在非洲疟疾高发的部分地区, S 等位基因的频率相当高 (约 $q = 0.13$)。所以, 杂合子优势源自相反选择因子的平衡: 贫血和疟疾。在没有疟疾时, 平衡选择让位于定向选择, 因为此时 AA 基因型的适合度最高。在不受疟疾威胁的非洲裔美国种群中, S 的频率约为 0.05, 并且似乎还在下降——很不幸, 这是携带者死亡的后果。

各种拮抗选择

作用于镰状细胞多态性的反向作用力, 可看成是拮抗选择 (antagonistic selection) 的一个实例, 在该例子中因为恰好杂合体的适合度最高, 所以拮抗选择得以维持多态性。除非是这种特殊情况, 否则拮抗选择通常无法维持多态性 (Curtis et al. 1994)。例如, 假设在幼虫期昆虫的存活率不同, A_1A_1 和 A_1A_2 基因型的存活率为 0.5, A_2A_2 为 0.4, 而能随后在蛹期存活的幼虫比例分别为 0.6 和 0.9。也就是说, 与 A_2 等位基因相比, A_1 等位基因提高了幼虫的成活却降低了蛹期的存活。对于基因型 A_1A_1 和 A_1A_2 来说, 存活至成年生殖期的比例是 0.30 (即 0.5×0.6), 而对于 A_2A_2 则是 0.36 (即 0.4×0.9)。因此 A_2A_2 具有净选择优势, 等位基因 A_2 将被固定。

在单一繁殖种群中, 波动的环境在不同世代可能青睐不同的基因型 [时间波动 (temporal fluctuation)], 或不同基因型最适应的微生物或资源不同 [空间变化

(spatial variation)]。这种形式的拮抗选择可以(但也并不一定)维持位点上等位基因的变异(Hedrick 1986)。

环境在时间上的波动可能会减慢某个等位基因达到固定的速度,但它通常不会无限期地维持多个等位基因,因为当环境不利时等位基因频率的下降不可能正好抵消当环境有利时其频率的增长——而且除非二者处于精确的平衡,否则其中一个等位基因会以上下波动的方式最终被固定。另一方面,环境的空间变化往往可以维持多态性,只要单一种群中不同纯合体最适应的微生物或资源不一样,也就是说,只要这些纯合体具有不同的“生态位”[这种现象有时称为**多重生态位多态性**(multiple-niche polymorphism)]。如果每个生物个体只存在于一种环境中,就会出现稳定的多重生态位多态性。如果选择是“软”而不是“硬”的,这种现象也很有可能发生。软选择(soft selection)指的是,某一特定微环境中幸存者的数目取决于在某一限制因素(如空间和食物)上的竞争力,相对优势的基因型具有较高的生存率。于是选择决定了成年幸存者的基因型频率,而不是其总数目。硬选择(hard selection)发生在微环境中某个个体的生存可能性取决于其绝对适合度而不是竞争者的密度这种情况下。于是选择不仅仅决定幸存者的基因型频率,还决定幸存者的总数目。例如,对杀虫剂抗性的选择是硬的,因为个体昆虫的存活只取决于其是抗性还是易感基因型。相反,使蜜蜂更迅速地从花中获得花蜜的长口器的选择是软选择,只要在没有长舌的优势竞争者时,短舌蜜蜂就能够获得花蜜、生存下去并充分繁殖。

黑腹裂籽雀(*Pyrenestes ostrinus*)是多重生态位多态性的一个代表案例(Smith 1993;图 12.15)。这种非洲雀种群在喙的宽度上呈双峰分布。宽喙和窄喙之别似乎是由单个等位基因差异造成的。这两种类型在处理不同种莎草种子(它们的主要食物)的效率上有差异:宽喙鸟善于处理硬种子,而窄喙鸟能更有效地处理软种子。Thomas B. Smith 给 2 700 多只幼鸟带上标记带,发现与宽喙鸟和窄喙鸟相比,中等大小喙的鸟存活至成年的比率要更低。因此,似乎是多样化选择维持了这种多态现象,因为不同基因型在不同资源背景下的最优适合度不同。许多物种的种群都是由在资源利用上不同的个体组成的(Bolnick et al. 2003)。

两种性别可以被当作不同的“环境”,其中不同等位基因可能具有不同的适合度。特别是,在和另一个等位基因相比时,在某个性别中提高适合度的等位基因,可能在另一个性别中减低适合度。数学模型表明,这种位点内性冲突(intralocus sexual conflict)往往可以维持多态性。两性间的拮抗选择会产生一些有趣的结果(Bonduriansky and Chenoweth 2009)也似乎很常见(见 13 章)。

依频选择

在我们考虑过的模型中,每个基因型的适合度在给定的环境下都假定是恒定的。然而,很常见的情况是,一个基因型的适合度依赖于种群中其自身频率与其他基因型频率的比值。这种现象被称为**依频选择**(frequency-dependent selection)。这种平衡选择

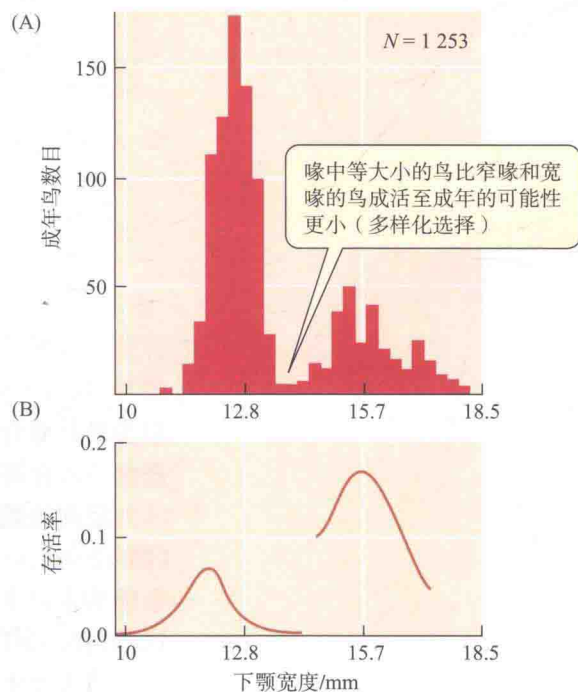
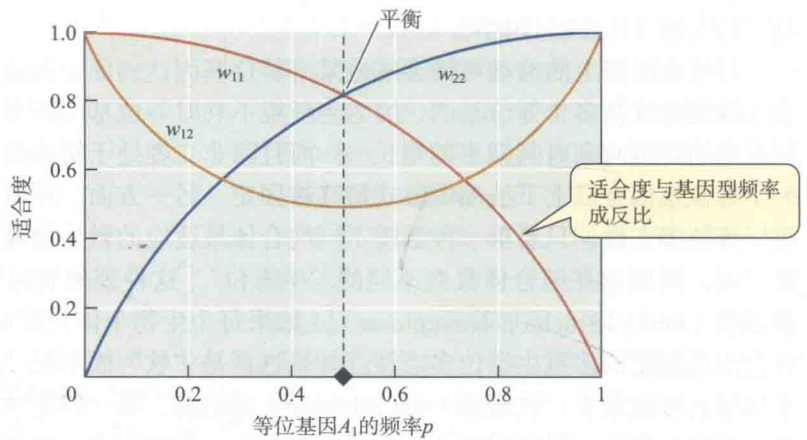


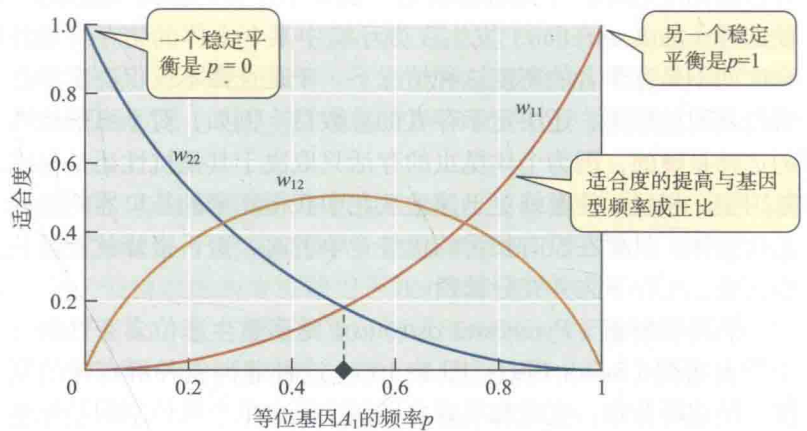
图 12.15 黑腹裂籽雀中的多重生态位多态性。(A) 带斑纹幼鸟的存活率,与其下颚宽度(喙大小的度量)有关。(B) 成年鸟的下颚宽度呈双峰分布。小喙和大喙类型分别展示在左面和右面。(来自 Smith 1993;照片由 Thomas B. Smith 拍摄)。

图 12.16 依频选择的两种形式，其中每个基因型的适合度取决于其在种群中的频率。(A) 反向依频选择。基因型的适合度随其频率的上升而下降，取决于等位基因频率（这里用 p 表示 A_1 的频率）。在这种模式下， A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度为 $w_{11}=1-sp^2$ ， $w_{12}=1-spq$ 和 $w_{22}=1-sq^2$ ；曲线由 $s=1$ 计算。稳定的平衡存在于 $p=q=0.5$ 。(B) 正向依频选择，基因型的适合度随其频率的上升而上升。 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度为 $1+sp^2$ ， $1+2spq$ 和 $1+sq^2$ 。(来自 Hartl and Clark 1989)

(A) 反向依频选择



(B) 正向依频选择



似乎维持着许多多态现象，同时也具有许多其他重要的结果，特别是动物行为的进化（将在第 16 章中看到）。

反向依频选择 在反向依频选择中，种群中越稀有的表型，其适合度就越大（图 12.16A）。例如，当一个显性表型（基因型 A_1A_1 或 A_1A_2 ）很稀有时，其平均个体的生存和繁殖率可能最大，但随着其越来越常见，生存和繁殖率又会下降；这种情况同样适用于隐性表型（基因型 A_2A_2 ）。因此，当 A_2 处于高频时，它会减少，因为 A_2A_2 比 A_1A_1 和 A_1A_2 的适合度低，对 A_1 也情况类似。无论初始等位基因频率为多少，它们将过渡到一个稳定的平衡值，这时两种表型频率相等（即，当 $q^2=0.5$ ）。在这一点上，两种表型的平均适合度是相同的：任何一个都不会比另一个更有优势。

许多生物现象都可以引起反向依频选择。许多植物的自交不亲和等位基因就是突出的例子。这些等位基因强制异交发生，因为携带任何一个等位基因的花粉都不能在它本身的柱头或任何其他携带相同等位基因的植物柱头上有效地生长。因此，如果植物种群中有 3 个等位基因， S_1 、 S_2 和 S_3 ， S_1 型花粉可以在基因型 S_2S_3 的柱头上生长，并使胚珠受精，但在 S_1S_2 或 S_1S_3 上则不行； S_2 花粉只能使 S_1S_3 植物受精， S_3 花粉只能使 S_1S_2 植物受精（注意，这些植株在这个位点上是不能纯合的）。一个由突变产生的新等位基因 S 能使几乎所有植物受精，因为其起初是稀有的，所以频率会增加直至达到约 $1/k$ ，这里 k 是种群中 S 等位基因的数目。因此，我们应该可以预期找到大量的自交不亲和等位基因，并在平衡状态下

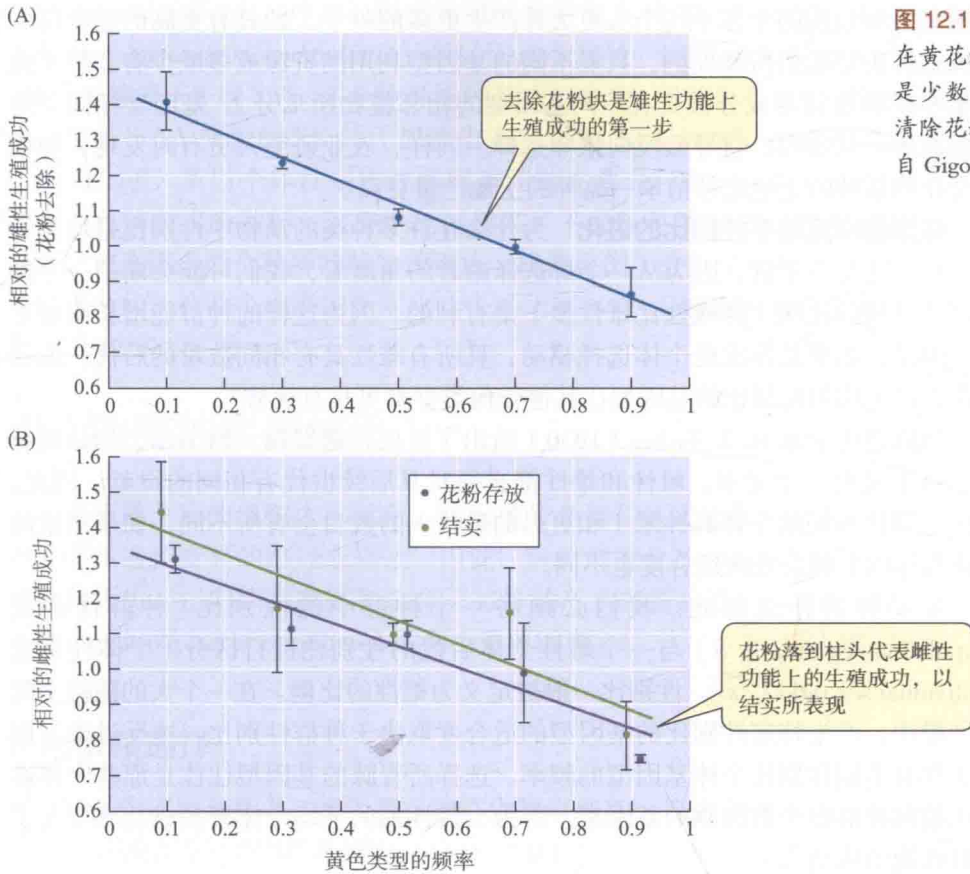


图 12.17 高山接骨木兰的花色存在依频选择。在黄花和紫花个体比例不同的试验中, 如果黄花是少数类型, 授粉熊蜂既能够 (A) 从黄色花上清除花粉又能够 (B) 在黄色花上存放花粉。(来自 Gigord et al. 2001)

所有频率大致相等。确实, 在某些植物中存在数以百计这样的等位基因。

高山接骨木兰 (*Dactylorhiza sambucina*) 的欧洲种群包括约一半的紫色花和一半的黄色花植株。Luc Gigord 及其同事 (2001) 在 10 个地点设置了含 50 株的实验区组, 不同区组在两种花色的比例上不同。他们发现, 传粉的熊蜂更频繁地访问那些占少数比例类型的植株的花朵, 携带这类植株的花粉也更频繁 (植物雄性成功的一个指标) (图 12.17A)。稀有类型在雌性中也有更高的适合度, 获得花粉和结果都更多 (图 12.17B)。与许多兰花相似, *Dactylorhiza* 不给传粉者提供“报酬”: 它没有花蜜并且花粉形成坚固的粉团, 无法被蜜蜂用来喂养幼虫。作者认为, 蜜蜂能学会避开那些无回报的花朵, 并且如果花的类型 (颜色) 很常见, 它们学习的速度会更快。

正如上述软选择模型所描述的, 当不同基因型竞争有限资源时, 选择往往依赖于基因型的频率。假设两个由遗传决定的表型, P_1 和 P_2 , 要么在资源 1 要么在资源 2 中生存, 但 P_1 在资源 1 中更有竞争优势而 P_2 在资源 2 中更有竞争优势。如果 P_1 是稀有的, 为获得资源 1, 每个 P_1 个体主要与处于劣势的 P_2 竞争, 所以比 P_2 个体具有更高的平均增长率。然而, 随着 P_1 频率增加, 每个 P_1 个体将与更多相同基因型的个体竞争, 所以平均个体优势相对于 P_2 个体而言下降了。同样的模式也适用于表型 P_2 。

这种效果可以用针对无性扦插营养繁殖的一种禾草 *Anthoxanthum odoratum* 的实验来说明。在天然环境中, Norman Ellstrand 和 Janis Antonovics (1984) 种植了一些矮小的“目标”插条, 并在每个插条周围种植它的竞争者。周围的植物要么是相同基因型的目标个体 (来自同一亲本植物的营养芽) 要么是从有性繁殖的种子中获得的的不同基因型。在一个生长季后, 被不同基因型包围的目标个体比被

相同基因型包围的个体平均个头更大并产生更多的种子（即具有更高的适合度）。这种式样正是我们所预期的，只要不同的基因型利用的资源或多或少有差异（或许某些矿物质营养成分被具有不同基因型的相邻植物所瓜分）。基因型相同个体间的竞争一旦加剧，将导致反向依频选择。同样，农业研究人员有时发现，种植混合作物品种的土地比种植单一品种的土地产量更高。

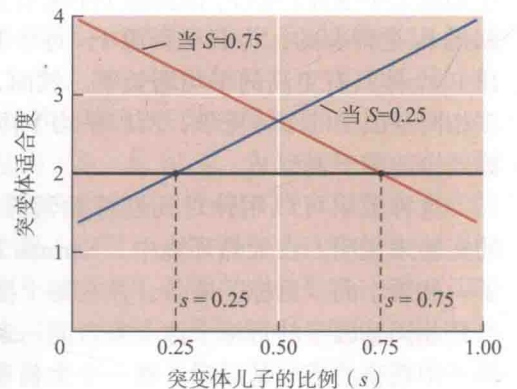
依频选择驱动下性别比的进化 为什么在许多种类的动物中性别比是均等的（1:1）？这是一个谜，因为从一个群选择论者的角度看，我们可能会期望一个偏向雌性性别的比例（即雌性比雄性多）是有利的，因为这样的种群能增长得更迅速。但是，如果是性比受个体选择驱动，且所有雌性具有相同数量的后代，那么为什么产生均匀性别比的基因型比其他任何类型都更具有优势？

种群遗传学家 R. A. Fisher (1930) 给出了谜底，他发现，因为每个个体既有一个母本又有一个父本，雌性和雄性都必须对其后续世代有相同的贡献。因此，后代性别比不同的个体其孙辈（和更迟的后代）的数目会有所不同，如果测量两年或两年以上就会发现适合度也不同。

要了解为什么如此，我们必须将一个种群中的性别比 [种群性别比 (population sex ratio), S] 与一个雌性个体后代的性别比进行区分 [个体性别比 (individual sex ratio), s]。性别比一般被定义为雄性的比例。在一个大的随机交配的种群中，产生特定性别比的基因型的适合度取决于种群性别比，这反过来又取决于具有不同性别比个体基因型的频率。选择所青睐的基因型往往是那些个体性别比偏向种群中少数性别的基因型，因为少数性别的平均个体繁殖成功率要大于多数性别的成功率。

例如，假设一个种群的性别比为 0.25（1 个雄性对 3 个雌性），如果每个雌性有 4 个后代。每个雌性后代的平均数是 4，但由于每个后代都有一个父亲，则每个雄性的后代平均数是 12（因为每个雄性平均与 3 个雌性交配）。因此，雌性有 4 个孙辈来自每个女儿和 12 个孙辈来自每个儿子，总共 $(3 \times 4) + (1 \times 12) = 24$ 个孙辈。现在假定种群中出现一个性别比为 0.50（2 个女儿和 2 个儿子）的稀有基因型。每个该基因型个体有 $2 \times 4 = 8$ 个孙辈来自它的女儿和 $2 \times 12 = 24$ 个孙辈来自它的儿子，共计 32 个。由于该基因型的后代数目比常见雌性偏向基因型的平均后代数目更大，在雌性偏向种群中任何导致更多雄性偏向后代的等位基因的频率都将增大。同理，如果种群性别比为雄性偏向，任何倾向于雌性偏向个体性别比的等位基因都会增多。通过这种推理，一个产生均匀性别比（0.5）的基因型具有最高的适合度，并且不会被其他基因型所替代（图 12.18）。一个产生性别比为 0.5 的基因型代表一种进化稳定策略 (evolutionary stable strategy, ESS)，正如我们将在第 14 章看到的。

图 12.18 性别比的依频选择。突变体可能具有不同的个体性别比 (s ，雌性后代中儿子的比例)。基于孙辈平均数目得到的每种突变体的适合度取决于种群性别比 (S)。种群中个体平均适合度等于 2。当 $S=0.25$ 时，即当 25% 种群为雄性时，突变体的适合度与其后代中儿子的比例成正比，并且如果该突变体 s 超过 0.25，它比常见基因型的平均适合度要大。任何这种突变的频率会因此增加。相反，如果 $S=0.75$ ，突变体的适合度会与个体性别比成反比，其适合度在 s 小于 0.75 时会增加。（来自 Charnov 1982）



Alexandra Basolo (1994) 利用具有三种性染色体 W, X 和 Y 的花斑剑尾鱼 (*Xiphophorus maculatus*) 测试了这个理论。雌性是 XX, WX 或 WY, 雄性是 XY 或 YY。在 6 种可能的杂交组合中, 4 种产生 0.5 的性别比, 但是与 YY 交配的 XX 后代都是儿子, 与 XY 交配的 WX 后代有 0.25 比例的儿子, 所以个体性别比在基因型间存在差异。Basolo 建立了不同频率染色体的实验种群, 这些染色体携带了不同颜色图案的等位基因所以可以被追踪。两个种群的起始性别比 (雄性比例) 分别是 0.25 和 0.78。仅经过两代, 这两个种群的性别比几乎进化到 0.5, 正如 Fisher 理论所预期 (图 12.19)。

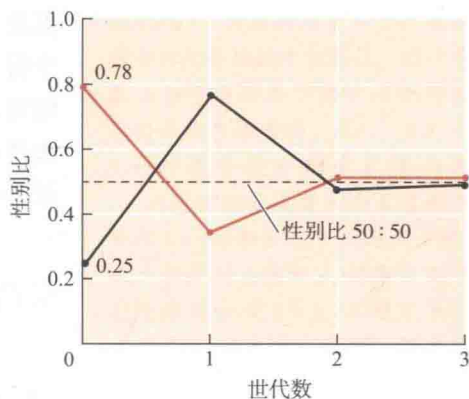


图 12.19 两个花斑剑尾鱼实验种群中的性别比 (雄性比例) 的变化, 初始性别比为 0.25 和 0.78 (雄性比例)。在这两个种群中, 只需两代性别比就演化至接近 0.5。(来自 Basolo 1994)

进化改变的多重结果

进化最重要的原则之一就是, 初始遗传条件往往决定了一个种群会遵循哪条遗传变异的路径或轨迹。因此, 种群的进化往往取决于其先前的进化历史。正向依频选择和杂合子劣势是产生多重后果——多重稳定平衡 (multiple stable equilibria) 的两个重要因素。

正向依频选择

在正向依频选择中, 基因型在种群中频率越高, 其适合度就越大。因此, 初始频率更高的等位基因将被固定 (见图 12.16B)。

例如, 口感不佳的热带蝴蝶 *Heliconius erato* 有许多不同的地理宗, 它们的警戒色图案明显不同 (图 12.20)。每个地理宗都是单态的, 相邻的地理宗在只有几千米宽的地域内杂交 [该物种颜色式样在地理上的变异与另一个 *Heliconius* 属蝴蝶 (一个奇妙的米勒拟态的案例) 几乎是平行的, 如第 3 章所述]。James Mallet 和 Nicholas Barton (1989) 证明, 在 *Heliconius erato* 种内, 地理宗间的基因流被正向的依频选择抵消了: 与本地流行色彩图案不一样的外来蝴蝶被选择所淘汰, 因为捕食者并不会刻意放过那些不常见颜色式样的蝴蝶。在秘鲁的两个地理宗接触地区的两侧, Mallet 释放了 *H. erato* 的另一个地理宗, 作为对照也释放了来自不同地方的同一地理宗蝴蝶。这些蝴蝶被标记以便于识别, 会在随后的一段时间被重复



图 12.20 地理变异与米勒 (Müllerian) 拟态的绝妙案例。 *Heliconius melpomene* 和 *H. erato* 两种蝴蝶在色斑上存在地理差异, 但其变化十分相似。这里展示的每一对蝴蝶, 上面为 *H. melpomene*, 下面为 *H. erato*。这两个物种都会引起捕食者的反感。 *H. erato* 不同的宗在其相遇的地方彼此能发生一定程度的交配, 但其杂交带很窄; 对 *H. melpomene* 也是如此。(照片由 Andrew Brower 惠赠)

捉放。与具有相同色彩图案的对照蝴蝶相比，具有异域色彩图案的蝴蝶被捕获的少得多。根据躲过鸟类捕食的蝴蝶翅膀上遗留下来的喙的印记，作者推测失踪的蝴蝶是被鸟类捕食了。在每个种群中，他们计算出淘汰“错误”颜色式样的平均选择系数为 0.52，相当于控制地理宗间颜色图案差异在三个主要位点上的选择系数 $s = 0.17$ 。与当地常见颜色式样一致的个体比偏离的个体更受青睐。

杂合子劣势

杂合子适合度比任一个纯合子适合度都低的情况称为杂合子劣势 (heterozygote disadvantage) 或亚显性 (underdominance)。如果一个种群最初是单态的，只有 A_1A_1 ，随后 A_2 通过突变或基因流以低频率进入种群，那么几乎所有的 A_2 等位基因都由杂合子 (A_1A_2) 携带；因为其适合度低于 A_1A_1 ，选择将会使 A_2 的频率 (q) 降低到零。同样， A_1 如果进入单态的 A_2A_2 种群将被清除，因为 A_2A_2 适合度高于 A_1A_2 。因此，不管是单态的 A_1A_1 还是单态的 A_2A_2 都处于一种稳定的平衡状态：另一个等位基因的频率不能增加，因为它们大多是由较低适合度的杂合子携带 (见知识窗 12A 案例 4)。这种模式适用于一些染色体重排，如倒置和易位，由于在减数分裂中不正确的分离使得杂合体的生育力下降 (见图 8.24, 8.25 和本章的下一部分)。

如果两种纯合子的适合度不同，但都高于杂合子，那么固定了适合度较低的纯合子的种群，其平均适合度将比固定了另一个纯合子的种群要低，但选择不能把种群从较低适合度推向更适合的状态。因此，种群不一定被自然选择驱动成为具有最适遗传构成的种群。

适应景观

回顾一下，在等位基因频率 (p) 一定的某个种群中，我们可以计算出个体的平均适合度 (\bar{w}) 并绘制出一条曲线，显示 \bar{w} 为 p 的函数 (参见图 12.7)。当适合度恒定时，自然选择以增加平均适合度 (\bar{w}) 的方式改变等位基因频率，所以种群沿着曲线斜率上移。在这个斜坡上种群的当前位置简单地表明了在选择作用下等位基因频率将如何变化：只需看在哪个方向上等位基因频率的变化能增加 \bar{w} 。对于亚显性的位点，曲线在中间下降，且向 $p = 0$ 和 $p = 1$ 倾斜 (见图 12.7D 和图 12.21)。因此，自然选择可以减少也可以增加 p ，取决于种群是起始于 \bar{w} 最小值的左边还是右边。

图 12.7 和 12.21 中的曲线通常被称为适应景观 (adaptive landscape)，或适应性地形图 (adaptive topography)。这些图形的曲线代表了被适应谷 (adaptive valley) 分隔的两个适应峰 (adaptive peak)。这个比喻由 Sewall Wright 提出并被广泛应用于进化生物学，我们在第 18 章也会提到它。曲线 (适应景观) 上的每个点代表了在一个假设由三种基因型频率 p^2 、 $2pq$ 和 q^2 构成的种群中，个体的平均适合度。 p 的每一个可能值 (每一个可能的假设种群) 可在 x 轴上生成不同的值，因此在景观上对应的点不同。如图 12.7D，当 \bar{w} 与 p 的关系有两个及以上最大值时，相同环境条件下两个遗传不同的种群 (例如， $p = 0$ 或 $p = 1$) 可以 (但非必须) 具有相同的平均适应度 (\bar{w})。可以改变基因型适合度的不同环境，并非由某一景观中不同的点来表示，而是由不同景观 (\bar{w} 与 p 间不同的关系) 来表示。

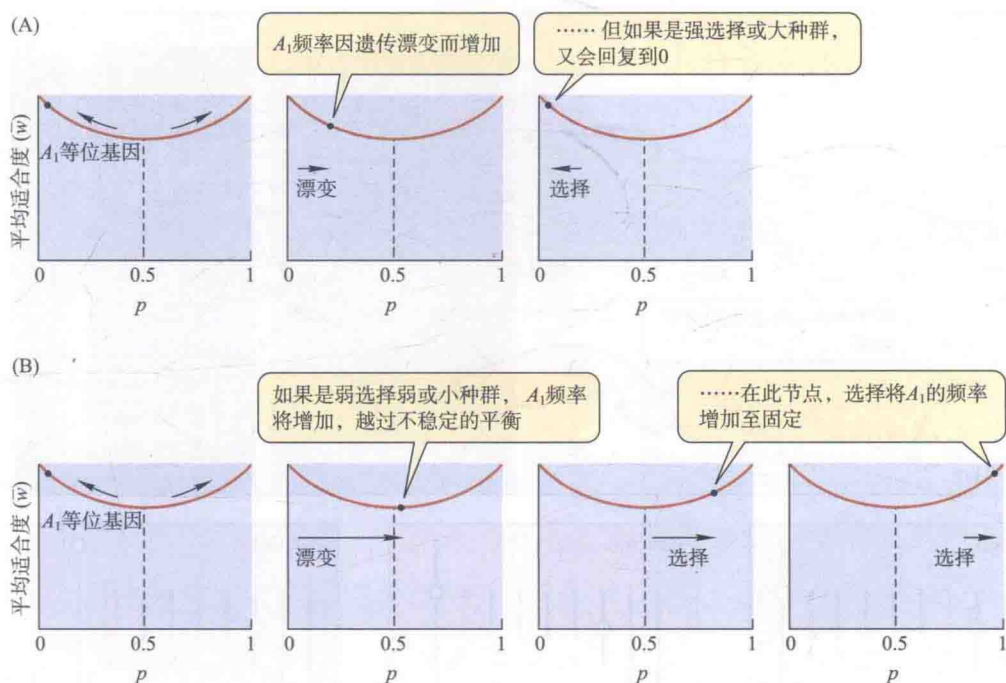


图 12.21 由遗传漂变和自然选择联合作用导致的峰值移位。对于导致杂合子适合度下降的两个等位基因或染色体重排， A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的适合度分别是 1、 $1-s$ 和 1。曲线可以看成是一个具有两个峰值 ($p=0$ 和 $p=1$) 的适应景观，显示在不同 p 值和 A_1 频率情况下的平均适合度 (\bar{w})。不稳定平衡出现在 $p=0.5$ 的情况下，由虚线表示。某一特定时间点的 p 值由圆点表示。(A) A_1 的频率 (初始接近于 0) 可能会因遗传漂变而增加，但如果种群很大则会回到 0。(B) 然而，如果种群变小， p 可能会超越因遗传漂变而出现的不稳定平衡频率 (0.5)。如果这种情况发生，选择将增加 A_1 频率直至固定。

选择和遗传漂变的相互作用

在迄今所构建的选择理论中，我们假设有一个大小无限的种群。然而，在一个有限的种群，等位基因频率会同时受到选择和偶然因素影响。正如空气中浮尘颗粒的运动受到重力的决定性力量和气体分子的随机碰撞（布朗运动）共同影响，种群的有效大小 (N_e) 和选择强度 (s) 均会影响到等位基因频率的变化。如果某个基因座上，选择的影响相对于种群大小来说更强——即 s 远大于 $1/(4N_e)$ (即 $4N_e s > 1$)，那么随机遗传漂变的效应是可以忽略的。反之，如果 s 远小于 $1/(4N_e)$ (即 $4N_e s < 1$)，选择很弱以至于等位基因频率变化将主要被遗传漂变左右，这时等位基因是近似中性的。该临界值为 $N_e s$ ：选择弱或有效种群小，遗传漂变将占主导。

如果杂合子的适合度较低，上述原理就很重要，因为适应景观会有两个峰值 (见图 12.7D)。选择自身并不能使种群沿着一个峰的斜坡下移，然后跨过山谷到另一个峰的坡面上，即使第二个峰更高：种群并不是先获得较差适应后再走向更好的适应 (图 12.21A)。但是当种群大小很小时，等位基因频率可能因遗传漂变影响而出现明显波动以至于穿过山谷，如此，随后的选择便能将种群推“上山”到达另一个峰 (图 12.21B)。这种峰值改变 (peak shift) 发生的概率 (Barton and Charlesworth 1984) 取决于种群大小以及山谷和最初的峰间的高度 (平均适合度) 的差值。因此，当有多个稳定平衡点存在时，遗传漂变和选择的协同作用可以完成选择单独不能完成的事情，将种群从一个适应峰移动到另一个。

这一理论解释了种群如何在亚显性的染色体重排 (如易位和臂间倒位) 情况下产生差异。一些染色体重排被认为符合亚显性模式，因为杂合子比纯合子具有较低的生育力 (见第 8 章)。例如，澳大利亚蚱蜢 *Vandiemenna viatica* 本地种群的不同染色体融合和臂间倒位是单态的。这些染色体杂合子有许多非整倍体配子。任何此类染色体，只要通过基因流引入到另一个具有不同重排的单态

图 12.22 在南澳大利亚沿海的袋鼠岛上有不会飞的蚱蜢 *Vandiemena viatica* 的三个染色体宗，这里显示其染色体构型及地理分布。图中的圆点表示采样地点。下图显示三个宗的染色体构型，每条染色体由垂直长条代表。对每个宗只显示两套染色体组中的一套。在 *viatica*₁₉ 宗中发现的（可能的）祖先构型具有 10 对染色体。与 *viatica*₁₉ 宗相比，在其他两个宗中染色体 B（蓝色）和 6（紫色）发生了融合。在 P24 (XY) 宗中，染色体 1（红色）易位到了 X 染色体（绿色）上，因此 1 号染色体对的另一条无法配对，处于 Y 染色体的状态。易位或融合的染色体可通过小种群中的“峰值改变”而保留在一定的地理区域内。（来自 White 1978）

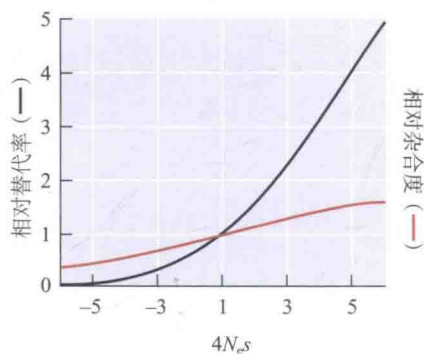
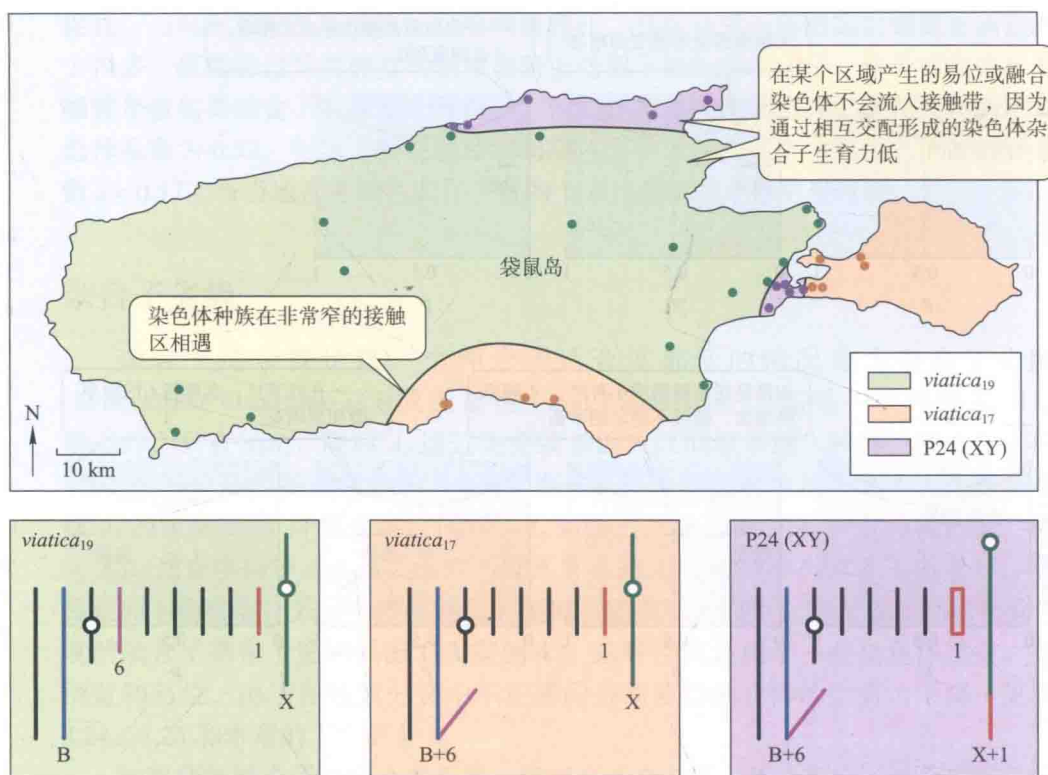


图 12.23 受选择的突变相对于中性突变的替代率（黑线）以及杂合子的相对频率（红线）。二者均随函数 $4N_e s$ （有效种群大小和选择系数的乘积）的增加而增加。（来自 Fay and Wu 2003）

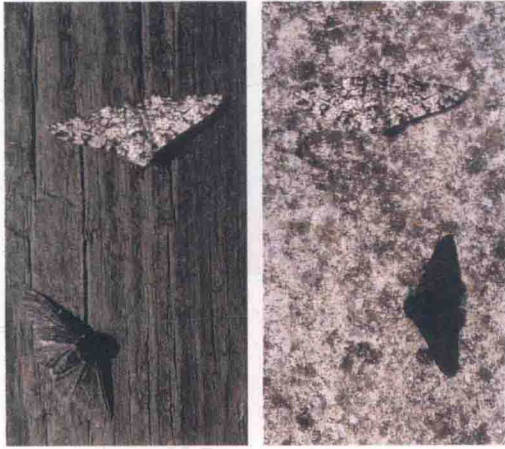
种群中，其频率将因自然选择而下降，因此不会出现两种“染色体宗”同域分布，它们很可能在 200~300 m 宽的“张力区”相遇（图 12.22；White 1978）。因为这些蚱蜢不会飞且很不活跃，本地种群都很小，为偶发的遗传漂变启动峰值改变提供了机会，这样新的染色体重排就被固定下来。

种群大小对选择有效性的影响包括几个重要方面。第一，种群不可能达到基于基因型适合度预测的等位基因频率的完全平衡；相反，它很可能通过遗传漂变在平衡频率附近波动。第二，新突变被固定的概率受到遗传漂变和选择的共同影响，这一主题由 Tomoko Ohta（1992）在其分子进化近中性理论中得到了充分论证。略微有害的突变可以被遗传漂变所固定，尤其是在有效种群很小时，就如同发生了种群瓶颈。最重要的是，比起大种群，小种群中略微有利的突变不太可能被选择固定，因为它更有可能仅仅由于随机而丢失。因此，如果具有选择优势 s 的突变反复出现，与中性突变相比有利突变被固定的比率以及两种类型突变产生杂合度的相对水平都会随着 $4N_e s$ 的增加而增加（图 12.23；Fay and Wu 2003）。

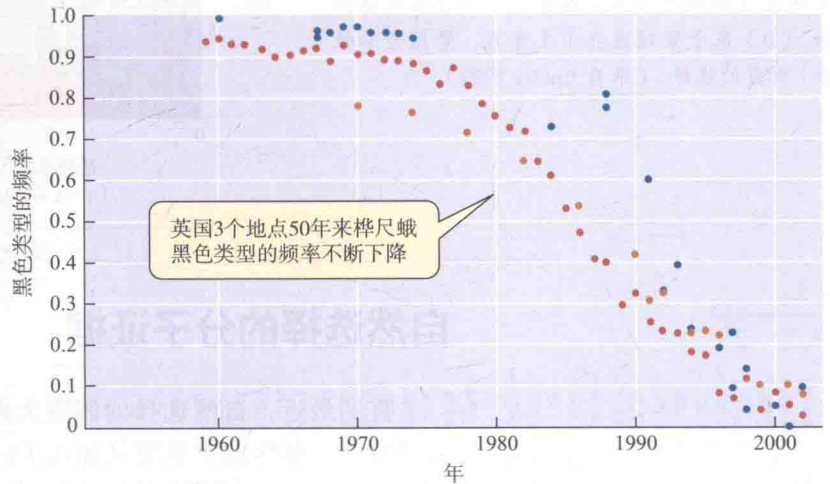
自然选择的强度

直到 20 世纪 30 年代，大多数进化生物学家都跟达尔文一样，假定自然选择的强度通常是很弱的。然而，到 20 世纪 30 年代，强选择的案例开始出现。第一个例子是桦尺蛾 (*Biston betularia*) 的工业黑化 (industrial melanism) (Majerus 1998; Grant 2012)。19 世纪中叶工业革命开始以后，英国某些地区树干变黑，相对于典型的浅灰色飞蛾，携带显性等位基因的黑色飞蛾的频率增加（图 12.24A）。19 世纪中期连续采集的博物馆标本显示，在

(A)



(B)



(C)

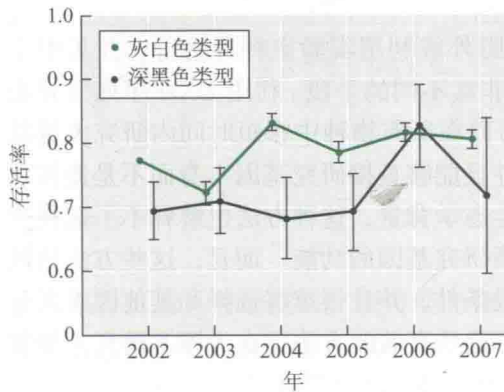


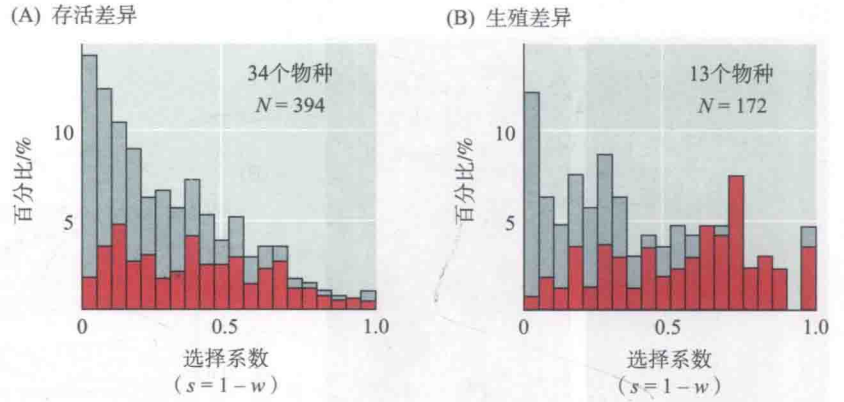
图 12.24 桦尺蛾 (*Biston betularia*) 的工业黑化现象。(A) 在因空气污染而黑化的树干上的灰白色“典型”类型(左)和在正常不黑化树干上的深黑色类型(右)。(B) 由于 20 世纪后期空气污染减轻, 在英国三个地方(由不同颜色代表)的黑色类型频率下降。(C) 在树干未黑化的地点, 由于鸟类的差异捕食, 灰白色类型的生存率始终高于黑色类型。(B 来自 Cook 2003; C 来自 Cook et al. 2012)

不到一个世纪内, 一些地区黑色飞蛾的比例从百分之一增加到超过百分之九十。这一变化是如此之大, 意味着黑化类型具有非常强的选择优势, 可能高达百分之五十 (Haldane 1932)。当空气污染逐渐被控制, 大气状况恢复至 20 世纪末的前工业化水平, 黑化类型的频率迅速下降, 浅灰色的基因型得到增加 (图 12.24B; Cook 2003)。

20 世纪 50 年代, 英国学者 H. B. D. Kettlewell 发现, 在被空气污染熏黑的树干上, 鸟类攻击的浅色飞蛾的比例高于黑色的比例。从 2002 年至 2007 年间, Michael Majerus 证明, 被放置在正常无黑化树上的 4 864 只飞蛾中, 黑色飞蛾的存活率只有浅色的 91% (图 12.24C)。Majerus 直接观察到鸟类选择性地捕获黑色飞蛾。因此, 由差异性捕食造成的强选择既解释了黑色等位基因频率的增加也解释了其随后的下降 (Cook et al. 2012)。

在过去的几十年中, 适合度组分在许多物种的多态性状中被度量。在自然种群中得到的选择系数估值有高有低 (图 12.25)。此外, 施加于生存和繁殖上的选择可以非常强烈。自然选择是进化的强大力量, 往往远比达尔文所能想象的强大。

图 12.25 根据文献报道,不同物种天然种群中遗传上多态的离散性状的选择系数(s)汇总。每个条柱的总高度表示具体区间上所有报道的百分比,红色部分表示统计分析得到的与0有显著差异的百分比。 N 是报道的数量,基于对每个物种的一个或多个性状的统计。(A)基于存活率差异计算的选择。(B)基于繁殖差异(生育力、繁殖力和性选择)计算的选择。(来自 Endler 1986)



自然选择的分子证据

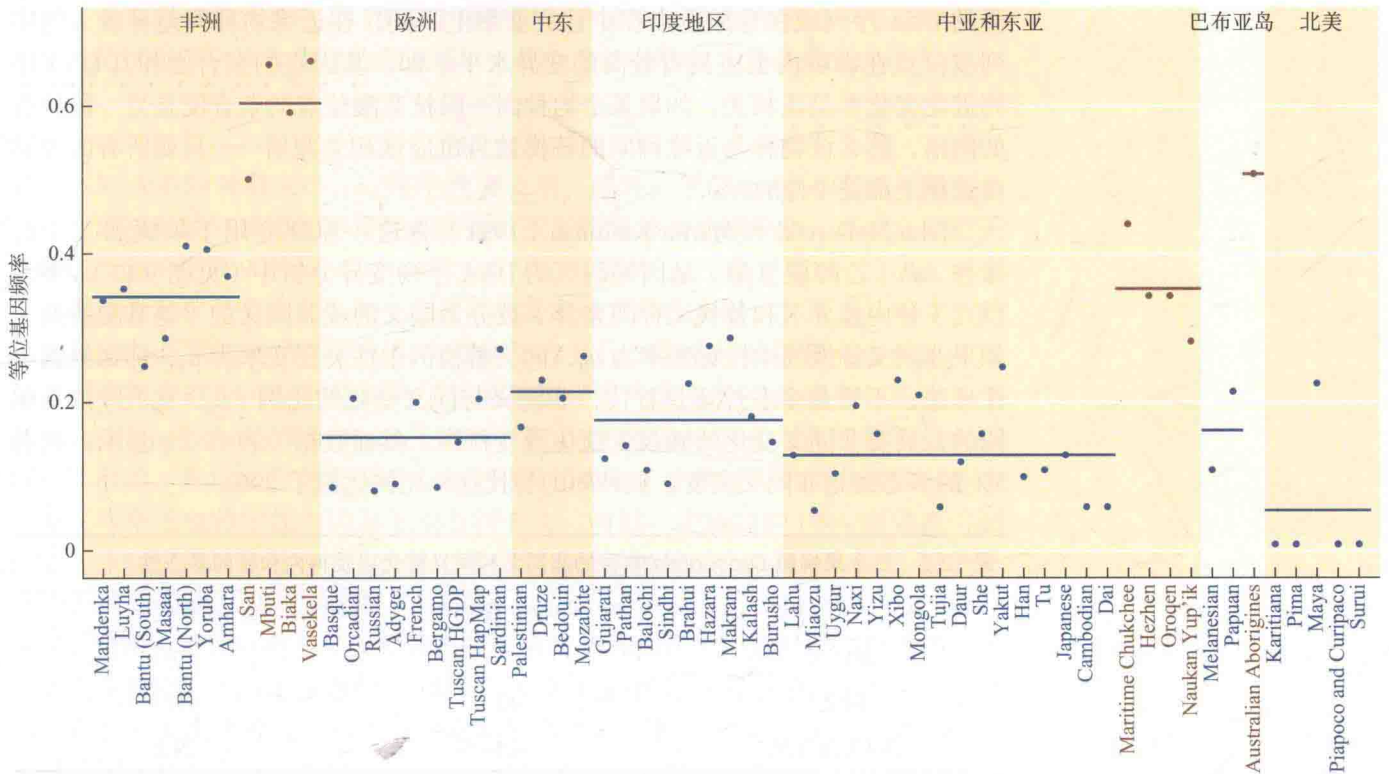
直到最近,自然选择的研究大多在野外或利用实验室种群进行,并集中于表型特征。如今此类研究又加入了一种非常不同的手段:利用DNA序列变异来推断选择。这种方法的优点很多:几乎可以在所有物种中在短时间内研究大量基因,无需长期和常常比较困难的观测;并且能够直接研究基因本身而不是遗传表型。然而,如果缺乏进一步的生物学或生态学背景,这种方法也解释不了选择产生的原因,或者在很多情况下无法知道所研究基因的功能。而且,这些方法依赖于一些在某些特定情况下并不成立的假设条件,并且很难将选择和其他因素区分开来,例如种群结构和种群增长。然而,这些有效的方法正在为深入研究人类和其他物种的选择提供了新的视野。

依据地理变异来检测选择

生物学家长期以来利用物种的种群间变异式样,如生物特征与环境因素间的相关性,来推断某个特征是否具有适应性(见第9章)。等位基因频率与生态变量间的一致相关可以发现对选择产生响应的基因。例如,对人类群体SNP的全基因组扫描发现,在多个基因座上以采集为生的人群中和以农牧业为生的人群中不同等位基因的频率不同(图12.26)。

当作用于选择上中性的变异时,遗传漂变会导致种群分化,但基因流则趋向于同质化(见第10章)。这些因素对基因组中所有基因座的影响程度是差不多的,所以所有基因座在种群间的差异都应该在同样的水平。种群间的等位基因频率差异可以用固定指数 F_{ST} 来度量(见第10章)。 F_{ST} 值在基因组不同中性基因座中随机变化,但是其变异程度可通过数学模型来确定。

如果在不同的种群中某个基因座上受选择的是不同的等位基因,且选择相对于基因流很强,那么该基因座上等位基因在种群间频率上的差异应比来自中性基因座上等位基因更大,也即具有异常高的 F_{ST} 。因此,与大多数通过分子生物学方法筛选出的大多数基因座相比,具有异常高 F_{ST} 值的基因座很可能受到选择的影响(Beaumont and Nichols 1996; Storz 2005)。例如,在所研究的若干鹿鼠*Peromyscus maniculatus*等位酶多态性中,清蛋白基因座在种群间显示出非常大的等位基因频率差异,比那些海拔完全不同的种群间的差异还大(图12.27)。这些结果提供了很强的证据说明该基因座(或是与该基因座紧密连锁的基因座)上的



遗传差异可能具有适应性，很可能与诸如氧气浓度等海拔变量相关。 F_{ST} 检验也证明了人类基因中发生的自然选择。例如，达菲（Duffy）血型基因座与其他基因座相比在非洲人和除非洲以外人群体间表现出更高的 F_{ST} ；一些非洲群体几乎固定了抵抗疟疾的等位基因（Hamblin et al. 2002）。 F_{ST} 在至少六个影响皮肤色素沉着基因上异乎寻常的高，这是表明皮肤色素在群体间的差异具有适应性的多个证据之一（Norton et al. 2007）。黝黑的皮肤被认为能起到免受紫外线（UV；在低纬度的确最强）伤害的效用，而黑化的减少能增强维生素 D 的合成，这种合成依赖于光照（在高纬度地区有限）（Jablonski and Chaplin 2000）。

图 12.26 位于基因区 IL22 附近的一个 SNP 遗传标记在世界各地人群样本中的频率。历史上以采集为生的群体用棕色表示，所有其他群体显示为蓝色；水平线条显示采集和非采集群体的平均频率。采集群体中标记的频率一致高于非采集群体，意味着邻近某个基因因为以这种方式生活的人们带来了某种优势。该基因及其功能尚不明确。（来自 Hancock et al. 2010）

选择的检验：种内变异和种间变异

根据分子进化的中性理论，随时间变化的等位基因替代率以及杂合度的平衡水平都与中性突变率 u_0 成正比。由于在功能约束或其他因素上存在差异，不同种

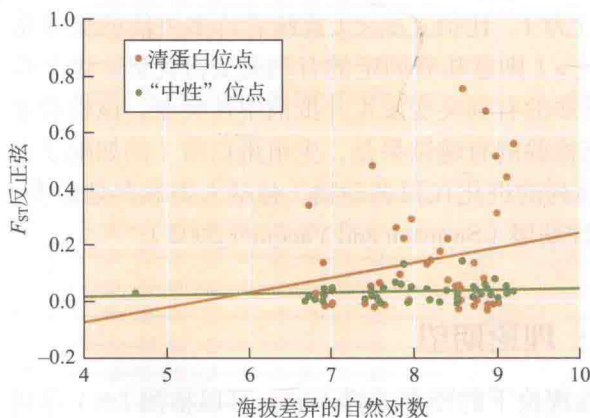


图 12.27 在多个被认为中性的酶编码基因座和清蛋白基因座上，不同地点小鼠 *Peromyscus maniculatus* 样本之间等位基因频率的方差，即 F_{ST} 值。每个圆点是某对地点间的 F_{ST} ，横坐标是其海拔差异。清蛋白基因座上的 F_{ST} 值非常高，表明不同等位基因的适合度优势体现在不同的海拔高度上。（来自 Storz 2005）

类的 DNA 序列或核苷酸位点在中性突变率上不同，在近缘物种间差异较大的序列或位点在物种内也应具有较高的变异水平。即，基因座的杂合度和其 DNA 序列进化变化率呈正相关。如果某个物种内一段核苷酸位点的杂合度是另一段位点的两倍，那么该物种与近缘种间的替换数目也应该相差两倍——只要所有的变异在选择上都是中性的。

John McDonald 和 Martin Kreitman (1991) 将这一原理应用于果蝇属三个近缘种 *Adh* (乙醇脱氢酶) 基因编码区的 DNA 序列变异分析中 (见图 9.17)。多态位点 (种内差异) 和替代 (种间差异) 被分为同义的或非同义的 (氨基酸替换)。如果非同义替换的中性突变率为 u_R ，同义替换的中性突变率为 u_S ，那么根据中性理论，不管是多态性还是替代，非同义与同义变化的比例 ($u_R : u_S$) 应该是相同的，只要非同义变化的确仅受遗传漂变作用。然而数据 (表 12.2) 显示，只有 5% 的多态性是非同义突变，但种间的替代这一比例达到了 29%。

表 12.2 三个果蝇属 *Drosophila* 物种的非同义和同义替代以及种内和种间多态性^a

	多态	替代
非同义	2	7
同义	42	17
非同义百分比	4.5	29.2

数据来自: McDonald and Kreitman 1991。

^a*D. melanogaster*、*D. simulans* 和 *D. yakuba*。

因为非同义与同义替代比率在多态性和种间替换间存在差异，因此并不符合中性理论的预测，McDonald 和 Kreitman 推测氨基酸替换的演化是一个受自然选择支配的适应过程 [从那时起他们的分析被许多其他研究人员采用，被称为 McDonald-Kreitman (MK) 检验]。他们的逻辑是，如果大多数非同义替换是有利的而不是中性的，其频率就会增加并会比遗传漂变独自作用时固定得更快。比起选择上中性的同义变化，非同义变化维持多态状态的时间会更少，从而对种内多态变异的贡献也更少。许多在 DNA 序列中寻找自然选择证据的方法都是 McDonald-Kreitman 检验的改良版。通过用 MK 检验分析大量基因，多位研究人员都得出结论，果蝇属物种间 40%~50% 的非同义替换是适应的 (Sella et al. 2009)。类似的分析表明，黑猩猩和人类基因组间 10%~20% 的非同义差异是受自然选择驱动的 (Boyko et al. 2008)。

利用一种相近的方法，很多作者通过计算种间非同义差异 (d_n) 与同义差异 (d_s) 的比值来寻找选择的迹象，前提假设是同义替代大多是中性的。如果非同义差异受中性选择，这一比值预计为 1。比值 $d_n/d_s < 1$ 意味着许多可能的变异是有害的且被纯化选择清除，而 $d_n/d_s > 1$ 则意味着固定的有利突变占优势。这个检验是非常保守的，因为只有当足够多的有利突变发生并抵消中性突变，该检验才能揭示正选择的存在。一个应用该检验的有趣结果是，生殖蛋白质 (例如配子表面蛋白质和精液蛋白质) 氨基酸序列的进化在很多动物 (包括人类和其他猿类; Wyckoff et al. 2000) 中远远超过中性期望 (Swanson and Vacquier 2002)。

基于 DNA 序列来检测选择：理论期望

如果变异式样与分子进化中性理论下的预期式样不同，可以推测 DNA 序列

上发生了选择。如我们在第 10 章中看到的，在突变和遗传漂变处于平衡的状态下，二倍体种群中中性变异的期望值，可用每个核苷酸位点杂合频率表示为

$$\frac{4N_e u_0}{4N_e u_0 + 1}$$

其中， N_e 为有效种群大小， u_0 是中性突变率。此外，平衡时 DNA 序列不同变异位点上的核苷酸应该彼此不相关，因为重组最终将导致连锁平衡，即使在紧密关联的位点间（见第 9 章）。

现在假设有利突变发生在一个基因的特定核苷酸位点上，并考虑该突变上的正选择对其紧密连锁位点上的中性变异会有什么影响。随着新突变频率的增加，所有携带这种突变的基因拷贝都是起源于首先发生突变的那个单拷贝。正如 John Maynard Smith 和 J. Haigh (1974) 在 DNA 测序技术成为常规手段很久以前所指出的，在与这个突变连锁的祖先基因拷贝上，中性变异的核苷酸通过搭车效应在频率上也将增加。因而不仅有利突变，两侧一定距离的 DNA 序列都将被固定，并且该基因上所有中性变异都将通过选择性清除 (selective sweep) 被消除 (图 12.28)。因此，正定向选择 (positive directional selection, 对有利突变的选择) 减少了紧密连锁位点的变异，变异只能随着优势基因拷贝中新的中性突变的不断出现而缓慢恢复 (Nielsen 2005)。此外，如果我们在有利突变达到中等频率 (但未固定) 时来观测种群，可以看到在不同中性多态性位点间存在的连锁不平衡 (LD)，因为有利突变一直与连锁位点上特定的核苷酸保持关联，因此彼此相关。

这些效应能影响到距离选择位点多远的 DNA 序列？离选择位点越远，位点间的重组率 (r) 就越大。随着 r 的增加，初始的搭车效应会减弱，某一位点与有

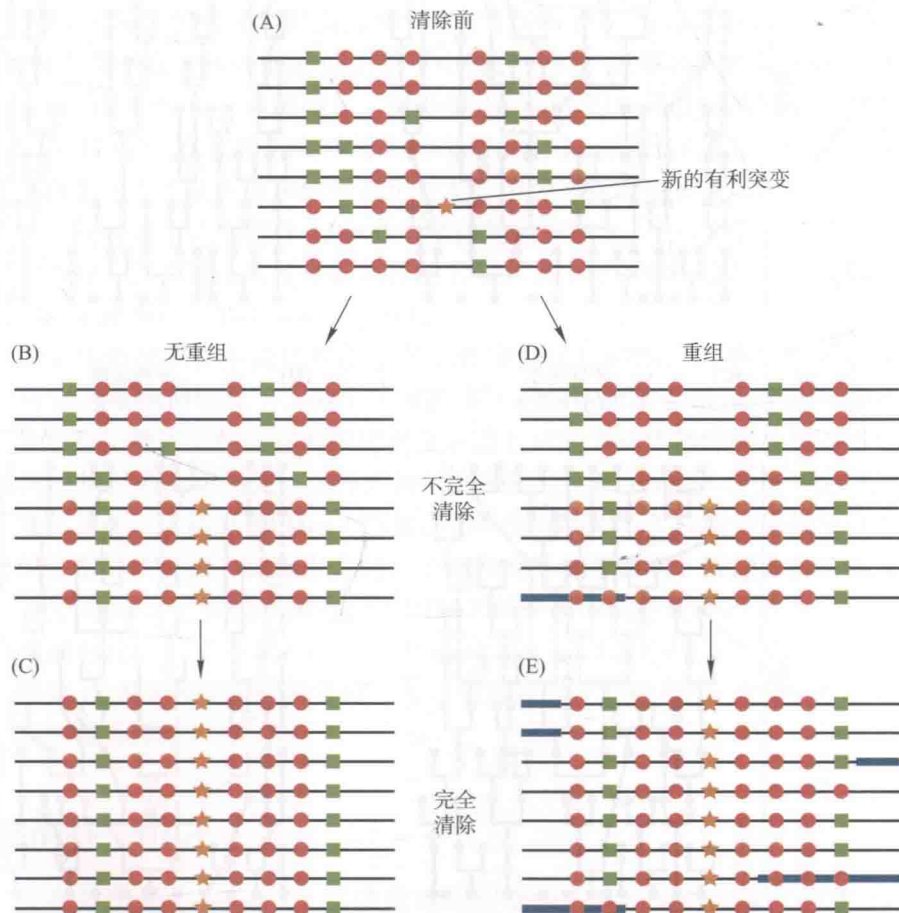


图 12.28 选择性清除。每个板块显示含有八条染色体的一个种群样本。诸如 SNP 之类的 8 个中性多态标记上，每个标记都有两种状态 (绿色方形和红色圆形)。(A) 一个新的有利突变 (星号) 出现在一条染色体上。(B) 如果很少或无重组，该突变在频率上就会增加 (出现在下面四条染色体上)，导致部分清除从而减少了连锁变异的数量。注意，与突变连锁的 SNP 变异彼此完全相关，形成了具有中频的长单倍型。缺乏突变染色体上的 SNP 存在微弱或无连锁不平衡。(C) 有利突变被固定，且将连锁变异完全清除。(D) 如果存在重组，有利突变在频率上的增加与 (B) 有相同的效果，但注意重组已部分打断了 SNP 与突变间的连锁不平衡。最下面染色体上有颜色的片段是通过与另一条染色体发生交叉互换而获得的。(E) 有利等位基因的固定导致很强的连锁不平衡和高频的长单倍型，但其程度要小于重组不存在的情况。(来自 Nielsen et al. 2007)

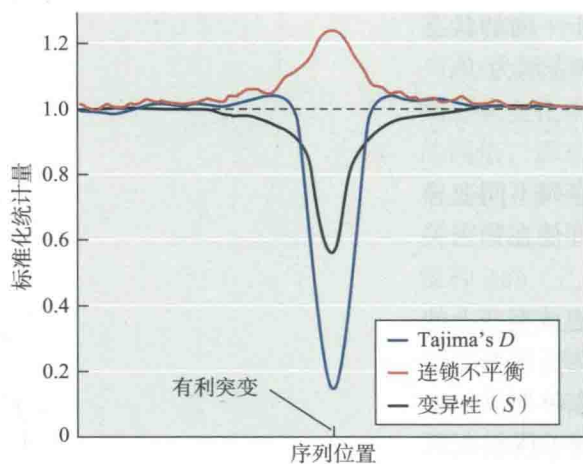


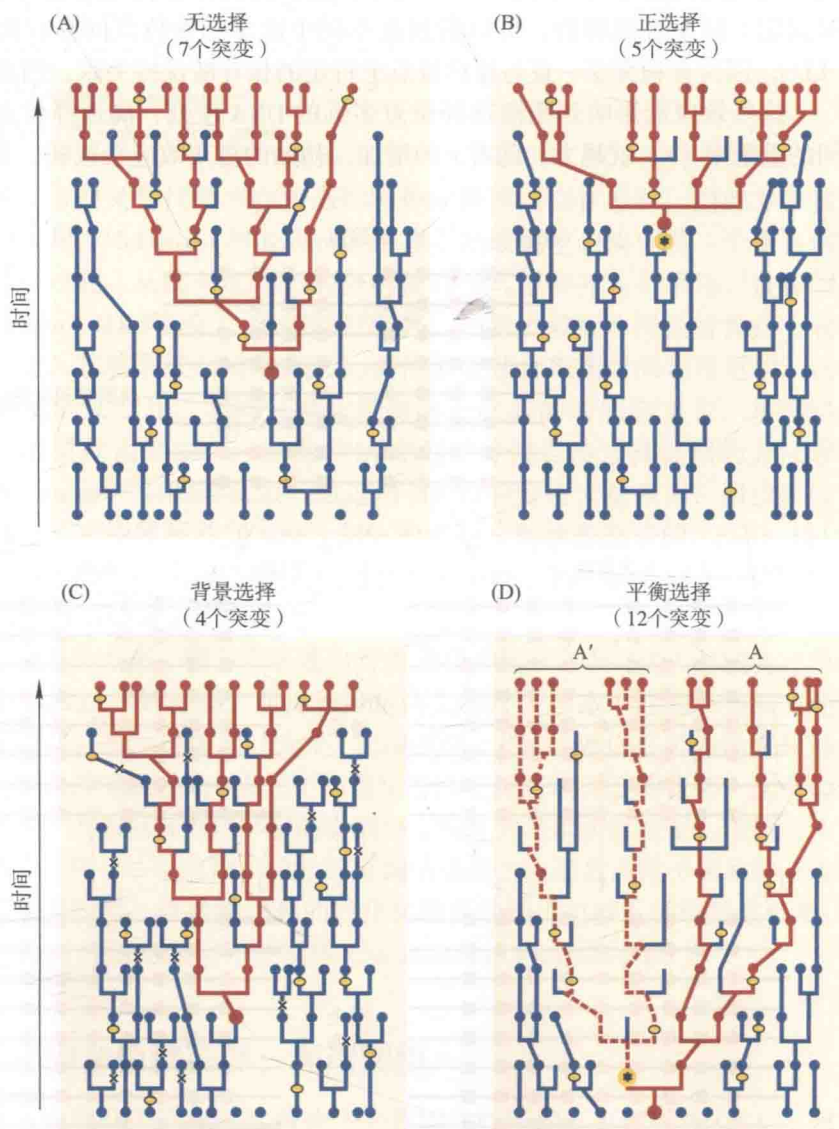
图 12.29 选择性清除造成最常见等位基因过量而中频等位基因缺乏。变异性 (S , 通过序列样本中可变化核苷酸位点来度量) 在有利突变位点的邻近区域下降, 正如 Tajima's D [度量不同序列 (即等位基因) 频率分布偏离中性理论预期程度的一种指标]。连锁不平衡在紧邻受选位点处最高。(来自 Nielsen 2005)

利突变间 LD 的打断也越快 (图 12.29)。然而, 突变的选择优势越大 (s), 受选单倍型 (突变加上与其连锁的中性变异) 频率增加越快, 因此种群中距离越近的位点, 与其他单倍型重组的机会就越小。因此 s 越高且 r 越低, 单倍型就越长。因为 LD 下降由重组导致 (见图 9.20), 我们就可以用 LD 片段的长度来估计有利突变何时出现 (只要根据遗传数据可知 r 或者估计出 s 值)。

各种选择的效应存在于在基因系谱中。考虑两个非连锁的位点, 一个完全由遗传漂变左右 (图 12.30A), 另一个经历了选择性清除 (图 12.30B)。与中性进化基因相比, 由选择固定下来的基因拷贝都起源于一个最近共同祖先 (有利突变发生在其上); 这些拷贝积累各种中性突变的时间还很短, 于是在序列上更相似。选择性清除就如同种群中出现的瓶颈, 都会减少变异和增加基因拷贝间系谱的相关性, 但瓶颈会影响整个基因组, 不仅仅是有利突变的周边部分。

如同正定向选择, 清除有害突变的纯化选择会减少紧密连

图 12.30 种群中基因拷贝的系谱示意图, 显示与中性模型相比 (与图 10.17 比较) 三种核苷酸多样性选择模型的效果。现存种群 (由 12 个基因拷贝组成) 在每幅图的顶部, 现存基因拷贝的祖先由红色基因树标识。在每幅图中, 某些基因谱系 (蓝线) 会随机灭绝。这些关系图假定基因上没有重组发生。椭圆 (黄色) 表示选择上中性的突变, 出现在基因的不同位置。(A) 只有中性突变。现有基因拷贝间在 7 个突变上有差异。(B) 有利突变的正选择, 用星号表示。在选择性清除中, 该基因谱系替换了所有其他谱系, 所以现存拷贝仅在有利突变发生后出现的 5 个突变上有差异。(C) 背景选择。有害突变 (由 \times 表示) 清除了一些基因拷贝, 因此减少尚存的中性突变的数目 (4 个)。(D) 等位基因 A 和 A' 的平衡选择, A' 的谱系 (虚线) 来自标记为星号的突变。两个基因谱系存在的时间很长, 因此比中性情况积累了更多的突变 (12 个)。



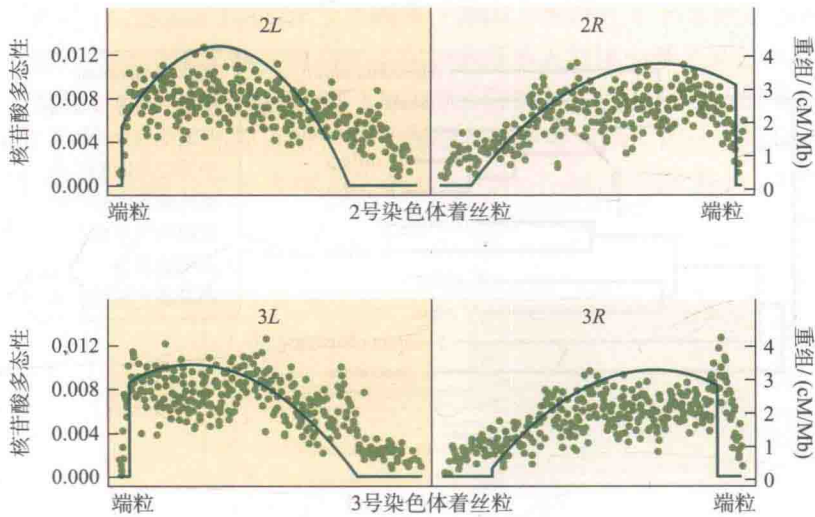


图 12.31 黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 2 号和 3 号染色体两条臂 (L 和 R) 上核苷酸多态性 (由点表示) 分布图。实线代表染色体臂长度的重组率。正如理论预期, 低重组区域的核苷酸多态性较低 (例如, 在着丝粒附近), 符合背景选择或正选择的效果。单位 cM (厘摩) 指染色体上的重组距离。(来自 Mackay et al. 2012)

锁位点上的中性多态性。Brian Charlesworth 及其同事 (Charlesworth et al. 1993; Charlesworth 1994a) 将此效应称为背景选择 (background selection), 并指出当有害突变的拷贝从种群中清除时, 与之连锁的中性突变也会被清除 (图 12.30C)。如果有害突变率高、突变的有害性很强以及重组率很低, 那么中性突变杂合度的降低就最大。正如该理论所预期, 在果蝇属和其他一些物种中, 核苷酸变异水平在低重组的染色体区域出现下降 (图 12.31)。

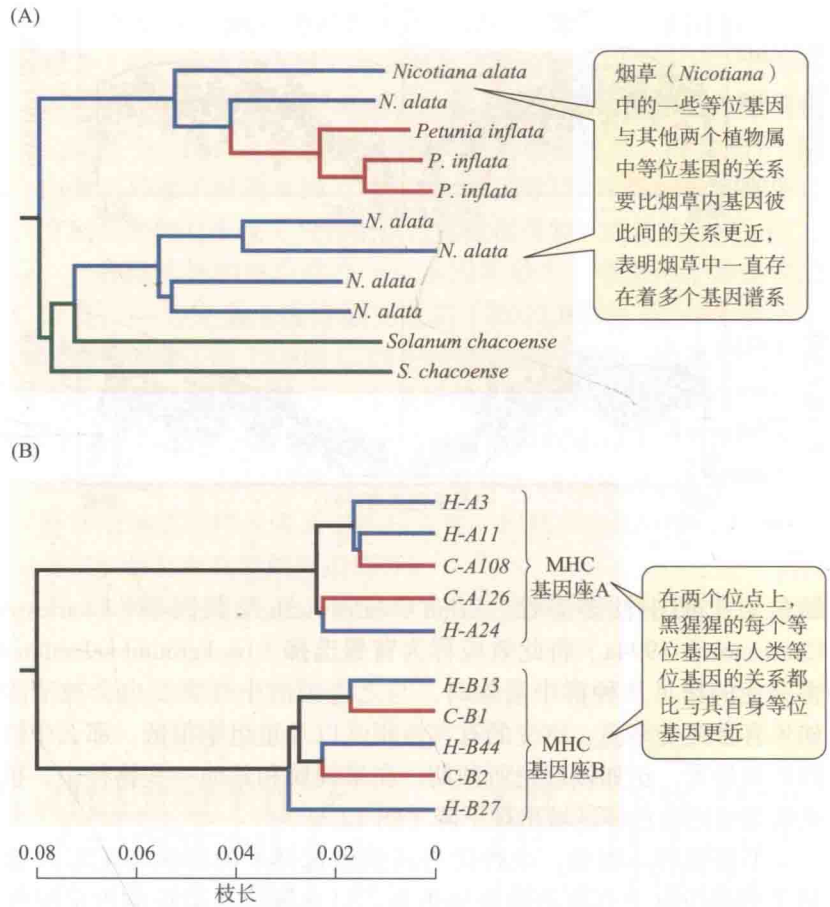
平衡选择 (例如, 杂种优势或依频选择) 的影响与正定向选择相反。假设某个多态位点上存在两种变异类型, 且在该位点附近的重组很低。那么种群中的基因拷贝应该来自两个祖先拷贝 (携带了原始的、各自具有选择优势的核苷酸), 每个都是在受选位点附近积累了中性突变的一批基因的祖先 (图 12.30D)。因此, 与纯粹中性变异基因相比, 受平衡选择的基因在其临近区域的变异会增高 (Strobeck 1983)。在从种群取样得到的序列系谱中, 所有序列的共同祖先可能会比完全由遗传漂变演化而来的情况更古老, 因为选择能更长时间地维持两个基因谱系。一项对两个人类群体 13 400 个基因的研究显示, 有 60 个基因具有异常高的序列变异, 因而被认为是平衡选择的后果; 其中许多基因编码角蛋白和防御蛋白, 如免疫球蛋白 (Andrés et al. 2009)。

在某些情况下, 平衡选择能把多态性维持很长时期, 以至于这期间发生了物种分化。在这种情况下, 两个 (或更多) 的物种可能会继承所有两种基因谱系, 且在每个物种中, 一些基因拷贝在系谱上可能与其他物种的基因而不是同一物种内的基因更密切相关。这种式样已在茄科 (*Solanaceae*) 自交不亲和位点上被发现, 其中, 从超过 30 Mya (例如, 矮牵牛花和烟草) 开始分化的来自不同植物属的许多等位基因, 比来自同一个物种的等位基因间, 彼此更密切相关 (图 12.32A)。同理, 主要组织相容性 (MHC) 某些基因的等位基因谱系比人类和黑猩猩间的分化时间更古老 (图 12.32B)。由这些基因编码的蛋白质会结合外源多肽 (抗原), 是免疫反应中的关键一步, 而且发生变异的 MHC 蛋白质可能在不同的抗原中是特异的。

选择的分子印记

选择的印记 (signature) 是进化基因组学中广泛研究的主题 (在第 20 章描

图 12.32 由于持久的平衡选择，多态性会遗传自两个或更多具有共同祖先的物种，物种内的某些单倍型可能与其他物种的单倍型亲缘关系最近。这些树图展示了两个或更多物种中基因序列（单倍型）之间的关系，不同物种由不同的颜色表示。(A) 茄科自交不亲和位点上的等位基因。在烟草中测序的 6 个等位基因的共同祖先比三个属 *Nicotiana*, *Petunia* 和 *Solanum* 的共同祖先要更古老。(B) 在主要组织相容性基因座 (MHC) A 和 B 上人类 6 个等位基因和黑猩猩 4 个等位基因间的系统发生关系。两个物种均有基因座 A 和 B, 并形成单系群, 表明两个基因座是在人类和黑猩猩两个谱系分化之前由基因重复产生的。在这两个基因座上, 每个黑猩猩的等位基因与人类等位基因的关系都要比与其他黑猩猩等位基因的关系更近 (具有更高的核苷酸序列相似性)。因此, 共同祖先中每个基因座的多态性均被这两个子代物种所继承。这些多态性至少存在了 500 万年。(A 来自 Ioerger et al. 1990; B 来自 Nei and Hughes 1991)



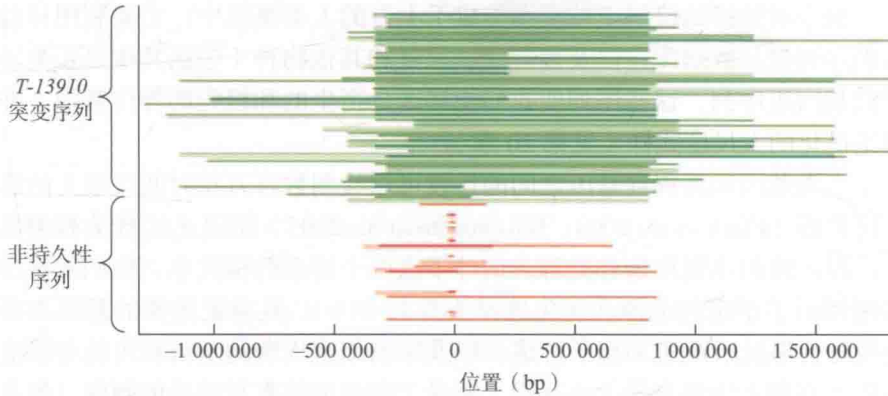
述), 是基于种内和种间基因组序列变异 (尤其是对人类) 的一种研究 (Sabeti et al. 2006, 2007; Nielsen et al. 2007; Novembre and Di Rienzo 2009)。实际采用的统计学方法要比下面描述得更为复杂, 这里只介绍一些基本原理。

正如我们所看到的, 选择性清除具有两个重要的特征: (1) 受 (有利) 选择的位点附近的核苷酸变异会下降——即纯合度增加; (2) 受选位点因 LD 的存在将与远距离的遗传标记相关联, 从而形成长单倍型 (long haplotype)。这种单倍型频率越高往往意味从其被选择青睐而频率增加开始, 所经历的时间越长, 但单倍型越长, 可能越年轻, 因为随着时间的推移重组会使位点分离。选择强度可以根据最长单倍型的频率和长度来进行推断, 一个“核心”单倍型 (感兴趣的一小段区域) 的年龄可以通过相距不等的标记间 LD 衰变式样来度量 (Sabeti et al. 2002, 2006)。

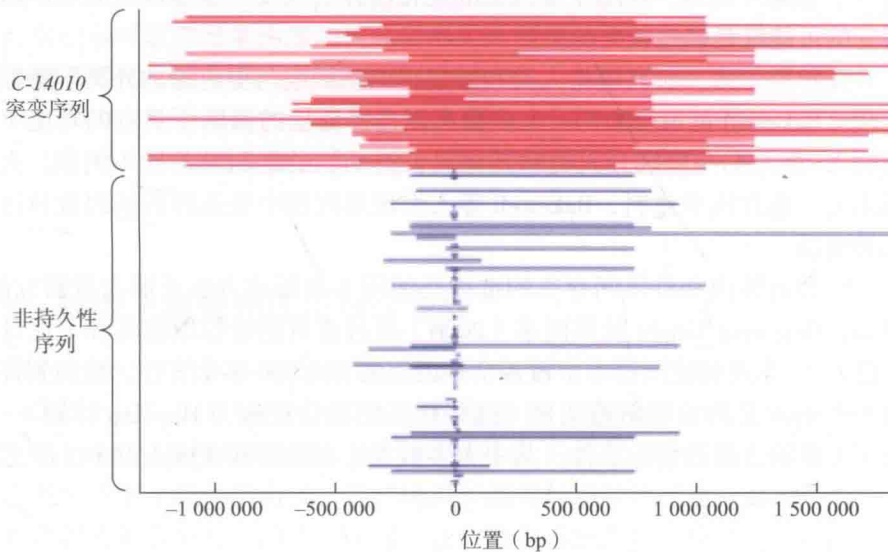
例如, 成年人类保留消化牛奶中乳糖的能力是基于编码乳糖酶 (乳糖酶 - 根皮苷水解酶) *LCT* 基因的突变。正如我们在第 11 章看到的, 乳糖耐受性只在以乳制品为重要饮食成分的群体中普遍存在, 如在撒哈拉以南的非洲和欧洲北部的一些人群。*LCT* 的不同突变赋予欧亚大陆和非洲人群的乳糖耐受性, 意味着这种特征在这些地区是独立演化的。Todd Bersaglieri 及其同事 (2004) 发现, 欧亚大陆的乳糖酶耐受性突变, 以 *T-13910* 表示, 位于一个高频 (0.77)、且几乎是连续延伸约 100 万个碱基 (Mb) 的单倍型。与此相反, 大多数携带非耐受性等位基因 (*C-13910*) 的染色体 LD 距离就要短得多 (图 12.33A)。研究人员估计的选择强度是 $s = 0.014 \sim 0.150$, 并根据核心区域 LD 随距离增加而衰减的式样, 提出选择性清除发生在 2 200 至 20 600 年前。该估计值与北欧乳品业起源于大约 9 000 年

前相吻合。Sarah Tishkoff 及其同事 (2007) 发现在东部非洲的牧民中, 乳糖耐受性的获得基于两个独立的突变。在一些部落人群中频率高达 0.46 的 *C-14010* 等位基因, 位于一个长度超过 2 Mb 的单倍型上, 远远长于任何非耐受性等位基因 (图 12.33B)。正如理论所预期, 携带有利突变单倍型的纯合度比携带祖先等位基因单倍型的纯合度要大很多 (图 12.33C)。Tishkoff 等人推论, s 在 0.035 和 0.097

(A) 欧亚 C/T-13910



(B) 非洲 G/C-14010



(C)

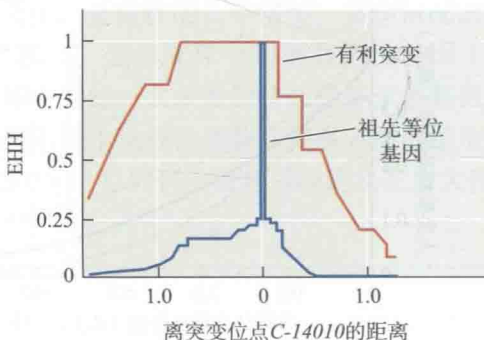


图 12.33 人类群体中 *LCT* (乳糖耐受) 基因座上连锁不平衡 (LD) 显示选择性清除的存在。水平线代表具有 LD 标记的长单倍型的长度 (以碱基对计)。有些单倍型较短因为其来自经历了重组的长单倍型, 因而 LD 下降。(A) 在欧洲和亚洲人群中, 具有乳糖耐受突变 *T-13910* 序列的单倍型 (绿色; 在位置 0) 比具有非耐受等位基因 (橘色) 的单倍型更长, 符合预期, 因为乳糖耐受等位基因近期发生了部分选择性清除。(B) 比较肯尼亚和坦桑尼亚的乳糖耐受突变 *C-14010* 序列 (红色) 和非乳糖耐受 (蓝色) 序列, 可以看到同样的情况。(C) EHH 是相对频率的一种度量, 可以看出在肯尼亚群体中随机选取的成对序列上, 距离有利的乳糖耐受突变 *C-14010* 位点 (位置 0) 不等的各个 SNP 标记都是纯合的。因此, EHH 是变异量的倒数。位点离位置 0 越远, EHH 越低, 说明变异越大, 较长单倍型的频率越低, 因为重组打断了 LD。这种降低在含衍生且有利突变的序列中比在祖先 (非耐受) 等位基因中要平缓得多。(来自 Tishkoff et al. 2007; A 基于 Bersaglieri et al. 2004 的数据)

之间，并且等位基因的频率于 6 000 至 7 000 年前开始增加，这一观点符合畜牧业在过去不到 9 000 年前起源于埃及，并在随后 4 500 年内传播到东部撒哈拉以南的非洲这样的看法。因为牛奶是水分和营养元素的来源，也因为饮用牛奶可引起乳糖不耐受人群发生腹泻，因此消化牛奶的能力可能有很大的选择优势。

人类基因组的适应性进化

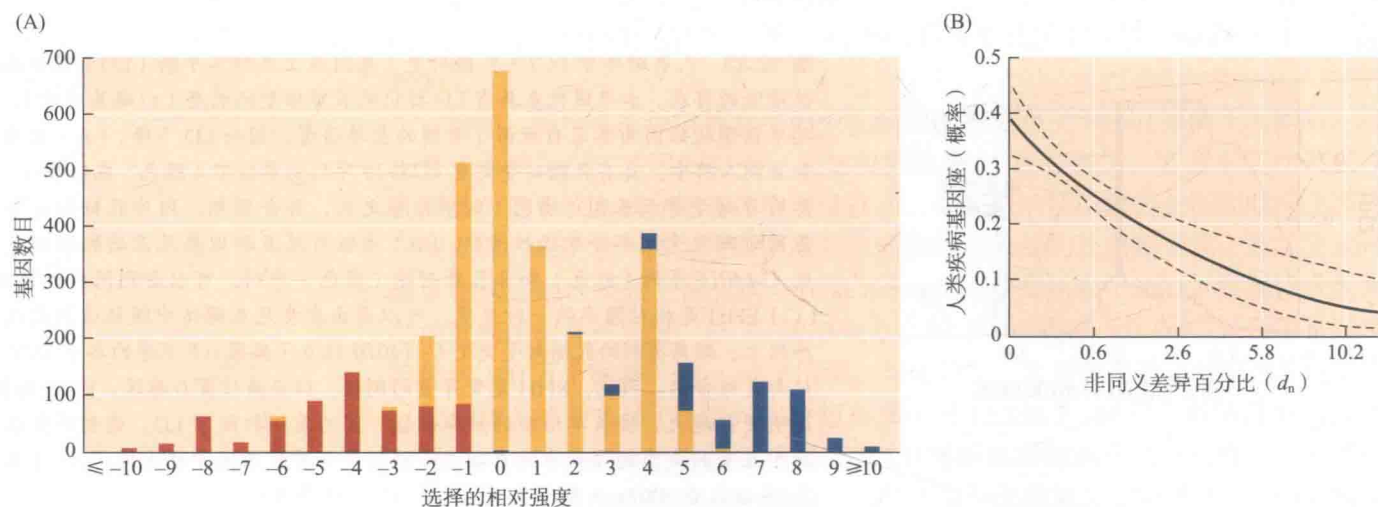
如今对选择的检测正被应用于成千上万的人类基因中，主要利用日益扩大的人类序列变异数据库，以及黑猩猩、家鼠和其他物种（包括其他灵长类动物）完整的基因组序列，这些序列使我们能够区分衍生的和祖先的等位基因，并描述基因组进化的大尺度式样（见第 20 章）。

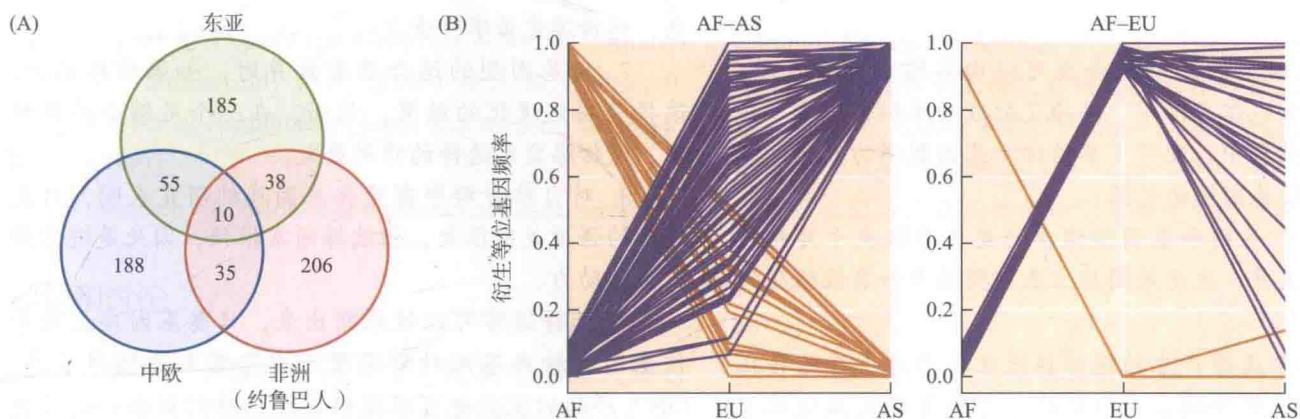
人类基因和黑猩猩基因之间的比较可以检测数百万年时间尺度上的选择。有个研究组（Clark et al. 2003; Bustamante et al. 2005）使用 d_n/d_s 作为检测选择的方法，以远缘的小鼠作为外类群，估计了这两个谱系的替代率。他们发现少量的基因座经历了正定向选择和纯化选择（图 12.34A）。具有正选择的基因主要为一些免疫防御系统、嗅觉和精子形成，以及影响细胞周期的基因和可能与癌症有关的基因。在睾丸中具有最大表达量（转录）的基因具有正选择的倾向，但是（也许令人惊讶）在大脑中表达的基因属于最保守的基因。通过人类和黑猩猩比较得到的一个有趣发现是，作用于基因上的纯化选择的强度与该基因在人类中造成致病突变的可能性是强烈相关的（图 12.34B）。

几年后，另一研究组将人类和黑猩猩的基因组与更近缘的外类群猕猴进行了比较（Bakewell et al. 2007）。大多数有正选择证据的基因所具有的功能（如离子运输），都与那些能区分人类和其他灵长类动物的解剖学差异（例如，大脑）明显无关。也许出乎意料，Bakewell 等人发现黑猩猩中受选择的基因数目远远超过人类谱系。

人类群体内和群体间存在的选择是使用本章所述方法开展大量研究的焦点。例如，Benjamin Voight 及其同事（2006）通过查看撒哈拉以南非洲（尼日利亚约鲁巴人）、东亚和欧洲样本中覆盖全基因组的 800 000 多个 SNP，检测到许多由连锁不平衡定义的长单倍型实例（这些样品的整合被称为 HapMap 计划）。他们发现了大量的选择性清除事件，其中大多数发生在欧洲和亚洲人群中（图 12.35A）。

图 12.34 人类和黑猩猩同源基因的比较揭示出贯穿在整个人类基因组上选择。(A) 显示不同程度负选择和正选择的基因数目，基于人类多态性和固定了的差异之间的 d_n/d_s 差异计算得到。直方图中红色和蓝色区域表示选择强度显著不等于零（中性）。(B) d_n 低（人类和黑猩猩间固定的非同义差异比例）表明基因上大多数突变是有害的并被自然选择所淘汰。这样的基因如果发生突变将会引起人类发病，而且事实上更有可能已经作为“疾病位点”记录在案。（来自 Bustamante et al. 2005）





大多数发生在非洲以外人群中的清除事件要比约鲁巴人 (Yoruba) 中的距今更近, 并且绝大多数代表衍生等位基因 (图 12.35B) (黑猩猩的同源序列被用于区分是祖先等位基因还是衍生等位基因)。在此类研究中, 许多基因被检测出选择信号, 尤其是那些与神经形成、嗅觉、免疫防御和类固醇代谢有关的基因, 以及诸如淀粉消化和蛋白质代谢等与饮食相关的功能基因 (Haygood et al. 2010; Babbitt et al. 2011)。这些观察结果既可能反映了早期人类与其他猿类在饮食上出现的分化, 也可能体现了文化饮食包括烹调食物方式上的差异。Haygood 等人 (2010 年) 报道, 神经功能很可能通过基因表达变化来产生适应性, 而编码蛋白质的变化主要适用于免疫、雄性生殖和其他功能的适应性进化。一项对由 55 人组成的群体的研究显示, 大约 100 个基因的变异与本地病原体的多样性密切相关——这些病原体也许是近期历史上最重要的选择因素, 并且仍有可能还存在 (Fumagalli et al. 2011)。

适应性: 起因于新变异还是现存变异

如果一个新产生的突变能提高适合度, 那么选择性清除就会发生。但正如本章前面多次提到的, 如果对环境变化的适应是基于以前稀有的等位基因 (也许由频发突变维持), 选择性清除的信号就会很弱甚至不存在。以前稀有的等位基因可能会在几个或多个拷贝中出现, 这些拷贝可能对种群后代的适应都有贡献, 且每个拷贝在祖先种群中与不同的变异相连锁。换句话说, 使等位基因在新环境中具有优势的核苷酸碱基可能会与邻近的变异位点出现连锁平衡, 这样就不存在特有的、适应性的长单倍型。某些情况的适应性确实来自大多数性状所表现出来的“现存”遗传变异中的稀有等位基因 (Barrett and Schluter 2008)。我们将在下一章中看到, 大多数的特征是基于多基因的, 并且可能由现存的变异进化而来, 因而不产生选择性清除。许多人类的适应可能是以这种方式进化的 (Pritchard et al. 2010)。目前仍不清楚适应到底在多大程度上需要新的突变。

图 12.35 人类基因组中近期的选择性清除。(A) 在非洲约鲁巴人以及东亚和中欧人群中, 显示出选择性清除的基因座数目。重叠区域代表了群体间共享的清除, 其数目相对较小, 显示大多数清除是地区特异的。(B) 基因座上衍生等位基因的频率, 在这些基因座上不同等位基因在非洲 (AF) 与亚洲 (AS) 群体间 (AF-AS), 以及在非洲与欧洲 (EU) 群体间 (AF-EU) 几乎被固定了。每条线显示衍生等位基因在全部三个群体中的频率。亚洲和欧洲 (紫色线) 群体中的高频衍生等位基因远超过非洲群体 (棕色线)。(A 来自 Voight et al. 2006; B 来自 Coop et al. 2009)

小结

1. 即使在单个基因座上, 自然选择所具有的多种遗传效应也不能简单地用“最适者生存”的口号来概

括。选择确实能固定适合度最高的基因型, 也可能使种群处于一种稳定多态的状况, 其中劣势等位基因仍然可

以存在。

2. 基因型的绝对适合度可以由其增长率来度量,其主要组分包括存活率、雌雄交配成功率和繁殖率。在有性生殖物种中,配子(单倍体)基因型间的差异也可能导致等位基因间的选择。

3. 等位基因和基因型频率的变化率取决于其相对适合度的差异,也受基因座上基因型频率和显性程度的影响。

4. 自然选择产生的适应性进化多为过去普遍存在的基因型被优势纯合子所取代(定向选择或正选择)。然而,基因座的遗传变异常常处于一种稳定的平衡,存在这种平衡是由于选择和频发突变间以及选择和基因流间存在平衡,或者由于某种平衡选择的影响。

5. 维持多态性的平衡选择有各种类型,包括杂合子优势、反向依频选择和由环境变化引起的变量选择。

6. 通常选择带给种群哪种最终的平衡状态取决于其初始的遗传组成:即使在相同的环境条件下,也可能有不同结果。如果基因型的适合度取决于其频率,或者如果两个纯合子均比杂合子适合度高,这种情况就更有可能发生。当杂合子比任何一个纯合子适合度都低时,要从一种纯合的平衡状态变化到另一种纯合的平衡状

态,遗传漂变必不可少。

7. 当基因型的适合度有差异时,如果种群很大,选择将决定进化的结果;然而,在一个足够小的种群中,遗传漂变比选择的作用更大。

8. 对自然种群中有变异基因座的研究表明,自然选择的强度差别很大,但选择通常很强,因此是进化强有力的动力。

9. 选择通常可以被推断出来,只要基因座上的等位基因在种内不同种群间显示出非常大的频率差异。DNA序列的变化也可以提供自然选择的证据。与仅通过中性突变和遗传漂变预期的变异水平相比,(有利突变的)正选择会产生“选择性清除”,它能降低密切连锁位点的中性变异水平,并造成有利突变区域中中性变异间出现连锁不平衡。对有害突变的纯化(背景)选择也能减少连锁的中性变异。与中性理论预期相比,平衡选择能产生更高水平的连锁变异。为人类和其他物种DNA序列变异的研究提供了大量的近期正选择的证据。

10. 选择还可以根据不同物种间DNA序列的比较来推断,正如依据非同义与同义核苷酸替代率及其与物种多态水平的关系。

重要术语

McDonald-Kreitman (MK) 检验 McDonald-Kreitman (MK) test

背景选择 background selection

超显性 overdominance

纯化选择 purifying selection

定向选择 directional selection

多重生态位多态性 multiple-niche polymorphism

多重稳定平衡 multiple stable equilibria

峰值改变 peak shift

拮抗选择 antagonistic selection

绝对适合度 absolute fitness

平衡选择 balancing selection

平均适合度 mean fitness

多样化(分裂)选择 diversifying (disruptive) selection

生殖成功 reproductive success

适合度 fitness

适应峰/谷 adaptive peak/valley

适应景观 adaptive landscape

稳定选择 stabilizing selection

相对适合度 relative fitness

选择系数 coefficient of selection

选择性清除 selective sweep

选择优势 selective advantage

亚显性 underdominance

依频选择(反向和正向) frequency-dependent selection (inverse and positive)

杂合子优势/劣势 heterozygote advantage/disadvantage

延伸阅读推荐

由 J. A. Endler 所著的 *Natural Selection in the Wild* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1986) 一书分析了检测和度量自然选择的各种方法,并对自然种群

中选择的研究进行了综述。

有多部种群遗传学的教科书对选择的数学理论进行了深度分析,例如 D. L. Hartl 和 A. G. Clark 所著

的 *Principles of Population Genetics* 第四版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2007) 和 P. W. Hedrick 所著的 *Genetics of Populations* (Jones and Bartlett, Sudbury, MA, 2000)。

R. Nielsen 的 “Molecular signatures of natural selection”

问题和讨论

1. 如果一个隐性致死等位基因在某个世代新形成合子中的频率为 0.050, 并且该基因座处于 Hardy-Weinberg 平衡, 那么在下一个世代开始时这个基因座的等位基因频率和基因型频率是多少? (检查你的理解: 答案是 $q=0.048$; $p^2=0.9071$, $2pq=0.0907$, $q^2=0.0023$) 在随后的世代中计算这些值。如果致死等位基因以每个配子 10^{-6} 的突变率出现, 平衡状态下它的频率是多少?

2. 假设从卵子至成年 A_1A_1 的生存率和 A_1A_2 是一样的, 均为 80%, 并且 A_2A_2 的生存率是 95%。平衡状态下, A_1 的频率为多少? 合子中基因型的频率又是多少? 现在假设种群已达到这种平衡, 但随后环境发生变化, A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的相对存活率变为 1.0、0.95 和 0.90。一个世代后在新环境中 A_1 的频率为多少? (答案: 0.208)

3. 如果基因型 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 从卵子至成年的存活率分别为 90%、85% 及 75%, 其繁殖力分别为每个雌性 50、55 和 70 个卵子, 那么这些基因型绝对适合度 (R) 和相对适合度大约是多少? 平衡状态下等位基因频率为多少? 假设该物种每年有两个世代, 基因型在存活率上不存在差异, 且在春天世代中生殖力分别为 50、55 和 70, 在秋天世代中为 70、65 和 55。多态性还能保持吗? 或会有一个等位基因被固定吗? 如果繁殖力在春季分别是 55、65 和 75 和在秋季分别是 75、65 和 55, 情况将会怎样?

4. 在松树、贻贝和其他生物中, 研究者常常发现适合度组分, 如生长率和生存率, 与杂合而不是纯合的等位酶基因座数目呈正相关 (Mitton and Grant 1984; Zouros 1987)。这种数据的解释一直存在争议 (见 Avise

(*Annual Review of Genetics* 39: 197–218, 2005) 一文对在 DNA 序列水平上研究自然选择的各种方法进行了综述, 而 P. C. Sabeti 等的 “Positive natural selection in the human lineage” (*Science* 312: 1614–1620, 2006) 一文则详述了上述方法在人类遗传变异研究中的应用情况。

2004)。提供两种假设来解释该数据, 并讨论如何能区分不同的假设。

5. 考虑本章和之前章节中讨论到的变异、遗传漂变和自然选择种种原理, 你预期适应性进化是在小型种群还是大型种群中发生得更快? 为什么? 对非适应性 (中性) 进化答案又如何。

6. 讨论我们对自然选择的预期是 (a) 增加种群或物种的丰富度 (种群大小); (b) 增加新物种从祖先种群演化出来的速率, 从而增加物种的数目。

7. 相比由基因座上新突变带来的适应性, 如果有利等位基因已经以低频 ($10^{-4} \sim 10^{-3}$) 方式存在, 种群适应环境变化的速度有什么差异? 这两个事件都会伴随着选择性清除吗? 通过研究 DNA 序列变异, 其二者都能被检测出来吗?

8. 假设在无性繁殖的细菌种群中, 发生了一个单一有利突变, 其能提高碳水化合物代谢和获取能量的能力; 在大约同一时间, 在另一个基因座上出现了一个能降低热胁迫的单一有利突变。两者都能提高细胞分裂 (无性繁殖) 的速率。其中某个位点的进化会受到另一个位点突变的影响吗? (提示: 这两个突变发生在种群不同的成员中, 因为两个突变发生在同一个细胞中的概率很低) 现在假设在有性生殖的物种中发生了相同的两个突变, 出现在低重组的染色体区域的不同基因中。这两个突变如何影响到彼此频率的增加 (如果有影响的话)?

9. 描述在什么情况下, 即使自然选择作用于遗传多变的特征上, 进化也不会发生。

10. 与人类基因组相比, 黑猩猩基因组中经历了适应性进化的基因似乎更多, 如何解释这一现象?

(郭洁、葛颂译, 张德兴校)

表型进化

之前章节所介绍的单基因座模型为我们了解自然选择如何塑造性状（形态学、生理学抑或是其他的表型性状）提供了一个必不可少的基本框架。然而，还有许多性状和问题没有得到妥善描述和解释。大多数生物性状的变异源于数个甚至许多基因座的等位基因变异，同时还受环境的影响。很多性状是复合性状，其最终表现是由数个组分协作而成。因此，一些性状之间通常存在着关联。基于以上思考，我们可以就有关性状进化提出许多问题，如多基因性状是如何进化的？这些基因对相应表型的进化具有多大程度的影响？性状进化的速率由谁决定？性状的变化是否具有一个限定范围？互相关联的性状如何影响彼此的进化？非遗传变异是否参与性状的进化？还有，我们知道地球上曾生活过的许多物种已经灭绝了，是什么限制了其对变化环境的适应？

表型性状的遗传架构

遗传架构（genetic architecture）一词是指一个性状的遗传基础以及它与其他性状之间的关系（Hansen 2006）。一个性状的遗传架构包括：决定某个性状发育及其在种内和种间变异的基因座数量；该基因座上不同等位基因对性状的影响程度（等位效应）；不同基因座内等位基因之间的相互关系，可以是加性的，也可以是显性的；基因座间的协同互作对表型的影响 [上位效应（epistasis）]；以及基因座的多效性，指某一基因座对至少两个性状具有贡献。某些性状的变异比较简单，可能仅由一个等位基因的差异决定。但更常见的情况是，多基因与环境产生互作，共同参与了性状的调控，性状变异表现为连续性的。数量遗传学（quantitative genetics）也由此产生。它是研究数量性状变异的一门分支学科，常被生物学家用于研究形态学、生活史性状、行为及其他表型性状的演化。数量遗传学主要通过近缘变异类型间变异式样的统计学分析来研究某些基因对表型变异的贡献，而如今这种方法则更多地被分子遗传学标记所替代。

对性状变异有贡献的基因座的数目可能要比实际上参与性状发育的基因座数目少，这是因为只有那些可变的基因座才能够被检测到，而要检测出那些表型效应较弱的基因座并非易事。QTL 作图（QTL mapping）（QTL 指的是“数量性状位点”）作为数量遗传学的一个重要方法，用来检测这些潜在变异的基因座。这个方法的原理是通过对表型差异与已知染色体位置的遗传学标记的关联分析来研究影响数量性状的基因座及其在染色体上的位置。当然，可用的遗传标记越多，它们在染色体水平上可定位的范围越广、区域越多，自然可检测到的基因座就越多。此外，一些标记可能无法与任何表型的变异联系起来，说明它们并非与目标性状紧密连锁，或至少连锁效应很弱。随着已知遗传学标记数量的增多，QTL 的精确性也会增加。正如知识窗 13A 中描述的那样，QTL 作图通常需要做品系间的

知识窗 13A QTL 作图的两方法

QTL 作图是利用遗传标记和表型差异之间的相关性, 来估测与一个数量性状变异相关的基因座数量和位置。一个通用的做法是通过分析品系间或不完全生殖隔离的近缘物种间的表型变异来估测 F_2 代的变异。假设我们有一个具有两对染色体的果蝇物种, 这个物种现有两个近交系, 它们之间翅长长度不同, 用 L 的数值表示。同时, 这两个自交系在其两条染色体上的三个遗传标记 X 、 Y 和 Z 基因座上具有不同的等位基因 (图 1)。品系 1 为 X_1 、 Y_1 和 Z_1 的纯合子, 而品系 2 为 X_2 、 Y_2 和 Z_2 的纯合子。 F_1 代和品系 2 回交, 即 $X_1X_2Y_1Y_2Z_1Z_2 \times X_2X_2Y_2Y_2Z_2Z_2$, 产生的 F_2 代将会提供给我们所寻求的信息, 这是由于它们具有了所有遗传标记的各种组合。如图 1A 中 (1) 和 (2) 后代基因型所显示的那样, 某些后代, 如 $X_1X_2Y_1Y_2Z_1Z_2$ 和 $X_2X_2Y_1Y_2Z_1Z_2$, 仅在染色体 1 上有差异。如果它们的翅膀长度也不相同, 说明染色体 1 上至少有一个与翅长相关的基因座与 X 连锁。图 1A 中基因型 (1) 和 (3) 在 Y 和 Z 上均有差别, 而它们的翅膀长度亦有差异, 说明染色体 2 上同样携带至少一个与翅长相关的基因。现在让我们比较图 1A 中的基因型 (2) 和 (4)

($X_2X_2Y_1Y_2Z_1Z_2$ 和 $X_2X_2Y_2Y_2Z_1Z_2$), 它们的差异仅在 Y 上, 同时它们的翅膀长度也有区别, 所以染色体 2 上 Y 标记的区域对这一变异也有贡献。但是基因型 (2) 和 (4) 之间翅长差异不如 (1) 和 (3) 之间明显, 所以在染色体 2 上的基因或许与 Y 并非紧密连锁。仅 Z 基因座上不同基因型之间的比较或许能解决这个问题。遗传标记越多, 对染色体覆盖得越全面, 就有越多的染色体区域用于比较, 从而就会有更多的、对性状变异有影响的基因座被检测出来。

另一种分析 F_2 代个体的方法是先将具有不同表型的品系杂交得到 F_1 代, 然后再通过 F_1 互交获得各种各样的 F_2 代基因型 (图 1B)。在变异如此之大的 F_2 代种群中, 再挑选多对 (一般有数百对) F_2 个体进行杂交, 每一家系以全同胞交配方式繁殖 10~25 代。通过这种近交纯化的方式产生重组近交系 (recombinant inbred line, RIL)。每个重组近交系都可能是混合了不同遗传标记的染色体片段的“纯合子”。这些近交系之间的表型变异自然会与遗传标记相关, 这样 QTL 作图就可以进行了, 做法与 F_2 方法相同。

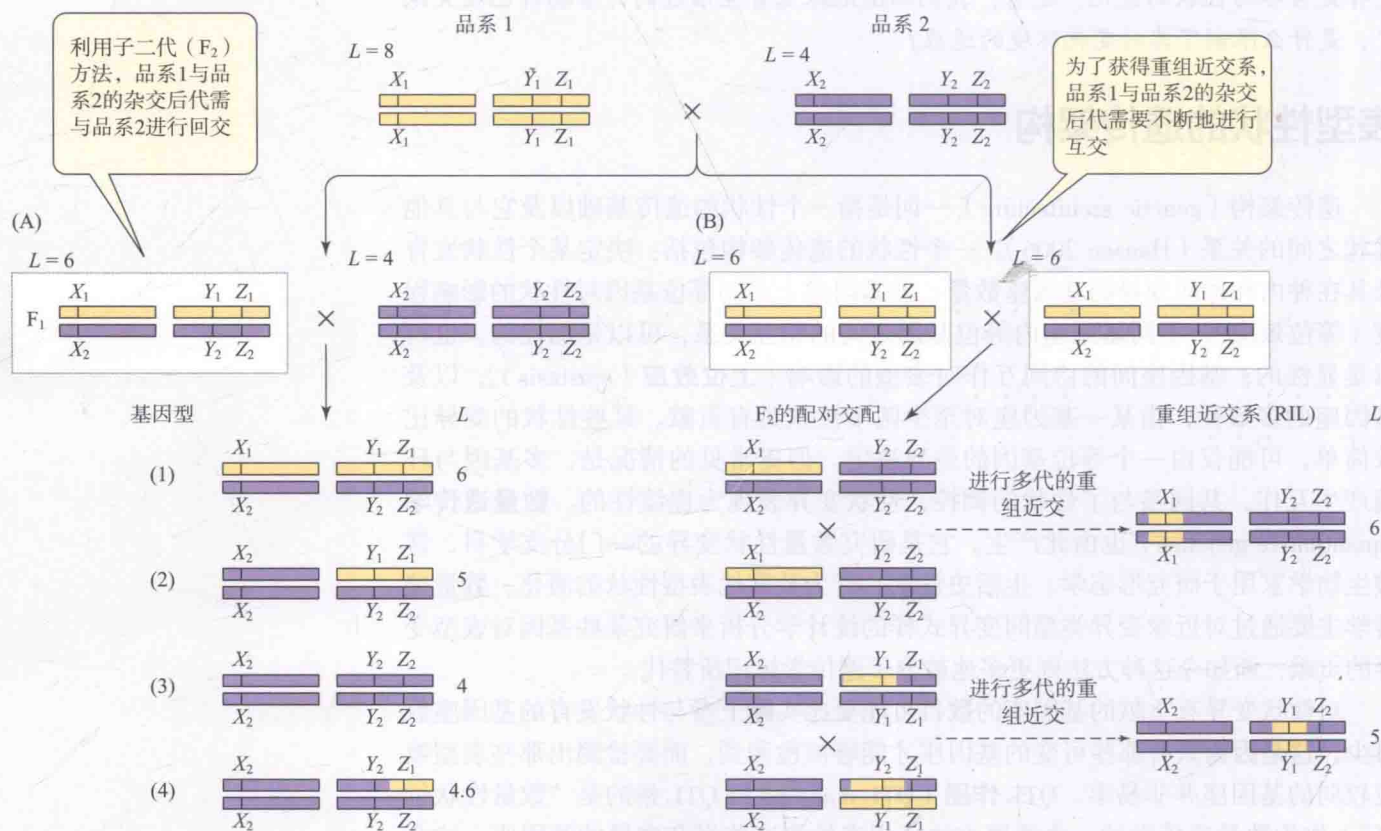


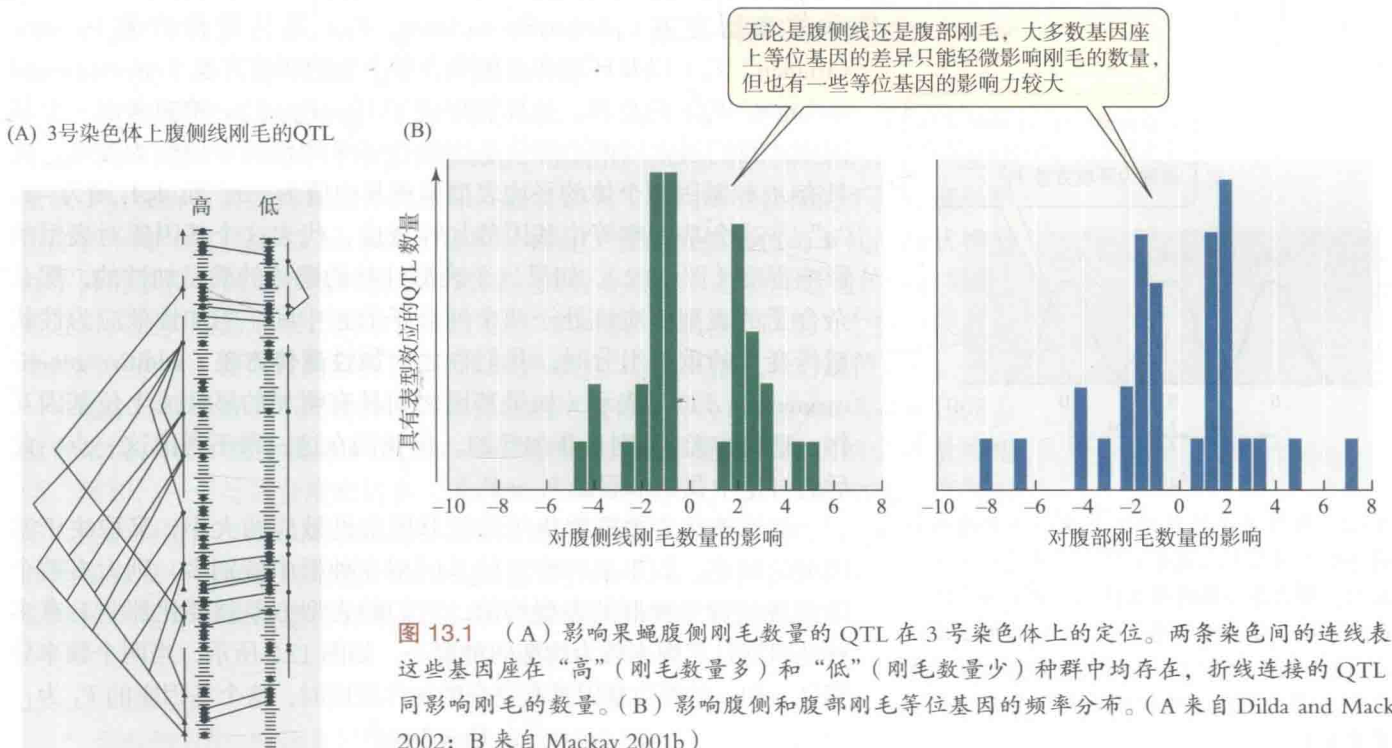
图 1 对影响数量性状变异的基因座数量进行估测的原理。每种基因型的性状均值 (L) 已经写明。品系 1 和品系 2 分别是三个标记基因座 (X 、 Y 、 Z) 的纯合子。(A) F_1 和品系 2 的回交形成了图 1A 中 (1)~(4) 不同的基因型。基因型间表型性状的差异, 即 L 值与其携带标记的差异相关联, 能够用来估计对某一性状有贡献基因座的最小值。例如, 基因型 (1)、(2) 和

(3) 之间的比较说明, 染色体 1 和 2 上都至少具有一个与该性状 (L) 相关的基因座。(B) 重组近交系 (RIL) 来源于两个具有不同性状的品系的杂交 F_2 代, 并分别以全同胞近交方式对各对之后代进行数代近交。这种方法可以形成易与其他 RIL 区分的各个纯合基因型的单一品系。在这些品系中, 遗传标记和性状值之间的关联表明了与该目标性状相关的数量性状位点 (QTL)。

控制杂交实验，但有时候也可针对自然种群样本进行，而不需要进行杂交实验。这种情况有其前提，即只能在特定种群中一个 QTL 与一个遗传标记是连锁不平衡的方可实施。这种做法称为连锁不平衡作图 (linkage disequilibrium mapping)，以此为背景衍生出的全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS) 常被用来分析人类基因组的变异，特别是用在一些遗传疾病的研究中。

一个 QTL 未必代表一个基因，在更多情况下仅指染色体上包含数个甚至很多个基因的一段。而要确定其中对性状有贡献的基因，则需要更为深入和具体的研究。为了探知与定位许多可能与表型相关的基因座，需要非常多的分子标记和大量的继代数据，而比较这些数据则需要专门的统计学分析。

黑腹果蝇的刚毛数量是一种典型的数量性状，其遗传架构的研究是数量性状研究的范例 (Nuzhdin et al. 1990; Dilda and Mackay 2002)。该物种的刚毛覆盖在腹部与腹侧板上，作为周边神经系统的一部分参与对外界刺激的感知。Trudy Mackay 及其同事在果蝇的自然种群中选择了刚毛数量多与少两种类型，在实验室中建立品系。然后使用在 X 染色体与 3 号染色体上的转座因子作为已知的分子标记来分析两个品系间的遗传差异。他们检测到 53 个 QTL，其中 33 个能够影响腹侧板刚毛数量，31 个能够影响腹部刚毛数量，对两者皆有影响的有 11 个 (图 13.1A)。由于 X 染色体与 3 号染色体仅覆盖果蝇全染色体的半数左右，故这 53 个已发现的 QTL 也大约只代表了一半对刚毛数量有影响的 QTL。之后，在全染色体水平上，研究者们使用转座子进行插入突变，最终搜寻到了 262 个影响刚毛数量的基因座 (Mackay and Lyman 2005)。其中一些 QTL 的等位基因具有非常明显的表型效应，而大多数基因座的表型效应则较弱 (图 13.1B)。多数 QTL 对表型具有加性效应，也有一些基因座具有明显的上位互作效应，表明这些基因座有相互作用，其效应不是简单的叠加。研究者们也发现，一些 QTL 的表型效应与果蝇饲养期间的温度有关，也就是说这些 QTL 似乎显示了基因与环境之间的相互作用，



如图 9.4。大多数 QTL 都可以定位到那些与刚毛形态建成或周围神经系统发育相关的候选基因座 (candidate loci) 上。在这些 QTL 中, 某些基因座等位基因之间的 DNA 序列已显示出不同, 这些差异与刚毛数量的变异呈现一定的相关性, 而不同的等位基因在自然种群中频率不同, 其中有些占据相当高的频率 (Lai et al. 1994)。这些高频的等位基因暗示了它们或是选择上中性或被平衡选择维持 (见第 12 章)。不过, 大多数影响刚毛数量的 QTL 还会降低果蝇的适合度 (Mackay 2001a)。

对许多物种大量数量性状的研究均得到了类似的结果 (Flint and Mackay 2009)。例如对人身高的 GWAS 分析, 利用 2 834 208 个 SNP 标记对 133 653 个欧洲血统的后代个体进行筛选, 得到了至少 180 个与变异有关的基因座 (Allen et al. 2010)。类似这样的研究均是数量性状研究的重要案例 (Mackay 2001a; Flint and Mackay 2009)。针对数量性状变异的分析模型大多基于“一个数量性状的变异源于多个微效基因, 且每个基因座的等位基因具有近乎相等的表型效应”的假设, 且通常将变异统计为多数可替代基因座的功能叠加。但实际上, 一些变异主要来自那些具有较大表型效应的基因座。例如, 控制刚毛数量变异的基因座很多就不可替代, 因为它们控制了不同的发育程序, 并且与其他基因具有互作效应。开发能够把复杂基因互作考虑在内的统计模型对数量遗传变异研究非常重要, 但已超越本书的范畴。

表型变异的组分

要探讨数量性状的演化, 我们就必须追溯并拓展第 9 章提到的一些概念。衡量一个样本内变异的重要指标称为方差 (variance, V)。方差的平方根称为标准差 (standard deviation, s)。如果一个变量符合正态分布, 那么约有 68% 的观测值将在平均值两侧各为一个标准差范围内, 在两个标准差范围内包含 96% 的观测值, 三倍标准差范围内包含 99.7% 的观测值 (见知识窗 9C)。

一个性状的表型方差 (phenotypic variance, V_p) 是其遗传方差 (genetic variance, V_G) 以及环境和遗传噪音所产生的环境方差 (environmental variance, V_E) 的总和, 这样就形成了 $V_p = V_G + V_E$ 。单独考虑一个基因座, 我们通常以两个等位基因纯合子平均值的中值作为参考, 故具有 A_1A_1 基因型个体的平均表型偏离其中值为 $+a$, 而 A_2A_2 则为 $-a$, “ a ” 是这个基因座等位基因的加性效应, 代表这个基因座对表型的影响程度 (图 13.2)。如果这个表型性状的遗传的确是加性的, 那么杂合子的表型值应该处于两个纯合子的正中间。当加性效应为性状遗传变异的重要组分时, 我们称之为加性遗传方差 (additive genetic variance), 以 V_A 表示 (如果基因之间具有明显的显性或上位基因互作, 遗传方差 V_G 则是非加性的。但我们在这一章不考虑这一点, 此后的讨论中我们都假设 $V_G = V_A$)。

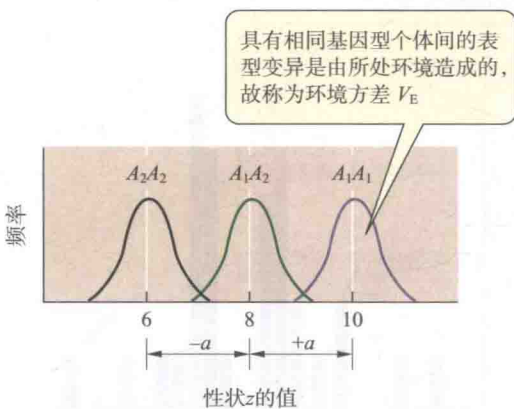


图 13.2 针对某个性状的单个基因座上的两个不同等位基因的加性遗传效应。如果是纯加性遗传效应, 那么杂合体的性状值就会介于两个纯合体的正中间。基因型中替代 A_1 或 A_2 的加性效应为 a (这个例子中 $a=2$)。 a 的大小影响加性遗传方差 V_A 。每一基因型中出现的表型变异代表了环境方差 V_E 。

加性遗传方差既取决于等位基因加性效应的大小, 又取决于基因型的频率。如果某种特定的基因型在种群中特别多, 则大多数个体都将接近于种群的表型均值, 它们的表型方差就要比那些具有多种基因型且其频率较为均衡的种群小。如图 13.2 所示, 当两个频率分别是 p 和 q 的等位基因具有完全的加性效应时, 这个基因座的 V_A 为:

$$V_A = 2pqa^2$$

当几个基因座对表型的影响均为加性时, 某一特定基因型的平均表型就为每个基因座表型值的总和。同理, 此时的 $V_A = 2 \sum p_i q_i a_i^2$ 。当然, 每个基因座 i 的 p_i 、 q_i 和 a_i 值都可能是不同的。如果任何一个基因座存在显性, 这里对 V_A 的表示就要修改了。

加性遗传方差在进化理论中扮演着重要角色, 因为等位基因的加性效应维持了亲代与子代之间的相似性, 并因此成为种群响应选择的基础。另外, 当等位基因的表型效应为加性时, 一群子代的表型均值应当与其亲本种群一致*。自然选择驱动的演化需要在具有表型变异的亲本中选择, 并以此反映到下一代表型的均值上。因此 V_A 可以作为一种表型的选择响应 (response to selection), 通过子代表型均值的改变来衡量选择对上一个世代的作用。

一个性状的表型变异中, 加性遗传差异所引起的表型变异在总变异量中的比例被称之为该性状的狭义遗传力 (heritability), 简写成 h_N^2 或 h^2 (这里不涉及“广义”遗传力的概念, 因为它还包含了非加性遗传成分对表型变异的影响)。狭义遗传力是由等位基因频率造成的加性遗传方差 (V_A) 和环境因子对发育与基因表达影响的环境方差 (V_E) 在总表型变异中的相对比例决定。也即:

$$h_N^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

其中 $V_P = V_A + V_E$ 。由于等位基因频率和环境条件在种群间变异较大, 因此遗传力是一个种群特有和环境特有的估计值。此外, 需要注意的是如果一个表型的遗传力为 0.75, 并不代表这个表型的 3/4 是可遗传的、另 1/4 是环境影响的。一个性状完全有可能由基因和环境共同造就, 就像人们期望运用不同颜色的混合来获得一种理想的颜色一样。这仅是对性状变异的统计学区分, 对每个个体而言并不适用。尽管遗传力在进化研究中使用广泛, 但加性遗传方差信息量更大, 因为它排除了 V_E , 对于探讨具体性状演化的潜在能力时, 即它的进化力 (evolvability) 时更具意义 (Houle 1992)。

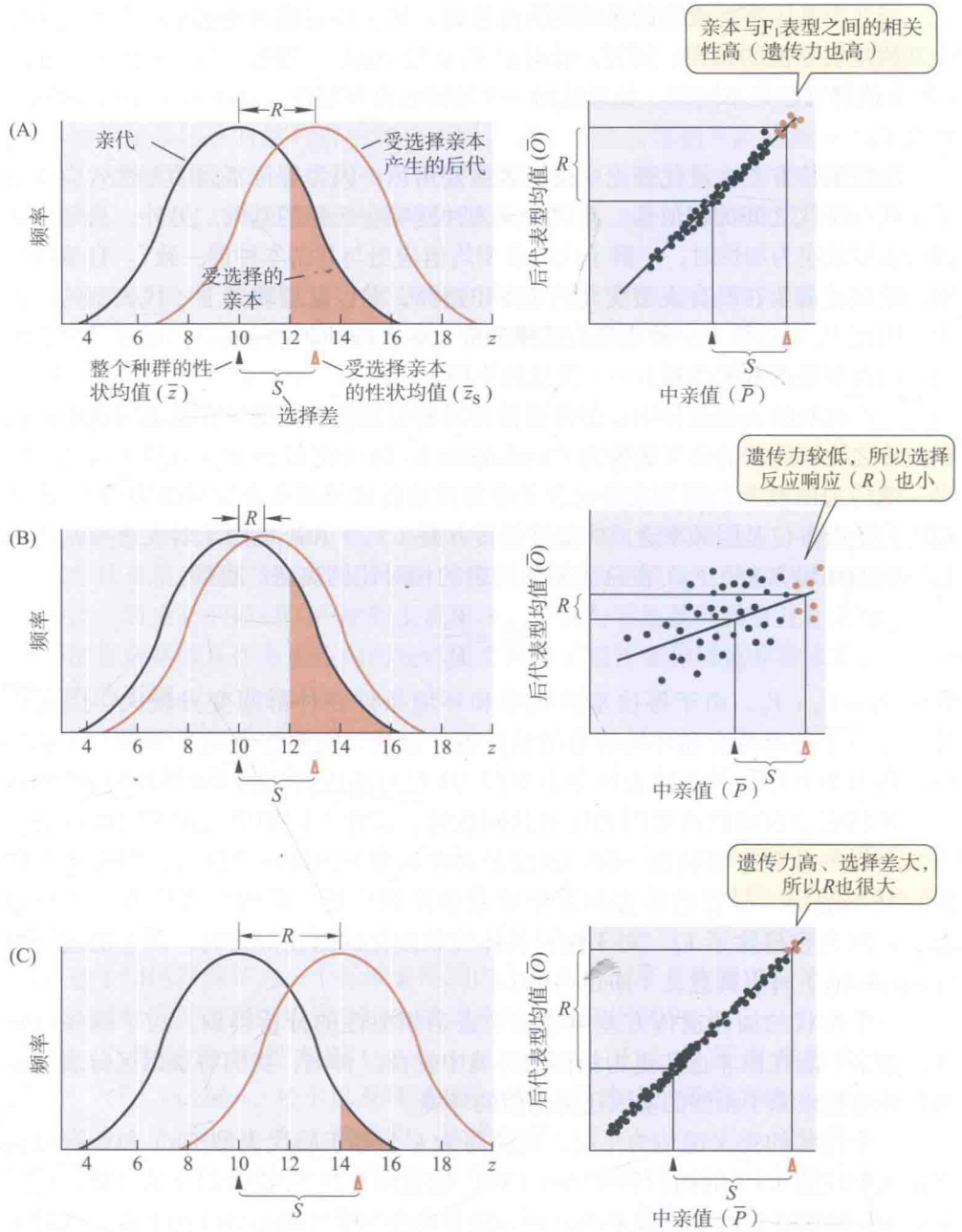
一个性状的加性遗传方差可通过对近亲相似性的分析得到。为了确保精确性, 近亲不能在比非近亲更为相似的环境中发育。否则, 我们将难以区分表型的相似性究竟来源于相似的基因还是相似的环境。

一个性状的狭义遗传力 (h_N^2 , 或简写为 h^2) 等于后代表型 (y) 和所有后代双亲表型均值 (x) 的回归斜率 (图 13.3, 也见图 9.25)。这种斜率的计算, 应尽量减少 y 轴所有值的均方偏差的总和。随着亲代与子代间相似性的下降, 该斜率值亦会下降 (比较图 13.3A 和图 13.3B)。因此, 任何会使亲代与子代间性状相似性下降的事件 (例如环境对表型的影响, 或者显隐性) 都会降低遗传力。另外, 通过对其他类型的近亲, 例如兄弟姐妹 (“全同胞”) 或者半同胞 (个体间仅有一个共同的亲本) 相似性的分析, 也可以用来测定 V_A 和其他成分的遗传方差。

迄今已经报道了不同物种中许多性状的可遗传变异 (Lynch and Walsh 1998)。通常来说, 大多数性状的 h^2 在 0.4 ~ 0.6 范围内, 但不是所有性状的变异量均相同。例如, 一个与适合度密切相关的性状 (例如繁殖力) 就比那些对适合度影响不大性状的遗传力低 (Mousseau and Roff 1987)。但是, 这里所指的遗传力低是因其他变异分量级提高所致, 尤其是 V_E , 这也使得 $h^2 = V_A/V_P$ 中的分母增大。适合度性状变异中加性遗传方差 V_A 实际上高于形态学或其他性状的方差, 但许多

* 当基因座内等位基因间存在显隐性关系时, 亲代和子代之间的表型相关性会降低。

图 13.3 一个数量性状对选择的响应取决于这个性状的遗传力和选择差 S 。(A) 黑色曲线显示一个正态分布的性状 z , 其初始平均值为 10。对这样一个性状施以截断性选择, 例如选择那些 $z > 12$ 的个体进行繁殖。右图显示受选择亲本表型均值 (即中亲值, \bar{P}) 与它们后代表型均值 (\bar{O}) 具有很强的对应关系, 也就是说该性状的遗传力很高。褐色圆点代表受选亲本及其子代, 而黑色圆点则代表种群中其他成员。由于遗传力很高, 因此选择差 S 的响应 R 较大。棕色曲线是子代的分布, 其均值处于亲代均值向右偏离 R 个单位的位置。(B) 情况大致相同, 但亲本与子代表型相关性变异较大, 体现在右图中就是斜率较低, 即遗传力低。因此, 选择差 S 仅仅带来较小的选择响应 R 。子代 (棕色曲线) 的频率分布只稍稍向右偏移。(C) 遗传力也很高, 如 (A) 一样, 但这里选择的亲本为 $z > 14$ 。因此选择差 S 更大, 随之而来的选择响应 R 也相应更大。



生理和形态学性状对适合度也是有影响的 (Houle et al. 1996)。

某些情况下, 性状并未表现出任何的遗传变异。这种遗传变异的缺乏可能会成为一种遗传约束, 影响演化的方向 (例如, 一种昆虫可能仅能适应某些种类而无法适应另一些种类的植物) 或完全阻碍了适应过程的重叠。举个例子, 在煤矿附近, 土壤中铜离子或锌离子的含量非常高, 少数禾本科物种演化出了对这类有毒金属的抗性, 但其他植物不会。大量原本生活在正常土壤中的禾本科植物, 通过种植在被铜浸渍的土壤中可以筛选出对铜离子具有拮抗能力的个体。人们可以在那些已经演化出铜离子抗性的种群中发现少量具有抗性的小苗, 但在那些没有形成抗性的种群中却无法找到这类幼苗 (Bradshaw 1991)。这或许是因为那些物种缺乏可以引起铜离子抗性演化的遗传变异, 或这类可遗传的变异极少。

遗传漂变驱动的数量性状进化

在选择中性的前提下，数量性状可以通过遗传漂变来进化。选择可以通过对数据的中性检验来进行推断。需注意，一个性状本身的变异可能在选择上是中性的，但其背景基因座可能或多或少对适合度有影响，而由于基因的多效性使得选择不能直接作用于特定性状。

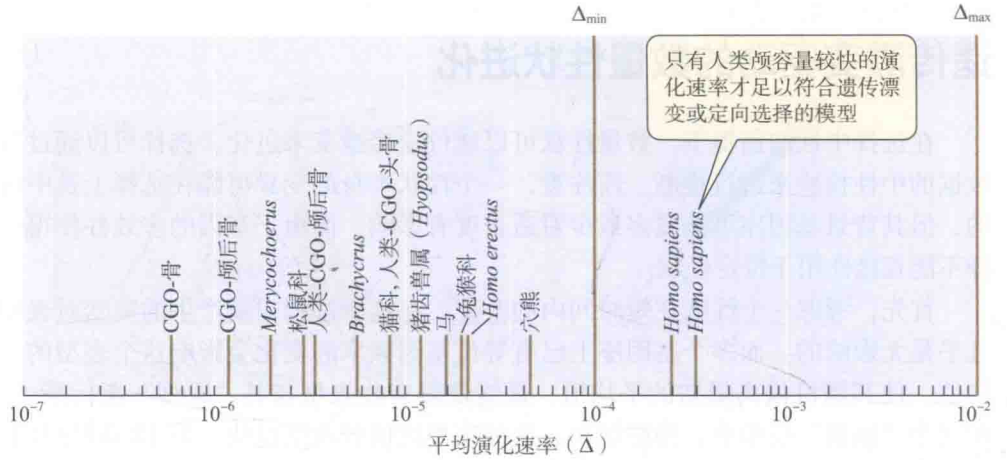
首先，考虑一个性状在短时间内的改变，在这个过程中新产生的突变对表型几乎是无影响的。而多个基因座上已有等位基因频率的变化会影响这个表型的平均值，使其随机偏离最初的平均值，最终使得有些表型与其“原型”渐行渐远。在这个“短期”模型中，种群越小，这种表型均值的改变越快。第 10 章已阐明，小种群中由于遗传漂变的缘故，其等位基因频率改变得更快。

其次，考虑一个长时间尺度下性状的改变，在这个过程中性状的变异和演化仅受制于新突变和遗传漂变，前者增加性状的变异量而后者则削弱之 (Turelli et al. 1988)。每个世代因突变产生或增加的变异量 (V_m) 与突变基因座的数量、每个基因座的突变率以及每个突变的平均表型效应相关 (见第 8 章)。 V_m 通常是 V_E 的千分之一，即 0.001 倍。经过一段较长的时间之后，突变会被遗传漂变所平衡，所以理论上来说遗传变异会达到一个固定值 ($2N_e V_m$)。随着影响表型性状突变的产生以及被遗传漂变所固定，表型均值会出现随机变化。如果一个单一的祖先种群破碎为一系列孤立的小种群，突变和遗传漂变会引起它们之间的遗传分化，尤其是一些多基因性状的分化，就像第 10 章它们对单基因性状的影响一样。在这个“长期”模型中，性状在种群间的分化速率等于每一代的 V_m ， V_m 仅取决于突变速率，与种群大小无关，这与单个基因座上由于中性突变所引起的种群分化一样 (见第 10 章)。如果一个性状在种群或物种间的分化速率明显超过中性速率的期望值，则说明其可能由方向性选择所驱动。而若其变化速率远比中性速率慢，稳定性选择可能对这个性状起作用。这可能是这个性状本身的缘故，抑或是与其连锁另一性状受稳定性选择的缘故。

Sonya Clegg 及其同事 (2002) 在对分布于澳大利亚 Lord Howe 岛上的小型鸣禽 *Zosterops lateralis* 及其近亲 *Z. tephroleptus* 形态性状 (如鸟喙和腿的长度) 的分析中使用了上述模型。这两个物种 DNA 序列的分化显示它们已分化几十万年。Clegg 及其同事还分析了 *Z. lateralis* 过去 170 年间新西兰及其沿海岛屿上定殖的种群。他们利用“短期”模型分析了新近形成的新西兰种群和澳大利亚种群间的分化，结果发现它们的演化速率非常快，超过了遗传漂变在小种群中的影响。因此，他们认为定向选择在其中起到了一定作用。他们还利用“长期”模型分析了澳大利亚本土和 Lord Howe 岛上的物种分化，假定 V_m 约为 0.001。他们认为两者的变异率非常低，甚至比通过突变率推算的值还低。因此，稳定性选择可能维持了这两个物种之间的相似性。

同样，Michael Lynch (1990) 研究了哺乳动物几个谱系骨骼性状的演化速率。他在有些谱系 (如在马和人科) 中利用了化石数据，而另外一些则是在具有共祖和较准确分歧时间估计的现存物种 (例如狮和猎豹) 中进行骨骼性状的差异分析。Lynch 还利用前人对小鼠和其他哺乳类动物骨骼性状的研究数据，假定这些性状的突变速率也接近 0.001，结果发现几乎所有性状的演化速率都远小于突变-漂变模型下的期望值 (图 13.4)。仅智人头盖骨容量这一特征的演化速率接近或稍高于中性模型的期望值。这些性状演化速率较低可能是稳定性选择 (抑或是快

图 13.4 几种哺乳动物形态学性状的平均演化速率 ($\bar{\Delta}$)。 Δ_{\min} 和 Δ_{\max} 代表最小和最大的演化速率，符合突变-遗传漂变模型。大多数性状演化得非常慢，稳定或者波动性的选择可能在较长时期内发挥着作用。“CGO”指的是对黑猩猩、大猩猩和猩猩的比较。(来自 Lynch 1990)



速波动的选择)所致,使得在很长的时间尺度内,性状基本保持稳定。化石显示许多支系的特征波动频繁,但没有实质性的净改变(见图 4.21),故大时间尺度上的演化速率要比小时间尺度上慢很多。

数量性状的选择

对定向选择的响应

假设实验人员为了获得长尾巴大鼠,可通过圈养种群中尾巴长度超过某一数值的大鼠进行交配,然后对其后代进行选择来实现。这类选择称之为截断选择(truncation selection),相当于定向的自然选择。被选择亲本的尾巴长度平均值(\bar{z}_s)与原始种群的均值(\bar{z})之间的差异由一个数值 S 来表示,即选择差(selection differential)(见图 13.3A)。由选择亲本所产生子代的平均尾巴长度(\bar{z}')与其整个亲本种群的差异由数值 R 来度量,这就是通常所说的选择响应(见图 13.3A 右)。 R 值的大小与该性状的遗传力 h^2 (比较图 13.3A 和 13.3B) 和选择差 S (比较图 13.3A 和图 13.3C) 密切相关,它们之间的关系可用下述方程式表示:

$$R = h^2 S$$

上述等式*可以变换成 $h^2 = R/S$, 所以遗传力可以通过选择实验测得。我们仅需要测定 S 和 R 值即可,注意这里的 S 值是完全可以操控的。此时的 h^2 称之为现实遗传力(realized heritability)。这就是第 9 章中 Dobzhansky 和 Spassky 估计 *Drosophila pseudoobscura* 趋光性的遗传力约为 0.09 的原理(见图 9.26)。

随着选择的进行,那些被选择的等位基因其频率会上升,致使表型越来越接近最佳值。这些等位基因在种群中最初可能是非常稀有的,它们的组合则更为稀少,甚至根本不存在。随着一些等位基因频率的上升,这些多基因座基因型也随之变得常见,一些先前并不存在的表型也将会出现。因此,即使没有更多的突变发生,

* 这里提出的简单方程是“育种家”方程,用于预测驯化物种对人工选择的响应。进化生物学家往往使用另一个概念上相关的方程: $\Delta\bar{z} = \frac{V_A}{w} \times \frac{d\bar{w}}{d\bar{z}}$, 其中 z 是指某一性状状态, V_A 表示加性遗传方差,而 w 是适合度。因此,一个性状均值的演化速率 ($\Delta\bar{z}$) 是 V_A 和其适合度导数的比值 (Lande 1976)。由于 V_A 直接影响了演化速率, V_A 比遗传力 h^2 更适合用来测度“进化力”(evolvability) (Houle 1992)。

一个多基因性状均值的变化在方向性选择的作用下也可能会超出最初的变异范围。

如果不同基因座的等位基因对表型的影响不一样,那么对表型影响最大的那些等位基因将最先被固定下来(Orr 1998)。在环境相对稳定的情况下,长期定向选择最终会固定所有有利的等位基因,从而消除遗传变异。对选择的进一步响应则需要由突变产生新的变异。就目前所了解的情况,大多数性状因突变而产生的变异 V_m 约为每世代 $10^{-3} \times V_E$, 即为环境变异量的 0.001 倍。因此,一个完全纯合的种群中因突变产生的加性遗传性状,要获得 0.5 的遗传力,即 $V_A / (V_A + V_E) = h^2 = 0.5$, 大约需要 1 000 世代。这说明不断产生的新突变能够缓慢而有效地促进生物未来的适应。当然,大多数突变有害且具有多效性,总的来说不利于选择,真正“有用”的突变十分稀少(Hansen and Houle 2004)。

对人工选择的响应

动植物育种学家常利用非常特殊的人工选择方式来改良和驯化物种。达尔文在《物种起源》的开篇就对这种选择方式进行了分析,进化生物学家从那时起就从人工选择实验中得出了一些重要的进化推论。在人工选择中,人们往往专注于某个性状,而非整个生物体的适合度,这与自然选择有所不同。但总的来说,人工选择与自然选择的原理还是非常接近的。

对短时间内人工选择的响应与通过性状遗传力所预测到的结果十分接近,这些遗传力是基于近亲,诸如亲代和子代的相关性分析获得的。但是,基于遗传力的估计很难精确预测多代人工选择以后的表型变化,这往往是连锁不平衡、由新突变引入的遗传变异以及自然选择所致,它们都可能会抵消人工选择的作用(Hill 和 Caballero 1992)。这些效应在实验中均可能遇到,例如 B. H. Yoo 1980 年的实验,其在对来自黑腹果蝇单一种群的两个品系的实验中,通过选择提高了果蝇腹部刚毛的数量。在实验品系前 86 代的每一代中, Yoo 给 250 只果蝇的刚毛数量进行评级,选出每个性别刚毛数量最多的 50 只进行互交。在最初的种群中,雌性的刚毛数量平均为 9.35 根,99% 的雌性个体刚毛数量少于 14 根。经过 86 代的人工选择,实验种群中的刚毛数量上升至 35~45 根(图 13.5)。这个改变相当

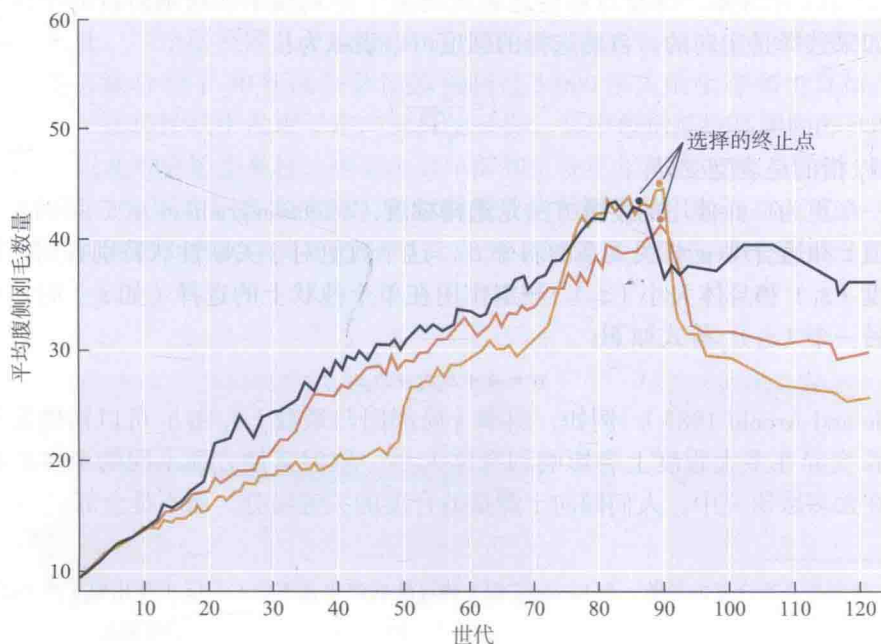


图 13.5 针对黑腹果蝇“腹侧刚毛数量”进行的人工选择及其选择响应。大约 86 代以后,刚毛数量的平均值大大增加。选择终止用彩色圆点表示,选择终止后刚毛数量即出现下降,这说明刚毛数量较少的个体具有较高的适合度。(来自 Yoo 1980)

于刚毛数量均值增加了 316%，相当于 12~19 个表型标准差，远远超过最初的变异幅度。在一个非常短的时间，选择已经完成了巨大的演化改变，这个速度远远高于通常观察到的化石记录。

但是，该过程的变化速率并不是恒定的。在一些实验种群中，也显示出一段时间内无变化，紧接着伴随一段快速变化的过程 (Mackay et al. 1994)。这些无规则的响应部分起因于一些具有较大表型效应的新突变的产生和固定 (Mackay et al. 1994)。此外，一些品系最终对选择停止响应，到达了一个选择平台 (selection plateau)。这种对选择响应的停止并不是因为基因变异的丧失，而是因为当 Yoo 在第 86 代终止 (“放松”) 了对果蝇的选择后，平均刚毛数量又下降了，但遗传变异仍然存在。

选择平台和选择放松后的衰退在许多选择实验中被观察到。这种状态是由于自然选择抵消了人工选择的作用：一些具有极端性状的基因型通常有较低的整体适合度。这样的变化是由于一些有害等位基因的搭车效应 (连锁不平衡) 和基因的多效性所致。其他研究者也已发现一些影响刚毛数量的等位基因能够降低果蝇的生存能力 (Kearsey and Barnes 1970; Mackay et al. 1992)。

另一些研究者发现在人工选择条件下，受选择性状在大实验种群中改变的要比小种群快 (Weber and Diggins 1990; Lopez and Lopez-Fanjul 1993)。对于这个现象有几种解释：大种群中由于突变造成的遗传变异更多，大种群因遗传漂变丢失变异的速度更慢，还有选择在大种群中更有效。然而，在另外一些实验中，人工选择并没有被自然选择所抵消。例如，对飞行速度这一性状，选择超过 100 代后，黑腹果蝇的实验种群也没有出现适合度下降的情况 (Weber 1996)，这个案例说明导致该性状的等位基因没有其他有害的多效效应。

自然种群的方向性选择

在自然种群的研究中，有一些用来度量作用于数量性状上自然选择强度的指标。最简单的就是选择指数，即测定一个性状的平均值 (\bar{z}) 和变异量 (V) 在选择作用前一个世代 (\bar{z}_b, V_b) 和选择作用后一个世代 (\bar{z}_a, V_a) 的差异。例如，这些测量可以对幼体，以及对那些之后成功地生存到成年和繁殖阶段的个体来进行。如果选择是定向的，自然选择的强度可以表示为：

$$i = \frac{\bar{z}_a - \bar{z}_b}{\sqrt{V_p}}$$

其中 V_p 指的是表型变异。

一个更为广泛使用的度量方法是选择梯度 (selection gradient)：一系列表型的表型值 z 和适合度 w 相关关系的斜率 b^* 。这个数值对于关联性状特别有用，如喙的长度 (z_1) 和身体大小 (z_2)。测定作用在单个性状上的选择 (如 z_1) 时，可以固定另一个 (z_2)，等式如下：

$$w = a + b_1 z_1 + b_2 z_2$$

(Lande and Arnold 1983)。例如，斜率 (局部回归系数) b_1 和 b_2 可以帮助我们估测喙长变异在多大程度上会影响到身体大小一致但其他方面不同的个体的适合度。在大多数研究中，人们倾向于测量适合度的关键组分，而不是全部。

* 该斜率是适合度的导数，与 Lande 方程中确定性状演化速率的 $d\bar{w}/d\bar{z}$ 十分相似 (见 342 页的脚注)。

Peter Grant 和 Rosemary Grant (1989; Grant 1986) 及其同事对加拉帕戈斯群岛上的部分达尔文地雀进行了长期研究。他们发现, 那些具有较大喙的地雀更适应取食大而坚硬的种子, 而具较小喙的地雀更倾向于小而软的种子。这些岛屿在 1977 年经历了严重的旱灾, 细小的种子变得十分稀少, 中型地雀 (*Geospiza fortis*) 无法繁殖, 其种群急剧减小。相比旱灾之前, 那些体型较大且具大鸟喙的物种成为幸存者 (图 13.6)。比较幸存者 (\bar{z}_a) 和之前种群 (\bar{z}_b) 中地雀形态的差异, 选择强度 i 和选择梯度 b 可以由以下三个性状进行计算:

性状	i	b
体重	0.28	0.23
喙长	0.21	-0.17
喙深	0.30	0.43

数值 i 显示, 每个性状都增加了约 0.2~0.3 个标准差, 说明一代中就已出现了非常明显的改变。数值 b 说明在控制其他性状不变的情况下, 幸存者与每个性状都具有非常强的相关性。自然选择更加青睐那些喙大的鸟类, 因为它们可以更好地利用大而坚硬的种子, 而这几乎是唯一可依赖的食物。喙长一项中 b 为负数, 说明选择更青睐较短的喙。虽然这似乎与选择的方向相反, 喙长还是改变了, 因为喙的长度和深度具有相关性。说明一个特征如果和另一种受更强选择的特征具有相关性的话, 是可以逆自然选择的方向演化的 (随后我们还会回到这一主题)。

为什么这些地雀并不都是朝喙更大的方向演化? Grant 发现, 在正常气候的年份中, 那些具有小喙的地雀生存得更好, 可能是由于小种子更为富足, 而且体型较小的雌鸟比大型雌鸟初次繁殖时间更早。因此, 在相左的选择压力下, 稳定性选择有利于中间大小的喙。已有很多研究得到了这种方向性选择波动的证据 (Kingsolver and Diamond 2011)。那么人类也受定向选择而演化吗? 至少在一些性状上如此。一个研究团队 (Byars et al. 2010; Stearns et al. 2010) 利用 Lande 和 Arnold 的方法分析了 40 年间马萨诸塞州超过 5 000 多人的生存和生育情况。他们在 6 个可遗传性状中发现了定向选择的证据, 其中包括抵抗高胆固醇和高血压的选择, 以及对更矮小身材、更早生育年龄和更晚更年期的选择 (图 13.7A)。在一项针对 1 200 对登记备案的澳大利亚女性双胞胎研究中, Katherine Kirk 及其同事 (2001) 发现, 首次生育年龄较早具有统计学意义上的选择优势 (图 13.7B)。

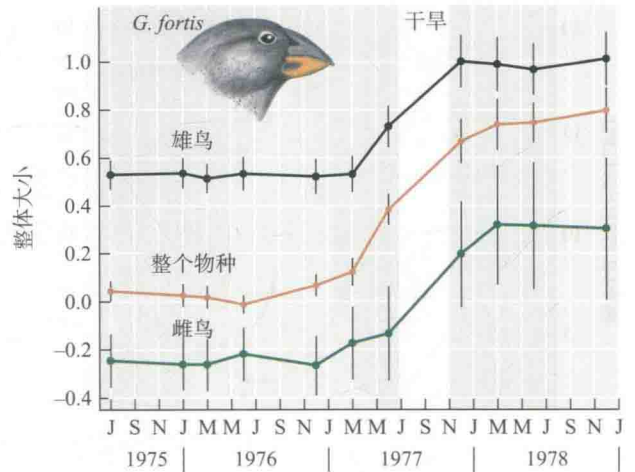


图 13.6 加拉帕戈斯 Daphne 岛 1977 年的旱灾导致中型地雀 (*Geospiza fortis*) 的体型大小发生变化。1977-1978 年间地雀个体数量的变化完全取决于死亡, 因在此期间没有发现繁殖。“整体大小”是数个性状的综合值。(来自 Grant 1986)

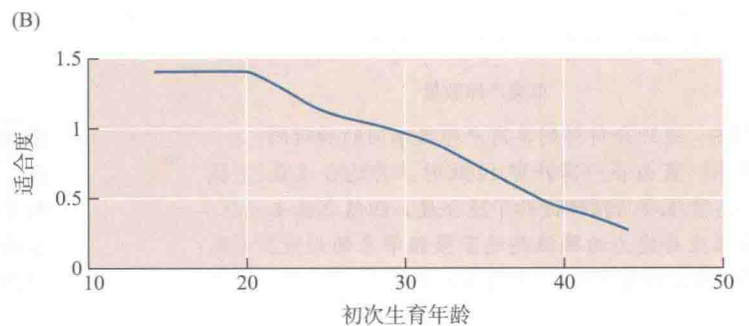
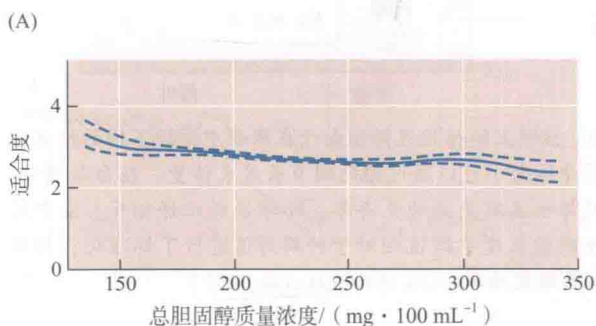


图 13.7 现代人群中定向选择的实例。适合度标示为女性一生的生育成功率。(A) 在美国东北地区, 选择更倾向于低血胆固醇的人群。实线代表估计值, 虚线代表统计误差。(B) 根据一个来自澳大利亚双胞胎的样本, 选择更倾向于较早的生育年龄。(A 来自 Byars et al. 2010; B 来自 Kirk et al. 2001)

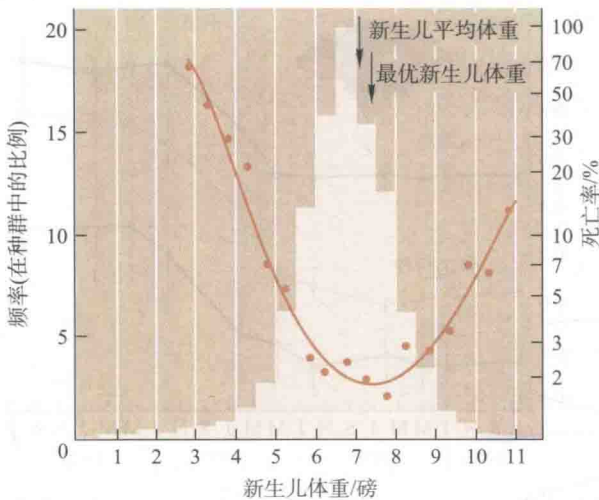


图 13.8 人类出生体重的稳定性选择。婴儿死亡率由红点和线标示。柱状图显示人口中出生体重的分布。1 磅 = 453.6 g。(来自 Cavalli-Sforza and Bodmer 1971)

比较同卵和异卵双胞胎数据显示, 该性状的遗传力为 0.23, 所以该性状可能还在不断演化中。在一个孤立的法裔加拿大人群中, 定向选择似乎已经导致他们首次生育年龄提前了 (Milot et al. 2011)。在 1799 至 1940 期间结婚的女性中, 生育第一个孩子的平均年龄从 26 岁降至 22 岁。作者发现, 这个变化具有很强的遗传基础。

稳定化选择和分裂选择

如果存在稳定化和多样化选择的话, 一个世代内表型方差的变化可以用一个指数来表示, 即对方差选择 (selection on variance) 的强度指数:

$$j = \frac{V_a - V_b}{V_b}$$

当该指数为负数时为稳定化选择, 为正时则代表多样化选择 (Endler 1986)。

许多性状都受到稳定化选择, 故其性状均值变化很小。例如, 人类婴儿的出生体重接近人群的平均值时, 婴儿的死亡率要低于体重过低或过高的情形 (图 13.8; Karn and Penrose 1951)。对鸟类来说, 一窝产蛋过多或过少都是不利的。鸟的繁殖率如果过低显然对种群增长的贡献就小。通过改变英格兰蓝山雀 (*Cyanistes caeruleus*) 巢穴中鸟蛋数量的实验显示, 当巢中的卵超过 12 枚时, 死亡率会增高 (Nur 1984)。所以, 一窝 12 枚卵是适合度最高的 (图 13.9)。稳定化选择往往是因为权衡或选择拮抗的结果 (Travis 1989)。例如, 性别上的拮抗选择有利于两性性征的歧化 (Bonduriansky and Chenoweth 2009)。虽然领鸺 (*Ficedula albicollis*) 离开巢时的体长和重量不存在性别差异, 但到第二年繁殖季节, 较小的雄性和较大的雌性死亡率更低 (图 13.10)。这可能是由于较小的雄性需要较少的食

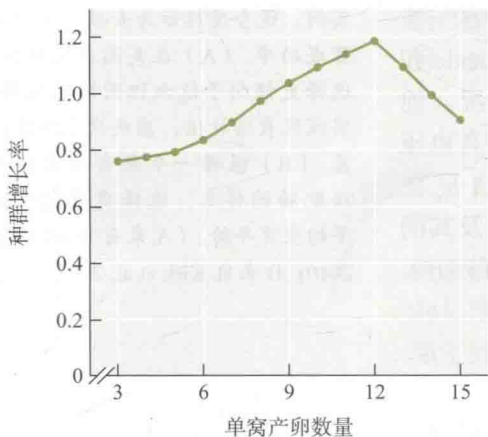


图 13.9 统计分析得到单窝产卵数不同的种群的增长率, 蓝山雀一窝产卵 12 枚时, 其适合度最大。高繁殖率只稍许提升了适合度, 但随之亲本和后代生存能力的降低超过了繁殖带来的好处, 最终使其适合度下降。(来自 Nur 1984)

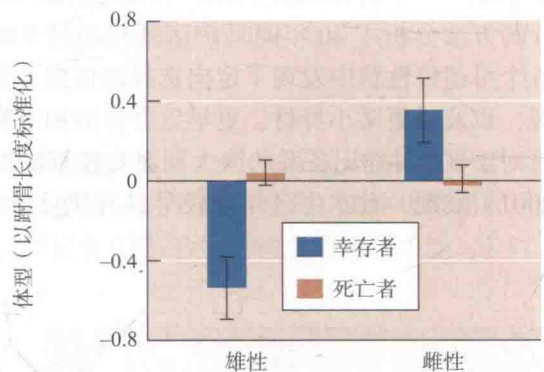


图 13.10 性别上的拮抗选择倾向于在两性的选择中不同的性状状态。鸟的身体大小可以通过腿的跗骨长度来估量。在白颈燕中, 跗骨短的雄性具有更高的生存率, 而雌性则正好相反。图中所示的四个跗骨长度平均值相对于种群均值进行了标准化, 种群均值被认为设定为零。(来自 Merilä et al. 1997)

物，可以生存得更好，尤其是在繁殖季节时的食物十分匮乏时（Merilä et al. 1997）。

数量性状的关联性演化

一个性状的演变往往与其他的特征相关。例如，不同动物的身体大小往往可以通过许多其他单个性状进行预测，如腿和肠道的长度等。关联性演化可源于两种情况：关联性选择和遗传学关联。

关联性选择

在关联性选择（correlated selection）中，两个或多个性状的遗传变异是独立的，但在所有性状状态的组合中选择更偏爱其中某些组合，通常是因为这些性状在功能上相关。

Edmund Brodie（1992）的研究发现束带蛇（*Thamnophis ordinoides*）的体色图案式和它的逃避行为存在关联性选择。这种蛇可以是纯色的、具有斑点或纵向条纹的。Brodie发现，当在实验跑道上追逐这些蛇时，一些蛇的逃跑路线是一条直线，而另一些则反复改变它们的逃跑路线。近亲之间的相似性分析表明，这种蛇的颜色和逃避行为是高度遗传的。其他研究者也指出，斑点蛇有不规则的逃避行为或倾向于潜伏，依靠自己的斑纹来避免被捕食。具有条纹的蛇往往朝一个方向迅速逃离，可能是因为捕食者视觉上很难判断一个移动条纹的速度和位置。

Brodie统计了由126条雌蛇生产的646条新生蛇的体色图案和活动时的折返倾向。他给每条蛇一个特有标记以能单独识别，将蛇放到一个合适的栖息地，之后定期观察它们。Brodie发现，大多数蛇并没有被乌鸦和其他天敌捕食，其中存活率最高的为那些具有明显条纹且折返倾向不明显者和那些无条纹图案但逆转倾向高的个体（图13.11）。其他组合的生存率则较低。因此，无论从视觉理论还是从实际观察来看，体色图案结构和逃跑行为之间存在着关联性选择。

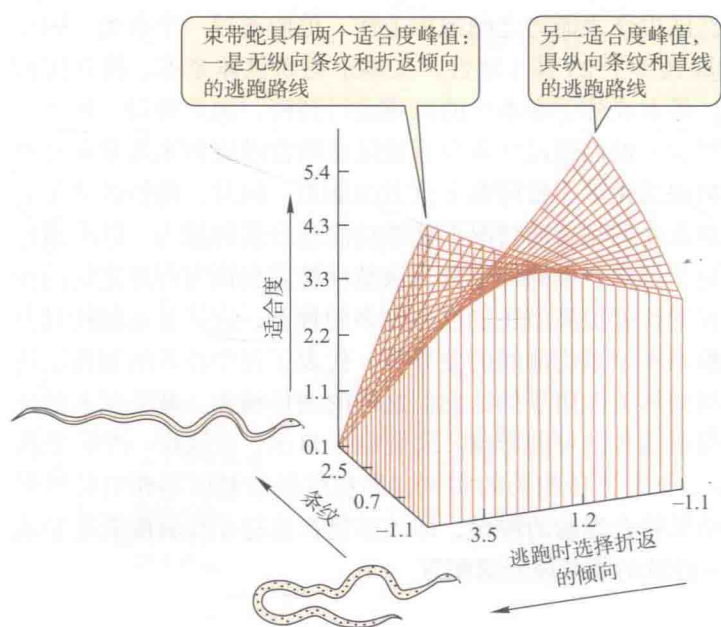


图13.11 关联选择的一个例子。基于束带蛇（*Thamnophis ordinoides*）个体的野外生存状况，适合度景观图表面显示的是两个性状组合。表面上点的高度代表了个体条纹和折返倾向（逃跑时折返的倾向）的适合度值。（来自 Brodie 1992）

遗传相关

我们经常看到，一个物种的一些性状密切相关，如高大的人往往有较长的手臂。两个性状之间相关性的程度，即两者共同变异的程度，是用相关系数（correlation coefficient, r ）来表示的，其变化范围在 +1.0 至 -1.0 之间。两者之间无相关性时， $r = 0$ 。

表型相关（phenotypic correlation, r_p ），比如身体大小和繁殖力之间的相关性，是我们依源自种群的随机样本估测得到的。正如表型变异中有遗传和环境成分一样，表型相关亦是如此。具有相同基因型的两个不同特征可能会同时发生变化，因为两者都受到相同环境因素的影响，如营养。这些特征显示了**环境相关**（environmental correlation, r_E ）。在一个遗传变异较大的种群中，两个性状之间的相关变异还可能由具有**遗传相关**（genetic correlation, r_G ）的遗传差异引起的。

遗传相关可有两种原因。一个原因是**连锁不平衡**，影响不同性状的基因被非随机的关联在一个连锁群中。另一个原因则是**基因的多效性**，即同一基因对不同性状均有影响。如果增强某个性状的所有等位基因也同时也增强（或减弱）另一个性状，那么基因多效性造成的遗传相关就是完全的（ $r_G = 1.0$ 或 -1.0 ）。如果有些基因只影响两个性状中的某一个，或者某些基因能使两个性状朝一个方向改变（+，+ 或 -，-）而另一些则对两个性状具有相反的效应（+，- 或 -，+），那么它们的遗传相关就是不完全的。

遗传相关不是一成不变的，也可发生演变（Turelli 1988）。连锁不平衡所造成的遗传相关会因为重组而下降。比如报春花（*Primula vulgaris*）花柱（雌蕊）长和雄蕊高度的相关性（见图 9.21），除非有一些适应性的基因组合来保持它。由多效性形成的遗传相关也可以改变，但速度比连锁不平衡引起得要慢。一些等位基因可能已被固定，使得这些基因座没有了等位的变化，因此也失去了相关性。而其他一些基因座，尽管可能仅影响一个性状，但若它们保持变异，其等位基因频率的改变也会影响 r_G 。

性状间的遗传相关可以通过近亲间的性状相关性分析获得。例如，Juan Fornoni 及其合作者（2003）在墨西哥中部地区研究了曼陀罗（*Datura stramonium*）抵御植食性昆虫与其容忍昆虫伤害能力之间的相关性。他们通过一个杂交-同质种植实验来进行检测，即选择了 25 株（雄性，父本）花粉供体亲本，将每株的花粉分别与 2 株（雌性，母本或种子亲本）的雌花进行授粉，而后对每一种子亲本的后代进行同质种植实验。他们通过叶片没有被昆虫啃食的比例来度量对昆虫的抵抗力，相当于利用物理或化学手段防御采食者的能力。同时，他们还测量了植物的容忍能力，也就是在受到伤害的情况下能维持高适合度的能力。这个指标的获得是通过比较分析每个植株产生的种子量与该植株被昆虫损害程度之间的相关性，即如果植株被损害的程度很高但还能产生较多的种子，这就显示植物具有更高的耐受性。不同花粉亲本家系均值间的差异量，代表了各个性状的加性遗传方差，两个性状均值之间的相关性用于估计它们之间的遗传相关。基于父本的计算方法可以避免任何非母系遗传的可能影响。研究结果显示，在这样一个同质园内（图 13.12）的确存在一个负遗传相关的实例，即抗性强的基因型相对抗性弱者更不能忍受虫害。此结果符合先前的假设，即该植物在给每个性状配置能量或资源时都意味着损失另一性状的能量或资源配置。

遗传相关如何影响演化

性状间的遗传相关能导致性状的共同演化。它们可在不同情况下增强或阻碍适应性进化的速度，在某些情况下甚至可能会严重地阻碍生物的适应。

如果两个性状 z_1 和 z_2 是遗传相关的，那影响 z_1 演化速度和方向的原因既包括了 z_1 所受到的选择也有 z_2 受到的选择作用。如果 z_2 所受的选择比 z_1 强得多，那么 z_1 可能由于与 z_2 的相关而被动改变，且这种改变可能并非其自身适应的方向。例如，Stevan Arnold (1981) 估测了新生束带蛇对蛞蝓 (z_1) 和水蛭 (z_2 ; 见图 13.13) 不同取食反应之间的遗传相关，结果为 0.89。如果蛞蝓和水蛭同时存在于环境中，束带蛇更倾向于捕食蛞蝓 (z_1 的选择作用增加)，而对水蛭则存在更强的选择拮抗 (z_2 的下降)，这是由于水蛭被吞噬后可以叮咬蛇的消化道从而杀死蛇。如果蛇对“厌恶水蛭”得以演化，作为关联性状蛇对“厌恶蛞蝓”也可能相应地演化，至少暂时如此 (图 13.13C)。如果还有其他食物可供选择，种群可能真正演化出对水蛭和蛞蝓的厌恶。相反，如果水蛭很罕见，而蛞蝓是最丰富的食物，对于捕食蛞蝓的选择可能会更强，种群可能向习惯捕食蛞蝓的方向演化，偶尔吃水蛭的不适应也可能一起演化 (图 13.13D)。随着强选择性状趋向

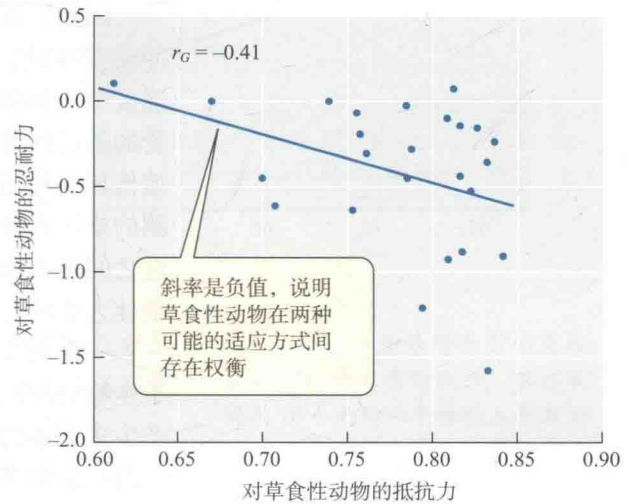


图 13.12 曼陀罗 (*Datura stramonium*) 对植食性昆虫忍耐和抵抗的遗传相关。每一个点代表同一父本后代，即同父异母后代中两个性状的均值。负相关意味着两个性状对取食昆虫的适应存在权衡。(来自 Fornoni et al. 2003)

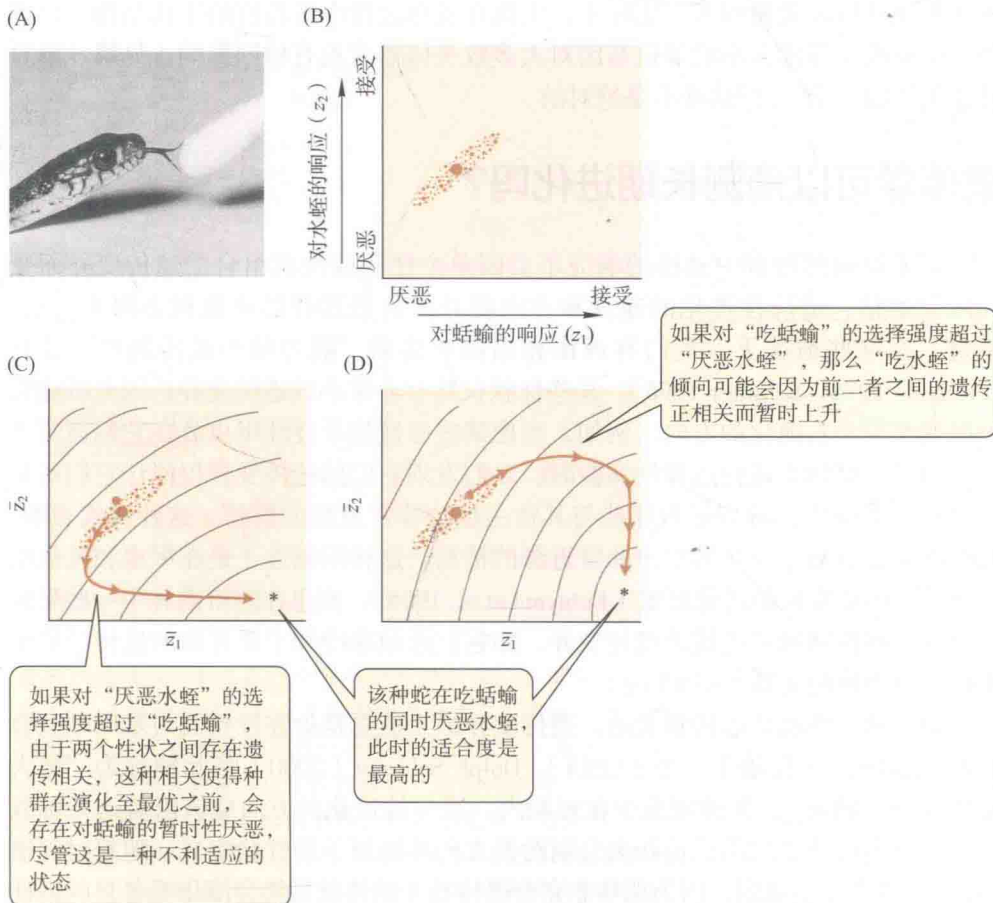


图 13.13 束带蛇捕食响应之间遗传相关的演化意义。(A) 新生束带蛇会探查棉签上可能的猎物气味，对喜爱的猎物吐信反应更多。(B) 对食物蛞蝓 (z_1) 和水蛭 (z_2) 的响应之间存在遗传正相关 (r_G)。小点代表个体的基因型，小点组成的“云”代表种群的基因型集合，“云”中的大点是种群性状的平均值。(C, D) 束带蛇一个种群在蛞蝓和水蛭都存在生境中的适合度景观图。平均适合度以等高线来表示，不同等高线及其不同弧度代表对蛞蝓和水蛭不同的响应，图中 (*) 点代表种群平均适合度的最佳值，也是性状的最佳状态，即种群接受蛞蝓而避免水蛭的状态。如果两个性状没有遗传相关，它们会直接演化至适合度最佳值 (*)。而正是由于存在遗传相关，两者的共同演化导致演化的路径存在曲折，这可能会出现某个性状暂时性的不适应表象。(承蒙 S. J. Arnold 友情惠赠图片)

于最佳状态（例如 z_2 ，对水蛭的厌恶，图 13.13C），较弱选择的性状也会朝向其最佳状态演化（ z_1 ，对蛞蝓的捕食响应）。然而，这种变化大多只基于那些影响 z_1 的基因。

因此，这些性状之间的遗传相关和方向性选择之间可能存在冲突。当这样的冲突存在时，两个性状可以缓慢演化到它们的最佳状态，甚至也可以暂时向不适应的方向演化（我们已经看到，对于加拉帕戈斯地雀 *Geospiza fortis* 喙深度所受的强选择可以增加平均喙长度，即使选择更倾向于较短的喙）。在某些情况下，遗传相关相当强烈，以致一个或两个性状均不能达到它们的最佳状态。例如，领鹌的雄性和雌性大小之间的遗传相关约为 1.0（Merilä et al. 1998）。最佳状态下两性之间体型大小应有差异（见图 13.10），但如此强的遗传相关将阻止两性向偏离最佳大小的方向发展。

一个更常见的例子是一些生物产卵（或种子）量和大小之间的权衡，这是由于生物分配给繁殖的资源是有限的。这一权衡产生了负的遗传相关，一些基因型产生多而小的卵但另外一些则产生少而大的卵（见第 14 章）。虽然选择应当青睐同时产生更多和更大的蛋，但两者同时增加却非常有限。因此，像这种具有某些权衡关系的遗传相关可以对进化起到遗传制约的作用。遗传相关能否对进化形成长期的制约取决于一些因素，例如这种遗传相关是否稳固。

在其他情况下，遗传相关可增强而非限制适应性进化（Wagner 1988）。多个性状如果在遗传上是相关的，可能会更快地出现整体演化，就像它们受到相同的发育控制一样。当这些性状本身是功能相关时尤其如此。例如，一个功能正常的动物，它每个器官的大小（例如肺、肠道和骨骼）应与整个身体大小相匹配。如果身体上的器官不是协同演化而是通过各自独立的遗传改变而演化，那么身体大小的演化速度就要慢得多。实际上，生物在发育过程中各器官的生长是相互协调的，能够改变身体大小的等位基因对大多数身体器官均有协同影响（见第 3 章对异速生长的讨论），但这并不是绝对的。

遗传学可以预测长期进化吗？

如果对自然种群中选择响应不会因单个性状或性状组合的遗传变异而受到限制的话，适应性进化的速度和方向将只由自然选择的强度和方向来决定。不过，在某些情况下，我们有理由相信演化沿着“阻力最小遗传路径”进行（Stebbins 1974; Schluter 1996）。某些性状仅具有非常小的遗传变异，因此可能会限制或至少左右演化的方向。例如，当把某些专性的草食性甲虫放在它们通常不取食的宿主植物上进行选择性实验时，人们发现它们的遗传变异仅能让它们对某些植物产生响应，特别是对那些与其宿主植物非常近缘的植物。这种模式表明，此类甲虫更容易适应与其宿主非常近缘的植物，这种限制性正是在甲虫和其他植食性昆虫中被发现的进化现象（Futuyma et al. 1995）。栖息在热带雨林中一些果蝇物种的某些性状通常也缺乏遗传变异，如它们忍耐寒冷和干燥环境的遗传变异比那些广布物种的要低（图 13.14）。

如果两个性状是遗传相关的，遗传变异最大值总是处在性状值与基因型联合绘制的椭圆图的长轴上（图 13.15A）。Dolph Schluter（2000）将此轴称为“最大遗传变异”轴 g_{\max} ，并预测至少在短期内，适应性进化的方向应该沿着这条轴线进行，因为性状之间的遗传相关会制约着方向性选择下的性状变异。随着时间推移， g_{\max} 的作用会减弱，因为那些非完全遗传相关的性状最终会演化至各自的最佳

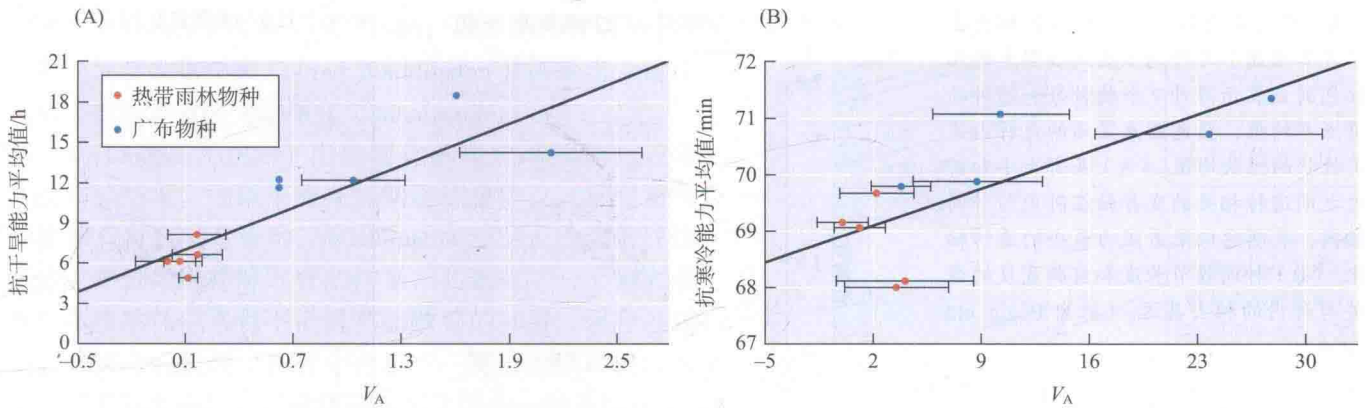


图 13.14 一些果蝇物种的某些性状可能缺乏遗传变异。根据果蝇属 10 个物种两个性状 A 和 B 的加性遗传方差 (V_A) 及其性状平均值绘制的示意图, (A) 为抗旱能力, (B) 为抗寒能力。这些果蝇包括五种栖息在热带雨林中的物种, 以及五种世界广布种, 其中广布种的生境中通常存在人类活动。雨林中的果蝇具有较低的 V_A , 预示如果它们离开雨林环境后不能很好地适应干燥和寒冷条件。(来自 Kellermann et al. 2009)

值。对于多个性状, 原理也是一样的。我们可以把单个性状的 V_A 和每对性状间的遗传协方差 (一个类似于相关性的值) 整理成表, 称之为遗传变异协方差矩阵 (genetic variance-covariance matrix), 或简单地缩写成 **G 矩阵** (*G matrix*) 或 G 。

Schluter 确定了棘鱼、麻雀等一些脊椎动物多个适应性形态性状在近缘物种间的分化方向, 并将其同 g_{max} (通过性状间遗传相关预期的演化方向) 进行了比较 (图 13.15B)。正如预测的那样, 最近分化物种中两个方向间的差异最小, 且随着分歧时间的增加而不断增大。实际观察到的和遗传预测的演化方向之间的相似性表明, 性状的遗传变异式样和相关性可以持续很长时间, 并会影响演化的方向。Schluter 估计, 这种影响可能会持续 400 万年。

Schluter 描述的情形表明, 性状之间的遗传相关可以恒定地保持很长一段时间。这是表型进化领域最重要, 也是人们最缺乏了解的一个方面, 尽管有关其普

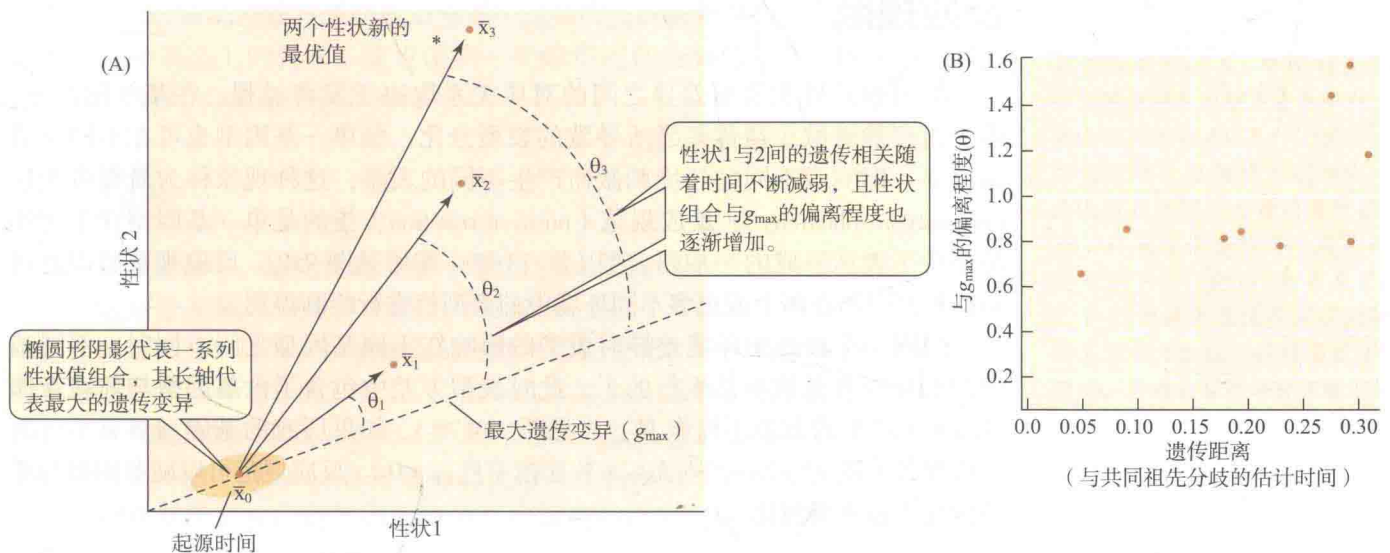
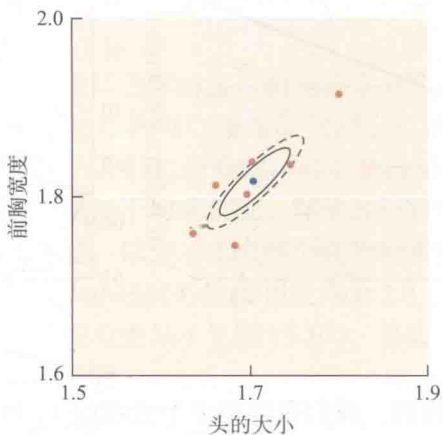


图 13.15 进化沿着最小阻力的遗传路径进行。(A) 椭圆表示遗传相关性性状 1 和 2 在一个种群中的性状值。具有最大遗传变异 (g_{max}) 的性状值组合处在椭圆的长轴上。如果祖先种群的平均值在 \bar{x}_0 , 定向选择使其朝一个新的最优值 (*) 演化, 那么性状间的遗传相关会使演化最初朝向 \bar{x}_1 。演化的方向 (箭头) 偏离 g_{max} 一个角度 θ_1 。随着时间推移, 遗传相关的作用会越来越弱, \bar{x}_0 和 \bar{x}_2 的夹角 θ_2 会更大。以后的时间里 θ_3 还会增大, 直到种群接近两个性状的最优状态。(B) 通过计算北美歌雀 (*Melospiza*

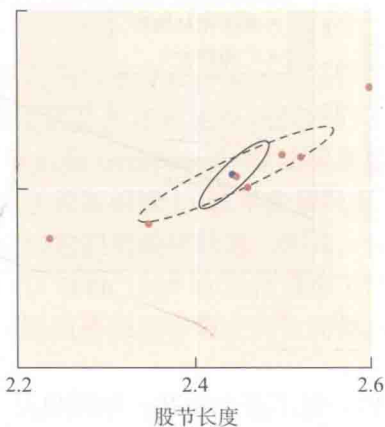
melodia) 几个适应性性状间遗传相关并用来确定它们之间的 g_{max} 。图中的点表示北美歌雀和 9 种其他雀类在这些性状上与 g_{max} 的偏差 (即图 A 中角度 θ), 相对于这些物种与其最近共祖之间的遗传距离。遗传距离越小的偏差越小, 利用 g_{max} 预测北美歌雀演化的初始方向比较适用。遗传相关理论预测, 亲缘关系较远物种间的性状偏离 g_{max} 的程度更大, 现实的数据确是如此。(来自 Schluter 1996)

图 13.16 成对形态性状之间的遗传相关在种内（实心椭圆）与种间（虚线椭圆）的比较。红色圆点表示另外7个物种每一物种的性状节点平均值，蓝色圆点显示的是种内遗传相关性状的性状均值。（A）头部大小和前胸宽度之间遗传相关的变异轴在种内与种间几乎相同，表明它们沿着阻力最小的遗传轴向分化。（B）种间股节长度和前胸宽度的遗传相关与种内的相去甚远。（来自 Bégin and Roff 2004）

(A) 头部大小与胸部宽度之间的相关



(B) 股节长度与胸部宽度之间的相关



适性依旧在讨论中。一些研究者业已发现，某些重要性状的遗传相关在近缘物种之间以及一个物种的地理种群之间非常相似；也有研究发现其相似度较低，但他们的结果显示性状间遗传相关的演化可以非常快速（Steppan et al. 2002）。Mattieu Bégin 和 Derek Roff（2004）发现在一些田园蟋蟀物种中，一些形态学性状的加性遗传方差和其遗传协方差非常接近。此外，物种间这种性状相关的模式十分接近物种内的遗传相关（图 13.16）。他们认为，这种对应关系显示了遗传上的制约。然而，在对其他物种的研究中，没有发现遗传差异和“阻力最小遗传路径”之间的对应关系，说明由自然选择驱动的进化并未在遗传上受到制约。

反应规范

基因型差异和表型差异之间的对应关系取决于发育过程。在某些情况下，发育过程能够减少遗传差异所导致的表型分化。但单一基因型也可在不同环境条件下，即响应不同的环境刺激而产生不同的表型，这种现象称为**表型可塑性**（phenotypic plasticity）。**反应规范**（norm of reaction）指的是单一基因型在不同环境条件下表达形成的一系列表型（图 13.17；亦可见图 9.4）。反应规范可以通过将同种基因型在两个或更多不同环境中的表型值进行绘制得到。

当同一个种群中环境差异对表型的影响在不同基因型之间不同时，不同基因型的反应规范就不是平行的了，此时表型方差中包含了由**基因型与环境互作**（ $G \times E$ ）产生的方差（称作 $V_{G \times E}$ ，见图 13.17B）。如果所有的基因型具有平行的反应规范（图 13.17A），则无 $G \times E$ 互作（ $V_{G \times E} = 0$ ）。反应规范可以随基因型与环境的互作而不断演化。

渠限化

对于许多性状而言，最适应的反应规范往往是一种特定的表型，它是发育过程中缓冲了许多环境变化而产生的一种表型（图 13.17C）。这通常是一种选择上有利的特性或性状，例如，尽管营养的充足与否或温度的变化都会影响其生长速率，动物仍需达到一定的身体大小才成熟或进行蜕变。然而，影响表型性状的发育系统会演化，以使之降低环境对表型的影响（Scharloo 1991）。该原理由俄罗斯

生物学家 Ivan Schmalhausen (1986; 俄罗斯出版物 1947) 和英国发育生物学家 Conrad Waddington 共同提出, 这种现象也被后者命名为**渠限化** (canalization)。

Waddington (1953) 用渠限化的概念来解释一些奇特的实验结果。如果果蝇在蛹期受到热休克, 它们翅膀的横脉有时会发育失败。Waddington 开发了一套条件性热休克导致果蝇横脉败育的体系, 并繁殖了一个绝大多数个体在热休克条件下横脉都能败育的种群。但经过进一步选择之后发现, 种群中有相当一部分个体即使没有热激也不发育横脉, 且横脉缺失似乎成为一种条件遗传。最初为响应环境变化而产生的性状状态已慢慢成为遗传决定的, Waddington 称这种现象为**遗传同化** (genetic assimilation)。

虽然这个结果让人联想到获得性遗传这一不可置信的理论, 但其实可以给出一个简单的遗传学解释。不同果蝇的基因型对环境影响的易感性不同 (如文中提到的温度), 也就是说它们渠限化的程度不同, 其中一些更容易偏转到异常的发育模式上。对于这种发育模式, 选择倾向于保留那些有利于新发育程序的渠限化等位基因。随着这些等位基因的聚集, 新表型越来越不需要环境的刺激。此类现象通常不会在缺乏遗传变异的近交种群内出现, 这同样也支持了上文的解释 (Scharloo 1991)。最近, 一些导致渠限化产生的基因已被鉴定出来, 其中一个就是热休克蛋白基因 *Hsp90*。这是一类能稳定各类真核生物信号转导的蛋白质。当 *Hsp90* 的功能在果蝇或拟南芥中由基因突变或化学诱变受到破坏后, 将会出现各种形态上的异常, 这也说明一些隐形遗传变异的存在 (Rutherford and Lindquist 1998; Queitsch et al. 2002)。

表型可塑性

在许多物种中, 适应性的表型可塑性已经出现, 即一个基因型具有产生不同表型、适用于不同环境条件的能力 (Pigliucci 2001; West-Eberhard 2003)。表型可塑性包括形态、行为、生理方面的迅速可逆的变化, 同样也包括生命周期中一些不可逆的类似“发育的开关”, 且在有机体的生命周期不能扭转 (图 13.18A)。例如一些水生植物, 其叶片的形态取决于它的生长发育过程是在水下、水上还是水的表面上 (图 13.18B)。自然选择已使得一些基因型的适应性表型可塑性演化出来, 这些基因型在应对不同环境的反应规范使得它们能够实现表型最佳状态 (Schlichting and Pigliucci 1998)。

要演化出最佳程度的可塑性, 如果不为遗传变异所限, 那么就要依赖于相对于可塑性成本所获得的选择优势 (DeWitt et al. 1998; Auld et al. 2010)。人们已经确定了几类可塑性的成本。例如, 为了获得有关环境条件的信息所产生的成本。大多数关于代价的研究都集中在“维护成本”中, 这里不是指产生特定表型的成本 (例如图 13.18B 所示叶型中的一个), 而是与无可塑性基因型相比, 能够应对环境变化并作出反应所需要的资源。例如, 树蛙 (*Rana sylvatica*) 的蝌蚪在面对捕食者“一种蜻蜓的幼虫”时会发育出多种特征, 包括更深的尾鳍。Rick Relyea

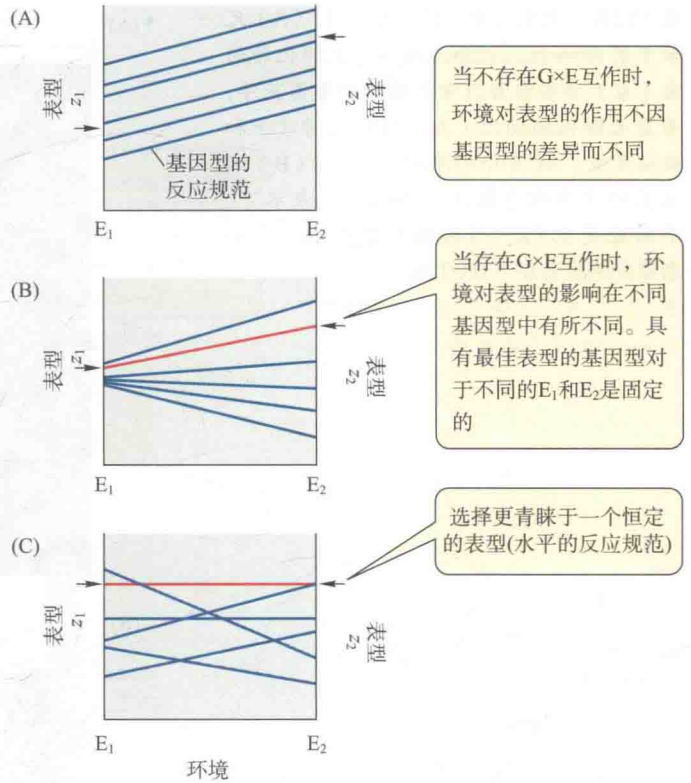


图 13.17 基因型与环境互作和反应规范的演化。每条线代表一种基因型在 E₁ 和 E₂ 两种环境中的表型反应规范。性状状态标记为 z₁ 和 z₂。箭头表示在该种环境中适应性最佳的表型。(A) 环境对表型的作用不会因基因型差异而不同, 具体表现为无 G×E 互作。这种情况下的最佳反应规范无法演化, 因为没有基因型能与箭头所致匹配。(B) 环境对表型的影响在不同基因型中不同, 即 G×E 存在互作。E₁ 和 E₂ 中接近最优反应规范的那种基因型 (红线) 将被固定下来。因此, 导致表型在每种环境中接近最优的新突变可能会被固定下来。(C) 无论处于什么环境, 选择可能青睐一种固定的表型; 这样的话, 对环境没有反应的基因型可能是最优的 (红线所示)。

图 13.18 表型可塑性的一些实例。(A) 尺蛾类的 *Nemoria arizonaria* 其春天孵化的幼虫(左)非常像其取食的橡树的柔荑花序,而夏天孵化的幼虫(右)则以橡树叶子和嫩枝为食,故其外形像一个幼枝。(B) 水毛茛的叶片形态取决于其发育是在水下、水面还是空气中。(A 图承蒙 Erick Greene 惠赠, B 图来自 Cook 1968)

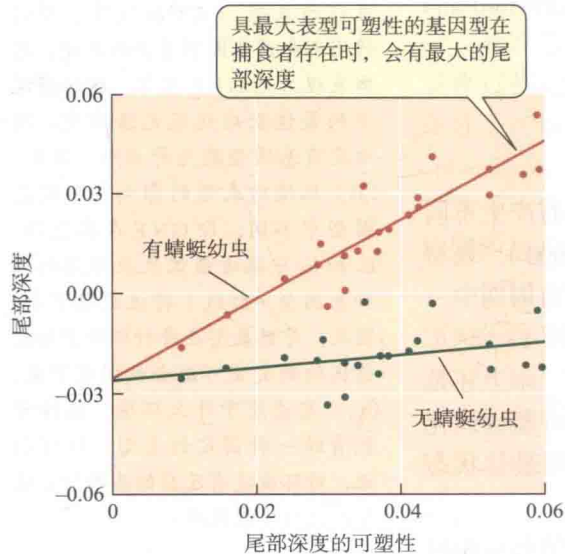
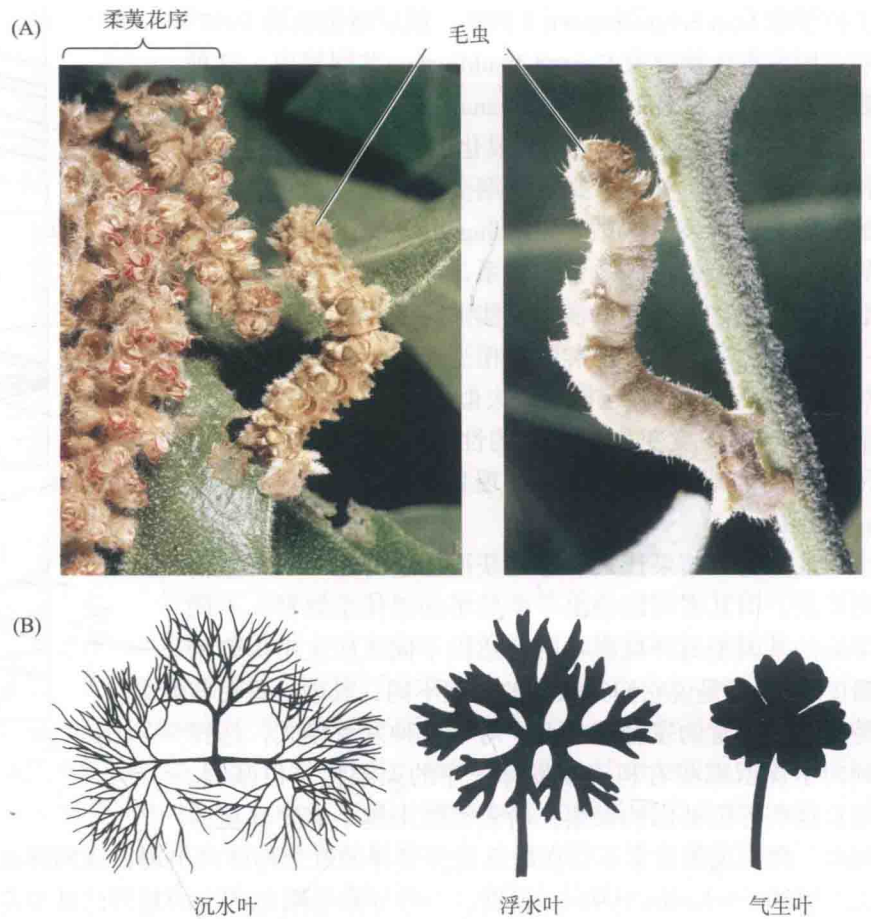


图 13.19 表型可塑性的遗传变异。根据 21 个林蛙半同胞家系的后代蝌蚪在两个不同环境中尾部深度分析, 估测树蛙蝌蚪的平均尾部深度和尾部深度的可塑性。每个家系都有两个点, 分别表示蝌蚪饲养在无蜻蜓幼虫(绿圈)和有蜻蜓幼虫(红圈)两种条件下的平均尾部深度。沿 x 轴显示的是可塑性遗传变异的范围。(来自 Relyea 2002)

(2002) 通过饲养这种树蛙 21 个家系的半同胞后代(每个家系分别饲养在有和没有蜻蜓幼虫的容器中)来研究它们表型可塑性的遗传变异。结果发现, 不同家系来源的蝌蚪在不同环境中发育出的尾部深度是不同的(图 13.19)。一如之前的研究, 在蜻蜓幼虫存在的情况下, 具有较深尾巴的蝌蚪具有更高的存活率。但是在没有蜻蜓幼虫的环境中, 即使这些家系间尾巴长度没有什么区别, 表型可塑性高的家系生存率相比要更低一些。因此, 对于可塑性形成所需承担的成本, 确切原因仍然是未知的。

变异性的进化

如果“变异”指的是一个样本或一个物种内实际出现的差异, 那“变异性”(variability)严格来说是指生物可产生变异的能力, 或潜能(Wagner et al.1997)。例如, 昆虫复眼数目的变异性要比组成每个复眼的小眼数目变异小得多。在哺乳动物中, 身体大小与大脑、肠的大小和长度之间具有一定的发育相关性, 正常情况下大型身体上长一个小脑袋十分罕见。因此, 发育过程影响变异性, 它能够影响遗传变异转化为表型变异的程度。那么, 变异性是否永远追随不变的“法则”, 还是会通过自然选择不断演化? 这个问题需要在单个性状的变异性 and 性状间的相关性两个层面上进行解答。

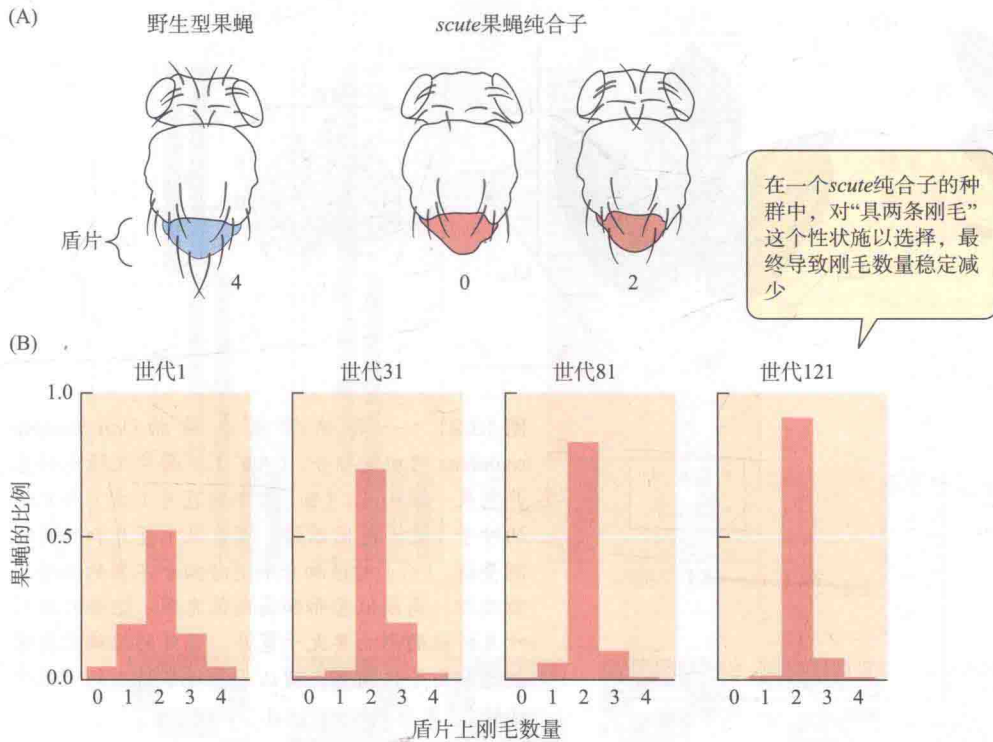


图 13.20 人工选择的渠限化。(A) 黑腹果蝇的头顶和胸部。野生型的果蝇中，胸后部的盾片上着生 4 根刚毛，但在 *scute* 纯合突变体上刚毛数量出现变异（缺如或 2 个）。(B) 在 *scute* 种群中对只有两条刚毛的纯合子施以长期选择导致了刚毛数量变异的减少，图示经过 1 代、31 代、81 代和 121 代选择的结果。（数据源于 Renden et al. 1966）

各个性状的变异潜能受渠限化的演化所影响。如果一个性状已经对环境因子不再敏感，我们可以称之为被**环境渠限化**（environmentally canalized）了。同样，一个性状也可以被**遗传渠限化**（genetically canalized），此时需要它对突变的产生不敏感。在这种情况下，即使调控该表型发育的基因变化很大，表型仍可以保持不变。

例如**阈性状**（threshold trait）虽然呈现出单一的离散状态，但更多的是由多基因座调控的，而非单个基因座。多基因变化不呈现表型变异，除非通过一个足够大的遗传或环境变化来扰动之（超过阈值）。举个例子，在黑腹果蝇的自然种群及其近缘类群中，盾片上的刚毛数几乎都是 4 个。而在 *scute* (*sc*) 的纯合突变体中，由于控制该性状其他基因座的改变，刚毛数量是可以变化的（图 13.20A）。因此，该突变打破了该性状的渠限化，相反，该基因座上正常的等位基因也可以被认为发挥了遗传渠限化的作用。利用 *scute* 突变纯合体家系，James Renden 及其同事在 1996 年对可变异程度最小的家系通过互交来进行选择（例如大多数都只长两个刚毛的家系）。约 30 代以后，表型变异大大降低（图 13.20B）。研究者显然已经通过选择在一个新的途径中引入了新的渠限化基因。

自然选择能产生同样的结果吗？根据数学模型，如果长时间对最佳表型进行稳定性选择，种群中环境渠限化等位基因会增加。然而，遗传渠限化只能在稳定性选择不太强的情况下得以演化。强大的稳定性选择能快速地清除少数偏离最佳值的新变异，所以对那些遗传渠限化的等位基因几乎没有任何选择作用（Wagner et al. 1997; Kawecki 2000）。不过，种内的一些变异模式表明对渠限化的选择作用还是有效的。例如，一些动物传粉的植物，其花结构被认为是对成功授粉强烈选择的结果，因此花部的变异比叶的更少（图 13.21）。

渠限化理论或许可以解释为什么一些性状在相当长的一段时间内几乎保持不变，如那些高阶元分类群的共有衍征（见第 22 章）。例如，已知泥盆纪最早的四足动物大约有八九个脚趾（第 4 章）。此后，四足动物的脚趾迅速固定为 5 个，

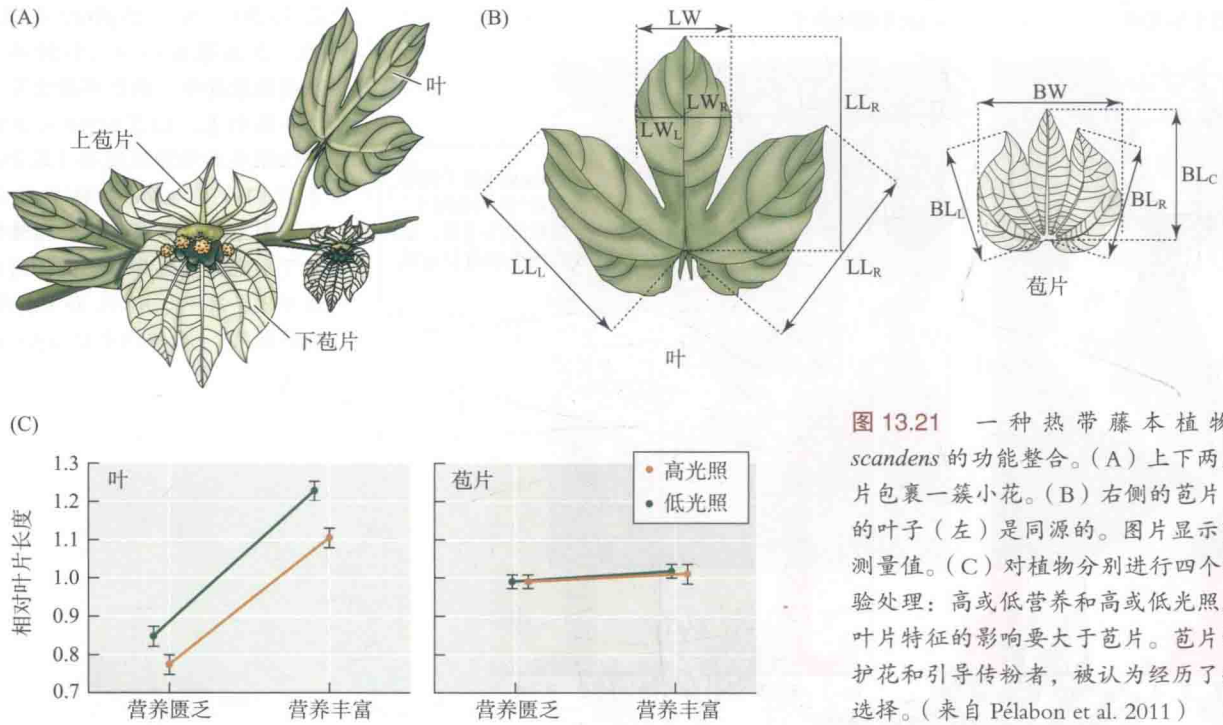


图 13.21 一种热带藤本植物 *Dalechampia scandens* 的功能整合。(A) 上下两片淡绿色的苞片包裹一簇小花。(B) 右侧的苞片(右)与左侧的叶子(左)是同源的。图片显示苞片和叶片的测量值。(C) 对植物分别进行四个不同的栽培实验处理: 高或低营养和高或低光照。这些处理对叶片特征的影响要大于苞片。苞片的结构需要保护花和引导传粉者, 被认为经历了强烈的渠限化选择。(来自 Pélabon et al. 2011)

再后来超过 5 个脚趾的四足动物几乎没有出现过。实际上, 对脚趾数量是否超过 5 个并没有实际的限制, 但其发育过程的演化导致脚趾数的最大值被限制了。

形态整合假说 (Olson and Miller 1958), 或更经常被称为**表型整合** (phenotypic integration) (Pigliucci and Preston 2004), 认为功能上相关的性状或特性应在遗传上也彼此相关。Günter Wagner 和 Lee Altenberg (1996) 认为, 理论上讲, 长期的方向性选择应该有利于那些功能相关性状之间具有多效性的等位基因, 这些等位基因使得生物沿着指向性状最优状态的轴向演化 (图 13.15A 中用星号标示)。例如, 鸟喙上下颌的长度相等在行使功能中很重要, 那么如果要选择更长的鸟喙, 势必牵涉到参与上下颌发育的等位基因, 它们之间就建立了一种多向的相关性。这个假设暗示基因的多效性可以演变, 这种演化可能发生在调控一两个性状发育的基因表达上, 或者通过其顺式调节区域的变化或通过改变影响其表达的另一个基因 (Pavlicev and Wagner 2012)。这种演化的可能性在 Lynda Delph 及其同事 2011 年的实验中有所体现, 他们选用一种雌雄异株植物 *Silene latifolia* (宽叶蝇子草) 作为研究材料。尽管雌雄花大小之间的遗传相关性为 1.0, Delph 等人通过 5 代的人工选择还是使 r_c 减小了。

表型整合的普适意义究竟有多大还有待观察, 但已有相当多的证据支持这一假说。其中最有趣的是猴子和猿, 包括人类的前肢和后肢之间的相关性分析 (Young et al. 2010)。前后肢功能不同, 通常被认为是不同的功能模块 (functional module), 但它们实际上是同源的 (见第 3 章第 63 页), 相同的 Hox 基因在前后肢发育过程中的相同区域表达, 而不同区域可以被认为是不同的发育模块 (developmental module) (图 13.22A)。猴子前后肢的长度相似, 在一定程度上其功能也较为类似。人类则截然不同, 它们具有更长的后肢, 这是一种适应两足运动的结果, 其手臂和手的修饰提高了灵巧性。类人猿有相对较长的手臂, 这是它们 (特别是长臂猿和猩猩) 尤其适应树上活动的结果。Young 及其合作者发现,

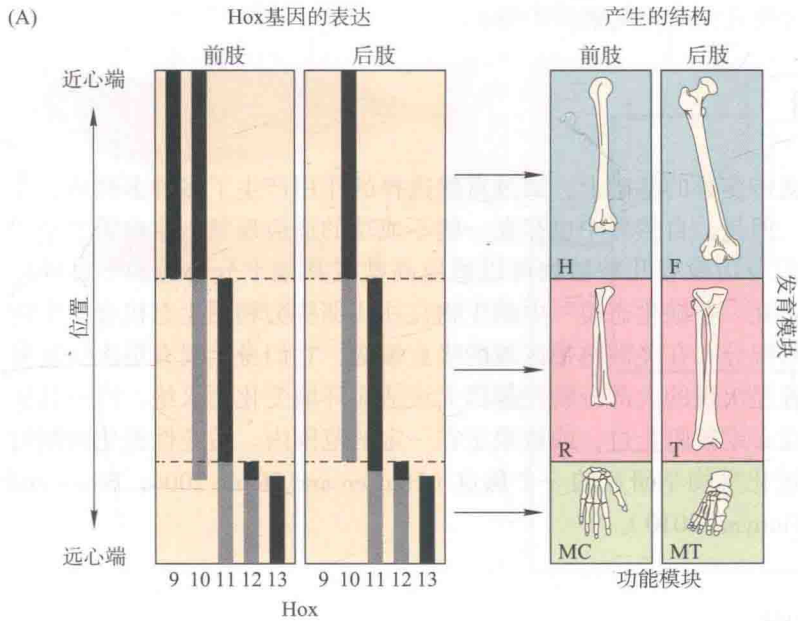
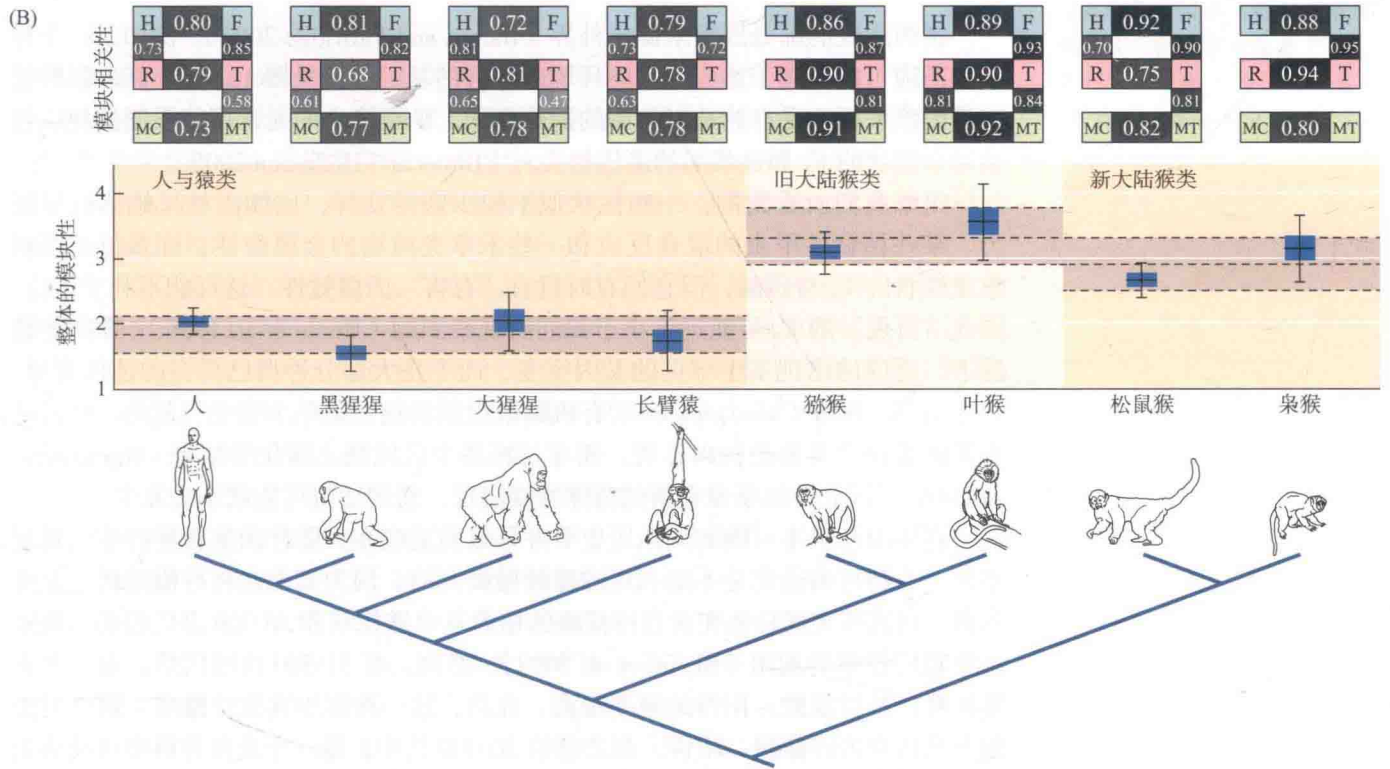


图 13.22 人类及其近亲的肢体发育和功能模块。(A) 5 个 Hox 基因 (9-13) 在肢体三个主要区段发育过程中具有差异性表达, 标志着三个发育模块。左图中的条形框代表每个 Hox 基因的表达, 颜色越深表达量越高。需要注意的是, 有些基因在前肢和后肢相应部位都有表达, 但这两个部位分属于不同的功能模块。H、R 和 MC 分别表示前肢的肱骨、桡骨和掌骨; F、T 和 MT 分别表示后肢的腿骨、胫骨和跖骨。(B) 对应于系统树上的每个物种, 其顶部标有字母的方块分别代表前肢 (左方块) 和后肢 (右方块), 它们之间的数字表示相关性的数字。每一肢体方块之间的数字表示相邻骨块长度之间的相关性。前肢和后肢之间的相关性在猴子 (右边四种) 中比在类人猿 (左边四种) 中要强。系统树上的图显示整体模块化 (即前后肢体段之间的平均相关度) 在类人猿中较低。(来自 Young et al. 2010)



前后肢的长度在他们观察的所有灵长类物种中是相关的。这种相关性在类人猿和人类中比在猴子中要弱, 可能反映了它们前后肢新功能的演化, 但无论如何, 前后肢的长度仍然保持着一定的相关性。最有趣的是, 连续同源片段 (如肱骨和股骨, 或桡骨和胫骨) 在猴群中有很强的相关性, 但在类人猿和人类中的关系已变得不那么密切 (图 13.22B)。在四肢中, 人类后肢的相邻部位密切相关, 可能反映了其新建立的功能。总体而言, 与猴子相比, 人类和类人猿肢体各部分之间的相关程度较低。这或许表明, 器官之间的相关性及其相互约束正在朝减弱的方向演化, 这有利于新的运动模式和功能的演化。人类下肢各部分之间的相关性预示

一种新的表型整合模式已演化出来。

适应与制约

生物在已有遗传变异的基础上,通过自然选择的作用产生了多种多样的、令人惊奇的适应性。但是,自然界中也存在一些不成功的适应现象,这也需要给予解释。譬如,我们身边没有几种植物可以适应高盐或其他十分胁迫的不良环境(Bradshaw 1991)。在“空缺生态位”中的生物往往比那些会利用生态机会的生物演化得少,例如局限分布在美洲热带区域的吸血蝙蝠,它们身上仅有单次演化事件发生。地球上曾经出现的大部分物种都因无法适应环境变化而灭绝。许多其他现象也表明,适应必定被阻止过,或被限定在一定的范围内。适应性进化的制约因素已成为当代进化生物学研究的一个焦点(Hansen and Houle 2004; Blows and Hoffmann 2005; Futuyma 2010)。

遗传制约与适应

制约适应的部分因素来源于外界(Barton and Partridge 2000)。例如,一个种群的适应可能受制于适应了不同环境的种群的基因流(见图 12.12)。其他制约适应的因素来源于受自然选择作用的遗传变异。 G 矩阵中的元素可能限制演化,包括每个性状的 V_A 和性状间的遗传相关 r_G (Blows and Hoffmann 2005)。

正如我们所看到的,一些性状似乎缺少遗传变异,比如雨林果蝇的抗旱能力、某些植食性甲虫的取食反应和一些禾草类植物的金属耐性。许多位基因对数量性状的 V_A 有贡献,但它们有时具有“有害”的多效性,这可能不利于适应,因此“可用”的 V_A 可能远远小于我们所观察到的(Houle et al. 1996)。在某些情况下,适应的出现基于罕见的基因突变,而不是大部分种群已具有的遗传变异。一个例子,库蚊 *Culex pipiens* 对有机磷杀虫剂的抗性是单个突变引起的,然后随着基因流向全世界范围内扩展,而非是在各个区域独立演化的结果(Raymond et al. 2001)。因此,如果没有新的特殊突变出现,新的适应可能就不会发生。

这种由几乎不可能的偶然历史事件导致的适应在大肠杆菌实验种群中已被观察到。大肠杆菌通常是不能利用柠檬酸做碳源的,因为其无法将柠檬酸转运至细胞内。将这些大肠杆菌在含有柠檬酸的培养基中继代培养 30 000 多代后仍未观察到它对柠檬酸的利用(Blount et al. 2008)。然而,在 31 500 次继代后,有一个克隆种群,其柠檬酸-阳性的频率很高。此后,这一种群中其他柠檬酸-阴性的细胞迅速转变为柠檬酸-阳性。在之前的 30 000 代中,每一个克隆种群中可能的碱基突变势必代代都在发生,但是对柠檬酸利用的能力却没有演化出来。那么对柠檬酸的利用是怎么演化的呢?答案是先前发生在 A 座位上的一个突变引发了后来在 B 座位上可以转运柠檬酸的突变。也就是说,一个突变基因的有利功能取决于它与之前突变的基因之间的相互作用。

事实上,这种偶然突变组合的概率非常小。那么问题就来了,基于新突变或由新突变制约的适应现象有多频繁?同时基于丰富的现有遗传变异的适应又有多频繁(Barrett and Schluter 2008)?第 12 章中选择清除的证据显示,一些突变一旦出现就一定是有利的,因为有利等位基因的拷贝们在因重组等原因显示出有利性之前已经在种群中长时间以低频率存在(Przeworski et al. 2005)。相对应,一些适应现象正是从这些已存在的低频遗传变异中演化而来。例如,在三刺

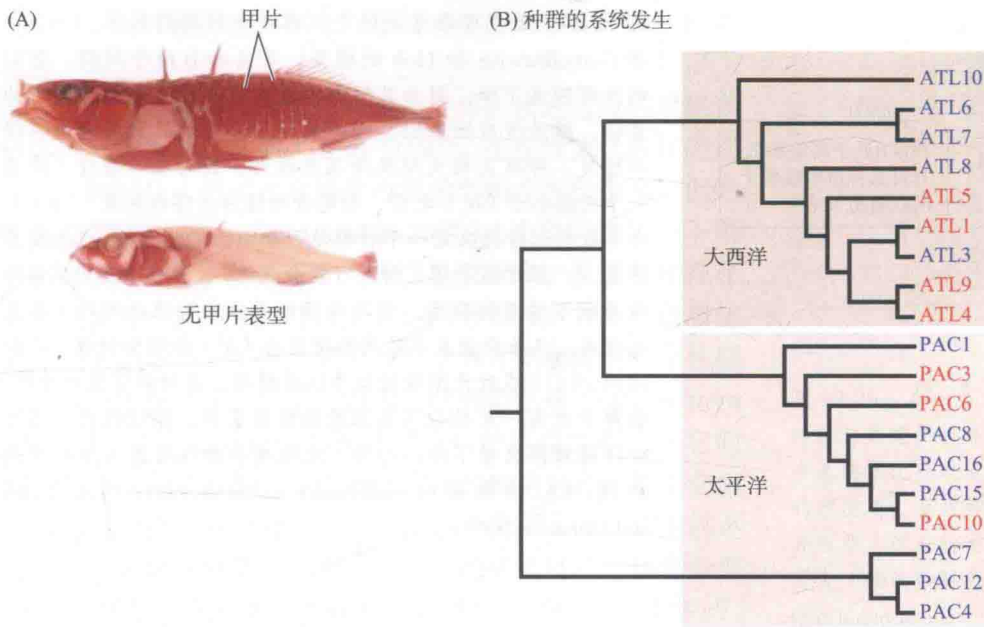


图 13.23 三刺棘鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 基于现有变异的背鳍脊刺直立变异的进化。(A) 上图是祖先类型清晰的染色标本, 显示完全被盾甲覆盖, 这种类型在海洋和部分淡水种群中存在; 下图代表盾甲覆盖程度较轻的“低覆盖”类型, 在欧亚大陆和北美北部的淡水种群中可见。“低覆盖”表型由 *Ectodysplasin* (*Eda*) 基因的一个等位基因引起, 该基因是一个在外胚层发育中十分重要的信号蛋白。(B) 利用 25 个随机基因座上 SNP 对种群间进行系统发生分析表明, 一些低覆盖种群 (蓝色) 是独立演化的, 但所有具有低覆盖表型的 *Eda* 序列聚为一个单支 (未显示)。因此, 这些种群中的 *Eda* 等位基因来源于一次单一的突变事件, 之后在这个物种中被保存下来, 并在不同种群中独立演化增加其频率。(来自 Colosimo et al. 2005)

棘鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 不同种群中护甲的退化是独立演化的, 但这种退化都是基于这些种群中 *Eda* 基因座上相同的等位基因 (图 13.23)。这个等位基因最早出现在大约 200 万年前的原始种群中, 一直以非常低的频率存在 (Colosimo et al. 2005)。这个物种许多海洋和淡水种群之间的遗传分化都显示出类似的模式 (Jones et al. 2012)。

源于基因多效性的遗传相关会使得某些性状组合的遗传变异更高, 而演化往往指向最大遗传变异的方向 (见图 13.15 和 13.16)。每个单独的性状各自都可能具有一定的遗传变异 V_A , 但在特定性状组合中却观察不到任何遗传变异 (Walsh and Blows 2009)。例如, Mark Blows 及其同事 (2004) 发现, 雄性果蝇 *Drosophila serrata* 身体表面具有 9 个表皮碳氢化合物 (CHCs) 形成的混合物, 每个果蝇个体中每种 CHCs 的浓度是有变化的, 这种变化能影响性选择中雌性的求偶选择。然而, 最受雌性青睐雄性的 CHCs 组合几乎不变, 说明 CHCs 不可能因性选择而进化。另一项在对小鼠近交系 70 个骨骼特征的 QTL 研究中, Günter Wagner 及其同事 (2008) 发现, 大约平均每个基因座影响 7.8 个性状, 而其中某些基因座甚至影响近 30 个性状。这种广泛的多效性会导致很强的遗传相关性, 所以表型可能是由数个“模块”组成, 而每部分则包含了密切相关的一些元素。在这种情况下, 真正独立性状的数量可能远远小于我们最初的预期 (Kirkpatrick 2009; Walsh and Blows 2009), 且它们的演化途径也可能是有限的。

适应可以拯救物种的灭绝吗?

虽然每个现存物种自从其祖先分离以来都拥有许多适应性变化, 但还是有大量物种已经灭绝, 因此对环境变化的适应有时候是不够充分的。演化能否挽救一个生存在快速变化环境中的种群或物种免于灭绝, 决定这一个过程的原因是演化生物学中一个重要的问题。因为人类正在改变环境的许多方面, 从污染、栖息地的破坏直至全球气候变化。

如果一个种群的平均增长率 r 降至 0 以下, 那么这个种群终将灭绝。如果适

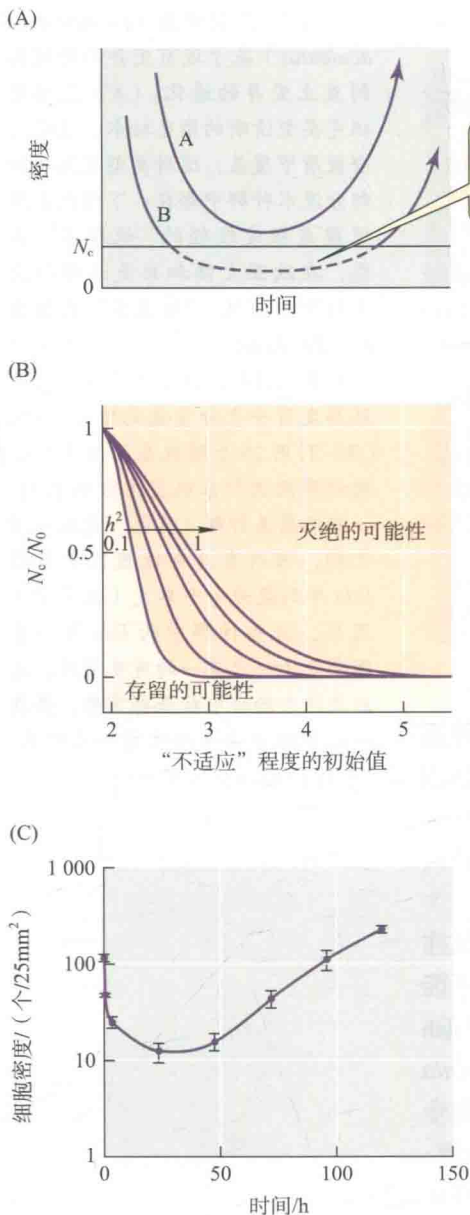


图 13.24 进化可避免快速变化环境中种群的灭绝。(A) 依据 Gomulkiewicz 和 Holt 的模型，有 A 和 B 两个种群，它们的种群密度下降，因为其种群增长速度在改变过的环境中为负值。随着适应性基因型频率的增加，它们的种群密度将得以恢复。种群 A 的灭绝风险不是很大，因为在其密度下降至一个关键水平 (N_c) 之前，种群开始适应并得以恢复。(B) 几个参数的组合将决定一个种群是否会面临灭绝。 y 轴代表临界密度 N_c ，低于这个值，种群可能会灭绝； x 轴表示在出现遗传适应前不适应的程度，它与实际和最佳表型值之间的差异直接相关。几条曲线表示较高的遗传力 (h^2) 会增加种群的存续时间。(C) 在致死浓度的盐中培养酵母，其种群密度的变化。种群中含有一定拮抗高盐浓度的遗传变异，通过适应过程可以逆转种群数量下降的趋势。比较这条曲线与图 A 中的理论曲线。(A、B 来自 Gomulkiewicz and Holt 1995；C 来自 Bell and Gonzalez 2009)

应性演化足够快，这一轨迹是可以逆转的，这是因为种群的命运取决于种群随机过程与适应性演化过程之间的博弈。理论进化生物学家已经模拟了这些环境变化的过程，包括快速的（例如河流突然被煤污染）和缓慢的（全球温度的持续增加）。其中大多数模型都在探讨对 r 有影响的多基因控制的数量性状。

Richard Gomulkiewicz 和 Robert Holt (1995) 模拟了一个突然的环境变化，其中的种群密度降到了非常低，如果适应性演化不够快，这个种群势必要灭绝（图 13.24A）。适应的速度取决于适应性状的遗传变异。适应不良的程度越大，其性状初始状态的平均值和性状新状态最优值之间的差异就越大。种群的初始密度越大，不适应的程度就越低，或性状的遗传力就越高（图 13.24B）。Graham Bell 和 Andrew Gonzalez (2009) 在一个具有数百个酵母种群的实验中对种群进行致命的高盐浓度处理，其研究结果与上述模型十分吻合（图 13.24C）。

Michael Lynch 和 Russell Lande (1993) 最初开发了对快速变化环境适应的几个模型，其中最优化性状的变化方向相同，且以速率为 k 进行。 k 势必有一个阈值，超过了它，适应性演化跟不上，实际性状的均值和最佳值差异会变得越来越来大，种群将趋向灭绝。由于种群中初始的遗传变异会被方向性选择“用完”，那么性状的持续演化将依赖突变产生的变异 V_m ，持续的新突变将补充性状的 V_A （见 194 页）。因为 V_m 与有效种群数量成正比，更大的种群可以适应更频繁的环境变化（图 13.25）。

上述模型利用了许多简化的假设，其中一些已被验证。例如，表型可塑性可以增加成功适应的机会，因为它可以提高在可变环境中的生存率 (Chevin et al. 2010)。如果环境，更准确地说产生最佳表型的环境长期存在波动，适应也会出现时好时坏，灭绝的概率就会增加。更为重要的是，成功的适应需要多个性状的演化，尤其是当环境压力来自于多个方向的时候。例如，气候变化改变了物种之间的生态互作，其中一些更适应新的环境，并且抑制其他物种的适应 (de Mazancourt et al. 2008)。种群的持续能力可能取决于它自身所发生的进化性改变，

无论是应对环境胁迫的耐受性还是对竞争对手或天敌的抵抗能力。

由于大多数表型性状具有遗传变异，快速适应的现象在许多物种中得到了证明（见第 11 章）。适应性演化或许能把一部分种群从人类正在和将要改变的环境中拯救出来，但绝不是全部（Kinnison and Hairston 2007）。让我们回忆一下第 6 章的有关内容，在更新世，温度急剧变化，但还是比现在的变化要慢，许多物种迁出了它们的分布区，并在以前居住的地区灭绝。一个关键性状的遗传变异并不能保证一个种群可以适应不断变化的环境。例如，欧洲的冬蛾（*Operophtera brumata*）幼虫采食橡树的幼叶，故它的适合度取决于它们卵的孵化时间和橡树芽春天萌动时间的准确契合。如果它们在萌芽前孵化，幼虫就会饿死，如果孵化得太晚，幼虫就不得不采食那些成熟的、具有化学防御的成熟叶片，幼虫会羽化成体型很小的成虫，繁殖力也会降低。在过去二十年间，随着温度的上升，卵孵化时间的提前超过了橡树萌芽的时间（van Asch et al. 2007）。卵孵化和春天的温度是遗传相关的（ h^2 为 0.63 ~ 0.94），但由于某些未知的因素，孵化时间并没有发展成与萌芽时间相一致。如果该种蛾的种群数量下降，有可能会对依赖于其幼虫的鸟类造成严重影响。

性状间的遗传相关也可能减缓适应的速率。Julie Etterson 和 Ruth Shaw（2001；Etterson 2004）将来自三个不同纬度，高（明尼苏达）、中（堪萨斯）、低（俄克拉荷马）纬度的一年生草本植物 *Chamaecrista fasciculata* 分别种植于三个纬度上。通过这种方式，他们模拟了种群应对全球气候变化的响应：根据气候变化模型，在 2025—2035 年间明尼苏达的种群将经历与现在堪萨斯相似的温度和干旱情况。Etterson 和 Shaw 分析了每个生长在不同地点的不同种群的一些性状的 V_A 和遗传相关 r_G ，同时也分析了那些适合度密切相关性状的选择方向和强度。结果显示，大多数性状产生了可遗传的变异，但由于性状间的遗传相关使得性状趋向最优值的速率要显著小于预期值（图 13.26A）。最终，研究人员得出结论，当明尼苏达的气候变成今天堪萨斯这样时，明尼苏达种群中一些关键性状将无法发展到今天

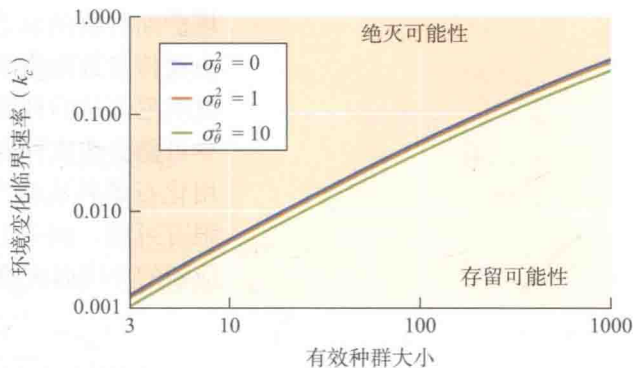


图 13.25 在一个具有方向性的环境变化模型中，种群的持续与灭绝。当环境变化速度超过某一阈值时，种群的适应无法跟上环境变化，可能面临灭绝。因此，在持续改变的环境中，有效种群较大的种群由于新突变提供的遗传变异较多，适应的速率也较快。灭绝的风险在 σ_θ^2 高的情况下更大（褐线和绿线标示）， σ_θ^2 表示环境的波动程度。（来自 Lynch and Lande 1993）

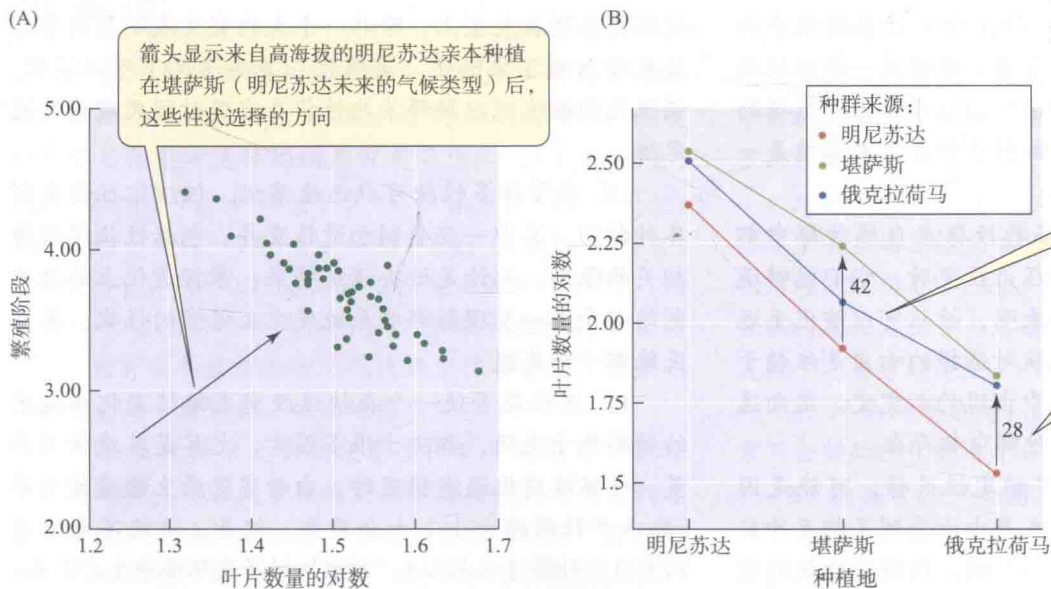


图 13.26 为什么鹧鸪豌豆无法适应气候变化？(A) 从个体发育角度，叶片数量和繁殖时期代表着发育速度，这两个性状的遗传相关在图上用点显示，箭头所指的选择轴上几乎没有遗传变异。(B) 交互种植实验的结果，分别来自堪萨斯、俄克拉荷马和明尼苏达种群在每个种植点的平均叶片数。（来自 Etterson and Shaw 2001）

堪萨斯种群的状态(图 13.26B)。同时他们还认为,实际演化需要的时间可能比由遗传参数预测的时间更长,因为研究者发现在干燥、炎热的堪萨斯环境中,来自明尼苏达的种群产生种子的时间变得更长,且种子量也大大减少。种子量的减少可能会造成种群的萎缩,其遗传变异也会因遗传漂变而丧失。由于人类大量使用化石燃料从而产生更多的 CO_2 , 导致目前温度上升的速度是更新世的 100 倍,很有可能,成千上万的像 *Chamaecrista fasciculata* 这样的物种,会因无法很快适应新的环境而灭绝。

小结

1. 数量性状位点(QTL)可以利用分子或其他标记进行定位。许多性状的变异源于几个或许多基因座的变异,其中某些基因座对性状的影响较大,另外一些则比较小。一些特定性状的基因已被鉴定,其功能也已确定。

2. 一个表型性状的变异(方差) V_p 包含了遗传方差 V_G 和环境引起的方差 V_E 。遗传方差是由等位基因的加性效应形成的加性遗传方差 V_A 以及由显性和上位效应形成的非加性遗传方差组成。只有加性遗传方差在亲代和子代间具有相关关系,它本身可以通过这样的相关性进行测算。因此,只有加性遗传方差 V_A 对选择有响应。

3. 如果对多基因性状变异有贡献的等位基因都是选择中性的,那么它们的频率变化由遗传漂变所决定。这样,进化的短期速率取决于有效种群大小,但长期速率取决于多基因的中性突变率。进化速率通常比中性模型预期得要慢,因为其中还有稳定性或纯化选择在起作用。

4. V_A/V_p 表示一个性状的遗传力(h_N^2 , 或简化为 h^2)。遗传力并非固定不变的,取决于等位基因频率和环境变异所导致的相对表型变异量。选择对一个性状的短期效应,即性状对选择的响应可以从遗传力和选择的强度进行预测。此外,性状的加性遗传方差本身就是一个很好的进化能力指标。

5. 尽管不是全部,但大多数性状在自然种群中都存在大量的遗传变异。当选择压力改变时,它们能够迅速地发生变化。人工选择实验表明,性状可以演化至远远超过其变异的初始范围。性状对选择的响应是依赖于原种群的遗传变异和实验过程中出现的新突变。定向选择在包括人类在内的许多生物种群中都存在。

6. 一些性状显示出受到了稳定性选择,可能是因为这些性状已经接近其最优值或是由于受到了相互冲突的选择压力或不利的多效性效应影响,妨碍了性状的进

一步演变。如果一个性状的最优值在性别间存在差异的话,拮抗选择就会发生。

7. 连锁不平衡,尤其是基因多效性引起的性状间的遗传相关,连同环境因素引起的相关,共同组成了表型的相关。一个性状的演化由直接作用于该性状上的选择以及作用在与其相关性状上的选择共同决定。遗传相关的作用取决于其强度和持续性。遗传相关可以提高适应的速率,导致一个性状向不适应的方向演化,也可能延缓性状朝向自己最优状态演化的速率。功能整合的性状之间是否具有很强的遗传相关目前尚无确切的证据。

8. 反应规范是指同一基因型在不同环境条件下呈现的不同表型。如果在不同基因型个体发育过程中环境对表型的影响有差异的话,反应规范就会发生演化。一些性状表现出适应性的表型可塑性,而在其他情况下选择有利于表型的恒定,尽管环境各有差异。

9. 渠限化是发育对环境变化或遗传变异的缓冲。渠限化性状包括了阈值性状,这些性状背后的多基因变化不会体现在表型上,除非一个大的突变或剧烈的非环境扰动打破了渠限化。渠限化在某些情况下可以演化。渠限化的演化可以解释某些性状在宏观时间尺度内的稳定性。

10. 尽管许多性状可以迅速演化,但演化往往受到各种制约。其中一些受制于遗传变异,包括性状间遗传相关的限制。无论是过去还是将来,掌握进化上的遗传制约对于进一步理解那些系统发生上保守的性状,甚至灭绝都十分关键。

11. 进化能否使一个在快速改变或持续变化环境中的种群免于灭绝,取决于很多因素,尤其是其遗传变异量。当环境变化逐渐稳定时,由新突变产生的遗传变异(取决于种群的大小)十分重要。但是,这绝不意味着所有自然种群可以在人类“造就”的多变环境中生存下来。

重要术语

QTL 作图 QTL mapping

变异性 variability

表型方差 phenotypic variance (V_P)

表型可塑性 phenotypic plasticity

表型相关 phenotypic correlation (r_P)

表型整合 phenotypic integration

反应规范 norm of reaction

关联性选择 correlated selection

环境方差 environmental variance (V_E)

环境相关 environmental correlation (r_E)

基因型与环境互作 genotype \times environment ($G \times E$)
interaction

加性遗传方差 additive genetic variance (V_A)

渠限化 canalization

上位效应 epistasis

数量遗传学 quantitative genetics

现实遗传力 realized heritability

选择差 selection differential

选择平台 selection plateau

选择梯度 selection gradient

选择响应 response to selection

遗传方差 genetic variance (V_G)

遗传力 heritability

遗传同化 genetic assimilation

遗传相关 genetic correlation (r_G)

阈性状 threshold trait

延伸阅读推荐

Introduction to Quantitative Genetics 第四版 (Longman Group Ltd., Harlow, UK, 1996), 由 D. S. Falconer 和 T. F. C. Mackay 所著。该书对本章节内容有清晰而详细的描述, 是一本广为使用的参考书。此外, 还可以阅读由 M. Lynch 和 B. Walsh 所著的 *Genetics and Analysis of Quantitative Traits* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998)。

关于表型可塑性、渠限化等相关内容可参考 C. D. Schlichting 和 M. Pigliucci 的 *Phenotypic Evolution:*

A Reaction Norm Perspective (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998)。

有关适应遗传制约方面的概述可以阅读 M. W. Blows 和 A. A. Hoffmann 的论文 “A reassessment of genetic limits to evolutionary change” [*Ecology* 86: 1371–1384 (2005)] 以及 D. J. Futuyma 的论文 “Evolutionary constraints and ecological consequences” [*Evolution* 64: 1865–1884 (2010)]。

问题和讨论

1. 在增加体重的人工选择中, 给出下列表型方差 V_P 、加性遗传方差 V_A 、环境方差 V_E 和选择差 S , 经过一代之后体重对选择的响应 R 是多少? (a) $V_P = 2.0 \text{ g}^2$, $V_A = 1.25 \text{ g}^2$, $V_E = 0.75 \text{ g}^2$, $S = 1.33 \text{ g}$; (b) $V_P = 2.0 \text{ g}^2$, $V_A = 0.95 \text{ g}^2$, $V_E = 1.05 \text{ g}^2$, $S = 1.33 \text{ g}$; (c) $V_P = 2.0 \text{ g}^2$, $V_A = 1.25 \text{ g}^2$, $V_E = 0.75 \text{ g}^2$, $S = 2.67 \text{ g}$ (第一问 “a” 的答案: 平均体重增加约 0.83 g)。如果初始平均体重为 10 g, 且有关参数在连续几代选择中保持不变, 请预测两代后, 每一种情况下的平均体重。

2. 如果种群中大多数数量遗传变异为突变-选择平衡所维持, 那么大多数突变在环境变化到对其有利之前已被选择清除掉。如果大多数突变在种群中 “停留时间” 足够的短, 那么种群或物种特异的等位基因在种群

内则不会发生分离 (Houle et al. 1996)。如何判断那些导致种群间数量性状均值差异的等位基因在种群内也是多态的呢?

3. 一个性状在两性之间的遗传相关通常存在于一些非常明显的非适应性性状中, 如男性的乳头和雌性鸟类无用的艳丽羽毛 (Lande 1980)。请检验以下假设: 一个性状的进化是由于与其遗传相关性状的演化而致, 而不是源于它自身的适应。

4. 辩论以下命题: 遗传变异和遗传相关的缺失通常不会制约进化的速率或方向。

5. 请思考, 一个高阶元分类群中物种的典型特征确实是这个支系的重要共有衍征。例如, 植物花瓣的数量就是这样的—一个性状, 你如何确定这种现象是源于固

有不变的发育“规则”还是渠限化选择的结果？

6. 传统的数量遗传学是基于多个无差别且功能尚不清楚的基因座发展起来的理论。利用 QTL 作图及相关候选基因座的分析，一些基因座的序列和功能正在被阐明。以何种方式理解表型性状的进化是重要的？

7. 适应性的表型可塑性如何与不参与适应的表型可塑性进行区分？

8. 请思考，一因多效影响的性状数量以及多因一

效对一个性状影响的程度。这些变异如何影响性状对新环境的适应速度。

9. 许多生态学家正在研究全球气候变化对物种和群落的可能影响。通常他们认为物种能，还是不能适应正在变化的气候？（你可以浏览 *Global Change Biology* 杂志上的一些文章）

10. 思辨一个命题：大多数物种能成功进化以适应气候的变化。

（沈初泽、饶广远译，孔宏智校）

生活史进化

生物多样性及其丰富度大多依赖于各色各样令人感到惊奇甚至是离奇的适应过程，或者说缘于它们进化出的一些适应特征，这些特征之所以得以进化是由于它们相对于其祖先状态提高了生物的适合度。正如迄今我们在许多自然选择理论中所看到的，“适合度”看似是一个抽象的概念，但包含多个重要组分，包括存活率、雌性生殖力和雄性交配成效等，这些组分实际是生物内在解剖、生理和细胞特征的体现。当关注适合度组分时，我们常会遇到一些难以解释的现象和问题。

物种间生活史方面的差异十分常见。譬如，海葵和珊瑚可以存活近一个世纪，有的刺果松 (*Pinus aristata*) 已生长了 4 600 年，美洲山杨 (*Populus tremuloides*) 营养繁殖的植株能够存活 10 000 年以上；与之相反，一年生植物在萌发后不到一年就死去；一些小型动物也是如此，比如一些轮虫最多只能存活几周。物种之间生殖力也有差异。许多双壳类软体动物和其他海洋无脊椎动物在每次生殖过程中，会释放数以千计甚至百万计微小的卵；而一只蓝鲸 (*Balaenoptera musculus*) 一次生殖只产下一个后代，但后代的体重几乎与成年大象相当，几维鸟 (*Apteryx*) 每次也只产一枚卵，但其重量是母亲体重的 25% (图 14.1)。此外，一些鸟类会形成终身的配偶关系，比如：鹤类、鸚鵡类；而另一些鸟则不形成固定的配偶关系，一只雄鸟可能与多只雌鸟交配，比如许多松鸡和蜂鸟 (图 14.2)。在这些物种中，雄性往往会演化出夸张的第二性征，这些性征或装饰可能对于交配成功是必需的。有些物种一生可多次生殖，比如人类；但另一些物种，像龙舌兰属 (*Agave*) 植物和太平洋鲑属 (*Oncorhynchus*) 的一些动物一生只生殖一次。不同物种进入生育期的时间也有早有晚。例如，黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 新产下的卵 10 天后就发育为一个可生殖的成虫，孤雌蚜甚至在出生前就已经携带了下一代的胚胎；与之相反，周期蝉 (periodical

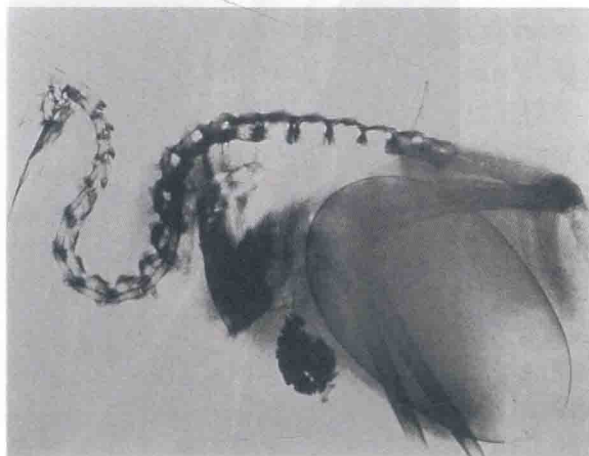


图 14.1 几维鸟 (*Apteryx*) 的 X 射线照片，显示其巨大的卵，约占母体体重的 25%。(图片由 Otorohanga Zoological Society 惠赠)

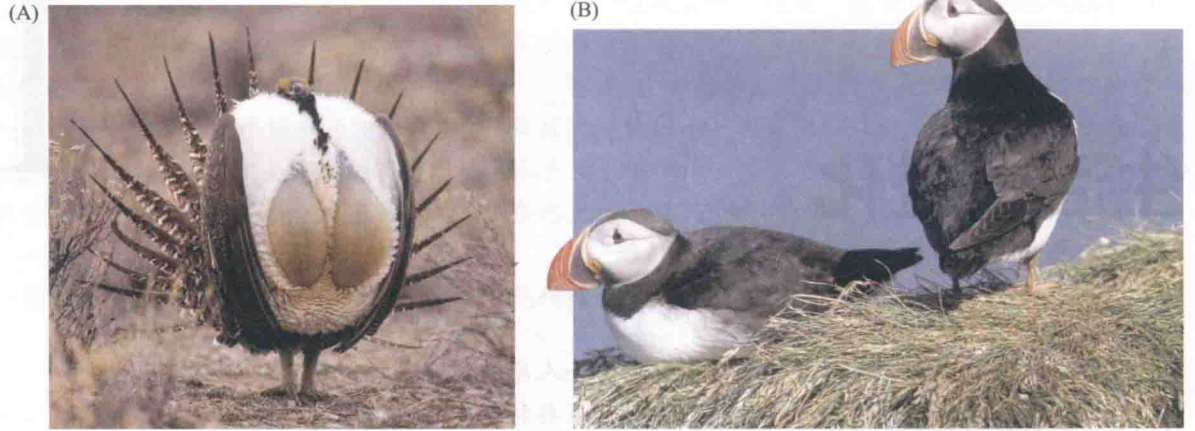


图 14.2 拥有不同交配策略的两种鸟。(A) 一只雄性艾草松鸡 (*Centrocercus urophasianus*) 展示出充气的气囊、白色的胸部羽毛以及尖锐的尾羽。这个物种不形成固定的配偶关系，雄性通过竞争与尽可能多的雌性交配，不抚养后代。(B) 北极海鸱 (*Fraterecula arctica*) 有固定的配偶关系，亲代都会照看、抚养后代。

cicada) 要在地下生活 13 或 17 年，而后它们爬出地面进行交配、生殖，然后死去，其地上生活在一个月内完成 (图 14.3)。许多动植物个体产生了性别分化，但蚯蚓和许多植物是同时式的雌雄同体 (simultaneous hermaphrodite)，即在同一时间拥有两种性别的功能；然而，某些海鲈 (sea bass)、南瓜等则是相继式的雌雄同体 (sequential hermaphrodite)，其性别会随发育阶段或环境因素的变化而发生转换，即先发育出一种性别，之后再转向另一种性别。生殖过程常常伴随着交配和遗传重组，但也有许多生物通过孤雌生殖 (parthenogenesis) 产生，即由未受精的卵发育而来。

生存和生殖性状被认为是与适合度密切相关的特征，那究竟是什么原因造成了物种在生存和生殖特征上有如此巨大的变化呢？对生物而言，显然有多种方式可以提高自身的适合度。为了理解生物在生存和生殖方面呈现出的多样性，进化生态学家和进化遗传学家提出了生活史 (life history) 演化的理论：物种在生存和生殖特征上具有年龄上的特异性。



图 14.3 寿命和生长发育速度不同的两种昆虫，这种不同主要源于它们生殖起始年龄的巨大差异。(A) 一种周期蝉 (*Magicicada septendecim*) 的成虫和若虫。周期蝉的若虫在地下以植物根部树液为食，生活 17 年才爬出地面发育成成虫，图中的成虫已准备生殖。周期蝉是已知拥有最长寿命的昆虫。(B) 蚜虫 (蚜科)，通过孤雌生殖产生后代，图示蚜虫及其生殖产生的后代。

个体选择和种群选择

为什么鳕鱼会产出成千上万枚卵？是为了弥补卵和幼鱼的高死亡率，从而保证物种的繁衍吗？为什么人会因“年老”而死亡？是为了给新一代让出空间，而让物种更好地繁衍下去吗？为什么如此多的物种进行有性生殖？是因为物种为了适应不断变化的环境而需要这种生殖方式吗？

尽管一些生物学家对这些问题给出了“肯定”的答案，但他们要么假设这些特征的进化不是自然选择（基于个体差异的选择）驱动的，要么是尚未意识到物种具有的优势与个体间的选择无关。也就是说，他们也许没有完全理解自然选择的含义。

因为生殖力和寿命是适合度的要素，它们在不同生物间的差异必然受到自然选择的作用，至少部分如此。就像我们在第 11 章看到的那样，相对于个体间的选择，种群间的选择通常较弱，但种群选择是导致对个体有害而对种群或物种有益的性状产生进化的唯一原因，对与适合度相关的生活史性状而言更是如此。

因种群过度生长或生殖不足导致的物种灭绝可能与个体间的自然选择无关，也不会影响个体之间自然选择的过程。如果一个突变能增加人类（或其他任何物种）的生殖力（如果它没有其他效应），这个突变将在种群中被固定下来——即使种群很大或存在大规模的饥荒。死亡率的高低是生殖力的生态学后果，生殖力的演化并非为了平衡死亡率，因为多数种群的大小受食物和其他资源的限制（Williams 1966）。与资源能够承载的个体数相比，新生个体越多，就会有越多的个体死亡。

基于上面的假设，我们可以期许任何物种都将演化出越来越强的生殖力和越来越长的寿命，但问题在于我们需要理解低生殖力和较短寿命及其相关基因对生物个体而不是对整个种群或物种提供了什么优势。出于同样的原因，我们必须谨防这样的假设：有性生殖得以演化是因为它提供了物种适应未来环境变化的能力。

最优表型建模

最优化理论（optimality theory 或 optimization theory）是理解和探讨包括生活史性状在内许多适应现象的一条重要途径，其主要基于数学模型来确定在性状的一系列可能状态中，哪种状态在特定条件下能使个体的适合度最大化 [常称为策略（strategy）]（Parker and Maynard Smith 1990）[值得注意的是，在一些例子中使用的是第 16 章中提到的广义适合度（inclusive fitness），而不是个体适合度]。在模型中，最优化的标准通常是一个变量，比如与适合度相关的食物获取速率。最优化的“特征”也许是一种基因型的反应规范，而非单个性状状态，很多动物行为就是如此，其最适状态会依环境变量而做出调整。例如，某一动物花在一小块栖息地上吃草的最长时间依赖于该动物往来于合适栖息地之间的时间。最优化理论在动物行为 [行为生态学（behavioral ecology）领域] 研究中被广泛应用，且通常是对多变行为的理想化描述，这些行为受到经验和环境因素的支配，包括同种个体的行为差异。然而，对多数性状而言，最适状态可视为由遗传因素决定的单个状态。

最优化理论基于这样的假说：生物有足够的遗传变异可供自然选择“筛选”，从而形成性状的最优状态。因此，它忽略了遗传变异的历史，而且也仅仅检验了

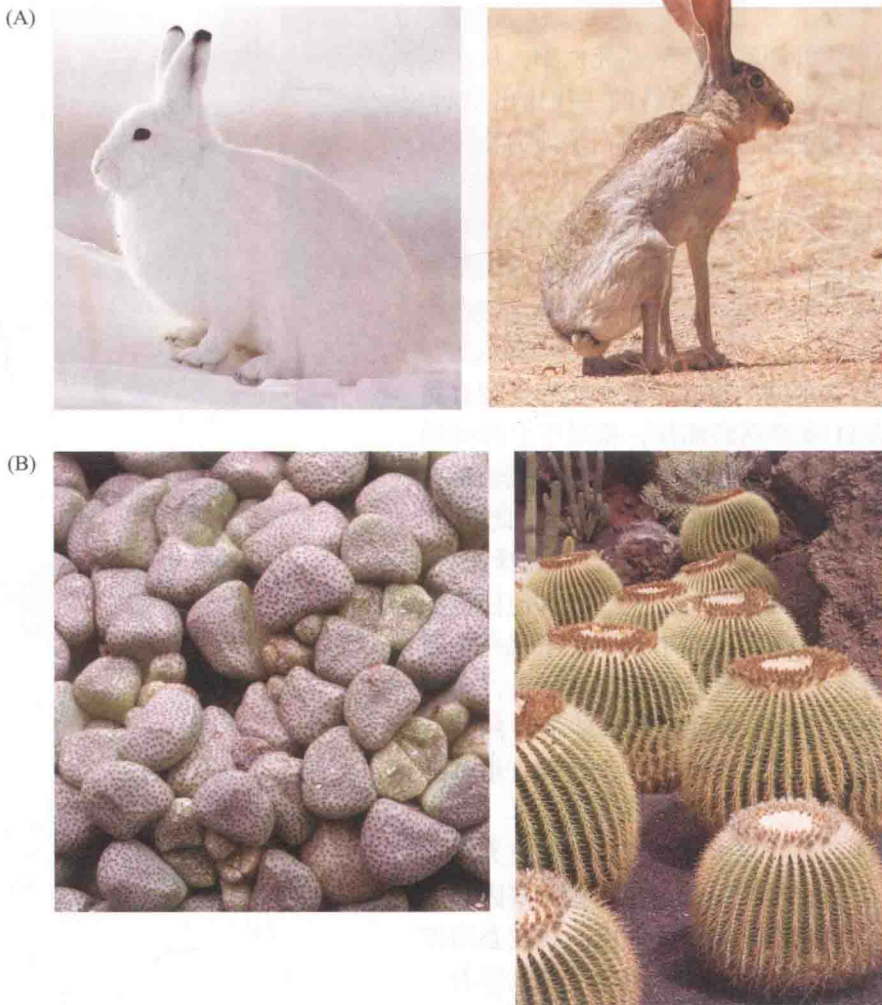


图 14.4 基于表面积/体积关系的适应。(A) 北极兔 (*Lepus arcticus*, 左图) 与生活在炎热沙漠中的羚羊兔 (*L. alleni*, 右图) 相比, 附属器官如耳朵和腿都相对较短, 这样使得热量丢失的表面积减小。(B) 基于不同生长方式减少水分丢失的植物, 例如“活石头” (*Aloiopsis schooneesii*, 左图) 能减少水分的丢失, 其大量小而厚的储水肉质叶接近地面生长。类似地, 仙人掌科植物, 如金琥 (*Echinocactus grusonii*, 右图) 的球茎以及针刺状的叶子能使其表面积/体积比减到最小, 从而使水分的丧失降到最低。

预期的选择结果。由于遗传变异是有限的, 且遗传连锁可能阻止最优化的实现, 故最优化理论也受到批评 (例如 Gould and Lewontin 1979)。最优化理论的拥护者 (比如 Parker and Maynard Smith 1990) 反驳道, 实际上这个方法并未假设生物完美地适应, 而是旨在理解特定的适应现象。

“一般的”最优化模型能对不断演化的适应现象所造成的各种可能后果进行定性预测。这种模型能够预测面对不同情况的种群之间差异的大小。“特定的”模型则可以基于特定物种的数据进行定量预测。譬如, 表面积 (A) 与体积 (V) 的关联性 ($A \propto V^{2/3}$) 决定了小型物体与环境间气体、水和热的交换速率比大型物体高。因此, 我们可以期待, 而且也应该能观察到, 与生活在较热环境中的近缘类群相比, 一些生活在寒冷环境中的鸟类和哺乳动物通常体态更大, 附属器官更短小; 很多生长在干旱环境中的植物拥有厚实的叶子或根本就没有叶子 (图 14.4)。功能形态学和功能生理学研究通常运用类似的物理学原理计算形态特征的期望值。

简单的最优化模型与频率无关, 有一类特殊的最优化模型用于处理当个体最优化状态依赖于与其相互作用的其他个体时, 在这种情形下适合度是频率依赖性的 (参见第 12 章)。这些基于博弈论的模型采用了进化稳定策略 (evolutionarily stable strategy, ESS) 的概念, Maynard Smith (1982) 将 ESS 定义为“一个这样的策略: 如果一个种群的所有成员采用这种对策, 则采用任何其他对策 (即“突变”的对策) 的个体都不能依靠自然选择的作用而成功侵入这个种群”。也就是说, 在通常情况下, 具有 ESS 对策的表型是一个不可替代的表型。这可能是一种单纯的 (pure) 策略, 意味着种群中的个体总是具有相同的表型; 但也可能是一种混合型的 (mixed) 策略, 即随着时间的推移, 个体的表型也随之发生变化, 通常行为的变化即是如此。ESS 模型中经常描述两个个体的相互作用, 每个个体具有两种或更多种表型中的一种。对于每种策略可能的配对组合, 个体间有不同的收益——个体适合度的增加或减少。收益不仅取决于个体自身的表型, 还取决于与它相互作用的个体。当考虑与整个种群性别比相关的一个雌性后代的最优性别比时, 就要用到 ESS 模型 (见图 12.18)。知识窗 14A 提供了两个实例, 即简单方法和 ESS 方法的例子。顺便提一句, ESS 的例子表明在依频率选择的作用下, 可能不会形成最大的种群适合度。

知识窗 14A 最优化模型：案例

简单模型：最优的食物选择

如果一个捕食者遇到了两种猎物（1和2），它们在能量（ E_1 和 E_2 ）上有区别，假设最大化的能量获取率能使捕食者的适合度提高，那么这个捕食者是否去攻击一个猎物还是两个都攻击呢？经典的最优觅食模型（Krebs and McCleery 1984）假定发现猎物1和2的速率分别为 L_1 和 L_2 ，捕获它们需要的时间为 H_1 和 H_2 。模型还假定：（1）捕获时间是一个固定的约束条件（即它不会演化），它依赖于捕食者行为和形态等因素；（2）捕获和搜寻猎物不能同时进行；（3）猎物一旦出现，可立即被准确无误地识别；（4）猎物是随机出现的。

对于一个非选择性的捕食者（通食者）而言，如果它不拒绝任何猎物，它花费 T_s 时间觅食将获得 $E = L_1 T_s E_1 + L_2 T_s E_2$ 的能量，而消耗的总时间将是 $T = (T_s) + (L_1 T_s H_1 + L_2 T_s H_2)$ ，其中，括号中分别代表总搜索时间和总捕获时间。因此，摄入的平均速率将为

$$\frac{E}{T} = \frac{L_1 E_1 + L_2 E_2}{1 + L_1 H_1 + L_2 H_2}$$

现在，如果每单位时间捕获类型1的猎物能产生更多的能量（ $E_1/H_1 > E_2/H_2$ ），那么最优的猎物将为类型1，只要

$$\frac{L_1 E_1}{1 + L_1 H_1} > \frac{L_1 E_1 + L_2 E_2}{1 + L_1 H_1 + L_2 H_2}$$

也就是说，对于一个专门捕食类型1猎物的专食者而言，它比花费时间处理产能更低猎物的通食者能获得更多的能量。利用一些代数技巧，这个不等式可简化为

$$\frac{L_1 E_1}{1 + L_1 H_1} > \frac{E_2}{H_2}$$

因此，如果专食者的能量摄入平均速率大于通食者，特化的食物将受到青睐。高产能猎物的丰度，也是另一种意义上发现猎物的速率（ L_1 ）影响捕食者的专一化程度，而低产能猎物的 L_2 已不在不等式中，因此与最优的捕食选择无关。

ESS模型：树木高度

Hanna Kokko (2007) 曾提供过一个ESS模型的简单例子，我们在此对其进行一下概述。假设一株植物的营养生物量可以在茎（ h ，范围从0到1）和叶（ f ，范围也从0到1）之间进行分配，假定叶的光合速率为 g ，那么植物的适合度与碳的固定量（之后可被用于生殖） fg 成正比。如果 $h=1$ ，也就意味着植物没有进行光合作用（ $f=0$ ），那么适合度是0。由于较高的茎干必然更加粗大以支撑其重量而不致树干弯曲，当 h 值较大时 f 必然随 h 的增加而迅速下降。现假设种群中有两种植物A和

B，假如B更高且对A有遮蔽作用，从而使得A的光合作用效率 g_A 下降，且 g_A 的下降程度随二者之间的高度差（ $h_B - h_A$ ）的增加而增大。如果两种植物的高度相同，且在一定程度上相互降低对方的 fg 。在此情形下是否有一种策略，使得采用此策略的种群不会被其他具有不同（“突变的”）策略基因型的植物所取代？

这个问题的答案可以通过数学方法找到，但Kokko用一个数值的例子进行了说明。她设想了一种“收益矩阵”（见下），基于上述考虑，矩阵中的 fg 值被指定给两个相互竞争的植物A和B，高度分别为 h_A 和 h_B ，并且每种植物有四种可能的高度。在每个单元格中，左边和右边的数字分别是植物A和B的收益，即 fg 。

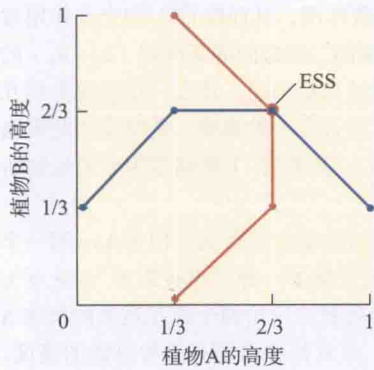
A 的高 度 (h_A)	B 的高度 (h_B)			
	0	1/3	2/3	1
0	0.625;0.625	0.369;0.848	0.276;0.686	0.255;0
1/3	0.848;0.369	0.602;0.602	0.356;0.620	0.266;0
2/3	0.685;0.276	0.620;0.356	0.440;0.440	0.256;0
1	0;0.255	0;0.266	0;0.260	0;0

如果存在某种平衡状态的话，通过在该矩阵中移动应该能够达到。如果这两类植物都有 $h=0$ （该表的左上角单元格）的策略，它们具有相同的收益（0.625），因为它们同样地相互遮蔽，故收益比最高值时要少。如果B有 $h=1/3$ （向右一个单元格）的策略，它的收益增加（ $fg=0.848$ ）而A的收益降低到0.369，因此 $h=1/3$ 是一种好策略。但是，如果整个种群（即两类植物）有 $h=1/3$ （向下一个单元格）的策略，两者都有一个0.602的收益。如果B“变异”到 $h=2/3$ ，其 fg 上升到0.620而A的收益下降到0.356。故 $h=2/3$ 也是一种具有优势的策略。如果A和B（整个种群）都具有这一策略，作为相互遮蔽的结果，它们的收益都下降到0.440。正如图1A所示，这个情况是ESS，因为唯一可能的变化是 $h=1$ ，这时适应度减少为0。如果对一个植物种群建模，并且如果 h 是一个连续变量而非离散变量（图1B），在这里由两个个体说明的原理同样适用于种群。ESS会出现在“最佳响应”曲线的交点上。

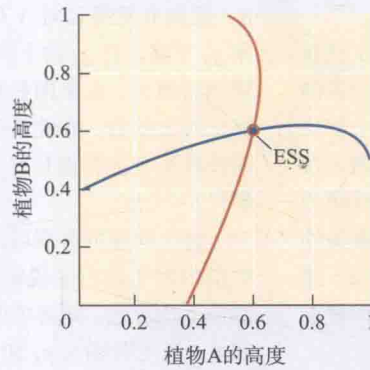
注意，在此模型中，在平衡状态下植物固定的碳汇量（ fg ）——平均适合度的度量——比最大可能的 fg （0.625，当 $h=0$ ）略低（0.440）。响应竞争的演化会导致较低的平均适合度。这在依频选择模型中是常见的一种结果。

知识窗 14A (续)

(A) 离散变量



(B) 连续变量



— 响应A时植物B的最优移动曲线
— 响应B时植物A的最优移动曲线

图1 按照博弈论的方法, 相互竞争的植物在高度方面“最佳响应”的图示化描述。(A) 植物展现的一种或另外四种可能的高度, 范围从0到1。(B) 当高度是连续变量时的相应曲线。

作为适合度组分的生活史性状

适合度最重要的组成部分是生存至生殖年龄的能力、雌性的后代数目(产卵能力)以及雄性父本产生的后代数量。这里我们将聚焦生活史性状的演化, 尤其是潜在的寿命、生殖开始和结束的年龄以及每个年龄段的雌性生殖力(Stearns 1992; Charlesworth 1994b; Roff 2002)。这些性状会影响种群的增长率。

生殖力, 单次生殖和多次生殖

在第12章, 我们定义了雌性个体一生只生殖一次的基因型的适合度[单次生殖的(semelparous)生活史]。在这种情况下, 生殖成效, 即一代之后雌性个体平均的后代数 R 等于雌性个体生存至生殖年龄的概率(L)和每个生存者后代平均数(M)的乘积:

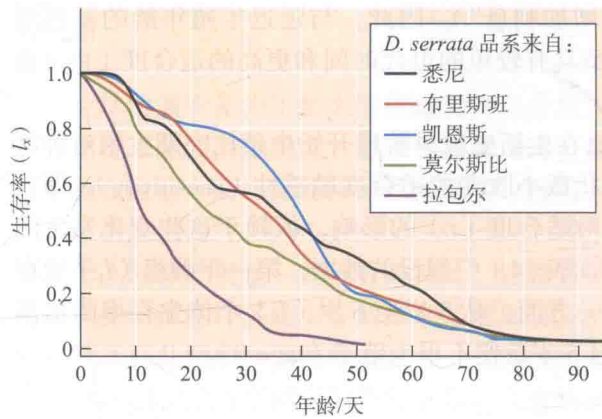
$$R = LM$$

对于那些雌性生殖不止一次的多次生殖的(iteroparous)物种, 适合度的计算更加复杂。每个雌性后代的平均数是平均每个雌性在每个年龄段产生的后代之和, 再根据雌性在那个年龄段的生存率进行加权。用 x 表示年龄, l_x 表示存活到 x 岁的概率(即存活到年龄 x 岁的卵或新生儿的比例), m_x 表示 x 岁时的平均生殖力(卵或新生儿的产量)。图14.5说明了一种果蝇多个种群的 l_x 和 m_x 。

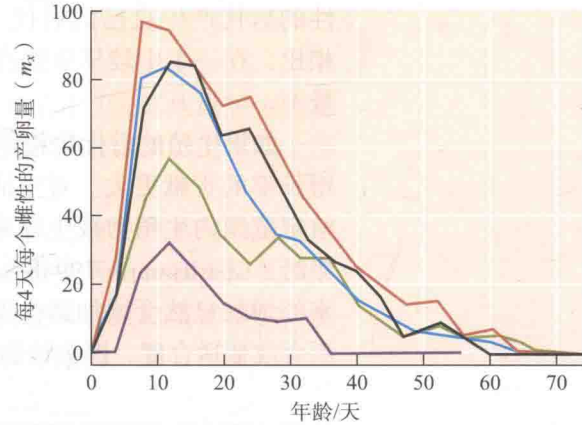
假设在年龄为1、2、3和4岁时, 雌性分别产0、4、8和0枚卵, 而它们在这些年龄的生存率分别是0.75、0.50、0.25和0.10。我们能使用这些数据编制一个简单的生命表(life table):

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	1.00	0	0
1	0.75	0	0
2	0.50	4	2
3	0.25	8	2
4	0.10	0	0
5	0.00	0	0
$\Sigma = R$			4

(A) 生存曲线



(B) 繁殖力曲线



R 的计算公式为

$$R = \sum l_x m_x$$

因此平均而言，每个雌性被 $R=4$ 的后代替换（按照惯例，生态学家通常在这样的分析中只计算雌性后代，并假设产生雄性后代的数量与之相等）。这个总数也代表某一基因型每一代的生长率：如果种群开始拥有 N_0 个个体， g 代之后其大小将为

$$N = N_0 R^g$$

具有较高 R 的基因型的个体数增加会更快，因而会有较高的适合度。

如果基因型的世代时间不同，那么基因型的适合度只能用单位时间内的增长进行比较，而不是每一代相比。如果单位时间内个体增加的平均速率表示为 r ，那么它与 R 的关系即为 $R = e^r$ 。如果种群开始拥有 N_0 个个体，经 t 个单位时间其大小将是

$$N = N_0 e^{rt}$$

像 R 一样， r 取决于每个年龄的生存率和生殖力。在大多数情况下， r 通常被称为瞬时增长率（instantaneous rate of increase），是基因型适合度的合适度量。

在所有其他因素不变的情况下，增加存活到任意年龄 x 的 l_x ，直至并包括生育年龄，会增加 R （或 r ），从而也会增加适合度。如果像人类女性（或在上述的假想寿命表中）那样还有一个生殖后寿命（此时 $m_x = 0$ ），改变生殖后寿命的生存率不会改变 R 。因此，自然选择通常不利于生殖期以后的生存（但如果生殖期后双亲能像人类那样照顾它们的后代，生殖期后的存活则可能是有利的）。如果生殖期延长到更大的年龄，增加到这些年龄的生存率就会增加 R ；同样，在其他因素不变时增加 m_x （任一年龄 x 时的生殖力），也会增加适合度。

年龄结构和生殖成效

对于种群中同一个体而言，低龄产下的后代增加的适合度更高，因为与高龄产下的后代相比，低龄产下的后代对种群增长（ r ）的贡献更大。也就是说，在适合度方面它们有更大的“价值”。举例来说，假设两种不同基因型的雌性分别在 2 岁和 3 岁时生殖，但具有相同的产卵力。与 3 岁的雌性相比，2 岁的雌性会对未来的种群大小做出更大的贡献。因为相对于 2 岁的雌性而言，较少的雌性能够活到 3 岁，故总体上看 2 岁的生育者会留下更多的后代。此外，种群增长像经

图 14.5 生活史性状的遗传变异。图中展示了澳大利亚果蝇 *Drosophila serrata* 五个地点的品系在实验室饲养时 (A) 特定年龄的生存率 l_x 和 (B) 产卵力 m_x 。存活曲线展示了新生果蝇存活至每个年龄的比例；繁殖力曲线显示了不同年龄雌性的平均产卵量。果蝇从蛹发育到成虫阶段的几天后即达到产卵高峰。这些曲线仅展示了生活史的成虫（蛹后）阶段。（来自 Birch et al. 1963）

济学上的复利一样，及时存款比等待更容易获利，2岁雌性的后代将先于3岁雌性的后代产生自己的后代（即“增加利息”）。因此，与延迟生殖年龄的基因型相比，在一生中较早生殖的基因型具有较短的世代时间和更高的适合度（由 r 衡量）。

如果生殖的后代数相等，那么在生活史较早阶段开始生殖比晚期生殖对种群增长率的贡献更大。对生活史性状微小改变的适合度敏感性（sensitivity），即在给定范围内生殖力或生存率改变对适合度（ r ）的影响，依赖于这些变化发生的年龄（Charlesworth 1994b）。例如，表 14.1 中假设的数据，第一年龄组（ l_1 ）生存率的增加显然会增加适合度；另一方面，从5岁至6岁（ l_5 ）个体生存率的提高不会改变适合度，因为该物种超过5岁后便不再生殖了（ $m_6 = 0$ ）。

表 14.1 一个假想的生命表，以及适合度（ r ）敏感应对特定年龄生存率和生殖力改变的例子^a

年龄组	生存的个体数	生存个体的比例	平均生殖力	生存率 × 生殖力	e^{-rx}	$e^{-rx}l_xm_x$	r 对 m_x 的敏感性 $S_m(x)$	r 对 l_x 的敏感性 $S_s(x)$
x		l_x	m_x	l_xm_x	e^{-rx}	$e^{-rx}l_xm_x$	$S_m(x)$	$S_s(x)$
0	1 000	1.000	0.00	0.00	1.000	0.000	0.335	0.334
1	750	0.750	0.00	0.000	0.796	0.000	0.200	0.334
2	600	0.600	1.20	0.720	0.634	0.456	0.128	0.182
3	480	0.480	1.40	0.672	0.505	0.339	0.081	0.068
4	360	0.360	1.03	0.396	0.402	0.159	0.049	0.018
5	180	0.180	0.96	0.144	0.320	0.046	0.019	0.018
6	100	0.100	0.00	0.000	0.255	0.000	0.011	—
总和:				1.932 = R				1.000

来源: Stearns 1992。

^a r 为瞬时增长率，用 $1 = \sum_{x=a}^{x=z} e^{-rx}l_xm_x$ 方程通过“反复试验”（trial and error）计算，等于 0.228。

敏感性系数 $S_m(x)$ 和 $S_s(x)$ 表明了年龄在 x 时生殖力（ m_x ）和生存率（ l_x ）的微小变化分别对 r 的影响。它们分别通过 $S_m(x) = \frac{e^{-rx}l_x}{T}$ 和 $S_s(x) = \frac{e^{-rx}l_xm_x}{T}$ 被计算出来。

此外，在高龄时生存率或产卵力略有提高对提升适合度（ r ）的贡献小于其在早年生存率或产卵力的等量提高，因为同龄群对种群增长的贡献率随着年龄的增长而减少* [请注意在表 14.1 中，“敏感性值” $S_s(x)$ 和 $S_m(x)$ 及 $S_s(x)$ 随着年龄的增长而下降]。一个简单的原因是，老年雌性个体存活的可能性较小；另一个原因是老年雌性的后代对种群增长率的贡献比年轻雌性的后代要少。基于这一理论可引申出的结论是：至少在增长的种群里，最优的生殖策略是尽可能在个体生命的早期生殖，且越早越好。

* 种群中同一时间诞生的个体构成了一个同龄群。

权衡

性状的演变是为了最大限度地提高适合度，我们也许可以天真地设想生物将演化出越来越强的生殖力，越来越长的寿命，且性成熟得越来越早。但事实上所有生物在这些方面均受到各种不同因素的制约。

系统发生制约 (phylogenetic constraint) 源于生物的演化历史，不同的演化历史赋予不同演化谱系一些独有的特征，这些特征又制约着生活史和其他性状的演化。例如，虽然许多昆虫在成虫期仍能取食，从中获得能量和蛋白质，使它们能够连续产好几窝卵，但蚕蛾成虫和一些其他昆虫缺乏有功能的口器，所以其产卵力受到它们在幼虫期储存的资源限制。大多数这类昆虫只产下一批卵就死亡。多数鸟每窝蛋的数目存在种内和种间变异，但鸕形目所有物种 (信天翁、海燕及其近亲) 只产一枚蛋。

有关其他制约因素，包括生理或遗传制约 (physiological/genetic constraint)，目前还了解不多，但可以通过比较不同基因型或表型进行检测。这些制约因素的作用常常表现出**权衡 (trade-off)** 的特性，即一个性状改变所带来的优势可能伴随着在其他方面出现弊端。例如，动物的生殖活动往往会增加被捕食的风险，所以生殖和生存之间存在权衡。

权衡会影响几乎所有性状的演化，是很多最优化模型或遗传模型的重要组成部分。例如，如果基因型的适合度在不同环境条件下存在权衡，那么不同等位基因在不同环境下会受到不同的选择压力。

最重要的权衡之一是能量和营养物如何在生殖 [通常称为**生殖投入 (reproductive effort)**] 和个体自身生长之间进行分配。倾向于把更多资源用于生殖而较少用于个体生长的基因型会表现出后续生存率或生长的降低，这是**生殖成本 (cost of reproduction)** 的例证。这种**分配权衡 (allocation trade-off)** 将表现为生殖和生存之间的**负向遗传相关**。然而，如果个体从环境获得的资源数量也存在遗传变异，这些变异会导致生殖和生存之间存在**正向遗传相关** (图 14.6; Bell and Koufopanou 1986; van Noordwijk and deJong 1986)。分配权衡可能制约进化过程，但在这种情况下权衡可能难以检测。

有几种方法可用于检测权衡 (Reznick 1985):

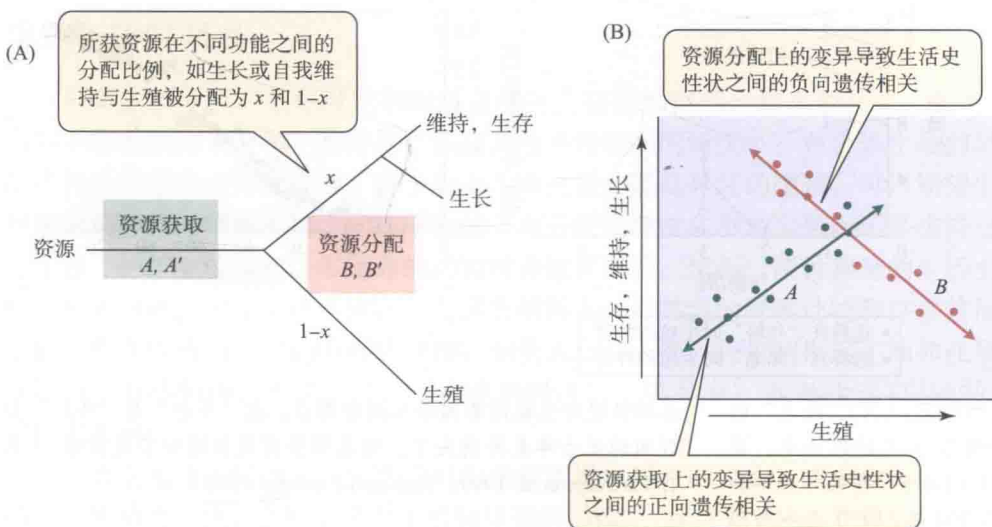


图 14.6 造成生活史性状，如生存 (或生长) 与生殖之间产生正向或负向遗传相关的因素。(A) 多位点的变异，如位点 A，影响个体从环境中获取能量或其他资源的量。许多其他位点的变异，如位点 B，影响资源对不同功能的分配，如生长或自我维持与生殖之间的分配，其比例分别为 x 和 $1-x$ 。(B) 在“获取位点”上不同的基因型用绿色圆点标出，那么在“分配位点”上不同的基因型用红色圆点表示。生存和生殖之间的总体遗传相关性取决于资源获取与资源分配变异的相对大小。

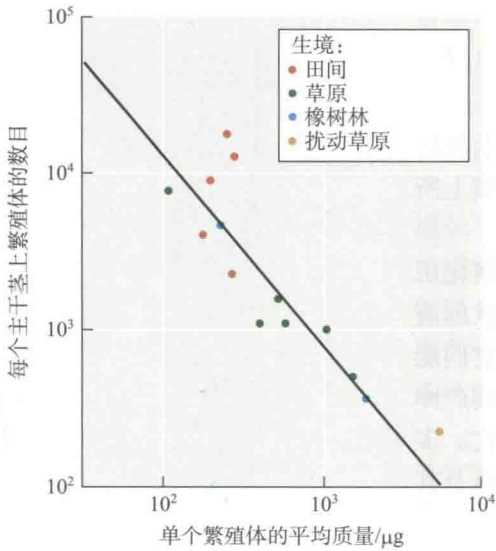


图 14.7 一枝黄花属 (*Solidago*) 物种间繁殖体 (种子) 数量和重量之间的关系, 结果显示它们之间存在一种分配权衡。在田间扰动生境生长的物种, 比生长在相对稳定的草原生境中的物种趋向于产生更多、更小的种子, 而草原生境的激烈竞争可能更青睐产生更大的后代。(来自 Werner and Platt 1976)

1. 如果不同种群或物种在两个或多个性状的平均数之间存在相关性, 就有力地支持权衡的存在, 尽管这种相关性可能由种群间其他未知的因素造成。例如, 我们能够预期并能证明的一种分配权衡, 即在有限资源条件下产生大量较小或少量较大后代的权衡 (图 14.7)。

2. 种群内性状间在表型或最好是在遗传上存在相关性, 是显示权衡程度的一个适用指标, 也就是说一个性状适合度的增加会直接导致另一个性状适合度的下降 (见第 13 章)。例如, Law 及其同事 (1979) 以一种随机的方式种植了草地早熟禾 (*Poa annua*) 不同家系的个体, 他们发现平均而言第一季产生较多花序的家系在第二季产生的花序则较少, 并且营养生长也较弱。这个实验证明了生殖成本存在遗传基础。

3. 对人工或自然选择产生关联性的响应是体现权衡最有力的证据 (Reznick 1985; Stearns 1992)。Linda Partridge 及其同事 (1999) 基于同一初始种群建立了黑腹果蝇 10 个选择系。他们选择出由不足 1 周龄的雌性产下的后代组成了 5 个“年轻”种群和由 3 到 4 周龄雌性个体产下的后代组成了 5 个“年老”种群。生殖 19 代之后, “年轻”种群的平均寿命与初始种群并无不同, 但“年老”种群寿命如我们预期有所增加, 因为只有存活 3 周以上的果蝇才能对其后代贡献它们的基因 (图 14.8A)。然而, 1 周龄雌性在“年老”种群中的产卵力比在初始种群或“年轻”种群中低 (图 14.8B)。因此, 长寿看起来与早期生殖存在一种权衡。这是一个重要的结果, 正如我们不久将会看到的那样。

会看到的那样。

4. 对一个性状进行实验处理并观察对其他性状的影响能帮助揭示性状间的权衡。例如, Sgrò 和 Partridge (1999) 在对果蝇寿命进行选择实验的基础上, 进一步使用伽马射线或通过显性不育等位基因对“年轻”和“年老”种群的雌性进行绝育。在这两个实验中, “年轻”和“年老”种群之间寿命的差别消失了, 证明寿命受生理性生殖成本的影响 (图 14.8C)。该结果与果蝇及其他许多昆虫提供的证据一致, 交配活动和产卵量降低雄性和雌性的寿命, 而且处女蝇 (或昆虫) 活得比较长 (Bell and Koufopanou 1986; Fowler and Partridge 1989)。

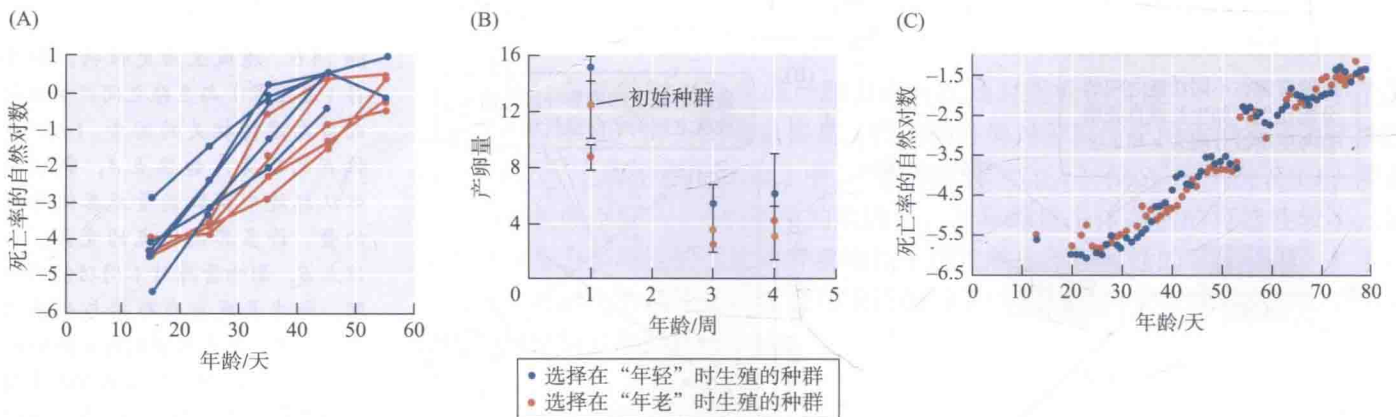


图 14.8 实验室果蝇种群生殖年龄的选择结果。(A) “年老”时生殖的种群相比于“年轻”时生殖的种群每 10 天的死亡率, 前者在生命后期的死亡率比后者更低。(B) 相对于“年轻”种群和基底种群, “年老”的种群在年轻时产卵量较低。(C) 当一个阻

止雌性进行生殖的基因导入到种群后, 在“年老”与“年轻”种群间的死亡率差异消失了, 这表明繁育成本增加了死亡率。(来自 Partridge et al. 1999; Sgrò and Partridge 1999)

生活史性状的演化

寿命和衰老

生殖细胞有别于体细胞的大多数生物会随年龄增大发生生理性退化，这个过程被称为衰老（senescence）。为什么会发生这种状况呢？许多生理过程可能都会导致衰老。比如，有研究显示端粒（telomere，染色体末端的DNA帽子）随着年龄增长而缩短就是一个因素。长寿命物种中，端粒缩短比短寿命物种更慢，在一种长寿鸟中端粒甚至会加长（Haussmann et al. 2003）。然而，衰老和寿命以及它们直接的生理起因在物种之间不同，而且显然会发生演化。因此，端粒的丢失或其他任何单一的生理原因，都不能解释为什么每个物种拥有它们自身独特的寿命，因为它们可以演化出不同的寿命。衰老的这些解释提供了一个显而易见的实例，说明对生物现象直接的（proximate）（机械的）解释和终极的（ultimate）（演化的）解释之间是有差异的。

目前已提出两个有关衰老和寿命极限演化的假说（Rose 1991）。两个假说基于的原理都是生存率提升的选择优势随年龄增长而下降。Peter Medawar（1952）提出有害突变在老龄种群中积累的速率比低龄种群中高，因为自然选择对于它们的作用相对较弱。如果有许多位点被这样的突变影响，那么衰老的原因在个体之间应各不相同。根据这一假说可以预见，适合度相关性状（如那些影响生存的性状）的遗传变异在老龄种群中应多于低龄种群。另一假说由George Williams（1957）提出，假定遗传的权衡基于拮抗多效性（antagonistic pleiotropy），即对某个性状有利的等位基因可能会对另一性状产生有害影响。由于低龄种群对于适合度的贡献更大，一个在生命发育早期能增加生殖分配比率的等位基因将具有选择优势，即使它在以后的生活中是有害的（可能是分配到维护、修补和防御方面的能量和物质减少了）。也就是说，衰老也可能是生殖成本之一。

支持Medawar突变积累假说的证据是有限的，大量选择实验研究支持Williams的拮抗多效性假说，这些实验证明在早期生殖与寿命及晚期生殖之间存在负相关关系（Partridge 2001；参见图14.8），也证实了在这些实验之前早已提出的一些进化假说。

生殖年龄时间表

只要生殖不断，生存对生物的适合度就会有持续贡献，那么为什么“长寿”生物不能无限地繁殖呢？答案是在所有其他条件相同的情况下，在个体生命的早期进行生殖是有选择优势的。由于早期生殖通常会降低后续的生殖，可以期望生物演化趋势指向单次生殖，即把所有的资源分配给单次的早期生殖而不是维持自身生存。一年生植物和许多短命的动物符合这种期望。然而，两种常见的生活史模式并非如此。多年生草本植物、大多数的树木、最熟悉的脊椎动物和许多其他物种是多次生殖的。它们中有些物种，如信天翁和人类，将生殖推迟了而非在早期进行；有些物种是单次生殖，且在高龄时进行（图14.9）。这些生活史是如何演化出来的？

因为生殖成本的缘故，在低龄时生殖可能增加死亡的风险，减少生长或降低后续的生殖力，故 r 会低于延迟生殖时应达到的值。做一个类比，如果你认为一

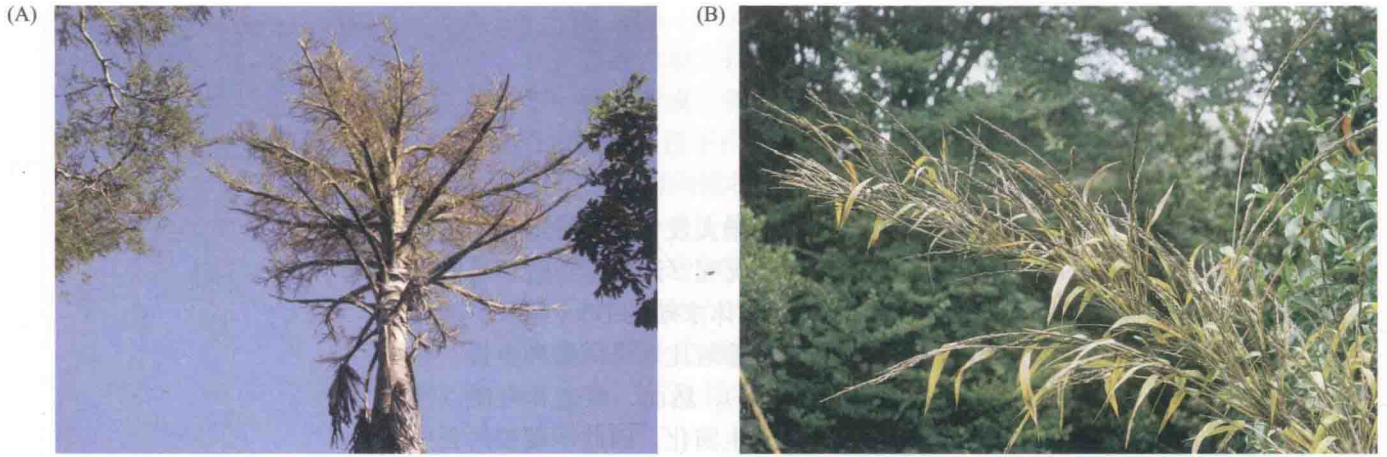


图 14.9 有些单次生殖的植物在生长多年之后只繁殖一次，然后便死去。(A) 亚洲东南部的菜棕 (*Corypha utan*)，可能会产生高达一百万朵花。(B) 竹类高度同步的生殖和随之而来的死亡，导致常吃竹笋的动物（如特化的昆虫和大熊猫）出现多年的食物短缺，同时也给那些吃种子的动物（如雀）带来空前丰富的食物。（照片由原作者提供）

只股票的价格增加一段时间后趋于平稳，那你最好等到接近其最大预期值之前卖掉它。一生都在生长的物种，如许多植物和鱼类，其生殖力通常与生物量相关，这也意味着它与生物的生长、自我维持密切相关。这些物种先将资源分配给生长、自我维持和防御而不是立即生殖，是为后期能达到更大的生殖力而做的投资。接下来的问题是，一旦生殖开始，生殖一次或多次哪个才是最优的？

从理论上讲，如果（1）个体生物量的增长率随个体的生长而下降，（2）生存概率随体重增加而增加，以及（3）个体生物量与生殖产出之间存在指数关系 (Schaffer 1974; Metcalf et al. 2003)，那么单次生殖“大爆炸”式的生活史可能是最优的。这些条件已在许多单次生殖的植物中被发现 (Metcalf et al. 2003; 图 14.10)，竹类、龙舌兰、菜棕和其他一些物种只在多年生长之后才进行生殖，之后便死亡，并产生数目庞大的种子。

如果更大的生殖力可以通过延迟生殖到更大年龄来实现的话，多次生殖也可以是有利的。数学模型显示，如果成年个体从一个年龄段到下一个年龄段具有更高的生存率，而且种群的增长率较低，多次生殖更可能演化出来。另一个使得多次生殖有利的因素是环境变化。如果生殖可能在某些年份失败而在其他年份成功的话，通过多次生殖的方式分散风险，从而寻求生殖机会的到来是有利的。

在多次生殖物种中，促进较晚而非较早生殖成熟的因素也有利于演化出遗传上的长寿。由于一些资源用于生长、维持和防御，多次生殖物种在每个育龄投入生殖的精力都会比单次生殖物种要少。然而随着个体年龄的增加，从生殖中保留能量的效益减少，因为在生命后期生殖的前景下降。因此，可以预料在生命的某个阶段，多次生殖物种的生殖投入比例应随年龄的增加而增大 (Williams 1966; Charlesworth 1994b)。

这些理论预测已被许多比较性研究所支持。基于不同类群的种间比较研究支持在每次生殖事件中，多次生殖物种的生殖分配率比单

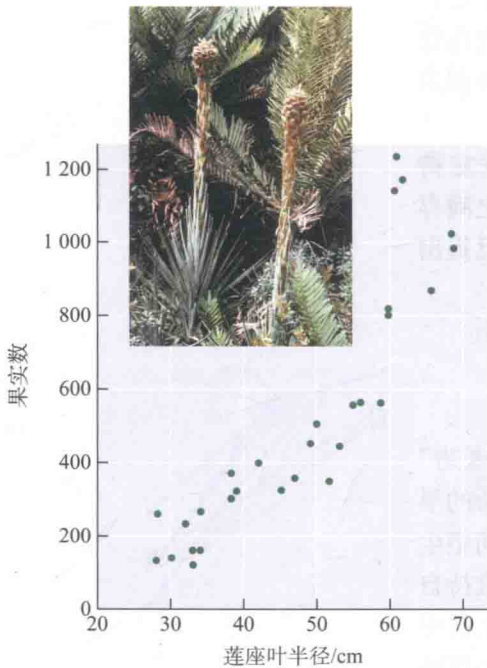


图 14.10 陆生凤梨 (*Puya dasylirioides*) 产生的果实数与莲座叶半径（一种植物大小的测量方式）的关联。注意其指数关系：更大、更老的植株不成比例地产生更多的种子。这个物种生长在中美洲的山地沼泽中。（来自 Augspurger 1984；照片由原作者提供）

次生植物种低 (Roff 2002)。例如, 多年生禾草的花序在植株生物量中的比例要比一年生物种的低 (图 14.11; Wilson and Thompson 1989); 同样, 较高的成年生存率有利于生殖成熟的延迟和在生命后期高比率的生殖分配, 这一预测也被哺乳动物、鱼类、蜥蜴、蛇和其他类群的研究所支持: 寿命较长的物种在自然状况下发育成熟也较晚 (图 14.12; Promislow and Harvey 1991; Shine and Charnov 1992)。体型较大的物种趋向于有较高的成年生存率和更长的寿命 (图 14.13A), 理论上它们也倾向于延迟生殖 (图 14.13B) 以及在每一次生殖事件中产下较少数目的后代 (图 14.13C)。

一些实验证据提供了对生活史理论的有力支持。David Reznick 及其同事对特立尼达的孔雀鱼进行了研究 (如 Reznick et al. 1990; Reznick and Travis 2002)。在一些溪流中, 鲮鱼 (*Crenicichla*) 大量捕食较大的、成熟的孔雀鱼 (参见第 11 章); 而在其他溪流或溪流上游的瀑布中, 鲮鱼不存在, 捕食事件就少得多。鲮鱼的捕食应该有利于孔雀鱼在生命早期成熟和生殖的演化, 事实上在鲮鱼占优势的溪流中, 孔雀鱼确实在较小时就达到生殖成熟且生殖更频繁, 具有较高的生殖分配率 (用胚胎重量相对母本体重来衡量), 而且比低捕食溪流的孔雀鱼拥有更多和更小的后代。在两个溪流中, Reznick 及其同事从瀑布的下游, 也就是鲮鱼的捕食场所把孔雀鱼转移到瀑布的上游, 在那里孔雀鱼和鲮鱼原本都不存在。几代之后, 研究人员从原产地和引进的地点收集孔雀鱼, 并在同一实验环境条件下饲养它们的后代, 发现正如生活史理论的预测, 去除捕食者对大型成体的捕食压力后, 种群已经演化出成熟延迟和更大的成体鱼, 并趋向产生更少、更大的后代以及具有更低的生殖分配率 (图 14.14)。回想一个反例, 人类对成体鱼的过度捕捞则促使鱼较小时便早熟 (参见图 11.26A)。

后代的数量和大小

在所有其他条件相同的情况下, 一个具有较高生殖力的基因型比生殖力较低的基因型有更高的适合度。那么, 为什么一些物种, 诸如人类、信天翁和几维鸟等, 只有少数后代?

最佳窝卵数 英国生态学家 David Lack (1954) 提出了最佳窝卵数 (optimal clutch size) 的概念, 即鸟的一窝中能羽化出最大数目存活后代的产卵量。从比较大的一窝卵中羽化出的存活后代数目也许少于一窝适中数量卵中产生的存活后代数目, 因为如果数量很多, 亲本就无法给予每个后代充分地喂养。这种后代生存率的减少已被证明是鸟类一窝中拥有较多后代的代价之一, 一窝后代过多会降低亲代之后的单窝后代数和生存率 (Stearns 1992)。

Joost Tinbergen 和 Serge Daan (1990) 对在荷兰进行的一项有关大山雀生存和生殖的长期研究数据进行了分析, 其中涉及一项持续 5 年的、通过在巢间移动幼雏来减少和增加单窝后代数量并与对照处理进行比较的研究。他们估算了这些处理对于亲代和幼鸟生殖的影响。一定年龄个体的生殖值 (reproductive value, V)

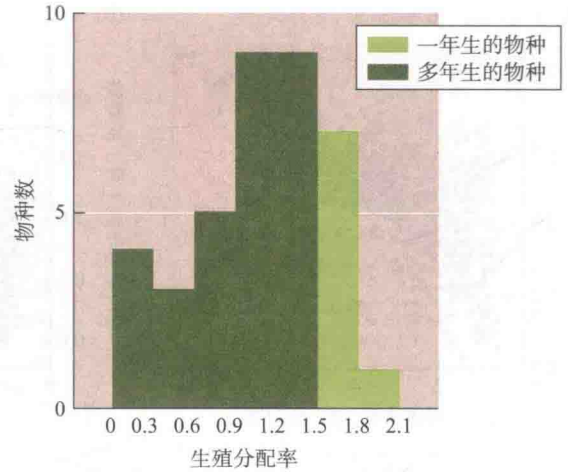


图 14.11 一年生 (单次生殖的) 和多年生 (多次生殖的) 英国禾草的生殖分配率——一个分配生物量给花序的比例指标。单次生殖、一年生植物的生殖分配率更大。(来自 Wilson and Thompson 1989)

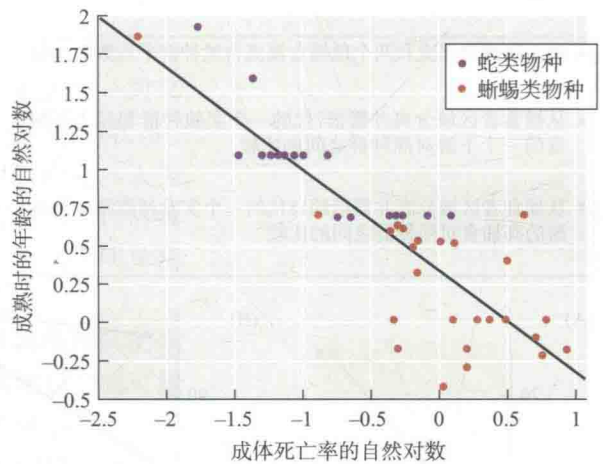


图 14.12 在蛇类和蜥蜴类物种中, 成体的年死亡率越低, 它们达到生殖成熟期的时间越晚。这种式样符合“成体拥有较高生存率的物种最有可能演化出较迟的生殖起始期”的预测。(来自 Shine and Charnov 1992)

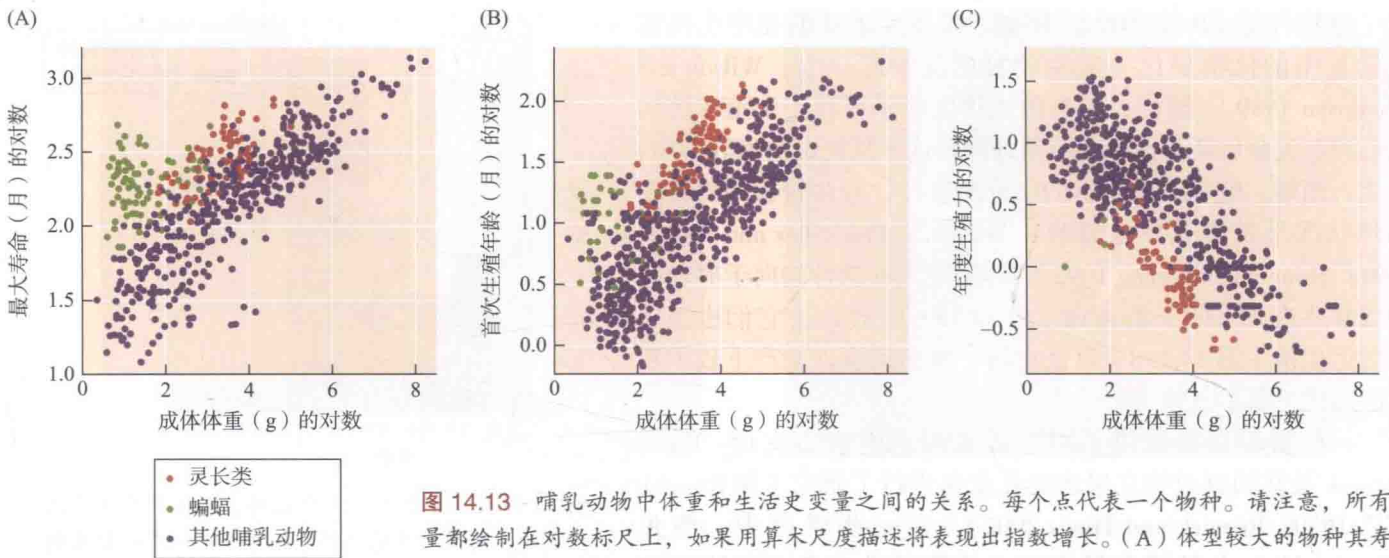
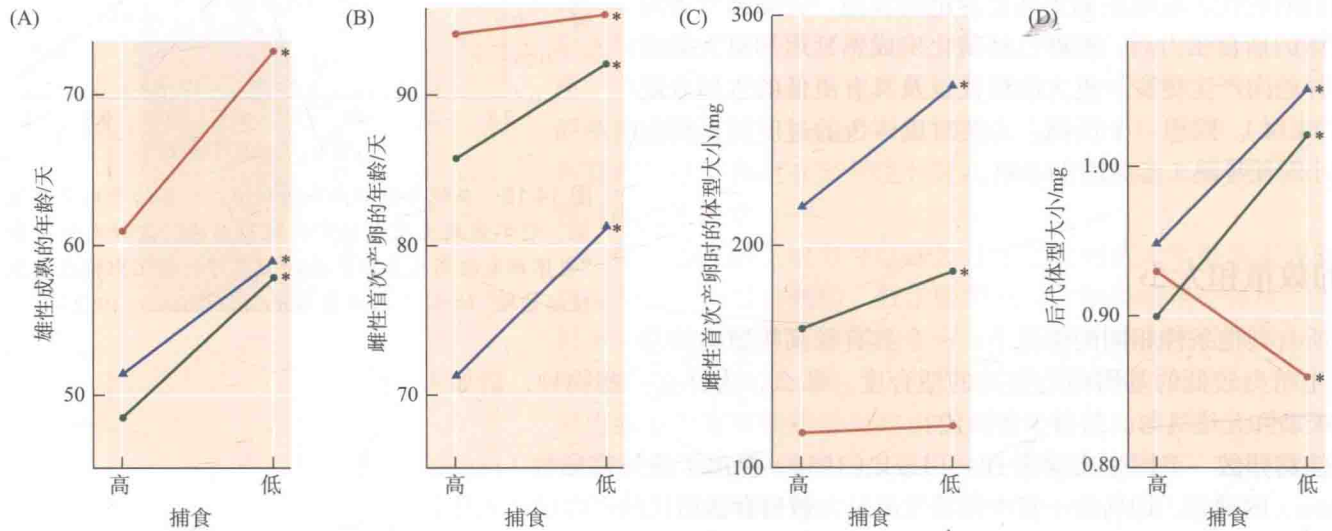


图 14.13 哺乳动物中体重和生活史变量之间的关系。每个点代表一个物种。请注意，所有变量都绘制在对数标尺上，如果用算术尺度描述将表现出指数增长。(A) 体型较大的物种其寿命较大。(B) 体型较大的物种其生殖年龄往往也较大。(C) 体型较大的物种其年度生殖力(后代的数量)也较低。这些变异式样符合多次生植物种理论预期。(来自 Jones 2011)

- ▲ 两个高捕食溪流和两个低捕食溪流自然种群平均数的比较
- 从捕食者区域分离并繁衍7代的一个实验种群和经历高捕食的一个下游对照种群之间的比较
- 从捕食者区域分离并繁衍约18代的一个实验种群和一个下游的高捕食对照种群之间的比较

图 14.14 高捕食压力和低捕食压力环境的孔雀鱼 (*Poecilia reticulata*) 种群之间的差异。这些差异是通过同质园饲养的第二代个体检测出来的，它们是实验室饲养的野生雌性的后代。星号表示统计学显著差异。低捕食种群倾向于演化出 (A) 雄鱼在较大年龄成熟和 (B) 雌鱼在较大年龄成熟；(C) 雌性成熟时有较大的体型，以及 (D) 后代在出生时较大。(数据来自 Reznick and Travis 2002)



是其对未来种群增长的期望贡献，考虑到了它们在未来特定年龄的生存和生殖（这些被认为是对 l_x 和 m_x 的估计）。Tinbergen 和 Daan 发现，人为地增加单窝后代数会降低 V ，因为它降低了巢中个体的生存率，降低了从幼鸟期到下一个生殖季节个体的生存率，降低了该父母在同一年产第二窝卵的概率。减少单窝后代数也会减小 V ，仅是因为巢中产出了更少的幼鸟（图 14.15A）。Tinbergen 和 Daan 计算出最佳窝卵数为 8.9 枚，接近自然状态下的平均值 9.2 枚。奇怪的是，大自然中拥

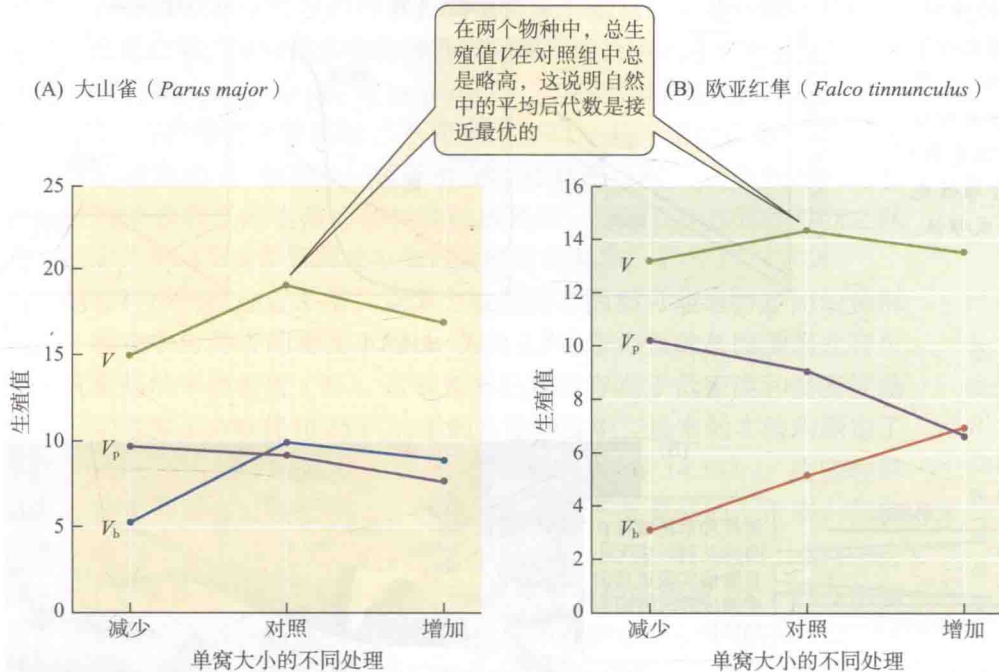


图 14.15 鸟类平均产卵量可能接近其最佳值。图中显示 (A) 大山雀和 (B) 欧亚红隼的生殖值——一种度量未来生殖成效的期望指标，它们分别对应后代 (V_b)、亲代 (V_p) 及其总和 (V)。后代数目在实验中可以被处理为减少、增大或保持不变 (对照组)。(A 来自 Tinbergen and Daan 1990; B 来自 Daan et al. 1990)

有最高 V 的鸟是那些一窝产 15 枚卵的少数鸟类。Tinbergen 和 Daan 认为，一对鸟可以基于它们的生理条件和其领地的质量独立地调节其单窝卵数以达到最适状态。

同一研究团队 (Daan et al. 1990) 对欧亚红隼进行了一个类似的研究。人为地增加后代的数目降低了亲代的后续生存率和生殖值 V ，但并没有削弱后代后续的生存率和生殖值 V 。未经处理的单窝后代数总生殖值是最大的，再次表明单窝后代数的大小接近最优 (图 14.15B)。

亲代投资 当亲代仅可以提供有限的卵黄、胚乳、营养物或者其他形式的亲代养护 [统称为**亲代投资** (parental investment)] 时，后代的大小和数量之间可能呈负相关关系。初始较大的后代通常能提高其生存率和生长速度 (例如，平均而言人类双胞胎比单胞出生的婴儿体重更轻，而且人的四胞胎和五胞胎婴儿的存活众所周知是不稳定的)。Barry Sinervo (1990) 在实验中通过用注射器针头移去一些卵的卵黄来控制蜥蜴 (*Sceloporus occidentalis*) 幼体的大小。结果显示较小的幼体跑得也较慢，这可能会降低其在野外的生存率。在这种情况下，雌性的生殖成效，即它们给下一代留下的**存活后代数**，应该通过产生更合适数目的后代而被最大化，这些新后代身体更大，为生存准备得更好。这对生殖力非常低的物种，如人类、鲸和象是最合理的解释。

生活史和交配策略

雄性及雌性都有生殖成本，而且与生活史方面一些有趣的变化相关。例如，我们在本章开篇处看到，一些植物、环节动物、鱼类和其他生物在其生活史中改变性别 (相继式雌雄同体)。对生殖阶段仍保持继续生长的物种而言，如果相比于一个性别，另一性别的生殖成效随着身体的增大而增长，性别转变是有利的 (图 14.16)。比如在双带锦鱼中，一些个体在发育初期是雌性，后来成为色彩鲜艳能捍卫领地的“末期雄性”；而另一些个体在发育初期作为“早期雄性”，但模仿雌性且能在种群中产卵 (图 14.17)。一条雌鱼通常不会产下能满足一条末期雄

图 14.16 一个相继式雌雄同体演化的模型。(A) 当生殖成效在两种性别中随身体增大而等量增加时, 对于性别变化没有选择。(B) 如果与雌性相比, 雄性的生殖成效随身体增大而增加得更快时, 从雌性向雄性的转换(雌性先熟)是最优的。(C) 与此相反的关系有利于雄性先熟的演化, 雄性的身体长到较大时转变成雌性。(来自 Warner 1984)

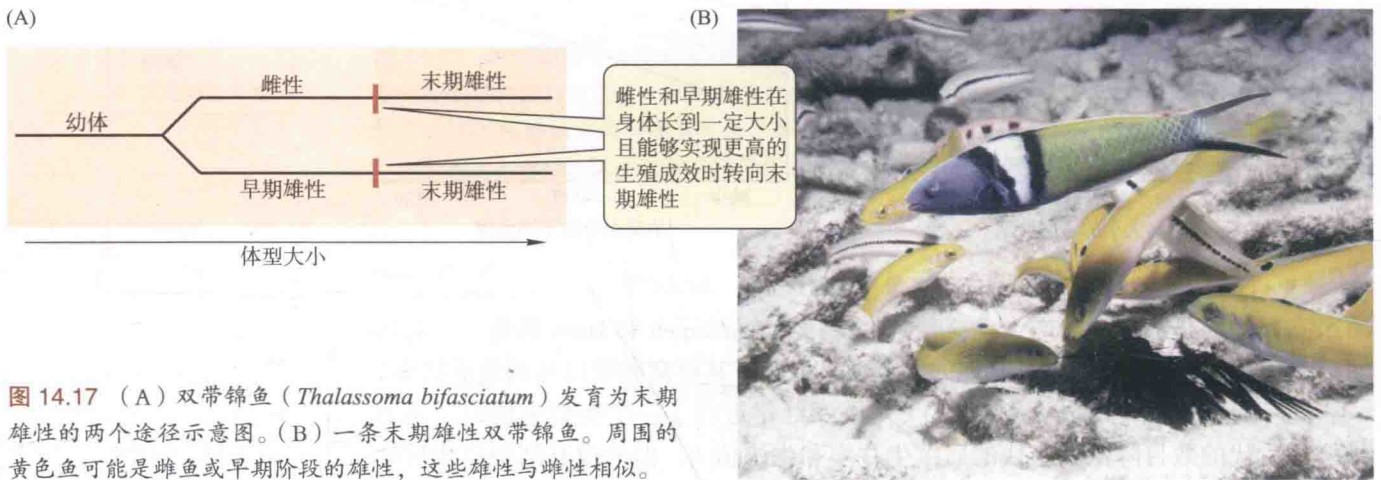
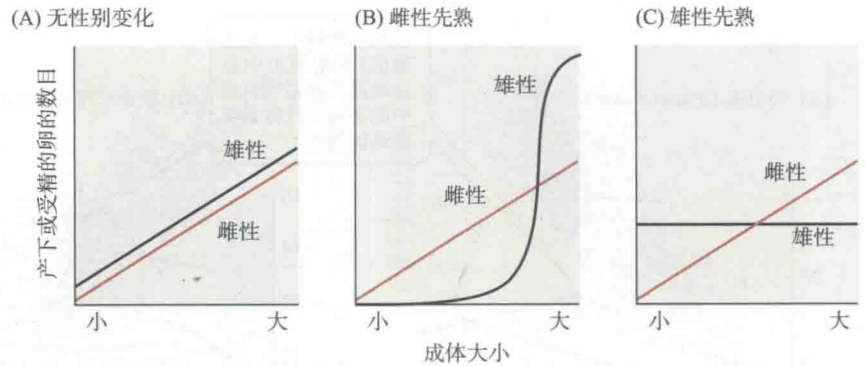


图 14.17 (A) 双带锦鱼 (*Thalassoma bifasciatum*) 发育为末期雄性的两个途径示意图。(B) 一条末期雄性双带锦鱼。周围的黄色鱼可能是雌鱼或早期阶段的雄性, 这些雄性与雌性相似。

鱼充分受精的那么多卵, 雌性和早期雄性在身体长到一定大小且能够实现更高的生殖成效时转向末期雄性 (Warner 1984)。

早期和末期雄性的生殖行为是可变交配策略 (alternative mating strategy) 的例子, 这在许多物种中存在。体型较大的雄性通常通过炫耀或捍卫领地来吸引雌性, 而小型雄性做法不同, 是通过“潜伏”拦截雌性并试图与之交配。在有些情况下, “潜伏”式的雄性比“炫耀”式雄性拥有更低的生殖成效, 因此它们的行为可能不是一种适应特征, 而仅仅是争取尽可能充分地利用不利环境, 因为它们无法在竞争中取胜。但在另一些情况下, “潜伏”策略似乎是一种替代适应, 能产生与“炫耀”策略相同的适合度。例如, 在太平洋银鲑 (*Oncorhynchus kisutch*) 中, 大型、红色的“鹰钩鼻”雄性发育出钩状颌骨和增大的牙齿以利于争夺雌性, 而“少年”雄性体型小, 像雌性, 不打斗, 但它们能在相当于“鹰钩鼻”雄性年龄的大约三分之一时就开始进行生殖。直至生殖年龄的存活率和交配频率数据 displays 这两类雄性的适应度似乎是相等的 (Gross 1984)。

增长率的演化

因为个体平均增长率 (r) 是基因型适合度的度量, 因此我们可以预期物种趋向于演化出较高的增长率。但我们也看到尽管较短的寿命、较低的生殖力和延迟发育成熟都具有较低的 r , 但它们各自也都能体现出一定的优势。因此, 在许多物种中, 种群增长的潜在速率能够演化, 而且也已演化到较低的水平。一个简

单的原因是由于密度依赖的因素，例如资源的限制或捕食作用降低出生率或提高死亡率，导致许多物种种群实际瞬时增长率 r 通常低于内禀（潜在的）增长率（intrinsic rate of increase, r_m ，在低种群密度时表现出最大增长率）。当种群密度较高时，不同基因型趋向于比密度较低（当 r_m 实现）时有较高的 r ，如图 14.18 所示。在种群密集时，具有较高 r 的基因型往往拥有较低的生殖力和较晚的成熟期，原因在于在这些性状之间存在权衡关系以及竞争资源或抵御捕食能力的差异。

随着种群密度趋近平衡，竞争力较强的基因型可能维持正向的种群增长，而竞争劣势者的密度下滑（ r 为负），竞争力强的基因型因此有可能实现更高的平衡密度（ K ）。这种差异已发现存在于低密度和高密度条件下分别喂养了 200 代和 25 代的果蝇实验种群中，后来的实验均测定了这些种群在不同密度下的增长率（ r ）和生产率（图 14.19A）。这些种群的不断演化使得高密度选择的种群在拥挤条件下有更高的生产率，但在不拥挤情况下具有比低密度选择种群更低的生长速率。此外，请注意，图 14.18 意味着在高密度下可达到一个更高平衡种群密度（ K ）的基因型具有更高的适合度，所以我们可以期望选择有提高种群丰度的效果。这一预测已在果蝇实验种群中得到了验证（图 14.19B）。

在由密度依赖性因子调控（见第 7 章）并占据相对稳定环境的种群中，捕食或对资源的竞争往往会造成未成熟个体更严重的死亡。例如，在成熟森林中树苗的死亡率是非常高的，但如果一棵树苗在树倒以后形成的林窗中存活下来，并度过幼树阶段，那很可能就有很长的寿命。正如我们所看到的，这些条件有利于在生命后期多次生殖，并有利于长寿命的演化。此外，在竞争条件下，幼体生存率的增加可通过较大的体型实现，故产下大而少的卵或后代可能是有利的。因此，许多作者认为与低内禀增长率相关联的性状，如成熟延迟、后代数量少而体型较大、较

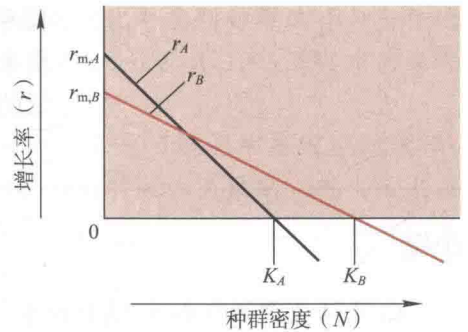


图 14.18 增长率的密度依赖性选择模型。假定一个种群有两种不同的基因型， A 和 B 。当种群密度（ N ）升高时， A 和 B 基因型的瞬时个体平均增长率 r 降低。当密度很低时， B 基因型的种群增长率——内禀增长率（ r_m ）更低，但这种基因型在高密度下具有选择优势并达到了更高的平衡密度（ K ）。（来自 Roughgarden 1971）

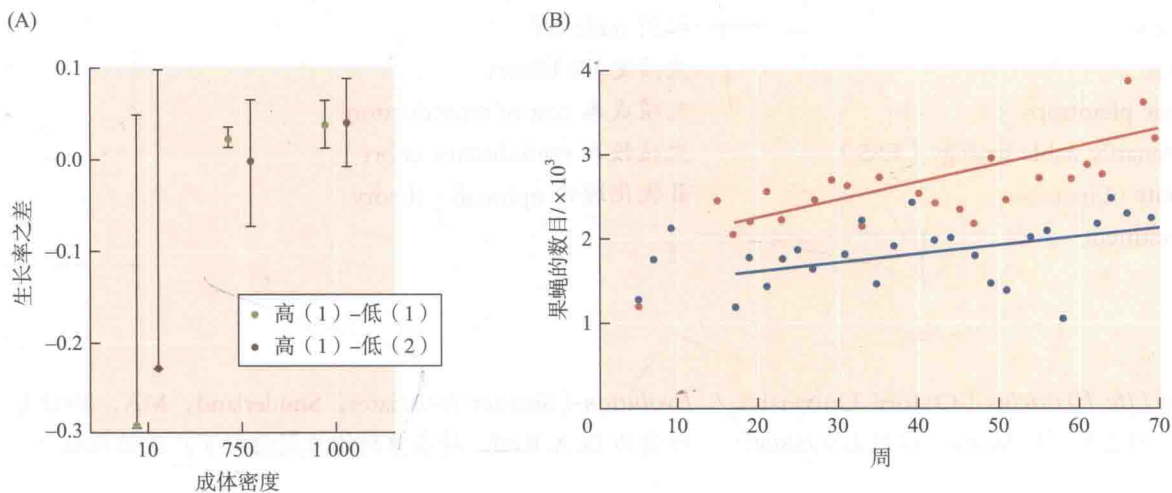


图 14.19 果蝇种群增长率和密度的实验性演化。(A) 每个点显示两组在低密度下喂养了 200 代的黑腹果蝇种群 [低 (1) 和低 (2)]，和来源于第一组的两组在高密度下喂养了 25 代种群 [高 (1) 和高 (2)] 之间个体平均种群增长率的差异。个体平均增长率在多个成体种群密度下测量得到。在密度为 10 时，增长率负差异表明在此低密度条件下低品系比高品系拥有更高的增长率。在更高的密度下生长速率的正差异表明，在高密度条件下高

品系具有较高的增长率。因此，在高密度进行 25 代的选择实验导致了类似于假想基因型 A 和 B 在图 14.18 显示的演化。(B) 两个 *Drosophila serrata* 实验种群（红点和蓝点）的密度连续增加了多代，意味着果蝇对高密度的适应和食物（以恒定速率供给）转化率的提升。这个物种潜在的增长率如此之大，以至于在不到 10 个星期内种群已经达到了环境承载能力。（A 来自 Mueller et al. 1991；B 来自 Ayala 1968）

长寿命最有可能从那些占据稳定的、竞争性强的或资源贫乏的环境的物种中演化出来。例如，居住在洞穴中的甲虫、鱼和其他动物一般发育很缓慢，并且以非常低的速率产生较大的卵（Culver 1982）。

小结

1. 生活史性状（如生殖率和寿命）不会演化到能使物种万古不朽的程度。最好能从个体选择的角度去理解它们。生活史性状是单个基因型适合度的组成部分，而基因型是自然选择的基础。

2. 适应性性状的演化模型包括种群遗传模型和最优化模型，这些模型试图在特定条件下和特定胁迫环境中预测哪些性状状态将被演化出来。当适合度取决于相互作用个体间不同表型的频率时，最优化模型包括了那些基于 ESS（进化稳定策略）的一些模型。

3. 适合度（一种基因型的个体平均增长率， r ）的主要组分是年龄特异的生存率、雌性生殖力和雄性的交配成效。自然选择在形态和其他表型性状上的作用主要源于这些特征对生活史性状的影响。

4. 各种制约，尤其是生殖和生存以及生殖几个组分之间的权衡关系（如后代的数目和大小）阻止生物进化出无限长的寿命和无限的生殖力。

5. 生存率（ l_x ）或生殖力（ m_x ）的变化对适合度的影响取决于这些变化发生的年龄，以及这些改变随着年龄的增大而降低。因此，年老时对生殖和生存的选择较弱。

6. 衰老（生理性老化）是演化的结果。在某种程度上，衰老似乎是基因在生活史晚期阶段负向多效性影响的结果，而这些基因在早期阶段具有正向效果。

7. 如果生殖代价非常昂贵（就生长或生存而言），重复的（多次生殖的）或延迟的生殖可能会演化出来，说明晚育的生殖成效可以补偿甚至超越早期无生殖在适合度上的损失。否则，单次生殖，即生物体把所有资源都分配给一次生殖过程是最优的。如果幼年死亡率较高，而且种群密度相对稳定，或者由于环境的扰动而使生殖成效高度可变，那么多次生殖就很可能演化出来。

8. 由于低生殖力和生殖延迟可以被演化出来，种群的内禀增长率可能演化至更低。但是这样的种群，由于密度依赖性的限制，其增长率常近乎于零。

重要术语

单次生殖的 semelparous

多次生殖的 iteroparous

拮抗多效性 antagonistic pleiotropy

进化稳定策略 evolutionarily stable strategy (ESS)

内禀增长率 intrinsic rate of increase

亲代投资 parental investment

权衡 trade-off

生活史 life history

生殖成本 cost of reproduction

生殖投入 reproductive effort

最优化理论 optimality theory

延伸阅读推荐

The Evolution of Life Histories (Oxford University Press, Oxford, 1992), 作者为 S. C. Stearns, 以及 *Life History*

Evolution (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002), 作者为 D. A. Roff, 对本章讨论主题进行了广泛的论述。

问题和讨论

1. 雌性寄生蜂寻找可以产卵的昆虫宿主时，往往能识别宿主个体对于它们的后代是否合适。行为生态学家提出了一个问题：是否雌性寄生蜂随着年龄改变会有在不太合适的宿主上产卵的意愿。在生活史理论的基础

上，请你预测一下会发生什么样的变化？生活史理论对于动物行为可以做出其他预测吗？

2. 假设一年生植物的一个突变会增加对食草动物化学防御的投入，但减少了花和种子的产量（即有一个

分配权衡)。为了预测突变基因的频率是否会增加,你在田间实验中需要测量什么?

3. 在许多鸟类和哺乳动物中,相比低纬度地区的种群,高纬度地区的种群常有更多的单窝后代数。然而比起低纬度的物种,高纬度地区的蜥蜴和蛇类物种往往有较少的单窝后代数,而且更频繁地卵胎生(产下存活的幼体而不是产卵)(见 Stearns 1992)。哪些选择性的因子可能影响到这些生殖模式?

4. 本章没有讨论的一个重要生活史性状是生物在孵化和生育年龄之间的扩散(即从出生地到生殖地的迁移)。不同生物之间的扩散程度差异很大。扩散的优势

与缺点是什么?扩散的演化会受到种群选择与个体选择怎样的影响?(参见 Olivieri et al. 1995 及其中的参考文献)。

5. 扩散的另一个后果是可能影响基因型的选择,这些基因型在影响扩散的特征上有区别。对生活史或其他性状有影响的因素可能是什么?(见 2008 年 7 月 *American Naturalist*, 172 卷的补刊)

6. 图 14.13 表明,与其他大多数哺乳动物相比,灵长类动物和蝙蝠具有较低的生殖力以及初次生殖年龄较晚。为什么会这样呢?(见 Jones 2011)

(蒋陈焜、饶广远译,杨继校)

性与繁殖成效

在之前的章节中，我们谈论了与适合度相关的不同组分，如不同年龄段的生存策略以及影响不同基因型个体数量的生殖方式。然而，影响不同等位基因相对数量的因素不仅仅是适合度组分，同时还受其他一些因素的影响（见第11章）。其中最明显的是交配成功率的变化，也可称之为性选择，它在雄性中表现得比在雌性中更明显。然而，为什么会出现雄性？许多物种并不存在性别之分，以雌雄同体的形式存在。为何另外一些物种会有性别之分？此外，许多物种进行无性生殖，为何还会有有性生殖存在？

生物在其遗传体系（genetic system）上存在极大差异：它们可以进行有性或无性生殖、自体受精或异体交配，或者是雌雄同体或雌雄异体。揭示这些性状形成的原因与过程是进化生物学中最具挑战性的命题之一，也是当今进化生物学研究中的前沿课题。

遗传体系影响着对物种长期生存至关重要的遗传多样性。一个多世纪以来一直认为这是因为存在重组和有性生殖。但正如我们所见，那些涉及有利于物种长期生存的观点需要仔细甄别，因为它们常依赖于群选择，而许多生物学家认为群选择对物种进化的作用不大。现在的问题在于种群内的自然选择是否会影响遗传体系的性质。

突变率的进化

如果遗传体系不受群选择或物种长期生存的影响，那么自然选择又是如何起作用的？我们可以通过思考突变率的演变来切入这个问题。首先，需要提出两点假设：要么突变率逐渐达到一个最优水平，要么突变率逐渐达到可能的最低水平。许多导致遗传变异的因素（例如DNA修复效率）都影响基因组的突变率。根据最优突变率假说，自然选择会青睐低效的DNA修复。根据最小突变率假说，突变的存在是由于修复系统尚未达到完美的程度，或者选择不足以支持更高效修复系统的能量投入。根据这一假说，突变的产生并不是一个适应过程。

经历过有利突变的种群或谱系能更快地适应变化的环境，最优（大于0）突变率可能更受青睐。同时，相对于没有经历突变的种群或谱系，这类突变会存在得更久。我们无从知晓这种长期选择的过程会发生得多么迅速，因为环境变化得越快，突变率就必须变得越高来避免灭绝（Lynch and Lande, 1993；见第13章）。

换一个角度，我们也可以假设存在一个会影响其他基因突变率的“增变基因座”（mutator locus），进而思考种群的进化如何影响突变率。假设那些能提高其他基因突变率的增变等位基因只能通过所引起的突变间接地影响其携带者的适合度，那么这种增变等位基因的命运取决于基因重组的水平。在无性繁殖的种群内，这种增变等位基因的频率可能会下降，因为这些等位基因拷贝一直与其引起

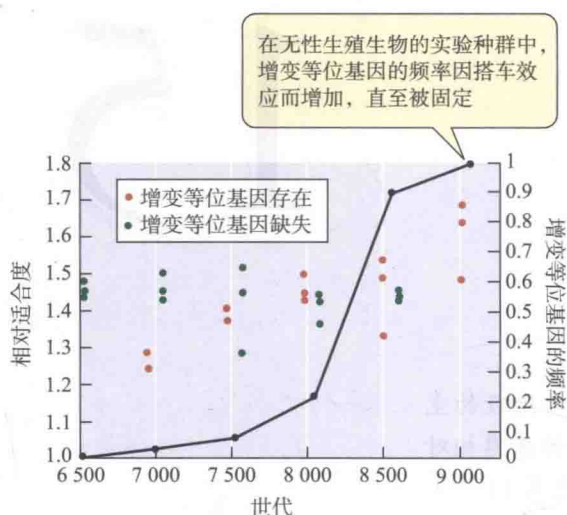


图 15.1 增变等位基因在无性生殖种群内增加直至被固定。在一个大肠杆菌的实验种群中，一个能增加整个基因组突变率的等位基因在频率上增加了（实线），通过与一个或多个有利突变的搭车效应而最终被固定。携带增变等位基因的克隆样本显示随时间推移其适合度也逐渐提高，而缺乏这一等位基因的克隆样本适合度并无变化。（来自 Shaver et al. 2002）

的突变相关联，而这些突变大多降低而不是增加其携带者的适合度。但是，如果增变等位基因引起了有利的突变，其频率将会随搭车效应而增加。

然而在有性生殖种群中，由于重组增变等位基因会和其产生的有利突变快速分离，使得该增变等位基因不会通过搭车效应而达到很高的频率。由于有害的突变发生于许多基因座，增变等位基因通常起初会与某个有害突变基因座相联系，随后在频率上下降。所以，有性生殖种群中的自然选择趋向于剔除提高突变率的等位基因，因此突变率会向最小但可接受的水平演化，尽管突变是一个物种长期生存所必需的。因此，多数进化生物学家认为，突变的存在对于大多数生物而言并非适应性的，而是 DNA 不完美复制的副产品，这种副产品要么不能提高生物的适合度，要么通过付出极大成本来提高适合度（Leigh 1973; Sniegowski et al. 2000）。更为精确的复制似乎是要付出代价的：在一个实验中，一种 RNA 病毒发生了能够降低突变率的遗传变化，同时也导致了其增殖率的下降（Elena and Sanjuán 2007）。

在某些大肠杆菌的自然种群内，增变等位基因的频率相当高。由于大肠杆菌主要以无性生殖为主，实验种群中增变等位基因的频率增加直至被固定是可以理解的（图 15.1）。业已表明，这些增变等位基因频率的增加源于其与新的有利突变的连锁且发生搭车效应的结果（Shaver et al. 2002）。

有性生殖与无性生殖

有性生殖（sexual reproduction）一般指由配子所携带两个基因组的结合（syngamy），这个过程一般要经历减数分裂和配子的形成。有性生殖过程通常包括两个个体之间的交配，但许多植物和其他一些生物可以通过自体受精完成。有性生殖几乎总是包括等位基因的分离（segregation）和基因座间的重组（recombination），尽管重组的程度千差万别。大多数有性生殖物种有雌、雄性之分，它们产生的配子在大小上有所不同，这也形成了异配生殖（anisogamy）。一些同配生殖（isogamous）物种，如衣藻和其他单细胞真核生物，它们的配子具有相同的大小，这些物种形成不同的交配型（mating type），但不存在性别之分。有些物种，其个体性别是分离的，也就是说每一个体要么是雌性要么是雄性，如柳树和哺乳动物，称为雌雄异株（体）的（dioecious 或 gonochoristic）；而某些物种如玫瑰和蚯蚓，每个个体可以产生两种类型的配子，称为雌雄同株（体）的（hermaphroditic）或同性的（cosexual）。

无性生殖一般通过营养繁殖（vegetative propagation）进行，即通过一组细胞来产生后代，如植物通过横走茎和匍匐枝繁殖，或孤雌生殖（parthenogenesis），即通过单个细胞产生后代。最常见的单性生殖或孤雌生殖方式是无融合生殖（apomixis），这是一种减数分裂受抑制而通过未受精卵细胞产生后代的方式。这些后代的基因型同母本完全一致，除非卵细胞形成过程中产生了新的突变。无性生殖所产生后代的基因型基本相同，这些后代个体可以称之为无性系或克隆（clone）。

在某些类群中，重组和生殖方式可以演化得十分迅速。通过对实验室中的果

蝇种群施加人工选择，研究人员改变了一组特定基因位点的交换率，从有性生殖的祖先中建立了孤雌生殖的品系 (Carson 1967; Brooks 1988)。无性生殖的品系往往从有性生殖的祖先中产生，在许多有性生殖的植物和动物中都发现了无性生殖现象。然而，那些已演变成无性生殖的种群其有性生殖特征似乎在急剧退化，因此无性生殖个体在生殖方式上不太可能逆转回到有性生殖 (Normark et al. 2003)。一些物种是兼性的，同时具备有性生殖和无性生殖方式：除了在某些特定季节或胁迫条件下进行无性生殖外，其他时间都进行有性生殖。

性的悖论

重组和性的利与弊

重组和性存在的传统解释是它们增加了遗传变异 (即各种各样的基因组合)，从而促进了物种的适应性进化并降低了灭绝的风险。真核生物的系统发生证据表明，大多数无性生殖谱系起源于其有性生殖祖先，因为它们还时常保留曾经具有性机能的构造，这的确是性具有长期优势性的体现。蒲公英属的 *Taraxacum officinale* 是一个典型的例子，其完全靠无融合生殖繁衍后代，但与蒲公英属的某些有性生殖种类十分相似，具有不育的雄蕊以及亮丽的花瓣状结构，而这些结构在有性生殖物种中是用来吸引传粉昆虫的 (图 15.2A)。如果一个孤雌生殖的谱系能存活几百万年，它应该同有性生殖祖先存在极大差异，在形态学和生态学上成为一个不一样的分支。在多样性如此之高的真核生物中，被证明产生于单性生殖祖先的物种十分稀有，仅仅发现于一些单细胞生物以及少数几种多细胞生物中，例如蛭形轮虫 (图 15.2B; Normark et al. 2003)。大多数无性生殖谱系随时间的推移都会灭绝，这也是当今为何很少存在古老的无性生殖生物的原因。

大多数孤雌生殖谱系近期的起源历史表明，性的存在能降低灭绝的风险。如果这是其普遍存在的原因，那么性可能是为数不多的受群选择影响的进化特征。但是重组和性也具有极其严重的“选择”缺陷，以至于性的存在被认为是一个真正的谜团 (Otto 2009)。首先，重组会减少遗传变异，而不是增加。例如，导致数量性状变异的多基因间的重组最终得到的是一个近似正态的频率分布，在这种

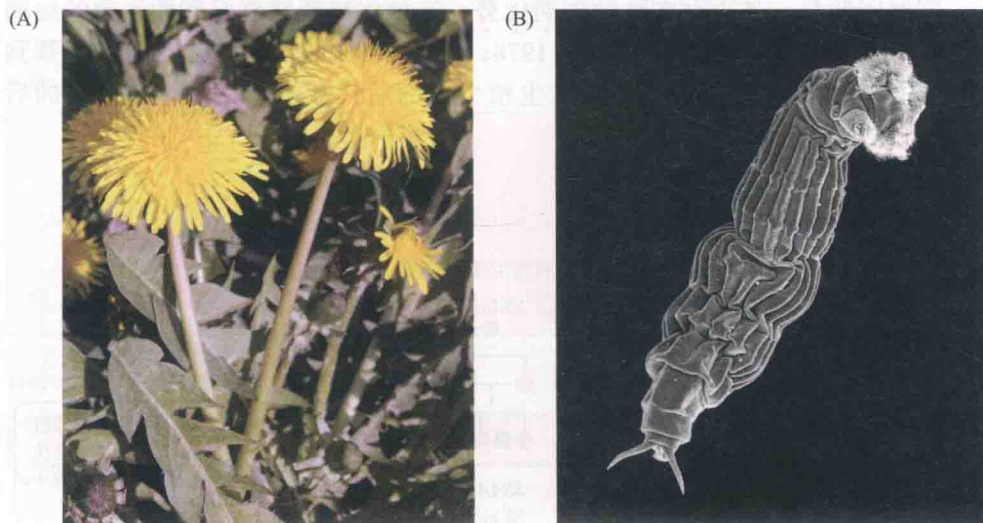


图 15.2 大多数无性生殖真核生物是新近才由有性生殖祖先演化而来的。(A) 蒲公英属的 *Taraxacum officinale* 的繁殖方式只有无融合生殖。色彩艳丽的花朵能吸引传粉昆虫，同时表明这个物种的无性生殖是新近演化出来的。实际上，许多种类的蒲公英都营有性生殖。(B) 蛭形轮虫 (*Rotaria tardigrada*) 的扫描电镜照片。这种轮虫在后生动物中十分不寻常，显然它在很长一段时间内都行孤雌生殖。(B 来自 Diego et al. 2007)

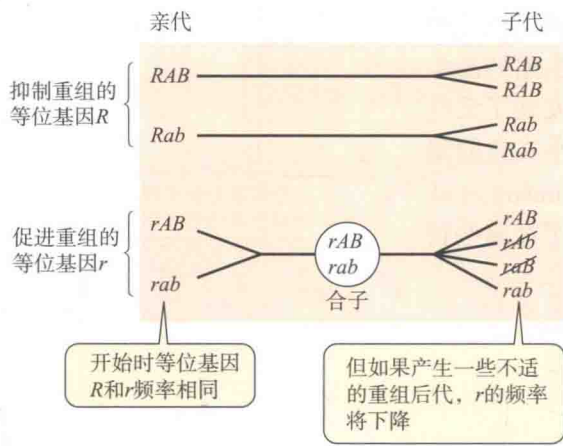


图 15.3 重组破坏了等位基因的适应性组合。如果基因型 Ab 和 ab 比 AB 和 ab 的适合度更低，促进重组的等位基因 r 将因自然选择而被筛选。亲代拥有 R 的两个拷贝和 r 的两个拷贝。抑制有性生殖和重组的等位基因 R 的频率升高，因为它同高适合度的 AB 、 ab 基因型相关联。

分布中极端表型是罕见的（见图 9.22）。相比之下，无性生殖种群的表型频率分布可能出现各种可能，比如两个极端的表型都十分丰富。重组的一个严重缺陷是，它破坏了等位基因间的适应性组合，无论是基因内部还是基因之间都是如此。如果等位基因的杂合组合是最优的，具有这种组合的无性生殖母本其所有后代都将是这种杂合子，而有性生殖将会产生一些适应性低的纯合子（如镰状细胞贫血）。举个两基因座的例子，在报春花 *Primula vulgaris* 中携带 GA 基因组合的表现型为短花柱和长雄蕊，而纯合的 ga 个体表现为长花柱和短雄蕊（见图 9.21）。这些基因型都是适应性的，之间可以互相杂交。然而，重组会产生杂合子，如 Ga ，这种基因型的个体同时拥有短雄蕊和短花柱，授粉成功率较低。一般来说，无性生殖能保存适合度高的基因组合，而有性生殖则使

这些基因组合分离，减少了它们之间的连锁不平衡。在一个稳定不变的环境中，那些促进重组的等位基因频率将下降，因为这些基因往往同那些降低适合度的基因型相联系（图 15.3）。

有性生殖还存在另外的缺点，为什么会有这些缺点成为了生物学界最大的难题之一（Lehtonen et al. 2012）。它带来的生态成本包括时间、精力以及在寻找、争夺和选择配偶过程中产生的风险，此外还有感染传染病的风险。在靠细胞分裂增殖的同配生殖生物中，减数分裂耗费的时间是有丝分裂的 5 到 100 倍，降低了繁殖成功率。异配生殖的物种需要承担一种特殊的负担，即产生雄性的成本，通常简称为性成本（cost of sex）。想象一下两个雌性的基因型，一个有性生殖，另一个无性生殖。营无性生殖的雌性后代都是雌性（它们继承了母本的性别决定基因）。如果有性生殖个体与无性生殖个体拥有相同的繁殖力，那么到孙代时有性生殖雌性的后代数将只有无性生殖个体的一半（图 15.4）。因此无性生殖基因增长率将是有性生殖基因增长率的两倍，如果一个无性生殖型的突变等位基因发生于有性生殖种群中，它将会被迅速固定 [如果一个种群中雌性个体占优势，或雄性有助于雌性繁殖的成功，例如亲代共同抚育后代，性成本会较低（Lehtonen et al. 2012）]。当然，从长远来看，通过无性生殖的演化可能会导致灭绝，但仅仅用灭绝的频繁发生来解释“有性生殖种群内的无性生殖基因型无法被取代”的观点是值得怀疑的，这是由于无性生殖还有其他的双重选择优势。

因此问题是，是否存在性的短期优势，这种优势能够克服有性生殖的短期劣势（Williams 1975；Maynard Smith 1978；Otto 2009）。其中的难点在于如何找到一种条件，使得在较少世代内有性生殖个体的后代数多于无性生殖个体的后代数。

图 15.4 有性生殖的成本。该图显示了一个编码有性生殖等位基因 (S) 与编码无性生殖的等位基因 (s) 相比存在的一种劣势。圆形代表雌性，方形代表雄性。每个雌性产生四个同等健康的后代。在两类雌性数量相等的种群中， S 等位基因的频率迅速下降，因为它的后代有一半是雄性。

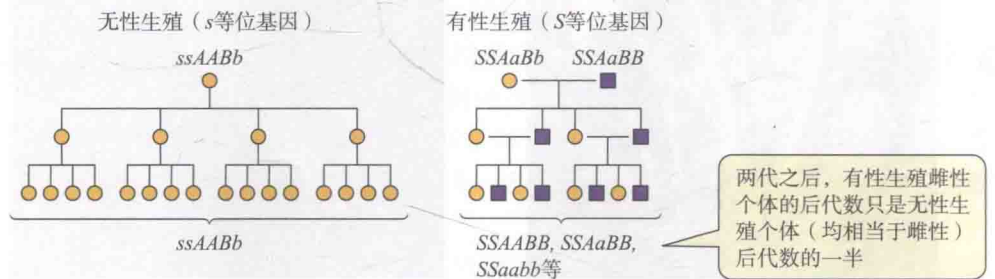
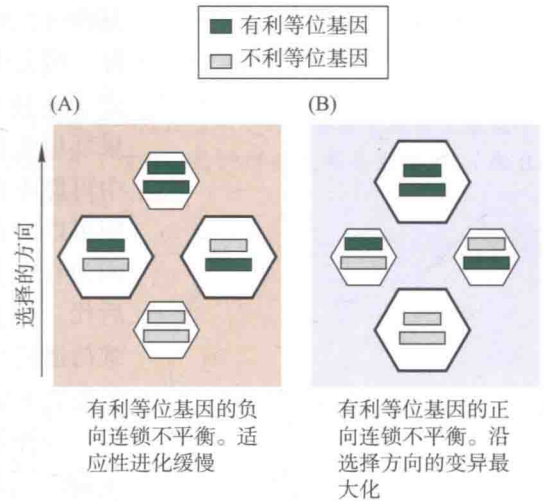


图 15.5 连锁不平衡 (LD) 如何影响种群对选择的反应。长条带和短条带分别代表两个不同的基因座, 每个基因座都有一个有利的 (绿色) 和不利的 (灰色) 等位基因。六边形是基因组合, 大小与其在种群内的基因组合频率成正比。(A) LD 是不利的 (即有利等位基因同有害等位基因相关联), 如大的六边形位置所示。大部分遗传变异方向与选择方向成直角, 所以适应性的演化十分缓慢。(B) 有利的 LD (两个有利等位基因相连锁) 如大的六边形位置所示, 遗传变异方向尽可能与选择的方向一致。一个可能的结果是这个有利的双位点基因型迅速被固定。(来自 Poon and Chao 2004)



性与重组优势的假说

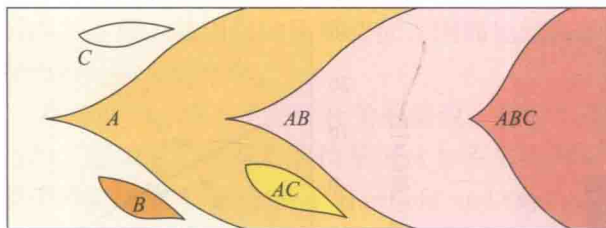
在有关重组与性的众多流行解释中, 一个共同的主题就是重组打破了连锁不平衡, 这样一来既会产生有害的基因组合, 也会产生有益的基因组合, 从而增加适合度的变异 (图 15.5)。导致有性生殖的等位基因可能会因为被适合度高的基因型携带从而在频率上增加。

定向选择下的适应 性最明显的优势在于, 它通过新的突变或稀有等位基因的组合来创造新的基因型, 从而更快地适应新的环境 (图 15.6)。在无性生殖种群中, 有利突变 A 和 B 的组合只有可能通过携带 A 突变的世代中出现第二个突变 (B) 而实现 (反之亦然)。此外, 携带有利突变的无性系个体数可能会增加, 而当另一个更加有利的突变出现在其他无性系后, 原来的无性系个体数又会下降 (注意图 15.6 中种群 1 内基因型 AB 替代基因型 AC)。这种克隆干扰 (clonal interference) 过程 (Gerrish and Lenski 1998) 在病毒和细菌的实验种群中已经被描述 (如 Miralles et al. 1999)。相比之下, 在有性生殖种群内发生在不同谱系的突变可以组合得更加迅速。然而这种进化速率的差异取决于种群规模。在小种群中突变十分少以至于可能在第二种突变 (B) 出现前第一种突变 (A) 就被固定了, 无论有性生殖种群还是无性生殖种群都是如此。恰好这种模式在实验室的莱茵衣藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 种群内被观察到了: 有性生殖种群演化出更高适合度的速率要快于无性生殖种群, 但这种差异仅发生于大种群中 (Colegrave 2002)。然而, 定向选择不大可能作为有性生殖普遍存在的原因, 因为它不够频繁, 不足以抵消无性生殖的短期优势。

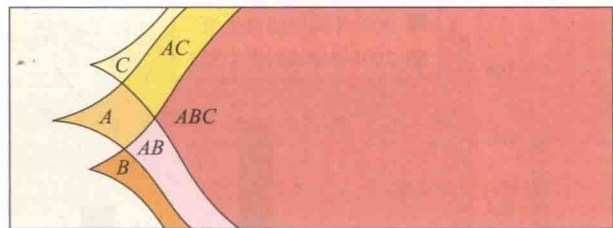
对不同环境的适应 假设一个多基因性状正处于稳定性选择之下, 但其最优性状状态也会随环境的变化而发生波动 (Maynard Smith 1980)。让我们假设等位

图 15.6 重组对进化速率的影响。 A 、 B 和 C 都是同样有利的新突变。在无性生殖种群中 (1 和 3), 基因组合 AB (或 ABC) 不会出现, 直到已经携带有第一种突变 (A) 的谱系中出现第二种突变 (如 B)。在大的有性生殖种群 (2) 中, 重组可以使相互独立的突变迅速组合到一起, 因此能更迅速地获得适应性。然而在小的有性生殖种群 (4) 中, 有利突变发生的间隔太长以至于种群适应速度并不会比无性生殖种群更快。注意种群 1 中的一个无性系冲突的例子: 当适应性更高的基因型 A 和 AB 增多后, 有利基因型 B 、 C 和 AC 则从种群中被清除。(来自 Crow and Kimura 1965)

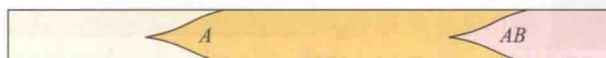
种群1: 大, 无性生殖



种群2: 大, 有性生殖



种群3: 小, 无性生殖



种群4: 小, 有性生殖



时间

时间

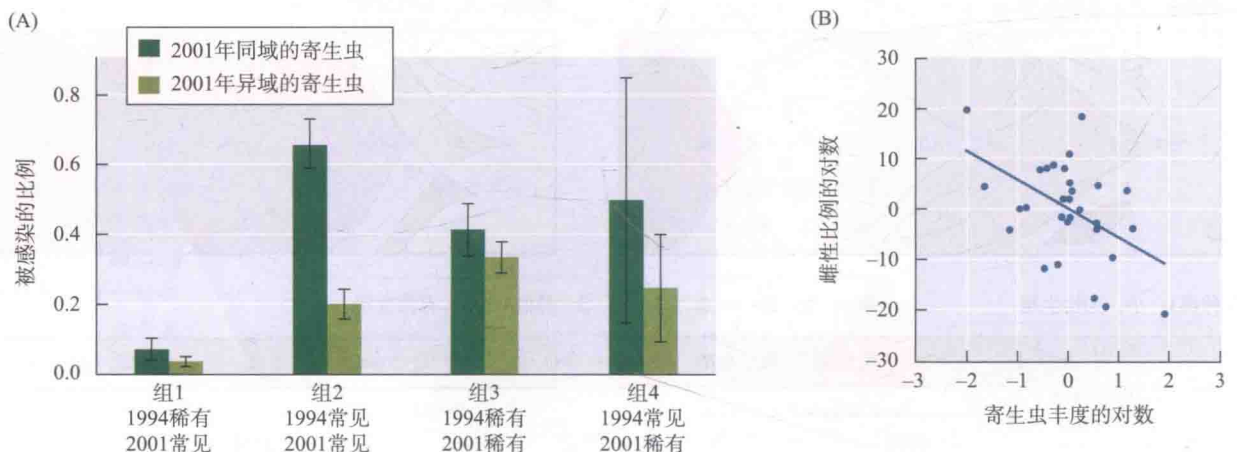
基因 A 、 B ……能提高某些特征，如体型大小，而等位基因 a 、 b ……减小这些特征。偏爱中等体型的稳定性选择减少了体型变异并在具相反作用的等位基因间构建了连锁不平衡，因此 Ab 和 aB 等组合在种群中会过量存在（见第 13 章）。如果环境变化导致大体型更能适应环境，例如基因型为 AB 的个体在无性生殖种群中可能不存在，但在有性生殖种群中由于连锁不平衡被打破而出现。这种能力不但可以为有性生殖提供一个长期的优势（更高的适合度），还可以提供短期优势，因为有性生殖的亲代相较于无性生殖亲代可能留下更多可以在多变环境中生存的后代。如果这个假设成立，它的选择机制必然会频繁地波动，并且有一些因素来维持遗传变异，因为一个恒定最佳表型的长期稳定性选择机制将使基因型向纯合子发展（如 $AAbb$ ）。

一种普通的解释是，遗传变异得以维持，有性生殖受到青睐，是由于与寄生生物之间存在着协同进化（见第 19 章）。随着一个抗性宿主基因型（如 $ABCD$ ）的频率升高，寄生生物也会演化出能寄生于该基因型的寄生基因型。而那些寄生于不常见基因型（如 $abCD$ ）的寄生基因型也将趋于稀有，因此拥有不常见基因型的宿主将因不受感染而获得更高的适合度，从而得以兴盛。宿主与寄生生物之间协同进化的循环往复使得有性生殖被选择，因为它可以持续不断地产生稀有的等位基因组合。

虽然这种假说可能需要很强的选择，而且不能给有性生殖的优势种一个普适性的解释（Otto and Nuismer 2004），但依旧十分吸引人并有相当多的支持者。Curtis Lively 及其团队对无性繁殖个体和有性繁殖个体兼有的被吸虫感染的淡水蜗牛 *Potamopyrgus antipodarum* 种群进行了研究（Lively and Dybdahl 2000; Jokela et al. 2009）。在七年的研究过程中，原本常见的无性系变得稀有，而原本稀有的无性系却变得常见。七年的实验表明，原本常见的无性系较之稀有无性系更容易受到吸虫感染，因为吸虫已经适应了更广布无性系（图 15.7A）。尽管吸虫种群所施加的选择有变化，但有性生殖蜗牛的个体数在这个时期变化并不大。此外，在吸虫更加丰富的蜗牛种群内有性生殖基因型的频率更高（图 15.7B）。

Levi Morran 及其团队（2011）在实验室的秀丽隐杆线虫种群中直接证明了宿主-寄生虫之间的协同进化，该线虫种群由雄性线虫和三种类型的雌雄同体线虫组成。一种类型繁殖只能通过自交，另一种专行异型交配（和雄性交配），还有一种野生型兼具自交和异交。所有三种类型的种群在 30 代内都是在无菌环境中（控制条件）培养的，要么和一种单一且不能进化的致死病原菌株共存，要么和一种可以与受其感染的线虫协同进化的菌株共存。结果显示，异交率在与病原

图 15.7 不断进化的寄生虫导致宿主种群发生进化变异及出现对有性生殖的选择。(A) 2001 年开展的宿主蜗牛和一种寄生吸虫的感染实验：四组具有相近基因型的蜗牛种群接种同域（与蜗牛来自于同一湖泊）吸虫和异域吸虫后被感染的比例。组 2 和组 4 基因型在 1994 年十分常见且易受感染，特别是易被同一地区的吸虫感染，而组 1 基因型曾经很罕见但具抗性，在 2001 年变得很常见。(B) 在寄生虫数量比较多的蜗牛种群中，其有性生殖个体的比例更高，如图所示这些种群中无性生殖雌性的比例降低了。（A 来自 Jokela et al. 2009；B 来自 Jokela and Lively 1995）



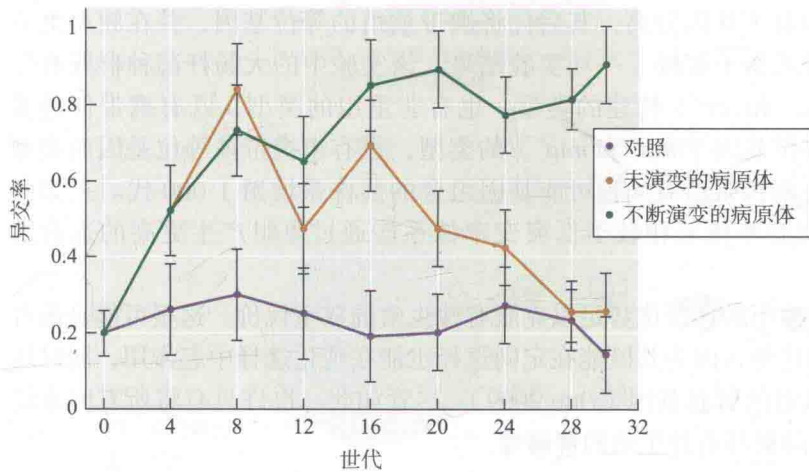


图 15.8 在变化的环境中重组可能是有利的。三种不同条件下线虫 *C. elegans* 实验种群的异交率变化：与病原体维持协同进化的线虫种群异交率迅速增加，而那些暴露于基因型不变的病原体中或者未暴露于病原体中（对照）的种群异交率并未增加。（来自 Morran et al. 2011）

菌协同演化的线虫种群中急剧升高，这种情况没有在其他类型处理中发现（图 15.8）。

区分有利与有害突变 由于有限种群内的遗传漂变，重组可以通过将有利基因同其他基因座上的有害基因分离来提高适合度。这个想法最早由 Herman Muller 于 1964 年提出的，他曾因发现了辐射诱变效应而获得了诺贝尔奖。他的假说已经被命名为缪勒氏齿轮（Muller's ratchet）（图 15.9）。在无性生殖种群中，不同位点上的有害突变构成了一连串携带有 0, 1, 2, ..., m 个突变的基因型。后代个体通常比它们的祖先携带更多的突变 [因为新突变的产生，从而导致了更大的突变负荷（mutational load）]，而不是更少。因此，那些零突变种群随着时间的推移逐渐减少，因为种群内的成员不断产生新的有害突变。此外，由于遗传漂变，这些零突变类型可能会由于随机因素而消失，尽管其适应性很强。种群越小就越有可能发生，因此所有剩余的基因型都至少携带有一个有害突变。迟早有一天，在同样的遗传漂变过程中，所有携带一个有害突变的个体也将消失，剩下的基因型都至少携带两个有害突变。优良基因型不断随机丢失是一个不可逆的过程。适合度下降可能导致种群规模持续减少，这反过来又增加了携带最少突变的基因型由于遗传漂变而丢失的概率。因此适合度加速下降（一种“突变崩溃”）可能将种群引向灭绝（Lynch et al. 1993）。相比之下，有性生殖种群可以通过重组将有害突变与有利基因相结合以产生最少的突变携带基因型。Nancy Moran (1996) 表明缪勒氏齿轮理论解释了无性生殖细菌 *Buchnera*（一种蚜虫的内共生菌）基因组的许多特征，例如比较高的非同义突变率而不是同义突变率。

Sarah Otto 提出了一个相关的假说：有性生殖和重组是有益的，因为它们将有利等位基因从与不太有利等位基因的关联中释放出来（Otto 2009; Hartfield and Otto 2011）。由于有限种群内的遗传漂变和回复突变，有利等位基因同其邻近位点上的有害等位基因之间产生了连锁不平衡，这种关联阻碍了有利等位基因的增加。这种现象被称为希尔-罗伯逊效应（Hill-Robertson effect）（Hill and Robertson 1966）。那些携带能提高重组基因的个体将产生更多后代，因为它们的有利基

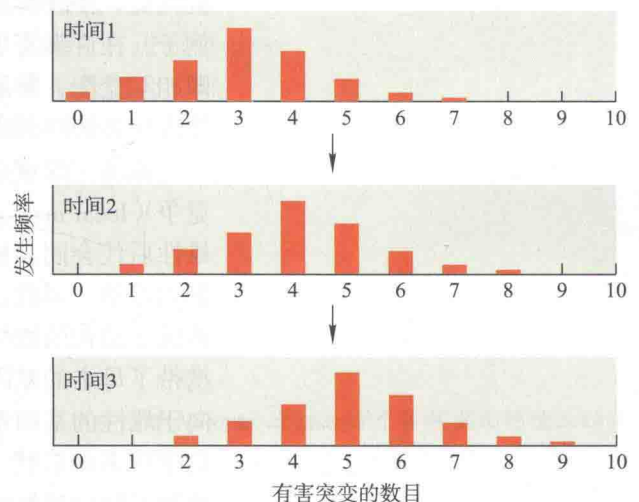


图 15.9 缪勒氏齿轮。该图显示在无性生殖种群内携带不同数量（0~10）有害突变的个体在三个连续世代内的频率变化。携带最少突变的个体（最上部的曲线图为 0，中间是 1）由于遗传漂变或获得新的突变随时间而消失。在有性生殖种群内，无有害突变类型的个体可通过重组重新产生。（来自 Maynard Smith 1988）

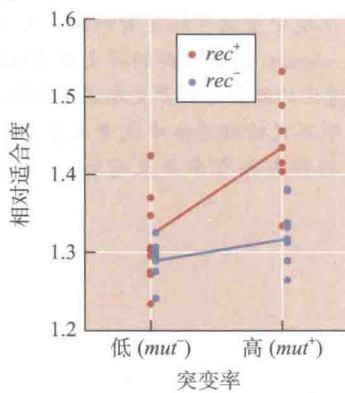


图 15.10 重组通过重新组合基因组上有利和不利位点来提高适合度。携带重组等位基因 (rec^+) 的大肠杆菌菌株比不携带该等位基因的菌株有更高的适合度, 尤其当突变率受突变等位基因 (mut^+) 影响而升高时。(来自 Cooper 2007)

因将与其邻近的有害基因分离, 其后代将携带重组的等位基因, 并在频率上不断增加。这种模式似乎解释了一项实验结果, 该实验中的大肠杆菌种群既有等位基因重组 (rec^+ 和 rec^-) 构建的类型, 也有非重组的类型, 既有携带促进基因组突变率的等位基因 (mut^+ 和 mut^-) 的类型, 也有未携带该等位基因的类型 (Cooper 2007)。将携带所有 4 种可能基因组合的菌株系增殖 1 000 代。正如假说所预测, 高突变率株系相较于低突变率株系能通过重组产生更高的适合度 (图 15.10)。

这个模型中重组的选择优势足以克服有性生殖的双重代价。这很可能是最普遍且强大的重组优势, 因为其既能在定向选择也能在纯化选择中起作用, 同时还适用于整个基因组的所有基因 (Otto 2009)。尽管如此, 也许只有将所有因素结合起来才能最好地解释有性生殖的普遍性。

性别比与性分配

我们现在转到另一个问题上, 为何有些生物是雌雄同体, 而另一些是雌雄异体, 以及是什么导致了雌雄异体物种的性别比差异。为了解释这种差异, 某些生物学家提出了性分配理论 (Charnov 1982; West 2009)。

性别比 (sex ratio) 指种群内雄性个体的比例。在第 12 章中我们区分了种群中的性别比 [种群性别比 (population sex ratio)] 和一个雌性个体后代的性别比 [个体性别比 (individual sex ratio)]。在第 12 章中我们看到在一个大的随机交配种群内, 如果种群性别比是雌性占优, 那么导致个体性别比倾向于雄性的基因型将有优势, 反之亦然, 因为属于少数性别的个体平均而言要比属于多数性别的个体能产生更多的后代。个体性别比是 0.5 的基因型是一种进化稳定策略 (ESS), 因为在此情况下单个个体平均拥有的后代数最多 (见图 12.18)。

然而, 在一些物种中, 大种群内成员之间的交配并不是随机的, 反而在一些由一个或几个奠基者发展而来的小的地方种群中更随机一些。在经历一个或几个世代后, 小种群后代会进入大种群, 并开拓新的生境斑块, 如此循环往复。举个例子, 在许多寄生蜂物种中, 一个或几个雌性个体的后代产生于同一宿主, 并立即相互交配, 然后雌性后代立即分散开去寻找新的宿主。这样的物种往往拥有雌性占优势的性别比。

威廉·汉密尔顿 (1967) 解释了这样的“特殊性别比”, 他称之为地方交配竞争 (local mate competition, LMC) (Antolin 1993)。在大的种群中, 雌性个体的雄性后代会同其他雌性的雄性后代争夺交配权, 它们只在由其母本构建的地方种群内竞争。因此, 通过生产大量雌性后代, 并生产一定量雄性后代来满足受精, 确保了最初的雌性基因最大限度地传播。额外的雄性后代是多余的, 因为它们都携带了母本的基因。从另一角度来观察这种情况, 可以发现那些由个体性别比倾向于雌性的基因型所建立的种群, 相较于那些性别无倾向的种群而言, 能对种群贡献更多的后代 (和基因)。就整个种群而言, 不同种群间雌性后代数量的差异增加了倾向雌性的等位基因的频率 (图 15.11; Wilson and Colwell 1981)。一个种群的奠基者数量越少, 后代的性别比就越不平衡。根据这一假说, 小种群 (特征种群) 间的性别比是有差异的, 因为其等位基因的频率会随机变化 (D. S. Wilson 1975; Eldakar and Wilson 2011)。

汉密尔顿的假说对于进化理论而言是一个很好的例子, 在他提出后很长时间内获得了强有力的支持。例如, 拟寄生蜂 *Nasonia vitripennis* 的个体性别比受适

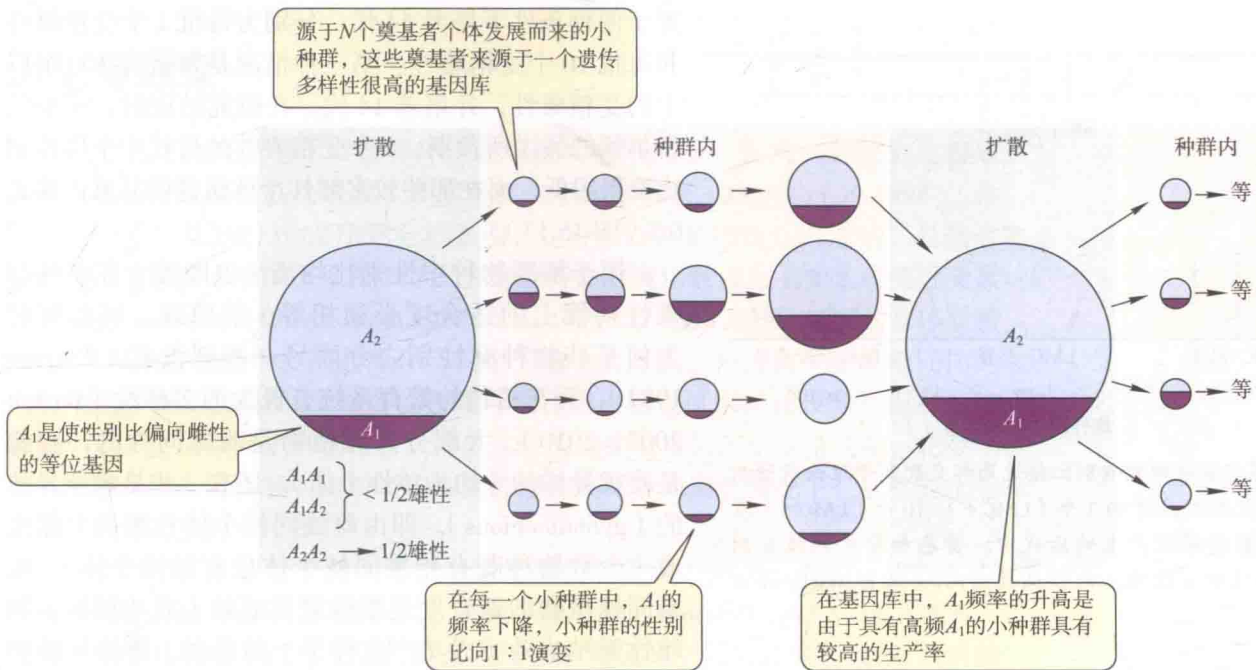


图 15.11 一个性别比偏向雌性种群的进化模型，该种群被划分为多个地方种群，但周期性形成散播集合体。 A_1 是使性别比偏向雌性的等位基因，每个圆中黑色部分代表该基因频率。每个圆的大小代表种群或地方种群的规模。这些地方种群都由一个遗传多样性很高的集合体中一个或几个奠基者发展而来。 A_1 的频率在这

些种群中各不相同。尽管经历多代后 A_1 在各种种群中频率都在下降，但 A_1 频率更高的种群其规模也更大，可能是由于产生了更多雌性的缘故。当这些种群产生新的个体时，它们将组建新的散播集合体，并且 A_1 的频率应该上升，这是由该等位基因的特点所决定的。(来自 Wilson and Colwell 1981)

应性的影响。一个或多个雌性的后代在蝇蛹发育成熟后立刻相互交配。基于以上理论，我们希望雌性产生更多的雌性后代，但也希望同一个宿主体内的性别比能与宿主上寄生蜂的家系数量协调增加。此外，如果第二只蜂在宿主上产卵时会发现之前寄生的痕迹，我们将看到它可以调整其个体的性别比以产生比第一个雌性更多的雄性后代。John Werren (1980) 计算了第二个雌性理论上的最优个体性别比，然后将蜂蛹置于两个不同品系（通过眼睛颜色突变来识别）的蜂上，进而检测第二只蜂的个体性别比。总的来说，所得数据同理论预测结果十分吻合（图 15.12）。另一项研究将个体性别比在遗传上多变的二斑叶螨（*Tetranychus urticae*）

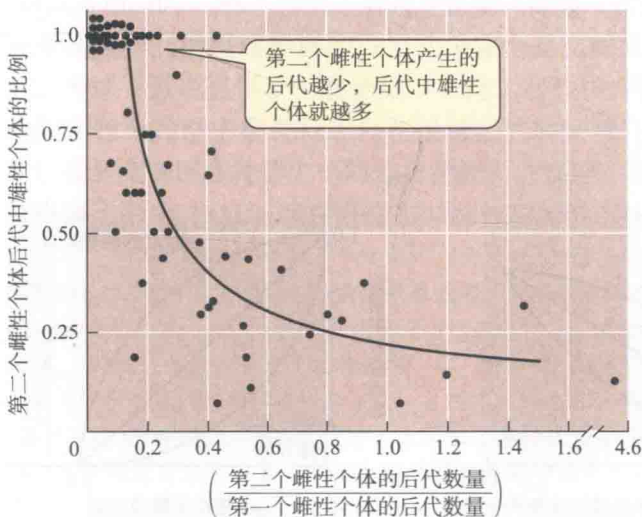


图 15.12 拟寄生蜂 *Nasonia vitripennis* 个体性别比的适应性调整，该寄生蜂的雌性通常与同一宿主上的雄性交配。图中的点表示宿主上第二个雌性（即在已经有一个雌性产卵的蝇蛹上产卵的雌性）的雄性后代与宿主上第二和第一个雌性后代之比之间的关系。曲线是第二个雌性后代性别比的理论预测。如果第二个雌性的后代只占宿主后代总数的很小一部分，则该雌性的最佳“策略”是产生更多的雄性后代，这可以使更多第一个雌性的雌性后代受精。正如预测的那样，第二个雌性的后代越少，其雄性比例越高。(来自 Werren 1980)

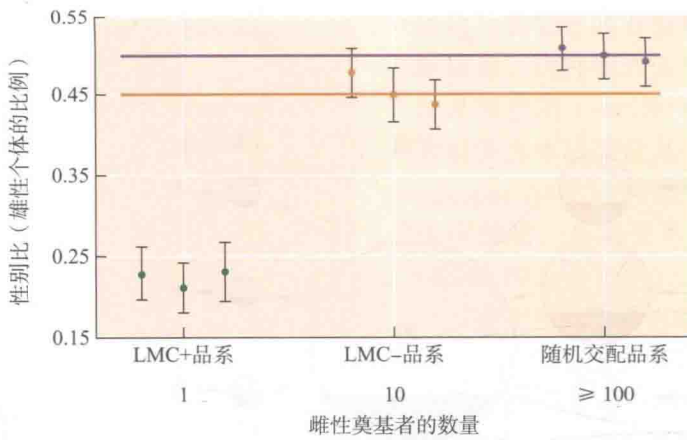
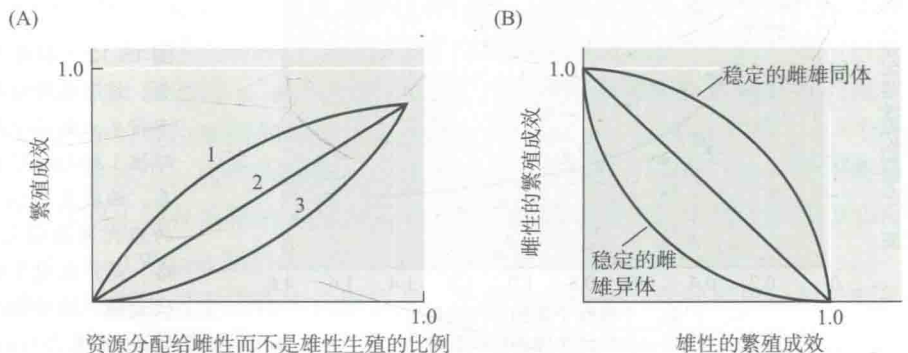


图 15.13 叶螨实验种群的性别比接近局部交配竞争理论所预测的最佳状态。交配发生于由 1 个 (LMC+)、10 个 (LMC-) 或超过 100 个奠基者雌性产生的后代中。黄色和紫色的线分别表示 LMC- 和随机交配品系的预期性别比。(来自 Macke et al. 2011)

图 15.14 性分配理论。(A) 个体的繁殖成效是分配给其中一种性机能 (在这里是雌性) 资源量的函数。越来越多的资源分配给该性别将分别导致生殖成效的减速 (图中曲线 1)、线性增长 (图中曲线 2) 或加速 (图中曲线 3)。(B) 通过雌性功能实现的繁殖成效与由雄性功能实现部分的对比图。由于资源需要在两性间进行分配, 所以个体需要权衡两性功能实现的繁殖成效。如果繁殖成效同分配的资源之间存在线性关系 (A 中曲线 2), 那么这种权衡关系也是线性的, 权衡曲线上每一点的雌雄性繁殖成效之和等于 1。如果繁殖成效对某一性别的资源分配而言是递减函数 (A 中曲线 1), 那么雌雄同体的适合度将超过雌雄异体生物 (一种性别的繁殖成效是 1.0 而另一种则是 0)。如果繁殖成效对资源分配而言是递增函数 (A 中曲线 3), 那么权衡曲线是下凹的, 此时雌雄异体是稳定的, 即雌雄同体的适合度要低于任何一种雌雄异体的适合度。(来自 Thomson 和 Brunet 1990)



置于两种条件下培养 54 代: 分别为每批 1 个受精雌性和每批 10 个受精雌性。第三种情况是每批有 100 个以上的受精雌性, 并培养 14 代。在研究结束时, 正如汉密尔顿的假说所预期, 1 个受精雌性的后代中个体性别比变得很低, 而在那些较多雌性个体组建的品系内接近 0.5 (图 15.13)。

用于解释物种中性别比均衡 (也即建立在雌性和雄性功能上的适合度必须相等) 的原理, 可以解释为何某些物种有性别之分而另一些则没有 (Charnov 1982)。开花植物的繁育系统有极大的多样性 (Barrett 2002, 2010): 大部分开花植物是雌雄同株的, 有些是雌雄异株的 (均为单性个体), 还有一些是雌全异株的 (gynodioecious), 即由雌雄同株个体和雌性个体组成 (少数物种既有雌雄同株个体也有雄性个体)。雌雄同株植物的适合度是雄性繁殖成效 (成功授粉) 和雌性繁殖成效 (成功产生种子) 的总和。雌雄异株物

种由雌雄同株祖先中发生的雄性不育突变 (形成雌性) 或雌性不育突变 (形成雄性) 演化而来, 这类突变导致某条繁殖成效途径被打断。然而, 种群中的单性突变 (如雄性不育的雌性) 可能会由于以下两种综合原因而得到增加。首先, 在自交十分普遍且近交衰退十分严重的情况下, 只能异交的雌性相对于雌雄同株个体可能拥有更高的适合度。其次, 如果一个雌雄同株个体在雌性功能 (如种子) 和雄性功能 (如花粉) 的能量和资源分配上存在某种权衡, 那么对某一生殖功能 (如雌性) 投入更多资源的个体与雌雄同株个体相比将拥有更高的适合度, 只要其生殖成效与资源分配直接相关 (见图 15.14 的曲线 3)。模型分析也表明, 如果雌性突变产生的种子比雌雄同株个体多两倍, 以弥补雄性功能的损失, 那么其数量就会增加。这种情况似乎适用于雌全异株的一种夏威夷灌木 *Schiedea adamantis*。这种灌木近 70% 的后代都由自花受精产生, 超过 60% 的后代出现近交衰退, 同时雌性个体产生的种子数是雌雄同株个体的 2.3 倍左右 (Sakai et al. 1997)。

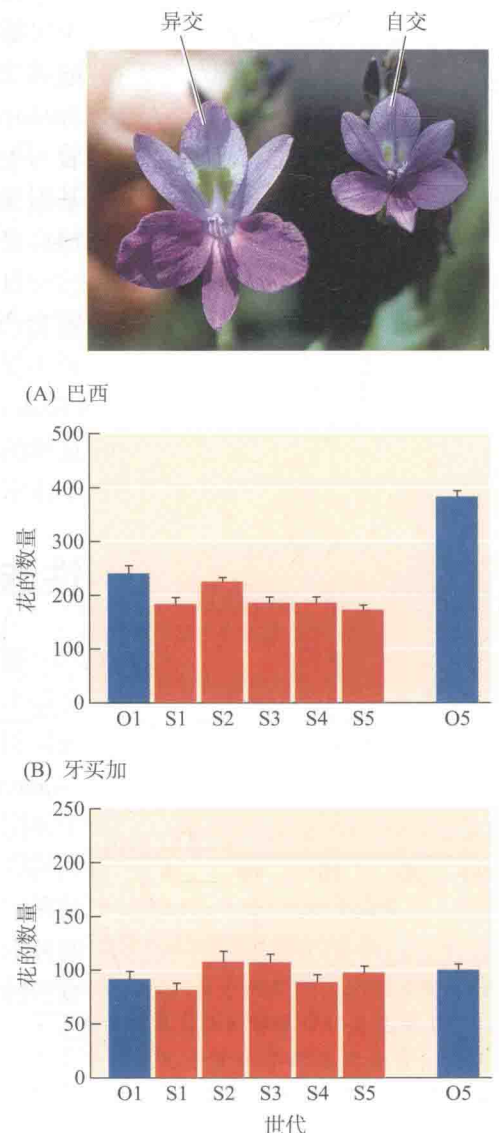
近交与远交

促进远交的特征包括雌雄异体、雌雄性功能不同步（如同一朵花上花粉成熟和散播早于或晚于柱头成熟）和多种自交不亲和机制（Matton et al. 1994）。自交不亲和等位基因的 DNA 序列分析表明，这种多态性是稳定且古老的，是通过平衡选择被保留下来的（见图 12.32）。这类特性的演化被认为主要是避免近交衰退（Charlesworth and Charlesworth 1978; Lloyd 1992）。然而，导致近交的自体受精（自交）现象在植物中多次起源，已发生了成千上万次，并且在一些雌雄同体的动物中也存在（如蜗牛）。许多植物既可以自花授粉也可以异花授粉，但有些植物如小麦，更加倾向于自花授粉。许多这种类型的植物只产生少量花粉，花朵小而不显眼且没有可以吸引传粉者的绚丽外形和气味。在某些情况下，这些花永远保持花苞状形态而不开放。

在动物中，减少近交的主要机制是繁殖前的驱离（prereproductive dispersal）和近亲交配回避（incest avoidance）：避免亲缘交配（Thornhill 1993），这不禁使人联想到人类社会中常被写入宗教教义和民法中著名的“乱伦禁忌”。近亲繁殖的实际发生率以及在社会禁忌中的解释是一个极具争议的话题。不同社会对近亲通婚的认可度也不尽相同（Ralls et al. 1986）。此外，近亲乱伦行为的发生率明显高于目前社会的普遍认识，特别是通过父亲或叔叔强加给年轻女性的性关注。这些结果不禁让人怀疑在我们人类（至少在男性中），是否形成了具有强烈遗传基础的对于乱伦行为的厌恶。一些人类学家认为异族通婚是一种社会策略，而不是一种遗传上的进化特性，因为这种不同家庭或大族群间的姻缘联系在很大程度上是基于更多的经济和其他利益的考虑。

近交增加了纯合度，且往往伴随着近交衰退，通常是由隐性或近隐性有害等位基因的纯合所致（见第 9 章）。相反，远交常表现出杂种优势（hybrid vigor 或 heterosis），因为每个隐性等位基因在杂合基因型中都被掩饰了。由于近交将隐性等位基因暴露于自然选择之下，这些隐性基因在一个持续近交的种群中将被剔除，所以种群的遗传变异会下降，而其平均适合度应该增加。因此一个长期自交的种群其适合度应该等于或高于一开始是远交的种群（Lande and Schemske 1985）。Spencer Barrett 和 Deborah Charlesworth（1991）对水生植物凤眼莲（*Eichhornia paniculata*）一个高度异交的巴西种群和一个几乎完全自交的牙买加种群进行了研究，为这一假说提供了一些证据。在这个实验中，种群繁殖五代之后，他们在每个种群中都进行了自花授粉，然后又对自交系进行了异花授粉。在异交的巴西种群中，随着自花授粉的实施，单株植物花的数量持续下降（图 15.15A），但在自交系异花授粉的种群中花的数量却戏剧性

图 15.15 近亲繁殖可能会剔除有害等位基因。相等数量的两组凤眼莲（*Eichhornia paniculata*）的花，A 组来自于自然异交的巴西种群，B 组来自于自然自交的牙买加种群。图中，O1 表示异交（或称远交）第一代，S1-S5 表示连续自交 5 代，O5 表示自交五代之后同组植物再相互异交。自然异交的巴西种群表现出了近交衰退现象（通过比较 S5 和 O5），而在远交中又表现出了杂种优势（O5），而天然自交的牙买加种群中则没有这种现象。数据表明牙买加种群中的突变负荷已经通过自交被清除。（来自 Barrett and Charlesworth 1991；照片由 S. C. H Barrett 惠赠）



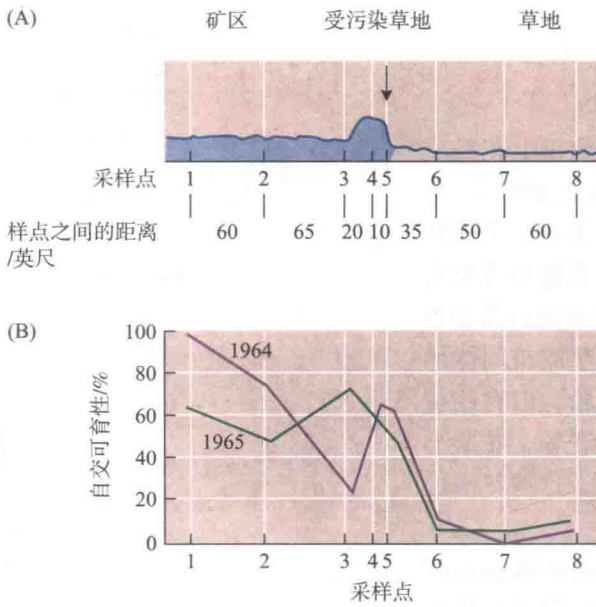


图 15.16 生长在矿山附近受铅和锌污染的黄花茅 (*Anthoxanthum odoratum*) 种群已演化出自花授粉的性状。(A) 受污染区域 (蓝色阴影) 与未受污染草场横切面上样点的位置和距离。(B) 人工套袋的花产生的种子, 套袋的花防止了异花授粉, 因此只能自花授粉。这个持续了两年的实验显示, 在受污染土壤上生长的植物更多营自花授粉。自交对这些植物是有利的, 因为它隔绝了植物未受污染的花粉, 使得后代能对重金属产生更高的耐性。1 英尺 = 0.3048 m。(来自 Antonovics 1968; McNeilly and Antonovics 1968)

地增加了。相比之下, 自花授粉的牙买加品系符合清除理论: 它们在自花授粉中没有表现出近交衰退, 同时在异花授粉中也未表现出杂种优势 (图 15.15B)。

由于异交种群在自交过程中适合度下降, 完全自交或以自交为主势必要克服近交衰退以及由于异花授粉所引起繁殖成功率的下降。自交的几种优势可以克服这些缺点。例如, 即使自交通常不利, 但它偶尔能产生高度适应的纯合基因型并迅速固定, 这种基因型通常具有能增加自交率的等位基因 (Holsinger 1991)。另一个可能性是自交可以“保护”局部适应的基因型以避免由于基因流和重组而产生的远交衰退 (outbreeding depression)。在过去几个世纪生长在矿山附近的黄花茅 *Anthoxanthum odoratum* 种群已经进化出了对重金属的高度耐性 (见第 13 章)。尽管与生长在未被污染土壤上的种群产生了分化, 但它们之间仍可以通过花粉进行基因交流。相对于低耐性种群, 一些高耐性种群自花授粉率更高, 它们已变得更加自交亲和 (图 15.16)。

自交最重要的优势可能是生殖保障 (reproductive assurance): 植物几乎肯定会产生一些自交的种子, 尤其是在缺乏传粉者、种群密度低, 或由于其他不利于异花授粉的不良环境。有大量的实例支持这个假说 (Wyatt 1988; Jarne and Charlesworth 1993)。例如, 自交在那些生长于恶劣环境中的植物物种中更加常见, 这样的环境常缺乏传粉者或传粉媒介没有保障, 或者岛屿上新建成的一些种群中个体密度十分稀疏。

性选择的概念

在有性生殖物种中, 交配成功是适合度的重要组成部分 (见图 12.3)。达尔文提出了性选择 (sexual selection) 的概念用来描述同性个体之间在性伴侣的数量或伴侣的繁殖能力方面的差异。这个概念现已引申到个体间对异性配子的竞争上 (Andersson 1994; Kokko et al. 2006), 但达尔文主要关注于雄性的繁殖成效, 取决于其配偶数量、配偶的繁殖能力以及交配过程中配偶卵细胞的受精比例。达尔文利用性选择这个概念解释了为什么雄性通常具有明显的性征, 而这些性征在有些情况下并不能提高生物的适合度, 如鲜艳的颜色、角、精心的装饰等。他提出了两种形式的性选择: 雄性为争夺雌性展开的竞争和雌性选择, 即雌性对雄性某些表型的偏好。一些其他的性选择机制也已被归纳出来 (表 15.1)。

表 15.1 性选择机制以及可能受青睐的特征

机制	受青睐的特征
同性竞争	面对竞争时提高成功率特征（如体型大、力量强、格斗武器、威胁信号）；避免与更强的对手竞争
择偶偏好	吸引性和挑逗性的特征；由异性提供的食物、领地或其他资源来提高繁殖成效
争夺	更早地搜索并占据繁殖场所；良好的感觉和运动机能
耐力的竞争	在多个季节保持繁殖活力的能力
精子竞争	取代对手精子的能力；产生丰富的精子；配偶保护或采取其他方式防止竞争对手同配偶交配
强制性	对强迫交配和其他强迫行为的适应
杀婴行为	有利于同性竞争的相似特征
敌对的	抵御交配过程中性抵抗的能力；卵细胞防止精子进入

来源：Andersson 1994；Andersson and Iwasa 1996。

之所以存在雄性的性选择是因为雌雄配子间的差异，即雌性通常产生相对较少且体积较大的配子（卵细胞），而雄性则产生较多且体积较小的配子（精子）。这种差异自动造成了不同性别之间繁殖策略的巨大差异：一个雄性可以同多个雌性交配，即便它同不合适的雌性交配后对其自身适合度的影响也往往较小，而雌性则不同，其所有卵细胞可能被同一个雄性受精，因此不合适的交配将导致其适合度显著降低。因此，当雌雄相遇后它们往往要权衡在繁殖利益上的冲突（Trivers 1972；Parker 1979）。此外，有效性别比（operational sex ratio），即同一时间内可进行交配的雌雄比例常常偏向于雄性，因为雄性可以更频繁地交配，而对于雌性而言繁殖的成本更高。由于精力和时间的限制，在一个繁殖季内雌性很难频繁地进行交配和繁殖（Kokko et al. 2006）。通常而言，雌性对于雄性（要为交配而竞争）来说是限制性资源，而雄性极少成为雌性的限制性资源。因此，交配成功率的变异，通常在雄性间要大于雌性间（图 15.17），事实上这也是性选择强度的一种度量指标（Wade and Arnold 1980）。同样的，卵细胞对于精子而言也是有限资源，由此产生了不同雄性精子间的竞争，或不同植物花粉间的竞争。

雄性间和精子间的竞争

雄性通常会为争夺交配权而相互竞争。一些物种的雄性完全通过打斗来竞争，它们通常拥有可以造成伤害的武器，如角或獠牙（图 15.18；Emlen 2008）。另一些物种则通过视觉上的展示来竞争，如明亮的颜色和其他装饰物。鸟类常通过羽毛图案和鸣叫来建立优势。例如雄性的红翅黑鹇（*Agelaius phoeniceus*）拥有独特的鸣叫声和亮红色的肩羽（Andersson 1994）。利用实验手段消声的红翅黑鹇可能会因“无法”恐吓入侵者而失去自己的领地，而入侵者也会被雄鸟鸣叫的录音给吓到。当领地的主人被移走并由肩羽被做过不同程度掩盖处理的雄鸟替换时，潜在的入侵者都回避拥

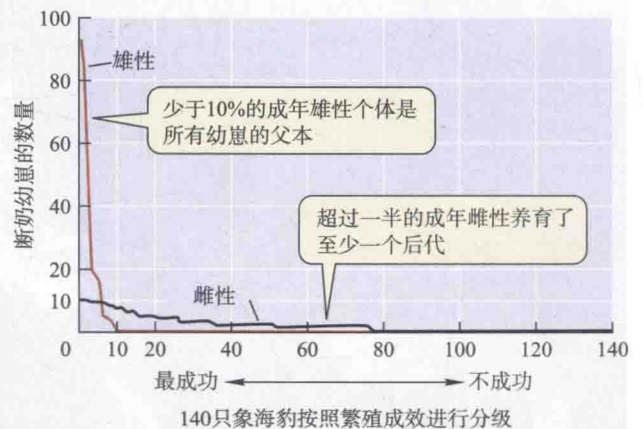
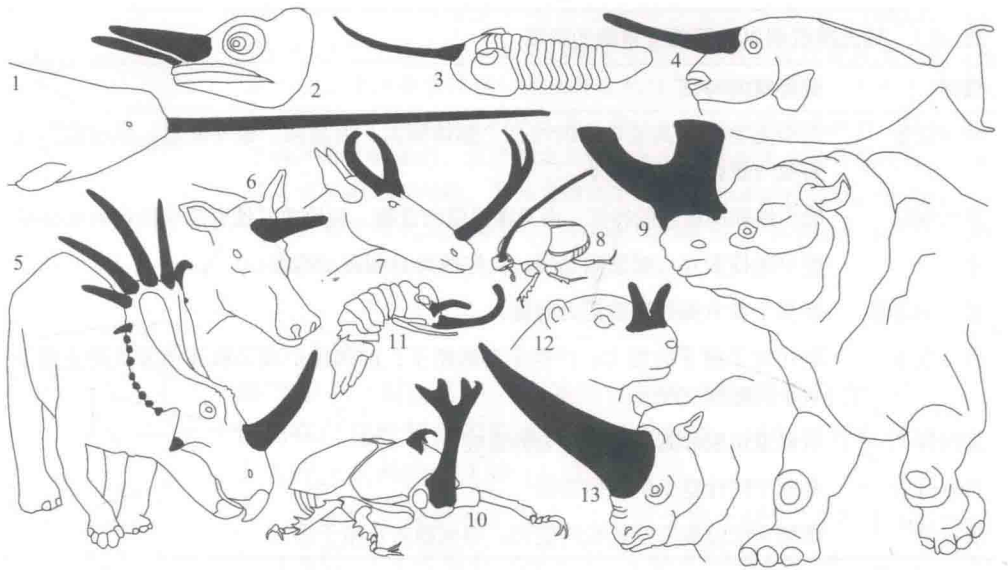


图 15.17 交配成功的变化。在象海豹中，少数占优势的雄性同其他雄性争斗以捍卫自己的雌性伴侣（见图 10.5）。通过记录 140 只象海豹在几个繁殖季的后代数量，结果显示雄性繁殖成效的变化要远大于雌性。（来自 Gould and Gould 1989，数据基于 B. J. LeBoeuf and J. Reiter）

图 15.18 角状结构在不同动物的雄性中独立进化，它们以此为武器来争夺雌性。这里展示了 13 种动物的角，包括一些已经灭绝的物种（带星号）：1. 独角鲸 (*Monodon monoceros*)；2. 变色龙 [*Chamaeleo (Trioceros) montium*]；3. 三叶虫 (*Morocconites malladoides**)；4. 独角鱼 (*Naso annulatus*)；5. 戟龙 (*Styracosaurus albertensis**)；6. 角猪 (*Kubanochoerus gigas**)；7. 奇角鹿 (*Synthetoceras* sp.*)；8. 蜣螂 (*Onthophagus raffrayi*)；9. 雷兽 (*Brontops robustus**)；10. 独角仙 [*Allomyrina (Trypoxylus) dichotomus*]；11. 等足类动物 (*Ceratocephalus grayanus*)；12. 有角的啮齿动物 (*Epigaulus* sp.*)；13. 板齿犀 (*Elasmotherium sibiricum**)。(承蒙 Douglas Emlen 惠赠插图)



有大块亮红色肩羽的雄鸟。

在雄性竞争的性选择中，对于大体型、强大武器和装饰物的定向选择可以导致一场“军备竞赛”，从而形成更加极端的性征。在羚羊及其近亲中，那些拥有更大型角的雄性在种群中的地位更高，也拥有更多的雌性伴侣。这些物种的性选择十分强大，有效性别比也是雄性占优势 (Bro-Jorgensen 2007)。如果这些大体型和争斗武器的生存代价变得足够大 (West-Eberhard 1983)，那么这种性征上的“升级”将会被相反的生态选择所限制。正如达尔文注意到的，在许多物种中存在颜色暗淡且没有夸张展示的雌性和未成年的雄性，这意味着成年雄性的那些性征在生态上是不利的。

雄性为争夺交配权而产生的竞争多种多样，其主要目的是降低其他雄性精子给某个或某些雌性的卵受精的可能性 (Thornhill and Alcock 1983; Birkhead and

Møller 1992; Simmons 2001)。许多种类的雄鸟会捍卫领土，防止其他雄性靠近它们的配偶。尽管如此，DNA 标记研究表明，许多物种中的大部分雌性都会同配偶外的其他雄性交配。许多蛙类、甲壳类和昆虫的雄性在交配过程中会紧抱雌性，不让其他雄性靠近直到雌性产生可受精的卵。一些种类的果蝇、蛇类和其他体内受精的动物，雄性的精液会在阴道内形成一个塞子，降低雌性对于其他雄性的性诱感力，或者降低雌性对进一步交配的接受力 (Partridge and Hurst 1998)。

雄性之间的性竞争可能持续于交配过程甚至交配结束后。在许多蜻蜓中，雄性的生殖器适合于从雌性生殖器内剔除前一个雄性的精子 (图 15.19)。在许多动物中，当两个或更多雄性的精子都有可能使卵细胞受精时，精子竞争 (sperm competition) 就发生了 (Parker 1970;

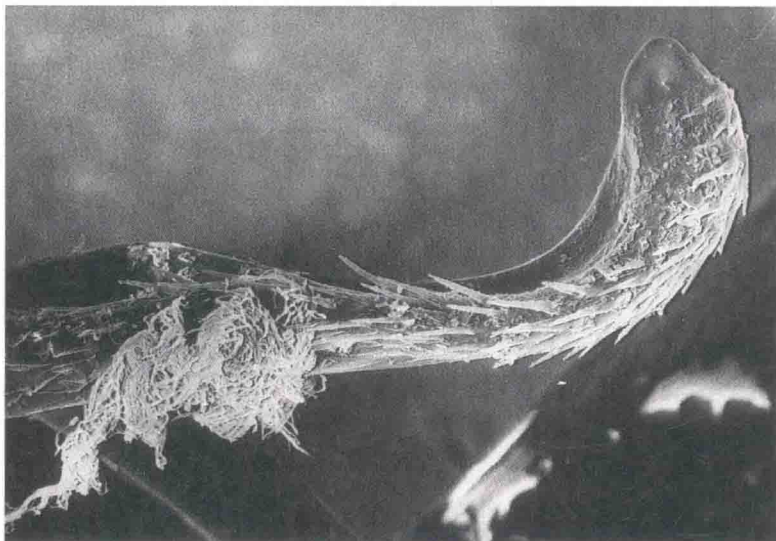


图 15.19 一个提高雄性受精成功率精巧结构的显微照片。这是黑翅蜻蜓 (*Calopteryx*) 阴茎末端结构的显微照片，展示了它刺状的毛和凝结成块的竞争者的精液。(承蒙 J. Waage 惠赠)

Birkhead et al. 2009)。在一些情况下，雄性是通过产生更多的精子来实现更高的繁殖成效。这就解释了为何一夫多妻制的灵长类动物比一夫一妻制的灵长类动物拥有更大的睾丸（见图 11.23）。精子优先（sperm precedence）现象常出现在许多昆虫及其他一些物种中，即大多数雌性的卵细胞只能被同它交配的雄性中的一位受精。在黑腹果蝇中，精子优先程度受雌性的遗传变异以及雄性在抵御和取代其他雄性精子能力方面的遗传变异所决定（Clark and Begun 1998）。精子间的竞争可以解释不同物种精子形态上的不同，例如某些昆虫的巨型精子。一种体长小于 3 mm 的果蝇 *Drosophila bifurca* 拥有目前已知动物中最长的精子，足足有 58.3 mm。

通过配偶选择达到性选择

在许多动物物种中，一种性别的个体（一般为雄性）会通过竞争来被另一种性别的个体所选择。通过配偶选择所导致性选择特征的进化引出了一系列进化生物学中最有趣的问题，同时也是十分热门的研究课题（Andersson 1994；Johnstone 1995；Andersson and Simmons 2006）。

许多动物的雌性会优先同拥有更大、更夸张性征（如体色、饰物、叫声或展示行为）的雄性进行交配。拥有长而艳丽尾羽的孔雀就是其中一个例子（图 15.20，也见图 11.10）。这些被优先选择的雄性个体在生态学上往往是不利的。例如，一种蟋蟀 *Teleogryllus oceanicus* 的雄性个体一起敲击翅膀产生鸣叫来吸引雌性，然而在夏威夷的考艾岛上，一种近期引入的苍蝇 *Ormia ochracea* 会利用蟋蟀的叫声来寻找猎物。Marlene Zuk 及其同事（2006）发现，在不到 20 个世代的时间内，蟋蟀种群几乎变得完全沉默：大多数雄性翅膀发生了变化，可能是由于单一突变而变得无法发声。系统发生研究揭示了许多在进化过程中性选择装饰不断消失的例子（Wiens 2001）。

受制于生态选择，雄性性状将会明显向夸张的程度发展，如果它们可以提高其交配成功率。但为何雌性会青睐于这些特征，尤其是这些特征往往会给雄性带来危险？对此，已有许多相关的假说。

配偶选择的直接利益

最少争议的假说适用于雄性为雌性及其后代提供直接利益的

图 15.20 雄性鸟类用于性展示的一些特征。(A) 蓝孔雀 (*Pavo cristatus*) 的尾羽。(B) 许多种雄性蜂鸟具有十分醒目的性展示特征，如在安第斯山高海拔地区发现的 *Ocreatus underwoodii* 拥有尾羽和展示白色的腿部。(C) 在新几内亚西部，雄性褐色园丁鸟 (*Amblyornis inornata*) 虽然体色是朴素的褐色，但其可以建造一个有独特结构的凉亭，有 1.5 m 宽，并且装饰着颜色各异的果实、真菌、甲虫翅膀和其他物品。雌性会优先同拥有复杂且多样装饰的雄性交配。凉亭并不是一个巢穴，雄性也不会帮助雌性及其后代。(C 由原作者惠赠)

(A)



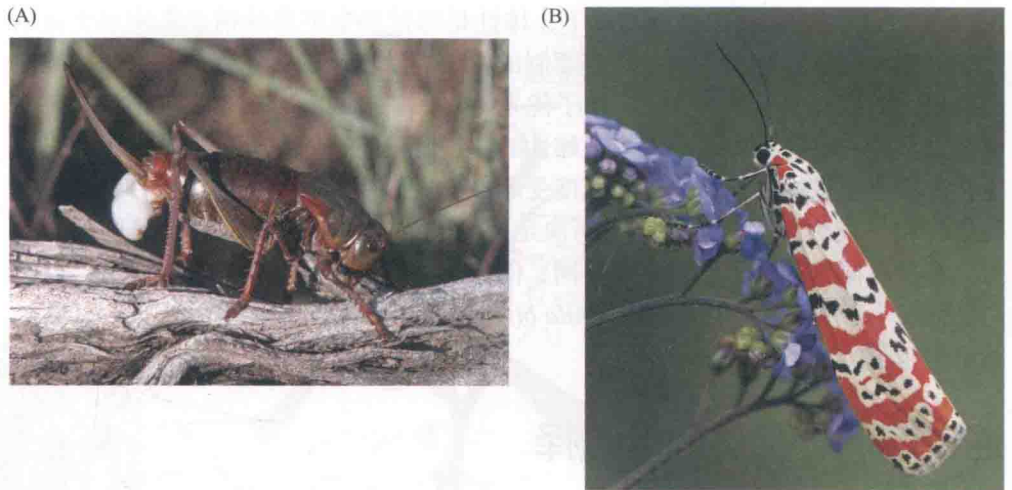
(B)



(C)



图 15.21 雄性为雌性提供直接利益。(A) 雄性蟋蟀 *Anabrus simplex* 生殖器开口处巨大的白色精囊是为其伴侣提供的“结婚礼物”，之后将被其吃掉。(B) 雄性星灯蛾 *Utetheisa ornatrix* 在交配过程中将给雌性传递生物碱。(A 由 John Alcock 惠赠)



那些物种，如营养、具备养育后代的资源领地或亲代抚育。在这种情况下，会有一种选择压力使雌性去识别某些与雄性资源相关的特征，并以此来辨别雄性是否是一个优秀的可以依靠的伴侣。一旦雌性的这种能力形成，它们将优先选择那些具有与众不同特征的雄性。例如，许多雄性昆虫会为雌性提供“求婚礼物”，这些由营养素和化合物组成的礼物常同精子一起传递给雌性（Gwynne 2008；图 15.21）。在一种表面华丽的蛾子 *Utetheisa ornatrix* 中，这些化合物包括从幼虫食物中分离出的生物碱，这种生物碱对于捕食者而言是有毒且令其生厌的，但对蛾子没有影响。这样，雌性就能为其卵提供它们自己分离的生物碱和交配过程中获得的生物碱。同时，雌性更倾向于同能释放更多性信息素的雄性交配，这种信息素是通过生物碱的代谢过程产生的，体型越大的雄性产生得越多。Vikram Iyengar 和 Thomas Eisner（1999）通过实验证实了这一现象，当雌性可以进行选择时，它们更青睐于体型大的雄性，并且同大体型雄性交配产生的卵被瓢虫捕食的概率要低，这大概是因为它们拥有更多的生物碱。在一些鸟类中，拥有动听叫声和鲜艳色彩的雄性会为后代提供更多的照顾。例如，拥有红色羽毛越多的家朱雀（*Carpodacus mexicanus*）越有可能为雏鸟带来食物（Hill 1991）。

没有直接利益的配偶选择

有关雌性偏好进化最困难的问题是如何解释那些被“选择”的雄性对雌性及其后代没有直接利益而仅仅提供基因的物种。在这种情况下，影响雌性伴侣选择的等位基因其频率的增减取决于雌性后代的适合度。因此，雌性可能间接受益于其对伴侣的选择（Kirpatrick and Barton 1997；Kokko et al. 2002）。在某些情况下，间接利益驱动的雌性选择的演化被一种明显的非适应性现象所辅助，即感官偏好。

感官偏好 很久以前动物行为学研究就发现，相较于普通的刺激，动物常对超常刺激表现出更大的反应。在配偶选择的背景下，这种对超常刺激做出反应的固有倾向被称为感官偏好（sensory bias）。系统发生分析表明，雌性偏好的进化有时会发生于雄性特征进化之前，仅仅由感官系统的变化导致（图 15.22A；Ryan 1998）。例如在剑尾鱼属（*Xiphophorus*）的某些种类中，部分雄性的尾鳍延长形成剑尾（图 15.22B）。Alexandra Basolo（1995，1998）发现，雌性对雄性剑尾的

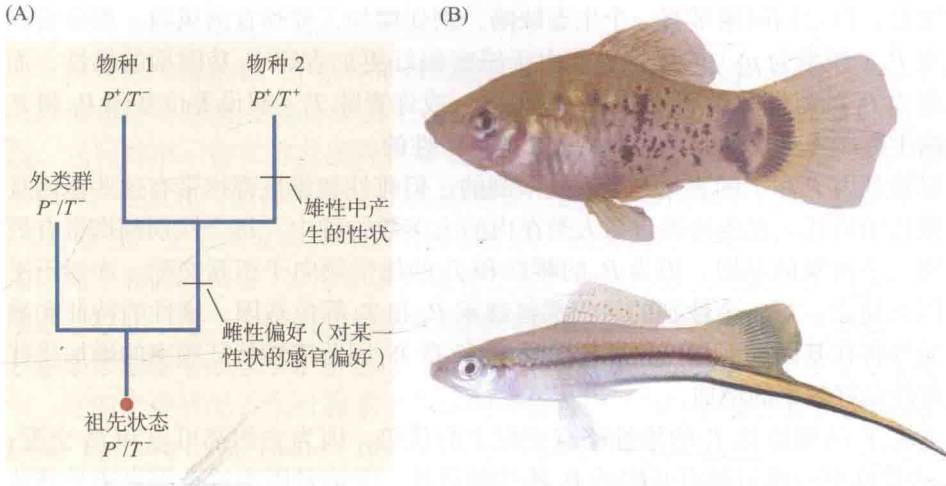


图 15.22 性选择中雌性交配选择出现感官偏好的证据。(A) 三个物种假想的系统发生历史, 这三个物种具备 (+) 或不具备 (-) 某雄性特征 (T) 以及雌性对该雄性特征的偏好 (P)。如果外类群都不具备 T 和 P , 说明这些特征是后来衍生的。如果 P 存在于物种 1 和 2, 而 T 仅存在于物种 2, 说明雌性偏好在雄性特征 T 出现之前产生。(B) 相关证据已经在花鳞科发现, 上面的物种缺乏剑状尾鳍而下面的则拥有这一特征。(A 来自 Ryan 1998; B 由 Alexandra Basolo 惠赠)

偏好不仅发生于拥有剑尾的剑尾鱼种类中, 还出现在一种缺乏剑尾的剑尾鱼种类, 以及与剑尾鱼属互为姐妹群且不具剑尾性状的锯花鳞属 (*Priapella*) 的物种中。事实上, 雌性锯花鳞比拥有剑尾的雌性剑尾鱼更加青睐剑尾这一性状。这种雌性偏好显然从这两个属的共同祖先演化而来, 当这种性状的突变出现时即产生了对雄性剑尾的选择。

这种感官偏好可能启动了性选择的过程, 而这种性选择也将导致更夸张的雄性特征和更极端的雌性偏好。这种过程的两个主要模型已经被提出。

失控性选择 这是 R. A. Fisher 于 1930 年提出的一种性选择模型 (也称为 “sexy son” 假说)。在这个模型中, 雄性性征和雌性偏好的进化一旦启动, 将成为一个自我强化、滚雪球式甚至 “失控” 的过程 (Lande 1981; Kirkpatrick 1982; Pomiankowski and Iwasa 1998)。根据这一假说, 雌性对雄性的选择对后代的生存并没有好处, 仅仅增加了其雄性后代的交配成功率: 雄性后代的交配成功率得以提高, 是因为它们从父代那里继承了吸引雌性的一些相关的雄性性状, 这些性状也是它们的父代吸引其母本的魅力武器。

试看这个模型的最简单式样 (图 15.23), 假设拥有 T_1 和 T_2 基因型的雄性的频率分别为 t_1 和 t_2 。 T_2 编码更加夸张的性状, 例如更

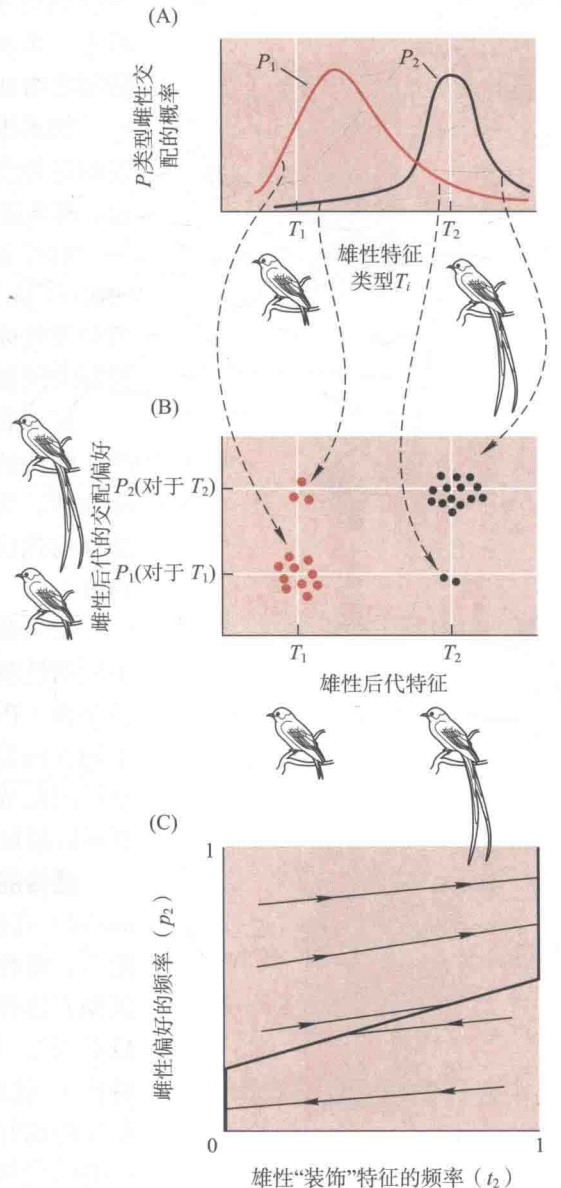


图 15.23 通过雌性选择而出现失控性选择的一个模型。(A) T_1 和 T_2 代表在某些特征上不同的雄性基因型, 例如尾巴的长度。 P_1 和 P_2 基因型的雌性对 T_1 和 T_2 有不同的偏好。(B) 通过交配使得下一代中雄性尾巴长度与雌性交配偏好这两个性状之间出现关联, 因此种群中它们之间建立起了遗传相关性, 即等位基因 P_2 和 T_2 在某种程度上是相联系的。 T_2 频率 (t_2) 的变化相应地也引起了 P_2 频率 (p_2) 的变化。(C) 图中每个点代表了拥有不同 t_2 和 p_2 频率的可能种群, 向量代表了演化方向。当 p_2 很低时, t_2 也由于生态选择的缘故下降, p_2 会因搭车效应随之降低。当 p_2 很高时, T_2 因性选择强于生态选择, 其频率 t_2 会升高, p_2 也随之升高。沿着实线, 等位基因频率并不因选择而改变, 而可能因遗传漂变而改变。(C 来自 Pomiankowski 1988)

长的尾巴，但它同时携带有一个生态缺陷，例如增加了被捕食的风险。携带有稀有突变 P_2 （频率为 p_2 ）的雌性可能由于感官偏好更加青睐 T_2 基因型的雄性，而基因型为 P_1 的雌性并没表现出相同的偏好，或许青睐 T_1 。假设等位基因 P_1 和 P_2 不影响生存能力和繁殖能力，即在选择上是中性的。

尽管基因 P 和 T 的表达是受性别限制的，但雌性和雄性都携带有这些基因且可以遗传给后代。在生物界包括人类在内的大多数物种中，每个性别都携带有另一性别几乎所有的基因。因为 P_2 的雌性和 T_2 的雄性倾向于相互交配，连锁不平衡将因此建立：每一个性别的后代都将继承 P_2 和 T_2 等位基因。雄性的特征和雌性的偏好将在基因层面相互关联（参见第 13 章），因此雄性特征频率的增加将伴随着雌性偏好频率的增加。

也许 T_2 的雄性比 T_1 的雄性略有交配上的优势，因为它们都可以和 P_1 交配，而 T_2 的雄性更受携带稀有基因的 P_2 雌性的青睐。无论是因为这个因素还是其他原因，假定 t_2 略有增加，那么由于基因座的相关性， t_2 的增加将伴随着 p_2 的增加。换言之， T_2 雄性将拥有更多后代，而它的雌性后代都将携带 P_2 等位基因，因此 P_2 在频率上也有增加。随着 P_2 的增多， T_2 雄性有了更大的交配优势，因为其受到更多雌性的青睐；因此随着 T_2 等位基因和与其相联系的 P_2 基因增加， p_2 将进一步增大。这样一来， T_2 、 P_2 以及与它们相对应的雄性特征和雌性偏好，可能随之增加直到在种群中被固定。

如果雄性特征和雌性偏好都是多基因遗传的，它也将遵循同样的原理。如果新的遗传变异可以使两类特征持续演化，而且这两类特征之间的遗传关联足够的强，那么进化过程将失控并向着更加夸张的雄性性状和更加极端的雌性偏好发展。

由于这个模型“自动”产生雌性选择且不包括生态选择，Richard Prum (2010) 认为它是雌性选择的“无效模型”，正如进化遗传学中突变 - 基因漂变模型是无效模型一样。这些模型是一类默认的解释，因为它们比那些包括自然选择机制的模型更加简单。

正如我们所见，许多夸张的性选择性状对于携带它们的雄性而言是有代价的。雌性的选择同样也有代价；例如，拒绝一个雄性并寻找一个更合适的雄性可能会推迟生育或带来其他风险。这些代价可能会防止失控过程的发生，尽管雌性选择的代价可能会被成功产生具有吸引力的雄性后代所抵消 (Pomiankowski et al. 1991)。

如果雌性选择（即对几种或多种雄性特征做出反应的能力）具有遗传基础，不同的性状或性状组合就将得以演化，但这种演化的方向和速率取决于初始的遗传条件 (Pomiankowski and Iwasa 1998)。因此，失控性选择在不同种群中可能朝不同方向发展，同样不同种群的交配选择也将出现分化并最终形成生殖隔离。性选择因此成为物种形成的一个强有力的潜在因素（见第 18 章）。这样的失控性选择可以解释为什么不同种类的蜂鸟和其他动物雄性在夸张绚丽的性征上存在差异。

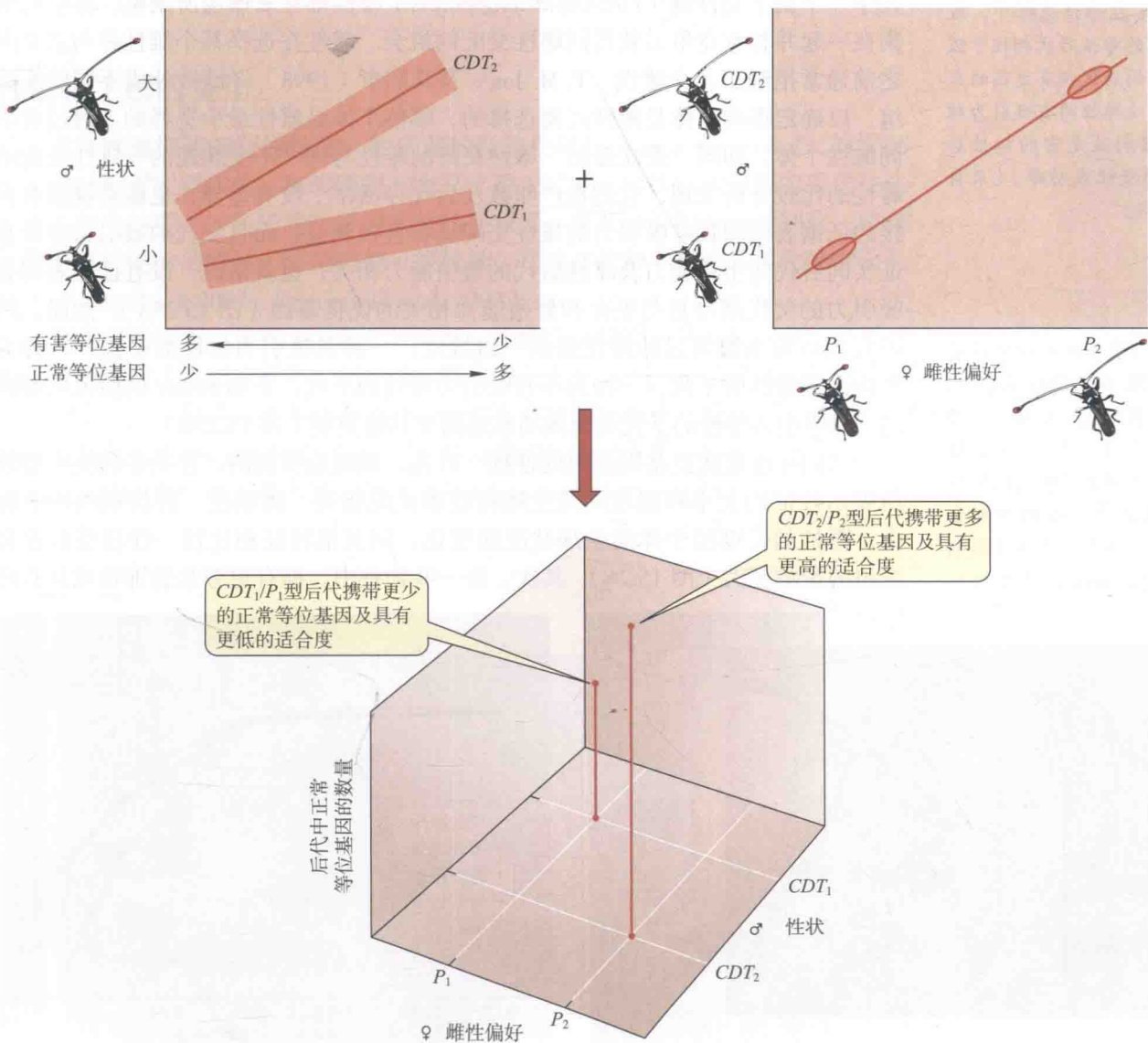
遗传品质的指标 失控模型的另一种主要替代模型是好基因模型 (good genes model) 或指示者模型 (indicator model)，即受青睐的雄性特征预示着良好的生存能力，雌性同这样的雄性产生的后代也将继承这一特征。根据这些模型，雌性应该朝着选择具有优良遗传品质的雄性的方向演化，这样它们的后代也将继承“优良基因”，从而拥有最佳的生存能力和繁殖成功率。任何同遗传品质相关的雄性特征（“优良基因”的指示）都将被雌性当作有利交配的指示，因此在此基础上雌性的偏好选择将向这方面发展。影响雌性偏好的等位基因将增加，因为携带它们的后代将具更高的存活率，即决定偏好的等位基因和决定雄性特征的等位基

因将相互关联并演化，如同失控模型一样。

如果雌性偏好是一个条件依赖的指示特征 (condition-dependent indicator)，那么雌性偏好将最有可能得以演化。在这种情况下，如果雄性拥有良好的生理状态，它们的指示特征将发展得更加全面，因为它们携带有“优良基因”，如等位基因 B 。假设在“条件依赖的性状基因座”上具有等位基因 CDT_2 的雄性可以比 CDT_1 雄性产生更加显著和可靠的指示性状。因为携带“偏好基因” P_2 的雌性更加倾向于和同时携带 CDT_2 和 B 的雄性交配，它们的后代将同时携带这三种等位基因。因此，这三个基因间将建立连锁不平衡， P_2 和 CDT_2 的频率将上升，因为它们都同优良等位基因 B 相关联。

好的生理状况不太可能基于单一的等位基因 (“ B ”)，更可能由多基因决定。Locke Rowe 和 David Houle (1996) 建立了一个模型，其可以“捕获”条件依赖的性选择性状上存在的遗传变异。在这个模型中，雄性的健康状况及其所具有装饰物的大小与它所携带有害突变成反比 (图 15.24)。持续发生的突变将使更加极端的装饰物和雌性偏好得以持续地进化。其他研究也表明，寄生虫种群遗传组成的持续变化将维持宿主种群中抗性的遗传变异，而性选择的雄性特征可能是宿主对

图 15.24 雌性对条件依赖的雄性特征 (表明是“优良基因”) 的偏好是如何进化的。上左图显示的是两种基因型 (CDT_1 和 CDT_2) 条件依赖的雄性性状的大小，其共同影响个体身体和健康状况的正常或有害等位基因数量有关。上右图显示 P_2 基因型的雌性会选择具有更显著特征和更少有害基因的雄性。因此，如底部的图所示， CDT_2 同 P_2 交配产生的后代比 CDT_1 与 P_1 产生的后代拥有更少的有害等位基因，其更高的存活率和繁殖成功率将传播 CDT_2 和 P_2 等位基因。



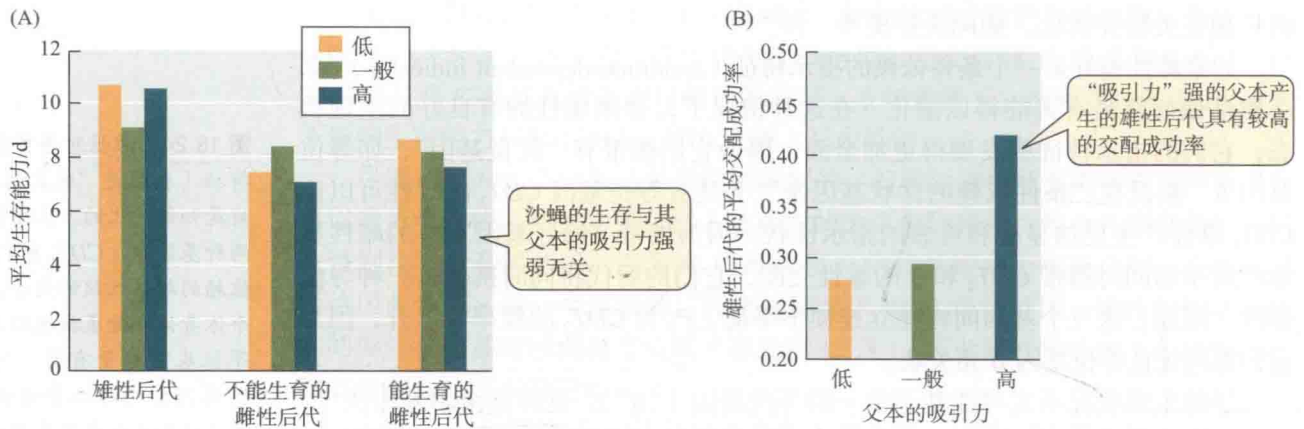


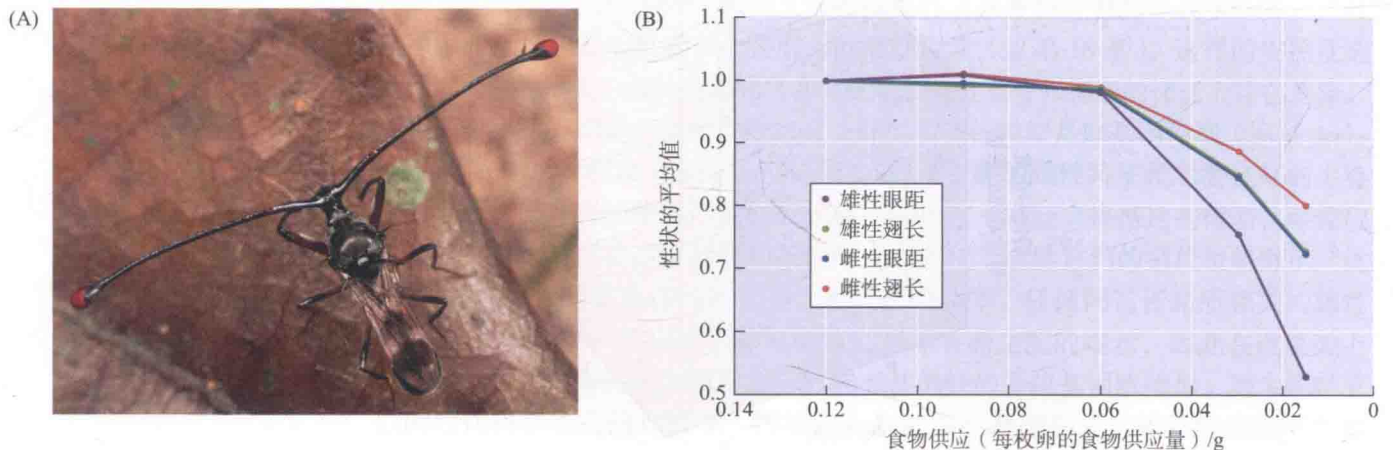
图 15.25 Fisher 的“sexy son”假说的证据。(A) 三种对雌性吸引力有差异的沙蝇父代的雄性和雌性后代的存活率。没有任何迹象显示有吸引力的雄性能为后代贡献“优良基因”。(B) 在雌性选择中, 吸引力较强父本的雄性后代相较于吸引力较弱父本的后代拥有更高的交配成功率。因此雌性同有吸引力雄性交配的间接利益是它的雄性后代将有更高的交配成功率。(来自 Jones et al. 1998)

寄生虫抗性的指示性状 (Hamilton and Zuk 1982)。

间接效应的证据 最近许多实验研究的结果都表明, Fisher 失控过程 (“sexy son” 假说) 可能是雌性选择的最重要解释: 雌性偏好的雄性特征与它们雄性后代交配成功率的关联比其后代适合度的其他方面要重要得多 (Prokop et al. 2012)。其中一个例子是沙蝇 (*Lutzomyia longipalpis*) 雄性都在求偶场所聚集, 即它们聚集在一起并相互竞争以获得同雌性交配的机会。雌性在选择某个雄性并与之交配之前通常拒绝了几个雄性。T. M. Jones 及其同事 (1998) 将雄性分成不同的实验组, 以确定哪些个体是雌性经常选择的, 哪些个体是雌性最少选择的。通过对不同雌性个体, 即同“受欢迎的”雄性交配的雌性与同“不受欢迎的”雄性交配的雌性的比较分析发现, 它们在产卵数及后代存活率上没有差异, 也就是说没有直接的证据表明同具有吸引力的雄性交配具有直接利益。而且父代的吸引力也没有证实同后代的生存能力及雌性后代的繁殖能力相关; 也就是说, 没有证据表明有吸引力的父代携带有与生存和繁殖能力相关的优良基因 (图 15.25A)。然而, 当研究人员为未繁殖过的雌性提供三组雄性: 一种具吸引力雄性的子代, 一种为平均水平雄性的子代, 一种为不具吸引力雄性的子代, 正如 Fisher 的假说所预测的, 具吸引力雄性的子代交配成功率远高于其他类型 (图 15.25B)。

图 15.26 一种条件依赖的雄性特征。(A) 棒眼蝇 (*Cyrtodiopsis*) 头部两侧被拉长形成一个棒, 眼睛和触角都长在棒的终端, 尤其是雄性。雌性倾向于同眼距较大的雄性交配。(B) 眼距大小受幼虫期食物的影响很大, 故是一个条件依赖的性状。(来自 Cotton et al. 2004)

这同样也是优良基因假说的证据。首先, 如理论所预测, 在某些种类中雄性所展示性征的大小和强度同其生理和健康状况相关。例如在一种特别的棒眼蝇中, 眼柄的长度随个体的生理状况而变化, 同其他特征相比这一性状受营养和胁迫的影响更大 (图 15.26)。其次, 在一些物种中, 拥有更夸张装饰物或具有雌



性更加青睐的性状的雄性常能产生更加健康的后代。例如，Barber 及其同事（2001）研究了一个受雌性三刺棘鱼青睐的性状：雄性腹部鲜艳的红色。他们发现拥有这种性状雄性的后代个体比同母异父（暗红腹部）的半同胞个体对绦虫具有更强的抗性抵抗力（图 15.27）。红色基于类胡萝卜素，这种从食物中获取的色素有助于免疫系统的发展。

在一个对优良基因假说最综合的研究中，Megan Head 及其同事（2005）将雌性家蟋蟀和雄性家蟋蟀圈养在一起，这些雄性基于其他雌性的反应被标上了受欢迎和不受欢迎的标记。研究人员记录了这些雌性的寿命长短、它们雌性后代的寿命长短及其产卵率，以及它们雄性后代的存活率与交配成功率，然后利用这些数据估计每个雌性及其后代的内禀增长率，以衡量其整体适合度。结果发现，与受欢迎的雄性交配将给雌性带来比较高的生存成本，但这些成本被产生更多的具吸引力的雄性后代所弥补，同时它们的雌性后代更加多产，雄性后代吸引雌性的成功率更高。这项实验证实了同受欢迎雄性交配的直接利益和大量间接利益。

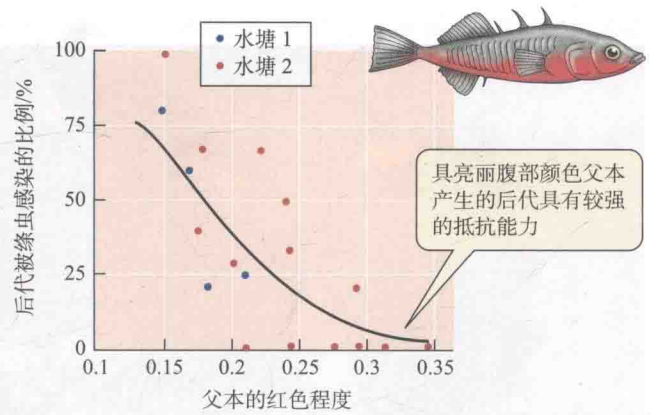


图 15.27 雌性选择之“好基因”假说的证据。年轻棘鱼 *Gasterosteus aculeatus* 被绦虫幼虫感染的比例与其父本腹部的红色深度呈负相关。（来自 Barber et al. 2001）

性选择主题的变化

逆转性选择和相互性选择 在所谓的性角色转换（sex role reversal）的情况下，雄性负责照顾后代，如瓣蹼鹬和海马（图 15.28），但雄性能照顾的后代往往比雌性产生的要少。由于这个原因或是其他原因，某些种群的有效性别比，即真正具有雄性能力的雄性个体的比例可能较低，在这些物种中雌性常常为雄性而竞争（Clutton-Brock 2007；Kraaijeveld et al. 2007）。

在许多物种中，如图 14.2B 中的海鸚，其雄性和雌性都具有装饰物或亮丽的色彩。根据性选择指示模型，相互性选择一般发生于一夫一妻制和共同抚育后代的物种中，然后雌雄双方都能从选择一个高度合适的伴侣中获益。符合这种模型的小海鸟是冠毛小海雀（图 15.29），它是海鸚的近亲，无论雌性还是雄性都对具有长冠毛的实验样本表现出极强的性反应（Jones and Hunter 1999）。



图 15.28 性别角色的转换。(A) 两只雌性红瓣蹼鹬 (*Phalaropus fulicarius*) 在阿拉斯加苔原的繁殖地为了一只体型小且羽色较钝的雄性展开竞争。与其他鸟类有所不同，雌性红瓣蹼鹬主动向雄性求爱，这是因为这种鸟类的雄性负责照顾卵和幼雏。(B) 雄性澳大利亚海马 (*Hippocampus breviceps*) 正在“分娩”。这个物种的雄性在它们的育儿袋中携带并养育幼鱼，这也是其雌性主动求爱的原因。



图 15.29 冠毛小海雀 (*Aethia cristatella*)。雌雄两性都会养育幼鸟并且拥有相似的性展示性状，这些似乎是相互性选择的证据。

雌性的外貌特征同样可能因为社会性选择 (social selection) 而进化, Mary Jane West-Eberhard (1979) 称其为“资源匮乏必然导致种群内雌雄个体在社会竞争力上出现差异, 不同的竞争力势必导致繁殖成效的不同, 从而产生进化”。对于雄性而言, 资源往往是伴侣; 而对雌性而言, 往往是领土或其他资源。性选择和社会选择可能共同发挥作用, 如在冠毛小海雀种群中, 任何性别的长冠毛个体在遭遇同性入侵者时都处于优势。

性冲突和性选择 尽管两性为了产生后代而必须合作, 但两性之间的冲突也十分普遍 (Parker 1979, 2006; Arnqvist and Rowe 2005)。对于雄性而言, 同前配偶进行交配可以让它们有机会产生更多后代, 从适合度角度来说效果是最佳的, 但雌性通常只交配一次或很少几次, 因为交配可能带来伤害、疾病或花费更多的精力和时间。此外, 雄性只要能

使雌性产生尽可能多的后代它就能从中获益, 即使这可能降低雌性未来的生存能力和繁殖能力。由于同过多雄性交配需要大量成本, 雌性可能进化出抵御雄性引诱其交配的某些性征或其他性状 (图 15.30)。在这个模型中, 雌性的选择偏好, 即仅接受具有极端性状的雄性并不是因为雄性提供的福利, 而是为了逃避更多可能受到伤害的交配。随着雌性抵御诱惑阈值的演变, 选择可能向超过这一阈值的更极端的雄性特征发展。这也许演变成一场旷日持久的“军备竞赛”, 在这个过程中雌雄性状互为演化, 形成了一种链式反应 (Parker 1979; Gavrillets 2000; Gavrillets et al. 2001), 也被称之为追逐-逃离式的性选择 (chase-away sexual selection, Holland and Rice 1998)。

在许多物种中, 雄性会给它的配偶带来伤害。成群的雄性绿头鸭强迫与雌性交配可能会致其淹死, 许多雄性昆虫的生殖器具有刺, 会对雌性生殖系统造成伤害并降低雌性的生存能力。雌性臭虫经历反复的创伤性受精会降低自身的生存能力和繁殖能力: 雄性用其外生殖器刺穿雌性的腹壁, 而不是插入雌性生殖器 (Stutt and Siva-Jothy 2001)。在大多数情况下, 雄性造成的伤害是提高交配和受精成功率的副产品, 这对于雄性而言也没有直接利益 (Parker 2006)。

黑腹果蝇的精液中含有能降低雌性生存能力的毒蛋白, 而这些

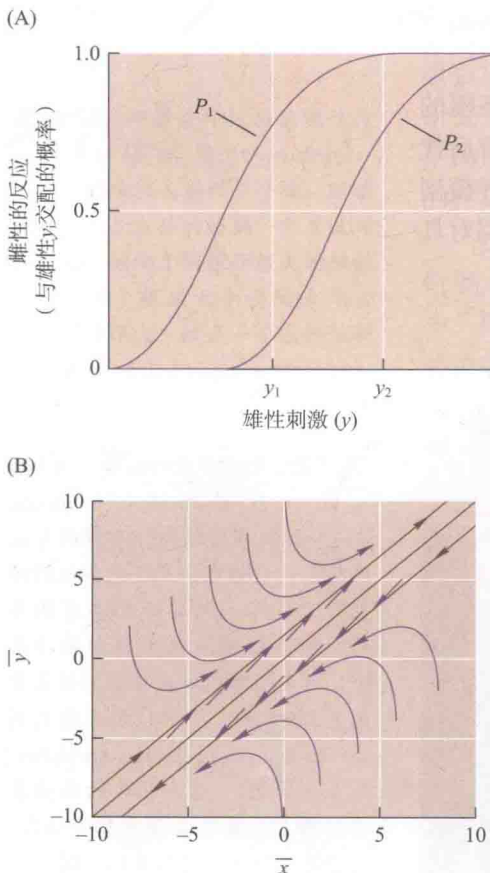


图 15.30 由性冲突引起的雌性交配选择的进化模型。(A) 曲线 P_1 和 P_2 展示了雌性接受刺激性状值为 y 的雄性的可能性。当性状值越大, 交配的可能性就越高。 P_2 型的雌性需要与更具刺激性状的雄性进行交配, 即需要的 y 值更大: 其不太可能接受表型为 y_1 的雄性, 但是愿与 y_2 的雄性交配。曲线 P 的位置衡量了雌性对雄性的接受能力。如果交配是有代价的或有害的, P_1 相较于 P_2 将有更高的适合度, 因为它接受了更少的雄性。因此偏好曲线应该向右发展, 进而将选择拥有更高 y 值的雄性, 导致一个共同进化的“军备竞赛”。(B) 雄性的平均刺激水平 (\bar{y}) 和雌性的平均接受能力 (\bar{x}) 相互作用导致了协同进化的产生。向量表示, 如果雌性在多次交配中付出了惨重代价, 协同进化将失控并向更高或更低的雌性接受能力和雄性刺激发展。(来自 Gavrillets 2000; Gavrillets et al. 2001)

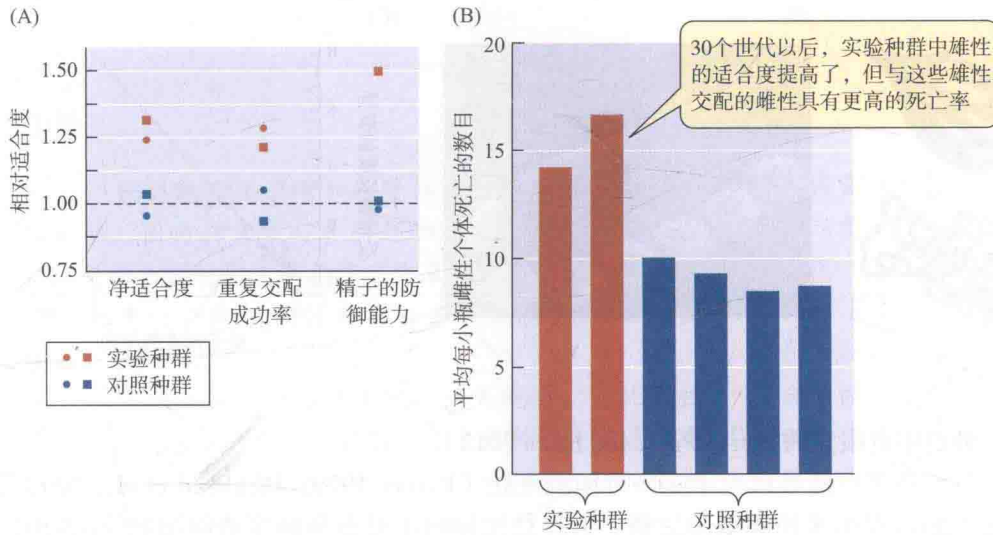


图 15.31 两性间遗传冲突的实验证据。(A) 两个实验种群中雄性适合度的测度，在这两个种群中仅雄性可以演化。这个测度包括净适合度（每个雄性的雄性后代数），雄性同已交配过的雌性再次交配的比例，以及精子的防御措施（当雄性同某雌性交配后，其精子抵御其他精子使该雌性卵细胞受精的能力）。(B) 当这些实验种群中的雄性同其他种群的雌性交配时，相比四个控制种群的雄性，其造成了更高的雌性死亡率。（来自 Rice 1996）

毒蛋白能有效地抵御其他雄性的精液，但会对雌性寿命造成十分严重的影响 (Civetta and Clark 2000)。William Rice 和 Brett Holland 的一系列精妙实验表明，雌性和雄性果蝇在共同进行一场进化上的“军备竞赛” (Rice 1992, 1996; Holland 和 Rice 1999)。在一个实验中，他们建立了一系列只有雄性可以演化的种群。在每一个世代中，雄性都同单独的无法演化的雌性品系交配，这些品系都经历了染色体重排以防止同雄性染色体发生重组，并且后代中只保留雄性进入下一世代。30 个世代以后，与那些对照种群相比，这些雄性的适合度提高了，但雌性与雄性交配后将面临更高的死亡率，可能是雄性精子毒性增强的缘故 (图 15.31)。这个实验表明，雌性和雄性在不断演化，但相互之间达到一个平衡，因此我们无法看到其中的变化，除非一方的演化被抑制。

性拮抗性状的协同进化已经证明在其他物种中也会发生，例如水龟，雄性会强迫雌性进行交配。雄性进化出可以夹紧雌性的特征，同时雌性也进化出刺或其他特征来防止被抱住 (图 15.32)。在一种水龟 *Gerris incognitus* 中，雄性演化出一种特异的腹腔来“匹配”雌性的刺从而提高交配成功率，这种性状在不同的地

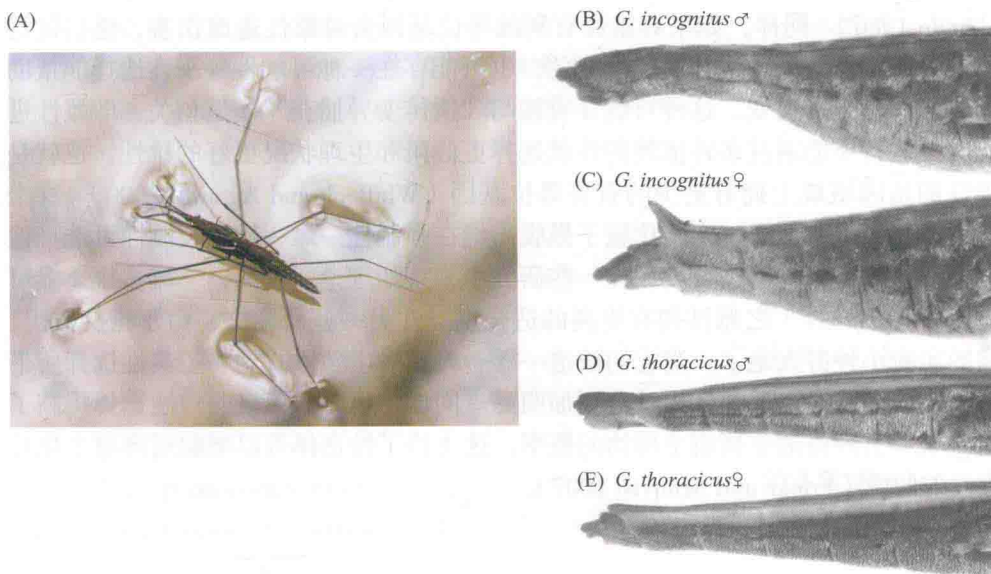


图 15.32 水龟属 (*Gerris*) 中，雄性强行同雌性交配。(A) 一对交配的水龟 *G. lacustris*。(B, C) 在 *G. incognitus* 中，雄性的腹部出现有夸张的抓握性性状的适应性变化，雌性也有相应的特征来阻止雄性在交配前的控制。(D, E) 密切相关的物种 *G. thoracicus* 展现了祖先的性状，即这些特征并没有形成。(B-E 来自 Arnqvist and Rowe 2002)

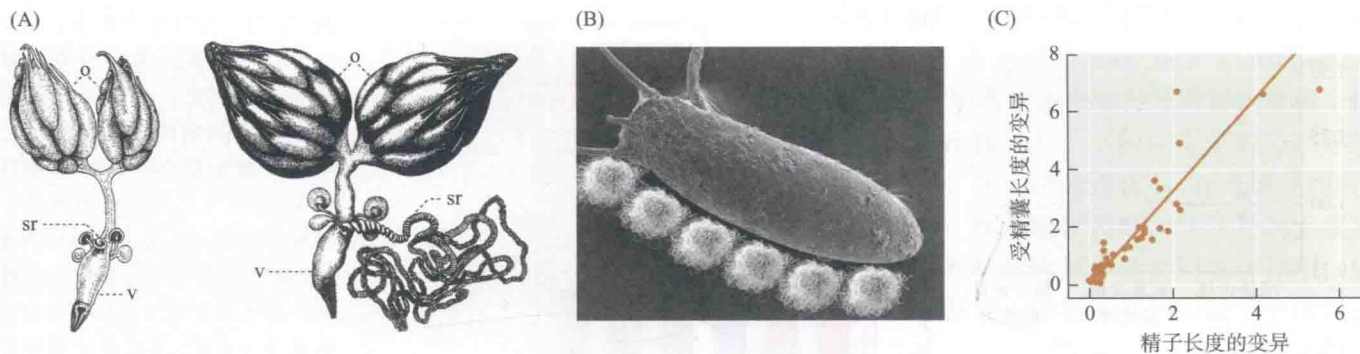


图 15.33 果蝇不同种类中精子长度和雌性生殖系统的协同进化。(A) 黑腹果蝇(左)和果蝇 *D. bifurca* (右) 的雌性生殖系统, 展示了卵巢(o)、阴道(v)及受精囊(sr, 交配后精子储存的场所)。在 *D. bifurca* 中, sr 有 82 mm 长, 这同雄性奇特的 58 mm 长精子相匹配。(B) 这张扫描电镜照片展现了雄性 *D. bifurca* 为每个卵细胞产生的 6 条特殊长度的精子, 精子尾部在精囊中形成了一个高度复杂的球。(C) 46 种果蝇的精子长度和 sr 长度的相关性。(A 来自 Patterson 1943; B 来自 Adam Bjork and Romano Dallai; C 来自 Pitnick et al. 1999)

理种群中有很大的差异 (Perry and Rowe 2012)。

性冲突可能导致配子在多方面的进化 (Parker 1979; Birkhead et al. 2009)。精子通过竞争来使卵细胞受精, 选择往往倾向于具有迅速穿透卵细胞膜能力的精子。而对卵细胞的选择往往倾向于降低精子进入的速度, 否则可能导致多精入卵。多精入卵会导致发育紊乱; 因此卵细胞有复杂的机制来防止多精入卵发生。精子和卵细胞之间的利益冲突将导致持续且敌对的协同进化, 精子将获得更强的穿透能力, 而卵细胞则进化出更强的防御措施。这种协同进化可能就是鲍鱼精细胞溶解酶在氨基酸水平上进化十分快的原因, 精子释放的这种蛋白质可以在卵黄膜上形成一个穿孔。不同鲍鱼种类的细胞溶解酶基因的非同义变异要比同义变异大, 这是一个明确的自然选择信号。配子的表面蛋白质和动物的其他生殖蛋白质通常以极高的速率进化 (Swanson and Vacquier 2002; Vacquier and Swanson 2011)。同样的, 精子形态的演化也十分迅速, 在不同的物种间精子的差异比任何其他类型细胞都要大, 这可能由精子间的竞争以及精子和雌性生殖系统间的协同进化所致。在果蝇和许多其他类群中, 精子的长度与雌性交配后储存精子的结构的长度相关 (图 15.33)。雄性和雌性生殖系统之间交互作用的多样性和演化在进化生物学领域是一个十分有趣, 但又缺乏深入认识的命题。

性选择的适应性效果 在很长一段时间内, 生物学家推测性选择可能降低种群的平均适合度。例如, 如果雄性的特征 (如孔雀的尾羽) 在生态学上是不利的, 然而它依旧通过失控性选择过程而发生进化, 这可能会导致物种的灭绝 (Lande 1980)。同样, 如果对雄性有利的等位基因会对雌性造成伤害, 性拮抗选择也可能降低其平均适合度。同样的, 也可能存在一种可能性——性选择能帮助种群清除有害的突变。这种可能性直接与“遗传变异捕获”模型相关, 即雌性进化出一些特质能通过条件依赖的性状选择更健康 and 生理状况更好的雄性, 也就是雄性的基因组成上拥有更少的有害等位基因 (Whitlock and Agrawal 2009)。这个模型已被实验所证实, 实验比较了黑腹果蝇在强制性一雌一雄以及雌性可选择性伴侣的情况下的种群适合度。在一些研究中, 正如理论所预测, 一雌多雄 (或可进行性伴侣选择) 之雌性拥有更高的适合度。在另一些研究中, 由于近交衰退, 螭的实验小种群灭绝了, 当它们被迫一雄一雌制的生殖方式剥夺了其性选择所带来的遗传利益时, 近交衰退就会更加明显。同样, 也有研究表明, 性选择提高了实验象鼻虫种群适应新宿主植物的概率, 这支持了性选择可以增加对环境变化适应性的假说 (Fricke and Arnqvist 2007)。

小结

1. 能引起突变率增加的等位基因在选择上往往是不利的，因为其常常与其引起的有害突变相关联。因此，我们会发现突变率通常进化至一个最低的可接受水平，即使这会降低遗传变异并会增加物种灭绝的可能性。

2. 无性生殖的种群具有较高的灭绝率，因此有性生殖从长远来看具有一种种群水平上的优势。但是，有性生殖的这种长期优势不太可能抵消无性生殖的短期优势。

3. 在一个稳定的环境里，能够降低重组率的等位基因在选择上是有利的，因为它可以降低后代非适应性重组基因型的比例。此外，与有性生殖相比，无性生殖具有两倍的选择优势，因为只有一半的有性生殖后代（雌性）对种群增长有贡献，而无性生殖的所有后代都对种群增长有贡献。因此，有必要对重组和有性生殖的普遍性做进一步的阐释。

4. 几个有关有性生殖短期优势的假说如下：(a) 如果种群足够大，通过固定有利突变的重组，有性生殖种群要比无性生殖种群的适应速度更快；(b) 在波动的环境中，重组可以使多基因性状的平均值达到一个新的、不断变化的最适水平；(c) 无性生殖种群的适合度会因低频有害突变的固定而降低；(d) 重组可以使连锁在一起的有利和有害突变等位基因发生分离，促使有利等位基因频率的增加。有性生殖的最后一个优势可能是最重要的。

5. 在随机交配的大种群中，1:1的个体性别比是一个进化稳定策略，因为性别比一旦偏离了1:1，能够产生较高比例少数性别的基因型将拥有更高的适合度。然而，如果大种群被分割为多个较小的地方种群且

后代将重新开拓新的生境，那么雌性占优势的小种群将会得以发展，因为雌性占优势可以为整个种群贡献更多的后代。

6. 异交是有利的，因为它可以防止同一个个体的后代出现近交衰退。相反，如果自交等位基因同有利的纯合基因型相关联，或自交能保障在种群密度小或传粉者稀少情况下的繁殖，那么自交就能得以演化，因为它能节约异交生殖所需的能量和资源。

7. 由于不同性别产生的配子在大小和数量上存在差异，从而导致了生殖利益冲突和性选择，即每一性别的个体将为争夺交配权而竞争。性选择的几种形式包括雄性间的直接竞争、雄性精子间的竞争以及雌性的选择。

8. 雌性因感官偏好可能青睐于某种特定的雄性特征，这些特征对雌性及其后代有着直接或间接的贡献。间接贡献可能包括传递给雄性后代与交配成功率相关的遗传优势（失控选择模型），或与生存能力相关的变异组分（优良基因模型）。例如，雄性展示的特征可能是其生理和健康状况的显示，如果携带有许多有害突变，这些特征的质量就会下降。只有在雄性抚育后代的物种中，性选择可能导致雌性性征的演化。在双亲抚育后代的物种中，雌雄双方都可以选择那些具有对后代有利性状的配偶，导致了雌雄同态的表型和展示特征。

9. 两性之间的利益冲突十分普遍，交配有时是有害的，尤其是对雌性而言。这可能导致拮抗性的协同进化，即雌性通过进化产生抵制交配的特征或特性，而雄性则进化出一些特征，能更有效地克服雌性为交配设置的障碍。

重要术语

雌雄同株（体）的 hermaphroditic

雌雄异株（体）的 dioecious

单性生殖 / 无融合生殖（植物） apomixis

感官偏好 sensory bias

孤雌生殖 parthenogenesis

精子竞争 sperm competition

失控性选择 runaway sexual selection

条件依赖的指示特征 condition-dependent indicator

无性系、克隆 clone

性别比（性比） sex ratio

性成本 cost of sex

性选择 sexual selection

营养繁殖 vegetative propagation

有性生殖 sexual reproduction

延伸阅读推荐

S. P. Otto 在 “The evolutionary enigma of sex” [*American Naturalist* 174 (suppl.): S1-S14 (2009)] 一文中对性别和重组的进化进行了综述。

M. Andersson 所著的 *Sexual Selection* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1994) 虽有点过时了, 但却对性选择有非常全面的论述, 是一篇很好的入门读物。U. Candolin 和 J. Heuschele 撰写的 “Is sexual selection beneficial during adaptation to climate change?” [*Trends in Ecology and Evolution* 23: 446-452 (2008)] 一文综述了性选择在适应上的作用。

由 G. Arnqvist 和 L. Rowe 所著的 *Sexual Conflict* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 2005) 就该主题进行了全面的分析, G. A. Parker 以 “Sexual conflict

over mating and fertilization: An overview” [*Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361: 235-259(2006)] 为题对该著作进行了简洁但充分的讨论。

著名进化生物学家 J. Roughgarden 所著的 *Evolution's Rainbow: Diversity, Gender, and Sexuality in Nature and People* (University of California Press, Berkeley, 2004) 是适合一般读者的一部内容丰富、很有启发性的著作。性选择在人类行为进化中的作用是一个富有争议的主题, G. F. Miller 所著的 *The Mating Mind: How Sexual Choice Shaped the Evolution of Human Nature* (Doubleday, New York, 2000) 一书对此有很好的论述。

问题和讨论

1. 在一些鱼、昆虫和甲壳类动物的种群中, 既有有性生殖个体又有专营无性生殖的个体。你认为这些种群能完全变为有性生殖或无性生殖吗? 什么因素导致两种生殖方式共存? 如何通过研究去阐明维持有性生殖的原因?

2. 一些蠕虫、介壳虫和瘿蚊中存在“父本基因组丢失”现象。雄性由受精卵发育而来, 但在受精卵发育过程中从父本继承的染色体会出现异染色质化并在发育早期失去功能, 因此雄性是一个功能上的单倍体。这个独特的遗传体系是如何演化形成的?

3. 许多无性生殖动植物的“物种”其遗传多样性相当高, 什么过程导致了这种现象?

4. 正文中说: “大多数无性生殖的谱系均具有较短的演化历史, 这一事实表明有性生殖能降低灭绝的风险”, 请解释为什么。

5. 生物基因组的染色体数目变异较大, 可以从一条(一种蚂蚁)到几百条(一些蝴蝶和蕨类植物)。在单个 *Lysandra* 属的蝴蝶物种中, 其染色体数目可以从 24 条到 220 条不等 (White 1978)。染色体数目的进化受自然选择影响吗? 是否有证据支持或反对这一假说?

6. 你认为性选择会提高或降低种群对环境的适应性吗? 这取决于性选择的形式吗(如雄性间的争斗, 雌

性的配偶选择)? 有关雌性配偶选择演化的不同假说(如失控选择和好基因假说)在适应意义上是否有差异?

7. 在许多“一夫一妻制”的鸚鵡物种和其他鸟类中, 两性都具有鲜艳的色彩或夸张的展示特征。这种两性都具有的特征会是性选择导致的吗? 在性别比为 1:1 的一夫一妻制物种中, 每个个体都可能得到性伴侣, 为什么还存在性选择? 本章提到的哪一种性选择模型可以解释这种现象?

8. 由性冲突引起的“追逐-逃离”式性选择产生的可能结果是雄性的某些特征不再对雌性有吸引力, 但对于雌性接受雄性还是必要的。也就是说, 对雌性接受雄性而言这些特征是必要的, 但不充分。什么证据可以检验这一假说? 在这本书中你看到过这样的例子吗?

9. 有关人类行为是否具有遗传基础或是形成于文化, 它们是否进化以及原因是什么, 对此已有大量且观点不同的文献。试分析支持或反对如下命题的原因: 男性比女性更具进取心是性选择青睐于竞争力的结果(例如, Daly and Wilson 1983, Kitcher 1985)。

10. 与题 9 相似, 试用性选择来解释人类行为、生理和形态上的一些特征。Miller (2000) 著作中的观点是讨论这一主题的参考之一。另一种解释是什么? 我们如何证明哪一种观点是正确的?

(张楚杰、饶广远译, 孔宏智校)

冲突与合作

达尔文是在他阅读经济学家托马斯·马尔萨斯 (Thomas Malthus) 的理论时第一次想出自然选择这个机制的, 该理论说人类人口的增长不可避免地会引起对食物和其他资源的竞争。马尔萨斯关于人口的论文启迪了达尔文, 让他意识到在所有物种中, 出生的个体只有一部分能够存活下来并繁殖后代, 而且幸存者通常必须是那些能最成功地竞争有限资源的个体。因此, 冲突 (conflict) 在自然选择的思想中是与生俱来的。然而, 达尔文很快便认识到自然选择并非都源于一个物种成员之间的公开斗争, 我们也在自然界中观察到合作 (cooperation) —— 在生物个体内的细胞之间和器官之间, 在进行有性生殖的配偶之间, 在很多社会性动物的个体之间, 甚至是在一些互利性的物种对之间。然而, 冲突如此普遍存在, 甚至是不可避免的, 以至于自达尔文以来进化生物学家就一直在探索如何用进化理论来解释合作这个问题。

几乎所有合作的情景也都毫无疑问地包含冲突的可能性。冲突和合作遍及个体间的社会交往互动之中, 包括配偶之间以及父母和他 (它) 们的后代之间的交往互动。不仅在动物中发现了冲突和合作, 在植物和微生物中也同样存在; 即便是在生物个体的不同基因之间, 冲突和合作也是进化斗争的基础。了解冲突和合作对于理解种类极其繁多的生物学现象的进化至关重要: 从交配炫耀 (mating display) 到不育的社会性昆虫、从同种相残到人类妊娠中的一些奇怪特征。

冲突建模

世界上的很多渔业, 如北大西洋鳕鱼渔业, 都曾经被过度捕捞所毁坏。捕获尽可能多的鱼对每条船都是获益的事, 但是这种对个体来讲合乎情理的行为的后果是毁灭了所有参与者都依赖的资源。这种后果被称为“公共的悲剧” (tragedy of the commons), 类比被过度放牧所毁坏了的公共牧场。类似的麻烦也在自然界出现, 这里提出了“克制”如何能够进化出来这样一个问题, 尤其是当一个能够使自己最大化受益的“骗子”基因型具有更高的适合度时 (至少在短期来看, 像在第 11 章所提到的那样)。解释当自私基因型预期会具有更高适合度时合作如何能够进化, 无论是在理论还是在实践探究上, 都是一个广阔的领域。

冲突和自私是普遍存在的。例如, 已知有超过 150 种鸟施行“同种巢寄生” (conspecific brood parasitism), 即雌鸟除了自己孵化卵外, 还会在其他雌鸟的巢中产卵。在美洲半蹼鹬 (*Fulica americana*) 中, 这一行为大大增加了寄生雌性相对于非寄生雌性的繁殖量 (reproductive output) (图 16.1A)。由于宿主自己的雏鸟与寄生雌性的雏鸟竞争有限的食物, 这使得宿主雌性的适合度降低。但是, 正是由于寄生雌性在繁殖上的成功导致雌性趋向这一行为的突变频率提高, 而选择则青睐于那些使被寄生的雌性有能力保护它们自己后代的突变。如同人们预期的

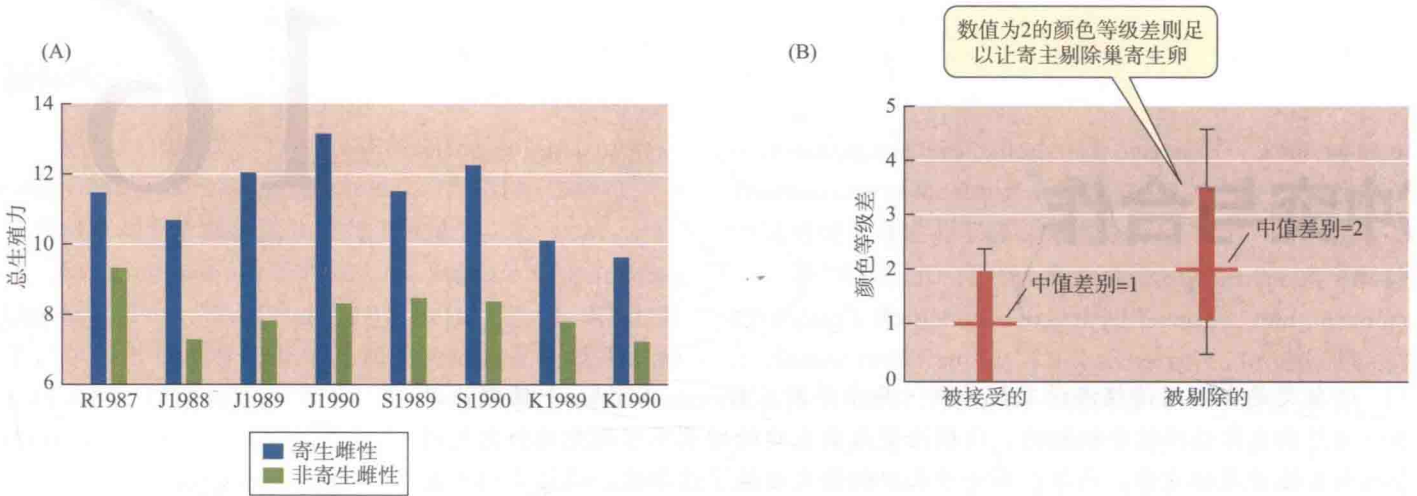


图 16.1 种内冲突：美洲半蹼鹬 (*Fulica americana*) 的巢寄生。 (A) 寄生雌性的总生殖力 (产于自己巢中的卵数加上产于其他雌性巢中的卵数) 比非寄生雌性高很多。x 轴的注释表示来自四个湿地 (R、J、S 和 K) 不同年份的数据。同一个巢中的卵在颜色上存在差异，可以分成 1 (最浅) 到 7 (最深) 七个等级，那么用较大的数字减去较小的数字就给出了卵之间的“颜色等级差”。(B) 在跟宿主的卵的颜色差异上，被宿主剔除的颜色差异的巢寄生卵比那些被宿主接受的卵的颜色差异要大。(A 来自 Lyon 1993; B 来自 Lyon 2003。)

那样，美洲半蹼鹬已经进化出了根据卵的颜色来发现并从巢内剔除外来卵的能力 (图 16.1B)。

我们可以通过建立种群遗传模型 (像在第 12 和第 13 章所描述的那样) 和表型模型来了解那些增强竞争和合作交往适合度的性状的进化; 通过这些模型, 在给定以适合度来衡量代价与利益的特定约束和假设条件下, 可以发现成本和收益的最优表型。通常使用基于博弈论的方法通过建立模型来研究在社会交往互动中相互竞争的基因型的适合度的进化, 以计算进化稳定策略 (evolutionarily stable strategy, ESS), 即在特定条件下, 不能被任何其他表型所替代的表型。例如, 进化稳定策略理论可以被应用到动物间的冲突, 比如雄性对领地和配偶的竞争。

在很多物种中, 攻击性接触 (aggressive encounter) 主要是炫耀潜力, 很少上升为可能导致伤害和死亡的肢体冲突。问题是不使冲突升级是否对个体有利。约翰·梅纳德·史密斯 (John Maynard Smith) (1982) 是把博弈论应用到进化研究的前驱之一, 他提出了两种假设策略: 一类是使冲突升级直到自己受伤或者对手退却的“鹰” (hawk) 型策略, 而另一类是一旦对手将冲突升级立即退却的“鸽” (dove) 型策略。是做貌似更容易赢奖的鹰好呢, 还是做貌似更可能避免被伤害并活着以备再次竞争的鸽好呢? 鸽策略永远不会是进化稳定策略, 因为鹰基因型在鸽型种群中总是会增加。如果赢得搏斗所增加的适合度 (V) 大于遭受伤害所付出的代价 (C), 即使对手是另一个鹰, 鹰策略也是一种进化稳定策略。然而, 如果 $C > V$, ESS 分析表明一个纯鹰策略基因型会被一种“混合策略”取代, 如此一来, 一个个体采用鹰型行为的概率为 $p = V/C$ 。在这种情况下, 该模型预言最优的行为是易变的并且取决于诸如资源价值之类的状况。

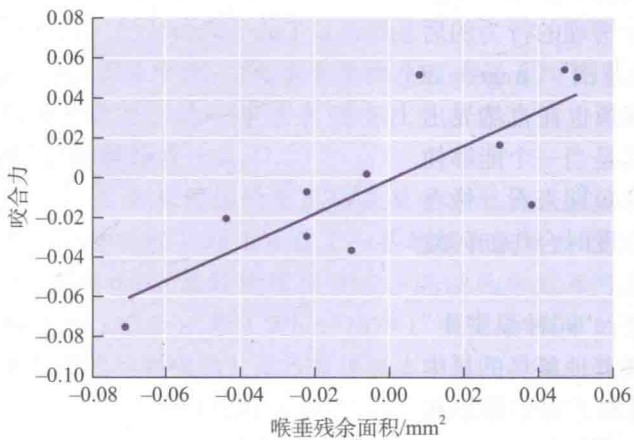


图 16.2 雄性安乐蜥喉垂的大小与雄性的咬合力相关。 因为喉垂的大小和咬合力都与身体大小相关, 该图中的数据点对身体大小进行了统计校正; 这一校正的结果是一些值变成负数。(来自 Vanhooydonck et al. 2005)

我们也可以假定一种评估者策略, 在这种策略下, 该个体如果判断对手弱小则升级冲突, 如果判断对手强大则退却。在大多数理论情境下, 评估者策略是一种进化稳定策略。与这些模型一致, 很多动物是否作出攻击性反应取决于它们对手的体型大小或与此相关的特征。例如, 在安乐蜥 (*Anolis lizard*) 的一些物种中, 守护领地的雄性的喉垂 (dewlap) ——用于在攻击性接触中展示的色彩明亮的喉部装饰物——的大小与雄性的咬合力具有相关性 (图 16.2;

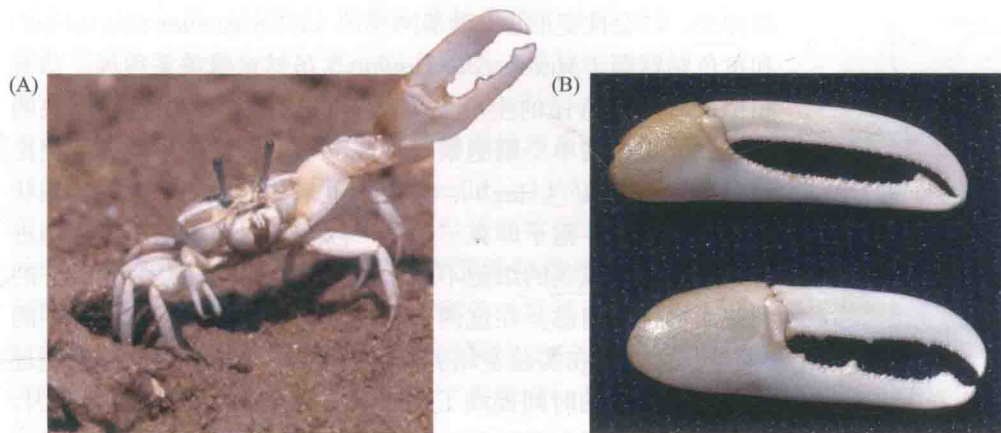


图 16.3 一个非诚实信号。(A) 一只雄性招潮蟹 (*Uca* sp.) 正用其变得非常大的螯足发出信号。(B) 环纹招潮蟹的一只柔弱的再生螯足 (上) 和一只健壮的原生螯足。即使在跟完好的雄性的战斗中再生螯足没有取胜所需要的力量, 它仍能有效地虚张声势。(B 来自 Backwell et al. 2000; 照片由 Patricia Backwell 惠赠)

Vanhooydonck et al. 2005)。

像安乐蜥的喉垂这样的特征是个体战斗能力或者说资源持有潜力的诚实信号。理论上, 那些伪装出自己比实际有更大战斗能力的欺骗性信号在进化过程中是不稳定的, 因为选择青睐于那些忽略了这些信号的竞争者, 于是当这些欺骗性信号失去了它们的用途后, 就会在随后的进化中丢失。因此, 很多现存的关于资源持有潜力的信号可能是那些最诚实的评估信号 (Johnstone and Norris 1993)。然而, 非诚实信号确实存在 (Bradbury and Vehrencamp 1998); 例如, 雄性招潮蟹那个变得非常大的螯足是用来炫耀和与其他雄性战斗的。在环纹招潮蟹 (*Uca annulipes*) 中, 雄性失去了大螯足以后会再生一个几乎与原来同样大小的螯足, 但是与原来的螯足相比, 再生螯足拥有的肌肉较少, 而且比原来的弱很多。虽然这样的雄性在与其它完好的雄性的肢体战斗中会失败, 它们仍然能够有效地吓唬和威慑潜在对手, 而且它们在吸引雌性上似乎也和其它完好的雄性一样成功 (图 16.3; Backwell et al. 2000)。

社会交往互动与合作

帮助活动 (helping activity) 有合作和利他行为两种 (Lehmann and Keller 2006)。合作 (cooperation) 是指使其他个体受益的同时也使自已受益的活动; 利他行为 (altruism) 是指提高其他个体适合度却降低自己适合度的活动。背叛者和骗子获取适合度好处, 但从不施助。

在这一章, 我们将不时地关注一个层次上的实体通过交往互动而形成更高层次的实体这类现象。例如, 若干独立的细胞可以形成一个多细胞生物; 雌、雄生物体可以组成配偶 (至少暂时性地); 若干独立的个体可以集结成群或聚居于一处。合作和冲突可能而且常常都是这样的交往互动所固有的特性。冲突的降低有时会导致具有独特特性的更高层次的实体的形成, 例如多细胞生物 (Maynard Smith and Szathmáry 1995; Michod 1999)。

参加社会交往互动的个体通常形成集群, 这类集群可能是暂时性的, 也可能是长期持久的。生物学家对于是生物体个体水平的适合度还是集群水平的适合度能更好地解释合作和利他行为存在着巨大争议。多数进化生物学家基于生物体个体或基因水平的选择探求合作和冲突的进化机制。这种方法很有成效, 加深了我们对许多原本令人困惑的现象的理解。

就算极“简单”的生物也能参与社会交往互动, 并昭示出群组与个体间的利

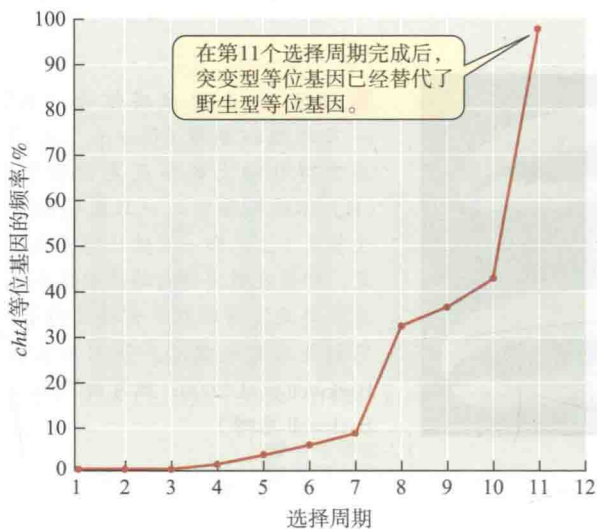


图 16.4 网柄菌属 (*Dictyostelium*) 黏菌中 *chtA* 基因自私突变的效应。在 11 个生长和发育周期过程中, 实验室培养物中 *chtA* 的自私突变型等位基因的频率在升高。(来自 Dao et al. 2000)

益冲突。社会性变形虫*盘基网柄菌 (*Dictyostelium discoideum*) 和黄色黏球菌 (*Myxococcus xanthus*) 虽然亲缘关系很远, 却有相似的、非常奇怪的生活史 (Dao et al. 2000)。当食物短缺的时候, 土壤中的单个细胞聚合形成一整个移动的生物体 [类比为“鼻涕虫” (slug)], 它定居下来并形成一整个上端为帽状结构的直立茎, 孢子即在“帽子”内发育。形成孢子的细胞进行繁殖, 而形成茎的细胞不经繁殖便死亡, 显然是为了集群的利益而牺牲了自己。在这两个物种中都发现了偏爱产生孢子的“骗子”突变。在实验室培养中, “骗子”等位基因的频率经过几个生命周期的时间提高了 (图 16.4)。然而, 鉴于若干原因, 骗子并没有独霸自然种群 (Strassmann and Queller 2011)。例如, 拥有高比例骗子细胞的“鼻涕虫”产生的孢子较少; 另一个原因见第 418 页。

科学家已经建立和推敲出很多合作和冲突的进化模型。正如 Sachs 及其同事 (2004)、Nowak (2006)、Lehmann 和 Keller (2006) 所描述的, 其中大部分可以纳入几个大的类别。一个重要的区别在于交往互动的个体所共享的遗传同一性 (genetic identity; 也译为遗传一致度——译者注) 是否超过随机值。我们首先描述没有亲缘关系的个体间的交往互动。

没有亲缘关系的个体间的合作

合作的直接利益 个体可能完全出于私利进行联合或形成集群。比如, 加入一个群的一个个体只不过是因为数量上的安全优势而降低了被捕食的风险。对每个个体来说, 通常越靠近群的中心则越有利, 因为这样可以利用本群其他成员来抵挡靠近的天敌。这种行为的作用是提高了集群的紧凑性和凝聚性 (Hamilton 1971)。集群成员间其他的积极交往互动则提供了更为直接、即时的利益; 例如, 像狼这类集体狩猎的捕食者, 它们分享各自单独所不太可能捕捉到的猎物 (Clutton-Brock 2009)。

一种热带美洲杜鹃大犀鹃示例了可以从合作中获得的直接利益。多达四对没有亲缘关系的鸟一起建立一个公共巢, 所有鸟都孵卵并不加区分地喂养雏鸟。每只雌鸟在产下第一枚卵之前会扔掉已经在巢中的卵, 但当它产下一枚卵之后它就不会再这样做。因此, 早产卵的雌鸟会丢失更多的卵, 所以会比晚产卵的雌鸟产下更多的卵而加以补偿 (图 16.5A)。Christina Riehl (2011) 发现, 有三对大犀鹃加入的巢比有两对加入的巢更少地遭遇哺乳动物和蛇偷卵 (她只看到两例由孤单的一对鸟筑巢的情况, 且没有一例繁殖成功)。通过对个体做标识并利用多变的微卫星标记追溯亲子关系, Riehl 发现, 按雌鸟来平均, 三对鸟的巢中出飞雏鸟数量要比两对鸟的巢中多 (图 16.5B), 说明在较大的集群中合作所带来的利益超过了代价。

在某些情况下, 虽然合作似乎没带来什么好处, 但是与孤单的、我行我素的情况相比, 却更可能取得繁殖上的成功。例如, 一个级别比较低的雄性长尾侏儒

* social amoeba, 虽然也有人译为“群居变形虫”, 但是, 鉴于不同的变形虫个体已经出现社会分工, 译为“社会性变形虫”更合适。——译者注

鸟(图 16.6)与一只没有亲缘关系的优势(社群首领)雄性形成一个持久合作。这一组合表演一种互相协调搭配的“蛙跳式”求偶炫耀(courtship display)。雌性强烈偏爱能进行高度协调搭配的炫耀的雄性组合,并且它们几乎总是与首领雄性交配(McDonald and Potts 1994)。级别比较低的雄性很少得以交配,但是在首领雄性死亡后它们则会继任——尽管它们不得不等待甚至长达13年的时间。加入优势雄性所获得的利益是延迟而且不确定的,但是一个级别比较低的雄性如果想要有任何繁殖成功的机会就必须这么做。类似的,在所有一起建巢的非亲缘雌性纸胡蜂(*Polistes dominulus*)之间,一只胡蜂凶猛地取得了对其他个体的支配并阻止它们进行繁殖,但是如果处于支配地位的雌性死了,地位较低的一只雌性则会接管蜂巢并繁殖后代。

互惠 Robert Trivers (1971) 首先提出,如果一个个体 X 能够因为使另一个个体 Y 受益而得到好处,合作就会进化,只要 Y 极有可能在未来提供对等的帮助。这种被称为**互惠**(reciprocity)的合作,仅仅当个体间存在一再重复的交往互动、个体能彼此相互识别和记住对方而且利益大到足以超过帮助所付出的代价时,才能进化出来(Lehmann and Keller 2006)。

互惠是个复杂的话题,因为显然会存在这样的可能性: Y 将会背叛, X 因此付出了白白帮助代价。互惠能够得以进化的条件常用博弈论来分析,尤其是一种叫做“囚徒困境”(prisoner's dilemma)的博弈(Axelrod and Hamilton 1981)。这种博弈是针对如下情景而命名的:两个被关押的嫌疑犯可以通过约定都不提供

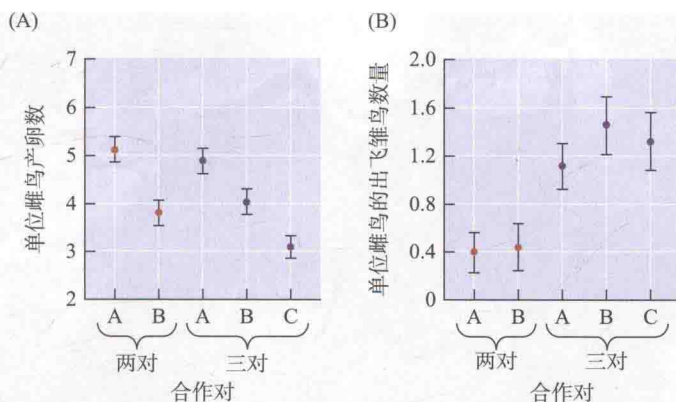


图 16.5 两对相对于三对一起合作建巢的雌性大犀鹀(*Crotophaga major*)的繁殖成功率。A、B和C分别表示在产卵顺序上第一、第二、第三的雌鸟。(A)先产卵的雌鸟产更多的卵以弥补被随后产卵的雌鸟移除的部分。(B)每组中每个雌鸟所成功育成的出飞雏鸟数量大体相同,但是三对雌性组合的出飞后代数要比两对雌性的组合多。(来自 Riehl 2011)

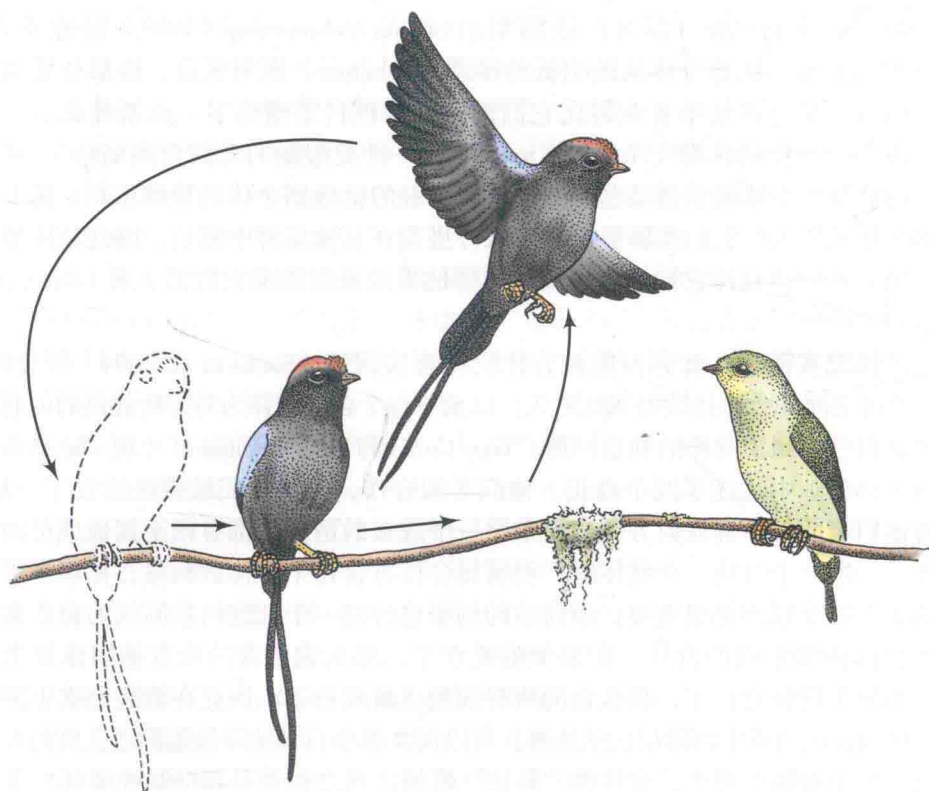


图 16.6 两只(偶尔会有多只)雄性长尾侏儒鸟(*Chiroxiphia linearis*)向雌鸟协同举行“蛙跳式”求偶炫耀。进行交配的总是或几乎总是优势雄性。(来自 Alcock 2013)



图 16.7 吸血蝠 (*Desmodus rotundus*) 栖息群中成功进食的个体有时候会回吐血液给群里的其他成员。

不利于对方的证据而合作 (这将对两人都有利的合作), 但是如果他或她自私地充当揭发者就会被警察从宽处理。最简单的获胜策略是“以牙还牙”, 每一个“玩家”以合作开始, 然后按照其他人在上一轮中的做法去做。然而, 这个策略不允许发生意外错误。在各种替代策略中, 一个能够维持合作的较稳定的策略也许是这样的: 只要先前的行动效果很好, 每人都重复它, 否则就改变行动 (Nowak 2006) (记住, 这里“策略”一词并不是指有意识的推理或规划, 一个策略仅仅指某一基因型的表型性状, 例如一种特殊的行为)。

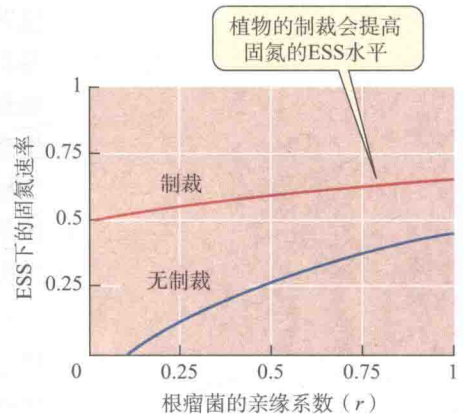
这种基于“伙伴选择” (partner choice) 的合作似乎并不常见, 可能是由于它要求进行相当复杂的信息处理以区别不同的个体、记住它们过去的行为等 (Hammerstein 2003; Clutton-Brock 2009)。即使是那些

看来是互惠的情景, 也很难排除其他解释 (Clutton-Brock 2009)。例如, 以哺乳动物血液为食的吸血蝠, 它们形成栖息群, 群中成功进食的个体有时候会回吐血液给群里的其他成员, 后者在其他时间会同样给予回报 (Wilkinson 1988; 图 16.7)。然而, 很多交往互动的个体间是有亲缘关系的, 因此亲缘选择 (kin selection; 将在后面描述) 可能在这种交往互动中起了作用。相互梳理作为很多灵长类社群的一个主要特征, 很可能是真正的互惠 (Clutton-Brock 2009)。然而, 即使黑猩猩能够延迟满足、感知不平等以及选择以前的合作者而不是不合作者, 也仅有很少的实验证据说明它们能够进行真正意义上的互惠。而人类的孩子则不同, 他们在很小的年纪就能理解和践行互惠。Marc Hauser 和其同事们 (2009) 提出, 只有人类进化出了整合互惠所需要的认知功能。

互惠理论是一个更一般性的繁殖偏移互作模型 (transactional model of reproductive skew) 的一部分, 该模型由 Sandra Vehrencamp (1983) 最先建立。其基本思想是, 优势个体从级别低的辅助者 (helper) 那里获益, 给那些辅助者的“酬劳”是允许辅助者获得比它们离开集群独自繁殖略多一点繁殖机会。例如, 占支配地位的侏獾 (*Helogale parvula*; 一种类似鼬的非洲食肉动物), 对较年长的低级别个体的繁殖压制要弱于对较年轻的低级别个体的繁殖压制。随着低级别个体的长大, 它们能够更好地扩散并进而其他集群中繁殖, 因此该模型预测, 统治者应该允许它们更多地共享集群的繁殖量以激励它们留下来 (Creel and Waser 1991)。

伙伴忠实回馈 互惠可能被合作伙伴忠实回馈 (Sachs et al. 2004) 所青睐, 其中个体之间的合作持续得如此之久, 以至于每个合作伙伴为对方所提供的利益也都让自己得到了同样的利益回馈。Tony Curtis 和 Sidney Poitier 在小说 *The Defiant Ones* (1958) 中描述了两个逃犯, 他们必须合作, 因为他们被铁链拴在了一起, 尽管他们彼此都不喜欢对方。当组中每一个成员的适合度都有赖于其他成员的适合度——即这个组是一个整体时, 很明显合作符合每个个体的利益。在很多生物学情景下这个原理都很重要; 最简单的例子也许是一个细胞内基因间的合作和一个生物体内细胞间的合作。如果细胞死亡了, 那么它包含的所有基因也都会消失; 如果生物体死亡了, 那么它的所有细胞也就死亡了。因此在较高层次上的选择, 例如在细胞或生物体层次的选择, 可以淘汰那些自私地降低集群适合度的叛逆基因或反叛细胞; 那么, 在这类“非法”事情出现之初就对其抑制或破坏的那些

图 16.8 与豆科植物共生的根瘤菌的一个固氮 (N_2) 进化模型。蓝线显示的是当共同感染植物的根瘤菌间的平均亲缘系数是 r 时, 对应于 r 的处于进化稳定状态下的固氮速率。红线显示的是当把植物的制裁 (即当植物依照根瘤中根瘤菌的固氮速率的大小而为该根瘤提供碳时) 纳入模型后, 固氮的 ESS 水平。(来自 West et al. 2002)



机制也会受到青睐。在本章后面我们将会看到这一原理的一些很好的例子。

强制合作 在很多情况下, 如果交往互动中的一个伙伴惩罚自私的不合作者, 合作会得到加强, 因为惩罚改变了利益对于代价的比率 (Frank 2003)。施行惩罚的伙伴通常强制实施“制裁”, 通过扣留不合作者的利益而终止关系。例如, Stuart West 及其同事 (2002) 为豆科植物 (比如菜豆) 和其共生菌的交往互动建立了模型; 这些菌被称为根瘤菌, 它们侵入豆类植物根中, 诱导形成包裹性的根瘤并固氮 (N_2), 这使植物受益。根瘤菌从植物获得光合作用的产物 (碳)。这种交往互动具有潜在不稳定性, 因为一个只接受碳却不付出能量进行固氮的欺骗性根瘤菌基因型将是有利的。West 及其同事基于细菌间很近的亲缘关系 (r) 证明, 固氮优势部分地依赖于亲缘选择 (在下一节描述)。但是如果植物优先给固氮较多的根瘤提供碳或者不给固氮较少的根瘤提供碳 (图 16.8), 那么根瘤菌所进化出来的固氮水平就会比较高。实验表明, 豆科植物确实对表现不好的根瘤强制实施“制裁” (Kiers et al. 2003)。

通过共享基因的利他行为进化

如果我们考虑基因层次的选择, 我们会认识到如果一个等位基因在后续世代中持续在种群中留下更多的拷贝, 不管通过什么效应, 那么它将会取代另一个等位基因。通常, 这种效果作用于携带这个等位基因的个体, 但是一个等位基因也可以通过增强携带同一等位基因拷贝的其他个体的适合度而让自己留下更多的拷贝。例如, 一个编码对后代母代照料 (maternal care) 的等位基因在种群中的数量会增加, 因为它增加了母代所携带的这些等位基因拷贝的存活机会; 注意这些等位基因拷贝是通过母代的后代携带的。在一个开创性研究中, 威廉姆·汉密尔顿 (William D. Hamilton) (1964) 引入了等位基因广义适合度 (inclusive fitness) 的概念, 即该等位基因不仅影响携带它的个体的适合度 (直接适合度, direct fitness), 也影响携带同一等位基因拷贝的其他个体的适合度 (间接适合度, indirect fitness)。同样, 一个生物个体也有广义适合度, 包含直接的和间接的两部分。广义适合度理论不仅对于理解合作非常重要, 对于理解亲子冲突、恶意、性别比 (性比)、扩散、同种相残 (cannibalism)、基因组印记以及许多其他现象都非常重要。这一领域的绝大多数研究人员都赞同广义适合度理论是诠释社会行为进化的引领性理论 (Lehmann and Keller 2006; Abbot et al. 2011; Bourke 2011)。

一个等位基因可以通过两种方式积累间接适合度。第一, 让我们来设想编码表型性状 (比如说绿色胡须) 的一个基因 (或者也许是一群紧密连锁的基因), 这个基因使它的携带者能够识别具有同一性状的其他个体, 并使它的携带者倾向于帮助那些个体 (以它自己的适合度为代价)。在这个所谓的关于利他行为进化的绿胡子模型 (green beard model) 中 (Dawkins 1989), 合作个体间需要共享的仅仅是这个基因, 不需要其他的。一个真实的例子是社会性变形虫盘基网柄菌 (*Dictyostelium discoideum*) 的 *csA* 基因, 变形虫的细胞会聚集形成一个“鼻涕

虫”——它分化成两部分即繁殖孢子和由最终会利他而死的细胞组成的茎。*csA* 基因促进“鼻涕虫”的形成，因为它编码一种细胞黏附蛋白，该蛋白质能与其他细胞的细胞膜中的同一蛋白质结合。当 David Queller 及其合作者 (2003) 将野生型细胞和敲除了 *csA* 基因的细胞混合在一起时，敲除了该基因的细胞被排斥在“鼻涕虫”之外，因此几乎没有这样的细胞变成为孢子。野生型 *csA* 基因通过形成聚在一起细胞群而促进它们自身的繁殖，其中一些携带 *csA* 的细胞为了其他细胞的繁殖利益而牺牲它们自己。

第二，个体间由于有亲缘关系可能共享用于合作的基因——它们是亲属。在这个经常被讨论的情景中，基于广义适合度的选择被称为**亲缘选择** (kin selection)。让我们假设，一个个体表现出有利于另外一个个体却让其本身付出代价的行动（即降低自身的直接适合度）。亲缘选择的基本原理是，利他性状等位基因的频率只有在下列条件下才能够增加，即作为利他交往互动的结果，平均而言，该基因的拷贝被利他者的受益者（或受益者们）传递到下一代的数量要大于利他者丢失的等位基因拷贝的数量。这个原理被正式命名为**汉密尔顿法则** (Hamilton's rule)，即为：如果贡献者的亲属获得的适合度利益 (b)，超过了这种性状给贡献者带来的适合度代价 (c)，那么这个利他性状的频率就能够得以增加；这里 b 需要用贡献者的亲属跟贡献者的亲缘关系 (r) 进行加权。也就是说，如果 $rb > c$ ，则利他行为就能扩散。

亲缘系数 (coefficient of relationship) r 是贡献者的基因与任一受益者的基因血缘相同的比例 (Grafen 1991) (“血缘相同”指由共同祖先基因传衍而来；见第 9 章)。例如，假设在一个二倍体物种的一个常染色体位点上，一个后代继承了其母本的两个基因拷贝中的一个，于是母子之间的 $r = 0.5$ (图 16.9)。对于两个全同胞来说，同样 $r = 0.5$ ；这是因为两个全同胞从他（它）们的母亲那继承同一个等位基因的概率都是 0.25，从他（它）们的父亲那继承同一个等位基因的概率也是 0.25。

通过亲缘选择而进化的性状的最简单的例子是亲代照料。如果带有 A 等位基因的雌性通过照料后代而提高了它们的存活率，而缺失这一等位基因的雌性做不到，那么如果亲代照料导致额外存活的后代数多于两个， A 的频率将会上升，即便亲代照料的代价是母本的生命。如果 $c = 1$ (母本死亡) 并且 $b = 1$ (存活一个额外的后代)，鉴于母本的 A 等位基因被她（它）的后代携带的概率是 $r = 0.5$ ，那么，只要相对于那些不照料后代的母本来说有两个以上的额外后代存活，就能满足汉密尔顿法则。

其他亲属（“旁系”）间的交往互动也遵循汉密尔顿法则。例如，一个个体与它的侄子或侄女之间的亲缘系数是 $r = 0.25$ ，那么，只有当促使婶子照料侄子或侄女的等位基因所带来的适合度利益的增长是照料所付出的代价的四倍以上时，该

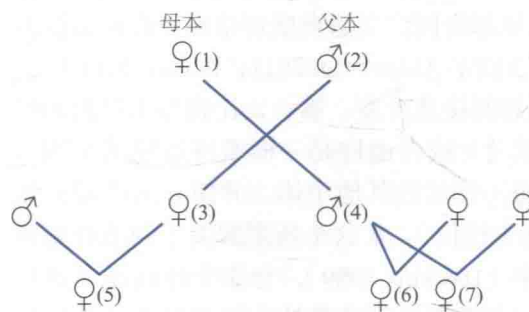


图 16.9 二倍体物种的一些亲属间的亲缘系数 (r)。个体 3 和 4 是全同胞，它们是雌性 1 和雄性 2 的后代。个体 3 和 4 与没有亲缘关系的个体交配，产生出后代 5、6 和 7。表格给出了施与好处的贡献者和该好处的受益者之间的 r 值。

贡献者, 受益者	r
母本 (1), 后代 (3或4)	0.5
父本 (2), 后代 (3或4)	0.5
全同胞 (3, 4)	0.5
半同胞 (6, 7)	0.25
姑 (3), 侄女 (6)	0.25
亲表姐妹 (5, 6)	0.125

行动的贡献者和受益者间的亲缘系数 (r) 是受益者的基因中与贡献者血缘相同的基因的平均比例

等位基因才会得到扩散。受益者与贡献者间的亲缘关系越远，为了利他性状等位基因能够扩散，这个等位基因通过受益者所获得的利益就必须越大。

亲代照料表明了为什么不加鉴别的利他行为不能通过个体选择而进化。如果等位基因 *A* 导致雌性对种群中的年轻个体随机施与照料，那么它的频率就不会得到提高，因为无论种群中的基因型是否携带等位基因 *A*，所有基因型的平均适合度将会得到同等程度的提高。因此，基因型之间适合度差异将取决于与照料相关的基因型的适合度是否下降。

亲缘选择实施的条件 只有当个体更可能去帮助亲属而不是非亲属时，亲缘选择才能运作。这可以通过两种方式实现。第一，当帮助行为表现出来时，如果个体通常与亲属交往（至少在它们的生活史周期中或者在一些环境事件下），那么亲缘选择可能会运作。这样一个种群结构则要求个体在扩散之前没有随机混合。例如，很多灵长类动物、草原犬鼠和其他哺乳动物的地方集群和狩猎群，基本上都由亲属构成（Manno et al. 2007）。在这些情况下，亲缘识别并不是必需的。

另外一个方式是，个体必须能够识别有亲缘关系和无亲缘关系的个体，这也许是通过评定它们与种群中高度变异的一个或多个特征的相似性来实现的（Sherman et al. 1997）。这种变异可能是遗传上的，也可能是共享的环境印记引起的，例如，很多蚂蚁和其他社会性昆虫的各个集群都拥有各自特异的“集群气味”，这种气味看来好像是来自于食物或其他环境因素（Wilson 1971）。锄足蟾（*Spea bombifrons* 和 *S. multiplicata*）的蝌蚪为我们提供了一个基于亲缘识别的亲缘选择的例子：如果它们在生命早期吃了碎屑和植物就会发育成以这些材料为食的杂食性动物；如果在生命早期吃的是动物猎物它们则会发育成为有着硕大的角质喙和宽大的口腔的同种相残的食肉动物（Pfennig and Frankino 1997）。如果发育过程中有全同胞的陪伴，而不是独自发育或者是混杂在有亲缘关系的和没有亲缘关系的个体之中，蝌蚪就不太可能发育成同种相残的类型。而且，杂食个体更多地与它们的同胞而不是没有亲缘关系的个体相处在一起，而食肉个体的行为则相反，而且食肉个体取食同胞的频率明显少于它们取食没有亲缘关系的个体的频率。即便是植物可能也能识别亲属：当被没有亲缘关系的个体而不是同胞环绕时，美洲海滩芥（*Cakile edentula*）会更多地加强根的生长，从而提高它们的竞争能力（Dudley and File 2007）。

亲属间合作的例子 亲缘选择通常能够解释个体之间以及细胞之间的合作，就像下面两个例子所说明的那样。

在一些动物中，精子细胞形成合作群，这类合作群提高了游动速度并在跟其他精子的竞争中获得优势。Heidi Fisher 和 Hopi Hoekstra（2010）发现了白足鼠属（*Peromyscus*）老鼠精子的聚集现象。他们预言并验证了在混交物种拉布拉多白足鼠（*P. maniculatus*）中，不同雄性的精子在雌性的生殖道中进行竞争，来自同一个雄性的精子比来自没有亲缘关系的雄性的精子更频繁的聚集在一起。来自一个单配（monogamous）物种灰背鹿鼠（*P. polionotus*）的精子则没有表现出排斥。Fisher 和 Hoekstra 提出，虽然在与卵子接触的精子聚集体中将只有一个精子使卵子受精，但是它的队友们通过亲缘关系提高了广义适合度。

与前面提到的大犀鹱不同，在采取合作繁殖的很多鸟类物种中，大多数生活在以亲缘关系为基础的种群中，其中一些个体辅助它们的父母或其他亲属养育后代（Clutton-Brock 2002；Cockburn 2006；Hatchwell 2009）。非洲白额蜂虎便是这样一个物种。在一项历时五年的对做了个体标识的鸟的研究中，Stephen Emlen 和 Peter Wrege（1988，1991，1992）发现，非繁殖的辅助者跟所帮助的后代通常都

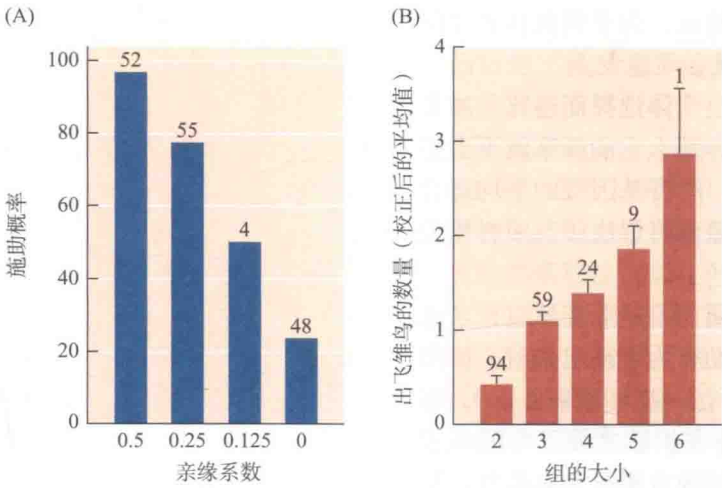


图 16.10 白额蜂虎的合作繁殖。(A) 潜在的辅助者与拟抚养的雏鸟的亲缘关系越近, 就越可能成为它们的抚养辅助者。(B) 一个巢中成功发育成出飞雏鸟的数量随着辅助者数量的增加而增加。大小为 2 的组表示没有辅助者。在每个图中, 柱子上方的数字表示样本大小。(来自 Emlen and Wrege 1991)

有亲缘关系, 它们间的平均亲缘系数 $r = 0.33$, 而且那些被抚养的后代与它们的亲缘关系越近, 它们就越可能给予帮助 (图 16.10A)。在辅助者可以对与它有不同亲缘关系的两窝加以选择时, 在 94% 的情景下辅助者都选择了去帮助与它亲缘关系更近的幼鸟。很高比例的雏鸟死于饥饿, 但是辅助者以大约 0.5 个雏鸟 / 辅助者的水平提高了雏鸟的存活率 (图 16.10B)。一个辅助者的平均广义适合度为 rN , 或者说是 $0.33 \times 0.5 = 0.165$ (对那些帮助其父母的辅助者来说, 该值则是 0.25), 其中 N 是所养育的额外后代的数量。没有帮手的配偶的平均广义适合度是 0.23。这些数值的相似性提示, 与尝试自己独自繁殖相比, 帮助他者有时候可能是一种保持适合度的更好的做法。

恶意 恶意性状对行动者和接受者都是有害的。虽然看似令人惊讶, 但是广义适合度理论却预示这类性状在跟那些有利于利他行为的情况完全相反的情景下能够进化。这要求行动者与接受者的亲缘关系

要远于它与种群其他成员间的平均亲缘关系, 因此, 对接受者的伤害提高了与行动者亲缘关系更近的其他个体的适合度 (West and Gardner 2010)。关于恶意的最好的例子之一是很多细菌都会生产的细菌素 (bacteriocin), 它们是分泌到细胞外环境中、杀死敏感细菌细胞的毒素 (Riley and Wertz 2002)。因为一个与细菌素生产基因极为紧密连锁的基因的存在, 具有生产细菌素基因型的细菌对这种毒素有抗性。生产细菌素是要付出代价的, 因为它减缓细菌的生长 (而在大肠杆菌中则是通过细胞死亡释放细菌素)。然而, 细菌素生产者基因型在实验室培养物中却能增加, 这是由于它们通过杀死附近的敏感细胞提高了携带生产者基因的那些相关细胞的生长和繁殖 (Inglis et al. 2009; 图 16.11)。

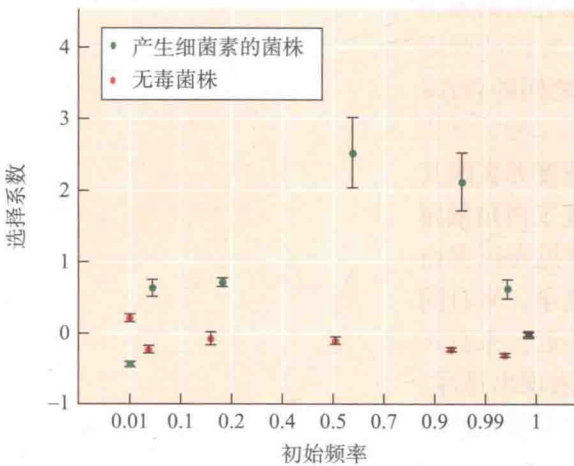


图 16.11 在与标准基因型竞争的情形下, 产生能够杀死附近敏感细胞的细菌素的一个假单胞菌菌株的选择系数; 显示了不同初始频率下的情况。有毒菌株处于中间频率时优势最大, 因为它随后会杀死最大数量的竞争者; 而也跟标准菌株相竞争的无毒的对照菌株的选择系数则接近于 0。(来自 Inglis et al. 2009)

合作和冲突的舞台：家庭

乍一看来, 既然父母的适合度有赖于生育存活的后代, 家庭内的关系应该是合作的典范。然而, 进化生物学家终于弄明白这些交往互动充满了潜在的冲突, 而且生物的繁殖行为和生活史多样性多是源于冲突和平衡。基于生态学 (它可能影响亲属是扩散还是留在一起)、亲缘选择和繁殖偏移, 科学家创立了进化假说用以解释家庭的形成和动态的种种方面 (Emlen 1995; Mock 2004) (附带说一句, 某些种类动物对待家庭成员的方式赤裸裸地表明自然选择完全缺乏道德, 像第 11 章中指出的那样)。

交配制度和亲代照料

父母是否照料后代以及是父母中一方还是双方照料后代在不同动物中变化很大, 这种行为部分地决定了交配制度 (mating system), 即一个个体拥有多少个配偶以及它们是否结成配对同

盟 (pair-bond)。提供照料 (比如守护卵使其免于被猎食或喂养后代) 会提高后代的存活率, 从而提高了父母双方 (以及后代) 的适合度。但是亲代照料也可能会有代价。它意味着风险, 并且需要父母在时间和能量上的付出, 而父母也可以代之以而把这些付出用于进一步繁殖上——雌性可以产更多的卵, 雄性则可以找到更多的配偶。

在大多数动物中, 在产卵以后父母双方都不照料卵或后代, 且其中一方或雌雄双方, 尤其是在寿命很长的物种中, 可能都会与多个异性交配 (混交, promiscuous mating)。在很多鸟和哺乳动物中, 雌性为后代提供照料, 但雄性不参与, 而且雄性可能会与多个雌性交配 (一雄多雌配合, polygyny)。在一些鱼类和蛙类以及少数鸟类中, 只有雄性守卫卵或照料后代, 且在其中一些物种中, 雌性会与多个雄性交配 (一雌多雄配合, polyandry) (这些术语源于希腊语, “polys” 意为 “多”; “gyne” 意为 “女人”; “andros” 意为 “男人”)。在很多鸟类、一些哺乳动物和少部分昆虫 (例如蜚螂) 中, 一个雌性和一个雄性形成 “社会性一雌一雄” 的配对同盟, 共同为后代提供亲代照料。然而, 很多这样的鸟类进行频繁的 “配对外交配” (extra-pair copulation), 因此在有性生殖上并不是一雌一雄的 (monogamous)。像我们所看到的那样, 雌性可能通过在不知情的养父母巢中产卵来提高自身的繁殖成功率。在一些结成配对同盟的鸟类物种中, 雌性似乎青睐于那些在一些特征上装饰打扮得极好的雄性, 这些特征是预示奉献父本照料的可靠信号 (图 16.12)。这正是一些理论所预测的 (Kokko 1998), 但它也受到争议, 即这样的装饰不一定是可靠的信号, 理由是高度装饰打扮的雄性可能会更多地投入到配对外交配而不是照料后代, 因为它们在配对外交配中尤其容易获得成功 (Houston et al. 2005)。

交配对中的亲代双方都会在某种程度上兼顾对当前的幼仔给予照料和尝试生育更多的后代, 从而将自己的适合度最大化。在有双亲照料的物种中, 只要当前后代的死亡所导致的适合度损失能够通过其额外交配所获得的后代予以超额补偿, 每个亲本应该都能通过把照料工作尽可能多地留给对方而获益。如果单亲照料的后代存活率几乎与双亲照料的情况一样大, 那么选择会青睐于那些将后代留给雄性照料 (不负责) 的雌性, 反之亦然 (图 16.13)。如此, 配偶间的一个冲突就出现了: 哪一方将进化出混交的行为? 哪一方将照料卵或后代? 选择更强烈地青睐于亲代照料代价更高 (指失去进一步繁殖的机会) 的那一性别的背叛。然而, 如果后代的存活显著依赖于照料, 那么父母双方可能都会通过形成社会性的

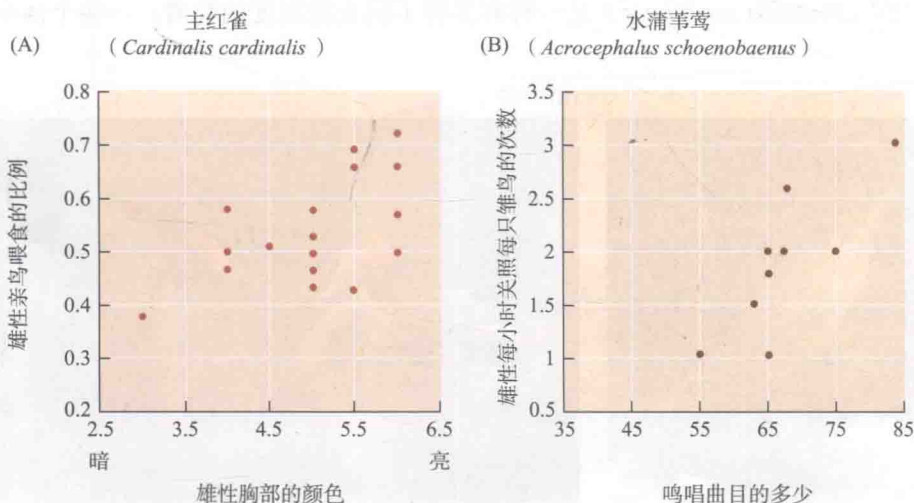
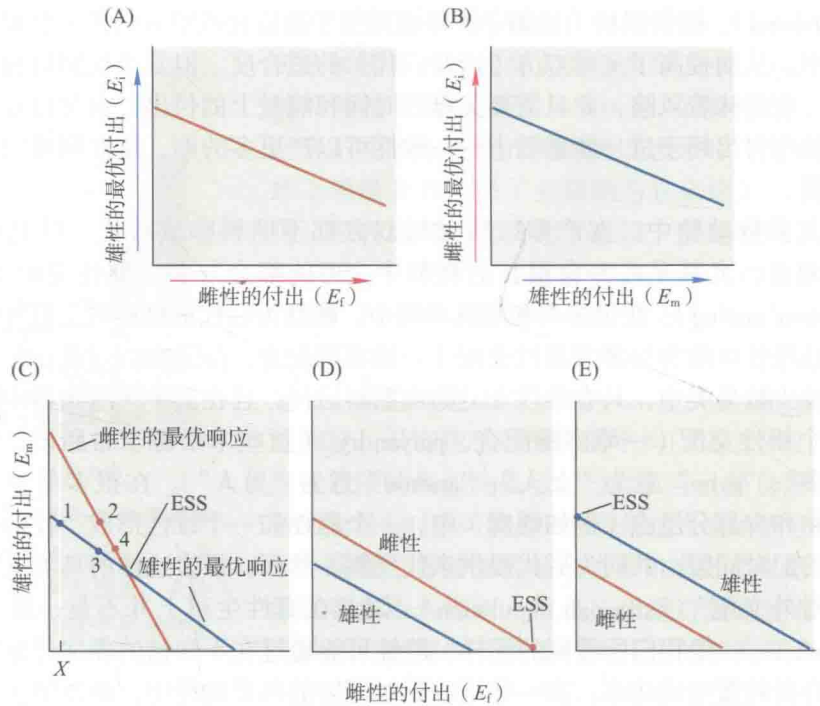


图 16.12 鸣禽中与信号性状相关的父本照料差异的例子。(A) 主红雀的父本照料与雄性胸部的亮度相关。(B) 水蒲苇莺中能唱更多种类歌的雄性给后代带回食物的频率也更高。(A 来自 Linville et al. 1998; B 来自 Buchanan and Catchpole 2000。)

图 16.13 亲代照料的 ESS 模型。(A、B) 随着其配偶付出的照料增多，各个性别自己为亲代照料所作的最大付出就下降。(C) 同时绘出了雌性和雄性的曲线，其交点便是 ESS，即进化稳定策略。例如，如果起初种群中雌性的付出 (E_f) 为 X ，那么雄性的付出 (E_m) 就会进化到点 1；然而，最优的 E_f 是在雌性最优线上的点 2 处。当 E_f 进化到点 2 时， E_m 进化到了点 3；但是 E_f 随之进化到点 4。无论最初的情况如何， E_m 和 E_f 最终都会进化到交点处（即 ESS）。(D、E) 可以预见到的情况是，两个性别的理想曲线不交叉，ESS 体现为仅由雌性 (D) 或雄性 (E) 照料。(来自 Clutton-Brock and Godfray 1991)



一雌一雄配对同盟和在后代照料中合作来最大限度地提高它们的适合度。

这一理论可以解释为什么在鸟类和哺乳动物中亲代照料通常由雌性或配偶双方提供，而在鱼类和蛙类中则通常由雄性提供 (Clutton-Brock 1991)。鱼类和蛙类守护卵或幼体但并不哺喂它们；雄性经常能够与多个雌性交配并在单一的巢中守护所有的卵 (图 16.14A)，因此它们所付出的代价要比雌性小，因为后者的后续繁殖要依赖于补充产卵所消耗的巨大资源。对于必须哺喂幼仔的鸟和哺乳动物来说，亲代照料对雄性来说要比雌性代价高，因为在专门养育一窝幼仔所付出的时间里雄性有可能进行更多的交配 (图 16.14B)。

如果配对同盟之外的繁殖机会受到限制，或者如果后代的存活非常依赖于最好的照料，或者如果个体可能确实是在照料自己的后代而不是其他个体的后代，那么在亲代照料上的自然选择强度就会更大。例如，雄性亲代照料预料会跟雄性的父权自信度 (confidence of paternity) 成正比，而父权自信度在频繁发生配对外交配的物种中可能相当低 (Whittingham et al. 1992; Westneat and Stewart 2003)。林岩鹀 (*Prunella modularis*) 是一种有多种不同交配制度的鸣禽：一些个体形成



图 16.14 亲代照料。(A) 一条雄性棘鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 搭建和照料存有它的亲生卵块的巢。这种护巢行为可以吸引额外的雌性与该雄性交配，产出的卵会被加入它的巢中。(B) 凤头鸕鶿 (*Podiceps cristatus*) 是父母双方都照料雏鸟的众多鸟类物种的典型代表。

一雌一雄对，一些形成一雄多雌的三鸟组合（一雄两雌），还有一些形成一雌多雄的三鸟组合（一雌两雄）。一雌多雄组合中的各个雄鸟仅按照它们与雌鸟在雌性受精期一起度过的时间的多少来对雌性的后代提供亲代照料，猜测它们以此来估计它们的父权（Davies 1992）。

杀婴、堕胎、同胞竞争和残杀同胞

在一些情景下一个个体的适合度可能会通过杀死本物种的幼小个体而得到提高（Hausfater and Hrdy 1984; Clutton-Brock 1991）；例如，杀婴行为（infanticide）在有性生殖上可能是受选择的。在很多哺乳动物物种中，包括狮子、某些灵长类和啮齿类在内，一个雄性在取代一个已交配了的雄性后，会杀死它的新配偶的现存后代。这样，杀婴的雄性能更快地生它自己的孩子，因为雌性如果不是正在喂养幼仔便会更快地发情和受孕。野生长尾叶猴（*Presbytis entellus*）的DNA分析结果表明，杀死幼仔的雄性是那些其幼仔被杀死的母猴随后所生的幼仔的父亲（Borries et al. 1999）。

有时候，亲本会以杀死后代作为适应性地调节育雏规模的方式（Mock 2004）。一个亲本的适合度与存活后代的数量成正比（假设所有其他方面都相同），它等于卵群大小（或窝仔数）与每个卵（或幼仔）的平均存活概率的乘积。对于有亲代照料的物种来说，由于后代之间对食物的竞争，存活概率随着窝卵数（窝仔数）的增加而下降，在过大的一窝后代上耗费亲代照料会影响父母的存活率和后续的繁殖，进而降低其一生的适合度（见第14章）。因此，对于一个亲本来说将后代数量减少到最适宜的水平（甚至可能是0）可能是一种适应。例如，如果食物短缺或出生的个体数量太多，在某些小鼠物种中雌鼠会杀死一些甚至全部幼崽。同样，食物的短缺或天敌的骚扰会导致很多鸟遗弃它们的卵或雏鸟，在繁殖季的早期尤其会如此（在亲鸟还有机会在别处重新建巢的情况下）。出于同样的情理，植物会惯常地终止很多后代（种子）的发育，将有限的资源分配给少数但是有更大存活机会的较大的种子。

群聚能够提高亲属间对食物和其他资源的竞争，从而抵消了对合作的亲缘选择；这是因为利他帮助给受益者带来的利益被因受益者的竞争给亲属带来的适合度降低所平衡（图16.15；Queller 1994；Frank 1998）。当一窝后代（同胞）共享环境时，比如同一个巢中的雏鸟或一条毛虫幼虫中的寄生蜂幼虫，它们可能为了资源而进行争斗，较大的个体可能杀死较小的同胞（残杀同胞行为，siblicide）。

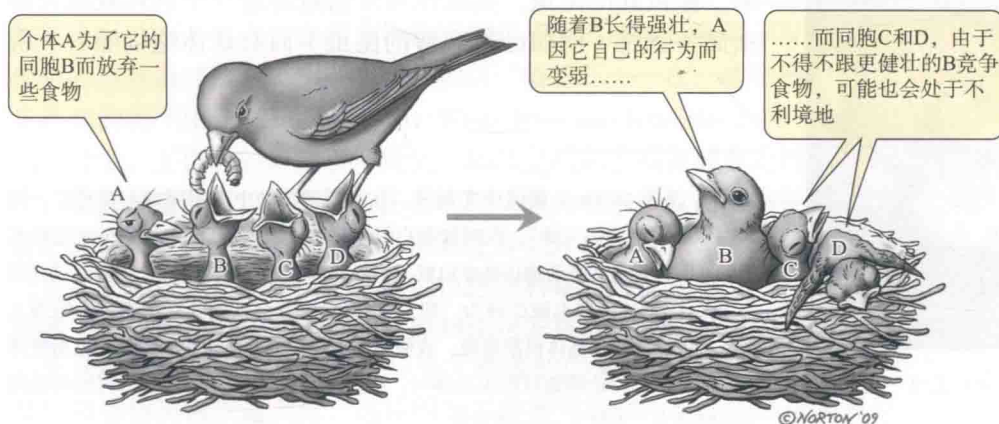


图 16.15 亲属之间的竞争可以抵消亲缘选择下利他行为带来的优势，这种竞争对一些亲属的适合度的削弱可能会超过它给其他个体带来的利益增加。（插图来自 John Norton）

残杀同胞行为在某些鹰和鳾鸟类物种中是常态，它们的雌鸟产两枚卵但是其中一只雏鸟总是会杀死另一只（第二枚卵可能是雌鸟在万一第一枚不能存活情况下的“保险”）。一些鲨鱼物种的幼崽则会在它们还都在母亲子宫里时就吃掉它们的同胞。

亲子冲突

具有典型意义的是，亲代照料的最佳水平对亲本和后代来说是不同的（Trivers 1974; Godfray 1999）。一个亲本对一个后代在照料上的能量投入可能会减少它对其他（比如未来的）后代的生育。繁育更多后代会提高亲本和每个现存后代的广义适合度。不过，亲本与它的所有后代的亲缘关系相同（ $r=0.5$ ），而对每一个后代而言，亲本对自己的投入所带来的益处是对其他全同胞（ $r=0.5$ ）投入的两倍，是半同胞（ $r=0.25$ ）时的四倍。因此，后代期望尝试从亲本那里获得比亲本所给出的最优水平更多的资源，从而导致亲子冲突（parent-offspring conflict），就像在哺乳动物中所看到的那样，幼仔非要继续吮乳，而母亲则试着让它们断奶。动物可能会进化出使后代能够从它们的父母那里获得更多资源的特征，例如，美洲半蹼鹬幼鸟不同寻常的红色羽毛刺激它们的父母喂养它们（Lyon et al. 1994）。亲子冲突也可以表现为其他形式。例如，在研究白额蜂虎时，Emlen 和 Wrege（1992）观察到很多年长的繁殖雄性骚扰另一对交配对并阻止它们繁殖的情况。在三分之一以上这样的情况中，被骚扰的雄性作为辅助者加入了骚扰者的繁殖行动中，而且在其中 60% 以上的情况中，这个被骚扰的辅助者是那个年长雄性的儿子。年幼的辅助者通过抚养更年幼的同胞提高了它父母的适合度，而且它自己的间接适合度与它独自经营自己的窝时具有的适合度几乎相同。

真社会性

最极端的利他行为存在于真社会性动物中，其中近乎或完全不育的个体（工作者，worker*）抚养那些繁殖个体的后代，而那些繁殖个体通常是它们的亲本（或亲本之一）。现在已知，真社会性（eusociality）存在于一种哺乳动物（裸鼯鼠，图 16.16）、所有白蚁物种（等翅目，Isoptera）、很多膜翅目昆虫和少量其他种类的昆虫中（Wilson 1971; Keller 1993; Bourke 和 Franks 1995; Crozier 和 Pamilo 1996）。

真社会性在膜翅目的黄蜂、蜜蜂和蚂蚁中独立进化了很多次。系统发生研究表明所有这些谱系都源于散居的、会蜇的、像黄蜂的昆虫，其雌性通常通过建造一个洞穴或巢为幼虫储备食物（例如已被麻痹的昆虫）而对幼体施以照料。所



图 16.16 裸鼯鼠（*Heterocephalus glaber*）是唯一已知的真社会性哺乳动物。

* 关于 worker 一词的中文翻译，在不同的物种中有不同的习惯用法，例如在蜂类中译为“工蜂”，在蚂蚁和白蚁中译为“工蚁”，但作为一个泛指性术语——即不管在哺乳动物还是在白蚁、蚂蚁和蜂中都可用的术语，我们建议直译为“工作者”（该词也被泛译为“职虫”，但对真社会性哺乳动物则不太恰当）。在下文中，我们将具体根据语境，或使用类群特异的习惯译法，或使用泛指性译法。例如，当讨论膜翅目昆虫总体时，我们译为“工作者”，而当只讨论蚁类时我们则译为“工蚁”。——译者注

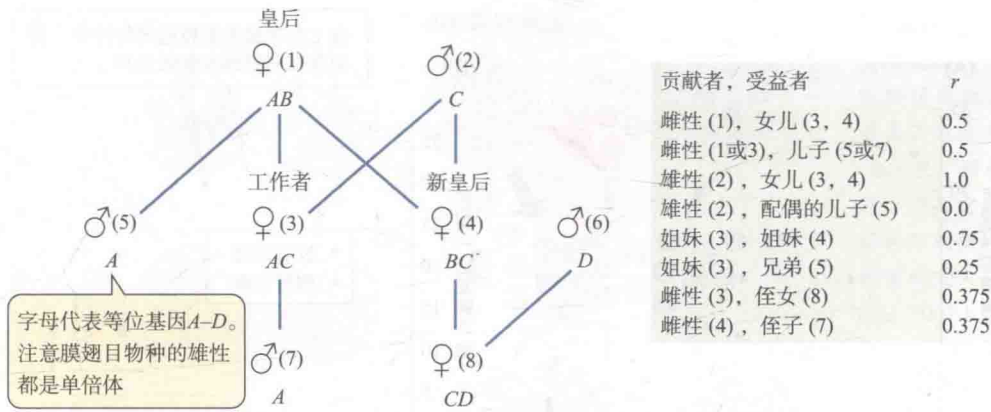


图 16.17 膜翅目物种中亲属间的亲缘系数 (假定每个集群只有一个且只交配一次的皇后)。家系中个体的编号如图所示, 其基因型 (仅示例其中一个可能情形) 以代表不同等位基因的字母 A-D 标示。亲缘系数 (r) 按如下方式计算: 贡献者继承自亲本之一的基因的比例 (1.0 或 0.5) 乘以同一基因拷贝也被受益者继承的概率, 对所有基因进行这种计算, 再按照贡献者的一个或两个亲本对这些乘积求和。注意在这些单倍-二倍体物种中, 姐妹之间彼此的亲缘关系比母女或母子之间的更近; 请与图 16.9 所示的二倍体物种的类似情况相比较。(来自 Bourke and Franks 1995)

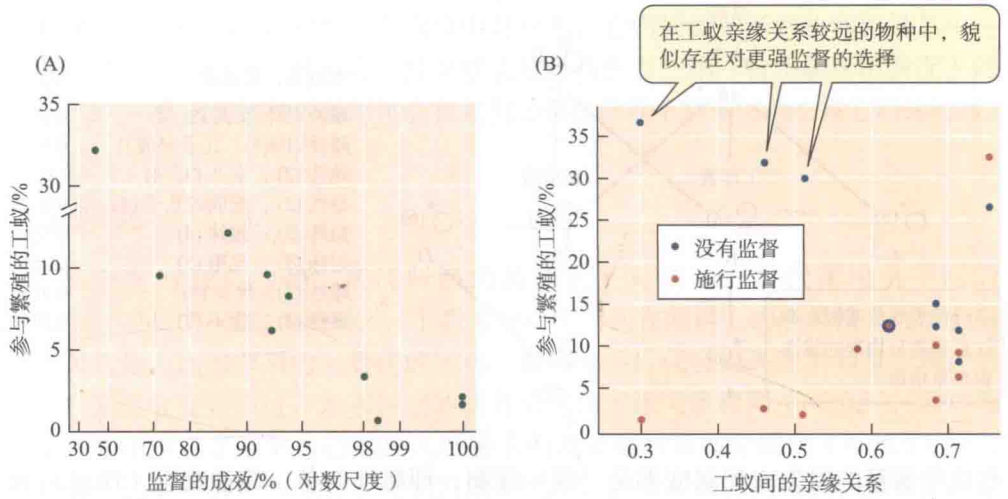
有这些谱系的祖先交配制度都是一雌一雄制, 即雌性与单一雄性交配 (Hughes et al. 2008)。在所有真社会性膜翅目昆虫中, 工作者都是不参与交配的雌性。工作者和一只或多只产卵的雌性 (皇后) 组成一个集群, 依物种不同, 这个集群可能只持续一个季节也可能持续多年。皇后产出的大多数卵发育成工作者, 但是在某些特定的时间, 会产出能发育成繁殖雌性和雄性的卵。在大多数物种中, 雌性是发育成皇后还是工作者取决于它们吃什么, 这通常是由工作者控制的。看来可能是社会性膜翅目昆虫的祖先已经先期适应 (preadapted; 见第 11 章) 了社会性生活, 因为它们施以亲代照料的对象是毫无防御性的、几乎是不会动的幼虫, 并且它们拥有已经“先期适应”于巢穴防御的毒刺 (Strassmann and Queller 2007)。社会性最初得以进化可能是因为如果它们的母亲在觅食过程中不幸死亡, 留在原巢中的女儿会提高它们同胞的存活机会。

膜翅目昆虫是单倍-二倍体 (haplodiploid): 雌性由受精卵发育而成, 是二倍体; 但是雄性由没有受精的卵发育而成, 是单倍体。因此, 亲属间的亲缘系数 (r) 与二倍体物种不同 (图 16.17)。二倍体物种亲子之间和全同胞之间的亲缘系数都是 0.5, 而膜翅目雌性与其姐妹间的亲缘关系 ($r=0.75$) 比与其女儿间的亲缘关系 ($r=0.5$) 更近, 且与其兄弟间的亲缘关系则更远 ($r=0.25$)。亲缘选择能有力地解释真社会性昆虫中合作和冲突的很多现象和机制 (Foster et al. 2006; Ratnieks et al. 2006; Strassmann and Queller 2007; Bourke 2011)。

关于亲缘选择的作用的多数证据都基于集群内部冲突后果的研究。在大多数膜翅目真社会性昆虫中, 工作者可以产下发育成雄性的单倍体卵。一个工作者与其儿子的亲缘关系 ($r=0.5$) 比与其母亲 (皇后) 的儿子的亲缘关系 ($r=0.25$) 更近。因此, 工作者通过产卵能增加直接适合度, 所以如果它们不这么做, 它们就是利他者。因为皇后与其儿子的亲缘关系 ($r=0.5$) 比与其女儿的儿子亲缘关系 ($r=0.25$) 更近, 也因为雄性后代对于集群的增长和繁荣没有贡献, 很多物种中的皇后通过毁坏工作者的卵而加以“监督”——在一些物种中, 工作者则毁坏彼此的卵 (Ratnieks et al. 2006; Wenseleers and Ratnieks 2006)。在监督程度高的物种中, 工作者的繁殖水平较低。如果皇后死去或者被拿走则监督通常不再发生, 在这些情况下, 在那些工作者之间亲缘关系水平较高的物种中, 很少有工作者产卵, 多数工作者保持它们的利他行为 (图 16.18)。

在大多数社会性昆虫中, 通过拒绝照料雄性幼虫和改变雌性幼虫发育成皇后而非工作者的比例, 工作者能够控制注定发育成雄性或皇后的幼虫的性别比。在一个只有一个皇后的集群中, 一个工作者的广义适合度通过以 3:1 的比例养育皇后和雄性而得以最大化, 这是因为工作者与其皇后姐妹的亲缘关系是 $r=0.75$,

图 16.18 真社会性昆虫中的监督，这里通过比较 9 种黄蜂和蜜蜂而加以说明。(A) 在那些工蚁产的卵多数都被同巢工蚁毁坏的物种中，尝试繁殖的工蚁则较少。这种格局暗示监督是有效的。(B) 在没有蚁后的集群中不存在监督，在工蚁彼此间的亲缘关系比较近的物种中，产卵的工蚁也较少。也就是说，就像汉密尔顿法则预测的那样，工蚁都更加利他。然而，一旦蚁后存在并施行监督，这种关系就被逆转，可能是因为在工蚁间亲缘关系较远的物种中存在倾向于更强有力的监督的选择。(来自 Ratnieks and Wenseleers 2007)



而与它的兄弟的亲缘关系只有 $r = 0.25$ 。然而，在有多个皇后的集群中，工作者与它们所抚养的很多雌性后代的亲缘系数小于 0.75（因为它们不是全同胞姐妹），因此性别比应该接近 0.5（1 : 1）。鉴于一个本地皇后与它的女儿和儿子的亲缘关系同样近，1 : 1 的性别比将使其适合度达到最大。

很多数据支持这些预期 (Crozier and Pamilo 1996)。在蚂蚁中，相对于多蚁后物种，单蚁后物种的性别比更接近 3 : 1；而在畜养奴隶的蚂蚁物种中，性别比几乎就是 1 : 1——在这些物种中，抚养奴隶主一家老小的工蚁是被奴隶主自家的工蚁抓来的其他物种的成员。无论绑匪的繁殖如何成功，奴蚁都没有任何遗传利益，因此我们并不希望看到它们会通过优惠待遇来改变性别比。而且，有直接证据表明，毛眼林蚁 (*Formica exsecta*) 的工蚁像亲缘选择理论所预言的那样 (Sundström et al. 1996) 操纵性别比。虽然所有集群中卵的性别比大体都相同，但是在单蚁后集群中蛹的性别比向雌性偏移，而在多蚁后集群中蛹的性别比则向雄性偏移——这将对蚁后们非常有利 (图 16.19)。这一观察结果为亲缘选择在社会性动物中的作用提供了一些最有说服力的证据。

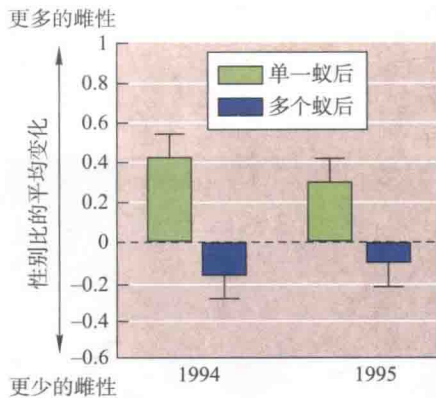


图 16.19 膜翅目昆虫集群中，工作者像亲缘选择理论所预言的那样操纵性别比以增加它们自己的广义适合度的证据。柱状条显示了毛眼林蚁集群中在卵和蛹阶段之间的雌性比例变化，比较了只有一个蚁后的林蚁集群和有多个蚁后且工蚁与很多后代间没有亲缘关系的林蚁集群。(来自 Sundström et al. 1996)

亲缘选择还是类群选择?

到现在为止，我们在本章介绍了从个体的直接或间接利益的角度来解释赋予合作的基因为何能保持增加和持续存在。在第 11 章中，我们看到了 V. C. Wynne-Edwards (1962) 的解释，即动物的合作行为是对物种有好处的适应，他进而提出合作行为是通过那些由不合作基因型组成的种群的更快的灭绝而进化的。乔治·威廉姆 (George Williams)，约翰·梅纳德·史密斯以及其他人士使大多数生物学家相信这个类群选择模型极不可能用来解释适应。

1975 年，David Sloan Wilson 提出了一个新的类群选择模型，该模型依据的原则是个体通常与类群 [他称之为性状类群 (trait group)] 内的其他个体交往互动，这些类群持续不到一代的时间，而且这些类群在决定社会行为 (例如合作或背叛) 的等位基因的频率上可能不同。他提出，拥有很多合作者的性状类群可能会比拥有很少合作者的性状类群产生更多的后代。在这些性状类群自行解散并在新的类群建立前进行随机交配的情况下，多

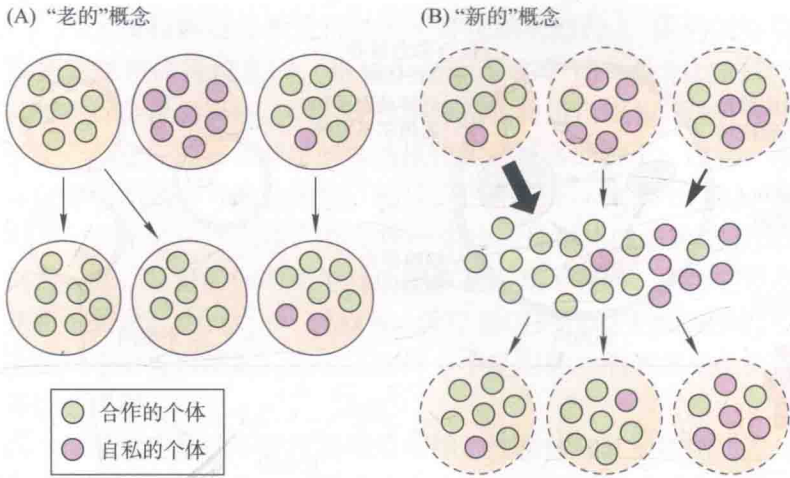


图 16.20 类群选择概念的“新”“老”版本。(A) 类群选择的“老的”观念已在 20 世纪 60 年代被进化生物学家抛弃，它认为类群在世代上是不连续的并且在灭绝速度上也不同。在类群内自私基因型增加。(B) 在“新的”概念下，没有对类群作很严格的界定，而且它会很快解体并融入一个共同的繁殖池，随后再形成新的临时类群。带有合作者的类群对繁殖池的贡献更大；这些类群通常是亲缘类群。(来自 West et al. 2007)

产的合作者性状类群就会为总基因库贡献更多的基因，因此，赋予合作的基因的频率会升高（图 16.20；也参见图 15.11）。Wilson 提出的是一个在多重层次上的选择模型（见第 11 章），在该模型下临时类群间的选择强于类群内部的选择。一些作者争辩说这一过程表明了类群选择在进化中的作用（Wilson 1997；Nowak et al. 2010；Eldakar and Wilson 2011）。然而，其他一些作者则指出，从赋予合作的基因的角度看，性状类群其实是由亲缘关系彼此更近的个体而不是随机个体所组成——通常因为这些个体是亲属。在亲属类群内，利他行为并不被个体选择所青睐（见图 16.15），但是含有利他基因型的亲属种群可能比不含利他基因型的亲属种群更多产。因此，他们主张亲缘选择和性状类群选择只不过是描述同一过程的两个等价方式（Frank 1998；Foster et al. 2006；West et al. 2007）。然而，由于多种原因，亲缘选择方法对研究真实生物间合作的生物学家更有用（West et al. 2007；Lion et al. 2011）；比如，生物类群通常比个体或基因更难以界定和度量，而且亲缘选择方法也更容易区别直接利益和间接利益。

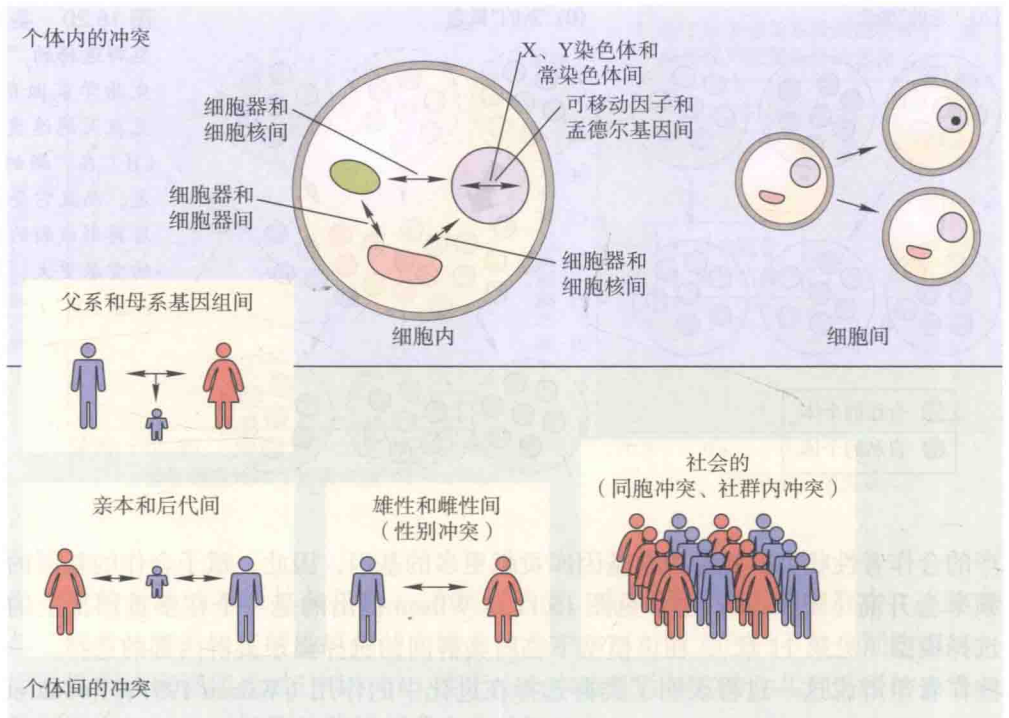
遗传冲突

冲突不仅会存在于生物个体之间，也能存在于生物体内的不同基因（或者更广义地说，遗传元件）之间（图 16.21）。理解这样的冲突以及它们对进化的影响需要考虑基因层次的选择（见第 11 章第 285 页）。这个观点充溢于亲缘选择这个概念中；在该概念里，一个等位基因的适合度不仅取决于它对其携带者的影响，也取决于它对其他拥有这一等位基因的个体的影响。这里我们来考虑自私遗传元件的选择，这些元件增强自己相对于其他元件在一个个体的基因组中的传递。一个自私遗传元件的传递的增强会削弱其他基因的传递，因而制造了遗传冲突（genetic conflict）——这可能会导致对压制这些自私的“违法者”的基因的选择（Burt and Trivers 2006；Werren 2011）。遗传冲突可以产生自细胞质遗传、减数分裂驱动、分离后致畸者以及转座因子。

细胞质遗传

一些百里香植物（*Thymus vulgaris*）有两性花，即同时拥有雄性部分（雄蕊）和雌性部分（雌蕊）。然而很多百里香植株缺乏花药，也就是说它们是“雄性不

图 16.21 遗传冲突的类型。图的上半部分展示的是单个生物体内部的冲突，下半部分是个体间的冲突。个体内部的冲突可能是细胞间（例如在正常细胞和癌细胞之间的），也可能是细胞内（即细胞内的遗传元件之间的）。代表父系和母系基因组元件间冲突的方框横跨细胞内和细胞外的分界，因为它兼具二者的情况。（来自 Werren 2011）



育”的，或者说是雌性。雄性不育是由一个线粒体等位基因引起的。有趣之处在于所有的百里香植物都携带这一细胞质雄性不育（CMS）因子。雌雄同株植物具有雄性功能只是因为它们携带一个由细胞核染色体遗传的“恢复系”等位基因，该基因能够抵消细胞质雄性不育。不同寻常的是，自然界中存在这样一些雌雄同株的植物物种，其所有个体既携带细胞质雄性不育因子又携带细胞核恢复系基因（图 16.22）。为什么这样一个基因——它只是为了被其他基因抵消——会存在呢？

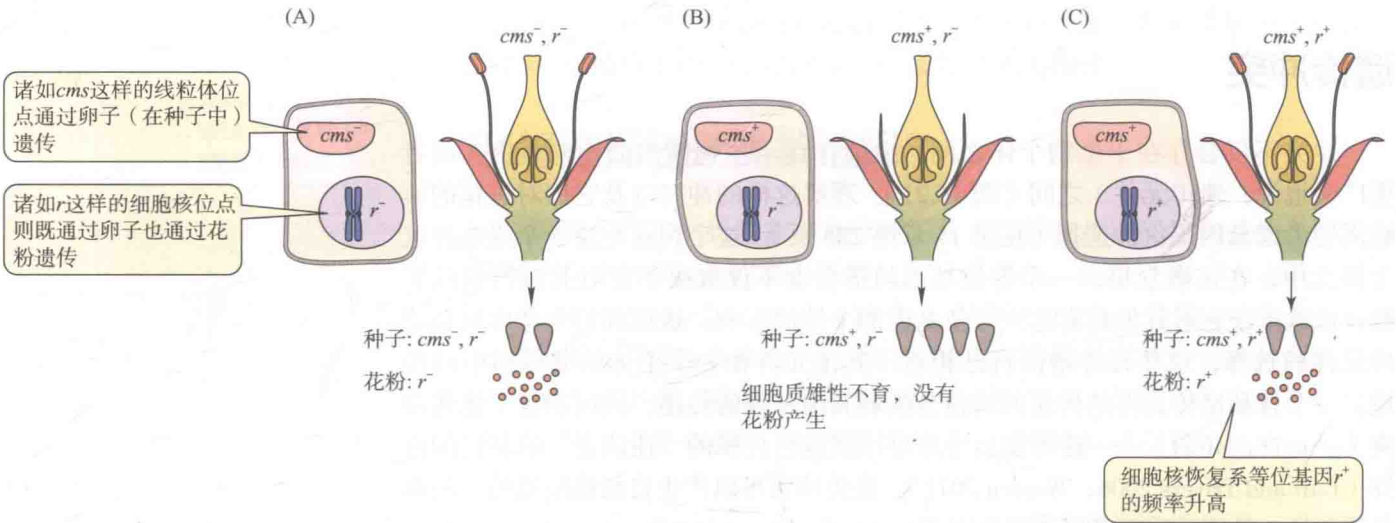


图 16.22 细胞质雄性不育（CMS）和雄性生育力恢复的进化是遗传冲突的一个典型例证。示意图描绘了每个基因型对应的花和细胞（为了简单起见，细胞核被描述为单倍体）。（A）像 *cms* 这样的线粒体位点仅仅通过卵子（即在种子中）遗传，而像 *r* 这样的细胞核位点则既通过卵子遗传也通过花粉遗传。（B）一个 *cms⁺* 突变使花粉不能再产生，而它可能会提高种子的数量，这

是由于植物会把原来供应花粉的能量和资源重新分配给种子。因此，*cms⁺* 的频率升高。（C）因为细胞核基因的适合度通过卵和花粉一起传递而得以提高，选择则青睐于抵消 *cms⁺* 效果的恢复基因 *r⁺*。于是，种群可能会固定相互拮抗的等位基因 *cms⁺* 和 *r⁺*，但是在表型上却可能跟含有 *cms⁻* 和 *r⁻* 的祖先种群没有区别。

因为线粒体是母系遗传的（一种细胞质遗传），任何能够增加雌性后代相对数量的线粒体等位基因，相对于一个不改变 1:1 性别比的其他等位基因来说，其频率都会得到提高。因为雄性不育植物将蛋白质和其他资源从花粉转而用于种子生产，它们能够比雌雄同株的植物生产更多的种子。因此，线粒体遗传的 *cms*⁺ 等位基因的频率可能会增加。相反，回想一下（据第 12 章），因为每一个个体都有一个母本和一个父本，那些能产生均衡性别比的细胞核等位基因会具有优势。如此一来，过量雌性的产生对细胞核基因是不利的，因为它限制了这些基因通过花粉的扩散。因此，一个使 *cms*⁺ 等位基因的作用无效的细胞核基因突变在种群中的频率会得以增加。那么，这样一个基因的功能就是抵消另一个位点上的自私基因的作用。

像细胞质雄性不育所表明的那样，线粒体和其他细胞质遗传的基因通常与细胞核基因冲突。而且，对雄性有害的细胞质遗传基因因为雄性不传递它们而免于纯化选择。由于这个原因，人、果蝇和其他物种中导致雄性特异有害效应的线粒体遗传变异型的发生率很高，它们甚至影响到那些线粒体基因予以互作的细胞核基因的雄性特异性表达（Gemmell et al. 2004; Innocenti et al. 2011）。

减数分裂驱动

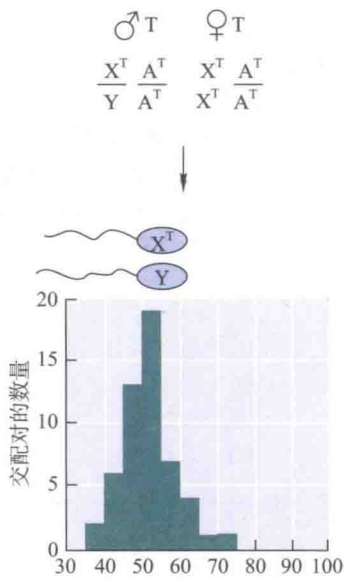
在“公正的”减数分裂中，两个同源染色体有相等的机会被包含在功能正常的卵或精子中；在分离异常或减数分裂驱动（meiotic drive）的情况下，其中一个会更可能被包含。造成这种情况发生的原因可能是偏分离，也可能是“配子杀手机制”（gamete killer system），即一个“驱动基因”（driving gene）引起缺乏该基因的其他配子的死亡或停滞。在很多物种中，单次交配的后代的性别比取决于使卵子受精的携带 X 染色体和携带 Y 染色体的精子的比例（分别产生女儿和儿子）。那些能增加成功受精的 X 型精子的比例并因此而扰乱后代性别比的 X 染色体连锁的基因具有传递优势，其频率将得以提高。如果确实是这样，那么那些通过把性别比恢复到 1:1 从而达到最高适合度的常染色体基因则受到选择的青睐。这种恢复掩盖了分离致畸者等位基因，不过它的存在有时候可以通过把携带该基因的种群跟其他种群杂交而揭示出来。例如，在塞舌尔群岛的拟果蝇的交配试验中，其后代的性别比接近 1:1，但是来自塞舌尔群岛的雌性与来自世界其他地方的雄性杂交所产生的 F₁ 代雄性 [再跟任何雌性交配时]*，则产出严重过量的雌性后代（图 16.23）。这一失调的性别比是由塞舌尔果蝇 X 染色体上的一个引起雄性的 Y 型精子退化的分离致畸者等位基因所致。由于塞舌尔群岛种群也含有抑制分离畸变的隐性常染色体基因，这个等位基因的作用在正常情况下显现不出来。其他拟果蝇种群既缺乏 X 染色体连锁的分离致畸者等位基因，也缺乏抑制者等位基因，因此当杂交引入相应的遗传背景时，致畸者基因的作用便会显现出来。在塞舌尔群岛以及其他致畸者等位基因频率已经增加的地区，选择便会青睐于常染色体对畸变作用的抑制。

分离后致畸者

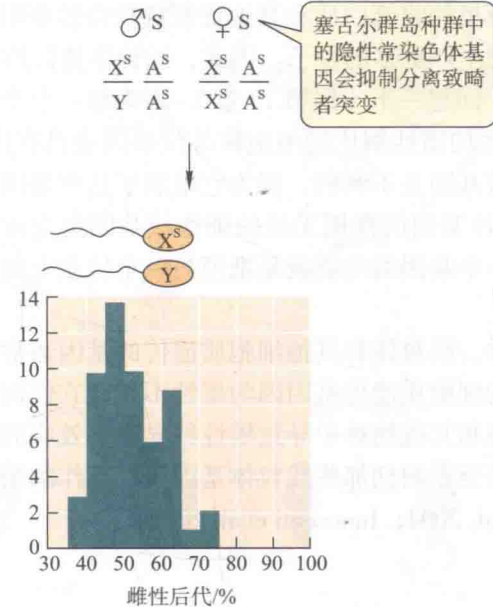
分离后致畸者（post-segregation distorter, PSD）通常通过降低那些丢失了

* 方括号内的文字为译者所加。——译者注

(A) 种群内 (突尼斯标准种群)



(B) 种群内 (塞舌尔群岛种群, 拥有位于X染色体上的分离致畸者等位基因)



(C) 种群间杂交

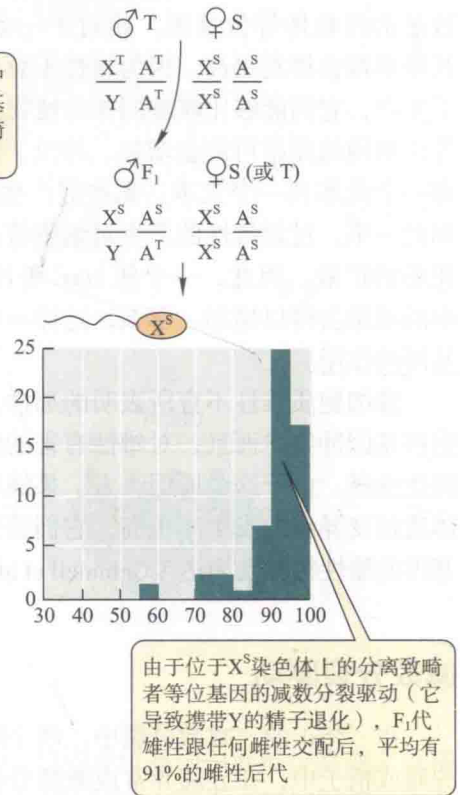


图 16.23 拟果蝇 (*Drosophila simulans*) 中分离畸变对性别比的影响。每个柱形图表示产生某一性别比 (雌性百分比) 的雌雄对的数量。所展示的结果分别是: (A) 来自突尼斯的“标准”种群 (T) 内的交配, (B) 来自塞舌尔群岛的种群 (S) 内的交配, 以及 (C) 这两个种群杂交的 F₁ 代雄性的后代。亲本的基因型用 X、Y 和 A 标示, 分别代表 X 染色体、Y 染色体和常染色体。(C) 中种群间杂交所产生的高度偏向雌性的性别比揭示出塞舌尔群岛种群拥有一个分离致畸者等位基因, 该基因的作用能被突尼斯种群中所缺乏的恢复系等位基因抑制。(来自 Atlan et al. 1997)

致畸者基因的后代的存活率而发挥作用。PSD 的例子包括酵母和细菌中的“放毒者质粒” (killer plasmid), 它们编码一种传递到子代细胞的毒素, 除非这些子代细胞遗传有“解救”它们的质粒, 否则就会死亡。类似的, 携带“美狄亚” (Medea) 元件的雌性面粉甲虫 (拟谷盗属, *Tribolium*) 的后代只有继承了该元件才能存活 [该元件以希腊神话中的人物女巫“美狄亚”命名, 据欧里庇得斯 (Euripides), 她被丈夫遗弃, 随后通过谋杀他们的孩子而复仇]。在某些寄生蜂中发现了另外一种类型的 PSD (在第 11 章已经提到过), 像所有的膜翅目昆虫一样, 这些寄生蜂是单倍-二倍体。一些雄性携带一个被称为 *psr* (paternal sex ratio, 即父系性别比) 的额外的染色体。这些雄性的后代一开始时是二倍体 (雌性) 合子, 但是接下来 *psr* 使来自父系的所有染色体退化 (它自己除外), 把合子变成只携带母系染色体 (它们注定会在下一代被毁坏) 和 *psr* 的单倍体雄性。这个离奇的情景是目前所知最极端的自私遗传因子。

转座因子

转座因子 (transposable element, TE) 是自私因子的范例。它们像病毒或其他寄生物一样在基因组中增殖, 并因为它们所带来的转录和翻译代价以及所引发的有害突变和染色体重组 (见第 8 章) 而损害“宿主”生物。抑制转座因子活性的机制, 比如 DNA 甲基化和干扰 RNA 等, 在动物、植物和和真菌中都有描述 (Johnson 2007)。这些“防御”机制似乎是成功的, 因为转座因子很少像正常基因那样展现出跨越近缘物种的基因树 (见第 2 章), 表明它们存在不了很长时间就会覆灭。一些转座因子已经在基因的结构和功能上发生了有利的改变, 有些甚

至已经进化为执行对宿主生物有益功能的基因。尽管如此，转座因子被保持在基因组中并不是因为它们偶尔可能变得有益，而是因为，像寄生物一样，它们以很高的速度增殖和感染新宿主（Werren 2011）。

亲本基因组间的冲突

关于遗传冲突的最后一个例子可能是出乎意料的：它涉及人类和其他哺乳动物的妊娠（Haig 1993, 2002）。这里人们所可能预期的母亲、父亲和后代间的合作遭到亲子冲突和在后代中演绎的父本间基因冲突的损害。

我们已经知道一个后代总是试图从其母亲那里获得比母亲应该情愿给予的更多的资源，因为母亲为随后的后代保存一些资源会比只照料现有后代能获得更多的益处。人类胎儿和其母亲的一些交往互动符合这个预测。例如，母亲在妊娠期提高胰岛素的产量（这导致细胞从血液中去掉葡萄糖）——在这样关键的时期你可能期望她们为了给胎儿提供糖而会降低胰岛素水平。然而，胎儿会产生极高水平的一种激素（即 hPL，人胎盘促乳激素）来抵制胰岛素，因此，净结果是母亲的血糖浓度没有改变。这种拮抗激素的轮番增加似乎是无意义的，但这正是亲子冲突所产生的结果。

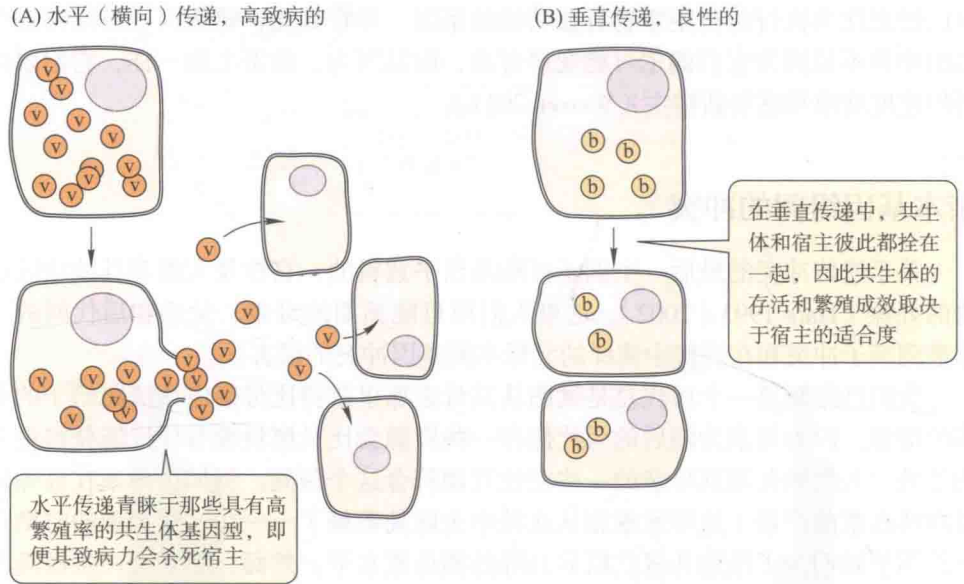
更为不同寻常的是某些印记基因的表达，这些基因是否在胎儿中表达取决于它们是遗传自母亲还是遗传自父亲 [例如，一个基因的母亲副本可能被甲基化，在这种情况下该基因在胎儿中不表达（见第 9 章）]。从基因选择的角度看，如果胎儿存活，则父系遗传的基因的适合度将会最大，这是因为如果那位母亲再与不同的雄性交配，它后来的后代不会再携带原先那些父系遗传的基因。相反，母系遗传的基因仍会被母亲后来的后代携带，因此如果这些基因阻止母亲全力滋养现在的胚胎以免损害以后的后代，它们的广义适合度才会达到最大。因此，父系遗传的基因应该会增强胚胎从母体获得更多营养的能力，而母系遗传的基因会减弱胚胎这样做的能力。在小鼠中，一对冲突基因恰好表现出这一模式。只有编码 IGF-2（胰岛素样生长因子 2，insulin-like growth factor 2）的父系拷贝基因在胚胎中表达，该因子能提升早期胚胎从子宫获得养分的能力。IGF-2 被另一种蛋白质（即 IGF-2R，胰岛素样生长因子 2 受体，insulin-like growth factor 2 receptor）降解，而只有编码该蛋白质（IGF-2R）的母系等位基因才表达。因此，IGF-2 水平被父系基因和母系基因的相互制约作用所平衡。人类若干种病理现象似乎也都是由来自父母双方的相关基因在表达上不平衡所导致的（Frank and Crespi 2011）。

寄生物、共生生物、个体、组织水平

遗传冲突的概念影响着进化生物学的许多研究主题（Hurst et al. 1996；Burt and Trivers 2006）。例如，构成转座因子进化基础的原理也同样适用于任何比其所关联的基因组中其他部分复制更迅速的因子。一个这样的因子便是生活于宿主体细胞中的细菌 [这样的生物体被称为内共生体（endosymbiont）]。如果单一宿主内的内共生体种群有遗传差异，那么在这个种群中选择会（很自然地）青睐那些能比其他基因型更迅速地增加数量的基因型。因为内共生体的生长和繁殖依赖于从宿主获得的资源，因此内共生体数量的过度增加可能会降低宿主的适合度。

内共生体基因型的适合度，即其数量的增加，是用它每一代所感染的新宿主的数量来衡量的。如果内共生体表现为水平（横向）传递（horizontal transmission）——

图 16.24 对内共生体的选择压力因其传递模式而不同。(A) 内共生因子(v) 由一个宿主向没有亲缘关系的宿主的水平传递青睐于对高致病力的选择。(B) 内共生因子由宿主向其后代的垂直传递则青睐于具有较低繁殖率的相对良性的共生体(b)。



也就是说, 在宿主种群的成员间横向传递(图 16.24A), 那么被感染的新宿主的数量可能会与每个老宿主所释放出来的共生体后代的数量成正比。如果共生体在老宿主死亡前逃向新宿主, 那么它们的适合度并不强烈依赖于亲代共生体居住的那个宿主个体的繁殖成效。因此, 选择青睐于那些具有高繁殖率的共生体基因型, 即便这会引起宿主的死亡(当然要在共生体扩散到其他宿主之后)。换句话说, 选择青睐于寄生性的、可能致病性很强的共生体的进化。

相反, 假设共生体表现为垂直传递(vertical transmission), 即从母体宿主到子代宿主(图 16.24B), 那么共生体和宿主现在彼此都拴在一起, 因此共生体的繁殖成效完全取决于宿主的适合度。对宿主个体内共生体种群的高效增殖的选择与对不同宿主个体共生体种群间的选择相抗衡。双方平衡的结果是, 类群水平的选择青睐于繁殖受限的基因型, 即那些不会因榨取太多资源而导致宿主在把共生体传递给后代前死亡的基因型。选择甚至可能青睐共生体中那些能增强宿主适合度或者与宿主基因合作的等位基因, 因为这些策略也提高了共生体的适合度。如果共生体没有进化出充分的约束机制, 选择将会青睐于能够限制其生长的宿主基因。因此, 无论是共生体还是其宿主的进化都可能导致互利共生(mutualism)的产生: 即两个遗传实体都提高彼此的适合度的交往互动(我们将在第 19 章再次讨论寄生和互利共生)。

在极端情况下, 共生体可能成为宿主的一个内在的、必不可少的组成部分。很多真核生物在细胞内包含垂直传递的细菌, 它们扮演着不可或缺的生化角色, 例如定居在蚜虫的特殊细胞内的合成必需氨基酸的细菌。线粒体和叶绿体被认为是真核细胞的细胞器, 但是它们起初是内共生细菌(见第 5 章)。在这些情况下, 宿主和共生体具有高度相关的繁殖利益: 即一方的任何优势都给另一方提供优势。内共生体和宿主相关联的基因组间的共同利益导致了进化中一种新的集体性实体的产生, 即真核细胞: 它是一种更高层次的组织结构(level of organization)。

相互关联的元素——例如真核生物的细胞器基因组和细胞核基因组——之间繁殖利益的强相关性, 使我们明白为什么在最常见的层次(即单个多细胞生物的层次)上的组织活动还有必要存在(L. W. Buss 1987; Maynard Smith and Szathmáry 1995; Frank 1998; Michod 1999)。一个生物体可不仅仅是一群细胞; 例如, 彼此

之间松散相连但是生理上独立的正在分裂的细菌并不构成一个生物体。多细胞生物的细胞间相互合作并通常发挥不同的作用，这包括产生配子（生殖细胞）的细胞和不产生配子的细胞（体细胞）间的差别。为什么那些多细胞生物的单细胞祖先，在原来每个细胞各自都有繁殖希望的情况下，进化出了需要一些细胞牺牲掉这个希望的多细胞后裔呢？

根本答案是亲缘选择：如果一个多细胞生物体内的细胞谱系是通过有丝分裂从一个单细胞卵或合子而来，那些出于细胞“集群”的利益而牺牲了自身繁殖的合作细胞的基因则通过亲缘关系密切的繁殖细胞实现其繁衍。然而，如果遗传上不同的细胞侵入集群或者细胞间出现突变差异，亲缘系数会被削弱。一个增加细胞分裂速率的突变在集群内具有选择优势，但是诸如癌症中那种不受控制的细胞分裂通常对生物体有害。因此，在细胞的整体集群水平即生物体水平上的选择就会抵制那些集群内细胞间的选择。能够控制细胞分裂、阻止反叛细胞的基因型扰乱生物体整体功能的“监督”机制就受到青睐；在动物中，它便导致了生殖系的进化，生殖系细胞在发育早期就从体细胞分离出来，从而把最具破坏性的突变排除在配子之外。对有机体作为一个整体系统的选择可能能够解释这样一个我们熟悉的但非同寻常的事实，即几乎所有生物体的生命都是从单一的一个细胞而不是一群细胞开始。这一特征增强了发育中的生物的所有细胞间的亲缘关系，从而减少了生物体内部的遗传差异和竞争，并且提高了适合度的遗传力。那么，结果是“个体”的形成，以及随之而来的生物学组织系统，而正是在这样的层次上大部分自然选择和进化不断发生。

人类行为与人类社会

很少有什么话题比人类行为的进化研究更富有争议性，已有数千篇文章和书籍讨论过这个话题。这一论题具有争议性的一部分原因是它们本质上难以回答，这是由于人类作为一个有着极其复杂行为的物种，却不能用研究其他物种那样的实验方式予以研究；另一部分原因是很难将信息充足的假设和研究与一大堆信息不足的猜测和分析得很糟糕的数据区别开来；还有一部分原因是很多人（包括很多社会科学家）对人类行为的生物学解释持怀疑甚至经常是敌对的态度。这种反应很容易理解，因为西方世界在援引生物学原理为对非西方人民、“种”族、妇女、同性恋者以及其他的偏见和压迫作辩护方面有漫长而丑陋的历史。男性对女性的支配、对同性恋者的偏见以及一些文化被其他文化施加帝国主义统治并不是从达尔文主义开始的，但是1859年之后，在对进化理论的滥用下，它们被作为所谓的人类天然之道而正当化了。长期以来种族歧视以那些被欺压的人在遗传上比较低劣的理由而合法化，而那些为纳粹所采纳的基于这种意识形态的骇人的极端行为引起了人们对遗传决定论思想的持久憎恶。

尽管如此，研究人类的进化生物学，包括它对于理解人类行为的含义，是可能的也是有用的，这要求必须严格地开展研究并谨慎地阐述从数据中能够合理地作出哪些推断和不能作出哪些推断。包括人类在内的任何物种的所有行为都是某种层面的生物学现象，因为它们来自于一个物质的、生物学的结构，即脑。很多行为可能是具有或多或少表型可塑性的遗传反应规范的表达，具体取决于所涉及性状。例如，语言能力显然具有遗传基础，这种遗传基础自人类谱系从人和黑猩猩的共同祖先分离后就开始演化了。虽然圈养的黑猩猩、倭黑猩猩和大猩猩能够学习和使用符号语言和其他写实性的交流模式，并好像掌握了句法和写实

性的含义，它们还赶不上甚至是很年幼的人类孩子的能力。因此人类已经进化出语言能力，但是该能力的表达，即一个个体所说的真实语言，则完全是一个学习的问题。

如果能够审慎地应用，进化生物学是属于那些能够使我们更加深入透彻地了解我们自己的学科。发现一种行为或其他性状的生物学基础不能成为虐待任何人的正当理由。我们不会因为诊断出身体或精神缺陷的生物学基础就放弃我们的理想或者减少我们对人的尊重；同样我们也不必因为找出了一个普遍行为特征的生物学因素就放弃积极进取。

人类行为的进化研究

为了了解人类行为能力的可能进化起源，科学家已经对其他灵长类尤其是其他猿类进行了全面的研究。灵长类研究包括野外观察和圈养条件下的实验，包括那些类似于心理学家和行为经济学家在研究人类反应时所进行的测试。利他行为能力是一个尤为令人有兴趣的主题，它在人类中得到远非其他哺乳动物可以比拟的高度发展。利他行为在灵长类社会性物种中很常见，这种利他行为几乎无一例外地针对亲属和互利的社会伙伴，并且几乎从未施与其他社会族群的成员（Silk and House 2011）。

国家出现前的人类文化与其他灵长类的社会性族群既有相似之处又有不同之处，比如狩猎采集部落，他们的生活方式可能是对与早期人类的处境相当相似的环境的适应。例如，在非洲哈扎人（Hadza）中，合作是跟亲属的亲近程度和互惠程度相关的，但是也与身体强壮程度之类的其他因素有关，可能是因为强壮程度在合作性的任务中是有用的（Apicella et al. 2012）。在图尔卡纳（Turkana）这样一个游牧社会中，战争会给很大的社会族群带来利益（即牛），逃避战斗的人会受到一群群武士的惩罚，这是在其他灵长类中没有发现过的一种由“第三方”强制实施的合作（Mathew and Boyd 2011）。

一些灵长类似乎有“心智理论”（theory of mind），意味着它们好像可以感知到其他个体的心理状态，例如意图（Cheney 2011）。黑猩猩和人类很年幼的孩子都能帮助其他个体达到简单的目标，但是黑猩猩除了其少数几个社群伙伴之外不太可能跟其他个体进行分享（Warneken and Tomasello 2009）。黑猩猩貌似仅仅为了达到自己的目的才提供信息，而人类幼儿主动地与任何人分享信息。人类的孩子起初是慷慨地提供大量信息的，但是不久就发展出对互惠的关注和对特定伙伴的偏好，这可能是进化的产物。随着时间推移，他们形成了符合文化上可以接受的社会规范的利他行为。所以，无论是孩子还是成年人，人类都显示出与其他猿类在重要认知、情绪和社群交际上的差异。

人类行为的大多数进化研究可归纳为几个分支（Brown et al. 2011）。人类社会生物学（human sociobiology）由爱德华·威尔逊（E. O. Wilson, 1975）创立，作为社会性昆虫方面的一个权威，他把人类行为的很多方面诠释为通过自然选择所进化出来的特征。威尔逊认识到人类的很多行为受社会和其他环境变量的影响，但是尽管如此，他强调了它们根本的遗传基础。自20世纪70年代以来已建立了三种把进化理论应用于人类行为的主要研究方法：包括人类行为生态学（human behavioral ecology）、进化心理学（evolutionary psychology）和文化进化（cultural evolution）（也见第23章）。这些领域的差异一方面体现在其主题上，另一方面体现在关于基因和环境在决定人类行为上的作用的那些假设前提。而另外一种方

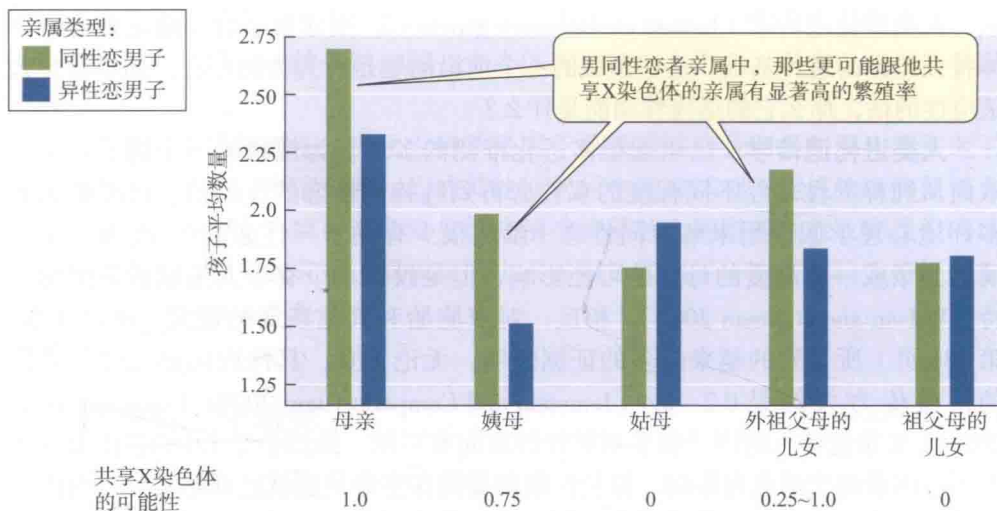
法, 人类进化遗传学 (human evolutionary genetics), 则非常适合于确定种群内个体特征差异的遗传基础。这些领域的一个前沿问题是行为为何存在: 如果有什么适应性的话, 那么它的适应性功能是什么?

人类进化遗传学 已引起很多进化推测的多变行为性状的一个例子是在性取向从纯粹异性恋经不同程度的双性恋再到纯粹同性恋的连续谱。已经推出很多环境心理学假说用来解释同性恋 (虽然很少有关于异性恋的), 比如一位冷漠的父亲或一位溺爱的母亲的可能影响, 但是没有一个有令人信服的证据的支持 (Wilson and Rahman 2005)。相反, 对双胞胎和其他亲属的研究 (见第 9 章, 第 236 页) 所得到的越来越多的证据表明, 无论男女, 其性取向都是部分遗传的, 遗传力大约是 0.2~0.4 (Iemmola and Camperio-Ciani 2009; Langstrom et al. 2010)。X 染色体上的因子似乎对男性性取向有贡献。虽然小于 1.0 的遗传力意味着环境因素对变异也有影响, 但是性取向显然在生命早期就已开始发育; 当代学者没有人认为性取向 (作为自我认同) 是注定的 (Wilson and Rahman 2005)。纵观整个世界和整个历史, 在几乎所有被研究的文化中, 至少都有一小部分男性人口表现为同性恋 (虽然未必是纯粹同性恋的), 并且在一些文化中这一直是常态 (Duberman et al. 1989)。那么, 看来在我们的物种向全球扩散之前性取向是多变的。同性恋行为在不同的动物中已有记录, 包括一百多种哺乳动物, 它是进化生物学家越来越关注的话题 (Bailey and Zuk 2009; Poiani 2010)。

在同性性取向有一个遗传基础这个意义上说, 同性恋, 像昆虫中不育的工作者一样, 似乎带来一个进化之谜, 因为一般都假定同性恋者比异性恋者繁育更少的后代。这一假设实际上是不可靠的, 因为很可能在贯穿差不多整个人类历史中, 就像在今天和过去 (例如古希腊) 的一些社会里, 只要同性恋履行了社会所期望的繁衍后代的职责, 他们就能被接纳和容忍, 因此, 在繁衍后代上他们可能跟异性恋者同样多子多孙。如果是这样, 影响性取向的基因可能是近乎选择中性的。然而, 假设雄性同性恋有一个较低的平均繁殖率, 若干种群遗传模型都可以解释一个稳定的性取向多态性 (Gavrilets and Rice 2006; Camperio-Ciani et al. 2008)。与数据匹配最好的模型把同性恋倾向归因于至少两个遗传位点, 其中至少有一个在 X 染色体上, 其效应是携带该 X 连锁等位基因的雌性的生殖力会提高, 从而抵消雄性同性恋者的繁殖劣势。这种情况是通过位点内性别冲突而保持多态性的一个例子, 也叫性拮抗选择 (见第 12 章)。在意大利北部, 对男同性恋者的研究报道说母系同性恋亲属的比例 (5%) 显著高于父系同性恋亲属的比例 (2%), 这跟 X 染色体遗传是一致的。此外, 男同性恋者的母亲和姨母都显著比异性恋男性的母亲和姨母生育有更多的孩子 (图 16.25; Camperio-Ciani et al. 2004; Iemmola and Camperio-Ciani 2009)。好像日益可能的是, 导致男性趋向于同性性取向的遗传因子能赋予女性某种繁殖优势 [最近, 进化遗传学家 William Rice 及合作者 (2012) 提出, 性取向遗传以及同性恋者亲属所具有的更高适合度的数据可以用一些基因上表观修饰的遗传来很好地解释, 这涉及影响胎儿脑组织对雄性激素敏感性的那些基因]。

人类行为生态学 人类行为生态学家把一些最优化的方法借用到进化生物学中, 诸如生活史理论 (见第 14 章) 以及相互作用的 ESS 模型 (见第 12 章) 等, 用以研究人类是否以最适宜大小的小组为单位进行狩猎以及婚姻模式是不是真的使繁殖成功率最好等问题。例如, Monique Borgerhoff Mulder (1990) 调查清楚了这样的事实, 在某个非洲部落里女人更喜欢嫁给富有的男人, 即便他们已经有了妻子。她把她的数据与描述一些鸟类物种行为的一个模型进行了对比; 在这个模

图 16.25 男同性恋是反映了一个被位点内性别冲突所维持的多态性吗？柱形图表显示意大利北部同性恋和异性恋男子的亲属平均所生的孩子的数量。（数据来自 Camperio-Ciani et al. 2004）



型中，与跟一个掌握资源较少的单身雄鸟交配相比，雌鸟的适合度通过跟一个已经配对的、但其资源能使雌鸟养育更多后代的雄性交配能得以最大化。人类行为生态学家不必假定一个特定的行为是由遗传决定的，相反，他们可能假定人类已经演化出了适应性地响应各种各样环境状况的认知能力。这种响应或许是从一种文化规范中学习来的，但这种规范本身就是适应性的。

进化心理学 据说一些行为特征在人类群体中是普遍存在的。这些特征包括身体装饰、合作、哭泣、死亡仪式、劳动分工、各种面部表情、闲聊、语言、男性更有攻击性以及政治上更有主导性、婚姻、音乐、互惠和其他很多方面 (Pinker 2002)。虽然许多或大多数社会科学家都强烈赞成这些最普遍的社会行为是文化决定的这一观点，但是像社会生态学家一样，进化心理学家假设很多这样的行为是先天的、由遗传决定的，其表现情况通常受到文化和其他环境影响因素的调节。进化心理学家采用了一种大脑模型，在这种模型下大脑中的一些由遗传所决定的“模块”或神经回路被指定来解决诸如与亲属的交往互动、甄别欺诈者以及学习语言等之类的问题 (Tooby 和 Cosmides 1992; Cartwright 2000; Pinker 2002)。这些心理学机制被假定 (心理学里通常都是作假定; Norenzayan and Heine 2005) 是通过自然选择而进化出的人类的一些普遍能力的基础。这些认知能力中的一部分是极其灵活的，使得人们能够在面对新的情况时进行新的调整。进化心理学家并不否认文化，但是他们将普遍性的性状*与那些能迅速改变的文化性状加以区分。

进化心理学中的一些研究使用心理学方法来检测关于假定的适应模块的那些假说。例如，Leda Cosmides 和 John Tooby (1992) 提出，在没有亲缘关系的个体之间的社会交换 (互惠) 中，欺骗是一种永久存在的威胁，因此，我们所进化出来的那些甄别欺诈者的机制应该有一些是在非社会性的情境中不被激活的固有特征。他们给大学生提出了有相同逻辑形式但是内容不同的问题，并且发现那些被认为好作弊的学生往往比其他学生能更好地解决这些问题。

很多进化心理学家使用一种跨文化的研究方法，假定文化差异很大的族群间一种大体相同的潜在行为适应可能是一个进化性状。在一个特别有争议的领域的

* 译者注意到，在心理学领域英文“trait”似乎被译为“特质”，这里我们沿用遗传学和进化生物学中的翻译传统，仍译为“性状”。注意，译文中所有的“性状”一词都是与英文“trait”——对应的。——译者注

一个例子是 David Buss 所做的世界不同地区 37 种不同文化中择偶偏好的跨文化研究 (D. M. Buss 1989, 1998)。Buss 旨在检验几种基于性选择理论的预期的假说: 女人应该比男人更喜欢选择具有那些预示着有更高保护及照料配偶及后代的能力的指标 (例如雄心和挣钱的潜力) 的配偶, 而男人应该比女人更在意潜在配偶的身体吸引力 (一个假定的年龄特异的生殖潜力指标), 而且男性应该比女性更重视其配偶的贞操 (鉴于配对外交配使男性比女性面对更大的在不知情中照料了其他人的后代的风险)。Buss 报告称在绝大多数文化中, 每一个预言都得到了验证。例如, 据说在 97% 的文化中, 女人比男人更在意对方的挣钱潜力; 在 100% 的文化中男性更青睐比他们年轻的女性; 在 62% 的文化中, 男人比女人更重视配偶的贞操。类似的, 许多被异性认为具有吸引力的身体特征在非常不同的文化之间都是一致的, 其中一些似乎是生殖适合度的指标 (Gallup and Frederick 2010)。

已经有若干适应进化假说被提出来用于解释很多人类行为和社会特征, 涵盖了从谋杀和嫉妒到音乐创作、宗教信仰和仪式等方面 (例如, 见 Pinker 2002; Wilson 2002)。在很多情况下, 仍然很难确定是进化 (遗传) 适应还是文化适应能够更好地解释这些特征——可以预期, 通过不同的途径, 不管是进化适应还是文化适应都可产生差不多相同的表型。

文化进化以及基因 - 文化共进化

世界上很多不同文化族群间在语言、技术、社会习惯和生活方式上的差别明显地反映了分歧变化的历史 (图 16.26)。在众多致力于理解文化如何变化的科学家中, 加利福尼亚大学的 Peter Richerson 和 Robert Boyd 似乎受遗传进化模型启发最大, 他们基于种群内和种群间的过程建立了一个关于文化进化 (cultural evolution) 的审慎的类比模型 (Richerson and Boyd 2005; Boyd and Richerson 2009)。进化心理学家所预想的那些认知能力可能真的存在, 但是它们并不足以

(A)



(B)



图 16.26 不同的文化性状、行头 (服装) 与技术是当代人类群体之间文化差异的一些体现, 例如 (A) 巴布亚新几内亚山区的湖里人 (Huli), (B) 美国和西欧的城市职业人士。(A 由原作者拍摄)

使一个没有受过教育的个体能够制造一艘船或一枝箭，更不用说一个灯泡甚至一个钉子。是人类文化使适应行为一代代地累积，于是，社会获得的知识 and 能力远远超越了任何一个个体所能发明和从头学习的东西。只有人类这个物种进化出了这一能力。

Richerson 和 Boyd 说，正如单个基因发生突变一样，文化性状的与遗传无关的变异是由种群内的单个个体产生的。一些这样的变化是随机的，诸如一个字的错误发音或一项文化内容的错误记忆。另一些是非随机的，也许是在学习时改变的，或者可能在尝试改进一种方法时被一个人故意改变的。文化变型的频率可能会被随机波动或“文化漂变”（例如，在一个小群体中一种特殊工艺的少数几个从业者可能还没有来得及培养徒弟就死亡）改变，也可以被偏向性的或非随机性的传递（biased or nonrandom transmission）而改变。一个文化变型如果被其他个体复制和学习，也就是说传递给其他个体，其频率会上升。个体可能会因为若干原因而吸纳或仿效一种文化性状，比如因为其内容（例如它被认为是有利的或者很容易被记住），或者因为已经表现出这种性状的人们的特点（例如仿效知名人士或成功人士），或者因为这种性状已经很普遍并且人们意识到遵循这种规范的理由。在缺乏任何其他信息的情况下，仿效他人的行为通常具有优势；或者社会可能会主动强制执行族群规范。

如果文化性状能影响人们的行为并由此而增加其向其他人传播的可能性，那么这些文化性状也将受到自然选择（回忆一下，第 11 章定义自然选择为表型不同的生物学实体类别间适合度的持续差异。在这里，实体指的是文化性状：它们是由大脑产生的，从这个意义讲它们是生物学实体）。选择可能发生在种群内部，例如，如果人们从其父母获得这些性状，并且这些性状影响其父母的存活或繁殖。比如，卫生或食物采集这些性状能影响存活；而信条以及宗教信仰能影响繁殖性状，即便在现代社会也是如此。通过仿效名人、老师以及其他非父母人物所获得的性状，如果会影响成为这类人物的可能性，则就可能被选择。

Richerson 和 Boyd 强调，族群之间（例如部落之间）的文化差异能够通过群间竞争的类群选择进化。他们提出，即使族群非常大，类群选择对文化进化也会比对遗传进化更有成效，这是因为群规范可以被强制维护，导致群内文化性状通常非常同质。例如，基督教文化在很多人群中的维持不仅是对父母的信仰的继承，而且也是由于监督，包括从过去的宗教法庭（inquisition）到一些现代社会团体对异教徒的社会排斥。性状可能受到类群选择的途径包括基于农业活动和战争优势的人口增长差异。达尔文在《人的由来》（*The Descent of Man*, 1874）一书中预想了这样的类群选择，他写道“跟同部落的其他人相比，尽管高道德规范只带给每个人及其孩子很少一点优势，甚至是没有优势……但是跟另一个部落相比，一个部落中天赋好的人的数量的增多和道德规范的提升势必会给这个部落带来巨大优势。”

然而，很多性状是通过偏好传递而不是通过选择而扩散的，而且虽然它们很可能在特定的生态或社会环境下是有优势的，但它们并非就一定就有优势。那些适应不良的性状，如果它们赋予信奉偏好（例如巫术信仰）或魅力癖好（例如青少年抽烟），也能得以扩散；在历史上的大多数时期，大多数人没有掌握任何能够使他们分辨一个信仰（例如对女巫的信从）或文化活动（例如祭祀神灵）是否真实或有益的信息。

很多文化性状涉及婚姻规则、合作、冲突解决和其他在人类行为生态学和进化心理学中作为适应假说的主题的社会交往互动。Richerson 和 Boyd 提出基因和

文化可能已经共同进化。他们注意到，较大的大脑和文化适应的累积貌似都是在 500 000 年前显现的，因此，文化环境可能已经对基因施加了大约 20 000 代的选择（例如，使成年人能够消化乳糖的突变在乳业文化中受到选择；见第 12 章）。

语言可能典型地体现了基因 - 文化共进化。人类不仅拥有远比其他猿类大的先天语言能力，而且也拥有身体上的适应，比如喉在咽喉中的位置比猿类的低，使人类能发出各种各样更复杂的声音。这些特征必定是在对更大的语言通晓能力的选择下进化出来的，可能是源于在社会交往互动中的优势。只有在已经开始使用某种原始语言的人群中这种选择才可能发生。喉的位置和大脑语言中心的随后变化，反过来又使语言通过文化变化而发展出更大的复杂性。

类似地，可能存在针对更善于接纳某些类型的文化性状的基因型或者影响文化变化过程的特征的选择。如果促进合作的文化性状对（个体的或族群的）生存和繁殖有利，倾向于合作的基因型的频率会增加。如果遵守族群的信仰一般能够促进生存，那趋于遵从的遗传倾向就能得到进化。那么，从某种程度上说，一些认知特征应该会得以进化，诸如进化生理学家所假定的那些，但需发生在其本身也会发生改变的文化背景下。Richerson 和 Boyd 提出我们可能拥有两套遗传上进化出来的先天禀赋。其中，比较古老的那一套是跟我们的很多灵长类亲属共享的，它通过亲缘选择和互惠进化而来，这涉及家庭成员间的交往互动、择偶偏好和相对简单的社会交往互动。比较新的那一套则是在最近的几十万年甚至更短的时间中进化出来的，可能涉及诸如切实同情和利他行为等特征，这些特征在大的部落和社会环境下具有优势，那里简单互惠是无效的。但是这些只是先天禀赋而已，它们给文化表达和个人潜力的发挥留出了巨大空间。人们不应该担忧我们所进化出来的这些心理和社会建构的生物学基础会控制我们在生活中能做什么，更不必担心它们会控制我们应该做什么。

小结

1. 很多生物学现象来自于生物体或基因间的冲突或合作。个体或基因层次的选择能够最好地解释大多数交往互动的进化。

2. 导致冲突和合作的特征通常通过频率依赖性选择而进化。这样的特征有时可以通过计算进化稳定策略 (ESS) 来建立模型：ESS 表现为一旦建立就不能被突变体表现型替代的表现型。在动物中，交往互动通常通过一些信号来调解，这些信号可能忠实地也可能不忠实地反映出个体的强壮程度、父母照料后代的潜在能力或其他相关的表现型变量。

3. 利他行为让其他个体受益并降低了行动者自己的适合度，而合作行为不需要降低行动者的适合度。合作得以进化是因为它对行动者直接有益，虽然这种利益可能会被延迟；或者它是互惠的，基于个体间重复性的交往互动或者伙伴间适合度利益相一致的持久联盟。物种间或物种内的合作性的交往互动，在一定程度上可以

通过“监督”或者惩罚欺骗者来维系。

4. 利他行为通常通过亲缘选择而进化，这基于等位基因间或基因型间广义适合度的差异：广义适合度包括了等位基因的直接效果（在对其携带者的适合度上）和间接效果（在对携带者的亲属所携带的该等位基因的其他拷贝上）。汉密尔顿法则从受益者获得的利益、贡献者所付出的代价以及它们之间的亲缘系数的角度，描述了编码利他行为性状的等位基因得以增加的条件。含有利他行为基因型的寿命短的族群对整个种群有不成比例的贡献，但是这些族群通常由亲属组成，因此这种形式的类群选择通常等同于亲缘选择。

5. 冲突和亲缘选择一起影响家庭成员间很多交往互动的进化。照料后代的遗传利益是当前后代的存活数量的增加；而遗传代价是如果父母放弃子代并再次繁殖时预计所能获得的额外后代的数量。只有在遗传利益超过遗传代价的条件下亲代照料才可能进化。是父母的一

方还是双方进化为照料后代取决于雄性的父权自信度以及父母双方各自的相对代价/利益比。

6. 父母和子代间可能出现冲突, 因为亲本的适合度可能会通过给自己的生存和未来的繁殖分配一些资源而得以提高, 因此父母给当前的后代所提供的资源应当比从后代的角度看所应达到的最优数量要少。这一原理可能是很多物种的亲代通过让一些胚胎流产或杀死一些后代来减少窝仔数的若干原因之一。

7. 合作和利他行为的最极端的例子来自真社会性昆虫和人类。在真社会性昆虫中, 未交配的工作者养育其他工作者和繁殖个体(皇后和雄性), 很多交往互动通过亲缘选择和监督来管控。

8. 一个物种的基因组中不同的基因间可能存在冲突。例如, 一个特殊的基因可能会以比基因组其他部分更快的速率扩散, 并引起对能阻止它这么做的其他基因的选择。在仅通过一种性别传递的位点, 基因选择青睐于使性别比向着有利于该性别改变的等位基因。这样的改变引起了在其他位点上对使性别比恢复到1:1的抑制基因的选择。

9. 遗传冲突解释的其他现象包括在哺乳动物胚胎

中影响母源或父源等位基因表达的基因组印记, 以及细胞间的整合——多细胞生物的核心本质——的进化。

10. 包括社会行为在内的人类行为在多大程度上具有一个进化而来的遗传基础是一个被高度争议的问题。通过对种群内有变异的性状的研究可以很容易地对此加以探讨。人类行为生态学和进化心理学是了解人类行为的进化和适应意义的两种当代研究方法。

11. 被以为具有普遍性的人类性状, 虽然其表达方式(例如语言、身体装饰)通常是多变的, 但可能具有从我们和猿的共同祖先就开始进化的某种遗传基础。我们并不知道这种遗传基础有怎样的性状特异性。进化心理学家提出人类大脑包括很多有针对性的心理学“模块”。另一个观点是我们具有非常宽泛的遗传禀赋, 其中一些是与其他猿类共享的(例如针对近亲的利他行为), 而另一些则是通过源于文化环境的自然选择近期才进化出来的(例如在大的社会团体中对陌生者的同情能力)。文化以与遗传无关的方式通过部分类似于遗传进化的过程进化, 文化变化和遗传变化可能相互影响。然而, 那些可能组成所谓人类天性的遗传禀赋, 在对不同族群的限制或约束上并没有什么明显差异。

重要术语

垂直传递 vertical transmission

广义适合度 inclusive fitness

汉密尔顿法则 Hamilton's rule

合作 cooperation

互惠 reciprocity

互利共生 mutualism

间接适合度 indirect fitness

利他行为 altruism

亲缘系数 coefficient of relationship

亲缘选择 kin selection

亲子冲突 parent-offspring conflict

水平(横向)传递 horizontal transmission

文化进化 cultural evolution

遗传冲突 genetic conflict

直接适合度 direct fitness

延伸阅读推荐

J. Alcock 所著的 *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* 第十版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2013) 是对行为研究杰出的、非常易于理解的介绍, 并且强调了对进化生物学的诠释。由 D. Westneat 和 C. W. Fox 所编的 *Evolutionary Behavioral Ecology* (Oxford University Press, Oxford, 2010) 则收录了由本领域所有重要主题的权威学者所撰写的章节; 而 A. F. G. Bourke 在其专著 *Principles of Social Evolution* (Oxford University Press, Oxford, 2011) 中对社会行为的进化及其对进化中一些重要转变的意义进行了深入系统的探讨。

由 L. Keller 所编的 *Levels of Selection* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1999) 收集了一组优秀论文, 对合作和冲突的很多方面进行了讨论。A. R. Burt 和 R. Trivers 在 *Genes in Conflict: The Biology of Selfish Genetic Elements* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 2006) 一书中对遗传冲突做了综述。

关于进化和人类行为的众多书籍中, 几部代表性著作有: J. Cartwright 所著的 *Evolution and Human Behavior* (MIT Press, Cambridge, MA, 2000); R. I. M. Dunbar 和 L. Barrett 编著的 *Oxford Handbook of*

Evolutionary Psychology (Oxford University Press, Oxford, 2009); D. M. Buss 所著的 *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind* 第四版 (Pearson Allyn & Bacon, Boston, 2012); S. Pinker 所著的 *The Blank Slate: The Modern Denial of Human Nature* (Pen-

guin, New York, 2002); 以及 P. J. Richerson 和 R. Boyd 所著的 *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution* (University of Chicago Press, Chicago, 2005)。

问题和讨论

1. 描述动物可能进化出同一物种的不同成员间或不同物种之间用于交往互动的信号的那些情景。你会期待哪种信号是忠实的? 哪种是不忠实的? 为什么?

2. 推测一下为什么一些遗传元件(例如线粒体 DNA 和叶绿体 DNA) 通常仅通过一个亲本遗传而不是像大多数核基因那样通过双亲遗传(见 Hurst et al. 1996)。

3. 亲缘选择解释了为什么生物可能会给亲属提供利益。那么, 亲缘选择的原理与残杀同胞行为和堕胎的进化之间有冲突吗?

4. 解释为什么我们可以预期线粒体基因中对雄性有害的突变会有异常高的频率。

5. 分析支持和反对男性比女性攻击性更强是由于对竞争的性选择所致这两种观点各自的论据(例如, 参见 Daly and Wilson 1983 与 Kitcher 1985 间的争论)。

6. 在对体重校正后, 在灵长类和若干其他动物类群中, 一雄多雌制动物的睾丸比一雄一雌制动物的大(见图 11.23)。这一观察结果被用来推断在人类的大部分进化历史中是以哪种交配制度为主导的(例如 Harvey

and May 1989)。结论是什么? 我们应该如何评估其有效性?

7. 为什么跟多变性状相比, 物种特征性性状(例如本章讨论的所谓人类共有行为性状)具有一个进化而来的遗传基础这个假说更难以验证? 如果一个性状在近缘物种例如人和黑猩猩之间有稳定的差别, 那么做出该性状具有遗传基础的结论是充分的吗?

8. 很多不具备遗传基础的文化性状是适应性的, 例如获得和准备食宿的各种方法。信奉强大的无形的东西例如神灵和上帝的习性是一种文化适应吗? 它可能是怎样(从文化上或生物学上)进化出来的? 怎样验证这类假说?(见 Wilson 2002 和 Dennett 2006)

9. 生物进化和文化进化的可能过程有哪些相似性和差异?

10. 传统的类群选择认为, 与由自私基因型组成的种群相比, 由合作或利他行为基因型组成的种群的生存力会提升, 合作行为便是这种提升的结果。请举出至少三个例子, 说明亲缘选择、互惠或直接利益比类群选择能更好地解释这些观察结果。

(吉亚杰、张德兴译, 顾红雅校)

物种

物种形成在种群进化和类群多样化间搭起了一座桥梁。生物的多样性是分支发生 (cladogenesis) 的结果, 即谱系的一分为二或数目的增多, 同时每个谱系又通过前进发生 (anagenesis) 或种内进化沿着各自的轨迹演化。在整个生命的系统发生树上, 每一个分支点都标志着一次物种形成事件, 即物种的一分为二。物种形成意味着多样性的起源, 物种形成的研究连接着宏进化和微进化。物种形成最重要的结果在于不同的物种经历了基本上独立的分化过程, 并且保持着各自的独特性、演化趋势和命运 (Wiley 1978)。此外, 物种形成还促进了新的形态和其他表型特征的进化。

只有通过物种形成我们才能了解进化历史上的诸多事件。如果某个单一谱系发生了很多变化但没有出现分支, 那么演化到现有形态所经历的各种改变都将被抹去, 除非能在化石中找到痕迹。但如果谱系的一分为二频繁发生且某个特征的中间阶段能够在现在的支系中保留下来, 那么特征进化的历史就可以被复原, 至少在部分现存物种中复原。这个现象常被用于推测现存类群间的系统发生关系和追溯系统发生树上特征的演变 (见图 3.1)。

物种形成过程中有些步骤发生得很快, 可以被我们直接研究, 但整个过程通常很漫长, 以至于科学家通过一代甚至几代都无法观察到。反过来, 物种形成往往又太快了以至于不能完整地记录到化石中, 即使理想的化石记录也不能说明物种形成的某些遗传过程, 人们对这些过程仍然所知甚少。因此, 物种形成的研究主要是从现存物种中进行各种推断。

什么是物种?

“物种” (species) (拉丁语为“种类”的意思) 有很多定义。需要注意的是, 一个定义没有对错之分, 因为某个词的定义只是约定成俗。尽管如此, 如果一个词的约定已成惯例, 即使存在错误也可以使用。比如一朵玫瑰不管叫什么名字闻起来总是香的, 但人们有可能会错误地将一朵玫瑰叫做臭白菜 (skunk cabbage)。一个定义或多或少有用处, 并且或多或少可以帮助准确刻画一个概念或一个相关物体。或许任何一个“物种”定义都不能满足类似物种概念所涉及的所有内涵。

林奈和其他早期分类学家认可的物种定义被 Ernst Mayr (1942, 1963) 称之为物种的类型学 (typological) 或本质性 (essentialist) 概念。一个特定物种的成员应该在物种固有的“本质”形态特性上与该物种的“模式”或典型充分符合——这一概念源自柏拉图的理念 (见第 1 章)。因此, 如果一个鸟的标本看起来像小嘴乌鸦 (*Corvus corone*), 它就可以被归为该物种的成员; 但如果它具有不同的特征, 就可能是渡鸦 (common raven, *Corvus corax*) (图 17.1A, B)。然而,

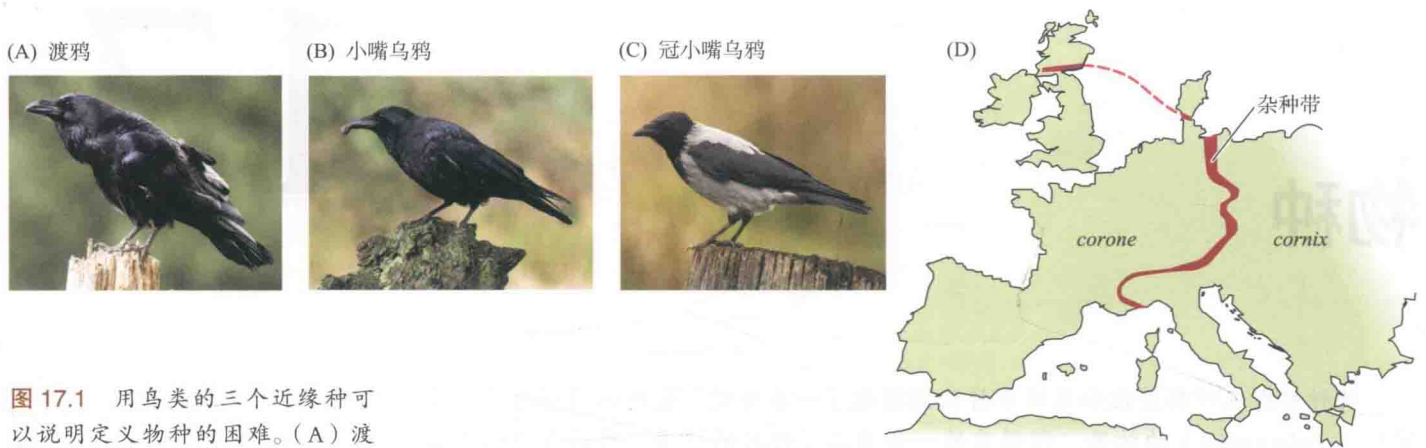


图 17.1 用鸟类的三个近缘种可以说明定义物种的困难。(A) 渡鸦 (*Corvus corax*) 与其他乌鸦的差别体现在其体型更大、鸟喙更强壮、喉部羽毛更粗密、尾巴更尖(当从上方或下方看时)以及叫声不同。尽管表面上看(B) 小嘴乌鸦 (*Corvus corone*) 和(C) 冠小嘴乌鸦 (*C. cornix*) 彼此间的差异要大于二者与渡鸦的差异,但其杂种却出现在欧洲中部一个杂交带中,表现出羽毛图案不同程度的混杂。(D) 小嘴乌鸦和冠小嘴乌鸦被一些分类学家处理为种内的两个亚种,但由于二者间的基因交换非常有限,也许作为不同种看待更合适。(D 来自 Mayr 1963)

物种的模式观念受到了变异性的挑战。全黑的小嘴乌鸦很容易与灰黑色的冠小嘴乌鸦 (*Corvus cornix*) 相区分(图 17.1C),但在欧洲中部的一个狭长区域内,不同乌鸦的灰色程度不一样(图 17.1D)。那么它们是两个还是一个物种?

几乎所有的物种定义都有一个共同的观点,即物种是独立进化的谱系(de Queiroz 2007)。然而,它们的区别在于用什么属性来定义这些谱系。在广泛使用的定义中(表 17.1),最常见的是生物学种概念(BSC, biological species concept)和系统发生种概念(PSC, phylogenetic species concept)及其衍生出来的几种概念。这两种定义的主要区别在于,系统发生种概念强调物种是进化的结果(进化分歧历史的产物),而生物学种概念强调物种产生的过程并对种群的未来有所预期(Harrison 1998)。生物学种概念及其相关定义过去是、也将继续是强调演化过程的进化生物学家最频繁使用的概念。然而,不管采用哪种概念,某些生物种群很难明确地归到某个物种中。不管哪种定义下的物种,其特性都在逐渐演变,因此总有一些模棱两可的情况出现。

表 17.1 不同的物种概念

生物学种概念	物种是一组实际或潜在可相互交配的自然种群,这些种群与其他类似一组种群在生殖上是隔离的(Mayr 1942)。
进化种概念	物种是种群或生物的一个单一谱系(祖先-后代序列),具有与其他类似谱系相区别的身份特征,并具有其自身的演化趋势和历史命运(Wiley 1978)。
系统发生种概念	系统发生种是(1)一个不可分(基本的)、有别于其他分类阶元的生物集群,并且具有祖先和后裔的传承关系(Cracraft 1989)。(2)物种是具有共同祖先的最小单系群(de Queiroz and Donoghue 1990)。
家系种概念	物种是“排外的”的生物组群,组群内部成员的关系比与组群之外任何生物的关系都更近。
认知种概念	物种就是由来自双亲的个体构成的最具包容性的种群,它们共享一个共同的双亲生殖体系。
凝聚种概念	物种是最具包容性的种群,其中的个体具备一种通过内在的凝聚机制实现表型一致化的潜能。

系统发生种概念

系统发生种概念被许多分类学家所接受，强调生物系统发生的历史。普遍被大家接受的定义是，只要不同的谱系能够被区分（鉴别）开来，就可以是不同的物种。也即，一个系统发生种是“一个不可细分（基本）的生物集群，它与其他生物集群有可鉴别的差异，并在集群内体现了祖先和子代的亲缘关系”（Cracraft 1989）。这个定义似乎对有性和无性繁殖的生物均适用。根据这一定义，当一个种群中产生任一固定的遗传差异，只要这个差异可将其与其他种群相区别——哪怕是单个 DNA 碱基的差异——就可以认为物种形成发生了。这就好比对一个物种内所有基因拷贝进行溯祖（即追溯到不同的祖先基因拷贝，这些祖先拷贝之间相差一个或多个突变，见第 10 章及后面溯祖理论的讨论）。但是，由于不完全谱系分选，两个存在生殖隔离的种群会在任何一个基因座完成彻底的溯祖之前产生大量的遗传分化（即许多基因座上出现等位基因频率分化）。因此，基于固定遗传差异的物种定义无法适用于一些近期形成的物种（Hudson and Coyne 2002）。据此，一些生物学家基于几个或多个基因座的遗传标记来识别物种，当种群有足够的分歧时才被视为不同的谱系（Knowles and Carstens 2007；Fujita et al. 2012）。

生物学种概念

本书所使用的生物学种概念采用 Ernst Mayr (1942) 的定义：“物种是实际（或潜在）可相互交配、且与其他种群存在生殖隔离的种群”。生殖隔离（reproductive isolation）意味着种群间任何生物学差异都将显著地减少种群间的基因交换，即使不存在地理隔离。这些差异可能会、也可能不会导致种间杂种的致死或不育。Mayr (1942) 和其他生物学种概念的拥护者们并没有坚持必须 100% 生殖隔离的种群才能被视为不同物种，因为他们意识到，如图 17.1 中乌鸦案例所示，某些物种间存在少量的遗传“渗漏”。尽管根据 BSC，仅仅依靠遗传或表型差异不能定义物种，但这种差异便于人们识别和区分物种。

生物学种概念出现得很早，因为一直以来人们都认为形态上差异很大的个体（如不同性别的个体）也有可能来自相同的亲本，属于同种的（conspecific，同一物种的成员）。然而，BSC 源于对变异的研究，这些研究表明形态相似性和差异性都不足以定义物种。下面几个实验观察对生物学种的形成起了关键的作用：

1. 种群内变异。在可相互交配的种群内，个体间在许多特征上不同。拥有同一母本的白色和蓝色雪雁（见图 9.1A）代表着一种遗传多态性而非不同的物种。导致果蝇长出四个翅膀而不是两个翅膀的变化只是一个突变，而非一个新种。

2. 地理变异。种内种群之间存在差异，这种差异从小到大连续变化，并且在种群相遇的地方经常出现中间类型（可作为杂交存在的证据）。人类种群就是一个典型的例子。

3. 同胞种。同胞种（sibling species）是很难或不可能通过形态特征来区分但在生殖上隔离的种群，但同胞种往往可以通过在生态、行为、染色体或遗传标记上的差别加以识别。欧洲疟蚊（*Anopheles “maculipennis”*）事实上是六个同胞种的集合，这一发现具有重要的现实意义，因为有些疟蚊将疟疾感染给人类而另一些则不会（知识窗 17A 给出了同胞种和一些生物学种相关术语的定义；知识窗 17B 描述了如何鉴定同胞种）。

知识窗 17A 文献中有关物种的一些术语

以下术语经常出现在有关物种的文献中,有些频繁使用,有些则偶尔出现。这些定义与生物学种概念的习惯用法一致。

地理隔离 (geographic isolation) 因外部障碍诸如地形特征或不适宜生境而造成种群间基因流的减少或受阻。

生殖隔离 (reproductive isolation) 由遗传决定的差异造成种群间基因流的减少或受阻。

异域种群 (allopatric populations) 出现在相互分离地理区域的种群。

邻域种群 (parapatric populations) 出现在相邻地理区域的种群,可在边界相遇。

同域种群 (sympatric populations) 出现在相同地理区域且彼此相遇的种群。

杂交带 (hybrid zone) 遗传上不同的种群相遇并在一定程度上可杂交的区域,可产生一些混合血统的个体(杂种)。

渐渗 (introgression) 基因从一个种群(通常为物种或半种)迁移或合并到另一个遗传上不同的种群中。

同胞种 (sibling species) 形态特征上很难区分但生殖上隔离的物种。

姐妹种 (sister species) 基于系统发生关系、亲缘关系最近的物种,并具有最近共同祖先。

年代种 (chronospecies) 表型可区分的不同类型,出现在化石记录的祖先-后代序列中,被赋予不同的名称。

亚种 (subspecies) 可由一个或多个特征区分开来的种内不同种群,被赋予亚种的名称(见扑翅鹞亚种,图 9.27)。在动物中,亚种有着不同的地理分布(异域或邻域),且等价于“地理宗”。在植物中,亚种可以是同域的不同类型。

宗 (race) 一个模糊的术语,有时等价于亚种,有时等价于种群内的遗传多态类型。

半种 (semispecies) 通常指两个及多个种群构成的邻域分布、遗传上有分化的一组种群,这些种群间存在部分但不完全的生殖隔离,接近不同的物种。

生态型 (ecotype) 主要用在植物中,代表与特定生境相关、种内的一种表型变异类型,可以是亚种。

知识窗 17B 新物种的鉴定

叶甲属 (*Ophraella*) 的每个物种均以一种或多种近缘植物为食。例如,该属 *O. notulata* 仅出现在美国东海岸两种假苍耳属 (*Iva*) 植物上,很容易根据翅盖黑色条纹的数目和图案与叶甲属其他种相区别。

在佛罗里达发现的一些叶甲虫与 *O. notulata* 非常像,但出现在豚草 (*Ambrosia artemisiifolia*) 上。这种宿主关系意味着这些甲虫可能是不同的物种。在对该属范围更大的一项研究中,我从整个佛罗里达州采集了来自豚草和假苍耳属植物的甲虫样本,并利用酶电泳对其进行了分析 (Futuyma 1991)。结果发现,来自假苍耳属植物和豚草的样本在 3 个基因座上均存在等位基因频率差异,即使被取样的两种植物来自同一地点。在最极端的情况下,有一个等位基因在豚草样本中频率为 0.968,但在假苍耳属植物样本中不存在,而出现另一频率达 0.989 的等位基因。没有发现任何样本中存在能代表杂交的杂合等位

基因谱带。因此,这些遗传标记证明这两个基因库在生殖上是隔离的。

仔细检查后发现,采自豚草和采自假苍耳属植物的甲虫间在诸如口器形状和腿的相对长度等形态特征上存在一定差异。其中任何一个形态差异都不能将一个物种的所有个体与另一个物种个体区分开来。后来的研究表明,如果可以进行选择,成虫和初孵幼虫会优先选择其天然的宿主植物(豚草或假苍耳属植物),并且这些甲虫优先与同种个体交配。在实验室杂交中,将雌性的豚草甲虫与雄性的假苍耳属植物甲虫交配可获得有生活力的卵,反之则不行。极少的杂种幼虫可以存活至成年,且都不能产出有生活力的卵。基于以上证据,推断来自豚草的类型是叶甲属 *O. notulata* 的同胞种,并将其命名为 *Ophraella slobodkini*,以纪念生态学家 Lawrence Slobodkin。

生物学种概念的范畴及其应用

所有物种概念都存在局限性,一个概念可能只适用一定的范畴(例如,“物质”在亚原子尺度上是一个模糊的概念)。一个概念也许不足以描述模棱两可的情况。例如,对来自于一粒种子进行营养生殖产生的一丛白杨树来说,“生物个体”这个概念就是模棱两可的。在概念的应用上也存在现实的局限。如,“世界上的人口”似乎是一个清楚的概念,但由于技术和经济上的局限,我们无法准确地统计这一人口的数目。

范畴 BSC 的范畴局限于有性、异交的生物,也仅限于时间跨度较短的情

况，因为讨论祖先种群能否与百万年后的后代交配没有什么意义。可以肯定的是，无性繁殖生物是按双名法被赋予名称的（如大肠杆菌 *Escherichia coli*），并且根据化石记录推测的祖先和后代种群可以用这样的名称区分开来，如中更新世直立人（*Homo erectus*）及后来的智人（*Homo sapiens*）。这些例子表明，“物种”一词存在两个有重叠但明显不同的生物学含义。一个体现在 BSC 中，另一个属于分类范畴，类似“属”和“科”。一些按双名法命名的生物（如大肠杆菌）属于种这一分类阶元的分类群，但不是生物学种。

模棱两可的案例 杂交与生殖隔离不能用非此即彼 / 或有或无来界定。在多少有差别、相邻（邻域）或有时是同域的种群间存在不同程度的基因交换。这样的情况经常出现。

当遗传上有差异的种群相遇并发生一定程度杂交，但基因交换存在部分障碍时（见图 17.1D），狭窄的杂交带（hybrid zone）就会出现。这些可杂交的实体通常被认为是种，但也被称为半种（semispecies）。

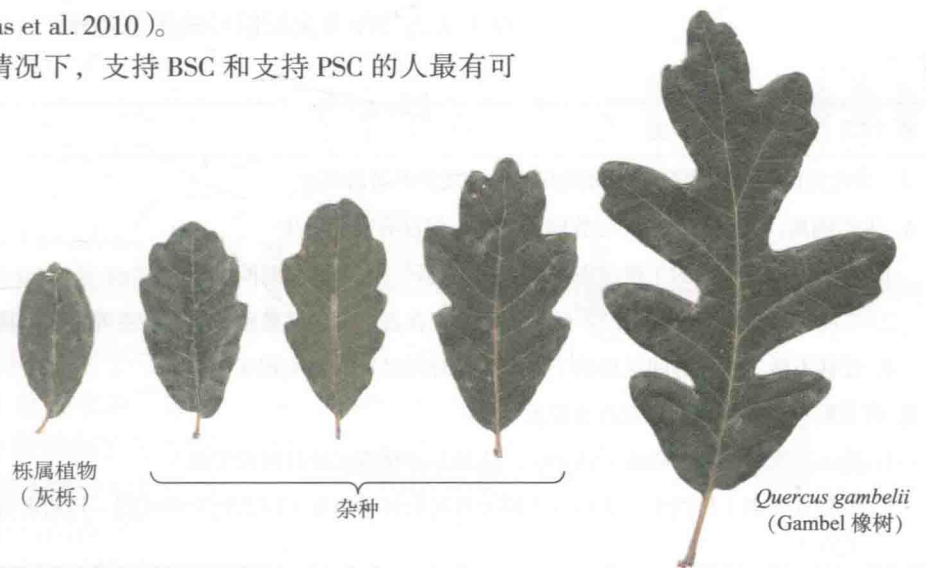
部分但不完全自由的基因交换有时会出现在大范围同域分布的种群间。这样的同域杂交在植物中并不少见（图 17.2），虽然主要集中在少数植物科属中（Ellstrand et al. 1996）。分子标记研究表明，在许多动物中，近缘物种间可以通过低水平的杂交进行基因组部分区域的交换（Schwenk et al. 2008）。

实际困难 BSC 在实际应用中的最大限制在于很难确定地理上分离（异域）的种群是否属于同一物种，因为 BSC 要求我们评估这些种群如果相遇是否有可能交配。在许多情况下，分布区的扩张或定植能使当前分离的种群发生接触，所以种群的演化趋势取决于它们是否能进化出生殖隔离。人类已经有意或无意地将许多物种引入新的地域，其中一些与本地种群杂交（Abbott 1992），并且许多本地物种在过去数十年中发生了大规模扩张。在更新世冰期之后，许多物种的间断分布种群发生了扩张、彼此相遇并在多数情况下可以交配。未来的气候变化无疑将以类似的方式影响着当前间断分布的种群。

原则上，人们可以检测异域种群间的生殖隔离，诸如此类的测试已在果蝇和其他生物中开展起来，即将它们置于同一个实验室或大田中进行测试。然而对于许多生物，这样的检测是不可行的（尽管这些研究的不可操作性并不会影响生殖隔离的概念）。因此，在实践中异域种群的归类（即命名）常常具有一定的人为性。通常，如果异域种群间在表型或 DNA 序列上的差异与同域种群间一样大，那么这些异域种群就归为一个种（Tobias et al. 2010）。

物种概念何时发生冲突 在两种情况下，支持 BSC 和支持 PSC 的人最有可

图 17.2 同域杂交的一个实例。栎属植物灰栎（*Quercus grisea*）和 Gambel 橡树（*Q. gambelii*）重叠分布在美国西南部大范围区域，包括德克萨斯州、新墨西哥州、亚利桑那州和科罗拉多州。其杂种在这些州的许多地方都表现出叶片形状和其他特征的变异。杂交在橡树、柳树和许多其他植物类群中经常发生。（照片由 M. Cain 惠赠）



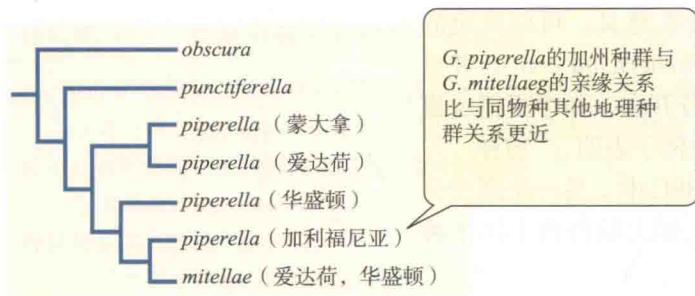


图 17.3 基于线粒体 DNA 序列数据得到的蛾属 (*Greya*) 物种和种群的系统发生关系。这一系统发生关系显示祖先种 *G. piperella* 的一个地方种群演化出生殖隔离并成为独立生物学种 *G. mitellae*。按照生物学种概念, *G. mitellae* 和 *G. piperella* 将被视为两个种, 其中之一 (*G. piperella*) 是并系的; 而按照系统发生种概念, 既然 *G. mitellae* 被认作种, *G. piperella* 的其他各个种群也应被称为种。(Harrison 1998)

能在种群分类上产生分歧。第一种情况, 按 PSC 根据在固定特征上的差别将异域种群处理为不同的种, 但如果可鉴别的差异很小, BSC 的支持者就会将这些种群看作种内的地理变异。

第二种情况, 广布种的某些地方种群间有时能演化出生殖隔离, 但另一些种群间彼此还保留着生殖上的相容 (Funk and Omland 2003)。系统发生研究显示, “新”种与某些“旧”种的种群之间的关系要比某些“旧”种的种群彼此之间的关系更密切。按照 BSC, 两个物种会得到承认, 其中之一为并系 (图 17.3) (见第 2 章, 即并系类群缺少一个或多个来自共同祖先的后裔成员, 并且根据分类的分支原理, 并系类群是不被接受的)。而根据 PSC, 并系群中所有可区分的种群均可命名为独立的物种。

基因流障碍

生物种间的基因流基本上或已经完全被一些称为隔离机制 (isolating mechanism) 的生物学差异所阻断, 这种情况我们称之为隔离障碍 (isolating barrier) 或基因流障碍 (barriers to gene flow)。按照 BSC, 物种形成 (两个物种起源自一个共同祖先) 包括了阻断基因流的各种生物学障碍的演化。如我们上面提到的, 仅仅有物理隔离并不能定义种群为不同的物种, 尽管由地形或其他障碍产生的隔离有助于物种形成。

有一种错误的看法, 认为杂种不育是 BSC 定义物种的准则。事实上, 存在各种各样的隔离障碍 (表 17.2)。最重要的区别在于是合子前障碍 (prezygotic barrier) 还是合子后障碍 (postzygotic barrier)。尽管有些物种通过交配后的合子前障碍实现隔离, 但大多数合子前障碍发生在交配前。任何一种障碍可能都不彻底, 如种间交配仍会发生只是频率较低, 或者杂种后代的生殖力降低但并非完全不育。特别是如果主要的基因交换障碍是合子前并且物种的环境发生改变, 生殖隔离就会被打破, 从而导致物种形成被逆转 (Seehausen 2006b)。例如, 湖泊的污染 (富营养化) 引起诸如白鲑鱼和丽鱼 (Seehausen et al. 1997; Vonlanthen et al. 2012) 等鱼类近缘物种间发生杂交。在丽鱼中, 污染改变了光谱从而使得个体再也无法感知作为交配信号的颜色差异。

表 17.2 隔离障碍的分类

I. 交配前障碍: 阻碍配子转移到其他物种成员的各种特性
A. 生态隔离: 有交配可能 (尽管同域分布) 但没有交配发生
1. 时间隔离 (种群的生殖出现在不同季节或同一天的不同时间)
2. 生境隔离 (在同一地区的不同种群倾向于在各自的生境繁殖, 因而在空间上是隔离的)
3. 迁移不活 (在种群间迁移的个体因生存时间过短而无法相互交配)
B. 有交配可能并能相遇但没有交配发生
1. 性 (方式或行为) 隔离 (动物中, 这种差异妨碍了种群间的交配)
2. 传粉者隔离 (植物中, 花粉在不同种群间的转移是靠不同动物物种或同一传粉者身体的不同部位来完成, 也可以被归类到生态隔离)

续表

- II. 交配后、合子前障碍：交配或配子移动能发生但没有形成合子
- A. 机械隔离（交配发生但雄配子因生殖结构的不合适而不能移动）
 - B. 交配行为隔离（因交配时的行为不当或因雌性生殖器官未得到合适刺激而受精失败）
 - C. 配子隔离 [配子无法正确移动或无法受精，要么由于同种和异种配子间的竞争（同种精子或同种花粉管优先），要么由于内部的不相容]
 - D. 迁移个体因其交配出现在“不同”生境中而无生活力
- III. 合子后障碍：杂种合子能形成但适合度下降
- A. 外部的（杂种适合度取决于环境条件）
 1. 生态性不活（杂种找不到在其中可与亲本种竞争的生态位）
 2. 行为性不育（与亲本种相比，杂种交配成功率较低）
 - B. 内部的（杂种适合度低的原因与环境条件关系不大）
 1. 杂种不活（因发育问题而造成生存力下降）
 2. 杂种不育（通常起因于产生有活力配子的能力下降；也称“行为性不育”，因神经功能丧失而不能进行正常的求偶。

来源：Coyne and Orr 2004。

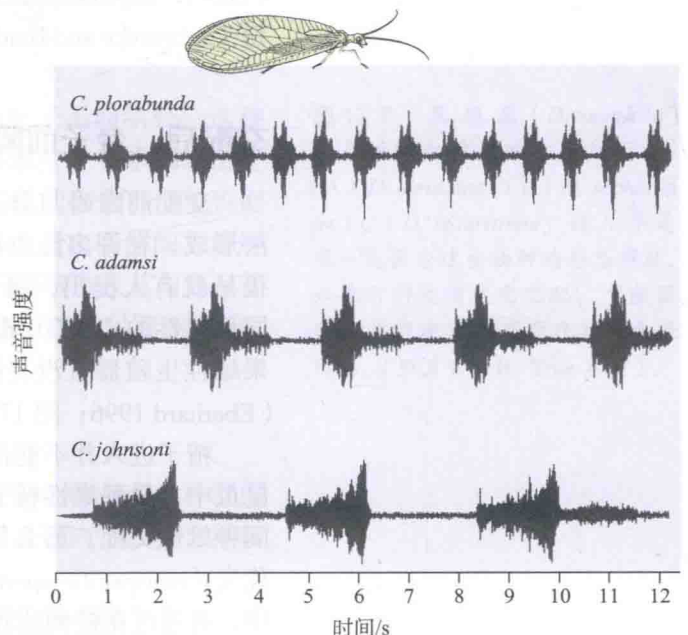
交配前障碍

交配前障碍（pre mating barrier）会阻止配子转移到其他物种成员中（或降低这种可能性）。

生态隔离 生态隔离（ecological isolation）包括减少近缘同域物种相遇和交配机会的各种机制。许多物种在一年不同时期繁殖（季节隔离），如美国东北部地区两个近缘田野蟋蟀（*Gryllus pennsylvanicus* 和 *G. veletis*）分别在春季和秋季达到生育年龄（Harrison 1979）。一些物种被生境所隔离，因此潜在的交配很少。如两个日本植食性瓢虫 *Henosepilachna nipponica* 和 *H. yasutomii* 分别以菊属（*Cirsium*）和红毛七属（*Caulophyllum*）植物为食。各物种仅在自己的宿主植物上交配，这种生态隔离似乎是基因交换的唯一障碍（Katakura and Hosogai 1994）。生境的干扰有时会打破生态隔离；例如，野生鸢尾 *Iris fulva* 和 *I. hexagona* 在路易斯安那州受到干扰的生境中（分别为河口和沼泽）就可以杂交（Nason et al. 1992）。生态隔离的一个重要形式是**迁移不活**（immigrant inviability），发生在在一个物种或种群的个体扩散到其他物种或种群的生境时，因无法与本地个体进行交配而无法生存（Nosil et al. 2005）。

性隔离 在动物中，**性隔离**（sexual isolation，也称行为隔离）是指经常相遇但并不交配的同域物种间的一种重要的基因流障碍。通常，一种性别（常常为雌性）对不合适雄性发出的信号没有响应。例如，对于三个形态上无法区分的草蛉属（*Chrysoperla*）物种来说，雄性和雌性的对唱是由雄性腹部震动产生的低频旋律发起的（Martínez Wells and Henry 1992b）。除非雌性给雄性回唱，否则交配不会发生。这三个物种发出的旋律完全不同（图 17.4），雌性对同物种的回应要远高于对其他物种

图 17.4 绿色草蛉（*Chrysoperla*）三个形态上难以区分物种的鸣叫波形图。每个波形图显示振幅（声强）在时间上的分布。其中两个物种（*C. adamsi* 和 *C. johnsoni*）的区分和命名是在对其鸣叫进行研究后才实现的，DNA 差异清楚表明它们是不同的物种。（Martínez Wells and Henry 1992a）



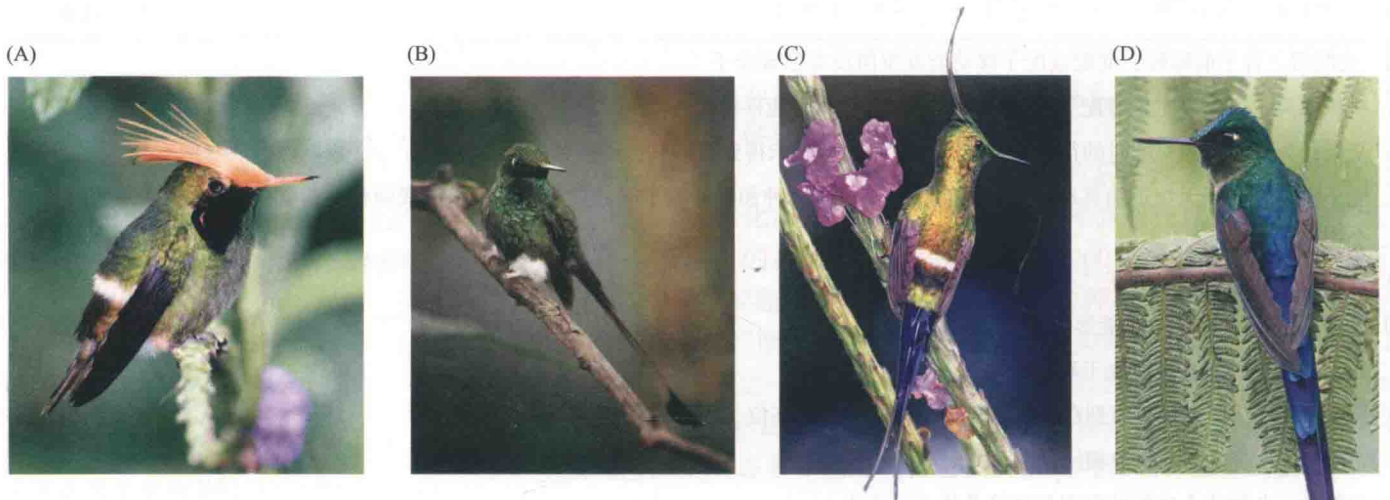


图 17.5 许多第二性征，如艳丽的图案、精美的顶冠和尾部羽毛等，在不同种的雄性蜂鸟间变化很大。求偶时特定的视觉信号无疑能促进性隔离。不同种的雌鸟在外貌上会更相似。这里展示的所有雄鸟都生活在中美洲和南美洲赤道附近。(A) 棕冠蜂鸟 (*lophornis delattrei*); (B) 盘尾蜂鸟 (*Ocreatus underwoodii*); (C) 翎冠刺尾蜂鸟 (*Discosura popelairii*); (D) 紫长尾蜂鸟 (*Agelaiocercus coelestis*)。

的回应。而且，它们能辨别出杂交种的中间型旋律。

许多动物（如哺乳动物和昆虫）的性隔离主要基于交配的化学信号（性荷尔蒙）。其他一些类群（如鸟类，鱼类和跳蛛）在求偶中采用视觉信号，有时则伴有声音或化学信号（图 17.5）。此类信号的差异常常导致性隔离。对许多生物来说，求偶信号还无法识别，但在实验设定条件下来比较同种和异种交配时的信号频率是有可能对性隔离进行度量的。

在植物中，类似的性隔离是不同传粉动物对植物的授粉，这些动物对花的不同颜色、结构或气味有不同的反应（Grant 1981）。例如，猴面花 (*Mimulus lewisii*) 与其所在属的大多数成员一样由蜜蜂传粉，其花呈粉色花冠大（图 17.6A），而其近缘种红冠猴面花 (*M. cardinalis*) 花冠狭窄、红色管状，由蜂鸟传粉（Schemske and Bradshaw 1999；图 17.6C）。

交配后、合子前障碍

交配前障碍与合子后障碍之间存在过渡，也即哪怕交配成功杂种合子也无法形成。在许多昆虫和其他类群中，近缘物种的生殖器官在形态上不同，所以很早就有人提出，每个物种雄性的生殖器官是一把特殊的“钥匙”，只能打开同种雌性的“锁”。虽然只有少数研究支持这种假说，但有充分的理由相信，如果雄性生殖器官没有提供恰当的触觉刺激，雌性会终止交配并阻止精子的进入（Eberhard 1996；图 17.7）。

精子进入并不能保证雌性卵子就一定受精。在诸如金铃属 (*Nemobius*) 某些昆虫中，异种雄性精子能否受精取决于雌性是否只能与其交配，如果雌性还可与同种雄性交配，那么只有同种雄性的精子能成功受精。这种现象被称为同种精子优先 (conspecific sperm precedence) (Howard 1999)。类似情况也出现在一些植物中，在通过花柱到达胚珠的过程中，异种花粉竞争不过同种花粉。

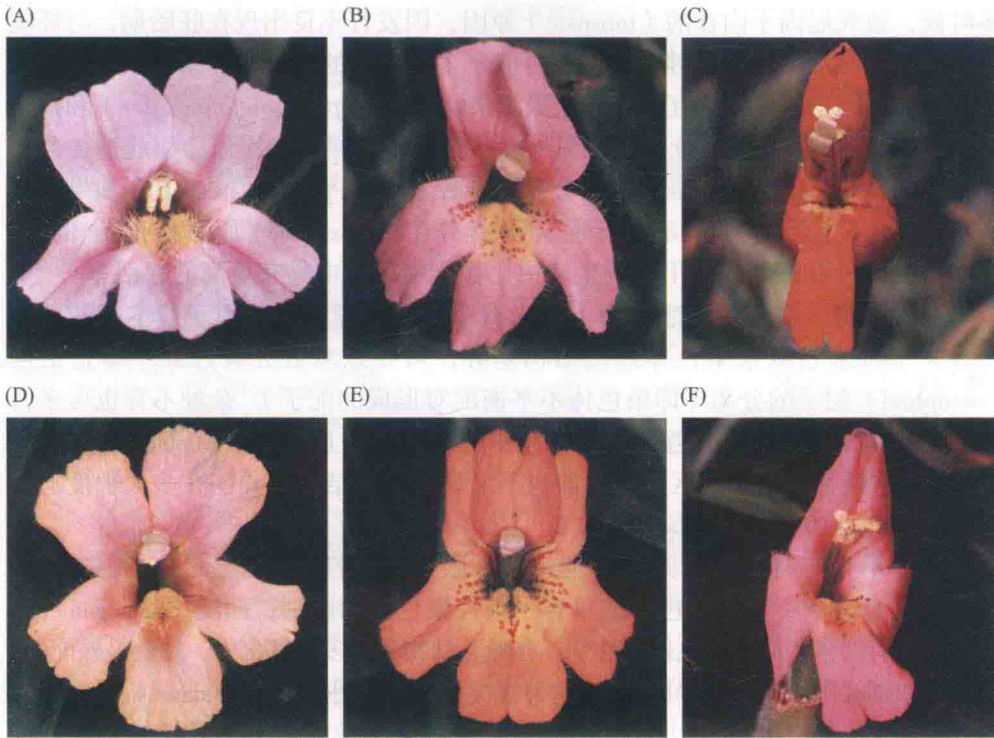


图 17.6 猴面花的传粉者隔离。(A) 猴面花 (*Mimulus lewisii*) 的花朵与许多由蜜蜂授粉的花朵类似, 具有宽阔且张开的花瓣。(B) 猴面花和红冠猴面花 (*M. cardinalis*) 的 F_1 杂种。(C) 红冠猴面花的花朵与许多鸟类授粉的花朵相似, 具有独立演化出来的红色和狭窄的花管。(D-F) F_2 杂种表现出的变异。Schemske 和 Bradshaw 利用这些变异分析了种间差异的遗传基础。(来自 Schemske and Bradshaw 1999)

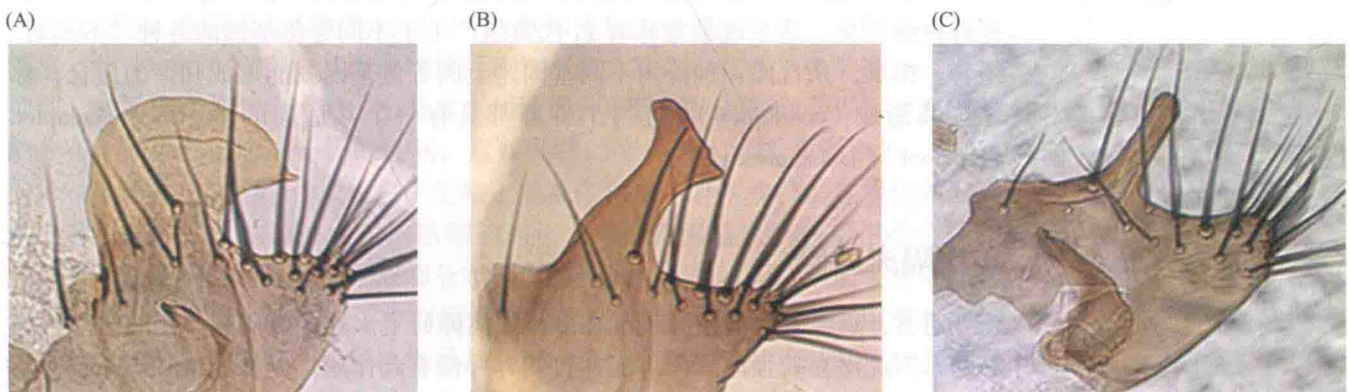


图 17.7 果蝇属 (*Drosophila*) 三个近缘种雄性的生殖拱后叶: (A) *D. simulans*, (B) *D. sechellia* 和 (C) *D. mauritiana*。这几乎是唯一能区分这些物种的形态特征, 如果它们之间发生交配, 生殖器的差异将决定是否是否存在种间生殖隔离。(照片由 J. R. True 惠赠)

配子隔离 (gametic isolation) 的出现是因为不同物种的配子不能结合。这种障碍对许多外部受精的海洋无脊椎动物 (将卵子和精子排在水中) 很重要。由于细胞表面蛋白决定精子是否可以结合并穿入卵子, 这些蛋白质的分化可以导致配子隔离 (Palumbi 1998)。在鲍鱼 (大型腹足类) 物种中, 精子蛋白溶解酶只溶解同种卵子的卵黄膜。鲍鱼异种卵子和精子结合的失败在于蛋白溶解酶及其与之互作的卵黄膜蛋白出现了种间氨基酸序列的高度分化 (Galindo et al. 2003; 见第 20 章)。

合子后障碍

合子后障碍包括降低杂种合子的存活率和繁殖力, 以避免杂种与亲本种群回交从而引起基因的相互交流。这些障碍常常被划分为外部因素或内部因素, 如何归类取决于其后果与环境是否有关。

杂种不活 种间杂种的存活率通常 (但并不总是) 低于非杂种的存活率。很

多时候,致死起因于内在的(intrinsic)原因,因发育不良出现在胚胎期,与环境无关。不能存活的原因和涉及的基因可能是多种多样的。例如,编码核膜通道的核孔蛋白基因与其他基因互作能导致黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和拟果蝇(*D. simulans*)的杂种死亡;在另外一些情况下,果蝇和小鼠中引起遗传冲突的分离异常(segregation distorter)会导致杂种不活(Presgraves 2010)。如果杂种在某些环境下生存率降低,那么杂种不活就是外在的(extrinsic)原因引起的。例如,一些植物杂种在过渡或受干扰的生境中比在亲本环境中具有更高的存活率。

杂种不育 许多杂种生殖力下降来自于内在的障碍,起因于亲本间的两种差异。一种来自双亲染色体间的结构差异,可导致减数分裂过程中非整倍性(aneuploid)配子的分离(即染色体不平衡配对形成的配子)。杂种不育也可来自双亲不同基因间的不和谐互作[这种互作的典型就是上位效应(epistasis),见第13章]。这两种类型不易区分,目前也不清楚染色体结构差异能在多大程度上降低育性(King 1993; Rieseberg 2001)。

杂种不育有时也包括杂种不活,常常限于异配性别[异配(heterogametic)性别指具有两条不同性染色体或只有一条性染色体的性别;同配(homogametic)性别指具有两条相同性染色体的性别。在哺乳动物和大多数昆虫中,雄性是异配的;在鸟类和蝴蝶中,雌性为异配的]。这种规律称为霍尔丹法则(Haldane's rule)。

杂种不育或不活既会出现在 F_1 代,也可在 F_2 代和回交后代中表现出来。这种现象不仅能在种间杂交中观测到,也可在不同地域同种种群间的杂交中观测到。例如,美国加州和犹他州黑腹果蝇杂交 F_2 代幼虫的存活率低于各自“单纯”种群内的杂交。这个现象意味着 F_1 代重组产生了不同等位基因的各种“不和谐”组合。相反,来自同一种群内不同基因座上的等位基因就能形成和谐的组合,称之为共适应(coadapted),且每个种群都具有一个共适应的基因库(coadapted gene pool)(Dobzhansky 1955)。

多重隔离障碍

通常,近缘种间的差异表现在多种隔离障碍上。这些障碍起作用的时间可能不同,因此潜在较强的障碍可能在自然界并没有起作用。例如,Justin Ramsey及其同事(2003)利用地理分布数据、植物传粉者活动的野外观察以及温室中的实验数据估算了猴面花种间基因交换障碍的强度,如图17.6所示。这两个物种58%的成员被地域或生境分隔。结果发现,对同域种群来说,传粉者97.6%的活动出现在同种植物间。由于同种花粉优先,故70%~95%的胚珠由同种花粉传粉,异花授粉植物也同样如此。 F_1 杂种在一定程度上降低了种子萌发率,其花粉活力也降低了60%以上。尽管存在多重基因交换的障碍,专一性授粉占到种间同域种群总生殖隔离的97%以上,因此随后起作用因子的影响甚微。

如何鉴别物种

生物学种被定义为生殖上隔离的种群,但鉴别物种(实际区分物种)很少直接检验杂交的可能性或产生可育后代的能力。形态和其他表型性状是鉴别物种的常用证据(图17.8),尽管物种并非由其表型差异来定义。准确地说,形态和表型特征可作为同域种群间生殖隔离的指标。如果一批同域生物落入两个明确且在两个或更多性状上有差异的群组时,就可算作不同的物种。同理,遗传标记也可

角蜥属物种

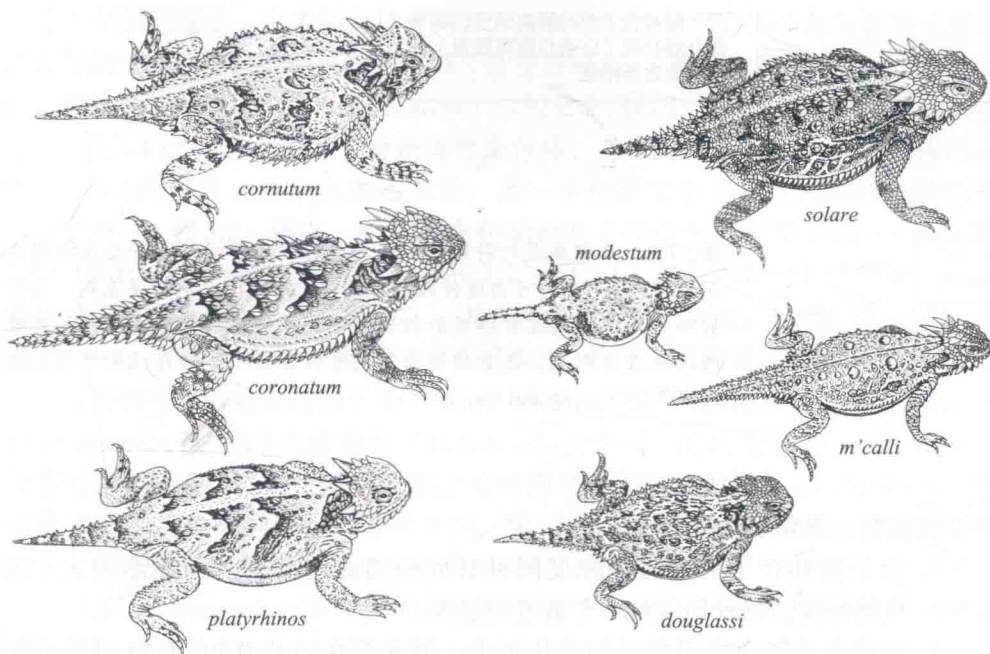


图 17.8 可通过形态性状区分的物种实例。北美西部七个角蜥属 (*Phrynosoma*) 物种可以通过触角的数目、大小和排列以及体型大小和比例、颜色图案和生境而加以区分。(来自 Stebbins 1954)

以用来判断是否存在两个或更多的同域物种。

表型差异是否能反映基因交换的障碍有多大？根据种群遗传学的基本原理（见第 9 章），在随机交配的种群中，一个基因座应严格遵从哈迪 - 温伯格基因型频率。此外，两个或多个基因座应接近连锁平衡，除非存在非常强的选择或重组抑制。如果这些基因座控制一个基本上加性遗传的性状，其变异会近似正态的单峰分布。如果它们影响不同的性状，这些性状的变异不太可能紧密相关。相反，如果一个样本包含两个（或更多）生殖上隔离的种群，且这些种群在等位基因频率上有差异，那么与哈迪 - 温伯格期望相比，单一基因座应该表现出杂合体缺乏，多基因性状的变异会呈现双峰分布，而遗传上独立的性状变异可能会紧密相关（知识窗 17B 描述了如何运用这些准则）。将同样的准则应用于两个或更多基因座的分子标记，就可以提供甚至比表型性状更清晰的生殖隔离证据（将异域种群视为不同物种的标准将在下面讨论）。

种间差异

种间存在的某些差异会引起生殖隔离，而另一些差异则是适应性差异，与生态因子相关，如温度耐受性和生境适应；还有一些差异可能是由突变和遗传漂变引起的中性差异。任何一种性状差异的出现都有多种原因，部分起因于种群在成种之前就在地理上的相互分离，部分出现在物种形成的过程中，还有部分原因来自生殖障碍形成之后。由 DNA 标记估计的种间遗传差异一般大于种内种群间的差异，但分化程度是一个连续的过程，种群和物种间的区别并不是绝对的（Hey and Pinho 2012）。

根据等位酶基因的频率或 DNA 序列差异程度可以估算种群间的遗传距离 (D)，进而作为近似的“分子钟”来估计成对种群或成对物种间的相对分化时间。Coyne 和 Orr (1989, 1997) 采用该指标绘制了生殖隔离演化的时间式样。他们汇总了过去 60 年间发表的有关文献，总结了果蝇属物种或种群各种实验组合的生

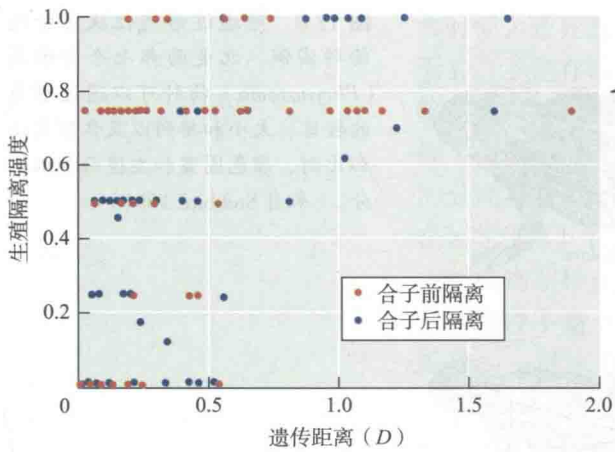


图 17.9 果蝇属成对种群间和成对物种间合子前和合子后生殖隔离与遗传距离 (D ; 可由遗传距离推断分化时间) 之间的关系图。合子前隔离强度可通过观察实验控制下不同果蝇种群间交配成功和失败的比例进行测算。合子后隔离强度可由杂种个体的存活和可育性进行测算。(Coyne and Orr 1997)

殖隔离数据, 得到了几个重要结论:

1. 合子前和合子后隔离的强度随种群间分离时间的增加而逐渐增大 (图 17.9)。也就是说, 物种形成是一个渐进的过程。
2. 完成生殖隔离所需的时间变化很大, 但通常在 D 为 0.30 ~ 0.53 时就可达到, 对应的时间约为 1.5 ~ 3.5 My (基于若干果蝇化石校准的分子钟)。然而, 有相当数量的物种是在不到 1 My 时间内完成生殖隔离的。
3. 在近期分化的种群间或物种间, 交配前隔离所形成的基因交换障碍总体上要强于合子后隔离 (杂种不育或不活)。然而, Coyne 和 Orr 的研究表明, 这种影响完全来自同域类群。同域类群间的合子前隔离要强于异域类群间 (图 17.10)。这一发现引发了性隔离能否阻止杂交的争论 (见下一章)。
4. 在物种形成初期, 杂种不育或不活几乎只出现在雄性中, 在较古老的类群中才存在雌性不育或不活 (霍尔丹法则的一个例子)。因此, 合子后隔离在雄性中的演化速度要快于雌性。

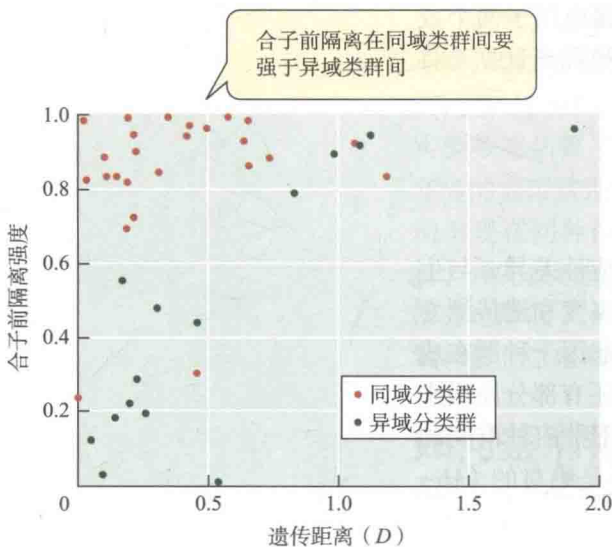


图 17.10 果蝇的异域种群间和同域种群间合子前隔离强度与遗传距离 (D) 的关系图。遗传距离较小时 (可理解为近期分化), 合子前隔离的强度在同域种群间要大于异域种群间。(Coyne and Orr 1997)

其他几组生物类似分析也得到了相似的结果 (见 Coyne and Orr 2004)。因为物种间实现完全的生殖隔离以后, 遗传差异仍将持续累积, 故造成生殖隔离的某些基因甚至性状对物种形成可能已经不起作用了。因此, 很难确定哪些隔离障碍或者哪些基因差异造成了杂种不育。要获得此类信息就应该研究哪些仅在近期才出现生殖隔离的种群。

生殖隔离的遗传基础

在分析基因交换障碍时, 我们想知道造成物种形成的遗传差异到底涉及多少基因, 以及这些基因如何起作用。为此, 我们必须比较最近成种的种群, 或仍处在物种形成中的种群, 因为有些遗传差异是在物种形成后积累起来的。

染色体差异和合子后隔离

种间染色体差异包括染色体结构和数目的差异 (多倍体, 见第 18 章介绍)。染色体结构改变在合子后隔离以及物种形

成中是否起作用还存在争议 (King 1993; Rieseberg 2001; Coyne and Orr 2004)。一个重要的问题是, 由于染色体重排而产生的杂合性是否会因减数分裂中非整倍体配子的分离而导致杂种育性的下降 (合子后隔离) (见第 8 章)。

相互易位 (reciprocal translocation) 指两条非同源染色体间的交换。例如, 假设 1.2 和 3.4 代表某个种群中两条等臂染色体, 其中 1 和 2 代表一条染色体的双臂, 3 和 4 代表另一条染色体的双臂。另一个种群发生了易位的固定, 种群含有染色体 1.4 和 3.2。那么, F_1 杂种会包括所有 4 种染色体类型 (1.2, 3.4, 1.4, 3.2)。只有以亲本组合分离时 (1.2 和 3.4 一组, 1.4 和 3.2 另一组), 平衡的 (整倍体的) 配子才会形成 (见图 8.25)。其他类型的分离 (例如, 1.2 和 3.2 一组, 3.4 和 1.4 一组) 都会产生不平衡的 (非整倍体的) 配子, 从而丢失相当多遗传物质。

有些物种间的差异起因于多个易位。例如, 曼陀罗属植物 *Datura stramonium* 和 *D. discolor* 各有 12 对染色体 (Dobzhansky 1951)。在 F_1 杂种中, 7 对在减数分裂时正常联会, 其他 5 对由于多个易位而出现差异。如果将 *D. stramonium* 的染色体记为 1.2, 3.4, 5.6, 7.8 和 9.10, 那么 *D. discolor* 的染色体就可以用 1.3, 2.7, 4.10, 5.9 和 6.8 来代表。在联会过程中, 将会出现一个 10 条染色体构成的环, 每条 *D. stramonium* 染色体的双臂都与两条 *D. discolor* 染色体各一条臂联会 (图 17.11)。非整倍性分离要出现得更多。

也许因为这个原因, 染色体重排很少以多态的方式存在于种群中, 而更多是以几乎或完全单态的方式出现在不同种群中, 除非这些种群在狭窄的杂交带上相遇。例如, 以色列穴居鼯鼠 (*Spalax ehrenbergi*) 邻域地理宗之间的差别就在于染色体数目的不同, 而这种不同起因于染色体融合。这些地理宗之间的杂交常发现在 2.8 km 到仅 0.3 km 宽的区域内 (图 17.12)。

上述这种式样是符合预期的, 因为染色体上的杂合体比纯合体的适合度更低, 即显性不足 (underdominant), 可能是因为非整倍性引起育性下降。如果真是如此, 那么通过基因流将染色体从一个种群引入另一个种群将很难使其频率增加, 因为其原始频率很低, 在绝大多数时候以杂合状态存在, 很可能要被选择清除掉 (见第 11 章)。然而, 难以判断的是, 杂合体适合度的下降到底是由染色体间结构差异造成的还是由亲本种群基因间差异造成的。当然, 染色体重排减少了种群间的基因交换。例如, 向日葵 (*Helianthus annuus*) 和同属 *H. petiolaris* 因倒位和易位而有差异, 这些倒位和易位影响到某些染色体但对另一些染色体却没有影响 (Rieseberg et al. 1999)。比起缺乏重排的染色体, 染色体重排在种间杂交带

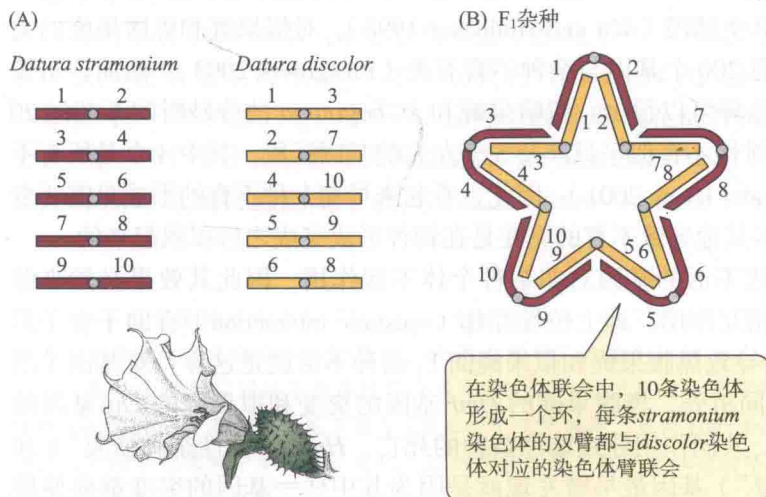


图 17.11 (A) 曼陀罗属物种 *Datura stramonium* 和 *D. discolor* 的 5 条染色体可由 5 个相互易位加以区别, 同源染色体臂按顺序编号, 每对染色体只展示其中一条。(B) F_1 杂种联会时染色体排列示意图。



图 17.12 染色体数目不同的四个鼯鼠（*Spalax ehrenbergi*）“宗”的分布。成对的宗在非常狭窄的杂交带相遇，由虚线表示。（来自 Nevo 1991）

上表现出的过渡更剧烈。但是，正如我们下面在杂交带中要讨论的，这种式样可能是由于基因的不相容而不是非整倍性配子所引起的。根据 Coyne 和 Orr（2004），迄今的证据表明，杂合的染色体上的杂合体因减数分裂异常而造成育性下降在某些植物和动物中是可信的，但在其他生物中却未必。

影响生殖隔离的基因

有关生殖隔离遗传学方面最丰富的资料来自对果蝇物种的研究，因为在这些研究透彻的物种中有许多遗传标记（遗传分析的必要条件）可用。进化综合学派最有影响力的人物之一杜布赞斯基（1936, 1937）率先使用遗传标记来研究杂种不育。直到最近，形态突变仍在作为标记使用，如今分子标记已被用来进行 QTL（数量性状位点）作图（见第 13 章）。这两种情况都是采用标记来寻找种间存在差异从而决定生殖隔离的那些连锁基因。

Jerry Coyne（1984）对拟果蝇及其近缘种 *D. mauritiana* 种间杂种的不育性进行过研究，可以很好地说明这一原理。 F_1 雄性杂种不育，但雌性杂种可育（又和霍尔丹法则有关）。Coyne 使用的是一个拟果蝇品系，该品系在 X 染色体和常染色体双臂上均有隐性可见的突变（作为遗传标记）。将雌性拟果蝇与雄性 *D. mauritiana* 杂交，然后将可育 F_1 雌性杂种与雄性拟果蝇回交。在得到的雄性后代中，隐性突变表型能显示是哪条拟果蝇染色体臂处于纯和

状态。Coyne 根据精子是否有活力给雄性打分（精子活力与雄性不育是相关的）。就每对在一个或多个隐性标记上不同的基因型来说，精子活力都存在差异（图 17.13）。因此，每条染色体臂都承载着至少一个在拟果蝇和 *D. mauritiana* 间存在差异的基因，正是这些差异导致雄性杂种不育。

Coyne 在这个实验中只用了 5 个遗传标记，因此能检测到对杂种不育起作用的连锁遗传因子不超过 5 个。随后的研究人员使用了更多的分子标记。例如，吴仲义（Chung-I Wu）及其同事将果蝇 *Drosophila mauritiana* 和 *D. sechellia* X 染色体上很多小的标记片段回交到拟果蝇基因组以产生替代。携带 2 个以上这种片段的雄性，生育能力下降。通过使用这些染色体短片段，吴仲义及其同事认为，这些亲缘关系密切的物种间，杂种雄性不育可能涉及 X 染色体上多达 40 个基因以及基因组上多达 120 个基因（Wu and Hollocher 1998）。对拟果蝇和黑腹果蝇的类似研究表明，大约有 200 个基因与杂种不育有关（Presgraves 2003）。然而，引发合子后隔离的基因差异可以很少。拟暗果蝇和 *D. bogotana* 的分歧时间不超过 20 万年，其 F_1 杂种的雄性不育似乎只涉及 5 个左右的基因区段，其中 4 个是所有不育的必需条件（Orr and Irving 2001）。因此，看起来早期杂种不育的形成只需要少数基因差异，而许多其他导致不育的突变是在物种形成完成之后积累起来的。

导致杂种不育或不活的基因对非杂种个体不起作用，因此其效果必然来源于不同种间基因的相互作用。即上位性互作（epistatic interaction）有助于合子后隔离（图 17.14A）。导致黑腹果蝇和拟果蝇间 F_1 杂种不活就是这样一对基因（图 17.14B）。相对于共同祖先，黑腹果蝇的 *Hmr* 基因的突变和拟果蝇的 *Lhr* 基因的突变都被固定下来，共同作用导致雄性杂种的死亡。*Hmr*（“雄性杂种恢复”）和 *Lhr*（“致死杂种恢复”）基因最早被发现就是因为其中任一基因的突变都能使雄

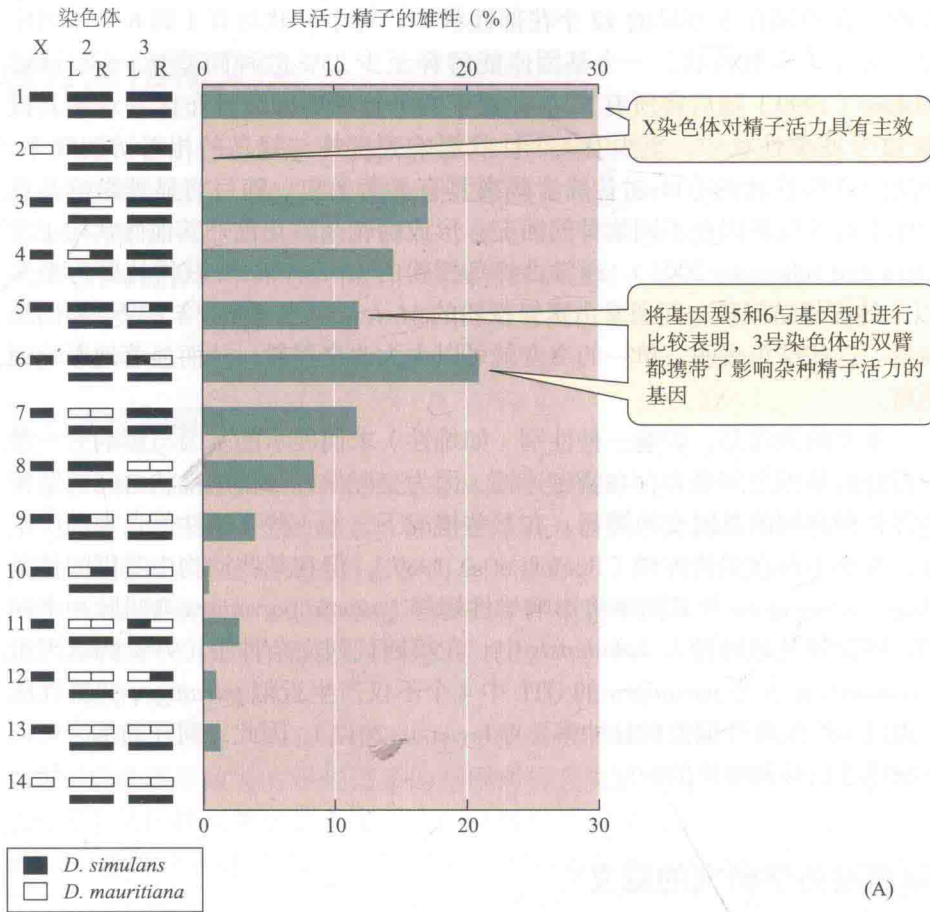


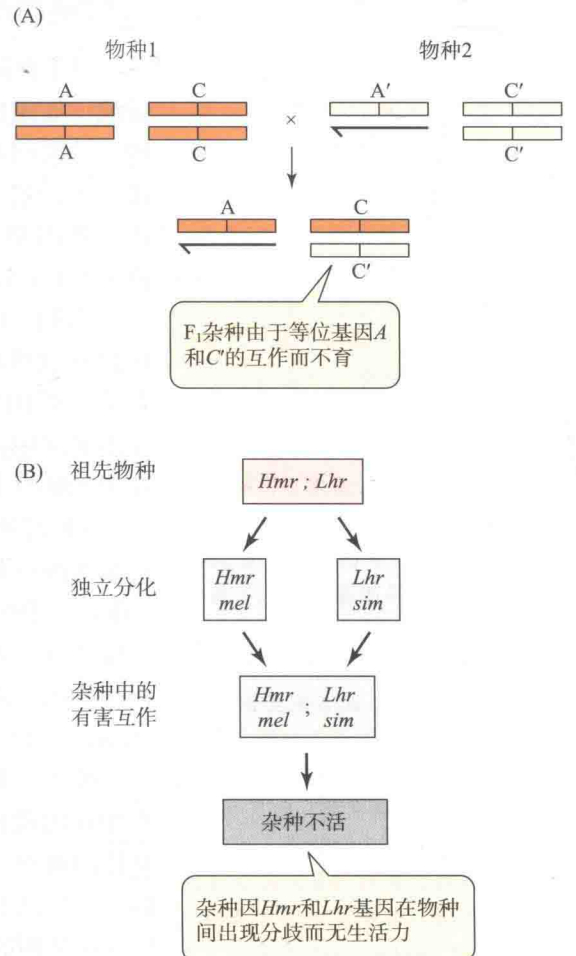
图 17.13 在非杂种的拟果蝇 (*Drosophila simulans*) (基因型 1) 及其与各种染色体臂组合的回交杂种 (基因型 2-14) 中, 具活力精子的雄性比例。所有基因型均具有拟果蝇的 Y 染色体 (未显示)。注意, 与标准拟果蝇的基因型相比, 来自 *D. mauritiana* 的每条染色体臂都会降低精子活力。(Coyne 1984)

性杂种存活下来。

这类研究往往表明, X 染色体的效应比任何常染色体的效应都更大, 说明果蝇雄性杂种不育比雌性杂种不育进化更快, 这是霍尔丹法则的一个实例。据研究, X 连锁基因比常染色体基因进化更快, 因为 X 连锁的隐性有利等位基因大多数暴露在自然选择之下 (因为雄性只携带一条 X 染色体)。而且, 可能是由于性选择, 常染色体上影响雄性不育的基因比那些影响雌性不育的基因进化更快。

类似于合子后隔离, 交配前隔离通常也是基于多基因的性状, 虽然在某些情况下只涉及少数基因。Bradshaw 及其同事 (1998) 在一项全面的 QTL 研究中分析了两种猴面花的种间杂交 F₂ 代, 两个种分别是蜜蜂授粉的猴面花 (*Mimulus lewisii*) 及其近缘种蜂鸟授粉的红冠猴面花 (*M. cardinalis*) (见图 17.6)。

图 17.14 造成果蝇种间杂种不育或不活的基因互作。(A) 在物种 1 雌性和物种 2 雄性的杂交组合中, F₁ 基因型上两个物种的性染色体和一对常染色体。基因座 A 和 C 间的互作导致不育或不活。这种基因座间的互作称为 Dobzhansky-Muller 不相容 (见下页)。(B) 由于自然选择, 基因 *Hmr* 和 *Lhr* 在黑腹果蝇和拟果蝇中都发生了变化。这些变化共同导致了雄性杂种不活。(B 来自 Brideau et al. 2006)



结果发现,在种间存在差异的12个花部性状中,每个性状均有1到6个基因座的差异。对于大多数性状,一个基因座能解释至少25%的种间差异。Schemske和Bradshaw(1999)随后将所有 F_2 杂种置于两个物种的同域分布区并观察其授粉。在12个花朵性状中,至少有4个性状影响到蜜蜂与蜂鸟的相对访问频率。有2个决定这些性状的QTL对传粉者隔离具有显著效应。随后将显著影响花色的基因座上的等位基因在不同物种间回交,形成的花朵除花色外其他性状均正常(Bradshaw and schemske 2003)。通常由蜂鸟授粉的*M. cardinalis*获得比野生型多74倍以上的蜜蜂访问量,而通常由蜜蜂授粉的*M. lewisii*获得68倍于野生型的蜂鸟访问量。这些结果表明,单一的突变就可以大大改变授粉,从而显著地影响到生殖隔离。

一个重要的问题是,影响一种性别(如雄性)求偶展示的基因与影响另一性别交配偏好的基因之间是否存在紧密连锁,因为交配偏好与受选性状之间的紧密关联会强化种群间的基因交换障碍。在某些情况下,如一些飞蛾性信息素的产生和响应,似乎不存在遗传连锁(Roelofs et al. 1987),但在某些动物中基因间是紧密关联的。Kerry Shaw及其同事将影响雄性蟋蟀*Laupala paranigra*鸣叫脉冲率的5个QTL回交到其姐妹种*L. kohalensis*中。在第四代回交杂种中(97%的基因组来自*kohalensis*),5个*paranigra*的QTL中4个不仅产生近似*paranigra*的雄性脉冲率,而且也产生雌性偏爱的脉冲率(Wiley et al. 2012)。因此,同样的基因可以同时影响雄性信号和雌性的响应。

生殖隔离遗传学研究的意义

合子前隔离和合子后隔离通常均起因于种群间多个基因座的差异。在影响性交流(如雄性求爱信号和雌性响应)基因之间出现不匹配会造成生殖隔离。同理,基因间功能的不匹配将产生杂种不育或不活。在这两种情况下,生殖隔离都需要种群之间具有2个以上等位基因的差异。因此,祖先种群 $A_1A_1B_1B_1$ 可以产生基因型为 $A_1A_1B_2B_2$ 和 $A_2A_2B_1B_1$ 的种群,其中 A_2 和 B_2 的不相容是造成 F_1 杂种($A_1A_2B_1B_2$)生殖隔离的原因。这种基因座间的上位性不相容被称为杜布赞斯基-缪勒(DM)不相容(Dobzhansky-Muller incompatibility),因为杜布赞斯基1934年和缪勒1940年都曾提出,正是这种相互作用决定了合子后隔离[有些学者采用BDM而不是DM不相容,因为威廉·贝特森(William Bateson)1909年就提出了该想法]。造成黑腹果蝇和拟果蝇间雄性杂种不活的*Hmr*和*Lhr*基因间的互作(见图17.14B)正好符合这些学者的预期。同理,拟南芥两个野生品系间的DM不相容就是由一对重复基因的沉默突变造成的,这对重复基因编码了合成关键氨基酸组氨酸所必需的酶(Bikard et al. 2009)。如果我们将这些基因座定义为 a 和 b ,其中一个品系的基因型为 a^+b^- 纯合体,另一品系基因型为 a^-b^+ (这里的上标“负”表示非功能性基因)。一些拥有基因型 a^-b^- 的重组后代是不能存活的。在这些和其他实例出现多年之前,重复基因的沉默导致杂种不亲和就被人提出过(Werth and Windham 1991)。

遗传学研究表明,包括那些导致生殖隔离的种间差异,与种内变异一样具有相同的遗传基础。因此,早期一些生物学家如Richard Goldschmidt(1940)所坚持的观点——物种和更高等级类群的出现是通过全新的遗传和发育重塑而产生的——是站不住脚的。而且,如同其他性状的分化一样,生殖隔离通常通过种群中等位基因的不断替代以较小的步骤不断演化而来。

遗传分化和交换

迄今，我们已经介绍了导致生殖隔离的基因以及那些在近缘物种中固定了不同等位基因的基因。现在我们将视野扩展至整个基因组上的基因。处于物种形成过程中的种群或近期成种的种群有可能在某些基因座共享变异，主要原因有两个：它们可能保留了在共同祖先中出现差异的变异，或可能通过相互交配不断进行着基因交换。

祖先变异和溯祖

姐妹种 (sister species, 具有最近共同祖先的两个种) 种内和种间的分子变异式样提供了其分化历史的线索。彼此开始隔离的两个种群 (或物种), 首先会共享源自共同且多态的祖先的许多相同基因谱系 (图 17.15)。就基因谱系而言, 每个种群开始是多系的 (即基因拷贝来自多个祖先基因拷贝)。因此就某些基因座而言, 种群内个体间在谱系上的相关性比这些个体与其他种群中个体的相关性还要低 (图 17.15, 时间 t_1)。

按照溯祖理论 (coalescent theory) (在第 10 章中有描述), 物种中发生的遗传漂变最终将导致所有祖先谱系的基因拷贝丢失, 只有溯祖到每个物种共同祖先的那个基因拷贝能保留下来 (这个过程也可能起因于对有利突变的方向性选择)。由遗传漂变引起基因谱系丢失的比率与有效种群大小成反比。在某个时间节点, 一个种群 (图 17.15 中的种群 1) 将成为某个单基因谱系的单系, 而如果另一种群更大, 那么该基因谱系和其他基因谱系可以同时被保留下来 (图 17.15 的种群 2, 时间 t_2)。在这个时间节点上, 种群的遗传差异越大, 就越有可能在

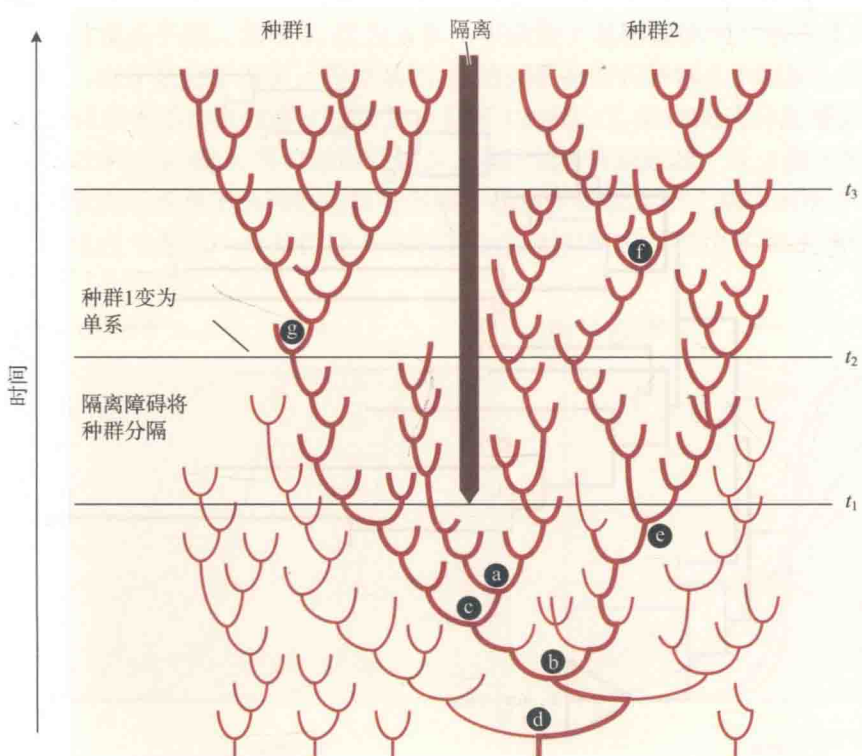


图 17.15 物种形成过程中遗传多系、到并系再到单系的转变。基因树展示了种群中单个基因座上的单倍型谱系, 该种群在时间节点 t_1 时一分为二。由于遗传漂变和自然选择, 所有祖先单倍型谱系除一个例外都最终丢失了, 以至于当前种群的基因拷贝 (在顶部) 一直溯祖至祖先基因拷贝 b 。种群 1 的单倍型谱系丢失比种群 2 更快, 大概是因为其种群更小。在时间 t_1 和 t_2 之间, 两个种群的单倍型谱系都是多系的, 因为在每个种群中, 某些基因拷贝 (如来自基因拷贝 a 的) 与本种群另一些基因拷贝 (例如, 来自 b) 的关系, 比与其他种群同样来源的基因拷贝的关系更远。在时间节点 t_2 上, 种群 1 比种群 2 更早成为单系 (溯祖至基因拷贝 g), 也许是因为其种群更小。在时间 t_2 和 t_3 之间, 种群 2 在遗传上是并系的, 因为其来自祖先基因 c 的拷贝, 与种群 1 基因拷贝的关系要比与种群 2 中来自祖先基因 e 的拷贝更密切。在时间节点 t_3 , 种群 2 也成为单系, 其所有基因拷贝都来自 f 。(来自 Avise and Ball 1990)

该基因上出现并系，且来自种群 2 的一些基因拷贝将更接近于种群 1 的基因拷贝而不是种群 2 的其他拷贝。因此，来自两个种群中基因之间的系统发生关系与个体生物间或种群间的关系并不一致。然而，最终两个种群将在基因谱系上成为单系（图 17.15，时间 t_3 ），而且基因间的关系将反映种群间的关系。如果有效种群大小 (N_e) 很小的话，这个由基因谱系分选而成种的过程，即谱系分选 (lineage sorting)，将会加快 (Neigel and Avise 1986)。

密切相关的物种常常共享祖先的多态性；换言之，谱系分选不完全 (Funk and Omland 2003)。例如，冠毛小海雀 (*Aethia cristatella*) 和稚海雀 (*A. pusilla*) 之间共享核 α -烯醇化酶基因的几个单倍型谱系，这两种小海鸟从共同祖先分化出来的时间至少在 280 万年前 (图 17.16)。这种情况是可以预期的，因为这些物种可能在近期形成或者它们可能具有较大的种群，从而在溯祖过程中遗传漂变的作用不大 (见第 10 章)。而且，共享多态性可以持续很长时间，只要自然选择能维持两个物种的变异 (见图 12.32)。例如，人类和黑猩猩彼此具有最近的亲缘关系，在主要组织相容性复合体 (MHC) 的两个基因座上共享多个基因谱系，这些谱系自人类和黑猩猩从其共同祖先分化开始已被保留了超过 500 万年。其多态性被保留的原因在于 MHC 蛋白质在防御病原体中发挥了作用。

因为谱系分选经历的时间比连续物种形成事件间的时间间隔要更长，三个或三个以上物种间在某一特定基因上的系统发生关系 [基因树 (gene tree)] 会与种群分歧顺序 [即物种的系统发生，或物种树 (species tree); 见图 2.25] 不同。此外，不同基因座的基因树与物种树会以不同的方式表现出差异。通过对几个或更多基因座建立不同的溯祖模型，研究人员可以确定不同的种群是否代表了遗传上迥异的谱系，并确定这些谱系间的系统发生关系 (Knowles and Carstens 2007; Yang and Rannala 2010; Fujita et al. 2012)。通过这种方式确定为不同谱系的异域种群常常被认为是不同的物种。

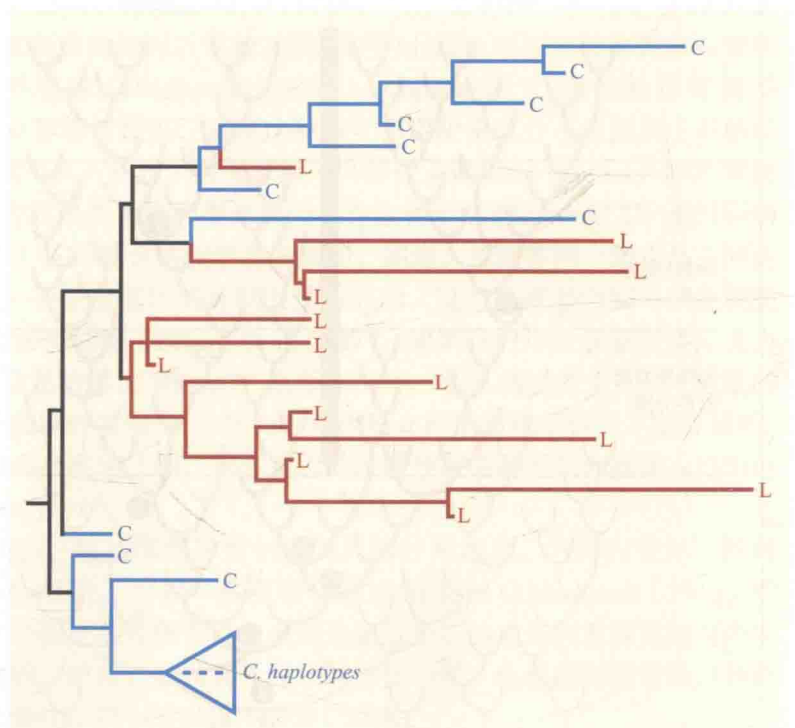


图 17.16 不完全谱系分选导致两个近缘海鸟物种在 α -烯醇化酶基因座的基因树上成为多系。蓝色 (C) 和红色 (L) 分支分别代表冠毛小海雀 (*Aethia cristatella*) 和稚海雀 (*A. pusilla*) 的单倍型谱系。(来自 Walsh et al. 2005)

基因流和杂交

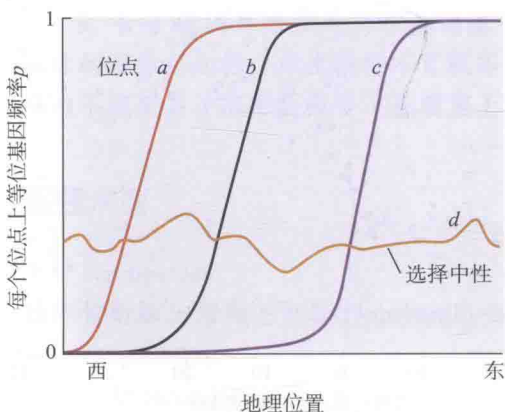
杂交 (hybridization) 指遗传上不同的种群之间相互交配从而产生了后代 (Harrison 1990)。自然界的杂交是进化生物学家们的兴趣所在, 因为杂交种群常常能代表物种形成的中间阶段。在某些情况下, 杂交可能是新适应甚至新物种产生的根源 (Arnold 1997; Mallet 2007)。

杂交带是遗传上不同的种群相遇和交配并产生混血后代的区域 (Harrison 1990, 1993)。当某个特征或基因座沿着杂交带变化时, 就出现了一个梯度群 (cline), 这个梯度群的变化可能十分剧烈; 例如, 控制冠小嘴乌鸦和小嘴乌鸦杂种灰冠的等位基因, 其频率在跨越二者的杂交带上显示出了剧烈的梯度变异 (见图 17.1D)。杂交带形成的过程有两种。**初级杂交带** (primary hybrid zone) 为原位起源, 起因于自然选择下地理上的差异导致一系列连续分布种群在等位基因频率上出现分化。因此, 杂交带的位置很可能出现在一个或多个环境因素发生急剧变化的地方。**次级杂交带** (secondary hybrid zone) 形成自以往异域分布、遗传上有差异的种群发生扩张、进而相遇并杂交 (**二次接触**, secondary contact) 这种情况下。对这两种过程我们都可预期, 某些基因座上等位基因的频率会因自然选择产生分化, 包括促进种群间产生生殖隔离的基因座。中性变异也可能产生频率分化, 只是程度较小而已。比起初级杂交带, 次级杂交带中出现的中性等位基因和受选择等位基因都可能显示出频率更一致 (coincident) 的 (即在同一个地方) 梯度群 (见图 17.17), 因为它们共享相同的分离和重聚历史。

扩散、选择和连锁都会影响到杂交带中等位基因和表型特征的分布。让我们来考虑一下由于某些基因上位性不相容或杂合子缺陷而导致杂种适合度下降的情况 (Barton and Gale 1993)。假设种群 (半种) 1 和 2 接触, 分别固定了等位基因 A_1 和 A_2 , 且 A_1A_2 的适合度比任何纯合子都低。每个半种个体扩散到另一半种分布区并发生随机交配, 如此基因流势必导致等位基因频率的梯度变异范围更广、过渡更平缓。如果 F_1 代与亲本 (非杂交) 基因型回交, 基因流将持续存在。然而, 由于杂合子不利, 等位基因 A_1 的频率不会在种群 2 中增加, 同样等位基因 A_2 的频率也不会种群 1 中增加 (见第 12 章)。 F_1 杂种的适合度越低, 扩张到亲本种群中的 A_1 或 A_2 等位基因就越少, 基因流障碍就越强。在 A 基因座上梯度群的陡度取决于不利于杂种的选择有多强 [相对于扩散频率 (基因流水平) 而言]。

现在考虑另一个基因座, 在种群 1 和 2 中固定了等位基因 B_1 和 B_2 。如果出

(A) 初级杂种带



(B) 次级杂种带

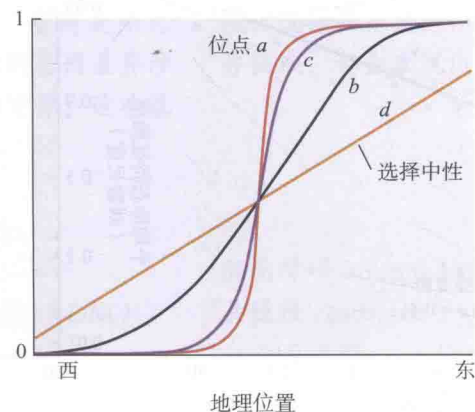


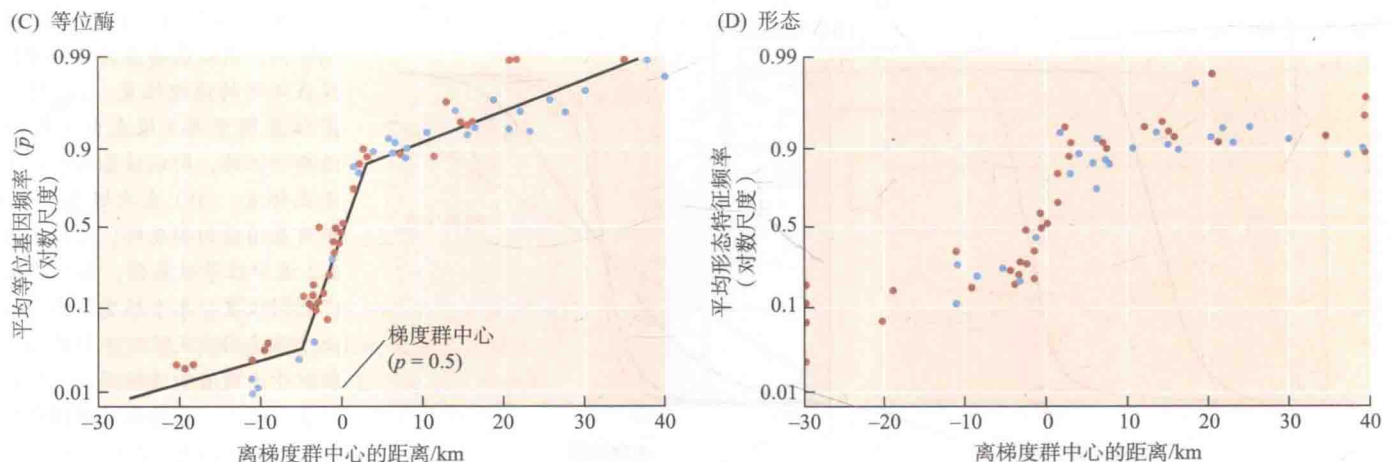
图 17.17 在初级和次级杂交带上等位基因或性状频率变化 (p) 的预期式样。这里显示四个基因座的梯度变异。(A) 初级杂交带的出现源于环境梯度带来的歧化选择。这种梯度对基因座 a , b 和 c 的影响不同, 所以这些基因座的梯度出现在不同的地理位置。 d 基因座上等位基因变异 (橙色线) 几乎是选择中性的, 所以该基因座的变异不成梯度。(B) 在次级杂交带上, 所有基因座的梯度群, 包括基因座 d 上近中性等位基因, 都预期出现在相同位置。每个梯度群的陡度取决于该基因座或紧密连锁基因座上相对于基因流的选择强度。经过足够长的时间, 基因座 d 的梯度群将会因基因流而与 (A) 趋于一致。

现不利于杂合体 B_1B_2 的选择，这个基因座的梯度群与基因座 A 的梯度群是相似的；事实上，两个梯度群会彼此互相强化，因为这两个基因座均降低 F_1 杂种的适合度。然而，现在假设等位基因 B_1 和 B_2 在选择上是中性的，如果它们与基因座 A 紧密连锁，将会搭车到 A 上的等位基因，并形成梯度群，其位置和陡度均与基因座 A 一致。结果是，等位基因 B_1 和 B_2 会指示出真正导致杂种适合度下降的基因座 A 的存在及位置。然而，如果 B 在染色体上的位置远离 A 或任何其他受到分歧选择的基因座，等位基因 B_1 和 B_2 会通过杂交带扩散并传播到其他半种中，形成一个随时间推移而越来越平缓的梯度群（见图 17.17B）。出现扩散是因为如果 F_1 杂种可以生殖，一些 $A_1A_2B_1B_2 \times A_1A_1B_1B_1$ 的回交（即， $F_1 \times$ 种群 1）后代将是 $A_1A_1B_1B_2$ 。因此， B_2 等位基因的某些拷贝会因重组从有害杂合等位基因组合 A_1A_2 中分离出来，进而被引入种群 1。回交到种群 2 也将同样向该种群传播 B_1 等位基因拷贝。因此，某些等位基因或性状可以从一个半种传播到另一个半种（这一过程称之为渐渗，introgression），但另一些等位基因或性状则可能不行。

杂种在某个基因座上的适合度下降自然会降低其他基因座上中性（或有利）等位基因在种群间的扩散，但相比那些在松散连锁或非连锁基因座上的等位基因，在紧密连锁基因座上的等位基因的基因流会下降很多。任何诸如染色体重排等减少重组的因素，都将强化中性和受选择基因座之间的关联，降低中性等位基因在杂交种群间的扩散。如果受选择基因座处于染色体重排区段，如位于能减少交换的倒位区段（见第 9 章），那么在重排区段内所有基因座上的中性等位基因和重排本身，都将与受选择的基因座一样显示陡度相同的梯度群。在本章前面提到的向日葵种间杂交带中，重排染色体比结构相似的染色体具有陡度更大的梯度群，这些重排区域中包含了降低杂种育性的一些基因（Rieseberg 2001）。

由于某些中性遗传标记与降低杂种适合度的基因座紧密连锁，而另一些中性标记则没有连锁，故根据表现出剧烈梯度变异的标记数目就可以估计出导致杂种适合度降低的基因座数目（即，对合子后生殖隔离起作用的基因座数目）。例如，东欧的火腹蟾蜍（*Bombina bombina*）和西欧的黄腹蟾蜍（*B. variegata*）在一个只有 6 km 宽的狭长杂交带相遇，这两个物种（或半种）在等位酶和若干形态特征上有差异（图 17.18）。由于上位性不相容，杂种的生存率比非杂种更低。这些类群据称出现于上新世，并从更新世冰期在欧洲东南部和西南部的不同避难所向外扩张，然后形成了次级杂交带（Szymura 1993）。根据这一杂交带上等位酶的梯度变异进行估计，得出约有 55 个基因座导致这些蟾蜍种间杂种适合度的下降（Barton and Gale 1993; Szymura 1993）。

图 17.18 火腹蟾蜍（*Bombina bombina*）和黄腹蟾蜍（*B. variegata*）的种间杂交带。（A）在六个酶基因座上等位基因的平均频率。（B）七个形态性状的平均频率。红色和蓝色圆点分别代表波兰两个 60 km 长的不同取样带。酶基因座和形态特征的梯度变异是一致的，意味着杂交带是由早期异域的种群相遇形成的。（C 和 D 来自 Szymura 1993）



杂交带的命运

杂交带有几种命运：

1. 杂交带可以一直持续存在，通过选择维持一些基因座上剧烈的梯度变异，即使中性等位基因的梯度变异也会因渐渗而消失。

2. 自然选择青睐那些能强化合子前隔离的等位基因，最终导致完全的生殖隔离。

3. 那些提高杂种适合度的等位基因的频率会增加。在极端情况下，基因交换的合子后障碍会被打破，半种则融合成了一个物种。

4. 有些杂种在生殖上与亲本相隔离，进而成为第三个物种。

这些内容我们将在第 18 章探讨物种形成时进一步讨论。

小结

1. 已提出的“物种”定义有许多。生物学种概念（或一些变通概念）是进化生物学家使用最广泛的概念。它根据种群间生殖上的间断性而不是表型差异（虽然表型差异可能意味着生殖上的间断）来定义物种。在其他物种概念中，最广泛采用的是系统发生种概念，据此概念，物种是可通过性状状态加以区别的种群集合。

2. 生物学种概念（BSC）的适用范围有一定的局限；而且由于生殖间断的演变是一个渐进过程，有些种群无法轻易地归到物种。虽然 BSC 适用于异域种群，但往往很难确定这样的种群是否为不同的物种。

3. 构成基因交换障碍的生物学差异有很多，主要类别有合子前障碍（例如，生态或性隔离）和合子后障碍（杂种不活或不育）。某些物种的隔离起因于交配后、合子前障碍（例如，配子隔离）。

4. 在基因交换的合子前障碍中，性（行为）隔离对动物很重要。它破坏了求爱和被求爱两性之间的沟通，因此往往在信号和响应方面同时产生遗传分化。

5. 合子后隔离通常是由核基因差异、有时是染色体结构差异引起的。产生杂种不育或不活的基因差异涉及两个或更多（通常会很多）基因座上的变异，这些基

因座在杂种中相互作用不和谐。染色体差异在杂种不育中的作用还不是很清楚。

6. 生殖隔离是逐渐演化的。异配性别产生的杂种不育或不活通常在同配性别显现之前就已形成，这就是所谓的霍尔丹法则。

7. 近缘种间分子分化的程度变化很大，一些新近形成的物种无法通过分子标记加以区分。某些物种共享祖先的分子多态。在某些情况下，一个物种中的有些基因拷贝与本物种其他基因拷贝之间的关系要比与另一物种基因拷贝之间的关系更远。在这种情况下，基因树可能与携带该基因的物种的系统发生关系不吻合。

8. 物种（或半种）通常可以杂交，发生在由以往邻域种群接触后产生的杂交带中。一些基因座上的等位基因可以通过基因流在杂交种群中扩散，形成在等位基因频率上不同陡度的梯度群。一个梯度群的陡度取决于种群间的扩散速率、选择强度和与受选基因座的连锁强弱。相比那些与选择基因座连锁不强的基因组区域，受歧化选择的基因座以及与选择基因座紧密连锁的中性变异区域，都会表现出更剧烈的梯度变异。

重要术语

半种 *semispecies*

杜布赞斯基-缪勒不相容 *Dobzhansky-Muller (DM)*

incompatibility

二次接触 *secondary contact*

隔离障碍 *isolating barrier*

共适应 *coadapted*

合子后障碍 *postzygotic barrier*

合子前障碍 *prezygotic barrier*

霍尔丹法则 Haldane's rule
 渐渗 introgression
 交配前障碍 premating barrier
 姐妹种 sister species
 谱系分选 lineage sorting
 生态隔离 ecological isolation
 生物学种概念 biological species concept (BSC)

生殖隔离 reproductive isolation
 同胞种 sibling species
 同种的 conspecific
 系统发生种概念 phylogenetic species concept (PSC)
 性隔离 sexual isolation
 杂交 hybridization
 杂交带(初级, 次级) hybrid zone (primary, secondary)

延伸阅读推荐

由 J. A. Coyne 和 H. A. Orr 撰写的 *Speciation* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004) 一书是最新且最全面的关于物种形成的著作。作者详细分析了有关物种形成的各种假说和数据, 并总结了大量的相关文献。特别是, 他们对物种概念进行了深入全面的讨论, 并对生物学种概念进行了论证。

麦尔 (Ernst Mayr) 有三本历史性的重要著作: *Animal Species and Evolution* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1963), 其后简略版 *Populations*,

Species, and Evolution (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1970), 以及其前身 *Systematics and the Origin of Species* (Columbia University Press, New York, 1942)。这三本书是关于动物物种及物种形成的经典著作。在植物中, 同等重要的著作是 G. L. Stebbins 的 *Variation and Evolution in Plants* (Columbia University Press, New York, 1950)。该主题还在 V. Grant 的著作 *Plant Speciation* (Columbia University Press, New York, 1981) 进行过讨论。

问题和讨论

1. 在主要以无性方式繁殖的细菌中存在一定程度的基因交换。生物学种概念是否可以应用于细菌的争论中, 应该考虑哪些进化因素?

2. 假设系统发生种概念取代了生物学种概念, 对以下内容会产生什么样的影响: (1) 从进化角度论述物种形成的机制; (2) 生态群落的物种多样性研究; (3) 全球范围内的物种多样性的估计; (4) 如何在美国濒危物种法案的法律框架下开展保护活动。

3. 隔离机制会降低种间的基因交换, 那么两个杂交种群的命运 (即, 是否可以一直作为不同的种群) 如何受到不同隔离障碍的影响?

4. 尝试鉴定你所在地区来自同一属的两个植物物种。提出一项研究计划, 使你能够 (1) 判断物种之间是否存在基因流, 以及 (2) 确定是何种隔离障碍维持种间的差异。

5. 杂交带的研究表明, 线粒体和叶绿体 DNA 标记频繁地发生渐渗, 比起核基因标记频率更高 (见 Avise 2004, 367-374 页)。因此, 在远离杂交带的地区, 缺乏祖先杂交表型的个体可能含有其他物种 (或半种) 的

线粒体或叶绿体基因组。你如何解释这种现象?

6. 假设你对一个遥远地区缺乏研究的一种树叶甲虫感兴趣, 但你没有经费去调研。但在该地工作站工作的生物学家朋友自愿为你收集了一些样本并在乙醇中保存, 这样你可以研究它们的形态和 DNA 序列。那么, 你如何确定朋友带回的样本中有多少个物种? 假设你的朋友从每个样本中提取线粒体 DNA 并将其安全带回来, 但却在途中丢失了标本。你如何确定有多少个物种, 或者说你能确定吗?

7. 假设两个或两个以上近缘类群的基因谱系是多系的, 如图 2.26 中的蝗虫。有什么证据可以帮助你确定这种式样到底是由祖先多态性引起的不完全谱系分选 (即, 溯祖缺乏) 还是由于渐渗杂交产生的?

8. 种群或物种间的合子后隔离有时是起因于核基因和细胞质遗传元件间 (如线粒体或内共生细菌) 的相互作用。这种不相容是如何产生以及如何起作用的? 可以参照沃尔巴克氏体 (*Wolbachia*) 的工作 (昆虫的共生细菌), 这是一个很好的研究案例 (Werren 1998)。

物种形成

本章我们转向物种是如何形成这一问题。如果我们将物种看作是有区别特征的种群，那么上述问题就不难回答了，即物种形成在于自然选择或遗传漂变固定了新的等位基因或特征（见第10章至第13章）。但是，如果这些区别特征的维持取决于生殖隔离，并且我们认为生殖隔离是定义物种的特征，那么物种形成的核心问题就变成了阻碍基因交换的遗传障碍是如何产生的。因此，要清楚描述种间生殖隔离的类型就必须理解生殖隔离是如何演化出来的。

当我们考虑第17章讨论的合子后生殖障碍如杂种不活或杂种不育时，这个问题的难度就显而易见了。如果两个种群分别固定了基因型 A_1A_1 和 A_2A_2 ，但杂合子 A_1A_2 具有比纯合基因型更低的生活力和生殖力，那么这两个种群是如何分歧的呢？无论祖先种群携带哪种等位基因（如 A_1 ）， A_1A_2 适合度的下降都会阻止另一个等位基因（ A_2 ）频率的增加，从而难以形成一个生殖上不相容的种群。

相反，假设种群之间的生殖隔离基于一个以上的基因座，那么问题就在于重组产生了中间类型。举例来讲，假设多个基因座控制生殖时间， $A_1A_1B_1B_1C_1C_1$ 和 $A_2A_2B_2B_2C_2C_2$ 分别在季节早期和末期生殖，因此是生殖上隔离的。但如果突变 A_2 、 B_2 和 C_2 出现在原本为 $A_1A_1B_1B_1C_1C_1$ 的种群中并且频率在增加，那么重组就会形成许多在季节中期繁殖的基因型，如 $A_1A_2B_1B_1C_1C_2$ ，这些基因型就构成了两种极端基因型之间基因交流的一个“桥梁”。

所以，物种形成问题就变成了这样一个问题：两个不同且没有中间过渡类型的种群是如何形成的？无论是什么性状造成合子前或合子后隔离，这个问题始终存在。这个问题可能的答案有很多，统称为物种形成的模式（modes of speciation）。

物种形成的模式

已有的对物种形成模式的设想可以按不同标准进行分类（表 18.1），包括按基因交换障碍在地理上是如何起源的，产生这些障碍的遗传基础是什么，以及这些障碍形成的原因进行分类。这些标准都是相互独立的，例如，两个物种可能是由地理隔离（异域）的种群形成的，那么在此过程中生殖隔离既可以通过自然选择，也可以通过遗传漂变而形成，而累积的遗传差异可能很少，也可能很多。

物种形成可以发生在三种地理格局下。异域物种形成（allopatric speciation）是指种群之间因地理屏障不能进行有效的基因交换从而出现生殖隔离。异域物种形成常常被区分为隔离分化（vicariance）（分化为两个大种群；图 18.1A）物种形成和边域物种形成（peripatric speciation）（一个小种群从广布的祖先种群中分化出来；图 18.1B）。在邻域物种形成（parapatric speciation）中，相邻的、空间上不同、有一定基因流的种群发生分化并出现生殖隔离（图 18.1C）。同域物种形成

表 18.1 物种形成的模式

I. 按生殖障碍的地理起源进行分类	
A. 异域物种形成	
1.	隔离分化式物种形成
2.	边域物种形成
B. 邻域物种形成	
C. 同域物种形成	
II. 按遗传和因果关系进行分类 ^a	
A. 遗传分化（等位基因替代）	
1.	遗传漂变
2.	峰值移位（遗传漂变 + 自然选择）
3.	自然选择
a. 生态选择	
i.	生态特性造成生殖隔离
ii.	多效基因引起生态差异和生殖隔离
b. 性选择	
B. 细胞质不亲和性	
C. 细胞学分化	
1.	多倍化
2.	染色体重排
D. 重组式物种形成	

^a 大多数的遗传和因果关系可能是在异域、邻域或同域地理分布的环境下起作用，并且一些列在“遗传分化”下的因果关系也适用于细胞质不亲和性、细胞学分化和重组式物种形成。

（sympatric speciation）指在一个单一且最初随机交配的种群中出现生殖隔离（图 18.1D）。

异域、邻域和同域物种形成构成一个连续统一体，区别在于种群之间初始的基因流水平（ m ）不同。严格来界定就是，异域物种形成时 $m = 0$ ，同域物种形成时，基因流最大（ $m = 0.5$ ）；基因流处于中间值（ $0 < m < 0.5$ ）则代表邻域物种形成（Fitzpatrick et al. 2008）。异域物种形成中，最初基因交换的减少是由外在的物理屏障造成，但在同域物种形成中，则是由生物本身生物学特征的演变引起的。异域或“近异域”物种形成（初始 m 值较小）被公认为是一种常见的物种形成模式，而同域或“近同域”物种形成（ m 值较大）是否常见则存在争议。

从遗传学角度看，生殖障碍的产生可能起因于遗传分歧（通常可以是少数也可以是许多基因座上等位基因的差异）、细胞质不亲和性或细胞学分化（倍性差异或染色体结构重排）。本章的大部分内容将讨论遗传分歧引起的物种形成。

如同其他特征一样，生殖障碍演化的原因是遗传漂变和自然选择作用于突变引起的遗传改变。边域物种形成，又被称为跳跃式（transilience）或奠基者式（founder）物种形成，同时依赖于遗传漂变和自然选择。性选择和自然选择的生态诱因都可能导致物种形成。在某些情况下，有可能存在对生殖隔离的选择，即阻止杂交发生（参见第 11 章对为什么选择和选择什么性状这两者之间区别的讨论）。另一方面，生殖隔离可能因其他原因而作为遗传变化的副产品出现（Muller 1940; Mayr 1963）。在这种情况下，有可能是隔离性状本身的适应性分歧（adaptive divergence）（例如，气候因素可能有利于不同季节的繁殖，结果造成种群间不能相互杂交），或者生殖障碍可能是由于某些基因因其其他功能受到选择而带来的多效性副产品。

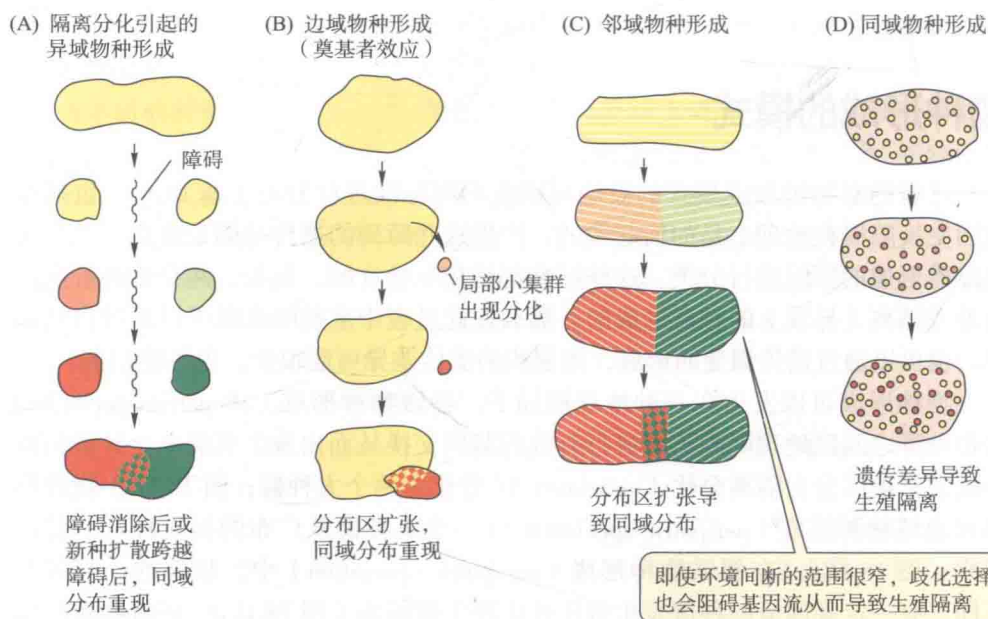


图 18.1 不同地理格局下物种形成模式各演化阶段示意图。(A) 异域物种形成的隔离分化模式。(B) 异域物种形成的边域即奠基者效应模式。(C) 邻域物种形成。(D) 同域物种形成。

异域物种形成

异域物种形成是指被物理屏障如地形、水（或陆地）、或不利生境分隔的种群之间演化出现遗传的生殖障碍。物理屏障减弱了基因流并足以在种群之间产生足够大的遗传差异，即使种群后来再相遇也无法进行基因交换（参见图 18.1A）。虽然一些作者定义异域物种形成的标准是种群间基因流为零（ $m=0$ ），但我们的讨论仅假设 m 很低，以至于非常弱的选择或遗传漂变就可以导致种群间分化。异域不是由地理距离来定义的，而是指个体或其配子移动的严重降低。因此，对于那些很少扩散或固定于某特定生境的物种，种群可能处于“微地理上”的孤立（比如，种群沿着湖岸分布于所偏爱的斑块状生境上）。所有进化生物学家都认同异域物种形成的存在，并且很多人认为它是物种形成（至少对于动物来说）的常见模式（Mayr 1963; Coyne and Orr 2004）。

我们从古生物学和遗传学的研究（见第 5 章和第 6 章）中知道，物种的地理分布范围会随时间而变化，种群可能分离后又再会合（例如，图 6.15 所描绘的冰期后分布范围的扩张）。因此，异域分布种群可能会扩大其范围并最终相遇。如果异域分布期间演化出了足够强的生殖隔离，即使种群再同域分布也不会交换基因。如果演化出的生殖隔离不完全，它们将形成一个杂交带（见第 17 章，我们描述了杂交带的可能命运）。我们今天观察到的同域分布的姐妹种，很可能是在异域发生的物种形成，而后其分布区才发生扩张；当前的同域分布并不能证明物种形成时是同域的。

异域物种形成的证据

由于自然选择和遗传漂变都能导致种群在遗传组成上产生差异，一个不可避免的后果就是，只要分离时间足够长，地理上隔离的种群就将成为不同的物种。许多物种的地理种群间都显示出早期的合子前和合子后生殖隔离。例如，Stephen Tilley 及其同事（1990）研究了美国东部阿巴拉契亚山脉（Appalachian Mountains）南部不同地点无肺螈科动物 *Desmognathus ochrophaeus* 之间的性隔离。他们把来自不同种群的雄性和雌性（异型对）和来自同一种群的雄性和雌性（同型对）分别放在一起，记录交配的比例。结果显示，不同组合的种群之间，性隔离强度指数呈连续变化，从几乎没有隔离到几乎完全不能交配。种群相距越远，其遗传差异越大，相互交配的可能性就越小（图 18.2）。

物种形成往往与屏障的地质历史有关。例如，巴拿马地峡在上新世出现，它

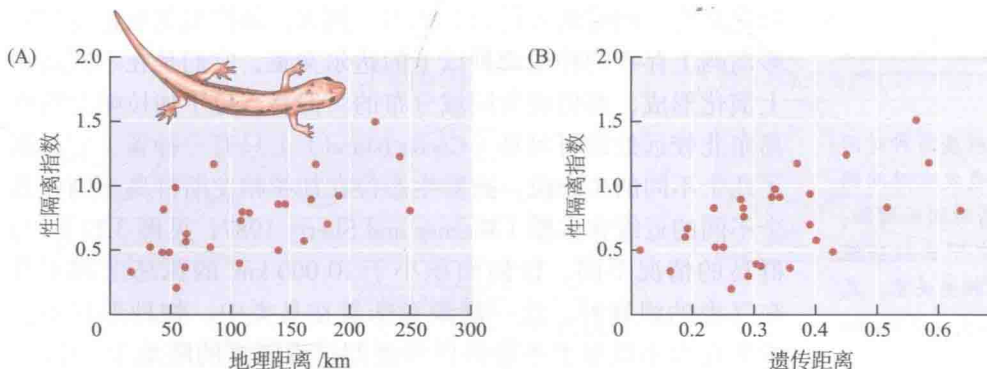
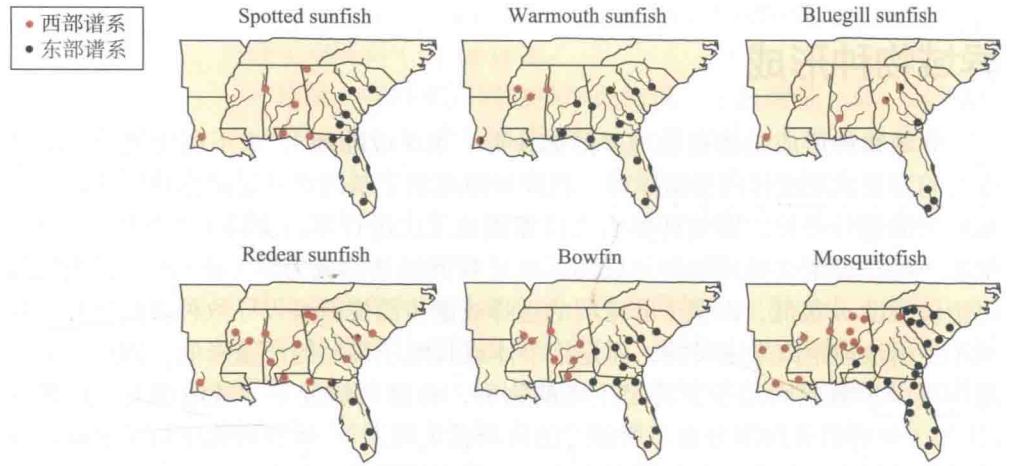


图 18.2 无肺螈科动物 *Desmognathus ochrophaeus* 不同种群间性隔离强度分别与种群间地理距离 (A) 和遗传距离 (Nei's D , 度量多个基因座上等位酶频率的差异) (B) 之间的相关性。(来自 Tilley et al. 1990)

图 18.3 异域遗传分化伴随着分布范围扩张和二次相遇的证据。在美国东南部六个淡水鱼物种中，每个物种的线粒体 DNA 序列都可分成两个不同的谱系分支，一个分布在西部，一个分布在东部。它们代表了鱼类三个科：棘臀鱼科（翻车鱼），弓鳍鱼科（弓鳍鱼）和花鳉科（食蚊鱼）。（来自 Avise 1994）



将许多海洋生物分隔为太平洋种群和加勒比海种群，其中一些已经演化成不同的物种。在七个这样的鼓虾（snapping shrimp）种对中，只有约百分之一的种间交配在实验室可以产生有活力的后代（Knowlton et al. 1993）。

在某些情况下，不同类型之间的接触带（contact zone）是先前异域分布种群相互交配的区域。例如，Eldredge Bermingham 和 John Avise（1986；Avise 1994）分析了美国东南部沿海平原河流中六种鱼类线粒体 DNA 的系谱关系，所有六个物种中，基因序列都形成了两个不同的谱系分支，分别是东部和西部种群，并且两个分支都在西佛罗里达州的同一地区发生接触（图 18.3）。这种式样意味着在过去某段时间，东部和西部种群之间的基因流减弱了。两个谱系分支之间的序列差异程度显示，隔离发生于三到四百万年前，那时海平面比现在高出许多，从而形成了一个淡水鱼类扩散的屏障。

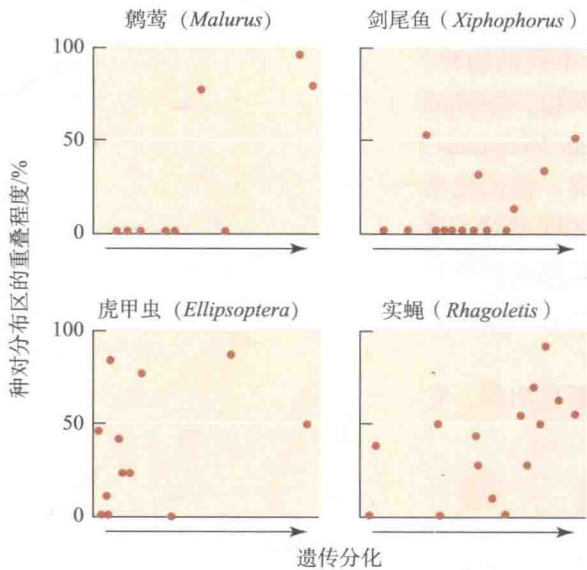


图 18.4 近缘种对在分布范围上的重叠程度与种对间遗传差异的相关图。遗传差异是物种形成发生时间的一种指标。鹈莺和剑尾鱼分布重叠区随着时间而增加，与这些分类群异域成种的预期相符。虎甲虫和实蝇（*Rhagoletis*）重叠分布区与分歧时间没有相关关系，式样与同域物种形成一致。（来自 Barraclough and Vogler 2000）

Tim Barraclough 和 Alfried Vogler（2000）推断，随着时间的推移，异域形成的物种，其分布区的重叠只能从零开始增加，而对同域形成的物种，其重叠区应保持不变或会减少。他们分析了近缘的鸟类、昆虫、鱼类几个谱系，将物种分布范围重叠的大小对种间分子差异程度作图，并将分子差异程度作为一种指标来衡量基因交换停止后所经历的时间。几组物种的结果显示其重叠分布区随着时间而增加，正如异域物种形成所预期；而两组昆虫则呈现出与同域物种形成相一致的式样（图 18.4）。

岛屿上的物种为异域物种形成提供了大量例证。当某个岛屿同时存在两种或两种以上近缘鸟类时，其他岛屿或大陆则视为岛上入侵物种的来源，并且现有案例均表明，这些物种的祖先是在不同时期入侵该岛屿的。例如，加拉帕戈斯群岛的很多岛屿上存在两种或两种以上的达尔文雀，它们是在不同岛屿上演化形成，而后成为同域分布的。但是，位于加拉帕戈斯群岛东北较远处的可可岛（Cocos Island）上只有一种雀，它占据了几个不同的生态位，这些生态位在加拉帕戈斯群岛上则被几个不同的近缘雀占据（Werner and Sherry 1987；见图 3.22）。与群岛的情况不同，任何面积小于 10 000 km² 的孤岛上都不存在鸟类的姐妹种。这一现象意味着在鸟类中，物种形成不会发生在太小以至于不能提供种群间地理隔离的陆地上（Coyne

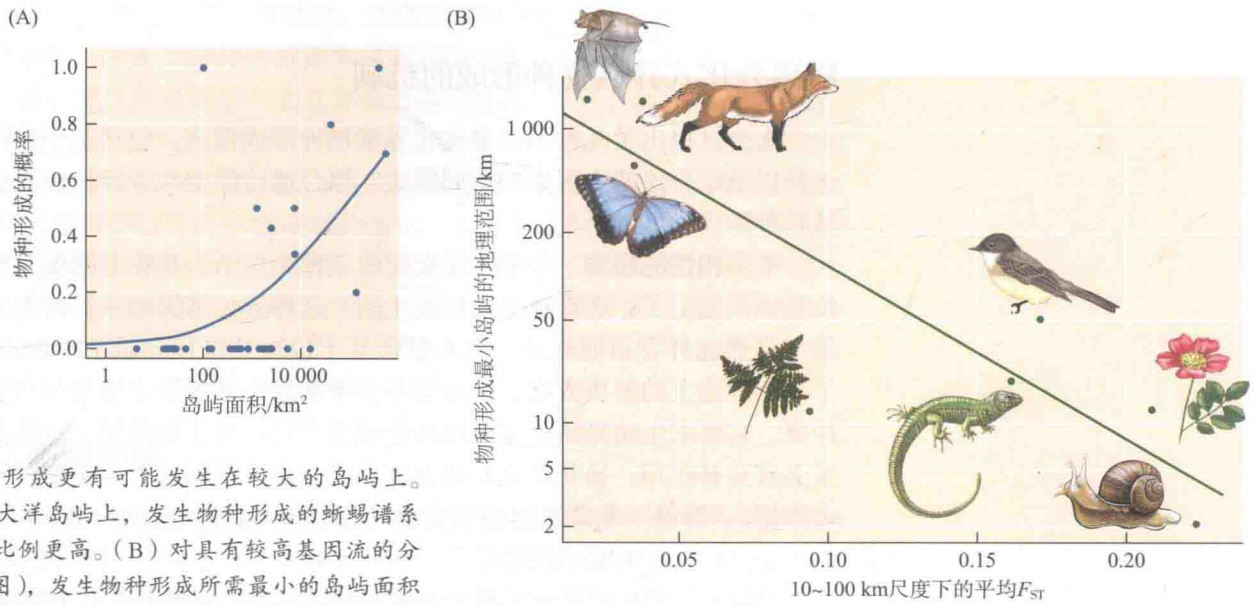
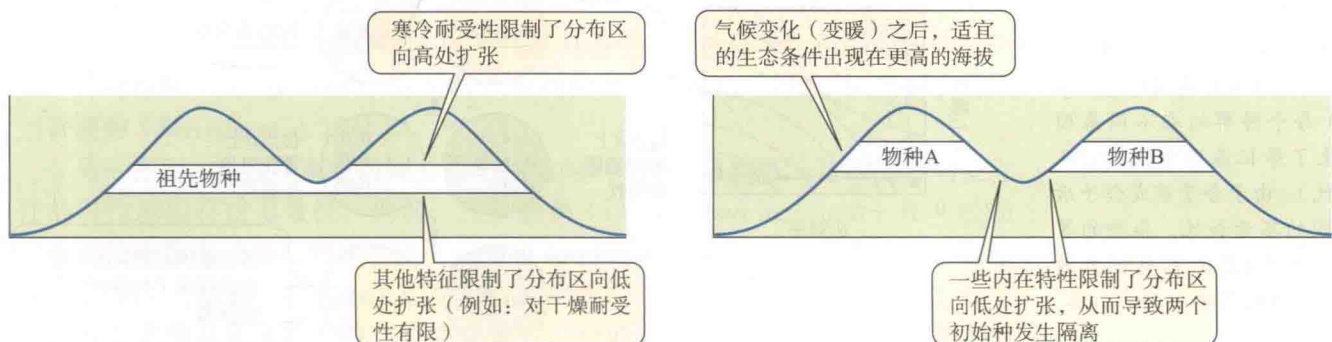


图 18.5 物种形成更有可能发生在较大的岛屿上。(A) 在孤立的大洋岛屿上, 发生物种形成的蜥蜴谱系在较大岛屿上比例更高。(B) 对具有较高基因流的分类群而言(左图), 发生物种形成所需最小的岛屿面积要更大。而对基因流较低的种类, 如蜗牛, 物种形成可以发生在小得多的岛屿上。基因流与固定指数 (F_{ST}) 呈负相关, 固定指数可度量物种不同地方种群间在等位基因频率上的差异。(来自 Kisel and Barraclough 2010)

and Price 2000)。许多其他分类群中也发现了类似的式样 (Kisel and Barraclough 2010)。此外, 相对基因流非常有限的分类群 (如蜗牛), 以及那些能长距离扩散因而基因流水平高的分类群 (如蝙蝠), 只会在大得多的岛屿上发生物种形成 (图 18.5)。这种模式符合预期, 因为基因流会抵消物种形成所必需的遗传分化。

屏障在限制种群间基因流上的作用是显而易见的, 比如巴拿马地峡, 但陆地上什么样的屏障可以在众多分类群中产生如此多的物种呢? 需要考虑的一个重要因素就是生态位在系统发生上的保守性 (见第 6 章)。如果种群依赖于特定的环境条件如气候格局或生境, 其地理分布就可能是支离破碎的。例如, 某个在气候凉爽时广布于山地低海拔地区的物种, 在气候变暖时可能会向高处迁移并在不同的高山上形成分离的种群 (图 18.6)。确实, 这种式样已在蝶螈的异地姐妹种中被发现, 它们存在于气候条件相似的地区, 而在气候条件不同的中间地带没有分布 (Kozak and Wiens 2006)。一个物种的种群还可能因适应于地理上相隔离的不同生境而分离开来 (Sobel et al. 2010)。

图 18.6 只要其依赖的生境因气候变化而出现片段化, 一个广布种就可以被分割成异域种群。例如, 当气候变暖时, 一个适应寒冷环境的物种会向更高的海拔迁移, 而在不同高山上的隔离种群可能会演化成不同的物种。因此, 生态位在系统发生上的保守性有助于物种形成。(来自 Wiens 2004)



隔离分化式异域物种形成的机制

迄今已提出了几种隔离分化式异域物种形成模式，包括基于遗传漂变、自然选择以及综合这两个因素的不同模式。综合遗传漂变和选择的模式在后面涉及邻域物种形成时再讨论。

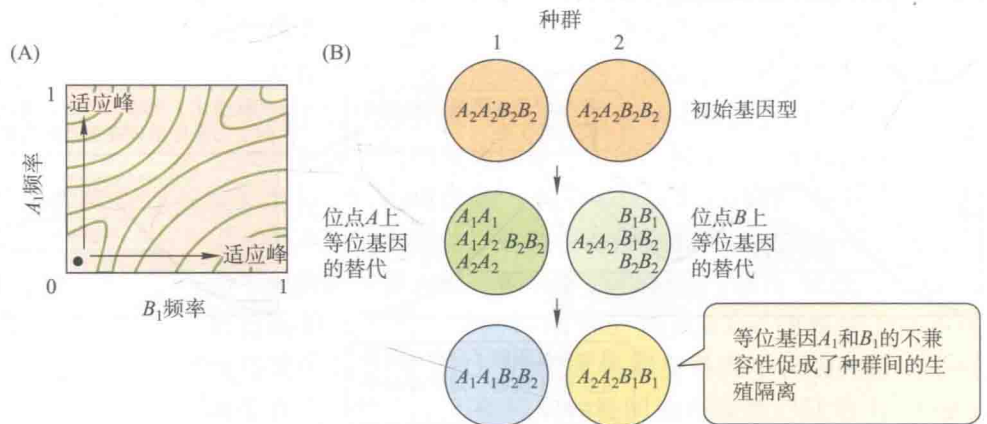
不亲和性的起源 如果不能交配或杂种无生活力意味着降低生殖成功率的等位基因被固定了，那么这是如何发生的？这种等位基因频率的增加直至固定当然是与自然选择背道而驰的。杜布赞斯基（1936）和 Hermann Muller（1940）提出了一个理论上的解决方案，该方案不会带来等位基因频率增加与自然选择之间的冲突，它要求生殖障碍是建立在两个或多个基因座上的差异，这些基因座在适合度上有互补作用。换句话说，适合度取决于两个基因座上“正确”等位基因的综合作用。“错误”等位基因的组合会导致 Dobzhansky-Muller（DM）不相容性，正如图 17.14 中果蝇基因的图示。

假设两个异域种群中的祖先基因型是 $A_2A_2B_2B_2$ （图 18.7）。因为某种原因，在种群 1 中 A_1 取代了 A_2 ，在种群 2 中 B_1 取代了 B_2 ，从而出现了两种单一基因型的种群 $A_1A_1B_2B_2$ 和 $A_2A_2B_1B_1$ 。在种群 1 中只要遗传背景是 B_2B_2 ， A_1A_2 和 A_1A_1 的适合度就等于或大于 A_2A_2 ；同样在种群 2 中只要遗传背景是 A_2A_2 ， B_1B_2 和 B_1B_1 的适合度就等于或大于 B_2B_2 。因此，这些等位基因替代的发生可以通过自然选择（如果适合度不同）也可以通过遗传漂变（如果适合度相同）来实现。然而， A_1 和 B_1 之间的上位互作造成了不相容性，使得要么杂种 $A_1A_2B_1B_2$ 的生活力或育性较低，要么 $A_1A_1B_2B_2$ 和 $A_2A_2B_1B_1$ 存在合子前隔离，如不同的生殖行为。该模型的重要特征在于任何种群都不能度过有不利杂合子存在的时期，任何一个不相容等位基因都经受不住同一种群内其他等位基因的“测试”。

该模型得到了遗传证据的支持，这些证据显示生殖隔离是基于几个或多个基因座间的上位性互作（见 17 章）。理论上，等位基因的替代可起因于遗传漂变也可起因于自然选择。然而，还没有令人信服的实例能表明物种形成完全归因于遗传漂变（Coyne and Orr 2004）。相比之下，自然选择则可通过多种途径促成物种起源。

自然选择的作用 目前最为广泛接受的观点是，隔离分化式异域物种形成是由自然选择引起的，自然选择导致遗传差异的产生，进而造成了合子前或合子后隔离。某些或大多数这样的生殖隔离是在种群异域分布时演化出来的。所以，若

图 18.7 Dobzhansky-Muller 理论解释了等位基因替代如何导致生殖隔离。两个种群最初的基因型为 $A_2A_2B_2B_2$ 。(A) 适应性地形图展示了两个种群是如何向上移动到适应峰。图中等高线代表平均适合度，是两个基因座上等位基因频率的函数。(B) 每个种群均在不同基因座上发生了等位基因替代（由 A_1 或 B_1 取代）。由于合子前或合子后 A_1 和 B_1 间的不亲和性，杂种的等位基因组合 $A_1A_2B_1B_2$ 具有较低的适合度（如地形图中心的“山谷”所示）。



不同种群因分布范围扩大而再次相遇时,就会出现显著的甚至是完全的基因交换障碍(Mayr 1963)。因此,物种形成通常是异域分布时自然选择的一种结果、一种副产品,这种自然选择可能是生态选择也可能是性选择。

另一种可能是,自然选择有利于合子前(例如,性行为的)生殖障碍的形成,就是因为隔离本身具有意义,因为这些障碍可以阻止个体产生不健康的杂交后代。接下来自然选择会导致生殖隔离的强化。这种强化作用只发生于遗传上不同的种群相互接触并有机会杂交的时候。在这种情况下,合子后隔离(杂种适合度低)在一定程度上是种群异域分布时演化形成的,但物种形成却是在初始种相互接触时才完成的。

生态选择与物种形成

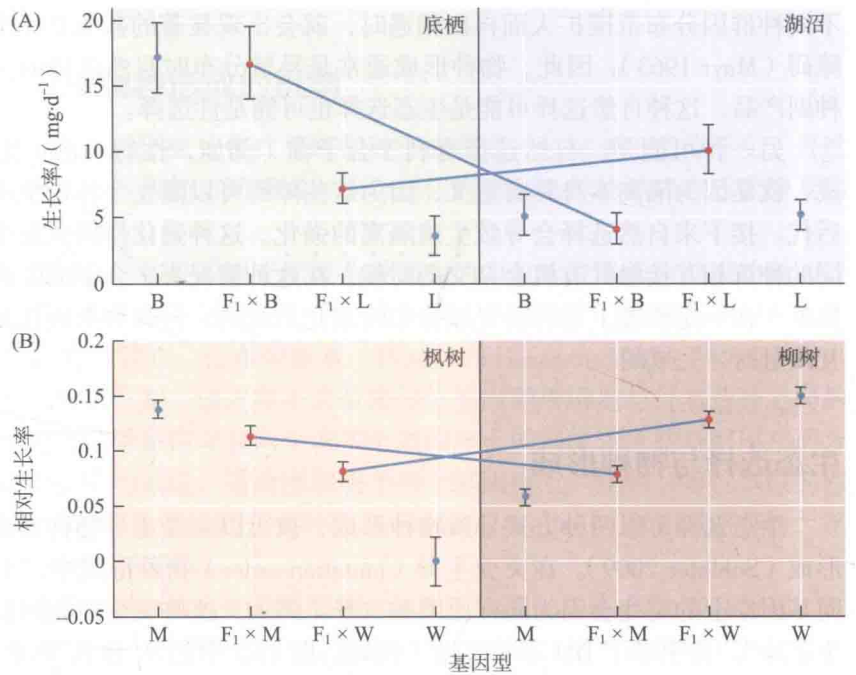
生态选择可以两种方式导致物种形成,被冠以突变主导物种形成和生态物种形成(Schluter 2009)。在突变主导(mutation-order)物种形成中,不同种群在不同基因座上的突变会因为同样原因被选择(例如,这些突变对相同的选择因子产生适应),并引发了DM不相容性(例如,图18.7中的 A_1 和 B_1 突变)。迄今突变主导物种形成最可能的实例不是来自生态选择,而是来自遗传冲突,如减数分裂驱动(见第16章)。生态物种形成(ecological speciation)是指由于生态上的歧化选择而导致种群间出现了基因流障碍(Rundle and Nosil 2005; Schluter 2009; Nosil 2012)。

异域种群和物种同时经历着适应性分化和生殖隔离的演变,但要表明生殖隔离是适应性分化的结果,就需要证明两个过程在遗传上和因果上是相互关联的。最直接的证据来自对果蝇和家蝇的实验室研究。在这些研究中,研究人员将同一实验种群的不同亚种群置于不同的形态、行为或生理特征的选择之下,然后检测这些亚种群之间的生殖隔离(Rice and Hostert 1993)。在多数情况下,部分的性隔离或合子后隔离会出现,表明物种形成的实质性进展可以在实验室观察到,并且物种形成可以由歧化选择产生。也就是说,这些研究中的生殖隔离起因于一些基因的多效性,这些基因可以是控制受选性状的基因,也可以是与这些基因紧密连锁的基因。

在某些情况下,生殖隔离显然是生态上受到选择的性状出现分化的直接结果。例如,图17.6中猴面花属(*Mimulus*)物种几乎完全是通过吸引不同的传粉昆虫(蜜蜂或蜂鸟)来避免相互交配,这些物种不同的花朵适应不同的传粉者。许多初始种的生殖隔离是通过迁移不活来实现(Nosil et al. 2005),在此情况下,不同种群在遗传上适应于各自的环境,而在对方的环境下适合度下降(见表17.2)。这方面的例子包括分别适于在湖沼觅食(开放水域)和底栖(湖底)生境的棘鱼(图18.8A),以及适应于不同宿主植物的不同“寄生族”昆虫(图18.8B)。Sergei Gavrillets(2004)将这种同时具备生态适应性和生殖隔离的性状称为“神奇性状”(magic trait),这些特点使得物种形成相对“容易”,也似乎是相当普遍的(Servedio et al. 2011)。

另一方面,生殖隔离也可以是生态适应的副产品,通常认为是因为影响适应性的等位基因存在多效性。例如,三刺棘鱼(*Gasterosteus aculeatus*)在一些加拿大湖泊中发生了平行物种形成(parallel speciation),湖沼(开放水域)生态型(ecomorph)与底栖(湖底)生态型并存,后者较小且形态不同。这些在生殖上隔离的生态型从每个湖泊中独立演化形成,也就是说,物种形成是平行发生的

图 18.8 合子后生殖隔离表现为杂种适合度降低，与环境背景有关。(A) 蓝色圆点显示三刺棘鱼的湖沼（开放水域，L）类型和底栖（湖底，B）类型的生长率，这两种类型分别生活在湖底和湖沼生境。红点表示与双亲类型回交后代的生长率（ $F_1 \times B$ 和 $F_1 \times L$ ）。每种回交类型在其回交亲本类型的生境中适合度高，而在另一亲本类型的生境中的适合度低。(B) 相同的实验设计也适用叶甲科昆虫 *Neochlamisus bebbianae* 种群，它们分别适应了枫树（M；*Acer rubrum*）和柳树（W；*Salix bebbiana*）。每个回交杂种（ $F_1 \times M$ ； $F_1 \times W$ ）都在其“纯种”亲本类型的宿主植物上适合度最高。(A 来自 Rundle 2002；B 来自 Egan and Funk 2009)



(图 18.9A)。平行的生态分化意味着生态选择塑造了不同生态型之间的差异。在实验室的测试中，不论是来自不同湖泊还是来自相同湖泊，相同生态型之间的交配几乎一样容易，但不同生态型之间的交配要难得多(图 18.9B)。因此，与生态分化相关的特征影响到性隔离 (Rundle et al. 2000)，只是其机理还未知。

加利福尼亚灌木丛中的竹节虫 (*Timema cristinae*) 有两种生态型，分别有不同的宿主植物，它们在多个形态特征上存在差异，使得每种生态型能在各自的宿主植物上更好地伪装自己。Patrik Nosil (2007) 研究了该种多对不同宿主种群之间生殖隔离的要素 (图 18.10)。他得出结论，生态分化以两种方式直接减少基因流。首先，生境隔离减少基因流，因为大片灌木丛以其中一种宿主植物为主。其次，如果竹节虫迁移到“错误”的宿主上，将成为很容易被鸟攻击的目标，会因高死亡率而导致迁移不活。生态分化的间接影响还有性隔离，这在不同宿主种群间要大于相同宿主种群间，并且交叉的交配会降低生育率，即不同生态型之间交配的雌虫产卵更少。

Daniel Funk 及其同事 (2006) 收集分析了几组植物、昆虫、鱼类、青蛙和鸟类的种间生殖隔离、生态差异指标以及种间遗传距离等文献数据，这里用遗传距离作为一种指标来衡量成对物种从其共同祖先分化以后所经历的时间。他们得到的证据表明，不同的生态适应通常有助于物种形成。通过统计学方法来矫正时间，研究人员发现，在任何时间尺度下建立的生殖隔离水平都与种间生态差异程度呈正相关 (图 18.11)。

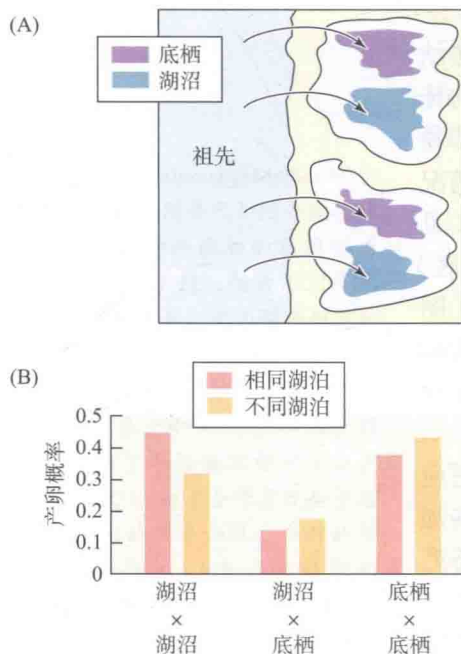


图 18.9 三刺棘鱼 (*Gasterosteus*) 的平行进化。(A) 成对的开放水域 (湖沼) 和湖底觅食 (底栖) 生态型独立地出现在不同的湖泊中。(B) 雌鱼基于形态学特征有区别地与雄鱼交配，无论雄鱼是来自相同还是不同的湖泊。这种隔离特性显然是适应性的，因为它以同样的方式反复演化出现。(A 来自 Schluter and Nagel 1995；B 来自 Rundle et al. 2000)

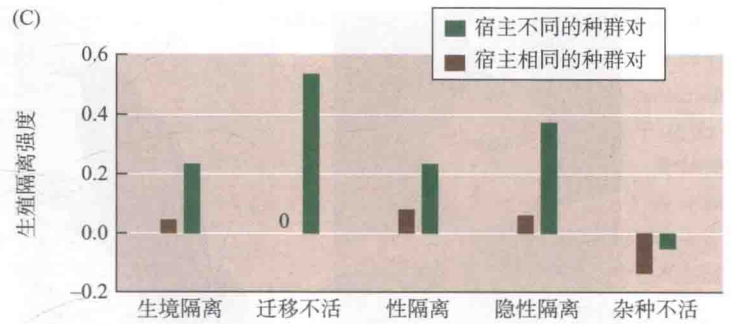


图 18.10 栖息在蔷薇科灌木 *Adenostoma fasciculatum* (A) 和鼠李科植物 *Ceanothus spinosus* (B) 上的竹节虫 (*Timema cristinae*) 在体型和颜色图案上均有差异, 正好与其食用的植物叶子相匹配。(C) 相比来自相同宿主植物的成对种群, 来自不同宿主植物的成对种群在诸多方面都表现出更强的生殖隔离。杂种不活出现负值表明杂种生存能力的增强, 但这里的数值在统计上不显著。隐性隔离是指种群间交配时繁殖力下降。(照片由 Patrik Nosil 惠赠; C 来自 Nosil 2007)

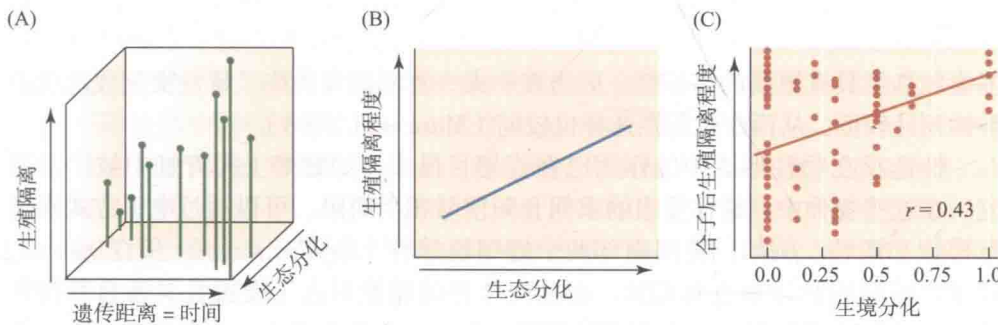


图 18.11 检验生殖隔离是生态分化副产品这一假说的方法。(A) 针对多对物种, 将生殖隔离的实验估值按脱离共同祖先的时间 (用遗传距离估计, 如图 17.9) 和生态差异程度作图。(B) 在不考虑脱离共同祖先的时间情况下, 将生殖隔离分量按生态差异作图并进行相关检验。(C) 一个来自实际数据的案例, 显示有花植物种对之间的合子后隔离与生境差异呈显著相关。(来自 Funk et al. 2006)

性选择和物种形成

动物近缘种之间的性隔离常常表现为雌性对同种雄性特征具有偏好。事实上, 许多学者认为性隔离是最重要的生殖障碍, 尽管这一观点有争议 (Coyne and Orr 2004)。有种假说认为, 物种之间在这些特征上存在差异能使个体识别同种的伴侣从而避免杂交, 因为如果杂种后代适合度低, 杂交是不利的。另一种假说认为, 种内不同地理种群间对性别的歧化选择会导致雄性具有不同的特征及其雌性具有不同的偏好 (Fisher 1930; West-Eberhard 1983)。这一假说得到了数学模型的支持 (Lande 1981; Pomiankowski and Iwasa 1998; Turelli et al. 2001)。

性选择很可能是物种形成的重要原因, 特别是在高度多样化的分类群中, 如夏威夷果蝇、极乐鸟和蜂鸟 (见图 17.5), 这些分类群的雄性往往具有醒目 (并多样) 的颜色或纹饰 (Panhuis et al. 2001)。在一些近缘的非洲湖泊丽鱼中, 雄性的色彩纹饰起到了种间生殖障碍的作用, 这些鱼类中异常丰富的物种多样性很可能是性选择的产物 (Seehausen et al. 1999)。对鸟类姐妹群物种多样性的比较分析表明, 性选择提高了多样性 (图 18.12)。相对其一夫一妻制的鸟类姐妹群, 多夫

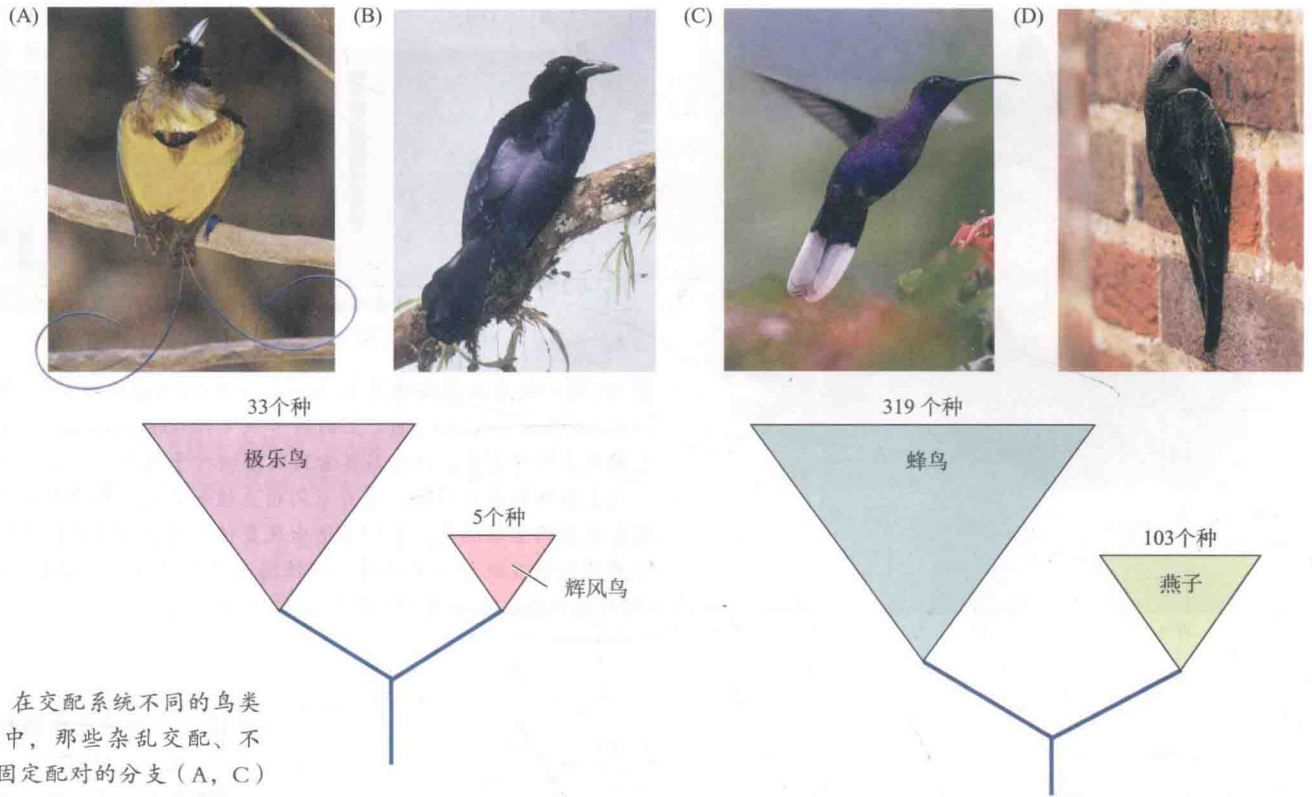


图 18.12 在交配系统不同的鸟类姐妹分支中，那些杂乱交配、不形成雌雄固定配对的分支 (A, C) 往往比那些非杂乱交配、固定配对的分支 (B, D) 具有更多的物种。通常认为多夫多妻制的谱系分支经历了更强的性选择。(A) 杂乱交配的雄性丽色极乐鸟 (*Cicinnurus magnificus*) 和 (B) 非杂乱交配的卷冠辉风鸟 (*Manucodia comrii*)。 (C) 雄性的紫刀翅蜂鸟 (*Campylopterus hemileucurus*) 和 (D) 楼燕 (*Apus apus*) (来自雌雄固定配对的姐妹分支)。

多妻制鸟类具有更高的多样性，因为在一夫一妻制的鸟类中，雄性交配成功的差异性预计较低，从而产生的性选择也较弱 (Mitra et al. 1996)。

性选择在物种形成中的作用已在直翅目昆虫 (如蟋蟀) 和青蛙中被广泛研究。在这些物种中，雄性发出的求偶音频信号相当简单，可以通过电子方式来进行模拟和调整。例如，美国南部两个蟋蟀姐妹种 (*Gryllus texensis* 和 *G. rubens*) 在雄性鸣叫的脉冲率上有差异，而这两个种的雌性对人工设置且具备自身物种脉冲率特征的鸣叫都具有更强烈的反应 (Gray and Cade 2000)。实验室培育的杂种均有生活力并完全可育，还没有证据表明雄性鸣叫的差异或雌性的偏好已经发展到足以减少杂交，因为虽然两个物种相距遥远的异域种群之间没有机会发生杂交，但其存在的差异与同域种群间的差异没有什么不同。在夏威夷蟋蟀 (*Laupala cerasina*) 种群之间，雄性的叫声在脉冲率上也有变化，而雌性的偏好与同物种雄性的脉冲率密切相关 (图 18.13; Grace and Shaw 2011)。

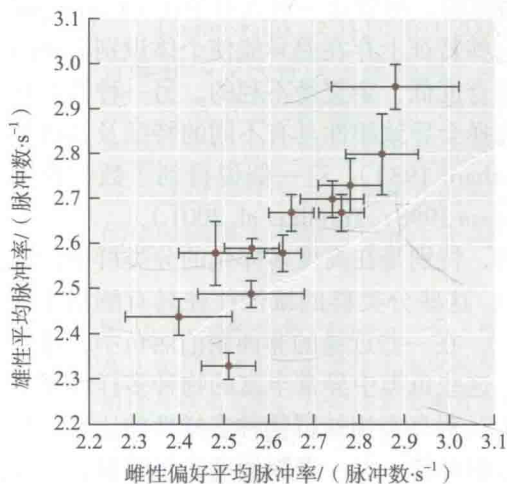


图 18.13 一种蟋蟀 *Laupala cerasina* 雄性求偶音频脉冲率和雌性偏好脉冲率在各个地方种群间都有变化。这些差异是有遗传基础的。每个点的置信区间显示，来自差异最大种群的雌性与来自另一极端种群的雄性交配困难。(来自 Grace and Shaw 2011)

在夏威夷蟋蟀 (*Laupala cerasina*) 种群之间，雄性的叫声在脉冲率上也有变化，而雌性的偏好与同物种雄性的脉冲率密切相关 (图 18.13; Grace and Shaw 2011)。

蟋蟀类 *Laupala* 属另两个物种的种间杂交中，雄性的脉冲率和雌性对脉冲率的偏好在遗传上是相关的，可能受相同基因控制。这种相关会通过性选择来促进分化 (见第 17 章)。

对于为什么性选择在不同种群中有差异从而导致分化和性隔离，相关研究还很少。在某些情况下，视觉信号 (如颜色) 和听觉信号的

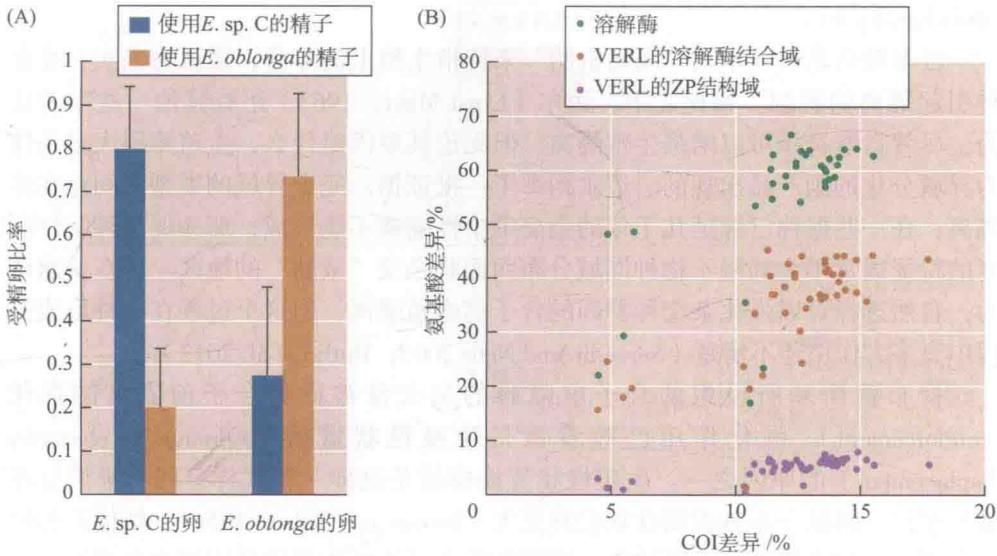


图 18.14 基于蛋白质差异的配子隔离。(A) 当来自长海胆科动物两个近缘种 *Echinometra oblonga* 和 *E. species C* 的卵子接触到两物种的混合精子时, 同种精子更容易成功受精。(B) 海洋蜗牛属 (*Tegula*) 的受精部分取决于精子蛋白溶解酶溶解卵黄膜的能力, 这是一种物种特有的反应, 有赖于溶解酶结合到被称为 VERL (溶解酶卵黄膜受体) 包膜蛋白的能力。*Tegula* 属物种间溶解酶的序列差异以及与溶解酶互作的 VERL 结构域的序列差异都很大, 且随物种形成的时间而增加, 物种形成的时间以线粒体基因 (COI) 的分化大小来度量, 而 VERL 中不与溶解酶互作的 ZP 结构域则分化相对缓慢。(A 来自 Palumbi 2009; B 来自 Hellberg et al. 2012)

形成部分缘于对传输和接收效率的选择, 这可能受环境的影响 (Endler and Basolo 1998)。例如, 生活在亚马逊森林林下的鸟类相对于栖息于竹林的近缘类群, 其鸣叫的频率 (“音高”) 更高, 这种差异与在各自环境中 most 有效地传输信号相一致 (Tobias et al. 2010a)。也可能是这种失控性选择 (runaway sexual selection) (即依赖于特定适合度指标的选择) 的过程, 在不同种群中不一样, 但到底是自然选择还是遗传漂变导致这种变化还有待研究。性冲突 (见第 15 章) 很容易演化出生殖隔离, 这种生殖隔离可以通过那些导致雌性适合度下降的雄性特征造成, 也可以由不同种群中雌性采取的不同对策所引起 (Gavrilets 2000)。Göran Arnqvist 等 (2000) 发现, 在 25 对姐妹谱系中, 相对雌性为单配 (一夫一妻) 制的类群, 在雌性为多配制的类群中, 因多个雄性精子可以参与竞争, 物种的丰富度更高。

性选择还可能在配子隔离的演化中发挥作用, 配子隔离是大量产卵的海洋无脊椎动物种间基因交流的主要障碍 (图 18.14A; Palumbi 2009)。在某些情况下, 如鲍鱼和近缘的螺类, 一个精子表面蛋白和受精时与之互作的卵子蛋白都会因自然选择而迅速分化 (图 18.14B), 从而导致种间杂交的阻碍。自然选择如何造成这种分化还不清楚。一种可能性是, 卵子表面蛋白为防止病原体的感染而发生了演化, 而精子蛋白必须随之相适应。更可能的答案也许是性冲突, 即发生在卵子表面的改变能减缓精子的进入, 因为多精子受精会杀死卵子, 因此这种变化是有利的。卵子中任何这类变化都会有利于选择那些能通过更快速的渗透从而打败其竞争对手的精子。

生殖隔离的强化

我们已经看到, 生殖隔离的出现是自然选择引发遗传分化的一个副产品。然而, 许多生物学家认为, 生殖隔离的产生, 至少部分是为了阻止产生不健康杂种而出现的一种适应。这种观点的拥护者杜布赞斯基提出了如下面假说: 假定初始种 A 和 B 在某个特定地域有接触。突变出现在其中一个或两个物种中, 使携带突变的个体不太可能与另一物种交配。当 A 的非突变个体与 B 杂交, 将产生适应性上不如纯种的后代。由于突变个体完全或主要是在种内交配, 它们的后代在适应性上要优于非突变个体。结果, 自然选择将倾向于促进这种突变的扩散和建立

(Dobzhansky 1951)。

杜布赞斯基引入术语“隔离机制”来特指生殖上的障碍，他认为确实存在某种引起隔离的机制。相比之下，迈尔 (Ernst Mayr, 1963) 还有其他一些学者认为，尽管自然选择可以增强生殖隔离，但无论其原因是什，生殖障碍大多是作为异域分化的副产品出现的。迈尔列举了一批证据：完全异域的类型之间存在性隔离；在一些据称已绵延几千年的杂交带中性隔离不能形成；那些促进种间性隔离的特征通常不会局限于物种同域分布而面临杂交“威胁”的地区。现在普遍认为，自然选择可以强化杂交种群间的合子前生殖隔离，但这个过程在物种形成过程中有多大作用还不清楚 (Servedio and Noor 2003; Butlin et al. 2012)。

杜布赞斯基所设想的合子前障碍的加大常被称为合子前隔离的强化 (reinforcement)。强化作用已被看做是生殖性状置换 (reproductive character displacement) 的原因之一。生殖性状置换指的是这样一种式样，即与异域分布种群相比，同域分布种群间性状差异更大 (Brown and Wilson 1956)。种群遗传模型表明，强化作用可以不断演化，即降低杂交可能性的等位基因频率会增加，这是由于降低杂交可能性的等位基因比随机交配的等位基因更容易通过有生活力的子代传承下去，因为随机交配的等位基因由不健康的杂种传承，其频率会下降 (Servedio and Noor 2003)。

合子前隔离的强化似乎相当频繁 (Noor 1999)。例如，与较南部一种合唱蛙 *Pseudacris nigrita* 同域分布的种群相比，北美东部合唱蛙 *Pseudacris feriarum* 雄性的求偶叫声在脉冲频率和次数上都比较高。同样，雌性求偶叫声的倾向性也相应发生改变 (图 18.15A)。雄性杂种比非杂种的生育力低，而雌性 *P. feriarum* 对雄性杂种的叫声有反感 (图 18.15B)。这种性状置换方式是强化作用的预期后果。

类似，果蝇 *Drosophila serrata* 及其近缘种 *D. birchii* 在澳大利亚北部同域分布，但 *D. serrata* 的分布区比 *D. birchii* 更往南延伸。这两个物种的雌性在选择雄性时都依赖于几种雄性表皮中碳氢化合物 (CHC) 的相对比例。雄性 *D. serrata* 的 CHC 在异域和同域种群间差异明显 (图 18.16A)。当 Megan Higgie 和 Mark Blows (2007) 把异域分布的 *D. serrata* 与 *D. birchii* 构建成一个实验控制的种群时，雄性的 CHC 组分在 9 个世代内就向着同域分布的 *D. serrata* 的组分演变 (图 18.16B)，表明强化作用不仅可预期，还能迅速发生。在另一个实验中，Higgie and Blows (2008) 发现，在将果蝇 *D. serrata* 同域和异域种群进行杂交得到的实验种群中，雄性 CHC 会向自然异域种群的组分演变，而雌性的偏好也向异域种群中的 CHC

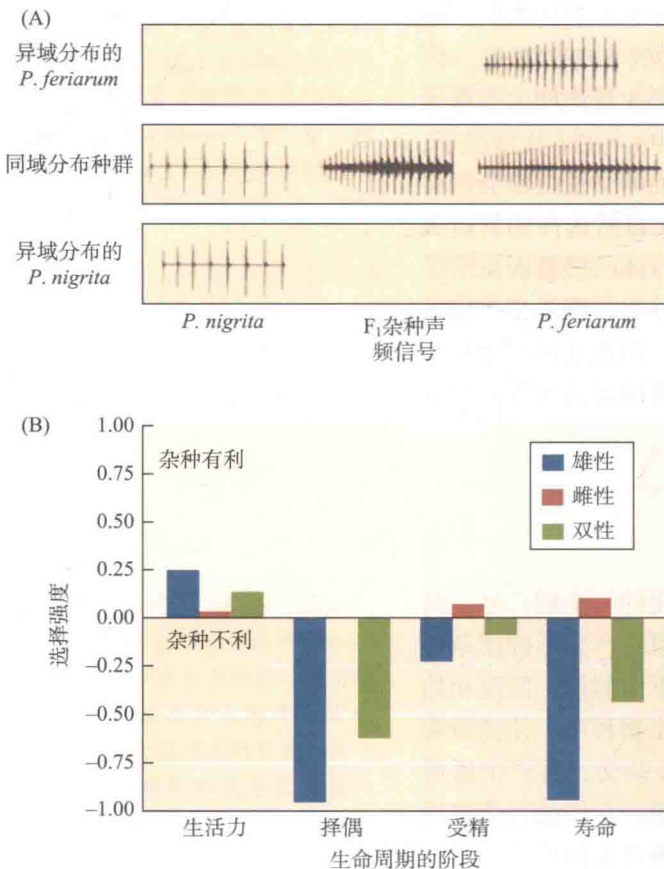


图 18.15 性隔离的性状置换与强化。(A) 美国东部合唱蛙 *Pseudacris feriarum* 的分布范围与更南部物种 *P. nigrita* 部分重叠。波形图 (振幅对时间作图) 表明，两个物种雄性求偶叫声的脉冲率在同域分布种群之间比异域种群间差异更大。*F1* 杂种的叫声也一并显示。(B) 在这些青蛙中，性状置换的地理格局可能是由合子前隔离的强化作用造成的。雄性杂种的适合度会下降，既可能是因为它们不受非杂种雌性的偏爱 (择偶)，也可能是其受精成功率普遍较低。(来自 Lemmon and Lemmon 2010)

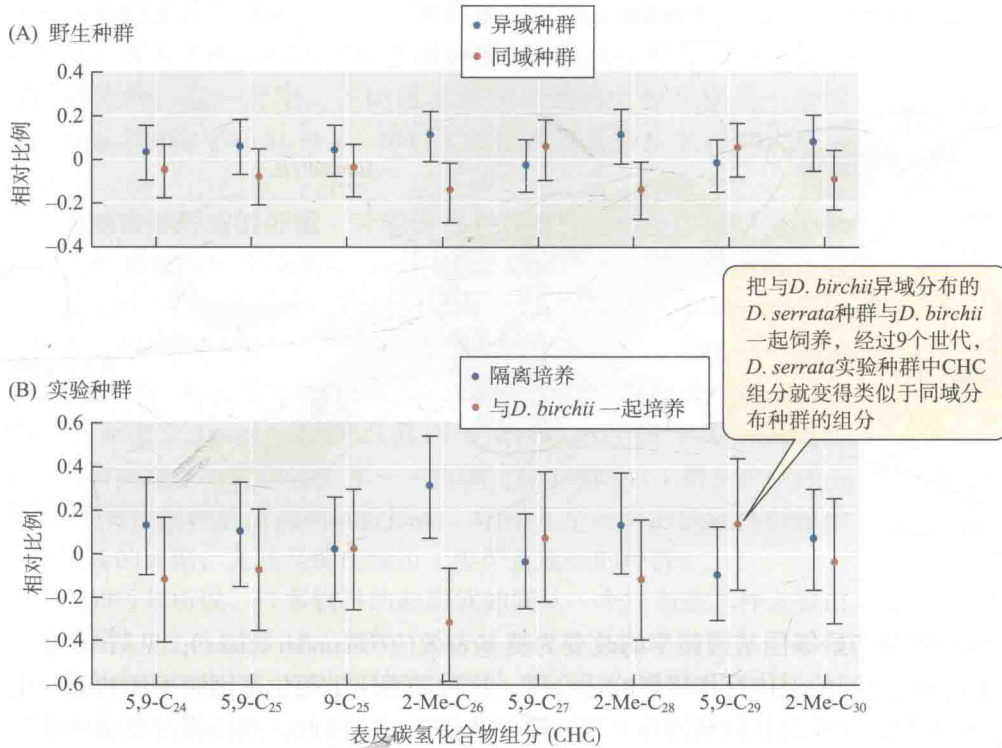


图 18.16 两种果蝇雄性表皮中碳氢化合物组分 (CHC) 差异得到强化的证据。雌性择偶时受表皮中碳氢化合物相对比例的影响。(A) 8 个 CHC 在果蝇 *D. serrata* 种群中的相对比例, 这些种群和果蝇 *D. birchii* 有异域分布的也有同域分布的。(B) 把与 *D. birchii* 异域分布的 *D. serrata* 种群分为两批, 一批与 *D. birchii* 在一起饲养 9 个世代, 另一批单独饲养, 结果这两批果蝇中 CHC 的相对比例出现差异。(来自 Higgin and Blows 2007)

组分发展。可见, 性选择自身是在挑选不同的 CHC 组分而不是为了强化而发生选择。

Jerry Coyne 和 Allen Orr (1989) 整理果蝇属生殖隔离的实验数据时发现, 在相同年龄尺度下, 同域种对之间 (或种群间) 比异域种群之间有更强的性隔离 (而不是合子后隔离) (见图 17.10)。他们认为这种式样是强化作用的结果。支持这种解释的证据在不断增加。例如, Roman Yukilevich (2012) 在分析一个数据量更大的类似资料时, 比较了性隔离和合子后隔离在果蝇种间或种群间正反交中的差异。也就是说, 雌性 A × 雄性 B 的杂交后代可能比雌性 B × 雄性 A 杂交后代具有更低的生活力和生育力 (意味着更强的合子后障碍)。Yukilevich 发现, 对几乎所有同域组合来说, 产生较低杂种适合度的杂交都比其反交显示出更强的性隔离。相反, 异域组合则在性隔离和合子后隔离之间没有相关性。这一结果符合下列假说的预期, 即如果杂交适合度进一步下降, 对性隔离强化的选择会变强。

边域物种形成

边域物种形成假说 迈尔最具影响也最有争议的假说之一就是奠基者效应物种形成 (1954), 他后来将其称之为边域物种形成 (1982b)。提出这一假说是因为他观察到, 在许多鸟类和其他动物中, 那些局限分布在邻近的、可能是“亲本”种地点的隔离种群, 往往与其亲本种差异很大, 甚至达到可被认为是不同物种或属的程度。例如, 仙翡翠鸟在新几内亚主岛上的变化不大, 但在沿岸的许多小岛上已分化出多个明显不同的类型 (图 18.17)。

迈尔提出, 在由某个物种少数个体建立且与该种主体断绝基因交换的地方种群中, 遗传变异发生的非常快。他推论, 在这样的种群中, 某些基因座上等位基因的频率会因为抽样的偶然性 (即遗传漂变) 而区别于亲本种群。原因很简单, 因为这些少量的开拓者仅携带了亲本种群中的一部分等位基因, 且频率不同。

图 18.17 新几内亚仙翡翠属 (*Tanysiptera*) 鸟类之间的变异。*Tanysiptera galatea* 分布于整个新几内亚低地 (地区 1, 2, 3) 和一些附属岛屿上 (4, 5), 而非常局限分布的类型, 如 Biak 岛上的 *T. riedelii* (6) 和 Numfor 岛上的 *T. carolinae* (7) 如今被认为是独立的种。(来自 Mayr 1954)



[他称这种初始等位基因频率的改变为奠基者效应 (founder effect); 见第 10 章。] 由于基因之间的上位互作将影响适合度, 这种基因座上等位基因频率的初始变化会改变与其互作的其他基因座上基因型的选择强度。因此, 选择将改变这些基因座的等位基因频率, 而反过来这又可能会引起对其他上位互作基因座变异的选择。这种“滚雪球”式的遗传变化可能会不经意地导致生殖隔离的产生。

正如迈尔 (1954) 指出, 这一假说意味着进化会在一个很有限的地理范围内快速发生, 以至于化石中都找不到任何记录。如果这样的一个新物种向外扩张, 就有可能在化石记录中突然出现, 不会留下表型变化过渡阶段的证据。由此他指出, 这一假说有助于解释为什么种属之间过渡类型的化石很少。因此, 迈尔对 Niles Eldredge 和 Stephen Jay Gould (1972) 提出的间断平衡论 (punctuated equilibrium) 充满期待, 并为之提供了理论基础 (见第 4 章和第 22 章)。后来, Hampton Carson (1975) 和 Alan Templeton (1980) 提出了相似的假说, 称之为奠基者快速物种形成 (founder-flush speciation), 他们强调, 与稳定的种群相比, 在这种初始种群快速扩张或“冲刷” (flush) 的集群中, 不同基因座上稀有等位基因的优势组合更容易出现和固定。这些遗传变化影响到的特征往往与生殖隔离有关。

对这些假设可用适应性地形来进行解释 (见图 12.21)。依据这一解释, 种群经历了一个峰值移位 (peak shift) 的过程, 即从适应 (或共适应) 的基因组合 (来自亲本种群)、通过一个不太适应的遗传组合 (适应谷)、再到达一个新的适应平衡 (图 18.18A)。这个过程的启动在于新建立的小种群中出现的遗传漂变会使等位基因频率自一个适应峰附近 (比如说, 高频基因型 $A_1A_1B_1B_1$) 转向另一个适应峰的斜坡 (在此处, $A_2A_2B_2B_2$ 基因型的频率高)。这一过程可能通过遗传漂变而不是自然选择来完成, 因为选择不能降低平均适合度。但是, 选择可以使等位基因频率远离适应谷向上移动从而走向新的适应峰。一些种群遗传学家认为峰值移位是不大可能的, 因为遗传漂变不可能对抗自然选择而推动一个种群的遗传组成通过适应谷 (Charlesworth and Rouhani 1988; Turelli et al. 2001)。然而, 物种形成可能会因遗传漂变而发生, 只要一个隔离的种群沿着“适应脊”移动到亲本种群适应谷的另一侧 (图 18.18B; Gavrillets 2004)。此外, 正如 Montgomery Slatkin (1996) 所指出的, 在种群快速增长过程中, 遗传漂变实际上是很弱的, 因为每

个个体平均子代数目要比稳定的种群更大。因此，有利等位基因的稀有组合更有可能提高该等位基因的频率，从而使种群攀升至一个新的适应峰。这一理论，连同常常出现基因间上位互作这一事实 (Phillips 2008; Zwarts et al. 2011) 说明奠基者效应物种形成是可能的。

边域物种形成的证据 一些研究者让实验室种群经历反复的瓶颈效应从而观察生殖隔离是否能以这种方式产生。有些研究者认为这类实验没有提供多少生殖隔离的证据 (Rundle 2003; Coyne and Orr 2004); 另一些人则认为，虽然初期的生殖隔离仅出现在一小部分实验种群中，但它经常发生，足以支持奠基者快速假说 (Templeton 2008)。例如，Agustí Galiana 及其同事 (1993) 对 45 个拟暗果蝇实验室种群实施了种群快速扩张——瓶颈这样的循环 (1 到 9 次循环不等)，然后检测种群彼此间的性隔离。结果几乎一半的实验种群显示出性隔离的证据，尤其是那些经历了更严重瓶颈的种群。

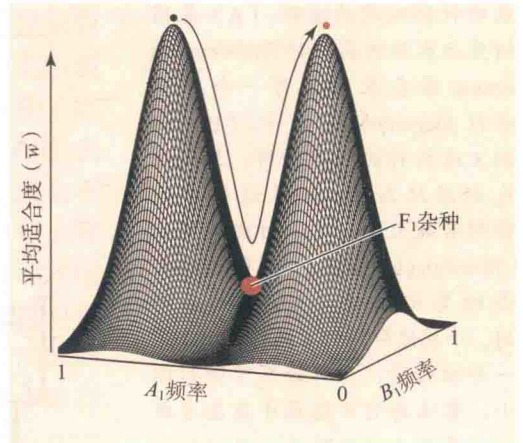
正如迈尔所说，许多物种的起源就如同从一个广布亲本种上冒出的小“芽”。这可用图 17.3 蛾类 (*Greya*) 的基因树来说明，即地理上局限分布的物种与广布种的某些种群的关系要比后者与该种其他种群的关系更为密切 (Avice 1994)，但这种式样本身并不能告诉我们种群是否经历了可能引发生殖隔离的瓶颈。DNA 序列变异式样可以为这个问题提供线索。我们在第 10 章中看到 (第 267 页)，种群有效大小 (N_e)——一个度量种群大小的指标 (受历史上瓶颈过程的影响很大)——可以由其 DNA 序列上中性多态基因座的比例来估计。对溯祖理论进行扩展后可以用来估计已分裂为两个种群或物种的祖先种群的 N_e (Wakeley and Hey 1997)。而高水平的共享多态性 (暗示不完全谱系分选; 见图 2.25) 则表示种群自其独立以后没有遭受剧烈的缩小。

有些研究者已经采用这种方法来判断那些出现分歧的邻近种群是否发生了严重的、足以诱导出奠基者快速物种形成的瓶颈。水巫蠅属物种 *Hydromantes brunus* 出现在同属另一广布物种 *H. platycephalus* 周边狭小地域，明显是从其共同祖先的一个地方种群中演化而来的 (图 18.19A)。*H. brunus* 在序列水平上变异较低，其建立时的规模大约在 1 500 个个体 (图 18.19B)，这一数目小于 *H. platycephalus* 的祖先但已大到足以通过奠基者快速机制来形成新物种 (Rovito 2010)。针对澳大利亚及其西北部小巽他群岛 (Lesser Sunda Islands) 上的斑胸草雀 (*Taeniopygia guttata*) 也进行了类似的分析 (Balakrishnan and Edwards 2009)。这类雀在澳大利亚十分常见且不同种群的形态和行为多样，而小巽他群岛上的亚种可能仅由 9 个个体创建，而目前的 N_e 值已增加到超过 26 000 (图 18.19C)。然而，在大多数涉及近期分化姐妹种的分析中 (参见图 17.16)，出现了共享基因谱系的不完全分选，表明两个物种都曾经具有较大的有效种群且没有出现严重的瓶颈。

异域物种形成之外的其他模式：基因流相伴的物种形成

异域、邻域和同域物种形成构成了一个连续统一体，分歧种群之间的基因流

(A) 经过适应谷的适应峰移位



(B) 沿适应山脊发生的遗传漂变

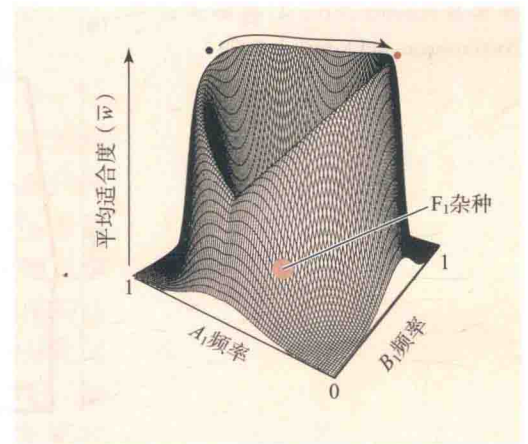
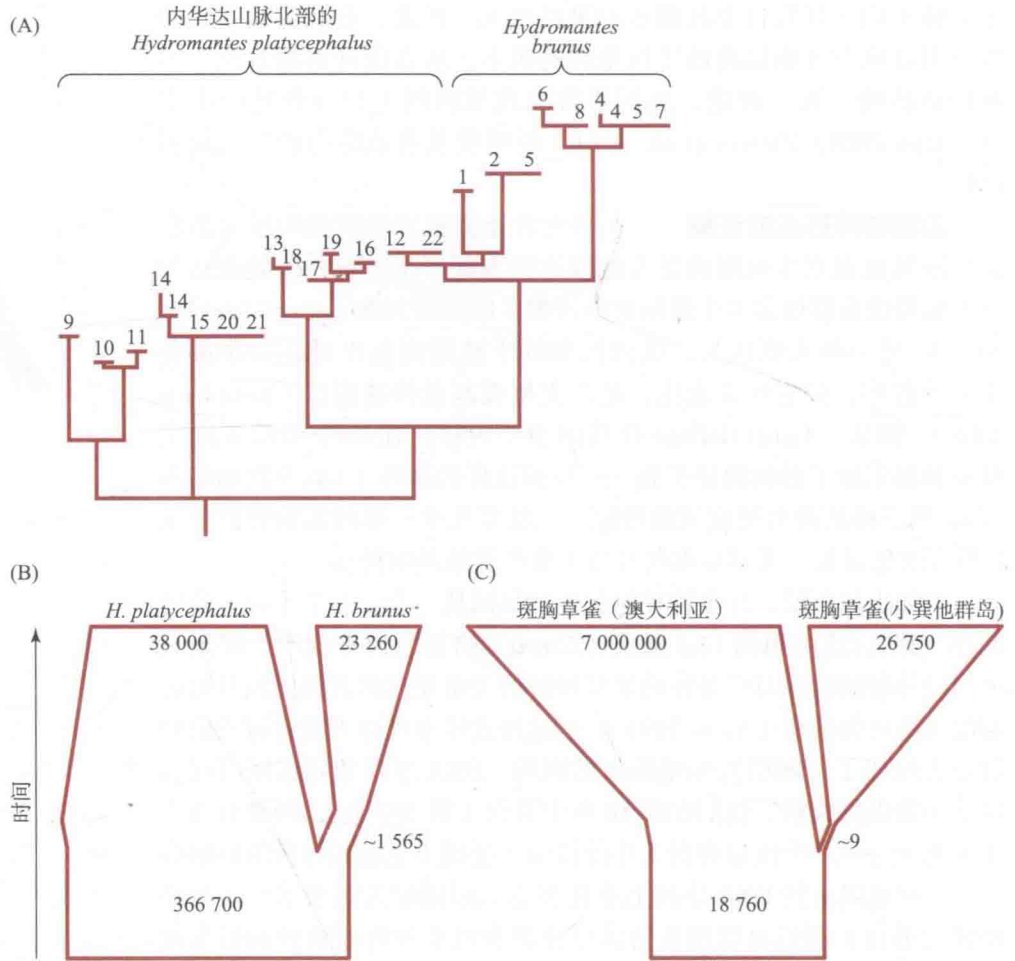


图 18.18 两个适应性地形图展示边域物种形成是如何发生的。三维地形图中点的高度代表种群的平均适合度 (\bar{w})。平均适合度是基因座 A 和 B 上等位基因频率的函数。(A) 在一个适应峰移动过程中，种群通过下坡 (降低适合度) 和上坡从一个适应峰移动到另一个适应峰。种群间的 F_1 杂种位于两个适应峰之间的山谷里；也就是说，杂种的适合度低，因而造成了种群间一定的生殖隔离。(B) 遗传漂变沿适应山脊发生，此处适合度相同的遗传组成将种群的起始和终结状态联系在一起。具有这类遗传组成的种群间 F_1 杂种就位于环形山口中。(来自 Gavrilets and Hastings 1996)

图 18.19 对近期或初始物种形成中种群瓶颈的检测。(A) 基因树显示水巫螈属物种 *Hydromantes brunus* 嵌套在同属另一个广布种 *H. platycephalus* 之中。(B) 估测上述物种的现存种群、共同祖先以及 *H. brunus* 起源过程中的种群有效大小。(C) 对斑胸草雀 (*Taeniopygia guttata*) 种群有效大小的类似估计。与 *H. brunus* 不同, 小巽他群岛的雀类种群似乎是一个初始种, 种群经历了强烈缩小, 意味着它可能属于奠基者效应或奠基者快速效应一类的物种形成。(A 来自 Rovito 2010; B 数据来自 Rovito 2010; C 数据来自 Balakrishnan and Edwards 2009)



从低到较高, 再到很高, 这些分歧种群最终会演化出阻碍基因交换的生物学障碍。两个种群之间基因流的频率越高, 导致等位基因频率分化的歧化选择就越强 (见图 12.10)。即使在异域物种形成中也可能存在一定程度的种群间基因流, 但相比自然选择的歧化作用或遗传漂变, 基因流的频率是很低的。邻域物种形成的过程在本质上是类似的, 但由于基因流频率较高, 要产生足以造成生殖隔离的遗传差异, 选择力就必须相应增强; 而发生同域物种形成, 选择力就必须更强。

基因流相伴的物种形成 (speciation with gene flow) 发生在初始种仍在交流基因但生殖隔离逐渐出现的情况下 (Pinho and Hey 2010)。这一术语包括邻域和同域物种形成, 以及原先为异域种群但生殖隔离被早期强化的情况 (如上所述)。基因流相伴的物种形成的一个重要特征是, 在受到歧化选择的基因座所在的基因组区域, 存在大量的遗传差异, 但未受歧化选择影响的区域遗传差异很小。后一种区域中, 种群间的基因流会阻止分化的产生 (见图 17.17)。因此, 在基因组未分化的区域之间就会出现分化的岛屿 (islands of divergence), 这种式样已在许多近缘种对的遗传标记研究中被发现。

我们已经看到, 种群之间的生殖隔离几乎总是基于两个或更多基因座上等位基因差异的组合 (Dobzhansky-Muller 模型)。例如在图 18.7 中, 基因组合 A_1B_2 和 A_2B_1 是不相容的 (它们至少显示出部分的合子前或合子后隔离)。因此, 要出现任何实质性的生殖隔离, 这些基因座上的等位基因必须存在牢固的连锁不平衡 (即 A_1 和 B_2 以及 A_2 和 B_1 必须紧密关联)。重组能打破等位基因之间的关

联（参见图 9.20）。除非携带这些基因组合的个体之间生殖不相容性很强，否则这些个体将产生杂种后代 (A_1B_2/A_2B_1)，在此过程中重组将带来额外的等位基因组合，从而降低连锁不平衡。更重要的是，在初期随机交配种群中，重组会强烈地阻止新的不相容基因组合的出现。在一个早期存在优势基因型的种群中（比如，图 18.7 中的 A_2B_2 ），想要形成两个部分不相容的亚种群，稀有突变 A_1 和 B_1 在频率上必须增加并且和其互补基因（分别是 B_2 和 A_2 ）形成关联；但重组会不断打破这些最初稀有的基因组合。只要基因流存在，重组就会阻止形成生殖上有隔离的基因组合。相反，在异域种群中，每个种群不同等位基因间导致不相容组合的替代（如图 18.7）不会受到源于基因流的重组带来的限制。基因流和重组会打破连锁不平衡条件下的各种基因组合，这是基因流相伴的物种形成的最大障碍（Felsenstein 1981; Gavrillets 2004）。建立生殖隔离所需要的基因越多，这个障碍就越难以逾越。我们现在来考虑基因流相伴的物种形成是如何在这种障碍存在的情况下发生的。

基因流相伴的物种形成的基因组研究

近年来的研究开始采用基因组扫描 (genome scan)，即利用大量诸如单核苷酸多态性 (SNP) 之类的标记来描绘物种形成过程中遗传分化的大小和式样 (Nosil and Feder 2012)，可以计算这类标记在种群间的频率差异（比如 F_{ST} 等指标；见第 10 章）。基于选择 - 基因流理论，可以预期在受选择的基因座附近会出现遗传上强烈分化的岛屿，它们点缀在由轻微或中度分化的中性基因座构成的“海”平面之上（图 18.20A）；当附近很多基因座受到选择时，更大的分化岛屿或“大陆”就会出现（图 18.20B）。上述这些现象可以通过中性遗传标记（如 SNP）显示出来，这些标记表明了基因组中哪些区域经历了选择性清除（见第 12

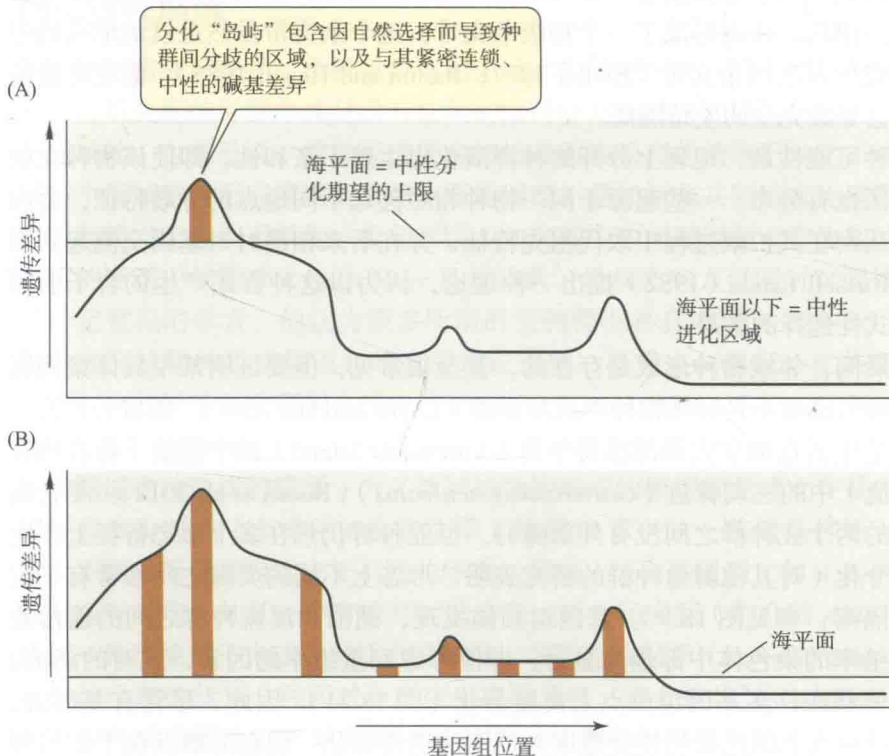


图 18.20 种群间遗传分化的“岛屿”和“大陆”假说。分化 (DNA 序列差异) 程度沿基因组区域作图。(A) 水平线 (“海平面”) 之上，分化程度在统计上显著不同于 (有 “离群状态”) 随机遗传漂变所期望的分化水平。(B) 如果很多基因座受到选择而发生分化，这些基因座及其密切连锁的中性变异将会形成基因组分化的 “大陆”。(来自 Nosil and Feder 2012)

章,第324页)。然而,种群之间和物种之间的许多差异(包括那些与DM不兼容性以及与它生殖隔离相关的要素)在种群内也存在遗传差异,所以进化可以基于既存的遗传变异(Cutter 2012)。因为这个原因,加上其他一些因素,在因选择而出现分化的基因座附近,选择性清除的区域可能因为太小而没有包含任何遗传标记,从而不能被检测到(Strasburg et al. 2012)。因此,基因组岛屿的估计数目很可能少于种群间因选择而出现差异的基因座数目。

迄今为止在近期分化的种群和物种中检测到的基因组岛屿数目依研究的生物不同而有所变化(Nosil and Feder 2012)。在某些研究中,如理论所预期,基因组在低重组率区域分歧更大。例如,有几个染色体倒位可以区别近缘的拟暗果蝇和 *D. persimilis*, 这两个物种的基因组差异在倒位之内要大于倒位之外(McGaugh and Noor 2012)(想想在由倒位引起分化的染色体区域,重组会明显减少,见第9章)。基因组研究表明,一些容易区分的物种间尽管有相当大的生殖隔离,但也还经常出现基因流。例如,尽管向日葵属的 *Helianthus annuus* 和 *H. petiolaris* 之间存在强烈的生殖隔离,但它们之间的区别仅表现为存在一些小的基因组岛屿,而岛屿附近的基因基本上被基因流和重组同质化了(Sambatti et al. 2012)。在某些情况下,分化岛屿中包含了已知与生殖隔离相关的基因。例如,在蝴蝶类 *Heliconius* 属中,杂交种群间的DNA序列差异(见图12.20)在决定警戒色图案式样的基因座上最大(Nadeau et al. 2012),这些图案式样经受了强烈的依频正选择(见图12.16B),并且促成了一些物种之间的行为隔离。

邻域物种形成

理论上说,如果在分布区相邻并处于不同选择压力下的种群之间,基因流要弱于施加于基因组合上的歧化选择,邻域物种形成就可能发生(Endler 1977; Gavrillets 2004)。由于杂种适合度低,那些跨越边境、携带“错误”基因型或表型的个体就可能无法生存和繁殖(Nosil et al. 2005)。因此,不同基因座的梯度群会在同一地点出现,从而形成了一个初级杂交带,这个杂交带虽然是就地形成的但看起来可能像是次级杂交带(Endler 1977; Barton and Hewitt 1985)。稳定的遗传分化最终会导致完全的生殖隔离。

另一种可能性是,地理上分开的种群演化出生殖不亲和性,即使该物种在整个过渡地区也有分布。一些起源于同一物种相距甚远不同地点的分歧特征,会向外扩展,从而在其扩散过程中取代祖先特征,并在后来相遇时对基因交流起到阻碍作用。Russell Lande (1982)提出一种理论,认为以这种方式产生的合子前隔离是分歧式性选择的结果。

毫无疑问,邻域物种形成是存在的,甚至很常见,但要证明某个具体案例属于邻域物种形成而不是异域物种形成却很难(Coyne and Orr 2004)。邻域分化的一个实例就是生活在加拿大西部温哥华岛(Vancouver Island)四个湖泊(各自均有延伸的溪流)中的三刺棘鱼(*Gasterosteus aculeatus*)(Roesti et al. 2012)。尽管湖泊和溪流两个亚种群之间没有外部障碍,但亚种群仍然在多个形态特征上产生了适应性分化(对其他棘鱼种群的研究表明,形态上不同的类型之间常常有一定程度的性隔离;参见图18.9)。基因组扫描发现,湖泊和溪流种群之间的遗传差异在低重组率的染色体中部最为显著,即使考虑到重组率的因素,成对的湖泊/溪流种群依然在许多基因组位点上高度分化(图18.21)。因此,尽管有基因流,施加于一批位点上的选择仍然会造成大范围的遗传分化。现在的难点在于如何判

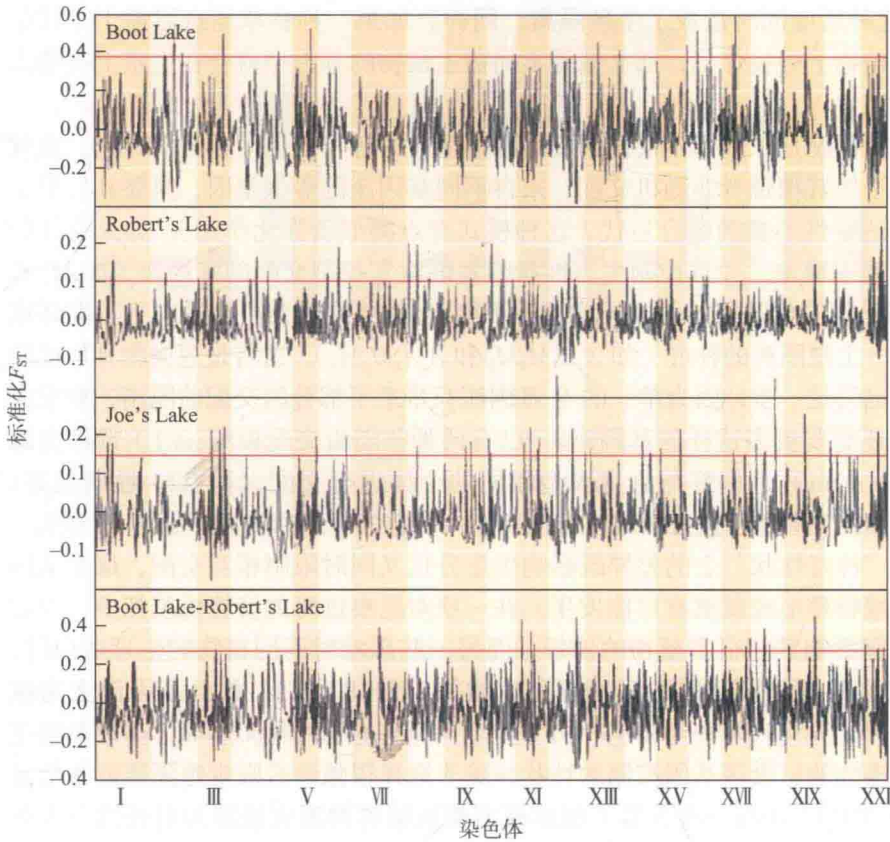


图 18.21 三刺棘鱼邻域和异域种群间的基因组分化。四幅图每幅都显示出两个样本在 21 条染色体上的分化。纵坐标显示 F_{ST} 值，是度量染色体上每个变异位点上 SNP 频率差异的指标（这些数值经过了标准化处理以校正因所处染色体位置不同而引起的 F_{ST} 差异）。在每幅图中，位于水平红线以上的点表示样本间频率显著不同的位置。上面的三幅图显示在三个湖泊及其各自连通的溪流中，成对邻域种群间的基因组差异。最下面的图以两个湖泊的异域种群作对比。尽管有基因流，邻域种群的遗传差异和异域种群几乎一样大。（来自 Roesti et al. 2012）

断基因组的分化是伴随着基因流出现的，还是异域种群本身的分化，还是说这些异域种群只是后来相遇并出现杂交。

同域物种形成

同域物种形成是一个极具争议的主题。如果基因交换的生物学障碍出现在最初为随机交配的种群中并且没有任何初始种应具备的空间隔离的话，物种形成就是同域的。也就是说，物种形成能在初始基因流很高的情况下发生。让人接受任何一个同域物种形成模型所必须克服的困难，是如何在共同造成生殖隔离的一套基因间建立起连锁不平衡。换句话说，如何减少中间基因型（作为初始种间基因交流的通道）的频率。Ernst Mayr 是最活跃、最具影响力但同时同时对同域物种形成持否定意见的学者，他认为很多所谓的实例都不具有说服力（1942, 1963），并且认为同域物种形成假说必须克服理论上的一些难点。然而，在某些特殊的情况下，这些困难并非都那么难以克服（Turelli et al. 2001; Gavrilets 2004; Bolnick and Fitzpatrick 2007）。

同域物种形成的模型 大多数同域物种形成的模型都是建立在某个或多个基因座发生分歧式（多样化）生态选择（见第 12 章）这一前提条件下，这些基因座上不同的等位基因适应于不同的环境。例如，纯合基因型（如 A_1A_1 和 A_2A_2 ）可能对两种环境中的某一种有较高的适合度，而中间表型（杂合的 A_1A_2 ）可能因对任何一种环境都不太适应而适合度较低。在某些情况下（Servedio et al. 2011），受选择的生态性状是一种同时会产生生殖隔离的“神奇性状”（Gavrilets 2004）。例如，花色或花形上的差异起到了吸引不同传粉者的作用（如图 17.6 所示的猴面

花),但这种适应同时造成了生殖隔离。同样,如果一种食草昆虫习惯于在其偏爱的宿主植物上寻找伴侣,那么偏爱不同宿主植物的基因型就会在生殖上被隔离(Bush 1969)。

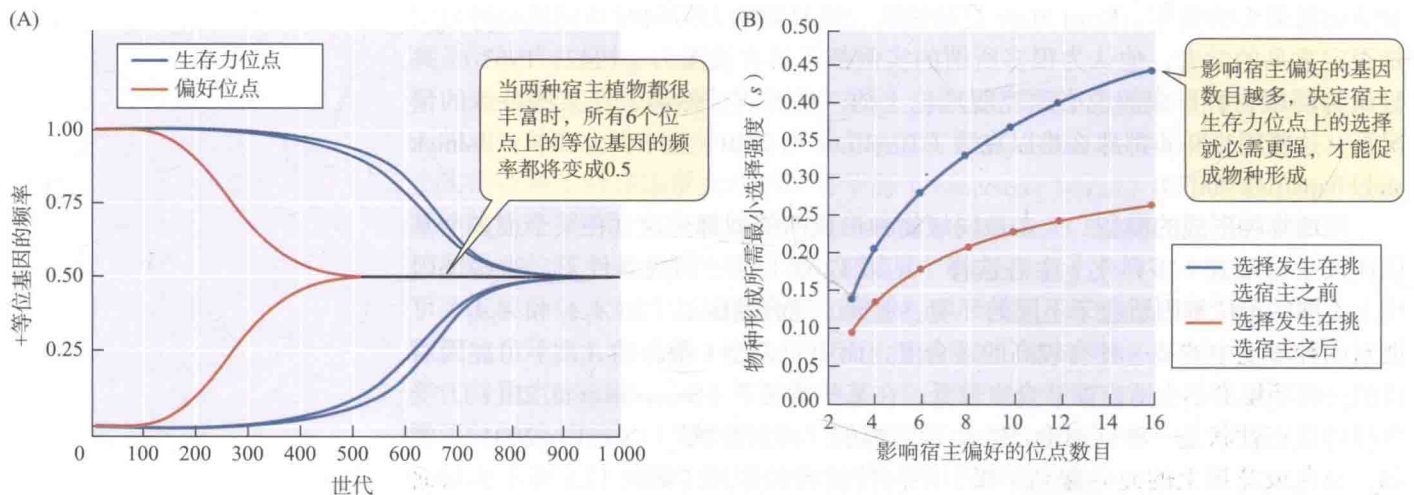
另一种情况是,选择不仅作用于生态上适应的等位基因(如 A_1 和 A_2),而且还会作用于使其携带者非随机交配、来自不同基因座的等位基因,只要其后果是产生更少适应性不良的杂合后代(这种模式有点类似于强化作用)。如果这样的等位基因频率增加,并且控制生态性状的基因座和控制交配的基因座(如 M_1 和 M_2)之间出现等位基因的关联(连锁不平衡),其结果就会产生适应于不同环境的两个部分生殖隔离的种群(如 $A_1A_1M_1M_1$ 和 $A_2A_2M_2M_2$)。这将是迈向物种形成的一步(但也仅是一步,因为单一的M基因座只带来了部分的交配前隔离,要完成整个过程还需要更多这样的基因座)。已有两种非随机交配模型:(1)选型交配(assortative mating),偏好与自身表型相同的个体进行交配,和(2)性状偏好,不同的基因控制着雌性偏好和雄性特征(如大多数的性选择模型;见第15章)。

如果“神奇性状”上的差异既影响生态分化又同时限制相互交配,那么从理论上说同域物种形成就更有可能发生。在一项对昆虫进行的计算机模拟中,设定某些基因座影响其对宿主植物的偏好,而另一些影响对不同植物的生理适应性,结果发现这两类等位基因的频率都迅速增加(图18.22A),并且基因流大为减少,种群因此分化为两种与宿主相关、生态上隔离的初始种。然而,如果对宿主偏好是个连续的、受多基因控制的性状,除非选择很强,否则生殖隔离就不会出现(图18.22B)。还有一些大致类似的模型将同域物种形成描述为对连续分布资源的适应,如猎物大小(Dieckmann and Doebeli 1999; Kondrashov and Kondrashov 1999)。一些学者质疑这些模型在多大程度上是现实的(Coyne and Orr 2004; Gavrilovs 2004)。

同域物种形成的证据 同域物种形成发生需具备的条件在理论上比异域物种形成更为苛刻,且不易发生(Gavrilovs 2004)。生态学和遗传学研究有助于判断在特定生物类群中是否具备同域物种形成的条件(Bolnick and Fitzpatrick 2007)。然而,由于异域物种形成的证据如此之多,对大多数的生物类群来说,同域物种形成的提出必须被证明而不能仅仅是设想。证明同域物种形成是相当困难的,因为必须有证据表明过去不曾有遗传分化的异域阶段(Coyne and Orr 2004)。尽管如此,还是有许多得到不同程度证据支持的例子被报道出来。

正如异域物种形成产生于空间上的分隔,异时(allochronic)物种形成可能来

图 18.22 计算机模拟同域物种形成的部分结果,分析对象为一种在宿主植物上交配的昆虫。(A)那些能提高生存力或对宿主植物偏好的等位基因用“+等位基因”表示;而那些具有互补效应的等位基因称之为“-等位基因”。模拟显示在4个影响生存的基因座(生存力基因座)和2个影响宿主偏好的基因座(偏好基因座)上+等位基因的频率变化,模拟均按每个基因座+等位基因以接近0或1的频率起始。最终,一半种群偏好其中一种宿主并且在其上生存得更好,另一半种群则倾向另一种宿主,意味着向生殖隔离的方向发展。(B)这些曲线表明,当偏好由多基因座控制时,生存力基因座上的选择要多强才能导致物种形成。每一个生存力基因座上的选择强度是 s (选择系数,见第12章)。两条曲线模拟了两种生活史,代表选择分别发生在宿主挑选完成前和完成后两种情况。(来自Fry 2003)



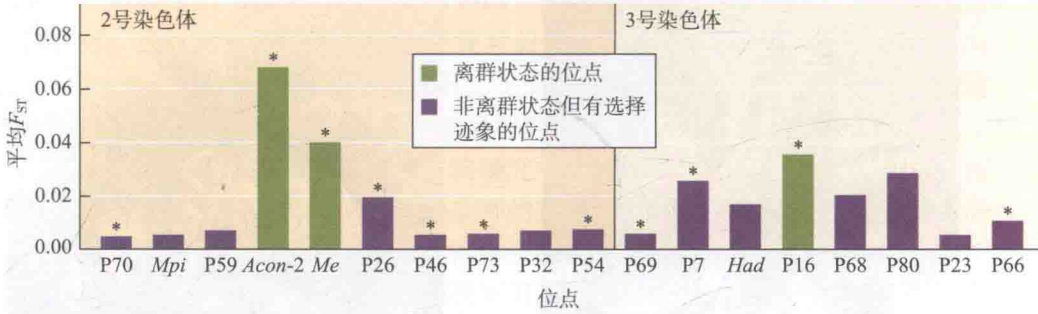


图 18.23 苹果实蝇 (*Rhagoletis pomonella*) 的基因组分化, 依赖不同宿主植物的种群因自然选择而产生了分化。种群间基因频率的差异由位于两条染色体上多个基因座的 F_{ST} 来衡量。类似的式样也在其他染色体的基因座上被发现。统计上不同于中性分化的基因座显示为绿色。紫色条柱并有星号标注其上, 代表频率上分化较小的基因组目标区域; 但两个实验都说明, 这些区域会影响该种在不同宿主植物环境下的生存。没有星号的条柱是额外的基因座, 其等位基因频率在以苹果和山楂为食的种群间有差异。(来自 Michel et al. 2010)

自于时间上的分隔 (即种群的繁殖季节错开了)。例如, 在日本冬天暖和的地方, 尺蛾科物种 *Inurois punctigera* 在整个冬天都能繁殖, 在十一月到次年三月这段时间繁殖的蛾子在遗传组上差异很小。与此相反, 在冬天非常寒冷地方生存的种群则由遗传组分不同的亚种群组成, 它们在冬初和冬末进行繁殖 (Yamamoto and Sota 2009)。

特化的植食性昆虫的“宿主宗”——以不同宿主植物为食、部分生殖隔离的亚种群——经常被认为是代表正在进行的同域物种形成, 尽管这方面的证据还有限 (Futuyma 2008)。最著名的案例是最初由 Guy Bush (1969), 后来被 Jeffrey Feder 及其同事 (2005) 研究过的苹果实蝇 (*Rhagoletis pomonella*)。它的幼虫在成熟的水果上发育, 以蛹的形式在土里越冬; 成虫在七八月出现并在宿主植物上交配。在北美东部主要的祖先宿主植物是山楂 (*Crataegus*)。大约 150 年前, 苹果实蝇首次作为栽培苹果 (*Malus*) 的病虫害在美国东北部被记载, 对苹果的感染从那里开始蔓延。生存在苹果和山楂上的苹果实蝇在很多基因座上存在等位基因频率的显著差异, 显示它们之间的基因交换有限 (图 18.23)。导致基因交换减少 (到大约 2%) 的因素有多种, 包括在宿主偏好 (苹果和山楂) 上的差异 (似乎由大约 4 个基因座控制) (Feder and Forbes 2008), 以及在苹果和山楂上时间相差约 3 周的繁殖差异 (正好对应于这些植物的不同果期)。由于这个时间差, 生存于苹果上的幼虫和蛹比在山楂上的会经历更高的温度和更长的蛹期。实验表明, 这些差异导致几个基因座上出现强烈的歧化选择 (Filchak et al. 2000)。尽管宿主偏好的分化可能是同域发生的, 在墨西哥以山楂为食的种群发育时间更早, 凑巧这对于以苹果为食的种群的发育是有利的 (Michel et al. 2007)。因此, 这一例子中的初始物种形成兼有地理和同域的特征。

同域物种形成的最好实例也许是栖息于小孤岛上的姐妹种, 那里没有空间分隔的机会。澳大利亚东部豪勋爵岛 (Lord Howe Island) 上有几个属的植物符合这一准则 (图 18.24; Savolainen et al. 2006; Papadopoulos et al. 2011)。类似的例子也在两组丽鱼物种中被描述过, 这些鱼局限分布于两个小的火山湖 (Schliewen et al. 1994)。线粒体 DNA 序列数据表明, 每个湖里的丽鱼物种都是单系, 意味着物种形成发生在火山口湖泊之内。这些湖泊位于简单的圆锥形盆地中, 缺乏生境变化和空间隔离的机会。非洲大湖 (African Great Lake) 中丰富的丽鱼多样性常常被认为是同域成种的产物 (见图 3.24)。但是每个湖内也有大量促成异域物种形成的机会, 因为这些定栖 (sedentary) 物种局限分布于湖边不同的间断生境中, 即使在短距离内, 同种的丽鱼种群也存在遗传上的差异 (Rico et al. 2003), 体现了空间分隔在物种形成中的作用。

图 18.24 面积不到 12 km^2 的豪勋爵岛 (Lord Howe Island) 上的棕榈树姐妹种。(A) *Howea forsteriana* 叶片直挺, 小叶下垂。(B) *H. belmoreana* 叶片卷曲, 小叶上举。(照片由英国皇家植物园的 W. J. Baker 惠赠)



多倍体和重组物种形成

多倍体

多倍体 (polyploid) 是指含有两套以上染色体组的生物体 (见第 8 章)。例如, 四倍体在其体细胞中含有四套染色体组, 而六倍体则有六套。多倍体种群与其二倍体 (或其他倍性) 祖先通过合子后障碍在生殖上出现隔离, 因此是不同的生物学种。通过多倍化发生的物种形成是唯一已知由单一遗传事件引起的快速物种形成模式。

由于尚不清楚的原因, 多倍体物种在有性繁殖的动物中比较稀有, 尽管已有许多孤雌生殖的多倍体动物被报道。多倍化在植物中则十分常见, 可能有 30% 到 70% 的植物物种来自于多倍体祖先 (Otto and Whitton 2000), 大约 15% 的有花植物和 31% 的蕨类植物的物种形成事件伴随着多倍化 (Wood et al. 2009)。天然多倍体可以在两个极端 (分别被称为同源多倍体和异源多倍体) 之间连续变化。同源多倍体 (autopolyploid) 由未减数配子的结合而形成, 这些配子来自同一物种、在遗传和染色体上可相容的个体。例如, 栽培土豆 (*Solanum tuberosum*) 就是一个南美二倍体物种的同源四倍体。异源多倍体则是两个物种二倍体杂种的多倍体衍生物。

多倍化物种形成 多倍体的发生通常起因于减数分裂时减数的失败 (Ramsey and Schemske 1998)。例如, 一个未减数配子 ($2n$) 与一个单倍体配子 (n) 结合产生了三倍体 ($3n$) 个体; 然后, 如果未减数的 $3n$ 配子与一个减数的配子 (n) 结合, 则形成一个四倍体。奇数倍性的植物 (例如, 三倍体、 $3n$ 和五倍体、 $5n$) 一般是不育的, 因为其大部分配子都是非整倍的。由于四倍体与其二倍体祖先之间的杂种是三倍体, 所以四倍体与其祖先在生殖上是隔离的, 因而是一个不同的生物学种 (这同样适用于更高的倍性水平)。

物种形成研究的一个里程碑事件是 1930 年 Arne Müntzing 通过实验合成了一个天然多倍体物种。Müntzing 怀疑鼬瓣花属植物 *Galeopsis tetrahit* (染色体为

$2n = 32$) 可能是一个源于二倍体 ($2n = 16$) 祖先 *G. pubescens* 和 *G. speciosa* 的异源四倍体。通过对这两个种进行杂交并对杂交后代进行筛选, Müntzing 获得了与 *G. tetrahit* 形态非常相似的四倍体后代, 它们高度可育, 且与二倍体种有生殖隔离, 但与野生 *G. tetrahit* 杂交时能产生可育后代。

在上述以及其他一些多倍体的实验研究中, 种间的二倍体杂种大多不育, 在减数分裂时很少形成二价体, 而这些杂种的四倍体后代则高度可育, 形成正常的二价染色体配对。在这些案例中, 二倍体杂种不育并非缘于两个亲本种基因间的功能互作, 而是由抑制染色体配对的机制引起。由于二倍体杂种与四倍体杂种在相同的部位拥有相同的基因, 所以基因差异无法解释为什么其中一个不育而另一个可育 (Darlington 1939; Stebbins 1950)。

分子生物学研究为阐明多倍体物种起源提供了新的启示。例如, 欧洲婆罗门参 (菊科) 三个二倍体物种, *Tragopogon dubius*, *T. porrifolius* 和 *T. pratensis* 广泛分布于北美, 它们之间的 F_1 杂种生育率很低。1950 年, Marion Ownbey 报道了两个可育的四倍体物种, *T. mirus* 和 *T. miscellus*, 并推测 *T. mirus* 是 *T. dubius* 和 *T. porrifolius* 的一个近期四倍体杂种, 而 *T. miscellus* 也同样来自 *T. dubius* \times *T. pratensis* (图 18.25)。几十年后, Douglas Soltis, Pamela Soltis 及其合作者 (2004) 发现, 这两个四倍体物种恰好含有 Ownbey 所预测的二倍体亲本的 DNA 标记组合。在婆罗门参和其他植物中, 异源多倍体物种通常是经由二倍体亲本之间多次独立的杂交形成的 (Pires et al. 2004)。

多倍体种群的建立和命运 多倍体物种是如何建立的目前还不完全清楚。如果二倍体种群内新产生的四倍体随机交配的话, 其生殖成功率应低于二倍体, 因为与周围二倍体回交得到的许多后代是不能存活或不育的三倍体。有关柳叶菜属植物 *Chamerion angustifolium* 二倍体和四倍体混合实验种群的研究表明, 种群中四倍体的频率越低, 其种子产量也越低, 因为从二倍体接受花粉的概率增加了 (Husband 2000)。

自花受精、营养繁殖、高于二倍体的适合度或与二倍体在生态和生境上隔

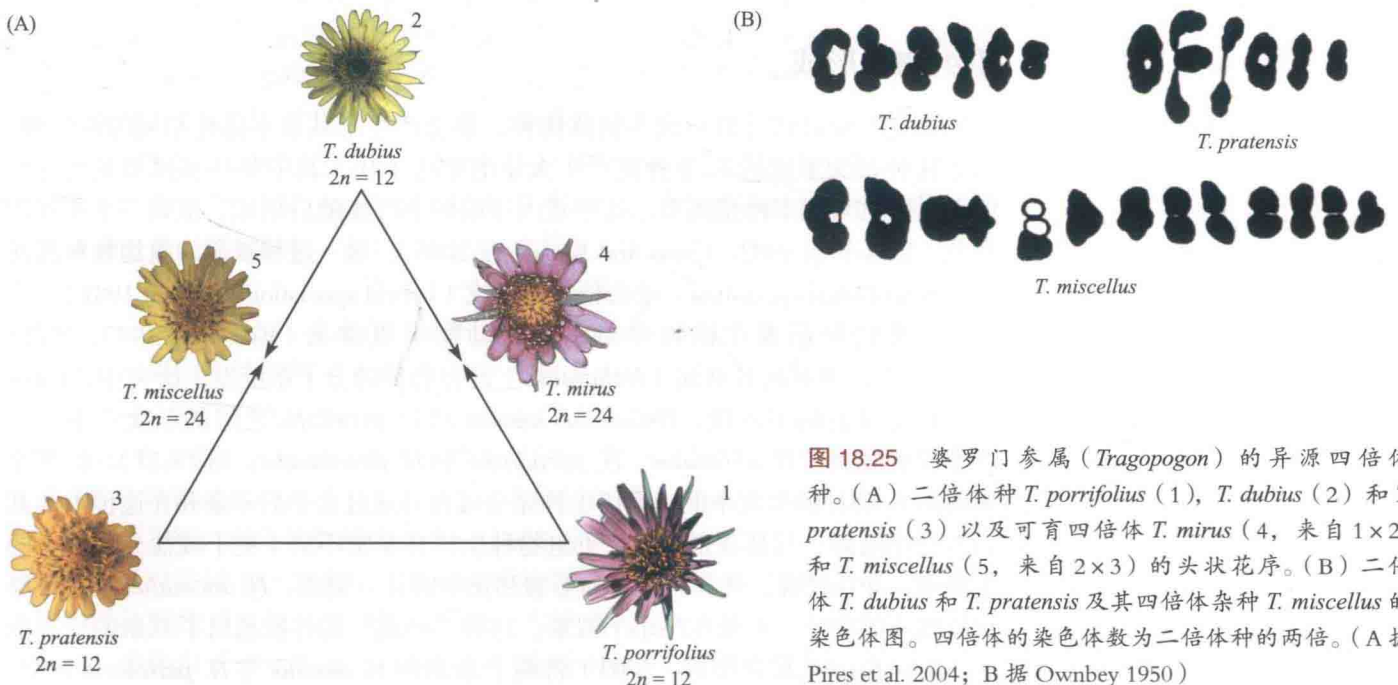
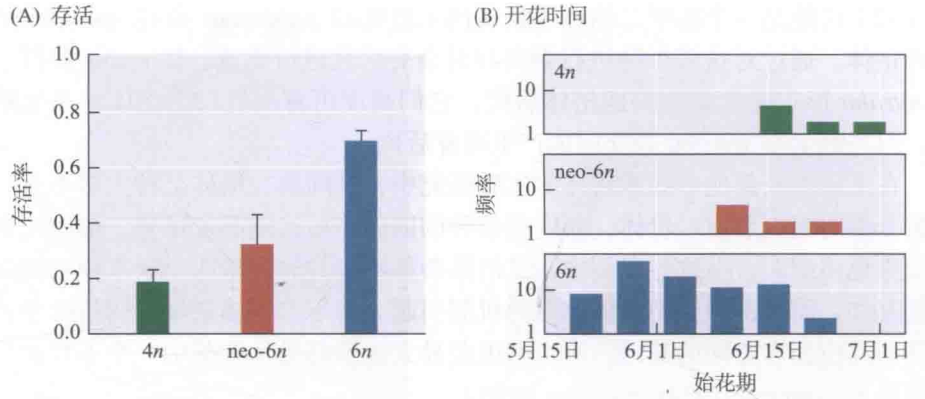


图 18.25 婆罗门参属 (*Tragopogon*) 的异源四倍体种。(A) 二倍体种 *T. porrifolius* (1), *T. dubius* (2) 和 *T. pratensis* (3) 以及可育四倍体 *T. mirus* (4, 来自 1×2) 和 *T. miscellus* (5, 来自 2×3) 的头状花序。(B) 二倍体 *T. dubius* 和 *T. pratensis* 及其四倍体杂种 *T. miscellus* 的染色体图。四倍体的染色体数为二倍体种的两倍。(A 据 Pires et al. 2004; B 据 Ownbey 1950)

图 18.26 新形成的多倍体与其祖先之间的差异可能体现在能减少杂交机会的生态学差异上。种植在干燥沙地、新形成的六倍体 (neo-6n) 著草 (*Achillea*) 的生存率 (A) 和开花时间 (B) 都介于其四倍体亲本 (4n) 和现存六倍体种 (6n) 之间。(来自 Ramsey 2011)



离都可能使一个新的多倍体在数量上增加并形成一个新的可存活的种群 (Fowler and Levin 1984; Rodríguez 1996)。事实上, 许多多倍体类群行自交或依赖营养繁殖, 并且大多与其二倍体祖先在生境和分布上有差异, 从而得以与二倍体祖先相隔离。倍性的增加会改变细胞大小、水分含量、发育速度以及许多其他生理特性 (Levin 1983; Otto and Whitton 2000)。但多倍体在形成之初是否就能显示出这些不同于二倍体的差异呢? 如果拿著属植物 *Achillea borealis* 作代表, 答案是肯定的。在加利福尼亚, 该种的四倍体和六倍体分别生长在较潮湿和较干燥的生境。Justin Ramsey (2011) 将这两种形式的幼苗以及由四倍体亲本全新合成的“新六倍体”都种植在干燥的沙地, 结果发现“新六倍体”比四倍体存活得更好, 花期也更早 (图 18.26), 表明它们自形成之初就与四倍体种在生境和开花时间上形成了部分隔离。

由于明显获得了一些新的生理和生态功能, 多倍体在植物进化中发挥了重要作用; 此外, 多倍体中基因数目的增加有可能提高它们的适应力 (Otto and Whitton 2000)。然而, 多倍体并未被赋予新的、重要的形态特征, 如花或果结构的变化, 故似乎不大可能由此导致新属或其他高阶元分类群的进化 (Stebbins 1950)。

重组物种形成

杂交不仅时常导致形成多倍体物种, 还会产生与其亲本倍性相同的新物种。两个物种杂交形成的 F_1 杂种能产生大量的重组子代, 其中某些基因型是可育的但在生殖上与亲本种相隔离, 这些基因型的频率可能随后增加, 形成一个不同的种群 (Rieseberg 1997; Gross and Rieseberg 2005)。这一过程被称为重组物种形成 (recombinational speciation) 或杂种物种形成 (hybrid speciation) (Grant 1981)。

杂种物种形成在植物中似乎比在动物中更常见 (Rieseberg 1997; Mallet 2007)。在一项对向日葵属 (*Helianthus*) 部分物种的分子系统发生研究中, Loren Rieseberg 及其同事发现, *Helianthus annuus* 和 *H. petiolaris* 之间的杂交产生了三个不同的物种 (*H. anomalus*、*H. paradoxus* 和 *H. deserticola*; 图 18.27)。虽然亲本种间 F_1 杂种的生育率低, 但衍生种完全可育并通过合子后不亲和在遗传上与其亲本种相隔离。与其双亲相比, 重组物种生长在非常不同 (更干或盐分更重) 的生境中, 开花较晚, 并具有独特的形态和化学特征。例如, *H. anomalus* 具有较厚和较肉质的叶片, 头状花序小于双亲, 这种“极端”的性状超出了双亲的变异范围。Rieseberg 及其合作者 (2003) 将两个亲本种 *H. annuus* 与 *H. petiolaris* 杂交,

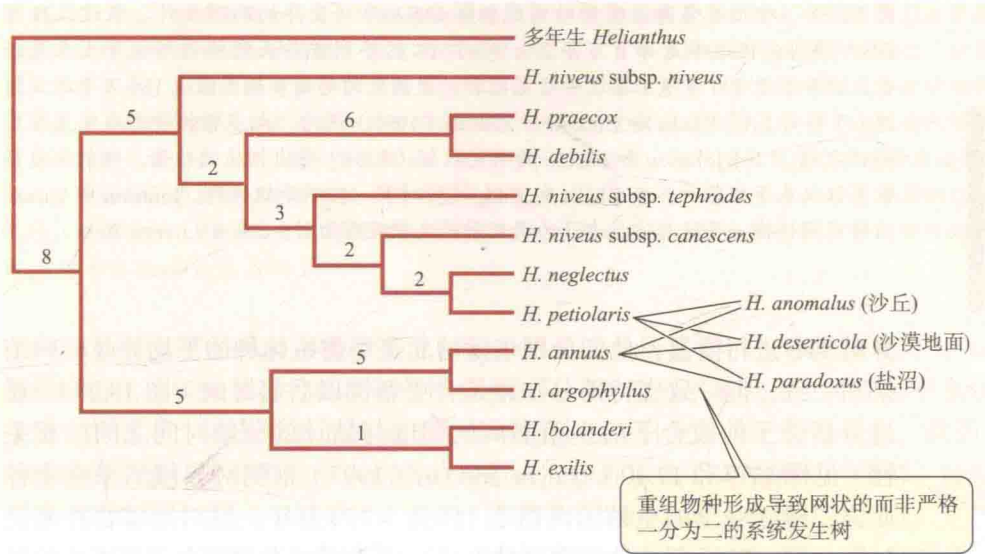


图 18.27 一些二倍体向日葵的杂种起源。基于叶绿体 DNA 和核糖体 DNA 序列的系统发生树表明, *Helianthus anomalus*, *H. paradoxus* 和 *H. deserticola* 起源于 *H. annuus* 和 *H. petiolaris* 间的杂交。碱基替代中的共有衍征数目显示在系统发生树的相应分支上。(来自 Gross and Rieseberg 2005)

并将回交后代在温室中连续种植了几代。利用分布于所有染色体上的遗传标记, 他们发现实验室杂种中含有的 *H. annuus* 和 *H. petiolaris* 染色体片段组合与三个杂交种中的相匹配, 从而确定这些物种确实源自杂交。*H. anomalus* 和其他两个杂交种的所有极端、“超亲”性状, 如小的头状花序, 几乎都出现在通过杂交实验产生的杂种中。因此, 杂交实验在很大程度上重演了这些物种的起源。

物种形成有多快?

“物种形成的速率”一词具有多重含义 (Coyne and Orr 2004)。一种是该过程的持续时间, 或物种的成种时间 (time for speciation, TFS), 即从过程开始到 (几乎) 完全形成生殖隔离所需的时间; 另一种是生物学物种形成间隔时间 (biological speciation interval, BSI), 即一个新物种起源到该物种再次一分为二 (成种) 之间的平均时间。BSI 不仅包含了 TFS, 还包括物种形成过程再次启动之前的“等待时间”。以系统发生树上经多倍化成种的一个谱系分支为例, 多倍体物种的起源不常见 (即等待的时间长, 因而 BSI 较长), 但当它一旦发生, 生殖隔离可以在一个或两个世代内实现 (即 TFS 很短)。

多样化速率 R , 或单位时间内物种数目的增加, 等于物种形成速率 (S) 与灭绝速率 (E) 之间的差值。一个单系类群的 R 是可以估计的, 只要能估计出其年龄 (t) 并且假设物种数量 (N) 依据下面的方程式呈指数增加:

$$N_t = e^{Rt}$$

(我们在第 7 章考虑化石记录的长期分化速率时提到过这种方法)。系统发生树上分支事件之间的平均时间是 $1/R$, 即多样化速率的倒数。如果我们假设没有灭绝 ($E=0$), 这个数字就是 BSI, 即物种形成事件之间的平均时间。运用该方法进行估计, BSI 在动物中的变化范围从不到 30 万年 (著名的非洲大湖中丽鱼的适应辐射) 到各种软体动物的超过 1 000 万年。考虑到根据化石记录估计的 E , 马的 BSI 大概是 300 万年, 双壳贝类的依然很长 (600 万 ~ 1 100 万年)。

我们可以估计 TFS 的上限, 只要地质证据或校准的 DNA 序列差异能使我们判断年轻的姐妹对是何时形成的。例如, 在夏威夷这个年龄不到 80 万年的“大岛”上已演化出了许多果蝇属的特有种。有两个研究组利用线粒体 DNA 序列变

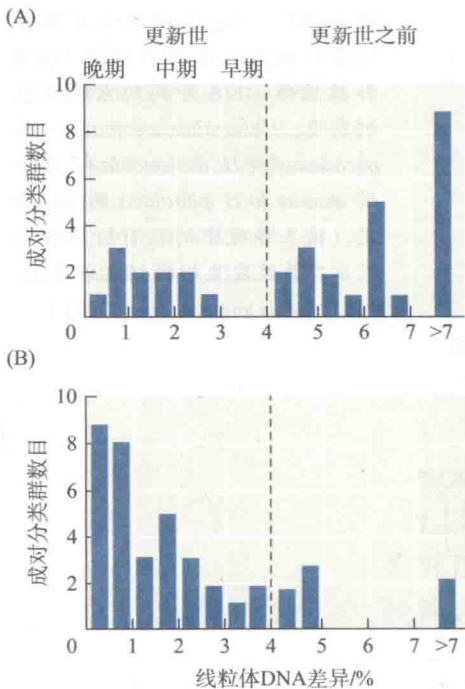


图 18.28 对北美鸣禽近缘种对间线粒体 DNA 序列变异的两项估计。假设线粒体 DNA 序列分化速率是每百万年 2%，小于 4% 的序列差异表明物种形成发生在更新世，TFS 小于 200 万年（在这些研究之后，更新世的起始日期已经从 180 万年修正到 260 万年）。（A）Klicka 和 Zink 的研究数据（1997）认为，大多数物种形成发生在更新世之前。（B）Johnson 和 Cicero 的研究数据（2004）得出相反的结论，他们认为其数据仅仅基于姐妹种，而 Klicka 和 Zink 的种对有一些不是姐妹群。Johnson 和 Cicero 的研究同样将一些被其他作者认为是亚种的类型处理为种。（来自 Lovette 2005）

异对 TFS 进行度量，他们分别估计的北美鸟类姐妹种的平均分歧时间结果不一致，但一致支持部分物种是自更新世以后起源的（图 18.28）。通过分析合子前或合子后生殖隔离的程度与估计的分歧时间之间的相关性（见图 17.9 和 17.10），Coyne and Orr（1997）推测对异域的果蝇物种而言，建立完全的生殖隔离需要 110 万 ~ 270 万年，但对同域物种来说只需 8 万 ~ 20 万年（他们将这种差异归因于同域类型间合子前隔离的强化作用）。用类似的方法估计，青蛙平均需要 150 万年来完成物种形成（Sasa et al. 1998）。

显然，物种形成所需时间差异很大，这与我们根据物种形成理论所作的预期相符。可以设想，如果仅依赖于中性等位基因的突变和遗传漂变，物种形成的过程会极其缓慢；但如果由生态或性选择来驱动，过程就会变快；如果强化过程起作用的话，则会更快。异域物种形成可能较缓慢也可能非常迅速，这要看歧化选择的强度和相关性状的遗传变异情况。一些可能的物种形成模式，如多倍化、重组物种形成和同域物种形成，尽管并不常见，一旦发生就会很快，导致物种形成事件之间的间隔（BSI）较长。正如我们已经看到的，生态物种形成可以很快（Hendry et al. 2007）：在苹果实蝇和杂种向日葵 *Helianthus anomalus* 中，实质性的生殖隔离在大约一个世纪内形成；另一方面，巴拿马地峡两侧鼓虾（*Alpheus*）的一些姐妹群自地峡产生 350 万年以来都还没有达到完全的生殖不亲和（Knowlton et al. 1993）。

哪些特征有利于提高物种形成的速率？探讨这个问题的最好方法是对多组在我们感兴趣特征上有差异的姐妹群进行物种多样性的比较（见图 18.12），尽管往往很难判断这些特征是提高了物种形成的速率还是减小了灭绝率。在至今已研究的特征中，植物依靠动物传粉（而不是风媒）和动物中强大的性选择（Coyne and Orr 2004）看似对增加物种形成速率起了很大作用。这些观察意味着相比生态多样化，某些动物类群的多样化更多地归因于简单的生殖隔离演化（由于性选择）。这一结论对生态多样化是进化辐射的主要驱动者的假说提出了质疑（Schluter 2000）。

物种形成的结果

物种形成的最重要结果就是多样性。对有性生殖的生物而言，系统发生树上的每一个分支都代表一次物种形成事件，种群因此在生殖上被隔离，进而得以进行独立的、分歧式的演化，最终获得标志着属、科乃至高阶元分类群的差异性特征。因此，物种形成是连接微进化（microevolution）（种群内部和种群之间的遗传变化）和宏进化（macroevolution）（高阶元分类群的演化）的桥梁。

Eldredge 和 Gould（1972；还可参见 Stanley 1979；Gould and Eldredge 1993）

图 18.29 (A) 线性渐变和 (B) 间断平衡模型提出如何用系统发生数据来确定物种形成是否与分子或形态特征演化加快有关。在这两个模型中, 谱系 1 和 2 在物种形成事件的数目 (分支点) 上有差异。在线性渐变模型中, 现生物种间的变异 (性状差异) 和从根部到现生物种间的演变数目 (路径长度) 不受成种事件数目的影响。系统发生树上路径长度和分支点数目之间的相关性期望为零, 如 (C) 中水平线所示。在间断平衡模型中, 性状演化只发生在物种形成时, 因此现生物种间的变异, 也即路径长度有望与分支点的数目相关。请注意, 如果有些物种已经灭绝, 如图所示, 那么采用现存物种系统发生树上的分支点数目将会低估物种形成事件的数目。(C 来自 Pagel et al. 2006)

在间断平衡假说中提出, 物种形成是发生形态演化所必需的 (参见图 4.17)。他们根据迈尔 (1954) 有关奠基者事件会引发从一种遗传平衡到另一种遗传平衡快速演变的观点, 提出形态上的演变由邻域物种形成引发并与之相互关联。然而, 种群遗传学家认为并没有令人信服的理由认为物种形成 (生殖隔离的获得) 触发形态学的演化 (Charlesworth et al. 1982), Gould (2002) 本人也承认这一点。正如在生殖隔离的种间一样, 形态学特征在种内不同种群之间就有变化, 并没有什么证据表明奠基者快速效应能解释大部分的物种形成。

然而, 演化改变往往与物种形成有关。在单细胞有孔虫目 (foraminiferans) 的大多数谱系中, 物种形成似乎都与形态演化相关 (见图 4.3), 在该类群中有足够详细的化石记录来区分分支进化 (cladogenesis) 和前进进化 (anagenesis) (Strotz and Allen 2013)。此外, 一个谱系的演化速度, 也就是从系统发生树的根部到任何现存物种之间的演变数量 (路径长度, path length), 在间断平衡模型中可望随着物种形成事件数目的上升而增加, 但在线性渐变模型中则不是这样 (图 18.29)。Mark Pagel 及其同事 (2006) 发现, 在 27% 的动物、真菌和植物的系统发生树中, 用核苷酸替代数目度量的路径长度与物种数量显著相关, 符合物种形成会加速演化的预期。在另一个相关研究中, Tiina Mattila 和 Folmer Bokma (2008) 得出结论, 物种形成至少解释了哺乳动物种间体重方差的三分之二, 而渐进演化因素只能解释很少的变异。也许正因为如此, 陆生脊椎动物的体态大小在近一百万年间几乎没有积累什么变化, 即使体型大小在遗传上是多变的并可在很短的时间间隔内迅速演化 (图 18.30; Uyeda et al. 2011)。显然, 大多数这样的

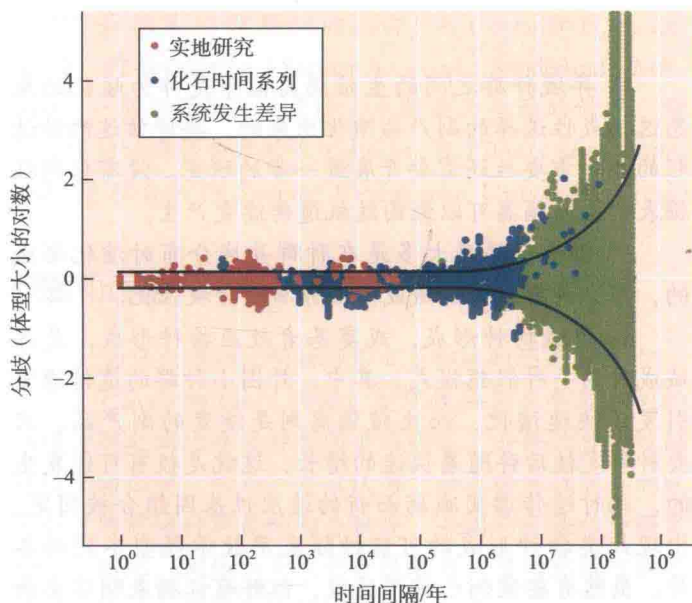
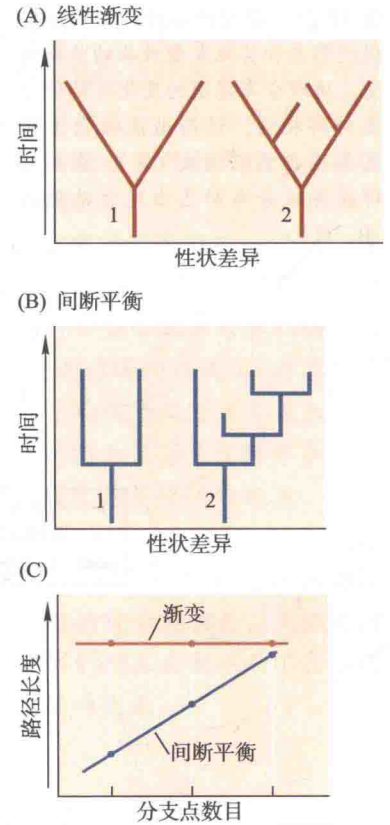
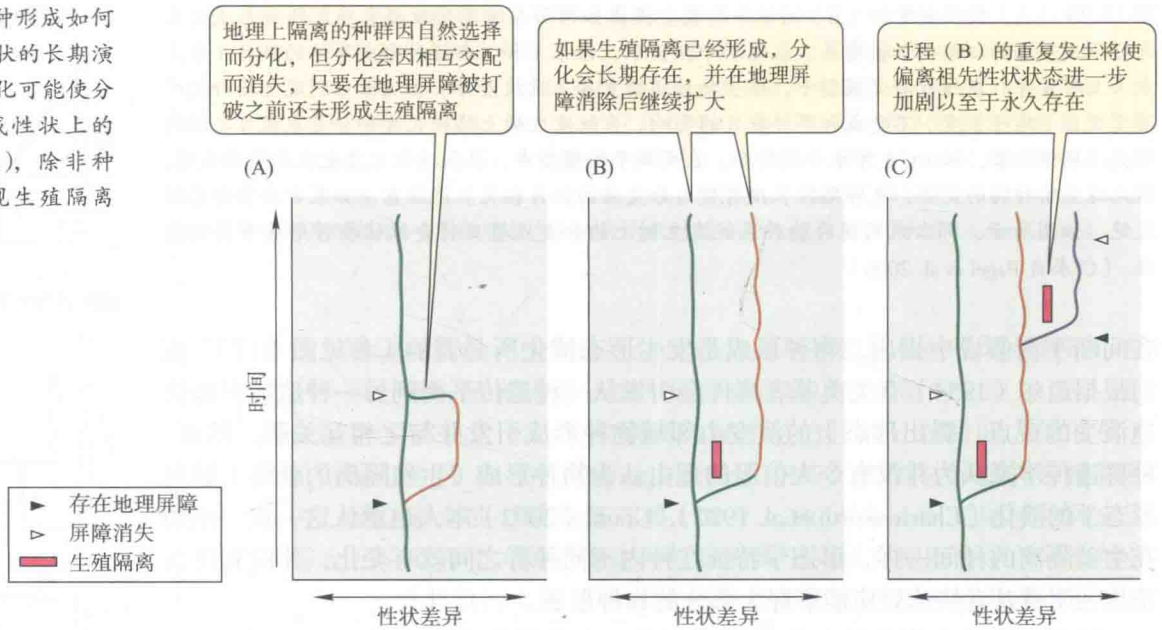


图 18.30 各种陆地脊椎动物体型大小的演变量与样本间分化时间的关系。用体型大小对数的变化来对绝对大小进行标准化 (使得大象和小鼠之间的演变能够相比较)。不同的圆点表示所用数据的种类 (近代和当代变化的实地研究; 化石记录; 利用时间校准的现生物种系统发生树所推断的分化)。尽管短时间内变化速率很高 (见图 4.21), 但在之前大约 100 万年几乎没有积累什么变化。(据 Uyeda et al. 2011)

图 18.31 模型图示物种形成如何促进形态和其他表型性状的长期演变。地理分布范围的变化可能使分化种群相遇，进而造成性状上的差异因杂交而消失(A)，除非种群在异域分布时已出现生殖隔离(B, C)。



短期变化都只是暂时的波动。

决定这些式样的原因是什么？形态变化可能与物种形成相关，因为生殖隔离能使种群间的形态差异得以长期保持 (Futuyma 1987; Eldredge et al. 2005)。尽管不同的地方种群可能因选择而迅速分化，但地方种群是短命的：随着气候和其他生态环境的改变，分歧的种群将四处移动并迟早发生相遇。大量现存的差异可能通过相互交配而丢失，除非生殖隔离已出现 (图 18.31)。每次物种形成都会“捕捉”到某个性状的新变化，而连续发生的物种形成事件所造成的后果是长期性的。也许正如迈尔 (1963) 所述，“物种形成……是进化得以前行的方法。如果没有物种形成，将不会有生命世界的多样化，不会有适应辐射，演化的进度也会很小。因此，物种是进化的基石。”

小结

1. 异域物种形成大概是最常见的物种形成模式，在该模式中，种群间的基因流因地理或生境障碍而减少，从而在自然选择和 / 或遗传漂变的作用下发生遗传分化。

2. 在隔离分化式异域物种形成中，一个广布种被地理屏障分隔，于是种群其中之一或两个种群都不同于祖先状态。

3. 在简单的生殖隔离演化模型中，等位基因的互补替代不会降低杂合子的适合度，故可以出现在一个或两个种群中的两个或更多基因座上。如果等位基因在两个种群中均被固定，当两个种群相遇时，这些等位基因之间的上位性互作就可能降低杂种的适合度。同样，遗传差异将导致合子前隔离。

4. 异域种群之间的生殖隔离似乎是作为歧化的生态选择或性选择的副产品演化出来的。要评估这两种过程的相对重要性还需要开展进一步的研究。没有任何证据表明生殖隔离可以经由随机遗传漂变产生。

5. 合子前隔离大多是在种群异域分布时演化形成的，但当种群成为邻域或同域分布时会被强化。

6. 边域物种形成，或奠基者效应物种形成，是异域成种的一种假想模式。其中，外围小种群的遗传漂变引发了快速演化，而生殖隔离则是演变的副产品。只要种群定植后伴随着快速的增长，这就是极有可能发生的，此时遗传漂变减弱而新的适应性基因组合被固定。出现此类物种形成的可能性随采用数学模型不同而各异，虽然有些案例已被描述过，但鲜有证据表明这类物

种形成是常见的。

7. 基因流相伴的物种形成, 即邻域或同域物种形成, 发生在歧化选择强于基因流的情况下。同域物种形成(生殖隔离起源于初期随机交配的种群内)是有争议的。影响交配的基因座和影响分裂选择性状的基因座之间会发生重组, 这种重组会影响到性隔离的同域演化。然而, 如果重组与选择没有冲突的话, 同域物种形成就可能发生。例如, 如果分裂选择有利于对不同生境的选择, 并且交配发生在这些生境内部, 合子前隔离就可能产生。但这种情况是否常见还有争议。

8. 由多倍化引起的快速物种形成在植物中很常见。异源多倍体物种产生于遗传上分化的种群间杂交。多倍体种群的建立可能需要在生态或空间上与二倍体祖先形成隔离, 因为其回交后代的繁殖率较低。多倍体物种可以多次起源。

9. 在重组(杂种)物种形成中, 有些二倍体杂种的基因型是可育的并在生殖上和亲本种相隔离, 从而产

生新的物种。这一过程在植物中的记载远比动物中多。

10. 对正在分化的种群和物种进行基因组比较可以定位一些由自然选择造成的遗传差异, 包括那些决定生殖隔离的差异。基因组分歧区域的数目和程度受多种因素的影响, 物种之间各不相同。

11. 物种形成彻底完成所需时间是很不一致的。某些物种形成模式(多倍化和重组物种形成)所需时间要短于另一些模式(尤其是通过那些带来不亲和性的中性等位基因突变和遗传漂变促成的物种形成)。对某些生物类群来说, 物种形成可能平均需要二百万年至三百万年, 而在某些情况下, 所需时间会长得多或短得多。

12. 物种形成是有性生殖生物多样性的来源, 正是物种形成造就了系统发生树上的每一个分支。正如间断平衡假说所指出的, 物种形成不会引发形态性状的演变。但是, 演变的速率可能与物种形成相关, 大概是因为物种形成可以阻止种群之间的相互交配从而不会抹去由自然选择和遗传漂变所塑造的变化。

重要术语

边域物种形成 peripatric speciation

成种时间 time for speciation (TFS)

重组物种形成 recombinational speciation

奠基者快速物种形成 founder-flush speciation

隔离分化 vicariance

邻域物种形成 parapatric speciation

强化 reinforcement

生态物种形成 ecological speciation

生殖性状置换 reproductive character displacement

同域物种形成 sympatric speciation

选型交配 assortative mating

异域物种形成 allopatric speciation

延伸阅读推荐

正如在第17章提到的, 由J. A. Coyne和H. A. Orr所著的*Speciation* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004)一书是近年来关于这一主题最为全面的读物。爱好数学的读者将会喜欢S. Gavrillets在*Fitness Landscapes and the Origin of Species* (Princeton University Press,

Princeton, NJ, 2004)一书中对于物种形成模型的全面介绍, Marie Curie Speciation Network的短文“*What do we need to know about speciation?*” [Butlin et al., *Trends in Ecology and Evolution* 27: 27–39 (2012)]则对目前对物种形成的认知和未来的研究方向做了简要综述。

问题和讨论

1. 为什么很难证明物种形成是邻域的还是同域的?
2. Coyne和Orr(1997)发现性隔离在年龄相同的同域种群之间比异域种群间更为明显, 并将此作为性隔离强化的证据。然而, 可以认为, 缺乏强烈性隔离的任何成对同域种群最终都会融合, 并因而无法作为研究对象。因此, 同域和异域种群性隔离程度的比较可能是有偏差的。如何排除这种可能的偏差呢?

3. 合子后隔离(杂种育性或适合度低)能够被杂交带的自然选择所强化吗? 这是否是自然选择减少基因库之间混合的一种方式? 参见Grant(1966)或Coyne(1974)。

4. 假设两个种群间已形成了完全的生殖隔离, 在这种情况下, 物种形成是否可以逆转, 即两种类型再合并成同一个物种? 上述情况在什么条件下可能发生或不

可能发生?

5. 参考对棘鱼平行物种形成的讨论, 有无可能单个物种多次形成(即多元起源)? 这种可能性如何依赖于这个物种和其近缘种间生殖隔离的特点?

6. 动物对于不同生境或寄生植物的偏好在遗传力上有高有低。这种遗传力对于由生境或宿主分化而引起的同域物种形成有多大的影响?

7. 生殖上隔离的生物学种通常在形态或其他表型性状上有差异, 而这种情况在无性生殖生物如细菌或单性生殖植物中也经常存在。那么, 是什么因素在这两类生物中导致了成组个体间的表型间断?

8. 在很多植物类群中, 近缘物种间低水平的杂交屡见不鲜, 然而, 仅有少数几例杂种起源的重组物种形成被证实。是什么因素有可能或不可能造成重组物种形成?

9. 如果物种形成是由不同种群中不同途径的性选择而产生的, 那么是什么导致了性选择产生分化?

10. 如果遗传漂变和自然选择造成了种内不同种群间的地理变异, 那么我们如何解释导致同一物种不同种群间产生一致性的特征?

11. 从本章中选择一个主题, 讨论一下如果采用系统发物种概念而不是生物学物种概念, 情况会有什么不同。

(邹新慧、葛颂译, 杨继校)

物种间相互作用的进化

在《物种起源》出版的近20年前，达尔文被兰花奇妙的特征吸引从而开始研究兰花。他的足迹遍布英国，做了许多观察和实验，还在自己的温室里栽种了从园艺家手中求得的热带品种。他的野外观测和实验解剖成果汇集在1862年出版的《不列颠和外国兰花经由昆虫授粉的各种计谋及杂交的良好效应》(*On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing*)一书中，这是继《物种起源》之后达尔文撰写的第一本书。这是一项里程碑式的工作，书中达尔文将他“经过改变的继承”(descent with modification)和自然选择的思想付诸实践。他指出，兰花令人目不暇接的奇异特征是从它们相对普通的亲戚那里变异而来的，这与当时盛行的“花朵是上帝为了激发人类对美的感受而创造出来的”理论解释背道而驰。达尔文认为每一个变异对植物都是有用的，因为变异可以提高对昆虫的吸引力，并用精巧的方式让昆虫沾上花粉，以确保异花授粉的进行。在这些奇特的植物中，有一个来自马达加斯加的物种——大彗星风兰(*Angraecum sesquipedale*)，它有一条长达30 cm的储蜜管(距)。其他植物的花距都较短，这样昆虫口器的长度才足以吸收到花蜜并为植物授粉。因此达尔文预测马达加斯加一定存在一种蛾，它的口器长度与大彗星风兰花距的长度相似。有一个评论家曾讥讽这个想法，说这一想法等于认为花朵的特征具备特殊用途。然而1903年，在马达加斯加果真发现了一种有着近30 cm长口器的天蛾，并被恰如其分地命名为非洲长喙天蛾(*Xanthopan morgani praedicta*)。

大彗星风兰和它的授粉天蛾完美地印证了达尔文的推论，正如他在《物种起源》中写到的，花和传粉昆虫“通过持续保留那些在结构上相互有利变异的个体，同时或先后慢慢地改变，并以一种完美的方式相互适应”。由于这些话，达尔文成为描述物种间相互作用进化(即协同进化, coevolution)的第一人。

种间互作

对一个物种而言，能与其发生相互作用的物种大多属于资源(resource, 用作营养来源或栖息地)、竞争者(competitor, 争夺食物、空间或栖息地)、天敌(enemy, 以其他物种为食的物种)或共生体(commensal, 共存且彼此互利的物种)。在互利共生(mutualistic)作用中(如大彗星风兰与其传粉者之间的关系)，每个物种都会从另一个物种那里获得好处，但有些相互作用比较复杂，通常是因为涉及多个物种。例如，美洲热带的切叶蚁(美洲切叶蚁属 *Atta* 和顶切叶蚁属 *Acromyrmex*)只吃它们用叶子碎片在地下种出来的一种真菌(Lepiotaceae)，但这种只生长在这里的真菌受到另一种真菌(*Escovopsis*)的威胁，其会攻击并毁坏切叶蚁的菌圃，而切叶蚁则通过与放线菌(假诺卡氏菌, *Pseudonocardia*)共生

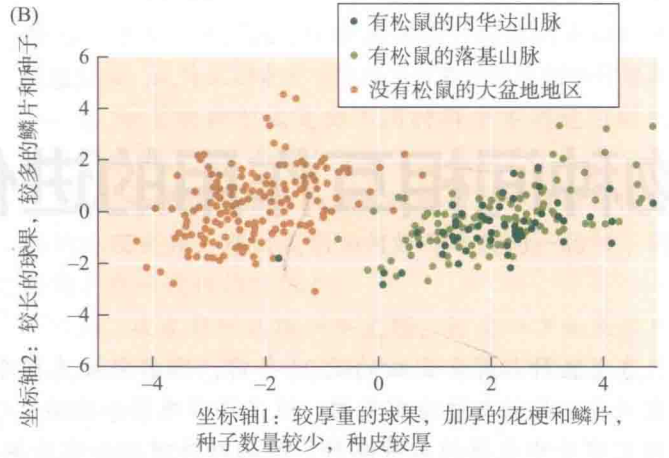


图 19.1 互作在地理上的镶嵌。(A) 柔枝松 (*Pinus flexilis*) 种群的典型球果为了防御食用松子的松鼠而产生的适应性变化 (右图), 或在没有松鼠的地方为令北美星鸦传播种子而产生的适应性变化 (左图)。(B) 对两个变量作图, 每个变量都包括球果和松子的若干测量值, 该图展示了在一个没有松鼠的地区和两个有松鼠的地区, 松树有什么不同。每一个点代表一棵树。(来自 Siepelski and Benkman 2007; 松树球果照片由 C. Benkman 惠赠)

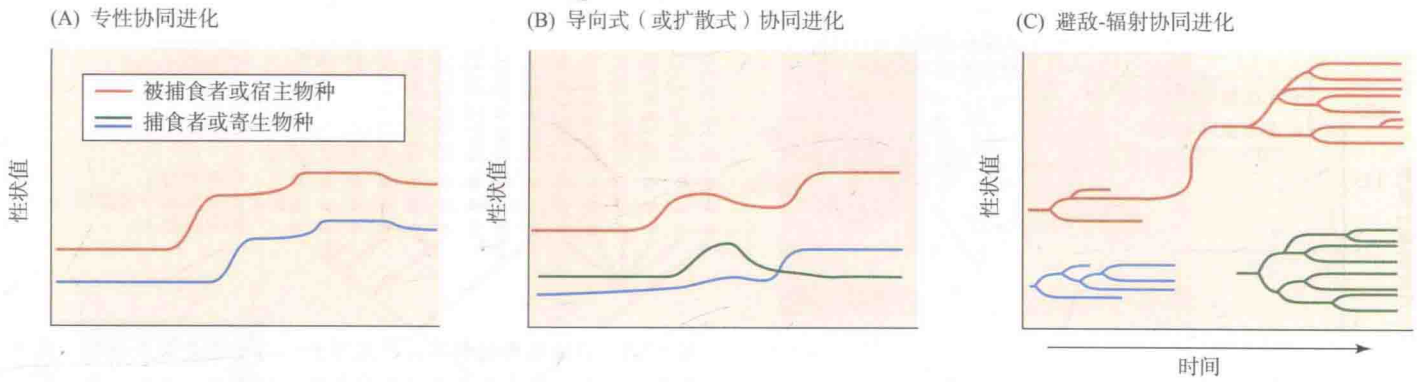
来反击这个威胁, 这种放线菌能产生一种抗生素来抑制 *Escovopsis* 生长。这些共生细菌寄居在蚂蚁外骨骼的许多凹坑中, 主要靠切叶蚁独特的腺体分泌物滋养。这 4 种生物彼此束缚, 织就了一张由拮抗作用和互利共生作用组成的网, 这种彼此适应的关系始于 5 000 万年前切叶蚁起源之时 (Currie et al. 2003, 2006)。

两个物种之间相互作用的特性和强度因基因型、环境条件, 以及与这些物种相互作用的其他物种而异, 例如在寄生物种的毒性或宿主物种的抗性上可能存在遗传变异; 与植物根部共生的真菌在贫瘠土壤中可以增强植物的生长能力, 但在肥沃的土壤中却可能抑制植物的生长; 又如在柔枝松中, 其种子饱受松鼠采食的种群能够产生减少松鼠劫掠的球果, 但这种球果对为其传播种子的北美星鸦而言就不那么受青睐 (图 19.1)。所以物种之间相互施加的选择可能在不同种群间各有不同, 导致了一种协同进化的“地理镶嵌”, 这种镶嵌在不同地区各不相同 (Thompson 2009)。

协同进化

在很多情况下, 只有一个物种对相互作用有反应。例如, 兰花通过模仿昆虫的性激素来吸引昆虫是一种适应, 而那些被吸引的昆虫却并没有适应这个骗局 (图 11.2)。然而, 一个物种的进化改变能影响另一个物种发生相应变化的概率, 基于这一点可将由种间互作导致的选择与由物理环境引起的选择区别开来。由互作物种之间施加给对方的自然选择而导致的遗传变化就是狭义上的协同进化。

“协同进化”这一术语包含了几个概念 (Futuyma and Slatkin 1983; Thompson 1994)。最简单的形式——专性协同进化 (specific coevolution), 指两个物种通过相互适应性的反应而进化 (图 19.2A)。以达尔文设想的向快速敏捷方向进化



的食肉哺乳动物（如狼）与其猎物（如鹿）为例，两者中任一方的进化都给另一方带来了补偿性进化的选择压力，这就是捕食者与被捕食者的“进化军备竞赛”。导向式协同进化（guild coevolution），有时也称为扩散协同进化（diffuse coevolution），发生在涉及多个物种且彼此相互关联的情况下（图 19.2B）。例如一个宿主对两种不同寄生生物抗性的遗传变异可能是一致的（Hougen-Eitzman and Rausher 1994）。在避敌-辐射协同进化（escape-and-radiate coevolution）中，一个物种进化出一种抵御天敌的能力，进而快速分化成不同的进化支（图 19.2C）。例如，Paul Ehrlich 和 Peter Raven（1964）提出，植物通过进化出有效的化学防御机制使其免受大多数植食性昆虫的摄食，并由此分化形成了许多具不同化学特性的食物源，昆虫为了适应这些食物源随后也进一步出现多样化。

图 19.2 三种类型的协同进化。在每一个图表中，横轴代表进化时间，纵轴代表一种被捕食者或宿主和一种或多种捕食者或寄生生物性状状态。(A) 特定式协同进化。(B) 导向式（或扩散式）协同进化。这种进化方式意味着一种被捕食物种可以与两种或两种以上的捕食者相互作用，并可以有許多不同途径。此时，当一种被捕食者变得更有能力对抗两种捕食者时，只有其中一种捕食者（蓝色曲线）能够更好地捕获被捕食者。(C) 避敌和辐射协同进化。被捕食者或宿主（红色曲线）进化出一种新的重要防御行为，摆脱了与捕食者或寄生生物（蓝色曲线）之间的关联，从而产生分化。其后，一个不同的捕食者或寄生生物（绿色曲线）就会适应这个宿主分支并变得多样化。

物种关系的系统发生特性

“协同进化”一词也用于表述相关联的生物，比如宿主与其寄生生物或内共生体之间平行演化的过程，这种过程会表现出一致的系统发生式样。例如，蚜虫的内共生细菌布赫纳氏菌（*Buchnera*）生活在特殊的细胞中，为宿主提供生长发育必需的氨基酸——色氨酸，这些细菌的系统发生式样与它们的蚜虫宿主高度一致（图 19.3）。这种模式最简单的解释是，布赫纳氏菌和蚜虫之间的关系可以追溯到这个昆虫科的起源，而蚜虫谱系之间几乎完全不存在交叉感染，这些细菌伴

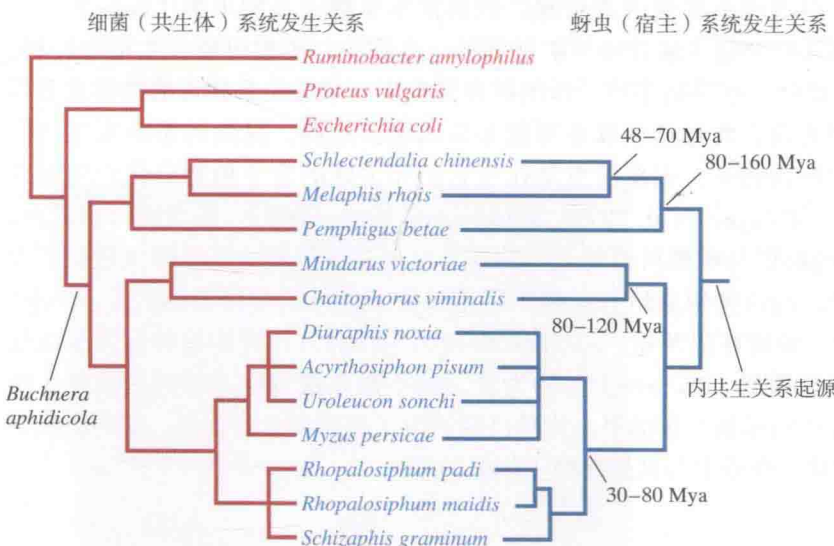


图 19.3 蚜虫内共生体细菌布赫纳氏菌（*Buchnera aphidicola*）的系统发生和蚜虫宿主的系统发生完全一致。其他几个相关的细菌（红色名称）在这个分析中作为外类群。布赫纳氏菌谱系的蚜虫宿主的名称为蓝色。对蚜虫谱系年龄的估计基于化石和生物地理学。（来自 Moran and Baumann 1994）

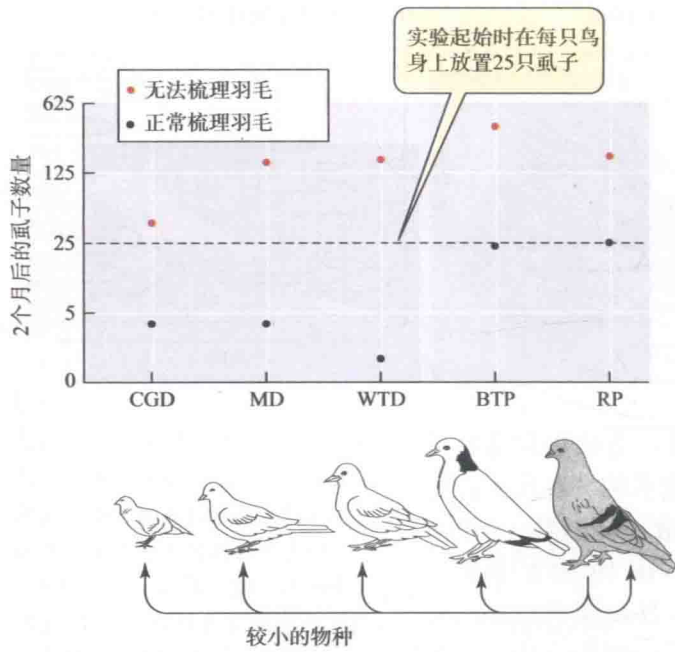


图 19.4 羽虱想要转移宿主难度很大, 这可能是其系统发生关系与其宿主系统发生关系相匹配的原因。从原鸽(阴影)身上转移到同种其他个体以及另外四种不同鸽子身上的虱子种群最初只有 25 只, 如果这些鸽子的喙被套住而无法梳理羽毛, 这些鸽子身上的虱子数量都会增加。当鸽子可以正常梳理羽毛时, 则体型较小的三种鸽子身上的虱子数量会下降。原鸽 (*Columba livia*, RP); 斑尾鸽 (*Patagioenas fasciata*, BTP); 白额棕翅鸠 (*Leptotila verreauxi*, WTD); 哀鸽 (*Zenaida macroura*, MD); 地鸠 (*Columbina passerina*, CGD)。(来自 Clayton et al. 2003)

随着宿主的分化发生相应的分化。

宿主物种之间的差异会阻止共生物种转移到远缘物种上。例如, 长虱属 (*Columbicola*) 中羽虱的系统发生式样与它们的鸠鸽类宿主的系统发生式样部分一致, 意味着羽虱与其宿主之间存在密切的协同物种形成的关系。Dale Clayton 及其同事们 (2003) 发现, 虱子的体型大小与其宿主的体型大小是关联的, 这种关联又与羽毛的羽支间距离相关。因此, 更适合虱子的羽毛来自虱子通常寄生的鸟, 而不是那些更大或更小的鸟。如果虱子转移到更小的鸠鸽科鸟类的话, 存活率会降低, 因为鸟可以通过梳理羽毛轻易地把它们清除出去; 而在那些喙被套住而不能有效梳理羽毛的鸟身上, 虱子就能生存得很好 (图 19.4)。研究者认为虱子很少会在大小不同的鸟之间转移, 因为转移过去的种群适合度很低。

然而, 这类在宿主与寄生生物或内共生体之间协同物种形成的证据并不多见。相反, 经常可以观察到一些由于水平转移或宿主转移 (host switching) 导致的错配, 错配也可能由其他因素引起, 例如寄生生物谱系的灭绝 (Page 2002)。如果寄生生物从一个宿主通过环境扩散到另一个宿主, 则很可能发生宿主转移, 就像植食昆虫那样。在具宿主特异性的植食昆虫中, 亲缘关系相近的物种通常以同一科的植物为食, 而且这些联系可能非常古老。然而, 昆虫的系统发生式样却很少与宿主植物相关, 很多昆虫是在与它们相关联的宿主植物分化产生很久以后才起源的 (Futuyma et al. 1995; Winkler and Mitter 2008)。在墨西哥和非洲, *Blepharida* 属的跳甲与橄榄科植物之间的联系已超过一亿年, 这些甲虫适应了含有萜烯的树脂, 而这种树脂恰好是树木用来抵御其他未适应昆虫的武器。Judith Becerra (1997) 发现在墨西哥, *Blepharida* 属宿主特异性相近的物种倾向于以化学性质相似的裂榄属 (*Bursera*) 植物为食, 而不是系统发生上相近的植物 (图 19.5)。这种式样暗示新产生的甲虫物种已经适应了植物谱系的分化, 这些昆虫更容易适应那些化学性质上与其原始宿主相似的新宿主。

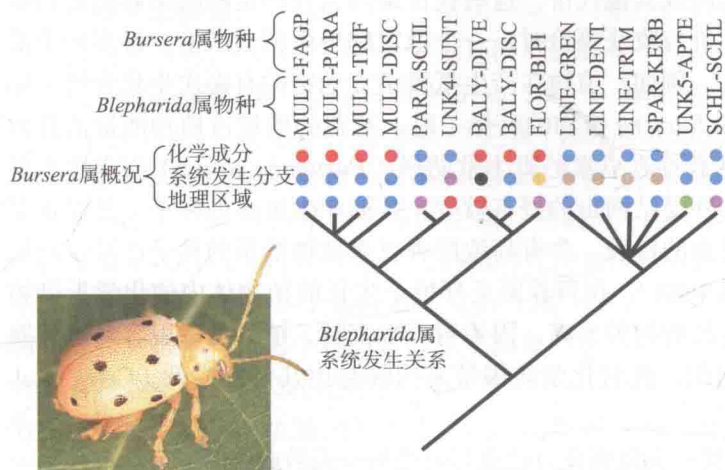


图 19.5 叶甲 (*Blepharida* 属) 的系统发生, 展示了每种叶甲的宿主植物 [裂榄属 (*Bursera*) 的树] 的特点; 相关联的叶甲-植物组合用四个缩写字母表示。根据化学成分 (Chem), 系统发生分支 (Phyl) 和地理区域 (Biog), 宿主植物可分为几类, 用彩点标记。该图表明, 亲缘关系相近的甲虫物种倾向于以化学成分相似但不一定近缘或有类似地理分布的植物为食。例如, *Blepharida balyi* (BALY) 和 *B. flohri* (FLOR) 这两种甲虫都以 *Bursera diversifolia* (DIVE)、*B. discolor* (DISC) 和 *B. bipinnata* (BIPI) 这三种植物为食, 它们的化学成分相似 (均为红点), 但在系统发生上有所不同 (黑、蓝、黄点), 并且分布在不同地区 (红、蓝、紫点)。该式样表明, 比起化学成分不同的植物, 这些昆虫更能适应化学成分相似的植物。(来自 Becerra and Venable 1999; *Blepharida* 照片由 Judith Becerra 惠赠)

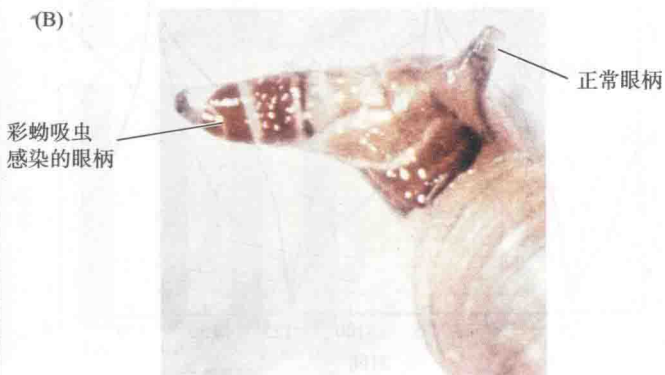
天敌与猎物的协同进化

讨论到相互作用物种之间进化演变的过程, 我们从天敌与猎物之间的相互作用开始: 捕食者和被捕食者、寄生物和宿主、植食动物和宿主植物。捕食者和寄生物已进化出突出的适应能力去俘获、征服或感染它们的猎物 (图 19.6)。抵御捕食者和寄生物的方法也同样令人称道, 从神秘的模仿 (图 12.5) 到五花八门的各类防御: 如脊椎动物的免疫系统可以产生抗体抵抗成千上万的外来物。这些适应现象很多源于不同类型天敌或猎物的引导作用。所以, 尽管描述一个捕食者或被捕食者物种的适应性特点比较容易, 但要说明一个物种与另一个物种是如何协同进化的通常十分困难。

理论上讲, 捕食者与被捕食者的协同进化可选择不同的路径 (Abrams 2000): 也许是一场持续的、无休止的进化军备竞赛, 也许会导致形成稳定的遗传平衡 (Dawkins and Krebs 1979) 或在两个物种的遗传组成之间产生不断的循环 (或不规则的波动), 还可能导致其中一个甚至两个物种全部灭绝。

军备竞赛无休止地进行下去不太可能, 因为无论是捕食者通过适应提高攻击能力, 或是被捕食者通过适应提高防御能力,

图 19.6 捕食者和寄生物已经进化出许多有助于捕获猎物和昆虫宿主超乎寻常的适应能力。(A) 深海鮫鱈 (*Himantolophus*) 的背鳍棘位于嘴巴上方并变为一个发光的鱼饵。(B) 营寄生的彩蚴吸虫 (*Leucochloridium*) 的幼虫迁居到中间宿主陆生蜗牛的眼柄, 并使蜗牛的颜色变得鲜艳, 使其在寄生物生命周期的下一个宿主 (如吃蜗牛的画眉) 看来更加醒目。(B 由 P. Lewis 拍摄, 由 J. Moore 惠赠)



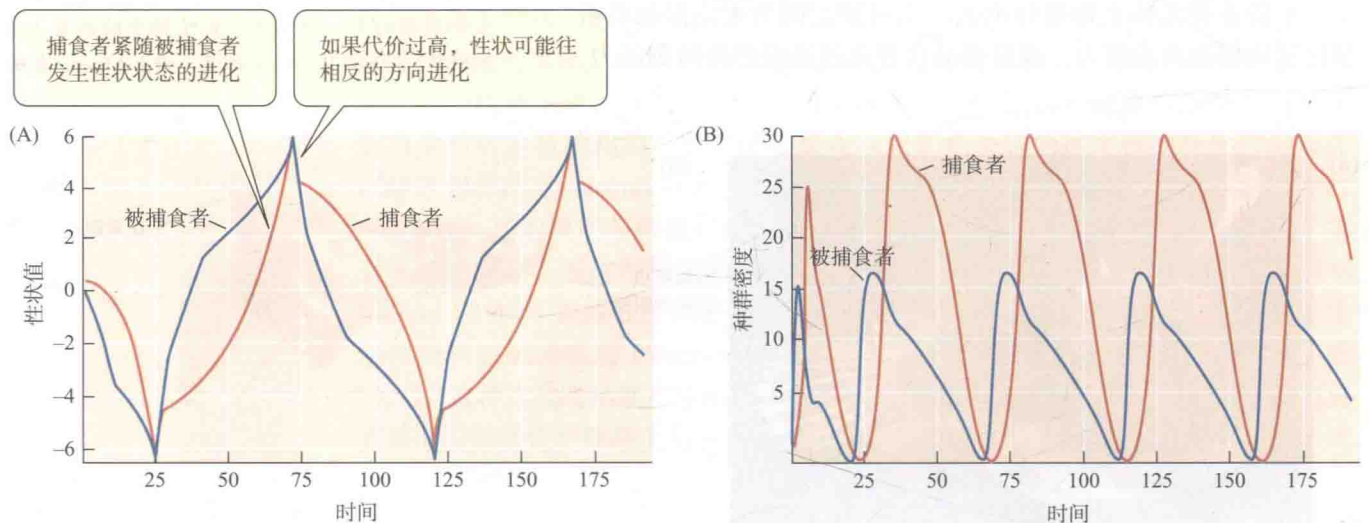
都伴随着更高的能量消耗或其他代价，这些代价最终会在一定程度上超过它们带来的好处。所以，当代价与收获等价时，一个稳定的平衡就会产生。许多例子都证明了这种代价的存在。例如，植物在产生抵御植食动物的有毒次生化合物（如橡树的鞣酸以及松树和 *Bursera* 植物的萜烯）时，花费的能量占植物能量消耗的10%以上。含有高浓度有毒香豆素的野生欧防风（*Pastinaca sativa*）与毒性水平较低的谱系相比，在野外受结网虫的侵害较少，并能产生更多的种子。然而在温室里，植物不会受到昆虫的侵袭，含有高浓度香豆素植物谱系的种子产量就较低（Berenbaum and Zangerl 1988）。在营养匮乏环境下生长的植物体内的化学抵御物质比营养丰富环境下生长的物种要高，因为营养丰富时，植物可以很容易地替换掉被植食动物吃掉的组织，此时化学防御带来的收益比其付出要低（Coley et al. 1985; Fine et al. 2006）。

如果捕食者为抵抗某一天敌而使自己更容易受另一天敌威胁时，就会产生另一种代价。例如，一种叫葫芦素的萜类化合物可以提高黄瓜（*Cucumis sativus*）对叶螨的抵抗力，但同时也吸引了某些以黄瓜为食的叶甲（Dacosta and Jones 1971）。

天敌 - 猎物协同进化模型

数量性状模型 被捕食者中防御型多基因性状 (y) 与捕食者相应的多基因性状 (x) 之间的协同进化模型在数学上描述起来很复杂，包含着较多能影响结果的变量 (Abrams 2000; Nuismer et al. 2007)。一个重要特点是被捕食者的被俘获率会因 $|x - y|$ 差值而下降 (如被俘获率取决于被捕食者的体型大小与和捕食者嘴巴大小的准确匹配) 或提升 (如捕食者的速度比被捕食者更快)。第一种情况，俘获率取决于 x 和 y 之间的准确匹配，朝任一个方向偏离匹配过大，都会提高 x (或 y) 的代价，且 $-x = -y$ ，那么升高或降低 y 都会提高被捕食者的存活率。这种情况下， y 会向某一个方向进化，而 x 会跟着 y 进化。最后，当代价太大时， y 会向着相反的方向进化， x 也随之进化，结果会导致两个物种间特征变化的无休止循环，进而导致种群密度的起起落落 (图 19.7)。另一方面，如果俘获率随着差值 $|x - y|$ 升高，只要选择足够强，循环也会发生，不过两个物种通常会向着同样的方向进化 (如速度变得更快)，到达一个由生理极限和过度投资成本决定的平衡点。

图 19.7 捕食者与被捕食者之间协同进化的计算机模拟，其中最佳捕食者表型（如嘴巴大小）与被捕食者表型（如体型）相匹配。(A) 性状状态平均值的协同进化。当一个性状状态与一个参考值不同时，它的适合度成本会阻止其无限地朝某一方向进化。捕食者性状状态的进化会落后于被捕食者性状状态的进化。(B) 性状状态平均值的改变与种群密度的波动相对应，部分是由于捕食者与被捕食者性状匹配发生了改变。(来自 Abrams and Matsuda 1997)



基因频率模型 寄生生物（包括病原体）与宿主之间相互作用的模型是基于实证研究提出的，认为一种寄生生物基因型感染某个宿主基因型的能力取决于各自的某个或几个基因（Agrawal and Lively 2002）。基因对基因模型（gene-for-gene model, 图 19.8A）就是基于诸如栽培亚麻（*Linum usitatissimum*）与亚麻栅锈菌（*Melampsora lini*）这类植物和真菌病原体间的相互作用而建立的。类似的关系已发现存在于几十对其他植物与真菌之间，在栽培小麦（*Triticum*）与其主要害虫黑森瘿蚊（*Mayetiola destructor*）之间也存在类似的相互作用。在这些例子中，宿主在若干基因座上有一个显性等位基因（图 19.8A 中的 A_1 或 B_1 ）决定对寄生生物的抗性。寄生生物每个相应基因座上都有一个隐性等位基因（ α_1 或 β_1 ）决定其对具有特定抗性等位基因的宿主的侵染性（infectivity），即感染宿主并生长的能力。抗性最广泛的宿主基因型和感染最广泛的病原体基因型会被固定下来，除非抗性要付出代价。在这种情况下，如果寄生生物相应的感染等位基因频率升高，特异抗性等位基因的频率就会下降，因为它的代价高于它的收益。如果宿主种群中不同的抗性等位基因频率升高，寄生生物种群中相应的感染等位基因频率也会随之升高，这种频率依赖的选择能导致等位基因频率的循环或不规律波动。

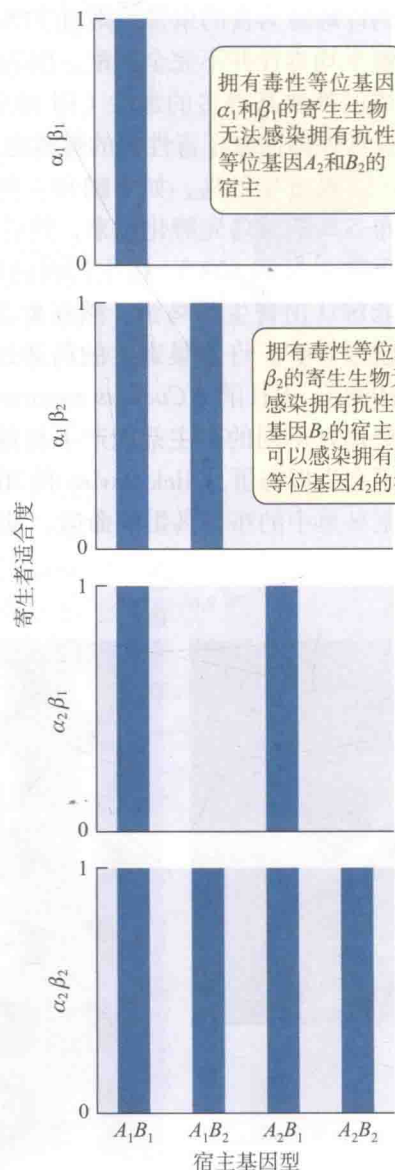
在等位基因匹配模型（matching alleles model, 图 19.8B）中循环更有可能出现，其假设病原体只有在含有能与宿主细胞表面受体蛋白结合的蛋白质时才能感染宿主，就像锁和钥匙一样。

捕食者 - 被捕食者的进化实例

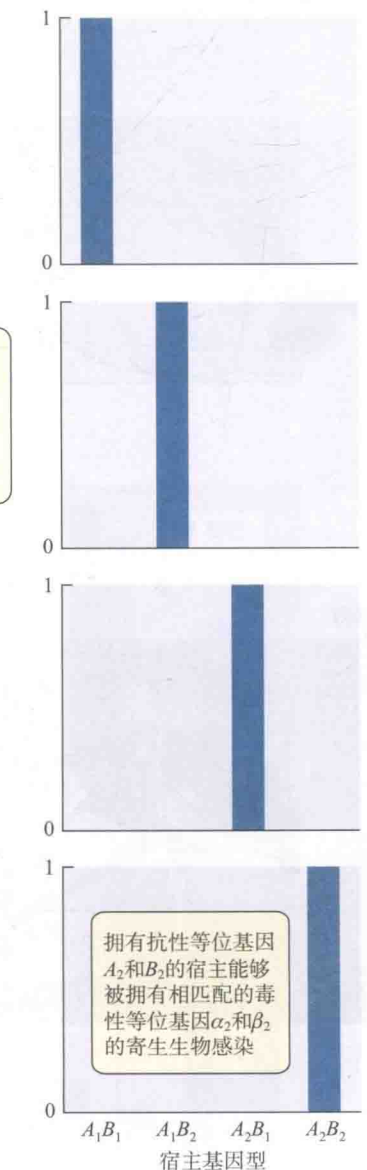
北美西北部的粗皮蝾螈（*Taricha granulosa*）拥有目前已知对付捕食者最有效的防御机制——神经毒素（TTX）。该物种大部分种群的皮肤含有高水平的 TTX（一条蝾螈的毒素足以杀死 25 000 只实验小鼠），不过也有少数种群，例如加拿大不列颠哥伦比亚省的温哥华岛上的一个种群，几乎不含毒素。在带有毒素的蝾螈分布区以外生活的束带蛇（*Thamnophis sirtalis*）对 TTX 几乎没有抗性（Brodie et al. 2002; Hanifin et al. 2008），而与有毒蝾螈同域

图 19.8 在两个协同进化的遗传模型中 4 个寄生生物基因型对各自宿主基因型的适合度。（A）基因对基因模型，其中宿主等位基因 A_2 和 B_2 产生抗性，相应的寄生生物等位基因 α_2 和 β_2 产生传染性。只有当寄生生物分别有相应的毒性等位基因 α_2 或 β_2 时，才可以感染具有抗性等位基因 A_2 或 B_2 的宿主。（B）等位基因匹配模型，其中宿主的两个抗性等位基因是能被寄生生物相匹配的“钥匙”“打开”的“锁”。（来自 Agrawal and Lively 2002）

(A) 基因对基因模型



(B) 等位基因匹配模型



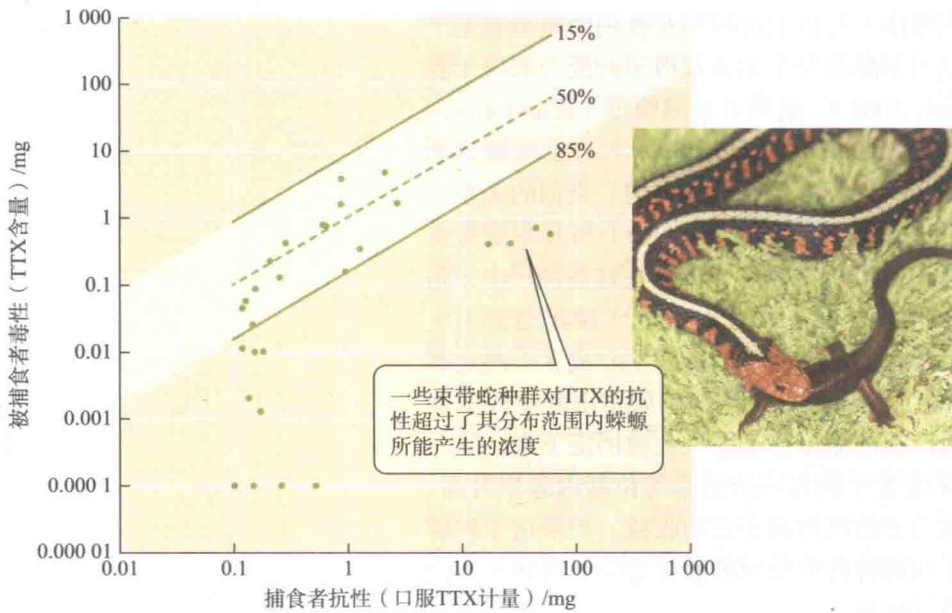


图 19.9 多个地区粗皮蝾螈 (*Taricha granulosa*) 的毒性和束带蛇 (*Thamnophis sirtalis*) 的抗性。被捕食者的毒性以蝾螈体内 TTX 含量代表；捕食者的抗性以能使束带蛇速度下降 50% 所需 TTX 的口服剂量代表。在 85% 阈值以下，蛇可以速度丝毫不减地消化共存的多个蝾螈；在 15% 的阈值之上，因为蝾螈毒性太高，共存的蛇则完全丧失行动能力。总的来说，在毒性更强的蝾螈生活的地方，束带蛇种群的抗性会更强，但仍会有不匹配的情况出现：几乎有一半的束带蛇种群降到 85% 的阈值以下，因此它们所具备的抗性远高出它们的需要。(来自 Hanifin et al. 2008；照片由 Edmund D. Brodie, Jr. 惠赠)

的以蝾螈为食的束带蛇则对 TTX 有抗性。束带蛇种群的平均抗性水平与同域的蝾螈平均毒性并不完全匹配，因为某些束带蛇种群能够抵抗比任何蝾螈含有的 TTX 浓度都要高得多的毒性 (图 19.9)，这些种群没有受到提高抵抗力的选择，因为这些蛇即便吃了毒性强的蝾螈也不会出现生存上的差异。

巢寄生的鸟，如牛鹂和一些布谷鸟物种，只在其他特定物种的鸟巢中生蛋。布谷鸟的雏鸟先孵化出来，然后把宿主的蛋推出巢外，于是宿主最后只能喂养寄生鸟 (图 19.10A)。宿主物种的成鸟不会区分寄生的雏鸟和自己的后代，但有些能辨认出寄生的鸟蛋，然后要么把它们丢出巢外，要么就弃巢开始重新筑巢并紧紧看护。许多巢寄生的鸟通过产下拟态蛋进行逆适应 (Rothstein and Robinson 1998)。大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 的每个种群含有几种不同的基因型，每个基因型偏好不同的宿主并能产下与偏好宿主相似的蛋 (图 19.10B)。但也有一些个体不会生拟态蛋，Nick Davies 和 Michael Brooke (1998) 通过追踪人工放置在不同宿主鸟巢中的布谷鸟蛋的命运，发现其巢不被布谷鸟寄生的鸟 (因为巢的位置或喂



图 19.10 对巢寄生的适应和抵抗。(A) 刚破壳的大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 被它的养父母——体型小得多的苇莺 (*Acrocephalus scirpaceus*) 喂养。(B) 大杜鹃模拟卵的多态性。左列展示了被大杜鹃所寄生的六种鸟的蛋 (从上到下：欧亚鹁、白鹁鹁、林岩鹁、苇莺、草地鹁、大苇莺)。中列展示放在相应宿主鸟巢中的大杜鹃鸟蛋。除了林岩鹁，其他鸟巢内的蛋十分相似。右列展示研究人员用来测试拒绝反应用的人造鸟蛋。(B 由 M. Brooke 拍摄，由 N. B. Davies 惠赠)

养习惯不合适)通常不会丢出布谷鸟的蛋,而在布谷鸟偏好的宿主中,被布谷鸟模仿的物种比那些没有被模仿的鸟更容易丢出人工放置的蛋,这些物种显然已经适应了巢寄生。此外发现,生活在没有布谷鸟的冰岛上的两个宿主物种接受了人工放置的布谷鸟蛋,而在英国这两个物种是布谷鸟喜欢巢寄生的目标,它们则拒绝接受这些蛋。该研究提供了一个典型的天敌与猎物之间对选择相互应答的例证。

警戒态和拟态

在多种多样的动物中,警戒色或警示色构成了一种防御捕食者的机制,因为捕食者已经学会将色型与难吃或危险联系在一起。警戒图案受正向依频选择的影响,因为个体如果偏离捕食者所熟知的图案就很容易被攻击(见第12章的第317页)。新的警戒色表型是如何演化出来仍是个谜,但近缘种和许多物种的不同种群之间颜色常常不同(例如不适口的两种蝴蝶——艺神袖蝶 *Heliconius erato* 和诗神袖蝶 *H. melpomene* 的地理宗,见图12.20),有可能是在某些特定环境下或时刻,由于捕食者施加的选择压松弛,从而出现遗传漂变,导致从一种适应表型向另一种表型的峰值改变(见第12章的第319页, Mallet 2010)。秘鲁剧毒的精灵箭毒蛙 (*Ranitomeya imitator*) 不同地理种群之间出现的过渡区便是一个例子。在该地区,蛙的体色是可变的, Matieu Chouteau 和 Bernard Angers (2012) 通过计算鸟类攻击不同色型的青蛙黏土模型的概率,发现捕食率和选择压均低于过渡区以外广布的统一形态种群(图19.11)。

防御拟态通常是建立在其他物种警戒色的基础上(Mallet and Joron 1999)。我们在第3章描述的防御拟态的两种常见形式是以第一位确认它们的博物学家命名的。在贝氏拟态(Batesian mimicry)中,可口的物种(模仿者)会模仿难吃的物种(原型)。施加于拟态表型的选择取决于模仿者相对于原型物种的密度以及原型物种的难吃程度。一个捕食者如果近期有吃过难吃食物的难忘经历(比如吞吃了某种图案的蝴蝶并发生呕吐),就更有可能避免取食那些形似难吃原型的蝴蝶;但如果它最近吃了一只可口的蝴蝶,对捕

图 19.11 当捕食者施加的选择放松时,遗传漂变会带来一些新的警戒色表型。(A)贯穿于秘鲁一个地区的样带是两种精灵箭毒蛙 (*Ranitomeya imitator*) 的栖息地。1号地点栖息着绿色网状图案的类型(左图),4号地点栖息着黄色条纹图案的类型(右图),2号和3号地点是两种类型的过渡地带。(B)在颜色和图案上差异最大的是2号和3号地点。(C)在1号和4号地点相对比较“纯粹”的种群中,通过黏土上鸟喙的印迹数来统计鸟类对安放于栖息地的彩色黏土模型的攻击次数,发现比起其他颜色图案或褐色的“对照”模型,局部色彩图案丰富的模型受到鸟类攻击的概率较低。在过渡地区(2号和3号地点),捕食者的袭击较少,显然选择性也较弱。(来自 Chouteau and Angers 2012)

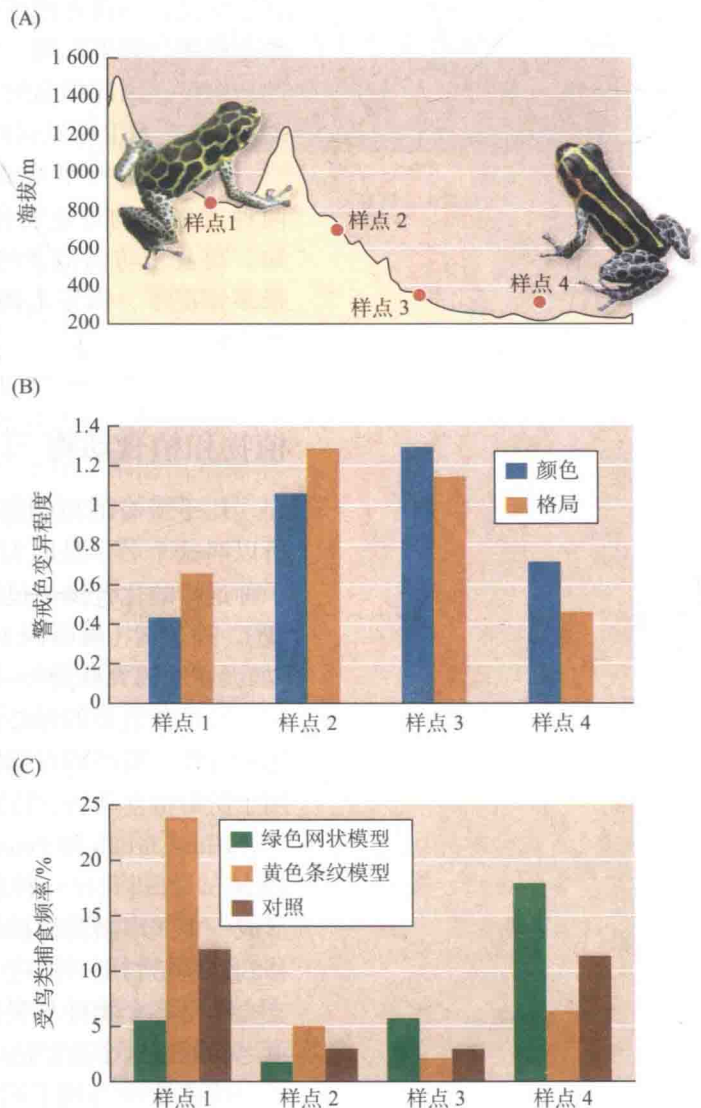


图 19.12 一个拟态集团。与秘鲁东部 Huallaga 河下游盆地相比，该河上游地区分布的艺神袖蝶 (*Heliconius erato*) 和诗神袖蝶 (*H. melpomene*) 有着非常不同的颜色图案。在下游地区，它们加入了一个有“辐射”图案的拟态集团。这个拟态集团由难吃的物种构成，包括其他四种袖蝶：三种其他属难吃的蝴蝶（中列前三种）和一种难吃的日行蛾（灯蛾科，*Pericopinae* 亚科；中列最下）。这些物种都属于米勒拟态。（由 J. Mallet 惠赠）



食相同表型蝴蝶的倾向性就会只增不减。因此相对于难吃的原型，可口的贝氏拟态越少见，捕食者就越有可能将它的色型与难吃联系在一起，那么模仿原型的好处就越大。如果出现一个罕见的新表型模仿一个不同的原型物种，它就会有更高的适合度，因此拟态的多样性能通过依频选择来维持，就如在非洲凤蝶 (*Papilio dardanus*) 身上所见到的一样（见图 9.1B）。

拟态的另一个主要形式是米勒拟态 (Müllerian mimicry)。在这类拟态中，两种或更多的难吃物种通过共模仿（或共原型）来强化捕食者对其厌恶的认知。得益于防御拟态的物种群被称为拟态集团 (mimicry rings, 图 19.12)。在很多情况下，拟态集团既包括了难吃的米勒拟态物种，也包括了可口的贝氏拟态物种。

植物和植食动物

几乎所有的植物都能合成各种各样的次生化合物 (secondary compound, 之所以叫这个名字是因为它们在基础代谢中作用很小或没有作用)。目前已发现数千种这样的化合物，包括许多对人类有用的药物（例如阿司匹林的活性组分水杨酸）、兴奋剂（咖啡因）、调味品（辣椒中的“辣”元素——辣椒素）和其他用途（如大麻中的大麻酚）。植物的高阶元分类群通常具有相似化合物的特定组分，例如夹竹桃科乳草的强心苷和十字花科芥菜的芥子油甙。这些化合物有些已知对动物有毒性，有些则有驱散动物的效果，因此有假说认为这些特性是植物进化出的用于防御植食动物、特别是昆虫的手段（如 Fraenkel 1959）。

Paul Ehrlich 和 Peter Raven (1964) 提出了避敌-辐射协同进化的设想（见图 19.2C），即进化出一种新型高效化学防御机制的植物可以避开多种植食动物，并形成一种共享新防御机制的进化支。尽管如此，一些昆虫最终还是从其他宿主转移到这些植物上并适应了它们的防御，进而发展出适应这种防御的植食动物进化支。叶甲多个物种与裂榄属（见图 19.5）多个物种之间的关联就是植物和相关昆虫之间通过这个途径适应辐射的例子。

这些假说得到了后续研究的广泛支持 (Futuyma and Agrawal 2009)。昆虫和

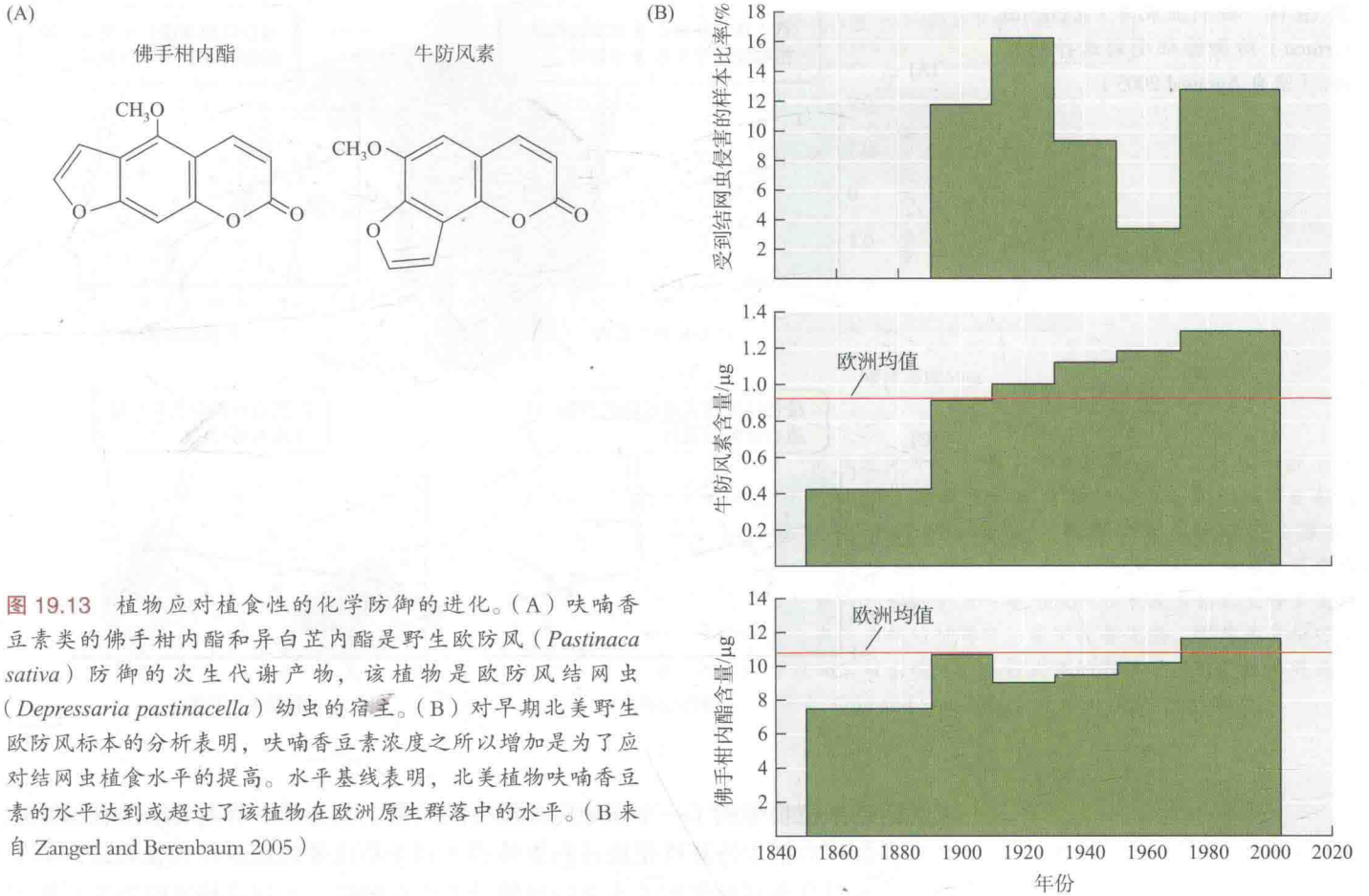


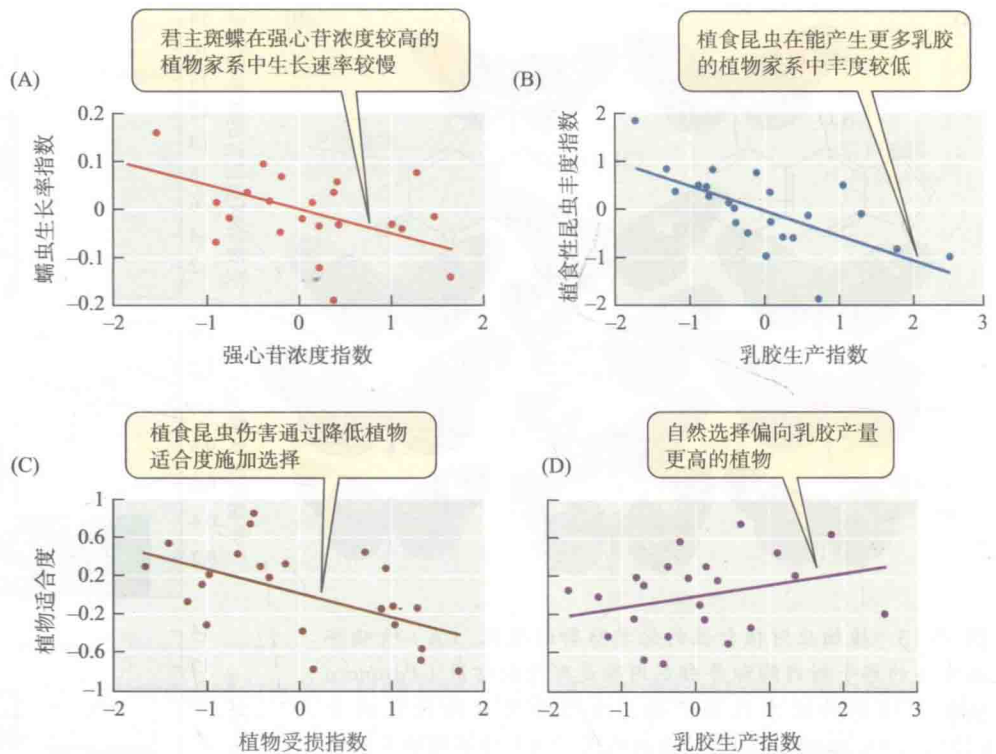
图 19.13 植物应对植食性的化学防御的进化。(A) 呋喃香豆素类的佛手柑内酯和异白芷内酯是野生欧防风 (*Pastinaca sativa*) 防御的次生代谢产物, 该植物是欧防风结网虫 (*Depressaria pastinacella*) 幼虫的宿主。(B) 对早期北美野生欧防风标本的分析表明, 呋喃香豆素浓度之所以增加是为了应对结网虫植食水平的提高。水平基线表明, 北美植物呋喃香豆素的水平达到或超过了该植物在欧洲原生群落中的水平。(B 来自 Zangerl and Berenbaum 2005)

其他植食动物毫无疑问对植物的化学和其他防御机制施加了选择。例如, May Berenbaum 及其同事 (1986) 发现, 欧防风对它的主要天敌——吃种子的欧防风结网虫 (*Depressaria pastinacella*)——具有抗性主要归因于种子中两种呋喃香豆素化合物的浓度 (图 19.13A)。17 世纪早期, 野生欧防风从欧洲被引入北美; 而结网虫也原生于欧洲, 直到 1869 年才在北美有记录。分析保存下来的植物标本表明, 19 世纪的北美植株比欧洲植株呋喃香豆素浓度低, 但在受到结网虫侵害后, 浓度有所提高 (Zangerl and Berenbaum 2005; 图 19.13B)。

Anurag Agrawal (2005) 在同质园中种植了叙利亚乳草 (*Asclepias syriaca*) 多个家系并计算其种子产量, 分析了选择如何作用于化学防御机制, 发现强心苷能通过减少昆虫的生长而起到保护作用 (图 19.14A), 而乳胶 (黏性白色液体, “乳”草因此而得名) 则会降低昆虫的丰度及其对植物的影响 (图 19.14B)。由于植物的适合度会因昆虫的影响而显著降低 (图 19.14C), 高水平的乳胶和其他防御手段能提高植物的适合度 (图 19.14D)。

正如我们所预料的那样, 有证据表明如果一种植物长期面临植食动物的威胁, 其防御力通常比较强。毛茛叶甲 (*Pyrrhalta viburni*) 是偶然进入北美的旧世界物种, 目前正在毁坏美国本土的荚蒾属 (*Viburnum*) 灌木, 荚蒾属植物因此产生了一种创伤反应, 能破坏不少甲虫卵, 这个反应在旧世界物种中比从旧世界祖先独立演化来的三个美国进化分支更强更有效 (Desurmont et al. 2011)。跟很多其他情况一样, 该案例中特异性的植食昆虫能以与其天然宿主亲缘关系较近的新型植物为食。这个现象对于杂草控制是一个重要启示, 大部分杂草的出现都是由于

图 19.14 叙利亚乳草 (*Asclepias syriaca*) 防御特征受到选择的证据。(来自 Agrawal 2005)



人类活动把植物带到了一个新地区却没有同时带上其天敌。有时将那些在原生地区攻击杂草的宿主特异性昆虫或病原体引入到杂草出现的地区作为生物防治的手段，这种引进会对农作物或本土的植物带来潜在风险，不过这种风险通常仅限于与杂草亲缘关系紧密的本土物种 (Pemberton 2000)。

毫无疑问，植食动物能适应植物的防御 (Bernays and Chapman 1994; Tilmon 2008)。例如，欧防风结网虫种群抵抗香豆素毒性的变异是与宿主植物不同种群化合物的浓度相关的 (Zangerl and Berenbaum 2003)。山茶 (*Camellia japonica*) 种子被木质果壁 (果皮) 包裹，在南部种群果壁比北部种群要厚很多 (图 19.15A)。山茶的大部分种子被山茶象甲 (*Curculio camelliae*) 幼虫取食，这种昆虫可用长吻 (或喙) 末端的颚在果皮上打孔并通过它把卵注入 (图 19.15B)。Hirokazu Toju 和 Teiji Sota (2006) 发现，山茶象甲能否成功地在果皮钻孔取决于其喙的长度以及果皮的厚度。尽管南部山茶象甲种群有很长的喙，但南部植物种群却在这种对抗中占了上风，因为它们有足够厚的果皮使山茶象甲的成功率降低到 50% 以下 (图 19.15C)；而在北部，山茶象甲种群则占了上风——它们有足够长的喙确保成功率在 50% 以上。这些物种都被卷入了协同进化的“军备竞赛”。

寄生生物与宿主的相互作用及感染性疾病

寄生生物面临的两大挑战是将自己或子代从一个宿主转移到另一个宿主 (传递, transmission) 以及克服宿主的排斥。有些寄生生物采用垂直传递方式，从亲代宿主直接传递到子代宿主，就如沃尔巴克氏 (*Wolbachia*) 细菌直接传递到昆虫的卵中一样。另一些寄生生物则在宿主间水平传递，通过外部环境 (如绦虫、跳蚤和人类鼻病毒——感冒元凶，通过打喷嚏传播) 或是通过宿主间的交流 (如人类的阴虱、淋病细菌及其他性病的传播媒介)，也可以通过载体 (vector, 如传播

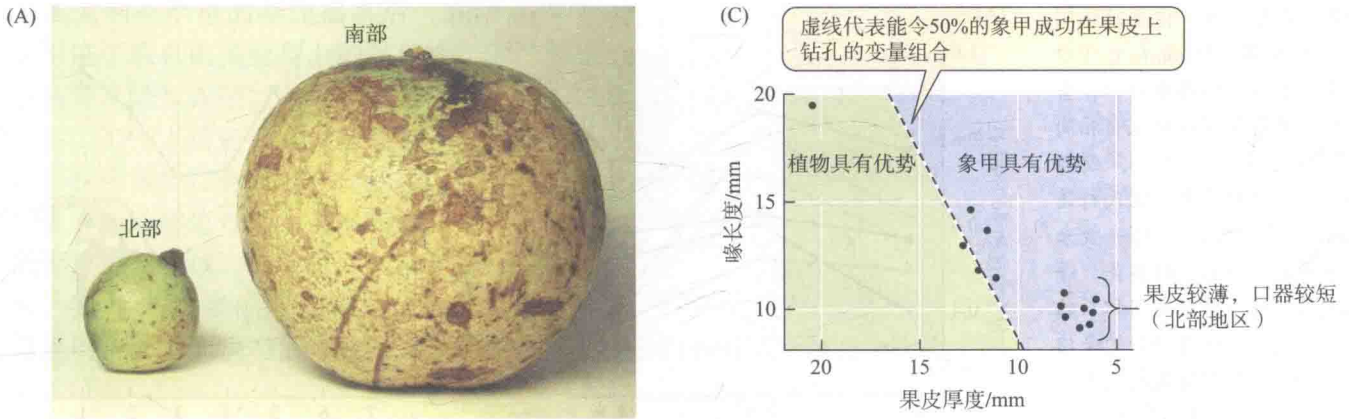


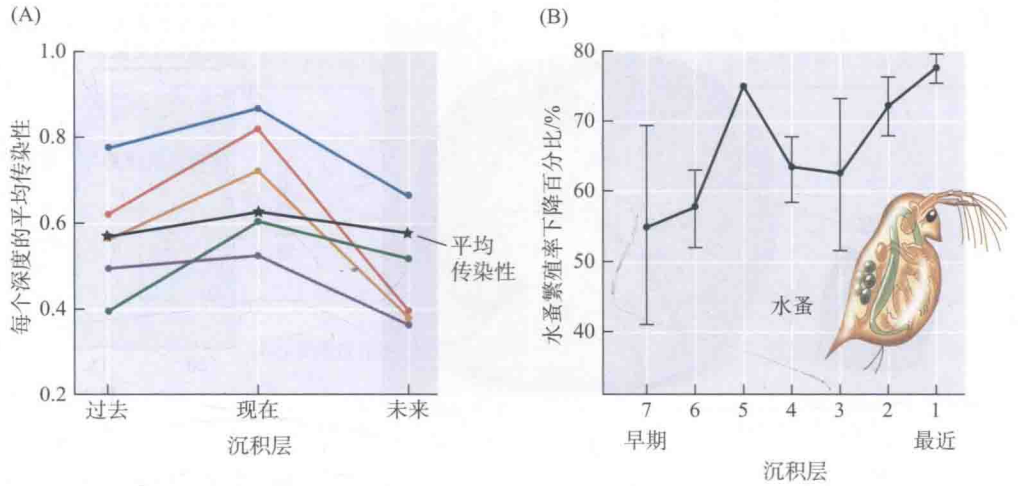
图 19.15 协同进化冲突中的不平衡现象。(A) 日本南部山茶 (*Camellia japonica*) 的果皮比日本北部的厚得多。(B) 日本南部山茶象甲 (*Curculio camelliae*) 的喙比北部种群的长得多。(C) 日本不同地区的象甲和与其对应山茶种群的平均喙长及平均果皮厚度。虚线代表能令 50% 象甲成功在果皮上钻孔至种子室的变量组合。在线右侧的种群中, 象甲较有优势, 因其具有相对植物果皮厚度而言较长的喙。在线左侧的种群中, 则是植物更具有优势。(来自 Toju and Sota 2006; 照片由 Hiro Toju 惠赠)

黄热病毒的蚊子和导致疟疾的原生生物疟原虫 *Plasmodium* 等携带者) 进行传递。寄生生物对宿主的影响差异很大, 其中导致宿主存活和繁殖力下降的寄生生物被认为是剧毒的 (virulent)。

自然种群的毒性和抗性 根据前面提到的基因对基因以及等位基因匹配模型, 宿主与寄生生物间协同进化的结果可能千差万别。如果新的突变提高了宿主的抗性或者寄生生物的感染能力, 同时没有强烈副作用 (代价) 的话, 一场有史以来最强的攻击与防守“军备竞赛”就开始了。在其他情况下, 我们可以预期依频选择将在两个物种中都偏好稀有基因型, 进而导致遗传变异的持续循环。两种情形都得到了来自自然种群的证据支持。例如, 大型蚤 (*Daphnia magna*) 是一种淡水浮游甲壳类动物, 其卵可以在池塘沉积物中休眠多年, 这些卵会被分支巴斯德氏菌 (*Pasteuria ramosa*) 的休眠孢子寄生。Ellen Decaestecker 及其同事 (2007) 对湖中多年沉积物中的卵和细菌进行复活培养, 然后用几个不同年份的水蚤和相同 (“当前”) 年份、之前 (“过去”) 年份、后续 (“未来”) 年份的细菌进行交叉感染, 发现宿主更容易被 “当前” 而不是 “过去” 或 “未来” 年份的细菌感染 (图 19.16A)。这些观察意味着水蚤种群每年都经历了遗传变异, 而细菌也随之在进化, 就如协同进化的基因对基因模型。尽管宿主和寄生生物都经历了持续的协同进化, 寄生生物的平均毒性却随时间而不断提高, 表明尽管在其他位点等位基因频率仍处在循环过程中, 毒性等位基因已在某些位点被固定下来 (图 19.16B)。

宿主抗性稀有等位基因在选择上的优势可以保持长期的多态性, 这种多态性在许多保护宿主免受病原体伤害的蛋白质中进行过描述 (Woolhouse et al. 2002; Brown and Tellier 2011)。很多植物抗性基因的变异式样表明, 多态性可以被自然选择维持几千年乃至几百万年。例如, 拟南芥 (*Arabidopsis*, 十字花科的一员) 的抗性等位基因有很高比例的非同义核苷酸差异, 而且序列的分化也很大, 表明

图 19.16 寄生物-宿主的协同进化。(A) 水蚤 (*Daphnia*) 可以孵化自不同年份沉积层中的卵, 当把它们在实验条件下接触来自相同(“当前”), 之前(“过去”), 或后续(“未来”)沉积层中的巴氏杆菌 (*Pasteuria*) 时, 巴氏杆菌一般来说最容易感染“当前”的水蚤。每一条线代表来自一个特定沉积层的水蚤; 星号线表示所有实验的平均感染性, 其中有些因简化起见未作显示。(B) 由于取自不同沉积层的巴氏杆菌而导致水蚤繁殖力下降显示了毒性随时间而增强的特征。(来自 Decaestecker et al. 2007)



多态性是由平衡选择维持的, 就如依频的基因对基因模型预测的一样 (Bergelson et al. 2001; Bakker et al. 2006)。自从 500 多万年前从共同祖先分歧之后, 人和黑猩猩的基因组中就都保留了主要组织相容性复合物 (MHC) 位点的多态性 (见图 12.32B)。MHC 蛋白质为免疫系统提供抗原, 其特异性随不同病原体的抗原而改变。

我们可以预期, 不同地方居群的宿主及其相关寄生物或多或少都经历了独立的等位基因转换, 导致了地理变异。这种式样已在不同场合被描述, 如澳大利亚亚麻 (*Linum marginale*) 与一种特异性锈菌之间的关系 (Thrall and Burdon 2003); 另一个例子是甲壳类大水蚤被一种微孢子原生物 *Pleistophora intestinalis* 寄生在肠上皮细胞进行繁殖, 并在宿主排泄物中释放出幼孢子。在感染和未感染的实验对照组中, 未被感染个体中寄生物的数量越多, 水蚤被感染的概率就越大。此外, 相对于生活在较远的水蚤种群, 寄生物在感染自身所在或邻近的水蚤种群时会产生更多的孢子, 导致更高的死亡率 (图 19.17)。因此寄生物种群很好地适应了本地宿主种群, 对同域宿主的毒性比异域宿主更大, 反驳了寄生物总是向良性方向进化的不现实假说。

毒性的进化 很多人认为寄生物通常会朝着良性 (无毒的, avirulent) 方向进化, 因为它们的生存依赖于宿主种群。然而, 由于种种因素, 一种寄生物可以进化成更温和的生物, 也可以进化成更致命的生物 (May and Anderson 1983; Bull 1994; Frank 1996)。这个话题具有重大的医学意义, 因为在细菌或病毒等致病“微寄生物”中, 毒性的进化速度很快 (Bull 1994; Ewald 1994), 毒性的强弱取决于宿主和寄生物双方的进化。例如 (Fenner and Ratcliffe 1965), 从欧洲引进的家兔 (*Oryctolagus cuniculus*) 成

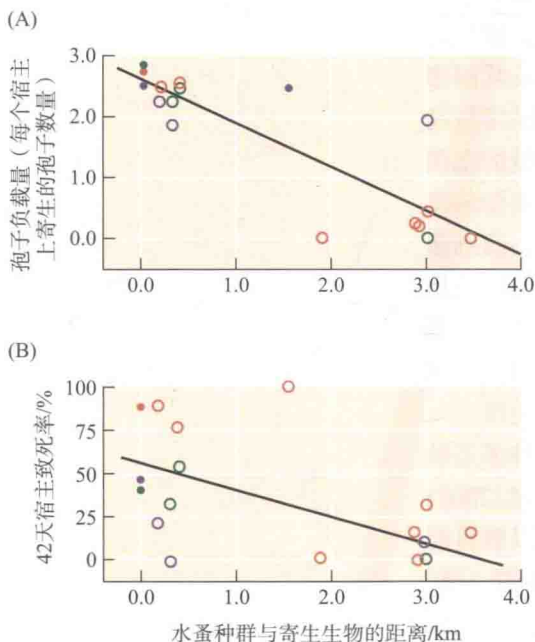


图 19.17 三个不同株微孢子寄生生物的适合度及其对不同群落宿主物种大水蚤 (*Daphnia magna*) 的影响。每一株用不同颜色表示, 并被放在来自其起源地 (实心标志) 以及来自不同距离地点 (空心标志) 的宿主中进行测试。(A) 当寄生物感染来自其所在地的个体时, 每个宿主中产生的寄生物孢子数量 (孢子负载量) 最大, 表示寄生物最能适应本地的宿主群落。(B) 在寄生物所在或附近宿主群落里宿主死亡率最大, 可见寄生物在与其协同进化的宿主群落中, 毒性最大。(来自 Ebert 1994)

为澳大利亚严重的草原祸害后，又引进了取自南美兔身上的黏液瘤病毒来进行控制。引进该病毒之后，工作人员定期对野兔进行标准株病毒抗性测试，同时利用标准实验动物兔对野兔身上病毒的毒性进行测试。随着时间的推移，野兔进化出了对病毒越来越强的抗性，而病毒的毒性则日益减弱——虽然它们不可能变得完全无毒（图 19.18）。

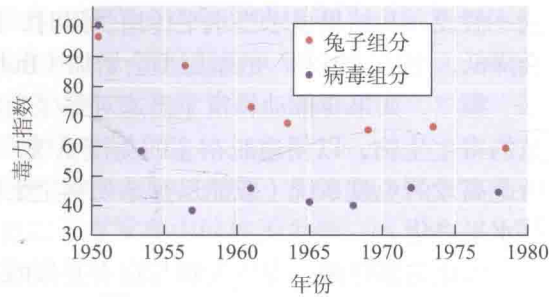


图 19.18 通过实验测定了由澳大利亚兔子体内的黏液瘤病毒造成的死亡率（“毒力指数”），该死亡率因宿主（“兔子部分”）和病毒（“病毒部分”）双方的变化而降低。（来自 Woolhouse et al. 2002）

毒性——无论是削弱还是杀死宿主——都对寄生生物没什么直接的益处，事实上，如果寄生生物的后代没能在宿主死亡前及时传播，它反而会削弱寄生生物的适合度。但对于某种寄生生物来说，其生存和繁殖依赖于从宿主获取的资源，这样寄生生物数量增多，又会造成更大的伤害。一种寄生生物基因型的适合度与其后代感染宿主的数量成正比，与后代的繁殖力也有关系。此外，同一宿主体内寄生生物基因型之间的竞争可以促进对更快和更高繁殖力的选择，从而导致寄生生物更高的毒性，Jacobus de Roode 及其同事（2005）研究了用成对啮齿动物疟疾菌株感染的小鼠，确实发现了这一效应（图 19.19）。菌株在宿主体内不断繁殖，在数量逐渐壮大的同时毒性也变得更强大，使小鼠的贫血加剧。这些菌株又以更高的频率被寄宿在小鼠上的蚊子携带，进而获得更高的传播率。

在众多影响毒性进化的因素中，有三点值得一提。首先，选择可能发生在两个层面。每一个宿主都可以认为拥有寄生生物的一个临时种群（同类群），相比于无毒的同类群，在传播前就致其宿主死亡的同类群对于整个寄生生物种群的贡献明显更小，所以群间选择（群选择）倾向于低毒性的寄生物。如果宿主通常只被一种寄生生物或其近缘生物感染，则此同类群就是亲缘群（kin group）所以群间选择就等于亲缘选择，由此就可能进化出低毒性。然而，疟疾的实验表明，在同类群内多个不相关的基因型之间，选择更倾向于繁殖力高和毒性强的基因型（Frank 1996）。

第二个影响毒性进化的因素为寄生生物是水平传递还是垂直传递的（见图 16.24A, B）。水平传递寄生生物的传播性（也即适合度）并不依靠宿主的繁殖能力（宿主的长期生存率）；相反，垂直传递寄生生物的后代是通过宿主直接“遗传”的，依赖于宿主的繁殖成功。由此我们可以推知，相比于水平传递的寄生物，垂直传递的寄生物更有可能朝着更加良性的方向发展。噬菌体的实验证明了

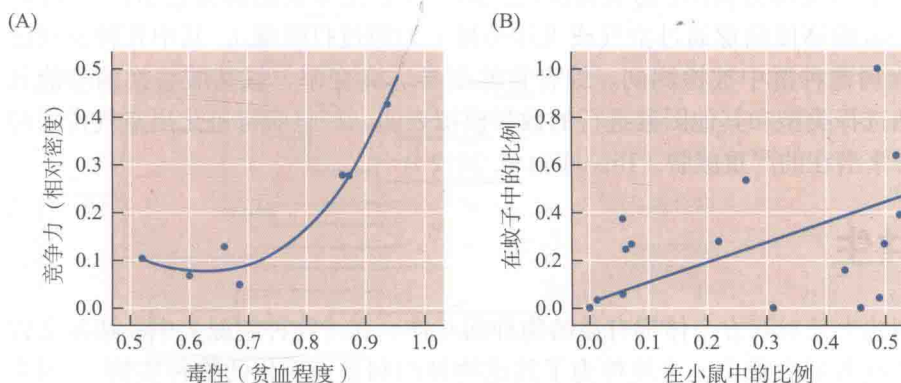


图 19.19 当多个基因型共同感染小鼠时，产生的毒性会提高啮齿动物疟疾寄生生物夏氏疟原虫（*Plasmodium chabaudi*）的适合度。（A）给宿主带来的贫血越严重（即毒性越高），疟原虫基因型的竞争性就越大（即在宿主体内具有越高的密度）。（B）夏氏疟原虫在小鼠中大量存在，受感染小鼠身上的蚊子携带了更高比例的夏氏疟原虫。具有更大毒性的基因型因此在向新宿主体传播时更具有优势。（来自 de Roode et al. 2005）

这一假设,其结果显示当水平传递受阻时,减弱宿主生长的噬菌体基因型的频率会降低,更加“温和”的基因型会增加(Bull et al. 1991)。

第三,如果脊椎动物宿主迅速对寄生生物免疫,自然选择倾向于选择快速繁殖的寄生生物,以便逃脱宿主的免疫系统。由于这个过程可能需要更高的毒性,因此高效的免疫系统(或能迅速杀死寄生生物的药物)有时可能诱发致病性向更高水平进化。

进化与流行病 寄生生物与宿主互作的遗传和进化与人类健康密切相关,也与我们关注的其他物种相关。我们前期讨论的例子表明宿主种群的遗传多样性对维持病原体抗性非常重要;相反,自交或遗传多样性较低的种群面临被感染的风险。例如,1970年美国种植的85%杂交玉米种子携有雄性不育细胞质遗传因子,这种因子有助于防止意外异花授粉。不幸的是,这一遗传因子也造成了玉米容易感染玉米小斑病(玉米小斑病菌 *Helminthosporium maydis*),导致全国30%左右(某些区域高达100%)的玉米因此而受到损失(Ullstrup 1972)。广泛种植遗传单一的作物注定会有这样的灾难。

人类健康的最大威胁之一是“新型病原体”,其中许多是从其他物种侵入人类的。在某些情况下,病原体的进化改变在其向人类传播过程中发挥了作用(Woolhouse et al. 2005)。系统发生分析通常用来跟踪新病原体的起源,如来自黑猩猩和非洲猴子的人免疫缺陷病毒(HIV-1和HIV-2)的进化(见图3.2)。系统发生研究显示有些病毒家族会更频繁地转移到新宿主上(Jackson and Charleston 2004)。

当发现一种新病原体起源时,有可能确定病原体适应其新宿主的遗传基础是什么。例如,1978年犬细小病毒出现并在世界各地的犬类间传播。系统发生分析表明它产生于一种感染猫和其他几种食肉动物的病毒。病毒衣壳蛋白中6个氨基酸的变化使它能够通过与其犬类转铁蛋白受体的特异性结合而感染犬类动物细胞。该病毒首次进入犬类种群后,一些后续的进化变异使其能更有效地结合在犬类受体上,而对其原先的猫科宿主却失去了结合力(Hueffer et al. 2003)。

甲型流感病毒是对人类健康的重要威胁。在众多甲型流感大流行中,最具毁灭性的是1918年的“西班牙流感”,造成全球至少4000万人死亡。甲型流感病毒在鸟类中很普遍,有时会直接从鸟类进入人群,但通常还是要通过诸如猪等媒介的介导(Hay et al. 2001)。一般来说,鸟类到哺乳动物的转移主要是由差异较大的病毒株间通过重组产生遗传变异而引起的,重组很可能是导致西班牙流感出现的因素(Gibbs et al. 2001),无疑也是一种H5N1禽流感病毒的源头之一,该病毒在2009和2010年造成了全世界成千上万人的死亡。有人担心因为毒性增强或传播性提高,H5N1病毒可能会进一步大流行(Longini et al. 2005)。对从圈养雪貂身上获取的被称为H1N1的病毒株进行的一项备受争议的实验表明,只要四、五个突变就能够使病毒通过空气或飞沫传播(如通过打喷嚏),其中几种突变已经在野生病毒种群中被检测到。综合自然变异、突变率、氨基酸替换的功能效应、自然选择类型和其他因素进行的数学模拟表明,一旦病毒进化出空气传播的能力将带来潜在的严重威胁(Russell et al. 2012)。

互利共生

互利共生是对双方个体都有益的物种间互作。在《物种起源》中,达尔文曾激励他的读者们去找出一个纯粹为了其他物种的利益而进化的物种实例,“因为

自然选择不可能产生这样的结果”。没有人能完成达尔文的挑战。互利共生体现的不是利他主义，而是相互利用，其中每一个物种都能从对方那里获益。事实上，有些互利共生来源于寄生或其他带有剥削性质的关系。例如，丝兰（丝兰属 *Yucca*，龙舌兰科 *Agavaceae*）只能由雌性丝兰蛾（*Tegeticula* 和 *Parategeticula*）为其传粉，丝兰蛾在对丝兰花朵精确授粉的同时在其中产卵，其幼虫以部分发育中的种子为食。丝兰蛾的一些近缘种只能以正在发育中的种子为食，而其中一个物种会在产卵时凑巧为花朵授粉，这可能就是由采食种子到互利共生的一个转折点（图 19.20）。

物种间互利共生进化的理论基础与控制同种个体间互惠进化（见第 16 章）的基础是类似的。与种内个体的互惠合作一样，互利共生总会伴随着潜在的冲突，因为利用同伴却又不在于交换中付出的“骗子”基因型更可能具有选择优势。所以，选择总是会有利于保护机制的建立，包括惩罚欺骗者以防止过度剥削（Bull and Rice 1991）。此外，如果个体的遗传私利取决于其宿主或同伴的适合度，则选择会青睐“诚实”基因型（Herre et al. 1999）。因此，有利于互利共生进化稳定的因素很多，包括内共生体从父母到子女的垂直传递、与相同宿主或同伴保持不间断或持续一生的联系，以及更换同伴或使用其他资源的难度。虽不是全部，但有些互利共生的确符合这些原则。例如，就目前所知生活在蚜虫细胞中且垂直传递的布赫纳氏菌（*Buchnera*）都是互利共生的。

丝兰与其唯一授粉者蛾之间的互作提供了一个例证，说明进化稳定性是如何通过惩罚而建立的（Pellmyr and Huth 1994）。通常而言，一只蛾在每朵花中会产下少量的卵，这样幼虫就只会消耗大量发育种子中的很少一部分。那为什么不在每朵花中多产一些卵呢？部分原因在于植物的资源有限，众多花朵中只有 15%

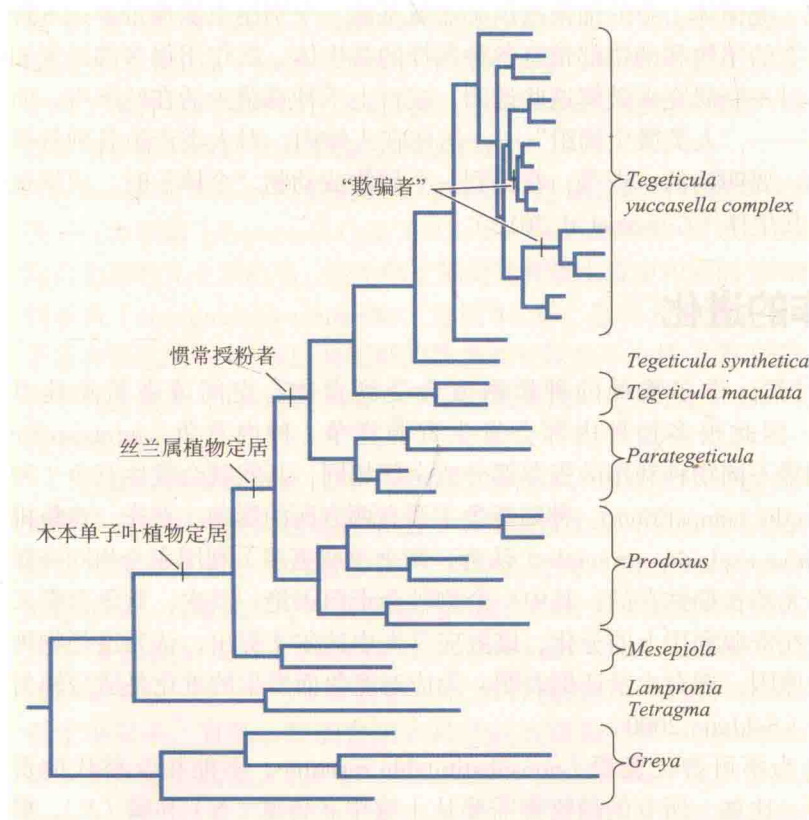


图 19.20 互利共生可能会导致极端的适应。丝兰蛾科的系统发生，展示一些重要的进化变化。除了“天生授粉者”*Parategeticula* 属和丝兰蛾属（*Tegeticula*）外，其他属都是种子掠夺者，其中一些（*Greya* 属某些物种）凑巧会为它们产卵的花授粉。丝兰蛾属和 *Parategeticula* 属的祖先进化出了亲密的互利共生关系，而之后丝兰蛾属则两次进化出了“欺骗”的特征。（来自 Pellmyr and Leebens-Mack 1999）

能顺利结果，剩下的都会败育。Pellmyr 和 Huth 发现，平均而言，在败育的果实中蛾卵的数量比发育成熟的果实要多，这意味着蛾在花中产下的卵越多，该花败育的可能性越大。果实败育对那些在一朵花中产卵过多的蛾施加了强烈的选择作用，因为在败育的花或果中产下的卵和幼虫都会死亡。因此蛾的进化受到了个体选择和自身利益的束缚。

然而，互利共生在进化过程中并不总是恒定不变的：很多物种都会发生欺骗行为。例如，许多兰花并不为其授粉者分泌花蜜；人们已经证实，其中一些兰花是靠欺骗雄性昆虫与花进行“交配”从而完成授粉的（见图 11.2）。从互利共生祖先进化而来的丝兰蛾中有 2 个谱系并不授粉，而且产卵非常多，幼虫能消耗大部分或所有的丝兰种子（见图 19.20）。这些“欺骗者”在果实败育发生的关键期之后再产卵，避开了植物对大量虫卵的败育应答（Pellmyr and Leebens-Mack 1999）。

部分归功于基因组研究的发展，互利共生关系被逐渐看作是适应和生化复杂性进化的重要基础（Moran 2007）。最著名的例子是从紫细菌进化而来的线粒体和从蓝藻进化而来的叶绿体（见图 5.4）。当亲密的共生关系产生一个新的“复合型”生物体时，两个基因组的后续进化都会受到影响。例如，叶绿体基因组所包含基因的数目不到自由生活的蓝藻基因组的 10%，很多原先的蓝藻基因已转移到植物的核基因组中，这些基因可能占拟南芥（*Arabidopsis*）蛋白质编码基因的 18%（Martin et al. 2002）。

一些互利共生为某一方或合作双方提供了新的潜能（Moran 2007）。例如，细菌的许多特征由噬菌体携带的基因进行编码；细菌及其他微生物与各式各样的多细胞生物构建了亲密的共生关系，尤其是缺乏合成必需氨基酸和维生素能力的动物。在吮吸树汁的同翅目昆虫（蚜虫、叶蝉、蝉及其他亲缘物种）中存在极端共生关系。植物汁液缺乏许多营养物质，包括必需氨基酸，所有同翅目昆虫都靠生活在特殊细胞（类菌体）中的细菌提供必需氨基酸。个别昆虫能携带多达 6 种共生体，几乎所有的植物和动物都带有各种各样的共生体，其作用很多都是未知的，但人们正通过不断研究来破解这些谜团。成百上千种真菌生活在叶子中，而成千上万种细菌——“人类微生物组”——居住在人体内，对人类产生各种各样或利或害的影响。要明确的一点是，在提到一个植物或动物“个体”时，应该包括其形式多样的共生体（Gilbert et al. 2012）。

竞争性互作的进化

至少有些时候，许多物种的种群密度会受到食物、空间或者筑巢地点等资源的限制。因此很多物种内部会发生资源竞争（种内竞争，intraspecific competition），如果不同物种利用的资源部分或全部相同，其间就会发生竞争（种间竞争，interspecific competition）。种间竞争主要有两方面的影响。首先，**竞争排斥原理**（competitive exclusion principle）认为，两个（或更多）利用完全相同资源的竞争性物种是无法长期共存的：其中一个物种会走向灭绝；其次，竞争会带来一种选择，促进在资源利用上的分化，该效应首先由达尔文提出，认为这是物种分歧的一个主要原因。现有大量证据表明，为应对竞争而发生的进化是适应辐射的主要原因之一（Schluter 2000）。

有些物种会为不可替代资源（nonsubstitutable resource，不能相互替代的资源）而发生竞争。比如，所有的植物都需要从土壤中获得氮（N）和磷（P），根

据 Peter Abrams (1987; 另见 Fox and Vasseur 2008) 的理论, 物种间对这些不可替代资源的竞争会使它们进化出比单独生长时更为相似的氮磷摄入比 (N:P), 原因在于理想氮磷摄入比就相当于生物对这些资源的需求比。如果摄入氮磷比小于所需氮磷比, 生长 (可假定为适合度) 会因摄入氮有限而受到限制, 所以选择就会倾向于选择能提高氮获得率的机制 (反之, 如果摄入比大于所需比, 该推理同样适用)。如果氮的供给量偏低而降低了摄入比, 那么对更高效氮摄入的选择就会产生; 如果一个具有更高效的氮摄入的竞争性物种侵入并降低了氮的供给, 一模一样的情况也会发生。前一个物种会因选择而提高氮摄入的效率, 向竞争性物种靠拢。遗憾的是, 迄今还没有人严格地验证该理论。

如果一种生物对某种资源的低消耗能够通过增加对另一种资源的消耗来补偿, 那么这种资源就是可替代的 (substitutable)。比如, 一只食肉动物可以吃几只小的猎物来代替一只大的猎物。在这种情况下, 如果一个基因型能消耗一种未被其他基因型完全利用的资源, 它就具有更高的适合度, 基因型频率也会不断增加, 直至数量大到将资源耗尽。这类依频选择维持着很多物种种群内部的遗传和表型变异 (Smith and Skulason 1996; Bolnick et al. 2003), 比如黑腹裂籽雀, 喙大小不同的鸟会吃不同类型的种子 (见图 12.15)。

假设有两种以种子为食的鸟, 其喙的大小变化都很大, 且两个物种的频率分布重叠很大, 因此大部分个体既要与同物种的成员竞争又要与其他物种的成员竞争 (图 19.21)。那么, 只要有类型丰富的资源, 有极端表型的个体 (如极小或极大的鸟喙) 会比那些更加“中间”的表型经历较少的种内竞争, 因为它们数量较少; 而且, 它们经历的种间竞争也会较少, 因为与其他物种消耗不同的资源。因此, 最极端的基因型往往有更高的适合度。这种密度依赖的分歧选择会导致两个物种在资源利用上进化出较少的重叠, 并且在表型分布上差异更大 (Slatkin 1980; Taper and Case 1992)。物种间为应对竞争而产生的分歧通常被称为生态特征替换 (ecological character displacement), William L. Brown 和 Edward O. Wilson (1956) 创造该术语来描述一种地理变异格局, 其中两个物种的同域种群比异域种群在某个特征上有更大差异。该术语也用于表示因竞争而导致的分歧过程。

Brown 和 Wilson 所描述的地理格局为进化分歧可以应对竞争提供了有力证据 (Taper and Case 1992; Schluter 2000)。比如, 在北美洲西北部的几个湖泊里, 有生殖上隔离的开放水域型和底栖型两种三刺棘鱼 (*Gasterosteus aculeatus*, 见图 18.9)。这些鱼体型不同 (为了适应栖息地)、口型以及鳃耙的数量和长度也不一样 (为了适应捕食不同猎物), 而其他湖只有介于中间类型的一种棘鱼 (Schluter and McPhail 1992)。

在加拉帕戈斯群岛以种子为食的地雀中, 鸟喙大小与这些鸟处理种子的效率相关, 这些种子在大小和硬度上都不同。加拉帕戈斯群岛的两种地雀是性状替换的一个著名案例: *Geospiza fortis* 和 *G. fuliginosa*, 其喙的尺寸在共存时比单独存在时差异要大 (图 19.22)。在一项长期研究中, Peter Grant 和 Rosemary Grant (2006) 观察了 Daphne Major 岛上 *G. fortis* 种群的性状替换过程。该物种在岛上没有竞争对手, 直到一种能食用大种子的大喙物种 *G. magnirostris* 移居于此并建立起庞大的种群 (图 19.23)。2004 年岛上发生旱灾, *G. magnirostris* 吃掉了大部分的大型种子, 而 *G. fortis* 种群则进化出相

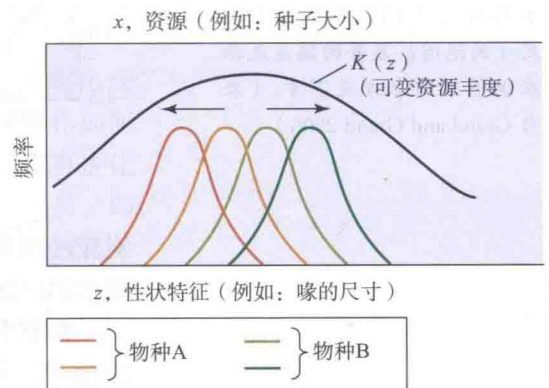


图 19.21 因竞争而产生的进化分歧模型。x 轴表示一个数量表型性状 (z), 如喙的尺寸, 这与资源的某些特质密切相关 (x), 如该表型获取食物的平均大小。曲线 $K(z)$ 表示大小上不同的食物的频率分布, 和由此得到的不同表型的纯种群的密度 z 。两个不同物种 (橙色和绿色) 最初在 z 上基本是重叠的, 因而在它们所依赖的食物上也是重叠的。每个物种中, 与其他物种成员重叠最少的那些表型, 经历的竞争更小, 因而适合度更高。两个物种的分歧选择将会改变它们的性状分布 (红色和深绿色), 从而出现较小的重叠。

图 19.22 加拉帕戈斯群岛上以种子为食的地雀在鸟喙尺寸上的性状替换。喙宽和每个种群最常食用种子的大小和硬度相关；箭头展示了平均喙宽。(A) 兄弟群岛 (Los Hermanos) 只有 *Geospiza fuliginosa*；大达夫尼岛 (Daphne Major) 只有 *G. fortis*。(B) 在两个物种共存的圣克鲁兹岛 (Santa Cruz) 上，喙宽有很大不同。(来自 Grant 1986；照片由 Peter R. Grant 惠赠)

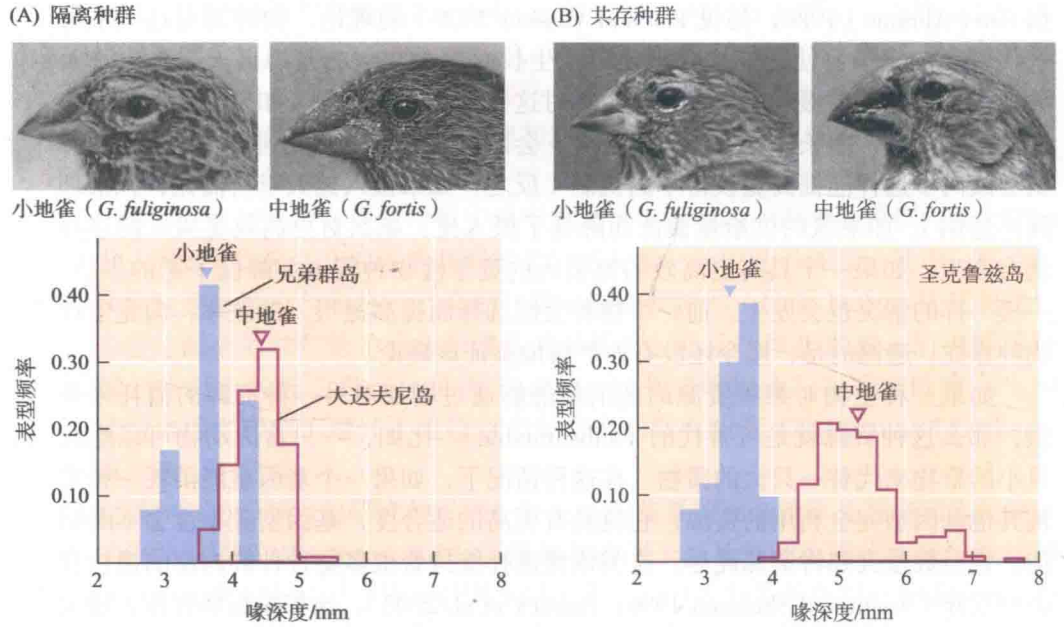
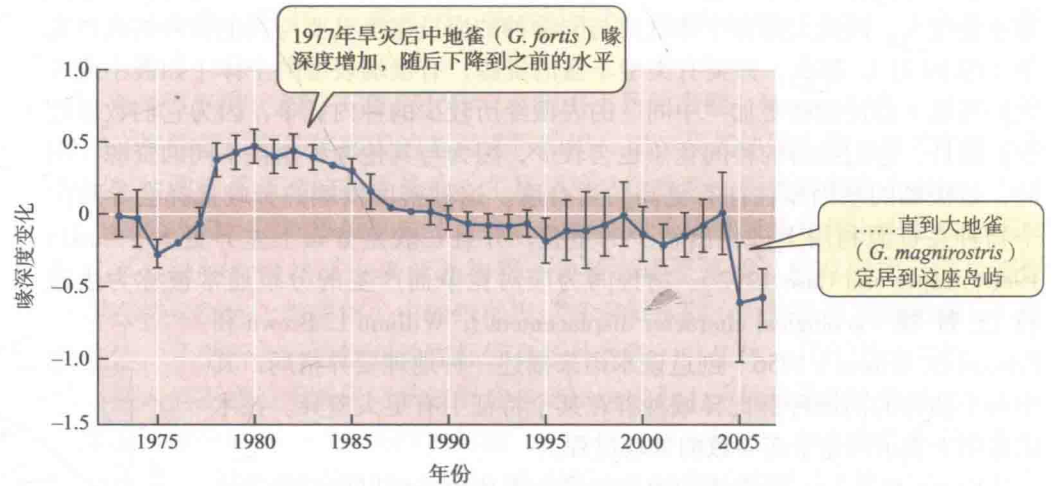


图 19.23 在大达夫尼岛上，*G. fortis* 平均鸟喙尺寸的历史变化。1977 年旱灾后，鸟喙变大，然后慢慢地变回到原先的尺寸，直到 2004 年旱灾，由于性状替换，鸟喙尺寸又变小。那时，具有大鸟喙的 *G. magnirostris* 入侵了这个岛屿并吃光了所有大型种子。深色阴影标记了 1973 年鸟喙平均尺寸的范围；显著的偏差表示在该范围的上方或下方。(来自 Grand and Grand 2006)



对较小的鸟喙，依靠取食那些大地雀不吃的小种子为生。鸟喙的这种变化是可以遗传的：2006 年的测量发现，小鸟喙幸存者的后代也具有小鸟喙。

性状替换的概念还可拓展到许多通过进化得以分割资源的物种中（生态位分化，niche partitioning）。进化生态学的先驱 Robert MacArthur 和 Richard Levins (1967) 曾运用数学模型预测，共存的物种可能会在诸如种子大小或猎物类型等平均资源的利用上进行空间上的均衡，形态适应性会反映这些生态差异。很多例证与这一预测相符 (Schluter 2000)。例如，在以色列同域分布的猫中，性别之间和物种之间在用来捕杀猎物的犬齿大小上的差异比随机预测的要更小，犬齿大小差异被认为反映了这些猫捕获猎物平均大小的差异 (图 19.24；Dayan et al. 1990)。

生态释放 (ecological release) 是另外一种地理变异格局，其中一个物种或种群在单独存在时会比在与竞争对手共存时在资源利用和相关表型性状上表现出更大的变异。生态释放通常是岛屿种群的特征。比如，在太平洋 Cocos 岛（位于加拉帕戈斯群岛东北部）上只有一种地雀，其个体的饮食和觅食方式都不相同，因

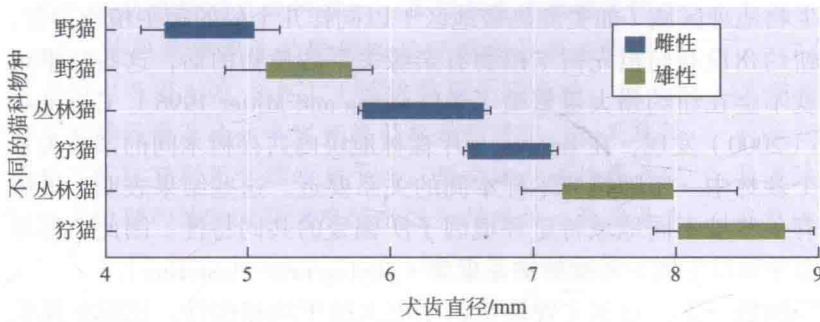


图 19.24 由于对食物的竞争，多个相关捕食者之间能由于性状替换呈现出一种非随机的、等距离性状间隔。在以色列同域分布的三个猫科物种之间、相同物种的不同性别之间，犬齿的大小都不相同。这些差异被认为是对平均大小不同的猎物产生的适应。这些物种是：野猫 (*Felis silvestris*)、丛林猫 (*F. chaus*)、狞猫 (*F. caracal*)。(来自 Dayan et al. 1990)

此与分布在地雀种类众多的加拉帕戈斯群岛上的亲缘种相比，该种具有更广泛的饮食结构 (Werner and Sherry 1987)。同样，相较于其他啄木鸟共存的大陆性物种，加勒比地区 Hispaniola 岛上唯一一种啄木鸟在喙长和舌长上展示了更大的两性差异，而且不同性别的鸟在觅食地点和方式上也有不同。竞争的缓解将产生生态释放，会加速物种形成和多样化的速率。化石中所记录的生物多样性表明，当一个既存类群灭绝时，生态机会往往会促进宏进化尺度上其他进化分支的出现 (见图 7.18)。

有些物种不仅仅通过消耗资源进行竞争，还进行干扰竞争 (interference competition)。在这类情况下，个体会通过攻击性行为 (对许多动物而言) 或通过诸如释放毒素等其他方式 (对某些植物、真菌和细菌而言) 来压制竞争者或把它们从资源利用者中排挤出去。因此，可能存在针对竞争能力的选择压 (Gill 1974)。例如，与九刺鱼 (*Pungitius pungitius*) 同域分布的溪刺鱼 (*Culaea inconstans*) 种群就进化出了更强的攻击性 (Peiman and Robinson 2007)。干扰竞争会导致一些物种被排斥甚至灭绝 (Mack et al. 2000)。

进化与群落结构

是什么因素决定哪些物种能在一个局域群落 (如森林或湖泊) 中一起出现呢? 生态学家已经建立了清楚的理论，如竞争排斥原理，它描述了种间互动如何影响物种的入侵和共存。但毋庸置疑的是，想要充分了解群落结构还需要有进化的视角 (Cavender-Bares et al. 2009)。首先，局域群落的成员是一批潜在成员，即更大区域范围内 (如北美东南部) 物种的一个子集。这些物种属于不同的进化分支，或许在遥远的过去从该地区起源或从其他地方传播到该区域，并且随着时间的推移，这些分支在物种数量和差异性 (多样性) 上有所增加或减少。因此，生物地理历史和过往物种形成、适应和灭绝的式样都在当下留下了印记 (Webb et al. 2002; 见第 6 章和第 7 章)。

局域群落的潜在成员是被“过滤”出来的，首先通过诸如温度或所需资源 (例如植食昆虫对特定宿主植物的需求) 等环境因素，其次根据与其他定居物种共存的能力。那些影响一个物种能否通过这种过滤的特性都有其进化的历史，其中一些特性在系统发生上很保守 (见第 6 章第 149 页): 例如仙人掌 (仙人掌科) 通常最适合在干燥的环境里生长，而 *Blepharida* 属的叶甲虫吃裂榄属 (*Bursera*) 植物的叶子 (见图 19.5)。由于这个原因，有些分支的成员可以在任一生态境或地区出现 (图 19.25)。例如，加利福尼亚州沿海的灌丛植被很大部分由起源于其他地方且具有能“预适应”加利福尼亚州干燥夏天特质 (如小而厚的叶片) 的植物分支汇集而成 (Ackerly 2004); 纽约州几乎每一种叶甲及其同属亲缘种，分别在

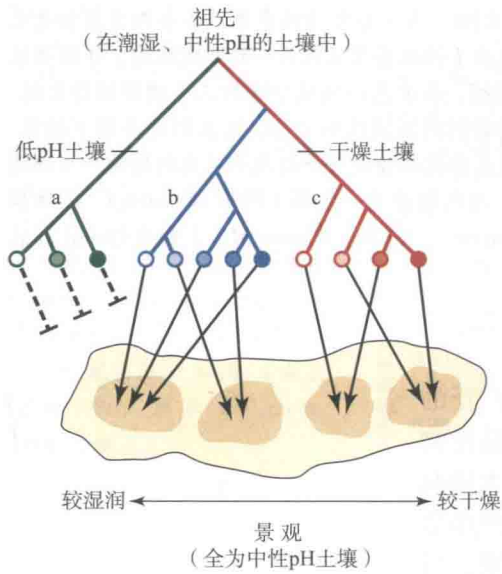


图 19.25 影响生态群落中的成员间系统发生关系的可能因素。该系统发生描述了一种假想的植物进化支，其祖先能适应中性 pH 的潮湿土壤。在其现生后代中，一个进化支 (a) 能适应酸性土壤 (现在也已在酸性土壤中被发现)，另一支 (c) 则与干燥土壤相关。在一个同时有较湿和较干地点却缺少酸性土壤的地带，并没有发现 a 分支。较干地点一般会分布 c 分支物种，而较湿地点则会分布 b 分支物种；环境起着过滤器的作用，带来通过生境划分的系统发生聚类。但每一进化支上的物种多样性也会引起近亲物种间强烈的竞争与排斥，所以近邻物种会呈现系统发生过度发散：就像在物种的随机样本中可能发现的那样，它们并没有相近的亲缘关系。

其他生物地理区域 (如美洲热带地区) 以同样几个科的宿主植物为食，如果纽约州没有与祖先宿主植物有亲缘关系的植物的话，这些叶甲很可能就不会在纽约州大量繁殖了 (Futuyma and Mitter 1996)。Campbell Webb (2000) 发现，在 Borneo 一片森林地块内共存树木间的亲缘关系比整个森林中一组随机树木样本间的关系要近。这些结果表明，近缘种享有一些被不同地域特定环境因子所偏爱的共同特性。因此，环境过滤会导致以生境为基础的谱系聚集 (phylogenetic clustering)。

但回想一下，达尔文曾认为由于更大的平均相似性，比起亲缘关系疏远的物种，近缘种之间更容易产生激烈的竞争。Jeannine Cavender-Bares 及其合作者 (2004) 发现，总是在局域群落中一起出现的栎属 (*Quercus*) 植物是两个不同进化分支的成员。这些结果表明，尽管环境过滤对在表型上差异明显的进化分支起作用，但近缘种亦会因为共性太多而不能共存 (见图 19.25)。由此产生的式样被称为谱系发散 (phylogenetic overdispersion)，这些物种可能会争夺相同的资源，或通过共同的敌人进行互动。例如，Webb 等 (2006) 发现在 Borneo 森林里，幼苗的存活率越高，其与邻近树木的亲缘关系就越远。可能的原因是，如果一棵幼苗与生存在附近的植物亲缘关系越近，这棵幼苗就越可能受到邻近植物携带的某种真菌或植食动物的攻击。有人利用该假说 (并有其他证据支持) 来解释为什么在热带雨林中有大量共存的树种 (Janzen 1970; Connell 1971)。同理，在系统发生上多样性较大的植物群落与多样性较小的群落相比更不容易受到非本土植物的入侵 (Gerhold et al. 2011)，非本土植物与当地定居物种的亲缘关系越远，入侵的可能性就越大 (Strauss et al. 2006)。

物种相互作用快速和持续的进化改变以及漫长演化历程的系统发生遗留物都对物种的分布、动态和互动产生影响，并且有助于解释那些生态学面对的格局。进化和生态二者都只有相互参照才能被充分理解。

小结

1. 协同进化是两个或两个以上物种通过相互作用而产生的互惠的进化改变，物种对相互作用的适应也可能是单向而非相互的。

2. 系统发生研究能够帮助理解种间关联的历史，以及它们是否协同分化或彼此相互适应。某些共生和寄生生物的系统发生式样与其宿主的系统发生式样一致，表明协同成种过程的发生；但在其他情况下，并未出现这种系统发生式样，意味着宿主谱系发生了更替。

3. 捕食者与被捕食者、寄生者与宿主之间的互动所引发的协同进化在理论上可导致一场持续的进化军备竞赛、一种稳定的遗传平衡和遗传组成上的无限波动，甚至灭绝。在捕食者和被捕食者的互动中有许多有趣的

适应性行为，包括警戒态和拟态。

4. 寄生生物 (包括病原微生物) 可能进化出更强也可能更弱的毒性，取决于多种因素，包括毒性和寄生生物繁殖率之间的相关性、寄生生物在宿主间的传递式样 (垂直或水平)、宿主是被单个还是多个寄生生物基因型的感染等。寄生生物不一定朝着对其有利的方向进化。

5. 对互利共生最恰当的描述就是相互剥削，选择偏爱那些在得到回报的同时还为其他物种提供益处的基因型。因此，有利于寄生生物产生低毒性的因素，如垂直传递，同样也有利于互利共生的演化。当“欺骗”占据优势时，互利共生是不稳定的；只有当每个同伴得到

好处的同时也给对方提供好处，互利共生才是稳定的。

6. 种间竞争带来的进化回应可能会导致在资源利用方面以及有时在形态上（性状替换）的分歧。然而，对不可替代资源的竞争则可能引起趋同进化，如果选择提升了获取可利用资源的竞争力，那么这种选择就会促使竞争力弱的物种变得更有侵略性和排外性。竞争是生

态多样化的原因。

7. 持续的进化和系统发生的延续都能影响到究竟是哪些物种能在局域生态群落中共存。系统发生上保守的性状可能会面临环境的过滤，从而出现某个生境中聚集着许多系统发生上不同的物种；相反，近缘种则可能在系统发生上比较远。

重要术语

竞争排斥原理 competitive exclusion principle

生态释放 ecological release

生态特征替换 ecological character displacement

协同进化 coevolution

延伸阅读推荐

J. N. Thompson 在 *The Geographic Mosaic of Coevolution* (University of Chicago Press, Chicago, 2004) 一书中，阐述了协同进化的多个层面并给出了大量案例。在由 C. M. Herrera 和 O. Pellmyr 主编的 *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (Blackwell Science, Oxford, 2002) 中，不少杰出研究者发表了以动植物相互作用为主题的文章。

M. E. J. Woolhouse 及其同事在“Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts” [*Nature Genetics* 32: 569-577 (2002)] 一文

中，提出了关于寄生生物和宿主协同进化的著名观点。S. A. Frank 的“Models of parasite virulence” [*Quarterly Review of Biology* 71: 37-78 (1996)] 一文是研究这一问题的绝佳切入点。

D. Schluter 的 *The Ecology of Adaptive Radiation* (Oxford University Press, Oxford, 2000) 对生态相互作用演化及其在多样化中的作用进行了广泛讨论。J. Cavender-Bares 等发表的“The merging of community ecology and phylogenetic biology” [*Ecology Letters* 12: 693-715 (2009)] 对该主题进行了很好的综述。

问题和讨论

1. 特定的寄生生物与其宿主之间的协同进化是如何被其他寄生生物的出现而影响的呢？

2. 如何通过捕食者与被捕食者或寄生者与宿主的系统发生分析来确定是否存在协同的进化军备竞赛？

3. 一个树种的世代时间可能要比许多植食昆虫或寄生真菌长 50 至 100 倍，所以其进化的潜在速率会更缓慢。为什么世代较长的树种或其他生物没有因为其天敌进化得更快而灭绝？

4. 设计几个实验，以确定更强的毒性是否对一个水平传递的寄生生物和一个垂直传递的寄生生物来说是有利的。

5. 你有没有想过，诸如金黄色葡萄球菌 (*Staphylococcus aureus*) 或引起艾滋病的 HIV 病毒等传染性病原体进化出更强或更弱的毒性？为了做出最准确的预测你需要知道什么？为了得出答案，你可能需要阅读一些有关病原体生物学方面的资料。

6. 有些学者认为捕食者的选择可能有利于植食昆

虫对宿主专化（如 Bernays and Graham 1988）。这是怎么发生的呢？比较物种间生态位差异的式样，其可能是由于资源竞争发生捕食式样进化的结果。

7. 提出一个假说来解释大彗星风兰 (*Angraecum sesquipedale*) 为什么有超长花距及其授粉昆虫为什么有长口器。为什么授粉昆虫的口器会与花距的长度相匹配？为什么它们都进化得这么长？尽管上述原因相当明显，你将会怎样去验证你的假说？

8. 令人惊讶的是，有些兰花能成功地欺骗昆虫去与自己的花“交配”，这些明显没能把花和其雌性同类区分开来的昆虫是否在适应上失败了？若是，如何解释这种失败？

9. 在简单的生态模型中，如果两个资源有限的物种需要利用同样的资源，它们就无法稳定地共存。由于物种间竞争过于相似会引起灭绝或排斥，能共存的物种在资源利用上应是不同的。因此，能共存的物种应具有差异，或因纯粹的生态过程而出现“分选”，或因竞争

而产生进化分歧。怎样才能区分是哪个过程导致了所观测到的式样(见 Losos 1992)?

10. 假设在携带近缘共生生物的近缘宿主物种中, 一些组合的关系是互利共生的, 在另一些组合中是寄生

的。你怎样(a)判断具体是哪个;(b)确定进化改变的方向;(c)确定相互作用的改变是共生生物、宿主还是两者同时发生进化所带来的改变?

(李耕耘、杨继译, 葛颂校)

基因和基因组的进化

从公元前4世纪的亚里士多德时代到达尔文、赫胥黎和欧文所在的19世纪，生命的多样性和历史研究聚焦在形态学和少量的行为学。直到20世纪后半期，对不同物种的基因、分子和全基因组进行比较才成为可能，从而使科学家们能够在基因流和遗传漂变等种群过程的背景下了解不同物种间的进化关系。分子生物学对进化生物学的影响如此之深刻以至于人们很难想象进化生物学还会在方法学和概念上再次经历类似的转变。而基因组学工具——一套可以描述为放大的分子生物学技术——正在产生这样的影响。如同蛋白质电泳和DNA测序之于20世纪的进化生物学，基因组学在给予21世纪的进化生物学众多答案之时也提出了许多问题。

今天，对生物进行全基因测序已经变得十分平常，无论该物种是一个具有二百万碱基对（million base pair, Mb）基因组的古细菌，还是一个具有二、三十亿碱基对（billion base pairs, Gb）基因组的脊椎动物。在撰写本章之时，基因组被完全测序的微生物物种已有几千个，而已有完整基因组序列的物种分布于生命之树的各个分支：许多真核生物病原体；酵母；多种线虫，如秀丽隐杆线虫（*C. elegans*）；一种海胆；一种被囊动物；多种昆虫（特别是果蝇）；很多植物，包括水稻、香蕉和模式生物拟南芥；一些哺乳动物、鱼类及鸟类。在写到这里的时候，达尔文雀的一个物种——激发达尔文及他的自然选择理论的一种鸟类——的全基因组已被放在网上供科学界免费下载和分析。

这是多么幸运啊！生物学家现在可以同时对上百个基因进行详细的种群遗传学研究，比较相同或不同染色体上基因的进化轨迹。然而，我们也了解到，序列只是我们理解和使用基因组的开始。基因组在基因、染色体及全基因组重复方面的层级复杂性正被慢慢揭开。DNA元件百科全书（Encyclopedia of DNA Elements, ENCODE）计划的首批研究成果于2012年发表（ENCODE Consortium 2012），其中包括人类基因组中转录、调控和表观遗传活动的几乎所有类别（图20.1）。大量的实验方法正在为基因组尤其是非编码区的实际功能产生更大数量级的新证据。这些实验证据可以同时为生物医学和进化生物学提供丰富的信息资源，而这些额外的基因组细节正在使研究者进一步了解基因组与生物进化之间的种种联系。

比较基因组学（comparative genomics）——全基因组的比较研究——开始于不到20年前，对复杂真核生物基因组的研究大约始于10年前。比较基因组学的研究范围已经从模式物种，如小鼠和果蝇，以及与健康问题直接相关的物种，如疟原虫（*Plasmodium falciparum*）及其宿主冈比亚按蚊（*Anopheles gambiae*），向适合于解决不同进化问题的物种扩展，甚至扩展到了已灭绝的物种和病原体，如在14世纪黑死病时期曾让欧洲人备受磨难的鼠疫耶尔森菌（*Yersinia pestis*）（Bos et al. 2011）。使用RNA转录本测序技术，可以对不同生理或行为状态下生物体中

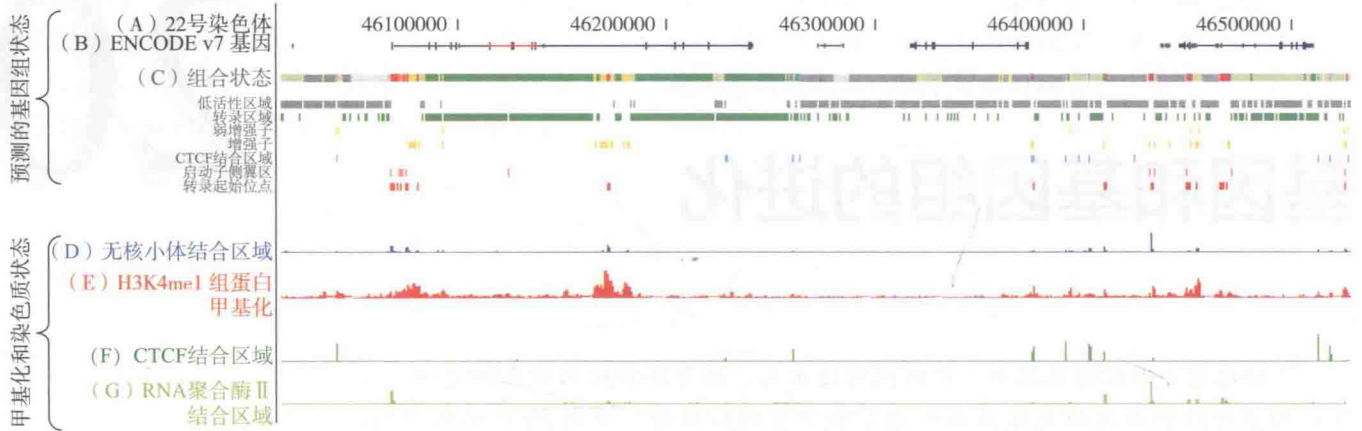


图 20.1 ENCODE 计划。这里显示的是在一种被称为 GM12878 的特殊细胞中，人类 22 号染色体上一段长 507 000 碱基对的区域，以及该段基因组所处的各种状态（为简单起见，这里只显示了 ENCODE 计划追踪的一部分状态）。着色的每一行对应一个不同类型的基因组状态。这些状态包括不同类型基因组修饰的有无、转录因子结合位点、甲基化位点、转录起始位点、增强子区域以及异染色质区域。(A) 22 号染色体的基因组坐标；(B) 基因，其中方框表示外显子，细线表示内含子；(C) 基于下面七行基因组状态的组合分布，显示特定位置上染色体的复合状态。(D) 蓝色显示可以转录的区域，以无核小体为判断标准。异染色质不太可能被转录因子结合，因而不大可能被表达。(E) 红色显示某一相关组蛋白甲基化（与基因表达状态相关的一种修饰）对应的基因组状态。(F) 深绿色显示 CTCF 转录因子结合位点的富集区域，该蛋白调控很多基因组进程，包括基因的转录和染色质结构。(G) 淡绿色显示 RNA 聚合酶 II 结合的区域，该酶是催化从基因组向 RNA 转录的一个关键酶。（来自 ENCODE Consortium 2012）

成千上万个基因的表达情况进行检测，从而使我们可以研究基因表达的进化（见图 8.15）。比较基因组学不仅有望更为详细地完善生命之树，还使我们能够将基因功能与表型联系起来，并追踪基因在物种内进化和物种间移动的轨迹。

基因组的参与者和进化过程

技术的快速革新和分子水平的新发现揭示了大量影响基因组进化的新分子和分子过程及其在发育过程中的优化。例如，RNA 编辑是一个最近被发现的生物学过程，能够改变基因的 mRNA 序列，这种改变常常能够修复 DNA 序列中提前出现的终止密码子或其他缺陷；发生在微生物不同物种之间甚至脊椎动物之间的水平基因转移也比以前认为的更加普遍。成套的新型分子正在被发现，如我们现在知道的对发育与表型变异至关重要的各种短 RNA 分子，正从根本上改变着人们对基因调控与表达的功能意义的传统观念。新近发现的 microRNA（约为 22 碱基对的 RNA 序列，结合到 RNA 转录本上并阻止其翻译为蛋白质）就代表了这样一类新基因组分子。这些多样性很高的序列——有的在基因组中多达 1 000 种、近 50 000 个拷贝——在基因调控和发育过程中执行重要的功能（Bartel 2004）。microRNA 现在也引起了进化生物学家们的关注。例如，Wheeler 及其同事研究了后生动物 microRNA 的多样性。通过收集后生动物多个谱系的 microRNA 序列，他们确认，前人从模式生物基因组序列比较中得出的一种证据还不太充分的结果是可靠的，即从后生动物的祖先到其各个衍生支系 microRNA 逐渐积累的迹象很强，而且 microRNA 一旦出现就倾向于在后生动物基因组中保留下来并整合到基因调控网络中（图 20.2）。

随着人们发现基因结构、重复方式、基因剪接方式和调控关系等方面存在大量不可思议的多样性，基因本身的定义也经历了彻底的修正。基因的传统定义认为它是氨基酸序列的模板，强调其所承载的信息，现在一些生物学家则将基因视为一个“计算模块”。

科学家们面临的一个关键问题是：人类基因组和其他基因组中有多大比例是有功能的。真核生物基因组中的非编码 DNA 序列远比原核生物基因组中的多。例如，人类基因组仅有 1.5% 为蛋白质编码序列，而且每个基因的大部分（达 95%）都是由内含子组成。数十年来，人们一直以为脊椎动物基因组中基因编码区之外的绝大部分区域因不编码蛋白质是“垃圾 DNA”；基因组的大部分组分似乎来源于重复 DNA，如转座因子（TE），它们常常破坏而不是增强基因的功能。

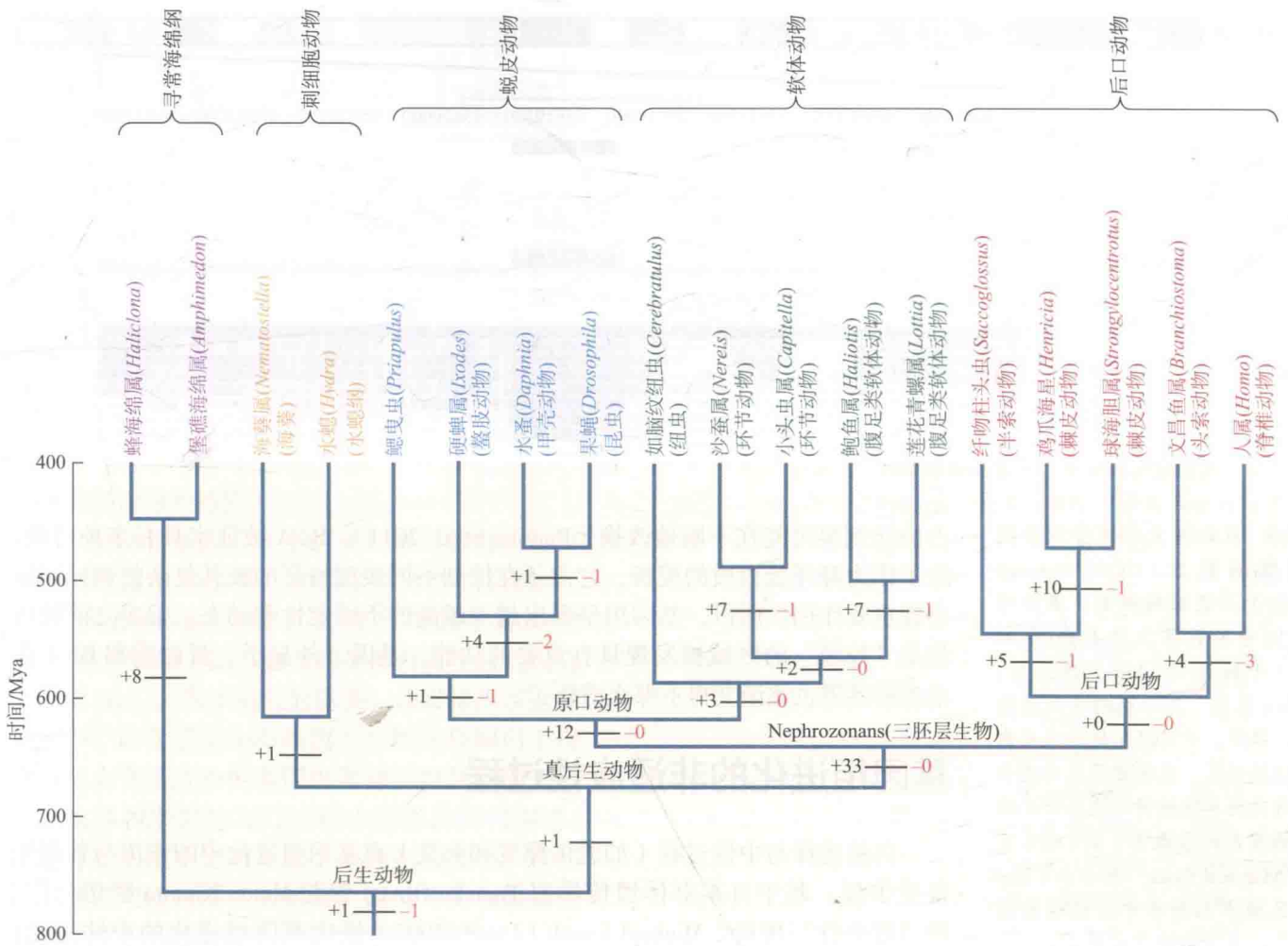


图 20.2 后生动物进化过程中 microRNA 家族的持续获得。分支旁边的数字表示可确认 microRNA 家族的增加 (黑色) 或丢失 (红色)。一旦被获得并整合到基因调控通路中, microRNA 家族就倾向于在基因组中保留下来。因此, microRNA 家族的丢失没有获得那么普遍。(来自 Wheeler et al. 2009)

总之, 科学家们无法对许多“基因沙漠”给出明确的功能注释。

一些研究结果已使科学家们改变了这些观点。例如, 我们现在认为基因之外的很多区域是有功能的, 因为它们在物种间具有很高的保守性。超保守元件 (ultraconserved element) 是在不同物种间, 甚至在人和鱼这样的远缘物种之间高度保守甚至完全一致的非编码区域, 它们常常远离任何一个基因, 但被认为对一个或多个基因具有调控功能; 然而, 大多数超保守元件的功能仍然是未知的 (图 20.3)。科学家们估计, 人类基因组的 3%~5% 进化缓慢, 足以被认为具有重要功能, 尽管它们仅占基因组的很小一部分, 但其在基因组中比编码区所占比例还高。相比之下, ENCODE 计划已经确定人类基因组的 80% (包括很多非蛋白质编码 DNA) 都能转录为 RNA。基因组进化研究的不同方法对基因组中有功能区域所占的比例给出了不同的结果。当然, 我们不能将基因组中有功能的部分仅仅等同于那些在物种间高度保守的区域, 因为很多适应性进化的基因组区域, 如免疫系统的基因, 其进化速度非常快, 因而保守性也快速降低。此外, 我们也不能将基因组中有功能的部分简单地等同于能被转录为 RNA 的区域, 因为一些转录的区域可能只是转录噪音。一些转录但并不翻译的区域已被证实在细胞调控和基因转录与配置方面发挥着作用, 所以认为这些区域没有功能的说法也就不那么有说服力了。尽管如此, 目前仍不清楚基因组中到底有多大比例在功能上是重要的——可能是介于 3% (保守的最小比例) 和 80% (转录的比例) 之间的任意数值, 这样宽泛的范围在很大程度上反映的是不确定性, 而且基因组中功能区域所

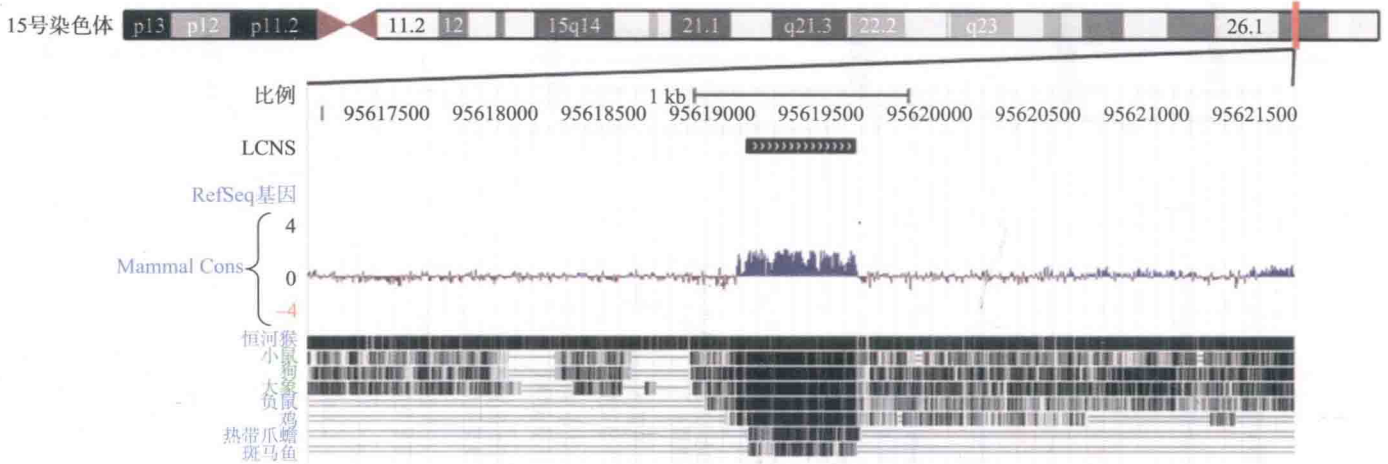


图 20.3 从加州大学克鲁兹分校基因组浏览器 (UCSC Genome Browser) 上获得的截图, 显示对人类 15 号染色体上约 4 000 个碱基对 (千碱基对, kbp) 的分析。“RefSeq 基因”显示编码蛋白质的区域; 显然, 这里显示的区域不靠近任何编码区。底图显示在人类和左边所列的其他物种之间保守 (用垂直的黑色线条表示) 的 DNA 片段。“Mammal Cons”表示在 4 kbp 长的区域中相对于中性模型的保守水平; 该区域除了标记为 LCNS (长保守非编码序列) 的 500 bp 长的片段外, 并非很保守。(来自 Janes et al. 2010)

占的比例很可能在不断地改换 (Pouting et al. 2011)。RNA 被证实具有多种功能, 除了作为翻译蛋白质的模板, 它们还在控制不同表型特征的极其复杂的调控网络中起重要作用。所以, 基因组呈现出越来越高的不固定性和动态: 很多之前被认为是“垃圾”的区域被发现具有重要的功能, 基因、外显子、蛋白质和 RNA 转录本的界限也逐渐变得不那么清晰了。

基因组进化的非适应性过程

自然选择与中性过程 (如遗传漂变和突变) 在基因组进化中的作用与普遍性备受争议。基于日本群体遗传学家 Tomoko Ohta (曾与 Motoo Kimura 密切合作) 的“近中性”理论, Michael Lynch (Lynch 2007) 提出基因组进化的中性理论, 都强调遗传漂变能够使轻度有害或者非适应性的突变在进化的谱系中固定下来 (见第 12 章)。Lynch 认为各种各样的基因组特征 (如较大的基因组、内含子、转座因子、大量的非编码 DNA 以及诸多的氨基酸替换) 最初可能并不会增加生物的适合度, 它们之所以能够在谱系中固定下来并非由于适应性过程, 而是由于相反的原因: 在小种群中, 强烈的遗传漂变使适应性进化不能起到有效的作用, 反而使有害突变更容易固定下来。例如, Lynch 认为遗传漂变可以解释基因组在大小上丰富的多样性——从仅有几千个碱基对的病毒到具有几百万碱基对 (megabase) 的植物和其他真核生物。由于病毒和细菌的种群极大, 自然选择能够轻易地固定那些略微有益的突变, 例如去除非必需 DNA 的突变。相比而言, 体型较大的生物, 其有效种群较小, 倾向于具有较大的富含转座子或者转座子残余物的基因组。因为在有效种群较小的谱系中, 自然选择无法清除频发的有害突变, 从而使这些基因组碎屑能够存留下来。

Lynch 的理论很重要, 因为它尝试为我们所观察到的众多基因组特征 (或大或小) 提供总体的解释。应用该理论时, 需要斟酌那些很可能有害的突变类型, 因为在较小的种群中正是这类突变更容易被固定下来, 形成我们所观察到的总体趋势。例如, Kuo 等 (2009) 基于种群遗传数据分析发现, 有效种群较小的细菌谱系其基因组较小 (图 20.4), 他们认为细菌对其基因组中的缺失具有固有的偏好, 而且这些缺失在有效种群较小的细菌谱系 (如专性共生细菌) 中更频繁地被固定下来。该结论进一步说明, 基因组的缩减 (而非增加) 在细菌中略为有害, 但通过漂变被更迅速地固定下来, 致使其基因组大小的进化趋势有别于整个生物

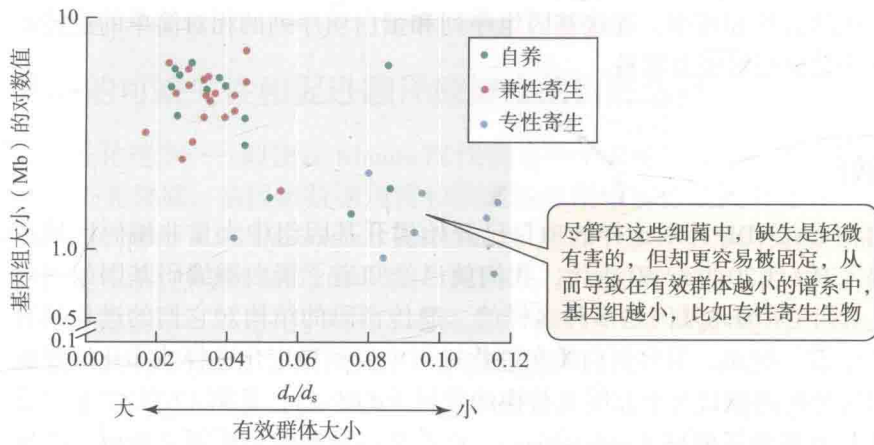


图 20.4 细菌基因组大小和有效种群大小之间的关系。每个点代表一种自养、兼性寄生或专性寄生的细菌。纵坐标为基因组大小（以兆碱基为单位）的对数值，横坐标为有效种群大小的指标，即蛋白质编码区域非同义/同义替换比 (d_n/d_s)。 d_n/d_s 值被用来衡量在理论假设下有效种群的大小。该理论假设是，DNA 的非同义替换是略微有害的，因而更可能通过强烈的遗传漂变而非自然选择在种群中固定下来。因此，更小的种群倾向于在横轴的右边出现。基因组大小随着种群大小的增加而降低，该数据的趋势乍看似乎与 Lynch 的理论相悖。但是，如果 DNA 缺失代表了自发突变的主要类型，且是略微有害的，那么至少在组间，该趋势与 Lynch 的理论是一致的。（来自 Kuo et al. 2009）

界所观察到的大趋势。

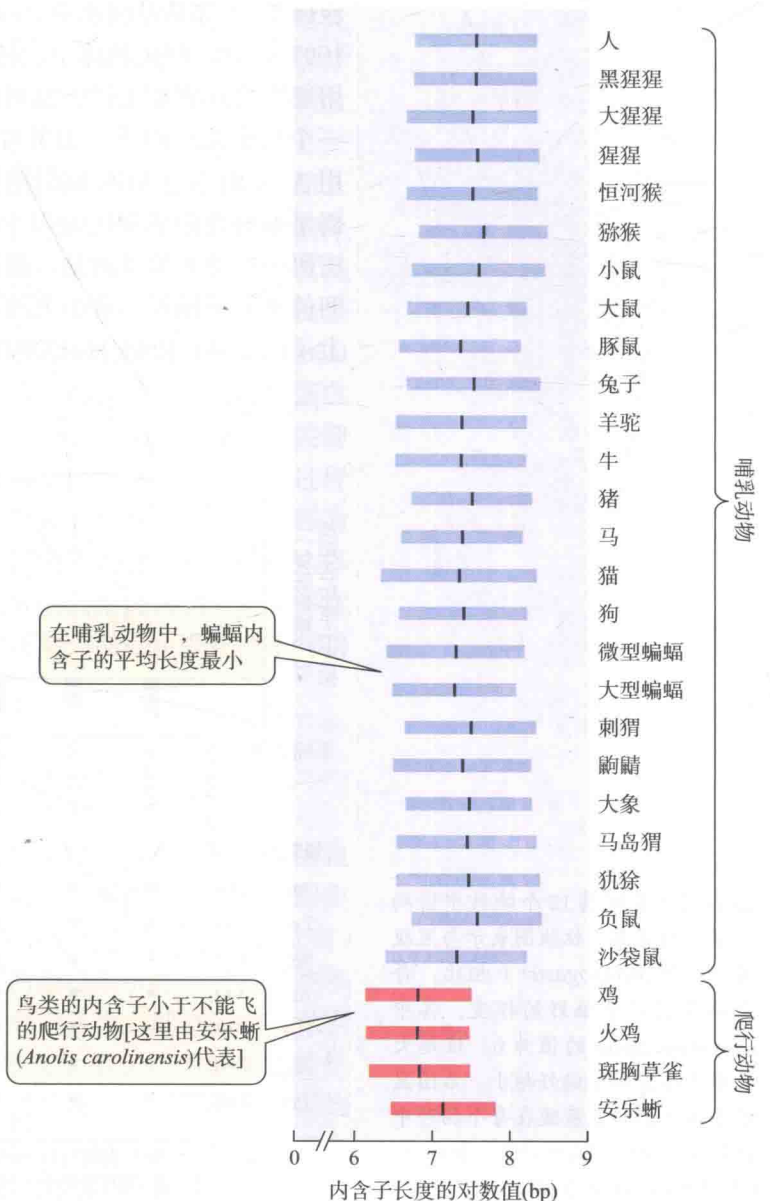
羊膜动物基因组大小的变异难以解释为种群大小的非适应性结果。利用全基因组扫描技术，Zhang 和 Edwards (2012) 发现会飞的羊膜动物（即鸟类和蝙蝠）比不会飞的类群具有更短的内含子（图 20.5）。基于前人的猜测，作者提出在这些支系中，内含子变小不是因为自然选择倾向于保留小的内含子或小的基因组本身，而是倾向于减小细胞容积来促进飞行过程中所需的高代谢率。细胞容积的减小进而压低了基因组的大小。这些数据难以用遗传漂变来解释，因为鸟类和蝙蝠的有效种群并不都比其他爬行类和哺乳类小。

Lynch 的理论还未被广泛验证，但人们正从基因表达调控到突变式样与速率等多个不同的角度对其进行研究。不论结果如何，正如 Kimura 的中性分子进化理论一样，Lynch 的理论为研究基因组结构和多样性的起源提供了一个重要的出发点，也让基因组科学家了解到种群遗传学理论对于理解基因组进化的重要性。

蛋白质进化的速率和模式

我们在第 10 章中看到，中性理论预测，基因受到的功能约束越强，其进化速率越低。随着一些特定生物各类基因组数据的获得，如转录物组 (transcriptome, 包括一个生物体或某种组织中所有表达的基因组)，科学家们已经能够更详细地研

图 20.5 哺乳动物（蓝色）和爬行动物（红色）飞行能力与内含子平均长度的关系。每个物种中内含子的平均长度以一条黑色实心垂直线表示，置信区间用带颜色的条块表示。（来自 Zhang and Edwards 2012）



究蛋白质进化的式样和速率。连接基因组序列和蛋白质序列的相对简单的遗传密码，使得这些尝试变得更为容易。

密码子偏好

尽管诸如 ENCODE 计划这样的项目已开始揭开基因组中大量非编码区域蕴含的“密码”，但自 20 世纪 60 年代，我们就已经知道了蛋白质编码基因的密码（见图 8.2）。蛋白质编码基因是多种多样的，遗传密码的结构对它们的进化具有重要的调节作用。例如，很多蛋白质在进化过程中受到稳定化选择或净化选择的作用，其同义替换的数目大于非同义替换的数目 ($d_n/d_s < 1$ ；见第 12 章)。蛋白质编码基因还具有**密码子偏好** (codon bias)，指对某一氨基酸不同同义密码子的使用频率偏离了均等频率。例如，精氨酸由 AGA 和 AGG 两个密码子编码。零假设是对一个给定的氨基酸，其所有密码子应以相同的频率被使用，但密码子的使用往往是不均匀的，某个密码子的使用频率常高于其他密码子。

一个特定的氨基酸由哪个密码子编码与基因的总碱基组成有关。所以在线粒体 DNA 和核基因组中，GC 含量高的基因倾向于使用 G 或 C 结尾的密码子 (Li 1997)。在一些生物体中，转移 RNA (transfer RNA, tRNA) 的丰度与密码子的使用频率之间有相关性，这可能是一些案例中密码子偏好的原因。每个 tRNA 对应一个特定的密码子，如果对应于 AGA 的 tRNA 远多于 AGG 的，那么一个基因使用 AGA 而不是 AGG 编码精氨酸会使该基因的表达更快更有效。通常情况下，密码子偏好性强的基因倾向于高表达，并使用那些丰度最高的 tRNA 所对应的反义密码子。令人惊讶的是，最近对果蝇多个物种的全基因组比较发现，不同物种之间的密码子偏好性有很大的不同，这种差别一致出现在同一基因组的数百个基因上 (图 20.6；Clark et al. 2007)。

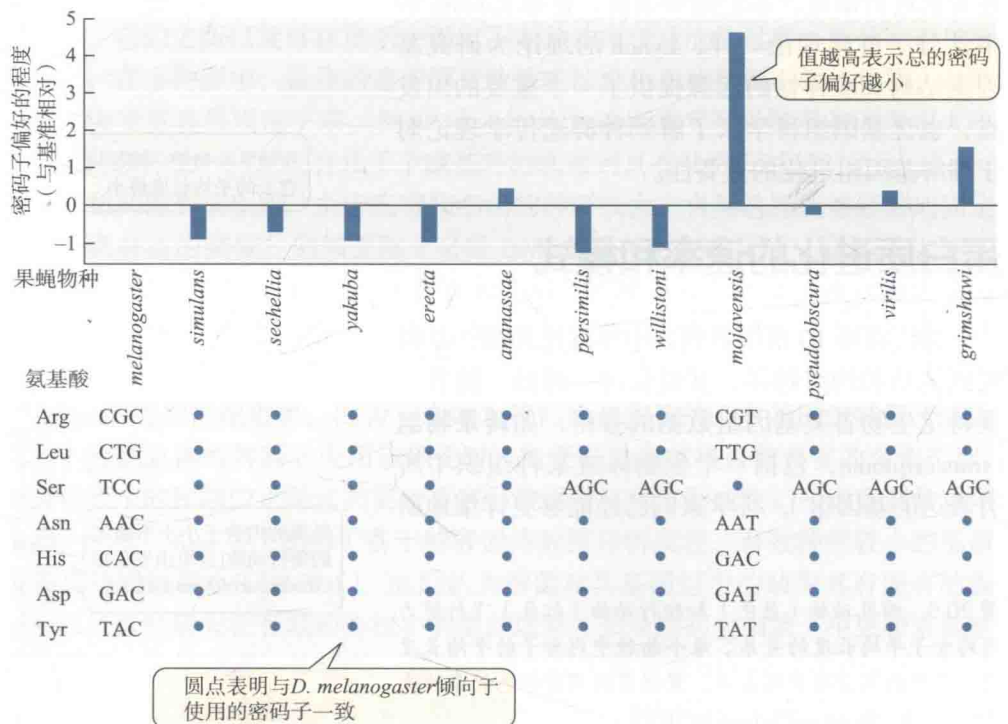


图 20.6 果蝇属 12 个物种中密码子偏好的范围。柱状图表示与黑腹果蝇 (*D. melanogaster*) 相比，每个物种密码子偏好的程度，其中 *D. melanogaster* 的值为 0。值越大表示整体密码子偏好越小。右图显示左侧列出的氨基酸在每个物种中使用最多的（“偏好的”）密码子。（来自 Clark et al. 2007）

基因的可缺失性和促进翻译稳健度的自然选择

进化速率——即使在 Kimura 时代也是一个关键问题——目前仍然是一个活跃的研究领域，基因组数据规模和类型的急剧增加更是大大促进了该领域的发展。酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 是首个进行全基因组测序的真核生物。我们现在不仅有酿酒酵母的全基因组序列，还有多种生理状态下所有基因表达水平的完整清单，以及几乎所有基因蛋白质丰度的多重测量数据。另外，对酵母基因组中的每个基因，我们还有一种度量**基因可缺失性** (gene dispensability) 的指标。基因的可缺失性是指当从基因组中删除某一基因时，酵母细胞的适合度不受影响的程度。出乎意料的是，一个特定基因被删除后细胞存活的能力与该基因的进化速率 (预期必需基因的进化速率低) 之间仅有微弱的相关性。这可能是因为酵母的适合度通常在实验室而非自然条件下测得，从而使基因可缺失性测量的精度不高 (许多小鼠的“敲除”系中缺少某种特定基因后似乎也能正常生活，也可能是因为仅在实验室估测适合度所致)。所以我们还不清楚一个基因的可缺失性与其进化速率之间的精确关系。进化速率与表达水平或蛋白质丰度反而显著地负相关。Drummond 和 Wilke (2008) 认为蛋白质的进化速率在很大程度上可以解释为自然选择阻止和避免在翻译过程中出现错义错误 (产生非同义密码子)，从而对编码高丰度蛋白质的高表达基因施加了最强的选择压力。

若某一基因使用某种密码子的频率与其相应的可用 tRNA 的频率一致，那么多用能增加翻译准确度的密码子能够在一定程度上避免从 mRNA 到蛋白质翻译过程中的一些错误。这类选择压力主要作用于核苷酸序列而非其所编码的氨基酸序列。然而，氨基酸序列也有其自身所需承受的选择压力。在突变随时发生的情况下，氨基酸序列维持特定折叠式样的能力被称为**翻译稳健度** (translational robustness)。蛋白质折叠指大多蛋白质序列形成一种具有生物活性 (如血红蛋白结合氧气的的能力) 的三维空间结构的过程。由于形成有功能的某种空间结构关键取决于氨基酸残基之间的相互作用，翻译过程中单个错义错误都可能对折叠过程产生毁灭性的影响。在高丰度的蛋白质中，维持可靠折叠的自然选择最强，因为若折叠失败，它们所造成的浪费最大，细胞和生物体付出的代价也最大。与这样一个基本的细胞过程所承受的选择压力一致，从大肠杆菌到果蝇再到人类——在具有不同的细胞结构、体型、代谢速率和生态位的生物中，都存在进化速率与基因表达水平之间的负相关性。

蛋白质相互作用和进化速率

影响蛋白质进化速率的因素，不仅包括基因表达和蛋白质折叠，还包括细胞内与目标蛋白质互作的其他蛋白质。Qian 及同事 (2011) 最近的研究发现，即使在不参与蛋白质折叠的特定氨基酸位点上 (通常是位于折叠蛋白质表面的位点) 也存在表达与进化速率之间的相关性。这种相关性表明蛋白质折叠的严格性并不能完全解释蛋白质之间在进化速率上的差异。一些研究者认为，抑制蛋白质发生错误互作 (蛋白质与非其正确互作对象的其他蛋白质发生相互作用) 的选择作用，对于解释蛋白质的进化速率而言，可能是另一个或是比蛋白质折叠更重要的影响因素。在细胞内，蛋白质的疏水性氨基酸随机黏住其他蛋白质的机会大于亲水性氨基酸。对这一现象的推论是：鉴于高表达的蛋白质比低表达的蛋白质更可

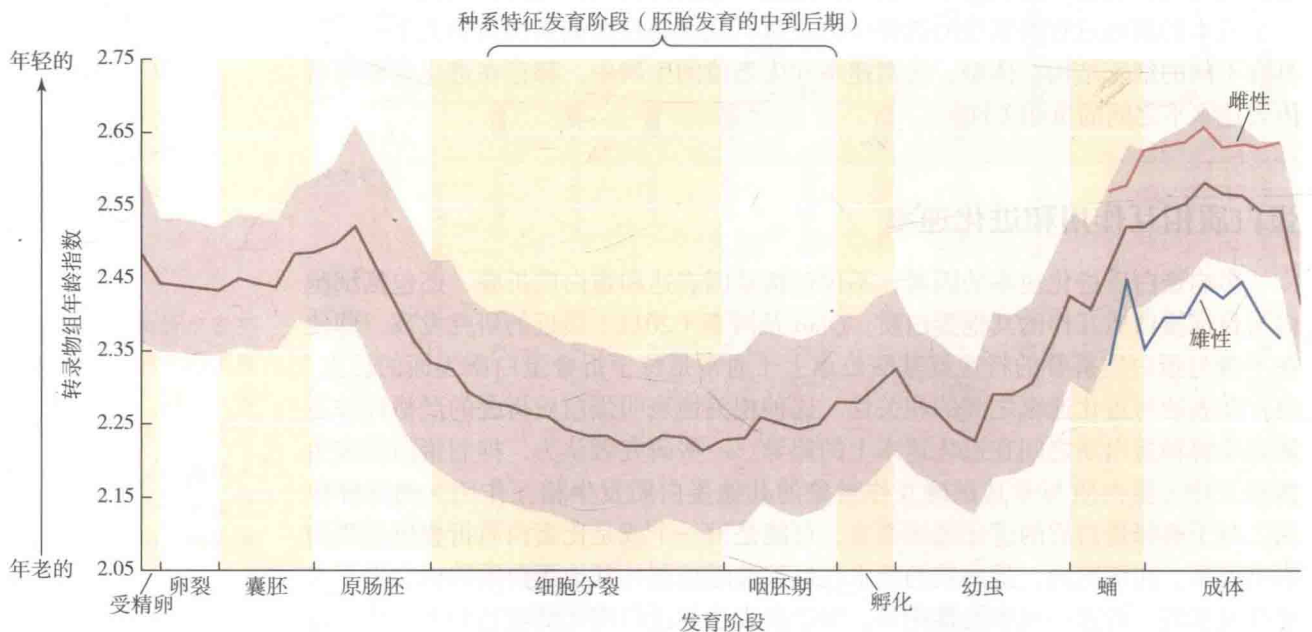
能与其他蛋白质之间发生非特异的相互作用，高表达蛋白的表面所含有的疏水性氨基酸应更少。而且，蛋白质表面的“非黏性”（即亲水性）氨基酸很难转变为疏水性氨基酸。利用计算机模拟和酵母基因组数据分析，这两个推论都得到了证实（Qian et al. 2011）。通过将比较基因组数据中相对微弱的信号进行放大，研究者支持了前人的结论，认为蛋白质进化的速率与同该蛋白质互作的其他蛋白质的数目之间具有微弱的负相关性。

发育生物学和蛋白质进化速率

另外一种理解蛋白质之间进化速率差异的方法来自于发育生物学。150 多年来，从 Haeckel 和 von Baer 时代开始，发育和比较生物学家就已经注意到生物体在发育过程中会经历一个所谓的“种系特征性发育阶段”（phylotypic stage），不同进化分支上处于该阶段的胚胎看起来彼此相似。在种系特征性发育阶段的前后，尤其是在此阶段之后，胚胎之间发生分化，呈现出谱系特异的形态、组织类型和发育阶段。利用多个物种的全基因组数据，以及来源于胚胎不同发育阶段转录物组数据，生物学家可以研究蛋白质长期进化速率与其在发育过程中表达时期之间的关系。早期对该关系的研究包括 Davis 等（2005）对果蝇数据的分析，他们发现在不同物种中，早期发育过程中表达的蛋白质，其进化速率比晚期表达的蛋白质更为缓慢。该研究及其他研究都发现，不同的发育阶段具有各自独特的转录物组表达，其中每个转录物组都包括数百个编码不同功能蛋白质的 RNA。管家基因（housekeeping gene）是一类在多种类型的组织中起作用并具有核心（通常是古老的）代谢功能的基因，它们倾向于在发育早期阶段表达，而在发育后期接近成体的阶段，转录物组中占主导地位的是具有特定功能的基因的转录本。以非同义替换率（ d_n ）来衡量基因的进化速率，管家基因进化较慢，而在较晚阶段表达的蛋白质则进化更快。

更为详细的研究表明，在果蝇胚胎发育的中后期，相当于种系特征性发育阶段，大概介于孵化后 8 到 10 小时之间，胚胎中表达比例较高的是那些慢速进化的基因，如 *wingless*，*Antennapedia* 和 *abdominal A* 等 Hox 基因（更多 Hox 基因的

图 20.7 果蝇转录物组进化的沙漏模型。转录物组年龄指数——特定转录物组中所表达基因的相对年龄（在系统发生树上的起源时间）——在果蝇发育过程中的变化。注意在胚胎发育的中到后期（体节分化和咽囊形成），转录物组年龄指数有一个低谷，说明在该种系特征性发育阶段所表达的基因在系统发生中是古老的。（来自 Domazet-Lošo and Tautz 2010）



信息见第 21 章)。在种系特征性发育阶段表达的蛋白质具有较低的进化速率,这可能反映了在此形态保守阶段表达的蛋白质,受到很强的稳定化选择。2010 年研究者们发现,在不同后生动物(如果蝇、斑马鱼和线虫)中,种系特征性发育阶段表达的基因比在其他发育阶段表达的基因具有更大的谱系年龄,这些基因在不同后生动物谱系中存在,因此很可能在其最近共同祖先中就已经出现(图 20.7; Domazet-Loso and Tautz 2010)。基因和表达保守性的这种式样被称为沙漏模型,因为在种系特征性发育阶段中表达的基因,其多样性和进化速率都比在该阶段前后表达的基因更窄,或者说更保守,就如同该阶段形态上的保守性一样。近来研究者以拟南芥为例证实了植物中转录物组进化的沙漏模型(图 20.8; Quint et al. 2012)。这些结果都支持以下观点:在动物和植物中,种系特征性发育阶段表达的主要是古老的调控基因,而在该阶段前后表达的基因通常较年轻,反映了这些阶段对特异性的需求增强,并进化出谱系特异的基因。植物中的研究结果还表明,植物和动物中的沙漏式样是独立起源的,因为这两个类群中的多细胞性是通过趋同进化产生的。这些研究提供了一个生动的例子,从一个新的视角展现了如何将基因组信息和基因表达、蛋白质相互作用及蛋白质结构的数据相结合,进而发展出一套全面预测蛋白质进化速率的方法。

基因组多样性及其进化

基因组结构的多样性

基因组的结构在生命之树各大分支上存在着很大的差异。病毒和细菌基因组是高效性的代表:基因组复制速度最大化,非必需的基因最少;相比而言,真核生物基因组(尤其是哺乳动物、两栖动物和一些植物的基因组)非常大,含有大量无明确功能的非编码和重复 DNA。内含子是导致真核生物基因组较大的关键特征,占 DNA 的 25%,而细菌中不存在内含子。事实上,基因组中的内含子数目随着生物复杂程度的增加而增加(图 20.9)。

许多真核生物基因都能发生**选择性剪接**(alternative splicing),使得一个基因能够编码多个 mRNA。例如, *CD44* 基因编码调节胞间互作的细胞表面糖蛋白,含有 21 个外显子,其中至少 12 个能够进行选择性剪接(Roberts and Smith 2002),具有产生数千种不同蛋白质的可能性。编码 DSCAM 蛋白的基因参与控制果蝇脑部发育过程中神经元之间的突触连接,具有 95 个外显子(Zipursky et al. 2006)。值得注意的是,基于该基因外显子不同组合的选择性剪接,预测其可产生 38 000

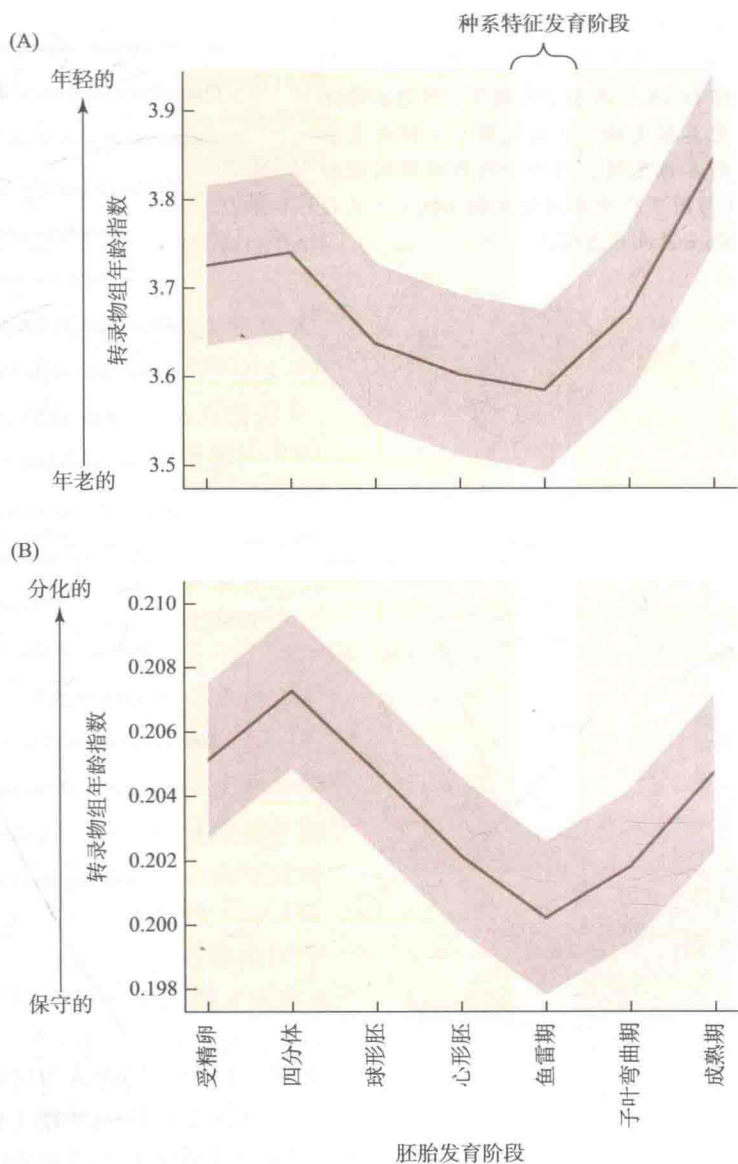
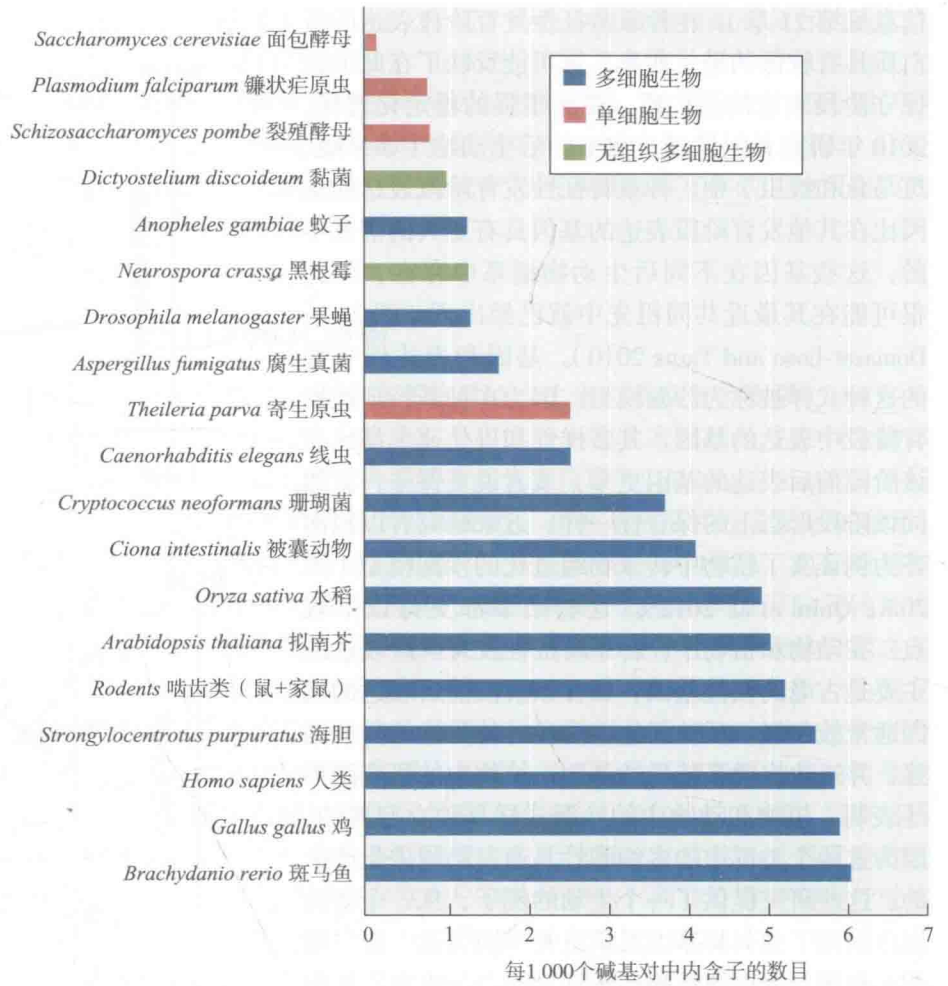


图 20.8 植物转录物组进化的沙漏模型。(A) 拟南芥胚胎发育过程中转录物组年龄指数(计算方法如图 20.7)的变化。注意这里的转录物组年龄变化式样与图 20.7 中果蝇的很相似。(B) 在拟南芥胚胎发育过程中表达蛋白质的平均进化(分化)速率的变化。注意在植物的鱼雷期(即种系特征性发育阶段),平均速率有所下降。(来自 Quint et al. 2012)

图 20.9 内含子的谱系分布，展示在 19 个真核生物中每千个碱基对的基因组 DNA 中内含子的数目。注意从单细胞真核生物（如面包酵母）到更复杂的真核生物，内含子的数目逐渐增加（与图 3.27 中基因数目相比较）。（来自 Carmel et al. 2007）



多种蛋白质，目前认为这种多样性奠定了果蝇脑部发育过程中数以万计的神经元之间连接专一性的基础（Hattori et al. 2007）。选择性剪接似乎是后生动物在有限基因数目情况下，增加功能多样性的主要机制。例如，人类细胞中超过三分之一的选择性剪接事件与老鼠中相同基因所发生的不同（Mudge et al. 2011），且近期研究表明选择性剪接式样的进化速度快得惊人（Barbarosa-Morais et al. 2012）。对拟南芥的研究表明，通过全基因组加倍（见后文）产生的旁系同源基因，其选择性剪接的式样通常会发生分化。另外，拟南芥中的选择性剪接还具有环境和组织依赖性，说明选择性剪接与功能分化之间存在关联（Zhang et al. 2010）。选择性剪接与氨基酸替换一样在蛋白质的功能分化上起到重要作用。另一个对分子进化有启示意义的发现是：选择性剪接外显子的非同义替换率（ d_n ）要高于组成型外显子（Chen et al. 2006），这可能暗示了选择性剪接外显子比组成型外显子受到的功能约束更弱，也许是因为前者不大可能编码重要的蛋白质结构域。

病毒和微生物基因组：最小的基因组

根据生活史理论（见第 14 章），快速生长和提前生殖对那些种群经常扩展到新生态位或宿主中去的生物是有利的。小基因组比大基因组能更快地完成复制，从而促进单细胞生物的快速繁殖。的确，很多病毒和细菌已经通过去除大量的基因来精简它们的基因组，其中一些通过利用宿主的基因组，凑合着使用它们极其

简化的基因组。比如,很多病毒仅携带那些负责复制基因组、构建衣壳(capsid)和与宿主基因组进行整合的基因。例如,艾滋病病毒(HIV)的RNA基因组仅有9.8 kb,编码9个可读框(基因);生殖支原体(*Mycoplasma genitalium*)寄生于灵长类(包括人类,引起宿主的性传播疾病)的生殖器和呼吸道中,它的基因组仅有约580 kb,包含468个蛋白质编码基因。这些基因的主要作用是控制基本的分子与代谢功能以及对寄生生活的适应性,如躲避宿主免疫系统的可变表面蛋白质(Razin 1997)。

在第3章中我们讲到,在距今两亿年前,*Buchnera*成为蚜虫的胞内共生体,相较于它和非寄生近亲大肠杆菌的最近共同祖先,其基因组已丢掉了超过2 000个基因。有趣的是,尽管*Buchnera*不同菌株之间已经分开了约一亿五千万年,但它们的基因排列顺序保持不变,这种恒定性可能是由于丢失了大量核糖体RNA基因与转座因子,而在其他细菌支系中,这些丢失的序列能够促进基因组中非同源区域间的重组以及基因重排(见图8.7)。最近对七个*Buchnera*近缘菌株的比较发现,自发性点突变和缺失的速率较高,其中很多在该共生体的小种群中通过遗传漂变固定下来,从而继续破坏那些之前有功能的基因(Moran et al. 2009)。

重复序列和转座因子

对一个典型的多细胞真核生物而言,其基因组中有相当一部分——人类基因组近一半,果蝇基因组约34%——由重复的DNA序列组成。这些重复序列依拷贝数目的不同而被进一步分为低度重复、中度重复和高度重复DNA。由于这些重复序列在化学梯度离心时所处的特殊位置,它们还被称为卫星DNA(satellite DNA)。人类和其他哺乳动物基因组中重复DNA的一个主要来源是转座因子(TE),它们可以复制并转移自身,或者“跳跃”到基因组的其他区域(见第8章)。很多转座因子是反转录转座子,它们能够产生一个RNA转录本,然后反转录并以DNA的形式整合到宿主基因组中。很多转座因子对宿主生物的发育或功能并无贡献,相反,它们仅编码自身复制和转座所必需的蛋白质,因而是自私的遗传元件(selfish genetic element)(或“自私基因”)的代表。然而,现在发现有越来越多的此类元件使宿主产生了全新的功能,因而成为基因组创新的潜在来源。例如,David Haussler及其同事们发现一种短散在核元件(short interspersed nuclear element, SINE)在以腔棘鱼为代表的肉鳍鱼类的古老谱系中具有活性并能够增殖(Bejerano et al. 2006;见图22.7B)。该短散在核元件的拷贝在整个脊椎动物进化中保留下来,现已被招募为一个有功能的增强子,以调节哺乳动物发育基因*ISL1*的表达(见图20.10)。该短散在核元件在一些人类基因的外显子中也是保守的,在某些情况下能被选择性剪接。这个例子表明一些古老的增殖转座因子虽然通常都沉寂在基因组中,但后来可能会被招募以执行重要的功能。

转座因子的进化动态可以根据其在不同谱系中的存在情况来推断。例如,*Alu*元件是一类典型的短散在核元件,仅在类人灵长类(hominoid primate)动物中大量存在。因为其他旧世界灵长类中并未发现*Alu*元件,所以它们一定是在类人支系的最近共同祖先与其他灵长类分开之后,即距今约2 500万年前起源的。人类基因组中的*Alu*元件有500 000多个拷贝,占总DNA的10%以上。人类基因组中散在分布的数百个*Alu*元件之间所观察到的点突变数目表明,它们在距今四、五千万年前经历过一次古老的增殖事件,此后的转座速率便降低了(图20.11)。

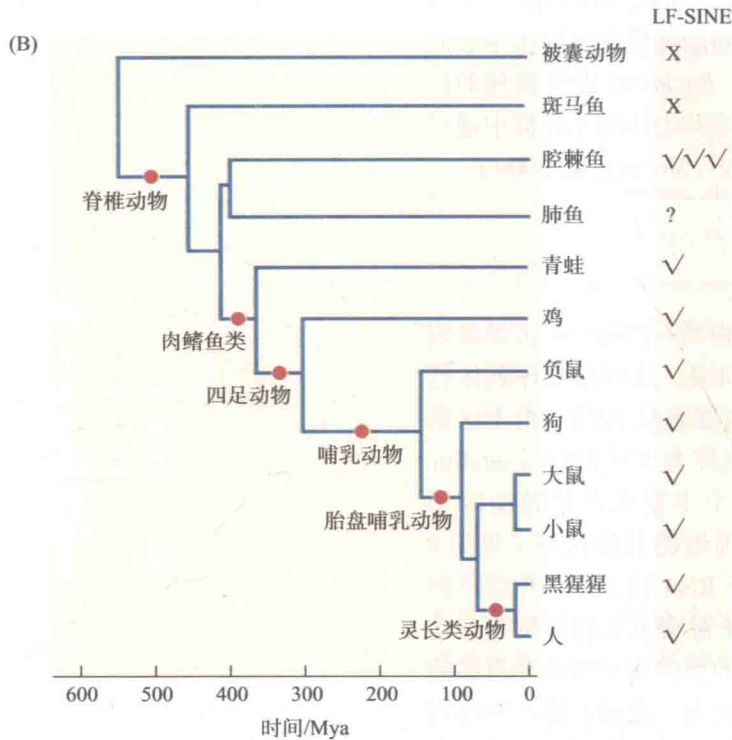


图 20.10 脊椎动物中一种新SINE的保守性与进化。在印尼肉鳍鱼 (*Indonesian coelacanth*) 基因组中发现了很多 LF-SINE (lobe-fin SINE) 的拷贝。(A) 不同脊椎动物基因组中, LF-SINE 序列的保守性。PCBP2 是一个 RNA 加工基因; 绿色序列表示 PCBP2 一个外显子中的保守碱基。ISL1 是一个编码同源异形框转录因子的基因, 其促进神经元的发育; 蓝色序列表示在多个脊椎动物的非编码区域中, ISL1 某个增强子内的保守碱基。(B) LF-SINE 的谱系分布。“√”表示在不同脊椎动物基因组中某一元件的相对丰度; “X”表示该元件不存在。(来自 Bejerano et al. 2006)

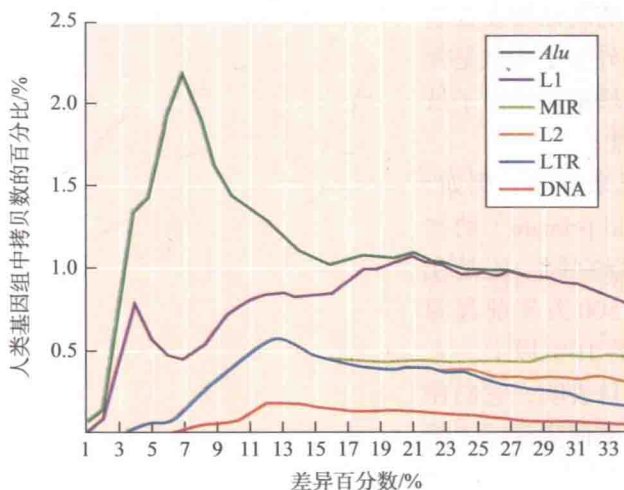


图 20.11 人类基因组中反转录转座子的年龄分布。横坐标表示某类反转录转座子中, 两个拷贝之间的序列差异的百分比; 纵轴表示具有某种分化程度的拷贝所占的百分比。该图显示六种不同反转录转座子的分布: Alu 元件、L1 和 L2 长散在核元件 (LINE)、哺乳动物散在重复 (MIR)、长末端重复 (LTR) 和 DNA 转座子 (DNA)。若分化程度可以用做粗略的时间标尺, 我们可以推断, 很多 Alu 元件在大约四、五千万年前 (序列分化为 7%) 经历了爆发式扩增, 但在此之前及之后的时期扩增速率下降。相反, L1 长散在核元件似乎在很久之前具有一个持续的扩增阶段, 并在分化百分比大约为 4% 时 (约 2500 万年前) 在数目上有第二次扩增。MIR 与 L2 长散在核元件一样古老, 处在从基因组中降解和丢失的过程中。(来自 Deininger and Batzer 2002)

基因组间重复元件数目的差异对理解 C 值悖论 (C-value paradox) 提供了很大的帮助。C 值悖论指生物 (至少在真核生物中) 的复杂性与基因组大小不存在密切的相关性 (见图 3.26 和第 22 章)。对如玉米 (*Zea mays*) 这样的物种而言, 其转座因子的数目及基因组的大小远远超过了人类, 尽管通常认为人类比玉米更为复杂。

许多转座事件都是有害的, 因为会影响到插入位点上基因或其附近基因的功能。转座因子通常位于基因间区或内含子中, 可能是因为那些插入编码区的转座子常产生有害突变, 故被净化选择所淘汰。转座因子可以有至少两种遗传效应。一是导致突变: 老鼠中有 10% 的遗传突变被认为是由反转录转座导致的, 其中很多转座到了编码区或调控区; 二是基因组不同区段中某一转座因子的重复拷贝可能为非同源重组提供模板, 导致染色体或基因重排, 通常致使部分遗传物质丢失 (见图 8.7)。人类遗传性疾病 (如很多遗传性的白血病) 中有约 0.3% 被认为是通过这种方式发生的 (Deininger and Batzer 2002)。转座因子在宿主基因组中的丰度受到限制是因为有害突变和染色体重排引起了宿主适合度的降低 (Charlesworth and Langley 1989)。

全基因组的自然选择

如第 12 章所述, 有利突变的快速固定是 DNA 序列存在正选择的关键证据。例如, 同义替换积累的速率由突变速率决定, 而有利的非同义替换可以积累得更快。如果一个蛋白质编码基因的非同义替换与同义替换之间的比值 (以 d_n/d_s 或 ω 表示) 大于 1, 则可推断有利替换的数目已经超过了中性替换的数目, 是正向达尔文选择的信号。反之, 如果 ω 小于 1, 则表明发生了抑制异常氨基酸替换的净化选择。

几年前, 人们只能同时检测一个或最多几个基因是否受正选择, 现在由于能够一次比较多个基因组, 我们可以同时计算多个物种中数千个基因的同义与非同义替换速率。例如, 研究者最近对果蝇属 12 个物种的全基因组进行了测序, 这使他们能够在系统发生背景下, 比较具有不同生物学功能的各类基因之间的适应性进化式样。果蝇属 12 物种基因组联合会 (Drosophila 12 Genomes Consortium, Clark et al. 2007) 发现, 果蝇属 12 个物种之间绝大多数类别的基因都受稳定化选择的作用, 其 ω 值小于 1; 然而参与免疫防御和蛋白质水解的几类基因, 以及功能未知的一类基因, 其 ω 平均值较高, 甚至有些基因的 ω 值大于 1。

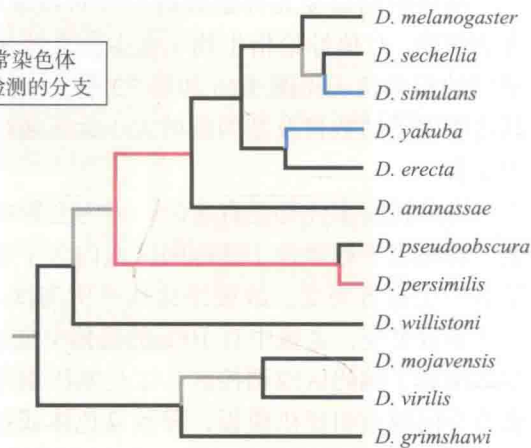
这 12 个果蝇基因组序列使研究人员可以对编码区的进化进行更为精细的研究。例如, 该联合会能以不同的方式检测 X 染色体及常染色体上基因所受正选择和净化选择的程度。据理论预测, 由于雄性果蝇只有一个 (半合子的) X 染色体, 且 Y 染色体上通常不存在相应的直系同源基因, 其 X 染色体上新的有利或有害突变都不会被另一个等位基因所掩盖。因此, X 染色体上正选择的突变率应比常染色体更高, 而有害突变率应该更低。

研究人员已经发现, 密码子偏好是检测那些普遍存在的弱净化选择的灵敏指标, 因为它表明基因受到了使翻译效率最大化的选择压力。果蝇联合会发现位于 X 染色体上的基因, 其密码子偏好远胜于常染色体, 这与 X 染色体上净化选择更强 (为了提高翻译效率) 的观点一致 (Clark et al. 2007; 图 20.12)。但是一般而言, 基因组范围的数据 (例如果蝇的基因组数据) 呈现的事实是: 促进适应性进化的机制是复杂的, 各种类型的替换能否固定下来取决于种群与自

图 20.12 果蝇 X 染色体上的密码子偏好。该系统发生关系与图 20.6 显示的果蝇属 12 个物种的系统发生关系一致，红色分支代表 X 染色体的密码子偏好比常染色体更高的谱系（黑色表示祖先状态不明确的谱系）。对物种之间以及不同类群之间进行比较发现，X 染色体上的基因具有较高的密码子偏好，说明该染色体上的基因比常染色体上的基因在翻译效率上经受了更强的净化选择。（来自 Singh et al. 2008）

非同义替代率，
X 染色体与常染色体比较：

— X > 常染色体 — X ≈ 常染色体
— X < 常染色体 — 未检测的分支



然选择之间复杂的相互作用。

自然选择的证据：分子趋同

许多生物性状之间趋同进化的例子都证明了自然选择对形态的普遍作用。人们可能会预期趋同在分子水平上也是常见的，然而蛋白质中特定氨基酸位点趋同的证据却出奇的少。这也许是因为在基因组水平上存在大量的冗余，包括遗传密码子的冗余，基因重复产生的冗余，或不同基因功能相似产生的冗余。20 世纪 90 年代初，通过对编码溶菌酶（lysozyme，一种消化细菌细胞壁的酶）的基因进行研究，人们报道了功能重要的氨基酸发生趋同进化的第一个实证。在具有前肠的动物中，溶菌酶帮助调节前肠细菌的丰度，而前肠细菌则帮助分解摄入的植物细胞壁。食叶的叶猴和家牛两个谱系独立地进化出了前肠发酵的功能，它们编码的溶菌酶基因相应地发生了趋同的氨基酸替换。麝雉（hoatzin，发现于南美的一种食叶鸟类）中的溶菌酶基因，也经历了与家牛和叶猴一致的趋同替换。近几年，分子水平趋同进化的其他例子也被发现，每例都与一个高度特化的行为或性状相关。这些例子为理解自然选择如何在分子水平发挥作用提供了新视角，并凸显了趋同进化在分子和生物体水平上的异同之处。

Harold Zakon、David Hillis 及其同事对多个谱系中电压门控性钠离子通道的趋同进化进行了研究。这些蛋白质促进动物神经系统和肌肉中的电活性，产生由四个结构域（D I，D II，D III 和 D IV）组成的通道，这些结构域位于细胞膜中并形成一个小孔，当通道打开时，钠离子可以从小孔中通过。钠离子通道本身是在后生动物神经系统起源时，由相同的钙离子通道趋同进化而来的（Liebeskind et al. 2011）。两侧对称动物和水母各自发生并保留了相同的氨基酸替换（由谷氨酸变为赖氨酸），使得钠离子可以通过小孔渗透。然而，水母谱系中的替换发生在 D II 结构域，两侧动物的发生在 D III 结构域（图 20.13A），表明功能上趋同进化的殊途同归。

在电鱼中，钠离子通道在序列和表达上都进一步发生了趋同进化（Arnegard et al. 2010）。电鱼在尾巴上有一个发电器官，能够释放微弱的电信号用于通讯及探测猎物。系统发生分析表明，在南美的 gymnotiform 和非洲的 mormyriiform 两种不同电鱼类群中，发电器官由肌肉组织趋同进化而来。在所有脊椎动物中， $Na_v1.4$ （钠离子通道的一种类型）都在肌肉组织中表达，编码该通道的基因在硬骨鱼起源时发生了重复，产生旁系同源基因 $Na_v1.4a$ 和 $Na_v1.4b$ 。这两个基因仍在

现存很多硬骨鱼的肌肉组织中表达。然而，在两个电鱼支系中， $Na_v1.4a$ 的表达开始局限于新产生的发电器官，那里的通道起着发出电信号的新功能。 $Na_v1.4a$ 在两个谱系中也都各自独立地积累了很多氨基酸替换（图 20.13B），这些替换在两个

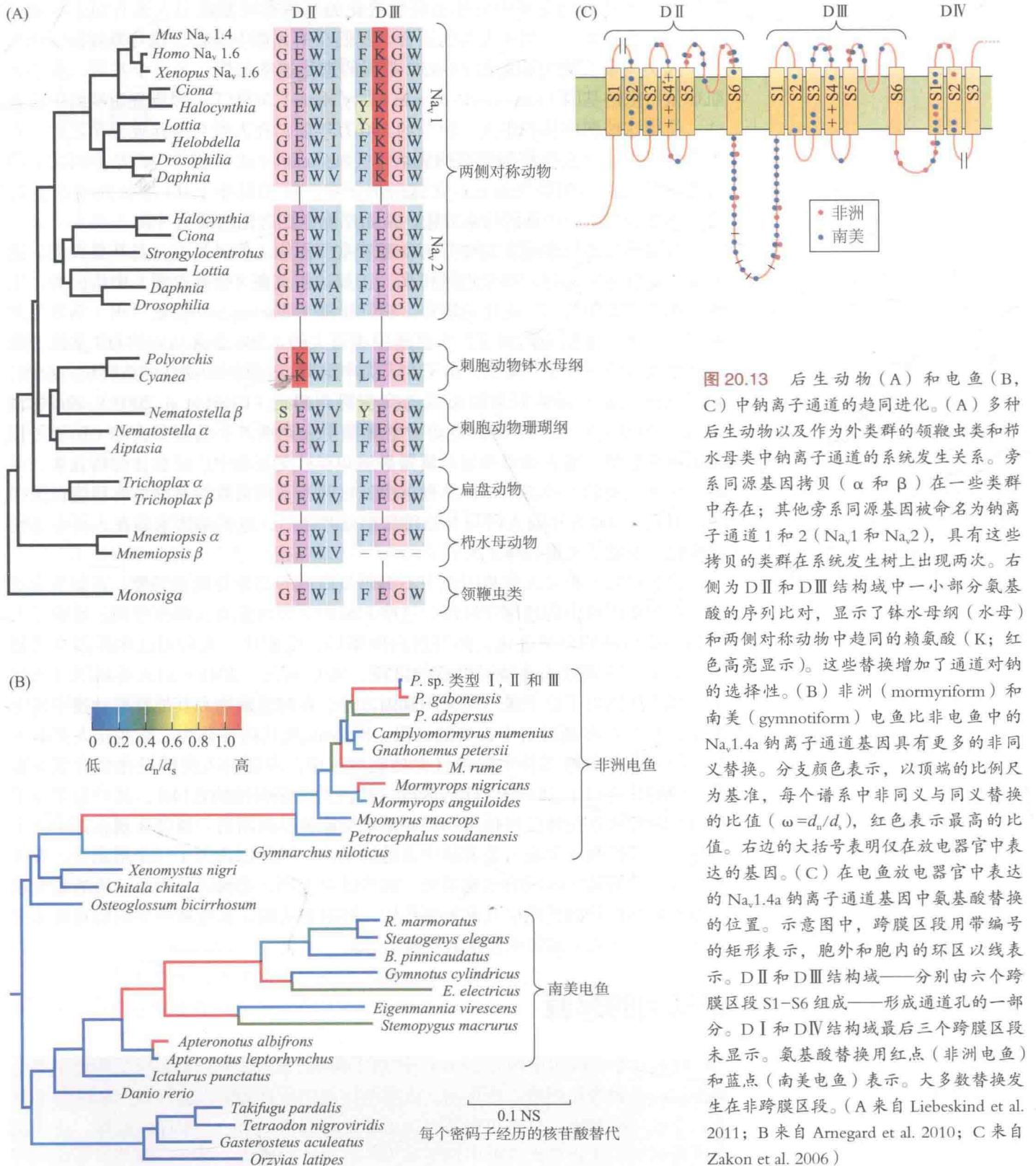


图 20.13 后生动物 (A) 和电鱼 (B, C) 中钠离子通道的趋同进化。(A) 多种后生动物以及作为外类群的领鞭虫类和栉水母类中钠离子通道的系统发生关系。旁系同源基因拷贝 (α 和 β) 在一些类群中存在；其他旁系同源基因被命名为钠离子通道 1 和 2 (Na_v1 和 Na_v2)，具有这些拷贝的类群在系统发生树上出现两次。右侧为 D II 和 D III 结构域中一小部分氨基酸的序列比对，显示了钵水母纲 (水母) 和两侧对称动物中趋同的赖氨酸 (K；红色高亮显示)。这些替换增加了通道对钠的选择性。(B) 非洲 (mormyriiform) 和南美 (gymnotiform) 电鱼比非电鱼中的 $Na_v1.4a$ 钠离子通道基因具有更多的非同义替换。分支颜色表示，以顶端的比例尺为基准，每个谱系中非同义与同义替换的比值 ($\omega = d_n/d_s$)，红色表示最高的比值。右边的大括号表明仅在发电器官中表达的基因。(C) 在电鱼发电器官中表达的 $Na_v1.4a$ 钠离子通道基因中氨基酸替换的位置。示意图中，跨膜区段用带编号的矩形表示，胞外和胞内的环区以线表示。D II 和 D III 结构域——分别由六个跨膜区段 S1-S6 组成——形成通道孔的一部分。D I 和 D IV 结构域最后三个跨膜区段未显示。氨基酸替换用红点 (非洲电鱼) 和蓝点 (南美电鱼) 表示。大多数替换发生在非跨膜区段。(A 来自 Liebeskind et al. 2011；B 来自 Arnegard et al. 2010；C 来自 Zakon et al. 2006)

谱系中并不相同,但都集中在通道蛋白上环绕在细胞膜外,用以快速终止钠离子流动的区域(图 20.13C)。这些替换的差异使得发射的电流具有物种特异性。

人类谱系中的分子进化

在人类特异的支系中发生适应性进化的基因有可能赋予人类有别于其他灵长类的一些特征——例如人类的语言。我们在第 8 章中看到,在与黑猩猩分化之后,人类与语言能力相关的 *FOXP2* 基因的进化速率加快。另一个基因,肌小节肌球蛋白重链基因(sarcomeric myosin heavy chain, *MYH*)在黑猩猩咀嚼肌中高表达,使得这些肌肉体积很大。距今约 240 万年前,在人类与黑猩猩分化之后,人类的该基因由于发生移码突变而失活了(Stedman et al. 2004)。*MYH* 基因功能的丧失导致人类的咀嚼肌退化。在这个例子中, ω 值从小于 0.1 增长到接近于 1,这与功能丧失后对该基因约束放松,从而出现中性进化的预期一致。

嗅觉感知在很多哺乳动物行为中起着重要作用,但灵长类,尤其是人类,比其他大多数哺乳动物的嗅觉迟钝得多。正如达尔文在《物种起源》中指出的,生物存在着“无用结构”退化的趋势,嗅觉受体(olfactory receptor, OR)基因为此提供了一个分子层面的例证。小鼠基因组有大约 1 200 个有功能的 OR 基因,而人类中仅有约 550 个。显然,由于在人类中维持 OR 基因功能性的选择压力放松,削弱基因功能并导致假基因形成的突变得以固定(Gilad et al. 2003)。Zhang 和 Webb (2003)发现,在灵长类动物犁鼻器中表达的 5 个基因具有与 OR 基因相同的进化趋势。哺乳动物利用犁鼻器来感知在社交互动中广泛存在的信息素。在旧世界灵长类的一些谱系(狭鼻猴)中,这两个不同家族的基因是有功能且保守的,但自 2 300 万年前人科与其他狭鼻猴分开之后,这些基因家族在人科中急剧地退化,积累了大量的终止密码子。

许多研究人员对人类基因组中不编码蛋白质的部分特别感兴趣。正如本章之前讨论的基因组中的超保守区段,这些非编码区段可能富含调控序列,影响了人类和其他物种的表型进化,但与蛋白质编码区段相比,我们对这些区段知之甚少。为了寻找调控人类特异性状的区段,McLean 等(2011)对人类基因组进行了扫描,挑选出了位于蛋白质编码基因之外,在哺乳动物和其他脊椎动物中高度保守,但在人类基因组中丢失的区段。McLean 及其同事认为,那些在人类中丢失,但在其他脊椎动物中保守且有功能的区段,可能对人类的进化具有重要影响。他们鉴定出了 583 个这样的区段,共占人类基因组的 0.14%,其中很多位于参与类固醇激素受体信号传递和神经系统功能的基因附近。研究发现,其中一个这样的区段控制一个在人类前脑中表达的基因。该基因丢失了一个增强子,极可能促进了端脑特定区域的细胞增殖。这些研究表明,非编码基因组区段的缺失在人类特异性性状的进化中具有重要作用,同时也表明,其他物种中的信息能够促进我们对现代人类起源和进化的理解。

新基因的起源

哺乳动物基因组中约有 24 000 个功能不同的基因,它们必定由生物最早祖先中少量的基因进化而来。据推测,人类基因组中所有的基因从根本上来说都来自于一个或一组基因,这些祖先基因为地球生命提供了第一个程序。此外,正如我们所看到的,生物各大类群中功能基因的数目差别巨大。那么,新基因是如何产

生的呢？

进化生物学家已经提出了一个物种基因组中基因起源的几种可能机制，无外乎来自同一基因组中已存在的基因，或是来自另一物种的基因。这些机制包括水平基因转移 (horizontal gene transfer)、外显子重排 (exon shuffling)、基因嵌合 (gene chimerism)、反转录转座 (retrotransposition)、结构域加倍 (domain multiplication) 和基因重复 (Ding et al. 2012)。目前研究发现，新基因也能直接起源于共同祖先中的非编码区段。

水平基因转移

在 20 世纪 70 年代，Carl Woese (1928—2012) 分析了 16S rRNA 的序列，发现生命之树分为三大“帝国”或“域”：细菌、古细菌和真核生物 (见图 2.1)。在 Woese 的分析中，古细菌和真核生物是姐妹群。利用很多基因序列构建的系统发生树都支持这一关系，但也有一些基因序列支持真核生物与细菌为姐妹群。正如我们在第 2 章看到的 (见图 2.24)，当不同的基因强烈支持不同的谱系关系时，谱系之间可能发生了水平基因转移 (horizontal gene transfer, HGT)，也称为横向基因转移 (lateral gene transfer, LGT)。目前认为，在生命历史的早期，遗传物质在迥然不同的谱系中发生过多转移，然而大多数学者相信，尽管存在大量的水平基因转移，一个整体的细菌系统发生树还是可以被重建的。水平基因转移还在真核生物的细胞器与核基因组之间频繁发生。植物的线粒体 DNA 在结构和基因组上呈现出很高的多样性，其中有很多通过水平基因转移调配到核中。例如，一些植物的线粒体基因组比较小 (约 200 kb)，大量的基因都转移到了核中 (Adams and Palmer 2003)，而其他植物 (如黄瓜) 的线粒体基因组长达数兆，这些线粒体基因组，比大多数细菌的基因组还要大，它们保留了大多数基因，也经历了大规模的转座因子扩增。

水平基因转移在近期也发生过；事实上，微生物支系之间的水平基因转移被认为是受体生物中新基因功能的重要来源。例如，真核原生生物溶组织内阿米巴 (*Entamoeba histolytica*) 因产生大多其他真核生物所缺少的发酵酶，可以在厌氧条件下存活于人类结肠和脓肿组织中，每年会引起超过 500 例的阿米巴痢疾 (amoebic dysentery)。系统发生分析表明，这种原生生物的一些发酵酶基因是从古细菌中水平转移而来的 (Field et al. 2000)。基因组序列数据分析表明，水平基因转移在原核生物之间甚为频繁，源于特异染色体质粒的全新适应性机制尤为可能通过水平基因转移进行传播 (Ochman et al. 2000)。另外，内共生关系，如 *Wolbachia* 细菌与多种昆虫之间的内共生关系，为水平基因转移提供了有利环境。在 *Wolbachia* 与四种昆虫和四种线虫宿主的核基因组之间，发生了大量的水平基因转移，其中涉及的基因片段长度，从不足 500 bp 到近 1 Mb (几乎包含了 *Wolbachia* 的全部基因组) (图 20.14; Hotopp et al. 2007)。

在微生物和脊椎动物之间，甚至是不同的脊椎动物之间，也检测到了水平基因转移。人类中可能有四五十个基因来源于细菌 (Salzberg et al. 2001)。最近，一

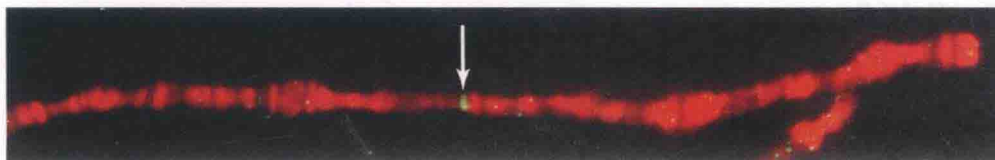


图 20.14 *Drosophila ananassae* (红色) 一个多线染色体上，通过水平转移整合了来自于细胞内共生体沃尔巴克氏体 (绿色) 的一个基因。为了生成这张图，沃尔巴克氏体基因组的一个片段被绿色荧光染料标记，并与 *D. ananassae* 染色体进行了杂交。在果蝇染色体中出现沃尔巴克氏体序列，直接证明 DNA 从共生体向宿主基因组的水平转移。(来自 Hotopp et al. 2007)

种蜥蜴 *Anolis carolinensis* 的基因组测序揭示，在不同的脊椎动物之间，包括灵长类、蝙蝠和有袋类，广泛存在着转座子的水平转移。这些转座子在不同物种之间序列相似性较高，仅在一些同义替换位点上有差异。这些结果表明，近期发生的物种间转移可能是由病毒介导的 (Novick et al. 2010)。

外显子重排、蛋白质结构域的进化和嵌合现象

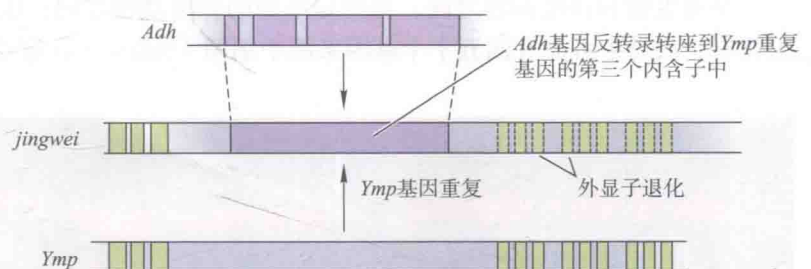
水平基因转移使特定谱系基因组中基因增加，但这些基因在源物种中已经存在。另有一些机制能够产生真正的新基因。其中一种是外显子重排 (exon shuffling)。众所周知，真核基因包含外显子和内含子。基因外显子的界线与它所编码的蛋白质结构域的界线通常是大致对应的。结构域 (domain) 或“模块” (module) 是蛋白质中的一个小片段 (约 100 个氨基酸)，可以独立于其他结构域折叠成特定的三维结构。结构域通常具有特定的功能，不过一般只有在组成成熟蛋白质所需的其他结构存在时，才能执行完整的功能。例如，抗体主要通过其免疫球蛋白结构域起作用，其中两个结构域共同形成主裂隙，在免疫反应过程中，外源蛋白质结合在裂隙当中。

一些蛋白质的外显子和结构域之间的近似对应性，引出了外显子重排的假说，即基因的多样性大多是由基因间非同源重组产生的外显子经过重新组合形成的。Manyuan Long 及其同事 (2003) 估计真核基因组中 19% 的外显子是由现有外显子通过外显子重复和随后的重排产生的。经此产生的基因为嵌合基因 (chimeric gene)，由来自两个或多个不同祖先基因的片段组成。

第一个嵌合基因的例子是 *jingwei* 基因 (图 20.15)，只在果蝇属物种 *Drosophila teissieri* 和 *D. yakuba* 中发现。该基因具有四个外显子，前三个外显子与 *yellow-emperor* (*Ymp*) 基因 (存在于这两个物种和其他果蝇物种中) 的外显子同源，具有果蝇中外显子的典型长度，而第四个外显子几乎与一个完整基因一样长。第四个外显子的序列与一个被充分研究过的基因——乙醇脱氢酶 (alcohol dehydrogenase, *Adh*) 基因——的整个编码序列之间具有大于 90% 的相似性。尽管 *Adh* 基因含有多个内含子，但 *jingwei* 基因的第四个外显子却无内含子。显然，在 *D. teissieri* 和 *D. yakuba* 的祖先中，*Adh* 的一个反转座拷贝 (首先被转录为 RNA，其内含子被移除，然后作为 DNA 插入到基因组中) 插入到一个 *Ymp* 重复拷贝的第三内含子中。起源于 *Ymp* 的外显子改变了这个反转座 *Adh* 基因的表达式样，因为 *jingwei* 基因非常精确地表现出 *Ymp* 睾丸特异的表达式样。所以，*jingwei* 基因不仅是基因嵌合的例证，还表明反转录转座有时在新基因起源中起到重要的作用。

许多类似的反转录转座事件导致新功能基因 (比如 *jingwei* 基因) 的产生，它们的功能与激素和信息素的代谢有关 (Zhang et al. 2004)。人类和小鼠基因组中

图 20.15 果蝇中新基因 *jingwei* 的起源，是通过已有基因反转录转座整合进 *Ymp* (*yellow-emperor*) 的一个内含子中而实现的。基因重复产生 *Ymp* 基因的两个拷贝。在大约 250 万年前，一个祖先基因 *Adh* 通过反转录转座插入到 *Ymp* 某个拷贝的第三个内含子中。在这次反转录转座事件之后，由于 *Adh* 转录本提供了一个新的终止密码子，*Ymp* 新外显子下游的外显子发生了退化。(来自 Long et al. 2003)



约有 1% 的功能基因具有反转录转座特征，比如，与它们的祖先基因相比缺少内含子。起源于反转录转座的基因通常转录活性较高，有时在全新的组织与环境被转录。但多数反转座事件产生无功能的序列，称为已加工假基因（processed pseudogene）。尽管它们的 DNA 序列可能与近缘基因（它们最初从这些基因复制而来）的序列相似，已加工假基因通常含有破坏基因阅读框的碱基缺失和提前出现的终止密码子。在人类和其他真核基因组中，已加工假基因较为常见；在人类基因组中，至少有 8 000 个已加工假基因。

此外，还有一些基因经历了基因内蛋白质结构域的加倍。一个引人注目的例子是，结构域的加倍可能导致了人类具有比其他类人猿更高的认知能力。Magdalena Popesco 及其同事（2006）的一个计算分析发现，自从人类与黑猩猩和大猩猩分开之后，有 134 个基因似乎经历了广泛的基因内结构域的加倍。人类 34 个基因中发现了一个叫做 DUF1220 的蛋白质结构域，该结构域约有 50 个拷贝，而在其他灵长类中只有不到 12 个拷贝（图 20.16）。这些拷贝具有很高的非同义替换率，暗示其经历了适应性进化。此外，含 DUF1220 结构域的 RNA 转录本，在人脑中与高级认知功能相关的区域（如海马体和新皮层）中广泛表达。而该结构域的功能尚不清楚。

基因重复

基因重复（gene duplication）是新基因起源最常见的方式之一，新基因作为已有基因的拷贝出现。很多基因是庞大的基因群体的成员——称为多基因家族（multigene family，或简称为基因家族）——彼此之间存在清晰的祖先-后裔关系。多基因家族的成员通常具有不同的功能，虽然它们可能服务于某个共同的主题。例如，所有的球蛋白基因（图 8.3）都编码具有血红素结合结构域的蛋白质，能够结合氧分子。在哺乳动物中， ϵ 、 ζ 和 γ 球蛋白具有最高的氧亲和力，在胚胎组织中表达，而 α 和 β 球蛋白则在成体中起作用。尽管已知基因重复发生在 DNA 水平（基因家族的成员通常具有相似的内含子-外显子结构），不等交换（图 8.6）能够改变多基因家族的拷贝数目，但目前我们对基因重复的分子机制仍然知之甚少。

无论在物种间还是物种内，一个多基因家族成员之间的关系都可以通过系统发生的方法进行分析。种间和种内基因间的关系代表了两种同源类型：直系同源和旁系同源（图 3.28）。直系同源（orthologous）基因存在于不同的生物（比如，不同物种）中，并通过生物的谱系分离从一个共同祖先基因中分化而来。相对而言，多基因家族成员是旁系同源基因，由一个祖先基因经过基因重复而产生。多基因家族在大小上差别巨大，成员数目从仅有 2 个（在酵母和人类基因组中最常见；Gu et al. 2002；Dujon et al. 2004）到 800 个（比如，免疫球蛋白亚家族）或超过 1 000 个（比如，人类核糖体 RNA 基因）。多基因家族的大小通常与特定的适应性或适应性丢失有关。例如，哺乳动物具有上百个编码嗅觉受体（OR）蛋白的基因，其中每一个嗅觉受体蛋白结合一个或多个气味分子。相比而言，大多数鸟类对气味的敏感程度弱于大多数哺乳动物（如啮齿类和犬类），它们拥有相对较

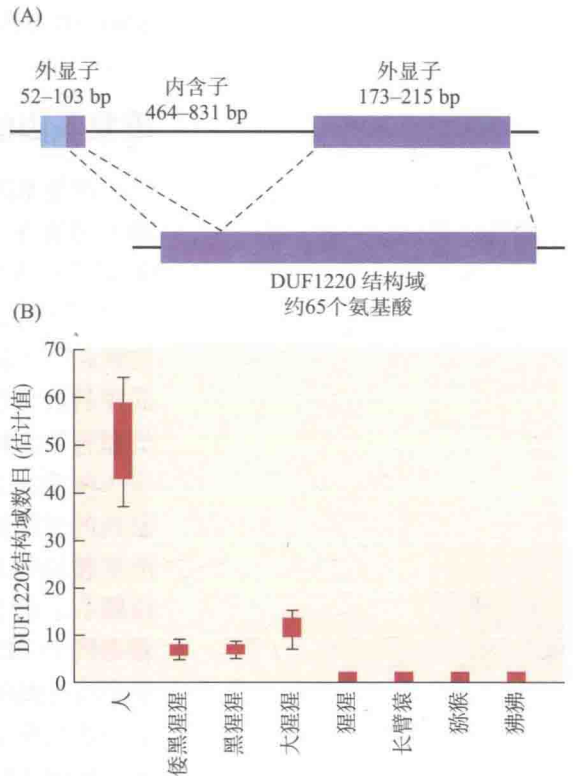


图 20.16 人类支系中 DUF1220 结构域的倍增。(A) 蛋白质中的外显子与 DUF1220 结构域的关系。在此例中，DUF1220 结构域由两个外显子编码。(B) 在不同灵长类动物中，通过直接分析 DUF1220 转录本的表达水平，对 DUF1220 结构域的数目进行估计。人类基因组中该结构域的数目比类人猿和其他旧世界灵长类动物中的多 4~5 倍。（来自 Popesco et al. 2006）

少的 OR 基因 (Hillier et al. 2004); 灵长类的 OR 基因数目也比啮齿类要少。

重复基因的命运

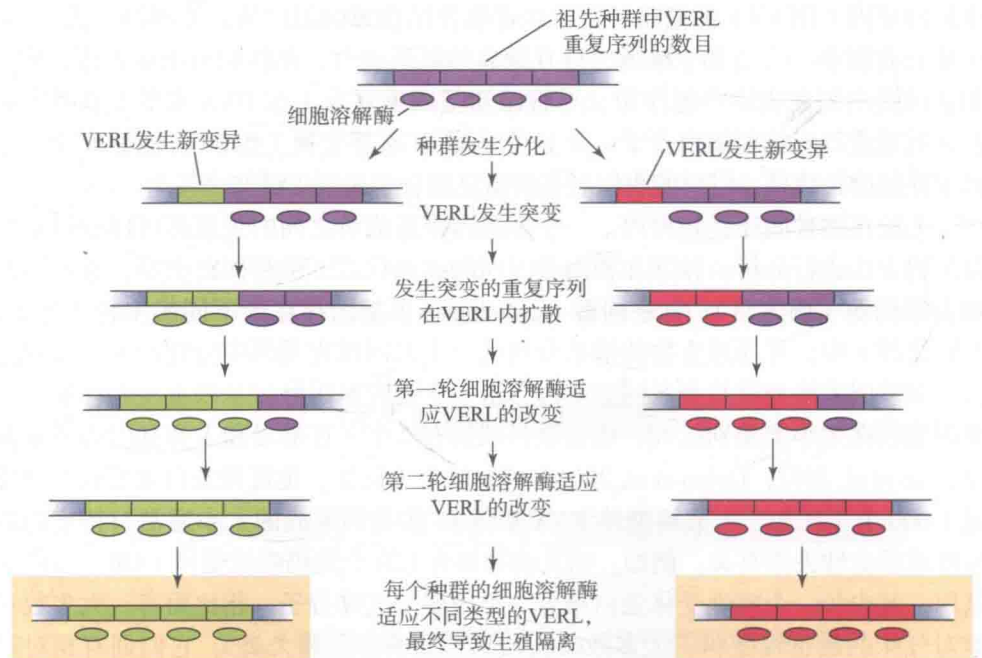
重复基因可能有如下几种命运: (1) 它们在序列和功能上 (更为常见) 以几种不同的方式发生分化, 我们在后文会做简要介绍; (2) 一个拷贝可能保留了祖先基因的功能, 而另一个拷贝变成无功能的假基因; (3) 也有可能一个重复基因会被删除, 因而基因可能经历“生”与“死”, 导致一个基因家族成员组成的更新; (4) 最后, 重复基因可能经历基因转换 (gene conversion), 来自某一位点的序列信息单向地传递给基因家族的其他成员, 使得家族中的某些或所有家族成员拥有基本相同的序列。

在多数生物体中, 人们对基因转换的分子过程知之甚少, 但其结果——基因家族的致同进化 (concerted evolution) ——则众所周知。基因转换使得多个位点产生相同的基因产物, 这在需要大量的基因产物时是具有适应性的。rRNA 正是这样一个例子, 它是核糖体的重要组成部分, 并由庞大的多基因家族所编码。倘若不同的 rRNA 转录本产生不同的序列, 将会是有害的。另有一个鲍鱼的例子: 细胞溶解酶的卵黄素受体 (vitelline receptor for lysine, VERL) 在卵子的卵黄包膜上表达, 在受精过程中起重要作用, 有助于维持物种特异的受精过程 (如 *Tegula* 属海螺的受精过程, 见图 18.14B)。VERL 由一系列氨基酸基序 (motif) 组成, 这些基序经历过大量的重复事件, 但在每个物种中仍然保留了相似的序列, 是致同进化的另一个例子 (图 20.17), 帮助维持物种受精过程的特异性。

Ohno 困境、分子混交以及近期重复基因的选择命运

旁系同源基因在最初是冗余的: 当基因重复发生后, 基因组中突然存在一个基因的两个相同拷贝, 若其中一个拷贝不成为假基因的话, 则可能发生功能的分化。正如接下来会看到的, 有利于增加特定基因产物丰度的自然选择, 是重复基

图 20.17 VERL 蛋白质物种特异性差异的致同进化。细胞溶解酶最初在精子顶体中表达, 在受精过程中被释放出来, 然后在卵子的卵黄包膜中与 VERL 蛋白质结合。细胞溶解酶与 VERL 的结合以一种物种特异的方式进行, 同一物种中 VERL 的进化迫使细胞溶解酶发生序列上的改变。VERL 重复拷贝通过基因转换的过程获得相同的新序列。细胞溶解酶分子需要不断进化直到与同一物种内的 VERL 重复拷贝相匹配。如果 VERL 和细胞溶解酶之间的分化足够大, 一个种群的细胞溶解酶将不能与其他种群的 VERL 正确互作, 从而产生生殖隔离及随后的物种形成。(来自 Swanson and Vacquier 2002)



因在获得新功能前得以选择性保留下来的一种途径。

1970年, Susumo Ohno (1928—2000) 首先提出了经典的新功能化 (neofunctionalization) 模型, 即重复基因的一个拷贝维持其原来的功能, 而另一个拷贝通过固定新的突变获得新功能。在近期产生的重复基因中仅有一个拷贝快速地积累非同义替换, 正是这一过程的证据。若因遗传漂变而固定下无功能突变, 则其中一个重复基因会丢失功能成为假基因, 只有在此之前发生有利的新突变, 新功能化才会发生。在灵长类的核糖核酸酶 (ribonuclease) 基因家族中, 编码嗜酸细胞阳离子蛋白 (eosinophil cationic protein, ECP) 和嗜酸粒细胞衍生神经毒素 (eosinophil-derived neurotoxin, EDN) 的两个基因, 是新功能化的具体实例。Jianzhi Zhang 及同事 (1998) 发现, 在灵长类祖先中, ECP 和 EDN 两个基因经重复产生之后, 前者经历了大量的非同义替换。此外, ECP 具有抗病原体的功能, 而 EDN 缺少该功能, 说明基因重复之后通过快速积累氨基酸替换, 获得了功能上的多样性。

在近期发生重复的两个拷贝中, 某个拷贝要在其功能丧失或丢失之前发生有利突变必须满足严格的条件。一方面, 通过稳定化选择维持近期重复基因的初始功能, 是不允许积累全新的氨基酸替换的, 而氨基酸替换又是获得新功能所必需的。重复基因通过新功能化获得新功能的这种矛盾, 被称为 Ohno 困境 (Ohno's dilemma)。尽管新功能化模型已经流行了几十年, 近年来, 科学家已经认识到该模型是否成立还需弄清其中的一些细节。

解决 Ohno 困境的一个可能途径是亚功能化 (subfunctionalization), 即每个重复基因特异地执行祖先单拷贝基因所执行的初始功能中的一部分。Force 及其同事 (1999) 提出了 DDC (duplication-degeneration-complementation) 模型来解释亚功能化的过程, 认为一个祖先基因具有两种或多种功能, 在每个旁系同源基因中, 互补的突变被固定下来, 削弱或消除了这些功能中的不同部分, 因而旁系同源基因之间不再冗余, 两个基因都被自然选择保留下来, 随后可能会发生进一步的功能特化和进化改变。DDC 模型与经典的新功能化模型的区别在于, 相对于祖先基因而言, 两个拷贝都会在序列和功能上发生改变, 且该模型预测重复基因的保留比率更高。在多倍体植物中, 超过 15% 的重复基因倾向于在功能上保留下来, 这比经典的新功能化模型预测的比率高得多 (Prince and Pickett 2002)。

基因组进化中也存在亚功能化的绝佳证据。在大多数脊椎动物 (如小鼠) 中, *Hoxb1* 基因为单拷贝, 但在斑马鱼中, 该基因发生重复产生了 *Hoxb1a* 和 *Hoxb1b*。小鼠的 *Hoxb1* 在后脑的发育中持续表达, 而斑马鱼的 *Hoxb1a* 和 *b* 则依次表达, *Hoxb1a* 的表达在受精约 10 小时后终止, 此时 *Hoxb1b* 开始表达 (Prince 2002; Prince and Pickett 2002)。 *Hoxb1a* 和 *b* 各自分别丢失了基因上游和下游的一个调控序列, 这两个序列在小鼠的 *Hoxb1* 中是存在且有功能的。在斑马鱼中, 这两个基因互补的表达式样及其互补的退化突变, 正是亚功能化的例证 (图 20.18)。

图 20.18 以斑马鱼中的 *Hox* 基因为例, 阐述亚功能化的 DDC 模型。在斑马鱼的一个祖先中, *Hoxb1* 基因具有双重功能, 并由上游和下游两个调控区域调控。在一个衍生的过渡物种中, 该基因经历了一次重复事件, 随后在不同的旁系同源基因中丢失不同的调控区域, 从而使新的旁系同源基因 (中图) 的表达式样发生分化。斑马鱼中重复基因的衍生状态 (右图) 由两个旁系同源基因组成, 每个基因具有单一的功能。(来自 Prince and Pickett 2002)

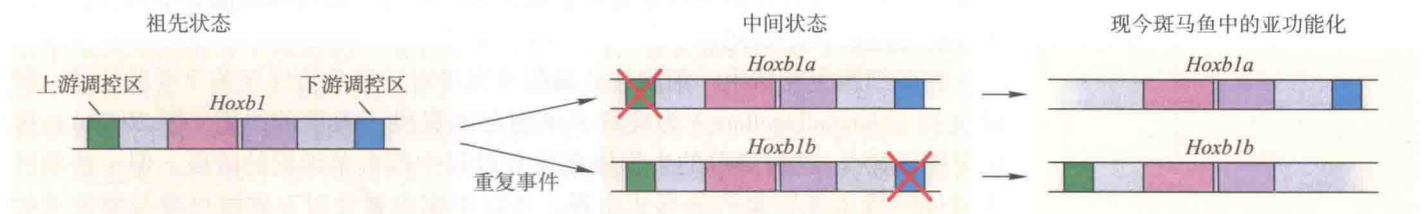
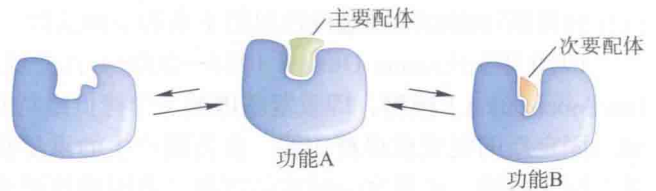


图 20.19 分子混交的一个例子。蓝色形状表示蛋白质的某种构象。在这些构象内部，具颜色的形状是其配体（被折叠蛋白质所结合的其他分子）。主要配体是多数时间蛋白质所结合的配体（代表蛋白质的主要功能），混交配体是罕见结合的次要配体（代表蛋白质的次要功能）。箭头表示结合不同配体时，蛋白质发生构象的转变。



然而，亚功能化并不能解释重复基因新功能的起源，因为后裔重复基因只是简单地分割了祖先基因的功能。有利于基因产物扩增的自然选择，也被作为走出 Ohno 困境的一种途径：若某一特定基因产物的增多是有利的，则两个相同拷贝的存在将具有优势，因而得以保留下来，尽管这种保留可能只是暂时性的。

另一个因素，分子混交（molecular promiscuity），可能有助于保留近期产生的重复基因。分子混交指的是单一基因产物在主要功能之外常具有次要的、通常不相关的功能（Khersonsky and Tawfik 2010）。很多年前，微生物学家就已经知道，大肠杆菌的很多敲除系（完全删除某一特定基因）仍能存活。在很多这样的例子里，一个不相关的酶在维持自身主要功能的同时，还执行了被敲除的基因产物的功能。例如，氢化酶（hydrogenase）通过催化氢分子（ H_2 ）的氧化在代谢过程中起重要作用，但由于碱性磷酸酶（其主要功能是从各种分子中移除磷酸基团）的磷酸盐依赖氢化酶活性的存在，缺失通常的氢化酶的突变株系仍然可以存活。酶可以通过多种方式使其功能多样化，包括在活性位点结合多个底物；或者通过在不同细胞环境条件下，形成多种三维结构；或者当由水介导的新的氢键形成时，扩展其特异性。

基于越来越多的证据支持分子混交的广泛存在，Bergthorsson 等（2007）提出了一个解释重复基因保留的模型，称为 IAD（innovation, amplification and divergence）模型。在 IAD 模型中，重复基因通过产物的混交功能（图 20.19 中的功能 B）而非其主要功能（功能 A），为生物占领某一新的生态位提供了某种优势。由于重复基因提供了更多的 B 功能，重复基因的拷贝得以保留下来。然而，当新重复基因中的一个拷贝改进并开始专注于 B 功能时，该基因的其他重复拷贝（仅有次要的 B 功能）受到的选择变得松弛，这些拷贝可能会从基因组中删除，而不会对适应性产生影响。该模型认为由于基因次要功能的增多，完全相同的拷贝可能出现全新的功能。该模型还认为选择作用始终贯穿于基因重复和功能增加的全过程，导致氨基酸替换率很高，就如前面提到的灵长类核糖核酸酶和电鱼钠离子通道中的例子一样。

多基因家族和关键创新性状的起源

基因组中详尽记录了生命中一些重大变革的分子基础，这使得生物学家能够直接探索发现全新适应性的分子基础。通过对生命之树主要谱系代表物种进行基因组测序，生物学家能够在分子水平上追踪生命日渐增加的复杂性，并且常常发现复杂性增加与特定多基因家族的扩张相关。动物、植物和真菌等不同类群中的多细胞化过程就是如此。

在多细胞生物体中，细胞彼此黏附并交换对于信息传递至关重要的分子。领鞭虫类（choanoflagellate）为理解多细胞起源提供了重要的线索（图 20.20A；也可见图 5.10）。这些简单的生物体在发育过程中都有单细胞的阶段，但一些物种在成体阶段也能以集群的形式出现。当以单细胞取食时，领鞭虫类与海绵动物

(A)

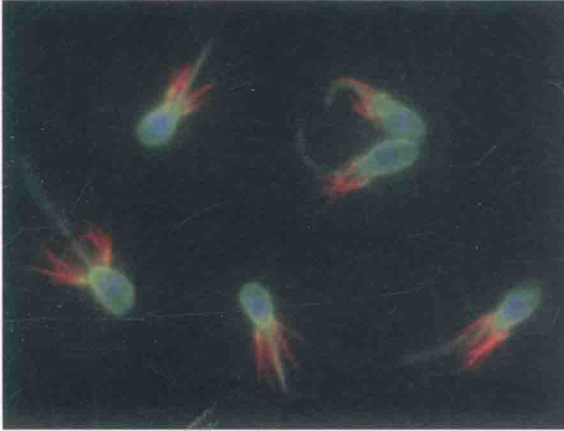
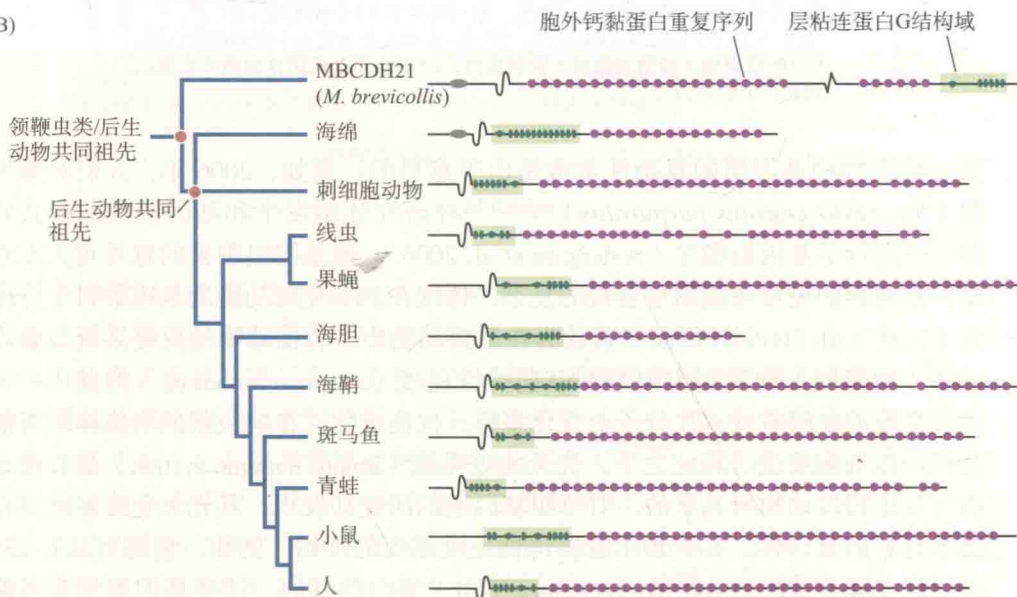


图 20.20 领鞭虫 *Monosiga brevicollis* 基因组揭示了钙黏蛋白的古老起源。(A) *M.brevicollis* 细胞的荧光显微照片, 使用特异结合不同细胞组分的荧光染料进行标记。(B) 领鞭虫和多种后生动物的系统发生关系, 及这些类群中与脂肪相关的钙黏蛋白的结构。该钙黏蛋白包含表皮生长因子和层粘连蛋白 G 结构域 (绿色方框) 以及与胞外钙黏蛋白重复相连的结构域 (紫色)。(A 承蒙 N. King 惠赠; B 来自 Abedin and King 2008)

(B)

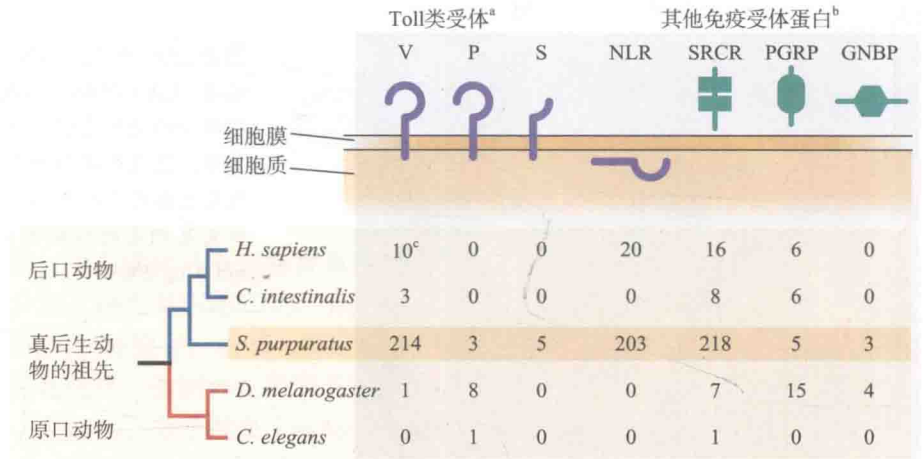


(最原始的后生动物之一)的摄食细胞非常相像。但领鞭虫类不是后生动物,而是位于后生动物基部的海绵动物和刺胞动物之外的类群。因此,预期领鞭虫类的基因组对认识多细胞的早期阶段提供了线索。

钙黏蛋白 (cadherin) 是在细胞黏附、运动与通信中起重要作用的一类分子。在第一个领鞭虫基因组被测序之前,对钙黏蛋白的了解仅来自于后生动物。当 Nicole King 及其同事 (King et al. 2008) 对领鞭虫的首个基因组 (*Monosiga brevicollis*) 进行测序时,他们惊奇地发现了 23 个钙黏蛋白基因 (Abedin and King 2008)。在钙黏蛋白基因中发现了多种结构域,包括生长因子和免疫球蛋白的结构域 (图 20.20B),支持了钙黏蛋白基因家族的多重功能属性。多种多样的钙黏蛋白基因编码了丰富多样的蛋白质,作为信号分子传递环境变化相关的信息。人们尚未发现该领鞭虫的细胞之间存在任何联系。因此,后生动物中使细胞之间的通信成为可能的分子在最初一定具有不同的功能,在初始的简单工具包中添加了这一后续功能。所以,基因组揭示了这样一种式样:一个当前具有特定功能的性状最初具有不同的功能,这种进化模式在生命历史中屡见不鲜 (见第 3 章和第 22 章)。

随着基因组测序物种的增多,尤其是那些尚未在基因组水平被研究过的代表分支中的物种,科学家了解到更多促使这些分支形成的重要环境和进化事件。

图 20.21 在紫海胆 (*Strongylocentrotus purpuratus*) 基因组中发现的编码多种类型免疫受体蛋白的基因。这些基因的多样性与其他后生动物基因组中的相当或者比之更高, 说明海胆的先天免疫防御具有出乎意料的复杂性。(来自 Rast et al. 2006)



^aToll类受体包括脊椎动物型(V)、原口动物型(P)和短型(S)。

^bNLR=NACHT 结构域/LRR蛋白; SRCR=清道夫受体富含半胱氨酸蛋白质; PGRP=肽聚糖(细菌细胞壁)识别蛋白; GNBP=革兰氏阴性细菌结合蛋白。

^c附加一个假基因。

某一特定物种基因组的复杂性常常是出乎意料的。例如, 2006年, 人们对紫海胆 (*Strongylocentrotus purpuratus*) ——一种研究胚胎发生和基因调控的模式物种——进行了基因组测序 (Sodergren et al. 2006)。该基因组带来的意外重大发现是: 紫海胆的免疫系统出乎意料的复杂, 体现在具有免疫功能的基因数目十分庞大 (Rast et al. 2006)。以前一直认为在后口动物中, 脊椎动物的免疫系统与棘皮动物(如海胆)的区别主要是拥有获得性免疫(adaptive immunity)的基因——免疫系统的左膀右臂, 在分子上变化多样、快速进化, 在响应新的病原体时可能会经历体细胞突变。相比之下, 先天免疫系统(innate immune system)是脊椎动物与其他后口动物所共享的。对海胆基因组的研究却发现, 其先天免疫系统具有出乎意料的复杂性, 并且预示着获得性免疫系统的开始。例如, 紫海胆具有222个编码Toll类受体(Toll-like receptor, TLR)蛋白的基因, 这些基因虽然多态性不高, 但在抵抗致病菌方面非常重要。相比而言, 人类只有约10个这样的基因(图20.21)。此外, 海胆具有的重组激活基因*rag1*和*rag2*, 迄今未在无脊椎动物中发现, 这两个基因在协调T细胞受体基因的重组和体细胞多样化中起着重要作用, 而T细胞受体基因是获得性免疫系统的重要组成部分。尽管在海胆中还未发现T细胞受体, *rag*基因的存在表明海胆可能如它们的脊椎动物近亲一样, 拥有产生获得性免疫的能力。

基因组与染色体重复

很多基因作为大段染色体的一部分, 甚至是整个基因组的一部分而发生重复(多倍体, 见第18章)。拷贝数目变化(copy number variant)是种内(包括人类)变异的主要来源。这样的变异也称为片段重复(segmental duplication), 因为在这些情况中, 基因组中包含多个基因的片段发生了重复。这类变异有些与人类癌症和疾病有关。在人类基因组中, 约1500个区段(约覆盖基因组的12%)由重复的染色体片段组成, 这些片段与其旁系同源基因在序列上发生了分化。由于人类基因组中的序列多态性约为1/1000, 拷贝数目变异是人类基因组变异的一个主要来源。尼安德特人的基因组序列显示, 有111个可能的尼安德特人特有的片段重复与现代人类不同。

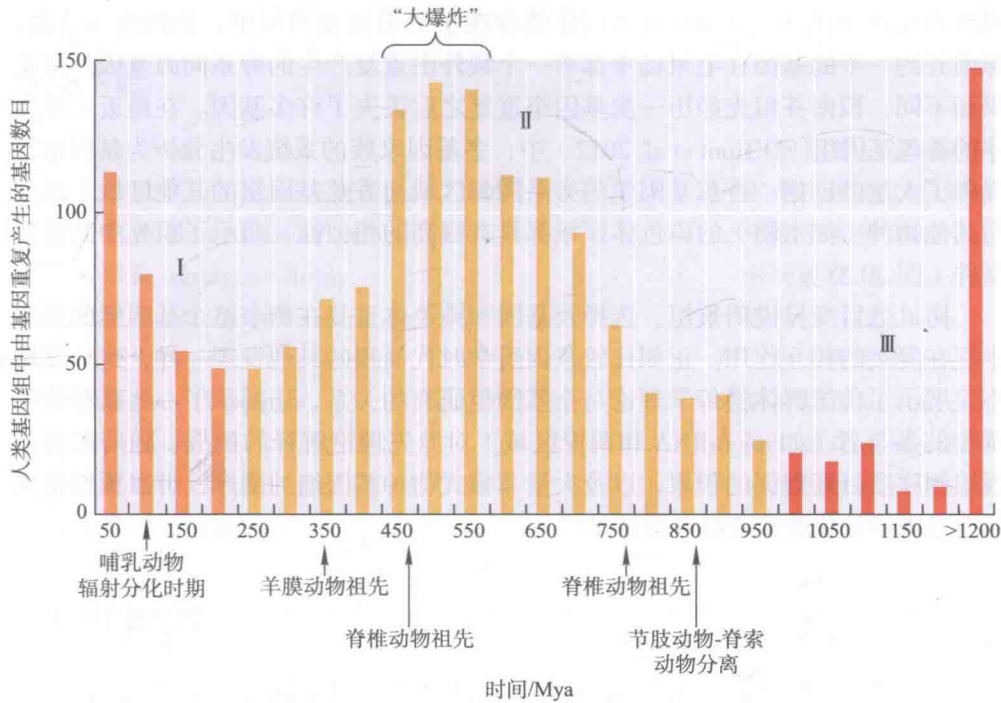
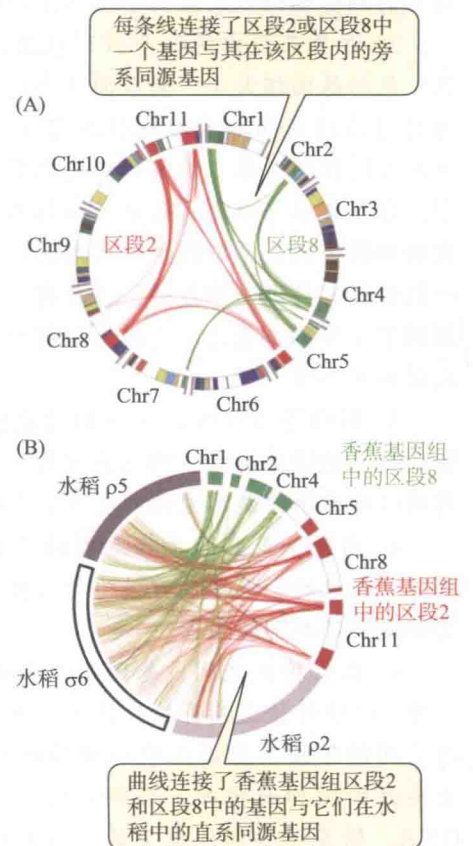


图 20.22 人类基因组中基因重复事件的时间分布。横坐标表示基于序列差异分析估算的重复基因分化的时间。纵坐标表示每个进化时期重复基因的数目。图中显示 I、II 和 III 三次重复波峰。波峰 I 对应哺乳动物辐射分化时发生的基因重复，由一些大的基因家族组成，如哺乳动物的免疫球蛋白家族。波峰 II 对应脊椎动物进化早期发生的基因重复，由组织特异性的同功异构基因和其他发育基因位点组成。波峰 III 对应后生动物进化早期发生的基因重复，此时，信号转导途径的一些新特性被认为已经起源。(来自 Gu et al. 2002)

当比较同一个基因组内的 DNA 序列时，若很多基因似乎在同一时间发生过重复事件，则说明发生过片段重复。一个完整基因组是以一个“大爆炸”的方式重复，还是在一个漫长的时间内零碎地重复，可以通过检测旁系同源基因之间分化的时间分布，利用分子钟来进行判断。例如第 3 章提到，据推测，在有颌类脊椎动物的共同祖先中发生了全基因组重复，然后在鱼类的祖先中又发生了一次全基因组重复 (Prince and Pickett 2002)。对人类基因组的 749 个不同的基因家族进行系统发生分析，发现 1 739 个基因重复事件的发生时间以“大爆炸”式样分布 (在鱼类起源之前，即大约 500 My 前，有一个频率分布的主峰) (Gu et al. 2002; 图 20.22)。后期的重复时间为连续分布，包括一个位于哺乳动物基部辐射附近的峰值。所以，哺乳动物基因组大尺度结构可能是由一个大尺度重复，并累加许多小尺度重复所致。

在植物基因和基因组进化过程中，基因组重复和缩减起了重要作用，其中多倍化事件频繁出现 (见第 18 章)。毛果杨 (*Populus trichocarpa*) 是木本植物遗传学研究的一种重要模式物种，尽管其基因组只有约 500 Mb，仅为人类基因组大小的六分之一 (Tuskan et al. 2006)，但其含有超过 45 000 个蛋白质编码基因，约为人类基因组中估测值的两倍。由一次全基

图 20.23 香蕉和其他单子叶植物中复杂的基因组重复式样。(A) 环形图展示香蕉基因组内的旁系同源关系。这些关系由一次全基因组加倍事件产生，产生了数个染色体“区段”，包括这里显示的区段 2 (红色) 和区段 8 (绿色)。环形边上的片段代表香蕉的不同染色体 (1 号到 11 号染色体)。(B) 香蕉区段 2 和区段 8 上的基因与水稻基因的直系同源关系。图中显示水稻基因组上的三个区段 ($\rho 2$, $\rho 5$ 和 $\sigma 6$)。注意在这个环内，香蕉染色体的每个片段与水稻基因组的多个片段相连接，表明香蕉中对应于水稻 (或它的祖先) 全基因组重复事件产生的旁系同源片段在基因组中保留了下来 (来自 D'Hont et al. 2012)。



因组重复产生的大约 8 000 对基因依然存在于毛果杨基因组中, 原因尚不清楚。拟南芥约一半的基因在毛果杨中都有一个额外由重复产生的旁系同源基因。与毛果杨不同, 拟南芥祖先经历一次基因组重复之后丢失了许多基因。在最近完成测序的香蕉基因组 (D'Hont et al. 2012) 中, 多基因家族的系统发生分析为基因重复提供了大量的证据。香蕉基因组的旁系同源区域与香蕉基因组的其他区域, 以及与其他物种 (如水稻) 的染色体区域都具有很高的相似性, 暗示了祖先中的重复事件 (图 20.23)。

拷贝数目变异说明重组、选择及基因和染色体重复在调节整个基因组的进化中存在复杂的相互作用。正如比较基因组学时代涌现的其他发现一样, 这一发现不仅展示了传统群体遗传学理论与全基因组研究的关系, 还揭示了一些新型分子调控的参与者 (如 microRNA 和调控区域) 对原先理论解释的挑战。随着源自基因组测序项目新数据的积累, 以及大量非模式物种基因组的测序, 可以预期未来几年基因组进化的蓝图将日益详尽。

小结

1. 新技术的运用推动了基因组学领域的发展, 使得生物学家能够以空前规模来研究基因组, 发现基因组中的多种新元素, 如不同类型的非翻译 RNA 序列。通过比较成千上万个基因和整个基因组的结构, 可以从中发现祖先和进化的式样。对大量基因组数据集的获得和解读, 不仅要依靠传统的群体遗传学理论, 还需要借助新兴的溯祖理论以及检测中性选择的新方法。

2. 近年来提出的一个假说认为, 基因组的很多特性, 包括基因组大小、转座因子丰度和内含子长度, 是通过遗传漂变而非自然选择固定下来的, 即它们是非适应性过程的结果。该假说认为在有效种群较大的支系中, 自然选择可以更有效地发挥作用, 从而抵消了在有效种群较小的谱系中起主导作用的漂变的影响。尽管这一假说还有待进一步检验, 并且有一些矛盾之处, 但它强调了运用群体遗传学思想来理解大尺度上基因组进化式样的重要性。

3. 影响蛋白质进化速率的因素包括: 抑制蛋白质错误折叠的净化选择、抑制蛋白质之间错误互作的选择作用以及生物体发育过程中基因表达的时序。

4. 内含子是真核生物基因的重要组分, 通常是近期进化而来的。选择性剪接为种内和种间蛋白质结构的变异提供了丰富的来源。

5. 在生物体之间, 基因组大小存在几个数量级的差异。C 值悖论是指真核生物基因组大小与生物体复杂性之间的矛盾。基因组中的编码部分可能随着生物体复杂性的增加而增加, 而非编码部分, 包含高度重复 DNA、转座子和其他类型的“自私基因”则随着其他

因素的变化而变化。

6. 分子趋同是 DNA 和蛋白质氨基酸序列经受强烈自然选择的有力证据。分子趋同通常是生物适应性和新行为产生的基础。

7. 物种能够通过多种机制获得新基因。水平基因转移是指基因通过病毒或其他基因组介质在不相关的基因组之间转移。新基因可以通过外显子重排起源于既有基因, 可能会产生具有新功能的嵌合基因。新的适应性可以不需要新的编码区, 有时可以通过删除系统发生上保守的非编码区获得。

8. 新基因也可以通过反转录转座产生, 该过程可以产生无内含子的基因, 并常产生无功能的已加工假基因。这样的反转录转座基因有时可能获得新的外显子或上下游的调控区域, 因而获得与祖先基因不同的功能和表达式样。

9. 基因重复是多基因家族扩张的主要方式, 其与选择性剪接一起, 增加了基因组编码区的多样性, 并导致生命史上的一些重大创新, 比如多细胞化和免疫的起源。通过新功能化和亚功能化过程, 多基因家族实现功能上的多样化。

10. 基因可以单独或作为染色体大片段的一部分发生重复, 有时则作为全基因组重复的一部分。基因重复在真核生物和原核生物基因组中都很常见, 并为形成具有衍生功能的新基因提供了机会。重复基因某种程度上可以通过分子混交在基因组中保留下来, 即祖先基因的某个次要功能在一个重复拷贝中被选择保留了下来。基因重复还可以作为全基因组重复 (尤其是在植物中) 以及染色体和片段重复的副产品而出现, 导致基因拷贝数目的变化。

重要术语

C 值悖论 C-value paradox

比较基因组学 comparative genomics

超保守元件 ultraconserved element

多基因家族 multigene family

翻译稳健度 translational robustness

基因可缺失性 gene dispensability

基因转换 gene conversion

结构域 domain

拷贝数目变化 copy number variant

密码子偏好 codon bias

嵌合基因 chimeric gene

水平(横向)基因转移 horizontal (lateral) gene transfer

外显子重排 exon shuffling

新功能化 neofunctionalization

选择性剪接 alternative splicing

已加工假基因 processed pseudogene

亚功能化 subfunctionalization

致同进化 concerted evolution

转录物组 transcriptome

延伸阅读推荐

由 Michael Lynch 所著的 *The Origin of Genome Architecture* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2007) 一书对遗传漂变和非适应进化在基因组进化中的重要性给予了充分的论证。

由 D. Graur 和 W.-H. Li 合著的 *Fundamentals of Molecular Evolution* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2000) 一书是涉及分子序列进化的可读性极强

的入门著作。这方面的许多主题都在 A. L. Hughes 所著的 *Adaptive Evolution of Genes and Genomes* (Oxford University Press, Oxford, 2000) 一书中有详尽的论述。

在 *A Primer of Genome Science* 第三版 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2009) 一书中, G. Gibson 和 S. V. Muse 对基因组学这一新的重要领域进行了介绍。

问题和讨论

1. 密码子偏好是指在一些系统发生谱系中, 某些密码子的使用频率高于其他编码同一氨基酸的(同义的)密码子。导致密码子偏好的原因有哪些?

2. 为什么高表达的基因通常进化速率较低?

3. 什么假说可以解释不同物种间内含子丰度的差异?

4. 病毒、细菌和真核生物基因组之间的主要区别是什么? 物种之间什么样的统计学差异能够解释我们在全基因组水平上看到的差异?

5. 区别基因重复、物种形成和致同进化等对系统发生造成的影响。这三种进程是如何相互作用导致多基因家族的系统发生关系具有不同类型的?

6. 阐述新重复基因发生新功能化和亚功能化之间的差别。

7. 举一个在基因组水平上扩展适应的例子, 即某一性状当前的功能不同于其最初的功能, 或者一个性状最初无功能, 但被招募来执行某种功能。

8. 在一些近期完成基因组测序的物种中, 举例说明一些之前认为比哺乳动物更为简单的物种, 其基因组具有令人惊讶的复杂性。

9. 假设你正在和一个不相信进化的人讨论进化的证据。举出支持不同谱系(例如, 人类和黑猩猩)起源于同一共同祖先的三种分子数据。

(王培培、孔宏智译, 杨继校)

进化和发育

多细胞生物巨大的形态多样性和复杂性是通过一系列发育过程产生的，这些发育过程贯穿个体的整个生命周期，并且在进化过程中受到了自然选择。但是，这些发育过程是如何进化的呢？一个多世纪以来，有关生物多样性（例如被子植物的花所呈现的丰富的形态结构和颜色）产生的进化驱动力和遗传机制一直困扰着生物学家。现在我们知道，花的结构以同心圆的形式排列成轮状，花的发育依赖于花发育基因在特定的部位单独或共同表达。早期通过对不同植物花突变体的研究证实了这些基因的存在。对突变体和野生型形态和发育特征进行比较已经成为经典发育生物学和现代进化发育生物学行之有效的研究方法。考察相似突变在不同物种中的效应引出了一系列值得探讨的问题：导致产生复杂性的发育过程是什么？这些过程是如何进化并导致某一结构（例如花）形态多样性产生的？当这些过程在不同谱系中独立进化时，会发生什么？这些问题与进化过程中的选择作用，与生物形态和结构的保守性以及多样化过程密切交织在一起。本书会反复提到这些问题。

进化发育生物学（evolutionary developmental biology，简称为 EDB 或“Evo-Devo”）试图从发育过程和进化过程两个方面来理解发育进化的机制。例如，通过研究发育过程，能够揭示哪些新的细胞或组织之间的相互作用导致特定类群中新形态性状的产生；通过研究进化过程，能够揭示哪些选择压力促进新形态性状的进化。进化发育生物学家关注的两个主要问题或主题是：第一，发育进化在地球生命史中起什么作用？第二，产生表型的发育轨迹对进化过程中改变或约束轨迹的效应有偏好吗？虽然自然选择作用于由发育产生的表型，但是我们最终想要理解导致产生不同表型的发育过程是如何影响进化潜能和轨迹的。通过解析发育过程的进化，我们希望了解能区分不同生物大类的关键形态性状最初是如何产生的。因此，进化发育生物学为破解宏进化之谜提供了一个长期探索的途径。

Hox 基因和现代进化发育生物学的出现

不同物种的发育过程既有共同之处，又有不同之处。这一现象已经吸引了自 Geoffroy Saint-Hilaire (1772—1844)、Karl Ernst von Baer (1792—1876) 和达尔文以来众多生物学家的关注。一直以来，进化生物学和发育生物学都采用看似不同的研究程序和方法，沿着不同的路径发展 (Gould 1977; Depew and Weber 1995; Wilkins 2002)。然而，在过去的三十年间，快速积累的有关模式物种形态建成遗传机制的信息和众多物种的基因组数据，以及新近发展的用于获取上述信息的分子遗传技术，已被整合用于进化研究的不同领域，并发展成一门高度交叉的学科——进化发育生物学。

20 世纪 70 至 80 年代，动物 Hox 基因的发现和鉴定标志着现代进化发育生

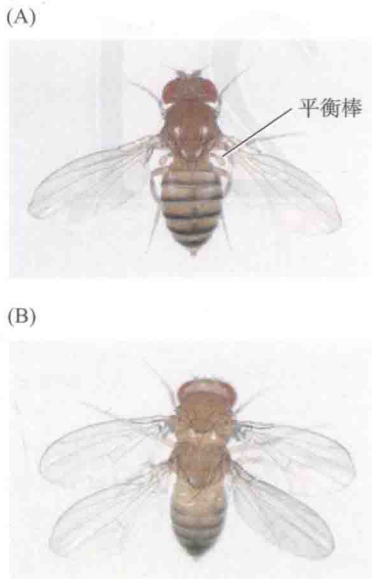


图 21.1 同源异形突变的影响。
(A) 野生型果蝇。在第二胸节上有一对翅膀，在第三胸节上有一对小的翅膀状结构，被称为平衡棒。
(B) *Ultrabithorax (Ubx)* 基因突变体。该突变体果蝇是通过实验将 *Ubx* 基因调控区的几个突变组合在一起而产生的，它的第三胸节同源转换成第二个胸节，平衡棒被翅膀所取代。(图片承蒙 E. B. Lewis 惠赠)

物学的出现 (Wilkins 2002)。**Hox 基因 (Hox gene)** 是最著名的一类同源异形基因 (homeotic selector gene)。正如我们从第 8 章了解到的，Hox 基因控制所有后生动物前后体轴上体节的身份。Hox 基因突变通常导致一种体节类型向另一种类型的转变。例如，在黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 中，第三胸节 (T3) 正常发育成被称为平衡棒的微小结构，该结构与四翼昆虫的后翅同源；而第二胸节 (T2) 发育成翅膀。Hox 基因 *Ultrabithorax (Ubx)* 突变会导致第三胸节 (T3) 转变成第二胸节 (T2) (图 21.1)。另一类 Hox 基因 *Antennapedia (Antp)* 突变则会导致 Antp 蛋白在应该产生触角的细胞中异位表达，结果致使触角变成腿 (见图 8.13)。

在黑腹果蝇中，Hox 基因在 3 号染色体上形成两个复合体 (簇)，即触角足复合体和双胸复合体。20 世纪 40 至 70 年代间，E. B. Lewis 对双胸复合体进行了开创性的研究；20 世纪 70 至 80 年代，Thomas Kaufman 及其同事则围绕触角足复合体展开了遗传学研究。这些研究者发现这两个复合体中的基因控制前后体节的形成，其方向与它们在染色体上的顺序相吻合 (图 21.2)。他们还发现 8 个果蝇 Hox 基因都属于同一个基因家族；它们编码的蛋白质都包含一段能够结合 DNA 的独特的氨基酸序列，后来这段序列被命名为同源异形框 (homeobox)，而其编码的蛋白质序列被命名为同源异形结构域 (homeodomain)。这些发现支持了 Lewis 在 20 世纪 60 年代提出的观点，即 Hox 基因调控其他基因的转录。后续研究者惊奇地发现几乎所有类群的动物都拥有 Hox 基因，并拥有与果蝇相似的同源异形框，以及与果蝇相同的基因顺序和方向。在大多数动物中，Hox 基因形成一个单一的复合体。然而，哺乳动物有四个同源的 Hox 基因复合体 (即 *Hoxa*、*Hoxb*、*Hoxc* 和 *Hoxd*)，它们分别位于基因组的不同染色体上，共包括 13 个不同的基因 (与果蝇中只有 8 个基因不同)。

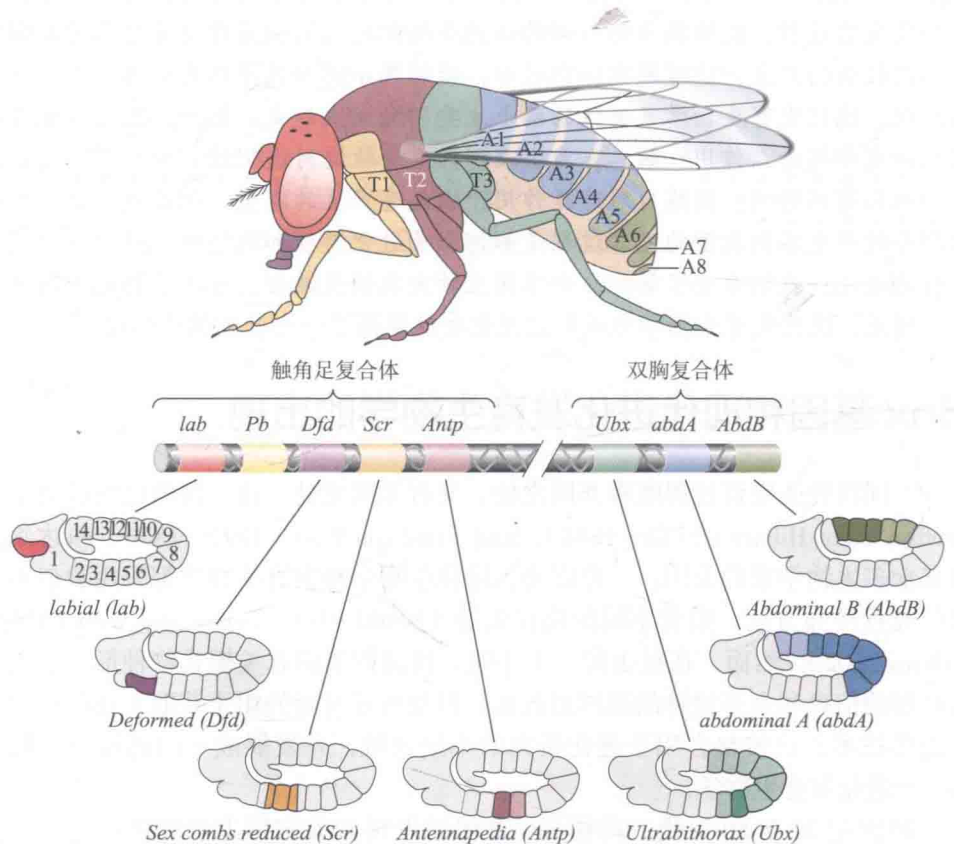


图 21.2 Hox 基因在果蝇中的表达。中间部分是触角足复合体和双胸复合体的基因图谱，它们的功能结构域用彩色表示。图谱下面展示的是 Hox 基因在果蝇胚胎胚盘区域的表达模式，上面是 Hox 基因在成年果蝇体节中的表达式样。深色阴影区域表示基因表达量最高的区域或体节。(来自 Kaufman et al. 1990 和 Dessain et al. 1992)

在果蝇中，对 Hox 蛋白质或 mRNA 进行染色（用知识窗 21A 中描述的方法），发现 Hox 基因在前后体轴中的表达与它们突变体的表型一一对应。例如，正如预测的那样，*Ubx* 基因在第三胸节（T3）和前腹部中表达，是正常的体节身份决定所必需的（见图 21.2）。虽然脊椎动物 Hox 基因的表达模式更加复杂，但它们基本上也呈现出沿前后体轴顺序特异表达的模式（图 21.3）。

知识窗 21A 分析发育过程中基因和蛋白质的表达

基因转录的时空（spatio-temporal）式样是由空间（特定的细胞、组织、体节或者结构）和时间（特定的发育阶段）共同定义的。转录水平可视化的三种最常见的方法需要不同的工具。

在原位杂交（*in situ* hybridization）中，组织或整个样本经过化学过程处理后，将 mRNA 分子固定在产生它们的细胞中。然后，针对目的基因设计物种特异性的、单链的 RNA 或 DNA 探针，并将其加到样品中。探针通过碱基配对与目的 mRNA 杂交。探针要么通过化学修饰法制备，要么利用放射性同位素进行标记。前者可以通过染色过程检测，而后者可以通过放射自显影检测（图 1A）。除原位杂交外，还有另一种方法。将来自不同组织或发育阶段的 mRNA 提取物分别在电泳凝胶的不同泳道中进行跑胶（见第 9 章）。然后，将凝胶中的 mRNA 转印到膜上，选择与原位杂交方法中相同种类的经化学修饰或放射性同位素标记的探针，将膜与之杂交。这个过程称为 Northern 杂交（Northern blot）。

还有一种更容易定量，但不能精确定位的分析基因转录的方法。首先，从感兴趣的组织或阶段收集 mRNA，用反转录酶将其反转录为互补 DNA（cDNA）。然后，用聚合酶链反应（PCR）技术进行扩增。在 PCR 过程中，荧光试剂能用来检测每个扩增循环中反应产物的累积量。这种方法被称为反转录 PCR（reverse transcriptase PCR），简称为 RT-PCR。

最后，我们还可以利用微阵列（microarray）技术对来源于不同组织、个体、物种或阶段的荧光标记样品进行杂交。微阵列是微小的矩形芯片，微阵列制备机器人将已知样本的 cDNA 文库“印”于其上。在微阵列特定位置的荧光差异代表样品间基因表达的差异。这种差异可以采用数字成像系统进行定量。

蛋白质的表达水平可以用抗体来分析（由于翻译调控，特定基因的 mRNA 和蛋白质表达模式可能不完全相同）。抗体是通过将目的蛋白质（抗原）注入哺乳动物（如大鼠）中产生的。该动物产生特异性结合目标蛋白质的抗体（免疫球蛋白分子）。组织或样品利用与原位杂交类似的方法制备，并与一抗一起孵育。然后，再将二抗加到样品中。二抗是能特异性地结合一抗的免疫球蛋白。二抗经过修饰，使得它可以通过酶学反应产生有色产物或通过荧光进行检测（图 1B）。除了这种原位检测技术之外，还有一种方法。首先，从不同的组织或是在不同阶段制备蛋白质提取物，并通过凝胶电泳将每个提取物在不同的泳道中分别跑胶。然后，用类似于上述的 Northern 杂交技术，将凝胶中的蛋白质转印到膜上，并将其与一抗和二抗进行孵育。这个过程被称为 Western 杂交（Western blot）。该过程使用的是蛋白质而不是 mRNA。

最后，将含有报告基因的载体（reporter construct）插入到

培养的细胞或转基因（基因工程）个体的方法，可以用来研究顺式调控 DNA 特定片段的转录模式。含有报告基因的载体包括感兴趣的 DNA 调控区段和被剪接了上游序列的报告基因。其中，报告基因编码蛋白质（即报告蛋白）的表达可以在显微镜下很容易被观察到。 β -半乳糖苷酶就是一个报告蛋白。它是一种细菌酶，能将一种特殊的糖加工为蓝色的产物。另一个报告蛋白是绿色荧光蛋白（green fluorescent protein, GFP）。它来自水母，当用特定波长的光照射时，能发

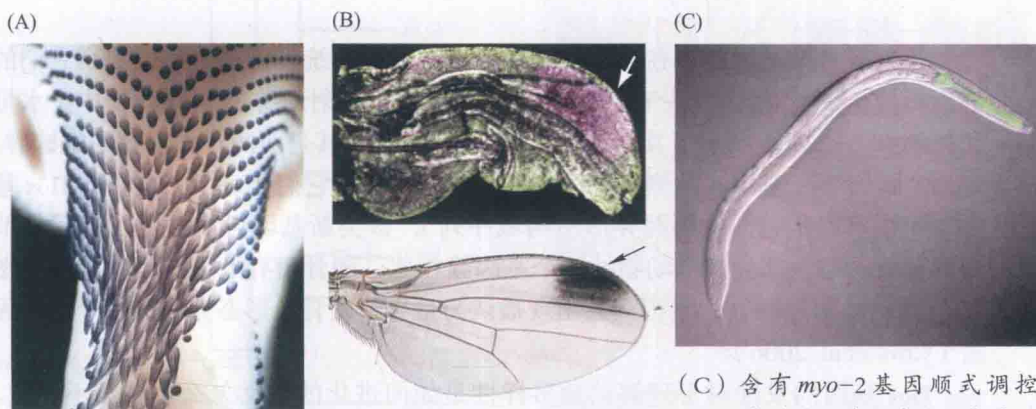


图 1 在发育的动物组织中观察基因表达模式的方法。(A) 原位杂交揭示了在鸡颈部区域发育的羽毛中，*sonic hedgehog* 基因 mRNA（深蓝色区域）的表达。(B) 在雄性果蝇 *Drosophila biarmipes*（上图）的蛹翼中，Yellow（绿色）和 Ebony（粉红色）蛋白的荧光抗体染色结果。*ebony* 基因在完全发育翅膀（下图）的色素斑中表达。

(C) 含有 *myo-2* 基因顺式调控 DNA 序列的转基因载体，介导绿色荧光蛋白（GFP）在秀丽隐杆线虫咽部表达。（A 图由 Matthew Harris 拍摄；B 图由 John True 拍摄；C 图承蒙 Takao Inoue 和 Eric Haag 惠赠，由 Eric Haag 拍摄）

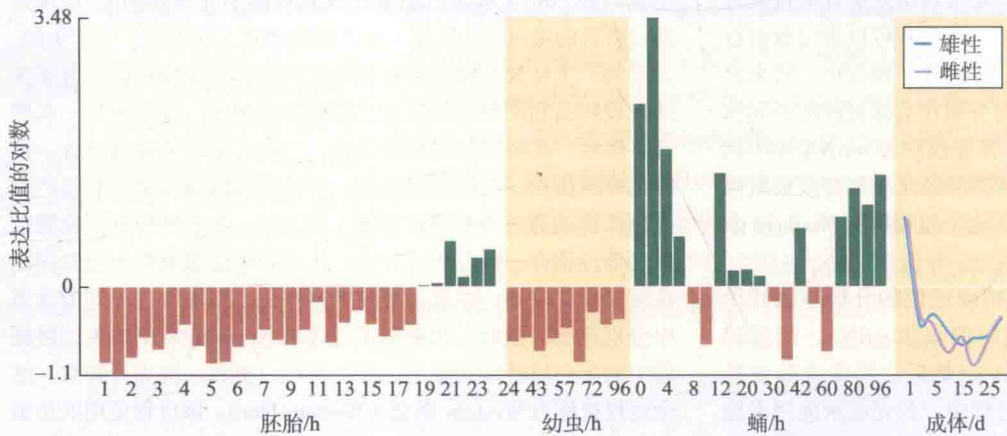
知识窗 21A (续)

出亮绿色的荧光。由于对含有报告基因的载体进行分析需要用到转基因技术, 该技术只能应用于某些充分研究的模式物种, 如果蝇、线虫、拟南芥和小鼠。图 1C 所示为表达含有 GFP 报告基因载体的线虫 (*C. briggsae*)。该载体包含 *myo-2* 基因的顺式调控 DNA 区段, 它能介导报告基因在线虫的咽部表达。

在遗传学的模式物种中, 基因组数据与遗传和发育数据的整合为进化遗传学和进化发育生物学的研究提供了一个强大的知识库。一些公共在线数据库, 如 FlyBase 数据库 (<http://flybase.org>), 就收录了很多这样的数据。同时, 数据库还会不断更新和增加新数据。在 FlyBase 数据库中, 对黑腹果蝇基因组中的大多数基因而言, 有多种类型的数据可以获得, 其中一类就是对基因定量表达数据的汇总。这些定量表达的数据涉及不同的组织和发育阶段, 是用微阵列技术(见上文)进行测定的。图 2 显示了 *ebony* 基因的时间表达谱。*ebony* 基因是色素

发育和眼睛行使功能所必需的。随着来自于更多物种数据的补充, 研究这些基因表达数据与物种差异进化之间的相关性将成为可能。

图 2 通过微阵列分析来确定黑腹果蝇 *ebony* 基因表达的时序性。x 轴表示发育阶段, y 轴表示转录水平。将 *ebony* 基因的表达量与所有发育阶段所有 mRNA 表达的平均值的比值取对数, 来衡量该基因的表达水平。在柱状图中, 红色表示基因表达量低, 绿色表示基因表达量高。柱状图右侧的图形表示成虫阶段, 蓝线表示基因在雄性果蝇中的表达, 紫线表示在雌性中的表达。(来自 <http://flybase.org/>; 数据来源于 Arbeitman et al. 2002)



通过将 Hox 基因的存在与否标定在后生动物的系统发生树上可以揭示它们的进化历史(图 21.4)。至少有四个 Hox 基因存在于辐射对称的腔肠动物中(水母和珊瑚虫; 图 21.4 展示了其中最著名的两个基因), 其是两侧对称动物的姐妹群。有几个新的 Hox 基因在两侧对称动物的祖先中产生, 它们代表了一类新的 Hox 基因(证据来源于它们的同源异形结构域序列), 该类新基因可能强化了前后体节身份特性。与大部分脊椎动物的四个基因簇相比, 硬骨鱼有七至八个基因簇(图 3.30)。一类额外的 Hox 基因簇的出现被认为是导致硬骨鱼形态分化的一个重要因素(Crow et al. 2006)。

Hox 基因的发现对于理解动物多样性是如何进化的意义怎么强调都不为过。我们第一次知道了所有后生动物的个体发育都基于一个共同的发育遗传框架; 在此之前, 几乎没有生物学家能料到脊椎动物和无脊椎动物会共享如此基本的发育遗传机制。这些发现为进一步研究动物其他发育过程(如背腹性的形成和肢的发育)的潜在共性奠定了基础, 因为这种发育的共性确实普遍存在(Wilkins 2002; Carroll et al. 2005)。具有讽刺意味的是, 促使人们对形态性状的演化产生兴趣的是保守性性状的发现, 而不是变异性状的出现。

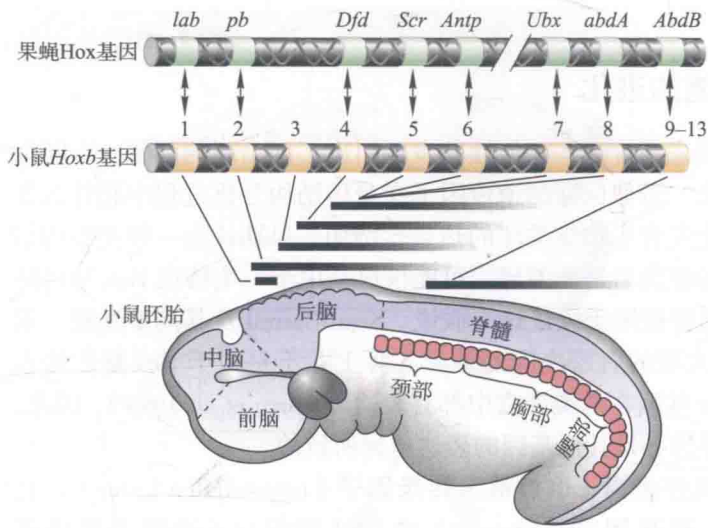


图 21.3 Hox 基因在脊椎动物后脑中呈现的体节特异的功能式样。在这个小鼠胚胎的示意图中，横线表示 Hoxb 基因在后脑和脊髓中分段表达的式样，深颜色表示基因表达量相对高的区域。Hoxb 基因簇中与果蝇同源的基因用双箭头连接。(来自 McGinnis and Krumlauf 1992)

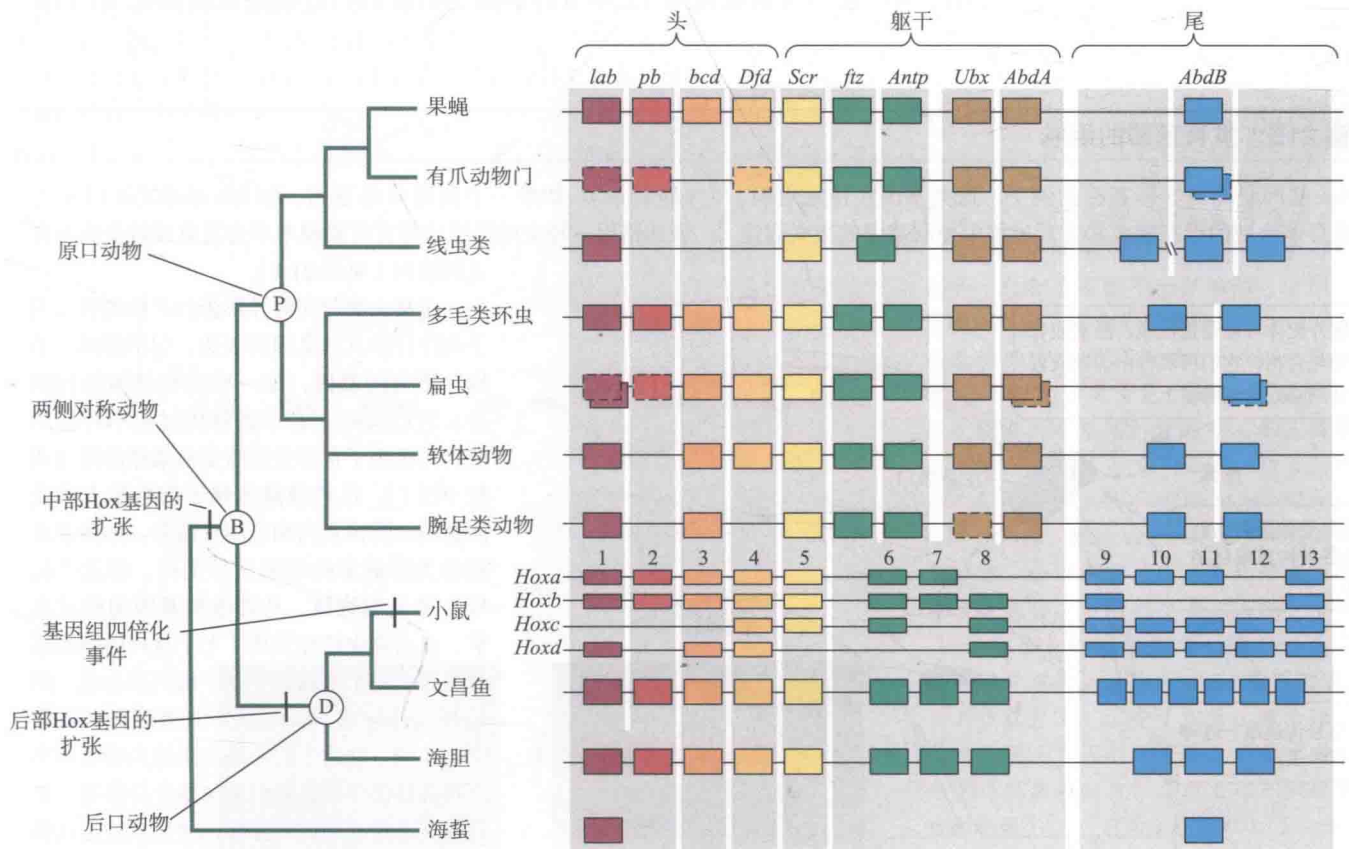


图 21.4 后生动物 Hox 基因复合体可能的进化式样。目前公认的直系同源 Hox 基因组用垂直的白线标明。重要的基因重复事件用有标记的刻度线表示。轮廓线为实线表示基因的完整序列是已知的，虚线表示仅部分序列是已知的。虽然在果蝇 Hox 复合体中有两个基因 *bcd* 和 *ftz* 不是 Hox 基因，但是也在图中显示，因为在其他动物中这两个基因的直系同源基因是 Hox 基因。(来自 Carroll et al. 2005)

Hox 基因表达和功能的进化

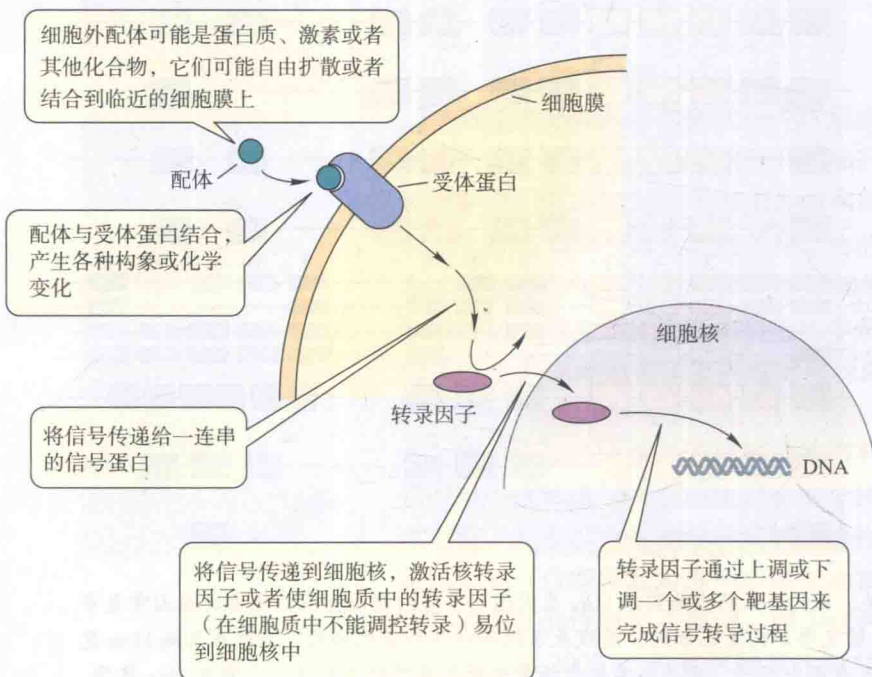
不同类群生物发育模式系统基本相似性的发现引出了两个新的问题：不同生物身体结构的基础是什么？看似保守的遗传因子在身体结构分化过程中起什么作用？这些问题是当今进化发育生物学关注的热点。例如，早期认为一些主要的结构变异，如双翅目昆虫和蝶类后翅的差异，可能仅仅是由于一个特定 Hox 基因转录与否造成的，*Ubx* 基因曾被用于验证这一假说。Sean Carroll 及其同事发现，果蝇微小的平衡器和蝴蝶大型的后翅之间的差异实际上并不是由于 Hox 基因的表达差异导致的，因为 *Ubx* 基因在两类器官中都有表达 (Warrn et al. 1994)。因此，不同类群后翅形态的差异想必是其他基因的表达差异所致的。

Hox 基因编码转录调控蛋白 [也被称为转录因子 (transcription factor)]，它们通过结合到“下游”靶基因 (target gene) 的 DNA 调控区 [被称为增强子 (enhancer)、启动子 (promoter) 或顺式调控元件 (cis-regulatory element)] 来调控其转录 (见知识窗 21B)。因此，形态性状的差异很可能是由 Hox 基因所调控的下游基因表达模式的改变引起的。事实上，在果蝇和蝴蝶后翅中，几个 *Ubx* 靶基因的表达模式的确不同 (Carroll et al. 1995; Weatherbee et al. 1998)。对昆虫 Hox 基因功能的进一步比较研究使人们对进化有了更深入的理解。在果蝇所在的双翅目昆虫中，第二胸节 (T2) 上单对翅膀的发育并不需要 *Antp* 基因的表达，但该 Hox 基因表达对其他昆虫 T2 体节的确定是必要的。有翅昆虫的祖先像蜻蜓一

知识窗 21B 发育通路的组成

Hox 基因是同源异形基因的例子。这类基因在特定组织、器官或身体区域的形态建成和发育过程中控制基因的级联表达

(即转录)。如果一个同源异形基因，如 *Ultrabithorax (Ubx)*，表达错误，特定的组织或器官可能根本不会发育或转变成不合适的结构 (见图 21.1)。



包括大部分同源异形蛋白在内的转录因子调控许多其他基因的表达，包括编码“结构”蛋白的基因，如一些酶和细胞结构组分，它们实际上在形态建成过程中行使功能。转录因子常常受细胞信号通路的部分调控 (图 1)。这些通路依赖于细胞膜上的受体蛋白。受体蛋白响应胞外信号，如激素或被称为形成素的短程信号蛋白，将这些信号传递至细胞核，从而改变基因的转录水平。在动物中已经发现了七个这样的细胞信号通路 (每个都以其中一个蛋白质命名，例如 Hedgehog 或 Notch); 其他通路都是植物中已知的。动物中的通路在果蝇和哺乳动物之间都是保守的，它们参与整个身体发育过程中形态建成的许多方面，并且在特定动物

图 1 通过细胞信号通路实现细胞间信号转导。

知识窗 21B (续)

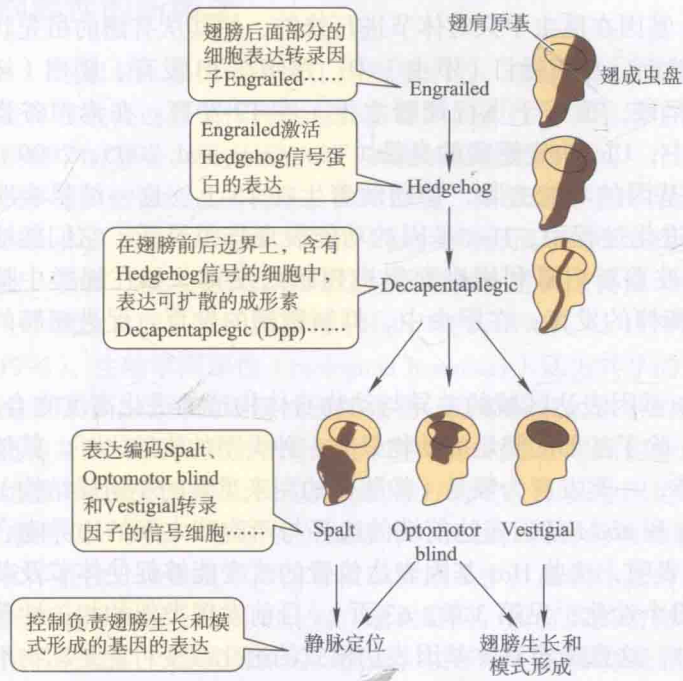


图 2 在发育着的果蝇翅膀成虫盘中包含细胞信号转导和转录激活事件的发育通路。深褐色表示基因的表达模式。成虫盘是囊状的表皮细胞, 位于某些昆虫发育早期幼虫的边缘。这些成虫盘在整个幼虫阶段生长并塑造基本式样; 在蛹期, 它们发育成外部的成体结构, 如翅膀。

谱系中, 这些通路经常通过基因重复进化出很多特殊的功能。大多数细胞通路在发育过程中被多次使用, 这表明形态发生的创新性可能常常通过在不同的组织和在不同的发育阶段调用这些途径来实现。

细胞信号通路和转录因子都与发育通路相连。发育通路最终决定指导某个结构 (如果蝇的翅膀) 发育的基因的表达模式 (图 2)。已有研究表明, 几个信号蛋白质表达的变异与达尔文雀喙形态的适应进化有关 (见第 22 章)。

转录因子在特定细胞中或特定的发育阶段结合到靶基因的增强子序列上, 决定该基因在这些细胞和阶段中的转录是否增强 (上调) 或降低 (下调)。因此, 增强子作为遗传开关控制基因的转录, 而转录因子决定其转录的时-空特异性。一些转录因子只起到提高或降低基因表达的作用, 而另一些转录因子对基因表达的调节作用视情况而定, 这取决于与它们相互作用的其他蛋白质以及它们结合的特异增强子序列。图 3 显示了果蝇 *vestigial* 基因的两个增强子, 它们使该基因在发育着的翅膀上呈现不同的表达模式。在 Notch 信号通路中的转录因子结合到其中一个增强子上, 介导 *vestigial* 基因在果蝇翅膀的前-后以及背-腹边界上表达。在 Dpp 信号通路中的转录因子结合到另一个增强子上, 介导 *vestigial* 基因在果蝇翅膀的四个象限中表达, 与上一个增强子介导的边界表达模式互补。*vestigial* 基因的这两种表达模式是正常翅膀发育都需要的。

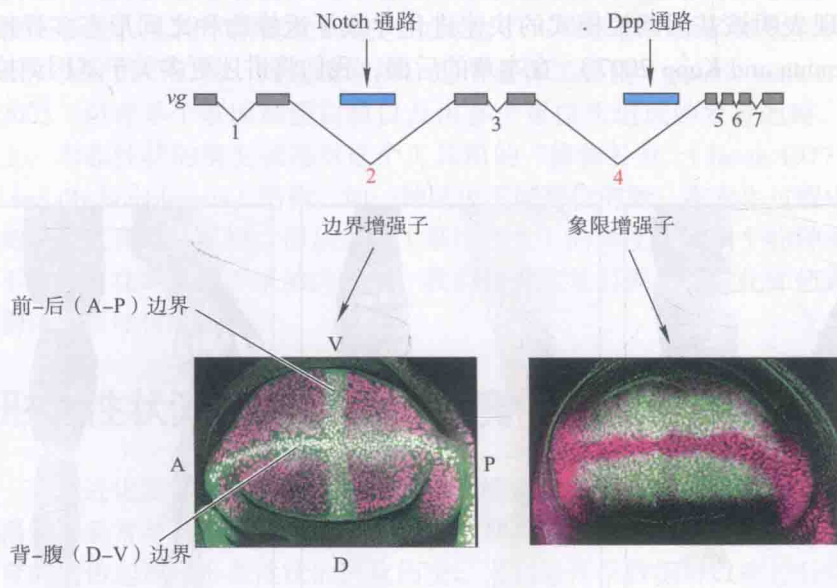


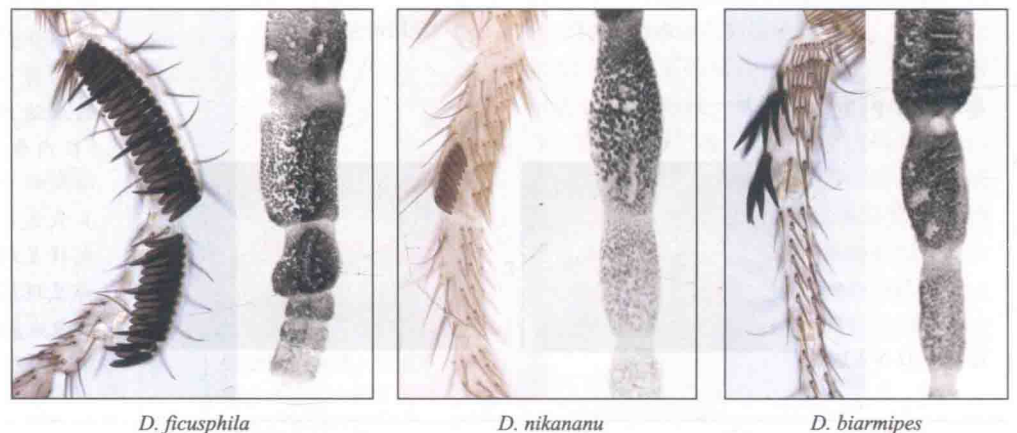
图 3 果蝇 *vestigial* (*vg*) 基因的增强子。上图: *vestigial* 基因示意图。外显子用灰色表示; 内含子用数字进行编号。下图: 翅膀的成虫盘。报告基因载体显示 *vestigial* 基因表达的部位呈现绿色; *vestigial* 基因不表达的细胞呈现紫色。*vestigial* 基因中已经发现有两个不同的增强子 (在基因示意图中用蓝色示出)。第一个是“边界”增强子 (在内含子 2 中), 它受 Notch 信号通路的部分调控, 激活 *vestigial* 基因在翅膀成虫盘的前-后以及背-腹边界处形成十字形的表达式样。另外一个“象限”增强子 (在内含子 4 中), 该增强子受 Dpp 信号通路的部分调控, 激活 *vestigial* 基因的表达, 其表达式样与“边界”增强子激活的表达式样呈现几分互补 (翅膀成虫盘上部和下部呈现绿色的细胞, 在垂直边界线处表达略微减弱)。A: 前面, P: 后面, D: 背面, V: 腹面。(图片承蒙 Sean B. Carroll 惠赠)

样有两对翅膀，一对在 T2 上，一对在第三胸节 (T3) 上。如上所述，蜻蜓与双翅目昆虫的关键区别在于，Ubx 蛋白在双翅目昆虫中抑制 T3 翅膀的发育。基于这一观察结果推测，Hox 基因在昆虫中只对体节进行修饰，使其从有翅的祖先状态演化为无翅的状态。然而，在鞘翅目 (甲虫) 中，翅膀在 T3 发育，鞘翅 (经过修饰的翅膀，较厚、坚硬，覆盖于飞行翅膀之上) 在 T2 发育。在赤拟谷盗 (*Tribolium castaneum*) 中，Ubx 决定翅膀的身份 (Tomoyasu et al. 2005, 2009)。当用实验的方法将 Ubx 基因的功能去除，鞘翅便着生在 T3 上。这一结果表明在昆虫形态发生途径的进化过程中，Hox 基因的功能表现得很灵活，它们能够抑制翅膀的发育，也能被重新招募利用进而促进翅膀的发育 (如在蝇类中抑制翅膀的发育，促进平衡棒的发育；在甲虫中，抑制鞘翅的发育，促进翅膀的发育)。

第二类研究表明 Hox 基因表达区域的差异与动物身体构造的进化高度吻合。例如，在甲壳纲动物中，除了基部的鳃足类动物只有一种类型的胸肢之外，其他类群都有两种类型的胸节，一类发育为颚足 (像腿似的用来觅食的小附属结构)，另一类发育为胸肢。Ubx 和 *abdA* 基因表达前端的边界与两胸节之间的边界吻合 (见图 3.5)。该研究结果表明，这些 Hox 基因表达位置的改变能够促使体节及其附属结构发生分化 (变得个性化；见第 3 章，63 页)。目前发现类似的相关性普遍存在于两侧对称动物中，这意味着 Hox 基因表达模式的进化改变可能是动物不同门类关键身体结构适应性变异的基础。

对亲缘关系较近的物种之间变异式样的研究也揭示了 Hox 基因遗传差异的意义。例如，*Sex combs reduced* (*Scr*) 基因决定昆虫第一胸节 (T1) 的身份，在一些物种中该基因决定 T1 特异的刚毛结构 (也叫性梳) 的差异，该结构只存在于雄性个体中，认为在交配期用于刺激雌性 (Ng and Kopp 2008)。在果蝇胚胎发育早期，*Scr* 的表达贯穿 T1 的整个发育过程，但在果蝇属的一个谱系中，当蛹期发育结束时，*Scr* 仅在发育中的 T1 的局限区域中高表达，这个区域最终会产生性梳 (Barmina and Kopp 2007; Randsholot and Santamarina 2008)。Scr 基因在每个物种中的表达式样影响性梳的大小 (图 21.5)。性梳发育取决于 *Scr* 基因的存在，这一发现表明该基因调控模式的快速进化导致了近缘物种之间形态多样性的产生 (Barmina and Kopp 2007)。在本章的后面，我们将讲述更多关于基因调控的内容。

图 21.5 *Sex combs reduced* (*Scr*) 基因的表达模式与果蝇物种间性梳大小的差异相关。图中显示了每个物种成体腿的结构 (左) 以及 *Scr* 蛋白在发育着的腿中的分布情况 (右；暗色区域，通过抗体染色来检测)。果蝇 *D. ficusphila* 和 *D. biarmipes* 在第一和第二跗节上有性梳，而 *D. nikananu* 只在第一跗节上有性梳。(照片承蒙 Artyom Kopp 惠赠)



D. ficusphila

D. nikananu

D. biarmipes

同源性的新概念

正如 Hox 基因的研究工作所展示的, 确定不同类群结构之间的同源性是探究发育在进化过程中作用的首要步骤。同源性的系统发生概念是所有比较生物学和系统学的基础。根据该定义, 同源特征是那些从同一个共同祖先遗传而来的, 且或多或少被修饰过的特征。换句话说, 同源结构是共有衍征 (G. P. Wagner 1989b; Donoghue 1992) (见第 2 章)。因此, 我们预期同源结构具有相似的遗传和发育基础。然而, 很多观察结果与这些预期相矛盾, 这促使一些进化生物学家提出了另一个概念, 即生物学同源性 (Roth 1988, 1991; G. P. Wagner 1989a; P. J. Wagner 1996)。生物学同源性 (biological homology) 认为共享的发育遗传基础对于决定不同类群形态结构的同源性至关重要。当系统发生水平的同源性状有不同的发育和遗传基础时, 系统发生同源性和生物学同源性之间便会产生冲突。例如, 在四足动物中, 蝶螈的趾以从前到后的顺序分化, 而其他四足动物趾的分化都遵循从后 (轴后的) 到前 (轴前的) 的顺序。又如, 所有脊椎动物眼的晶状体含有多种晶状体蛋白, 但是在不同的脊椎动物谱系中, 晶状体蛋白是从多种不同的祖先蛋白质演化而来的 (见图 11.19)。毫无疑问, 所有四足动物的趾和所有脊椎动物的眼在系统发生上都是同源的。但是, 由于它们的发育机制在不同谱系中已经分化, 因此在两个特定的谱系间, 它们在生物学上可能不是完全同源的。相反, 不同类群所拥有的相似的发育和功能结构, 在系统发生上可能不同源。动物的眼也许是最好的例子, 它们在不同的类群中独立进化, 但是一个高度保守的转录因子 *Pax6* 基因却控制着所有这些类群眼的发育。我们将在本章的后面详细介绍这个例子。

根据生物学同源性的概念, 某一特征可能在某个组织水平上是种间同源的 (如表型), 但是在另一个水平 (如遗传或发育) 上, 可能又不同源。这种现象暗示构建表型性状的模块在进化过程中发生了变化。这类似于一座屹立数百年的大教堂, 表面上看起来没什么变化, 但实际上随着时间的推移, 教堂的很多部分都被翻新过。生物学同源性的概念也传达了一种思想, 即多细胞生物体是由一组相对保守的“工具”构建出来的。这个遗传工具箱 (genetic toolkit, Carroll et al. 2005) 包含单个基因和蛋白质以及由多个蛋白质组成的发育通路。在很大程度上, 形态性状的演变就是对这个工具箱的“修修补补” (Jacob 1977)。系列同源 (serially homologous) 结构, 如一种昆虫不同部位的腿, 在发生过程中共享了许多相同的发育遗传机制。但从历史 (系统发生) 的角度看, 一个物种的这些腿显然不同源。在本章接下来的内容中, 我们将看到基因调控的进化如何有助于理解生物体形态性状的演化。

形态性状演化背后的发育演化证据

在进化发育生物学中, 基因的表达模式 (由类似于知识窗 21A 描述的技术所揭示) 经常与形态学的、比较胚胎学的和系统发生的数据一起使用, 用于推断发育的遗传起源和形态性状的进化历史。发育遗传学数据可以通过分析突变体表型或转基因个体的表型 (降低或过量表达目的基因或蛋白质的量) 来获得。这些数据可以明确显示特定基因在组织或结构发育中发挥的作用。

近期关于被子植物花的进化研究为如何利用突变体表型信息形成进化假说提

供了很好的例证。在大多数被子植物的花中，由 MADS-box 基因家族成员（以所有成员都有的一个保守序列基序命名）编码的三类转录因子——A 类、B 类和 C 类——决定花四轮（同心环）结构（即萼片、花瓣、雄蕊和心皮）的形成（图 21.6A；Coen and Meyerowitz 1991, Ma and DePamphilis 2000）。A 类基因单独表达决定萼片的发育，A 类和 B 类基因共同表达决定花瓣的发育，B 类和 C 类基因共同表达决定雄蕊的发育，C 类基因单独表达决定心皮的发育。在花发育过程中，某类基因的表达缺失会导致一种结构转换成另一种结构。例如，在拟南芥中，B 类基因 *APETALA3* (*AP3*) 突变后，花瓣转换成萼片，雄蕊转换成心皮。在与拟南芥亲缘关系很远的植物玉米中，其 ABC 类同源基因有类似的突变表型和表达模式。这不仅表明花发育的遗传体系是很古老的，也有助于证实一个长期的假设，即在不同植物类群中，花的结构具有同源性（Ambrose et al. 2000）。后来，人们又发现另一类 MADS-box 转录因子（即 E 类基因）的表达是 A 类、B 类和 C 类基因发挥功能所必需的（图 21.6B），由此提出了 ABCE 模型。

图 21.6C 中的模型是基于对许多植物类群的基因组和基因表达比较得出的，用于解释 ABCE 模型的演变（Chanderbali et al. 2010）。像松树这样的裸子植物采用一个包含 B 类和 C 类基因的遗传体系来决定球果的性别（图 21.6C，底部）。B 类和 C 类基因在雄球果中表达，C 类基因在雌球果中表达。该体系说明裸子植物和被子植物可能具有共同的祖先状态。像睡莲（睡莲科）和鳄梨（鳄梨属）这样的基部被子植物采用了“消退边界”的花发育遗传体系，它涉及 A 类、B 类和 C 类基因（图 21.6C，中间）。C 类基因在位于花中心的心皮中高表达；B 类和 C 类基因在中间几轮器官（如雄蕊）中高表达；A 类和 B 类基因在外轮花器官中高表达。进化等级较高的被子植物完全采用 ABCE 花发育遗传体系（图 21.6C，上部）。人们还发现有一类 MADS-box 基因是胚珠发育所必需的，被命名为 D 类基因（图中未显示；Erbar 2007）。因此，这个模型就变成了当今众所周知的 ABCDE 模型。

核苷酸序列分析结果表明，花发育 ABCDE 模型中的大多数基因起源于被子植物和裸子植物分化之前，即 3 亿年前（Purugganan 1997；Rutledge 1998；Winter et al. 1999）。通过更深入的进化研究，人们发现 MADS-box 家族的基因存在于所有真核生物中，是由真核生物祖先中一种拓扑异构酶基因的部分片段演化而来的（Gramzow et al. 2010）。拓扑异构酶在 DNA 超螺旋形成及解旋中起作用，以便细胞的复制和转录复合物能结合 DNA。

还有一类被称为第 II 类 TCP 家族的转录因子，它们在不同植物类群中参与两侧对称性的形成。被子植物祖先的花被认为是辐射对称的，如睡莲的花（图 21.7A）。两侧对称（也称为左右对称）的花在真双子叶植物中经历了多次独立的演化，这种花的形态被认为能吸引特定的传粉昆虫（如蜜蜂）。在包括金鱼草（*Antirrhinum*；图 21.7B）在内的唇形目中，第 II 类 TCP 家族的基因 *CYCLOIDEA* (*CYC*) 和 *DICHOTOMOA* (*DICH*) 均在发育着的背部区域表达，使得该区域的细胞增殖速度比花分生组织其他部分低，从而促进背部花瓣的分化（Hileman and Cubas 2009）。*CYC* 基因激活 *RADIALIS* (*RAD*) 基因的表达。在与唇形目近缘的 *Aragoa* 属（图 21.7C）中，可能由于 *RAD* 调控区的突变使该基因不表达，导致该属植物的花回复到辐射对称。

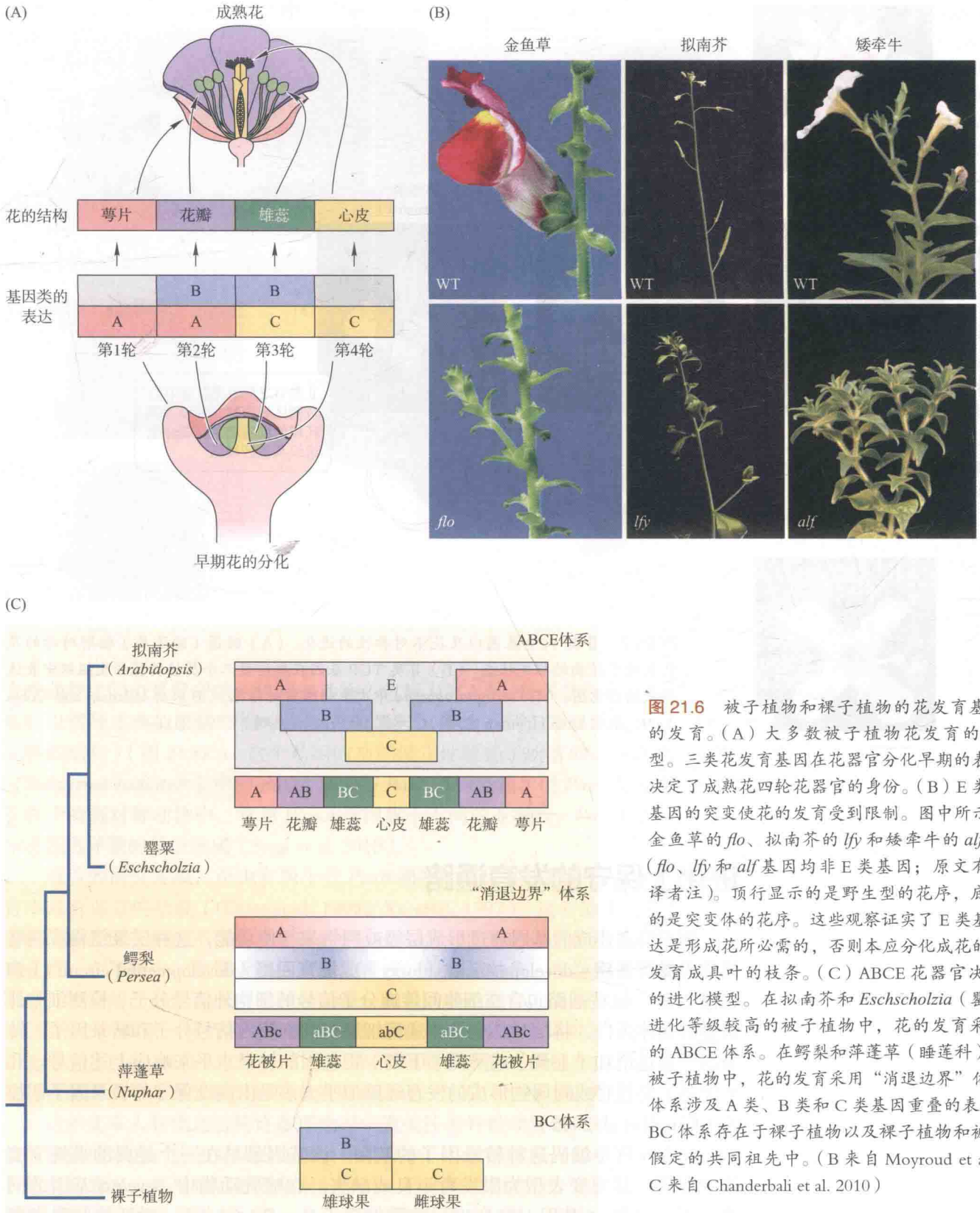


图 21.6 被子植物和裸子植物的花发育基因和花的发育。(A) 大多数被子植物花发育的ABC模型。三类花发育基因在花器官分化早期的表达模式决定了成熟花四轮花器官的身份。(B) E类花发育基因的突变使花的发育受到限制。图中所示分别为金鱼草的*flo*、拟南芥的*lfy*和矮牵牛的*alf*突变体(*flo*、*lfy*和*alf*基因均非E类基因；原文有误——译者注)。顶行显示的是野生型的花序，底行显示的是突变体的花序。这些观察证实了E类基因的表达是形成花所必需的，否则本应分化成花的组织会发育成具叶的枝条。(C) ABCE花器官决定体系的进化模型。在拟南芥和*Eschscholzia* (罂粟)等进化等级较高的被子植物中，花的发育采用完善的ABCE体系。在鳄梨和萍蓬草(睡莲科)等基部被子植物中，花的发育采用“消退边界”体系；该体系涉及A类、B类和C类基因重叠的表达模式。BC体系存在于裸子植物以及裸子植物和被子植物假定的共同祖先中。(B来自Moyroud et al. 2010；C来自Chanderbali et al. 2010)



图 21.7 II 类 TCP 基因以及花不对称性的进化。(A) 睡莲 (睡莲属) 辐射对称的花代表被子植物的祖先状态。(B) II 类 TCP 基因在唇形目三个属植物花分生组织中表达模式的示意图。(C) *Aragoa abietina* 中次生的辐射对称花。(B 来自 Hileman and Cubas 2009, 承蒙 Lena Hileman 惠赠; C 承蒙 Jill Preston 惠赠)

进化上保守的发育通路

调控形态建成的基因通过形成层级或网络来行使功能, 这种层级结构或网络被称为发育通路 (developmental pathway) 或发育回路 (developmental circuit) (知识窗 21B)。这些通路包含在细胞间传递分子信号的细胞外信号分子、检测细胞外信号的受体蛋白、将信号从受体传递到细胞核的细胞内信号分子和转录因子。转录因子通过增加 (上调) 或降低 (下调) 靶基因的转录水平来响应上述信号。几个控制主要器官或附属物形成的发育通路似乎大多是由高度保守的转录因子调控的 (Carroll et al. 2005)。

eyeless 就是编码这种转录因子的基因。该基因最早在一个经典的果蝇突变体中发现, 其突变表型为眼发育不良或缺失。在哺乳动物中, *eyeless* 基因的同源基因 (即 *Pax6* 基因) 突变也导致眼发育不良。*Pax6/eyeless* 激活控制眼发育和分化的调节蛋白的层级转录。*Pax6/eyeless* 基因在胚胎发育期的眼中表达 (图 21.8A-D)。神奇的是, 当研究人员诱导 *eyeless* 基因在发育期的果蝇其他身体部位表达时, 发现它能导致眼在这些位置的异位发育。在正常情况下, 该基因是不在这些部位表达的。更令人惊讶的是, *Pax6/eyeless* 基因的功能在脊椎动物和无

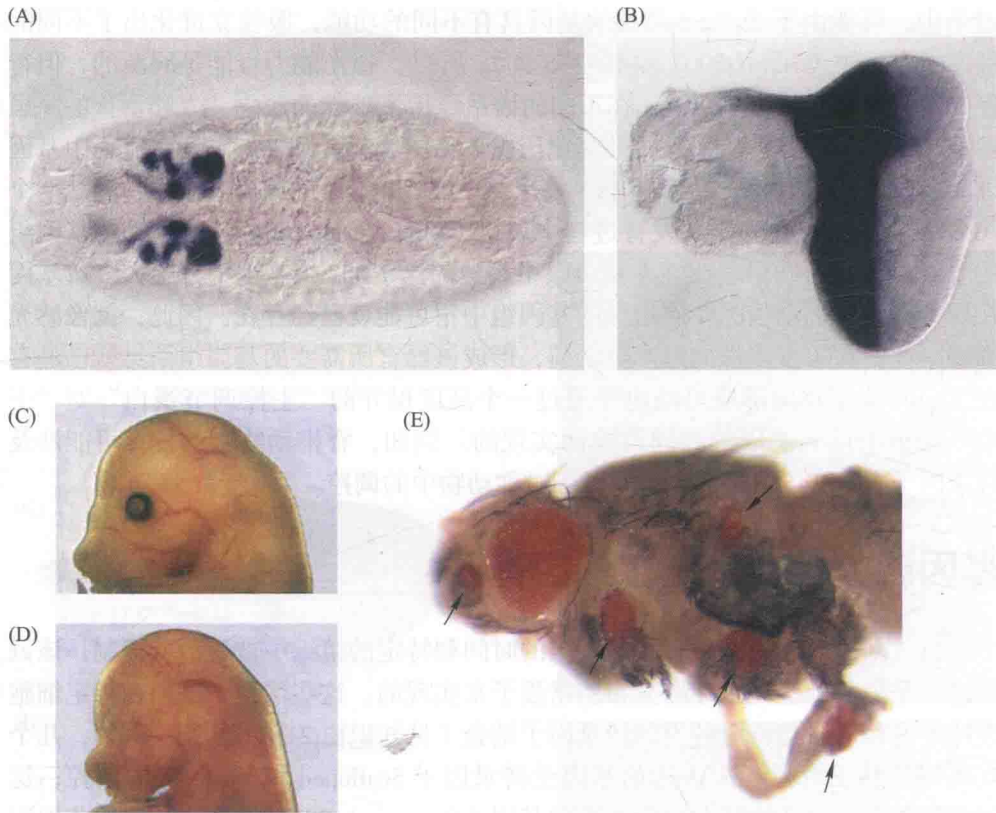


图 21.8 决定动物眼发育的 *Pax6/eyeless* 基因。(A、B) *eyeless* 基因在果蝇中的表达，通过 β -半乳糖苷酶报告基因（深蓝色区域）的表达进行检测。(A) *eyeless* 基因在幼虫眼前体和其他邻近组织中表达。(B) 眼成虫盘（右大叶）特写，这些囊状、未分化的幼虫细胞最终将发育成成虫的眼。*eyeless* 基因在边界状特征细胞（称为形态沟）前方的细胞中表达。形态沟在眼发育过程中从后方向前方移动，并且勾勒出分化的和未分化的细胞之间的边界。(C、D) *Pax6* 基因在小鼠眼发育中的作用。(C) 一个圆形的色素环代表正在发育的小鼠眼。(D) 小鼠 *Small eye (Sey)* 突变体缺少 *Pax6* 基因的表达，具有小眼或无眼。(E) 在果蝇中，由 *dpp* 基因的增强子驱动人类 *PAX6* 基因的异位表达，导致在许多部位（箭头）形成眼。（A 和 B 承蒙 Georg Halder 惠赠；C 和 D 承蒙 Robert Hill 惠赠；E 承蒙 Nadean Brown 惠赠）

脊椎动物之间也是保守的：将其他动物（包括人类）的 *Pax6* 基因在果蝇中表达，也可以诱导出类似眼的结构（称为“异位眼”，但达不到正常眼的大小，并缺少完整的结构）（图 21.8E）。这个基因的功能保守性覆盖了所有的后生动物：海蜇（*Cladonema radiatum*）中的 *Pax-A* 基因与 *Pax6* 基因近缘，但 *Pax6* 基因亚家族只存在于两侧对称动物中，它与 *Pax-A* 基因属于不同的亚家族。*Pax-A* 基因在果蝇中也能诱导眼的异位形成（Suga et al. 2010）。

随后的研究发现，至少有两个受 *Pax6* 调控的基因在果蝇和哺乳动物的眼发育中具有保守的功能（Oliver et al. 1995；Xu et al. 1997），这有助于解释 *Pax6* 基因的同源基因在迥然不同的动物基因组中是如何起作用的。异位形成的眼也会高度发育。在果蝇中，由靠近眼的组织发育成的器官是触角。在触角处异位形成的眼中，轴突的凸起发育成中枢神经系统。如果这些凸起都能够与果蝇大脑的视叶（视觉中心）联系，它们可能会形成功能近似完备的突触，以处理异位眼中捕获的光信息（Clements et al. 2008）。这一结果表明涉及感光细胞在内的眼发育的早期过程能够诱导大部分组织的形态建成和分化，从而产生有功能的眼。

达尔文本人和他之后的许多理论家一直关注像脊椎动物眼一样复杂的器官是如何演化而来的。达尔文认为在眼演化过程中，各种能够感光的中间阶段可能都有适应性意义，并导致了更复杂眼的形成。与此想法相吻合，基部动物类群（如腔肠动物）有非常简单的“眼点”，它们由含有感光色素（视紫红质）的几个细胞组成。而在其他无脊椎动物中，眼类型多样，复杂程度也不同（见图 22.13）。目前，对于两侧对称动物的共同祖先是否具有有功能的眼仍有争议。不过，进化发育生物学家普遍接受一个有关动物眼多样性的解释：*Pax6* 基因的祖先功能是调控感光器官通用组分的表达，例如调节视紫红质色素的表达。在不同动物

谱系中，可能由于受 *Pax6* 调控的基因具有不同的功能，眼独立进化出了不同的形态特征（见 Wilkins 2002, 148–155 页）。所以，感光能力可能是同源的，但行使这个功能的结构——眼——在不同的谱系经历了独立的演化。人和章鱼的眼虽然结构相似，但却经历了独立的演化历史（见图 3.4）。对二者眼发育过程中基因表达的组学研究发现：在章鱼眼中表达的 1 052 个蛋白质编码基因中，有 729 个（69.3%）基因也在人眼的发育过程中表达（Ogura et al. 2004）。后生动物基因组的系统发生分析结果表明，在章鱼眼中表达的这 1 052 个基因中，绝大多数基因在所有两侧对称动物的共同祖先的基因组中很可能就已经存在。因此，就像感光细胞一样，在丰富多样的眼产生之前，形成该器官所需要的基因组信息就已经存在了。其他器官的形成可能也是通过一个高度保守的“主控调节蛋白”对“下游”层级中已有基因的趋同调控而实现的。例如，脊椎动物心的发育可能涉及转录因子 *NKX2-5/tinman* 在所有两侧对称动物中的调控。

基因调控：发育进化的奠基石

通过基因表达调控，基因在特定的时间和特定的组织中被激活或抑制。该调控过程是由每个基因中分散分布的增强子来实现的。这些增强子序列在特定细胞或特定发育阶段与特定种类的转录因子结合（见知识窗 21B, 图 3）。例如，几个在果蝇翅膀发育过程中表达的基因受转录因子 *Scalloped* 和 *Vestigial* 的调控；这两个转录因子激活翅膀发育所必需的基因（Guss et al. 2001）。这些基因的非编码 DNA（内含子）含有一个至多个 *Scalloped* 和 *Vestigial* 转录因子的结合位点，长度为 8 或 9 个核苷酸。一个增强子含有一个或多个这样的位点，能结合一个或多个转录因子。增强子的功能可以用含有报告基因的载体（reporter construct）来研究。将待检测的增强子 DNA 序列与报告基因（其表达易于检测）连接在一起，然后将这个载体转入到培养的细胞或转基因的个体中（见知识窗 21A）。

一个特定的基因往往有许多不同的增强子，每一个增强子都可能控制基因在生活史特定阶段的特定组织中表达。这种调控模块化（regulatory modularity）使得特定组织和身体结构发育的过程发生进化改变成为可能。换言之，增强子的变化，而不是蛋白质中氨基酸序列的变化，被认为是导致许多表型适应的原因。在果蝇中；就有几个研究得很透彻的、涉及这种变化的例子。

果蝇的 *yellow* 基因编码黑色素沉积所需的胞外蛋白质，它在果蝇身体上有黑色素沉积的部位表达。这种色素沉积通常呈现出快速进化的性二态模式。例如，在不同种类的果蝇中，只有雄性个体具有特异的翅膀斑点。在翅膀具斑点的物种（如 *D. elegans*）中（图 21.9A），*yellow* 基因在蛹发育后期的翅膀斑点中表达，该表达式样由 *yellow* 基因编码区上游的一个增强子调控（图 21.9B；Prud'homme et al. 2006）。该增强子存在于一个更大的增强子中。之前的研究证明，在黑腹果蝇和其他的果蝇中，这个更大的增强子调控 *yellow* 基因在翅肩（即除了翅脉以外的所有翅膀细胞）中的表达。有意思的是，*yellow* 基因也在独立进化出相似翅膀斑点的 *D. tristis* 雄性个体的斑点区域表达（图 21.9C）。*D. tristis* 的 *yellow* 基因也有一个“斑点增强子”，但是这个增强子并不在“翅肩”增强子中，而是在 *yellow* 基因的内含子中（图 21.9D）。因此，虽然趋同进化发生在相同的基因上，但是出人意料的是它们发生在不同的调节元件上（图 21.9E）。

许多基因最初都是在模式物种中作为突变体被发现的，如黑腹果蝇中的 *yellow* 基因。这些基因被认为是表型进化的“候选基因”，因为它们已知的功能

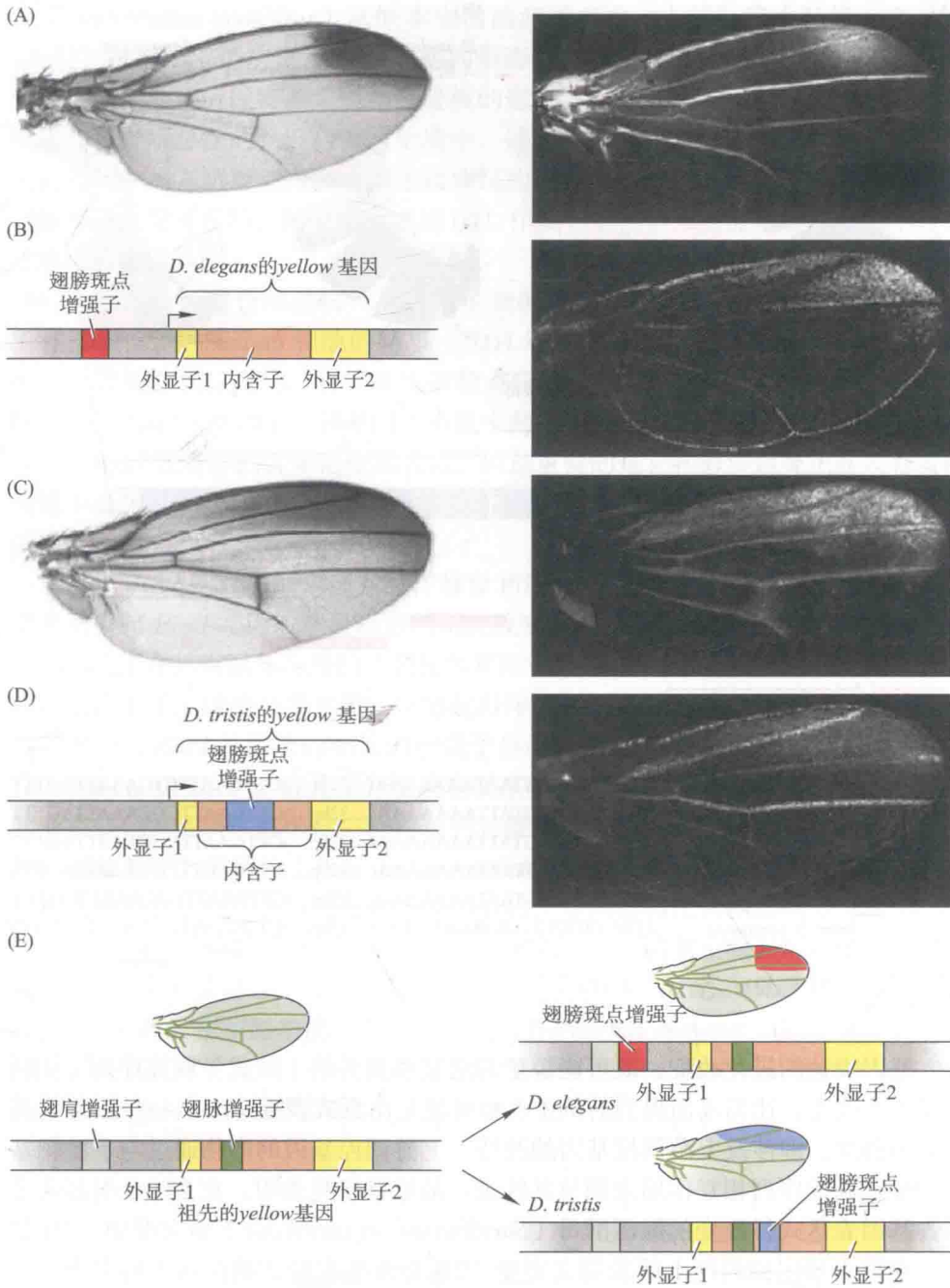
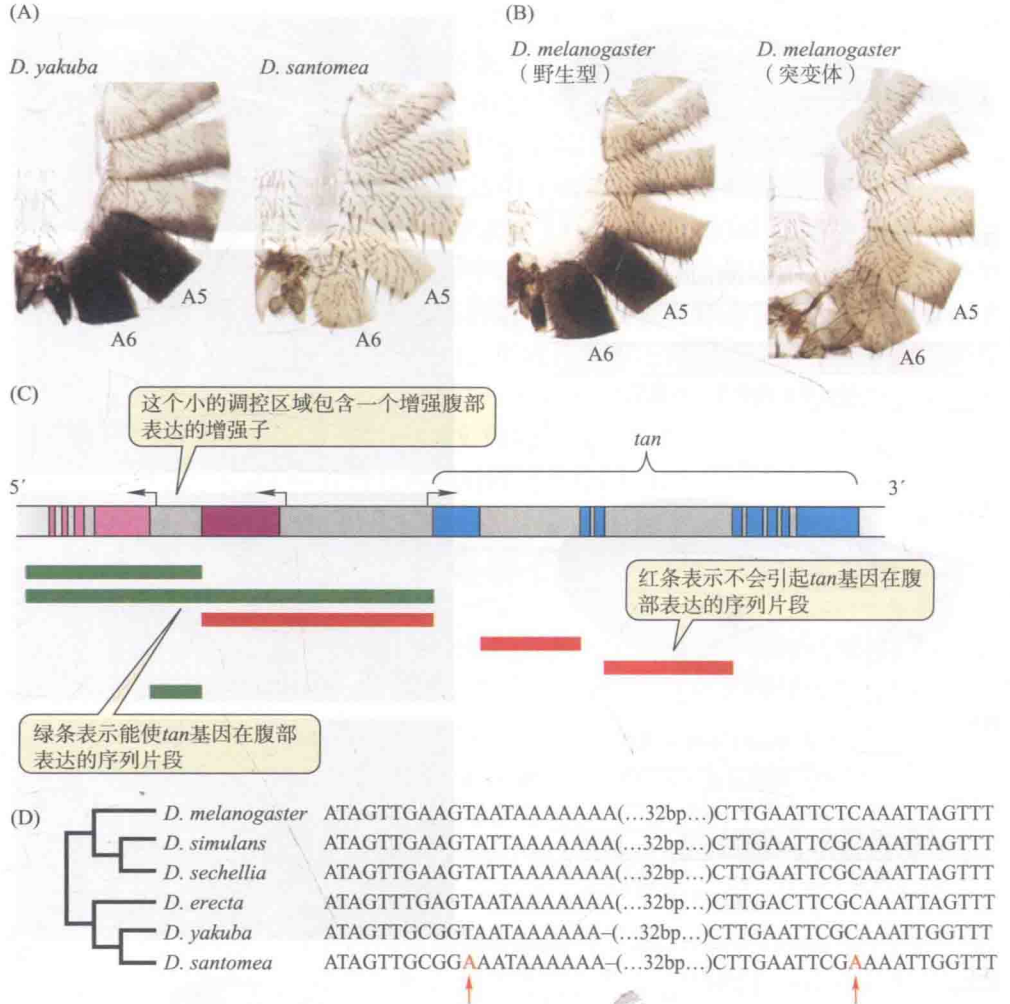


图 21.9 果蝇 *yellow* 基因中翅膀斑点增强子的独立演化。(A) *D. elegans* 的雄性翅膀斑点(左)和用荧光抗体染色检测到的 Yellow 蛋白的表达(右)。(B) *D. elegans* 的 *yellow* 基因中翅膀斑点增强子的位置(左)和翅膀斑点报告基因的表达(右)。箭头表示转录起始的位点和方向。(C) *D. tristis* 的雄性翅膀斑点(左)和用荧光抗体染色检测到的 Yellow 蛋白的表达(右)。(D) *D. tristis* 的 *yellow* 基因中翅膀斑点增强子的位置(左)和翅膀斑点报告基因的表达(右)。(E) 果蝇 *yellow* 基因在翅膀斑点形成中的趋同进化模型。翅肩增强子及其表达用浅蓝色表示。翅脉增强子及其表达用绿色表示。*yellow* 基因的外显子用黄色表示。(来自 Prud'homme et al. 2006; 照片和染色图片承蒙 Sean Carroll 惠赠)

与物种间的表型差异是相符的。要证实它们是否参与具体的表型进化，需要实验数据。还有一个例子表明候选基因与种间差异相关。*D. santomea* 和 *D. yakuba* 是一对姐妹种，*D. santomea* 腹部黑色素的颜色比 *D. yakuba* 浅很多。*D. santomea* 的这一性状与黑腹果蝇几个色素突变体的表型类似，其中包括一个名为 *tan* 基因的突变体。QTL 作图(参见第 13 章)表明，*tan* 基因附近的基因组区域极有可能决定了这些物种间色素沉积的差异(Carbone et al. 2005)。分子生物学实验证实了 *tan* 基因的表达分化能大致解释 *D. yakuba* 和 *D. santomea* 腹部色素沉积差异的原因(Jeong et al. 2008)，而这种表达分化被证明是由 *tan* 基因调控区中负责该基因在腹部区域表达的一个增强子上仅仅两个碱基的替换所导致的(图 21.10)。在 *D. santomea* 中，*tan* 基因基本不在腹部区域表达。

图 21.10 果蝇属 *Drosophila yakuba* 和 *D. santomea* 之间腹部色素沉积的差异在很大程度上是由黑色素合成所必需的 *tan* 基因顺式调控序列的改变造成的。(A) 雄性 *D. yakuba* 和 *D. santomea* 的腹部表皮样品 (侧面观)。在第五和第六腹节 (A5 和 A6) 上, *D. yakuba* 具有深的腹部色素沉积, *D. santomea* 具有非常浅的腹部色素沉积。(B) *D. yakuba* 和 *D. santomea* 之间色素沉积的差异类似于黑腹果蝇 (*D. melanogaster*) 野生型和 *tan* 基因突变体之间的差异, 暗示 *tan* 基因可以作为物种间色素沉积差异的候选基因。(C) *tan* 基因在腹部的表达是由位于 *tan* 基因 5' 端的两个基因 (粉红色外显子) 间的一个顺式调控元件介导的。这是通过在转基因的黑腹果蝇中检测报告基因的表达来确定的。蓝框表示 *tan* 基因的外显子。序列下方的绿条表示当与报告基因融合时能使 *tan* 基因在腹部表达的序列片段。红条则表示不会引起 *tan* 基因在腹部表达的片段。黑色箭头表示 *tan* 基因及其 5' 端的两个基因的转录起始位点和起始方向。(D) 在一个自然发生的等位基因突变的 *D. santomea* 中, *tan* 不在腹部表达。这主要是由于该等位基因在图 C 中显示的腹部表达的增强子内部有两个核苷酸替换 (红色表示)。如图所示, *D. yakuba* 和 *D. santomea* 有较近的系统发生关系。这种表达差异可能是由于转录因子结合位点的变化引起的, 但是涉及的转录因子尚未被鉴定出来。其他 *D. santomea* 的 *tan* 等位基因在该区域中有不同的变化, 这也会造成 *tan* 基因在腹部表达量的急剧下降。(图片承蒙 Sean Carroll 惠赠; C 和 D 来自 Jeong et al. 2008)



基因表达的进化改变, 既可能源于与之紧密相关的 (顺式) 调控序列 (如增强子) 的改变, 比如前面提到的例子; 也可能是由反式调控 (trans-regulation) 的差异导致的, 即涉及上游调控基因的改变。上游调控基因的产物通过与下游靶基因的顺式调控序列相互作用来调节其转录。最近有研究表明, 在 231 个引起荧光报告基因表达式样改变的酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 新突变中, 7% 是发生在报告基因编码区上的非同义突变; 2% 是发生在顺式调控区上的突变, 该区域的长度 (约 600 个碱基对) 与编码区长度相似; 而 81% 的突变属于反式作用突变 (Gruber et al. 2012)。这项研究首次详细刻画了与自然选择相关的可能的突变谱, 它暗示由反式调控序列突变所导致的特定基因表达的改变可能比顺式作用的突变更加普遍。然而, 顺式作用的突变, 即使发生在目标 DNA 的很小区域, 也很容易被检测到, 说明这种突变可能存在于自然种群的所有基因中。在物种形成过程中, 很多影响基因表达的变异在近缘物种中的固定方式不同。对 29 个在黑腹果蝇及其姐妹种 *D. simulans* 中差异表达的基因进行分析, 研究人员发现其中有大约一半的基因只发生了顺式调控的分化, 而剩下的一半基因在顺式和反式调控上都有分化 (Wittkopp et al. 2004)。这些发现表明, 顺式调控序列的变化很可能可以解释基因表达在进化上的很多改变。

当今进化发育生物学研究的一个重要方向就是对导致种内和种间形态差异的基因调控变化式样进行比较分析。在第 13 章提到了在过去的 1 万年间, 三刺棘

鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 从原本生活的海洋多次“入侵”淡水环境。在这些“入侵”过程中，适应淡水生活的相同形态特征也多次独立地演化出来。其中，研究最清楚的适应性特征是腹鳍和骨板的退化。腹鳍和骨板是三刺棘鱼在海洋中抵御捕食者所必需的，但在淡水生境中，捕食并不是一个强大的选择压力，所以生活在其中的三刺棘鱼已经丢失了这些结构（见图 13.23）。因为这些类型的三刺棘鱼都是杂交可育的，因此利用诸如 QTL 作图等遗传学方法能很容易地揭示这些适应性的遗传基础。

来自斑马鱼和脊椎动物其他模式生物的发育遗传数据为候选基因鉴定提供了有用的信息。Shapiro 和他的同事（2004 年）发现在 5 个与三刺棘鱼腹鳍退化相关的数量性状位点中，有一个主效位点定位到 *Pituitary homeobox transcription factor 1* (*Pitx1*) 基因上，该基因在小鼠中是下肢发育所需的。在脊椎动物发育过程中，*Pitx1* 在身体的许多部位都表达，但最重要的是它在海洋鱼类正在发育着的腹鳍中表达。在具有退化腹鳍骨板的淡水棘鱼中，*Pitx1* 在腹鳍中的表达式样已经丢失了（图 21.11）。

由于 *Pitx1* 基因的编码区在海洋棘鱼和淡水棘鱼间没有差异，Shapiro 及其同事推测引起 *Pitx1* 基因表达量降低的调控改变是淡水鱼类适应性进化的主要原因。他们证明了在具有退化腹鳍的三刺棘鱼其他种群中，*Pitx1* 等位基因在腹鳍中的表达量也降低了。这些结果表明，生活在海洋里的祖先种群含有频率较低的隐性等位基因。与 *Pitx1* 基因表达相关的增强子显示在具退化腹鳍的种群中受到了正选择（Chan et al. 2010）。在几个脊椎动物谱系中，*Pitx1* 基因功能缺失产生了有意思的形态变化，证明该基因已广泛参与到脊椎动物骨架适应性进化中。在腹鳍退化的三刺棘鱼和九刺棘鱼 (*Pungitius pungitius*) 以及 *Pitx1* 不表达的小鼠突变体中，残存的腹鳍和后肢部分呈现方向上的不对称，左侧结构比右侧结构多（Shapiro et al. 2006）。这种不对称性被认为是 *Pitx2* 基因在胚胎中偏向左侧表达的结果。*Pitx2* 与 *Pitx1* 亲缘关系很近，二者在某些功能上是重叠的，因此，*Pitx2* 基因能够部分补偿 *Pitx1* 基因在左侧功能的缺失。海牛 (*Trichechus manatus*) 是不具后肢的哺乳动物，其残存的结构也表现出明显的左侧偏向性（Shapiro et al. 2006），这表明 *Pitx1* 基因的丢失有可能与海牛骨架的进化修饰有关。

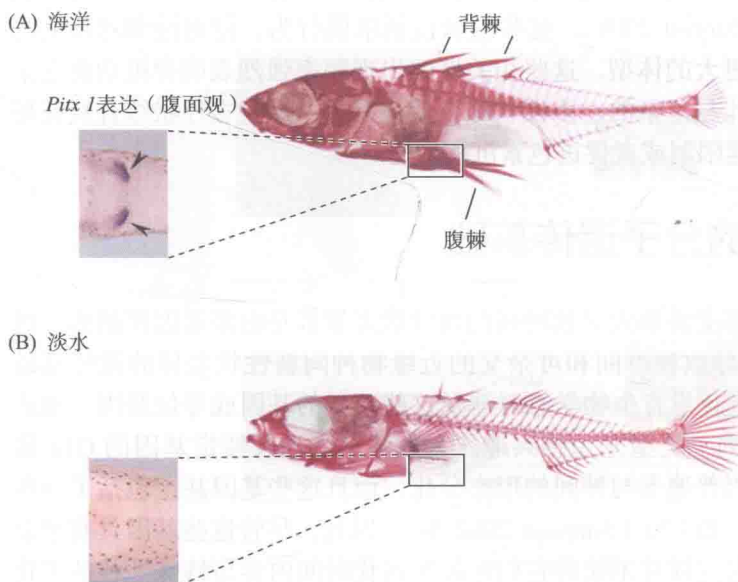


图 21.11 在三刺棘鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 的淡水种群中，*Pitx1* 基因在腹鳍中表达的丢失与腹鳍的退化相关。来自于海洋 (A) 和淡水 (B) 种群中的成年样本。骨板和腹鳍是海洋种群的主要特征，而不是淡水种群的特征。在胚胎放大的腹面观中（放大的照片），原位杂交结果表明，与淡水种群相比，海洋种群 *Pitx1* 基因在腹鳍区域的表达（紫色）更高。略带桃色的褐色小点是色素细胞（黑色素细胞）。（来自 Shapiro et al. 2004；图片承蒙 D. M. Kingsley 惠赠）

三刺棘鱼淡水种群身体骨板的退化是由编码 *ectodysplasin* 的基因 (*Eda*) 调控区的改变引起的 (见图 13.23; Colosimo et al. 2005)。*Eda* 是一个信号蛋白, 它是哺乳动物牙齿、毛发和其他外胚层结构发育所必需的。在 *Eda* 信号通路的另外五个基因中, 人们发现只有编码 *Eda* 受体的基因 (*EdaR*) 发生影响骨板大小的自然变异 (Knecht et al. 2007)。这一观察结果表明, 只有骨板发育通路中的特定基因才能导致自然界的适应性变异。

蛋白质编码序列和表型的进化

很多研究者认为与氨基酸序列的改变相比, 基因调控的改变更可能是表型性状进化的原因 (Stern and Orgogozo 2009)。基因在发育过程中往往行使不止一种功能 (即基因多效性)。一个基因蛋白质编码序列的改变理论上会导致相应蛋白质功能的改变, 这种变化在多数或所有情况下很可能是有害的, 然而在特定时期、特定细胞或组织中, 基因调控的改变理论上只影响该基因在特定时期或部位的功能。不过, 也有人认为很多蛋白质 (尤其是转录因子) 是模块化的, 这就使得每一个单独结构域的进化只影响一小部分蛋白质功能 (例如在某一类型细胞中促进或抑制与其他蛋白质辅因子的结合), 从而避免剧烈的多效性效应 (Wagner and Lynch 2008)。在适应性进化过程中, 到底是调控序列的改变重要, 还是蛋白质编码序列的改变重要, 目前尚无定论 (Hoekstra and Coyne 2007; Wray 2007)。

一个由蛋白质编码序列变异引起形态差异的例子就是在第 3 章讨论过的促黑色素-1 受体基因 (*Mclr*)。*Mclr* 基因编码的受体蛋白在黑色素细胞 (色素产生细胞) 表面表达, 在那里接受来自于信号肽 (激素) 促黑色素和 *Agouti* 的信号。促黑色素与受体结合为黑色素细胞产生真黑色素提供信号, 进而导致深色色素沉积; 与之相反, *Agouti* 与受体结合引导黑色素细胞产生嗜黑色素, 进而导致浅色色素沉积。在很多鸟类和哺乳类动物中, 自然发生的氨基酸替换使得 *Mclr* 受体蛋白看起来似乎受到黑皮质素的组成性 (持续) 激活。其结果就是遗传上的显著黑化 (黑色素沉积), 因为黑色素细胞不能响应 *Agouti* 信号, 进而使得深色色素在毛发或羽毛的整个发育过程中都能产生 (Mundy 2005)。*Mclr* 蛋白也是 α 、 β 和 γ 类促黑色素细胞激素 (MSH) 和促肾上腺皮质素的受体, 其突变有多种效应, 影响到动物的行为、胁迫响应、代谢以及免疫系统。在不同脊椎动物中, 很多性状与黑色素沉积显著正相关 (Ducrest 2008)。这些性状包括求偶行为、侵略性和对环境胁迫抗性的增强, 以及更大的体型。这些相关性的出现频率强烈表明脊椎动物色素沉积的适应性极有可能与复杂的、多性状综合特征有关。这些多性状综合特征根据特定的生态环境可能限制或者促进色素沉积的适应性。

基因调控进化的分子遗传基础

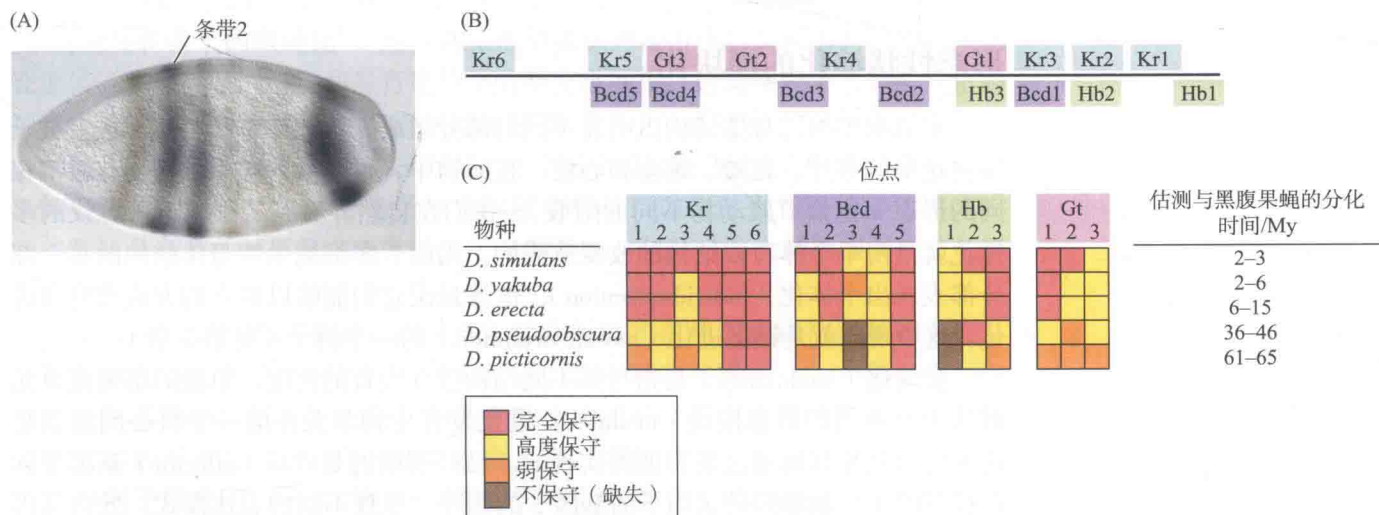
大多数种内的形态变异和大多数种间的新性状差异都是由多基因控制的, 可以通过 QTL 作图揭示导致种群间和可杂交的近缘物种间新性状差异的遗传基础 (参考知识窗 13A)。进化发育生物学家对涉及这些差异的基因或等位基因 (顺式调控或蛋白质编码序列) 类型尤为感兴趣。为数不多的涉及特定基因的 QTL 研究表明, 发育调控基因普遍参与种间的形态分化, 而且这些基因甚至包括了一些关键的发育调控基因, 如 *Ubx* (Simpson 2002 年)。因此, 尽管这些基因具有很多重要的发育功能, 但是这样并不妨碍它们在较短进化时间内参与特殊性状的进化

改变。正如同上文提到的 Hox 基因 *Scr* (见图 21.5), 以及下面将看到的有关蝴蝶翅型的例子 (见图 21.15B、C), “主控”基因在特定体节形态建成过程中一度令人称奇的精细功能是由于这些基因的转录调控一直能持续到发育晚期。这些基因调控区的变化比蛋白质编码区的变化更为频繁, 这证实了基因调控的变异在形态进化中的重要性。例如, 在黑腹果蝇中, 刚毛数目的自然变异部分是由编码细胞信号蛋白和转录因子的基因在增强子区核苷酸序列的变异引起的 (Lai et al. 1994; Long et al. 1998, 2000)。

对近缘物种的分子进化研究表明, 即便增强子的功能是保守的, 增强子内的转录因子结合位点也能以惊人的方式发生改变。在一系列的经典的实验中, Michael Ludwig、Martin Kreitman 和他们的同事 (Ludwig and Kreitman 1995; Ludwig et al. 1998, 2000) 检测了果蝇不同物种体节分化所必需的转录因子 *even-skipped* (*eve*) 上一个特定顺式元件的功能和序列差异。在黑腹果蝇中, 这个增强子被称为 *eve stripe-2*, 长度为 670 bp, 该增强子足以介导 *even-skipped* 基因在七个条带中的第二条中表达。Even-skipped 蛋白在野生型黑腹果蝇胚胎的七个条带中都有表达 (图 21.12A)。*eve stripe-2* 增强子含有 17 个转录因子结合位点, 这些转录因子由 4 个不同的调控基因编码。这些调控基因沿着前后轴梯度表达, 激活或抑制 *even-skipped* 基因, 共同决定该基因精确表达的条带范围 (图 21.12B)。Kreitman 的研究组测定了其他 5 个果蝇物种中 *eve stripe-2* 增强子的序列, 并检测了上述转录因子结合位点的数目和位置, 同时还将这 5 个物种的增强子转入黑腹果蝇中, 分析了它们的功能。令人惊讶的是, 尽管来自这 5 个物种的序列都能在黑腹果蝇中介导报告基因在正确的条带中表达, 但是在 17 个结合位点中, 只有 3 个位点是在这 5 个物种中完全保守的 (图 21.12C)。事实上, 在与黑腹果蝇亲缘关系最远的两个物种中, 有两个结合位点完全找不到。

Ludwig 和 Kreitman 想弄明白, 即便存在序列差异, *eve stripe-2* 增强子的功能是否依然是保守的, 因为增强子的每一部分维持自身独立的功能, 或是因为某些部位的改变会伴随着其他部位的互补性改变 (即整个元件的协同进化)。他们利用两个来自不同果蝇物种的 DNA 合成增强子。当这些嵌合的增强子被转入黑腹果蝇中后, *even-skipped* 基因不连续的带状表达式样没有出现, 说明这种嵌合型的增强子并不能维持原增强子正常的转录激活式样。因此, 整个增强子在种内似

图 21.12 果蝇 *even skipped* (*eve*) 基因的 *eve stripe-2* 增强子的进化。(A) 在胚盘细胞化阶段的胚胎中, *eve stripe-2* 报告基因载体 (深蓝染色) 和 Even-skipped 蛋白 (褐色染色) 的表达式样。*even-skipped* (*eve*) 基因是一个“成对规则”基因, 在胚胎中的表达形成七个条带, 每隔一个体节形成一个条带。*eve stripe-2* 载体在条带 2、3 和 7 中表达。(B) *eve stripe-2* 增强子的示意图, 显示出 4 个转录因子结合位点: 母体效应蛋白 Bicoid (Bcd) 和 Hunchback (Hb), 以及“gap”蛋白 Giant (Gt) 和 Kruppel (Kr)。(C) *eve stripe-2* 增强子中转录因子结合位点在果蝇种间的保守性和进化。黑腹果蝇中有所有的 17 个位点, 其他物种的转录因子结合位点参照黑腹果蝇 *eve stripe-2* 序列上的位点编号。右边一列表示估算的每个物种与黑腹果蝇分化的时间。即使在所有物种中, 整体表达模式是保守的, 但是与黑腹果蝇亲缘关系越远的物种, 结合位点的缺失越多, 保守性也越差。(来自 Carroll et al. 2005)



乎以协同进化的方式来维持其功能。如果增强子某一位置核苷酸替换的固定（通过选择或者漂变）导致带状表达式样的微小改变，那么该替换就会提供选择压力，有利于增强子中其他部位发生互补性替换，从而维持正常的带状表达模式。许多与形态建成相关的主控基因之间关键的相互作用在很长进化时期处于保守状态（Rebeiz et al. 2012）。目前越来越清楚，发育遗传工具箱包含一个古老的关键调控互作框架，这种互作多发生在调控不同转录过程、具有高度多效性的主控蛋白之间。这些互作关系的发生离不开其他转录因子结合位点的存在，其影响基因表达的精细调控，并能在较短时间尺度内发生进化改变。

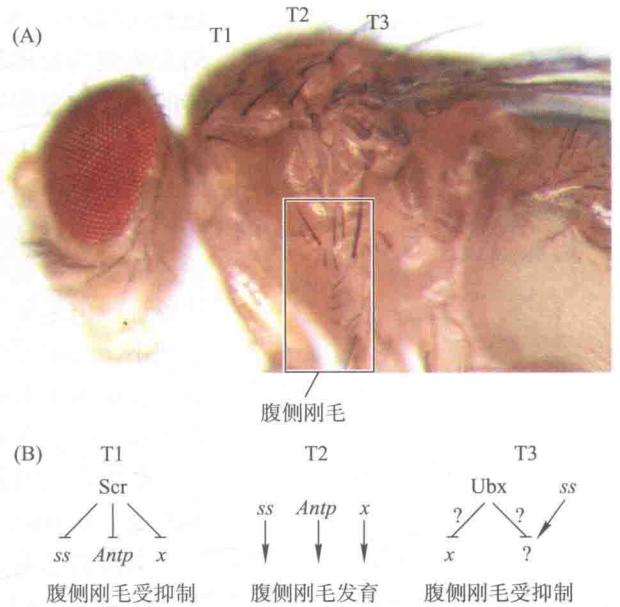
蛋白质序列的进化也是进化过程中调控创新的一个重要源泉。发生在转录因子中的能够影响转录因子之间的相互作用或影响与顺式调控元件结合的氨基酸替换代表了一类重要的潜在创新性来源，因为这种改变能影响发育过程中很多下游基因的表达（Lynch and Wagner 2008）。Lynch 及其同事最近证明，一个在哺乳动物中进化出来的转录因子 CCAAT/enhancer binding protein- β (C/EBP- β) 具有明显的新功能（Lynch et al. 2011）。C/EBP- β 与另一个转录因子 (FOXO1A) 相互作用，促进催乳素基因 (*PRL*) 在子宫内膜基质中的表达。子宫内膜也就是子宫的内表面。在真兽亚纲（胎盘类）哺乳动物怀孕的起始阶段，子宫内膜在胎盘的发育过程中起重要作用。真兽亚纲动物的胎盘适应于较长的妊娠时间，这在有袋类哺乳动物中不存在，很可能在真兽亚纲和有袋类动物的最近共同祖先中也不存在。然而，Lynch 和他的同事利用系统发生重建发现 C/EBP- β 和 FOXO1A 很可能在所有真兽亚纲动物的最近共同祖先以及在真兽亚纲和有袋类动物的最近共同祖先中已经存在。通过一系列精巧的实验，他们构建了能够表达祖先蛋白质以及几个现存物种蛋白质的载体，并转入培养的人细胞中。他们检测了每个 C/EBP- β 蛋白质与相对应（相同的物种）的 FOXO1A 蛋白间的相互作用，以及每组互作蛋白质启动人细胞中 *PRL* 基因表达的能力，发现来自于真哺乳亚纲（人）、有袋类动物（负鼠）、两个祖先节点以及外类群（鸡）的 C/EBP- β 和 FOXO1A 能够相互作用。但是，只有来自现存的真兽亚纲动物（人）和真兽亚纲祖先中的蛋白质对能够协同互作，并且在两个蛋白质互作的情况下，*PRL* 基因的表达量要比只有一个蛋白质单独表达时高几倍。Lynch 等人进一步指出这两种蛋白质之间协同互作的能力是由发生在真兽亚纲动物中 C/EBP- β 蛋白上的三个氨基酸替换决定的。因此，很显然，调控蛋白上很小的改变就能够导致宏进化层面上重要创新性状的产生。

形态性状演化的模块化

多细胞生物的身体结构由明显不同的部分组成，比如体节和附肢，或者被子植物花中的萼片、花瓣、雄蕊和心皮。在动物中，很多系列同源结构拥有极不相同的形态（比如节肢动物不同的附肢）。我们在自然界看到的很多不可思议的多样化就是由单个体节或结构的改变造成的。因而，多细胞生物身体结构的每个部分都表现出个体化（individualization），也就是说它们能够以独立的方式发育和进化。这种现象就是镶嵌进化（mosaic evolution）的一个例子（见第 3 章）。

模块化（modularity）是指身体不同结构独立发育的程度。单独的结构或单元被认为是不同的形态模块（module）。进化发育生物学关注的一个核心问题就是这种模块化是如何通过发育通路实现的。已经明确的是效应（effector）基因受到调控基因（比如编码转录因子的基因）的调控，呈现不同的表达模式。效应基因

图 21.13 Hox 蛋白以不同的方式抑制黑腹果蝇第一 (T1) 和第三 (T3) 胸节上腹侧刚毛的发育。(A) 正常情况果蝇腹侧刚毛仅在第二胸节 (T2) 上发育。(B) 在 T1-T3 上的基因表达。箭头表示基因表达的激活; 直线的末端为水平线表示基因表达的抑制。中: 在 T2, *spineless* 基因 (*ss*)、Hox 基因 *Antennapedia* (*Antp*) 和可能的未知基因 (用 *x* 表示) 共同促进腹侧刚毛的发育。左: Hox 蛋白 Scr 抑制 *ss* 和 *Antp* 在 T1 中表达。右: 在 T3 中, 腹侧刚毛的发育受抑制的机制不同于 T1, 因为在 T3 中, 异位表达的 *ss* 基因并不能像在 T1 那样促进腹侧刚毛的发育。相反, Hox 蛋白 Ubx 很可能抑制了一个或多个 *ss* 基因的下游基因或者一个或多个与 *ss* 基因平行的基因。(图片由 J. True 提供)



的产物, 如酶或者结构蛋白, 负责产生各个形态模块的最终形态。前面已经讨论过的 Hox 基因就是最典型的例子, 可以说明动物如何形成模块化的躯体。因为不同的 Hox 蛋白在不同的身体体节中表达, 所以效应基因在不同身体部位的表达也有所不同。在每一个体节, Hox 基因调控其特异性的机制很可能是不同的。比如果蝇中腹侧刚毛的发育通常发生在 T2, 而其在 T1 和 T3 的发育受到抑制 (图 21.13; Tsubota et al. 2008)。在 T1, Hox 蛋白 Scr 抑制 Hox 基因 *Antp* 和 *spineless* (*ss*) 基因的表达, 这两个基因都参与 T2 腹侧刚毛的发育。如果在转基因果蝇中异位表达 *ss* 基因, 会导致腹侧刚毛在 T1 的异位发育。然而, 在 T3 中异位表达 *ss* 基因并不能诱导刚毛的产生, 这是因为在 T3 中 Hox 蛋白 Ubx 可能作用于 *ss* 的下游基因, 从而抑制刚毛在不同阶段的发育。现在还不清楚腹侧刚毛是否只在 T2 中演化出来, 还是三个胸节都演化出刚毛, 只是后来在 T1 和 T3 中消失了。不管怎样, 所观察到差异, 如不同 Hox 基因对相同基因抑制方式的差异, 以及不同体节的结构差异, 都反映了这些体节呈现镶嵌式的进化历史。

宏进化和新性状的进化

既然我们已经了解了几个导致进化创新的分子和发育机制的实例, 现在就可以来看看进化发育生物学研究是如何探讨宏进化尺度上的改变是如何发生的。“宏进化是扩大的微进化”, 这一观点通常被认为是由达尔文提出的, 因此出现在遗传学之前。基因组学和发育遗传学的研究进展使得进化发育学家能够真正验证这一观点, 并且他们已经在很多研究中发现了明显的迹象, 即改变遗传工具箱的使用是宏进化的一个主题。但是对于很多问题现在还没有统一的答案。自从综合进化论提出后, 一个备受争议的问题就是: 进化过程到底是如达尔文推测的那样是渐变的, 还是在通常情况下是间断的, 包括一些大的表型骤变 (见第 3 章)。

如本章讨论到的, 形态演化的遗传学分析表明多种遗传结构与其相关, 从具有明显表型效应的单个基因到多个基因, 其中每个基因决定一小部分物种差异。在单基因的情况下, 主效基因的突变 (比如 Hox 基因的突变) 必然会造成身体结构的形态骤变, 进而导致其发育式样可能与近缘物种截然不同。一个最明显的例子就是同一个属的两种海胆在发育和生活史上的差异 (见图 3.9)。在

Helicoidaris tuberculata 中, 发育是间接的: 胚胎首先发育成长腕幼虫, 然后由幼虫蜕变为成体。但是在 *H. erythrogramma* 中, 发育是直接的: 胚胎直接启动成体的形态发育程序, 不经过中间的幼虫阶段。这两种海胆仍然可以进行杂交并产生后代 (Raff et al. 1999), 表明生活史中某个阶段的发育调控系统不仅进化快速, 而且能在不影响其他发育阶段的情况下发生剧烈的改变。

在较短进化时间内发生如此明显的发育转变暗示了导致这种改变的遗传基础比较简单, 可能仅仅涉及一个或几个基因。尽管这种假设在上述海胆例子中还有待验证, 但是研究表明, 很多基因在发育过程中有多重功能, 这强烈暗示在进化过程中, 许多基因或者通路已经被重复利用以执行新的功能。例如, 在所有昆虫中, 转录因子 *Distal-less* 是调节腿、翅和触须发育所必需的, 但是在一些蝴蝶中, 该转录因子也在发育后期翅膀的特异部位表达, 参与眼点色彩模式的建立。

从达尔文时代开始, 人们就已经知道在适应进化中, 原有性状的功能可以发生改变。Stephen Jay Gould 和 Elisabeth Vrba (1982) 提出用扩展适应 (exaptation) 一词来特指已有的形态性状获得了新的用途 (见第 11 章)。发育生物学家则用招募 (recruitment) (Wilkins 2002) 和选配 (co-option) (True and Carroll 2002) 来特指已有的基因和发育通路进化出新的功能。

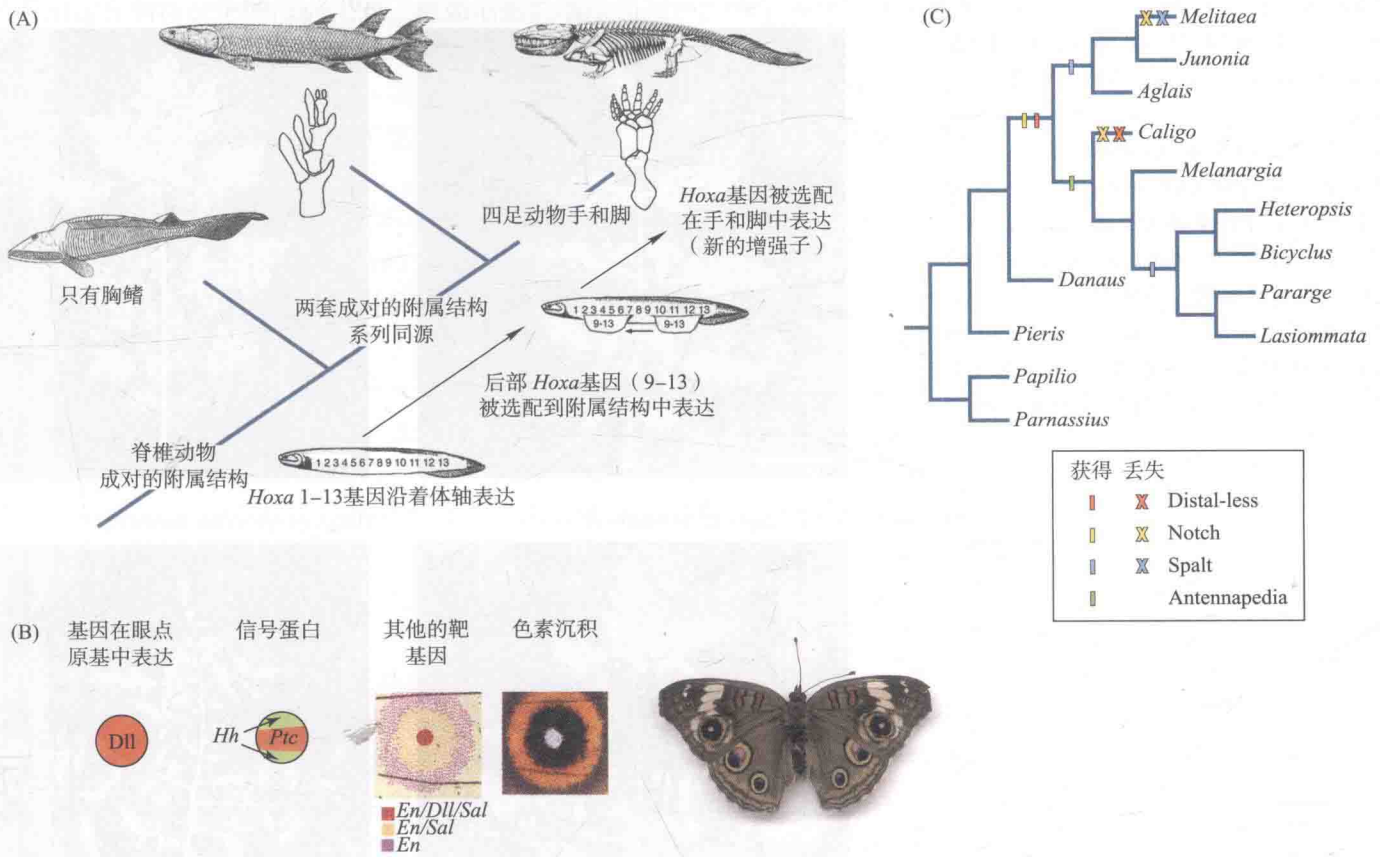
有两种通过选配发育通路来创造新结构的途径。首先, 参与形态建成的某个蛋白质的表达可能持续到发育完成之后, 其中在发育阶段的表达代表祖先功能 (见第 3 章中关于异时性的讨论)。与此相关的一个例子就是前面提到的, *yellow* 基因在早期参与果蝇翅膀和翅脉的形成, 随后在蛹的发育后期参与翅膀斑点的形成。如果涉及选配的基因编码转录因子, 该转录因子的一个或多个靶基因的表达就会被招募, 从而导致在发育晚期演化出新的形态建成过程。其次, 原本在胚胎某一区域表达的发育通路可能在胚胎的另一个区域表达, 导致在新的区域出现同样的结构。在果蝇属, 由基因表达式样改变导致种间差异发生的现象非常普遍, 但是真正全新的表达式样却相当罕见 (Rebeiz et al. 2011), *Nepriylisin-1* (*Nep1*) 基因是这种罕见现象中的一例, 其在 *D. santomea* 视叶神经母细胞中呈现一种全新的表达模式。Rebeiz 及其同事发现调控该基因表达的增强子通过少量碱基替换, 使得转录因子能在视叶中与之结合, 并激活其表达。这些转录因子原本结合到附近的增强子上, 在发育过程中发挥其他功能。转录激活因子“潜在活性”的选配似乎是全新基因表达式样进化的共同之处。

当基因和发育通路以模块的形式被调控时, 二者可以被独立地选配。鱼口

腔颌牙齿的进化是这方面一个很好的例子。有颌类脊椎动物的口腔颌从无颌类鱼 (如七鳃鳗) 的第一节咽弓进化而来 (Fraser et al. 2009)。牙齿在无颌类鱼咽弓上的进化被认为早于颌的进化。一些鱼既有口腔颌又有咽颌 (咽颌从更后面的咽弓进化而来), 二者之一或二者都可能有牙齿 (图 21.14)。Fraser 等人 (2009) 发现在马拉维湖 (Lake Malawi) 丽鱼科的鱼中, 其牙齿的数目和位置与口腔颌和咽颌高度相关。一个硬骨鱼类群拥有咽部牙齿, 说明这两类牙齿的发生由相同的调控网络控制。然而, 决定口腔颌和咽颌的上游调控因子却相差很大: 咽弓的发育需要 *Hox* 基因的调控, 而口腔颌的发育却不需要该基因。事实上, *Hox* 基因表达的丢失被认为是口腔颌出现的一个重要遗传因素。因此, 无颌类鱼第一个牙齿的发育是在咽部被 *Hox* 基因调控的, 但在有颌类口腔颌牙齿的进化过程中, 这个网络受到了不同调控因子的控制。



图 21.14 马拉维湖丽鱼的两套颌骨。(来自 Fraser et al. 2009)

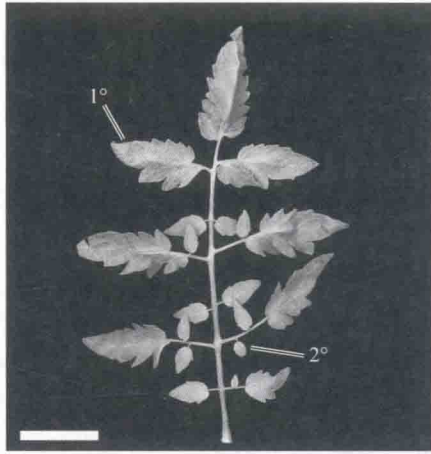
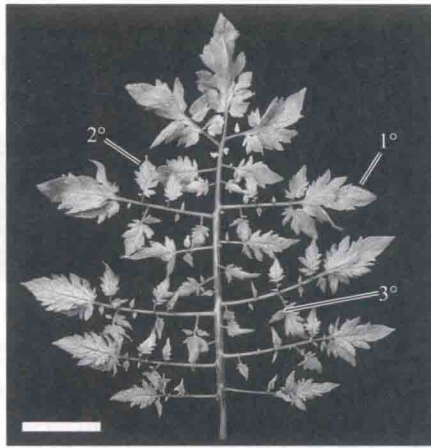


控制不同形态发生途径基因的重新利用在进化过程中扮演了重要的动态角色。例如，四足动物四肢的塑造，需要 *Hox* 基因以前后镶嵌的方式进行表达，这与它们在身体前后轴建成中的表达式样是一致的 (图 21.15A)。另一个例子是蛱蝶科 (Nymphalidae) 翅膀上的眼点。蛱蝶科是蝴蝶中的一个本科，其翅膀上精美的呈同心环状沉积的色素看起来像是眼睛，被认为可以吸引捕食者攻击翅膀，从而避免身体部位受到伤害。蝴蝶翅膀的眼点是最晚形成的形态特征之一。在色素出现之前，几个调控蛋白已经在眼点原基 (将来要形成眼点的细胞) 处开始表达。这些蛋白质在身体分节和早期翅膀塑造 (比如翅膀前后部分的分化) 中也起作用 (图 21.15B)。近期有关蛱蝶科眼点基因表达式样的系统发生分析显示，在眼点中心 (为引导周围细胞形成眼点提供信号的组织) 四个转录因子的招募表达呈现明显的动态模式 (图 21.15C; Shirai et al. 2012)。在这四个蛋白质中，只有一个有清晰的证据表明其在眼点处的表达是单起源的，而其他三个蛋白质在不同类群中的表达是独立起源的。另外一个有意思的发现是，这些蛋白质在形态相似的眼点中有不同的表达组合，而在形态不同的眼点中却有着相似的表达组合。

在植物中，全裂叶或复叶的进化也涉及发育通路的招募 (Bharathan and Sinha 2001; Byrne et al. 2001)。复叶含有小叶的数量有多有少，它们沿着叶片的主轴发育。*KNOX1* 基因是同源异形盒蛋白家族的成员，在很多植物的顶端分生组织中表达。在叶片正常发育过程中，*KNOX1* 基因在叶原基中不表达。然而，在番茄复叶

图 21.15 创新性状演化过程中发育通路的选配。(A) 四足动物四肢的演化过程中，脊椎动物 *Hoxa* 基因的选配。在祖先中，*Hox* 基因只沿身体发育着的前后轴表达。成对的前肢和后肢的进化涉及新基因的表达，这很可能是利用了 9-13 号 *Hoxa* 基因新的增强子序列。手和脚 (autopod) 的演化与 *Hoxa* 基因上更多新表达模式的建立有关。(B) 蝴蝶眼点的发育不仅涉及色素基因的调控，而且还受原本在身体构造的建成中起重要作用的蛋白质和通路调控。这些蛋白质包括信号蛋白 Hedgehog (Hh)、Notch 和 Patched (Ptc)，以及转录因子 Distal-less (Dll)、Spalt (Sal)、Antennapedia 和 Engrailed (En)。(C) 蝴蝶眼点发育过程中，转录因子基因表达获得和丢失的系统发生重建。(来自 True and Carroll 2002; C 来自 Shirai et al. 2012)

图 21.16 茄属植物复叶形态的变异。(A) 野生型栽培番茄的复叶 (*S. lycopersicum*)。1° 表示一级小叶，2° 表示二级小叶。比例尺：6 cm。(B) 来自加拉帕戈斯群岛的 *S. galapagense* 的复叶，与野生型 *S. lycopersicum* 相比，它的叶片分裂程度 (分为若干部分) 更高。比例尺：2.5 cm。(C) *S. lycopersicum* 突变体 *Pts* 的复叶，显示出一级、二级和三级 (3°) 小叶。比例尺：6 cm。(D) *S. lycopersicum* 突变体 *bip* 的复叶，其形态与 *Pts* 突变体类似。比例尺：3 cm。(图片来自 Kimura et al. 2008)

(A) *S. lycopersicum*(B) *S. galapagense*(C) *S. lycopersicum* mutant *Pts*(D) *S. lycopersicum* mutant *bip*

的发育中，小叶原基在主叶原基上形成凸起，*KNOX1* 基因在这些区域再次表达。在复叶的进化过程中，一条涉及 *KNOX1* 基因家族成员之间蛋白质相互作用的调控通路被招募过来，并且该通路在被子植物中被反复利用 (Goliber et al. 1999; Bharathan and Sinha 2001)。即使在近缘物种中，叶片形状也多种多样。达尔文曾在加拉帕戈斯群岛搜集过几种野生番茄，这些物种叶形的复杂性与 *KNOX1* 基因家族成员 *Petroselinum* (*Pts*) 的高表达相关 (图 21.16A, B)。这种复杂的叶片形态也存在于驯化番茄 (*Solanum lycopersicum*) 的突变体 *Pts* 和 *bipinnata* (*bip*) 中 (图 21.16C, D)。在这两个突变体叶片发育过程中，*KNOX1* 蛋白不能进入细胞核调控其靶基因的表达 (Kimura et al. 2008)，导致了叶形的改变。因此，有人提出，*KNOX1* 蛋白到达细胞核数量的差异，在不同植物类群叶片形态进化过程中起主要作用。

形态性状的演化

生物体躯干和附肢的形状以及它们异速生长的特性 (见第 3 章) 代表了生物多样性一些最引人注目的特点。前面我们重点讲述了进化发育生物学围绕形态演化的遗传基础开展研究的实例，比如哪些基因与形态演化有关，以及它们的功能在分子水平上是如何改变的。然而，要揭开形态演化之谜，我们还需要了解基本

的细胞过程和特征是如何进化的，例如细胞的增殖和凋亡、细胞的大小和细胞的形状。

生活在寒冷环境中的果蝇，其翅膀的大小相对于身体而言，通常显得很大，这可能是在寒冷环境中进化出了更适应飞行的能力，或者是寒冷环境倾向于选择体型较大的果蝇。

对欧洲、北美和南美地区不同纬度梯度一种果蝇 *D. subobscura* 翅膀大小的研究表明，北美和南美大陆的 *D. subobscura* 渐变群是最近快速进化出来的 (Gilchrist et al. 2001)。出人意料的是，北美渐变群主要是由翅膀细胞大小（翅膀表面扁平的双层表皮细胞的面积）的差异造成的，而南美和欧洲渐变群主要是由细胞数目的差异导致的 (Calboli et al. 2003)。这一结果说明，导致形态进化的细胞学基础可能不尽相同，反映了进化过程中丰富的变异类型。果蝇翅膀的形状在种间以及种内不同性别间都存在变异 (Gidaszewski et al. 2009)。对黑腹果蝇突变体 (Carreira et al. 2011) 的研究揭示了大多数转座子诱导的突变对翅膀形状有影响，并且大约三分之一这种类型的突变对雌雄果蝇的影响是不同的，说明决定翅膀形状的变异和雌雄异型的机制是复杂的，受多基因控制。这个结论与一项 QTL 分析的结果一致。该研究分析了包含丰富遗传变异的加利福尼亚野生黑腹果蝇近交系，发现至少 34 个 QTL 对果蝇翅膀有显著的影响 (Mezey et al. 2005)；进一步通过遗传互补实验，将具有极端表型的株系与实验室中的果蝇突变体杂交，结果发现一小部分 QTL 与两个影响果蝇翅膀形状的信号通路的突变之间存在明显的相互作用 (Hedgehog and Decapentaplegic；见知识窗 21B)。这些结果表明在果蝇翅膀形态建成中，细胞信号通路的变异可能影响翅膀形状的自然变异。

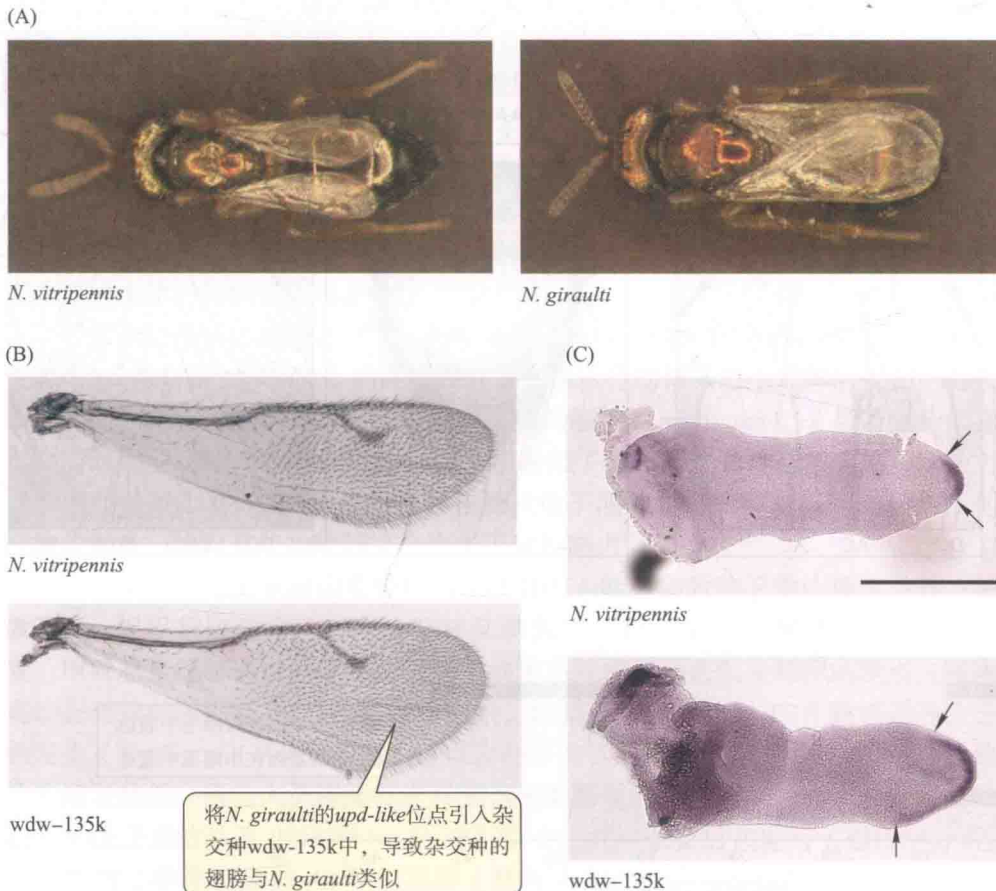


图 21.17 *unpaired-like* (*upd-like*) 位点在两种胡蜂 (*Nasonia*) 翅膀形状差异的形成中起主要作用。(A) *N. vitripennis* 和 *N. giraulti* 的成虫在翅膀大小和形状上呈现出差异。(B) *N. vitripennis* 和杂交品系 (wdw-135k) 的成虫翅膀，其中 *N. giraulti* 中包含 *upd-like* 位点的染色体片段已经通过基因渐渗整合到 *N. vitripennis* 的基因组中。(C) 蛹前期的翅膀，显示了 *upd-like* 基因在 *N. vitripennis* 和 wdw-135k 渐渗品系中的表达。箭头表示基因表达区域的末端；*upd-like* 基因在 wdw-135k 中的表达区域比在 *N. vitripennis* 中大很多。比例尺：200 μm 。(图片来自 Loehlin and Werren 2012，承蒙 Jack Werren 惠赠)

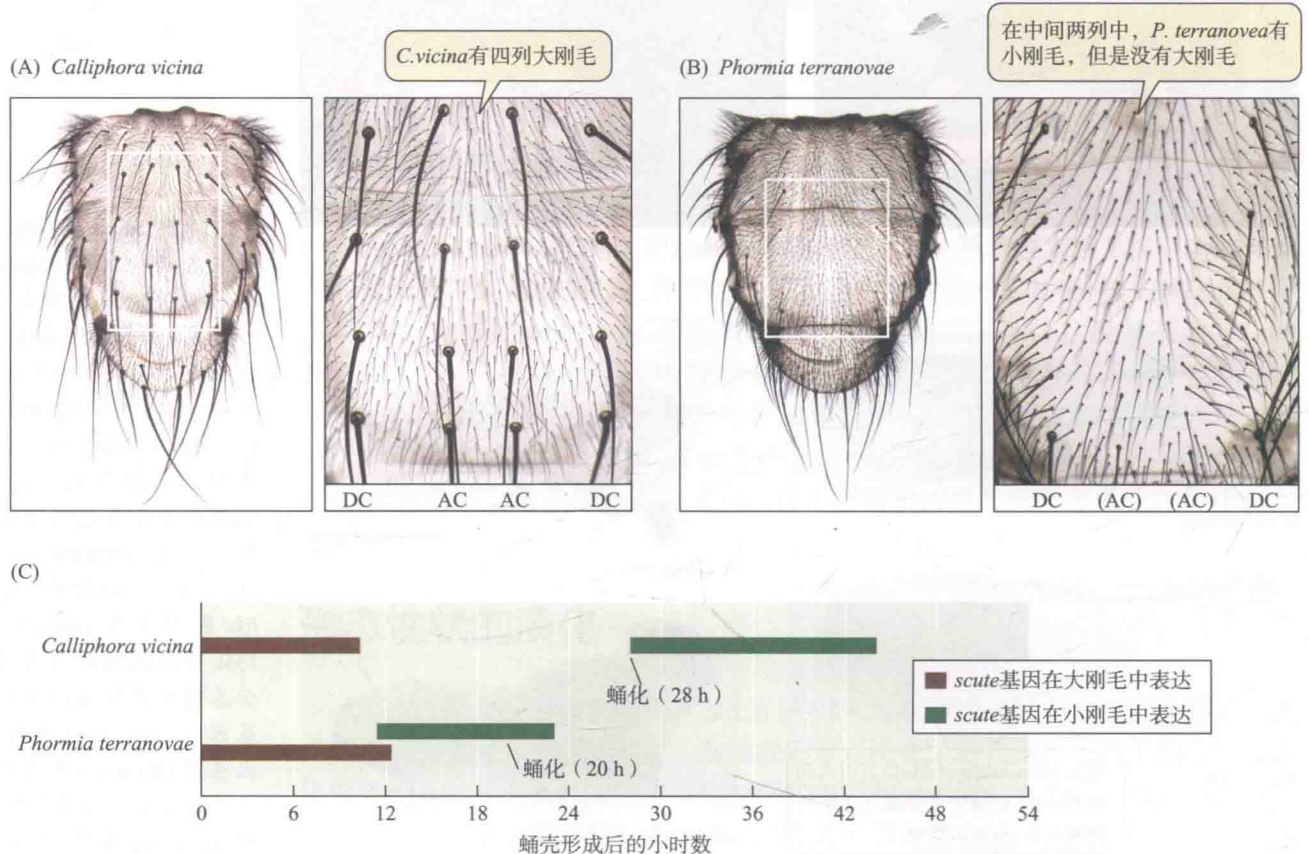
基因组测序技术和基因分型方法的快速发展极大地推动了非模式物种的研究。Loehlin 和 Werren (2012) 利用种间杂交和分子标记基因分型方法揭示了 *unpaired-like* 基因调控的改变是两种黄蜂 (*N. vitripennis* 和 *N. giraulti*) 翅膀大小和形状差异的主要决定因素 (图 21.17)。该基因序列与果蝇 *unpaired* 基因十分相似, 其在生长过程中参与细胞信号转导和细胞增殖。

异时性的发育遗传学

很多形态性状的演化涉及异时性 (heterochrony) 的问题。异时性指发育时间的进化改变 (见第 3 章), 这种改变可以发生在整个有机体上, 也可能是身体的一部分。研究异时性的进化必须进行物种间的比较, 但是导致发育异时性的遗传基础即使是在模式物种中都还没有研究清楚。

调控模块化使发育过程中不同形态建成通路的激活或抑制时间表现出丰富的变异。在丽蝇科的丽蝇中, *scute* 基因编码一个转录因子, 它的表达式样决定胸节上部刚毛的式样。该基因的表达时间与红头丽蝇 (*Calliphora vicina*) (图 21.18 A) 及其近缘种肉蝇 (*Phormica terranovae*) (图 21.18B; Skaer et al. 2002) 刚毛式样的差异显著相关。红头丽蝇的胸节上部有四纵列大的刚毛被认为代表了红头丽蝇与肉蝇共同祖先的特征。肉蝇胸节上缺少中间两列刚毛。在早期幼蛹期, *scute* 在两种丽蝇翅膀成虫盘中的表达式样是相同的。刚毛的形成需要 *scute* 基因在两个时期表达: 早期阶段是大刚毛形成的时期, 晚期阶段是小刚毛形成的时期 (图 21.18C)。在红头丽蝇中, *scute* 基因表达的这两个时期之间有 18 小时的间隔, 但是在肉蝇中, 这两个时期是重叠的, 第二个时期启动要比红头丽蝇早很多。由

图 21.18 丽蝇科 (A) 红头丽蝇 (*Calliphora vicina*) 和 (B) 肉蝇 (*Phormica terranovae*) 之间刚毛式样的差异与基因表达时间的差异相关。左图显示的是每个物种的背侧胸部; 矩形表示在右边被放大的部分。DC: 背中鬃, AC: 中鬃。(C) 在红头丽蝇和肉蝇蛹壳和蛹的发育过程中, *scute* 基因表达的时序。(来自 Skaer et al. 2002)



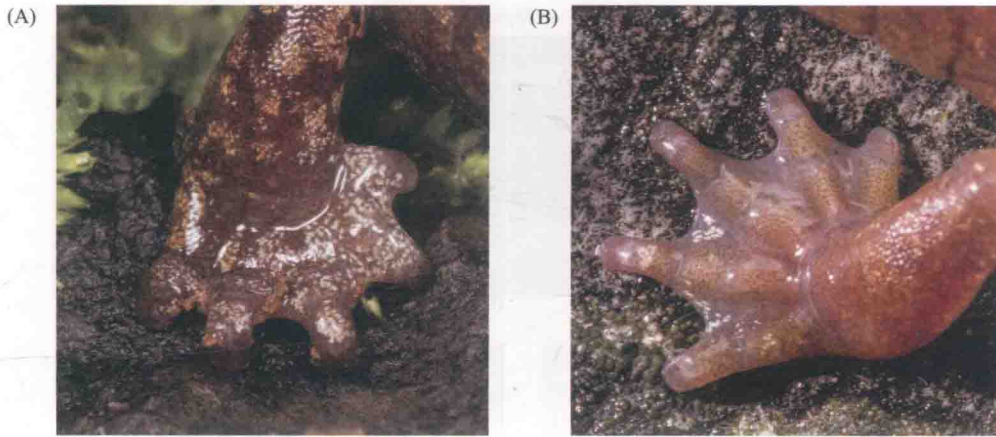


图 21.19 幼态延续性状的变异。
(A) *Hydromantes shastae* 的蹼足。
(B) *H. brunus* 的足，蹼化不明显。

于这两个时期的重叠，大刚毛的最后前体细胞（在红头丽蝇中位于中间两列）与小刚毛的第一个前体细胞同时出现。这使得肉蝇胸节上部中间发育为小刚毛而非大刚毛。

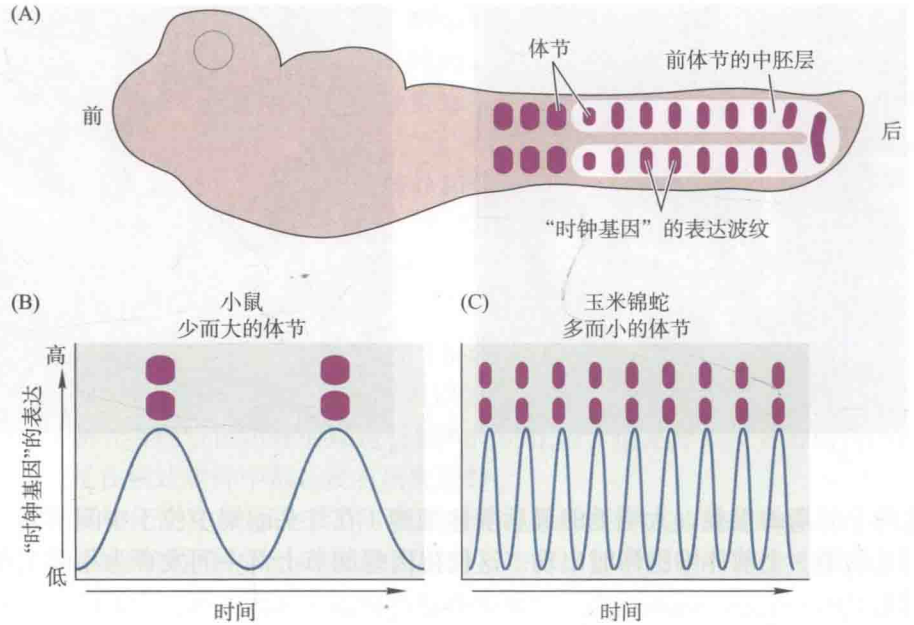
异时性进化中最普遍的一种类型是幼态延续（paedomorphosis，见第3章），是指一个祖先种的幼体性状在后裔的成体中得到了保留。蝾螈的蹼足是目前研究最为清楚的有关幼态延续一个例子（图 21.19）。蹼足的产生是由于足趾间的细胞凋亡或死亡受到了抑制，该性状在蝾螈中独立演化了多次。对于树栖和穴居蝾螈而言，蹼足的产生被认为是对攀爬习性的重要适应。然而，在大多数拥有蹼足的物种中，蹼并不都是幼态延续的唯一结果，与之相关的还包括肢体发育的缩短（一些物种进化出了小的体型）以及其他骨骼特性的改变。因此，蹼本身是否受到进化选择，蹼产生是否与其他幼态延续性状相关联，仍是尚待深入研究的问题。

Adam 和 Nistri（2010）研究了水巫螈属（*Hydromantes*）八种欧洲穴居蝾螈的蹼与肢体发育的关系。蹼足在该属经历了多次演化。研究发现，在八个物种中，只有三种蝾螈的蹼在成长过程中相对于肢体和足趾有所增加，而其他五个物种的蹼并未发生变化。Adam 和 Nistri 推测蹼本身可能是适应性的。此外，种间变异在幼体阶段大于成体阶段，这暗示着每个物种都进化出了不同的发育轨迹，但最终都发育成大体一致的成体形态。

蝾螈也被用于研究幼态延续遗传学（Shaffer and Voss 1996; Voss et al. 2003）。虎螈（*Ambystoma tigrinum*）的尾鳍和外鳃在从水生幼体到陆生成体的蜕变中丢失了。然而，在它的几个近缘物种中，包括美西螈（*A. mexicanum*），当还完全处在水中的时候就已经达到了性成熟，而且还保留了腮和其他幼体特征（见图 3.15）。一些钝口螈属（*Ambystoma*）的物种在栖息地干涸的时候能够恢复到典型的陆地成体的形态，然而有些物种却完全丧失了这种能力。

在蝾螈中，促甲状腺激素释放激素（TRH）能够刺激脑下垂体释放另外一种激素——促甲状腺激素（TSH），TSH 又刺激甲状腺释放第三种激素——甲状腺素。甲状腺素能够通过诱导不同组织中的形态建成事件来触发蝾螈的变态。在表现幼态延续的美西螈中，没有 TRH 通路，但是通过体外注射 TRH 能够诱导变态的发生（Shaffer and Voss 1996），这也说明了美西螈的幼态延续是由于 TRH 通路的失活导致的。研究人员将能够进行变态的美西螈的一个品系（*Att*）与同一物种两个不能变态的品系（*lab* 和 *wild*）进行杂交，并对杂交后代进行了遗传学分析。结果表明，单个位点的 *Att* 等位基因（被称为 *met* 基因）是变态发生所必需的。

图 21.20 脊椎动物的体节分节“时钟”。(A) 发育成单独的椎段及其相关结构的体节是由前面的前体节中胚层开始依次发育出来的，是一连串的体节形成基因也称为“时钟基因” (“clock gene”) 规律性波动表达的结果。(B) 在拥有较少体节的小鼠和其他脊椎动物中，“时钟”运行缓慢。(C) 在玉米锦蛇中，“时钟”运行大约快四倍，这导致了更多体节的形成。(来自 Vonk and Richardson 2008)



最近，基因组水平的转录研究表明，美西螈中的幼态延续与促进变态发生的基因通路的关闭有很大关系 (Page et al. 2008, 2010)。

正如上文提到的丽蝇的例子，在胚胎特定组织里发育相关基因表达时间的进化改变能够导致显著的形态分化。不同物种脊椎发育过程的比较分析更详细地阐释了这一过程 (Gomez et al. 2008)。脊椎动物身体上重复的节段由胚胎中被称为体节 (somite) 的区段发育而来。Gomez 及其同事比较了斑马鱼、鸡、老鼠和玉米锦蛇 (*Elaphe guttata*) 中体节的分化，他们发现在所有这些物种中，最终要分化成体节的那部分中胚层 (即前体节中胚层) 首先增殖，然后从前端长出体节原基，最终形成脊椎动物的体节。该发育过程是通过“时钟-波前” (clock-and-wavefront) 机制实现的。一些参与形态建成的基因如时钟般规律性的表达促使体节周期性的形成。因为前体节中胚层中起始组织的数量有限，所以在体节数目和体节大小上就有一个权衡问题。当没有更多的前体节中胚层长出体节时，这也就意味着体节分化的结束。蛇比其他脊椎动物能发育出更多的体节，这是因为促进该物种体节分化的时钟基因运转得更快 (图 21.20; Gomez et al. 2008)。然而，与其他脊椎动物相比，蛇前体节中胚层产生的体节较小。很显然，这种时钟机制的进化使得脊椎动物的脊椎数目有可能呈现出一个连续的、大范围的变异趋势。

异速生长的进化

异速生长 (allometry) 是指身体的不同部位有不同的生长速率 (见第 3 章)。身体不同部位之间异速生长的关系可以快速地进化，比如蜥蜴 (*Onthophagus taurus*) 异速生长的进化。雄性蜥蜴表现出明显的非遗传多态性：即由季节或营养等环境因素差异导致的不同发育状态的转变。小的雄性蜥蜴发育出短而粗的触角，然而一些体型达到上限的雄性蜥蜴却发育出长触角，用其与其他雄性争斗。20 世纪中叶，蜥蜴被从欧洲引入北美和澳大利亚，以减少草原上牲畜粪便的积累。尽管触角大小在初始种群并无显著差异，但在北美和澳大利亚两地的引入种群中，触角发育的极限值发生了分化，不同于祖先状态 (图 21.21)。

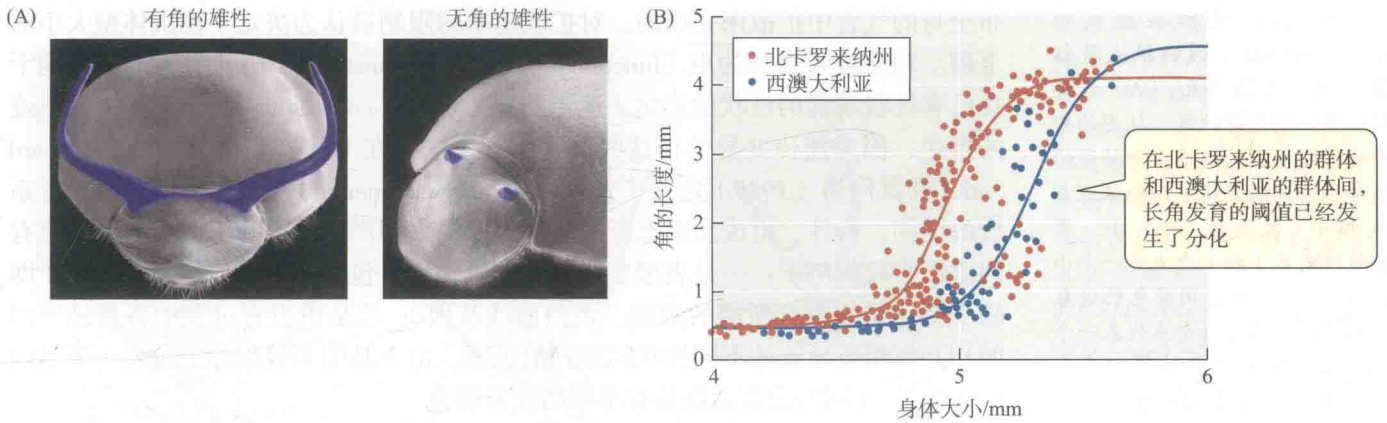


图 21.21 在蜚螂 (*Onthophagus taurus*) 中, 异速生长阈值的快速进化。(A) 有角和无角的雄性个体在同一发育阶段的形态; 触角用蓝色标出。(B) 触角的长度和身体大小之间的异速生长关系在两个新环境中的种群之间已经发生了分化。(A 图承蒙 Doug Emlen 惠赠; B 来自 Moczek et al. 2002)

如前面讨论的异时性一样, 异速生长的进化改变同样是由特定组织 (也就是注定要发育成触角的细胞) 对激素信号响应的差异引起的, 而这些激素信号又是对环境因子的响应, 比如食物的供应。Douglas Emlen 和 H. Frederick Nijhout (1999) 研究发现雌性蜚螂和小的不能长出长触角的雄性蜚螂能够在 5 个幼虫龄期 (蜕皮事件之间的阶段) 的第二期释放少量的蜕皮激素, 然而在大的能够长出长触角的雄性中, 他们却没有观察到该现象。另外, 当研究人员在第四幼龄期关键阶段给正常情况下具小触角的雄性蜚螂注射保幼激素 (JH) 的类似物, 它们就会长出大触角。Emlen 和 Nijhout 推测蜕皮激素和保幼激素能够感知雄性蜚螂的营养阶段和性阶段, 从而在营养充足的雄性蜚螂中启动触角的生长进程。

令人惊奇的是, 保幼激素在不同物种中所起的作用并不相同。Shelby 及其同事 (2007) 比较了将保幼激素类似物注射到三种蜚螂属 (*Onthophagus*) 雌性个体后的效果。这些物种在头部和前胸背板 (前胸气囊) 触角具有性二型性。在具有标准二型性的两个物种中, 其雄性个体在头部和前胸背板处都长有大的触角, 而雌性没有。当注射保幼激素后, 雌性个体长出比前胸背板小的触角, 从而加剧了性二型性。相比之下, 第三个物种具有相反的性二型性, 即雌性而非雄性个体头和前胸背板处长有大的触角。注射保幼激素对雌性个体前胸背板处的触角并没有影响, 但使得头部触角增大。最后, 一个具有典型二型性的物种在注射保幼激素后, 其触角的形状发生了改变, 与雄性的触角更像。这些结果表明虽然控制甲虫性二型性触角发育的激素是保守的, 但这些激素所起的作用却发生了明显的进化改变, 一种可能的解释是在这些物种中受保幼激素转录调控的靶基因的顺式调控元件发生了种的分化。

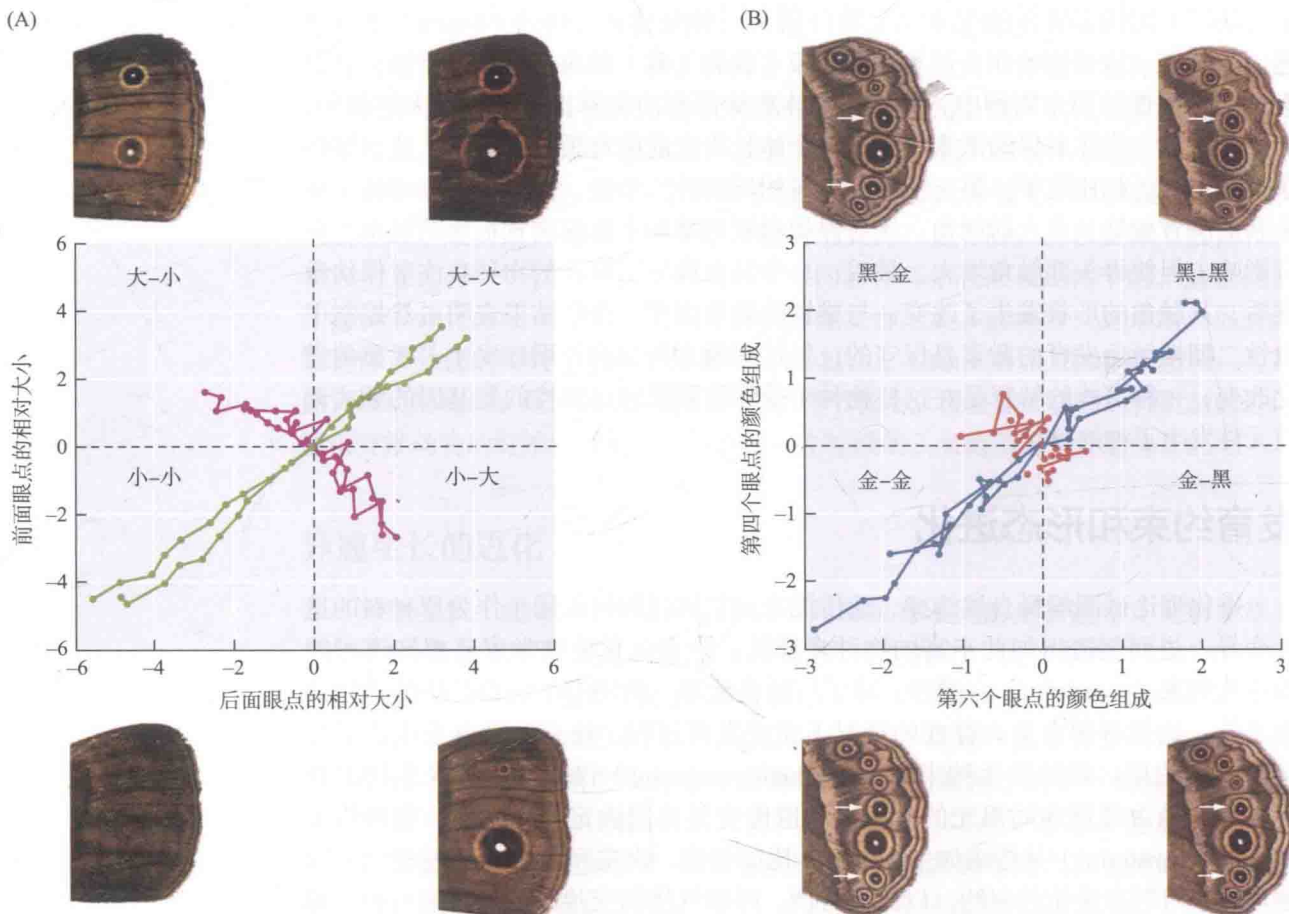
发育约束和形态进化

进化理论试图解释自然选择、遗传漂变和基因流如何作用于作为原材料的遗传变异, 进而创造出如此丰富的物种多样性。许多进化生物学家还想知道可能的进化约束 (constraint) 有哪些。除了生活在地球上的所有生物都经历的进化约束之外, 比如必须在重力存在的条件下完成发育过程, 还有几种更有生物学意义的进化约束。系统发生约束 (phylogenetic constraint) 仅仅影响近缘生物的特定类群, 是由最近共同祖先的基因组和遗传变异共同决定的限制性。物理约束 (physical constraint) 是指诸如生物材料 (比如骨骼、表皮和 DNA) 的特性之类的物理因子对形态进化的制约。以昆虫为例, 呼吸气体的交换是通过在狭窄的、遍

图 21.22 人工选择实验表明 *Bicyclus anynana* 不同的眼点特征受到不同程度的约束。(A) 背部前翅眼点上的选择轨迹，从图的中心开始，以表型的标准差为轴线的刻度单位。该图显示了两个眼点都大或都小（大-大，小-小，用绿色轨迹表示）和一个大另一个小（大-小，小-大，用紫色轨迹表示）的选择结果。每个点代表一个世代。(B) 腹部后翅的第四个和第六个眼点显示类似实验的结果（黑色-黑色和金色-金色，用蓝色轨迹表示；黑金-金色和金色-黑色，用红色轨迹表示）。B 图中箭头表示人工选择过程中呈现非耦合的两个眼点。外面两个同心圆的颜色显示不同处理之间最明显的差异。注意 B 图中的红色轨迹并没有从中心延伸至很远，表明未成功筛选出两个眼点具不同颜色的表型。这些眼点在颜色上缺少差异（比较 B 图中的左上和右下）也反映了这个结论。（图片承蒙 Cerisse Allen 和 Paul Brakefield 惠赠）

布全身的气管中扩散来完成的。对扩散速率的限制被认为决定了昆虫体型大小的上限。功能或者选择约束（functional or selective constraint）阻止有害的或可能干扰已有性状功能的性状的进化。遗传约束（genetic constraint）阻止某些进化轨迹的发生，因为遗传变异使得这些进化轨迹无法存在（见第 13 章）。John Maynard Smith 及其同事（1985）定义了发育约束（developmental constraint），指由发育系统的结构、特性、组成和动态所引起的对不同表型产生的偏好。关于发育约束有两个最常见的例子：一是表型变异的缺失或缺少，包括形态建成能力的缺失（即缺少特定结构发育所需的细胞、蛋白质或基因）；二是由发育过程中各种组织间的相互作用所导致的不同性状间强烈的关联。由于基因多效性和上位性（基因间的互作），不同的发育通路具有不同的变异能力。

区分功能约束、遗传约束和发育约束比较困难，通常需要大量的实验佐证。有关蔽眼蝶属（*Bicyclus*）翅膀眼点进化的研究是该领域已开展的一项最深入的研究工作。蝴蝶眼点为不同遗传关联可能具有不同的作用提供了有力的证据。在具有两个以上眼点的物种中，不同眼点的大小和色彩模式通常表现出强烈的相关性。因为不同眼点在发育中很可能利用相同的基因，所以这种相关性是可以预期的。人工选择实验被用于检验 *Bicyclus anynana* 翅膀眼点间存在的相关性是否可以解耦联。Patricia Beldade 及其同事（2002）的研究显示，在经过 11 代连续选择之后，很容易区分两个表型相关的眼点的大小。Cerisse Allen 及其合作者（2008）不仅证实了这一结论（图 21.22A），而且发现与眼点大小不同，眼点颜色组成之间的相关性不能解耦联（图 21.22B）。他们的结果表明色素沉积基因的调控缺少遗传变异，这使得基因在翅膀的不同区域对选择不能产生差异性的反应。



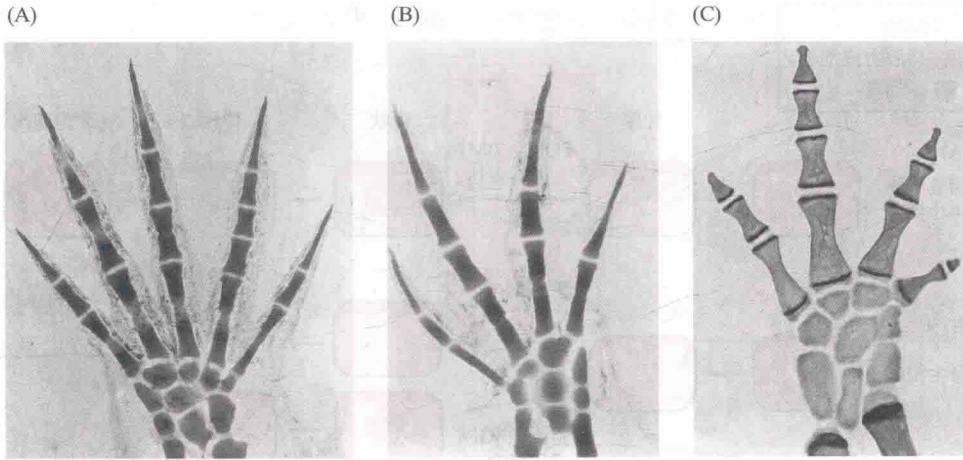


图 21.23 发育约束的证据。(A) 蝾螈 (*Ambystoma mexicanum*) 右后足的 X 射线图像, 显示了正常的五趾状态。(B) 相同个体的左后足, 其在肢芽阶段用有丝分裂的抑制剂进行过处理。它缺乏轴后的足趾和一些足趾关节, 并且比正常足小。(C) 四趾蝾螈 (*Hemidactylium scutatum*) 正常的左后足, 与实验处理过的蝾螈足部特征相同。(来自 Alberch and Gale 1985; 图片承蒙 P. Alberch 惠赠)

发育约束也可以通过胚胎修饰的实验证实。在一个经典实验中, Pere Alberch 和 Emily Gale (1985) 利用秋水仙素 (减数分裂化学抑制剂) 抑制非洲爪蟾 (*Xenopus*) 和蝾螈 (*Ambystoma*, 图 21.23A, B) 肢芽中足趾的发育。该处理总能够使上述两个物种中特定的足趾消失, 在非洲爪蟾中消失的足趾位于身体前方, 而在蝾螈中消失的足趾位于身体后方。这些结果反映了两个类群中足趾分化的顺序不同: 最后形成的足趾倾向于对秋水仙素的处理最为敏感。此外, 该结果也强烈地折射出自然界进化的趋势: 蝾螈在进化过程中常常丢失后面的足趾 (图 21.23C), 而非洲爪蟾则多次经历了前面足趾的退化。尽管该研究中足趾数目的变异是人为导致的, 这些结果仍说明在发育系统中自然发生的变异可能受到内在的、物种特异的发育程序的约束。

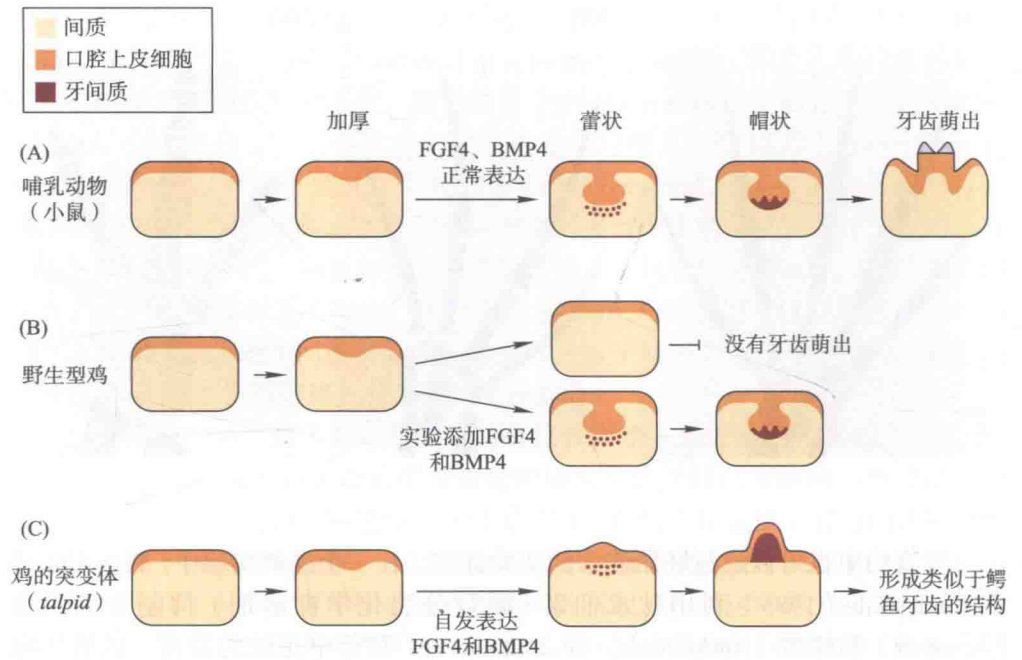
尽管在实际研究中很难排除功能约束的作用, 发育或遗传约束也许能够解释一些常见的进化模式, 比如形态演化停滞 (见第 22 章)、谱系特有的特征缺失、平行进化, 以及形态变化的相对可逆性 (见第 3 章)。

特征丢失、逆转及多洛定律

分子系统发生研究揭示的进化历史中最令人困惑的现象之一就是—一些形态性状的消失和重现。多洛定律 (Dollo's Law) (Simpson 1953) 是在生物学领域存在已久的概念, 指进化过程中复杂性状的丢失几乎总是不可逆的。然而, 近期的比较和发育生物学研究却发现很多与此概念背道而驰的例子 (Collin and Miglietta 2008; Cronk 2011)。通过对多个物种中快速进化的性状进行详细的个体发育分析, 研究者发现结构的发育过程能因自然选择作用而发生动态改变 (正如我们在蝾螈的蹼足和果蝇刚毛式样的例子中看到的一样)。进化过程中的性状丢失通常可能是源于在祖先物种中本应充分发育的性状发生了发育停滞 (developmental arrest) (比如幼态延续性状)。Ehab Abouheif 和 Gregory Wray (2002) 发现在无翅类型的蚂蚁发育过程中, 拟发育为成体翅膀的组织实际经历了正常翅膀发育的形态建成事件, 但后来该过程被中止了, 部分已经发育的组织继而被吸收。蜚螂属 (*Onthophagus*) 甲虫触角的性二型性也被认为是在雌雄幼虫发育阶段不同时间点发生不同程度发育滞留和组织再吸收的结果 (Moczek 2006; Kiimoto et al. 2010)。

尽管在成体中可能缺少某一结构, 但产生该结构所需的一些或全部发育能力的保留为进化过程中性状的逆转提供了基础。目前已在鸟类中发现了能导致性状

图 21.24 小鼠、野生型鸡和 *talpid* 突变体鸡中早期牙齿的发育。(A) 在增厚阶段，一连串基因——其中两个编码信号蛋白 BMP4 和 FGF4——在小鼠（和其他哺乳动物）中表达，导致牙齿的形成。(B) 在野生型鸡中，这些基因不表达，导致增厚阶段之后的发育停滞，无法形成牙齿。然而，当施加 BMP4 和 FGF4 蛋白到实验（体外）培养物中时，牙间质形成，并且牙齿发育至帽状期。(C) 在 *talpid* 突变体中，BMP4 和 FGF4 自发地表达，牙间质形成，从而导致最终形成类似于鳄鱼牙齿的结构。该结构的形成过程缺少哺乳动物牙齿发育所特有的后期阶段。（来自 Collin and Miglietta 2008）



再现的发育潜能的证据。现代鸟类不具有牙齿，但却是起源于具有牙齿的恐龙。鸡的 *talpid* 突变体在发育早期具有类似牙齿的结构，并且该结构和早期鳄鱼的牙齿别无二致 (Haris et al. 2006)。牙齿来自于口腔上皮细胞的一个脊部，口腔上皮细胞位于间质组织的上面，而间质组织则是来源于胚胎神经嵴细胞。牙间质的加厚导致齿蕾的形成，齿蕾最终发育成一颗牙齿。这些事件的发生需要特定的基因在口腔上皮细胞和牙间质中表达 (图 21.24A)。在鸡发育早期，该过程启动但很快就终止了。当施加 BMP4 和 FGF4 两个蛋白质时，鸡的组织能够持续进行牙齿的发育 (图 21.24B; Collin and Miglietta 2008)。在 *talpid* 突变体中，不需要额外施加这两个蛋白质，因为参与牙齿发育的基因是表达的，致使早期齿状结构的形成 (图 21.24C; Harris et al. 2006)。

生态发育生物学

生物学家们早就知道，发育环境与直接控制发育过程的遗传通路一样对发育的结果至关重要。表型可塑性和非遗传多型性 (见第 13 章) 现象表明，从环境中获取可靠的信号能导致形态和生活史的适应。类似研究已持续了一百多年，但近年来，受进化发育生物学的影响，该领域的研究已整合并形成一个新的学科：生态发育生物学 (ecological developmental biology, Gilbert and Epel 2009)。

正如我们在第 13 章中所看到的，反应规范反映一个性状与特定环境变量相关的表型可塑性变异式样。如果反应规范包括了适应一个或多个新环境的最优表型，那么在基因型上不需要新的选择，并且该性状的适应性进化也不会发生在新的环境中。Mary Jane West-Eberhard (2003 年) 等人提出，一些偶然条件下具适应性的表型可能会在新环境下被诱导发育，这些表型随后可能经历遗传同化 (见第 13 章)，使能促进有利新性状发育的等位基因被自然选择所青睐并固定下来。West-Eberhard (2003) 发现在很多近缘种对中，一个物种的反应规范包括了一个在其他物种中不变的表型。例如，五斑天蛾 (*Manduca quinquemaculata*) 的幼虫

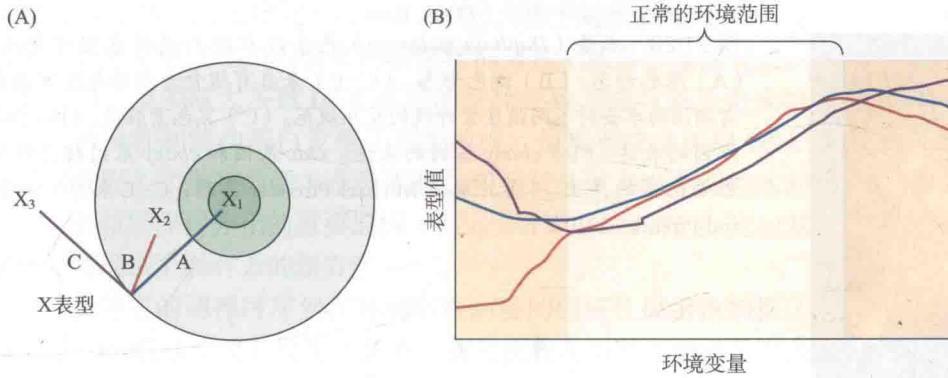


图 21.25 适应性表型可塑性的进化。(A) 一个种群被置于新环境中时, 表型可塑性的后果。图中以不同颜色的同心圆表示两种不同的二维环境空间, 该种群的适合度由外圈向内圈增加; 新环境中最优的表型 (X_1) 位于中心圆内。这里表型可理解为几个性状的组合。不同的矢量代表在两个环境中具有不同反应规范的基因型, 即在当下环境中的起始表型 (X) 和在新环境中的不同表型 (X_1 、 X_2 和 X_3)。矢量 A 代表一个表型可塑性最佳的基因型。它能在不经任何进化改变的情况下产生最优表型。矢量 B 代表一个不包括最佳可塑性的基因型。自然选择可能会加强并调整可塑性的方向。矢量 C 代表一个具有非适应性表型可塑性的基因型, 这种非适应性的可塑性使得表型与最优状态背道而行, 因此不利于适应新的环境。(B) 在正常环境范围内、外, 三种不同基因型的表型可塑性轨迹。在占据新环境的种群中, 超出正常范围的可塑性是不可预测的, 并预计会作为一个中性性状进化, 不受自然选择的影响。(来自 Ghilambor et al. 2007)

在低温下生成黑色素, 在较高的温度下生成绿色素, 而其近缘种 *M. sexta* 的幼虫则在任何温度下都只生成绿色素 (Suzuki and Nijhout 2006)。另一个例子是: 在窄树枝上栖息的安乐蜥 (*Anolis sagrei*) 比栖息在宽阔树枝上的个体具有更短的后肢, 这种差异与安乐蜥属不同物种间所倾向于栖息的树枝粗细差异有关 (Losos et al. 2000)。

新环境常常对生物的生存产生压力, 它们会以非适应性的方式干扰生物的发育过程。然而, 为应对环境变化而发生的一些发育变化可能会碰巧使表型朝着新的最适宜的方向移动 (图 21.25A; Ghilambor et al. 2007)。但在遇到新环境之前, 物种在新环境中改变发育式样的能力被认为是一个中性性状 (图 21.25B)。

表型可塑性有时会对适应性不利。例如, 为适应高海拔, 在低海拔生活的脊椎动物 (包括人类) 需要收缩整个肺部的血管, 从而增加远离气体交换表面的血流 (Storz et al. 2010)。这种反应导致肺动脉高压, 可能会对健康造成威胁。因此, 为了适应更高海拔, 自然选择需要克服这种可塑性, 筛选反应程度最低但又最适的个体。

很多生物在发育过程中能感知来自环境的信息, 并产生明显适应性的结果。如果适应性表型可塑性促进了某个物种的快速适应性进化, 那么其祖先种或具有祖先性状的近缘种可以用作检测与可塑性相关的遗传变异。最近, 这个想法在锄足蟾属 (*Spea*) 中得到了验证 (Ledon-Retting et al. 2010)。包括锄足蟾属的祖先在内的大多数无尾类蝌蚪以腐质为食, 但是当锄足蟾属的蝌蚪生长在有虾的环境中时, 它们常常改为以虾或其他动物 (如别的蝌蚪) 为食 (Pfenning and Murphy 2000)。这种转变涉及一个更短的肠道和更大的头和嘴的发育, 以容纳更大的猎物。Ledon-Retting 等人发现, 掘足蟾属 (*Scaphiopus*) 的蝌蚪——具有祖先食性的锄足蟾属的姐妹群——若以虾喂食或者暴露在激素皮质酮的环境中, 会比以腐质喂食或未暴露在激素环境中的蝌蚪发育更慢并具有更短的肠道 (已知皮质酮在肉食蝌蚪中的水平升高)。而且, 相对于用腐质处理, 虾喂食和用激素处理导致这些性状的可遗传性提高, 说明来自新环境的信号可以使先前隐藏的遗传变异显现出来, 从而受到自然选择的作用。

由于越来越多的实例阐明了环境在适应性发育进化中的作用, 理解该过程的下一步就是要鉴定这些适应性的分子遗传学基础。Alison Scoville 和 Micheal Pfrender (2010) 研究了水蚤 (*Daphnia melanica*) 适应性表型可塑性变异的分子基础。该物种栖居于不同海拔的淡水湖中。高海拔湖泊比低海拔湖泊暴露在更高水平的紫外线 (UV) 中。在高海拔湖泊中, *D. melanica* 发育形成深色的色素以防护紫外线的伤害 (图 21.26A), 但因此它们比低海拔地区浅色个体更易被鱼类

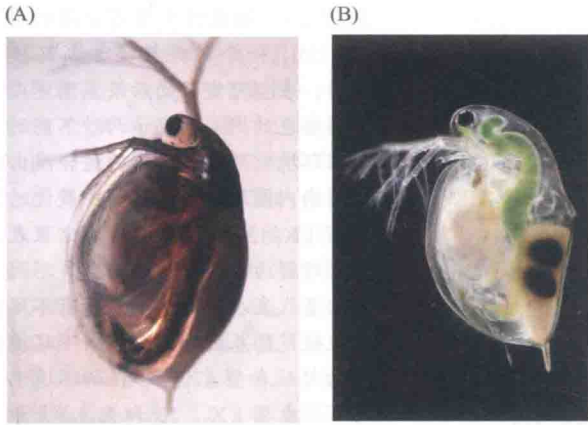
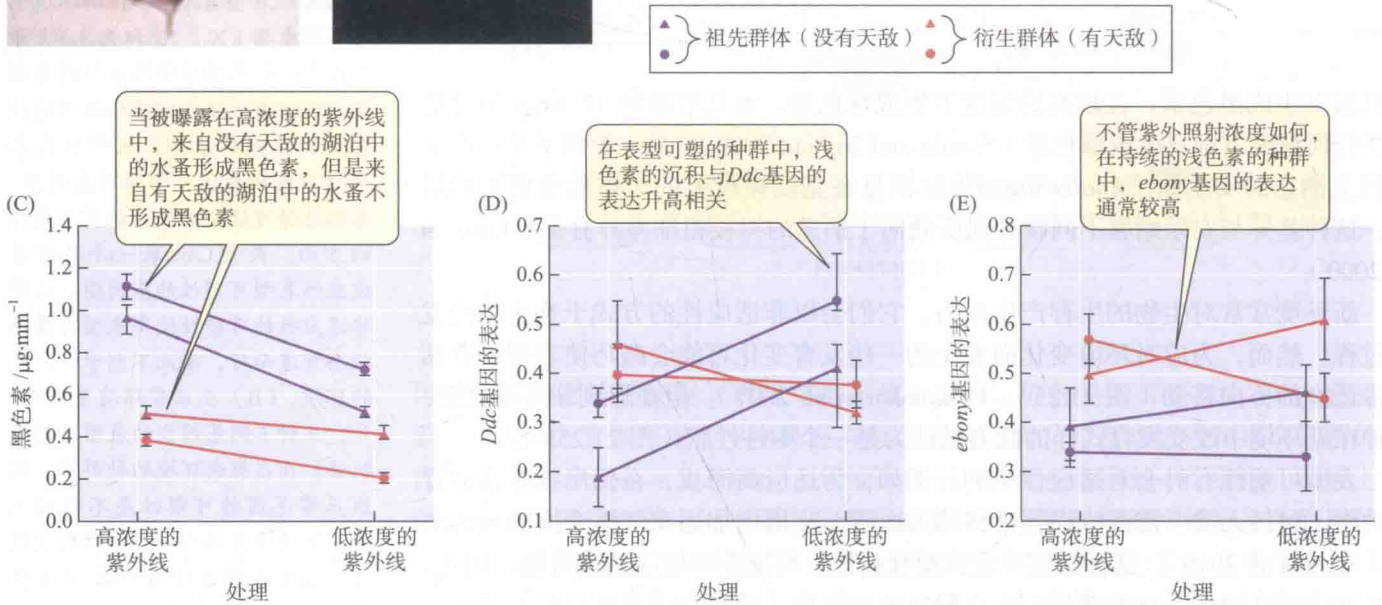


图 21.26 水蚤 (*Daphnia melanica*) 色素沉积适应性的表型可塑性。(A) 深色形态。(B) 浅色形态。(C-E) 来自有捕食者湖泊与没有捕食者湖泊的水蚤对不同强度紫外线的反应规范。(C) 黑色素浓度。(D) *Ddc* 基因的表达。(E) *ebony* 基因的表达。*Ddc* 基因和 *ebony* 基因相互作用影响色素的产生。(图片承蒙 Michael Pfrender 惠赠; C-E 来自 Scoville and Pfrender 2010)



捕食者发现 (图 21.26B)。Scoville 和 Pfrender 的研究表明，在没有鱼类捕食者的湖泊中，两个祖先类群都具有表型可塑性，置于高紫外线的环境中时都表达更高水平的黑色素（较深色素），而在人为引入捕食者鳟鱼的湖泊中，两个独立演化的种群都表现出低水平黑色素（浅色素）组成性表达的表型 (图 21.26C)。反应规范的这种变化，在两个不同谱系中独立地发生，强烈地说明了变化是适应的。

之后，Scoville 和 Pfrender 使用来自昆虫的候选基因信息，检测了 *Ddc* 基因（多巴脱羧酶）和 *ebony* 基因的作用。其中，*Ddc* 基因是产生黑化的和非黑化的角质层前体细胞所必需的，*ebony* 基因是非黑化角质层发育所必需的。*Ddc* 的表达在祖先种群中具有可塑性，且其表达水平在低紫外线环境中更高 (图 21.26D)。然而，在次生种群中，*Ddc* 的表达可塑性丢失了，这与 *ebony* 转变为组成性（不可塑的）高表达相关 (图 21.26E)，这些变化促进了浅色素表型的形成，从而适应捕食者存在的环境。本研究是最早表明自然界中的遗传同化与特定基因调控改变有关的实例之一。

人类发育的进化

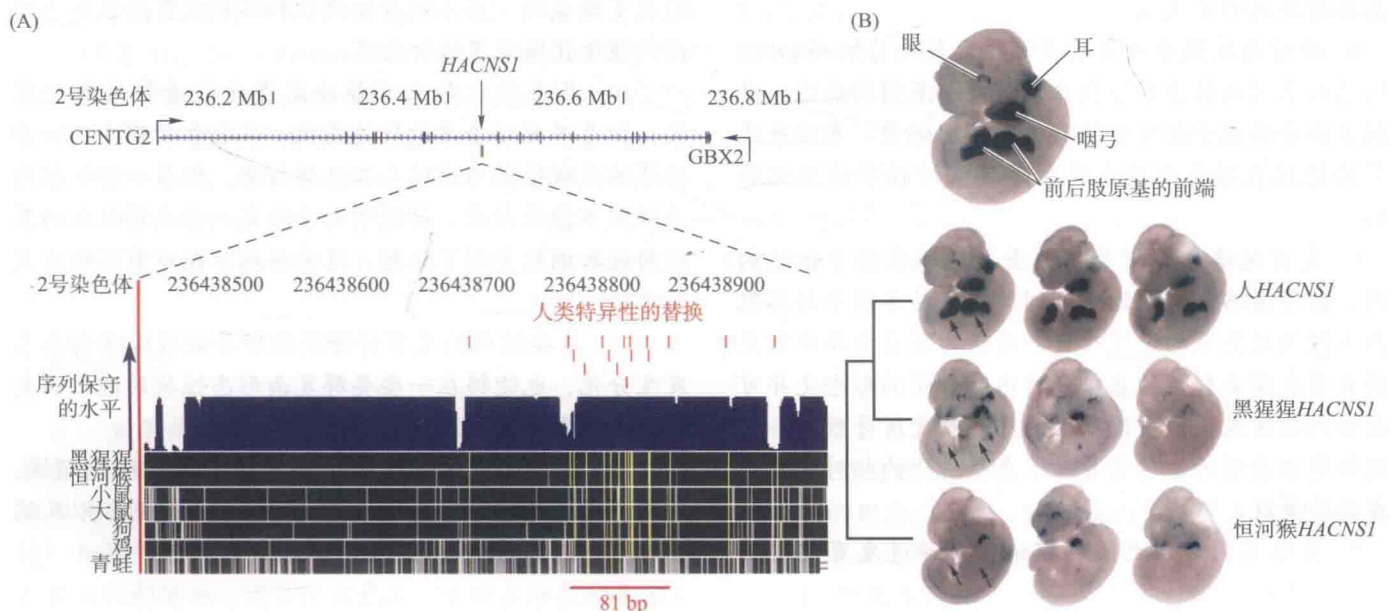
随着进化发育生物学的发展，其最重要、最吸引人的目标之一将是阐明人类特有性状的出现所涉及的发育遗传和进化机制，比如在大脑容量、颅面形态、脊椎、四肢以及手指和足趾等方面存在的诸多创新、毛发覆盖面积的减少，当然还

有复杂的行为和文化特质 (Carroll 2003)。基于对模式生物的研究, 我们可以预测在人类谱系中进化出的很多创新性状都与几个或多个基因有关。比较基因组学数据表明, 很多或大多数 DNA 水平的变化导致人类与灵长类或哺乳动物近缘种所共有的发育和结构蛋白发生了调控改变。虽然鉴定非编码 DNA 中核苷酸差异的功能效应 (如果有的话) 十分困难, 但是长久以来潜在调控区的差异一直被认为是人类与黑猩猩分化的重要原因 (King and Wilson 1975)。比较基因组学为解决这个问题提供了强有力的新方法。

一个特定的调控区序列在种间呈现高度的保守性提示该调控区可能具有重要的功能。Prabhaker 及其同事 (2008) 通过比较人类和其他灵长类动物的基因组序列来寻找这样的调控区。他们对于一个称为 *human-accelerated conserved noncoding sequence-1 (HACNS1)* 的调控区所调控的基因进行了表达分析。该调控区有一类人类特异的核苷酸替代, 而相应区域在其他非人类脊椎动物中是保守的 (图 21.27A)。他们将人类、黑猩猩和恒河猴中的这段序列构建了含有报告基因的表达载体, 并将它们转入小鼠中进行调控区的表达分析。所有三个物种的表达载体都在小鼠的眼、耳以及咽弓部位表达, 但有意思的是, 含有人类调控区的表达载体还在前后肢原基的前端表达 (图 21.27B)。进一步的实验表明, 这种差异表达式样归因于人类的调控区中存在一串 13 个碱基的替换。这些替换分布在一段 81 bp 长的区域内, 而该区域在陆生脊椎动物间是高度保守的 (图 21.27A)。基于该项工作, 研究人员提出了一个有意思的假说, 即 *HACNS1* 附近的基因负责人类肢体特有的创新性状的产生, 包括具有更高灵活度的前肢手指结构的产生和灵活度相对较弱、但更适合直立行走的脚趾的分化。

比较基因组研究还揭示了人类基因组中其他保守 DNA 的缺失现象。在最近的一项研究 (Mclean et al. 2011) 中, 人们发现在 510 个人类特异的缺失 (hDEL) 中, 几乎全部都是非编码序列, 而这些缺失的序列在黑猩猩和其他哺乳动物间却是高度保守的。在一个与不同组织生长停滞相关的基因附近有一个 hDEL, 恰巧删除了一个增强子。研究表明该增强子在小鼠和黑猩猩发育早期的腹侧端脑和前脑的间脑中有保守的表达 (增强子在人和黑猩猩中的表达模式是通过检测含有报告基因的载体在小鼠中的表达获得的)。黑猩猩和小鼠中的增强子序列在培养

图 21.27 人类一个在发育过程中表达的增强子的功能获得。(A) *human-accelerated conserved noncoding sequence-1 (HACNS1)* 所在区域在脊椎动物间高度保守。上图代表人类基因组中 *HACNS1* 附近的区域; 竖线表示已知的转录基因。下图显示脊椎动物间 *HACNS1* 区域的保守性。深蓝色区域表示保守的程度。深蓝色区域下方的黑色竖线表示类群之间的保守区域。红色竖线表示人类特异的核苷酸替换。在人类以外的类群中, 灰色竖线表示与人类序列有差异的部分。黄色竖线表示除人类之外的脊椎动物间的保守性。(B) *HACNS1* 在人类中的表达进化, 含有报告基因的载体在转基因小鼠胚胎发育过程中的表达模式 (深蓝色) 代表相应 *HACNS1* 的表达 (每个载体显示三个独立的转基因株系)。上图和下图的第一行表示人类 *HACNS1* 在所标明结构原基处的表达。下图的第二行和第三行分别表示黑猩猩和恒河猴 *HACNS1* 的表达。箭头表示前肢和后肢的原基。黑猩猩和恒河猴的 *HACNS1* 不在肢体原基中表达代表祖先的状态。(来自 Prabhakar et al. 2008. © AAAS. 图片使用已经许可)



的人类细胞中能够表达,表明若该增强子在人类中存在的话,很有可能是有功能的。在大脑中,这些区域的细胞增殖与灵长类和人类新皮层的迅速扩张有关,说明这个在祖先中能够抑制生长的、具有组织特异性的增强子在人类中的缺失可能有重要的进化意义。

如同以上展示的案例一样,大规模鉴定与人类发育变化相关的基因组变异通常需要实验验证。人类变异研究(包括遗传紊乱)和对其他模式生物的发育研究也将为揭示人类性状发育的遗传基础提供线索。本章引用的例子展示了新的机遇,使人们可以从微进化(即种群内变异)到宏进化(即高阶元分类群间的差异)尺度探讨导致表型进化的分子遗传变异历史和动态。

小结

1. 进化发育生物学(EBD)试图将来自于比较胚胎学和发育遗传学的数据与形态进化及种群遗传学的理论和数据进行整合。

2. 系统发生同源性可能不同于生物学同源性,许多近期的发现表明独立进化的性状有类似的遗传和发育基础,就反映了这一点。

3. 很多参与多细胞生物形态建成的基因和发育通路在大类群间都是保守的,说明多细胞真核生物的丰富多样性主要是由于它们对一个高度保守的、由基因和发育通路组成的“工具箱”利用方式不同。

4. 在相同的通路中,一些基因可能比另一些基因更经常参与表型的进化(如果蝇中的 *yellow* 基因和脊椎动物中的 *Mclr* 基因),说明并不是发育遗传通路中的所有成员都容易受到自然选择的作用,这可能是因为不同的基因有不同的多效性。

5. 被称为增强子或者顺式调控元件的非编码DNA通过结合不同的转录因子独立调控每个基因的表达。这些转录因子存在于发育着的身体的不同部位。基因表达差异的进化在很大程度上是由于这些增强子的变化造成的。

6. 发育通路包含信号转导蛋白、转录因子和结构基因。信号通路与转录因子之间,以及转录因子与其靶基因之间调控关系的进化改变,被认为是自然界中所见到的大量表型多样性的基础。种内和种间的形态变异可能是由调控区或蛋白质编码区的序列改变所导致的。而这两种基本类型的遗传变异对于表型进化的相对重要性现在仍存争议。

7. 身体不同部位之间的模块化是通过发育塑造机

制来实现的,这些机制的调控通常是特定的结构、体节和生活史阶段所特有的。模块化在促使身体不同部位发育成不同形态方面发挥重要作用。Hox蛋白的调控能够导致两侧对称动物体节之间形态的差异,许多与此相关的经典案例充分说明了在每个体节内对模块化发育通路加以不同应用可促使镶嵌进化的发生。

8. 在进化过程中,基因和发育通路常常被选配或招募,用来执行新的功能。该过程可能贡献了许多新的形态性状的进化,是基因调控和功能进化改变的结果。许多基因家族的扩张,特别是那些编码转录因子的基因家族,与发育过程中新基因功能和表达式样的进化有关。

9. 物种间的许多差异是由不同身体部位相对发育速度或不同生活史阶段在速率或持续时间上异时或异速的改变造成的。在不同身体部位和不同发育阶段形态建成的模块化促进了这种改变。

10. 几类进化约束可能决定进化沿着特定轨迹发生,但是不会沿着其他轨迹发生。在自然种群中,一些性状的关联很容易通过人工选择打破,但另一些性状的关联则不能被打破。这说明由于决定一些成对性状的基因功能和调控受到了限制,这些性状只能以有限的方式变化。

11. 某些结构的发育停滞既能够导致近缘物种形态发生分化,也能够有一些类群复杂形态性状的进化丢失或者再现中发挥作用。

12. 生态发育生物学是一个正在兴起的研究领域,旨在研究发育过程和环境因素之间的相互作用,以及这些相互作用如何参与适应性的产生。

重要术语

Hox 基因 Hox gene

靶基因 target gene

调控模块化 regulatory modularity

发育停滞 developmental arrest

发育通路 (发育回路) developmental pathway (= developmental circuit)

反式调控 trans-regulation

含有报告基因的载体 reporter construct

进化发育生物学 evolutionary developmental biology (EDB)

模块化 modularity

启动子 promoter

生物学同源性 biological homology

顺式调控元件 cis-regulatory element

同源异形基因 homeotic selector gene

选配 co-option

遗传工具箱 genetic toolkit

约束 constraint

增强子 enhancer

招募 recruitment

转录因子 transcription factor

延伸阅读推荐

在 19 世纪 70 年代, Stephen Jay Gould 再次激发了进化生物学家对发育的兴趣。他在 *Ontogeny and Phylogeny* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1977) 一书中描述了该学科发展的早期历史。S. B. Carroll, J. K. Grenier 和 S. D. Weatherbee 所写的 *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design* 第二版 (Blackwell Science, Malden, MA, 2005) 是一本优秀的、非常值得一读的介绍当代进化发育生物学的教材, 本书强调了基因表达的调控。A. S. Wilkins 所写的 *The Evolution of Developmental Pathways* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002) 可以作为延伸阅读的教材。

对于大多数科普爱好者, 建议阅读 Sean B. Carroll 的两部著作。他在 *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo-Devo* (W. W. Norton, New York, 2006) 一书中描述了关于进化发育生物学的发展, 在 *The Making of the Fittest: DNA and the Ultimate Forensic Record of Evolution* (W. W. Norton, New York, 2007) 一书中将进化发育生物学与化石记录和自然选择的基本

理论联系起来。

进化发育生物学的奠基者之一——Rudolph A. Raff, 在他早期一部影响深远的著作 *The Shape of Life: Gene, Development, and the Evolution of Animal Form* (University of Chicago Press, Chicago, 1996) 中对该领域进行了阐述。发育生物学家 Eric H. Davidson 在 *The Regulatory Genome: Gene Regulatory Networks in Development and Evolution* (Academic Press, London, 2006) 一书中也对进化发育生物学进行了介绍, 他对进化发育生物学的深刻见解使这一领域更加具体化。

关于进化发育生物学领域与植物相关的最新综述, 详见 N. D. Pires 和 L. Dolan 的 “Morphological evolution in Land plants: New designs with old genes” (*Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 508–518, 2012) 一文。

Scott Gilbert 和 David Epel 编著的 *Ecological Developmental Biology* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2009) 一书定义了进化发育生物学中一个最迅速发展研究领域。

问题和讨论

1. 如果两个与异速生长相关的性状在种内和种间都表现出强的相关性, 你应该用什么样的实验去检验这种相关性是由自然选择还是发育上的遗传约束所引起的? 如果你发现其中一些相关性是由遗传约束引起的, 而其他的相关性与遗传约束无关, 这对其潜在的基因而

言说明了什么?

2. 通过镶嵌进化, 动物身体上的不同体节会进化出不同的形态。那么, Hox 基因的差异表达和调控是如何导致镶嵌进化产生的?

3. 如果基因突变 (如发生在 *Ubx* 上的突变) 仅通

过一个简单步骤便可彻底改变形态，那么为什么大多数进化生物学家还主张进化通常是通过多个连续的、小的步骤实现的呢？

4. 描述一下相同发育基因在不同区段 DNA 序列的进化是如何参与两个不同谱系相似形态的趋同进化的。

5. 在不同的生物类群中，比如昆虫和被子植物，由于发育停滞的进化，一些物种已经丢失了某些形态性状，从而使原本应该发育成祖先结构的组织发生了重塑或者再吸收。在这些例子中所观察到的突变和适应性进化的本质说明了什么？

6. 决定异时性改变（例如昆虫幼虫期发育速度加快使幼虫期缩短）的调控 DNA 序列与决定某一身体部

位出现创新性状（例如翅膀上新出现的色素斑点）的调控 DNA 序列有什么不同？你期望发育系统中什么样的时空组分在这两种情况下起作用？你会寻找什么样的基因（编码转录因子、信号蛋白和激素）作为决定这两种进化改变的候选基因？

7. 形态结构的发育涉及很多不同类型的基因产物，包括转录因子、信号蛋白和酶等效应因子。当形态变化是通过一个简单的突变步骤实现时，这些基因产物中的哪一种可能参与其中？在一个基因内，这种一步式的事件更可能牵涉到编码序列还是非编码序列？基因功能的什么特征可能影响这种可能性？

（叶玲玲、孔宏智译，杨继校）

宏进化：物种水平之上的进化

进化现象往往分为微进化（microevolution，通常是发生在物种内的进化过程）和宏进化（macroevolution），后者通常定义为“物种水平之上的进化”。不同作者对“宏进化”的理解存在些许差异。对 Stephen Jay Gould（2002，第 38 页）而言，它意味着“物种形成层面以上的进化现象”。这些宏进化的现象包括高阶元分类群的起源、灭绝和多样化（第 7 章的主题）的式样。对于其他作者而言，宏进化仅限于重大的表型变化的演化，或区分高阶元分类群中性状的起源（如 Levinton 2001）。无论如何定义，宏进化研究的主题都包括经历长时期演化的那些式样，通常由古生物学或比较系统发生研究揭示出来，尽管通过研究现存生物的遗传和生态过程可以对这些现象加以解释。因而，我们希望了解进化发生得有多快？是什么决定了进化的速率？区分高阶元分类群的重大差异是渐变的还是不连续的？创新特征的形成机制是什么？生命历史中是否存在某些演化的大趋势或任何类型的进步？

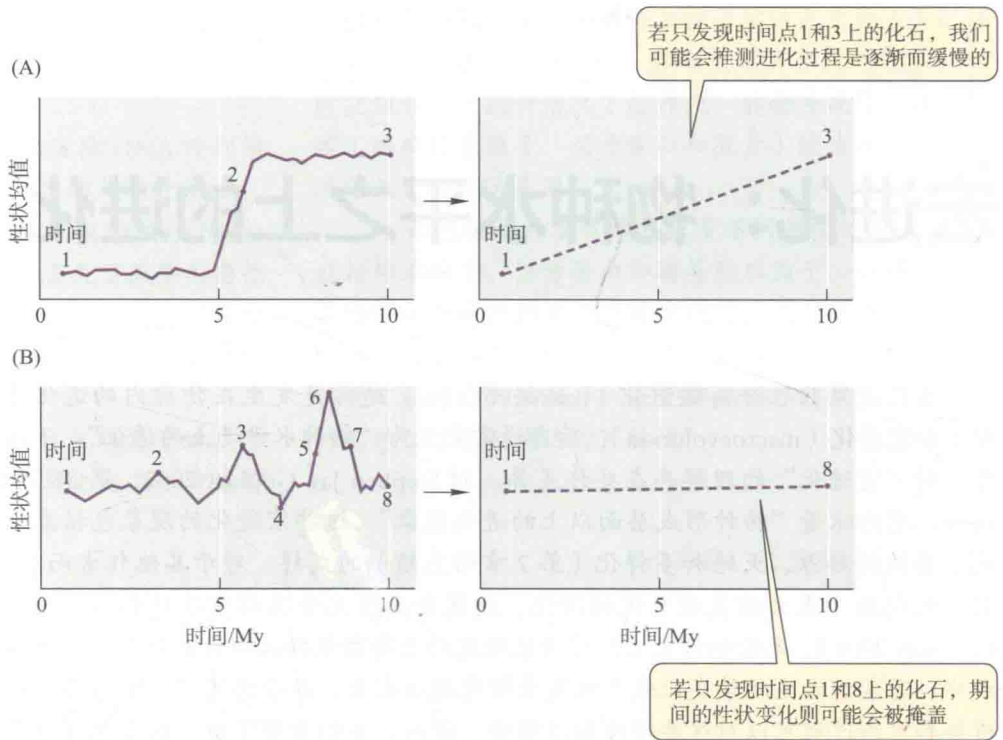
现代宏进化研究中的大部分原理和主题是由古生物学家 George Gaylord Simpson（1947，1953）和动物学家 Bernhard Rensch（1959）提出的，前者致力于研究化石记录中的进化速率和方向，后者通过比较形态学研究推断演化式样。当代的宏进化研究则融合了化石记录、进化变异的系统发生式样、进化发育生物学以及人们对遗传和生态过程的新认识。

进化的速率

正如在第 4 章和第 7 章中提到的，不同生物的进化速率迥然不同。Simpson（1953）是研究进化速率的先驱，他从分类学速率（taxonomic rate），即具有不同性状的分类群的起源、灭绝及被另一类群替换的速率中，区分了单一或复合性状进化的进化速率（称之为系统发生速率，phylogenetic rate）。Steven Stanley（1979）研究了新生代时期物种多样性呈指数增长的一些支系，对其演化的分类学速率进行分析发现，鼠科的啮齿动物（murid rodent）和游蛇类（colubrid snake）是发生快速辐射分化的代表类群，这些起源于新生代的不同类群，分别经历了 198 万年和 124 万年的时间后，各自物种的数目就翻了一倍。这样的速率表明，在不发生物种灭绝的情况下，平均每种啮齿类动物将会在 200 万年内发生一次物种分化（假设每个物种二歧分化形成两个“子”物种）。上述时间间隔大约相当于，甚至大于根据现存生物姐妹物种间遗传差异估算出的物种分化时间（见第 18 章）。因此，即使是在物种最丰富的类群中，每次物种分化事件经历一两百万年的时间，也足以解释重大差异的演化。

单个性状的进化速率也千差万别（见第 4 章和第 13 章）。化石支系显示出的许多特征被 Nile Eldredge 和 Stephen Jay Gould（1972）称为间断平衡（punctuated

图 22.1 尽管存在一些快速进化的事件, 长时期内的平均进化速率也可能较低。(A) 从一种相当稳定的性状均值跃迁到另一性状均值的间断式样。若只有时间点 1 和 3 上的化石, 我们就无法得知曾经存在过缓慢进化和快速进化的时期。(B) 性状均值快速波动的式样, 但长时期内几乎没有净变化。若只有时间点 1 和 8 上的化石, 我们可能会认为没有发生过变化。



equilibrium) 的式样: 长时期的渐变 [停滞 (stasis)] 被更快速的变化所打破 (图 22.1A)。在短时期 (成百上千年) 内, 每代变化的速率要小于或约等于在最近几百年新选择压力下变化的特征的进化速率 (见第 13 章)。在几百万年的时间间隔中, 大多数性状的平均进化速率是比较低的, 因为长期平均速率既掩盖了快速进化的“间断性”过程, 又淹没了围绕长期均值的波动 (图 22.1B)。

在间断平衡理论模型中, Eldredge 和 Gould (1972) 将 Ernst Mayr 提出的奠基者效应物种形成模型 (见第 18 章) 应用在化石记录中, 提出停滞可能源于遗传约束, 在局部地域分布的小种群中, 遗传约束放松导致新物种的形成。尽管古生物学家的一些研究案例表明形态变化与真实物种形成相关 (例如, 苔藓虫类的 *Metrarhabdotos* 属; 见图 4.20), 但间断平衡假说要求形态演化必然伴随物种分化。Luke Strotez 和 Andrew Allen (2013) 提供的证据表明, 新生代的一种单细胞原生生物, 浮游有孔虫 (planktonic Foraminifera) 的演化正是如此。然而, 这一假说是否也适用于其他类群仍然不确定。当物种内的地理变异以及种群的快速适应进化处于新的选择压力下, 适应性表型变化并不需要物种形成。此外, 几乎没有证据支持边域物种形成或奠基者物种形成, 一些种群遗传学家也认为其可能性微乎其微 (见第 18 章)。Eldredge (1989) 和 Gould (2002, 第 796 页) 最终也认同物种形成并不是适应性、方向性形态演化的必需条件。

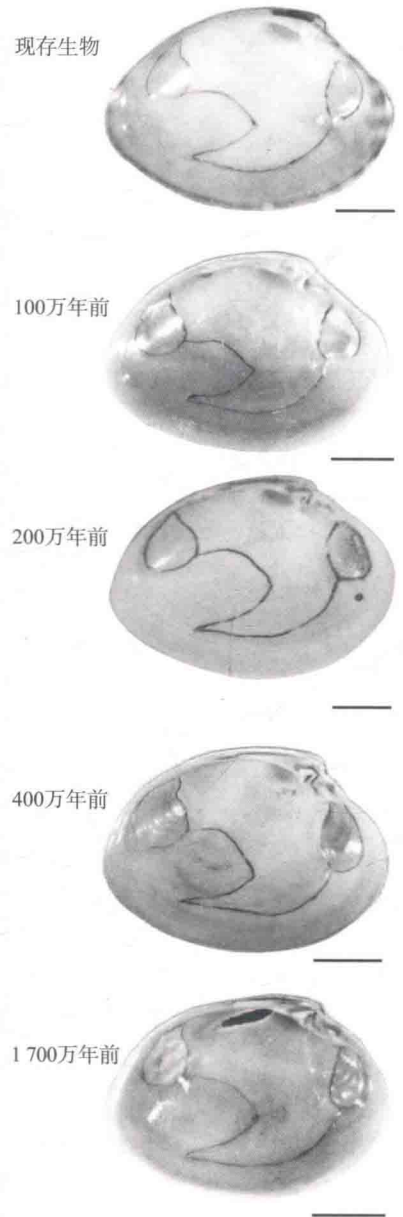
对间断平衡理论的争议也使许多关于宏进化的有趣问题受到更多的关注。也许最重要的是, 它确认了“停滞”这一重要却令人迷惑的现象 (图 22.2)。对于进化生物学而言, 快速进化并不难解释, 因为化石记录中的急剧变化与突变、遗传变异、短期进化速率 (见第 13 章) 以及种群和近缘种间分化所显示的信息完全一致 (见第 17 章)。问题在于解释进化为何通常如此缓慢。Stanley 和 Yang (1987) 测量了双壳类 (bivalve) 19 个谱系的大规模样本中的 24 个贝壳性状, 比较了早上新世 (距今 400 万年前) 每个支系的化石与其最近的现存亲属 (绝大多

图 22.2 一个停滞的例子：来自佛罗里达的双壳类 (*Macrocallista maculata*) 现存种群及 100 万年前、200 万年前、400 万年前和 1 700 万年前化石沉积层中的样本。比例尺为 1 cm。(图片承蒙 Steven M. Stanley 惠赠)

数与化石具有相同的物种名) 之间的测量结果, 并将这些差异依次与现存物种 8 个地理种群间的变异进行比较, 发现 400 万年时间所累积的差异并不比当代同种种群间的差异更大, 且鲜有例外 (图 22.3)。无独有偶, 系统发生分析中, 在小于 100 万年的时间跨度内, 陆生脊椎动物的体型大小几乎保持不变, 尽管体型大小是已知能够发生快速进化的特征之一 (Uyeda et al. 2011; 见图 18.30)。

目前, 有三种假说来解释物种谱系内的停滞现象。第一种假说由 Eldredge 和 Gould (1972) 提出, 认为停滞是由于内在的遗传或发育约束, 这可能由于缺乏遗传变异, 或遗传相关性过强, 使得性状无法独立演化成新的最优状态。然而, 尽管这些约束可能确实在进化中起作用, 但它们却无法解释许多数量性状在大小和形状上保持恒定不变的现象, 而这些数量性状通常在遗传上是可变的且相互之间并不完全相关 (见第 13 章)。

第二种假说认为, 停滞是对最适表型的稳定化选择 (Charlesworth et al. 1982), 这也是最常见的关于停滞的解释。自然选择不大可能在数百万年间钟爱同一种性状状态, 期间的自然和生物环境因子不可能一成不变。一个令人瞩目的例子就是更新世冰期和间冰期的交替, 期间气候、物种的地理分布范围以及物种间的关联反复发生剧烈变化 (见第 5 章和第 6 章)。然而, 由于生境追踪 (habitat tracking, Eldredge 1989) 的存在, 某一物种的“有效环境”很可能比我们想象得更为稳定。生境追踪指的是物种地理分布的变化与其典型生境的分布变化相一致的现象。举例来说, 寒冷气候区分布的植物, 如铁杉 (*Tsuga canadensis*), 在冰期南迁, 而在间冰期北移 (见图 5.26)。许多动物通过主动选择有利栖息地 (生境选择, habitat selection) 以减轻环境变化造成的冲击。



(A) 同一物种不同地理种群间的比较

(B) 上新世化石与现存物种间的比较

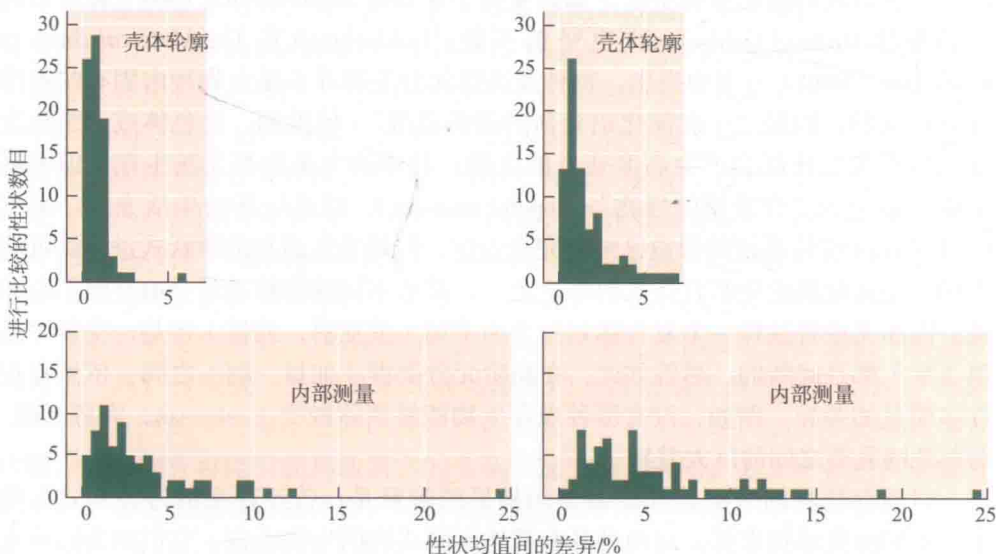


图 22.3 化石记录中, 双壳类壳体性状相对停滞的定量展示。每张图表显示了多个物种中性状的数目, 展示了 (A) 现存的不同地理种群和 (B) 现存种群和曾在上新世存活的种群中的样本, 它们在性状均值上存在一定差异。上方的两张图展示了有关壳体轮廓的测量; 下方的图展示了内部测量。总的来说, 上新世和现存种群间的变异与现存种群中不同地理种群间的变异几乎一致。(来自 Stanley and Yang 1987)

第三种假说认为，局部地域种群内的大多数演化变异可能并不对长期变化起作用，因为这些变化具有空间局限性并且转瞬即逝。Nile Eldredge、John Thompson及合著者（2005）指出，若某个物种的一个地理局限种群中产生了某一适应性变化，只有在这一变化通过基因流扩散到其他种群，且对这些种群有利的情况下，它才能成为整个物种（甚至后代）的特征。他们注意到，由于不同地理变异对应的选择压力不同，大多数有利变异仅对物种中部分地理区内的种群有利。例如，在“地理镶嵌协同进化”（geographic mosaics coevolution）中，某一物种与其他物种（如捕食者、寄生者和竞争者）之间的互作因地而异，因而该物种的不同种群可能选择不同的、甚至不断变化的特征（Thompson 2004；见第 19 章）。相似地，Futuyma（1987）提出，在局部地域种群中产生的某种适应（也许针对不同的资源）并不能轻易扩散到其他地区，即使在这些地区迁移种群与适应原始资源的种群发生相互杂交是有利的。此外，若具有新资源的斑块在地理分布上发生变化（可能由于气候变化），随着个体扩散、向新的有利场所移居以及原始种群的灭绝，分歧的性状状态可能会因与具有原始表型（可能分布更广）个体的杂交而消失。因此，新表型的存在可能如同气候变化间隔引起物种和资源地理分布的变化一样简单，而这并没有写入化石记录中。但是，物种形成能够保留这种新的适应性（见图 18.31）。因此，尽管物种形成可能并不引起前进性的适应性改变，它却可能为这些改变赋予长久的生命力，最终导致物种形成与形态演化之间的某种联系（即间断平衡式样）。无论什么原因，一些系统发生证据表明物种形成能够促进形态变化（Mattila and Bokma 2008；Monroe and Bokma 2010）。这暗示长期的演化变异更可能发生在相对稳定而非频繁变化的环境中。一些古生物学家根据稳定环境中持续演化的证据得出了同样的结论，也有证据表明更新世急剧的环境波动阻碍了物种形成，也抑制了持续的适应性表型变化（Jansson and Dynesius 2002）。

渐变论和突变论

达尔文提出进化是一步步逐渐发生的。在《物种起源》中，他写道：“如果能够证明某种复杂器官不是通过无数次连续微小修饰而形成的，那么我的理论将会土崩瓦解”。达尔文的忠实拥护者 Thomas Henry Huxley 认为，即使在发生跳跃性进化的情况下 [有时称为突变论 (saltations)]，达尔文的进化理论也是合理的。一些后世的进化生物学家，如古生物学家 Otto Schindewolf（1905）和著名的遗传学家 Richard Goldschmidt 也坚信不疑。Goldschmidt 在 *The Material Basis of Evolution*（1940）一书中提出，物种及高阶元分类群并不是由物种内固有的遗传变异形成的，而是“一次演化出全新的遗传系统”。他推测，染色体或“系统突变”的重大变化都会产生高度变异的生物；其中的大多数都无法生存，但零星个体可能成为“有希望的怪物”（hopeful monster），以适应新的生活方式。虽然 Goldschmidt 遗传系统的假设已经被完全否定，但是发生温和的跳跃式进化的可能性仍然是进化理论中旷日持久的争论之一。截然不同的物种通常会由过渡形态相连，因而无论将这样一个复合体划分为两个属（或亚科，或科）还是一个属（见第 3 章）都是武断的。尽管如此，在高阶元分类群（如目、纲）之间，依然存在许多明显的差异。例如，没有哪种现存生物能够消除鲸类（cetacean，海豚和鲸）与其他哺乳类之间的巨大差异。

对现存物种间表型差异的最显而易见的解释是：曾经存在的过渡形式灭绝了，正如鲸类动物那样。对两种具有截然不同式样的生物而言，它们的共同祖先

不必具有正好介于两者之间的中间表型，因为这两个种系（*phyletic line*）可能经历了完全不同的修饰过程（图 22.4）。例如，DNA 序列表明，在现存动物中，与鲸类关系最密切的是河马，但早期的鲸类化石丝毫没有河马的样子（见图 4.9）。虽然化石记录中有许多高阶元分类群渐变演化的例子（见第 4 章），但也有许多高阶元分类群在化石记录中并未发现过渡式样的前身。试图解释微小表型变化突然出现的间断平衡假说，承认表型变化可能（也可能不）是连续的，经历了许多过渡阶段，然而却过于短暂且具有地理局限性，致使化石记录展现出不连续的变化。突变论假说则相反，认为过渡类型从未出现过，因为突变个体与亲代的差异极为明显。

对渐变论和突变论进行评判时，我们必须区分类群演化和性状演化。渐变论者认为高阶元分类群的许多性状是独立且相继演化的（镶嵌演化，*mosaic evolution*）。虽然发育综合特征偶尔会作为一个单元演化（见第 13 章），但现存物种间和化石记录的比较都提供了大量镶嵌演化的证据（见第 3 章和第 4 章）。然而，高阶元分类群每种区分性状（例如鸟类尾椎骨的减少和融合）的演化是否不连续，依然存在争议。

许多突变无疑会引起不连续的、严重的、甚至剧烈的表型变化。然而这些突变大多具有严重的多效性，使生物的生活力急剧降低。例如，果蝇 *Ultrabithorax* 基因（*Ubx*）的一处突变，使平衡棒转变为翅（见图 21.1）。认为这种突变反演了进化历程的想法很吸引人：这个基因的突变导致昆虫第二对翅在进化上的转换，形成了双翅目祖先中的平衡棒。*Ubx* 突变不会恢复“真正的”后翅，而是把第三胸节段转变为类似第二节的一段重复，其中包含一对重复的前翅。果蝇祖先中的第二和第三节并不完全一样，并且所有四翼昆虫的前翅与后翅都有所不同。突变降低了这一主效基因的功能，干扰了复杂的发育途径，而发育遵循一条“默认”途径，产生了第二胸节（包括翅）的特性。整个系统能够简单地通过一个主开关的转换而关闭，但这并不意味着该系统是一步形成的。

那么，通常观察到的高阶元分类群之间的主要形态差异，例如花部器官的有无（见图 21.6），似乎是由某一主要发育开关基因引起的，这又如何解释呢？在某些情况下，基因只是延长或截短一段发育轨迹，但并不引起有害的副作用。例如，决定幼态成熟的虎纹钝口螈（*Ambystoma tigrinum*）和其幼态滞留的近缘墨西哥钝口螈（*A. mexicanum*；见图 3.15）之间异时差异的几个遗传变化并不会产生一套全新的复杂形态，而只是使某一逐步演化形成的复杂发育途径缩短了。在另一些情况下，正如 David Stern 和 Virginia Orgogozo（2008, 2009）提出的，通过积累连续突变形成逐步的、渐进的变化——但是这些突变多发生在单个热点基因（*hotspot gene*）上，它控制着发育途径中的关键节点。热点基因的重要特征是，它对其他性状几乎没有多效性，因而突变不太可能产生有害的副作用，这些副作用会使这些热点基因因自然选择而减少。例如，果蝇 *Drosophila sechellia* 的幼虫没有背部的毛状体（细胞角质层的毛状延伸），而其亲属，如黑腹果蝇，背部具有毛状体。毛状体的缺失（衍征）是由于一个基因（*shavenbaby*）顺式调控区域上的三处不同突变造成的。*Shavenbaby* 基因调控三套毛状体发育所必需的下游基因的表达，其自身则被一系列决定其表达范围的上游基因所调控（图 22.5）。任何一个下游基因的突变都不足以改变毛状体的发育，而上游基因的突变则具有多重功能，因而很有可能引起其他器官的变化。这一模型表明，差异明显的同源器官的发育，受到关键基因的调控，这些关键基因很可能逐渐累积其差异效应，也许有部分效应是通过相继招募不同的下游基因和通路而实现的。

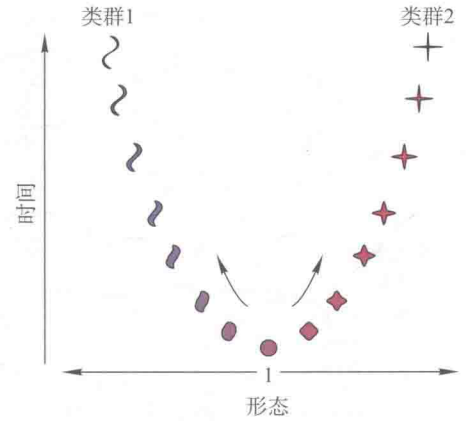


图 22.4 两种截然不同的类群可能是从同一个共同祖先逐渐演化形成的，尽管二者之间不曾存在某种精确的过渡形态。

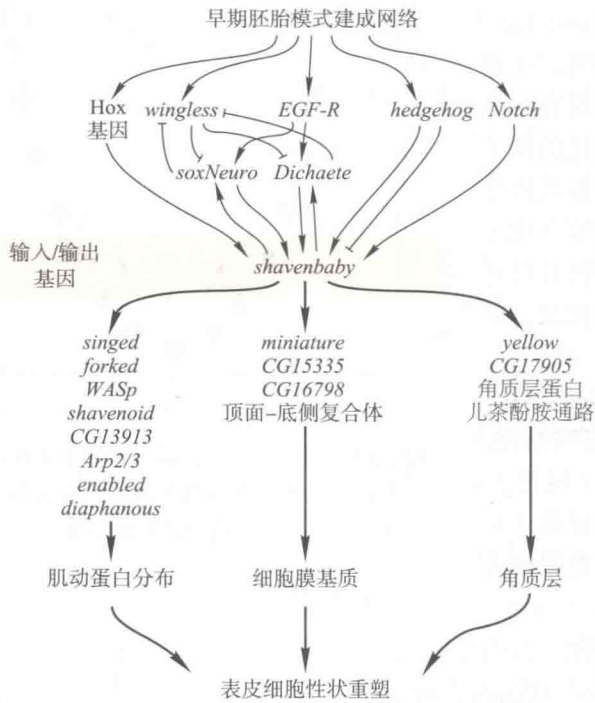


图 22.5 单个基因的重复演化导致物种间形态差异的机制。毛状体的缺失是由于 *shavenbaby* 基因的顺式调控区域发生了一些突变。该基因受到若干发育塑造基因的调控，同时也调节下游基因的表达，这些下游基因控制肌动蛋白的分布、膜基质以及角质层，共同将表皮细胞转化为毛状体。（来自 Stem and Orgogozo 2009）

新达尔文主义认为性状能够发生小的跳跃型演化——即通过产生具有较大（但非巨大）影响的突变。例如，物种内及物种间的性状变异，例如果蝇刚毛的数目，通常是由一系列具有或大或小效应的数量性状位点决定的（Orr and Coyne 1992；见第 13 章和第 18 章）。具有重大效应的等位基因在蝶类的拟态表型中举足轻重（见图 19.12），在釉蛱蝶属（*Heliconius*）中，某一物种的表型模拟了另一种不受捕食者欢迎的物种的表型。一旦表型偏离被模仿者毫厘，它们将丧失保护，易于被捕食者发现，处于不利境地。因此，拟态式样的演化最初极有可能是通过产生有足够大影响的突变，使其足以模拟另一模式物种，随后通过保留影响较小的等位基因对表型“微调”（图 22.6）。对釉蛱蝶属色彩式样的遗传分析也支持这一假说（Baxter et al. 2009）。

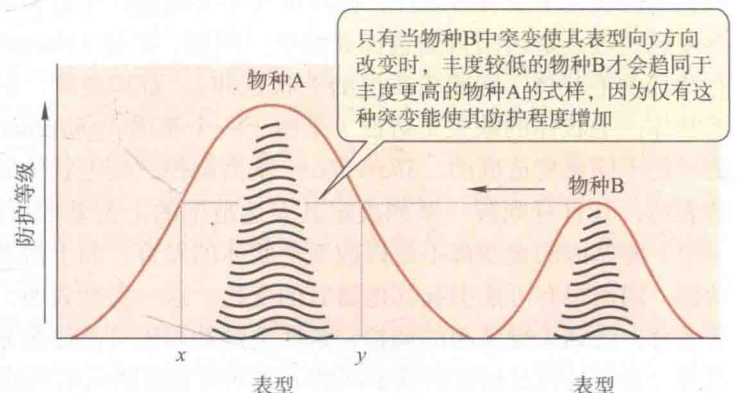
系统发生的保守性和变化

即使在非常近缘的物种间都存在丰富的表型多样性，加之进化可能发生在弹指间，生物学家面临的挑战是：“活化石”——如银杏（ginkgo，见图 5.17B, C）、蜚蠊 *Triops granarius*（图 22.7A）、腔棘鱼（coelacanth，图 22.7B），何以在千百万年间保持着与其中生代甚至古生代的亲属相似的形态？大支系的共有衍征（synapomorphy）通常也具有保守型：几乎所有哺乳动物，无论其脖子长短，都具有七块颈椎；四足动物每肢不超过五趾（早期的四足动物具有更多趾，但很快稳定为五趾）。

在一些例子中，尽管发生大规模的物种形成以及其他特征的多样化，但某些性状仍几乎保持不变，这加重了人们对单个谱系中停滞现象的困惑。解释系统发生保守性的假说包括稳定选择和内部约束。这两种解释可能彼此间相互联系，甚至大致相同。

维系某种性状保持最适状态的一个重要原因是系统发生生态位保守性（phylogenetic niche conservatism）：近缘物种对近乎相同资源和环境条件的长期依赖（Holt 1996；Wiens and Graham 2005）。例如，近缘植物分布于亚洲和北美具有相似气候的地理区域（Ricklefs and Latham 1992）；釉蛱蝶族（*Heliconiini*）自渐新世分化以来，所有物种的幼虫都以西番莲科（*Passifloraceae*）植物为食。通

图 22.6 米勒拟态中一例色彩式样演化的模型，以釉蛱蝶属（*Heliconius*）为例。红色曲线代表在表型和种群丰度上存在差异的两个物种 A 和 B 对捕食者的防护等级。波浪线代表每个物种内表型的分布。选择倾向于使低丰度的物种 B 趋同于丰度更高的物种 A 的式样，因为捕食者更有可能学会避免捕食丰度更高的物种。任何能稍微改变物种 B 表型的微效突变，在选择上都是不利的。然而，引起物种 B 中的成员获得与物种 A 具有少量相似之处表型的巨大突变（例如，左移趋向于表型 y），将会在选择上有利。随后，使 B 更趋近 A 峰值的微效等位基因替换也将是有利的。（来自 Charlesworth 1990）



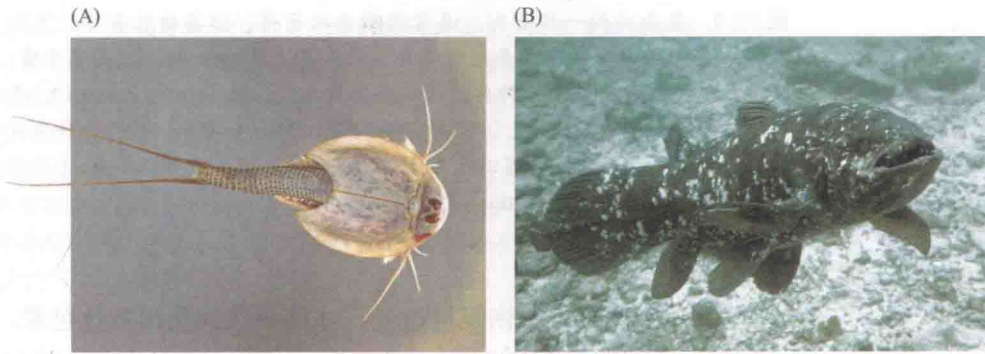
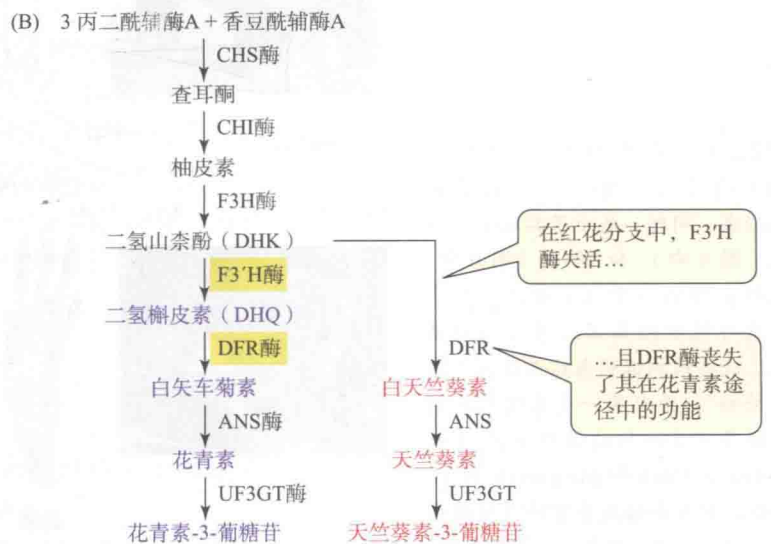
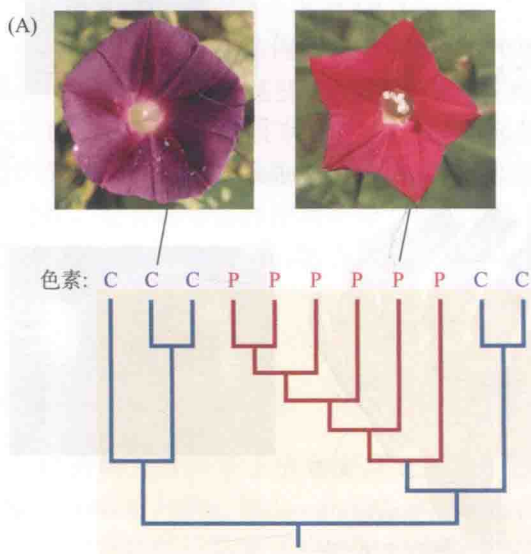


图 22.7 两种“活化石”。(A) 发现于亚欧大陆和非洲北部干旱地区临时积水区中的鲎虫 (*Triops granaries*)，自从三叠纪之后就未曾经历过明显的形态演化。(B) 腔棘鱼类 (coelacanth)，一种起源于泥盆纪的肉鳍鱼类，一度认为该类群已在白垩纪灭绝，直到 1938 年发现了这一现存物种 *Latimeria chalumnae*。

过占领某一生态位 (例如宿主植物群、气候区)，物种将其置身于某种选择压力下，并屏蔽其他选择压力；甚至可以说是物种自身“构建”或决定了自己的生态位，由此决定了其未来演化的方方面面 (Lewontin 2000; Odling-Smee et al. 2003)。生态位维持其保守性的主要原因有两个，且二者有时会发生互作：1) 其他物种 (往往作为竞争对手) 可能阻止某个物种生态位的改变或扩张；反之，一旦竞争缓和，该物种谱系就可能发生演化和辐射分化 (见第 3、4、7 章)；2) 更普遍的情况是，如果占据原始生态位 (如微生物) 的个体，与新生态位上的个体间发生基因交流，使得两种环境中不同的性状状态都能使适合度得到提升，若性状状态之间存在适合度的权衡，那么选择将更青睐原始状态 (即稳定选择将盛行)，仅仅因为绝大部分种群占据着原始环境 (Holt 1996)。

随着对某种环境的适应性逐渐增加，物种在原环境与新环境之间的适合度差异也逐渐累积，因而对另一种环境产生适应的可能性也逐步降低。在某些情况下，物种可能会丧失在环境巨变时改变特征的能力。例如，以矢车菊素为底物的生物合成途径形成蓝色和紫色色素，这是牵牛花属植物 (*Ipomoea*) 的祖先性状；而在鸟类传粉的谱系中，花色由天竺葵素代谢产生的红色色素所替代 (图 22.8)。Rebecca Zufall 和 Mark Rausher (2004) 证实，在一个红花物种中，启动氰化途径 (cyaniding pathway) 的酶——F3'H 被调控失活，且无功能活性，因而只有天竺葵素代谢途径活跃。也许由于氰化途径的失活，另一种酶——DFR，也丧失了其在氰化途径中代谢其底物的能力 (尽管它在天竺葵素代谢途径中仍然有活性)。作者指

图 22.8 适应性的遗传改变可能使随后的演化潜能受到限制。(A) 牵牛花属植物的分子系统发生关系表明具有天竺葵素衍生色素 (P) 的红色分支，是从具有矢车菊素衍生色素 (C) 的蓝色祖先中衍生出来的。(B) 花青素生物合成途径分成两支，分别形成矢车菊素 (蓝色) 和天竺葵素 (红色)。在红花分支中，氰化途径中的两个酶发生演化改变，使得蓝色色素无法再次演化形成。(来自 Zufall and Rausher 2004, 图片承蒙 Mark D. Rausher 惠赠)



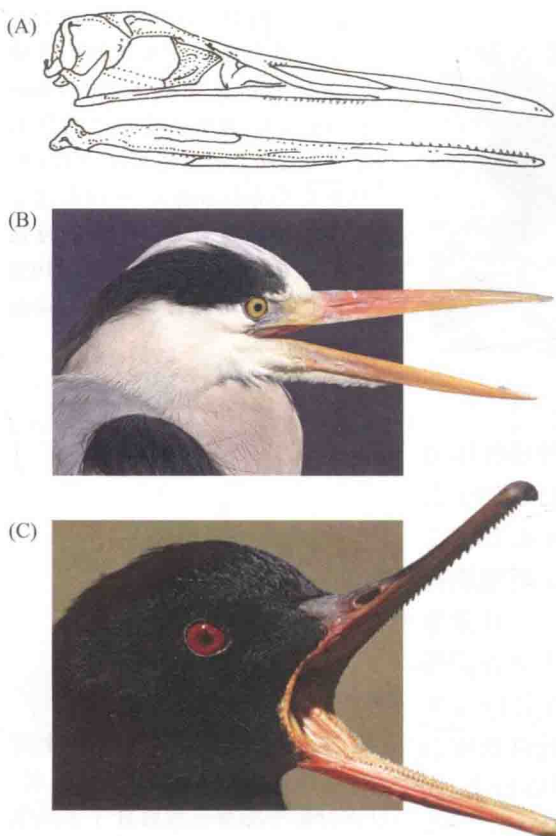


图 22.9 复杂结构一旦丢失，通常很难再次获得，但其功能有可能再次获得。(A) 一种生活在白垩纪的海鸟，黄昏鸟 (*Hesperornis*)，具有牙齿，使其能够抓捕鱼。(B) 一种典型的现存食鱼鸟，苍鹭 (*Ardea cinerea*)，丢失了牙齿，喙的边缘光滑。(C) 红胸秋沙鸭 (*Mergus serrator*)，一种食鱼鸭，它的喙是锯齿状的，可以作为牙齿的替代物，使其能够抓捕鱼。(承蒙 Larry Martin 惠赠，来自 Feduccia 1999)

出，至少需要两到三个恢复性改变，才能再次演化出蓝色色素。一般而言，闲置的基因会获得丧失功能的突变（如终止密码子），最终成为假基因，正如灵长类动物功能性嗅觉受体数目的减少，以及寄生生物大量基因和表型功能发生退化的例子一样。

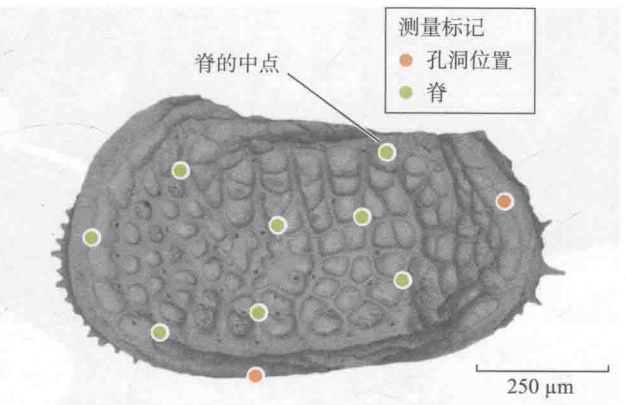
基因功能的丧失可能是多洛定律 (Dollo's law) 的基础：某一复杂性状一旦丢失，几乎无法恢复到其初始形态。尽管多洛定律也有例外（见图 3.7；第 21 章），原始发育途径或生物合成途径的丢失，在通过修饰其他特征以弥补丢失性状功能的案例中尤为突出。例如，鸟类会启动牙齿发育，但会在早期阶段停止，除非在添加两种通常情况下不表达的蛋白质后，牙齿才能继续发育（见图 21.24）。尽管已知一个突变能导致牙齿的进一步发育 (Collin and Miglietta 2008)，但鸟类从白垩纪末就没有牙齿了。秋沙鸭演化出了“替代牙齿”，即喙边缘的锯齿，使它们能够捕鱼 (图 22.9)。同样，某种适应性功能通常并不由意料之中的结构所

执行，而是由另一种经过修饰的结构所替代。例如，鼯鼠和大熊猫彼此独立演化出明显的第六指，这增大了鼯鼠的手掌使之便于挖掘，也使熊猫能更好地抓握竹子。这两个例子中，最外面的“指”（或“拇指”），并不是真正的指，而是由软骨发育形成的籽骨 (图 22.10)。鼯鼠籽骨的发育与两个基因的表达密切相关，它



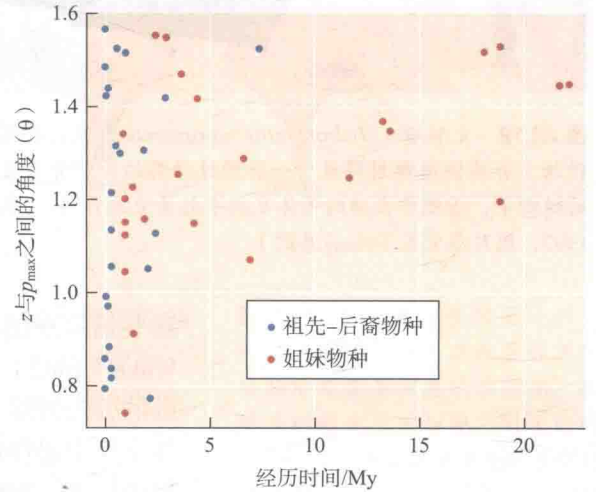
图 22.10 大熊猫 (A) 和鼯鼠 (B) 的假指（“拇指”）由籽骨演化形成。同时，展示了其近亲——熊 (图 A 中) 和鼯鼠 (图 B 中) 未经修饰的手掌以示对比。发育约束可能阻止真正的第六指的演化。这些结构证明自然选择的“修修补补”：源自某一支系偶然具有的任意可变性状的适应演化。(来自 Davis 1964 和 Mitgutsch et al. 2011，鼯鼠和鼯鼠手掌的图片承蒙 Marcelo Sánchez-Villagra 惠赠)

图 22.11 演化时间和演化变化倾向之间的关系，在已灭绝的甲壳动物亚门介形纲海洋生物 *Poseidonamicus* 中，其演化变异的方向接近化石中重大表型变异的中心。上图展示了对甲壳的多重测量， p_{\max} 表示种群内变异最大的性状组合， z 表示在祖先-后裔变迁中或在由共同祖先生成的姊妹物种间性状变化的方向。角度越小演化的方向越接近于 p_{\max} (见图 13.16)。尽管短期内演化的方向存在许多变化，长期的演化方向趋向于偏离种群内变异所能预测的方向。(来自 Hunt 2007b; 图片承蒙 Gene Hunt 惠赠)



们在真正指的发育过程中起重要作用，然而证据表明形成真正指结构（如指骨和爪）所必需的基因并不在籽骨发育的区域表达。

从遗传学观点来看，可能存在多种约束。因为有来自多效性遗传相关的存在，遗传变异可能存在某些性状组合，即使这些单一性状本身具有可变性 (Blows and Hoffmann 2005)。如果基因具有一致的多效性式样，这些性状相关性可能会非常持久，那么从长远来看，对可供演化变化的遗传变异而言，这可能是决定其式样的重要因素 (Jones et al. 2007)。也许由于这个原因，研究人员不断发现，物种间演化差异的方向与“最小阻力遗传线路” (genetic lines of least resistance) 之间具有相关性，该直线是根据当代种群的遗传或表型相关性评估的 (见图 13.15)。例如，在早第三纪甲壳动物亚门介形纲生物 *Poseidonamicus* 的多个谱系中，其甲壳的形态特征大多沿着增加种群内性状组合变异性的方向演化 (Hunt 2007b; 图 22.11)。类似地，果蝇多个谱系间，翅形态的分化式样大致与黑腹果蝇的遗传方差-协方差矩阵一致，表明遗传变异的式样在五千多万年的时间内相当一致 (Hansen and Houle 2008)。另一方面，已有实验表明，选择可能作用于其他与多效性互补的基因座，从而降低多效相关性 (见第 13 章; Pavlicev and Wagner 2012)。然而，遗传约束能够持续多久尚不清楚。



创新性状的演化

性状的重大变化如何演化？新的特征如何起源？这些问题包含两重不同的意义。首先，我们会问这些变化的遗传和发育基础是什么？即第 21 章的主题。其次，自然选择在这些性状的演化过程中起怎样的作用？举例来说，我们或许好奇，从某一性状最初发生微妙改变，直到后代中出现整体复杂的式样以来的每一步变化，是否都受选择作用引导？也会有人怀疑，不完全发育的眼又有什么功能优势呢？如果复杂性状的适当功能依赖于其众多组分间的相互调整，那么复杂性状又是如何演化形成的？

对初始新特征的解释

已有研究发现若干演化变异的途径，能够解释表型性状的宏进化 (见 Mayr 1996; Nitecki 1990; Müller and Wagner 1991; Galis 1996)。

某种新特征可能源于一种新的结构或对现有结构进行新的修饰。例如，籽骨



图 22.12 无肺螈 (*Hydromantes supramontis*) 通过其超长的舌头捕捉猎物。舌头快速弹射得益于一套经过修饰的舌鳃骨装置，而在其他科的蝾螈中，舌鳃骨在肺的气体交换中起着重要作用。(来自 Deban et al. 1997, 图片承蒙 S. Deban 惠赠)

通常在结缔组织中发育，可能形成新的骨骼单元，如大熊猫和鼯鼠的第六“指”（见图 22.10）；以及哺乳动物的髌骨，而该结构并不存在于爬行类中（Müller and Wagner 1991）。

某种新特征可能是其他适应性特征的副产品，或许最初并非适应性的，但后来经过招募或修饰具有了适应性的功能。例如，昆虫将含氮废物以结晶尿酸的形式分泌，而非氨或尿素，从而减少水分流失。排泄尿酸无疑是一种适应机制，但排泄物呈白色却不是。然而，菜粉蝶 (*Pieris rapae*) 在其翅的鳞片截留了尿酸，使其翅呈现白色，从而起调节体温或其他方面的作用。

对某种原始特征具有的多重功能进行拆分，能够将其从功能约束中释放出来，并且可能促使其精细化。例如，许多爬行动物的运动肌肉包裹着肋骨，致使它们无法在奔跑过程中高效的呼吸。在鸟类和哺乳动物中，运动肌肉的嵌入转移到脊柱上，使得呼吸和奔跑（或飞行）过程相互分离，

这些谱系中的许多类群，都演化出与快速运动相关的特征（Galis 1996）。David Wake (1982) 曾提出，在蝾螈类最大的科——无肺螈科 (Plethodontidae) 中，肺脏的丢失解除了对舌演化的功能约束。在其他蝾螈中，支撑舌的骨骼也在肺的气体交换中起作用。而在无肺螈中，这块舌鳃骨不再用于肺的气体交换，而是经过修饰形成一套能从折叠状态极度伸长的元件，使得无肺螈能够通过弹射舌头进行捕食，其中一些物种能以迅雷不及掩耳之势将超长舌弹出（图 22.12）。

如同基因和蛋白质水平上发生重复一样（见第 20 章），伴随分化的重复事件也能导致形态水平上的多样化。例如，哺乳动物牙齿的多样化大大增加了其功能分化的可能性：白齿能够切片或研磨，而犬齿起穿刺作用。有些牙齿——如大象的长牙、雄性独角鲸的左上犬齿——通常在社交互动中起作用，而不是用于进食。

某种特征在功能上的变化将改变选择的作用方式，得以不断修饰。这一原理早已为达尔文所洞察，也是宏进化过程中最重要的原理之一（Mayr 1960），而且在每个生物类群中都充斥着这样的实例。蜜蜂的螫刺是经过修饰的产卵器或排卵管；海雀及其他水禽的翅膀，在水下和空中的作用相同；企鹅的翅膀则完全适应了划水（见图 11.18）。许多蛋白质经过招募或修饰获得了新功能，如乳酸脱氢酶和许多其他酶类，经过或多或少的修饰，形成脊椎动物眼的晶状体蛋白。

复杂性状

功能性中间产物 反对达尔文进化论常见的一个争执在于所谓的“不可简化的复杂性” (irreducible complexity)：生物体的这种复杂特征，只有当其所有组分协调行动的情况下，才能有效地行使功能。因此，该复杂特征的各个组分必定从一开始就一应俱全。鉴于它们无法一蹴而就，则该性状（怀疑论声称）根本无法通过演化形成。

毋庸置疑，正是达尔文本人首先意识到这一潜在问题，在《物种起源》中他

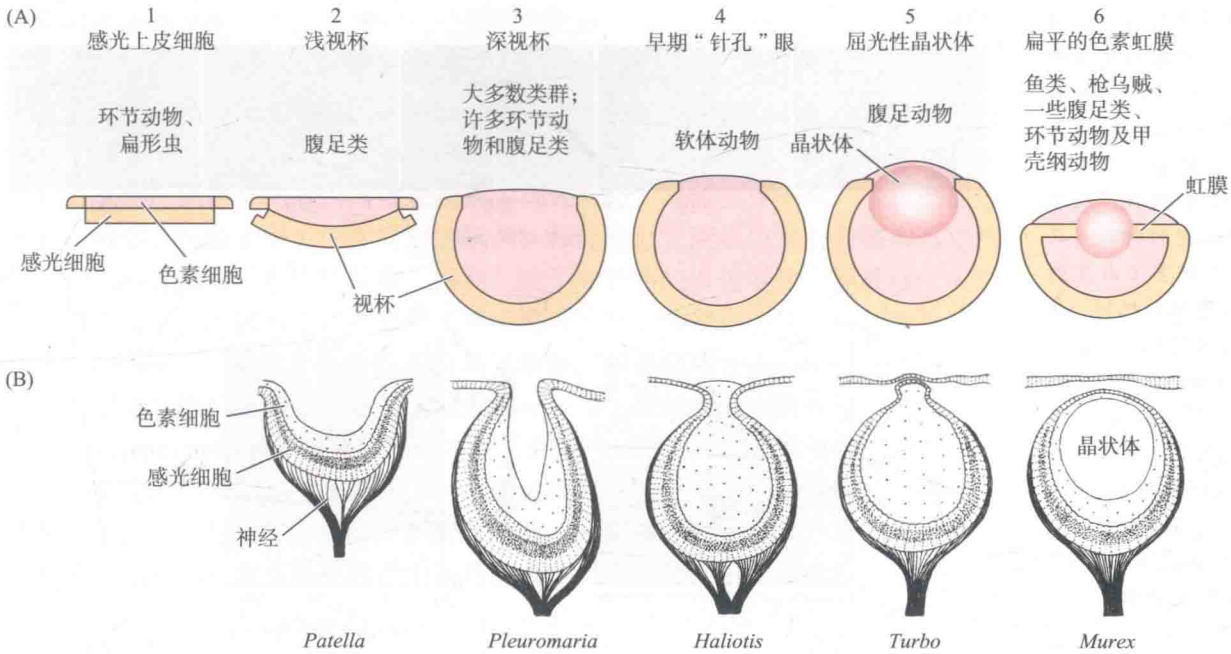


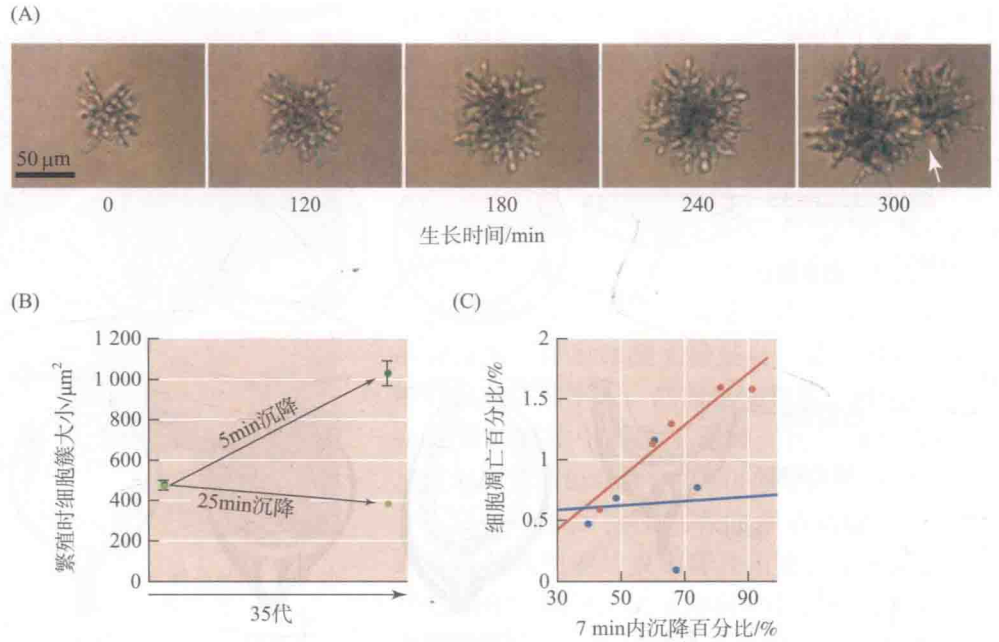
图 22.13 在复杂眼演化过程中的过渡阶段。(A) 在许多种不同动物中眼复杂程度的示意图, 从简单的感光上皮细胞, 到深陷的眼窝 (逐渐能提供更多光源方向的信息), 再经过逐渐演化形成“针孔摄像头”样的眼, 最终包括了能更精准聚焦的折射透镜和虹膜色素。(B) 在不同腹足类动物中可以发现绝大多数如图所示的过渡阶段。(A 来自 Osorio 1994; B 来自 Salvini-Plawen and Mayr 1977)

写道：“眼的构造如此精巧，它可以调节焦距和容纳的光量、校正球面和色彩偏差。我承认，若说这样的器官是通过自然选择形成的，听起来实在像天方夜谭。”但随后他以动物的眼为例，提出“如果在简单且有缺陷的眼与复杂而完美的眼之间，确有无数的中间层次存在，无论哪种层次的眼对其所有者而言都有利（事实的确如此）；进一步说，如果眼确实存在微小的变异，而这些变异又能够遗传下去（事实上也的确如此）；又如果这些变异或修饰对于处在生活条件有变化的某种动物是有利的，那么相信完美而复杂的眼能够通过自然选择而形成，虽然出乎意料，实在情理之中。”

后续的研究完全支持达尔文的说法（如 Nilsson and Pelger 1994；Osorio 1994）。不同动物的眼千差万别，从仅有感光细胞的小类群（如某些扁形虫、环节动物等）；到杯状或“针孔摄像头”样的眼（如刺胞动物、软体动物等）；再到能够记录准确图像的“闭合”型眼，这类眼在刺胞动物、腹足类、双壳类、多毛类、节肢动物和脊椎动物中分别独立演化而来（图 22.13）。由此看来，眼的进化并没有那么匪夷所思！从简单到复杂各个层次上的光感受器，都具有适应性的功能。简单的表皮光感受器和杯状结构，是缓慢移动或穴居动物中最常见的式样；更活跃动物的眼通常具有更高级的精细结构。视觉的分子基础也是逐步演化形成的。视色素，或视蛋白，是由动物和真菌普遍存在的一类 G 蛋白偶联受体蛋白演化形成的（Oakley and Pankey 2008），而晶状体蛋白则是由多种其他蛋白质演化形成的。无论是形态层面还是分子层面，都不会使“不可简化的复杂性”这一概念成为理解进化论的阻碍。

反对进化的言论还没能认识到，最初具有些微优势的功能复合体组分是必不可缺少的，因为其他性状可以通过演化与其实现功能整合。尽管许多动物的眼并不具有晶状体，因而缺乏晶状体带来的敏锐视觉，但它们依然生生不息。然而，鹰离不开晶状体，因为敏锐视觉是维系其捕猎的关键。鹰和哺乳动物对复杂眼形成了依赖。事实上，这种依赖关系时常消失：许多穴居脊椎动物的眼都发生了退化。

图 22.14 人工选择条件下, 实验室培养的酵母演化出的初始多细胞状态。(A) 多细胞簇的生长和分裂(繁殖)。在 300 min 处的箭头指出了由一簇细胞分裂形成两簇的位置。(B) 经过 35 代, 人工选择出了能更快沉淀的种群(只要 5 min), 这些种群演化出直到种群足够大时才能繁殖的机制。在放松选择条件下(沉淀时间延长到 25 min), 细胞簇的大小出现轻微的下落。(C) 60 代之后(红线), 沉淀速率与凋亡细胞的比例呈现相关性, 而细胞凋亡使得细胞簇分裂。在更早的世代中(蓝线)则没有这种相关性。(来自 Ratcliff et al. 2012, 图片承蒙 W. C. Ratcliff 惠赠)



在对实验室培养的酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 的研究中发现了多细胞生物演化的开端, 这无疑是复杂性起源的一段缩影。酵母细胞群比单个细胞沉淀得更为迅速。William Ratcliff 及其同事 (2012) 利用重力来选择能够迅速沉淀的突变体。在 60 代内, 所有复制的保留种群中, 占主导地位的是由遗传组成相同的细胞, 在有丝分裂后黏连形成“雪花状”的细胞簇 (图 22.14)。筛选沉淀更快的菌株将导致更大细胞群的形成, 这些细胞群在破碎之前生长得时间也更长, 并且能破裂形成更多更小的碎片。连接种群不同部分的细胞死亡 (细胞凋亡) 导致种群破碎——这是一个属于亲缘选择导致利他主义的例子, 可能由细胞簇内的遗传身份所决定。更高比率的细胞凋亡和更大种群的演化, 意味着种群水平上的选择作用要强于单个细胞上的选择。

发育生物学和复杂性 纵观科学, “还原论者”的研究提升了对复杂现象的理解: 将系统解剖成为低阶元件, 对其进行分析, 然后将这些元件重组为更大的系统。分子生物学、细胞生物学和发育生物学的发展, 极大推进了当代生物学家对复杂生命现象演化的理解。动物发育在很大程度上依赖遗传工具箱 (genetic toolkit), 其中包含大量编码转录因子和信号转导途径组分的基因, 其中很多基因自从动物起源 (甚至更早) 以来都是保守的 (Carroll et al. 2001; 见第 21 章)。例如, 至少 79% 的小鼠基因在动物类群具有同源性, 可以追溯到寒武纪 (Gerhart and Kirschner 2007)。其中许多基因在不同门类中保留了类似的功能, 例如, 起始光感受器发育的 *Pax6* 基因和控制突起 (如肢) 发育的 *Distal-less* 基因。受转录因子调控的基因, 其顺式调控元件的改变, 就可以使基因的时空表达发生变化。此外, 顺式调控元件的变化能够改变调控基因和被调控基因间的功能关系 (Prud'homme et al. 2007)。例如, *Distal-less* 基因不仅仅控制肢的发育, 也控制蝴蝶翅膀上的斑点式样 (见图 21.15)。 *Ultrabithorax* (*Ubx*) 基因是一类决定体节发育的 *Hox* 基因, 它在果蝇中抑制后翅的发育, 形成平衡棒; 而在拟谷盗属 (*Tribolium*) 的甲虫中, *Ubx* 基因是后翅正常发育所必需的, 并且所激活的下游基因与果蝇中的有所不同 (Tomoyasu et al. 2005; Prud'homme et al. 2007)。在这些例子中, 转录因子的变化引起整个下游通路的表达差异: 单个遗传变化可能引发许

多基因活动的变化。

这些进化发育生物学所揭示的原理，促使 Marc Kirschner 和 John Gerhart (2005) 提出“促进变异”(facilitated variation)理论。他们认为，蛋白质活动以及细胞和器官发育的“核心过程”，具有稳健性(robustness)和适应性(adaptability)，加之在古老而广泛共享的基因间建立起新的调控互动，导致变异不断产生从而促进演化。例如，在肢干中，正在发育的肌肉、神经和血管能响应来自骨骼和真皮的信号，从而迁移到其相应的位置。因而，肢干中骨骼的遗传变化会导致肢干改变却仍具有功能，而肌肉组织或血管系统不必发生独立的遗传变化。类似地，达尔文雀(*Geospiza*)喙的大小和形态的差异依赖于前鼻软骨(prenasal cartilage)生长的差别以及随后在前上颌骨(premaxillary bone)生长速率上的差异。这与 *Bmp* (bone morphogenetic protein) 基因和另外三个基因，分别在前鼻软骨和前上颌骨中不同的表达式样密切相关(图 22.15)。通过实验手段改变鸡胚中这些基因的表达水平，就会产生与达尔文雀喙中相同的效果：促进 *Bmp* 基因的表达会引起喙在各个维度上的增加；而在前上颌骨中表达的基因只会增加喙的长度和深度，而不增加其宽度(Abzhinov et al. 2004; Mallarino et al. 2011)。这些基因的编码转录因子，或是属于颅面发育中已知功能的信号通路中的组分。这些基因的表达发生改变，虽然会导致喙的改变，但其结构依然完好，Kirschner 和 Gerhart 认为，这是因为发育过程及其他生物学过程受到了选择，从而可以协调且抗干扰的途径——受到渠化作用的影响(见第 13 章)。因此，相关性状的遗传和环境变异远比我们预计得更高，有助于复杂性状的演化。

发现促进变异的各种因素，例如招募基因或发育途径形成新功能等，增进了生物学家对创新性状起源的理解。例如，同一发育途径在身体的不同部位启动时间可能不同。在一种墨西哥植物 *Lacandonia schismatica* 中，花的中心具有发育完

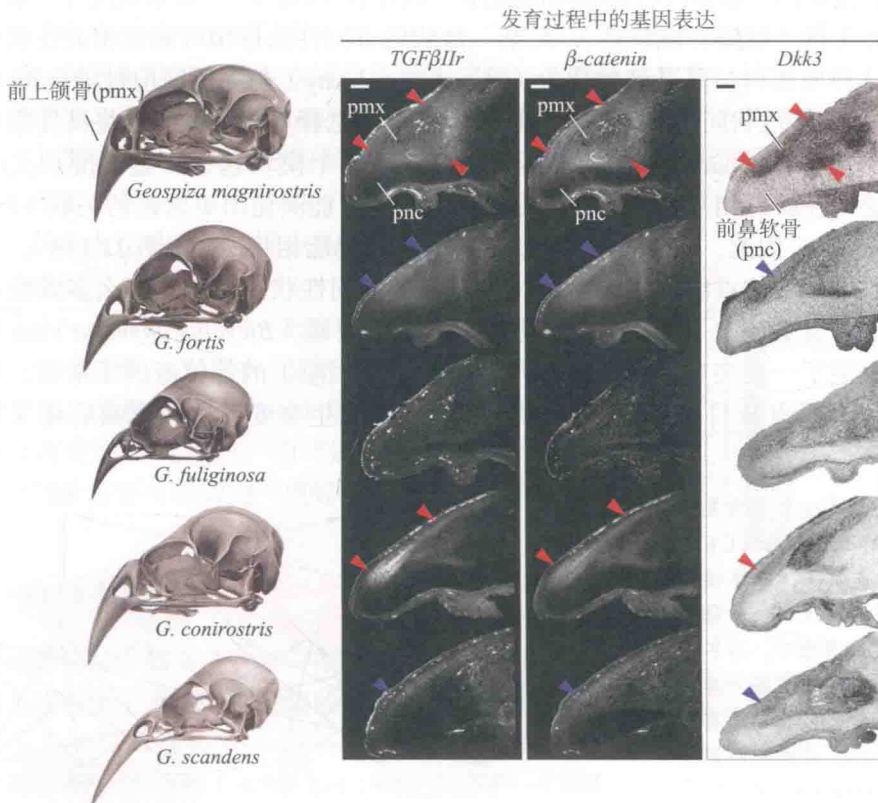


图 22.15 达尔文雀(*Geospiza*)不同物种中，前颌骨在深度和长度上的差异很大程度上是由三个基因在发育过程的关键阶段中的表达差异造成的。彩色箭头标出了在不同物种中基因表达的差异，这些物种具有相似的体型，但其喙的形态差异很大，例如 *G. fortis* 和 *G. scandens* (蓝色箭头)。(来自 Mallarino et al. 2011, 图片承蒙 R. Mallarino 和 A. Abzhinov 惠赠，头盖骨图像源自 Bowman 1961, 经加利福尼亚大学出版社许可转载)

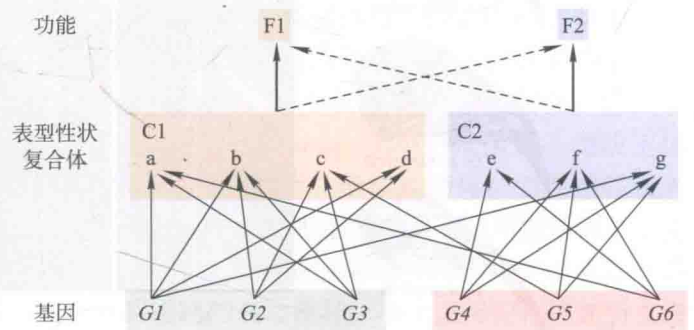
全的雄蕊，心皮围绕在外围，与通常的排列方式截然相反 (Kramer and Jaramillo 2005)。类似地，鸟类爪中最前端的趾与近缘恐龙爪中第一趾的形态相当，且其中表达的基因也具有第一趾（或“拇指”）的特征。然而，它是在第二趾的位置上发育的，并且与恐龙的第二趾具有系统发生上的同源性。在鸟类从非鸟类恐龙中分化出来的过程中，拇指发生了丢失，第二趾经历了发育身份的变化，具有了拇指的特征 (Wang et al. 2011)。Alessandro Minelli (2000, 2003) 认为，节肢动物分节的附肢，是由于在 *Distal-less* 途径（整个动物门外突的基础）的影响下，由体壁外突造成的。他认为，这些外突通过招募基于 Hox 基因（构建了主要的分节体轴）的发育程序而形成体节。另一段相似的招募历史，则是脊椎动物肢干的发育（见图 21.15A）。

可进化性 那些能够使得适应性进化更容易发生的遗传和表型上的变化叫做可进化性 (evolvability)。这一概念曾被 Günter Wagner 和 Lee Altenberg (1996) 用来表示“当遗传系统受到影响时，基因组产生适应性变异的能力”的意思。Wagner 等人提议，可进化性本身也会发生演化 (Hansen et al. 2006; Draghi and Wagner 2008; Wagner 2010)。例如，在无性生殖种群中，突变率在理论上能够通过选择“增变基因” (“mutator” allele) 演化到某种最佳状态；相似地，重组率及有性或无性繁殖也必然影响遗传变异的产生，而它们确实在演化（见第 15 章）。可进化性也可能会通过改变基因型和表型间的关系（主要通过性状间多效相关性的演化）而发生演化 (Wagner and Zhang 2011)。某种生物的特性捆绑形成不同的模块 (module)，基因多效性作用于同一个模块的部分特性，而不是作用于不同模块的不同特性 (图 22.16)。基因多效性影响不同的发育途径，导致性状在遗传上相互关联 (见第 13 章)。

如果性状易受相关选择，那么性状间的遗传相关可能增加适应性——换言之，若选择青睐特定的性状组合 (见图 13.15)——或若选择对若干性状的作用是相互拮抗的，那么性状能够限制选择 (如图 13.13C, D)。如果大量性状都具有多效相关性 (如鲜有模块性)，对某一性状的方向性选择很可能被相关性状的稳定性选择所阻碍，复杂性的代价 (cost of complexity) 是降低适应性的比率 (Orr 2000)。如果性状间的多效联系可以演化，那么选择可能会倾向于将高度集成的性状网络分割 (parcellation) 成不同的模块，每个模块包含少量功能相关的性状，这些性状以相互协作的方式形成，彼此间可能演化出更紧密的关联 (整合, integration)，因此，即使发生变化，它们的功能仍能相互配合 (图 22.17A)。

如果某一位点能够影响另一位点对多个不同性状的作用，那么多效性本身也可以发生演化 (图 22.17B)。例如，偏瞳蔽眼蝶 (*Bicyclus anynana*) *ms* 基因座上发生了一处突变 (见图 21.22)，在当 *sp* 基因座上的等位基因正常时，仅导致后翅上眼点数目的减少；而当 *sp* 等位基因发生突变时，既影响后翅又影响

图 22.16 表型及其遗传基础的模块化组织示意图。表型由复合性状组成，如 C1 和 C2，每个性状分为不同的性状组分 (C1 中的 a-d, C2 中的 e-g)。基因 (G1-G6) 具有多效性，以连接每个基因与多个性状间的箭头表示。表型的模块化程度取决于每个基因对某个复合性状 (C1 或 C2) 的多效性，如图所示。与不同复杂性状组分间的遗传相关相比，某个性状的模块化越高，其性状组分间的遗传相关就越强。示意图表明每个复合性状都具有某种初始功能 (C1 具有功能 F1, C2 具有功能 F2)，并能微弱影响其他性状的功能。(来自 Wagner and Altenberg 1996)



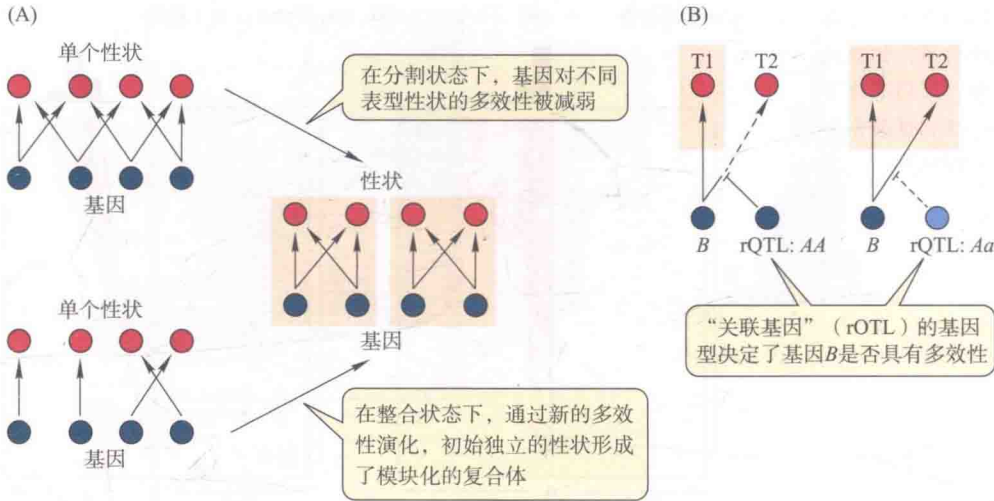


图 22.17 基因和性状的模块化可以通过改变多效性演化形成。(A) 在分割状态下，基因对不同表型性状的多效性是减弱的。这种改变增加了性状独立演化的可能性。在整合状态下，基因的多效性增加，模拟了初始的独立性状形成模块化复合体的过程。(B) 某一“关联基因”(rOTL) 改变另一基因多效性的过程。当 rOTL 的基因型为 AA 时，基因 B 仅影响特征 T1 (左图)。若 rOTL 的基因型为 Aa 时，基因 B 具有多效性，则既影响 T1 又影响 T2 (右图)。(来自 G. P. Wagner 1996)

前翘 (Monteiro et al. 2007)。人工选择实验表明，即使多个性状可能具有很高的遗传相关性，它们也常有可能向不同的方向改变，并且遗传相关在选择过程中有可能降低 (Conner et al. 2011; 见图 21.22A)。通过对酿酒酵母、秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) 以及小鼠 (*Mus musculus*) 基因组中大部分基因功能的数据进行分析，Zhi Wang 等人 (2010) 发现，大多数多效性基因仅影响少数形态或生理性状，且多效性形成模块化的基因集，影响着同一类少数特征 (图 22.18)。基于有限的证据，可以推断基因型和表型之间的关系可能以某种适应的方式演化。

趋势、可预测性和进步

在《物种起源》出版以来的数十年间，许多相信进化这一历史事实的人都将其视为一种宇宙的进步史。在进化论提出之前，人类被认为是地球上链接“伟大存在之链” (great chain of being) 的最高等生命体，地位仅次于天使 (见第 1 章)；因而，人类被视为演化过程的最高成就 (西欧人则是人类演化的顶峰)。达尔文的卓尔不群之处在于，他否认了演化过程中进步或改善的必然性 (Fisher 1986)；然而，其他人几乎都认为进步是演化的本质，甚至是演化的特质。

在这一小节，我们将一起考察导致演化趋势产生的本质及可能性，并探讨“演化性进步”这一概念是否有意义。某种趋势 (trend) 能够以一段时间内的方向性改变来客观描述。而“进步” (progress)，意味着改善，需要对所谓的“更好的”进行价值评估。

趋势的种类和原因

趋势是某一谱系分支在一段时间内，某种特征平均值 (或极值) 上的一种持续的、方向性的改变。系统发生上的局部趋势 (local trend) 适用于某些单独的谱系；而整体趋势 (global trend) 则描绘了一切生

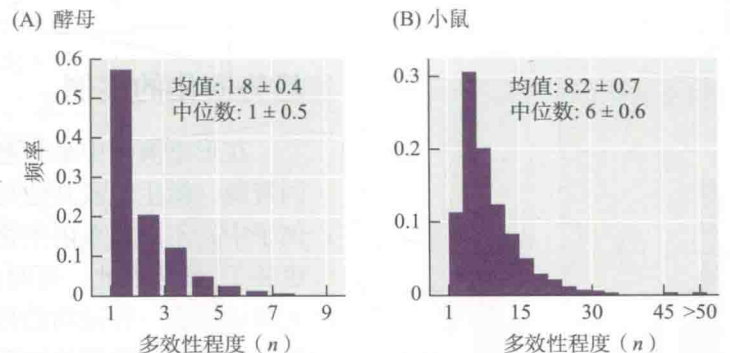
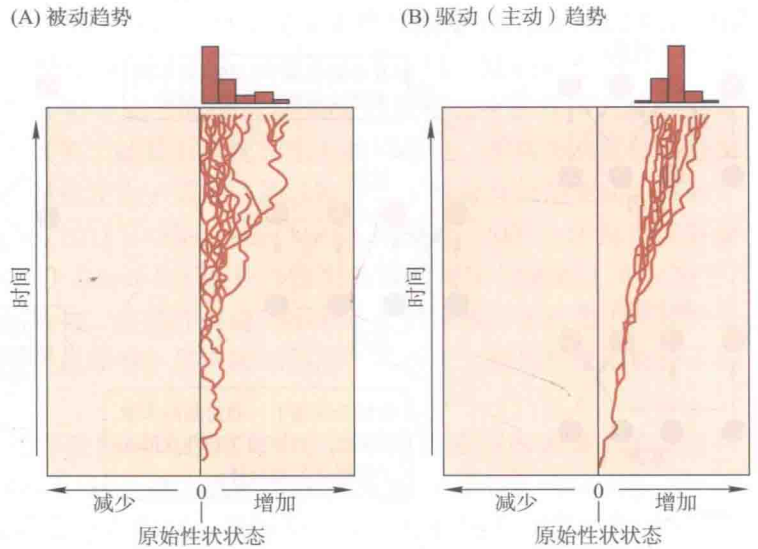


图 22.18 影响酵母 (A) 生理特性及小鼠 (B) 形态和生理特性基因多效性程度的频率分布。数字 n 为某一基因对其影响性状的多效性程度。不同列展示具有不同多效性程度的基因的比例 (频率)。酵母的数据基于 774 个基因和 22 个特征，小鼠的数据基于 4915 个基因和 308 个特征。(来自 Wang et al. 2010)

图 22.19 计算机模拟谱系分系的多样化。(A) 被动趋势。某一性状在任意方向上改变的可能性均等, 但性状值不能逾越左侧的阈值。性状的均值增加, 但仍有许多谱系保持初始的性状值。(B) 驱动趋势。性状值整体分布的变化都具有方向偏好。(来自 McShea 1994)



命。趋势也可以划分为被动趋势和驱动趋势 (McShea 1994)。**被动趋势** (passive trend) 是指, 类群中的谱系朝两个方向演化的概率均等, 但若某个方向上有不可逾越的界限 (如最小体型), 那么, 谱系中的变异只能向另一个方向扩张, 因此均值和最大值也随之扩大。尽管均值增加了, 但有些谱系可能仍保留原始的性状值 (图 22.19A)。**驱动趋势** (driven trend), 或**主动趋势** (active trend), 是指支系内朝某一方向变化的可能性远大于另一方向 (即, 具有方向偏好性), 因而性状的极值与均值一同改变 (图 22.19B)。

导致驱动趋势或被动趋势的原因可能有以下几个方面。通过突变或遗传漂变产生的中性进化, 能增加支系内的变异 (见第 12 章); 若变异有边界 (如图 22.19A), 则可能产生被动趋势。个体选择可能是谱系内所有变化的原因, 并可能导致被动趋势或驱动趋势, 其最终结果完全依赖于祖先性状状态是否在一些谱系中保持有利地位。某一谱系分支中物种间的平均性状状态也可能会发生改变, 这是由于这些性状与物种形成或灭绝速率存在一定的相关性 (见图 11.17)。这些性状可能导致速率的变化 (广义物种选择, species selection; 见第 11 章), 或与另一种能导致速率变化的性状相关。这一现象类似于种群中连锁基因的搭车效应, 因此将其称为**物种搭车** (species hitchhiking; Levinton 2001)。

趋势演化的实例

在形态演化中最普遍的式样即谱系内物种间的多样化现象, 这是物种适应不同资源、微生境或其他与其互作物种的结果。在第 3 章和第 7 章涉及适应辐射的例子中, 不同谱系内生物的性状通常朝着不同的方向演化 (更大或更小、更短或更长)。虽然如此, 有时也能从个体特征中看到一定的趋势。哺乳动物体型的增大可能代表一种被动趋势。古生物学家早已发现, 在许多哺乳动物类群中, 体型最大值随时间推移趋向于不断增大, 这一趋势被称为柯普法则 (Cope's rule)。图 22.20A 展示了北美地区晚白垩纪和新生代哺乳动物中 1 534 个物种的体型大小及相对应的化石记录时间, 展现出体型大小变化的被动趋势 (Alroy 1998)。在白垩纪 - 第三纪大灭绝之前, 哺乳动物的体型很小, 较小体型这一限制从那以后基本保持不变。然而, 自大灭绝以来, 哺乳动物的多样化开始急剧增长, 其体型的均

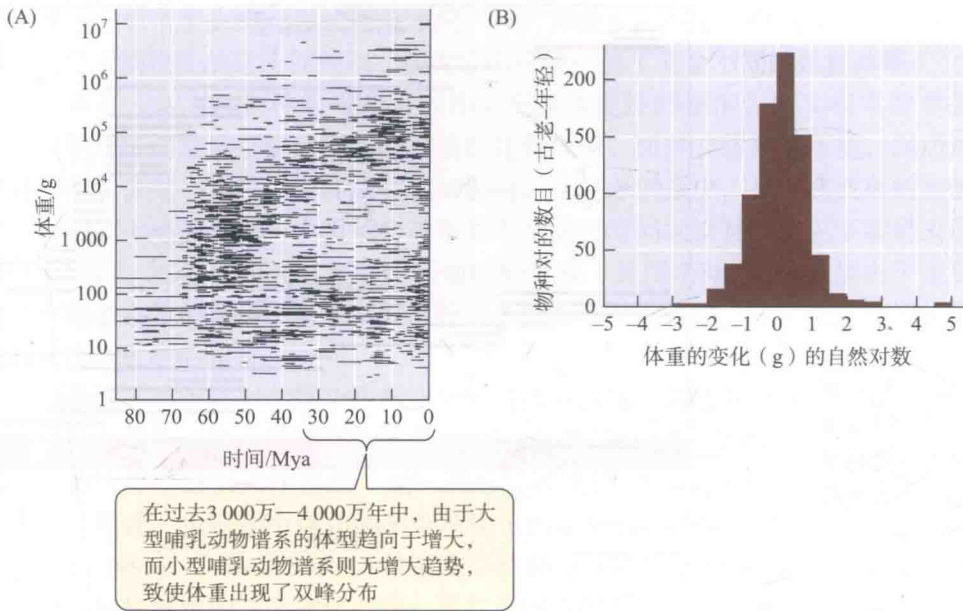


图 22.20 被动趋势的例子：晚白垩纪和新生代北美洲哺乳动物演化的柯普法则。(A) 1 534 种生物在图中以短线显示其演化时间和体重（根据牙齿大小估测）。尽管新生代一直存在小型哺乳动物，但随时间推移大型物种的数量一直在增加。(B) 同一属内，779 对古老—年轻的种对（很可能是祖先—后代种对）体重的改变（负向或正向）。正向变化明显多于负向变化，表明自然选择是导致体型增加的原因。（来自 Alroy 1998）

值和最大值也在不断增加。在 779 对同属古老物种和新物种的组合中（很可能是祖先—后代种对），体型在两个方向上均发生了变化，但显著偏向体型增大的方向（图 22.20B）。这种非随机性证明，上述趋势是由于自然选择导致的，而非遗传漂变。

综观所有哺乳动物中体型变化的数据可以发现一种被动趋势。然而，马科（Equidae）动物的体型变化却遵循一种驱动趋势（MacFadden 1986；McShea 1994）。不仅仅是体型最大值和均值，甚至连最小值也在新生代提高了（图 22.21）。比较祖先—后代种对表明，体型增大出现的频率显著大于体型减小的频率。个体选择可能是造成哺乳动物和马科动物中这种趋势的原因；对当代种群（尤其是鸟类、昆虫和植物）进行的选择研究表明，方向性选择通常青睐更大的体型（Kingsolver and Pfennig 2004）。

在植物中，例如茄科植物（Solanaceae），通过个体选择，大量自交不亲和的谱系演化出了自交亲和性（见第 15 章），但是相反方向的演化却从未发生过。这种不对称性可能会导致某一谱系内物种全都是自交亲和的物种。尽管由于物种选择的存在，自交不亲和物种的灭绝速率要低于自交亲和物种，茄科仍有一半以上的物种具有自交亲和性（Goldberg et al. 2010）。另一个物种选择导致的实际趋势的例子发生在新生代腹足类（gastropod）的几个谱系分支中，非浮游生物食性/浮游生物食性的比值增加（图 22.22）。缺乏浮游生物传播阶段的物种比浮游生物食性的物种更易灭绝。然而，非浮游生物食性的物种，其物种分化的速率弥补了其灭绝速率，很可能是由于它们的低分散率降低了种群间基因流的速率（Hansen 1980；Jablonski and Lutz 1983）。

物种搭车效应引起的趋势通常非常普遍。因为若由于某种性状影响物种形成或灭绝速率，而导致某一谱系的物种数多于另一谱系，那么该谱系其他特征的概率也将倾向于增加。例如，卷曲的虹吸式口器可能在昆虫中更为普遍，因为这是极度多样化的鳞翅目（Lepidoptera，蛾类和蝶类）

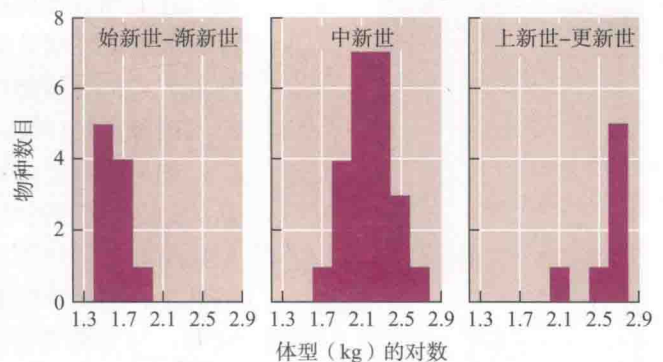


图 22.21 驱动趋势的例子：马科（Equidae）动物中的柯普法则。在新生代，马科动物的体型分布整体都具有增大趋势。（来自 McShea 1994）

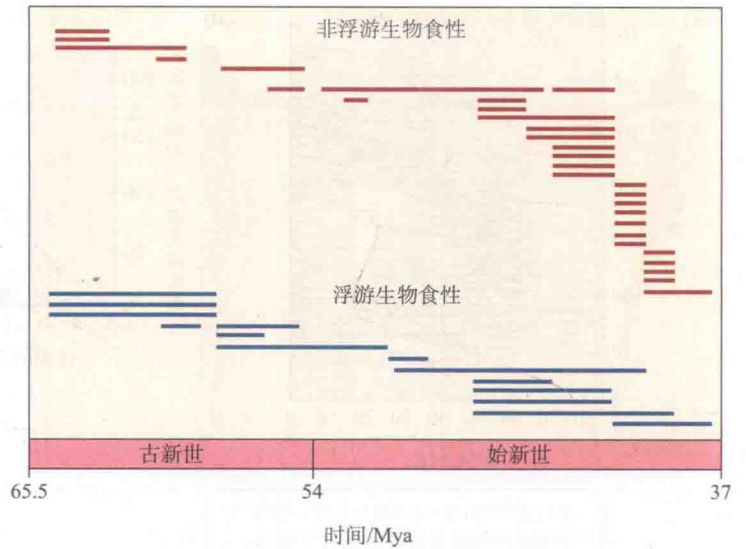


图 22.22 物种选择导致的趋势。线段代表涡螺 (volutid snail) 灭绝物种在地层中的分布。尽管非浮游生物食性物种的存活时间较短，但其物种形成的速率较高，因而随时间推移，非浮游生物食性/浮游生物食性的比值增加。(来自 Hansen 1980)

昆虫的重要特征。鳞翅目的幼虫是草食性的，而食草习性始终与昆虫的快速分化速率相关 (Mitter et al. 1988; 见图 7.21)。因此，虹吸式口器的频率增加很可能是选择食草性导致的副产品。

迫使被动趋势形成的边界可能是功能的遗传约束，抑或是发育的遗传约束。例如，最小的鸟类和哺乳类可能已经到达体型大小的功能底线，由于表面积/体积比值较大，更小的动物可能无法维系其体温。此外，发育途径也会发生演化，并起到棘轮 (ratchet) 的作用——使演化过程无法逆转，例如复杂特征的丢失在一些情况下无法逆转 (Bull and Charnov 1985)。

生命历程中是否存在大的演化趋势？

是否存在某种趋势或方向，能够揭示整个生命历程演化过程的特征？尽管提出过大量假设，但严谨地说并没有一种统一的趋势，因为任意一种趋势都可能存在例外的情况。虽然如此，人们依然会好奇，是否存在某种特征，能够大体上沿着某一方向持续演化，使人们能够从生命的每一帧画面中看出演化的趋势？那么，我们可以考虑以下几种可能性 (见 McShea 1998; Knoll and Bambach 2000)。

有效性和适应性 对某种发挥特定功能的特征进行改善的例子不胜枚举。例如，在似哺乳类爬行动物中，摄食和运动结构伴随着更快的代谢和活动水平，这一趋势最终在哺乳动物的身体设计 (body plan) 中达到顶峰 (见第 4 章)。提高效率的大趋势也可能存在 (Ghiselin 1995)。然而，效率和有效性很难衡量，对其定义不能脱离其环境——物种间各不相同的生存环境及其生活方式。

如果提升了设计的效率，那是否意味着生物比过去更能适应环境呢？达尔文认为这是可能的；试想即使将早已灭绝的物种复活，并与现存生物竞争，那么它们也将在竞争中不堪一击。如果化石记录能够提供早期类群被后来者所竞争替代的例子，那么人们就有可能发现竞争优势演化的证据。然而，正如在第 7 章中讲到的，与早期类群灭绝之后才被后来类群替换的式样相比，这种式样极为罕见。尽管如此，种群内的自然选择增加了平均适合度 (特别是相对适合度)，而适合度值通常是依赖环境的。我们无法比较鲨鱼或隼适应性的优劣，甚至无法比较捕食鸟类的隼与捕食蝙蝠的隼在适应性上的优劣，因为它们适应不同的任务，正如

平头螺丝刀与十字头螺丝刀的用途不同一样。即使从原则上，也很难比较某一物种与其已灭绝祖先的适应性差别，因为它们可能经历了完全不同的选择体系。

或许有人认为，物种的寿命可以作为衡量适应性的标准，事实根本并非如此。自然选择的结果是使种群适应目前的优势环境，而并非将来的环境，因而选择并不能保证某一物种免遭环境变化的影响。在许多谱系中，某一属或科的年龄并不影响其灭绝的概率，表明某个谱系并不会随着时间的推移变得更不容易灭绝（见图 7.11）。古生代的灭绝速率比其他时间更高（见图 7.8B），可能是由于主要的易灭绝谱系没能存活下来——但这种分支谱系水平的假说，并不需要假定谱系内演化出抗灭绝的能力。

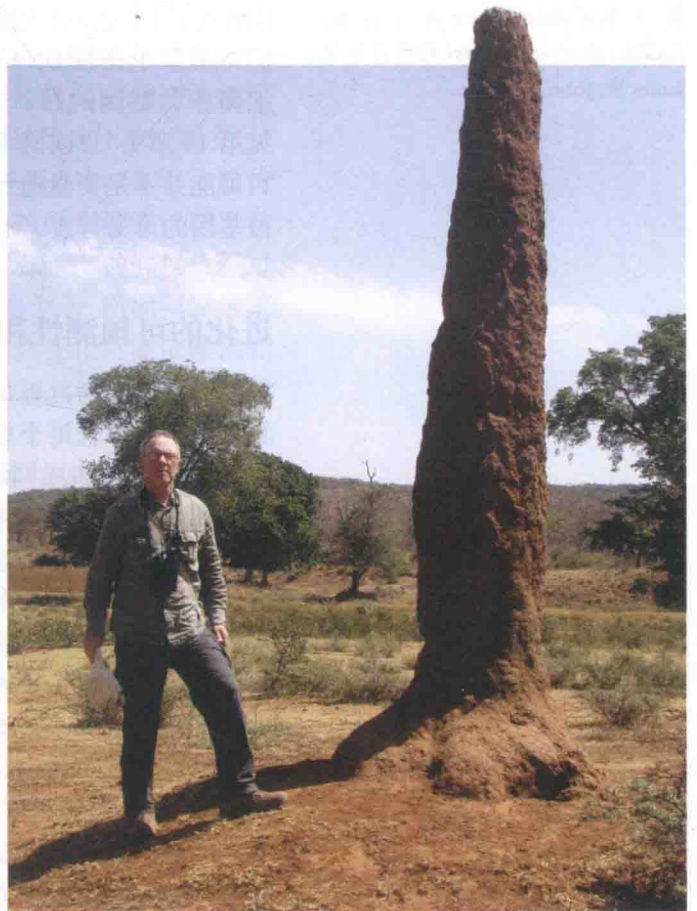
复杂性 尽管解剖学复杂性可能与生物体不同组分的数目及其排列方式成比例，但我们很难定义、测量或比较不同生物间的复杂程度（McShea 1991）。

生命历程中最引人注目的一面，就是层级结构（hierarchical organization）的最大化，据此，由低层个体功能集合所组成的实体得以产生（Maynard Smith and Szathmáry 1995；McShea 2001）。单细胞生物源自复制分子的细胞分室；真核细胞通过与原核细胞的结合演化而来；具有不同细胞类型的多细胞生物是从单细胞祖先的聚合物中演化形成的；多细胞生物中几类高度集成的种群，例如无脊椎动物中的珊瑚虫、社会性昆虫、某些社会性哺乳类以及人类（图 22.23），都是“社会性演化的顶峰”（Wilson 1975）。克服所有这些转变的难点在于，对组成单元（如单个细胞）的选择可能会威胁到更高级单元（如多细胞生物；见第 16 章）的完整性。总而言之，生物经过某一阶段（如单细胞卵子）的发育可以缓解上述矛盾，在上述阶段中组成单元间（例如多细胞生物其细胞的遗传同一性）会建立起高度的相关性（因而发挥亲缘选择的作用）（Maynard Smith and Szathmáry 1995；Michod 1999）。Richard Grosberg 和 Richard Strathmann（2007）描述了多细胞生物对无赖细胞（rogue cell）干扰的多种防御手段。他们认为多细胞性的演化相当容易，因为大多数先决条件，如细胞黏连机制，在单细胞生物中就已经演化出来了（见图 22.14 及 Newman et al. 2006）。

层级结构的主要变化仅代表了少量的进化事件，而绝大多数谱系并未参与这一过程。相反，寒武纪动物的解剖学复杂性并不亚于现存类群，并且在其中的无数谱系中，大量性状沿着简化甚至丢失的方向演化（见第 3 章）。当然，一些谱系分支中也有复杂性增加的例子；例如，甲壳纲的许多谱系中，附肢的数目和种类都有所增加（图 22.24）。尽管如此，系统发生的证据似乎表明，层级复杂性并没有显著变化，例如在仅有一种细胞类型的绿藻和有二种细胞类型的绿藻之间差异不大，层级复杂性的增加与降低几乎平分秋色，而在少数分支中则略为偏向于降低（Marcot and McShea 2007）。这同样适用于形态学和行为学。例如，膜翅目动物多次演化出真社会性，也发生过多次丢失（Danforth et al. 2003）。真社会性的优势，或其他任何复杂行为的优势，必须依环境而言，无法确保其优势将一直增加。

基因组大小，即细胞核中 DNA 的含量（C 值；见

图 22.23 两座“社会性演化的顶峰”及其技艺。非洲白蚁（大白蚁属，*Macrotermes*）协力建造的土丘蚁穴，通过空气调节手段保持蚁穴内恒温：冷气流从土丘基部进入，通过垂直隧道的同时气流升温，并从顶部流出。图片中的作者作为参照比例尺，他从纽约到埃塞俄比亚的旅途完全依赖于社会合作的科技成果。（图片由原作者拍摄）



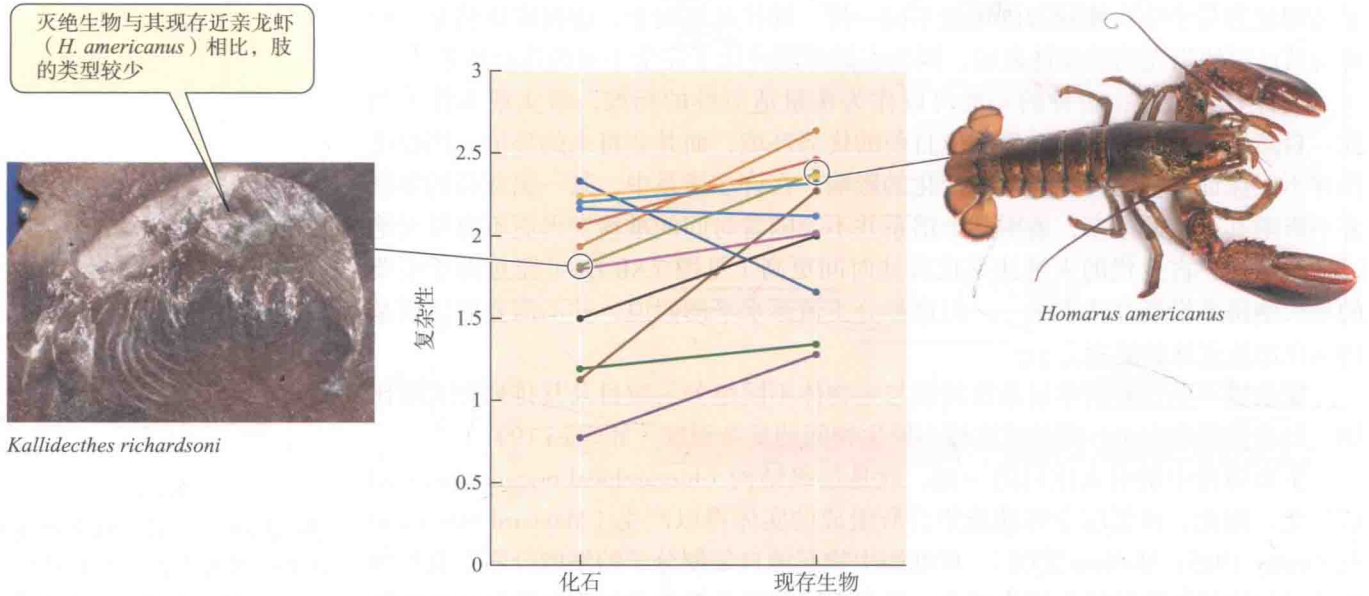


图 22.24 12 对系统关系匹配的灭绝-现存甲壳纲动物中复杂度的演化变化, 例如 *Kallidecthes richardsoni* 的化石 (左侧) 与现存的 *Homarus americanus* (右侧)。根据具有形态差异的肢体类型 (其功能也不同) 的数目测定复杂度指数。(来自 Adamowicz et al. 2008, *Kallidecthes richardsoni* 的图片承蒙 James St. John 惠赠)

第 3 章), 在真核生物中的变异范围达到了五个数量级 (Oliver et al. 2007)。尽管基因组大小在一些谱系中 (如拟南芥) 减少了, 但增大更为普遍, 这是因为诸如多倍化或转座因子扩增等机制的存在。尽管如此, 编码基因的数目并不与表型复杂性相关, 这与我们的传统观念 (尽管肤浅且错误) 刚好相反; 我们宁愿相信哺乳动物, 如具有 24 000 个基因的人类, 比具有 31 000 个基因的水蚤 (*Daphnia*) 或有 60 000 个基因的水稻更复杂 (见图 3.27)。许多生物中功能基因的数量依然不确定, 因而暂时无法对功能基因数目的变化进行系统发生层面上的分析, 但人们寄希望于比较 DNA 含量的增加或减少来揭示这一变化。在寄生生物及内共生细菌中, 基因的数目通常少于其独立生存的近亲 (McCutcheon and Moran 2012; 见第 19 章)。目前尚不清楚基因组信息量是否存在某种演化趋势; 然而, 基因数目可能并不是衡量遗传信息含量的最好标准, 因为基因组中功能的多样性可能会被基因的可变剪接、不同转录因子的多重结合位点或其他过程而放大。

进化的可预测性和偶然性

如果事件的过程 (一段历史) 遵循决定事件发生次序 (如 A, B, ..., E) 的某种原则, 并且每个事件都是由前一事件引起的, 那么我们就说该事件是可预测的 (predictable)。物理学是预测科学的一个典范, 该学科基于相关条件下所具备的信息, 用物理定律预测事件的发生 (如导弹轨迹)。如果知识体系或相关条件不完善, 则只能从原则上预测事件, 而非实际情况。对很多人来说, 可预测性意味着真实事件的进程从一开始就是必然的。鉴于此, 正如进化生物学家 Stephen Jay Gould (1989) 所描述的那样, 如果将地球上的生命历程比作一卷电影胶片, 倘若把胶片重映, 它将会与真实的生命历史非常相似。尤其是人类或类似的智能生命形态 (或许是“类人动物”) 必将会演化出来。在进化生物学家中, 古生物学家 Simon Conway Morris (2003, 2008) 正是这种观点最善雄辩的支持者 (也见 Dennett 1995)。

历史偶然性 (historical contingency) 则截然相反, 意味着尽管每一事件 (例如 E) 是由前一事件 (D) 引起的, 但若先前的众多事件中的任何一件发生了偏

差（例如 C 变成 C'，或 B 变成 B'），那么最终的历史则截然不同（例如是 E'，而非 E）。从理论上说，我们或许能够预测，导致 B' 或 C' 的一系列事件的结果是 E'，而非 E；但事实上，可能的因果链不计其数，我们无法得知到底会产生哪种情况。鉴于此，Gould 认为即使从生命长河中任意一点开始重新来过，“生命的胶片”也将截然不同。在人类历史中，人们对偶然性概念的熟知始于 17 世纪哲学家 Blaise Pascal 对 Cleopatra（埃及艳后）鼻子效应的思忖：如果 Mark Antony（于公元前 43—33 年统治罗马的三巨头之一）不曾因 Cleopatra 的美貌而神魂颠倒并与之相爱，那么 Octavian 就不会和他交战并将其击败，从而终结了三巨头的统治，拉开罗马帝国的序幕。从更小的尺度上讲，偶然性的例子也包括那些改变了我们生活的“机会”事件。

进化过程中确实存在一些可预测的例子，而且可预测性正是本书中很多进化理论的基础。例如，种群遗传学中的一些选择方程，能准确预测大种群中等位基因频率的变化（见第 12 章）。生物体遵循某些物理学原理，因而可预测大量陆生脊椎动物（如大象）的腿骨会不会成比例地增厚。根据生命史演化、行为生态学或功能形态学中的“最优化”理论，生物的许多特征或多或少都符合其预测（见第 14 章到第 16 章）。这些理论的成功很大程度上是由于趋同演化（在相似环境选择压力下，分别独立进化出相似的适应性）的发生率很高。Conway Morris（2003, 2008）基于趋同演化的事实，认为人类或类人生物，是演化的必然产物：乌鸦、鸚鵡、海豚及其他具有“智慧”迹象的动物的存在表明，即使灵长类并未演化出智力，其他动物中也会演化出类似的智慧生命。同理，包括物理学家在内的许多人都坚信，宇宙中的其他地方一定也存在人类以外的智慧生命；该信念正是 SETI（Search for Extraterrestrial Intelligence，地外文明搜索计划）及相似计划的基础。

许多（应该是大多数）进化生物学家拒绝接受上述观点，强调偶然性在生命历程中的重要作用。在一些选择方程中（例如当杂合子具最低适合度的情况下），不同等位基因初始频率的微小差异决定了该基因能否被固定下来（见第 12 章）——这一推论甚至还没有考虑随机遗传漂变的影响（当 $4N_e s < 1$ 时，遗传漂变的影响甚至大于自然选择）（见第 12 章）。此外，进化的历程可能依赖于稀有突变或突变互作的组合：在大肠杆菌 12 个实验种群中，有一个种群仅仅经过 30 000 代便演化出代谢柠檬酸盐的能力（基于两个突变的组合），而期间发生了数十亿的突变（Blount et al. 2008；见第 8 章）。因此，适应性变化可能依赖偶然的遗传事件——或环境事件，因为某一谱系适应性的历史是以其物理或生物环境为基础的。因而，在具有相似的遗传或发育潜质、并且栖息于相似环境中的近缘谱系之间，趋同演化可能会相当接近；而远缘谱系间的趋同演化，通常只流于表面。例如，生活在美洲热带地区的安乐蜥（*Anolis*）适应辐射在很大程度上得益于其趾垫的构造（使其能爬树）；相比之下，生活在印度洋地区的昼行性树栖壁虎，其微生境与安乐蜥截然不同，因而其形态分化也少得多（Losos 2010）。此外，对趋同演化进行定义也比较困难；例如，人类和培菌切叶蚁均能“务农”，这是否属于趋同演化？某些黄蜂能利用小石子封闭巢穴，那么人类和黄蜂就“使用工具”这一点上是否属于趋同演化？

趋同演化的实例比比皆是，生命历程中绝无仅有的事件也是如此。就目前所知，生命仅起源了一次，有花植物、脊椎动物、陆生脊椎动物、羊膜动物、羽毛、哺乳动物的膈肌、象鼻以及其他不胜枚举的例子同样仅仅起源了一次。单次起源几近于不曾起源，任何生物学家（或科幻作家）都能够臆造出子虚乌有的

生物，如消化纤维素或进行光合作用的哺乳动物。在地球上某地区具有重要生态作用的物种，在具不同进化历史的其他地区通常不存在同类（见第6章）；在大多数地区，啄木鸟在许多哺乳类动物生存的地方打洞——除了在澳大利亚，那里甚至连与啄木鸟相当的物种都没有。此外，物种灭绝，包括大灭绝事件，极大地降低了绝大多数曾经存活过谱系的演化前景，正像悲剧突然降临在无数年轻人身上，以至于其未来的成败也只能靠人们想象了。一种曾生活在三叠纪，能在蛤蜊壳上钻孔取食的螺类灭绝之后，接下来的一亿两千万年中都没有任何一个谱系演化出相似的功能来填补这一空缺（Fürsich and Jablonski 1984；见第7章）。三叶虫、菊石类、恐龙以及其他很多已灭绝类群都没有同等物来取代它们。正如Gould（1989）所强调，倘若我们的祖先物种（追溯到最早的脊椎动物，甚至更早）中任何一种灭绝的话，那么智慧的原始人类就不可能出现。在地球史中出现过数十亿的谱系（物种）中，只有一种演化出了人类智能，而这发生在细胞生命起源至少三十亿年之后（见第5章）。我们没有理由设想任何人类同等物将会演化出来替代我们。因此，20世纪两位最具影响力的生物学家George Gaylord Simpson（1964）和Ernst Mayr（1988b）认为，在宇宙中找到其他生命形式（被探测到的希望渺茫，更遑论与之交流）的可能性实际上是零，而我们自身的演化历史也只是个偶然。

关于进步的问题

许多认可演化的人仍然认为演化是有目的的、逐渐进步的过程，以意识和智力的出现为终点。一些进化生物学家甚至把人们引以为傲的品质，如才智或同情心，视为进步的标志，却忽视了还有不计其数的谱系并没有沿着这样的方向演化，只看到了导致人类出现的演化历史中出现了这种进步（见Ruse 1996）。

“进步”一词意味着向某一目标的移动，还含有改进和优化的意思。然而演化的过程，例如突变和自然选择，无法使演化具有目的性。此外，进步从优化的意义上说，意味着某种价值判断，在此，我们必须提防狭隘的人类中心论，这种观点认为人类特征比其他生物的特征更为优秀。倘若响尾蛇或刀鱼能够有意识地思考，它们必定会以动物毒液传输系统的精致程度或以电信号交流的能力作为演化进步的度量。这些特征无疑在演化过程中变得更为高效，但更高效的毒液传输或电信号，也仅仅是在特定环境下，对这些谱系生物而言更为有利罢了。绝大多数的动物谱系——姑且不说植物和真菌——并未展现出向更“智慧”（虽然有可能对其进行定义和测量）方向演化的趋势，因而智慧只能被视为适合一些生物的特殊适应方式，并非适用于所有其他生物。如果可能的话，很难制定一套普适的标准来衡量“改进”，而不是以充斥着人类中心的价值观来衡量。

因此，许多进化生物学家断定，除非从环境依赖性的适应性改进的意义上讲，否则人们无法客观地发现演化历史中的进步（Ruse 1996）。人们很难用详实可靠的文献佐证任何特性（如复杂性或适应性）的客观趋势，尤其是驱动趋势。演化历史的最显著特征在于新的生命形式的不断增殖、新生活方式以及无限精妙的生物多样性的出现。壮丽的演化历史使达尔文思如泉涌，他在《物种起源》一书的结尾写道：“在这个星球按照既定的引力法则继续运转的同时，无数的最美丽和最奇异的生命类型曾经并正在从如此简单的开端演化而来，从这种观点来看，生命真是极其壮丽！”

小结

1. 大多数性状演化的平均速率很低，这是因为长期的变化甚微（停滞）拉低了短期内快速演化的均值，抑或由于性状均值长期无方向性的来回波动。化石记录中性状演化的最高速率与当代种群中观察到的速率相差不多，这可以由已知过程（如突变、遗传漂变、自然选择以及物种形成）进行解释。物种形成所需要的时间可以很短，只要足以解释物种多样性增加的速率。

2. 化石记录提供了逐渐变化的实例以及被称作间断平衡的式样：从一种稳定的表型快速转换为另一稳定表型的式样。认为这种转换需要边域物种形成的假说并未被普遍接受，因为对选择的响应并不依赖物种形成。

3. 停滞可以通过以下因素进行解释：遗传约束、稳定性选择（多由于生境追踪），或因具有祖先和衍生性状状态的种群之间不断发生大规模基因流从而消除了种群间的分化。

4. 高阶元分类群不是通过显著的跳跃式突变（跃迁）一步起源的，而是通过对遗传上独立的性状的多次改变（镶嵌演化）形成的。这些性状大多通过过渡阶段逐渐演化产生，但有一些性状表现出不连续演化的式样，这是由于发生的突变具有相对较大效应。

5. 性状可能在系统发生上是保守的，这是由于在变异起源上受到了限制（遗传和发育约束）或由于系统发生生态位的保守性（导致稳定性选择）。

6. 新特征通常从开始就有利。新特征的起源通常是通过已经存在的性状进行修饰，以优化已有功能或新功能，甚至有时只是其他结构发育过程的副产品。进化上的创新性状通常在某一结构的两种或多种功能发生偶联时，或当结构发生重复并在结构和功能上发生分化时产生。

7. 复杂结构，例如眼的演化是经过非常小而都有利的多个步骤形成的。它们能与其他结构的功能进行整合，成为不可或缺的结构。

8. 按照定义，尽管新性状不是简单地对已经存在的

性状进行修饰，但至少在一些例子中，新性状的产生是由于在新环境下招募整合的已有遗传和发育通路，或对其重新组合。换言之，新性状起源的过程并非都是全新开始。

9. 一些发育过程和生物体集成过程的基本特征，如模块化，会增加可进化性（基因组产生具有适应性潜质的变异的能力）。可进化性的一些方面，如多效性式样，能通过自然选择演化形成。

10. 导致长期趋势的原因可能是个体选择、物种选择或物种搭车效应，后者指某一性状与其他影响物种形成或灭绝速率的性状在系统发生上相关联。驱动趋势指在某一谱系中，物种间某一性状的整体分布频率，随时间推移向某个相同方向偏移的过程。驱动趋势不如被动趋势那样普遍，后者指物种内（因而也是谱系的平均值）变异从某种祖先状态（位于某一边界附近，如谱系的开端接近体型的最小值）逐渐扩张的过程。

11. 可能没有任何一种特征能展现所有生物的共同趋势。一些特征（如基因组大小、结构复杂性）表现出被动趋势，自演化历史的早期以来，其最大值就在不断增大，但不同谱系间的变化可能不一致。没有明确证据表明，衡量生物适应性的标准（如物种寿命或地质时期中高阶元分类群）存在什么样的趋势。

12. 演化的某些方面是可以预测的，尤其从短期来看，很可能表现出趋同演化的情况。然而，大量证据表明长期的演化历史充满偶然性：换言之，倘若众多先前事件中的任一项发生了变化，那么特定的演化事件可能会随之发生改变，甚至可能根本不会发生。诸如人类智慧的出现这样独特的事件，很可能只是出于偶然。

13. 如果“进步”一词意味着某种目标，那么演化根本不存在进步。如果进步暗示优化或提高，我们依然无法用客观的标准来判定演化历史呈现出某种“改善”。生物性状在特定功能上的提高，也只是针对每种生物特定的生态环境而言。

重要术语

被动趋势 passive trend

宏进化 macroevolution

间断平衡 punctuated equilibrium

可进化性 evolvability

驱动趋势（= 主动趋势） driven trend（= active trend）

趋势 trend

生境选择 habitat selection

生境追踪 habitat tracking

停滞 stasis

突变论 saltation

微进化 microevolution

物种搭车 species hitchhiking

系统发生生态位保守性 phylogenetic niche conservatism

延伸阅读推荐

Tempo and Mode in Evolution (C. C. Simpson, Columbia University Press, New York, 1944) 和 *Evolution above the Species Level* (B. Rensch, Columbia University Press, New York, 1959) 是综合进化论的经典著作, 作者将宏进化现象与新达尔文主义进行了完美融合。*Punctuated Equilibrium* (Stephen Jay Gould, Harvard University Press, Cambridge, MA, 2007) 是 Stephen Jay Gould 的巨著 *The Structure of Evolutionary Theory* 中的核心篇章, 在其去世之后才发表。

J. S. Levinton 在 *Genetics, Paleontology, and Macroevolution* 一书的第二版 (Cambridge University Press, Cambridge, 2001) 中讨论了许多本章中涉及的主题, 在有争议的问题上立场坚定。D. W. McShea 在 “Possible largest-scale trends in organismal evolution: Eight ‘live hypotheses’” [*Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 293–318 (1998)] 一文中出色地介绍了当代关于演化趋势研究。C. P. Wagner 在 *Evolution Since Darwin: The First 150 Years* [M. A. Bell et al. (eds.),

Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010, 197–213] 中讨论了可进化性。

在杂志 *Evolution: Education and Outreach* 中有一期专题 (volume 1, issue 4, October 2008) 讨论眼的演化及其成因。

S. Conway Morris 在 *Inevitable Humans in a Lonely Universe* (Cambridge University Press, Cambridge, 2003) 一书中支持演化的可预测性。C. C. Simpson 在 “The nonprevalence of humanoids” [*Science* 143: 769–775 (1964)] 一文中, 关于偶然性的经典论证至今仍值得细细品味。E. Mayr 的文章 “The probability of extraterrestrial intelligent life” 重刊于 *Toward a New Philosophy of Biology* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1988) 一书的第 67–74 页。Michael Ruse 在 *Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1996) 一书中概括了研究者对进化生物学中 “进步” 概念的思考。

问题和讨论

1. 在传统认知的玄参科植物中, 金鱼草 (*Antirrhinum*) 及其近缘物种具有两侧对称的花, 起源于祖先中的辐射对称。*cycloidea* 基因上发生的一处突变使得金鱼草的花恢复了辐射对称式样。那么能否下结论说, 从辐射对称向两侧对称的演化是由这一基因的变化导致的吗? 这是否属于突变论的案例? 其他的演化历史是否有可能虽不属于突变论, 但却与这种现象相契合?

2. 姑且不论人类与黑猩猩之间的近亲关系, 以及两者间形态性状的遗传差异, 并没有文献记载人类生下的婴儿具有黑猩猩的表型。如果人类是从类猿的祖先逐渐演化形成的话, 那么你认为这种情况是否会出现, 为什么?

3. 查阅并评价关于描述翅膀是如何通过有利的过渡步骤逐步演化的文献 (见 Dudley et al. 2007)。

4. 如何验证本章中提及的对停滞进行解释的三种假说?

5. 如何分辨某种趋势是物种选择还是个体选择的结果? 如何区分某种被动趋势的成因是自然选择还是遗传漂变? 如何区别被动趋势和驱动趋势?

6. 古生物学家及一些生物学家通常根据解剖学上

的细节推测功能甚至行为。例如, 骨骼特征通常用于推断某种已灭绝哺乳动物 (如早期古人类) 是非常适于、稍微适于、还是完全不适应树栖。这种假定某种式样与其功能相辅相成 (即最优化式样) 的推测是否正确?

7. 你认为 “活化石”, 如鲎虫, 与其他物种在遗传变异的数量、性状间的遗传相关性、渠化作用或其他可能影响 “可进化性” 的特征上是否存在差异?

8. 你是否惊讶于人类基因组中基因的数目与许多其他动物中的数目差别并不显著? 为什么?

9. 当果蝇或拟南芥中的热激蛋白 hsp90 发生突变后, 该蛋白质无法行使全部功能, 导致突变个体表现出一系列形态异常。这种现象是否表明 hsp90 基因的作用是调节变异, 因而是一种可进化性的机制?

10. 请解释基因型到表型间的关系是如何演化使得遗传变异更有可能包含潜在的适应性变异。这种理论与拉马克遗传理论之间的区别是什么? 与认为自然选择具有前瞻性的观点又有什么不同之处?

演化科学、神创论和社会

在所有的科学学科中，很多问题都未能得到完美的解答，正因为如此，科学研究得以继续。在生物学中，我们同样不能假装对生命演化历史的认知已不再是沧海之一粟，或是对演化机制已有充足的了解；而且演化生物学家们关于历史和机制的细节方面持有许多不同的观点。然而，演化的历史实质——代代相传，略有改变——在一个多世纪里尚未被科学家们质疑。它是一个科学事实，正如物质的原子构造或地球围绕太阳旋转一样。

虽然如此，许多人并不接受演化理论。在美国有超过 40% 的人相信人类是直接由上帝创造的，而不是从灵长类的共同祖先以及我们与其他所有物种的更遥远的共同祖先演化而来。有这种信仰的人通常被称为神创论者 (creationist)。相比之下，大多数欧洲人并不质疑演化理论的真实性（甚至在像意大利这样有官方建立宗教的国家），并且他们会对那些关于演化的反科学观点竟然盛行在世界上科技最发达的国家感到十分诧异。然而，神创论者的呼声在西欧正在变得更加响亮，而且在土耳其伊斯兰教的神创论运动十分活跃。在西方 34 个国家中，土耳其在公众对演化理论的接受度这一项上排名最低，美国排名倒数第二。在美国，来自神创论者的压力已经大大削弱了科学教育，甚至那些支持演化理论的教师也在教学上做出妥协，或是尽量缩小牵涉范围，以避免产生纠纷 (Berkman and Plutzer 2011)。

在这一章里，我们将着眼于神创论者的信仰和他们反对演化理论的观点，我们还将回顾本书提到过的演化证据。我们也会关注人类社会的许多方面对演化科学的理解。

神创论者和其他怀疑论者

大多数不相信演化理论的人之所以拒绝演化思想，是因为他们认为演化理论与他们的宗教信仰相冲突。那些坚持宗教经典字面解释的人，许多，或者说大多数都是基督徒、穆斯林，或（少数）犹太教旨主义者。对于基督徒和犹太教旨主义者而言，演化理论与他们对《圣经》的解释相冲突，尤其是第一章《创世纪》中描述上帝在六天里如何创造天堂、陆地、植物、动物和人的内容。但是，许多西方宗教都明白这些《圣经》中的描述仅仅具有象征意义，而不是字面或科学意义上的真理。许多深受宗教影响的人们接受演化理论，并将其视为上帝借以进行创造的自然机制。一些科学家，包括一些演化领域的研究者和最富于激情的反神创论者，都同意这个观点（参见 Miller 1999, 2008）。有些宗教领袖明确表示他们接受演化理论 [参见美国国家科学教育中心的网址 www.ncseweb.org 中“演化之声” (Voices for Evolution) 栏目中这样的一系列表述]。举个例子，教皇约翰·保罗二世在 1996 年肯定了演化理论的正确性，尽管他保留了人类灵

魂是神创起源的观点。他信件文本已被重印，参见 *Quarterly Review of Biology* 72: 381-396 (1997年12月)。教皇的观点接近于所谓的神创演化论 (theistic evolution)，即认为上帝创立自然法则 (如自然选择)、并任由宇宙在没有超自然干预的情况下自由运转。

神创论者的信念相当多样 (图 23.1; Numbers 2006)。最极端的神创论者会照字面意义来阐释《圣经》里的所有叙述。其中包括相信“年轻地球”的神创论者，他们坚信特创论 (special creation)，此教义认为所有现存或灭绝的物种都被上帝独立地创造出来，并一直保持不变，而且坚信宇宙和地球都很年轻 (小于 10 000 年)，坚信一次大洪水淹没了地球，诺亚在方舟上为每一个活着的物种保留了一对生命的火种。因此他们必然否定演化，否定大部分地理和物理知识，包括辐射测量和天文学提供的宇宙有极长年龄的证据。其他一些神创论者共有许多或大多数圣经直译派的信念，包括特创论，但认为地球和宇宙是古老的。“日龄论” (day-age) 认为《创世纪》中所说造物的 6 天过程中，每一天都有数百万年那么长。还有的神创论者承认突变和自然选择的发生，甚至承认非常相似的物种可以源自同一个祖先等观点。然而，他们否认更高阶元分类群 (属、科等) 从同一祖先演化而来，他们中的大多数人极力维护上帝按照自己的形象创造了人类这一观点，这也是他们关注演化最主要的原因。

神创论者中的激进分子花很大精力致力于打压学校中的演化教学，或至少要求在教学时间上与讲授神创论平起平坐。然而在美国，法院对宪法中关于禁止国家倡议宗教的解释是，不得在公立学校传播任何明确指出生物多样性起源来自宗教的观点。因此，那些激进分子便采取一些隐蔽的手段。其中一个科学神创论 (scientific creationism)，它包括对演化理论的攻讦和所谓的科学反驳。这些争议目前并未成功，首要原因是他们没有，也不可能科学的证据。后来科学神创论被智能设计 (intelligent design, ID) 论所接替。该理论的拥护者一般不会公开地引用上帝特创的观点。他们中的一些人甚至接受演化理论中的某些方面，例如不同物种可以从同一祖先发展而来。然而，他们争辩说许多生物学现象太复杂了，以至于不可能通过自然过程发生，因此唯有存在一个智能设计者才能解释得通。他

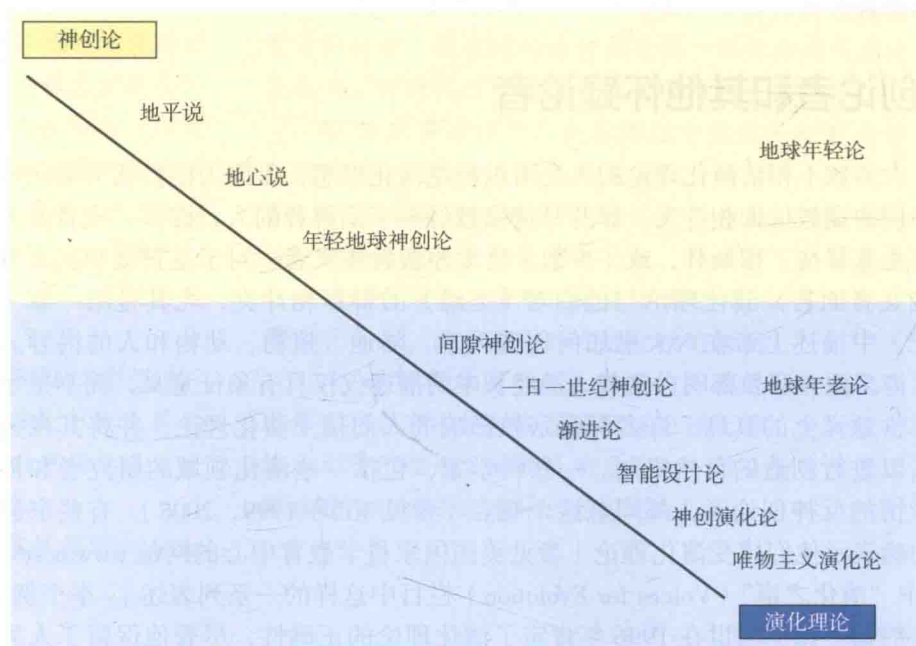


图 23.1 神创论 - 演化的渐变图。“地球年轻论”的支持者断言地球是年轻的 (仅仅数千岁)，而不是古老的 (数十亿岁)。神创论的追随者倾向于认为《圣经》字字是真理。(来自 Scott 1997)

们声称智能设计论是一个科学的，而不是宗教的概念，但他们想象中的设计者是超自然的而不是一个实体，也就是说和上帝等同，这方面的内容请参见 Pennock 2003 年对智能设计论的分析。一些智能设计论的倡导者明确宣称他们的目标远比演化生物学宽广：他们意在击败“科学唯物主义”，并让上帝创造自然和人类这一认识取代唯物主义的解释（Forrest and Gross, 2004）。这些神创论者的目标还包含地理学、物理学以及宇宙天体学（Kaiser 2007）。

一些要求公立学校给予“神创科学”（creation science）相等教学时间（与演化理论相比。——译者注）的议案已被引入一些州的立法机构，然而美国最高法院在 1987 年发现这样的法是违宪的，因为它“通过倡导超自然的存在创造了人类这一宗教信仰来支持宗教”，还因为它是为了“调整科学课程安排使之符合某一特定的宗教观点”而提出的。可想而知，一些地方和州的立法者以及学校官员运用各种托辞来让神创论进入学校的科学课程中。在最近的一个著名案例中，宾夕法尼亚州多佛（Dover）镇的学生家长对当地学校董事会官员提起诉讼，因为这些官员在科学课上宣读一项声明，告诫学生演化仅仅是理论而不是事实，并建议学生在校图书馆阅读支持智能设计论的书籍。2005 年 12 月，法官做出了一个支持这些家长、堪称范本的裁决，阐述了什么是科学，为什么智能设计论不是科学而是经勉强掩饰的宗教教义，值得大家阅读（参见 www.ncseweb.org 或 www.pamd.uscourts.gov/kitzmilller/kitzmilller_342.pdf）。

因为有了多佛的裁决，美国神创论者的策略已变为鼓励学生检验双方对“有争议的科学问题”所拥有的证据——这听起来是奇迹般地开窍了，但实际上他们只是将演化和其他诸如全球气候变暖等一两个主题视为“有争议”而单独挑出，明确暗示有关这些主题的科学理论尤其值得怀疑。要知道，演化的基本原理在科学界是没有争议的。然而，打着支持所谓“批判性分析”和“学术自由”的幌子而质疑这些科学主题的提案每年都会被提交到一些州的立法机构（Branch et al. 2010）。

科学、信仰与教育

科学的本质

那些反对在科学课程中引入任何形式的神创论的人并不是反对言论自由，也没有试图消灭宗教信仰。他们只是认为，尽管在诸如历史、文学、当代社会这类课程中讲授神创故事也许是可以接受的，但这些信仰并非合理的科学假设，因此它们在科学课程中没有立足之地。不幸的是，即使学习过科学课程，大多数人仍然对何谓科学，以及科学如何运作知之甚少——而对此问题的理解在演化理论与神创论的争论中至关重要。与公众对演化理论的接受相比，这场辩论具有更重大的意义：它本质上关乎对科学和理性的接受与利用。

与大众的观点相反，科学并非对事实的收集，而是获得对自然现象理解的过程。这一过程大致由提出假设、用观察或实验证据对其进行验证组成。尽管有“证明”假设这样不严谨的说法，大多数科学家仍认同目前那些能被数据很好解释的假设只是暂时被接受。这意味着只要有新的证据，或一个未曾设想过的更好的假设得以提出，先前的假设就可以被改变、拓展或推翻。有时，一个完全不同的“范例”的确取代了旧的假设。例如，板块学说在 20 世纪 50 年代使地质学发生了革命性的改变，它取代了大陆板块固定不动的观念。更多的时候，旧假设随

时间的推移不断得到修订或发展。例如开创了现代遗传学的孟德尔分离和自由组合定律，在人们发现了诸如连锁与减数分裂驱动等现象后就被修订了，但孟德尔遗传基于“粒子”（基因）的原理至今仍是正确的。

这一过程反映了科学最重要也是最有价值的特征之一：即使科学家作为个体也许会执著地坚持某个假设，但科学家们作为整体却不会执著地支持任何信仰，并且当令人信服的相反证据出现时，他们将不再保持原有的信念。只要证据确凿，他们必须，而且确实会去改变自己的想法。的确，科学很大的一部分是在已建立的体系中寻找瑕疵，这方面的成功将极大地提升科学家的声誉，甚至高于指出一个重要经典假设的不完善或谬误。因此，科学作为一个社会进程是暂时性的；它质疑信仰和权威；它不断用证据检验自己的观点。事实上科学的主张是一个自然选择的结果：不同的观点以及科学家们的相互竞争使一个科学领域的观点在其阐释内容和力度方面不断得以增强（Hull 1988）。数量可观的科学研究致力于想方设法提防那些可能因信息被曲解而支持错误假设的做法，致力于建立更好的针对错误的防范措施。从本书中的诸多例子可见一斑，如第2章37—38页和第7章159—160页。科学与神创论在这一方面是不一样的，后者不以证据检验它的主张，不允许证据动摇它对特定信仰的先验信奉，且不会发展其解释自然世界的能力。不顾理性与证据而毫不动摇的信念，即信仰，或许在宗教的框架下被认为是一种美德，但这却恰好与科学实践相对立。

拥有各种伪装的神创论如何为科学理解一些自然现象而做贡献呢？设想一位“智能设计论”的拥护者宣称，与单细胞有机体相比，多细胞有机体是如此复杂，以至于它们的起源一定受到了智能设计者的干预。除非这些拥护者提出地球之外的生物对此负责（这仅仅使该问题后退一步），那么智能设计者一定是超自然的而非物质的存在。那么这个设计者是什么？它怎样使有机体获得了新的特征？花了多长时间？以及为什么要这样做？自然科学至少能够想出回答这些问题的方法。例如，我们可以寻找系统发生中的过渡类型、分析编码不同特征的基因序列的差异、寻找化石、做关于多细胞生物体选择优势的实验（相关实验见第22章596页）。但是“智能设计”假说并无研究设想，若遵循它的足迹，科学将被终结。

科学研究要求我们有基于实验或观察数据来检验假设的方法。至少从原则上说，科学假设最重要的特征就是它们可以被检验。有时我们可以通过直接观察来检验一个假设，但更多的时候我们并不能直接看到其自然过程或原因。例如，电子、原子、氢键、分子和基因不能被直接看见，并且我们不能看到DNA复制过程中发生的突变，其实我们也看不到DNA复制本身。我们是通过将观察和实验得到的结果与对多种假设所作的预期进行比较，从而推断出这些过程。为了做出这些推断，我们必须假定这些过程遵守自然法则（natural law）：某种特定式样的事件在某种特定条件下总会发生。这就是说，科学依赖于自然现象的一致性，或可预测性（至少从统计学上而言），正如物理和化学定律所例证的那样。因为超自然事物不符合或违反了自然规律，所以科学对它们不能做任何推断。

正如宗教不能提供关于自然现象的科学的、机械论方面的解释，科学也不能回答任何与自然现象无关的问题，理解这一点很重要；科学不能告诉我们什么是美，什么是丑，什么是好，什么是坏，什么是道德的，什么是不道德的。它不能告诉我们生命的意义是什么，也不能告诉我们超自然事物是否存在（参见Gould 1999；Pigliucci 2002）。另一方面，宗教对上述问题提供不了任何毫无争议的答案，拥有不同宗教信仰的人在这些问题上也确实存在分歧（Coyne 2009b，

2012)。而且自柏拉图时代起，与宗教一样，哲学也提出过这些问题。

科学家可以检验并证伪许多神创论者的特定主张，譬如席卷全球的大洪水的发生，以及地球和所有有机体存在的历史不超过10 000年；但是科学家们不能检验上帝存在或上帝创造过任何事物的假设，因为我们不知道这些假设恒定的式样如何。试着想想看，是否能得到一个完全排除了这些超自然因素的观察结果？因此，科学家们必须持有一种立场，即我们希望对自然界任何事物所作的解释都是自然因素造成的。这并非一定要信奉形而上学的自然主义（metaphysical naturalism，即假定任何事物确实存在自然而非超自然的原因），但它是方法论的自然主义（methodological naturalism，即当我们寻求科学解答时只考虑自然因素的行事准则）的追求。诚然，一些科学家坚持认为，同时接受科学和宗教主张的态度是认知上的不一致，是关于何时需要证据，何时不需要证据的一种武断决定（Coyne 2009b；Dawkins 2009b）。

演化是理论，也是事实

我们一直在使用“假说”“理论”和“事实”这几个词，我们必须理解它们的含义。假说（hypothesis）是命题、推测。1944年以前，遗传物质是DNA只是一个几乎没有什么证据支持的、貌似可信的假说。1944年以后，由于证据不断增加，这个假说的真实性也不断增强。现在我们认为它是事实（fact）。科学中的许多事实不过是假说，但它们被证据支持得如此之好以至于我们很放心地认为它们是真实的。用一个法庭的类比，它们已“被证实”的程度超越了合理质疑的范围；不是任何可能想到的质疑，而是合理质疑。“事实”这个词也被用于表示一个简单的观察数据，比如你头发的颜色——我们接受它是真实的，尽管我们可能就感知的可靠性、颜色的定义、测量的精确度等问题存在长久的争论。

科学中所谓的理论（theory）并不是指一个不被支持的推测或假说（该词的流行用法），而是指一个包含各种观点、假说并把它们整合到一个一致的框架中的宏大概念，就像我们在第1章中看到的那样。因此，原子理论、量子理论和板块构造理论并不仅仅是推测或观点，而是被强有力证据支持的、可以解释一系列现象的观点。生物学中的理论很少，在它们之中，演化理论当然是最重要的。

所以演化究竟是一个理论还是一个事实？根据上述界定，演化是一个科学事实。这就是说，“所有物种都来源于共同的祖先，并在此过程中产生改变”是一个假说，而在过去的150年间，这一假说被非常多的证据所支持，并非常成功地抵御了所有的挑战，于是它成为了一个事实。但是演化的历史由演化理论所阐释，而演化理论的主体（关于突变、选择、遗传漂变、发育制约等的陈述）共同解释了生物体所经历的各种改变。

由于神创论者对现存生物的多样性和特征的解释不能被科学手段所评估，因此它不应在科学课堂上被给予“同等时间”。其他不科学或明显错误的假说也是如此。化学老师不讲也不应该讲授炼金术，这是一个古老的观念，即一种元素，如铅，可以通过魔力转化为另一种元素，如金；地球科学课程甚至不应该提及地球是平坦的这一假设；历史学和心理学教师不应该考虑历史事件与个人特性的占星学解释——尽管有人相信所有这些伪科学的观念。民主的理想并不能延伸到观点上——有些观点本身就是错误的；并且作为一个纯粹的实际问题，我们有这样的认识是很必要的。在日常生活中，我们提出并依赖于自然的而非超自然的解释。与1692年因巫术将人判刑的马萨诸塞州塞勒姆清教徒不一样，我们现在已

不再真正相信女巫的咒语可以害人、人可以被恶魔支配这样的观点。倘若一个罪犯因宣称“恶魔逼我做了这件事”而成功地避免了定罪，我们会感到非常震惊。即使是那些最虔诚的相信上帝护佑他们的人在机翼发生故障的时候也会恐慌。我们依赖于科学的解释，我们知道科学已经证明了它的能力——因为它行之有效。

否认科学而相信意识形态的教条、民间迷信或宗教信仰可能导致悲剧的后果。几年前，新闻报道讲述了一对美国夫妇因虐待儿童而被拘捕。他们因相信“信念治愈”而拒绝药物治疗，最终导致了两个孩子的死亡。据估计，如果不是南非前总统否认 HIV 引发艾滋病，以及他任命了一位持类似观点，并将大蒜、柠檬汁和甜菜根作为治疗处方的卫生部长，南非政府本可以避免 330 000 个感染艾滋病的成年人和 35 000 个婴儿感染者的过早死亡（2008 年 11 月 26 日《纽约时报》）。忽视或扭曲科学基本原理的危险在 20 世纪 30 年代至 60 年代斯大林时期的苏联演变成悲剧，那时达尔文主义和孟德尔遗传理论被视为危险的西方意识形态。特罗菲姆·李森科（Trofim Lysenko），一个没有受过科学训练的农学家，通过宣称遗传学是资本主义和资产阶级对国家的威胁而获得了斯大林的好感；他还领导了一场导致遗传学家被迫害监禁、遗传学研究和培训被终止的运动。在排斥孟德尔-达尔文理论的适应观点的同时，李森科宣扬一种拉马克学说的观点，即将农作物置于某种环境因子之下，比如低温，能导致其后代中可遗传的适应性改变。李森科完全改变了苏联的农业实践，并给苏联的农业生产和苏联人民带来了一场灾难（Soyfer 1994）。科学是迄今为止理解自然和物质世界最可靠的基础，排斥或在意识形态上控制科学，是一件对社会福祉非常危险的事。

演化的证据

演化的证据贯穿在先前各章中。已呈现的研究实例仅代表了各种特定证据线索中可被引证的很小一部分。在本节，我们将简要回顾演化证据的来源，并参考先前章节例证加以详细说明。

化石记录

地质学家都明白，化石证据是极不完整的（参见第 4 章）。因此，我们所假定的许多高阶元分类群起源时的过渡类群迄今未被发现。但是，许多神创论支持者宣称的化石证据没有提供任何中间形态是完全不对的。无论在低或高分类学层次上都有许多这种过渡类型的例子；第 4 章中提供了几个四足脊椎动物各纲演化的例子。人们还在不断发现一些中间类群：就在过去几年中，包括带羽毛的恐龙在内的几件中国化石大大扩充了关于鸟类起源的记录，而提塔利克鱼（*Tiktaalik*）的发现扩展了我们对四足动物起源的认识（参见第 4 章）。此外，化石记录记载了特征演化的两个重要方面：镶嵌式演化，例如哺乳动物演化过程中不同特征或多或少的独立演化，以及个体特征的渐变，如类人猿（hominin）的脑容量和其他特征。

许多化石中的发现与基于系统发生或其他证据的预测相吻合。例如，最早的蚂蚁化石拥有昆虫学家们所预测的黄蜂状的特征；若鸟类是由恐龙演化而来是一个共识的话，带羽毛恐龙的发现也在预料之中。同样，对现存生物的系统发生分析暗示了一系列分支事件，以及一系列与那些分支相关的独特性状的起源。化石

记录往往与预测的演化顺序相符（正如我们在第4章和第5章中看到的）：例如，化石记录中原核生物先于真核生物，无翅昆虫先于有翅昆虫，鱼类先于四足动物，两栖类先于羊膜卵动物，藻类先于维管植物，蕨类和裸子植物先于有花植物。

系统发生和比较研究

即便我们没有化石记录，许多其他类型的信息仍可以为演化提供无可争议的证据。例如，分子系统发生研究结果支持许多早已被形态学数据所提示的亲缘关系（参见第2章）。这两套数据完全独立，分子系统发生往往基于无生物学功能的序列（但现在已包括很多有功能的序列。——译者注），因此它们的一致性证明了这些关系的真实性是可信的：构成单系类群的多个谱系确实起源于共同祖先。

最大的单系类群包含了所有生物。尽管达尔文考虑到生命可能起源于几个原始祖先，但我们现在对所有生物来源于同一祖先的说法充满信心，这是由于它们共享了许多特征。这些特征包括遗传密码中的绝大多数密码子、核酸复制所需装置的结构、转录和翻译的机制、蛋白质仅由左旋（L-构型）氨基酸组成，以及基础生物化学中的许多方面。许多基因在生物体中普遍存在，包括生物界的三大“帝国”（细菌、古细菌和真核生物，参见第4章和第20章）；而且这些基因已被成功地应用于推断生命之树的最深层的分支。

分类学家已经指出亲缘关系相近物种间的不同往往形成一个渐进系列，它们之间中间类型的差异呈由小到大的阶梯式样（参见第3章）。这样的中间类型往往使建立界限分明的科或更高阶元的分类群变得很困难，因此分类在某种程度上往往成为一种武断的选择：即要么将一些分类群“拆分”为很多物种，要么把它们“聚合”成少数几个物种。系统分类学研究已论证了共同起源，即同源性的特征在分类群间可能存在很大的差异——最常见的例子是四足脊椎动物极端不同的四肢形态。结构上的同源性在早期发育阶段比成体生物更明显。现代发育生物学研究表明同源异形（Hox）基因与其他发育机制共同存在于不同的动物门类中，这些动物门由十亿年前或更早的共同祖先分化而来（参见第21章）。

基因和基因组

分子生物学与遗传学的革命正在以前所未有的规模获取关于演化的数据。这些数据越来越多地表明所有现存生物存在异乎寻常的共性。而由于这一共性的存在，人们可以通过对不同物种和模式物种的对比来研究基因和基因组的结构与功能。确实，正因为有这样的共同起源，我们才有理由认为人体生物化学、生理学、大脑功能，以及基因组功能可以通过研究酵母、果蝇、大鼠或猴子来解析（图23.2）。

分子层面的研究显示，大多数生物的基因组拥有相似的元件，例如相当大量的假基因和卫星DNA，以及过量的“自私的”转座因子，它们总体而言对生物体没有什么好处。这些特征以及其他特征在演化理论下是可以理解的，但却很难用一位智慧而全能的设计者来解释（Avisé 2010）。分子演化分析已经表明新基因是如何通过诸如不等交换和重复基因的分化等过程产生的（参见第20章）。一些DNA多态性是物种间共有的，举例来讲，将一些人的某些主要组织相容性基因序

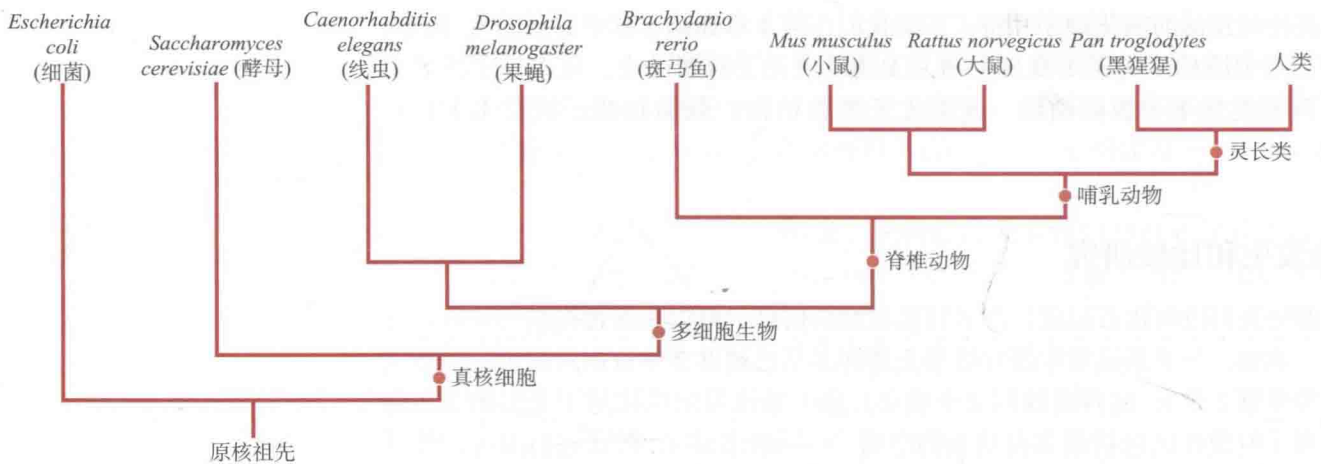


图 23.2 只有共同祖先理论才能解释美国国立卫生研究院为什么应该支持从细菌到黑猩猩的基础生物学研究。基于这一理论，这些研究将对认识人类健康和疾病有所贡献。

列与黑猩猩的序列相比，其差异要小于人与人之间的差异（见图 12.32B）。你还能拿出比这更令人震撼的有关共同祖先的证据吗？

在其他众多证实了演化的真实性的分子研究方法中，我们再考虑一例：分子钟。尽管它们离绝对精准相差甚远，但从生物地理学或化石记录等其他证据（参见第 2 章和第 4 章）中判断，物种间 DNA 序列差异与其从共同祖先分化出来的时间大致相关。序列上的差异与相关生物表型上的差异并非直接相关，而表型的差异本身与相关物种从共同祖先分化出来的时间相关性更小；除演化理论外没有其他理论可以解释这种物种间 DNA 差异的式样。

生物地理学

在第 6 章中我们提到，生物的地理分布为达尔文提供了大量关于演化的证据，并且迄今也是如此。例如，许多分类群的分布与地质事件相关，这些事件包括大陆板块的移动、板块间联系的建成与瓦解。我们发现夏威夷群岛上物种的系统发生关系与当地岛屿形成的顺序相匹配。我们还发现世界上不同地区多样的生态位并不由相同的分类群所占据，而是由分别经历了独立的适应辐射的不同单系类群所占据（例如大安的列斯群岛上的变色龙）。如同达尔文一样，我们发现一个诸如岛屿的孤立区域并未被所有可能繁荣于此的生物种类所占领，而人们可能觉得一位深思熟虑的设计者会将所有合适的物种都安排于此。与之相反，整个类群通常会缺失，而人为引入的物种往往成为优势物种。

设计论论点的缺陷

由于上帝不能被直接认知，像 Thomas Aquinas 这样的神学家长久以来企图通过上帝的作品来推断他的特性。例如，神学家们声称，诸如可预测的天体运动这样的宇宙秩序，暗示了上帝是有条理且理性的，并按计划进行创造。从生物拥有所有其生存必需的特征来说，可以类似地推测上帝是一位理性的、智慧的设计者，除此之外他还是仁慈的：他不仅赐予生物以生命，还为它们配备了所需的一切。一个如此仁慈的上帝不可能创造一个不完美的世界，因此，正如哲学家莱布尼茨（Leibniz）所言，这一定是“所有可能的世界中最好的”；而伏尔泰在其伟大的讽刺作品《老实人》中毫不留情地嘲笑了这个说法。事实上，生物体的适

应性设计长期以来一直被引用为一个智能设计者存在的证据。这是 William Paley (1831) 著名例子的要旨：正如钟表明显的设计成分暗示了一个钟表制造者的存在，生物体中明显的设计成分则暗示了一个生命设计者的存在。这个“源于设计的论据”已经被更新为神创论的“智能设计”版本，而且它显然是人们最常给出的信奉上帝的理由 (Pigliucci 2002)。

当然，达尔文通过提供了一个自然的设计机制——自然选择，将上述特别神学式的论断投进了废纸堆中。此外，达尔文和后来的演化生物学家已经描述了数不胜数的生物学现象，这些现象与仁慈且智慧的设计毫不相关。正如伏尔泰在《老实人》中所示，残酷的行为和灾难使得这是“所有可能的世界中最好的”这一说法成为了笑柄，生物学亦已表明生物体具有仅可用历史的偶然因素解释的不完美和反常之处，也有只能是被自然选择所造就才显得合理的特征。假使“好的设计”是一位仁慈而万能的设计者存在的证据，那么“不好的设计”是否可以成为一位无情、不够称职或残疾的设计者存在的证据？

只有演化历史可以解释退化的器官——曾经有功能的特征的残留，比如鲸类那小而无用的骨盆骨和股骨，一些无飞行能力的甲虫在愈合的鞘翅下的残翅，以及植物从祖先两性花状态演化为单性花中无功能的雄蕊或雌蕊。类似地，只有历史可以解释为什么基因组充斥着“化石”基因：已经丧失功能的假基因。只有历史的偶然性才能解释一些有些随意的适应特质。例如，鉴于变温（“冷血”）四足动物有两个体动脉弓，“温血”的恒温动物仅有一个。这一差别或许是适应性的，但有任何历史偶然性以外的原因可以解释为什么鸟类保留了右侧动脉弓而哺乳类保留了左侧动脉弓吗？

因为现有特征由先前存在的特征演化而来，还常常经历功能的改变，许多特征是很糟糕的，正如有些人要忍受腰背酸痛或智齿疼痛。自从四足动物五趾型四肢的发育被渠限化后，即便更多的手指或脚趾更实用，四足动物也不能演化出多于五个：大熊猫和鼯鼠的多余“拇指”并不是一个真正的手指，它没有关节，因而缺乏真正手指的灵活性（见图 22.10）。类似地，如果动物可以自己合成食物会活得更好——珊瑚可以通过庇护与其共生的藻类这样做，但是没有动物可以进行光合作用。很遗憾的是，人类也不能像蜥蜴一样重生断肢或断指。

如果一位设计者想让物种具备在变化的环境中生存下来的能力，发明一个拉马克式的机制或许是有道理的，这样会产生遗传上的改变来应答一些生理需求。与之相反，适应是两个过程的组合，其一是随机的过程（突变），此过程不保证能产生所需的变异，正如很多时候所发生的那样；其二是看似很浪费和残酷的过程，即在自然选择中大量的生物个体无法生存或繁殖。想象一个比镰状细胞贫血更加残酷的自然选择的例子并非易事：该例中，部分人群得以免受疟疾之苦，却以无数他人的生命为代价。后者具有一对纯合等位基因，使他们比杂合等位基因携带者更易感染疟原虫（导致疟疾），而得了疟疾会有生命危险（参见第 12 章）。的确，当达尔文最初提出他关于演化原因的理论时，很多人不愿接受，就是因为该理论细想起来让人非常不愉快，甚至使人毛骨悚然。并且，毫无疑问，这一过程往往不会保护面临变化挑战的物种：超过百分之九十九曾经在地球上生活的物种已经灭绝了。那些物种是一位不称职的设计者的产品吗？或者他无法预见物种必须去适应变化的环境？

许多物种因竞争、掠杀、寄生而灭绝。这其中一些物种之间的关系太过令人震惊以至于达尔文动容地写道：“面对笨拙的、浪费的、粗鲁的、低级的和极端残酷的大自然杰作，魔鬼的牧师将会写出一本怎样的书啊！”达尔文知道蛆虫通

过绵羊的鼻腔通道钻进它们的大脑；消耗尽了宿主内脏的黄蜂幼虫像电影《异形》中的怪物那样从毛虫的身体中钻出。寄生生物的生活史，无论是寄生蜂还是人类免疫缺陷病毒（HIV），都与我们观念里那个睿智而和蔼的设计者不符，但它们却很容易用自然选择来解释（参见第 19 章）。

迄今为止没有人证明在任何物种中存在仅利于其他物种，或者仅仅增进所谓自然平衡的特征——这是因为，正如达尔文发现的那样，“这样的特征在自然选择的过程中不会产生。”因为自然选择仅由有差别的繁殖成功率组成，它导致了“自私的”基因和基因型，其中一些是智能设计论无法解释的（参见第 16 章）。我们已经知道基因组充斥着诸如转座因子这样的序列，它们增加自身数量，但并不有利于生物体。我们已经在很多植物中发现了导致雄性不育的母系遗传的胞质基因，以及演化出可以克服这种效应而恢复雄性可育性的核基因。基因组中这种基因间的冲突十分普遍。它们可以被智能设计论所预测吗？类似地，没有设计理论可以预测或解释我们归因于性选择的那些特征，例如雄性从雌性生殖道中去除其他雄性的精子，或者那些提高雄性繁殖成功率但缩短其配偶寿命的化学物质。我们亦不能合理说明为什么一位仁慈的设计者要塑造出另外一些可由自然选择解释的自私行为，例如同类相食、兄弟姐妹自相残杀和杀婴。

已观察到的演化及其机制

任何人都可以观察到侵蚀，地质学家可以测量到大陆板块大约以每年最多 10 cm 的速度移动。没有地质学家质疑正是这些机制在千百万年间塑造了科罗拉多大峡谷，并将南美洲与非洲大陆分开；尽管若以人类一生的时间为尺度来衡量这个过程的话，它仅仅完成了十分细微的变化。类似地，生物学家并不期待在以人类发展史为尺度这样短暂的时间内看到任何诸如哺乳动物起源这样的事件，但他们已记录下产生这样巨大改变的过程，只要有足够的时间，改变就会发生。

演化需要遗传变异，这由突变产生。通过数十年来对起初为纯合的实验种群的遗传学研究，我们知道突变对所有表型特征都有着从十分细微到巨大的影响（参见第 8 章）。这些突变仿佛永无止境地提供新的变异。而这种变异已在数千年间被人类用来培育驯化植物和动物品系；而品系之间形态上的差异甚至大于它们所属科属不同物种之间的差异。在实验室中对微生物种群的研究发现，它们产生了新的有利突变并导致了对温度变化、毒素或其他环境胁迫的迅速适应。实验室研究所发现的分子水平的突变，在自然种群同样存在，并可依据它们区分不同的物种。没有遗传学家或分子生物学家会质疑自然突变过程导致了物种间基因和基因组的差异，这一点，现在已基本上达成了共识。

我们也知道大多数自然种群携带着大量的遗传变异，这些遗传变异可以对人工选择和自然选择产生迅速的响应（参见第 9、11 和 12 章）；我们已有充分的证据表明，一些新近建成的种群中等位基因频率的差异归因于遗传漂变（参见第 10 章）。演化生物学家已经记录了成百上千个关于自然选择作用于遗传和表型变异的例子（参见第 12 章和第 13 章）。他们也描述了成百上千个种群在定向选择作用下适应新环境因子的例子，从对杀虫剂、除草剂的适应到抗生素抗性的演化以及不同食性的演化（参见第 13 章）。

物种形成通常需要很长的一段时间，然而一些成种过程也可以被观察到。用于实验的种群中演化出了很强的生殖隔离；人们已经可以通过将疑似亲本进行杂

交并选择目标物种的特殊性状而“重新创造”明显起源于多倍化和杂交的植物物种。

总而言之，演化的主要原因已为人所知并有很多记录。长期演化的两个主要过程，谱系内演化（anagenesis）（谱系内的特征改变）和支序发生（cladogenesis）（两个或多个谱系从同一祖先起源），已被所有可能来源的证据充分支持，包括从分子生物学到古生物学的证据。在过去的一个世纪中，我们真切地认识了先前未知的演化过程：比如说，我们现在知道，一些物种可能起源于杂交，一些DNA序列可以移动并造成其他基因的突变。但是还从未有过科学的观察结果真正危及诸如自然选择等演化基本机制的真实性，或者演化的基本历史式样的真实性，如特征的转换和所有已知生命形式起源于共同祖先。将如此大量的证据与超自然创造或智能设计论的证据相比较：没有任何相似的证据支持后两者。

对神创论者论点的反驳

神创论者将多种多样的生物及其特征的存在归因于奇迹：直接的超自然干预。正如我们所知，预测奇迹或就超自然过程做实验都是不可能的，所以神创论者不做独创性的研究来支持他们的理论。因此，“神创科学”并没有提供神创的正面证据，而是完全由阐述演化科学的错误或不足的尝试所组成，试图以此说明生物学现象一定被默认为是智能设计的产物。以下列出了一些最常见的神创论观点，并给出了简要的反驳。

1. 演化不属于科学领域，因为它不能被观察到。

正如本章前面部分所述，演化中的变化确实已经被观测到。无论如何，大部分科学并不依赖于直接观察，而是通过观察假说所预测的应该被观察到的现象来检验假说。科学不要求对假定的过程或实体进行观察，而且物理、化学和细胞生物学中大部分最基础的过程和物质是看不到或观察不到的。

2. 演化不能被证明。

科学中没有任何曾被绝对证明的事物。“事实”是我们高度信任的假说，因为有大量证据支持它，并且缺乏与之相矛盾的证据。来源于生物学和古生物学的各个领域的大量证据支持演化，并且不存在与它相矛盾的证据。

3. 演化不是科学假说，因为它不可被检验；即没有可能的观察来反驳它。

许多能想象到的观察结果可以反驳或强烈质疑演化，例如只要在无可争议的前寒武纪岩石中发现无可争议的哺乳类化石。反之，自然界任何令人迷惑的古怪之处都可以被归因于超自然智慧那难以理解的意志和无穷力量，所以神创论才是不可检验的。

4. 包括生物适应所呈现的秩序在内的宇宙的秩序，是智能设计的证据。

自然界的秩序，比如晶体结构，是因自然因素产生的而非智能设计的证据。正如在许多实验种群和自然种群中观察到的那样，生物体结构及其功能的协调所展示出的秩序是自然选择作用于遗传变异的结果；我们在本书已给出了大量的例子。达尔文的领悟——一个随机过程（遗传变异的发生）与一个非随机过程（自然选择）的结合导致适应——为生命世界所谓的设计和目的提供了一个自然的解释，这使得超自然解释显得不必要且过时了。

5. 越来越复杂的演化特征违背热力学第二定律，即熵（无序）增原理。

这是对物理学中最重要的规律之一的普遍曲解。热力学第二定律仅对封闭体系成立，例如作为整体的宇宙。由于能量的流入，有序度和复杂度可以在局部开

放系统中增加。这在生物个体的发育中是显而易见的，驱动生物化学反应的能量最终来源于太阳。

6. 即便是最简单的生命从非生命物质中诞生也几乎是不可能的。随机合成一段仅有 100 个碱基长度的有功能核酸序列的概率是 $1/4^{100}$ ，这是一个非常小的数字。科学家们从未用非生命物质合成过生命。

确实，一个由核酸和复制酶构成的可完全自我更新的系统到目前为止还没有在实验室中由简单有机成分合成出来，但是科学发展的历史表明，断言科学在数十年内没有做成的事就是不可完成的是愚蠢而傲慢的。话又说回来，即便由于人类的局限性而使得我们的这种努力永远都不会成功，就可以来要求我们祈求于超自然力量吗？生命起源中至关重要的步骤，例如嘌呤、嘧啶、氨基酸和可自我复制的短 RNA 的非生物合成都已经在实验室中被证实了（参见第 5 章）。没有理由认定第一个可自我复制或编码多肽的核酸必须拥有任何特定的序列。如果存在许多拥有上述特征的序列，它们形成的可能性就急剧增加了。此外，生命的起源与生命在起源后的修饰及多样化是完全不同的问题。理解和记录生命不同形式从其共同祖先开始的演化过程不需要我们知道任何与生命起源有关的事情。

7. 突变是有害的，它不会导致复杂的新适应性性状。

大多数突变确实是有害的，并且它们被自然选择所清除。然而，一些突变是有益的，如同很多实验所证明的那样（参见第 8 和第 13 章）。复杂的适应通常不是源自单个突变的，而基于多个突变的组合，自然选择导致它们的频率共同增加或相继增加。

8. 自然选择仅仅消除不适合的突变，而不创造新的特征。

在大多数情况下，“新的”特征由先前存在的特征衍生而来，它们在大小、形状、发育时间或组合上发生了改变（参见第 20 章）。在分子水平也一样，自然选择通过提高几个或多个基因位点上的等位基因频率来“创造”这样的改变；起初由于等位基因较少而没有什么效应，随着位点的不断增加，最后多个位点等位基因组合的效应就可能显现。对实验室种群和自然种群的观察与实验都展示了自然选择的功效。

9. 偶然性不能产生复杂的结构。

这是对的，但是自然选择是一个确定的而非随机的过程。就我们所知，演化中的随机过程——突变和遗传漂变——并不导致复杂性的演化。确实，当自然选择压力变得松弛，例如穴居动物的眼睛这样的复杂结构会逐渐退化。这其中的部分原因是遗传漂变导致的中性突变被固定了下来。

10. 诸如翅膀、眼和生物化学通路这样的复杂适应不可能是逐步演化来的，因为最初阶段不是适应性的。这种适应的整体复杂度是必需的，而它是不能仅由一步演化就产生的。

这是《物种起源》所遇到的最初的反对意见之一，它被智能设计的支持者命名为“不可分割的复杂性”。我们的回答分为两部分。第一，许多这样的复杂结构，比如血红蛋白和眼，在不同生物体中的确显现出复杂度逐渐增加的不同阶段（参见第 3, 4, 5 和 22 章）。“半只眼”——可以判别明暗但不能形成聚焦图像的眼——确实比没有眼好得多（参见图 22.13）。第二，很多结构被改变后有了新的功能，但继续精细地改动后便行使不同的功能了。我们今天所看到的适应的“最终版本”也许确实需要许多组分的精确协调来完成它目前的功能，但是在较早阶段，行使不同的或要求不那么高的功能，并且运行得比较低效，也算是比祖先特征前进一大步了。哺乳类头骨和颞的演化（参见第 4 章）就是一个很好的例子。

11. 如果一个变化的结构，比如长颈鹿的长脖子，是有利的，为什么不是所有的物种都拥有这一结构？

这个幼稚的问题忽视了不同物种和种群生活在不同生态位和不同环境中的事实，在不同生境中那些不同的特征都是适应的。这个准则适用于包括“智慧”在内的所有特征。

12. 如果发生了渐变演化，物种之间就不会存在较大的表型差异，分类也就不可能的了。

许多不同的生物都有中间类型将其相连，在这种情形下，把它们向更高阶元分类群归类确实有些武断（参见第3章）。在其他情况下，类群之间存在明显差距是由于中间类型灭绝了。此外，尽管很多演化过程是渐变的，一些对表型有巨大而不连续的影响的有利突变也会发挥作用。演化是否完全是渐变式的是一个经验性的问题，而非理论上的必然。

13. 化石记录中没有任何代表了主要新生命形式起源的过渡类型。

这个常见的论断是完全错误的，因为存在很多上述的中间类型。第4章给出了一些例子，它们来自脊椎动物类群，因为这些类群比很多其他类群更为人们所熟知。

14. 化石记录不能客观代表时间顺序，因为岩层是依据它们所含的化石而排序的，并根据演化确实发生了的假说再将其归于不同的时代。

即使在《物种起源》出版之前，不相信演化的地质学家也能确定不同时期的典型化石的时间顺序，并且已经命名了大部分地质时期。从那以后，同位素测年和其他方法被用来测定地层的绝对年代。

15. 残留结构并非退化的，而是有功能的。

根据神创论思想，一位智慧的创造者一定对他的杰作中的每一个元素有一个目的或者设计。所以生物体的所有特征都一定是有功能的。因此，神创论者将适应视为对他们立场的支持。然而，如果演化是事实，那么那些无功能的、不完美的，甚至是不利于适应的结构都在我们预期内，特别是当生物体所处环境或生活方式的变化使它们变得不必要或有害时。如前文所提及，生物在形态和分子水平上的很多特征很可能没有任何功能。

16. 演化的经典例证是虚假的。

一些神创论者指控一些几乎在所有教科书中被引用的最广为人知的演化研究是有缺陷的，而且演化生物学家一直不诚实地维护这些被信以为真的谎言。例如，对桦尺蠖蛾工业黑化进行了经典研究的 H. B. D. Kettlewell，被指控伪造了关于捕食性鸟类的自然选择作用的证据，因为他把桦尺蠖蛾钉在非自然的栖息场所（树干）。Kettlewell 的结论已经被后续研究强有力地支持了（参见第12章）。然而，让我们想一下它和其他经常被引用的研究确实有瑕疵会怎样。首先，这并不意味着教科书作者和其他当代生物学家故意维护谎言；他们或许仅仅是没有去看或分析原始的研究，而只是将它们从其他书籍和“二手”资料借来，因为任何一位教科书作者都不能去深度阅读每一个所用到的研究结果。无论如何，并没有理由怀疑科学家不诚实。其次，Kettlewell 的研究是否存在缺陷与所涉及的基本主张的正确性无关。自然选择和快速的演化变化已经在众多物种中被证实了，以至于即使桦尺蠖蛾的故事是假的，演化的这些原则也是不可撼动的。

当然，引用这些假想有缺陷或虚假的例子神创论者明白演化生物学的力量并不完全依靠这些研究。毕竟大多数神创论者接受自然选择和“微进化”，比如桦尺蠖蛾颜色的改变。然而，这些攻击使他们的读者怀疑演化科学家的诚实并且

证实他们对演化的质疑是合理的。不过要记住，即使科学家个人比较笨（个别人如此）或不诚实（几乎没有人如此），科学的进步也会揭露谬误并坚定我们对其主要论断的信心。

17. 演化生物学家之间的意见分歧表明达尔文是错的。

科学家之间具有不同意见存在于任何研究领域，实际上它们是科学进步的“燃料”。它们激励着人们继续研究并因此成为活力的标志。神创论者误解或错误解释了演化生物学家们所争论的问题：（a）化石记录展示了剧烈的变化而非渐变（间断平衡）；（b）物种的很多特征可能没有适应意义；（c）演化可能包括具有巨大效果的突变和具有微小效果的突变；（d）自然选择不能解释生命历史中的某些重大事件和趋势。事实上，持这些观点的演化生物学家中没有人否认作用于随机突变的自然选择导致了适应特性的演化这一核心观点。所有这些争论来源于对影响演化的因子的相对频率和相对重要性的不同看法：强效突变对微效突变，遗传漂变对自然选择，个体选择对物种选择，适应对制约，如此种种（参见第 11、21 和 22 章）。这些关于不同过程的相对重要性的争论丝毫没有削弱那些证明演化事实证据的力度——这个事实就是源于共同祖先的生物特征在世代之间代代相传并不断改变。在这一点上，演化生物学家之间没有分歧。

18. 猿和人之间没有中间类型；南方古猿仅仅是猿。在人类和其他动物之间存在着认知层面上不可逾越的鸿沟。

这是一个关于演化历史的细节的说法，但这也是神创论者最关心的话题。这个观点完全是错误的。人科物种的化石展示了一系列从姿态、手脚、牙齿、面部结构、脑容量以及其他特征的众多的演化阶段。尼安德特人遗骸中的 DNA 呈现了他们与现代人类的紧密关系。无论从功能 DNA 还是从无功能 DNA 序列的分析结果来看，现在人类和非洲黑猩猩都极其相似，清晰地表明他们拥有最近的共同祖先。人类的智能确实发展到了远超其他物种的程度，但是我们智力中的很多方面似乎也以一种初级形式在其他灵长目动物和哺乳动物中出现。

19. 为了体现公平，应该将诸如超自然创造和智能设计等的各种理论都教授给学生，让学生做出他们自己的选择。

如果我们遵循这种说法的逻辑，就要让教师去讲成百上千种不同的创世神话，以体现对相信这些神话故事的人的公平；还要强制教师在地球科学、天文学、化学、物理学等学科的讲授中引入超自然的解释，因为这些学科所解释的事物也可以被归结于超自然的原因。这也意味着教导学生在调查空难事故时，联邦机构除了考虑机械故障、恐怖炸弹袭击、导弹袭击的可能性之外，还要考虑超自然干预的可能性（Alters and Alters 2001）。

人们应该期望科学老师教授当代科学的内容，即已有大量证据支持的假说和正在进行的研究项目中的思路。也就是说，应当教授科学家们在做什么。几位科学家搜寻了科学文献中关于智能设计和“神创科学”的研究报告，但他们没有发现这样的报告。也没有证据表明“神创科学家”曾从事过科学研究，但怀有偏见的科学团体拒绝发表他们的科研结果。如本章前文所述，不存在检验超自然假说的方法，所以对这一主题不可能有任何科学的研究。这意味着这个主题不宜在科学课程中讲授。

关于演化的争论

如何去说服人们，以及是否要说服人们接受演化理论并不是本书的主题，本

书致力于揭示演化科学的内涵。Brain Alters 和 Sandra Alters 在他们的《在课堂上为演化辩护：神创论 / 演化理论争论手册》[*Defending Evolution in the Classroom: A Guide to the Creation/Evolution Controversy* (2001)] 一书中对此话题进行了探讨。他们指出，对很多人而言，宗教信仰排在科学证据之前，特别是那些相信他们的命运与其信仰体系密不可分的人们。本章所表达的观点对说服这些人不会起什么作用。然而，让大家知道科学的本质和演化的证据会对那些真诚地质询何为真相的人产生影响；如同 Alters 和 Alters 所言，如何呈现这些本质和证据的方式亦很重要。在这种背景下，任何要与神创论者就演化进行公开辩论的人首先应该完全熟悉神创论者的观点和策略，特别要熟悉智能设计运动，它咄咄逼人地将智能设计当作科学来推销，其实它并不科学。Jerry Coyne (2009a) 所著的《为什么相信达尔文》(*Why Evolution Is True*) 以及 Richard Dawkins (2009) 所著的《地球上最伟大的表演：演化的证据》(*The Greatest Show on Earth: The Evidence for Evolution*) 提供了关于该争论的最佳总结。其他网络资源和书目列于本章结尾部分。

我们为什么应该教授生物演化？

如果演化是如此充满争议的，那么何必招惹麻烦呢？何不将它从科学教程里去除？毕竟，这是一个不那么影响人们生活的学科，对吧？

错了！演化是生物学所有学科的基础。理解演化和理解物理或化学一样，与每天的生活息息相关，而且演化生物学研究直接和间接地影响着我们的生活。

对学生的演化理论教育意味着不仅教给他们基本原理、演化历程的事实和演化历史，还有演化科学中的概念，以及如何检验假设的方法。这些方法可以应用在很多方面。例如，专门研究物种内和物种间变异的演化生物学家所采用的概念和方法对很多领域都有帮助。光是知道可遗传与不可遗传变异的重要性就非常有用；比方说，所有人，不管是病人还是医生，都应该知道人们对药物（或对疾病）的反应是不同的。知道可遗传与不可遗传变异之间的区别，对解释有关民族或“种族”之间差异的说法具有十分重要的意义（参见第9章）。此外，演化生物学表明，一个性状可能会有很强的遗传倾向，但该性状也很容易因环境的变化而改变（例如医疗或教育方面的介入）。

即使没有实际的应用，学习演化也是很重要的，这归功于其提供的洞察力和理解能力。但是演化科学确实与应用研究直接相关，并且已经有许多这方面的例子。在此我们仅能提及少数几个这样的应用；David Mindell (2006) 对这方面的探讨更为详尽，相关内容已成为新近创立的两个期刊，*Evolutionary Applications* 和 *Evolution, Medicine, and Public Health* 的主题。

医药与卫生

相比于其他领域，演化生物学在医药和公共卫生领域的直接与间接应用或许要更为丰富且重要 (Antolin et al. 2012)。以此为主题，演化理论可能为医药相关研究提供新的视角（例如衰老的演化），提供医药研究与实践中应当考虑到的原理（例如自然选择导致病原体的耐药性），以及提供解决实际问题的方法（例如追溯病原体传播所用的系统发生学方法）。Randolph Nesse 和 Stephen Stearn (2008) 认为一些演化生物学的教育对于每个医学研究者而言都是十分必要的，因为它与

生物学几乎所有领域的研究都直接相关，并且对每一位临床医师而言都是有帮助的，因为它深化了我们对人体及其疾病，以及致病生物的理解。Michael Antolin 及其同事（2012）引证了许多演化生物学在医学和公共卫生领域应用的例子，以下几段基本上是这些文章的内容。

我们可以对任何性状提出两个演化方面的问题：它的演化历史是怎样的，以及它的演化原因是什么。大多数情况下后一个问题的意思是，它的适应性功能是什么。两个问题都会带领我们走向对性状及其背后基因的更深入的理解，可以是人类的，也可以是病原体的。

举个例子，系统发生学和演化遗传学让我们有能力理解为什么在一些人群中乳糖耐受性、疟疾抗性及其他性状比另外一些人群更常见（参见第 12 章）。它们还有助于诠释镰状细胞血红蛋白和载脂蛋白 ApoE4 亚型，后者会增加动脉粥样硬化和阿尔茨海默症的发病危险，该疾病在寒冷气候地区居住的人群中呈增发态势，或许这是对高肉类含量饮食的一种适应。群体遗传学理论使研究者可以鉴定一些新近因强烈选择而增加的等位基因（参见第 12 章），其中一些会增加感染的风险（Dean et al. 2002）。人类基因组比较研究和其他基因组研究表明，当那些正在经历强烈的纯化选择的基因发生突变时，很可能造成遗传疾病（Miller and Kumar 2001；参见图 12.34）。

演化理论不仅有助于解释多变的人类性状，而且也适用于所有人共有或近乎共有的特征，包括一些涉及健康和疾病方面的。例如，遗传冲突理论可以解释孕妇和胎儿间了不起的拔河比赛，这是母系和父系印迹基因之间的利益冲突（参见第 16 章）。破坏了这种平衡将导致一些精神疾病，例如自闭症。若通过生命历史的演化理论来看待衰老（参见第 14 章），它就不再是一个不可逆转的磨损的结果，而是基于在人体年轻时优势的等位基因存在多重效应而导致的一个受遗传调控的过程。这个理论指出，那些降低氧化代谢从而导致衰老的基因可能会降低生殖力——这是有一些证据支持的。它同时表明许多基因对衰老具有多重效应，这意味着单个基因的改变不会显著延长人类的寿命。如果我们假定人类的所有共有性状都是自然选择的结果，我们也许会想到传染性疾病的恼人症状，例如发热和咳嗽，是不是对病原体的防御措施呢——而针对这些症状的治疗是否会使感染延长呢？适应主义者的方法自然而然地引领我们去探寻现代环境的影响，它与我们演化所经历的环境是非常不同的。现代西方饮食和史前的饮食之间的不同被引证为心血管疾病、肥胖、糖尿病、高血压、肠道及自身免疫失调以及一些癌症的高发原因。过敏及其他自身免疫病越来越高的发病率很可能是由我们超乎寻常的洁净环境所致，它减少了对细菌和寄生虫的早期接触，而这种接触过程为免疫功能的发育做了初期的准备。例如，用实验方法使人感染寄生虫（蠕虫）已经成功治疗了克罗恩病（Crohn's disease）和其他免疫疾病，而且感染寄生虫患者的多发性硬化症病程发展得更慢。人类天生拥有种类众多的共生细菌，我们和“人类微生物群”共同演化，因此抗生素的过度使用有时会造成不利后果也就不是令人惊讶的事情了。

病原体对抗生素抗药性的演化是对公众健康最严峻的威胁之一：在美国，每年抗药性金黄色葡萄球菌（*Staphylococcus aureus*）导致的感染会造成 18 000 多人死亡*，而每年因抗生素抗药性产生的全部花费估计达 800 亿美元。令人沮丧的是，

* “每年至少 200 万人患病，并且估计有 99 000 人因医院内受到的感染死亡，其中大部分都是抗药性菌株导致的。”（《纽约时报》2012 年 4 月 12 日）

大众媒体，甚至医学期刊并没有倾向于用合适的用语称呼这一现象——**抗药性的演化**，而是使用了诸如“发展”这类委婉的说法（Antonovics et al. 2007）。抗生素的广泛（很大程度上是不必要的）使用加快了抗生素抗药性的演化，其中包括对农场牲畜大量地施加抗生素以促进其生长，该使用量占美国抗生素销量的大约百分之八十。群体遗传学研究显示，一些对于延缓人类患者药物耐受性演化的策略要更好些，尤其是同时施用混合药方，例如为 HIV 感染者开的“鸡尾酒”处方。病原体也会演化出更强或更低的毒性，而人们对自然选择会在一些情况下增强其毒性的认识将对制定公共卫生的措施有重要的影响。目前，演化生物学在公共卫生领域的最重要应用之一是利用系统发生学方法追踪病原菌的起源和传播，例如食物的细菌污染，以及在人类宿主间的传递途径。例如，HIV 样品间的系统发生关系被用于证明一个医生给其前女友注射 HIV 感染者的血液，企图谋杀她（参见 Metzker et al. 2002）。

演化是减毒活病毒疫苗的基础。有毒性的病毒在另一个宿主物种（例如马）经历非常多的世代，在此期间它通过突变和自然选择适应了新的宿主，并由于适合度取舍的需要而逐渐丢失了对人体的毒性。演化研究也会有助于开发对现有疫苗产生抗性的病原体新株系的疫苗。Robin Bush 及其同事（1999）检验了一个假设，即新型甲型流感病毒传播的原因是因为血凝素基因（人类抗体的主要靶标）密码子上的一些突变增强了该病毒的适合度，而这些密码子一直受到正选择的作用。Bush 等人研究了 1983 年到 1994 年间保存下来的病毒株系的系统发生关系，并鉴定出了一些株系（诸如 Shangdong/5/94，图 23.3A），它们的血凝素基因上那些受正选择的位点存在大量的氨基酸替换。他们预测 Shangdong/5/94 或其近缘株系可能是其他较晚广泛传播株系的祖先；他们的预测是正确的（图 23.3B）。这一方法将会预测哪一个目前罕见的株系有可能发展为传染性株系，从而使疫苗能在

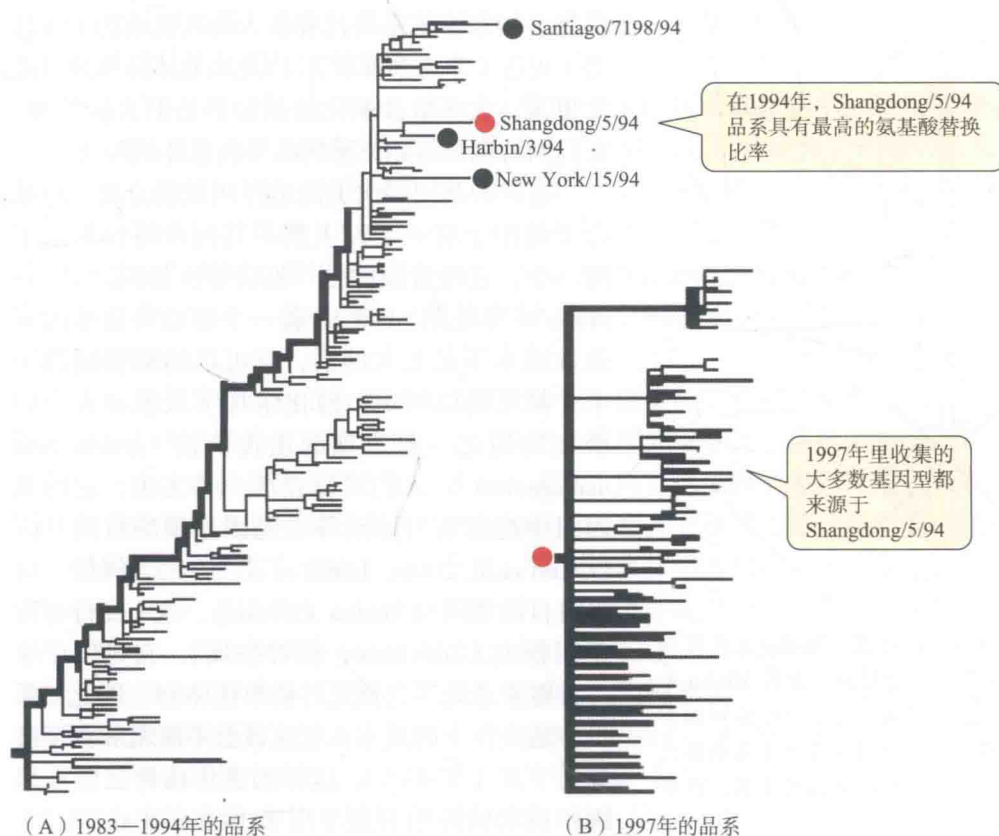


图 23.3 通过系统发生学分析预测甲型流感病毒的流行株系。(A) 从 1983 年到 1993—1994 年间流感季节的流感病毒株系的系统发生图谱。粗线，或“树干”，追溯在此期间成功留存后代的单一谱系。标有圆点的谱系中血凝素基因受正选择的位点存在异常高的氨基酸替换率。Shangdong/5/94 株系具有最高的替换率，因而研究者预测今后的传染病将发源于它或其近缘谱系。(B) 1997 年出现的病毒株系的部分系统发生图谱。不出研究者所料，当年收集的大部分基因型都源于共同祖先 Shangdong/5/94 及其近缘株系，正如图中所显示的那样。（来自 Bush et al. 1999）

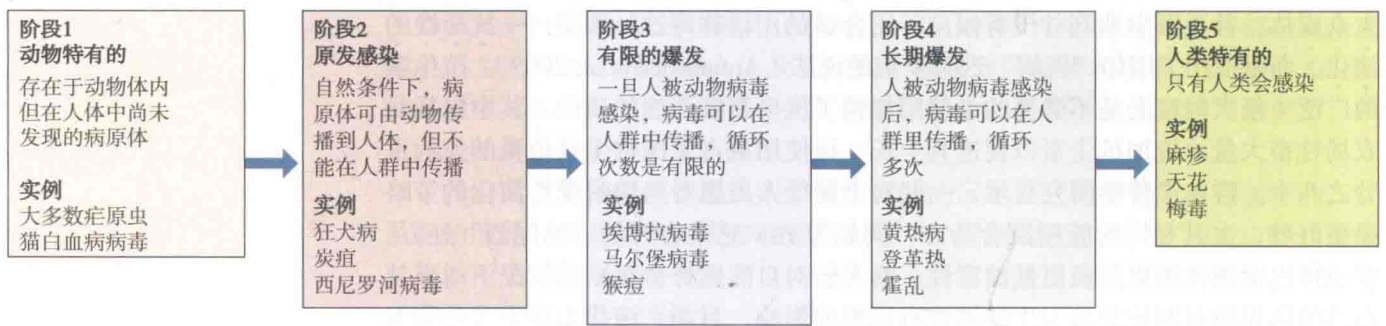


图 23.4 病原体与人类以及非人类宿主之间的生态学关系可以划分为在人群中传染周期逐渐增加的 5 个阶段。较高阶段中的病原体是否经由较低阶段的演化而来仍不得而知。每个阶段都给出了具体的病原体实例。(来自 Wolfe et al. 2007)

那些株系传播之前研制出来。

我们已经知道系统发生学方法是确定新型传染病起源的一个主要途径(参见第 19 章)。几种类型的 HIV 是从黑猩猩和白眉猴(mangabey monkey)携带的病毒演化而来的(见图 3.2), 而且最近生物学家已经确定大猩猩可能是一类 HIV-1 的源头(van Heuverswyn et al. 2006)。导致人类传染病的病原体涵盖了那些几乎是其他动物特有、仅仅偶尔传染人类的种类(例如狂犬病); 以及那些来源于动物却也可以在人群中不同程度地传播的种类; 还有那些人类特有的, 诸如引起天花、梅毒和麻疹的病原体(图 23.4)。Jared Diamond 及其同事(Diamond 1997; Wolfe et al. 2007)注意到大多数人类疾病来源于热带动物, 这很可能是因为病原体在近缘宿主间的转移会更容易些(参见第 19 章), 而且大多数灵长类动物在热带都有分布。在很大程度上, 人类主要的病原体起源于亚洲或非洲而不是西半球, 这是由于以下几个可能的原因: 在旧大陆病原体有更多时间转移到人体并逐步适应新的环境, 因为人科物种就是在那里演化产生的; 人类同旧大陆其他灵长动物(狭鼻类)的亲缘关系要比和新大陆灵长动物(阔鼻类)更近(参见第 6 章), 因此病原体转移的可能性更大; 大多数被驯化的动物都是旧大陆物种, 它们同时也是诸如流感病毒等病原体的源头。

有一种基因层次上的选择叫做偏分离, 即杂合子的配子有一半以上携带其两个等位基因中的一个, 它经常被称为“驱动等位基因”(driver allele)(参见第 11 章)。若一个驱动等位基因多效性成本不是太大的话, 它可以达到很高的频率, 甚至得以固定。演化生物学最激动人心的潜在应用之一是害虫的遗传防治(genetic pest management), 人们可以投放一种害虫, 它的基因组中携带着与驱动等位基因连锁的目的基因(Gould et al. 2006; James et al. 2011)。例如, 可以将目的基因与 *Medea* 元件相连, 这一元件存在于面粉虫(*Tribolium*, 拟谷盗属), 它可以产生一种毒素杀死不含该元件的单倍体卵。因此如果没有适应性上的成本, 它应该会不断增加直至被固定下来(图 23.5)。这样的遗传构件已经在果蝇中被实验性地开发了出来(Chen et al. 2010)。

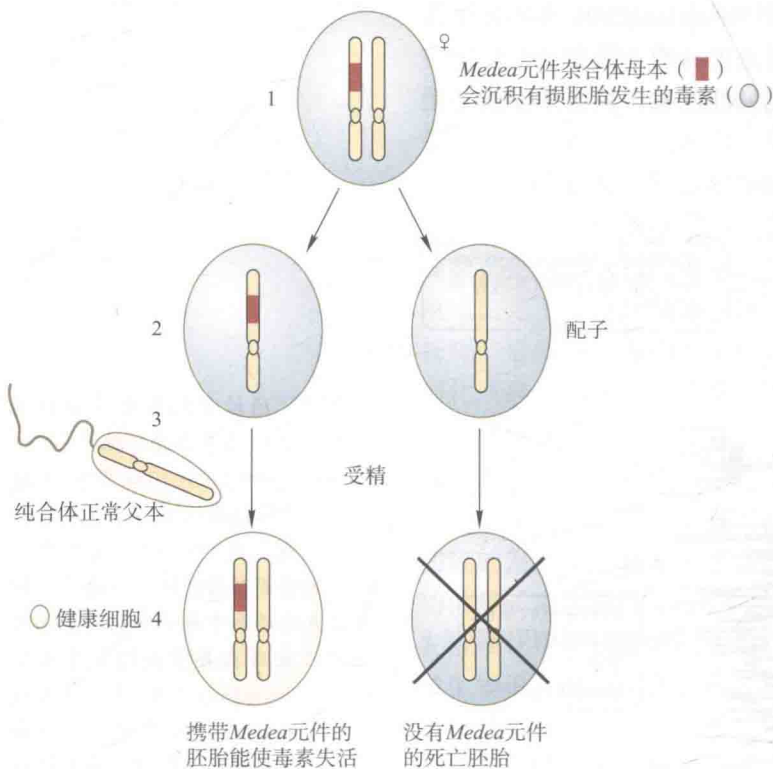


图 23.5 具有用于害虫基因防治潜质的驱动等位基因。*Medea* 元件可以驱动固定作用, 因其可以在母本卵中产生毒素。受精后, 含有 *Medea* 元件的胚胎可以使毒素失活(左下方), 而缺少 *Medea* 元件的胚胎则因含有毒素而死亡。这样携带 *Medea* 元件的母本产生的所有存活下来的后代都带有该元件。*Medea* 元件可以在种群中不断增加以至固定下来, 连带与之紧密连锁的基因。(来自 Gould 2010)

这一策略可以用于控制那些由蚊子传播的疾病 (Hay et al. 2010)；具体做法是将目的基因与 *Medea* 元件相连的遗传构件导入蚊子体内，该目的基因能阻止诸如导致疟疾、登革热的人类病原体在蚊子体内存活或增殖 (Hay et al. 2010)。人工投放这样的蚊子与野生蚊子交配，会导致这一遗传构件的传播，这样野生蚊子种群就变得无法携带病原体了。带有抗疟疾感染的遗传构件的按蚊 (*Anopheles mosquitoes*) 最近已经被开发出来，尽管此构件尚未与驱动基因 (driver gene) 相连 (Dong et al. 2011)。类似的应用也可以用于农业有害昆虫的防控。

农业和自然资源

培育丰富多样的、经过改良的驯化动植物是一种通过人工选择的演化。演化遗传学和动植物育种之间存在着超过一个世纪的紧密且相互获益的关系。理论演化的方法和对果蝇及其他模式生物的实验研究都为传统育种和现代 QTL (数量性状位点) 分析做出了贡献，其中 QTL 分析被用于定位和研究那些与人们感兴趣的性状相关的基因 (参见第 13 章)。

农学家已经通过惨痛的教训认识到那些早已被演化生物学家熟知的事实：遗传多样性对一个种群是否能长期延续下去是十分必要的。举个例子，1970 年造成巨大经济损失的南方玉米叶枯病真菌的流行是大量种植单一玉米品种的结果，因为该玉米品种具有一个特殊的基因，会增加其对病原真菌的易感性 (参见第 19 章)。这个例子表明为什么建立不同作物品种的“种质”库是非常重要的，而这个种质库中就包含了诸如抗病性等各种性状的基因。我们也可以从与农作物有亲缘关系的野生物种中寻找有用的基因，例如，关于番茄的遗传和演化研究引发了人们对南美洲许多亲缘物种的研究。在这些物种里至少发现了 40 个与抗病相关的基因，其中有约 20 个已通过杂交手段转入了栽培番茄品种。关于野生物种其他诸如对盐度和干旱耐受性的性状的研究正在进展中。这一手段依赖于系统发生学、演化遗传学以及演化生态学。

野生物种的基因也可以通过基因工程的分子手段转入农作物中。演化生物学正在为这场农业经济革命提供基因作图方法、鉴定与有用性状相关的基因资源，以及评估转基因生物体的潜在风险等。基因工程因若干原因存在争议；例如，有人担忧外源基因有可能从农作物中扩散到野生物种，从而产生生命力更强的杂草。而系统发生研究可以鉴定那些具有与农作物杂交潜力的野生物种，群体遗传学方法可以估计外源基因的适合度和通过基因流进入自然植物种群中的概率 (Ellstrand 2003)。

昆虫、杂草以及其他有害生物造成价值数十亿美元的作物产量损失。大部分损失是作物害虫或杂草在演化过程中对化学杀虫剂或除草剂产生抗性造成的 (参见第 12 章)。这种抗性不仅增加了农业的成本，而且也导致了喷洒在地表的有毒化学物质数量的逐步增加，有些进入食物链，并在其中逐级传递，影响了人类和食物链的其他消费者的健康。正因如此，现在许多作物害虫的防治采取综合防治 (integrated pest management, IPM) 的手段，它运用了化学杀虫剂和非化学手段相结合的方式，例如投放害虫的天敌 (生物防控, biological control)。在一些地区，杀虫剂使用的管理遵循演化生物学家们的建议，他们提出了一些控制害虫种群以保持其对杀虫剂敏感性的措施 (参见 Gould 1998; Gould et al. 2002)。生物防控方法的发展亦得益于演化分析。当作物上突然出现了一个新的昆虫，人们将首先采用系统发生方法鉴定该害虫并确定它的来源。昆虫学家会在其原产地寻找其天敌，

尤其会仔细寻找和研究那些与新害虫有亲缘关系物种的已知天敌的亲缘物种。同样地，人们在筛选那些用于控制杂草或入侵植物的草食性昆虫时，必须确认它们不会食用农作物或本地植物；一个研究它们是否可能食用这些植物的好方法便是观察它们在原产地食用的植物是否与目标地的植物有亲缘关系（Futuyma 2000）。

演化生物学也可以指导其他生物资源的管理和开发。《演化应用》期刊（*Evolutionary Applications*）2008年5月的整个一期均为如何从演化的角度去管理和保护鲑鱼与和鳟鱼物种。例如，渔业生物学家运用遗传标记和群体遗传学方法区分从不同产卵地迁移而来的鱼群（这是一个涉及政治和经济的问题）。资源管理者研究捕鱼和捕猎造成的自然种群的演变，尤其是较小体型的个体提前繁殖的问题（见图 11.26）。遗传学分析在林业上也有类似的重要性，例如在开发木材用松科树种方面。

环境与保护

在一些案例中，演化生物学还指导了环境的修复和退化土地的恢复。例如，已演化出对镍及其他重金属耐受性（参见第 13 章）的禾草种群可以种植在因矿业活动而变得贫瘠的土地上；有些植物甚至还能用于从土壤和水体中去除污染物。

几乎毋庸置疑的是，人类活动对环境各个方面所带来的巨大且愈演愈烈的影响已经引发了一次大灭绝事件。很显然，最重要的保护措施主要需要政治、法律和经济领域的专业知识：拯救保护区内的自然栖息地，设立并执行对鱼类种群及其他生物资源开发的限制，以及减少污染和缓解全球变暖。然而演化生物学家也为保护做出了不可或缺贡献，他们运用系统发生信息来确定自然保护区应该建在哪里，从而可以最大限度地保护不同物种；他们运用演化生物地理学来鉴定具有许多特有物种的区域（例如马达加斯加）；他们运用遗传学的方法和理论避免稀有物种内的近交衰退，并区分遗传上独特的种群（Frankham et al. 2002；Allendorf and Luikait 2007）；以及应用遗传标记来鉴别濒危物种的非法运输（参见 Baker et al. 2000）。

人类行为

在演化生物学中没有话题比人类行为，尤其是社会行为的演化基础更为引人入胜，也更具争议了。关于人类行为演化的假说，甚至关于该课题的研究存在广泛的阻力，其原因如下：很多人在感情上不愿将人类的能力看成是其他物种能力的延伸，他们通过指出人类和其他哺乳动物心智方面的巨大差别来证明在二者间做一明显区分是正确的。由于学习和文化上的差异，不论是个人之间还是群体之间，我们的行为几乎在每个方面都具有很大的多样性，因此人们用怀疑的眼光看待“行为具有物种特异性和遗传基础”这一假说，尤其在许多社会学家眼中。最后，任何生物决定论方面的暗示都会唤起我们关于对演化观点在政治和意识形态上不公待遇的漫长且肮脏历史的回忆。正如《圣经》被用于证明十字军东征、异端审判和搜捕女巫的正当性，科学的理念曾被用于证明社会不公甚至迫害的合理性。最早演化科学在“社会达尔文主义”的旗帜下被盗用来为种族主义和帝国主义统治正名、将女性排除在政治和经济权利之外；以及将贫穷、文盲和犯罪等归结于遗传上的劣等，而不是归结于他们被排除在教育 and 经济自给自足的社会条件之外（Hofstadter 1955）。演化曾被用于证明美国优生运动的合理性，它提倡鼓

励“优等”人生育并阻止“劣等”人生育；被用于证明美国移民政策中歧视性别配额的合理性；最糟糕的是被用于为纳粹德国最恐怖的种族主义正名。以上种种滥用都是基于对演化和遗传学数据及理论的误解或扭曲（甚至有些演化生物学家和遗传学家也这么表述）。对于演化生物学的正确理解对避免其被误用很有必要，这对其他科学也一样。对人类行为演化的研究既可为善所用，亦可为恶所用。

达尔文用《人与动物的情感表达》(*The Expression of the Emotions in Man and Animals*)一书专门叙述一个论题，即可以在其他物种中发现与人类心智和情感同源的基本成分。现在人们知道许多动物都有学习能力；有些动物，尤其是灵长类，可以通过观察其他个体进行学习。因此在黑猩猩和其他灵长类动物的种群间存在文化上的差异。黑猩猩，甚至令人惊奇地包括新喀里多尼亚乌鸦(Hunt and Gray 2004)，可以制作并使用工具。狒狒可被训练得从无意义的字母组合中辨别出不熟悉的英语单词(Grainger et al. 2012)；黑猩猩和其他猿类可以学习使用手势语言或其他非语言性的符号表述，这与人类幼儿的水平相当。社交互动，包括相互帮助和结盟，在一些灵长类动物中表现得相当精细复杂，这使得研究人员提出了“狒狒形而上玄学”(Cheney and Seyfarth 2007)和“黑猩猩政治学”(de Waal 2007)。

你可以设想人类谱系与其他猿类分歧甚远，以至于在我们大脑组织和行为中找不到任何同源的遗传痕迹，或者人类的大脑应该是完完全全的一块“白板”且没有可遗传的倾向，然而这一设想与我们关于演化的各种理解格格不入。演化心理学家已经汇集出一长串可能是有普遍性的，并且或许是由遗传决定的人类行为的倾向和能力，例如对蛇的恐惧和语言能力(Pinker 2002)，但他们同时承认这些行为中大部分的表现文化上变化很大。例如，所有人类都在说合乎语法规则的语言，但语法和词汇差异极大。

在最近几十年间发展出一些研究人类行为的演化学派(Laland and Brown 2011)。1975年E. O. Wilson提出人类社会生物学(human sociobiology)这一概念，对一系列行为(如子女与父母的冲突)进行解释，认为这些行为是经自然选择，尤其是亲缘选择而演化出的一种适应。这一方法强调对于特定行为遗传方面的解释高于文化上的解释，这引起了巨大的争议。其他一些运动继承了它的理念，包括人类行为生态学(human behavioral ecology)，它运用适应模型来预测并解释各种行为，包括文化规范。举个例子，我们也许会问，为什么在一夫多妻制的社会里妇女会选择嫁给一个已经有一个或多个妻子的男性。适应模型最初被开发用于解释鸟类的一雄多雌制，就此行为生态学家提出理论，认为女性的选择是基于她们所期望的男性能提供的资源。

作为这一方法的补充，Leda Cosmides、John Tooby以及其他科学家发展了活跃且有争议的演化心理学科(evolutionary psychology)(Barkow et al. 1992; Buss 1999; Pinker 2002; Confer et al. 2010)。演化心理学家提出，在人类演化的过程中，特别是在更新世期间，被认为是精神“器官”或单元的特殊适应得以演化，从而可以解决不同类别的问题，尤其是诸如择偶和识别骗子这样的社会挑战。这一方式也受到了批评，原因在于它很难将先天的和后天学习获得的行为分开，很难识别不连续的行为性状，很难证明哪些性状是适应的结果；然而，人们承认它加深了我们对语言、性行为的一些方面以及其他很多方面的了解。例如，David Buss(1994)推论，由于生育需要，女性比男性的奉献和资源投入更多，女性应当向寻找可能提供更多资源的配偶的方向演化；而作为性选择的结果，人们觉得男性可能更看重于年轻的、身体具吸引力的配偶，她们可能有较强的生育能力。

这听起来像是弥漫于美国文化中的性别歧视的缩影，然而 Buss 声称，基于 10 000 多个来自 37 个不同文化背景采访对象的访谈结果，两性间的预期差异有跨文化的一致性。其他许多人类性行为和心理学方面的研究也被纳入演化的框架内。

演化理论的一些元素，诸如自然选择和遗传漂变，在加以必要的修正后已经被应用于文化的演化上，一些为演化分析研发的方法也正被应用于文化的演化研究 (Mace and Holden 2005)。系统发生方法被运用在追溯语言的演化并已揭示出一些有趣的式样；例如，频繁使用的词汇要比不频繁使用的词汇演化速度更慢 (Pagel et al. 2007)。文化的演化和行为的遗传演化已经在基因 - 文化协同演化 (gene-culture coevolution) 模型中融合在一起 (Cavalli-Sforza and Feldman 1981)，即“双重遗传” (Boyd and Richerson 1985; Richerson and Boyd 2005)。在某种程度上，该领域的研究关注点是文化如何影响了遗传演化得以发生的选择背景；举个例子，几个有以乳制品为饮食基础的文化背景的人群中都演化出了乳糖耐受性。基因组研究正在揭示许多基因经历了近期的选择，这些选择被认为源自饮食的改变、烹饪的发明、性选择，以及向全新气候区域的迁徙 (参见第 12 章; Laland et al. 2010)。

诚然，这些模型所解决的最有意思的问题是，什么导致了人类社会里存在独一无二、极度发达的组织与合作——这远比在其他物种里观察到的要庞大得多。复杂的社会关系必然需要一个个体能够认出许多其他个体并记住他们之前的互动；或许需要个体有解读他人思想和意图的能力；这种能力很可能因处罚骗子而得以促进；也许因人们为了对抗更强悍的“匪徒”而结盟的能力受到选择而得以培养 (Fehr and Fischbacher 2003; Gavrilets 2012)。从这个角度来说，自然选择或许导致了人类具备利他主义的超凡能力，它超越了用亲缘选择和互惠互利来简单解释的范畴 (Boehm 2012)。许多作者提出了多级选择 (multilevel selection) (源于竞争和战争的群体或部落间的选择) 在人类合作与利他的超凡能力的演化中扮演了主要角色。Richerson 和 Boyd (2005) 提出，这样的群选择被文化演化的进程所促进，例如遵守群体准则的压力减少了群体内的行为变异而增加了群体间的差异。这些进程会使多级选择比它在单纯的遗传模型中的常规表现更加有效 (参见第 11 和 16 章)。

理解自然与人性

奥斯卡·王尔德 (Oscar Wilde) 说过：“所有艺术，都是完全无用的”。他以此来表示对艺术崇高的赞誉：艺术是一种无需功利性理由的人类创造，是仅仅为表达人性的一种创造——的确，这正是艺术定义的特征之一。

许多对我们而言最有意义的事物都是“完全无用的”：音乐、落日、在洁净的沙滩上散步、棒球、足球、电影、园艺、精神的启迪——以及理解。无论是数学、自然世界、哲学，或是人性，人们试图去理解它就会使其自身受益，不管会产生怎样实用的结果。

了解生物非同寻常的多样性，了解细胞、发育，或是我们的大脑的复杂性，以及了解这些奇迹是如何产生的，这对于有好奇心和求知欲的人来说都是极其有益的。人们所获得的这些知识，就像在科学和技术领域的其他成果那样，跻身于人性的伟大成就之中。同样地，对于我们人类是什么，以及我们是如何产生的理解，尽管很粗浅，但仍旧大有裨益。去获悉我们拥有 35 亿年历史的家谱，获悉我们的祖先是何时、如何以及可能由于什么原因演化出我们现在这样的特性，获

悉现代人类如何以及何时从非洲出现，并移居到地球的其他地区，获悉所有人之间在遗传上是多么的一致又是多么的不同：这些都是令人着迷而又可陶冶情操的。试图了解“人性”是富于挑战且十分重要的——即理解我们的行为是如何被我们的基因和演化历史塑造的，以及它是如何被文化、社会力量和我们个人独有的学习历史和经历塑造的。

演化是一个能将生物科学统一起来的主题，并且是医学、心理学和社会学等“人文科学”的重要基础。尽管心理学家和人类学家之间可能会因演化在决定“人性”中有何作用这一问题产生分歧，他们中的大多数还是认同演化原理中的一些知识对理解他们自己要研究的问题十分必要。尽管演化生物学家和社会学家并不制定社会政策，他们仍能大声疾呼以抗对自己所从事科学的滥用。他们能指出对演化理论的误解，诸如关于人类群体间差异的种族主义解释，抑或认为凡是自然的都是好的，并以此指引人类活动的“自然主义谬误”。社会达尔文主义就是基于这一谬误；同样的还有认为同性恋是道德败坏，因为它不能产生后代，以及女性应该屈服于男性只因为他们是“天生的”演化而来的性别角色。科学可以在为人类权利和正义做出的必要抗争中扮演重要的角色。

演化不包含关乎道德或不道德的内容，而且演化生物学不会为美学与伦理学提供哲学基础。然而演化生物学，正如其他知识，可以通过帮助缓解病痛与饥饿、帮助我们了解并欣赏人类的统一性与多样性等方式来为人类自由与尊严的事业服务。并且它还会增强我们对生命所有多样性的赏识：正如达尔文所说的，“无穷无尽的生命形式是最美丽和最精彩的”。

小结

1. 演化是一个事实——一个被如此缜密支持的假说，不可能是错误的。演化理论不是一种推测，而是一个解释演化是如何发生的，而且被很多证据支持的复杂的系列假说。

2. 关于宗教和演化——或一般来说，宗教和科学——是否能相互兼容存在各种各样的观点。尤其在美国，许多人认为演化与他们的宗教信仰相抵触，所以拒绝演化而接受神创论。神创论者关于诸如地球与生命年龄的问题所采取的立场是多样的。

3. 科学是尝试性的；它暂时接受一些假说，并在出现有说服力的新证据时再修改它们。它只涉及可检验的假说；它依赖于经同行审查的实验性研究，并要求这些实验能够被其他人证实和重复。与之相反，超自然的假说不能被检验。神创论没有任何科学的特点，因此它没必要在科学课堂上讲授。

4. 演化的证据来自生物学和地质学的所有领域，包括形态学、发育、生活史，以及分子生物学、基因组学、古生物学和生物地理学等方面的比较研究。演化原

理可以解释那些无法寄希望于一个仁慈的智能设计者的生物特征，比如不完善的适应、无用或退化的特征、灭绝、自私的DNA、性选择的特征、基因组中基因间的冲突，以及杀婴等。此外，所有被提出的演化机制都已被详细记录，而且演化已被观察到了。

5. 神创论者的论据都可以用科学的术语从逻辑上进行驳斥，而且这些论据与实验数据相矛盾。

6. 理解演化之所以重要，不仅仅是因为它在我们如何认识自然与人性的过程中被广泛应用，也因为它可以应用在许多方面。演化科学为医药与公共卫生、农业与自然资源管理、害虫防治以及生态保护做出了贡献。

7. 最困难和有争议的挑战之一就是如何将生物科学和社会科学结合起来，以了解人类特殊的认知和行为特征是如何演化而来的，人类行为在多大的程度上拥有经过演化的遗传基础，该基础如何与文化及其他环境因素相互作用来塑造个体的行为，以及基因和文化是如何协同演化的。

重要术语

假说 hypothesis

理论 theory

神创论者 creationist

神创演化论 theistic evolution

特创论 special creation

智能设计 intelligent design (ID)

自然法则 natural law

延伸阅读推荐

有关神创论、智能设计以及为演化与科学辩护的书籍: *Why Evolution Is True* (Oxford University Press, New York, 2009), 作者为 Jerry A. Coyne; *The Greatest Show on Earth* (Free Press, New York, 2009), 作者为 Richard Dawkins。这两本书由演化生物学领域的领军人物对演化证据及其机理进行了描述, 堪称杰作且文笔优美。

Evolution vs. Creationism: An Introduction 第二版 (Greenwood Press, Westport, CT, 2009) 的作者 Eugenie C. Scott 是美国国家科学教育中心主任, 可能比其他任何人都更了解演化与神创论之间的争议。

Defending Evolution in the Classroom: A Guide to the Creation/Evolution Controversy (Jones and Bartlett, Sudbury, MA, 2001), 作者是 B. J. Alters 与 S. M. Alters, 该书对如何讲解和教授演化进行了深入的分析。

Denying Evolution: Creationism, Scientism, and the Nature of Science (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002), 作者为 M. Pigliucci, 该书解释了为什么神创论无法成为科学, 同时也指出了科学的局限性。

Science, Evolution, and Creationism (National Academy Press, Washington, D.C., 2008), 该书由美国最负盛名的科学机构, 即美国国家科学院与国家科学院医学研究所发行的 70 页的小册子, 在 www.nap.edu 上可以找到。

有关宗教和演化之间关系的书籍与文章: *Finding Darwin's God: A Scientist's Search for Common Ground between God and Evolution* (Harper Collins, New York, 1999), 其作者 Kenneth Miller 是一所一流大学的细胞生物学家, 他争辩说, 一个人可以完全接受演化并使之与宗教相调和。还可以参考他后来的著作 *Only a Theory: Evolution and the Battle for America's Soul* (Viking, New York, 2008)。

Living with Darwin: Evolution, Design, and the Future of Faith (Oxford University Press, New York,

2007), 作者为 Philip Kitcher, 该书是一个著名哲学家的简短思考, 关于如何调和演化与我们对生活意义的需求, 无论它是来自宗教还是其他方面。

“Seeing and believing” (*New Republic*, February 4, 2009, 32-41) 是生物学家 Jerry Coyne 所写的一篇议论文兼书评, 他认为科学与宗教不可调和。

以下是几个提供演化信息并可作为有价值的教学工具的优秀网站:

Understanding Evolution (<http://evolution.berkeley.edu>) 是由加州大学古生物博物馆开发的非常好的网站, 提供的相关内容和资源可供所用年级的教师参考。www.ncseweb.org 是美国国家科学教育中心 (P. O. Box 9477, Berkeley, CA 94709-0477) 的网站, 它积极支持演化的教学并反对神创论。这是关于这一冲突的最全面的网站, 而且提供各种各样的资源链接。

The Talk Origins Archive (www.talkorigins.org) 拥有关于演化与社会争议的许多方面的丰富材料, 它包含了神创论者较为全面的言论和 Mark Isaak 对它们的反驳, 这些内容也可参考 M. Isaak 撰写的书: *The Counter-Creationism Handbook* (University of California Press, Berkeley, 2007)。

Ken Miller's Evolution Resources (www.millerandlevine.com/km/evol/) 包含访谈的文本与视频片段以及其他材料, 特别是关于揭穿神创论者言论的真相和 Miller 有关宗教与演化可以相兼容立场的材料。

Darwin Day Celebration (www.darwinday.org) 记述了达尔文生日 (2月12日) 前后几天发生在世界各地的年度教育事件, 而且包含了一个关于演化与科学的免费网络课程的链接。

D. P. Mindell 在 *The Evolving World: Evolution in Everyday Life* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 2006) 一书中叙述了演化生物学的应用。有关该主题信息的其他来源有 “Applied evolution”, 其作者

是 J. J. Bull 和 H. A. Wichman, 刊登于 *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 183-217 (2001), 以及“Evolution, science, and society”刊登于 www.amnat.org 或 *American Naturalist* 158 (supplement): S1-S47 (2001)。 *Principles of Evolutionary Medicine* (Oxford University Press, 2009) 的作者是 P. Gluckman、A. Beadle 和 M. Hanson, 对于医学和其他卫生科学领域的学生而言, 这是一本理想的入门级读物。

关于人类行为演化的文献浩如烟海而质量参差不齐。其中一部介绍现行主要方法的好书是 *Sense and*

Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour (Oxford University Press, Oxford, 2011), 作者是 K. N. Laland 和 G. R. Brown, 他们最倾向于基因-文化协同演化的方法, 但仍提供了对演化思想其他学派的公平而生动的描述。还有一本有关文化与人类演化的极具可读性且令人信服的论述, *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution* (University of Chicago Press, Chicago, 2005), 其作者是 P. J. Richerson 和 R. Boyd, 都是该领域的领军人物。

(朱辰麒、艾宇熙、田一杰、顾红雅译, 饶广远、葛颂校)

术语汇编

术语汇编囊括了本书正文中频繁出现的大多数词汇。不过，这里不收录那些常用的生物学词汇或在本书中出现但本意基本清楚的术语。

C 值悖论 (C-value paradox): 在真核生物基因组的 DNA 含量与生物表型复杂性之间缺乏相关性的现象 (即, 诸如植物等表型不太复杂的真核生物比诸如人等表型更复杂生物具有更高的 DNA 含量)。这一悖论建立在基因组中非编码重复 DNA 序列含量这一指标之上。

ESS: 参见 **进化稳定策略 (evolutionarily stable strategy)**。

Hox 基因 (Hox gene): 在所有后生动物中均很保守的一个同源异形框基因 (homeobox gene) 亚家族, 它们通过在发育期间调节许多基因的转录来控制前-后体节的特征。

MK 检验 [McDonald-Kreitman (MK) test]: 通过比较种内和种间 DNA 序列变异来检测基因座上是否存在选择。

RFLP: 参见 **限制性内切酶 (restriction enzyme)**。

B

靶基因 (target gene): 在发育遗传学中, 由相关的转录因子调控的基因。这种调节可能是直接的或间接的。

半种 (semispecies): 各类种群组中的一种, 由于生物因素 (隔离机制), 种群组成员彼此间出现部分但不完全的隔离。

伴性的 (sex-linked): 适用于基因, 位于某条性染色体上; 其表达与两性表型相关。

保守特征 (性状) (conservative character): 在长期演化过程中演变缓慢、变化很小或没有变化的特征 (性状)。

背景选择 (background selection): 某个基因组区域有害突变的清除; 会造成低水平的中性序列变异。

倍性 (ploidy): 生物个体中染色体的套数。

被动趋势 (passive trend): 参见 **驱动趋势 (driven**

trend)。

本底灭绝 (background extinction): 相对于大灭绝时出现的高速灭绝, 长期持续发生的灭绝。

本质论 (essentialism): 一种哲学观点, 认为某类客观物体 (例如物种) 的所有成员都共享某些不变的稳定属性, 以区别于其他客观物体。

比较方法 (comparative method): 为了推断某一性状的适应功能而分析其在不同类群中的状态与一个或多个变量相关联的一种方法。类似的变量可能会影响性状演化的生态因素。

比较基因组学 (comparative genomics): 对不同物种基因组间相似性和差异的分析。

避难所 (refugia): 发生大灭绝时物种得以被保存的场所。

变异性 (variability): 一个系统产生变异的能力。通常表示“变异”。

标准差 (standard deviation): 方差的平方根。

表观遗传 (epigenetic inheritance): 基因表达或表型上出现可遗传的变化, 这种变化与 DNA 序列变异无关。

表型 (phenotype): 在生物个体整个生命过程中表现出来的形态、生理、生化、行为和其他的特征; 或这些特征的某些部分, 特别是那些受特定等位基因或基因型 (genotype) 影响的部分。

表型方差 [phenotypic variance (V_p): 种群内性状的方差 (variance) (q.v.); 即包括 **遗传方差 (genetic variance)** 也包括 **环境方差 (environmental variance)**。

表型可塑性 (phenotypic plasticity): 生物个体根据环境不同而产生不同表型状态的能力; 通常认为这种能力是适应性的。

表型相关 [phenotypic correlation (r_p): 参见 **基因型相关 (genetic correlation)**。

表型整合 (phenotypic integration): 在两个或多个功能关联特性上存在的一种状态间的相关性, 使得这些特征在大多数个体中的组合都是有利的。

表征的 (phenetic): 涉及表型上的相似性, 如在表

征分类中。

并系的 (paraphyletic): 指的是一个类群、系统发生树或基因树, 其所有成员都来自一个祖先, 但并没有包括该祖先所有的后代。对比**单系的 (monophyletic)**。

不等交换 (unequal crossing over): 两个同源染色体上非同源位点间的重组。

不完全谱系分选 (incomplete lineage sorting): 在物种形成过程中持续存在的一种遗传多态性, 这种多态性的固定只出现在后代物种中, 或出现在后续物种形成、更远的后代物种中。

不稳定平衡 (unstable equilibrium): 系统因受到干扰而不能恢复的一种平衡。

C

残留的、退化的 (vestigial): 由祖先一个更复杂精巧的功能性状状态演化而来的残余结构。

差异 (disparity): 在某个分支或类群的物种间, 形态学或其他表型特征的变异程度。

常染色体 (autosome): 性染色体外的染色体。

超保守元件 (ultraconserved element): 在远缘物种间高度保守 (有时 100% 相同) 的基因组区域。许多超保守元件出现在编码蛋白质的外显子上, 但发生在基因外的情况非常多, 可能具有调节功能。

超显性 (overdominance): 决定某个表型的两个等位基因在杂合状态下的表达要超出二者在纯合状态下的表达

超种 (superspecies): 一组半种。

沉默替换 (silent substitution): 参见**同义替换 (synonymous substitution)**。

成本、负荷 (cost): 某个特征在提高适合度 (即, 好处) 的同时又带来适合度下降的副作用。

重复 (duplication): 基因座 (或其他序列) 新拷贝的出现, 可以作为基因组的一部分遗传下去。

重组物种形成 (recombinational speciation): 因选择作用于祖先种杂交产生的基因型而引起新种产生的一种物种形成方式。

串联重复 (tandem repeat): 一组相邻重复的 DNA 序列拷贝。

垂直传递 (vertical transmission): 参见**水平传递 (horizontal transmission)**。

纯合体 (子) (homozygote): 在基因座上具有相同等位基因的个体。

纯化选择 (purifying selection): 从种群中清除有害的等位基因。对比**正 (向) 选择 (positive selection)**。

雌雄异株 (体) 的 (dioecious): 某物种中具有明显不同的雌、雄个体。

D

搭车 (hitchhiking): 某个等位基因由于与另一基因座上的受选等位基因连锁而出现频率的变化。

大灭绝 (mass extinction): 在地质时间相对较短的一段时间内 (尽管对于人来说非常长), 物种灭绝的速率极高。

单倍体 (haploid): 细胞或生物个体具有一套染色体, 因而在每个基因座上只有一个基因拷贝。

单倍型 (haplotype): 在一个或多个碱基位点上与其同源序列不同的一段 DNA 序列。

单次生殖的 (semelparous): 在其生活史中, 个体 (尤其是雌性) 仅繁殖一次。对比**多次生殖的 (iteroparous)**。

单核苷酸多态性 [single nucleotide polymorphism (SNP)]: 在物种种群内或种群间, DNA 序列的某个位点上核苷酸的变异。

单态的 (monomorphic): 具有一种形式; 指其中几乎所有个体在某个基因座上都具有相同基因型的种群。对比**多态现象 (polymorphism)**。

单系的 (monophyletic): 指一个分类群, 或系统发生树即基因树上的一个分支, 包括了来自共同祖先的所有物种 (或基因)。对比**并系的 (paraphyletic)** 和**多系的 (polyphyletic)**。

单性生殖、无融合生殖 (apomixis): 单性 (孤雌) 生殖, 其个体是由一个或多个经过有丝分裂但没经过配子结合或重组的细胞发展而来的。

倒位 (inversion): 与标准的染色体相比, 染色体中的某部分发生了 180° 的逆转。

等位基因 (allele): 同一基因的不同形式, 因 DNA 序列的突变而不同。等位基因通常有不同的表型效应; 在几个或多个位点上有差异的 DNA 序列类型常被称为**单倍型 (haplotype)**。

等位基因频率 (allele frequency): 种群中某一等位基因占基因拷贝总数的比例, 即当从种群中随机抽取基因时, 某个等位基因被抽取到的概率。

等位酶 (allozyme): 由单个基因座上不同等位基因编码的一种酶的多种变异类型。

底栖的 (benthic): 栖息于水体的底部或底层。对比**浮游的 (planktonic)**。

地层 (strata): 地质历史上不同时段沉积的沉积岩岩层。

地理变异 (geographic variation): 种内空间分布不

同的种群间存在的变异。

地理宗 (race): 一个没有清楚界定的术语, 指一组占据特定区域的种群, 其在一个或多个特征上与其他地方种群不同, 相当于亚种。在一些著作中, 指一个独特的表型, 无论地理上是否异域。

颠换 (transversion): 导致核苷酸变成另一个类别相反的核苷酸 (嘌呤或嘧啶) 的突变。对比**转换 (transition)**。

点突变 (point mutation): 特定基因座上的突变; 从分子角度看, 通常指单个碱基的变化。

电泳 (electrophoresis): 分离某一蛋白质不同类型的方法, 曾经是检测编码基因变异的一种重要手段。

奠基者快速物种形成 (founder-flush speciation): 物种形成的一种假说, 认为在由少数个体建立、快速增长 (flush) 的种群中, 遗传变异会增加。

奠基者效应 (founder effect): 新种群的奠基者只包括了源种群全部遗传变异中的一小部分。

定向选择 (directional selection): 给性状带来高于或低于当前平均值的选择。

毒性 (virulence): 通常指由病原体或寄生虫给宿主产生的伤害; 有时指病原体或寄生虫感染宿主的能力。

杜布赞斯基-缪勒不相容 [Dobzhansky-Muller (DM) incompatibility]: 由于某个亲本种群中某些等位基因与另一亲本种群中其他基因座上的等位基因之间发生相互作用而导致杂合子适合度降低。

多倍体 (polyploid): 拥有两套以上染色体的细胞或生物个体。

多表现型 (现象) (polyphenism): 物种或基因型产生两种或更多类型的能力, 特殊类型出现在特定的环境条件下 (如温度或日长)。多表现型 (现象) 不同于多态性 (现象) (polymorphism), 前者是单个基因型的特性, 而后者指的是由两种或更多不同基因型编码的多种类型。

多次生殖的 (iteroparous): 个体在其生活史中生殖次数多于一次。对比**单次生殖的 (semelparous)**。

多基因家族 (multigene family): 也叫“基因家族”, 是基因组中一组不连续的基因座, 由祖先某个基因座通过基因重复和序列分化而产生。

多基因性状 (polygenic character): 一种性状, 其变异完全或部分决定于多个基因座上等位基因的变异。

多洛定律 (Dollo's law): 一种生物学特性, 表现为一旦复杂性状在进化中消失, 就不太可能再重新出现, 因此复杂性状的丢失是不可逆转的。

多态性 (现象) (polymorphism): 种群内存在两个或两个以上的基因型, 其中最稀有基因型的频率要超过某一比率 (比如 1%); 较少情况下用于表示种群内的表型变异, 无论是否存在遗传基础。对比**单态性 (现象) (monomorphic)**。

多系的 (polyphyletic): 一个分类群、系统树和基因树包含的成员来自一个以上的祖先类群; 因此这些成员并不共享一个共同的祖先。对比**单系的 (monophyletic)**。

多效性 (pleiotropy): 一个基因影响到多个性状的表型。

多样化 (diversification): 导致某个分支上物种数目增加的进化, 通常伴随着表型性状的分化。

多样化选择 (diversifying selection): 参见**分裂选择 (disruptive selection)**。

多样性依赖因子 (diversity-dependent factor): 当物种多样性较高时, 能对物种形成或灭绝的速率产生较强影响的各种过程。

多重生态位多态性 (multiple-niche polymorphism): 基因座上的一种稳定变异, 说明在变化的环境中不同基因型在不同条件下表现出不同的最优适合度。

多重稳定平衡 (multiple stable equilibria): 参见**稳定性 (stability)**。

E

二倍体 (diploid): 拥有两套染色体的细胞或生物体。也见**单倍体 (haploid)** 和**多倍体 (polyploid)**。

二次接触 (secondary contact): 由于分布范围扩大, 之前异域分布的种群间发生接触和杂交。

F

发育回路 (developmental circuit): 参见**发育通路 (途径) (developmental pathway)**。

发育停滞 (developmental arrest): 形态结构在发育上的停止, 最终导致一种缺乏结构或具不成熟结构的成年表型。也可以指整体生物的发育停滞, 导致成年个体似于祖先种或近缘种的幼年形态 [如, **幼体发育 (paedomorphosis)**]。

发育通路 (途径) (developmental pathway): 基因在不同发育时间上的表达顺序, 涉及基因调控和基因产物的表达, 这些产物是形态发生的原料, 同时也调控了形态发生, 从而确保了组织、器官或其他结构的正常发育。也称为**发育回路 (developmental circuit)**。

发育制约 (developmental constraint): 防止生物出

现某些结构或特征的一种限制, 因为其发育系统不能产生这些结构或性状。

翻译稳健度 (translational robustness): 在面对来自其编码 DNA 序列的错误翻译, 蛋白质维持其恰当三维结构和折叠的能力。

繁殖群 (deme): 地方种群; 通常是规模小且能随机交配的种群。

反式调控因子 (trans-regulatory element): 一段通常编码调节蛋白的核苷酸序列, 与它所调控的结构基因不存在紧密连锁。对比**顺式调控因子 (cis-regulatory element)**。

反应规范 (norm of reaction): 某一基因型在各种不同环境条件下显现出表型的集合。也见**表型可塑性 (phenotypic plasticity)**。

反转录 PCR (reverse transcriptase PCR, rtPCR): 以 mRNA 为模板进行的 PCR 反应。首先利用反转录酶将 mRNA 反转录为 cDNA, 然后对 cDNA 进行扩增。

反转录酶 (reverse transcriptase): 以 RNA 分子为模板催化合成相应 DNA 拷贝的酶, 存在于反转录病毒中。

泛大陆 (Pangaea): 存在于晚古生代的一个超大大陆性联合古陆。

方差 (variance): (s^2 , s^2 , V) 某一观测值与算术平均值的平均平方偏差; 因此是一种变异度测量。 $s^2 = [(x_i - \bar{x})^2] / (n - 1)$, 其中 \bar{x} 是平均值, n 是观测次数。

放射性同位素测年 (radiometric dating): 通过放射性元素的衰变估测地质材料和事件的年龄。

非适应进化 (nonadaptive evolution): 中性等位基因被替代的进化。

非同义替换 (nonsynonymous substitution): 导致氨基酸组成发生改变的 DNA 碱基替换; 也被称作**取代替换 (replacement substitution)**。对比**同义替换 (synonymous substitution)**。

非整倍体 (aneuploid): 相对于一组正常染色体 [**整倍体 (euploid)**] 而言, 细胞或生物体中具有过多或过少的同源染色体。

分类阶元 (category): 分类学上的一个等级, 如属或科。对比**分类群 (taxon)**。

分类群 [taxon (复数: taxa)]: 已经命名的分类单元 (如, 智人、人科或哺乳类)。更高的分类群来自种上水平。对比**分类阶元 (category)**。

分裂选择 (disruptive selection): 对两个或两个以上常见表型的选择, 同时淘汰那些中间的类型; 也被称作**多样化选择 (diversifying selection)**。

分歧 (divergence): 在一个或多个性状上加大谱系间差异的进化。

分支、进化支 (clade): 某个特定祖先种形成的一批后裔物种。

分支发生 (cladogenesis): 系统发生过程中谱系的一分为二。

分支图 (cladogram): 描述类群间关系的支系图, 即描述具有共同祖先的生物出现的相对顺序。一些学者使用分支图来展示类群间性状衍生状态的等级分布。

分子进化中性理论 (neutral theory of molecular evolution): 一种假说, 认为大多数被固定的突变不会显著改变适应度, 其固定是通过遗传漂变实现的。

分子钟 (molecular clock): 描述 DNA 序列随时间匀速变化的一个概念, 据此可以确定谱系分化的时间, 只要能估算出序列变化的速率。

峰值改变 (peak shift): 种群内等位基因频率从一个平均适合度最大的局部, 穿过平均适合度较低的通道, 变化到另一个平均适合度最大的局部

浮游的 (planktonic): 生活在开阔水面的。对比**底栖的 (benthic)**。

辐射 (radiation): 参见**适应辐射 (adaptive radiation)**。

G

感官偏好 (sensory bias): 生物个体在感知不同刺激 (例如, 大声和柔声) 的能力上存在差异。

干群 (stem group): 参见**冠群 (crown group)**。

冈瓦纳古陆 (Gondwana): 中生代早期两个大陆中位于南部的大陆。

高阶元分类群 (higher taxon): 种上分类群, 如属或门。

隔离分化 (vicariance): 由于地理或生态屏障的出现, 导致原来连续分布的祖先种群或物种出现分离和隔离。

隔离障碍 (isolating barrier) [**隔离机制 (isolating mechanism)**]: 种群间出现了能限制或阻止其间发生基因流的遗传差异。该词不包含由外部地理或地形带来的空间隔离。

个体发生 (ontogeny): 指生物某个个体的发育, 从受精卵开始到死亡为止。

个体选择 (individual selection): 自然选择的一种形式, 说明种群内不同基因型 (或表型) 对后代具有不同的且非随机的贡献。也见**基因选择 (genic selection)** 和**自然选择 (natural selection)**。

功能 (function): 性状对生物个体适合度的贡献方式。

功能约束 (functional constraint): 对某种表型 (可能是蛋白质) 展示出变异的一种限制, 因为许多变异类型会损害功能和降低适合度。

共生 (symbiosis): 两个或多个物种之间的一种 (通常是物理性质的) 关联。

共适应基因库 (coadapted gene pool): 一个种群或一组种群, 其内的常见基因型是由两个及两个以上基因座上的等位基因组成, 这些等位基因组合起来具有很高的适合度, 但与其他种群中常见等位基因组合, 其适合度就下降。

共同祖先 (common ancestor): 一个演化出两个或多个子代谱系的谱系 (通常为一个分类群)。

共有衍征 (synapomorphy): 由两个或多个分类群共享的衍生性状状态, 据此可推测其具有共同的祖先。

孤雌生殖 (parthenogenesis): 从卵子直接发育而来, 没有父系基因参与。

固定 (fixation): 某一等位基因在种群中的频率达到 1 (即 100%), 因此该基因座成为了单态的 (monomorphic)。

关键适应 (key adaptation): 为利用新的、完全不同的生境或资源奠定基础的一种适应。

关联选择 (correlated selection): 针对性状特定组合的自然选择, 因此选择某一性状也同时在选择另一相关性状。

冠群 (crown group): 具有衍生性状状态的分类群, 其从名称不同的祖先群 [干群 (stem group)] 演化而来。

广义适合度 (inclusive fitness): 某个基因或基因型的适合度, 通过检测其对具有该基因或基因型生物生存和生殖的影响来度量 [直接适应度 (direct fitness)], 或者通过检测来自近缘生物 (血缘相同) 基因对生物生存或繁殖的影响来度量 [间接适合度 (indirect fitness)]。

过度发育 (生长) (hypermorphosis): 个体形态发生持续时间的演化性增加, 导致某些特征超出祖先状态。

过型形成 (peramorphosis): 通过后代发育的延迟 (与祖先相比) 演化出更为极端的性状状态。

H

哈迪-温伯格平衡 (Hardy-Weinberg equilibrium): 在随机交配、达到理想平衡条件的种群中, 某个基因座所预期的基因型频率。

海退、回归 (regression): 地质学上, 指伴随着海

平面的降低, 海洋从陆地上退却; 统计学上, 指根据自变量预测因变量的最佳函数。

含有报告基因的载体 (reporter construct): 一个 DNA 片段, 其上存在某个基因的一个顺式调控序列, 因此该基因的表达可以很容易地被测定出来, 例如 β -半乳糖苷酶或绿色荧光蛋白。

寒武纪大爆发 (Cambrian explosion): 根据化石记录, 许多动物门类的首次显现均发生在一段相对较短 (小于 2 000 万年) 的时间内。

汉密尔顿法则 (Hamilton's rule): 一种理论法则, 认为受益者得到的好处会由于其与利他主义者的关系成倍增加, 这种好处如果超过了给利他主义者带来的负担, 利他性状就会增加。

合子 (zygote): 通过配子融合形成的单细胞个体。有时泛指通过有性生殖产生的后代。

合子后的 (postzygotic): 发生在配子融合之后, 通常指导致生殖隔离的无生存力或不育的情况。

合子前的 (prezygotic): 发生在配子融合之前, 通常指生殖过程中导致生殖隔离的事件, 包括那些发生在交配之前的事件 [交配前障碍 (prematting barrier)]。

合作 (cooperation): 通常指能使参与者都受益的活动。

核苷酸替换 (nucleotide substitution): 随着谱系的不断演化, 一个核苷酸碱基被另一个核苷酸碱基完全取代。

核型 (karyotype): 个体的染色体组成。

横向基因转移 (lateral gene transfer): 参见水平传递 (horizontal transmission)。

红皇后假说 (Red Queen hypothesis): 一种假说, 认为分类群是以近似恒定的速率在灭绝, 因为它们不能和与其相拮抗的其他种类一样快速进化。“红皇后”一般指通过尽可能快地进化以避免灭绝。

宏 [观] 进化 (macroevolution): 一个模糊的术语, 常指明明显的表型演化, 通常这种演化大到能反映一个属或更高阶元分类群的谱系变化。对比微 [观] 进化 (microevolution)。

候选基因 (candidate gene): 根据其突变表型或其编码蛋白质的功能而推断出与特定性状进化相关的基因。

互补 DNA [cDNA (complementary DNA)]: 一段 mRNA 的 DNA 拷贝, 是利用从反转录病毒中分离的反转录酶来获得的。cDNA 文库是 cDNA 片段的集合, 代表了某个组织或整个生物个体在特定发育阶段的转录物组信息 (所有表达的 mRNA)。

互惠 (reciprocity): 建立在个体之间不断交流的一种合作。

互利共生 (mutualism): 两个物种都能从互作中获益的共生关系。

互作 (interaction): 严格地说, 是某个结果对各种诱导因素整体的依赖性, 因此结果不能根据所有单个因素的平均效应来预期。不严格地说, 就是互相影响的实体间的相互作用 (如物种间的相互作用)。也见**基因型与环境互作 (genotype × environment interaction)**。

环境 (environment): 通常指那些可能影响一个种群、物种, 或物种基因表达的所有外部物理、化学和生物因素的总合; 一般而言, 指可能影响所感兴趣对象 (如一个基因、一个个体、一个种群) 的功能或活动的一切外部因素。因此, 个体的其他基因可以是某个基因环境的一部分, 或者说种群中其他个体可以是某个个体环境的一部分。

环境方差 (environmental variance): 由环境差别而非遗传差异造成的个体间表型变异。

环境相关性 [environmental correlation (r_E)]: 参见**遗传相关性 (genetic correlation)**。

回复突变 (back mutation): 导致等位基因回复到原来状态的突变。

获得性状遗传 (inheritance of acquired characteristics): 过去广为流行的一种观念, 认为个体在其一生中因其行为或环境所致而发生的改变可以传递给后代。

霍尔丹法则 (Haldane's rule): 对只有一种性别表现为种间杂种不育或杂种不存活这一现象的概括, 异配性别 (有两种不同的性染色体) 就属于此类。

J

基因 (gene): 遗传的功能单位。

基因差异表达 (differential gene expression): 编码蛋白质的基因在表达时间、空间和表达量上存在差异的现象。基因差异表达涉及种间的差异, 发育阶段的差异, 或特定细胞、组织、结构或个体某部分生理状态存在的差异。

基因复合体 (gene complex): 来自同一家族含两个或多个成员的一组基因, 它们在大多数情况下在基因组中彼此紧邻, 通常以串联的形式存在, 被各种基因间隔区和非编码 DNA 隔开。

基因家族 (gene family): 来自同一祖先序列、具有相似核苷酸序列的两个或多个基因座。

基因拷贝 (gene copy): 指某个特定基因在个体或细胞中的代表 (如, 单倍体细胞中有一个拷贝, 二倍体

中有两个拷贝)。

基因可缺失性 (gene dispensability): 把基因从个体基因组中删除而导致个体的适合度受损程度的一种度量。

基因库 (gene pool): 一个有性生殖种群中基因的总和。

基因流 (gene flow): 种群的基因库中融入了其他某个或多个种群的基因。

基因内重组 (intragenic recombination): 基因内部的重组。

基因频率 (gene frequency): 参见**等位基因频率 (allele frequency)**。

基因树 (gene tree): 一个由过去世代基因拷贝推演出、能显示基因拷贝历史的支系图。

基因型 (genotype): 生物个体所具有的全套基因; 通常指某一个特定基因座上的遗传组分或被挑出来进行讨论的一组基因座。

基因型频率 (genotype frequency): 种群中在某个或某些基因座上携带特定基因型个体的比例。

基因型与环境互作 (genotype × environment interaction): 由于环境对不同基因型表达影响不同所引起的表型变异。

基因选择 (genic selection): 选择的一种类型, 选择的单位是单个基因, 因此选择的结果取决于不同等位基因的适合度值。参见**个体选择 (individual selection)**、**亲缘选择 (kin selection)**和**自然选择 (natural selection)**。

基因重复 (gene duplication): 通过已有基因序列不断复制而产生新基因的过程, 其结果将形成**基因家族 (gene family)**。

基因转换 (gene conversion): 将 DNA 信息从一个基因单向转移到另一个基因的过程。在典型的转换事件中, 基因或基因的一部分获得了与该基因座上其他等位基因相同的序列 (基因座内或等位基因间的转换), 或者是获得了与不同的、通常是旁系同源基因座上的相同序列 (基因座间转化)。基因转换的结果是基因家族成员间序列的同质化。

基因组 (genome): 细胞或生物体中的全部 DNA 组分。有核基因组和细胞器基因组之分, 如线粒体基因组和质体基因组。

基因座 (locus; 复数: loci): 染色体上被特定基因占据的位置; 不严格地说, 可以指处于任何等位基因状态下的基因本身。

集合种群 (metapopulation): 一组地方种群, 其中可能存在基因流以及各种灭绝和再迁移。

加性效应 (additive effect): 等位基因对性状影响的程度, 相当于该等位基因纯合子表型与另一等位基因纯合子表型之间差异的一半。

加性遗传方差 (additive genetic variance) 在性状的遗传方差 (genetic variance) 中归因于等位基因加性效应的分量。

假基因 (pseudogene): 基因家族中没有功能的成员, 由功能基因演变而来。对比已加工假基因 (processed pseudogene)。

假说 (hypothesis): 就真实性的一种推测或主张。

假说-演绎法 (hypothetico-deductive method): 一种科学方法, 通过演绎预定数据或观察来检验某种假说, 如果假说成立, 再将预期结果与真实数据进行比较。

间断渐进 (punctuated gradualism): 某一谱系中缓慢和快速的渐变交替发生。也被称为间断前进进化 (punctuated anagenesis)。

间断平衡 (punctuated equilibria): 一种进化式样, 表现出某一谱系在表型上出现的快速进化改变被长时间的微小变化所分割; 还有一个假设旨在解释这样的式样, 即表型变化在小种群中快速发生, 并与生殖隔离的进化相伴。

间断前进进化 (punctuated anagenesis): 参见间断渐进 (punctuated gradualism)。

间接发育 (indirect development): 对比直接发育 (direct development)。

间接适合度 (indirect fitness): 参见广义适合度 (inclusive fitness)。

减数分裂驱动 (meiotic drive): 广义上表示杂合子产生的配子中某个等位基因具备的数量优势 ($> 50\%$), 更适合用于能导致基因选择 (genic selection) 的偏分离 (segregation distortion)。

简约性 (parsimony): 实现目标的一种经济学; 是对观察数据进行解释的一种原则, 即在缺乏证据时, 接受需要最少或最简单前提条件的假说; 在系统学中就是采用该原理 (最少的演化改变) 来推断系统发生关系。

碱基替代 (base pair substitution): 本书中常用来表示因遗传漂变或自然选择, 种群或物种中某个特定 DNA 位点上一碱基被另一碱基所替代的现象。

渐变论 (gradualism): 一种观点, 认为大的表型差异是通过许多小的各式各样的中间状态逐步演变而来。参见线系渐变论 (phyletic gradualism)。

渐渗 (introgression): 基因通过杂交和回交从一个物种或种群进入另一个物种或种群的过程; 意味着基因

组中某些基因发生了这种移动, 但另一些基因则不然。

交配前障碍 (premating barrier): 参见合子前的 (prezygotic)。

子遗 (relict): “遗留”下来的物种。例如, 某种类型的最后幸存者 (否则就灭绝了)。有时, 整个地区的大部分地点出现灭绝后, 在某个地方留下了一个物种或种群。

拮抗多效性 (antagonistic pleiotropy): 基因对不同性状具有不同的效应, 如某个等位基因被取代会增加某个性状的适应度, 但同时降低了另一个性状的适合度。

拮抗选择 (antagonistic selection): 在某特征上的一种选择力量与另一种选择力量作用相反。

结构域 (domain) 一段相对较短的蛋白质片段或模块 (100 个氨基酸或更少), 能够折叠成一个独立于其他结构域的特殊三维结构。

姐妹分类群 (sister taxa): 由最近共同祖先衍生而来的两个物种或更高阶元分类群, 因此彼此亲缘最近。

进化趋势 (evolutionary trend): 假定时间足够长, 某个谱系内或多个谱系间重复发生改变的性状会朝某个方向偏离。

进化稳定策略 [evolutionarily stable strategy (ESS)]: 一种表型, 如果种群中差不多所有个体都具有这种表型, 那么其他的表型就无法侵入该种群或替代该表型。

进化、演化 (evolution): 广义上指在一个或多个性状上具有不同状态的一些实体的起源, 以及这些实体的比例在时间上的变化。生物进化或演化, 是不同生物的比例随时间发生的一种变化, 这些生物在一个或多个性状上存在遗传差异。这样的变化反映了种群内基因型的起源以及随后基因型频率的一代又一代变化, 反映了种内遗传上不同的种群在比率上的改变, 或反映了具有不同特征的物种在数目上的变化, 并由此改变了更高阶元分类群中某个或多个性状的频率。

进化发育生物学 [evolutionary developmental biology (EDB)]: 对表型特征的发育基础开展的进化研究。

进化辐射 (evolutionary radiation): 参见适应辐射 (adaptive radiation)。

进化级 (grade): 在一个或多个性状上演化出相同状态的一组物种, 相对于在同一方向上演化的其他物种来说, 这组物种形成了一个并系 (paraphyletic) 群。

综合进化论 (evolutionary synthesis): 达尔文理论和现代遗传学整合后形成的一个新理论, 强调随机突变、选择、遗传漂变和基因流等的共同作用; 也被称为现代综合论 (modern synthesis)。

近代干扰 (pull of the Recent): 对化石记录中多样

性估测的人为假相。如果仅仅在化石记录中统计类群,对那些实际上今天还生存的类群来说,就会得出更长的存活历史,从而使类群数目的估计高于过去的实际数目。

近交衰退 (inbreeding depression): 在近交个体中 性状平均值的下降 (通常与适合度相关)。

近交系数 (inbreeding coefficient): 从两个亲本子代的 基因拷贝中随机抽取一对拷贝,其血缘相同的概率。

近交、近亲繁殖 (inbreeding): 亲属之间的交配比 从种群中随机选择两个成员之间的交配更为频繁。

近域的 (peripatric): 出现在大多数其他种群外围 的一个种群。

近域物种形成 (peripatric speciation): 因近域分布 种群间出现生殖隔离而导致的物种形成,起因于遗传漂 变和自然选择的综合作用。

警戒色的 (aposematic): 警示有毒或有害的色彩或 其他特征;有警示作用的颜色。

竞争 (competition): 存在于同种或不同种个体间 的一种相互关系,即资源的归属非此即彼。

竞争排斥 (competitive exclusion): 种群因与另一物 种发生竞争而灭绝。

竞争排斥原理 (competitive exclusion principle): 该 理论认为在两个生态位相同的物种中,某一物种通过竞 争将最终取代另一物种。

距离隔离 (isolation by distance): 一种种群结构模 型,其中个体间交配的可能性随地理距离的增加而下 降,因此局部交配造成了等位基因频率出现地理变异。

聚合酶链反应 [polymerase chain reaction (PCR)]: 通过体外复制增加 DNA 序列拷贝数目的一种实验技术。

绝对适合度 (absolute fitness): 参见相对适合度 (relative fitness)。

均变论 (uniformitarianism): 该主张认为过去自然 运行的过程与今天一致。(该词常暗指渐变而非灾变)。

均值 (mean): 通常指算术平均即平均值; n 个值的 总和除以 n 。 x 的平均值用符号 \bar{x} 表示,等于 $(x_1 + x_2 + \dots + x_n) / n$ 。

K

拷贝数目变化 (copy number variants): 指种内个体 间在 DNA 序列的拷贝数目上存在的差异。

柯普法则 (Cope's rule): 该假说认为在演化中动物 的个体趋于增大。

科学理论 (scientific theory): 一种完整而连贯的陈 述,是基于推理和证据,依托自然法则或过程来解释自

然现象。

可进化性 (evolvability): 可以是加性遗传变异的一 种度量,这种变异能够对选择作出反应,也可以是通过 遗传和发育过程产生潜在适应变异的能力。

扩展适应 (exaptation): 基因、组织或结构在功能 上的演化,而不是它最初适应的功能;也可以指先前非 适应特征具备了适应性。

L

拉马克学说 (Lamarckism): 该理论认为,进化是 由个体一生中的行为或环境因素导致遗传性状的变化而 引起的。

劳亚古陆 (Laurasia): 中生代早期两个大陆中位于 北部的大陆。

理论 (theory): 参见科学理论 (scientific theory)。

历史生物地理学 (historical biogeography): 研究生 物地理分布的历史变化,包括那些影响其现代分布的因 素;**生态生物地理学 (ecological biogeography)** 专注于 研究那些影响当代分布的因素。

利他行为 (altruism): 供体在付出自身代价情况 下施惠于其他个体

连锁 (linkage): 同一条染色体上同时出现两个基 因座,当它们位置很近时就会发生有效的连锁

连锁不平衡 (linkage disequilibrium): 来自两个或 多个基因座上两个等位基因之间的关联比根据其各自频 率预测的关联要更常见 (或更稀有)。

连锁平衡 (linkage equilibrium): 根据两个或更多 个基因座上两个等位基因各自频率所预期的关联。

两性的、雌雄同体的 (hermaphroditic): 指兼具雌、 雄两种性别功能的个体。

邻域的 (parapatric): 两个物种或种群,具有连续 但不重叠的地理分布。对比异域的 (allopatric) 和同域 的 (sympatric)。

邻域物种形成 (parapatric speciation) 参见异域物 种形成 (allopatric speciation)。

领地 (territory): 生物个体或种群为防备其他 (通 常为同种) 个体而划定的面积或生境空间;领地行为是 指为保卫领地而表现出的行为。

逻辑斯谛方程 (logistic equation): 该方程刻画了在 服从密度依赖限制因子条件下种群的理想生长模式。随 着密度增长,生长速率逐渐下降直至种群生长停滞。

M

密度依赖的 (density-dependent): 受制于种群密

度的。

密码子 (codon): 能够编码氨基酸或在翻译中起“终止”作用的一个三联体核苷酸。

密码子偏好 (codon bias): 在编码某一特定氨基酸时对同义密码子的使用是非随机的。

模块化 (modularity): 生物个体的各个不同部分, 例如体节或器官, 独立发育或进化的能力; 或发育调节基因和通路在不同组织和发育阶段独立调节的能力。

母体效应 (maternal effect): 母体对其子代表型的非遗传效应, 源自诸如细胞质遗传、共生体的母子传播或营养条件等因素。

目的论 (teleology): 一种信仰, 主张自然事件或客观物体皆有其目的并能据其目的来加以解释。

N

内 [类] 群 (ingroup): 参见外 [类] 群 (outgroup)。

内禀自然增长率 (intrinsic rate of natural increase): 具有稳定年龄结构的种群的潜在单位增长率, 这类种群的增长不受密度的负面影响。

内共生体 (endosymbiont): 生活在宿主细胞中的生物体。

内含子 (intron): 基因中不被翻译为多肽的部分。对比外显子 (exon)。

拟态 (mimicry): 当模仿具有某种优势时, 就会出现两个或更多物种在某些特征上因趋同演化而出现相似性。常见的类型包括贝氏拟态, 即一种可食性的拟态模拟一种不可食的对象从而更难被捕食; 还有一种叫米勒拟态, 即两个或更多不可食的物种因彼此相似而降低了被捕食的可能。

逆行进化 (evolutionary reversal): 某个性状从一个衍生状态演变回到类似早期的状态。

年代种 (chronospecies): 化石中记录下来的进化谱系上的一个环节, 与其前后的环节区别明显, 因而给予不同的种名。

P

旁系的 (paralogous): 指通过种内或不同种间的比较, 得出一个基因家族中两个不同成员之间的进化关系。对比直系的 (orthologous)。

配子选择 (gametic selection): 基于配子产生的效应而对等位基因进行的自然选择。

偏分离 (segregation distortion): 参见减数分裂驱动 (meiotic drive)。

偏利共生 (commensalism): 物种之间的一种生态

关系, 其中一个物种获利不会影响另一个物种。

频发突变 (recurrent mutation): 物种中一种特殊的突变反复发生。

频率 (frequency): 在本书中通常指平均比率 (如, 等位基因频率指某个等位基因在全部基因拷贝中的比例)。

平行进化 (平行现象) [parallel evolution (parallelism)]: 在不同的谱系中独立进化出相似或完全相同的性状, 通常认为起因于相同发育途径中出现相似的改变。

平衡 (equilibrium): 一种从种群大小或遗传组成角度上看不变的条件。此外, 还表示该条件存在时的数值 (如, 种群大小, 等位基因频率)。平衡并不一定是稳定的。参见稳定性 (stability) 和不稳定平衡 (unstable equilibrium)。

平衡选择 (balancing selection): 维持种群内基因座多态性的一类自然选择。

平均适合度 (mean fitness): 种群中所有个体适合度的算术平均

瓶颈 (bottleneck): 种群大小上的短暂、快速下降。

谱系 (lineage): 随不同时期的一系列祖先和后代种群; 通常指单一正在进化的物种, 但也可能包括来自一个共同祖先的多个物种。

谱系地理学 (phylogeography): 描述和分析决定物种内或近缘物种间基因的地理格局、历史和过程, 此类分析有助于理解种群的演化历史。

谱系分选 (lineage sorting): 导致后代物种携带共同祖先的多个基因谱系而每个后代物种都只获得其中之一过程; 也就是, 每个物种中出现的单系基因树都来自共同祖先的并系基因树。

谱系-时间图 (lineage-through-time plot): 显示某个分支上谱系数量变化的曲线图, 经常利用时间校正的系统发生树来作图。

Q

启动子 (promoter): 通常指紧邻基因 5' 端 (上游) 一段 DNA 序列, 能够与 RNA 聚合酶以及辅酶因子特异性结合从而转录基因。有时与增强子 (enhancer) 通用。

迁移 (migration): 用在理论种群遗传学中作为种群间基因流动的同义词; 在有些场合, 指生物定向且大规模的运动, 不一定产生基因流。

前进进化 (anagenesis): 谱系内某一特征在一定时间内发生的演变。

嵌合基因 (chimeric gene): 由两个或多个不同祖先

基因的某些部分构成的基因。

强化 (reinforcement): 由于自然选择促进生殖隔离的加大, 从而造成种群间生殖隔离朝着不断增强的方向演化。

亲代投资 (parental investment): 来自亲本、能够增强现有子代生存的各种活动或过程, 其**成本 (cost)**就是降低了亲本后续的生殖成功率。

亲缘系数 (coefficient of relationship): 同一物种两个个体之间具有共同亲缘的基因的比例。

亲缘选择 (kin selection): 选择的一种形式, 其间不同等位基因的繁殖速率不同, 这种不同是通过影响(亲缘)个体的繁殖成功而实现的, 这些亲缘个体携带了来自共同祖先的相同等位基因。

亲子冲突 (parent-offspring conflict): 某个性状状态在提高后代适合度的同时, 降低了亲本的适合度(反之亦然)。

区室 (compartment): 来自祖先相同细胞的连续细胞群, 它构成了某一发育器官或结构在空间上独立部分, 通常充当这独立的发育单位。来自一个区室的细胞通常不与来自其他区室的细胞混合。

区系分区 (provinciality): 按主要地理区域对生物区系的分类组成进行划分的体系。

驱动趋势 (driven trend): 由于物种在某个方向上比另一个方向上发生更为频繁的变化, 某一分支中物种间性状的平均值也将发生持续的变化。在**被动趋势 (passive trend)**中, 两个方向上的变化将同等可能, 但受到某个方向上边界的约束。也被称**主动趋势 (active trend)**。

趋势 (trend): 参见**进化趋势 (evolutionary trend)**。

趋同进化 (趋同) [convergent evolution (convergence)]: 在不同的进化谱系中, 独立演化出相似的特征, 其通常源于不同的祖先特征或经历了不同的发育途径。

渠限化 (canalization): 发育过程中内部因子的进化, 这种进化减少了环境扰动和基因悸动所带来的影响, 从而限制了变异并稳定地产生某一特定的(通常是野生型)表型。

取(抽)样误差 (sampling error): 在估计种群某些数值时出现的误差(例如, 随机变化), 起因于只测量了种群的一部分; 引申开来, 来自种群重复样本的数值会出现随机波动。

取代替换 (replacement substitution): 参见**非同义替换 (nonsynonymous substitution)**。

权衡 (trade-off): 一种突变或性状状态的适合度优势和劣势共存, 优劣是相对另一种突变或性状状态

而言的。

确定性的 (deterministic): 确定初始条件后出现的固定结果。对比**随机的 (stochastic)**。

群间选择 (interdemic selection): 种内种群间的**群选择 (group selection)**。

群选择 (group selection): 因在一个或多个特征上存在差异, 不同种群(或物种)具有不同的起源或灭绝的速率。还可以表示为不同种群对基因库的贡献存在差异。也见**群间选择 (interdemic selection)**和**物种选择 (species selection)**。

R

人工选择 (artificial selection): 人类有意识地对种群的性状或性状组合进行筛选; 与自然选择不同, 人工选择是以生存和繁殖为筛选标准, 而非由整个基因型的适应度所决定。

容纳量 (carrying capacity): 能够由有限资源维系的种群密度。

S

散布 (dispersal): 在种群生物学中, 指个体移动到不同地点; 在生物地理学中, 指物种通过个体移动来扩张其地理分布范围。

上位效应 (epistasis): 两个或多个基因座之间相互作用给表型或适合度带来的影响, 这种联合效应不等于这些基因座各自效应的总和。

神进化论 (theistic evolution): 一种信仰, 主张进化的发生遵循神所建立的自然法则。

神创论 (creationism): 主张每个物种(或更高的分类群)都是由一个超自然的造物主创造的, 其形态延续至今。

生活力 (viability): 生存的能力; 常指在特定年龄下个体存活的比例, 相对于由于有害基因造成的失活。

生活史 (life history): 通常指影响种群个体数目随世代变化的一组性状, 这种变化以种群或以种群内特定基因型为整体进行统计。这些性状包括与年龄有关的生存值、雌性生殖值和雄性生殖值, 还可包括散布。

生境选择 (habitat selection): 指生物(通常是动物)选择生境进行活动的的能力。生境选择不属于自然选择。

生境追踪 (habitat tracking): 物种地理范围的变化倾向于符合其生态需求的地方, 而不是去适应其前一分布内的环境变化。

生态生物地理学 (ecological biogeography): 参见历

史生物地理学 (historical biogeography)。

生态释放 (ecological release): 当与其他物种竞争压力减缓时, 种群生态位 (如生境范围或可用资源) 的扩展。

生态特征取代 (ecological character displacement): 参见**性状置换** (character displacement)。

生态位 (ecological niche): 所有环境相关变量的组合范围, 物种或种群在此范围内可以持续生存; 通常用来大致描述某个物种的“角色”, 或其能利用的资源。

生态物种形成 (ecological speciation): 因歧化选择和生态因子作用于生殖隔离性状而导致的物种形成。

生态型 (ecotype): 某个物种在局部地区出现的变种具有特定的表型, 这种表型受遗传决定, 且与某些生态条件相关。

生物 [体] (organism): 本书中常常用来指物种的个体成员。

生物地理区 (biogeographic realm): 地球上具有某种特征的动物和植物的主要地理区域。

生物地理学 (biogeography): 研究生物地理分布的科学。

生物学同源性 (biological homology): 在不同种间或同一种内, 不同性状特征有相同来源, 拥有共同遗传基础和发育途径; 从一般的系统发生角度上看, 这些特征通常但不总是同源的。参见**同源性** (homology)。

生物学种 (biological species): 一个种群或一组种群, 在其内部因相互交配基因能进行实际或潜在的交换, 并与其他类似的种群或种群组存在生殖隔离。

生殖成本 (cost of reproduction): 由生殖行为造成的个体未来适合度 (生存和 / 或未来生殖) 的下降。

生殖成功 (reproductive success): 基因型或其他生物实体的适合度, 通常根据新形成合子所拥有后代的单位平均数目或类似的指标来度量。

生殖隔离 (reproductive isolation): 种群间基因交流的下降, 可能的原因有多种, 通常来自那些种群间的生物学差异。

生殖力 (fecundity): 个体产生配子 (通常为卵细胞) 的数量。

生殖特征置换 (reproductive character displacement): 参见**特征置换** (character displacement)。

生殖投入 (reproductive effort): 生物个体在生殖上而不是生长和生存上投入能量或材料的比例。

失控选择 (runaway sexual selection): 性选择的一种模型, 其中雄性展示的特征和雌性对特征的偏好彼此加强, 使得两者向更加极端方向演化。

适合度 (fitness): 一个实体在生殖上的成功; 也即, 等位基因或基因型对下一代或后代的平均贡献。参见**相对适合度** (relative fitness)。

适应 (adaptation): 种群内一种遗传改变的过程。在此过程中, 因自然选择的作用, 性状的平均状态就某个特定功能而言得到了提高, 或种群能更好地适应某些环境因素。类似地, 适应指由于某些功能上的改善在选择上有优势因而在种群中变得更普遍的某个特征。更全面的概念见第 11 章。

适应带 (adaptive zone): 一组 (通常) 相关的物种占据了相似的**生态位** (ecological niches), 常常构成更高的分类单元。

适应峰 (adaptive peak): 当种群具有 (局部) 最大平均适合度时, 两个或多个基因座上等位基因频率或频率的组合。或使平均适合度最大化的 (一个或多个特征的) 平均表型。**适应谷** (adaptive valley) 是平均适合度最小时的一组等位基因频率。

适应辐射 (adaptive radiation): 单个系统发生谱系的成员演化出一系列不同的适应类型; 通常这些类群在资源利用或生境上有所不同, 并在相对短的地质时期内完成分化。**进化辐射** (evolutionary radiation) 这个术语描述的是一种快速多样化的格局, 并不意味着这种分化具有适应性。

适应谷 (adaptive valley): 参见**适应峰** (adaptive peak)。

适应景观 (adaptive landscape): 用比喻的方式表达种群平均适合度与影响适合度的某个或多个基因座上等位基因频率之间的关系。对那些拥有平均适合度最大的等位基因的种群, 用虚拟的景观山峰代表。

数量变异 (quantitative variation): 参见**数量性状** (quantitative trait)。

数量性状 (quantitative trait): 不同的性状状态表现为连续而不是间断的表型性状。

数量性状位点 [quantitative trait locus/loci (QTL)]: 一个染色体区段, 含有至少一个决定数量性状变异的基因。QTL 作图就是确定染色体上 QTL 的图谱位置的一种方法。

数量遗传学 (quantitative genetics): 对连续变异性状的遗传分析, 通常对变异进行统计学描述和估计。

水平 (横向) 传递 (horizontal transmission): 基因或共生体 (如寄生虫) 在生物个体间的运动, 而不是在亲子间进行传递 [纵向传递 (vertical transmission)]。基因的水平传递也称为**横向基因转移** (lateral gene transfer)。

顺式调控元件 (cis-regulatory element): 存在于基因内部或其附近、维持基因正常时空表达的一段非编码 DNA 序列, 通常包含转录因子的结合位点。对比**调控区** (control region) 和**反式调控元件** (trans-regulatory element)。

溯祖 (coalescence): 回顾性地 (从现在回到过去) 追溯种群中的基因拷贝源自哪个祖先拷贝。

随机交配 (panmixia): 种群成员之间的一种随机交配。

随机性的 (stochastic): 随机的。对比**确定性的** (deterministic)。

随机遗传漂变 (random genetic drift): 参见**遗传漂变** (genetic drift)。

随机游荡 (random walk): 包含一系列随机步骤的数学模型, 用于描述随机遗传漂变和一些其他的生物过程。

T

特创论 (special creation): 一种观点, 认为每个物种都是上帝以其现在的形态一个个地创造出来的。

特有的 (endemic): 适用于类群, 分布于特定的地域或地点。

特有化 (individualization): 在祖先彼此没有差别的过程中出现了某一结构在形式和身份上发生了独特的演变。

梯度群、渐变 (cline): 等位基因的逐渐变化, 或某个性状的平均值沿地理条带逐渐变化。

体内平衡 (homeostasis): 通过个体的自我调节来维持某种平衡状态。

替换 (substitution): 通常, 物种或种群的某个等位基因随着进化的发生而完全被另一等位基因所替代 [见**固定** (fixation)]。有时是指在同源 DNA 序列的碱基差异。

条件依赖指数 (condition-dependent indicator): 通常是一种行为特征, 其反映了个体的健康或生理活力 (“状况”)。

调控模块化 (regulatory modularity): 基因调控的一种特性, 其允许基因表达或蛋白质功能在同一个体不同细胞、组织或发育阶段中发生变化, 且不影响个体的整个形态或生活史。

调控区 (control region): 基因组中非转录区, 可以与其他基因的产物结合, 增强 [增强子 (enhancer)] 或抑制特定基因的转录 [抑制子 (repressor)]。

停滞 (stasis): 在一段进化时期内, 某个或多个性

状都缺少实质性的进化改变。

同胞种 (sibling species): 难以通过或不可能通过形态性状但可通过生态、行为、染色体、遗传标记或其他特征分辨开来的物种

同塑性、非同源相似性 (homoplasy): 两个或多个物种拥有相似或相同的性状状态, 其并非源自共同祖先; 包括**趋同** (convergence)、**平行进化** (parallel evolution) 和**逆行进化** (evolutionary reversal)。

同型的 (homonymous): 在生物个体的某个部分重复出现的生物结构, 例如牙齿或刷毛。

同义替换 (synonymous substitution): 某个碱基变化的固定, 该碱基变化不改变基因所编码蛋白质产物的氨基酸; 也称为**沉默替换**。对比**非同义替换** (nonsynonymous substitution)。

同域的 (sympatric): 适用两个物种或种群, 占据相同的地理位置从而有杂交的机会。对比**异域的** (allopatric) 和**邻域的** (parapatric)。

同域物种形成 (sympatric speciation): 参见**异域物种形成** (allopatric speciation)。

同源多倍体 (autopolyploid): 细胞内含有的数套染色体均来源于同一物种的**多倍体** (polyploid)。

同源核型 (homokaryotype): 在出现诸如倒位等染色体重排的位点上表现为纯合的基因组或个体。对比**异源核型** (heterokaryotype)。

同源染色体 (homologous chromosomes): 参见**同源性** (homology)。

同源性 (homology): 两个或多个物种共有源自共同祖先的性状状态, 其可能和祖先一致, 也可能不一致。**同源染色体** (homologous chromosomes) 是具有相同基因的染色体组成员。

同源异形基因 (homeotic selector gene): 生物体的整个器官、节段或隔室发育所必须表达的基因。

同源异形框基因 (homeobox gene): 有一个大的真核基因家族, 含有称为同源异形框的 DNA 序列。同源异形框序列编码长度为约 60 个氨基酸、可结合 DNA 的蛋白质同源域。大多数同源异形框基因是转录调节子。对比**结构域** (domain) 和**Hox 基因** (Hox gene)。

同源异形突变 (homeotic mutation): 导致生物的某种结构转变为另一种结构的突变。

同质园 (common garden): 一个将来自不同地理种群的生物 (通常是同种的) 安排在相同的地方, 其目的是使研究者能够判别种群间的变异是归因于遗传还是环境。最初应用于植物, 但现在更普遍地用于类似研究的任何实验。

同种 (conspecific): 属于同一个物种。

统计学的 (demographic): 改变种群大小 (如出生、死亡、扩散) 的各种过程。

突变 (mutation): 核苷酸序列复制过程中的一种错误, 或者基因组中组合方式不清楚的其他改变。

突变方差 (mutational variance): 由于每代新的基因突变而引起表型性状遗传方差的增加。

突变论 (saltation): 一种跳跃; 在一个或多个表型性状中的不连续突变, 通常幅度很大。

W

外 [类] 群 (outgroup): 与内 [类] 群 (ingroup) 相分离的类群, 这组类群内部的分化在此之后才发生。

外显子 (exon): 基因中被转录为多肽 (蛋白质) 的部分。对比内含子 (intron)。

外显子重排 (exon shuffling): 通过装配来自两个或多个现有外显子来形成新的基因。外显子重排的经典模型是通过其间内含子的重组而构造新的外显子组合; 然而, 外显子重排也可以通过将外显子逆转座到现存基因中来实现。

网状进化 (reticulate evolution): 杂交引起不同谱系的融合。

微 [观] 进化 (microevolution): 一个模糊的术语, 常指种内微小的、短期的演化改变。对比宏 [观] 进化 (macroevolution)。

微阵列 (microarray): 将微小的 cDNA 或基因组 DNA 片段印迹到可暴露于荧光 DNA 或 RNA 探针的硅质芯片或载玻片上, 从而测定特定基因或 mRNA 的存在与否及其数量。

微卫星 (microsatellite): 短小、高度重复的非转录 DNA 序列。

文化进化 (cultural evolution): 种群内和种群间非遗传的文化特征在频率上变化, 这些特征是建立在有意识模仿的基础之上。

稳定性 (stability): 通常用来表示恒定性; 在本书中, 更倾向于表示返回到一种状况 (稳定平衡) 或在该状况被取代之后的几个选项之一 (多个稳定平衡)。

稳定选择 (stabilizing selection): 一种选择, 可以维持种群内某个特征的平均值处在 (或接近) 恒定的中间值。

无性生殖的 (asexual): 没有经历减数分裂和配子结合的生殖。

无性系、克隆 (clone): 通过有丝分裂行无性生殖的一批个体。

物理制约 (physical constraint): 因生物材料的某些特性而阻止谱系演化出某一性状的一种限制。

物种、种 (species): 根据生物学种概念, 在自然条件下, 一组种群的成员彼此能够交配或具有交配的潜能; 有更全面的概念 (见第 17 章)。另外, 最基本的分类学划分是要指定单个标本, 其往往但并不总是与生物学种相对应。也见生物学种 (biological species) 和系统发生种 (phylogenetic species) 概念。

物种搭车 (species hitchhiking): 具有某个特定性状的物种, 因其性状与另一促进物种形成而减少灭绝的性状相关, 因而在比例上得到了提高。

物种分选 (species sorting): 特定性状与谱系多样化率之间的一种相关。

物种形成 (speciation): 祖先种内出现生殖隔离的演化, 从而形成两个或更多的后裔物种。

物种形成时间 [time for speciation (TFS)]: 物种形成过程开始到产生生殖隔离所需要的时间。

物种选择 (species selection): 一种类型的群选择, 即具不同特征的物种, 因为其特性差异而在数量上以不同速率增加 (通过物种形成) 或减少 (通过灭绝)。

X

系列同源 (serial homology): 生物个体上重复出现且经常分化的结构之间存在的一种关系, 根据其发育起源的相似性来定义; 例如, 节肢动物的几个腿和其他附肢。

系统发生 (phylogeny): 一组分类群 (比如具有共同祖先的物种) 传衍的历史, 包括分化的次序、有时也包括分化的绝对时间; 还用于表述来自共同祖先的基因的谱系。

系统发生生态位保守性 (phylogenetic niche conservatism): 一组生物个体对生态的需求演化缓慢, 导致近缘物种长期依赖于相似的资源和环境条件。

系统发生树 (phylogenetic tree): 一个分支图, 描述了不同物种之间的相互关系, 例如, 来自共同祖先的后代的传衍历史。

系统发生种概念 [phylogenetic species concept (PSC)]: 物种可视为一个种群组, 其有别于其他类似的种群组。

显性 (dominance): 对某个等位基因来说, 杂合子与纯合子产生的表型相同; 与只能在纯合时才表现出来的隐性 (recessive) 等位基因相反。物种的显性指的是物种数量在群落中的优势。

现代综合论 (modern synthesis): 参见进化综合

(evolutionary synthesis)。

现实遗传力 (realized heritability): 以人工选择实验中估算的性状选择差值为参照, 根据种群平均表型的变化而计算出的性状遗传力。

限制性内切酶 (restriction enzyme): 能够在某一小段特定核苷酸序列处切开双链 DNA 的一种酶。种群内的遗传变异会使得限制性内切酶处理得到的 DNA 片段在长度上存在差异, 即限制性片段长度多态性 [restriction fragment length polymorphism (RFLP)]。

线性渐变论, 均变论 (phyletic gradualism): 一个演化上的术语, 指随着时间不断流逝, 性状发生逐渐的演化改变。

相对适合度 (relative fitness): 一个基因型相对于参考基因型 (所占比率) 的适合度。参考基因型适合度常常设置为 1.0; 标准化之前的适合度值就是**绝对适合度 (absolute fitness)**

相关性 (correlation): 统计学上量化两个变量间的相关程度。适用于两个特征之间的关系, 如表现型相关性, 遗传相关性, 环境相关性。参见第 13 章。

相互易位 (reciprocal translocation): 两个非同源染色体的某些部分发生重组交换。

镶嵌进化 (mosaic evolution): 在同一谱系或分支内不同性状具有不同的进化速率, 因此或多或少地彼此独立。

协同进化 (coevolution): 狭义上, 指两个或多个生态学上相互关联种的共同进化, 每个种对其他种施加的选择都有进化上的响应。有时又泛指某个种的进化受到与其相互作用另一个种的影响, 或仅仅指生态相关物种间共同的分化历史。

新达尔文主义 (neo-Darwinism): 一种遗传变异的自然选择理论, 其否认获得性状可遗传, 通常被看成是一种现代理论, 认为自然选择作用于随机产生的颗粒状遗传变异, 是一种主要的、但非唯一的进化原因。

新功能化 (neofunctionalization): 重复基因间出现分化, 其中一个基因获得了新的功能。对比**亚功能化 (subfunctionalization)**。

性别比、性比 (sex ratio): 通常描述为后代中雄性的比例, 后代可以是个体 (“个体性别比”) 或种群 (“种群性别比”)。

性成本 (cost of sex): 通常指与无性生殖种群相比, 有性生殖种群的增长率会因产生雄性而降低。

性隔离 (sexual isolation): 因为厌恶与其他种群成员交配而致使种群之间基因交换减少; 也称为**行为隔离 (behavioral isolation)**。

性选择 (sexual selection): 因获得配偶能力上的不同而导致生殖上出现差异。

性早熟 (progenesis): 个体形态发育持续时间的减少, 这导致在性成熟的成体中保留幼体的特征。也见**幼态持续 (neoteny)** 和**幼体发育 (paedomorphosis)**。

性状 (character): 特征或特性。对比**性状状态 (character state)**。

性状置换 (character displacement): 通常指一种地理变异式样, 其中性状在两个物种同域种群间的差异比异域种群间的差异还大; 有时用来代表两个物种同域种群间由于生殖或生态互动而导致差异加大的进化过程。

性状状态 (character state): 性状的一种变异类型 (例如, “蜗牛壳的颜色”这一性状的状态有黄和绿)

选配 (co-option): 某个基因、组织或结构在功能上演化, 而不是其最初适应的那种变化。在基因水平, 与**招募 (recruitment)** 和偶尔也与**扩展适应 (exaptation)** 交替使用。

选型交配 (assortative mating): 基于表型的非随机交配; 通常是指正向的选型交配, 即倾向于与同类表型的个体交配。

选择 (selection): 表型上不同的实体在生存和生殖上出现非随机性差异。参见**自然选择 (natural selection)** 和**人工选择 (artificial selection)**。

选择 (或功能) 制约 [selective (or functional) constraint]: 阻止某一谱系演化出某一特定性状的一种限制, 因为该性状总是不利或干扰另一性状的功能。

选择差 (selection differential): 选择前种群平均特征值与选择后存活和繁殖下来个体的平均特征值之间的差异。

选择的层次 (levels of selection): 在适合度上有差异的几种有性生殖生物实体 (如基因、生物个体、物种), 这些差异影响到对各类实体的选择。

选择平台 (selection plateau): 种群对连续方向性选择不再有响应时的平均性状值。

选择梯度 (selection gradient): 表型和适合度之间关系的斜率, 对于数量性状, 通常要考虑与其他性状的相关性。

选择系数 (coefficient of selection): 某一基因型个体的平均适合度与参考基因型个体平均适合度的差值。

选择响应 (response to selection): 某个性状因选择而在一个或多个世代后平均值出现的变化。

选择性剪接 (alternative splicing): 将 RNA 转录物剪接成不同的外显子, 从而形成能翻译不同蛋白质的成熟转录体 (因此允许相同的基因编码不同的蛋白质)。

选择性清除 (selective sweep): 减少或清除一类 DNA 序列的变异, 这类序列存在于近期被自然选择所固定的突变的临近区域。

选择优势 (selective advantage): 由一个等位基因或性状状态带来的适合度 (生存和 / 或生殖) 提升

血缘相同的 (identical by descent): 两个或多个基因拷贝来源于生物某个共同祖先的一个单拷贝基因。

Y

亚功能化 (subfunctionalization): 重复基因的分化, 其中每个基因仅保留祖先基因多个功能中的一部分。对比**新功能化 (neofunctionalization)**。

亚显性 (underdominance): 杂合子适合度比相同等位基因两个纯合子的适合度都低。

亚种 (subspecies): 命名了的地理宗; 是种内的一组种群, 其共享一个或多个特定性状、并占据与其他亚种不同的地理区域。

衍征的 (apomorphic): 衍生 (derived) 出来的性状或状态, 相对另一性状或状态而言。参见共 [有] 衍征 (synapomorphy)。

衍生性状 (状态) [derived character (state)]: 从祖先性状或状态演化而来的性状 (或状态)。

野生型 (wild-type): 野生种群中最常见的等位基因、基因型或表现型; 有时专指野生类型的等位基因, 而其他类型的等位基因被定义为突变。

依频选择 (frequency-dependent selection): 一种自然选择模式, 在该模式下每个基因型的适合度与其在种群中的频率高低相关。

移码突变 (frameshift mutation): 在一段转录的 DNA 序列中因碱基的插入或缺失导致开放阅读框发生改变, 从而造成下游基因产物多处发生改变。

遗传标记 (genetic marker): 易于检测的一种遗传变异类型 (例如可见突变或多态的核苷酸位点), 该变异类型可以被用于追踪紧密相连区域 (可能含有感兴趣基因) 的变异和遗传。

遗传冲突 (genetic conflict): 等位基因之间在适合度上有冲突, 要么发生在同一基因座 (基因座内冲突)。要么发生在不同基因座 (基因座间冲突)。

遗传方差 (genetic variance): 性状在种群内的变异, 用个体间因遗传差异导致的方差来度量。

遗传负荷 (genetic load): 种群因某些基因型的存在而出现平均适合度的下降, 这些基因型的适合度要低于大多数适应基因型的适合度。

遗传工具箱 (genetic toolkit): 一组基因和蛋白质,

其通常在亲缘关系较远的生物间以及在其参与的多细胞生物不同发育途径间都是保守的。

遗传距离 (genetic distance): 种群间遗传差异的程度, 有基于等位基因频率差异得到的多种指标。

遗传力 (heritability): 在个体间的性状变异中, 可归因于基因型差异的比例。狭义遗传力是指**表型方差 (phenotypic variance)** 中**加性遗传方差 (additive genetic variance)** 所占的比率。

遗传漂变 (genetic drift): 种群中两个或多个等位基因或基因型在频率上的随机波动。

遗传同化 (genetic assimilation): 需由环境刺激而触发其发育的表型进化为组成型表达 (即, 不再需要刺激) 的过程。

遗传相关 (genetic correlation): 由于**多效性 (pleiotropy)** 或**连锁不平衡 (linkage disequilibrium)**, 在两个或多个表型特征的基因型间出现相关性差异。遗传相关, 结合由不同环境条件 [环境相关性 (environmental correlation)] 造成的性状相关, 共同决定了在种群内所观察到的表型性状的相关性 [表型相关 (phenotypic correlation)]。

遗传约束 (genetic constraint): 防止某一谱系沿着某个特定轨迹进化过远的一种限制, 因为不存在导致这类进化的遗传变异。

已加工假基因 (processed pseudogene): 一种由 mRNA 反转座为 cDNA 的假基因 (pseudogene)。

异时发生 (heterochrony): 由发育事件在时间上的改变所引起的表型上的进化改变。

异速生长 (allometric growth): 在个体发育期过程中, 某个特征的生长速率与另一特征的生长速率不同。

异位发生 (heterotopy): 某个基因或性状的表达出现在后代和祖先身体的不同部位。

异域 (的) (allopatric): 一个物种或种群所占据的地域与另一个物种或种群的地域相分离。对比**邻域的 (parapatric)**、**同域的 (sympatric)**。

异域物种形成 (allopatric speciation): 祖先种不同地域的种群间出现遗传分化而形成新物种, 与之相反是**邻域 (parapatric)** 和**同域 (sympatric)** 物种形成 (speciation), 其分化发生在**邻域 (parapatry)** 或**同域 (sympatry)**。

异源多倍体 (allopolyploid): **多倍体 (polyploid)** 中的数套染色体来源于一个以上的物种。

异源核型 (heterokaryotype): 在诸如到位等染色体重排的位点上为杂合的基因组或个体。对比**同源核型 (homokaryotype)**。

易位 (translocation): 一个染色体片段转移到另一非同源的染色体上; 因此染色体上多了一个这样的片段。

隐性的 (recessive): 参见**显性 (dominance)**。

营养繁殖、无性繁殖 (vegetative propagation): 由体细胞组织 (如, 通过芽) 产生的后代。

有效种群大小 (effective population size): 现实种群的有效大小等于理想种群 (即, 种群中所有个体具有同等的生殖机会) 的个体数目。理想种群的个体数目决定了真实种群中遗传漂变速率的大小。

有性生殖 (sexual reproduction): 遗传构成由两个遗传上不同的配子混合而产生子代

幼态持续 (neoteny): 异时性进化, 即与性成熟的发育相比, 某些或所有体细胞的特征都表现为发育延迟, 导致性成熟个体具有幼年特征。也见**幼体发育 (paedomorphosis)** 和**性早熟 (progenesis)**。

幼体发育 (paedomorphosis): 在成年阶段拥有祖先幼体阶段的典型特征。

预适应 (preadaptation): 保证能变化到新的生态位、生境或功能所必需的一种属性。如果一个结构可以承担一个新的功能而不需要进化上的改变, 那么该结构就是对新功能的预适应。

阈性状 (threshold trait): 表现为离散状态的性状, 尽管其遗传变异是多基因控制的。

原基、原始细胞 (primordium): 一组胚性细胞, 注定会形成一种特定的成熟结构。

远交 (异交) (outcrossing): 与另一个遗传个体的交配。对比**自交 (selfing)**。

约束 (constraint): 生物或其生存环境具有的属性, 其倾向于抑制某种特征的演化或限定其演化路径朝特定的方向进行。

Z

杂合体 (子) (heterozygote): 在某个基因座上拥有不同等位基因的生物个体

杂合性 (heterozygosity): 从种群中随机选择一批个体, 其中含杂合基因座的比例。当应用于单个基因座, 指种群中杂合体的比例。在这两个含义中, 均假设**哈迪-温伯格平衡 (Hardy-Weinberg equilibrium)** 成立。

杂合优势 (heterozygous advantage): 在特定基因座上杂合子比纯合子表现出更高的适合度。

杂交 (hybridization): 遗传上不同种群的成员间交配产生的后代。

杂交带 (hybrid zone): 遗传不同的种群相接触并至

少产生一些混血后代的地理区域。

杂种 (hybrid): 由不同类型、通常为遗传上分化明确的种群或物种间交配形成的个体。

增强子 (enhancer): 一段DNA序列。当受到**转录因子 (transcription factor)** 作用时, 这段序列能控制相关基因的转录。对比**反式调节元件 (cis-regulatory element)**、**调控区 (control region)** 和**启动子 (promoter)**。

招募 (recruitment): (1) 在进化遗传学中, 指基因演化出新的功能, 而不是该基因最初适应的功能。(2) 在种群生物学中, 指通过生殖 (即, 种群中达到生殖年龄的个体) 向种群中添加新的成年 (繁育) 个体。

整倍体 (euploid): 细胞或个体拥有正常和均衡数量的染色体。

正态分布 (normal distribution): 变量频率的钟形分布; 这种分布会出现在某一变量值由许多独立、效应微小的因子决定时; 是许多统计公式成立的前提。

正选择 (positive selection): 对提高适合度的等位基因的选择。对比**纯化选择 (purifying selection)**。

之间 (inter-), 之内 (intra-): 均为前缀, 分别代表“其间”和“其内”。例如, “种间”差异为物种之间的不同, 而“种内”差异为物种内部个体之间的不同。

支系的 (cladistic): 与分支式样有关; 支系分类指根据生物自共同祖先分离出来的历史顺序而进行的分类。

直接发育 (direct development): 一种生活史特性, 不经过中间幼虫阶段而直接从胚胎形态发育到成体形态。对比**间接发育 (indirect development)**。

直接适应度 (direct fitness): 参见**广义适应度 (inclusive fitness)**

直系的 (orthologous): 在两个或更多物种中, 一个基因家族中相对应的 (同源的) 成员。对比**旁系的 (paralogous)**。

指数增长 (exponential growth): 某个特性 (如体量和种群大小) 随时间发生的非线性增加 (或减少), 用指数方程来描述。

致死等位基因 (lethal allele): 导致完全死亡 (往往在发育早期) 的等位基因 (通常是隐性的)。

致同进化 (concerted evolution): 随着时间的推移, 基因家族不同成员之间在核苷酸序列上趋于一致的现象。

智能设计 [intelligent design (ID)]: 神创论中的一个学派, 声称生物的复杂性过高, 不可能通过自然过程而演化出来, 因而必须通过智能设计所产生。

中性等位基因 (neutral allele): 在适合度上没有差

别的等位基因。

种群 (population): 一组同种的生物个体, 占据或多或少明确的地理区域并显示出代际间的生殖连续性; 这些个体之间生态和生殖的互动要比与同种其他种群成员之间的互动更为频繁。尊重惯例, 在用于人类时, 仍采用“群体”译法。

主动趋势 (active trend) 参见 **驱动趋势 (driven trend)**。

转换 (transition): 一个核苷酸变成另一个同类核苷酸 (嘌呤或嘧啶) 的突变。对比 **颠换 (transversion)**。

转录因子 (transcription factor): 与一段调节 DNA 序列相互作用、并影响相关基因转录的一种蛋白质。

转录物组 (transcriptome): 一个用于描述一套特定 mRNA 转录本的术语, 诸如在一个特定细胞型或整体生物个体中的转录本集合。来自不同物种同一器官转录物组, 或同一物种的不同器官或生理状态的转录物组, 都可以揭示在不同情况下基因是如何表达的。

转座 (transposition): 一个转座子拷贝移动到基因组的另一个不同位点。

转座因子 (transposable element): 一段能够插入到基因组中不同位点的 DNA 序列。

自交 (selfing): 自体受精; 相同遗传个体产生的雌、雄配子的结合。对比 **远交 (outcrossing)**。

自然法则 (natural law): 始终不变的自然现象, 可表述为只要特定条件存在, 某种结果就必然会出现。

自然的法则 (scala naturae): 或存在之链: 一种预进化概念, 即所有生物都是按从低到高的一系列有序形

态被创造出来的。

自然选择 (natural selection): 在一个或多个性状上有差异的各类实体具有不同的生存或繁殖能力。自然选择的发生, 意味着生存和/或繁殖力的差异不是起因于机会, 而是不同实体比例发生改变的潜在后果。因此, 自然选择也可定义为不同类别实体对后代的贡献存在明确的差异。通常这种差异是可以遗传的。这些实体可能是等位基因、基因型或基因型组合、种群, 或广义上讲, 物种。更全面的概念参见第 11 章。也见 **基因选择 (genic selection)**、**个体选择 (individual selection)**、**亲缘选择 (kin selection)** 和 **群选择 (group selection)**。

自然主义谬论 (naturalistic fallacy): 一个经常使用的名词, 认为所谓“自然的”就是道义上的正确或者好的。

自私 DNA (selfish DNA): 一段 DNA 序列, 其具有自身复制或通过其他自我复制元件进行复制的能力, 但对其所在的生物个体没有直接功能 (或害处)。

祖先性状状态 (ancestral character state): 演化上古老的性状状态, 是相对于在后起的某个或多个谱系中出现的另一 (衍生) 性状状态而言的。

最大简约法 (maximum parsimony): 参见 **简约法 (parsimony)**。

最大似然法 [maximum likelihood (ML)]: 评估数据模型参数 (简单如均值和方差) 的一种统计方法。

最优化理论 (optimality theory): 一种适应性进化模型, 认为性状已进化到接近其最佳, 达到了特定条件下的极限。

(王伟、王宇飞译, 葛颂校)

图片版权说明

封面 © Shutterstock.com.

第 2 章 2.7A *left*: © A & J Visage/Alamy. 2.7A *right*: © Holmes Garden Photos/Alamy. 2.7B *left*: © Shutterstock.com. 2.12A: © Steve Bloom/Alamy Images. 2.12B: © Rolf Nussbaumer Photography/Alamy. 2.12C: © Shutterstock.com.

第 3 章 3.8A: © fotolincs/Alamy Images. 3.8B: © Photo Resource Hawaii/Alamy Images. 3.8C: © Ivan Kuzmin/Alamy. 3.8D: © Jason Gallier/Alamy. 3.15A: © Roberto Nistri/Alamy. 3.15B: © Chris Mattison/Alamy. 3.15C: © Mark Boulton/Alamy. 3.19: © Shutterstock.com. 3.23A: © Shutterstock.com. 3.23B: © Dani Carlo/Prisma/AGE Fotostock. 3.23C: © Noble Proctor/The National Audubon Society Collection/Science Source. 3.24A: © Shutterstock.com. 3.24B: © Roberto Nistri/Alamy. 3.24C: © Andreas Gradin/Shutterstock. 3.24D: © Roberto Nistri/Alamy.

第 4 章 4.12A: © Julius T. Csotonyi/Science Source. 4.12B: © John Reader/Science Source.

第 5 章 5.7A: © Sinclair Stammers/Science Source. 5.8: © Ivan Vdovin/Alamy. 5.12A: © Francois Gohier/Science Source. 5.12B: © Sabena Jane Blackbird/Alamy. 5.17A: © Shutterstock.com. 5.17B: © The Natural History Museum, London. 5.19A: © Shutterstock.com. 5.19B: © Andre Maslennikov/AGE Fotostock. 5.23: © Nigel Reed QEDimages/Alamy.

第 6 章 6.1B: © Geoff Bryant/Science Source. 6.4C: © Papilio/Alamy. 6.6: © FLPA/Alamy. 6.28A *Temperate*: © Ryan M. Bolton/Shutterstock. 6.28A *Tropical*: © Mark Kostich/Shutterstock.

第 7 章 7.18B: © Juniors Bildarchiv/Alamy. 7.18C: © Shutterstock.com.

第 9 章 9.1A *Blue*: © Steve Byland/Shutterstock. 9.1A *White*:

© Buschkind/Alamy. 9.2A: David McIntyre. 9.3: © Nigel Cattlin/Alamy.

第 10 章 10.5: © Richard R. Hansen/Science Source.

第 11 章 11.1C: © Tom McHugh/Science Source. 11.2A: © Richard Becker/Alamy. 11.2B: © Perennou Nuridsany/Science Source. 11.4: © Shutterstock.com. 11.7A: © Shutterstock.com. 11.7B: © FLPA/Alamy. 11.10A: © Jason Gallier/Alamy. 11.18A: © Alex Mustard/2020VISION/Naturepl.com. 11.18B: © Christian Musat/Shutterstock. 11.21A: © Pepbaix/Alamy. 11.21B: © Shutterstock.com. 11.22A *top*: © Robert Shantz/Alamy. 11.22A *bottom*: David McIntyre. 11.26B: © B. Wilson/Shutterstock.

第 12 章 12.4: © John Cancalosi/Naturepl.com. 12.5: © Piotr Naskrecki/Minden Pictures/Corbis. 12.24A: © Bill Coster/Alamy.

第 13 章 13.23: From Colosimo et al. 2005.

第 14 章 14.2A: © Carol Walker/Naturepl.com. 14.2B: © INTERFOTO Pressebildagentur/Alamy. 14.3A: © Jim Zipp/Science Source. 14.3B: © Kim Taylor/Naturepl.com. 14.4A *left*: © mauritius images GmbH/Alamy. 14.4A *right*: © Robert Shantz/Alamy. 14.4B *left*: David McIntyre. 14.4B *right*: © Lagui/Shutterstock. 14.10: Courtesy of Douglas Futuyma. 14.17B: © Frederick R. McConnaughey/Science Source.

第 15 章 15.2A: © Tiax/Shutterstock. 15.2B: From Diego et al., 2007. *PLoS Biology* 5(4): e87. 15.20A: © Mark R. Higgins/Shutterstock. 15.20B: © Shutterstock.com. 15.21B: © Robert Thompson/Naturepl.com. 15.26A: © Shutterstock.com. 15.28A: © Roy Mangersnes/Naturepl.com. 15.28B: © Dr. Paul A. Zahl/Science Source. 15.29: © Arco Images GmbH/Alamy. 15.32A: © Dave Bevan/Alamy.

第 16 章 16.7: © Nick Upton/Naturepl.com. 16.14A, B: © blickwinkel/Alamy. 16.16: © Gregory G. Dimijian/Science Source. 16.26B: © Minerva Studio/Shutterstock.

第 17 章 17.1A: © Winfried Schäfer/imagebroker/Corbis. 17.1B: © Arterra Picture Library/Alamy. 17.1C: © blickwinkel/Alamy. 17.5A: © david tipling/Alamy. 17.5B: © Shutterstock.com. 17.5C: © Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures. 17.5D: © Danita Delimont/Alamy.

第 18 章 18.12A: © Tim Laman/Naturepl.com. 18.12B: © W. Peckover/VIREO. 18.12C: © Radius Images/Alamy. 18.12D: © The National Trust Photolibrary/Alamy Images.

第 19 章 19.1 *Nutcracker*: © Glen Bartley/All Canada Photos/

Corbis. 19.1 *Squirrel*: © Marvin Dembinsky Photo Associates/Alamy. 19.5 *Tree*: © Arco Images GmbH/Alamy. 19.6A: © David Shale/Naturepl.com. 19.10A: © David Kjaer/Naturepl.com.

第 21 章 21.7A: © Michael Rozman/Shutterstock. 21.19: © Rob Schell Photography.

第 22 章 22.7A: © blickwinkel/Alamy. 22.7B: © Peter Scoones/Science Source. 22.9B: © blickwinkel/Alamy. 22.9C: © Wayne Lynch/All Canada Photos/Corbis. 22.10A *left*: © Kane513/Shutterstock. 22.10A *right*: © Hung Chung Chih/Shutterstock. 22.10B *left*: © Rob & Ann Simpson/Visuals Unlimited, Inc. 22.10B *right*: © Shutterstock.com. 22.24 *right*: © Life on white/Alamy.

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任；构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人进行严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话 (010) 58581999 58582371 58582488

反盗版举报传真 (010) 82086060

反盗版举报邮箱 dd@hep.com.cn

通信地址 北京市西城区德外大街4号 高等教育出版社法律事务与版权管理部

邮政编码 100120

防伪查询说明

用户购书后刮开封底防伪涂层，利用手机微信等软件扫描二维码，会跳转至防伪查询网页，获得所购图书详细信息。也可将防伪二维码下的20位密码按从左到右、从上到下的顺序发送短信至106695881280，免费查询所购图书真伪。

反盗版短信举报

编辑短信“JB, 图书名称, 出版社, 购买地点”发送至10669588128

防伪客服电话

(010) 58582300



Evolution Third Edition
生物进化

第3版

[美] DOUGLAS J. FUTUYMA 著
葛颂 顾红雅 饶广远 张德兴 主译
杨继 孔宏智 王宇飞



ISBN 978-7-04-045701-8



9 787040 457018 >

定价 196.00 元

[General Information]

书名=a

SS号=14236618

封面
书名
版权
前言
目录

1 进化生物学

什么是进化？

达尔文之前

达尔文

达尔文的进化理论

哲学问题

伦理、宗教与进化

达尔文之后的进化理论

综合进化论

进化的基本原则

综合进化论之后的进化生物学

如何研究进化

进化是事实也是理论

2 生命之树：分类和系统发生

分类

推断系统发生史

系统发生树

用于系统发生推断的数据

推断系统发生：最大简约法

DNA序列的简约性分析：一个案例

系统发生分析的统计学方法

评估系统发生假说

分歧时间估计

基因树和物种树

水平基因转移

不完全谱系分选

系统发生分析的其他事项

系统发生学的应用和扩展

3 演化式样

对特征演化历史的推断

以分类学为依据推测而来的一些演化式样

生物体的大多数特征都从早先存在的祖先特征演化而来

同塑性很常见

特征演化的速率不同

演化往往逐步进行

外形改变往往与功能改变相关

物种之间的相似性随个体发生而改变

发育和形态演化

个性化

异时发生

- 异速生长
- 异位发生
- 复杂度的增加和减少
- 系统发生分析揭示了物种演化的趋势
- 许多分支都有适应辐射演化的现象
- 基因和基因组的演化模式
 - 趋同演化
 - 基因组大小
 - 重复基因与基因组
- 4 化石记录中的进化
 - 地质学基础
 - 板块构造
 - 地质时期
 - 地质年代表
 - 化石记录
 - 种内的进化改变
 - 高阶元分类群的起源
 - 人族化石记录
 - 系统发生和化石记录
 - 进化趋势
 - 间断平衡
 - 演化速率
- 5 地球上生命的历史
 - 生命的历史格局
 - 生命出现之前
 - 生命出现
 - 前寒武纪的生命
 - 古生代生命：寒武纪大爆发
 - 古生代生命：奥陶纪至泥盆纪
 - 海洋生物
 - 陆地生物
 - 古生代生命：石炭纪和二叠纪
 - 陆地生物
 - 二叠纪末期大灭绝
 - 中生代生命
 - 海洋生命
 - 陆地植物和节肢动物
 - 脊椎动物
 - 新生代
 - 水生生物
 - 陆地生物
 - 哺乳动物的适应辐射
 - 更新世事件
- 6 演化的地理学
 - 演化的生物地理学证据

- 分布的主要式样
- 影响地理分布的历史因素
- 检验历史生物地理学的假设
 - 历史生物地理学的分析举例
 - 区域性生物群的组成
- 谱系地理学
 - 更新世种群变迁
 - 现代人起源
- 地理分布的界限：生态和演化
 - 生态位
 - 范围的局限性：一个演化的问题
- 地理分布式样多样性的演化
 - 群落趋同
 - 历史对分布式样多样性的影响

7 生物多样性及其进化

- 生物多样性变化的估测与建模
 - 多样性变化速率建模
 - 化石记录中的多样性
 - 多样性的系统发生研究
- 显生宙内的生物多样性与差异
 - 生成与灭绝的速率
 - 随着谱系存续时间的推移，灭绝速率会变化吗？
 - 灭绝的原因
 - 大灭绝
- 多样化过程
 - 物种的多样性会达到平衡吗？
 - 为什么某些类型的生物比其他类型更为多样化？
 - 生物特性对分化的影响
 - 适应辐射
 - 影响多样性的其他因素

8 遗传变异的起源

- 基因和基因组
- 突变：概述
 - 突变的种类
 - 突变的实例
 - 突变率
 - 突变的表型效应
 - 突变对适合度的影响
 - 突变的限制
- 突变是一种随机过程
- 核型的改变
 - 多倍化
 - 染色体重排

9 变异：进化的基础

- 表型变异的来源

- 变异的遗传和环境来源
- 非遗传性传承的变异
- 了解进化：遗传变异的基本原理
 - 等位基因和基因型频率：哈迪-温伯格定律
 - 示例：人类MN基因座
 - 哈迪-温伯格定律的意义：进化的各种因素
 - 等位基因、基因型及表型的频率
 - 近亲交配
- 自然种群中的遗传变异：单个基因
 - 形态和生存力
 - 近交衰退
 - 分子水平的遗传变异
 - 自然种群的遗传变异：多基因座
 - 连锁和连锁不平衡
 - 数量性状变异
- 种群间变异
 - 地理变异的模式
 - 基因流
 - 种群间等位基因频率的差异
 - 人类遗传变异
- 10 遗传漂变：随机进化
 - 进化中的随机过程
 - 遗传漂变理论
 - 遗传漂变即为取样误差
 - 溯祖
 - 等位基因频率的随机波动
 - 遗传漂变下的进化
 - 有效种群大小
 - 奠基者效应
 - 现实种群中的遗传漂变
 - 分子进化的中性理论
 - 中性理论的原理
 - 中性理论所获得的支持
 - 再论分子钟
 - 基因流和遗传漂变
 - 基因树和种群历史
 - 再论现代智人的起源
- 11 自然选择和适应
 - 现实中适应的实例
 - 自然选择的本质
 - 设计和机制
 - 自然选择的定义
 - 自然选择与偶然性
 - 实物选择和属性选择
 - 环境是否有效取决于生物

- 自然选择的例子
 - 演化实验
 - 雄性生殖成功率
 - 群选择
 - 亲缘选择
 - 自私的遗传元件
- 选择的层次
 - 个体和种群的选择
 - 物种选择
- 适应的本质
 - 适应的定义
 - 认识适应
- 对适应性演化的观察
- 自然选择和适应所不具备的特性
 - 适应的必然性
 - 完美
 - 进步
 - 自然的和谐与平衡
 - 道德和伦理
- 12 自然选择的遗传理论
 - 适合度
 - 自然选择的模式
 - 定义适合度
 - 适合度的要素
 - 选择的模式
 - 定向选择
 - 天然种群中的有害等位基因
 - 平衡选择维持的多态性
 - 杂合子优势
 - 各种拮抗选择
 - 依频选择
 - 进化改变的多重结果
 - 正向依频选择
 - 杂合子劣势
 - 适应景观
 - 选择和遗传漂变间的相互作用
 - 自然选择的强度
 - 自然选择的分子证据
 - 依据地理变异来检测选择
 - 选择的检验：种内变异和种间变异
 - 基于DNA序列来检测选择：理论期望
 - 选择的分子印记
 - 人类基因组的适应性进化
 - 适应性：起因于新变异还是现存变异
- 13 表型进化

表型性状的遗传架构

表型变异的组分

遗传漂变驱动的数量性状进化

数量性状的选择

对定向选择的响应

对人工选择的响应

自然种群的方向性选择

稳定化选择和分裂选择

数量性状的关联性演化

关联性选择

遗传相关

遗传相关如何影响演化

遗传学可以预测长期进化吗？

反应规范

渠限化

表型可塑性

变异性的进化

适应与制约

遗传制约与适应

适应可以拯救物种的灭绝吗？

14 生活史进化

个体选择和种群选择

最优表型建模

作为适合度组分的生活史性状

生殖力，单次生殖和多次生殖

年龄结构和生殖成效

权衡

生活史性状的演化

寿命和衰老

生殖年龄时间表

后代的数量和大小

生活史和交配策略

增长率的演化

15 性与繁殖成效

突变率的进化

有性生殖与无性生殖

性的悖论

重组和性的利与弊

性与重组优势的假说

性别比与性分配

近交与远交

性选择的概念

雄性间和精子间的竞争

通过配偶选择达到性选择

配偶选择的直接利益

- 没有直接利益的配偶选择
- 性选择主题的变化
- 16 冲突与合作
 - 冲突建模
 - 社会交往互动与合作
 - 没有亲缘关系的个体间的合作
 - 通过共享基因的利他行为进化
 - 合作和冲突的舞台：家庭
 - 交配制度和亲代照料
 - 杀婴、堕胎、同胞竞争和残杀同胞
 - 亲子冲突
 - 真社会性
 - 亲缘选择还是类群选择？
 - 遗传冲突
 - 细胞质遗传
 - 减数分裂驱动
 - 分离后致畸者
 - 转座因子
 - 亲本基因组间的冲突
 - 寄生物、共生生物、个体、组织水平
 - 人类行为与人类社会
 - 人类行为的进化研究
 - 文化进化以及基因-文化共进化
- 17 物种
 - 什么是物种？
 - 系统发生种概念
 - 生物学种概念
 - 生物学种概念的范畴及其应用
 - 基因流障碍
 - 交配前障碍
 - 交配后、合子前障碍
 - 合子后障碍
 - 多重隔离障碍
 - 如何鉴别物种
 - 种间差异
 - 生殖隔离的遗传基础
 - 染色体差异和合子后隔离
 - 影响生殖隔离的基因
 - 生殖隔离遗传学研究的意义
 - 遗传分化和交换
 - 祖先变异和溯祖
 - 基因流和杂交
 - 杂交带的命运
- 18 物种形成
 - 物种形成的模式

异域物种形成

- 异域物种形成的证据

- 隔离分化式异域物种形成的机制

- 生态选择与物种形成

- 性选择和物种形成

- 生殖隔离的强化

- 边域物种形成

异域物种形成之外的其他模式：基因流相伴的物种形成

- 基因流相伴的物种形成的基因组研究

- 邻域物种形成

- 同域物种形成

多倍体和重组物种形成

- 多倍体

- 重组物种形成

物种形成有多快？

物种形成的结果

19 物种间相互作用的进化

种间互作

- 协同进化

- 物种关系的系统发生特性

天敌与猎物的协同进化

- 天敌-猎物协同进化模型

- 捕食者-被捕食者的进化实例

- 警戒态和拟态

- 植物和植食动物

- 寄生生物与宿主的相互作用及感染性疾病

互利共生

竞争性互作的进化

进化与群落结构

20 基因和基因组的进化

基因组的参与者和进化过程

基因组进化的非适应性过程

蛋白质进化的速率和模式

- 密码子偏好

- 基因的可缺失性和促进翻译稳健度的自然选择

- 蛋白质相互作用和进化速率

- 发育生物学和蛋白质进化速率

基因组多样性及其进化

- 基因组结构的多样性

- 病毒和微生物基因组：最小的基因组

- 重复序列和转座因子

全基因组的自然选择

- 自然选择的证据：分子趋同

- 人类谱系中的分子进化

新基因的起源

- 水平基因转移
- 外显子重排、蛋白质结构域的进化和嵌合现象
- 基因重复
 - 重复基因的命运
 - Ohno困境、分子混交以及近期重复基因的选择命运
 - 多基因家族和关键创新性状的起源
- 基因组与染色体重复
- 21 进化和发育
 - Hox基因和现代进化发育生物学的出现
 - Hox基因表达和功能的进化
 - 同源性的新概念
 - 形态性状演化背后的发育演化证据
 - 进化上保守的发育通路
 - 基因调控：发育进化的奠基石
 - 蛋白质编码序列和表型的进化
 - 基因调控进化的分子遗传基础
 - 形态性状演化的模块化
 - 宏进化和新性状的进化
 - 形态性状的演化
 - 异时性的发育遗传学
 - 异速生长的进化
 - 发育约束和形态进化
 - 特征丢失、逆转及多洛定律
 - 生态发育生物学
 - 人类发育的进化
- 22 宏进化：物种水平之上的进化
 - 进化的速率
 - 渐变论和突变论
 - 系统发生的保守性和变化
 - 创新性状的演化
 - 对初始新特征的解释
 - 复杂性状
 - 趋势、可预测性和进步
 - 趋势的种类和原因
 - 趋势演化的实例
 - 生命历程中是否存在大的演化趋势？
 - 进化的可预测性和偶然性
 - 关于进步的问题
- 23 演化科学、神创论和社会
 - 神创论者和其他怀疑论者
 - 科学、信仰与教育
 - 科学的本质
 - 演化是理论，也是事实
 - 演化的证据
 - 化石记录

- 系统发生和比较研究
- 基因和基因组
- 生物地理学
- 设计论论点的缺陷
- 已观察到的演化及其机制
- 对神创论者论点的反驳
- 关于演化的争论
- 我们为什么应该教授生物演化？
- 医药与卫生
- 农业和自然资源
- 环境与保护
- 人类行为
- 理解自然与人性

术语汇编

图片版权说明

附录

封底