

# 第3篇：生物演化

## 11 演化理论与微演化

---

王强

December 18, 2024

南京大学生命科学学院

# Outline

11.1 演化理论的创立: 历史和证据

11.2 自然选择和人工选择

11.3 微演化与中性理论

## 例子: 持久性的害虫

- 1960s, 疟疾每年杀死约三百万人, WHO 发起 DDT 灭蚊运动: 开始时成效显著, 不久以失败告终.
- 自化学杀虫剂 1940s 开始广泛使用后, 已记录到 >500 种抗药性昆虫.
- 原因何在? – 遗传, 变异与演化

*Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution.*

若无演化之光, 生物学毫无道理.

— 杜布赞斯基

- 对生物演化的了解是对生物学从微观到宏观每个领域所必备的基础知识
- 演化整合了全部生物学, 它是贯穿本课程的主线

## 11.1 演化理论的创立: 历史和证据

---

## 11.1.1 达尔文是演化理论的主要创立者

生物演化的基本概念可追溯到 2500 年前的古希腊

- 希腊哲学家阿那克西曼德 (Anaximander): 生命起源于水, 较简单生命形式出现于较复杂生命形式之前;
- 希腊哲学家亚里士多德 (Aristotle): 物种不变, 永存, 并且不会出现新物种.
- 亚里士多德的观点对西方文化教育有重大影响, 而犹太-基督文化又以对圣经中创世纪的字面解释强调了这一概念.



Figure 1. 雅典学院

- 神创论:
  - ▶ Special creation: 生物在某一时刻一次被创造出来的,一旦形成就永远不变了.
  - ▶ Continuous creation: 生物是被一次又一次地创造出来, 因此, 地球上的物种是有变化的.
- 演化的思想: 即一个物种是从另一个物种演化而来的思想.

- 在达尔文以前, 法国的博物学家布丰, 拉马克和英国的 E. Darwin (C. Darwin 的祖父) 都考虑过生物演化的可能性, 但提不出令人信服的证据.
- 1859 年 *Origin of Species* 使生物学摆脱了神学的羁绊, 创立了生物演化理论 – 生物学的一个重要的统一理论.

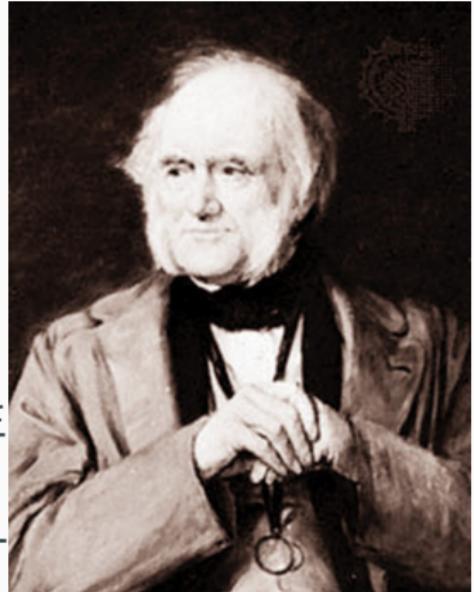


Figure 2. G.L. de Buffon,  
1707–1788

- 拉马克, 第一个坚定的演化论者
- 发现软体动物 (从早期化石到第三纪化石再到现存生物标本) 排列成连续的种系序列.
- 由此得出结论: 许多动物种系经历了缓慢而逐渐的变化.

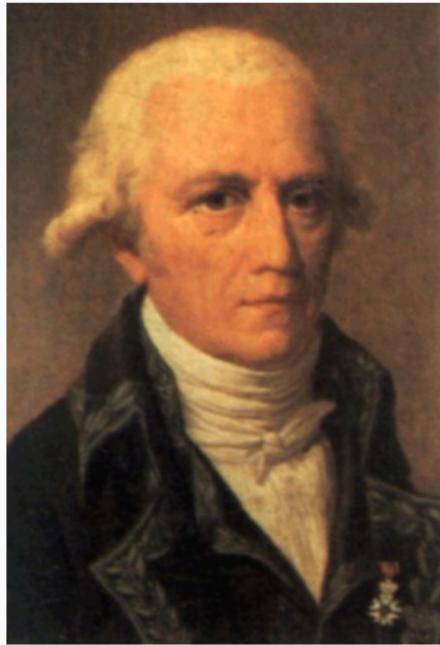


Figure 3. J.B. Lamarck,  
1744–1829

拉马克认为生物演化有两个原因:

- 自然“赋予动物生命不断使其结构复杂化的力量”
- 动物对环境中特殊条件反应的能力
  - ▶ 行为引起的生理过程(用进废退)
  - ▶ 获得性遗传
  - ▶ 上述两者结合,推动了生物的演化
- 动物学哲学, *Philosophie Zoologique*, 1809, J. B. Lamarck

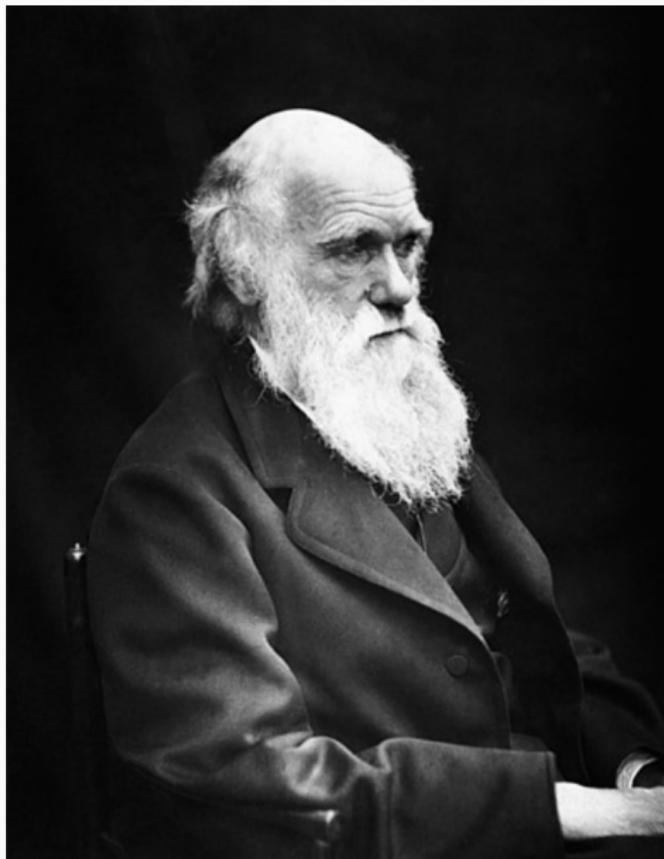
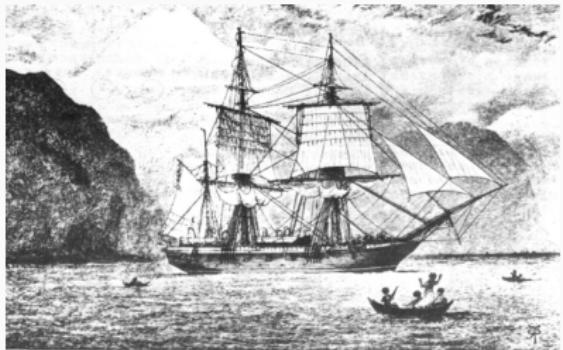


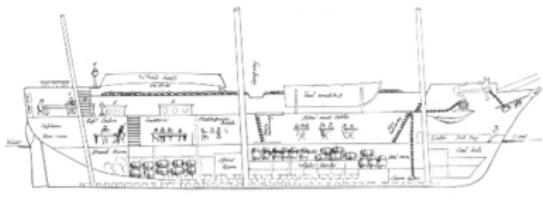
Figure 4. Charles Darwin, 1809–1882



(a) 年青时的达尔文



英国皇家“贝格尔”号航行在麦哲伦海峡



- 1 - 达尔文先生在船长室中的座位
- 2 - 达尔文先生在船尾楼中的座位
- 3 - 达尔文先生在船尾楼中所用的抽屉
- 4 - 千分尺
- 5 - 船长宝刀及刀鞘
- 6 - 舰长军位室的火窗

它是一艘配有木质三桅帆船。其航行特征是前部高而狭长和后部以及一些带有有力地支撑臂，这些坚固地使它这样大的船的船首部分显得更轻一些。这艘船后面有4门铁炮，每门发射9磅重的炮弹。两门安装在重量的南向炮台，炮台上没有炮架；前4门上方是船尾甲板，甲板下下面是些非常小的船舱，装得满满的，与其它大小不相称。上甲板下层是顶层甲板，与其说它是船的船身只说它需要更多，但装备要轻一些。后甲板上方，在护舷木上，有两条20英尺长的链锯船式救生艇。在左右舷的外部各有一条20英尺长的救生艇，如果有有一只船生锈的话，就会“嘎嘎”响。贝格尔号1829至1836年考察航行记事))

(b) 贝格尔号

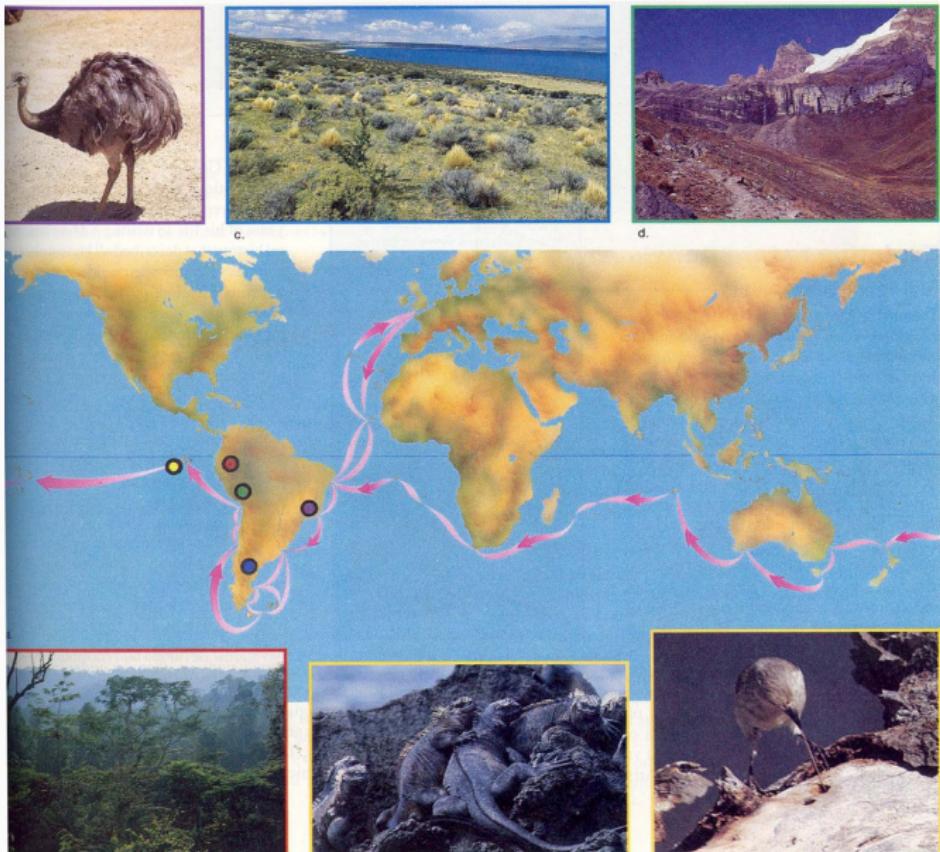


Figure 6. 贝格尔号环球航行的路线



Figure 7. 加拉帕戈斯 (Galapagos) 群岛的地雀

## Darwin 看到的现象

- 南美与非洲, 澳洲气候相似但动物区系差别很大;
- Galapagos 群岛等岛屿上的动物区系与临近的南美大陆的动物区系很近, 而与其他气候条件相似的岛屿 (如非洲相应位置的佛德角群岛) 的动物区系关系甚远;
- 与其他大陆相比, 南美大陆的化石与现生的南美物种更为相似.

- 从马尔萨斯 (Thomas Malthus) 《人口论》得到启发:  
生物虽繁殖力极强但数量稳定 → 原因: 食物有限 →  
生存竞争 → 适者生存, 不适者淘汰. 1844年前达尔文已  
整理好一篇含演化论主要论点的论文.

- 1850s, 华莱士 (A.R. Wallace, 1823–1913) 通过在 Indonesia, Malaysia 的动植物考察提出了生物演化的见解. 1858.6 达尔文收到了华莱士的信和论文手稿, 并转交 C. Lyell (1797–1875).
- 1858.7.1 赖尔和胡克 (J.D. Hooker, 1817–1911) 在林奈学会公布了华莱士论文和达尔文1844年的论文摘要, 1858.8.20 两文在《会刊》出版.

- 1859.11, 达尔文的《物种起源》(*On the Origin Species by Means of Natural Selection*) 出版, 提出了生物演化的见解.
- 达尔文《物种起源》
  - ▶ 从几个方面的证据令人信服地论证了现代物种是通过“有饰变的传代”(descent with modification, 他对演化的说法), 并由一代代祖先发展而来;
- 提出了两个主要概念:
  - ▶ 共同祖先学说 (theory of common descent)
  - ▶ 自然选择学说 (theory of natural selection)

## 11.1.2 多重证据支持共同祖先学说

地雀 (finch) 喙的形状和大小显示: Galapagos 群岛各岛屿上的不同地雀由来自南美大陆的共同祖先演变而来 → 进而推断: 所有动 (植) 物有一个共同祖先, 所有生物有一个单一起源.

# Galapagos 地雀 (finch) 与共同祖先学说

问题:

1. 喙的差异从何而来?
2. 海岛上的特有生物, 其祖先是否来自临近大陆的迁移者?
3. 一个岛屿特有的物种和临近岛屿上非常相似而又不同的物种之间是否有关系?

## 问题 1

Galapagos Islands 的历史

- 由火山喷发形成
- 仅 100 万年历史
- 从未与大陆相连



Figure 8. Galapagos Islands

## Galapagos Islands 的生物

- 种类很少
- 特有物种比例高, 如 13 种地雀
- Galapagos finch 间的主要区别:
  - ▶ 喙的形状和大小



Figure 9. 喙的形状和大小的差异

那么, Galapagos finch 喙的差异从何而来?

## 问题 2

南美, 非洲, 澳洲自然条件相似, 生物区系迥异, 分属不同生物地理区:

- Galapagos Islands 动物属南美大陆类型
- Cape verde (佛德角群岛, 临近非洲西海岸) 动物属非洲大陆类型

即: 自然条件相似的岛屿 (如 Galapagos Islands 与 cape verde 均为热带火山岛), 但生物区系关系甚远, 而与各自临近的大陆生物区系相似.

海岛上的特有生物, 其祖先是否来自临近大陆的迁移者?

## 问题 3

- Galapagos Islands 的嘲鸫 (mocking bird) 在群岛的不同岛之间有明显差异;
- Darwin 从中看出海岛与临近大陆间的动物关系以有趣的形式在群岛内部表现出来.

那么,一个岛屿独有的物种和临近岛屿上非常相似而又不同的物种之间有没有什么关系?

共同祖先学说能够很好解释上述现象



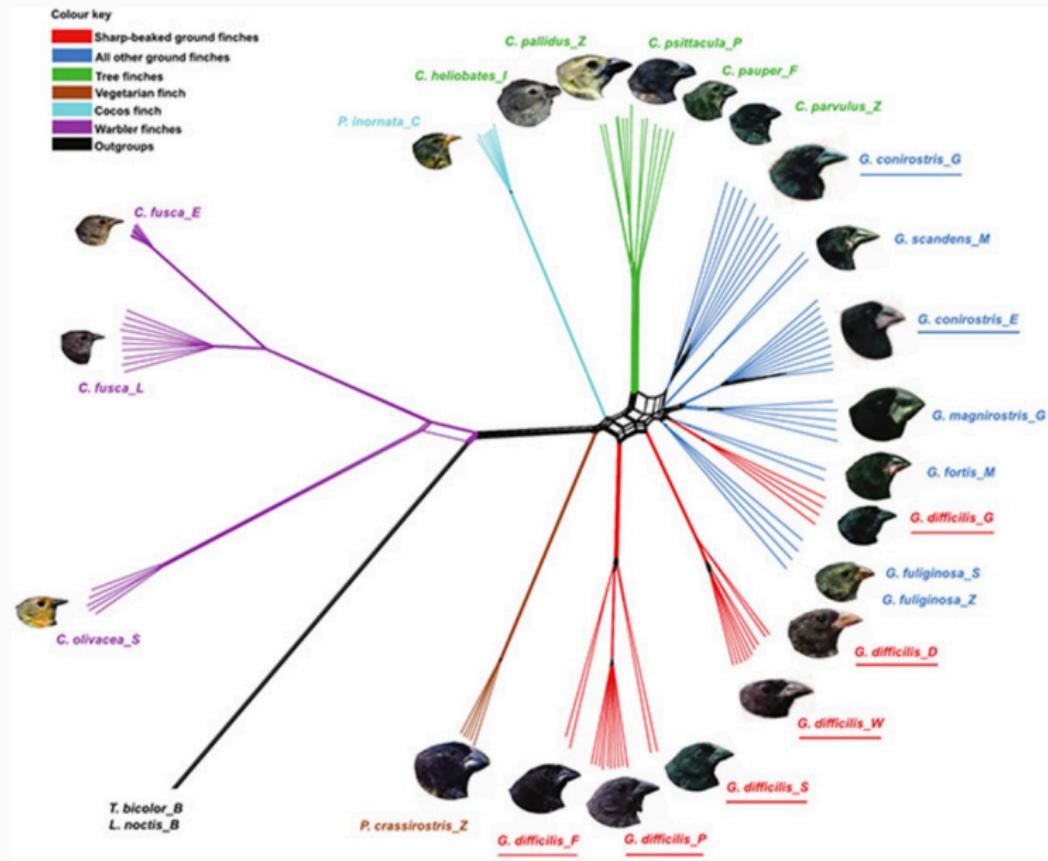


Figure 10. 现代基因组学视角下的地雀



(a) 大彗星兰



(b) 马岛长喙天蛾

Figure 11. 达尔文的预言

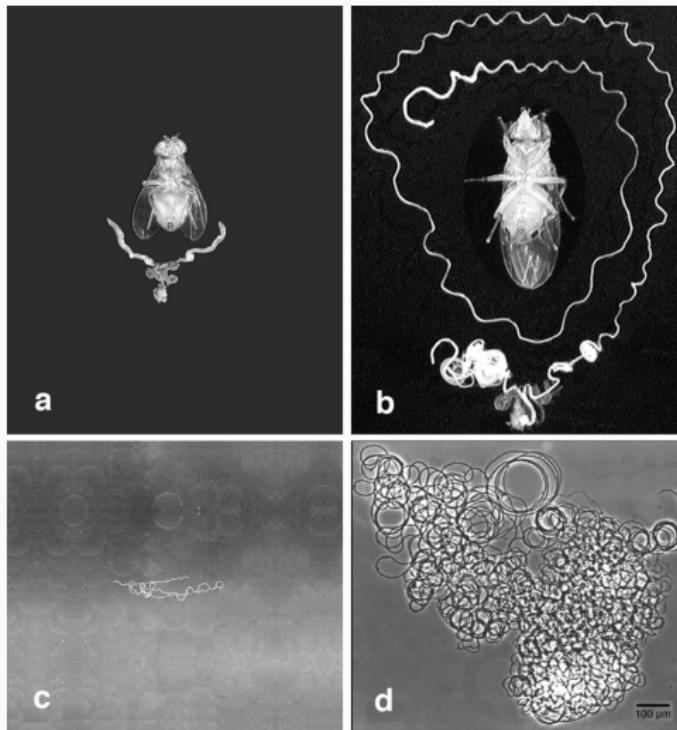


Figure 12. 二裂果蝇的巨大精子

# 形态学的比较研究

- 比较解剖学 (Comparative Anatomy)
  - ▶ 前肢骨骼
- 比较胚胎学 (Comparative Embryology)
  - ▶ 所有脊椎动物都有一个彼此相似的早期胚胎发育阶段  
→ 由共同祖先演化而来的证据

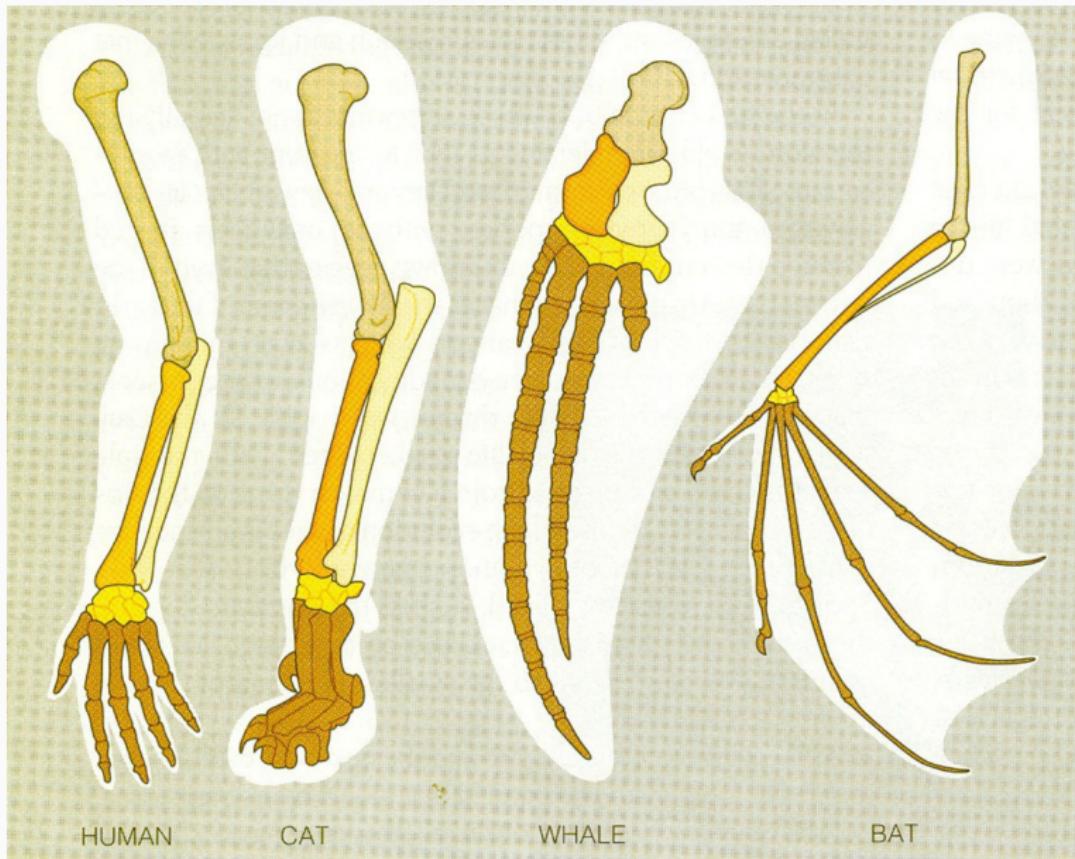


Figure 13. 几种哺乳动物的前肢骨骼

# 化石记录的证据

雕齿兽, 猛犸; 始祖鸟; 人类.

生物演化的总趋势: 简单到复杂; 原核生物到真核生物; 单细胞生物到多细胞生物.



Figure 14. 始祖鸟

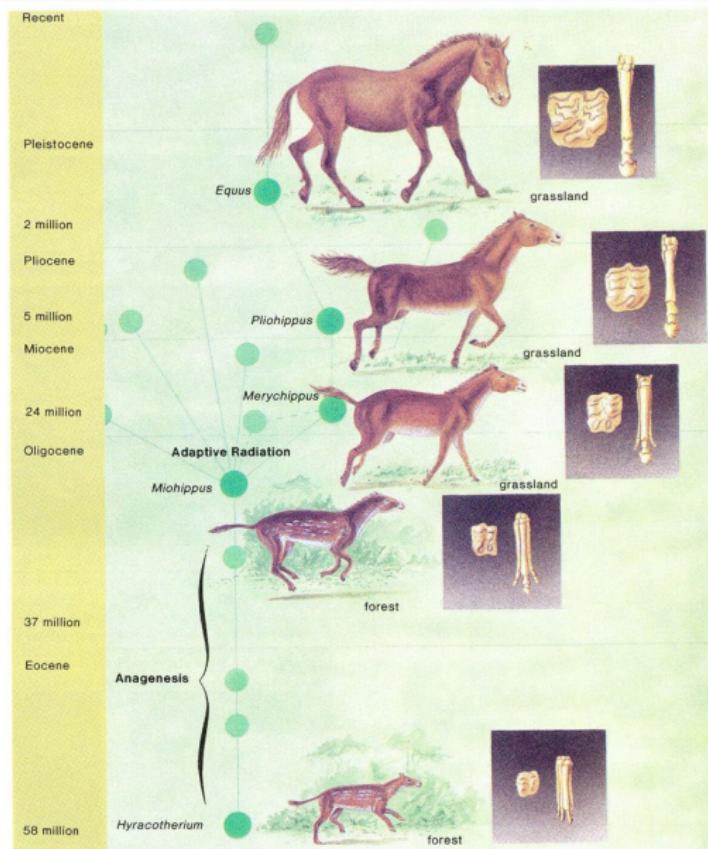


Figure 15. 马

## 11.2 自然选择和人工选择

---

## 11.2.1 自然选择就是有差别的存活和生殖



a.



**自然选择** 如果具有某种可遗传性状的个体能够比其他个体留下更多的后代, 那么生物的种群就会一代一代地发生变化.

- 自然选择的结果就是演化性适应 (evolutionary adaptation), 即种群中适合于环境的性状出现的频率增加.
- 种群的遗传组成随时间而改变即为演化 (evolution)

## 11.2.2 适合度和选择系数

适合度

在一定条件下, 一种等位基因在选择中的生存优势.

适合度, 选择压, 选择系数都是相对概念

### 11.2.3 自然选择作用于整个生物体

海洋鬣蜥的 4 个特有性状:

1. 足蹼
2. 扁尾
3. 盐腺
4. 控制体温

- 任何基因型的适合度依赖于其他基因
- 在重组 – 选择的反复交替中产生新的遗传聚集

## 11.2.4 自然选择有三个主要模式

- 稳定性选择: 选择中间类型而淘汰两极端类型
  - ▶ 新生儿体重, 4.5–8.5 → 2–11; 六斤左右存活率最高.
- 定向选择: 选择了种群中的极端类型
  - ▶ 英国椒花蛾, 为带斑点的灰白色 (与地衣相似).
  - ▶ 1845 年, 发现第一只暗黑色的椒花蛾. 19 世纪末, 则 98% 为暗黑色.
- 分裂选择: 淘汰中间类, 保持两极端类型. 该选择导致新物种的形成.
  - ▶ 海岛上的昆虫.

affect the distribution curve of a polygenic trait. In the diagrams, natural selection is acting against the phenotypes in the gray areas and is selecting for the phenotypes indicated by the arrows. In stabilizing selection, the average phenotype is favored, and the curve constricts because the extreme phenotypes are being eliminated. In disruptive selection, the average phenotype is being eliminated because

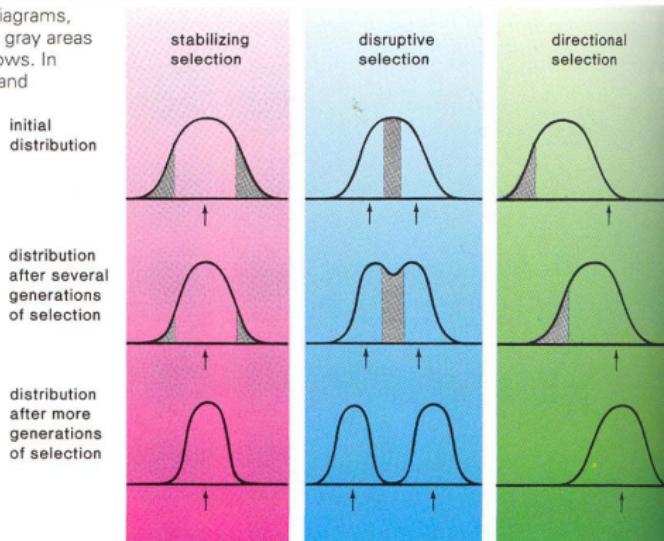
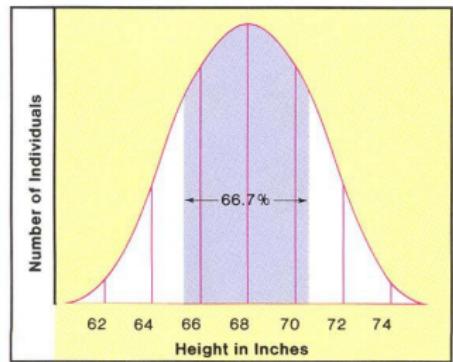


Figure 17. 自然选择的模式

birth weight.

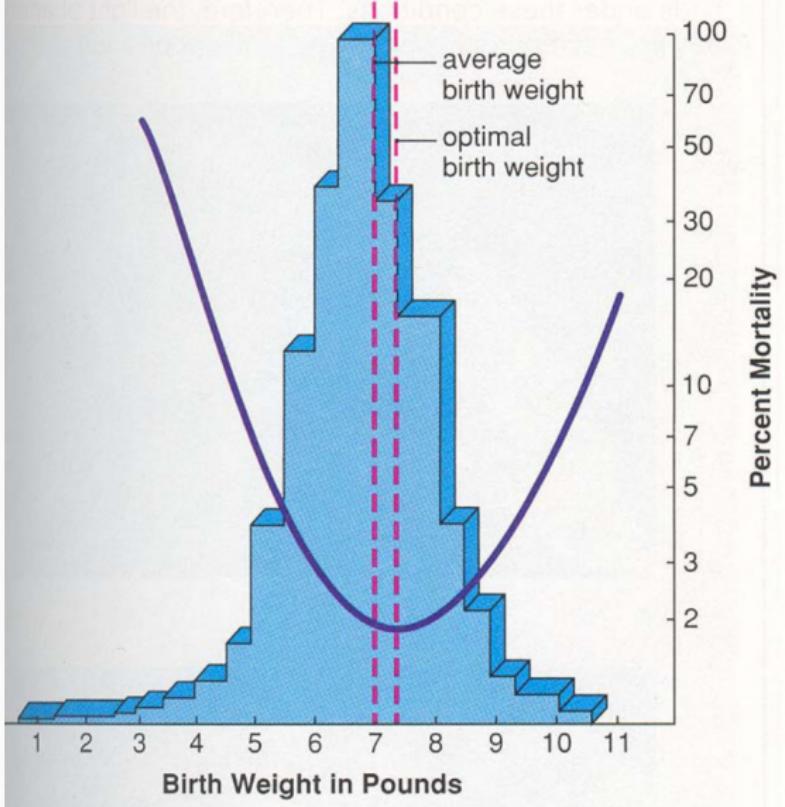


Figure 18. 新生儿的体重

## 11.2.5 趋同演化彰显自然选择的巨大作用

**趋同演化** 两个或多个物种谱系, 因有大体相近的演化方向而分别独立地演化出相似的特征.

如有袋类, 真兽类间的相似特征.

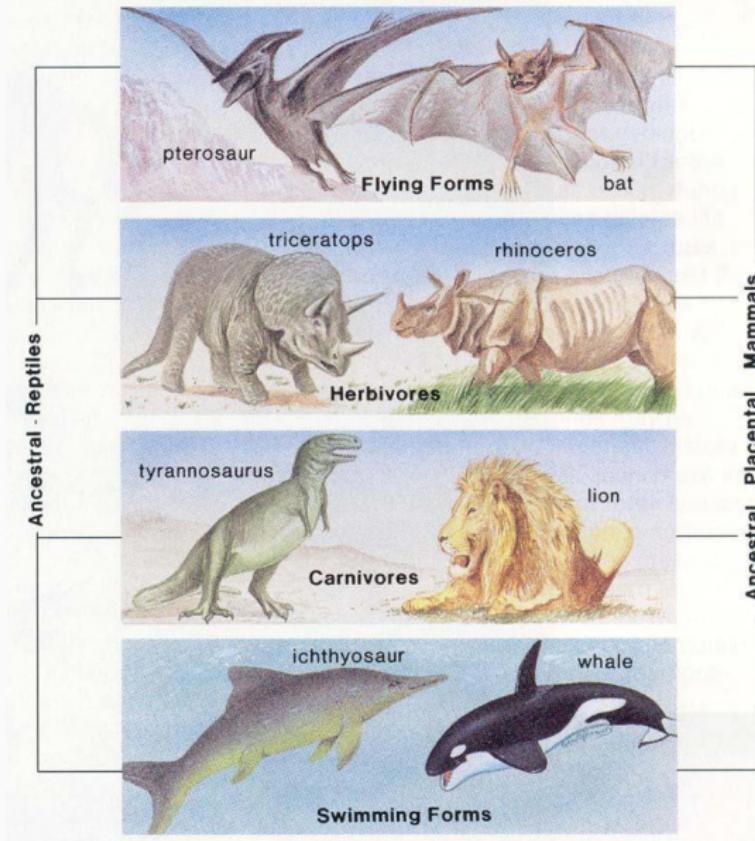


Figure 19. 趋同演化

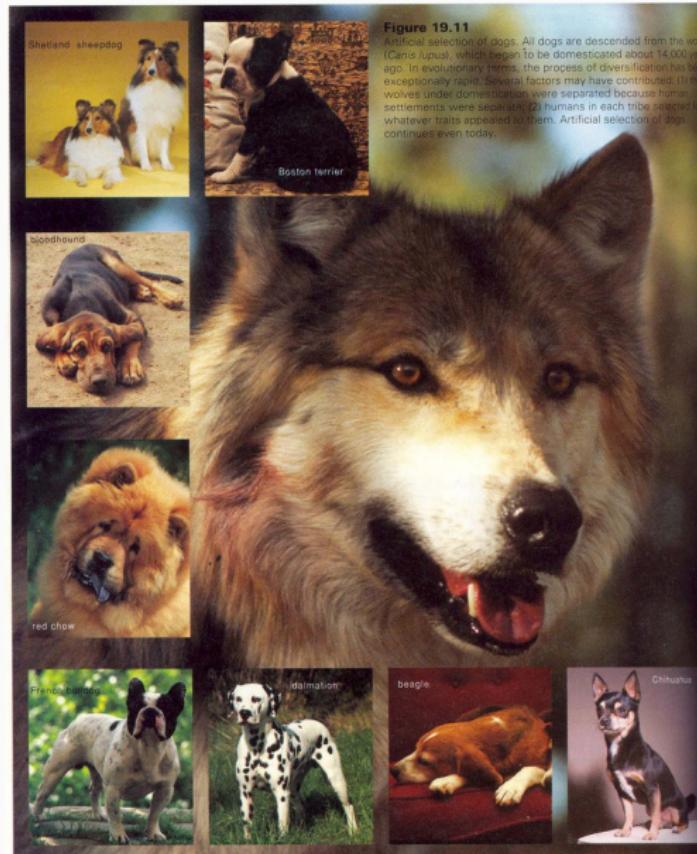
## 11.2.6 自然选择与复杂器官的演化

## 11.2.7 人工选择

达尔文并没有收集到一个自然选择的实例, 通过推论得到自然选择这一假说

- 没有 2 个生物个体是完全相同的.
- 繁殖力极强 → 而数量稳定 → 食物有限 → 生存斗争  
→ 适者生存, 不适者淘汰.
- 有“有益的”性状的个体获得更多的存活和生殖的机会.

人工选择的效应是自然选择的一个有用的佐证



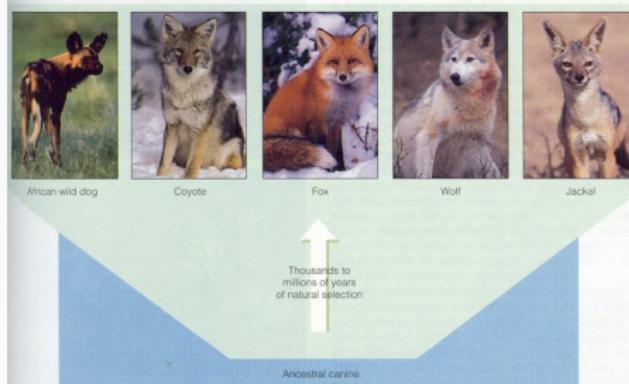
**Figure 19.11**

Artificial selection of dogs. All dogs are descended from the wolf (*Canis lupus*), which began to be domesticated about 14,000 years ago. In evolutionary terms, the process of diversification has been exceptionally rapid. Several factors may have contributed. (1) The wolves under domestication were separated. (2) humans in each tribe selected for whatever traits appealed to them. Artificial selection of dogs continues even today.

Figure 20. 人工选择, 动物的例子



B. Artificial selection in animals: five breeds of dogs



C. Five species of canines, the results of natural selection

Figure 21. 人工选择与自然选择



(a) 芸薹(油菜)



(b) 大白菜



(d) 芫菁



(c) 小白菜



(e) 日本芫菁

Figure 22. 人工选择, 植物的例子

- 达尔文学说中, 自然选择来自繁殖过剩和生存斗争.
- 而现代演化论将自然选择归结为不同基因型有差异的延续, 只要引起种群基因频率的改变, 都能导致演化, 可以没有生存斗争.

## 11.2.8 自然选择与造就完美生物的可能性

## 11.3 微演化与中性理论

---

微演化

物种内群体遗传结构发生的变化. 椒花蛾.

宏演化

物种及物种以上的分类群是如何演变的. 化石记录, DNA 比较.

### 11.3.1 群体是生物微观演化的基本单位

群体

在一定的地域中,一个物种的全体成员构成一个种群.

- 群体的主要特征是群体内的雌雄个体能通过有性生殖而实现基因的交流.

- ▶ 一个湖泊中所有鲤鱼或田螺就是一个群体.



Figure 23. 这个可以称作群体吗?

**基因库** 一个群体全部个体所带有的全部基因的总和就是一个基因库.

基因频率, 群体遗传结构

- 生物的演化都是群体或种群的演化, 个体是谈不上演化的. 个体总是要死的, 而群体能通过繁殖而延续.

- R. A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*
- J. B. S. Haldane, *A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection*
- S. G. Wright, *Evolution and the Genetics of Populations*

1920s, 用数学与统计学将达尔文与孟德尔的工作结合并发展为群体遗传学 (Population genetics)

11.3.2 遗传变异与演化

11.3.3 正、负选择压

## 25.2.4 理想群体的 Hardy-Weinberg 平衡

1918年, Hardy (英, 数学家) 和 Weinberg (德, 医生) 分别提出基因频率稳定性的见解.

一个有性生殖的自然群体中, 在符合以下5个条件的情况下, 保持着基因平衡:

1. 种群足够大;
2. 和其他群体完全隔离, 没有基因交流;
3. 没有突变发生;
4. 交配是随机的;
5. 没有自然选择.

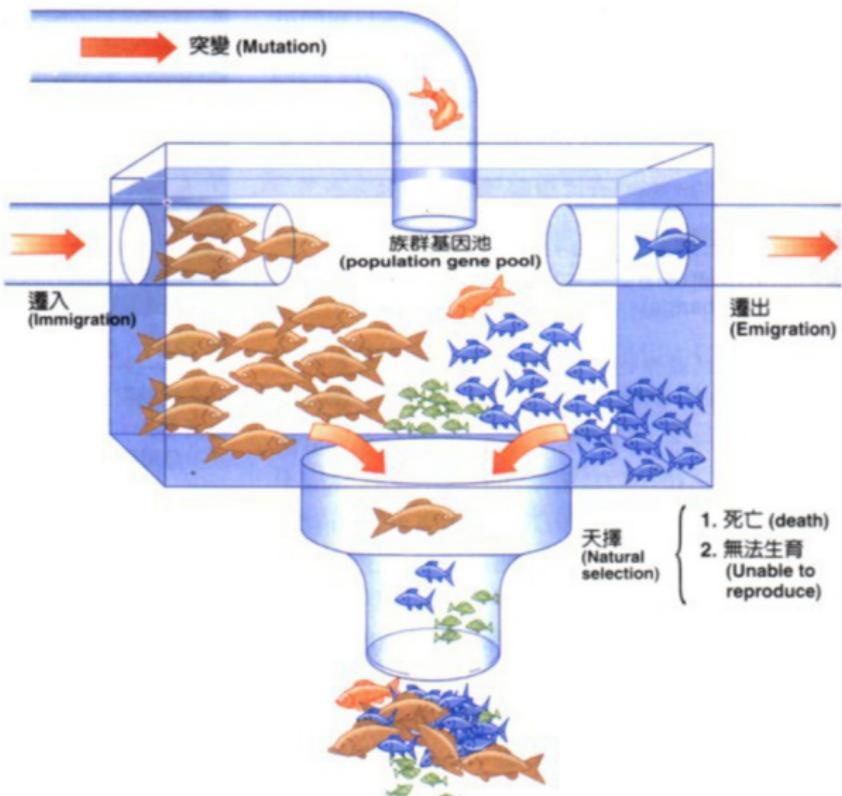


Figure 24. 影响基因频率的因素

## 简化的证明

书上用的是  $p + q = 1$ ,  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$  的记法. 为了推导方便, 下面换另一种记法.

某雄雌同体的二倍体生物, 其内有一对等位基因  $A$  与  $a$ .

设三种基因型  $AA$ ,  $Aa$  和  $aa$  的初始频率分别为  $X$ ,  $2Y$  和  $Z$ .

随机交配后, 交配类型共有九种. 子一代中的 AA 基因型由下面四种交配类型形成

交配类型	交配类型频率	配子组合概率
$AA \times AA$	$X^2$	1
$AA \times Aa$	$2XY$	$\frac{1}{2}$
$Aa \times AA$	$2XY$	$\frac{1}{2}$
$Aa \times Aa$	$4Y^2$	$\frac{1}{4}$

$$X' = X^2 + \frac{1}{2}(4XY) + \frac{1}{4}(4Y^2) = (X + Y)^2$$

$$2Y' = \frac{1}{2}(4XY) + \frac{1}{2}(4Y^2) + 2XZ + \frac{1}{2}(4YZ) = 2(X+Y)(Y+Z)$$

$$Z' = \frac{1}{4}(4Y^2) + \frac{1}{2}(4YZ) + Z^2 = (Y+Z)^2$$

再经过一次随机交配后, 子二代的频率为:

$$\begin{aligned}X'' &= (X' + Y')^2 \\&= (X + Y)^2 \\&= X'\end{aligned}$$

类似的, 可以发现  $Y'' = Y'$ ,  $Z'' = Z'$ .

## 11.3.5 5 种因素导致群体遗传结构的变化

### ■ 遗传漂变

- ▶ 基因频率在小群体里随机增减的现象.
- ▶ 如某一个基因的频率为 0.02, 则在 100 万个个体, 有 2 万个个体有此基因; 但如只有 50 个个体, 那么仅有 1 个含此基因.
- ▶ 偶然死亡或没有机会和异性个体交配, 则在 F1 代中该基因消失, 仅剩纯合子个体.

### ■ 基因流

- ▶ 种群间往往存在不同程度的基因流动

### ■ 突变

- ▶ 突变是随机的, 无方向性, 仅是选择的材料, 如突变被选择的话, 基因频率就增加.

- 非随机交配

- ▶ 在动物中极常见. 在动物中还牵涉到行为, 与植物不同.

- 自然选择

- ▶ 自然选择引起基因频率的改变

### 11.3.6 近交, 远交与杂种优势

## 11.3.7 中性演化理论

1960s

- 木村资生, Motoo Kimura
- 太田朋子, Tomoko Ohta

提供了数学基础与理论框架