

榮獲科普書最高榮譽——英國皇家學會科學圖書大獎

# 生命的躍升

LIFE  
ASCENDING

The Ten Great Inventions  
of Evolution

40億年演化史上  
最重要的10個關鍵



如果達爾文從墓裡復生的話，  
我會給他這一本好書，  
讓他能夠快點趕上進度。

——雷特·瑞德里，《紅色皇后》作者

Nick Lane

尼克·蘭恩 | 著  
陳宏昌 | 譯

國立自然科學博物館古生物學臺灣研究室  
程延年 | 審訂

# 目录

[目录](#)

[导论](#)

[引言](#)

[第一章 生命的起源——来自旋转地球](#)

[第二章 DNA——生命的编码](#)

[第三章 光合作用——太阳的召唤](#)

[第四章 复杂的细胞——决定命运的相逢](#)

[第五章 性——地球上最大的彩票机构](#)

[第六章 运动——力量和荣耀](#)

[第七章 视觉——来自盲人之地](#)

[第八章 热血——打破能量壁障](#)

[第九章 意识——人类心智的根基](#)

[第十章 死亡——不朽的代价](#)

# 目录

导论

第一章 生命的起源——来自旋转地球

第二章 DNA——生命的编码

第三章 光合作用——太阳的召唤

第四章 复杂的细胞——决定命运的相逢

第五章 性——地球上最大的彩票机构

第六章 运动——力量和荣耀

第七章 视觉——来自盲人之地

第八章 热血——打破能量壁障

第九章 意识——人类心智的根基

第十章 死亡——不朽的代价

# 导论

## 各界好评

生命的源起及生物的演化是一个令人着迷且难以了解的科学. 自达尔文创物种起源及生物演化论后, 渐渐地让科学家对生物的演化解开一些疑惑, 然而尼克·连恩博士却以说故事的方式, 妙笔生花地叙述四十亿年来生物演化史上最精采的十个关键事件. 此中文译本让人读后, 想更进一步去读原文书, 译者文学造诣相当好, 用字遣词也相当恰当, 让人想一口气读完. 这虽是一本科普书, 却没有艰深难懂的道理, 非常适合高中高年级同学及大学生阅读, 尤其是一本难能可贵的生命教育及通识教育最佳的读物. 它也能吸引非生命科学专业者去探讨生命的奥秘. 本人强烈地推荐本书给大众, 让大家能一窥生命及演化的究竟.

——周昌弘, 中央研究院院士、中国医药大学讲座教授尼克·连恩  
带我们进入生命演化裡的爱丽丝梦游仙境!

—林仲平, 东海大学生命科学系教授

生命科学领域浩瀚而多样, 许多生物学家穷其一生也只能局限在其所熟悉的特定学门. 然而本书作者凭藉其渊博的学识与灵敏的嗅觉, 整理了许多充满丰富想像力, 同时奠基在扎实学术证据上的最新研究成果, 把生命科学的各个领域串联起来, 为许多看似理所当然而你可能不曾思考或怀疑的刻板印象, 提供了绝妙的解答. 在感受到源源不绝的、恍然大悟的惊喜之余, 你也会了解, 串联这一切的关键角色, 其实就是所有生命现象的本质——演化.

—林勇欣, 交通大学生物资讯及系统生物研究所副教授想在短时间内, 一览近年来尖端生命科学的研究成果如何能用来解开演化史上一些关键之谜, 这本书无疑地是最好的选择. ‘—邵广昭, 中央研究院生物多样性研究中心研究员兼生物多样性资讯中心执行长作者从微观到巨观, 对生命现象的来龙去脉做非常清楚的交代, 让我们对生与死有了另一番新的体——胡哲明, 台湾大学生态学与演化生物研究所副教授这本书充分说明/演化学如何透过客观的科学方法修正过去的谬思与迷思, 让这门学问不断演化, 臻至更高、更接近生命演进长河真相的境界.

——徐埭峰,台湾师范大学生命科学系教授

极少有作者能够实际进入这么多领域的研究现场,为我们収得第一手的研究,并且用大师的理解,为我们重新解说一遍.这本书远远不只是科普报导,这本书展现的是科学研究为什么如此迷人、如此激7各界好评

动人心的原因.

——陈颖青,猫头鹰出版社社长

这本书不但介绍r生命在地球上演化的关键性发展,也简要呈现了与这些事件相关的科学知识演进.对生命科学有兴趣的读者绝对不应错过此书,一般读者也可以从书中获得重要的新知.

-刘小如,前中央研究院生物多样性研究中心研究员

如果有朝一日达尔文从墓裡復生的话,我会给他这一本好书,让他能够快点赶上进度.这本书是一块扣人心弦的告示牌,汇集了关于地球上生命奥秘的各种日新月异的新闻.

-麦特?瑞德里,著有《红色皇后》与《克里克:发现遗传密码那个人》

连恩是个从不畏惧把眼光放远,而且认真思考的作家.

——法兰克?威尔兹克,二〇〇四年诺贝尔物理奖得主1本迷人而精采的报导,关于各种伟大的生命奥秘——生命如何出现,事物如何运作,为什么会死亡,意识如何演化.

——伊恩?史都华,著有《史都华教授的数学好奇研究小间》

推荐序

■推荐序

窥探新视窗,惊艳新十大 肖I

前科博馆馆长的孙儿酷爱恐龙, 每年返台, 吵着要到科博馆看恐龙. 我总是拿出猫头鹰出版的中 文译本《恐龙与史前动物百科全书》, 伴随着恐龙化石、模型, 和小小年纪的他一起沉醉. 这个孩子 回到加州和他爸爸说, 他们科学家把问题都答完1, 把谜都解开了, 我以后长大了怎么办?好急, 好 急, 急着长大! 一代大师牛顿临死前直言: “我t是个孩子, 在海边玩耍、解闷, 寻找卵石与贝壳. 而汪洋大海了不起的真相, 在我面前与内心中, 依然有着诸多未解之谜, 让我深深着迷、嬉戏, 永不疲倦上

“着迷、嬉戏, 永不疲倦”, 这正是追求宇宙间奥秘的真精神. 我在科博馆出版的专书《水中较 龙: 史前水栖爬行动物》, 获得第一届国家出版奖优等大奖的感言中, 诠释:

阅读, 使一个民族壮阔、优雅, 而有品味. 阅读的前提, 在于这个社群中, 有写好书、出版 好书、传颂好书的“文化产业链”, 运转不息.  
“人”终究是关键! 看着欧陆, “科普”书 刊的瀰漫、渲染. 大师们跳出象牙塔, 为九岁到九十九岁的孩子们, 写精采的好书. 典范, 吾心嚮往之.

## 推荐序10

猫头鹰书房, 中译英国伦敦大学大师尼克·连恩的科普大书《生命的跃升》, 正是推动这个文化 产业链生生不息的一双巨手!

■当代古生物学家与演化生物学家研究, 从“未知生, 焉知死”的物种源始, 到“既知生, 探究 死”, 着迷于地质史中, 生物大灭绝的真相与意涵, 有所谓“五大”(Big Five)灭绝事件的暱称.

从“五大”到“新十大”, 跨越地球科学与生命科学两个界域, 嬉戏于生命大浩劫与大创新的光谱 两极, 有趣极了! 、, 连恩教授是一位生物化学家, 专精于分子世界的细节. 他的三本书, 前桴后应, 一以贯之, 是 三位一体. 一 一〇〇一 一年出版了《氧气: 创造世界的分子》?, 二〇〇五年出版《力量、性、自杀》, 获得《经济学人》年度好书提名与《时代》学人奖, 并入围艾凡提斯科学书奖决选名单. 而这第三 本写给普罗大众的专书(原文二〇〇九年1版), 更是登峰造极——《生命的跃升》一出版即获 一 一〇一〇年英国皇家学会科学图书大奖、《I代》与《独立报》年度书奖, 至今已译成西班牙等一 一十 国文字. 他以老练的文采, 赞颂生命演化创新的“发明才能”

(inventiveness), 以及我们人类自身的卓越潜能, 去解读幽冥之过往, 并且试图重新建构地球上生命的悠悠历程。

这本书, 不容易念! 至少对于欠缺生命科学背景训练的读者, 要花一阵“勉力为之”的苦功。但是, 一旦走进那有趣的分子世界, 又很难脱身。本书的每一个章节, 从诞生到死亡, 从第一颗细菌的\_ 亘古幽冥到不朽的终极代价, 都关系到我们存活在当下的步步维艰?, 抽丝剥茧, 进入到“微观世界” 的神奇与奥妙。这些, 都是最近半个世纪甚或近十年来, 科学的重大发现与重大突破, 彻底重新建构 了我们对诸多议题的崭新视野。像是“生命起源” 的深海炼狱假说, 挑战着达尔文著名的“那一汪温<sup>11</sup>推荐序

暖的小池塘”之隐喻。人类心智根源的“意识”, 如何在分子层级上探究其起源与演化。“死亡”, 这永恒价值的起点, 与有形实体的终结, 如何跳跃在“老年基因”“老化疾病群”, 与“永生”的科学、哲学、人道与伦理的天空中翱翔!

经由第一手科学家原创性的发现, 连恩提起生花妙笔, 平铺直叙的描绘, 字裡行间有画面, 具影像。他将艰深难解、象牙塔中的“甲骨文字”, 转译成为白话文字的诗篇——这就是我们一直欣羡欧陆“科普写作”市场的成熟与不凡。他们没有象牙塔中钟楼怪人的自命不凡, 也不像当下“秀场”中半吊子的“科学人”, 装模作样, 言不及义。

在书案上, 堆放近十年来出版的七本专书, 都是在探究生命演化的各种关键历程。一流的科学家与大师, 坐拥不同的视窗, 探视三十八亿年来?, 从巨观化石到微观分子的神奇世界。像是诺贝尔奖参

得主德杜武(Christian deDuve) 一九九五年出版的专书《生命盎然的尘埃??生命乃宇宙之必然》, 从视窗中撷取了化学年代、讯息年代、原细胞年代、单细胞年代、多细胞年代、心智年代与未知的 年代七大议题。而欧陆演化生物学首席史密斯(John Maynard smith)与萨思麦利(Eo:rs szathmdry)一九九五年出版的专书《演化中关键过渡事件》, 则在视窗中透视各式起源的议题??生命、遗传密码、细胞、性、多细胞动物、社群及语言的六大溯源与寻根。大师们从各自的万花筒中, 探视芸芸众 生的缤纷多采!

去年的秋季, 漫步在英格兰西部, 达尔文的故居小镇舒兹伯利。小镇中主要的购物中心入口, 高悬“Darwin 200”的巨大吊布。再往前步行

在高街的书房,出版商期望搭上全球达尔文风潮的列车,橱窗中整排装饰的就是《生命的跃升》这本新书的首版精装本,成为了路人瞩目的耀眼光标!

猫头鹰书房,继二〇一〇年精选《第一隻眼的诞生??透视寒武纪大爆发的秘密》,今年又选译了这本好书.译者旅居法国,既专业又是行内人,译笔高明.我幸运地得以先睹为快,也开启了我一扇崭新的视窗.我满心欢喜,毫不吝惜地推荐这本好书给爱好读书的朋友们!

程延年国立自然科学博物馆古生物学资深研究员,国立成功大学地球科学研究所合聘教授,专长为化石与演化生物学.论文发表于《自然》《科学》《古脊椎动物学报》等学术刊物.致力于科普教育,最新科普专书《水中蛟龙》获二〇一〇年国家出版奖优秀奖.

### 13深度导读

#### ■深度导读

#### 生命演化过程中的“偶然”与“必然” I洋

在所有已知的生物中,“人”是最令人费解的动物了!还有哪些动物会用千奇百怪的方式将自己 的身体剖开来,看看裡:向有什么器官,看看器官是如何配置的?更有甚者,是以近乎凌虐的方式,将 身体以不同的电极、不同的电流强度通电,测试’#产生什么反应.科技愈发达,这种近似自虐的实验 方式更是日新月异.其他的生物,包括植物在内,整天在体内或体外的忙碌活动,都只为了摄取能量 及繁衍后代.我们人类在饱食及履行传宗接代的任务之外,竟然还有时间去问自己“从何而来?将往 何处?为何会长成这幅模样?”这些都是跟“演化”息息相关的问题,也是本书作者企图替读者解答 的谜团!?

,这虽然是一本科普书,但读者可以发觉作者是以悬疑推理小说的方式在撰写.从第一章讲“生命的起源之自然发生”,第一章谈“遗传密码的形成、自我复制到自私的基因”,一直到第九章讨论“心智的起源”及第十章的“老化及死亡”.作者在每一章的开头,都会提出一个演化科学的S本问题,然后试着以合乎逻辑的推理方式提供解答,侃总在答案感觉喁之欲出之际,作者却马上指出这个 答案的漏洞,然后再藉由另一个已经发表过的科学报告,提出更合理的解释.如此一再地



求证、推理,透过科学的证据,来追寻更进一阶的答案.其所寻求及提供的证据,都有当代学理与实验的辩证深度导读14

支持,证据摆在眼前,令读者不得不接受他的说法.在这样的过程中,作者也明确指出“演化”已可用科学方法来证明,对学生来说,光是阅读的过程就是很好的科学训练.

### 关键中的关键——天择

前面提到作者随手援引新的科学报告带领读者探求更高阶、更合理的答案.读者在阅读时也可以发现,这些证据不仅仅局限于生命科学的领域,还包括化学、热力学、量子物理学、经济学、心理学,甚至是宗教?例如在第一、二章,讨论在早期地球环境中,那些无机的化学元素如何藉着纯化学的作用,自深海热泉、冷泉对流的烟囱区形成建构生命所需的有机化学物质.这里所涉及的领域,只有化学及物理学.不过,生物演化怎会牵扯到这两个领域呢?这就要从基本的化学理论讲起.读者知道任何化学作用都需要“能量”来支持,生命的“生化作用”及“代谢作用”自然也同样需要能量.达尔文的演化理论,重点是在“天择”.何谓天择?简单的说亦即各种环境因子都在扮演筛选或选汰的角色.那究竟在筛选什么?以化学作用为例,如果不同的作用都能得到同样的产物,就要将那些相对“节能”的生化作用或代谢过程保留下来,而选汰会消耗太多能量的作用过程.因此,在第一个生命诞生以前,涉及同样产物的各种纯化学作用,就已经受到天择的选汰,相对耗能较多的化学作用必然不会被保留下来.书中提到热泉冷泉区就因为在早期地球环境中,相较之下较易提供能量去进行有机分子的合成,因此也比较容易成为生命孕育的场所.

作者另外也提到,在硷性温泉喷发口的空腔壁富含硫化铁矿物.空腔可累积保存浓缩的有机分15深度导读

子,而硫化铁则可提供具有强力催化能力的亚铁离子.这不仅能大大降低化学作用的能量需求,而且能加速化学作用的进行.天择再次在此筛选出这些有催化作用的地区,来作为孕育第一个生命的场所.古细菌在此形成也就不奇怪了.至此,生命的演化很神奇却又很合理地进入到有催化剂化学作用的阶段.

谈到化学,有不少金属离子是具有催化作用的.有机分子自然形成之后,有不少机会可和这些金属离子结合,组成有机化学分子.当这个

有机化学分子带有一个含铁、镍跟硫原子的核心,更会具备 强力的催化作用. 在各种不同的蛋白质演化出来后,部分蛋白竟和上面提到的那些具有催化作用的化学分子,便合成了酶(酵素). 因为“酶”的催化速度快,天择当然会将这些既节能,反应又快速的 生化作用留下来. 如此一来,生命中的生化作用、进入到酵素系统的阶段.(学过生化的学生必定看过 细胞内到处充满酵素作用的生化反应.)可见只要有必要的有机生物分子及机遇存在,天择会在不知不觉,随时发挥作用.

再更仔细检视这些生化反应,有不少是“循环反应”. 所存上过高中生物学的学生一定忘不了“克氏循环”及“光合作用反应循环”. 但有多少人会去追问.,为何生物体内形成的生化反应,有那么多属于“循环反应”?这当然也是天择的产物:这些作用不仅节能、快速,而且细胞也不必再依赖 外界提供反应所需的材料. 循环作用就是最佳的分解及合成的反应,也是最佳的代谢作用方式.

当形成早期生命必备的有机物质及遗传分子都出现在所谓“生命高汤”中以后,会出现两种可能 的情形. 一种可能是那些有机分子会随意分散在高汤中,另一种可能,则是分子会遵循化学及物理定律而聚集成大分子,分子也会聚在一起,形成与外界隔离的小环境(可能是圆球形). 在天择的筛选深度导读16

下,比较可能会出现哪一个情况呢?唯一的答案只有可能是后者. 因为,一个与外界隔离的环境比非 隔离的环境要稳定得多,相对的也更有利于各种生命反应的进行. 同样的,那些遗传的分子如果随意 分散在细胞质内,在细胞分裂时,遗传分子能忠实无误地平均分配到子细胞的机率便很低很低;遗传 分子若包裹成染色体,复制后再平均分配到子细胞的机率,就可能达到百分之百. 叶绿体、粒线体、 高基氏体等胞器,也是在这种背景下由天择所选汰下来的产物.

在细胞形成后,细胞仍然需要外界提供物质及能量. 要无忧无虑地生存下去,最好是细胞内部便能储存大量的物质及能量,以减少对周围环境的依赖. 此种需求下,天择会选择单细胞或多细胞的答案就很明显了!多细胞生物体的内在环境要比单细胞稳定,故多细胞的生物就逐渐演化形成了. 作者 在第八章详细地讨论到变温及恆温的利弊,还有它的演化过程,这也同样遵循着上述天择的作用及演 化的脉络.

依照上面的讨论,生物演化似乎有种趋势——天择使得生物透过演化,愈来愈独立于环境之外,最后能不看老天的脸色更好. 那未来的生

物能否完全脱离周围生存的环境呢?未来,即使我们对心智 意识的成因与运作方式的研究都已经非常透彻,也完全找出了控制死亡、令人长寿的基因,届时“孙 悟空”能否就有机会逃离如来佛的手掌心?读者可去深思.

静下心来,想想“偶然”与“必然”

三十多年前,就有一本标题是《偶然与必然》的书.这本书的内容也是在讨论生命的演化.《生17深度导读

命的跃升》这本书,几乎每个章节也都有“偶然”与“必然”的字眼出现.“偶然”涉及到机率的问题,表示事情有发生的可能.在三十五或四十五亿年前,生命所需的各种分子如本书所言都已俱备.在“偶然”出现的机遇下,让天择(环境中物理及化学因子)可以发挥作用.在众多可筛选的化学分子及反应过程,那“相对”有利(节能又快速)的一方“必然”被筛选下来.因此在生命漫长的演化过程,“偶然”与“必然”必定涉及在其中.、另外,演化是否成功,其实也是一种相对的比较.经天择作用后,谁产下的后代有较高的存活率,谁就算成功.所以在演化上,有五十一个子代的父母就比仅有四十九个子代的双亲成功.作者在谈到眼睛的演化时,就引用《盲眼锤鍍匠》一书f的例子:“演化出一半的眼睛就比没有眼睛的个体在存活上要强得多”.所以在共祖的现存生物中、,只要多一个感光点、多一个透光的结晶蛋白,细胞或个体在觅食或避敌上就更有利.故成功与否完全是相对,没有绝对的!毕竟要追求不变的终极完美,不就也得要有永恒稳定的环境?

本书作者尝试为我们回答十个和生物演化有关的问题,他的辩证回答完全合乎逻辑,但每一章仍旧没有提供终极的答案.因此,在生命科学的世界中,还有很多问题可发问及思考,以及许多有趣的答案有待挖掘.那什么问题值得继续发问呢?

著名的族群遗传及演化学者,杜布贊斯基以果蝇做实验,解决了很多生物演化上的问题.所有生物演化教科书,都必定印着他说过的一句很值得深思的话:“如果不从演化的角度看,生物学就没有意义了.”他指出学生在提出有关生命科学的问题时,必定得从演化的角度去思考,否则便无法窥探到生命世界的奥秘及意义.不过,因为生物的演化和环境有密不可分的关系,因此后来又有学者在深度导读18

那句话的后面再加上一段：“如果不从生态学的角度看，演化就没有意义了。”相信这两句话，也有助于读者跟我们一起，思考一些有意义也有深度的生命科学问题。

%吕光洋台湾师范大学生命科学系名誉教授

谨以此书献给我的父亲与母亲、

现在我也为人父了，我无比感激你们为我所做的

# 引言

## 引言

在宇宙无垠的黑幕背景衬托下,地球看起来是一个令人神迷的蓝绿色球体.虽然有史以来也不过 仅有一 一十几个人,有幸从月亮或是更远的地方亲眼眺望地球,体验到那种悸动,似他们所传送回来那 些脆弱而美丽的影像,却深深刻印在一代又一代人的脑海中.再没什么可以与之比拟了.庸碌的人们 在地球上为了土地、石油和宗教信仰等琐事争吵不休,却完全无视于这倘飘盪在无尽虚空中、充满生 气的瑰宝,就是我们共享的家園.不只如此,与我们共享家园的(同时也是我们所亏欠的),还有那 些最神奇的、由生命所演化出来的种种美妙发明.

是这些生命本身把我们的行星,从一个绕行着年轻太阳而饱受撞击的炙热石块,转变成今日宇宙 中一座充满生机的灯塔.也是生命本身,透过微小的光合细菌,净化了海洋与大气,让它们充满了氧 气,将我们的行星变成蓝色与绿色.受到这种充满潜力的新能源所驱动,生命于是爆发了起来.花儿 绽放摇曳诱人,细緻的珊瑚掩护着行动迅捷、金色发亮的鱼类,当巨大的怪兽潜藏在漆黑的深海,树 木们却朝天上伸展,动物们忙乱着、疾驰着、观看着.在这其中,人类被这生命创造史的无数奥秘所 感动,我们这个由无数分子按照秩序所组合起来的物体,感觉着、思考着、赞嘆着、疑惑着自己是怎么出现的?

终于,自有史以来第一次,我们有了 一个答案.这并非确定不移的知识,也不是什么刻在石板上的真理,而是在人类不断地探求着一个最伟大的问题之后,所得到的成熟知识之果,这是关于了解 自身内在与外在生命世界的问题.当然,这是从一百五十年以前,达尔文出版了《物种起源》这本书 以后,我们才大致了解这个答案.从那时开始,我们渐渐增长了对过去的知识,不只用化石来填补空 缺,更深入地研究物种基因的结构.而对后者的了解,更是大大强化了这整块知识之毯上的每一片补 缀.也不过是最近几十年,我们才刚开始从抽象的知识跟理论,进步到对生命有了鲜活的影像.也是 直到最近,我们才能解读这些谱写生命的秘密语言,而它们,也是开启生命奥秘之门的钥匙,不只是 今世的生命,也是最遥远过去的生命. , .

展开在我们眼前的故事, 远比任何一个创世神话都要更戏剧性、更令人赞叹也更复杂. 不过跟所有的神话一样, 这也是个跟“变形”有关的故事, 而且是1种剧烈而壮观的变形. 这些源源不绝各式各样的创新, 改变了整个地球的样貌, 一次又一次地把过去的革命历史, 重新写上更复杂的新页. 从太空中眺望地球, 那宁静的美丽, 其实掩饰了这地方真实的歷史, 它其实充满了竞争、巧思与变化. 讽刺的是我们这种为琐事纷扰不休的模样, 正反映了地球骚动的过往; 但却也只有我们这些地球的掠夺者, 才能够超越一切, 见识到这一切美丽的整体.

这行星上大部分的剧变, 其实只是少数几个演化创新所催化出的结果. 这些创新改变了世界, 最终甚至让我们有诞生的可能. 这里要澄清的一点是, 当我说“创新”一词时, 并非指涉任何深思熟虑的创造者.

《牛津英文字典》上面对创新的定义是: “一种有独创性的器具或产物, 或是处理事情的新手段新方法; 是前所未见的、新起源的或是新採用的.” 演化本身并没有远见, 也不计画未来. 这里并没有创造者, 也没有所谓的智慧设计(智慧设计为近代某些基督徒对上帝的中性描述, 认为宇宙万物皆由某位智慧者设计, 希望藉此将神造世人的概念偷渡到科学中). 但是, 天择却把万物的所有特性拿来作最严格的检验, 最后让最适者胜出. 这是一个天然的大实验室, 规模之大让我们的大讲堂相形失色, 在这里可以同时对无数的细微差异细细筛检, 一代又一代. 设计其实无所不在, 到处都是盲目却充满巧思的作品. 演化学者私下讨论时常会提到“创新”一词, 因为实在没有比这更好的词来表达对大自然创造力的惊嘆. 不论人们的宗教信仰为何, 所有科学家, 或者任何对于我们起源充满好奇的人, 大家共同的目标, 就是为了要洞察这背后是如何运作的.

这本书讲的, 就是演化中最伟大的创新. 它讲到这些创新如何改变生命世界, 讲到我们人类如何藉着足以与自然匹敌的巧思, 来解读自己的过去. 这是对生命非凡创新、以及对我们自身的礼赞. 这确实是一个关于我们如何出现的长篇故事, 是关于从生命起源到我们的生与死的长篇史诗旅途中, 许许多多的里程碑. 我们要跨越生命的长宽幅度, 从深海热泉喷发口最初的生命源头到人类的意识. 我们要跨越科学的界线, 从地质学与化学到神经影像学?, 从量子物理学到地球科学. 我们也要跨越人类的歷史, 从古老的史诗《基尔嘉美绪》到最新的研究, 从史上最有名的科学家到至今虽默默无闻, 但有朝一日注定名扬四海的科学家. 让我们先从这里开始读吧!、我列了一张可称为创新的清单, 当然

这很主观,也可以完全是另一种版本.不过我还是定了四个标准,把条件限制在少数几个、在生命史上真正称得上是有开创性的事件上?

第一个条件就是,这个创新必须要让整个行星的生命世界发生变革.之前我已经提过了光合作用.它让地球变成今日我们熟知富含氧气、充满生命的行星(没有氧气,动物是不可能存在的).其他的改变也许比较不明显,但却一样影响深远.有两个影响最大的创新:一个是运动,这让动物从此可以四处漫游搜寻食物;另一个是视觉,大大改变了所有生命的行为模式.事实上眼睛在五亿四千万年前的快速演化,很可能是导致动物突然大量出现在化石纪录裡的主因之一,也就是一般称的寒武纪大爆发事件.我会在每章的绪论裡,讨论这些创新对地球所造成的后果.

第一个条件是创新必须要超越今天我们对所谓“重要性”理解的范畴.最好的例子就是性与死.

“性”曾被人称做是“绝对荒谬的存在”,当然这裡不考虑《印度爱经》裡那种转化人类内心情境,从不安昇华成极乐的效果.我们这裡只探讨细胞间独特的性生活.为什么这么多生物,即使是植物,都耽溺于性呢?它们岂不是大可安安静静的自我复制就好了?关于这个谜题,我们已经很接近答案了.而如果性是绝对荒谬的存在,那么死亡就是“绝对荒谬的不存在”了.为什么我们会老死?一路上要遭受各种疾病的折磨?尽管热力学定律规定万物走向混乱与解构,但是这个近来极为热门的话题,却并非受到热力学定律的支配,因为+是所有的生物都会老化,而许多会老化的生物,也可以关掉开关,停止老化过程.我们将会看到演化可以将动物的生命延长到一整个量级.抗老化药丸将不再是神话.

第三个条件则是,这些创新必须要是直接来自天择作用后演化的结果,而不是其他的因素,比如说文化演变的结果.我是一个生物学家,对于语言与社会学,并没有什么创见.不过造成人类所有成就擎

背后的推手,是我们的意识.很难想像任何一种共通的语言或是一个共享的社会,不是由一种共通的价值观所巩固,不是由一种共同的知觉或感觉、难以言喻的爱、快乐、悲伤、恐惧、寂寞、希望与信念等来强化.如果人的心灵演化出来了,那我们必须要去解释脑中的神经如何发出讯号,让我们意识到非物质的灵魂以及主观的强烈感觉.对我来说,这只是个生物性的问题,或许仍颇具争议,我会在第九章尽量阐明这

部分. 因此, 意识可以算是演化最重要的创新之一, 而语言跟社会, 以及其他文化 演进的产物则出局.

我最后一个条件则是, 这些创新必须在某方面具有指标性. 早在达尔文时代之前, 公认完美的眼睛, 就是个常被拿出来挑战的例子. 从那时起, 眼睛就 ‘小断地被用各种不同方式讨论. 不过过去十年 在基因方面的深入探索, 又提供了一个新的答案, 眼睛有个出人意料的始祖. 而DNA的双股螺旋, 应该也算资讯时代的指标吧. 此外复杂细胞(真核细胞)的起源, 也可以算是另一种指标, 不过这比较局限在科学家之间, 而不为一般人所知. 这个里程碑, 其实是过去四十年来演化学界最热门的争论之一, 而且对于回答某些问题至为关键, 像是分布广泛的复杂生命是如何遍及各处. 本书每一章都会 讨论类似此种指标性创新. 刚开始时我曾跟一个朋友讨论这张清单, 他建议我用“肠道”取代运动, 来当作动物的指标性演化. 然而我觉得这个建议不太够资格. 因为对我来说, 至少肌肉的力量是很有 指标性的, 只需想想飞翔的荣光即可. 而肠子, 如果没有结合运动的威力的话, 不过就是隻海鞘, 是 小段黏在岩石上摇摆的肠子而已, 一点都不具指标性.

除了这些比较正式的条件以外, 每项创新还必须引起我的想像. 它们必须是身为一个极度好奇的 人类如我, 热切想要去了解的东西. 有些我以前已经写过, 不过现在想用一种更全面的方式来讨论; 其他的东西像DNA, 则对所有的好奇者都有某种致命的吸引力. 过去半世纪以来最了不起的科学侦探故事之一, 就是在发掘这些埋藏在整个组织深处的线索. 而至今, 还有一些即使连科学家都所知甚少. 我仅能希望我成功地传达了自己在追寻过程中所得到的兴奋感. 温血则又是一个例子, 这是一个 充满矛盾的领域, 至今科学家对很多问题都没有共识, 比如到底恐龙是温血杀手, 还是只是行动缓慢的巨大蜥蜴?又或者鸟类到底是从近亲暴龙直接演化出来的, 还是跟恐龙一点关系也没有?何+让我 自己来检视所有的证据?

现在我们有张清单, 而我希望你也开始渴望阅读了. 我们从生命的起源开始, 于人类自身的死亡 以及对永生的展望结束; 中途会经过许多颠峰如DNA、光合作用、复杂细胞、性、运动、视觉、温 血以及意识.

不过在开始之前, 我要针对贯穿这章序论裡面的主题说几句话, 就是前面提过那个让我们能洞察 过去历史的新“生命语言”. 一直到最近, 基因跟化石都还是通往过去历史的?两条太路. 两者都有强 大的威



力可以让我们回到过去,不过却也各有缺陷.一五十年前达尔文就担心过化石纪录裡的不连续问题,不过现在这已是陈腔滥调,因为很多部分已经由实验补足.真正的问题在于,化石常是在极端的情况下被保存下来,因此无法、也不可能是反映过去历史的明镜.其实我们能从化石裡蒐集到这么多资讯才令人惊讶.同样的,详细比对基因序列,可以让我们建立物种之间的基因族谱,而这也正好指出我们人类跟其他生物间的高度相似性.不过基因的变异分歧到某个程度后,会让两物种之间显得毫无相似性.因此在超越某一时间点后,利用基因序列来解读过去,历史会显得一片混乱.现在已有许多更有力的工具可以超越基因跟化石的极限,带我们回到更远以前的历史.这本书,有一部分就是在礼赞这些方法的敏锐.

让我给个例子,一个我个人最喜欢,但却无法在书中很適切说明的例子.这例子跟一种酵素有关(酵素是一种可以催化化学反应的蛋白质).这个酵素因为对生物来说非常重要,所以从细菌到人类体内,都可以找到它.科学家们曾比对了两种不同细菌裡的相同酵素,一种细菌住在超级热的温泉喷出口,另一种则住在极冷的南极洲.这种酵素的基因序列,在这两种细菌体内差异极大,它们已经分化得太远,以至于现在看起来两者明显不同.我们之所以知道这两种细菌过去是从同一个祖先分化出来的,是因为有一系列住在比较温和环境裡的中间型细菌曾被找到过.然而,如果仅仅只是比对它们的基因序列,并无法给我们太多的资讯.这两种细菌会分化,当然是因为它们居住的环境差得太多.但是这是很抽象、很理论性的推论,乏味且一维.

不过现在来看看这两种酵素的蛋白质分子结构.我们把蛋白质在一瞬间用一束X射线穿透,然后用奇妙的晶体学来解读其结构.我们发现这两种蛋白质的结构几乎是完全重叠,它们相近到每个皱褶与缝隙、每个凹陷与突出部分,在三维空间下都不分轩輊.没受过训练的人无法分出这两个蛋白质的差异.换言之,尽管组成这两个蛋白质的每块积木都随着时间而被置换掉,但是它们拼出来的整体形状(跟功能)却被演化保存下来.这就像是一座用石块砌成的大教堂,在裡面又用砖块重新盖过,却无损于整座教堂的形状.这接着揭露另一个真相:哪一块积木被换掉?又是为什么?在极热温泉细菌体内的酵素,构造非常坚固,也就是说每个组成部分都有非常强的键结,像水泥一样紧密结合,因此尽管周围有炽热温泉的剧烈高温能量,分子结构仍可维持,这像是一座可以抵挡无止境地地震的大教堂.在冰中的酵素则恰恰相反,在这裡积木弹性很大,因此尽管环境结冰,蛋白质分子仍可运动.这就像是一座用玻璃珠而

不是用砖块所盖成的大教堂. 如果比较两者在摄氏六度的活性, 南极细菌的酵素 比温泉菌的高了一 一十九倍, 但是在摄氏一百度的情况下, 南极细菌的酵素会完全瓦解.

现在浮在眼前的影像整个鲜艳且立体f起来, 基因的分歧也变得有意义了, 它们是为了保存酵素 的结构与功能, 为T让同一种酵素在两种截然不同的环境卜工作. 现在我们可以知道在演化的过程中发生了什么事, 以及为什么发生, 不再只是纸上谈兵, 而是真实的洞悉.

今日还有许多其他精巧的工具, 一样可以生动地带我们洞察过往. 比如说, 比较基因体学可以让 我们比对数百种生物的全部基因体, 一次就能比对不同生物的数千个基因, 而不只是数个基因. 这要 归功于过去几年内各种基因序列陆续被解码完毕, 才有可能实现. 而蛋白质体学则PJ以让我们一次看 到任何时间点内, 一颗细胞裡制所有正在工作的蛋白质, 进而让我们领悟到, 历经万世演化之后, 有 一小群基因如何维持原样被保存下来, 来调节整组蛋白质. 计算生物学则辩助我们辨识出, 一种蛋白 质如何保存住一个特定的形状、结构或模式, 而不需要管转录它们的基因已然不同.. 对岩石跟化石的 同位素分析可以重建过去大气与气候的变化. 影像技术则让我们看到人思考时, 大脑裡面的神经细胞活动; 或者可以重建嵌在岩石裡小型化石的立体影像, 而不需要冒险敲碎它们.

上述这些技术其实没有一个是新的, 真正新的地方在于他们的精密度、速度跟可利用性. 就好像 人类基因体计画一样, 这个计画的速度愈来愈快而进度超前, 资料累积的速度到了让人目眩神迷的地 步. 这些新资讯都不是用传统语言如族群遗传学或是古生物学所写成, 而是用分子这种语言所写成, 并与自然同步变化. 新一代的演化学家正由这些新技术滋养, 他们可以同步记录演化的工作成果. 他 们现在所描绘的景象, 其详细程度与尺度都是令人屏息的, 范围从次原子到行星规模. 这是为什么我 说, 有史以来第一次, 我们知道了真相. 当然今日大部分的知识可能昨是今非, 它还在成长累积. 但 这些知识都是最生动且有意义的. 能够生在当代是幸福的, 我们可以知道如此之多, 而且还可以期望 未来知道得更多.

# 第一章 生命的起源——来自旋转地球

## 第一章生命的起源

### ——来自旋转的地球之外

日夜不断地交替着. 彼时地球上, 白昼最多不过五到六个小时, 因为地球绕着地轴发疯似地快转. 而月亮距离地球也比现在近很多, 所以看起来异常巨人, 非常沉重且具威胁性地挂在天上. 其他的星星则极少闪耀, 因为空气中充满/尘与雾, 倒是不断快速画破大气的陨石, 让夜晚的天空显得十分绚丽. 偶尔透过晦暗红雾看见太阳时, 它显得1弱水汪汪而不是今日的独霸耀眼. 人类是无法在这种环境下生存的, 虽然我们的眼睛不会像在火星上一样肿胀灼瞎, 但却会发现大气中毫无氧气可供吮吸. 我们也许会绝望地挣扎个一分钟, 然后就窒息而亡.

叫这个星球“地球”其实根本名不符实, “海球”还差不多, 因为就算在今日, 海洋也覆盖了 这个行星三分之一 的面积, 如果从太空中看会更明显. 回到彼时, 地球更是一片汪洋, 仅有少数火III 岛从狂暴的巨浪间露出. 因为受到那轮阴森巨月的牵引, 海潮规模极大, 可达一两百公尺. 此时小行星跟彗星的撞击“J经比以前要少很多了, 再更早一点的时候, 最强烈的一次撞击甚至把月亮给撞了出去. 不过就算撞击已平静?小少, 海洋却仍然是礁沸翻腾的. 海底也是一样, 不断冒出翻腾的气泡. 此时地壳布满r裂缝; 岩浆从下面冒出堆积成团; 众多火山让整个世界有如炼狱一般. 这是一倘不平衡、充满永无止境活动的世界, 是一个发烧的婴儿星球.

也就是在这样的世界裡, 生命在三十八亿年前出现, 也许是从这个永无止息的行星上某处自行 诞生的?我们会知道是因为有极少数岩石碎片历经万古, 度过从不间断的环境变动而倖存下来. 在这些石头裡残存着极少量的碳元素, 从它们的原子成分来看应该是生命的痕迹无误. 当然这样渺茫的证据对于如此重大的历史事件来说, 也许过于薄弱了.

确实,即使在学界对此也没有一致的共识.但是 如果我们再抽丝剥茧地看深入一些,那三十四亿年前的生命迹象就非常明显了.彼时地球上被细菌占 满,这些细菌所留下的除f碳元素痕迹以外,还有许多不同形态的微化石,以及高可达一公尺的叠层 石,这些都曾经是细菌生活的圣殿.往后的一 一十五亿年,地球继续由细菌所支配,I第一个真正复 杂生物在化石纪录中出现.不过有些人认为细菌至今仍是地球的主宰,因为动物跟植物的生物量根本 无法与细菌匹敌.

是什么让地球从一堆无机物中忽然冒出会吮吸的生命?我们是唯一的吗?是极为罕见的吗?还是 地球只不过是宇宙中无数孕育生命的场所之一 ?从人本原理的角度来看,这个问题一点也不重要.人 本原理是说,如果这宇宙中出现生命的机率是很准确的千亿万分之一,那在这千亿万颗行星中一定有 一颗上面会出现生命.而既然我们已经出现在地球上,那么很明显的,我们所居住的行星必然就是那 唯一的一颗.无论生命再罕见,在这无垠的宇宙中生命总有机会出现在一颗行星上,而我们则必定住 在这一颗上面.

如果你跟我一样,对于这种过度卖弄聪明的统计不满意的话,那再听这个一样令人不满的解释,这是由两位科学大师所提出的:英国天文学家霍伊尔爵士,以及后来得到诺贝尔生理医学奖的克里 克.他们主张,生命是在别处形成,然后由某种类神的外星高等智慧刻意或是偶尔 “感染” 到地球之

上.这并非不可能,谁敢说这绝不可能呢?然而大部分的科学家恐怕都会对这个解释退避三舍,他们 是有理由的.因为这等于先宣告了科学无法回答这个问题,而且是在连试都不肯试一下之前就先否 定.只有在一种情况之下,去地球以外寻找救赎才合理,那就是:地球上没有足够的时间来形成复杂 的生命形态.

m但谁这样说了?同样卓越的诺贝尔奖得主德杜武,则总结提出了另一个更惊人的论点,他说依照 化学决定论,生命的形成应该非常快速.基本上他的意思是,化学反应要不就会在极短时间内发生,要不就完全不会发生.如果某种反应要花上千年的时间才会完成,那大概所有的反应物在这段时间之 内,早就都消失殆尽或者降解掉了,除非还有其他更快的反应不断生产补充这些反应物. 必定是某种化学反应,所以这个原则也适用于此、,因此生命起源的反应必定是自发而且很快完成.对 德杜武来讲,生命比较可能在一万年内诞生,而不是在几十亿年内发生.

我们永远无法知道生命如何在地球上出现. 就算我们真的成功地在试管裡做出细菌, 或是从一团化学物质中让一隻虫爬出来, 我们还是不知道生命当初是否如此出现在地球上? 充其量也只能说这是可能的, 比我们当初想像的要更可能一些. 但是科学找的不是例外, 而是通则. 这个让生命在地球上出现的规则, 应该放诸宇宙而皆准. 对于生命起源的疑问, 并不是想要重现西元前三十八亿五千一百一十一年星期四早上六点三十分发生了什么事, 而是想要知道这些导致宇宙中任何形态生命发生的通则是什麼? 特别是在我们的地球上? 因为毕竟这是目前唯一已知有生命的地方. 这章要讲的, 就是关于这些规则. 可以确定的是, 我们将要看到的故事绝非全对, 事实上我认为有很大一部分还值得质疑. 我想要呈现的是: 并非隐晦难解, 相反的, 随着地球转动, 生命的出现几乎不可避免.

科学当然不只是通则, 还包括用来阐明这些通则的实验. 我们的故事从一九五三年揭开序幕. 这是史上重要的一年, 标志着英国女王伊丽莎白一世加冕、人类首度登上圣母峰、俄国史达林的死亡、DNA的发现, 以及最后但同样重要的一件, 那就是米勒跟尤瑞的实验, 它象徵着一系列生命起源研究的开端. 米勒那时候还是诺贝尔化学奖得主尤瑞实验室裡一名固执的学生. 他在一九〇七年过世, 也许还带着极度的不甘, 直到临终前仍为捍卫自己半世纪前大胆提出的观点而奋斗. 不过不论米勒那独特论点后来的命运为何, 他真正留给后人的遗产, 应该是藉由那些非凡的实验所开启这领域的一扇门, 以及那些直到今天依然让人震惊的结果. 当年米勒在一个大烧瓶裡装满水和混合气体, 用来模拟他所认为的早期地球大气组成. 他所选择的气体是氨气、甲烷跟氢气. 这些是根据光谱观察后, 据信为组成木星大气的成分, 因此也很有可能充斥在年轻地球的大气中. 接着米勒在这瓶混合物中通电用来模拟闪电, 然后在静置几天、几个礼拜或是数月后, 米勒把样品拿出来分析, 看看他到底烹调出了些什么. 实验结果大大出乎意料, 远远超过他的想像.

米勒所煮的是一锅太古浓汤, 一锅近乎谜般的有机分子, 其中还包括一些建造蛋白质的基本成分, 也就是胺基酸; 这或许是当时最能代表生命的分子了, 因为彼时DNA还没无名. 更惊人的是, 米勒做出的胺基酸正好就是生命所使用的那几种, 而不是其他各种大量可能的随机排列

组合. 换句话说, 米勒仅仅电极了很简单的气体组合, 构筑生命所需最基本的成分就这么凝结而出, 好像它们 早就等待已久随时准备登场般. 霎时间生命的起源看起来变得好简单. 这结果必定非常符合当时的某些潮流, 因而甚至登上《时代杂志》的封面, 为科学实验带来前所未见的轰动宣传.

不过随着时间过去, 太古浓汤的构想渐渐失去支持. 因为当对太古岩石进行分析后发现, 地球其实从来就没有充满氨气、甲烷与氢气过, 或者至少不是在陨石大虫炸把月亮轰出去之后. 此时太古浓汤理论的人气跌到谷底. 远古那次大轰炸扯碎了地球的第一个大气层, 把它们整个扫到外太空去. 如果用比较接近实情的大气组成来做实验, 则结果颇令人失望. 对一 氧化碳跟氮气的混合气体, 外加极 微量的甲烷和其他气体电极一阵子之后, 只会得到很少的有机分子, 而几乎没有氨基酸. 现在当初太古浓汤的那个实验, 变得像只是为满足好奇心所做, 虽然还是一个很好的实验, 证明有机分子可以简单地从实验室里面做出来, 但除此之外别无意义. .

不过随后科学家又在太空中找到大量的有机分子, 这发现拯救了太古浓汤理论. 这些有机分子多半存在彗星与陨石上, 有些彗星跟陨石甚至几乎就只是混了大量有机分子的脏冰块, 而其中的氨基酸旷

种类跟电极气体产生出来的非常相近. 在惊讶之余, 科学家开始寻找: 这些组成生命的分子有无任何 特殊之处? 在众多有机分子中, 是否有一小群特别适合形成生命? 至此, 陨石大轰炸有了另外一个面貌, 它不全然是毁灭性的, 这些撞击变成为地球带来水与生命源头有机分子的终极来源. 这个太古浓汤并不是在地球上形成, 而是从外太空来的. 虽然大部分的有机分子会在撞击的过程中耗损掉, 不过 科学计算的结果显示, 仍有足够的分子可以留下来成为汤的原料.

这假设虽然不像霍伊尔爵士所提倡的生命是由外太空播种到地球上那样极端, 不过它确实把生命 起源(或至少太古浓汤)跟宇宙的组成成分连结在一起. 地球生命现在不再只是一个例外, 而是统治 整个宇宙的定律之一, 就像重力一样无可避免. 天文学家当然很欢迎这个理论, 至今依然. 除了这点 子实在不错以外, 更重要的是它让天文学家有饭可吃.

这浓汤还因为添加了分子遗传学而更美味, 主要是因为生命的本质就是“复制子”, 特别是基因。这种复制子, 而基因是由DNA跟核糖核酸(RNA)所构成, 它们可以一代又一代精确地自我拷贝 (在下一章会谈得更详细)。确实, 天择少了“复制子”这类东西绝对行不通, 而也只有透过天择, 生命才可能由简而繁。如此, 对许多分子生物学家来说, 生命的起源就等同复制的起源。而太古浓汤符合他们的需求, 因为汤里面有各式各样的成分, 足以让彼此竞争的复制子成长并演化。这些复制子可以在够浓稠的汤裡各取所需, 形成愈来愈长、愈来愈复杂的聚合物, 最后并带入更多分子来形成精巧的构造, 像是蛋白质或是细胞。从这观点来看, 这锅汤就像是飘满英文字母的海洋, 正在拼凑出许多单字, 现在只等着天择将它们钓出来去写出漂亮的散文。

但是, 太古浓汤是有毒的。它有毒并不是因为这构想必然错误, 事实上远古时期很有可能真有太古浓汤, 只不过非常稀薄, 远不像当初想像杀浓稠。它有毒是因为这构想让科学家在寻找生命真相的时候, 走了几十年的冤枉路。如果我们在一个锡锅裡面装满灭过菌的汤 (或者一锅花生酱好了), 放个几百万年, 生命会跑出来吗? 当然不会。为什么? 因为这些成分只会渐渐分解, 什么都不会发生。就算你持续对锡锅通电也不会改善情况, 那些成分只会分解得更快。偶然强大的放电像是闪电, 也许会让某些分子黏在一起形成团块, 不过却更有可能噼碎它们。我很怀疑复杂的生命复制子能从这锅汤中出现, 就像〈阿肯色州旅者〉这首歌裡说的: “你无法从这裡走到那裡。” 因为这不符合热力学定律, 同样的道理, 对一具尸体持续电极也无法让它復生。

热力学是许多书本极力避免使用的字汇之一, 尤其是那些自诩为科普畅销书的书籍。但是如果真正了解的话, 它的魅力无穷, 因为这是关于“欲望”的科学。原子跟分子的存在是由“吸引”“排

斥”“需要”以及“释放”所支配, 它们是如此重要, 以至于在写化学书籍时几乎不可能避免用些情色拟人法: 分子“想要”失去或得到电子、电性异性相吸、同性相斥、分子想要与同性质分子共存。当化学物质的每个成分都想要配对的时候, 化学反应就会发生, 或者它们会不情愿地被强大的外力强迫在一起。当然也有某些分子其实很想进行反应, 但却无法克服本身的羞赧。轻柔的调情也许会引发强烈的欲望, 然后释放出极大的能量。不过, 或许我该在这裡打住了。

我想说的是,热力学定律让这个世界的转动。两个分子如果不想进行反应的话,那就很难引起反应。如果它们想反应的话,反应就会进行,就算也许要花点时间去克服彼此的羞赧。我们的生命是由这种“需要”所驱动的。在食物中的分子其实真的很想要跟氧气反应,不过幸好这反应不会自发进行(这些分子其实非常害羞),否则我们就会烧起来。但是让我们存活下来的生命之火,也就是分子间缓慢的“燃烧反应”,其实跟燃烧是同一种反应:就是食物中的氢原子跑出来跟氧原子结合,释放出让我们存活能量。基本上,所有的生命都是由类似的“主要反应”所维持,化学反应“想要”发生,然后放出能量去驱动其他的副反应,这就产生了新陈代谢。所有的反应、所有的生命归结起来都是如此,是出于两个分子并列在一起时彼此趋向完全平衡,比如氢跟氧,两个相反的个体快乐地结合。更精确地说,这是氧化还原反应,也就是电子由供给者(氢原子)传递给接受者(氧原子),因为氧比氢更想要电子。反应结果会形成水,这是一个热力学上稳定的终产物。所有的氧化还原反应,都是把电子由供给者传递给接受者的反应;而值得一提的是,所有的生命,都仰赖各种电子传递过程中所释放出来的能量存活,不管从细菌到人类都是如此。如同匈牙利的诺贝尔奖得主圣哲尔吉所说,生命不过就是一个电子不断地寻找栖身之所。

合成一个分子并释放出能量,然后除了剩下一小滩热水外,什么也没有。

而这就是人古浓汤的问题所在。从热力学观点来看它是死路一条。在汤裡面并没有哪些分子真的想发生反应,至少不是像氢跟氧想要发生的那种反应。因为在这汤裡面并没有什么不平衡,并没有什么驱动力把生命不断往上推,推过陡峭的活化能高峰之后,形成一个复杂的聚合物,比如蛋白质、脂质或是多醣类分子,或者更重要的像是RNA或DNA等分子。有些人臆测第一个生命分子是RNA这类复制子,早于任何根据热力学定律会产生的分子。这样的想法,套用地质化学家罗素的话来说,就像是“把车子的引擎拔掉之后,还希望微调控电脑可以驾驶它”般荒谬。但是生命如果不从浓汤中诞生,又要从哪裡呢?

科学家第一次找到解答的线索,是在一九七〇年代初期。那时他们注意到沿着太平洋底的加拉巴哥裂谷,有冒出的热水所造成的热羽流



现象. 这海底裂谷离加拉巴哥群岛不远, 当年群岛上富裕的资源给了达尔文物种起源的灵感, 如今也恰如其分地提供了生命源头的线索.

不过随后几年并没有太大的进展, 要一直等到一九七七年, 也就是在太空人阿姆斯壮登陆月球的八年之后, 美国深海潜艇阿尔文号才下降到裂谷裡面去探查. 有热羽流的地方应该就有热泉, 而他们确实也找到了. 原本潜艇目的只是为了找到热泉的正确位置, 而并不认为会有什么意外发现, 但是后来裂谷裡面丰富的生命却大大的震惊了他们. 这裡有巨大的管虫, 有些长度达两公尺多, 还有许多如盘子般大的蚌蛤与贻贝. 或许巨人在深海裡面并不稀奇(想想深海裡巨大的乌贼), 但这裡动物的数量多到惊人. 裂谷中的族群密度简直可以与雨林或珊瑚礁匹敌, 唯一的差别是裂谷由热泉滋养, 而雨

林跟珊瑚则由太阳滋养.

在所有东西裡最引人注目的, 或许是后来被暱称为“黑烟囱”的热泉喷发口本身(见图1.1). 现今世界各地一共有两百多处已知的海底喷发口, 沿着太平洋、大西洋与印度洋底的洋脊分布. 跟它们比较起来, 加拉巴哥裂谷热泉算是比较温和的. 这些弯弯曲曲的烟囱, 有些高如摩天大楼, 顶端喷发着黑色烟雾进入上方的海洋中. 当然这不是真的黑色烟雾, 它们只是炽热的金<sup>3</sup>硫化物, 由下方熔炉般的岩浆向上喷入水压极大的冰冷深海裡. 它们酸得跟醋一样, 又热达摄氏四百度, 一旦喷入海底后很快就会遇冷沉淀, 这厚厚的堆积物分布范围极广. 黑烟囱本身成分也是含硫矿物, 像是黄铁矿(化学成分为一硫化亚铁, 或许称愚人金大家比较知道), 由喷发出的黑烟雾沉淀堆积而成. 有些烟囱成长的速度十分吓人, 可以快到每天三十公分, 一直长到六十公尺左右垮掉为止.

这怪异而独立的世界像极了怪诞画家波希眼中的地狱: 四处充斥着硫磺, 而污浊恶臭的硫化氢蒸气则从各处烟囱中袅袅冒出. 当然波希很可能早就想像过巨大的管虫, 这种虫也不知道算是少了嘴巴还是少了肛门?, 或是无眼的虾子, 成群聚集在深不见底的烟囱根部, 如同一群诡异的蝗虫大军. 在这裡的生命并不是忍受地狱般的生活, 事实上牠们不能离开这裡而活, 牠们根本是靠着这环境而兴盛. 但是, 这是如何办到的?

答案就在不平衡这三个字. 当冰冷的海水渗入黑烟囱下面的岩浆裡时, 它们会被加热, 同时混入矿物跟气体(大部分是硫化氢). 海底的硫

细菌可以把氢从这堆混合物中萃取出来, 与i 一氧化碳结合 在一起产生有机分子. 这个反应, 就是这所有热泉喷发口生命的基础, 它让细菌可以不依赖太阳能而 繁殖. 但是硫细菌需要氧气参与反应来产生能源, 以进行把一 一氧化碳转换成有机物的过程. 硫化氢与

图1. 1左图是由火山活动所造成的黑烟囱, 正冒出摄氏三百五十度的 黑烟. 这个烟囱位于太平洋东北方的皇安德富卡洋脊, 图中比例尺 (A) 代表一公尺. ?

图1. 2 失落的城市裡面, 坐落于蛇纹石的岩床上高达三十公尺的验4生温泉烟囱——“自然塔”. 亮白色的区域显示活跃地冒出温泉的地方. 图中比例尺 (B) 代表一公尺.

氧反应之后所产生的能量, 可以供应整个热泉世界的生命. 这与地面上生物靠氢与氧反应所产生的能 量来维持生命是一样的. 这些反应的产物都是水, 不同之处在硫化氢反应之后还会产生硫磺, 如同圣 经中提到的硫磺之火, 而硫细菌也因此得名.

不消说, 喷发口的细菌并没有使用太阳能, 同时除了喷发口冒出来的硫化氢以外, 它们也没有使 用热泉的热能或是任何能量\*. 硫化氢这个分子本身并非高能分子, 细菌是利用它氧化时产生的能量 来工作, 而这个反应要在热泉喷发口跟深海的交界处才能发生, 也就是必须依赖两个不同世界交界处 的动态不平衡. 只有同时被这两个世界吸引而住在热泉旁边的细菌, 才有可能进行这种化学反应. 喷 发口旁的动物像是虾类, 只是啃食这一片细菌草原而活?, 而有些动物则直接让细菌在体内生活, 宛如 经营一座体内牧场. 这就是为什么像巨型管虫这发动物并不需要消化道, 因为营养可以直接由体内的 细菌牧场供应. 不过要能提供氧跟硫化氢这两种原料, 又需要颇极端的环境, 对宿主来说可不简单, 因为这等于要同时在体内维持两种小世界. 管虫体内许多复杂难解的构造, 其实都源自于这个条件.

科i很快地就注意到热泉喷发口世界这个极为特殊的环境, 有可能跟生命起源有关. 美国西雅 图华盛顿大学的海洋学家巴罗希, 是最早提

出这种主张的人. 热泉喷发口确实帮太古浓汤理论解决了\*这么说其实不尽然全对. 热泉喷发口其实还是有放出一些微弱的光芒(请见第七章), 尽管这些光对我们的肉眼来说太过微弱, 但却足以驱动某些细菌进行光合作用. 不过这些细菌对此区丰富生态系统的贡献太小, 无法与硫细菌相比. 附带一提, 在某些冰冷的海底渗漏区, 也发现了与热泉喷发口同样兴盛的动物群, 这也佐证了喷发口生态系统并不依赖热泉的光与热.

很多麻烦, 其中最重要的当属前面提过的热力学问题, 因为在这个黑烟囱的世界裡, 没有什么东西保持着稳定平衡. 然而要注意的是, 现代海洋与喷发口的交界环境, 跟早期地球的环境必定不同. 首先古早地球上就没有氧气, 或至多只有很少量的氧气, 所以古早细菌不可能跟现代细菌一样, 利用硫化氢与氧的啞吸作用来产生驱力. 不过细胞的啞吸作用本来就是个满复杂的过程, 它需要一些时间来演化, 早期的生物不用啞吸产生能源, 并不令人意外. 德国一位相当反传统的化学家兼专利律师瓦赫特绍泽, 就主张最古老的能源反应, 应该是硫化氢与铁反应生成硫化铁. 这是自发性反应, 会释出一点能量, 可以被利用, 或至少理论上来说可行. .

如此, 瓦赫特绍泽提出了一个完全不同以往的生命起源化学反应系统. 但是形成硫化铁所释放出来的能量太低, 并不足以把一氧化碳转换成有机物, 所以他又提出一氧化碳作为活性比较高的中间产物, 而确实在酸性热泉环境裡也可以找到一氧化碳. 瓦赫特绍泽还主张许多迟缓的有机化学反应, 可以在不同形式的硫化铁矿物参与下发生, 这类矿物似乎有颇特殊的催化能力. 他的团队更进一步在实验室裡证实了这些反应确可发生, 而不只是理论上可行. 不过要颠覆数十年来的传统生命起源理论, 去接受生命可能从地狱般的环境中, 由最不可能的物质(硫化氢、一氧化碳跟黄铁矿, 其中有两种毒气与一个愚人金)产生, 这需要极大的努力. 有位科学家这样说到: 当第一次读瓦赫特绍泽的论文时, 他感觉好像无意间读到一篇二十一世末的论文, 经由时光隧道掉到他眼前一般.

瓦赫特绍泽是对的吗? 随着他的论点被提出, 许多针对他个人的批评也蜂拥而至. 原因很多, 一部分是由于他这个天才洋溢的演化观点, 正企图推翻长久以来被接受的生命起源论; 一部分是因为他傲慢的态

度大大激怒了其他科学界同僚；不过还有一部分，他所勾勒出的蓝图确实有4疑之处。其中

最棘手的缺陷，跟太古浓汤理论一模一样，就是关于“浓度的问题”。这些理论中的有机分子，都必须溶解在大量的海水裡面，所以几乎不可能随机彼此相遇，然后形成如DNA或是RNA之类的大型聚合物。没有地方可以保存这些分子原料。瓦赫特绍泽认为他所提倡的所有反应，都可以在矿物表面（比如黄铁矿）发生。不过这样还是没解决问题，因为化学反应的终产物，如果没有办法从催化剂表面释放出来的话，这个反应就不算完成。所有的产物要不是被黏死，不然就是消失\*。

现在任职于美国加州喷射推进实验室的资深科学家罗素，在一九八〇年代中期，就为这些问题提供了一个解答。罗素给人的印象，宛如一位吟唱着科学预言的凯尔特诗人，他倾向“大地诗篇”带来的魔法，而他对生命起源的看法是根基于热力学与地质化学，而后者对于传统生物学家来说，十分难懂。不过随着时间过去，罗素的构想渐渐吸引了一群跟随者，因为许多人看出他的论点，确实可以为生命起源难题提供独特而可行的解答。

罗素跟瓦赫特绍泽都认为海底热泉喷发口是生命起源的中心，但是除此之外两人的论点可说是天差地别。一人主张火山作用，另一人完全相反；一人倾向酸，一人主张硷。这两个理论常常被人搞混，可是它们的差别有如云泥。让我来解释给你听。、\*其他的问题还有温度，因为喷发口环境的温度过高，有机分子恐怕难以生存；或是酸度，大部分黑烟囱所在地的酸度都不适合瓦赫特绍泽提到的反应，而他本人在实验室裡做的合成反应，也都是在硷性环境下模拟的。另外早期地球上硫的浓度可能远高于现代有机化学所需。当然这些问题都还在争论中，未有定论，因此我也就此打住。

黑烟囱所在的大洋脊，现在已知是海底扩展的新生地。地底岩浆从这倘火山活动中心地慢慢地冒出，将周围的板块渐渐推离，移动的速度大概跟脚趾甲生长速度差不多。这些慢慢移动的板块终究会在远处相撞，其中一块被迫插入另一块底下，上面的一块则因此激烈地震动隆起。

喜马拉雅山、安地斯山跟阿尔卑斯山,都是这种板块碰撞后,为了减缓压力的成果.不过因为地函就在地壳下面,新生成的地壳在海底慢慢移动的时候,也会同时让地函裡面新生的岩石暴露出来.这样的岩石会造成第一一种热泉,这跟前面提到的黑烟囱完全不同,而罗素所谈论的其实正是这第一一种热泉.

第一一种热泉喷发门并没有火山作用或是岩浆参与其中,而是由海水跟新露出岩石的作用所产生的.海水不只会渗透,还会跟新生岩石发生实实在在的反应,嵌入其中并改变岩石结构,形成如蛇纹石这类氢氧化矿物盐(蛇纹石之名得自于岩石上有如蛇鳞片般的绿色斑点).海水渗透#让岩石扩张,进而崩解成小块,而碎裂成小块的岩石.更有利于海水渗透,然后再被崩解,如此周而复始.这种反应的规模十分惊人,透过这种方式渗入岩石中的海水体积,据信几乎等同于整个海水本身的体积.随着海地板块移动,这些富含水分的岩石最终会因为一部分板块插入地底而回到地函,然后被加热到高温.此时,岩石会在地球深处把水分释放出来.这样一来,夹杂着海水的地函会被驱动产生对流,进而迫使岩浆向上升至地壳表面,从中洋脊处或是火山口再冒出.我们行星上剧烈的火山运动,就是由这种海水持续不断注入地函产生的循环所驱动,是它让我们的世界保持不平衡,也是它让整个地球运转\*.

这种海水与地函裡岩石所产生的反应,不只造成地球上持续不断的火山运动,同时还会释放出热能,并且伴随产生大量气体,比如像氢气.基本上这个反应会改变所有溶在海水裡面的成分,把它

们全部加上一些电子(用化学术语来说,这些成分被“还原”f),就好像一面哈哈镜一般,吞噬站在它面前的物体形像,然后反射出扭曲的影像.因为海水的主要成分是“水”,所以排放出最多的气体自然就是氢气,但同时也带有少量米勒当初煮太古浓汤时所使用的液体,很适合用来合成复杂分子(蛋白质、 $O_2$ :等)的前驱物.如此,一氧化碳会被转换成甲烷,氮气被转换成氨气,而硫酸盐则转换成硫化氢.、热能跟气体会从地函上升至地壳表面,找路冒出来,这就形成了第一一种热泉喷发系统.不管从哪个角度来看,这跟第一种黑烟囱都不一样.第一一种热泉冒出的是强硷,黑烟囱冒出的是强酸.第二种热泉或温或热,但不管怎样温度都远低于黑烟囱f日出的超高温,而它们的位置一般都离中洋脊这个地壳摇篮有一段距离.另外黑烟囱通常是从单一出门冒出,而第一一种热泉则常常形成非常复杂的结构,雕饰着许多小气泡

或小空腔,这是温暖的硷性液体冒出来后遇到上方冰冷海水沉淀所形成的构造.我猜很少人听过这第一种海底热泉的原因,是它的形成机制“蛇纹石化作用”(这名字一样是从蛇纹石而来)不讨喜的关系.为简单起见,就让我们叫它“硷性温泉喷发口”吧,虽然这名字听起来软绵绵的,不如“黑烟囱”那样孔武有力.不过稍后我们会看到,“硷性”这个词用得真是寓意十足.很有趣的是,一直到不久以前,硷性温泉喷发口都只是理论上预测可能存在,实际上却只在极\*这又造成了一个有趣的问题,那就是长久下来循环会造成地球的冷却.当地函渐渐被冷却,海水就会嵌在岩石裡面成为结构的一部分,而无法再继续被热推动,经由火山作用回到地球表面.行星有可能藉着耗竭自己的海洋,慢慢冷却下来,而这过程很可能是火星上海洋消失的原因之一.

少数化石遗迹中看过.最有名的当属位于爱尔兰提那村,一个三亿五千万年前的岩石化石.这个化石促使罗素在一九八〇年代开始认真思考生命起源的问题.他在电子显微镜下面,细细检视这个充满气泡孔洞的温泉喷发口岩石切片时,注意到有些空腔的大小跟有机细胞的尺寸差不多大,直径约十分之一毫米或更小一点,彼此连接形成迷宫样的网络.他推测当硷性温泉冒出混入上方酸性海水时,就会形成这种矿物细胞,而很快的他也在实验室裡,藉由混合酸硷物质?造出类似的多孔岩石构造?一九八八年刊登在《自然》期的一篇论文裡指出,硷性温泉喷发口所形成的构造,可以让它们成为孕育生命的理想场所.这结构裡面的小空腔,可以很自然的保存浓缩过的有机分子,而富含硫化铁矿物的空腔壁(比如四方硫铁镍矿),有很强的催化能力,足以支持瓦赫特绍泽所提出的反应条件.在另一篇一九九四年发表的论文裡,罗素与同事写道:

这些渐渐堆积起来的硫化铁小空腔中充满了硷性物质与高还原态的热泉溶液,而生命会在这裡诞生.这些充满液体的小空腔,四十亿年前就位于一个海底硫化物温泉喷出口,离海底扩张中心大约有些距离.

这些文字真是充满远见,因为在当时活动的海底硷性温泉喷发口尚未被发现过.接着在千禧年交替之际,科学家派出的潜水艇亚特兰提斯号,无意间就在离大西洋脊十五公里远的地方,发现了这种喷发口,巧合的是,被发现的地方碰巧也叫做亚特兰提斯地块.这个喷发口理所当

然地就根据传说中 消失的亚特兰提斯城, 被命名为“失落的城市”. 此处精美的白色柱状与手指状的碳酸盐柱群, 向上

伸展到漆黑的深海裡, 更让这名称显得无比恰当. 这个喷发口地区完全不像过去所发现过的, 尽管有 些柱子高度可与黑烟囱比拟, 比如说最高的一座被称为海神普赛顿, 高达六十公尺; 但是不同于黑烟 s 粗糙的结构, 这些手指般的白柱却像是华丽雕饰过的哥德式建筑, 套句英国作家诺威治的话来说: 充满着空洞无意义的图案. 这裡冒出的热泉是无色的, 所以真的给人一种错觉, 似乎整个城市被瞬间 抛弃, 只剩那些难解的哥德式华丽建筑被完整保存下来. 这裡没有地狱黑洞般的黑烟囱, 只有精巧的 白色不冒烟柱子, 像手指般的石化结构, 向上伸往天堂(见图1. 2).

这裡冒出的烟雾或许透明不可见, 但是它们确确实实在喷发, 而且足以支持整个城市的生命. 这 些白色烟囱虽非硫化铁矿物所构成(基本上铁很难溶解于富含氧气的现代海洋裡, 前面罗素所预测的 结构, 是以早期地球环境为背景), 不过结构仍然是多孔状, 宛如一个充满细小房间的迷宫, 墙壁上 布满羽状霏石(见图: :?). 有趣的是, 比较老的结构塌陷后静静地躺在一旁, 已经不再充满温泉液, 不过质地却比较坚硬, 因为小空腔裡填满了方解石. 而正在活动的温泉蜂巢结构, 空腔裡则充满了活跃的细菌正在活动, 它们完完全全地利用环境中的化学不平衡. 这裡也有很多动物, 其多样性足以跟 黑烟囱热泉喷发口相媲美, 但是族群规模却小得多. 原因很可能是因为生态环境的差异: 在黑烟囱热 泉的硫细菌已经完全适应住在宿主体内的生活方式, 而在“失落的城市”裡的细菌(严格地说, 都 是古细菌), 则没有形成这种共生关系\*. 因为缺少r 所谓的内在“牧场”, 喷发口的动物生长就比较没有效率.

“失落的城市”裡的生命系统, 是构筑在氢气与一 氧化碳的反应上面. 基本上地球上所有的生命 系统都是如此, 不过在这裡跟其他地方最大的不同, 在于失落的城市裡面的反应, 是氢与一 氧化碳直第一章

图1. 3 一个硷性温泉喷发口的显微 结构, 图中显示出众多复杂格间彼此 相连的样子, 非常适合作为生命起源 的摇篮. 这个切面横跨了约一公分, 厚约三十微米.

接作用,而其他地方则都是间接作用.从地底汨汨冒出的氢气,是我们行星上罕见的恩赐.生命常常需要在其他隐晦的地方寻找氢原子来源,它们往往与其他原子紧紧地结合在一起,好比说存在于水分子或是硫化氢分子裡.要把氢原子从这些分子裡面拔出来,接到一氧化碳上去,需要消耗能量.这些能量往往要透过光合作用从太阳光中撷取,或者如温泉喷发口的细菌,利用化学不平衡产生.只有氢气本身可以不耗能自发性地供应氢原子,虽然反应很慢很慢,不过从热力学观点来看,套生化学家沙克一句难忘的名言,这个反应等于是别人付你钱,还顺便招待一顿免费午餐.换句话说,这反应可以直接产生有机分子同时还生出很多能量,理论上,这些能量可以再去驱动其他有机化学反应.

因此,罗素的硷性温泉喷发口非常符合各种孕育生命的条件.这温泉是更新我们地球表面的板块系统不可或缺的一部分,它推动地球上永

不止歇的火山活动,与海洋总是处于不平衡状态;它持续地冒出氢气,去跟一氧化碳反应产生有机分子.它会形成如迷宫般的多孔状结构,可以保存并浓缩新生成的有机分子,让它们有机会形成如RNA般的大聚合物(或非常相近的分子,我们在下一章会看到).这温泉系统的寿命很长,失落的城市至今已经喷发四万年了,是大部分黑烟囱热泉寿命的一百倍以上.在早期地球上它们可能更普遍,因为那时正在冷却的地函与海水的接触更直接.尤有甚者,彼时海洋中溶有大量的铁,所以喷发口所形成的微结构壁,会因为含有硫化铁矿物而极具催化性,成分应该很像在爱尔兰提那村所发现的温泉化石一般.它们作用的方式可能像个天然的流动反应器,让带着热与电化学浓度差的反应液体,不断地流过具催化能力的小空腔?、这些听起来非常完美,不过单单一个反应,再有用也不会组成生命呀.这怎么可能呢?你也许会问,生命真的就是在这样的反应器裡面,由简而繁慢慢发展,最终变成我们四周无所不在、惊人又颇具巧思的样子?答案当然是:不知道.不过生命的特质本身倒是提供一些线索,特别是地球上\*简单的原核生物(没有细胞核的单细胞生物)可以被分成两大域,分别是古菌域跟细菌域.在失落的城市裡的居民主要是属于古菌域的古细菌,它们藉由制造甲烷来获得能量(甲烷生成作用).古细菌使用的生化反应,跟复杂的真核细胞(构成动物跟植物的细胞)使用的,差异极大.现今已知的病原菌或是寄生虫,全部都属于细菌域,没有古菌域;因为细菌域的细菌跟宿主细胞所使用的生化机制相似多了.或许古细菌真的就是跟其他人都太不同了.唯一知



道的例外是一个古细菌与细菌 的共生结构,而这个共生结构后来很可能在二十亿年前演化成真核细胞(请见第四章).

所有生命至今都共同保有的那些最基础的核心代谢反应. 这些核心代谢反应,就像生物内在的活化石 般,保留了古老过往的回音,与太古硷性温泉喷发口中所诞生的生命旋律,彼此唱和.

有两种方法可以寻找生命的起源:“由下往上”寻找或是“由上往下”寻找. 到目前为止,本章 讨论的角度都是“由下往上”,我们从地质化学环境跟热力学梯度的角度来思考,最有可能存在于早 期地球的是什么东西?我们找到f深海温泉喷发口,它们汨汨冒出氢气到充满一氧化碳的海洋中,最 有可能是生命的源头. 天然的电化学反应器,确实很有可能同时产生有机分子跟能晕,然而我们却还 没有认真思考过,哪一个反应会发生?以及这些反应如何导向生命?

真正能带我们找到生命起源的,是今日已知的生命形式,换句话说,要采取“由上往下”的策略 去寻找. 我们可以将现今所有已知生命共有伯特质分门别类,然后从中建立一个理论上可能的“最终 普遍共同祖先”,她有个时爱的名字叫露卡(LUCA,代表Last Universal Common Ancestor). 现在举几个例子来看,因为只有很少种类的细菌可以进行光合作用,所以我们推测露卡本身可能也不会 进行光合作用. 如果她会,那等于说她大部分的子孙都放弃了这宝贵的技能,尽管我们无法否定,但 老实说这太不可能了. 反过来看看所有生命的共同特质??所有的生命都由细胞组成(除了病毒以外,病毒只能活在细胞裡)?,所有生命都有由DNA构成的基因?,所有的基因在转译出蛋白质时,都使用 同一套密码系统来对应胺基酸. 此外所有的生命都使用同一套“能量货币”,那就是一个叫做腺苷三 磷酸(adenosine triphosphate,后简称为ATP)的分子;这有点像十英镑的纸币,可以用来支付所有细胞干的活儿(后面会讨论得详细一点). 据此,我们可以合理地推测,所有生命的共同特质,都是

得自于他们的遥远共祖——露卡.

今日所有的生命,也还共用一系列基本的代谢反应,在这一系列反应的最中心有一个循环反应,那就是著名的克氏循环. 这是由德国的诺

贝尔生理医学奖得主克瑞布斯爵士所发现,他在一九三〇年代逃离纳粹后,于英国雪菲尔大学第一次阐明这个反应.克氏循环在生化学裡占有极为神圣的地位,但是对一代又一代的学生来讲,这却是老掉牙故事裡最糟糕的那一种,强记死背下来只为应付考试,之后就完全丢在脑后.不过克氏循环还是有象徵性意义的.在许多生物化学系的实验室裡,那种桌上堆满一落落经年累月未清理的书籍与论文,多到塌到地上或满出箱子的研究室裡,你一定会在墙上看到钉着一张褪色翻烂了的捲曲生化代谢反应图表.当你在等待教授同来的时候,会怀着忐忑又迷恋的心情研究着它.图表上面的复杂程度颇吓人,活像是张疯子画的地下管线图.图上有许多小箭头指往各个方向,有些又绕回来,彼此交错.虽然图褪色了,不过你还是可以看出,很多箭头原本是用颜色来区分它们的代谢路径,比如说蛋白质是红色的,脂质是绿色的之类.往图表最下方看,你会感觉这裡似乎是一切混乱箭头的中心,这裡有一个圆圈,或许是整张图上唯一的圆圈,唯一有秩序的地方.这个圈,就是克氏循环.随着你慢慢研究这张图表,你会发现似乎所有的箭头都是从克氏循环发散出去,宛若脚踏车轮子的轮辐一般.这裡,是一切的中心,是所有细胞最基础的代谢反应.

现在克氏循环没有那么老掉牙了,因为最近的医学研究显示,克氏循环不只是生化学的中心,它也是细胞生理学的中心.当这个循环的速度改变时,它会影响细胞的一切,从老化、癌症到细胞能源.不过另一个更让人惊讶的发现则是,克氏循环是可逆的.通常克氏循环代谢由食物中得到的有机

分子,然后释放出氢(最终是为了跟呼吸作用中的氧气一起燃烧)跟一氧化碳.如此克氏循环不只提供代谢反应的前驱物,它还附带提供生产ATP所需的氢离子.然而当反应逆向进行时,它会吸入一氧化碳跟氢来形成新的有机分子(建筑生命所需的材料).而此时它也从ATP的生产者变成消耗者.当我们提供ATP、一氧化碳跟氢气时,这个循环会如同魔术般释出构筑生命的建材.

逆向的克氏循环并不常见,即使在细菌界裡面都很少见,但是对海底温泉区的细菌来说却是相对常见.它虽原始,却是极为重要的反应,可以把氢跟一氧化碳结合成为生命建材.前耶鲁大学的生化学先驱莫洛维兹(现在任教于美国维吉尼亚州乔治梅森大学的克雷斯诺研究所),花了了好几年的时间,爬梳整理逆向克氏循环的特质.简单来说他的研究结果就是,只要给予足够浓度的各种成分,这个循环就会自己动

起来. 这其实是最基本的化学原理, 只要化学反应的中间产物浓度足够, 它很自然就会往下一步进行. 在所有4能的有机分子裡面, 组成克氏循环的那些是最稳定的, 因此也是最有 可能先被合成出来的. 换句话说, 基因并没有“发明”克氏循环, 它是化学或然率跟热力学的产物.

当基因后来出现时, 它仅是在指挥一段已经存在的旋律, 就好像乐团指挥只是负责诠释乐曲, 如节 奏、细节等部分, 但乐曲本身跟指挥无关. 这个乐章是早就写好的, 是大地的乐章.

一旦克氏循环启动1:时也有足够的能量, 那其他的副反应就必然会发生, 进而合成更复杂的前 驱物, 如胺基酸或是核苷酸. 地球上有多少生命的核心代谢反应是自发的? 又有多少是后来基因跟蛋 白质出现后才产生的? 这是一个非常有趣的问题, 但是已远超过本书该讨论的范畴. 不过这裡我想要 提出一个看法, 那就是绝大多数企图用人工来合成生命建材的实验, 都有点太过“纯粹主义”了. 他 , 们常常从简单但是跟生命化学完全无关的分子开始, 好比说氰化物, 而事实上我们知道氰化物不只无

关, 甚至还有害. 然后他们开始玩弄各种实验参数, 比如压力、温度、放电等这些完全无关“生物” 的因子, 看看能不能合成生命的材料. 可是为什么不直接从克氏循环的分子, 外加一些AT P开始, 然后在理想的环境, 像是罗素所提出的天然电化学反应器中尝试呢? 在这个精巧的模子裡, 多少个符 合热力学原则的基础生命分子, 会从这些原料中生成, 然后自发地产生我们那些陈旧图表上所列的 各种生化反应? 应该会有很多吧? 甚至可能会合成到小型蛋白质(严格来说是多肽)或是RNA等级的 分子, 接着天择就会开始接手处理, 而我可不是唯一 一个这样认为的人.

. 上面所谈的东西, 都还需要实验去证明. 不过要实现其中任何一部分, 首先需要有稳定供应的神 奇分子IATP. 谈到此, 你可能会觉得我们的进度有点太快f, 根本在还没学会走之前就想跑. 要h哪裡去找ATP分子呀? 关于这个问题, 我贫得生物化学家马r的答案最有说服力. 马丁是极聪明 且以敢言著称的美国生物化学家, 现在是德国杜塞尔多夫大学的植物学教授. 在一切跟生物有关的起源 议题上, 马丁总是持续不断地提出各种打破成规的点子, 虽不尽然全对, 但是却每每让人振奋, 并且 提供另f个角度来思考生物学. 几年前, 马丁跟罗素开始合作, 从地质化学探讨到生物学. 由此, 他 们的想像跟洞察力开始飞驰. 让我们跟他们一起去看看. 、%马r跟罗素先从最基本的问题开始讨论, 就是碳原子如何进

入有机世界?他们注意到,今日已知 细菌跟植物会使用五种生化反应,将氢原子跟一 氧化碳结合成有机分子,把碳带进生命世界,而其中 1 种就是前述的逆向克氏循环.这五种反应中的四种,都跟克氏循环一样,要消耗AT P,所以只有 输入能量才能发生.剩下第五种,则不只可以直接将氢原子与一 氧化碳分子结合来产生有机分子,同

时还会产生能量.现今已知有两种古老的微生物可以透过一系列大同小异的代谢步骤,来执行第五种 反应.其中一种微生物我们已经介绍过了,那就是在失落的城市裡十分兴旺的古细菌.

如果马丁跟罗素是对的,那就是说四十亿年前生命拂晓之时,这些古细菌的远祖,就是在跟今日几乎相同的环境卜进行一模一样的生化反应.不过氢气跟一 氧化碳结合的反应,并不像听起来这样 简单,因为这两个分子都不会自发性地结合,它们算是满“害羞”的分子,需要催化剂的鼓励才能让 它们共舞,同时一开始也需要灌注一点点能量来启动反应.只有当两个条件都适合时,两个分子才会 结合然后放出更大的能量.这个催化剂的成分很简单,今日可以催化这反应的酵素,带有一个含铁、 镍跟硫原子的核心,其结构跟温泉区发现的矿物很像.这个线索显示太古细菌很可能只是利用了现成 的催化剂,同时也暗示这个生化反应应该已经出现很久了,因为不需要靠演化介入来产生复杂的蛋白质.如同马丁跟罗素所点出,这个反应已有很坚实的基础.

而要推动这个反应所需要的初始能源,最终还是要靠温泉来提供(至少在喷发口是如此).因为 有个预料外的反应产物,造成了意想不到的结果.那就是乙醯硫酯——一种活化的醋\*.乙醯硫酯会 形成的原因,是因为一 氧化碳本身是个稳定的分子,不容易受到氢的攻击.但是一 氧化碳容易被碳或 是硫化物形成的自由基攻擎,因为自由基的活性颇高,而温泉喷发口正好有很多这种自由基.所以,喷发口的能量造成了活性很高的自由基,然后促使一 氧化碳跟冒出来的氢反应,合成乙醯硫酯.

乙醯硫酯之所以重要,是因为它代表了古老代谢反应裡的一个分歧点,而且至今仍可以在生物体 内找到.当一 氧化碳跟乙醯硫酯反应时,我们就通过了一个转捩点,进入复杂有机分子的世界.这个 反应是自发性的,除了释出能量,还会产生一倘三碳的分子叫做丙酮酸盐.看到丙酮酸盐这个名字

生化化学家的眼睛都会为之一亮,因为这4是进入克氏循环的起点啊.换言之,在这裡只需要几个热力学上都倾向发生的简单反应,藉由带有矿物核心的酵素催化,让它们有“坚实的基础”,就足以带我们直接进入克氏循环这个生命的代谢中心,丝毫不费吹灰之力.一旦我们进入了克氏循环,现在就只需要稳定供应的ATP来推动这个循环,去生产生命所需的材料了.

当磷酸盐与另一个乙醯硫酸酯反应时,它可以提供能量,这正是我们需要的另一个立足点.好吧,严格来说这个反应并不会产生ATP这个能量分子,而是一种形式比较简单的分子叫做乙醯磷酸盐.但是它的用途差不多,而且至今仍有某些细菌使用乙醯磷酸盐来当作能量来源.乙醯磷酸盐跟ATP所做的事情一模一样,它们都是把活化的磷酸根传给另一个分子,有点像是帮其他分子贴上能量标籤来活化它们.这个过程类似小孩子玩的游戏“红绿灯”,其中一个孩子当“鬼”去抓人,而被“鬼”抓到的小孩则会变成“鬼”.游戏中当鬼的小孩有“反应力”,可以传给第一个小孩.生化反应的磷酸根传递,差不多也是这样:原本稳定的分子会因为接受磷酸根而活化.ATP就是如此逆向推动克氏循环而乙醯磷酸盐也有同样的能力.当乙醯磷酸盐把具有活性的磷酸根传给下一个分子后,剩下的产物就是醋,这也是今日大部分细菌的生化产物.下回如果你开了一瓶酒没喝完,然后放久变酸了(变成醋),可以想一想这是许多细菌在裡面勤奋地工作,代谢出跟生命一样古老的废料.这样一\*醋的化学名称是乙酸(醋酸),这是乙醯硫酸酯“乙”这个字根的来源.在乙醯硫酸酯裡面,含两个碳的乙醯基会连在一个具活性的硫基上面.大约二十多年前德杜武就颂扬过,乙醯硫酸酯在早期生命演化史上具有重要的地位.现在他的论点终于经由实验被科学家认真看待了.

想,这个废料就变得很神圣,甚至比一瓶上好的醋还要神圣. ? 1总结来说,硷性温泉喷发口可以持续地生产乙醯硫酸酯,乙醯硫酸酯又可以同时供应合成复杂有机分子所需的原料,以及合成它们所需的能源?,而这能源的包装形式,跟今日细胞所使用的基本上一模一样.前述在温泉区布满矿物小气泡的烟囱,则可以一次满足众多条件:它可以让反应产物集中在一起,它有利于更多反应进行,它也提供可以加速反应的催化剂,而这阶段的反应并不需要复杂的蛋白质参与.同时,不断冒出的氢气与其他气体,进入烟囱迷宫之后可以源源不绝地提供各种反应原料,

也确保各原料彻底混合. 如此, 这烟囱真的是一个生命之泉——不过还有一个影响、P远的小细节.

这细节, 就是那个需要引起氢气跟一氧化碳反应的起始能源. 我前面提过, 这在温泉区并不是问题, 因为这裡的环境可以提供活性大的自由基分子来引起反应. 但是对于不住在温泉区而自食其力的生命来说, 这细节就是个严重的问题. 没自由基它们就要消耗ATP来让化学反应进行, 就好像要自掏腰包买酒来化解初次约会的尴尬. 这有什么不对的吗? 问题在于这不划算. 因为氢跟一氧化碳反应可放出足够的能量, 去产生一个ATP分子, 但如果你要花1个ATP分子去得到另一个ATP分子, 那可是一点也没有赚头. 如果没有赚头的话就没有额外的能源, 也无法让克氏循环产生任何东西, 也就不会有复杂的有机分子. 因此生命也许可以从硷性温泉喷发口诞生, 但是很可能必须永远留在喷发口旁, 永远无法切断这个由温泉母亲所提供的热力学脐带.

但是很明显的, 生命并没有留在温泉喷发口旁. 然而前面的计算结果又是如此让人信服, 那我们是如何离开温泉区的呢? 马丁跟罗素对这个问题的解答令人拍案叫绝, 他们完美地解释了为何今日大部分生物都用一套独特的呼吸代谢反应来产生能量, 而这套反应可能是生物学裡最不直观的机制了.

在小说《星际大奇航》裡面有一段剧情是这样的: 笨拙到无药可救的现代人类祖先, 不幸坠毁在一颗叫做地球的行星上, 然后赶走了猿人原住民. 他们组成议会, 重新发明轮子之类的工具, 并且指定树叶为法定货币, 结果每个人都变成亿万富翁. 这样的后果就是严重的通货膨胀, 物价狂飆到需要花三座落叶林的树叶才够买一小船花生. 为解决问题, 我们的祖先展开了激烈的通货紧缩政策: 他们直接烧掉了所有森林. 这一切听起来, 是不是恐怖得跟真的一样?

我认为在这个戏谑嘲讽的故事背后, 藏有一个很严肃的题目, 那就是关于货币的意义: 货币并没有一个绝对的价值. 一颗花生可以贵如一条金条, 贱如一枚便士, 或者值三座森林, 这一切都决定于它们彼此的相对价值、稀有程度等因素. 同样的十英镑也可以等同任何东西. 然而在化学世界裡面可不是这样. 前面我用十英镑来比拟ATP, 举这个例子是有原因的. 假如一个ATP分子裡化学键的能量总合就是十英镑, 那等

于你一次要付十英镑来得到一个ATP,或是用掉1个ATP来得到一张十英镑钞票,一毛也不少.这个对价关系跟人类的货币不一样,而这正是所有要离开温泉自力更生的细菌所会面临的严重问题.跟十英镑的性质不同的是,ATP并没有那么通行无阻,它的价值十分固定,时且也没有零钱这种东西.如果你想点一杯饮料来化解初次约会的尴尬,那你必须付出整张十英镑钞票,就算这杯饮料其实只值两英镑,老闆也不会找零钱给你,因为这世上没有“五分之一个ATP分子”这种东西.同样的,当你获得氢跟一氧化碳反应所产生的能量,你也只能以十英镑为单位来储蓄.举例来说,如果这个反应产生十八英镑,但这不够买两个ATP分子,所以你只能换到一个分子,而必须损失八英镑,因为没有零钱这种东西.我们在国外旅行时,也会在外币兑换处遇到一模一样的恼人问题,这些兑换处只收大钞,不收零钱.

所以总结来说,不论是只需花两英镑来约会,或者赚到十八英镑,一旦我们被迫使用统一的十英镑钞票,那就一定要花十英镑来赚十英镑.没有细菌可以不管这个问题,因为它们无法只利用ATP以及氢与一氧化碳的结合反应来生存.然而细菌毕竟存活下来了,因为它们找到了一个非常天才的办法,来把十英镑钞票换成零钱;这个方法有个了不起的名字:“化学渗透说”,由一九七八年诺贝尔生理学奖得主,古怪的英国生化学家米契尔所提出.米契尔的化学渗透说得到诺贝尔奖,引起了学界过去数十年激烈的争辩.然而在今日人类正遥望一倘千禧年之际,我们终于了解到米契尔的研究,可能是一一十世纪最重要的发现之一\*.在过去,尽管支持者寡,仍有少数学者努力解释为何如此怪异的反应机制,会普遍存在于各种生命系统中,就像放诸四海皆准的基因密码、克氏循环与ATP一般,化学渗透也被所有生命系统共用,并且可以追溯到大家的共祖露长身上.马丁跟罗素现在就问你解答.‘简单来说,化学渗透指的是质子(少掉一个电子的氢原子,也就是氢离子)通过薄膜的运动,因为跟水分子通过薄膜有点类似,所以就借用了“渗透”这个词.呼吸作用其实就是在执行化学渗透.我们把食物分子中的电子取出,通过一系列电子传递链,最后电子传给氧气.在电子传递的过程中,每个步骤都会放出一点能量,这些能量都被用来把质子打到薄膜外面.所以整个过程最终的结果,就是薄膜一侧堆积了一堆带正电的质子,形成了质子的浓度梯度.在这裡,薄膜的角色有点像是水力发电厂的水坝.当水流从高处流下来时会推动涡轮运动而发电,而质子流过

细胞薄膜时,也会推动蛋白质涡轮来生产ATP.这个复杂的机制完全超乎想像,原本只是让两个分子结合在一起的简单反应,却变成需要怪异的质子浓度梯度参与其中.?

化学家通常都习惯处理整数,因为一个分子不可能只跟另外半个分子反应.而化学渗透说最让人困惑的地方或许就在于,它把这些整数拆开了.电子传递链要传递多少电子,才够合成一个ATP分子?据估计大约是八到九个电子.那需要打出多少质子才行?现今最准确的计算是四?三三个.这些数字表面上看起来一点意义也没有,除非你让离子浓度梯度参与其中.因为一个浓度梯度是由无数个小梯度所组成,所以其实它并没有把整数拆开.而化学渗透最有利的地方在于,单一反应可以不断地重复,直到产生一个完整的ATP分子为止.如果每个反应产生的能量,是整个ATP分子的百分之一,那这个反应只需重复一百次,就能慢慢累积足够的质子浓度梯度去制造一个完整的分子.有了这个技巧,细胞突然变得可以存钱/,变成有个装满零钱的小口袋了.

讲了这么多,化学渗透真正的意义何在?让我们回到之前的氢与一氧化碳的反应.现在细菌还是需要用掉一个ATP来启动这个反应,但它们每次可以生产多于一个ATP的能量,而既然多出来的能量可以被存起来,多几次之后它们就以生产第一个ATP了.虽然并不宽裕,却是很踏实的生活.更重要的一点,化学渗透让不可能生存变成有可能生存.如果马丁跟罗素是对的,如果最早的生命确实藉前述反应而生长,那么要离开深海温泉喷发口唯一的方法,就是化学渗透.今日已知唯一依赖氢与一氧化碳生化反应而生长的生命,完全依赖化学渗透而活,缺它不可.而我们也知道今天地球上几乎所有的生命都带有同一套古怪的化学渗透机制,不管必要或是不必要.为什么会这样?我认为\*如果你想知道更多关于这诡异又无比重要的化学渗透说,我建议读者去看我的另一本书:《力量、性、自杀》(power; Sex, Suicide).

这纯粹就是因为人家都是从同一个生命共祖那裡继承了这个机制,而生命共祖是依赖这个机制而活.



. 马丁跟罗素的论点还有一个最强而有力证明, 那就是质子的使用. 为什么不用其他带电离子, 像是钠离子、钾离子或是钙离子呢? 我们的神经系统就使用它们呀? 自然界没有理由独钟质子, 而忽略其他带电离子; rfn事实上确实也有细菌利用钠离子梯度来工作, 虽然这是极少数的特例. 我认为最主要的原因, 还是受到罗素那些温泉喷发口特质的影响. 还记得那些喷发口会持续地冒出硷性液体, 打入溶r大量一 一氧化碳的酸性海洋中吗? 酸硷是由质子来定义的, 所谓酸就是含有大量质子, 而硷则缺少质子o所以当汨汨冒出的硷性液体进入酸性海洋中时, 很自然地产生了一个天然暂' 梯度溶液. 换句话说, 罗素提到的温泉喷发口细小矿物空腔, 会自动执行化学渗透作用. 罗素本人在好几年以前就指出这件事情, 但是了解到细胞必须依赖化学渗透才能离开温泉喷发口这个事实, 则是他跟马丁合作的成果, 因为马丁带入了微生物的能量观点P现在这些小的电化学反应器, 不只可以生产有机分子跟 ATP , 甚至还提出了逃脱计画, 用以逃离这个普遍存在的十英镑钞票难题.

当然啦, 质子的浓度梯度?5好用, 也要生命能够驾驭它, 之后才可以去制造自己想要的浓度梯度. 驾驭现成的浓度梯度当然要比制造一个浓度梯度来得容易, 但是却也没那么简单. 毫无疑问, 天择必须介入来改良这倘机制. 今日细胞靠着好几个基因所指定的蛋白质来执行化学渗透, 这样复杂的系统一定要靠蛋白质跟基因参与才有可能演化, 而基因, 又要先有DNA才能组成. 所以这是一个环环相扣的问题. 生命要先学会制造并使用浓度梯度才可能离开温泉喷发口而活, 而要驾驭自己的浓度梯度又一定要有DNA跟基因参与其中. 看起来, 生命在这个矿物培育所裡面必定已经演化出一定的复杂度了.

如此, 我们慢慢地为露卡这个地球上的生命之祖画出一张独特的肖像. 如果马丁跟罗素是对的 (我认为他们是对的), 那露卡应该不是一颗自由生活的细胞, 而是生活在岩石迷宫裡的矿物细胞, 靠着由铁、镍跟硫所组成的催化剂墙壁, 以及天然的质子浓度梯度而生存. 地球上第一个生命是一个多孔的石头, 在裡面一边合成复杂的分子, 一边产生能量, 以准备生产DNA跟蛋白质. 也就是说关于生命的故事, 这一章只讲了一半而已. 下一章我们将会继续另一半的故事: 关于所有生命分子中最具象徵意义的, 也是组成基因的物质IDNA.



## 第二章 DNA——生命的编码

### 第二章DNA——生命密码

更多好书分享关注公众号：tianbooks

在剑桥的老厅酒吧外墙上有一块蓝色的牌子，是一一〇〇三年挂上去的，用以纪念五十年前在这个酒吧裡一段不寻常的谈话。一九五三年1月1一十八日，两位酒吧常客——华生跟克里克，在午餐时间冲进吧裡，宣布他们发现了生命的奥秘。虽然这位急切热情的美国人，加上一位滔滔‘小绝的英国佬所组成的搭档，配上他们刺耳的笑声，常常看起来活似一对喜剧演员，但是这一次他们4是非常认真，而且他们是对的一一或者骸说只对r一半。如果说生命真的有什么奥秘的话，那一定是DNA。不过 尽管华生跟克里克再聪明，当时也只知道一半的奥秘。

其实在当天早上华生跟克里克已经知道DNA链是双股螺旋结构。他们跳跃的灵感来自他们的天赋，混合了模型结构、化学推论，以及一些偷来的X射线绕射照片。当时的构想，根据华生的回忆？，就是“太完美了以至于一定是对的。”在午餐时间他们愈讨论，对结论就愈有信心。他们的研究结果 发表在四月一十五日出刊的《自然》期刊上，是一封只占一页篇幅的信件体简短论文，有点像是登在 地方小报上的出生公告般。论文的语气极不寻常的低调（华生有段对克里克广为人知的描述，说他从未看过克里克谦虚的样子，然而他本人也好不到哪儿去），在结尾十分委婉地写道：我们也注意到 了，我们所假设的这套专一配对法则，暗示它们有？J能是遗传物质的复制材料。

DNA是基因物质，当然也就是遗传材料。它帮地球上所有的生物编码，从人类到变形虫，从蕈类到细菌，除了少数病毒不用它以外。它的双股螺旋结构已经成为科学标帜了，这两股螺旋链彼此缠 绕一圈又一圈直到无穷无尽。华生跟克里克示范了这两股螺旋，在分子结构上如何彼此配对。如果把 这两股螺旋链分开，则其中任何一股都可以当作模板，去合成另外一股，于是原来的一条双股螺旋链 就变成两条双股螺旋链。每一次微生物分裂的时候，它都会拷贝一份自己的DNA传给下一代，而

它 只需要把自己的双股螺旋链解开, 去做出两条一模一样的双股螺旋链即可. .

虽然复制DNA的详细分子机制十分让人头痛, 但是原理上却非常完美、令人i而且简单. 这个遗传密码是一系列的字母(用专业术语来说, 叫做硷基). DNA总共只有四个字母, 分别是腺嘌呤(A)、胸腺嘧啶(T)、鸟粪嘌呤(G)以及胞嘧啶(C), 不过你不必管这些化学名称. 这裡真正的重点是, 这些字母由于受限于分子形状以及形成键结的方式, A只能跟丁配对, 而G只能跟 C配对(见图;一). 如果把一条双股螺旋解开, 让这些硷基单独外露. 这时候, 每一个露出的A只有 T可以对上, 而每一个露出的G只有C可以对上, 依此类推. 这些硷基对不只是彼此互补, 它们是真的想要彼此结合. 对于T来说, 只有当它跟A配对的时候, 它的化学生命才有意义. 如果你把这两个 分子放在一起, 它们的键结会唱出完美的和弦. 这是纯粹的化学——如假包换的“基本吸引力”. 因此, DNA不只是被动的复制模板, 每一股螺旋还会放出磁力, 吸引可以与自己配对的另一个自我. 把一条双股螺旋拉开, 它们会很快地重新自我结合, 否则一条单股螺旋链会急切地寻找可以与自己配 对的另一半.

这样一条DNA长链看起来是无穷无尽的长. 以人的基因体为例, 裡面有将近三十亿个字母, 行

图2.1 DNA的硷基配对. 这

些不同字母的几何图案代表的 意义是:A只能跟T配对, 而G只能跟C配对.

话来说就是三十亿个硷基对. 这等于 单一 一个细胞的核裡就含有三十亿倘字 母, 打出来的话, 一个人的基因体可以 填满两百册书, 每一册都跟电话簿一样 厚. 不过人类的基因体绝对不是世上最大的, 你或许会很惊讶, 因为世界纪录 保持者是无恆变形虫, 它有巨大的基因 体, 含有六千七百亿个硷基对, 大约是 人类基因体的阐百一 一十倍大. 但是这个 基因体裡面大部分似乎都是“垃圾”, 并不负责制造任何东西.

每次细胞分裂的时候, 它就会复制 核裡所有的DNA, 这个过程费时好几个小时. 而人体是一个由十五兆个细胞 组成的怪物, 每颗细胞都带有相同的可靠DNA拷贝(应该说其实有两套). 从一颗受精卵细胞发育成人, 这套双股 螺旋长链要被解开, 被当作复制模板至 66

少十五兆次(真正的次数当然远多于此,因为还要加上细胞会死亡、需要被置换等原因).细胞复制时重写这些字母的精确度简直可称为奇蹟,它要把这些DNA长链从头照顺序写起,然后每十亿个字母才出一次错.用人类抄书来做比较的话,那等于要抄一本圣经两百八十次才错一个字母.而事实上人类抄写的精确度远低于此.今日已知大约有两万四千本圣经手抄本被保存下来,没有任何一本完全相同.

然而在每条DNA裡,还是会夹杂一些错误,这是因为基因体实在是太大太大了.这种一个字母被抄写错误的问题,叫做点突变.每次人类细胞分裂时,一整套染色体裡面大概会贫三个点突变发生.细胞分裂的次数愈多,这种错误就累积愈多,最终就可能发生像癌症这种疾病.突变也可能传给下一代.对女性来说,如果一颗受精卵发育成女性胚胎,那之后大约要经过至少三十次细胞分裂才会形成一个卵细胞,每一次分裂就会累积一些错误.男人的精子更糟,因为细胞至少要经过一百次分裂才可以产生精子,而每次分裂大自然就会无情地加入一些突变.因为男人终生都可以制造精子,所以男人愈老,精子经过一轮又一轮的细胞分裂,情况只会愈来愈糟.正如同遗传学家克罗所说的:还有繁殖力的老男人的精子,是整个族群健康上的突变大灾难.不过就算是一般年轻父母所生的小孩,也比他们父母多了大约两百处突变,但其中只有很少一部分是真正有害的\*.

如此,尽管细胞复制DNA的准确度极高,还是会发生改变.每一代的基因都跟上一代不同,不仅仅只是因为我们的基因混合了父母双方的基因,更是因为我们都带新的突变.大部分的突变都是前面提到的“点”突变,只有几个字母被置换掉.不过少部分突变却十分剧烈,有时候是染色体复制了却没有分开,有时候一整段DNA序列发生缺失不见了,有时候病毒感染会插入许多新的片段,有67

时候一段DNA序列整段颠倒.各式各样的突变都可能发生,不过最严重的突变往往会让个体无法生存.从这个角度来看染色体整体,它们像骚动的蛇坑一般,带着镶嵌条纹的染色体不断结合再分开,无休无止.天择可以把绝大多数的大小突变怪物都剔除掉,因此实际上代表一股稳定的力量DNA长链会捲曲,会变形,而天择则将它们重新整理铺平,把所有好的变异都留下来,严重的错误或改变则抛弃.而比较轻微的突变,则有可能导致日后的疾病.

不过当报章杂志上出现跟基因有关的文章时,大概都不是在谈DNA字母片段移位的问题,比较多的是如“DNA指纹”这种东西.它可以用

来鑑定亲缘,用来弹劾有性丑闻的总统,也可以在刑案 发生几十年后用来揪出嫌疑犯.它的基础在于每个个体之间DNA序列的差异.因为DNA序列裡有这么多的不同,所以我们每个人都有一套独一无二的DNA“指纹”.也因为受到这些细微差异的影响,我们每个人对于各种疾病也有不同的耐受力.平均来说,人类的基因大概每一千个字母就会出现一个差异,这让整套人类基因体裡面总共有约六百万到一千万个“单一字母”差异,这在科学上称为“单一核苷酸多型性”(single nucleotide polymorphisms,简称SNPs).单一核苷酸多型性的意义在于,我们每个人所拥有的基因版本,都或多或少略有不同.虽然大部分的单一核苷酸多型性都没有影响,不过根据统计,有一些变异则与某些疾病像是糖尿病或是阿兹海默症有关联,然而它们对疾病的影响究竟为何,到目前为止仍然所知甚少.

\*你也许会怀疑,如果有这么多的突变,为什么到现在我们还没被突变给毁了?这个问题也同样困扰着许多生物学家.不过答案就在一个字:性.关于这点我会在第五章详述.

## 68

虽然每个人的DNA版本略有不同,我们还是可以将“人类基因体”当成一倘整体来讨论,因为 毕竟每一千个字母裡除了那一倘单一核苷酸有可能不同以外,剩下的九百九十九个都一样,这主要是 由时间跟天择两个因素造成.在演化这伟大的计画之中,人猿变成人并没有太久,老实说动物学家会说我们其实还是人猿.假设我们的祖先跟黑猩猩在六百万年前左右分家了,然后以每一代产生 $\times$ 百个 突变的速度累积,那到现在为止我们最多也只能改变整个基因体的 $A \times$ 分之一.而因为黑猩猩也以同样的速度在突变,理论上我们跟黑猩猩应该有百分之一一的差异.不过实际上的比例比这个要小一些:将 黑猩猩跟人的DNA序列比对之后的结果显示,我们跟黑猩猩有百分之九十八?六.这是因为 天择会踩煞车,剔除所有有害的改变.如果天择会将突变剔除,那么被保留下来的DNA序列,当然 会比毫无限制突变的相似一些.如前所述,天择会好好整理这些序列.

如果我们再看更久远一点,就会看到时间跟天择这两倘条件如何共同作用,织出令人赞嘆的细緻生命之毯.从解读DNA序列可以看出,地球上所有的生命都彼此相关联.藉由比对序列,我们可以用电脑去统计人类与任何一 种生物的亲疏,从猴子比到有袋类动物;也可以跟爬虫类比,跟两栖类 比,跟鱼类、昆虫、甲壳类、蠕虫、植物、原虫、细菌

比, 随便你挑. 藉着比对这些相同字母组成的 序列, 所有的生物都有了清楚的定位. 因为受到相同选择条件的限制, 大家会共有许多一模一样的# 列片段, 而在此之外的序列则会变异到难以辨认的地步. 如果试着解读一段兔子的D N A序列, 你# 发现这段无穷无尽的硷基序列, 有些段落跟人类一样, 有些则否, 彼此交错永不止息, 好像万花筒一 样. 再看看菊花也是i, 有一些片段跟我们完全一样或者很类似, 但是现在有更大片区域不同;这 恰好反映出我们跟它们从共祖分家以来历经了更久的时间, 最终导致我们走上完全不同的道路. 但尽69

管如此我们最基本的生化反应还是一样——构成我们的细胞仍然使用类似的机制在作用, 而这一部分 正是由大家共有的DNA序列所决定.

基于这种生化共同性, 我们原本指望会找到一段跟最古老生命(比如细菌)所共享的序列, 而 我们确实也找到了. 不过在这裡, 相似性的尺度会有点混淆, 因为它不是如你想像从百分之一百相似 排到零相似, 它是从百分之百排到百分之一 一十五, 这是因为组成D NA序列的只有四个核苷酸字母. 如果其中一个字母被任意置换成另一个, 那总有四分之一的机会会换回原来的字母. 因此, 如果你在 实验室裡随意合成一段序列, 那这段序列跟任意一段人类DNA序列相比, 一定会有百分之一 一十五相 似. 所以, 那种认为“我们跟香蕉的基因体序列有百分之五十相似, 所以我们是半个香蕉”的想法, 严格来说是误导视听. 否则的话基于同理, 随意合成的一段D NA序列, 都将会是四分之一个人类. 因此, 除非我们知道这些字母代表的意义, 否则还是等于一无所知.

这也是为什么, 我之前说华生跟克里克在一九五三年的那个早上, 只解开了生命奥秘之谜的一 半. 他们解开了D NA的结构, 也了解f这双股螺旋的每一股, 都可能是另一股的模板, 因此可以当\*这裡所指的是DNA序列相似性. 在黑猩猩跟人类分家之后, 还有其他较大的基因改变发生, 像是 染色体融合或是缺失, 这让两者的基因体相似性差不多是百分之九十五. 相较之下, 人类彼此的基因差异就非常微小了-我们大家的基因有百分之九十九?九都一样. 这种有限的差异所代表的正是最近所发生的族群“瓶颈效应”, 也就是说大约在十五万年以前, 在非洲的某一个小族群, 透过 1波又一波的迁徙, 形成今日全世界所有的人类. ?

作生物的遗传密码传给下一代. 然而在他们那篇著名的论文裡没提到的, 则是这些密码代表什么意义, 因为这还有待日后十年无数杰出的实验去发现. 或许解开生命密码并不像发现双股螺旋那般具有崇高的象徵地位, 但是它的重要性却可能大于双股螺旋本身, 因为后者根本不管塞在序列裡面的东西是什么; 而克里克对此也有很大的贡献. 从本章观点来看, 对我们来说更重要的则是, 解开这串密码 (这曾是现代分子生物学裡最令人失望的解谜过程) 将会让我们更透彻地了解, DNA如何在四十亿年前演变出来. .

X:

DNA现在是如此的摩登, 所以你可能很难想像, 在一九五三年时我们对分子生物学的基础了解竟是如此之少. 当年跃现于华生与克里克原始论文上的DNA, 那幅结构宛如两条阶梯互相旋转缠绕的图像, 其实是由克里克的艺术家太太所绘制, 五十年来不断地被重复使用未曾更动(图22.). 华生在一九六〇年代所写的名著《双螺旋》, 更为科学界带来了现代视野. 这本书是如此有影响力, 以致让生命都艺术了起来. 我在学校的时候就因为看华生的书, 整天梦想着诺贝尔奖跟伟大到足以传世的发现. 在那个时候, 我对于科学的印象几乎完全就是来自华生的书; 之后到了大学, 因为发现现实所给予的, 与我对科学期望的兴奋并不一致, 梦想破灭是必然的; 要等好几年之后才渐渐领悟, 之后才又重新找回科学带来的知性兴奋.

然而当时我在大学所学到的, 几乎全部都是华生与克里克在一九五三年所不知道的东西. 一些今日大家视为理所当然的事, 比如像“基因密码转译出蛋白质”这种常识, 在一九五〇代早期的科学家之间并没有共识. 当华生在一九五一年来到剑桥大学时, 还因为被思想开明的怀疑论者如贝鲁章

兹与肯德鲁等人质疑而感到恼怒. 然而对于贝鲁兹与肯德鲁而言, 连基本问题如“基因”到底是由DNA或蛋白质所构成, 都还没有完全证实, 更遑论其他. 尽管当时并不清楚DNA的分子结构, 我们却已摸透了它的化学成分, 也知道它在各物种间的组成几乎一样. 如果说基因是遗传物质, 并且决定每个个体甚至每个物种之间的巨大差异, 那么像DNA这种化学组成单调又乏味的东西, 从细菌到植物到动物长得几乎都一样, 怎么可能解释生命的丰富与多样性? 反而是组成成分变化无穷的蛋白质, 看来似乎更适合这项遗传工作., 然而华生本人以及少数的生物学家, 则深信美国生化学家艾佛瑞那些勤奋实验的结果. 艾



佛瑞在一九四四年所发表的研究显示, 基因是由 DNA所构成的. 华生的热忱与信念鼓动f克里 克, 促使他也来动手解开DNA的结构问题. 一旦结构问题被解决之后, 解码就变得相当具有急吉构, 本图显示这两股螺旋螺旋解开的话, 每一

5:螺旋,

DNA

缠绕. 把这

II板, 合成全新而

图2

旋如何互相 股都可以当

72

迫性了. 然而当时关于这方面知识之缺乏, 必定会再次让现代人觉得惊讶. DNA看起来就是一连串 字母任意组合、无穷无尽的长链. 要找出这个序列的某个顺序, 是如何对应到蛋白质上, 理论上并不 困难, 因为蛋白质一样是由一连串的次单元所组成, 它们叫做胺基酸. 因此, 想必DN A序列可以与 胺基酸序列相对应. 而如果DNA密码是万物通用(看起来这是毫无疑问的), 胺基酸序列应该也是 才对. ▲小过关于此点, 在当时可说是一无所知, 甚至当华生跟克里克在老鹰酒吧裡坐下来, 在午餐时r间写出那“经典二十”之际, 也就是今日所有教科书都会提到的一一十种胺基酸, 也少有人考虑过这件事. 惊讶吗? 这两人没有任何一个是生物学家, 但他们却第一个找到了正确的答案. (四)现在这个问题变成了一个数学游戏, 而无关于详细的分子机制(我们对此却要死记硬背). 四个 DNA字母要编码出一 一十种胺基酸. 这绝不可能是一对一编码; 也不可能是两个字母编码, 因为两个 字母最多只能组成十六种可能(4X4). 因此, 三个字母是最低要求, 也就是D N A序列裡面最少要 三个字母对应到一个胺基酸. 这个被称为三联密码的规则, 后来也被克里克跟布伦纳证实. 但是这样 看起来似乎很浪费, 因为用四种字母去组三联密码, 可以有六十四种组合(4X4X4), 这样应该可 以给六十四个不同的胺基酸使用, 那为什么只有一 一十种胺基酸呢? 一定有一个神奇的答案

案来解释,四个字母,拼成六十四个字,各含三个字母,然后代表一十种氨基酸.

很巧的,第一个尝试解答的人也不是什么生物学家,而是热情洋溢的俄裔美籍天文物理学家加莫夫,或许他的大霹雳理论比较广为人知.加莫夫认为,DNA序列就是直接生产蛋白质的模板,氨基酸分子可以嵌入双股螺旋间的尖凹槽内来合成蛋白质.不过加莫夫的理论纯粹是根据数学计算,因此当他后来知道蛋白质并非在细胞核裡面合成,因此也不可能跟DNA直接接触时,确实感到有点闲73

扰,所以这点子后来显得十分纯理论.基本上加莫夫主张一种重叠的二联密码,这是译码员的最爱,因为这种密码可以塞入最多的讯息.假设有一段DNA序列为ATCGTC,那第一个“字”(科学术语叫做密码子)就是ATC,第二个是TCG,第三个就是CGT,以此类推.重叠密码必定会严重减少可能的氨基酸排列方式,因为如果第一个密码子ATC可以对应到某个特定氨基酸,那第一个氨基酸所用的密码子,开头一定要是TC才行,然后第三个开头一定要是C.当你费力演算完所有的排列组合之后会发现,要符合这些规则的三联密码不会太多,因为A旁边一定要是T,而T旁边一定要是C,以此类推,很多密码子都会因不合重叠规则而被排除.那么演算之后到底还剩下多少种可能的三联密码呢?加莫夫带着魔术师把兔子从帽子裡面拉出来的口吻说:正好二十个!

然而这也是第一个被冷酷无情的实验数据所否决的众多聪明点子之一.所有的重叠密码理论都会作自缚.首先,根据这种编码方式,某个氨基酸一定要排在另一个氨基酸旁边.然而绝顶聪明的生物化学家桑格(他因为太过聪明以至于得了两次诺贝尔奖,一次是为蛋白质定序,一次是为DNA定序),那时候正好在帮胰岛素定序(所谓定序就是破解胰岛素蛋白质的氨基酸排列顺序).不久他就发现,事实上任何氨基酸都可以排在其他氨基酸旁边,蛋白质的序列并没有任何限制.第二个问题则是,根据这个理论,任何点突变(也就是一个字母被换成另一个)都会影响超过一个以上的氨基酸,但是实验结果则指出,点突变往往只会改变一个氨基酸.很显然的,真正的密码并没有重叠,加莫夫的重叠密码理论早在我们解码出来之前就被否证了.基因译码员已经开始考虑我们的大地之母或许有1两个把戏玩得并不好.‘克里克本人则接着跟上,提出了另一个十分漂亮的理论,也马上深受欢迎,不过他本人却对理74

论尚未被实验证实这件事颇为顾虑.克里克综合了许多来自不同分子生物实验室的新发现,特别是华生在哈佛大学新成立的实验室.华生

那时候变得十分着迷于RNA, 这分子像是一段短而单股的 DNA , 既存在细胞核中, 也存在细胞质中. 更有趣的是, RNA是组成某个小胞器的一部分(现在称为核糖体), 而这个小胞器似乎是细胞合成蛋白质的场所. 所以华生认为, DNA长链安静地 待在细胞核裡不动, 而当细胞要生产蛋白质时, 其中一小部分序列就可以当成模板, 复制出一小段 RNA, 这一小段RNA则会离开细胞核, 与等在外面的核糖体结合. 这一段敏捷的RNA很快就被 命名为“传讯RNA”或mRNA. 早在一九五二年华生就在写给克里克的信上说“DNA做出 RNA , 再做出蛋白质.” 而现在克里克真正感兴趣的问题则是, 这一小段mRNA的字母序列, 如何转译成蛋白质裡面的氨基酸序列?

克里克想过这个问题, 他认为mRNA可以藉由一系列“转接器”的辅助来转译, 每一个转接器 都负责携带一个氨基酸. 当然每一个转接器一定也是由RNA所组成, 而且都带有一段“反密码子” 序列, 这样才能跟mRNA序列上的密码子配对. 克里克认为, 这裡配对的原则将跟DNA配对方式 一模一样, 也就是C配G, A配U, 以此类推\*. 在当时那个关头, 这个转接器分子纯属假设, 不过 几年之后就被发现, 而且确实也如克里克所预测的, 是由RNA分子所组成. 它们现在叫做“转送 RNA”或tRNA. 现在这整个工程变得有点像乐高积木, 一块积木接上来, 另一块离开, 一切都 顺利的话, 它们就会这样一个接一个地搭成精采万分的聚合物.

但是克里克错了. 在这裡我要解释得详细一点, 因为尽管实际上的机制比克里克所想像的要更古怪, 但是他的构想跟这整套系统最早如何出现可能有些关联. 克里克是这样认为的:mRNA片段悬75第二章

## DNA

浮在细胞质裡, 密码子的部分像母猪乳头般突出, 等着tRNA像小猪吸奶般一个个凑上来, 跟相对应的密码子结合. 当所有的tRNA都一个接邻着一个地在mRNA上从头排到尾之后, 它们所携带 的氨基酸就会像小猪尾巴般突出在外面, 随时可以被连接起来合成一个大蛋白质分子.

但是克里克理论的问题是, tRNA会随机出现, 然后连接到离它最近的密码子上. 如果它们不一个个从起点开始, 在终点结束, 那tRNA如何知道密码子的第一个字母在哪, 最后一个 字母在哪?它们要如何读出一段有意义的讯息呢?假设一段序列一样如前所述是ATCGTC , 而tRNA可以接到ATC上, 另一个可以接到GTC上, 这时候该如何阻止一个

认识cGT的 tRN A从半路杀出, 接到中间的位置上然后毁了整段讯息? 克里克的答案十分独裁, 那就是不允许 这种情况发生. 如果要正确无误的念出一段讯息, 那就不能让每种字母组合都有意义. 那么哪些组合必须剔除? 克里克认为所有只含单个字母A、c、U或是G所组成的序列都不合格. 像一连串的 A A A A A A不可能含有任何意义. 接着他轮替字母顺序找出各种可能组合. 简而言之, 如果AT C 有意义? 那么同样字母顺序的其他两种组合就必须被剔除 (也就是说如果ATC有意义, 那TCA跟 CAT就不准有意义). 这样筛选之后, 还剩下多少可能的组合? 又是不多不少二十个! (在六十四\*在RN A裡面不像DN A 一样使用胸腺嘧啶(T), 它被置换成另一个略微不同的分子, 叫作尿嘧啶(U). 这是DN A与RN A分子唯二不同处的其中之一, 另一个不同处则是RN A使用的糖类叫做核糖, 不像DNA使用去氧核糖. 稍后我们会看到这两处小小的化学差异如何造成巨大的功能 差异o 76

种排列组合裡, AAA、uuu、CCC跟TTT都被剔除, 在剩下的六十种组合裡, 如果每三种排列组合又只有一种有意义, 那六十除以三就是一十种).

跟重叠密码理论不同的是, 克里克的密码组并不限制胺基酸序列的排列方式, 而一个点突变也不会同时影响到好几个胺基酸. 在当时他的理论确实完美地解决了序列判读的问题, 也将六十四种密码子成功缩减到一十组有意义的密码子, 更跟所有已知的资料相吻合. 尽管如此, 这理论还是错的. 数年之后, 实验证明如果合成一段只含A A A密码子的RN A序列(根据克里克的理论, 这组密码子无意义), 到头来可以合成一个叫做“离胺酸”的胺基酸, 而且也能转换出一段只含i酸的聚合物.

随着实验技术进步而且愈来愈精密, 在一九六〇年代中期许多实验室陆续解开了序列密码. 然而 经过这一连串努力不懈的译码工作后, 大自然却好像随兴地给f个潦草结尾, 让人既困惑又扫兴. 这些遗传密码子的安排一点也不具巧思, 反而显得退化(意思就是说, 充满了多馀赘字). 一十一个胺基酸中有三个, 每个都由多达六组的密码子转译, 其他的则各由一到两组密码子负责. 每组密码子都有意义, 其中有三个意思是“在此终止”, 剩下的每一组都代表一个胺基酸. 这看起来既没规则也不漂亮, 事实上这根本就是“完美是通往科学真理的指南”这句话的最佳反证\*. 甚至, 我们也找不出任何结构上的原因来解释密码排

列,不同的氨基酸与其对应的密码子间,似乎并没有任何物理或化学的关联.

克里克称这套让人失望的密码系统为“冻结的意外”,而大部分人也只能点头同意.他说,这意外是冻结的,因为任何改变(试图去解冻密码对应氨基酸的组合)都会造成严重的后果.一个点突变也许只会改变几种的氨基酸,而改变密码系统本身却会造成从上到下天大的灾难.这差别好似前者只77

是一本书裡面无心的笔误,并不会改变整本书的意义太多;然而后者却像是将全部的字母转换成毫无意义的乱码.克里克说这就像是密码一旦被刻印在石板上,任何想更动它的企图都会被处以死刑.这个观点至今仍获许多生物学家认同.

但是这个大自然“意外的密码系统”却给了克里克一倘疑问.为什么只有这个意外?为什么不是好多个意外?如果这套密码系统是随便产生的意外,那理论上它不会优于其他套密码系统,因此也不会有什么天择“瓶颈效应”让这套密码系统胜出,用克里克的话来说就是:在选择上的优势远超越其他套密码系统因而独活下来.但是既然没有选择的瓶颈,那为什么现今没有好几套密码系统,同时存在于不同的生物体内呢? >

答案很明显的就是,地球上所有的生物都曰电来自同一个共祖,而这套密码系统早在共祖身上就决定好了.更哲学一点的说法就是,生命只在地球上发生一次,使得这看起来像个独特、罕见甚至反常的事件.对于克里克而言,这暗示了一次感染,一次播种.他猜测生命是由某个外星生物,将一个类\*那么大自然如何解决序列判读的问题?很简单,它一定从ERN A的起点开始读,在终点结束.这过程其实极度地机械化:tRNA并不像小猪寻找母猪奶头那样接上来,反而是mRNA通过核糖体中间,就像录音带通过磁头一般,然后核糖体会一个密码子一个密码子地唸,直到唸到终止密码子.因此,氨基酸也不是等全部就位了之后才一起接起来,而是一个一个地照顺序接出来,等核糖体念到终止密码子,氨基酸长链也就做好被释放出去.一段mRNA也可以同时接上好几个核糖体,每个核糖体都制造一个独立的蛋白质.

似单株细菌的东西播种到地球上. 他甚至继续发展这个构想, 主张这细菌是由外星人, 用太空船送到地球上播种的. 他称这个理论为直接胚种论, 并在一九八一年出版的书《生命:起源与本质》裡详细阐述这个论点. 如同科学作家瑞德里在帮克里克写的著名传记中提到: “这个主题可让许多人睁大了眼睛. 伟大的克里克写出关于外星生命乘坐太空船在宇宙间播种的故事, 他被成功冲昏头了吗?” “意外产生的密码”这样的概念, 是否足以证明上述沉重的生命观, 这纯属个人判断. 但是密码本身并不需要任何优势或是劣势来决定能不能突破瓶颈, 这只要特别加强选择某些少数生命; 或者不可思议的意外像是小行星撞击地球后毁灭掉所有生命, 只留下一株细菌, 根据定义这样就足以提供唯一的一套密码系统. 就算是这样好了, 克里克写作的时机还是不对. 因为早在一九八〇年代初期, 当克里克在写书的时候, 我们已经渐渐了解这套密码系统既不是意外, 也没有被冻住. 在这套密码裡暗藏着另一套固定模式, 是一种“密码子裡i密码”, 这带给我们关于四十亿年前生命形态的一条线索. 现在我们知道这套密码, 并不是当初被译码员弃如敝屣的雕虫小技, 而是唯一一套可以同时耐受各种变异又加速演化脚步的密码.

这是一套夹带在密码子中的密码! 其实在一九六〇年代开始, 科学家已经注意到这套密码裡面似乎有些模式可循, 不过大部分的研究, 包含克里克自己的在内, 都因为不够深入而不值一晒. 然而从整体来看, 这套密码裡面就算有模式, 也显得意义不大. 为什么这模式看起来似乎没有意义呢? 来自美国加州的生化学家戴维斯就在研究这个问题, 他一直对遗传密码的来源非常感兴趣. 戴维斯认为, 许多人是因为认同“冻结的意外”这个概念, 而失去了研究密码来源的兴趣, 因为如果意外的发生毫无

理由, 那又何必研究呢? 剩下少数的科学家, 则又受到流行的太古浓汤理论误导. 如果这套密码是在太古浓汤中诞生, 那这些分子最基本的结构, 必定是某些可以在浓汤中, 藉由物理或化学反应产生的分子. 果真如此, 那应该会有一小群氨基酸, 曾是形成遗传密码的基础, 后来再渐渐加入其他的氨基酸. 恰好也有一些证据似乎支持这个假设(虽然并不正确). 事实上, 只有当我们用生合成的角度来看这些密码, 也就是说当原始细胞可以开始利用氢跟一氧化碳自己制造生命材料时, 这些模式才显得有意义.

这些难解的模式是什么?所有三联密码的第一个字母都有特定的原则. 这第一个字母之所以引人注目, 因为它跟前驱物合成氨基酸的反应有关. 这个原则十分让人诧异, 值得好好解释一下. 今天细胞是透过一连串的生化反应, 把数个简单的前驱物合成一个氨基酸. 让科学家惊讶的是, 这些前驱物似乎都跟三联密码的第一个字母有某种关系, 举例来说, 所有由丙酮酸盐合成的氨基酸, 它们密码的第一个字母都是T\*. 我这儿用丙酮酸盐作例子, 因为在第一章我们已经看过它f. 我们提到这分子可以在海底温泉喷发口, 经由矿物催化剂的帮助, 透过氢跟一氧化碳反应合成. 然而?小只是丙酮酸盐, 所有氨基酸的前驱物, 都是克氏循环这个生命基础化学反应的一部分, 因此都可以在前面提过的?

\*你可以不管这些化学分子名称, 但是我还是要介绍一下: 所有由酮戊二酸盐所合成的氨基酸, 其三联密码第一个字母都是C?, 所有由草酰乙酸盐合成的氨基酸, 第一个字母都是A, 所有由丙酮酸盐合成的氨基酸, 第一个字母都是T. 最后, 所有简单前驱物透过单一步骤所合成的氨基酸, 第一个字母都是G.

80

海底温泉喷发口合成. 这暗示温泉喷发口跟三联密码的第一个字母有某种程度的关联, 我承认现在看起来还很牵强, 不过后面会详述.

那么三联密码的第一个字母有没有什么意义?第一个字母跟氨基酸是否容易溶在水裡有关, 或者说跟氨基酸的疏水性有关. 亲水性氨基酸会溶在水中, 而疏水性氨基酸则不溶于水, 但会溶在脂肪或是油裡, 好比说溶在含有脂质的细胞膜裡. 所有的氨基酸, 可以从“非常疏水性”到“非常亲水性”排列成一张图谱, 而正是这张图谱决定了氨基酸与第一个密码字母之间的关系. 疏水性最强的六个氨基酸裡有五个, 第一个字母都是T; 所有亲水性最强的氨基酸第一个字母都是A. 介于中间的有些是G有些是C. 总结来说, 不管是什么原因, 三联密码的前两个字母, 跟它转译的氨基酸之间有决定性关联.

最后一个字母是造成密码看似退化的i, 这其中八个氨基酸有四倍退化度(科学家爱死这种专业术语了). 一般人听到这个词可能会在脑海裡想像一个摇摇晃晃的醉汉, 连续掉进四条水沟裡面. 但是当生物学家这么讲的时候, 意思只是这三联密码的第三个字母不含任何资讯: 不管接上哪一个字母都没关系, 这组密码子还是会转译出一样的胺基

酸. 以甘氨酸为例, 它的密码子是GGG, 但是最后一个G可以代换成T、A或是C, 这四组三联密码都会转译出甘氨酸.

第三个字母的退化性暗示了一些有趣的事情. 前面提过, 两个字母组成的密码已经可以编出十六种氨基酸. 如果我们从一二十个氨基酸裡拿掉五个结构最复杂的(剩下十五个氨基酸, 再加上一个终止密码子), 这样前两个字母与这十五个氨基酸特性之间的关联模式就更明显了. 因此, 最原始的太古密码可能只是双联密码, 后来才藉由“密码子捕捉”的方式成为三联密码, 也就是各氨基酸彼此竞争<sup>81</sup>

第三个字母. 果真如此, 那最早的十五个氨基酸在“接手”第三个字母时, 很可能有“作弊”. 比如说, 那十五个由太古双联密码所转译出来的早期氨基酸, 如今总共用掉五十三组密码(总共有六十四组), 也就是平均每个氨基酸使用三·五组密码子, 而剩下五个比较晚出现的氨基酸只使用了八组密码子, 平均每个氨基酸才用一·六组密码. 很明显的, 早起的鸟儿有虫吃.

好, 现在就假设最早的太古密码是双联密码而非三联密码, 它们总共负责十五个氨基酸(外加一个“终止”密码子). 这套早期的密码看起来似乎非常的决定论, 也就是说完全由物理或化学因素所造成. 第一个字母跟氨基酸前驱物之间的关系几乎没有例外, 而第一个字母又跟氨基酸的疏水性相关. 运气在这裡恐怕没太多插手的机会, 因为物理定律是不容许任何自由的.

但是第三个字母是另外一回事. 这个位置有彼大的弹性, 因此可以随机选择, 所以就有可能让天择去选出一个“最适当”的字母. 至少这是生物学家赫斯特跟傅利兰在一九九〇年代末所做的大胆主张. 他们当时把天然基因密码跟电脑随机产生的几百万组密码拿去比对, 结果曾经《动一时》. 他们想知道, 如果发生点突变这种把一个字母换掉的变异, 哪一套密码系统最禁得起考验呢? 这套密码系统应该要能保留正确的氨基酸, 或是将它代换成另一个性质相似的氨基酸. 结果他们发现, 天然的基因密码最禁得起突变的考验. 点突变往往不会影响氨基酸序列, 而如果突变真的改变了氨基酸, 往往会由另一个物理特性相似的氨基酸来取代. 据此, 赫斯特与傅利兰宣称, 天然的遗传密码比成千上万套随机产生的密码要优良的多. 它不但不是大自然译码员愚蠢而盲目的作品, 还是万中选一独一无二的密码. 他们还说, 这套密码除了可以忍受突变, 它还大大降低了灾难发生时的破坏, 因此可以加速演化的脚步. 这很明显, 因为如果突变不带来灾难的话, 那应该会带来比较多好处.



不过我们先别称赞大自然的设计. 要诠释最适化, 最好的方式就是通过天择考验. 如果有天择作用的话, 那生命的密码应该已经演化了. 而确实, 我们已经发现这套“通用”的遗传密码, 在细菌跟 粒线体之间, 存有一些细小的差异, 如果这不是由其他因素造成的话, 那它们说明了密码确实可以在某些特殊情况下演变. 但你也许会想问, 这样的改变为什么没有造成如克里克所说的破坏呢? 答案就是: 离散性. 如果一倘胺基酸使用了四个甚至六个遗传密码, 那其中也许有几个会比其他的更常用. 比较少用的那几个有可能渐渐地分配给其他不同(但是性质相似)的胺基酸, 而不会造成灾难, 如此一来密码就演化了. .

总结来说, 这个密码子中的密码, 讲的是一种自然法则作用, 开始的时候, 跟胺基酸的生合成以及溶解度有关, 接着则是增加多变性以及最佳化. 那么现在的问题是, 哪一种自然法则先开始作用? 又是如何作用?

关于这点目前还没有肯定的答案, 同时也还有许多难题尚未解决. 最先遇到的难题, 就是蛋白质与DNA两者谁先谁后这种鸡生蛋蛋生鸡的问题. 这是因为DNA分子活性比较低, 它需要专一的蛋白质来复制它. 但反过来讲, 专一性的蛋白质不是无缘无故变成专一的, 它们需要经过天择筛选, 要透过天择的话, 它们的构造就必须能变异并且可被遗传. 然而蛋白质本身不是遗传的模板, 它要\* DNA转译. 所以问题就是, 蛋白质没有DNA就无法演变, 而DNA没有蛋白质也无法演变. 如果两者都是缺一不可, 那演化永远无法发生.

在一九八〇年代中期, 科学家有一项惊人的发现, 那就是RNA可以当作催化剂. RNA分子很83

少形成双股螺旋, 它们比较常捲成小而复杂的形状, 同时具有催化作用. 这样一来RNA分子就可以打破前面的困境. 在假设的“RNA世界”裡面, RNA既可以扮演DNA的角色也可扮演蛋白质 的角色, 它可以催化自我复制以及很多其他反应. 现在, 密码不再是DNA的专属, 它也可以透过RNA跟蛋白质直接反应来产生.

从现代细胞作用的角度来看这个假设是有意义的. 今日细胞裡面, 胺基酸并不会跟DNA直接接触, 当细胞需要合成蛋白质时, 许多基础反应都是由“RNA酵素”(就是由RNA构成的酵素)所催化. “RNA世界”这个词, 出自华生在哈佛的同事吉伯特, 在《自然》期刊上所发表的一

篇论文. 该文现在是有史以来被阅读过最多次的文章之一. 这个假设对学界有着催眠般的影响, 它让关于 生命密码的研究方向, 从 “D N A密码如何对M到蛋白质” 整个转向往 “RN A跟胺基酸之间到底发生了哪些反应”? 然而至今我们仍没有很明确的答案.

在一个对RN A世界充满了兴趣的氛围之下, 你也许会很惊讶??小片段RN A分子的催化性质竟然完全被忽略f. 如果较大的RNA分子具有催化能力, 那么很小片段的RNA分子, 像是单个或是 1对字母的那种R N A, 或许也有催化力, 尽管能力没那么强.. 最近, 受人景仰的美国生物化学家莫洛 维兹, 与分子生物学家柯普莉以及物理学家史密斯合作, 就指出这种可能性. 他们的构想或许不尽然 全对, 不过我认为在解释生命密码起源时, 这正是我们所应该采取的理论.

莫洛维兹他们假设一对字母的RN A (学名就是一 一核苷酸) 也可以是催化剂. 他们认为一 一核苷酸 会跟胺基酸的前驱物(比如丙酮酸盐) 结合, 然后催化它们成为胺基酸. 至于催化成哪一种胺基酸, 则要看一 一核苷酸裡的字母是什么(规则就如前面讨论过的). 理论上第一个字母会决定胺基酸的前驱 84

物, 第一 一个字母决定反应形式. 比如说, 如果两个字母是UU, 那么内酮酸盐会先接上来, 然后被转 换成疏水性极强的白胺酸o莫洛维兹同时也为了这个简单而迷人的点子, 提供了许多反应机制, 让它们看起来可行性颇高. 不过我还是比较希望有一天能看到这些反应真的在试管裡向发生.

现在, 从这裡到三联密码只剩?卜两步了 (至少理论上如此), 而它们都只需要简单的字母配对即可. 首先第一步, 一段较大的RNA分子, 要跟一 一核苷酸透过惯常的硷基配对法则配对, 也就是G配 c, A配U. 接着胺基酸会被转移到这个较大的RN A分子上, 因为分子较大, 吸引力也比较大\*. 其结果, 就是一段RNA分子接了 一个胺基酸, 而序列取决于当初的1 一核苷酸字母二适其实就是克里 克当初提倡的 “转接器” 原型: 一段RNA链带着一个 “正确的” 胺基酸.

第一 一步则是需要将双联密码变成\*一联密码, 这也只需要两段RN A序列间彼此字母配对即可. 如 果三个字母配对的效果比两个字母配对来得好(也许分子间会有比较多的空间, 或者分子间结合力会 比较强), 那三联密码自然会胜出, 此时前两个字母就由生合成时的条件所指定, 而第三个字母则可 以在有限的条件下改变, 让密码随情况最佳化. 这是

我认为克里克当初的假设有可能正确的地方,他认为带着氨基酸的RNA会像小猪吮母猪乳头一样凑上来,而空间的限制的确有可能将相邻的分子推开,而促使它们“平均”以三个字母为间隔.别忘记在这个时候,还没有阅读长串序列的问题,也没有蛋白质参与,仅有氨基酸跟RNA两者作用.这时候整套密码的基础已经完备,新增加的氨基酸后来加入的时候可以直接使用还没被用过的密码.

当然这整套理论都还只是倘假说,目前也没有太多证据可以证明.但是重要的是,它为密码起源之谜带来一线曙光,让简单化学反应到三联密码诞生的这段过程,看起来有可能,也可以被实验检

验.尽管如此,你也许会认为这一切听起来很好,除了我嚷嚷着RNA分子像是它们直接长在树上,随便摘都有似的.关于这个问题,我们是如何从简单化学合成,进步到选择蛋白质?又如何从RNA进步到DNA?最近几年的研究结果提供了一些惊人的答案.而这些新发现,恰好非常支持第一章所提到生命自海底温泉喷发口诞生的假设.

第一个要问的问题就是, RNA分子是从哪里来的?虽然我们对RNA的世界已经深入研究超过一十年了,然而这个问题却几乎从来没有被好好地问过.一个大家绝口不提但是却极为愚议的假设是:RNA不知为何就这样存在于太古浓汤中.

我不是开玩笑的,科学家研究太多极为专f的问题,他们也不?J能一次回答所有的问题.这美妙又威力无穷的RNA世界假说,其实是建立在一个“恩赐”上,也就是RNA事前已经存在了.对于提倡RNA世界的先驱来说,重点不在于RNA从哪里来?而在于它们能做什么?当然还是有人对RNA的合成过程感兴趣,然而他们却很快地陷入各自的小圈圈中,永无止境地争论着各自所拥护的假说.或许RNA是在外太空由氰化物合成的,或许它们是由闪电噼打地球上的甲烷跟氨气所合成的,又或许它们是在海底火山口冶炼愚人金时一起产生的.这些假设都各有各的优点,但是却也都面\*氨基酸转移到哪一段RNA片段上的反应,很可能取决于这段RNA的序列.美国科罗拉多大学的雅鲁斯与他的同事曾经示范过,含有比较多反密码子的小段RNA,与“正确氨基酸”的结合力,远比跟其他任何氨基酸的结合力大好几百万倍.

临一个非常基本的问题,那就是“浓度问题”.

. 要制造单一的RNA字母(核苷酸)并不太容易, 不过如果核苷酸浓度够高, 它们会很快地形成 聚合物(也就是RNA分子). 大量的核苷酸分子会自动聚在一起变成RNA长链而沉淀下来. 但是 当核苷酸浓度降低时, 逆反应就会发生:RNA会自己降解成单一核苷酸. 问题就在这裡, RNA每 自我复制一次, 就会消耗核苷酸, 浓度因此降低. 除非有办法持续而快速地生产核苷酸(一定要比 消耗速度还快), 否则RNA世界不可能行得通, 当然就再也无法解决任何问题. 这样当然不行. 所 以, 任何人如果想要在科学上获得一点实质的进展, 那最好先把RNA当作天赐的礼物吧.

当RNA起源的解答尚遥遥无期时, 他们这样做确实有其正当性. 这个解答最后出现得颇戏剧 化. RNA分子当然不是结实槃紮地长在树上, 而是长在温泉喷发口裡, 或者至少可从模拟的喷口中 得到. 不屈不挠的地质化学家罗素(我们在第一章已经介绍过他)、布劳恩与他们的德国同事, 在二 〇〇七年发表了一篇极为重要的理论性论文, 提到在温泉喷发口环境裡的核苷酸数量可以累积到惊人的等级. 这与温泉区环境可以产生极大的温度梯度有关. 罗素认为, 在第一章提到的硷性温泉裡, 泉水会被许多细小而互相连接的孔洞过滤. 温泉的温度梯度会制造出两种流动, 通过这些孔洞循环. 第 一种是对流, 就像煮开水时会看到的. 第一一种则是热扩散, 也就是热会往较冷的海水裡消散. 藉着这 两种流动的交互作用, 温泉会渐渐在较低的孔洞中填满各种小分子. 在他们的模拟温泉系统中, 核苷 酸的浓度可以达到起始浓度的数千甚至数百万倍. 这样高浓度的核苷酸很容易沉淀出RNA分子. 他 们因此推论:这样的环境会强迫生命的分-T从高浓度的环境中开始演化.

不过温泉喷发口还可以做更多事. 理论上较长的RNA链或是DNA链, 因为体积较大容易填87

满孔洞, 会比单一核苷酸累积更多. 一百个硷基大小的DNA分子, 据估计可以累积到起始浓度的 一千兆倍. 这样高的浓度足以让我们前面讨论过的各种反应发生, 像RNA分T彼此结合之类的. 尤 有甚者, 这裡忽高忽低的温度(如热循环一般), 可以产生如同全世界实验室都在使用的聚合酶连 锁反应(polymerase chain reaction, 简称为PCR ), 来促进RNA分子复制. 在进行PCR时, 高温会让DNA分子分开, 如此DNA可当作模板, 等冷凝到较冷的温度时就有利于另一股开始复制合 成. 其结果就是分子复制的速度以指数增加\*.

总结来说, 温泉区的温度梯度可以让核苷酸浓度增加到最大的程度, 而促进RNA分子形成. 同样的梯度也会增加RNA的浓度, 有利于分子

接触. 而忽高忽低的温度则可以加速RNA复制的速度. 我们恐怕很难找到一个比这裡更适合形成RNA世界的地方f.

那么关于第1 一个问题, 我们如何从RNA分子自我复制彼此竞争的世界, 走向一个比较复杂, RNA分子开始制造蛋白质分子的世界呢? 一样的, 温泉也许可以给我们答案.

如果在试管裡加入RNA, 然后再放入一些材料以及所需的能量(比如ATP), 它就会自我复制. 事实上除自我复制以外, 它还会开始变化, 这是一九六〇年代美国分子生物学家史毕格尔曼跟其在实验室裡进行反应需要DNA聚合酶, 而看起来在温泉喷发口要促进DNA或是RNA复制也需要酵素, 但这并不是说一定要蛋白质做成的酵素才行■, 一个由RNA形成的复制酶应该也可以做得一样好. 现在寻找这种由RNA形成的复制酶变得像是在寻找圣杯一样, 科学家认为它非常有可能存在.

## 88

他人所观察到的现象. 在试管裡面复制个几代之后, RNA会愈复制愈快, 最终变得快得可怕. 它们会变成不断加速自我复制的RNA链, 极度人为但也极度疯狂, 宛如. “史毕格尔曼的怪物”. 有趣的是, 你可以从任何东西开始反应, 不管复杂如一个完整的病毒RNA, 或者是简单如一段人工合成的RNA分子. 你甚至也可以只加入一些核苷酸外加一些聚合酶去把它们连在一起. 不管你从哪些东西开始, 它们最后都会趋向相同的结果, 就是变成一样的“怪物”, 一样疯狂自我复制的RNA链. 这些史毕格尔曼怪物很少超过五十个字母. 这情况宛如分子版的《今天暂时停止》. , 重点就在这裡, 史毕格尔曼怪物不会再变得更复杂, 它会停在五十个字母的长度, 因为这恰好是与复制酶这种酵素结合所需要的长度. 没有复制酶, RNA链就无法复制. 当然, RNA分子本身目光如豆, 所以在这样的溶液裡它也不会变得更复杂. 那么, 最原始的RNA凭什么要开始牺牲自己的复制速度, 来换取制造蛋白质的能力呢? 要跳出这个框架, 唯有当选择发生在“更高层级”时才有可能. 也就是说, 天择的对象变成一整个单位(好比说像一颗细胞), 而RNA只是单位中的一部分. 问题是, 现在所有的有机体细胞都太过复杂, 它们不可能未经演化就一下子出现. 因此, 一定有某些选择条件, 倾向于让细胞形成, 而不会只允许RNA拼命复制. 这还是一个鸡生蛋蛋生鸡的两难问题, 就像蛋白质跟DNA谁先谁后的问题一样, 不过这次问题比较简单.

我们已经看过RNA可以完美地解决DNA跟蛋白质谁先谁后的问题,那么现在谁来打破选择 RNA或是细胞的问题?其实答案就在眼前,那就是温泉喷发口已经做好的无机矿物细胞. 这样的细胞大小恰好跟真的细胞一样,而且温泉区又无时无刻不在制造它们. 所以如果一个细胞内含的材料, 特别适合产生更多新的材料来复制自己, 那么这个细胞就会开始繁殖, 也就是内含物会突入其他的无89

机细胞空腔裡. 相反的, 如果是一群只晓得尽快拷贝自己的“自私”RNA, 那最终它们就会输掉竞争, 因为它们不会持续产生复制自我所需的新材料.

换言之, 温泉喷发n的环境会渐渐地淘汰只会快速复制自我的RNA分子, 而选择出具有完整“代谢”功能、能独立运作的完整细胞单位. 毕竟蛋白质才是真正能够支配代谢的主角. 不可避免的, 最终它们一定会取代RNA. 不过蛋白质当然不会就这样一瞬间出现, 最早的代谢一定是由矿物质、核苷酸、RNA、胺基酸跟一些复杂一点的分子(比如胺基酸接在RNA上)共同协力完成. 这裡的重点是, 一开始原本只是简单的分子间的化学连结, 在这个允许细胞自由增生的环境中, 就变成“筛选具有复制自己整体内容物的能力”;也就是说, 筛选能够自给自足, 而最终可以独立自主的生命. 有趣的是, 今天我们却是从这些已然自主的生命裡, 找到DNA起源的最后一条线索.

细菌彼此之间有巨大的歧异度. 将来在第四章裡我们将会看到, 这种巨大歧异度对演化来说有多重要. 在此, 我们只要先关注它跟DNA起源的关系即可, 不过这关系也够深厚了. 这个分歧存在于真细菌(eubacteria, 希腊文的意思为“真正的”细菌)跟另外一群从许多角度来看都长得一模一样的细菌间. 这第一群细菌现在叫做古细菌(archaeobacteria), 或直接称古菌(archaea). 古菌之所以得名, 是因为它们实在非常古老, 存在已久, 不过今日有部分学者认为, 古细菌其实未必比真细菌古老到哪裡去. (所谓真细菌, 就是大部分我们熟知的细菌. 关于分类, 有些学者倾向在界上面增加域或总界, 将生物分成三域: 细菌域、古菌域及真核生物域, 请见第四章. 而另外也有学者主张其他的分类法. 不过不论是哪一种分类, 都倾向将真细菌跟古细菌区别开.)

事实上也许就是这么巧合, 真细菌跟古细菌有可能从一样的海底温泉中诞生, 否则很难去解释为何两者使用一模一样的基因密码, 合成蛋白质的方式也相同. 不过它们似乎是后来才各自独立学会如何复制

DNA. 确实, DNA跟基因密码必定只演化过一次, 但是复制DNA这个今日各细胞代代相传的重要机制, 却似乎演化过两次.

如果这个主张不是来自聪明又严谨的计算遗传学家库宁, 那我大概会满腹怀疑地掉头走开. 库宁 是位俄裔的美国科学家, 现在任职于美国国家卫生研究院. 库宁的团队并非一开始就试图去证明这个 极端的论点, 他们其实是在系统化比对真细菌与古细菌的DNA复制系统时, 无意间发现这件事的. 经过详细比对真细菌与古细菌的基因序列之后, 库宁他们发现这两种细菌使用的蛋白质合成机制大同 小异. 比如说, 它们从DNA转录到RNA, 再从RNA转译到蛋白质的方式, 非常类似, 而所使用的酵素很明显也都是从ISJ一个共祖继承来的、(这是基因序列比对的结果). 但是它们复制DNA所使用的酵素就不是这么一回事, 这两者之间几乎没有什么共通性. 我们只能用这两种细菌分歧太大来解释这奇怪的现象, 但是问题就是, 为什么分歧程度一样大的DNA转录跟转译系统, 却没有产生这样极端的差异呢?最简单的解释, 就是库宁所提出的那个极端理论: DNA的复制系统曾经演化过两次, 一次在古细菌裡, 一次在真细菌裡\*.

这个理论对大多数人来说, 恐怕十分吓人, 不过对一位头脑杰出而个性温和, 在德国工作的“德州佬”来说却恰如其分. 他就是我们在第一章提到的生化学家马丁. 此时他已经跟罗素一起合作来探索在海底温泉喷发口的生化反应. 马丁跟罗素在一一〇〇三年发表了一篇完全不合当代主流意见的论文, 提出他们自己的独到见解. 他们认为古细菌与真细菌的共祖, 并非可以自由生活的有机体, ifn91

是受困在多孔矿物岩石区某种会自我复制的东西, 但它们尚未逃离这群迷宫般的温泉矿物细胞腔. 为了支持自己的论点, 马丁跟罗素还列出了一长串古细菌与真细菌难以理解的差异. 其中最特别的是这两者的细胞膜跟细胞壁构造完全不同, 这点暗示了两群细菌应该是从相同的岩石禁锢裡, 各自演化出来. 这样的主张对大部分的人来说都太过极端了, 但是对库宁来讲, 却简直是量身订做般地合适.

很快地, 马丁跟库宁就开始合作, 讨论基因与基因体起源于海底温泉喷发口的可能性, 然后在一一〇〇五年发表了那些充满启发性的想法. 他们认为古老矿物细胞的“生活史”, 或许十分类似今日的反转录病毒, 比如像爱滋病毒. 反转录病毒的基因体通常都很小, 成分是RNA而非DNA. 当反转录病毒入侵细胞后, 它会用一种“反转录酶”把自己的RNA反转录成DNA. 这段DNA就会插入宿主细胞的基因体中, 随着宿主细

胞读取自己的基因,也会一起读到病毒的基因而帮助病毒复制.所以当病毒复制自己的时候,使用的是DNA做模板;然而当它把自己包装起来时,却是用RNA来把遗传讯息传给下一代.这些病毒缺乏的正是复制DNA的能力.一般来说这是比较复杂的程序,需要许多酵素共同参与.这种生活模式有优点也有缺点,最大的优点就是繁殖快速.既然病毒可以利用宿主细胞的整套机器来把DNA转录成RNA,再转译成蛋白质,那病毒自己就可以丢掉一大堆基因,省了不少时间跟麻烦.而最大的缺点则是,如此一来病毒就非常依赖“适当的”细胞才能生存.第一个比较小的缺点,则是跟DNA相比,RNA能储存的资讯十分有限,因为RNA分子的化学性质比较不稳定.不像我们真核生物复制DNA的方法,是承袭自古细菌而非真细菌,至于为什么,我会在第四章讨论.

## 92

过反过来说,它比DNA分子要容易反应,这是RNA分子具有化学催化性的原因.但也因为这种化学活性,大片的RNA分子容易断裂,而这种尺寸限制将会大大影响病毒独立自主的能力.一颗反转录病毒所需的所有东西,差不多就是RNA所能储存的最大资讯量了.

不过在矿物细胞裡就不是这么一回事了,矿物细胞可以提供至少两个好处,让RNA式的生命过得比较复杂而有演化的空间.第一个好处是许多独立生活所需的物资,温泉喷发口都免费提供,这样至少让细胞有个好的开始.比如会堆积成长的矿物细胞已经有完整的外膜,也会提供能量.就某方面来说,广布在温泉喷发口会自我复制的RNA,已具有“病毒性”了.第一个好处则是这些“群聚”在一起的RNA分子有很多机会,可以透过互相交流的矿物细胞彼此混合,任意配对.“合作良好”的RNA分子们,如果可以一起扩散到邻近的细胞裡,就有可能在选择中胜出.

马丁跟库宁所想像的,就是这样一种出现在矿物细胞中的互助合作式的RNA分子,每段RNA分子各自携带少许相关的基因.这种生活模式当然有缺点,其中最大的致命伤,就是RNA族群有可能面临混到不速配对象的窘境.然而如果有一个细胞能够把所有合作愉快的RNA片段都转换成一整段DNA,那它就掌握了所有的“基因体”,可以保存所有的优点.它可以用类似反转录病毒的方式繁殖,把所有基因转录成一群RNA,然后感染邻近的细胞,让它们也有能力把所有的遗传讯息再放回DNA银行裡.每一群RNA都是从这个银行裡直接铸造,所以比较不会出错.



矿物细胞要在这种情况下“发明”DNA有多难?其实可能不会很难,事实K应该会比发明整套直接复制DNA的机器要来得简单多了(复制RNA比复制DNA简单).DNA跟RNA在化学成分上只有两处小小的不同,但是加在一起却让整个结构大不相同:一个是捲曲又具有催化能力的

93

RNA分子,另一个是具象征意义的双股螺旋DNA(在华生跟克里克于一九五三年发表在《自然》期刊上的论文裡曾经不经意地这样预测过)\*.这种细小的变异恐怕很难不在温泉区发生.这个反应第一步要先从核糖核酸(RNA)上移走一个氧原子,让它变成“去氧”核糖核酸(DNA).这种机制牵涉到一些反应性很强的中间物(正式的名称是自由基),至今仍可在海底温泉喷发口发现.反应的第一步则要在尿嘧啶(U)上面加上一个甲基(CH<sub>3</sub>-),让它变成胸腺嘧啶(T).同样的,甲基是甲烷的自由基碎片,在硷性温泉喷发口更是不虞匮乏.

现在我们知道/,要制造DNA并不难:它很可能跟RNA一样是在温泉喷发口自行合成(我是说它可能从简单的前驱物,然后被核苷酸、胺基酸、矿物质等东西催化之类的).比较麻烦的地方是要维持这些密码讯息的正确性,也就是要制造出一段跟RNA一模一样的序列,但是字母要换成DNA.当然这也不是不能克服的问题,因为从RNA转换成DNA,只需要一个酵素,那就是反转录酶,而这个酵素今日是由反转录病毒(比如爱滋病毒)保管.很让人意外的是,反转录酶过去被认为是“打破”生命中心法则(就是由DNA制造RNA然后制造蛋白质的法则)的酵素,而如今这S酵素也可以把病毒RNA所感染的早期多孔岩石,变成今日我们熟知的生命形态.或许,我们真该感激这些微小的反转录病毒,为我们带来生命的起源.

这个故事还有太多细节没有讲到,至少对我来说,在试着把这个故事拼凑得完整而有意义时,还\*华生跟克里克注意到:“不太可能用核糖来代替去氧核糖去做出这种结构(双股螺旋),因为多出来的一个氧原子会太挤而超过凡得瓦力所需的距离.”

94

缺少了很多片段.我不会假装在这章裡所讨论的证据都已盖棺论定,它们只不过是遥远的过往透露给我们的一点线索而已.但是这些线索非常有用,并且有朝一日一定可以被某个可信的理论解释得更完美.在生命的密码裡面确实隐藏着某种模式,是化学反应跟天择一起作用才能形成的.深海温泉喷发口的热流确实可以浓缩核苷酸,并让这迷宫般的矿物细胞变成理想的RNA世界.而在真细菌跟古细菌之间,也确实存

有着无法简单解释的差异. 这种种迹象都显示生命确实始于反转录病毒的形式.

在这章讲的故事, 我由衷地认为很可能就是真相, 这让我觉得十分兴奋. 不过在内心深处, 却仍有一个疑点困惑着我, 那就是某些线索暗示生命曾经在海底温泉喷发处演化过两次<sup>1</sup>. 究竟是成群的 RNA 从一个温泉喷口感染邻近的另一个喷口, 最终遍布大海, 让天择得以用全球的规模进行? 抑或者是某一个特别的温泉喷口, 有着特殊的环境让古细菌与真细菌可以同时诞生? 或许, 我们永远也不会知道答案. 在偶然与必然之间, 仍有许多让我们思考的空间.

# 第三章 光合作用——太阳的召唤

## 第三章光合作用——太阳的召唤

想像一下一个没有光合作用的世界. 首先, 地球就不会是绿色的. 我们的绿色星球, 反映着植物 与藻类的荣耀, 这要归功于它们的绿色色素, 可以吸收光线进行光合作用. 所有色素裡面首屈一指的 神奇转换者就是叶绿素, 它可以偷取一束光线, 将其幻化为化学能, 同时供养着动物与植物.

再来, 地球大概也不会是蓝色的, 因为蔚蓝的天空与海洋都仰赖清澈的大气与干净的水, 这又要 靠氧气的清洁力来扫除阴霾与灰尘. 没有光合作用, 大气裡就不会有氧气.

事实上, 地球可能根本就不会有海洋. 没有氧气, 就没有臭氧. 没有臭氧, 地球就没有任何东西 可以阻挡炎炎的紫外线, 而紫外线会把水分子分解成为氢气与氧气. 氧气因为形成的速度不够快, 永远不可能组成大气层; 但氧气却会跟岩石裡面的铁反应, 把它们染成暗褐铁锈色. 而氢气, 因为是全世界最轻的气体, 会逃离重力的枷锁逸入太空. 这个过程缓慢而残酷, 就像大海渐渐失血流入太空. 金星就因此付出它的海洋给紫外线成为牺牲品, 火星很可能也遭遇^相同的命运.

所以, 想知道没有光合作用的星球长什么样子, 倒不太需要想像力. 它大概就会长得跟火星一样, 是一颗被红土覆盖的星球, 没有海洋, 也没有任何明显的生命迹象. 当然, 还是有某些生命形式 不需要依靠光合作用生活, 许多太空生物学家就希望能在火星上找到这种生命. 但是即使有少许细菌第三章光合作用96

躲藏在火星表土之下, 或者被埋在冰帽裡, 这颗行星还是死寂的. 火星现在处于一个几乎完美的平衡 状态, 表现在外就是明显的惰性, 你绝对不会把它跟我们的盖娅之母搞混(盖娅是古希腊神话中的大地女神).

氧气是行星生命的关键. 氧气只是光合作用产生的废物而已, 但却也是构成生命世界的要素. 光合作用产生氧气的速度是如此之快, 以至于很快地它就超出地球所能吸收的极限. 最终所有的灰尘和 岩石中

的铁质,所有海裡的硫和空气中的甲烷,全部都被氧化了,然后多出来的氧气才开始填满大气层.直到此时,氧气才开始保护地球,不让水分继续流失到太空中.同时从水中冒出,来的氢气,也才有机会在逃到外太空以前撞到更多的氧气.很快地,氢气跟氧气会开始反应形成水,以雨的形式从天而降,回到海洋中去补充流失的水分.当氧气开始积聚在大气层中,臭氧才能形成一层保护膜阻挡紫外线的烧炙,让地球成为适合居住的地方.‘氧气不只拯救地球上的生命,它更提供能量,让生命繁茂.细菌可以在没有氧气的地方生活得很快乐,因为它们有举世无双的电化学技术,可以引起绝大多数的分子反应,从中攫取点滴能量.低是从发酵反应裡所得到的能量,或者像甲烷跟硫酸盐两个分子反应所得的能量,跟有氧呼吸所得到的能量相比,简直就是小巫见大巫.有氧呼吸几乎就像是直接用氧气燃烧食物,将它们完全氧化成一氧化碳跟水蒸气.再也没有别种反应可以提供如此多的能量来支持多细胞的生命.所有的植物,所有的动物,在他们全部或至少一部分生活史中,都要依赖氧气.唯一一个我所知道的例外,是一种微小的线虫(虽然微小却是多细胞生物),可以生活在停滞缺氧的黑海海底?因此,没有氧气的话,这会是极为渺小的世界,至少从个体的角度来看是如此.

氧气也从其他方面支持大型的生命形态.想想看食物链.最上层掠食者吃小动物,小动物吃昆虫,昆虫吃小昆虫,小昆虫吃蕈类或是树叶.多达五六层的食物链在自然界并不罕见.在这裡每一层都会损失一些能量,因为没有任何一种形式的呼吸作用效率是百分之百.事实上有氧呼吸的能量使用效率大约是百分之四十,而其他形式的呼吸作用(比如用铁或是用硫来代替氧气)的效率则少于百分之十.也就是说,如果不使用氧气的话,只消两层食物链,能量就少于一开始的百分之一了,而使用氧气的话,要经过六层食物链才会达到相同的损耗.换句话说,唯有有氧呼吸才能支撑大型食物链.食物链经济学给我们的教训是,掠食者可以生活在含氧的世界裡,而没有氧气的话牠们根本负担不起掠食生活.

掠食一定会造成军备竞赛,造成掠食者与猎物两者体型逐渐升级.硬壳用来对抗利齿,伪装可以欺瞒眼睛;而体型又会同时回头来威胁掠食者与猎物.有了氧气,牠们才负担得起掠食行为,也才负担得起大型掠食者需要的体型.氧气不只让大型有机生物可存活,更重要的是有可能出现.

氧气还直接帮忙建造大型生物. 让动物具有力量的蛋白质是胶原蛋白. 这是结缔组织的主要成分, 不管是钙化的结缔组织如骨骼、牙齿跟硬壳, 或者是“裸露的”结缔组织如韧带、肌腱、软骨与皮肤, 全都是胶原蛋白. 胶原蛋白可说是哺乳类体内含量最丰富的蛋白质了, 整整占了全身蛋白质的 百分之一 一十五. 就算离开脊椎动物的世界, 胶原蛋白也仍是硬壳、角质、甲壳跟纤维组织的重要成分, 它们构成了整个动物世界各式各样的“胶水与绷带”. 胶原蛋白的成分十分独特, 它需要自由的氧原子把相邻的蛋白质纤维连结起来, 让整个结构可以承受高张力. 需要自由氧原子参与的意义在于, 只有当大气中的氧气量宽裕到有剩下, 才有可能开始制造胶原蛋白, 因此需要靠硬壳与骨骼保护

98

的大型动物, 也只有在这种情况下才有可能出现. 这或许是何根据化石纪录, 人约在五亿五千万年 前的寒武纪, 忽然出现大量大型动物的原因, 当时正值地球大气氧气量遽升之后没多久.

胶原蛋白对氧气的依赖, 或许不只是倘意外. 为什么碰巧是胶原蛋白? 为什么不是其他不需要氧原子的东西出现? 氧气究竟是产生力量不可或缺的要害, 或者只是偶尔不小心参杂入整个结构中, 从此就留了下来? 我们并不确知答案, 不过让人讶异的是, 大型植物也需要氧气来构成巨大又强韧的木质素聚合物, 作为支持它们结构的成分. 木质素的化学成分十分杂乱, 但它也是靠氧元素来把许多条长链连结在一起. 要打断木质素的结构十分困难, 这就是为什么木头会如此坚硬而难以腐朽. 造纸业也需要很费力地把木质素从木浆中移除才能造纸. 如果把木质素从树木中移除的话, 所有的树都会变得弱不禁风, 会因为无法支撑自己的重量而倒塌.

因此, 没有氧气就没有大型动植物, 不会有掠食行为, 不会有蓝天, 或许也不会有海洋, 又或许 根本就只有灰尘与细菌, 再无其他. 氧气毫无疑问是世上最最珍贵的代谢垃圾了. 然而老实说, 代谢氧气是件难以置信的事, 不管在地球上、火星上, 或是宇宙任何一个角落裡, 光合作用其实都可以不靠产生氧气而演化出来. 不过如此一来, 所有生命很可能就算变复杂, 也只是停留在细菌等级, 而我们或许只是茫茫细菌世界裡某种有感知的生物而已.

呼吸作用是造成氧气没有持续堆满大气中的一倘原因. 呼吸作用跟光合作用是势均力敌但完全相反的反应. 简单来说, 光合作用利用太

太阳能来使两个简单的分子——一氧化碳跟水, 结合以产生有机分子. 而呼吸作用则一模一样, 但程序完全相反. 我们燃烧有机分子(也就是食物)时会释放出一氧化碳

氧化碳跟水回到空气中, 与此同时产生的能量则用来支持我们生存. 因此也可以说我们是释放被禁锢在食物中的太阳能来生存。

光合作用跟呼吸作用不只在反应细节上相反, 从全球平衡的角度来看也是如此。如果没有动物、真菌跟细菌用呼吸作用燃烧植物当作食物的话, 那空气中的一氧化碳应该很久以前就被消耗殆尽, 都转换成为生物量了。如此一来所有的活动都会戛然而止, 只剩下缓慢的降解或者火山活动, 会释放出少许的一氧化碳。然而真实世界并非如此。实际上的情况是, 呼吸作用会烧光植物存起来的有机分子, 从地质学的时间尺度来看, 则是植物会在一瞬间灰飞烟灭。这样的话会造成一个极为严重的后果, 那就是所有光合作用释放出来的氧气, 会全部再被呼吸作用消耗光。这会是一倘长期进行且持续‘小变的均势, 同时也是会为行星带来灭亡的死亡之吻。如果一颗行星想要保住含氧大气层, 如果这颗行星不想步上火星那红土后尘, 唯一的办法就是完整地封存住一部分植物物质, 免于跟其他元素结合, 或是让聪明的生命找出方法, 把它们转换成能量。一部分的植物物质必须被埋葬。

而这就是地球的作法, 把一部分的植物物质埋在岩石裡变成煤炭、石油、天然气、煤灰、木炭或是灰尘, 钺在地底深处。根据最近才从耶鲁大学退休的地质化学先驱伯纳的看法, 被深埋在地壳中“死的”有机碳, 大概是地壳上生物圈中有机碳的两万六千倍。因为地下每一个碳原子都可对上空气中一个氧分子, 所以我们每挖出一颗碳原子当成燃料烧掉, 就会相对从空气中消耗掉一颗氧分子, 把它转换成一个一氧化碳。这对全球气候会造成重大而难以预估的影响。幸好我们永远也不会耗光地球上所有的氧气(就算消耗到为全球气候带来巨大浩劫的程度也不会), 因为绝大部分的有机碳, 都是以细碎岩石如页岩的形态, 被埋在岩石裡, 这并非人类工业技术(或至少经济工业)可及。到目前为

止, 尽管我们可以相当自大地烧光一切能找到的化石燃料, 也只不过降低大气含氧量的百万分之一到三, 或者约百分之0.00

一而已\*。

不过这些被埋藏在地下的巨大有机碳储存槽并未一直生产。它自亘古以来间歇地形成，而目前总额看起来很接近平衡，呼吸作用刚好打平光合作用(消耗掉的也打平新埋藏的)，所以整体来讲几乎没有净输入，因此自数千万年以来，大气中氧浓度就一直维持在百分之一一左右。不过在地质时间很久很久以前，偶尔有些时候环境跟今日非常不同。其中最著名的例子，大概就是约三亿年前的石炭纪了，那是个巨大如海鸥般的蜻蜓拍翅飞过天空，而长达一公尺的蜈蚣爬过树丛底下的时代。这些巨塑生物的存在，要归功于石炭纪不寻常的碳埋藏速率，石炭纪的命名正是源自于这大量的煤矿蕴藏。因为大量的碳元素被埋入煤炭沼泽裡，大气中的氧浓度曾一度上冲到超过百分之三十，这让许多生物有机会长到远超过牠们正常的尺寸。精确地说，受到影响的都是依赖气体被动扩散来行呼吸作用的动物(牠们透过皮肤或是深入体内的气管来交换气体，如蜻蜓)，而不是那些可以用肺来主动换气的动物\*\*。

是什么原因造成石炭纪这种前所未有的碳埋藏速度呢？目前已知很多地质事件都有影响，比如说大陆的合并、潮湿的气候、广大的平原等，而其中最重要的一项或许是木质素的出现，让巨大的树木与结实的植物可以遍布大陆四处。要知道即使在今日，木质素都难以被细菌或是真菌分解，所以在演化上，它的出现可说是一个难以被超越的挑战。因为无法被分解作为能源，大量的碳就会完整的随着木质素被埋到地下去，而本来该与之配对的氧气则飘盪在大气裡。

此外还有两次地质事件也让大气中的氧气浓度有机会增加。这两次很可能都是全球大冰期(又

## 1

称雪球地球时期)的后遗症。第一次氧气攀升发生在距今约一亿一千万年以前，紧接在那时的地质变动与全球大冰期之后。而第一次大冰期则在距今约八亿到六亿年以前，之后也有一次氧气浓度攀升。这种全球性的灾难，很可能大大地改变了光合作用与呼吸作用之间的平衡，也改变了碳埋藏与消耗的平衡。当大冰河融解的时候，雨水大量落下，原本在岩石中的矿物质与营养(铁质、硝酸盐与磷酸盐)，就会被冰跟雨水冲刷注入海中，因而促使行光合作用的藻类与细菌大量滋生，这情况有点像施肥，不过规模是全球性的。然而这

样的溢流不止会造成生物滋生，它也会大量埋葬生命。被冲刷人海中的灰尘、脏冰屑与砂砾混着大量滋生的细菌沉淀到海底，让碳元素埋藏量达到前所未见的程度，因此大气中的氧含量就增加r。 ，

这样一来，意外的地质事件对我们地球的充氧作用就有意义了。反过来说，在氧气攀升以前有很长一段时间，整个地球几乎毫无动静，这现象更强化了这个意义。从一十亿年前到十亿年前，这一段时间常被地质学家称为“无聊的十亿年”，因为几乎没有什么值得大书特书的事情发生。如同其他好

\*大气中的氧气分子是二氧化碳分子的五百五十倍，所以就算让二氧化碳浓度再增加个两三倍也不是难事。然而就算大气中氧浓度不会有太大的改变，温度上升却会减少溶解在水中的氧气。许多鱼类首当其冲已经受到低溶氧量的影响了。举例来说，在北海的棉螭类族群大小，每年都随氧气浓度而改变，氧气浓度愈低，他们族群愈小。

\*\*想知道更多氧气对演化的影响，请见我的另一本书：《氧气：创造世界的分子》(OJCV戈? . The Molecule that Made the WorW )。

102

几亿年一样，大气中氧含量稳定而低迷。虽然万物本来倾向维持平衡，但是地质活动却毫不休止地一页翻过一页，改变环境。这些地质因子应该也会存在其他行星上，不过在各种能够引起氧气增加的地 质事件中，板块运动跟火山活动似乎最为不可或缺。火星上或许很久以前也曾经演化出光合作用，这绝非不能，然而在这小型的行星上，小规模火山核心不足以提供让氧气堆积所需的地质活动，因此最后终于因为无法到达整个行星的规模而断气。

为什么光合作用本来不必然会产生氧气，形成地球的大气层？这裡还有第一个更重要的理由。光合作用本身其实根本不需要用水做为材料。我们都很熟悉身边植物的光合作用形式，触目所及的草原、树木、海藻等，基本上都是用同样的方式在进行光合作用(也就是我们所称的“产氧”光合作用)，然后释放出氧气。但是如果退一步好好想一下细菌之流的生物，那光合作用的样貌就有好几种可能性。有些比较原始的细菌会使用溶解的铁离子或是硫化氢来代替水分子，进行光合作用。这些原料听起来或许十分不可思议，但那只是因



为我们太过熟悉周围的“氧合世界”——这个由产氧光合作用所一手打造的世界。这让我们很难去想像，最早地球上第一次出现光合作用时，会是一种什么样的光景？

我们也很难去想像这种反直观的光合作用机制(但事实上却是一种更简单的机制)。让我举个例子来说明一般人对光合作用的看法。用这个例子或许不是很公允，因为这是义大利化学兼小说家李维，在他一九七五年出版的名著《周期表》裡面所提到的情节。这本书在一九〇六年时在英国皇家研究所，经由读者票选成为“历来最受欢迎的科普书”(读者当然也包括我在内)。

## 1

我们这个碳原子，会在树叶裡跟无数(但却无用)的氮分子和氧分子相撞。之后它会被一个巨大而复杂的分子抓住而活化。与此同时，一道如闪电般的阳光从天而降，决定了碳原子的命运。刹那间，就像被蜘蛛捕获的昆虫般，碳原子从二氧化碳分子裡被剥离，跑去跟氢原子结合，或一般认为也有可能和磷原子结合，最终形成一条链状分子，不论长短，这就是生命之链。

注意到哪裡有错了吗？其实有两处错误，而李维应该很清楚才对，因为关于光合作用的详细作用机制，早在本书出版前四十年就被阐明了。首先这道太阳光并不会活化一氧化碳分子。一氧化碳分子就算是在漫漫长夜中也可以被活化。它们不是被光线活化，就算是最明亮的太阳光也办不到。此外氧气也不会跟碳原子分开，而会一直顽固地黏在碳原子上。李维所描述的作用机制，假设光合作用的氧气是从一氧化碳中释放出来，是非常常见的错误。事实上氧气并非来自一氧化碳，而是从水分子中放出来的\这一点差异让整件事情完全改观，因为这是了解光合作用如何演化的第一步，更是解决当前地球上能源与气候危机的第一步。

那道太阳能其实是把水分子噼成氢跟氧，这个反应如果发生在整个行星，就跟前面提过的紫外线让海水蒸发，造成行星大失血一模一样。光合作用所成就的，也是至今人类技术所无法达到的，就是发明了一种催化剂，可以仅用温和的太阳光能量就把氢从水分子中剥离，而不需要使用烧炙的紫外线或是宇宙射线。到目前为止，人类穷尽其智慧，也无法让花费在分离水分子上的能量，少于反应释放出来

的能暈。如果有一天我們可以成功地模仿光合作用，僅用一些簡單的催化劑，就把氫分子從水

### 第三章光合作用

104

分子中剝離出來，那就完全解決當前的能源危機了。到那時只要燃燒氫氣就能安心地供應全球能量需求，而唯一產生出的廢棄物就是水，既不污染，也沒有碳足跡，更不會有全球暖化。但是這可不是件簡單的事，因為水分子裡面的原子結合非常緊密。看看海洋就知道了，就算是最強的暴風雨吹襲、海水動力拍打峭壁的力量，都无法把水分子敲碎回組成它的各種原子。水可說是地球上最獨特卻又最遙不可及的原料了。現代水手也許會夢想用水跟太陽來驅動他的船，其實他應該問問看那些漂在海浪中的綠色渣渣們是如何辦到的。

這些綠色渣渣，也就是今R的藍綠菌，它們的祖先是地球上唯一有機會玩弄分離水分子把戲的生命形態。當然它們那時也面臨過相同的問題。然而最奇怪的事情，就是藍綠菌要把水分子拆開的原因，跟它們的親戚要把硫化氫或氧化鐵拆開的原因一模一樣：它們都需要電子。然而要尋找電子，水分子應該是最後才會被考慮的選項才对。

光合作用的概念其實很簡單，全部就是電子的作用而已。在一氧化碳裡面加入一些電子，再加入一些質子來平衡電性，會發生什麼事？嘿！跟變魔術一樣，會跑出一顆糖！糖是有機分子，也是李維書裡面提到的生命之鏈，更是我們所有食物的終極來源。但是電子要從哪裡來？如果用一點太陽光來激发，很多東西都可以產生電子。在我們所熟悉的產氧光合作用裡面，電子來自水分子。但是事實上從一些比較不穩定的分子裡獲得電子，會比從水中獲取來得容易多。從硫化氫中獲得電子，最終不會產生氧氣而會得到硫，也就是聖經說的硫磺烈火；從溶在海裡的鐵（如亞鐵離子）中獲得電子，會留下銹紅色的鐵離子，最終沉淀成為新的岩石層。這個過程可能一度十分普遍，造成今日到處可見的“條帶狀鐵礦”，同時也是地球上藏量最大的低品質鐵礦。

这种形式的光合作用，在今日这个充满氧气的世界上却十分罕见，这纯粹只是因为那些原料像硫化氢跟溶解的铁离子，难以见容于现代阳光普照氧气流通的世界。然而当地球尚年轻而大气还没有充满氧气之前，它们却曾经遍布海中，并且是更为方便的电子供应者。如此就产生了一个严重的矛盾，而解开这矛盾，将是了解光合作用如何演化出来的关键。这个矛盾就是，为什么大自然要从一个比较容易取得的电子供应者，转换成另一个麻烦百出的电子供应者(也就是水分子)？更何况代谢水分子所产生的废物(氧气)，对于那些产生它们的细菌来说，甚至是个毒气，会严重威胁到细菌的生命？就算水分的含量确实远远超过其他原料，但这不会是大自然的考量，因为我们说过演化没有远见，同理大自然也根本不会在乎产氧光合作用可以改变这个世界的面貌这件事。所以到底是哪一种环境压力或演化突变，导致这种转变呢？◆

最简单的答案，也是每一本教科书裡面都会提到的答案，就是原料用完了。生命开始用水做为原料，因为没有其他更好的替代品；就好像人类在用完所有的化石燃料之后，也会开始用水做燃料。然而这是不可能的，因为地质纪录显示产氧光合作用出现得非常早，远远早于各种原料用罄之前，大概早了超过十亿年。很明显那时候生命并没有被逼到墙角。

、第一个答案则完美多了，其实就藏在光合作用的机制裡面，直到最近才被提出。这个答案结合了偶然与必然的结果，并且显示了这世界上最复杂迂迴的电子捕获机制背后简单的一面。

叶绿体是植物体内萃取电子的地方。这是一个绿色的微小构造，广见于各式各样的叶子与绿草等植物细胞中，同时也让它们显得绿油油。叶绿体之名来自于让它变成绿色的色素，那就是叶绿素，也

就是可以吸收太阳能进行光合作用的色素。叶绿体裡面有一堆由精緻薄膜所组成的扁平盘状小系统，薄膜上充满了叶绿素。这些盘状构造会堆叠在一起，外表看起来就像是科幻小说裡面的外星人加油站。每个加油站之间又有许多管子相连，它们从各种方向各种角度连接，跨越占满整个空间。在这些盘状构造裡面则进行着伟大的工作：把电子从水中抓出来。

要把电子从水裡面抓出来并不容易，而植物也费了很大的劲儿来做这件事。从分子的观点来看，行光合作用的蛋白质跟色素复合体

之巨大，简直就像是一座小城市了。大致来说它们形成了两个巨大的复合体，分别是光系统I与光系统II，每个叶绿体里面都有数千个这样的光系统复合体。它们的工作就是撷取一道光线，把它转换成为生命物质。解开叶绿素如何工作之谜花了我们快一百年的时间，透过许多精巧无比的实验来阐明，很可惜这裡没有足够的篇幅来谈它们\*。这裡仅能着重在我们从光合作用裡学到了些什么，以及关于大自然如何创造光合作用这件事，我们该谈些什么。

光合作用的整个核心概念，或赋予它意义的行动方针，就是所谓的“Z型反应”。这个反应让所有念生化的学生既佩服又恐惧。极为聪明但个性羞怯的英国生物化学家希尔，首先在一九六〇年提出这个反应机构，那时候他称之为光合作用的“能量描绘”。希尔的谈话方式以充满格言之难懂而让人却步。为了不招致太多攻击，希尔平常十分低调，以至于当他的论文于一九六〇年发表在《自然》期刊上时，同实验室的同事都不太清楚他在研究些什么。事实上Z型反应并不全然根据希尔自己的研究，而是从一连串其他的实验观察结果所拼凑出来的，当然希尔自己的部分占最重要的地位。在这些观察中首先要注意的，就是由热力学所造成的有趣结果。光合作用，顾名思义就是要合成东西，不只合成有机分子，同时还合成生命的“能量货币”ATP。让人出乎意料的是，这两者似乎有某种

### 107第三章

#### 光合作用

联偶关系：光合作用合成愈多有机分子，也就产生愈多ATP，反之亦然(如果有机分子产量降低，ATP也会跟着减少)。显然太阳很慷慨地同时提供了两道午餐。让人惊讶的是，希尔仅从这个现象就看透了光合作用的内部机制。如同常言道••所谓天才就是可以比其他人先看到明显的事实\*\*。

如同希尔格言式的隐喻风格，Z型反应这个名称其实也有误导之嫌。字母Z其实应该转个九十度变成N，才是对光合作用比较精确的能量描绘。先看看N左边那垂直上升的笔画，这代表一个吸能反应，要由外界提供能量让它进行。接着那成对角线的下斜笔画则代表一个放能反应，它放出的能量被撷取，以ATP的形式储存起来。最后一个上升笔画则又是一个吸能反应，又要靠外界提供能量。

光合作用的两个光系统：光系统I跟光系统II刚好就是字母N两根支柱的底部。一个光子撞击第一个光系统，激发一个电子到比较高的能阶，接着这个电子的能量会像下楼梯一样，经由许多分子反应步骤释放出来，刚好用来合成ATP。当电子降到低能阶时正好来到第一个光系统，而第一个光子又再度激发这个电子到高能阶，在这里电子会直接传给一氧化二碳去合成糖。画家沃克画了一幅漫画，像是游乐园里的力量测试游戏机，可以帮助我们了解整个过程(见图31.)。在图中打击者用一隻槌子敲击跷跷板，让另一端的击槌往上冲，冲到最顶端可以敲响一隻钟。在游戏机的例子裡，槌子提供能量激发另一个击槌往上冲，而在光合作用裡太阳光也是做一模一样的事。

\*如果你想知道更多，我强力推荐英国科普作家摩顿所写的《阳光飨宴》(Eating the Sun)。

\*\*也正如汤玛斯·赫胥黎在读《物种起源》时曾这么赞叹道：“我们怎么会这么笨，竟然没想到这一点！”

这个Z型反应(或者你高兴叫它N型反应也可以)的作用方式极度迂迴难解，但是它背后却有个很好的技术性理由。因为如此一来可以同时把电子从水中取出，以及将一氧化二碳合成糖这两个反应，除此之外，化学上恐怕别无他法。这主要受限于电子转移反应的本质，或准确地来说，是电子跟某些特定化合物的化学亲和力。如前所述，水分子极为稳定，也可以说电子对水分子的亲和力极高。要从水裡面偷走电子需要非常大的拉力，或者说，需要一个很强的氧化剂。这个强力氧化剂就是贪婪状态的叶绿素。它好像分子版的化身博士：温和的杰奇医生在吸收光子的高能之后瞬间变成海德先生\*。然而

型反应漫画。光子的能量被画成一个槌子

个较低的能阶，这个过：

画家沃克

图3.

更高的能，然后与

将电子激发到高能阶。接着电子被〈

会释放出一些能量供细胞使用。第二个光子又将电子激发

阶，在那裡电子被捕获而形成一个高能量的分子（NADPH 二氧化碳反应，形成一个有机分子。

### 109第三章

#### 光合作用

一般来说很会抢的人就很+容易放手。一个分子如果很会抢电子，在化学活性上就很不喜欢丢电子；就好像孤僻的海德先生，或是任何一位贪婪的守财奴一般，绝不会发自内心轻易地把他的财富送人。这种型态的叶绿素也是如此，当它被太阳能活化之后就拥有把电子从水中抢走的能力，但是却不轻易把电子送人0用化学术语来说，它是一个强力氧化剂，却是很弱的还原剂。

一 一氧化碳的问题则完全相反。它本身也是一个非常稳定的分子，所以不太想再被塞进多馀的电子。除非旁边有一个很强的丢电子者，一 一氧化碳才会不得不吞下这个电子，用化学术语来说就是要有一个强力还原剂。这就需要另I种型态的叶绿素，一种很会推电子但不喜欢拉电子的叶绿素。这一种 叶绿素不像守财奴，而像街头小混混，强迫销售赃物给路过的无辜受害者。当它被太阳能活化之后，它就有能力把电子丢给另一倘分子。不过这个分、子一样超级+想要电子，它叫作N ADP H，可以算是叶绿素集团的共犯，NADPH最终会把电子硬塞给1 一氧化碳\*\*。

\*在电磁光谱中，光的能量与波长成反比，也就是说波长愈短的光能量愈高。叶绿素所吸收的光属于可见光，特别是红光。这个超强氧化剂型态的叶绿素就叫作P680，因为它刚好吸收波长约 六百八十奈米左右的红光。也有一些叶绿素会吸收能量再低一点的光，像是波长七百奈米左右的红光。叶绿素完全不吸收绿光跟黄光，所以它们会被叶子反射出来(或穿透)，这就是为什么植物看起来是绿色的。

\*\*为什么生物化学总让人望之却步？NADPH的全名是个好例子，它叫做：还原态的菸硷醯胺腺 嚟呤 二核苷酸磷酸(reduced form

of zincotinamide Adenine Dinucleotide )，是非常强的还原剂，也就是强力的推电子者。

这就是为什么在光合作用裡面要有两个光系统，这一点都不稀奇。然而现在真正的问题来了，这种环环相扣的复杂系统是如何出现的？在这个系统裡面其实有五个部分：第一个部分叫作“氧气释出蛋白复合体”，它有点像是个分子胡桃钳，可以把水分子定住然后把电子一个一个夹出来，最后把氧气像废料一般释出。下一步是光系统II（你也许会有点疑惑，这两套光系统并非照数字顺序运作，这是因为命名法则乃跟随发现顺序），当它被太阳光活化之后就变身为分子版的海德先生，一把抓住被释放出来的电子。再来是一连串的电子传递链，很多分子会把电子像橄榄球一样一个接一个。这一系列电子传递链利用降能阶的方式，把电子的能量释放出来，去组成一个ATP。然后当电子降到最低能阶时刚好来到光系统I。此时另一道光线再把电子推到高能阶，将它们送给NADPH保管。如前所述，NADPH是很强的推电子者，它一点都不想留住这些电子。最终电子来到一群分子机器，活化CO<sub>2</sub>后把它变成糖。所以，最后这个光系统I所生产的分子小混混，去把CO<sub>2</sub>转变成糖的过程，利用的是化学能而非光能，因此也被称为暗反应，这是李维犯错的地方。

这五个步骤协同作用把电子从水分子中取出，推给CO<sub>2</sub>去合成糖分子。看起来这个夹碎胡桃的过程实在是太复杂了，不过要夹碎这颗很特别的胡桃，似乎也只有这个办法。而在演化上最大的问题则是，这些环环相扣的反应如何出现？又如何照固定顺序（同时很可能是唯一一种可行的排列法）排在一起，让产氧光合作用可以动起来？

“事实”这两个字常会让生物学家感到胆怯，因为每个生物法则通常都有一大堆例外。不过有件跟光合作用有关的事情却十分确定，那就是“事实上”光合作用只演化了一次。所有的藻类跟植物体

111

### 第三章

### 光合作用

图3.2典型的甜菜叶绿体照片。图中堆叠成一层一层的膜状构造称为类囊体，光合作用就是在此把水分分解释放出氧气。叶绿体长得像细菌并非偶然，它们确实曾经是独立生活的蓝绿菌。

内都有这个光合作用的基地，也就是叶绿体。它们无所不在，而且显然彼此都有亲戚关系，因此它们一定有个共有而不为人知的过去。寻找叶绿体过去历史的线索，首先在于它们的大小跟形状：叶绿体看起来就像是小细菌住在一个较大的宿主细胞里面（见图3.2）。后来科学家又在所有叶绿体里面都找到一个独立的环状DNA链，这更进一步确定了叶绿体的祖先应该是细菌。每当叶绿体增生的时候，这个环状DNA就会跟着复制，然后像细菌一样把它们传给下一代。根据叶绿体DNA字母定序的资料，科学家不仅肯定了它们与细菌的关系，更进一步揪出了跟叶绿体最近的细菌亲戚，那就是蓝绿菌。最后，植物体内光合作用的Z形反应与那五个步骤，跟蓝绿菌使用的一模一样（不过蓝绿菌的反应机构比较简单）。总而言之，叶绿体过去必定曾经是一种独立生活的蓝绿菌...

蓝绿菌过去有个美名，叫作蓝绿藻，可惜这是错误的命名。蓝绿菌是现今唯一已知可以藉由“产氧光合作用”把水分子拆开的细菌。它家族的某些成员，从何时开始住进较大的宿主细胞裡？这至今仍是个无解之谜，埋藏在长远的地质时间裡——毫无疑问已超过十亿年了。我们猜想或许只是某一天，细菌被宿主细胞吞入但没有被消化掉而存活下来（这并不罕见），日后变成对宿主有用的小东西。那些吞掉蓝绿菌的宿主细胞，后来发展成为两大帝国，一个是植物，另一个是藻类。如今它们的特色就是都有能力依赖阳光跟水而生存，而它们行光合作用的工具也都来自过去本是客人的细菌。

所以现在寻找光合作用的起源，变成寻找蓝绿菌的起源，寻找这个世上唯一可以打破水分子解决问题的细菌起源。这个问题，至今仍是现代生物学裡最矛盾的一个问题，并且尚待解决。

为此科学家们争论不休，一直到这个千禧年交替之际，大部分的科学家才终于被一位美国加州大学洛杉矶分校的古生物学家所找到的重SMsa据说服。他就是薛普福，一位活跃而好斗的古生物学家。从一九八〇年代开始，薛普福找到了一些地球上最古老的化石并开始研究它们，这些化石大概有三十五亿年的历史<sup>f</sup>。不过“化石”这个词在这裡可能需要稍微讲清楚一点。薛普福所找到化石，其实是岩石裡的一连串细小空腔，看起来就像细菌一样，大小也差不多。根据它们



的细部结构，薛普福一开始就认定这些化石是蓝绿菌。这些显微化石经常跟看起来像是叠层石的化石一起出现。活着的叠层石，是一层又一层“矿化”的小空腔堆积而成，有些可以长到1公尺左右的高度。叠层石形成的原因，是矿物质沉淀在旺盛生长的细菌表面而形成一层的硬壳，最终让整个结构变成一个坚硬的石头，整片整片非常地漂亮（见图3.3）。由于今日正在生长的叠层石外层，往往长满了茂盛的蓝绿菌，所以薛普福可以宣称这些古老的结构就是早期蓝绿菌出现的证据。为了消除其他人的怀疑，薛普福更

## 1

3.3 澳洲西岸靠近鲨鱼湾的哈美林池，有活生生的叠层石。这裡的池水盐分是外面海水的两倍左右，可以抑制嗜食蓝绿菌的生物如蜗牛，因此让蓝绿菌聚落有机会繁衍。

进一步指出，这些他认定的化石裡面含有有机碳，成分看起来很像是由生物所合成的，而且还不只是随便任何一种古老生物；他说这些碳成分，是由会行光合作用的古生物所合成。结论就是，薛普福认为蓝绿菌，或者很像蓝绿菌的细菌，大概在三十五亿年以前就出现了，也就是在小行星大轰炸地球这个早期事件之后几亿年，或者也可以说就在太阳系形成没多久之

隔行如隔山，只有很少人有能力挑战薛普福对这些古老化石的推论，而他们似乎也同意薛普福的看法。其他人虽然比较没那么内行，却多半抱持怀疑的态度。假设这些古老的蓝绿菌，真的会跟今日的蓝绿菌行一样的光合作用然后吐出氧气做废物，但是地质学上最早发现大气中有氧气的痕迹，却是在十亿年以后了，这其间的差异之大不容忽视。更别说考虑到Z型反应的复杂程度，大部分的生物学家恐怕都

无法接受光合作用可以这么快演化出来，其他型态较为简单的光合作用，似乎还比较像是这年代该有的古董。但大致上来说，那时候大部分的人都接受这是细菌的化石，并且或许是会行光合作用的细菌化石，但是关于这些是不是真的蓝绿菌——那登峰造极的艺术品，则还有很多怀疑。

接着牛津大学的古生物学教授布拉希尔加入战局，引起了现代古生物学界最激烈的一场战争。这场战争从很多角度来看，都清楚标

帜着古生物学这门科学，参与其中的主角们是如何充满热情，但它给的证据又是多么捉摸不定。大部分研究古老化石的科学家，都依赖伦敦自然史博物馆的馆藏样品，然而布拉希尔却亲自回到薛普福当初挖掘化石样品的地质现场，结果让他非常震惊。当地不但不像薛普福所断言的是平静而浅水的海床，而且还充斥着地底温泉的痕迹，布拉希尔说，这证明此地曾有十分激烈的地质活动。他还说薛普福只挑选一些样品来证明自己的论点，刻意忽略其他的样品，而那些样品表面上看起来虽然一样，却明显不是生物活动所造成，因此它们很可能全都只是沉淀的矿物质遇到热水所形成的。叠层石也一样，布拉希尔说，那是由地质活动而非细菌活动所形成的，并不比海浪在沙滩上留下的波纹神秘到哪儿去。至于那些有机碳的痕迹则完全没有显微结构，因此跟许多地热环境中所发现的无机石墨几无一一致。最后，宛若是给这位一度很了不起的科学家最后一击似的，薛普福以前的研究生回忆起，曾被威胁强迫去写一些模稜两可的文字来诠释资料。如今，薛普福看来好像被彻底击垮了。

但是面对这种攻击，很少人能轻易一笑置之，薛普福当然随后也挺身反击，他蒐集了更多资料\* 证明自己的论点。他们两人在一九〇〇年四月，曾于美国太空总署的春季学术研讨会上，有过一次激烈的会面，两人都固守自己的立场。布拉希尔这个十足傲慢的牛津先生，指责薛普福的例子是“完完

## 1

全全的海底温泉现象，恐怕只有热却没有光。”然而，大部分人都没有被任一边完全说服。虽然大家对于最早显微化石的生物性来源仍有存疑，但其他晚于这个时间点数亿年的显微化石，引起的争议就少多了，。而布拉希尔本人也提出年代较接近这个时间点的化石标本。现在大部分的科学家，包括薛普福本人，都已经开始对生物起源采取更严格的标准来检视。至此，整个事件唯一的受害者，只剩那些蓝绿菌，它们过去曾是薛普福名望的徽章，但现在即使薛普福本人都已经让步，承认那些显微化石可能不是蓝绿菌，或者不比其他鞭毛细菌化石更像蓝绿菌。所以我们又回到了原点，绕了一大圈，却仍然对蓝绿菌的起源毫无头绪。

我举这倘例子只是想要说明，光靠化石纪录去量测久远的地质时间会有多么困难。就算证明了蓝绿菌或他们的祖先确实存在，也不能证明它们已经找到了分解水分子的秘诀，因为蓝绿菌的祖先很可能

还是使用比较原始的光合作用。不过仍有其他更有效的办法可以从古老的时间裡挖掘出资讯。这些 祕密其实就藏在今口的生命之中，藏在他们的基因与物理构造裡，特别是藏在他们的蛋白质结构裡。

在过去这一 二二十年間，科学家在新技术的加持下，用各种名称吓人的方法，详细分析了细菌跟植物光合作用系统的分子结构。这些方法的内容确实如名称一样吓人，从X射线结晶学到电子自旋共振谱学。不过我们不必理会它们的原理，只要知道科学家用这些方法，分析r光合作用复合物的详细构造与形状，到了近乎(但却总是恼人地还差一点)原子等级的解析度。现在研讨会中仍会发生争论，不过争论主要是针对细节部分。在我写此书之时，才刚参加完一场在伦敦举办的皇家学会研讨会。在那场研讨会裡，对于“氧气释出蛋白复合体中五个原子的正确位置为何”，有许多争执，这既可说是

穷幽究极也可说是吹毛求疵。穷幽究极的原因，是因为这五个原子的准确位置，关係着它们分解水分 子的详细化学机制，而这正是攸关解决世界能源问题的关键；而吹毛求疵则是因为，这些口角不过就是关于：要如何把五个原子排在几个原子半径内的距离，也就是数个埃(百万分之一毫米)之间而 已。老一辈的科学家或许会非常惊讶，现在科学家对于光系统n中其他四万六千六百三十个原子的位置倒是没有太多争议。这些原子的位置是由英国伦敦帝\_理工学院的生物学家巴伯所定位，而最近又 更准确了些。 、 . •

虽然还剩几个原子没找到自己的位置，不过我们研究光系统的整体结构已经超半世纪了，如今大致底定，可以开始告诉我们它演化的历史故事了。一 一〇〇六年时，. 生物学家布兰肯希普(现在是美国圣路易华盛顿大学的杰出教授)所领导的一个小团队曾指出，两种光系统的构造，在各种细菌体内几乎被保存得一模一样\*。尽管不同群的细菌在演化距离上是如此遥远，但是它们光系统的核心构造却是如此相似，相似到可以在电脑构图上完全1:1叠。尤有甚者，布兰肯希普证实了另外一件科学家怀疑 许久的事情，那就是光系统I跟光系统n也有一模一样的核心构造，而且几乎可以确定的是，它们应该 是从很久很久以前，由同一个祖先演化出来的。

换句话说，故事应该就是很久很久以前，本来只有一个光系统，有一天它的基因复制f自己，结果一次制造出两个一模一样的光系统。随着时间过去，在天择的影响下两个光系统开始产生变异，但仍保有一样的核心构造。最后，两个光系统变成靠着Z型反应连结在一

起，并经由叶绿体传给植物跟藻类。不过这个简化版的故事，掩盖了整饬现象背后那不可思议的两难。复制出两个原始的光系统并无法解决产氧光合作用的问题——一个强推电子者跟一个强拉电子者，永远不可能自己结合在一起

## 1

起。在光合作用要能运作之前，两个光系统必须先往相反的方向演化，唯有如此当它们连结在一起时才会有用。所以问题就是，什么样的连续事件会造成两个光系统先走上岔路，之后再被连结在一起，如同既亲密又对立的欢喜冤家？或像男人与女人一样，先从一个受精卵分歧之后又结合在一起？

回答这个问题最好的办法，就是再回头去看看今日的光系统。光系统在蓝绿菌体内，是被绑在一起产生Z型反应，不过分开看的话却各自都有好玩的演化故事。就先别去管光系统的演化来源，我们来快速浏览一下光系统在细菌世界裡的分布情况好了。除了在蓝绿菌体内共存以外，这两个光系统从来没有同时出现在其他任何一种细菌体内。有一些细菌只有光系统I，其他的则只有光系统II。每一个光系统都独自运作，也都产生不同的结果。详细分析它们各自的工作，非常有助于了解产氧光合作用当初如何演化出来。

光系统I在细菌体内做的事跟在植物体内一模一样。它们会从无机物中拉走电子，变身成为分门别类的“街头混混”，再把电子塞给二氧化碳去制造糖。这裡唯一不同的是电子来源。光系统I不从水分子里拉电子，因为它完全无法处理水分子；它宁可挑硫化氢或是铁元素，这二者都比水要容易下手得多。附带一提，光系统I裡的混混共犯——NADPH，也可以完全藉由化学合成，比如在第一章裡面提到的海底温泉喷发口。所以在这裡，光系统I一样利用NADPH去把二氧化碳转换成糖，跟之前提过的反应很类似。因此，光系统I唯一革新的部分，就是驾驭光能来取代过去的化学能，去处理

\*严格来说它们在细菌体内并不叫做光系统，而叫做光合单位。然而，细菌的反应单位不管在构造上或功能上，都跟后来植物所有的系统几无二致，所以我在这裡还是沿用一样的称唎。

同样的事情。

•另一件值得|提的事情则是，把光转换成化学其实一点都不稀奇，几乎所有的色素都可以做这件事。色素分子裡的化学键特别适合吸收光子。当它们吸收光子时会把电子推往高能阶，如此一来其他邻近的分子就比较容易抓到这个电子。此时这个色素分子就被光氧化而带正电，它因此需要一颗电子

来平衡帐目，所以会从铁或硫化氢裡面拉出一颗电子。这就是叶绿素做的事。叶绿素是一种紫质，在

• / •

结构上跟我们血液裡携带氧气的血基质非常相近(每一个血红素分子带有四个血基质，这是血液呈红色的原因)。还有很多其他的紫质也可以利用光线做类似的事情，不过有些时候会产生负面结果，好比说造成紫质症\*。很重要的一件事情是，紫质属于可在外太空小行星上找到的较复杂的分子之一，它也可以在实验室无机的环境中合成。换言之，紫质很有可能在早期地球环境中自行诞生。

所以简而言之，光系统I就是利用了紫质这个很简单的色素，将它的光驱动化学能力，与细菌本身的化学反应结合在一起。其结果就是形成了一种非常原始的叶绿素，可以利用光能从“容易下手”的来源获取电子，比如说从铁或硫化氢。接着把这个电子传给一氧化碳去合成糖。如此，这隻细菌就会利用光线来产生食物。

那么光系统n又是如何呢？利用光系统II的细菌会变出另一种把戏。这种形式的光合作用无法产生有机分子，但可以把光能转换成化学能让细菌生存，或者说其实是产生电力。它的机制也很简单，当光子撞击叶绿素分子时，一个电子就会被激发到高能阶，跟以前一样它也会被另一个分子抓住。但接下来这个电子会沿着一道电子传递链，被许多分子一个传给一个•，每一次传递的过程，电子就丢掉一些能量，直到回到最低能阶为止。在这过程中被放出来的能量，一部分会被捕获去合成ATP。

至于最后那个精疲力尽的电子，则又回到原来的叶绿素分子上，再度被激发，形成一个永无止息的循环。简而言之，光能激发电子升到高能阶，当电子降回低能阶时所放出的能量，会用ATP的方式存起来，而这正是细胞可以使用的能量形式，所以这个光合作用就只是一个光线激发的循环电流。

这种循环是如何出现的？答案还是一样，需要各分子的混合跟磨合。光合作用的电子传递链，其实跟呼吸作用使用的差不多，那些分子都可以在第一章提过的深海温泉喷发口演化出来，现在只是借用它们来做一点不一样的事而已。如同我们之前说过的，呼吸作用是把食物中的电子抓出来，通过电子传递链送给氧气去合成水，中间释放出来的能量则可以用来合成ATP。现在这种形式的光合作用也是一模一样上局能量的电子通过一系列的电子传递链，只不过最后不是传给氧气，而是送回给那个贪婪的(氧化别人的)叶绿素。这个叶绿素愈会粒电子(也就是说化学活性上愈像氧气)，电子传递

\*紫质症其实是一群因为紫质堆积在皮肤与器官所引起的疾病总称。大部分的病症都是良性的，但是有时候堆积过多的紫质被光活化后，会造成令人痛苦的灼伤。最恶性的紫质症像是慢性红血球合成性‘紫质症，破坏性极强，会让耳朵跟鼻子都被吃掉，牙床也被侵蚀而让牙齿突出在外如同獠牙，还会造成皮肤结痂，面部生长毛髮。有些生物学家认为，这些症状是造成某些民俗传说的原因，像是吸血鬼与狼人等。他们认为这可能是有一些症状较轻的紫质症患者，因为疾病的痛苦而充满愤怒，但却又没有完全与世隔绝。而今日，恶性紫质症在社会中已经十分罕见，因为我们会采取预防措施与较佳的治疗来避免并发症。除此之外，紫质对光敏感的特性也已经被用在癌症治疗上面，也就是所谓的光动力疗法，利用被光活化的紫质去攻击癌细胞。

链的效率就愈高，也就愈能从电子中吸取能量。这整个系统最大的优点是不需要燃料(就是食物)，至少在产生能量的时候不需要(食物是用来产生新的有机分子)。

所以结论就是，简化型的光合作用在性质上有点像个拼装货。两种形式的光合作用都各在这个新的转换器(叶绿素)上外挂一些功能，把它变成不同的分子机器。其中一种机器会把一氧化碳转换成糖，另一台机器则会生产ATP。至于叶绿素本身呢，或许这种类似紫质的色素，从早期地球环境中自行诞生之后，天择就会自动把剩下的

部分补完。在这其中一点点结构上的小变异，都可能改变叶绿素吸收的波长，也会改变它的化学性质。这样的改变会影响到自发反应的效率，刚开始多半没什么用处。不过慢慢地会开始产生“贪婪守财奴式”的叶绿素，让飘浮不定的细菌可以制造ATP；或者产生“街头小混混型”的叶绿素，让固着在硫化氢与铁附近的细菌，可以制造糖。不过至此我们还是没有解决比较大的问题：这两套系统如何藉着蓝绿菌的Z型反应组合起来，然后开始拆解水分子这个终极燃料？

最简单的答案其实是：我们还不确定。有很多方法都可以用来寻找答案，不巧的是到目前为止都还没一个成功的。比如说，我们可以有系统地比对所有细菌体内光合作用基因的差异，来建立一套细菌的基因族谱，了解它们与共祖分家的时间。但可惜因为细菌的生活方式——它们的性生活，让这个族谱做不出来。细菌的性生活跟我们的不一样，我们的基因只遗传给下一代，因此可以很有秩序地建立出一套族谱。但是细菌却会任意挥霍散布自己的基因，完全弃遗传学家的努力于不顾。因此，细菌的基因族谱比较像一张网而不是一棵树，有些细菌的基因最终会出现在另一群毫不相干的细菌身上。

## 1

换句话说，我们并没有确切的遗传学证据，证明两套光系统是何时组合起来形成Z型反应。

但这也不是说我们就技穷了。科学假设最大的价值就在于，你可以在未知中让想像力飞驰，由新的角度切入跟用新的实验去验证，由它们来告诉你假设正确与否。这裡就有一个很好的点子，由伦敦大学玛莉皇后学院一位极富创意的生化学教授艾伦所提出。在我写过的三本书中所提到的人物裡，艾伦无疑是极为出众的一位，他每次都有突破性的见解。就像所有伟大的想法一样，这个想法也是单刀直入穿透层层复杂的现象直捣事物核心。虽然它不见得正确——毕竟科学上许多伟大的想法后来也被证明是错的。但就算如此，它还是可以告诉我们事情有可能如此发生，此外根据这些想法所假设的实验，可以指引科学家正确的方向。它既给我们洞察力也给我们灵感。

· 艾伦说，很多细菌都会随着环境变化而打开或关闭它们的基因，这在细菌身上十分正常。而环境中最大的改变莫过于原料的有无了。简而言之，如果环境中缺乏某种原料的话，细菌就不会浪费能源，去生产处理这原料所需的蛋白质。它会直接关闭生产线直到新的

讯号进来。因此艾伦假设一个会波动的环境，好比在浅海区形成的叠层石中，一倘会喷出硫化氢的热泉喷发口旁边。这裡的环境是不断变动的：随着潮汐，随着洋流，随着时间推移，随着热泉活动等等。在艾伦假设中最关键的部分，就是住在这裡的细菌要跟蓝绿菌一样，同时有两个光系统。但是不同于蓝绿菌的则是，这些细菌一次只能用一個系统。当有硫化氢的时候，细菌就启动光系统I，用一氧化碳来制造有机分子。它们利用这些新合成的材料来生长，来复制。但是当环境变动时，当叠层石附近缺乏原料了，细菌就转换到光系统n。此时它们放弃生产有机分子(也就是既不生长也不复制)，却仍可以利用太阳能来制造ATP，维持一己生活之需，同时静待更好的时机。每一个光系统都有各自的好处，也都如同上节申

所提到的，一小步一小步地发展出来。

•那如果热泉死了，或是水流改变导致环境变异延长，细菌怎么办？它们现在就必须长时间依赖光系统n所创造出的电子流循环生存。但是这有个潜在的问题，那就是电子流很有可能被环境中的电子堵住，尽管在缺乏电子的地方，这可能很慢才会发生。电子流有点像是小孩玩的传彩球游戏••电子传递链裡的分子或者带一颗电子，或者什么都没有，就像游戏中围成一圈的小孩，在音乐停止时或者手上有彩球，或者没有。但是假设现在有一个捣蛋的老师手上拿了一堆彩球，不停地把球一颗一颗传给小孩。到最后每个小孩手上都会有一颗球，再也没有人4以把球传给下一倘人，整个“游戏”就会在众人面面相觑的情况下停止。

光系统U也会遇到类似的问题。这倘问题会跟着太阳光一起出现，特别是在早期大气中还没有臭氧层时，紫外线更容易穿透到海水裡面。紫外线不只会噼碎水分子，也会把电子从溶在海裡面的金属或矿物质中噼出，首当其冲的金属就是锰跟铁。这样会造成跟传彩球游戏一样的问题，一点点额外的电子因此卡入细菌的电子流中。

现代的海洋中铁跟锰的浓度都不高，因为今日的海洋已经完全氧化。但是在古老的年代这两者含量却都非常丰富。以锰金属为例，今日它们大量以圆锥状的“锰结核”形式，广泛地分布在海床上。这是金属慢慢围绕着鲨鱼牙齿般的物体沉淀，生长了数百万年之后的成果，这种结核可是少数几种能在巨大水压下生长的东西呢。据估计现今广布在海床上含锰量极高的结核，总重可能有一兆吨，是个虽巨大但经济效益不高的矿藏。即使是经济价值比较高的锰矿，像巨大的南



非喀拉哈里锰矿场(这裡 又有一百三十五亿吨)，也是一 一十四亿年前从海裡面沉淀出来的。简言之就是过去海裡面曾经含有大

1

量的锰金属。

锰金属对细菌来说是很有价值的日用品，它可以当做抗氧化剂，保护细菌免受紫外线辐射的毁灭 力量。当光子撞击锰原子时，锰原子会被光氧化而丢出一个电子，这过程称做“中和”辐射。也可以说锰金属代替细菌“牺牲”， 否则的话细胞裡面更重要的成分如蛋白质与DNA，将会被辐射噉成碎 片。因此细菌会张开双臂欢迎锰金属住进来。•小过麻烦处在于，当锰原子丢出电子时，这个电子几乎 一定会立刻被那个“贪婪守财奴般”的光系统n叶绿素抓走。如此一来，电流循环就会慢慢被电子塞 住，像小孩子的游戏被彩球塞满一样。除非有办法可以流失掉多出的电子，否则光系统n注定会愈来愈没有效率。

细菌要如何从光系统n中释出多馀的电子？对此艾伦提出了 一个非常聪明的假设。他认为既然光 系统n被电子堵塞，而光系统I却因为缺少电子而在旁边怠工，那么细菌所要做的只是把那个禁止两 个系统同时启动的开关关掉，不管是从生理上改变，或者是藉由基因突变。接下来会发生什么事？电 子会从被氧化的锰原子进入光系统II。这个“守财奴式”叶绿素因为吸收了一些光线而把电子激发到 高能阶，\从此电子通过一连串传递链释放出能量，用来合成AT P。接着它们会走上一条岔路，不再 回去日渐堵塞的光系统n,反而被飢渴而寻找新电子的光系统I吸收。当这个“街头混混式”叶绿素 吸收f 一些光能后，电子会再度被激发而升到高能阶。最后它们一定会被传给一 一氧化碳，用来合成新 的有机物质。

这有没有听起来很熟悉？其实我只是重述了 一遍Z型反应而已。只要一个简单的小突变就可以把 两个光系统连在一起，让电子得以从锰原子经由Z型反应传给一 一氧化碳去合成糖。霎时间一切变得如

此明显，这简单的突变注定会导致之前那些极度复杂而迂迴难解的过程。这在逻辑I•无懈可击——所 有分子本来就已在使命不同的

系统中就定位。这样的环境压力十分合理而且可预期。从来没有这么小的突变可以造成整个世界巨大的改变！

这值得我再简述一下刚刚才浮现出来的巨幅全像。在盘古之初本来只有一个简单的光系统，很可能只会利用太阳能来获取硫化氢的电子，把它们推给一氧化碳去制造糖。不知何时，或许是在一个蓝绿菌祖先体内，光系统基因复制了自己，这两套光系统开始在不同的需求下产生分歧\*。光系统I继续执行它原本就在做的工作，而光系统II则渐渐走向专门利用太阳光产生电子流来制造ATP。这两个光系统依照环境需求，有时开有时关，但从来不会同时开启。随着时间慢慢过去，光系统II开始出毛病，源于循环电子流的性质，任何环境中多出来的电子都会卡住这循环。因为细菌会利用锰原子来保护自己不被紫外线辐射伤害，所以电子很有可能是从锰原子缓慢而持续地加入循环中。其中一个解决之道就是关掉转换系统，让两个光系统同时运作。从此电子就可以从锰原子通过两套光系统，传给一氧化碳。电子中间所通过的曲折路径，每一处小细节，都昭示了将来成为Z型反应的可能。

现在还差一小步就要完成含氧光合作用了。我们从锰金属而非水分子中获取电子，最后这个改变是怎么发生的？答案十分惊人，那就是什么都不必改变！

氧气释出蛋白复合体，可说是一个水分子胡桃钳，刚刚好可以箝住水分子，把电子一个个火出来。当电子都夹完了，那无用的废弃物“氧气”就飘入我们的世界。这个复合体是光系统II构造的一部分，不过却是很边缘的一部分，它面向外面，给人一种后来才镶上去的感觉。它的体积之小、结构

## 1

之简单让人惊讶，总共也就是只有四个锰原子跟一个钙原子的集团，以及由几个氧原子织成的栅栏连起来而已。 • • ■ |

从好几年前开始，那位活跃的地质化学家罗素(我们在第一跟第一章介绍过他)就主张过这个复合体的结构，像极了 一些在深海温泉喷发口的矿物质，比如说锰钡矿或是含钙水锰矿管道结晶。然而在一一〇〇六年以前，我们对这个锰原子集团的构造，都无法得到原子级解析度的了解，而罗素的主张也因此如旷野风声般被忽略。现在

我们知道纵然罗素的主张不全对，但是他概念的大方向绝对是正确的。这个原子集合的构造，如同美国劳伦斯柏克莱国立实验室的雅强达团队所解析出来的一般，确实跟罗素所主张的构造极为相似(见图3.4)。

最早的氧气释出复合体是否仅是一小团矿物，后来才被并入光系统u之中？我们无法确知。或许这些锰原子是在被紫外线氧化的过程中跟氧原子连在一起，最后导致细小的结晶就地生成\*\*。又或许这个矿物集团因为太靠近叶绿素或其他蛋白质，以至于结构被扭转f一点点，而使它的功能最适化。不过不管它的来源为何，都极可能是意外造成的。它的结构太像矿物而不像生命产物r。就像在

\*根据艾伦的看法，两个光系统是在一株蓝绿菌的祖先体内，因应不同的环境需求而分歧。其他人则认为两个光系统应该是在两株不同的细菌体内独自发展，最后才藉由某种基因融合作用合并在一起，形成基因嵌合体，也就是今日蓝绿菌的祖先。最近的研究结果比较支持艾伦的论点(研究结果显示，光系统是从蓝绿菌传给其他细菌，而不是反方向传回来)。不过现阶段遗传学的证据其实很模棱两可。不论谁对，两个光系统都要先独立运作才能结合。

图3.4古老的氧气释出蛋白复合体的矿物中心结构，由X射线结晶绕射法所解析出：带四个锰原子的核心（标示为A到D）被几个氧原子织在一起，旁边还有一个#5原子。

许多其他酵素核心也可以找到的金属集团一般，它们必定是好几十亿年前就能在温泉喷发口旁边找到的古董。这些被蛋白质所包覆的金属集团，是最珍贵的珠宝，就这样被蓝绿菌永远地保管了下来。

不管来源为何，这一小团锰原子，不只为第一个包住它们的细菌，更为整个行星的生命都创造了一个全新的世界。一旦形成，这个金属团块就开始分解水分子——四个氧化的锰原子结合其化学亲和力把电子抓出来，把氧气如废弃物般释出。因为锰原子会持续地被紫外线氧化，所以刚开始分解水分子的速度应该很慢。不过一旦与叶绿素结合，电子就开始流动。随着叶绿素渐渐适应这份工作，流动会愈来愈快。吸入水分子，拆开，电子流出，氧气释出。一开始一点点，慢慢地变成大量涌出，这一道创造生命的电子流就是所有繁荣生命的幕后功臣。我们要为了两件事好好感谢它，一件是为了它成为所有食物的终极来源，另一件是为了它带来氧气让我们可以燃烧食物。

它同时也是解决世界能源危机的关键。我们+需要两个光系统，因为我们不需要生产有机分子。我们只需要从水中释出两种材料——氢跟氧，让它们再度反应，就可以释出所有人类所需的能量，然后唯一会排出的废弃物就是水。换言之，有了这种小小的锰原子团，我们就能利用太阳能来分裂水分子，再让产物重新结合在一起生成水，这

1

就是氢经济。从此不再有污染，不再有化石燃料，不再有碳足迹，也不再有影响全人类的全球暖化，或许只有一点容易爆炸的麻烦。如果这一小团原子过去曾经彻底改变地球的面貌，那么了解它们的结构将会是改变今日世界的第一步。就在我写此书之时，全世界都有化学家在争相研究如何从实验室合成这个微小的锰核心，或是具有相同功能的东西。他们一定很快就会成功，而我们学习如何依赖阳光与水生活的日子，也就指日可待了。

\*\*根据巴伯的看法，今日的氧气释出蛋白复合体就是这样形成的。如果把复合体从光系统n中移走，再把这个“空的”光系统放入带有锰跟钙离子的溶液中，则只要一些闪光就可以重建这个复合体。每一道闪光都会氧化一个锰离子，一旦氧化之后离子就会就位。经过五至六道闪光之后，所有的锰离子跟钙离子都就定位了，整个复合体就重建完成。换言之，只要有适合的蛋白质，这个复合体是可以自我包装的。

\*

# 第四章 复杂的细胞——决定命运的相逢

## 第四章 复杂的细胞——命运的邂逅

“植物学家就是可以赋予相同的植物相似名称，不同的植物相异名称之人。如此，对众人来说，事物皆清楚明瞭。”这是伟大的瑞典分类学者林奈的评论，而他本人，正是一位植物学家。或许我们今日会为这么渺小有限的抱负感到惊讶，但是藉着将生命世界依据其物种而分类，林奈却为现代生物学奠定了基础。他必定对自己的成就十分自豪。>“上帝创造万物，林奈整理万物。”他总是如此说道。而他必定也会认为，今日科学家应该要继续使用他的分类系统，将所有生物分成界、门、纲、0、种才恰当。

这种将万物分类，从浑沌中理出秩序的欲望，让我们周围的世界开始有意义，同时也为好几门学

»

科打下根基。没有周期表的话化学将不知所云，没有世代纪元的话地质学也将无以为继。但是生物学跟它们有个巨大的差异，那就是只有在生物学裡，这些分类的研究仍然是主流学科中活跃的一支。那株“生命树”，也就是那幅标示所有生物彼此关系的图谱该如何绘制，至今仍是平常谦恭的科学家彼此火爆争执与敌视的源头。加拿大的分子生物学家杜立德，一位最彬彬有礼的科学家，有一篇文章的标题倒是很忠实地传达了这种情绪：“带一把斧头走向生命树。”

他们并不是在斤斤计较一些枝微末节，而是关注所有物种区别中最重要的部分。我们大部分人都

跟林奈一样，会直观地将世界分成动物、植物与矿物，毕竟这些确实就是我们肉眼可见之物。究竟是什么地方不同呢？动物由复杂的神经系统指挥，四处巡弋，以植物或其他动物为食。植物以一氧化碳与水为原料，利用太阳光为能源来制造自身所需之物；它们根着于定

点，也+需要大脑。至于矿物则 完全就是无生物，虽然矿物生长的现象曾误导了林奈——说来有点尴尬，林奈也把它们分类f。

生物学就以此为根基，分成动物学与植物学两大学门，彼此好几代以来从来不曾交集。即使在 发现了微生物之后也甚少动摇过这个基础。

“如同动物般的”变形虫，会四处游动，因此被归类到动物界，随后并获得原虫之名(protozoa，原虫或称原生动物，其实意思就是“最原始的动物”)，而有颜色的藻类与细菌则被加入植物界。林奈如果有知，必定会十分高兴看到他的分类系统仍被使用， 但一定也会十分惊讶地发现自己如何被外表所蒙蔽。今日我们发现动物与植物在分类上的差距其实并不大，然而在细菌与其他复杂生物之间却有t道极大的鸿沟。如何横跨这道鸿沟正是引起科学家彼此 间争执的原因：生命如何从原始的简单形式，走向复杂的动物与植物？同样的情况也会发生在宇宙他 处？或者我们是唯一的？

为了不让这些不确定性，被那些主张“或许可以用上帝来解释”的人所玩弄，我要说科学家其实 并不缺少好主意，问题在于证据，特别是如何去诠释这些证据，将它们与遥远的时间连结起来，因为 这段时间可能长达一 一十亿年，第一个复杂的细胞差不多出现在那时候。最大的一个问题是，为何复杂 的生命在我们行星的整个生命史中只出现过一次？毫无疑问所有的动物与植物都有关系，这代表我们 都拥有！：一个共祖。复杂的生命形态并没有不断地在不同的时间点从细菌演化出来——并不是说植物 从一株细菌演化出来，动物从另一株演化出来，而藻类与真菌则又从不同细菌演化出来。事实t细菌

只有过一次偶然的机会演变成复杂的细胞，然后这细胞的后裔接下去发展成所有的复杂生命王国••动物、植物、真菌与藻类。而这个最早的细胞，这个所有复杂生命的祖先，跟细菌长得非常不同。让我们在脑中想想这棵生命树，细菌宛如坐落在树的根部，而各种复杂有机体的家族则组成上面的枝叶。 那么树干的部分发生什么事了？虽然我们认为是单细胞生物比如说变形虫，是介于两者中间的位置，但 是事实上它们在很多方面的复杂程度，都跟动物与植物比较接近。它们的确位在比较低的分支上，但 是位置仍然高于树干。

细菌与其他所有生物间的鸿沟，其实是在于细胞组织结构上的问题。至少从形态学的角度来看， 也就是从细胞的大小、形状与内含物等方面来看，细菌都十分简单。它们最常见的形状就是扁平、球 状或是桿状。这些形状由一层围绕在外的细胞壁所支撑，至于裡面则没什么东

西，就算用电子显微镜来看也一样。细菌已经将可以支持独立生活的配备降至最低需求。它们有效率到了近乎残忍的地步，所有装备都适用于快速繁殖。大部分的细菌都尽可能地保留生存所需最少量的基因，而当环境压力变大时，它们会很习惯从其他细菌那裡捡拾额外的基因，来增加自己的基因库，一旦不需要了立刻就把它

它们丢弃。因为基因体很小，所以复制速度可以很快。有些细菌甚至每一一十分钟就可以复制一次，只要还有材料，它们指数成长的速度可是相当惊人。如果给予足够的资源(这当然是不可能的条件)，

一个重量只有一兆分之一克的细菌，会在不到两天的时间内长出一个重量等同地球的庞大族群。

现在来看看复杂的细胞，很高兴它们有个了不起的名字••真核细胞(eukaryote)。我希望它们有个稍微平易近人一点的名称，因为它们实在太重要了。这地球上几乎所有的东西都由真核细胞构成，所有我们谈论过的复杂生命形态都是。这个名字源于希腊文，“真”(euw意指“真实的”，

“核”(karyon)则是“细胞核”。因此真核细胞有一颗实在的细胞核，这让它们不同于细菌，也就是所谓的原核细胞(prokaryote)，因为原核细胞并没有核。就某方面来讲，原核生物的字首“原”(pr?)这个字，其实带有价值判断的味道，因为那等于宣称原核细胞早出现于真核细胞。虽然我认为这很有可能是真的，不过有少数科学家并不同意。不管细胞核是何时演化出来，它都是用来判断真核细胞最重要的一个特徵。然而如果我们不了解细胞核为何以及如何出现，还有为什么细菌从来就没有发展出细胞核，那就不可能解释它们的演化过程。▲

细胞核是细胞的“指挥中心”，裡面装满了DNA，也就是基因物质。除了核本身以外，真核细胞的细胞核还有许多方面都不同于细菌。真核细胞并不像细菌一样有一条环状的染色体。它们的染色体长相笔直，有好几条，而且经常成双。而基因本身的排列法也不一样，细菌的基因是连成一长串如同念珠般，真核细胞的基因则常常被切开分成好几个片段，中间塞满了许多段长长的非编码DNA序列：不知何故，我们这些真核细胞的基因总是这样“支离破碎”。最后，我们的基因并不像细菌的一样“裸露在外”，它们用让人讶异的方式与蛋白质缠

绕在一起，有点像现在包装礼品的塑胶绳一般，因此不容易受到损害。

而在细胞核之外，真核细胞跟原核细胞也像是来自完全不同的世界(见图4.1)。它们通常远大于细菌，平均来说体积是细菌的一万到十万倍。再者它们裡面塞满了东西，有叠成堆的膜状构造，有大量密封起来的囊泡，还有机动性极高的细胞骨骼，可以支持细胞的结构，也可以随时分解然后又在细

9

胞周围重新组装，让细胞可以改变形状跟移动。或许所有东西裡面最重要的就属胞器了。这些微小的器官在细胞中都各专司其职，就好像身体裡的肾脏或肝脏，也都各自有其任务。胞器中最重要的当属

133

## 第四章

### 复杂的细胞

绿毛 细胞膜 细胞壁 荚膜 细胞质

古上么守基氏

y 游离核糖体 & ^ ± 接膜 细胞括内 P^/y 竿贿中心粒的染色质

1 • T •••• Y

鞭毛

细胞膜粗糙内质网

内,网过氧化体

m4.1简单的原核细胞如细菌（左），与复杂的真核细胞（右）之间的差异。真核细胞内有许多“家私”，包含细胞核、胞器跟内膜系统。本图很明显地没有依照真实比例绘制，真核细胞的体积平均来说大于细菌一万至十万倍。



粒线体，又被称为细胞的“发电厂”，因为它会产生ATP形式的能量。一颗典型的真核细胞常带有数百个粒线体，不过有一些细胞带有多至十 万个。粒线体一度曾是独立生活的细菌，它被细胞捕获的影响将占本章极大的篇幅。

上面讲的都只是外表部分而已。真核细胞在行为上也一样引人注目，而且跟细菌大异其趣。大概可以说，除了少数的例外，几乎所有的真核细胞都有性生活：首先它们会产生精跟卵之类的生殖细胞，再重新结合成一个融合细胞，一半的基因来自父亲，一半的基因来自母亲(关于此点

下一章会讨论得详细一些)。所有的真核细胞在

i

分裂的时候，染色体会自我复制，之后成对排列■ 在纺锤体的微管上面，各自往细胞的两极移动，弯曲的样子像是欠身退场，整个过程宛若染色体在跳一支迷人的嘉禾土风舞。关于真核细胞怪异行为的清单还可以这样一直列下去，不过在这裡我只想提最后一个，那就是吞噬作用，也就是一

个细胞把其他细胞狼吞虎嚥到体内然后消化掉的能力。虽然有少数几种生物已经遗忘了这种能力，比如像真菌跟植物细胞，但是这个特徵似乎非常非常地古老。因此举例来说，虽然大部分的动物跟植物细胞并不会四处巡弋狼吞虎嚥，但是免疫细胞遇到细菌时，却会用跟变形虫一样的各式工具，把它们吃掉。

上述特点跟所有的真核细胞都有密切关系，不管是动物细胞、植物细胞或是变形虫。当然，这些细胞彼此之间还是有些许差异，然而这些差异一旦跟它们的共同点一比，就显得微不足道。比如说，大部分的植物细胞都有叶绿体这种可行光合作用的小胞器。叶绿体跟粒线体一样，很久以前曾经是独立生活的细菌(叶绿体过去曾经是蓝绿菌)，在偶然的机下被所有植物跟藻类的共祖完整地吞到肚子里。不知为何，这个共祖没有办法把蓝绿菌消化掉，结果反而从消化不良的病例变成只需要阳光、水与一氧化碳就可以完全自给自足的细胞。只是因为咬了一口，就引发了一连串的事件，最后终于导致静态的植物世界与动态的动物世界，完全分道扬镳。然而细看植物细胞，你会发现这只是与其他细胞成千上万个共同点中少数特例而已。我们还

可以再讲几个差异。植物跟真菌后来建造了外面的细胞壁，让整体结构强化；有些细胞还有液泡等胞器。然而所有这些真核细胞间的差异其实都无关紧要，

一旦跟细菌与真核细胞之间的天壤之别一比，就显得不足挂齿。

但是这个所谓的天壤之别说起来又十分作弄人，因为它亦真亦假。在所有我们考虑到的特徵中，真核细胞跟细菌之间其实还是有一些模糊地带。确实有一些非常巨大的细菌，也有很，多很小的真核细胞，它们的尺寸其实有重叠。细菌沿着细胞壁也有内部细胞骨骼，其组成纤维跟真核细胞的骨骼非常相似，而且有些时候甚至还有机动性。也有一些细菌有棒状(而非环状)的染色体；有一些有类似

细胞核的构造；有些内部有膜状构造。有些细菌没有细胞壁，或至少在生活史中某些阶段中没有，有些细菌可以组成结构十分复杂的菌落，对于那些细菌的拥护者来说，这非常有可能是多细胞生物的前身。甚至，有一两个例子指出，有的细菌体内含有另一隻更小的细菌。这现象真是让人费解，因为在现今已知的细菌中，没有一种可以藉由吞噬作用吃掉其他细胞。我个人认为，细菌曾经有一度尝试往真核细胞的方向发展，但是很快就停止了，因为某个不明的原因，它们无法继续试验去。

你当然可以很合理地认为，重叠跟连续其实是一样的事情，所以没有什么需要解释的。如果在 这条连续演化之路的一端是极度简单的细菌，另一端是极度复杂的真核细胞，那中间还会有断层可言吗？就某方面来说，是没错，但我认为这种看法颇有误导之嫌。确实这两条路有某种程度的重叠，但是这仍是两条分开的路：其中一条属于细菌，从、“极度简单”走到“有限复杂”为止就断了；而另一条路属于真核细胞，明显地长了许多，从“有限复杂”到“吓死人的复杂”。是的，这两条路有些重叠，但是细菌从来没有走到像真核细胞那么远，只有真核细胞真的走了很远很远。

历史非常清楚地显示了这种差异。在地球上出现生命的最初三十亿年中(从四十亿年到十亿年

4?

0

前)，细菌主宰一切。它们彻底改造了居住环境，但它们自己却甚少改变。细菌改变环境的幅度大到 让人咋舌，其程度连今日人类都难以望其项背。比如说，所有大气中的氧气都经由光合作用所产生，在早期可全是由蓝绿菌一手包办。大约在一 一十一 一亿年前发生的“大氧化事件”，让空气中与阳光普照 的海面都充满氧气，彻底且永久地改变了地球，但却甚少改变细菌自己。那次事件仅仅改变f细菌的 生态，也就是让好氧菌出头而已。就算一种细菌变得比另一种更适合生存，但它们还是彻头彻尾的细 菌。其他所有值得一书的歷史事件也是一样，比如细菌曾经让海底充满让人窒息的硫化氢长达一 一十亿

年之久，但它们本身还是细菌。又比如说细菌让大气中的甲烷氧化沉淀，全球温度降低，造成第一次 雪球地球事件，但是细菌还是细菌。在所有事件裡面改变最大的，或许是由真核细胞所组成的多细胞 生物所造成的，那大概发生在六亿多年前。真核细胞生物提供了细菌一些新的生活方式，比如让细菌 可以用传染疾病的方式生活。但尽管如此，细菌还是细菌。再也没有什么东西比细菌还要保守的了。

但从那时候开始，歷史由真核细胞来记录。这是史上第一次终于开始有了 一连串连续的事件，而 不再只是永无止尽的了无新意0’甚至有些时候事情发生得实在快得离谱。比如说寒武纪大爆发，就是一件典型的真核细胞事件。这是众人等待的一刻，也是地质学上重要的一刻，持续了大约几百万年。 史上第一次有大型动物结结实实地留下具体的化石纪录，而不再是试探性地露个脸，或只是虫子蠕行 的痕迹。各种奇形怪虫明目张胆公然亮相走秀，其中有些怪虫出现得如此之快，但却又转瞬消失。这 好像哪位发了失心疯的创造者，有一天忽然醒来，决定立即开始动工，着手弥补以往流失的时光。

学界称这种爆炸现象为“辐射”，就是一种独特形状的生物不知何故开始繁衍，短暂地进入一段 毫无羁绊的演化时光。各种新式生物会不断地以原型为圆心往各种方向演变，就好像脚踏车轮的轮福 一般。寒武纪大爆发当然是最为知名的一次事件，但是事实上还有很多其他的例子可以提，比如生物 登上陆地开始繁衍，开花植物的出现、草原的蔓延、哺乳动物的多样性发展等，族繁不及备载。每久 当环境中有机会的时候，依据遗传学本质，这似乎是一定会出现的现象，就好像每次大灭绝之后的復 甦时期。不论原因为何，这种壮观的辐射现象，可是百分之百由真核生物负责。每一，次都只有真核生 物旺盛繁衍，而细菌，自始至终都还是细菌。有时候似乎不得不承认，人类的智慧与

知觉这些我们极为重视，同时试图在宇宙其他角落寻找的生命特质，似乎不可能由细菌产生。至少在地球上，这些是

百分之百真核生物的特质。

这两者差异非常明显，尽管细菌拥有种种让我们真核生物汗颜的生化反应机制，但它们在外型上却完全局限在自身有限的潜力中。它们几乎不可能发展出我们四周随处可见的精采形态，好比是蜂鸟或木槿花之类的东西。而简单细菌过渡为复杂真核细胞，恐怕也是我们地球上最为重要的过渡了。

达尔文并不太喜欢演化断层。因为天择的基本概念是一系列渐进的变化，一点一点改良个体直到最后。这也就是说，理论上我们应该可以找到远多于现在所看到的中间过渡型态。达尔文在他的《物种起源》裡面处理了这个明显的问题，根据他的定义，所有今日所见“演化终点”的生物都会比过去任何过渡阶段的生物，要来得更能适应。根据天择，比较差劲的形态会输给较佳的竞争者。很显然的，可以用发育良好的翅膀顺利飞翔的小鸟，应该会比其他只能勉强用笨拙“残肢”的同类生物，要过得舒服。就好像透过相同的过程，新的电脑软体也会慢慢取代旧的版本。你还记得上次看到 windoi 286或386系统是什么时候吗(指微软在一九八八年出的Windows 2.1系统软体)? 这些系

统软体过去曾经都是了不起的产品，就好像原型翅膀比起其他同时代产物亦同(就像今日的飞鼠或是滑行的蛇也一样)。然而随着时间推移，旧的系统软体渐渐消失得无影无踪，彷彿在今日的软体(就说是Windows XP好了\*)出现之前是一大段空白。虽然我们都知道Windows系统随着时间在改进，

\*当你读此书之时，Windows XP对你来说或许已经跟Windows 286是差不多的东西了。这套系统一定会消失，会被更复杂的(但一样不稳定与易被病毒攻击)的系统取代。

但是如果只靠比对现在正在使用中的系统软体，恐怕很难证明这点，除非偶尔在仓库裡找到一些已经报废了的老古董电脑才有办法。对于生命也是如此，如果我们想证明渐进演化是存在的，那一定要细细检视化石纪录，要细细检视那段改变发生时期的纪录。

化石纪录当然还有很多漏洞，但是已知的中间型化石可是远多于那些宗教狂热者愿意承认的。当达尔文写书的那年代，人类跟人猿之间确实有一段“失落的环节”存在，那时候还没有找到带有中间型特徵的人科化石。但是半个世纪过去了，人类考古学家已经找到很多化石，每一个的特徵都正如我们所预测的，刚好落在演化该有的位置上，不管是脑容量或是步法。现在的资料不但不是不够，而且是让人窘困的丰富。我们不知道在这众多化石中到底哪一个(如果在其中的话)才是人类的直系祖先，而哪一些又是毫无理由凭空消失？因为我们尚未找到答案，所以还一直听到有人大声宣称失落的环节从来没有被找到过。这才真是严重违背真理与事实。

不过身为一个生物化学家，对我来说，化石虽漂亮却容易让人迷失。因为形成化石的过程罕见而充满不确定性，同时无可避免地不利于那些柔软组织生物如水母，以及生活在旱地的动物与植物。理论上，化石不可能完整保存过去的纪录。如果它们真的保存了所有的纪录，我们还是半信半疑。很偶尔的机会裡，化石真的保存了历史完整的纪录，那科学家会高兴得像是挖到宝一样，这可是需要一连串多如繁星的事件奇蹟似的彼此配合才有办法。但是再高兴，化石证据也只是用来验证天择的证据之一而已。而其他重要的证据其实一直存在我们之中，在这个遗传学的时代，它们就存在基因序列裡。

## I

基因序列保存了比化石更多关于天择方面的证据。随便挑一段基因来看，这序列是一长串的字，它们代表着构成蛋白质的氨基酸序列。一个蛋白质通常都由好几百个氨基酸所组成，其中每一

个氨基酸都由DNA所形成的三联密码所转译(请见第一章)。我们前面说过，真核细胞的基因裡，经常夹杂着大段大段的非转译DNA序列，把可转译的序列切割成许多小片段。两者通通加在一起的话，一个基因序列会有好几千个字母长。生物都有好几万个基因，每个基因都用这种方法组成。整体来说，基因体可以看成是一长条写满了亿万个字母的缎带，而这些字母的顺序，可以告诉我们缎带主人数不尽的演化故事。

从细菌到人类，都可以找到某些相同的基因转译出相同的蛋白质，做着相同的工作。在演化的漫长历史中，基因序列如果发生有害的突变，就会被天择剔除。这样会造成一种结果，就是让同样基因的相同

位置上，尽量保存着相同的字母。从实用的观点来看，这让我们可以辨识出不同生物体内相关的基因，尽管这些生物可能从不知道多久以前就已经分家了。不过根据经验法则，一个基因的数千个字母里面往往只有一小部分是真正的关键，其他的部分则因为影响较小，可以容许多或少的改变而不至于被消灭，随时间过去这些突变也会累积下来。时间愈久累积愈多，两个基因序列间的差异就愈大。刚从同一个共祖分家出来的两个物种，比如说黑猩猩跟人类，就有非常多的基因序列一模一样。而共祖比较久远的物种，比如说黄水仙跟人类的就相对较少。这原则其实跟语言的变迁很像，语言也会随着时间与人类迁移而改变，慢慢地与共祖失去相似性，但是在某些地方还是会不经意地流露出彼此曾有的关联。

基因树基本上就是根据不同物种基因序列之间的差异来绘制的。虽然说基因突变的累积上有一定程度的随机性，不过如果跟基因中数千个字母的统计机率相关性一比，这种随机性就会被平均掉。单单比对一个基因，我们就可以建立起所有真核生物的家谱，而且它的准确度会是以前的化石猎人一

## 第四章

### 复杂的细胞

140

### 第一颗真核细胞

图4.2 一棵典型的生命树，用来显示所有真核生物与原始共祖之间的差异与距离，这个共祖很可能是活在二十亿年前的真核单细胞生物。愈长的树枝代表着愈长的演化距离，也就是说两者之间的基因序列差异愈大。

辈子都不敢想像的。如果你对这个家谱有任何怀疑，那只要再找第1一个基因重复一次，看看结果是否相同就行。所有真核生物共有的基因，没有数千也有数百个，所以科学家可以一再重复同样的比对，一次又一次把新算出来的家谱重叠在旧的上面。借助现代电脑的威力，最后我们可以画出一棵“一致的”家谱，显示出所有真核生物之间最可能的亲戚关系。这个方法跟研究化石断层有很大的差异：它可以清楚地告诉我们，人类到底跟植物、真菌、藻类等生物

有多少差异（见图420。达尔文对于基因当然是 一无所知，但是今天却是靠着基因的 构造，才能够弭平达尔文世界观中各种讨人厌的鸿沟◇

不过这个方法虽然好，却也不是

## 141第四章

### 复杂的细胞

万无一失。麻烦主要来自用统计学去度量久远时光所会出现的误差问题。简单来说因为DNA只有四个字母，而突变•（至少此处对我们来说有用的那种突变）就是把原来的字母换成另一个字母。如果每个字母都只突变一次，就没问题。但不巧的是在漫长的时光中，每个字母都会突变很多次。既然每次 突变就像抽奖一样，我们其实并不知道这个字母是被换了五次还是十次。如果基因中一个字母跟共祖 1样，我们其实不会知道这个字母是从来就没突变过，还是已经突变了很多次，而每次都有四分之一 的机会换回原来的字母。因为这种比对分析法的基础就是统计上的机率，所以到了某个时间点我们将 无法分辨出任何差异。更不巧的是如同所有的坏运气，这个即将溺毙我们的统计不确定时间点，差不多就是真核细胞出现的时刻。在原核细胞过渡到真核细胞的关键时刻，却这样被一波波基因的不确定 浪潮所淹没。唯一的解决之道，就是要用更细緻时统计筛子，来慎选比对用的基因。

### 鲁

真核细胞体内的基因可以大致分为两大类：一类跟细菌的一样，另一类则归真核细胞所独有， 也就是在细菌世界中尚未发现可以与之比拟的基因\*。这些独特的基因我们称为“真核细胞识别基因”，而它们的来源则是引起今日生物学家激烈争执的引爆点。有些人认为这些基因证明了真核生物 域的歷史跟细菌一样古老到令人刮目相看。他们主张真核细胞之所以有这么多独特的基因，一定是因

\*这并不是说细菌裡面就没有同等的基因了。举例来说，组成细菌细胞骨骼的蛋白质很明显地跟真核细胞的有关，因为它们的物理结构是如此相似，以至于可以在空间上重叠。但是尽管如此，它们的基因 却早就变异到毫无相似性的地步。如果只考虑基因序列的话，那细胞骨骼算是真核细胞所独有。

为它们早在盘古开天闢地以来就跟细菌分家了。但是假设它们分歧的速率不变(也就是说如果突变像一座分子时钟一样滴答滴答地以稳定的速率发生的话)，那么根据今日这些基因差异的幅度来看，我们该相信真核细胞已经出现超过了五十亿年，也就是在地球出现前五亿年就已经出现了。套用英国擅长揭丑的讽刺杂志《秘密之眼》所说的挖苦名言：其中必定有什么误会吧。

其他人则认为，既然我们不可能知道在遥远的过去，基因演化有多快，也没理由相信基因分歧的速率会像时钟般稳定进行，那真核细胞识别基因，其实无法告诉我们太多关于真核细胞的演化来源，而今天我们确实也知道某些基因演化的速度快过其他基因。用分子时钟去测量遥远的过去所得到的如此模糊的结果，指出了两种可能：或者生命是从外太空播种到地球上(但对我来说这不过是个藉口而已)，不然就是这个分子时钟坏了。可是为什么这个时钟会错得如此离谱呢？因为事实上基因演化的速率受很多因素影响，特别是跟不同生物本身有关。好比之前我们讲过，细菌本身是非常保守的，它们永远都是细菌，但是真核细胞则倾向发生剧烈的改变，会造成如寒武纪大爆发等事件。不过从基因的观点来看，大概没有什么事件会比形成真核细胞本身要更剧烈了，我们很有理由相信真核细胞在那段早期发展的日子裡，基因改变的速度必定非常惊人。如果真如大部分学者所想，真核细胞出现于细菌之后，那它们的基因应该与细菌差异甚大，因为它们一度演变得非常快速，不断地突变、结合、复制然后再突变。

既然如此，真核细胞识别基因因为发展得太快，快到把它们的源头淹没在遥远的时间之雾裡，已经无法再告诉我们什么。那么另外一类基因呢？那些跟细菌共有的基因呢？这些基因立刻就显得有用多了，因为我们可以开始来比对它们的相似性。真核细胞跟细菌所共有的基因所负责的，往往都是细

胞核心程序，比如说核心代谢反应(产生能量的方式，或用来制造构成细胞的基本材料，如胺基酸跟脂质等)，或者是核心讯息处理(像是读取DNA序列然后转录成有用蛋白质的方式)。这些核心程序演化的速度往往比较缓慢，因为太多东西依赖它们而活了。改变任何一点点制造蛋白质的程序就会改变所有的蛋白质，而不只是其中一两个。同样的，稍微改变一点产生能量的方式，就可能干扰整个细胞的运作。因为任意更改核心程式比较容易受到天择的惩罚，所以这些基因演变缓慢，可以让我们有机会细细检视演化的痕迹。利用这类基因所建立出



来的生命树，理论上来说应该可以显示出真核细胞与细菌之间的关联。它们应该可以指出真核细胞来自哪些细菌，搞不好还可以告诉我们为什么。

美国的微生物学家渥易斯首度在一九七〇年代末完成这种生命树。渥易斯选择了一个负责细胞核心讯息处理的基因，讲得详细一点，他选择的基因属于核糖体这个胞器的一部分，而核糖体正是帮细胞合成蛋白质的小机器。因为某种技术上的原因，渥易斯并没有直接比对这个基因，他使用由这个基因所转录出来的RNA序列(就叫做核糖体RNA, rRNA)，这段序列一旦被转录出来就会马上嵌进核糖体裡。(rRNA本身其实不负责转译出蛋白质，它本身就有酵素的功能，如第二章所言，而它的酵素功能对细胞来说至关重要。rRNA属于核糖体胞器的一部分，在细胞裡含量比rRNA的基因多很多。)渥易斯从许多细菌跟不同细胞中把这些rRNA分离出来，判读它们的序列，然后互相比对去建立生命树。他所发现的结果非常惊人，并且严重地挑战传统学界对于生命该如何分类的看法。

渥易斯发现，我们地球上的所有生命可以大致分为三大类，或者称为三域(见图4.3)。如大家所预期的，第一大类就是细菌(属于细菌域)，而第一一大类是真核细胞(真核生物域)。但是剩下的第

## 第四章

### 复杂的细胞

144

### 细菌域

### 古菌域

### 真核生物域

### 螺旋体

### 变形菌 蓝绿菌 浮霉菌

### 噬胞菌属

热孢菌属

绿丝状菌 革兰氏

mrtm | 田柏相苗画

甲烷球菌属，

速生热球菌， 热变形菌属

内变形虫属黏菌动物

嗜高温菌属

滴虫

微孢子虫 双滴虫

三大类，如今称为古细菌的(属于古菌域)，却毫无登上世界舞台的理由。虽然人类发现少量的古细菌已将近一个世纪，不过直到渥易斯提出他的生命树模型之前，古细菌一直被认为只是属于细菌的一个小分枝而已。但在渥易斯看来，这些古细菌变得跟真核细胞一样重要，尽管在外形上它们看起来实在就跟细菌一模一样：它们体积极小，通常都有细胞壁围绕在外，缺乏细胞核，细胞质里面也一样乏善可陈；同时古细菌从来就不会聚集成结构复杂的菌落，你绝不可能把它们跟多细胞生物搞混、。对很多人来说，抬高古细菌的身价，等同于藐视这不可思议的生命世界，等于把植物、动物、真菌、藻类跟原虫等各式各样的生物挤到无足轻重的角落去，而让原核生物占据生命树的大部分位置，如此重组世界未免太过鲁莽。渥易斯等于要我们相信，动物跟植物之间的种种明显的差异，相较于细菌与古细菌中间那道看不见的鸿沟，其实轻如鸿毛。这主张可激怒了当时许多举足轻重的生物学大师，像是麦

图4.3 由rRNA为基础所绘制的生命树。渥易斯根据它将生命分成三大域：细菌域、古菌域与真核细胞（真核生物域）。

尔跟马古利斯等人。随后几年交锋激烈的程度，让后来著名期刊《科学》为文称赞渥易斯是“微生物界的疤面革命先锋”。：

如今在风暴过去之后，大部分的科学家都渐渐接受了渥易斯的生命树，或者至少认可了古细菌的重要性。从生化的角度来看，不管在哪方面古细菌确实都跟细菌大异其趣。首先组成它们两者细胞膜的脂质成分不仅不同，而且是由两套不同的酵素系统所制造。古细菌的细胞壁成分跟细菌完全不一样，体内生化代谢过程也相似甚少。另外我们在第1一章曾说过，这两种细菌控制DNA复制的基因也没有太大的关联。如今全基因组分析技术已如家常便饭，因此我们知道古细菌只有不到三分之一的基因跟细菌一样，剩下的都非常独特。总结来说，渥易斯很意外地用RNA所建立的基因树，凸显了古细菌与细菌之间一系列的生化差异。尽管这些差异从外表来看是如此低调而不引人注目，但所有证据加起来都支持渥易斯大胆的重分类主张。

渥易斯的生命树所揭露出第一个意料之外的发现，则是真核生物与古细菌之间的密切关联：它们两者有相同的祖先，然后都跟细菌的关系较远(见图)。换句话说，古细菌与真核细胞本来有一个共祖，很早以前就跟细菌分家，之后才分开各自去形成今天的古细菌与真核细胞。而生化上的证据，至少在几个十分重要的地方，都支持渥易斯的这项结论。特别是古细菌与真核细胞的核心讯息处理方式，有许多雷同之处。两者的DNA都缠绕在相似的蛋白质(组织蛋白)上面；基因复制与读取的方式也很相近，而制造蛋白质的整套机制也无分轩轻。这一切一切的细节，都跟细菌十分不同，所以从某些方面来看，古细菌填补了一些失落的环节，它们横跨了真核细胞与细菌之间的那道鸿沟。基本上，古细菌在外表跟行为上维持跟细菌一样，不过在处理蛋白质与DNA的方式上，已经开始有一

些真核生物的特色了。■然而渥易斯的生命树有个问题，它是依照单一基因所绘制，无法藉着与其他的基因树重叠来达到统计上的效力。只有在完全相信一个基因可以确实反映真核细胞的遗传与起源的情况下，我们才能只用单一基因来绘制生命树。而要验证这点唯一的办法，就是去比对其他演化速度一样缓慢的基因，看看它们是不是也显示出相同的生命树分枝结构。但是当我们这么做了之后，结果却十分让人困惑。如果我们只使用三者所共有的基因(也就是在细菌，古细菌跟真核生物三域裡都可以找到的基因)，那么所建立的生命树很清楚地显示细菌与古细菌的关系，但是真核细胞却不行，真核细胞混杂的程度让人完全摸不清。我们细胞中有些基因似乎来自古细菌，其他的却又似乎来自细菌。最近一个大规模的分析，找了一百六十五种不同种的生物，结合了五千七百个基因去做分析比对，结果绘制出

了一株“超级生命树”。然而研究愈多基因，科学家愈发现，真核细胞并非遵循传统达尔文式演化，反而比较像是透过某种庞大的基因融合而演化。从遗传学的观点来看，第一个真核细胞应该是个“嵌合体”，也就是半个真细菌，半个古细菌。

根据达尔文的观点，生命是经由慢慢累积一连串的变异，渐渐变得多元，而每一分枝也因此与它们共同祖先渐渐分道扬镳。这过程最终的结果就是形成一株繁茂的生命树。鑑此，生命树无疑地也最适合用来描绘我们肉眼可见众多生物的演化过程，特别是大部分大型的真核生物。然而反过来看，生命树也很明显地不是用来描绘微生物演化最好的方式，不管是古细菌、真细菌或是真核细胞。

有两个过程特别会干扰达尔文式的基因树，那就是“水平基因转移”与“全基因组融合”。对于

微生物种系发生学者来说，在试图建立细菌与古细菌之间的亲缘关系时，水平基因转移发生之频繁让人沮丧。这个复杂术语的意思，简单来说就是基因被传来传去，像钞票一样由一隻细菌传给另一隻。这样会造成一种结果，那就是一隻细菌传给后代的基因体，有可能与它亲代的一样，但也有可能不一样。有些基因倾向“垂直”遗传，一代传给一代，像是渥易斯所使用的rRNA，但是也有很多基因会被大家换来换去，而且常会发生在毫无关联的微生物间\*。缘此，最后被描绘出来的图像往往会介于树状与网状之间，根据某些核心基因(如rRNA)可以画出树状图，但是用其他的基因则会画出网状图。有没有任何一群核心基因，从来就没有被水平基因转移传来传去过？这个问题一直让众人争执不休。如果没有这样一群基因，那么想追溯真核细胞的祖先回到某几群特定原核细胞的想法，无异缘木求鱼。这样一群基因只有在一直透过直系传递，而不会被随机传来传去的情况下，才有可能被当成历史身分标记。但是反过来说，如果只有一小群核心基因从来没有被传来传去，可是所有其他基因都有，那这小群基因又怎么能代表身分呢？如果大肠菌有百分之九十九的基因都被随机置换掉，那它

\*渥易斯坚持由rRNA所建立的生命树，才最具权威性，因为核糖体小次单元的基因(译注：核糖体是由大小两个次单元组合而成)，不止演化缓慢，更完全没有经过水平基因转移。这个基因只透过垂直传递，也就是说只由亲代传给子代。然而这不全对，因为科学家还是有发现某些细菌的rRNA基因会透过水平基因转移，好比说像淋病双球菌。这种现象在演化过程中有多频繁？那又是另一个问题了。要知道答案，

也唯有利用其他更精确而“一致不变”的基因来绘制别株生命树来比较。

## 第四章

### 复杂的细胞

148

#### 真核细胞

图4.4这就是生命之环，最早的生命共祖在底部，然后分开形成代表细菌的左边，与代表古细菌的右边，最后两枝再合而为一形成上方的真核细胞嵌合体。

还是大肠菌吗\*？

. 基因体融合也带来了类似的问题，这裡会有的是，它让达尔文式的生命树 走回头路，不但不发散，反而开始收敛。这样一来问题就变成到底哪两位(或更多)父母的基因才代表演化路径？如果我们只追踪rRNA的话，那确实会得到一株达尔文式的生命树，然而如果考量更多的基因，或把整个基因体都算进去，那会得到一个环状树，它的分支一开始发散出去，但是后来则会收敛最后合并在一起(见图4.4)。

真核细胞是一个嵌合体，这点毫无疑问。现在的问题是，典型的达尔文式演化有多重要？剧烈的基因融合又有多重要？或者换个方式来说，真核细胞的所有特质裡，有多少是从母细胞一点一点经由演化而来的？又有多少是只有在基因融合发生

之后才得到的？过去几十年来，科学家提出各式各样关于真核细胞起源的理论，范围从充满想像力(如果你不想称之为捏造的话)到利用生化证据细细检视的都有，但至今无一被证实。这所有的理论都可以归为两大类，一类强调达尔文式的渐渐分散演化，另一类强调剧烈的基因融合。事实上这两大理论恰好反映了生物学早期两派激烈的争执，一派强调演化是经由一连串渐进式的改变而来，也就是渐变论；另一派强调一段长期而稳定的静止或平衡，被突如其来的巨变所中断

因而造成演化，也就是断续平衡说。以前有人曾经揶揄这两派演化论：奴才演化论对上笨蛋演化论\*\*。

而在真核细胞的起源上，诺贝尔奖得主德杜武称这两派为“原始吞噬细胞”假说与“命运的邂逅”假说。原始吞噬细胞假说在概念上非常达尔文，由牛津大学的卡瓦里尔史密斯与德杜武本人所支

\*这是关于身分认同老掉牙哲学问题的分子版：如果我们全身上下所有的部分都被换掉，只保留一小部分负责记忆的大脑，那还能保有对“自我”的认同吗？又如果我们的记忆被移植到别人身上，那

•I

0

他们会自认为是“我”吗？细胞就像一个人，也是由许多部分组成的整体。

\*\*在演化上当然两者都会发生，而且它们也并不互斥。其实这个问题可以简化成，你用世代交替的眼光还是用亘久的地质时间来测量改变的速度。大部分的突变都是有害的，所以会被天择剔除，因此只剩大同小异的东西会被留下来，除非环境发生变化(比如说，大灭绝)才会改变现况。从地质时间的眼光来看，这些改变可以非常快速，但是在基因层级上调节它们的过程却是一模一样，而且从世代交替的角度来看，一代一代的变化仍然十分缓慢。其实灾难比较重要还是渐进的改变比较重要，有很大一部分端视研究者的性格——看他是不是个激进革命者。

持。这个假说的基本原则就是，真核细胞的祖先会慢慢累积各种现代真核细胞的特质，这些特质包括了细胞核、性行为、细胞骨骼，以及最重要的一项，就是吞噬能力。这能力让细胞可以四处漫游，改变形状吞噬其他细胞然后在体内慢慢消化。原始吞噬细胞跟现代真核细胞唯一不同的，就是它缺少粒线体这个利用氧气来产生能源的小器官。我们假设原始吞噬细胞依赖发酵作用产生的能量来生存，当然发酵作用的效率很差。

但对于一颗吞噬细胞来说，吞掉粒线体的祖先也不过就是日常工作的一部分而已。+不是吗？难道还有更简单的办法让一个细胞进入另一

•个细胞裡面？这个过程一定会为原始吞噬细胞带来庞大的利益，因为可以彻底改变它产生能源的方式，但是呢，这过程对吞噬细胞的外表却没有太大的影响。在吞掉粒线体以前，它已经是吞噬细胞，在吞掉之后还是，只不过变得拥有比较多能源。不过许多基因会从这个被奴役的粒线体传到宿主细胞的细胞核裡，然后跟宿主的基因融合在一起，这是造成现代真核细胞的基因体看起来像嵌合体的原因。粒线体的基因在本质上是细菌的，所以支持原始吞噬细胞假说的人，并不反对现代真核细胞其实是嵌合体这件事，但是他们坚持曾有一个非嵌合的吞噬细胞，一个虽原始却是原生的真核细胞做为宿主。

时光拉回一九八〇年代，那时候卡瓦里尔史密斯十分强调有上千种看起来十分原始的单细胞真核生物，它们都没有粒线体。他认为，这裡面或许有少数几种，从远古时代真核细胞诞生之初就存在直到今日，是那些从来就没有过粒线体的原始吞噬细胞的直系后裔。果如此，这些细胞的基因应该毫无嵌合现象，因为它们只会遵循纯达尔文式过程来演化。但是一一十几年过去了，研究结果显示，这些真核细胞全部都是嵌合体。看起来这些细胞全部都曾有过粒线体，其中有一些因故遗失了，或者把它

变成其他东西。所有已知的真核细胞若不是还留着粒线体至今，就是过去曾一度拥有它们。如果以前曾经真有缺少粒线体的原始吞噬细胞，那它们很不幸没有留下任何直系子嗣。这并不是说它不曾存在过，只是说它的存在目前纯属推测。

第一类理论全都可以归入“命运的邂逅”大纛下。这些理论都假设两种或多种原核细胞间有某种程度的关联，最终演变成一个彼此紧密连结的细胞群落——一个嵌合体。但如果一个宿主细胞本身不是吞噬细胞，而是带有细胞壁的古细菌，那最大的问题就是，到底其他细胞是如何进去的？这一派的支持者，特别是马古利斯跟马丁（我们在第一章介绍过他），都提出很多种可能。比如马古利斯就指出，某些掠食性细菌可以强迫在其他细菌身上打洞穿入（这是确有实例的）。而马丁则主张另一种细胞间互惠代谢式的生活型态，他说，也就是像伙伴们之间交换代谢材料\*。然而在这个例子中很难想像，没有吞噬作用的话一个细胞如何能够进入另外一个细胞体内？马丁提出了两个例子，指出这确实可以在细菌之间发生（见图4.5）。

命运的邂逅假说基本上是非达尔文式的，因为它并非藉由累积一连串的小变异来演化，而主张相

\*生物学家马丁与缪勒一起提出了一个“氢气假说”来解释这种关系。他们认为可能是一只依赖氢气与二氧化碳而生存的古细菌，与另一只视情况所需而可以用呼吸代谢氧气，或藉由发酵作用产生氢气与二氧化碳的细菌，两者间建立某种关系。根据他们的假设，这隻多才多艺的细菌可以利用古细菌代谢出来的甲烷废料。关于这个理论，我不拟在这裡多做讨论，因为在我的另一本书《力量、性、自杀》裡已经花了些篇幅阐述。在本章随后几页中所提到的想法，在那本书中也都有详述。

## 第四章

### 复杂的细胞

152

图4.5 生活在其他细菌体内的细菌。许多 r-变形菌（浅灰色）生活在几隻变形菌（深灰色）体内，然后全部都在同一个真核细胞体内，图中央偏下处为真核细胞带有斑点的细胞核。

对剧烈的结合产生新个体。最关键的部分是，它假设所有真核生物具有的特质，都只出现在运的邂逅之后。这些互相合作的细菌本身是百分之百的原核生物，没有吞噬作用，没有性生活，没有机动性的细胞骨骼，没有细胞核之类的东西。这些特质只有在它们的结合稳固了之后才会出现。这暗示着是这个结合本身有某些特别之处，可以让结构保守、从不改变的原核细胞，转型成为完全相反的高速拼装车，变成不断变化的真核细胞。’但是我们怎么有办法区别这几种可能性？之前我们已经提过，靠真核细胞识别基因是办不到的。我们无法得知这些特质是四十亿年前还是一一十亿年前演化出来？是在细胞有了粒线体之前还是之后演化出来？即使从原核生物那半边来的缓慢演化基因显然也不可靠，这要看我们选哪一个基因。如果我们採用渥易斯的r R N A生命树，那资料就可以适用于原

始吞噬细胞假说。因为在渥易斯的生命树模型裡，真核细胞与古细菌是“姐妹群”，有一个共同的祖先，它们来自“同样的父母”。这也就是说，真核细胞并不是从古细菌演化来的，而是平辈关系。在这个模型裡共祖几乎可以确定是个原核细胞（否则的话就是说所有的古细菌后来都遗失了它们的细胞核）。但除此之外，其他就没有什么事情可



以肯定了。真核细胞这分枝或许在吞入粒线体之前就已经 变成原始吞噬细胞了，然而关于这个推测完全没有基因上的证据支持。

反过来说，如果我们选择更多的基因来绘制一株较复杂的生命树，那真核细胞跟古细菌之间的 平辈关系就不存在了，看起来反而比较像是真核细胞来自古细菌。确实来自哪一株尚未可知，但现今 最大规模的研究结果显示——就是我前面提过，用了五千七百个基因去绘出超级生命树的研究——最早的宿主细胞确实是古细菌，或许跟现代海底热泉附近的古细菌有密切关联。这些不同可是有天差 地别。如果最早的宿主细胞确实是古细菌的话(也就是原核细胞，没有细胞核、性生活、活动细胞骨 骼、吞噬作用等等)，那它一定不会是原始吞噬细胞。果如此，那命运邂逅假说就一定是对的：真核 细胞来自于原核细胞形成的联盟。原始吞噬细胞从来就不存在，找不到它存在的证据现在反过来就是 它不曾存在的证明。 •

然而目前为止这也不像是最后的答案。事实上这一切都端看我们用来分析的菌种跟所选择的基 因，以及筛选的条件为何。每次这些参数一改变，生命树的长相与分枝模式就会跟着改变，陷在统计 学前提、原核细胞间平行基因转移或是其他未知的因素之间打转。到底这情况会因为有更多资料而好 转，或者其实根本就不是遗传学所能回答的(遗传学有如生物学界的不确定原理，愈接近事实就愈模 糊)，大家都还在猜。但是如果遗传学真的没有办法解决问题，难道我们要永无止境地陷在这种对立

科学家互相攻讦的泥沼中吗？一定有别的出路。

所有的真核细胞若不是还保留着粒线体，不然就是曾经一度拥有粒线体。很有趣的是，所有的 粒线体至今都仍扮演着粒线体的角色，也就是说在功能上利用氧气来产生能晕，同时保有一小部分基 因，这一小撮基因是它们曾经属于独立生活细菌的前世记忆。我认为这一小撮基因其实正藏着真核细

霏

胞最深的秘密。

真核细胞在过去一 一十亿年间不断分歧，。在这段时间内它们都各自遗失了粒线体基因。总计来说大 约有百分之九十六到九十九•九的粒

线粒体基因不见了，或许其中大部分都被转移到细胞核裡，不过倒 没有任何一个粒线体，可以完全丢掉所有的基因而不同时失去利用氧气的 能力。这现象可不是随机产 生。把所有的基因转移到细胞核裡，其实 非常合理又井然有序，所以当百分之九十九·九的基因在细 胞核裡都 有备份的时候，又何必在每个细胞中各处，同时存放数百个一模一样的 基因？而且保有全部 基因的意义也代表着，要同时在每倘粒线体裡 面，都存放读取基因以及把基因转换成有功能蛋白质的 整套机器。这种挥霍的行为应该会惹火会计师，而天择应该可以算是会计师的始祖 守护神。

就更深一层的意义来说，粒线体其实也不是存放基因的好地方。它经常 被暱称为细胞的发电厂， 事实上这小名还真恰到好处。粒线体会在 膜的两侧产生电位差，透过这个厚约仅百万分之几毫米的薄 膜作用， 生成的电压几乎跟闪电一样大，这可是家用电路的好几千倍呢。在这个 地方存放基因，有如 把大英图书馆最最珍贵的书籍放在一座瘪脚的 电厂裡。这个缺点并不只是理论上，事实上粒线体基因 突变的速度确实 要比细胞核裡的快多了。像用酵母菌这种精巧的实验模型可证明， 粒线体基因突变率

快了差不多一万倍。撇开这些细节不管，最重要的是两者(细胞核跟粒 线体)的基因运作一定要配合 得天衣无缝。真核细胞所需要的高电力 能量来自于两者基因转译出来的蛋白质。如果它们不能互相配 口， 那后果将是死亡：不只是细胞死亡，更是个体死亡，所以这两者一定 要顺利合作一起产生能量。 既然合作失败会导致死亡，偏偏粒线体基 因突变的速率又比细胞核裡的快一万倍，让密切合作几乎变 成不可能的 任务。这一点绝对是真核细胞最最罕见的特质。如果把这个现象当 作仅是一种怪癖而忽略 它，就好像教科书裡都这样写，那等于对地球 上的圣母峰视而不见。如果剔除所有的粒线体基因对情 况有所帮助的 话，那天择毫无疑问一定会这样筛选，或至少会产生一个物种。这些 基因被保存下来一 定有它们的理由。

那到底为什么粒线体要把部分基因留下来呢？根据艾伦的想法(在第三 章讨论光合作用时，我们 介绍过这位充满想像力的科学家)，答案就 是为了控制呼吸作用这么简单。不会有其他更重要的原因 了。呼吸对 每个人来说都有不同的意义。对一般人来说，呼吸不过就是吸气吐 气。然而对于生物学家

来说，吮吸代表着细微到细胞等级的吸气吐气，代表了一系列细緻的生化反应，让食物跟氧气反应去

0

产生强如闪电的内在高电压。我想不出来还有哪一种天择压力会比保有吮吸更迫切，从分子的角度来看，在细胞裡面也是一样的情形。像氰化物这种东西可以阻断细胞的吮吸作用，让细胞停止工作，速度比套塑胶袋在头上快多了。不过就算在正常工作的情况下，细胞也要像为乐器“旋钮调音”一样，依照细胞的能量需求来微调吮吸作用。艾伦想法中关键的一点就是，用这种方式供应所需能量，细胞需要毫不间断的回馈讯息，而这只能藉由调节区域性的基因表现才有办法。就好像战术上把军队洒出去之后，就不应该再由中央政府来遥控指挥。同理，细胞核也不适合去指挥细胞中数百个粒线体该工

作快点或慢点。

- 艾伦的想法完全未经证实，不过有人正在寻找支持的证据。如果他是 对的，那对于解释真核细胞的演化很有帮助。如果真核细胞真的需要遍布四处的基因来控制吮吸作用的话，那很明显地代表了大而复杂的细胞无法自行调节吮吸作用。现在来想想细菌跟古细菌会面临的选择压力，它们两者产生 ATP 的方式跟粒线体一样，也是透过一道薄膜产生电压。不过原核细胞只能利用细胞外膜，这就限制了细胞的尺寸。实际上可以把它们看成是利用皮肤在吮吸。想知道为什么这会造成问题，我们可以用削马铃薯皮当作例子。如果要削一吨重的马铃薯，你一定会挑最大的来削，因为这样才能削最少皮就得到最多马铃薯。相反的，削小号马铃薯则会削出一大堆皮。细菌就像马铃薯一样，它们用皮肤吮吸，长愈大颗的话就愈难吮吸\*。

原则上，细菌可以藉着让产生能源的膜往内延伸来解决吮吸不足的问题，而在某个程度上它们确实也有这么做。如同我们前面提过，有些细菌带有内膜，让它们外表看起来像是“真核细胞”。然而细菌再也没有继续发展下去：就算是“一般的”真核细胞用来产生能量的内膜，比起最有能量的细菌来说也有好几百倍之多。这如同所有其他的细胞特质一样，细菌开始往真核细胞的方向发展，但是很快就停止了。为什么呢？我猜这正是因为细菌无法控制更大范围内膜的吮吸作用。要这么做的话细菌必须分出好几组基因，如同放在粒线体裡一样，但这绝对不是件简单的事。所有细菌所面临的天择压力，像是快

速繁殖、丢掉大部分基因只保留最基本的，都不允许细菌往更复杂的方向发展。

但是这些却正好是成为吞噬细胞的条件。吞噬细胞必须够大才能吞入其他细胞，它需要非常多能量才有办法四处移动，也才有办法改变形状吞下猎物。问题就在这裡，当细菌变得更大时，它就愈没

## 157第四章

### 复杂的细胞

有活力，也愈无法消耗能量在四处移动与改变形状上。我认为很有可能小型的细菌因为装备适合快速繁殖，每一次都可以在能源竞争上赢过大细胞，让大细胞没有足够时间好好发展成为吞噬细胞所需的各种条件。

不过“命运的邂逅”假说就完全是另外一回事了。在这模式中两种原核细胞以互惠代谢的方式和谐地生活在一起，彼此提供对方所需的服务。自然界中这样的共生关系在原核细胞群裡非常常见，其频繁的程度比较像是通则而非例外。比较罕见的(但是却仍有被报导过的)反而是一个细胞实质上吞下另一个。不过一旦吞进去之后，整个细胞(包含住在裡面的细菌)就会一起演化。它们仍然像以前一样互相提供彼此所需，但是其他多余的功能则会渐渐消失，直到被吞入的细菌最后只负责提供宿主细胞很少量服务：在细菌变成粒线体这个例子裡，这服务就是生产能源。

粒线体带给细胞最大的厚礼，同时也是粒线体让细胞从此可以快速演化的关键，就在于它们带来早已准备好可以制造能量的内膜，以及整套可以就地调节呼吸作用的基因。只有当细胞装备了粒线体

之后，它才可能自我升级成为大而活跃的吞噬细胞，而免于因为过多的能量消耗而绊手绊脚。如果上

0

面的推论都正确，那么缺少粒线体的原始吞噬细胞应该从来不曾存在，因为没有粒线体就不可能有吞

\*技术上来说，体积愈大，表面积对体积的比例就愈小，因为面积以平方增加，而体积以立方增加。长度变成两倍则表面积会变成四倍( $2 \times 2 = 4$ )，但是体积会变成八倍( $2 \times 2 \times 2 = 8$ )。这会造成 的结果就是细菌长愈大，能源效率就愈差，因为用来产生能源的膜面积比起细胞增加的体积来说会

变小。

外侧表面

核孔 核膜

图4.6核膜的构造，图中显示核膜会与细胞裡其他膜状构造连接在一起（特别是内质网）。核膜就是由这些囊泡结合在一起所形成。核膜在结构上跟任何细胞外膜都没有相似处，这代表说核膜的起源，并不是来自一颗细胞生活在另一颗细胞裡面。

噬作用\*。两个细菌之间的结盟，可以解除让细菌永远只是细菌的能源封印。一旦这道封印解开，细菌就可能可以尝试一种全新的生活方式，也就是利用吞噬作用。真核细胞只演化过一次的原因，正是因为两种原核细胞间的这种结盟关系，也就是一颗细胞进入另一颗细胞的结盟方式，实在是太罕见了，这是如假包换的“命运邂逅”。所有今日我们珍视的生命特质，所有世上的奇妙美好万物，其实都是源自于一次同时包含了偶然与必然的单一事件而已。

在本章开始之初我曾提过，只有当我们体悟了用来定义真核细胞特征——也就是那颗细胞核的重要

性，我们才可能了解或解释真核细胞的起源。现在该是时候来谈谈细胞核，做为本章的结尾。

科学家对细胞核的起源，就像对细胞本身的起源一样，也有各种理论跟想像，从最简单像是细胞膜上冒出了一个小泡，到复杂如来自一整颗被吞入的细胞都有。不过大部分的假设往往在一开始就被摒除了。比如说，大部分的理论首先就不符合核膜的结构。细胞核膜并不像外面的细胞膜，是一整片连续而平滑的膜；它比较像是一堆被压扁的小囊，连接着细胞裡面其他的膜状构造，同时上面还布满谜一般的孔洞(见图4.6)。剩下的理论也无法解释为什么细胞有核会比没有核要

好。最标准的答案就是细胞核可以“保护”基因，但接下来的问题就是，要“保护什么东西”？小偷还是强盗？如果说细胞核真的有某些淘汰上的普遍性优势，比如说免于分子上的伤害，那为什么细菌从来就没有发展出细胞核呢？而我们已经提过有些细菌也发展出内膜构造，应该可以当作细胞核来用。

既然现在还没有任何确切的证据，我要在这裡介绍另一个优秀而充满想像力的假说，这是我们在

\*我曾给在全世界巡回演讲提倡这个主张，到目前为止都还没有遇到可以驳倒我的反证。所有批评裡 最强力的反驳，该算是卡瓦里尔史密斯所提出的，他指出今日仍有少数真核细胞可以不需要粒线体 仍能行吞噬作用。但是我不认为这些吞噬细胞的存在可以否决这理论，因为最强的天择压力其实非常不利于那些只靠外膜吮吸的原核细胞。反过来说一旦吞噬细胞出现，它比较有可能在各种不同的 情况下削弱自己的能力，这种过程称为还原式演化，在寄生虫身上非常常见。叫一个演化完全的吞噬细胞在特定情况下丢掉粒线体，变得像寄生虫一样，比起叫一个原核细胞在没有粒线体的帮助下 演化成吞噬细胞，前者应该要容易多了。

第一章介绍过的天才双人组••马丁跟库宁所提出的。他们的假设同时解释了两个问题，一个是专门解释为什么一个嵌合体细胞会需要演化出细胞核？特别是这种一半细菌一半古细菌的嵌合体细胞(我们刚说过这最有可能是真核细胞的始祖)。这假说同时也解释了为何几乎所有的真核细胞的核裡面，都塞满了一大堆毫无用处的DNA，而不像细菌的那样简洁。我认为我们需要寻找的正是这种想法，尽管它未必正确，但是它确实提出了许多原始真核细胞所会面临的问题，而它们一定要想出办法解决才行。这些假说好似在科学裡面加了些魔术，我希望他们是对的。

马丁跟库宁思考的，正是真核细胞“支离破碎的基因”这令人费解的结构，这可“以算是一一十世纪生物学上最让人惊讶的事情之一。真核细胞的基因不像细菌的基因排列连续又有条理，它们被许多冗长的非编码序列分割成为一小段一小段。道些非编码序列又称为内含子，关于它们的演化历史，长久以来一直困扰着科学家，直到最近才有了一线曙光。

虽然各个内含子之间有许多差异，不过现在透过辨认共有的序列后，可以知道它们的来源都是 某一种跳跃基因，这种基因会疯狂地复制自己，然后感染其他基因体，是一种自私的基因。它们的把戏其实也很简单，当一个跳跃基因被转录成为RNA时(通常都是附属在其他序列裡面一起跟着被读 出)，它会自动摺成特殊的形状，变成具有RNA剪刀的功能，可以把自己从长段序列上剪下来，接着以自己为模板，不断地把自己复制成DNA。这些新的DNA序列随后会或多或少任意地插回基因体裡，变成自私基因的众多复制品。跳跃基因有很多不同种类，都是同样模式的各种不同变型。人类基因体计画跟其他的大型基因体定序计画，可以证明这些跳跃基因在演化上之成功，实在让人咋舌。人类基因体几乎有一半都是完整的跳跃基因或是衰退掉的(突变的)残馀片段，总计来说，人类全部

的基因裡大致有三类这种自私的跳跃基因，不管是死是活。

就某方面来说，死掉的跳跃基因(就是突变到一定的程度然后完全失去功能，因而无法跳跃)比 活着的跳跃基因危害更大。至少，活着的跳跃基因会把自己从RNA序列上切下来，而不至于造成任何实质上的伤害。而死掉的基因呢？它不会切掉自己，所以会进入正常程序挡路。如果这段基因不会 切掉自己，那宿主细胞就要想办法除去它，不然它会跟着进入蛋白质制造程序，接下来就是大灾难。早期真核细胞刚演化出来的时候，确实发明了一些机制来切掉不想要的RNA。这些机制很有趣，细胞其实只是利用跳跃基因自己的RNA剪刀，然后包上一些蛋白质就成了。所有现存的真核生物，从植物到真菌到动物，都在使用这些古老的剪刀，来切掉不想要的非编码RNA序列。因此，现在我们看到了真核细胞裡面极为怪异的情况，就是真核细胞的基因体裡面，缀满由自私的跳跃基因制造出来的内含子。每一次细胞读取一个基因的时候，就用从跳跃基因偷来的RNA剪刀，把这些不要的片段从正常RNA序列上剪掉。问题是，这些古老的剪刀速度稍嫌缓慢，而这正是为什么细胞需要细胞核的原因。 ， 。

总的来说，原核细胞无法忍受跳跃基因或是内含子这种东西。原核细胞的基因跟制造蛋白质的整套机器之间并没有区隔。在没有核的情况下，制造蛋白质的小机器(核糖体)是直接跟DNA混杂在一起的，基因在被转录成RNA的同时也被转译成蛋白质。问题就是，核糖体转译蛋白质的速度奇快无比，但是RNA剪刀切掉内含子的速度就慢了，当剪刀正在剪去内含子的时候，细菌的核糖体早就制造出好几套夹杂内

含子而功能不良的蛋白质了。细菌如何让自己免受跳跃基因跟内含子之害，至今 仍不完全了解(或许是透过整个族群的负选择)，但是事实就是它们办到了。大部分的细菌几乎都别

除r所有的跳跃基因跟内含子，只有少数细菌(包含粒线体的祖先)还带有一些。这些细菌的整个基 因体裡面，大概只有三十几个跳跃基因拷贝，相较之下真核细胞的基因体裡，可是有上千到上百万套 乱糟糟的拷贝。

真核细胞的嵌合体祖先似乎屈服于来自粒线体的跳跃基因大入侵。我们会知道是因为看起来事情 就是如此。真核细胞裡的跳跃基因，在结构上跟细菌体内发现的少数跳跃基因十分相似。尤有其者， 绝大部分真核生物相同基因的内含子，都插在同一个位置，从变形虫到菊花如此，从苍蝇到真菌到人 类亦是如此。根据推测，这很有可能是早期跳跃基因大入侵时，不断地复制自己散布k全基因体中， 但是后来因渐渐衰退而死去，结果就在真核细胞共同祖先的基因体裡留下了这些固定的内含子。但是 为何当初跳跃基因会在早期的真核细胞裡，造成这种大混乱呢？ 一个可能的原因是，当初真细菌的跳 跃基因，在古细菌宿主体内四处跳来跳去的时侯，古细菌宿主细胞根本无法处理这些东西。另一个原 因则可能是早期嵌合体细胞族群还太小，所以也无法像大型细菌族群，可以利用负选择来剔除有问题

幽;go 6Ur<sup>^</sup>: My

不管原因是什么，最早的真核细胞始祖现在要面临一个难解的麻烦。它被大晕的内含子侵扰，而 因为RNA剪刀切去它们的动作不够快，很多内含子已经开始制造出一堆蛋内质了。这不必然会造成 细胞死亡，因为无用的蛋白质最终还是会被分解掉，而慢速剪刀最终也还是会完成工作，让细胞开始 制造好的蛋白质。不过就算不死，这必定也是极为可怕的灾难。而解决之道就在眼前。根据马丁与库 宁的想法，要重建秩序最简单的方法，就是确保RNA剪刀有足够的时间，可以在核糖体开始制造蛋 白质以前，把工作做完。换句话说，就是要确保带着内含子的R NA，会先经过剪刀的筛选，然后才

送给核糖体。对细胞而言，只要区隔体内空间，把核糖体跟邻近的DNA分开，就可以赚到足够的时 间。要什么呢？就是用有大洞的膜！只要徵召现成的膜把基因包在裡面，然后确保上面有足够的洞 可以把RNA送出去，这样一切就完美了。因此，用来定义真核细胞的那颗细胞



核，完全不是为了保护基因用的，根据马丁与库宁的说法，那是用来跟细胞质裡的蛋白质制造工厂分开的。

这个解决之道看起来是有点粗糙捡现成的意味(不过就演化的观点来看，这是资产)，但是它马上就现出优点了。一旦跳跃基因不再构成威胁，内含子就变成一个好物。其中一个原因是，它让基因可以用不同而新鲜的方式组合起来，拼贴出各种有潜力的蛋白质，而这正是今日真核细胞基因的一大特色。如果一个基因被内含子分隔成五段，随着切掉内含子方式的不同，我们可以用同一个基因做出好几种相关的蛋白质。在人类基因体裡面大约只有两万五千个基因，用这种方法却可以做出至少六万种不同的蛋白质，多么丰富的变化呀！如果说细菌是终极保守者，那内含T就让真核细胞变成不懈的实验者。 •

跳跃基因带来的第一个好处，就是让真核细胞扩充它的基因体。一旦适应了吞噬细胞的生活型态，真核细胞就不再陷于细菌生活那样永无止境的劳役，不必坚持瘦身只为快速繁殖。真核细胞不再需要跟细菌竞争，它只要在闲暇的时候吃一下细菌消化它们即可。一旦不需要快速繁殖，真核细胞就可以开始累积DNA直到难以想像的复杂地步。跳跃基因帮助真核细胞扩充基因库到数千倍于细菌基因库的大小。虽然大部分的DNA跟垃圾没什么两样，有一些却可以吸收成为新的基因或是成为调控基因。愈复杂的东西多少一定会有些附加作用。 •

所以如此下去复杂的世界或人类意识之类的东西几乎是无可避免。世界从此一分为二，有永恒的

原核细胞也有缤纷的真核细胞。从一个转型到另外一淌的过程不太像是渐进式演化，并非由无限大的原核细胞族群，尝试各种可行的变化，慢慢累积而成。当然庞大的细菌族群仍然在探索各种可能的生存之路，但是囿于能量跟尺寸不能两全，它们永远都是细菌。只有偶尔发生罕见的事件，让两个原核细胞互相合作，透过一个住在另外一个裡面，才可以打开这个死结。这是一场意外。新诞生的嵌合体细胞也会面临一堆问题，但它同时也获得了宝贵的自由，那是不必担心能源不足而绑手绑脚的自由，也是变成吞噬细胞而打破细菌生命轮迴的自由。在面对跳跃基因人感染之时，细胞无意间‘找出’的解决方案，不只做出了细胞核，同时还让它们倾向蒐集DNA，经过无限的重组，造就了我们四周神奇的生命世界。这又是另一个意外。这个了不起的世界，似乎就是两淌意外的产物。命运之丝如此脆弱，我们能在这裡真是无比幸运。



# 第五章 性——地球上最大的彩票机构

## 第五章性——地球上最伟大的乐透奖

. 爱尔兰剧作家萧伯纳一生有无数的趣闻轶事，其中一则故事是关于在某场晚宴上，一位漂亮的女演员前来调情\*。“我想我们应该生个小孩才对，”据说那个女演员如此向他建议，“因为如此一来这个幸运的小孩就会兼有你的头脑跟我的外貌。”“啊，”萧伯纳有点狡狴的回答说，“似是如果不巧这小孩有我的外貌跟妳的头脑，那怎么办？”>

萧伯纳是对的。对于众多已知的成功基因来说，性是最诡异的随机产生者。或许也只有性的随机力量可以创造出聪明的萧伯纳或是美艷的女演员，然而一旦进一步制造出两者的优胜混合体之后，性又会马七把它们拆解掉。有个无害但臭名远播的组织：诺贝尔精子银行，恰好可算落入这个圈套的代表。它曾邀请诺贝尔奖得主，美国生物学家瓦尔德贡献他那些得奖精子，结果被婉拒。瓦尔德说，精子银行所需要的并非他本人的精子，而是他父亲那种人的精子：一个一贫如洗的裁缝师移民，从外表

\*有人传说这位女演员应该是康贝尔夫人，当时英格兰最有名却也最声名狼藉的女演员。萧伯纳后来在喜剧《卖花女》中为她写了杜丽德一角。还有人说她是现代舞大师邓肯丑闻中的母亲°。但其实这故事本身可能根本只是谣言。

完全看不出有可能是孕育天才的摇篮。“我本人的精子对世界有什么贡献？”这位诺贝尔奖桂冠如此问道，“就两个吉他演奏者而已。”天才，或者广义的来说，聪明的特质，绝对是可以遗传的，也就是说它们受到基因的影响大于环境的影响。但是性却会让这一切都变得像难以预料的大乐透一样。

所有人都看得出来性这位魔术师(以繁殖的面貌出现在我们面前)，有这种制造变化的超能力，每一次都可以从大礼帽裡拉出不同物品。然而当遗传统计学家细细检视这个现象之后，从变异的角度来看，却难以理解这种变异真的会是件好事。为什么要打破优胜的组合？大自然为什么不直接就复制它？复制一个莫札特或是萧伯纳或许会因太过企图扮演上帝而让世人震惊，因为这严重挑战了人类过度膨胀的自尊，不过这其实也不是遗传学家想做的。科学家的想法其实颇为世俗，那就是由性所制造出毫无节制的变异，其实很有可能直接导致悲剧、疾病或死亡，而完完全全的复制品却不会。复制的话，因为会保有经天择淬鍊后的成功基因组合，往往才是最佳赌注。

举个简单明瞭的例子，想想看镰状血球贫血症好了，这是一种严重的遗传性疾病，病人的红血球会扭曲成僵硬的镰刀状，所以无法挤压通过细小的微血管。造成这种疾病的原因，是因为病人同时遗传到两个“坏的”基因。或许你会问，为什么天择不把这个坏基因筛选掉呢？因为事实上，如果只遗传到一个“坏的”基因是有好处的。如果我们从父母那裡各得到一个“坏的”基因跟一个“好的”基因，我们不但不会得到镰状血球贫血症，也比较不容易得到疟疾(疟疾是另外一种跟红血球有关的疾病)。一个“坏的”基因会改变红血球表面细胞膜的结构，让引起疟疾的寄生虫难以进入感染，但是却不会让细胞扭曲成有害的鍊刀状。唯有复制(也就是说，透过无性生殖来繁殖)才可以将这种有益的混合基因型每一次都顺利传给下一代，而性，却会无动于衷地把基因传来传去。假设有一对父母，

两人都带有这种有益的混合基因型，那么他们的孩子们有一半可以遗传到混合基因型，而有四分之一会遗传到两个“坏的”基因，这会让他们得到镰状血球性贫血。剩下的四分之一会遗传到两个“好的”基因，因为疟疾是由蚊子传播，而如果他们住在有蚊子的地方(也就是地球上大部分的地方)，那就会让他们成为容易得到疟疾的高危险群。换句话说，过大的变异会让整个族群至少一半以上暴露在严重疾病的威胁下。所以，性，是有可能直接摧毁生命的。

这还仅仅只是一小部分性的坏处而已。事实上，性造成的损害清单可以一直列下去，若看到它的长度，我想任何正常人都不会觉得这是好事。戴蒙曾经写过一本书名为《性趣何来？》，却很奇怪地略过这个问题不答。他一定觉得答案其实十分明显，如果性不好玩的

话，那应该没有任何正常人会跃跃欲试，这样的话我们又会变成什么样子？’

让我们就假设萧伯纳当时把警惕当成耳边风，大胆的试试自己的手气，在小孩的头脑跟外表上赌一把。我们也可以合理假设(这假设虽不公平但可清楚解释)那位传说中的女演员，真的过着维多利亚全盛时期，她这种职业的人传闻中的生活。她或许有性病，比如说梅毒。这两人相遇时抗生素还没出现，梅毒仍然在贫穷的士兵、音乐家与艺术家之间肆虐，这些人经常在夜晚造访那些同等贫穷的可怜烟花女子。在那个年代，因梅毒感染而发疯致死的人如尼采、舒曼跟舒伯特是如此让人印象深刻，宛若对轻微踰矩性行为之严重惩罚。而在那个时候，所有的治疗方法像是使用砷或是汞所带来的痛苦，可不比疾病本身小到哪儿去，彼时有句谚语说，一晚耽溺在女神维纳斯臂弯裡，终生被囚禁于水银之星上(在抗生素发明以前，含水银药剂几乎是治疗梅毒的唯一有效方法，副作用则是汞中毒，故有此谚)。

当然，梅毒只是所有恼人的性病其中之一，其他更致命的性病如爱滋病，今日在全球各地的盛行率更是不断飆高。爱滋病在非洲撒哈拉以南地区的窜升程度，让人既震惊又愤慨。当我在写本书之时，感染爱滋病的非洲居民已高达两千四百万左右，它在青年人族群中的盛行率约是百分之六，在感染最严重的国家盛行率甚至会超过百分之十，并且让全国的平均寿命短少超过十年。当然这种危机是由许多因素共同造成，比如不足的医疗资源、贫穷以及同时感染其他疾病如结核病等共病现象，然而最大的问题还是在于不安全的性行为\*。但不管致病原因为何，这问题严重的程度刚好让我们对于性所造成的蠢事有个概念。‘ ..

现在再回到萧伯纳的故事，与女演员发生危险的性行为，可能会生下集父母缺点于一身的小孩，同时让萧伯纳自己得病甚至发疯。不过他也会得到一些好处，而不像人多数我辈之流的芸芸众生。当女演员追求他的时候，萧伯纳已经是一位有钱的名人，这代表他特别容易产生绯闻，说白一点，更容易产生小孩。至少，接受性行为，他的基因有机会在时间长河中流传下去，而不必像其他大多数人一样，因为遍寻不到终生伴侣(甚或只是一夜春宵)而烦闷苦恼着。

我并不拟在这裡讨论已经吵得过于火热关于性的政治议题。不过很明显的是要找到伴侣需要成本，因此把自己的基因传下去也要成本。我所指的不是经济上的成本，虽然这种成本对于那些刚起步要付初次约会帐单的人，或是对那些跌跌撞撞要安排离婚费用的人来说，再现实不过了。我所指的成本，是那些花在满满的徵友启示与如雨后春笋般冒出的交友网站上，无数的时间与情感。但是其实真正巨大的成本，也就是生物上面的成本，今日人类社会恐怕难以理解，因为它们已被掩盖在各种文化与礼节之下。如果你对这点有所怀疑的话，只要想想看孔雀的尾羽就好。那些华丽的羽毛，象徵着雄

## 169第五章

### 性

性的生殖力与适应力，其实对于生存来说危害甚大，一如其他众多鸟类求偶时所露出的多彩羽毛。或许所有例子裡面最极端的要算是蜂鸟了。蜂鸟看起来很出锋头，但是地球上三千四百多种蜂鸟都要面临配对的成本，并不是与另一隻蜂鸟配对(这毫无疑问的也很难)，而是帮开花植物配对。

植物因为根着于一个定点，本来应该是最不可能行性生活的生物才对，然而地球h绝大多数的植物却都是实实在在的有性生殖生物，只有蒲公英与少数种类植物才对性不屑一顾。大部分的植物都发展出自己的策略，其中最戏剧化的，莫过于各种精巧的开花植物，它们从约八千万年前开始布满世界各地，把原本单调无趣的绿色森林如魔术般地染成今日我们熟知的自然景观。不过开花植物其实很早就演化出来了，约在侏罗纪晚期，也就是距今约一亿六千万年前。但是它们却要等很久之后才占领全球，并且开始跟后来才出现的昆虫传粉者，像是蜜蜂等紧密地结合在一起。花朵对于植物来说是纯粹就只是成本。它们必须要用各种夸张的颜色跟形状，以及甜滋滋的花蜜去吸引传粉者(花蜜有四分之一的重量都是糖)，让牠们愿意光顾，同时藉由牠们把花粉适切的分布出去：这范围不能太近(否则近亲繁殖就失去性的意义)也不能太远(否则就没有传粉者能M它们寻找伴侣繁殖)。既然这取决于传粉者的选择，花朵跟传粉者的演化命运因此连在一起，端看彼此要付出的成本跟获得的利益而定。

\*在乌干达这个少数扭转局势的非洲国家裡，爱滋病的盛行率在十年之内已由百分之十四降至百分之六，而绝大部分可以归功于较充

足的公共卫生资讯。他们所传达的讯息原则非常简单(实践上是另一回事)，那就是避免不安全的性行为。乌干达提倡简单的一二三•• 一要禁欲，二要忠诚，三要使用保险套。有一项研究指出，第三点才是导致成功的最大功臣。

不过恐怕没有其他传粉者需要为植物静态的性生活付出像蜂鸟这样极端的成本了。

，蜂鸟的体型一定要小，因为再大的鸟类就无法维持悬停在空中的飞行，藉此深入细长的花朵中，为了如此飞行，蜂鸟的翅膀每秒要拍\_五十次。微小的体型加上为了悬停飞行所需的庞大代谢速率，代表蜂鸟必须发了疯似的进食。牠每天需要造访数百株花朵，摄取超过自己体重一半以上的花蜜。如果强迫蜂鸟长时间停止进食(约数个小时)，牠就会陷入如同冬眠般的昏迷状态。心跳与吮吸速率会降至比平常睡眠时还慢，而体内的中心温度却会无止尽地下滑。牠们受到花朵的魔法药水所诱惑，过着一种如奴隶般地生活，必须无休无止地在花朵间移动散布花粉，否则就会陷入昏迷状态，而很有可能死亡。

如果你觉得这还不够糟，那性这档事裡还有一个更难理解的谜。找到一个伴侣所花的成本，根本无法与维持一个伴侣所需的成本相比。那可是差劲透了的双倍成本。有些愤怒的女性主义者会抱怨说这世上根本不该有男人，其实非常有道理。老实说，男人的的确确是一种巨大的成本，而一个能想出办法让处女生子的女人则会了不起的圣母。虽然有些男人试图举例证明男性存在的意义，比如像是分摊养育责任或是提供资源等等，但是也一样多的例子可以证明从低等生物到人类社会，男性往往是打完炮就走人。尽管如此，怀孕的女性还是很公平的生下儿子跟女儿。她所有的努力将有一半要浪费在把忘恩负义的男性带到这个世界，然后他们只会让问题变得更糟。在任何一个物种中的任何一隻雌性动物，假如可以不受限于需要双亲，可以永远不需要雄性而自行解决繁殖问题的话，她将可以提高一倍的生育成功率。一个靠复制雌性来繁殖的族群，每一代都可以将族群数目增为两倍，然后在几代之内就以完全消灭依赖有性生殖的亲戚。从纯粹计算的观点来看，一隻自我复制的雌性个体，

可以在五十代之后就超过一百万个透过有性生殖繁殖的个体。

如果从细胞的角度来看这件事，那透过复制，或者说透过处女生子繁殖，是细胞一分为二。而有性生殖则恰恰反其道而行。它需要一个细胞(精子)与另一个细胞(卵子)结合形成一个细胞(受精卵)。两个细胞合而为一，对复制来说这是退步。反应在双倍成本上的就是细胞裡面的基因数。每一颗生殖细胞，不论精或卵，都只会传白分之五十亲代的基因给下一代。只有当细胞结合的时候基因数目才会恢复。从这个角度来看，任何一个个体，如果有办法可以透过复制，把自己的基因百分之百传给下一代，那就可以算是内建了双倍优点。因为这样一来每一株细胞传给下一代的基因数，都会是有性生殖细胞的两倍，这株细胞的基因应该可以很顺利地传遍全族群，最终取代有性生殖者的基因。

有性生殖还有更糟的事。只传一半基因给下、一代，等于开了一扇大门给各式各样可能来捣蛋的自私基因\*。从理论上讲，性行为了让所有的基因都有百分之五十的机率被传给下一代，但是从现实的角度讲，这只会让某些基因更有机会作弊：为了自己的利益而传给超过百分之五十的下一代。这可不只是理论上会发生，而是确确实实正在发生。有许多例子显示了冲突存在基因之间，存在于破坏规则的寄生性基因，与其他大多数遵循规则而联合起来对抗它们的基因之间。有些基因会杀死不含它们的精子，甚至杀死不继承它们的子代，有些基因会让雄性不孕，也有基因会让来自其他亲代的手基因失去活性；还有跳跃基因会不断在整个基因体中自我复制。许多生物包含我们人类的基因体裡面，

\*附带一提，这是道金斯在《自私的基因》一书中所预测的行为，而自从这理论诞生以来，它的发展已经远超过道金斯当初的洞见了。

都塞满了跳跃基因的残骸，我们在第四章看过，它们以前曾在整个基因体中到处自我复制。人类的基因体现在是死去跳跃基因的坟墓，至少有一半的基因体都是退化后的跳跃基因残骸。其他的基因体还有更糟的，好比说麦子的基因体裡有百分之九十八都是死掉的跳跃基因，这可真是令人难以置信呀。相反的，大部分依靠自我复制来繁



殖的物种，它们的基因体都十分苗条，显然不容易受到跳跃基因或类似东西的侵扰。

总结来说，用有性生殖作为繁殖方式看起来几乎没有赢面。一些有想像力的生物学家或许会认为 有性生殖中某些独特的现象可以证明它们是有利的，但我们其他大部分人在亲眼目睹性的各种古怪现象后，却不得不用一种面对奇特异国风俗的好奇心来看待它。跟处女生子相比，它要付出两倍的成 本；它助长自私的寄生基因扩展到甚至瘫痪整个基因体的程度；它在你身上加上寻找伴侣的重担；它 会传染最可怕的性病•，它还会持续不断地摧觉所有最成功的基因组合。

然而尽管如此，性却恶作剧似的分布在几乎所有复杂的生物之间。几乎所有的真核生物(就是那些由有核的细胞所组成的生物，请见第四章)，至少在生命中某些阶段裡，都会沉迷于性行为。而绝大多数的动物跟植物更是非性不可，也就是说像我们一样，一定要靠性来繁殖。这绝不能只用怪癖来 看待。诚然无性生殖的物种(也就是仅靠复制的物种)十分稀少，但是其中有一些倒是相当常见，像 蒲公英。不过最让人惊讶的是，这些复制株都属于比较新的物种，一般说来它们只出现了数千年而非 数百万年。它们从生命树的末梢发展出来，接着毁灭。其中许多物种会重新开始复制，侃却绝少发展成为成熟的物种：它们常常就这样无缘无故地消逝。只有极少数已知的物种是数千万年前就演化出来，然后渐渐发展成一支庞大的亲戚家族。这些甲见的物种像是蛭形轮虫，可算是生物学家眼中的知

名人物，坚贞而特立于这个沉溺于性的浊世中，一路走来宛如一群穿越红灯区的和尚。

这样看来，如果性真的是件非干不可的蠢事，是一种荒谬的存在，那么无性的生活结果似乎更 糟，因为在人无数的例子裡它只会招致灭亡，更像是荒谬的不存在。因此，性一定有一个极大的好处，好到让我们不顾危险义无反顾地去做它。然而这个好处却是出乎意料地难以评量，以至于性的演化成为一 一十世纪演化论问题中的皇后。看起来似乎是，没有性的话，大型而复杂的生命几乎不可能产生：我们很可能在数代之后就开始衰变，一如Y染色体般毁灭性的退化。无论如何，性是区隔寂静行星与自我变革行星之关键，它聚集了一群倔强If f]会自我复制的玩意儿(这让我想起《老水手之歌》 裡面说到

成千上万条滑腻的蠕虫)，同时也开展了充满欢乐与光辉的世界。没有性的世界将没有男人、女人、虫、鱼、鸟兽发出愉悦的旋律，没有艳丽颜色的花朵，没有竞技场般的竞争，没有诗歌，没有爱也没有喜悦。这将会是一个无趣的世界。性绝对是生命中最伟大的发明之一，但它为什么又是如何在地球上演化出来的呢？

## 修

达尔文是第一个开始去探讨性的优点的人之一，而且一如以往，他是从实用性的角度来看。他认为性的好处基本上就是杂种优势，由两个没有关系的父母所生下的后代将更强壮、更健康也更能适应，比起由有血缘关系的父母所生下的孩子，他们比较不容易发生先天性的疾病，像是血友病或是戴—萨克斯—一氏症。这种例子很多，只消去看看早期欧洲王朝像是哈布斯堡家族，就可以观察到过度近亲繁殖所产生的病态结果，会产生大量的疾病与疯子。对达尔文来说，性的目的是远亲繁殖，不过尽管如此，他还是跟自己的表亲结婚，也就是那位完美无瑕的威治伍德夫人，之后还生了十个小孩。

达尔文的答案认为性有两个优点，可惜却局限于他当时对于基因一无所知。这些优点就是杂种优势会立即产生效果，并且受惠于个体：也就是说远亲繁殖的后代比较健康，不容易早夭，所以你的基因比较有机会生存下来然后传给下一代。这是一个很好的达尔文式回答，从广义的角度来看有其重要性，不过我们晚一点再回来谈（天择在这里作用在个体而非群体身上）。然而问题是，这个答案其实是在回答远亲繁殖的好处而非性本身的好处，所以其实连边都摸不到。

还要再等好几十年，直到二十世纪初，科学家重新发现了奥地利传教士孟德尔当年对豌豆遗传特征所做的著名观察，我们对性的作用机制才有比较正确的了解。我必须承认以前在学校的时候，我觉得孟德尔的遗传定律十分愚蠢，到了一个难以理解的地步，现在想起来还有一丝丝愧疚。但尽管如此，我还是觉得如果完全忽略孟德尔遗传定律，会比较容易了解遗传学的基本原理，因为孟德尔遗传定律其实完全无视于基因跟染色体的真正构造。现在就让我们把染色体想成是许多基因串在一条线上，这样比较容易看清性到底是怎么回事，以及为什么达尔文的解释有缺陷。

如同刚才介绍过，性的第一步就是融合两个生殖细胞，精子与卵子。每一个细胞都只带有单套染色体，然后两个细胞结合在一起重新形成完整的两套染色体。这两套染色体绝少一模一样，而且通常染色体上“好的”基因功能可以盖过“坏的”基因，这是杂种优势的理论基础。近亲繁殖容易显现出不良基因效果的原因是，如果父母亲的血缘非常接近的话，你比较容易同时遗传到两个坏掉的基因。不过这是近亲繁殖的缺点，而不是性的优点。杂种优势说的基础在于两套染色体之间要略有差异而且彼此可以“互相掩护”，但是这原则一样适用于每一对染色体都略有差异的复制生物，而不只局限在有性生殖的生物。因此，杂种优势的好处源自于两套略有差异的染色体，而非性本身。

性的第一步，也就是重新产生生殖细胞，而每个生殖细胞都只有单套染色体，这才是性的关键，却也是最难解释的部分。这个过程叫做减数分裂，若仔细观察的话，你会发现这个分裂过程实在既精巧又难懂。精巧的部分在于那些跳舞般的染色体，会各自找到它们的舞伴，紧紧拥抱在一起好一阵子，然后往细胞两极退场，整个演出充满了和谐与精确，如此地优美以至于早期用显微镜观察的研究先驱们，几乎不敢将视线移开，他们一次又一次调整染剂，来捕捉移动中染色体的身影，好像用老式木质照相机，来留下那些曾经辉煌的杂技团表演纪录。难懂是因为这支舞中的每个步骤是如此复杂，很难想像会是那位最实用主义的编舞者，也就是我们的大自然母亲的作品。

减数分裂这个词源于希腊文，原文就是减少的意思。它始于每个细胞原来都有两套染色体，结束于每个生殖细胞只带一套染色体。这再合理不过了，如果有性生殖需要结合两个细胞，来形成一个带有两套染色体的新细胞，那让生殖细胞各带一套染色体是最简单的方法。但让人吃惊的地方在于，减数分裂一开始竟然要先复制所有的染色体，让每个细胞里面先有四套染色体。这些染色体接下来会配对并混合，用术语来说这过程叫作“重组”，这会形成四套全新的染色体，其中每一条染色体都是东一点西一点拼凑出来的。重组才是性真正的核心，它造成的结果就是，一个原本来自父亲的基因，在混合后虽仍位于相同的染色体位置上，但是旁边却坐了来自母亲的基因。这个过程会在每一条染色体上重复很多次，而到最后染色体上基因的顺序变成像是：父亲I父亲I母亲I母亲I母亲I父亲—父亲。新形成的染

染色体是独一无二的，不但彼此不同，更几乎可以确定跟有史以来任何一条染色体都不同(因为交换的地方是随机的，而且每次都不同)。最后，细胞分裂一次产生子细胞，然后子细胞再分裂一次，产生了四个单倍体子细胞，其中每一个都只有单套独一无二的染色体，这就是性的本质。

所以现在很清楚，有性生殖所做的是，就是玩弄基因产生新的排列组合，而且是前所未有的组合。它会在整个基因体上不断系统性地做这件事，这就像是洗一副扑克牌，打破之前的排列组合，以确保所有的玩家手上都有公平的牌。但是问题是，为什么？

关于这个问题，最早在一九〇四年就由德国的天才生物学家魏斯曼，提出了一个即使在今日都让大部分生物学家觉得十分合理的答案。魏斯曼可以算是达尔文的继承者，他主张有性生殖可以产生较大的变异，让天择有更多机会作用。他的答案跟达尔文十分不同，因为他的答案暗示了性的好处并不针对个体，而是针对群体。魏斯曼说，性就好像乱丢各种“好的”跟“坏的”基因组合。虽然“好的”基因组合会让个体直接受益，但是“坏的”基因组合一样直接伤害个体。这也就是说，对于任一世代中的个体而言，性并没有好处或坏处，但是魏斯曼认为，整个族群却会因此进步，因为坏的组合会被天择消灭，最终(经过好几个世代后)会留下各种最好的排列组合。

当然，性本身并不会为族群引进任何新的变异。没有突变的话，性就只是把现存的基因传来传去然后移走坏的基因，这样最终会减少基因变异性。但如果在这个平衡中加入一些些小突变的话，如同在一九三〇年伟大的统计遗传学家费雪爵士所示范过的，性的好处就变得非常明显。费雪认为，因为突变的机率很低，所以不同的突变比较容易发生在不同人身上，而不会发生在同一个人身上两次。这个道理就像是闪电往往会打在两个不同人身上各一次，而不会打在同一人身上两次(但是不管是突变或是闪电，其实都会打在同一人身上两次)。

为了阐明费雪爵士的理论，让我们假设一个靠复制的族群裡，产生两个有益的突变，这些突变

会如何传播？答案是它们只能各自扩张，或者向没有突变的那些个体扩张(见图U)。如果这两个突变都同等有益，那两者在整个族群中的分布最后可能会成为五五波。很重要的是，没有任何一个个

体

体，可以同时享有两个突变带来的好处，除非第一种突变再次发生在已经有了第一种有益突变的个体身上，也就是像闪电打中一个人两次。这情况发生的频率，端视突变的机率与族群的大小，来决定会常常发生，或是根本不可能发生<sup>•</sup>，但是|般来说，在一个完全只靠复制繁殖的族群裡，有益的突变几乎很少有机会集中到同一个个体身上<sup>\*</sup>。相对来说，有性生殖却可以在很短的时间之内将两个突变结合在一起。费雪说，性的好处就是新产生的突变几乎可以马上就传到同一个个体身上，让天择有机会去测试突变组合的最适性。如果这些突变确实有好处，那性就可以帮助它们快速地传播到整个族群之中，让这些生物更适合生存，同时加快演化的速率(见图5.1)。

后来，美国的遗传学家穆勒更在理论中导入有害突变的影响。穆勒因为发现X射线可以引起基因突变，而获得一九四六年的诺贝尔生理与医学奖。他曾在果蝇身上引起数千次的突变，因此比任何人都清楚，事实上大部分的突变都是有害的。对穆勒而言，有一个更深层的哲学问题徘徊于此：一个靠复制繁殖的族群，要如何逃离这种有害突变的影响呢？穆勒说，假设人部分的果蝇都有一到两个基因突变，让整个族群中只有少数基因“干净的”个体，那会发生什么事？在一个小规模的单株复制族群

\*从这个角度来讲，细菌其实也不是全然单株复制的生物，因为它们会靠水平基因转移的方式来从其他地方获得基因。就这点而言，细菌的弹性其实远大于无性生殖的真核生物。这种差异让细菌可以很快地发展出抵抗抗生素的抗药性，而这往往是水平基因转移的结果。

图5.1在有性生殖(上图)或无性生殖(下图)的生物群中，新发生的有益突变传播示意图。在有性生殖的族群中，一个有益的突变把基因a变成A，另一个突变把基因b变成B，两者很快地就会重组在一起产生最佳化的AB组合。如果没有性的话，A只能不顾B独自扩

张，反之亦然，所以只有Ab族群再发生一次突变产生B才可能产生最佳化的基因组合AB。

裡，牠们将没有机会逃离最适性衰退的命运，就像棘轮一样永远只能往一个方向旋转。因为是否有机会繁殖，所依赖的不只是基因的最适性，还要靠运气，也就是说，要在对的时间出现在对的地方。假设现在有两隻果蝇，一隻有两个基因突变，另一隻则没有。如果突变的果蝇碰巧身处于食物丰富的地方，但是干净的果蝇却不幸饿死，那么就算突变的果蝇适应性较差，却也只有牠的基因有机会传给下一代。又或者假设这隻饿死的果蝇，是同类中唯一一隻没有突变的，而族群中所有其他的果蝇都有至少一个突变。那在这种情况下，除非有一隻突变的果蝇又产生另一个突变

把基因校正回来(而这可能性微乎其微)，否则整个族群的最适性将会比之前整整降一级。这过程有可能一再发生，每一次都像棘轮旋转一格一样，最终整个族群将会衰退到无以复加直到灭亡，这个过程现在称为穆勒氏棘轮。

穆勒氏棘轮依赖的是运气。如果一个物种族群极大的话，那运气的影响就变得很小，根据统计上的机率，最适者应该会生存。在规模庞大的族群裡，所谓暴虐命运的矢石(语出莎士比亚的戏剧哈姆雷特)将会被抵消。如果繁殖的速度快过新突变累积的速度，那么整个族群可以安然被保存而不会受到棘轮旋转的威胁。但反过来说如果族群规模较小，或者突变发生速度很快，那么棘轮就会开始作0在这种情况下，单株复制的族群将开始不断累积突变，然后衰退到无可救药的地步。

而性可以解救这一切，因为有性生殖可以把所有未经突变的基因集中到同一个个体身上，重新创造出一个完美无瑕的个体。这道理就好像有两辆坏掉的车子，假设一辆是变速箱坏r，另一辆是引擎坏了，那么套用英国演化学家梅纳德史密斯的譬喻法，性就好像修车技工一样，可以把两辆车子好的地方拼在一起把车子修好。但是性当然不像有知觉的修车技师，它也有可能把坏掉的部分拼在一起，结果修理出一辆完全不能动的拼装车。这是很公平的，一如以往，因性的运作而受惠的个体永远会抵消受害的个体。

在这个大公无私的有性生殖裡，唯一一个可能的例外条款，是由机灵的俄国演化遗传学家康卓拉·秀夫在一九八三年所提出的。康卓拉·秀夫现在任教于美国密西根大学，他原本在莫斯科主修动物学，然后成为俄国莫斯科普辛诺研究中心的理论学者。藉由电脑的演算能力，他提出了关于有性生殖的惊人理论。这个理论有两个大胆的前提，不过这两个前提至今仍引起演化学者激烈的争辩。第一个前提

就是基因突变的速度要比一般人想像的快一些。根据康卓拉·秀夫的假设，每一代中的每一个个体，都会产生至少一个以上的有害突变。第一个前提则是，大部分的生物都或多或少可以承受得了一个基因突变。只有当我们同时遗传到许多突变的时候，才会开始衰退。举例来说，如果个体的基因内建有一定程度的冗余性，那这情况就有WT能发生，就像我们少了一颗肾，一个肺，甚至一颗眼珠，都还可以活下去(因为备份器官还持续在运作)，从基因的角度来看，那就是基因的功能也有一定程度的冗余性，超过一个以上的基因可以做同一件事情，用来缓冲整个系统免受严重伤害。如果基因真的可以如此“互相掩护”，那么单一基因突变就不会造成什么伤害，而康卓拉·秀夫的理论也就可行。

那这两个假设如何帮我们解释有性生殖呢？根据第一个假设，也就是高突变机率，代表 $f$ 即使规模庞大的族群，也不能完全免于穆勒氏棘轮的运作，它们无可避免地还是会慢慢衰退，最后发生“突变引起的灭绝”。第一个假设则很聪明，因为它代表了如此一来，性可以一次剔除两个以上的突变。英国生物学家瑞德利曾用一个很好的比喻来解释，单株复制跟有性生殖就像圣经裡面的旧约与新约一般。瑞德利说，突变就像原罪。如果突变速率快到每一代都有一个突变(就好像每个人都是罪人)，那么要除去一个靠复制繁殖的族群裡的原罪，唯一的办法就是毁灭掉整个族群，不管是用洪水淹没他们，用硫磺烈火烧死他们，或者用瘟疫毁灭他们。但是反过来说，如果有性生殖的生物可以忍受数 $\mu$ 突变而不受伤害(直到它们可以忍受的极限为止)，那么性就有办法从表面健康的父亲与母亲那裡汇集突变，然后全部集中到一个小孩身上。这就是新约圣经的办法，耶稣为了所有人的原罪而死，性也可以把全族群的突变累积到一个代罪羔羊身上，将他钉上十字架牺牲掉。

因此，康卓拉秀夫的结论就是，只有性才有办法避免大型复杂生物因突变引起的灭绝。而无可避

免的结论也就是，没有性就‘小可能有复杂的生物。这虽然是很启发性的结论，不过却不是每个人都同意。许多科学家还在争辩康卓拉秀夫所提出的两个假设，同时，不管是突变速率还是这些突变彼此之间的交互作用，都难以直接量测。若要说有什么是大家都同意的，那大概就是康卓拉秀夫的理论或许可以解释少数例子，但却无法解释举世随处可见大量的性行为。他的理论也无法解释，性如何从单细胞生物中发展出来，因为这种简单的生物还不需要担心体型变人身体变复杂，也不必担心那些原罪的问题。

现在，性对整个族群有好处，因为它可以把有利的基因组合集中在一起，也可以把不利的基因组合剔除。在一一十世纪后半叶，一般普遍认为这个问题算是解决了，虽然费雪爵士对于他自己的理论还是持一些保留意见。简单来说，费雪跟达尔文一样，相信天择应该是作用在个体身上，而不会为整个族群的利益着想。不过他却觉得不得不为基因重组这现象做一些例外解释，“可能是为了某些特定的利益[tn\*非为个体的利益而演化出来。”尽管康卓拉秀夫的理论确实主张性对大部分个体有利，只需偶牺牲两个代罪羔羊，但就算如此要看出性的好处也要等好几代以后。它并不是真的在个体上累积红利，至少从一般人的观点来看不是。

费雪的疑虑持续暗中闷烧着，最后在一九六〇年代中期爆发出来。那时候演化学家们正努力想解开利他主义与自私基因之间的矛盾。许多演化学界的名人都投身其中，包括了威廉斯、梅纳德史密斯、汉密尔顿、崔佛斯、贝尔跟道金斯等人，全都开始动手解答这个问题。现在情势变得很清楚，在生物界很少有什么东西是真正利他，如同道金斯所言，我们全都只是被自私基因所操纵的盲傀儡，

这些自私的基因只为自己的利益工作。可是问题就是，那从自私的观点来看，为什么那些作弊的行为没有立刻胜出？为什么会有个体愿意牺牲对自己而言最佳的利益(靠复制繁殖)，去换取那些只有在遥远的未来，才看得出对物种有好处的累积红利(基因的健康)？我们



算是有远见的了吧？但是连人类都很难为了自己子孙将来的利益而奋斗，想想那些过度砍伐的雨林、全球暖化与人口爆炸等问题。那自私的演化又怎么可能会把性所带来的长远族群利益，置于它的双倍成本之前？更何况性还有那么

%

多显而易见的缺点。

关于我们为何陷在性裡面，一个可能的答案是：性“很难不演化出来”。果如此，那么性的短期成本就不是可以讨价还价的了。这个论点确实有点道理。之前我提过，所有靠复制繁殖的物种都是最近才演化出来的，大约数千年前而非数百万年前。这些无性生殖的物种很罕见，兴盛一段时间之后就慢慢衰退，最终在数千年内灭绝，这正是我们所预期的模式。尽管偶尔有些无性生殖的物种可以发展到“繁荣”的地步，但是无性生殖物种却从来没有办法取代有性生殖的物种，因为一直以来环境中无性生殖物种的数量都太少了。此外还有一些“意外性”但却很充足的理由，来解释为何有性生殖的生物很难回去过无性生殖的生活。举例来说，哺乳类动物有一种现象称为基因烙印（某些来自母系或是父系的基因被关掉），意思就是说子代一定要从父母双方各继承一份基因，否则就会无法存活。当然理论上可以藉由玩弄一些机制上的小把戏，来解除这种对性的依赖性，但是到目前为止还没有哺乳动物放弃有性生殖。同样的道理，针叶树也很难放弃性生活，因为它们的粒线体由胚珠遗传而来，但是叶绿体却由花粉而来。想要存活的话子代一定要两者都继承，因此也就需要一对父母，所有今日已知的针叶树都必须行有性生殖。

但是这论点就只解释这么多了。应该还有很多原因可以解释性不只让族群受惠，也对个体有直接的利益。首先，很多物种，如果我们把大量的单细胞生物也考虑进来的话，那可说是绝大部分的物种，都有兼行性生活，也就是偶尔沉迷在性行为中，即使频率可以少到每三十代才来一次。事实上有些生物像是梨形鞭毛虫，从来没有被直击过有性行为，但是它们却保有全套减数分裂所需要的基因，所以或许当研究人员没有在观察时，它们会偷偷摸摸地寻找伴侣配对也不一定。这原则并不只适用于难以观察的单细胞生物，在大型生物中也可以看到，像是蜗牛、蜥蜴或是禾本科的草，牠们也会随着环境主宰而

在复制与性生活之间转换。很明显地，牠们可以在想要的时候随时回头去复制繁殖，因此“因为意外而不得不”不是有性生殖的好理由。

还有一个类似理论用来解释性的起源。当第1个真核细胞“发明”性生活时(见后节)，在成群复制繁殖的族群裡应该只有很少数的细胞会行有性生殖。为了要传播性行为到整个族群(从结果来看这是必然的，因为今日所有的真核细胞后代都会行有性生殖)，经由有性生殖产生的后代一定要有某些优势才行。换句话说，当初性可以传播出去必定是因为它对个体有益，而不是只对整个族群有益。

美国生物学家威廉斯在一九六六年首先指出这事实，那就是尽管要花双倍的成本，性一定要对个体有益才行。过去一度被认为解决的问题现在又回来了，而且变得更复杂。要在一群无性生殖的族群裡面传播性行为，有性生殖的个体，必须在每一代都产生比对手多一倍以上可以生存的后代才行。但同时我们也很清楚有性生殖机制的公平性：每产生一个赢家就有一个输家，每产生一个好的基因组合就有一个坏的基因组合。能够解释这些现象的理论，一定要既大又小，既耀眼可见却又捉摸不定，也难怪它吸引了生物学界最聪明的人。

威廉斯把重心从基因转到环境，或者准确地来说，是生态学。他问：跟自己父母不同有什么好处？答案是，当环境变迁的时候这点可能很重要，或者，当生物拓展领土、发展根据地、散播跟迁移的时候可能很重要。威廉斯的结论是，复制有如买一百张号码一样的乐透彩券，但是这不如买五十张彩券，每张号码都小一样，而这正是有性生殖所提供的解决之道。

这理论听起来很合理，而且无疑地在某些情况中必定是对的。但不幸的在跟现实环境中蒐集的资料比较之后，这却是众多聪明理论中第一个被判定出局的。如果有性生殖是因应环境变轨，那在环境变动无常的地方，像是高纬度或是高海拔，或是河水流动会不断氾濫然后干涸的地方，应该会发现较多的性行为才对，但是没有。事实上在稳定与生物族群庞大的环境中，反而可见到较多有性生殖，像是湖海之中或是热带地区。一般来说当环境变迁的时候，动物或植物会追随牠们喜好的环境，比如说当气候变暖时往北迁，紧跟着消退冰层的脚步。要环境变异大到每一代子孙都要做些改变是非常罕见的。偶然的性行为似乎比较恰当，就像那些每三十代才有一次性行为的生物，

既可以克服性的双倍成本压力，又不失去变异的能力。但是这却不是我们随处可见的情况，至少在大型生物像是动植物之间不是。

其他生态上面的理由，像是为了竞争生存空间，也都不符合观察资料。但在这齣剧尚未落幕时，红皇后登场了。如果你不知道她是谁，那容我介绍一下。红皇后是英国作家卡罗在他的奇幻作品《爱丽丝镜中奇缘》裡面中设定的一位超现实角色。当爱丽丝遇到她的时候，红皇后正发足快速奔跑着，但是却始终维持在原地哪裡也没去。红皇后告诉爱丽丝：“现在妳看到了吧？全力奔跑的目的是为了让『自己』保持在原地。”生物学家利用这句话来阐述不同物种之间永无止境的竞争，它们彼此不断

彼此对抗竞争着，但是谁也没有真正领先过。这句话跟性的演化特别吻合\*。

英国演化生物学家汉米尔顿在一九八〇年代初期，特别人力鼓吹红皇后理论。汉米尔顿是位极度聪明的遗传数学家，也是位自然学者，很多人认为他是自达尔文以降最杰出的达尔文主义者。在对达尔文的理论贡献良多之后(比如说像提出亲缘选择理论来解释生物的利他行为)，汉米尔顿开始对寄生虫着迷。然而很不幸的，他自己最后却成为寄生虫的猎物。一九九九年他勇敢地前往刚果冒险寻找带有爱滋病毒的黑猩猩时，不幸感染疟疾，最后在一一〇〇〇年过世，得年六十三岁。他的同侪崔佛斯在科学期刊《自然》上面写了一篇感人的讣闻，称汉米尔顿有“我所见过最细緻而多层次的心灵。他的言论常常有双重甚至三重意义，而我们一般人只用一层意义在说话或思考。他的思考方式有如和弦一般。” •

在引起汉米尔顿极度的兴趣之前，寄生虫一直是声名狼藉的。这都是受到维多利亚时期颇负盛名的英国动物学家蓝开斯特的影响(他同时还认为，西方文明降临普及这世界是人类命中注定)，寄生虫一直被公认为是演化中卑劣的退化产物。不幸的是蓝开斯特的阴魂，在他死后一个世纪仍徘徊在动物学界。在寄生虫学领域之外，甚少有其他科学家甘愿相信寄生虫具有精巧复杂的适应力，因此完全 «

无视于寄生虫学家数十年的研究所揭露的各种证据。寄生虫以改变它们的形状跟特性以适应不同的宿主，它们在寻找感染目标方面

更有奇蹟般的精准度。寄生虫不但不是退化的产物，甚至还是已知生

\*红皇后这个故事是瑞德里讲的，他在一九九三年出版的书《红色皇后》中，用他惯有的天才讲述这理论。

物中适应力最机灵的物种了，尤有甚者，它们的策略之成功让人刮目相看，有些人估计它们的数目甚至是独立生活物种的四倍左右。汉米尔顿很快地理解到寄生虫与其宿主之间永无止境的竞争，恰好提供了那种让有性生殖可以崭露头角的无止境变动舞台。

为什么要跟自己的父母不同，因为你的父母或许正是因受到寄生虫的感染而苟延残喘，有时候情况甚至命在旦夕，尽管他们仍可以把你生下来。住在北美与欧洲干净环境中的幸运儿，或许早就忘记寄生虫侵扰的可怕性，但是世界上其他地方的居民可没那么幸运。像疟疾、睡眠病或是河盲症等可怕疾病，再再诉说着寄生虫感染的惨剧。全世界大概有一一十亿人口正被各种不同的寄生虫所感染。大致上来说，我们受寄生虫病的危害远大于掠食者、极端气候或是饥荒的危害。尤有甚者，对热带地区的动物或植物来说，同时带有超过一一十种以上的寄生虫可不是新鲜事。

性可以解决问题，因为寄生虫的改变速度很快。寄生虫的生命周期短暂，数量又庞大，所以花不了多少时间它们就可以适应宿主，而且是从最基本的细节上适应，蛋白质对蛋白质，基因对基因。不到的话它们就会死亡，成功的话就有生长与繁殖的自由。如果宿主族群的基因完全相同的话，那成功的寄生虫可以轻易感染全族群，并有可能消灭牠们。但是如果宿主会改变的话，那就会有希望，有一点可能性，其中某些个体产生某个罕见的基因，恰巧可以抵抗寄生虫感染。宿主可以因此成长茁壮，直到寄生虫开始被迫去注意这个新的基因并去适应它，要不然就是等着灭绝。这情况会一直重复，一代又一代，一个基因型换过一个基因型，两者持续赛跑，但其实都停留在原地，如同那位红皇后一样。所以性的存在是为了把寄生虫挡在外面\*。

不论如何，这理论的主张就是如此。性确实在族群密集而寄生虫也很频繁的地方普遍存在，在这

种环境之中，性也确实可以让个体的后代直接受惠。然而，我们不是很确定，关于寄生虫所带来的威胁，是否真的大到足以解释性的演化，以及有性生殖广泛而持续的存在？红皇后理论所预测的那种无尽的基因型变化循环，很难在野外直接观察；而用电脑模型去测试能够促进有性生殖发展的环境，所得到的结果与汉米尔顿当初鲜明的构想又差之甚远。

比如说，提倡红皇后理论中的先驱与佼佼者，美国生物学家莱弗力，就曾在1994年说过，根据电脑模拟的结果，寄生虫传染率要非常高(高于百分之七十以上)以及它们对宿主适应性的影响要大得吓人(让百分之八十的宿主失去适应性)，性才有决定性的优势。虽然某些例子确实符合这种环境需求，但是大部分的寄生虫感染，却没有剧烈到足以让有性生殖占上风。突变也可以让族群随时慢慢变异，而电脑模拟的结果显示，由突变分歧后的各纯系生物，似乎比有性生殖的生物适应得要更好。虽然后来又有许多聪明的理论让红皇后变得更有力量，但是都不免带有些诡辩的意味。在1990年中，演化界确实瀰漫着一股消沉的气氛，似乎没有任何单一理论可以解释性的演化与存在。

\*或许你会反对说：这是免疫系统的工作才对吧？确实如此，但是免疫系统其实是有弱点的，而只有性才有办法修正这个弱点。免疫系统运作的前提是要能定义并区分“自我”与“非我”。如果“自我”的蛋白质是代代相传永不改变的，那么寄生虫只需要利用长得像“自我”的蛋白质来伪装自己，就可以躲避免疫系统的攻击，它们会轻易躲过各种障碍，直接攻击最根本脆弱的目标。任何复制繁殖的生物如果有免疫系统的话，下场必定如此。只有性(再不然就是重要的目标蛋白质就要有很高的突变率)才能够每一代都改变免疫系统对“自我”的定义。

当然，从来也没有规定说只能用一个理论来解释性的存在。事实上这些理论彼此也并不互斥。或许从数学的角度来看，混种理论是个一团混乱的解决之道，但是大自然可是爱怎么混乱就怎么混乱。从1990年代中期以来，科学家开始试着结合不同理论，看看能不能在某些地方彼此强化，而结果还真行得通。比如说，当红皇后跟不同

人共枕时，结果也不一样，rflī确实当她跟某些人配对时，自己的重要性会相形式微。莱弗力指出，当红皇后理论跟穆勒氏棘轮理论一起考虑时，性的价值就增高，让这两个理论都较接近应用面<sup>1</sup>。然而当科学家再回到他们的绘图桌前去检视不同参数时、他们发现其中有一项参数很明显有问题。对于现实世界来说，这项参数未免太过数学理论化了，那就是假设物种的族群规模可以无限大。别说大部分的族群都远非无限大，就算规模大的族群往往也受地理分布影响，被切割成规模有限又局部独立的单位。这一点差异造成出人意料的结果。

最让人惊讶的或许这是改变了 一切。费雪与穆勒等人在一九三〇年代关于族群遗传学的看法，似乎又从教科书中尘封已久的角落如幽灵般回来了，而且变成我认为最有希望诠释有性生殖独特性的理论。许多科学家早在一九六〇年代就已经不断发展费雪的概念，其中最重要的当属威廉希尔、罗伯森与费尔森史坦等人。不过真正用具有启发性的数学计算来改变思想浪潮的，还是要归功于英国爱丁堡大学的巴顿与加拿大不列颠哥伦比亚大学的奥托两人的功劳。他们所建立的模型，在过去十年内成功地解释了为何性可以既有益于个人，也有益于群体。这个新的架构也十分让人满意地融合了各家理论，从威廉斯的乐透假说直到红皇后理论。

这个新的概念所看的是有限族群裡面，运气与天择之间的相互作用。在一个无限大的族群裡，任何可能会发生的事情都会发生，好的基因组合一定会无可避免地会出现，而且搞不好还不需要太长的

时间。但是在一个有限的族群裡，情况就人不相同。这主要是因为 在没有重组的情况下，一条染色体上的基因就像串在一条绳子上的珠珠一样。它们彼此命运相繫，染色体的命运将由全体决定，所有基因休戚与共，与单一基因品质好坏无关。虽然大部分的基因突变都是有害的，但是却又还没有坏到会毁掉整条尚算完好的染色体的地步。这也就是说，缺点将会慢慢累积，渐渐侵蚀适应性，最后形成一条品质极差的染色体。这些一点一点慢慢发生的突变，虽然很少会一下子就让个体残障或是死亡，但是却会破坏遗传优势，同时用难以察觉的速度降低族群的平均水准。

而讽刺的是，当处于这种极为平庸的环境下，有益的突变反而会造成大混乱。为了容易解释这理论，就让我们先假设一条染色体上

有五百个基因好了。这会造成两种结果。一种是这个有益突变的传播，会因为受限于同染色体上其他次等基因而延缓，另一种则是这有益的突变会传播出去。在第一个例子裡，对一个有益基因的强烈正向选择，会因为对其他四百九十九个基因的弱选择而被分散掉。整体而言效果会彼此抵消，因此这倘有益的基因极有可能会就这样无声无息地消失，因为天择根本没机会看到它。换句话说，同一条染色体上所有基因会彼此干扰，这又称为选择干扰，它会遮蔽有益突变的价值，进而干扰天择的作用。

然而第一种结果才会造成更毁灭性的下场。假设整个族群裡，有一条染色体散布着五十种略有差异的版本好了。现在如果有一倘新的有益突变产生，而这个突变好到足以让它自己遍布全族群，那么根据定义，这个基因就会取代族群中其他略有变异的相同基因。不过问题在于，它不只会取代所有略有变异的相同基因，它还会带着整条染色体，一起去取代其他较弱竞争者同一条染色体上所有的基因。用前述的例子，如果这个突变碰巧出现在那五十个版本其中之一好了，那么其他四十九个不同版

本的染色体都将从族群裡面消失。这还不是最糟的，会被取代的，除了连在同一条染色体上面的所有基因以外，还有这个复制族群裡，所有随着个体被消灭而一同被消灭的基因，也就是说被取代个体的全部基因都将消失。实际上来说，是整个族群的基因歧异性将消失。

结论就是，“坏的”突变会破坏“好的”染色体，而“好的”突变会困在“坏的”染色体上，不管哪一种情况都只会侵蚀族群适应性。如果偶尔有一个突变具有较大的影响力，那么强力的选择将会摧毁族群的多样性。这个下场可以在男性的Y染色体上看得很清楚，因为这条染色体从来没有重组过\*。这条染色体有如女性X染色体的影子(X染色体会重组，因为女性有两条X染色体)，它几乎跟残骸没有什么两样，除了带有少许有意义的基因以外，剩下的全是语意不清的无意义基因。如果每一条染色体都遭遇相同的退化命运，那么大型复杂生命将不可能形成。

这毁灭性的结果还没就此打住。当选择的作用愈强，就愈有可能摒除一个或多个基因。任何选择机制都会有影响，不管是寄生虫或

是气候、饥荒，或是拓展新殖民地等因素，因此也适用红皇后以及 其他的选择理论。结果就是不管哪一种情况都会让族群失去遗传多样性，而降低有效族群大小。(有效族群为族群遗传学专有名词，简单来说就是一个族群裡，能有效把基因传给下一代的个体数量。因为一群生物裡不是人人都有机会把基因传给子代，所以有效族群大小往往小于族群个体总数。)一般来说，愈大的族群可以包含愈大的遗传变异性，反之亦然。但是靠复制繁殖的族群在每次天择淘汰 浪潮后，就会失去一些遗传变异性。从族群遗传学的观点来看，这样子在大规模族群(数以百万计)中会发生的变化其实跟小规模族群(数以千计)无异，而这，正好让随机运气这个因子有机会介入。任何一个重要的选择作用，都会让原本大规模的族群变成小规模“有效族群”，而让它们更容易退

化甚或灭绝。有一系列的研究清楚地显示了，遗传变异贫乏的现象确实广泛存在于靠复制繁殖的物种间，同时那些只有偶尔才有性生活的物种也深受其害。性最大的好处就在于它让好的基因有机会藉由 重组，脱离那些共存在遗传背景中的垃圾，同时保存了族群裡大量被隐藏起来的遗传变异性。

巴顿跟奥托的数学模型显示了，基因之间的“选择干扰”效应不只会影响族群层面，也会作用在个体身上。在那些可以同时进行有性生殖跟复制繁殖的物种裡，一个基因就可以控制有性生殖的频率。这个性基因的普及程度变化，正好可以说明随着时间推演，有性生殖的成功。如果这种基因的普及率增高，代表有性生殖成功，如果普及率降低，则代表复制繁殖成功。特别是，如果这个基因的普及率随着每一代每一代而增加，代表了性对族群有好处。而事实上我们发现它的普及率是愈来愈高的。在这一章所有我们讨论过的论点中，选择干扰的影响最为广泛。[tn性不管在任何情况下都优于复制繁殖(尽管它要付出双倍的成本)。在以下三种情况共存时两者的差异达到最大：当族群具有高变异性、当突变机率大以及当选择压力大的时候。这有如宗教般但却毫不神圣的三位一体，非常明显地 指出性的起源。 ， ，

\*这其实不尽然全对。Y染色体没有全部消失的一个原因，是因为它上面的基因有许多拷贝。这条染色体显然会对摺，让1因在相同的染色体上彼此重组。这么有限的重组似乎已经足以挽救大部分哺乳动物的Y染色体，让它们不至于消失。但是有一些动物的Y染色体则完



完全全消失了，像是亚洲 鼯形田鼠。牠们如何产生雄性动物至今仍是一个谜，不过至少我们可以安心，人类不会因为退化的 Y染色体而变成一片混乱。

虽然有许多顶尖的生物学家投入解决跟性有关的各种问题，但是其中却只有极少一部分真正算是 在研究性的起源。这是因为关于促成有性生殖诞生的整体条件或是环境，实在还有太多的不确定性，因此所有的假设往往也就只能停留在假设阶段。尽管如此，就算目前各种理论仍彼此针锋相对，但我 想至少有两个论点是圈内大部分人都可同意的。

第一点就是所有真核细胞生物的共祖是有性生活的。如果我们试着去建立所有植物、动物、藻 类、真菌与原虫的共通特性，将会发现人家所共有的最重要特质之一，就是性生活0性乱于真核细胞 来说是如此重要，这件事再明显不过了。如果我们全部都是来自同一个能行有性生殖的真核细胞，而这个真核细胞祖先又是从无性生殖的细菌而来，那么在远古时代一定有一个瓶颈，是只有这个会行 有性生殖的真核细胞祖先可以挤过去。根据假设，第一个真核细胞应该是像它的细菌祖先一般只会行 无性生殖(所有现存的细菌都没有真正的性生活)，但这一支系已经全部灭绝了。

我认为所有人都同意的第一 一点，跟粒线体这个真核细胞的“发电厂”有关。关于粒线体曾经是独 立生活的细菌这件事，现在已经尘埃落定•，而我们几乎也可以确定真核细胞生物的共祖应该已经有粒 线体了。另外，科学家现在也确定了，就算没有好几千恐怕也有好几百个基因，曾经从粒线体传入宿 主细胞；而那些镶嵌在几乎所有真核细胞染色体裡的“跳跃基因”，也来自粒线体。这些观察结果彼此并不互相抵触，但是兜在一起之后，它们却为那些极可能是引发有性生殖演化出来的选择压力，描 绘出了一幅非常清晰的景象\*。

想想看，第一个真核细胞是一个嵌合体，有一隻小小的细菌住在一个较大的宿主细胞中。每一次 这隻细菌死亡，它的基因就会被释放出来：它们会跑到宿主细胞的染色体裡。这些基因的片段，会用

性

细菌合并基因的方式，随机地合并入宿主的染色体中。有一些新来的基因是有利用价值的，但是也有很多根本一无是处，因为跟已经存在的宿主基因重复。还有一些基因片段会正好插入宿主基因中间，因而把宿主基因区分成好几小段。这些跳跃基因会带来大灾难。因为宿主细胞完全无法阻止这些基因自我复制，所以它们会毫无阻碍的在宿主基因体裡跳来跳去，让自己渐渐渗入染色体中，最后将宿主的环状染色体切成好几段直链状染色体，而这就是今日所有真核细胞所共有的染色体形式(详情请见 第四章)。

这个族群的变异性很高，演化非常快速。或许一些简单的小突变让细胞失去r细胞壁。另一些突变则帮助细胞改良细菌的细胞骨骼，把它升级成机动性更高的真核细胞版骨骼。宿主细胞或许随意地利用寄生细菌的脂质合成基因，来形成细胞核以及其他内膜系统。细胞不是在一无所知的情况下一步登天就促成这些改变，而是经由简单的基因交换加上一些小突变慢慢达成。不过几乎所有的改变都是有害的，在一个成功有益的改变背后，是上千个错误的歧路。唯有性，才有办法融合出一个不会害死人的染色体，也只有性，才能把所有最佳的发明跟基因组合带到同一倘细胞中。这需要真正的性生活才能达成，而不是半吊子的基因交换。只有性，才有办法从一个细胞带来细胞核，再从另一个细胞拿

\*这两个论点与原始宿主细胞的确切身分无关，同时也不涉及原始细胞过着何种共生结构•，而这些，目前都还是众说纷纭。此外，关于原始细胞有没有核？有没有细胞壁？或者是不是过着吞噬细胞的生活型态？这些问题也都无关于这两个论点。所以，尽管目前关于真核细胞的起源，从许多方面来看，还有太多充满矛盾的理论，但是却不会影响到我们在这裡讨论的任何一个假设。

出细胞骨骼，或者从第三个细胞带来蛋A质定向传输系统，与此同时把所有失败的成品筛掉。减数分裂的随机力量，或许在每产生一个赢家(倖存者会是比较恰当的称唎)都要牺牲掉上千个输家，但是这还是比复制繁殖要好太多太多了。在一个变异性高、突变机率大以及选择压力大的族群中(一部分原因是那些寄生性的跳跃基因的攻击造

成的)，复制繁殖会非常惨。无怪乎我们会有性生活。没有性 生活的话，我们真核细胞生物根本不可能存在。r

不过问题是，如果复制繁殖很惨的话，那么性有足够时间演化出来拯救世界吗？答案或许很让人 惊讶，那就是“是的”。技术上来说，性可以演化得非常简单迅速。基本上只有三个基本步骤••细胞 融合、区隔染色体以及基因重组。让我们快速浏览一下这些步骤。

细菌基本上是无法进行细胞融合的，因为它们的细胞壁会阻碍这个步骤。但是失去细胞壁的话 会让问题好转。许多简单的真核细胞，像是黏菌或是真菌，会融合成为一个带有多个细胞核的巨人细胞。这些细胞之间形成连结松散的聚合体，又称为多核原生质体，经常是构成这些原始真核细胞生命 史的一部分。许多寄生虫像是跳跃基因甚或是粒线体，就是藉着这种细胞融合机制进入新的宿主，其 中有一些还会主动引发细胞融合。从这个观点来看，如何避免细胞融合或许才是更大的难题。因此， 性生活的第一个要件，细胞融合，应该不成问题。

乍看之下，区隔染色体似乎比较有挑战性。还记得减数分裂过程中，染色体的谜之舞蹈吗？它会 先复制染色体，之后才把每一套染色体平均分给四个子细胞。这过程为什么要这么麻烦呢？事实上， 这一点也不麻烦，它只不过是现存细胞分裂过程，也就是所谓的有丝分裂，做r 一个小小的改变 而C,而有丝分裂的第一步也是染色体复制。生物学家卡瓦里尔史密斯认为，有丝分裂很可能只是细

胞从细菌那裡继承了分裂步骤后，做了 一些简单的更动就演化出来了。他接着指出，其实只要一倘关 键点的改变，就可以让有丝分裂变成减数分裂的原型，这个关键点，就是当细胞无法完全吃掉那些把 染色体黏在一起的“胶”（专有名词叫做黏着素蛋白，cohesin）。如此，细胞无法进入下一轮染色 体复制与细胞分裂，它会先停顿一下，然后再继续把染色体拉开来。事实上，这些残存的黏胶会让细 胞搞不清楚，让它在完成第一次分裂之前，误以为又有刺激，让它进行第：一次染色体分离。

这样的结果就是染色体数目减半，而卡瓦里尔史密斯说，这其实正是减数分裂带来的第一个优 点。如果原始的真核细胞无法阻止大

家结合在一起，形成一个带有多套相同染色体的巨大网络组织（如同今日黏菌所形成的结构），那么要重新产生一个带有单套染色体的单细胞，就需要某种还原式的细胞分裂。减数分裂正好可以藉着稍微扰乱正常细胞分裂，来重新产生单细胞。而这个过程其实对细胞分裂机制的骚扰，可以降低到最小。

如此，我们就进入性生活的最后一个关键点：基因重组。这个过程跟以前一样，其实也不会构成问题，因为所有需要用到的机器其实都已经存在细菌体内，细胞只需继承它们即可。不只是那些机器，其实真核细胞连进行基因重组的方法都跟细菌一模一样。细菌经常从环境中获取基因（透过水平基因转移），然后藉着基因重组把它们嵌入自己的染色体中。在第一个真核细胞裡，一定是利用相同的方法，来嵌入从粒线体中跑出来的基因，如此持续的扩充宿主细胞本身的基因体容量。根据布达佩斯艾特渥斯罗兰大学的维赖的看法，对于最早的真核细胞来说，重组的好处应该就是为了扩充基因库，跟细菌的目的是一样的。而要让基因重组变成减数分裂中的惯常程序，应该相当简单。

如此，性的演化或许根本不是问题。从机制上来说，它们几乎是早已万事俱备。对于生物学家来

说比较矛盾的事情反而是，性为何会持续下去？天择的目的并非让“最适者生存”，因为这个最适者如果无法繁衍的话，那就什么都不是。有性生殖在一开始就远胜于复制繁殖，然后几乎普及到所有的真核生物群中。有性生殖在一开始所带来的好处或许与今日无异，那就是让最好的基因组合出现在同一个个体身上，净化有害的突变，同时也可以融入任何有益的新发明。在远古时代有性生殖或许只从每一千个牺牲者中产生了一个赢家，甚至或许只是个悲惨的倖存者，但这仍然远比复制要好太多了，因为复制几乎注定会毁灭。即使在今日，有性生殖虽然只能产生一半的后代，但是它的适应性却是别人的两倍。 - •

有趣的是，这些观念其实就是一一十世纪初期那些已经不再被支持的理论，如今用一种比较复杂的包装重新呈现出来，而其他一度很新潮的理论，反而纷纷倒在路旁。这些观念主张性有益于个体，但同时也適切地融入其他理论，将性的价值恰如其分地呈现出来。我们摒除了错误的理论，把其他具有丰富内涵的假设统整在一起成为一个

理论，这过程就像众多基因藉着重组合在同一条染色体上一样。同样的，多亏了有性生殖才有这么多聪明的理论问世，而我们每人都贡献一份力。

# 第六章 运动——力量和荣耀

## 第六章运动——力量与荣耀

“自然的獠牙与利爪，沾满了红色的鲜血”这句话，恐怕是英文裡面引述达尔文次数最多的一句了。尽管天择本身或许未必认同这句话，但是它却非常精准地描绘了一般人对天择的看法。原句语出英国诗人丁尼生一首忧郁的诗〈追悼文〉，该诗写成于一八五〇年，九年之后达尔文出版了他的《物种起源》。丁尼生的诗人朋友哈兰之死，引发了他写此诗的动机，在该句的上F文中，丁尼生表达了上帝的爱与大自然的无情两者之间冷酷而强烈的对比。他藉着大自然的口说，不只是个人会腐朽，物种也一样。“上千物种业已消失，我毫小介意，万物都终将消失。”对我们来说，这裡的万物，包含了我们所珍惜的全部，如意志、爱、信赖、正义，还有上帝。虽然自始至终丁尼生并没有失去他的信

4 m

仰，但是在那时候诗人显然正深受信仰怀疑的折磨。

种对大自然(后来也延伸到认为“天择好似个磨轮”)的成见，已经招致多方批评。老实说，这种论调完全忽略/草食动物、植物、藻类、真菌、细菌等多样生命彼此之间掠食者与猎物活生生的竞争关係。从更深一层的意义来说，这论调更贬低了合作的重要性。依照达尔文所主张的为生存而夺斗，更广义的奋斗还可以包含个体之间以及物种之间的合作，甚或是倘体裡面基因的合作等行为，也

来掠食行为的重要性，或者讲得更精确一点，是想讨论运动的威力，也就是所谓的机动性，是如何从很久以前开始彻底改变了我们的世界◇

“沾满鲜血的獠牙与利爪”本身已经隐含了运动。首先抓到你的猎物，本身就不太像是个被动的行为。接下来咬紧h下颚需要用力打开跟闭h嘴巴，这要藉由肌肉才能达成。我想，如果要假设一种被

动性的捕食行为，那大概就会像真菌一样，但是即便是用菌丝缓慢绞住物体，也需要某种程度的运动。总之我的论点就是，没有机动性的话，很难想像如何藉由掠食行为来生存。因此，机动性是非常基本而非常深刻的发明。要想抓住你的猎物然后吃掉牠，首先要学会运动，不管是像变形虫一般爬行然后吞噬，或者是像猎豹一般用充满力量与速度的优美方式。

若是从生态系统的复杂程度，与植物演化的步调与方向来看的话，机动性这个特徵如何改变世界，并没有特别明显到可以马上察觉。化石纪录虽然透露了一些端倪，可以让我们稍微洞悉，但却无法完整呈现物种之间的互动，以及这些互动如何随时间而改变。很有趣的是，化石纪录显示了大约在我们地球历史上最大规模的灭绝事件之后，也就是距今两亿五千万年前的一一叠纪结束之际，生物的复杂度有剧烈的改变，在此之前百分之九十五的物种都被消灭了。这一次大灭绝把历史纪录整个刷新，

一切都不同了。

当然，一一叠纪以前的世界已经很复杂了，陆地上充满巨大的树木与蕨类植物、蝎子、蜻蜓、两栖类、爬虫类等等。海中则充满了三叶虫、鱼类、鲨鱼、鹦鹉螺、腕足类、海百合(有柄的海百合纲动物在一一叠纪大灭绝时几乎全部消失了)以及珊瑚。不仔细看的话会以为这些生物的“种类”改变了，但是整个生态系统却没有太大的不同，然而详细的分析却指出这种观点是不对的。

生态系统的复杂性可以用物种的相对数目来估计。一个系统裡如果只有少数物种主宰，而把其他物种排除在边缘地带，那我们会说这个生态系统很简单。但是如果是大量的物种彼此共存势力均等，那么这样的生态系统就非常复杂，因为这样物种之间可以形成的链状关系就广泛多了。把各时代化石纪录中物种的数量慢慢加总起来，我们可以有一个物种复杂性的“指标”，而这个结果颇让人惊讶。物种的复杂性并非慢慢累积由简而繁，相反的，看起来似乎是在一一叠纪大灭绝之后忽然急速升高。在大灭绝之前，大约有三亿年的时间，海洋裡复杂的与简单的生态系统比率，约莫是一半一半，但是在 大灭绝之后，复杂生态系统超过简单生态系统达三倍之多，之后的两亿五千万

年直到今日又是另一个持续而稳定的改变时期。为什么这种改变并非稳定进行，而是剧变呢？

根据美国芝加哥菲尔德博物馆的古生物学家华格纳的看法，答案在于机动性生物的扩张。其转变是，让一个本来都是大量生物固着于定点的海底世界(腕足类、海百合等动物都是过着一种过滤食物的低耗能生活型态)，变成一个全新而充满活力的世界，由四处移动的动物所主宰，尽管只是一些寸长大小的有壳动物、海胆或是螃蟹之流。当然很多动物在大灭绝之前就已经存在了，但是只有等到大灭绝之后牠们才真正变成主宰。为什么在大灭绝之后会有这种急速的转变，目前没有答案，或许是H为过着机动式的生活型态对于世界的适应力比较强。如果你一天到晚跑来跑去的话，那就比较容易遇到各种环境变化，而你身体的恢复力就会比较强。所以，或许是机动性较高的动物，在世界末日之后的环境剧变中比较容易生存(第八章会详细讨论)。那些只靠过滤食物过活的生物在g变潮流中则完全没有缓冲余地。

不过不管原因是什么，机动性动物的兴起，改变了生活的样貌。四处游走的意义，代表动物不管

从哪个角度来看，都更容易彼此狭路相逢，因此不同物种之间有更多种互动的可能。这意义不只是说有更多种掠食的可能，同时也有更多牧食、更多腐食清除、更多穴居躲藏等行为。动物总有各种理由移动，但是由机动性所带来的新生活型态，让动物现在可以根据特定的理由，在特定的时间出现在特定的地方，然后在另一个时间出现在另一处地方。换句话说，这种生活给了动物目的，让牠们根据思考，从事有目标的行为。

然而机动性所带来的，还远超过改变生活型态，因为它还主宰了演化的步调、控制其菌与物种随着时间而改变的速度。所有东西裡面改变最快的当属寄生虫与病原菌了，因为它们要不断地创新发明来应付残酷免疫系统的迫害，动物对它们可是欺压甚烈。相反的，滤食动物，或者更广泛地说如植物这些根着于定点的生物，演化就没那么快。对于固定不动的滤食动物言·红皇后理论，也就是说要不停地奔跑才能保持在原地(至少相对于肩争者来说)的理论，几乎是天方夜谭。滤食生物基本上是万年不动的，直到在某一瞬间被扫除一空。不



过在这些经验法则中有一个例外，那就是开花植物，而这例外正好再次强调了机动性的重要。

在一一叠纪大灭绝以前，世界上并没有任何开花植物。当时植物世界是一片单调的绿色，如同今日的针叶林一般。多采多姿的花朵与水果的出现，完全是植物对动物世界的回应。显而易见的，花朵是为了吸引传粉者，也就是动物，来帮它们把花粉从一朵花传给另一朵花，如此可以帮这些固定的植物把有性生殖的好处远远传播出去。水果也一样，应动物的召唤而生，藉着动物的肠子帮它们把种子散布出去。因此，开花植物开始跟动物一起“共演化”，两者环环相扣。植物满足了传粉者与食果实者内心深处的渴望，而动物则在毫不知情的状况下完成了植物交付的任务，至少直到我们人类开始生产

无籽水果为止。这种纠缠不清的宿命加速了开花植物的演化步调，以便能跟上它们的动物伙伴。

因此，机动性带来了种种需求：要能适应这快速改变的世界，植物与动物之间要有更多的互动，要适应掠食这种生活型态，还要有更复杂的生态系统。这些因素都促使更好的感官系统发展(也就是说更适于探索周遭的世界)，以及更快的演化速度，这样才能跟上其他生物的速度，不只是其他动物，还有其他植物。然而在这一切的创新发明中，只有一个创新有办法让一切变可能，那就是肌肉。或许肌肉乍看之下并不会让人像赞叹其他感觉器官(如眼睛)一样感受它的完美，但是放在显微镜下观察，却可以发现肌肉的了不起，它有清晰的纤维排列起来，协同作用产生力量。它是把化学能转化成机械力的机器，跟那些达文西所发明的东西一样不可思议。但是这样一部目的性极强的机器是如何出现的？在这一章中我们将要讨论那些造成肌肉收缩的分子机制，它们的来源与演化。有了肌肉，动物才能如此影响深远的改变整个世界。

很少特徵能像肌肉如此引人注意了，充满肌肉的男性总是激起人类的欲望或忌妒，从古希腊英雄阿基里斯到某位加州州长都是如此。与肌肉有关的历史，除了它的外表之外，也有许多伟大的思想家

与实验者，尝试努力去了解肌肉到底是如何运作。从亚里斯多德以降到笛卡儿，他们对肌肉的看法都是，肌肉运作并非收缩，比较应该是膨胀，内含被肌肉所绑住的“自我”。他们认为从脑室中会释放出看不见也无重量的动物灵魂，通过中空的神经通往肌肉，使其因膨胀而缩短。笛卡儿本人对身体的看法极度机械论，因此他假设肌肉裡面应该会有瓣膜，就像血管中的瓣膜阻止血液回流一样，这些瓣膜也可以阻止动物灵魂回流。

但是在笛卡儿之后不久，大约在一六六〇年代左右，这个曾经备受宠爱的理论就被一个简单的发现推翻。荷兰的实验生物学家施旺麦丹用实验示范了当肌肉收缩时，其实体积并没有增加，反而还稍微减少一些。这样一来，肌肉就不太可能像个袋子一样被动物灵魂撑开。然后到了一六七〇年代，另外一位荷兰人，也就是显微镜先驱雷文霍克，首次在他发明的放大透镜下检视肌肉的显微构造。根据他的描述，肌肉由许多非常细长的纤维所组成，而这些纤维的组成又是“由许多细小的珠子彼此相连串成一条鍊子，上千条这种鍊子组成整个肌肉的构造。”英国医师库荣则认为这些小珠子其实就像许多小袋子一样，可以扩张而改变肌肉的形状，却不会影响到它的体积\*。这些结构如何运作已经远超出当时科学能验证的范围，似科学想像却没有界限。当时有许多顶尖的科学家，认为这些小袋子裡面装的就是爆炸物。比如说英国科学家马约就认为，动物的灵魂其实是含硝的气体分子。他认为这种气体由神经所供应，会跟由血液供应，含硫分子混合在一起，形成类似火药的爆炸物。

不过这理论也没盛行多久，大约在雷文霍克第一次观察肌肉的八年之后，他又用另外一架改良的显微镜重新检视他当年发现的“小珠子”，然后为自己之前的说法道歉。他说肌肉纤维完全不是一连串小袋子，而是一圈圈的环或是皱褶，规律地绑着纤维，因此造成看起来像是一颗颗小珠子的印象。尤有甚者，当他把这些纤维压碎，在显微镜下细细检视其结构后发现，这些纤维其实也是由更小的纤维所组成，每根大概都有一百多条小纤维。现在，这些东西的命名都不一样了。雷文霍克当年看到的片段现在称为“肌小节”，内含许多称为“肌原纤维”的细丝。很显然的，肌肉的收缩跟小袋子膨胀一点关系也没有，而是一束又一束的纤维有关。

不过尽管如此，结构暗示了肌肉可能是藉着某种机械性纤维之间的滑动在运作，但是科学家对于

什么力量可以驱动肌肉则是毫无头绪。这要再等一百年之后，科学家发现一种新的力量，有可能让这些肌肉纤维生气蓬勃，那就是电力。’， -

在西元一七八〇年代左右，义大利波隆那大学的解剖学教授贾法尼，■用一把解剖刀接触死青蛙的腿，与此同时房间另一头有一部机器，发出一阵火花放电传到解剖刀上，他很惊讶地发现纵然青蛙已死，牠的腿居然会疯狂的收缩。若是在用解剖刀切割蛙腿时，用一根黄铜做的钩子摩擦解剖刀，也会有一样的反应。此外还有很多其他的情况，好比说窗外雷雨交加时，都可以观察到类似的现象。后来利用电力赋予生命力这样的理论，很快的就被命名为电疗派(galvanism，或称贾法尼学派)，并且给英国作家雪莱灵感。雪莱在一八一二年写她的著名哥德式小说《科学怪人》之前，曾经详细研究过贾法尼的实验报告。事实上，贾法尼的外甥阿迪尼比较接近《科学怪人》小说裡，科学家弗朗肯斯坦的原型。他曾在十九世纪初期巡迴欧洲示范所谓的“贾法尼式死体复活术”。最有名的一次，他在英国伦敦的皇家外科医学院，当着众多内外科医师、公爵甚至威尔斯王子等观众面前，电击一颗被砍下的罪犯头颅。阿迪尼注记道：当他电击耳朵跟嘴巴时，“下巴开始颤动，周围的肌肉剧烈的收缩，而左眼甚至张开来。”。

当时另外一位义大利物理学家，帕维亚大学的教授伏打也对贾法尼的实验很感兴趣，但是却不赞成贾法尼的解释。伏打坚持身体裡面不可能有任何带电的东西，而电疗派的现象纯粹只是身体对外界

\*库荣是英国皇家学院的创始会员之一，后来以他为名的库荣讲座(年度荣誉讲座)，是生物科学最重要的讲座。

由金属产生的电流，所发生的被动反应。他认为，青蛙腿可以导电，这跟浓盐水可以导电一模一样，纯粹只是一种被动的性质。贾法尼跟伏打从此展开了一场为期十年的争论，•€两派都各有热情的

拥护者，恰好也反映了当时意大利的学术潮流：动物主义者对上机械主义者，生理学家对上物理学家，波隆那对上帕维亚。

贾法尼认为他的“动物电流”确实来自体内，因此非常努力想要证实此事，或至少要说服伏打。这场争论展现了怀疑主义用在贾法尼的实验式思考上，能产生多大的威力。在设计实验证明自己理论的过程中，贾法尼确认了肌肉在本质上就是容易被刺激的，它能够产生与刺激来源不成比例的反应。他还主张肌肉可以藉着在内部表面的两侧累积正负电来产生电力。贾法尼说，电流会通过这些横跨表面两侧的小孔。

这些主张真是非常有远见，但是不幸地，贾法尼的例子也清楚地说明了，历史是由胜利者来诠释，即使在科学界也是如此\*。贾法尼因为拒绝拥戴拿破崙，因此在拿破崙攻占意大利之后，就被逐出波隆那大学，最后穷困潦倒而死。他的主张在随后数十年内渐渐没落，而有很长一段时间，他本人只留给后人“神秘的动物电流宣传者”或是“伏打的对手”等印象。相反的，伏打则在一八一〇年被拿破崙封为伦巴底伯爵，不久之后电力单位也根据他的名字而命名为伏特。似是，尽管伏打因为第一个发明了实用的电池，也就是伏打电堆，在历史上占了一席之地，但是关于动物电流这件事他却错得离谱。、

一直到了十九世纪后叶，贾法尼的理论才再度被世人认真对待，这要归功于德国学派对于生物(四)理的钻研，而其中最著名的人物当属物理大师亥姆霍兹。这个学派不只证明了动物的肌肉与神经确实

由“动物电流”产生力量，亥姆霍兹甚至计算出神经传递电脉冲时的速度。他所使用的技术是当时军方用来测量炮弹飞行速度的技术，而结果颇让人惊讶。神经传导的速度相对偏慢，大约是每秒数十公尺而已，远不及一般电流每秒可达数百公里的高速。这结果显示动物电流跟一般电流确有不同。很快地，科学家发现两者最人的不同就是，动物电流由笨重缓慢的带电离子，如钾离子、钠离子或是钙离子传递，而不是迅速又难以捕捉的电子。当离子穿过肌肉膜的时候会造成一波波的去极化现象，也就是说细胞膜外面会暂时带比较多负电。这个去极化现象仅发生在非常靠近细胞膜表面，会形成所谓的“动作电位”，它会沿着神经表面或在肌肉裡面传递下去。

但是这种动作电位到底如何驱动肌肉收缩？要能回答这个问题，还要先能回答另外一倘更大更难的问题，那就是肌肉到底如何收缩？这次科学家、一样是利用先进的显微镜技术来找答案：显微镜下的肌肉呈现出规律的纹路，当时咸认为它们很W能是由密度不同的物质所组成。从一八三〇年代晚期开始，英国的外科医师兼解剖学家鲍曼，就对超过四十种动物肌肉的显微结构，做了非常详细的研究。这些动物除了人之外，还有其他哺乳类、鸟类、爬虫类、两栖类、鱼类、甲壳类以及昆虫等等。他发现所有这些动物的肌肉都有分节横纹（或称为肌小节），一如一百六十年前雷文霍克所描述的。不过鲍曼接着注意到，在每一节肌小节中间还可以根据色泽再分为明带与暗带。当肌肉收缩的时候肌小节缩短，只有明带会消失，形成鲍曼所称的“收缩时的黑色浪潮”。根据这个现象，鲍曼认为，肌肉整

\*邱吉尔有句名言是这么说的：“创造历史最好的方法就是改写历史。”他权威性的文字确实为他赢得了 一九五三年诺贝尔文学奖。上一次历史文学拿到文学奖又是什么时候呢？

图6.1 骨骼肌的构造，图中显示骨骨各肌最具特色的分节横纹。在每两条深黑线（又称Z线）之间就是一节肌小节，在每一节肌小节中，颜色最深的区域（暗带，或称A带）有肌凝蛋白跟肌动蛋白结合在一起；颜色最浅的区域（明带，或称I带）则只有肌动蛋白；颜色介于两者之间的灰色区域，则只有肌凝蛋白连接在中间的M线上。当肌肉收缩的时候，肌动与肌凝蛋白连结形成的横桥会把在明带的肌动蛋白拉往M线，因而让肌小节缩短，看起来就像“黑色浪潮”（明带会并入暗带裡面）。

体的收缩来自于每一段肌小节的收缩，这是正确的（见图 6.1）。

但是除此之外，鲍曼就淳离了原本正确的结论。他发现肌肉裡面的神经并不直接跟肌小节作用，所以他认为任何电流应该都是间接引起收缩的。另外，括约肌跟动脉裡的平滑肌也让他颇为困扰。这些地方的肌肉，并没有像骨骼肌一般具有明显的斑纹，但是它们仍然可以顺利收缩。因此鲍曼最后认为这些条纹跟肌肉收缩并没有太大的关系，肌肉收缩的秘密，应该在那些看不见的分子结构中，而这些东西，

鲍曼认为“恐怕永远非人类感官探知所能了解。”关于分子的重要性，鲍曼是对的，不过他对肌肉条纹的看法是错的，对感官探知的看法则更错。但是他这种看法，却被同时代大部分人所认同。

就某种意义上来讲，维多利亚时代的科学家可说是既无所不知却又一无所知。他们知道肌肉是由数千条纤维组成，每一条纤维都有分节，也就是肌小节；这些肌小节就是收缩的基本单位。他们也知道肌小节裡面之所以会有不同颜色的斑纹，是因为成分密度不同。有些科学家已经猜到，这些条纹是由可以彼此滑动的纤维所形成。他们也知道肌肉收缩是由电力所驱动，而电力形成的原因，来自于横跨肌肉内部膜内外的电位差，他们甚至很正确地假设钙离子是最可能造成电位差的主因。他们也分离出了肌肉裡面最主要的蛋白质成分，并且把它命名为肌凝蛋白，这个字来自于希腊文，意思就是肌肉。但是深藏在这些下面的分子秘密，也就是我认为超越感官所能探知的范围，却绝对是超越维多利亚时期科学家的探知范围。他们知道很多肌肉组成的知识，但完全不知道这些成分如何兜在一起，更不知道它们如何运作。这些东西还有待一二十世纪了不起的还原主义者来揭露。为了要能真正了解肌肉的伟大之处，以及这些成分如何演化出来，我们必须把维多利亚时期的科学家抛在脑后，直捣肌肉分子本身。

吁

一九五〇年的剑桥大学，物理系的卡文迪西实验室刚成立了结构生物学组，同时也造就科学史上多产的一刻。那时这里有两位物理学家跟两位化学家，利用一种技术，完全改变了一二十世纪下半叶生物学的样貌，这个技术就是X射线结晶学。要专心从不断重复的结晶几何结构中找出什么东西来是很困难的；即便是今日，当应用在大部分的生物分子上时，它也是个纯然难解的数学计算。

贝鲁兹那时候是实验室主持人，他跟助手肯德鲁两人是第一个解开大型蛋白质（像是血红素跟肌红素）结构之谜的人。解谜的方法别无其他，就是研究当X射线打到分子长链中的原子而散射产生的图案\*。之后有克里克，以及随后加入年轻的美国人华生，两人利用相同的技术解开DNA结构之谜而声名大噪。但是在一九五〇年的第四个人并

非华生，而是另一个比较无名(至少对圈外人来说)，同时也是这个团队中唯一没有拿到诺贝尔奖的科学家。他就是休·赫胥黎(Hugh E. Huxley)，但是他其实应该拿诺贝尔奖的，因为他清楚地向世人展示肌肉运作的分子机制，而这成就足足持续了半世纪之久。至少，英国皇家学院为表彰他，在一九九七年颁给他最高荣誉奖章：科普利勋章。当我在写本书之时，赫胥黎是美国麻州布兰迪斯大学的荣誉教授，即使在高龄八十三岁仍持续发表论文。

造成赫胥黎默默无闻的原因之一，是大家常常把他跟另外一位名气较大，同时也是诺贝尔奖得主 的安德鲁·赫胥黎(Andrew R. Huxley)搞混。后者的祖父即是那位以雄辩著名，人称“达尔文的斗牛犬”的生物学家汤玛斯·赫胥黎(Thomas H. Huxley)。安德鲁·赫胥黎因为在战后对神经传导所做的杰出研究而声名大噪，之后在一九五〇年代早期，他的兴趣开始转向肌肉，而在随后数十年间他确实也成为研究肌肉的代表性人物之一。这两位互相毫无关联的赫胥黎，分别独立研究，最后得到相同的结论，一九五四年两人同时在《自然》期刊上发表了两篇连在一起的论文，提出现在被大家熟知的肌丝滑动理论。特别是休·赫胥黎本人，更是充分发挥了X射线结晶学与电子显微镜两种技术的威力(他当时年仅一十一岁)，巧妙地结合两者，在随后的几十年之内抽丝剥茧地揭开肌肉功能的奥秘。

休·赫胥黎在第一次世界大战时负责研究雷达，战后回到剑桥大学继续完成学位。正如许多同时代的物理学家一样，他也因为震慑于原子弹的杀伤力因而放弃物理学，转而投向情感与道德压力都

## 209第六章

### 运动

比较小的生物学。或许可说物理学的损失就是生物学的收穫，赫胥黎在一九四八年加入贝鲁兹的小团队，当时他很惊讶地发现，人类对于肌肉的构造与功能，了解竟是如此之少。这让他立志要补强这一点，最后成为一生的志业。一开始他学贾法尼一样利用蛙腿来研究，但是初期的结果却颇令人失望，因为实验室青蛙的肌肉条纹非常淡，无法得到清楚的模式。不过后来他发现野生青蛙的肌肉就好多了，所以每天一大早还没吃早饭前，他就在料峭的清晨中骑车前往沼泽区捕捉青蛙回来做实验。然而这些野生青蛙腿虽然可以产生很清楚的X射线绕射模式，但是结果却难以解读。有趣的是，赫胥黎在一九

五一 一年的博士论文考试上遇到了霍奇金，她可是结晶学这领域裡的佼佼者。在看过赫胥黎的论文之后，霍奇金闪过一个念头，认为实验结果或许可以用肌丝滑动来解释，并且在楼梯间遇到兑里克 时，非常兴奋地与他讨论这个主意。但是当时的、赫胥黎还是血气方刚的好斗年纪，因此他理直气壮地 与霍奇金争辩，指出她并没有仔细阅读论文中实验方法那一章，而论文的数据并不支持她的结论。两 年之后，在电子显微镜的辅助之下，赫胥黎自己也得到相同的结果，不过现在他有非常充足的实验结 果支持。

当时赫胥黎拒绝接受还不成熟的结论，宁愿把关于肌丝滑动理论的发现拖延两年，那是因为他有

\*贝鲁兹跟肯德鲁两人首先解开的是抹香踪的肌红素蛋白构造。选这个蛋白质做研究似乎很怪。真正 的原因其实是，他们在捕鲸船甲板上的血块与血迹发现这个蛋白质的结晶(在深海潜水的哺乳类动物如鲸鱼的肌肉裡，肌红素的浓度非常之高)。蛋白质会结晶这种特性非常重要，因为结晶学要能 成功，样品一定要形成某种形式的结晶，或至少有重复的构造。

准确的洞察力，相信若能结合X射线结晶学与电子显微镜两者的威力，必定能够揭开肌肉收缩的分子 机制。赫胥黎指出，这两个技术都各有缺点，“电子显微镜可以给我们清晰又明确的影像，但是同时又太过人工化。X射线结晶可以给我们真实的资料，但却难以解读。”而他的洞见来自于相信其中一 项技术的缺点可以被另外一项的长处补足，反之亦然。

赫胥黎也很幸运，因为当时没有人有远见，可以看出科技在未来半世纪中会有长足的进展，特别 是X射线结晶学的技术。X射线结晶学最大的问题就在于射线的强度。要让X射线通过物体产生可被 观察的绕射(或散射)图案，需要非常大量的射线。这需要花非常多的时间(在一九五〇年代这要花 h数小时至数天，赫胥黎跟其他科学家常常需要花上一整晚，等脆弱的X射线来源冷却)，不然就需 要极强的放射源，能在瞬间产生强力X射线。生物学家这次又再度仰赖物理学的进展，特别是在粒子 同步加速器技术上的进展。这些环状的机器，是利用同步处理的磁场与电场，加速质子与电子这类次 原子粒子，到达宇宙射线的速度，再让它们^击在一起。对于生物学家来说，同步加速器



的好处，其实恰好来自对物理学家来说恼人的副作用。当带电的粒子在环状轨道中加速时，会释放出电磁波，或称为“同步加速器光源”，而这些电磁波大部分恰好就落在X射线的范围中。这些非常好用的强力射线，可以在不到一秒的时间内照出好几种不同的模式，而这在一九五〇年代，用传统技术原本可能要花上数小时至数天的功夫。这对肌肉研究来说格外重要，因为肌肉收缩不过就在好几百分之一秒内发生。要想在肌肉收缩的时候同步研究分子的结构改变，利用同步加速器光源是不一一法门。

当赫胥黎最早提出肌丝滑动理论的时候，这理论不可避免地还只是一个充满不完整资料的假说。但是从那时候开始，理论中预测的许多详细机制已经渐渐被赫胥黎以及其他科学家，利用相同的技术

一点一滴釐清，解析到了原子等级以及数分之一秒的细微程度。维多利亚时期的科学家只能看到稍微放大的显微结构，赫胥黎却可以看出详细的分子结构模式，并且预测作用机制。如今，除了小部分机制尚未确定以外，我们几乎知道肌肉是如何一个原子一个原子地收缩。

肌肉收缩所依赖的是两种蛋白质，那就是肌凝蛋白与肌动蛋白。这两个蛋白质的构造，都是由不断重复的单元所结成的长条纤维（也就是聚合物）。较粗的肌丝由肌凝蛋白所构成，这是维多利亚时期的科学家所给的名称，而较细的肌丝则是由肌动蛋白所构成。这两种纤维，粗肌丝与细肌丝，各自被捆成一束，彼此平行并排在一起，在两种纤维束之间则由一个个与纤维呈直角的小小横桥构造连在一起（赫胥黎在一九五〇年代首次用电子显微镜看到这个构造）。这横桥并非僵硬不动，而是可以前后摇摆的构造。每摇摆一次，它们就把肌动蛋白往前推一点点，看起来就好像一艘长船上的水手，在水面上划船。但是跟维京船不一样的地方是，这裡的桨摆动颇不规则，这些水手似乎并不想听从单一命令。在电子显微镜下面检视的结果可发现，在数千个这种横桥结构中，摆动和谐一致的还不到一半，剩下大部分的桨看起来排列都前后不一。不过数学计算的结果显示，这种轻微的摆动，就算并不和谐一致，但是加总起来，力量却大到足够让肌肉收缩。

所有这些横桥结构都是从粗肌丝伸出来的，它们其实是肌凝蛋白的一个次单元。从分子的角度来看，肌凝蛋白非常巨大，它比一般

蛋白质的平均尺寸(比如说血红蛋白)大了八倍。整体来讲,肌凝蛋白的形状有点像精子,或者其实应该说比较像两个精子,头部并排而尾巴紧密的缠绕在一起。每个肌凝蛋白分子的尾巴又与其他肌凝蛋白的尾巴间隔交错排列在一起,这让粗肌丝看起来像条绳索一样。

图6.2 由美国分生学家顾赛尔所绘制肌凝蛋白精緻水彩画。左边是一个肌凝蛋白分子,图中可以看到蛋白质的两个头从上面凸出,尾巴缠绕在一起。右边是肌凝蛋白形成的粗肌丝,可以看到每个蛋白质的头部都凸出来与两边的肌动蛋白连在一起,而尾部则缠绕如粗绳索。

它们的头部不断地从绳索中冒出来,而正是这些头部组成横桥结构,与肌动蛋白形成的细肌丝互相作用(见图W)。

这些摆动的横桥如何运作呢?首先横桥会黏到肌动蛋白纤维t,一旦接上去它就可以跟一个ATP分子结合,这个ATP分子足以提供整个过程所需的能量。当ATP接上去后,横桥会马上被释放开来,往前摆动七十度(透过横桥那有弹性的“颈部”),之后再次接到肌动蛋白上。接t去之后,能量耗尽的ATP就会被释、放出来,而横桥也弯曲回原来的样子,因此把整个肌动蛋白纤维往后拉。这整个循环:释放、摇摆、结合、拖曳,跟划船几乎一模一样,每一次都拉动细肌丝数·白万分之一公釐。ATP分子在此扮演最重要的角色,没有它的话横桥无法从肌动蛋白释放,也无法摆动,其后果就是肌肉僵直,像动物死后肌肉就是因为缺少ATP,因而造成死后僵直(僵直会在几天之后消失,因为肌肉组织

开始分解)。

肌肉横桥的种类有许多种,结构都大致相同,但是速度有差异。总计起来这是一个超级大家族,有上千个成员,光是人体裡面就有大约四十种不同的横桥。肌肉收缩的速度,其实是受到肌凝蛋白种类的影响。快速肌凝蛋白可以快速利用ATP,同时让收缩循环快速运行。在每种动物体内都有好几种不同种类的肌肉,它们各自有不同的肌凝蛋白,收缩速度也不同\*。不同物种之间也有类似的差异。目

前已知最快的肌凝蛋白是昆虫(像果蝇)翅膀肌肉的蛋白,每一秒钟可以做数百次收缩循环,这整整比大部分哺乳动物的肌肉,速度快上一个级数。一般来说,愈小的动物肌凝蛋白的速度也愈快,因此一隻小鼠的肌肉收缩速度,跟人类相同部位的肌肉来比,速度要快上三倍,而人鼠则比人快两倍。已知最慢的肌凝蛋白,则属于树獭与陆龟等极其缓慢的动物所有。这些肌凝蛋白分解ATP的速度,比人类的要慢上二十倍。

虽然肌凝蛋白消耗ATP的速度,决定了肌肉收缩的速度,但是消耗掉ATP后并不等于肌肉停止收缩,否则的话我们每次上完健身房,肌肉大概都会变得跟死尸一样僵直,然后需要被抬回家伸展

\*不同的肌肉其实含有不同纤维的混合物。快缩肌纤维依赖无氧呼吸来提供能量,虽然快速但是很没效率。这种肌纤维收缩很快(含有快速肌凝蛋白),但是也很快疲劳。它们也不怎么需要微血管网络、粒线体或是肌红素,而这些都是有氧呼吸所需要的装备。缺少这些构造让肌肉看起来呈现白色,这是白肉形成的原因。慢缩肌纤维主要分布在红肉中,依赖有氧呼吸(依赖慢速肌凝蛋白)。它们收缩较慢,但是也比较慢才疲劳。

开来。事实上我们的肌肉是会疲劳的,这似乎是为了避免僵直所产生出来的适应性。决定肌肉开始跟结束收缩的,是细胞裡面的钙离子浓度,而正是这些离子,把肌肉收缩跟贾法尼的动物电流串连在一起。当一道神经脉冲传下来时,钙离子会很迅速地透过一系列网状的小管,传播到细胞裡面。接下来有一连串的步骤,不过我们无须伤脑筋,总之最后钙离子会让肌动蛋白纤维上面与横桥连接的位置暴露出来,这样\*来,肌肉就可以开始收缩。不久之后,细胞裡面已经充满钙离子了,钙离子通道就会被关闭,然后离子泵开始运作,把所有的钙离子打出细胞外面,以便让细胞回到原本待命状态,准备迎接下一次任务。如此,细胞裡面钙离子浓度降低,肌动蛋白纤维上的结合点就会被遮蔽起来,摇摆横桥就无法再与之结合,肌肉收缩因此而中止。具有弹性的肌小节就会很快地回復到原本的放松状态。

\*

当然这个描述其实极度简化了肌肉运作的机制，简化到了近乎荒谬的地步。随便翻开任何一本教科书，你都可以找到一页又一页详细的描述，一个蛋A质接着一个蛋白质，每一个都有精细的结构或是调节功能。肌肉生化学的复杂程度其实相当吓人，但是潜藏在背后却是极度的简单性。这个简单性并不只是帮助我们了解肌肉的工具，事实上它是演化出复杂生物的中心原则。在每一个不同物种身上的不同组织中，调控肌动蛋白与肌凝蛋白结合的方式都各不相同。这些生化上细节的差异，宛如巴洛克教堂上面的洛可可风装饰，每一座教堂单独来看，其装饰之华丽，都让教堂显得是座极品，但是它们全部都还是巴洛克教堂。同样的，即使各种肌肉的功能在细节上差异有如洛可可风装饰，但是肌凝蛋白还是接在肌动蛋白上面，永远都接在同一个位置，而ATP则一直扮演推动纤维滑动的角色。

比如说拿平滑肌当作例子来看，它收缩括约肌与动脉的能力，曾经让鲍曼跟他维多利亚时代的同行感到非常困惑。平滑肌完全没有骨骼肌的横纹，但是仍是靠肌动蛋白与肌凝蛋白来收缩<sup>•</sup>，平滑肌的纤维排列极为松散，非要有显微镜的威力才可以观察到。肌肉裡肌动蛋白与肌凝蛋白的作用机制也相对简单，钙离子流会直接刺激肌凝蛋白的横桥，而不必透过那些围绕骨骼肌的小管来散布。但是在其他方面，平滑肌跟骨骼肌收缩的方式则非常类似，两者都是靠肌凝蛋白与肌动蛋白结合来收缩，透过一样的循环，同时都依赖ATP提供能量。

平滑肌这种简化的收缩版本，暗示了它或有可能是骨骼肌演化之路上的前身。平滑肌就算缺少复杂的显微结构，仍是收缩功能十分良好的组织。然而根据研究不同物种肌肉蛋白质的结果显示，肌肉的演化，没我们想的那么简单。日本国立遗传学研究所的两位遗传学家，斋藤成也与太田聪史，做过一篇严谨的研究，结果显示哺乳动物骨骼肌裡面的蛋白质，跟昆虫用来飞行的横纹肌蛋白质极为相似，这代表两者必定是从脊椎动物跟无脊椎动物共祖身上演化而来，也就是说大概出现在六亿年前。这个共祖就算还没有骨骼，但必定已经演化出横纹肌了。而平滑肌情况也差不多，也可以追溯到相同的共祖身上。所以平滑肌并不是复杂横纹肌的演化前身，它们两者走的是不同的演化路线。

-这是一个值得注意的事实。我们身上骨骼肌裡的肌凝蛋白，跟在家裡面四处飞舞恼人的苍蝇飞行肌肉裡的肌凝蛋白<sup>0</sup>，关系十分亲

近，比跟那些控制你消化道的括约肌裡的肌凝蛋白还要亲。更惊人的是，横纹肌与平滑肌分家的歷史还可以再追溯到更久以前，可以早到对称动物出现之前(崙椎动物跟 昆虫都是对称动物)。水母似乎也有可跟人类相比拟的横纹肌。所以尽管横纹肌跟平滑肌都利用类似 的肌凝蛋白与肌动蛋白系统来收缩，但是这两个系统，却似乎是从同一个有平滑肌跟横纹肌两种细胞

的共祖身上，各自独立演化出来的，这个共祖已经同时有平滑肌跟横纹肌两种细胞了。这个共祖属于 最早出现的动物之一，在那个时候水母大概就算是演化创作的极品了。

尽管横纹肌与平滑肌的演化歷史超出我们预期，但是可以确定的是，众多变化万千的肌凝蛋白 都来自同一个共祖。它们的基本结构都一样，都会跟肌动蛋白以及AT P结合，而且结合在相同的位置上。它们也都执行一模一样的机械循环。如果说横纹肌跟平滑肌的肌凝蛋白来自于相同的共祖，那 么这个共祖应该要比水母还原始，它可能既没有平滑肌也没有横纹肌，但是已经有肌动蛋白跟肌凝蛋白，只不过拿来作别的事。它们的用处会是什么呢？这问题的答案其实一点也不新，早在一九六〇年 代就已经被发现，而且是源自某一个意外的发现。尽管这个发现算是老古董，然而在生物学裡很少有 发现，可以像这个一样具有透视力，一下子就为肌肉的演化歷史打开一扇大窗。是赫胥黎透过电子显 微镜发现，肌凝蛋白的头，可以“装饰”到肌动蛋白纤维上。让我解释得详细一点。

所有各样的肌肉纤维都可以被萃取出来，然后分解成为次单元。以肌凝蛋白为例，它的头可以跟 尾巴分开，然后在试管裡跟肌动蛋白结合。而肌动蛋白呢，只要放在适当的环境中，它会很快地自己结合成长条纤维，聚合是肌动蛋白的天性。肌凝蛋白的头会接到肌动蛋白纤维上，就如同肌肉裡面的 情况一样。这些头排列在肌动蛋白纤维上宛如一个个小箭头，而且所有箭头都朝同一个方向，这表示 肌动蛋白具有极性：肌动蛋白只会用一种方式组合，而肌凝蛋白永远只会接在同一个方向上，这样才能产生力量。(在肌小节裡，肌动蛋白聚合方向会在中点Z线处反过来，如此才能从两边往中间拉， 因此一整段肌小节成为一个收缩单位。每一个相邻的肌小节收缩，结果就是肌肉整体收缩。)

这些小箭头只会接在肌动蛋白纤维上，完全不会与其他蛋白质作用，因此我们可以在其他细胞裡

图6.3 由多头绒泡黏菌 (*Physarum polycephalum*) 裡萃取的肌动蛋白纤维，接上由兔子肌肉萃取的肌凝蛋白

“小箭头”。

加入肌凝蛋白的头，用来检验是否有肌动蛋白。在一九六〇年代以前，所有人都假设肌动蛋白是肌肉所特有的蛋白质，理应存在不同物种的肌肉细胞裡，但是不可能出现在其他细胞中。然而生物化学的研究结果大大挑战了这个常识，因为研究发现，

一个最不可能有肌肉的生物，也就是我们用来烘焙的酵母菌，也可能有肌动蛋白。这个用肌凝蛋白的头，接上肌动蛋白纤维的简单实验，却像是打开了潘朵拉的盒子，揭露了许多真相。赫胥黎是第一个打开它的人，他从黏菌中萃取出肌动蛋白，然后加入兔子的肌凝蛋白，结果发现•两者

祷

可以完美结合(见图63C。

肌动蛋白是无所不在的。所有复杂的细胞裡面都带有由肌动蛋白所形成的骨骼，称为细胞骨骼(见图640。我们体内所有的细胞，乃至其他动物、植物、真

图6.4

骨骨各c

牛软骨细胞裡的细胞 细胞骨骼被萤光染剂

phalloidin-FITC 户斤染色

菌、藻类、原虫等，全部都有肌动蛋白构成的细胞骨骼。由兔子肌凝蛋白可以跟黏菌肌动蛋白结合这件事可以看出，不同物种差异极大的细胞中，肌动蛋白纤维的构造应该非常相似。这个看法非常正确，却也很令人讶异。如今我们知道，酵母菌跟人类肌动蛋白的基因相似度高达百分之九十五\*。由这个观点来看，肌肉的演化就变得非常不一样。用来推动我们肌肉的纤维，其实也可以用来推动微小世界裡所有复杂的细胞。它们真正的差异在于组织方法不同。

/

关于音乐，变奏曲有些地方让我特别喜欢。据说年轻的贝多芬有一次在莫札特面前表演，而莫札特听完之后，并没有对贝多芬的演奏特别印象深刻，除了他的即兴创作能力之外——也就是说他可以将一个简单的主题，变幻出毫无止境旋律与节奏各异的版本。随后，这个技巧让他创造出伟大的《迪亚贝里变奏曲》。贝多芬变奏曲的形式其实非常严谨，就如同在他之前巴哈的《郭德堡变奏曲》一样。他会维持基本的旋律主题不变，而让整个作品有着可

以立即辨认出来的统一性。在贝多芬之后，这个严谨度往往被作曲家放弃，以便能够详细表达作曲家的情绪与想法，但是却让作品缺乏数学的宏伟度。在听那些作品的时候，感觉起来许多隐藏的细致差别无法显露，空间感无法被表达完整，作品的潜力也没有发挥到极致。

音乐上这种针对一个主题演出各种可能的变异，同时又严格保有各结构组成成分的一致性，其实跟生物学很像。比如说，肌凝蛋白与肌动蛋白组成机器这俩主题，透过天择毫无止境的想像力，也产生无限的变化，在结构跟功能上都发挥得淋漓尽致。任何一个复杂细胞的内在小世界，都可以见证这些不平凡机构中具有严谨的变异性。

,

运动蛋白质跟细胞骨骼纤维之间的交互作用，负担了让整个复杂细胞世界动起来的重责大任，不管是细胞裡面或是细胞外面都是。许多细胞都可以在坚硬的表面上轻轻松松的滑行，完全不需要费力■拍打四肢或是扭动身福。还有一些细胞会形成所谓的伪足构造，可以延伸出去拖曳细胞本体，或者用来捕捉猎物，然后吞入原生质皱褶

裡。此外还有细胞拥有纤毛或鞭毛，它们规律地扭动可以驱动细胞四处游走。在细胞内部，细胞质则是令人炫目的纷乱，不断地有内含物四处传送永不止息。在这个小

\*这裡的描述其实有点过度简化了：两者基因序列相似性只有百分之八十，但是胺基酸序列的相似度却高达百分之九十五。造成这种现象的原因，是因为许多不同的密码都可以转译出相同的胺基酸（详见第二章）。这种差异所反映出的，正是惯常发生在基因上面的突变，搭配上强力维持原始蛋白质序列的天择作用，所产生的结果。看起来唯一被天择所允许的突变，就是那些不会改变蛋白质裡胺基酸的突变。这只是另外一个小例子告诉我们，天择确实在作用。

小世界中，像粒线体这样的巨大物体会横冲直撞，而染色体们则跳着它们的嘉禾舞曲，然后慢慢往各自的角落退场。一旦细胞分裂完成，一分为二之后，染色体又会帮自己在中间位置套上自我束缚的伽锁。所有这一切运动都仰赖细胞裡面的小工具箱，而肌动蛋白与肌凝蛋白正是其中最重要的元素。而这一切其实只不过是围绕着相同主题的各种变奏曲而已。

想像一下把自己缩小到一个ATP分子的尺寸，这样细胞看起来就变得巨大如一座未来的城市。用力伸长脖子朝上朝下朝四周•看一下，尽量能看多远就看多远，你会发现这裡到处都是严人头晕目眩的一排排缆线，这些缆线还又接在更多的缆线上。有些缆线看起来脆弱又纤细，有些看起来却十分粗壮。在这座细胞城市中，重力一点意义也没有，黏度才是一切的主宰，而这是由四处随意碰撞的原子所造成的。你可以在这裡试试看移动身躯，你将会发现自己宛如陷在一团浓稠的蜂蜜裡一般动弹不得。忽然间，从这个纷乱的城市裡冒出一台很特别的机器，像一对机器彼此手牵手连在一起一样，用很快的速度沿着一根缆线如同在轨道上行走。跟在后面的则是一个巨大笨重的东西连在这对机器手臂上，被它们拖着飞驰rfn\*来。如果你碰巧站在路中间的话，可能会以为自己要被一座飞行发电厂撞上了。不过事实上也没错，这个疾驰而来的东西就是粒线体，它正要赶往城市的另一端去执行发电的任务。现在再往四处看看，其实还有好多东西也都朝同一个方向移动，有些快有些慢，但是所有东西的共通处就是都被相同的机器拖着，沿着横跨天际四处的缆线移动。接着，在粒线体通过之后



的瞬间，你会觉得自己被一阵涡流刮走，跟着它如漩涡般打转。这阵涡流是惯常搅拌细胞裡面所有东西的循环，称为胞质循环。

这是由奈米科技的角度，去看一个我们平常从来没有想过的复杂世界。当然在这个怪诞的未来

城市中，仍然应该有些东西是我们熟知的。我刚刚所描述的景象很可能其实就是你身体裡面的某个细胞，当然也可能是一颗植物细胞、一个真菌，或者是一个在你家附近池塘裡游泳的单细胞原虫。在细胞的世界裡面有一种惊人的共通性，它让细胞与我们周围世界产生非常有意义的相关连结。从细胞的观点来看，你只是整个身体建造计画中的众多变异之一而已，只不过是用许多相似的积木，去搭出某个伟大作品的众多拼法之一。但这积木多了不起呀！每个喧闹的真核细胞迷你城市（真核细胞是带有核的复杂细胞，请见第四章），都跟简单的细菌内部世界有极大的差异。这差异绝大部分都要归功于大量的细胞骨骼以及毫不间断的交通系统，持续不断地把细胞内的物质送往迎來。没有这些夜以继日运作的交通系统的话，所有的细胞城市将会瘫痪，就好像我们的大城市缺少主要干道一样。

所有细胞裡面的交通都源自于各式大同小异的运动蛋白质。首先该提的就是那个在肌动蛋白纤维上跳上跳下的肌凝蛋白，它就是这样在肌肉裡面运作。不过差异也就在这裡。在肌肉裡面，肌凝蛋白有百分之九十的时间是与肌动蛋白纤维脱节，如果它们不这样做，而持续不断地黏在纤维上的话，就会严重阻碍其他摇摆中的肌凝蛋白横桥，这情形就像在一艘长划艇上其中一位桨手故意不把桨抬离水面一样。在肌肉裡面这种安排可以运作，因为肌凝蛋白的尾巴会缠绕在粗肌丝上，而把肌凝蛋白的头部放在非常靠近肌动蛋白的地方。但是对于那些横跨细胞天际的各种缆线来说，这种布置可行不通，因为一旦运动蛋白质脱离缆线之后，它就会开始横冲直撞地企图马上抓住另一条缆线（不过在某些例子中，电力的交互作用却可以把这些运动蛋白质拴在离缆线不远处）。

比较好的解决办法是发展出一种“前进式”马达，一边接在缆线上一边还可以在缆线上移动（前进）。而蛋白质真的也就是这样，稍微改变一下肌凝蛋白的结构，就把自己变成一颗前进马达，可以

稍微离开肌动蛋白纤维却又不至于完全脱钩。有哪些结构改变呢？首先是肌凝蛋白的头颈部要稍微 延长一点。还记得在肌肉裡面，两个肌凝蛋白头部会紧紧靠在一起？因为从颈部到尾部都被缠绕住，但是除此之外这两个头部其实没有什么作关系。现在我们稍微把颈部延长一些，让两个蛋白质头部 不再靠那么紧，而多一点自由空间。这样一来当一个头部黏在纤维上时，另一个还可以摇摆，因而造就了一种“手牵手”一步一步在纤维上移动的前进马达\*。还有其他的变异版本包含有三个甚至四个 头部连在一起的。当然不论是任何一种变异版本，都不会有缠绕成粗肌丝纤维的那条尾巴，这些肌凝蛋白头部都可以四处移动。最后，许多物件都可以藉着“连接蛋白质”接在这些马达上，一个马达接一个。如此就成了 一群前进马达，可以把细胞裡的东西沿着肌动蛋白轨道运往四处。

这一群了不起的蛋白质是怎么出现的？在细菌世界裡并没有可以相比拟的东西。不过，肌凝蛋白 配肌动蛋白也不是真核细胞裡面唯一的两人配对载具。另一组运动蛋白质叫做驱动蛋白，它作用的方法跟肌凝蛋白差不多，也是用手牵手的方式在那些横跨天际的细胞骨骼上移动。不过在驱动蛋白的例子裡，让人困惑的缆线并非肌动蛋白纤维，而是一条充满孔洞的管子，称作微管，聚合成它们的蛋白质小单元则称为微管蛋白。微管的工作很多，，其中一项就是在细胞分裂的时候形成纺锤体，把染色体 拉开。当然还有其他几种运动蛋白质，不过我们无须继续花时间讨论。

所有这些运动蛋白质与它们的高架轨道，其实在细菌裡面都有雏形，不过不是那么显而易见，H 为它们负责的工作不同\*\*。在这裡，X射线结晶学又再度帮我们釐清这些蛋白质间的血缘关系，而 如果只靠基因序列比对，恐怕永远也鑑别•小出来。

肌凝蛋白与驱动蛋白这两种最主要的运动蛋白质，从基因序列上面来看，几乎没有可辨认的相似 之处。其中某些序列或许相同，但是长久以来科学家都认为那只是巧合或是趋同演化的结果。确实驱动蛋白跟肌凝蛋白看起来很像典型的趋同演化产物，也就是说两个本来毫无关联的蛋白质因为负责类似的工作，结果慢慢特化发展出类似的

结构。就好像蝙蝠跟鸟，也是为了因应类似的飞行挑战，结果 都各自独立发展出翅膀。

后来，X射线结晶学解开了两个蛋白质的三维立体结构，到了原子等级的地步。基因序列所告诉 我们的，是一 一维的线性字母序列，如同歌词一般，但是没有音乐。结晶学给我们的，却是蛋白质的

\*当然，这种改变实际上也会反过来发生：前进¥达最后变成粗肌丝纤维。这或许解释了为何肌肉中 的每个肌凝蛋白分子仍有两个头，尽管它们似乎没有充分地协调运作。

\*\*细菌也会四处移动，不过是用鞭毛，这跟真核细胞是大异其趣。基本上鞭毛就像个螺旋钻，由蛋 白质马达驱动，绕着轴心不停旋转。细菌的鞭毛也常被用来举例说明“无法化约的复杂”这个概 念，但是关于这个问题已经在别的地方被清楚地解答了，所以我就不在赘述。(译注：“无法化 约的复杂”是基督教对演化论的批评，他们主张生物某些复杂的器官完全没有简化的可能，所以不 可能是演化的产物。)如果你想对鞭毛了解更多一点，请参阅肯·米勒所写的《脱缰的鞭毛》，他 是位卓越的生物化学家，也是智慧设计运动的天敌，更是位虔诚的天主教徒。对他而言，相信生命 分子的详细机制可以用演化解释，与相信神之间完全没有冲突。不过对于智慧设计论者，米勒视他 们为双重失败者，“在科学上失败因为它们完全不符合科学证据；在信仰上失败因为他们心中没有 太多上帝。”

三度空间的形貌，就好像完整的歌剧。华格纳曾说过：歌剧的音乐必定来自歌词，歌词先于一切。但 是日不会有人因为那些激情的口耳曼式文字而记得华格纳，反而是他的音乐流传下来，启发后代的音乐家。同样的，基因序列就是大自然的文字，而真正的蛋白质音乐却是藏在它的形状之中。是这个 形状通过天择的考验，才能存活下来。天择才不管基因序列呢，天择在乎的是功能。虽然说基因决定 功能，但这功能却常常必须透过一套我们还不清楚地蛋白质摺叠规则，把蛋白质摺出特定形状才能执 行。因此，很多基因有可能因为分开太久太远，以至于在序列上完全没有相似性，这就恩肌凝蛋白跟 驱动蛋白。但是藏在蛋白质深处的旋律却遗在，有待结晶学来揭露。

根据结晶学，我们现在知道肌凝蛋白与驱动蛋白，尽管基因序列差异甚大，但确实来自共同祖先。从它们的一一•维立体结构来看，许多蛋白质摺叠法与结构都相同，许多关键点的氨基酸也都被保存下来，在空间上面向同一个方向。这是演化！f可思议之处，经过好几十亿年，尽管蛋白质的成分甚至是基因序列都被时光所侵蚀，但是相同的模式、相同的形状、占据f相同的空间——这些细节却从原子等级上被保留下来。这些形状上的相似性清楚地指出，肌凝蛋白跟驱动蛋白是来自细菌祖先裡的一个大家族\*。这些祖先确实也从事某种跟运动或是施力有关的工作(它们到今天还是做着一样的工作)，比如说从一个构型转换成另一个构型，但是没有一个细菌蛋白质有移动能力。X射线结晶学让我们看清这些蛋白质骨架，如同X射线让我们看清鸟类的翅膀结构。就像翅膀祖先的骨骼与关节结构清楚地指出它们来自于毫无飞行能力的爬虫类四肢，运动蛋白质的结构也清楚地显示它们来自于可以变化形状，但还没有移动能力的蛋白质祖先。

结晶学研究也告诉我们细胞骨骼演化有趣的一面。这些由肌动蛋白跟微管蛋白所组成、高悬于

四处的缆线十分让人费解。你一定会想问，为什么细胞会想要演化出这些高架缆线或是运动蛋白质的快速道路？一开始还没有这些蛋白质汽车呀？这岂不本末倒置？其实+然，因为细胞骨骼本身自有用处。它们的价值来自于它们的形状。所有真核细胞的形状，从细长的神经细胞到扁平的内皮细胞，都靠这些细胞骨骼纤维来维持。而后来我们发现细菌也差不多。长久以来生物学家都认为细菌的各种形状(桿菌、螺旋菌、弧菌等)，是因为它们有坚硬的细胞壁。因此后来在一九九〇年代中发现细菌也有细胞骨骼时，着实让大家吃了一惊。这些骨骼，是由类似肌动蛋白与微管蛋白的细纤维所构成，W以帮助细菌维持各种精巧的形状。(如果让这些细胞骨骼突变的话，原本形状复杂的细菌就全都会胀成最简单的球状。)

就像刚刚提过的运动蛋白质一样，细菌与真核细胞的骨骼在基因上相似处也甚少。不过在千禧年交替之际，科学家利用结晶学，解出细菌骨骼的三度空间立体形状，结果非常让人吃惊，甚至比运动蛋白质的形状更让人吃惊。细菌与真核细胞骨骼蛋白质，在结构上可以完全重叠，它们有一样的^状，占据相等的空间，在少数关键位置上的关键氨基酸完全相同。很明显地真核细胞的骨骼来自于细菌的同类

蛋白质，而形状与功能都被保存下来。两者今日在维持细胞形状上都十分重要，而且功能其实都不止于此。这些骨骼与我们坚硬的骨骼不同，它们具有机动性而且随时在自我重组，如同捉摸不

\*说的精确点，它们是G蛋白，这是一大家族的蛋白转换器，负责传递讯息到细胞裡面。在细菌体内的亲戚则是一个叫做GTPase的大家族。这些蛋白质的名称并不重要，这裡我们只要知道已经找到它们的祖先即可。

定的云，会在暴风雨天忽然聚集成群。它们以施展力量，移动染色体，可以在细胞分裂时把细胞一分为二，此外，在真核细胞裡它们还可以帮助细胞延伸出去，完全不用借助任何运动蛋白质。换句话说，细胞骨骼本身就可自我移动，这是如何办到的？

肌动蛋白纤维跟微管蛋白纤维，都是由重复的蛋白质次单元，自动接成一条长链，或称为聚合物。这种分子聚合能力并不罕见，像塑胶也是由简单的基本单元不断重复，组合成一条永无止境的分子长链。细胞骨骼稀奇的地方在于，这些结构永远处于一种动态平衡：新加入的次单元跟分解出来的次单元之间，或者说聚合化与去聚合化之间，是永无休止的动态平衡。其结果就是细胞骨骼永远在自我重组，堆起来然后再拆开。神奇的地方在这裡，这些次单元永远只能接到一端上(它们堆起来的方式很像乐高积木，或者更精确一点来说，比较像一落羽毛球)，然后只能从另一端分解。这种性质让细胞骨骼产生力晕，下面我来解释。

如果这条纤维从一端加入跟从另一端分解的速度维持一样的话，那么这个聚合纤维的长度整体来说不会变，但在这种情况下，纤维看起来会往加入次单元的那一端移动。如果碰巧有物体挡在路中间的话，那这个物体就会被往前推。不过事实上这个物体并不是被纤维所推动，这个物体其实是被周围自由运动的分子所碰撞推挤，然后每一次推挤，都会在物体跟纤维顶端之间产生一点点小空隙，如此一来新的纤维次单元就可以挤进来黏上去。藉着这种方法，生长中的纤维可以阻止物体被推回来，因此整体来说这些任意碰撞的力量，会把物体往前推。

或许最明显的例子，就是当细胞受到细菌感染，然后骨骼系统被搞乱的时候。比如说会造成新生

儿脑炎的李斯特菌，会分泌两到三种蛋白质，合在一起可以劫持细胞的骨骼系统。如此一来，细菌就 可以在被感染的细胞裡面四处游走，在细菌后面则是好几条不断合成又分解的肌动蛋白纤维在推动， 让细菌看起来宛如带着尾巴的彗星。一般认为当细菌在分裂时，染色体跟质体(小小的环状DNA ) 分开的过程也是如此。还有，类似的过程也不断在变形虫体内发生(同时也会在我们的免疫细胞像是 巨噬细胞体内发生)。细胞所伸出的延伸结构或是伪足，其实就是被这种不断合成又分解的肌动蛋白 纤维所推出去，完全无需复杂的运动蛋白质参与其中。

机动的细胞骨骼听起来好像跟魔术一样，但是根据美国哈佛大学的生化学家米契森的看法，这一点也不稀奇。这一切现象的背后，其实只是非常基本的自发性物理反应，完全无须任何复杂的演化。 本来没有结构功能的蛋白质，有时候也会因为某种原因突然聚合起来形成大型细胞骨骼，也有可能产 生力量，然后又快速地分解回復到原始状态。这种现象听起来似乎十分危险，而确实在大多数的情况 下也都是有害的。以镰状血球贫血症为例，当氧气浓度低的时候，突变的血红素分子会自动在细胞裡 聚合成网状结构。这种改变会导致红血球变形，让它变成镰刀状，这是此病的名称由来。不过换句话 说，这种聚合也是一种施力与运动。当氧气浓度t升时，这些失常的细胞骨架会自动分解消失，让红 血球’ 回復到原来的圆盘状。这也算是某种具机动性的细胞骨骼，虽然不是很有用\*。

但很久很久以前，相同的事情一定也曾经发生在细胞身上。肌动蛋白纤维与微管蛋白纤维的次 单元，原本是来自其他蛋白质，在细胞裡面做着其他工作。偶尔结构上面的小小改变，像是突变的血 红素一般，让它们有自动聚合成纤维的能力。但是跟镰状血球性贫血所不同之处在于，这种变异应该 有立即的好处，因为天择拣选了它。这个立即的好处或许跟运动没有直接关係，甚至没有间接关係。

事实上，镰状血球的血红蛋白也是在疟疾流行的地区被筛选出来，因为只有一个基因变异的话，对疟疾其实有抵抗力。因此尽管需要忍受长远而痛苦的后果(镰状红血球因为没有弹性，所以会堵塞微血管)，天择还是把这个虽自发但却不受欢迎的细胞骨骼给保留下来，因为它有间接但却颇有价值的好处，那就是免于被疟原虫感染。

所以这了不起的运动性，从最简单的源头到骨骼肌所展现各种壮观的威力，都是依靠一小群蛋白质与它们无数的变形。今天科学家要解决的问题，是要剔除这所有华丽的变奏曲，让最初始的主题展露出来，要找出最初最简单的合唱。这问题是今日这个领域裡最令人兴奋却也最多争议的研究题目之一，因为最原始的曲调是由所有真核细胞之母所吟唱，那是大约一十亿年前的事了。想从如此遥远的时间长河外，光藉由回音去重组原始旋律，充满了困难。我们不知道这个真核细胞祖先如何演化出运动性。我们也不知道细胞之间的合作关系(共生)是否占有决定性的关键，一如马古利斯长久以来的坚持；或者细胞骨骼是从宿主细胞现存的基因中演变出来。有一些很有趣的谜题如果可以解开的话，应该会为我们指出一条明路。比如说当细菌分裂的时候，细菌用肌动蛋白纤维把染色体拉开，但是却用微管蛋白的微管把细胞拉紧，一分为二。然而在真核细胞体内却是恰恰相反。真核细胞分裂时，拉开染色体的纺锤体机器，是由微管所组成，但是收缩阶段拉紧细胞的，却是肌动蛋白纤维。如果我们知道这种反转如何发生，又为什么发生，那应该会对地球上生命的历史有更透彻的了解。

对于科学家来说，这些问题极具挑战性，而我们对于整体图像已经大致了解，但是细节部分却还尚待釐清。比如说，我们知道细胞骨骼跟运动蛋白质，是从哪些蛋白质祖先演化而来；但是却不知道它们来自于共生的细菌，或者来自宿主细胞本身，这两者都有可能。如果有朝一日我们解答了这些问

题，那么现代生物学的基础就更加屹立不摇了。目前有一件事情倒是确定不疑，那就是如果缺乏机动性的真核细胞——也就是不会四处移动、没有机动性细胞骨骼跟运动蛋白质的真核细胞，真的曾经存在的话，那么它应该早在盘古时代就灭亡了，如同它的祖先一般。所有现存真核细胞的共祖是具有机动性的，这表示机动性应该为细胞带来极大的好处。由此观之，机动性的演化不只长远改变生态系统

的复杂性，还帮助地球改头换面，让地球从一个由细菌主宰的简单世界，变成今日我们眼前丰富多样的神奇世界。 、

\*另外一个一样没用的例子则是牛隻海绵样脑病变，或大家比较熟悉的名称叫做狂牛症。狂牛症是由 普里昂蛋白所造成的传染性疾病，也就是说蛋白质本身就是传染颗粒。这些蛋白质具有改变周遭其他蛋白质形状的能力。周围的蛋白质形状一旦被改变，就会聚合在一起形成一长条纤维，也可以算是某种细胞骨骼。过去我们都认为普里昂蛋白纯然只会致病，但是近来的研究却显示，有些“类普 里昂蛋白”可能与长期记忆以及大脑裡面突触的形成有密切的关系。



# 第七章 视觉——来自盲人之地

## 第七章视觉——来自盲目之地

视觉是一种罕见的知觉。对于植物界来说，以及对真菌、藻类跟细菌来说，它们没有眼睛这种东西，至少没有传统的定义上的眼睛。而就算对于动物界的生物来说，眼睛也绝非所有生物共通的特征。一般认为在动物界裡，有至少三十八种不同的基本身体计画类型，在分类学上称为“门”，其中只有六种发展出真正的眼睛，剩下的在过去数亿年间，都忍受过着一种完全看不到一草一木的日子，然而天择并没有因为缺少视觉而鞭笞牠们。

但若从另一种没那么刁难的角度来看，则眼睛为演化所带来的利益就变得十分明显。分类上并非所有的门都平起平坐，有些门比其他门更占优势。例如包含人类以及所有脊椎动物在内的脊索动物门，就有超过四万种以上的物种，而软体动物门呢，则有蛞蝓、蜗牛跟章鱼在内等十万个物种。至于

磔

含有甲壳动物、蜘蛛以及昆虫在内的节肢动物门，更是有超过一百万个以上的物种，这些加起来，占了现存所有动物物种的百分之八十左右。相较之下，其他几个没名无姓的门，含有怪异的动物像玻璃海绵、轮虫、曳鳃虫跟栉水母，就只有专精的动物学家能叫得出牠们的名字了。这些罕见动物们大多只有几十个至多几百个物种，像扁盘动物门，更是只有一个物种。全部加起来，我们会发现有百分之九十五的动物都有眼睛。可以说，少数几个门类，过去发明了眼睛，最终主宰了今日的动物世界。

或许这只是机缘巧合。或许在那少数几个生物门的身体计画中，藏有被我们忽略的精巧优点，不过这个可能性实在不大。演化出真正具有空间视觉的眼睛，不论从哪方面来看，都比那些仅能侦测明暗的简单眼睛，要更彻底地改变了演化的面貌。根据化石纪录，第一个真正的眼睛，是在五亿四千万年前不知怎么地突然出现，那时候

差不多就是演化“大霹雳”要开始的时候，也就是俗称的寒武纪大爆发。那时候动物突然留下了大量的化石，纪录之多样，令人叹为观止。在这些现在已经寂静了不知多久的岩石中可以发现，几乎所有现存的动物门都已经毫无预警地出现了。

化石纪录中动物生命大爆发与眼睛的发明，这两者发生时间点之接近，几乎可以确定不是一个单纯的巧合事件，因为空间视觉必定改变了掠食者与猎物之间的相对关系。而这一点很可能是(或许根本就是)为什么寒武纪的动物都身披厚重胄甲的原因，而这更解释了为何寒武纪动物可以留下大量化石纪录。伦敦自然史博物馆的生物学家派克，曾写了一本极为精采的书(或许有些地方显得有点太过激进)，很有说服力地举例说明，眼睛的演化如何引起寒武纪大爆发(详见《第一隻眼的诞生》，猫头鹰出版)。至于眼睛能否在这么短的时间之内突然演化出来(或者说我们是否被化石纪录所误导)，容我稍后再详述。现在我们只要记得，视觉带给动物的资讯远多于嗅觉、听觉甚或触觉，因为这世界上充满光线，而我们很难不被看到。生命中许多精采的适应都是应视觉而诞生，不管是像花儿或者是像孔雀一样炫耀他们的性徵，是像剑龙一样展示如装甲般的漂亮背板，甚或是如竹节虫一样精巧的伪装术。我们人类社会更是深受视觉影响，这点实在无须赘述。

除了功能性以外，因为眼睛看起来是如此的完美，视觉的演化在文化上也充满象征意义。自达尔文以降，眼睛就被视为一种图腾，也是对天择理论的最大挑战。像这样一种既复杂又完美的东西，

真的可以透过那种漫无目的的方式演化出来吗？那些怀疑论者问道……半个眼睛有什么用处？要知道天择的作用是透过数不清的小变异累积而来，每一步都必须比上一步要更优秀，否则半吊子成品就会被大自然从这个世界上无情地剔除。而怀疑论者如此主张道：眼睛是如此完美，就跟一个时钟一样，是无法再被化约的。这些东西只要移掉一点零件，就毫无功能。一个没有指针的时钟有什么用？同理，没有水晶体或是没有视网膜的眼睛也没有什么搞头。那么如果半个眼睛是没有用的，眼睛就不可能透过天择，或是任何现代生物学已知的机制被演化出来，因而必定是天上神的设计无疑。

然而这些挖苦似的论点其实并不能动摇生物学日渐稳固的基础一毫一分。达尔文的捍卫者主张，眼睛其实一点都不完美，任何有戴眼镜或是隐形眼镜，或是失去视觉的人对这点都再清楚也不过。这么说诚然没错，但是这种十足理论性的论点有一个潜在的危险，那就是会掩盖住许多真正重要的细节。以人类的眼睛为例，一般咸认为，眼睛的构造其实充满了许多设计缺陷，而这些缺陷恰恰好足以证明演化其实毫无远见，只是把各种笨拙的东西拼凑在一起，制造出一些跛脚产品。有人说，换做是人类工程师的话，一定可以做出更好的产品，而事实上章鱼的眼睛就是优良产品的好例子。但这伶牙俐齿的辩词其实忽略了一个被称为欧戈第1定律的玩笑，那就是：演化永远比你聪明。

，让我们先离题一下来看看这个例子。章鱼有一对跟我们人类很相似的眼睛，就是所谓“照相机式”眼睛，在前方有一颗透镜(水晶体)，然后后方有一组感光膜，也就是视网膜(功用等同于相机的底片)。因为我们跟章鱼分家之前的最后一个共祖，很可能是某种缺少正常眼睛的蠕虫，所以章鱼

■的眼睛跟人类的眼睛应该是各自独自演化出来，只不过是因应环境挑战，而找到相同的解决办法。后

0

来详细比对两者眼睛构造，所得到的结论也支持这一推论。在发育上，两者是从胚胎上面不同的组织

发展出来，而显微结构也明显不同。章鱼眼睛组织的排列方式看起来似乎远比人类的要敏感些。牠们眼睛的感光细胞排列面向光源，然后神经从后面延伸出去直到大脑。相较之下，我们常说人类眼睛的视网膜是装反了，是一种颇白痴的排列法。我们的感光细胞并非面向光源，反而是被排列在神经纤维后方，这些神经纤维向前凸出，要绕路之后才能往眼球后方传往大脑。所以当光线射进来时，必须通过这一层神经纤维丛林才能抵达感光细胞，更糟的是，这些神经纤维最后还会集中成一束视神经，从视网膜上的某一点穿出去通往大脑，而网膜上这一点则变成看不见东西的盲点\*。 \_

不过也先别太快嫌弃我们的眼睛。通常在生物学裡，事情往往比你想象的要复杂。首先这些神经纤维是无色的，所以其实并不会挡到太多光线，甚至在某种程度上，它们还有“波导器”的功用，也就是引导光线垂直照到感光细胞上，以便让有用的光子效果发挥到最大。另外一个更大的优点或许是，我们的感光细胞直接被包在一群支持细胞中(就是所谓的视网膜色素上皮)，这层细胞下面马上就有非常充足而立即的血液供应。这样的排列方式，足以让眼睛的感光色素做持续性的代谢。如果以相同重量(每公克组织)来比的话，人类的视网膜会消耗比大脑更多的氧气，它可算是人体裡最活跃的器官了，因此这种结构就显得异常重要。相较之下，章鱼的眼睛无论如何也不可能支持如此高的代谢速率。当然或许牠也不稀罕，因为生活在水面以下光线强度减弱许多，也许章鱼并不需要如此快速地代谢感光色素。

我想说的只是，在生物学上每一种安排都各有利弊，其结果是在某种选择力量之下所达到的平衡，而我们未必都能轻易洞察。那些“斩钉截铁”的论点很危险，因为我们往往只看到事情的一半。在自然界太过想当然耳的论述，往往禁不住反证。我跟大部分的科学家一样，比较喜欢看一系列完整

的资料。像最近几十年兴起的分子遗传学，为我们提供了非常详细的资讯，可以针对特定的问题给特定的答案。当我们把所有的资料串在一起之后，眼睛的演化故事就唸之欲出f,它来自一个遥远而意想不到的绿色祖先。在这一章裡面我们要沿着这条线索，去看看到底半隻眼睛有什么用处？水晶体又是怎么演化出来的？视网膜中的感光细胞又从何而来？把这些东西兜成一个故事之后，我们就会看到眼睛的发明，是如何改变了演化的速度。

我们大可轻易用玩笑把“半个眼睛有什么用？”这种问题打发掉：哪半个？左半边还是右半边？我很理解道金斯那快狠准的回答：半隻眼睛比百分之四十九的眼睛要好了百分之一。但是对于像我们这些一直企图拼凑出半隻眼睛到底长什么样子的X来说，百分之四十九的眼睛反而比较令人吃惊。\* 实上，这个“半隻眼睛”确实是看问题的好方法。眼睛确实可以被适当地分为两半：前半部跟后半部。有参加过眼科医生会议的人都会发现，他们往往自动分成两群：一群专门负责眼球前半部(白内障跟屈光手术外科医师，专门照顾水晶体与角膜)，以及另一群专门负责眼球后半部(视网膜)，专门对付黄斑部退

化等造成失明的主要原因。这两群医师往往很少互动，而当他们偶尔聊起来时，好像根本不是用同一种语言在交谈。不过他们这种差异是有根据的，如果我们把眼球所有的光学装备一一

\*在我以前的学校有几个颇有名的事件，其中之一是一个男生，他那时候担任牛津与剑桥两校划船比赛的舵手。他负责操控的是剑桥大学的长划艇，结果他让划艇直直撞上一艘平底驳船，然后带着整船沮丧的队员一起沉下去。事后他解释说，那是因为那艘大驳船正好在他的盲点中。

拆掉，眼睛就剩下一层裸露的视网膜：一层感光细胞层，上面空无一物。而这层裸露的视网膜正是演化的中心。

裸露的视网膜听起来很怪，但是它其实与另外一个也很怪异的环境十分相配，那就是我们在第一章曾经提过的黑烟囱海底热泉喷发口。这些热泉喷发口是一系列奇异生物的家园，所有这裡的生物，不论透过哪种方式，都依赖着此地的细菌，而这些细菌又是直接依赖喷发口冒出的硫化氢为生。或许所有生物中最怪异也最有名的，该是那些身高可达两公尺多的巨大管虫。虽然这些管虫可算是蚯蚓的远亲，却是无肠的怪物。既没有嘴巴也没有肠子，而是依赖生活在牠们组织裡面的硫细菌来滋养。热泉喷发口其他巨大的生物，还包括了大蚌蛤跟大贻贝。

所有这些巨人都只存在于太平洋，而大西洋热泉喷发口也有它自己的怪异生物，尤其是那些成群结队的虾子，又叫大西洋裂谷盲虾(*Gammarus exocoeletus*)，一群群聚在黑烟囱下面。虾子拉丁文原名的意思就是“裂谷中的无眼虾子”，很不幸这是当初的发现者所给的错误命名。当然啦，正如虾子的名字所描述，以及照牠们居住在伸手不见五指的海底来看，这些虾子并没有典型的眼睛——牠们并没有跟居住在浅海亲戚一样的眼柄。不过在虾子的背上却长有两大片薄片，而这些长条薄片虽然外表看来平凡无奇，不过在深海潜艇强光的照射之下，却会反射出如猫眼一般的光芒。

首先注意到这些薄片的是美国科学家凡多芙，她的发现标记了现代科学研究最值得注意的一页。凡多芙就像是法国小说家凡尔纳（《环游世界八十天》跟《海底两万里》等科幻小说的作者）笔下的主

角，而且也如同她本身所研究的对象一样，都是濒临绝种的稀有动物。凡多芙现在主持美国杜克大学的海洋实验室，身为深海潜水艇阿尔文号的首位女性驾驶员，她几乎亲临过所有已知的海底

图7.1 大西洋裂谷盲虾。图中显示长在牠们背上的  
两片苍白的裸露视网膜。

热泉喷发口，以及许多尚未被深入探索的热泉喷口。稍后她也在其他冰冷的海底发现跟热泉喷发口一模一样的巨大蚌蛤跟管虫，这些地方都有甲烷从地底汩汩冒出，显然造成海底世界如此繁茂的背后推手，是化学成分而非地热。现在回到一九八〇年代，当年我们对许多东西都还一无所知，因此想必当凡多芙把海底盲眼虾子的薄片组织，送给无脊椎动物的眼睛专家检视时，必定觉得戒慎恐惧，甚至可能觉得问了个笨问题：这些可能是眼睛吗？她得到一个很简洁的答案：一块撕扯破损的视网膜，看起来可能差不多就是这个样子。如此看来尽管这些虾子住在漆黑的深海中，缺少整套正常的眼睛装备(如水晶体、虹膜等)，但是盲眼虾子看起来似乎有裸露的视网膜，而且往后降到背部的一半(见图7.1)。

随着研究愈来愈深入，后来发现的结果

远超过凡多芙原本所期望的。科学家发现虾子背上裸露的视网膜裡带有感光色素，而且性质跟人类眼睛中负责感光的色素(视紫质)非常相近。尤有甚者，尽管外观看起来很不一样，但是包住这些色素的感光细胞，却跟正常虾子眼睛的感光细胞一样。所以，或许这些盲眼虾子真的能在海底看见东西。凡多芙想，或许热泉喷发口会放出微弱的光芒？毕竟，炽热的铁丝会发亮光，而热泉喷发口这裡确实也是又热又充满了溶解的金属。

以前从来没有人把阿尔文号的大灯关掉过。在漆黑的深海裡，这么做可能不只是没有意义，更是危险至极，因为潜水艇很有可能会飘到热泉上方然后把艇裡的人都煮熟，或者至少把仪器都烧坏。凡多芙本人还没有下降到热泉喷发口去尝试过，但是她成功地说服了地质学家德拉尼，那时候德拉尼正好要下去探险，凡多芙劝他把灯关掉，然后把数位照相机对准热泉喷发口。他实验的结果显示，尽管对肉眼

来说，深海热泉是一片漆黑，但是照相机却在热泉喷发口拍到一圈清晰的光环，“悬浮在漆黑的背景中，宛如那隻露齿而笑的柴郡猫。”尽管如此，这第一次尝试并没有告诉我们太多关于这道光的资讯：什么颜色或是强度多少。我们什么也看不见，那么这裡的虾子真的能“看到”热泉喷发口的光辉吗？

如同炽热的铁丝一般，科学家也预测热泉喷发口的光辉应该是红色的，波长接近热能区(红外线区)。理论上，光谱上波长比较短的光像是黄光、绿光跟蓝光等，应该根本不会从热泉喷发口射出。

一些早期的测量，在镜头前面放置颜色滤镜，虽然略嫌粗糙，却证实了这项假设。根据假设，如果虾子的眼睛要能看到喷发口的光芒，那么这些眼睛应该会被“调整”成为适合看红光或是红外线。然而第一次直接对虾眼所做的一些实验结果却恰恰相反，最能刺激这些虾子视紫质色素的光线是绿光，波

长大约是五百奈米左右。这结果当然：可能只是实验误差，但是后来利用读取虾子视网膜电讯号的实验（非常难做），结果也显示这些虾子只看得到绿光。这真是非常奇怪。如果热泉喷发口发出红光，但是虾子却只看得到绿光，那么牠们跟瞎了还是没什么两样。所以或许这些裸露的视网膜其实跟洞穴中盲鳗科鱼类的眼睛一样，只是退化而毫无功用的器官？然而基于这些视网膜是长在背上而不是长在头上，显示它们应该不是退化而来的。但是要证实这个猜测可不容易。

后来科学家找到这些虾子的幼虫，因而证实眼睛的功能。喷发口世界并不如外表看起来那样永恒不朽，这些热泉烟囱其实很容易死亡，它们会被自己的排出物塞死，其寿命跟人类差不多。随后新的热泉会从海底其他地方冒出，地点可能在好几公里之外。热泉喷发口的生物若想存活，就必须越过这段无尽虚空，才能从死掉的喷发口来到新生的喷发口。虽然大部分成虫会因为适应性的问题被困住（想想看那些巨大又无门无肠的管虫），但是牠们却可以在海中散布大量的幼虫。关于幼虫抵达新生的热泉喷发口，靠的是运气(由深海洋流所传播)，或者是靠某些未知的器官(可以侦测海中化学物质浓度梯度)，这还尚未可知，但是可以确定的是幼虫完全不适合生活在热泉喷发口环境。一般来说幼虫生活在较浅的海域，虽然整体来说仍算是深海，但

是尚能容许一丝阳光渗入。换句话说，幼虫是生I在一个可以用到眼睛的世界。

•第一个被找到的热泉区生物幼虫，是一种被称为*Bythograea thermydron*的螃蟹幼虫。有趣的是，

这种螃蟹跟盲虾一样，也没有正常的眼睛，牠也有一对裸露的视网膜。不过跟虾子不同处在于，螃蟹的视网膜并不长在背上而是长在头上，就长在平常该有眼睛的地方。而更令人惊讶的是，这些螃蟹的幼虫确实有完全正常的眼睛，至少对于一隻螃蟹来说是如此。换句话说，当用得到的时候，这些螃蟹

是可以有眼睛的。

. 接下来又找到好几种幼虫。在裂谷盲虾的旁边还有许多其他的热泉虾子，因为牠们比较不像裂谷盲虾会形成那样的大聚落，所以容易被忽略掉。这些虾子也有裸露的视网膜，不过是长在头上而非背上；而跟螃蟹一样的是，牠们的幼虫一样也有完全正常的眼睛。裂谷盲虾的幼虫则是最后一个被找出来的幼虫，一部分原因是因为牠们跟其他虾子的幼虫长得很像，另一个原因则是，我们一开始没想到牠们的头上一样也有正常的眼睛。‘

在幼虫身上找到正常的眼睛，具有非常大的意义：因为这代表了裸露的视网膜并非只是退化的眼睛，并不是经过世代的功能性退化之后，仅存下来为适应漆黑世界的残留物。这些幼虫有完全正常的眼睛，如果牠们选择在发育的过程中失去眼睛，那么这就无关世代演化过程中不可逆的功能退化，不论失去眼睛的代价为何，这背后一定有更细緻的原因。基于同样的理由，裸露的视网膜也不会是从动物身上的凹槽中“演化出来”，然后在黑暗世界裡发展为功能极为有限、永远难跟正常眼睛匹敌的眼睛。事实上，当幼虾渐渐长成成虾，牠们的眼睛会慢慢退化到几乎消失，那些复杂的光学系统会一步一步有秩序地被重新吸收回去，最后只剩下那裸露的视网膜在外。而在裂谷盲虾的例子裡，成虾的眼睛会整个消失，而裸露的视网膜似乎会重新由背上的凹槽生成。总结来说，在许多不同动物的身上，裸露的视网膜似乎要比完整的眼睛有用多了，这绝非偶发事件，不是一种巧合，那么到底是为 什么呢？



裸露视网膜的价值，端视解析度与灵敏度之间的平衡。解析度的意思是能看见影像细节(解析)的能力。解析度可以靠着改进晶体、角膜等东西，这些组织可以帮助光线聚焦在视网膜上，形成清

晰的影像。灵敏度则完全是相反的事情，灵敏度指的是能侦测到光子的能力。如果眼睛的灵敏度很差，那就不可能看见太多周围的光线。以人眼为例，我们可以利用放大光圈(瞳孔)来增加对光的灵敏度，或者转换成对光敏感性较高的细胞(视桿细胞)。尽管如此，这些东西还是有其极限的；任何帮助解析影像的机械装置，最终注定都会限制我们对光的灵敏度。要让灵敏度达到最高的终极办法，就是拿掉晶体以及把光圈放到无限大，让光线可以从任何一个角度进入眼睛。而所谓最大的光圈，其实就是完全没有光圈，也就是裸露的视网膜。考量上述所有的因素，做一个简单的计算便可以知道，热泉喷发口成虾的裸露视网膜，对光的敏感度是幼虫完整眼睛的七百万倍。

因此，这些虾子是牺牲解析度，来换取侦测到周围极弱光线的灵敏度，或者至少知道光从周围哪个半球而来，是从上面或是下面，前面或是后面能够侦测光线，对于这裡的虾子来说很可能是生死存亡的关键，毕竟这裡若不是会热到可以瞬间煮熟虾子，就是冷到会冻死。我想不小心漂走的虾子，情况大概等同于在无垠外太空中的太空人跟母船失去联络一样。这或许可以解释为何裂谷盲虾的眼睛长在背上，因为它们就直接成群生活在黑烟囱下方的岩棚上。毫无疑问对牠们来讲，当头埋在一大堆锻群中，能从背上侦测到上方滤下来恰到好处的光线，会是最安心的。而牠们那些比较独立的虾子亲

祷

戚则对眼睛有不同的需求，所以裸露的视网膜是长在头上。

晚一点我们再来讨论为什么在这个红光世界中虾子却只能看到绿色(牠们可不是色盲)。前面所说的结论就是，半隻眼睛，也就是裸露的视网膜，其实在某些情况下远比一整隻眼睛要好。那更别提半隻眼睛是远远胜过没有眼睛。 •

这个简单的、裸露的视网膜，也就是一大片感光点，同时也是许多关于眼睛演化讨论的起点。达尔文本人就认为感光点会是一切的起源。关于此点不幸地很多人常常用断章取义的方式，错误引用他的意见；除了那些拒绝相信天择事实的人以外，甚至偶尔还有一些企图“为达尔文解套”的科学家。下面就是达尔文曾经写过的话，一字不差（下文根据叶笃庄、周建人、方宗熙译本，台湾商务印书馆一九九八年版，略增标点符号。文内“天择”根据中国译法，译为“自然选择”）：

眼睛具有不能模仿的装置，可以对不同距离调节其焦点，容纳不同量的光和校正球面的和色彩的像差和色差，如果假定眼睛能由自然选择而形成，我坦白承认，这种说法好像是极其荒谬的。

然而紧接着的下一段文字却常常被忽略而这一段清楚地指出，显然达尔文并不认为眼睛会是一个问题：

理性告诉我，如果能够示明从简单而不完全的眼睛，到复杂而完全的眼睛之间，有无数个阶级存在，并且像实际情形那样地，每级对于它的所有者都有用处；进而如果眼睛也像实际情形那样地曾经发生过变异，并且这些变异是能够遗传的，同时如果这些变异，对于外在变化着的外界条件下的任何动物是有用的；那末，相信完善而复杂的眼睛，能够由自然选择而形成的观点，虽然在我们的想像中是难以克服的，却不能够被认为能够颠覆我的学说。

简单来说，如果某些眼睛比其他眼睛要复杂一些，而如果这些视觉差异是可以遗传的，又如果视力不良是个不利的条件，那么达尔文认为，眼睛就会演化。所有上述条件其实都很充足。首先这世上充满了简单又不完美的眼睛，从简单的眼点或是凹穴，到缺少水晶体的眼睛，到具有相当程度的复杂性、一部分或是全部吻合达尔文所谓的“不能模仿的装置”。而当然大家视力都不一样，有些人近视戴眼镜，有人不幸失明。很显然地如果看不清楚的话，我们会比较容易成为狮虎的盘中餐，或是被公车撞到。同时，所谓“完美”是相对性的。好比老鹰的视力的解析度比我们好了四倍，牠可以把约一两公里以外的东西看得清清楚楚；而我们的视力解析度又比许多昆虫好了约八十倍，牠们看到的画面充满马赛克，称为艺术品还差不多。

尽管我可以假设大部分人都能毫不迟疑地皆受达尔文所列的条件，但是一般人恐怕还是难以想像，中间的过渡阶段是什么样子。套幽默作家沃德豪斯说的一句话••就算不是无法克服，也远非可以克服\*。除非每一个阶段都各有用处，否则就如前述，眼睛不可能演化。不过事实上，这整个过程其实可以轻易实现。瑞典的两位科学家，尼尔森跟佩杰尔利用电脑模型，推估出一系列简单的步骤(见图7.2)。模型中每一步都略有改进，从最简单的裸露视网膜开始，直到非常接近鱼眼的眼睛(跟我们的也相去不远)。当然它可以继续改进下去(事实也确实如此)。我们还可以加上虹膜，让瞳孔可以扩张或收缩，以控制进入眼睛的光线亮度，从明亮的日光到昏暗的夕阳皆可。我们也可以在水晶体上加肌肉，透过推或拉来改变它的形状，让眼睛可以聚焦在近物或是远物上(调节)。不过这些微调

\*沃德豪斯的原句是：“我看得出来，他就算不是不高兴，也远非高兴。—

:纤

35 000

世代数量

总共三十六万四千代

54 000

61

38

000,

机关很多眼睛都没有，而且唯有在眼睛演化出来之后，才有可能把它们加上去。因此，目前就先满足于本章的目的：演化出可以成像的眼睛，尽管离要加装选配装置来说还有点远\*。

这个演化过程中最关键的一点是，即使是最原始的水晶体都比没有水晶体要好（当然是对黑烟囱海底热泉以外的环境来说），模糊的影像还是比没影像要好。但是跟前面一样，这里在解析度与灵敏度之间又要斟酌一番。比如说，就算完全没有透镜，光靠针孔也是可以形成非常清楚的影像。而确实也有少数物种就是使用这种针孔式眼睛，特别是鹦鹉螺，它是古生物菊石类目前存活下来的亲戚\*\*。但是对鹦鹉螺来说，灵敏度就是个问题，因为光圈要很小才能形成清晰的影像，因此能进入人眼睛的光线就很少。而在暗处又因为光

图7.2根据尼尔森与佩杰尔所推测的，演化出一颗眼睛所需要的连续步骤，以及每一步需要花大约几代来产生。假设每一代是一年，那么整个过程只需要大约不到五十万年就可以完成。

线太少，影像会因为太暗以至于难以解析，这正是鹦鹉螺的问题，因为它恰好就住在不见天日的深海中。英国索赛克斯大学的神经学家兰德，同时也是动物眼睛界的权威，曾经计算过，如果在这样大小的眼睛上加一颗透镜，可以让它的灵敏度增加四百倍，解析度增加一百倍。因此，任何一个能够演化出任一种透镜的步骤，都能带来很大的好处，这个好处就是立刻可以增加存活率。

三叶虫很可能演化出了第一个真正能成像的眼睛。这些节肢动物身着片状甲胄，宛如中世纪的欧洲骑士一般，而它们的众多亲族足足在海底遨游了三亿年之久。最古老的三叶虫眼睛就属于目前已知最古老的三叶虫化石，大约有五亿四千万年的历史，如同我们在本章之初所提过，那时寒武纪大爆发才刚开始没多久。虽然跟三千万年以后全盛时期的眼睛相比，这隻眼睛算是相当朴素的了，但是眼睛就这么突然地出现在三叶虫化石中，却引出了一个问题，那就是：眼睛真的可以如此快速地演化出来吗？果如此，那很可能就像派克所主张的，视觉形成引起了寒武纪大爆发。但如果不行，那么代表眼睛应该早就形成，只不过因为某种原因所以无法形成化石，而这样一来眼睛就不可能是引起任何生物爆炸性发展的原因。

\*举例来说，你知道吗？绝大多数的哺乳类动物(除了灵长类以外)的眼睛都没有调节功能，也就是说不能调整眼睛从远处聚焦到近处。这功能是额外附加的。

**\*\*菊石大约跟恐龙同时灭绝，所以在侏罗纪岩层中留下许多令人惊艳的螺旋状外壳。我最喜欢的一个菊石，位于英国西南方多赛特郡的斯沃尼奇镇，嵌在一个令人望之晕眩的海崖边，那裡即便对于攀岩老手来说也是梦寐以求却遥不可及之处。**

绝大多数的证据都指出寒武纪大爆发之所以会发生，是因为当时环境中发生某些改变，让生物可以挣脱体型大小的限制。寒武纪动物的祖先们，绝大多数很可能都长得又小又缺少坚硬组织，这是牠们没留下什么化石的主因。同样的原因也会阻碍眼睛的演化，因为立体视觉需要够大的镜头、延伸开来的视网膜，以及可以处理输入讯号的大脑，只有尺寸够大的动物才能符合这些需求。生活在寒武纪之前的小型动物，或许已经发展好了大部分的基础建设，比如裸露的视网膜，或是简单：g神经系统，但是小尺寸的身体注定会阻碍它们更进一步的发展。我们几乎可以确定，当时大气与海中氧气浓度的攀升，是促成大型动物立即发展的推手。只有在高氧气浓度的环境下，才可能有大型动物跟掠食行为（因为没有其他的环境可以提供足够的能量，请参见第三章），而大气中的氧气浓度，就在一系列被称为“雪球地球”的全球大冰期事件之后，也就是在即将进入寒武纪之前，迅速升高到现代的浓度。在这个充满氧气、令人振奋的新环境裡，有史以来第一次大型动物可以靠掠食行为生存。

到目前看起来一切似乎都很好，然而如果说，良好的眼睛并不存在于寒武纪之前，原来的问题就再度浮上檯面，而且似乎更矛盾，那就是天择果真能让眼睛如此快速地演化出来吗？在五亿四千四百万年前世上一隻眼睛也没有，紧接着四百万年后马上就有发展完整的眼睛。看起来，化石证据似乎并不利于达尔文理论支持者的条件，也就是眼睛曾有无数的各级存在，每级对于它的所有者都有用处。不过事实上，我们大致可以用时间尺度的差异来解释这个问题。这个差异就是我们所熟知的生命世代时间尺度，比上进展缓慢到难以察觉的地质时间尺度。当我们测量的尺度是单调稳定进展的数亿年时，任何发生在百万年以内的事情都显得像是疾驰而过一般；但是对于活着的生物来说，这段时间仍然是长到受不了的时光。比如说所有今日我们所饲养的小狗，全都是由狼所演化而来\*在人类的帮助之

下，这过程只花了百万年的百分之一。

从地质时间尺度来看，寒武纪大爆发不过就在转瞬之间，也就是数百万年而已。但若从演化的角度来看，这却是很长的时间：五十万年的时间就足够让眼睛演化出来了。尼尔森跟佩杰尔在提出他们的眼睛演化过程模型时，也同时计算了演化所需要的时间(见图7.2)。他们用很保守的计算，假设每一步对特定构造的改变不超过百分之一，像是眼球稍微深一点点，水晶体改变一点点诸如此类。当他们把所有的步骤加起来后，非常惊讶地发现竟然只需要四十万次(跟我随便乱猜的一百万次相去也不太远)改变就可以从一个裸露的视网膜发展出构造完整的眼睛。接着，他们假设每一代只发生一个改变(这也是为了保守估计，因为其实一代4以同时发生好几种改变)。最后他们假设“平均来说一只海洋生物一年繁殖一次。综合上述推测，他们得到的结论就是，要演化出一只眼睛所需的时间不到五十万年\*。

如果上面所有考虑到的条件都正确，那么眼睛的出现确实有可能引发寒武纪大爆发。果如此，那么眼睛的发明绝对是地球生命历史上最重要、最戏剧性的事件之一。

，在尼尔森与佩杰尔所预测的演化过程中有一个比较麻烦的步骤，那就是制造水晶体。一旦原始水晶体做好，天择就可以轻易变造并改进它；然而，水晶体所需的各种成分一开始是怎么组合在一起的

\*三叶虫眼睛演化的最后一步，并没有显示在图7.2中。它是一个复制现有结晶刻面来形成复眼的过程。不过这不是什么难题，因为生命很善于复制现有的零件。

图7.3同伙达尔曼虫(*Dalmanitina socialist*)的结晶式水晶体。这是发现于捷克波西米亚地区奥陶纪岩层中的化石，图中显示水晶体的内面，范围大约是半毫米。

呢？如果构成水晶体的各个成分，本来并没有各自的用处，天择难道不会在它们还没机会组合起来以前就全部随意丢掉？这会不会正是鹦鹉螺从来不曾发展出水晶体的原因？尽管水晶体对牠来说应该会很有用处。

其实，这一点都不构成问题。尽管目前鹦鹉螺恐怕必须继续保有那对成因不明的怪异眼睛，其他的物种却纷纷找到出路（包括现存与鹦鹉螺最接近的亲戚——章鱼跟乌贼），其中有些找到的办法甚至非常有创意。虽然水晶体是相当特化的组织，但是它的组成成分却出人意料地都是就地取材。基本构成材料几乎都在唾手可及之处，只要一点时间，东偷一点西偷一点，从矿物和结晶到酵素，其中只有一点点细胞成分也无妨\*。

——一叶虫算是这种机会主义者的最佳范例

## 249第七章

### 视觉

例。你真的会被牠们的石头眼睛吓到，因为三叶虫的眼睛非常特别，是由一种矿物结晶，也就是方解石所组成。方解石其实就是碳酸钙的另外一个名字。石灰石也是碳酸钙，不过石灰石是不纯的碳酸钙；白垩则比较纯的碳酸钙。英国东南沿岸的城市多弗附近的白色峭壁，几乎都是纯白垩，因为它们结晶排列稍微有点不规则，会使光线往四处散射，因此让白垩土看起来呈现白色。而如果结晶成长很慢（通常在矿脉处就是如此），方解石就会形成细致又清晰的结构，它会形成结晶形状略歪斜的立方体，这就是菱面体。菱面体因为组成原子几何排列的关系，有着十分有趣的光学性质。除了某个特定角度的光线可以从结晶中间直直穿过以外，其他任何一个角度射进来的光线路径都会产生偏斜。如果光线刚好就从这个特定轴线射进来（这个轴称为C轴），它会如同被一条红地毯引导一样从结晶中直直通过不受阻碍。三叶虫就将这种光学特性转为牠眼睛的优点。牠的众多小眼睛裡，每一个小眼都有自己的方解石透镜，组成刻面（见图D），配合上每个结晶独特的C轴，让每一颗方解石水晶体只能容许特定角度射进来的光线通过，刺激下面的视网膜。

到底三叶虫如何长出这些结晶水晶体，然后让整片结晶阵列面向对的方向，一直都是个谜，而且恐怕将永远是谜，因为最后一隻三叶虫已经死于两亿五千万年前的一一叠纪大灭绝事件中。但是尽管三叶虫

\*我最喜欢举的例子是一种叫做*Entobdella soleae*的扁虫，他的水晶体是由好几个粒线体融合而成的。一般来说粒线体是大型复杂

细胞的“发电厂”，可以产生我们生存所需的能源，而绝对毫无任何光学特质。但是甚至还有些扁虫，只把粒线体聚集起来就当水晶体用，连融合都免了。显然群聚在一起的细胞成分就已经可以折射光线，而且好到足以带给生物某些优势。

图7.4 阳隧足的结晶式水晶体，可以在每隻腕足上方的骨板上找到，也可用来保护关节。

叶虫被如此巨大的时光洪流灭口，并不代表我们没有其他方法去探索眼睛如何形成。在二〇〇一年时科学家从一个意料之外的地方找到很重要的线索。看起来三叶虫的眼睛并不如当初所认为的独特，因为一个现今仍存活的动物，阳隧足，一样也用方解石做水晶体。

现今大约有两千种阳隧足，每种都长着五隻腕足，就像牠们的海星亲戚一样。但是跟海星不同的是，阳隧足那五隻细长华丽的腕足往下垂，如果往上拉的话就会应声断掉，这是牠们英文名称的由来（阳隧足的英文名就是易碎的星星，brittlestar）。所有的阳隧足都有互锁在一起由方解石平板所组成的骨骼，这也形成牠们腕足上的刺，可以用来抓紧猎物。大部分的阳隧足对光都不敏感，但是其中一种名叫*Ophiocoma wendB*的阳隧足却让观察者十分困惑，因为牠在捕食者接近时会先一步迅速躲入漆黑的岩缝中。问题是牠没有眼睛，至少没有大家想的那种眼睛。后来一组来自贝尔实验室的研究人员，注意到在牠的腕足上陈列着方解石瘤，看起来很像——一叶虫的水晶体（见图7.4）。后来他们更证明这些瘤确

实跟水晶体一样，可以让光线聚焦在下面的感光细胞上\*。所以就算阳隧足没有什么可称得上是大脑的东西，但是牠们却有眼睛。就如同《国家地理杂志》那时候报导所描述的：“源自大自然的古怪，海裡的星星有眼睛。”。

虽然我们还不全知阳隧足的眼睛是怎么长的，不过基本上来说，大致就跟其他矿物化的生物性结构一样，比如海胆的刺（也是由方解石组成）。整个过程始于细胞裡面，首先高浓度的钙离子会跟细胞内的蛋白质作用，把它固定住成为“晶种”，结晶就会开始在上面



生长，过程有如当年的苏联共和国，一个乐观的人等在空空如也的杂货店外面，慢慢地就会长出一条人龙。一个人或一个蛋白质，一旦固定不动了，其他的单元就会开始黏在它上面。

用个简化的实验来示范，如果把负责结晶的蛋白质纯化出来然后涂在一片纸上，再把纸放到高浓度的碳酸钙溶液中，纸上就会开始长出完美的结晶，形成菱面体，每倘结晶的光学C轴都是朝上，就好像三叶虫的水晶体一样(见图；G)。我们也掌握了一些反应如何开始的线索：哪一种蛋白质其实不是太重要，重要的是蛋白质要有许多凸出的酸性侧链。在一九九一年，也就是发现阳隧足水晶体的十年前，以色列的生物矿物学家阿姐迪与怀纳就曾在纸上，用从软体动物壳中萃取出来的蛋白质，结出

\*贝尔实验室的研究人员真正感兴趣的，其实是微透镜的商业用途，他们想知道如何用在光学与电子仪器上。与其尝试用普通且有缺陷的雷射技术去制作这种微透镜阵列，研究人员决定以自然为师，用专业术语来讲就是“仿生”，让大自然帮他们想办法。他们的研究成果发表在二〇〇三年的《科

学》期刊上。•，•，

非常漂亮的方解石透镜，而这些壳当然是没有任何视觉能力啰。换句话说，尽管结果相当惊人，但是其实只要把平常的蛋白质与平常的矿物质混在一起，这整套过程就会自动发生。反应饶是神奇，却不会比天然洞穴，像是墨西哥的巨人水晶洞中发现的钟乳石阵列更稀奇。

不过尽管结晶式眼睛可以产生锐利的视觉，但它终究是死路一条。三叶虫眼睛的重要性在于它的历史意义，因为它是第一个真正的眼睛，但却不是演化中最值得被纪念的眼睛、也有其他生物利用其他的天然结晶做各种用途，特别是鸟粪嘌呤(也是构成DNA的一个元素)，一样可以形成让光线聚焦的结晶。鸟粪嘌呤结晶可以让鱼鳞产生银亮的七彩色泽，也因此被广泛用于各种化妆品裡。它存在于鸟粪(因而得名)，也就是鸟类跟蝙蝠干掉的排泄物中。类似的有机结晶可以被用作生物性镜子，其中最广为人知的就是猫眼中的“反光

图7.5 长在纸上的方解石菱形结晶。这张纸先涂了由贝壳中萃取出的 酸性蛋白质，再放入高浓度的碳酸钙溶液中生成结晶。结晶中唯一容 许光线通过而不会散射的光学c轴，正好指向上方。

板”了。它可以将光线再反射回后方的视网膜上，让视网膜有第一 一次机会多抓住一些微弱的光子，因 而可以强化夜间视觉。还有其他的生物性镜子，也可以让光线聚焦成像在视网膜上，这包含扇贝类 漂亮而多样化的眼睛，会从壳边缘的触手间伸出偷窥，它们是利用位在视网膜下方的凹面镜来聚焦。至于许多甲壳类动物，包含明虾、虾子跟龙虾的复眼，也是靠着反光镜来聚焦，同样的，这些眼睛用 的是鸟粪嘌呤所形成天然结晶。

但一般来说，演化的中心目标与最了不起的成就，应该是由特化蛋白质所组成的水晶体，就像 我们的水晶体。这些水晶体也是投机取巧的组合吗？也是利用身体现有不同用途的材料，随便拼凑出 来的吗？虽然我们常说演化是一种带有历史学性质的科学，所以无法藉反覆重现来证明，但有时候还 是可以检验一些非常特定的预测。以水晶体演化为例，理论预测水晶体裡的蛋白质，是来自其他现存 于身体裡另有用途的蛋白质。会这样预测是基于一个理由，那就是特化的水晶体蛋白质，不PJ能在没 有水晶体以前就开始演化。

人类的水晶体当然是高度特化的组织：它是透明的•，它没有血管；它的细胞几乎失去了所有正常 细胞该有的功能，取而代之的是把蛋白质浓缩成液体结晶阵列，以便可以弯曲光线然后在视网膜上成 像。还有，水晶体可以调整形状，以调整焦距0尤有甚者，它延伸的方式让光线通过水晶体各处时弯 曲的方式不一样，这样可以避免产生球面像差之类的误差(球面像差是指光线在通过透镜中心和边■ 后，聚焦在不同点上)。综合上述我们很可能会猜说，要能制造这种精密阵列的蛋白质，应该十分独 特，因为光学特性绝不存在那些世俗可见的蛋白质身上。但如果我们真这样推测，那可是大错特错。

#

人类水晶体裡的蛋白质就叫做水晶体蛋白，会如此命名正是期望它具有独一无二【一 一特质。这些蛋

白质占了水晶体全部蛋白质的百分之九十左右。因为不同物种之间的水晶体非常相似，不管是外观或是功能上来说都如此，所以假设它们都是由类似的蛋白质所组成，十分合情合理。然而当一九八〇年代初期，比对不同蛋白质组成序列的技术变得成熟而且普及之后，结果却大大出乎意料。科学家发现水晶体蛋白并不是一种构造蛋白质，而且大部分也非水晶体所独有，它们在身体很多其他部位其实都有各自的工作。更让人吃惊的是，后来发现很多水晶体蛋白其实是一种酵素(生物催化剂)，在身体许多不同地方有着“管家”的功用(housekeeping, 指必须持续表现以维持细胞生存)。比如说，在人类水晶体裡面含量最多的水晶体蛋白是水晶体蛋白，一开始发现它跟果蝇体内的一种逆境蛋白(细胞在受到生存压力时会表现的蛋白质)有关，现在则知道除了果蝇以外，很多动物体内也有它。在人体裡，它还是一种“伴护蛋白”，也就是说可以保护其他蛋白质免于伤害。因此，它不只存在眼中，还存在于脑、肝、肺、脾脏、皮肤跟小肠裡面。

直到今日，我们已经分辨出十一种水晶体蛋白了，其中只有三种存在所有脊椎动物的眼睛裡，其他的则依动物不同而不同，这表示它们是各自独立被“徵召”到眼球裡面来工作，一如我们对天择独特运作方式所做的预测。我们无须在此细究这些蛋白质的名称与功能，但是却不得不惊讶于这一群代谢用的蛋白质，原本各有各的工作，却可以被从各地拉来强迫去干毫不相干的活儿。这就好像一支军队，只徵召商人或其他社团成员来组成一支常备部队。不过不管原因为何，这个现象虽然奇怪，但徵召蛋白质来水晶体倒是没有什么特别的困难。

总结来说，水晶体的蛋白质毫无特殊之处。它们就是被从身体其他地方拉出来工作而已。既然所有的蛋白质都透明无色，那颜色就不成问题(只有带着色素的蛋白质如血红素，才有自己的颜色)。

至于要改变水晶体的光学性质，像是让通过的光线弯曲成特定角度(折射)，以藉着改变蛋白质浓度来达成；这部分功能当然需要演化来微调，不过在概念上却不是什么问题。至于为何这么多水晶体蛋白都是酵素，背后有没有特别目的？目前还不知道；但是很显然的，老天一开始并没有什么灵感去设计完美的蛋白质给水晶体。

有一种海中的低等无脊椎动物，倒是在解答关于水晶体如何出现的问题上，给了我们一些线索。牠有个颇不起眼的名字：海鞘（精确一点来说是指玻璃海鞘，学名是*Ascidia*，意思是一堆肠柱，林奈当初恐怕也是想不到更好的名字了）。玻璃海鞘的成虫把遗传来的特徵藏的很好，牠只剩下一个半透明袋子黏在岩石上，上面伸出两根浅黄色的虹吸管随波摇曳，水可以从这两根管子进出。牠们在英国沿岸极为常见，数量多到宛如害虫肆虐。不过牠的幼虫却透露出许多祖先的祕密，让我们知道牠比害虫要更有价值多了。玻璃海鞘幼虫长得有点像蝌蚪，会到处游来游去，牠们有简单的神经系统，还有一对原始而缺少水晶体的眼睛。一旦幼虫找到合适的场所，就会紧紧黏上去，接下来既然已经用不着脑子，牠会慢慢把它吸收掉（英国演化学家琼斯曾打趣地说道，这项特技必定会激怒许多大学教授）。

■尽管成熟的海鞘看起来跟我们一点关系也没有，但是牠的幼虫却洩漏了些许端倪：海鞘是原始的脊索动物，也就是说牠有脊索，而脊索是脊椎的前身。这个特徵让海鞘一下子排到脊索动物分支的最前面，因此也早于所有的脊椎动物。事实上，脊椎动物在还没有演化出水晶体以前就跟牠分家了。这也就是说，或许海鞘那些简单的眼睛，可以告诉我们脊椎动物的水晶体一开始是怎么演化出来的。

事实确实也是如此。一八〇〇五年时，英国牛津大学的动物学家施梅尔德跟他的同事就发现，玻

璃海鞘就算没有水晶体，却仍有水晶体蛋白。牠的水晶体蛋白不在眼中，而是藏在大脑裡面。我们不知道它在海鞘脑中的功能，不过这不重要。真正重要的是，控制脊椎动物水晶体发育的基因组，同时也会调控这个蛋白质的活性，而在海鞘体内，这组基因同时在脑中也在眼睛中作用。所以，建造水晶体的整套设备，早在海鞘与脊椎动物分道扬镳之前，就已经出现在牠们的共祖身上了。在脊椎动物身上，只要一个小小的改变，就可以让这个蛋白质从脑中转移到眼睛裡。我们可以假设，牠的水晶体蛋白，大概也是透过类似占便宜的偷袭手段，从身体各处被徵召到眼睛中，有一些是在t（祖身上就被召唤来，其他的则是比较晚近才发生在各个动物身上。为什么海鞘并没有发展出这种转变来好好利用资源？我们并不清楚。或许是因为就算没有水晶体，岩石也不难找到。尽管如此，海鞘还是个怪胎。大部

分的脊椎动物都成功地转移r蛋白质：这发生了至少十一次。所以总结来说，在眼睛发生的一连串步骤裡，并没有哪一步特别地困难。 、

相较于这许多组成各种动物眼睛水晶体的蛋白质、结晶与矿物质，视网膜裡的蛋白质就显得十分特别。其中有一个蛋白质特别值得一提，那就是负责感光的蛋白质，也就是视紫质。还记得住在热泉喷发口的裂谷盲虾吗？牠有裸露在外的视网膜。尽管牠生活在奇异的深海热泉喷发口世界，尽管牠的视网膜诡异地长在背上，尽管牠可以看到我们看不到的微光，尽管牠依靠硫细菌而生存，然后流着蓝色的血液又没有骨骼，又尽管我们的共祖远在六亿年前，甚至远早于寒武纪大爆发，尽管有这一切的不相称，这种虾子还是用跟我们一样的蛋白质来看东西。这超越时间与空间的密切关联，究竟只是偶尔的巧合，或者有更深一层的意义呢？

盲虾的蛋白质跟我们的其实并•小完全一样，但是它们长得如此相像，以至于如果有个法庭，而你想在法庭上说服法官，说你的蛋白质并不是个露出马脚的赃物，那你很可能会败诉。事实上你更有可能成为人家的笑柄，因为视紫质也非裂谷盲虾跟人类所独有，它普遍存在于整个动物界。举例来说，尽管我们对于三叶虫眼睛的内部作用机制知之甚少，因为牠们除了结晶水晶体以外，几乎没有留下什么东西来；不过基于对牠们亲戚了解得够多，我们大致可确定，三叶虫的眼睛裡面应该有视紫质。除了极少数例外之外，绝大多数的动物都依赖视紫质。想说服前面那位法官，说你的视紫质不是从别人身上偷来的，就有如宣称你的电视机跟别人的本质上完全不同，而其实只不过是因为你的电视尺寸比较大，同时又是平面萤幕一样好笑。

这个惊人的一致性，有几个可能的解释。它可能代表了所有人都从同一个共祖身上继承了同一个蛋白质。当然在过去六亿年间，这个蛋白质上面有许多小小的改变，但是很明显仍然是同一个蛋白质。另一个解释则是，要能侦测光线的蛋白质，其设计条件是如此严格，以至于大家最终都演化成同一个样子。这有点像是在电视或者电脑萤幕上看电视节目，一样是个箱子但是内部技术完全不同，不过最后大家都走向相同的解决方案。又或者最后一个解释则是，这个分子曾被许多物种传来传去，像是强盗掠夺一样而不是来自继承。

第三个解释很容易就可以淘汰出局。基因剽窃的行为确实存在不同物种间(比如说病毒感染就会把基因带来带去)，不过这在细菌以外十分罕见，而且一旦发生会十分明显。跨物种相似蛋白质之间的细微差异，跟这些物种亲缘关系的亲疏，有一定程度的关联性。如果人类的蛋白质曾经被偷走然后放到裂谷盲虾体内的话，那它看起来应该会像个非法移民，也就是说它应该会跟人类的蛋白质比较接

近，而跟其他虾子的蛋白质不太像。相反的，如果蛋白质是随着时间，在盲虾的祖先体内慢慢累积变异的话，那么虾子体内的蛋白质，应该会与牠的亲戚们比较相似，像是跟明虾或是龙虾一样；而会跟较远的亲戚差很多，好比说像我们人类。而情况确如后者一般。

如果视紫质不是偷来的，那么它有可能是为了因应机能上的需求，重新被发明出来的吗？这很难讲，因为如果只重新发明一次的话，那确实有可能。以两个非常相似的蛋白质来说，裂谷盲虾的视紫

»

质，跟我们的算是相差最多的了。在这两个视紫质中间可以放入一堆中间型蛋白质，但是这些中间型蛋白质却并非呈现连续演变。它们大致上可以分成两组，碰巧就相对应于脊椎动物与无脊椎动物(包括虾子)。除此之外，整组感光元件也有许多不同处，更强化了差异。不管在脊椎动物或是无脊椎动物裡，感光细胞都是一种变形的神经细胞，但两者相似之处也就仅止于此。在虾子跟其他的无脊椎动物体内，视紫质是插在细胞膜上，而位在细胞上方的细胞膜会往外凸出，看起来就像一堆直立的毛髮(微绒毛)般。在脊椎动物体内，细胞膜则是从细胞上面往外像无线电天线般伸出(纤毛)。这根天线还会连续水平盘旋，然后在垂直方向堆齐，让整体结构看起来就像是一叠放在细胞表面的盘子一样。

而在细胞内部呢，它们引起的生化反应也一样。在脊椎动物裡，视紫质在吸收光线之后会引起一系列的反应，让横跨细胞膜内外的电位差提高。在无脊椎动物裡面这反应则完全相反：一旦吸收光线后，它会让细胞膜失去电位差，这才会激发神经开始传递“有光！”的讯号到大脑。总结来说，两种大致相似的视紫质却存在两种完全不

同的细胞裡，这是否意味着，感光细胞曾经演化过两次，一次 在脊椎动物体内，一次在无脊椎动物体内呢？ ‘

上述假设非常有可能而且直到一九九〇年代中期都被学界深信不疑。但是霎时间，一切都改观 了。前面找到的证据当然都没有错，但是后来科学家发现，这故事只讲了一 半。现在看起来大家之所 以都使用视紫质，那纯粹只是因为大家都是从同一个共祖身上继承下来而已。最早的眼睛原型，其实 似乎只演化了一次。

瑞士巴赛尔大学一位勇于突破传统的生物学家吉宁，是鼓吹这种修正观点最力的人。吉宁是众多 *hox*基因(负责执行身体形态蓝图的重要基因)的发现者之一，这是生物学上最重要的发现之一，在 此之后，于一九九五年，他又做了另一个生物学上最令人吃惊的实验，树立了第 一个重要的里程碑。这实验是这样的：吉宁的团队把老鼠身上的一个基因转移到果蝇体内。这个基因可不是寻常基因，它 是可以调控一整个小团队的基因。在它的误导之下，果蝇竟然开始在全身各处长出眼睛，而且是整隻 眼睛，它们长在脚上，长在翅膀上，甚至长在触角上(见图7.6)。当然这些从特定地方慢慢发芽长出 的眼睛，并非我们所熟知人类或是老鼠的照相机式眼睛，而是典型昆虫或甲壳动物的复眼，带有完整 的小眼面阵列。这个有点噁心的实验从本质上证明f，在老鼠或是在果蝇体内，指挥眼睛发育的基因 是一模一样的；这个基因，从无脊椎动物与脊椎动物的最后一位共祖开始到现在，经过了六亿年的演 化时间，以惊人的一致性被完整保存下来，其一致的程度，让牠们到现在还可以在物种间交换。把老 鼠的基因放到果蝇身体裡，不管放在什么地方，它都会开始指挥果蝇的系统，启动下游一整套基因程 式，让眼睛就地长出来。

哲学大师尼采曾一度任教于巴赛尔大学。或许是出于崇敬，吉宁把这个老鼠的基因称为“大师 基因”。但我认为如果叫做“大指挥家基因”或许更为恰当，当然这样一来名字就没那么响亮，不过

图7.6 果蝇头部的扫描式电子显微镜照片。图中显示在触角上所长出 多馀的小复眼，这是用基因工程技术把老鼠的基因送到果蝇身体 裡，所诱导发育的眼睛。在脊椎动物与无脊椎动物体内，控制眼睛

发育的基因竟然一模一样，想必在大约六亿年前的共祖身上也是同一个基因在调控。 •

或许含意比较丰富，如同管弦乐团指挥，自己从来不曾演奏过半个音符，却可以幻化出优美的音乐一样；这个基因也是藉着引领众多独立基因，每一个都负责一部分工作，一起盖出完整的眼睛。藉着观察基因突变后的影响，科学家已经在果蝇、小鼠跟人类身上找到这个基因的不同版本。在小鼠跟在果蝇身上，这个基因分别叫做小眼或是无眼基因；名称源自于少了这个基因时会产生缺陷，这种相反的命名法是遗传学家偏爱的方式。至于在人身上呢，这个基因的突变会导致无虹膜畸形症，也就是虹膜无法发育；虽然这样已经很惨了而且往往会导致失明，但是奇怪的是，它的严重程度竟然如此有限，因为理论上“大师基因”应该是负责整个眼睛的发育才对。不过这只是一个基因缺陷的情况，如果一对基因都一起坏掉或缺失的话，整个头部都会无法发育。

自从吉宁做了那个极具启发性的实验之后，事情又变得更复杂。他当初所称的“大师基因”现在叫做Pax6，不但功能比以前已知的更强，也不如过去想像的那样孤独。几乎在所有的脊椎动物与无脊椎动物(包含虾子)体内都有甚至在水母体内也找到一倘十分相近的基因。现在更证明了Pax6不只是形成眼睛的幕后功臣，更控制绝大部分脑部的发育，这是为何当一对基因同时缺失时，头部就无法发育。除此之外，Pax6并非独一无二。还有其他基因一样可以诱发果蝇眼睛的发育，如今这个实验看起来还真是简单得很。这些基因彼此都关联极深，而且也都非常古老。它们大部分都可以同时在脊椎动物与无脊椎动物体内找到，不过任务跟场合略有差异。唯一让人感到遗憾的是，这首优美的生命乐章，原来其实不是由一位指挥家负责，而是由一个小行政委员会负责。

这里最重要的结论就是，同一个委员会竟然能同时控制脊椎动物与无脊椎动物体内眼睛的发育。这情况跟视紫质不一样，因为这里并没有什么机能上的理由，需要同一组基因来控制整套眼睛发育过



程，•它们不过就是一堆无名的行政官僚罢了，理应可以被置换成任何一组无名官僚才对。同一组基因 同时存在不同动物体内的这件事，透露了这组基因形成背后的久远历史(反例就是前述构成水晶体各式各样的蛋白质)，这是偶发事件而非必要性的力量所驱使。这段历史说明了，感光细胞只在脊 椎动物与无脊椎动物的共祖身上演化过一次，然后是由一小群委员会所控制。

还有另一个理由让我们相信感光细胞只演化过一次，这次是直接由活化石所做的见证。这个古老的倖存者就是一群属于 *Platynereis* 属的海生沙蚕，是一种身长只有数毫米而且长满刚毛的虫子。牠是淤泥河口的常见居民，也是钓鲛鳎鱼最好用的钓饵，有多少人知道牠的外表跟形态，从寒武纪至今 几乎没有改变过呢？这种虫子正是脊椎动物与无脊椎动物的共祖，跟所有的脊椎动物，以及大部分的 无脊椎动物一样，外表都是两侧对称；也就是说这种动物左边长的跟右边一样，而不像海星。所有所谓的两侧对称动物都有这种对称性，如同昆虫，如同你和我。严格来讲海生沙蚕其实出现得比两侧动

f

物要早，可以说牠蕴藏着发展成今日多采多姿世界的潜力。牠是太古时代两侧动物的活化石，也称为 “原两侧动物”，这是为什么位于德国海德堡欧洲分子生物学实验室的科学家鄂兰，对牠的感光细胞 特别感兴趣。

鄂兰跟他同事知道海生沙蚕的眼睛，从设计上到使用的视紫质，都比较接近无脊椎动物，而跟 脊椎动物不同。不过在一一〇〇四年时，这支海德堡的团队在海生沙蚕的大脑裡，找到了另一种感光细胞。这群感光细胞完全不是用在视觉上面，而是用作生理时钟，也就是那个主宰生物睡眠与清醒、区分白昼与黑夜的时钟，甚至连细菌也使用这种生理时钟。这群生理时钟细胞不只使用视紫质，它们本身看起来甚至非常像脊椎动物的感光细胞(至少对像鄂兰这样的专家来说如此)，稍后的生化与遗传

学实验也证实了两者的相似性。鄂兰因此结论道，这些原两侧动物体内同时带有两种感光细胞。这也就是说，这两种感光细胞并非

源自两条完全独立的演化之路，它们比较像是在同一个生物身上一起演化出来的姊妹细胞，而这个生物，就是原两侧对称动物的祖先<sup>0</sup>

当然，如果说这个嵴椎与无嵴椎动物共祖，同时带有两种感光细胞的话，那人类或许也继承了它们，但是却不知道长在哪里。后来科学家发现，我们确实也有两种细胞。就在海生沙蚕秘密被揭露的隔年，美国圣地牙哥沙克研究所的生物学家潘达与他的同事，根据直觉开始研究人类眼中的某些细胞，也就是所谓的视网膜神经节细胞，它们会影响人的生理时钟。这些细胞并非特化用来看东西，但一样有视紫质。这种视紫质十分特殊，其实叫做视黑质。后来科学家更发现这些视网膜神经节细胞，很像典型的无嵴椎动物感光细胞。最值得注意的欢情莫过于，我们的生理时钟视紫质，在结构上跟裂谷盲虾那些裸露视网膜裡的视紫质，十分相似，比跟人类视网膜视紫质要相似多了。

所有这些证据都指出，嵴椎动物与无嵴椎动物的感光细胞，来自同一个源头。它们不是独立的发明，而是有相同母亲的姊妹细胞。这个母亲，这个太古感光细胞，同时也是所有动物眼睛细胞的祖先，她，只演化过一次。

现在眼前浮现出来的景象更大更完整了，整倘故事就是••一开始，有倘带有视觉色素视紫质的感光细胞，从嵴椎动物与无嵴椎动物的共祖身上演化出来，而操纵它的是一小群基因委员会。不久之后这个感光细胞一分为二，两个姊妹细胞开始分家并各自专精于不同的工作，一个在眼中，另一个在生理时钟裡。很可能只是因为巧合的关系，嵴椎动物与无嵴椎动物各自选择了相反的细胞来执行这两项工作。其结果就是，在这两种动物体内，眼睛会从不同的组织中发育出来；以人跟章鱼的眼睛为例，

这就是为什么两个极为相似的眼睛，胚胎发育过程却完全不同。在通往发育完整眼睛的第一站是裸露的视网膜：也就是要先有一片由感光细胞所构成的薄片；随演化分支不同，动物会选择不同的感光细胞。某些物种至今仍保有这种简单而扁平的裸露视网膜；其他物种则演化成把视网膜内缩到一个凹洞中，并可以根据阴影来计算光的方向。随着这个凹陷愈来愈深，最后动物会陷入在灵敏度跟解析度之间作抉择的窘境，并且达到一种“任何形式的透镜都比没有透镜要

好”的情况；于是各种意想不到的原料像是矿物或是酵素，都会被抓来利用。同样的过程会发生在不同物种身上，因此到最后出现了各种杂七杂八的水晶体形式。但是要建造一颗有用的眼睛有其光学技术限制，所以在尺度的结构上会让分子变异性局限在较小的范围内，从人类的照相机式眼睛到昆虫的复眼都一样。

当然这整个过程裡还有太多细节没有交代，不过眼睛大致上就是这样演化出来的。既然我们跟热泉喷发口虾子都从同一个共祖身上继承眼睛那么我们都使用一样的视紫质就一点都不稀奇了。不过在本章最后，还有一倘大问题尚未解决，那就是••谁是这个祖先？一如往常，基因可以告诉我们这个答案。

让我们回到深海热泉喷发口。凡多芙一直对光线的问题感到困惑不已。她研究的裂谷盲虾明明对绿光极度敏感，而牠使用跟我们相似的视紫质。但是之前的研究指出，热泉并不会发出绿光，这到底是怎么回事呢？

曾经有一位杰出的研究人员，在他的退休演讲上，给年轻研究人员这样一个诙谐的忠告••无论如何都不要去重复一个成功的实验，因为结果注定会让人极度失望\*。相反的，去重复一个失败的实验

结果则可能没那么让人沮丧，•而凡多芙很有理由去重复过去的实验。因为她认为，就像法医常说尸体不会骗人一样，视紫质也不会说谎。如果它会吸收绿光，那么在海底深处就一定有绿光可以被吸收。或许，早期实验所使用的仪器，真的就是比不上盲虾的视网膜敏感。

后来，美国太空总署投入了一台更先进而且更复杂的光度计来支援。他们对于如何侦测深不见影的暗黑外太空中的各种光线，相当有心得。这台机器名为“环境光线成像与光谱系统”(Ambient Light Imaging and Spectral System, 简称为ALISS)。ALISS的确在海底看见了其他波长的光线。在

海底热泉喷发口仙境裡，ALISS在它的光谱仪绿色波段处画出了一个波，其强度高于理论预测。随后这个新的测量结果也很快地在其他的热泉喷发口被证实。虽然目前还不知道这个诡异的绿光来源为

何，但是各家天马行空的理论倒是纷纷出炉。比姐说，有人主张从热泉冒出的瓦斯气泡，被海底高水 压压碎的瞬间会放出可见光，或者在高温高压的环境下形成的结晶被压碎时亦然。

若说凡多芙对视紫质充满信心，但她其实只是赌运气而已。视紫质适应环境的能力十分惊人。我们常形容大海是深蓝色的，那其实是因为在水裡，蓝光可以穿透得比其他波长的光更深。红光很快 就詹被水吸收掉，所以走不了太远；黄光可以穿透得深一点；橘光又更多。但是到了一 一十公尺深时， 剩下的光线多半就是绿光跟蓝光，而且愈深愈模糊。蓝光会四处散射，因此让深海中每件东西看起来

\*英国普利茅斯海洋生物协会实验室的领导人丹顿爵士，在晚年的时候也讲过类似的忠告：“当你做 实验得到很好的结果时，赶快在重复它之前先去好好吃一顿晚餐。这样到头来至少你还享受了 一顿大餐。”

蓝影幢幢。鱼眼中的视紫质就变得很适合追踪这种蓝光，这把戏称为光谱微调。因此我们会发现，在 水深八十公尺左右的地方，鱼眼中的视紫质特别适合吸收绿光(波长约五百一 一十奈米)，但是到了两 百公尺的深处，在残馀不多的微光裡，鱼眼中的视紫质变成适合吸收蓝光(波长约四百五十奈米)。 很有趣的一件事情是，前面我们提过的热泉喷发门螃蟹Bythograea therydron，在下降到热泉区时， 却反转这种位移趋势。这种螃蟹的幼虫生活在深蓝大海中，牠的视紫质特别适合吸收蓝光，波长在 四百五十奈米。但是成年螃蟹裸露视网膜裡面的视紫质，却专门吸收波长四百九十奈米的光线，很接 近绿光。这个位移虽然很少，却十分耐人寻味。既然裂谷盲虾的视紫质一样适合吸收波长五百奈米左 右的绿光，凡多芙有十足的理由特别注意这个现象。

我们人类的彩色视觉一样是依赖视紫质位移波长的能力。在我们的视网膜裡有两种感光细胞，那 就是视桿细胞跟视锥细胞。严格来说只有视f细胞才有视紫质，而视锥细胞所含的则是三种“视锥视 蛋白”中的一种。不过这种区分对我们来说没什么用处，因为其实上述所有这些视觉色素的基本构 造都一样，原则上都是一个很特别的蛋白质叫做“视蛋白”，它嵌在细胞膜上来回摺叠数次，然后接 到一个叫

做视黄醛的分子上。视黄醛是维生素A的代谢产物，它是一种色素，同时也是唯一真正负责吸收光线的分子。当视黄醛吸收了一个光子时，分子会像是被拉直一般改变形状，这种变形足以启动一系列的生化反应，最终会把“有光！”的讯号送进大脑。

虽然光线由视黄醛吸收，但是真正影响“光谱微调”能力的重要因素，其实是视蛋白的结构。视蛋白的结构只要稍微改变一下，就可以让它吸收的光波从紫外线(波长约三百五十奈米，昆虫跟鸟类可见)位移到变色龙可见的红光(波长约六百一十五奈米)。所以，只要集结许多视蛋白，每种结构

略有差异，吸收的光线也不同，那就可以组成彩色视觉。我们人类的视锥视蛋白可以吸收的光线绝大多数都是光谱上面介于蓝光(四百三十三奈米)绿光(五百三十五奈米)跟红光(五百六十四奈米)之间的光线，这些颜色综合起来就形成了我们的可见光范围\*。

虽然所有视蛋白的结构都大同小异，但是它们彼此之间的小差异却已经洩漏了生命迷人的过往。所有视蛋白都是先经过复制然后再分歧，根据这点可以追踪回去直到祖先基因。我们发现有些视蛋白很明显是最近才被复制出来的。比如说我们的“红色”跟“绿色”视蛋白就十分接近，这两个基因应该是在灵长类共祖体内才被复制出来的。这个基因复制，让灵长类动物有了三种视锥视蛋白而非两种（或者说该说在它们复制完彼此又产生了差异了之后才有三种），因而让我们大多数人有所谓的三色视觉。有些人很不幸的会再次丢掉这两个基因其中之一，结果变成红绿色盲，如同绝大多数非灵长类的哺乳类动物一样，只有两色视觉。哺乳类祖先这种视觉缺陷所反映的，或许是那还不算太久以前的夜行生活历史，牠们需要花很多时间藏匿以躲避恐龙。为何灵长类会“重新获得”三色视觉？原因众说

\*眼尖的人或许已经注意到，所谓的红色视锥细胞最大值吸光值为五百六十四奈米，但这其实一点都不红，反而在光谱上是介于黄绿之间。事实上尽管红色看起来如此鲜明，但它其实完全是一个出于大脑想像的颜色。当我们“看见”红色时，那是因为大脑完全没有接收到来自绿色视锥细胞的讯号，同时又接收到来自黄绿视锥细胞微弱的讯号，综合在一起做出红色的判断。这例子只是单纯告诉你想像力的力

量。下一次当你女友跟你争执关于两个浓淡不同的红色是否相配时，提醒她没有所谓“对的”答案，所以她一定是错的。

纷纭。主流的理论认为可以帮助动物区分红色果实跟绿色树叶；而比较另类、同时也比较社会行为取向的理论则认为，三色视觉有助于区分情绪反应，像是愤怒或性交讯号，从激动得满脸通红到精巧的伪装术等(很有趣的事情是，所有具三色视觉的灵长类动物脸上都没有长毛)。

虽然我说灵长类“重新获得”三色视觉，不过相较于其他的脊椎动物亲戚，我们的视力仍然很差。爬虫类、鸟类、两栖类到鲨鱼，牠们全都有四色视觉，而根据推测，脊椎动物的共祖似乎也有四色视觉，牠们应该可以看到紫外线\*。美国纽约叙拉古大学的横山竦三跟施永生，曾经做过一个很精巧的实验来证实这件事，他们比对了所有现存脊椎动物的基因序列，然后藉此预测出脊椎动物祖先的基因序列。不过就算知道基因，我们还是完全无法经由直接观察去推测，这个最古老的视紫质所能吸收的确切波长是多少。但这难不倒横山竦三跟施永生，他们利用基因工程技术先做出了这个蛋白，然后去测量它的吸光值，结果不偏不倚的就是1外线，波长为三百六十奈米。

比较有趣的事情是，昆虫可以看到紫外k, 因此很多我们看起来白色的花，看在昆虫眼裡其实充满f不同颜色与模式。这也就是为何世上有这么多白色的花朵，因为对于传粉者来说，它们其实充满了各种条纹。 • ’

前间我们已经讲过，视蛋白演化最古老的一个分歧点，就是在脊椎动物跟无脊椎动物之间。但是即使是现存最古老的活化石——海生沙蚕，都还有•两种视蛋白，刚好就分别是脊椎动物跟无脊椎动物所有。那所有动物视蛋白的伟大祖先，到底该长什么样子，然后它又从何而来呢？关于这问题0前确切的答案尚未可知，而许多科学家已争相提出各种不同的假设来解释。不过我们知道，最终大家仍要依赖基因的指引，而目前我们已经利用它追踪回到六亿年前，我们还可以再走多远呢？根据德国雷根

斯堡大学的生物物理学家黑吉曼与他同事的看法，基因确实可以告诉我们答案，而且还是倘出其不意的答案。他们认为眼睛最古老的祖先应该是来自藻类。 ‘，：

藻类跟植物一样，都是行光合作用的大师，也很擅长组成各种复杂的感光色素。很多藻类都会把这些色素放在眼点裡面用来侦测光线强度，或者，有必要的話用来做些其他的事情。比如说一种在光线下看起来极为漂亮的团藻，它们会形成一种直径可达一毫米的中空球体，裡面带有数千个绿藻细胞。每一个细胞都有两条鞭毛，像桨一样从旁边伸出；这些鞭毛在黑暗中会不断拍打，有光的时候就停下来，如此可以驾驶整个球体往有光的地方移动，以寻找最适合行光合作用的环境，而控制鞭毛停止的中心是眼点。令人惊讶的是团藻眼点中的感光色素正是视紫质。

更意想不到的则是，团藻的视紫质看起来似乎就是所有动物视蛋白的祖先。在团藻的视紫质上面，视黄醛与蛋白质连接的地方，有许多部分跟脊椎动物与无脊椎动物的蛋白质片段一模一样，或者说得详细一点，是两者的混合体。而团藻视紫质的整体基因结构，同时混杂了编码与非编码序列(科

\*所有的狗仔都知道，镜头愈大，拍得愈清楚，这原理也适用于眼睛。反之镜头愈小愈不清楚，所以水晶体的尺寸会有最低限度，这最小的底线差不多就是昆虫复眼的一个小眼面。不过这问题不只单纯取决于水晶体大小，同时还跟光线波长有关：波长愈短的光看到的解析度愈好。这或许就是为何今日的昆虫，以及早期的(小型的)脊椎动物，都可以看到紫外线，因为对于小眼睛来说，紫外线可以带来较佳的解析度。人类因为有较大的水晶体，所以不需要看到紫外线，因而可以捨弃这一段在光谱上来说对眼睛有害的波段。

学术语称为外显子与内含子)，这一样指出它们跟脊椎动物与无脊椎动物的古老亲缘关系。这些当然都算不上证据，但是这正是我们期待中两个家族共有的祖先模样。这也就是说，所有动物眼睛的远古母亲，在所有的可能性中，有很大的机会应该是有光合作用能力的藻类。

不过这个结论显然避开了最重要的前提没谈••藻类的视紫质怎么可能会跑到动物身上去？这个可爱的团藻很明显地不可能是动物的直系祖先。但是如果看一下团藻眼点的结构，或许就会有线索了：它们的视紫质是嵌在叶绿体的膜上面，而叶绿体则是藻类跟植物体内负责光合作用的中心。在好几 十亿年以前，叶绿体的祖先曾经是自由自在生活的光合作用细菌，也就是蓝绿菌，后来被其他的大细胞吞掉（详情请见第三章）。这历史也就是说，眼点这种东西不必然是团藻所独有，它其实属于叶绿体，甚至算是属于叶绿体的祖先蓝绿菌\*。而很多其他细胞都有叶绿体，有些原虫也有叶绿体，而其中有些正是动物的直系祖先。’

原虫是单细胞生物，其中最广为人知的就是变形虫。十七世纪荷兰显微镜先驱雷文霍克首次在显微镜下看到牠们，还拿来跟自己的精子比较，基于深刻的印象，他将变形虫定义为“微动物”，把牠们跟同样微小的藻类区分开来。藻类则被他归类为植物，基本上被认为是不会动的。当然这种简单的一一分法带有许多缺陷，像比如说如果把这些所谓的微动物放大到人类的尺寸，那我们一定会被这些一半劬兽一半植物的怪物吓到，而牠们回盯着我们看的样子，大概有如义大利画家阿尔钦波多的诡异人像画。讲严肃一点，许多四处游走追逐猎物的原虫一样带有叶绿体，因而赋予牠们藻类的性质。而事实上，这些原虫获得叶绿体的方式跟藻类也是一模一样，都是藉着吞噬其他细胞而来◇有些时候这些被吞掉的叶绿体会继续工作，还可以供应宿主细胞日常所需；但是其他时候叶绿体会被分解，徒留下

## 271第七章

### 视觉

颇具特色的膜状构造与基因，如同褪色后的辉煌历史残迹；又好像是补铁匠工房裡东一块西一块的各式零件。这些零件或许有机会再拼凑出新的发明，像眼睛，可能就是这些发明其中之一。有些科学家猜测（特别是吉宁，又是他！），正是这种拼凑出来的微小嵌合体，而非团藻，有可能藏有所有动物眼睛之母的秘密。

然而哪一种微小嵌合体才是呢？目前还不知道。然而我们有许多有趣的线索，当然更多还有待研究。有一些原虫（像是涡鞭藻）具有复杂到让人吃惊的迷你眼睛，带有视网膜、水晶体跟角膜，所有东西通通包在一个小细胞裡。这些眼睛似乎是由叶绿素降解而来，然后它



们也用视紫质。究竟动物的 眼睛是不是从这个狭小拥挤又鲜为人知的微生物中，直接或间接(比如透过共生)发展出来，至今仍 是个谜。而它们的发展，是遵循着某些可预测的规则，或只是来自幸运得不得了 的运气？我们也无法 回答。但是像这种问题，既专一又普世，正是典型的科学。我希望这些有趣的议题，能够启发下一代 的明日之星。

\*细菌的视紫质十分常见，它们的结构跟藻类与动物的视紫质十分相似，基因序列则跟藻类的视紫质 有关係。细菌不只用视紫质来感光，也用它做某种形式的光合作用。

# 第八章 热血——打破能量壁障

## 第八章热血沸腾——冲破能量的藩篱

有一首美国童谣歌词是这样说的：“你是一个火车驾驶，时光从旁快速飞逝。”很多人可能还记得一些儿时情景，你或许曾坐在爸爸的汽车后座，感觉时光一分一秒过去，缓慢到让人麻木，好像永远到不了终点，于是你不停地问：“爸！我们到了没呀？”又或许很多读者也还记得，曾沮丧地看着自己的祖父母或是父母渐渐年迈，举止缓慢像蜗牛，到最后甚至可以坐在那里不动，数小时对他们宛如只是数分钟般。这两种极端都是我们生活中会经验到的节奏，或可称为人生的行板。

你不需要是爱因斯坦，就知道时间是相对的。不过爱因斯坦所建立关于时间与空间的严格定律，如果用在生物学上恐怕更让人印象深刻。像英国名人佛洛伊德爵士曾经说过：“如果你下定决心要戒菸、戒酒跟戒女人，你并不会真的活比较久，只不过是感觉活比较久。”\*但是关于儿童时期时光飞

遽

\*这位佛洛伊德爵士，是奥地利精神分析大师佛洛伊德的孙子，那时候他是英国自由党的政治人物。有一次在中国旅行时，他很惊讶地发现同行一位较年轻的同事，被分配到一间比较大的套房。后来别人告诉他说，那位年轻同事是邱吉尔的孙子。佛洛伊德事后回忆道：“那是我唯一的一次感受到，被人忽略我是名人之后！”

逝，与老年时期时间蜗步化，则确实是有意义的。这跟我们的内在设定有关，也就是说跟我们的新陈代谢速率、心跳速率与我们细胞燃烧食物的速率有关。就算在成人之间，活跃的与懒散的人差异也甚大。大部分的人都会慢慢改变新陈代谢速率。我们的行动渐渐趋缓，身体渐渐变胖这些现象，完全取决于新陈代谢速率，而每个人的

速率都不同。两个人就算吃一样的东西，运动量也一样，但是在休息的时候所燃烧的卡路里量还是不会相同。

不过恐怕没有任何差异，. 比温血动物跟冷血动物两者新陈代谢速率的差异还要人T。虽然我用 的这几个词汇，常让生物学家敬而远之，‘不过它们对普罗大众来说却十分生动清晰，一点也不比那些 拗口的专业术语像是“恆温性”还是“变温性”来得含糊。这实在是一件令人十分好奇的事情：我注 意到关于生物上的种种特徵，我们很少有如同对身为温血动物如此感到自豪的/。比如说，在报章杂 志或是在网路上，常常可见各种针锋相对的#论，关于恐龙究竟是温血动物还是冷血动物，其激烈的 程度根本无法用理性去解释。或许，对某些r来说，这有其根本上的差异，关乎到我们身而为人的尊 严，关乎到我们单纯只是巨大蜥蜴的猎物？还是在对抗一种聪明狡猾移动迅速的怪兽，以至于让我们 每天必须提心吊胆绞尽脑汁才能存活？看起来，我们哺乳类对于过往那段悲惨岁月仍心怀怨恨，那时 我们还只是毛茸茸的小动物，必须为躲避当时的头号掠食者而被迫禁锢于地底。但无论如何那也是一亿两千万年前的事了，不论从哪个角度来看都算是久远的时光。

所谓温血动物讲的就是新陈代谢速率以及生命步调。温血本身就好处多多，所有的化学反应， 温度愈高就进行得愈快，巩固生命的生化反应自然也不例外。光是在一小段对生物有意义的温度区间 裡，比如说从摄氏零度到四十度，生化反应在动物体内的表现就有天壤之别。在这段区间裡，温度每

升高十度，氧气的消耗量就多两倍，反映出来的就是更多的耐力与力量。所以一隻动物体温若是摄氏 三十七度，就比摄氏一 一十七度要有力两倍，就比摄氏十七度要有力四倍。

不过在很大的程度上，温度本身并没有太大的意义。所谓温血动物并不必然比冷血动物要更热， 因为大部分的爬虫类都自有一套吸收太阳能的办法，可以把牠们的核心温度加温到跟哺乳类与鸟类一 样高。当然爬虫类无法在晚上还维持这样的高温，但是哺乳类跟鸟类到了晚上一样要休息。虽然牠们 也大可在夜间降低自己的核心温度来节省能量，不过哺乳类与鸟类却很少这样做，而就算有也降得不 多(蜂鸟倒是经常呈现昏迷状态以节省能量)。在这个节能减碳的年代裡，哺

类的行为恐怕会让环保主义者气得跳脚：我们的恒温器被卡在摄氏三十七度，不管需要还是不需要，一天二十四小时，一年三百六十五天，天天如此。关于替代能源也别想了，我们无论如何不可能像蜥蜴一样利用太阳能，我们永远只能利用内在的煤炭火力发电厂，来生产大量的热能，这让我们也因此留下大量的碳足迹。哺乳类天生就是环保不良分子。

或许你会认为，哺乳类到了晚上仍然火力全开，是为了要让牠们一大早就头脑清醒取得先机，不过蜥蜴要把体温升高到可以活动的程度也花不了多少时间。举例来说，美洲的无耳蜥蜴在头顶有一个血窦，透过它可以很快地加温全身的血液。每天早晨无耳蜥蜴会把头伸出洞穴外晒太阳，同时张大眼睛保持警戒，看看有无掠食者，一有危险牠们就会迅速缩回洞裡。通常大概只消半个小时的时间，就加热到可以出外探险的程度了，这样开始一天的工作倒不失为一个惬意的方 式。依照惯例，天择不会只满足于一种功能。有一些蜥蜴头顶的血窦跟眼皮有连结，一旦被掠食者抓到，牠们会激动地把血液射向掠食者，比如说像狗之类的动物，而这味道对掠食者来说，并不好受。

维持体温的另一种方式就是体型。你不需要是一名伟大的白人猎人，也可以想像出，两隻动物皮毛伸展开来铺在地上所盖住的面积大小。假设其中一隻盖住的长跟宽都是另一隻的两倍，这样一来比较大的那隻动物盖住的面积，就会是比较小那一隻的四倍( $2 \times 2 = 4$ )，不过牠的体重会是八倍，因为牠的深度一样会比小的那隻大两倍( $2 \times 2 \times 2 = 8$ )。如此，长宽高各增为两倍的话，表面积对重量比就是一半( $4 \div 8 = 0.5$ )。又假设每一公斤的体重都会产生相等的热量，大型动物会因为比较重，所以产生较多的内在热量\*。同时牠们能量损失也会比较慢，因为牠们的表面积相对较小(相对于产生的内在热量而言)。所以，动物愈大，，体温愈高。这种趋势到了 一定的程度，本来是冷血动物也会 变得跟温血动物一样。好比说像短吻鳄，严格地来说算是冷血动物，但是牠可以维持接近温血动物的 体温很久很久。晚上就算牠只产生很少的内在热量，但过一夜之后核心温度也+过下降个几度而已。

很多恐龙都可以轻易地超过这个体型临界值，让牠们几乎跟温血动物毫无二致；特别是在那段远古的美好时期，气候温暖舒适，整个地球上的生物都过得十分享受。那段时期没有冰河，大气中二氧化碳的浓度更是今日的十倍左右。换句话说，根据几个简单的物理

原理我们可以知道，不管恐龙的代谢状态为何，牠们都可能是温血的。就算对巨大的草食恐龙来说，如何散热恐怕也比如何产热要来得麻烦。牠们有些具有奇特的解剖构造，比如说像剑龙的巨大背板，或许次要功能就是用来散热，跟今日大象的耳朵差不多。

如果事情就这么简单，那么恐龙到底是不是温血动物就没有什么好争议的了。根据上面那狭义的定义，恐龙当然是温血动物，或者至少有很多恐龙是。对于那些喜欢卖弄术语咬文嚼字的人来说，这叫做“惯性内温性”。恐龙不只可以持续维持体内的高温，牠们甚至跟现代哺乳类一样，可以靠燃烧

## 277第八章

### 热血沸腾

碳来产生内在热量。所以，到底是根据哪种广义的定义，认为恐龙不是温血动物？关于这点嘛，或许有一些恐龙仍然符合广义的定义，我晚一点会解释。但是若真想了解哺乳类跟鸟类温血的独特性，就必须反转刚刚那个趋势，我们要回头去看看小型动物，看看那些低于“温血临界值”的小动物是怎么

一回事。

想想看蜥蜴吧。根据定义，蜥蜴是冷血动物，也就是说蜥蜴在晚上无法维持体内温度。锤鱼之类的动物或许还可以，但是体积愈小的动物就愈不可能维持。其他像是毛髮或是羽毛之类的保暖装备，充其量只能保护到一定的程度，而有时候甚至会阻碍动物从环境裡吸收热能。如果你帮蜥蜴穿一件毛大衣的话(不消说，严谨的科学家早就试过了)，蜥蜴只会愈来愈冷，因为牠既无法顺利地 from 太阳吸收热量，体内也无法产生足够的热量来补偿。这种现象跟哺乳类或是鸟类非常不同，而这正是我们符合真正温血动物定义的原因。

哺乳类跟鸟类比起相同体积的蜥蜴来说，可以产生十到十五倍之多的内在热量。不管外在环境如何，牠们都会持续产热。如果你把蜥蜴跟哺乳类动物放在一个令人窒息的炎热环境中，哺乳类动物仍然会一直产生十倍于蜥蜴的能量，甚至到有害的程度牠都不管。因此到后来哺乳类会需要走出去透透气

\*这并不尽然全真。其实大型动物每一公斤体重所产生的热量，低于小型动物，也就是说体积愈大，新陈代谢的效率愈低。原因为何至今众说纷纭，我并不拟在这裡详述它们。想知道得更详细一点的人，请参阅我的另一本书《力量、性、自杀》。重点是，就算大型动物每一公斤体重产热较小型动物低，牠们的保温能力还是比小动物来得好。

气：牠会需要喝水、要泡水，牠会气喘吁吁，牠会要找块阴影乘凉、要撮风、喝点鸡尾酒，或是打开冷气。而蜥蜴呢？牠只会很舒服地待在那裡。无怪乎蜥蜴，或者大部分的爬虫类，都可以在沙漠裡混得很好。

反过来说，如果把两者放在冷的环境裡，像是冷到结冰的地方，蜥蜴此时会把自己埋到树叶堆裡捲起来睡觉。老实说，很多小型哺乳类也会干一样的事情，不过这并不是我们预设的程式。我们预设的程式刚好相反，它会要我们燃烧更多食物。哺乳类在寒冷气候中生存时，要花上比蜥蜴多一百倍的代价。就算是在温带好了，好比说摄氏一十度的环境，大约是欧洲宜人的春天气温，两者差异也有天壤之别，大约是三十倍。要维持哺乳类惊人的新陈代谢速率，牠们必须烧掉比爬虫类多三十倍的食物。这可不是只有一次，牠们每一天都要吃掉爬虫类一个月分量的食物。既然天下没有白吃的午餐，这样的消耗量真的是非常庞大。

所以现在的情况是，要做一隻哺乳类或是鸟类所要付出的代价，比做一隻蜥蜴要多了大约至少十倍，而且经常远高于此。如此昂贵的生活方式到底为我们带来什么？最明显的答案就是领土扩张。温血生理或许不适合在沙漠中生活，但是却可以让动物在夜间巡弋，或者在冬季以及温带地区活跃，而这些对蜥蜴来说都不可能。另外一个优点则是脑力，虽然表面上看起来关联没有那么明显。相较于蜥蜴来说，哺乳类的脑容量与体积比，显然大了很多。虽说大脑袋并不保证一定比较聪明或者比较机智，不过看起来较快的新陈代谢才能支持较大的脑容量，而动物不用特别花资源去照顾它。这意思是说，假设哺乳类跟蜥蜴都需要花百分之三的资源给大脑，而哺乳类可以支配比蜥蜴多十倍的资源，牠就以养比蜥蜴大十倍的脑袋，而事实上也正是如此。附带提一下，灵长类动物，特别是人类，往往

## 热血沸腾

分配更多资源给大脑。以人类为例，我们贡献了大概百分之一一十的资源给大脑，尽管它只占了身体重量几个百分点而已。不过我猜，其实脑力很可能只是某种附加价值，对温血动物的生活方式来说，这可能是在不增加额外负担的情况下所发展成的。要养一颗大脑袋其实有其他更便宜的方法。

不过简而言之，用领土扩张、夜间活动跟超大脑力去换取温血动物巨额的新陈代谢，看起来其实不怎么划算。我们一定忽略了些什么。从付出的角度来看，不断地吃、吃、吃所要付出的代价可不只是肚子痛而已。动物要花大量的时间与精力用来寻找粮食、打猎或是种植蔬果，其中大部分的时间都要暴露在掠食者或是竞争者的威胁之下。食物会吃光，会枯竭。很明显地你吃得愈快，就愈快吃光食物。另外你的族群数量也会减少。根据经验法则，代谢速率会控制族群大小，因此爬虫类的数量往往是哺乳类的十倍左右。同样的，哺乳类的子代数量也比较少（不过牠们也因此可以给较少的子代每个个体较多的资源）。另外生命周期也会随着新陈代谢速率而不同。佛洛伊德的笑话虽然适用于人类，但可不适用于爬虫类。爬虫类的生活或许无趣而缓慢，但是牠们真的活得比较久。像是巨龟可以活好几百年。——

所以保持温血要付出的代价十分惨烈。温血动物生命周期短，还要花很多时间在危险中吃饭。牠们只能产生少晕子代，并且维持较小的族群，而这两个特性都很容易受到天择无情的鞭笞。我们换回来的是可以在晚上冷风飕飕中外出的权利，这交易看起来真是逊透了，特别是晚上我们无论如何还是要睡觉。但是在这生命的圣殿裡，我们还是会习惯性地给哺乳类与鸟类最高评价。到底有什么东西是我们有而爬虫类没有的？而这东西最好够格。

1个最言简意赅让人信服的理由就是“耐力”。蜥蜴或许可以很轻易的在速度或是肌肉力量上面与哺乳类一较高下，而且在短距离之内还可能会胜过哺乳类；但是牠们很快就会精疲力尽。试试看去抓一隻蜥蜴，牠会用最快的速度钻进眼睛能及的最近掩蔽物中，一溜烟就消失不见。不过接下来牠就开始休息，而且经常一休数小时，才能从

刚才的奋斗中慢慢恢复。问题就在这裡，蜥蜴的身体并非为了舒适而设计，而是为了速度而设计的\* o这方面跟人类短跑选手一样，牠依赖的是无氧呼吸，意思就是说运动时不需担心呼吸的问题，但是无法持久。牠可以非常快速地产生能量(像是AT P)，但是反应过程也很快地就会被乳酸阻滞，结果让动物因为痉挛而动弹不得。

这种差异来自于肌肉的基本构造不同。之前我们在第六章曾讲过，肌肉有许许多多不同的形式。这些不同形式的肌肉，都是为了在三个条件下取得平衡，分别是肌肉纤维、微血管以及粒线体。简单来说，肌肉纤维会收缩来产生力量；微血管可以带来氧气，同时把废物搬走；而粒线体则可以利用氧气来燃烧食物，产生收缩所需的能量。但是它们的问题是，这每一样东西都会占去宝贵的空间，所以如果你想装入愈多的肌肉纤维，剩下给微血管跟粒线体的空间就愈少。一条紧紧包满纤维的肌肉会非常有力，但是很快就会烧光收缩所需的能量。这是在两种最典型的结果之间做抉择：力气大但是耐力低，或是力气小但是耐力高。比较一下壮硕的短跑选手跟苗条的长跑选手，你就会了解这两者之间的差异。

我们每个人都有不同比例各种形式的肌肉，这比例端视居住环境而定，比如说你是住在海平面的高度或是高山上。此外生活型态也影响这比例甚大。接受短跑选手的训练，你就会长出许多“快缩肌”，力量惊人但是耐力颇低。接受长跑选手的训练则结果相反。因为这些差异存在于不同个体与种

族之间，因此当环境主宰一切时，它们就会被一代一代筛选出来。这就是为什么尼泊尔人、东非人跟安地斯山印地安人都有许多类似的特徵，他们都有适合生活在高海拔地区的生理特徵，而平地人往往长得比较壮硕而笨重。

根据美国加州大学尔湾分校的两位生物学家，本内特与鲁本在一九七九年所发表的一篇经典论文中指出，会形成这种差异的主因正是温血。他们主张，所谓温血动物与冷血动物的差异，主要在于耐力，跟温度无关。他们的理论现在被称为“有氧能力”假说，尽管或许并不全对，但是却完全地改变了整个领域对生命的看法。



有氧能力假说有两点主张。第一点，天择所筛选的对象并非体温，而是活动力增加，这在许多环境下都有直接的好处。本内特跟鲁本是这样说的、：

增加活动力所造成的选择优势绝非枝微末节，而是生存与繁衍的中心要务。耐力较大的动物所占有的优势很容易从几个方面来了解。在寻找食物或是逃避敌人的时候，牠们可以承受较深度的搜索与较激烈的搏斗。在保卫领土或夺取领土时会让牠们较占优势。在求偶与交配上，牠们也比较容易成功。

\*这裡我要向蓝调大师豪林·沃尔夫致歉，为偷用他的歌词：“有些人长得这样，有些人长得那样。但是我的长相，你不应该用肥胖形容我。因为我并非为速度而设计，我是为了舒适而设计的。”

这些论点大致看起来都无可争辩。波兰的动物学家寇帖雅，更为这个假设加上一些有趣的润饰，他强调父母可以更密集地照顾子代的重要性，像哺乳类跟鸟类可以持续照顾子代数月甚至数年，这让牠们跟冷血动物显得截然不同。这种投资更是需要极大的耐力，而对于提高动物在最脆弱时期的存活率，居功厥伟。不过有氧能力假说的第一部分，才是比较有趣但也比较有问题的地方：这问题就是耐力与休息之间的关联，不论造成这关联的确切原因究竟为何。本内特跟鲁本认为，【最大代谢速率】与“休息代谢速率”两者之间有必然的关联。让我来解释一下。

所谓最大代谢速率的定义是当我们全力冲刺到极限时的氧气消耗量。这当然受限于许多因素，像是身体状况好坏，还有基因当然会有影响。基本上身体裡最终会决定最大代谢速率的，是终端使用者的氧气消耗量，也就是粒线体。它们氧气消耗愈快，最大代谢速率就愈快。但是即使简单的反射运动都清楚地说明了，许多互有关联的因素必然参与其中交互影响。决定代谢速率的因素有：粒线体的数量、供应养分的微血管数量、血压高低、心脏的大小与形状、红血球的数目多寡、氧气运送色素的分子形状(血红素)、肺脏的大小与形状、气管的直径大小、横膈膜的力量等等。这些因素任何一个有缺陷的话，最大代谢速率就会下降。

因此，挑选具有耐力者，等于在挑选最大代谢速率较高者，然后又简化成挑选整套呼吸系统的特徵\*。根据本内特与鲁本的看法，提高最大代谢速率也会同时“拉高”休息代谢速率。换言之，

一隻运动细胞好、具有高耐力的哺乳类动物，天生就会有较高的休息代谢速率：就算牠躺下来休息啥事也不干时，还是会持续呼吸大量的氧气。这样主张其实是根据经验法则。他们说，不知为何，所有动物不论哺乳类、鸟类或是爬虫类，其最大代谢速率都差不多是休息代谢速率的十倍左右，因此选择

较高最大代谢速率的同时，也会同时拉高休息代谢速率。如果最大代谢速率提高十倍——根据纪录这差不多正好是哺乳类与蜥蜴两者的差距——那休息代谢速率也会提高十倍。此时，一隻动物会因为需要产生大量的内在热量，结果一不小心就变成“温血动物”。

这个理论非常让人满意，而且直觉上看起来也很对，但是如果仔细检视一下你就会发现，这两者实在没什么理由必然要连结在一起。所谓最大代谢速率，就是要尽量把氧气送给肌肉，但是在休息时肌肉的氧气消耗量却并不多，反而是大脑跟许多内脏，像是肝脏、胰脏、肾脏、小肠等，才是此时氧气的大宗消耗者。那为什么当肌肉提升氧气消耗能力时，肝脏也会跟着提高消耗量？这让人想不通。至少我们可以假设有一种动物，同时具有高有氧能力，但是休息代谢速率又很低，也就是一种同时完美结合两种特徵的强化蜥蜴。又或许，恐龙正是货真价实的一种动物。但是说来惭愧，我们至今仍然不知道为何在现代哺乳类、鸟类跟爬虫类的身上，最大代谢速率与休息代谢速率两者的高低趋势总是连在

\*如果你还是不太理解这么多种特徵，怎么可能一次全被挑选出来，那请观察一下你周围的朋友。有些人的运动细胞明显地比其他人要好，有一小群人甚至很幸运的有奥运的水准。或许你自己不想被筛选，不过如果成立一个计画，让运动员跟运动员配在一起去产生运动员后代，然后从中挑选最适者，那几乎可以保证绝对会制造出“超级运动员”。用大鼠来做实验可以证明这一点，在做糖尿病研究的时候，科学家发现只需十代就可以让大鼠的有氧能力改善百分之三百五十(因此也降低得糖尿病的机率)。这些大鼠的寿命也延长六个月，差不多是延长大鼠生命周期的百分之二十。

一起，我们也不知道是不是在哪一种动物体内这连结可以被打破\*。当然，某些活动力非常高的哺乳类，像是叉角羚羊，有极高的有氧能力，大约是休息代谢速率的六十五倍之多，这暗示了两个代谢速

## 0 I

率还是有可能脱钩。同样的现象也可以在少数爬虫类身上观察到，比如美洲短吻鳄，牠的有氧能力起码是休息代谢速率的四十倍之多。

尽管很多东西还不清楚，本内特跟鲁本的假设仍很可能是对的。或许，两种代谢速率之间最强的关联，与大部分温血动物产生体温的来源有关。动物有很多种方式可以产生热量，但大部分的温血动物对它们都不屑一顾：温血动物的热量都不是直接产生，而是间接来自于新陈代谢的副产物。只有容易流失热量的小型哺乳类像大鼠，会用直接的方式产热。大鼠（以及许多哺乳类幼年的时候）会利用一种特化的组织，称为棕色脂肪的组织来产热，这组织裡塞满产热粒线。棕色脂肪所玩的把戏其实也很简单。一般的粒线体是利用质子所产生的电流，藉着让质子通过膜的方式产生ATP，这个分子就是细胞的能量货币（详情请见第一章）。这整个反应机制仰赖一块完整的膜，把内外环境隔离开。如果这膜上有漏洞，就会造成质子流的短路，然后让产生的能量以热能的形式散掉。棕色脂肪裡面的情况就是如此，它的粒线体膜上有许多由蛋白质所刻意形成的孔洞，如此一来粒线体就会渗漏。这样无法产生ATP，反而会产热。

所以，如果想要产热，解决之道就是要要有会漏的粒线体。如果所有的粒线体都像棕色脂肪裡的一样会漏，那么所有吃进来的食物能量就都会直接转换成热量。这办法简单有效，也不占体积，因为少量组织就可以很有效地产热。不过一般动物却不这么做。在哺乳类、鸟类跟蜥蜴裡，粒线体渗漏的程度都差不多，没有差异。温血动物跟冷血动物真正的差异，在于内脏的大小跟粒线体的总数多寡。比

如说，一隻大鼠肝脏的体积，比起同体型的蜥蜴来说要大很多，同时裡面塞的粒线体数目也多很多。换句话说，温血动物的内脏像是装了涡轮推进器一样般有威力。它们平时会消耗大量的氧气，但不是为了产热，而是为了加强表现。热，只是伴随而来的副产品而已，是后来才被慢慢发展出的隔离层（像是毛髮跟羽毛）包在体内，变成有用的东西。

今日关于动物发育过程中关于温血生理如何起始的研究，倾向支持温血的诞生，多半与器官运作被强化有关，而无关产热。澳洲雪梨大学的演化生物学家赛巴撒，研究的主题就是：哪些基因在鸟类胚胎发育的过程中，巩固了温血生理的基础？他找到了一倘“大师基因”（这基因做出来的蛋白质叫做PGC1  $\alpha$ ），这基因会促使粒线体复制，因而强化内脏的功能。内脏的大小，也一样可以透过类似的“大师基因”来控制，只需要将细胞复制的速度跟凋亡的速度做适当地调整，就可轻易改变。一言

\*在澳洲卧龙岗大学的两位演化学家艾尔斯跟胡伯，曾大力提倡一个有趣的论点，他们认为这连结跟细胞膜的脂质组成有关。因为较高的代谢速率，会需要一个能让物质快速通过的细胞膜，这样的细胞膜含有比较高比例的多元不饱和脂肪酸，因为它们扭曲的链状结构可以保有较大的流动性，就像是猪油跟沙拉油的差别。如果一隻动物被筛选成具备高有氧能力，那么牠一定会倾向保有较多的多元不饱和脂肪酸。如果内脏含有较多这种脂肪酸的话，那休息代谢速率就会被迫升高。但这理论的缺点在于，动物理应可以根据不同组织去改变细胞膜的组成，而在某种程度上也确实如此，所以我并没有被这假设说服。此外，它也没有解释为何温血动物的内脏需要有较多的粒线体。这现象暗示着这些内脏的高新陈代谢速率，是被刻意筛选出来，而非仅是细胞膜脂质组成改变所造成的意外。

以蔽之，要帮器官加装涡轮推进器，在遗传上并不难，只要少许几个基因就可以控制好。问题在于这种配备极度耗能，唯有在值回票价的情况T，才会被天择选择出来。

现在整个有氧能力假说的脚本，大致上看起来比较合理了。温血动物无疑都比冷血动物要有耐力，一般来说牠们多了十倍左右的有氧能力。不论是在哺乳类还是鸟类，这飆高的有氧能力都跟涡轮加速

的休息代谢速率共进退，也就是同时伴随着大号的内脏以及强力的粒线体，而这些设计本来的目的并非用来产热。这样至少对我而言，高有氧能力同时伴随着强化过的系统来支持，直观上看起来显得相当合理。而这假设也很容易被检验，我们可以试着繁殖出高有氧能力的动物，而牠们的休息代谢速率应该也会随之提升，或两者至少会有某种程度的相关，尽管成因或许很难去证明。

不过自从有氧能力假说在约三十年前被提出来之后，情况一直陷入胶着，这期间，许多科学家曾经尝试用实验去证明这个假说，但得到的结果并不一致。虽然一般说来，最大代谢速率跟休息代谢速率之间，确实有一定程度的关联，但除此之外就再无其他了，更别说还有一大堆例外。或许这两个生理参数在演化上曾经真的是连结在一起，但在生理上却未必一定要互有关联。关于这点，如果没有其他关于演化史上更详细的资料，恐怕也难下定论。很幸运地，这一次解谜之钥或许就藏在化石纪录中。这两种代谢速率中间失落的环节可能无关生理学，而是变化无常的历史造成的。

温血跟强力的内脏像是肝脏等器官有关。但是柔软的组织往往禁不起岁月的摧残，甚至就算是毛发等物也甚少被保存在岩石中。因此，一直以来要从化石纪录中寻找温血动物的起源，结果常常有如大海捞针；即使在今日，各家理论也常常彼此争得面红耳赤。但是根据化石纪录去重新评估有氧能力

假说则比较可行，因为骨骼结构会透露许多讯息。

哺乳类跟鸟类的祖先大概可以追溯到三叠纪的年代，大约开始于两亿五千万年前。三叠纪紧跟在我们行星史上规模最大的一次灭绝事件之后，也就是一叠纪大灭绝。据信那次大灭绝一下子就抹去了地球上约百分之九十五的物种。在少数倖存下来的动物中，有两种爬虫类，一种属于兽孔类群（也就是俗称像哺乳类的爬虫类），牠们是现代哺乳类动物的祖先；一种属于初龙类群（希腊原文意思为“主宰的蜥蜴”），是现代鸟类跟锤鱼的祖先，同时也是恐龙跟翼龙的祖先。

鉴于恐龙后来兴起，成为地球上的优势物种，这件事或许会让你很惊讶：在三叠纪早期，兽孔类群的动物才是地球上最成功的物种。虽然牠们的后代，也就是哺乳类，反而变成体型娇小的动物，必须躲

到地洞中以逃避恐龙的追杀，但是在三叠纪早期最重要的一个物种就是水龙兽这一家族的动物（又叫做铲子蜥蜴），牠们是一种体型跟猪差不多大小的草食动物，长着两颗粗短的大牙，面孔朝下，有着桶状的胸膛。关于水龙兽确切的生活型态我们并不清楚。长久以来科学家一直赋予牠们一种两栖性野兽的形象，长得有点像是爬虫版的河马。不过现在我们认为牠们应该住在比较干燥的环境中，并有可能会挖地洞，而这是许多兽孔类群动物都有的习性。关于挖地洞的重要性，晚一点我再回来谈，现在比较重要的是，水龙兽曾经主宰三叠纪早期的世界，但是后来却完全不复见\*。一般咸认

\*美国古生物学家柯伯特于一九六九年在南极洲发现了水龙兽化石，有助于肯定在当时还充满争议的板块构造说，因为当时已经在南非、中国跟印度等地发现水龙兽了。南极大陆后来才漂走的解释，应该要比矮胖的水龙兽会游泳来得可信。

为在三叠纪早期，地面上百分之九十五的草食动物都是水龙兽。就如同美国自然学家兼诗人柯金诺所描述：“想像一下，如果有一天起床，到外面去走一圈之后发现，全世界只剩下松鼠的样子。”水龙兽都是草食动物，或许在那个时代也只有牠们这种草食动物，所以完全无须害怕掠食者。后来在三叠纪中出现另一种兽孔类群的亲戚，被称为犬齿兽的动物，牠们渐渐地取代了水龙兽的地位，以至于在三叠纪结束时水龙兽完全灭绝。犬齿兽大家族中既有草食动物也有肉食动物，可以算是哺乳类的直系祖先，而哺乳类大约出现在三叠纪晚期。犬齿兽有许多高有氧能力的特徵\*像是发展出硬颚（这样可以将Ei与嘴巴分开，让动物在咀嚼时也可以同时吮吸），由改良过的肋骨所围成宽阔的胸腔，还有或许已经有肌肉构成的横膈膜。尤有甚者，牠们的鼻道也变大了，裡面有一种非常细緻的骨质结构，也就是所谓的“吮吸鼻甲”。犬齿兽甚至很可能全身覆盖着毛髮，不过牠们还是跟爬虫类一样需要下蛋。

这样看来，犬齿兽应该已经有颇高的有氧能力了，这必定赋予牠们相当强的耐力，那牠们的休息代谢速率又是多少？牠们是温血动物吗？根据鲁本的看法，吮吸鼻甲算是少数可以证明休息代谢速率提升的可靠证据之一。这种构造可以降低水分流失，对于需要持续进行深度吮吸的动物来说，可能相当重要，如果只是需要进行短暂爆发力的活动就不需要。爬虫类因为休息代谢速率极低，牠们在休息时的吮

吸非常轻微，所以几乎不需要限制水分流失。因此，所有现今已知的爬虫类都没有啾吸鼻甲。相反地，几乎所有的温血动物都有这种鼻甲，除了少数几个例外，包括灵长类以及某些鸟类。老实说，啾吸鼻甲就算不是绝对必要，也非常有帮助，而在化石裡面发现这种结构，确实是证明温血动物起源最好的线索。再加h犬齿兽很可能•覆盖着毛髮(但这多半是出于揣测而非真正从化石纪录中观察

到)，看起来牠们确实是在变成哺乳类的半路上演化出温血。

不过尽管如此，犬齿兽还是很快地就被别人超越了，最后在三叠纪晚期，被初龙类群的征服者逼迫成为瑟缩在一旁的可怜夜行动物。如果说，犬齿兽演化出了温血，那征服牠们的征服者呢？这些很快就会演化成恐龙的初龙类群动物又是如何呢？现存初龙类时代的最后生还者，是鱉鱼跟鸟类，两者分别是冷血动物与温血动物。显然初龙类群的动物，是在变成鸟类的路上某处演化出温血。但是问题是什么时候？又是为什么？还有这包含恐龙吗？

这些问题让情况变得十分复杂而且很多时候充满矛盾。跟恐龙一样，许多科学家也对鸟类提出各种充满热情的论点，激动到很多时候甚至不像科学。以前鸟类一直被认为在某种程度上是恐龙的亲戚，特别是跟一群称为兽足类的恐龙关系十分密切(暴龙就是兽足类恐龙)，然后在一九八〇年代一系列系统性的解剖学研究之后(也就是支序分类学)，鸟类甚至被直接归类到兽足类恐龙下面。那次研究的结论基本上就是，鸟类不只是跟恐龙关系密切，牠们根本就是恐龙，精确地来说算是会飞的兽足类恐龙。虽然大部分的科学家都同意这论点，但是有一小群以著名古生物学家费多契亚(任教于美国北卡罗莱纳大学)为首的科学家，却坚持鸟类应该是来自兽足类恐龙之前另一支序尚未知的动物。根据他们的观点，鸟类不是恐龙，牠们自成一格，应该自己被归为一类。

在我写本书之时，这一系列研究的最新结果，碰巧也到f最精采的阶段，并且研究达到了蛋白质层级，而不仅仅是形态分析而已。在一一〇〇七年时，美国哈佛大学医学院的助理教授阿萨拉，发表了一篇惊人的论文。他们找到一块保存情况十分特殊的霸王龙骨骼，年代大约是六千八百万年前，裡面仍保有一点点胶原蛋白，这是骨骼裡面主要的有机物质。阿萨拉的研究团队成功地定出其中几块胶原

蛋白的氨基酸序列，并把它们拼凑在一起，连出暴龙一小部分的蛋白质序列。在一一〇〇八年时他们把这段序列拿去与哺乳类、鸟类跟美洲短吻鳄相对应的蛋白序列比对。当然这段序列很短，所以结果可能会有所误导。然而当他们检视比对结果时，却很惊讶的发现与暴龙最亲近的现存生物，首先是温驯的鸡，紧接在后的是鸵鸟。这结果毫不意外地颇受媒体欢迎，他们马上异口同声的谈论着到底暴龙排骨滋味如何。然而这研究更深一层的意义其实应该是，胶原蛋白比对的结果大致证实了支序分类学所描述的结果，也就是鸟类是一种兽足类恐龙。 t

来自鸟类世界的另一个争论来源则是羽毛。费多契亚等人一直坚持，鸟类的羽毛是为飞翔而演化出来的，羽毛赋予鸟类一种令人震撼的完美感。既然羽毛是用来飞翔的，那在不会飞的兽足类恐龙像暴龙身上，就不可能存有羽毛。诚然根据费多契亚的说法，牠们应该没有羽毛，但是在过去十年之内，却有一系列带着羽毛的恐龙在中国被发现，像嘉年华游行般地这么走上舞台。虽然这其中有些化石颇值得怀疑，不过大部分的科学家都已经相信不会飞的兽足类恐龙，包含暴龙的祖先本身，确有可能展示着羽毛。

从另一个角度来看羽毛的话，所谓“羽毛”并非全如外表所见，它其实只是一堆压扁的胶原蛋白纤维，但是带有特殊功能。不过如果羽毛就只是胶原蛋白纤维，那我们很难解释为何通常都只在一个支序的兽足类恐龙身上，也就是所谓的盗龙类身上发现羽毛，这一类恐龙中最有名的就是迅掠龙了，拜电影《侏罗纪公园》之赐，让迅掠龙变得家喻户晓。又或者，为何牠们身上的羽毛，长得跟同一地层中羽翼丰满的鸟类化石一模一样？不单单羽毛长得像羽毛，某些盗龙类恐龙像是小盗龙，看起来甚至可以在树枝之间滑翔，牠们所凭藉的，就是从四肢所长出来茂密的羽毛(或者，更适当的词应该

是，羽翼)。我很难相信这些化石中漂亮的羽毛不是羽毛，而且即使费多契亚也退让了。至于这些在树丛间滑翔的小盗龙，与鸟类的起源是否有任何关系，或者与牠们的近亲始祖鸟之间有无任何关系，则还是一个谜。



其他透过研究羽毛的胚胎发育过程，也支持羽毛这种构造在兽足类恐龙身上演化出来的时间，早于动物会飞翔。特别是羽毛与鳄鱼皮肤的胚胎发育过程，关系非常密切。别忘了，鳄鱼是活生生的初龙类群动物，也就是那些首先出现在三叠纪时代具优势地位的蜥蜴。鳄鱼跟恐龙(包含鸟类)大概是在三叠纪中期开始分道扬镳，那时大概是两亿三千万年前。尽管这两种动物分歧甚早，但是鳄鱼的身上已经埋下了羽毛的种子；即使是今天，鳄鱼跟鸟类在胚胎上仍保有一模一样的皮肤层，只不过在鸟类这层后来会发育出羽毛。牠们也有一模一样的蛋白质，称为“羽毛角质蛋白”，那是一种轻盈、有弹性又强韧的蛋白质。

鳄鱼的羽毛角质蛋白，主要存在于某些皮肤胚层上，这一层在从蛋中孵化出来之后就会蜕掉，露出下面的鳞片(而残迹仍可在成年鳄鱼的鳞片中找到)。鸟类在后肢上也有类似的鳞片，发育过程一样，也是在孵化后把皮肤外层蜕掉后才露出来。义大利波隆那大学羽毛演化发育学专家阿里巴迪表示，鸟类的羽毛，也是从同一倘胚层发育而来，就是在蜕掉之后会露出鳞片的那个胚层。在胚胎裡的鳞片会拉长变成管状的纤维，或者叫做羽枝。这些羽枝是像頭髮一样的管状中空构造，外面包着从皮肤胚层长出的管壁，这些管壁细胞仍是活的，所以可以在伸长的过程中，从任何一点再长出分枝\*。最简单的羽毛，也就是绒羽，基本上就是从一点长出来的一丛羽枝，而飞羽的羽枝则会随后融合成一根中心羽轴。围绕着这些羽枝的管壁，会留下角质蛋白然后退化掉，最终露出由角质蛋白所组成

并且充满分枝的结构，也就是所谓的羽毛。鱼皮肤跟鸟类羽毛不仅带有一样会长羽毛的皮层、一样的蛋白，就算是造成羽毛发育的基因也可在鳄鱼身上找到；从这一点来看，这些基因应该早就存在这两种初龙类群动物的共祖身上了，所不同的只是发育程序。在鸟类身上有一种非常怪异的突变，也揭露了羽毛跟鳞片在胚胎上面的相似性，这突变会让鳞片长成羽毛，从鸟腿上四处长出来。不过到目前为止长着羽毛的锤鱼倒是还没见过。

从这个角度来看，最早期的初龙类群动物皮肤上，可能已经长着一丛丛原型的羽毛，‘因此在兽足类恐龙身上开始冒出这些“皮肤附加物”也就不足为奇了。这些羽毛的形态或许从简单的鬃毛(像是翼龙身上的)，到简单的分枝结构，像绒羽一样。但是它如果不是用来

飞，那用处会是什么？科学家 提出过许多可能而且并不互斥的解答，像是用来吸引异性、具有感觉功能、具有保护作用(毛髮可以 放大动物体积，也可能变成像豪猪一样的刺)，当然也可能是用做隔离保温。在兽足类恐龙身上所展 示着羽毛，当然增加了牠们是温血动物的可能性，就像是牠们现在仍存活的亲戚鸟类一样。

还有其他证据也指出兽足类的恐龙可能十分活跃，或至少很有耐力。其中一个证据是心脏。鸟 类跟鳄鱼，与蜥蜴和大部分爬虫类的不同之处在于，牠们有一颗非常有力的四室心脏。根据推测，所 有初龙类群的动物都应该继承了这种四室心脏，恐龙也应如是。四室心脏的重要性在于，它可以把循 环系统一分为二，其中一半送去肺脏，另一半送给身体各处。这种构造有两个重要的好处。第一，如 此一来身体可以用高血压，把血液打到肌肉、大脑等器官，而不会伤害到脆弱的组织像是肺脏(伤害 的结果可能会导致肺水肿，甚至死亡)。很明显地，较高的血压，才有可能支持较旺盛的活动力以及

较大的体型。如果没有四室心脏的话，大型恐龙是无论如何：小可能把血液一路打到牠们的大脑裡。第 一 一，把循环系统分两半，代表着充氧血跟缺氧血不会再混在一起。心脏可以立刻把从肺脏回来的充氧 血，用高血压送到身体各处，让任何有需要的地方可以获得最多的氧气。虽然四室心脏并不保证动物 一定是温血的(毕竟，\_鱼到头来还是冷血动物)，但是缺少它动物几乎不可能维持高有氧能力。

兽足类恐龙的呼吸系统也跟鸟类一样，看起来足以应付活动所需的高效率。鸟类的肺跟我们的 很不一样，牠们的肺即使是在低海拔地区，也比我们的有效率，在高海拔地区这差异更是有如天壤之 别。在空气稀薄的地方，鸟类的肺可以萃取出比哺乳类多两到三倍的氧气。因此，迁移中的雁可以飞 到比圣母峰还高好几百公尺处，而哺乳类在高度低很多的地方就已经上气不接下气了。

人类的肺的构造有点像一棵中空的大树。空气会由中空的躯干进入(就是气管)，接着一直分岔 下去，最后到一条死巷般的细枝(微气管)。不过这个细枝的终点，倒不是尖锐的盲端，而是长满了一些可以半膨胀的气球，也就是肺泡。肺泡壁上布满细緻的网状微血管，这裡就是气体交换的场所。 血红素会在迅速离开这裡之前释放出一氧化碳，然后抓住氧分子带回心脏。这整套气球系统在呼吸

\*根据美国耶鲁大学演化生物学家普鲁姆的看法，羽毛基本上是管状物。从胚胎学的角度来看，管状 这个概念十分重要，因为管状物有许多“轴”，管状物直立起来可以区分成上端\下端，或是从横 切面来看，可以分成裡面\外面。生化物质沿着这些轴会产生浓度梯度，带着刺激讯号的分子，会 沿着轴线扩散下去。这样的不同浓度的分子，就会沿着轴线启动不同的基因，如此可以控制胚胎发 育。对于胚胎学家来说，身体，基本上也是一种管子的形式。

时，会像风箱一样充气膨 胀或洩气扁掉，唎吸的力

量则是来^I周围如笼子般 的肋骨上面的肌肉，跟下 方的横\_膜肌肉。这种构 造有个无可避免的缺点， 就是在这些树枝状死巷的 终点，会产生所谓的无效 区域，空气会在这个最需 要干净空气的地方直接混 合。就算吸进来的空气是 干净的，它们也会直接跟 正要被唎出去的脏空气混 在一起。

相较之下，鸟类那副 改良过的爬虫类肺脏，可 就完美多了。典型爬虫类 的肺，构造非常简单，就

图中气囊名

唎气（下图）时的气：

图

尾部胸气囊；（4）腹气囊。空气

胸气囊

颅

的方向，这种逆流

当鸟类在吸气 锁骨气囊；（2）

图

称

会持续用同一个方向通过肺部，而 气体交换可以让效率提高许多。

是一个结结实实的大袋子，裡面由许多被称为“隔膜”的片状组织所分开。跟哺乳类的肺一样，爬虫 类的肺作用起来也像风箱，有些是靠肋骨围成的空腔扩张来吸气。比较特别的像\_鱼，横膈膜跟肝脏连在一起，像个活塞一样，而横膈膜肌肉的另一端则固定在后方耻骨上，这样收缩时可以把横膈膜往

%

后拉。这让\_鱼的肺部构造有点像针筒，横膈膜则像是针筒的气密活塞，当它被往后拉时可以让空气 注入肺中。这已经是很有效的唿吸方式了，而鸟类则更进一步，把几乎半个身体，都改良成十分复杂且互相连在一起的气囊群，进行单行道式的唿吸。鸟类在唿吸的时候，空气并不直接进入肺中，而是 先进入气囊，最终才会全部通过肺唿出去。这种系统可以让空气持续形成穿越流通过肺部，而避免了 我们那种死巷式的肺泡，会产生“无效区”的问题。鸟类在唿气跟吸气的时候空气也会经过隔膜(类 似的构造，不过更加精巧)。唿吸是由后方肋骨以及后面的气囊系统所控制，因此很重要的，鸟类没 有横膈膜。尤有甚者，鸟类的唿吸循环为单一方向，血液循环则刚好是反方向，如此的逆流气体交 换，效率可以达到最大(见图8.1) \*。

数十年来在这个领域裡争持不休的问题是，兽足类的恐龙有哪一种肺？是像鳄鱼那种活塞式？（因为肝脏跟横膈膜连在一起，又称肝活塞式。）还是像鸟类那种直流式？要知道鸟类的气囊分布区域，，不仅限于腹腔跟胸腔的软组织，甚至还进入了骨骼中，包含肋骨跟脊椎骨。而我们一直都知道， 兽足类恐龙的骨骼也是中空的，区域分布也跟鸟类一样。在一九七〇年代，激进的美国古生物学家贝

\*身为一个戒菸者跟登山者，我以前不管在哪个高度都会气喘吁吁。我只能大约想像一下鸟如果吸菸 的话，效果会有多快。有他们那

种效率极高持续渗入的气体交换系统，一定会马上头晕目眩。

克就根据这个发现，加上其他证据，重新把恐龙塑造成是活跃温血动物的形象。这个革命性的观点给了作家克莱顿灵感，写成小说《侏罗纪公园》，后来也被拍成电影。而鲁本跟他的同事，则根据一两个化石中依稀可见但颇受争议的横隔膜活塞痕迹，建构另一种比较接近鳄鱼的模式。鲁本他们并不否认兽足类恐龙骨骼中会有气囊，不过却不认同这些气囊的功用。他们认为这些气囊并非用来吮吸，而是另有他用，像是减轻重量，或者可能是让两足站立的动物维持平衡之用。因为没有更新的资料，这些争执一直持续着，彼此僵持不下。直到一 一〇〇五年，一篇由美国俄亥俄大学的欧康诺，与哈佛大学的克莱森所共同发表在《自然》期刊上的文章，才暂时平息了这场争论。这篇文章算是非常重要的里程碑。

欧康诺与克莱森首先对鸟类的气囊系统做了非常彻底的研究。他们研究了数百隻现代鸟类样品（或者，根据他们的说法，是从野生动物保育员跟博物馆取得的再利用样品）。他们把乳胶打入这些鸟类的气囊中，以便更深入了解鸟的吮吸系统。他们的第一个发现是，鸟类的气囊远比当初想像得分布广泛。气囊不但深入一部分颈部与胸腔，还占据了大部分的腹腔，并由此延伸进入脊椎下半部。这个发现，对于解释兽足类恐龙的骨骼系统至为重要。这个后方的气囊(尾部胸气囊)才是驱动鸟类整套吮吸系统的关键。在吮气的时候，这对气囊会收缩，把空气从后面挤入肺部。当吸气时，尾部气囊则由连接着的颈部气囊与胸气囊把气吸入。用专业术语来说，这气囊就是个吮吸帮浦。它有点像风笛，不停缩胀让气流可以不间断地通过风笛的音管。

欧康诺跟克莱森试着把他们的发现，应用在兽足类恐龙的骨骼化石上，包括巨大的玛宗格圆顶龙，因为这种大型兽足类恐龙，充其量只能算是鸟类的远亲。过去大部分研究的重点，都放在化石

图8.2重建恐龙的气囊系统（以玛宗格圆顶龙为例）并与现代鸟类相比较。在两种动物体内，肺脏都由前气囊与后气囊支持。恐龙骨

胛骨的痕迹跟现代鸟类的非常相似。这些气囊运作起来就像风箱，让空气可以通过固定的肺脏。

前半部脊椎以及肋骨上，这次他们却特别注意化石后半部脊椎裡的空腔，因为这是兽足类恐龙腹腔内曾有过气囊的证据，而他们后来确实也在对应于鸟类骨骼一模一样的位置上，找到了空腔。另外，根据脊椎、肋骨跟胸骨的解剖学资料指出，这些空腔符合构成吮吸泵浦的条件。胸骨跟下肋骨有较大的灵活性，可以让尾部胸气囊压缩，像鸟类一样将空气由后方注入肺部。这所有的证据都指出，兽足类恐龙极有可能跟鸟类一样，有着全部脊椎动物裡最有效率的吮吸系统(见图8.2)。

这样一来，兽足类恐龙有了羽毛，有一颗四室心脏，还有气囊系统来支持直立式肺脏，所有资料都暗示着牠们的生活状态应该十分活跃，具有耐力。不过，这种耐力是否可以如有氧能力假说所主张，让牠们无可避免地发展成正宗温血动物呢？

又或者，牠们其实仅发展到半路，是介于现代鳄鱼跟鸟类之间？虽然牠们的羽毛，很有可能做为体温的绝缘体，但是也可能有其他的用途。而其他的证据，包括吮吸鼻甲，就不是那么肯定了\*。

鸟类跟哺乳类一样，大部分都有吮吸鼻甲。不过，不同于哺乳类的鼻甲是硬骨，鸟类的鼻甲，是由难以保存的软骨所组成。至今并没有迹象证明兽足类恐龙曾有过鼻甲，因为没有保存良好的化石足以让我们下判断。不过鲁本他们注意到一件明显的事实，鸟类的鼻甲总是跟扩大的鼻道并存。想来，鼻甲这种精巧的螺旋状构造，在一定程度上会阻碍气流通过，而扩大的鼻道可以补偿这个缺点。但是恐龙并没有特别大的鼻道，这显示了恐龙很可能确实没有鼻甲，而不是因为化石保存的问题。那么，如果恐龙没有鼻甲，牠们还可能是温血动物吗？这个嘛，我们人类也没有鼻甲，但是我们还是温血动物，所以关于这点，理论上来讲是可能的，但它确实造成了一些问题。

虽然鲁本的有氧能力假说主张，高有氧能力跟温血生理是连结在一起的，但是鲁本本人却认为，恐龙确实有很高的有氧能力，却不是温血动物。尽管到目前为止我们仍然没有足够的资料来下任何定论，但是在一定程度内的共识是，兽足类的恐龙或许曾有较高的体

息代谢效率，但却还不是真正的温血动物。不过这些都只是化石告诉我们的故事，然而在岩层中还有记录着比化石更多的事情，包括了古代的气候与大气。而在一·叠纪的大气裡确实有些蹊跷，透露了跟化石纪录不一样的观点。这观点不但有助于解释犬齿兽跟兽足类恐龙的高有氧能力，还解释了为何恐龙到后来会一跃成为主宰者。

大部分关于古生物生理学的讨论，都立基于某种历史性的空虚上：根据某倘不成文的假设，过去跟现在的条件是一样的，选择压力不变，就好像重力是不会改变的一样。但是事实却完全不是这样，

## 299第八章

### 热血沸腾

过去的大灭绝可以见证。所有大灭绝裡面最严重的一次发生于一·一叠纪结束时，大约在两亿五千万年前，一下子就揭开了下一个新的时代，具主宰地位的蜥蜴无可避免地兴起，然后接踵而来的则是恐龙的时代。

一·一叠纪大灭绝经常被看作生命史上最大的一个谜团，暂且不论这主题可以吸引一大堆研究经费，那年代的整个环境背景像是被一把大刷子一下子涂白了似的，全部消失不见。事实上这并不是一次大灭绝，而是分成两个阶段，其中隔了大约有一千万年，在这段期间内是毫无止境的绝望，而且情况愈来愈坏。这两次大灭绝分别对应了两次持续性的火山活动，是地球史上最大、影响最深远的火山喷发，大量熔岩倾泻而出覆盖了极大的地表，几乎把整个大陆都埋在深厚的玄武岩层之下。这些熔岩侵蚀地表，形成了阶梯状的地形，我们称为“暗色火成岩群”。第一次火山活动大约发生在两亿六千万年前，喷发漫流造成中国的峨眉山暗色火成岩群。八百万年之后有第一次规模更大、涌出更多岩浆的火山活动，那一次造成了西伯利亚暗色火成岩群。有一件很重要的事情就是，不管是中国峨眉山或是西伯利亚的火山活动，喷发岩浆所通过的地层跟岩石，都富含碳酸盐跟煤矿。重要的原因在于，这些炽热的岩浆与碳反应时都会释放出大量的一氧化碳与甲烷，而且是每一天每次喷发都如此，而这

### 祷

\*根据兽足类恐龙的头骨显示，牠们的大脑颇大，或许高代谢效率才有此可能。不过大脑的体积很难说，因为很多爬虫类颅腔裡面塞的不全是大脑。兽足类恐龙头骨化石上的痕迹指出，供应脑部血液的脑血管，确实是贴在头骨上，这显示牠们的大脑很可能充满颅腔，但也不完全肯定。另外，还有很多比使用温血生理要便宜的方法去长出一个大体积的脑袋，所以这两者之间并没有必然的关系。

样的喷发整整持续了数千年\*。正是这些气体改变了气候。

.许多人都试着想揪出造成一 一叠纪大灭绝的兇手，他们提出各种强力的证据指出全球暖化、臭氧层消失、甲烷释放、一 一氧化碳过多造成窒息、有毒的硫化氢等因素，都在嫌犯名单中。不过目前唯一 一个比较可以被排除的因素大概就是陨石撞击。相较于两亿年之后的陨石撞击事件，造成长期主宰地球的恐龙王朝落幕，这次几乎没什么撞击的痕迹。剩下条列出来的事件，则都非常有可能，而过去几年内关于这方面的研究有了长足的进展，我们现在知道这所有的事件，其实都无可避免地紧密连结在一起。任何一种足以造成峨g山暗色火成岩群规模的火山活动，都可以引发一连串的事件，就像一列无法阻挡停不下来的火车一般，过程让人心寒。类似的连锁反应列车，如今也正威胁着我们的世界，虽然尚未到达可堪比拟的程度。

这些火山喷出大量的一 氧化碳、甲烷以及其他的有毒气体进入大气中的平流层，破坏了臭氧层，最终导致地球暖化以及干旱。干燥的气候横跨整片盘古大陆，较早时期，也就是泥盆纪跟一 一叠纪所留下来的煤炭沼泽也开始干涸，煤炭被风吹入大气中。这些碳原子会被氧气消耗掉，因而降低大气裡的生机。在往后的一千万年之内，大气中的氧气浓度就像慢动作坠机般一点一点降低，从原本的百分之三十跌到百分之十五以下。暖化的海水(会降低氧气溶解度)、低迷的大气含氧量以及高浓度的一 氧化碳三者合一，让海裡面的生物慢慢窒息。只有细菌会愈活愈兴盛，就是那些在动植物出现的年代之前，曾经主宰地球的有毒菌种，它们现在在海中大量释放出有毒的硫化氢，让海水变成黑色且了无生机。这些从渐渐死亡的海中所冒出的气体又让大气更加腐败，让存活在海边的生物也接着窒息。然而直到此时，一直要等到此刻，命运之槌才真的敲响了丧钟，就是那造成西伯利亚暗色火成岩群的火山



大喷发。这次喷发再次给所有生物致命的一击，让地球近乎死亡，持续了足足有五百万年。在这五百万年或更久的时间之内，海中跟陆上几乎都毫无动静，然后生命才透露出一点点恢复的曙光。

谁存活下来了？很有趣地，这答案在陆地上跟在海裡面都一样：活下来的都是最会呼吸的动物，是最会对付低氧气、高二氧化碳以及混合有毒气体的生物。活下来的动物是那些尽管气喘吁吁，但是却还可以活动的，是那些可以躲在洞裡住在穴中的；是那些住在烂泥之中，住在沼泽中，或是躲在沉积物下面的动物；也有那些在没人想去的地方，靠腐食捡破烂维生的动物。所谓有成千上万条滑腻的虫活下来（语出《老水手之歌》），我们也是其中之一。因此，水龙兽成为第一群从这种大灭绝后的死寂之地复活过来的动物，这件事具有重要的意义，因为牠们是挖洞穴居者，具有宽阔的胸膛、肌肉做的横膈膜、硬骨的上颚、宽阔的气道以及呼吸鼻甲。牠们上气不接下气地从充满恶臭的洞穴中出现，渐渐移居四处，最后像松鼠一样填满这片空寂的大陆。

这个了不起的故事被用化学的形式记载在岩层之中，前后持续约数百万年。这就是三叠纪的标志。后来尽管毒气慢慢消失，二氧化碳却升高上去，最后浓度大约比今日高出十倍之多。氧气浓度则持续低迷，维持在低于百分之十五的程度，气候则是无止境的干燥。那时即使是在接近海平面的低处，动物也必须挣扎着喘气，每一口气裡氧气都稀薄得像是今天的高山一样。这就是第一隻恐龙诞生时世界的样貌。牠用两隻后脚站立托着身体，这样可以让肺脏有较大的空间呼吸，而且不像四足爬行

\*所有这些证据，都以“同位素痕迹”的形式留在岩层中。想知道得详细一点的人，我会很厚颜地推荐我在《自然》期刊上所写的专文，标题是“阅读死亡之书”（二〇〇七年七月出刊）。

蜥蜴一样有着无法一边走一边呼吸的限制。再加上呼吸气囊跟呼吸帮浦，恐龙的兴起就变得势不可挡。美国西雅图华盛顿大学的古生物学家瓦德，曾写过一本书《来自稀薄的空气》，非常详细地描述了恐龙兴起的故事。瓦德说（而且我相信他）••初龙类群的动物取代了

犬齿兽，主要是因为牠们有被隔膜隔开的肺脏，这构造蕴含了未来成功的秘密，因为它将来可以被转型成为鸟类那种了不起的直流式肺脏。兽足类的恐龙是当时唯一不需要气喘吁吁过活的动物，牠们不怎么需要鼻甲帮助。

现在我们知道耐力不只是一种附加价值，它是当时的保命仙丹，是在那个可怕年代记有存活号码的乐透彩券。不过在这裡我只部分同意瓦德的观点。我承认在那时，高有氧能力必定影响动物存活甚巨，但是这一定会同时拉高休息代谢速率吗？瓦德似乎是这么认为的（他曾引述过有氧能力假说）。然而看看今日住在高海拔地区的动物，却不是这么一回事。事实上牠们的肌肉分量反而会降低，而身材苗条的动物也更容易胜出。牠们的有氧能力或许会提高，但是休息代谢速率却未必会同步跟进，甚至还有可能降低。通常在困苦的环境中，生理会非常吝啬，不可能挥霍度日。

现在回到三叠纪的环境，存活是当时的第一要件，动物有可能会提升没必要的休息代谢速率吗？光听起来就与直觉相抵触。兽足类的恐龙似乎演化出了高有氧能力，但却未必变成温血动物，至少在一开始的时候不是。反而看起来像是被消灭的犬齿兽演化成了温血动物。牠们是为了与后来优秀的初龙类群动物竞争，所以尽管希望渺茫，还是演化出温血？又或者，温血是为了帮助牠们在缩小体型然后转变成夜行性后仍然能够保有活动力，而演化出来的？这几个原因都非常有可能，不过我个人更偏好另一种说法，它甚至指出一些端倪，告诉我们为什么恐龙会反其道而行，演化成后无来者的巨无霸体型。

.

对我来说，我总觉得素食主义者应该比我要神圣些，当然这或许只是个人肉食主义者的罪恶感。不过根据一九〇〇八年一篇重量级的论文，悄悄发表在一本显然也是极具分量的期刊《生态学通讯》上面的说法，素食主义者可以骄傲的事情，显然比我所称赞他们的还要多很多。如果不是素食主义者，或者说应该说若非有他们的祖先草食动物，我们很可能永远都不是温血动物，也不会过着快步调的日子。这篇论文由荷兰生态学研究所的克拉森与诺莱特所发表，他们用大尺度的计量（精确地来说叫做化学计量法）比较了素食跟肉食之间的差异。

提起“蛋白质”这个词，大部分的人会想到的就是一口鲜嫩多汁的牛排•，确实透过无止境放送 的烹饪节目跟数不清的饮食指南，让这两者在我们脑中产生强烈的连结。我们吃肉是为了要摄取蛋白质，而素食主义者则要吃足量的坚果、种子或是豆类。一般来说素食主义者会比肉食主义者更注意饮食成分。摄取蛋白质的目的，是为了确保饮食中有足够的氮元素，有了它才能帮我们身体制造新的蛋白质跟DNA，这两者都需要大量的氮元素。其实就算我们是素食主义者，要维持均衡的饮食也不是一件难事，但是问题是我们还是温血动物：根据这个定义，我们要吃很多很多。克拉森跟诺莱特指出，冷血动物完全不是这样。根据定义，牠们吃很少，但这样带给牠们一倘十分有趣的问题。

，今日世上只有很少很少的蜥蜴是草食动物，而在全部两千七百种蛇类裡面，没有一隻是草食动物。当然，少数蜥蜴是草食性，不过牠们往往体型都比较大，像鬣蜥，或者比起其他肉食性蜥蜴来说活动力比较大，体温也比较高。肉食蜥蜴的体温降低得很快，而且在需要的时候随时可以倒下，进入休眠状态；相较之下草食蜥蜴就没这么有弹性，牠们必须一直坚持下去。过去这都被归咎为植物成分难以消化，所以动物需要依赖肠道中细菌的帮助，来发酵分解难缠的植物纤维，而这些反应在高温

下会进行得比较有效率。不过根据克拉森与诺莱特的看法，这其实还有另外一个原因，与典型植物成

分中的氮原子含量有关。他们清查了食物中的氮原子含量，证实了草食性蜥蜴的确有个严重的问题。

0

假设你只吃素，但蔬菜中没有太多氮元素。那你要怎样才能从饮食中摄取足够的氮呢？或许你可以吃得多样化一点，吃一点杂糅，吃些谷类坚果之类的东西，但是尽管如此你可能还是很快就会陷入匮乏。还有另一个简单的方法，就是多吃。假设每吃一大桶叶子只能获得日常生活所需氮元素的五分之一，那就吃五桶叶子就好了。但是这样做的话，你会同时吃进过量的碳原子，因为植物裡面含碳量非常非常丰富，所以一定要想个办法摆脱它们。怎么办呢？克拉森跟诺莱特

回答：就把它烧掉！严格的素食饮食其实非常容易造就温血动物，因为我们要随时随地烧掉一大堆碳，但是冷血动物就无法这样做。了解这些之后，我们再回头来看看草食动物水龙兽，跟混合了草食与肉食动物的犬齿兽。犬齿兽演化成为温血动物的原因，会不会就是因为它已经具备了高有氧能力（在那个贫瘠的年代是存活的先决条件），再加饮食中富含植物？一旦演化成为温血动物，牠们大可马上开始利用这些多余的能量让身体迅速恢复体力，或在三叠纪那不毛的土地上长途跋涉寻找食物，甚至是逃离其他掠食者。而掠食者容或没有温血方面的饮食需求，却不得不跟这些装了涡轮推进器的草食动物竞争，与之匹敌。或许，牠们被迫演化成温血动物以便能追上逃跑中的素食红皇后（关于红皇后理论，请参见第五章）。·；·●■’::

那么巨无霸的恐龙呢？那些史上最有名的巨大草食动物又是怎么回事？牠们是否是利用另一种策略来达到相同的目的？想想看如果你吃了五大桶叶子但是却不持续把它们烧光，那只好把它们存在身体某处，也就是变大！变成巨人！巨人不只可以存比较多的东西，牠的新陈代谢速率也必定比较

低，也就是说蛋白质与DNA替换速率比较慢，自然对饮食中氮元素的需求也比较低。因此，要应付富含蔬菜的饮食，有两个可行的方案：一是长成大体型搭配较低的新陈代谢速率，或者是长成小体型搭配快速的新陈代谢速率。今天草食性蜥蜴所采取的正是这种策略，牠们因为源自于先天性的低有氧能力限制，并没有变成真正的温血动物。（关于这些草食性蜥蜴如何从二叠纪大灭绝中存活下来，这就是另一个故事了，在此不赘述。）

不过，为什么恐龙可以长到这么巨大？关于这个问题，纵然经过很多人尝试，至今尚未有令人满意的答案。美国生理学家戴蒙的研究团队，在二〇〇一年所发表的论文中曾稍微提到一点，指出这个问题的答案，或许可从当时大气中的高二氧化碳浓度略窥一斑。这会提高初级生产力，也就是说，植物会生长得较快。不过戴蒙的重要观察中所缺乏的，正是克拉森与诺莱特所提出有关氮元素的洞见。高二氧化碳浓度确实会提高产量，但却会同时降低植物成分中的含氮量。关于这方面的研究愈来愈多，因为愈来愈高的二氧化碳浓度，对全球粮食可能造成的影响，正是现在日渐严重的问题。而当年犬齿兽与恐龙所面临的问题，要比今日我们所面对的问题更尖锐而直

接。牠们要想从饮食中获得足够的 氮，就要吃掉更多绿叶。严格的素食主义者的食量可以大到吓人。

4这或许可以解释为什么兽足类恐龙不需要变成温血动物，因为牠们是肉食性动物，所以没有氮平衡的问题。不像气喘吁吁的犬齿兽，被迫要跟加了涡轮推进器的草食动物竞争，兽足类的恐龙凌驾这一切之上。牠们有高效率的直流式肺脏，可以抓住任何移动中的猎物。

直到很久之后的白垩纪，才开始有奇特的盗龙类恐龙变成素食主义者。这种转变首先发生在手盗龙类的恐龙身上，有一隻叫做犹他•弗卡镰刀龙的手盗龙，在美国犹他州被研究人员发掘出，这个

发现于一 一〇〇五年被正式发表在《自然》期刊上•，该论文的作者之一，美国古生物学家札诺曾私底下表示，这隻恐龙“极度奇怪，看起来像是鸵鸟、大猩猩跟剪刀手爱德华三者的混种物。”然而牠正是 那个失落的环节，牠是半隻盗龙类恐龙，半隻草食动物，又同时生活在差不多是第一棵美味的开花植物出现的时候，那时候素食主义式的生活型态有着前所未有的吸引力。不过在本章中，从我们的观点来看，关于这些恐龙最重要的一件事情，应该是弗卡镰刀龙算是手盗龙的一个分支，而一般咸认为鸟类是从手盗龙演化出来的。所以，有没有可能，鸟类之所以演化成温血动物也是因为饮食习惯偏向素食，因此需要大量摄取食物来满足氮元素需求？这并非全然不可能。

在这裡，本章将在疑问中结束。但是一旦想像力跃入未知裡面，疑问就很容易转变成假说，一如 诺贝尔奖得主梅达瓦爵士所言，这是一切优秀科学的基础。这章所提到的东西还有太多需要被检视与验证，但是如果我们想知道今日自身快节奏生活型态的原因，或许需要看得比生理原理更远，需要看到过去整个生命演化史本身，要看到我们行星历史上，极端气候占有重要决定性的时候。或许这比较像是历史而非科学，就像过去那些事件未必一定要如此发生，但是它们就是碰巧如此发生了。如果一 一叠纪大灭绝不曾发生，或者如果在那之后氧气浓度永远持续低迷，那有氧能力还会是决定生死的关键吗？生命还会费力去超越原始爬虫类的肺结构吗？又如果少数高有氧能力的动物不曾转变成为草食动物，温血动物还会出现吗？或许这些事件

都属于歷史，但是阅读这段遥远过去这件事，却是科学，同 时也可以帮助我们更了解自身的生命。

# 第九章 意识——人类心智的根基

## 第九章意识——人类心智的根源

在一九九六年时，教宗若望保禄一世曾经写给梵蒂冈宗座科学院一段非常有名的文告，在文中他承认演化论不仅只是个假说而已。“在不同知识领域裡一系列的发现之后，这个理论渐渐被所有研究人员所接受，这件事确实值得让人注意。所有各自独立研究的结果到后来都渐渐趋同，而非经过刻意或是捏造，这过程本身就是对演化论最强烈的支持。”

不过并不令人讶异的也是，教宗也没打算惜指失掌。他继续说，人类的心智，仍将永远超乎科学能及的范畴。“众多演化理论以及启发它们的哲学思想，咸认为心智来自生物物质所产生的力量，甚或根本视为仅是这些物质所引起的附加现象，这些均与身而为人事实不符。同时它们也无损于身而为人之尊严一丝一毫。”他接着说道，人类的内在经验、自我体认，所有这些我们用来与上帝交流沟通妳形而上机制，都远非科学客观的量测所能窥见一二，因此将由哲学与神学王国所统御。教宗的话简而言之，就是尽管他让步承认演化论的真实性，却仍然小心地将教会的教诲权区分出来置于演化论之上\*。

这不是一本讨论宗教的书，我也无意冒犯任何人虔诚的信仰。然而，教宗是因为关心演化论而写下这段话(教会的教诲权与演化论有直接关係，因为它们都关乎所谓“人”的概念)，基于同样的理

由，科学家也关心心智问题，因为它关乎演化论的概念。如果心智不是演化的产物，那它是什么？它又如何与大脑互动？大脑显然是由物质组成，因此跟其他动物的大脑一样应是演化的产物，并且它们都有许多(就算不是全部)相似的结构。果如此，那么心智是否随着大脑一起演化出来？比如说在过去数百万年内，随着人科动物的头骨扩大而演化(这显然已不是科学争论的重点)？从这点来说，物质与精神要如何在分子层面交流？它们必定会交流，否则脑伤或药物就不会影响到人的意识了。

美国著名演化学家古尔德曾经乐观地认为两大权威，也就是科学与宗教，可以不互#重叠。然而事实上在某些地方这两个领域仍会不可避免的相遇且重叠，意识就是首当其冲最重要的一个例7\*。关于这些议题的历史相当久远，当年笛卡儿主张精神与物质一分为二的一元论，其实所做的，不过就是将自古以来被教会所赞同想法形式化而已。身为一位虔诚的天主教徒，他可不希望跟伽利略一样被教会定罪。将精神形式化之后，笛卡儿就可以解放身体，甚至包括大脑，交给科学去研究。然而今日只有很少的科学家仍跟教宗一样，是完全的笛卡儿一元论支持者，深信精神与物质可以互相区分开来；不过这个概念并不可笑，而且我h面所提出的问题也都可以让科学探索。像量子力学就是通往深邃神秘心智宇宙的一扇大门，等下我们将会看到。

我在这裡引述教宗的话，那是因为我认为他所说的已经超越了宗教的范畴，而是进入他自己概念的核心。事实上就算是没有宗教信仰的人，都可能会觉得自身的精神层面多少有点“非物质”，是人类所独有，而且超越f科学。很少有读者阅读至此会认为科学对于意识问题无权置喙，不过恐怕也很少有读者会认为演化学家比其他一大群不同领域的专家，像是机器人科学、人工智慧学、语言学、神经学、药理学、量子力学、哲学、神学、冥想、禅学、文学、社会学、心理学、精神医学、人类学、行

为学等等，要更有特权宣称m己别有洞见。

我应该在一开始就说明，这一章与本书其他章节不同。不同之处在于科学不只(尚)不知道问题的答案，甚至连根据“J知的物理、化学或资讯科学的定律来说，答案应该长什么样子也很难想像。在学界关于神经刺激如何可以造成强烈的个人感受，其间确切的机制为何，并没有一致的看法。

然而这正是我们最应该去问“科学能给我们怎样的答案？”以及“科学在哪裡遇到瓶颈？J的原因。教宗所持的立场对我来说确实是有力的论点，毕竟到目前为止我们都不知道这“些许物质”如何产生可感知但却非物质的的心智，我们甚至不知道这些物质是什么？它们为何存在？为何不是空无一物？(在某方面来说有点像在问：为什么会有意识？为何不是无意识的资讯处理？)然而我想，或者应该说我相信，演化论真的可以解释心智这个最捉摸不定的伟大杰作\*\*。尤有



甚者，人类心智的运 作是如此了•小起，其程度是无知的头脑无论如何也想像不到，因此在这个庄严的生物性心灵之前，我

\*美国神经生理学家葛詹尼加在他的书《社交大脑》裡曾这样提到，他的老师史培利从梵蒂冈参加完 会议回来后，提起教宗曾经这么说过(就算不是逐字逐句，但基本大意如此)：“科学家可以拥有 大脑，而教会可以拥有心智。”

\*\*我在这裡借用二元论的说法，假设心智跟大脑两者间有根本的区别，虽然我并不认为这两者一定 有什么差异，但我一部分的目的，其实是要指出这种二元论的概念，是如何深深烙印在我们的语言裡面•，另一部分的原因，则是要反映将来在解释时会面临的难题。如果说心智跟大脑两者其实根本 就是同一回事儿，那我们注定要解释为什么感觉起来并不是这样？光用“这是一种错觉”来打发并 不是够好的解释。这种错觉的分子基础又是什么呢？

们有理由放下一切人类尊严的身段。

. 此外还有另一个迫切的理由，需要科学来接受这个挑战。人类的心智并不总是如我们所珍视般地 装在一个贵重的容器裡。大脑的疾病会剥夺它的功能。阿兹海默症会残酷地剥下人的外表，最终显露 出他们最深处不成人的内在。重度忧郁症也非常广泛，这种恶性悲伤会从内在消耗我们的心智。精神 分裂症会叫出似真却又恶劣的幻觉，癫痫发作的时候则一下子把有意识的心智抽离，暴露出如同僵尸 般的内在。这种种症状都显露出心智的脆弱，不但吓人而且让人印象深刻。克里克曾说过一句名言：“你不过是一大包神经而已。”他大可再加上：还盖在纸牌搭成的脆弱房子裡。不论对社会或是对医 学来讲，不急于去了解并且治疗这些疾病，有如否定宽容慈善的价值，而教会是如此重视这个价值。

科学上要了解意识会遇到的第一个问题就是定义：对每个人来说，意识代表的意义都+同。如 果我们把意识定义为一个人对于身处这个世上的自我察觉——一种极度根基于倘人过往生命经验的察 觉，将个人定义在社会、文化与历史情境之中，同时带有对未来所抱持的希望与不安，并且可透过深 厚、深思熟虑的语言象徵符号把这一切表现出来——如果这是对意识的定义，那么当然人类是独一无二的。人类跟动物之间有个巨大的鸿沟，没有动物有使用字汇的恩典，但即使我们的祖先，以及人类 小孩也没有。

或许这个观点发展到极致促成了一本奇怪的书：《两分心智崩解中的意识起源》，由美国心理学家杰尼斯所着。杰尼斯很巧妙地总结他的理论：“在过去某个时刻以前，人类的本性本来是一分为二的。有一个管理者我们称为神，以及另一个追随者我们称为人。这两部分都没有意识觉察能力。”比较让人惊讶的是，杰尼斯把这个时刻定得很近，大约是介于两本古希腊史诗《伊利亚特》与《奥德

赛》完成之间。（当然，杰尼斯认为这两本很不一样的史诗，应该是由两位不同的荷马所写，其间相隔了好几百年。）对于杰尼斯而言，基本七所谓意识是纯然地社会与语言产物，因此也是最近的产物。只有当我们的的心灵察觉到它是有意识的时候，它才有意识：也就是最后它突然觉醒了。这当做一个理论当然没问题，不过任何一个理论如果把条件设得过高，高到把所有《伊利亚特》以前的作者都排除的话，那也未免太高了。如果较老的那位荷马没有意识的话，难道他会是某种无意识的僵尸吗？如果不是的话，那应该有个什么意识光谱之类的东西，在这光谱上最高级形式的一群人应该有自觉体认到自主意识，同时具有读写能力，而剩下较低阶的就纯粹是较低级而已。（基本上杰尼斯认为早期人的本性分成两部分，就像政治上的两院一样，追随者接受来自管理者的指令，很自然地认为这是神在指示，而不知道这是自己大脑的意识，直到后来受到文化语言影响，两院崩解，才忽然觉醒产生自主意识。）

大部分的神经科学家会把意识区分成两种形式，这有大脑结构做为根据。这两种形式的名称跟定义或有不同，不过基本上所谓“延伸意识”包含了人类心智活动所有的荣耀，如果没有语言、没有社会这些东西的话将永不盯及，而“主要意识”或是“核心意识”总括来讲则比较一般，比较属于动物性，像是情绪、动机、痛苦、非常基本的自我感觉，此外还可以察觉到周遭其他的事物，但没有那种根基于自我过往经验而对未来的远景，或是对死亡的认知。以狐狸为例，当牠被捕兽器夹住脚后，会咬断自己的脚逃跑。杰出的澳洲生物学家丹顿曾观察到这件事，记载在他所写的一本关于动物知觉的好书《原始的情绪》中。他说，动物当然知道自己被陷阱咬住，并且会企图重获自由。牠对所谓自我有一定的体认，而且有一定的计画。

有趣的是，延伸知觉相对来讲反而比较容易解释，当然“容易”这个词可能需要斟酌一下。考量到“察觉”只是低阶的感觉，延伸知觉没有什么超越我们可以理解的部分；它们只是一堆让人望之

却步的电脑回路，根基于外在复杂的社会设定之下而已。举例来说，社会本身并没有什么特别神奇的地方。一个小孩如果在一个与世隔绝的山洞裡面长大，毫无疑问地他只会具备最基本的意识，但同理我们一样也会假设一个克罗马侬人小孩，若是生长在今日巴黎的话，举止应该也会与法国人无异。语言这种东西也是一样的，虽然大部分的人都会同意如果没有语言的话，任何人或是任何物都将无法发展出进阶的意识，这么讲当然没错。但是语言本身一样没有任何神奇之处。我们可以把语言用程式写入一台聪明的机器人体内，聪明到甚至可以通过某些智力测验(比如像图灵测试)，但机器人本身并不需要变成“有意识的”，甚至连基本察觉的能力都不必有。记忆也是一样，可以被程式化得很好，感谢老天爷我的电脑可以记住我所有打出来的字。就算是“思考”都是可以程式化的。只需要想一想下棋电脑“深思”(根据小说《星际大奇航》裡的电脑命名)以及它的后继者“深蓝”，曾在一九九七年击败当年的世界棋王卡斯帕洛夫\*。如果人类可以程式化这些东西，天择一样也做得到，这点应该是毫无疑问。

我并不想轻视社会、记忆、语言及人类的思考能力，意识当然需要这一切东西，但重点在于，要有意识，这一切都还要依赖另一个更深刻的意识，那就是感受。我们可以假设有台机器人，具有像深蓝一样的脑力、语言能力，有感应器可以察觉外在世界，甚至还有近乎无限的记忆力，但是却没有意识。它没有欢乐，没有忧伤，没有爱也没有分手的悲伤；它没有想通之后的狂喜，没有希望，没有信念也没有慈悲，不会因精緻的香味或是闪亮的肌肤而心头一震；不会因太阳照射在颈背上感到温

暖；不会为了第一次离家过圣诞节而感到沉痛。或许有朝一日机器人的零件可以感受到上述一切，但是至少到目前为止我们还不知道怎么把沉痛的感受程式化。

而这正是被教宗围起来，认为应归给教会教诲权所管辖的内在世界，也差不多在同一时间，被澳洲哲学家查莫斯描述为知名的意识“艰难问题”。从那时候开始，很多人就试图去解决意识问题，有些人做得很成功，但没有一个人真正成功地解决的查莫斯的“艰难问题”。甚至当代重要的美国哲学家德尼特，根本就否认这会是个问题，干脆在他一九九一年的著作《阐明意识》中绕过这个问题。他在该书最后一章〈感质〉末尾问到，为什么神经讯号不该让我们感受到什么东西(主观意识)？是呀，为什么不呢？但这岂不只在玩弄巧题手

法而已？（弓题为逻辑学名词，意指在问题中先偷藏须论证的结论。在这个例子裡，直接问：为何神经讯号不该让人感受到东西？正像是把“神经讯号应该让人感受到东西”当成前提，却逃避论证。）

我是一位生化学家，而我知道生化学的局限。如果你想知道语言在塑造意识中所扮演的角色，请参阅心理学家平克的著作。我并没有把生化学列在可被称为专精意识研究的学门裡。事实上几乎没有

\*初代深蓝在一九九六年首次与卡斯帕洛夫交手，尽管赢了一局，但最后还是输给棋王。后来的升级版，也就是被一般人暱称的“更深蓝”，则在一九九七年击败了卡斯帕洛夫。但是卡斯帕洛夫事后表示，从电脑的移动中他有时候可以感觉到“深度智慧与创造力”，因此控告IBM作弊。但是反过来说，如果一群电脑程式设计师可以在棋局中击败天才，那结果也好不到哪裡去，这可以算是群体智慧。

生化学家曾真正严肃探讨过意识这问题。德杜武或许算是一个例外。然而查莫斯的“艰难问题”绝对是一个生化问题。因为到底神经讯号为何会引起我们“感受到一些什么”？为何当钙离子流过细胞膜时会让我们感觉看见红色？或者感到害怕？或者愤怒？或者感到爱？先记住这些问题，等下我们要先探讨核心意识。为什么延伸意识一定要建立在核心意识之上？又为什么核心意识会产生感觉？即便我或许无法回答这些问题，但我至少希望先把问题架构釐清，以便让我们知道从哪裡着手寻找答案。这答案不在天边，应该就在眼前，跟花鸟虫鱼一样在地球上。

首先第一件要做的事，就是放弃一切过往对意识的概念，不要以为意识就是你以为的那样，因为它不是。举个例子来说，意识看起来似乎是一个整体，也就是说，并不是分散成许多片段。我们感受到的，并不是许多分开的讯息在脑中乱窜而是接收到一个整体讯息，一个完整但不断变化永无止息的讯息，每分每秒都在改变，从来没有尽头。意识看似一部电影，在我们脑中播放，而且这画面不只有配音，还加入了气味、触觉、味觉、情绪、感受、想法等，所有东西都结合在一起成为自己的体认，把我们这个人跟我们的经验，紧密结合在身体裡。

不过你不需深思就很快可以了解，大脑一定要藉由某种方法，把所有感觉讯息连结在一起，我们才可能感觉到这样一个天衣无缝的

整体。各种讯息来自眼、耳、鼻；来自触觉或是记忆或是肠子，会进入大脑裡面在不同的地方先被处理，之后才会结合在一起成为统一的颜色、触觉或是飢饿感。所有的讯息都不是“真实”的，它们都只是神经讯号而已，但是我们几乎‘小会把“看”的感觉跟香味或是声音搞混。就算在视网膜上真的有形成外界的倒影，但是这些影像也绝对不会在大脑裡面，像在电影

萤幕上一样播放，它们会被视神经转换成为一系列神经讯号模式，有点像是传真机的原理。听觉跟嗅觉也是类似的事情：外界的东西从来没有真正进入我们脑中，所进来的只有神经讯号。胃痛也是一样 的道理，除了神经讯息以外什么也没有。

为了让我们每分每秒都能体验这一切如同在脑中不停播放的多媒体电影，大脑必须将外界传进来 密码般的长短音讯号，重新转换成一个“真实的世界”，这世界包含一切外在的影像跟气味。但是我们不会觉得这个重建后的世界存在于大脑裡面，我们会把它们再次投射回到它们原本存在的地方。万物看起来，都像是我们透过一个装在头颅前面的单眼装置看世界一样，但很明显地这些都只是幻觉，其实只是神经玩的骗局，同样明显地则是这些神经缆线极度重要。若是把视神经切断的话，人就会变成瞎子；相反的如果把一个微电极阵列植入盲人大脑的视觉中心加以刺激，他们就会看见由大脑直

/

接产生的画面，不过到目前为止，都只是非常原始粗糙的影像而已。这些就是人工视觉的基础原理，虽然这技术目前尚未成熟，但是却是可行的。电影《骇客任务》也是根据相！：的原理，设计出一种让所有的体验都可以在一个盆子中产生的剧情。

到底神经玩弄了多少骗局？从历届神经医学病史中所记载的各种奇怪诡异病例，我们可以略知一二透过众多神经学家如萨克斯等人细心地爬梳蒐罗，这些案例看在我们大部分人眼中，不免会惊嘆地发出“若非天助，区区岂能倖免”的感嘆吧。“错把太太当帽子的人”或许是萨克斯最知名的一个病例，故事曾经被作曲家尼曼谱成室内歌剧，后来甚至被拍成电影。这位有问题的病人，在描述中被称做“皮博士”，是位极为杰出的音乐家，但是却遭受一种称为“视觉失认症”的疾病侵扰；也就是说他的视力完全正常，但他辨识物体与正确指出它们的能力，特别是正确辨识脸部的能力，却大

大地受损。当他接受萨克斯检查的时候，曾错把自己的脚当成鞋子，稍后想要拿自己的帽子，却又把手伸向太太的头部。这是因为他脑中负责处理视觉讯号的区域退化(源于一种罕见的阿兹海默症)，以至于视觉世界被简化成为一堆毫无意义又抽象的形状、颜色与动作，但却又不损及他充满文化修养及音乐家的部分。

幸好这种退化症非常罕见，不过站在神经学家的观点来看，却又幸好不是唯一的一种。另一种

## 象

类似的疾病，称为凯卜葛拉斯症候群，也是因为大脑裡面某一小块区域受损所造成的。这种疾病的患者对人的辨识能力完美无误，但是很奇怪地却认为自己眼前所见的配偶或是父母亲等人，并非他们本人，而是某个骗子偷偷乔装扮成的。患者对于一般其他人的辨识力都没有问题，会有问题的都是自己 的亲人与朋友，也就是说情感上非常亲近的人。在这个例子裡，问题出在大脑裡连结视觉中心与情绪中心(比如说杏仁核)的神经上：中风或是其他局部损伤(比如说肿瘤)会把这个连结切断，因而即使视觉看见原本亲密的人，却激不起该有的情绪反应，而这种情绪反应可以被测谎器侦测出来。如同著名神经学家拉玛钱德朗的妙语：就算你不是一个听话的犹太小男孩，看见妈妈出现还是舍手心流汗。流汗会改变皮肤的电阻，这样就会被测谎器记录下来。但是凯卜葛拉斯症候群患者看到亲人时却不会流汗：尽管眼睛告诉他们眼前的这位是母亲，可是情绪中心却无法接上这种印象。这种情感匮乏似乎就是这个疾病的根源。因为讯息缺乏一致性，大脑只好跳出一个十分荒谬但却合逻辑的判断，那就是眼前的这个人是个骗子。显然情感的力量比理智更大，或者较恰当的说法是，情感是理智的基础。

科塔尔症候群这种病就更怪了。这种患者的缺失更为广泛，几乎所有的感觉都与大脑情绪中心失去连结，让情绪是一条死寂的平直线。如果从外界接收到所有的刺激都激不起任何情绪反应，那大脑

唯一能做的，就是下一个十分诡异、尽管仍然非常“逻辑”的结论，就是自己必定已经死了。他们的逻辑为了迎合情绪而被扭曲。科塔尔症候群的病人会说自己已经死了，甚至还会宣称闻到自己腐肉的味道。如果你问他们的话，他们也会同意死人应该不会流血，不

过如果用一根针刺他一下，他们首先 会非常惊讶地看着自己，但最后却开始改口说，其实死人还是会流血的\*。

我要说的就是，特定的脑伤(损伤病变)会造成特定而且是可再现的缺失。因此，不同人的大脑 相同部位的损伤病变，会导致一样的疾病，甚至在动物身上也一样，也就不足为奇了。在某些案例裡 面，脑损伤会影响患者的视觉处理过程，结果造成所谓“移动盲症”的现象，这又是另一个奇特的症 候群。病人无法侦测到物体的移动，在他们眼中世界有如被夜店舞厅裡面的频闪灯所照射，这让他们 几乎无法判断移动中车辆的速度，日常生活中他们甚至无法倒一杯酒。在其他的病例裡，类似的损伤 则会影响到意识本身。像是得了暂时全面性失忆症的病人，无法计画也记不得任何事情，他们的意识 只能及于此刻跟此地。患了安通症候群的病人，尽管看不见但却否认自己眼盲。患有病觉失认症的病 人会告诉医生他一切正常，但是事实h病人却有着严重的症状像是肢体瘫痪，但他会说：医生，它只 是在休息而已。患有痛觉失认症的病人可以感到痛觉，但是却无法经验到随之而来的不舒服感，或# 说，•他们“不觉得痛”。而患有盲视症的病人并没有意识到自己看得到(他们真的就像瞎了)，但是 如果你问的话，他们却又可以正确地指出物体所在。最后这个病例，也就是盲视症，可以藉着训练猕

\*对于想要多知道一点这些特殊疾病的读者，我会强力推荐拉玛钱德朗所写的书，这些优秀的书，不 论是神经学或是演化学的基础都十分扎实。 .

猴去看见(或者视而不见)一个物体而实验出来。这是众多实验心理学的案例之一，愈来愈多优秀的 实验心理学后起之秀，藉由动物实验来研究意识，慢慢让这个领域变得不再那么神秘。

上述种种疾病说有多怪就有多怪，经由过去百年来(或者更久)神经学家细心地研究，这些疾病 的真实性、再现性以及它们的病因(源于大脑裡特定部位损伤而影响到有限的知觉)，都慢慢地被揭 露开来。同样诡异的还有，当大脑裡面特定部位被电极刺激时，会产生某些奇特失联效f。这些实验 多半都是好几十年以前，在数百个严重而无法治疗的癫痫病人身上所做的。这些癫痫病人最糟的时候 会产生全身性发作，让病人严重地失去意识，有时甚至会造成痴呆或是瘫痪。许多病人因此自愿性的 接受神经外科癫痫治疗，也就是自愿做完全清醒的实验白老鼠，将他们的感觉口头报告给外科医生。 因此，现在我

们知道刺激脑内特定部位会让人产生压倒性的忧郁感，而刺激一停止这感觉马上就消失无踪；刺激另外一个地方则会让病人产生视觉，或是想起一段音乐旋律。刺激某个特定的地方则会明确地产生灵魂出窍的感觉，让人觉得灵魂似乎漂浮在天花板某处。

最近，另一个较复杂巧妙的法宝也被应用在类似的研究上，这是一个可以产生微弱磁场的头盔，能够不经手术就造成大脑特定部位电流的改变。这个头盔在一九九〇年代中期曾颇负恶名，那时候加拿大劳伦钦大学的神经学家波辛格，曾用这个头盔去刺激人的颞叶(大约在太阳穴跟鬓角的位置)，结果发现可以很可靠地(在约百分之八十的人身上)引起受试者某种神秘幻觉，让他们感到上帝或是恶魔存在房间裡。不可避免地这头盔就因此被大家称做上帝头盔，不过后来有个瑞典的研究团队曾质疑过他们的结果。在二〇〇三年时，英国一家电视台的科学纪录片节目“地平线”，曾半开玩笑恶作剧地把著名的演化学家与无神论者道金斯，打包送到加拿大，去体验这个上帝头盔。但是结果颇令人

失望，这个头盔完全没有让道金斯感受到任何先验的感觉。波辛格对实验失败的解释是，在一项心理学针对大脑颞叶敏感度的测验中，道金斯的得分颇低。换句话说，他大脑裡负责宗教感觉的那部分，在大多时候都没什么反应。但是另外一位著名的实验心理学家兼作家，布拉克摩尔，她的经验就让人印象深刻多了，她说：“当我走进波辛格的实验室然后进行实验程序时，我感受到前所未有的绝妙体验……如果后来告诉我说这只是安慰剂效应，我会非常惊讶。”附带一提，波辛格本人曾极力强调，藉由物理力量引出神秘感的结果，并不能成为否认上帝存在的证据，他说应该还有其他的“实质机制也能够传递超自然体验。”

这裡的重点是，大脑，同时也就是心智，是可以被分割成许多专一化的区域。但我们一点也感觉不到这些内在运作。许多可以影响心智的药物都能证明这件事，这些药物一样也是非常精巧地作用在专一的B标上。一些迷幻药比如像麦角酸酞一乙胺(LSD，由黑麦上某种菌类所合成的物质)、素伞蕈硷(某种毒菇的成分)、南美仙人掌毒硷(存在某些仙人掌裡)等药全部都作用在某一类特定的神经受器上(血清张力素受器)，而这些受器只存在大脑特定区域(大脑皮质第五层)的特定神经细胞上(锥状神经细胞)。根据位于美国加州帕沙第纳的加州理工学院的神经学家柯霍所观察，这些药物呵不会把大脑整体



的讯号全部搞乱。同样的，许多抗忧郁药物或是精神病药物，也都有非常专一的目标受器。这代表了意识也是一样，它并非透过大脑整体的运作后，像某种“场域”般全面性地浮现出来，而是大脑解剖结构上某些非常专一区域的特质，而这要许多特化区域彼此合作无间分秒不差，像一个整体一样。不过关于这件事，我们可以说目前学界几乎没有什么一致性的见解，即使在神经科学家之间彼此看法也各不相同，然而我将试着在往后的章节裡阐述我的论点。

视觉比它看起来要复杂多了，但如果只用内省的方式去思考，“去想想看”我们如何看到，又看见什么，那可能永远对视觉的复杂程度都摸不着头绪；这不是光透过哲学式的逻辑思考就可以预测出来的。我们有意识的心智无法了解视觉背后的神经机制。视觉讯息到底被分割到哪些基本组成元素，过去几乎无法想像，一直等到一九五〇年代休伯尔与维瑟尔两位科学家，在美国哈佛大学所做的一系列先驱实验之后，我们才有概念。他们两人也因为这些成就，得到一九八一年诺贝尔在理与医学奖（共同获奖的还有史培利）。藉着把微电极插入麻醉后的猫咪大脑中，他们发现不同群的神经细胞，会被同一幅视觉影像裡的不同特徵所活化。现在我们知道每幅影像大概可以被分解成三十几种讯号，所以某一些神经细胞，只有在看到特定走向的线条时才会被活化，比如说看到对角斜线、直线或是水平线。另一些细胞则对强弱对比有反应，或者有些对深度、对特定颜色、对往特定方向移动的物体有反应，依此类推。这些视觉特徵的空间位置在视野中也各有相对应的位置，因此在视野左上角出现的黑横线会刺激特定一群细胞，而一样的黑线出现在视野右下角的话，则会刺激到另一群细胞。

大脑裡的视觉区域就是如此一块一块地拼凑出一个外在世界的投射图。只有到最后组合起来之后，这个投射图才展现出真正的意义，而这也正是可怜的皮博士所缺少的能力，就是那种一看便知：

“哇！这是隻老虎！”的能力。视觉资讯必须一点一滴地重组回去，而几乎可以确定这重组要分好几个步骤：一些线条跟颜色先结合成条纹，一个由虚线构成的俯卧外形，接着配合过去的经验，才会完全认出那是一隻蹲在树丛后面的老虎。所有步骤中只有最后这一步才代表了意识，而大部分的视觉处理过程都被排除在意识之外不见天日。

这些分割成碎片的场景是如何再度重组起来成为一个完整的影像呢？这问题至今仍是神经科学

界最引人入胜的问题之一，并且还没有一个让众人都满意的答案。不过大致上来讲，答案就是神经元 必须同步发射：一起发出讯号的神经会结合在一起。恰到好处的时机是最基本的关键。一九八〇年代 晚期，位在德国法兰克福马克斯普朗克大脑研究所的辛格团队，首先发现了一种新的脑波，可以被记录在脑波图上。这个波现在被称为r波\*。他们发现有一大群神经元会一起同步化，发射出类似的频率模式，大约每一一十五毫秒发出一个讯号，或者平均来讲，每秒发出四十个讯号，也就是四十赫兹。

(事实上这些神经的频率介于三十到七十赫兹之间，这点很重要，晚一点我们再回头来讲。)

这种同步化的讯号正好就是克里克在寻找的。克里克在达成了解开DNA之谜这闻名世界的成就之后，就把他过人的心智用在解决意识的问题上。他一边跟柯霍合作，一边寻找一种跟意识本身有关的神神经讯号模式，他称这种模式为“意识神经关联”，英文缩写为Ncc (Neural Correlates of

-

consciousness)。

克里克跟柯霍已经注意到，事实上大部分的视觉处理过程，都没有被我们意识到。这让意识的问

\*脑波形成的原因，是神经细胞的电生理活性，产生节奏性地改变所致。若有足够的神经细胞一起产生一致的活动，那它们就可以被记录下来形成脑波图。当神经细胞发射讯号的时候，它会去极化，也就是说，钙离子或是钠离子之类的离子涌入细胞内，造成细胞膜内外的电位差暂时消失。如果神经细胞随机或不规则地发射讯号，那么脑波图就无法记录下什么东西。但是如果分布于大脑各处的众多神经细胞，同时有规律而一波又一波地去极化又再极化，那么这结果就会被记录下来形成脑波图。所谓四十赫兹的脑波所代表的意义就是，有许多神经细胞一起同步发射讯号，频率大约是每二十五毫秒发射一次。

题变得更有趣f。因为所有的感官基本上都是以神经讯号的形式进入大脑裡，但是其中某些神经讯号我们会意识到，所以我们会注意到有颜色，或是注意到一张脸，但是其他的讯号则没有被意识到(所

有那些毫无意识的视觉讯号处理过程，像是线条、对比或是距离等等)。这两种讯号的差异在哪裡？

克里克跟柯霍认为，如果我们不知道哪一种神经跟意识感知有关，哪一种神经又无关，那我们将永远也不可能了解差异在哪裡。他们希望能够找到的，就是当一倘物体被注意到的那瞬间(比如说看见一隻狗)，会一起发射出讯号，而当我们注意力一转开，就又马上熄火的一群神经元。克里克跟柯霍假设，跟意识感知有关的神经讯号发射，总会跟别人有点不一样。他们所提出的问题，也就是寻找所谓的意识神经关联，已经变成神经科学界的圣杯了。那个四十赫兹的脑波攫取了他们的注意跟想像力，因为这脑波当时(其实现在也还是)刚好提供他们一个概念上的答案。同时间一起发射讯号的神经，横跨了整个大脑。随着时间过去这些平行的迴路都会渐渐缩减成一系列的输出讯号。因此意识随着时间过去也会不停地改变，就好像管弦乐团裡面的乐器一样，不同的乐器旋律会在不同时刻和谐地合奏在一起。套用诗人艾略特的话来说，当音乐演奏的时候，你就是音乐。

这整个概念听起来颇让人着迷，但是如果你仔细想想，就会发现它变得十分复杂。首先这种结合必须发生在许多层次，而不仅仅只是视觉系统。大脑裡面的其他意识似乎也是用相同的方式作用，好比如说，记忆也是如此。英国神经学家罗斯在他写的《记忆的形成》这本好书裡回忆道，当记忆在脑中像烟雾一样消散掉时，他曾感到多么气馁，它们看起来完全不像“定在”任何特定区域裡。后来他发现这是因为记忆也会碎成许多构成成分，跟视觉一样。比如说，利用小鸡来做实验，让牠们啄食不同味道的珠子，每个味道都用一种颜色标记。罗斯发现，小鸡很快就会记住要避开带有辛辣味道颜色标

记的珠子，但是牠们的记忆是分开存放在许多不同的地方，跟颜色有关的记忆存在一个地方，形状在另一个地方，辛辣气味或味道又是在另一个地方，以此类推。这些元素要能够重新结合在一起才能形成一致的记忆，同时强度还要足以让刺激重现。最近的研究也显示，要把记忆中各成分重组起来，需要第一次经验产生当下一模一样的神经元一起重新发出讯号才行。

美国神经学家达马修则更进一步把“自我”这个概念融入更多的神经投射(neural maps)中。他很仔细地把情绪(emotions)跟感觉(feelings)区分开来(有些人认为他未免分得太过仔细了)。对达马修而言，情绪是非常实质的身体经验，像是因害怕引起的肠胃搅动、心

脏扑通扑通跳动、掌心流汗、眼睛睁大、瞳孔放大、嘴角扭曲等身体状态。这些都是无意识的行为，大部分也都不是我们可以控制的反应，而对于许多像我们这样已经安于城市生活的人来说，甚至是难以想像的。在我个人这辈子的攀岩经验中，大概只有两三次真正感受到这种动物本能般的害怕，那强烈的程度真的让我吓到胃肠翻搅。就算只感受过一次，我也绝对不会忘记，那经验真的让人心神不宁。对达马修而言，所有的情绪，就算是比较进阶的情绪，都属于肉体的，是直接设定好在身体裡面。而身体当然跟心智分不开，身体跟心智是绑在一起的。因此，这所有的身体状态都会透过神经或是荷尔蒙回馈到大脑裡，而这些身体状态的改变则一点一点，一个器官接一个器官，一个系统接一个系统地在脑中重新投射出来。这些投射重组的过程，大部分都在脑部较古老的地方执行，包含脑干跟中脑，所有脊椎动物都完整地让这些中枢保存下来。这些心智的投射就组成了所谓的“感觉”，也就是对于身体情绪反应的完整神经投射。这样的神经投射（基本上应该是神经讯息组合）如何造成主观的感觉仍是一倘悬而未决的问题，我们等一下再来讨论它。

不过对达马修而言，感觉仍然不够。在我们开始去感觉到自己的感觉以前，在知道这些感觉以前，我们都不算是有意识的，因此当然就需要更多的投射。所以初级神经投射分配了全身各系统——

肌肉张力、胃裡酸硷度、血糖浓度、呼吸速度、眼球移动、脉搏、膀胱涨大程度等的资讯，它们会一次又一次侦测全身每一刻的变化。达马修认为我们对自我的体认，就是来自这些身体资讯，一开始它们仅是没被意识到的原始自我，只是一堆很扎实的身体状况报表而已。真实的自我意识，来自于这些身体投射，被外在世界的“客体”改变的那一刻，这些外在世界的客体，像是你的小孩”旁边某个女孩子、一道高耸让人晕眩的峭壁、咖啡的香味、火车上的查票员等等。这些客体都会直接被感觉器官侦测到，同时也会在身体裡造成情绪反应，所以会被初级神经投射系统撷取送进大脑裡产生感受。因此，所谓意识，就是指“了解到外界这些客体如何改变并影响我们”：是一个由这些神经投射所组成的投射，以及这个投射图怎么被改变，换句话说，是一个第一级投射。这是一个显示感受如何与世界产生关连的投射，也是一倘让我们的知觉产生意义的投射。

这些投射是怎么建立的？它们又是怎么彼此产生关联？目前最有说服力的答案来自于埃德尔曼。

他在一九七一年因为免疫学上的成就获得诺贝尔生理医学奖之后，把接下来数十年的时光都贡献给了 意识研究。他的灵感来自于他在免疫学上的研究，也就是身体裡面透过选择机制的威力。在免疫学上，埃德尔曼帮助我们了解，抗体系统在接触过细菌之后，如何透过筛选而强化：选择机制会导致胜出的那个免疫细胞快速增生，赢过其他细胞。在过了半生之后，你血液裡面免疫细胞的专一性，大部‘分都将由你过去的经验所决定，而不是由你的基因直接决定。根据埃德尔曼的看法，类似的选择过程

也持续地在大脑裡面进行。在人脑裡，某几群的神经细胞将因为被使用，因此被选中然后被强化，其他群的神经细胞，则会因为没被使用而凋亡。跟免疫细胞一样，胜出的神经细胞组合将成为主宰。同样的，神经细胞彼此之间的关係所依赖的是累积下来的经验，而不是由基因直接决定。

整个过程是这样。在胚胎发育的时候，大脑裡面只有一团大致成型的团块，裡面有一束束神经纤维连接大脑各个+同地方(视神经连到视觉中心，胼胝体连接大脑两个半球，诸如此类)，但是几乎没有什么具特异性或者有意义的连结。就某种意义上来讲，基因只大致决定了大脑裡面神经迴路的雏形，经验才会明确决定每一条线路的走向，以及它们代表的特质意义。神经线路的意义绝大多数都由‘经验决定，并且是直接写在大脑裡。埃德尔曼指出：“一起发射的神经会连接在一起。”换句话说，

一起发射的神经会强化彼此之间的连结(两个神经细胞的连结点称为突触)，同时也会在两个细胞间 形成更多的连结\*。不只是区域性邻近的一小群神经彼此之间会产生这种连结(比如说可以帮助不同视觉特徵的资讯结合在一起)，远距离的神经间也可以产生连结，比如将视觉中心与情绪中心或是语言中心连在一起。与此同时，其他的突触连结则会愈来愈弱，最后甚至于消失，因为连接它们之间的神经并没有什么共通处。出生之后随着经验而流入大脑中的讯息愈来愈多愈来愈快，心智也在体内被

\*突触是两个神经细胞间的相连处，在这接头位置有很细小的断层，因此会造成神经脉冲中断(也就是说，这会造成讯号短路)。当神经讯号传到突触时，神经细胞会释放出一些称做神经传导物质的化学分子，这些分子可以透过扩散横跨断层，然后被“突触后神经元”上面的受器接收。这样会产生刺激或是抑制的讯号，或是造成长期的

改变，比如强化或是弱化这个突触。形成新的突触或是改变既有的突触，会影响记忆形成跟学习，但是这机制还有很多细节有待发掘。

雕塑成型。有好几十亿个神经细胞会因此死去：出生后的头几个月裡，大约有百分之一 一十到五十的神经细胞会死掉，而大概有好几百亿个微弱的突触会消失。但同时会有好几十兆个突触被强化，让某些 大脑皮质区域裡，一个神经细胞甚至可以产生一万个突触。这种突触的可塑性在我们的生长期最大，但是之后在一生中都会继续保持。法国哲学家蒙田曾说过一句话：每个年过四十的人都要为自己的脸负责。而毫无疑问地我们每个人都都要为自己的大脑负责。

你或许会想问，那基因对这整个过程又控制了多少？基因不只界定了大脑的一般架构，还有不同 区域的人小及发育过程。它们会影响神经存活率、突触连结间的强度、刺激性神经与抑制性神经之间的比例、各个神经传导物质整体的平衡等等。这些影响会决定我们的人格特质、我们对某些危险运动或药物着迷的倾向、我们会不会变成重度忧郁症，以及我们的逻辑思考能力。透过影响这些特质，基因也会影响到我们的才能跟经验。但是基因并不能明确指定大脑神经细胞间细部的连结。它们怎么可能办得到？三万个基因无论如何不可能决定大脑皮质裡面两百四十兆个突触(根据柯霍的估计)的连结方式，那代表一个基因要控制八十亿个突触。

埃德尔曼形容大脑发育的过程为神经达尔文主义，这形容特别强调了透过经验筛选出成功的神经组合这个概念。这过程包含了所有天择的基本概念••首先由一大群神经细胞开始，它们可以透过几百万种不同的组合达到相同的结果。这些神经细胞彼此略有不同，可以长得更茁壮或是萎缩凋亡；神经细胞彼此间必须竞争产生突触连结，然后根据成功与否来决定生存差异，神经细胞组合的“最适者”可以形成最多的突触连结。克里克曾说了一句很有名的玩笑话，他认为这个结构要叫做“神经埃德尔曼主义”比较恰当，因为他认为把整个过程跟天择相比有些牵强。不管怎样，现在大部分的神科学

家都接受了这个基本概念。

埃德尔曼对意识的神经学基础所做的第一个贡献则是：他提出神经迴路反响的概念，或者他本人称之为并联重入讯号(parallel re-entrant signals,但这命名帮助不大)。他的意思是说，某个区域发出讯号的神经，会跟另一个遥远区域的神经产生连结，让遥远区域

的神经也透过其他连结回响回来，形成一个短暂的神经迴路同步回响，直到另一个与之竞争的神经讯号输入，造成这些连结瓦解，取而代之的，则是新进入讯号所形成的另一套短暂迴路，一样形成另一个联合回响。埃德\_曼的这个概念 非常漂亮地与克里克、柯霍跟辛格的概念契合在一起。(不过我必须说，读者往往需要注意到字裡行 间的言外之意，才能体会出他们彼此的共通处。老实说我从来没有见过一个领域裡，主要领导者之间 竟然甚少引用对方的论点，甚至不批评谴责对手概念中的误导性。)

意识运作的速度约在数十到数百个毫秒间\*。如果用大约四十毫秒的速度迅速切换两张图，你大概只会注意到第一 一张图，而完全看不到第二张图。不过根据微电极测量或是脑部扫描(像是功能性核共振成像)的结果显示，大脑的视觉中心确实有看到第一张图,只不过从来没有形成意识而已。要形成意识的话，同一群神经似乎必须一起回响数十甚至数百毫秒才行，这就回到之前辛格提到的四十赫

## 螻

\*有些让人兴奋的证据指出，意识是由许多“静止画面”所组成的，就像电影一样。这些画面存在的时间，可以从数十个毫秒到数百毫秒之久甚至更长。举例来说，若在不同情绪的影响之下，延长或是缩短这些画面持续的时间，或许可以解释为什么在不同情况之下，时间感觉过得比较快或是比较 慢。所以如果每二十毫秒建立一个画面，感觉起来时间就比每一百毫秒建立一个画面要来得慢了五 倍•• 一隻挥舞着刀子的手臂，在我们眼中看来就会像慢动作一样。

兹震动频率。辛格跟埃德曼都指出，大脑裡面相隔遥远的两区确实有透过这种方式同步震盪：它们的“相位锁定”在一起。其他群的神经则锁定在不同的相位中，有的稍快有的稍慢。基本上这种相位 锁定，有助于区别同一个场景中的不同元素或特徵。所以就变成，跟一辆绿色汽车所有有关的基本元素，都会被相位锁定在一起，而跟旁边另一辆蓝色汽车有关的元素，则被锁定在稍微不同的相位裡， 以确保这两辆汽车不会在大脑裡混为一谈。画面中每倘特徵的相位锁定都略有不同。

辛格提出一个很好的想法•，来解释关于这些相位锁定的脑波，如何在较高层次上结合在一起，也就是在意识本身的层级上结合起来，或者说这些震盪，如何跟来自其他感官讯号输入(听觉、嗅觉、

味觉等)，以及如何跟感觉、记忆与语言结合在一起，去产生一个统合的意识感受。他称这个理论为神经握手理论，而他的理论可以让讯息按照层级“套叠”起来，所以较小规模的讯息可以套入较大的构图中。唯有在最高层级，也就是那种综合所有非意识资讯达到执行层级的总结部分，才会被感觉到成为意识。

神经握手理论所依据的其实是一个很简单的事实：当一个神经细胞发射讯号时，它会去极化，直到下一次再极化之前，它都暂时无法再次发射讯号，而这过程会花一点时间。这也就是说，如果有一个新的讯号在这段不活跃的期间传进来，讯号会被忽略。因此想想看，如果有一个神经细胞发射频率是每秒六十次(六十赫兹)，那它注定会受限于只能接收来自另一个发射相位同步化的神经讯号。因此假设有第一一群神经发射讯号频率为一秒七十次(七十赫兹)，那它们大部分时间，都会无法跟第一一群神经细胞同步化。两群神经会变成独立的单位，彼此无法握手。反过来说，如果有第一一群神经细胞发射频率比较慢，比如说每秒四十次，那在这些神经细胞再极化完准备发射之后，会有比较多的时间

来等待恰当的刺激，这些神经就可以接受那些震盪频率在七十赫兹的神经讯号。换句话说，震盪频率愈慢，相位重叠就愈大，那跟其他神经群握手的机会就大大增加。因此，震盪速度最快的神经会彼此结合在一起，用来区别视觉场景、气味、记忆、情绪等讯息中的各项元素特徵，让它们每一个都是独立的单位；而震盪速度缓慢的神经，则可以统合所有的感官与身体讯息，成为一个完整的整体(也就是达马修所说的第一一级投射)，这一刻才有意识流入。

虽然上述一切大部分都仅只是假设而未被证实，但是至少目前很多证据都符合这些假设。最重要的是，这些假设提出了许多预测可以被检验，比如说，如果四十赫兹的脑波是用来结合意识中的各种元素与成分，那少了这个频率的脑波就等同于失去意识。目前要做这种测量有技术上的困难(这必须要能同时扫描大脑裡面数千个神经元的个别发射频率)，或许要等几年之后才有可能检验这些(或其他的)假说。

尽管如此，这些概念，可以用来当做解释的架构，让意识这个东西变得比较能被理解。比如说，它们解释了延伸意识如何从核心意识中发展出来。核心意识的运作属于现在式，它每一刻每一刻都在不断重建自我，不断投射出自我如何被外在的客体所改变，并为这些知



觉披上感觉的外衣。延伸意识 所使用的是类似的机制，不过在每一刻的核心意识中，又加入了语言跟记忆，根据自己生命的过往经验，来修饰各种情绪并赋予意义，并把感觉跟外在客体贴上文字标籤等等。因此，延伸意识以情绪的意义为基础，把记忆、语言、过去与未来这些东西，加入只有现在式的核心意识裡。完全一样的神经握手理论，可以让某个单一时刻的知觉，与大量延伸的并联迴路结合在一起。•

我认为这一切都非常可信。但是最重要的问题却仍然没有答案。神经一开始是怎样产生感觉的？

如果所谓意识，指的是能够感受到感觉的能力，能够产生各种细緻的情绪意义；是对于自身处在这个世界上的即时跑马灯评论，是在细小感觉针头上跳跃的宏伟事物——也就是许多哲学家所谓的感质，那现在该是面对眼前这个查莫斯所称的艰难问题的时刻了。

疼痛让我们不舒服是有原因的。有些不幸的人在一出生就先天性地对疼痛无感。在一一〇〇五年时，美国导演兼制片人吉伯特，曾经拍摄过一部纪录片，描述一名叫作嘉比•金格拉斯乱四岁小女孩的故事。因为没有疼痛，小嘉比的每一个成长里程碑都变成一次严峻的考验。当她第一次长出乳牙时，小嘉比就把自己的手指啃到深可见骨；因为手指伤残过于严重，以至于嘉比的父母不得不把她的牙齿全部拔掉。在学步的时期，小嘉比一次又一次的伤到自己，有一次甚至让下巴骨折而不自知，直到细菌感染造成发烧症状。更糟糕的是她会戳自己的眼睛，造成严重的伤害，以至于医生必须把眼睛缝起来，但是嘉比很快地就会把伤口扯开。她的父母试着制止她，也上网寻求协助，但是却都徒劳无功。在四岁的时候，医生不得不动手术把嘉比的左眼摘除，而她的右眼也因为严重损伤，让嘉比其实跟盲人无异（视力0.1）。在我写此书之时，嘉比已经七岁，也到了十分危险的窘境。其他跟她一样的小孩多半会死于儿童期，少数倖存到成人期的，也必须跟全身严重的外伤搏斗。嘉比的父母成立了一个基金会，叫做“疼痛的礼物基金会”，用来支持所有有类似遭遇的人（目前有三十九个舍员）。这个基金会的名称很恰当，疼痛绝对是一种恩赐。

痛不是唯一的。饿、渴、怕、性欲……这些全都是澳洲生物学家丹顿所称的“原始情绪”之一，他称它们为专断跋扈的感官，强行霸占全部的意识流动，迫使个体产生行动的欲望。很明显地，这些

感官全都是为了因应有机体的生存或繁殖而量身订做的：感觉导致行动，行动反过来拯救生命，或繁衍生命。人类当然可以单纯为了繁衍而发生性行为，不过连教会在禁绝交配的欢愉上面都甚少成功。动物，以及大部分的人类，是为了获得高潮而交配，而不是看在有后代的份上。重点在于，这所有的原始情绪都是一种感觉，而每一种都有其生物性目的，尽管有时候我们未必能体会这些目的。在这些感觉裡，痛觉是颇不受欢迎的一种。没有这种痛苦难耐的痛，我们很可能把自己伤得惨不忍睹。感觉不到不舒服的痛是没有用的。性欲也是一样。机械无感式的交配本身并没有什么好处：我们以及所有的动物都一样，寻求的是肉体上的满足，要有感觉才行。ISJ样的，在沙漠中如果仅仅只是神经接收到渴的讯号是不够的，促使我们生存的是随之而来，从内侵蚀心智的狂暴情绪，可以迫使我们前往绿洲，可以榨干我们最后一滴耐力。、

关于这些原始情绪是经由天择筛选而演化出来的概念，没什么人会反对，但是这有一个重要的弦外之音，而首先指出来的是现代心理学之父，维多利亚时期末的美国天才心理学家詹姆士。詹姆士主张感觉具有生物性的功用，根据同样的道理，意识也是一样。也就是说，意识并非仅是某种“附加现象”，并非仅是伴随在有机物四周像影子一样，自己却无法产生任何实质物理效应。感觉确实能产生某种实质效应。既然如此，那就某方面来说感觉应该是具有物质性的。詹姆士因此做出结论：尽管感觉有着非物质的外观，但是它应该具有物质性，并且是透过天择演化出来。但是它到底是什么呢？没有人像詹姆士本人一样曾这么努力地思考过这个问题，而他所得到的结论，却相当反直觉而且毛病颇多。他认为，万物一定还有一些我们不知道的特性，有某种像是“心尘”一样的东西散布在宇宙间。尽管詹姆士被今日许多杰出的神经学家在多方面奉为英雄，但是他所拥抱的某种形式的泛灵论(意识

无所不在，存在万物之中)，却很少有人追随，直到今日。

.我让你们了解一下这个问题有多困难。想像一下生活周遭的几种小电器像是电视、传真机或是电话。你不需要知道它们是如何运作的也可以了解到它们不会违反物理定律。电子讯号输出的形式或有不同，但是输出永远是物理性的：电视输出各种光线模式，电话或是收音机输出声波，传真机则印出文件。这些都是一些电子密码，透过已知的物理介质输出。但是感觉呢？在这个例子裡，神经传导编码过电

T讯号的方式，基本上跟电视无异：神经透过某种编码，非常明确地介定了输出形式。到目前为止都没有问题。但是到底输出了什么东西？想想看所有已知东西的特性，感觉似乎不是电磁波辐射或是声波，也不符合任何已知物理架构的原子。它们不是夸克，它们不是电子，它们到底是什么？是震动的弦？是重力子？还是暗物质\*？

这就是查莫斯所宣称的“艰难问题”<sup>•</sup>，并且查莫斯本人，如同他之前的詹姆士一样，也认为只有在发现了更新更基本的物理特性之后，才有办法解答。原因很简单。感觉具有物理性质，然而在所有已知、可以用来完整解释这个世界的物理定律裡面，却无它的容身之处。感觉的力量庞大又神奇，天择绝不会无缘无故把它创造出来：一定要有某个东西当作起点让它可以作用，或者你可以叫做感觉的“种子”，演化才能据此变化成伟大的心灵。这是苏格兰物理化学家凯恩斯史密斯所宣称的，现代物理学中“地下室的炸弹”。他说，如果感觉并不符合目前任何已知物质的特性，那么物质本身一定还有一些额外的特徵，那是某些“主观特徵”，而这些特徵在被天择组织利用后，最终被筛选出来，作为我们内在的感受。可以说，就某方面来讲，物质本身也是有意识的，具有一些“内在”特性，如同我们所熟知被物理学家测量的外在特性一样。现在，泛灵论又被严肃看待了。

这乍听之下十分荒谬。但是如果假设我们对大自然物质的一切已经无所不知，那又是何等自大？因为其实我们不知道。我们甚至不知道量子力学是怎么运作的。弦理论的伟大之处，在于它可以藉由一些震动而且细小到难以想像的弦，在一个同样是难以想像的十一度空间架构下，把物质的特性延伸出来；但是我们却毫无办法藉由实验，去决定这理论是否有一丝丝真实之处。这正是为何我在本章开头开宗明义就说到，教宗的立场绝非毫无道理。我们对于自然界物质的特性了解得还不够深入，以至于不知道神经细胞如何把无生命的物质，转换成为主观感觉。如果电子可以同时既是波又是粒子，那为何灵魂跟物质不会是同件事情的一体两面呢？

凯恩斯史密斯最为人熟知的成就，是关于生命起源的研究。不过在退休之后，他就用他那聪明的头脑开始研究跟意识有关的问题。他所写的书既深入又饶富趣味，同时吸引了如潘若斯与哈梅罗夫等同好，一起进入心智的量子花园裡。凯恩斯史密斯认为，感觉就是一群同调振动的蛋白质。这种同调在概念上很像雷射光束的同调性，也就

是说这些振动(声子)联合进入一样的量子态。现在这是一个“巨量子态”，透过很多路径横跨整个大脑。凯恩斯史密斯也再次引用管弦乐团的概念，也就是各独立乐器的振动联合成为了不起的和声。感觉就是音乐，当音乐演奏的时候，我们就是音乐。这个概念十分漂亮，同时用量子效应来解释演化论，也没有什么不合理的地方。自然界至少有两个现成的例子，说明了盲目的天择力量如何利用量子力学

- 第一个就是在光合作用中，光能在叶绿素裡穿越

\*在作家普尔曼的畅销书《黑暗元素》三部曲裡面暗物质就是意识成分，他称为“尘埃”，我假设他是向詹姆士的心尘致敬。

的路径；另一个则是细胞吮吸作用裡面电子传给氧气的反应。

然而我对量子应用在心智上的解释却半信半疑。量子心智或许存在，但这理论还存有许多问题，在我看来，都是难以克服的。

第一个问题，也是最重要的一个问题，就是合理性。比如说，量子振动要如何跳过突触鸿沟？正如潘若斯本人也承认，若是仅仅只在一个神经细胞裡面形成巨量子态，那一点意义也没有，然而从量子等级来看，突触的距离就像一片汪洋般遥远。声子要能像演奏会一样一起振动，需要一系列不断重复的蛋白质阵列，彼此还要靠得够近-这样才来得及在声子衰退以前形成联合。这种问题当然可以透过做实验来研究，不过到目前为止尚未有证据显示，心智裡面真的有这么同调性的巨量子态存在。而更事与愿违的则是，大脑裡面既温暖又溼答答，同时也是一片混乱的系统，不管从哪个角度来看，都是最不利于巨量子态形成的场所。

反过来说，如果这种量子共振真的存在，而且也真的是依赖着一系列重复的蛋白质阵列，那么，当这些蛋白质阵列受到神经退化疾病影响而瓦解时，会怎样呢？潘若斯与哈梅罗夫认为意识的形成，源自于神经细胞裡面的微管，阿兹海默症发生时，这些微管会退化纠结成团，变成一片混乱，而这正是阿兹海默症典型的特徵。不过这种纠结出现在病程非常非常早期(通常出现在大脑负责形成新记忆的地方)，可是意识在这一刻往往还十分完整，要到了晚期才会退化。所以简而言之就是，两者并无直接关联。其他假设性的量子结构，也有类似的问题。比如说髓鞘，这是一种可以将神经包覆在髓鞘的白色蛋白质结构，当髓鞘破坏剥落时会造成多发性硬化症，可是这也无损于意

识。唯一跟量子原理相符的，大概只有一种被称为星状细胞的支持细胞，在中风过后所发生的反应。根据一份研究报告指

出，许多中风的病人，在恢复后并没有意识到自己已经恢复了：测量病人的表现，与病人自己所察觉到的表现之间，有着非常奇怪的差距，这或许可以(也或许不可以)用横跨星状细胞网路构造的量子共振来解释(当然，前提是星状细胞网路构造真的存在，但目前看起来颇值得怀疑)。

第11个跟量子意识有关的问题则是，这个理论真的有解决过什么问题吗？让我们假设大脑裡面真的有一偈一起振动的蛋白质网路构造，而它们会“唱”出一个和声，于是这段旋律就产生/感觉，或者说，这就是感觉。就让我们再假设，这些量子振动经由“某种通道”通过如汪洋般的突触，在另一侧引起另一首“量子之歌”，将这个共振传遍整个大脑。如此一来这就是一个在脑中整体并联的宇宙，而这个宇宙必须跟另一个“传统的”神经讯号宇宙携手并进协同合作，否则那些同步化的神经讯号如何能让我们感觉到意识存在？而神经传导物质又将如何影响我们的意识状态？而我们非常确定神经传导物质必定会影响意识。此外，这个量子宇宙还必须分区，并且要跟大脑分区方式一模一样。因为跟视觉有关的感觉(比如说看见红色)，必须被严格限制在视觉处理中心裡共振；跟情绪有关的感觉，也只能在其他区域像杏仁核或是中脑等部位形成共振。但这里的问题是，目前所有神经细胞的显微构造，看起来都几乎一模一样——神经细胞裡面的微管构造彼此之间的差异并没有任何特殊意义——既然如此，那为什么能假设有些神经只唱颜色之歌，而其他的吟唱痛感之歌？最让人难以接受的，是感觉这种东西基本上反映了一切身体裡的大小事情，我们或许可以想像，在物质中有某些基本特性，能够共振出爱或是音乐的感觉，但是胃痛的感觉呢？或者难道有一种特殊的共振，就只是在人庭广众之下膀胱饱涨的尴尬感觉？这实在令人难以置信！如果上帝在玩骰子，那这游戏是连祂也不玩的。但是如果感觉不是量子，那又是什么呢？

那么到底应该从哪裡开始寻找这个关于意识“艰难问题”的答案才比较好呢？其实我们可以先把许多似是而非的前提用简单的方式处理掉，包括了凯恩斯史密斯所提的“地下室的炸弹”。感觉是否一定要是物质的某种物理特性，才能够透过天择被筛选出来呢？不尽然。如果神经编码出感觉的方式一致而且具有重现性，那就不需要。

这也就是说，如果一群神经发射出某种特定模式的讯号时，永远都会产生一模一样的感觉，在这种情况下，天择只要筛选感觉背后实质的神经特性即可。埃德尔曼在遣词用字上一如以往般谨慎小心，选择了“必然伴随”(entail)这个词来形容。特定模式的神经讯号组合必然伴随着某种感觉；这两者密不可分。根据相同的概念，你也可以说某个基因必然伴随生成某个蛋白质。天择作用所选择的是蛋白质的特性，而不是基因序列，但是因为蛋白质的基因编码限制十分严格，而同时只有基因可以被遗传，所以两者结果是一样的。当然在我来看，原始的情绪像是飢饿跟口渴之类的，非常有可能是伴随着某组一模一样的神经讯号模式而产生，而比较不像是由物质的某种基本振动特性产生。

另外一个也可以简单处理掉的似是而非前提(或至少可以处理掉一部分)，就是关于“感觉起来”心智似乎不是物质，以及我们的感觉本身是无可名状的这件事。另外一位也在退休之后转而投入意识研究的优秀科学家，也就是纽约的内科医师兼药理学家穆萨奇欧，他所提出一个最重要的洞察就是，心智感觉不到脑的存在，或者该说心智无法感觉到脑的存在。用想的，我们既感觉不到脑也感觉不到心智的物理实体。只有客观的科学研究方法才能将大脑实质运作与心智联结在一起。我们以前被误导到多么严重的程度，或许可以用古代埃及人的例子来清楚说明。古埃及人在防腐他们国王的过程中，会细心地保存国王的心脏以及其他器官(他们认为心脏是情感与智慧的宝座)，但是却会用一隻钩子

从鼻腔把大脑挖出来，然后用长勺子清理剩下的空腔，接着把这些剩馀物冲掉。埃及人不太确定大脑是做什么用的，因此认为在来世应该用不到它。即使在今日，我们也发现到，只有在大脑手术的过程中，心智特别无法感到自己的存在。即使大脑可以感觉到外在世界这么多事情，但它本身却没有痛觉受器，所以完全感觉不到痛。这是为什么神经外科手术不需要全身麻醉就可以进行。

为什么心智不需要感觉到自己实质运作的过程？对于一个生物来说，当牠需要用全副脑力来侦测躲在树丛后面的老虎，然后决定下一步行动时，还要分神感觉自己的心智，其实是非常不利的。在不适当的时刻从事内省活动，似乎并不适合在残酷的筛选过程中存活下来。而结果，就是我们的认知与感觉都变成透明的：它们确实在那裡，但是我们一点也感觉不到任何它们的神经基础。因为我们注定察

觉不到感觉或感受的物理基础，因此带有意识的心灵看起来就好像变成非物质的、是属于灵性的。或许有人无法认同这种结论，但结果似乎一定会变成这样：我们对灵魂的感觉来自于一件事实，那就是意识运作的基础在于“你只需要知道这么多”。为了生存的目的，我们先天上就被大脑关在门外。

感觉本身难以言喻也是差不多的情况。如果如我刚才所主张的一般，感觉是某种神经讯号模式 F 的必然产物，具有非常精确的编码方式，那么感觉本身就可说是一种复杂而无法言传的语言。可以说，口头上的语言深刻地根植在另一种非口语的语言上，但这两者永远都不会是同一件事。如果说感觉是某种神经讯号模式的产物，那用来描述这种感觉的语言，则是另一种神经讯号模式的产物。这其实是从一种编码方式翻译成另一种编码方式，从一种语言翻译成另一种语言。语汇只能透过翻译来描述感觉，因此感觉本身就极度难以名状。而我们所有的语言却又都根繫于这些共通的感觉上。举例来说，红色本身并不存在，它是一种神经讯号结构，无法直接传送给那些从来没有看过类似事物的人。

同样的，对痛、飢饿的感觉，或是咖啡的香味等，这些种种感官刺激，要被定出语汇之后才可能透过

言词交谈。正如穆萨奇欧曾说明过，总有时候我们不得不问说：“你懂我的意思吗？”因为我们有类

0

似的大脑神经构造以及类似的经验，而语言是根基于这些共通的人类经验上。没有感觉的话，语言就一点意义也没有，但是感觉本身是存在的，意义本身是存在的，它们都不需要任何口语h的语言，就像那些核心意识裡面那些闇哑的情绪，那些说不出来的感觉一样。

上面这一切要说的其实就是，感觉很可能是由神经所产生的，因此透过内省或是逻辑思考，也就是说透过哲学或神学，永远也无法接近它，唯有透过实验才有可能。另一方面，既然意识是以感觉、动机与嫌恶感等等为基础，那也就是说，我们不必透过口头上的语言，就能够了解其他动物最基础的意识：我们需要的只是更聪明的实验方法。这也就是说，我们将可以在动物身上研究更关键的神经转换，像

如何从神经讯号变成感觉，甚至是以简单的动物为对象都可以，因为所有原始情绪的特徵其实 广布在所有脊椎动物身上。

有一个非常值得注意的例子，暗示了意识分布之广泛，远超过我们原本所相信的，那就是少数生下来就缺少大脑皮质的儿童，不但可以存活又有很明显的意识表现(见图W)。这是由于一点小中风或是类似的不正常发育，就会导致怀孕期间胎儿两边的大脑皮质大部分都被重新吸收回去。这样的婴儿生下来就伴随许多先天性障碍，缺少语言能力，视力也有问题，这并不令人意外。但是根据瑞典神经学家梅克尔的研究，尽管这些儿童缺少大部分的大脑区域，而一般咸认为这些区域跟意识有关，10 少数儿童却有表达情绪的能力，哭与笑都十分正常，同时也有如假包换的人类表情特徵(见图9.2)。我之前提过，许多人脑情绪中心，都位于脑内比较原始的区域，像是脑干跟中脑裡，而几乎所有脊椎

动物都有这些区域。透过磁共振造影扫描，生物学家丹顿曾显示过，这些古老的区域负责处理跟原始情绪有关的经验，像是口渴或是对窒息死亡的恐惧等。很有可能意识的根源完全不在那些新潮的大脑皮质之中，当然大脑皮质无疑地让意识极度精巧化。意识的根源很有可能其实是在其他古老又组织緻密的脑区域裡，为大部分动物所共享。果如此，那么这个神经转换，从神经讯号变成感觉，就比较没那么神秘了。

到底意识的分布有多广泛？除非有一天我们能发明某种意识测量仪，否则我们可能永远也无法确知。不过原始的情绪像是渴、饿、痛、性欲、对窒息的恐惧等，所有这些情绪似乎都分布在任何具有大脑的动物身上，甚至在简单的无脊椎动物身上像是蜜蜂也有。蜜蜂只有不到一百万个神经细胞(而我们光是在大脑皮层裡就有两百三十亿个)，却能表现出十分复杂的行为，不只会透过那著名的摇摆舞来指引食物的方向，同时还会调整自己的行为，专门飞往具有最可靠蜜源的花朵，即使花朵的花蜜浓度，被狡猾的科学家故意改变了也骗不了牠们。我并不是在主张说蜜蜂具有我们所认知的那种意识，但是即使是牠们那种简单的神经“回馈系统”，也还是需要某种回馈，也就是说，要有觉得好的感觉，要能尝到花蜜的甜味。换句话说，蜜蜂已经具有可以成为意识的东西了，尽管牠们或许还不是真扑具有意识。

因此，感觉最终还是某种神经架构，而不是某种物质的基本特性。假设在另一个平行的宇宙中，演化的最高成就就是蜜蜂，那我们



还会觉得有必要去发展其他新的物理定律来解释牠们的行为吗？但 是如果说感觉到头来不过就是神经在干活儿，为什么它们看起来如此真实，为什么它们是如此真实？ 感觉感觉起来如此真实是因为它们有真实的意义，是透过天择严酷的考验所淬炼出来的意义，是来自

图9.1患有脑内积水症病童大\_的磁振造影扫描。请注意，基本上大部分的大脑皮质都消失不见，相对地颅内充满了脑脊髓液。

图9.2 一个患有脑内积水症的四岁小女孩，妮可，脸上所露出快乐跟 欣喜的表情。

于真实生命与死亡的意义。感觉实际上就是神经编码，但是如此鲜明而充满意义的编码，需要经过数 百万代甚至数十亿代才能产生。虽然我们还不小知道神经是如何办到的，但是意识追根究柢只关乎生与 死，却无关于人类那登峰造极的惊人心智。如果我们真的想要了解意识从何而来，首先要把自己从框 架中移出去才行。

、

# 第十章 死亡——不朽的代价

## 第十章死亡——不朽的代价

有人说，金钱无法买到快乐。但是古时候的利底亚国王克罗伊索斯，却是很有钱到像……克罗伊索斯一样富有，而他认为自己是世上最快乐的人。彼时雅典的政治家索伦刚好路经他的国土，克罗伊索斯原本企图从索伦口中证实自己的快乐，但是却很不高兴地听到索伦告诉他：“不到善终，没有人能算是快乐的。”因为谁能得知命运女神的安排呢？后来，因为得到来自德尔菲神庙典型含意模糊的神谕，克罗伊索斯决定对抗波斯帝国，结果却被波斯帝国的大君主塞流士擒住。塞流士把他绑在柴堆上准备处以火刑时，克罗伊索斯并没有为自己悲惨的命运责难天神，反而不断喃喃念着索伦的名字。对此感到大惑不解的塞流士，因而询问他意指为何，克罗伊索斯告诉他索伦当初所给的忠告。在了解到自己也不过只是命运的玩偶之后，塞流士割断绑住克罗伊索斯的绳索（另有一说是阿波罗出现用大雷雨助他），任命他为自己的谋士。

能够有善终对古希腊人来说意义重大。人类的命运跟死亡，被一隻看不见的手玩弄着，这隻手会用各种复杂的手段介入生命，迫使人类屈服。古希腊戏剧充满了各种迂迴曲折的手法：命中注定的死亡，早已在隐晦神谕中被预知。如同酒神疯狂的庆典以及传说中的变形故事，希腊人宿命论中某些成分似乎源自于大自然。反之亦然，从西方文化的观点来看，动物复杂的死亡方式某些时候似乎也带有

希腊戏剧的影子。

不过死亡的意义对生物来说，可不仅只是希腊悲剧的元素之一。以蜉蝣为例，牠会以幼虫形态生活好几个月，最后孵化成为缺少口器跟消化道的成虫。就算少数几种可以尽情狂欢长达一整天，但也会很快就会因飢饿而亡。再来看看太平洋鲑鱼，牠们必须要游数百公里之远，才能回到当初出生的小溪流，此时由荷尔蒙所支撑的激情，会一下子就悲剧性地中断而瞬间冷却，牠们就会在几天之内全数死去，这又如何呢？或者来看看女王蜂，牠可以存活十六年而完全不留下任

何年龄的痕迹b直到最后精 子的来源终于告罄，此时牠会被自己的女儿们大卸八块。又或者澳洲袋鼯，可以疯狂的交配长达十一 一 小时，在达到高潮后因耗竭而消沉地死去，但是如果阉掉的话则可以避免这种命运。不论这些是悲剧 还是喜剧，都非常戏剧化◇这些动物跟古代底比斯国王伊底帕斯一样，都是命运的棋子。死亡不只是 无法避免的，它根本是由命运所控制，是在生命创造之初就预先写入的程式。

在这所有怪诞的死亡形式中，最有悲剧性，最能让今日的我们产生共鸣的，大概就是特洛伊人提 索诺斯的故事了吧。他的女神爱人，祈求天神宙斯赐给他不死之身，但是却忘记同时要求青春不老。荷马这样说道“所有令人难以忍受的老年特徵全压在他身上”，让他只能永无止境的喃喃胡言。诗人 丁尼生则想像他低头望着“那些有死亡权力快乐之人的家園，以及那些快乐死者绿草如茵的坟头。J

在这种种的死亡形式中有一种张力，这张力在某些活生生的动物体内预先计画好的猝死，以及因 年老被遗弃必须独自面对人性、没有死亡、永无止境如提索诺斯的命运之间。而这正是我们看着八r天自己所面临的情况，因为各种医学发展虽延长了我们的生命，却没有延长我们的健康。现代医疗之神 每延长我们一年的生命，却只能享有少数几个月的良好健康，然后只会逐渐衰退而告终。就像提索诺

斯一样，到头来我们反而祈求慈悲之死。死亡看起来或许像是残酷的笑话，但是老化却更悲伤。

不过在我们薄暮之年时确有可能避免变成提索诺斯。诚然，死板的物理定律并不容许青春永驻， 正如它不允许永不休止的运动一般，但演化的弹性却颇令人惊讶，它倾向愈长寿就保有愈长时间的青春，以避免发生如提索诺斯般的悲剧。这种例子在动物界中不胜枚举，如果牠们的生命是经过无痛延 长的话，也就是说，在没有疾病的情况下，当环境改变后牠们可以比原来的生命延长两倍、三倍甚至 四倍。最让人惊讶的例子之一，就是被引进到加州内华达山脉湖泊中的美洲红点鲑了。山脉湖泊的水 又冷又贫瘠，而这些鱼的生命在这裡则延长了四倍之多，从原本将近六年延长到超过一 一十四年，而牠 们所付出唯一比较明显的“代价”，则是性成熟变得比较晚熟◇同样的现象在哺乳类动物裡也有被报 导过，如负鼠。当牠们被隔离在岛上与掠食者形成屏障然后生活个几千年后，生命延长了将近一倍， 老化的速度则减缓了 一半。我们人类也是一样，在过去数百万年间人类的最长

寿命也增加了两倍，而似乎没有付出过什么代价。从演化的观点来看，提索诺斯应该就只是个神话而已。

不过人类寻求永生已经好几千年了，却总是徒劳无功。虽然进步的卫生与医疗让我们的平均寿命延长不少，但是我们的最长寿命却差不多就是一百二十岁，尽管经过无数的努力，始终没有什么改变。.. 在人类信史时代刚启蒙之时，乌鲁克国王基尔嘉美绪为追求永生，寻找一种传说中的草药，在经过一番冒险之后终于寻得，却又不幸从他指缝间溜走，一如其他神话的结局。自古以来同样的故事总是一直重演，长生不老药、圣杯、独角兽角磨成的粉末、哲人之石、优格、褪黑激素，所有这些都曾有人说过可以延长生命，但没有一样是真的。还有浮夸不实的江湖郎中跟学者狼狈为奸，更为回春研究的歷史加油添醋。法国知名的生物学家布朗赛卡，曾经帮自己注射过狗跟天竺鼠睪丸的萃取液，

他宣称这配方大幅增加了他的活力跟精神，并且于一八八九年在巴黎生物学会上报告这件事，他甚至 在众多瞠目结舌的大会会员前，展现他颇为自傲的小便弧线。在那一年年底，有大约一万两千名内科医生帮人使用了这个布朗赛卡液。而全世界的外科医生则开始帮人移植从山羊、猴子甚至人类罪犯身上取得的睪丸切片。其中最恶名昭彰的，大概要算美国郎中布林克利医生了吧，他曾经从移植山羊睪丸腺体到人身上的手术中赚取大量财富，但是最后却因为受不了来自上千名无情病人的医疗诉讼，穷困破产以终。我很怀疑人类凭着极度自傲的聪明才智努力这么久，可曾有延长过我们该A的寿命配额一天？ -

如此，在演化巨大的弹性中有一个颇奇怪的鸿沟——一方面看起来生命周期似乎很容易就可以调整，但在另一方面，直到今日我们所有的努力却又都徒劳无功。为什么演化可以如此轻易地延长我们的生命？从这几千年的失败经验中我们体会到，很明显地除非我们能了解死亡真正的意义，不然恐怕永远都不能成功。从这倘观点来看，死亡是一个非常让人困惑的“发明”：天择一般都作用在个体层级上，最令人费解的就是我的死亡怎么可能会对我有利？太平洋鲑鱼从精疲力尽中得到什么？或者公的黑寡妇伽蛛被吃掉后又得到什么（黑寡妇蜘蛛在交配后母蛛往往会吃掉公蜘蛛）？但是另一件同样明显的事情则是，死亡绝非偶然，它必定是因为对个体有利，才会在生命演化出不久之后就跟着演化出来（或者，套句道金斯著名的说法就是，

对个体裡那些“自私的基因”有利)。如果我们希望 自己将来有个善终，不想步入提索诺斯的后尘，那我们最好回到原点去看一下。

想像一下，如果我们驾驶时光机回到三十亿年前的地球，降落在某个水边的浅滩上。你第一件会

注意到的事情应该是天空不是蓝色的，而是阴暗朦胧的红色，色调跟火星很类似。宁静的海洋反映着 红色的阴影，在这雾濛濛的环境中，即使因为太过朦胧以至于连太阳都看不清楚，但是气候却还颇为 温暖，让人觉得十分舒服。陆地上似乎没有什么值得注意的事物，到处都是裸露的岩石，上面带有一 片片因潮溼而变色的阴影。细菌恣意地黏附在各处，极尽所能地拓展据点。这裡并没有草原、植物或 是任何类似的东西，不过在浅水处倒是有许多圆顶状的绿色石头，而这些东西很明显应该是生命的杰 作，其中最高的大概有一公尺左右。今日在地球上还4以发现少许近似物，都位于最遥远最人迹罕至 的海湾处，它们就是叠层石。除此之外在水裡就没有其他东西搅和了，这裡没有鱼，没有海藻，没有 到处跑来跑去的螃蟹，也没有随波摇曳的海葵。如果你把氧气面罩拿掉马上就可以知道为什么••因为 你会马上窒息而亡。这个世界几乎没有氧气，就算靠近叠层石附近也没有。不过此时这些蓝绿菌已经 开始在大气中慢慢添人少许这种有害气体了（作者从化学的角度来看，氧气会迅速氧化许多东西，因 此称为有害）。大概要再过十亿年，氧气的排放才足够让地球出现生机，变成蓝色星球。也只有到那 个时候，这个光秃秃的地方，才成为我们所熟悉的家園。

现在从太空中观看地球，如果我们能看透这层厚重的红色浓雾的话，会发现在这个原始地球上， 大概只有一件事情跟今日的地球比较类似：藻华现象。藻华也是某种蓝绿菌造成的，它们跟形成#层 石的蓝绿菌是亲戚，不过它们会形成一大片浮在水面t。从太空中观看的话它们跟今日的藻华长得一 模一样，而在显微镜下面看起来，这些古老的化石长得跟今日的蓝绿菌也是一个模子刻出来的，像是 束毛藻属{Trichodesmium}的蓝绿菌。藻华可以持续数周之久，刺激它们快速生长的原因，常常是 大量矿物质被河流带到海裡面，或是被上升海流从海底翻搅到海面。然' rfrj随后这些藻华就会一夜之间

全部溶在水中，消失无踪，徒留反映着红色天空毫无生机的海水。今日的藻华也是一样，往往会在一 夕之间就无预警地消失。 ，

.直到最近我们才明瞭这到底是怎么一回事。这一大群细菌并不是单纯的死掉，它们是用很复杂的方式把自己杀死的。每一隻蓝绿菌体内都带有一套死亡装备，这是一套古老的酵素系统，跟我们细胞裡的酵素长得极为相似，用途都是从内部分解细胞。细菌从内部把自己分解！这现象实在是太反直觉了，所以以往科学家一直试图去忽略它，但是现在证据已经明显到我们无法再对它视而不见。事实上，细菌是“故意”死掉的，而根据美国罗格斯大学的分子生物学家佛高斯基与拜铎的研究，从遗传学的证据上来看，细菌已经这样做了三十亿年了。为什么？

因为死亡有好处。形成藻华的，是数不清个基因完全一样(或至少极为近似)的单细胞。但是基因一样的细胞未必就完全相同。想想看我们自己的身体就知道，这裡面起码有数百种不同的细胞，可是它们的基因却完全一模一样。细胞会根据环境中不同的化学讯号而发育得不一样，或者称做分化，在人体的例子裡，环境中的化学讯号就来自周围的细胞。而在藻华的例子裡，所谓环境则是周围的其他细菌。这些细菌有些会释放出化学物质，有些则甚至直接放出毒素，或者形成物理性的压力，比如说影响日光照射、影响营养摄取程度或是病毒感染等等。所以它们的基因或许完全一样，但是它们的环境却总是带来不同的挑战，这就是分化的基础。

我们在三十亿年以前发现了第一个分化的现象，遗传背景完全一样的细胞，随着生命史的不同，开始产生不一样的外观，然后走向不同的命运之路。有些细菌会变成抵抗性强的孢子；有些则会形成薄而黏的薄膜(生物膜)，然后黏到泡在水中的物体表面，像岩石之类的；有些会离开群体自行大量

繁殖，有些则会死掉。

不过，它们不是随随便便死掉，它们死亡的方式很复杂。复杂的死亡装备一开始是怎么演化出来的，我们还不知道，最有可能的答案应该是透过跟噬菌体的互动(所谓噬菌体，是一种专门感染细菌的病毒)。在现代海洋中，病毒含量之高让人咋舌：在每一毫升海水中就有上亿个病毒，这个数量整整比细菌的数量大了两个级数；而我们几乎可以确定在古老的海洋中，程度与此应该相去不远。自古以来，细菌与噬菌体之间永无止息的战争，绝对是推动演化最重要的，却也是最被忽略的力量之一。预设死亡应该就是一种源自于这种战争的武器。 •\*

最简单的例子，就是许多噬菌体所使用的“毒素I抗毒素”模式。在噬菌体少少的基因裡面，有一些是能够杀死宿主细菌的毒素，还有能够保护宿主细胞的抗毒素。病毒很卑鄙，因为这些毒素往往是长效的，而抗毒素的药效却很短。被感染的细菌因为能够同时制造毒素跟抗毒素，所以可以存活，而没有被感染的细菌，或者是企图赶走噬菌体免于被控制的细菌，则会受害。对于这隻倒楣的细菌来说，最简单的逃脱之路，就是抢到抗毒素基因然后插入自己的基因体裡，如此一来就算没有被病毒感染，细菌也还是可以受到保护。这样子战争就展开了，愈来愈复杂的毒素跟抗毒素开始演化出来，战争撒器也变得愈来愈奇形怪状。这或许就是半胱天冬酶这种酵素出现的原因，或许一开始是从蓝绿菌体内演化出来的\*。这些特化过的“死亡”蛋白，会把细胞从裡面切碎。它们以层阶的方式作用，一个死亡蛋白活化下一个死亡蛋白，一直这样下去，直到这隻刽子手部队从内部把细胞拆光为止\*\*。

一件很重要的事情是，每一个半胱天冬酶都有其特定的抑制蛋白，那是一个能阻止它作用的“独门解药”。这一整套毒素跟抗毒素系统，加在一起拼凑成许多不同等级的攻击与防御，或许是源自于演化

之初细菌与噬菌体之间的古老战争。

. 这种细菌跟噬菌体之间的战争，或许就是死亡最初的根源。自杀这种事情对细菌整体来说，就算在没有被感染的情况下，也绝对是有利的。这是基于相同的原则。任何有可能危害到整个蓝绿菌藻华族群的实质伤害(比如说强力的紫外线或者是营养不良)，都有可能驱动细胞预设的死亡程式。在这种威胁下，最强的细菌会发展成为坚硬的孢子存活下来，随时准备形成下一次藻华；但！^其他具有相同基因不过比较脆弱的兄弟姐妹们，却会选择启动自杀程式。当然这种动态的过程，要t做是自杀还是谋杀，端视你看事情的角度。从演化长远的角度来看，如果受到损害的细菌能被消灭的话，其结果就是较多完整的细菌基因体可以被保存下来。这是分化最简单的形式，端视基因完全相同的细菌们彼此不同的生活史，然后从生跟死之间做一个选择。

对多细胞生物来说，相同的原则也一样适用，但是威力更强大。多细胞生物体内所有细胞的基因都一样，而它们的命运比起那些松散的藻华来说，又结合得更紧密。就算只形成一团球体，分化也是

不可避免的命运：对于球心跟边缘的细胞而言，不管是营养物、氧气、一氧化碳、光线的可及性都不一样，面对掠食者的威胁也不一样。它们无论如何不可能变得一样，就算它们“想要一样”也办不到。不过最简单的分化很快就会让它们有利可图。比如说，等发育到了某个阶段，某些藻类细胞会产生鞭状的鞭毛，驱动它们四处游走。在一个球状的菌落中，把这种有鞭毛的细胞留在周围比较好，因为所有鞭毛的力量加总在一起可以推动整个菌落移动，时孢子(也是相同基因的细胞处于不同的发育阶段)则被保护在中心。这种非常简单的分工必定为最原始的菌落带来极大的好处，远超过单细胞生物。大族群分工的好处可以用最早的农业社会来比拟，当史上粮食第一次充裕到足以支持整个族群，

如此可以让族群开始分工奉献给较专业的工作，像是战士、农人、铁匠或是执法者。这样无怪乎农业社会很快就会取代小型的狩猎\采集部落，因为他们完全不可能达到相同等级的分工合作。

即使是最简单的菌落都透露分化细胞中最基本的两种形式••有关生殖的(germ-line)跟身体的(soma)。这种分类法，最早是由权威的德国演化学家魏斯曼所提出的，魏斯曼恐怕是十九世纪在达尔文本人之后最有洞见也最具影响力的达尔文主义者了，我们之前在第五章已经介绍过他。魏斯曼认为，只有生殖细胞是不死的，可以把基因从一代传给F1代，而体细胞则是用过即丢，它们的功用只是为了帮助不朽的生殖细胞。这样的想法，被法国的诺贝尔奖得主卡雷尔否定了半世纪之久，不过后来卡雷尔却又否定了自己，为变造自己的研究结果而感到羞愧。到头来魏斯曼是对的。他这种区分，最终解释了所有多细胞生物的死亡之谜。从本质上来讲，分工合作代表了，身体裡面注定只有一

\*严格地来讲，细菌跟植物所使用的酵素叫做“超半胱天冬酶”，它们不算是真正的半胱天冬酶，但是很明显地超半胱天冬酶在演化上应该算是动物细胞半胱天冬酶的前辈，而它们的功用都一样。为了简化，我在这裡把它们都称做半胱天冬酶。关于比较详细的部分请参考我在《自然》期刊上所写的一篇文章〈死亡的起源〉(二〇〇八年五月号)。

\*\*酵素的层阶作用方式，对细胞来说非常重要，因为它可以放大微弱的起始讯号。比如说一开始只有一个酵素被活化，然后它去活化下游十个酵素，每个酵素又各自再去活化十个下游酵素，这样就 有



一百个活化的酵素了。如果这一百个又各自活化十个酵素，那就有一千个酵素被活化，再下去是一万个，依此类推。这只需要六阶就可以活化一百万个刽子手来把细胞撕碎。

部分细胞能成为生殖细胞，其他的细胞则只能扮演支持者的角色。这些细胞让自己变成可取代的，所获得唯一的好处，就是让大家所共有的基因可以由生殖细胞传给下一代。一旦体细胞“接受了”配角 的地位，它们的死亡时间也就变得依照生殖细胞的需求而定。

菌落跟一个真正的多细胞生物之间的差异，从它们献身于分化的程度，最可以看得出来。藻类像 团藻属的绿藻，虽然可以受惠于团体生活，但是也可以选择不参加而过着单细胞的生活。要保有独立

#### 4

生活的可能性，就会降低它们原本能够达到的分化程度。而分化达到像神经细胞这种程度的细胞，则会变成无法独自在野外生存。所以只有CS所有细胞都准备好，为了共同目标而将自己纳入群体裡面，才有可能造就多细胞生物。它们的贡献必须被监督管理，而任何细胞若企图重返独立生活，都会被处以死刑，除此之外恐怕别无他法。想想看癌症细胞所带来的灾难便知，尽管有了数十亿年多细胞生活的经验，直到今日我们才从癌症了解到，如果细胞各自为政的话，那多细胞式的生命终将不可行。可以说，只有死亡才可能造就多细胞生物。同时若是没有死亡，就更不可能有演化；没有分化造成的生存差异，天择一点意义也没有。

而即使对第一个多细胞生物来说，要用死刑来恐吓细胞们不准踰矩，也不需要什么演化上的大跃进。还记得第四章提过的复杂“真核细胞”吗？它是由两种细胞融合而成：一个是宿主细胞，另一个则是后来变成粒线体的细菌，今日是一个小型的发电厂，在细胞裡负责产生能量。自由生活的粒线体祖先，是一群跟蓝绿菌一样的细菌，都有可以从内部撕碎细胞的半胱天冬酶。至于它们从哪裡得到这些酵素，不是这裡的主题（它们很有可能从蓝绿菌那裡获得，或者反过来，当然也可能两者都是从共祖那裡继承下来）。重点是粒线体带给了第一个真核细胞全套功能良好的死亡装备。

至于真核细胞如果没有从细菌那裡继承半胱天冬酶系统，是否还可以演化得如此成功，发展成为完整的多细胞生物，这是一个很有

趣的问题，但是至少半胱天冬酶没有阻碍它们发展。真核细胞曾 独立演化成为真正的多细胞生物至少五次——一次是红藻，一次是绿藻，还有植物、动物跟真菌\*。在组织上，这些形式不同的生命彼此甚少有共通点，但是它们全都用相似度高到吓人的半胱天冬酶系统来管理细胞或惩罚踰矩的细胞。很有趣的是，在绝大多数的例子裡，粒线体都扮演着死亡掮客的角色，它们是细胞的中心，可以整合互相冲突的讯号、消除杂讯，然后在必要的时候启动死亡装备。因此，诚然细胞死亡对于任何形式的多细胞生命来说都是必要的，但是这完全不需要什么演化上的新发明。整套必要的装备一开始，就由粒线体输入第一颗真核细胞体内，而直到今日，情况虽更精巧复杂化，但过程仍大同小异。 •

不过在单个细胞死亡跟整个生物个体死亡之间，有着非常大的不同。虽然细胞死亡在个体的老化跟死亡中间扮演非常重要的角色，但是并没有什么律法规定所有的身体细胞都必须死亡，或者那些用过即丢的细胞不能够被置换。有一些动物，像是淡水中的海葵“水螅”，基本上是不会死亡的——牠的细胞会死去然后被代换，但是动物个体从来就没有老化的迹象。在死去的细胞跟新生的细胞之间，会 if.，到一个长期的平衡。这就像是流动的河流般：没有人可以踏入相同的河中两次，因为水是流动

\*当然还有其他原因，让真核细胞可以走上多细胞生物之路，而细菌最多只达到菌落程度就裹足不前了，其中很重要的一个原因，是真核细胞倾向蒐集累积大量基因。这种发展背后主要的原因，是我之前的著作《力量、性、自杀》裡面探讨的主题。

的，会不停地被置换•，但是河流的轮廓、它的体积、它的形状却不曾改变。除了古希腊哲人外，对任何人来说这应该都是一条不变的河流。生物个体也是一样，细胞替换如斯夫，不舍昼夜，但是对个体整体来说仍是不变的，我还是我，尽管我的细胞不断地改变。

事情应该就是这样。如果细胞的生与死之间的平衡改变了，那个体就会比氾濫或是干涸的河流还要不稳定。如果调整细胞的死亡设定，让细胞比较不容易死，那结果就会产生不断生长的癌细胞。但

是如果让细胞太容易死亡，其后果则是迅速枯萎。“癌症”跟“退化”其实是一体两面：这两者都会侵蚀多细胞生物的生命。但是构造简单的水螅却可以永远维持两者平衡，而人类也可以维持相同的体重与体型长达数十年，在这其间每天可以替换数十亿颗细胞。只有当我们变老的时候才会失去这种平衡，而很神奇的，彼时我们将同时承受一体的两面。癌症跟退化性疾病两者，都是年老时逃不掉的命运。所以个体为什么会变老跟死亡？..、

最普遍的观念，可以追溯回一八八〇年代，由魏斯曼所提出，可惜却是个错的答案，而魏斯曼本人后来也很快地承认。他本来主张死亡跟老化，可以帮助族群剔除破旧不堪的个体，将他们置换为充满生气的新个体，体内带着经由有性繁殖混合而来的全新基因。这个解释认为死亡有高尚的意味，具有某种平衡性，为的是一个更伟大的目的，尽管这目的或许无法跟宗教的伟大情操相比拟。从这个观点来看，个体的死亡对于族群有利，就好像某些细胞的死亡有利于个体一样。但是这个论点本身是个套套逻辑，就像批评魏斯曼的人所指出，老的个体必须先老化之后才会变成“破旧不堪”，所以魏斯曼其实预先假设了他正在解释的事情。所以问题还是没解决，就算死亡真的对族群有利，那到底是

什么原因让个体随年龄变得“破旧不堪”？要如何阻止那些像癌细胞一样的作弊细胞逃过死亡，然后不断地留下只带着自私基因的细胞后代？要如何让整个社会免于癌症？

梅达瓦爵士首先提出了一个达尔文主义式的答案，这是他在一九五三年于英国伦敦大学学院的就职演说中所提出的。梅达瓦的答案是说，所有的生物就算不考虑老化，也有一倘统计上的死亡机率：不管是被公车撞到，被天上掉下来的石头砸到，被老虎吃掉，或者生病死掉。就算你是不老之身，也不太可能永远不死。因此，那些在生命早年专注于利用资源繁殖的个体，统计上来说，比较容易留下较多的后代，而那些生活步调太过缓慢的个体则比较不容易。比如说若有一个生物每五百岁才一次繁殖周期，但是很不幸的在四百五十岁时就死掉，此时后悔也来不及了。愈早开始拼命从事性行为，比起那些懒骨头亲戚们来说，愈容易留下较多的后代，而这些后代们也都会遗传到“性早启”基因。这裡就是问题所在。•

根据梅达瓦的理论，每一个个体都有统计上的可能寿命长度，这随着个体的体型、新陈代谢速率、天敌、自身的物理结构(像是有

没有长翅膀)而有所不同。假设说统计上的寿命平均是一一十岁，那么在这个周期结束以前完成生殖任务的个体，会比没有办法完成任务的个体留下较多的后代。有在盘戴筹码的基因会比那些没有的表现更好。而结果，根据梅达瓦的说法，那些会在我们统计寿命结束后才造成心脏病的基因，就会被累积在基因体裡。以人类为例，如果没有人能活到一百五十岁，那么天择就不可能剔除一个要到一百五十岁才会造成阿兹海默症的基因。以往因为很少人能活超过七十岁，因此在七十岁才引起阿兹海默症的基因就这么地成了漏网之鱼，没有被筛选掉。因此梅达瓦认为，老年会退化的原因，正是那些基因在我们早该死了之后还继续运作的关系——是那些没有数千也

有数百个早该死掉的基因，仍在持续运作，超越r天择的控制。只有人类需要承受提索诺斯的命运，因为只有人类利用人工的方法，排除了许多统计上的死亡原因而延长生命，像是掠食者或是许多致命性的疾病。是我们把那些基因从坟墓中挖出来，因此它们现在换追着我们至死方休。

伟大的美国生物学家威廉斯又更进一步修饰了梅达瓦的概念，不过他给这个概念提了一个可能是科学史上最糟的命名，他称之为：拮抗多效性。对我而言，这名称让我想到某种因为被姚衅而嗜血的海生恐龙。不过威廉斯想说的，是一群具有多重影响的基因，其中有些影响比较好，而有些影响则只有百害而无一利。其中最典型而且无药可救的例子，就是杭丁顿氏舞蹈症。这是一种让心智与肉体都退化的无情疾病，病人多半在刚步入中年时发病，刚开始症状是轻微的痉挛跟行动不良，而渐渐地会一点一点丧失行动、语言以及理性思考的能力。只要一个基因有缺陷，就可以让人变成步履维艰的疯子，而这个基因却往往要在病人生育能力成熟之后，才有较明显的影响。有一些证据似乎显示出，杭丁顿氏舞蹈症患者，比较容易在年轻的时候获得性方面的成功，虽然为何如此原因不明，而且基因的影响尺度其实也极其有限。不过这裡的重点是，一个基因只要能够造成一点点性方面的成功，就会被选择出来，然后被保留在基因体裡，就算它后来会引起可怕的疾病也无妨。

我们并不确定到底有多少基因会引起晚年的疾病，不过这个概念够简单，老妪能解。我们很可以想像，假设有一个基因，会引起铁质堆积，然后对年轻个体有益，因为这样有助于制造血中的血红素，但是最终却具有毁灭性，因为过量的铁质会造成心脏衰竭。大概没有

其他演化概念比这个更与现代医学契合了。用比较通俗的说法来讲，就是每件事都有基因控制，从阿兹海默症到同性恋都是。确实用这种方式来阐述，非常有助于增加报纸的销量，但是这个概念还有更深远的影响。“特定的遗传

变异性注定会造成特定身体状况”这样的概念，正弥漫整个医学研究界。举个最简单而知名的例子来说，有一个基因叫做脂蛋白E (APOE, 它有三种常见的基因型，分别叫做APOE2、APOE3跟APOE4。在西欧大概有百分之一 一十的人带有APOE4这种基因型，这些带有APOE4基因，同时也知道自己有这种基因的人，一定会很希望自己带的是别种基因型••因为APOE4在统计上跟阿兹海默症、心血管疾病以及中风都有高度相关。如果你同时带有一对APOE4基因，那你最好注意自己吃的东西，然后常常往健身房跑一跑，如果你想要抵消掉基因注定的体质的话\*。

到底这个APOE4有什么“好处”，至今仍不清楚，但是既然它分布这么普遍，那代表它很可能在早年有很大的好处，才能补偿后来的缺点。不过这只是数百个基因(甚或数千个)中的一个例子而已。医学研究正在寻找这类遗传变异，然后企图研发能够针对这些基因的新药(通常也是昂贵的药)来平衡这些基因的害处。不过跟杭丁顿氏舞蹈症不同的是，大部分的老化相关疾病，都是由众多遗传与环境因子交互影响。一般来说，要好多基因一起作用才会造成一种病变。以心血管疾病为例，各种不同的基因决定一个人是否有高血压、容易快速形成血管凝块、肥胖、高胆固醇或是个性懒惰等等。如果知道有人基因倾向是高血压，同时生活习惯又伴随着高盐高油脂饮食，还是啤酒跟香菸的爱好者，喜好电视甚于运动，那就根本不需要保险公司来帮他估算风险了。不过一般来说，估算疾病风险常常是吃力不讨好的工作，而我们对于遗传体质的认识也才刚起步而已。往往就算把全部的遗传因子

\*我不知道自己有没有带任何变异型，不过从我的家族病史纪录来看，如果说我带有至少一个基因的话，那并不令人意外。这是为什么我宁可什么都不知道。不过我最好开始上健身房。

加总起来，对老化相关疾病的影响也不到百分之五十。很明显地，高龄是唯一最大的危险因子——只有少数不幸的个体才会在一一十几或三十几岁就得到癌症或是中风等疾病。

简而言之，近代医学对于老化相关疾病的看法，十分契合梅达瓦对于老年表现基因在演化上的看法。会影响我们疾病体质的有数百个基因，所以我们每个人都有自己的疾病光谱和个人限定的基因坟墓；而它们的影响，又受到我们生活型态的不同或是基因的不同而恶化或是改善。但是这种关于老化的看法有两个很大的问题。I .

第一个问题关乎我前面的选词用字。我所正在谈的都是疾病，是老年症候群，而不是导致老化的潜在原因。这些基因都跟特定疾病有关，可是没有一个会导致老化。还是有人可以活到一百一十岁而完全不受任何疾病之苦，但是最后无论如何还是变老然后死去。现代医学有一种倾向，视老化相关疾病为病态的(因此是“可治疗的”)，而视老化为一种“常态”而非一种疾病，因此理所当然是“不可治疗的”。我们不情愿将老化污名成为一种疾病，这种心态是可以理解的，但是这种看法并无助于现实，因为它试图把老化跟老化相关疾病脱钩，而这正是我与梅达瓦看法之间很明显的差异。他所解释的，是基因在这些老化相关疾病中所扮演的角色，而非老化背后的原因。

在一九八八年及其后十年，加州大学尔湾分校的傅利曼与强生发现了第一个可以延长线虫生命的基因突变，这个发现大大震惊了许多人，同时显示出这两种论点差异之大。这个基因的突变可以延长线虫生命达到一倍之多，从一十一一天延长到四十六天，因此被命名为ag1。在随后的几年间，科学家又在线虫体内找到许多类似效果的突变，并且将这些发现拓展到其他生物身上，从酵母菌到果蝇到小鼠都有。一时之间这个领域宛如一九七〇年代量子力学的全盛时期，突然有一堆五花八门的延寿

突变冒出来，集结成册。渐渐地，科学家从这些突变裡面观察出一种模式。所有这些基因所负责转译的，不管是在酵母菌还是果蝇还是小鼠的，都是相同生化反应途径中的蛋白质。换句话说，从真菌到哺乳类动物体内，都使用同一套特别保存下来的机制，去控制生命长短。这个反应途径的突变，不只可以延长寿命，同时还可以延缓甚至避免老化相关疾病。不像可怜的提索诺斯，增加生命长度却没有增加健康长度。

疾病跟寿命之间的关联其实并不令人惊讶，毕竟几乎所有的哺乳类动物都会受到类似的老化相关疾病所苦，像是糖尿病、中风、心脏病、失明、失智等。但是一隻大鼠会在大约三岁的时候得癌症而死掉，人类却要从六十或七十岁开始才会受到类似疾病的折磨。很明显

地所谓遗传性疾病是跟高龄有关，跟活了多久无关。这些延寿突变真正让人繁i的地方，在于这整套系统的弹性。只要在一个基因上面发生一个突变，就足以延长一倍寿命，同时又让高龄疾病“暂停”发作。

这些发现对我们人类的重要性更是不需赘言。它代表r所有老化相关疾病，不管是从癌症到心脏病到阿兹海默症，基本上都可以藉由简单置换掉一条生化反应途径来延缓，甚至避免。这样的结论真的是十分惊人，同时也指出一条明路：如果能使用一种万灵丹，去“治好”老化以及所有老化引起的疾i，应该要比去治好任何一位已经“老了”的人身上所发作的任何一种老化相关疾病，像是阿兹海默症，要来得容易得多。这也是我认为梅达瓦对于老化的解释有错的第一一个原因。我们并没有被自己独特的基因坟场所毁灭，如果我们可以一开始就避免老化的话，那就可以一起绕过这座基因墓園。老化相关疾病所依恃的，是生物年龄，而不是真正过了多久时间。若能治好老化，我们就可以治好高龄疾病——并且是一次全部治好。这些遗传学研究所给我们h的宝贵的一课就是，老化是可以治好的。

找到控制寿命长短的生化反应途径，激起了几个革命性的问题◇它第一个可能代表的含意，就是寿命长短已经直接写在基因裡面，由基因决定：老化跟死亡都已经预设好，据推测应该有益于族群全体，就如同魏斯曼最早提出的论点一般，可惜这种观点是错的。如果仅仅单一个突变就可以让寿命延长一倍，那为什么我们没有看到动物作弊？没有看到很多动物为了自身的利益退出这套系统？这理由应该很简单。如果没有动物作弊，那必定是因为作弊会受到惩罚，而且是严厉到足以抵消长寿好处的惩罚。果如此，那我们或许会说，还是留着老化相关疾病好了。’

这确实是有缺点的，而这缺点跟有性生殖有关。如果我们想要延长寿命同时避免老化相关疾病，或许最好先读一下我们死亡契约底下写的那一行小字。有一件十分启人疑窦的事情就是，所有发生在这些延寿基因上面的突变(这些基因统称为老年基因)，所造成的结果都是延长寿命而非缩短寿命。生命的预设永远是较短的寿命。如果我们考量这些老年基因所控制的生化反应路径，那这种现象就有其意义。它们所控制的其实跟老化一点关系也没有，而是跟性成熟有关。要让动物生长发育到性成熟的阶段，需要耗费可观的资源跟能量，而如果这些东西都暂时不可得，那或许还是先制止生长，静待时机成熟。这

也就是说生物要能监视环境丰饶程度，然后将这些资讯转换成一种生化货币，它会告诉细胞：“这裡有很多食物，现在是准备繁殖的好时机，准备好性生活吧！”

预示环境丰饶的生化讯号就是荷尔蒙胰岛素，以及一大家族的长效性(效果可达数周甚至数月之久)相关荷尔蒙，其中最有名的就是类胰岛素生长因子。它们的名称对我们并不重要，光是在线虫体内就有三十九种跟胰岛素有关的荷尔蒙。这裡的重点是，当环境中食物充足时，胰岛素就会立即开始作用，安排一定程度的发育变化，加速为性做准备。而当食物短缺的时候，这条反应路径就会安静下

来，而性的发育也因此迟缓。不过沉默并不代表没有任何事情发生。此时有另外一套感应器会侦测到讯号消失，而让生命先暂停一下。它的意思就是：等待！等更好的时机，然后再试一次有性生殖。与此同时身体会被保存在原始纯朴状态<sup>r</sup>，多久都没关系。

关于生命必须在性与长寿之间取舍的概念，最早是在一九七〇年代，远早于任何老年基因被发现以前，就由英国的老年学家柯克伍德所提出。因为能量是有限的，而每一件事情都有一定的代价，柯克伍德基于这种经济效益的原则，非常准确地构想出生物会面临这种“抉择”。要维持身体状态，生物就必须从分给“性成熟”上面的能量，分一部分出来，而想要同时两者都维持的生物，会比那些适当分配资源的生物做得差。最极端的例子就是那些一生只繁殖一次，从不照顾自己后代的动物，比如像太平洋鲑鱼。现在科学家比较不倾向用预设好的死亡程式，来解释牠们悲剧性的结束，而认为这是因为牠们一下子全部投资在终生事业，也就是传宗接代上的结果\*。牠们会在几天之内就变得支离破碎，是因为牠们倾注了百分之百的资源在有性生殖上，因而抽走了所有用来保养身体所需的能量。那些会利用不同机会繁殖超过一次的动物，就会分配给性方面少一点资源，花多一点资源来保养身体；而那些会大量投资在养育下一代好几年以上的动物像我们人类，则会再多调整一些这种平衡。不管是哪i子裡，生命都要面临类似的抉择，而对动物来说这多半是由胰岛素荷尔蒙所控制。

老年基因的突变会造成类似无讯息的效果，它会阻断丰饶的讯号，取而代之的则是唤醒维持与保

\*柯克伍德重新蒐集魏斯曼的参考词汇，称自己的理论为“可抛弃的体细胞学说”。柯克伍德跟魏斯曼异口同声地认为，体细胞是供



生殖细胞所驱使，而太平洋鲑鱼正是这样的例子。

养身体的基因。即使食物充足，突变的老年基因也无法反应。但这会产生许多意外的反效果，第一个就是：它们对胰岛素带来的警报召唤会产生抵抗力。这出乎意料的地方在于，在人类身上，对胰岛素产生抗性并不会带来长寿，反而会造成成年型糖尿病。这是因为过食，再加上生理上决定积存任何一丝丝能量，以等待更佳时机，其结果就是导致变胖、糖尿病然后早夭。第一个反效果则是：关于延长生命后随之而来的损失，也就是延缓有性生殖，至今仍是无解。这损失表现在外就是不孕，无怪乎糖尿病会跟不孕症有关连，因为造成糖尿病与不孕症的是同一类荷尔蒙波动的影响。只有当我们大部分时间都处于饥饿状态下，才可能藉阻断胰岛素讯号来延长生命，而潜在的代价则是没有子嗣。

上述这件事其实我们已经知道好几十年了，这也是第三件出人意料的事情。虽然我们未必喜欢，然而从一九一〇年代以来我们就知道，适度的挨饿有助于延长生命，这称做“热量限制”。实验证明，如果喂给大鼠均衡但是热量较正常饲料少了百分之四十的特殊饲料，牠们会活得比吃正常饲料的同胎大鼠要长，长了约一半的寿命，同时在老年的时候，也比较不容易生病。跟前面提到的一样，牠们的老化相关疾病会被无限期延缓，甚或根本就不发病。至于热量限制在人类身上会不会引起一样的效应？科学家并不确定，不过许多迹象都显示这很有可能，只是也许改变幅度没有像大鼠那样明显：生化研究的结果指出，会在大鼠身上发生的改变，多半也会在我们身上发生。然而尽管我们已经知道热量限制的效果好几十年了，却仍不知它的机制为何，为什么它会有效，或它到底会在人身上造成什么效果。

其中一个原因是，要好好做一个关于人类寿命的研究，往往要花个几十年，就算是对最有毅力的科学家来说，恐怕也很难不气馁\*。另外一个原因，则是来自于长久以来大家既有的印象，认为活

得比较久，代表着要过得步调缓慢而且无趣。关于此点，其实并非如此，这至少给了我们一线希望。热量限制会增加身体能量的使用效率，而且不会降低整体能量水准；事实上反而会提高整体能量水准。然而确切的原因，我们所知甚少，因为热量限制背后的生化基础，是一连串极为吓人的回馈、并连反应或是冗余性的生化机制，从一个组织到另一个组织，一种生物到另一种生物之间，都如万花筒般让人眼花撩乱，也无法拆解开来各自分析。老年基因在此的重要性

则是，它们清楚地显示出在这整片复杂如网路的反应中，只需要做一点轻微的更动就可以产生非常不同的结果。无怪乎，这方面的知识对研究人员来说极具挑战性。

关于热量限制，理论上至少有一部分是透过由老年基因所控制的生化反应途径来产生效果。这像是一个调节钮，控制着要长寿或是要性生活。不过热量限制有一个问题，那就是它的转换非常极端，因此要同时保有长寿跟性生活就变得几乎不可能。然而老年基因就不是那么一回事了。有些老年基因的突变确实会抑制性成熟(比如说最早提到的ag<sup>2</sup>J突变，会抑制百分之七十五左右)，然而并非全都是如此。有些老年基因的突变可以以同时延长寿命以及延长健康，而对性功能几乎没有抑制，仅仅只是稍微延迟性成熟而不会完全阻断。其他的老年基因突变则会阻断年轻动物的性发育，但是对于成年动物来说却没有显着的负面影响。关于这些现象背后的细节我们无须费心，这裡的重点是，如果能够

\*还有很多意想不到的阻碍。假设一个人让自己进行严格的热量限制饮食，但是不小心在跌了一小跤之后摔断一条腿。这可能是因为他患了严重的骨质疏松症，那他的医生一定会理所当然地指示他停止节食。

适当微调，那确实有可能让长寿与性两者脱钩，有可能只活化负责长寿的基因，而不会破坏性功能。

. 在过去几年裡，有两个老年基因变得非常引人注目，因为科学家发现它们的产物，很可能在热量限制反应中扮演关键角色，它们分别是SIRT-1跟TOR。从酵母菌到哺乳类动物，几乎所有的动物体内都分布着这两个基因，而两者也都是藉由活化一大堆蛋白质来影响寿命长短。这两个蛋白质都对于营养多寡，与胰岛素家族生长激素的存在与否，非常敏感，两者作用都很快，并且会交互影响\*。科学家认为TOR很可能是藉着刺激细胞生长跟分裂，来控制调节钮性功能的那一端。它作用的方式应该是活化许多蛋白质，而在这一，连串的活化过程中，也同时刺激跟细胞生长有关的蛋白质合成，然后抑制细胞成分的分解与替换。SIRT-1作用的方式恰好相反，它会发动一种“压力反应”来强化细胞。如同其他典型的生物学现象，这两个蛋白质的活性彼此虽有重叠，但是却又不是很准确地互相拮抗。SIRT-1跟TOR的角色有如一个牛枢，负责整合热量限制的众多好处

SIRT-1跟TOR之所以如此引人注目，除了因为它们真的非常重要以外，另一个原因则是我们 已经知道如何利用药物来影响它们了。然而这却带来了一堆争议，结果为各种已经互相矛盾的研究结果火上加油。根据美国麻省理工学院的生物学家葛兰特，以及他以前的博士后研究员辛克莱(现在任 教于哈佛大学)等人的看法，SIRT-1几乎负责了所有哺乳类动物的热量限制效应，同时SIRT-1还可以被红酒裡面的一种叫做白藜芦醇的分子所活化。从一 一〇〇三年开始，他们在科学期刊《自然》以及其他知名期刊上发表了一系列重要论文，指出内藜芦醇可以延长酵母菌、线虫以及果蝇的寿命。而在 一 一〇〇六年由于辛克莱的研究团队在《自然》期刊上面所发表的一篇重量级论文，指出白藜芦醇可以让肥胖小鼠的死亡率降低多达三分之一，因而登上十一月的《纽约时报》首页，引爆群众的兴趣，造

成一阵风潮。如果这个分子可以降低肥胖小鼠的死亡率，身为情况相似的过重哺乳类动物，白藜芦醇 应该也可以在人类身上造成神奇的作用才对。红酒对健康多多益善早已是众所周知的事，这新闻又在 红酒的众多好处上又加了一笔，尽管一杯红酒裡面含有的白藜芦醇不过是给实验小鼠用量的百分之 〇. 三而已。

不过出人意料的是，曾在葛兰特实验室工作过的两位前博士研究生，现在任教于美国西雅图华盛顿大学的甘迺迪与凯柏林，最近却对这个完美的理论提出质疑。因为曾亲身参与过SIRT' 的先驱研究工作，他们一直被当时一些与预测不符的结果所困扰着。

不同于葛兰特主张的SIRT-1，甘迺迪跟凯柏林认为TOR的效果在各物种中都要比SIRT-1更普遍跟一致。因为SIRT-1跟TOR的功能有部分重叠而又不是非常准确地互相拮抗，所以他们或许是对的。比较特别的一点是，阻断TOR的功能的话会同时抑制免疫反应跟发炎反应，而这或许有些益处，因为许多老化相关疾病都跟持续性的发炎反应有关。还有一件意外之事，TOR原本是在使用器官移植免疫抑制药物“雷帕霉素”的时候所发现的，它的本名其实是“雷帕霉素的目标”(target of

\*想要知道分子如何“感觉到”营养的存在与否，这裡的解释是  
••有一个啮吸作用辅酶，使用过后 的分子叫做NAD (译注：使用前叫做NADH)，它的受质是葡萄糖，当细胞裡面缺乏葡萄糖时 NAD就会开始堆积，这时候SIRT-1会跟NAD结合并且被活化，因此察觉到缺乏营

养。TOR 则是对氧化还原反应敏感，也就是说它的活性会随着细胞的氧化态不同而改变，而细胞氧化态一样 受到营养多寡的影响。

rapamycin)。雷帕霉素是目前市面上最成功的免疫抑制药物之一，已经被使用超过十年了。它在免疫抑制药物中算比较特殊的，因为它既不会增加病人发生癌症的机率，也没有造成骨质流失。有少数研究人员已经接受美国癌症学者布拉哥斯克隆尼的强烈建议，开始使用雷帕霉素作为一种抗老化药物了。我们很希望知道接受雷帕霉素治疗的器官移植病人，在老年的时候会不会比较少生病。

然而使用白藜芦醇或是雷帕霉素作为抗老化药物其实还是会有问题的，那就是它们影响的范围实在太太大。这两者都负责整合活化(或抑制)多至好几百种蛋白质与基因。这其中一些改变或许是必须的，但是更大范围的蛋白质系统变动就很可能一点帮助也没有，或者，只有在短期食物缺乏以及动物受到压力刺激的情况下，才需要动到它们，因为毕竟这才是这套系统演化出来的背景。因此，根据前述我们推测活化SIRT-1或是抑制TOR都有可能引起胰岛素抗性、糖尿病、不孕症以及免疫抑制反应。现在要做的是找出更专一的疗法，这样细胞裡面只有很少的得失需要权衡\*。我们知道这是有可能的，因为从那些在野外历经数代天择之后渐渐变得长寿的动物，完全没有显露出上述各种毛病。现在的问题是，到底哪一群被SIRT'以及TOR所影响到的基因才是负责延长生命与减少疾病？又到底细胞裡发生了什么实质改变而冻结了时光之路？我们能否直接针对它们下手？

关于这些问题都还没有确切的答案，而且一如以往，有十个研究员就有十种答案，莫衷一是。有些人认为保护性的“压力反应”非常重要，有人认为增加解毒性酵素的量比较重要，还有人则强调排除代谢废物的系统才是真的重要。这所有的机制在不同情况下都各有其重要性，然而它们的重要性似乎随物种不同而不同。只有一倘变化是在各物种间都相当一致，从真菌到包含人类在内的动物都有，这关乎我们细胞裡的那个发电厂，粒线体。粒线体带有一层保护性的膜，可以避免受到伤害，同时也

避免漏出在呼吸作用的过程中产生的副产物“自由基”。能量限制几乎一定会诱发出较多的粒线体。

这变化不只有跨物种的一致性，它更跟半世纪以来关于自由基与老化的研究结果非常吻合。

关于自由基可能会引起老化这种看法，源于一九五〇年代，由美国的生物学家哈曼所提出。因为哈曼根据自己过去在石油制造业研究自由基化学得到的经验，他认为这些反应活性很高的带氧或是带氮分子片段(活性来自于丢掉或是得到一倘多的电子)，也会攻击细胞裡面的重要分子，像是DNA跟蛋白质之类。哈曼认为自由基最终会因为损害细胞而导致老化。

从哈曼提出这倘原始构想至今，半世纪过去了，很多理论也都跟以前不一样了。现在我们可以确定地说，这理论是错的。不过另一个较精巧的版本则有可能是正确的。

有两件事情是当初哈曼所不知道的，事实上他也不可能知道。第一件就是，自由基分子不只是单纯地反应性高而已，它同时也被细胞利用来优化呼吸作用，或是当作危险信号。它有点像是烟雾启动的火灾警报器一样。自由基分子并不会随机攻击细胞裡的DNA跟蛋白质，它会活化(或抑制)少数几个重要的讯息传递蛋白质(包括TOR在内)，由此来调节数百种蛋白质跟基因的活性。现在我

蠓

们知道自由基分子的讯号，在整个细胞生理裡面占有举足轻重的地位，因此我们才开始了解为何抗氧化剂(可以吸收自由基)的害处不比好处少。虽然还是有很多人相信哈曼最原始的预测，认为抗氧化

\*我们前面提过一种可能的取舍，就是要在癌症与退化性疾病中做一抉择。多带一个SIRT1基因的 小鼠活得比较健康，但是不见得可以活得比较久。牠们往往会死于癌症，这是一个不幸的交易。

剂具有减缓老化以及预防疾病的效果，但是持续不断地临床实验已经证实了它并没有效。原因就在于抗氧化剂会干扰自由基的讯号传递。压抑自由基讯号就像是关掉火灾警报器一样。为了预防这件事发生，身体会将血液裡面的抗氧化剂浓度严格控制在一定的量以内。过量的抗氧化剂若不是被排掉，不然一开始就根本不会被吸收。身体裡面的抗氧化剂浓度会一直维持在固定浓度，以确保警报器随时准备好作用。

第一 一件哈曼当年不知道的事情(因为这要在一 一十五年以后才会被发现)，则是细胞&预设死亡程 式。在绝大多数的细胞中，预设死亡程式是由粒线体所整合，也是它们在一 一十亿年以前，把这整套系 统带进真核细胞裡。对细胞来说，导致它们自我了结的主要讯号之一，就是粒线体漏出的自由基量增 加。接受了这些自由基讯号之后，细胞就会启动自己的死亡装备，默默地把自己从组织中移除，同时 它曾经存在过的痕迹也会被一併销毁。不同于哈曼所预测，细胞死后会留•卜一大堆分子碎片，这套安 静的死亡机器会持续地像无情的前苏联特务KGB 一般，用极高的效率消灭各种证据。因此，当初哈 曼预测中的两个关键假设，一是随着年龄增加，各种受伤的分子会持续堆积到灾难性的地步，以及抗 氧化剂可以减缓这种过程因而延长生命，都完全是错误的。

不过，我们很可以看看另外一个比较精巧的理论版本，大致上来说很有可能是正确的，虽然内 容裡还有很多细节需要好好整理。第一件同时也是最重要的一件事就是，几乎在所有物种身上，寿 命长短都跟自由基漏出速率有关\*。自由基漏出得愈快，动物寿命愈短。简单来说，自由基渗漏的速 率，跟新陈代谢速率，也就是细胞的氧气消耗速率有关。小型动物的新陈代谢速率高，牠们的每个细 胞都竭尽所能地消耗氧气，心跳就算在休息时也可以跳到每分钟一百多下。伴随着这种快速的唿吸速

度，牠们的自由基渗漏速率也很高，而寿命则十分短暂。相反的，大型动物新陈代谢速率较低，有比 较缓慢的心跳速率与自由基渗漏速度，也活得比较久。

有几倘例外的例子更加证明了这个规则的可信度。比如说许多鸟类，活得都比根据牠们的新陈 代谢速率看起来“应该要有”的寿命，久了很多。像一隻鸽子可以活到三十五岁，远远超过一隻大鼠 寿命的十倍左右，但是鸽子跟大鼠的体型大小差不多，新陈代谢速率也很相近。根据西班牙马德里大 学的生理学家巴哈，从一九九〇年代开始所做的一系列突破性的实验结果显示，这种差异绝大部分都 跟自由基的渗漏程度有关。与氧气消耗量对照来看，鸽子的自由基渗漏程度，比相同大小的哺乳类动 物少了约十倍左右。蝙蝠也是类似的情况，也可以活到不成比例地久。蝙蝠跟鸟类很像，牠们的自由 基渗漏程度也相当低。目前我们仍不知道这到底是因为什么原因，在我的前一本书裡我曾主张过，这 是为了飞翔所需能量的关係。不过不管原因

为何，摆在眼前的事实就是，不论动物的新陈代谢速率为何，自由基渗漏程度愈低，寿命愈长。

而跟自由基渗漏程度有关的不只是寿命长短，健康长短也是一样。我们前面已经说过老化性疾病

\*还有其他臆测的“时钟”也会影响，像是染色体端粒的长度（端粒位于染色体两端，细胞每分裂一次它们的长度就会减少一些），不过它却与不同物种之间的寿命长短完全不一致。当然具有一致性并不能证明它就是影响寿命长短的原因，但是至少是个好的开始。缺少一致性多多少少否定了它的可能性。关于端粒是否藉着阻断无限制细胞分裂来预防癌症，目前众说纷纭，但是可以确定的一件事则是，端粒并不决定动物寿命长短。

的发生与绝对时间过了多久无关，而是跟生物年龄有关。像大鼠会得到跟人类一样的疾病，但大鼠会在几年之内发病，人类则要等到好几十年以后才会。有时候，相同的基因突变会在两者身上造成一模一样的退化性疾病，但是大鼠跟人类发病的时间却永远不一样。那些被梅达瓦认为与老化有关的异常基因，同时也是现代医学汲汲于研究的对象，应该是被老化细胞内的某一种状态所启动的才对。英国爱丁堡大学的生物学家莱特与他的团队，曾经指出这所谓的“某种状态”就跟自由基渗漏速率有关。

《》

如果自由基渗漏得快，那么退化性疾病发生得就快；如果渗漏得慢，那发病时间就被延缓，甚至完全不会发病。以鸟类为例，牠们几乎不会得到任何哺乳类动物共通的老化相关疾病（当然，蝙蝠一样也在例外之列）。因此合理的假设应该是，自由基渗漏会慢慢地改变细胞的状态，让它们“变老”，而这样改变后的状态就会让老年表现基因的坏处显现出来。

自由基是如何在老化的过程中改变细胞的状态？我们几乎可以确定应该是启动了某些意外的讯息传导途径。利用自由基讯号可以在年轻的时候优化我们的健康状况，但是却有可能在老一点的时候产生害处（如同威廉斯所主张的拮抗多效性）。随着细胞裡的粒线体群愈用愈旧开始破洞，自由基的漏出量也慢慢增高，改变或许很小，但是最后终于超过了启动火灾警报器的极限，并且会一直持续下去。这时候

会有数百个基因被启动，只为了让细胞保持在正常状态，虽然最后仍是徒劳无功，结果却引起极为轻微而慢性的发炎反应，而这正是许多老年疾病的特徵\*。这个轻微而持续的发炎反应会改变许多其他蛋白质与基因的性质，结果让细胞处在更大的压力下。我认为正是这种“原发炎”的状态，启动了像是APCE4这类老年表现基因的负面作用。

面对这种情况，细胞只有两条路，或者能妥善处理这种慢性的压力状态，不然就是束手无策。

不同种类的细胞处理能力都不一样，这跟它们本来做的“工作”有很大的关系。关于这方面的研究，我看过做得最好的是英国伦敦大学学院的药理学先驱孟卡达。他曾指出神经细胞与它们的辅助细胞——星状细胞，两者会走向完全不同的命运。神经细胞很依赖粒线体，如果它们无法从粒线体获得足够的能量，那细胞裡的死亡装备就会启动，将自己安安静静地消灭殆尽。阿兹海默病人早期症状开始明显的时候，大脑可能都已经萎缩了将近四分之一了。相反的，星状细胞就算没有粒线体也可以活得十分快乐。它们可以改变能量供应来源（称为醣解转换），同时变得对预设死亡程式有抵抗力。这两种极端的细胞命运或可解释，为何退化跟癌症两者会同时发生在老年。如果细胞没有办法转换使用替代能量，那它们就会死亡，结果就是组织跟器官退化并缩小，赋予其他倖存下来的细胞更多的责任与工作。相反的，如果细胞能够转换使用替代能量，就可以逃避死亡。但是因为不断受到发炎反应的刺激，它们会增殖，同时快速累积突变，最后终于挣脱正常细胞周期的伽锁。如此，它们就会变形成为

\*几个新发现的例子可以清楚解释我想说的意思。我所说的发炎，并不是指那种常见切伤后产生的急性发炎。动脉粥样硬化会发生，是因为身体对沉积在动脉斑块上的物质，产生慢性发炎反应，而持续的发炎反应会让情况愈来愈恶化。阿兹海默症，则是因为持续对沉淀在大脑裡的淀粉样蛋白斑产生发炎反应。老年视网膜黄斑部退化症则是因为对视网膜产生发炎反应，导致血管生成最后造成失明。我还可以举很多例子：糖尿病、癌症、关节炎、多发性硬化症等等。慢性轻微发炎是所有这些疾病的源头。抽菸会导致这些疾病，多半是因为抽菸会加速发炎反应。我们已经提过，阻断TOR则可以引起轻微的免疫抑制，而这有助于压下发炎反应。



癌症细胞。这样说起来，我们毫不意外神经细胞几乎不会变成癌症细胞，就算有也十分罕见，而星状细胞则是比较常见的凶手\*。

从这个观点来看，我们或可理解如果能够早开始进行热量限制的话(早于粒线体开始破洞，中年 还算可行)，为何可以保护我们免于老化相关疾病。因为热量限制可以降低粒线体渗漏，强化粒线体的膜免于伤害，增加粒线体的数量，热量限制很像将生命时钟“重设”回年轻状态。在这个过程中，它可以终止好几百个发炎基因，让基因回到它们年轻时代的化学环境中，并且强化细胞抗预设死亡的能力。综合上述这一切，可以同时抑制癌症以及其他退化性疾病，并且减缓老化的过程。其实在这整个过程中很可能还有很多其他因子参与其中(比如直接抑制免疫系统或是抑制TOR的功能)，但是基本上热量限制最大的好处，可以用降低自由基渗漏来一言以蔽之。热量限制让我们的生理趋近于鸟类。

有一个让人非常振奋的证据指出，这整套机制确实如上述预测般地在运作。在一九九八年时，日本岐阜县国际生技研究所的田中雅嗣团队，曾经检查了许多日本人的粒线体DNA，他们想知道某个常见的粒线体DNA变异(至少在日本人裡面算常见，如果不是在全世界都普遍的话，那真要算其他人的不幸)，会如何影响这些人往后的寿命。这个变异只改变了一个DNA字母。变异结果是稍微降低了一点点自由基渗漏，其程度之轻微，以至于平常很难量测出来，不过这影响会持续终生。然而改变虽然轻微，结果却相当惊人。田中的团队分析了数百个鱼贯进入医院的病人身上的粒线体DNA序列，结果发现在五十岁的病人身上，这两群人(所谓“DNA正常”族群与“DNA变异”族群)进医院的比例没什么差别。然而在过了五十岁之后，差距就渐渐拉开了。到了八十岁的时候，不知为

何，带有DNA变异的族群，上医院的比例只有正常族群的一半左右。带有DNA变异的老人不上医院的原因，并非因为他们已经死亡或是有其他问题。田中的团队发现带有DNA变异的老人活到一百岁的机率，比正常族群多了一倍左右。这也就是说，带有DNA变异的族群发生任何老化性疾病的机率，是其他人的一半而已。我再强调一次：一个小小的粒线体变异，就可以降低任何因为老化相关疾病而住院的机率达到一半，并且让我们活到一百岁的机率增加一倍，我还不知道在当代医学上，可有任何其他能够与之比拟的惊人例子。如果我们真的想要认真对付这个高龄化时代，愈来愈严重又昂贵而让人苦恼

的老年健康问题，这才是应该着手的方向，我们应该要大声疾唸这个论点。

我并不想低估未来在科学上会面对的挑战，>也无意贬低那些以减轻某个特定老年病为终身职志 的科学家所做的努力。若是没有他们来揭开这些疾病的遗传与生化机制，若是少了他们这些伟大的贡献，就不会有更全面的观点。但是，当前的医学研究有忽略从演化角度去思考问题的倾向，不论是有 意或是无意的，这都相当危险。如俄国演化学大师杜布赞斯基所言：“若无演化之光来启发，任何生物学现象皆无意义。”果如此，那医学研究又更糟了 ••关于这些疾病的现代医学观点，不论是什么，

\*醱解转换的概念最早可以追溯回一九四〇年代，由德国生物学家瓦堡所提出，最近又被重新检视。最一般的规则是，只有不需要粒线体的细胞会致癌。最着名的凶手就是幹细胞了，干细胞对粒线体需求甚少，同时常常与癌症生成有关。其他的细胞如皮肤细胞、肺细胞、白血球等，对粒线体的依赖都相对较低，也常常与癌症有关。

不谈演化的话，那就一点意义也没有。我们知道一切的价格，却不知道它们的价值。如同我祖父那一代人习惯吃苦耐劳，他们总是用“这些疾病是用来试炼我们”的说法安慰自己，但是当他们渐渐凋零 殆尽，我们的疾病苦难才刚开始，摧残着我们的生命，其无情的程度连圣经启示录裡面的四骑士都相 形见拙。现在是一场对抗癌症或是阿兹海默症的“战斗”，而在这场战斗裡，我们知道，有一天我们 终将败下阵来。

但是死亡跟疾病都非偶然。它们都带有某些意义，而我们应该可以利用这些意义来i自己。死亡是演化出来的，疾病也是演化出来的。它们是因为某些实用的意义而演化出来的。从最广义的观点来看，老化的弹性很大，它是一个为了配合其他参数如性成熟，所设定出的参数，这些参数全都写在 生命之书上。企图篡改它们会受到惩罚，但是这些惩罚差异颇大，并且至少在某些例子裡，惩罚可以 轻微到忽略不计。基本上，对某些特定生化反应途径做些细微的改变，可以让我们活得更久更健康。我还可以说得更武断一点。根据演化理论，我们应该可以只用一个配方良好的万灵丹来根除所有的老年病。抗老化药丸绝非神话。

但我认为“治愈”阿兹海默症则是神话。事实上，医学研究者并不喜欢用“治愈”这个词，他们喜欢说“改善”“减轻”或“延迟”等词。我很怀疑我们能否真的治好那些已经“老了”的病人的阿兹海默症，因为我们完全忽略了演化上所要付出的代价。这就好像只用补土去补一个正在漏水的水坝上面的几个小裂缝，然后希望它还可以在洪流中屹立不摇。其他疾病像是中风、心脏病及各种各样的癌症都是类似的情形。我们现在已经发掘出相当详细的机制了，我们知道每倘蛋白质发生了什么事，也知道每个基因发生了什么事，但是我们却见树不见林。这些疾病都发生在老化的个体身上，是一个

老化环境的产物，如果我们可以 在生命够早的时候介入，我们就以把这个环境重新设定回“年轻”状态，或者“比较年轻”的状态。这当然不会一蹴可几，毕竟其中还有太多牵扯不清的细节未明，还有太多得失要权衡。但是如果我们能分一部分投注在现代医学研究上的心力，去了解老化背后的机制，那我会很惊讶在未来一十年之内，还找不 出一种可以一次治疗所有老化性疾病的灵丹妙药。

或许有些人会担心关于延长生命的道德问题，但我认为这很可能不会造成任何问题。举个例子来说，热量限制所带来的延寿红利，看起来似乎会随着寿命愈长而愈小。虽然大鼠可以延长牠们的寿命，达到近乎原本两倍的地步，恆河猴却无法延长如此之多的寿命。当然猴子的实验目前还没有全部结束，但是目前看起来在延寿方向，牠们的获益将比较有限。然而在健康上的获益则又是另外一回事了。恆河猴体内生化反应的改变指出，即使牠们的寿命未必会大幅延长，但牠们比较不会罹患各种高龄疾病。我的预感是，延长健康要比延长寿命来得容易一些。如果我们能够发明一种抗老化药丸，可以造成类似热量限制的效果，又同时避开其他的缺点，那一定可以大幅提高社会上的健康状况，并且将会见到更多健康的百岁人瑞，就像那些带有变异粒线体的幸运日本老人。但我怀疑我们何以让任何人活到一千岁，或者是活到两百岁。若把这当作一项任务的话，这挑战会困难很多\*。

，事实上我们可能永远也无法永生，而很多人恐怕也未必想要永生。这裡的问题早在第一个菌落形成的时候就隐含在其中，也就是我们生殖细胞与体细胞之间的区别。一旦细胞开始分化，可被抛弃的

\*巴哈曾说过，基于演化可以延长其他生物寿命到一整个级数来看，大幅延长人类的寿命应该也是有可能的，只不过非常困难。

体细胞就供生殖细胞驱使。细胞分工愈细，对整个个体来说就愈有利，因而也对每一个生殖细胞愈有利。在所有细胞中分工最专一的莫过于神经细胞了。而跟其他庸俗的细胞不同之处在于，神经细胞基本上是不可取代的，每一颗细胞都根据不同个体独特的经验，产生约一万个突触连结。这样来看我们的大脑基本上是不可替换的。通常当神经细胞死去的时候，不会有一群干细胞预备好来替换它；而如果有一天我们真能制造出一群神经干细胞，那所要面临的抉择将是：是否要替换掉自己过去的经验。如此一来，永生的代价将会是牺牲人性。

在某一系列最吸引人的电视纪录片中，数学家布洛诺斯基缓缓漫步过奥许维兹集中营的溼地上，那裡曾经倾倒下过四百万人的骨灰，而其中，有许多是他的家人，布洛诺斯基对着镜头，用一种只有他才有的睿智语调说话。他说，科学，并不会让人失去人性，或把人变成一连串的数字。奥许维兹集中营才会。但这不是用毒气，而是自大，是教条，是无知。他说，这会发生的原因，是因为人类渴求上帝的智慧，却没有经过现实的印证。

相较之下，科学是非常人性化的一种知识。布洛诺斯基用很漂亮的方式解释着：“我们永远处于已知的边缘；永远觉得又往期望的方向前进了一些。每一个科学上的判断，其实都立足于错误的边缘，而且都非常个人化。科学是我们能够知晓事物的明证，虽然我们有可能会犯错。”

1段画面，来自于一九七三年所拍摄的科学纪录片《人之跃升》{The Ascent of Man}。几年之后布洛诺斯基就死于心脏病，他的人倒下了，一如科学理论也会倒下般。然而他给我们的启发却长存了下来，而至今我还没有见过比他对科学精神所做的见证要更好的了。基于这份精神，我谨以本书书名向他致微不足道的敬意，因为它一样是走在已知的边缘。书中当然充满了立足于错误边缘的判断，而这本书正是我们能够知晓事物，同时也有可能犯错的明证。

但是谬论与事实的界线在在哪里呢？或许有些科学家并不认同本书裡面的细节，有些科学家则会同

意。争论往往就发生在错误的边缘上，时且任何一方随时都有可能从崖边坠落。但是假使细节部分偏移了或是错了，那是否代表了大部分的故事也是错的？科学知识，特别是提到远古时代的科学知

识，难道仅是相对性的吗？它何以被挑战吗？就像那些习惯安于教条的人一天到晚在挑战科学一样？又或者关于演化论的科学仅仅只是另外一种教条，拒绝去鼓励挑战与质疑？

关于这些问题的答案，我想我们要先知道，证据往往可能同时是不可靠但又具压倒性的。我们永远也不会知道过去所有的细节为何，因为我们的解读永远可能有错，而且总是开放给众人去解读。这就是为何科学总是如此充满争论。但是科学却有独特的力量，能利用实验、观察与现实中的验证来解答问题，然后这数不清的许多小细节慢慢会拼成一个较大的线索，如同站在恰当的距离外，画面上无数细小的像素最终必然会拼凑绘制出一幅图像。就算本书中某些细节后来被人证伪，但是要怀疑所有生命不是透过演化出现，就有如去怀疑所有证据的集合，从分子到人，从细菌到整个行星系统。那也

/

有如去怀疑所有的生物学，以及与生物学相辅相成的物理、化学、地质学与天文学。那如同在怀疑实验与观察的真实性，在怀疑现实世界中的验证，总结来说，这等于在怀疑现实。

我认为本书中所勾勒出的情景是真的。生命一定是经由演化出现，同时是顺着本书描绘的轴线而演化。这并不是一种教条，而是根据实际验证之后再不断修正的证据。至于这情境是否符合对上帝的信仰，我不知道。对某些人来说，内心会觉得与演化论比较契合，对另一些人来说则否。不过不管我们的信仰为何，这多元的领悟方式足以让我们惊讶与颂扬。能在这一颗浮在无垠虚空中的蓝绿色瑰宝上，与众多围绕我们四周的生命共享这一切，实在是最美妙的事情。这裡有错误也有权威，还有最重要的，有着人类对知识的渴望。■