

達爾文的生命之樹

文 • 圖 / 黃俊霖

摘要

達爾文於 1837 年 7 月開始秘密地於一系列的紅色筆記本 (red notebook) 中建構他物種演變 (transmutation of species) 的想法，於紅色筆記本 B (1837 年 7 月~1838 年 2 月) 第 36 頁，他畫出了一棵演化樹，以分枝系統表現出祖先至後裔的演變，可用以解釋物種間的關係。在物種原始第 4 章最後的段落，他生動地描述生命之樹 (Tree of Life)：「綠色冒芽的嫩枝可以表示現生的物種，那些過往的老枝可以表示其源遠流長且不復存在的祖先種。.....從這棵樹開始成長，歷經許多巨幹和大枝條枯萎、斷落，這些枯落的大小不等的枝條，可以代表那些沒有現生後代、只留下化石的全目、全科及全屬物種。.....這巨大的生命之樹已枯落的枝條堆疊於地層，並以生生不息迷人的分枝構成其樹冠。」

但與他同一時期的德國生物學家海克爾 (Ernst Haeckel) 以不同的觀點呈現其演化樹，達爾文與海克爾的樹基本上的不同在於，代表現生物種的分枝構成樹冠，並強調斷枝 (滅絕的物種)，演化發生於**全部**的分枝上，而非只在主幹的頂端。人非演化的中心，而是與其他地球上所有的生命形式一樣，為其中的一小分枝而已。演化樹不是停滯在某一狀態，而是動態的過程，這演化樹隨著時間的推演，不斷地改變其樹冠的樣貌。了解這些差異，有助於我們對達爾文演化論的認知。

達爾文的演化論已提出 150 年，由他的概念啟發，加上演化生物學家不斷運用新的資訊及研究方法，一棵蓬勃的生命之樹正逐步被建構，且方興未艾，當我們愈有能力解讀這樹的細節，將會愈讚嘆生命的複雜及奧妙。

關鍵詞：達爾文、生命之樹、親源系譜、演化樹



1836年10月結束5年小獵犬號的旅程回到倫敦後，達爾文一方面整理在小獵犬號期間的田野筆記本，一方面忙著整理標本，並尋求各方面的專家協助鑑定。達爾文由喙型的不同初步鑑定由加拉巴哥群島所採集的鳥有雀鳥、鷓鴣、斑鶉等不同的種類，但當時頂尖的鳥類學家古德（John Gould）鑑定的結果是全為雀鳥，因為食性的不同使牠們有不同的喙型，後來並確定不同種的雀鳥分布在不同的島；歐文（Richard Owen）鑑定南美洲滅絕巨獸的化石，為南美洲現生種的巨大變異物種。這些結果令達爾文相當的困惑，為什麼在相近的島嶼會有不同種的雀鳥？相同的地理區域滅絕物種與現生物種是否有什麼關聯？是否有可能由早期已成為化石的物種轉變為現在的物種？

1837年7月他開始秘密地於一系列的紅色筆記本（red notebook）中建構他物種演變（transmutation of species）的想法，成為他後來「物種原始」的素材。於紅色筆記本B（1837年7月~1838年2月）第36頁，他畫出了一棵演化樹，其結構如圖1所示，以分枝系統表現出祖先至後裔的演變，可用於解釋物種間的關係，T型分枝表示現生物種，I型分枝表示不再有後裔、滅絕的物種。他在筆記本寫到：

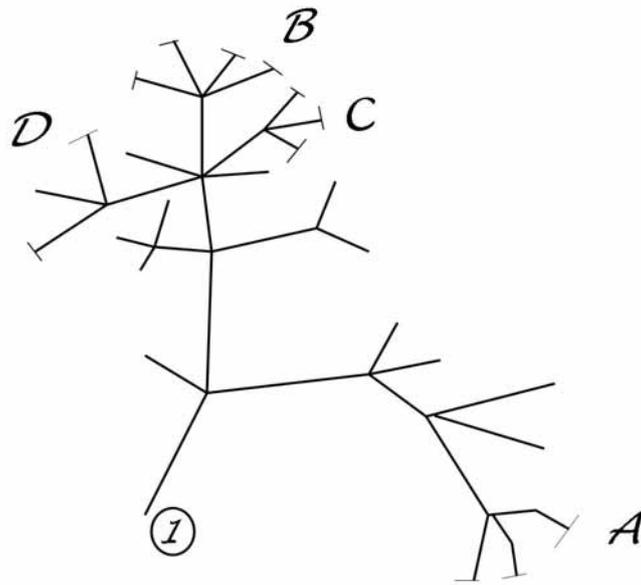


圖 1. 達爾文的演化樹繪圖

「我想這樣的例子呈現於現生物種間的關係，經由世代累積，而其中同一屬的許多物種會走向滅絕。A與B有相當遠的關係，C與B關係最近，B與D關係有一點距離，因此具有相同祖先形式關聯的物種於是形成屬。祖先種①可創造 13 個現生的形式……」

此樹非彼樹

親源系譜 (phylogeny) 是由希臘字根族群 (phyl) 及起源 (geny) 所組成。德國生物學家海克爾 (Ernst Haeckel) 最先使用 phylogeny 這個字，在他 1860 年代開始的一系列著作中，採用相當具象的方式呈現演化樹 (圖 2)，雖然他讀過達爾文的物種原始，並且真誠地寫信給達爾文，表示讚賞他的觀點。但對於演化樹的表現上，基本上他是採用歌德 (Johann Wolfgang von Goethe) 及拉馬克 (Jean-Baptiste de Lamarck) 一系列線性的變化且帶有進步意味的觀點，例如圖 2 是人的系譜 (pedigree of man)，人置於主幹的頂端，再由下而上加入原生生物—無脊椎動物—脊椎動物—哺乳動物的分枝，演化只發生於主幹頂端的物種，下方的短分枝似乎只是其演化歷程的註解 (Dayrat, 2003)。

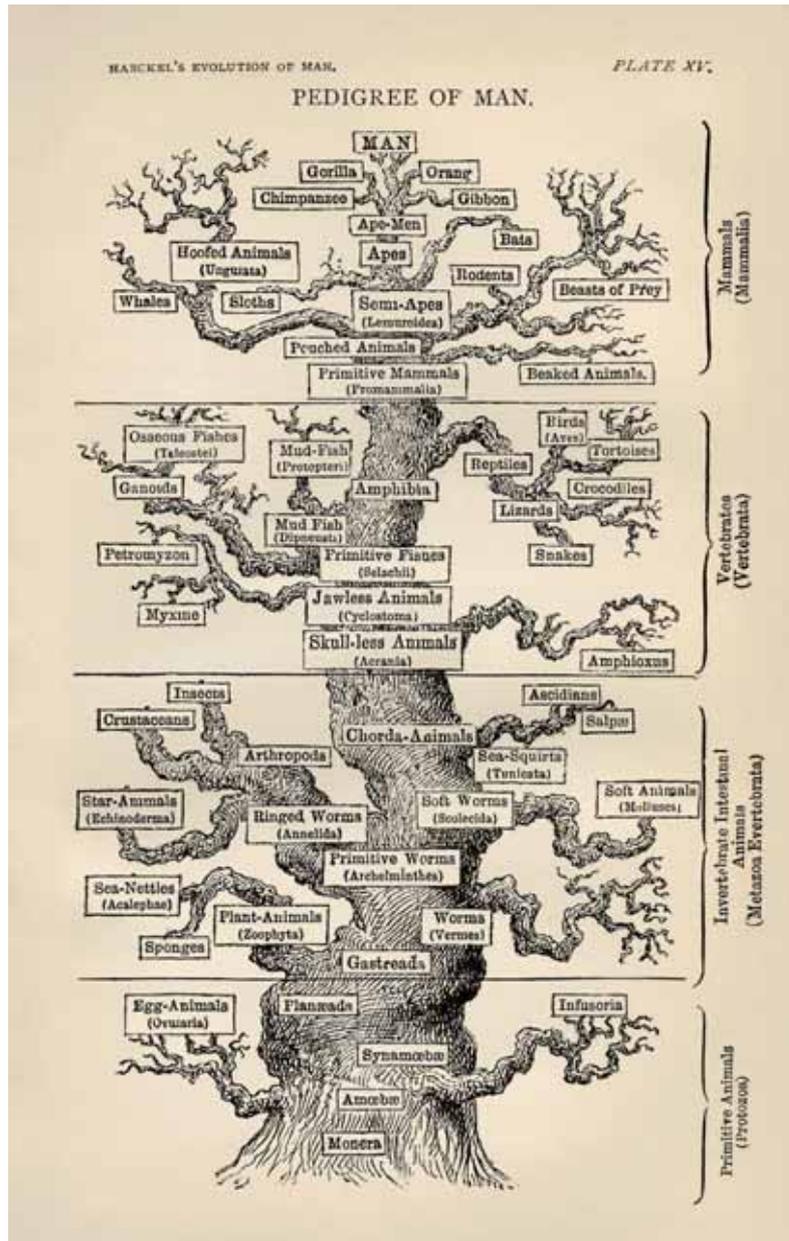


圖 2. 海克爾的人的系譜

達爾文在物種原始第 4 章最後的段落生動地描述生命之樹 (Tree of Life) : 綠色冒芽的嫩枝可以表示現生的物種，那些過往的老枝可以表示其源遠流長且不復存在的祖先種。……從這棵樹開始成長，歷經許多巨幹和大枝條枯萎、斷落，這些枯落的大小不等的枝條，可以代表那些沒有現生後代，只留下化石的全目、全科及全屬物種。……這巨大的生命之樹已枯落的枝條堆疊於地層，並以生生不息迷人的分枝構成其樹冠 (Darwin, 1859)。

與海克爾的樹基本上不同在於，達爾文的生命之樹中，代表現生物種的分枝構成樹冠，並強調斷枝 (滅絕的物種)，演化發生於全部的分枝上，而非只在主幹的頂端。人非演化的中心，而是與其他地球上所有的生命形式一樣，為其中

的一小分枝而已。演化樹不是停滯在某一狀態，而是動態的過程，這演化樹隨著時間的推演，不斷地改變其樹冠的樣貌。了解這些差異，有助於我們對達爾文演化論的認知。

枝節問題

達爾文的生命之樹概念對於祖先—後裔間的關係，可以用枝節的方式呈現，但如何明確定義這些枝節呢？

演化樹 (evolutionary tree) 為親源系譜 (phylogeny) 的具體呈現，基本上是以節 (node) 及分枝 (branch) 來表現一群物種或分子序列演化歷史的數學結構的模式 (圖 3)。端節 (terminal nodes) 或稱為葉 (leaves) 代表我們要研究的物種或分子序列，可以是現生的或已滅絕的物種；中節 (internal nodes) 為分叉點，表示假設的共同祖先；所有物種或分子序列的共同祖先即為其根 (root) (Page & Holmes, 1998)。

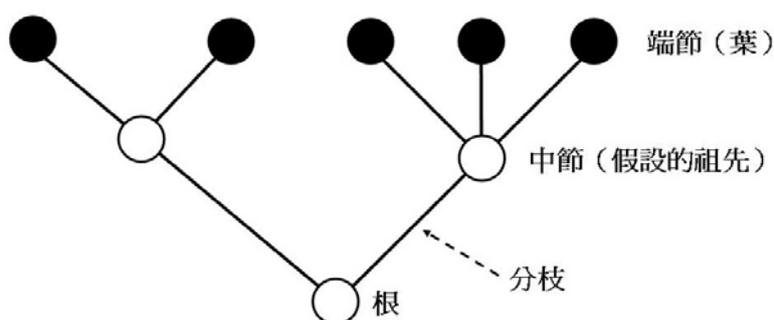


圖 3. 演化樹的結構

在樹型的呈現上，亦有「有根樹」及「無根樹」的差別 (圖 4)。有根樹具有一個節，為其他所有節的共同祖先，所以它界定了時間軸上的演化關係，愈接近的根的節愈古老，可以定義節與節之間祖先—後裔的關係，並可用一連串的括弧：(((人, 黑猩猩), 大猩猩), 紅毛猩猩), 長臂猿), 表示這些物種間的關係。而無根樹不具有根，所以並不呈現祖先—後裔間的演化關係。在無根樹上，選定一個分枝做為根的落點，即可轉變成有根樹，如圖 4 落點在演化關係與其他人猿比較遠的長臂猿的分枝之上。達爾文手繪的演化樹，比較近似於無根樹的形式，而現在常見的演化樹多以有根樹的形式呈現。

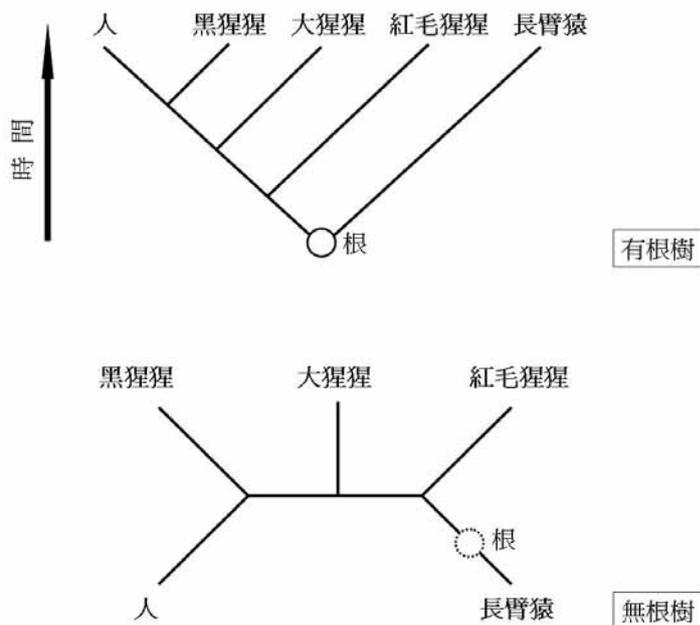


圖 4. 有根樹與無根樹

運用不同的資訊或數學演算法所建構的樹，其枝節所代表的意義亦會有相當大的差異。現在常用的方式有距離矩陣法（Distance matrix）、最大簡約法（Maximum parsimony）、最大似然法（Maximum likelihood）、貝氏推論法（Bayesian inference）。早期生物學家由不同的特徵建構親源系譜的關係，這些特徵包括形態的、生理的及行為的特質，並假設它們是遺傳的結果。當不同物種間擁有共享的特徵，通常可推斷它們具有共同的祖先。但許多特徵為趨同演化（convergent evolution）的結果，例如翅膀於昆蟲、鳥、哺乳動物為分別獨立演化出來，唯有同時考慮其他特徵（例如羽毛、毛、生殖方式……等）方可釐清親源，但只有少數演化的例子有清楚的圖像，趨同演化的結果成為解讀親源系譜的雜訊，迷惑著生物學家（Avice, 2006）。

1950 年代以後，分子的訊息提供生物學家更有力的工具來建構親源系譜樹，並可探討不同演化時間縱深的問題。生物的基因組中，不同 DNA 序列具有不同的累積突變的速度，可以用於涵蓋不同演化層面的問題，並對於具較少形態特徵的生物，例如細菌，可提供足夠的資訊來建構更可信賴的演化樹。現在，愈來愈多的物種被鑑定出來，加上 DNA 序列，以及整個基因組的資訊，這些都有助於我們更加了解生命之樹的樣貌。

達爾文的演化論已提出 150 年，由他的概念啟發，加上演化生物學家不斷運用新的資訊及研究方法，一棵蓬勃的生命之樹正逐步被建構，且方興未艾，當我們愈有能力解讀這樹的細節，將會愈讚嘆生命的複雜及奧妙。

參考文獻

- Avice, J.C. 2006. Evolutionary pathways in nature: a phylogenetic approach. Cambridge University Press, Cambridge.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species. Murray, London.
- Dayrat, B. 2003. The root of phylogeny: How did Haeckel build his tree? *Syst. Biol.* 52: 515-527.
- Page, R.D.M. & Holmes, E.C., 1998. Molecular evolution: a phylogenetic approach. Blackwell Science, London.