

进化论教程

李 难 编著

高等教育出版社

前 言

1982年，我主编的《生物进化论》一书由高等教育出版社出版后，被连续重印6次，总发行量达8万册以上。许多读者来信，说了不少鼓励的话，也有一些批评和建议。我为该书能对我国现阶段的进化论教学产生一点影响而感到高兴，并愿借此机会向亲爱的读者表示真诚的感谢。

最近几年来，我在进化论教学和研究中，有了进一步的体会，也收集了不少有价值的资料，在此基础上又写了《进化论教程》。如果说，《生物进化论》一书比较适合于文科和生物专业以外的理工科学生阅读的话，那么本书也许更适合于生物专业学生使用。当然，文科和其他理工科学生也可作参考。由于各校的课程设置、学时数和师资情况不同，在教学内容上可从实际出发作适当调整。

值得注意的是，现代进化论的研究突飞猛进，作为教材只能选择最基本的内容，大家如有兴趣，望多参阅有关文献。

在本书编写过程中，曾受到陈世骧、吴汝康、周明镇、周本湘、张弥曼、张昉、彭奕欣、范培昌、董元烨、陆健健、王阳初、傅祥镇等老一辈学者或同行们的指教或审阅。书中所需的图片大部分由李瑞端先生描绘，其中的照片主要由杨文龙先生翻拍。

本书的编写还得到我国著名哲学家冯契教授的热情关怀和指导。

此外，潘华勤、李刚、赵景、徐灵芳等青年朋友也为此提供了多方面的帮助。

在本书编写期间，我有幸参加了全国高师生物进化论研究会组织的各项活动，从而获得了更多的机会向专家请教、征求意见，

目 录

引论	1
I 什么是生物进化论	1
II 学习生物进化论的意义	5
III 学习进化论的基本方法	8
第一章 现代进化论的理论来源: 拉马克进化学说、达尔文进化论、孟德尔遗传学	11
I 拉马克及其进化学说	11
一、生平与科学活动	11
二、拉马克的进化学说	13
三、评述	17
II 达尔文及其进化论	18
一、生平与科学活动	18
二、达尔文进化论	26
三、评述	29
III 孟德尔及其遗传学	30
一、生平与科学活动	30
二、孟德尔定律	35
三、评述	37
思考题	37
参考文献	37
第二章 生命及其起源	39
I 生命的本质	39
一、生命定义的概述	39
二、生命的物质基础: 核酸与蛋白质	40
三、生命运动的本质特征: 自我更新与自我复制	43

四、对生命认识的新进展	44
II 生命的起源	46
一、生命起源的概述	46
二、生命起源的基本条件	48
三、生命起源的主要阶段	51
四、生命起源中的关键因素	59
III 生命起源研究中的其他问题	61
一、生命起源是否仍在继续	61
二、生命起源过程中自然选择如何起作用	62
三、外星球是否存在生命	62
思考题	64
参考文献	64
第三章 细胞的起源	65
I 细胞起源的概述	65
II 细胞产生和发展的主要阶段	67
一、原始生命到原始细胞的阶段	67
二、原始细胞到前原核细胞的阶段	69
三、前原核细胞到真核细胞的阶段	69
III 真核细胞起源途径的探讨	70
IV 真核细胞起源的意义	74
思考题	75
参考文献	75
第四章 化石和地质年代	76
I 化石	76
一、化石概述	76
二、化石形成的条件和过程	78
三、化石的分类	80
II 地质年代	86
一、地质年代的划分	86
二、地质年代的测定	88

III 古生物学与生物进化	89
一、各地质年代生物的系统发展	89
二、种和属的进化实例	92
思考题	103
参考文献	103
第五章 多细胞生物的进化	104
I 生物的分界	104
II 多细胞植物的进化	108
一、藻类植物时代	109
二、蕨类植物时代	109
三、裸子植物时代	111
四、被子植物时代	111
III 多细胞动物的进化	112
一、多细胞无脊椎动物时代	112
二、脊椎动物时代	115
IV 多细胞生物进化的总特点	131
一、进步性	131
二、阶段性	131
三、适应性	132
思考题	132
参考文献	133
第六章 行为的进化	134
I 行为进化的基本环节	135
一、先天的行为: 趋性、反射、本能	136
二、后天习得的行为: 学习、推理	137
II 通讯系统的进化	139
一、通讯方式的类型	139
二、通讯信号起源实例	144
三、通讯系统的起源和发展	150
III 争斗行为的进化	153

一、有节制的争斗形式	153
二、最优争斗方法	154
三、争斗中的“有产者”原则	156
IV 利他行为的进化	158
一、利他行为实例	158
二、利他行为的选择效应	161
V 性行为的进化	163
一、性的起源	163
二、动物性行为进化实例	166
三、人类性行为的特点及其进化	169
四、影响性行为进化的因素	174
VI 研究行为进化的方法	175
思考题	178
参考文献	178
第七章 人类的起源和进化	179
I 人类的起源	179
一、人类起源问题的概述	179
二、从猿到人过程中新旧因素的更替	180
三、人类起源的进化系统	188
II 人类的进化	195
一、早期人类进化的主要阶段	195
二、现代人种的产生和分化	207
III 人类的未来	215
一、关于人类优生问题	217
二、关于人类健康问题	218
IV 人类起源动力的探讨	219
一、两种属性和两大方向	219
二、劳动在人类起源中的作用	221
三、人类进化动力的综合性质	222
思考题	223

参考文献	223
第八章 遗传变异	224
I 遗传变异的概念	224
II 遗传变异产生的分子机制	225
一、点突变	227
二、染色体突变	232
三、基因重组	236
III 遗传变异在群体中的保存	238
一、杂种优势	238
二、多样化选择	239
三、频率相依选择	239
IV 关于获得性状的遗传问题	240
一、获得性状遗传的概念	240
二、对获得性状遗传的评述	241
思考题	243
参考文献	243
第九章 自然选择	244
I 自然选择的概念	244
II 自然选择的作用	246
一、基因频率和哈代-温伯格平衡	246
二、适合度和选择系数	248
三、自然选择的实例	252
四、选择作用的增加和减弱	257
III 选择的基本类型	259
一、稳定性选择	259
二、单向性选择	259
二、分裂性选择	260
四、平衡性选择	261
五、性选择	265

IV 影响进化的其它因素	269
一、遗传漂变	270
二、奠基者效应	271
三、迁移或基因流动	272
四、近亲交配	273
五、中性变异	275
思考题	275
参考文献	276
第十章 适应	277
I 适应的概述	277
一、适应的定义	277
二、适应与自然选择的关系	277
II 适应的普遍性和相对性	279
一、适应的普遍性	279
二、适应的相对性	282
III 适应的起源	286
一、适应起源的基本方式	286
二、适应起源原理	289
思考题	292
参考文献	293
第十一章 隔离和物种形成	294
I 隔离和隔离机制	294
一、隔离的概念	294
二、隔离机制	294
三、隔离与物种形成	300
II 物种和物种形成	302
一、物种的概述	302
二、物种形成及其基本条件	310
三、物种形成的方式	311
四、物种形成与生物进化	318

思考题	319
参考文献	319
第十二章 进化的方向和速度	321
I 进化的方向	321
一、形态生理上的进化方向	321
二、营养方式上的进化方向	327
三、进化的不可逆性	329
II 进化的速度	332
一、进化中的加速度现象	332
二、进化的不平衡性	334
思考题	337
参考文献	338
第十三章 进化的分子基础	339
I 历史的回顾	339
II 分子进化的关键要素: 点突变和调节突变	340
III 分子进化研究的若干方法	342
一、氨基酸序列检测法	342
二、分子树的分析法	353
IV 分子进化与中性突变	355
V 分子钟	357
一、分子钟的概念	357
二、分子进化速率	358
三、建立分子钟的有关条件	361
思考题	361
参考文献	362
第十四章 进化的生态条件	363
I 历史的回顾	363
II 生物与环境	364
一、生物与环境相互关系的实例	364

二、生存竞争学说	369
三、生态位	372
四、竞争排斥	373
五、共同进化	377
III 生态系统的演替	382
一、生态系统的概述	382
二、生态演替	383
三、地质演替	385
四、生态系演替与进化	386
IV 地壳移动与生物进化	388
一、大陆漂移说和板块构造理论	388
二、生物地理区系分布	390
三、区系发生中心和地理隔离	399
思考题	401
参考文献	401
第十五章 现代进化学说的主要学派	402
I 现代达尔文主义	402
II 新达尔文主义学派	407
一、约翰森的“纯系说”	407
二、摩尔根的“基因论”	409
III 中性学说	411
IV 新拉马克主义	417
V 直生论	418
VI 骤变论	419
VII 进化论与社会学	421
思考题	422
参考文献	423
中外文名词对照	424
中外文人名对照	437

引 论

在生物学的领域中,再没有比进化的见解更有意义的了。

——Th. 杜布赞斯基

I 什么是生物进化论

生物进化论(The theory of evolution)是关于生物界历史发展一般规律的科学。

进化(evolution)这个概念指的是事物的演化或发展。它的含义极其广泛,包括天体的消长、生物的演变、社会的发展等等。狭义地说,指生物的进化^①。

生物进化是指生物种群多样性和适应性的变化, 或一个群体在长期内遗传组成上的变化。正如斯特宾斯(G. L. Stebbins, 1974)所说:“生物进化乃是生物群体的遗传组成部分的或全部的不可逆的一系列转变, 这种转变基本上是基于生物与其环境相互作用的改变”。生物进化的范围很广, 包括某一物种(如马和象)、某一类群(如鸟类和哺乳类)直至整个生物界的历史发展。

生物是进化的。地球上原来并不存在生命(life)。大约 34 亿年前才出现了生命。原始的生命并不具有细胞结构, 后来才出现了少数单细胞的原始类型。这类生物在适当的条件下不断地分化、发展。一些进化到植物; 另一些进化到动物直至人类。经过人们

^① “进化”一词原系拉丁语, 指“展开”的意思。到 16、17 世纪才用作英语。过去常以“evolution”为广义的进化; 以“transformism”(演变)为生物的进化。但现在一般把“evolution”称为生物进化。

长期不断的努力，发现并作了记录的生物种类现在已有 200 多万种。其中植物约 40 多万种，动物约 150 多万种，微生物约 20 多万种。据格兰特(Grant)的估计，植物界(kingdom plantae)种的具体数量如下：

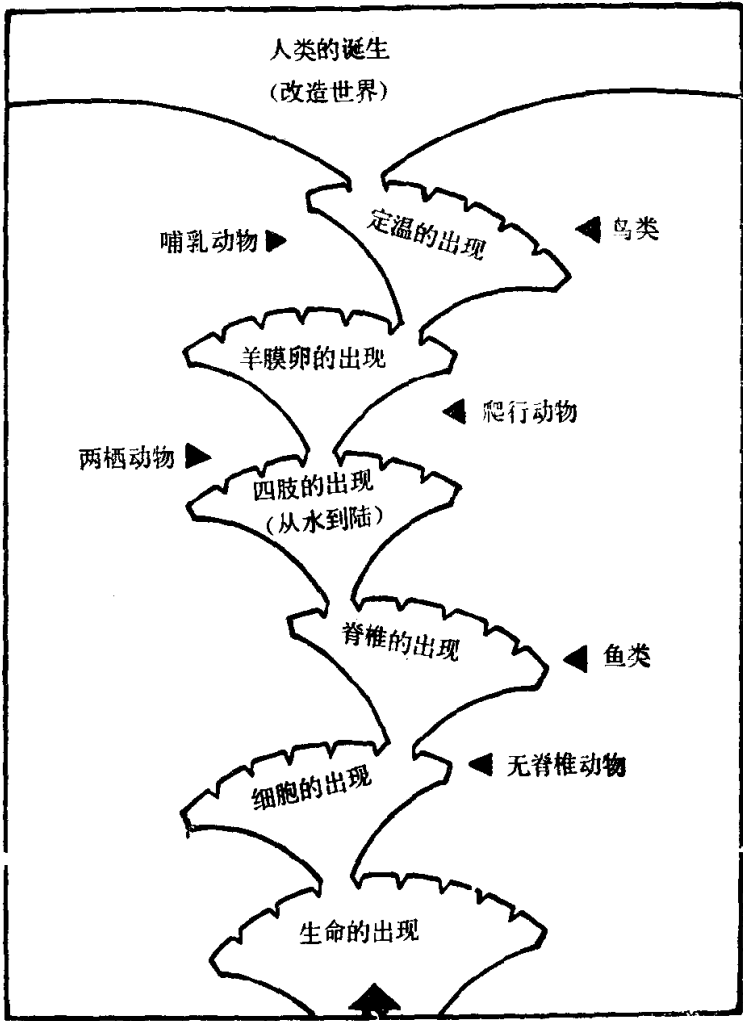
已记载的植物种的估计数(自 Grant)

有花植物	286 000	原生生物	20 000
裸子植物	640	蓝 绿 藻	1 400
羊齿植物	10 000	细 菌	1 630
苔藓植物	23 000	病 毒	200
藻类(绿、红、褐)	675		
真菌和粘菌	40 400		

但是，上述这个数字与实际存在的种类相比，还相差很远。据汉德勒 (P. Handler) 等人的估计现在生存在地球上的生物约有 500 万到 1000 万种。而它们与曾在地球上生存后又绝灭的生物相比，还只是很小的一部分(远不到 1%)。生物的进化不仅表现在生物种类和数量的增加，也表现在生物的构造趋于复杂和不断完善。

任何生物体都与其生活环境相联系。许多绿草丛中的昆虫是绿色的，沙漠中的动物是沙黄色的，北极的动物是白色的，这就是适应(adaptation)；绿色植物的叶能营光合作用，脊椎动物眼的构造使它能很好地了解周围的情况，这就是适应；某些温泉的藻类可忍耐 80°C 的高温，沙漠中的节节木(*Arthrophytum hylaxylon*)根系长达 4—5 米，江南山区岩壁上生长的卷柏在干旱时卷缩成一团，久旱遇雨则叶片张开欣欣向荣，故有“九死还魂草”之称。这些也都是奇妙的适应现象。生物的进化必然与环境相适应，否则就会被淘汰。为什么有的生物能适应环境而生存、发展，有的则不能适应而被自然界所淘汰？这就是生物进化论所要探讨的重要课题。

进化论的提出者是法国博物学家拉马克(J. B. Lamarck),英国博物学家达尔文(C. R. Darwin)为之奠定了科学的基础。现代生物科学的成就,使生物进化理论发展到了新的水平。生物进化论认为,地球上最早的生命物质是由非生命物质转化来的,现代生存的各种生物有着共同的祖先。在进化过程中,生物的种类由少到多;生物的结构和功能由简单到复杂,由低级到高级(图引-1)。



图引-1 动物进化的几次质变和阶段(自吴汝康)

与进化论相对立的观点是物种不变论。在西方,这种观点与“神创论”(creationism)相结合,长期阻碍进化论的发展。他们认为,地球上的各种生物,包括人类在内,都由神所创造,上帝当初创造多少物种(species),地球上现在就有多少物种,既不增加,也不减少。显然,这类观点不是从自然界客观存在的实际出发,而是从某些人的主观想像、从剥削阶级的偏见出发,根据一知半解的知识和自然界的一些表面现象编造出来的唯心主义说教。但是,这种观点也不是短期内可以消除的,达尔文学说,从它一诞生直至近现代一直受到一些人的攻击和非难(图引-2)。1972年,美国加利福尼亚教育部竟明文规定,中学生物学课本除了进化论外,必须还有神创论的内容,而且两者的页数要各占一半。当局认为,神创论是科学,讲授神创论便于与进化论相互补充。同时,在田纳西州,进化论被禁止讲授;在南加罗来纳州,官方教科书上竟然不准提“进化”



图引-2 这是讽刺达尔文的一张漫画(自 R. A. Wallace)

的术语和“达尔文”的名字。可见进化论与神创论的斗争是长期存在的。当然，随着科学和社会的进步，进化论的思想必然不断深入人心。

那么，生物进化论的研究对象是什么呢？大体可归纳下列几个方面：

1、地球上生命自然界产生和发展的历史过程，其中包括生命的起源，物种分化和形成以及人类起源等过程。

2、生物进化的机制和理论，其中包括遗传变异(inheritable variation)、自然选择(natural selection)以及两者之间的相互关系；进化的方向、速度和分子基础等；还有如生命起源(the origins of life)、细胞起源、人类起源与进化以及物种形成中的某些理论问题。

3、生物进化与其外界环境的关系。

4、生物进化论研究的历史，包括主要学派及其论点。

II 学习生物进化论的意义

首先，进化论和遗传学一样，是生物科学的核心理论。通过这门课程的学习，不仅使我们能了解生物进化的一般规律，还可加深对所学的生物学各门其它分支学科的理解。

古代并没有系统的进化理论，这与当时生物知识的贫乏有关。随着动物学、植物学、分类学、解剖学、地质学的进步，为拉马克的进化学说的形成创造了条件。但是，拉马克学说中许多内容仍处于假设的阶段。随着科学的进步，尤其是生物学的进步，进化论得到了新的发展，出现了达尔文的进化学说。在现代，进化论的发展与生物科学的水平关系更为密切，现代达尔文主义正是在群体遗传学所获得的重要成就的基础上建立起来的。进化论产生以后，它

对生物学的发展又有着重要的影响。19 世纪中叶以后,生物学还没有成为一门统一的科学。它的各分支学科本身大都是事实的记载和知识的积累。尽管也有一些科学理论,但都是零星的、不完整的;而各分支学科之间彼此没有联系。当时的生物学在神创论和物种不变论的思想统治下,对于生物学的一些根本问题,作了唯心主义和形而上学的解释。例如,学者们认为,不同的生物之间没有血缘上的连续性;同一纲生物的统一性又是上帝精心创造的结果。达尔文进化论的建立,用历史的观点和方法武装了生物学,使生物学各分支学科(如动物学、植物学、生理学、古生物学、比较解剖学等)成为彼此相互联系、相互印证的统一体系,它们有着共同的理论基础,即生物界发生、发展的规律性。同时,各门学科又有了明确的目标,都从各个不同侧面研究生命运动及其规律性。这样,进化论使生物学走上了健康发展的道路,推进了生物学发生革命性的变革。从此以后,生物学成为一门名副其实的科学了。正如列宁指出:“达尔文推翻了那种把动植物种看做彼此毫无联系的、偶然的、‘神造的’、不变的东西的观点,第一次把生物学放在完全科学的基础上”^①。

现代达尔文主义的创立,使生物进化的科学发展到新的阶段。无疑它对现代生物学的发展具有重要的意义。例如,现代生物学的重要特点是向微观、综合和定量的方向发展。学科之间的渗透空前增加,出现了许多边缘科学。无论分化或综合的程度都是比较高的。在这种情况下,数理化的成分和微观生物学的比例逐渐增加。因此在新的水平上把握达尔文所论述的“自然界里的历史发展”,有利于处理好微观与宏观的关系,有利于全面地、历史地看问题,这对生物学的教学与研究都是十分必要的。

现代关于生命起源、细胞起源、物种形成以及人类起源等问题

^① 《列宁全集》第 1 卷,人民出版社,1975 年版,第 10 页。

的研究,对促进生物学的发展,特别是在进一步认识生命本质及其运动规律方面都有重要的作用。

其次,进化论也是哲理性很强的一门学科,它所包括的进步观念已经远远超出生物学的范围,并成为人类共同的精神财富。控制论的创始人维纳(N. Wiener)说过:“甚至早在19世纪时,达尔文的进步观念所产生的影响就不仅限于生物学领域了……。因此,看到马克思及其同时代的社会学家在进化和进步的问题上接受了达尔文的观点,这就不足为奇了”^①。学习进化论对破除迷信、解放思想,进一步确立科学的自然观也很有帮助。

生物进化论从生物界自身及其与环境的相互关系中揭示了生命自然界辩证发展的过程,在这门学科中,唯物主义和辩证法的思想是相当丰富的。历史上的许多唯物主义哲学家都坚持认为,自然界的发展在于它本身的原因,并不存在任何超自然的力量。1844年费尔巴哈说:“显示于自然之中的神圣实体,并不是什么别的东西,就是自然本身”。“间接地证明除了自然以外,生命不能有别的来源。说到直接的自然科学证明,我们诚然远没有达到目标……”^②。15年后,达尔文发表的《物种起源》有力地证明了生物进化由自然原因所引起,既不需要上帝的创造,也不需要突如其来的特殊力量的干预,根据自然选择的原理就可以说明生物进化的基本过程。这样,达尔文学说系统地揭示了各种生物之间、生物与非生物之间的普遍联系,在一定范围内和一定程度上为物质世界的统一原理提供了证据。

达尔文学说阐明了生物产生、发展的过程,揭示了一种生物向另一种生物转化的客观规律。达尔文不仅提供了与生命自然界有关的辩证法规律的事实,而且还提供了有关辩证法范畴的事实。例

① 维纳:《人有人的用处——控制论和社会》,商务印书馆,1978年版,第27页。

② 费尔巴哈:《宗教的本质》,人民出版社,1953年版,第7页。