

生物进化

张 昀 编著
北京大学出版社



内 容 简 介

“进化论是生物学中最大的统一理论”。生命科学各个层次的研究以及各分支学科体系的建立无不以生物进化的理论为其指导思想,它又同时吸收与综合生物学各学科的研究成果。另一方面,现代的进化论已不仅仅是一种思想理论,对生物进化的研究已成为一个专门的学科领域,即研究生物进化的历史过程、进化的原因、进化机制、进化速率、进化趋向、物种的形成和绝灭、系统发生以及适应的起源等内容的进化生物学 (evolutionary biology)。

本书是为大学生和研究生写的教材。全书共十四章,在几个不同层次上展开:首先,从认识地球生命开始,进而阐述进化概念(第二章和第五章),追溯进化思想和进化学说发展历史(第四章);接着从两个方面阐述进化过程和进化规律,即一方面从时间向度上阐述地球上生物进化的历史过程(第六章),另一方面从生物组织的不同层次(生物分子、种群、种和种上单元)阐述进化规律(第七至第十章及第十二章);同时又从生态系统角度阐述生物与非生物环境的协进化规律(第十一章);最后是人类自身的进化和人类文化系统的进化(第十三、十四章)。本书可作为综合性大学生物学各专业大学生、研究生的教材或教学参考书,也可供其他专业学生及科技工作者学习参考。

序

进化论是生命科学中的最高理论。生命科学各个层次的研究以及各分支学科体系的建立无不以生物进化的理论为其指导思想,而生物进化的理论也随着生命科学各学科的发展而不断地得到补充和深入。

但是 50 年代以来,这一重要的学科却在生物学教学中受到冷遇。大学生物学系取消了进化论课程,结果学生虽学了许多课程,却难以融会贯通,往往出现“见树不见林”之弊。

近些年来,一些大学陆续恢复了进化论的课程。学生欢迎这门课程,很多文科和社会科学的学生也纷纷选读。但是迄今还没有一本合用的教材问世。

张昉教授多年从事生命起源和进化的研究。他所编写的《生物进化》是一本可以满足当前教学需要、有较高水平的教材。它的一个突出优点是跳出了 50 年代“达尔文主义”课程体系的束缚,以全新的体系客观地讲述了生物进化理论研究的历史发展和现状。本书的另一个优点是内容丰富全面,对生命发展和人类起源与发展的重要阶段及过程都做了言简意赅的介绍,并与之结合,讲述了生物进化的理论发展以及有待解决的问题。本书的第三个突出优点是严谨的科学态度,对有关概念和重要术语都给以严格、清楚的界定,对各种理论上的问题都能给以客观的科学分析,从而启发读者的思考。

此外,本书章节排列合理,文字流畅生动,能引起读者学习的兴趣。

总之,本书是一本适用的好教材。

陈 阅 增

北京大学生命科学学院

1996 年 2 月 2 日

目 录

第一章 导言	(1)
1.1 进化论是生物学中最大的统一理论	(1)
1.2 进化论是生物学对自然科学最重要的理论贡献	(2)
1.3 地球生命与地球环境协进化的概念是进化理论的新发展	(3)
第二章 进化(演化)概念与进化生物学	(5)
2.1 时间尺度与历史自然科学	(5)
2.2 进化生物学和进化论	(5)
2.3 广义的进化概念	(6)
2.4 生物进化概念	(9)
第三章 生物进化研究中的方法论问题	(11)
3.1 进化的因果分析	(11)
3.2 进化生物学的比较方法	(12)
1. 原理之一	(12)
2. 原理之二	(13)
3. 原理之三	(13)
3.3 自然历史资料的搜集与分析	(14)
3.4 自然进化过程的考察	(14)
1. 极端特殊环境条件下的快速进化	(14)
2. 适应辐射情况下的快速进化	(15)
3. 环境的急剧变化引起的种群快速进化	(15)
3.5 进化的实验研究	(15)
3.6 关于“现实主义方法”	(16)
第四章 进化思想与进化学说	(18)
4.1 从进化思想到进化学说	(18)
4.2 古代的自然哲学——进化思想的萌芽	(19)
4.3 中世纪西方的宗教哲学——反进化思想	(21)
4.4 近代对立的自然观与进化学说的产生	(22)
1. 自然神学	(22)
2. 近代的进化哲学	(23)
3. 进化论的先驱者与最早的进化学说	(23)
4. 居维叶与圣·喜来尔的论战及目的论的衰落	(25)
5. 从原型概念到分支概念	(26)
6. 灾变说与均变说的对立	(27)
7. 历史循环观点与历史进步观点之对立	(28)
4.5 达尔文和达尔文的进化理论	(29)
1. 达尔文给我们带来了什么?	(29)

2. 达尔文进化理论的形成	(30)
3. 达尔文进化理论的主要内容	(33)
4.6 达尔文以后的进化理论的发展	(36)
4.7 关于进化学说之间的争论和进化学说的分类	(38)
第五章 地球生命与生物圈	(41)
5.1 地球是一个特殊的行星,其特殊性就在于它具有由多样生命组成的生物圈	(41)
5.2 地球生物圈的形成	(44)
1. 行星上建立一个相对稳定的生物圈的条件	(44)
2. 地球生物圈形成和发展过程中起关键性作用的生物	(45)
3. 地球生物圈是何时和怎样形成的	(46)
4. 生物圈物种组成的进化改变	(47)
5.3 为什么在太阳系中唯独地球具有生物圈	(48)
第六章 进化的历程——生命史	(51)
6.1 生命史中的进化事件	(51)
6.2 生命史研究的新进展和新问题	(52)
6.3 生命史的三个阶段	(54)
6.4 生命起源	(56)
1. 关于地球生命由来的四种解释	(57)
2. 关于生命的定义	(58)
3. 生命起源研究的新进展和新假说	(62)
4. 从化学进化到生物学进化	(65)
5. 研究生命起源的途径	(67)
6. 小结	(68)
6.5 光合作用和光合自养生物的起源及有关的地质记录	(70)
6.6 蓝菌的繁荣与衰落	(72)
6.7 细胞进化——从原核细胞到真核细胞	(74)
6.8 元古宙晚期的生物进化事件和全球环境变化	(75)
6.9 多细胞化和后生动、植物的起源	(78)
1. 多细胞化是继真核细胞起源之后的又一重大的进化事件	(78)
2. 多细胞生物的结构形式和组织化等级	(79)
3. 多细胞植物的起源及有关的化石记录	(80)
4. 后生动物的起源和早期动物的适应辐射	(82)
5. 促进生物多细胞化的环境和生物因素	(85)
6.10 性和有性生殖的起源	(87)
1. 性和性现象	(87)
2. 性起源于何时?	(88)
3. 性分化和有性生殖的古生物学证据	(88)
4. 性起源及其促因	(90)
5. 性分化对进化进程的影响	(91)

6. 小结	(92)
6.11 显生宙生物进化事件	(92)
6.12 动物骨骼的起源与进化	(93)
6.13 维管植物的起源与早期进化	(95)
6.14 从进化历程看形态进化趋势:复杂性和多样性的增长	(97)
第七章 小进化	(100)
7.1 概念:什么是小进化	(100)
7.2 小进化的基本单位	(100)
7.3 种群的遗传结构	(101)
7.4 小进化因素:引起种群基因库组成变化的原因	(102)
7.5 适应	(104)
1. 适应是生物特有的	(104)
2. 关于“最适者生存”	(105)
3. 达尔文适应度	(105)
4. 适应的定义	(106)
7.6 自然选择	(108)
1. 在什么情况下发生选择?	(108)
2. 选择作用下的种群基因频率的改变	(108)
3. 正常化选择	(110)
4. 平衡选择	(110)
5. 稳定化选择与歧异化选择——两种相反的选择模式	(112)
6. 定向选择及小进化的适应趋势	(112)
7. 集团选择	(113)
8. 性选择	(113)
7.7 自然选择作用下的适应进化及实证	(114)
1. 自然选择是适应进化的主要原因	(115)
2. 蛾的工业黑化是自然界中自然选择导致适应进化的第一个实证	(116)
3. 加拉巴戈斯群岛的达尔文地雀的喙形进化是自然选择作用的新例证	(117)
7.8 自然选择在小进化中的作用(小结)	(118)
7.9 小进化的随机性与决定性	(120)
7.10 小进化中的内因	(121)
1. 现代遗传学揭示出基因结构的几个重要特征	(121)
2. 具有进化功能的基因	(122)
3. 有进化功能的基因是如何进化出来的——红皇后假说与物种选择假说	(123)
7.11 关于定向变异和获得性遗传	(124)
第八章 种和种形成	(126)
8.1 物种问题	(126)
8.2 生物为什么以物种的形式存在?	(127)
1. 物种的分异是生物对环境异质性的应答	(127)

2. 物种间的不连续抵消了有性生殖带来的遗传不稳定性	(127)
3. 物种是大进化的基本单位	(128)
4. 物种是生态系统中的功能单位	(128)
8.3 物种的概念与定义	(128)
1. 模式概念、唯名论概念和群体概念	(128)
2. 非时向的物种概念	(129)
3. 时向种概念	(131)
4. 关于物种问题的小结	(132)
8.4 种形成	(133)
1. 种形成的含义	(133)
2. 种形成方式	(134)
3. 关于种形成问题的争论	(139)
4. 关于种形成方式的小结	(140)
第九章 分类系统与进化谱系	(142)
9.1 分类学与系统学	(142)
9.2 分类学的两种指导思想和两种原则	(143)
9.3 分支系统分析与进化谱系的推断	(145)
1. 分支系统学要求建立单源群系统	(146)
2. 推断进化谱系的简约性原则	(147)
3. 特征分析	(149)
4. 进化谱系与分类学矛盾的调和: 综合进化分类	(151)
9.4 分子特征与分子进化谱系	(152)
第十章 大进化	(155)
10.1 名词概念	(156)
1. 专用术语	(156)
2. 大进化的其他名词概念	(156)
10.2 大进化型式	(157)
1. 辐射、趋同和平行	(158)
2. 渐变型式与断续平衡型式	(160)
10.3 进化速率	(163)
1. 进化速率的衡量	(163)
2. 形态学进化速率	(163)
3. 分类学进化速率	(164)
4. 进化速率计算中的误差	(169)
10.4 进化趋势	(170)
1. 概念	(170)
2. 表型分异与谱系分异	(171)
3. 从系统树看进化趋势	(172)
4. 造成进化趋势的原因	(173)

10.5 绝灭	(176)
1. 概念	(176)
2. 认识历史	(176)
3. 常规绝灭	(177)
4. 集群绝灭与生命史中的“危机”事件	(178)
10.6 大进化与小进化问题讨论	(188)
1. 小进化模式能解释大进化吗?	(188)
2. 进化与个体发育:关于重演与异时	(189)
3. 是否存在大进化的特殊机制? —— 关于大突变	(191)
4. 自然选择是否在生物的不同层次上起作用?	(192)
5. 协进化	(193)
第十一章 生态系统进化	(195)
11.1 生物之间的两种联系纽带和两类系统	(195)
11.2 生态系统是随时间而进化的信息系统	(195)
11.3 生态系统的组织化水平	(196)
11.4 在生态系统内的物种进化	(197)
1. 物种在生态系统中的地位与作用	(197)
2. 竞争、协进化与共存	(197)
11.5 在短时间尺度上生态系统的变化 —— 演替	(200)
11.6 生态系统进化:在地质时间尺度上的生态系统演变	(200)
11.7 生态系统进化幕	(201)
1. 太古宙早期	(201)
2. 太古宙至早元古代	(203)
3. 中元古代	(203)
4. 晚元古代	(203)
5. 显生宙	(204)
11.8 生态系统进化的趋势	(204)
11.9 人类影响和控制下的生态系统的进化趋势 —— 理智圈的扩展	(204)
第十二章 分子进化和分子系统学	(207)
12.1 概念	(207)
12.2 生物大分子进化的特点	(207)
1. 生物大分子进化速率相对恒定	(207)
2. 生物大分子进化的“保守性”	(208)
12.3 分子进化中性论:论点和论据	(209)
12.4 中性论与自然选择说是对立的吗? —— 关于中性论的问题讨论	(213)
1. 中性论是解释生物大分子进化现象的理论	(214)
2. 分子进化的保守性表明选择仍然起作用	(214)
3. “选择中性的突变”的选择	(214)
4. 选择在生物大分子的适应进化中起作用	(214)

5. 中性论的贡献	(215)
12.5 分子系统学和分子系统树	(215)
1. 原理和概念	(215)
2. 构建分子系统树的方法	(216)
3. 分子系统学研究的重要成果	(219)
12.6 古分子系统学	(222)
1. 古蛋白质分子的研究	(222)
2. 古 DNA 和古分子系统学研究	(222)
3. 古 DNA 和古分子系统学研究的意义和前景	(225)
12.7 分子钟	(226)
第十三章 人类的起源与进化	(228)
13.1 人类具备创造文化的三个基本条件	(228)
13.2 达尔文把人类回归到自然界	(229)
13.3 人的双重属性和人的概念	(229)
1. 人的社会属性和社会人的概念	(229)
2. 人的生物学属性和自然人的概念	(230)
13.4 人类的形态学特征	(231)
1. 人具有脊椎动物的某些原始的形态特征	(231)
2. 人类躯体结构保留着树栖生活方式的适应特征	(231)
3. 体毛的退化和独特的性行为	(232)
4. 镶嵌进化和幼态持续	(233)
13.5 人类的生物学进化	(234)
1. 人类进化过程中躯体的改变	(234)
2. 躯体进化改变带给人类的利与弊	(236)
3. 人类的生物学适应与人类生活方式的改变	(236)
4. 脑量的增长	(237)
13.6 人类是一个多态复合种	(238)
13.7 人科谱系和现代智人种的起源	(239)
1. 人科最早的化石代表	(239)
2. 南方古猿	(239)
3. 能人	(240)
4. 直立人	(240)
5. 智人	(241)
6. 关于现代智人种的起源	(242)
7. 关于人科谱系的问题	(243)
13.8 从猿到人:关于人与猿的本质区别问题	(244)
第十四章 文化进化与人类未来	(246)
14.1 人类的生物学进化与文化进化	(246)
14.2 文化进化对人类生物学进化的影响	(249)

14.3 人类社会现象和社会行为的生物学解释 —— 关于社会
生物学问题的争议(250)

14.4 进化与人类未来(254)

后 记(257)

参考文献(258)

第一章 导 言

凡物无成与毁，复通为一。

——庄子：《齐物篇》

道生一，一生二，二生三，三生万物。

——老子：《道德经》

人类迄今所积累的知识使我们今天对宇宙、自然界和人类自身的认识，在深度与广度上大大超过了我们的古代哲人与先贤们。然而，近代的科学理论往往能在人类文明史早期的哲学思想体系中找到其根源，今日学者们经过长时间曲折、艰难的探索才悟出的深刻道理，却早已闪现于古代先贤的智慧之中了。所以本书以他们包含着思想精华的至理名言作为每一章的卷首。

物质在分解和转化中生成，生成中有毁灭，毁灭中也有生成（“其分也，成也；其成也，毁也”）。因此，物质是不灭的，因为物质毁灭的同时却转化为别的形式生成出来，无所谓生成与毁灭。2000多年前的庄子对宇宙物质的认识与我们今天的科学世界观赖以建立的物质不灭和物质、能量相互转化的物理学定律不是很接近吗？

现代进化概念的核心是“万物同源”及分化、发展的思想。由未分化的混沌状态（“道生一”），通过分异和分化（“一生二，二生三”）而产生出万物。2000多年前的老子哲学中不是包含着演变论观点的萌芽吗？

然而，哲学的思想不能替代科学理论；科学也不能没有思想。现代进化理论既是现代科学，又包含着人类文明的思想精华，它是包含了深刻的哲学思想的综合的科学理论。

1.1 进化论是生物学中最大的统一理论

一个多世纪前，进化论是作为创世说的对立面而出现的。进化论替代创世说是一场思想革命（Mayr, 1977），是人类文明史上的大事，是自然观的大转变。进化论瓦解了传统的思想观念，使人们认识到自然界是产生的、变化的、发展的。现代的进化理论是在达尔文学说的基础上以展起来的。

在达尔文（Charles Darwin）以前，“创世说”占统治地位。那时大多数人相信世界是上帝有目的地设计和创造的，是上帝制定的法则所主宰的，是协调有序的、合理安排的、完善美妙的、永恒不变的。而达尔文给我们描绘了另一个世界：没有预定的目的、没有预先的设计、没有超自然的创造，变化无穷的、充满竞争的，有过去的漫长的演变历史，又有不可预测的未来的世界。

达尔文带给我们的是新思想，新观念。虽然，长期以来对达尔文关于进化的原因和进化的机制的解释有许多争议，实际上对于生物进化的原因、机制、驱动因素、方向以及适应的起源等直到今天仍然没有完全弄清，但这并不影响作为生物学最重要的理论基础的进化论在生物学

乃至整个自然科学中的地位。

长期以来,进化理论不能为物理科学家所接受,一些物理学家,甚至某些现代的生物学家认为进化理论不完全符合物理科学所要求的科学理论的标准,例如生物进化过程不能在实验室里重复并得到验证。是的,作为一个历史过程的生物进化是不能重复的,当然也不能通过重复来验证一个进化理论。这也许是关于进化论的争论经久不衰的原因之一吧。然而,过程的“可重复性”是相对的,我们在第二章还要讨论这个问题。

当学者们对进化原因和进化机制进行较深入的探索时,却常常陷入“非此即彼”的争论之中。例如,进化是随机的还是决定的?如果是后者,那么是内因(生物本身)决定的还是外因(环境)决定的?“中性论”(见第十二章)认为,在分子层次上的生物进化是既无利也无害的(中性)突变的随机固定过程。如果突变是随机的,突变在种群内的固定也是随机的,则整个进化过程是完全随机的。“新灾变说”(见第十章)则更进一步将宏观进化的历史过程描述为随机事件的总和。“自然选择说”(见第七章)解释了生物适应的起源:生物器官结构与功能对生存环境的适应不是偶然的巧合,而是自然选择(“存优汰劣”的非随机过程)的结果。早期的“进化学说”多是决定论的,或是强调生物内因驱动和定向(例如经典的“拉马克学说”),或是强调外部环境对进化的控制和决定作用(例如“布丰学说”)。在强调进化过程中生物内在因素的决定作用时又往往忽略了环境的反馈和作用。反之,在强调外部环境对生物进化的控制作用时又忽略了生物本身的主导作用。克里克(F. H. Crick)的中心法则(the central dogma),即信息的单向转移法则,是决定论的物理学法则,反转录现象以及基因表达中的“感应机制”(即从环境中提取信息的自我调控机制)的发现证明生物过程的基本模式是相互作用,而不是单向的决定。

进化论发展历史大体经历了两个阶段:第一阶段是进化论作为创世说(特创论)的对立面而产生,并最终战胜和替代后者的过程;第二阶段则是进化论本身的深入和发展过程,即从生物组织的各层次逐步揭示进化原因、机制和规律的过程。例如,早期学者们着重生物个体的进化研究,以后扩展到种群和种,以及种上单元;在微观层次上深入到细胞和分子,在宏观领域中扩展到生态系统和生物圈,并追溯到35亿年前的生命史的早期;从生物学的进化概念扩大到物理科学所接受的广义的演化概念,从孤立的个体和物种进化研究发展到对相互作用与复杂联系的协进化研究。因此,现代的进化论已不仅仅是作为创世说对立面的科学世界观,它正在逐步发展成为一种科学理论。正如迈尔(E. Mayr, 1977)所说的,“进化论是生物学最大的统一理论”。进化的理论、思想和观点渗透到生物学的各个领域,它又同时吸收与综合生物学各学科的研究成果。

对生物进化的历史过程,进化的原因、机制、速率、趋向及物种的形成和绝灭、系统发生以及适应的起源等方面的研究已逐渐构成了一个新学科领域,即进化生物学(evolutionary biology),它的基本理论就是进化论。

1.2 进化论是生物学对自然科学最重要的理论贡献

自然科学自身的观念革新推动了自然科学的发展。物理科学在理论和方法上一直是近代自然科学的核心,是各门学科的基础和先导,其理论、观点、概念、认识方法及研究途径都深

深地影响着自然科学各个领域。然而,由物理科学领头的近代自然科学正面临着新问题。传统的认识模式(认识方式)本质上是还原主义的。这种认识模式的指导思想是:复杂性乃是简单性的叠加,复杂过程可视为简单过程的特例。在这个原则指导下,科学研究强调“分解”或“还原”,即将复杂过程逐级分解为相对简单的、小的组成单元或因果链上的片段,然后再把这些单元或片段叠加或连接起来。这种认识模式导致自然科学的频繁分支和各学科之间的“隔离”。自然科学这种分支趋势又造成自然科学研究对象的分割,其中最大的分割就是把自然界分割为有机界(生命的)和无机界(非生命的),同时又将人类社会与自然界人为地分割开来。前一个分割导致早期的博物学(以整个自然界为研究对象的科学)的解体,生物科学与物理科学分家,以及数以百计的分支学科的形成;后一个分割造成社会科学与自然科学分道扬镳。在还原主义的认识模式指导下,研究复杂系统和复杂过程的生物科学逐渐沦为物理学或化学的附属学科。

然而,现代自然科学正经历又一次观念的革新和认识模式的转变。这一次革新的主要推动力仍然来自自然科学本身,尤其是研究复杂过程的生物学。

尽管达尔文以来的生物科学已证明生命是有历史的,即从简单到复杂,从低组织化水平到高组织化水平的进化(演化)历史,而物理科学直到1969年普里高京(I. Prigogine)提出耗散结构理论才真正接受了进化(或演化)的概念。长期以来,物理学家认为宇宙的基本规律是可逆性和决定性,宇宙没有历史,时间没有方向。普里高京终于使物理科学改变了观念,承认自然界的基本过程是不可逆的、随机的,承认时间是有方向的,承认非生命系统也有类似生物进化的从混沌到有序的演化行为。从承认存在到承认演化,这是物理科学在观念上的大变革。如今,演化概念已成为整个自然科学乃至社会科学的基本概念,演化规律已成为自然的与社会的普遍规律。就像普里高京所说的:“无论向哪里看去,我们发现的都是演化”(普里高京、斯唐热,《从混沌到有序》,上海译文出版社,1987年中文版)。许多人认为,是普里高京等当代物理学家推动和完成了从存在到演化的科学观念的大变革。然而,实际上当19世纪热力学第二定律揭示的物理系统随时间的熵增过程是一个从复杂到简单的“反进化”过程时,哲学家斯宾塞(R. Spencer)就已经给进化(演化)一个广泛适用的定义(见第二章)了。严格说来,普里高京等的贡献是在物理科学领域中完成了科学观念的变革,即从机械的、惯性的物理学演变为演化的物理学。用物理学的表述方式重新表述了生物科学先已接受的进化(演化)思想(见普里高京,《从存在到演化》,上海科技出版社,1986年中文版),从而完成了物理科学与生物科学在最基本的理论原则上的统一。

生物科学对整个自然科学最重要的,最值得骄傲的贡献就是进化思想和进化理论。

1.3 地球生命与地球环境协进化的概念是进化理论的新发展

近代地质学的奠基人之一,英国的詹姆士·赫顿(James Hutton, 1726 ~ 1797)在200多年前提出了一个地质学的基本原理(即所谓均变原理):今天地球上一切进行着的地质过程和历史上的相同;制约这些过程的原理和规则,过去与现在一样。例如,在今天和过去的地球上,造山—风化剥蚀—沉积—造山这样的循环过程重复了无数次。他虽然承认地球环境不断变化,但认为这种变化是无方向的,往复循环的,类似物理学的“震荡”一样重复不止的过程,

地球历史是“既无开端,也无终止”,因而地球实际上没有历史,过去等于现在,等于将来。

如果是这样,就出现了一个矛盾:地球生命史是有向的、发展的、不重复的,而地球(环境)的变化是无向的、无开端也无终止的、循环往复的。生命的进化发生在不演化的地球环境中,生命进化成为与地球环境无关的孤立的过程,生物进化过程成为生物单方面地适应无向变化的环境的过程。

然而,现代的地质学家在长期探索地球历史之后得出了新的结论:在大的时、空尺度上,地球表面环境经历了一个有趋向的、不可逆的、不重复的演变过程(Cloud,1972,1976)。

如果进化(演化)是普遍存在的,那么地球本身和地球上的生命都是进化的,都是随时间而发展、变化的。而且生物进化不是一个与地球非生命部分无关的孤立过程,生物进化与地球非生命部分(岩石圈、大气圈、水圈)的演化是相互关联、相互作用、相互制约的“协进化”(coevolution)过程,它们共有一个相互关联的演化历史。

生物圈与地球大气、海洋、岩石地壳协进化的概念是进化理论的新发展。20世纪最伟大的科学成就之一就是地球与地球生命之间的关系以及生物圈的功能的重新认识(参阅第五章)。

“盖雅假说”(Gaia hypothesis)认为,今日地球表面状态乃是靠生物圈维持和调控的(Lovelock & Margulis,1974),生命一旦消失,地球就会回到类似金星、火星等无生命行星一样的表面状态。古生物学和地质学研究证明,地球上生命的历史几乎和地质历史一样长久(Awramik等,1983;Schopf,1993;Schidlowski & Aharon,1992),即生物圈与地球岩石圈、大气圈及水圈都经历了大约38亿年之久的漫长的协进化历史(张昉,1989,1992,1993)。今日地球上的生命与物理环境之间的协调关系乃是这一漫长的协进化历史的结果。在这个历史过程中,生物不断地改变(改造)地球环境,同时生物自身在进化中不断地创造出新的环境条件,新环境条件又作用于生物,并促其发生新的进化改变,其结果是地球表面始终保持着适合于大多数生物生存的环境条件。

20世纪末和未来进化理论发展的新特点之一就是有关地球生命与物理环境协进化理论的不完善。(盖雅假说不过是协进化理论的一个雏形。)

生物科学在未来自然科学中的地位将日益重要,在科学知识的组成中所占的比重也将越来越大。然而,在我国当前的教育系统中生物科学被忽视的现状是和上述的趋势不相称的。许多中学和大学没有进化论课程,许多学生缺乏生物进化的基本知识。着眼于未来,我们应当加强和普及生物科学,特别是进化理论的教育。

本书是为大学生和研究生写的教材。全书共十四章,在几个不同层次上展开:首先从认识地球生命开始,进而阐述进化概念(第二章和第五章),追溯进化思想和进化学说发展历史,从而表明进化思想源于人类最古老的文明,并且和东、西方早期的哲学思想有渊源(第四章);接着从两个方面阐述进化过程和进化规律,即一方面从时间向度上阐述地球上生物进化历程,即一个依据化石和地质资料推断的自然历史(第六章),另一方面从生物组织的不同层次(生物分子、种群、种和种上单元)阐述进化规律(第七至第十章及第十二章);同时又从生态系统角度阐述生物与非生物环境的协进化规律(第十一章);最后以人类自身的进化和人类文化系统的进化为结束(第十三、十四章)。

第二章 进化(演化)概念与进化生物学

夫物，量无穷，时无止，分无常，终始无故。

——庄子：《秋水》

物质世界在空间上是无限的，时间是无止境的，变化分异是不定的，是永不重复的。

2.1 时间尺度与历史自然科学

在所有的科学领域中，研究任何过程都要涉及时间。但不同学科所涉及的时间长短和对时间概念的认识是很不同的，据此我们可以区分出两类科学。大多数自然科学学科和社会科学学科所涉及的时间尺度较短，从秒以下单位到年单位，甚至在某些情况下可以用“现代”、“瞬时”等这样的术语表达短暂时间，例如物理学、化学、生理学、生态学、经济学等。在这些领域中，时间是标量，因而所研究的过程可认为是无向的、可逆的、可重复发生的。但是，另外一些自然科学和社会科学学科是研究较长的或很长的时间内的过程，例如研究生命起源和进化、地史、天体演化、社会发展史等。在这些领域中，时间被看作是矢量，在时间这个矢量上顺序发生的事件或过程是有向的、不可逆的、不重复的。上述两类科学中所涉及的时间不仅尺度不同，而且性质也殊异。我们称后一类科学为历史科学(广义的)，前一类则为非历史科学(或如一般所称谓的“实验科学”)。研究自然历史的学科，例如研究生物进化的进化生物学、研究地球岩石圈形成和演变过程的历史地质学、研究宇宙起源和星系演变的天体演化科学等，都属于历史自然科学。实际上，许多历史自然科学也同时研究现代的正在进行的过程，例如进化生物学也研究活生物的进化，地质学也研究现代进行着的沉积、风化和构造活动。而非历史自然科学在时间上延伸就是历史自然科学，例如天体演化科学是天文学在时间上的延伸，古生态学是生态学在时间上的延伸。

其实，历史自然科学与非历史自然科学之间并无严格的界限，所谓的過程的可重复性也是相对的。从有向的时间概念来考虑(把时间看作矢量)，任何过程(即使是短时间发生的过程)都是不可重复发生的。在同一实验室由同一个人所做的同一类实验，各次的结果并非绝对相同。昨天的实验已成为历史。

2.2 进化生物学和进化论

生物学家迈尔将科学按其回答问题的性质而分为两大类。

第一类科学回答“什么”和“怎样”。例如，“什么是机器？它们怎样工作？”(机械学回答此

问题);“什么是胶体?胶体怎样形成的?其性质如何?”(胶体化学回答此问题);“什么是数?数量关系怎样表示?怎样运算?”(数学回答此问题);“什么是生物?生物怎样代谢、生长、繁殖?”(普通生物学回答此问题);“什么是化石?它们的形态构造怎样?如何分布的?”(这是古生物学回答的问题)。大多数自然科学学科属于此类。

第二类科学回答“为什么”,追究事物或过程的因果关系。进化生物学是研究生物进化的科学,研究进化过程、原因、机制、速率和方向;其基础理论就是进化论,它回答的问题正是“为什么”一类的问题。例如,为什么生物界如此多种多样?为什么这种生物和那种生物相似或相异?为什么这种生物的形态结构是这样的而不是那样的?为什么生物都适应于它们生存的环境?这一类问题都是追根究底的、最发人深思的问题,但一般的人却往往不会这样提出问题,科学家与一般人提问的方式也不同。举一个例子。18世纪英国神学家威廉·柏利(William Paley)曾这样描写一个神学家如何就一个普通现象提出和回答问题:假如我们在穿过一片荒地时被一块石头绊倒了,有人可能会认为这石头本来就在那里;但是如果被绊倒后发现地上有一只钟表,那么我们会问:这钟表为什么在这儿?我不会认为它也像石头一样原先就存在,一定有一位钟表制造者。钟表的精巧结构体现了为实现一定目的的设计,它是一种造物,是人的造物。生物的无比精巧的结构也体现了实现某种目的(功能)的设计,因而似乎也是一种造物。柏利认为任何生物都比钟表复杂得多;所以必定存在“生物制造者”,那就是神。在探索生物现象的因果关系时,神学家把终极原因归诸神,而科学家则要追究自然历史过程。进化理论是高度综合的、哲理性很强的学问,能够提出进化问题的人必定具有善于思考的头脑。非历史自然科学只在物质结构的不同层次上追究因果关系,例如宏观的现象可以从微观的现象中找到“原因”。但是非历史自然科学并不追究事物的“来龙去脉”,因而不追溯历史过程,只对存在现象作出解释,在不同层次的现象的相互关联中探索因果关系。作为历史自然科学的进化生物学将自然界看作是产生的、发展的、变化的,因此它不仅要从生物组织的不同层次揭示进化的原因,也要从时间上追溯进化过程,要追究自然之物何以出(起源、产生),何以在(存在、生存、适应、延续),何以去(发展变化的方向或趋势)。

进化论是生物学中最大的统一理论,生物界的复杂现象:形态的、生理的、行为的适应,物种形成和绝灭,种内和种间关系等等现象都只能在进化理论的基础上得到统一的解释。生物学各学科无不贯穿着进化论的原则思想。正如杜布占斯基(Th. Dobzhansky)所说的,“没有进化论的指导,生物学就不成其为科学”(Dobzhansky, et al., 1977)。

2.3 广义的进化概念

“时间是否有向”,这个问题常常和“空间是否有限”一起构成哲学中长久争论的问题。我们不能离题太远来讨论这个难以解答的问题。近代物理学似乎开始倾向于接受有向的时间概念。在牛顿力学中时间是一个标量,只起一个参数作用,“过去与未来等价, t 与 $-t$ 相同”(普里高京,1986)。但是,根据爱因斯坦相对论原理可以得出一个有向的时间概念:时间是有始有终的。近代天体物理学为我们描绘了宇宙的起始、时间的开端以及天体演化过程。热力学第二定律告诉我们,在一封闭(孤立)系统内的熵增过程(造成热能在物体间均匀分布)至少在地球、太阳系和我们所知的宇宙部分是不可逆的。然而,近代自然科学的大多数定律、法则都是

建立在所研究的过程(现象)的可重复、可再现、可逆的基础上的,甚至在生物学的大多数领域中,时间的方向性也被忽略了。只有进化生物学是例外,当把生命现象放在长的、有向的时间上考察时,不可逆性是如此清楚:已消失的生命形式不再出现,现在地球上的复杂的生物不会回到太古宙的原始状态了。

生物随时间变化的不可逆过程导致生物结构和系统的复杂化,即使是短时间的生物学过程也显示出不可逆性,例如胚胎发育。然而,经典物理学所描述的随时间而发展的物理过程都是趋于最简单的状态,即平衡态。生物过程与物理过程被认为是截然相反的。生物学的进化观点与经典物理学的反进化观点之间不能调和。现代物理学和化学的理论发展趋势显示出物理科学逐渐接受进化(演化)的观点。不可逆热力学研究,特别是非线性的远离平衡态的物理学和化学过程的研究,揭示出非生命系统在一定条件下会发生类似生物学过程的不可逆的、结构复杂化的现象。当代物理学家认识到需要修改时间观,开始承认时间是有向的。在有向的时间坐标上,一切物质运动过程都是不可逆过程、一个进化(演化)过程。长时间的过程(例如天体物理学家为我们描绘的宇宙及太阳系的起源和演化)是如此,短时间的过程(例如物理、化学实验)也是如此。过程或现象的可重复性(repeatability)是相对的,要想一丝不差地重复某一过程几乎是不可能的,任何两次实验的结果不可能完全一样。进化(演化)的思想和概念被逐步引进物理科学中。我们不能再说只有生物界才有进化的历史,应当说整个物质世界都有其演化历史。

evolution 这个词来自拉丁字 *evolvere* 和 *evolvis*, 意为展开,即把卷紧的东西(布、书卷)松开,如今在生物学中被译为进化,在其他场合常被译作演化。进化或演化的概念也经历了演变,在不同时期和不同场合有不同含义。1744 年胚胎学家哈勒(A. Haller)最早使用 *evolution* 这个词来表达他的关于胚胎发育的先成论的观点,这是和进化论者的观点对立的。所以进化论者都避而不用这个词。到了达尔文时代,*evolution* 一词已被赋予“进步”的含义,即指事物由低级的、简单的形式向高级的、复杂形式转变的过程。但是,达尔文接受莱伊尔(C. Lyell)的观点,认为生物进化不一定是“进步”。他用“有变化的传衍”(descent with modification)来表示生物随时间既变化又连续(传衍)的过程,也就是我们今天所理解的进化。

给 *evolution* 下了现代流行的定义的是英国哲学家斯宾塞,他在 1862 年出版的《第一原理》一书中写道:“进化乃是物质的整合和与之相伴随的运动的耗散,在此过程中物质由不定的、支离破碎的同质状态转变为确定的有条理的异质状态”(“Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent, homogeneity to a definite, coherent heterogeneity”). 斯宾塞认为进化是一切物质的发展规律,斯宾塞的进化定义是指物质从无序到有序、从同质到异质、从简单到复杂的有向的变化过程,因而可以为生物学家和其他领域的科学家所接受。按照这个定义,进化并非生物所特有。当代物理学和化学的研究已证明:从原始简单的结构到复杂的结构的进化改变是“非线性多向度的动态系统”的共同特征。事实上,斯宾塞的进化定义也包含着当代的“耗散结构”理论和物质“自我组织”学说的基本思想。

斯宾塞定义的进化(*evolution*)概念既可包含生物的进化,也可包含非生物的演化;既可指自然界的进化,也可代表社会结构和文化系统的发展和变迁(文化进化)。这就是广义的进化概念(在这种情况下,*evolution* 常被译做演化)。

然而,按斯宾塞的定义,只有沿着复杂化、异质化、有序化的方向改变的过程才能叫做进化;