

生物进化研究的回顾与展望*

郝家胜

中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

提要 生物进化是自然科学的永恒之谜。随着历史的发展和科学的进步,生物进化思想从早期的萌芽,到自然选择学说、新达尔文主义,从现代综合理论,到分子进化的中性学说,再到新灾变论和点断平衡论等。当前,由于生物学各分支学科的飞速发展,它们就各自的研究对象在宏观和微观上不断地拓展和深入,并在不同的层次上形成了广泛的交叉、渗透和融合,现代的进化生物学研究从宏观的表型到微观的分子,从群体遗传改变的微进化到成种事件以及地史上生物类群谱系演化的宏进化,从直接的化石证据到基于形态性状、分子证据和环境变迁的综合推理,从基于遗传基础的比较基因组学到演化机理的进化发育生物学等。可以预见,在新的世纪里,在哲学和具体方法论(如系统论、控制论和信息论)的指导下,在生命科学、其他自然科学乃至社会科学工作者的通力合作下,综合遗传、发育和进化等研究领域的各种理论成果,生物进化理论即将出现也一定会出现的一个新的大综合和新的新大统一。

关键词 生物进化 生物进化论 大综合和大统一

“进化论是生命科学最大的和最统一的理论”(Mayr, 1977)“在自然中,再也没有什么比生命和生命演化更有意义和更令人感兴趣的了,撇开了进化,一切都无从谈起”(Dobzhansky *et al.*, 1977)被誉为十九世纪自然科学的“三大发现”之一的达尔文进化论的创立,使得人们对纷繁复杂的生物界的发生和发展有了一个系统的科学认识。今天,当我们追溯进化学说发展的长达近二个世纪的历史进程,在感叹达尔文主义这一革命思潮带给我们的冲击和启迪的同时,我们更多感受到的是这一领域中出现的新思潮、新观点以及它们所展示的新视角和引发的新思考

1 进化理论的历史回顾

1.1 拉马克的用进废退学说

法国学者拉马克(Lamarck)于1809年发表了《动物哲学》一书,详细阐述了他的生物进化思想。他认为,自然界的各种生物都具有变异的特性,主张生物由进化而来,生物的进化是一个连续而缓慢的过

程。其观点大体包括三部分:(1)环境对生物具有影响作用,环境的改变能引起生物的变异,环境的多样性是生物多样性的主要原因。(2)用进废退和获得性遗传。即经常使用的器官会变得越来越发达,不经常使用的器官就会退化或消失。这种性状的变化是可以遗传的,这种可遗传的变异积累到一定程度就会引起生物性状较大的改变。(3)生物按等级向上发展。即进化有一定的方向,由简单到复杂,由低等到高等逐渐发展。这一学说的提出,使得进化思想得以系统化,唤起了人们对生物界乃至整个自然的重新认识。但是由于当时科学发展的局限性,使得其学说中的许多内容仅限于假说和推理,同时他的学说错误地估计了动物的意志和欲望在进化中的作用。

1.2 达尔文的自然选择学说

19世纪中期,英国博物学家达尔文(Darwin)发表了科学巨著《物种起源》一书,提出以自然选择为基础的进化学说。它的发表宣布了科学的生物进化理论的形成,成为现代生物进化研究的主要理论源泉。该学说指出生物进化的主导力量是自然选择,生物进化是遗传、变异和选择三者综合作用的结果。其

* 国家自然科学基金(No. 49725204),中国科学院南京地质古生物研究所博士后流动站基金和现代古生物学与地层学国家重点实验室开放课题基金(No. 013115)资助

收稿日期 2002-04-15

改回日期 2002-11-20

主要观点为: (1)生物是进化的,各种生物都有一个共同的祖先 (2)生物进化是一个连续的过程,即种系发生是一个线性的渐变过程 (3)生物进化的动力源于“自然选择”,即适者生存,不适者被淘汰。在生存竞争中,具有有利变异的个体能有机会保存自己和繁殖后代,具有不利变异的个体在生存竞争中就会被淘汰。达尔文对生物进化作出了很具说服力的科学论证。但由于当时科学发展水平的局限,其学说也有某些错误观点或缺陷:如过分强调生存斗争,并认为它是繁殖过剩引起的;其强调的许多表型变异是不能遗传的;其探讨的生物进化仅限于个体水平等。值得一提的是,与达尔文几乎同时提出类似的观点的还有著名的地质学家赖尔(Lyell)和自然科学家华莱士(Wallace)。

1.3 新达尔文主义

该学说的主要代表人物是19世纪末的遗传学家孟德尔(Mendel)、魏斯曼(Weismann)、德弗里斯(De Vries)和20世纪初约翰逊(Johnson)和摩尔根(Morgan)等人。其主要工作是通过遗传物质的基本单位——基因的研究,揭示遗传变异的机制,用种质、突变、基因的不同组合和自然选择的长期作用来解释生物进化现象,从而弥补了达尔文主义的主要缺陷,并由此将生物进化研究带入了现代科学的行列。然而,该学说的研究也还限于生物个体水平,对环境选择在进化中的作用也不够重视。

1.4 现代综合论

该学说又称为现代达尔文主义,是以美籍苏联学者杜布赞斯基(Dobzhansky)的《遗传学和物种起源》一书的出版为标志的(Dobzhansky, 1937)。它承袭了达尔文的选择论,并将其与新达尔文主义的“基因论”加以结合,以自然选择学说、群体遗传学以及生物学的其它学科的新成就来论证生物的进化和发展。该学说认为居群(种群)是生物进化的基本单位,进化机制的研究属群体遗传学的范畴;基因突变和染色体畸变是生物进化的原始材料;在物种形成和生物进化过程中,突变、选择和隔离是三个最基本的环节。该学说科学地总结了自然选择学说和基因说多方面的成就,并且引入了群体遗传学的原理,弥补了基因论的不足。同时由该理论的进一步发展而形成的在分子水平上的新综合论,对生物进化的选择机制作了进一步的研究,巩固和发展了“自然选择在生物进化中仍处主导地位”的论点,使得达尔文主义在新时代又焕发出勃勃生机。然而,现代达尔文主义的研究还基本上限于种内进化等微进化领域;此外,

它对于生物一些复杂结构的起源等问题也不能作出有说服力的解释。现代综合论的代表人物还有赫胥黎(Huxley)、迈尔(Mayr)和辛普森(Simpson)、霍尔丹(Haldane)、费希尔(Fisher)等人。

1.5 分子进化的中性学说

20世纪50年代,随着分子生物的兴起,使得人们开始从分子水平上去揭示生命的本质和规律。这也深刻影响着生物进化研究的发展。1968—1971年间,日本学者木村资生(Kimura)与美国学者雅克金(King)和朱克斯(Jukes)等人几乎同时提出了一种新观点,即“中性突变漂变假说”,简称“分子进化的中性学说”(Kimura, 1968; King *et al.*, 1969)。后来也被称为“非达尔文主义进化”学说。该学说的主要观点如下: (1)基因突变是无所谓“好”与“坏”的“中性突变”。(2)这种突变不受自然选择的作用,只是通过在群体中的“遗传漂变”被固定和积累,使群体的基因频率发生改变,从而导致种群分化,直至形成新的物种。(3)分子进化的速率取决于蛋白质或核酸大分子的种类,不同种类的大分子,其氨基酸或核苷酸的替换速率不同,但相同种类的大分子,其替换速率则相同。显然,该学说在分子水平上否定了“自然选择”的筛选作用。此外,“中性论”者所持的“生物进化速率恒定”的观点似乎也有悖于达尔文主义者“生物进化速率受环境等因素影响与控制”的传统观点。然而,中性说的进化偶然性、中性突变是否会因环境变化而为“有害”或“有利”、表型改变和分子进化的各自规律如何联系起来,都值得进一步商讨。

1.6 新灾变论和点断平衡论

古生物学为生物进化研究提供直接证据,其研究材料(化石)对于揭示生物进化和生物多样性的起源具有独特的意义。它的目的在于阐明地史中生物各高级分类群的谱系演化关系以及演化的速度和方式。

18世纪末,地质古生物学家居维叶(Cuvier)等提出了“灾变论”。他认为,在地球历史上周期性地发生大规模的、突发的灾难事件,从而导致生物大规模的周期性更替。与“灾变论”尖锐对立的是“均变论”,地质学家赖尔在其1830年发表的《地质学原理》一书中详细阐明了这一思想。他认为,地质时期微小变化的累积是地史上大的地质变化(古生物的变化、地层的断裂等)的原因,这一漫长的地质时期足以使微小的变化产生惊人的效果,而无须借助于灾变。达尔文也深受这一思想的影响,并由此形成了他的生物渐进演变观点。这进一步冲击了灾变论,使其在地

质学领域统治了一个多世纪之久。

上个世纪中叶开始,由于地层古生物学研究的不断深入和天文学研究的新发现又重新引起人们对地球内、外灾变现象研究的兴趣,由此物理学家阿尔瓦雷兹父子(Alvarez, Alvarez)等人提出了“新灾变论”(Alvarez *et al.*, 1980, 1982; Sepkoski *et al.*, 1982)这一思潮强烈冲击了“均变论”在地质学中的统治地位,开辟了地质学研究一系列的新思路(殷鸿福等, 1993)。现有的证据表明,由于地球环境的突发事件,如行星撞击、火山爆发、太阳耀斑、气候变化、缺氧事件、板块移动和海平面变化等,导致地球历史上显生宙曾发生过至少五次大规模的生物集群灭绝事件(如发生于二叠纪末的生物集群灭绝事件(戎嘉余, 2001))以及随后而来的生物大爆发事件(如发生于显生宙之初的“寒武纪爆发”事件,导致现今几乎所有的门一级的生物爆发式出现)(陈均远, 2000)。这种由生物大爆发、大灭绝、大复苏和大辐射形成的宏演化基本格局所导致的生物种属间的间断事实,就难以用达尔文的渐变理论来解释,虽然达尔文将其归结于“化石记录的不完整性”。

“点断平衡论”是由古生物学者埃德瑞哥(Eldredge)和古尔德(Gould)综合了古生物学新的研究成果后提出的(Eldredge *et al.*, 1972)。其主要观点为,化石记录中,重要的演化变化与成种事件同时发生,而不是通过种系的完全转变,即前进演化而完成。关于演化速度,它强调用合适的地质尺度来衡量成种作用,分支成种事件便成为地史中的瞬间事件。在成种事件发生后,在通常持续数百万年的停滞期间,绝大多数物种的形态仅发生轻微的变化。“点断平衡论”的提出说明了在大时空尺度的宏演化过程中,生物演化并非仅有“渐变”这一唯一方式,而是“渐变”和“骤变”交替出现,是一种非线性的过程。

2 进化生物学的主要研究领域

2.1 系统生物学

进化生物学的基本观点是所有生物都来自于共同的祖先。系统进化生物学尝试将所有的物种通过合理的等级系统进行归类,从而重建生物的系统发生历史。上个世纪80年代以前,系统生物学的研究主要基于生物类群形态性状的比较(包括数量系统学、分支系统学和进化系统学等),后来,由于分子生物学方法和技术,如限制性片段长度多态性技术、聚合酶链式反应(PCR)技术、DNA克隆和序列分析技

术等在系统学研究中的大规模应用,诞生了基于遗传相似性基础上的分子系统学。当前,分子系统学的研究成果也使我们生命世界体系的看法发生了全新的改变,即早期的生物进化包含了三条主干:古细菌、细菌和真核生物(包括原生生物、动物、植物和真菌)(Fox *et al.*, 1980; Woese, 1987; 吕宝忠, 2001)。因而,以前人们普遍接受的生命五界系统(原核生物、原生生物、动物、植物和真菌)划分的观点则需要重新审视。

2.2 生物多样性

生物多样性这一学科诞生于20世纪80年代中期,是一门发展迅速的新兴学科。现在这一名词的通常定义是:自然界生命有机体的多样性以及它们与其环境间所形成的生态复合体及与此相关的各种生态过程的多样性总和,它体现在生命机体的各个层次上。主要包括二层含义:一是作为生态系统的特性或属性,即系统含有多少个品种,是一个可度量的参数。另一层含义是指所有基因、物种和生态系统的集合,为自然界中有生命部分的同义语(刘第壖, 1999)。目前的生物多样性研究主要体现在以下三个层次:即物种、遗传系统和生态系统层次上的物种多样性、遗传多样性和生态系统多样性。这几个层次间以及与其它层次间的多样性及其变化是相互依存、密不可分的。生物多样性研究在接受生物进化理论指导的同时,其研究成果也直接或间接地为生物进化研究提供详实的材料。

2.3 生命的早期起源与演化

生命的早期起源与演化是生物进化过程中至为关键的历程。生命由何而来?生命起源过程中,如何由无机分子形成有机分子,由有机小分子形成有机大分子,有机大分子实现对称性破缺,形成具原始代谢和复制能力的生命大分子,再形成具细胞形态的原始生命?生命早期演化过程中,如何由原始生命形式形成比较复杂形式的生命?目前,这些问题虽然在某些方面已取得一些重要成就,如美国学者Miller等人于1952年将水、甲烷、氨和氢等在放电条件下成功地合成了多种氨基酸。我国学者在实验室里合成了具有一定生物活性的由双烷基磷酸基和氨基酸组成的磷酸化氨基酸(DAP-AA)(赵玉芬等, 1993)。Julius(1994)也在实验室里合成了具有自组装能力的分子—腺嘌呤核糖萘酰亚胺(ARNI)。我国科学家也于1953年在世界上率先合成了具有一定生物活性的结晶牛胰岛素等。然而,迄今在此领域的研究尚未取得重大的实质性进展,许多环节仍处于苦苦

探索或提出假说阶段

2.4 进化遗传学

进化遗传学,包括群体遗传学,运用经典遗传学和分子遗传学的方法解释突变和重组产生的原因及其所导致的结果。它们通过实验研究和数学理论来推导遗传漂变、基因流动和自然选择等因素在生物进化过程中的作用并解释各种进化现象的机理。迄今在此领域的最重要发现之一是蛋白质表型的大量遗传变异没有多少自然选择上的价值。同时,重组DNA技术研究发现在核苷酸水平上的大量多态性对蛋白质的氨基酸序列也无任何影响,这种建立在DNA多态性基础上的蛋白质序列的一致性表明直接在DNA水平上的选择作用有利于防止有害蛋白质的产生(Kreitman, 1983)

2.5 细胞和分子进化生物学

细胞进化生物学是随着细胞学说的建立而逐渐发展起来的。它主要探讨细胞(特别是真核细胞)各组分(如细胞核和各种细胞器)的结构、功能和相互作用。其中,细胞各主要结构的起源和演化是其研究的重点课题。内共生学说(Margulis, 1981, 2000)指出,真核生物是由原核生物相互组合的非线性进化产物,如线粒体、叶绿体和鞭毛(纤毛)等细胞器分别是厌氧菌、蓝细菌、螺旋体和原始真核细胞共生的结果。至于细胞核、细胞骨架和胞内的其它膜结构的起源目前尚无定论。近年来,有人通过对哺乳动物染色体结构的研究提出,除高等植物通过染色体倍增的常见成种机制外,染色体的裂变和融合可能是高等哺乳动物成种的主要机制(Todd, 2000)

分子进化生物学直接源于分子生物学的兴起。它主要研究在基因、蛋白质或基因组水平上的进化改变及其产生的原因,同时它主张进化可以发生于一个广泛的时间尺度上。随着分子生物学研究的不断深入,现在知道,基因或基因组本身也是流动的和动态的,而不是静止的、不变的,基因内部的加工、基因内部的转移、基因表达的内部调节等都是非随机过程,都是进化的内部因素(吕宝忠, 2001)。有人甚至将某些具有复杂的自我控制的基因称为“具有进化功能的基因”,最为典型的例子如“转座子(跳跃基因)”,它不仅能自我控制其表达,而且能通过自身的控制结构而准确地转移自己的位置。现已发现,遗传系统本身的某些成分就具有某种进化功能,分子进化可能有“内因”和“向导”(张亚平, 1998)。新近的研究还表明,基因的侧向转移在不同的生物类群间广泛存在,以致于人们不再把生物类群看成是彼此独

立和封闭的体系,而是形成了一个流动的、网络化的系统(Doolittle, 1999)

2.6 进化生态学

生态学是研究生物与环境间相互关系的一门学科。目前的进化生态学研究大多限于个体和居群的水平上,主要揭示环境因素对物种形成和绝灭的影响。通常的观点是某种生物的不同居群由于地理隔离所导致的基因流的中断,并进而产生生殖隔离是成种的关键因素。不同的生物居群,即使生活在同样的环境中,由于突变的不断积累,它们也将逐渐分化直至形成新的物种(李难, 1990; 张昀, 1998)。然而近年来的研究表明,随机的遗传突变产生的不同生态型对成种作用或居群的分化(量子成种)至关重要(Peterson *et al.*, 1999)

2.7 古生物学

古生物学主要通过化石记录来追踪大时空尺度下生物类群的谱系发生和多样性的变异规律。前述的后生动物化石记录表明,地史上至少发生过五次大规模的生物灭绝事件以及随后而来的生物多样性的爆发式增长事件。很明显,集群绝灭不仅对其灭绝的物种产生重大影响,同时也对后来的生态重建和物种分化至关重要。通常认为,这种变化格局是生物的地理分布、生活环境和古生态相互作用的结果。相应地,目前的进化古生物学研究主要集中在以下几个方面(Jablonski, 1999):支配这种生物多样性变化的动力学机制是什么?这一机制是否在所有的时空范围内都发挥作用?为何主要的进化革新事件在时空尺度上呈现不均匀的分布格局?在全球以及区域范围内生物圈是如何对环境变化发生反应的?生物机体和地球表面的物理和化学过程间是如何相互影响的?

2.8 进化发育生物学

20世纪80年代,随着分子遗传学技术在发育生物学领域的渗透而导致参与生物体型构建调控的同源异型基因(homeotic gene或Hox gene)的发现,标志着一门新的学科——进化发育生物学正在形成并逐步显示其在揭示生物的形态发生和体型构建机理上的强大生命力。它的出现,使生物多样性的研究从宏观的观察与推测(生物表型变化)深入到对微观机制(DNA或基因组的变异)的追踪和验证。现有资料表明,同源异型基因的类型和数目、重复或缺失、在染色体上的分布和位置的不同导致了后生动物各主要门类体制结构上的显著差异(王亚辉, 1998; Knoll *et al.*, 1999)。同时,结合现生动物类群

的有关资料,有人尝试用 Hox 基因研究某些化石类群(如三叶虫和埃迪卡拉的文德动物)的体制构建机理(Sundberg, 2000; Valentine, 2001)。随着发育生物学在分子水平研究的不断深入,发育理念和遗传、进化理论的逐步融合,生命科学和生物进化研究新的大综合已初现端倪。

2.9 生物信息学

20世纪后期,由于分子生物的飞速进展,蛋白质和核酸两类生物大分子的结构、相互作用和功能的研究已积累了大量的数据,以比较基因组学和蛋白质组学为主要内容的生物信息学的发展呈现出一日千里之势。迄今,许多重要的模式生物如细菌、酵母、线虫、果蝇和人的基因组全序列已经或在不久的将来会全部揭示出来,许多其它生物类群的基因序列数据也在呈指数式增长(郝柏林等, 2000)。在此基础上,通过相应的数学方法对这些数据进行大规模的处理和分析,无疑会在分子水平上从各个不同的角度为揭示生物进化的全貌提供强有力的武器。

目前,上述与生物进化研究密切相关的各学科呈现出前所未有的交叉渗透和相互整合的态势。此外,进化形态学和生理学、行为进化、性的起源分化及性选择、主要生物类群以及人类的起源和进化等传统学科仍然在生物进化研究中扮演着重要角色,而分子进化工程(罗辽复, 2000)、分子的适应性进化(Golding, 1994)、分子古生物学(杨群, 1995)、生物类群之间以及生物与地球环境之间的协演化(Lovell, 2000)等一批交叉学科业已成为生物进化研究新的生长点。

3 当前研究的热点问题

3.1 分子进化和表型进化

分子进化的中性学说强调分子乃至基因水平的变异是中性的,同时变异的速度几乎是恒定的,变异的固定是由随机的遗传漂变而完成。这有大量的事实作为根据。可见,在分子水平上,生物进化是中性的观点是无庸置疑的。同时,环境对生物个体乃至群体表型(通常是我们肉眼可见的)的显著影响也是无可争议的。值得注意的是,生物进化是一个与环境密切联系的演化过程,且体现在多种层次上。实质上,这二者不存在根本的对立:首先,所谓的中性突变是相对于个体表型而言,这二者处在生物机体不同的组织层次上,个体表型的变异不构成分子水平上的

环境。其次,分子生物学证据表明,同种生物的不同基因乃至基因的不同区域变异速度有很大差异,同一基因在不同生物类群中的进化速度也有明显的差异(吴平等, 2000)。仅仅对系统发生上较近的生物类群间同源基因序列比较得出进化速率基本恒定(“分子钟”的理论基础)也是不确切的,从更大的时空范围、更长的地质历史时期来分析差异很大的生物类群间的同源基因序列,结果或许会出人意料。另外,表型是基因型与环境相互作用的结果,它们之间不是“一对一”的关系,这里牵涉到DNA的复制、转录、翻译及其调控的每一个环节。最后,基因间的相互作用、基因的多效性和性状的多基因决定是一个普遍的规律。虽然通常情况下,显著的表型变异,通常仅受控于一个或极少数基因位点—质量性状位点(由数量性状位点控制的表型变异通常是不显著的)(刘祖洞, 1979)。

3.2 分子钟

分子钟假说是由查克罕德(Zuckerhandl)和鲍林(Pauling)提出的一种关于生物大分子进化的假说(Zuckerhandl *et al.*, 1965)。他们通过对脊椎动物和人的血红蛋白和细胞色素C的氨基酸替代速率的研究,发现它们的进化速率基本恒定,因而它们认为可通过对生物大分子的变异速率来估算系统发生过程中的分歧时间和推断进化历史。后来的研究发现,除了蛋白质外,DNA分子(主要是功能上比较重要的所谓看家基因)也遵循这一的规律。然而,近年来的研究表明,不同的生物大分子,特别是不同的基因、基因的不同区段其变异的速率各不相同,甚至同一基因或基因片段在不同的生物谱系中其变异的速率也有明显的差异。因而,如何校正分子钟以得到较为恒定的进化速率是研究问题的关键。一般认为,使用大量的独立数据并进行比较和校正有助于提高分析的准确性,另外,寻找进化速率比较恒定的基因也至关重要(吴平等, 2000)。

3.3 微进化和宏进化

生命是一个具有很多层次的复杂系统。目前,通常根据研究的对象人为地将生物进化分为微进化(小进化)或宏进化(大进化)两部分。一般认为,微演化是指种以下分类阶元通过突变、随机漂变和自然选择等引起的生物学特性的进化改变。宏进化是通过成种作用、种系演化或绝灭事件产生的种以上较高分类阶元生物学特性的进化改变,或导致较高分类阶元的进化变化。那么,这二者之间存在什么关系?微演化的机制是否适于宏演化?目前,针对这一

问题,主要有二个对立的观点:其一,主张宏进化和微进化间有本质的区别,小进化的机理不能解释大进化(Goldschmidt, 1940)。其二,宏进化和微进化没有根本差异,微进化的机理存在于宏演化的所有分类阶元中,能解释宏演化大的形态变化和其它演化现象(Simpson, 1944; Ayala, 1985)。值得欣慰的是,随着古生物学研究的日益深入,即由传统的形态和分类描述到现代的定量分析和环境演变的综合推理,以及进化发育生物学而导入的宏进化机制分子基础的阐释,二者的最终统一已为时不远。

3.4 进化的动力与机制

达尔文在论述生物是如何进化(谱系发生)时得到人们的共识:生命具有长时期的进化历史,并且它们都具有一个共同的祖先。但是在阐明进化的机制——自然选择时却遇到了越来越多的挑战:随着群体遗传学的兴起,人们了解到除自然选择外,基因突变、随机漂变、基因转移、种群大小、性选择、出生和死亡率等也是影响进化的动力学因素(Hartl *et al.*, 1997; 张昫, 1998)。但是所有这些因素仍要经自然选择作用来协调它们与环境之间的关系,选择出最适合环境的基因组组合类型。笔者认为,在一定环境条件下,由某些环境因子(如光、电、水等)导致的对称性破缺可能是生物进化的根本动力,伴随着生命起源和演化的每一个过程,如生物手性分子的起源(王文清, 1999; 罗辽复, 2000)、基因突变、群体基因型频率的改变、细胞分裂、组织分化和器官形成、生物个体变异、生物类群的系统发生、群落演替乃至整个生物圈的变化等。这一机制可以阐明各种层次上不同形式的生物进化问题。近年来,我国年轻学者陈继明提出以生物多样性增长为主要动力的生物进化机制(陈继明, 1999)。至于生物的一些复杂结构(昆虫的复眼、孔雀的毛色等)的起源问题,虽然自然选择的解释比较合理,但是,这一机制可能仍起重要作用。总之,环境为外因,生物本身的遗传基础为内因,如何理解和把握这二个因素及它们之间的相互转化是探讨生物进化动力与机制的核心议题。

4 结语与展望

随着时代的进步和生物科学研究的不断进展,在进化论发展历程的每一阶段都要对它进行相应的修正和改造。如通过长期的野外考察和对家养动物的仔细观察,达尔文创立了自然选择学说。遗传三大规律的提出,使得进化研究由模糊到定性,再由定性

到定量。遗传学和群体遗传学的兴起,产生了基于遗传基础、群体遗传变异机制的新达尔文主义和现代综合论。分子生物学的诞生,导致了分子进化的中性学说。古生物学研究的拓展和深入,引发了新灾变论和点断平衡论。面对有关生物进化的众多学说和不同的流派,倘若我们站在历史的高度,以整个自然为对象来审视这些结论间的差异,它们不正是“横看成岭侧成峰,远近高低各不同”的真实写照吗?

特别指出的是,面对生物进化研究的众多成果和学说,人们将生物进化的研究大致划分为宏进化和微进化两部分。目前,宏进化方面的研究进展相对滞后。迄今,尚未在自然条件下或实验室里观察到成种事件,各地质时期的生命演化历史也有待于古生物学更多证据的发掘、整理以及和现代生物学的密切结合。而遗传学和分子生物学的发展,大大促进了微进化领域的研究,尤其是新兴的进化发育生物学不仅揭示了后生动物个体发育中同源异型基因在形态发生和体型构建中的统一性和多变性,同时它也从分子发育生物学角度证实了宏演化的“非线性”机制。当前,以比较基因组学和蛋白质组学为代表的生物信息学的飞速发展,更为进化生物学的研究展示了无限广阔的前景。

总之,生物世界是一个极其庞大具有很多等级结构的复杂系统,人类对它的了解可以说是刚刚起步,我们根本不能用一个单一不变的模式去认识和概括它。在当前的进化生物学研究中,随着生物科学的各分支学科向微观和宏观层次的深入和扩展以及它们和古生物学、地球科学、天文学乃至哲学之间的交叉,生物进化的研究呈现出前所未有的大交叉和大综合的态势。我们相信,在本着求同存异这一前提下,在广大生物进化研究者和相关领域科学家的通力合作基础上,拓展思路,变换视野,不断地实践、创新,综合各学科的最新成果,并结合其它自然科学和社会科学的理论和方法,在本世纪一定会完成进化理论在新阶段的大综合和大统一。

致谢 感谢合作导师杨群研究员、上海市肿瘤研究所吕宝忠研究员、本所刘第塘研究员及本研究室全体同仁近二年来就有关问题的交流和讨论。

参考文献

- 陈继明, 1999. 统一进化理论刍议. 科学通报, 44(16): 1786-1792
陈均远等, 2000. 动物多样性起源的突破性发现: 创新者的报告. 北京: 科学出版社, 129-135

- 郝柏林, 张淑仪编著, 2000. 生物信息学手册. 上海: 上海科技出版社
- 刘第壖, 1999. 物种的进化与生态平衡. 纵横天下——第四届中国名校大学生辩论邀请赛纪实. 上海: 复旦大学出版社. 504
- 刘祖洞, 1979. 遗传学(上). 北京: 高等教育出版社. 77-111
- 李 难, 1990. 进化论教程. 北京: 高等教育出版社. 294-319
- 罗辽复, 2000. 生命进化的物理观. 上海: 上海科学技术出版社
- 吕宝忠, 2001. 基因组学与非线性分子进化. 自然杂志, **23**(3): 131-134
- 戎嘉余, 2001. 探索大绝灭之谜——华南生物大灭绝与复苏的解码. 科学月刊, **378**(6): 522-529
- 吴 平, 张克云, 杨 群, 2000. 后生动物起源时间的分子钟研究. 古生物学报, **39**(3): 449-453
- 杨 群, 1995. 古生物学领域的新辟园地——分子古生物研究. 古生物学报, **34**(3): 265-276
- 殷鸿福, 张克信, 1993. 新灾变论. 见: 穆西南主编. 古生物研究的新理论与新假说. 北京: 科学出版社. 109-135
- 王文清, 1999. 对称性破缺与生命起源. 见赵玉芬, 赵国辉主编: 生命的起源与进化. 北京: 科学技术文献出版社. 153-169
- 王亚辉, 1998. 生物学的理论大综合: 遗传、发育和进化的统一. 见: 21世纪100个科学难题. 长春: 吉林人民出版社. 393-400
- 张亚平, 1998. 分子进化的驱动力与分子进化理论. 见: 21世纪100个科学难题. 长春: 吉林人民出版社. 444-450
- 张 昀, 1998. 生物进化. 北京: 北京大学出版社. 36, 37
- 赵玉芬, 李艳梅, 尹应武等, 1993. 磷酸基与氨基酸侧链的相互作用. 中国科学(B辑), **23**(6): 561-566
- ALVAREZ L W, ASARO F, MICHEL H V *et al.*, 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, **208**: 1095-1108
- ALVAREZ L W, ASARO F, MICHEL H V *et al.*, 1982. Iridium anomaly approximately synchronous with terminal Eocene extinction. *Science*, **216**: 886-888
- AYALA F J, 1985. The new biology and the new philosophy of science. In Depew D J and Weber B H (eds.), *Evolution at a crossroads*. M. A U. S. A: Bradford Book. MIT Press, 65-79
- CHEN J M, 2000. A new evolutionary theory deduced mathematically from entropy amplification. **45**(1): 91-96
- DO LITTLE F, 1999. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science*, **284**: 2124-2128
- DOBZHANSKY T, AYALA F J, VALENTINE J W, 1977. *Evolution*. San Francisco: Freeman Hand Company
- DOBZHANSKY T, 1937. *Genetics and the Origin of Species*. 3rd ed. New York: Columbia University Press
- ELDREDGE N, GOULD S J, 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In Schopf T J (ed.), *Models in Paleobiology*, San Francisco: Freeman Hand Company, 82-115
- FOX G E, STACKEBRANDT E, HERPELL R B *et al.*, 1980. The phylogeny of prokaryotes. *Science*, **209**: 457-463
- GOLDING B, 1994. *Non-neutral evolution——Theories and Molecular Data*. New York: Chapman and Hall, Inc. 1-17
- GOLDSCHMIDT R B, 1940. *The material basis of evolution*. New York: Yale University Press
- HARTL D L, CLARK A G, 1997. *Principles of population genetics*. Massachusetts: Sinauer, 259
- JULIUS R, 1994. A template for life. *Chemistry in Britain*, **30**(4): 28
- KIMURA M, 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**: 624-626
- KING J L, JUKES T, 1969. Non-Darwinian evolution. *Science*, **164**: 788-798
- KNOLL A H, CARROLL S B, 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. *Science*, **284**: 2129-2137
- KREITMAN M, 1983. Nucleotide polymorphism at the alcohol dehydrogenase locus of *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **304**: 414-417
- LOVELOCK J E, 2000. The Gaia hypothesis. In Margulis L, Matthews C, and Haselton A: *environmental evolution*(second edition), The MIT Press, 1-27
- MARGULIS L, 1981. Symbiosis. In *cell evolution*, San Francisco: Freeman Hand Company
- MARGULIS L, 2000. Symbiosis and the origin of protists. In Margulis L, Matthews C, and Haselton A: *environmental evolution*(second edition), The MIT Press, 141-157
- MAYR E, 1977. *Populations, species and evolution*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press
- PETERSON K, GRANT B R, GRANT P R, 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**: 1265-1267
- SEPKOSKI J J Jr, 1982. Mass extinction in the Phanerozoic oceans: a review. *Geological Society of American Special Paper*, **190**: 283-289
- SIMPSON G G, 1944. *Tempo and mode of evolution*. New York: Columbia University Press
- SUNDBERG F A, 2000. Homeotic evolution in Cambrian trilobites. *Paleobiology*, **26**(2): 258-270
- TODD N, 2000. Mammalian evolution: karyotypic fission theory. In Margulis L, Matthews C, and Haselton A: *environmental evolution*(second edition), The MIT Press, 231-247
- VALENTINE J W, 2001. How were Vendobiont patterned? *Paleobiology*, **27**(3): 425-428
- WOESE G R, 1987. Bacterial evolution. *Microbil. Rev.*, **51**: 221-271
- WU P, ZHANG K Y, YANG Q, 2000. Molecular clock study on the origin times of metazoans. *Acta Paleontologica Sinica*, **39**(3): 449-453
- YANG Q, 1995. A frontal area in paleontology——molecular fossil studies. *Acta Paleontologica Sinica*, **34**(3): 265-276
- ZHAO Y F, LI Y M, YIN Y W *et al.*, 1993. Action of the phosphoaminoacyl with the lateral chain of amino acids. *Chinese Science (series B)*, **23**(6): 561-566
- ZUCKERKANDL E, PAULING L, 1965. Molecules and documents of evolutionary history. *J. Theor. Biol.*, **8**: 367-369

REVIEWS AND PROSPECTIVES ON THE STUDIES OF BIOLOGICAL EVOLUTION

HAO Jiasheng

*Nanjing institute of Geology and Palaeontology, The Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008***Key words** biological evolution evolutionary theory big comprehensiveness and new synthesis

Evolution is the most charming and ever-lasting phenomenon of life and nature. In this paper, we summarized the various evolutionary theories emerged in the history of science. Lamarckism, Darwinism, neo-Darwinism, the synthetic theory of evolution, the neutral theory of molecular evolution, neo-Catastrophism and the theory of punctuated equilibrium etc. We also briefly discussed the several important branches of biology and life science involved in the current studies of evolutionary biology, focusing on several issues alive and

continually debated in the fields of evolutionary studies. Meanwhile, we present our perspectives of evolutionary biology and evolutionary theory in the 21st century: under the direction of philosophy and concrete theories of methods, the big comprehensiveness of evolutionary studies and a new synthesis of evolutionary theories will emerge in the near future as the development of life science and other natural sciences and the union of the ideas of genetics, developmental and evolutionary biology.

中国化石藻类专业委员会第五届会员代表大会暨第十一次学术
讨论会于 2003年 8月 16-20日在西宁召开

中国化石藻类专业委员会第五届会员代表大会暨第十一次学术讨论会,于 2003年 8月 16至 20日在西宁市湟中饭店举行。来自中国科学院、国土资源部、高校及生产单位的共 36位代表参加了会议,会上共重点交流了 8个报告。学术报告内容广泛,气氛活跃,讨论热烈,取得了良好的交流效果。

尹磊明研究员在“东秦岭北坡中元古代微体植物群——早期生命的新窗口”报告中,展示了课题组近年来在河南汝阳中元古代汝阳群北大街组发现的一个新的微体疑源类植物组合,其中除真核藻类外,表面具许多微小板片的大型带刺疑源类可能为沟鞭藻,这一发现将沟鞭藻的化石历史从中三叠世推进到了中元古代;孟凡巍的“山西永济中元古代地层中的三芳甲藻甾烷检出的生物学意义”从生物标志物角度对上述发现作了进一步论证,在同一层段中检验出了沟鞭藻类的唯一生物标志物三芳甲藻甾烷;袁训来研究员的“地球早期生命研究中的学科交叉”,着重介绍了早期生命研究中的许多重大进展,以及现代技术手段在早期生命研究中的作用。极端条件下的生命现象与早期生命研究的关系也是与会代表颇感兴趣的话题,因为它关系到地球上生命是如何起源的,以及怎样在地外星球上寻找生命的证据。大家各抒己见,普遍认为在未来我国许多中长期研究计划中古生物学者也应占有一席之地,如登月计划,火星探测计划等。华洪副教授所作的“高家山生物群研究进展和展望”,着重报道了在该生物群研究上的许多重要进展,包括微体疑难化石群的发现和初步研究, *Conotubus* 和 *Cloudina* 的对比研究, *Shaanxilithes* 的成因归属的再讨论,以及对早寒武世磷酸盐化后囊胚期化石的新认识等。刘耕武研究员所作的“青藏高原植被演替与抬升历史”,则从孢粉资料分析得出了四个明显的古植物群落演替阶段,从而探讨了青藏高原隆升的阶段性和提出了青藏高原为不均匀隆升的观点,而且隆升的时间并非前人所认为的 2-3Ma,而要早得多。古生物学的新发现是这一学科得以发展的源泉,也是其魅力所在,黄嫔研究员和胡杰的报告“新疆准葛尔盆地西北缘克拉玛依组一个疑源类新类型”和“对皖南早寒武世荷塘组一类化石的讨论”,分别讨论了新疆中三叠统克拉玛依组的一类具对裂构造的微体疑源类和皖南早寒武世荷塘组与海绵动物共生的大型伞状集合体,后者虽然与已知类群如锥石及水螅等可以进行一定的比较,但其归属存疑。王仁厚和魏喜所作的“辽河断陷元古宙及古生代古生物化石新材料”,汇报了辽河断陷古潜山地层研究中,在原定为中元古代及新元古代地层中发现了牙形石、微古植物及其它古动物碎片,确立了古生代地层的广泛存在。通过生物化石研究,解决了许多实际问题,大大扩展了勘探领域。

[华洪]