

〔综述文摘〕

进化论的进化

——达尔文主义、现代达尔文主义和非达尔文主义

(摘 要)

卢浩然 叶永在

达尔文主义的贡献

1859年达尔文(Darwin, C.) (1809—1882) 的名著《物种起源》的出版, 标志着生物进化论——达尔文主义的诞生。一百多年来进化论的发展经历了达尔文主义、现代达尔文主义和非达尔文主义三个发展阶段。达尔文认为: 生物繁殖以几何级数增加, 表现繁殖过剩, 为了争夺空间和食物, 生物之间必然存在着生存斗争; 在生存斗争中, 有利的变异得到保存并传给后代, 有害的变异受到淘汰, 通过自然选择的历史过程, 微小的变异逐渐累积成为显著的变异, 引起生物性状的改变, 形成新的物种, 即所谓“物竞天择, 适者生存”。达尔文用自然选择的理论阐明了生物进化的机制, 从此, 生物学从不变论、神创论解放出来。对此, 恩格斯把它同马克思所发现的人类历史发展规律相比拟, 誉为19世纪自然科学三大发现之一。但恩格斯同时又敏锐地指出: “达尔文的全部错误在于他在‘自然选择或最适者生存’中把两件完全不同的事情混淆起来了: (一) 由于繁殖过剩的压力而发生的 选择, 在这里也许是最强的首先存留下来, 但是同时最弱的在某些方面也能如此。(二) 由于对变化了的环境有较大适应能力而发生的 选择, 在这里存留下来的是更能适应于这些环境的, 但是在这里这种适应就整个讲来可以是进化, 也可以是退化(例如, 对寄生生活的适应总是退化)”。与达尔文同时提出自然选择理论说明生物进化的有华莱士(Wallace, A. R.) (1823—1913)。

现代达尔文主义的发展

达尔文不知道孟德尔(Mendel, G.) (1822—1884) 的工作。1900年, 埋没35年之久的孟德尔定律被重新发现, 从此以后遗传学发展很快。遗传学家们把自然选择理论和遗传理论加以综合, 指出突变、选择、隔离在种群分化和新种形成过程中的作用, 明确了遗传、变

异、进化的相互关系。于是，进化论从表型进化的分类学阶段进入染色体、基因的遗传学阶段。1937年杜布赞斯基(Dobzhansky, T.) (1900—1975)的“遗传学与物种起源”的出版(1951年第3版)标志着现代达尔文主义的诞生。现代达尔文主义认为，新种的形成有渐变式和爆发式两种：(一)渐变式，由于基因突变，染色体畸变、基因重组、在长期自然选择作用下，形成不同的地理族或亚种，一般先有地理隔离，进而产生生殖隔离，由亚种分化为新种，如中棉是长期从草棉分化而来的。(二)爆发式，主要存在于植物界，即远缘杂种通过染色体加倍而形成异源多倍体，通过自然选择，异源多倍体逐渐适应环境条件，如陆地棉、普通小麦、甘蓝型油菜等。现代达尔文主义既估计到偶然性，也估计到必然性。基因突变是随机的、偶然的，而选择作用是非随机的、定向的。对于自然选择中性的生物性状和功能的进化，用自然选择理论来解释遇到困难。现代达尔文主义用遗传漂变(Genetic Drift)来解释中性基因的进化。在生物进化过程中，小群体中不能充分地随机交配，即使没有自然选择作用，小群体的基因频率也会发生改变。因此，那些中性或无利无害的性状能在群体中保留下来。一般说来，群体愈小，遗传漂变作用愈大。现代达尔文主义认为，基因表达与环境条件有关，基因突变对自然选择的有利、有害或中性，并不是固定不变的，可以依环境的变迁而转化。因此，在有性繁殖的生物群体基因库中积累了各种各样可变基因，贮存着极大的潜在变异性，以适应现在或未来千变万化的环境。

非达尔文主义的补充

五十年代的DNA双螺旋结构模型的提出，为DNA的自我复制、相对稳定性和变异性，以及DNA对遗传信息的贮存和传递提出了合理的解释，使遗传学从细胞、染色体、抽象的基因水平进入了分子水平。在分子水平上研究生物进化表明：遗传密码的普遍性(Universality)是生物界统一性的物质基础，从分子水平上证实了多样性物种的共同起源；从蛋白质和核酸分子顺序的差异，可以定量地推断不同物种在进化序列上的位置、时间和它们之间的亲缘关系，例如黑猩猩和人的细胞色素C的104个氨基酸完全一样，猕猴和人的细胞色素C只有一个氨基酸差异，而马和人却有12个氨基酸不同；核苷酸分子的置换所造成的基因突变，大部分是对于自然选择来说既无利也无害的中性突变，是通过随机的遗传漂变在群体中消失或固定下来，从而造成基因的多型性、生物性状的多态性。1968年日本群体遗传学家木村资生提出“中性突变遗传漂变学说”(简称中性说)以解释非适应性、非择选性的进化。1969年美国的金(King, J.L.)和朱克斯(Jukes, T.H.)发表文章支持木村资生的观点，称为“非达尔文主义进化”。木村指出，分子进化的特征是：虽然不同种类蛋白质分子的进化速率不同，但在不同种类的生物中的同种类蛋白质分子的进化速率大致是恒定的，具有重要功能的分子进化速度慢，而功能不重要的分子进化速度快，例如同义密码子的突变率比引起氨基酸变化的密码子的突变率高，不打乱分子结构功能的突变，容易在进化过程中发生，具有新功能的基因出现时，往往是原先的基因先增加复本。由此可见，中性突变可以满足一个物种或群体生存和进化的条件：适应性、稳定性和变异性。

进化论各学说的辩证统一

生物进化是高级的运动形态，它属于高层次的运动规律，包含有较低层次的化学的、物

理的、力学的运动规律。生命系统可分为生物大分子——细胞器——细胞——个体——群体——群落等层次。从研究生物的层次和方法来说，达尔文主义研究生物高层次，即从表型研究生物进化，从形态、分类和生态学角度考察生物进化；现代达尔文主义从生物中层次，即从细胞、染色体、基因研究生物进化，从细胞学、遗传学角度考察生物进化；非达尔文主义从低层次，即从生物大分子研究生物进化，从核酸、蛋白质的生物化学或分子遗传学角度考察生物进化。由于各个层次都有自己固有的特殊结构、属性和规律，因而各自提出本层次的进化机制而形成不同的学派。各个学派的学说都只反映生物进化机制的一个侧面，都有局限性，都只具有相对的真理性，它们不是绝对对立，相互否定，而是继承性的发展，相互补充的。

从生物系统各层次看，生物变异都存在着有利、有害和中性三种。但是这三种变异不是绝对的，不是固定不变的。因此，单从淘劣存优的选择说或无利无害的中性说，都不能完整地反映进化的机制，无论达尔文、杜布赞斯基或木村资生都看到这一点。达尔文在强调自然选择的作用时，并不排斥自然选择以外的进化形式，他在“物种起源”的导言的结尾说：

“我确信自然选择是变化的主要的但不是唯一的手段”。杜布赞斯基指出：“有些遗传因子以前因其有害而曾被消除的，现在只可能变成中性的甚至是有利的”，“还有一些则在它们发现的时候是中性的或者是有害的，但后来却又证明是有用的”。中性突变且有非适应性和适应性两种可能性。木村在提出中性说时，也承认自然选择在进化中的作用。

进化论的争论还表现在生物变异的偶然性与必然性、随机性与统计规律性的对立和统一问题上。恩格斯说过：“要指出达尔文学说是黑格尔关于必然性和偶然性的内在联系的概念之实践的证明”。自然选择的实质是，由于环境的随机变化引起的不定变异中，对有利的变异体的选择和保留，对于在偶然、随机的变异中选择有利的变异体来说是必然的，但是这种必然又是建立在偶然的基础上。而且选择了的变异体，只对当前环境是有利的，都不能保证变异体对未来发展的价值，所以对当前环境其生存是必然的，在未来是否能生存又是偶然的。当环境变迁时，往往绝灭的是进化史上适应生存的物种。物种能否保留、繁衍，很大程度上取决于环境变化的偶然性。现代达尔文主义以小群体中遗传漂变的随机性，进一步强调偶然性在进化中的作用。但是在大群体中，基因重组的随机性又服从随机现象的统计规律，这又是必然的。生物进化中的偶然成分、随机要素在非达尔文主义中又进一步扩展。但是一种现象从低层次看是随机的、偶然的東西，从高层次看又是有规律的、必然的东西。由于高层次对低层次的支配、限制或影响的作用，因此在分子水平上核苷酸分子置换、基因突变的随机性，由于受到生物表型层次（生物的整体性）的约束，纳入自然选择作用的进化轨道，又是必然的、有规律的。

从各层次看生物进化，我们可以初步得到这样的结论：自然选择在表型、基因层次上，对于有利、有害的变异起着淘劣择优的作用，在控制表型进化方向上起着主导作用；遗传漂变对表型、基因、分子层次上的中性突变起着自然选择不能起的作用；生物进化来源于各层次的变异，来源于分子层次变异的随机性纳入表型进化的必然规律中，从而决定了物种的分化和形成。生物进化是选择说和中性说两种机制共同作用的结果。

THE EVOLUTION OF EVOLUTION THEORY
— DARWINISM, NEO-DARWINISM AND NON-DARWINISM

Lu, H. R. and Y. Z. Ye

(Abstract)

Darwinism, Neo-Darwinism and Non-Darwinism are the three stages in the development of biological evolution. The main points of the theories are reviewed and discussed briefly. They deal with the biological evolution in the different levels of phenotype (organisms), chromosomes (organelles) and macromolecules. Each of them has only relative truth. They are complementary with each other, but not mutually exclusive. Both natural selection and random changes (selectively neutral mutations) are the principal causes of biological evolution.