

文章编号: 1674-9057(2011)04-0533-06

生物演化机制探讨

郭福祥

(桂林理工大学, 广西 桂林 541004)

摘要: 根据古生物系统演化资料和相关的生物资料, 论述了生物本身是其演化的物资基础, 突变起主导作用, 渐变为辅。在生物系统演化过程中, 普遍表现出间断平衡的演化形式; 不同门类具有理想的相似造形本能; 同一系统不同支系, 具有同步定向的平行演化特性; 地理隔离并不改变其固有属性以及绝灭特点等, 都表明生物本身起主导作用, 环境的作用是第二位的、次要的。自然选择对于系统演化中的基因突变是不起作用的。

关键词: 自然选择; 系统演化(发育); 间断平衡论; 同步定向平行演化; 突变; 渐变; 绝灭

中图分类号: Q911.1

文献标志码: A

达尔文的《物种起源》于1859年问世, 第一次令人信服地阐明了生物进化论, 生物不是神创的。这是达尔文的最大功绩, 最大成功。同时, 达尔文过分强调了自然选择的作用, 不适当地提出了“自然界无飞跃”的渐变演化说, 形成达尔文进化论的两大缺陷。把生态环境的作用看作是生物进化的根本原因、根本动力、根本机制, 自然选择是生物进化的基础, 渐变是生物进化的基本形式。150多年来, 由于达尔文学说的成功部分已深入人心和科学发展水平的限制, 以及环境的作用显而易见, 这个学说的不足之处也容易普遍为人们接受。尽管一开始就有人提出异议, 但长期以来没能彻底改变这种局面。日本遗传学家木村资生的研究成果^[1-2], 说明了中性突变的随机性, 证实了自然选择在这过程中是不起作用的, 从这一方面否认了自然选择学说。

在生物演化过程中, 自然选择——生态环境的作用和渐变演化形式, 都是存在的。生物学家、古生物学家都能给出若干例证。间断平衡演化说并非否认环境的作用, 也不否认渐变, 并且强调地理隔离加速形成新物种。问题在于生物演化的两个必要条件——生物本身与其生态环境, 二者等同或分主次, 何者居主导地位; 生物演化的突

变与渐变, 何者居主导地位。

根据生物演化的突出特点, 间断平衡的演化形式, 固有的理想相似造形本能, 同步定向平行演化形式, 地理隔离并不改变其固有的演化属性以及绝灭特点等, 一再表明生物本身是其演化的物质基础。在生物演化过程中, 生物本身起主导作用, 环境的作用是第二位的, 次要的; 突变居主导地位, 渐变是次要的。

1 生物界普遍存在的间断平衡演化形式

化石资料表明, 间断平衡的演化形式是生物界普遍的演化形式。间断平衡说^[3]的要点是生物演化以突变为主, 渐变为辅。经过长期酝酿出现突变、爆发式辐射发展, 突变前后的生物形态、物种之间呈现鲜明间断; 突变之后, 较长时期保持相对稳定, 表现出一定程度的渐变。这种渐变是由一系列较小突变构成的。在较大生物演化系统, 例如菊石类, 可见到突变与渐变交替出现。实际上, 地质学家是根据生物间断平衡的演化形式进行显生宙以来地质时代划分的。统观生物界演化, 突变占绝对优势。在短时期内, 原始生物爆发式的形态突变, 辐射形成大量新物种。这是

收稿日期: 2011-07-19

作者简介: 郭福祥(1935—), 男, 研究员, 研究方向: 古生物地层学、大地构造学, fuxiangguo@sohu.com。

引文格式: 郭福祥. 生物演化机制探讨[J]. 桂林理工大学学报, 2011, 31(4): 533-538.

过分强调环境作用的自然选择学说无法解释的，是生物本身固有的突变造形本能。现代遗传学研究表明，这是由遗传物质突变造成的。生物演化史一再证实，在系统演化过程中，形态突变是生物界的一种普遍演化形式、主要的演化形式。

例如，白垩纪非海生双壳类，类三角蚌超科的演化史，可以表明间断平衡演化形式的一般特点。在其演化过程中，出现4次突变，4次突然形成大量新属种。除第1次外，同时伴随大量旧属种消亡（图1）。每次突变之后，相对保持长期稳定，呈现一定程度的渐变过程。

经历中晚侏罗世长期酝酿，于早白垩世早期，由类三角蚌类的原始代表突变，演化形成大量新属种和全部已知科，缺乏逐渐过渡类型，爆发式地繁衍出类三角蚌类系统演化的各主要支系。这是类三角蚌类系统演化过程中第1次突变，最大一次形态突变，最大一次形态间断，最大一次物种辐射。

第2次突变是经历约37 Ma 相对稳定发展之后于中白垩世早期发生的，形成大量新属种，但无新科，以 *Nippononaia*、*Wakinoa*、*Trigonioides*、*Matsumotoina* 等属的形成为标志，并未出现大量新支系。主要特点是各支系由低级形态向高级形态突然转换，缺乏物种大规模辐射，与第1次突变的性质和形式大不相同。这次突变的另一特点是

发生突变各支的绝大多数旧形态遁迹，旧属种消亡，由高级的新形态取而代之，真V形脊一律变成拟V形脊^[4]。

第3次突变出现于 Cenomanian 期，与第2次突变性质相仿，主要表现为向更高级形态转变，形成许多新属种，也无新科，以 *Hoffetrigonia*、*Diversitrigonioides*、*Acclinoplicatounio*、*Tamuraia*、*Pseudohyria* s. s. 等属的出现为代表。本次突变较多地保留了旧形态，如仍然盛行拟V形脊。另一特点是壳饰简化，出现近于光滑或半光滑壳，以简化代替复杂化，简化不是退化，而是高级发展阶段上的特化。类三角蚌类从此步入特化阶段，个体增大，壳瓣急剧变厚重，许多成员的壳饰几乎全然遁迹，数量减少，分布范围显著缩小。这些特点似乎在某种程度上预示了类三角蚌类行将灭亡。

第4次突变发生在晚白垩世早期，Coniacian 期或稍前，导致日本蚌科、类三角蚌科、褶珠蚌科和中村蚌科的绝迹。诸多类三角蚌类突然灭绝，但没有实际资料能说明环境发生过突然变化，或发生某种突发事件。仅残留假嬉蚌科部分成员，突变成形态特化的少量新属种，个体格外硕大，壳瓣特别厚重。

类三角蚌类系统发育过程中，除中村蚌科之外，各科和绝大多数属种皆为突变产物。突变居主导地位。当然，存在渐变过程，如第1次突变后

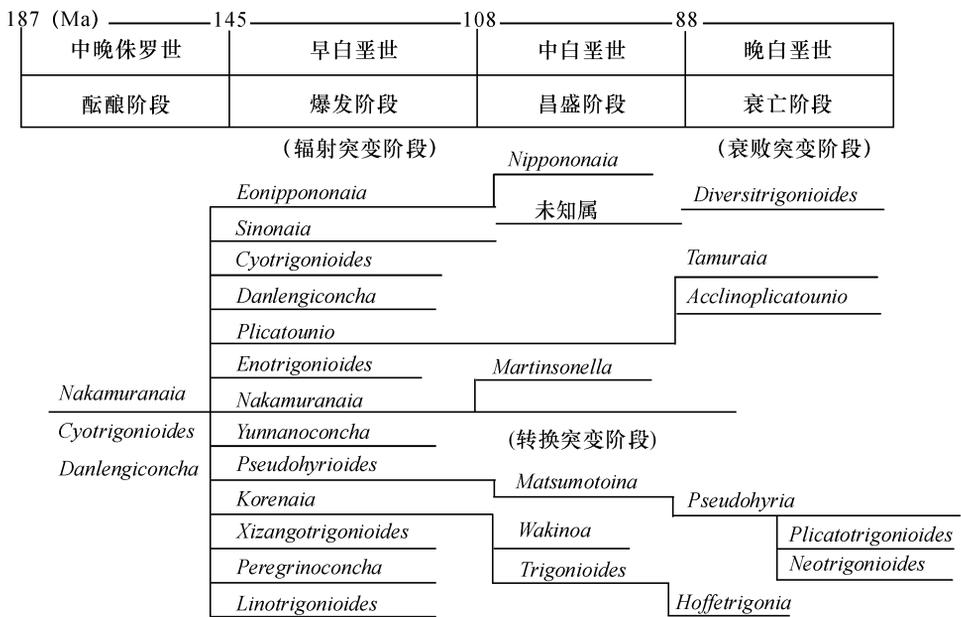


图1 类三角蚌类系统发育的间断平衡模式

Fig. 1 Pattern of the punctuated equilibria of the trigonioidacean phylogeny

V形脊夹角有变小趋势，但皆为真V形脊；经第2次突变，发生质变，全部变成拟V形脊。显然，渐变占次要地位。历次突变性质不同，首次为辐射突变，形成大量支系；其后第2、3次突变为形态转换突变，各支系由低级形态向高级形态转换，第3次突变出现特化；第4次突变属于衰败突变，大量支系绝灭，残存者全面特化。经历长期酝酿之后，出现爆发式辐射发展，随即进入昌盛阶段、衰败阶段、分阶段发展的全过程。一些生物门类的演化过程与之相仿，另一些门类较复杂，辐射突变—转换突变—衰败突变，呈周期性反复再现，如古生代—中生代菊石类演变过程中呈现周期性演变^[5]。衰败突变阶段残留支系再度出现爆发式辐射突变，继之再次发生转换突变、衰败突变。

2 不同生物门类具有相对理想的相似造形本能

原生动物有孔虫类为单细胞动物，其中一些成员的造形本能居然与高等动物的相似。诸如 *Pseudorotalis*、*Bradyina*、*Ammodiscus* 等的精美造形，酷似水生或陆生高等动物的软体动物形态（图2）。低等植物管藻类、轮藻类等，出现类似根、茎、叶的分化，与高等植物根、茎、叶的形态相仿（图3）。

原生动物与高等动物、低等植物与高等植物之间的形态存在惊人的相似性。这决不是环境作

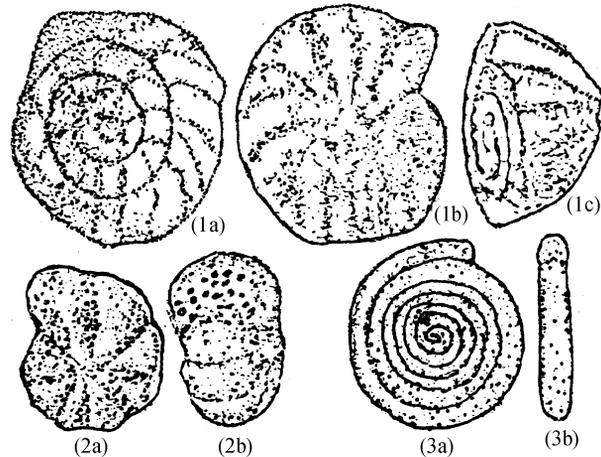


图2 原生动物 *Pseudorotalis*、*Bradyina* 和 *Ammodiscus* 的形态

Fig. 2 Showing the morphology of Protozoa *Pseudorotalis*, *Bradyina* and *Ammodiscus*

1—*Pseudorotalis*, 放大, 背视(a)、腹视(b)、斜视(c); 2—*Bradyina*, 放大, 侧视(a)、口视(b); 3—*Ammodiscus*, 放大, 侧视(a)、口视(b)



图3 轮藻 *Chara vulgaris* 假根—茎—叶
Fig. 3 Showing the pseudo-root-stem-leaf of Charophyta *Chara vulgaris*

用造成的，只能归结于生物本身具有特定的造形本能。不同生物门类都在同一自然辩证规律支配之下，都表现出相对理想、相对经济、相对优化的造形本能和更换造形本能，因而表现出形态的相似性。

一切物质都具有按照自然辩证规律相对理想、相对经济、相对优化的造形本能，不仅有有机界如此，无机界也是这样的。例如，任何一种矿物都有自己特定的造形本能，都有顽强地表现自己特定形态的能力。物质本身是物态的根本成因，环境提供造形条件，居次要地位。

3 同步定向平行演化

同一生物门类的各支系之间，无论它们分布于同一地区或不同地区，隔离或非隔离，都顽固地表现出同步定向平行演化特性，在不同发展阶段，近同时出现一系列特定的同类形态，令人吃惊。实际上，地质学家就是根据生物本身具有的这一特性进行不同区域生物地层划分对比的。

中生代菊石类相关支系的壳饰呈现惊人的同步定向平行演化本领（图4）。早三叠世，壳近光滑或饰简单肋脊；中三叠世，出现复肋、叉肋；晚三叠世，被覆束状肋脊。侏罗—白垩纪，菊石类壳饰演变，再现了三叠纪菊石类壳饰演化的类似过程。菊石类缝合线，三叠纪早期多为齿菊石式，后来呈现亚菊石式、菊石式；侏罗—白垩纪，最复杂，呈典型菊石式；白垩纪后期，简化为新亚菊石式。壳饰和缝合线呈现周期性同步定向平行演化^[5]。

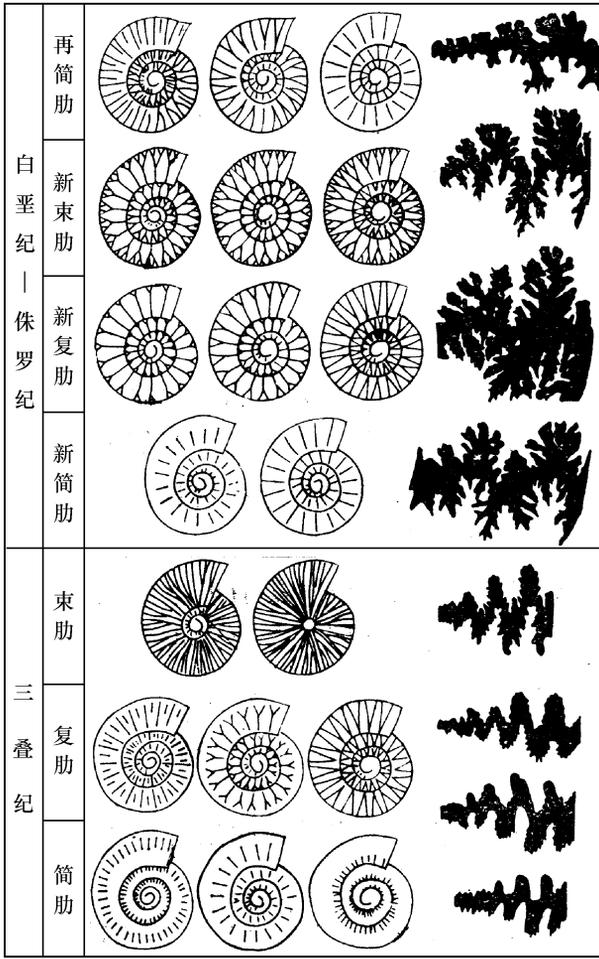


图4 中生代菊石壳饰与缝合线周期性变化
(参考 Wedekind, 1935^[8])

Fig. 4 Periodic change of rib-sculpture and sutures of Mesozoic Ammonoidea

类三角蚌超科系统发育过程中, 不同支系照样呈现同步定向平行演化^[6-7]。原生动物也不例外, 同样呈现出同步定向平行演化。例如, 石炭—二叠纪蜓类, *Schubertellidae* 科和 *Fusulinidae* 科的旋壁演化, 皆由双层式→三层式→四层式→高级单层式, 平行且同步。同步定向平行演化现象也见于植物界, 如三叠纪至白垩纪银杏类图示两支系叶裂由简变繁, 随后简化, 采取愈合叶裂方向发展。二者近同时、并行, 取向一致(图5)。

大量古生物化石资料反复证实, 生物本身具有定向演化本性, 并且不同支系具有同步性。无论它们分布在何处, 处于何种生态环境, 随地史推移, 总是顽强地展现出它们固有的一切特性。这是自然选择学说无法解释的。同步定向平行演化不是环境作用产物, 而是生物本身固有属性。否则, 就没有生物地层划分对标的“标准化石”了。

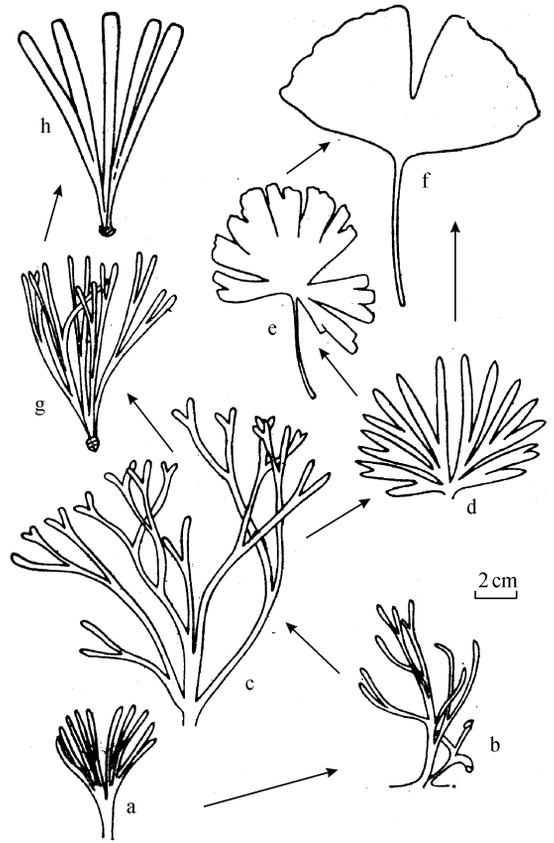


图5 两银杏类支系在系统发育中叶形呈周期性变化
Fig. 5 Periodic evolution of leaf shape of two Gingoales lineages in phylogeny

a—*Dichophyllum*, 石炭纪; b—*Trichopitys*, 二叠纪; c—*Sphenobaiera*, 二叠纪至白垩纪; d—*Bariera*, 三叠纪至白垩纪; e—*Ginkgoites*, 三叠纪至第三纪; f—*Ginkgo*, 侏罗纪至现代; g—*Czekanowskia*, 三叠纪至白垩纪; h—*Windwardia*, 白垩纪

4 地理隔离并不改变生物本身固有属性

生物学、古生物学都有大量实例说明地理隔离加速新物种的形成。地理隔离造成居群间生殖隔离, 有利于变异的保留积累, 避免变异由于相互交配被平均掉, 加速新物种的形成。这是环境对于生物起明显作用的一种类型。然而, 这种作用并不改变生物本身演化的固有属性。诸如阶段性、同步定向平行演化等特性。

西藏边坝黑河早白垩世(多尼组)小型湖泊中繁育了 *Xizangotrigonioides*^[9] 一属。亚球形, 脊饰颇宽粗, 与其他隔离的湖盆中同代相关属如 *Koreanaia* 等特点不同, 地理隔离造就了新属形成。但是, 该属仍然拥有同时代、同阶段类三角蚌类同类标致性形态特点, 诸如被覆真 V 形脊和较大 V 形脊夹角。

北非的 *Dentaspitharia* 和北美的 *Americunio*^[9] 与亚洲的非海生类三角蚌类平行演化, 尽管白垩纪三古陆地理隔离, 这些非海生类三角蚌类都同步达到相同类似的形态阶段。北非的 *Dentaspitharia*, 外部形态与同时代的亚洲的 *Plicatounio* 相仿, 铰合部构造也相类似(图6)。北美 Aptian 期的 *Americunio*, 居然也着生拟 V 形脊, 与亚洲古陆近同时繁育的 *Trigonioides*、*Nippononaia* 的脊饰相仿(图7)。环境隔离造就了新物种, 但不改变生物本身固有的演化趋向, 说明生物本身是其演化的物质基础, 这是生物演化的根本、生物演化的内因。这是哲学早已确立的命题, 十分简单、十分普通, 可是在许多研究生物演化学者那里, 仍然处于混沌状态。

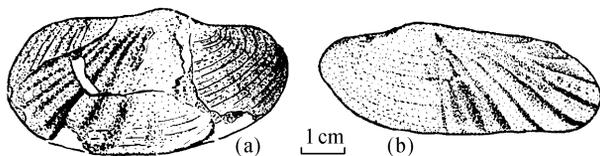


图6 中白垩世 Cenomanian 期 *Dentaspitharia* 与 *Plicatounio* 平行演化

Fig. 6 Parallelism of *Dentaspitharia* and *Plicatounio* in Cenomanian

a—*Dentaspitharia flattersensis* (Mogin), $\times 0.7$, 北非中撒哈拉(据 Mogin, 1963, 图版 3, 图 4d)^[10]; b—*Plicatounio (Plicatounio) naktongensis* Kobayashi et Suzuki, $\times 1$, 中国福建宁化凤山禾口组(据顾知微, 1989, 图版 1, 图 7)^[11]

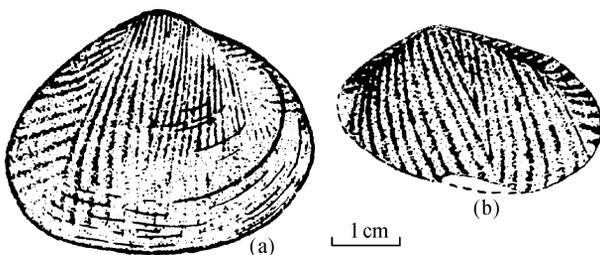


图7 中白垩世 Aptian-Albian 期 *Trigonioides* 与 *Americunio* 平行演化

Fig. 7 Parallelism of *Trigonioides* and *Americunio* in Aptian-Albian
a—*Trigonioides kodairai* Kobayashi et Suzuki, $\times 1$, 南朝鲜庆尚南道河东郡水门洞霞山洞组(据 Yang, 1974, 图版 54, 图 la)^[12]; b—*Americunio asinarius* (Reeside), $\times 1.5$, 美国科罗拉多 Burro Canyon 组(据 Reeside, 1957)^[13]

5 绝灭是生物本身固有的属性

显生宙以来, 发生过多次大规模的众多生物门类的绝灭。关于绝灭的原因, 不同作者先后提出 10 多种绝灭说, 绝大多数属于外因绝灭论, 由地球内部事件或地球外部事件引起绝灭。近年来地外灾变论格外流行, 诸如天体碰撞、超新星爆

发、太阳耀斑爆发等。

对于某一物种或一较小支系, 甚至某一小群落的绝灭, 可能由某种外因造成的。占据广阔生态环境的较大生物系统的绝灭, 主要在于内因, 在于生物本身。这不排除可能存在外因诱发, 环境变化加速或延缓绝灭的到来, 但不改变生物固有属性。生物绝灭属于自我衰败、自我消亡, 不属于自然淘汰。

占据广阔生态环境的较大生物系统的绝灭具有下列特点: 第一, 按生物门类系统绝灭, 不按生态系统灭亡; 第二, 绝灭之前, 呈现一段衰败过程, 属种和个体数量锐减, 大量支系遁迹, 少量残存种类单调, 形态特化, 所谓退化现象、返祖现象频频出现, 分布范围迅速缩小; 第三, 绝灭之前的衰败过程发生在根据生物演化间断(突变)划分地史阶段分界之前的一段相对平静的地史发展时期, 生态环境无多大变化, 没有地质资料能说明出现过相应的突发事件; 第四, 新系统的兴盛取代旧系统的绝灭, 实际上只是门类的更迭。这些特点说明, 绝灭是生物本身固有属性。

现代遗传学研究表明, 在系统演化过程中, 有增加基因组中不能转录的 DNA 的趋势, 生物表现老化、特化、畸形。可以推测, 这种衰败突变进一步发展, 引起生物丧失生育能力而绝灭。目前已知多种基因突变可以导致生物丧失生育能力。

广泛流行的星球碰撞恐龙绝种说, 即使发生过所说的“碰撞”, 也难以解释在这种碰撞之前恐龙类业已经历过衰败阶段, 缩小分布范围和多数种类的消亡过程, 碰撞前已残存无几了。

6 讨论

中性学说(Neutrality hypothesis 或 Neutral theory)要点: 在生物分子进化中突变产生的等位基因对于物种无害也无利, 自然选择对于这些突变的作用是中性的, 几乎不起作用。就是说中性突变不受自然选择控制, 纯粹取决于遗传漂变。首次证实了自然选择对于基因突变不起作用。这与达尔文学说的自然选择是生物进化的根本机制是截然不同的。但是, 达尔文的大量例证, 阐明了自然选择在物种渐变过程中是起作用的, 而且是显而易见的。这给今后生物学遗传学等研究提供了广阔空间。

目前为止, 生物与环境相互关联的研究者,

绝大多数依然处于达尔文学说支配之下,相信自然选择是生物进化的根本机制,特别是生物绝灭说,大多归结于生态环境变化。生物系统的绝灭总有一个衰败过程、特化过程,突显生物本身的变化,应当从生物本身找原因。近来较多提及食物链剧变导致生物绝灭说。这种剧变通常是局部性的,无法解释生物绝灭的全球一致性。若能摆脱生态环境是生物进化的根本机制的这一羁绊,其研究成果有可能更接近自然。

本文宗旨是运用生物系统演化实际材料,论证生物本身是其演化的物质基础,生物本身在其演化过程中起主导作用,生态环境的作用是次要的。生物系统演化是生物本身固有属性顽强的展示过程。内因通过外因起作用,加速或延缓这一过程,或使这一过程丰富、简化、曲折。环境作用显而易见,但作用肤浅、不涉及实质,无法改变生物本身固有属性,诸如生物系统演化阶段性、周期性(相似但有本质区别的形态反复出现在不同发展阶段),同一系统不同支系的同步定向平行演化特性。在任何生态环境下,同一生物系统演化都会展现出全球一致性、同步性和同时性,否则就没有全球可以对比的生物地层学了,就没有“标准化石”了。

生物系统演化过程表明,生物基因突变具有阶段性、周期性^[4];同一系统不同支系的基因具有同步定向平行突变特性;同一系统基因突变有着全球一致性。这是生物的固有本能,生物的固有属性,与千变万化的生态环境无太大关联。这表明自然选择对于系统演化中的基因突变是不起作用的,尽管在渐变过程中自然选择的作用是十分明显的。

参考文献:

- [1] Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level [J]. Nature, 1968, 217: 624-626.
- [2] Kimura M. The Natural Theory of Molecular Evolution [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- [3] Eldredge N, Gould S J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism [C] //TJM Schopf. Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman Cooper & Company, 1972: 82-115.
- [4] 郭福祥. 类三角蚌类演化特性及其遗传物质突变规律 [J]. 中国科学: B辑, 1992 (2): 177-184.
- [5] 郭福祥. 生物系统发育形态演变的周期性和个体发育的预演现象 [J]. 桂林冶金地质学院学报, 1991, 11 (2): 121-129.
- [6] 郭福祥. 关于类三角蚌类和亚洲非海相白垩系 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1987: 1-89.
- [7] Guo Fuxiang. Origin and phylogeny of the Trigonioidoidea (non-marine Cretaceous bivalves) [C] //Johnston P A, Haggart J W. Bivalves: An Eon of Evolution: Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell. Calgary: University of Calgary Press, 1998: 277-289.
- [8] Wedekind R. Einführung in die Grundlagen der Historischen Geologie: Bd. I. Die Ammoniten-Trilobiten-und Brachiopodenzeit [M]. Stuttgart: Ferdinand Enkeverlag, 1935.
- [9] 郭福祥. 侏罗—白垩纪非海生双壳类新分类阶元 [J]. 云南地质, 1986, 5 (4): 340-347.
- [10] Mongin D, Fisher J C. Les mollusques du "continental intercalaire" (mesozoïque) du Sahara central [J]. Mem. Soc. Geol. France, 1963 (96): 1-40.
- [11] 顾知微, 沙金庚. 闽西 *Plicatounio (Plicatounio) naktongensis* 个体成长中的一些变化 [C] //中国南方白垩系会议论文集. 南京: 南京大学出版社, 1989: 133-147.
- [12] Yang S Y. Note on the genus *Trigonioides* (Bivalvia) [J]. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 1974 (95): 395-408.
- [13] Reeside J B Jr. Nonmarine pelecypod (*Nippononaria asinaria*) from the Lower Cretaceous of Colorado [J]. Journal of Paleontology, 1957, 31 (3): 651-653.

Discussion of Mechanism of Biota Evolution

GUO Fu-xiang

(Guilin University of Technology, Guilin 541004, China)

Abstract: According to paleontological phylogenetical data and related biological data, the paper discusses that biota itself is the material basis of its evolution, the mutations plays a leading role and the phyletic evolution plays the secondary role. The evolution pattern of the punctuated equilibria is universally shown in phelogeny. There is a similar ideal form-making instinct in different great phyla and the synchronous orientation parallelism in different lineages of a same tribe. No innate attributes are restricted by the geographical isolation. The extinction is an innate attribute of biota. The conclusion is that the biota itself plays a leading role in phelogeny and the environment action is secondary. The natural selection for gene mutations in phylogeny is no action.

Key words: natural selection; phylogeny; punctuated equilibria; synchronous orientation parallelism; mutation; phyletic evolution; extinction