

# 宏进化的非匀速特征

## Characteristics of Nonuniform Motion of Mega-Evolution

张 昀

(北京大学生命科学学院, 教授 北京 100871)

### 由进化速率引发了理论碰撞和争论

达尔文认为适应进化的基本形式是微小的有利变异通过自然选择而积累, 不利的或有害变异被选择剔除, 这一过程基本上是一个渐进的过程。现代生物学基于种群的进化研究所观察到的小进化过程基本上证实了达尔文的论点。达尔文之所以强调渐变进化有其历史原因, 因为他的主要论敌是特创论, 如果完善的、高度适应其生存环境的生物类型是突然出现的, 则有利于特创论, 所以达尔文强调进化的连续性和渐进性。达尔文在《物种起源》中写道: “倘使能证明有任何复杂器官不是经过无数的、连续的、轻微的变异而形成的, 那末我的学说就完全破产, 但是我还没有发现这种情形”。后来的一些进化学者把达尔文所强调的连续、渐进的进化型式称之为“渐变论”(gradualism)而加以批判。其实达尔文也观察到自然界进化的非匀速的特点, 他在《物种起源》中写道:

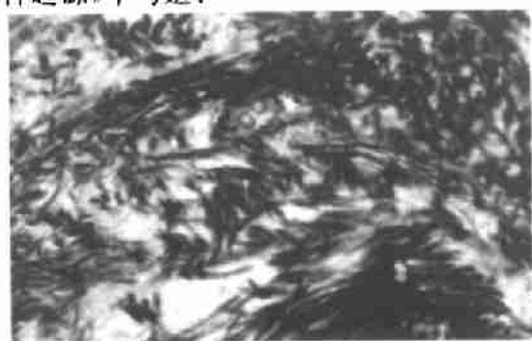


图1 元古宙的丝状体蓝菌遗体化石(左)与现代的丝状体蓝菌(Lyngbya sp.)

注: 它们死亡后不久的遗体(右)极为相似。前者保存于辽宁晚元古代甘井子组(距今8~9亿年)的燧石中, 后者来自山东荣成海边。蓝菌在地球上生存了30多亿年, 可以称之为地球上最老的活化石。

质、核酸)进化速率的研究得出了与古生物学的相反的结论: 生物大分子的进化改变是匀速的, 进化速率是相对恒定的。

如果以核酸和蛋白质的一级结构的改变为进化度量, 进化时间以年计, 那么生物大分子随时间

“许多物种是一旦形成就不再改变……物种经历改变的时期, 虽然也长达以年计, 但与物种保持自身特点而不变的时期相比, 也许是短暂的。”这段话所表达的正是Eldridge和Gould在70年代提出的“断续平衡论”(the punctuated equilibrium theory)的基本观点, 即进化是停滞与跳跃相间的非匀速过程, 但Eldridge和Gould是将达尔文当作对立面而加以批判的。(Eldridge and Gould, 1972)

古生物学家至少可以提出以下两个事实来反驳“匀速”的进化观点:

(1) 许多高级分类群常在相对较短的地质时间内“突然”地大批出现。例如寒武纪早期的多门类动物的“突然”出现被称为“寒武爆发”。

(2) 许多生物类型经历了亿万年进化, 其形态结构几乎未变, 被称为“活化石”。例如, 10多亿年前的蓝菌化石和今天的蓝菌几乎一样(图1)。

于是古生物学家首先提出了有关进化速率的争论问题, 进化是匀速的还是非匀速的(变速的)?

70年代以来, 分子生物学对生物大分子(蛋白

的改变(即分子进化速率), 用木村(Kimura, 1983, 1989)的话说, “就像物理学的振荡现象一样”匀速而稳定。

由进化速率引出了关于进化原因、进化机制的争论以及不同进化理论之间的碰撞。例如, 匀速的、

恒速的、随机的生物分子进化怎样和非匀速的、适应性的表型进化相协调呢？

用地球历史的时间尺度作观察，  
许多重大进化事件集中在地球  
“生命史”的后期

现在，让我们在整个地球历史的时间尺度上观察生物圈的重大进化事件的发生[根据某些学者的建议我们把这种更大尺度的进化叫做宏进化

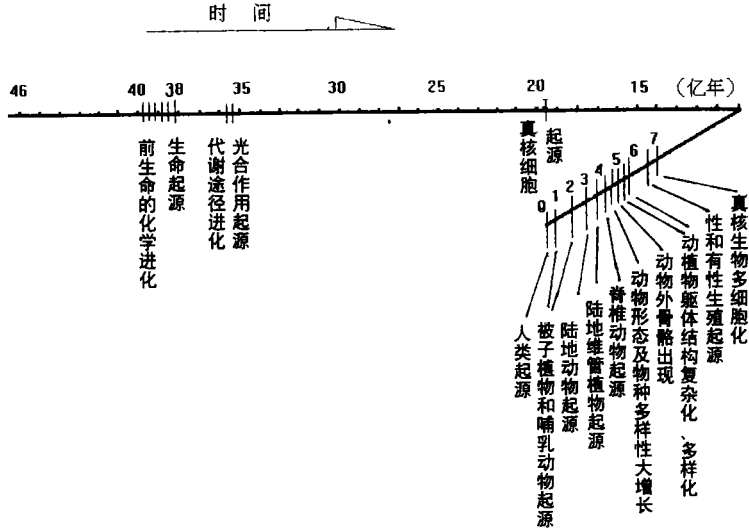


图 2 生命史的进化时间表显示出非匀速进化特征

注：最重要的进化事件发生在生命史的早期(太古宙早期)和晚期(元古宙末及显生宙)，中间(太古宙晚期至元古宙早中期)有长时间的进化停滞。生命起源，即从化学进化到最原始的细胞生命产生至少包含 6 个重要的进化步骤。光合作用起源是仅次于生命起源的重大进化事件；单细胞的真核细胞生物可能在 19~20 亿年前出现；真核生物的多细胞化和个体体积增长、性和有性生殖起源、动物躯体结构体制的多样化、外骨骼产生、动物形态及物种多样性爆发式增长等重要的进化事件集中发生在元古宙末至寒武纪初的 1 亿多年内。脊椎动物起源、陆地维管植物起源、动物由水上陆(两栖和爬行动物起源)等重要的进化事件也集中发生在早古生代的 1 亿多年内。生命史末端的最重要的进化事件是人类起源。

根据地质的、同位素地球化学的及其它方面的资料，前生命的化学进化发生在地球开始形成后的 6 至 9 亿年期间，即距今 40~38 亿年(Schidlowski, 1993; 张昀, 1989)。最早的微生物化石和碳酸盐岩叠层石发现于 35 亿年龄的澳大利亚太古宇巴拉伍那群(Warrawoona Group)和南非太古宇斯瓦兹兰超群(Swazieand Supergroup)，国际专家小组共同研究了巴拉伍那群的碳酸盐岩中的燧石薄片之后一致认定其中保存有真正的微生物遗体化石(Awramik 等, 1983)。其中的某些有分隔的丝状体微生物化石与现代的丝状体蓝菌相似(Schopf, 1993)。如果考虑到巴拉伍那群和斯瓦兹兰超群中的碳酸盐岩叠层石(Awramik, 1988, 1991)，那么可以作出如下判断：35 亿年前，地球上已经产生出能沉淀碳酸盐和固定 CO<sub>2</sub> 的光合微生物了，它们是类似现代蓝菌的原核生物。

格陵兰西部的伊苏阿(Isua)沉积变质岩是世界

(mega—evolution)]。

如果我们将生命历史中先后发生的重大的进化革新事件(evolutionary innovations)标在 46.5 亿年的地球历史的时间坐标上(如图 2 所示)，我们可以看到一个奇怪现象：大多数重大的进化事件发生在地球历史的早期(35~40 亿年前)和晚期(7 亿年以近)。即重大进化事件多集中在生命史的远、近两端；而在生命史的中期，即从太古宙晚期到元古宙中期的 25 亿年左右的漫长时间里只发生过一次重大的进化革新事件，即真核细胞起源。

上最古老的岩石，年龄为 38 亿年，其含碳最高的部分的有机碳含量达 0.6% 以上，超过地球沉积岩有机碳含量的平均值，其稳定碳同位素比值( $\delta^{13}C$ )也偏向负值，由此推断，38 亿年前，地球上已经存在生物同化作用。换句话说，38 亿年前，地球上已经完成了前生命的化学进化，产生了原始生命。根据 Schuster(1984)的分析，从化学进化开始到原始生命产生至少涉及 6 个大的进化步骤，其中包括各种生物小分子的非生物合成，生物小分子聚合形成多肽和多核苷酸等生物大分子，具有生物活性的蛋白质及作为信息载体的核酸分子产生，遗传密码起源和自复制、自组织的超循环分子系统产生，膜分隔结构和原始细胞生命出现，以及化能自养的和异养的代谢途径产生等。所有上述的重大的进化事件可能都发生在 40~38 亿年前的相对短暂的历史时期。

微生物化石和叠层石记录表明，35 亿年前，利

用硫化物作为  $\text{CO}_2$  还原剂的光合同化作用和具有光系统 I 的光合微生物已经出现。目前我们还无法确定水裂解方式的光合作用(利用水作为  $\text{CO}_2$  还原剂)何时产生的。光合作用的起源和进化过程涉及许多复杂步骤,因而是一个包含若干重大进化步骤的大事件,可以肯定是发生在 38~35 亿年前期间。

由此我们可以这样说,地球生物圈的建立和演化的基础在生命史开端的几亿年内已经确立了。

能进行光合作用的、能沉淀碳酸盐并建造叠层石的蓝菌及其它原核细胞微生物自 35 亿年到整个元古宙长达 25~28 亿年的历史时期一直是地球生物圈的主要组成部分(或如一般人所说的:占统治地位),直到 20 亿年前,地球大气圈开始积累自由氧之后,真核细胞生命的起源才有可能。古生物化石记录也表明,由原核细胞到真核细胞的进化事件可能发生在中元古代(Mesoproterozoic),即大约距今 20~15 亿年前。尽管真核生物在中元古代已经出现,但蓝菌等原核生物仍在显生宙以前的很长时间内占优势,这些蓝菌的大多数在形态进化上极其保守,我们可以找到大量的“活化石”,它们与现在的蓝菌形态上极为相似。也许我们可以说,自太古宙晚期到元古宙中期,是进化停滞时期,除了真核生物起源以外没有发生其它重大进化事件。

现在我们看一看生命史的近端,即从元古宙末(7.0~5.4 亿年前)到寒武纪以后的显生宙时期。真核生物的多细胞化、组织分化、性分化以及世代交替的生活史发生在 7~6 亿年前(张昀、袁训来 1995; Zhang Yun, 1997); 无脊椎动物外骨骼产生和动物基本结构体制的进化产生,以及伴随的无脊椎动物多样性大增长(Ediacara 适应辐射和寒武爆发)发生在 5.7~5.0 亿年前。植物维管系统的进化产生及相伴随的陆地生态系统的建立发生在大约 4.3 亿年前。脊椎动物基本结构体制的确立(鱼类起源)发生在 4 亿年前。陆地脊椎动物及其适应特征的起源和进化,昆虫及其它陆地无脊椎动物起源与进化发生在 3.5~3.0 亿年前。被子植物及哺乳动物起源和进化发生在 2.0 亿~1.4 亿年前,人类起源于 200 万年前。如此许多的重大进化事件集中发生在生命史后期的 7 亿年内,不能不引起进化生物学家的极大的兴趣。

## 试析生命史之非匀速进化之特征

就作者现在的认识而言,生命史之所以有如此明显的非匀速进化特征,可以从两个方面解释。

作为地球一个组成部分(有机部分)的地球生命,它和地球的物理环境(无机部分)构成一个巨大复杂的系统,它们在地球演化过程中相互作用、相互影响、相互制约、协同进化。每一个重大的生物进

化事件都对地球演化进程和演化方向产生巨大而深刻的影响。例如,自从能固定大气二氧化碳,释放氧气、沉淀碳酸盐的蓝菌在生命史早期进化产生以后,地球大气圈和水圈的化学组成以及地球岩石圈都发生了缓慢而不可逆的改变:大气二氧化碳含量下降,自由氧积累,海水钙、镁离子浓度下降,地表温度下降,构造活动强度也趋于减弱,稳定地块和古大陆边缘的地形地貌也发生变化,这种变化正是后来的复杂、高级的生命进化以及生物圈的建立的必要条件。只要将今日地球与今日的火星表面状态比较,就可以看出地球生命对地球演化方向的决定性影响(张昀, 1992)。改变了的地球环境又对地球生命的进化进程产生制约作用。例如,大气圈自由氧几乎决定了某些进化事件发生的时间,20 亿年前大气自由氧开始积累时,需氧的真核生物出现了;元古宙末大气自由氧含量达到今日大气自由氧含量的 6~10% 时,多细胞宏观体积的后生动物进化产生了。

另一方面,生命史可以区分为早、中、晚三个阶段,不同阶段的进化性质不同。在早期的生命出现以前的化学进化阶段,进化本质上是化学过程;在中期的细胞进化阶段,进化革新发生在细胞内部结构和相关的生理过程上,细胞的生物化学组成和基本特征并无大的改变;在晚期多细胞复杂生命进化出现之后,进化革新主要表现在组织器官结构及其相应的功能的适应改变上,而这时的生命在生物化学、代谢途径以及细胞结构等低层次的基本特征上则表现出相对保守。显生宙以来,结构多样的形形色色的复杂生物,其基本的生化和细胞学特征并无实质的差异,就像当今大城市中千姿百态的各式建筑物一样,其基本的建筑材料(砖、石、水泥、木料、钢材等)并无大的不同,其多样性仅仅表现在整体结构上。

这种现象可以叫做“进化层次上移”,即进化的主要过程随着时间从低层次向高层次转移。

一个进化阶段的初始,往往呈现出许多进化方向(进化试探),通过自然选择确定了“最适的”结构体制之后,进化趋于保守,进化重心向高层次转移。可以假设,早期生命可能不止一种遗传密码和许多种代谢途径。从化石纪录可以推断,伊迪卡拉时期(Ediacaran time)和寒武纪早期的动物结构体制比今日的动物的歧异性大得多,正像我们在伊迪卡拉动物(化石)群和澄江动物群(化石)中所看到的。

需要指出的是,达尔文强调的“渐变”是指复杂的适应性状或复杂的适应构造的获得必定通过某些中间过渡阶段;就像人类设计制造的一部复杂的、功能完善的机器,它必定是经历若干中间阶段逐步改进而成,这个过程可快、可慢、可长、可短。因

(下转第 48 页)

要素的有效配置;其次,借助国家专业银行调整信贷结构、减少不良贷款比例的有利时机,主动向银行推荐并协助鉴定、审核选择了一批有发展潜力的高新技术项目;主动吸引、培育了各类市场中介组织,通过系列软体媒介,沟通企业、政府与研究机构之间的信息。此外,由国家统计局等五个政府部门共同组建的高技术企业评价中心,通过评定指标和评价结果,有效地引导了企业的适应性发展。总之,新型的政府管理机构就像区域创新网络中的智能开关,着力将有利因素引入网内,将不利因素拒之网外,在区域创新网络中承担着重要的组织、建设和维护的功能。

### 9. “中关村精神”是中关村区域创新网络文化共生性的核心

从中关村区域创新网络的形成历史和现状来看,中关村网络中主体之间的关系并不是单纯的经济关系,引人注目的是在经济转轨中,各行业主体相互作用所形成的文化共生关系。在中关村,企业、政府、大学、科研院所,以及广大市民,在从计划经济向市场经济转轨的开创性探索中,形成了对高新技术产业发展、对市场经济、对区域使命等方面的一些共识,并在此基础上产生了一种鲜明的“中关村精神”。具体表现在中关村企业在一次创业中的“四自”(自筹资金、自由组合、自主经营、自负盈亏)原则,二次创业中提出的“六化”(资本股份化、技术创新化、产业规模化、经济国际化、融资多元化、管理科学化)发展战略上。文化共生性在中关村的区域创新网络发展中,在一定程度上起到了非正式战略联盟的作用。“中关村精神”最为突出的表现是在理性思考、大胆创新、面向国际等方面,使敢试敢闯与理性思考融合在一起,成为中关村地区持续发展强有力的精神力量。正是得益于这种精神力量,一批又一批科研人员走出了高墙深院,扔掉铁饭碗,捧起泥饭碗,不拘一格地创业,并在组织、经营运作上发挥出持续不断的创造性;正是有了这种精神的力量,联想、紫光等企业鲜明地打出振兴民族产业的旗号。目前联想已成为国内市场占有率第一的计

算机企业,而紫光则在国内扫描仪市场也占有一席之地,方正、亚都等企业也以拥有自主知识产权的优势商品当仁不让地夺回被外国产品占领的市场,并不断向国外输出;也正是这种精神力量,使企业和政府的相应管理也均立足于理性思考和理性行动之上。“将政府管理寓于对企业的服务之中”的试验区办公室职能定位即是生动的体现之一。应该说,“中关村精神”直接导致了企业的高效率和员工对事业的专注与献身。

### 10. 中关村区域创新网络的形成是历史的必然,它已成为全球创新网络的重要组成部分

中关村区域高新技术产业的发展模式,既反映了世界经济技术一体化发展的大趋势,又是我国改革开放在中关村发生作用的结果。技术向经济的转化周期历经蒸汽机的 100 年、无线电的 40 年到激光的 2 年,以至当今计算机技术的几个月。这种转化频率的加快,必然要求技术与经济相互作用的形式发生质变,其特点是以地域为载体、技术与经济间的高频接触和相互作用,同时深深扎根于社会文化之中,中关村区域内拥有的是紧邻大学和科研院所的一个庞大的新型企业群落;中关村地区不仅存在丰富的技术源头、有创新精神的企业群,还有巨量而即时的市场信息流动,而且在园区内形成了区域创新网络。在中关村区域创新网络中,行为主体多样,大小企业并存,企业类型多样,由此结成生产综合体;同时,通过市场竞争的优胜劣汰,优化主体质量,通过网络边界的收缩与扩张,灵活地趋利避害,这些使中关村区域创新网络具有了一种类似生态系统的性质。

中关村区域创新网络通过技术和产品的辐射,以及企业组织的扩展、对外开放,将网络联系伸向全国各地;同时,从中关村新技术产业诞生之日起就与国际创新网络建立了强有力的接口。目前与欧洲、日本、美国以及香港等主要高新技术产地及市场之间存在良好的交流界面,并首批进入亚太科技园网络。中关村区域创新网络现已成为全球创新网络中一个重要的组成部份。(责任编辑 蔡德诚)

(上接第 10 页)

此,渐变并不排除快速进化,渐变也不完全等同于匀速变化。

不同领域的进化生物学家在不同层次上观察到的进化速率和进化规律相异甚殊,由此引起的争论导致进化理论的分裂。现代综合论、分子进化中性论、断续平衡论、新灾变论等各执其词,分子进化、小进化(种群进化)、大进化(种上进化)和宏进化似乎是互不关联的独立自主的进化过程,目前还没有一个理论可以解释所有不同层次的现象。笔者认为进化理论的分裂是暂时的,随着各领域研究的

进展,进化理论最终会走向统一,或者说,走向更大的综合。

#### 参考资料

- [1]张昀,前寒武纪生命演化与化石记录,北京大学出版社,1989
  - [2]张昀,新地球观,地球科学进展,1992,7 卷 1 期,P57~64
  - [3]张昀、袁训来,元古宙末多细胞红藻有性生殖结构的发现,中国科学 B 辑,1995,25 卷 7 期,P749~754
- (编者注:以下删去 10 篇英文参考资料,需者请与作者联系)
- (责任编辑 蔡德诚)