

达尔文的理论过时了？

达尔文的生物演化理论已经历多次修正。如今，一些生物学家呼吁再次扩展演化生物学的理论体系。达尔文的理论真的已经过时了吗？

撰文 迪特哈德·陶茨 (Diethard Tautz) 翻译 樊亦非 审校 顾红雅

珊瑚礁是无数生物的家園，这些生物占据了不同的生态位。由于拥有很高的生物多样性，珊瑚礁成为了演化研究的焦点。



查尔斯·达尔文（Charles Darwin）犹豫了很多年，才最终发表演化论。达尔文很明白，他的理论及其基本原理很简单，很多生物学现象很难用这个理论来解释。要不是因为在19世纪50年代时，达尔文知晓了英国博物学家阿尔弗雷德·拉塞尔·华莱士（Alfred Russel Wallace）正在发展一套相似的理论，他还会犹豫更长时间。彼时，达尔文研究演化论已经有20年了，他担心华莱士会抢先一步发表论文。

在1858年的一场会议中，伦敦林奈学会的学者们听取了两人初步成果的论文汇报，其中已经包含了他们理论的主体内容，但一开始这些成果并没有引起很大的反响。直到次年，《物种起源》（*On the Origin of Species by Means of Natural Selection*）一书问世，达尔文的演化论才广为人知。从书名上看，这部著作的核心似乎是讨论新物种如何形成，但实际上其核心是自然选择的机制。在书的开头部分，达尔文用两句话总结了演化论的基石：

“由于每个物种中出生的个体数量都多于可能存活的数量，导致生物需要反复地进行生存斗争，因此对于任何一种生物而言，在复杂且可能多变的环境中，只要它发生了有利于自身的变化，无论这种变化多么细微，它都将获得更高的存活几率，因而自然地选择留存下来。由于强有力的遗传原理，任何被选择出的变异体都会将其新的、修改过的性状遗传扩散下去。”

自然选择的基本原理包含了过度繁殖、生存斗争、变异、遗传和生态环境条件等因素，这些因素综合作用，使物种得以适应环境。这些相互作用可以随时通过实验来重现，并且揭示了一定的规律。从这方面来看，这些规律事实上不再仅仅是一种“理论”了。所以，我们通常会说“演化生物学”，而不是“演化论”。

如今，一些科学家呼吁修改演化生物学的理论基础，以构建一套扩展演化综合论（extended evolutionary

迪特哈德·陶茨是德国马克斯·普朗克演化生物学研究所的主任，从事演化适应的分子机制、群体遗传学、物种形成和比较基因组学等方面的研究。



synthesis)。他们认为，当前的演化综合论已经不足以充分解释演化过程。那么，达尔文和华莱士的观点真的已经过时了吗？如果他们掌握了现在人类所掌握的生物学知识，他们还会构建如此相似的理论体系吗？

达尔文最大的批评者就是他本人。他意识到，要想恰当地评估变异和遗传对演化过程有何影响，必须首先理解生物体如何形成并遗传自身的特征。1865年，奥地利帝国的遗传学家格雷戈尔·孟德尔（Gregor Mendel）把从豌豆中总结出的遗传学发现撰写成文，并于次年发表，但他的发现起初并未引起关注。直到19世纪末20世纪初，一些科学家重新“发现”并推广了孟德尔曾揭示的遗传学规律。但当时的研究者指出，这些定律会与达尔文的观点产生矛盾。达尔文假设，生物在演化过程中发生着“微小的变化”；然而，根据孟德尔的理论，控制性状的遗传机制是不连续的，也就是说如果生物发生突变，似乎只能产生较大的影响。这让各种新的演化理论涌现了出来，而达尔文和华莱士则几乎被遗忘了。

但随后，英国理论演化生物学家罗纳德·费希尔（Ronald Fisher）出现了。他不仅从生物学的层面思考，还运用数理统计方法阐释遗传的机制，这种机制可以解释在生物的每一世代中，大量基因如何协同发挥功能。费希尔的研究表明，如果突变、变异和选择作用于整个种群，并且在多个世代的时间跨度上观察这些作用的影响，它们就不再与孟德尔定律存在矛盾了。在1930年出版的《自然选择的遗传理论》（*The Genetical Theory of Natural Selection*）中，费希尔全面地讨论了孟德尔遗传学的统计学意义。

在费希尔这项工作的基础上，演化生物学家构建了群体遗传学的基本理论，并得以将达尔文的观点与新的生物学发现结合起来。生物学家和演化研究者们撰写了一系列内容更为通俗易懂、受众更广而且颇具影响力的书

精彩速览

近代以来，生物学家修正了达尔文的理论，发展出现代综合论。现代综合论整合了遗传学、生态学、分子生物学等领域的发现，结合统计学手段，以更

好地诠释生存斗争、变异的来源、物种形成等问题。随着生物学的持续发展，一些生物学家呼吁修改演化生物学的理论基础，构建“扩展演化综合论”，

以整合最新的发现，但许多学者认为时尚未成熟。近年来，表观遗传和多基因遗传领域取得了诸多进展，给演化理论的发展提供了新的启示。



演化拾趣：加拉帕戈斯群岛上生活着多种达尔文雀，它们都来自同一个祖先（1）。龟的肩胛骨位于肋骨以内，这是非常不寻常的，演化发育生物学研究会关注这样的事情是如何发生的（2）。多鳍鱼有强壮的胸鳍，可以在旱地上蜿蜒移动——据推测，陆生脊椎动物的祖先也有类似的特点（3）。

籍，其中包括乌克兰裔美国演化生物学家费奥多西·杜布赞斯基（Theodosius Dobzhansky）的《遗传学与物种起源》（*Genetics and the Origin of Species*, 1937 年出版）、德裔美国演化生物学家恩斯特·迈尔（Ernst Mayr）的《系统学与物种起源》（*Systematics and the Origin of Species*, 1942 出版）以及英国演化生物学家朱利安·赫胥黎（Julian Huxley）的《演化：现代综合论》（*Evolution: The Modern Synthesis*, 1942 年出版）。

在这场论辩中，演化生物学里“现代综合论”（modern synthesis）的概念得到了巩固。现代综合论并不是一种新的演化理论，而是将演化理论用更容易理解的数学关系进行了表述。归根结底，现代综合论融合了遗传学、胚胎学、动物学、植物学、生态学、古生物学和分子生物学等领域的理论以及观察和实验结果，调和了孟德尔的遗传学定律

与达尔文的渐进演化思想（达尔文认为，演化包括许多中间步骤，而不是跳跃式的过程）之间的矛盾。其中最重要的发现是，新物种的出现只能借助于群体遗传学来解释。

当今的学校教授的是基于现代综合论的演化生物学知识。这常常会让人们认为，如今的演化理论已经很完备了。然而，演化生物学和遗传学、生态学、行为学、发育生物学等领域一样，也在不断地发展。在理论不断发展的同时，研究人员也在不断地获得基于经验和实验的发现。这就引出了是否有必要发展“扩展演化综合论”的问题。有一些演化生物学家力推扩展演化综合论，比如英国圣安德鲁斯大学的凯文·莱兰（Kevin Laland），他们认为有一些经验性的观察结果无法被整合到现有理论中。不过，他们并不是打算全盘否定现有的演化理论，而是想要扩充这些理论。当然，他们尚不清楚这样的目标应该如何实现。还有

许多生物学家则认为，没有必要修订现有的理论。

现代综合论已经经历了几次重要的发展，特别是在生存斗争的作用、变异的来源以及生态学因素如何影响物种形成这几个方面。最近，表观遗传和多基因遗传的知识也被整合到了现代综合论的体系中。此外，为了摆脱单纯地“讲故事”的局面，研究者正越来越多地用计算机建模和数学方法来发展现代综合论。这么做在当下非常有实际意义，例如揭示病毒变异株的感染周期和传播规律。

无论是谁，在呼吁发展“扩展演化综合论”之前，都应该首先弄清楚在这一领域，学界在概念性的认识上已取得哪些进步，以及目前需要讨论的主题到底是什么。

生存斗争是否存在？

达尔文使用了“生存斗争”这个词语，并且认为生存斗争是自然选择的一个因素。许多人将此解读为在各自为战的局面中“适者生存”，有些人甚至将其奉为达尔文学说（Darwinism）的核心观点。然而，从20世纪40年代至今，有一个问题始终令演化生物学家感到困惑：竞争是普遍存在的，但同时个体间的合作也几乎随处可见，如何解释二者之间的矛盾？为什么在多细胞生物中，即便最终只有生殖细胞才能延续到下一代，生物体内的各个部分之间仍会互相合作？为什么在昆虫种群中，即便只有“女王”可以繁殖，不同的个体之间仍会合作？如果互帮互助不能让人直接受益，为什么人们还要这么做？

为了解释这一点，演化生物学家最初提出，被选择的不是个体，而应是群体。如此一来，合作便成为一条额外的演化原理。但这种演化方式是不可持续的，因为“搭便车”和“行骗”的个体可以在不用自己投入资源的情况下利用群体的资源，以牺牲他者为代价获得个体优势。即便合作能增强群体的适应性并且提高群体生存的概率，但如果这些“行为不端”的个体太多，群体依然会崩溃。囚徒困境就是一个典型的例子。

合作、冲突和利益平衡之间的相互作用，实际上已经成为演化生物学中最为复杂的问题之一，我们只能管中窥豹，直观地理解其中的规律。要想彻底解决这个问题，我们需要一种理论方法以及强大的数学模型。

“生存斗争”理论目前正在让位于“演化稳定策略”（evolutionarily stable strategy）。这一概念由英国理论生物学家约翰·梅纳德·史密斯（John Maynard Smith）和美国群体遗传学家乔治·罗伯·普赖斯（George Robert Price）于1973年提出。演化稳定策略是一种使种



多指/趾（polydactyly）表现为长出了额外的手指或脚趾，病因是DNA调控序列发生了突变。这是表型突然变化的一个例子。

群能够抵御入侵者的策略。如果一个种群中有足够多的个体采用这一策略，那么任何其他的可选策略都将无法进一步提升这种策略所带来的优势。一旦种群达到这种演化稳定策略占主导地位的状态，那么未采取这一策略的“行为不端”个体就不再具有任何系统性的优势。

在经济学中有一个概念与演化稳定策略相对应——纳什均衡，二者都可以使用博弈论方法进行研究。从博弈论的视角来看，总体上，个体仍然是自然选择的单位，但选择的过程并非伴随着持续的生存斗争，而是作为一合作“博弈”的一部分。在博弈过程中，个体的行为能否取得成功，取决于其他参与者的行为。

变异从何而来？

达尔文认识到，自然选择有赖于某种遗传机制。1953年，美国分子生物学家詹姆斯·沃森（James Watson）和英国分子生物学家弗朗西斯·克里克（Francis Crick）破译了DNA的结构，揭示了遗传的分子机制；而他们的发现，则有赖于英国生物化学家罗莎琳德·富兰克林（Rosalind Franklin）获得的数据。提出现代综合论的先驱们还不清楚这种机制，因此他们在构建理论时没能考虑到这一点。如今我们清楚地知道，DNA的变化产生了遗传变异，主要是由碱基对的替换所导致的，碱基对即为书写遗

传信息的“字母”。DNA复制的过程基本上没有瑕疵，但并不是完美无缺的。每一代都会出现新的错误或突变，这将导致达尔文所假设的变异，进而选择将作用于这些变异。

然而在20世纪60年代，日本遗传学家木村资生（Motoo Kimura）提出，大多数突变不是经过自然选择才得以普遍存在，而是以对选择呈中性的形式、通过随机性的作用实现这一点。他使用扩散理论的方程推导得出，一种突变若要在种群中占主导地位，所需的世代数是种群大小的4倍。“中性演化理论”就是根据这些计算来建立的，如今已成为演化生物学最重要的基石之一。中性演化理论之所以具有如此重要的地位，是因为它能用公式来表达，而这些公式不仅可以用于预测，还使得自然选择的效应可以用统计上的偏差来解释。

如今我们知道，DNA序列的变化大多符合中性演化理论。根据这一原理，人们可以用遗传学手段分析亲缘关系，还提出了“分子钟”（molecular clock）的概念——根据分子钟假说，DNA序列比对可以用于估算演化事件发生的年代。

1973年，日本遗传学家太田朋子（Tomoko Ohta）扩展了中性演化理论，提出了“近中性理论”。这一理论将并非严格中性的基因变异也纳入考量，这些变异可能会对表型产生正面或负面的影响。太田朋子的研究表明，要想了解这些变异是否会以及如何影响演化，必须考虑含有这些变异的种群的大小。在小种群中，即使是明显有利的突变也可能因随机漂变而丢失；而在大的种群中，影响微乎其微的基因变异也有助于生态适应。

没落的法则

值得一提的是，迈尔提出了异域物种形成（allopatric speciation）理论——这是现代综合论最重要的发现之一，也是第一个真正的物种形成理论。它产生于理论层面的考量，同时遵循了群体遗传学和基因流的原理。

主流观点认为，不同的物种之间不会再相互交换遗传物质，也就是形成了生殖隔离。然而，费希尔提出的基因流公式表明，种群之间每一代只需要完成百分之几的基因交换，就足以维持不同种群基因库的一致性。这为新物种的形成制造了很大的障碍。迈尔因而建立了异域物种形成的法则，认为只有种群的地理隔离才是产生新物种的有效机制。迈尔就此放弃了达尔文和华莱士的猜想，即适应环境也会对物种形成作出重要贡献。

几十年来，该法则塑造了演化生物学的体系。许多科

学家都认为，只有在特殊情况下，新物种才有可能在没有地理隔离的条件下形成，这种过程称为同域物种形成（sympatric speciation）。有些科学家甚至更为激进，会主动打压与异域物种形成法则不符的研究结果。

最终，只有新一代的研究者才能打破这条金科玉律。从理论上说，在研究者讨论这一法则时，应受关注的最重要的情况之一，是在一个已经最好地适应了某个环境的种群中会出现竞争。在这样的种群中，大多数个体适应了同样的生境，因而会竞争相同的资源，这就使得原有的适应优势变为劣势。这种情况与淘金者发现新矿脉后的局面类似。第一个发现的人盈利的前景非常可观，但是在很多人加入这个行列之后，相互竞争的成本最终会超过利润。此时对每一个个体而言，不再去寻找黄金是一种合理的选择，他们可能会转而从事其他工作，例如开一家商店。

类似的事情也发生在自然种群中。一些个体中出现了遗传变异，使它们能够利用新的资源，比依赖主要资源的大多数个体更有优势。然而，基因是不断流动的，所以遗传变异并不会导致种群立刻分裂为不同的物种。其他因素也必须被考虑到，例如选型配对（assortative pairing，指个体偏好和适应性自身相同的其他个体配对）或生态梯度（ecological gradient，环境温度、土壤养分等生态因子在空间上的变化）。这些因素可以促进基因库分离，从而实现适应性物种形成（adaptive speciation），比异域物种形成机制快得多。这就解释了为什么许多物种在种群之间没有任何严格的地理隔离的情况下，还能不断分裂成新的物种。因此，物种形成不仅是一种被动的、空间上的现象，还是一种主动的、生态学上的现象，这正符合达尔文和华莱士的设想。

重温拉马克？

早在达尔文之前，法国博物学家让-巴蒂斯特·拉马克（Jean-Baptiste Lamarck）就认识到物种不是一成不变的，而是会通过适应环境而演化，他也是最早认识到这一点的人之一。拉马克认为，生物体会在其一生中获得性状，然后将这些性状传给后代。

达尔文也提出过包含这种机制的假说，并将这种机制与细胞理论联系起来。他猜测生物体内的每个细胞都会分泌小型的芽球（gemmule），它们在生物体内循环游走并且可以传给下一代，从而塑造后代的性状。19世纪后期，德国医生奥古斯特·魏斯曼（August Weismann）发现了种系（germline，多细胞动物中参与繁殖后代的一类细胞



海狸通过搭建“建筑”来调节水位。这种对环境的主动塑造（即生态位构建，niche construction）决定了物种面临的选择压。

的总称)，与达尔文的假说产生了矛盾。根据魏斯曼的发现，生殖细胞（精子和卵细胞）创造了后代，这些细胞与体细胞是完全分开的。根据孟德尔定律和遗传的基础机制，个体后天获得的性状似乎是无法传递给后代的。

然而，这一局面已经发生了根本性的变化。如今我们已经熟知，在分子层面上，生物体可以通过表观遗传印记（epigenetic imprinting）将后天获得的性状传递给下一代。表观遗传印记不会影响 DNA 本身的碱基序列，而是通过使 DNA 发生化学上的变化来实现，例如给 DNA 的核苷酸添加甲基修饰。从某种意义上说，这会触发一种调控开关，由此决定受影响基因的表达活性。

表观遗传印记具有多方面的意义。它们确保了不同的组织和细胞能够在生物体内执行不同的功能，尽管这些细胞内的 DNA 序列相同。在 2015 年发表的一篇系统性综述中，美国马萨诸塞大学的奥利弗·兰多（Oliver Rando）和美国宾夕法尼亚大学的丽贝卡·西蒙斯（Rebecca Simmons）表明，在环境影响（例如食物供应变化）下产生的表观遗传印记能够进入种系，并且在下一代中持续存在，即便触发表观遗传印记产生的因素已经不复存在。

该过程完成的方式，或许会让人想起达尔文的“芽球”假说。生物体内的所有细胞都会分泌一种叫做外泌体（exosome）的小囊泡，它们可以迁移到体内的各个部位。细胞中的部分成分会进入外泌体中，包括可以对 DNA 进行表观遗传修饰的调控 RNA 分子。目前已知，至少精子细胞会在成熟过程中摄入这样的囊泡，从而使生物体有可

能把表观遗传信息传递给后代。2019 年，由澳大利亚纽卡斯尔大学的周玮（Wei Zhou，音译）主导的一项研究表明，小鼠附睾产生的外泌体会与正在成熟的精子结合，并将一些分子转移到后者当中。另一支由美国西雅图华盛顿大学的露西娅·沃伊泰克（Lucia Vojtech）领导的团队在 2014 年表明，人类精子中含有无数外泌体，这些外泌体内含有具有调节功能的 RNA 分子。虽然这样的机制和达尔文所设想的并不完全相同，但它确实清楚地表明体细胞和生殖细胞并非完全不存在联系。在发表于 2019 年的一篇系统性综述中，美国加利福尼亚大学圣克鲁斯分校的生物学家乌帕斯娜·夏尔马（Upasna Sharma）整理了 150 多项支持表观遗传信息可以代际传递的研究。

鉴于这些发现，扩展演化综合论的倡导者们呼吁从根本上修改演化论。他们认为，表观遗传印记会显著加速生物适应新环境，因而费希尔的群体遗传学公式必须要修改。然而在本质上，表观遗传变化不影响 DNA 序列，因此通常只能影响几个世代，不可能形成长期的影响。2020 年，以色列特拉维夫大学的神经生物学家利娅·扈利-泽维（Leah Hourie-Zeevi）领导的研究团队证明了这一点。

但理解演化的关键正在于此。演化论的反对者一直认为，许多适应性不太可能仅通过自然选择来实现。但费希尔早在 1954 年就已证明，经过多代的选择和稳定遗传，即便是概率极低的情况也是有可能发生的。为了说明这个问题，他用在整个宇宙中寻找某个特定的质子来类比——成功找到的几率极低，只有 10^{-79} 。如果生物具备某些性状

的概率也是这么低，但是这些性状每一代可以带来 2% 的选择优势，那么在 10000 代以内，这些起初不太可能产生的适应性特征就会变得普遍存在。因此，演化只能通过长时间的选择与稳定遗传来解释。

表观遗传印记最多只能保留几代，所以我们还不需要因为这种现象从根本上扩展演化论。但表观遗传印记可能有助于解释表型可塑性（phenotypic plasticity）。表型具有可塑性意味着，生物体的外观不仅由 DNA 序列决定，而且还取决于环境。目前尚不清楚表型可塑性会加速还是减缓演化适应。得益于表观遗传变化，整个种群可以更快地适应新环境。另一方面，表观遗传机制可能会降低 DNA 序列的选择压，并使形成长期适应的可能性降低。

基因型和表型的关系

扩展演化综合论的倡导者们还有一个观点，与表型发展过程中演化飞跃（evolutionary leap）如何出现有关。随着发育控制基因被发现，对这个著名问题的解答也获得了新的思路。演化发育生物学（evolutionary developmental biology）已发展成一个研究领域，关注个体发育在演化过程中的作用。究其根本，演化发育生物学关心的是，线性排列的、一维的 DNA 序列如何产生表型的三维结构。科学家将这种联系称为基因型 - 表型关系（genotype-phenotype relationship）。

演化发育生物学研究已经表明，发育控制基因的表表达活性发生变化可以改变身体形态，甚至是整个身体的结构——例如，让果蝇在本应长触角的位置长出了眼睛。一些化石证据表明，在演化史上可能发生过宏观演化（macroevolution），即新的生命形式突然出现。发育控制基因会成为理解宏观演化的关键吗？宏观演化是否遵循着我们未知的规律？即便演化发育生物学家已经深入研究了大约 30 年，仍然没有证据可以证明这一点。一个可能用于反驳的论据是，发育控制基因的突变通常会同时造成非常多的变化，几乎总是会给个体造成负面影响。因此，对生物体有益的显著变化更有可能是一点一点地、逐步发生的，正如达尔文和华莱士所假设的那样。

只有更好地理解基因型 - 表型关系，我们才能更深入地理解演化的问题。2014 年，由英国埃克塞特大学生物信息学家安德鲁·伍德（Andrew Wood）领导的一个大型科研团队得出结论：自然发生变异的单个基因对表型的影响很小。相反，是数千个基因的共同作用决定了生物体的外观，如人类的体型大小。由于这些基因变异在每一代

中是随机组合在一起的，因此体型等性状在种群中呈正态分布，这就是多基因确定表型的原理。达尔文的表弟、英国科学家和探险家弗朗西斯·高尔顿（Francis Galton）在出版于 1889 年的《自然遗传》（*Natural Inheritance*）中已对此有所预见，而费希尔则发展了数学理论对此进行描述。

据估计，人类的自然基因变异有非常多可能的组合方式，如果与高个子有关的变异全都集中到一个人身上，那么这个人将有 6 米之高。然而，这只能通过数千代的选择来实现。这个过程不需要新的突变或表观遗传印记。自然变异及其可能的组合方式，提供了一个巨大的新表型库，这也是动植物育种的基础。

由于遗传学家多年来一直关注的是单个基因的影响，因此表型的多基因确定几乎无人问津。费希尔的数学理论逐渐淡出视线，许多研究者反而更喜欢他的另一种模型。在这个模型中，一个或几个遗传因素显著影响表型，而其他因素影响甚微。然而，基因组研究表明，表型通常由多个基因决定，而且有大量的自然基因变异对外观的影响程度几乎是相同的。

有些科学家甚至提出了一种“全基因”（omnigenic）机制——2017 年，美国斯坦福大学的遗传学家乔纳森·普里查德（Jonathan Pritchard）领导的研究团队提出，在某个特定的阶段或器官中，所有活跃着的遗传变异都对表型有所贡献。科学家正在设法相应地调整现有的数学模型，但是这项工作非常复杂。我们目前还不能确定是否需要一套全新的理论。

我们需要扩展综合论吗？

所有的演化生物学家都清楚，他们的领域始终面临着悬而未决的挑战。除此之外，新的生物学发现层出不穷。演化理论已经扩展过多次，并且仍将继续扩展。然而，这些扩展并不意味着实现了明确的、理论上的飞跃。就连现代综合论也不是在概念上取得单一的进展，而是集合了许多新的见解。因此许多研究者认为，现在还没有充分的理由去创立“扩展演化综合论”，这样一套理论本身就是在试图解释各种不同的现象。不过，其倡导者完全有权指出尚未被现有理论阐明的方面。然而，事实已经证明，达尔文的观点是演化理论极其稳固的根基。■

本文审校 顾红雅是北京大学生命科学学院教授，主要研究方向为植物遗传多样性和演化、基因家族的功能和演化。