

## 地质时期中出现的直系渐变和间断平衡

J. G. 约翰逊

“宏观进化以间断方式,还是以渐变方式出现,多少是凭经验决定的。毫无疑问,这两种方式在进化中都有表现,问题就在于它们相对的重要性和鉴别确定这种或那种方式的因素了”(Stebbins & Ayala, 1981)。

不同的地质环境,促成进化的不同速率和方式,现用10种设想表示这一假说。具有明显不同的生境和生活方式、十分常见并为人熟知的泥盆纪腕足类和牙形刺,可用作这一假说的例证。

## 假说

1. “大多数进化是以称为直系渐变,还是以称为间断平衡的方式进行的?”(这些术语是Eldredge和Gould 1972年所使用)。纠缠于这个问题是无益的。但可以设想,由这些术语所提示的在演变速率和演变模式上的差别是真实的,也就是说,这些差别曾经出现。

2. 寻找早年提出的术语,以替换第1条的那些术语,也是无益的。Simpson (1944)的术语“量子进化”就是一个例子。间断平衡是不是量子进化的结果这一问题,只能转移人们对实质性争论的注意。

3. 确定速率和模式上差别和判定它们的重要或不重要,是根据它们在化石纪录中的反映,和根据古生物学家在不借助特别的手段时识别它们的能力。

4. 如果关于相对的重要性,或者这些方式通常是怎样出现的就是人们正在考虑的问题,那么任何一个、两个、甚至十个谱系或系统发生中的进化速率和方式的证据是铁事奇闻般的,就难以使人接受。

5. 根据化石记录判断,进化首先是适应改变环境的过程。在这里,环境是指活着的生物周围的物理和生物的环境总和。

6. 地质历程中的所有环境,不是以单一的速率和模式改变的。

7. 某些环境是在漫长的时间中逐渐改变的;与通常相对,另一些环境则是偶尔或间断变化的。

8. 于是,在某些环境中,进化是以称为直系渐变的速率和模式进行的;而在另一些环境中,则以称为间断平衡的速率和模式进行的。

9. 在海生无脊椎动物中,浮游生物最适宜栖息于广阔、渐变的环境,因此,最可能是以称为直系渐变的速率和模式进化的。

10. 在海生无脊椎动物中,那些在幼虫期后,营附

着和固着底栖生活的,最可能栖息于易遭相对突变的环境,因此,最可能是以称为一种间断平衡的速率和模式进化的。

第9和第10条结论并不是新的。Hoffman (1980, 页104)曾根据可对比的小生境生物群得出相似的结论,在此不打算进一步陈述提议者现有的看法。

## 例证

泥盆纪牙形刺和腕足类,可用以分别说明浮游和附着或固着的底栖生物。这并不能将所有泥盆纪牙形刺或腕足类都包括于这一概述。关于地方性牙形刺的进化方式,不太为人熟知;深水和表层浮游的腕足类亦须除外;这就只剩下许多离岸的 *Polygnathus* 和 *Palmatolepis* 生物相的牙形刺和大多数泥盆纪腕足类的属,作为适当的例子。

上泥盆统 *Palmatolepis* 直系族谱的存在及其世界性的分布已经肯定 (Klapper & Johnson, 1980, 页400), 世界性分布是指这些族谱发现在地球上只要它们能够伸达的远方,但并不意味着海相区域中到处都有它们存在。Helms (见 Hass et al., 1962, 图47)的那幅表示 *Palmatolepis* 谱系进化树的精彩的演化图是起因于形态型的命名 (Shaw, 1969)。

远岸的 *Polygnathus* (自 *P. dehiscens* 开始)的直系族谱,在下泥盆统上部也是世界性分布的 (Klapper & D. B. Johnson, 1975; Klapper & J. G. Johnson, 1980, 表5-7)。至于下泥盆统下部, Murphy, Matti 和 Walliser (1981)证明了 *Ozarkodina* 和 *Eognathodus* 形态型的序列中,有一个持续很长、地理分布广泛的直系族谱。

与泥盆纪的牙形刺大不相同,明显的直系族谱相当稀少,便成为泥盆纪腕足动物进化模式的特征 (Johnson, 1975)。一般的情况是,许多组合中的一个属,伴以特别岩相(指示一种特殊环境);或者,一个组合中的成员,稍有或没有明显演变,其持续时间和伴随岩石的持续时间一样长久,这就是 Johnson 和 Niebuhr (1976)全面分析的一个模式。根据腕足类建立的纽约州全部泥盆系的分带生物地层 (Dutro, 1981),表示了组合带(或称亚带)的演替,与岩石地层直接有关。经过十年研究内华达 (Nevada) 同一剖面泥盆纪腕足类和牙形刺序列,表明牙形刺族谱中最明显的演变没有出现在岩石变化处或腕足动物群的界线上 (Johnson,

Klapper & Trojan, 1980, 页 83)。

这些例子虽较概略,却总结了大量确实资料。这些资料表明广布的、远岸的和浮游的牙形刺,作为化石并不局限于特别的岩石单位,通常是直系和渐变演化的。这些资料也表明在相对区域性的、浅水的营固着生活的腕足类,是在环境改变时演化的;但如果环境持续不变,演化就不可观或不明显。因而,某些环境持续不变和其它环境不能持久,再结合这两者相对的“大小”,便控制了演化方式和速率。

### 验证了的预言

别人的研究结果,如和以上概述和例证的环境假说一致,就应当作为验证了的预言。在本文手稿尚在等待分娩或流产时,就已出现两项研究结果,值得在此引述。

Malmgren 和 Kennett (1981) 用若干形态特征测定的形状,令人信服地证实了浮游有孔虫的直系渐变。他们推测所确定的形态演变趋向是起因于水体变凉和不稳定。

Roberts (1981) 研究了澳大利亚东部石炭纪腕足动物群的序列。这些动物群包含在生存了一段时间、然后以大量属种突然消失为特征的这样一些组合带里。原因是全球性的海平面下降和生活区域的消失。在组合带内或组合带间,Roberts 没有发现逐渐进化的证据。

吴同甲译自 J. G. Johnson, 1982: Occurrence of Phyletic Gradualism and Punctuated Equilibria through Geologic Time, *Journal of Paleontology*, Vol. 56, No. 6, p. 1329—1331,

[1983 年 12 月收到]