

点断平衡学说的提出、质疑和进展

杨湘宁

(南京大学地球科学系)

尽管达尔文的生物演化论早已为古生物学家所接受,但该学说的核心,物种形成理论始终未能从古生物学的研究中得到足够的支持。该理论认为,随着时间的推移,一个物种逐渐改变其形态,演化成另一新种。它强调新种的形成是一个长期、均匀和缓慢的过程;物种转化(species transformation)是在物种的整个或大部分的地理分布范围内发生的。因此,祖先种和后裔种之间应当具有无数连续的、差别很小的中间类型。该理论目前被有些人称之为世系渐变论(phyletic gradualism)。

长期以来,古生物学家没有在地层中发现应当普遍存在的上述中间类型,相反,地层中的物种常常是在一个很短的地质时间内突然出现的。达尔文认为这是他的理论所面临的致命困难,并把它归咎于化石记录的极为不完整(Darwin, 1859, p. 171, 280)。达尔文学说已提出近130年了,在此期间,古生物学家不断对生物演化的很多方面进行了探索。今天,人们所掌握的古生物学资料,所涉及的研究范围,所采用的研究方法,已远非达尔文时代所能比拟的,可是达尔文学说所面临的“致命困难”,仍然未能获得大家公认的合理解释。

1972年,点断平衡学说在美国的提出,为在地层中未能发现达尔文所期望的无数中间类型作出了引人注目的新解释。近十几年来,美国生物学、古生物学界围绕生物演化模式,特别是点断平衡学说,展开了一场热烈的争论。虽然这场争论涉及的问题相当广泛,意见也很不一致,但新的研究成果却不断涌现。采用新的研究方法探索地史中生物演化的宏观规律,

更是当前国外生物演化研究的一个明显特点。

在这篇短文中,除对点断平衡学说的提出,围绕该学说展开的讨论进行简单评述外,还将对国外目前生物演化研究的进展作一概述介绍。

一、点断平衡学说的提出

1972年,两位美国古生物学家 Eldredge 和 Gould 根据泥盆纪三叶虫和更新世陆生腹足动物的研究资料,提出“点断平衡”(punctuated equilibria, 曾译作“间断平衡”)学说来说明生物演化事件在地史中的分布规律。他们认为地质历史中生物演化事件的发生,新分类单元(新属、新种等)的出现,绝大多数是在很短的地质时间内完成的。物种形成主要是通过成种作用(speciation)完成的。成种作用是物种谱系(species lineage)的分化过程(Mayr, 1970)。这个学说所说的“点断”(punctuated),是指新种通过成种作用在很短的时间内完成的,这一过程通常只占该物种整个延续时间的百分之一左右。所谓“平衡”(equilibria),是指成种作用之后的物种形态往往是处在一种长期稳定的“停滞”(stasis)状态之中。该学说也被称为“点断模式”(punctuated mode),意指一个物种谱系的演化不时被形态迅速演变的成种作用所“点断”。尽管点断平衡学说被有些人认为是和达尔文的演化理论相对立的,但从本质上讲,这一学说只不过是长期以来古生物学家所面临的一个老问题提出了新的解释而已。

在达尔文的学说中,新种主要是通过世系

演化形成的。世系演化 (phyletic evolution) 是物种形成后该物种谱系在地质时期中的演变 (Stanley, 1979)。根据达尔文学说, 生物个体之间存在各种微小的变异, 对生物生存有利的变异将通过自然选择被保留, 并不断地积累加强, 导致祖先居群和后裔居群形态上的明显分异, 最终形成新种。

和达尔文的理论不同, 点断平衡学说强调新种和地史中重大的演化事件主要是通过成种作用完成的。成种作用通常是发生在小居群内, 并且持续时间很短, 因此, 地史中新种形成过程一般是很难有机会保留在化石记录中的。这一学说认为, 地层中缺失的是发生在局部地区、持续时间很短(几千年到几万年)的物种分化过程, 而不是持续数百万年的物种逐渐演化的步骤。这就是为什么未能在地层中发现大量中间类型或过渡类型的原因 (Gould, 1982)。

现代生物学、生态学的研究表明, 在被隔离的小居群内, 物种的基因型和表现型往往会发生迅速的、剧烈的变化。这些可以用来支持点断平衡学说关于地史中新物种主要是在小居群内迅速形成的推论。Mayr (1970) 认为, 由少数先驱个体所构成的新居群往往只包含了物种内整个基因变异的一小部分; 虽然这种小居群很有可能包含了该物种内最常见的变异, 但其内部的等位基因频率将不可避免地不同于主体居群。因此, 由少数先驱个体构成的小居群实际上是形成了一个独特的基因群, 在和物种的主体居群隔离开来的情况下, 这种小居群往往会发生迅速的分化。这种现象, 也被称之为“定殖原理” (founder principle)。Mayr (1970) 指出, 在其它条件相等的情况下, 居群越小, 居群内基因发生迅速变化的可能性越大。如果这些先驱个体是进入了一个新的生态环境的话, 它们所面临的选择压力也将会改变。Carson (1968) 的研究表明, 当一个小居群迁入到一个没有天敌、没有竞争者的新环境后, 原先被竞争、捕食所压抑的变异将会迅速地表现出来。他将这样一种机制称为“居群膨胀” (population

flush), 并用其解释夏威夷岛上一些独特的果蝇新种的迅速形成。

点断平衡学说研究的既然是生物演化事件在地质历史中的分布规律, 因此, 支持这一学说的直接证据必须来自于地层中的化石资料。显然现代生物学、居群遗传学对物种分化机制的研究可以支持点断平衡学说中的成种模式, 但这种成种模式却很难在化石记录中得到验证。强调新种是通过小居群的迅速分化而形成的, 这一点本身就排除了成种过程被保留在化石记录中的可能性。Gould (1982) 认为, 他们的这一学说是否最终能被人们接受, 主要将取决于对地史中物种形态“停滞”的论证。虽然如此, 地层中的丰富的化石资料却可以提供间接的证据来说明地质历史中的新种主要是通过成种作用形成的。古生物学家观察到, 许多化石物种延续的时间很长, 不能用作标准化石。利用计算不同地史时期动物群的“莱伊尔百分比” (Lyellian percentage) 的方法, Stanley (1979) 对不同门类物种在地史中延续的时间 (species longevity) 进行了估算。他认为, 地史中已形成的物种一般都要延续 100 万年到 1000 年左右。由于物种延续的时间是如此之长, 这就表明, 世系演化 (一个物种向另一个物种的转化) 的速率很低, 由此可以推测, 地史中新物种分类单元的出现必然主要是通过“成种作用” (分枝) 完成的。例如, 哺乳动物的主要目是在大约 1200 万年前出现的, 而哺乳动物的物种平均延续的时间是 100 年左右。假如他的计算是正确的话, 在过去的 1200 万年中, 通过世系演化形成的哺乳类物种大约只有 10 个左右。然而, 绝大多数哺乳类的新种是在适应辐射的过程中通过成种作用迅速形成的 (Stanley, 1979)。

地史中物种形态的稳定似乎是一个显而易见的事实, 问题在于如何解释这种现象。尽管有些学者从现代生物学、居群遗传学的角度提出了“稳定性选择” (stabilizing selection), “发育限制” (developmental constraint) 以及居群之间的基因交流等等来解释为什么生物形

态会长期保持稳定,但由于古生物学和现代生物学研究的时间尺度不同,这些机制是否能合理地解释物种形态在地史时期中长达数百万年的“停滞”现象,尚值得进一步研究。Charlesworth 等(1982)试图用“稳定性选择”来解释物种形态的长期稳定,即在一定的环境条件下,物种受自然选择的影响将保持一种最佳形态,任何极端的变异都是对物种不利的,并将被自然选择所淘汰。然而,在地史时期中,任何一个局部地区都可能发生广泛的气候变化,因此,这样来解释物种形态的长期“停滞”似乎是难以令人信服的(Gould, 1982)。

二、对点断平衡学说的批评

点断平衡和传统的世系渐变学说之间的最大分歧在于如何认识世系演化在生物演化的整个历程中的重要性。在传统学说中,世系演化是一个长期的、缓慢的过程,它促使物种在对环境的适应方面做出细微的调整,但往往并不造成物种形态、结构上的重大变化。而在地质历史中,新属、新科以及更高分类单元的出现,通常是以生物形态、结构上的重大突破为标志,同时又总是和新种的出现联系在一起的。他们认为,这一过程主要是通过成种作用完成的,在生物演化的整个历程中,世系演化不占主导地位。他们的论据是,世系演化的速率是如此缓慢,各门类生物在地史中出现的时间内,通过世系演化形成的新种毕竟数量很少。

生物世系演化的速率是物种延续时间的倒数。换言之,如果某一门类物种平均延续的时间是100万年的话,该门类世系演化的速率则大约是百万分之一左右。而对世系演化速率的计算,则直接取决于对地史中各门类物种延续时间的认识。因此,围绕着对地史中物种延续时间、化石的保存特点和化石物种的鉴定,以及现代生物学和古生物学研究的时间尺度和地层学中的一些问题,许多学者对点断平衡学说提出了批评。

Maynard Smith (1981)认为,古生物学家

对化石物种的鉴定具有很大的主观性,所谓化石种只不过是古生物学家头脑中的分类习惯的反应。Schopf (1982)则认为,化石物种是一个模糊的、广义的和多源的物种概念。古生物学家不会把仅仅出现在一个局部地区或一块露头上的标本称为一个独特的种。相反,古生物学家往往总是选择那些可以适用于一大批标本的形态特征做为分类依据,这样做的结果必然是掩盖了物种之间的微小差异。他指出,运用生物化学分析等手段,现代生物学家已经证明了亲缘种(sibling species)的普遍存在,而古生物学家目前尚不能根据化石形态来识别亲缘种。一个化石物种很有可能包括了若干形态差异很小的物种以及亲缘种在内。他认为,如果把一个在地史中延续了100万年的简单“形态体”(morphologic entity)当作生物种(biologic species),这显然就会出现点断平衡学说所描述的物种“停滞”现象。但如果这一形态体实际上包含了100个生物种的话,每个物种延续的时间则不超过10万年,这样,就不存在所谓的“停滞”。对这一问题,持点断平衡观点的学者的看法是,尽管化石物种中有可能包含有“亲缘种”,但这正说明世系演化造成的形态差异很小;如果一个化石物种中包括了一些同时存在的亲缘种在内的话,实际上是为物种形态的“停滞”提供了更广泛的证据(Stanley, 1985)。诚然,古生物学家面临一个如何把生物物种概念运用到化石标本的鉴定中去的问题。但笔者认为, Schopf 对古生物学中物种鉴定问题的评价似乎是片面的。不可否认,某些化石物种确实有可能包含了形态差异很小的不同物种在内;但另一方面,许多物种又具有很大的形态变异。同一物种在不同环境条件下往往会表现出不同的形态特征。就是在现代生物学的实践中,把同一物种在不同生态环境中的表现型鉴定为不同物种的例子,也是屡见不鲜的。在古生物学中,由于模式标本概念的长期使用,对化石物种的鉴定也不可避免地存在着划分过细的问题。其次,现代古生物学家对化石标本的研

究往往包括了对生物体内部结构、物质成份的研究，绝不仅仅是研究标本的外形。古生物学和现代生物学历长期研究的结果表明，在许多门类中，生物的某些硬体形态特征具有演化上的明显意义，并可做为鉴定物种的重要依据。例如，根据牙齿形态，人们可以鉴定许多现代哺乳动物物种；种子的形态、结构，是鉴定高等植物物种的重要依据；而对于有孔虫物种的鉴定则几乎完全依赖于其壳子的形态和成份。这些性状往往较好地保存在化石中，并被古生物学家作为鉴定物种的主要依据。因此，不能因为古生物学家主要是利用化石形态来鉴定物种而简单地否定化石物种的可靠性。

Schopf (1982) 还认为，由于化石保持的特点，古生物学家鉴定物种的方式以及地层学中存在的问题，地史中生物物种平均延续的时间被人为地夸大了 10 到 100 倍。他指出，保留为化石的只是生物的部分硬体；而在自然界大约只有十分之一左右的基因突变可以表现在生物的骨骼上。根据化石来研究物种延续的时间，必将大大地低估了生物的演化速率。他还认为，常见的物种个体多、分布广、延续时间长，但数量少；罕见的物种个体少、分布范围小、延续时间短，但这样的物种占绝大多数。人们对化石物种延续时间的估计，主要是基于对常见物种的研究。由于忽略了大量延续时间较短的罕见种，人们对地史中物种平均延续时间的估价是有偏差的。其次，物种在地史中延续的时间通常表达为该种在地层中延续了几个阶。由于目前没有更细的划分，一个阶的时间跨度可长达数百万年。由于物种在地层中的分布至少是表达为一个阶，这样做的结果，实际上是人为地将物种在地史中延续的最短时间确定为一个阶，即若干个百万年。他认为，若排除这些因素的影响，物种在地史中平均延续的时间大约是在 20 万年左右。他的这一估价，和 Stanley 等人的估价相差甚远。

一些学者认为，点断平衡学说是在重复前人早已提出的一些论点，它的基本内容实际上

是包括在新系统学所研究的内容中的 (Stebbins and Ayala, 1981)。例如，物种的“边缘成种” (peripheral speciation)、“异域成种” (allopatric speciation)、“基因突变” (mutation) 以及“基因漂变” (genetic drift) 等等都是新系统学对物种分化、物种突变的过程、机制的解释。在传统学说中，也可以找到对生物形态保持稳定的解释。他们认为，点断平衡不是新的学说。Boucot (1978) 提出，Simpson (1944) 关于“聚量演化” (quantum evolution) 的学说就可以合理地解释生物地层学中的一些问题，例如，为什么属以上的分类单元往往总是突然地出现，并且有显著的、容易识别的形态间断。而 Gould (1982) 则认为，点断平衡学说研究的是地史中生物演化的速率和模式 (tempo and mode)，它和前人关于物种突变的学说不同。前人的这些学说研究的是物种突变的机制；而点断平衡学说研究的是物种分化事件在地质历史中的分布规律。尽管点断平衡学说强调物种分化是在很短的地质时间内完成的 (几千年到几万年左右)，但在这样一个时间尺度上几乎所有关于物种分化的模式 (mode of speciation) 都可以造成物种不同居群之间的生殖隔离。所以，点断平衡学说并不是强调或重复某一种关于物种分化的机制。从这个意义上讲，点断平衡学说研究的是另一个时间尺度上的生物演化现象。

三、点断平衡学说对生物演化研究的推动

虽然不同的学者对点断平衡学说本身仍持有不同的见解，但这一学说的提出，毕竟给人们在地史中生物演化的宏观规律、生物演化速率等的研究带来了一些新的启示。

1. 宏观演化 (macroevolution) 和物种选择 (species selection)

物种分化的过程具有很大的随机性，即物种何时、在何种环境下分化，分化的过程向哪

个方向发展,在很大程度上是不可预测的。若地史中生物演化事件主要是通过物种分化完成的,生物演化的宏观趋势又是如何形成的呢?传统学说主要是基于居群遗传学的研究来解释生物演化的趋势,例如“突变压力”(pressure of mutation)以及自然选择等等。而点断平衡学说则从另一个角度来解释这一现象。Stanley (1975a) 提出,除了“谱系漂移”(phylogenetic drift) 和“定向分化”(directed speciation) 外,生物演化的宏观趋势主要是由物种选择所决定的。物种选择的过程可以和自然选择的过程相类比。在物种选择中,物种代替了自然选择中的个体;物种分化、物种绝灭则取代了自然选择中的个体的繁殖和死亡。自然选择所保留的是可以生存到繁殖年龄并具有较高繁殖能力的个体,而物种选择所保留的是可以延续较长时间的物种(物种延续的时间越长,发生物种分化的机会越多)和倾向于以较高速率分化的物种。Stanley 认为,生物演化的宏观趋势主要是由物种选择所控制的,也就是说,某一门类的演化趋势主要是由该门类中分化速度较快、生存时间较长的物种的演化所决定的(Stanley, 1975a, 1979)。比如,在自然界中,绝大多数的高等生物行有性繁殖,单纯行无性繁殖的物种很少。传统观点对这一现象的解释主要是,有性繁殖给生物提供基因重组的机会,促进有利变异在种内的传播、积累,并增加物种的变异,使物种可以适应不同的环境。有性繁殖优于无性繁殖,所以,行有性繁殖的生物在自然界占主导地位。但是,一些研究表明,许多行无性繁殖的物种在对环境的适应方面并不比同类行有性繁殖的物种要差。并且,几乎所有行无性繁殖的物种在演化上都和某些行有性繁殖的物种有密切的联系。对这一现象, Stanley (1975b) 的解释是,行有性繁殖的物种分化速率较快,物种分化的速率大于物种灭绝的速率,因此,这类生物物种的数量得以不断地增加;而单纯行无性繁殖的物种分化很慢,物种分化的速率很少大于物种绝灭的速率,因此,这类生物

的种数一直很少。

2. 对地史中动物群演化规律的研究

近年来,许多古生物学家运用多变量的形态分析方法来研究不同地史时期动物群的演化规律。这些研究结果表明,不同门类的生物似乎具有不同的演化规律。1984 年, Mälgren 等采用“特征形态分析”(eigenshape analysis) 的方法,对新生代浮游有孔虫 *Globorotalia tumida* 物种谱系的形态进行了详细研究、对比,他们发现,在其延续的整个地质时期中, *G. tumida* 物种谱系在很长的一段时间内保持着形态的稳定,但物种谱系内新种的形成则是通过世系演变在一个不太长的地质时期中完成的。对这样一种演化规律他们称之为“点断渐变”(punctuated gradualism)。Lazarus (1986) 对放射虫 *Pterocanium prismatium*—*P. charybdeum* 物种谱系的研究显示, *P. prismatium* 向 *P. charybdeum* 的演化过程可以分为两个不同的阶段。第一阶段以物种的分化(分枝)为特征,这一阶段只持续了大约 5 万年左右。第二阶段以迅速的形态分异为特征,分化后的两个后裔分枝迅速地向不同方向发展,这一阶段持续了约 50 万年左右,在这一阶段中世系演化的速率很快。而在随后的 200 多万年中世系演化的速率则较低。他认为,该物种谱系演化所表现出来的特征既不完全不是点断平衡,也不是绝对的世系渐变,而是两者兼而有之。Cronin (1985) 运用多变量的分析方法对海洋介形类的研究表明,长期的形态稳定和迅速的物种分化,是西大西洋浅海介形类的演化规律,这又和点断平衡学说所预见的规律相吻合。Stanley 和 Yang (杨湘宁) 对上新世早期一些海洋瓣鳃类物种谱系不同时代的化石居群和现代居群进行了详细的形态对比,并研究了这些物种的现代地理变异。他们的研究揭示出,这些瓣鳃类的形态变化似乎遵循着一种“之”字型的路线,并无明显的方向性。在过去的 400 万年中,通过世系演化而积累起来的形态差异甚小。如果考虑到这些物种在现代的不同环境下所表现出

来的地理变异,化石居群和现代居群之间的形态差异几乎可以忽略不计。他们认为,在过去的 400 万年中,这些瓣鳃类物种的形态是处于一种近似“停滞”的状态,对其中某些物种的研究还表明,这种“停滞”现象甚至可以追溯到 1700 万年前的居群中去 (Stanley and Yang, 1987)。

3. 对生物形态演化速率的研究

对生物形态演化速率(rate of morphologic change)研究,可以为研究世系演化在生物演化过程中的重要性提供直接的证据,并可以检验点断平衡学说中关于物种形态保持长期稳定的论断。物种的形态演化速率指的是单位时间内(通常以百万年为单位)物种形态特征发生的变化。若地史中多数物种形态变化的速率是较高的话,点断平衡学说关于物种形态“停滞”的论断则是不正确的;反之,则表明形态“停滞”的存在。1985 年,Charlesworth 提出了一个数学模式来检验世系演化速率(表示为单个形态特征的变化速率)是否可以造成种间的形态差异。根据这一模式,Cheetham (1986)对新生代苔藓动物的形态演化速率进行了研究。他的研究表明,苔藓动物物种内的形态演化速率不足以造成其种间的形态差异。他认为,他的研究成果和点断平衡模式相一致。Hallam(1975)对欧洲侏罗纪瓣鳃类的研究表明,侏罗纪瓣鳃类的演化具有物种个体逐渐增大的趋势。但是,他还注意到除了个体大小的变化以外,这些瓣鳃类的其它形态特征在同一时期中始终是处于一种“停滞”的状态(Hallam, 1978)。Stanley 和 Yang 的研究也表明,瓣鳃类形态的演化速率比其个体大小变化的速率要小得多。虽然地史中物种个体大小的变化具有一定的演化意义,但生物的演化绝不仅仅意味着个体大小的变化。种与种之间的差别,主要是表现在其它形态特征上。他们认为,由于这些形态特征的演化速率很低,世系演化造成的不同时代居群之间形态上的差异极小,因此,这种物种内部形态的微小变化不足以造成瓣鳃类不同物种之间

的形态差别 (Stanley and Yang, 1987)。

关于地史中生物演化模式的讨论目前仍在进行。在生物演化的整个历程中,是否存在一种占主导地位的模式,不同门类的生物在不同的环境条件下是否具有不同的演化规律,这些都需要进一步的研究。过去 15 年的情况表明,对地史中生物演化模式、演化速率的研究已成为美国古生物学研究中的一个重要课题。古生物学研究领域中的这一发展趋势,似乎应引起我国古生物学界的重视,并尽可能利用我国丰富的地层和化石材料,在这一领域中开展一些研究工作,以期做出我国应有的贡献。

参 考 文 献

- Boucot, A. J., 1978: Community evolution and rates of cladogenesis. In Hecht, M. K., Steere, W. C. and Wallace, B., ed. -Evolutionary Biology. 11: 545—655.
- Carson, H. L., 1970: Chromosome tracers of the origin of species. -Science. 168: 1414—1418.
- Charlesworth, B., R. Lande, and M. Slatkin, 1982: A new-Darwinian commentary on macroevolution. -Evolution. 36: 474—498.
- Charlesworth, B., 1985: Some quantitative methods for studying evolutionary patterns in single characters. -Paleobiology. 10: 308—318.
- Cheetham, A. H., 1986: Tempo of evolution in Neogene bryozoan: rates of morphologic change within and across species boundaries. -Paleobiology. 12: 190—202.
- Cronin, T. M., 1985: Speciation and stasis in marine ostracoda: climatic modulation of evolution. -Sciences. 227: 60—63.
- Darwin, C., 1859: On the origin of species. John Murray. London.
- Eldredge, N. and Gould, S. J., 1972: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In Schopf, T. J., ed. Models in paleobiology. San Francisco. Freeman.
- Gould, S. J. and Eldredge N., 1977: Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. -Paleobiology. 3: 115—51.
- Gould, S. J., 1982: The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In Milkman, R. ed. Perspectives in evolution. Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts.
- Hallam, A., 1975: Evolutionary size increase and longevity in Jurassic bivalves and ammonites. -Nature. 258: 493—496.
- Hallam, A., 1978: How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance? Evidence from

- Jurassic bivalves. *Paleobiology*, 4: 16—25.
- Lazarus, D., 1986: Tempo and mode of morphologic evolution near the origin of the radiolarian lineage *Pterocanium prismatium*. -*Paleobiology*, 12(2): 175—189.
- Lazarus, D. B. and Prothro, D. R., 1984: The role of stratigraphic and morphologic data in phylogeny. -*J. Paleont.* 58: 163—172.
- Malmgren, B. A., Breggeren, W. A. and Lohman, G. P., 1984: Species formation through punctuated gradualism in planktonic foraminifera. *Science*. 225: 317—318.
- Maynard Smith, J., 1981: Macroevolution. -*Nature*. 289: 13—14.
- Mayr, E., 1970: Population, species, and evolution. Harvard Univ. Press. London.
- Schopf, T. J. M., 1982: A critical assessment of punctuated equilibria: I. Duration of taxa. -*Evolution*, 36: 1147—1157.
- Simpson, G. G., 1944: Tempo and mode in evolution. Columbia Univ. Press. New York.
- Stanley, S. M., 1975 a: A theory of evolution above the species level. -*Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 72: 646—650.
- Stanley, S. M., 1975 b: Clades versus clones in evolution: Why we have sex. -*Science*. 190: 382—383.
- Stanley, S. M., 1979: Macroevolution: pattern and process. San Francisco. Freeman.
- Stanley, S. M., 1985: Rates of evolution. -*Paleobiology*. 11: 13—26.
- Stanley, S. M. and Yang, X. N. (杨湘宁), 1987: Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: a multivariate, multilinesage study. *Paleobiology* 13(2).
- Stebbins, G. L. and Ayala, F. J., 1981: Is a new evolutionary synthesis necessary? -*Science*. 213: 967—971.

〔1986年11月18日收到〕

A CRITICAL REVIEW OF PUNCTUATED EQUILIBRIUM MODEL

Yang Xiang-ning

(Department of Earth Sciences, Nanjing University)

Summary

According to the punctuated equilibrium model proposed by the American paleontologists N. Eldredge and S. Gould in 1972, most evolutionary events in geologic history were accomplished through speciation, which is a branching process of species lineage. Once new species had been formed, they often persisted for millions of years without appreciable morphologic changes. But controversy has been continued for more than a decade as to the general importance of phyletic evolution, which can be defined as the evolutionary transformation of established species. Empirical evidences from paleontology, biology as well as

population genetics have been used to support or deny the model.

However, new studies have proved the common existence of stability in species morphology (or stasis) and the prevalence of low rates in phyletic evolution in some groups of invertebrates, providing new arguments for supporting the punctuated equilibrium model.

This article makes a brief review on the punctuated equilibrium model, the debate about the model and the new developments of research in this field.