

从微观进化的观点纵览宏观进化

徐炳声

(复旦大学生物系, 上海200433)

AN OVERVIEW OF MACROEVOLUTION ON THE VIEWPOINT OF MICROEVOLUTION

XU Bing-Sheng (HSU Ping-Sheng)

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai 200433)

关键词 微观进化; 宏观进化; 系统树

Key words Microevolution; Macroevolution; Phylogenetic tree

系统学和宏观进化 (macroevolution) 研究的最终目的之一是为有机体类群建立系统树 (phylogenetic tree), 即系统发育假设, 但由于种种原因, 对同一有机体类群有时提出根本不同的系统树。主要原因之一是化石记录普遍不足, 一般不足以成为构建系统树的主要依据。其他原因有由普遍存在的趋同进化 (convergent evolution) 和镶嵌进化 (mosaic evolution) 即异级度性 (heterobathmy) 所造成的有机体复杂的进化式样, 有些有机体类群的极度饰变, 以及宏观进化研究者对微观进化 (microevolution) 知识的局限性。因此, 根据系统学家各自掌握的证据或资料所构建的系统树都无非是一种假设或模型, 具有不同程度的主观任意性。

宏观进化研究的方法必然不同于微观进化中所用者。在微观进化研究中, 遗传学、生态学, 以及低层次的系统学是关键的方法。群体遗传学和有关领域的工作产生了有关进化动力的直接证据。但是我们关于有机体广大范围的进化, 即宏观进化的知识却来自古生物学和比较形态学的工作。

从事于不同类群的进化生物学的宏观和非宏观领域的研究者往往在实验主义、时间尺度和其他问题上有着不同的看法。许多较年长的古生物学家和形态学家没有意识到遗传学的研究结果对进化理论的重要性; 相反, 新本体论群体生物学家易于对宏观进化中所涉及的时间单位仅仅有一个模糊的概念。进化生物学中的许多争论可以从宏观进化和微观进化学者之间在研究方法、思维习惯, 和知识背景的差异上来追根究底。

宏观进化和微观进化

有机体的进化有两个水平：种下和种上水平。种下水平的进化，即微观进化，是指短期内（最多延续少数几个世代）生物进化的过程。人们可以通过对分类群进行直接、严格控制的实验来追踪或复制这种进化过程，而种上进化 (transspecific evolution)，即宏观进化，是指高级（属以上）分类群在漫长的地质年代中的起源和系统发育。宏观进化规模的变化是在区分那些属、科和目等高级分类群的特征产生时出现的，时间以地质年代计。这些高级分类群的进化历史人类是无法加以重复的，而只能通过化石记录的解释或通过当代类型的比较而作出推论，或者两种方法的结合。

进化生物学中的一个有争议的问题是：宏观进化是不是微观进化的一个较大规模的扩大，或者它们之间是否存在本质的不同。Goldsmith〔1, 2〕声称宏观进化的变化是由专门的过程—影响全身的突变和不连续变异 (saltation) 决定的，而这些变异并不在微观进化水平起作用。近年来，中断论 (punctualism) 学者 Stanley〔3, 4〕和 Gould〔5, 6〕坚决主张微观进化和宏观进化之间有着根本的区别。Gould 声称企图把宏观进化建立在微观进化的基础上是简化法和外推法，是错误的。但大多数进化学家却认为种下和种上水平的进化是受同样的过程支配的，因而必须根据我们对微观进化水平过程的了解来解释宏观进化的现象。例如，Grant〔7〕认为自然界在微观进化和宏观进化之间并不存在间隙，物种形成现象填补了这个所谓的间隙。一个由广泛的线系类群 (phyletic group) 构成的样品显示了从宗 (race) 通过种和种群到属和高级分类阶元的每一个水平的进化趋异。Grant 把有机体的进化看成是一个统一的整体。那么，微观进化的哪个方面应作为我们推断宏观进化的出发点呢。早期的综合理论进化学者从微观进化本身，即从群体水平的进化来推断，把物种形成多少看成是个枝节问题。然而，有理由相信物种形成与宏观进化的关系比过去想象的要来得重要。

单线进化和分枝进化

很久以来人们根据进化性变化的方向而分出两种进化的方式：单线进化 (anagenesis) 和分枝进化 (cladogenesis)〔8, 9〕。单线进化是指一个谱系 (lineage) 的性态在时间上发生的变化。这个术语已逐渐被应用于除了分枝式样以外的几乎任何进化性变化而不管它是否导致显著的进步。从这意义上讲，稳定进化 (stasigenesis) 也就被归入单线进化的范围之内。分枝进化是指谱系的分裂或新分枝谱系的产生。达尔文给这两种进化方式的术语分别是“具饰变的遗传”和“物种起源”。其他的学者曾分别用过“线系进化” (phyletic evolution) 和“进化性趋异”这样的词句。

单线进化事件通常创造出具有超出祖先范围的新的性状和能力的有机体。这种有机体被认为达到了一个新的进化级 (grade)。进化级的产生可以是单元的，也可以是多元的。由谱系的分裂引起的谱系分枝叫做进化枝 (clade)。进化枝必须是单元产生的，至少从术语的广义上讲是如此 (图 1)。

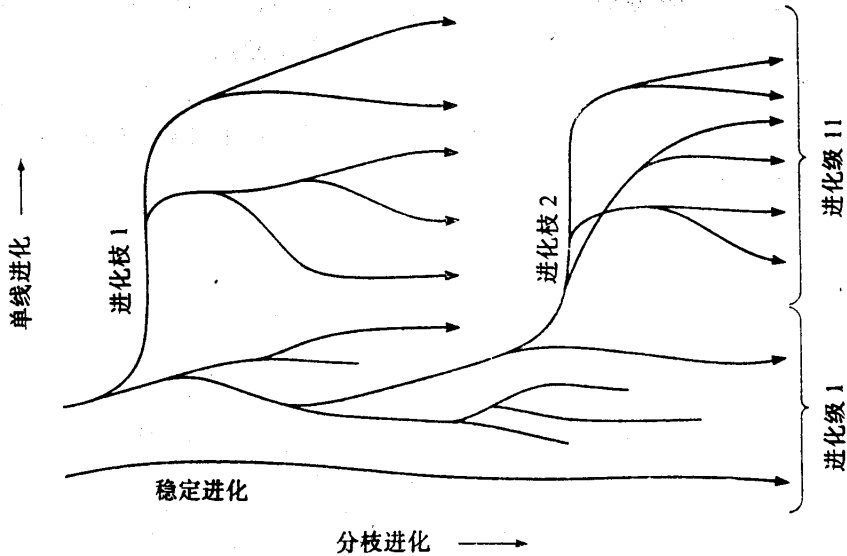


图 1 单线进化（进化的前进或变化）、分枝进化（谱系的分枝）和稳定进化（进化的持续）之间，进化枝（分枝）与进化级（功能或形态复杂性的水平）之间，以及单元发生（单谱系传代）和多元发生（多谱系传代）之间的关系。图下侧从左到右是时间的变化；左侧从上而下是进化的变化。分枝式样代表谱系的进化和分裂，其中有些谱系经历了快速的单线进化时期。进化级 I 是通过独立谱系的二次分裂完成的，而每一个谱系的反复分裂形成了一个进化枝。进化枝都是单元发生的，但进化级 II 是多元发生的。（摘自 Dobzhansky Th et al. Evolution. San Francisco, W. H. Freeman and Company, 1977:236）

Fig. 1 Relationship between anagenesis, cladogenesis, and stasigenesis; between clades and grades, and between monophyly and polyphyly. Time runs to the right and evolutionary change runs up or down. The branching pattern represents the evolution and splitting of lineages, some of which undergo periods of rapid anagenesis. The clades are each monophyletic, but grade II is polyphyletic.

Mayr [10] 提出了以下有趣的论点，即早期的进化学家仅仅看到或至少只强调单线进化和分枝进化方式中的一种。因而拉马克主要是单线进化论者，而达尔文则是一个分枝进化论者。

毫无疑问，这两种进化方式同时存在，但宏观进化可能并不象这种二歧式术语所提出的那样简单。另外的方式如网状进化 (reticulate evolution) 和量子进化 (quantum evolution) 使情况复杂化。而且，单线进化和分枝进化之间的区别在某些型式的进化趋势中，即在物种形成趋势中，并不存在。这将在本文后面部分讨论。

适应的地形

适应地形的隐喻是描绘有机体与环境之间相互作用的一种有用的方法。设想有一地形是由丘陵和山谷所组成。这种地形是作为适应地面的分布的象征。山顶是适应峰，而适应峰之间的山谷构成了一系列适应谷，对有机体来说是一个无人地带 (图 2)。群体和种靠着它们适应的性状组合和内在的基因组合的力量占据了各式各样的适应峰。有些山顶和适应峰狭小，有些则宽广，与有关的特化作用的幅度相称。山顶的高度也有所不

同,这说明有些适应峰较易攀登和占领,有些则否。

可以把这种隐喻扩大到包括种群、属和更大的线系集群。适应地形上的峰并非随机分布,而是聚集成独立的山脉。一群丘陵相当于一个属的适应带。

种是怎样逐渐占领它们的适应峰的和属是怎样占领它们的山脉的?进化的趋势是通向适应峰和山脉的小径,而进化的速率相当于登山速率。不同高度的适应峰可能要求不同的趋势和速率的组合。

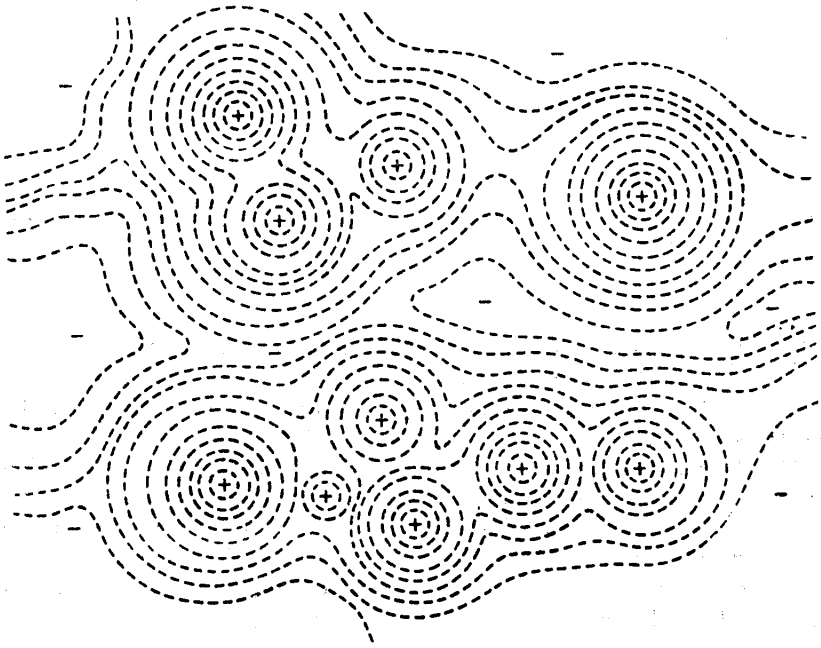


图2 原为基因组合方面的适应地形图,现借用来说明种以上线系集群的适应值。(+)代表适应峰;(-)代表适应谷。等高线代表具类似适应值的线系集群。(摘自 Dobzhansky Th et al. Evolution. San Francisco, W. H. Freeman and Company, 1977:167)

Fig. 2 A diagram originally refers to adaptive peaks and valleys in the field of gene combinations. Now taken to denote the adaptive values of phyletic assemblages above the species level. The symbol "+" represents adaptive peaks; "-" the adaptive valleys; the contour lines represent the phyletic assemblages with similar adaptive values.

适应地形不一定保持静态的,而是象一个真正地形那样,受到侵蚀和造山运动的力量支配。这些力量可能缓慢地起作用,也可能快速地起作用,体现了环境变化在进化中的作用。一个适应峰或适应山脉可以以这种或那种速率向前推进,而居住在该山峰或山脉上的种或属必须力求保持和山峰或山脉并驾齐驱。

适应辐射和生态分化

一个祖先种的有机体往往在较短时间内在自然选择作用下通过进化性多样化以填补各式各样的生态位(niche)而形成种种类型的现象叫做适应辐射(adaptive radiation)。

适应辐射是现时群体和种水平的多样化的主要基础。

当种在一个新的区域或生境中成功地站住脚跟时，它就获得了一个扩张和多样化的生态学机会。原始种能通过产生适应于该区域或生境中不同生态位的一批子种来利用这个机会。当这些子种依次产生新的子种时，它们就成为一系列分枝线的祖先。这个类群就进入了第二个发展阶段，即增殖阶段。

适应辐射是这一增殖阶段的进化式样，而物种形成是适应辐射中占优势的进化方式。物种形成事件的第一个世代产生了在成长中的系统树的最初的分枝。这些最初的分枝与各种不同的最初的生态位相称。这样，在每一个最初分枝中的第二、第三和后来的物种形成世代把区域或生境中可利用的生态位划分成许多部分后分配给许多更加高度特化的种。

当新的区域或生境充满了种时，这个类群就变成了一个较大的类群，它逐渐具有沿着适应线组织起来的分类学结构。

科这个分类等级是类群发育阶段之一。它最初细分成具有不同的初始适应方式的族和属；每个属线是由种群 (species group) 所组成，代表着适应带的第二次细分；而每个种群是由代表着适应带的第三次细分的种所组成。类群发育的更高一级的阶段可能是目。于是，还是沿着适应线的最初的分野是科，而第二、第三和第四次分野分别表现为属、种群和种。

适应辐射的式样对较大的类群是完全适用的，因为它容许该类群对其适应带中可利用的生态位进行最大限度的开拓。

Osborn^[11]在哺乳动物的肢和足的特化作用中分出了五种主要的路线以适应各种各样的运动方式和生境，它们是 (a) 在陆生生境中快速奔跑的(疾走的)；(b) 为了在地下生活而具挖掘习性的；(c) 两栖和水生哺乳动物中的游泳习性；(d) 栖息在树上的哺乳动物的攀登习性；和 (e) 生活在空中的类群中的降落和飞行习性。在牙齿和食性中分出其他趋导特化路线：食虫性、杂食性、食草性、食肉性和食蚁性。再把每一条主要的路线细分，如将适应于奔跑的习性分成趾行动物和有蹄动物，以及将食草性分为食叶的、食青草的和食果实的等等。依Osborn^[11]，哺乳动物的目体现了这些成套特征的不同组合以及在适应辐射式样中不同的支线。

北美太平洋沿岸是一个含有许多异域分布和部分异域分布的种和狭域特有种和亚种拼凑成的复合种比例最高的地区。Stebbins^[12, 13]认为那里的半干旱地区曾经是多样化中心，进化路线从那里向较中生和较早生的生境辐射。他采用生态线系交叉剖面图 (ecophyletic cross sectional chart) 的方法介绍了许多说明被子植物的科和属从该中心向较中生和较干旱的生境适应辐射的例子。我们在下面介绍其中二个例子，一个是属水平的，另一个是科水平的每个类群 (属或科) 是按照其所具有的一系列性状的进步状态的数目评定的，而根据对类群本身及其亲缘的仔细研究，提出性状之属于普遍和进步的或特化的状态。然后把代表类群的符号画在图上，它离开中心的距离相当于这个类群所具有的进步状态的数目。当说明属时，属的大小和它的种之间与进步状态有关的可变性是由符号的大小和形状来表示的。最后，生态适应或类群的适应是由那些与在地质图上鉴别岩石结构时所用者相类似的常规符号来表示。

蝶须属 (*Antennaria*) (菊科) (图 3)

蝶须属与其最近缘的属如鼠麴草属 (*Gnaphalium*) 作比较, 其鉴别特征是存在匍枝和许多种产生明显的二型性的叶。这些是主要的特化性状, 成为种的进步状态的基础。有一个由二个种组成的中心类群, 它们并不形成横生的匍枝, 总苞片呈浅色。其中之一是 *A. geyeri*, 它因基生叶和茎生叶的大小和形状相仿而最接近鼠麴草族 (*Gnaphalinae*) 其他的属。不仅是它, 而且还有 *A. luzuloides* 也适应了美国西部半干旱气候的干旱、开阔林地或开阔的田野。缺少匍枝的其他三个种 *A. carpathica*, *A. anaphaloides* 和 *A. pulcherrima* 都具有深褐色或黑色的总苞片和较密的绒毛。它们适应于中生性高山或亚高山生境。

在茎生叶和基生叶有明显区别的所有具匍枝的种内只有二个种 *A. microphylla* 和 *A. argentea* 适应于半干旱的生境。其他三个种 *A. dimorpha*, *A. flagellaris* 和 *A. rosulata* 在适应上更趋干旱, 已变得适应于艾蒿草原, 主要与低矮、垫状的生长习性相联系。剩下的十三个种适应于较中生的生境。它们包括以低矮的株型和深褐色或黑色的总苞片为特征和适应于高山草地或北极冻原的 *A. alpina* 复合种和在中生性气候下曾独立地变得适应于开阔的田野或干旱林地的若干类群。不仅就生长式样的复杂性而言, 而且就与鼠麴草族其他种的趋异程度来说, 蝶须属最特化的种是 *A. solitaria*。它具有平卧的长匍枝和大形的、与退化的茎生叶形成强烈对照的基生叶, 其上面基本上无毛, 下面则有厚绒毛, 以及它的花序退化成单个头状花序。它产于美国东部中生性气候的肥沃森林中。

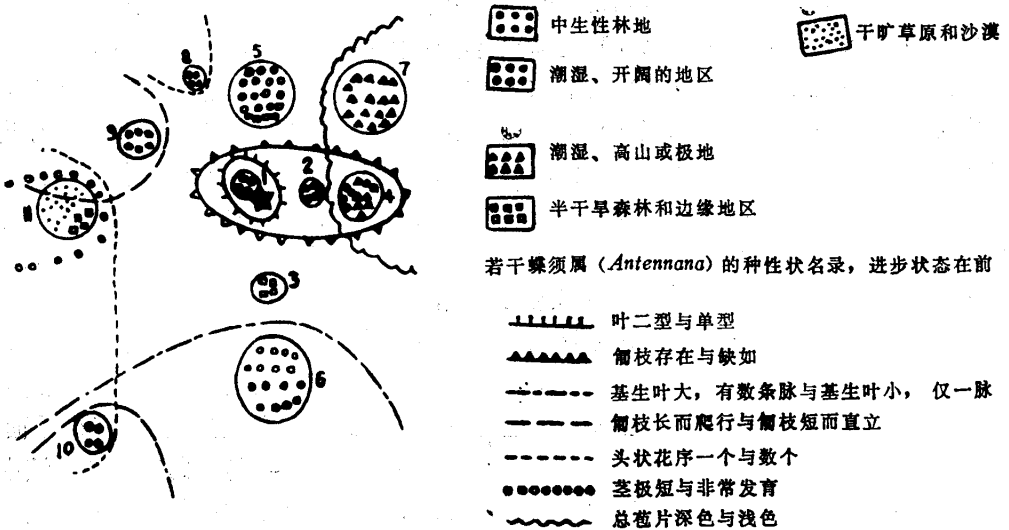


图 3 生态种系图, 示蝶须属 (*Antennaria*) 主要的有性种。种由以下数字来代表:

Fig. 3 Eco-phyletic chart showing the principal sexual species of the genus *Antennaria*.

- geyeri*
- luzuloides*
- argentea*
- carpathica*, *anaphaloides*, *pulcherrima*
- dioica* 种群 (*dioica*, *virginica*, *microphylla*, *corymbosa*)
- plantaginifolia* 种群 (*plantaginifolia*, *parlinii*, *racemosa*)
- alpina* 种群 (*alaskana*, *media*, *monoccephala*, *reflexa*)
- suffrutescens*
- neglecta*
- solitaria*
- dimorpha*, *flagellaris*, *rosulata*

(摘自 Valentine D H. Taxonomy, phytogeography and evolution. London: Academic Press, 1972:18)

绣球科 (Hydrangeaceae) (图 4)

选择绣球科是因为科内全是木本植物，而且种的范围很明确，从而使大多数对系统发育感兴趣的分类学家对它们的界限意见一致，以及它们占有的生境变化很大。

图 4 显示了这个科的 16 个属。局限于加利福尼亚塞拉内华达山脉部分地区的半干旱丘陵地带的单型属 *Carpentaria* 的特化性状最少 (1/10)。占第二位的 *Fendlera* 有三个种，它们在墨西哥北部和美国西南部占有相似的生境。单型属 *Jamesia* 具有 3/10 的专化性状，出现在美国西南部的干燥森林中，但也延伸到亚高山和高山峭壁。大属山梅花属 (*Philadelphus*) 含有生长在温带地区中生性森林的许多落叶的种。整个小形叶类群的种生长在干旱的美国西南部，而另一个胡秀英认为是属内最不特化的类型局限于墨西哥和美国中部的热带和亚热带，既有中生性生境的，又有半干旱生境的。另外 12 个属都较特化，全部生长在中生性的生境。

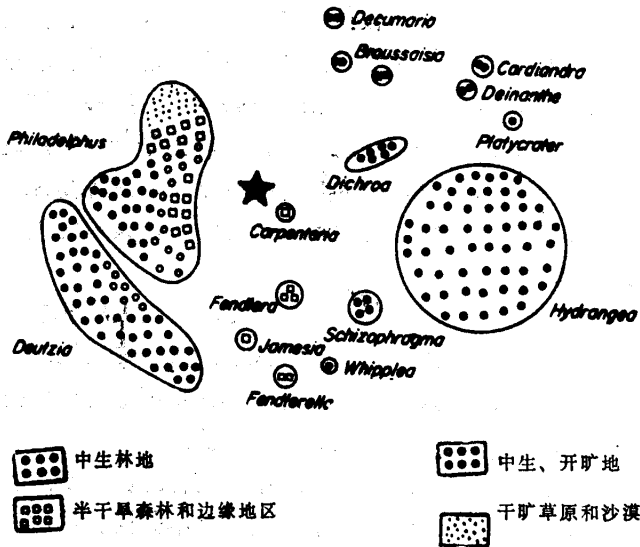


图 4 绣球科：性状名单，进步状态（在前面）与原始状态相对：

Fig. 4 Hydrangeaceae, List of characters. Advanced states are listed first.

1. 茎草质，蔓延或缠绕对灌木状或乔木状。
2. 落叶对叶常绿。
3. 花序具苞片，聚伞状或圆锥状对花序具叶状苞，伞房状或花单生。
4. 花序具艳丽或其他分化形式的不育的边花对花序不具上述边花。
5. 花被 4 出数或 7—10 出数对花被 5 出数。
6. 雄蕊数等于或少于花被数对雄蕊数更多。
7. 子房完全下位对子房上位或半下位。
8. 花柱连合对花柱分离。
9. 子房室数和 / 或花柱（“心皮”）数少于花瓣数对与花瓣数相等。
10. 子房具一室和侧膜胎座对子房具数室和中轴胎座。
11. 子房每室胚珠 1—2 颗对子房每室胚珠 2 颗以上。

属及其进步状态的编号。括弧中的数字指仅在属的某些种内出现的性状的编号。

1. *Carpentaria*, 1 sp.: 8
2. *Philadelphus*, 50—60 spp.: 2, 5, (7), (8)
3. *Jamesia*, 1 sp.: 2, 6, 9, 10
4. *Fendlera*, 3 spp.: 2, 5, 6
5. *Deutzia*, 40 spp.: 2, 3, 7, 9
6. *Fendlerella*, 2 spp.: 2, 3, 6, 7, 11
7. *Whipplea*, 1 sp.: 1, 3, 6, 9, 11
8. *Deinanthe*, 2 spp.: 1, 2, 3, 4, 8
9. *Cardiantra*, 2 spp.: 1, 2, 3, 4, 7, 9, 10
10. *Platycrater*, 1 sp.: 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9
11. *Hydrangea*, 80 spp.: (1), 2, 3, 4, (5), 6, 7, (9)
12. *Schizophragma*, 4 spp.: 1, 2, 3, 4
13. *Dichroa*, 9 spp.: 3, 6, (9), 11
14. *Pileostegia*, 2 spp.: 3, (5), 6, 7, 8
15. *Broussaisia*, 2 spp.: 3, 6, 7, 8
16. *Decumaria*, 2 spp.: 1, 2, 3, 7, 8

(摘自 Valentine D H. Taxonomy, phytogeography and evolution. London, Academic Press, 1972:22)

趋同进化和平行进化

趋同进化 (convergent evolution) 是分别在二个或二个以上关系疏远的谱系中由相似的生态条件或要求引起的结构或功能上的相似性。趋同 (convergence) 是适应辐射的对立面。

平行进化 (parallel evolution) 的最终结果与趋同相似, 但系统发育的途径不同。Simpson^[14]给平行 (parallelism) 下的定义是: 在二个或更多个具共同祖先的谱系中分别产生相似的性状而谱系的共同祖先的特征提供了性状相似性的基础或途径。由此可见, 导致平行中性状相似性的因素不仅有同源性 (homology), 而且还有同功性 (analogy)。

平行与趋同并非总是明确可分的。严格地讲, 当后裔之间在若干特征上的相似性超过了它们同祖先的相似性时, 就发生了趋同进化。平行进化意指二个或更多个谱系以类似的方式发生了变化, 以至所形成的后裔彼此间的相似性如同它们祖先之间的相似性。澳大利亚有袋动物的进化与它们在世界大陆的相应的胎盘哺乳动物相平行。在澳大利亚有着与真正的狼、猫、鼠、松鼠、鼯鼠、树懒和食蚁兽相似的有袋动物。这些胎盘哺乳动物和与它们相应的有袋动物的进化是独立进行的, 但却呈平行状态, 这是由于它们适应于相似的生活方式。真正的食蚁兽 (*Myrmecophaga*) 和有袋食蚁兽 (*Myrmecobius*) 之间的若干相似性应归于同源性, 因为它们都是哺乳动物。其他的相似性应归于同功性, 因为它们都靠食蚁过活。

平行进化和趋同进化在植物中也是普通的。西半球的仙人掌和非洲的大戟尽管属于不同的科, 在外观上却很相似。仙人掌和类似仙人掌的大戟是肉质、有刺和能贮水的有花植物适应于沙漠的干旱条件。仙人掌样的形态是作为对相似的环境挑战的反应而独立地形成的。仙人掌和仙人掌样的大戟是趋同进化的实例。

平行进化和趋同进化在有花植物的生殖构造中尤其普通。由于这些构造的残遗化石稀少, 因而经常难以确定是由趋同进化或平行进化而不是同源性所造成。一个有代表性的困难的情况发生在具钟状或管状花的一批科之中。皮木属 (*Erica*)、报春花属 (*Primula*)、天蓝绣球属 (*Phlox*)、薄荷属 (*Mentha*)、玄参属 (*Scrophularia*)、龙胆属 (*Gentiana*)、风铃草属 (*Campanula*)、忍冬属 (*Lonicera*)、向日葵属 (*Helianthus*) 和其他一些类群都曾归入合瓣花超目 (Sympetalae)。尽管其中有些属可能是真正同源的, 但植物学家现在确信其余的属, 或许大多数属反映了平行进化或趋同进化。

经常有二个或更多个无亲缘关系或关系疏远的类群共同占领一个新的适应带。当一个先前未被占领的适应带逐渐能为预适应的有机体提供定居机会时, 二个或更多个预适应类群经常几乎同时抓住了这种机会。这导致大规模的趋同和平行。

因而在中生代, 飞行脊椎动物的适应带为鸟类和翼龙所占领。在同一时代昆虫传粉植物的适应带为被子植物、类苏铁, 很可能还有其他的类群所占领。哺乳动物的生活型 (life form) 是由这一时代的有袋动物和有胎盘哺乳动物以及关系疏远的单孔目动物发展起来的。同样地, 被子植物的生活型是由单子叶植物和双子叶植物平行发展起来的。在一个较早的时代, 中型的和大型的海生植物的适应带是由绿藻、褐藻和红藻各自分别占

领的。

多路进入一新的适应带为某些高层次的分类留下它的标记。一个较大的分类群经常会有一个异常的亚群，把它留在那里令人感到不完全合适，但确实又没有正当的理由把它分出来成为一姊妹群。哺乳动物中的单孔目就象植物界的褐藻和红藻和动物界的海绵那样多少是个离经叛道的东西。高层次的平行给分类系统带来某种程度的不对称性和零乱。(concept of differentiation-hybridization cycles) 来描述网状进化的一个方面的式样。他强调在许多植物类群中进化的途径是一个由两个阶段构成的周期性交替：趋异和杂交^[15, 16]。

在许多植物类群中，在任何时间水平上，范围最广的基因交换的单位是一组偶而杂交的种，即杂配群 (syngameon)，而通过时间的进化谱系是一个杂交种的转变中的组合。系线进化的单位不是单个种，而是种的交织的网状系统。单线进化和分枝进化是缠绕在一起的。宏观进化是网状的。这种式样在维管植物中是普遍的。

量 子 进 化

量子进化 (quantum evolution) 是谱系从一个老的适应带向一个新的适应带和从一个祖先性状状态向一个适应于新带的截然不同的性状状态的比较快速的转变。量子进化有时被归入线系进化的等级之中。可是，Simpson^[17, 18]强调量子进化“是线系进化的一个特殊的、多少激烈的和有限制的状况”，认为其充分发展的型式与线系进化和分枝不同，因而值得认它为第三种进化方式。

量子进化的特征之一是快速的进化速率。群体从一个适应带向另一个适应带转移的阶段将持续较短的时间，可能需要一百万年至一千万年的时间^[18]。

量子进化具有插曲的性质，是作为谱系历史中的一个异常的事件而发生。一个大的祖先群体持续了一段时间的中速进化 (horotelic) 或缓慢进化 (brachytelic) 的速率以后而到达量子进化的阶段。然后发生进化速率与小群体的面积一起增长的情况。当量子转移结束以后，谱系很可能回复到具有中速进化或缓慢进化速率的大群体的状态(图 5)。

这一顺序与古生物学证据相符。许多类群的化石记录是由一个悠久的记录的顺序所组成，在中速化和缓慢进化的速率占优势之前有一个时间远较短暂的未有记录的跨距，而类群的起源必定是在这段时间内发生的。化石记录提供了在正常的线系进化期间带有中速进化和缓慢进化速率的大面积群体的证据。相反，不存在或缺乏类群在起源和其主要发展时期的化石的事实与在量子进化中小面积群体的推断是一致的。量子进化假设的特征提供了说明为什么在化石记录中所谓失去的联系如此稀少的缘故。

至于在量子进化中是否发生漂变，Grant^[7]认为最好按选择一漂变组合来解释。选择一漂变是一种最适合于在小群体中造成快速的适应移位 (adaptive shift) 的力量。

量子进化的场所是小群体。关于小群体面积原来的思路肯定是对头的。小的隔离群体的进化潜力是受到强有力的限制的。量子进化最有可能发生的场所是移居群体系统 (colonial population system) 和边缘奠基者群体 (peripheral founder population)。这种想法导致进一步对新的较大类群可能发生的地带类型的推断。量子进化需要岛屿样的

群体系统。这种群体系统在平原地区并非普遍存在，而确实普遍出现在具有起伏不平的地面和多种生境中，如陆生植物和动物居住的山岳。这类地方被认为有可能是较大类群的起源中心。

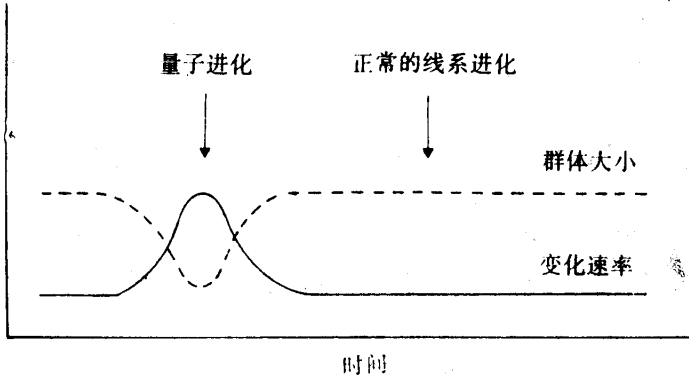


图5 在量子物种形成和正常的线系进化中群体的大小和进化速率之间的关系。(摘自 Grant V. The evolutionary process, a critical review of evolutionary theory. New York: Columbia University Press, 1985:334)

Fig. 5. Relationship between population size and evolutionary rate in quantum evolution and normal phyletic evolution.

Grant [7]认为量子进化与大多数范围较大的新类群的起源有关：“从一个适应带向另一个适应带真正快速的量子转移而未带有物种形成的转移似乎不大可能发生。我称之为量子物种形成 (quantum speciation) 的物种形成方式特别适合于在近代生物学的时间尺度内产生快速的适应转移[7]。关于量子物种形成，笔者已另著文介绍[19]，这里不赘述了。

进化的线系趋势和物种形成趋势

进化趋势分两大类：线系趋势 (phyletic trend) 和物种形成趋势 (speciational trend)。本世纪的三十年代至五十年代，对宏观进化的论述通常假定或声明进化趋势是单线进化或线系进化的产物。然而，也有人认为有些或许多进化趋势是物种形成的产物。这就有必要对进化趋势的本质作仔细的审查。

线系趋势是物种谱系内的一个渐进的单向进化性变化。它是线系进化独有的产物。这一趋势中的阶段是由连续种 (successional species) 而不是由同时期的生物学种 (biological species) 来表示。一个例子是已灭绝的更新世时期欧洲象的谱系中白齿结构的进化趋势。这一谱系包括一对继承种：较古老的 *Elephas planifrons* 和较年青的 *E. meridionalis* (图6)。

物种形成趋势是由一系列物种形成变化引起的逐步的行进 (stepwise progression)。这一系列中的每一个新种朝着进化趋势的方向进一步向前推进，这一趋势在图7中是

P-Q线。这一趋势中的阶段是由生物学种而不是由连续种来表示。这里居支配地位的进化式样是物种形成而不是线系进化，而进化的趋势是连续的物种形成的结果。

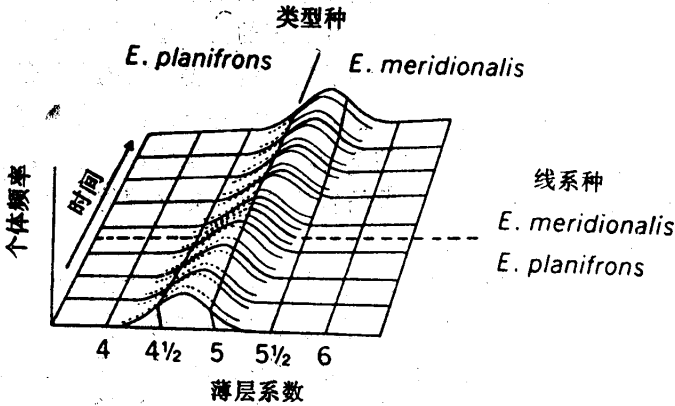


图 6 更新世象谱系中的线系趋势, *Elephas planifrons*-*E. meridionalis*. 薄层系数是对臼齿中珐琅质量的测量。在我们的术语中, 线系种 = 连续种, 而类型种 (typological species) = 分类学种 (taxonomic species)。(摘自 Grant V. The evolutionary Process, a critical review of evolutionary theory. New York, Columbia University Press, 1985:340)

Fig. 6 Phyletic trend in the Pleistocene elephant lineage, *Elephas planifrons*-*E. meridionalis*. The lamellar index is a measure of the amount of enamel in the molar teeth. Phyletic species = successional species, and typological species = taxonomic species, in our terminology.

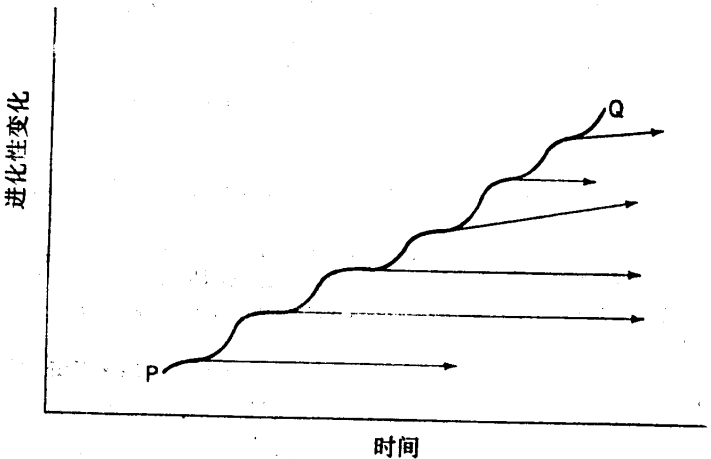


图 7 物种形成趋势。趋势(P-Q线)是在一特定的方向中连续物种形成的变化的结果。(摘自 Grant V. The evolutionary process, a critical review of evolutionary theory. New York, Columbia University Press, 1985:341)

Fig. 7 Speciation trend. The trend (line P-Q) is the resultant of successive speciation changes in a given direction.

在一线系趋势中的任何一个特定的时间水平上都只有一个生物学种。在一物种形成趋势中, 保守的祖先类型和进步的后裔作为两个时期的生物学种而共存。图 7 中的 P-Q 线尽管在字面上是由一连串实实在在的种所组成, 却并不包含连续种。因此, 根据这里提出的证据, P-Q 线并不是一个线系趋势, 而是一个物种形成趋势。

在一个大的连续群体面临大规模方向性选择的地方，线系趋势中的进化速率将是最低的。如果群体被细分和经过选择一漂变组合的重新加工，则进行速率可以变得快些。

物种形成趋势中方向的确定与环境中的若干级度或单向变化有关。环境通过种间选择的媒介控制了进化趋势。假定有一个已站稳脚跟的祖先植物种已适应于暖和潮湿的气候，而气候却逐渐变冷。这个祖先种所产生的唯一能获得成功的子种是适应寒冷气候的类型，而具有其他生态偏爱的衍生类型将被消灭于萌芽状态。于是耐寒种的第一个世代就能产生和自己一样耐寒或甚至更耐寒的子种。这一过程将继续下去。在特定的环境级度中，向愈来愈寒冷的条件的物种形成式的转移是唯一敞开着的道路，物种形成趋势就这样朝着这个方向发展〔20—22, 4〕。

物种形成趋势可能是常见的。可是，很难说它们常见到什么程度，这是由于化石记录普遍地不完整，鉴定物种形成趋势就成问题。人们很容易把在化石记录中的间隙的分支线连接起来而把一个物种形成趋势误认为是一个线系趋势，反之亦然。

最近有人报道了奥陶系 *Pydogus* (Conodontophoridae) 的一个物种形成趋势的例子。较年青的 *P. anserinus* 在若干垂直的柱中取代了较古老的 *P. serrus*，开始认为是一个单线进化的系列。但在研究了较多地方的化石记录以后发现 *P. anserinus* 显然是通过异域物种形成从 *P. serrus* 起源的，而在短暂的时期内与其祖先种共存〔23〕。

参 考 文 献

- 1 Goldsmith R B. The material basis of evolution. Conn, New Haven, Yale University Press, 1940
- 2 Goldsmith R B. Theoretical genetics. Berkeley, University of California Press, 1955
- 3 Stanley S M. *Proc Nat Acad Sci USA* 1975, 72:646—650
- 4 Stanley S M. *Macroevolution; Pattern and Process*. San Francisco, Freeman, 1979
- 5 Gould S J. *Paleobiol* 1980, 6:119—130
- 6 Gould S J. *Science* 1982, 216:380—387
- 7 Grant V. *The evolutionary process, a critical review of evolutionary theory*. New York, Columbia University Press, 1985
- 8 Rensch B. *Heuere probleme der abstammunglehre*. Chicago, S Tax University of Chicago Press, 1910
- 9 Rensch B. *Evolution above the species level*. New York, Columbia University Press, 1960
- 10 Mayr E. *The growth of biological thought; diversity, evolution and inheritance*. Mass. Cambridge, Harvard University Press, 1982
- 11 Osborn H F. *The age of mammals in Europe, Asia, and North America*. New York, Macmillan, 1910:25
- 12 Stebbins G L. In Valentine D H. (ed.), *Taxonomy, phylogeography, and evolution*. London, Academic Press Inc, 1972:7—34
- 13 Stebbins G L. *Flowering plants, evolution above the species level*. Mass, Cambridge, The Belknap Press of Harvard University, 1974
- 14 Simpson G G. *Principles of abimal taxonomy*. New York, Columbia University Press, 1961:78
- 15 Ehrendorfer E. *Österr Bot Zeitschr* 1958, 105:229—279
- 16 Ehrendorfer F. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol* 1959, 24:141—152
- 17 Simpson G G. *Tempo and mode of evolution*. New York, Columbia University Press, 1944
- 18 Simpson G G. *The major features of evolution*. New York, Columbia University Press, 1953:389
- 19 徐炳声, 顾德兴. *武汉植物学研究* 1989, 7:366—376
- 20 Grant V. *The origin of adaptations*. New York, Columbia University Press, 1963
- 21 Grant V. *Organismic evolution*. San Francisco, W. H. Freeman and Company, 1977
- 22 Grant V. *Biol Zentralbl* 1977, 96:129—139
- 23 Faharaeus L E. *Newsl Stratigr* 1982, 11:1—7