

进化论系列讲座 (三十八)

间断平衡 ——古生物学家引发的一场挑战

郭建崑

“献给我的父亲，我5岁时他带我去看霸王龙。”

这是古尔德 (Stephen Jay Gould, 1941–2002) 的科学散文《自达尔文以来——自然史沉思录》一书的开篇语，这本书是他从1974年起在《自然史》杂志上开辟的一个专栏“这种生命观”的部分科学随想的集成。开辟这个专栏的初衷，多少是为了澄清社会上大量不明就里的误解——认为古尔德和艾尔德里奇 (Niles Eldredge, 1943–) 提出的“间断平衡”学说颠覆了达尔文。

古尔德是一位才华横溢的科学家和科普作家。他大学毕业于安蒂奥克学院，在哥伦比亚大学完成博士研究生学业，专业都是古生物学；此后他在美国著名的进化生物学研究中心，哈佛大学比较动物学博物馆开展研究工作，并在哈佛大学讲授古生物学、进化生物学和科学史课程。他早期研究蜗牛的自然史，对揭秘百慕大地区蜗牛的自然演变及分布贡献颇丰；他获得过麦克阿瑟天才奖，当选过美国科学进步委员会的主席。

“这种生命观”专栏的其他科学随想相继又集成出版了总标题为“自然史沉思录”的后续6本书：《熊猫的拇指》、《母鸡的牙与马的蹄》、《火烈鸟的微笑》、《为雷龙喝彩》、《八头小猪》和《鼎盛时期的恐龙》。

父亲的“学前教育”，对一个人一生的巨大

影响何其巨大而深远！

本文要评述的是“间断平衡”学说。

“小进化”与“大进化”

早在1940年，遗传学家哥德斯密特 (R.B. Goldschmidt) 在《进化的物质基础》一书中提出了小进化 (microevolution) 和大进化 (macroevolution) 两个概念。前者也被称为微观进化或微进化，是由突变、遗传漂变、基因流和自然选择导致的物种之内等位基因频率的变化，只能产生小的进化改变；后者又被称为宏观进化或宏进化，指由一个物种变为另一个新种这样一个大的进化步骤，其起因不是微小突变的积累，而是所谓的“系统突变” (systematic mutation, 后来被引伸为“宏突变”)，即涉及整个染色体组的遗传突变而实现。每一次这样的“宏突变”都会产生一些“有希望的怪物”，进而由这些怪物形成新的物种。因此大进化便被认定为是跃变而不是渐变。

哥德斯密特的观点在当时备受争议，因为大多数遗传学家发现，那些对生物形态有重大影响的大突变对物种来说通常都是灾难性的，出现的“怪物”更可能是无法正常生存的“无希望”者。现代达尔文主义倡导者之一的迈尔，更是坚信所谓的宏突变过程根本就不会存在，因为对于每一个正常的生物个体，其基因组都是一

个协调、平衡的系统，这个系统是经历了数百万年的时间里一代代的自然选择，最终形成并协调好的；既然绝大多数基因位点上的潜在突变已被证明会产生有害甚至致死的效应，那么就不可能因一次重大的突变所导致的整个基因型的巨震还能产生出可以繁衍下去的个体，不可能从一个宏突变过程产生出能够成功存活的几百万个宏突变种的个体！

现代达尔文主义者认为，群体内基因频率的改变不仅造成小进化，而且也会引发大进化，即造成新种产生的大进化是小进化积累的结果，并没有什么其他特殊的进化机制。如杜布赞斯基指出，物种是生殖共同体，同一物种的变异会因隔离机制而形成遗传组成略有差异的不同种群（例如，因地理隔离形成的不同地理种群），这样的变异是导致它们进化成不同物种的必要条件；当隔离机制（包括地理隔离、生态隔离、行为隔离、生理差异隔离等）导致种群之间的遗传组成差异大到无法相互杂交，新的生殖共同体，也就是新的物种的形成便水到渠成（见本刊2021年第4期“进化论系列讲座”）。

1944年，古生物学家辛普森在其《进化的节奏与方式》一书中对小进化和大进化概念重新定义：小进化是物种内在个体和种群层次上的进化改变，大进化是物种和种以上分类群的进化。大、小进化只是研究领域的区分或研究途径的不同。生物学家以现生的生物个体和种群为对象，研究其短时间内的进化改变，如是改变即小进化；而大进化则指生物学家和古生物学家通过对现代生物和古生物的研究，探讨物种和物种以上的高级分类群在地质时间尺度上的进化节奏、进化模式和进化趋势，例如，古生代早期众多动物门的分化、中生代鸟类的出现、新生代哺乳动物的辐射进化等等。

“间断平衡”学说问世

长期以来，古生物在地球上留下的化石记录往往让人难以理解大进化的“渐变性”。在很多情况下同一物种在其存在的地质时期内似乎没

有什么改变，例如有充分化石记录的一些海洋底栖生物物种，平均持续不变时间为2000万年；一些“活化石”也是经历了万、亿年至今仍保留着祖先的形态；同时，新物种，甚至是新的高级分类群的出现常常显得很突然。例如，古生物学家艾尔德里奇在研究三叶虫时发现，大部分种类在其出现于地层的全部时期内，每一个物种的特定性状并不发生变化，却可以看到新物种的化石在地层中非常突然地出现，或是增加了物种的总数，或是替代了灭绝的物种。

对上述现象的解释，现代达尔文主义与达尔文一脉相承，认为是化石记录不完全、过渡性的“中间类型”没有留下化石而导致的假象。古生物中只有一小部分能够留下化石，而且并不是所有的化石都能被发现。这种状况主要受以下因素的影响：首先，生物曾经生活过的地区是否有相应于其生活时期的沉积地层保存下来，如果地层受到侵蚀，那么即使原来有化石也会遗失；其次，物种种群的大小及分布区域地理范围的大小，一个种群如果生物个体数很少就不容易留下化石，分布范围过于狭小或局部化，留下化石的机会也会减少；再者，生物进化的速率也有影响，如果是快速进化，那么这一过程就很难留下详细的化石记录。

一个新物种起源于局部地区，只有当它散布得比较广阔后才有更大的可能在化石记录中出现。同样，一个很长时间才完成的进化过程比一个在短时间内快速完成的进化过程在地层中留下化石记录的机会更大。古生物学家推测，假如一种能形成化石的生物在地球上持续生存了500万年，那么可以有百分之五十的机会在地层中找到其化石；同样，假如新物种的形成也需要500万年，那么其进化过程也有百分之五十的几率在地层中留下记录。但如果新物种的形成过程在5万年内，那么就很难在地层中找到这一过程的化石记录，新物种很像是“突然”出现的。

但是艾尔德里奇坚信，新物种、新形态高级分类群的突然出现未必都是假象，更可能是真实的存在。在与有着相同想法的古尔德进行交流和

讨论后，二人在1972年合作发表了《间断平衡：系统发生渐变论的一种替代方案》一文，提出了生物进化的间断平衡学说。

这个学说指出，化石记录所显示的生物进化的模式为，长时间的只有微小变化的稳定或平衡状态因短时间内发生的大变化而间断，随后重新进入另一种平衡状态。换言之，渐变式的小进化与跃变式的大进化交替出现。

“间断平衡”学说简评

间断平衡学说迅速迎来了一大批支持者，其中以“强达尔文主义”（见本刊2024年第4期“进化论系列讲座”）的反对者居多。他们并不完全否认渐变和自然选择，但是将平衡状态解释为进化的停滞期、间断状态解释为进化的跃变，从而强调历史偶然性、非适应性和发育制约解除在大进化中的重要性。

那些被用于支持间断平衡的化石证据，其实并不能完全否定渐变论。道金斯举过一个假想的例子，家鼠般大小的动物，在经过6万年难以觉

察的逐代缓慢小进化后，体型可以变成大象那般大，但是6万年在地质历史上只是一瞬间，原本极其缓慢的小进化在化石上就会呈现为快速的大进化。

渐变还是跃变，或者说平衡还是间断，实际上涉及的是进化速率的问题。达尔文主义并不认为进化的速率必定是均匀的，达尔文早在《物种起源》一书里就写道：“许多物种一旦形成，就不再经历进一步的改变了……而尽管以年为单位来衡量，物种经历变异的时期很长，但与它们的形态保持不变的时期相比，大概已经算很短了。”现代达尔文主义进一步指出，群体的结构（大小、遗传变异程度、基因频率分布等等）、发育制约、相对于不同时间和空间出现的不同选择压力和选择方向等因素都能影响进化的速率，出现不同的进化模式。一方面，物种出现长期的稳定不是什么不可思议的事，反而是大多数物种的常态。例如稳定性选择能够剔除那些偏离常态的个体，使得群体在稳定的环境中减少变异而保持相同的性状。另一方面，看似“跃变”的快

达尔文语录——摘自《物种起源》（达尔文著/舒德干译）的不同章节

1) 变异过程并非……规则地或连续地进行，而很有可能一个变种长时间内保持不变而后又发生变化。

2) 任何相信缓慢而逐渐进化的人，当然都会承认物种的变化也可以是突然的和巨大的，有如我们在自然界，或甚至在家养情况下所见到的任何单独的变异一样。

3) 物种的改变可能更为缓慢，在同一地域内只有少数的物种同时发生变化。这种缓慢是因为同一地域内的一切生物，早已彼此很好地适应了，使得自然系统中已经没有新物种的位置，除非经过很长时间之后，由于自然条件的改变或是新类型生物的迁入，才能引起生物的改变。何况在环境改变后，一些生物适应新环境新位置的变异或个体之间的变异，通常也不是马上就会发生的。

4) 要在同一地层的上下部分得到两个物种之间的全部递变类型，该地层必须保持不断地进行堆积，其时间之长，足够使生物缓慢的变异过程不断进行。

5) 许多物种自从形成后就再未发生过变化，随之绝灭了，未留下变异的后代。物种发生变异的时间虽然长得难以用年来计算，但与其保持某一形态不变的时期相比，则要短得多。

6) 新的物种缓慢地出现在连续的时间间隔内，而在相同的时段内不同类群的变化量是很不相同的。物种和整个类群的绝灭，在生物进化史上起着非常显著的作用，是遵循自然选择原理的必然结果，因为旧的生物类型为新的改良的类型所取代。普通世代链条一旦中断，单个的物种也好，成群的物种也罢，将不再重现。优势类型的逐渐散布，伴随着其后代的缓慢变异，从而使得经过一段较长的时间间隔后，生物类型好像很突然地在全世界范围内都发生了变化。

7) 许多生物集中成一个团体时可以长期保持不变，同时，其中的一些物种却迁徙到新的地区，同那里共生的生物展开竞争，导致变异发生。

速进化也不是什么“怪事”。莱特曾经提出,一个大种群如果被分成一些局部的小种群,遗传漂变会在这些小种群里产生新的基因组合,从而大大加快进化速率(见本刊2021年第1期“进化论系列讲座”)。最先提出创立者效应和瓶颈效应概念的迈尔,则指出上述两种效应导致的进化速率急剧加快并强调了小群体对产生新种的重要性。灾难性事件和其他偶然性历史事件对生物进化的重大影响当然不能忽视,但对于那些劫后余生的“幸存者”而言,恰恰是可以与“创立者”或“瓶颈效应通过者”相对应的,因此,任何一次“大灭绝”之后的复苏,从宏观上可以近似于间断平衡学说所描述的“平衡-间断-再平衡”模式,但其内在机制并没有跳出现代达尔文主义的理论框架。就这一点而言,“间断平衡”应该被视作“进化速率不均匀”的更为简化的表述,就像斯宾塞将“进化”一词作为“带有饰变的传衍”的更为简化的表述一样(见本刊2019年第4期“进化论系列讲座”)。

创立者效应是指,在群体中的一小部分个体偶然离开群体去开辟新领地的过程中,新形成的小群体中的基因频率会因“随机取样”而与原来大群体的基因频率形成显著的差异,遗传漂变的结果会使原来频率高的基因变得占比急剧下降甚至丢失,而原来频率低的基因却可能占比极大提高而成为新的小群体的主要成分,成为新群体发展的“创立者”;瓶颈效应则指,一个群体在受到灾难性的打击后只有少数个体劫后余生,群体的基因频率会因此改变而与原群体呈现出极大的差异。强达尔文主义的反对者认为,上述过程出现的新性状不是自然选择的结果,未必具有适应性,以此强调大进化的非适应性。其实这种观点经不起推敲。不论是“创立者”还是“瓶颈效应通过者”,其形成的新群体中占主导地位基因的频率,在原群体中即使很低但也是存在的,与其他等位基因可能存在适应度的差异而并非完全的“非适应”;在新群体中出现的新性状,也必然会经过自然选择才能在未来的发展中存在和持续,如果是完全“非适应”的,其结果只能

是被淘汰,每次大灭绝后彻底消失的那些生物类群就是其写照。

将“间断平衡”视作“进化速率不均匀”的更为简化的表述这一点,间断平衡学说的一部分支持者是不可能轻易接受的,因为他们更根本性的坚守,在于大进化有着与小进化不同的机制,这个机制不是自然选择而是其他因素导致的,例如“发育制约”的解除。他们提出,胚胎发育的模式——蓝图,一旦建立起来就有了一种内在的连贯性,很难通过突变逐渐加以改变;生物体将沿着蓝图所规划的固定途径发育、生长,新的遗传变异由于不能与已有的发育模式相容而难以出现或保留下来,进而使物种长期保持稳定;只有在特殊的情况下,例如调控基因发生突变,原有的发育制约被解除,胚胎发育沿着新的途径进行下去,生物体便出现形态上的重大改变。

这样的解释看似明智,因为避免了把跃变的原因归结为“宏突变”,调控基因发生的突变即使非常微小,也能够通过影响发育过程使生物形态出现大的改变。但并不是所有的这些大的改变都切实可行,因为已有的发育模式也制约了改变的可能性,限定了新的进化途径。也就是说,新性状的产生并不是像突变那样随机的,而是具有一定方向性的,这个方向性是由早期进化而成的发育蓝图决定的。这再一次证明了达尔文将进化表述为“带有饰变的传衍”的精准性和预见性,20世纪80年代以后活跃至今的进化发育生物学已经并且还在继续为解决这一类科学问题而提供着思路 and 工具。

“间断平衡”,毫无疑问是进化历史和过程中呈现出的一种状态,其中涉及对选择对象的拓宽也提出了新的研究视角——自然选择不仅仅作用于个体,也可以作用于更微观层次的基因和更宏观层次的种群和物种。但这个学说肯定是曾经被放大甚至是滥用了。古尔德在《自然史》杂志上开辟“这种生命观”专栏的目的之一,就是想告诉人们,他自己并没有那么反对达尔文。

作者单位:中国科学院古脊椎动物与古人类研究所