

研究生创新教育系列丛书



周长发 编著

周长发
编著



科学出版社
www.sciencep.com

研究生创新教育系列丛书

生物进化与分类原理

周长发 编著

本书得到国家自然科学基金重点项目(30630010)、面上项目(30570200),以及南京师范大学动物学国家重点学科和“周尧昆虫分类学奖励基金”的共同资助。

科学出版社

北 京

内 容 简 介

生物进化论解释了生物多样性形成的原因和由来。然而,生物种类丰富多样,形态千差万别,特定生物或类群的进化及其分布过程、历史和式样各具特色,对它们的分类、描记、命名和重建需要遵循科学的原理、方法和规范。本书综合最新研究成果和动态,用富有个性化的语言深入浅出地对生物进化论及生物系统学的原理和方法进行了详细的介绍和探讨。对生物学中争论的热点内容也有所涉及。

本书涵盖了所有生物系统学的理论和方法,可以使具有大学以上水平的学生及相关研究人员充分了解生物系统学的历史、最新研究成果以及理论和方法。

图书在版编目(CIP)数据

生物进化与分类原理/周长发编著. —北京:科学出版社,2009

(研究生创新教育系列丛书)

ISBN 978-7-03-022602-0

I. 生… II. 周… III. ①生物-进化-研究生-教材 ②生物学:分类学-研究生-教材 IV. Q1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 112803 号

责任编辑:李韶文 王海光 王 静/责任校对:朱光光

责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

装 订 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2009 年 1 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2009 年 1 月第一次印刷 印张:20

印数:1—2 500 字数:446 000

定价:58.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

In nature's infinite book of secrecy! A little I can read!

——William Shakespeare (*Anthony and Cleopatra*)

自然啊，你这充满无穷神秘之书！我啊，只能领会几许！

——威廉·莎士比亚《安东尼与克利奥帕特拉》

When a bird arranges the materials he collected together, he has his own space and niche!

当鸟儿将收集来的材料搭建在一起的时候，它就拥有了自己的天地和位置！

序一

生物系统学是进化生物学的重要组成部分之一，是进化概念下的生物多样性研究。一方面，它要探讨现在或过去地球上生物的分布、形态和多样性，以及生物分布格局、形态结构与环境之间的对应协调关系。另一方面，它还要研究生物形态、多样性以及分布格局形成的原因、历史和过程。因此，它需要综合多种学科如地学、进化论、形态学、生态学、分子生物学、生物信息学等方面的理论和方法。这些方面的综合使得生物系统学的原理及方法具有相当的深度和难度。对此理论和方法的介绍及阐述极为重要，也是我国生物系统学研究迫切需要加强的一个方面。

我国地理情况复杂、生境多样，造就了丰富多彩的生物多样性。目前我国生物多样性的调查研究还远没有完成，迫切需要培养和加强一支青年科研队伍。“授之于鱼不如授之于渔”，由于生物系统学研究的复杂性及艰难性，理论及方法的掌握显得尤为重要。周长发博士有志于此，潜心钻研，对生物系统学理论有相当精深的了解和掌握，这在他的这本《生物进化与分类原理》一书中有明确的体现。

该书分十七个章节对生物系统学所要研究的内容、原理和方法进行了全面、深入、独特的介绍和讲解，从介绍地球上多样的生物物种开始，逐次介绍了生物物种产生的原由、进化思想的产生及发展过程、自然选择的过程和原理、特殊的自然选择方式（性选择、群选择、亲选择）、遗传漂变、进化的结果——适应、物种概念、物种形成、物种分类、高级分类单元、生物命名概要、主要生物分类学派（支序系统学、进化系统学、数值系统学、分子系统学）以及生物地理学概要。为方便有关人员对生物进行命名和翻译，书后还附有部分常见生物种名释义（中文和拉丁文）、部分常用生物命名词汇表（中西文对照）等。尤其重要的是，书后还有详细的参考文献，以方便读者进一步参考原始文献和深入研究。

该书图文并茂、通俗易懂，语言生动活泼，介绍深入浅出。它既可以当作一本专著，也适合用于研究生的教材，是同类书籍中难得的一本。相信它的出版将对推动我国生物系统学的研究有诸多助益。

周开亚 教授

南京师范大学 生命科学 学院

2008 年 12 月

序二

一百多年前，达尔文（Charles Darwin）提出的生物进化论将纷繁复杂、多姿多彩的生物描述为有共同起源和血亲关系的有序整体，撼动了当时的神创论，也引起了各种思潮之间的激烈争论；五十几年前，享尼格（Willi Hennig）提出的支序分类方法将进化论与生物分类原理及其实践严格统一，挑战了过去以人为经验和判断为主的生物分类方法，震动了生物学界，也引起了不同生物分类学派之间的激烈争论。这两次较大的科学理论突破和思想争辩使进化论深入人心、生物分类方法更加严格科学、科学研究方法和结果蓬勃发展、方兴未艾也硕果累累。

为反映进化论及分类原理和方法的最新理论进展和研究成果，周长发博士经长期积累、深入学习，精心编写了这本《生物进化与分类原理》。从内容上看，本书涵盖了生物系统学的所有方面，并尽可能地综合了最近最新的研究成果，且运用了极具个性化的语言对相当深奥的理论进行了深入浅出的介绍和阐述。难能可贵得是，该书对理论问题的来龙去脉梳理得层次分明、脉络清晰；对不同学者对某一问题的不同观点和争论焦点介绍得井井有条、对应有序。尤其重要的是，本书还充分利用了我国生物系统学工作者的相关研究成果，并将它们有机地融入到相关理论性内容中，这在以前的同类书籍中并不多见。

年轻的研究人员往往对诸多实际具体的科学问题有种种困惑，这需要对相关研究领域的原理及方法有深入全面的了解和掌握，而恰当的启蒙性书籍在此方面有诸多助益。本书是我所见到的在此方面做得较为成功的一例，它援引例证具有典型性，举例充分，理论深入但易懂。

相信此书对我国生物系统学的研究帮助极大，欣然为序。

郑乐怡 教授
南开大学生物学系
2008年12月

前 言

传统的生物分类学现在一般称为生物系统学 (biological systematics)，它是研究多样的生物及其由来和相互关系的学科，并以生物进化论为基础。从研究层次上看，它可以分为生物分类学 (taxonomy) 和系统发育关系重建 (phylogeny reconstruction) 两方面。在第一方面，它主要探讨现在或过去地球上生物的分布、形态和多样性，以及生物分布格局和形态结构与环境之间的对应协调关系。在第二方面，它主要研究生物形态、多样性以及分布格局形成的原因、历史 and 过程，即进化的过程与式样。它综合了生物学各分支学科的内容和方法，尤其是形态学、生态学、进化论等学科的理论 and 信息，从而形成了自己独特而丰富的内涵。

我国在地理上横跨古北区和东洋区，环境复杂、生境多样，是生物多样性较高的国家之一。我国的生物系统学研究曾给世界带来很多惊喜，最著名的例子有鸟类化石（如中华鸟龙）、人类化石（如北京人）、孑遗生物（如大熊猫、白鱔豚、银杏、水杉等）的发现和报道。我国的生物系统学在研究规模和从业人员数量上可能也并不输给任何一个国家。然而，从总体上看，个人感觉我国的生物系统学研究在理论建设上鲜有创造和参与，在对标本研究的细致深入程度上也略显不足，在信息共享和将研究成果转化为实际生产力上还很初级。为使生物系统学从业人员更加深入全面地了解本学科，尤其是年轻的研究人员能够在生物系统学理论上有所了解、掌握和突破，对他们所要参与或从事的实际工作有所帮助，本人结合平生所学和已有的相关教材（这些书籍都较陈旧且不易找到），编写了本书，并以进化论及生物分类原理为基本内容。

在编写过程中，得到我的博士生导师郑乐怡教授和卜文俊教授两位先生的批评指导。本书的框架和许多例证都来自他们的课程讲义和讨论教诲！

另外，业师周开亚教授和归鸿教授对本书的内容和形式都提出过宝贵的指导意见，同实验室的程罗根教授和严洁博士对部分书稿提出过建设性意见，在此一并致谢！更要感谢几年来选修本课的研究生们对我的鼓励和宽容，他们上课时的专注眼神和下课后的热情话语带给我无限的动力和激情！

由于本人水平有限，虽极其尽力谨慎，但书中错误及不足之处在所难免，欢迎读者及同行批评指正！

周长发

2008 年 11 月于南京师范大学生命科学学院

zhouchangfa@njnu.edu.cn

目 录

前言

第 1 章 多样的物种	1
1.1 物种数目	2
1.2 物种在地球上的分布	8
第 2 章 生物进化思想的产生和发展	10
2.1 宇宙和生命的诞生	10
2.1.1 宇宙的起始	10
2.1.2 宇宙是如何诞生的	11
2.1.3 宇宙是何时开始的	12
2.1.4 地球的诞生	13
2.1.5 生命的诞生	14
2.2 进化论产生	14
2.3 生物进化的例证	18
2.3.1 生物进化的直接证据——化石	18
2.3.2 孑遗生物	19
2.3.3 同源器官	19
2.3.4 趋同	19
2.3.5 保护色和拟态	19
2.3.6 协同进化	19
2.3.7 进化辐射	20
2.3.8 痕迹器官和特殊构造	20
2.3.9 进化事件	21
2.3.10 人工选择	21
2.3.11 人工进化实验	22
2.4 共同由来的经典例证	22
2.4.1 形态学证据	22
2.4.2 胚胎学证据	22
2.4.3 生理生化证据	23
2.4.4 生物地理学证据	23
2.4.5 分子生物学证据	23
2.4.6 生物系统学证据	24
2.5 进化论的发展	24
2.5.1 遗传的物质基础	24
2.5.2 新达尔文主义	27

2.5.3 综合进化论	28
2.5.4 新综合进化论	28
2.6 现代进化论面临的挑战	29
2.6.1 分子进化	29
2.6.2 中性论	30
2.6.3 间断平衡论	31
第3章 自然选择	32
3.1 种群	32
3.2 自然选择的基础: 遗传变异	32
3.2.1 遗传变异的证明	33
3.3 种群内基因频率的改变	34
3.3.1 哈迪-温伯格平衡	35
3.3.2 自然选择	35
3.3.3 自然选择的例证	36
3.4 自然选择的外在表现	37
3.4.1 单向性选择	38
3.4.2 稳定性选择	39
3.4.3 分裂性选择	39
3.4.4 平衡性选择	40
第4章 性选择	41
4.1 性的意义	41
4.2 性别产生过程	43
4.2.1 为什么大多数生物只有两性	43
4.2.2 性别产生需要多少个基因参与	44
4.3 性选择产生原因	44
4.4 性选择方式	45
4.4.1 性内选择	45
4.4.2 性间选择	48
4.5 雌雄角色的多样性	50
4.6 动物的婚配制度	51
4.7 植物的性系统	53
4.8 性选择的结果	54
第5章 自然选择的单位	56
5.1 群选择	58
5.2 亲选择	61
5.2.1 亲选择理论	61
5.2.2 绿胡须效应	64
5.2.3 亲子冲突	65
5.2.4 同胞相残	66

5.2.5 互惠利他	66
5.3 动物社会性的起源和进化	66
5.3.1 社会性起源	66
5.3.2 社会性起源：多少基因	68
5.4 配子选择	69
5.5 物种及其他水平的选择	70
第6章 影响进化的其他力量	72
6.1 突变	72
6.2 基因流动	73
6.3 近亲繁殖	74
6.4 遗传漂变	76
6.4.1 奠基者效应	77
6.4.2 瓶颈效应	78
第7章 进化的结果——适应	80
7.1 保护色	81
7.1.1 隐身色	81
7.1.2 反阴影色	81
7.1.3 迷彩色	82
7.2 警戒色	82
7.3 拟态	84
7.3.1 贝氏拟态	84
7.3.2 缪氏拟态	85
7.3.3 波氏拟态	85
7.3.4 瓦氏拟态	85
7.3.5 集体拟态	86
7.4 特化	86
7.5 适应的相对性	87
7.6 进化的方向	88
7.7 进化的速度	88
7.8 当前仍在进化吗？	89
第8章 物种概念	90
8.1 模式物种概念	91
8.2 唯名论的物种概念	92
8.3 生物学物种概念	94
8.4 识别物种概念	102
8.5 进化物种概念	102
8.6 系统发育物种概念	103
8.7 内聚物种概念	105
8.8 调和物种概念	105

8.9 基因簇物种定义	106
第9章 物种形成	109
9.1 物种形成过程	109
9.2 物种形成方式	111
9.2.1 异域种化	111
9.2.2 同域种化	113
9.2.3 邻域物种形成	116
9.3 再次同域	117
9.4 种化的速度	119
9.4.1 影响种化速度的因素	120
9.5 种化的极端方式	121
9.5.1 物种灭绝	122
9.5.2 适应辐射	122
9.6 种化模式	125
第10章 物种分类	127
10.1 分类特征	127
10.2 基本分类阶元层次及分类单元	131
10.3 检索表	134
第11章 高级分类单元的性质和进化	136
11.1 高级分类单元的起源	136
11.2 决定体制和形态的因素	137
11.3 高级分类单元的进化	138
11.4 高级分类单元的性质	139
第12章 物种命名概要	141
12.1 命名的必要性	141
12.2 生物命名法规要点	141
12.2.1 拉丁文字	142
12.2.2 双名	142
12.2.3 三名	143
12.2.4 种名的变动	143
12.2.5 语法	144
12.2.6 发表与模式	144
12.2.7 优先律	145
12.2.8 高级分类单元的名称	146
12.2.9 确立新分类单元	147
第13章 支序系统学简介	148
13.1 缘起	148
13.2 分支过程的推导	150
13.2.1 共祖近度	150

13.2.2 同源特征与异源同形	152
13.2.3 特征衍化	153
13.2.4 使用共有衍征推导分支过程	155
13.2.5 支序分析的程序化	160
13.2.6 合意	163
13.2.7 分支图与系统树的关系	163
13.3 形式分类	164
13.3.1 单系群	164
13.3.2 支序系统学的分类原则	166
第 14 章 进化分类学派及其与支序分类学派的论战	169
14.1 进化分类学派与支序分类学派的异同	169
14.2 论战	171
争论一：单系群的定义	171
争论二：系统发育概念和亲缘关系	171
争论三：祖先	172
争论四：时间种	173
争论五：化石	173
争论六：进化级	174
争论七：祖先分类单元	174
争论八：相似程度	175
争论九：特征间隔	175
争论十：生物学	175
争论十一：进化过程	176
争论十二：进化趋势	176
争论十三：分类系统与分支图的一致性	177
争论十四：分类系统的稳定性	177
争论十五：二分支还是多分支？	178
争论十六：向上分类还是向下分类	178
争论十七：自然分类还是人为分类	178
争论十八：种类平衡	179
争论十九：分类层次	179
争论二十：谁更接近达尔文	182
第 15 章 数值分类学派	183
15.1 数值分类学派的主要主张	184
15.2 数值分类程式	184
15.2.1 确定分类操作单元	184
15.2.2 选择特征并数量化	184
15.2.3 特征处理	185
15.2.4 计算	185

15.2.5 根据相似度进行运算和归群并作表型图	189
15.2.6 形式分类	189
15.3 评论	189
第 16 章 分子系统学简介	192
16.1 分子系统学研究的主要步骤	192
16.1.1 选择要研究的类群	192
16.1.2 采集标本	193
16.1.3 确定分子标记	193
16.1.4 纯化基因	193
16.1.5 测序	193
16.1.6 寻找同源序列	193
16.1.7 比对	193
16.1.8 确定序列长度	195
16.1.9 构树	196
16.1.10 方法和树的选择	200
16.1.11 评价树	200
16.1.12 讨论和比较	202
16.2 评论	202
第 17 章 生物地理学概要	204
17.1 扩散与隔离分化	204
17.1.1 扩散理论	205
17.1.2 隔离分化理论	205
17.2 生物分布格局进化假说	206
17.2.1 大陆漂移假说	206
17.2.2 太平洋洲假说	207
17.2.3 地球膨胀假说	208
17.3 生物地理学的流派及分析方法	208
17.3.1 泛生物地理学	208
17.3.2 系统发育生物地理学	208
17.3.3 分支生物地理学	209
17.3.4 特有简约性分析	210
17.3.5 分子标记的生物地理学分析	210
17.4 地理区划	210
参考文献	212
附录 1 部分常见生物种名释义 (中文)	231
附录 2 部分常见生物种名释义 (拉丁文)	246
附录 3 部分常见生物命名词汇表 (中文西文对照)	261
附录 4 部分常见生物命名词汇表 (西文中文对照)	269
中文索引	287
西文索引	294

第 1 章 多样的物种

人类生活的周围，存在着各色各样的生物。如果你再仔细观察，会看到更多形形色色的生物，如蜻蜓、蝴蝶、飞鸟、鱼儿等，显示这个世界上的生物是极其多样的（图 1.1，图 1.2）。那么地球上到底有多少物种呢？

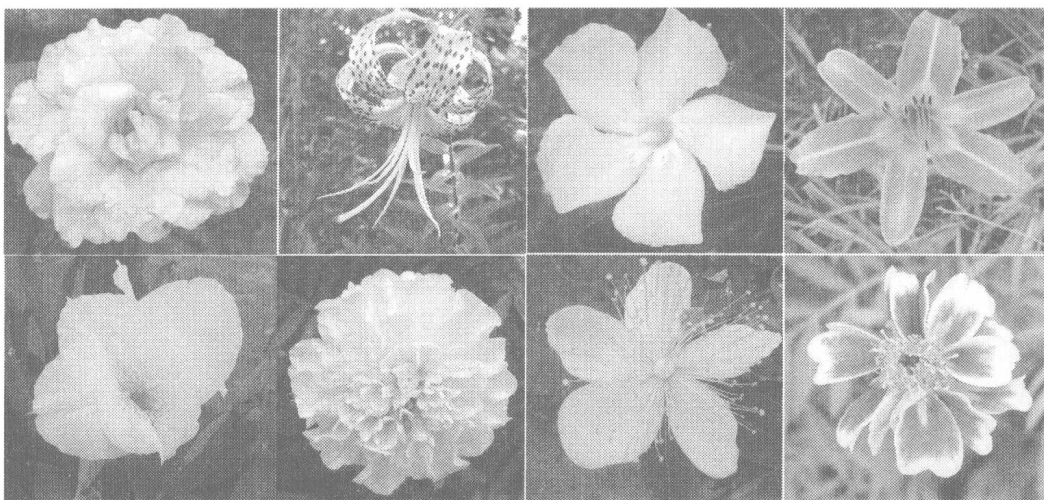


图 1.1 植物的多样性

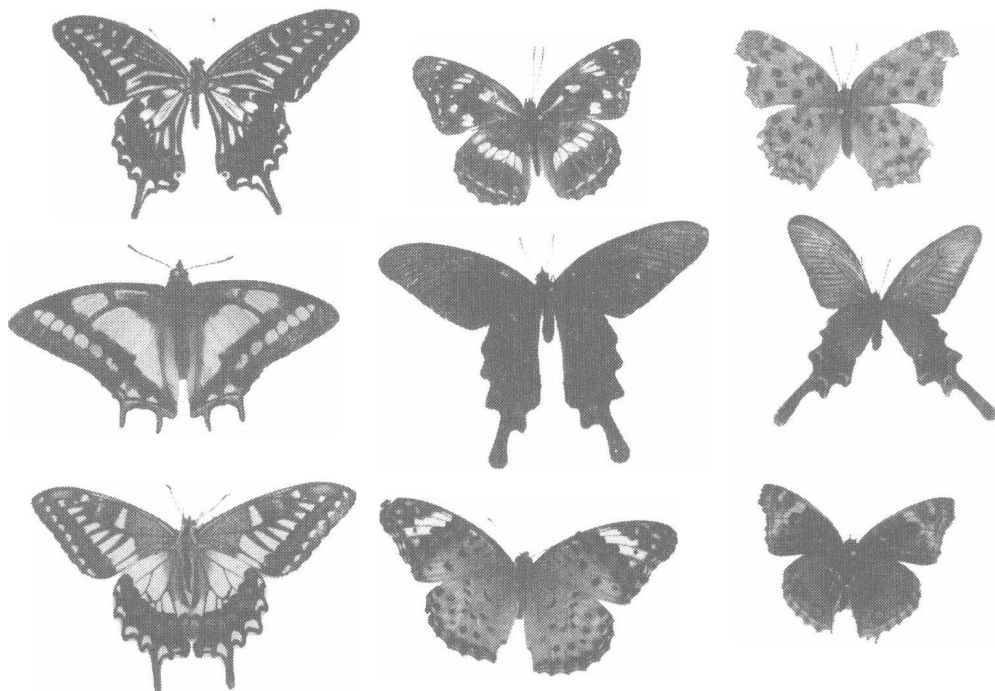


图 1.2 多样的蝴蝶

1.1 物种数目

Mayr (1969) 统计出当时已报道的动物约超过 100 万种 (表 1.1), 并估计地球上的物种有 500 万~1000 万种, 化石种可能是现存种的 50~100 倍。

表 1.1 主要动物类群的物种数目 (引自 Mayr 1969)

动物门类	物种数目
动物界 Animalia	1 971 000
原生动物门 Protozoa	28 350
肉足鞭毛虫亚门 Sarcomastigophora	17 650
鞭毛虫纲 Mastigophora	6000
玛璠虫纲 Opalinata	200
肉足虫纲 Sarcodina	11 450
孢子虫亚门 Sporozoa	3600
刺孢虫亚门 Cnidospora	1100
纤毛虫亚门 Ciliophora	6000
中生动物门 Mesozoa	50
多孔动物门 Porifera	4800
腔肠动物门 Coelenterata	5300
栉水母动物门 Ctenophora	80
扁形动物门 Platyhelminthes	12 700
涡虫纲 Turbellaria	3000
吸虫纲 Trematoda	6300
绦虫纲 Cestoda	3400
顎口虫动物门 Gnathostomulida	45
内肛动物门 Entoprocta / 弓形动物门 Kamptozoa	75
纽形动物门 Nemertinea / 腔吻动物门 Rhynchocoela	800
线形动物门 Nematelminthes	12 500
腹毛纲 Gastrotricha	170
轮形纲 Rotatoria	1500
线虫纲 Nematoda	10 000
线形纲 Nematomorpha	230
动吻纲 Kinorhyncha	100
棘头动物门 Acanthocephala	500
曳鳃动物门 Priapulida	8
软体动物门 Mollusca	107 250
多板纲 Polyplacophora (Loricata)	1000
无板纲 Aplacophora (Solenogastres)	150
单板纲 Monoplacophora	3
腹足纲 Gastropoda	80 000
掘足纲 Scaphopoda	350
双壳纲 Bivalvia/瓣鳃纲 Lamellibranchia	25 000
头足纲 Cephalopoda	750
星虫动物门 Sipunculida	250
螠虫动物门 Echiurda	150
环节动物门 Annelida	8500

续表

动物门类	物种数目
有爪动物门 Onychophora	70
缓步动物门 Tardigrada	350
五气门动物门 Pantastomida/ 舌形动物门 Linguatulida	65
节肢动物门 Arthropoda	8 380 000
螯肢亚门 Chelicerata	575 000
肢口纲 Merostomata/ 剑尾纲 Xiphosura	4
蛛形纲 Arachnida	5700
全足纲 Pantopoda/ 强足纲 Pycnogonida	500
顎肢亚门 Mandibulata	780 500
甲壳纲 Crustacea	20 000
唇足纲 Chilopoda	2800
倍足纲 Diplopoda	7200
少足纲 Pauropoda	380
综合纲 Symphala	120
昆虫纲 Insecta	750 000
总担动物门 Lophophorata/ 触须动物门 Tentaculata	3750
帚形亚门 Phoronidea	18
苔藓虫亚门 Bryozoa	3500
腕足亚门 Brachiopoda	230
半索动物门 Hemichordata/ 鳃孔动物门 Branchiotremata	80
棘皮动物门 Echinodermata	6000
海胆亚门 Echinozoa	1750
海参纲 Holothuroidea	900
海胆纲 Echinoidea	850
海百合亚门 Crinozoa	650
海星亚门 Asterozoa	3600
太阳海星纲 Somasteroidea	1
海星纲 Asteroidea	1700
蛇尾纲 Ophiuroidea	1900
须腕动物门 Pogonophora	100
毛颚动物门 Chaetognatha	50
脊索动物门 Chordata	43 000
被囊亚门 Tunicata	1300
头索亚门 Cephalochordata	25
脊椎亚门 Vertebrata	41 700
无颌纲 Agnatha	50
软骨鱼纲 Chondrichthyes	550
硬骨鱼纲 Osteichthyes	20 000
两栖纲 Amphibia	2500
爬行纲 Reptilia	6300
鸟纲 Aves	8600
哺乳纲 Mammalia	3700
总计	1 071 000

20年后, Wilson (1988) 又进行了统计, 估计当时已描述的生物种类达到近 140 万种 (表 1.2), 并估计地球上的物种数量为 500 万~3000 万种。

表 1.2 已描述的生物物种数量 (引自 Wilson 1988)

主要生物门类	已知物种数目
病毒 Virus	几千
原核生物界 Monera	4760
细菌 Bacteria	3000
支原体 Myxoplasma	60
蓝细菌 Cyanophycota	1700
真菌 Fungi	46 983
接合菌门 Zygomycota	665
子囊菌门 (包括地衣) Ascomycota	28 650
担子菌门 Basidiomycota	16 000
卵菌门 Oomycota	580
壶菌门 Chytridiomycota	575
集孢黏菌门 Acrasiomycota	13
黏菌亚门 Myxomycota	500
藻类 Algae	26 900
绿藻门 Chlorophyta	7000
褐藻门 Phaeophyta	1500
红藻门 Rhodophyta	4000
金藻门 Chrysophyta	12 500
甲藻门 Pyrrophyta	1100
裸藻门 Euglenophyta	800
植物界 Plantae	248 428
苔藓植物门 Bryophyta	16 600
裸蕨植物门 Psilophyta	9
石松植物门 Lycopodiophyta	1275
木贼门 Equisetophyta	15
真蕨植物门 Filicophyta	10 000
裸子植物门 Gymnosperma	529
双子叶植物门 Dicotyledoneae	170 000
单子叶植物门 Monocotyledoneae	50 000
原生动物界 Protozoa	30 800
动物界 Animalia	989 761
多孔动物门 Porifera	5000
腔肠动物门 Coelenterata	9000
扁形动物门 Platyhelminthes	12 200
线形动物门 Nematelminthes	12 000
环节动物门 Annelida	12 000
软体动物门 Mollusca	50 000
棘皮动物门 Echinodermata	6100
节肢动物门 Arthropoda	
昆虫纲 Insecta	751 000
其他节肢动物 Other arthropods	123 161
其他无脊椎动物 Minor invertebrate phyla	9300
脊索动物门 Chordata	43 853
被囊亚门 Tunicata	1250
头索亚门 Cephalochordata	23
无颌纲 Agnatha	63
软骨鱼纲 Chondrichthyes	843
硬骨鱼纲 Osteichthyes	18 150
两栖纲 Amphibia	4184
爬行纲 Reptilia	6300
鸟纲 Aves	9040
哺乳纲 Mammalia	4000
合计 (所有生物)	1 392 485