



高等学校“十一五”规划教材



古生物地层学

Gushengwu Dicengxue

主 编 曾 勇
副主编 胡 斌 林明月

中国矿业大学出版社

China University of Mining and Technology Press

高等学校“十一五”规划教材

古生物地层学

主 编	曾 勇		
副主编	胡 斌	林明月	
参 编	张志沛	李守军	马施民
	赵秀丽	聂明龙	

中国矿业大学出版社

内 容 提 要

本书共分两编:第一编古生物学基础,在系统介绍古生物学基本理论、扼要介绍各门类化石基础上,重点突出含煤地层中常见的门类化石,如蠕类、珊瑚类、腕足类、双壳类、头足类、牙形石及古植物,并对遗迹化石、孢粉分析做了简要介绍。第二编地层学与地质发展史,在阐述地层学基本理论、研究方法和各时代我国地层区划和地层分布规律的基础上,重点介绍了我国各成煤期的煤系分布、聚煤规律和地质发展史,对全球地质发展史概况,以及古气候、古地理的一般特征亦做了概略介绍。该书贯彻少而精、突出重点原则,同时注意全书的系统性、完整性和科学性并吸取了国内、外研究的最新成果。

本教材是高等院校工科地质类专业(少学时)的教学用书,也可作为采矿工程、水文学与水资源工程、资源环境与城乡规划管理、地球物理学、石油工程、地理科学等专业的教材,同时也可供野外工作者或地质科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

古生物地层学/曾勇主编. —徐州:中国矿业大学出版社,2008.2

ISBN 978-7-81070-980-4

I. 古… II. 曾… III. 地层古生物学 IV. Q911.6

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第017935号

书 名 古生物地层学

主 编 曾 勇

责任编辑 潘俊成

责任校对 杜锦芝

出版发行 中国矿业大学出版社

(江苏省徐州市中国矿业大学内 邮编 221008)

网 址 <http://www.cumtp.com> E-mail: cumtpvip@cumtp.com

排 版 中国矿业大学出版社排版中心

印 刷 徐州新华印刷厂

经 销 新华书店

开 本 787×1092 1/16 印张 17 字数 424 千字

版次印次 2008年2月第1版 2008年2月第1次印刷

定 价 28.00 元

(图书出现印装质量问题,本社负责调换)

前言

本书为高等学校“十一五”规划教材,是在综合各相关院校工科地质类专业最新教学大纲的基础上按教学大纲内容进行编写的。

全书共分两编:第一编为古生物学基础,由生物界及其进化、古生物学基础、原生生物界、植物界、动物界、遗迹化石等六章组成,阐述了近年来最新的有关生物起源、进化的基本概念和理论、古生物学的基础知识,并按照生物界分为五界的划分原则在系统介绍各门类古生物的形态、构造和重要化石代表的基础上,重点突出了含煤地层中常见的一些门类,如蠕虫类、珊瑚类、腕足类、双壳类、菊石类、牙形石和古植物等,旨在为学习地层学奠定理论基础。第二编为地层学与地质发展史,由基本原理和研究方法、前寒武系、古生界、中生界、新生界等五章组成,在介绍和分析各时代地层发育情况、分布规律和典型剖面基础上,重点突出了我国各成煤时期含煤地层的分布及聚煤规律,并对我国成煤时期的地质发展史进行了重点阐述,同时概略地介绍了各时代全球发展史和古地理、古气候的一般特征。

在本教材编写过程中,充分注意到了工科地质类专业的培养目标、对毕业生的基本要求、专业方向以及业务服务范围与理科地质类专业有所不同的特点,在重视培养学生的基本知识、基本理论、基本方法的同时,强调学生在工程实践、基本技能方面的训练。因此,本教材最明显的改革是强调了地层学基础作用,加重了在将来工作实践中占有重要作用的地层学基础知识、基本理论、基本技能的培养和训练。因而,在教材编写中增加了地层学基本理论和方法、地层区划等内容,以适应现场对地学工程技术人才的需要。教材中对地质发展史部分也给予了足够的重视,在各断代地层区划的典型剖面中,对其生物演化史、沉积发展史和构造运动史等地史学内容进行了阐述。同时教材注意吸收了国内、外最新科研成果和先进理论,精选教材内容,以保证教材具有较高的科学性、先进性和思想性、启发性。在编写过程中既贯彻少而精、突出重点的原则,又重视全书的系统性、完整性和可读性。

考虑到本书是为矿业类高等院校工科地质类相关专业而编写的一本少学时的专业基础课教材,在编写过程中重点突出了煤系化石和含煤地层内容。对煤系中常见的化石做了较详细的介绍,同时增加了对各成煤期我国含煤地层的分布及聚煤规律分析的内容,以适应煤炭生产需要。

为了避免学习过程枯燥单调,同时也是为了帮助同学记忆和启发创造性思维,本书附有各种图表,以提高教材的趣味性和可读性,提高同学们的学习热情。

本教材具有以下特色:

① 强调工程应用和实践性。与以往教材相比,本教材工科地质类专业特色更为明显,在强调古生物学和地质发展史基础上,重点突出地层学方面内容。

② 强调基础理论的科学性。本教材增加和扩充了古生物学和地层学基础理论的教学内容,尤其注意吸收近年来国内、外提出的新理论、新概念和新方法。

③ 强调课程体系的系统性。本教材内容庞杂,包括古生物学、地层学和地史学部分内

容,学时虽少,但教材更注重课程内容的系统性、完整性,注意它们之间的有机结合。

④ 强调为煤炭工业生产的服务性。教材突出煤系化石、含煤地层分布和聚煤规律内容,以适应煤炭工业生产需求。

⑤ 强调教材的趣味性和可读性。教材除附有大量图表以外,还对一些科研成果和发现进行了介绍,既提高了教材的趣味性、科学性,同时还能提高学生的创新思维能力。

参加本教材编写的有中国矿业大学曾勇(第一章、第七章、第九章的第五、六、七、八节),河南理工大学胡斌(第六章、第十章)、河北工程大学林明月(第二章、第九章第一~四节)、山东科技大学李守军(第三章第一节、第五章第一~七节和第九节)、赵秀丽(第三章第二节、第四章)、辽宁工程科技大学聂明龙(第五章第八节)、中国矿业大学(北京)马施民(第八章)、西安科技大学张志沛(第十一章),由曾勇对全书进行统稿。

本教材的编写得到了高等学校(矿业)“十一五”地质与测量学科规划教材编审委员会的指导,中国矿业大学出版社给予了大力支持,研究生王占磊、陈松、王茵、张鑫、孟祥芬等协助整理书稿,在此表示衷心感谢。

由于内容繁多、学时较少,加之编者水平所限,书中不足之处敬请读者批评指正。

编 者

2007年5月

绪 论	1
-----	---

第一编 古生物学基础

第一章 生物界及其进化	5
第一节 进化的概念及其发展	5
第二节 生命的起源和早期演化	12
第三节 生物与环境	17
推荐阅读文献	19
复习思考题	19
第二章 古生物学基础	20
第一节 古生物学的基本概念	20
第二节 古生物的分类和命名	24
第三节 古生物学的应用	25
推荐阅读文献	28
复习思考题	28
第三章 原生生物界 (Protista)	30
第一节 原生动物门 (Protozoa)	30
第二节 硅藻门 (Bacillariophyta) 和轮藻门 (Charophyta)	34
推荐阅读文献	35
复习思考题	35
第四章 植物界 (Plantae)	36
第一节 概述	36
第二节 苔藓植物 (Bryophytes)	39
第三节 蕨类植物 (Pteridophytes)	39
第四节 裸子植物 (Gymnosperms)	44
第五节 被子植物 (Angiosperms)	49
第六节 孢子和花粉 (Spores and Pollen)	50

推荐阅读文献	53
复习思考题	53
第五章 动物界(Animalia)	54
第一节 腔肠动物门(Coelenterata)	54
第二节 苔藓动物门(Bryozoa)	61
第三节 腕足动物门(Brachiopoda)	62
第四节 软体动物门(Mollusca)	67
第五节 节肢动物门(Arthropoda)	76
第六节 棘皮动物门(Echinodermata)	82
第七节 半索动物门(Hemichordata)	83
第八节 脊索动物门(Chordata)	86
第九节 牙形石(Conodonts)	97
推荐阅读文献	99
复习思考题	100
第六章 遗迹化石	101
第一节 概述	101
第二节 遗迹相的概念和模式	104
推荐阅读文献	108
复习思考题	108

第二编 地层学与地质发展史

第七章 基本原理和研究方法	111
第一节 地层学基本原理	111
第二节 地层的划分、对比和地质年代表	119
第三节 沉积相和古地理	124
第四节 地壳运动和大地构造分区	130
推荐阅读文献	137
复习思考题	137
第八章 前寒武系	138
第一节 前寒武系概况	138
第二节 中国的太古宇	141
第三节 中国的元古宇	143
第四节 前寒武纪全球地史概述	151

推荐阅读文献·····	154
复习思考题·····	154
第九章 古生界·····	155
第一节 古生代的生物界·····	155
第二节 中国的寒武系·····	162
第三节 中国的奥陶系·····	167
第四节 中国的志留系·····	173
第五节 中国的泥盆系·····	177
第六节 中国的石炭系·····	184
第七节 中国的二叠系·····	190
第八节 古生代全球地史概述·····	200
推荐阅读文献·····	209
复习思考题·····	209
第十章 中生界·····	211
第一节 中生代的生物界·····	211
第二节 中国的三叠系·····	215
第三节 中国的侏罗系·····	221
第四节 中国的白垩系·····	226
第五节 中生代全球地史概述·····	232
推荐阅读文献·····	237
复习思考题·····	238
第十一章 新生界·····	239
第一节 新生代的生物界·····	239
第二节 中国的古近系和新近系·····	242
第三节 中国的第四系·····	250
第四节 新生代全球地史概述·····	256
推荐阅读文献·····	259
复习思考题·····	260
参考文献·····	261

绪 论

本书是高等院校工科地质类相关专业的通用教材,按 70 学时左右编写。古生物学和地层学既是地质科学的重要组成部分,也是地质科学的主要基础学科。本教材在兼顾地质发展史的同时,突出古生物学和地层学的基础知识,尤其注重地质科学最重要的也是工科地质类专业所必需的基础学科——地层学知识的介绍。

古生物地层学的研究对象是地层及其所含的化石,它们都是地质时期中长期地质作用演变的物质记录。据以可全面地阐明地壳及其生物界的演化历史、寻找其演变规律、进行地层划分和对比,进而指导矿产资源的勘查和生产、更好地为国民经济建设服务。

古生物学是研究人类居住的星球——地球的发展历程中各个地质时代生物的发生、发展、灭绝、更替和演变的科学,它与生物科学和地质科学都有紧密的联系,因此古生物学担负着为其服务的双重任务。古生物学的研究成果在地质科学中广泛的应用,在解决地层时代和地层划分与对比、恢复古地理古气候、沉积矿产研究、地球物理应用等方面都具有十分重要的意义。对于生物科学而言,古生物资料可为研究生物演化、发展规律提供科学依据,并且对生物进化理论的完善、丰富和提高亦具有重要意义,特别是在前寒武纪地层中发现的各种原核生物化石、微体化石和化学化石,为探索生命的起源和早期演化提供了有力证据。

地层学在地质科学中是一门奠基性基础学科。地层就像是一部万卷巨著,记录和保存着地球从形成以来的发展和演化的历史事实,研究地层、确定地层层序、划分地层时代和进行地层对比、了解不同地层的分布规律并恢复其是如何、何时及何以形成的历史,对于地质科学和地质工作的不断发展、对于勘查找矿和国民经济建设而言,都是十分重要的基础性工作。同时,地层学也是地史学、岩相古地理学、构造地质学等学科领域研究的基础。根据大量的地层层序、地层中的古生物化石、构造运动、岩石性质等地质信息,重新恢复地质历史时期的沉积发展、生物演化和构造运动的历史,即恢复地球发展的历史及其规律,这是历史地质学的任务。在确定地层的地质年代后根据地层的岩石性质和所含化石特征分析其沉积环境,从而再造地史时期的古地理、古气候变化及其演变规律,这是岩相古地理学的研究范畴;在确定地层年代顺序后根据地层形成顺序和沉积组合以及空间分布形态研究地层的构造形态特点和时空分布规律及其与地壳运动的相互关系,推论其形成时的构造条件并划分出不同构造体系和构造阶段,这是构造地质学的宗旨。

随着科学技术的突飞猛进和生产发展的需要,当前古生物地层学的研究内容,无论在深度和广度方面都达到了一个新水平。在古生物学方面,电子计算机和电子扫描显微镜的应用开拓了古生物学研究的新途径、新领域;近年来我国一系列重要古生物学资料的发掘和研究为一些关键生物类群的起源和发展提供了科学的实例佐证;以重大地质突变期为突破点的地球环境和生命过程研究,对于生命进化的历程和形式提出了新的思路。同时,许多边缘

学科和交叉学科,如分子古生物学、古生物化学、演化古生物学、环境古生物学等在新世纪开始都得到快速发展,显示出古生物学至今仍然有着旺盛的生命力。在地层学方面,近 30 年来的发展更为迅速,是地质科学中活力最强的学科之一,无论是在内容、概念、理论方面还是在方法技术方面都有重大发展,其应用范围和效益迅速扩大。进入 21 世纪以来,随着板块构造学说的确立和地球物理、地球化学、电子计算机在地层学中的广泛应用,随着沉积学和古生态学的发展,特别是地球历史和生物演化领域的突变理论的完善,使地层学的分支学科如事件地层学、生态地层学、定量地层学、层序地层学、化学地层学、磁性地层学等如雨后春笋般出现并不断得到发展和完善,已成为现代地层学的主要研究领域。当代科学技术水平的高速发展,各种新技术、新测试方法和边缘学科的蓬勃出现和发展,极大地促进了地质科学向更多新领域进军,从而把包括古生物学、地层学在内的整个地球科学推进一个新的发展阶段。为了适应这一形势变化,我们必需在教材上进行相应的调整,尤其是工科地质类专业为适应工科地质类专业特点和为国民经济建设服务的需要,更应该在课程体系和教学内容上进行深入的改革。

第一编

古生物学基础

第一章 生物界及其进化

我们的地球是一个生物种类及数量繁多、姿态万千的世界,已被认识和分类定名的生物有近 200 万种。据估计,生物可能有千万种以上,若加上地史时期曾经在地球上生存过的生物,至少有上亿种之多。

早在 18 世纪,瑞典博物学家林耐(Carl Van Linné)就将生物分为植物界和动物界两大类。这种划分较为简便,现在一些教科书相沿成习。1886 年德国博物学家海克尔(E. H. Haeckel)提出三界系统:植物界、动物界和原生生物界。1969 年韦他凯尔(Whittaker)根据细胞结构和营养类型将生物分为五界:原核生物界(Monera)、原生生物界(Protista)、植物界(Plantae)、真菌界(Fungi)、动物界(Animalia)。他把在二界系统中属于植物界的细菌和蓝藻,根据它们的低水平细胞结构而放入原核生物界。我国生物学家陈世骧提出了一个六界系统,他把生物界分为三个总界:无细胞生物总界,含病毒界;原核生物总界,含细菌界、蓝藻界;真核生物总界,含植物界、真菌界、动物界。此外还有人主张在韦他凯尔的五界系统中增加病毒界,构成一个六界系统。但一般认为病毒不是最原始的生命形态,因此六界系统未受重视。

目前五界分类系统已为多数学者接受。原核生物界是没有细胞核的单细胞生物,主要是细菌和蓝绿藻。原生生物界是比较原始的真核生物,是具细胞核的单细胞生物,包括藻类生物和原生生物类。真菌界是低等的真核生物,只能直接从外部环境吸收化学物质进行营养代谢并获得能量,如蘑菇、木耳等。植物界可以依靠叶绿素等色素进行光合作用,将无机物转化为有机物并获取能量而营自营养生活。动物界是靠捕食其他生物获得能量且能运动的生物。本书采取五界分类系统方案,主要阐述原生生物界、植物界、动物界三方面与古生物相关的主要内容。

第一节 进化的概念及其发展

一、进化的概念

生物是进化(evolution)的,即由低级到高级、由简单到复杂,体现在其形态构造的复杂化和生理机能的提高。但生物界的发展也有特例,如退化、分化、特化。因此,它们都属于广义进化的范畴。退化是生物体形态结构和生理机能的简单化,如某些洞穴生物视觉器官的丧失或减弱。分化是生物对不同环境的适应,表现为生物由少到多的演化。特化是生物对某种生活条件高度适应的结果,使其形态和生理发生局部变异,但整个身体的组织结构和代谢水平并无变化,如哺乳动物前肢有的变为鳍状、有的为翼状、有的成蹄状等。

生物进化是生物与其生存环境之间相互作用的变化所导致的部分或整个生物种群遗传

组成的一系列不可逆的改变。它包括对新环境的适应辐射、对环境变化的调节以及产生新型生活方式以适应变化的环境。这些适应促使生物在发育方式、生理反映以及种群与环境之间相互关系方面产生更复杂的改变(T. Dobzhansky, 1977)。

二、进化学说的发展

(一) 达尔文及其之前的主要进化思想

1. 进化思想的先驱

18 世纪,法国博物学家布丰(G. L. L. de Buffon)最早科学地涉及了进化观念。他认为:① 生物为生存而斗争,繁衍速度要超过资源承受力;② 同一类物种具有共同的祖先,不同类群物种没有共同的祖先;③ 遗传因素和环境因素引起生物演变;④ 物种之间形态有变异,不能相互交配;⑤ 物种灭绝是不能适应正在变冷的地球。

2. 早期系统的进化学说的创立

19 世纪法国博物学家拉马克(J. B. P. A. de M. Lamarck)首次比较系统地提出了一个进化学说。主要观点如下:① 生物进化的原因:低级生物(植物和无脊椎动物)进化是由于对环境缓慢变化而无意识地生理反应引起的;脊椎动物进化则是受内在意志或欲望及器官的使用程度影响,即器官使用法则(用进废退法则),如洞穴鱼类眼睛的退化;② 获得性遗传:后天所获得的进步性状可以遗传下去,如铁匠强壮的肌肉会遗传给后代。在神创论占统治地位时代,拉马克创立了系统的进化学说,推翻了物种不变论。由于时代限制,其学说存在明显错误,过分强调生物本身的意志作用,“用进废退法则”也难以在现代遗传学中找到支持,但拉马克仍可以称为一个伟大的进化论者。

3. 近代进化论的奠基者——达尔文

1859 年,英国博物学家达尔文(C. R. Darwin)出版《物种起源》一书,给自然科学带来新的世界观。达尔文在书中提供了大量证据说明生物是通过自然选择而进化的。达尔文进化学说主要内容包括变异和遗传、自然选择和性状分歧,认为生物的进化速度主要是渐变的。适者生存(自然选择)是达尔文进化论的核心。

(二) 达尔文之后的主要进化思想

19 世纪末到 20 世纪初出现了多种进化学说,归纳起来有以下几方面:

1. 突变论和新达尔文主义

荷兰植物学家、遗传学家德佛底弗里斯(Hugo De Vries)根据植物染色体突变提出“物种通过突变而产生”,后人称之为突变论。

新达尔文主义是 20 世纪初由德国生物学家魏斯曼(A. Weismann)等对达尔文进化论进行修正后提出的,他强调自然选择,消除了原达尔文进化论中的拉马克的“获得性遗传”和布丰的“环境直接作用”等。有时新达尔文主义也指“现代综合论”。现代综合论是指把现代遗传学(突变、基因漂移及基因交流)与达尔文的自然选择结合起来的作为进化主要机制的思想。

2. 随机论和间断平衡论

20 世纪 70 年代以来出现了否认自然选择为进化主要因素而强调随机事件在进化中作用的“随机论”。“间断平衡论”则是由埃尔德里奇(N. Eldredge)和古尔德(S. J. Gould)于 1972 年提出的,他们认为物种的形成是突变(间断)和渐变(平衡)的结合,进化有两种过程:成种作用,即大多数物种的形成是在地质上可忽略不计的短时间内完成的;线系渐变,即物

种形成后在选择作用下作十分缓慢的变异的过程。其中成种作用是演化的主流。

随着科学技术的不断进步,达尔文的进化学说将不断得到修正和完善,这是必然的。目前,一般把生物进化分为两个层次讨论:小进化(microevolution)解决的是种级以下的进化问题;大进化(macroevolution)研究的是种及其以上分类单位的进化问题。

三、小进化和大进化

进化可以在生物组织的不同层次上发生。发生在种内个体和居群层次上的进化称为小进化;种和种以上分类群的进化被定义为大进化。生物学家研究现生生物居群和个体在短时间内的进化,就是小进化;生物学家和古生物学家在研究现代生物和古生物资料基础上,研究种和种以上高级分类群在长时间(地质时间)内的进化现象,即大进化。小进化是进化的基础,大进化的进化事件大多数是小进化的积累。

(一) 小进化

1. 居群及其遗传变异

达尔文和他之后的许多进化论学者都曾错误地认为生物个体是基本的单位。虽然生命的基本特征都体现在生物个体的繁殖、遗传、变异等各个方面,但自然选择的进化影响只有在追踪一个居群随时刻所发生的改变时才是明显可见的。例如一种新农药可能杀死昆虫居群中的大多数个体,但少数具抗体的个体会生存下来,并繁殖也具有抗药性的后代。每经一代,昆虫居群中抗药性个体都会增加。这时,自然选择带来的适应进化才能得以体现。可见小进化的基本单位即是居群。

所谓居群是指同一时期生活在同一地区的同种个体的集合。除了岛屿、湖泊或山区中的居群常由于地理、环境因素的限制而相互隔离,无法彼此进行居群个体交配繁殖,居群间不会出现基因交流之外,事实上居群之间往往并不具有十分明显的边界,不可能被完全隔离。因此不同居群分布范围会发生重叠,但重叠居群的个体数量较少,居群中心未重叠区域内个体数量较多。所以,居群内个体之间互交繁殖的几率显著大于不同居群个体之间互交繁殖的几率。

遗传(heredity)是指上、下代之间特征的相似,它们之间的差异则称为变异(variation)。生物借着复杂的脱氧核糖核酸(DNA)分子编码遗传信息,决定个体的特征,从而使子代生命与亲代生命相似;环境因子作用于DNA则可导致变异。没有遗传和变异也就没有生命的发展历史进化。

并不是所有的变异都能遗传,由环境因素影响而引起的表型变异就不能遗传。然而在自然居群中则存在着大量的可遗传变异,只有某些濒临灭绝的种的居群或长期近交的小居群的遗传多样性很小。自然居群中保存大量的变异对居群是有利的,居群内控制表型的基因型越多,它所对应的表型范围越宽,因而能更好地适应环境的大小变化,这对居群的整体适应是有利的。

2. 小进化的机制

小进化的主要影响因素有突变、迁移、遗传漂变和自然选择,它们都能引起居群基因频率的变化。其中自然选择是造成居群进化改变的最重要因素。所谓基因频率是指一种等位基因(固定在染色体对应位置上的一对基因)占该位点上全部等位基因的比率。

(1) 突变(mutation)

突变是指生物体的DNA发生改变,如发生在生殖细胞中,将引起后代遗传的变化。基

因突变所形成的突变型可以是中性的、有利的、有害的。其中有利的基因突变将为生物进化提供丰富的原料。

如果居群内突变是随机的,则突变本身不会造成驱动居群基因频率定向的改变,即不产生突变压;若发生定向突变,则突变会构成驱动居群内基因频率定向改变的因素,形成突变压。若突变压逐代增加,将促使居群进化。

仅由突变压引起的居群基因频率改变是缓慢的,因为任何基因突变的几率都很低。例如高等动、植物的每个基因每世代突变仅为 10^{-5} 数量级。尽管几率很低,但因为每个个体具有数以千计的基因,每个居群又有成千上万的个体,所以全部突变积累的效应是显著的。可见,在经过相当长的时间后,突变作为遗传变异的主要来源,充当自然选择的原材料在进化中发挥的作用也是不可低估的。

(2) 迁移(migration)

迁移是指居群间的个体移动或基因流动。

在没有发生进化的大居群中,具有封闭的恒定的基因库,其遗传具有相对的独立性。然而,大多数居群并不是完全独立的。当个体从居群中迁出或迁入并参与交配繁殖时,基因出现流动,并直接改变居群基因库而导致小进化发生。改变的程度取决于迁移的规模和居群的大小。

(3) 遗传漂变(genetic drift)

在居群中,如果新一代随机地从上一代获得等位基因,那么居群越大,新一代越能够代表上一代的基因库组成。因此,基因库要想始终保持稳定状态,那么它必须要有一个足够大的居群。一个小居群的基因库不可能被下一代精确地表现出来。这种情况类似于概率论中抛硬币时小概率(投掷次数少)试验的不稳定结果。这种由于偶然性所造成的小居群遗传结构改变的进化机制,被称为遗传漂变。可见,遗传漂变是指由于居群大小引起的基因频率随机增减甚至丢失的现象。漂变在所有居群中都能出现,只不过在大居群中基因频率变化幅度很小而忽略不计;当居群很小时,漂变的效应就十分明显了。

(4) 适应(adaptation)

适应是生物界的普遍现象,从生物的大分子、细胞、组织、器官,到个体组成的居群等生物组织层次上,结构都与功能相适应。如鸟翅与飞翔功能相适应,鱼鳃与水中生活相适应,等等。

达尔文将生物对环境的适应和新种的起源密切联系在一起,他指出不同岛屿上的居群因适应其所处的环境而在形态上会发生分异,经过几代以后,不同岛屿的居群可能形成各自不同的新种。适应除了能导致种的分化而产生新类型外,也能导致种的繁荣和种的分布范围的扩大。在某种意义上讲,可以把生物多样性看成是生物适应地球不同环境演变、并保持自身连续性所出现的一种适应状态或进化状态。

(5) 自然选择(natural selection)

达尔文认为,自然选择是指那些具有最适应环境条件的有利变异的个体有较大的生存和繁殖机会。群体遗传学对达尔文的自然选择作了精确的归纳:“自然选择的本质就是一个居群中的不同基因型的个体对后代基因库做出不同的贡献。”因为在自然居群中往往由于不同的原因会导致某些基因遗传给下一代的能力比其他基因低,使得这些基因在下一代中的基因频率降低,并使基因型频率也发生相应改变。这样每个基因传给下一代的比例就因个

体基因型的不同而不同。

① 自然选择对小进化的影响——突变、迁移、遗传漂变都可导致小进化,但不一定产生适应性,它们只可能在很少情况下会提高居群对环境的适应,只有自然选择会产生普遍的适应,是影响小进化的主要因素。这种适应进化与不同个体生存能力和繁殖能力的差异相关,一般来说,最能适应生存环境的个体后代存活的机会最多,因此对基因库影响最大。这就是自然选择所带来的适应进化。例如喷射农药的农田中,具抗药性昆虫繁殖力会超过其他个体,从而使抗药性基因的频率在居群中升高,发生小进化。

② 达尔文适合度——它是一种衡量自然选择的参数,是指一种生物能够生存并能把它的基因传递到其后代基因库中去的相对能力。一种基因型的拥有者,不管它自身如何健壮,如果没有留下后代的话,其适应度为零。能把基因传递下去的生物是自然选择中的优胜者。

③ 自然选择的类型——自然选择是一个十分复杂的过程,可归纳为下列几种主要类型:

正态化选择,又叫稳定性选择,即把趋于极端的变异淘汰掉而保留那些中间类型的个体,使生物类型具有相对的稳定性。

前进性选择,包括单向性选择和分歧性选择。单向性选择即把趋于某一极端的变异保留下来,淘汰掉另一极端的变异,使生物类型朝向某一变异方向发展。发生这种选择往往是由于在一定时间内,局部环境可能有相对稳定的变化方向,或有相对稳定的生态因素。在这种情况下,会形成相对稳定的选择压力,造成居群遗传组成的趋向性改变。分歧性选择是指把一个群体中的极端变异按不同方向保留下来,而中间常态型则大为减少的选择。这种选择也是在环境发生变化的群体里进行的。

平衡性选择,是指能使两个或几个不同质量性状在群体若干世代中的比例保持平衡的现象。这种选择常常导致群体中存在两种或两种以上不同类型的个体,这种现象称为多态现象。

性选择,是指造成许多雌雄异体的生物中与性别相关的体形、颜色、行为等方面差异的选择方式。通常有比较激烈的形式,也有比较缓和的形式。

应当说,并非所有的生物进化改变都是自然选择的结果,但是适应进化,即导致生物适应度提高和复杂的适应特征产生的进化主要是自然选择的结果。

(二) 大进化

如果只有小进化,那么地球上只会有大量的适应性很强的原始生命。因此,进化论还必须解释发生在种及种以上分类单元的大进化,它包含了记录在化石中的大多数生物进化事件。大进化研究内容主要包括:生物多样性增长、高级分类群特征的起源、集群灭绝之后的新种大爆发等。

1. 大进化的型式

(1) 适应辐射(adaptive radiation)

适应辐射指的是从一个祖先类群,在较短时间内迅速地产生许多新物种。它包括两种情况:① 当某一类群产生了一种进化革新,使得它们能更好地适应环境或开拓新的生活方式,如三叶虫在早寒武世开始获得了硬壳,在短时期内就演化出 30 个科。② 当集群灭绝(mass extinction)发生后,由于种间竞争压力减少,使得某些生物在腾空的生态环境中得以适应辐射,如中生代末爬行动物大量灭绝,使哺乳类在新生代开始辐射演化形成了约 30