

基因组学与非线性分子进化

吕宝忠

研究员, 复旦大学生物多样性研究所兼职教授, 上海市肿瘤研究所, 上海 200032

关键词 基因组学 分子进化 达尔文主义 新达尔文主义 非线性

在宏观层次, 达尔文开创的演化理论近年来受到学术界的猛烈抨击, 濒临危机. 一个非线性演化理论正在形成, 但是还未得到微观水平的支持证据. 看来比较基因组学将会为此提供重要信息.

2000年6月26日美国国会在希尔顿饭店举行了人类基因组草图的公开发布会, 轰动了整个世界. 由美国开创的人类基因组计划(Human Genome Project), 历时十年, 耗资巨大, 不仅牵动了美国许多大学和研究所, 而且又有英、法、日、德和中国的相继参与, 规模绝不亚于曼哈顿原子弹规划和阿波罗登月计划. 草图的问世, 揭示了人类自身的遗传奥秘, 且这一草图还是一度互为竞争对手的人类基因组计划首席科学家兼美国国家人类基因组研究所所长 F·Collins 和私营 Celera 遗传信息公司董事长兼首席科学家 J·C·Venter 在美国总统亲自主持下联袂公布的. 这表明, 作为全人类财富的人类基因组全序列中的任何组成部分, 不应为少数人获取专利, 而应无偿奉献给全人类. 这对在发布前两天(即2000年6月24日)结束的首届国际生物伦理大会上, 来自37个国家的450名科学家签署的声明(认为人类基因组成果不应享有专利), 也是一个积极有力的响应, 与此相伴, 《基因组学与人类遗传学年鉴》(Annual Review of Genomics and Human Genetics)也已于2000年下半年度问世, 标志着一门新兴的重要学科——基因组学正在茁壮成长.

本文不再进一步介绍人类基因组的重大意义(读者可参阅文献[1]), 而着重于在人类基因组计划启动后派生的比较基因组学(Comparative Genomics)的研究及其对演化生物学的巨大推动作用.

一、比较基因组学与直源同源群集 (clusters of orthologous groups, COG)

在本文撰写过程中, 已确定的原核和真核类基因组全序列(包括草图, 但不包括不能独立生存的细胞器和病毒等全序列), 已超过50个(表1). 与当今整个生物界物种数相比, 显然仅占很小很小的部分(如L·Margulis估计, 动物物种数目将有3000万种之多), 但其覆盖面却

是相当巨大的, 几乎涉及了彼此间极不相同, 分歧极大的古细菌、真细菌、真菌、线虫、昆虫、人类和高等植物等各大门类的代表.

C·R·Woese 将整个现存生命归纳为三个大类, 即三个领域(domain)或三个超界(superkingdom)^[2]. 这是根据

表1 已知全序列的三大超界生物的基因组

Bacteria	Archaea
Aquifex aeolicus	Aeropyrum pernix K1
Bacillus halodurans	Archaeoglobus fulgidus
Bacillus subtilis	Halobacterium sp. NRC-1
Borrelia burgdorferi	Methanobacterium thermoautotrophicum
Buchnera sp. APS	Methanococcus jannaschii
Campylobacter jejuni	Pyrococcus abyssii
Caulobacter crescentus	Pyrococcus horikoshii
Chlamydia muridarum	Thermoplasma acidophilum
Chlamydia pneumoniae AR39	Thermoplasma volcanium
Chlamydia pneumoniae CWL029	
Chlamydia pneumoniae J138	
Chlamydia trachomatis	
Deinococcus radiodurans chl	
Deinococcus radiodurans chlI	
Escherichia coli K-12	
Escherichia coli O157:H7 strain EDL933	
Escherichia coli O157:H7 substrain	
RIMD 0509952	
Haemophilus influenzae	
Helicobacter pylori strain (26695)	
Helicobacter pylori strain J99	
Lactococcus lactis subsp. lactis IL 1403	
Mycobacterium leprae TN	
Mycobacterium tuberculosis	
Mycoplasma genitalium	
Mycoplasma pneumoniae	
Neisseria meningitidis serogroup A	
Neisseria meningitidis serogroup B	
Pasteurella multocida PM70	
Pseudomonas aeruginosa	
Rickettsia prowazekii	
Synechocystis sp. PCC6803	
Thermotoga maritima	
Treponema pallidum	
Ureaplasma urealyticum	
Vibrio cholerae chl	
Vibrio cholerae chlI	
Xylella fastidiosa	
	Eukaryota
	Caenorhabditis elegans
	Drosophila melanogaster
	Saccharomyces cerevisiae strain S288C
	Homo sapiens
	Arabidopsis thaliana

他们对多达千余种生物的 rDNA 序列比较的结果,三个领域即把现存生命分为古细菌(archaea)、真细菌(bacteria)和真核类(eukaryota)(此处所谓的古细菌,系指在高温、高压或高酸度即接近生命起源的条件下生活的,可能仍保留着其祖先菌的遗传特征的细菌)。尽管遭到一些学者的反对,但生命科学的两大国际互联网 NCBI 和 EBI 均以此三域理论归类它们的基因组全序列数据库。

结构生物学(structural molecular biology, 现广泛简称为 structural biology)的成就之一是对直源(即一基因在演化过程中积累了不同的突变,从而在有亲缘关系的物种都可追溯至一个共同祖先基因, orthologous)和副源(一个基因通过基因重复,成为两个有副源关系的基因, paralogous)的清晰划分。广泛分布于几乎所有生物的细胞色素 C, 看来是直源基因, 不同分类群的同一直源基因, 构成了基因家族(gene family)。而在演化关键时刻, 由一个基因重复分裂成两个基因, 如肌、血红蛋白的祖先基因经此过程在演化长河中形成了肌红蛋白和血红蛋白, 便是具副源关系的两个基因, 它们共同构成了基因超家族(gene superfamily)^[3]。传统上, 一般以序列对准后的全同百分比(删除对准时出现的空隙)的大小(通常是在 50%)区分同源和副源基因。但是, 高的全同百分比也不一定表示有同源关系, 如牛的加压素(vasopressin)^[4]与缩宫素(催产素(oxytocin))^[5]只有两个氨基酸是不同的, 但因它们分别具有不同的功能, 不能归为同源关系。结构生物学结合生物信息学方法, 似可相当容易地解决这类难题, 因为可以通过结构叠合表示三维同源关系是否存在^[6]。

E. V. Koonin 研究组于 1997 年^[7]把当时 7 个基因组全序列分成 5 支(Gram 阳性、Gram 阴性、蓝绿菌、古细菌和真核类), 认为若在 3 个支上均具有的某一保守基因即可确定它是同源关系的基因, 如再加上与它有副源关系的基因, 即可构成 COG。此时, Koonin 研究组共获得了 720 个 COG。无疑, COG 已成为功能基因组学和演化基因组学的主框架。当今, COG 概念已在国际上广泛应用, 网址为 <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/COG/>

二、系列内共生理论(serial endosymbiotic theory, SET)和原生生物(protoctista)概念

在 L. Margulis 提出她的 SET 前, I. E. Wallin (1883~1969 年)曾论证过新物种可通过内共生产生, 此观点曾被贬为新拉马克主义(neoLamarckism), 其实它与拉马克

的获得性状通过环境直接诱导的论点是截然不同的。L. Margulis 认为, 真核细胞的起源是共生细菌间在演化长河中不断整合的结果。此观点严重触怒了传统的达尔文主义与新达尔文主义的核心理论——生物通过渐变演化的观点。因此其论文经历了 15 次退稿和 1 次原稿丢失的痛苦经历。她的有关 SET 最早最完美的陈述以“有丝分裂细胞的起源”(Origin of Mitosing Cell)为题在《理论生物学杂志》(Journal of Theoretical Biology)编辑 J. F. Danielli 的个人干预下最终才得以发表。嗣后, 她又将 SET 扩充整理成书稿, 为交稿她经常工作到深夜, 等了 5 个月后又莫名其妙地退稿了。一年多以后, 此书终于由耶鲁大学出版社出版了, 这完全归功于反对共生起源又为 SET 命名的 Max Taylor 和其他慷慨同行的推荐和批评。故她的 SET 问世不可不谓艰难重重矣。

SET 的来源, 艰苦历程以及基本概念可参考 L. Margulis 的两本中译本:《倾斜的真理》^[8]和《生物共生的行星》^[9]。以下仅简约归纳其主要论点:

(1) 共生现象的普遍性。众所周知的实例至少有: 地衣是藻类和真菌的永久复合体, 牛与其瘤胃内的纤毛虫的终生共生, 豆科植物和根瘤菌的密不可分, 以及白蚂蚁与其肠道内多种微生物和纤毛虫的终生共生。

(2) 线粒体和叶绿体的内共生理论。线粒体和叶绿体都是具独立复制能力的细胞器, 又是真核细胞内不可缺少(叶绿体仅就植物而言)的重要组分。生物化学上已证明, 两者的序列都更近似于原核类。SET 在这里的应用, 已获得学者的公认。

(3) 波动足(undulipodium)与螺旋菌(spirochete)。螺旋菌是活动力极强的细菌, SET 认为动物的波动足是螺旋菌内共生的结果, 但要检验其真伪, 在实验技术上还是困难重重, 然而 Margulis 却充满信心认为此论点必将得到证实。

(4) 古细菌、真细菌和真核类的关系。SET 认为, 真核类无非是古细菌和真细菌连续内共生演化的结果, 因而真核类是古细菌和不同的真细菌的各种基因组杂合形成的, 而原核类的基因组都是单一的。

(5) 原生物概念。Margulis 认为, 原生动物(protozoa)的定名是原则性错误, 因为它们根本还未演化成动物, 因而铸造了一个新名词原生生物(protoctista)将其包括进去。事实上, 所有的单细胞真核生物都归在此大门类中(表 2), 不仅包括错误命名的原生动物, 而且包括海藻(seaweed)和粘菌(Myxomycetes)等。它们大多生活在水中, 也有营寄生的种。它们不是动物, 也不是植物和真菌, SET 并认为, 多细胞真核生物是通过原生物演化

而成的。

表2 原生生物界的各大门类及其代表

Phylum 1	Archaeoprotista (贾第虫 <i>Giardia</i> , 微孢子虫 <i>Microspora</i>)
2	Rhizopoda (阿米巴 amoeba, 细胞粘菌 cellular slime molds)
3	Granuloreticulosa (including 有孔虫 foraminifera)
4	Xenophyphora (深海疑源类 deep sea enigmas)
5	Mycomycota (胞质粘菌 plasmodial slime molds, <i>Physarum</i>)
6	Dinmastigota (腰鞭毛虫 <i>dinoflagellates Gonyaulux</i>)
7	Ciliophora (草履虫 <i>Paramecium</i>)
8	Apicomplexa (疟原虫 <i>plasmodium</i>)
9	Haptomonads (prymnesiophytes coccolithophorids)
10	Cryptomonads (<i>Copromonas</i>)
11	Discomitochondrios (眼虫 euglinids, 动基体 kinetoplastids, amoebomastigotes)
12	Zoomastigina (<i>Proteromonas</i>)
13	Chryomonads (<i>Ochromonas</i>)
14	Xanthophyta (<i>Vaucheria</i>)
15	Eustigmatophyta (眼点藻 eyespot algae)
16	Bacillariophyta (diatoms, <i>Navicula</i>)
17	Phaeophyta (kelp, 褐藻 brown algae, <i>Fucus</i>)
18	Labyrinthulids/Thraustochytrids (slime nets)
19	Plasmodiophorids (植物寄生虫 plant parasites)
20	Oomycota (<i>Phytophthora</i>)
21	Hyphochytriomycota (动孢菌 zoosporic mycelia)
22	Haplosporidia (单孢体 haplosporosome formers)
23	Paramyxia (nesting cell-forming parasites)
24	Myxozoa (放线虫 <i>Actinomyxa</i>)
25	Rhodophyta (红海藻 red seaweeds, <i>Gracilaria</i>)
26	Gamophyta (Conjugaphyta, desmids)
27	Chlorophyta (衣藻 <i>Chlamydomonas</i>)
28	Actinopoda (太阳虫 heliozoa, 放射虫 radiolaria)
29	Chytridiomycota (<i>Blastocladiaella</i> , <i>Neocallimastix</i>)

(6) 性的起源·细菌可不依赖“性”的结合,通过无性繁殖,在短时间内能大量复制后代·其实细菌的所谓“性”,本质上与高等生物的性是不同的,两个细菌的所谓性结合,仅仅是交换少量的遗传物质,绝对不像高等生物必须经过减数分裂后的性细胞对等地且缺一不可地融合成合子再经发育形成其后代·因此,也许只有多细胞真核生物才具有真正的性·性的出现,大大丰富了物种内多样性 (diversity)·但性的起源仍未解决,有待进一步探索·

三、达尔文主义和新达尔文主义的危机

达尔文主义的重要历史意义已有很多介绍,本文不予复述·笔者在此仅述评其危机·自然选择论无疑是达尔文主义尤其是新达尔文主义的精髓之一·其主要来源出自人工选择论·人们通过几千年甚至上万年的努力,

创造出无比惊人的丰富多彩的动植物品种,但迄今仍未创造出一个生物学意义上的新物种,即便骡的出现,也由于其没有生育能力而不能成为一个真正的新种·再以人类驯化最早的动物朋友家犬来说,虽已创造了毛色多样、形态各异甚至大小极悬殊且功能分异(军用、警用、牧羊用和观赏用等)的近百种品种,但它们都属于一个种·有人断言,人工选择与自然选择相比,其经历时间仅是后者的一瞬间,因此人工选择只要时间够长,似乎完全可产生真正的物种·但是必须注意,人工选择的强度往往比达尔文主义和新达尔文主义所设想的自然选择强度高出好几个数量级·可以说,近万年的人工选择可代表几百万年甚至近千万年的自然选择的作用强度·因此,人工选择对自然选择论进行了证伪^[10]·实验群体遗传学沾沾自喜地认为已创造的果蝇姐妹种,经仔细分析发现是P因子水平传递的一类人工选择^[11],不是生物学意义上的新物种形成·然而,笔者认为,不论是人工选择还是自然选择,在物种内的多样性上都具有重大作用,对濒危动植物的保护也有极重要意义,可见在农业实践、保护生物学上还是相当重要的·

已故的资深古生物学家 G·G·Simpson 是新达尔文主义在古生物学界的领袖人物^[12],但 100 多年来的不可不谓丰富的化石资料仍未获得确凿证据支持达尔文式的渐变论·恰恰相反,发掘了大量对渐变论来说不愿见到的化石和古地球化学等证据·在世界一些地方的前寒武纪地层发现了与当今生物迥然不同的、奇形怪状的所谓 Ediacara 动物群,而且它们在寒武纪来临时突然且几乎完全绝灭了^[13]·在世界若干地方尤其是我国澄江的寒武纪地层发现了包括原始脊索动物在内的动物大门类的数目比现在还多,他们在短的地质时间尺度突发地涌现,被学者命名为寒武大爆发 (Cambrian explosion)^[14]·曾经显赫一时占统治地位的三叶虫、恐龙都是在其全盛时期大绝灭的,而哺乳类、昆虫等的辐射进化也是突然出现的,这些都由古生物、古地球化学等提供翔实证明·18 世纪名闻遐迩的古生物学奠基者和著名比较解剖学家 G·Cuvier 曾提出过“灾变说”(catastrophism)解释巴黎盆地发掘的不同地层中动物大绝灭现象,但由于他以神为终极原因解释此现象,遂被达尔文主义逐出了演化生物学界·然而,20 世纪 80 年代左右以 Alvarez 父子为首的一批科学家重又提出了新灾变论 (neocatastrophism),他们排斥了神而以天(文)地(学)生(物)诸因子说明大灾变、解释大绝灭^[15]·由于他们以新方法新技术定量测定天地生诸因子的作用,获得了学者和公众的青睐;两位著名古生物学家 N·Eldredge 与 S·J·Gould 提出间断平衡 (punctuated equilibria)论^[16],描述物种可能在相当长一段地质时

间尺度内(如几百万年)处于演化停滞或不演化,而随后又在极短地质时间尺度内(如几千到上万年)处于突发、辐射式的演化。

化石资料、新灾变论和间断平衡论无疑是对达尔文主义和新达尔文主义渐变论的致命打击,说明生物进化不是线性渐变的方式,而是一种非线性现象。

前述的 Margulis 的 SET 以共生起源解释生物演化历史及其机制,事实上是对达尔文的生存竞争学说的一个挑战,虽然她认为生存竞争在生物界也是客观存在的现象,但决不是宏演化(macroevolution)的动力。

综上所述,在宏观层次,演化生物学在抨击传统进化论时,已跃入了非线性模型,但在微观层次,还未取得重大突破,基因组学的成就是否带来新的机遇呢?

四、基因组学与演化生物学进一步发展的关系

比较基因组学的初步研究表明,从细菌演化至高等生物(如哺乳类),首要的要算基因数目的增加。在生殖道支原体, *Mycoplasma genitalium* 约含 470 个基因,而人类却有 30 000~40 000 个基因。那末,基因数目是如何增加的呢? 也就是说,新基因是如何产生的呢? 李文雄(W. H. Li)提出了 4 种新基因产生的方式:①基因重复;②域(domain)的组合;③基因共享;④基因的水平转移^[17]。我们补充了第 5 种,即同功替代,并已从蚯蚓血红蛋白(hemerythrin)^[18],血蓝蛋白^[19](hemocyanin)和珠蛋白在演化过程中的替代,以及从序列、蛋白质结构和功能作了分析,证实其在新基因产生上的意义。有人对血蓝蛋白的起源和走向进行了较详细的分析。我们已从 *M. jansnashii* 的基因组中通过 CLUSTAL W 寻找到蚯蚓血红蛋白的起源,并正在进行其走向的分析。看来,基因组全序列的数据,是解决新基因产生的最重要根据。

Margulis 的共生观念富有创造性和洞察力,对传统进化论是一个极大的挑战,如果能从比较基因组学着手,无疑是最理想的验证其原生生物在多细胞真核类演化作用的观点。遗憾的是,目前原生生物基因组全序列数据还是空白。

尽管古生物学研究已步入对古 DNA(ancient DNA)的探索,并认为是从分子水平研究演化生物学的一条重要途径,但是很显然,这方面研究可以说还处于萌芽状态。若以现存的活化石如海豆芽(lingula)基因组全序列作为分析对象,不失为一条可替代的途径。

随着分子生物学技术的迅猛发展,不同生物的基因组全序列可望在不久的将来会很快地积累成海量数据。

生物信息学上所编写的软件程序也会随之而大力发展。面临这样大好的机遇,研究演化的专家绝不能随着计算机的快速发展,将其作为一个黑箱,不加选择地盲目使用一些程序,以致可能得出极有害的结果。Nei 和 Kumar 最近出版的新作《分子进化和系统发育》(*Molecular Evolution and Phylogenetics*)^[20]对此作了详尽分析,并指出理解程序所依据的算法(algorithm)是何等的重要。

综上所述,可见只有通过比较基因组学的成就才能从微观水平对宏观上已取得很大进展的非线性演化生物学进行验证;当然结构生物学的宝贵数据也是重要的验证依据。同样,演化生物学的发展反过来也作用于基因组学的进一步发展。目前许多生物化学家、分子生物学家正从演化角度考虑同源基因、副源基因并分析结构一功能关系。

正如 Nei 和 Kumar 在《分子进化和系统发育》一书中指出的,分子生物学和演化生物学是统一所有生命科学分支的左右手。随着分子生物学向基因组学、后基因组学发展,以及演化生物学向非线性空间发展,在她们的统帅下,生命科学的所有分支必将在新世纪以更大的步伐前进!

(2001 年 1 月 22 日收到)

- 1 贺林主编. 解码生命—人类基因组计划和后基因组计划. 北京: 科学出版社, 2000
- 2 Woese C. R. *Microbiol. Rev.*, 1987; **55**(1), 221-271
- 3 Dayhoff M. O. Atlas of protein sequence and structure. *Natl. Biomed. Res. Found.*, 1978; **5**(3)
- 4 Acher R., Chauvet J. *Biophys. Acta*, 1953; **12**, 487-488
- 5 Duvigneaud V., Ressler C., Trippet S. *J. Biol. Chem.*, 1953; **205**: 949-957
- 6 Lu B., Blundell T., Pan, I.-H. *J. Genet. Mol. Biol.*, 1997; **8**(1), 5-12
- 7 Tatusov R. T., Koonin E. V., Lipman D. J. *Science*, 1997; **278**: 631-637
- 8 Margulis L., Sagan D. 著(李建会等译). 倾斜的真理——论细菌、共生和进化. 南昌: 江西教育出版社, 1998
- 9 Margulis L. 著[易凡译]. 生物共生的行星——进化的新景观. 上海: 上海科学技术出版社, 1999
- 10 Grassé P. P. *Evolution of Living Organisms*. New York: Academic Press, 1977: 124-125, 130
- 11 Kidwell M. G. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1983; **80**: 1055-1059
- 12 Simpson G. G. *Fossils and the History of Life*. New York: Sci. Amer. Books Ins., 1983
- 13 Seilacher A. Precambrian metazoan extinctions. *Geol. Soc. Am.*, Abstracts with Programs, 15, 1983
- 14 陈均远等. 澄江生物群——寒武大爆发的见证. 台中: 自然博物馆, 1996
- 15 Alvarez L. W., et al. *Science*, 1980; **208**: 1095-1108
- 16 Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf T. J. ed. *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, 1972: 82-115
- 17 Li W.-H. *Molecular Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Publisher, 1997
- 18 Lu B., et al. *J. Genet. Mol. Biol.*, 2000; **11**(1), 23-28
- 19 吕宝忠, 王健, 王顺德. 大自然探索, 1998; **17**(2): 22-26
- 20 Nei M., Kumar S. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. New York:

Genomics and Nonlinear Molecular Evolution

Lu Baozhong

Key words genomics, molecular evolution, Darwinism, neoDarwinism, nonlinear

地球反对称构造与气候变化的关系^{*}

杨学祥

教授, 吉林大学朝阳校区应用理学院, 长春 130026

* 国家自然科学基金资助项目(No. 49774228)

关键词 大陆漂移 内核振动 内能释放 海洋锅炉效应 潮汐形变 臭氧洞漏能效应

仅靠太阳辐射量的变化难以解释地球气候的巨大波动, 构造运动形成的陆海分布以及大陆漂移、内核偏离地球质心及其振动、海底热幔柱喷发形成的海洋锅炉效应、日月引潮力产生的地球形变及臭氧洞漏能效应, 都对地球气候变化产生强烈的影响。

一、引言

20世纪晚期古气候研究的最大突破, 在于证实了地球轨道参数变动造成的冰期旋回即“米兰科维奇周期”^[1]。但是, 冰期天文理论的一些结论与实际并不完全符合, 其中最明显的两个问题是:

(1) 根据冰期天文理论, 地球南北两半球都将以23 000 a(近日点相对春分点的周期)为周期交替发生冰期, 这就是冰期天文理论关于南北两半球交替发生冰期的学说。但是, 到目前为止, 所获得的地质纪录却证明南北半球的冰期是同步进行的^[2]。

(2) 冰期天文理论认为, 冰期发生在地球轨道偏心率 e 的高值时期。实际上, e 的高值却对应第四纪的间冰期^[2,3]。

显然, 仅靠太阳辐射量的变化难以解释这些矛盾。莱伊尔关于大陆集中在赤道形成最热气候、大陆集中在两极形成最冷气候的陆海分布决定气候变化理论仍然有效^[4]。石炭一二叠纪大陆集中在南极形成大冰期, 中生代大陆分裂在赤道形成温暖期, 第四纪大陆向北极圈集中形成大冰期。这是天文冰期理论适用于第四纪而不适用于中生代的原因。大陆漂移理论为全球气候变化提供了构造机制。构造活动是全球气候变化的头等重要因素^[5]。

二、地球反对称构造与南北半球冰期同步

65%的大陆集中在北半球, 并向北极圈一面集中。北半球是挤压构造集中的冷半球, 南半球是张裂构造集中的热半球。南海北陆是地球反对称构造的基本特征。马宗晋根据地震层析成像结果, 得出地球热心南偏质心北偏的结论^[6]。北半球大面积连续的中、高纬度大陆是能够形成冰期的构造基础。因为南极大陆的冰盖扩展受到流动着的海洋热流的阻挡, 而北极冰盖可以沿着大陆扩展到中纬度平原和低纬度山地, 特别是海拔5 000 m高的青藏高原(这里已发现规模仅次于格陵兰的大冰川)。扩展的大陆冰川反射太阳光, 使地球吸收到的太阳能逐渐变少。这是北半球中、高纬度大陆的太阳辐射量决定地球冰期的原因, 也是南北半球的冰川及冰期同步的原因^[7]。这表明, 陆海分布是地球气候类型的第一位因素, 而轨道变化引起的太阳辐射量变化是第二位的因素。

三、海底藏冷效应与海洋锅炉效应

海洋是地球的巨大蓄热器, 地球气候变化与海洋底层水的温度增减一一对应。随着地球气候由中生代的温