

系统发育系统学——对现代系统生物学的理解与探讨 (7)

孟津

王晓鸣

(美国自然历史博物馆古脊椎动物学部) (美国堪萨斯大学系统学与生态学系)
(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

个体发育与系统发育

对系统发育 (Phylogeny) 和个体发育 (Ontogeny) 的概念, 我们曾经在前面的文章中简单的提及(孟津、王晓鸣, 1988), 在这篇文章中我们将做较详细的探讨。

系统发育与个体发育是生物学中讨论较多的两个概念。这两个概念本身的含义随着演化 (evolution) 与发育 (development) 概念的分异而变得明确起来。个体发育指生物个体由受精卵到成体的发育成长过程, 而系统发育则指物种的传演 (参阅 S. Lotrup 1984)。这两个概念之所以被紧密地联在一起, 也许是人们对生物演化的探求所至。系统生物学家关注生物的系统发育, 希望能够重建自然生物系统的整个历史。然而演化作为历史过程已经成为过去, 人们无法直接观察到, 即使有很好的化石记录, 也只能留下演化过程的部分痕迹。为了了解生物系统发育, 早期的生物系统学家便把注意力放到生物的个体发育上, 其最重要的原因是, 个体发育是一个连续的、可观察的过程。

提到个体发育和系统发育, 人们自然会想到生物演化律 (Biogenetic law) 以及重演 (recapitulation) 这两个概念, 即个体发育重演系统发育。通常在教科书中提到生物演化律时, 人们往往以为是德国学者 E. Haeckel 最早提出的, 其实相似的思想在 E. Haeckel 之前早已出现, 如人体发育与生物历史之间的类比早在亚历士多德就提到过 (Gould, 1977)。

在十九世纪早期, 对于高等生物个体发育与生物类群系列之间的关系, 存在两种相当不同的看法。当时的一些学者如 L. Oken, J. F. Meckel 以及 L. Agassiz 等提出个体发育中的不同阶段重复那些组织结构较低级的动物的成年形式。而 K. E. von Baer 则认为, 高等动物并不重复任何低等动物的成年阶段。他认为, 个体发育过程只是由未分化的均质体 (homogeneity) 到分化了的异质体 (heterogeneity), 即由一般到特化。von Baer 的思想以后得到了达尔文的支持, 而 E. Haeckel, F. Müller 等则独立地提出了生物演化律。

当我们提到生物演化律时, 是特指 Haeckel 的生物演化律, 尽管它与 von Baer 的思想有很大的差别, 但两者的概念还常被人们混为一谈。区分 Haeckel 的生物演化律与 von Baer 的思想是理解个体发育与系统发育关系的关键, 而这里的根本问题在于: 祖先的成体阶段是否由后裔重复。下面我们将分别就 Haeckel 和 von Baer 的观点作一

些探讨。

1. Haeckel 生物演化律的机制

Haeckel 的生物演化律是这样叙述的：“个体发育重演系统发育”或者“系统发育是个体发育的机械重复过程”。根据此一定律，人们便可通过对胚胎发育的观察看到生物系统发育的过程。但正如 Patterson (1983) 指出，尽管 Haeckel 的定律规定个体发育要重演系统发育，他本人也认识到了系统发育中世系 (lineage) 和分支 (branching) 两种不同形式。他认为个体发育反映了未分叉的，连续变化的世系部分。

生物重演律的成立必须建立在一种个体发育的机制上。该机制以两个原理为基础：①终端附加原理；②浓缩原理 (Gould, 1977)。终端附加原理认为，在演化过程中，新的特征被逐个顺序地附加在祖先个体发育系列的最末端(图1 A)。不言而喻，如果要从现生生物的胚胎中看到有关的系统发育，该生物的胚胎发育过程中必须展现出一个完整的系列：由该生物的最原始祖先到其较近的祖先，直至该生物本身特有的特征。否则人们就无法观察到系统发育，而重演律也就不能成立。由原始祖先到现生生物这一系统发育过程中，必然出现许多新特征，它们分别标定不同的系统发育阶段，而这些特征必须被逐个加在前一原始祖先的个体发育后，并被保留下来。

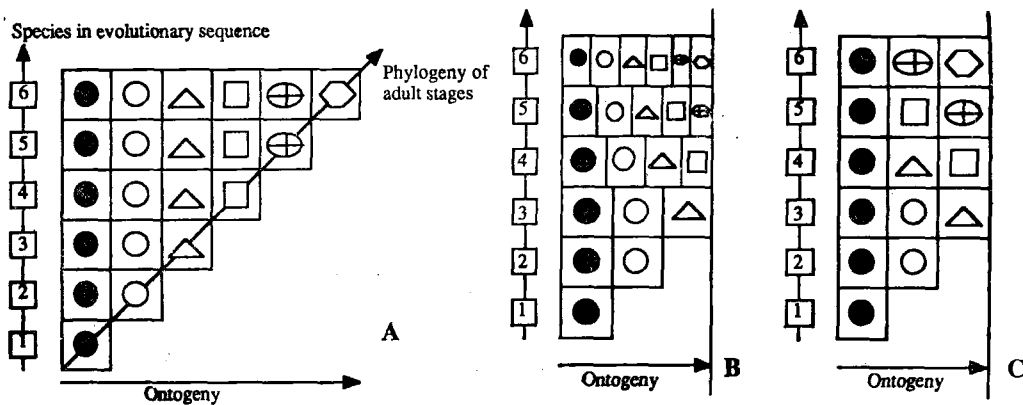


图1 A. 附加原理：新的特征在演化过程中被顺序地加在祖先个体发育系列的末端。种1至种6的系统发育（成体阶段）与最晚的后裔（种6）的个体发育相一致。B. 浓缩原理：通过发育过程的加速，每个特征的发育阶段被缩短以便新的特征能够被容纳在有限的个体发育空间中。C. 浓缩原理：通过某些特征发育阶段的丢失，使新的特征发育阶段能够被容纳进个体发育当中(根据 S. J. Gould, 1977)

终端附加原理造成两个问题。第一，由于系统发育是一个漫长的过程，在这一过程中必然出现大量的新特征，如果这些特征都如此加法式地简单“加”在一起，则后裔的个体发育会变得极为漫长。第二，如果简单相加，则无法解释胚胎的不同阶段与其相应的祖先成体阶段在时间上和个体大小上的差异。通常，胚胎发育中，某特征阶段的出现要比其祖先成体相应的特征阶段早得多，个体也小得多。因此，必须有某种力量不断地缩短祖先的个体发育，从而将后裔的发育阶段保持在一个合理的时间范围内，这便是浓缩原理，即：祖先

的个体发育长度,在其后裔世系的演化过程中,必须被不断地缩减。缩减的方式有两种,一是“缩”,二是“减”(图 1B、C)。在第一种方式中,发育的过程是一种加速的过程,即对同一个发育阶段而言,后裔将会比其祖先更快地完成,这样才有可能将越来越多的特征“挤”在有限的个体发育过程中。第二种方式为 Haeckel 所赞成,即在演化过程中,祖先所拥有的某些特征在后裔的个体发育中被抹掉,从而“空”出空间来容纳新的特征。

Haeckel 对终端附加原理解释,基本上是基于拉马克 (Lamarck) 的获得性遗传思想。他坚持认为有用的变异在父代生活周期中获得并通过遗传传递给子代。由于将某一特征印在生物体身上的力量强度、持续程度以及这种力量作用的世代数量不同,该特征则以不同的比例遗传给后代,以至新的特征不断地被累积起来。

Haeckel 也注意到了在个体发育中一些不符合生物演化律的现象,如昆虫的蛹与幼虫对其环境所获得的适应变化,这在系统发育的成体中不一定都存在,他把这一类变化看作是生物演化律的例外,并分出了两种情况:异时 (heterochrony) 和异位 (heterotopy)。异时指时间上的错位,如脊椎动物的个体发育中,脑、眼、心脏等较它们在系统发育中的顺序出现得早。异位是指位置上的错位。Haeckel 举出现代生物中生殖器官由中胚层 (mesoderm) 产生为例。最早的后生动物 (metazoa) 没有中胚层,但它们必须有生殖的纤维,因此它们的生殖纤维只能从外胚层 (ectoderm) 或内胚层 (endoderm) 中产生。对于浓缩原理解释, Haeckel 则认为这是由于某种遗传规律的结果。而对这种遗传规律的原因他没作进一步的说明。

2. von Baer 的发育律

von Baer 对生物重演律提出了反对看法。他最初的反对意见有六点: ①许多胚胎中的特征在成年动物中没有出现过,如胎盘是对胚胎生活方式的一种特殊适应;又如两对门齿在哺乳动物个体发育中最先出现,但从来没有成年的哺乳动物只拥有门齿的情况。②胚胎的生活模式,常常排除了任何完整重复低等动物形态的可能。如飞鸟或呼吸空气的昆虫就不可能被生活于羊水中的哺乳动物胚胎所重演。③在胚胎和任何低等动物成体之间,从来也没有完全的对对应关系。如鸡的胚胎在某阶段具有与鱼类类似的心脏与循环系统,但在这一阶段,鸡胚胎又缺乏许许多多成年鱼体上的特征。④某些在低等动物胚胎中的暂时性特征往往出现在高等动物的成年阶段,如鸟的胚胎在发育的最初几天没有喙,头骨骨片也是分离的,就是极好的例子。⑤高等动物的胚胎与低等动物成体所共有的一些结构在胚胎发育中并不一定是按相同顺序发育的。⑥有些高等动物具有的特征,往往并不是在胚胎的晚期才出现,如鸟类的脊柱在很早期阶段就发育了。

von Baer 对生物重演律的怀疑主要是根据以下两点。首先,他认为发育过程是由一般到特化,由最初某种所有动物共有的状态,变化到一些特有的异化状态。如在胚胎中的脊椎只是一种未发育完成的、不完全的脊椎,它不能代表任何的成体动物,换一句话说,在发育过程中,脊椎动物的胚胎没有经历过任何已知的不同动物的成体阶段。鸟的胚胎在最初阶段只具有某些基本的脊椎动物的特征,在此阶段,人们无法确知它会是一种什么样的脊椎动物,肢体的胚芽 (limb bud) 可能发育成鸟的翅,人的手或马的蹄,随着发育过程的完善,人们才能逐渐认识到是鸟类,进而认识到是家鸡,是一只雄家鸡等等。因此,特

化的特征是由一般的,未分化的特征发展出来的,越是靠近发育初期阶段,胚胎在各个方面就显得越相似。从这样一种发育的观点来看,生物重演是不可能发生的。

von Baer 反对生物演化律的另外一点是他认为生物演化律依赖于生物界为一单向世系 (unilinear) 的观点,即在个体发育或系统发育中,变异都在一个方向上产生。von Baer 认为,生物界不是一个单一由低向高的系列,而是由四个类群的集合构成 (Huxley 1853),这四个类群具有自己的型 (type),它们是圆周型(放射型),延长型,团型 (massive) 及脊椎型。这四种型不能排成定向的序列,在它们之间也没有个体发育与系统发育上的转变关系 (transformation)。即使在同一种型中, von Baer 也不同意这种单向的变化系列。他有两个理由,而这两个理由是基于 G. Cuvier 的一个观点:器官形状取决于它们的功能,而不是排成理想的系列 (Gould, 1977)。第一点理由是,某个器官的不同形状所建立起来的系列不适于另外的器官,器官的形式取决于它们的功能:用于运动的器官建立的顺序与用于取食的器官建立的序列并不相互吻合。第二个理由是,在同一型的动物中,某个器官的发育阶段是否能被有意义地排列起来是值得怀疑的。功能的出现是呈丛状的,如游水,奔跑,飞翔等,而不是一个序列。

基于上述的认识, von Baer 提出了他的四个有关个体发育的定律:

1) 在一个大的动物类群中,普遍的 (general) 特征较特化的 (special) 特征在胚胎中出现得早。

2) 不太普遍的特征由最为普遍的特征发展而来,如此变化下去,直到最特化的特征出现为止。

3) 一个种各个胚胎阶段,不会经历别的生物种的阶段,而只会越来越异于它们。

4) 高等动物的胚胎绝不会象一个较低等动物的成体,仅相似于低等动物的胚胎。

以上我们可以清楚地看到 Haeckel 的生物演化律与 von Baer 的个体发育思想之间的差别。对 Haeckel 来说,他将人体胚胎中出现的鳃裂解释为祖先鱼类成体身上的一个特征,该特征被保留在人体胚胎发育中,并且由于发育速度的加快而被压缩在人体个体发育的早期阶段。对 von Baer 来说,人类胚胎中的鳃裂并不反映发育时间上的变化,它们并不是被压缩在后裔胚胎中的祖先成体阶段,它们仅仅代表了所有脊椎动物个体发育早期的一个共同阶段。如果我们应用本系列短文的第二篇 (王晓鸣、孟津, 1989) 中介绍的同源概念的话,人类胚胎中的鳃裂只是与鱼类胚胎时期的鳃裂同源。反过来,鱼类成体阶段的鳃裂是与其它高等脊椎动物毫无关系的。

3. 个体发育的意义

在这一节中,我们想谈一下个体发育对认识系统发育有什么作用。尽管 Haeckel 的生物演化律已不像十九世纪时那么被人广泛接受,但某些 Haeckel 式的重演现象仍然是可能的 (Løvtrup, 1978)。Løvtrup 认为 von Baer 的个体发育律可以解释所有个体发育的例子,而 Haeckel 的演化律则是 von Baer 发育律的一个特例。Patterson 从系统发育的角度也得出相似的结论。他认为 von Baer 的发育律导向共同祖先的识别,而 Haeckel 的演化律则导向直接祖先的识别。由于直接祖先是共同祖先的一个特例 (Nelson, 1974),因此, Haeckel 的演化律是 von Baer 发育律的一个特例。无论怎样,今天当人

们谈到演化律时,更关心的是我们能从个体发育中得到什么有关系统发育的信息。如果我们不考虑演化律的机制,则 Haeckel 的演化律与 von Baer 的发育律能为我们提供类似的线索 (Gould, 1977)。人类胚胎是否确实重复了鱼类祖先的成年阶段,或者仅仅是发育了一个共同的胚胎特征,而这一特征在鱼类的整个生活期中都存在,这一点似乎并不重要,它们所给出的有关系统发育的信息是类似的,我们从中可以了解到我们与鱼类的关系。

随着支序学引起的广泛兴趣,人们对如何能重建较好的系统发育假说进行了热烈的讨论。其中对个体发育在重建系统发育中的作用也有了新的看法。简单地说,对个体发育的作用有两种不同的看法,有人认为个体发育对于确定特征系统 (character phylogeny) 或特征极向 (character polarity) 是唯一直接的方法 (Nelson, 1973, 1978)。而另外一部分人认为个体发育不是一种能够确定特征极向的方向,应当避免使用这样的方法 (de Jong, 1980)

我们知道,在重建系统发育的研究中,最重要的一环就是确定特征极向。那么什么是原始特征,什么是特化特征呢?人们找出了许多方法 (de Jong, 1980) 来确定特征极向,如古生物的方法,外类群比较的方法,个体发育的方法等。Nelson 认为只有个体发育才是唯一直接的方法,而其它的方法则是非直接的方法。他认为直接的方法是指不需要有一个预先的相互关系假设,如外类群比较中,我们必须先要确定“内类群” (in-group) 与“外类群” (out-group), 而确定这样的关系意味着我们必须预先知道某些特征系统发育的内容,否则我们无法建立起内类群与外类群。而个体发育作为一种确定特征系统的方法则不需要这样的假设关系。Nelson 举例说,假如我们有两种鱼,一种鱼的两只眼睛长在头的两边,另一种鱼的两只眼睛生在头的一侧,哪一个特征是较原始的呢?他认为个体发育可以回答这个问题。因为在胚胎早期,两种鱼的眼睛都长在头的两侧,但其中一种鱼在发育后期一只眼睛移到了头的另一侧,从而出现了两只眼睛在头的同一侧的特征。因此眼睛在头的两侧应当较眼睛在头的同一侧原始。他进一步重述了生物重演律:“已知某个特征的个体发育从一个观察到的较为一般的特征转化到一个较为特化的特征,较为一般的特征比较为特化的特征要原始”。Patterson (1983) 认为这是以 von Baer 的语言叙述了 Haeckel 的生物演化律。以上面的例子来说,两只眼睛在头的两侧转化到两只眼睛在头的同一侧构成了一个特征的个体发育转化。由于两只眼睛在头的两侧较为一般,则它应当是较原始的特征。

反对个体发育作为一种有效确定特征系统的方法的人指出,该方法本身逻辑上有问题。尽管个体发育与系统发育之间的确存在某些对应的情况,但这种对应情况必须是在某种系统发育的内容已知的前提下才能成立。简单地说,如果我们事先不知道系统发育,我们如何确定个体发育反映了系统发育呢?从另一方面说,如果我们事先已知道系统发育,我们也没有必要再去从个体发育中找答案了。比如说,我们观察到鳃裂存在于鱼的成体中,同时也存在于哺乳动物的胚胎中,这个观察结果的本身并不能告诉我们哺乳动物是由某种似鱼的动物演化来的,在没有别的证据的情况下,仅根据这一观察人们也许同样能说鱼是由哺乳动物演变来的 (de Jong, 1980)。其它的一些问题如个体发育的研究需要消耗大量的时间,而且在较低的水平上如在种的水平上,个体发育往往只能表现出极小的

差别,这些都限制了这种方法的使用。

但赞成个体发育作为一种重要手段的人(如 Patterson 1983)认为,那些批评个体发育作为特征系统鉴别方法的人错误地理解了个体发育方法的基本前提,或者说他们仍然以系统发育,演化论以及 Haeckel 似的眼光来看待个体发育。比如 Wiley (1981)认为:个体发育作为一个准则假设在个体发育中一个特定的转化过程反映了该个体发育的系统发育过程。但 Patterson 认为这样的假设是不必要的。人们所需要假设的是:既然个体发育的转化过程始终是在一个方向上而绝无相反的情况,于是我们便有了特征转化过程的直接证据,并以此将未转化的特征视为较一般而转化了的特征为特化。这个假设并不需要个体发育反映了系统发育这一前提。特征 X 较特征 Y 更为一般是指 X 发生在两个种身上而 Y 只出现在其中一个种身上。Nelson 认为特征 X 较特征 Y 原始这一陈述,是关于演化过程的一个假说,该假说建立在这样的基础上,即特征 X 较 Y 更为一般,并且在个体发育中,特征 Y 是由较一般的特征 X 转化而来。

尽管持有支序学观点的生物系统学者如 Nelson 及 Patterson 等也使用了个体发育这一概念以及生物演化律这样的法则,但他们的观念与传统的观念相比已经有了较大的变化。当我们提到个体发育、生物演化律时,传统教科书上给我们的知识会使我们立即将它们与系统发育联系起来。但 Nelson 等则强调了我們不需要有个体发育与系统发育之间的平行对应关系,个体发育只是我们识别特征极向的手段之一,即从个体发育中只能得到有关特征极向的假说而非系统发育本身。

(1990年1月16日收稿)

参 考 文 献

- 王晓鸣、孟津, 1989: 系统发育系统学——对现代生物系统学的理解与探讨: 同源性与简约法则。古脊椎动物学报, 27(1), 72—76。
- 孟津、王晓鸣, 1988: 系统发育系统学——对现代生物系统学的理解与探讨: 现代生物系统学中的不同学派。古脊椎动物学报, 26(4), 309—313。
- Gould, S. J., 1977: *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- de Jong, R., 1980: Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 18, 1—23.
- Løvtrup, S., 1978: On von Baerian and Haeckelian recapitulation. *Syst. Zool.*, 27, 348—352.
- Nelson, G., 1973: The higher-level phylogeny of vertebrates. *Syst. Zool.*, 22, 87—91.
- , 1978: Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law, *Syst. Zool.*, 27, 324—345.
- Patterson, C., 1983: How does phylogeny differ from ontogeny? in *Development and Evolution*. Eds., B. C. Goodwin, N. Holder and C. C. Wylie. Cambridge Univ. Press.
- Wiley, E. O., 1981: *Phylogenetics*. John Wiley, New York.