

朱敏 于小波



“进化-发育生物学”以古生物学、分子生物学和发育生物学的交叉互动为契机,通过化石、胚胎和基因调控等多方面研究成果的相互验证,在宏观模式和微观机制的不同层次上,探索生物进化和生物多样性起源等的重大问题。

1999年4月在伦敦举行的“早期脊椎动物演化重大事件”国际学术会议,标志着“进化-发育生物学”理论和方法开始从早期发展转向实际应用。来自20多个国家的古生物学家、发育生物学家和分子生物学家,从化石、胚胎和基因调控等不同角度探讨脊椎动物起源与早期演化的重大事件。笔者在会上介绍了世界最早硬骨鱼类化石斑鳞鱼,以及它对硬骨鱼类起源与演化研究的意义。美国《科学》周刊和英、美等国媒体突出地报道了会议“古今结合”、“开辟跨世纪交叉学科”的最新动态^[1]。“进化-发育生物学”在生物形态、胚胎发育与基因调控的研究之间架起了一座桥梁,为在21世纪研究生命和生物多样性本质准备了条件。

化石与主要生物类群的起源

在生物进化和生物多样性的研究中,主要生物类

群的起源与重大适应性状的出现始终是一个难解之谜。以包括人类在内的现生脊椎动物为例,现生脊椎动物传统上分为无颌类、软骨鱼类、硬骨鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类等七大类群。这些类群各自具有千姿百态的身体结构和适应器官,占领了海陆空多种生态空间。那么,这些主要生物类群是怎样起源的?它们各自的适应性状(如鱼类的偶鳍、鸟类的翅膀、人类的手臂)又是怎样产生的?

化石记录表明,陆生脊椎动物(四足类)是在3.6亿年前从硬骨鱼类中的肉鳍鱼类分化而来。在现生硬骨鱼类中,青、草、鲢、鳙等辐鳍鱼类占绝大多数,有大约25000个物种。而肉鳍鱼类只有4个现生种,包括分布在澳洲、非洲和南美洲的3种肺鱼和非洲西海岸等深海环境的“活化石”矛尾鱼。由于生物的不断绝灭和现存物种的特化现象,现生肉鳍鱼类、辐鳍鱼类和四足类之间在形态上存在着不可逾越的鸿沟。对现生生物的研究无法回答四足类起源、肉鳍鱼类起源以及硬骨鱼类起源等生物进化史的重大问题。

古生物学材料对研究生物进化与生物多样性起源具有独特的意义。古生物研究能揭示主要类群起源和重大性状出现的历史顺序、填补现生生物在反映生物多样性方面的空缺,为重建生命史、探索生物多样性起源提供宏观的时空坐标和统一的进化框架,也能为分子生物学和发育生物学等学科提供新的综合性课题。

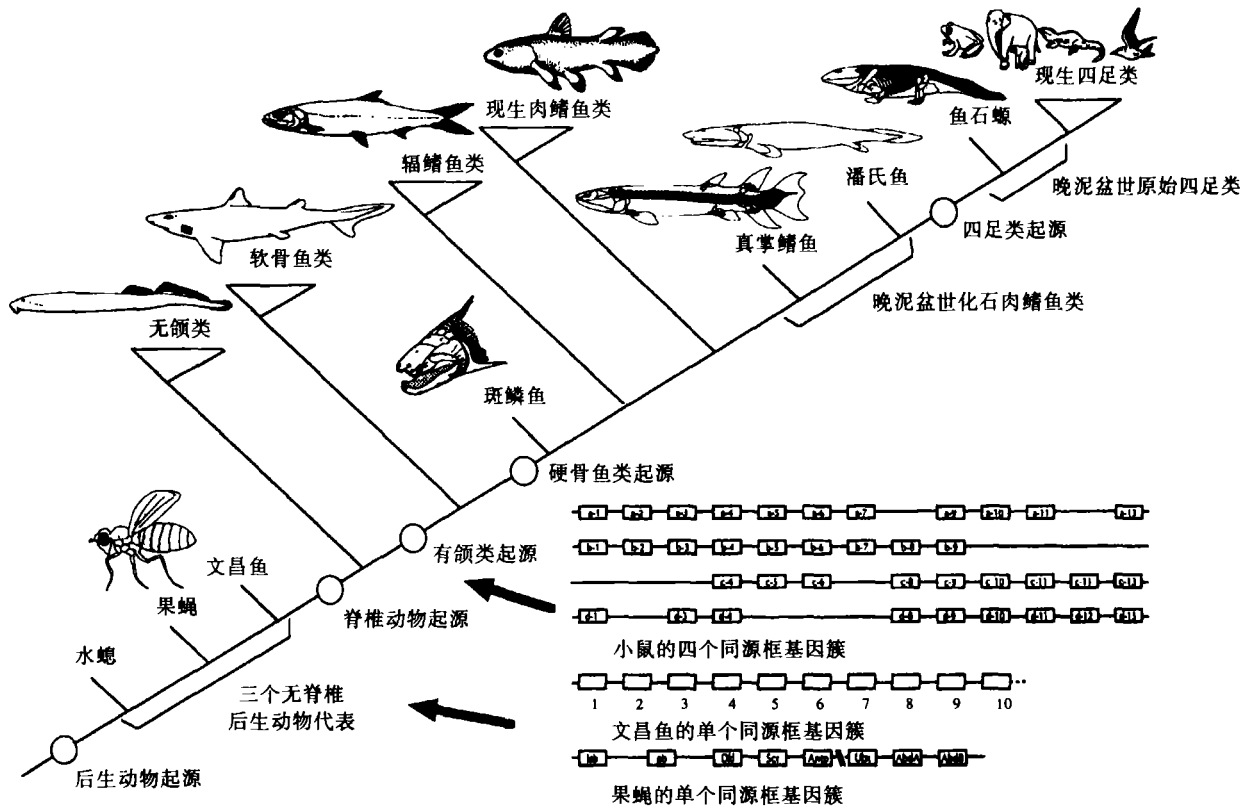
笔者研究的斑鳞鱼化石引起国际进化生物学界的广泛注意,正是因为这个世界最早的硬骨鱼类化石,为探讨硬骨鱼类起源与演化提供了关键的资料和信息。来自云南晚志留世-早泥盆世、距今大约4.1~4.0亿

朱敏:研究员,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,北京100044。

于小波:副教授,美国新泽西州凯恩大学生物系。

Zhu Min: Professor, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044.

Yu Xiaobo: Associate Professor, Department of Biological Sciences, Kean University, New Jersey, NJ 07083 USA.



脊椎动物主要类群和水螅、果蝇、文昌鱼等无脊椎动物的进化位置 脊椎动物的起源、有颌类起源和四足类起源等重大事件与同源框基因的演化与复制密切相关。同源框基因控制后生动物身体结构式样。果蝇、文昌鱼等无脊椎动物有一个同源框基因簇，大多数脊椎动物有 4 个同源框基因簇。同源框基因的排列顺序与表达式样在不同类群中可以大致对比。

年的斑鳞鱼，不仅集辐鳍鱼类和肉鳍鱼类的特征为一体，而且保留了完全绝灭的盾皮鱼类和棘鱼类的一些特征^[2]。斑鳞鱼揭示了早期硬骨鱼类奇特的性状组合，缩短了硬骨鱼类和其他原始有颌鱼类之间的形态距离。斑鳞鱼的发现，迫使古生物学家重新审视已有的整个硬骨鱼类演化的传统学说，也为发育生物学家探讨硬骨鱼类性状组合的形成机制提供了新的视角。

胚胎、基因与适应性状的出现

不同生物类群有千姿百态、功能各异的器官，既反映了生物类群系统发育的历史渊源，又反映了生物个体胚胎发育的制约影响。胚胎发育的早期阶段决定动物身体结构的基本式样。人的身体大约有 250 种不同类型的细胞，它们形成不同的组织与器官，但所有人体细胞都具有相同的基因。胚胎发育的关键，是让处于胚胎不同部位的细胞，在不同时期接受特定的调控信号，并表达特定的基因。在人类和其他动物胚胎发育的最

初阶段，基因表达的时空调控使细胞获得特异而又有序的分化，进而将胚胎组织塑造成不同的器官。

以人自己“了如指掌”的手脚构造为例，化石记录表明，人手脚的五指（趾）构造与新生代早期的原始灵长类、晚三叠世的早期哺乳类，乃至中石炭世的羊膜卵类祖先的五指（趾）构造是一脉相承的。从历史延续的系统发育角度看，人手脚的五指（趾）构造最早来自晚泥盆世的四足类共同祖先。但最早四足动物的指趾构造是怎样产生的？为什么人类的手臂和腿脚在内骨骼式样上与大多数四足动物的前后肢一样？为什么从同样的原始四足类指趾构造，又能演化出牛、马等适应行走或奔跑的蹄足，虎、豹等适应捕猎的爪足，以及海豚、鲸鱼等适应游泳的鳍足？回答这些问题，不但需要古生物学提供的化石资料，而且需要有关胚胎发育和基因调控的信息。

生物形态的演化是通过发育过程和基因调控机制的变化实现的。胚胎发育和基因调控的研究，为解释化

化石形态和化石记录揭示的进化事件,提供了遗传机制和发育机制方面的假说和佐证。

早在 20 世纪中期,进化生物学家就试图从基因变化的角度,解释主要生物类群的起源和重大适应性状的出现^[1]。当时占主导地位的综合进化学派认为,主要类群的产生和物种内部的进化一样,是基因微小突变长期积累以及生物对环境不断适应的结果。使生物身体构造发生重大改变的大突变会降低生物的适应性,无法形成有存活能力的新生物类型。但综合进化学派无法从具体机制上解释适应不同环境的全新构造是如何出现的。

与此相反,戈尔德施密特(R. B. Goldschmidt)提出,染色体改变等大突变可能造成新的发育式样和成体构造。成千上万的非适应性大突变中,可能会有极少数突变对生物有利。这些带有大突变的极少数生物像“有希望的怪物”一样,可能导致全新生物类型的突然出现。但大多数学者由于难以理解可能的遗传机制而拒绝接受这种观点。

随着 20 世纪后期生物技术的迅速发展,发育生物学家与分子遗传学家开始深入研究基因时空调控和基因表达在发育过程中的复杂关系,形成了分子水平的发育遗传学。

近年来,发育遗传学家发现,同源框(Hox)基因在动物发育过程中控制身体各部分形成的位置。同源框基因以及发育过程中细胞间相互诱导的发育反馈现象,很快成为发育遗传学研究的前沿阵地。目前世界上很多实验室都在集中研究确立动物身体基本结构式样的遗传机制与发育机制,特别是同源框基因对确定动物身体轴向、分节、肢体形成以及神经系统形成的作用。同源框基因最初发现于果蝇,但新近的研究发现,同源框基因在脊椎动物和无脊椎动物主要门类中广泛存在。研究宏观进化的古生物学家与研究发育机制的发育遗传学家立刻意识到,同源框基因可能在主要生物类群的产生与生物多样性起源中扮演了重要的角色。

同源框基因与动物的发育和演化

同源框基因是一种同源异形基因(homeotic gene),在胚胎发育过程中将空间特异性赋予身体前后轴不同部位的细胞,进而影响细胞分化。同源异形基因在胚胎发育中起着类似万能开关的作用,保证生物在正常的位置发育出正常形态的躯干、肢体、头颅等器官。

同源异形基因发生突变,便会在胚胎的不适当的地方异位表达,产生同源异形现象(homeosis),使动物

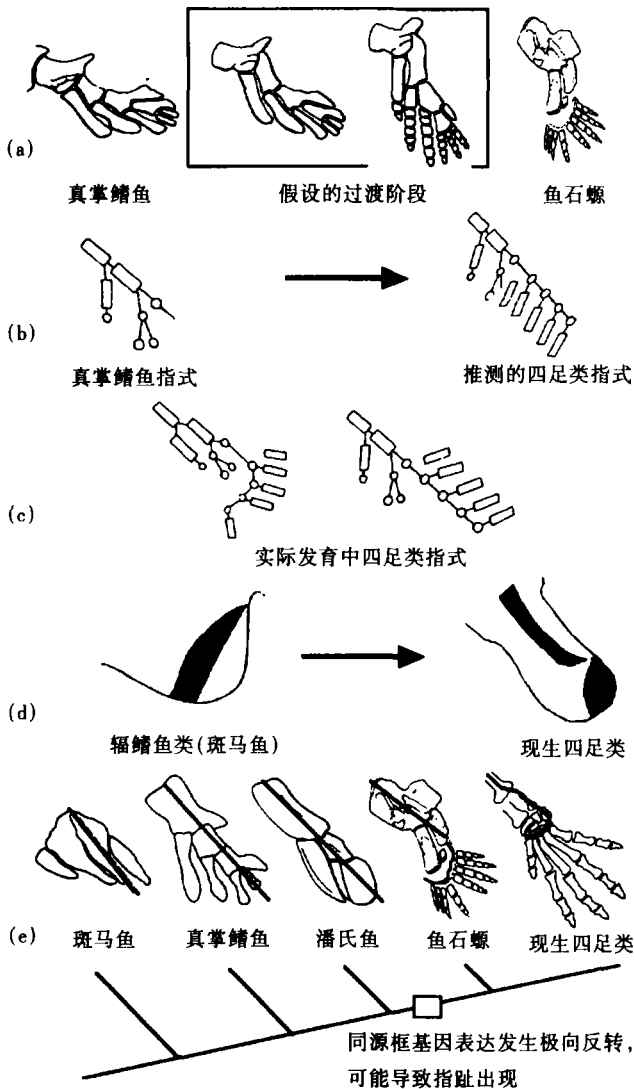
某一体节或部位的器官变成其他体节或部位的器官。例如,在果蝇的触角足(antennapedia)突变体中,应该在胸部表达的触角足基因(*Antp*)转而在头部表达,结果使果蝇头部本来该生触角的部位长出属于第二胸段的胸足;果蝇的双胸基因(*Bx*)突变,使果蝇在第三胸段长平衡器的地方长出一对额外的小翅。其他同源异形基因的突变,可能使果蝇在长眼睛的地方长出翅膀,或使果蝇胸段和腿的数目加倍出现。

同源异形基因的突变,在胚胎早期引起的变化最初是微小的。但在发育过程中,随着组织、器官的分化成型,这种突变的影响会被“放大”,导致身体结构的重大变化。同源异形基因的大多数突变会给果蝇带来致死的先天缺陷,但有些诸如头部长腿的突变果蝇可以和正常果蝇一样存活、觅食甚至交配。戈尔德施密特在 40 年代提到的大突发现象,有些就是同源框基因突变引起的。

果蝇的触角足基因、双胸基因等同源异形基因是由多个基因组成的复合体。例如双胸基因复合体包括 3 个顺序排列的基因:*Ubx*(超双胸)、*AbdA*(腹部 A)和 *AbdB*(腹部 B)。所有同源异形基因都有一个由相似核酸序列组成的高度稳定区,称为同源异形框(homeobox),简称同源框。同源框由 180 个碱基组成,编码一段称为同源异形域(homeodomain)的特定氨基酸序列。带有同源框的基因经过转录产生带有同源异形域的蛋白质。后者作为 DNA 结合蛋白在胚胎发育中起转录因子的作用,启动或抑制控制发育过程的其他基因,进而决定动物前后轴上不同部位的细胞命运。

在水螅(腔肠动物)、水蛭(扁形动物)、蛔虫(线虫动物)、果蝇(节肢动物)和文昌鱼(头索动物)等无脊椎动物中,不同的同源框基因顺序排列在同一染色体上,形成同源框基因簇(Hox gene cluster)。例如,果蝇的同源框基因簇有 8 个基因,分为前、中、后(或头、胸、腹)3 个区,在染色体上依次排列。同源框基因的排列顺序与这些基因在胚胎中由前向后的表达顺序一致,也与每一基因所控制的身体不同部位在前后轴上的顺序相当。

每一同源框基因簇内的基因都很相似,显示它们是由同一个祖先基因通过串联复制产生的。小鼠、蛙和人等大多数脊椎动物有 4 个同源框基因簇,分别位于 4 个染色体上。这 4 个基因簇可能是由同一个基因簇通过基因组整体复制产生的。同源框基因的数目大致反映生物身体结构的复杂性。属于无脊椎动物的文昌鱼只有一个同源框基因簇,其身体结构没有显著的轴向变化。大多数脊椎动物有 4 个基因簇,身体结构表现出



从化石、胚胎和基因表达等方面推测四足类指趾起源
 (a) 传统观点, 真掌鳍鱼的轴前辐状骨转变成四足类的指趾。
 (b) 根据传统观点, 四足类指趾应为轴前构造。
 (c) 胚胎研究表明, 四足类指趾为轴后构造。
 (d) 通过同源框基因表达方式的研究表明, 四足类指弓是鱼类没有的新生构造。
 (e) 新的化石资料验证了胚胎与基因表达的研究结果。

可观的轴向复杂性。在从无脊椎动物到脊椎动物的发展中, 4 个同源框基因簇的出现为脊椎动物身体结构多样性提供了潜在的条件。

动物界各主要门类在身体结构上存在显著差异, 但身体结构的基本安排却受大致相当的基因系统控制。例如, 触角足基因复合体在果蝇与小鼠中都控制身体前部的构造, 甚至在没有分化出身体前后部的水螅中, 触角足基因复合体也可能参与决定动物的主轴方

向, 将有触手环绕的口端与附于基底的足端区分开来。在文昌鱼、水蛭和蛔虫中, 同源框基因簇也有相似的作用和表达式样。这说明脊椎动物和无脊椎动物的共同祖先(即早期多细胞后生动物), 可能在动物演化的最初阶段就已拥有某些同源框基因。换言之, 同源框基因及其独特的表达方式, 很可能是所有后生动物共有的进步特征。在动物演化史上, 主要类群的出现和不同类群在身体结构方面的重大差异, 可能与同源框基因几亿年来的演化与复制密切相关。

四肢起源: 进化 - 发育生物学研究实例

如前所述, 现生两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类的共同祖先(即原始四足动物), 是在大约 3.6 亿年前从化石肉鳍鱼类分化而来的。从肉鳍鱼类的肉质偶鳍发展到最早四足动物的四肢, 是脊椎动物从水生向陆生演化的关键环节。

化石记录表明, 四足类前后肢的肱骨和尺桡骨(或股骨和胫腓骨)来自肉鳍鱼类偶鳍近端的内骨骼构造。但四足类的指趾在肉鳍鱼类远端内骨骼中是否有对应的同源构造, 却是一个多世纪以来争论不休的问题^[4]。一些学者认为, 四足类的指趾是从肉鳍鱼类偶鳍远端的内骨骼转化而来, 不是四足类起源时出现的新构造。另一些学者则认为四足类指趾是四足类特有的新构造, 在肉鳍鱼类偶鳍中没有同源构造。这一问题的解决有赖于对化石构造的正确解释和对发育过程的深入认识。

认为四足类指趾来自偶鳍内骨骼成分的学者, 主要根据对化石肉鳍鱼类真掌鳍鱼(*Eusthenopteron*)的观察, 认为偶鳍远端的轴前辐状骨可以通过假设的过渡阶段变成四足类的指趾。根据这种观点, 四足类的指趾被视为沿肢体主轴向前分叉的构造。

而认为四足类指趾是新生构造的观点, 则主要依据现生四足类肢体的发育式样: 在现生四足类的胚胎发育中, 肱骨和尺桡骨(或股骨和胫腓骨)和靠尺桡骨(或胫腓骨)一侧的腕(踝)骨沿肢体主轴向前分叉, 而远端一侧的腕(踝)骨和指趾则沿一个弯曲的指弓向轴后分叉。这种称为“指弓学说”的观点认为, 四足类的指趾起源于新生的指弓, 占据相当于肢体主轴后方的位置, 因而不可能与肉鳍鱼类偶鳍远端的轴前辐状骨是同源构造。

沿指弓发育的四足类指趾确实代表进化上的新生构造吗? 现生四足类指趾发育的式样能否用于解释化石构造? 回答这两个问题, 需要从化石、胚胎和基因表达方面进行深入的综合研究。

发育遗传学家发现, 调控四足类肢体发育的同源框基因, 在肱骨和尺桡骨(或股骨和胫腓骨)的胚胎形成期与在指趾的胚胎形成期, 有不同的表达方式。在前者, 同源框基因的表达使近端肢体主轴向前分叉, 形成桡(胫)骨和靠尺桡骨(或胫腓骨)的腕(踝)骨; 在后者, 同源框基因的表达发生极向反转, 使远端的肢体主轴发生弯曲并向后分叉, 形成靠远端的腕(踝)骨和指趾。此外, 在指趾形成期表达的同源框基因, 受一个新的增强子(enhancer, 真核细胞中增强转录的 DNA 片段)控制, 与肱骨和尺桡骨(或股骨和胫腓骨)形成期的增强子不同。发育遗传学的研究还发现, 在属于辐鳍鱼类的斑马鱼中, 偶鳍的发育过程缺少与现生四足类指趾相应的基因表达式样。这些成果进一步支持和充实了“指弓学说”, 说明四足类的指弓和由此产生的指趾确实是进化上的新生构造^[1]。

生物进化史上发育过程和基因调控机制的变化, 必然反映在化石形态上。胚胎和基因表达方式一致支持的“指弓学说”能否得到化石资料的验证, 随即成为问题的焦点。

古生物学的新近研究, 更清晰地勾勒出化石肉鳍鱼类和早期四足类代表的亲缘关系。肉鳍鱼类中的潘氏鱼(*Panderichthys*)和希刺鱼(*Elpistostege*)比真掌鳍鱼更接近原始四足类^[6]。潘氏鱼偶鳍远端的辐状骨和中基骨成分(mesomere)愈合成一整块骨板, 不可能发展出原始四足类众多的分节指趾。事实上, 潘氏鱼的第二轴前辐状骨和远端骨板, 与原始四足类鱼石螈(*Ichthyostega*)后肢的两个近端踝骨相当。这说明, 在与四足类关系最近的潘氏鱼中, 没有能转化成指趾的成分。最早的原始四足类有 6~8 个数目不等的指趾, 也

印证了“指弓学说”预见的早期四足类指趾形态。

从化石、胚胎与基因表达的综合研究推测, 当化石肉鳍鱼类分化出原始四足类时, 控制偶鳍或四肢发育的同源框基因可能发生极向反转并获得新的增强子控制, 产生最早的指弓, 使原始四足类发育出数目不等的分节指趾。

在人类探索生物进化与生物多样性起源的努力中, 四足类肢体起源的研究提供了化石、胚胎和基因表达资料相互验证的突出范例。“进化-发育生物学”的诞生, 使生物多样性起源的研究从宏观观察与推测深入到对微观机制的探索与验证。“进化-发育生物学”为解释各大生物类群的起源、寒武纪生物“大爆发”, 以及我国云南早寒武世澄江生物群和加拿大中寒武世布尔吉斯页岩生物群中, 奇特的原始动物形态等千古疑难, 提供了崭新的理论框架。在多种学科交叉互动的 21 世纪, “进化-发育生物学”将为人类带来全新的生命观和进化史观, 成为新世纪生命科学的热点之一。

[1] Pennisi E. *Science*, 1999, 284: 575
[2] Zhu M, Yu X, Janvier P. *Nature*, 1999, 397: 607
[3] Carroll R L. *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*. Cambridge and New York: Cambridge University Press, 1997
[4] Janvier P. *Early Vertebrates*. Oxford: Oxford University Press, 1997
[5] Shubin N, Tabin S. *Nature*, 1997, 388: 639
[6] E, Miller A R. *Nature*, 1994, 368: 507

关键词: 进化-发育生物学 Hox 基因 生物进化 古生物 生物多样性 □

跟踪·扫描

中国土壤系统分类研究

据国家自然科学基金委员会 1999 年 7 月 28 日报道, “中国土壤系统分类研究”项目, 在国家自然科学基金和中国科学院特别支持项目的共同资助下, 由中国科学院南京土壤研究所龚子同研究员主持, 全国 30 多个研究单位参加, 业已取得如下重要进展。

建立和完成了“中国土壤系统分类(修订方案)”。该分类体系以量化的诊断层和诊断特性为基础, 既与国际主流同步, 又充分体现我国特色。这一研究成果, 改变了长期以来我国土壤分类定性和边界不清的严重缺陷, 标志着我国土壤分类领域的进步。

通过深入研究我国土壤的类型和特点, 提出了大量符合我国土壤特点的诊断层、诊断特性和诊断现象。结合国际上通用的诊断层和诊断特性, 构成了完整的诊断体系。保证了分类体系符合我国

特色, 便于应用, 也是对国际土壤分类学研究的补充和发展。

积累了大量基础数据, 制定了土壤剖面野外描述规范、土壤环境因子标准和土壤物理、化学及矿物分析的标准方法, 实现了工作程序和方法的标准化。在模型开发的基础上, 完成了我国土壤温度和水分状况的计算。获取了涉及我国所有土壤类型的大量土体和环境因子数据, 从而为建立全国性的土壤信息系统打下良好基础。

(方德声)

FRONTIER

3 Soft Matter

Ouyang Zhongcan

In condensed matter physics, a new subdiscipline, soft condensed matter, has emerged. It will become the disciplinary frontier of physics and life sciences and will play an important role in science and technology in the 21st century.

7 A Novel One-dimensional Nanomaterial—Carbon Nanotube

Xie Sishen, Li Yubao

One-dimensional carbon nanotube has uncommon electrical and mechanical properties. A new technique for fabrication of aligned carbon nanotube array at a very high yield has been developed by Chinese scientists.

10 Quasiperiodic Dielectric Superlattice

Zhu Yongyuan et al

Quasiperiodic dielectric superlattice has been grown. Its optical properties especially nonlinear optical effects have been studied in detail.

14 Evolutionary-developmental Biology—Studying the Origin of Biodiversity

Zhu Min, Yu Xiaobo

The new discipline, evolutionary-developmental biology, has been originated from the combination of paleontology, embryology and developmental genetics. It studies the origin of biodiversity and the evolution of major groups. The study on the origin of limbs and digits in tetrapods provides an example of this approach.

19 The Implication of Jehol Fauna from Western Liaoning

Xu Xing, Wang Yuan

The early cretaceous fauna plays an important role in understanding the transition from the Mesozoic era dominated by dinosaurs and gymnosperms to the modern ecosystem flourished by mammals, birds and flowering plants.

23 Commemoration of the 70th Anniversary of the Discovery of the First Peking Man Skull

Ye Jian

25 Determination of the Date of King Wu's Conquest Over Yin by Astronomical Method

Jiang Xiaoyuan et al

By using the most advanced astronomical software, all relative records of astronomical phenomena and historical dates were checked. The date when King Wu conquered over Yin was confirmed to January 9, 1044 BC, and a calendar for King Wu's conquest was built up.

32 The Technologies of the Digital Earth and Its Applications

Ye Lei, Zhang Chao

The digital Earth is a new geographic global description method. Some techniques about how to build the digital Earth as a big system and its potential applications were presented.

36 Technical Features of the Linux Operating System

Xu Zhiwei

Because of its technical strength, many institutions and companies are using Linux. The strength and shortcoming of Linux as a server operating system were analyzed.

40 Breakoff of the Water Discharge in the Lower Yellow River and Its Impacts

Wang Ying, Zhang Yongzhan

The main reason for breakoff runoff is over-diverting water discharge along the Yellow River drainage basin, which makes the "outcome" of water discharge larger than the "income".

FORUM

45 The Quandary of the Mechanism of Continental Drift

Zheng Yi

The quandary of the mechanism of continental drift has been perplexing Earth scientists for more than 80 years. Mechanisms that are more reasonable have been found out and put forward here.

49 Discovery of the World's Greatest Grand Canyon and Its Ponder

Zhang Jimin

ORIGIN & DEVELOPMENT

52 Yu Min—the Chinese Outstanding Nuclear Weapon Physicist

Sun Xiaoguang

56 The Developments of Universe Outlooks

Luo Xianhan

COMPASS

66 Preserving the Miracle of Sight: Lasers and Eye Surgery

Lan Fang

70 Centennial Perspective of the Airplane

Cheng Bushi

73 Life Support System in Manned Space Flight

Lu Yincheng

77 Is the Neutrino Special

Ye Zipiao

SCIENCE

Bimonthly

(Since 1915)

Vol. 51, No. 5

September, 1999

Zhou Guangzhao

President of Editorial Board

Office:

450 Ruijin Er Road
Shanghai 200020
P. R. China

Fax:

86 - 21 - 64730679

E-mail:

kexue@online.sh.cn

Telephone:

86 - 21 - 64734651

Publisher:

Shanghai Scientific and
Technical Publishers
(http://
www.sstp.com.cn)

Distributor:

China International Book
Trading Corporation
(P. O. Box 399,
Beijing)

Code Number:

BM1188

Date of Publication:

1999 - 09 - 25