

分子生物学对进化论及分类学的渗透

李 树 深

(中国科学院昆明动物研究所)

进化论是生物分类的理论基础,分类学是生物进化的历史总结,两者不可分割。目的是建立生物的系统分类——信息存取系统和历史总结系统。近年来,由于分子生物学对它们的渗透,而进入定量研究的阶段,形成了一门分支边缘学科——分子分类学(Molecular taxonomy)。本文将就国外在该领域中的一些近况,作一简介。

DNA 含量及其在进化中的意义

DNA 是生物的主要遗传物质。自 1951 年后,对上千种生物的 DNA 含量作了测报^[1]。方法有两种:一、绝对法,即单套染色体的 DNA 含量、以沙克(pg)或毫克计。如人和真兽类为 3.5×10^{-9} 毫克、非洲肺鱼(*Protopterus aethiopicus*)为 142 沙克、板鳃类为 4 沙克、硬骨鱼类为 1 沙克^[1]等;二、相对法,以百分数表示,如以真兽类的含量作 100% 计,则鸟类为 44—49%、龟鳖类为 80—90%、两栖类为 140—2789% (Atkin et Ohno, 1965; Ohno et al. 1966);若以鲫鱼作 100%,则鲤鱼为 88.9%、马口鱼(*Opsarichthys unirostris*)为 92.7%、鲮鱼是 55.8%^[2]。

从图 1 知道,生物从低级向高级进化,其 DNA 含量呈现由少向多发展的总趋势。可见 DNA 的增加在生物进化中有着重要和积极的意义。它表明高等生物有获得更多的基因的可能性。但是, DNA 含量的多寡并非完全与机体的复杂程度成平行关系。肺鱼的 DNA 含量比哺乳类多 35—40 倍,某些两栖类(*Amphiuma meanus*, *Necturus maculosus*),可为哺乳类的 27 倍左右。同时也不应认为 DNA 含量是与基因

的数目成正比,不能设想肺鱼的基因比人多 35—40 倍^[3]。

有资料表明,某些生物类群中, DNA 含量较高的种类是比较原始和保守的,在进化历程中无大的变化;相反,某些含量较低的种类却是进化和特化的。如板鳃类及圆口类的 DNA 含量就比真骨鱼类高,肺鱼就更高。可见,过高的 DNA 含量在自然选择中并非有利。

DNA 含量的进化是一个复杂的问题。据知,细胞内的 DNA 的性质和作用并非一样。一类是非机能性 DNA (Nonfunctional DNA),或称无转录能力的 DNA。它易受自然选择的影响,大多数不能做结构基因。约占总量的 5—60%^[4],甚至 90% 以上(Ohno et al. 1971);另一类则是转录性 DNA (Transcribable DNA)或称机能性 DNA,它比较保守,不易受自然选择的影响,约占总量的 10%^[3]或 24% (Turner et

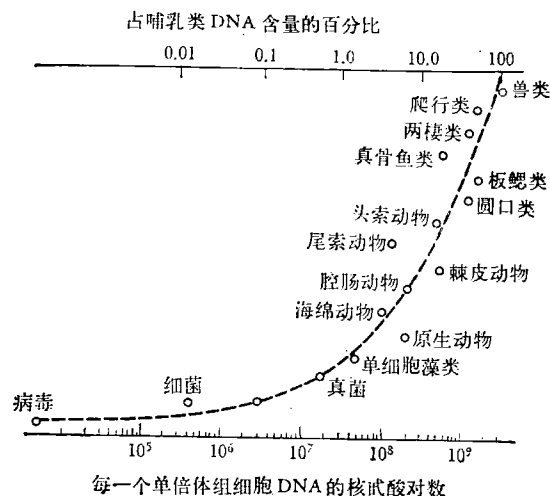


图 1 各类生物的 DNA 含量图

(引自 Nei, 1975)

al. 1975)。在进化过程中,两类 DNA 按 10:1 的比例递增。因此,一些特化种类 DNA 含量的减少可能和较多地丢失非机性能性 DNA 有关。

高等生物的大量 DNA 主要是依靠基因重复得到的,而其中一种方式——染色体重复或多倍体化在植物界是屡见不鲜的,它是植物界中进化的重要方面。近来还有不少报道,证明在动物中,甚至在脊椎动物中亦有多倍体的存在。

Попов 等人^[5]试图用同源 DNA 的相似程度建立新的或改善原有的分类系统。他们对 Berg (1941), Greenword (1965), Пасс (1971) 等鱼类分类系统作了修改,提出: (1) 恢复白鲑科(*Coregonidae jordan*); (2) 把二个亚目 *Esocoidei*, *Stomiatoidei* 上升为目的阶元; (3) 摒弃上目 (*Superorder*) 这个阶元。上述结论与前人(Hoyer et al. 1964; Schultz et al. 1972; АНМТОНОВ 1972) 在鸟兽方面的工作基本上是一致的。即种间相似程度为 90—95%; 属间为 75—90%; 科间为 50—70%; 目间为 20—50%; 纲间为 10—15%。

DNA 杂交分子热量稳定性(用 ΔT 表示),也可表示生物间的亲缘关系, ΔT 越小,亲缘关系越近; ΔT 大则表示越远。如人和黑猩猩之间 ΔT 是 1.1℃、果蝇亲缘种间其 ΔT 是 3℃,而非亲缘种则高达 19℃,小家鼠种间 ΔT 是 5℃^[6]。

利用蛋白质氨基酸的排列顺序及替换速度

探讨生物的亲缘关系,并建立系统树,这是由 Zuckerkandl et al, (1962) 和 Margoliash^[3] 开始的。在生物的进化过程中,各类蛋白质的表现和命运是不一致的。如组蛋白 IV 和细胞色素 C 是比较保守的。在组蛋白 IV 的 105 个氨基酸中,蚕豆和牛之间只有两个相异。而某些蛋白质,如 Hb 及纤维蛋白肽,则较易变化。按图 2 所示, Hb 的替换度比纤维蛋白肽小三倍,

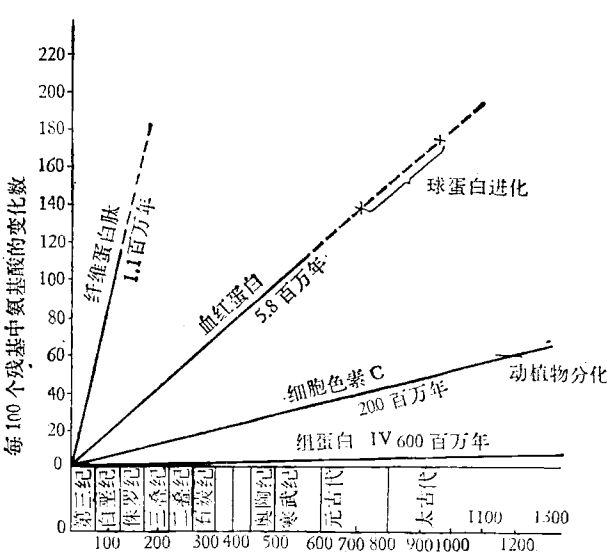


图 2 组蛋白 IV、细胞色素 C、Hb 和纤维蛋白肽 (引自 David, 1976)

但却又比细胞色素 C 大三倍。估计纤维蛋白肽的变化速度比组蛋白 IV 高 1000 倍或 1500 倍^[4]。组蛋白 IV 的替换速度为 10^{-11} /年/残基,而 Hb- α 和 Hb- β 为 1.2×10^{-9} 。

蛋白质中氨基酸排列顺序的相异数可说明生物间的亲缘关系。以细胞色素 C 为例,马和猪之间仅有三个不同的排列,而马和人之间则有 12 个,马和细菌之间有 44 个相异。在某些生物中,还发现有特定的氨基酸排列顺序,如 60 和 3 号位置的赖氨酸及亮氨酸是马、鸡和人特有的。

为了进行各类生物类群氨基酸替换速度的定量研究,建立系统树,首先必须知道每一残基的氨基酸替换的平均值 (δ),进而求出相对的进化分异(分道扬镳)时间,即 $T = \delta_1/\delta_2$ 。举例说明之。从表 1 可知,四种脊椎动物的 Hb- α 链共有 104 个氨基酸,人和马有 18 个相异,约

表 1 四种脊椎动物 Hb- α 链氨基酸的相异值及 δ 值 (引自 Nei, 1975)^[4]

	人	马	牛	鲤鱼
人		18(0.129)	16(0.114)	68(0.486)
马	0.138		18(0.129)	66(0.486)
牛	0.121	0.138		65(0.464)
鲤鱼	0.666	0.637	0.624	

占总数的 0.129, 其 δ 值为 0.138; 人和鲤鱼相比, 共有 68 个不同, 占总数的 0.486, 其 δ 值为 0.666。其余类推。为比较鱼类和哺乳类的相对进化时间, 先求出哺乳类的平均 δ 值为 0.132, 鱼类的 δ 值为 0.642, 因此, 鱼类的相对进化分异时间为哺乳类的 $0.642/0.132 = 4.9$ 倍。这个数字与古生物学资料的结论是吻合的。鱼类发生在三亿五千万年前的泥盆纪, 哺乳类到了七、八千万年前的白垩纪才出现。同样 Kimura et Ohta (1973) 曾用上述方法计算动物、植物、真菌及细菌的细胞色素 C 氨基酸排列的相异值, 发现真核生物与原核生物之间的分异时间为真核生物相互之间的二倍, 约在二十亿年前。它与 Hofmann (1974) 发现的细菌化石的时间相符。

用氨基酸排列顺序替换度来探讨亲缘关系的蛋白质为数不多, 且由于氨基酸的替换速度是很慢的, 故仅适用于高级分类阶元的分析。这是它的局限性。

酶 的 研 究

基因是遗传的基础。一个基因一种酶的论点基本上是正确的, 至少对结构基因而言是这样的。因此, 对各类生物进行酶的比较研究, 可以帮助判断它们之间的亲缘关系, 并识别它们。

近十几年来, 由于电泳技术在测定和分析蛋白质及酶方面的应用, 使得分类学及进化论有了不少新的资料。大量的蛋白质电泳分析为聚居群水平的等位基因分析提供了方便, 有人^[8]曾对在分类学中应用酶的电泳资料的价值作过分析。

电泳资料通常用聚居群间的不同基因频率 (Gene frequency) 来表示相互之间的遗传差异, 而遗传距离 (Genetic distance) 又是衡量基因频率的一个指标。计算遗传距离的常用方法有二种:

(1) Roger 公式:

$$D_{j(R)} = \left[\frac{1}{2} \sum (X_i - Y_i)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$$

($D_{j(R)}$ 表示 j 位点的遗传距离, X_i 和 Y_i 分别为 X 和 Y 聚居群中 j 位点 i 等位基因的频率)

$S_j = 1 - D_j$ (S_j 代表遗传相似性)

(2) Nei 公式:

$$I_j = \Sigma X_i Y_i / \left(\sum X_i^2 - \sum Y_i^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

(I_j 代表遗传相似性, (Genetic identity))

$D = -\ln I$ (D 代表遗传距离)

这两种方法得到的结果, 根据 Avise 在太阳鱼科 (Centrarchidae) 中的工作, 证明是相似的^[9]。

凝胶电泳测定的同功酶 (Isoenzyme) 具有共同的作用底物, 但却有不同的迁移率。近年来多测定所谓别酶 (Alloenzyme) (Prakash et al. 1969) 它是基因点位上等位基因产生的酶中的一种, 有不同的迁移率, 遵守孟德尔的分离律。

目前用于分类学的酶, 据统计约有四、五十种, 常见的计有乳酸脱氢酶 (LDH)、苹果酸脱氢酶 (MDH)、磷酸甘油异构酶 (PGI)、6-磷酸葡萄糖脱氢酶 (6-PGD)、葡萄糖磷酸变位酶 (PGM)、异柠檬酸脱氢酶 (IDH) 等等。

根据有关资料, 对于各分类阶元的遗传距离及遗传相似性综合成表 2, 从中可以看出: 聚居群之间的 D 值是很小的, 一般小于 0.02, 其中最高的是 *Dipodomys ordii* 的 0.058, 原因可能是它们之间有一定的生殖隔离现象。聚居群之间的 D 值大小, 可随相互之间距离的增加而加大。聚居群之间的 S 值均在 0.85 以上。

亚种间的 D 值一般都比聚居群的大, 一种蜥蜴 *Anolis caroliensis* 甚至可高达 0.34。

种级阶元的遗传差异自然要比前两者大。但是在亲缘种及非亲缘种之间有明确的差异。前者的 D 值总比后者小, S 值则大。如白足鼠中 *Peromyscus gossypinus* 和 *P. leucopus* 一对及 *P. eremicus* 和 *P. merriami* 一对。其 S 值分别为 0.81、0.89; 相反 *Peromyscus polionotus* 和 *P. floridanus* 其 S 值仅 0.32。这是因为前者是亲缘种, 而后者是非亲缘种。理论上讲, 这种情况可能是与物种形成的生殖隔离的机制相关。亲缘种一般多以交配前隔离为主, 所以遗传差异小; 而非亲缘种则多以配后隔离为主, 故

表 2 各分类阶元的遗传距离 (D) 和遗传相似 (S)

名 称	阶元数	位点数	D	S	来 源
一、聚居群					
<i>Homo sapiens</i>	3	35	0.011—0.019		Nei & Roychoudhury (1974)
<i>Mus musculus</i>	4	41	0.010—0.024	0.95(0.93—0.98)	Selander et al. (1969)
<i>Limulus polyphemus</i>	4	25	0.001—0.013		Selander et al. (1970)
<i>Dropodomys ordii</i>	9	18	0.000—0.058	0.97(0.92—1.00)	Johnson et Selander (1971)
<i>Anolis carolinensis</i>	3	23	0.001—0.017	0.75(0.69—0.82)	Webster et al. (1972)
<i>Astyanax mexicanus</i> (表层鱼)	6	17	0.002—0.013	0.96(0.94—0.98)	Avise et al. (1972)
<i>Astyanax mexicanus</i> (穴居鱼)	3	17		0.83(0.79—0.92)	Avise et al. (1972)
<i>Astyanax mexicanus</i> (表层鱼对穴居鱼)		17		0.82(0.77—0.90)	Avise et al. (1972)
<i>Signodon hispidus</i>	2	23		0.98(0.92—1.00)	Johnson et al. (1972)
<i>Peromyscus polionotus</i>		32		0.95(0.82—0.98)	Selander et al. (1971, 1972) ^[10]
<i>Peromyscus</i>	16	21		0.95(0.71—1.00)	Avise et al. (1974) ^[11]
<i>Peromyscus floridanus</i>		27		0.93(0.90—0.96)	Smith et al. (1972)
<i>Thomomys</i>	2	27		0.939(0.90—0.96)	Patton et al. (1972)
<i>Uta stansburiana</i>		19		0.89(0.77—0.98)	McKinney et al. (1972)
<i>Sceloporus</i>	2	20		0.89(0.84—0.92)	Hall et Selander (1973)
<i>Taricha t. torosa</i>	3	18	0.029±0.010	0.972±0.009	Hedgecock et Ayala (1974)
<i>Lepomis m. macrochirus</i>	14	15	0.024±0.003	0.977±0.004	Avise et al. (1977) ^[12]
<i>Lepomis</i>	10	14		0.92(0.78—0.99)	Avise et Smith (1975)
<i>Macrotus californicus</i>	4	21		0.960—0.988	Greenbaum et al. (1976) ^[13]
<i>M. waterhousii</i>	4	21		0.951—0.985	Greenbaum et al. (1976) ^[13]
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	3	24	0.003—0.010		Prakash et al. (1969)
<i>D. willistoni</i>	9	11	0.001—0.008		Ayala et al. (1972)
<i>Drosophila</i>			0.031±0.007	0.970±0.006	Ayala et al. (1975)
<i>Drosophila</i>	5	30		0.91(0.78—0.99)	Ayala et al. (1974)
二、亚 种					
<i>Mus musculus</i>	2	41	0.197		Selander et al. (1969)
<i>Thomomys talpoides</i>	10	31	0.004—0.262		Nevo et al. (1974)
<i>T. bottal</i>	4	27	0.009—0.054		Patton et al. (1972)
<i>Anolis carolinensis</i>	4	23	0.335—0.351		Webster et al. (1972)
<i>Taricha torosa</i>	2	18	0.145±0.027	0.867±0.023	Hedgecock et al. (1974)
<i>Astyanax mexicanus</i>	9	17	0.060—0.218		Avise et al. (1972)
<i>Lepomis macrochirus</i>	2	15	0.171±0.004	0.843±0.013	Avise et al. (1975)
<i>Drosophila poulitorum</i>	4	12	0.028—0.234		Richmond et al. (1972)
<i>D. willistoni</i>	2	25	0.201		Ayala et al. (1973)
<i>D. willistoni</i>			0.23±0.016	0.795±0.013	Ayala et al. (1975)
<i>D. pseudoobscura</i>	5	24	0.083—0.216		Prakash et al. (1969)
三、种					
<i>Dipodomys</i> (亲缘种)	11	18	0.49	0.61(0.31—0.89)	Johnson et al. (1971)
<i>Thomomys</i>	2	27	0.12	0.84(0.83—0.86)	Patton et al. (1972)
<i>Signodon</i>	2	23		0.76	Johnson et al. (1972)
<i>Lasiurus</i> (蝙蝠)	3	14	0.51—0.63		Shaw (1970)
<i>Anolis</i> (非亲缘种)	1	23	1.32—1.75	0.21(0.16—0.29)	Webster et al. (1972)
<i>Amphisbaenian</i>	3	24	0.61—1.01		Kim et al. (1975)
<i>Taricha</i>	3	18	0.466±0.021	0.633±0.013	Hedgecock et al. (1974)
真骨鱼类	3	24	0.36—0.52		Siciliano et al. (1973)
<i>Mus</i>	2	41		0.77(0.76—0.78)	Selander et al. (1969)
<i>Peromyscus</i> (亲缘种)	16	21		0.66(0.34—0.77)	Avise et al. (1974) ^[11]
<i>Peromyscus</i> (亲缘种)	2	21		0.89	Avise et al. (1974) ^[11]

续表 2

名 称	阶元数	位点数	D	S	来 源
<i>Peromyscus</i> (亲缘种)	2	22		0.81	Smith et al. (1972)
<i>Peromyscus</i> (非亲缘种)	2	32		0.32	Smith et al. (1974)
<i>Macrotus</i>	2	21		0.6116—0.6661	Greenbaum et al. (1976) ⁴¹³
<i>Sceloporus</i>	2	20		0.79(0.73—0.84)	Hall et al. (1973)
<i>Lepomis</i>	10	14	0.626±0.028	0.544±0.020	Avise et al. (1977)
<i>Lepomis</i>	10	14		0.53—0.47	Avise et al. (1977)
<i>Lepomis</i>	10	14		0.54(0.37—0.79)	Avise et al. (1975)
<i>Drosophila</i> (亲缘种)	18	13—23	0.18—1.54		Hubby et al. (1968)
	3	18	0.61±0.071		Ayala et Tracey (1974)
<i>D. willistoni</i>			0.581±0.039	0.563±0.023	Ayala et al. (1975)
<i>Drosophila</i> (非亲缘种)	27	13—23	1.3—2.54		Hubby et al. (1968)
<i>Drosophila</i> (非亲缘种)	4	28	1.12±0.14		Ayala et Tracey (1974)
<i>Drosophila</i> (非亲缘种)	10	27	0.66—1.91		Lakovaara et al. (1972)
			1.056±0.068	0.352±0.023	Ayala et al. (1975)
<i>Myxomyactes</i>	3	22	1.51—2.73		Shaw (1970)
细 菌	8	8	0.29—2.08		Shaw (1970)
四、属					
<i>Sciainidae</i>	5	16	1.1—2.8(∞)		Shaw (1970)
<i>Centrarchidae</i>	9	14	0.71	0.29	Avise et al. (1977)
<i>Centrarchidae</i>	9	11—15	1.340±0.064	0.297±0.020	Avise et al. (1977)
<i>Taricha</i> 对 <i>Notophthalmus</i>	2	18	1.187±0.004	0.306±0.013	Hedgecock et al. (1974)
五、科					
人—黑猩猩	2	42	0.62		King et Wilson (1975)
六、目					
人—马	2	—	19		Nei (1973)

遗传差异大。

属级以上的遗传差异性的测定工作做得不多,且对于分析亲缘关系亦无有显著的作用。

人和黑猩猩之间的种级水平差异,其D值仅0.62,相当于其他脊椎动物之科级水平。不但如此,而且其他分子生物学的资料亦证明这种情况,诸如免疫距离的资料和DNA杂交分子热量稳定性温度都证明它们之间的遗传差异是小的。这种分子进化与形态行为进化之间的不平衡现象是较普遍的,真兽类是形态及行为进化快于分子进化,而在两栖类的蛙属中则呈现相反的情况。这种现象,学者们(Wilson et al. 1974; King et al. 1975^[6])提出调节突变(Regulatory mutation)的假说,他们认为上述两类进化的不平衡现象是因为它们受不同的突变控制的缘故。

酶的电泳资料对于种级阶元,特别是对亲缘种的研究是比较有用的。

此外,酶的资料还可以确定低级阶元的系统树,求出各阶元之间的相对分异时间。这是传统分类学,甚至细胞分类学无能为力的。

因为 $D = 2\alpha t$ (D——遗传距离, α ——蛋白质的突变年值,在人类,粗略估计为 10^{-7})。因此 $t = 5 \times 10^6 D$ 。按此公式 Nei et al. (1974)曾对人类的三个种族进行过进化分异时间的推算工作(表3)。

表 3 人类三个种族进化分异时间的推算

人 种	D 值	t (年)
高加索人对尼罗人	0.023	115,000
高加索人对蒙古人	0.011	55,000
尼罗人对蒙古人	0.024	120,000

同样,可以算出各类生物各个分类阶元的进化分异时间,关键在于要找到它们各自的 α 值。若作一个粗略估计。亚种间的分异时间在15万年—150万年之间,种间阶元在500万年

表4 *Anolis* 种群组的遗传距离

	ae(B)	ae(G)	ae(B)	ro	ex	tr	gr	ri	lu	bl
ae(B)		0.004±0.003								
ro		0.105±0.065	0.106±0.065							
ex		0.137±0.080	0.139±0.081	0.013±0.008						
tr		0.235±0.107	0.252±0.111	0.191±0.092	0.205±0.096					
gr		0.276±0.122	0.295±0.126	0.313±0.129	0.303±0.128	0.342±0.135				
ri		0.324±0.131	0.311±0.129	0.416±0.156	0.436±0.161	0.369±0.143	0.371±0.145			
lu		0.439±0.169	0.512±0.173	0.437±0.156	0.465±0.162	0.395±0.146	0.426±0.155	0.698±0.214		
bl		0.700±0.217	0.708±0.220	0.613±0.201	0.631±0.201	0.639±0.206	0.710±0.220	0.973±0.281	0.326±0.132	
bo		0.459±0.163	0.469±0.167	0.413±0.155	0.447±0.163	0.423±0.152	0.506±0.176	0.761±0.234	0.295±0.120	0.176±0.092

学名缩写: *aeneus* ae (B) and ae (G), *roquet* (ro), *extremus* (ex), *trinitatis* (tr), *griseus* (gr), *richardi* (ri), *luciae* (lu), *blanquillanus* (bl), *bonaurensis* (bo).

左右而已。这种估计大致是与古生物学的结论相吻合的 (Rensch, 1960)。

Nei 建议用标准遗传距离值的非加权配对法整理低级分类阶元的有关资料, 借此作成该阶元的系统树^[4]。这里以一组蜥蜴 (*Anolis roquet*) 种群组为例。详见表4、图3。从图中看出, 该种群组与其他种的分异时间约在三百萬年前, 其他各物种间的分异时间图中均有表示。

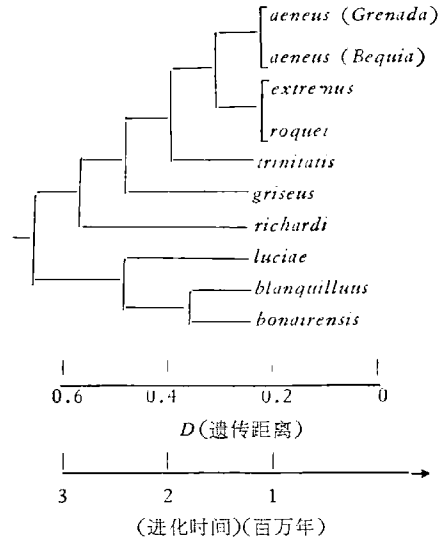


图3 *Anolis roquet* 种群组的系统发生

另外, 酶学资料还可以用来:

(1) 制定检索表: 太阳鱼科的兰鳃鲈 (*Lepomis*) 是北美一群重要经济鱼类, 但稚鱼阶段, 形态上不易鉴别。Awise 别开生面地利用酶的电泳资料作了一个检索表, 不失为一个有益的尝试^[8]。

1. 苹果酸脱氢酶-2: 相同的迁移率 2
苹果酸脱氢酶-2: 迁移较快 3
2. 谷氨酸草酸转氨酶-2 相同的迁移率 *L. humilis*
谷氨酸草酸转氨酶-2: 迁移较慢 *L. gulosus*
3. 6-磷酸葡萄糖脱氢酶: 相同的迁移率 4
6-磷酸葡萄糖脱氢酶: 迁移较慢 6
4. 肽酶-2: 迁移较慢 5
肽酶-2: 迁移较快 *L. gibbosus*
5. 靛酚氧化酶-1: 迁移较快 *L. punctatus*
靛酚氧化酶-1: 相同的迁移率 *L. auritus*
6. 谷氨酸草酸转氨酶-2: 迁移较快 *L. microlophus*
谷氨酸草酸转氨酶-2: 迁移较慢 7
7. 肽酶-2: 迁移较快 *L. megalotis*
肽酶-2: 迁移较慢 8
8. 靛酚氧化酶-1: 迁移较快 *L. cyanellus*
靛酚氧化酶-1: 迁移较慢 *L. merginatus*

注: 迁移率以 *L. m. macrochirus* 为标准

(2) 一些特有的酶可以识别某些物种及聚居群。铁蛋白(Tf)和磷酸甘油异构酶-2可以把大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)分为三个地理聚居群。

(3) 可改善或重新安排某些物种或聚居群的分类地位: *Macrotus* 属,原认为是单型的,但酶学资料证明该属有两个种,即 *M. californicus*; *M. waterhousii* (Greenbune et al. 1974), 酶学资料还证明 *Signodon hispidus* 和 *S. arizone* 应是两个独立的种,等等。

(4) 酶学资料还证明低等脊椎动物多倍体的存在,以及它在脊椎动物进化中的意义。例如四倍体类型的鲤鱼和鲫鱼的乳酸脱氢酶基因点位是5—6个,而其他鲤科鱼类仅3个,异柠檬酸脱氢酶亦有类似的情况(Klose et al. 1969; Quiroz-Cutierrez et Ohno, 1970)。同时,还有人报道鱼类(如 *Catostomidae*) 四倍体化过程中,重叠基因表达有消失的现象, Ferris et Whitt (1978) 还利用其酶学资料进行北美 *Catostomidae* 的分支系统学研究。

免疫学方法应用于分类学,

探讨生物的亲缘关系

最早是 Leone 在 1964 年作了报道。亲缘关系的远近可用免疫距离 (Immunological distance) 表示 (Sarich et al. 1967)。但是,分析亲缘关系太远或太近的生物是不太合宜的。Sasan et al. (1975) 在研究雨蛙属的蛋白质时指出,当 Nei 遗传距离指数 ≤ 0.25 时,免疫学方法就无法检出了。

Hight et al. (1974) 利用免疫学资料证明鼯鼠和松鼠应同属松鼠亚科。大多数人类学家认为人类和非洲类人猿之间的分异时间在一千四百万年前,但是免疫学及 Hb- α 蛋白的研究却证明仅在五百万年前 (Sarich et al. 1967)。

另一个饶有趣味的现象,是某些蛙属物种间的免疫距离 (I. D) 大于哺乳类种间的免疫距离,甚至于不同的目。如 *Rana pipens* 和 *R. corrugata* 之间的白蛋白免疫距离 $\log I.D = 1.76$,

而人和食肉类之间 $\log I.D = 1.62$ (Sarich et al. 1973), 说明白蛋白进化和形态进化之间是不平衡的。

同源蛋白质的系统发生

人体球蛋白基因的进化 Dayhoff et al. (1972) 曾作过报道,他们认为球蛋白是由单链发展为双链的,单链球蛋白在圆口类中已经出现,在嗣后的进化过程中的基因重复才产生双链球蛋白 α 、 β 、 γ 等。还发现肌红蛋白和血红蛋白之间的分异远在脊椎动物发生之前,即一亿一千万年前。

鱼类的乳酸脱氢酶,据研究可能有四个基因: LDH_A、LDH_B、LDH_E、LDH_F。LDH_E 是除了鲤形目、鲇形目、鳕形目、鳗鲡目之外,其余真骨鱼类所特有的,但是上述四目鱼类却有 LDH_F 基因。还发现 LDH_E 基因是 LDH_B 基因经过基因重复产生的,同时 LDH_E 和 LDH_F 有着密切的关系。Whitt et al. (1973) 还用 LDH_E 作了一个鱼类系统树。

学科间的相互渗透,形成众多的边缘学科,这是当代自然科学发展中的一个显著特征。分子分类学也是这样发展起来的。它不仅吸引着分类学家和进化论学者的注意。而且还引诱一些生物化学家、分子生物学家投身其中。虽然目前并未取得突破性的进展,但是亦有不少的新苗头,正在使古老的分类学面目为之一新。其意义如次:

(一) 分类学作为信息存取系统,不仅要有传统的形态学信息,而且还需要其他的信息,其中包括分子生物学的信息,例如某一物种的 DNA 含量等。按辩证唯物主义的观点,对事物的认识过程是由表及里、由现象到本质的,传统分类学是以研究生物的表现型为主的,是一种识“表”的手段,而分子分类学则是“及里”的深入。因此,这种微观信息的存取将大大提高分类系统的预见性。

(二) 分类学作为历史总结系统,要求总结进化历史,建立系统树,反映生物谱系。传统分类学在这一方面主要是依据古生物学、胚胎学

以及大体形态学资料。但是化石资料往往一鳞半爪,残缺不全,甚至完全空白,形态学资料往往是一些表面现象,进化的源和流并非十分清楚。而分子分类学对于各类群间分异时间能作定量估计,这是十分可贵的。

(三) 分子分类学使对物种及物种形成等分类学的中心课题的认识有了进一步的提高,诸如多倍体化、重叠基因表达、亲缘种的形成等问题。

但是,分子分类学的发生发展为时不长,还有待进一步深化;事实上也正在向纵深发展。

另外,它本身也有一定的局限性:(1)需要比较精密的仪器设备,不如传统分类学那样简单易行;(2)需要新鲜材料作分析,自然没有传统分类学利用标本分析显得方便;(3)由于生物种类繁多,进行如此浩瀚的工作,需要相当的人力和物力。

尽管如此,分子分类学还是一门新近发展起来的边缘学科,我们应当给予适当的注意,从现在开始,就把它提到议事日程上来,积极地开

展起来。

主要参考文献

- [1] Hinegardner, R.: *Comp. Biochem. Physiol. B: Comp. Biochem.*, 55(3), 367—370, 1976.
- [2] Ojima, Y. et al.: *Japan. J. genetics*, 47(6), 431—440, 1972.
- [3] Ohno, S.: *Animal cytogenetics 4, chordate. 1. Prochordata Cyclostomata and Pisces*, 1974.
- [4] Nei, M.: *Molecular population genetics and evolution*, Amsterdam, Oxford, New York, 1975.
- [5] Попов, П. С., А. С. Антонов. *Докл. АН СССР* 211 (3), 737—739, 1973.
- [6] King, M. et al.: *Science*, 188, 107—118, 1975.
- [7] Margoliash, E.: *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 50, 672—679, 1963.
- [8] Avise, J. C.: *System. Zool.*, 23, 465—484, 1974.
- [9] Avise, J. C.: *Syst. Zool.*, 26(3) 319—335, 1977.
- [10] Selander, R. K. et al.: XVII^e congrès international de Zoologie, Theme N^o5. Etudes moléculaires des différences entre les espèces, 1972.
- [11] Avise, J. C. et al.: *J. mammal.*, 55(4), 751—763, 1974.
- [12] Avise, J. C.: *Copeia*, 2, 250—258, 1977.

【本文于1978年8月22日收到】

声谱技术在研究生物大分子中的应用

冯 若

(南京大学 声学研究所)

一、前 言

从物理学观点来看,声波就是在物质中传播的弹性波。声波有两个特点:一是它有非常宽的频谱,到目前为止,人工可以产生的声波频段为 10^{-4} — 10^{13} 赫兹,如以声波在固体中的传播速度为5000米/秒计算,那么与此相应的声波波长为50,000公里—5埃(10^{-8} 厘米)。其次,声波可以在一切可能的物质形态(所有固体、液体、气体、等离子体及液晶等)中传播。因此,不同频段的声波,或者说声谱技术已经成为人们认识、探索宏观世界和微观世界的重要手段。特

别是高频声波(超声、特超声及热声子)用于研究物质的微观结构已取得了很大成功,其重要标志之一是从40年代后相继出现并形成了分子声学 and 量子声学等边缘学科,使古老的声学又以崭新的面貌出现在近代物理学行列之中。人们还逐步认识到声波与电磁波,高能粒子并列成为研究物质微观结构的三大实验物理手段之一。已经证明,声谱技术在研究分子动力学(尤其是快速的)过程中是很重要的,甚至在许多情况下是唯一的有效手段。本文拟谈谈它在研究生物大分子方面所取得的进展和潜力。