

· · · · ·
· 综述 ·
· · · · ·

形态和分子进化研究中的同源概念*

何舜平 陈宜瑜

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

THE CONCEPT OF HOMOLOGY IN MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR EVOLUTIONARY BIOLOGY

He Shunping and Chen Yiyu

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词 形态进化, 分子进化, 同源

Key words Morphological evolution, Molecular evolution, Homology

在比较生物学中, 同源是一个中心概念, 是系统学的心脏, 同源最基本的意义就是共同祖先。然而, 这只是对同源的解释而非告诉我们怎样去发现它。同源又可被看成是特别类群间的联系。形态进化研究中同源比较的对象是生物的结构, 而分子进化研究中的同源比较对象是DNA中的核苷酸序列, 现对这两种层次的同源概念及其相互间的关系进行讨论。

1 同源的概念 (The Concepts of Homology)

同源概念主要描述生物多样性进化过程中的连续性和保守性。在过去的150年间, 对同源的概念有许多不同的解释^[1, 2]。这些不同解释的差异主要表现在用于比较的生物学单元和他们试图解释的现象。近来的讨论主要集中在两个联系紧密的概念上: “生物学的同源” (Biological homology)^[2-6] 和 “系统发育同源” (Phylogenetic homology)。实际上这两个概念并不相互矛盾而是相互补充。

1.1 系统发育同源 (Phylogenetic Homology)

系统发育同源具有很多释义^[7-12]。系统同源的概念是一个处理信息连续性的历史的方法, 作为一种推断, 它涉及到不同类群中特征的等级比较。假如从一个共同祖先的同一特征派生出来二个特征, 那么这二个特征被认为具系统发育同源性。在分支系统学的构

* 国家自然科学基金资助课题39500016

1997-08-14收到; 1998-10-27修回

架中, 同源与近裔共性是等同的^[10, 13]。这一处理同源的方法也被称作类群的方法 (Taxic approach), 因为这些系统同源意味着类群的等级^[10, 12, 13]。

要讨论系统同源就必须明确被用来规范、试验和机制上解释同源假说的标准。然而要同时达到这三个目的是非常困难的。但是规范同源假说的方法并未受到约束^[12]。生物学过程(如个体发生)的分析为同源假说的规范化提供了合理的标准。许多早期的研究尝试用“关键”特征去勾画出规范同源假说的规则, 这些关键的特征提供有关形态学同源和系统关系的特别信息。同样, 变态理论 (Transformational theories) (例如 Dollo's law, Haeckel's Biogenetic Law 及 Morse's Law) 也被用来鉴别同源特征。关于变态或同源的更优越的概念, 通过影响特征的极向和辨识, 更偏重于系统发育的假说。然而, 这些变态理论是同源假说的合法的标准, 它们既不能试验也不能证实它们自己的假说。试验变态理论的能力必需依靠非循环的标准。系统发育变态理论的普遍性并不能用来辨识和试验同源和系统发育系统学的假说。进化改变的变态概念是通过同源的类群处理方法来证明的, 而非通过 *Vice versa*。

同源分析中来自于方法论的压力处于同源概念的试验和证实之中。系统发育同源的辨识和试验可分为二个步骤: 同源假说先被提出然后被系统发育分析所检验^[12], 并希望发现一致性和等级的(和简约性)数据摘要(格局)。一个同源假说的提出隐约带有系统发育的信息, 因为关于特征进化的陈述和关于相关类群的系统发育系统的假说同样是很多的。那就是, 当一个特征被认为具同源性时, 人们便对所比较的类群的系统发育关系作了一个明显的推断。假如一个特别的同源假说不被系统发育分析所支持, 那么最初的同源假说可能是错误的。一个同源的特别假说的系统发育检验依靠于与其它同源或近裔共性的一致性^[10—12]。

系统发育同源是一个关于共同后裔的明确的呈述, 也与相似性不直接相关。不是所有的相似性都是同源性, 而且相反地, 同源特征可能是非常不一样的。相似性已经同时被用来作为同源的辨识标准和同源假说的检验。相似性被用来作为同源特征辨识的线索并未引起争论。仅仅相似性对同源假说来说只是非常勉强的检验^[14]。系统发育同源的检验与另外提出的同源性, 而不是表型相似性, 是相一致的。

1.2 重复(系列)(同源) (Iterative Homology)

重复同源是指同一生物体的不同部分间的同源。最常引用的例子就是同一株植物的全部叶子^[4]。

对同源概念作一个明确的推断需要对形态学的连续性和变异性作生物学解释。一个生物学过程理论的主体, 例如稳定的选择、遗传学的和后成说的约束, 加上缺乏额外的遗传多样性, 可以用来解释进化的保守性。保守性机制的解释涉及到个体间和个体水平的比较, 而且生物学同源概念试图提供一种方法, 把不同类型的比较归纳到一个单一的概念结构中。

1.3 生物学的同源 (Biological Homology)

生物学同源的释义比系统发育同源和重复同源的更广。同一个体中的结构, 假如它们由同样的机制所产生, 而且这种机制产生相似的个体格局和个体发育约束, 那么它可以被认为具有生物学的同源性。Wagner^[4]故意不区分系列同源和其它类型的同源, 因为它

们享有相同的生物学原因。作为补偿,这些在系统发育假说中作为近裔共性的特征被作为 Wagner 生物学同源中一个更广泛等级中的子集。

最近,同源的概念主要集中在形态学保守性上。共同的血统并不是同源的根源;同源的根本是有机体中不变的特征。Van Valen^[1]曾提出“同源是由连续的信息所导致的一致性”。这里,信息被用来描述遗传学的、实验胚胎学的以及另外一些机制,这些机制一般都用来解释表现型。这种“信息”的传输方式决定了可能的比较类型。这种处理方法使得重复(系列)同源和类群同源间的区别变得毫无必要,因为类群同源是这类同源的一种表达方式。

同源原因分析的中心议题是生物学过程的等级的辨识,这种生物学过程引起不变性、易变性和形态结构的个体化。生物学同源是享有一系列特定个体发育约束的特征。Wagner^[4]对“生物学同源”的概念所下的定义是:“来源于二个或同一生物体中的结构,假如它们共同受一系列个体发育的约束,而且这种约束是由器官分异的局部发生自律机制所引起,那么它可以被认为是具有同源性的。这些结构在个体发生上就被个体化为表现型”。

生物学同源的辨识和这些假说的证实都是建立在遗传学和实验胚胎学相互作用的相似性的基础上,而不是建立在与另外一些被提出的同源的一致上。生物学同源的假说是一个关于方法的呈述,这种方法认为一系列的特征是可变的。假如一些特征受一系列保守的个体发育约束,它们将维持反应的相似标准,也将拥有带偏向的变异的相似格局。生物学同源概念的证实依靠于实验胚胎学过程的实验操作、种群变异的分析、系统发育数据等。

假如涉及到生物学同源的个体发育机制是如此复杂以致于它们不必要地进化了二次,那么生物学同源的假说将容纳系统发育的“信号”。作为一种补偿,这些生物学同源必需与坚实的系统发育假说相一致。问题是对于这种处理方法,我们并没有更好的方法去了解这些结构、或一系列胚后发育交互作用究竟进化了多少次。我们并没有更严格的办法去把生物学同源概念用来区别系统发育同源和同质(Homoplasy)。但这并不意味同源的生物学处理没带有系统发育的信息。生物学同源的表型分类学分析能为特征的鉴别提供主要的假说。这些假说的系统发育尝试能揭示个体发育过程保守性的外延。

生物学和系统发育关于同源的假说可以是不相一致的。个体发育的实验和描述可建议某一特别的结构是具同源性的,但是系统发育信息可建议这些生物学同源具有多个独立的起源。生物学的与系统发育的同源不相一致的情形主要来源于以下原因:1)生物学同源的不正确的假说;2)不正确的系统发育假说;3)形态产生机制的同质性。

我们怎么去区别这三种原因?要综合这些不同的方法我们需要讨论生物学和系统发育的概念怎么能够用来相互证明。

2 同源研究的发育学方法 (Developmental Approches to Homology)

发育的数据在形态同源分析中已经扮演了多种不同的角色。形态同源的发育学研究在进化生物学领域有如此长的历史以致于人们无法在较小的篇幅内叙述。但重演律和结构主义是其中长期具有影响力的观点。

2.1 重演律 同源和极向 (Recapitulation: Homology and Polarity)

经典的胚胎学研究使用重演律鉴别同源特征和极向。Haeckelian 重演律严格的概念既不含蓄又不明显地假设了早期发育阶段的保守性。这个方法主要用于: (1) 比较单个个体在个体发育中相关的特征; (2) 比较不同类群的个体发育特征和成体特征。相似地, 所有使用发育数据确定特征极向的方法(包括那些不采纳 Haeckelian 的解释的方法)(个体发育的方法^{[10][17]})含蓄地猜想个体发生也能用于识别同源。这种方法也仅仅是假如你能在个体个体发生中确定单个结构的同源性, 而且能延伸“个体发生的同源”^[6]在类群间进行比较。

这种方法的一个主要的例子来自于四足动物的肢的研究。

2.2 结构学派的观点 (Structuralist Perspective)

发育系统的动态研究已经完全引出了对同源解释的批评^[15]。发育参数的微小变化能引起整个生物体产生很大的变化。Goodwin and Trainor 同意同源特征的辨识涉及到自然现象的原子理论, 这种自然现象是整体动态系统的一个部分。个体的解剖特征, 并不具有独立的一致性。这种个性的缺乏是综合形态遗传机制的一个产物, 这种机制不能被原子化为更小的离散过程。

四足动物肢体的退化可作为比较生物学结构处理方法的一个例子。比较形态学家已经提出了四足动物肢体不同指节的同源性。这些同源归结于不同四足动物肢体的指节公式的比较。在许多四足动物类群中观察到的失去一个指节或单独一个趾是一种系统发育的格局。

3 分子系统学中的同源概念

在比较生物学中, 同源是一个中心概念, 是系统学的心脏, 同源最基本的意义就是共同祖先。然而, 这只是对同源的解释而非告诉我们怎样去发现它^[10]。同源又可被看成是特别类群的联系。在分子系统学中同源建立在不同的水平上。例如, 个体基因组及个别基因。更近一步, 在个体基因的氨基酸和/或碱基序列间存在着更详细的对应; 当这些基因的序列被写出后, 它们就形成了一系列潜在的信息特征 (Informative characters)。这样我们就可以在二个水平上进行比较。形态学的同源和分子的同源之间的区别可以解释为: 在分子系统学中, 基因组是比较的“单位” (Unit), 这里基因组被定义为个体基因的全部、间隔区和启动子^[11]。在任何一个观察水平, 总有一系列的尝试可以阐述同源并将它从另外的联系中区别出来^[11]。

3.1 分子系统学中的同源测试

3.1.1 相似性 (Similarity) 在早期的分子生物学文献中, 同源与相似性是完全等同的, 有时甚至在形态学的系统学中仍然是这样^[14]。假如二个不同的物种的同一个基因的核苷酸序列完全相同, 那么它们被认为是 100% 的同源, 如果它们核苷酸序列的差异增加, 那么它们的同源性百分比也随之下降。这里, 我们所度量的是位点的同一性, 而且位点位置的相似性不必一定与同源性相等, 因为同构 (伪相似性), 作为有争论的证据, 总是经常发生的^[17, 18]。正因为性质上存在着不同差异, 相似性又被分为信息的 (同源的) 和非信息的 (同质的) 特征^[20]。然而, 与形态特征不同, 我们可以没有详细的相似形研究; 碱基可以是相同

也可以是不相同的。在形态学上,我们可以研究特征的个体发生以作详细的比较。一个核苷酸碱基对是不能够作进一步观察的,然而在形态学上,例如翅膀,当更多的解剖学特征出现后,我们会发现它们的差异。

3.1.2 联合 (Conjunction) 联合测试在形态学研究中被用来区别二个已经通过相似性检验的结构。假如所有结构在同一器官同时出现,那么它们不具同源性。这是可以在系列同源中举例说明的,系列同源中的相关联系被理解为异物同名^[10]。

假如因为基因不变地出现在多个拷贝中,那么所有的分子间相关关系将不能通过这个测验。然而,使用单倍型基因组,而不是所有有机体,将有助于克服这个困难^[11]。有时,一些基因协同发生于同一基因组中,结果它不能通过联合测验。以上一些观察的结果使我们明确了副同源基因和正同源基因的区别:前者揭示了基因的历史而后者揭示物种的历史^[18];仅靠相似性来区分这些关系是不够的。

3.1.3 叠合 (Congruence) 叠合是形态学中最具决定性的测试,它把那些等级系统中有用的特征和无用的特征分离开来^[10]。共享的相似性是决定单系类群的同源性而且它与别的同源是现迭合的。

3.2 同源测验的结果

应用 Patterson 对形态比较的测试,那些通过迭合测试的关系是系统学中有用的:同源 (Homology)、异物同名 (Homonomy)、补充联系 (Complement relation)、以及双同源。Patterson^[11]描述了 5 种分子系统学中不同的关系,有些与形态学的完全相等,另外一些则不然。

3.2.1 正同源 (Orthology) 正同源序列反映物种血统的同源性^[18]。它和形态学中的同源是等同的,对探讨和发现物种的相关关系是最有用的。

3.2.2 副同源 (Paralogy) 副同源序列反映基因的历史^[18]。它们能在同一有机体中协同存在,如血红蛋白家族 (Haemoglobin family) 的 Myoglobin, Alpha, Beta, Gamma, Delta 和 Epsilon 链 (Goodman et al., 1987)。副同源可用基因复制来解释,它等同于形态学中的异物同名。

3.2.3 异同源 (Xenology) 异同源序列仅仅部分反映基因历史。所以序列与携带基因的有机体就不会一致。可能的原因是水平基因转移 (Horizontal gene transfer)。

3.2.4 多异同源 (Paraxenology) 多异同源与异同源的不同点是在主基因组中它拥有二个或更多的外源基因拷贝。外源基因导入后发生的基因复制就会发生异同源基因的多拷贝。

3.2.5 部分同源 (Plerology) 一个基因由许多不同的功能部分组成:外显子可翻译成蛋白质且对应于蛋白质里的结构蛋白、有时功能蛋白;内含子并不编码氨基酸且在蛋白质翻译之前被删去。假如外显子和内含子的排列在单个基因内或多个基因间发生改变,那么蛋白质的新功能将随着外显子和内含子的新安排而出现。这个过程被称着基因转换,结果是一个基因的组成中包含有另外的基因的片段。这种情况使得有人提出了部分同源的概念^[20]。然而,部分同源仅仅是在考虑相似性的基础上提出的;“部分”将对应于基因的起源;部分同源联系 (Pleres = Full, Complete^[11]) 揭示一个基因由别的一些基因的片段组成而且将重建这些基因的复合的历史。

很明显地说,所有这些关系中,仅仅正同源能够用来直接解决物种系统发育;而且我们必须首先考虑去发现那些基因。

参 考 文 献

- [1] Van Valen Homology and causes. *Journal of Morphology*, 1982, **173**: 305—312
- [2] Roth V L Homology and hierarchies: problems solved and unresolved. *Journal of Evolutionary Biology*, 1991, **4**: 1667—194
- [3] Roth V L The Biological basis of Homology. In C. J. Humphries, *Ontogeny and Systematics*, New York: Columbia University Press 1988, 13—29.
- [4] Wagner G P The origin of morphological characters and the biological meaning of homology. *Evolution*, 1989, **43**: 1157—1171
- [5] Minelli A, B Peruffo Developmental pathways, homology, and homonomy in metameric animals. *Journal of Evolutionary biology*, 1991, **3**: 429—445
- [6] Haszprunar G The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics. *Journal of Evolutionary Biology*, 1992, **5**: 13—24
- [7] Fitch W 1987 in Lewin 1987
- [8] Riepple O Homology, a deductive concept? *Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 1980, **18**: 315—319
- [9] Riepple O *Fundamentals of Comparative Biology*. 1988, Basel: Birkhauser
- [10] Patterson C Morphological characters and homology. In K. Joysey and A. E. Friday, *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, London: Academic Press. 1982, 21—74.
- [11] Patterson C Homology in classical and molecular biology, *Molecular Biology in Evolution*, 1988, **5**: 603—625
- [12] de Pinna M Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 1991, **7**: 367—394
- [13] Eldredge N, J Cracraft *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*. New York: Columbia University Press. 1980
- [14] Bock W Foundations and methods of evolutionary classification. In M. K. Hecht, P. C. Goody and B. M. Hecht (Eds), *Major Patterns of Vertebrate Evolution*, New York: Plenum Press 1977, 851—895.
- [15] Goodwin B C, C Trainor The ontogeny and phylogeny of the pentadactyl limb. In B. Goodwin, N. Holder, and C. Wylie (Eds). *Development and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press 1983, 75—98.
- [16] Nelson G Ontogeny, Phylogeny, Paleontology and the biogenetic law. *Syst. Zool.*, 1978, **27**: 324—345
- [17] Fitch W M. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* 1971, **20**: 406—416
- [18] Fitch W M, Distinguishing homologous from analogous proteins. *Syst. Zool.* 1970, **19**: 99113
- [19] Li W H, D Graur *Fundamentals of molecular evolution*. Sunderland: Sinauer Associates. 1991
- [20] Goodman M M et al Emerging alliance of phylogenetic systematics and molecular biology: a new age of exploration. In: Feinholm B, Bremerk, Jornvall H (Eds), *The hierarchy of life. Nobel symposium 70, Excerpta Medica* (Amsterdam). 1987, 43—61