

# 动物多倍体的遗传和进化\*

吴 敏

(新疆师范大学生物系)

早在 1925 年, Muler<sup>[9]</sup> 认为动物多倍体的性不平衡, 不可能使两性多倍体作为自然界的实体在动物中存在之后, 一些学者也认为动物多倍体在进化中的地位并不重要, 然而, 近二十年来, 从无脊椎动物到脊椎动物都发现了许许多多倍体的物种, 有孤雌生殖的三倍体、四倍体, 也有两性生殖的三倍体、四倍体、六倍体和八倍体。在昆虫和鱼类中, 甚至存在着多倍体的科、属。已发现的多倍体动物, 在适应性等方面远胜于它们二倍体祖先, 有的甚至取代和消灭了它的祖先。动物多倍体的存在受到了生物学家的重视。随着各种新技术的应用对多倍体研究的影响, 从群体、细胞和分子水平的研究中, 得到越来越多的数据资料表明, 自然发生的动物多倍体, 在群体遗传学和物种形成中可能起着一种有意义而重要的作用。

## 一、动物中的多倍体现象

(一) 无脊椎动物中的多倍体 动物中的多倍体没有象植物中那么普遍, 多发现于低等动物。在无脊椎动物中, 描述得最多的是昆虫中的多倍体, 而在其他的无脊椎动物中, 多倍体报道得较少。Salemaa<sup>[12]</sup> 发现甲壳纲的冰川残留种 *Pontoporeia affinis* 是两性生殖的多倍体, 染色体数目  $2n = 52$ , 核型中有 96 个染色体臂, 而它的二倍体祖先 *P. femorata* 染色体数为 28, 染色体臂数为 50。鳃足亚纲的 *Artemia salina*, 陆生等足目动物 *Trichonicus* spp. 则是无性生殖的多倍体。在涡虫纲、寡毛纲中的多倍体则常常是两性同体的个体<sup>[12]</sup>。

昆虫中已报道的多倍体有近百种, 全都是

以孤雌生殖方式繁殖的。有的多倍体有假受精现象, 即需要精子来激发卵的发育, 但精子不给发育的卵任何遗传物质。*Muellerianella fairmarei perris* 就是同翅目中一个假受精的三倍体亚种。在昆虫中, 鞘翅目的多倍体数目最多, 现发现有 38 个三倍体, 17 个四倍体, 5 个五倍体和二个六倍体<sup>[8]</sup>。

## (二) 脊椎动物中的多倍体

1. 鱼类 1945 年, Svårdson 首先发现鲑科中存在多倍体类型。根据染色体臂的数目, 有无多价体, 核 DNA 含量和通过电泳区分的复等位基因位点, 现认为该科所有种, 包括鲑鱼和茴鱼等都是四倍体。同鲑鱼一样, 整个胭脂鱼科的鱼也都是四倍体<sup>[8]</sup>。

在鲤科中, 金鱼 (*Carassius auratus*) 和鲃鱼属一些种是明显的四倍体。我国学者在鲤科中除发现一些四倍体的物种外, 还发现裂腹鱼 (*Schizothora* sp.)、昆明裂腹鱼 (*S. grahami*) 和大理裂腹鱼 (*S. deliensis*) 是六倍体<sup>[3]</sup>。

在作为活化石的古鱼类中, 也存在着多倍体。核型分析和 DNA 含量测定表明北美洲匙吻白鲟 (*Polyodon spathula*) 和鲸鲛鲟 (*Scaphirhynchus platorhynchus*) 都是四倍体物种<sup>[8]</sup>。

2. 两栖和爬行类 在两栖爬行类中, 多倍体的种和种群的数量在不断增加, 几乎所有的多倍体都与二倍体有关, 许多种有在形态上非常相似的二倍体“同形种”, 但没有象鱼类那样有明显的多倍体科、属。无尾两栖类中, 巴西的

\* 本文是在复旦大学生物工程系刘祖洞先生指导下完成, 谨此致谢。

*Ceratophrys dorsata* 和阿根廷的 *C. ornata* 都是八倍体。六倍体的物种有 *Xenopus ruwenzoriensis*<sup>[4]</sup>。四倍体的物种较多,非洲的爪蟾 *Xenopus laevis* 和 *Hyla versicolor* 等都是四倍体。在我国,分布于新疆的绿蟾蜍 (*Bufo viridis*) 发现也是一个四倍体物种,染色体数  $2n = 44$ <sup>[2]</sup>,而同属的其他种  $2n$  多为 22。无尾类中的三倍体,到目前为止只报道了一例,北美的食用蛙 *Rana esculenta* 染色体数  $2n = 39$ 。

有尾两栖类和爬行类动物中的多倍体均为三倍体。现发现的有尾类三倍体染色体数目相同,  $2n = 42$ , 如 *Ambystoma tremblayi* 等。爬行类中,蜥蜴的三倍体较多,如 *Lacerta dani* 和 *Cnemidophorus velox* 等<sup>[8]</sup>。

到目前为止,鸟兽中的多倍体物种尚未见报道。

## 二、动物多倍体的遗传学研究

(一) 染色体联会 在多倍体的研究中,首先要确定是同源多倍体还是异源多倍体即多倍体同源程度如何。多价体联会一般被看作同源性的证据。在减数分裂中若出现多价体,推测该多倍体是同源多倍体。异源多倍体很少有多价体,因为杂种的染色体组合是不同源的。南美洲的 *Odontophrynus americanus* 有  $2n = 22$  和  $2n = 44$  的二倍体和四倍体。观察二者的减数分裂行为,发现雄性二倍体的 *O. americanus* 具有 11 个同形二价体,而四倍体的 *O. americanus*, 从一个精母细胞有一个四价体到 11 个四价体不等,大部分精母细胞的四价体都在 6 个以上<sup>[13]</sup>。这些具有四价体的多倍体被认为是同源多倍体。然而,对于一个同源多倍体来讲,不时发生的突变会改变原来的遗传和染色体结构,可能会丧失同源性,使同源多倍体逐渐二倍体化。甲壳纲中的冰川残留种被认为是在冰川期由 *P. femorata* 通过染色体多倍化和融合演化而来的,但两者的染色体数目明显不同<sup>[12]</sup>。两栖类中的绿蟾蜍,虽然存在有四倍体和二倍体二种类型,但在四倍体的减数分裂中却出现 22 个二价体,没有观察到四价体的存在。一般多

价体的多少意味着产生这种同源多倍体进化上的时间长短。

(二) 等位基因和 DNA 结构 随着分子生物学的发展,人们将各种新技术应用于多倍体的研究。有人对鲑科虹鳟鱼的异柠檬酸脱氢酶进行了电泳分析,发现在一个位点有四个等位基因, A、A'、A'' 和 A''' ,这与四价体的存在是一致的,即是同源多倍体。但在褐鳟鱼中,山梨醇脱氢酶只有两个独立的基因位点,表明这个同源四倍体已发生二倍体化<sup>[8]</sup>。

用 DNA 分子杂交的方法可检出同样基因位点的二个基因 1% 的碱基误配,并可用来在种属水平上确定分类单位和发生分化的时间。用限制性内切酶直接研究 DNA 的多样性,也是一种十分优越的方法,很大程度上避免了基因剂量问题,在电泳结果含糊不清的一些研究中,广泛采用这种方法。但限制性图谱的方法也有一定局限性,大部分酶只能识别 4—6 个核苷酸长的顺序,在大部分 DNA 中,平均几百个核苷酸只有一个这样的顺序,只有碱基的变化正好发生在限制性酶识别的顺序中,才能被检测出来,要作根本的比较, DNA 顺序的测定是唯一的方法。

(三) 抗体基因的表达差异 Lovis 等<sup>[13]</sup> 用二硝基苯酚等电聚焦测量的方法,比较了爪蟾不同倍性种属的抗体表达。从 *Xenopus tropicalis* ( $2n = 20$ ) 到 *X. ruwenzoriensis* ( $2n = 108$ ), 抗体异源性随染色体数目和 DNA 含量的增加而增加。在两个不同抗体差异和不同染色体数目的种间杂交,制得的实验室异源多倍体,抗体形式居两者之间;另一方面,实验室制得的同源多倍体,抗体差异性并没有增加,与亲本相同。这表明同源多倍体不能增加异源性,虽不能排除同源多倍体在这些位点发生了突变和重组,但现在普遍认为多倍体抗体差异的增加更可能是保持了不同种系的这些基因的表达,有利于生存。

(四) rRNA 的修饰和 r-基因 鲤科中多倍体体细胞核糖体 RNA 显示有特殊的结构修饰(Leipoldt and Kellener)<sup>[7]</sup>,在多核苷酸链的

特殊位点有缺口和裂点，中断了原始的顺序。由于氢键的作用，次级结构并未发生大的变化。Leipoldt 等发现来自鲤科的四倍体体细胞核糖体在体外显著地降低蛋白合成的速率，即多倍体在二倍体化的过程中，rRNA 的修饰起了调控蛋白合成的作用。在两栖类中，也发现系统发育的多倍体，与二倍体化的鲤科一样，表达的基因数目的减少是通过专一性地减少整个蛋白的合成速率和减少细胞内的 rRNA 的数目控制的，而不是取消 rRNA 基因数目。

Kubaneishvili<sup>[6]</sup>对果蝇 *Drosophila melanogaster* 的二倍体、四倍体细胞系及带有 1、2、3 或 4 个核仁组织区的二倍体核糖体 RNA 合成的调节进行了研究。发现在多倍体细胞中，rRNA 的合成速率依赖于性染色体的数目而不是核糖体基因或核仁组织者，这与多倍体只发生于没有明显的性染色体的种属现象是一致的。

### 三、多倍体的起源和进化

(一) 动物多倍体的起源 一般认为孤雌生殖的多倍体起源是：首先经过孤雌生殖的二倍体阶段，建立了孤雌生殖的繁殖形式后再发生多倍体化。

1. 三倍体的形成 三倍体的形成概括起来大概有以下几种方式。

(1) 二倍体卵的受精 鱼类 *Poeciliopsis* 属中一个三倍体就是二倍体的卵与正常的 *P. lucida* 单倍性精子结合而成的。爬行动物三倍体中，这种形成形式也很普遍。据 Lewis(1980) 推测，单性生殖的三倍体 *Cnemidophorus* 是由雌性二倍体孤雌生殖的种与原来两性生殖的这个或那个亲本回交而产生的。

(2) 杂种发生 三倍体的食用蛙 *Rana esculenta* 是一个杂种。湖蛙 *R. ridibunda* 和池蛙 *R. lessonae* 杂交产生二倍体食用蛙，二倍体食用蛙产生的二倍体卵接受两亲本之一的单倍体精子形成三倍体的食用蛙。花鲢鱼三倍体种也是靠这种杂种发生方式繁殖的。

(3) 第二极体的保留 两性生殖的二倍体产生的单倍体卵在受精过程中，由于环境等因

素的作用，偶尔会出现第二极体的保留，形成三倍体动物。Ferrier<sup>[9]</sup> 用冷、热或静水压力处理蝾螈卵的受精过程，结果发育出来的个体 95% 为三倍体，另外还产生少量的四倍体、五倍体和六倍体等<sup>[9]</sup>。

2. 四倍体的形成 有人认为三倍体是通向多倍体的中间阶段，它向四倍体发展有可能是成熟分裂受抑制或出现核内有丝分裂，产生三倍体配子，与正常的单倍性配子结合，形成四倍体个体；再有可能是三倍体个体产生的二倍性配子相互结合，发展成四倍体。如正常孤雌生殖的三倍体雌蝾螈卵受精后，有时偶尔产生雌性或雄性的四倍体，形成四倍体的物种。然而，有些四倍体更可能是来自于二倍体的受精卵的加倍。减数分裂或成熟分裂的异常是导致四倍体的主要原因。环境因子，如冷、热刺激或辐射等作用于二倍体受精卵，可使染色体加倍，形成多倍体。许多多倍体动物的起源都与更新世剧烈的冰川作用有关，可见环境因子在多倍体形成中的重要作用。

还有倍性更高的多倍体，可能从四倍体发展而来。四倍体未减数的卵是四倍性的，由二倍性精子授精会产生六倍体。八倍体可能从四倍体也有可能从六倍体发展而来。

(二) 动物多倍体在进化上的意义 越来越多的事实表明多倍体在进化过程中远不止起次要作用，最主要的是它为动物进化中的重要步骤提供了必要的额外的和没有受约束的基因位点。两栖类比鱼类 DNA 水平显著增加可能就是由多倍性提供的，其他一些重大的进化步骤可能也与 DNA 水平的增加有关。

Murphey<sup>[10]</sup> 对两种亲缘关系很近的蛙，在模拟自然条件下，在一个穿梭的盒中进行逃避功能的比较试验，他发现四倍体的蛙比二倍体蛙活动性更强，两种差异足以反映将来进化上的主动和被动<sup>[10]</sup>。现在发现，越来越多的多倍体动物，在适应性方面明显胜于二倍体的物种。在爬行类中，孤雌生殖的三倍体蝾螈已取代和消灭了它们的两性生殖的祖先。这与认为单性生殖的多倍体类型是演化终极的学说显然

是相矛盾的。单性生殖与多倍体有双重关系。首先,它提供了一种新种形成的,可能还没有完全稳定的繁殖机制,因此具有额外的变化能力。其次,单性生殖的成功为额外出现罕见的多倍体事件提供了充分的机会。但它们的演化可能是有限的。多倍体对无功能的等位基因和染色体畸变起着缓冲作用,从而授予原先两性生殖类型一种新的遗传调节。

鱼类中,一般化类型中的 DNA 含量最高,最特殊化的 DNA 含量最低。在鱼的一些类群中,专化作用和 DNA 继续丢失,使 DNA 可能下降到能容许的最低水平,再低就不能发生额外的适应性。很明显,如果没有足够的未承担任务的 DNA 为常常与适应辐射有联系的各种新种编码,就是发生了一种导致适应上突破的专化作用,进化上也不能利用它。解决这个问题最有效的途径是通过多倍体化。推测在动物的演化中,多倍体是物种形成的一个重要方面。

### 参 考 文 献

- [1] 李树深 1980 脊椎动物的多倍体 动物学杂志 2: 52—54.  
[2] 吴 敏等 1986 新疆绿蟾蜍染色体组型。Ag-NORs 和减数分裂观察 新疆师范大学学报 1: 69—74。  
[3] 管瑞光等 1985 裂腹鱼亚科的四倍体——六倍体相

- 互关系 遗传学报 12(2): 137—142。  
[4] Baticic, R. F. et al. 1975 Further studies on polyploid Amphibians. *The J. Heredity*. 66: 160—162.  
[5] Ferrier, V. and A. Jaylet 1978 Induction of triploidy in the Newt *Pleurodeles waltlii* by heat shock or hydrostatic pressure. *Chromosoma (Berl)* 69: 47—63.  
[6] Kubaneishvili, M. S. et al. 1983 Regulation of ribosomal RNA synthesis in *Drosophila melanogaster* cells with different contents of sex chromosomes and nucleolar organizers. *Mol. Gen. Genet.* 190: 331—335.  
[7] Leipoldt, M. and M. Kellner 1984 Ribosomal RNA structure in the diploid and phylogenetically polyploid Amphibian species *Hyla* and *Odontophrynus*. *Camp. Biochem. Physiol.*, 79B(2): 181—185.  
[8] Lewis, W. H. 1980 Polypoidy: Biological relevance 277—378.  
[9] Muler, H. J. 1925 Why polyploidy is rarer in animals than in plants. *Amer. Nat.* 59: 346—353.  
[10] Murpher R. M. et al. 1981 Escape efficiency of diploid and polyploid Frogs: A comparison of *Odontophrynus cultripes* ( $2n=22$ ) and *O. americanus* ( $4n=44$ ). *Behavior Genetics*, 11(3): 255—256.  
[11] Rahn, I. M. and A. Martingez 1983 Chromosome pairing in female and male diploid and polyploid anurans (Amphibia) from South America. *Can. J. Genet. Cytol.* 25: 487—494.  
[12] Salemaa, H. 1984 Polyploidy in the evolution of the glacial relict *Pontoporeia* spp. (Amphipoda, Crustacea) *Hereditas*, 100: 53—60.  
[13] Pasquier L. D. and B. Blomberg 1982 The expression of antibody diversity in natural and laboratory-made polyploid individuals of the clawed toad *Xenopus*. *Immunogenetics*, 15: 251—260.