

# 脊椎动物的多倍体

李 树 深

(中国科学院昆明动物研究所)

脱氧核糖核酸(DNA)是生物的重要遗传物质,其含量的增加在生物演化中有重要作用。高等生物中的基因组重复(genome duplication)(多倍体现象)是增加DNA量的方式之一。主要内容是染色体数目和DNA量逐倍或近似成倍地增加;三倍体鱼类的脑细胞和红血球的体积按比例增加<sup>[1,2]</sup>。非多倍体生物的体细胞称二倍体,成熟生殖细胞称单倍体。因此,从三倍体始,诸如四倍体,五倍体以至八倍体等等,皆称为多倍体。其中三、五、七倍体等称奇数多倍体或不稳定多倍体;而四、六、八倍体等称偶数多倍体或稳定多倍体。但是,现在发现不少的三倍体单雌性脊椎动物物种,因此,所谓不稳定多倍体一词并非十分确切。

多倍体现象在高等植物中是相当普遍的,远有不少人工多倍体的作物品种。但是,动物界的多倍体现象少得多,脊椎动物中尤为罕见。但是,近十几年来由于1.动物多倍体在物种及物种形成方面的意义;2.人工创造多倍体动物的实验;3.动物和人体恶性生长物,多倍体化现象相当普遍,和生物学各学科之间的相互渗透,因此,对于脊椎动物的多倍体现象及其机制有了不少新的发现和更多的了解。

## 一、脊椎动物多倍体现象

以前,不少学者不承认有脊椎动物多倍体。某些学者认为的多倍体物种,后来证明是假多倍体,如黑线仓鼠(*Cricetulus griseus*)<sup>1)</sup>  $2n = 22$ ,而金黄仓鼠(*Mesocricetus auratus*),  $2n = 44$ ,恰是前者的二倍,实际上是一种假四倍体<sup>[3]</sup>。自从60年代发现一种美洲角蛙(*Odontophrynus americanus*)是一个确定的四倍体物种后<sup>[2]</sup>,学者们陆续在低等脊椎动物中,包括鱼类,两栖和爬行类中,发现不少的多倍体物种。

苏联学者最先报道银鲫(*Carassius auratus gibelio*)是个三倍体物种,但是,最近有人根据C-带分析认为是二倍体。日本学者还发现另外二个三倍体鲫鱼(*Carassius auratus langsdorffii*, *C. a. subsp.*)<sup>[1,3]</sup>,其染色体数目有150个左右,且为雌核发育的类型。鲟形目中,花鲟科鱼类中,*Poecilia*属和*Poeciliopsis*属中有不少的多倍体物种存在。帆鳍(*Poecilia formosa*)其二倍体类型的染色体数,  $2n = 44$ ,而单雌性的三倍体类型,

$3n = 69$ ;而*Poeciliopsis*属有三个单雌性三倍体物种,其中有*P. monacha-2 lucida*, *P. 2 monacha-lucida*,它们是二个同域分布的亲缘种*P. monacha*和*P. lucida*杂交而来的。*P. monacha-2 lucida*表示是由*P. monacha*的一套染色体和二套*P. lucida*的染色体组合而成;而*P. 2 monacha-lucida*则表示是由一套*P. lucida*的染色体和二套*P. monacha*的染色体组合而成<sup>[3]</sup>。这种学名的书写法反映了细胞学对分类学影响的一个侧面。

日本学者报道泥鳅(*Misgurnus fossilis*)是一个四倍体物种,  $4n = 100$ <sup>[1,3]</sup>。

主要分布在古北界的鲟鳊鱼类,如*Huso huso*, *H. dauricus*, *Acipenser nudiiventris*, *A. ruthenus*, *A. stellatus*等是二倍体物种,  $2n = 120$ ;而*A. guldenstadii*, *A. baeri*, *A. schrenckii*, *A. Naccarii*, *A. sturio*等则是四倍体物种  $4n = 240$ <sup>[4]</sup>。

主要生活在北美的胭脂鱼科鱼类是鲟形目中的老四倍体类群,  $4n = 100$ <sup>[1,3]</sup>。在多倍体化后,重复基因的机能表达较原始的类群少35—65%<sup>[5]</sup>。

鲤、鲫鱼是其他鲤科鱼类的老四倍体,其 $4n = 100$ ,DNA相对含量为49—53%,而其他鲤科鱼类仅20—38%(以哺乳类为100%计),同功酶分析证明这两种鱼的乳酸脱氢酶基因位点是5—6个,而别的鲤科鱼类仅有三个<sup>[1,6]</sup>。

某些学者还认为鲑鳟鱼类可能是鲑鱼类的新四倍体,前者的DNA相对含量是60—100%,而后者仅10—43%。鲑鳟鱼类成熟分裂时还发现有四倍体,异柠檬酸脱氢酶及某些酶的基因位点成倍增加可作证明<sup>[1,6]</sup>。

在两栖类中,有尾类的钝口螈属(*Ambystoma*)有三倍体物种二个,即*A. platineum*和*A. tremblyi*:  $3n = 42$ ,该属的二倍体物种有*A. jeffersonianum*, *A. laterale*,  $2n = 28$ <sup>[7]</sup>。无尾类中,分布在美洲的角蛙科动物,*Odontophrynus cutripi*  $2n = 22$ ,是个二倍体物种,而*O. americanus*是个四倍体物种,  $4n = 44$ ,*Ceratophrys dorsata*是八倍体物种  $8n = 104$ ,它们之间的DNA含量比例为1:2:4。美洲的两种雨蛙,*Hyla chrysoscelis*

1) 此鼠应为(*Cricetulus barabensis griseus*)

是二倍体物种,  $2n = 24$ , 而 *H. versicolor* 是四倍体物种, 染色体数目是 48, 两者是一对同域分布的亲缘种, 外形酷似, 繁殖季节互相错开, 届时鸣声频率各异, 以期达到生殖隔离的目的<sup>[9]</sup>。非洲的爪蟾蜍 (*Xenopus vestitus*) 是四倍体物种  $4n = 72$ , 其余均为二倍体物种,  $2n = 36$ <sup>[14]</sup>。

爬行动物中, 鞭尾蜥 (*Cnemidophorus uniparens*) 是个三倍体物种,  $3n = 69$ , 蜥蜴属 (*Lacerta*) 内有四个三倍体物种, 即 *L. armenica*, *L. danli*, *L. rostrombekovi*, *L. unise xuelis*,  $3n = 57$ <sup>[15]</sup>。

迄今未见报道鸟兽中的多倍体物种。兽类中的多倍体胚胎, 多遭夭折, 但曾见二倍体与三倍体的镶嵌。在家鸡中曾报道有三倍体的间性个体。

不但在自然界有脊椎动物多倍体物种, 而且犹似培育植物的多倍体一样, 还可以人工诱发染色体突变, 产生多倍体。其方法有:

(一)生物学方法 采用杂交, 尤其是远缘杂交的方法, 迄今未见成功的报道。

(二)化学方法 目前多采用纺锤体抑制剂——秋水仙素(碱), 使染色体加倍。瑞士学者曾用处理精液, 得到三倍体的兔和猪, 但并无经济效益<sup>[1]</sup>。

(三)物理学方法 如温度, 射线, 超声波等等。热处理黑斑蛙 (*Rana nigromaculata*) 两个亚种杂交的合子。可得到异源四倍体, 但雄性不育<sup>[11]</sup>。用大剂量的钴<sup>60</sup>照射鱼的精液, 使精子失去活性, 而导致雌核发育的单倍体“合子”, 又在其发育的适当时候, 用低温(0℃)处理, 能恢复其二倍体状态。因此, 用同样方法处理二倍体合子, 可发育为四倍体胚胎。也有人用冷或热处理正常受精的卵, 得到三倍体后代<sup>[12]</sup>。最近国内报道, 用低温处理草鱼和团头鲂杂交的  $F_1$  和草鱼的时候, 能诱发三倍体, 超二倍体和四倍体的胚胎, 还可以活到鱼种阶段, 尚有一定的生长优势。

人工诱发动物染色体突变, 获得多倍体的个体是完全可能的。虽然经济效益还不如植物多倍体, 但仍不失为一种培育动物新品种的有效途径之一。

## 二、脊椎动物多倍体的机制

据研究, 植物界多倍体相当普遍的原因是它们无异性性染色体和雌雄同株种类多的缘故。动物界的多倍体现象多发现于低等动物中, 尤其是一些雌雄同体、孤雌生殖或雌核发育的种类, 至于具有异性性染色体的动物, 如鸟类和哺乳类, 却不见多倍体物种; 爬行类中的多倍体物种仅出现在无异性性染色体类群。因此生物的繁殖方式和配子形成的类型确是多倍体发生与否的重要因素。

脊椎动物多倍体的发生可通过二个途径:

(一)直接由两性的二倍体类型而来。这在理论上是可能的。推测可能有两种途径, 其一是先从得到二

倍性的配子开始, 这种配子在鱼类和两栖类中不乏其例。由二倍性配子向多倍体发展是完全可能的<sup>[13]</sup>。在水族箱中曾有人发现鲮形目鱼类 *Fundulus* 四倍体个体<sup>[4]</sup>。其二是二倍性合子受环境影响, 例如低温, 直接得到四倍体胚胎。上述鱼类及两栖类中的两性多倍体类群可能就是通过这一途径而来的。

(二)通过单雌三倍体类型间接地由二倍体向多倍体发展。从人工诱发多倍体实验以及自然界较多地存在着单雌性三倍体类型这些事实来看, 这种可能性是存在的。因此, 三倍体单雌类型可以成为通向多倍体的中间桥梁和基石。它向四倍体发展的可能道路有二条: (1)成熟分裂受抑制或出现核内分裂, 产生三倍性配子, 与正常的单倍性配子相结合而成四倍体; (2)三倍体个体产生二倍性和单倍性配子各一个, 然后再与二倍性配子相结合, 其中有一个发展为四倍体。估计第一条道路的可能性较大。

再说单雌三倍体本身, 它是二倍性卵与正常单倍性精子结合的结果, 是杂交得来的。如墨西哥西北部 *Poeciliopsis* 属鱼类有同域分布的几个两性二倍体物种, *P. lucida*, *P. zaidens*, *P. moncha*,  $2n = 48$ ; 同时, 该地区尚有单雌性居群。据杂交试验证明, 其中有二个二倍体居群, 分别以  $C_x$ ,  $C_z$  代表, 另有三倍体居群一个, 以  $C_y$  表示。但是, 它们三者都是以 *P. lucida* 的精子作为雌核发育的刺激物。而  $C_y$  的起源可能是  $C_x$  或  $C_z$  的二倍性卵与正常的 *P. lucida* 单倍性精子结合而成的。二倍性卵子的产生或是减数分裂的归于失败, 或是第一极体与卵原核的结果。  $C_y$  三倍体居群的保持是依靠雌核发育, 即在成熟分裂前进行核内有丝分裂, 使其成为六倍性, 嗣后正常的减数分裂, 而使胚胎成为三倍体。减数为三倍体 *P. moncha-2 lucida* 的幼鱼卵巢及成体的卵巢体外培养物中, 卵细胞染色体是六倍体就是证明。估计低等脊椎动物的三倍体单雌性居群的情况都如此<sup>[9]</sup>。

脊椎动物雌核发育物种的起源, 按许多美国学者的意见, 它们是杂交起源的。他们做了不少细胞学、生物化学和器官移植等方面的工作, 用以证明杂交起源的假说是正确的。按杂交亲本的不同来源, 多倍体可分同源多倍体(Autopolyploid)和异源多倍体(Allopolyploid)。但是, 一些欧洲学者提出地理起源的假说<sup>[16]</sup>。

总起来说, 脊椎动物多倍体的细胞学机制有儿方面: 1. 卵母细胞的核内有丝分裂, 使染色体加倍; 2. 减数分裂异常, 包括第一次成熟分裂中, 极体被裹入而与雌原核结合而成双倍核。 卵子过熟及温度刺激卵子, 可以阻止极体外排。 3. 受精卵首次有丝分裂归于失败, 可使染色体加倍<sup>[8, 9]</sup>。

(三)多倍体现象与脊椎动物演化和物种形成在脊椎动物中多倍体物种的存在, 以往少有人注意。近年来, 这方面的资料的逐步积累及有关论述的日益增多,

使得人们对它的作用和意义应有一个正确的认识。我们虽然不能说多倍体化在整个脊椎动物的演化中具有多么重要的意义,至少在低等脊椎动物阶段的演化中有着相当明显的作用<sup>[10]</sup>。

生物由低级向高级发展,伴随着DNA含量的逐步增加,表示生物体有得到更多基因的可能性。这是总的演化趋势。自然不排除有例外情况,也就是说,有时某些高级生物的DNA含量比低级生物要少。对于这种例外情况,作一个完善的解释,不是寥寥几语可以做到的。在此,只能说,由于生物体内DNA的性质并非完全一致,存在着异质性,因此,其作用各不相同,其机能亦不相同。在生物体演化中,对于各类不同性质的DNA不加区别,大量地增加不一定十分有利。真兽中的DNA量并无很大的变化,终在 $3.5 \times 10^{-9}$ 毫克左右,而染色体数目却有相当大的变化,在其演化中并不取多倍体化的形式。过多的DNA将使它负担过重,在自然选择中并非有利<sup>[10]</sup>。

三倍体单雌脊椎动物在其演化中有着特殊的地位,它是向更高次多倍体发展的中间阶段,比两性亲缘种有更强的适应能力。它们一般都分布在较恶劣的环境里。单性生殖是生物体对不良环境的一种适应。在无脊椎动物中往往是有性生殖和单性生殖交替进行的,其单性生殖大都是孤雌生殖。而在低等脊椎动物中却多为雌核发育,且与全雌性相联系。这在演化中有着特殊的意义。一方面,它可以避免杂交,以便保持物种的稳定性;另一方面,还能增加生殖能力,减少物种的能量流失。因此,在自然选择中是有利的。

按分布类型、物种形成至少有二种方式,其一为异域物种形成,它是通过居群的地理隔离,阻断它们之间的基因库的交流,逐渐积累各自的微小突变而形成新种。因此,地理居群——亚种被认为是物种形成必由之路。这种方式是为绝大多数人能接受的观点。其二是所谓同域分布物种形成的方式,一般认为它是通过所谓巨大突变,爆发式地形成新种,近来,不少事实说明,同域分布物种形成的情况远比巨大突变丰富和复杂得多,此地,不作赘述。对于这个方式,并非被学者们所公认。但是,我们可以毫不夸张地说,同域分布的多倍体亲缘种的存在,对于同域分布物种形成是有力的证据,而且,随着研究的深入,这种亲缘种的发现将会越来越多。物种形成的关键是要建立必要的生殖隔离机制,而不是分布类型的差异。

据目前已有的报道,脊椎动物的多倍体,大都发生在古北区和新北区,而少见于亚热带和热带地区。古北区和新北区是第四纪冰川影响比较厉害的地方,而低温刺激无疑是多倍体形成的条件之一,高山寒冷地带植物有较多比例的多倍体物种,可做旁证。至于热带亚热带地区少有多倍体物种的报道,可能有两方面的原因。其一是这些地区的细胞分类学工作开展得较

少,多倍体物种发现的机会就少;其二是由于这一地区的特殊环境,物种形成可能取另外一些形式。

### 参 考 文 献

- [1] Astaurov, B. C. 1969 Experimental polyploidy in animal. *Ann. Rev. genet.* 3: 99—126.
- [2] Becak, W. et al. 1967 Further studies on polyploid Amphibians (Ceratophryidae). II. DNA content and Nuclear Volume. *Chromosoma*. 23 (1): 14—23.
- [3] Bogart, J. P. et al. 1972 Diploid-polyploid cryptic species pairs: a possible clue to evolution by polyploidization in anuran amphibians. *Cytogenetics*. 11: 7—24.
- [4] Cimino, C. 1972 Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, Poeciliidae). *Science*. 175: 1484—1486.
- [5] Ferris, S. et al. 1977 Loss of duplicate gene expression after polyploidization. *Nature*. 265 (5591): 258—260.
- [6] Fontana, F. et al. 1974 The chromosomes of Italian strugeons. *Experientia*. 30(7): 739—742.
- [7] MacGregor, H. C. et al. 1964 Cynogenesis in Salamanders Related to *Ambystoma jeffersonianum*. *Science*. 143: 1043.
- [8] Maslin, T. P. et al. 1962 All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus*. Teiidae. *Science*. 135: 212—213.
- [9] Moore, W. S. 1977 A histocompatibility analysis of inheritance in the Unisexual fish *Poeciliopsis 2 monacha-lucida*. *Copeia*. 2: 213—223.
- [10] Ohno, S. 1974 *Animal Cytogenetics*. Vol. 4, Chordata 1: Cyclostoma and Pisces.
- [11] Ojima, Y. 1976 A review of the chromosome numbers in fishes. 染色体 II—1: 19—47.
- [12] Purdom, C. E. et al. 1973 Chromosome manipulation in fish, in *Genetics and Mutagenesis of fish*, pp. 83—89.
- [13] Shiu-Mei Liu et al. 1978 Simplified techniques for determination of polyploid in *Ginbuna Carassius auratus langsetorfi*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fisheries*. 44(6): 601—606.
- [14] Tynowska, J. et al. 1977 The karyotype of the tetraploid species *Xenopus vestitus* Laurent (Anura: Pipidae). *Cytogenet. Cell. Genet.* 19(6): 344—354.
- [15] Uyeno, T. et al. 1972 Tetraploid origin of the karyotype of Catostomid fishes. *Science*. 175: 644—646.
- [16] Uzzell, T. et al. 1975 Biochemical evidence for hybrid origin of the Parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* Complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some Ecological and Evolutionary Implications. *Copeia*. 2: 204—222.
- [17] Черфас, Н. Б. 1966 Естественные триплоидия у самок однополрой формы серебряного караса (*Carassius auratus gibelio* Bloch). *Генетика* 5: 16—24.