

文章编号: 1004-0374(2009)04-0589-04

再谈“有希望的怪物”

李启剑, 李越*

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

摘要: 1933年, 遗传学家 Goldschmidt 提出“有希望的怪物”假说, 以解释宏演化(macroevolution)中有别于“达尔文式”的演化机制。近年来, 有关内共生和基因倍增等进展表明, “有希望的怪物”在自然界中其实非常普遍。这虽然与“现代综合进化论”的观点不甚一致, 但却能在经典达尔文主义找到契合点: 作为自然选择的补充, “有希望的怪物”可以为宏演化提供一种潜在的候选机制。这种建立在多元论基础上的进化观是达尔文留给后人最宝贵的遗产。

关键词: 有希望的怪物; 达尔文主义; 内共生; 基因倍增

中图分类号: Q111.9; Q111.2 **文献标识码:** A

Hopeful monsters revisited

LI Qi-jian, LI Yue*

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: Geneticist Richard Goldschmidt hypothesized that macroevolution proceeded by the succeed of “hopeful monsters” in 1933, which was a kind of mechanism that was different from “Darwinian mechanism”. With the latest development of endosymbiosis and gene duplication, more and more evidences show that there are a large amount of “hopeful monsters” in nature. This would be a challenge to modern synthetic evolution theory, but consistent with classical Darwinism to some extents: the hopeful monsters hypothesis, as a supplement of “natural selection”, can provide a potential candidate mechanism of macroevolution. This view of evolution on the basis of polyphyletic theory is the most important legacy of Darwin.

Key words: hopeful monster; Darwinism; endosymbiosis; gene duplication

1859年, 也就是达尔文50岁的时候, 他酝酿了二十多年的巨著——《物种起源》终于正式出版。在书中^[1], 他为自己的理论总结道: “有赖于那些受到(自然)青睐的连续而微小变异的保存和积累, 物种不但过去一直在改变, 而且这种改变仍在缓慢进行着。”作为查尔斯·莱伊尔(Charles Lyell)的追随者, 达尔文贯彻均变论的思维模式, 把生物演化描述为一系列连续、缓慢而稳定的演变过程。达尔文进化论在经历两次大修正之后, 成为我们熟知“现代综合进化论(modern synthetic evolution)”, 时至今日仍是科学界普遍承认的正统学说。上述渐进的进化观在“现代综合进化论”中不但得到很好传承, 而且凭借群体遗传学等方面的铁证, 更是显得不容置疑。

然而, 早在“现代综合进化论”完善之初, 各方专家(特别是古生物学家和遗传学家)对渐进论的质疑就从未停止。“有希望的怪物(hopeful monster)”这个听起来似乎相当不严肃的术语, 由当时著名的遗传学家Richard Goldschmidt提出, 正是针对渐进论调发起的挑战。不幸的是, 受到当时研究程度的限制, Goldschmidt及其“异端”学说最终都沦为正统学者们的笑柄。随着时间飞逝, 最近几十年的进展暗示, “有希望的怪物”在整个生物演化历程中所起的作用, 可能远远超乎我们之前的想象。

收稿日期: 2009-04-21; 修回日期: 2009-05-12

*通讯作者 Tel: 025-83282211; E-mail: yueli@nigpas.ac.cn

1 “有希望怪物”的由来

Goldschmidt在1933年发表的论文中首次提出了“有希望的怪物”的概念^[2]，并在1940年出版的《演化的物质基础》中对其作了进一步的论述，其颇为激进的观点在书中表露无遗。首先，他认为虽然达尔文很好地描述了种内缓慢而连续，同时能产生适应性和多样性的演变，但这种演化模式只能产生多型种(polytypic species)，与新物种的产生无关；然后，他在书中的后半部分指出，新种的产生是通过有别于“达尔文式”种内演变的特殊遗传机制实现的，是跳跃式的过程。他据此把前一种模式称之为“微演化(microevolution)”，而后一种则叫做“宏演化(macroevolution)”。宏演化必然是通过“一步式”的突变快速实现的，可以有两种具体方式：(1)系统突变(systemic mutations)，即由大规模的染色体重建所致；(2)发育宏突变(developmental macromutations)，是对个体发育具有重要影响的关键突变产生的结果。无论是哪种方式，最终都将导致较大的表形影响，这种“畸形”后代如果能在合适的生境中存活，甚至成为一个 lineage，即所谓“有希望的怪物”^[3-5]。

Goldschmidt的理论并不完善，而且其中很多内容已经不合时宜，但应该强调的是：一方面，把种内发生的微演化与物种及其以上层次的宏演化区分开来是其重要的贡献(后来被Simpson在1944年的书中进一步明确)。他并不反对有关微演化的标准解释，但不同意将这种模式简单外推而用于解释宏演化(虽然这种过程可能确实存在)；另一方面，大量的具有重要意义演化现象表明：在一个或若干个世代中，由基因组重构(genomic restructuring)造成的影响常常意义深远，可能是宏演化的重要驱动力。因此，正如Kutschera主张的，“有希望的怪物”可以进一步明确为^[5]：在一个或少数几个世代中形成的，具有一个或多个可遗传但与其祖先相区别的重要表形特征的个体、生物类型或相关的生物类群。按照这样的定义，由内共生(伴随基因的横向传递)而产生的谱系、多倍体植物以及通过基因组倍增方式演化的脊椎动物都可以纳入该范畴。近年来，相关方面的进展为“有希望怪物”在演化历史上的重要意义提供了越来越多的证据。

2 内共生

虽然，在生命演化的历史上，关于从原核细胞到真核细胞这一关键性跨越的原由，一直是困扰着无数生物学家的难题之一，但是，如果仅仅先考虑线粒体和叶绿体的起源的话，那可能会容易回答得多。自从20世纪70年代，Margulis提出内共生

假说以来，约四十年的研究成果已经令此问题日趋明朗。可能与其他细胞器不同，线粒体和叶绿体源于“前真核细胞”对若干原核生物的吞噬，后者在未被分解消化的情况下，伴随着基因的横向转移^[6]和部分丢失，逐渐从寄生过渡到共生，并最终成为宿主的细胞器。上述观点已经受到广大学者的普遍认同。真核生物的祖先作为“有希望的怪物”，接受了大量来自线粒体和叶绿体的基因^[6-8]，其基因经历了大规模的整合与重组，以便协助这两个细胞器完成其生理功能。换句话说，现在的真核生物正是祖先经过大规模的系统突变(来源于基因的横向传递)后，以“有希望的怪物”的形式实现革新，并演化为至今的谱系。

如果说把所有真核生物作为“有希望的怪物”还略显抽象，甚至难以理解的话，那么以诸如眼虫属(*Euglena*)等经历了不止一次内共生过程的生物作为例子可能更有说服力。眼虫是其中一类我们了解得最清楚的鞭毛虫，它们常常能在富含有机物的淡水中被找到，也有一部分海生的种类。大多眼虫具有叶绿体并能进行光合作用，营自由生活。直到20世纪50年代，由于既有叶绿体，又有能帮助运动的鞭毛，眼虫仍被认为是动植物的共同祖先。后来发现一些生活在沉积物间隙中能吞噬细菌等微生物的眼虫，于是引发人们对其演化地位的重新思考。其叶绿体特征性的具有3层质膜包裹，再加上比较形态学(进化枝分析)、基于rDNA序列的系统树分析和光合色素成分比对等众多研究证明^[9-12]：营自由生活的眼虫是由原来非自养的真核“宿主细胞”通过吞噬绿色藻类，再次内共生而获得叶绿体，是二次内共生所产生的“有希望的怪物”。随着研究的深入，还发现Chlorarachniophytes和隐藻(Cryptomonads)等可能经历过3次内共生事件的“怪物”体内，竟残存着藻类细胞核的遗迹——类核体(nucleomorph)，从而为“内共生怪物”提供了更加确实的证据。

正如上面所列举，虽然“内共生怪物”已经不乏实例，但最近Rumpho等^[13]的工作尤为瞩目。海蜗牛(*Elysia chlorotica*)可以从其捕食的藻类*Vaucheria litorea*中获得叶绿体。捕获的叶绿体被保留在海蜗牛的消化上皮细胞内，而且可在此进行光合作用达数月之久。基因组测序结果表明，叶绿体内并不包含光合作用所需的所有基因。同时，在这种海蜗牛的基因组中却发现*psbO*基因(一种与生氧光合作用相关的基因)有所表达。而且，海蜗牛中的*psbO*基因与上述藻类的该基因序列具有高度一致性，显然这一基因是通过横向转移进入海蜗牛体内

的。可见,这正是伴随着内共生过程而发生,在细胞器和宿主基因组之间出现大规模基因横向转移,并随之在宿主基因组内进行基因重组和整合,最终导致“有希望的怪物”产生的绝佳例证。

3 基因倍增

Goldschmidt指出,在多细胞生物中,产生“有希望的怪物”的原因可以是系统突变,同时也有可能是发育宏突变。与后者不同的是,系统突变自提出以来就一直备受争议,未受重视。但随着对同源异型基因等研究的深入,发现诸如“基因倍增(gene duplication)”等典型的系统突变与发育宏突变是密不可分的。大量事实证明,发育宏突变常常是由基因倍增所致,越发显露基因倍增在演化历史中发挥的重要作用。

早在1936年,Bridges^[14]就证实,(超)棒眼果蝇的突变性状是由X染色体上的一段序列重复所造成的,暗示基因倍增的演化意义。而后,Ohno^[15]在1970年出版的《基因倍增的演化》一书中提出基因倍增学说,认为在脊椎动物的演化历程中,经历了一次,甚至多次染色体倍增。然而,直到20世纪90年代,随着基因组测序技术的长足发展,基因倍增的重要性才逐渐得到认可。Holland等^[16]在1994年主要基于Hox基因簇的研究,进一步提出二轮基因组倍增学说,认为脊椎动物在演化过程中经历了两次大规模的基因组多倍化。而近年来,来自基因组作图和比对基因家族大小等众多结果表明:基因倍增的方式可能并非像我们之前假设的那么简单。除了大规模基因倍增以外,串联基因倍增(正如在上述棒眼果蝇突变体中发生的,是DNA分子复制出一个或多个邻近拷贝的过程)也发挥了不可或缺的作用。于是,一些学者认为二轮倍增模式应该修正为:多轮全基因组倍增加上连续的串联倍增的模式^[17-18]。无论是哪种形式,诸如同源异型基因(*Hox*)等决定动物体形态发育的关键基因一旦发生倍增,都很可能直接导致具有重大性状革新的物种出现。可见,基因倍增对后生动物宏演化的重要作用已经不容置疑。

对植物而言,基因倍增的现象则更加普遍。据统计,自然界大约有1/2的被子植物和2/3的禾本科植物属于多倍体。在被子植物中,约70%的种类在进化史中曾发生过一次或多次多倍化过程^[19],基因倍增一直被认为是其演化的重要动力,也很可能是促进成种的重要方式^[20]。水稻是最为典型的“有希望怪物”。随着基因组测序的完成,虽然在具体时间和程度上仍有分歧,但已验证20世纪70年代一些学者的猜测,水稻果然是经过基因倍增而形成

的多倍体^[21-24]。另外,对拟南芥基因组的研究发现:作为应用最广的双子叶模式植物,它可能发生过两次,甚至三次大规模基因倍增事件,而且至少有一次是发生在单子叶和双子叶植物分化之后^[17,25,26]。而在对二倍体的晚樱草(*Oenothera lamarokicina*)的研究中,Hugo de Vries也发现了其四倍体的变种*O. gigas*。无疑,基因倍增产生的新的植物物种确实已被发现到^[27]。最近多种被子植物的比对结果更显示:虽然被子植物的演化历史不及脊椎动物长,但是其经历的基因倍增事件似乎并不比脊椎动物少,而且这些多倍化事件显然为其迅速多样化提供了可能的动力^[28]。

在单细胞生物中例子虽然不多,但通过对酵母进行基因组同源性分析,已发现酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)、产乳糖酶酵母(*Kluyveromyces lactis*)和棉阿舒囊霉(*Ashbya gossipii*)起源于约1亿年前的一个共同祖先,随后发生的一次基因组倍增事件造就了酿酒酵母的分歧^[27,29,30]。这也进一步证实了基因倍增在宏演化中发挥的广泛作用。

4 另一种演化动力

Gould^[31]在《希望怪物之归来》一文中写道:“我敢预言,在今后十年,Goldschmidt在进化生物学界将会声誉鹊起……他在为新种由不连续变异,或者大突变而突然出现的论点辩护时,决然与综合论分道扬镳……”预言似乎已经应验,正如前面所列举,大量的新成果为“怪物”理论提供了相当充分的支持。纵观整个生物界,从单细胞生物到多细胞后生动物,“有希望的怪物”随处可见,并且这种“大跃进”的痕迹也被深刻地记录在其基因组中,它作为推动演化的另一种重要动力已越发变得明朗。

这并不代表要对达尔文主义加以否定,事实上“达尔文式”机制在宏演化(特别就成种事件而言)方面的证据亦是十分令人信服的^[32],体现了自然选择在生物演化中的主体作用仍然相当牢靠。而另一方面,虽然曾经受到以Mayr等为首的“现代综合进化论”权威们的反对,但新的证据表明“有希望的怪物”作为自然选择的补充,完全可以为宏演化提供另一种潜在的候选机制。就此而言,达尔文本人显得更宽容,他在《物种起源》的最后一版中写道^[33]:“我的那些结论后来被人做了很大的歪曲,好像是我将物种饰变完全归因于自然选择。我恐怕有必要在这里指出,在这本书的第一版和以后的几版中,我曾在最明显的地方,即绪论的结尾处,写下这样的话:‘我确信自然选择是主要的,但不是惟一的修饰方式。’这也于事无补,误解的

力量太顽固太强大了。”他虽然一直坚持“均变式”自然选择的主体地位，但并不排斥其他机制也在演化过程中同时发挥着作用，这种多元论的进化观为诸如“有希望的怪物”等机制预留了一席之地。正如 Gould^[34]所说：“达尔文是个思维缜密的人，知道自然历史的丰富内容单靠一个维度的解释是不可能被充分揭示的”，这也是当今盛行的激进达尔文主义疏于继承的元素。

5 结语

作为对达氏进化论的补充，“有希望的怪物”学说所倡导的跳跃模式至少能为宏演化提供另一种潜在的机制。达尔文所建立的既有重点，又兼容并包的多元进化理论，为后人提供了一条可以无限扩充和拓展的发现之路。这正是我们在《物种起源》出版 150 周年庆典来临之际，应该回顾、反思和批判性继承的精神财富！

[参 考 文 献]

- [1] Darwin CR. On the origin of species by means of natural selection [M]. London: John Murray, 1859: 480
- [2] Goldschmidt R. Some aspects of evolution. Science, 1933, 78: 539-47
- [3] Goldschmidt R. The material basis of evolution [M]. New Haven: Yale University Press, 1940
- [4] Gould SJ. The structure of evolutionary theory [M]. Cambridge: Harvard University Press, 2002
- [5] Kutschera U, Niklas KJ. Macroevolution via secondary endosymbiosis: a Neo-Goldschmidtian view of unicellular hopeful monsters and Darwin's primordial intermediate form. Theory Biosci, 2008, 127(3): 277-89
- [6] Embly TM, Martin W. Eukaryotic evolution: changes and challenges. Nature, 2006, 440: 623-30
- [7] Lane CE, Archibald JM. The eukaryotic tree of life: endosymbiosis takes its TOL. Trends Ecol Evol, 2008, 23: 268-75
- [8] van der Giezen M. Mitochondrial amazement. EMBO Rep, 2006, 7(5): 478
- [9] Keeling PJ. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. Am J Bot, 2004, 91: 1481-93
- [10] Falkowski PG, Katz ME, Knoll AH, et al. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. Science, 2004, 305(5682): 354-60
- [11] Leander BS. Did trypanosomatid parasites have photosynthetic ancestors? Trends Microbiol, 2004, 12(6): 251-8
- [12] Leander BS, Esson HJ, Breglia SA. Macroevolution of complex cytoskeletal systems in euglenids. Bioessays, 2007, 29(10): 987-1000
- [13] Rumpho ME, Worful JM, Lee J. Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105(46): 17867-71
- [14] Bridges CB. The bar "gene" a duplication. Science, 1936, 83, 210-1
- [15] Ohno S. Evolution by gene duplication [M]. Berlin: Springer-verlag, 1970
- [16] Holland PW, Garcia FJ, Williams NA, et al. Gene duplications and the origins of vertebrate development. Dev Suppl, 1994, 125-33
- [17] 李鸿健, 谭军. 基因倍增研究进展. 生命科学, 2006, 18(2): 150-4
- [18] Gu X, Wang YF, Gu JY. Age distribution of human gene families shows significant roles of both large- and small-scale duplications in vertebrate evolution. Nat Genet, 2002, 31(2): 205-9
- [19] Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. Science, 1994, 264(5157): 421-4
- [20] Stebbins GL, Chromosoma L. Evolution in higher plants [M]. London: Edward Aronld, 1974
- [21] Goff SA, Ricke D, Lan TH, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. japonica). Science, 2002, 296(5565): 92-100
- [22] Vandepoele K, Simillion C, Van de Peer Y. Evidence that rice and other cereals are ancient aneuploids. Plant Cell, 2003, 15(9): 2192-202
- [23] Wang XY, Shi XL, Hao BL, et al. Duplication and DNA segmental loss in rice genome: implications for diploidization. New Phytol, 2005, 165(3): 937-46
- [24] Yu J, Wang J, Lin W, et al. The genomes of *Oryza sativa*: a history of duplications. PLoSBiol, 2005, 3(2): e38
- [25] Blanc G, Hokamp K, Wolfe KH. A recent polyploidy superimposed on older large-scale duplications in the *Arabidopsis* genome. Genome Res, 2003, 13(2): 137-44
- [26] Paterson AH, Bowers JE, Chapman BA. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and consequences for comparative genomics. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101(26): 9903-8
- [27] Brown TA. 基因组 3 [M]. 袁建刚等, 译. 北京: 科学出版社, 2009: 557-8
- [28] Soltis DE, Albert VA, Leebens-Mack J, et al. Polyploidy and angiosperm diversification. Am J Bot, 2009, 96(1): 336-48
- [29] Wolfe KH, Shields DC. Molecular evidence for an ancient duplication of the entire yeast genome. Nature, 1997, 387: 708-13
- [30] Vision TJ, Brown DG, Tanksley SD. The origins of genomic duplications in *Arabidopsis*. Science, 2000, 290(5499): 2114-7
- [31] Gould SJ. The return of hopeful monsters. Natur Hist, 1977, 86: 22-30
- [32] Schluter D. Evidence for ecological speciation and its alternative. Science, 2009, 323(5915): 737-41
- [33] Darwin CR. On the origin of species by means of natural selection [M]. 6st ed. London: John Murray, 1872: 395
- [34] Fabian AC. 进化 [M]. 王鸣阳, 译. 北京: 华夏出版社, 2006: 26-7