

Precambrian sedi-
ments offer a
continuous re-
cord of reduced (organic)
carbon from their first ap-
pearance 3800 my ago
(Schidlowski et al.,
1979)¹⁾. Most of this sedi-
mentary organic matter is
preserved in the form
of kerogen which is
defined as the acid in-
soluble, polyconden-
sed end product of

diagenesis of
organisms and
their meta-
bolic products.

国外分子古生物学与 勘探地层学论文选辑

顾道源
主 编

中国地质大学出版社

国外分子古生物学与勘探地层学 论 文 选 辑

顾道源 主编

中国地质大学出版社

(鄂)新登字第 12 号

内 容 简 介

本书以分子古生物学和勘探地层学为中心, 选编了国外 80 年代后期的若干优秀论文, 同时也兼顾了一些基础研究的成果。分子古生物学的主要研究对象是从岩石中抽提出来的蛋白质和类脂物, 这个领域对石油工业的重要性是不言而喻的。在勘探地层学方面前苏联利用生物相的研究在俄罗斯地台东部取得了立竿见影的实效。欧美推出定量地层学、旋回地层学、层序作图法和古生物大型专家系统等手段, 在井下地层对比等方面也取得了可喜的突破。国外的这些经验显然是值得借鉴的。在基础研究方面, 本书介绍了法国对现代腕足类生境分布的调研结果、美国关于潮韵律和沉积钟的研究以及前苏联根据显生宙的资料对未来气候和全球变化的大胆推测。这些基础研究对开阔视野、促进应用无疑也是有价值的。

本书内容丰富, 理论性强, 适用面广, 可供野外勘探工作者、大学生、研究生以及从事理论研究的科研和教学人员参考。

国外分子古生物学与勘探地层学论文选辑

顾道源 主编

责任编辑 刘粤湘

*

中国地质大学出版社出版发行

(武汉市喻家山 430074)

湖北省人民大垸印刷厂印刷 湖北省新华书店经销

*

开本 787×1092 1/16 印张 12.25 插页 1 字数 310 千字

1992 年 5 月第 1 版 1992 年 5 月第 1 次印刷

印数 1—1000 册

ISBN 7-5625-0621-3/P·216 定价: 5.50 元

前 言

《中国油气区地层古生物论文集》迄今已出版了3卷,该文集为石油勘探提供了珍贵的基础资料,为我国地层古生物工作者增添了一块总结经验、交流心得的新园地,受到了国内外石油和学术界广泛的欢迎。为了更好地为石油生产服务,《中国油气区地层古生物论文集》编辑部决定再开辟一个以介绍国外勘探地层古生物研究成果为主的新领域。这个领域主要反映国外勘探地层古生物研究的动向和进展,同时也兼顾一些有应用前景的基础理论和高新技术。

目前的这本选辑,共收入与古生物学、勘探地层学和地史学有关的论文12篇。其中分子古生物方面的论文只有两篇,但篇幅约占全书的1/4,代表了一个全新的古生物学领域。分子古生物学的研究对象主要是从岩石或化石燃料中抽提出来的蛋白质和类脂物,即所谓生物标记(Biomarkers),化学化石(Chemical fossils),或分子化石(Molecular fossils)。此类研究不仅在石油的形成、演化与勘探方面具有实际意义,在分析沉积环境、确定水体盐度方面也越来越引人注目。“分子古生物学”的译文由地矿部资深编辑杨文宽高级工程师和石油大学新秀包建平同志合作,早在1987年就已经完成,由于其他工作的干扰,至今才得以问世,这是编者应该向译者表示歉意的。好在继这篇综述之后国内外尚无后来者,不仅未失时效,其远见卓识今天看来反而更加令人钦佩。由朱扬明和潘志清同志合译的前寒武纪化学化石为分子古生物学的研究提供了一个实际的样板,为本书生色不少。这两位青年人分别是中国科学院地球化学研究所周中毅教授和北京石油勘探开发研究院黄第潘教授的研究生。有机地球化学专家们的参与和渗透,无疑有助于分子古生物学这个边缘学科在我国尽快地登上大雅之堂。

美籍巴基斯坦人B. U. Haq是国际知名的微体古生物专家,他对超微化石研究史的回顾,是1篇短小精悍的阶段性的总结,由留美访问学者姜衍文副教授译出,值得一读。由法文译出现代腕足类生态分布一文的青年讲师齐伟国是学大地构造的,其译文初稿曾先后请我院李罗照副教授,中国科学院南京古生物研究所许汉奎副研究员审阅,最后由能源部信息中心邵震高级工程师校定,特此致谢。特别值得石油古生物学工作者注意的是狄其中先生推荐的古生物大型数据库专家系统或古生物大型人工智能数据库。这篇文章不长,但信息量相当大,涉及到与勘探古生物学有关的高新技术。我国在这方面的工作已经起步,中国地质大学雷新华博士在郝诒纯教授指导下完成的全球新生代底栖有孔虫自动鉴定软件包也并不比国外逊色。今后的课题是加强地矿部、中科院和石油天然气总公司的横向联系,向大型专家系统迈进,推出有中国特色的人工智能数据库。

早在70年代,尹赞勋、骆金铨两位教授就向国内介绍过振奋天文和地球物理学界的古生物钟,肯定了地球自转角速度长期减慢的重大发现。本书要向读者进一步介绍的是沉积钟,即地层中的古潮汐韵律。沉积钟所记录的古潮汐和太阴月数据支持了古生物学的发现,并且攻克了用某些化石构造来反演古地球自转速度的不确定性。沉积钟还否定了某些天文学家关于月球曾一度向地球靠近的说法。总之,利用沉积钟来进行地层对比的时代已

经为时不远。在翻译潮汐韵律一文时，我院青年教师吴智勇同志先后查阅了天文学、天体物理学、潮汐学、固体潮以及有关全球变化的许多资料，这种执著的学术追求精神是值得提倡的。50年代和90年代先后留苏的蔡尔范、徐论勋两同志合作编译了“生物地层学在东欧地台油气勘探中的应用”一文。这篇文章反映了苏联①学者一贯重视生产，不务虚名的主流，其实用价值是勿庸赘述的。

随着计算机技术日新月异的进步，自动地层对比、图论、单元关联法、地层延限带的重叠以及地质事件排序等新方法也应运而生，使人有目不暇接之感。利用这些新技术，英国已在北海中央地堑和海盗地堑建立了全新的底栖有孔虫分带。利用这个新方案不仅鉴别出了若干个2—5Ma级的沉积间断，而且提供了海平面升降的信息。这些技术在含油气和含煤盆地分析方面具有特别重要的意义。为此，编者特邀中国科学院南海海洋研究所周蒂博士和我院田时芸副教授编译和校对了“定量地层学的新进展”这篇重要文献。周蒂同志曾经荣获1983年全美最佳数学地质奖，田时芸同志是国家级优秀教师，刚刚访美归来。他们两位在生物地层学数据量化以及应用定量模拟方面所从事的引进工作，无论是对改进研究方法还是在石油开发的计算机成图方面，都是很有价值的。本书的第9、第10和第11篇文章涉及到与米兰科维奇相律有关的旋回地层学，井下与地面地层对比，以及一种评价被动大陆边缘油气资源和建立构造和地层框架的技术。这3篇文章的共性在于它们都属于边缘学科，具有很强的实用性。旋回地层学涉及以大约9万年为周期的气候波动，井下地层对比要依靠沉积环境分析，而建立地层框架的沉积作图法则是地球物理学、沉积学、地震地层学和构造学结合的结果。这3篇文章所提供的理论和方法在经过有实践经验的现场石油地质工作者消化和改造之后肯定也是能见到效益的。

本书的前11篇文章全部由科研和教学人员编译或翻译，其侧重点主要是在应用基础方面。本书的最后1篇文章“显生宙大气圈的演化和未来的气候”由合肥石油勘探公司王蓉同志编译，这篇译文主要取材于苏联学者的工作。苏联学者将大气圈热力状态的特点、古海陆分布以及古板块演化结合起来综合考虑的方法，颇有独到之处，其结论与某些西方学者认为未来气候将要持续变暖的推断有所不同。苏联学者认为，扣除了冰原和荒漠地区高反照率的影响之后，到2025年全球地表平均温度可能增加2—3℃，但人类的活动还不足以左右近日点、黄赤交角以及偏心率等变化周期。再经过大约1万年，北半球“临界纬度”地区的太阳辐射量将降低到大约玉木冰期时的2/3。此时新的冰期可能会伴随广阔的冰盖出现，此后的冰期和间冰期将以5万到9万年的周期交替出现并持续约50万年。立足于对显生宙6亿年气候变化的分析而得出的上述见解，值得我国地质界和研究全球变化的科学工作者重视。

本书是在中国石油天然气总公司科技发展局、大庆油田、江汉石油学院以及《中国油气区地层古生物论文集》编辑部的大力支持下完成的，谨致以衷心的感谢。

顾道源

1990年9月30日

①指前苏联，后同。——译者注。

目 录

分子古生物学

..... [美]B. Runnegar 著; 杨文宽、包建平 译; 顾道源、王铁冠 校(1)

前寒武纪矿物中的化学化石

..... 朱扬明、潘志清 编译; 梅博文 校 (22)

超微化石研究的历史回顾

..... [美]B. U. Haq 著; 姜衍文 译; 管新平 校 (47)

腕足类能作为海洋深度标志吗?

..... [法]C. C. Emig 著; 齐伟国 译; 邵震 校(51)

化石鉴定和古生物大型数据库管理专家系统

..... [瑞典]D. S. Beightol 和 M. A. Conrad 著; 狄其中 译; 顾道源 校 (58)

潮汐韵律层

——古地月系统的地质钟

..... [美]G. E. Williams 著; 吴智勇 译; 姜衍文 校 (65)

生物地层学在东欧地台油气勘探中的应用

..... 蔡尔范、徐论勋 编译; 顾道源 校 (77)

定量地层学的新进展

..... 周蒂 编译; 田时芸 校 (94)

犹他州上泥盆统 Guilmette 组上段的旋回地层学

... [美]B. R. Larsen, M. A. Chan, S. R. Beresin 著; 刘秉理 译; 燕东鲁 校 (119)

井下与地面地层对比: 新墨西哥州二叠纪 San Andres 组的沉积环境分析

..... [美]L. A. Elliott, [澳]J. K. Warren 著; 张超谟 译; 王宝清 校 (129)

沉积层序作图法

——一种评价被动大陆边缘油气资源和建立构造及地层框架的技术

..... 肖安成 编译; 齐伟国 校 (147)

显生宙大气圈的演化和未来的气候

..... 王蓉、王方平 编译; 顾道源 校 (162)

分子古生物学

[美] B. Runnegar

杨文宽 包建平 译

顾道源 王铁冠 校

一、前言

我赞同这样一种流行的见解：既然古生物学是讨论生物圈历史的学科，那么古生物学家就应当利用所有可用的信息来源，去解释生命的进化过程及其对地球的影响。从这一角度来看，目前在分子生物学这一领域中取得的进展对当代古生物学是很重要的，就象当年比较解剖学的研究对 Owen 和 Cuvier 那样。我认为，脱胎于颇有争议的大陆漂移说的全球构造学的兴起，是一场大规模的知识与方法论革命，而古生物学家恰好参加了这场革命。我也认为，要想把涉及多种学科的知识推进一步，现在越来越困难了，然而目前已取得的一些研究成果表明，分子生物学可以对整个生物学作出贡献，就象当年关于原子结构的知识对物理学作出贡献一样。

这并不是说，面对这场知识爆炸，古生物学家必须作为受教育的旁观者，消极地起作用。相反，古生物学家具有根据当代文献提供的大量实验成果而得出一个综合认识所必需的种种本领。大部分分子生物学家只接触过经典生物学科有限的知识，对于化石记录的特点以及地质年代的尺度了解不多。分子生物学家如果与那些对生命史和大规模进化过程及其影响造诣颇深的科学家进行交流，他们出色的实验技巧和归纳本领将进一步提高。

不用说，我并不是第一个倡导这种方法的人。在 T.J.M. Schopf 于 1984 年初早逝之前，他一直是这项事业的先驱者 (Gould, 1984)。同其他任何人相比，他更加致力于在古生物学与分子生物学之间架设桥梁——这是一项困难而必要的任务。在他死的时候，我们才（在他的启发下）着手汇聚那些有助于了解后生动物早期历史的分子生物学信息。在下文中，我将谈到这项研究工作。这里只想说一下：Tom Schopf 曾经断言，古生物学家着手系统地总结那些可以用分子生物学进一步实验来检验的关于生物进化的假说，是一件很有前途的事情。

参照“古生物学”这个术语，我和大家一样把上述领域称为“分子古生物学”。“分子古生物学”这个术语多年来指的是关于“化学化石”的研究，包括所谓“古生物化学”的内容 (Abelson, 1956; Sylvester-Bradley, 1964; Degens, 1967; Eglinton 和 Calvin, 1967; Calvin, 1968)。当 Melvin Calvin 于 1968 年以“分子古生物学”为题在累斯特 (Leicester) 大学的 Bennett 讲座作学术报告时 (Calvin, 1968)，他只讨论了从岩石中萃取的那些化合物分子。这方面的研究对石油工业 (Brooks, 1981) 和生命早期历史的研究 (J.W.Schopf, 1978) 是十分重要的，然而“分子古生物学”这个术语也能够包含更广泛的内

容。

分子生物学和古生物学互相渗透的主要领域有三个，这三个领域构成了我乐意称之为“分子古生物学”的学科。第一个领域是传统的关于分子化石的研究。第二个领域是生物聚合物在矿物骨骼和碳水化合物骨骼（大多数化石由这些骨骼构成）建造过程中所起的作用。第三个领域是关于生命历史的信息——通过现代生物蛋白质一级结构、基因组一级结构的对比^①，可以定量地得到这些信息。在下文中我将简要地分别讨论这三个方面。正如读者将要看到的那样，目前存在的疑问要比答案多。分子古生物学的巨大潜力还有待开发，从这个意义上说，分子生物学的处境同 40 年代末期的同位素定时法和古地磁法是相似的。

分子生物学的文献正在大量涌现（*Biochimica et Biophysica Acta* 到 1981 年已出了 46 卷。在 1985 年 3 月以前的 12 个月内，又有属于这一领域的大约 10 种杂志问世）。因此，人们可以或多或少随机地列举合适的研究实例。在本文中，我尽可能地选用这么一些实例——它们是以在澳大利亚完成的研究工作为基础的，或者是以澳大利亚的素材为基础的。这一作法只会表明，本文的讨论是很不全面的。

在进行讨论之前有必要指出，分子古生物学的姊妹学科是“原子古生物学”。原子古生物学讨论例如稳定同位素提供的信息，以及骨骼物质中主要元素与痕量元素的分布，当然，还讨论铀和其他贵重金属的含量异常问题。这几类资料对古生物学的潜在贡献，可以用下列简单实例来说明。

植物木质组织纤维素中氘（D）和氢（H）的比率，随纬度升高而逐渐降低（Smith 等，1983）。虽然导致这种相关关系的原因还不很清楚（Lawrence 和 White，1984），Smith 等人毕竟能够指出澳大利亚煤和南极煤的 D/H 比同它们形成时的古纬度之间的相关关系。因此人们可以利用这种方法，来确定象印度尼西亚这样的构造史和古生物地理尚未很好查明的地区的古纬度（Audley-Charles，1983；Runnegar，1984 a）。

二、背景知识

大多数生物物质同地质物质之间的根本差别是什么？这个问题可在分子水平上简单地予以说明。在地质系统中，几乎每一个原子在所有各个方向都是以共价键与其他原子相联结的，而在生物系统中，仅沿着线状聚合物的“脊椎”存在共价键，其他的键都是弱键（Frauenfelder，1983）。这就直接解释了为什么大多数生物物质具有柔软性和可弯曲性，为什么线状聚合物对于生命的起源和进化如此重要。

第二个重要事实是，与无机晶体相比，生物物质倾向于缺乏秩序。根据 Galloway (1984) 的意见，拓扑特征要比几何特征更加重要，除了发挥其作用时所必需的秩序外，生物学结构并不需要其他的秩序。因此，生物物质既呈现出晶体的某些特性，也呈现出液体的其他一些特性。可能只有一个方向存在晶体秩序，这个方向就是该结构发挥其作用时所要求的方向。

第三个重要事实是，线状聚合物含有通常不能从三维晶格中获得那类信息（Dose，

^①蛋白质一级结构指氨基酸顺序；基因组一级结构指核苷酸顺序；对比指生物之间的对比。——译者注。

1983; Matsuno, 1983)。次级单元(即残基, residues)的顺序能提供关于历史的信息以及关于功能的信息, 甚至对胶原之类的分子来说, 也是如此(胶原的特定次级单元, 其本身的特性是相对不重要的)。正是信息的聚集和保存, 把生物同非生物区别开来。也正是这些信息, 开始把有关进化过程的知识如此详尽地告诉了我们。

在生物系统中发现的线状聚合物的 4 个主要类型是核酸 (DNA 和 RNA)、蛋白质、类脂物和碳水化合物。糖在地质条件下很不稳定, 所以碳水化合物和核酸(核酸中的碱是由糖环连接的)不容易成为化石 (Calvin, 1968)。而某些蛋白质和很多类脂物要稳定得多, 可以从古老岩石中抽提出来(但它们通常经受过改造)。

三、化石分子

除了已在星际空间和碳质球粒陨石中发现大量的“生物出现以前的”有机分子外 (Brown, 1980), 目前也已从地球上的岩石中萃取出大量的各种类型的有机分子, 这主要应归功于计算机化气相色谱-质谱技术的开发 (Ourisson 等, 1979, 1982, 1984; Mackenzie 等, 1982)。这个领域对石油工业极为重要 (Brooks, 1981), 但在这篇简短的述评中无法全面介绍。我只想叙述最近的研究成果中某些令人感兴趣的東西, 以便既说明这些资料的潜在用途, 也说明这些资料的局限性。

大约 50 年前, A. Treibs 就提出过这样的看法: 普通的钒岩卟啉(氧钒基脱氧叶红初卟啉, DPEP)是在所有能产生氧气的光合细胞中都能找到的叶绿素 a 所含镁卟啉螯合物在地质条件下的正常产物。氧钒基衍生物曾经多次合成, 但是直到 Ekstrom 等人于 1983 年测定昆士兰西部地区早白垩世油页岩 (Toolebuc Formation, Saxby, 1983) 氧钒基 DPEP 的晶体结构之后, 合成的氧钒基衍生物与自然生成物之间的一致性才得到证实。与此相似, 美国犹他州始新统绿河组所含镍岩卟啉 (abelsonite, 紫四环镍矿) 的结构, 在 1984 年才第一次得到确定 (Storm 等, 1984)。它似乎也是一种叶绿素衍生物, 但仅仅根据结构还不能确定它是从叶绿素 a 衍生而来的。

叶绿素分子(由镁卟啉螯合物和一个长植醇侧链构成)被支撑在光合作用膜的蛋白质网中 (Thornber 和 Markwell, 1981)。一种细菌叶绿素 a 与蛋白质的缔合体, 其结构已经用 X 射线晶体学方法测定, 分辨率达 0.28nm (Matthews 等, 1979)。这种结构与 DPEP 的对比表明, 在石化过程中, 损耗多么大。有人论证过一种年龄达 1 亿年的氧钒基卟啉是叶绿素 a 的衍生物。虽然这种论证代表分子古生物学的一项有意义的成就 (Ekstrom 等, 1983), 但是十分清楚, 只有那些最稳定的生物分子才可能从岩石中萃取出来, 而确定它们的结构是一件旷日持久的事情。

就象单板纲的 *Neopilina* 和空棘鱼目的 *Latimeria* 一样, 有一类重要的化石分子是在从现代生物群中发现它们之前, 先从岩石中发现的 (Ourisson 等, 1979, 1982, 1984)。这类分子叫做藿烷类化合物, 目前被认为是细菌生物膜组分的衍生物^①。它们表明, 所有原油中都有一个重要组分是起源于细菌的。藿烷类化合物在低阶煤中也很丰富, 例如按照 Ourisson 等人 (1984) 的估计, 澳大利亚古新世的一种褐煤, 1m³ 含有大约 1kg 特定的

①藿烷类化合物未必全部来自细菌。——译者注。

藿烷酸。其他不常见的藿烷类化合物，既见于维多利亚褐煤中，也见于近海吉普斯兰盆地的原油中 (Philp 和 Gilbert, 1982)。这些成果正被用来研究在经济上和战略上都很重要的吉普斯兰原油的生成史和运移史。

所有细胞都是被细胞膜 (请不要把它与细胞壁混为一谈) 包围着的，这些细胞膜是作为外界环境与细胞质之间的缓冲屏障而起作用的 (Lodish 和 Rothman, 1979)。细胞膜由三种主要组分即类脂物、蛋白质和碳水化合物组成。类脂物和蛋白质是含量最高的组分，二者的重量大体相等。但由于蛋白质分子比类脂物分子大得多，所以就分子数目而言，类脂物要比蛋白质多得多。

类脂物具有长条状双头结构。这就是说，它们有一个疏水端 (可溶于油) 和一个亲水端 (可溶于水)。疏水端指向构成细胞膜的类脂物双分子层的内部 (中部)，而亲水端在双分子层两侧都是朝外的。哺乳动物细胞中有两类主要类脂物，即柔性分子 (磷脂) 和刚性分子 (胆甾醇)。刚性的胆甾醇分子作为加固细胞膜的支撑物而起作用，而磷脂则使得细胞膜易于弯曲，从而使得细胞膜处处有一个很小的曲率半径。

目前，人们认为藿烷类化合物是类似胆甾醇但与细菌有关的一类化合物 (Ourisson 等, 1982, 1984)。它们同样具有明显的双头性质，其轮廓也与胆甾醇相似，但这两类分子的亲水端位置是相反的。在最近几年中，人们已在沉积岩中发现了大量的细菌藿烷类化合物的衍生物 (Ourisson 等, 1979; Mackenzie 等, 1982)。

这里要指出的是，分子古生物学已使人们对细菌细胞膜的性质有了一个新颖而深入的了解，也为石油成因研究提供了一种重要手段 (Mackenzie 等, 1982)。由于藿烷类化合物仅溶于极性溶剂和非极性溶剂 (例如氯仿和甲醇) 的混合物中，所以直到对它们作了仔细研究之后，才在现代细菌体中发现了它们 (Ourisson 等, 1984)。

四、古生物化学

研究化石中化合物分子的学科，通常称为“古生物化学”，以区别于讨论分散在沉积岩中的化合物分子的学科。古生物化学也有重要的潜在用途，尽管开头的研究工作不太顺利。

古生物化学的大部分研究工作集中在化石蛋白质上面 (Abelson, 1956; Degens, 1967; Armstrong 等, 1983)。虽然在鉴定已绝灭生物类脂物和核酸方面，也进行过一些有一定成效的尝试 (Niklas 等, 1982; Higuchi 和 Wilson, 1984; Higuchi 等, 1984)。在美国新墨西哥州三叠系的苏铁类硅化木中，保存有类似细胞核的东西 (Could, 1971)。这一事实可以说明，核酸的某些组分可以在特殊的环境中幸存下来。但是，人们未必能够从化石核酸中发现大量信息——即使是古老岩石中的核酸。另一方面，尽管类脂物比蛋白质稳定，它们携带的信息却太少了，以致没有任何实际意义——仅已有解释者例外。因此，对古生物化学研究工作来说，化石蛋白质是最好的材料。人们已经探索过多种研究方法，其中包括对现存的和已绝灭的脊椎动物的胶原进行固相放射免疫测定 (Lowenstein, 1980)。这种方法曾用来说明辟尔当人的颌骨起源于一种猩猩 (Lowenstein 等, 1982)，用来测定骨骼蛋白质所含氨基酸的外消旋程度 (Kimber 和 Milnes, 1984)，用来确定现代和近代骨骼中 γ -羧基谷氨酸 (Gla) 的浓度 (King, 1978)。每种方法都有它自身的特殊问题，用于现代物质和准化石物质时效果最好。因

此, 这样的方法似乎对第四纪地质学家和生物学家最有用处。

五、分子化石

蛋白质是线状的由肽键连结起来的氨基酸聚合物。分子生物学的“中心法则”是: 核酸的信息量转译成蛋白质的氨基酸顺序(蛋白质的一级结构), 蛋白质由核酸决定(Ayala 1978)。脱氧核糖核酸(DNA)由名叫核糖核酸聚合酶的酶转录出信使核糖核酸(mRNA), 而转移核糖核酸(tRNA)与信使核糖核酸以及核蛋白体中游离的氨基酸相互作用, 可使得成熟的信使核糖核酸实现转译。在高等生物(真核生物)体中, 基因通常由一个一个的密码区(外显子——exons)和非密码区(内隐子——introns)组成。在RNA调整过程中, 内隐子被移走了, 外显子则以其端部拼接在一起, 从而形成成熟的mRNA(Mattaj, 1984)。

核酸和蛋白质的信息潜量是惊人的。Bodenmüller 和 Schaller (1981)指出, 同样一种由11个氨基酸残基组成的神经肽(头激活物)既存在于刺丝胞类动物体中, 也存在于与之非常疏远的人类的身体中。虽然为这种特殊的神经肽编码的那部分基因尚未排定顺序, 但其最可能DNA顺序的特点可以根据下列遗传密码推测出来:



这里, A表示腺嘌呤, G表示鸟嘌呤, C表示胞嘧啶, T表示胸腺嘧啶。短划表示该位置可以联上这几种核苷酸①中的任意一种。这种形式的一种DNA顺序是大约 10^{14} 种可能顺序中的一种②。所以, 虽然这种神经肽是一种非常小的分子, 它碰巧分别起源于两类动物的概率也小到接近于零(须知即使以 μm 为单位, 表示地球周长的数字也只有大约 4×10^{13})。因此我们有理由确信, 8亿年以来(刺丝胞类动物和脊椎动物的最后共同祖先大约生存于8亿年前), 上述DNA片段就一代一代地遗传下来, 几乎毫无改变。就这一点说, 它应该算是一种非同寻常的“分子化石”了。

如果所有的多肽在进化过程中的变化都象头激活物神经肽这么小, 那么, 生命的多样性将是很弱的。我们通过对不同生物中相似蛋白质(同源蛋白质)的对比, 也得不到很多收获了。但是, 由于不同种类的蛋白质(及其密码顺序)的进化速率很不相同, 同源蛋白质的比较生物化学特征仍然是生命史信息的巨大潜在来源。

一般地说, 蛋白质可以归纳为三个主要类型。很多蛋白质在形态上大体呈球形至等轴形, 可溶于水(亲水), 能在细胞质内自由移动。另一类蛋白质是疏水的, 位于细胞膜的一类脂物双分子层之中。还有一些蛋白质呈纤维状, 起结构作用(例如肌肉和结缔组织中的蛋白质)。到目前为止, 大部分已经发表的氨基酸顺序都是亲水等轴形蛋白质的氨基酸顺序, 因为这些蛋白质比较易于萃取和研究。纤维状蛋白质一般具有重复性很高的氨基酸顺

①腺嘌呤、尿嘧啶(U)等是含氮的碱。核苷由含氮碱与核糖或脱氧核糖组成。核苷酸由核苷与磷酸组成。原文用词不够严谨。——译者注。

②1个密码子由3个核苷酸分子构成。1个密码子决定1个氨基酸分子, 故含有11个氨基酸残基的神经肽需用33个核苷酸分子编码。所述遗传密码中有8个短划, 这8处空白可以分别用A或G或C或T来填补, 此外还有4个位置可以排上两种核苷酸中的任何一种, 故总共有 $4^8 \times 2^4 = 4^{10}$ 种可能顺序。作者说是 10^{14} 种, 费解。——译者注。

序,用常规方法测定时常令人心烦。疏水的细胞膜蛋白质则难于萃取。但是,最近几年内快速而有效的基因定序方法的开发,使得人们可以利用基因的核苷酸顺序来研究大量形形色色的蛋白质。利用遗传密码,可以把这些核苷酸顺序转换成氨基酸顺序。

正如蛋白质有三种主要类型一样,蛋白质结构也有三种主要类型: α -螺旋, β -折叠片,以及以胶原结构为代表的三股螺旋(Richardson, 1981; Walton, 1981)。很多蛋白质既有 α 结构又有 β 结构,而另一些蛋白质(例如珠蛋白)则以其中一种结构占绝对优势。

在过去 20 年中,同源蛋白质的比较生物化学研究提供了关于种系发生的大量信息。一般地说,两种或两种以上生物的同源蛋白质之间的相似程度,既可用定性的术语也可用定量的术语来表述,然而正是定量化的可能性,激发了那些对生命进化问题感兴趣的人们的想象力。量化可以通过多种途径(例如测量电泳差)来实现,但是最吸引人的方法是直接比较同源蛋白质氨基酸顺序(或核苷酸顺序)相似点的总数。自从 Pauling 和 Zuckerkandl (1962, 见 Wilson 等 1977 年写的述评)于 1962 年首次提出这种想法以来,这种方法已经导致了許多不同类型的“分子钟”的开发。这种方法对于研究最新进化事件(例如人类的进化,Lowenstein 和 Zihlman, 1984)是很有前途的。但从古生物学家的立场看来,令人振奋的是这种方法对于研究前寒武纪这个缺乏良好化石记录的未知领域也很有潜力。为了说明这一点,我试图简要地讨论一下有关后生动物前寒武纪历史的某些分子证据和其他证据。

后生动物的早期历史,有三个主要方面迄今仍然是谜。第一,后生动物是从一个单一的多细胞共同祖先繁衍而来的单源生物群吗?第二,后生动物由 *Paramecium* 这样的纤毛原生动物进化而来,或者由其他类型的原生动物进化而来,还是实际上由原生动物以外的真核生物进化而来?第三,后生动物是什么时代开始出现的?利用分子生物学的资料,目前已有希望回答这些问题。例如,后生动物是单源动物还是多源动物的问题(Anderson, 1982),也许可以根据下述证据作出回答。

六、后生动物是单源动物

胶原是后生动物结缔组织的主要结构蛋白质,也是高等脊椎动物体内最丰富的蛋白质。胶原存在于后生动物已被研究过的各个门的代表性种属体中。虽然脯氨酸残基实现转译后羟基化所需要的一种酶似乎是从动植物共同祖先那里继承来的(Ashford 和 Neuberger, 1980),然而很可能只有后生动物才有胶原(Adams, 1978; Towe, 1981)。因此,如果后生动物中亲缘关系疏远的各个门的胶原能够被证明是同源的,那么“所有后生动物都来自一个共同的多细胞祖先”这么一种想法,就得到了强有力的支持。

脊椎动物的胶原至少有 9 个不同类型。但对本文的讨论来说,最重要的是被称为原纤维胶原(I 型至 III 型)的那些胶原。它们存在于包括皮肤、肝脏、骨骼和软骨在内的多种组织之中(Bornstein 和 Sage, 1980)。

原纤维胶原由很长的三股螺旋组成。这种三股螺旋则是由相同的或同源的具有重复氨基酸顺序(G-X-Y)_n的多肽组成的。这里,G 表示甘氨酸,X 和 Y 通常是脯氨酸和丙氨酸(可以是带电荷的残基)。大量脯氨酸残基在转译后转化为羟脯氨酸,这对于稳定这些

分子的二级结构和三级结构是必要的。从另方面看，重要的问题是，这种转译后的改造作用是需要分子氧的 (Towe, 1970, 1981)。

这些胶原三股螺旋及其非螺旋形的短尾，按 nD 长度搭接成原纤维。这里， D 表示 234 个氨基酸残基 (Woodhead-Galloway, 1980)。当分子以这种方式交错排列时，相邻的三股螺旋之间的疏水性相互作用和静电性相互作用达最大限度。由于相邻的三股螺旋之间形成了共价键，整个原纤维也就有了一定的抗张强度。

在利用电子显微镜研究胶原原纤维并用重金属对它进行积极着色时，色斑聚集在带电残基的位置上，呈现出清晰的条带图形 (Woodhead-Galloway, 1980)。由于原纤维是由重叠 234 个残基的三股螺旋组成的，这种图形中的条带间隔等于相邻两个残基之间的平均距离 (0.286nm) 的 234 倍，即 67nm。但是，如果这些分子被分离开后重新集合在一起，它们就会一个挨一个地排得很整齐，而这种 (SLS) 集合体经积极着色后展现的条带图形实质上是分子中带电残基的分布图 (图 1)。

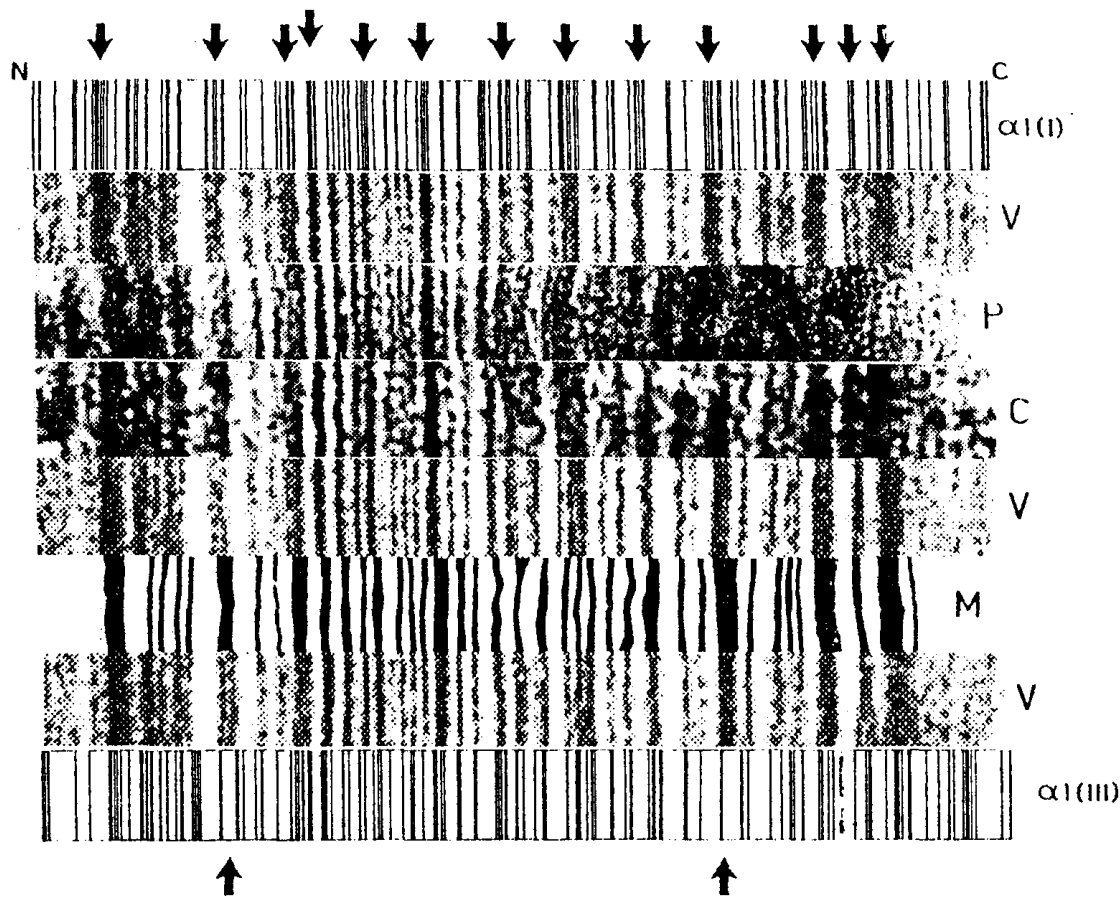


图 1 同源脊椎动物与无脊椎动物胶原端肽中带电残基的分布

顶部和底部的条带图是计算机绘制的鼠+牛 $\alpha 1$ (I) 和牛皮 $\alpha 1$ (III) 顺序图。其他的条带图是已经发表的积极着色 SLS 集合体的电子显微镜照片的放大复制品。其中：V：脊椎动物 I 型胶原 (据 Bentz 等, 1978, 原图 3); P, C：扁形动物体壁胶原和刺丝胞动物中胶层胶原 (据 Nordwig 和 Hayduk, 1969, 原图版 7); M：软体动物足丝胶原 (据 DeVore 等, 1984 原图 3A 的放大照片描绘)。为清晰起见，脊椎动物胶原的图重复绘出。顶部的箭头指示保存在所有分子中的带电残基群，底部箭头则指示存在于脊椎动物 I 型胶原和无脊椎动物胶原中但不存在于脊椎动物 III 型胶原中的带电残基群

脊椎动物原纤维胶原的几种类型,其氨基酸顺序已经用常规方法测定,也已经用基因定序方法测定(Runnegar, 待刊)。计算机绘制的带电残基图可用来模拟在 SLS 集合体中观察到的型式(图 1)。因此,既可应用积极着色 SLS 集合体的照片,也可应用计算机绘制的氨基酸顺序图,对不同胶原的氨基酸顺序进行直接的目视比较。

人们早就知道,刺丝胞类 *Actinia equina* 的中胶层,寄生扁形动物 *Fasciola hepatica* 的体壁,以及各种脊椎动物,它们的原纤维胶原 SLS 条带型式几乎是相同的(Nordwig 和 Hayduk, 1969)。最近又发现,软体动物 *Mytilus edulis* 足丝胶原的 SLS 条带型式与脊椎动物 I 型胶原的 SLS 条带型式相似(De Vore 等, 1984)。这种相似性在图 1 中表现得很明显。此外,脊椎动物 I 型胶原,要比脊椎动物 III 型胶原更象无脊椎动物胶原。因此,与单个组织中可以由共价键交联起来的胶原分子之间的相似程度相比,后生动物中亲缘关系疏远的几门动物之间的胶原相似程度要更大一些(Henkel 和 Glanville, 1982)。

因为胶原分子的功能是抵抗拉伸,所以它们的结构和动作宛如绳索。胶原氨基酸顺序之所以具重复性,是由于甘氨酸是小到能够嵌进三股螺旋轴部的唯一残基。除了这个约束条件以及羟脯氨酸同带电残基的比率必须是一个确定的数值之外,似乎再没有什么特别的理由(不同于历史因素的因素)可以解释为什么带电残基要以上述方式分布。胶原基因看来是由一种含 54 个核苷酸分子的基本构件连续串联而构成的(Yamada 等, 1980; Runnegar, 待刊),带电残基在分布上的无序性表明它后来经历过独特的改造。因此十分清楚,现代脊椎动物、刺丝胞动物、扁形动物和软体动物,大概是从后生动物古老的共同祖先那里继承了同源的胶原基因。这是后生动物为单源生物分支的极好证据。

但是,对上述推论可能还需作点补充。目前已有足够的证据表明,DNA 顺序的复制品可以从一个基因组转移到另一个基因组。这样的转移在单个生物体的细胞中是常见的,例如:有一种三磷酸腺苷酶基因已经从发面酵母的线粒体中转移到细胞核中;老鼠肝细胞的线粒体基因组和核基因组具有长约 3000 个核苷酸分子(以下简称为 nt)的共同顺序;某些高等植物的线粒体 DNA 和叶绿体 DNA 呈现强烈的同源性(Hadler 等, 1983; Stern 和 Palmer, 1984)。借助于病毒或细菌质体,基因转移也可发生于一类生物与另一类生物之间。

因此至少可以设想,原纤维胶原基因目前的分布情况,部分地起因于横向基因转移。但是,这种设想未必是正确的,理由有二:第一,对所有后生动物来说,胶原都是一类重要物质,任何横向基因转移都必须与多细胞性的发展(development of multicellularity)相协调;这就要求这两类事件碰巧同时发生。第二,原纤维胶原基因是大而复杂的,例如鸡 $\alpha(2)$ I 基因含有 49 个外显子和总长度约为 3.4×10^3 个 nt 的非密码区(Tate 等, 1983)。如此复杂的基因似乎不可能原封不动地转移到另一个基因组中。如果考虑到基因转移之后的表达问题^①,那么胶原基因横向转移的可能性就更小了。对较小的和较简单的基因来说,真实情况可能不是这样。

①遗传信息经过转录、转译而生成蛋白质分子的全过程。简称基因表达。——译者注。

七、笔石胶原基因

上文讨论过的所有胶原都是现代动物的胶原。那么,很久以前就绝灭了的生物的胶原,是否也能提供某些信息呢?令人惊喜的是,回答似乎是肯定的,因为越来越明显的事实是,基因的特征反映在保存良好的化石的可以观察到的结构中。

在胶原基因中,大部分对蛋白质分子三股螺旋编码的外显子,其长度等于 54nt 乘以一个不大的整数 (Tate 等, 1983)。其余外显子的长度既可以是 45 (等于 $54-9$) nt, 也可以是 99 (等于 $54 \times 2-9$) nt。人们认为,它们的原始长度也是 54nt 的倍数,只是由于失去了为一个 G-X-Y 氨基酸三联体编码的一个片段,它们的长度才减小了一些。这就解释了为什么人们认为,胶原基因是由含有 54 个 nt 的构件通过连续串联而伸展开的 (Yamada 等, 1980; Runnegar, 待刊)。

迄今只有简单的 *Drosophila* 胶原基因的一部分排定了顺序 (Monson 等, 1982)。然而就是这种碎片,其两个外显子中也至少有一个在失掉几个核苷酸分子之前长达 702 (等于 54×13) nt (Runnegar, 待刊)。如果把这一事实同 McLachlan (1976) 在脊椎动物 I 型胶原的氨基酸顺序中发现的重复现象联系起来,也许可以认为,胶原基因是由含 702nt 的二级构件连续串接而成的 (McLachlan, 1976; Runnegar, 待刊)。这就解释了胶原原纤维中 D 周期 (D-Period) 的原因 ($702\text{nt}=234$ 个氨基酸)。

因为胶原三股螺旋的长度并不是 234 个氨基酸分子长度的整数倍,可知三股螺旋的端点之间存在空隙 (空洞) (Woodhead-Galloway, 1980)。由于在用电子显微镜进行研究时,原纤维是消极着色的,这些空洞将由重金属色斑充填;如果胶原已经矿化,则被磷灰石充填 (Berthet-Colominas 等, 1979)。因此,消极着色的胶原原纤维在电子显微镜下呈现出亮横带与暗横带交替出现的图景,而暗横带相当于“空洞带”的位置 (Woodhead-Galloway, 1980)。由于“组装”几何学上的原因,每一对亮暗带的长度为 67nm (相当 234 个氨基酸分子的长度)。

未着色的胶原原纤维的冷冻裂隙复制品 (freeze-fracture replicas) 也呈现相似的横带,因为“空洞带”要比间隔区更小一些 (Leonardi 等, 1983)。因此,通过对基本上未经处理的胶原原纤维形态的测量,即可确定胶原基因的基本结构。为了确定胶原基因是由 702nt 构件组成还是由 54nt 构件组成或二者共同组成,才有必要了解一种胶原型合成聚合物 (聚 L-脯氨酰-甘氨酰-L-脯氨酸) 中残基与残基的距离 (0.285nm) (Traub 和 Yonath, 1966) 以及横带的周期 (67nm)。据此算得①: $67\text{nm} + 0.285\text{nm} = 235 \times 3 \approx 702 = 54 \times 13$ 。在未经拉长的腱胶原中,残基间距为 0.2866nm (Fraser 等, 1979)。这个更加精确的数据提供了更加精确的结论: 233.8 个残基, 701.3 个 nt。

所有上述一切,是怎样与古生物学发生关系的呢? 现在已经知道,根据笔石表皮中观察到的分子结构,可以得出同样的结论。Towe 和 Urbanek (1972), Urbanek 和 Towe (1974, 1975), Crowther 和 Rickards (1977), 都列举过晚奥陶世 *Dictyonema* 表皮中条带原纤维的实例。根据形态 (Towe 和 Urbanek, 1972) 或者根据清晰的横带间距

①此式欠妥。应拆开为: $67\text{nm} + 0.285\text{nm} = 235$ 个氨基酸残基; $3 \times 235 \approx 702\text{nt} = 54\text{nt} \times 13$ 。——译者注。

(Crowther 和 Rickards, 1977), 他们把这些原纤维解释为原始胶原的残留物。最近, Armstrong 等人 (1984) 指出, 现代羽鳃类动物胞外管 (extra-cellular tubes) 的成分是胶原质的。这一发现对早已提出的关于笔石骨骼中此种结构的解释提供了支持, 也对笔石与羽鳃类密切相关的假说提供了支持。

Crowther 和 Rickards 对 *Dictyonema* 原纤维横带周期的精确数值并不特别感兴趣, 因为只要横带周期在 70nm 左右, 就足以证明这种原纤维具有胶原性质。但是, 从他们已发表的照片上量出的重复间距大约在 65nm 至 70nm 之间。因此, *Dictyonema* 表皮胶原三股螺旋分子可能是按 67nm 的长度而交错排列的, 胶原基因可能由 54nt 构件组成。由此可见, 笔石胶原似乎与图 1 所示胶原同源。

在超薄切片中, 笔石胶原的横带是清晰的。这些横带不可能只是一种外形特征 (Towe 和 Urbanek, 1972, 原图 4)。亮带与暗带的交替, 使人想起在消极着色原纤维中见到的图形。很可能, 电子密集区表示在保存和成岩过程中已部分矿化的空洞带。如果关于矿质进入了这些空洞带的推论确实描绘了消极着色和生物矿化作用的影响, 那就有可能在其他无脊椎化石中发现胶原的痕迹, 从而可以从横带图中得到与它们的胶原基因特征有关的某些信息。

八、后生动物起源年代的确定

不同动物门类在同源蛋白质顺序和同源核酸顺序方面的差异, 可以 (至少在理论上可以) 用来确定各门动物的起源年代。但是, 目前可供利用的有效信息并不太多, 在此值得一提的唯一问题是: 各门动物的前寒武纪历史究竟是短还是长 (Sepkoski, 1978; Runnegar, 1982 a)。

研究方法包括几个方面: 对同源生物聚合物的残基进行定量的比较 (通常以百分差表示); 对导致原始状况恢复 (似乎未发生过变化而实际上已发生过两次变化) 的那些更替事件 (substitutions) 进行校正; 根据能够利用化石记录确定下来 (也可利用同位素定出其年代) 的一个事件, 对进化速率进行标定。因此, 研究方法并不简单, 涉及许多难于确定的因素。

这里还有一个附加的困难, 即必须研究两类分异过程——世系分异和基因分异。歧化作用一旦发生, 生物体内的基因歧化复制品就各自独立地开始进化。某些复制品被改造得毫无用处, 但仍可作为没有功能的假基因而留在基因组中。例如, 人类基因组中含有两个密切相关的胚胎 α 型珠蛋白基因, 其中只有一个能对一种功能的多肽编码 (Proudfoot 等, 1982)。这两种基因的蛋白质密码区①仅有三个核苷酸分子不相同, 但是其中的一个变异已经在无功能基因中产生了一个终止密码子。为蛋白质编码的核苷酸顺序, 因此而不能转译出珠蛋白分子, 它只能作为一种无表达能力的假基因而留存在基因组中。

这个简单的实例清楚地表明, 基因有它自己的发生、进化、消亡历史。也许所有的现代基因都是已经复制过很多次的复制品——不仅一代一代地复制, 而且在不断进化的基因组中一处一处地复制。附加复制品 (extra copies) 似乎有三种主要功能: 它们使得它们

①蛋白质密码区即是决定蛋白质中氨基酸顺序的外显子。——译者注。

的产品能够很快制造出来；它们代表一种通过变异来抵抗衰败的防护措施；它们还为实验提供了用武之地（当一个复制品在继续制造一种有生命力的产品时，另一个复制品在进化）。无表达能力的假基因在进化一段时间后可以恢复功能性作用的概率，并不比某些人想象的大，但是这种想法表明，分子生物学正在改变我们考察进化机制的方法。

就象能够指示后生动物的年代那样，被称为珠蛋白的呼吸色素也能够说明分子进化的基本原理。目前，珠蛋白大概是可用的最好范例，因为它们可以被认为是同源的，进化速率适中，而且有大量完整的氨基酸顺序可供引用。

珠蛋白分子的蛋白质部分，类似于长度不等的、由 U 形块连接的管子所构成的框架。管状部分的长度等于 α -螺旋的长度。由于大部分分子具有这种类型的结构，大约 140 个氨基酸残基中很大一部分残基的特性受到一定的约束。珠蛋白的“配件”——与氧呈可逆联结的部分，是与叶绿素镁卟啉螯合物并非截然不同的铁卟啉螯合物。它位于蛋白质框架之中，被保存良好的氨基酸残基的侧链固定在其位置上 (Dickerson 和 Geis, 1983)。

因为 α -螺旋片段在长度上是参差不同的，所以珠蛋白分子的三级结构是很不规则的。脊椎动物、一类环节动物、一类昆虫和一类豆科植物的根瘤，它们的珠蛋白中都存在同样的不规则结构 (Lesk 和 Chothia, 1980)。如果把这些情况同在珠蛋白基因及其氨基酸顺序中发现的共同特征联系起来，那么不必大加怀疑的是，所有的珠蛋白都是同源的 (Runnegar, 1984 b)。

在肌肉细胞中发现的珠蛋白分子(肌红蛋白, Mb)是单体，而在体液中循环的珠蛋白(血红蛋白, Hb)，一般地说，既可以是细胞内的小型聚合物（通常含 4 个次级单元），也可以是细胞外的大型聚合物，其次级单元可多达 186 个 (Messerschmidt 等, 1983)。所有现代脊椎动物，除无颌鱼外，其血红蛋白的主要成分是由两对关系不密切的被称为 α 链和 β 链的珠蛋白单体构成的四聚体。

原始的 α 、 β 血红蛋白基因，是晚寒武世或晚寒武世以前无颌鱼出现后一次基因歧化事件的产物。这次歧化事件发生在繁衍出所有其他脊椎动物（包括鲨鱼）的那个世系中。因此，可以认为这次基因歧化事件发生在大约 4.5 亿年之前（中一晚奥陶世），也可以利用这个年代数字来标定珠蛋白分子的进化速率。

基因歧化事件一旦发生， α 基因和 β 基因就各自独立地开始进化。具有这些基因的每一类现存生物都有相同的时间来发生进化，因此如果分子钟有什么意义的话，任何 α 血红蛋白与 β 血红蛋白的氨基酸顺序之间的差异量应该精确地相同。对这种差异量的任何偏离，都可认为是变化速率的波动引起的，也可能是由回复到原始状况的强烈倾向引起的。

不出所料，对大量 α 血红蛋白顺序和 β 血红蛋白顺序进行的比较表明，有若干对血红蛋白要比其他各对更为相似。但是，根据血红蛋白顺序两两对比结果而绘出的频率直方图，除了有一个很小的但很有统计学意义的歪度外，呈现出正态分布的所有其他特征（图 2）。这种分布表明，分子钟是“粗心大意”的，仅仅根据少数顺序的对比资料而得出的结论可能使人发生误解。但是，根据 2915 次顺序对比而得到的平均差为 61.6%（图 2），这个数字同早些时候仅仅根据 80 次顺序对比而得到的平均值 61.05% (Runnegar, 1982 a)，相差并不大。

关于返祖变异 (superimposed mutations, 导致原始状况重现的变异) 的校正问题，以及某些氨基酸要比其他氨基酸更易于替换这一事实的校正问题，已经越出了本文范围