






数据分析

Analysis

基因组证据：树鼯是一种更接近灵长类的哺乳动物

Paul A. Young 

Animal Group, Saunders Institute at BC, Canada

 通讯作者: Paul.A.Young@SBI.com;  作者

基因组学与医学生物学, 2013 年, 第 2 卷, 第 2 篇 doi: 10.5376/gmb.cn.2013.02.0002

本文首次以英文发表在 International Journal of Molecular Evolution and Biodiversity, 2012, Vol.3, No.1, 1~4 上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 用中文再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。如果读者对中文含义理解有歧义, 请以英文原文为准。


引用格式:

Young P.A., 2012, Genomic Evidence Supported Treeshrew is Closely Related to Primates, International Journal of Molecular Evolution and Biodiversity, Vol.3, No.1, 1~4 (doi: 10.5376/ijmeb.2013.03.0001)

摘要 最新的树鼯全基因组测序数据支持这样一个观点: 树鼯既不是食虫目也不是灵长目哺乳动物, 但是与灵长类更接近; 基因组测序证据基本澄清了关于树鼯系统发育位置存在的争议。确切的可以说树鼯是灵长类总目中树鼯目的一种较为原始的小型哺乳动物, 其亲缘关系更接近灵长目动物。

关键词 树鼯; 食虫动物; 灵长类动物; 树鼯目; 灵长类总目

Genomic Evidence, Tree Shrew is Primitive Small Mammal Much Closer to Primates

Paul A. Young 

Animal Group, Saunders Bioscience Institute at BC, Canada

 Corresponding author, Paul.A.Young@SBI.com;  Authors

Abstract The evidence of the latest whole genome sequencing data supported that treeshrews are neither Insectivora nor primates mammals but closer to primates, and clarified the ongoing controversy about the phylogenetic position of tree shrews. Can exactly say that treeshrews are primitive small mammals belong to the Order Scandentia in Euarchontoglires, their affinities are proposed to be considerable closer to primates.

Keywords Tree shrews; Insectivores; Primates; Scandentia; Euarchontoglires

树鼯, 是一类生活在南亚、东南亚热带地区的小型哺乳动物(图 1)。树鼯与松鼠有许多共同的形态特征和行为特征, 所以马来人把树鼯和松鼠统称为 tupai (Lyon, 1913; Gould, 1978; Martin, 1990)。树鼯属名 *Tupaia* 由此而来。所有的树鼯有一些共同的特点: 相对较小的体量, 一般杂食动物(以节肢动物和水果为食), 骨骼似非专化有胎盘哺乳动物模式, 所有的足趾有爪, 手和脚不能弯卷(Gould, 1978; Martin, 1990)。近一个世纪以来(1922 年以来), 树鼯的分类地位一直悬而未决(Butler, 1972; Young, 2011)。



图 1 两种树鼯
注: A: 普通树鼯; B: 北方树鼯 (摘自: Wikipedia)

Figure 1 Photos of treeshrews

Note: A: Common tree shrew (*Tupaia glis*); B: Northern tree shrew (*Tupaia belangeri*) (Courtesy: Wikipedia)

1 树鼯是食虫目动物吗?

一些学者认为: 根据树鼯的外形(吻部较长, 指(趾)端是爪, 牙齿的数目)和食性有食虫目的特征, 应该分类到食虫目(Insectivora)。食虫目是由象鼯,

收稿日期: 2013 年 06 月 06 日

接受日期: 2013 年 06 月 07 日

发表日期: 2013 年 06 月 08 日

地鼠, 刺猬, 马岛猬, 鼯鼠, 以及可能的树鼯。现在有人建议, 把食虫目分为两个亚目 Menotyphla (象鼯及树鼯)和 Lipotyphla (地鼠, 刺猬, 马岛猬, 鼯鼠) (Haeckel, 1866; Weber, 1928; Martin, 1990)。人们已经注意到, 与食虫目其它成员相比, 树鼯有非常原始的有胎盘哺乳动物特征(Carlsson, 1922; Martin, 1990), 树鼯是高级的食虫动物(Martin, 1990)。后来食虫目被发现是一个多系群, 其成员陆续独立出来或被分置于其它目, 食虫目因而被取消了(Hutterer, 2005)。

2 树鼯是灵长类动物吗?

另一些学者则根据其头骨的特征, 例如: 大脑比较发达, 大脑上的嗅神经区较小, 眼眶后有骨桥并形成骨性眼眶; 以及某些原始的原猴类相似等特征, 例如: 中耳部构造与狐猴相似, 大拇指(趾)与其它指(趾)分开及牙齿具有前白齿)把它

列入灵长目(Primates)中的狐猴亚目(Napier and Napier, 1967)。

3 悬而未决的争议: 分类地位

树鼯应该归属于食虫目, 或是灵长目, 还是应该介于两者之间, 自成一目, 一直存在非常大的争议(Butler, 1972; Young, 2011)。事实上, 树鼯和灵长类动物之间有共享的特点, 是有胎盘哺乳动物中的原始类型(Martin, 1990)。树鼯和灵长类动物有许多共有的特征和特性(表 1), 由此, 有人把树鼯归目到 Primata。然而, 也有一些灵长类动物中共有的特征在树鼯中没有发现(Martin, 1990), 树鼯也没有灵长类动物衍生出来的灵长目动物的特征, 还有一些特征在任何其他哺乳动物中没有发现 (Martin, 1990)(表 2)。所以不能确切地说, 树鼯是灵长目动物(Butler, 1972; Martin, 1990)。

表 1 表中列出树鼯和灵长类之间共享的特点, 来自 Martin (1990)

Table 1 This table shows supposed shared characteristics between tree-shrews and primates, from Martin (1990)

内容	共享的相似性
Context	Shared similarities
头颅	吻相对狭窄
Skull	Snout relatively short
	一副简化的鼻甲骨
	Simplified set of turbinal bones
	头骨眶后突发达
	Enlarged, forward-facing orbits
	眼眶后有骨桥
	Postorbital bar present
	眶内壁为骨质模式
	Pattern of bones in medial orbital wall
	发达的颧骨和颈静脉孔
	Well-developed jugal bone with foramen
	脑颅宽平
	Enlarged braincase
	膨大的听觉泡包含外鼓骨
	Inflated auditory bulla containing 'free' ectotympanic ring
	颈内动脉(骨质小管)
	Internal carotid pattern (bony tubes)
	听小骨形式更高级
	Advanced' form of auditory ossicles
齿系	下颚出现齿梳, 舌头下另有一个类似舌头的下舌
Dentition	Tooth-comb present at front of lower jaw, linked with a specialized, serrated sublingua
	弱化的牙式
	Reduced dental formula
	树鼯和某些灵长类的白齿相似, 是相对于较原始的前白齿(如: 眼睛猴属(Tarsius))
	Similarities in cheek teeth between tree-shrews and certain primates with relatively primitive cheek teeth (e.g. Tarsius)

内容	共享的相似性
Context	Shared similarities
颅后形态	四肢和指头高运动性
Postcranial morphology	Limbs and digits highly mobile 前后肢均有 5 趾 Numerous details of limb musculature 前肢骨和后肢骨相似 Osteological similarities in both forelimbs and hindlimbs 手心和脚底有脊状皮肤 Ridged skin on palms and soles
大脑及感官器官	嗅觉器官退化
Brain and sense organs	Olfactory apparatus reduced 发达的视觉器官 Visual apparatus enhanced 视网膜中央无血管 Central, avascular area of retina 大脑皮质延伸, 头颅尺寸增大 Neocortex expanded; brain size increased 有距状沟 Calcarine sulcus present
生殖生物学	阴茎为悬垂式, 阴茎位于阴囊前
Reproductive biology	Penis pendulous; testes scrotal 与眼镜猴及猿类相似, 胎盘呈圆形状 Discoidal placenta, as in tarsiers and simians 每胎约 2-6 只 Small litter size; small number of teats
其他特征	有盲肠
Miscellaneous	Caecum present 分子亲和力 (如:白蛋白) Molecular affinities (e.g. albumins)

表 2 表中列举一些存在灵长类动物, 在树鼯中却不存在的特征, 来自 Martin (1990)

Table 2 This table shows some features that are shared amongst extant primates but are absent in tree-shrews. Adapted from Martin (1990)

特征	灵长类	树鼯
Feature	Primate condition	Tree-shrew condition
手和脚	适于抓握	不善于抓握
Hands and feet	Prehensile	Not prehensile
大脑	有外侧沟和距状沟	缺少外侧沟和距状沟
Brain	Lateral and calcarine sulcus present	Lateral and calcarine sulcus absent
阴囊	位于阴茎后位	位于阴茎前位
Scrotum	Postpenial	Prepenial
下切牙	下颚的每一边有两个或者更少	下颚的每一边有三个
Lower incisors	Two or less on each side of the lower jaw	Three on each side of the lower jaw
上切牙	横向排列*	纵向排列
Upper incisors	Arranged transversely *	Arranged longitudinally
出生的后代	早熟	晚熟
Offspring at birth	Precocial	Altricial
妊娠期	与体型相比, 相对较长	与体型相比, 相对较短
Gestation period	Relatively long compared to body size	Relatively short compared to body size

注: *许多古老的灵长类拥有纵向排列的上切齿(如: 更猴(Plesiadapis tricuspidens))

Note: * Many archaic primates have longitudinally arranged upper incisors (e.g. Plesiadapis tricuspidens)

树鼯从食虫目移到灵长目, 是因为与灵长目有某些内在的相似性(例如 Sir Wilfred Le Gros Clark 强调的大脑解剖结构的相似性), 并将其分类为原始 prosimian。然而, 线粒体基因组的分析表明, 树鼯与兔形目 Lagomorpha 有更密切的关系, 而不是皮翼目 Dermoptera 或灵长目(Xu et al., 2012)。分子细胞遗传学数据支持树鼯目—皮翼目 Dermoptera 为一个姐妹分支 clade (Nie et al., 2008)。Hallström 和 Janke(2010)最近的一项研究基于 3 000 基因的系统发育分析, 将树鼯分组到啮齿动物类(包括啮齿目和兔形目动物), 并认为树鼯鼠或兔有更紧密的亲缘关系。但是, 多个核基因证据表明树鼯和灵长类动物(包括人类)有更紧密的亲缘关系(Janecka et al., 2007, Lindblad-Toh et al., 2011)。这些最新的分子系统发育研究强烈地建议, 树鼯应给予相同的与灵长目相同的目分类地位, 与灵长目和飞狐猴类(colugos)一起, 归属 Euarchonta 分支。根据这一分类, Euarchonta 与啮齿动物(兔形目动物和啮齿动物)是姐妹分支, 两个分支组合成 Euarchontoglires 分支(Bartolomucci

et al., 2002)。

4 树鼯是一种更接近灵长类的哺乳动物

北方树鼯(*Tupaia belangeri chinensis*)基因组测序的完成为树鼯分类上长期存在的争议提供了分子水平的证据。基于树鼯全基因组数据与其他包括 6 种灵长类种在内的 14 种, Fan 等对 2117 个单拷贝基因进行分析, 结果表明树鼯首先与灵长类物种集群, 所有的系统发育分类信号具有很高的 bootstrap 支持, 包括所有密码子的位置和肽序列的编码序列(图 2)(Fan et al., 2013)。

进一步, Fan 等在 15 个哺乳动物的基因组中估算分化时间(图 2)(Fan et al., 2013)。研究结果表明: 树鼯在距今约 9 090 万年前似乎已从涵盖 6 种灵长类动物的分化类群上分化出来, 而啮齿动物类群从灵长类动物分化类群上分化出来相对较早, 大约在 9 640 万年以前。树鼯与非人类灵长类动物较接近的亲缘关系, 主要表现在系统进化树的聚类模式和相对较小的分化时间(Fan et al., 2013)。

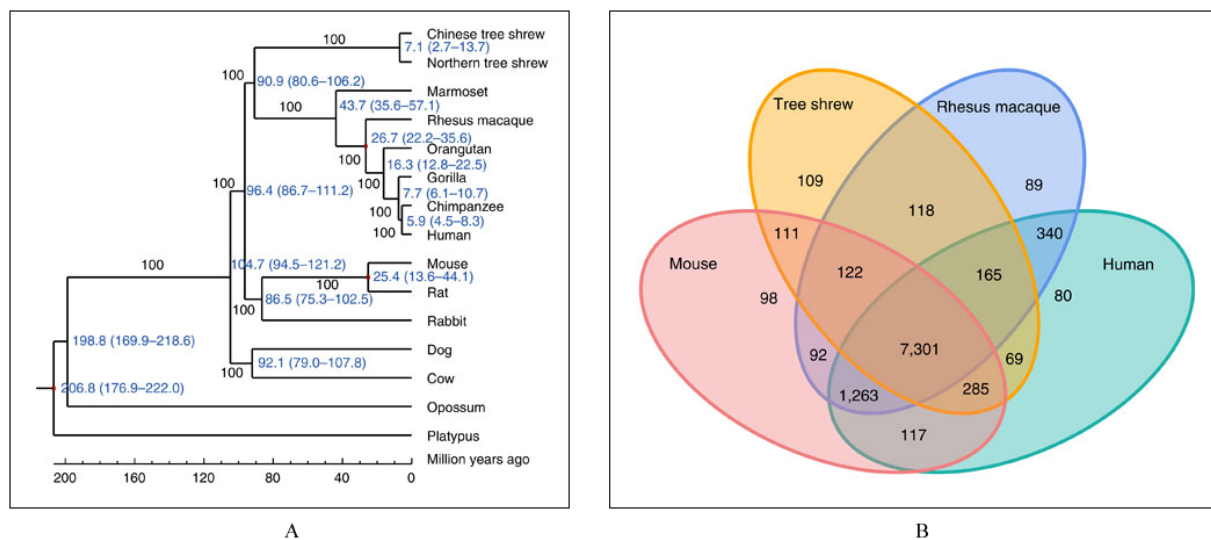


图 2 中国树鼯与相关哺乳动物的亲缘关系(摘自:Fan et al., 2013)

注: A: 基于 2 117 单拷贝基因的 15 个种(亚种)的保守进化树; 所有的系统发育资源, 包括全编码序列, 第一, 第二, 第三位密码子的位置, 以及氨基酸的同源基因都支持这个拓扑结构; 以 1 000 次重复计算 Bootstrap 引导值, 并对每个节点 note 进行标记; 所有节点的分化时间估计使用三个节点以及化石记录来校准, 在误差范围内标记每个节点; B: 中国树鼯基因家族与人类, 恒河猴和老鼠的维恩图

Figure 2 Relationship of the Chinese tree shrew and related mammals (Adopted from Fan et al 2013)

Note: A: Consensus phylogenetic tree of 15 (sub) species based on 2 117 single-copy genes; The topology was supported by all phylogenetic resources including full-coding sequences, first, second, third codon positions, and amino acids from the orthologous genes; Bootstrap values were calculated from 1 000 replicates and marked in each note; The divergence times for all notes were estimated using three notes with fossil records as calibration times and marked in each note with error range; B: Venn diagram of Chinese tree shrew gene families with human, rhesus macaque and mouse

5 结论

树鼯全基因组数据基本上平息了关于树鼯发育位置存在的争议。确切的可以说: 树鼯是灵长类总目中树鼯目的一种较为原始的小型哺乳动物, 其亲缘关系更接近灵长目动物。

参考文献

- Bartolomucci A., de Biurrun G., Czéh B., van Kampen M., and Fuchs E., 2002, Selective enhancement of spatial learning under chronic psychosocial stress, *Eur. J. Neurosci.*, 15(11): 1863-1866
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1460-9568.2002.02043.x>
 PMid:12081667
- Butler P.M., 1972, The problem of insectivore classification, In: Joysey K.A., and Kemp T.S. (eds), *Studies in Vertebrate Evolution*, Oliver and Boyd, Edinburgh, pp.253-265
- Carlsson A., 1922, über die tupaiidae und ihre beziehungen zu den insectivora und den prosimiae, *Acta Zoologica*, 3(2-3): 227-270
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1463-6395.1922.tb01021.x>
- Fan Y., Huang Z.Y., Cao C.C., Chen C.S., Chen Y.X., Fan D.D., He J., Hou H.L., Hu L., Hu X.T., Jiang X.T., Lai R., Lang Y.S., Liang B., Sheng-Guang Liao S.G., Mu D., Ma Y.Y., Niu Y.Y., Sun X.Q., Xia J.Q., Xiao J., Xiong Z.Q., Xu L., Yang L., Zhang Y., Zhao W., Zhao X.D., Zheng Y.T., Zhou J.M., Zhu Y.B., Zhang G.J., Wang J., and Yao Y.G., 2013, Genome of the Chinese tree shrew, *Nature Communications*, 4: 1426
<http://dx.doi.org/10.1038/ncomms2416>
 PMid:23385571
- Gould E., 1978, The behavior of the moonrat, *Echinosorex gymnurus* (Erinaceidae) and the pentail Tree-shrew, *Ptilocercus lowii* (Tupaïidae) with comments on the behavior of other insectivora, *Zeit. Tierpsychol.*, 48: 1-27
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb00245.x>
- Haeckel E., 1866, *Generelle morphologie der organismen: allgemeine grundzuge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von charles darwin reformierte descendenz-theorie* (2 vols.), Georg Reimer, Berlin
<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.3953>
- Hallström B.M., and Janke A., 2010, Mammalian evolution may not be strictly bifurcating, *Mol. Biol. Evol.*, 27(12): 2804-2816
- Hutterer R., 2005, Order Soricomorpha, In: Wilson D.E., and Reeder D.M. (eds), *mammal species of the world*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, pp.220-311
<http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msq166>
 PMid:20591845 PMCID:2981514
- Janecka J.E., Miller W., Pringle T.H., Wiens F., Zitzmann A., Helgen K.M., Springer M.S., and Murphy W.J., 2007, Molecular and genomic data identify the closest living relative of primates, *Science*, 318(5851): 792-794
<http://dx.doi.org/10.1126/science.1147555>
 PMid:17975064
- Lindblad-Toh K., Garber M., Zuk O., Lin M.F., Parker B.J., Washietl S., Kheradpour P., Ernst J., Jordan G., Mauceli E., Ward L.D., Lowe C.B., Holloway A.K., Clamp M., Gnerre S., Alföldi J., Beal K., Chang J., Clawson H., Cuff J., Di Palma F., Fitzgerald S., Flicek P., Guttman M., Hubisz M.J., Jaffe D.B., Jungreis I., Kent W.J., Kostka D., Lara M., Martins A.L., Massingham T., Moltke I., Raney B.J., Rasmussen M.D., Robinson J., Stark A., Vilella A.J., Wen J., Xie X., Zody M.C., Broad Institute Sequencing Platform and Whole Genome Assembly Team, Baldwin J., Bloom T., Chin C.W., Heiman D., Nicol R., Nusbaum C., Young S., Wilkinson J., Worley K.C., Kovar C.L., Muzny D.M., Gibbs R.A., Baylor College of Medicine Human Genome Sequencing Center Sequencing Team, Cree A., Dihn H.H., Fowler G., Jhangiani S., Joshi V., Lee S., Lewis L.R., Nazareth L.V., Okwuonu G., Santibanez J., Warren W.C., Mardis E.R., Weinstock G.M., Wilson R.K., Genome Institute at Washington University, Delehaunty K., Dooling D., Fronik C., Fulton L., Fulton B., Graves T., Minx P., Sodergren E., Birney E., Margulies E.H., Herrero J., Green E.D., Haussler D., Siepel A., Goldman N., Pollard K.S., Pedersen J.S., Lander E.S., and Kellis M., 2011, A high-resolution map of human evolutionary constraint using 29 mammals, *Nature*, 478(7370): 476-482
<http://dx.doi.org/10.1038/nature10530>
 PMid:21993624 PMCID:3207357
- Lyon M.W., 1913, ed., *Treeshrews: an account of the mammalian family tupaiidae*, *Proceedings of the United States National Museum*, USA, 45: 1-186
- Martin R.D., ed., 1990, *Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction*, Princeton University Press, Princeton, N.J., pp.828
- Napier J.R., and Napier P.H., eds., 1967, *A Handbook of Living Primates*, Academic Press, London

- Nie W., Fu B., O'Brien P., Wang J., Su W., Tanomtong A., Volobouev V., FergusonSmith M., and Yang F., 2008, Flying lemurs-the 'flying tree shrews'? Molecular cytogenetic evidence for a Scandentia-Dermoptera sister clade, *BMC Biol.*, 6: 18
<http://dx.doi.org/10.1186/1741-7007-6-18>
PMid:18452598 PMCID:2386441
- Weber M., 1928, Die saugetierte: einfuehrung in die anatomie und systematik der recenten und fossilen mammalia, vol. 1: anatomischer teil (2nd edition), Gustav Fischer Verlag, Jena
- Xu L., Chen S.Y., Nie W.H., Jiang X.L., and Yao Y. G., 2012, Evaluating the phylogenetic position of Chinese tree shrew (*Tupaia belangeri chinensis*) based on complete mitochondrial genome: implication for using tree shrew as an alternative experimental animal to primates in biomedical research, *J. Genet. Genomics*, 39: 131-137
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jgg.2012.02.003>
PMid:22464472
- Young P.A., 2011, Treeshrews, the primitive primate mammals for medical experimental animals, *Intl. J. of Molecular Zoology*, Vol.1, No.2, 4-6 (doi: 10.5376/ijmz. 2011.01.0002)