

doi:10.3969/j.issn.2095-1736.2016.01.062

COX I 蛋白质分子确定“寒武纪生物大爆发” 时期物种分歧时间

李可群

(同济大学 化学系, 上海 200092)

摘要 使用经典分子钟分子 COX I 蛋白质和作者提出的同源生物分子绝对进化速率计算公式,对“寒武纪生物大爆发”期间的一些主要动物门类分歧时间进行了计算。结果表明:原口动物和后口动物分歧时间为 5.60 亿年前,后口动物中的头索动物、尾索动物、半索动物和棘皮动物的分歧时间分别为 5.36 亿年前、5.40 亿年前、5.48 亿年前和 5.45 亿年前。这些结果与化石记录基本符合,明显好于现有分子钟理论得到的结果。为研究生物起源和演化提供了一种新的思路和方法。

关键词 寒武纪生物大爆发;分歧时间;绝对进化速率;原口动物;后口动物

中图分类号 Q111.2⁺1

文献标识码 A

文章编号 2095-1736(2016)01-0062-06

Resolving Metazoan phyla divergence times during cambrian explosion by COX I protein molecules

LI Ke-qun

(Department of Chemistry, Tongji University, Shanghai 200092, China)

Abstract By using the equation for calculating absolute evolutionary rates of biological molecules presented by the author and classic "molecular clock" Cytochrome oxidase subunit I (COX I) protein molecules, the metazoan phyla divergence times during Cambrian explosion were obtained. These results show that Protostomia and Deuterostomia separated at 560 million years (myrs) ago. The phyla divergence times of four major deuterostomia: Cephalochordata, Urochordata, Hemichordata and Echinodermata are 536 myrs ago, 540 myrs ago, 548 myrs ago and 545 myrs ago, respectively. These divergence times agree well with their fossil records, and are obviously better than those obtained by other current molecular clock methods. Our method may provide a new way to understand origins and evolution of creatures.

Keywords Cambrian explosion; divergence time; absolute evolutionary rate; protostomia; deuterostomia

在漫长的生物演化历史中,在经历了长达 35 亿年的等待之后,绝大多数门一级的分类单元,包括环节动物、节肢动物、软体动物、腕足动物、棘皮动物乃至脊索动物等在内的化石记录突然现于 5.45 亿年前地层附近,后生动物在一较短的地质时期内的突然出现和高度分异事件,人们形象地称之为“寒武纪生物大爆发”^[1]。

自 19 世纪 30 年代以来,包括现代进化论奠基人达尔文在内的许多进化论学者、古生物学家和地质学

家就对寒武纪生物大爆发中的动物门类的起源与早期演化,给予了极大的关注。寒武纪大爆发的研究逐步成为多学科领域共同攻克的重大基础前缘课题^[2]。由于动物化石首次出现可以反映该门类起源的最晚时间,但不一定等同于该门类的实际起始时间。而近年来快速发展的生物分子钟方法推算出的动物门类起源与分异演化时间数据结果变化很大,如原口和后口动物分异大多界于 12~8.51 亿年前,仅有极少数研究给出小于 6 亿年前的结果,即几乎所有分子钟研究结果

收稿日期:2015-05-04;修回日期:2015-05-28

作者简介:李可群,讲师,研究方向为分子遗传进化, E-mail: likequn@tongji.edu.cn。

显示两者分异早于寒武纪生物大爆发至少1亿年^[2]。由此导致研究动物门类分异的基于分子钟的深时模式和基于化石记录的浅时模式,不过前者缺乏化石记录支持,而后者无法解释如何从一个共同祖先在相对短的时间(5.6~5.2亿年前)内分异演化如此众多的两侧对称动物门类(即原口动物和后口动物)^[2]。

为了解决这些问题,我们将依据本文作者提出的同源生物分子绝对进化速率计算公式并结合经典的分子钟分子COX I(细胞色素氧化酶I亚基)蛋白质给出寒武纪生物大爆发时期一些主要动物门类的物种分歧(即一般文献所称的动物分异)时间,所得结果与化石基本相符,为深时模式和浅时模式的融合进行了初步的探索,并可为生物起源和演化的研究提供一种新的研究方法。

1 原口和后口动物的分歧时间的确定

1.1 同源生物分子绝对进化速率的计算公式

在研究生物分子进化时,本文作者给出了分子绝对进化速率的计算公式^[3]:

$$\frac{1}{2}(e^{-k_1 t} + e^{-k_2 t}) = 1 - \frac{d_1 + d_2}{2n_0} = 1 - \frac{d}{2n_0} = 1 - p \quad (1)$$

式(1)中, k_1 、 k_2 分别为两个同源分子的绝对进化速率, t 为从共同祖先分子进化的时间,或称两个物种的分歧时间, p 为分子比对所得的种间差异率,而 $k_1 t$ 、 $k_2 t$ 分别为两个同源分子的平均突变概率(或称遗传距离)。 d_1 、 d_2 分别为两个同源分子与共同祖先分子相比所得的差异位点数, d 为两个同源分子中相同位点氨基酸(或核苷酸)不相同的位点数, $2n_0$ 为被比较的同源分子氨基酸或核苷酸位点总数。为了表述和计算的方便,本文中分子绝对进化速率的单位采用氨基酸(或核苷酸)位点数/10亿年,进化时间(或物种分歧时间)的单位采用10亿年。

1.2 种间差异率与 NCBI 序列相同率之间的关系

以氨基酸序列为例来说明公式(1)的推导过程,参见图1。

由于存在20种基本氨基酸,氨基酸序列位点突变时,与同源氨基酸序列相同位点形成相同氨基酸的概率很低而可忽略(可校正)。因此,某序列所有已突变位点与其同源序列相同位点相比等同于与共同祖先序列相同位点相比。由Kimura的理论和本文作者实际计算结果^[3]均说明序列位点突变可视为随机过程,各位点可视为独立质点,因此可将两序列相比过程简化成图1所示。理论上,在有限的物种分歧时间内有 $d_1 + d_2 < n_0$,因此不难理解本文式(1)推导过程中直接

将2个从共同祖先蛋白质分子进化的同源序列的绝对进化速率计算公式直接相加^[4]的原因。

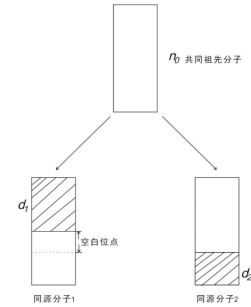


图1 分子绝对进化速率的计算公式推导过程示意图

Fig 1 The scheme of equation deduction for molecular evolutionary rates

由图1不难理解种间差异率 p 与美国生物技术信息中心(NCBI)网站数据库GenBank上给出的序列相同率(identity)之和等于1,这也是本文通过NCBI网站来计算种间差异率的原理。同时,当 $d_1 + d_2 < n_0$ 时,体系存在所谓遗传三角形现象(即共同祖先蛋白质分子至两同源蛋白质分子的遗传距离之和与两同源蛋白质分子间的所谓相对遗传距离之间存在定量关系)。

当 $d_1 + d_2 > n_0$ 时,由于存在多重突变,两同源序列的一些相同位点的氨基酸有可能突变成重新相同(由于存在20种基本氨基酸,理论上任意两个氨基酸序列最小相同率为5%),即此时也可用一个类似 $d_1 + d_2 < n_0$ 时的遗传三角形来描述。通过适当的实验设计(如在祖先分子至同源分子进化路径上采用具有同一更小物种分歧时间的两组进化速率存在一定差异的同类群分子,加上适当的约束条件,参见本文作者提出的各种计算模型),由于物种分歧时间是物种进化历史上的客观事件,因此可以方便地解析出我们所需要的物种分歧时间。

若出现物种分子之间种间差异率饱和等情形,可通过改变被比较物种和分子来改善。

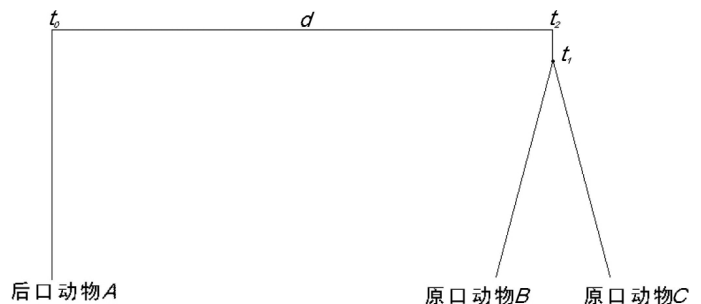


图2 确定原口和后口动物分歧时间时的物种进化关系示意图

Fig 2 The scheme for resolving divergence times of protostomia and deuterostomia

1.3 计算原口和后口动物分歧时间的数学模型

分别选择一种有较多物种数的后口动物和原口动物门类(分别用 A 和 B 表示),其中后口动物门类有确切的物种分歧时间。由于 COX I 蛋白质分子为经典的分子钟分子,许多动物门类中各物种的 COX I 蛋白质分子绝对进化速率相近(见表 1),为了更好地区分出原口和后口动物的分歧时间 t_2 ,我们还引入少量另一种原口动物 C ,它与原口动物 B 的分歧时间为 t_1 ,见图 2。

根据同源分子遗传距离的加和公式^[3],后口动物 A 以及两个原口动物 B 和 C 自分歧时间点 t_2 的遗传距离分别为 $k_{A(i)}t_0 + d(t_2 - t_0)$ 、 $k_{B(j)}t_1 + k(t_2 - t_1)$ 和 $k_{C(l)}t_1 + k(t_2 - t_1)$,其中 $k_{A(i)}$ 为后口动物 A 自分歧时间 t_0 的平均绝对进化速率, $k_{B(j)}$ 、 $k_{C(l)}$ 分别为原口动物 B 和 C 自分歧时间 t_1 的平均绝对进化速率, d 和 k 分别为主干枝 t_2 至 t_0 的平均绝对进化速率以及原口动物进化分枝 t_2 至 t_1 的平均绝对进化速率。 $k_{B(j)}t_1$ 和 $k_{C(l)}t_1$ 分别为原口动物 B 和 C 自分歧时间点 t_1 的遗传距离。 i 、 j 和 l 分别为计算时后口动物和两个原口动物物种序号。将上述遗传距离代入式(1),当 3 个门类物种两两比较时可得计算 t_2 的目标函数为:

$$s = \min \left\{ \sum_{i=1}^{m_1} \sum_{j=1}^{n_1} \left[\frac{1}{2} (e^{-(k_{A(i)}t_0 + d(t_2 - t_0))} + e^{-(k_{B(j)}t_1 + k(t_2 - t_1))}) - 1 + p_{AB}(i, j) \right]^2 + \sum_{i=1}^{m_1} \sum_{l=1}^{n_2} \left[\frac{1}{2} (e^{-(k_{A(i)}t_0 + d(t_2 - t_0))} + e^{-(k_{C(l)}t_1 + k(t_2 - t_1))}) - 1 + p_{AC}(i, l) \right]^2 + \sum_{j=1}^{n_1} \sum_{l=1}^{n_2} \left[\frac{1}{2} (e^{-k_{B(j)}t_1} + e^{-k_{C(l)}t_1}) - 1 + p_{BC}(j, l) \right]^2 \right\} \quad (2)$$

式(2)中 $p_{AB}(i, j)$ 、 $p_{AC}(i, l)$ 和 $p_{BC}(j, l)$ 分别为物种 $A(i)$ 与 $B(j)$ 、 $A(i)$ 和 $C(l)$ 以及 $B(j)$ 和 $C(l)$ 比较时得到的种间差异率。 m_1 、 n_1 和 n_2 分别为动物门类 A 、 B 和 C 计算时采用的物种数。

由于实际计算显示物种的遗传距离一般较小,且原口动物门类分歧时间 t_1 一般与 t_2 接近,导致原口动物进化分枝上 t_2 至 t_1 时间段遗传距离相对较小,为了便于区分出两个分歧时间,将式(2)中各自然指数项按泰勒级数表达式分别展开并取前两项,由于同一动物门类中 COX I 蛋白质分子绝对进化速率相差不大,其余项变化不大且数值较小,我们近似用常数替代,并让余项与常数的差值并入残差 s 。有

$$s = \min \frac{1}{4} \left\{ \sum_{i=1}^{m_1} \sum_{j=1}^{n_1} [k_{A(i)}t_0 + d(t_2 - t_0) + k_{B(j)}t_1 + k(t_2 - t_1) + s_1 - 2p_{AB}(i, j)]^2 + \sum_{i=1}^{m_1} \sum_{l=1}^{n_2} [k_{A(i)}t_0 + d(t_2 - t_0) + k_{C(l)}t_1 + k(t_2 - t_1) + s_1 - 2p_{AC}(i, l)]^2 + \sum_{j=1}^{n_1} \sum_{l=1}^{n_2} [k_{B(j)}t_1 + k_{C(l)}t_1 - 2p_{BC}(j, l)]^2 \right\} \quad (3)$$

$$s_1 \text{ 为两个自然指数项余项之和,因仅加入少量原口动物 } C \text{ 物种,式(2)中第 2 个加和项方程数远低于第 1 个加和项,为了减少变量数并让数学模型稳定我们人为地让第 2 个加和项余项之和也为 } s_1 \text{。通过选择适当的原口动物 } C \text{ 的物种使得它们既可区分出 } t_2 \text{ 又不至于对计算结果产生过大的影响,即余项之和与 } s_1 \text{ 的差值也可并入残差 } s \text{ 中。而式(2)中第 3 个加和项无遗传距离较小项,故忽略其泰勒级数展开式余项。式(3)直接求解较为困难,我们可使用最优化软件 Lingo 11.0 方便地求解。}$$

式(3)中第一个加和项中的 s_1 为两个自然指数项余项之和,因仅加入少量原口动物 C 物种,式(2)中第 2 个加和项方程数远低于第 1 个加和项,为了减少变量数并让数学模型稳定我们人为地让第 2 个加和项余项之和也为 s_1 。通过选择适当的原口动物 C 的物种使得它们既可区分出 t_2 又不至于对计算结果产生过大的影响,即余项之和与 s_1 的差值也可并入残差 s 中。而式(2)中第 3 个加和项无遗传距离较小项,故忽略其泰勒级数展开式余项。式(3)直接求解较为困难,我们可使用最优化软件 Lingo 11.0 方便地求解。

1.4 原口和后口动物分歧时间的计算

随意选取了 16 种后口动物鲨鱼和 15 种原口动物环节动物的细胞色素氧化酶 I 亚基蛋白质分子用于计算。鲨鱼是著名分子进化学家 Kimura 用于说明分子钟速率恒定的 8 种脊椎动物血红蛋白分子经典体系的物种之一。其物种分歧时间 Kimura 在其所著的 *The neutral theory of molecular evolution*^[5] 一书给出为约 4.68 亿年,即分歧时间为 0.468。本文作者使用 Kimura 所给 8 种脊椎动物分歧时间计算了不同线粒体分子绝对进化速率,所得式(1)两边平均差值或称平均残差仅为 0.02 ~ 0.03 甚至更小^[3],说明 Kimura 给出的鲨鱼分歧时间是可靠的。

表 1 给出了不同鲨鱼和环节动物物种 COX I 蛋白质分子的 NCBI Accession(美国生物技术信息中心分子序列号)以及本文计算出它们的绝对进化速率。

由表 1 可以看出,16 种鲨鱼 COX I 蛋白质分子绝对进化速率确实很相近,而环节动物除个别物种外,其余物种 COX I 蛋白质分子绝对进化速率也变化不大。

计算中原口动物 C 使用轮虫动物,选择了 *Rotaria rotaria*(YP_003331185.1,括号内为其 COX I 蛋白质分子的 NCBI 分子序列号,下同)、*Brachios plicatilis*(YP_001739865.1)、*Philodina citrine*(YP_007183136.1)和 *Brachios ibericus*(ACX54194.1)。它们计算出的绝对进化速率分别为 0.8337、0.7288、0.8549 和 0.7245。计算表明,使用分子绝对进化速率存在一些差异的原口动物 C 物种和 s_1 取正值更有利于区分出分歧时间 t_2 。另外,计算中应去除所得种间差异率均与其他物种存在较强线性关系的物种,这一现象可能是由突变饱和等原因造成的。

使用 NCBI 网站提供的 protein blast 软件对上述物种 COX I 蛋白质分子进行对齐并计算出其种间差异率。将相关数据代入式(3),加上约束条件: $t_2 > 0.468$ (即 t_0) 和 $t_2 > t_1$ 再使用优化软件 Lingo 11.0 可得到残差 s 为 0.02583,对应平均残差 \bar{s} 仅为 8.81×10^{-3} ,说明拟合效果较好。

表1 计算所用鲨鱼和环节动物 COX I 蛋白质分子及其绝对进化速率

Table 1 The species names of Sharks and Annelidas used in calculation and absolute molecular evolutionary rates of their COX I proteins

鲨鱼				环节动物			
序号	物种名	NCBI Accession	绝对进化速率	序号	物种名	NCBI Accession	绝对进化速率
1	<i>Carcharhinus longimanus</i>	YP_009104710.1	0.3461	1	<i>Urechis caupo</i>	AAT12180.1	0.4947
2	<i>Carcharhinus macroti</i>	YP_009058580.1	0.3426	2	<i>Lumbricus terrestris</i>	AAC46864.1	0.5018
3	<i>Isurus paucus</i>	YP_009029787.1	0.3240	3	<i>Hirudo nipponia</i>	AGL10941.1	0.7336
4	<i>Rhinodon typus</i>	YP_009002135.1	0.3392	4	<i>Metaphire vulgaris</i>	AHM23779.1	0.4626
5	<i>Mustelus manazo</i>	NP_008805.1	0.3355	5	<i>Amythas aspergillus</i>	YP_009092408.1	0.4939
6	<i>Heterodontus zebra</i>	YP_008144651.1	0.3190	6	<i>Ridgeia piscesae</i>	YP_009050472.1	0.6182
7	<i>Glyphis glyphis</i>	YP_008239355.1	0.3422	7	<i>Sipunculus nudus</i>	AIE44498.1	0.5407
8	<i>Scolidon macrorhynchus</i>	YP_006460407.1	0.3188	8	<i>Phascolosoma esculenta</i>	YP_002836180.1	0.5037
9	<i>Carcharia taurus</i>	YP_009003641.1	0.3373	9	<i>Perinereis aibulitensis</i>	YP_009024491.1	0.4289
10	<i>Glyphis garricki</i>	YP_009000237.1	0.3426	10	<i>Marphysa sanguinea</i>	YP_008965280.1	0.5218
11	<i>Prionace glauca</i>	AGW45857.1	0.3445	11	<i>Tonoscolex birmanicus</i>	AGW95949.1	0.5076
12	<i>Alopias superciliosus</i>	YP_008082484.1	0.3362	12	<i>Perinereis nuntia</i>	YP_007624874.1	0.5750
13	<i>Megachasma pelagios</i>	YP_008082471.1	0.3370	13	<i>Whitmania pigra</i>	YP_003331197.1	0.7058
14	<i>Lamna ditropis</i>	YP_009040561.1	0.3290	14	<i>Urechis unicinctus</i>	YP_002929386.1	0.5105
15	<i>Chiloscyllium punctatum</i>	YP_005088201.1	0.3396	15	<i>Perioryx excavatus</i>	YP_001315143.1	0.5055
16	<i>Cetorhinus maximus</i>	AGZ90492.1	0.3365				

计算所得原口和后口动物分歧时间与两侧对称动物(即原口和后口动物)争议痕迹化石不早于 5.65 亿年前,但绝大多数化石年龄小于 5.60 亿年^[6],以及原口和后口动物分歧时间至少早于 5.55 亿年前^[2]的化石证据基本相符,结果明显好于现有分子钟方法所得结果。

1.5 原口和后口动物分歧时间的平行计算结果

为了说明结果的准确性,我们还使用线虫动物、节肢动物、软体动物和腕足动物 4 种动物门类作为原口动物 C 进行了相同的计算。计算过程选用的物种及其 COX I 蛋白质分子序列号分别为,线虫动物: 1. *Oesoph-agostoma quadrispinulatum*(CAQ56171.1); 2. *Nematodi-rus oiratianus*(AGZ64211.1); 3. *Parascaris univalens*(YP_009058864.1); 4. *Steinernema carpocapsae* (YP_

计算还可得到原口和后口动物分歧时间 t_2 为 0.5597,环节和轮虫两动物门类分歧时间 t_1 为 0.5233,而主干枝 t_2 至 t_0 时间段平均绝对进化速率 d 为 0.9866,原口动物进化分歧 t_2 至 t_1 时间段平均绝对进化速率 k 为 0.2687;泰勒级数余项 s_1 为 2.704×10^{-2} ,说明其数值确实较小。

026087.1); 5. *Aphelenchoides besseyi* (YP_009092396.1)。节肢动物: 1. *Walchia hayashi* (BAG24167.1); 2. *Lithodes nintokuae*(BAO94242.1); 3. *Bemisia afer*(AHC02238.1); 4. *Ixodes pavlovskyi*(YP_009020698.1); 5. *Carsula yunnana*(AFH53212.1)。软体动物: 1. *Achatina fulisa* (YP_009049157.1); 2. *Ro-boastra europaea*(NP_702975.1); 3. *Panopea generosa* (YP_009108137.1); 4. *Camaena eicatricosa* (YP_009104591.1)。腕足动物: 1. *Terebratulina retusa*(NP_033652.1); 2. *Terebratulina transversa*(NP_203506.1); 3. *Laquens rubellus*(NP_058502.1); 4. *Lingula anatine* (BAD69570.1)。

使用不同原口动物 C 的 COX I 蛋白质分子计算结果如表 2 所示。

表2 COX I 蛋白质分子计算原口和后口动物分歧时间的平行结果

Table 2 The parallel results of divergence times of protostomia and deuterostomia

原口动物 C	残差 s	平均残差 \bar{s}	泰勒级数 余项 s_1	主干枝平均 绝对速率 d	原口动物分 枝平均绝对 速率 k	原口和后口 动物分歧 时间 t_2	原口动物 门级分歧 时间 t_1
线虫动物	0.03103	8.865×10^{-3}	3.395×10^{-2}	0.9843	0.2703	0.5561	0.5123
节肢动物	0.02583	8.423×10^{-3}	1.587×10^{-2}	1.0117	0.2552	0.5584	0.5444
软体动物	0.01639	6.710×10^{-3}	2.5095×10^{-2}	1.0156	0.2585	0.5580	0.5227
腕足动物	0.02595	8.625×10^{-3}	2.299×10^{-2}	0.9837	0.2607	0.5606	0.5345

由表2所例的4个平行结果显示所得的原口和后口动物分歧时间也均接近0.56,结果令人满意。同时还可以看出不同的原口动物C所得的主干枝 t_2 至 t_0 时间段平均绝对进化速率很相近,且各次计算平均残差也很小,说明拟合结果较好。

我们注意到环节动物与节肢动物和腕足动物的物种分歧时间与它们的化石年龄(5.44亿年前^[7])很相近,不过这些分歧时间是否分别为它们的起源时间仍需进一步弄清原口动物分异演化关系后才能确定。

2 寒武纪大爆发期间一些主要后口动物分歧时间的确定

2.1 计算公式

除了原口和后口动物分歧时间外,确定寒武纪大爆发时期一些主要后口动物门类,即头索动物、尾索动物、半索动物以及棘皮动物的分歧时间也是一项重要工作。由于比这些主要后口动物门类出现更早和更晚的动物门类分歧时间已确定,我们可以使用更为简便的方法来确定它们的分歧时间,即让这些主要后口动物门类分别与鲨鱼和两种原口动物两两进行比较从而确定它们的分歧时间。如图3所示。

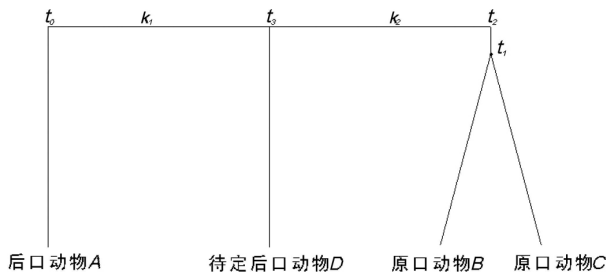


图3 确定寒武纪时期主要后口动物
分歧时间时物种进化关系示意图

Fig 3 The scheme of resolving the divergence times of major deuterostomia during Cambrian explosion

图3中 t_3 为待定主要后口动物(用D表示)自进化主枝上的分歧时间。不难得到计算 t_3 的目标函数为:

$$s = \min \left\{ \sum_{u=1}^{m_2} \sum_{i=1}^{m_1} \left[\frac{1}{2} \left(e^{-\left(k_{u0}t_0 + k_1(t_3 - t_0) \right)} + e^{-\left(k_{u0}t_3 \right)} \right) - 1 + p_{DA}(u, i) \right]^2 + \sum_{u=1}^{m_2} \sum_{j=1}^{n_1} \left[\frac{1}{2} \left(e^{-\left(k_{u0}t_3 + k_2(t_2 - t_3) \right)} + e^{-\left(k_{u0}t_2 + k(t_2 - t_1) \right)} \right) - 1 + p_{DB}(u, j) \right]^2 + \sum_{u=1}^{m_2} \sum_{l=1}^{n_2} \left[\frac{1}{2} \left(e^{-\left(k_{u0}t_3 + k_2(t_2 - t_3) \right)} + e^{-\left(k_{u0}t_1 + k(t_2 - t_1) \right)} \right) - 1 + p_{DC}(u, l) \right]^2 \right\} \quad (4)$$

式(4)中 k_1 和 k_2 分别为主干枝上 t_3 至 t_0 以及 t_2 至 t_3 时间段平均绝对进化速率 $p_{DA}(u, i)$ 、 $p_{DB}(u, j)$ 和 $p_{DC}(u, l)$ 为第 u 个动物门类D物种分别与第 i 个动物

门类A物种、第 j 个动物门类B物种以及第 l 个动物门类C物种两两比较时所得种间差异率 m_2 为计算所用的动物门类D物种数。

2.2 分歧时间的确定

下面为我们在NCBI数据库中检索到的现生寒武纪生物大爆发主要后口动物名称及其COX I蛋白质NCBI分子序列号(括号内)。头索动物: 1. Branchiostoma japonicum(ABD48669.1); 2. Epigonichthys maldiven-sis(YP_145518.1); 3. Asymmetron lucayanum(YP_145505.1); 4. Branchiostoma belcheri(AAX15681.1); 5. Branchiostoma floridae(BAH86368.1); 6. Branchiostoma lanceolatum(NP_007539.1)。尾索动物: 1. Clavelina phlegraea(YP_009029840.1); Botrylloides pizoni(YP_009029824.1); 3. Botrylloides leachii(YP_009029811.1); 4. Doliolum nationalis(YP_184730.1); 5. Halocythia roretz(NP_038239.1); 6. Clavelina lepadiformis(ACO40300.1); 7. Ciona intestinalis(NP_758778.1)。半索动物: 1. Balanoglossus carnosus(NP_008395.1); 2. Balanoglossus clavigerus(YP_003457176.1); 3. Saccoglossus kowalevskii(YP_337795.1)。棘皮动物: 1. Ophiura lutken(YP_025936.1); 2. Ophiacantha linea(YP_008994243.1); 3. Cucumaria miriata(YP_025923.1); 4. Apostichopus japonicus(ABX59363.1); 5. Nacospatangus alta(YP_008994264.1); 6. Parastichopus nigripunctatus(YP_003264304.1); 7. Ophiopholis aculeata(NP_957755.1); 8. Arbacia lixula(NP_007344.1); 9. Hemicentrocus pulcherrimus(YP_009019260.1); 10. Loxechinus albus(YP_009019247.1); 11. Acanthaster brevispinus(YP_492668.1); 12. Acanthaster planci(YP_492655.1); 13. Neogymnocrinus richeri(YP_448754.1); 14. Luidia quinaria(YP_187564.1)。

表3 寒武纪大爆发时期一些主要后口动物分歧时间

Table 3 The divergence times of major deuterostomia during Cambrian Explosion

动物门类	残差 s	平均残差		k_1	k_2
		\bar{s}	物种分歧时间 t_3		
头索动物	0.03192	0.01233	0.5359	5.8957	15.512
尾索动物	0.04700	0.01385	0.5400	11.015	26.748
半索动物	0.02795	0.01632	0.5484	4.6787	29.572
棘皮动物	0.09190	0.01370	0.5449	4.3937	23.2278

将表1给出的16种鲨鱼和15种环节动物及同时得到的4种轮虫的绝对进化速率,以及分歧时间 t_2 、 t_1 和 t_0 还有上述寒武纪大爆发期间主要后口动物门类各物种分别与鲨鱼、环节动物和轮虫动物两两比较得到的种

间差异率代入式(4),并加上约束条件: $t_3 > 0.468$,使用优化软件 Lingo 11.0 可方便地得到表3中结果。

由表3可以看出4种主要后口动物自进化主枝分歧时间的确位于寒武纪期间(5.44~5.05亿年前^[8])与埃迪卡拉地层(约5.6亿年前)无相关动物化石记录^[9]的事实相符。同时它们分歧时间与由化石得出的演化顺序:棘皮动物(半索动物)→尾索动物→头索动物基本一致^[10];另外,头索动物和尾索动物自主干枝上分歧时间分别为5.359和5.400亿年前,与文献报道的这两种动物化石最早在我国澄江生物群地层^[11-12](约5.3亿年前)首先发现相符。棘皮动物的分歧时间也与文献^[13]指出其起源于寒武纪早期相符。综合表2原口动物环节动物与某些原口动物门类的分歧时间,本文计算结果支持门一级两侧对称动物在距今5.4~5.3亿年前以突然出现的方式诞生于我们的行星上的文献结论^[14],因此我们认为本文的计算结果与化石记录基本相符,明显优于现有分子钟理论文献所得结果,说明使用本文提出的方法来确定“寒武纪生物大爆发”期间物种分歧时间是可行的。

需说明的是,本文所得的半索动物和棘皮动物自主干枝分歧时间存在差异,与现有文献关于两者自同一个进化分枝进化而来^[10]的说法不一样,可能与NCBI上能检索到的半索动物完整COX I蛋白质分子数目过少有关(仅3种肠腮纲物种,另一种羽腮纲动物 *Rhadopleura compacta* 的COX I蛋白质分子(YP_004581432.2)绝对进化速率与前者存在很大的差别,引入较大误差而被排除),需进一步的分子钟研究来确

认棘皮动物和半索动物的分异演化关系。

参考文献:

- [1]郝家胜. “寒武纪爆发”事件及其成因述评[J]. 安徽师范大学学报:自然科学版, 2003, 26(4): 378-384.
- [2]张兴亮, 舒德干. 寒武纪大爆发的因果关系[J]. 中国科学: 地球科学, 2014, 44(6): 1155-1170.
- [3]李可群. 分子绝对进化速率与物种分歧时间之间的定量关系[J]. 生物学杂志, 2015, 32(2): 70-75.
- [4]李可群. 分子绝对进化速率计算公式的推导及应用方法[J]. 高师理科学刊, 2015, 35(1): 19-21.
- [5]Kimura M. The neutral theory of molecular evolution[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- [6]Erwin D H, Laflamme M, Tweedt S M, et al. The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals[J]. Science, 2011, 334(6059): 1091-1097.
- [7]柯叶艳, 齐文同. 前寒武纪生物起源时间的化石和分子钟研究[J]. 地质论评, 2002, 48(5): 457-462.
- [8]赵生才. 澄江动物群与寒武纪大爆发[J]. 中国科学院院刊, 1998, 5: 378-380.
- [9]杜远生, 童金南. 古生物地史学概览[M]. 武汉: 中国地质大学出版社, 2010.
- [10]舒德干, 张兴亮, 韩健, 等. 再论寒武纪大爆发与动物成型[J]. 古生物学报, 2009, 48(3): 414-427.
- [11]舒德干. 寒武纪大爆发与动物树成型[J]. 地球科学与环境学报, 2009, 31(2): 111-134.
- [12]Shu D G, Chen L, Han J, et al. An early Cambrian tunicate from China[J]. Nature, 2001, 411: 472-473.
- [13]赵元龙, 黄友庄, 龚显英. 贵州台江凯里动物群中的棘皮动物[J]. 古生物学报, 1994, 33(3): 305-324.
- [14]陈均远. 寒武纪大爆发和多细胞动物构型的起源[J]. 科学, 2000, 52(6): 23-28.
- [5]Blight E G, Dyer W J. A rapid method lipid extraction and purification[J]. Can J Biochem Physiol, 1959, 37(8): 911-917.
- [6]汪正范. 色谱定性与定量[M]. 北京: 化学工业出版社, 2000, 168-169.
- [7]陈必链, 林跃鑫, 黄键. 坛紫菜的营养评价[J]. 中国海洋药物, 2001(2): 51-54.
- [8]Johns R B, Nichols P D, Perry G J. Fatty acid composition of ten marine algae from Australian waters[J]. Phytochemistry, 1979, 18(5): 799-802.
- [9]Blouin N, Calder B L, Perkins B, et al. Sensory and fatty acid analyses of two Atlantic species of porphyra (Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 2006, 18(1): 79-85.
- [10]张敏, 李瑞霞, 伊纪峰, 等. 4种经济海藻脂肪酸组成分析[J]. 海洋科学, 2012, 36(4): 7-12.
- [11]孙翔宇, 高贵田, 段爱莉, 等. 多不饱和脂肪酸的研究进展[J]. 食品工业科技, 2012, 33(7): 418-423.
- [12]林杰. 不饱和脂肪酸的生理功能及其应用进展[J]. 广东化工, 2013, 40(6): 92-93.
- [13]Simopoulos A P. Essential fatty acid in health and chronic disease[J]. American Journal Clinical Nutrition, 1999, 70(4): 560-569.
- [14]朱昱哲, 王静凤, 詹麒平, 等. 高含量DHA/EPA甘油三酯促进肝脏糖原合成及其作用机制的研究[J]. 中国药理学通报, 2013, 29(7): 975-980.
- [15]张玉君, 潘进芬, 蒲新明. 海洋浮游植物的脂肪酸: 组成、功能及其生态学意义[J]. 海洋通报, 2011, 30(1): 113-120.
- [16]Yan X J, Chen D Y, Xu J L, et al. Profiles of photosynthetic glycerolipids in three strains of *Skeletonema* determined by UPLC-Q-TOF-MS[J]. Journal of Applied Phycology, 2011, 23(2): 271-282.
- [17]王海洪, 王杨, 徐大伦. 紫菜加工利用可行性分析[J]. 食品科技, 2000(6): 29-30.
- [18]李晓川. 我国紫菜产业发展、标准状况及安全性评价[J]. 中国渔业质量与标准, 2011, 1(2): 9-12.