

树鼯进化分类地位的分子证据

许凌^{1,3}, 范宇^{1,3}, 蒋学龙², 姚永刚^{1,4,5,*}

1. 中国科学院昆明动物研究所, 中国科学院与云南省动物模型与人类疾病机理重点实验室, 云南 昆明 650223;
2. 中国科学院昆明动物研究所, 遗传资源与进化国家重点实验室, 云南 昆明 650223;
3. 中国科学院大学, 北京 100039;
4. 中国科学院昆明动物研究所, 中国科学院灵长类研究中心, 云南 昆明 650223;
5. 中国科学院昆明动物研究所, 中国科学院树鼯饲养繁殖基地, 云南 昆明 650223

摘要: 树鼯隶属攀鼯目, 广泛分布于东南亚、南亚和中国南部等地区。由于其独特的特点, 如体型小、脑-体重比例高、生殖周期短、寿命短和饲养成本低等, 在生物医学研究中被认为是可望替代灵长类动物的新型实验动物。然而, 关于树鼯与灵长类动物的亲缘关系一直存在争议。明确树鼯的分类地位是创建实验动物的重要研究基础。该文介绍了近年来关于树鼯分类地位探讨的分子证据。在现有的研究中, 大部分核 DNA 序列研究, 包括近期树鼯全基因组序列分析, 都支持树鼯是灵长动物的近缘旁系群, 然而绝大部分基于线粒体 DNA 序列的研究却显示树鼯与啮齿动物的亲缘关系更为接近。这样的分歧主要是由于线粒体序列和核基因数据的差异以及不同的算法导致。综合现有不同 DNA 数据的研究结果, 作者认为树鼯作为灵长类的近亲这一结论应该成为共识。

关键词: 树鼯; 系统分类; 核基因 DNA; 线粒体 DNA

中图分类号: Q959; Q523 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2013)02-0070-07

Molecular evidence on the phylogenetic position of tree shrews

Ling XU^{1,3}, Yu FAN^{1,3}, Xue-Long JIANG², Yong-Gang YAO^{1,4,5,*}

1. Key Laboratory of Animal Models and Human Disease Mechanisms of the Chinese Academy of Sciences & Yunnan Province, Kunming Institute of Zoology, Kunming 650223, China;
2. State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China
3. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;
4. Kunming Primate Research Center, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;
5. Tree Shrew Inbreeding Center, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

Abstract: The tree shrew is currently located in the Order Scandentia and is widely distributed in Southeast Asia, South Asia, and South China. Due to its unique characteristics, such as small body size, high brain-to-body mass ratio, short reproductive cycle and life span, and low-cost of maintenance, the tree shrew has been proposed as an alternative experimental animal to primates in biomedical research. However, there is unresolved debate regarding the phylogenetic affinity of tree shrews to primates and their phylogenetic position in Euarchontoglires. To help settle this debate, we summarized the available molecular evidence on the phylogenetic position of the tree shrew. Most nuclear DNA data, including recent genome data, suggested that the tree shrew belongs to the Euarchonta clade harboring primates and flying lemurs (colugos). However, analyses of mitochondrial DNA (mtDNA) data suggested a close relationship to lagomorphs and rodents. These different clustering patterns could be explained by nuclear gene data and mtDNA data discrepancies, as well as the different phylogenetic approaches used in previous studies. Taking all available conclusions together, the robust data from whole genome of this species supports tree shrews being genetically closely related to primates.

Keywords: Tree shrew; Phylogenetic; Nuclear DNA; Mitochondria DNA

树鼯(tree shrews) 隶属于攀鼯目(Scandentia), 为 外形类似于松鼠的一类小型哺乳动物, 体重 ≤ 320 g,

收稿日期: 2012-12-24; 接受日期: 2013-01-24

基金项目: 中国科学院基础前沿研究专项项目(KSCX2-EW-J-23); 863 课题(2012AA021801); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-R-11)

*通信作者(Corresponding author), E-mail: yaoyg@mail.kiz.ac.cn

广泛分布于南亚、东南亚及我国南部 (Corbet & Hill, 1992; Helgen, 2005)。其中北树鼯 (*Tupaia belangeri*; 亦称中緬树鼯) 是攀鼯目在我国唯一代表, 头体长 140~230 mm, 成年体重 80~200 g (Wang, 1987), 3~4 月龄性成熟, 怀孕期 40~45 d, 哺乳期~35 d, 一胎产 1~6 只, 通常产 3~4 只 (Peng et al, 1991)。虽然人类对树鼯的研究已有~200 年历史, 但直到 20 世纪 80 年代树鼯作为模型动物在生物学方面的研究才引起较多的关注 (Sargis, 2004)。树鼯在生理解剖、神经发育、肝炎病毒感染特性及心理应激模式等方面与灵长类, 甚至人类高度相似 (Xu et al, 2013), 且具有体型小、饲养成本低及群体扩繁快等特点, 被广泛应用于人类医学实验研究的诸多领域, 尤其是在人类病毒性肝炎模型的研究方面具有独特的疾病模型优势 (Jiao et al, 2009; Shen et al, 2011)。另外, 树鼯拥有哺乳动物中最大的脑-体重比, 是研究脑功能和神经退行性疾病的理想模型 (Peng et al, 1991; Previc, 2009)。如今, 作为一类具有潜在应用价值的新型模式动物, 树鼯已越来越多地引起人们的关注。

在树鼯被应用于生物医学实验研究诸多领域的同时, 对于树鼯自身所处的系统进化分类地位的研究也未曾离开人们的视线。由于根据形态学数据与分子证据得到的结论之间存在显著差异, 导致其系统分类地位一直受到争议 (Shoshani et al, 1996; Olson et al, 2004)。为了解决这个问题, 研究者纷纷通过利用更有代表性的 DNA 长片段 (甚至是树鼯全基因组序列), 建立更多独立的数据集及结合更多种计算方法等手段来阐明树鼯与其他物种的亲缘关系。这些方法的建立和手段的利用丰富了分子系统发育进化理论的发展, 也为各物种分类提供了有效的分子证据。本文通过回顾树鼯的分类地位、探讨各国学者通过不同分子证据, 主要是线粒体基因序列和核基因序列数据, 以增进人们对树鼯的系统进化分类地位的认知, 并全面认识树鼯的进化地位。

1 树鼯的传统分类地位

1.1 树鼯归类于攀鼯目

1780 年, 一只树鼯被误认为是松鼠而被准确描述并附绘图, 且直到 40 年后才作为哺乳动物的一个独立类群而被认识, 并被归入食虫类, 如: 最早被定名的普通树鼯 (*Tupaia glis*) 即是作为鼯鼯属的

一个物种被命名为 *Sores glis* Diard, 1820。1821 年, Raffles 在描记两新物种的同时以新种 *Tupaia ferruglinea* (*Tupaia glis* 同物异名) 为模式种建立了树鼯属 (*Tupaia*) (Olson et al, 2005)。此后 Gray 于 1825 年以树鼯属为模式属建立树鼯亚科 (Tupaiainae) 并置于鼯科 (Talpidae), 当然此时的鼯科包含了除象鼯 (*macroscelids*) 以外的所有现生食虫类动物 (Gray, 1825)。随着研究的深入, 特别是解剖学研究的进展, 19 世纪中叶发现原有食虫类动物存在盲肠有 (树鼯、象鼯) 或无 (其他食虫类) 的区分, 这一发现在进化与分类上的意义部分为 21 世纪初分子系统学研究所证实 (Murphy et al, 2001)。然而进一步的形态学研究表明树鼯科动物与原始的狐猴类动物在颅骨和生殖系统方面具有相似性, Carlsson (1922) 首次提出树鼯与灵长目之间存在着密切关系, 其依据是两者在颅骨、牙齿、肌群、胃肠道及生殖系统等方面有很多共同特征, 但是这些特征在象鼯或其他食虫类动物中没有出现, 因而将树鼯科归入灵长类原猴亚目 (Prosimii)。这一假说随后得到基于树鼯头骨、大脑、颅后骨等详细解剖观察数据的支持 (Le Gros, 1924), 并且古生物学、分子与形态学研究等结果也揭示树鼯被归入灵长目动物 (Novacek, 1992; Simpson, 1945)。然而, 作为一个独立的类群, 树鼯并无现存的近亲, 而被认为最好建立一个目级分类单元——攀鼯目 (Scandentia) (Butler, 1972; Luckett, 1980)。Zeller (1986) 根据树鼯头骨形态发生的研究结果 (即: 树鼯与灵长类间无联系) 强烈支持树鼯科应作为一个独立的目。近年来在哺乳动物高级分类阶元的研究中, 分子系统发育研究结果揭示树鼯与皮翼类、灵长类及“食虫类”明显形成了一个自然的独立类群 (Murphy et al, 2001)。

1.2 争论不休的攀鼯目

在明确攀鼯目为一独立分类单元后, 对于攀鼯目在哺乳动物中的系统关系, 即其究竟是灵长总目中灵长动物分支成员还是啮齿动物分支成员, 仍有不少争议。总体而言大致有以下三种观点: (1) 将皮翼目 (Dermoptera) 和攀鼯目归为巽他兽类 (Sundatheria) 的一支而成为灵长目的旁系群 (Madsen et al, 2001; Murphy et al, 2001); (2) 攀鼯目与皮翼目动物和灵长目动物共同组成了灵长动物 (Euarchonta), 更进一步将灵长目及皮翼目归为灵长形类 (Primateomorpha) 而成为攀鼯目的旁系群 (Janečka et al, 2007); (3) 认为攀鼯目的树鼯是兔形

目 (Lagomorpha) 的近缘旁系群 (Arnason et al, 2002), 再加上啮齿目动物一同形成了灵长总目啮齿动物 (Glires) 分支。这样的争论时至今日, 仍然没有得到统一的结论。

目前, 攀鼯目被分为 2 科: 白昼活动的树鼯科 (Tapaiidae) 和黄昏或者晚上活动的笔尾树鼯科 (Ptilocercidae); 5 属。树鼯科由 4 属组成, 分别是南印树鼯属 (*Anathana*)、细尾树鼯属 (*Dendrogale*)、树鼯属 (*Tupaia*) 及菲律宾树鼯属 (*Urogale*), 而笔尾树鼯科只有一单型属——笔尾树鼯属 (*Ptilocercus*); 20 种及 44 亚种, 分布于南亚、东南亚及中国南部, 其中最大属为树鼯属 (*Tupaia*), 有 15 种 40 亚种 (Helgen, 2005)。然而这样的分类也存在争议, Davis 认为这样的划分不可行, 因为细尾树鼯属从形态学角度介于笔尾树鼯和其他树鼯之间 (Davis, 1938; Olson et al, 2005)。时至今日, 对于攀鼯目动物内部的系统进化关系亦还没有一致结论。

北树鼯 (*Tupaia belangeri*) 为攀鼯目在我国唯一的代表, 分布于克拉地峡 (Isthmus of Kra) 以北地区, 包括泰国、柬埔寨、老挝、越南、缅甸、孟加拉、印度东北部与中国南部。在亚种分类上, Wang (1987) 基于外部毛色化及形态特征比较将中国现生树鼯分为 6 个亚种, 即: 滇西亚种 (*T. b. chinensis*)、高黎贡山亚种 (*T. b. gaoligongensis*)、海南亚种 (*T. b. modesta*)、越北亚种 (*T. b. tonquinia*)、滇南亚种 (*T. b. yunalis*) 及瑶山亚种 (*T. b. yaoshanensis*)。尽管 Corbet & Hill (1992) 承认了其中的 4 个亚种, 但认为 *chinensis* 和 *modesta* 为同物异名。Helgen (2005) 则将北树鼯仅分为 2 个亚种: *T. b. belangeri* 和 *T. b. chinensis*, 当然, 他也指出需要对该物种的种内地理分化进行仔细研究。

2 线粒体 DNA 数据揭示树鼯与啮齿目动物是“近亲”

线粒体 DNA (mtDNA) 由于具有母系遗传及缺乏重组的特点, 被广泛用于研究物种系统发生关系 (Arnason et al, 1999; Derchia et al, 1996; Krettek et al, 1995; Rasmussen et al, 1998; Zardoya & Meyer, 1997)。树鼯线粒体全基因组最早由德国灵长类研究中心在 2000 年测序完成 (Schmitz et al, 2000), 全长 16 754 个碱基, 与已知的哺乳动物线粒体基因组组成基本类似。有趣的是, 树鼯线粒体基因组中的 *COXII* 基因和 tRNA-Lys 紧密相连, 该特点与啮齿

目动物几内亚猪 (*Cavia porcellus*) 相同, 但不同于其他哺乳动物。

Schmitz et al (2000) 利用树鼯线粒体 DNA 重链的 12 个蛋白编码序列与皮翼目动物牙买加果蝠 (*Artibeus jamaicensis*)、啮齿目动物小家鼠 (*Mus musculus*)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、兔形目动物欧兔 (*Oryctolagus cuniculus*)、天竺鼠 (*Cavia porcellus*)、偶蹄动物马 (*Equus caballus*)、欧洲野牛 (*Bos taurus*) 以及 7 个具有代表性的类人猿亚目动物的序列进行系统树构建, 并以负鼠 (*Didelphis virginiana*) 作为外群, 通过不同的算法, 最终认为树鼯是兔形目动物的近缘旁系群这个结论有较高的可信度。Lin et al (2002) 在研究兔形目和啮齿目动物 mtDNA 基因组的系统发育关系过程中, 也发现树鼯与兔形目存在很强的近缘关系, 攀鼯目是兔形目的近缘旁系群。但是这样的划分也存在不合理之处, 因为这类比较没有包括灵长目的另一类近缘动物——皮翼目动物 (Schmitz et al, 2000)。于是, Arnason et al (2002) 通过对 60 个真兽亚纲动物的 mtDNA 基因组全序列在核苷酸和蛋白水平上进行的系统进化发育关系分析, 发现在有皮翼目动物猫猴 (*Cynocephalus variegatus*) 的情况下, 树鼯与兔形目动物的亲缘关系依然要近于灵长动物。另外, 线粒体编码的蛋白共有 13 个, 但是 Schmitz et al (2000) 的研究中, 没有使用由轻链编码的蛋白 ND6, 这是由于 ND6 蛋白在氨基酸组成上与其他线粒体编码的蛋白相比变异度非常大 (Waddell & Shelley, 2003), 很少被用于系统进化分析。有趣的是, 利用这样变异度大的蛋白进行系统发育进化分析, 显示树鼯与啮齿目动物的亲缘关系依然要更近于灵长动物 (Waddell & Shelley, 2003)。与该结果一致的是, Hudelot et al (2003) 利用数据库中 69 个物种的线粒体全基因组中的 tRNA 和 rRNA 序列, 针对 RNA 替换速率的特点 (作为 DNA-氨基酸的中间态的 RNA, 其替换速率取决于序列中碱基的热稳定性), 选用似然法中的两种进化模型模拟线粒体 RNA 序列中的不同部分 (对于配对位点选用配对位点模型; 对于非配对位点选用单位点模型), 再加上贝叶斯算法 (Bayesian algorithm) 和马尔卡夫蒙地卡罗算法 (Markov Monte Carlo method, MCMC) 以获得最可能的系统进化发育树和后验概率支系, 结果也支持树鼯与兔形目动物的亲缘关系更加接近 (Jow et al, 2002; Hudelot et al, 2003)。由此看来,

mtDNA 数据分析的结果一致认为树鼩是啮齿目动物的近缘旁系群。

在前期研究中, 我们测定了 3 只中国树鼩 (*Tupaia belangeri chinensis*) 和 1 只马来猫猴 (*Galeopterus variegatu*) 的 mtDNA 全基因组序列。结合前人报道的灵长动物和其他相关物种的 mtDNA 基因组数据, 我们对攀鼯目、皮翼目和灵长目中代表性物种之间的亲缘关系进行了重构。结果显示, 中国树鼩和马来猫猴 mtDNA 基因组的基因组织和结构形式与其他哺乳动物的 mtDNA 基因组相似。依据 12 个线粒体蛋白编码基因构建的系统发育树显示攀鼯目动物和兔形目动物之间的关系更加密切, 而皮翼目动物和灵长类动物组成姐妹群。该结果与前人基于 mtDNA 数据分析的结果相吻合, 基于文献及我们 mtDNA 基因组研究的结果表明, 树鼩同灵长类动物的亲缘关系并没有如我们想像的那么接近 (Xu et al, 2012)。

树鼩科内部不同种属间的系统发育地位也是一个有趣的问题。Olson et al (2005) 利用具有高保守性的线粒体 12S rRNA 序列片段, 分析了来自多个地域的已报道树鼩物种的系统发育关系, 认为笔尾树鼩属是其他树鼩属的姐妹支系, 较早与其他属发生分歧; 接着是婆罗洲树鼩与其他树鼩科动物发生分歧; 但是仍然未分辨出树鼩科内其他属之间的种系关系。

3 核基因数据分析

由于 mtDNA 数据的局限性, 来自核基因的数据被较多地应用于树鼩的分类地位探讨。基于单个核基因片段或多个核基因数据集, 目前已有较多研究, 然而这些研究揭示的结果不尽相同。

3.1 树鼩是皮翼目动物猫猴的近缘旁系群

Madsen et al (2001) 通过分析 26 种有胎盘动物长度分别是 5708 bp 和 2947 bp 的 DNA 拼接片段, 否定了树鼩与皮翼目动物和灵长目动物共同形成灵长动物这一假说。但这两个 DNA 数据分析的结果不一致: 5708 bp 的 DNA 数据支持树鼩与皮翼目动物共同形成近缘旁系群, 而 2947 bp 数据显示树鼩作为整个灵长总目动物 (包括灵长动物和啮齿动物) 的外群更为合适。在同一时期, Murphy et al (2001) 利用 16.4 kb 的 DNA 片段 (包括 19 个核基因和 3 个线粒体基因), 通过贝叶斯算法和最大似然法对 42 种有胎盘动物和 2 种有袋动物 (作为外群)

进行了系统发育关系重建, 结果支持树鼩是皮翼目动物的近缘旁系群。另外, Amrine-Madsen et al (2003) 采用载脂蛋白 B (*APOB*) 基因 (共 26 个外显子, 1342 bp), 对 63 个属于真兽亚纲的动物进行了系统发育关系的分析, 并将 *APOB* 基因片段同 Murphy et al (2001) 研究中 16.4 kb 的 DNA 片段进行拼接串联, 通过贝叶斯方法和最大似然法进行分析, 结果支持树鼩与皮翼目动物的亲缘关系更加接近, 而单独的 *APOB* 基因则支持树鼩与兔形目和啮齿目动物共同组成的啮齿动物分支。灵长总目动物中的染色体图染 (chromosome painting) 和细胞核型比较分析证实, 树鼩的核型相对于人类而言具有很高的衍生性 (Müller et al, 1999)。Nie et al (2008) 通过染色体图染的方法建立了人和皮翼目动物猫猴的全基因组染色体比较图谱, 在确定了 44 个猫猴和人同源性染色体后, 通过与已发表染色体图谱相比较, G 带核型 (G-banded karyotype) 分析认为树鼩与猫猴 (*Galeopterus variegatu*) 共享有一个独特的衍生型联接——HSA2q/21, 该人类结合片段联接 (human syntenic segment association, HSA) 提示树鼩与猫猴是姐妹支系, 并且这个联接的产生来自于二者相似的常染色体。染色体图染结果支持树鼩是皮翼目动物猫猴的近缘旁系群 (Nie et al, 2008)。

3.2 树鼩与皮翼目动物和灵长目动物共同组成灵长动物

部分报道的核 DNA 研究结果显示树鼩与猫猴亲缘关系较远, 猫猴与灵长目动物的亲缘关系更加接近, 三者一同形成灵长动物分支。Janečka et al (2007) 通过两种独立的方式对灵长总目的进化关系进行了分析: 首先对 21 个灵长总目动物的基因组中罕见的外显子插入缺失 (共有 197522 个基因外显子) 进行了多物种序列比对, 其中, 有 3 个特异性缺失支持灵长动物的单系起源, 但没有任何的特异性缺失将树鼩与猫猴联系在一起, 反而猫猴和灵长目共享了 7 个特异性缺失, 树鼩与灵长目动物只共享了一个。其次, 利用 ~14 kb 共 19 个核基因拼接片段进行贝叶斯和最大似然法分析, 构建的系统发育树支持与灵长目动物最近缘的动物是皮翼目动物猫猴, 该结果与 mtDNA 分析结果一致。另外, Killian et al (2001) 利用甘露糖 6 磷酸和胰岛素样生长因子 II 序列进行分析的结果也支持树鼩与皮翼目动物和灵长目动物一同形成灵长动物分支, 但皮翼目动物与灵长目动物亲缘关系更近。

3.3 树鼯是啮齿动物的近缘旁系群

目前也有核基因数据结果与线粒体数据结果一致的报道,显示树鼯属于啮齿动物。Bailey et al (1992)分析了 11 个灵长目动物和树鼯等的 ϵ -球蛋白基因(ϵ -globin genes),结果显示树鼯与兔形目的亲缘关系更加接近。另外,Porter et al (1996)比较了包括树鼯在内的 27 个物种 von Willebrand 因子(von Willebrand factor, vWF)第 28 号外显子序列变异,基于最大简约法分析得到的系统发育树支持树鼯是啮齿动物的近缘旁系群。短分散重复序列(short interspersed elements, SINEs)来源于小 RNA 的复制,通过插入方式存在于所有的真核细胞基因组中,因为 SINE 具有在基因组中拷贝数高及在不同物种中序列的复杂性不同等特点,使得 SINE 成为有效的系统发育分子标记(Kriegs et al, 2007)。SINE 由 7SL RNA 演化而来,并且在所有的灵长动物中都有不同的衍生形式,由单体二聚化形成二聚体(Kriegs et al, 2007)。Alu 二聚化形式仅在灵长目动物中出现, B1 型在啮齿目动物出现,树鼯中出现的 Tu 型单体 (Tu type-m)序列则是 Alu 和 B1 型两种序列的嵌合型 (Nishihara et al, 2002)。通过基因组搜索发现人和树鼯共享 5 个独立的反转录插入,而树鼯与褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、小家鼠 (*Mus musculus*)和欧兔 (*Oryctolagus cuniculus*)共享了 14 个独立的反转录插入,这提示树鼯与啮齿动物共享更多相同的独特反转录插入(Kriegs et al, 2007)。但由于 Kriegs et al (2007)的研究缺少其他兔形目动物和猫猴的数据,对树鼯具体的进化地位未能提供更多的信息。Hallström & Janke (2010) 应用最大似然法对 31 个哺乳动物的 3364 个同源基因进行构树,结果显示树鼯与啮齿动物亲缘关系更近,但 pSH (Shimodaira-Hasegawa probabilities)检测在一定程度上支持树鼯与灵长目更近,而邻接网络分析 (neighbor-net)无法确定树鼯与灵长目和啮齿动物的关系。Meredith et al (2011)基于 26 个基因采用最大似然法和贝叶斯法构建系统发育树,发现树鼯与啮齿动物的亲缘关系更近。

3.4 全基因组数据揭示树鼯是灵长类近亲

Lindblad-Toh et al (2011)利用美国 Broad 研究所公布的 2X 的不完整的树鼯基因组数据重构了 29 个哺乳动物的系统发育关系,显示树鼯是最接近灵长类的动物。在近期的一项研究中,Song et al (2012)利用 447 个核基因重构 37 个物种的系统发育树,

并联合物种树的最大假似然评估方法(maximum pseudolikelihood estimation of the species tree, MP-EST)和物种树的平均等级聚集评估方法(species tree estimation using average ranks of coalescence, STAR)对系统发育树进行更精确评估,显示树鼯与灵长类的亲缘关系最为接近。昆明动物研究所利用二代测序技术高质量完成了一只中缅树鼯的全基因组测序,总覆盖度高达 79X。利用树鼯等 15 个物种(其中包括 6 种灵长类动物、2 种啮齿类动物及 1 种兔形类动物)的基因组数据,提取了 2117 个单拷贝基因重构系统发育树。结果表明,无论是用 CDS 序列还是蛋白质序列构树,树鼯均与灵长类聚在一起,与灵长类亲缘最近 (Fan et al, 2013)。基于这些基因估算的分歧时间显示树鼯与灵长类分歧时间大约发生在 90.9 百万年前(million years ago, mya),而啮齿类与灵长类分歧时间大约发生在 96.4 百万年前 (Fan et al, 2013)。

尽管现有的树鼯的全基因组数据显示树鼯与灵长目动物的亲缘关系最为接近,但由于皮翼目动物猫猴全基因组序列的缺乏,因此我们无法更加细分树鼯在灵长动物分支中的地位。

4 结语

综上所述,不同的研究分别利用线粒体基因序列和核基因序列数据进行系统进化分析,显示的树鼯进化地位有很大的不同。线粒体数据倾向于树鼯作为啮齿类动物的近缘旁系群,与兔形目动物关系最为接近(Adkins & Honeycutt, 1991; Arnason et al, 1999; Schmitz et al, 2000; Xu et al, 2012)。核基因数据则倾向于支持树鼯归入灵长动物分支,但具体类群的聚类关系不同,有人认为树鼯是皮翼目动物猫猴的近缘旁系群(Madsen et al, 2001; Murphy et al, 2001),有人支持三者都属于灵长动物分支 (Janečka et al, 2007; Killian et al, 2001),也有人认为树鼯与啮齿动物的亲缘关系较近 (Allard et al, 1996; Bailey et al, 1992; Porter et al, 1996)。全基因组数据显示树鼯与灵长目动物接近(Fan et al, 2013, Song et al, 2012),但其精确定位有待于猫猴的全基因组序列来比较。

虽然分子遗传和形态证据的矛盾及分子遗传证据内部的矛盾导致最终呈现的树鼯分类地位的差异,但多数研究不排除树鼯与灵长类的亲缘关系。事实上,由于树鼯长期被认为是介于灵长类古老类

型和现代灵长类之间的中间类型, 树鼯在形态及分子遗传方面具有古老特征与更为进化的特征共存的特点。一些遗传特征保持与兔形目一致, 提示它们来源于共同的祖先; 随后攀鼯目与灵长目的祖先进化出部分相同的形态特征(Allard et al, 1996; Liu et al, 2001; Miyamoto, 1996)。因此, 不论是用线粒体序列和核基因序列对树鼯进化分类地位的确认都是片面的。单独分析线粒体数据, 更多体现的是树鼯与兔形目相似的一面, 而选择性分析不同的核

参考文献:

Adkins RM, Honeycutt RL. 1991. Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proc Natl Acad Sci USA*, **88**(22): 10317-10321.

Allard MW, McNiff BE, Miyamoto MM. 1996. Support for interordinal eutherian relationships with an emphasis on primates and their Archontan relatives. *Mol Phyl Evol*, **5**(1): 78-88.

Amrine-Madsen H, Koepfli KP, Wayne RK, Springer MS. 2003. A new phylogenetic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Mol Phyl Evol*, **28**(2): 225-240.

Arnason U, Gullberg A, Janke A. 1999. The mitochondrial DNA molecule of the aardvark, *Orycteropus afer*, and the position of the Tubulidentata in the eutherian tree. *Proc R Soc Lond B*, **266**(1417): 339-345.

Arnason U, Adegoke JA, Bodin K, Born EW, Esa YB, Gullberg A, Nilsson M, Short RV, Xu XF, Janke A. 2002. Mammalian mitogenomic relationships and the root of the eutherian tree. *Proc Natl Acad Sci USA*, **99**(12): 8151-8156.

Bailey WJ, Slightom JL, Goodman M. 1992. Rejection of the 'flying primate' hypothesis by phylogenetic evidence from the epsilon-globin gene. *Science*, **256**(5053): 86-89.

Butler PM. 1972. The Problem of Insectivore Classification. Edinburgh: Oliver & Boyd.

Carlsson A. 1922. Über die tupaiidae und ihre beziehungen zu den insectivora und den prosimiae. *Acta Zoologica*, **3**(2-3): 227-270.

Corbett GB, Hill JE. 1992. The Mammals of the Indomalay Region: A Systematic Review. Oxford: Natural History Museum Publications; Oxford University Press.

Davis DD. 1938. Notes on the anatomy of the tree shrew dendrogale// Davis DD. Chicago: Field Museum of Natural History: 383-404

Derchia AM, Gissi C, Pesole G, Saccone C, Arnason U. 1996. The guinea-pig is not a rodent. *Nature*, **381**(6538): 597-600.

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, 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, Yao Y-G. 2013. Genome of the Chinese tree shrew, a rising model animal genetically related to primates. *Nat Commun.*, **4**: 1426. (DOI: 10.1038/ncomms2416)

Gray JE. 1825. An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into

tribes and families, with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Ann. Phil*, **10**: 337-343.

基因或者一部分核基因片段也只是抓取到了树鼯进化过程中的某一个或某一时期的特征。因此, 或许正如 Janečka et al (2007)和 Nie et al (2008)所指出的: 对灵长目动物的形态学和基因组进化的正确认识源于对其旁系群(猫猴、树鼯)的正确认识。要想获得对树鼯进化地位的全面认识, 测定树鼯进化过程中近缘旁系群物种的全基因组, 应当是首先需要考虑的问题。

Hallström BM, Janke A. 2010. Mammalian evolution may not be strictly bifurcating. *Mol Biol Evol*, **27**(12): 2804-2816.

Helgen KM. 2005. Order scandentia// Wilson DE, Reeder DM. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd ed. Maryland: Johns Hopkins University Press: 104-109.

Hudlot C, Gowri-Shankar V, Jow H, Rattray M, Higgs PG. 2003. RNA-based phylogenetic methods: application to mammalian mitochondrial RNA sequences. *Mol Phyl Evol*, **28**(2): 241-252.

Janečka JE, Miller W, Pringle TH, Wiens F, Zitzmann A, Helgen KM, Springer MS, Murphy WJ. 2007. Molecular and genomic data identify the closest living relative of primates. *Science*, **318**(5158): 792-794.

Jiao JL, Liu RW, Chen LL, LI B, He BL, Zheng H, Shen PQ. 2009. The development and use of tree shrew resource and its standards research-the strategic discussion for laboratory animal resource development in China. *Chin J Comp Med*, **19**(7): 73-78. [角建林, 刘汝文, 陈丽玲, 李波, 何保丽, 郑红, 沈培清. 2009. 树鼯资源的开发利用与标准化研究——我国实验动物资源建设发展战略探讨. 中国比较医学杂志, **19**(7): 73-78.]

Jow H, Hudlot C, Rattray M, Higgs PG. 2002. Bayesian Phylogenetics Using an RNA Substitution Model Applied to Early Mammalian Evolution. *Mol Biol Evol*, **19**(9): 1591-1601.

Killian JK, Buckley TR, Stewart N, Munday BL, Jirtle RL. 2001. Marsupials and Eutherians reunited: genetic evidence for the Theria hypothesis of mammalian evolution. *Mamm Genome*, **12**(7): 513-517.

Krettek A, Gullberg A, Arnason U. 1995. Sequence analysis of the complete mitochondrial DNA molecule of the hedgehog, *Erinaceus europaeus*, and the phylogenetic position of the Lipotyphla. *J Mol Evol*, **41**(6): 952-957.

Kriegs JO, Churakov G, Jurka J, Brosius J, Schmitz J. 2007. Evolutionary history of 7SL RNA-derived SINES in Supraprimates. *Trends Genet*, **23**(4): 158-161.

Le Gros CWE. 1924. On the brain of the tree-shrew (*Tupaia minor*). *Proc Zool Soc London*, **94**(4): 1053-1074.

Lin YH, Waddell PJ, Penny D. 2002. Pika and vole mitochondrial genomes increase support for both rodent monophyly and glires. *Gene*, **294**(1-2): 119-129.

Lindblad-Toh K, Garber M, Zuk O, Lin MF, Parker BJ, Washietl S, Kheradpour P, Ernst J, Jordan G, Mauceli E, Ward LD, Lowe CB, Holloway

- AK, Clamp M, et al. 2011. A high-resolution map of human evolutionary constraint using 29 mammals. *Nature*, **478**(7370): 476-482.
- Liu FGR, Miyamoto MM, Freire NP, Ong PQ, Tennant MR, Young TS, Gugel KF. 2001. Molecular and morphological supertrees for eutherian (placental) mammals. *Science*, **291** (5509): 1786-1789.
- Luckett WP. 1980. The Suggested Evolutionary Relationships and Classification of Tree Shrews. New York & London: Plenum Press.
- Madsen O, Scally M, Douady CJ, Kao DJ, DeBry RW, Adkins R, Amrine HM, Stanhope MJ, de Jong WW, Springer MS. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, **409**(6820): 610-614.
- Meredith RW, Janečka JE, Gatesy J, Ryder OA, Fisher CA, Teeling EC, Goodbla A, Eizirik E, Simão TLL, Stadler T, Rabosky DL, Honeycutt RL, Flynn JJ, Ingram CM, Steiner C, Williams TL, Robinson TJ, Burk-Herrick A, Westerman M, Ayoub NA, Springer MS, Murphy WJ. 2011. Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science*, **334**(6055): 521-524.
- Miyamoto MM. 1996. A congruence study of molecular and morphological data for Eutherian mammals. *Mol Phylog Evol*, **6**(3): 373-390.
- Müller S, Stanyon R, O'Brien PCM, Ferguson-Smith MA, Plesker R, Wienberg J. 1999. Defining the ancestral karyotype of all primates by multidirectional chromosome painting between tree shrews, lemurs and humans. *Chromosoma*, **108**(6): 393-400.
- Murphy WJ, Eizirik E, O'Brien SJ, Madsen O, Scally M, Douady CJ, Teeling E, Ryder OA, Stanhope MJ, de Jong WW, Springer MS. 2001. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, **294**(5550): 2348-2351.
- Nie WH, Fu BY, O'Brien PCM, Wang JH, Su WT, Tanomtong A, Volobouev V, Ferguson-Smith MA, Yang FT. 2008. Flying lemurs-The 'flying tree shrews'? Molecular cytogenetic evidence for a Scandentia-Dermoptera sister clade. *BMC Biology*, **6**(1): 18.
- Nishihara H, Terai Y, Okada N. 2002. Characterization of novel Alu- and tRNA-related SINEs from the tree shrew and evolutionary implications of their origins. *Mol Biol Evol*, **19**(11): 1964-1972.
- Novacek MJ. 1992. Mammalian Phylogeny-Shaking the Tree. *Nature*, **356**(6365): 121-125.
- Olson LE, Sargis EJ, Martin RD. 2004. Phylogenetic Relationships Among Treeshrews (Scandentia): A Review and Critique of the Morphological Evidence. *J Mamm Evol*, **11**(1): 49-71.
- Olson LE, Sargis EJ, Martin RD. 2005. Intraordinal phylogenetics of treeshrews (Mammalia: Scandentia) based on evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Mol Phylog Evol*, **35**(3): 656-673.
- Peng YZ, Ye ZZ, Zou RJ, Wang YX, Tian BP, Ma YY, Shi LM. 1991. Biology of Chinese Tree Shrews (*Tupaia Belangeri Chinensis*). Kunming: Yunnan Science and Technology Press. [彭燕章, 叶智章, 邹如金, 王应祥, 田保平, 马原野, 施立明. 1991. 树鼩生物学. 昆明: 云南科技出版社.]
- Porter CA, Goodman M, Stanhope MJ. 1996. Evidence on mammalian phylogeny from sequences of exon 28 of the von Willebrand factor gene. *Mol Phylog Evol*, **5**(1): 89-101.
- Previc FH. 2009. The Dopaminergic Mind in Human Evolution and History. Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo, Delhi: Cambridge University Press.
- Rasmussen AS, Janke A, Arnason U. 1998. The mitochondrial DNA molecule of the hagfish (*Myxine glutinosa*) and vertebrate phylogeny. *J Mol Evol*, **46**(4): 382-388.
- Sargis EJ. 2004. New views on tree shrews: The role of Tupaiids in primate supraordinal relationships. *Evolutionary Anthropology: Issues, News Rev*, **13**(2): 56-66.
- Schmitz J, Ohme M, Zischler H. 2000. The complete mitochondrial genome of *Tupaia belangeri* and the phylogenetic affiliation of Scandentia to other eutherian orders. *Mol Biol Evol*, **17**(9): 1334-1343.
- Shen PQ, Zheng H, Liu RW, Chen LL, Li B, He BL, Li JT, Ben KL, Cao YM, Jiao JL. 2011. Progress and prospect in research on laboratory tree shrew in China. *Zool Res*, **32**(1): 109-114. [沈培清, 郑红, 刘汝文, 陈丽玲, 李波, 何保丽, 李进涛, 贲昆龙, 曹筱梅, 角建林. 2011. 中国树鼩实验动物化研究进展和展望. 动物学研究, **32**(1): 109-114.]
- Shoshani J, Groves CP, Simons EL, Gunnell GF. 1996. Primate phylogeny: morphological vs molecular results. *Mol Phylog Evol*, **5**(1): 102-154.
- Simpson GG. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull Amer Mus Nat Hist*, **85**: 1-350.
- Song S, Liu L, Edwards SV, Wu S. 2012. Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proc Natl Acad Sci USA*, **109**(37): 14942-14947.
- Waddell PJ, Shelley S. 2003. Evaluating placental inter-ordinal phylogenies with novel sequences including RAG1, gamma-fibrinogen, ND6, and mt-tRNA, plus MCMC-driven nucleotide, amino acid, and codon models. *Mol Phylogenet Evol*, **28**(2): 197-224.
- Wang YX. 1987. Taxonomic research on Burma-Chinese tree shrew, *Tupaia belangeri* (Wagner), from Southern China. *Zool Res*, **8**(3): 213-230. [王应祥. 1987. 中国树鼩的分类研究. 动物学研究, **8**(3): 213-230.]
- Xu L, Chen S-Y, Nie W-H, Jiang X-L, 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**(3): 131-137.
- Xu L, Zhang Y, Liang B, Lü L-B, Chen C-S, Chen Y-B, Zhou J-M, Yao Y-G. 2013. The tree shrew under the spot light: emerging models of human diseases. *Zool Res*, **34** (2): 59-69. [徐林, 张云, 梁斌, 吕龙宝, 陈策实, 陈勇彬, 周巨民, 姚永刚. 2013. 树鼩实验动物和人类疾病的树鼩模型研究概述. 动物学研究, **34** (2): 59-69.]
- Zardoya R, Meyer A. 1997. The complete DNA sequence of the mitochondrial genome of a "living fossil," the coelacanth (*Latimeria chalumnae*). *Genetics*, **146**(3): 995-1010.
- Zeller UA. 1986. Ontogeny and cranial morphology of the tympanic region of the Tupaiidae, with special reference to *Ptilocercus*. *Folia Primatol (Basel)*, **47**(2-3): 61-80.