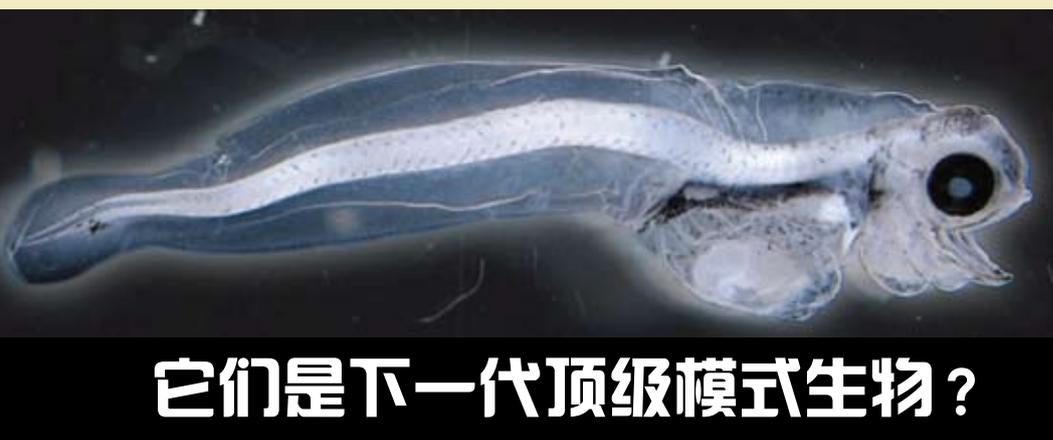


生命百态

Amazing Lives



它们是下一代顶级模式生物？

从 南极冰鱼
(Antarctic
icefish)

到加拉巴哥群岛梅花雀 (Galapagos finches)，在发育生物学的研究领域新出现了一些引人瞩目的角色。《自然》(Nature) 杂志研究亮点栏目的编辑 Brendan Maher就是对可替

代模式生物感兴趣的一员，他在《自然》(Nature) 杂志4月刊上发表了一篇文章，名为 (Biology's next top model)，文章详细介绍可对人类疾病研究做出贡献的几种可替代模式生物。下面我们将对其文章内容进行简单的叙述，也将对模式生物的背景知识进行简单的介绍。

一、可替代的模式生物与人类疾病的研究

1. 南极冰鱼与人类疾病的研究

2008年11月，在第一卷的《新兴模式生物》(Emerging Model Organisms) 中，报道了23种可替代的模式生物，其中包括果蝠 (fruit bat)，栉水母 (comb jelly)，游动蜘蛛 (wandering spiders) 以及没有视力的墨西哥洞穴鱼 (blind Mexican cave fish)。《新兴模式生物》是由位于纽约的冷泉港实验室出版社出版的一本实验室手册。不过，在23种可替代模式生物中，南极冰鱼并没有一席之地。

但是对于 John Postlethwait 来说，南极冰鱼

是“尤物”，不只因为它迷人的外表，而且还是因为它将有助于骨质疏松症的研究。Postlethwait 是美国奥勒冈大学尤金分校 (University of Oregon, Eugene) 的发育生物学家。他正与来自美国纽约雪城大学 (Syracuse University) 的研究非洲慈鲷 (African cichlid) 颅面部发育的学者 Craig Albertson 进行合作，共同研究南极冰鱼。

南极冰鱼及其同类物种被 Albertson 等称为“进化突变模型”——指该物种在进化过程中形成了类似人类疾病的一些特性。这样，研究人员就可

以通过比较相近种群或物种的基因组，研究机体在出现诸如骨质去矿物质化、视力恶化或其它症状时是如何变化的。通过此类研究，就可以揭示导致相对应的人类疾病，如骨质疏松症、失明甚至是肥胖症等的基因及遗传因素。Russell Turner是科瓦利斯俄勒冈州立大学（Oregon State University）骨质研究实验室的带头人，他认为“进化突变模型”具有可观的研究前景。但同时，他也补充道，此类研究更多地是向我们提供机体是如何罹患某种疾病的机制，而不是帮助我们寻找到哪怕是短期内可以应用的治疗方法。

在对骨质疏松的研究中，临床前期的标准模型生物是切除卵巢的大鼠，该模型具有和绝经后妇女类似的哺乳动物生理状态以及骨质流失现象。然而，尽管在上述方面，大鼠具有很大的研究价值，但在发病机制的研究方面就显得不那么有效了，而南极冰鱼恰恰在这方面弥补了研究的不足。在数百万年前，曾经是竞争对手的物种逐渐消失在南极冰冷的海水里，

而幸存下来的冰鱼则开始在海底发掘属于自己的领地，在这一过程中，它们非常需要具备在水中浮起来的能力。但是，在那之前的很多年以前，冰鱼便在进化过程中失去了能够帮助它们浮起的类似鱼鳔的浮囊——这在很多鱼类体内都是存在的，而且其结构基本也没有什么变化。为了能够适应在水中浮起来的需要，冰鱼的骨架开始发生矿物流失，并随之变软，甚至可以透过其半透明的头骨直接看到它们的大脑！因此，某些种类冰鱼便在这样的进化过程中形成了适应性骨质疏松。

Postlethwait等人推断，人类和冰鱼的骨质流

失有可能具有相似的进化过程与方式。尽管，在人类生命的早期，坚硬的牙齿和骨骼是必需的，但是，随着人类年岁的增长，牙齿和骨骼的硬度就会逐渐降低。对于在海床之上寻找生存空间的冰鱼而言，其对坚硬、足够重的骨架的需要程度也在降低。从而，参与骨骼形成与维持的“程序”便随之关闭，这一过程与人类中出现的机制类似，只是在冰鱼机体内的发生时间要早于人类。有研究者指出，我们可以利用这些发生缓慢的进化过程中的变化，对人类一生中所出现的变化进行研究。

研究者们开始比较发育中的南极冰鱼胚胎和进

化上很相近但是骨质密度更大的抗冻鱼（*notothenioid*）二者在基因表达上的规律。他们已经发现参与骨质矿化的基因表达出现延迟的情况。Postlethwait推测，下一步的研究工作将可能发现那些调节骨质矿化相关基因作用时间的突变位点。由于很多基因都对发育起着关键性的作用，因此，你不能损坏基

因，但是，你却可以通过干扰那些导致某种在特定组织特定时间表达基因的调节因素，来进行相应的研究。如果真的能够鉴定出重要的遗传基因，该研究小组就会转向更加便于利用的模式生物，通过扩增或敲除相应的基因，对其功能进行研究。例如，三刺鱼（*Gasterosteus aculeatus*）与冰鱼在进化上十分相近，而且研究者已经获得了其全基因组序列及进行遗传研究的相关工具。此外，最近的研究发现，研究人员进行操控的序列与本身的调节序列相比，在进化过程中是更加保守的序列。这给研究者提出了一个难题：如何将这些研究结果最终用于对人类的研究。



图片说明：南极冰鱼。
可为哪种疾病的生物模型：贫血，血液疾病，骨质疏松，脂质贮积障碍；
优点：有许多可供比较的物种，且表型多样；
缺点：必须养殖于南极温度；
测序情况：尚未测序；研究者希望对黑鳍冰鱼及相关物种进行测序。

2. 洞穴鱼与人类疾病研究

去年，美国纽约大学（New York University）的生物学家Richard Borowsky 及其同事研究发现，把两个不同种群的无视力洞穴鱼进行杂交繁殖，产生的后代中有40%具有视力。这一结果表明，母代洞穴鱼是由于不同发育途径中出现的突变而失去视力的。马里兰大学（University of Maryland）帕克分校的William Jeffery指出，对洞穴鱼的研究有望帮助我们进一步认识导致人类失明的疾病，如黄斑变性（macular degeneration）、白内障（cataract）等。

经研究发现，洞穴鱼的晶状体是在胚胎中第一个发生退变的器官，从而导致其视力的丧失。其中， α 晶状体球蛋白（ α crystallin）在防止细胞凋亡（apoptosis）的发生中扮演着重要角色。该蛋白在洞穴鱼发育过程中表达有限，是什么原因导致洞穴鱼失去视力还不十分清楚。有研究者推测，有可能是选择压力所导致的。洞穴鱼生活在黑暗环境中，而眼睛发育及维持视力需要消耗大量能量，久而久之，选择压力决定了这一结果。当然，这只是个假设，也有可能仅仅是因为洞穴鱼不同种群在进化中所发生的中性突变，最终由于遗传漂变（genetic drift），导致其失明的基因突变的产生。又或许失明只是某种适应性改变的结果。目前，已经有多个洞穴鱼种群出现失明这一表型。这让我们联想到人类的白化病相。该疾病最多见的病因是由于发生在OCA2基因上的突变而致病的。该基因的蛋白产物是黑色素细胞发育中一个很关键的蛋白质，也是人类白化病最常见的突变基因。有研究者认为，这个基因还有可能是所有机体内最常见的一个突变靶标。

洞穴鱼除了能够不靠视力生存外，还在进化中形成了无需阳光所带来的各种养分的能耐。它们可以从水生生物中获取营养，或者以其它生物排泄出的有机物质为食。多位研究者都对洞穴鱼的新陈代谢功能是如何调整到可以适应如此低营养水平的环境进行了研究。结果发现，洞穴鱼比其它生活在水面的鱼类更胖一些，也更能够忍受饥饿。由此，研究者想到这些特点也许可以与人类进行比较。他们努力对其遗传基因进行研究，认为洞穴鱼会是研究人类肥胖症一个非常好的模型。已有理论认为，人类同样在进化过程中形成了只靠极少的营养生存的能力，而这也解释了，为何在食物充足时，人类就很容易发胖。另一名研究者对各个洞穴鱼种群进行了基因图绘制，结果发现了一种生长激素变异体GH1，目前，他正在对更多种群的洞穴鱼进行测序。该研究者指出：“当然，通过对洞穴鱼的研究，并不可能马上攻克失明、糖尿病等人类疾病，但二者之间的确存在相关性。”



图片说明：将上图中的失明洞穴鱼与生活在海面上有视力的鱼类杂交繁殖，可以帮助科学家对失明现象进行研究。



图片说明：墨西哥洞穴鱼。
可为哪种疾病的生物模型：黄斑部退化，白内障，白化病，糖尿病；
优点：可将洞穴鱼与生活于海面的品种杂交；易于饲养于实验室玻璃缸内；
缺点：目前仅获得十分有限的DNA图库以及其它遗传信息；
测序情况：尚未找到愿意为其进行测序的公司。

3. 达尔文雀与人类疾病的研究



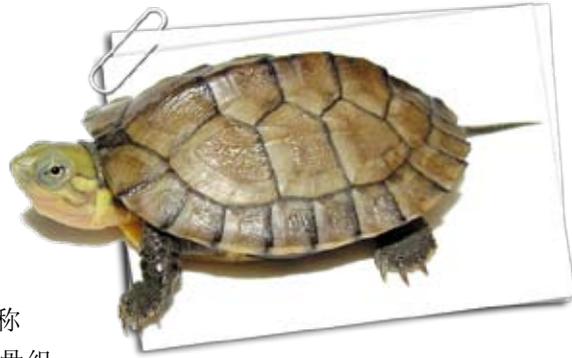
图片说明：达尔文雀。
可为哪种疾病的生物模型：颅面发育异常；
优点：生态学方面充足的文献资料，适应性，鸟喙的形态与功能；
缺点：无法使其离开加拉帕哥斯群岛进行研究；
测序情况：众多研究学者一起努力，终于说服制药公司Roche公司对若干物种的达尔文雀进行测序，作为送给达尔文的生日礼物。

来自哈佛大学有机体与进化生物学系的Arkhat Abzhanov以果蝇和鸡作为研究对象，对HOX基因进行研究，该基因参与动物身体图式（animal body plan）的建立。但是为了弄清楚这些基因在进化过程中的改变和功能，他转向采用达尔文雀（darwin's finch）作为研究对象。Charles Darwin曾为加拉帕戈斯群岛地雀（Galapagos finch）种群的基因表型多态性而惊喜，由于达尔文对该物种进行了深入的研究，后来将其称为达尔文雀。在达尔文雀的众多基因表型中，各种形状的喙就是一个例证。这些不同形状的鸟嘴就好像是为了获得各自不同食物而专门“定做”的“工具”：厚实的喙用来获得开裂的种子，长长的喙则用来叼食仙人球中的果实。通过对不同种群的达尔文雀进行微阵列检测，比较其基因表达情况，Abzhanov得以发现在其胚胎内存在的受到不同调控的基因，这些基因的表达与达尔文雀的喙的形状有关。比如，Abzhanov发现，当雀体内的钙调蛋白（一种介导钙信号的蛋白质）高表达时，达尔文雀就会长出长长的喙。他又重新对鸡进行研究，并采用相应的实验方法提高鸡胚胎内钙调蛋白的信号强度，结果发现，这样经过基因操纵改造的鸡就会长出如同雀一般的长喙。

Abzhanov也研究了另一种具有各种形状喙的雀——黑腹砸籽雀（*Pyrenestes ostrinus*）。目前，他向位于马里兰州贝塞斯达的国立牙及颌面研究所（National Institute of Dental and Craniofacial Research）申请资助金，以探讨是否通过比较这些鸟就能够确定出在人类颅面发育过程的出错基因和调控路径。

4. 红耳水龟与人类疾病的研究

对大多数研究者来说，研究所带来的刺激仅仅只是吸引他们从事该研究的部分原因。正像Scott Gilbert说的那样：愿意对新兴模式生物进行研究的人们往往是那些想要走出实验室，进入真正的现实世界的研究者。Scott Gilbert是一位来自宾夕法尼亚州的斯沃斯莫尔学院（Swarthmore College）的发育生物学家。他一直对红耳水龟的龟板发育进行研究。他指出，由于水龟可以将柔软的组织转化成坚硬的骨组织，因此，其在对不同细胞类型的转变方面的研究中具有广阔的应用前景。



Gilbert指出，他从人类生物学中获得了不少有用的信息，用于指导其水龟发育课题的研究。进行性骨化性纤维发育不良（**fibrodysplasia ossificans progressiva, FOP**）是一种罕见而堪称灾难性的人类遗传疾病，患者的肌肉组织会转变成骨组织，对该病的研究已经帮助Gilbert发现了一些与水龟龟板发育有关的关键蛋白。来自宾夕法尼亚大学的整形外科医生Frederick Kaplan在FOP患者体内发现了影响骨形态发生蛋白（**bone morphogenetic protein**）表达状态的基因突变体。

图片说明：水龟。
可为哪种疾病的生物模型：罕见的结缔组织疾病——进行性骨化性纤维发育不良；
优点：龟板在发育过程中将软组织转变为骨组织的特性；
缺点：不透明的龟卵使得对发育过程进行观察显得比较困难；
测序情况：尚未测序。

5. 可替代的模式生物的选择

有很多不常见生物由于其具有的一些特性而非常适合作为研究人类疾病的模式生物。比如他们具有如下特性：

进化速度快

（动物进化的）适应辐射（**adaptive radiation**）速度非常快的物种倾向于有很多有亲缘关系物种，因此研究人员们可以在这些相关物种间进行研究，发现与某些罕见性状有关的基因。

性状差异范围广

如果物种的表型变化幅度范围非常广，就可以为我们研究数量性状（**quantitative trait**）提供极大的方便。比如，如果每一个物种体表的条纹数目都不同，那么我们就能很容易的找到控制条纹数目的基因。

物种进化历史清楚

那些进化历史掌握得比较清楚的物种，会给我们提供更多的线索，方便我们研究性状在进化过程中的演变历程。

趋同

不同物种或种群中可能都会有同一种性状，比如失明（**blindness**），这些各自独立进化的性状实际上就是最初自然试验的不断重复。

具有合适的特性

容易性成熟（性成熟时间短）、成年个体个头小、容易获得（饲养）、容易进行遗传操作（改变或追踪基因），所有这些特性都是一个好的试验动物应该具有的特性。

原文检索：Published online 8 April 2009 | *Nature* 458,695-698(2009)| doi:10.1038/458695a

二、模式生物背景知识介绍

1. 模式生物概念及其共有性状和特有属性

模式生物是指受到广泛研究，对其生物现象有深入了解的物种。根据从这些物种所得的科学研究结果，可以归纳出一些涵盖许多生物的模式，并应用于各领域的研究中。

大多数模式生物都具有一些共同特点，使其易于在实验室中进行研究：它们通常体积较小，结构简单，培养成本低廉，并可迅速繁殖。此外，最佳的模式生物基因组较小，能够进行有性生殖，这样，研究人员就可以通过杂交培养获得不同的基因型。

除了这些共同特点，大多数模式生物都有一个或几个独特属性，使它们成为研究中理想的特殊品系。例如，斑马鱼容易产生许多大而透明的胚胎，因此成为发育生物学家的最爱。秀丽隐杆线虫拥有一个简单但精巧的神经系统，并且展示的行为都很简单，如运动、进食和交配。这些特性使其非常适合用于进行神经生物学和行为遗传学研究。



图片说明：秀丽隐杆线虫（*Caenorhabditis elegans*）

2. 与人类种源关系最密切的模式生物——小鼠

1979年Mintz等人将SV40病毒DNA导入小鼠（*Mus musculus*）早期胚胎的囊胚腔，得到了第一个承载有人工导入的外源基因的嵌合体小鼠，小鼠开始成为生物学、医学、分子生物学、分子遗传学、免疫学等领域的广泛应用的模式动物。除了那些成本高昂而难以在实验室饲养的灵长类动物（如猴子和猩猩）外，和人类种源关系最密切的就是小鼠。小鼠基因组和人类基因组大小基本一样，而且两物种之间基因组织的结构（染色体基因序列）也惊人地相似。即将完成的小鼠基因组测序项目表明，小鼠和人类的DNA序列的相似性达到百分之九十五。这意味着任何人类基因在小鼠基因组中都可能存在着相同或非常相似的对应序列（同源性）。

此外，研究小鼠的基因也更加简便和廉价。采用“基因敲除”技术建立的“基因敲除”小鼠品系为遗传学研究提供了一个非常宝贵的模型系统。在这些突变品系小鼠体内，某个特定基因已被选择性地从基因组中敲除。对与疾病有关的人类基因，敲除小鼠体内的同源基因也为研究这些疾病提供了极好的模型系统。基因敲除小鼠表现出来的病情与人类相似。了解小鼠体内被敲除的基因与疾病产生的关系将为研究人类基因与疾病的关系提供重要线索。目前已经建立的“疾病模型”小鼠品系可应用于癌症、老年痴呆症（阿尔茨海默病）、关节炎、糖尿病、心脏病、囊肿性纤维化以及肥胖的研究。



图片说明：实验室小鼠

3. 现有的重要模式生物

类别	名称	特性/形状描述	应用研究
病毒	噬菌体 λ	基因组是长约50kb的双链DNA分子, λ DNA有天然的粘性末端, 它们相互作用形成cos位点	分子遗传学研究
	噬菌体Phi X 174	基因组呈环状, 含11个基因, 5386个碱基对	基因组学研究
	烟草花叶病毒	烟草花叶病原体, 该病毒及其稳定, 能在病叶中大量增殖, 作为病原体的寄主范围很广	基因重组技术研究

类别	名称	特性/形状描述	应用研究
原核生物	大肠埃希杆菌 (<i>E. coli</i>)	常见的革兰氏阴性肠道杆菌	分子遗传学研究
	枯草芽孢杆菌 (<i>Bacillus subtilis</i>)	产生芽孢的革兰氏阳性杆菌	细胞分化
	新月柄杆菌 (<i>Caulobacter crescentus</i>)	可进行非对称分裂的水生细菌	研究细胞分化、非对称分裂及与细胞周期进程的协调关系
	生殖器支原体 (<i>Mycoplasma genitalium</i>)	最小的有机体	分型、鉴定、生化反应研究
	费希尔(氏)弧菌 (<i>Vibrio fischeri</i>)	具有细菌群感效应、生物体之发光、与夏威夷截尾乌贼共生	生物传感和发光研究
	蓝藻 (<i>Synechocystis</i>)	可进行光合作用	光合作用研究
	荧光假单胞菌 (<i>Pseudomonas fluorescens</i>)	一种土壤细菌, 容易诱导	群体感应现象研究

类别	名称	特性/形状描述	应用研究
原生生物	莱茵衣藻 (<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>)	单细胞绿藻类。遗传学背景清楚, 易于实验室培养	光合作用、鞭毛和运动、代谢调节、细胞间识别和粘附、营养缺乏应答等研究
	盘基网柄菌 (<i>Dictyostelium discoideum</i>)	基因组已测序	细胞间作用、分化和程序性死亡等研究
	赫氏圆石藻 (<i>Emiliana huxleyi</i>)	单细胞海洋球石藻	浮游植物研究
	嗜热四膜虫 (<i>Tetrahymena thermophila</i>)	生活在淡水中生有纤毛的原生动物	毒理学与生态毒理学研究

类别	名称	特性/形状描述	应用研究
真菌	构巢曲霉 (<i>Aspergillus nidulans</i>)	存在有性阶段, 分布于粮食、土壤和空气中	遗传学研究
	灰盖鬼伞 (<i>Coprinus cinereus</i>)	进行减数分裂	蘑菇减数分裂的基因和遗传学研究
	灰盖鬼伞 (<i>Coprinus cinereus</i>)	橙色毛霉目真菌	减数分裂、代谢调控及昼夜节律的遗传学研究
	棉阿舒囊霉 (<i>Ashbya gossypi</i>)	棉花病原体	细胞极性和周期研究
	酿酒酵母 (<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)	面包酵母或芽殖酵母	酿造和烘焙
	粟酒裂殖酵母 (<i>Schizosaccharomyces pombe</i>)	裂殖酵母的一种	细胞周期、细胞极性、RNA干扰技术、着丝粒结构和功能及转录等研究
	玉米黑粉菌 (<i>Ustilago maydis</i>)	二态的玉米病原体	二态性、植物病原体和转录研究

类别	名称	特性/形状描述	应用研究
植物	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	芥菜家族十字花科成员。形态矮小，生长周期短，已有许多表型和生化突变体的图谱	遗传学研究
	江南卷柏 (<i>Selaginella moellendorffii</i>)	古老的维管束植物品系，基因组较小	研究陆生植物进化
	短柄草 (<i>Brachypodium distachyon</i>)	新的草类模式生物	极佳的温带谷物研究模型
	日本百脉根 (<i>Lotus japonicus</i>)	固氮作用	研究固氮作用中共生关系
	浮萍 (<i>Lemna gibba</i>)	生长迅速的单子叶水生植物，可以种植在纯培养物中	生态毒理学研究；构建生物制剂的重组表达系统；教育学中可指示人口增长曲线
	玉米 (<i>Zea mays</i> L.)	二倍体单子叶谷类植物。含有10对大染色体，易于观察。包括许多表型突变体，杂交可产生大量后代	适于转座子（跳跃基因）的研究
	苜蓿蒺藜 (<i>Medicago truncatula</i>)	基因组相当小	研究固氮作用中的共生关系
	烟草BY-2细胞 (<i>Tobacco BY-2 cells</i>)	从烟草(<i>Nicotiana tabaccum</i>)中分离的悬浮细胞株	适于进行细胞水平上的植物生理学研究
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	拥有所有谷类品种中最小的基因组（已测序）	研究谷类生物学的模式生物
	小立碗藓 (<i>Physcomitrella patens</i>)	唯一的基因组全测序的非维管植物	植物的发育和分子进化研究
杨树 (<i>Populus</i>)	基因组小，生长迅速，易于转化	用于森林遗传学和木本植物研究	

	名称	特性/形状描述	应用研究
无脊椎动物	棘海胆 (<i>Arbacia punctulata</i>)	形小，全身深紫色，一次产卵数可以达数百万	胚胎学研究的经典模型、海洋沉积物毒性研究、精子研究
	海兔 (<i>Aplysia</i>)	一种海蛤蚶，对刺激会产生墨汁释放应答	神经生物学、细胞骨架重排研究
	秀丽隐杆线虫 (<i>Caenorhabditis elegans</i>)	首个基因组被全测序的多细胞生物	发育的遗传控制和生理学研究
	海鞘 (<i>Ciona intestinalis</i>)	脊椎动物的无脊椎近亲，提供了二者的演化联系	脊椎动物的起源与进化及比较基因组学研究
	果蝇 (<i>Drosophila</i>)	易于实验室饲养，繁殖迅速，易诱导突变，已有许多突变体	遗传学、神经药理学研究
	夏威夷截尾乌贼 (<i>Euprymna scolopes</i>)	生物发光弧菌的寄主	研究动物-细菌共生关系

(续表)

无脊椎动物	九头蛇 (<i>Hydra</i>)	刺胞动物	用于研究后生动物机体进化
	枪乌贼 (<i>Loligo pealei</i>)	其轴突巨大	适合于神经功能研究
	圆形线虫 (<i>Pristionchus pacificus</i>)	与秀丽隐杆线虫相似	用于进化发育生物学研究
	(多种节肢动物的) 口胃神经节 (Stomatogastric ganglion)		用于研究重复运动模式的产生
	紫色球海胆 (<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>)	分布美国太平洋沿岸, 体稍小, 能在钢桩中打洞	广泛应用于发育生物学研究
	扁虫 (<i>Symsagittifera roscoffensis</i>)	无腔体目生物	用于研究后生动物机体发育
	赤拟谷盗 (<i>Tribolium castaneum</i>)	小型易于饲养的拟步虫	行为生态学实验

类别	名称	特性/形状描述	应用研究
脊椎动物	(实验用) 土拨鼠 (<i>Cavia porcellus</i>)		细菌感染研究
	鸡 (<i>Gallus gallus domesticus</i>)	胚胎大, 高表达基因产物	显微操作、发育研究
	猫 (<i>Felis catus</i>)		用于神经生理学研究
	犬 (<i>Canis lupus familiaris</i>)		呼吸系统和心血管模式生物
	仓鼠 (<i>Hamster</i>)		黑热病研究
	小鼠 (<i>Mus musculus</i>)	已有许多近交系, 并筛选出一些拥有特殊性状品系	常用于体重、肥胖、肌化的治疗药物研究
	人 (<i>Homo sapiens</i>)		用于各种临床试验研究
	八目鳗 (<i>Lamprey</i>)		脊索研究
	青鳉 (<i>Oryzias latipes</i>)	比传统的模式生物斑马鱼更健壮	用于发育生物学研究
	大鼠 (<i>Rattus norvegicus</i>)	相对于小鼠其器官和亚器官体积更大	用于毒理学、神经学研究及原代细胞培养
	猕猴 (<i>Rhesus macaque</i>)		传染病和认知能力研究
	棉鼠 (<i>Sigmodon hispidus</i>)		脊髓灰质炎研究
	珍珠鸟 (<i>Taeniopygia guttata</i>)		鸣禽鸣叫系统和非哺乳动物听觉系统研究
	红鳍东方鲀 (<i>Takifugu rubripes</i>)	基因数与人类接近, 而基因组结构紧凑, 几乎没有无能基因	脊椎动物基因研究的理想模型
	非洲爪蛙 (<i>Xenopus laevis</i>)	胚胎体型大, 对物理和药理学操作耐受较好	适用于发育生物学研究
斑马鱼 (<i>Danio rerio</i>)	早期胚胎几乎透明, 能直接观察到内部解剖结构	发育学、毒理和毒理病理学, 及特定基因的功能和信号通路作用研究	

4. 几种经典模式生物基因组研究状况

生物体	基因组测序	同源重组	生化特性
原核生物			
大肠埃希杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	是	是	极佳
单细胞真核生物			
盘基网柄菌 (<i>Dictyostelium discoideum</i>)	是	是	极佳
酿酒酵母 (<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)	是	是	好
粟酒裂殖酵母 (<i>Schizosaccharomyces pombe</i>)	是	是	好
莱茵衣藻 (<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>)	是 (2007.10)	否	好
嗜热四膜虫 (<i>Tetrahymena thermophila</i>)	是	是	好
多细胞真核生物			
秀丽隐杆线虫 (<i>Caenorhabditis elegans</i>)	是	困难	一般
果蝇 (<i>Drosophila melanogaster</i>)	是	困难	好
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	是	否	较差
脊椎动物			
斑马鱼 (<i>Danio rerio</i>)	是	可能困难	好
小鼠 (<i>Mus musculus</i>)	是	是	好
人 (<i>Homo sapiens</i>)	是	是	好

注：此表显示生物体在基因组测序项目中的测序情况以及生物体是否同源重组和有机体生化途径的状态。

5. 模式生物的研究意义

在早期的生命科学研究中，科学家习惯用一些常见的生物作为材料，但那时并没有模式生物的概念。随着社会的发展、科学的进步，有关生命的研究也越来越深入，我们急需全面地理解生命的整体过程。但是，我们的精力是有限的，不可能将所有的生物都一一研究，所以一些有代表性的生物就被选择出来进行研究，这也是模式生物出现的原动力。

生物学家之所以将一些生物体选定为模式生物并对之进行研究，并不一定是由于这些物种本身具有某些医学、农业或经济学价值，而是因为它们拥有的一些特性使得针对它们展开研究更加方便、可行。模式生物的建立，使得一些在其它生物体（如人类）中可能由于后勤、财政、伦理等因素的制约而无法开展的研究得以进行。

模式生物的应用在遗传学、分子生物学和细胞生物学研究领域已经获得了极大成功，因为物种间最基本的生物学过程都是非常相似的。例如，所有真核生物中，遗传密码和复制、转录、翻译、基因调控的应答机制基本上是相同的。许多实验证实，人类和酿酒酵母的基因可以互换并保持原有功能不变。

参考文献

1. http://en.wikipedia.org/wiki/Model_organism
2. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/About/model/index.html>