

分子生态学的兴起、研究热点和展望

康乐 张民照

(动物研究所 北京 100080)

提要 分子生态学的产生给整个生态学领域带来了巨大的冲击,其研究的问题、研究的方法是全新的,它一产生就引起了广大生物学家的高度重视。本文着重论述了分子生态学的兴起和它的特点、当前分子生态学研究的热点,文中最后还对该学科下一世纪的发展提出了预测。

一、分子生态学和它的特点

(一) 分子生态学的产生和定义

生物学可分为两类:一类是关于功能的生物学(如生理学),另一类是关于进化以及历史方面因果关系的生物学(如生态学、遗传学和进化论)。许多人主张,生态学和遗传学应当结合起来,以解决达尔文提出的“重大奥秘”(指生态适应性和物种形成问题)。生态学脱离了博物学之后,在很长的一段时间内仍属于一门描述性科学。对此有人曾极端地强调说:“现在生态学研究者的任务应当是,充分地确切地完整地自始至终地确定和记录事实,他用不着告诉我们那些事实意味着什么。”然而生态学的发展并没有象那些人所说的那样忠实于描述和记录,而是由历史的解释转到了实验性研究。其中数学生态学和化学生态学的产生和发展集中体现了这种变化。因为生态学关心的是“相互联系的真实现象”的复杂性,因此,数学分析的手段显得更为重要。

60年代兴起的数学生态学是将存在于自然界的生态学现象使用数学的方法对其数、量和序进行归纳、说明、解释或作出预测。它为多因子分析、线性关系和非线性关系的生态学研究提供了极为有用的工具,因此,在很长一段时期内,数学生态学对整个生态学领域产生了深远的影响。但是它并不能够解释这种关系间存在的机理性问题和必然性的联系。

70年代兴起的化学生态学是“研究活的生物间或生物世界与矿物世界之间化学联系的科学”,它阐述生物与生物之间或生物与无机环境之间的化学联系,但并不涉及生物体本身是如何来控制这种联系的。化学生态学最突出的特点是将生态学研究建立在比较严格的、可控的实验室研究的基础之上。

进入80年代以来,分子生物学无论在基础理论方面还是技术开发方面均取得突飞猛进的发展,已经成为生物学的先导性学科。与此同时,生态学在解决环境污染、酸雨、温室效应、生物多样性和气候变化等挑战中得到发展壮大,从而展现了现代生态学从宏观到微观全方位发展的景象。为了探索生态学关系中的机理问题,许多生态学家都试图利用分子生物学的方法或技

术来解决自己过去用其它方法不能解决的难题。分子生物学家也试图用自己的知识与经验来解决一些生态环境问题。但是由于这两个学科间的巨大差异,如何有机地联系这两个学科,成为一个重要而艰巨的任务。近年来,有关遗传工程改良生物(Genetically Modified Organisms, 简称 GMOs)大量产生并进入自然界,其潜在的不良环境后果引起了许多科学家的高度重视。这一新的生态环境问题推动了生态学家与分子生物学家的联合,使得他们觉得有必要发展一门学科来作为两者沟通的桥梁。在这种形势下,分子生态学(Molecular Ecology)应运而生,并以 1992 年 Molecular Ecology 杂志创刊为标志。

迄今,没有人给分子生态学下一个确切的定义。有人认为分子生态学是用分子生物学技术研究有机体对自然和生物环境的适应性机理。在 1992 年“Molecular Ecology”杂志的封面上,仅仅谈到分子生态学是研究分子生物学、生态学和种群生物学的界面问题,使用分子生物学的手段来研究自然的和引进的种群与其环境的关系及重组生物的生态学意义。

分子生态学杂志(Molecular Ecology)第一卷第一期的封面是一只产卵后的雌性蜻蜓(一个不常见种)[*Sympetrum depressiusculum*]正在休息。其含意说明通过随机扩增的 DNA 多态性分析(RAPD)技术,可以对多配偶蜻蜓的大量后代的样品进行父系分析。这一现代分子生物学技术 RAPD 可以被用来阐明行为和进化生态学的一些经典性问题。同时,也说明分子生态学的研究是直接和分子生物学的先进技术相联系的。

(二) 研究的范畴及其特点

分子生态学是在蛋白质、核酸等大分子水平上研究和解释有关的生态学和环境问题的一门交叉学科。它探讨基因工程产物的环境适应性和投放环境后所引起的物种与环境互动、物种之间互动、种内竞争等方面的生态效应,并利用分子生物学原理发展一套针对这些生物检测的规范化技术,促进遗传工程的健康发展。Burke 等人(1992)认为分子生态学主要涉及以下三个方面的问题:

(1) 分子种群生物学。包括种群和进化生物学、行为生态学和保护生物学。

(2) 分子环境遗传学。包括种群遗传学和基因流、释放重组生物的环境生态学以及自然界中的遗传交流。

(3) 分子适应。包括遗传分化和生理适应以及环境对基因表达的影响。

由于分子生态学是一门新的分支学科,因此,在方法论方面也需进一步完善。在分子生态学的技术发展方面也有三个重要领域:

(1) 用于物种鉴定的分子技术;

(2) 新探针的构建;

(3) 用于种群研究的基因序列分析和引物设计。

分子生态学的最重要特点是通过分子生物学的方法解决种群水平的生物学问题。因此,与分子遗传学关系极为密切。与其它生态学相比,分子生态学是从分子水平上来研究与生态学有关的内容,是使用现代分子生物学的技术、方法从微观的角度来研究生态学问题,所以,分子生态学更能从本质上说明生物在自然界中的生态学变化规律。同时,新的和难以解决的生态环境问题,是分子生态学所要研究的一个非常重要的方面。

分子生态学的产生给整个生态学领域带来了巨大的冲击,其研究的问题是过去其它经典的生态学难以解决或者从未涉及过的问题,研究的方法是全新的。它一产生就引起广大生物学

家的极大兴趣和高度重视。

二、当前分子生态学研究热点

(一) 生态适应性的研究

1. 胁迫蛋白和热休克蛋白

近年来,国内外许多研究表明陆生动物或昆虫对极端温度的适应性取决于被称之为休克蛋白及其类似物质,以提高生物体在极端温度下的存活率。因此,有的作者推测动物对极端高温和极端低温的生态适应机理可能是类似的(Denlinger 1992)。由于该类蛋白是在胁迫因子的作用下诱导合成的,故称之为胁迫蛋白(stress protein)。对胁迫蛋白的合成及其在抵抗极端温度的生态适应性的研究,将有助于阐明动物对极端环境的适应性机理。

2. 酶多型

利用等位酶分析方法,对研究物种的遗传学结构(即一个种在其各居群内和居群之间遗传变化的分布)、遗传多样性、繁育系统、探查无性系和地理变异等,种上、种间界限、标本鉴定、推断杂种和多倍体的亲本、类群间的亲缘性、近期系统发育重建等都有巨大的潜力。

Watt等(1977,1983,1985)报道豆粉蝶磷酸葡萄糖异构酶PGI的多态性(变型)与温度的适应直接相关。在冷环境分布的豆粉蝶的自然种群,等位基因2和3的频率较高;而在温暖环境分布的种群,等位基因4和5的频率较低。这种基因频率在地理种群间的区别及其变化是具有明显的适应意义的。该项研究从观察遗传变异(即PGI座位的多态现象)开始,把基因频率和各地种群栖息地温度联系起来,是遗传学、生理学和生态学相结合的研究范例。

(二) 随机扩增多态DNA在分子生态学上的应用

近年来,分子遗传学的方法在研究行为生态学和种群生物学方面日益显得重要。DNA指纹谱(DNA fingerprinting)技术在人类认识动物社会性结构中发挥了革命性的作用(Burke and Bruford 1987; Burke et al. 1991a; Jones, Lessels and Krebs 1991; Gyllensten, Jakobsson and Temnin 1991; Packer et al. 1991; Pemberton, Bancroft and Amos 1991; Scholtterer, Amos and Tautz 1991; Smith et al. 1991)。随机扩增多态DNA(RAPD)在分子生态学上的应用是很广泛的。可以被用来确定不同分类阶元下的成员,常常是一个属下的近缘种或同种的不同种群。RAPD的产物可被用来做为鉴别不同分类水平的基因型联结。在种群或个体水平上探测杂交的种群和物种,以及种间基因流和杂交性物种形成。

Arnold等(1991)通过对两个鸢尾种鉴别性RAPD标示物的分析,较好地说明了这两种鸢尾间的基因流动。Welsh等(1991)通过RAPD改进技术鉴定出近亲繁殖的玉米品系中的F1杂种。通过对生物个体间RAPD或DNA多态性的研究,可以用来确定后代父系及血亲关系。Hadrys(1991)通过该技术解决了一种未知婚配体系蜻蜓的父系关系。多型标示物的数量随鉴别引物的增加而增加,一种常规的共带系数(band-sharing coefficients)可用来做这种数学统计分析(Lynch 1990; 1991; Burke et al. 1991a; Kean et al. 1991)。在混合的DNA样品中,RAPD技术还可以定量地估计不同基因组的相对比例。在多婚配体系中,特别是昆虫,精子的竞争和混合的父系时有发生。因此,确定一种以上的父系基因型的存在是非常值得研究的(Hadrys, Balick and Schiernater 1992)。

非洲蜂(*Apis mellifera scutellata*)在美洲的扩散已经引起广泛的关注。自 1956 年巴西一育种站的 26 个蜂王脱出后,这些蜂与当地欧洲蜂杂交而形成的非洲化蜂,并以每年 500 公里的速度向北蔓延,经过中美洲而进入墨西哥。近十多年来,美国农业部虽在非洲化蜂的研究上花了 500 万美元左右(Taylor 1988),但许多问题仍没能弄清。例如非洲化蜂向北的推进是否最后会受到气温限制而停止在某一等温线上?非洲化蜂是基本上保持了原来引进的非洲本地蜂的全部种质?还是欧洲蜂与非洲本地蜂的杂种?这些问题一直争论不休(见 Rinderer 1988; Taylor 1988)。

利用限制性内切酶将线粒体 DNA 切成小段的多态性(Restrictive Fragment Length Polymorphism),发现在南美、中美的非洲化蜂中,97—100%的蜂群都带有非洲本地蜂的线粒体 RNA 基因。因为线粒体 RNA 基因只通过母体(卵子)传递,故几乎所有生活在美洲的非洲化蜂都是原来 26 个非洲本地蜂王的母系后代。最近,Muralidharan 和 Hau(1990)使用类似的方法检查了染色体 DNA 的限制片段长度多态性,发现美洲的非洲化蜂父源基因也同样以非洲本地蜂的基因为主。因此非洲化蜂与引进的非洲本地蜂遗传结构上很类似,将其称之为因欧洲蜂引进非洲基因而形成的“非洲化”蜂似乎不确切。可是,另一派也用同样方法得到了与非洲蜂之间基因交流而形成杂种的证据(Sheppard 等 1991)。

(三) 重组生物带来的危险

重组生物(EMOs)的存活、繁殖、扩散和对其它生物的影响以及对重组生物提出生态的预测,是分子生态学关心的问题。

大多数遗传工程产生的产物并不会带来大的风险,然而人们并不能因此排除它们中的一部分会带来严重的后果。虽然现在尚无多少遗传工程改良体危害环境的令人信服的证据,但依据以往人类在引种、育种方面的经验,以及目前遗传学、生态学及进化学等的有关知识,可以推论遗传工程生物释放于环境可能产生的潜在效应。例如:

- (1) 产生有害生物;
- (2) 危害生物群落;
- (3) 改变生态系统过程;
- (4) 直接危害人类。

根据美国生物技术政策中心(National Biotechnology Policy Center)1991 年的统计,1987 年到 1990 年 10 月申请美国农业部田间实验的遗传工程改良植物只有 90 项,到 1991 年就发展到 170 项。关于微生物和疫苗的有 3 项,只有一项是关于动物(鲤鱼)的。可以肯定,全世界的情况也大体类似(Williamson, Perrins and Fitter 1990)。许多农学家认为农作物是象农业一样非常安全的。事实上并非如此。农业的发展也产生了许多有害的生物,有些限于农田,有些则不限于农田。在英国,油菜籽、马铃薯和甜菜既是农作物也是杂草(Williamson 1988, 1991a)。油菜籽可以在自然界被转化为油菜作物最严重的杂草。作物甜菜与野生甜菜是一个复种(Knott, 1991),作物甜菜是两年生的,而野生甜菜是一年生的。它们在遗传上是连续的。如果赞同一项释放对除草剂有抗性的作物甜菜的话,将有可能导致野生甜菜也对除草剂产生抗性。另外,在遗传上经过修饰的农作物并不象某些实验室科学家所想象的那样具有准确的性状。这样不安全性就不可避免。同时,由于商业化的育种者主要感兴趣的是产量和表型。因此,他们并不知道有多少外来遗传材料被复制和插入到某一植物特定的序列上。一个基因的主要

作用并没有包括它的多效性影响以及在不同的环境中如何表达。遗传工程改良生物的环境危险涉及3个方面:一是GMO种群是否比原始种群建立起来广泛的种群以及它们之间的差别。其次,这些新的基因是否会嵌入到其它种或影响它们的生态行为。第三,GMO或遗传材料的扩散将如何影响其它物种。有些国家为了发展生物技术放宽遗传工程改良生物的释放条例。分子生态学家将面临着更为紧迫和艰巨的任务。

由于生物体具有繁殖、传播、遗传交换与基因转移的能力,预测其潜在的生态后果相当困难。人们迄今没有找到有关遗传工程改良生物释放环境后的检测追踪及潜在后果预测的规范化技术。分子生态学的重要任务之一是运用生态学知识,结合有关生物的其他理论和知识,创建一套合理的经得起田间检测与风险评估的程序。确定田间检测的内容、方法、手段、范围与年限等。

(四) 保护生物学

保护生物学的核心是生物多样性的保护。就物种多样性而言,尽管遗传工程本身在技术上可增加它的潜力,但实际上遗传工程改良生物投放环境后的直接和间接效应却将减低物种的多样性。在生产上,人们更愿意选择产量高的品种而将其它品种淘汰。遗传工程生物的专利禁止了某些育种家自由交换种质,限制了遗传交流等都降低了遗传多样性(Pimentel et al. 1989)。转基因生物进入环境之后参与的物种竞争可能会使一些本来稀有的动、植物种类灭绝或排斥当地土生种(Carol 1990)。如何协调遗传工程和保存物种、基因的多样性的矛盾是分子生态学的一个重要任务。

(五) 行为生态学

目前行为生态学正处于发展的初级阶段,它的一个重要特点是把生态学同行为学、遗传学和进化理论结合在一起,并引入经济学思想,探索新的研究理论和研究方法。由于综合了多学科的研究成果,在短短的十几年内就在新理论和新观念的探索上有所建树,并已开始形成自己的理论体系。

行为生态学根据现代遗传学理论,在基因水平上对自然选择进化理论作了新的表述,其出发点是:虽然选择是作用于表现型(即存活能力和生殖能力均有差异的个体),但在进化中真正发生变化的是基因相对频率,因此,把进化理论重新表述如下:(1)所有生物都有基因,基因决定着蛋白质的合成,而这些蛋白质又对神经系统、肌肉的发育和生物结构起着调控作用,因而也决定着动物的行为。(2)在种群内很多基因都具有两个或更多的等位基因,等位基因即使对同一蛋白质的编码也略有不同,这将导致发育上的差异并因而产生种内变异。(3)等位基因对染色体上的某一特定位置存在竞争关系。(4)任一等位基因分复制的基因,如果比其对立的等位基因所复制的更具存活力,那么它最终就能在种群中取代其对立基因。个体间的遗传差异可导致行为的不同,包括交配行为、学习行为、鸣叫行为、觅食行为和迁移行为等。用分子生态学的观点来研究行为生态学能使人类从分子水平上来认识动物某些行为的原因本质,为研究动物的行为提供理论依据。分子生态学中所涉及的研究热点可分为下列几个方面:

- (1) 迁移和迁飞行为;
- (2) 社群行为和等级关系;
- (3) 利它行为的基因调控。

(六) 害虫的控制

在利用遗传工程改良作物来防治病虫害的同时,存在着转基因抗性作物对目标昆虫或病原物的选择压力。从而影响原来生态系统的平衡,使得一些非目标害虫可能在竞争中获得优势。Paige (1994)通过对限制性片断多态性(RFLPS)的研究,阐明寄主植物基因型和杂交作用是如何影响蚜虫的存活和虫瘿的形成以及对环境因子的影响作用,并证明杂交一代是具有抗虫特性的。许多研究涉及一些重要害虫的 mtDNA 多型性的比较,从而阐明这些重要害虫的生物型(Powers 1989)、生态型和物候型的生态学问题。为害虫的预测、控制提供了重要的信息。

三、21 世纪分子生态学发展预测

由于分子生态学是一门新兴的分支学科,受到人们的普遍关注。相信随着分子生物学及生物技术的发展,分子生态学也会异军突起,快速发展,其理论和方法在解决重大生态问题中会起到重大作用,在 21 世纪的生态学研究 中会占很大的比重。

(一) 可能取得重大进展和突破的领域

1. 生物生态学规律的机理

由于分子生态学是从微观的分子水平上来研究生物的生态学,因此它更能从本质上说明群落演替、种群动态、个体变异、生物的多样性、动物的资源竞争、社群生活、动物的自私和利他行为等一系列生态学问题,使生态学的发展建立在分子水平上。

2. 生物种群行为和自我调节机理

动物的行为与生态学有着密切的关系,要想了解一种生物是如何对其生存和生殖作出贡献的,首先必须熟悉这种生物的生态学。生物要在环境中生存需有某些行为和自我调节的功能。而每种生物都有遗传物质即基因,每个基因在所处的环境中其复制、转录及在蛋白质的翻译过程中都会受到外界许多因素的影响,从而产生遗传上的变异。生物体内的遗传物质种类和数量不同,因而每种生物体内的构成物质如蛋白质、核酸等大小分子数量及种类不同,结果是生物的表型不同,生物所表现出的行为和自我调节机理也就有所差异。分子生态学是从分子水平上来研究生物与环境的关系,这就有可能从本质上揭示生物种群行为和自我调节机理的差异。

3. 生物的适应性、物种形成机理

按照达尔文的理论,生物在所处的环境中生存是一个竞争和选择的过程,谁能更好地适应环境的变化谁就能够生存。在进化过程中,自然选择将有利于个体采取如下的生活对策,即能使其基因最大限度地对未来世代作出贡献;生物的适应性从本质上说是由于生物体内某些生理生化功能的变异而使生物对环境表现出一系列的反应,从而对环境有了适应性。而这些变异从根本上是由于遗传物质的变异引起的。物种的形成同样如此,物种差异的根本原因是遗传物质的不同,这样从分子水平上来研究生物的适应性和物种的形成机理就更能说明其变异的原因,揭示其发展规律。在分子生态学的研究中,也可利用生物大分子标记技术来研究物种亲缘和演化关系。利用的大分子主要是蛋白质、RNA 与 DNA。从而从某些程度上揭示物种形成的机理。

4. 生物与环境相互作用关系的统一性认识

多少世纪以来,生物学研究的主体一直是观察和认识生命世界的多样性,从生命现象的表

面观察日益深入到生命活动本质的阐明,这是生物学发展的必然趋势。任何生命现象的表观均受遗传物质和蛋白质(酶的控制)。因此,分子生态学在解决生物生态学、行为规律的机理方面将会产生重大进展。

分子生物学的发展已经揭示了生命本质的高度一致性,这是人类认识自然和认识自己的极大飞跃。分子生态学将从生物与环境相关作用关系的角度阐明新的统一性,如适应性机理,物种形成的机制等。这样,就能从本质上揭示生物与环境相互适应、相互变化的规律。

5. 解决新的生态和环境问题,在更高层次规范人的行为并协调人与自然的关系

由于人类的干扰,自然环境被破坏,生态环境亦日趋恶化。自然保护已成为人类面临的重大问题之一。自然保护最基本的内容是保护生物多样性,即遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性。然而,人们对于生物多样性聚减的研究多限于物种多样性。物种灭绝的危机固然不容忽视,但自然保护至少必须同时考虑上述三个尺度水平的多样性。遗传多样性是生物所携带遗传信息的总和,是生物多样性的重要造成部分。生态系统多样性和物种多样性均建立在遗传多样性的基础之上。对遗传多样性的研究不仅有助于了解物种或群体进化的历史(起源时间和地点),而且能揭示其进化潜力和未来的命运。遗传多样性是保护生物研究的核心,也是其它生物分支学科研究的重要背景资料,可为物种保护、生物分类、遗传育种和进化等研究提供有益的资料。遗传多样性的主要的检测方法有:形态学水平、染色体水平、等位酶(同工酶)水平和DNA水平。随着分子生物学和DNA重组技术的发展,直接测定遗传物质DNA的差异来检测遗传多样性具有某些明显的优势。由于测定DNA序列是直接研究遗传物质的本身,避免了根据表型去推测基因型的许多问题;而且DNA技术原则上可检测整个基因组中的任何片断(编码区或非编码区,保守区或高变区,核内的或细胞器的)。因此,根据DNA资料来估测遗传多样性具有巨大的应用潜力。

对遗传工程改良生物带来的潜在威胁的研究,将会提醒遗传学家和从事生物技术的科学家注重其潜在的严重后果。总之,分子生态学将从更高层次规范人类的行为,真正地从生命的本质和大统一的角度去协调人与自然的关系。

(二) 分子生态学对整个生态学领域的发展所起的推动作用

分子生态学对生态学发展的推动作用,其主要标志有四点:(1)从描述性、观测性、累积性科学研究向严格的实验科学转移。在分子生态学形成以前,生态学从个体、种群、群落、和生态系统等组织水平上进行研究,主要研究宏观的生态学,是对群落、种群和个体进行描述性、观测性及积累性的研究。而分子生态学则是利用分子生物学的理论和方法从分子水平上来研究生态学的问题,是通过各种严格的实验来进行研究的,因而分子生态学具有严格的实验科学性。(2)研究结果的可重复性和共享。(3)研究方法可脱离生命系统。(4)解决长期悬而未决的科学问题。

四、我国在分子生态学研究领域的发展战略及其对策

(一) 有利条件

尽管我国分子生态学的研究还处于初级阶段,但却有着以下的有利条件。

(1) 我国地域辽阔,生物种类和生态系统类型丰富多样,有利于取得丰富的研究材料,解

决更多的实际问题。

(2) 分子生态学刚刚创立,研究差距不大。尽管我国分子生态学的研究与世界先进水平还有一段距离,但是在全世界开展分子生态学的研究仅仅是几年到十几年的时间,因此,在这方面的研究差距还不是很大,只要努力一定能赶超世界先进水平。

(3) 我国分子生物学的研究已有较好基础,并取得了一系列的成果,这为分子生态学的研究提供了有利条件,使分子生态学的研究方法比较成熟。同时我国科学家已对动物、植物某些生态学问题进行了分子水平的研究,这也为分子生态学的研究提供了方法、经验等有利条件。

(二) 建议优先研究的领域

建议在我国优先研究的领域如下:

(1) 生态适应性机理的研究

生物要想在自然界中生存必须对周围的环境具有一定的适应性。每种生物对环境的适应都存在内在的机理,而对这些机理的研究将能揭示生物生存、灭绝的原因,有利于开展对某些物种的保护。

(2) 遗传多样性研究

遗传多样性的研究一直是进化理论的基础,是群体生物学和进化生物学的核心。遗传多样性也是遗传分析的基础,包括染色体连锁图到基因图谱直至全序列分析。群落遗传学的理论和连锁图曾为各种生物育种方案的确定作出了贡献。利用分子杂交和 PCR 技术快速地绘制出了重要作物、森林树种的饱和基因图谱并进行了抗性和产量性状位点的基因定位。分子标记大大加快了育种进程。对病原鉴定、疾病诊断,尤其是遗传病的诊断,作物品种和食品检定等一直是遗传多样性研究的应用领域。遗传多样性的研究也可为濒危物种的保护制定繁殖方案。

(3) 种群生物学和种群遗传学研究

分子生态学利用分子生物学的理论和方法来研究生物生态学的问题,使种群生物学在更高层次上得到发展,为今后的生物学提供了材料、依据。

(三) 对策

当前我国分子生态学骨干为数很少,高级人才更是严重缺乏,与世界先进水平相比还存在较大的差距,面临的形势十分严峻。为了赶超分子生态学研究领域的世界先进水平,使分子生态学在我国生态学研究领域中逐步成长壮大,我们必须采取一系列的措施。尽快组织队伍,特别是建立起生态学家和分子生物学家间的合作,协同攻关。加速分子生态学领域的研究生培养。迅速跟踪国际前沿领域开展研究,力争在较短时间内与国际先进水平接轨。