



生物多样性与环境变化丛书

6



分子生态学 (第二版)

Molecular Ecology (Second Edition)

[加] Joanna R. Freeland Heather Kirk
Stephen D. Petersen 著

戎俊 杨小强 耿宇鹏 宋志平 卢宝荣 译

高等教育出版社



生物多样性与环境变化丛书

分子生态学(第二版)

Molecular Ecology (Second Edition)

[加] Joanna R. Freeland Heather Kirk

Stephen D. Petersen 著

戎 俊 杨小强 耿宇鹏 宋志平 卢宝荣 译

F
E
N
Z
I
S
H
E
N
G
T
A
I
X
U
E



6

高等教育出版社·北京

图字 : 01-2012-6422 号

Molecular Ecology, 2nd Edition /by Joanna R. Freeland, Heather Kirk, and Stephen D. Petersen

Copyright © 2011 by John Wiley & Sons, Ltd. This edition first published 2011.

All Rights Reserved. Authorised translation from the English language edition published by John Wiley & Sons Limited. Responsibility for the accuracy of the translation rests solely with Higher Education Press Limited Company and is not the responsibility of John Wiley & Sons Limited. No part of this book may be reproduced in any form without the written permission of the original copyright holder, John Wiley & Sons Limited.

内容提要

分子生态学主要应用分子生物学的原理和方法研究生态学问题，致力于探讨生物与环境间相互作用的分子遗传学原理，是生态学的重要分支学科。本书的第一版是介绍分子生态学的经典教材，为国内外高校所广泛采用。在此基础上，第二版总结了分子生态学各领域的最新进展，特别增加了对生态基因组学的介绍。本书深入浅出，在阐述相关基础理论的同时，还提供了大量的最新研究案例。在每章的最后，附有丰富的推荐阅读文献，方便读者自学。作者还制作了有针对性的在线学习资源，使读者可以练习使用书中介绍的遗传学软件和程序，对基于实例的数据集进行分析。

本书适合作为“分子生态学”课程教材，并可供生态学、遗传学、进化生物学、保护生物学等相关学科的科研和教学人员参考。

图书在版编目（CIP）数据

分子生态学：第2版 /（加）弗里兰（Freeland, J. R.），（加）柯克（Kirk, H.），（加）彼得森（Petersen, S. D.）著；戎俊等译. — 北京：高等教育出版社，2015.9

书名原文：Molecular Ecology. Second Edition

ISBN 978-7-04-043253-4

I. ①分… II. ①弗… ②柯… ③彼… ④戎… III. ①分子生物学—生态学 IV. ①Q145

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第156775号

策划编辑 柳丽丽	责任编辑 柳丽丽	封面设计 张志	版式设计 马敬茹
插图绘制 杜晓丹	责任校对 刘莉	责任印制 赵义民	

出版发行	高等教育出版社	咨询电话	400-810-0598
社 址	北京市西城区德外大街4号	网 址	http://www.hep.edu.cn
邮政编码	100120		http://www.hep.com.cn
印 刷	北京市鑫霸印务有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
开 本	787mm×1092mm 1/16		http://www.landaco.com.cn
印 张	23	版 次	2015 年 9 月第 1 版
字 数	550千字	印 次	2015 年 9 月第 1 次印刷
购书热线	010-58581118	定 价	59.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 43253-00

《生物多样性与环境变化丛书》总序

生物多样性是人类赖以生存、繁衍和发展的物质基础和自然资本,是人类自身几乎无法创造或生产的自然产品,无疑也是维持社会经济可持续发展、维护国家安全和社会稳定的战略性资源,具有巨大的经济和社会价值。生物多样性不仅为人类提供了生存的必需品(如食物、工业原料、药物等),而且还提供了无法替代的生态服务,其每年创造的生态服务价值接近人类社会创造的 GNP 的两倍。所以,具有自然生物多样性水平的健康生态系统是人类福祉的基础。

然而,人口的快速增长、工业化和城市化进程的加快以及农业的强化等导致的土地利用方式的改变、资源的不合理利用、外来物种入侵、气候变化、环境污染等主要环境变化过程,正在以前所未有的速度影响着生物多样性及其所栖息的生境。《千年生态系统评估》指出,当前物种灭绝的速度是化石记录速度的 1000 倍,并预测未来物种灭绝速度将是当前的 10 倍多;全球温度上升 1℃,意味着 10% 的物种将面临灭绝的风险。

我国是世界上生物多样性最丰富的国家之一,物种丰富、特有种众多、遗传资源丰富,被誉为生物多样性大国。然而,我国同世界其他国家一样,生物多样性丧失问题日益严峻。根据中国履行《生物多样性公约》第四次国家报告,我国 90% 的草原存在不同程度的退化、沙化、盐渍化、石漠化;全国 40% 的重要湿地面临退化的威胁,特别是沿海滩涂和红树林正遭受严重的破坏;物种资源和遗传资源丧失问题突出,等等。

我国是世界上人口最多的国家,对生物多样性资源的依赖程度也是最高的,正因为此,我国也是对生物多样性造成威胁最严重的国家之一。针对生物多样性丧失的严峻态势,中国政府致力于从源头上消除造成生物多样性丧失的因素。随着中国政府加大生态保护和生物多样性保护的力度,生态恶化的趋势将可能得到局部的遏制,部分受损生态系统的结构与功能将得到一定程度的恢复;一些国家重点保护的动、植物物种和部分野生动、植物种群数量保持稳定或有所上升;生物栖息地质量逐渐得以改善。然而,总体来看,中国的生物多样性仍将面临严重的威胁,特别是随着中国人口的进一步增加、经济的持续增长以及环境变化的进一步加剧,生物多样性及其栖息地仍将面临巨大的压力,因此,亟待开展环境变化背景下生物多样性的保护与研究工作,从根本上扭转生物多样性丧失和退化的不利局面。值得注意的是,就目前的研究现状来看,对环境变化背景下我国生物多样性的动态、保护和可持续利用的研究与生物多样性所面临的威胁远不相称。所以,在我国加强环境变化下生物多样性的教育和基础与应用转化研究,不仅有助于有效保护生物多样性以及合理和可持续利用生物多样性资源,而且也有助于提升我国在生物多样性和环境变化科学研究中的整体水平和实力。

编辑和出版《生物多样性与环境变化丛书》,其目的是介绍生物多样性和环境变化科学的理论体系、研究方法和最新研究成就,向社会传播相关的科学知识。为此,本丛书将包括相关

的中外优秀教学参考书(中文版)、研究性专著(中文或英文版)、科普性质的著作等。希望本丛书一方面能满足这两大领域发展所需专业人才培养以及知识普及的需要,另一方面能为我国生物多样性和环境变化科学的研究起到推动作用。

总之,人类活动所导致的生物多样性的丧失和环境变化已影响到人类自身的生存和社会的可持续发展。当下,我们需要自觉、理性地调整我们的价值观和行为,以使人与自然能和谐共存、协调发展。这样,我们才能做到为子孙后代留下地球,而不是向他们借用地球,从而能让他们继承地球——我们拥有的唯一星球。

希望本丛书所传播的知识能为遏制生物多样性的丧失和环境变化起到积极作用,这也正是我们编辑和出版这套丛书的努力所在。



2012 年立夏于复旦大学

分子生态学——一门充满生命力的生态学分支学科(代译序)

现代科学技术发展史表明:一门新学科的兴起和繁荣,一项重大技术的突破和应用绝不是偶然的,主要原因不外乎有两个——人类经济社会发展重大需求的驱动,以及相关科学技术的发展为其发展提供了理论和方法上必不可少的条件。

生态学从个体生态学起步,向宏观和微观两个方向发展,宏观方向上发展到种群生态学、生态系统生态学再发展到全球生态学,这一发展历程是由人类面临的生态问题重心从个体、种群、群落和全球水平上逐步上移决定的,在这一发展历程中主要有一些宏观的科学(如地学等学科)与技术(如遥感等技术)为其发展提供理论和技术上的支持;微观方向上主要发展到分子生态学。早期的分子生态学主要应用中性(非适应性)分子标记来推断遗传多样性和基因流的格局,也就是说用分子标记技术研究分子水平的生态学问题:遗传多样性和影响遗传多样性的主要因素——基因流的格局。但近十年来,现代分子生物学理论与技术的惊人发展更多被用来揭示个体、种群、群落等宏观水平上的生物与生物、生物与环境之间相互作用的分子基础和分子机理。因此,我在撰写《大辞海(生命科学卷)》“分子生态学”词条时,采用如下定义“分子生态学——生态学的分支学科。用分子生物学的原理和方法在分子水平上研究生态学问题,旨在揭示生物与环境之间相互作用的分子基础和分子机理,其主流是在分子水平上从结构研究(分子基础和功能研究)和分子机理两方面来研究种群与环境的相互作用。不过无机分子、有机分子以及除核酸和蛋白质等生物大分子以外的生物分子或生物活性分子都不是分子生态学规范意义上的分子水平”。J.R.弗里兰、H.柯克和S.彼得森所著的这本《分子生态学》教材就是这样界定分子生态学的学科范畴的。

分子生态学之所以成为当今生态学最为活跃的分支学科之一的原因有三:一是遗传多样性资源挖掘、利用和保育对现代农业和未来健康产业具有重要的战略意义;二是分子生物学在理论与技术上的最新进展可以用来非常有效地解释宏观生态学中关键科学问题的分子基础和分子机理部分;三是过去应用现代分子生物学技术费用非常昂贵,而现在非常低廉。

我之所以极力推荐戎俊博士翻译本书,是因为这本教材不但吸纳了分子生态学的最新研究成果,而且我非常欣赏全书的逻辑结构、重视研究案例的介绍以及方便读者进一步自学。我从事大学生物学教育工作已有三十多年,在20世纪80年代还在武汉大学外国生物学教材研究中心做过短暂研究,一直深感我国大学教材与国外的大学教材之间存在巨大差距,尽管我国出版了各种各样的《生态学》教材,与E.P.奥德姆的《生态学基础》相比,只能望其项背。这本《分子生态学》也是国际上难得的好教材,我不但希望我国大学生、研究生和生态学工作者从中学学习现代分子生态学,而且非常希望大学教材的编写者从中得到启示。不能编写世界一流

教材,建设世界一流大学就无从谈起!

戎俊博士是一位非常有发展潜力的青年分子生态学家,在复旦大学生物多样性科学研究所师从著名学者卢宝荣教授,在水稻的基因流与模型的研究中受到非常严格的科学训练;后又在荷兰莱顿大学从事了5年的博士后研究,也是做的分子生态学研究。2012年,他追随我来到南昌大学生命科学研究院流域生态学研究所。我推荐他翻译这本书,主要原因并不是他具备了翻译这本书的专业知识和语言能力,而是希望他能通过翻译这本优秀教材再次系统学习分子生态学。我深信戎俊博士不会辜负我的期望!

陈家宽

2015年3月18日

于南昌大学生命科学研究院流域生态学研究所

序 言

自 2005 年《分子生态学》第一版出版以来,分子生态学领域一直在不停地发展。因此,在《分子生态学》的第二版中,我们进行了大量的修订和更新,以反映遗传学研究的飞速进步。在过去的 5 年中,分子生态学领域最为显著的发展或许体现在生态基因组学(ecogenomics)方面。简而言之,传统的方法主要应用中性(非适应性)分子标记来推断遗传多样性和基因流的格局,而生态基因组学则更多致力于在生态学的背景中了解适应性基因的功能。因此,我们在第二版中增加了新的一章,题为“重要生态性状的研究:生态基因组学、QTL 分析以及反向遗传学”(第 5 章)。此外,我们对本书的许多其他章节也进行了更新,包括阐述如何将生态基因组学应用于保护遗传学、行为生态学以及进化生物学研究。第二版中的更新还包括对下一代测序技术、景观遗传学、实验设计以及空间自相关分析的讨论,其余还有大量的修订无法一一列举于此。与第一版相似,第二版中通篇引用了大量的最新研究案例,这些案例的相关研究应用了许多不同类型的分子标记。

虽然本书的每一章都可以分开进行阅读,但本书各章节的安排具有一定的结构。本书首先介绍遗传学和群体遗传学的一些基本原理,然后在后续的章节中基于这些原理对谱系地理学(phylogeography)、行为生态学以及保护遗传学进行了全面的阐述。在每一章的最后,我们都列举了一些相关的软件程序、推荐阅读书目以及复习思考题。第二版中的另一个更新是,选择提供了与每一章的内容相关联的一些数据集以及练习,这些相关的学习资源可以从指定的网站上下载(www.wiley.com/go/freeland_molecular2e),可以用于对每一章的内容进行复习,或作为分子生态学和群体遗传学课程实验或讲习班的参考资料。本书中的图表均可从该网站上下载,用以制作 PowerPoint 教学课件或其他的教学工具。在本教材的最后,附有术语表以及丰富的参考文献列表。分子生态学无疑还会继续向前发展,所以请随时联系本书的第一作者乔安娜·弗里兰(Joanna Freeland; joannafreeland@trentu.ca),分享您对本书的意见以及对未来的新版本的建议。

致 谢

非常感谢 Klaas Vrieling 对本书第 5 章的审阅和评论。感谢为本书提供照片以及图片的人们: Spencer Barrett、Mike Bunce、Todd Castoe、Kelvin Conrad、Zachariah Gompert、Erick Greene、Ken Hayes、Joe Hoffman、Katy Klymus、Peter Neumann、Kieran O’ Donovan、Beth Okamura、Kate Orr、Charlotte Oskam、Jennifer Paul、Cecile Perrin、Don Price 以及 Sebastian Steinfartz。此外,感谢为本书提供维基共享资源(Wikimedia Commons)图片拷贝的人们和机构: Stevie B、Mike Baird、Rodney Cammauf、Robert Campbell、Dalgiel、Andrew Dunn、Erica Engbretson、Christian Fischer、Gilles Gonthier、Paul Hebert、Hans Hillewaert、Remi Jouan、Mehmet Karatay、André Karwath、Kils、James Lindsey、David Lowry、Christian Mehlführer、Midori、Blaz Nemec、Trevor Ohlssen、Jerzy Opiola、Peripitus、Randi Rotjan、John Sarvis、splette、Strzelecki、Mari Tefre、T. Voekler、William Warby、Jacopo Werther、Alan Wilson、Mark Wolfe、Michael Woodruff、H. Zell、Mila Zinkova 以及美国联邦政府。

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任；构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人进行严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话 (010) 58581897 58582371 58581879

反盗版举报传真 (010) 82086060

反盗版举报邮箱 dd@hep.com.cn

通信地址 北京市西城区德外大街4号 高等教育出版社法务部

邮政编码 100120

目 录

序言

致谢

第 1 章 分子遗传学在生态学中的应用	1
1.1 什么是分子生态学?	1
1.2 分子生态学的产生	2
1.2.1 等位酶蛋白	3
1.2.2 等位酶遗传标记	6
1.3 无限的数据源	7
1.3.1 突变与重组	8
1.3.2 遗传变异是适应性的吗?	11
1.3.3 聚合酶链式反应	12
1.3.3.1 引物	14
1.3.3.2 DNA 的来源	16
1.3.4 获取 PCR 数据	18
1.3.4.1 DNA 测序	19
1.3.4.2 第二代测序	20
1.3.4.3 第三代测序	21
1.3.5 定量 PCR	22
1.4 概述	23
1.5 本章小结	23
1.6 有用的网站及软件	24
1.7 推荐阅读	25
1.8 复习题	25
第 2 章 分子标记在生态学中的应用	27
2.1 了解分子标记	27
2.2 遗传方式	27

2.2.1	细胞核与细胞器	27
2.2.1.1	动物线粒体 DNA	28
2.2.1.2	植物线粒体 DNA	30
2.2.1.3	包括叶绿体在内的质体 DNA	32
2.2.2	单倍染色体	33
2.2.3	杂种鉴定	35
2.2.4	单亲标记:需要注意的地方	37
2.3	分子标记	38
2.3.1	共显性标记	39
2.3.1.1	等位酶	40
2.3.1.2	RFLP	41
2.3.1.3	DNA 序列	43
2.3.1.4	SNP	44
2.3.1.5	微卫星	47
2.3.2	显性标记	51
2.3.2.1	RAPD	51
2.3.2.2	AFLP	52
2.4	概述	54
2.5	本章小结	54
2.6	有用的网站及软件	55
2.7	推荐阅读	55
2.8	在线学习资源	56
2.9	复习题	57
第 3 章	单种群遗传分析	58
3.1	为什么要研究单个种群?	58
3.1.1	什么是种群?	58
3.2	遗传多样性的量化	62
3.2.1	哈迪-温伯格平衡	62
3.2.2	遗传多样性的估计	65
3.2.3	单倍体多样性	69
3.2.4	标记的选择	69
3.3	什么因素影响遗传多样性?	70
3.3.1	遗传漂变	70
3.3.2	什么是有效种群大小?	71
3.3.3	量化实际种群大小	71
3.3.4	量化有效种群大小	73
3.3.4.1	单样本估计	73
3.3.4.2	时序法	74

3.3.5	影响 N_e 的种群特征	77
3.3.5.1	性比	77
3.3.5.2	繁殖成功率的变异	78
3.3.5.3	种群大小的波动	80
3.3.6	N_e 、遗传漂变和遗传多样性	81
3.3.7	种群瓶颈	82
3.3.8	奠基者效应和入侵物种	83
3.3.9	自然选择	84
3.3.10	主要组织相容性复合体	86
3.3.11	繁殖	87
3.3.11.1	近交	88
3.3.11.2	多倍体	90
3.4	概述	92
3.5	本章小结	93
3.6	有用的网站及软件	94
3.7	推荐阅读	94
3.8	在线学习资源	95
3.9	复习题	95
第 4 章	多种群遗传分析	97
4.1	为什么要研究多个种群?	97
4.2	量化种群的分化	97
4.2.1	遗传距离	97
4.2.2	F -统计量	99
4.2.3	对 F_{ST} 的解释	101
4.2.4	种群的非先验识别	104
4.3	量化基因流	107
4.3.1	直接法	107
4.3.2	间接法	109
4.3.3	分配检验	110
4.4	什么会影响基因流?	110
4.4.1	传播的障碍	111
4.4.2	景观遗传学	111
4.4.3	集合种群	114
4.4.4	种间相互作用	115
4.4.5	杂交	116
4.5	种群分化:遗传漂变和自然选择	119
4.5.1	基因流与遗传漂变	119

4.5.2 基因流与局域适应	120
4.5.2.1 漂变与选择	121
4.5.2.2 分子进化格局	122
4.5.2.3 不一致的遗传分化	122
4.5.2.4 等位基因频率的渐变群变异: F_{ST} 对 Q_{ST}	124
4.6 概述	127
4.7 本章小结	127
4.8 有用的网站及软件	128
4.9 推荐阅读	129
4.10 在线学习资源	130
4.11 复习题	130
第 5 章 重要生态性状的研究:生态基因组学、QTL 分析以及反向遗传学	132
5.1 重要生态性状的研究	132
5.1.1 cDNA 文库和 ESTs	133
5.1.2 微阵列	133
5.1.3 微阵列是如何发挥作用的?	134
5.1.4 探针	138
5.1.5 验证基因表达差异	139
5.1.6 微阵列应用	139
5.1.6.1 个体内变异	139
5.1.6.2 物种间变异	141
5.1.6.3 序列差异	141
5.1.6.4 基因表达差异	143
5.1.7 微阵列与微生物群落生态学	144
5.1.8 微生物的功能	146
5.1.9 微阵列与基因分型	148
5.2 连接基因型与表型	149
5.2.1 反向遗传学	149
5.3 QTL 分析	151
5.3.1 连锁作图	151
5.3.2 QTL 定位	156
5.3.3 重要生态性状的 QTL 定位	159
5.4 概述	162
5.5 本章小结	162
5.6 有用的网站及软件	163
5.7 推荐阅读	164
5.8 复习题	164

第 6 章 谱系地理学	167
6.1 什么是谱系地理学?	167
6.2 谱系地理学中的分子标记	168
6.2.1 细胞器与细胞核标记	168
6.2.2 重复与非重复标记	170
6.2.3 中性与适应性标记	171
6.3 分子钟	171
6.4 二叉树	174
6.5 溯祖理论	177
6.5.1 溯祖理论的应用	178
6.6 网络	179
6.7 嵌套分支谱系地理分析和统计谱系地理学	181
6.8 遗传谱系的分布	183
6.8.1 细分的种群	183
6.8.2 传播和地理隔离	183
6.9 比较谱系地理学	185
6.9.1 区域一致性	185
6.9.2 大陆一致性	186
6.9.2.1 欧洲冰期后生物的重拓殖路线	187
6.9.3 传播与入侵物种	188
6.10 物种间等位基因共享	191
6.10.1 谱系分选	191
6.10.2 杂交带	193
6.11 概述	196
6.12 本章小结	196
6.13 有用的网站及软件	197
6.14 推荐阅读	197
6.15 在线学习资源	198
6.16 复习题	199
第 7 章 行为生态学	200
7.1 为什么使用分子去研究行为?	200
7.2 交配系统	201
7.2.1 亲本分析	203
7.2.2 偶外受精	206
7.2.2.1 哪些个体进行偶外受精?	210
7.2.2.2 环境会影响偶外受精吗?	210

7.2.2.3	配偶选择	211
7.2.2.4	交配后的配偶选择	212
7.2.3	社会性繁殖	213
7.2.4	社会性昆虫	216
7.3	操控性比	218
7.3.1	性比矛盾	220
7.4	有性别偏向的传播	221
7.4.1	核及线粒体标记	222
7.4.2	亲缘关系	222
7.4.3	F_{ST} 值	224
7.4.4	分配检验	225
7.4.5	空间自相关	226
7.4.6	一致的结果	227
7.5	捕食者与被捕食者	229
7.5.1	鉴别被捕食者	229
7.5.2	捕食与保护	232
7.6	概述	232
7.7	本章小结	233
7.8	有用的网站及软件	233
7.9	推荐阅读	234
7.10	在线学习资源	235
7.11	复习题	235
第 8 章	保护遗传学	237
8.1	生物保护的必要性	237
8.2	分类学	240
8.2.1	物种的概念	240
8.2.2	DNA 条形码	241
8.2.3	亚种	246
8.2.4	保护单元	247
8.2.5	杂种	248
8.3	种群大小、遗传多样性和近交	249
8.3.1	近交衰退	250
8.3.2	杂合度与适合度的相关性	253
8.3.3	自体受精	255
8.3.4	避免近交	256
8.3.5	远交衰退	257
8.4	迁移	258

8.4.1 遗传拯救	258
8.4.2 源种群	260
8.4.3 恢复遗传学	262
8.5 人工繁殖	263
8.5.1 最大化遗传多样性	263
8.5.2 人工繁殖种群的近交和远交	265
8.6 遗传多样性库	265
8.7 概述	267
8.8 本章小结	267
8.9 有用的网站及软件	268
8.10 推荐阅读	268
8.11 在线学习资源	269
8.12 复习题	269
术语表	271
复习题答案	287
参考文献	294
索引	334
译后记	349