

剖析自然的小剪刀

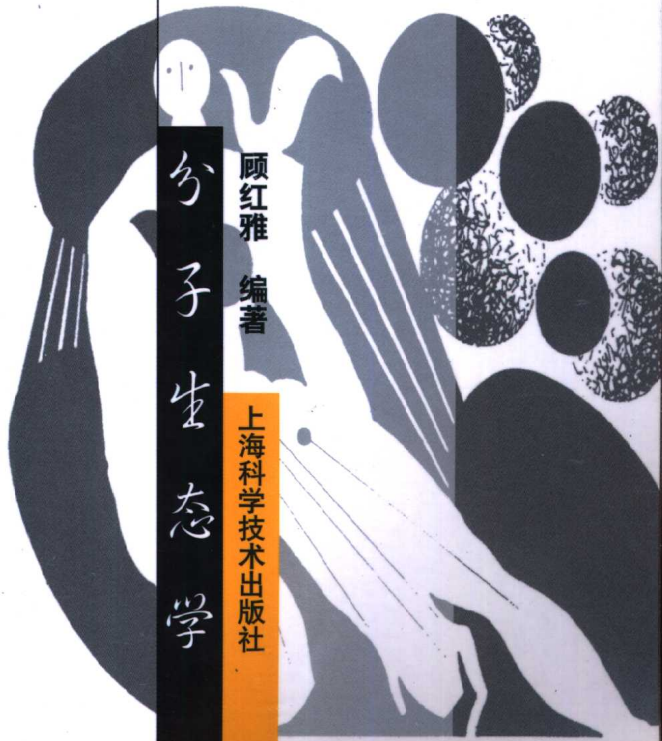
生态学前沿

分子生物学是近几年发展神速的一门学科，它正在以惊人的速度向生物学的各个层面渗透。分子生态学就是分子生物学向生态学渗透的结果。简言之，分子生态学是人们研究自然本质的一种方法，这种方法不同于以往博物学，它将人类在物理学、化学、生物学等各方面的成就、认识和技术应用到了生态学方面。有了分子生态学，人类就有了一把剖析生态的微型剪刀。

分子生态学

顾红雅 编著

上海科学技术出版社



生 态 学 前 沿

ABC

剖析自然的小剪刀

.....
顾红雅 编著

分子生态学

上海科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

剖析自然的小剪刀：分子生态学 / 顾红雅编著.

—上海：上海科学技术出版社，2002.8

(生态学前沿 ABC)

ISBN 7-5323-6611-1

I. 剖... II. 顾... III. 分子生态学 IV. Q145

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 054770 号

上海科学技术出版社出版、发行

(上海瑞金二路 450 号 邮政编码 200020)

常熟市兴达印刷有限公司印刷

新华书店上海发行所经销

开本 787 × 1092 1/32 印张 2.375 字数 33 千字

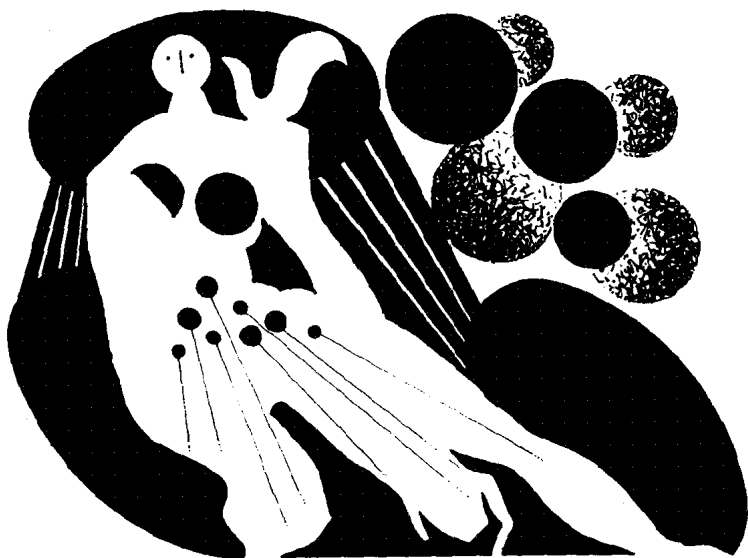
2002 年 8 月第 1 版 2002 年 8 月第 1 次印刷

印数：1-3 000 定价：6.50 元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题，
请向本社出版科联系调换

人是万物之灵，也是自然之子。海明威说得对：“人可以被毁灭，但不会被打败。”但我们还要谨记的是，自然可以被践踏，但不会被征服。

自然孕育了人，就必然有某种规律约束着他。本套丛书试图寻找的，就是那些暗示这种规律的蛛丝马迹。



第 1 章

分子生态学的原理

1

第 2 章

分子标记和自然选择

35

第 3 章

杂交的分子生态学

49

第 4 章

分子生态学的现状及发展趋势

63

后 记

69



第1章

分子生态学的原理

生物遗传的稳定性和变异性

俗话说,“龙生龙,凤生凤,老鼠的儿子会打洞”,谁也不会相信在大自然中,老鼠会生出个大象来,而其中的生物学原理便是所有生物的遗传信息会被一代一代传下来,从而保证了所有物种各自的特性。经过科学家们的不断研究,现已知道绝大多数生物的遗传信息都由脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid,简称DNA)分子所携带。DNA通常是由两条相互缠绕的螺旋状互补链所组成,每条链都是一条由四种脱氧核糖核苷酸组成的线性多聚核苷酸,即腺嘌呤(adenine, A)脱氧核糖核酸和鸟嘌呤(guanine, G)脱氧核糖核酸,胸腺嘧啶(thymine, T)脱氧核糖核酸和胞嘧啶(cytosine, C)脱氧核糖核酸。每一种脱氧核糖核酸又可分为三个部分:磷酸、脱氧核糖和碱基。每种脱氧核糖核酸的磷酸和脱氧核糖的结构是相同的,不同的是碱基部分,即A, G, T, C。两条链靠核酸中碱基之间的氢键连接在一起。这种连接不是随机的,而是由碱基的结构而决定的,A只能与T, G只能与C相配对。在细胞分裂前,DNA双链会解开,每条链将成为模板,在多

我相信选择行为确实存在于自然界中,其完美的方式怎样赞美都不过分。

达尔文

种催化剂（酶）的参与下，两条新的与原来完全一致的DNA链便被合成。在没有细胞核的原核生物中，主要的DNA分子是线状分布在细胞中；在具细胞核的真核生物中，主要的DNA分子存在于细胞核的染色体中，又称为核DNA。在真核细胞中还有一些细胞器如线粒体和叶绿体，这些细胞器中也含有DNA，不过它们绝大多数是环状的。一个生物细胞中的一套完整的DNA分子，称为该生物的基因组。

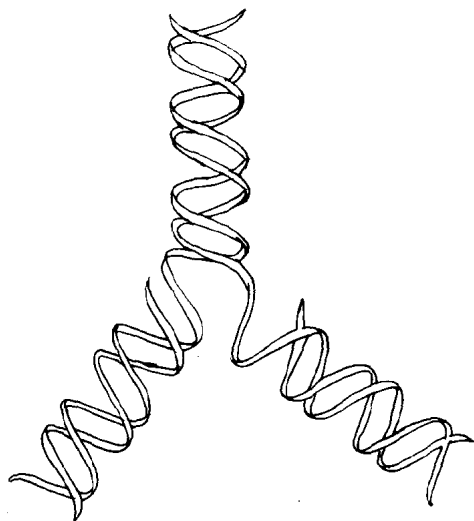


图1 DNA双螺旋结构及其复制示意图

图的上部是一DNA双螺旋的母链，下部是分别以母链为模板复制的子链

根据DNA片段中核苷酸序列重复次数的多少,核DNA可分为三类,第一类是高度重复的DNA片段,这样的片段中重复的单位一般很短,最短可由两个脱氧核糖核酸组成,如 $(-GC-)_n$, $(-AC-)_n$ 等(n 为重复的次数),重复数量可达几十万至上百万;第二类是中度重复的DNA片段,如编码核糖体核糖核酸(ribosomal ribonuclear acid, rRNA)的基因,它们重复的数量可达成千上万;第三种便是低度重复或单拷贝的DNA,这种DNA片段重复数量很少或没有复份,很多编码蛋白质的基因便属于此类。

DNA序列的复制过程中,正常情况下会严格地按照原来的模板进行合成,即A-T, G-C进行配对。然而,偶尔也会出现错误,从而产生新的序列。这些错误称为突变(mutation)。若突变发生在生殖细胞(即精细胞或卵细胞)的DNA上,就会遗传给后代。突变可分为以下四种类型:(1)替换(substitution),即一个核苷酸被另一个所取代;(2)缺失(deletion),即从DNA中移去一个或多个核苷酸;(3)插入(insertion),向DNA序列中添加一个或多个核苷酸;(4)倒位(inversion),即含有2个或多个碱基对的双链DNA片段移动 180° 。

1. 替换				
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	异亮氨酸	缬氨酸
突变前的序列:	ACT	GGT	ATA	GTA
突变后的序列:	ACT	GGT	GTA	GTC
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	缬氨酸	缬氨酸
2. 插入				
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	异亮氨酸	缬氨酸
突变前的序列:	ACT	GGT	ATA	GTA
突变后的序列:	ACT	GGT	CGT	AGTA
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	精氨酸	丝氨酸
3. 删除				
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	异亮氨酸	缬氨酸
突变前的序列:	ACT	GGT	ATA	GTA
突变后的序列:	ACT	GGT	TAG	TA
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	终止子	
4. 倒位				
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	异亮氨酸	缬氨酸
突变前的序列:	ACT	GGT	ATA	GTA
突变后的序列:	ACT	GGT	GAT	ATA
DNA 序列所编码的氨基酸:	苏氨酸	甘氨酸	天冬氨酸	异亮氨酸

图2 核苷酸水平的四种突变形式及其引起的氨基酸水平的变化

箭头所指为碱基突变的位置。在替换突变中，第七个碱基 A 被 G 替换，是一种转换替换，由于该碱基处于密码子的第一位，它的突变造成了非同义突变，而第十二个碱基 A 被 C 替换，是一种颠换替换，由于该碱基处于密码子的第三位，它的突变则造成了同义突变；在插入突变中，由于插入了一个碱基而改变了该基因原有的编码框架，造成了插入碱基后所有编码氨基酸的变化；在缺失突变中，一个碱基的缺失造成了终止子的提前出现；在倒位突变中，发生倒位的碱基处，其原来编码的氨基酸均发生了改变。

突变往往不是在整个基因组中随机出现的。经研究,有些区域往往比另一些区域更容易突变,它们被称为突变的热点区(hotspots)。现已知高等真核生物中的一个突变热点是二核苷酸 5'-CG-3',其中C常常被甲基化并被错误地复制,最后它就变成成为 5'-TG-3'。二核苷酸 5'-TT-3' 在原核生物中是一个突变热点,但在真核生物中却通常不是。在细菌中,发现含有短回文(palindrome)(即两条互补链读起来是相同的序列,如 5'-GCCGGC-3', 5'-GGCGCC-3' 和 5'-GGGCCC-3') 的DNA 内的区域比其他区域更易于突变。在真核生物的基因组,串接重复常常是缺失和插入的位点,或许这是滑脱链误配所造成的结果。

核苷酸替换分成转换(transition)和颠换(transversion)两类,转换是嘌呤(A和G)之间或嘧啶(T和C)之间的替换,颠换是嘌呤和嘧啶之间的替换。发生在蛋白质编码区的核苷酸替换也可通过它们对翻译产物——蛋白质的影响来分类,由于蛋白质的基本成分氨基酸是由密码子(即三个核苷酸)来决定的,密码子又有兼并性,即一个氨基酸可由多个密码子编码,这样就会有核苷酸发生了替换而不影响其编码的氨基酸的现象,人

于是我们被
带到时间与空间
的极限——带到
秘密之秘密的起
点——带到地球
上生命产生的原
点上。

达尔文

们将这种现象称为氨基酸的同义(synonymous)突变；将引起氨基酸改变的核苷酸替换称为非同义(nonsynonymous)突变；非同义突变的一种特殊情况为无义突变，即核苷酸的替换使原来的编码氨基酸的密码子变成了终止子，使得蛋白质链在此提前终止，就像还没有装好轮子就下了生产线的汽车，完全失去了原来的功能。

缺失和插入现在一般简称为缺插(indel)，是因为缺失和插入均为针对一参照序列的相对位点而言，但人们很难确定参照序列的那个位点是不是最原始的状态，换句话说，一个序列与参照序列相比，在第 n 个位点上少了一个核苷酸，你一般不能断定这个位点的核苷酸是“后天”缺失的还是在参照序列中“后天”插入的。因此，用“缺插”就能客观地表明这一位点发生过一次缺失或插入事件。在两个或两个以上的序列进行排比(alignment)时，缺失的位点用空缺(gap)线表示。空缺可以是一个核苷酸，也可为多个核苷酸。在编码区，如果缺插的核苷酸为三或三的倍数，那被编码的蛋白质中将有氨基酸的缺插；若不是三或三的倍数，那将彻底改变所编码的蛋白质的序列，这就是所谓的移码突变。在绝大多数情况下，移码突变

的结果往往会造成原来基因功能的丧失。

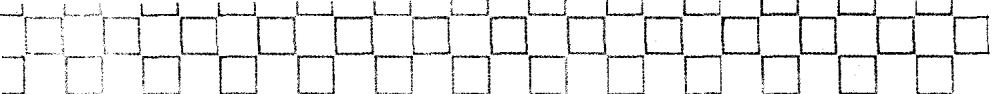
生物区别于非生物物质的重要特性之一便是生物能在自然选择作用下进化，即生物随着时间的延续在世代之间发生可遗传的变化。自从1859年达尔文出版了著名的《物种起源》一书，系统地阐明了生物进化的理论以来，人们对生物进化进行了大量的研究。现在人们普遍承认生物是变化的，这些变化可从生物的各种层次观察到，如在DNA水平、蛋白质水平、细胞水平、器官水平、个体水平、群体水平等等；人们还知道，生物的变化是生物与其所处的环境长期相互作用的结果；这个结果便使得生物更加适应所处的环境及其变化。

分子生态学的研究范围

因此，可以说人类一直在做规模庞大的实验；在漫长的时间中自然也不停地做着同样的实验。

达尔文

35亿年前，地球上的生命刚刚形成，当时地球上的环境与现在大不一样，处在其中的生命的形式很简单，物种也很单一；35亿年过去了，地球从两极到赤道、从平地到深海到高山，环境发生了巨大的变化，而我们今天所看到的地球上的生物种类也数以百万



计，其形状可谓为千姿百态。这是怎么来的？这就是上面所说的进化的结果，就是生物与环境相互作用的结果。研究生物与生物之间、生物与环境之间的相互作用、相互关系的学科称为生态学。

什么是分子生态学呢？分子生态学的定义为：利用分子遗传标记解决生态学、生物进化研究中的问题，包括个体、群体及物种之间亲缘关系的学科。这是一个内涵很广的定义，概括起来说，分子生态学包括以下三个方面：首先，是利用分子遗传标记。它将分子生态学的研究限定在利用可遗传的分子标记。大家都知道，遗传物质在绝大多数生物中为DNA，而RNA和蛋白质分别是DNA的转录和翻译产物，因此，也可算在可利用的分子标记内。但其他的具有生物学活性的有机化合物，如糖类或一些次生代谢物则不能包括在此范围内。这样限定的原因很简单，因为环境因子如光、温度、湿度、风、土壤或水分的酸碱度或含有机物及无机物的量等对生物的影响可能反映在形态变化上，也可反映在生理变化上，也可反映在次生代谢物（如黄酮，生物碱等）的成分或含量上，而真正使生物产生进化的是那些发生在遗传物质上的改变，人们现在已掌握了不同的DNA分

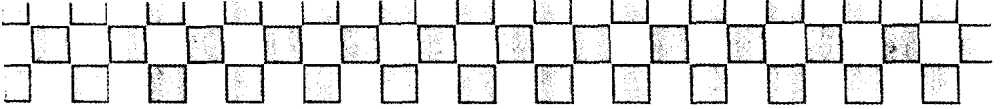
生命的奥秘
在于生是向前的，
理解却是向后的。

克尔凯郭尔

子的遗传规律，如细胞核中的DNA遵守孟德尔遗传定律，线粒体和叶绿体中的DNA则为单亲遗传，人们可以通过分子生物学的手段直接测量生物或环境因素对研究对象的遗传物质的影响。

第二，也是分子生态学范围广泛之处，即它不仅考虑生态学中的问题，而且还涉及到进化研究中的很多问题，如雌性是如何选择她们的配偶、种群如何适应环境的变化、种群大小的变化对适应性性状的影响、探讨物种形成的机制等等。以上问题均可用分子遗传标记进行研究，问题的关键是必须找到相关的遗传物质的质或量的变化。那么，生态的问题将偏重于那些依赖环境的性状；而进化问题则偏重于遗传物质与环境的相互作用。

第三，即为研究个体、种群和物种之间的亲缘关系，这就更明确地定义了分子生态学的特性和范围。就像人的家谱一样，所有的物种都有一份“家谱”，每个物种在生物的大家谱中都有一个位置，彼此之间有着错综复杂的关系，有的近些，有的远些，这种关系就是亲缘关系，在没有分子标记的时代，人们往往用形态标记来进行亲缘关系的研究，随着分子生物学的发展，人们现已将分子标记用于亲缘关系的研究，使之成为分子生态



学重要的组成部分。这些分子标记使人们可将微观进化和宏观进化结合起来进行研究，也就是说，人们现在可以利用对遗传物质的变异进行分析的结果来解释发生在个体水平上的进化过程，如与性选择、适应性和行为有关的分子遗传标记的多样性与种群的分化和物种的形成关系等等。这是用经典的生态学或进化生物学的研究方法无法做到的。

分子生态学是生命科学中最新产生的分支之一，分子生态学的“诞生”时间一般被认为是1992年5月，因为“*Molecular Ecology*”（《分子生态学杂志》）的创刊号于那时正式发行。但确切地说，分子生态学不是一门学科，而是一种手段，它吸收了多种领域的研究方法，特别是分子生物学、种群遗传学和数量遗传学、生态学、生物地理学和系统发育等方面的原理和手段。可以这么说，分子生态学利用分子标记对研究对象的遗传物质的相同之处及不同之处进行检测和分析，从而研究遗传物质在时间和空间上的变化规律、研究某些特定的基因在进化历程中所受到的各种压力，以及将这些研究结果与一些重要的生态特性如形态、行为、生理及生活史等联系起来考虑。图3较好地总结了分子生态学的各个研究层次及与生命科学

一切都要离开你! 一切
都要离开我们!

加夫列特·米斯特拉尔

其他分支之间的关系。人们通过综合研究来探索自然界中生物对环境的适应程度为什么会不一样, 这些变异是否有一定的规律及其对生物生存和发展的重要意义。

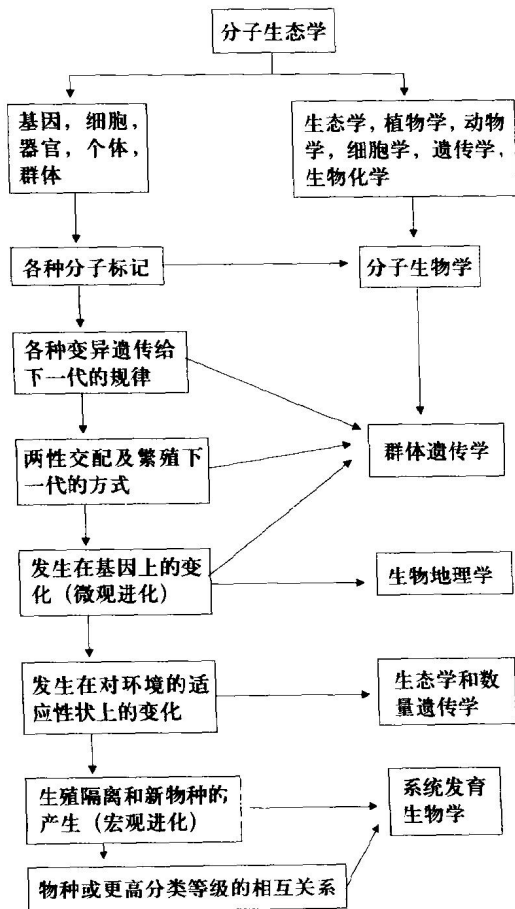


图3 分子生态学的各个研究层次及与生命科学其他分支之间的关系