

生态适应与生态进化的分子机理

祖元刚 孙梅 康乐 主编



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

生态适应与生态进化的分子机理 / 祖元刚等 主编 —北京: 高等教育出版社; 海德堡: 施普林格出版社, 2000.12

ISBN 7-04-009545-9

I.生… II.祖… III.生态学: 分子生物学 IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 77895 号

生态适应与生态进化的分子机理

祖元刚 孙 梅 康 乐 主编

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号 邮政编码 100009

电 话 010-64054588 传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 880×1230 1/32

版 次 2000 年 12 月第 1 版

印 张 7.5

印 次 2000 年 12 月第 1 次印刷

字 数 250 000

定 价 20.00 元

©China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2000

版权所有 侵权必究

编委会名单

主 编

祖元刚 孙 梅 康 乐

编 委

于景华 颜廷芬 李景文 王 洋

谷会岩 周福军 张成军

前 言

Introduction

生态适应与生态进化是生态科学研究的核心内容之一。事实上，生态学的发展史，就是一部记载生命系统对环境系统在不断进行生态适应过程中实现生态进化的浩瀚史卷。

在生命系统与环境系统的相互作用过程中，生命系统与环境系统形成的复杂网络系统，通过新陈代谢不断进行物质、能量和信息的交换，进而表现出非线性的、因果繁衍的集体效应和整体功能。物质构成了生命系统与环境系统相互作用的宏观和微观结构，能量维持着生命系统与环境系统相互作用的动力来源，信息则推动着生命系统与环境系统相互作用过程中的“生态适应(ecological adaptation)”和“生态进化(ecological evolution)”。生态适应与生态进化的过程是宏观环境与微观环境共同影响的结果。

生态适应导致生命系统不同层次的特征发生适应环境或不适应环境的变化。而生态适应的特征未必都可遗传，生态进化是生命系统适应于环境系统改变而在同一层次上所发生的一系列可遗传的变异，生态进化的过程是通过遗传信息的逐代改变而产生生态适应的过程。因此，生态适应与生态进化都与环境有关，包括宏观外部环境和微观体内环境。环境不仅影响蛋白质，也影响核酸，如基因突变受体内环境的影响，酶的合成也受体内、体外环境的影响，所以，生态适应与生态进化在生物大分子水平上表现出一定的分子基础。

近年来，分子生物学的迅猛发展有力地促进了生态适应和生态进化的分子基础研究，基因组和蛋白质组学说的创立为生态适应和生态进化的分子机理研究提供了崭新的理论和方法。自然选择是否促进了蛋白质结构与功能分化，提高了生命系统适应环境的能力，奠定了生命系统生态适应的分子基础？中性突变是否导致核酸结构与功能变异，从而提高了生命系统拮抗逆境的可能性，奠定了生命系统生态进化的分子基础？核酸和蛋白质的整合作用是否在生态适应与生态进化中起着重要作用？

这些重大的科学问题已引起生物学家和生态学家的广泛关注、思考、争论和探索。深入开展生态适应与生态进化的研究,正确认识生态适应与生态进化的分子机理,对推动生态科学乃至整个生命科学研究都具有重要的科学意义和现实意义。

为充分交流和讨论该领域国内外现有的研究基础和成果,沟通不同领域科学家围绕生态适应与生态进化进行研究的科学思考和认识,剖析这一重要的前沿问题和关键技术方法,探讨推动该领域研究以及发展分子生态学的方向、重点和途径,香山科学会议以“生态适应与进化的分子机理”为主题的第121次学术讨论会于1999年8月在北京召开。

会议以生态学为背景,积极承接分子生物学和进化生物学的研究成果,以分子生态学的原理和方法为主线,紧紧围绕核酸与生态进化、蛋白质与生态适应的关系以及核酸和蛋白质在生态适应与进化中的整合作用,与会专家进行了极其热烈的争论并形成了一些共识。

会议争论的热点围绕以下几个方面:(1)环境是否对生态适应与进化有全程性影响?特别是如何划分微环境?生物大分子结构与功能是否同所处微环境发生相互作用?(2)遗传变异是否与适应有关系,进化是否与适应有关?(3)遗传信息与信号传导在核酸与蛋白质相互作用中的机制。(4)负熵流在分子水平生态适应与进化中的客观性。(5)重复序列功能的多样性(假基因、基因突变)。(6)多学科交叉的科学代价。

经过专家积极的讨论,会议形成了一些共识:(1)生态学与适应、进化有着内在的密切联系,适应是生态适应,进化也是生态进化。(2)生态适应与进化有其分子基础和分子机理。(3)生态适应与进化是多种基因、多种蛋白协同耦合的结果。(4)基因组和蛋白质组的不稳定性是生态适应与进化的主要内因。(5)调节基因和调节蛋白在生态适应和进化中起重要作用。(6)核酸与蛋白质的整合作用影响生态适应与进化的集体效应。

与会专家在以下方面进行了创新尝试,对本领域的研究有很好的促进作用:

1. 中性与选择在同一特定空间,但不同时间可以互相转换。变是绝对的,或漂变,或选择,关键是环境(包括内环境)压力出现。
2. 生态适应与进化的动力学模型——非线性科学的应用,以及信息

理论——负熵概念的引入。

3. 获得性状是生态适应与进化的基本问题之一。

4. 人工选择压力——环境污染导致的适应代价(生态代价、生理代价、进化代价)。

5. 污染选择的模式：污染—感应—效应—生理—适应。

6. 适应的可塑性，多基因对同一个生理过程的控制。

本次会议由于专家的科学背景不同，有些方面难以达成共识，但从不同学术背景出发的讨论给每位与会专家带来了强烈的震撼，促进了学科交叉后的融合、学科界限的淡化以及共同语言的形成，青年学者在争论中得到锻炼，在达成共识的基础上提出新的问题和分歧，这必将深刻影响生态适应和生态进化分子机理的研究。

为了扩大会议的影响范围，在征求与会专家的意见后，决定出版本书。希望本书的出版能够对推进我国生态适应与生态进化的分子机理研究，并以此为契机带动我国分子生态学进一步快速发展起到一定作用。

最后，我们衷心感谢香山科学会议办公室杨炳忻、赵生才、周春来先生和韩军女士，他们为组织本次会议付出了大量辛勤的劳动，同时也衷心感谢高等教育出版社林金安先生对本书的出版给予的大力支持和热情帮助！

祖元刚 孙梅 康乐

2000年8月18日于北京

责任编辑 吴雪梅

封面设计 李卫青

责任印制 陈伟光

目 录

生态适应与生态进化分子机理研究的现状与发展趋势

.....祖元刚 于景华(1)

核酸、蛋白质与环境的相互作用与生物适应进化

.....曹家树(20)

The Development of Molecular Ecology: An Amalgam of

New Molecular Genetic Tools with Established Fields

..... Mei Sun and Martin Lascoux(34)

The Neutral Theory of Molecular Evolution: 30 Years Later

..... Martin Lascoux and Mei Sun(57)

Genomics, Microarray-based Genomic Technology and

Potential Ecological Applications

..... Guangshan Li and Jizhong Zhou(87)

植物对胁迫生态环境适应的分子机制

..... 李玉花 沈海龙(101)

为什么分子进化是 21 世纪的主流学科

..... 莫鑫泉(114)

适应进化中选择与漂变的结合 马德如(125)

遗传信息流及环境修饰作用 于景华 谷会岩 祖元刚(136)

细胞程序性死亡与生态适应 林久生 王根轩(149)

种群动态的分子机制研究透视

..... 张淑萍 王仁卿 宋 凯等(158)

植物对环境污染的生态遗传学响应及分子生态机制

..... 段昌群 郭 涛 徐小勇等(171)

濒危动物的遗传多样性与进化适应 王义权(193)

植物对太阳紫外线 B(UV-B)辐射的适应机理和生态学意义

..... 师生波(202)

后 记 祖元刚 于景华(216)

生态适应与生态进化分子机理研究的 现状与发展趋势

The Current Research and Development Tendency of the Ecological Adaptation and Molecular Evolution Mechanism

祖元刚 于景华

(东北林业大学森林植物生态学开放研究实验室, 哈尔滨 150040)

摘 要: 生态适应与生态进化是生态学研究的核心内容, 其研究热点是“自然选择”和“中性突变”的激烈争论。自然选择发生在生命系统的不同层次, 促进了蛋白质水平的结构与功能分化, 提高了生命系统适应环境的能力, 奠定了生命系统生态适应的分子基础; 中性突变造成生命系统在核酸水平上的结构与功能变异, 提高了生命系统拮抗逆境的可能性, 奠定了生命系统生态进化的分子基础。基因组是生态进化研究的分子基础, 蛋白质组是生态适应研究的分子基础, 只有透彻分析核酸和蛋白质的整合作用, 才能深入探讨生态适应与生态进化的分子机理。生态适应与生态进化分子机理研究将成为 21 世纪生命科学的前沿和热点。

关键词: 生态适应, 生态进化, 分子机理, 整合

1. 生态适应与生态进化分子机理研究的科学背景

1.1 生态适应与生态进化是生态学研究的核心内容

1850 年 Saint Hilaire 首先提出 Ecology 一词, 用以表示生物与环境间的关系, Haeckel 在 1866 年明确提出了作为生命科学的一个分支的生态学——Ecology 的定义, 并得到其他学者承认, 生态学逐渐发展成一门独立的学科。Ecology 一词是由希腊文词根“Oikos”和“Logos”演化而来。Oikos 之意是“生活场所”, Logos 意为“学问”。实际上, 自核酸和

蛋白质作为生命形式伊始,就存在生命活动与环境的生态学关系。因此,生态学在创立时,即表达为研究生物有机体与其生活场所之间相互关系的科学。后来,经典生态学又将其定义为研究生物与环境之间相互关系的科学(国家自然科学基金委员会,1997)。

现代生态学依据系统科学的观点,将生态学进一步理解为研究生命系统与环境系统之间相互作用规律的科学。这里的生命系统是指以生命有机体为组分构成的系统,包括基因、细胞器、细胞、组织、器官、个体、种群、群落、生态系统、生物圈等不同结构层次的等级序列;而环境系统则是指生命系统各层次所处相应生存空间诸项因素及其相互关系的总和。从生态学的角度上看,环境系统各层次的划分一般是以生命系统各层次为基础呈现对应关系的。因此,从宏观水平至微观领域,生命系统各层次与环境系统各层次的对应关系是:生物圈-全球环境、生态系统-区域环境、群落-生境、种群-小生境、个体-体外环境、器官-体内环境、组

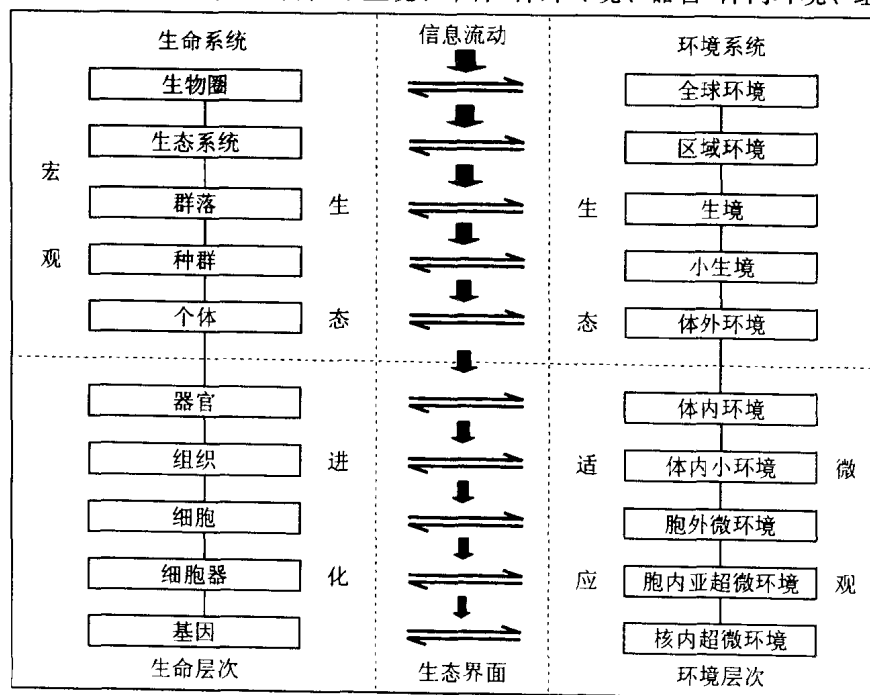


图1 生态适应与生态进化和生命系统与环境系统进行信息交换的关系示意图(→表示信息交换)

织-体内小环境、细胞-胞外微环境、细胞器-胞内亚超显微环境、基因-核内超微环境(图 1)。环境系统宏观层次和诸项环境因素可分为:气候因素、土壤因素、地形因素、生物因素和人为因素;其微观层次的诸项环境因素主要有:温度、压力、酸碱度、粘度、溶解度、浓度和电位等。

在生命系统与环境系统的相互作用过程中,生命系统与环境系统形成的复杂网络结构,通过新陈代谢不断进行物质、能量和信息的交换,进而表现出非线性的、因果繁衍的集体效应和整体功能。在此方面,物质构成了生命系统与环境系统相互作用的宏观和微观结构,能量维持着生命系统与环境系统相互作用的动力来源,信息则推动着生命系统与环境系统相互作用过程中的“生态适应(ecological adaptation)”和“生态进化(ecological evolution)”。这是因为,生命系统与环境系统是通过信息关系而产生相互作用的,其实质是信息交换。生命系统与环境系统之间的信息传递表现出以自我调节为特征的生态适应,而生命系统与环境系统之间的信息积累则表现出以有序度和组织程度提高为特点的生态进化。因此,生态适应和生态进化是生态学研究的核心内容之一。事实上,生态学的发展史,就是一部记载生命系统对环境系统在不断进行生态适应过程中实现生态进化的浩瀚史卷。

1.2 宏观与微观的结合是生态适应与生态进化研究的基本原则

生态适应与生态进化是生命系统与环境系统在相互作用的生态过程中产生的特有现象。生命系统在长期的发展进程中,形成了在生理代谢、形态解剖等方面与其所处时空的环境条件相吻合的生态适应特征,并在变化着的环境因子影响下产生相应的生态进化趋向。因此,生态适应与生态进化的过程不仅受宏观环境因子的影响,而且受微观环境的影响。在宏观环境影响方面,如果没有地球环境的历次大规模变迁,单纯依靠生命系统自发地产生生态适应与生态进化是无法达到目前的水平的。环境温度或土壤微生境的变化也可以成为生态进化的外部动力,但所有外部动力都可以最后简化为生物大分子所处体内微环境的改变。例如,外界温度条件直接影响到细胞液的温度状况;再如土壤的 pH 值可对细胞液 pH 值造成影响,从而改变了生物分子所处的微环境。因此,生态适应与生态进化的过程是宏观环境与微观环境共同影响的结果。

生态适应导致生命系统不同层次的特征发生适应环境或不适应环境的变化。而生态适应的特征未必都可遗传,生态进化是生命系统适应于环境系统改变而在同一层次上所发生的一系列可遗传的变异,生态进化的过程乃是通过遗传信息的逐代改变而产生生态适应的过程。因此,生态适应与生态进化都与环境有关,包括宏观外部环境和微观体内环境。环境不仅影响蛋白质,也影响核酸,如基因突变受体内环境的影响,酶的合成也受内外环境的影响,所以,生态适应与生态进化在生物大分子水平上表现出一定的分子基础。

1.3 分子生态学是生态适应与生态进化分子机理研究的有效途径

分子生态学是应用分子生物学的原理与方法来研究生命系统与环境系统之间相互作用的生态机理及其分子机制的科学,它是生态学与分子生物学相互渗透而形成的一门新兴交叉学科,也是生态学的一门分支学科。分子生态学对生命现象的研究不仅重视了解外界的作用条件,而且更注重分析内部的作用机制,尤其注重生态学研究过程中宏观与微观的有机结合。

分子生态学是 20 世纪 90 年代发展起来的。1992 年,英国生态学会主办的《Molecular Ecology》期刊正式创刊,标志着分子生态学作为生态学独立的分支学科正式形成。分子生态学以生态学现象为其主要研究对象,致力于在核酸和蛋白质的分子水平上研究生命系统与环境系统的相互作用规律,是生态学和分子生物学相互交叉而产生的新的生长点,其优势在于对生态现象的研究不仅注意了解外界的作用条件,而且注意分析内部的分子机理,它为研究生态适应与生态进化的分子机理提供了全新的思路和方法,必将成为研究生态适应和生态进化的强有力的工具。

例如,生命系统与环境系统之间的信息流动是分子生态学研究的重要内容之一。现有的分子生物学研究结果证明:

(1) 高等生物的遗传信息存储在染色体脱氧核糖核酸(DNA)中;

(2) DNA 中的遗传信息是以构成 DNA 分子的核苷酸线性排列顺序为信息密码来实现的;

(3) DNA 遗传信息决定蛋白质的特异性。

在生命系统与环境系统之间的信息流动过程中,DNA 作为信息物质

经由两个独立通道进行信息传递。一条是由 DNA 传递给 DNA 的通道，它使细胞世代之间以及亲代与子代之间连接成一个完整而连绵不断的生命信息传递闭环；另一条通道是染色体 DNA 对生命系统代谢方式的控制。更确切地说，不同生命系统的代谢方式不同，是由它本身固有的酶系统所决定的。不同物种的染色体 DNA 决定了不同的蛋白质和酶系统。可见，第二条通道是：DNA→蛋白质(酶)→代谢型(图 2)。

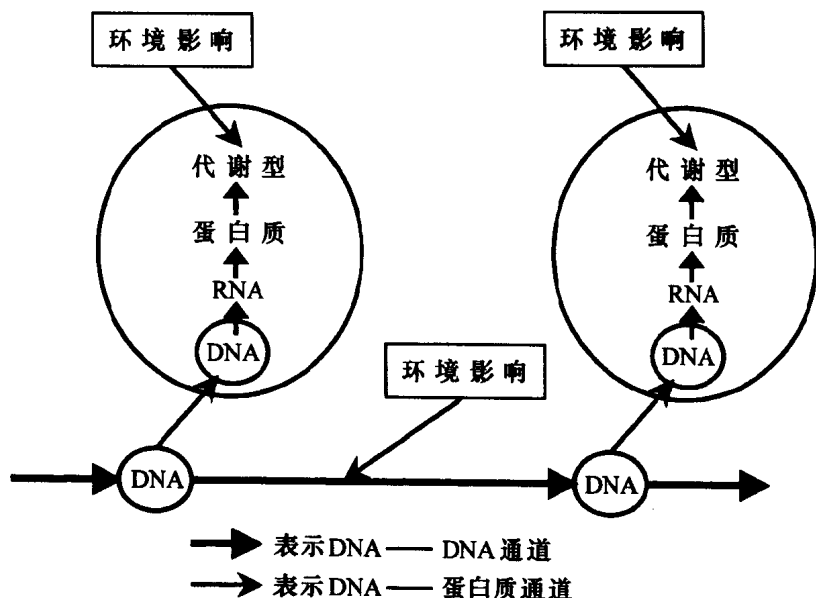


图 2 两种遗传信息流通道

根据分子生态学原理，在生命系统与环境系统之间的信息流动过程中，DNA 作为遗传信息的载体和信息通道中的信息源，先通过编码将其遗传信息转录成 mRNA，然后再经译码将遗传信息传递给特异蛋白质分子(信息接受端)，进而完成信息流动的全过程。但此过程经常伴随着因环境噪声、译码误差和信息冗余而产生的突变基因和重复基因，因而又为生命系统与环境系统的生态适应和生态进化增加了丰富的遗传信息资源。如环境噪音和译码误差常常由化学诱变剂(如吡啶橙、氮芥等)、高能射线(如紫外线、 γ 射线、X 射线等)或病毒所引起，并使 DNA 链上的碱基缺失或插入而导致 DNA 突变，并致使特异蛋白质合成(图 3)。

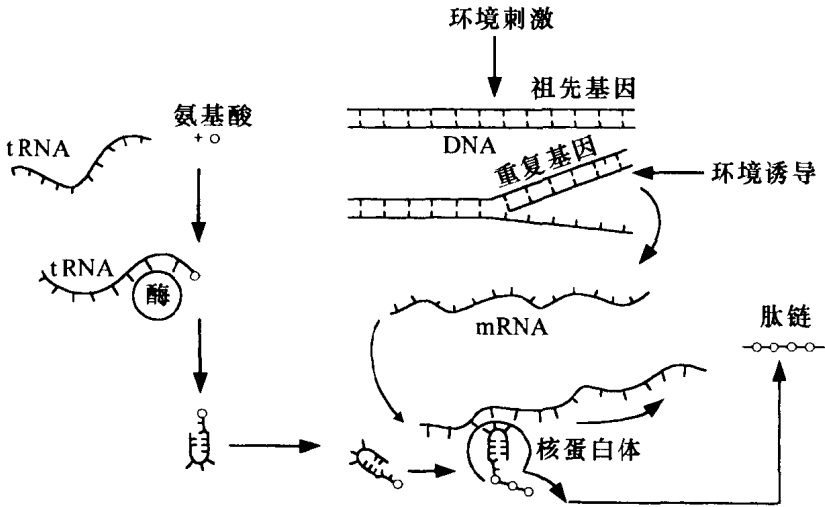


图3 蛋白质生物合成的遗传信息流

应该指出, 相当于某一基因的 DNA 片段中的遗传信息的作用, 实质上仅仅是通过转录过程而形成 mRNA, 继后的过程, 诸如 mRNA 翻译成多肽, 多肽进一步形成特异蛋白质, 特异蛋白质参与生命有机体结构和代谢等过程都是既定和必然的。由于遗传信息流在发挥作用过程中, 其各步骤都有酶(它们都是蛋白质)和控制因子参加, 因此, DNA 遗传信息所决定的蛋白质, 反过来又对上述各步骤产生影响。由此可见, 从 DNA 开始直至蛋白质形成的全过程是一个整体。显然, 转录和翻译全过程是完整的遗传信息流过程。细胞内核蛋白体, 正像计算机的输入装置, 可以接受由 DNA 决定的 mRNA 遗传信息。tRNA 按照碱基配对原则可以“阅读” mRNA 分子上所存储的遗传信息。整个转录和翻译过程, 都由相应的酶和控制因子有条不紊地指挥, 使各个亚系统协调一致地工作。这就相当于控制器。DNA 决定蛋白质(或多肽)的过程, 相当于由细胞内蛋白质生物合成控制器, 向 DNA 遗传信息存储器索取需要合成蛋白质的各项信息, 送给核蛋白运算器进行处理, 输出的是合成好了的蛋白质或多肽链。

一般说来, DNA 链上某一基因的遗传信息是否表达, 还取决于生命系统与环境系统相互作用的状态(正常或者异常)、生命有机体的营养、激素(生命体发育到某一阶段时某些激素占优势)、代谢物(促进或抑制

DNA 表达)或者内外环境条件的影响。突变基因和重复基因受激素、代谢物和生物有机体内、外环境的影响,启动基因开关使基因表达,生成特异蛋白质(或多肽);反之,就不表达。在分子生态学中,基因型被定义为由亲代遗传所获得的 DNA 遗传信息,这些信息是很稳定可靠的,它们只能因诱变因素作用才会发生改变;表现型被定义为生物体从受精卵开始,形成胚胎,以至成年、衰老和死亡等整个生命过程中基因型作用的结果(图 4)。

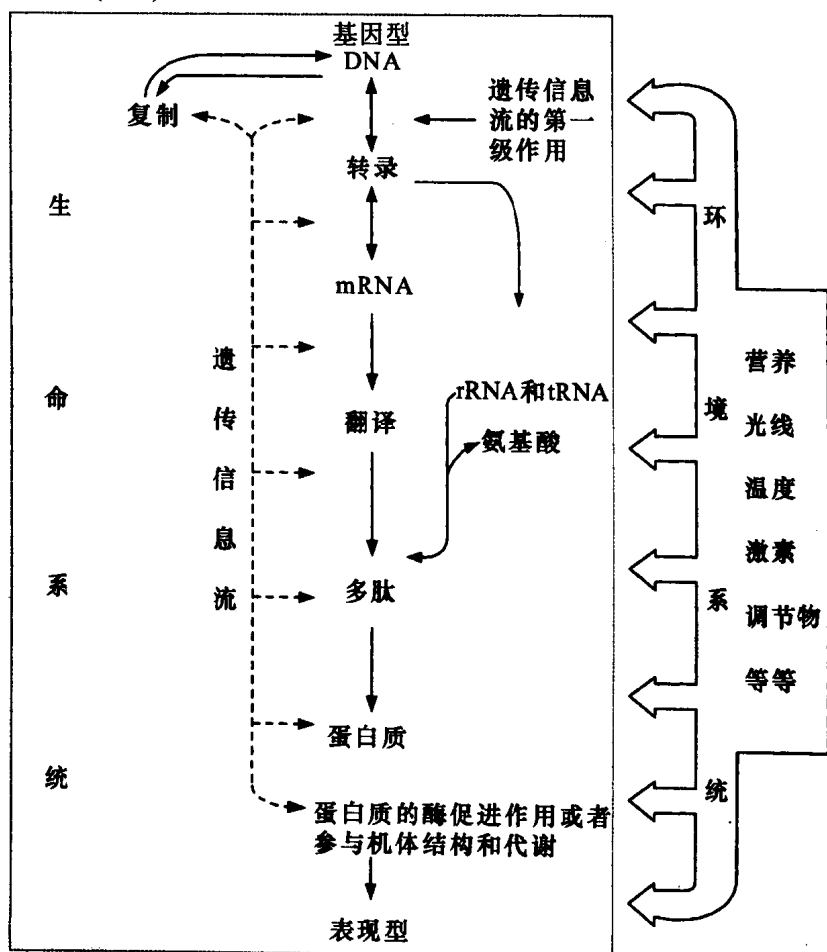


图 4 生命系统与环境系统相互作用中的遗传信息流

在遗传信息流中,可以把基因型理解为生物体中遗传信息的存储,而表现型就是遗传信息在有干扰(指激素、代谢物或者外界环境等影响)存在下有选择的输出(方丁,1985)。

2. 生态适应与生态进化分子机理研究的现状分析

2.1 生态适应和生态进化研究中的热点问题

众所周知,在生态适应和生态进化的生态机理这一生态学的核心问题探索方面,“自然选择”和“中性突变”一直是激烈争论的热点问题。很显然,“自然选择”和“中性突变”问题,既涉及生态适应,又涉及生态进化,是一个生命系统与环境系统的生命信息与环境信息不断交换,生命有机体通过对环境信息的接收和处理主动适应环境,同时又由于生命有机体在生态适应的过程中得以不断积累生命信息,使其自身的有序度和组织程度在生态进化中不断提高的重大生态学问题。然而,由于历史的原因,“自然选择”和“中性突变”是在生物进化论的科学背景下提出问题并进行讨论的,进化生物学家给予“适应”问题以一定的关注,但突出强调“进化”问题,并形成了近代生物学的理论基石之一——“进化理论”。

进化理论历经了以拉马克、达尔文、杜布赞斯基、木村资生等人为代表的4个发展时期。目前公认的进化理论主要为达尔文的“自然选择学说”和木村资生的“中性突变理论”。前者在个体和表型水平上已被反复检验,但未能提供其分子进化机制与分子进化的结构基础;后者是现有唯一描述分子进化的理论体系,但它所揭示的中性进化由于与功能的进化无关,从而缺少生物学意义。此外,目前达尔文主义与中性理论在对进化动力机制的认识上是完全对立的,前者认为进化的动力在于环境对生物的自然选择作用,但仅局限于宏观水平上的个体比较;后者则认为微观水平上的分子进化与环境无关,完全是生物群体随机遗传漂变的结果。

整体观和层次性是生态学研究中的一个重要原则。进化理论中“自然选择”和“中性突变”的对立性争论,其主要原因是认识上存在局限

性和片面性。“自然选择”论者仅局限于宏观水平上的环境影响而片面地忽视微观水平上的分子基础；“中性突变”论者则局限于微观水平上的分子随机漂变而片面地忽视微观水平上的环境影响。事实上，“自然选择”也有其分子基础，而“中性突变”也受微观环境的影响。这是因为，分子生物学发展到今天，谁也不会否认核酸是生命有机体遗传变异的分子基础，蛋白质是生命有机体生理反应的分子基础；同样，生态学发展到今天，谁也不会否认宏观环境对生命有机体的生理反应产生影响，微观环境对生命有机体的遗传变异产生影响。核酸在宏观或微观环境的直接或间接影响下通过基因突变或诱导沉默基因而进行生态进化；蛋白质亦在宏观或微观环境的直接或间接影响下通过调节生理反应而进行生态适应。宏观环境与微观环境是相互依赖的，核酸和蛋白质也是相互作用的。因此，生态适应和生态进化是相互联系、互为因果的。生态进化主要发生在核酸进化阶段，主要进行遗传信息的储存、交换和积累，其中既有中性突变，也有环境诱导。同样，生态适应主要发生在蛋白质适应阶段，主要进行生命的自我调节、实现对外界环境变化的反应，其中既有自然选择，也有随机因素。因此，生态适应与生态进化的藕合进程是：环境刺激或随机漂变导致基因突变，基因突变丰富基因组并增强生态适应，生态适应被遗传导致生态进化，或环境诱导启动基因组中的突变基因，突变基因增加适应性，生态适应被遗传导致生态进化。因此，生态适应与生态进化不可分离开来，进化中有适应，适应中有进化，双方互为前提，其本质上并没有太大的区别。

自然选择发生在生命系统的不同层次，并促进了蛋白质水平上的结构与功能分化，不断丰富生命系统的蛋白质组成，提高了生命系统适应环境的能力，奠定了生命系统生态适应的分子基础。美国学者最近证明，Hsp90 蛋白质对保证生物遗传特性至关重要。Hsp90 蛋白质能够正确指导蛋白质的合成，从而维护生物的正常遗传特性，避免其进化出现变异。降低果蝇体内的 Hsp90 蛋白质含量，其后代畸形的数量明显增加。Hsp90 蛋白质属于生物体内大量存在的对热有反应的蛋白质，它在生物体内新蛋白质形成过程中，扮演着“监护人”的角色，并受其环境变化的影响。当生物处于高温环境时，Hsp90 蛋白质就会释放出来，取代其它的蛋白质适应高温。这说明生物的适应与进化受环境影响，同时也为“自然选