

OXFORD
UNIVERSITY PRESS

An Introduction to Molecular Ecology

分子生态学

(英)比毕 (T. J. C. Beebee) 罗 (G. Rowe) 著
张军丽 廖斌 王胜龙 译



中山大学出版社

An Introduction to Molecular Ecology

By Trevor J. C. Beebee, Graham Rowe

Copyright©2004 by Oxford University Press Inc. All rights reserved. Translated and published by arrangement with Oxford University Press Inc., New York; USA.

本书中文简体字版由 Oxford University Press Inc. 授权中山大学出版社出版并在全球独家发行, 版权为中山大学出版社所有。未经出版者预先书面允许, 不得以任何方式复制或抄袭本书的任何内容。

版权所有 翻印必究

图书在版编目 (CIP) 数据

分子生态学=An Introduction to Molecular Ecology/(英) 比毕 (T. J. C. Beebee), (英) 罗 (G. Rowe) 著; 张军丽, 廖斌, 王胜龙译. —广州: 中山大学出版社, 2009.10

书名原文: An Introduction to Molecular Ecology

ISBN 978-7-306-03454-0

I. 分… II. ①比… ②罗… ③张… ④廖… ⑤王… III. 分子生态学 IV. Q145

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 157784 号

出 版 人: 叶侨健

策划编辑: 葛 洪 周建华

责任编辑: 周建华

封面设计: 曹巩华 曾 斌

责任校对: 李海生

责任技编: 黄少伟

出版发行: 中山大学出版社

电 话: 编辑部 020-84111996, 84111997, 84113349, 84110779

发行部 020-84111998, 84111981, 84111160

地 址: 广州市新港西路 135 号

邮 编: 510275 传 真: 020-84036565

网 址: <http://www.zsup.com.cn>

邮 箱: E-mail: zdcbs@mail.sysu.edu.cn

印 刷 者: 广州市新明光印刷有限公司

规 格: 787 mm×1092 mm 1/16 20.75 印张 505 千字

版次印次: 2009 年 10 月第 1 版 2009 年 10 月第 1 次印刷

印 数: 1-3000 册 定 价: 48.00 元

本书如有印装质量问题影响阅读, 请与出版社发行部联系调换

序

什么是分子生态学？作为一门新的自然科学学科，近年来分子生态学已日益成为闻名遐迩的学科，但仍很少有人尝试对其给出正式的定义。确实，由于处在生命科学范畴的两个极端，生态学家和分子生物学家都存有怀疑地认为分子生态学完全是一门零散的学科。对于那些熟悉生物化学发展史的人来说，这种争论有一种似曾相识的感觉：大约一个世纪前，生理学家和化学家强烈持有的“生理化学”（后来成为生物化学）的主张却被认为是一个应该被扼杀于摇篮中的荒谬的杂交科学，这是多么的荒唐！事后我们才真正认识到生物化学作为主流学科的出现是怎样彻底改变了我们对自然界的认识。只有时间能告诉我们分子生态学是否会取得同样的成功，而在这个学科的早期阶段给出完整而令人满意的定义仍是困难的。

正如我们今天所知道的，当今的分子生态学直到 20 世纪 80 年代中期之前都不存在，虽然它创建的基础要深远得多。其当前的学科领域囊括了广泛的研究主题，包括种群和进化遗传学、行为生态学、微生物生态学、保护生物学、物种多样性的鉴定和评估，以及释放到环境中的遗传修饰生物等。因而，分子生态学综合了许多自然科学的各方面，包括分子生物学、生态学、进化、行为生物学以及遗传学。分子生态学的出现已清楚地反映在作为科学文化重要堡垒的学术会议议程和学术期刊中，因而，创建于 1913 年世界上最早的生态学会——英国生态学会于 1991 年在 East Anglia 大学举办了“生态学中的基因”的会议。1992 的春天见证了该学科首份专题期刊——*Molecular Ecology*（《分子生态学》）的出版，到 2001 年该期刊扩展到一年 12 期共超过了 2800 页，荣登所有生态学期刊最高影响级别的榜首，并孵化出版了姊妹刊 *Molecular Ecology Notes*（《分子生态学记要》）。现在分子生态学研究在几乎所有生态学及行为学和保护生物学的各方面的范例都有定期发表。分子生态学另一个成功的象征是另一个重要亚学科——保护遗传学的近期发展并产生出了其自己的学术会议及

另一份新期刊——*Conservation Genetics* (《保护遗传学》)。并且已有涉及分子生态学各个方面的著作，但都没有既适合于本学科刚入门的大学本科和研究生水平，又涵括了分子生态学广泛研究内容的教材，而这正是我们期望本书能够达到的目标。

本书包含了读者可能不熟悉其定义的术语表，以及与分子生态学主要内容相关的广泛的原始文献及综述参考目录，还包括概括了该主题的主要实验和理论方面的两个附录。

有各种理由相信分子生态学在不远的将来会继续发展，并日益渗透到诸如数量遗传学和适应变化等重要领域中。对于清楚地定义分子生态学，我们可能仍然处在太早的阶段，但分子生态学带给我们的惊喜确实足够多了。

致 谢

我们特别感谢 Femmie Kraaijeveld-Smit 撰写了第 4 章“行为生态学”中的大部分，以及牛津大学出版社的 Jonathan Crowe 为手稿的准备所作的慷慨援助。我们要感谢 Ingela Dahloff、Philip Damiani、Shannon Gowans、Alec Jeffreys、Ramon Massana、Christiane Saeglitz Kornelia Smalla 和 Christopher Tebbe 对原始图片和照片的捐赠，以及美国科学促进会、《年鉴》、John Avise、Blackwell 出版社、剑桥大学出版社、Elsevier、Springer-Verlag、哈佛大学出版社、Kluwer 科学出版社、Margaret Ramsey、*Nature* 杂志社、牛津大学出版社、美国微生物学会、英国爬虫学会及皇家学会允许复制原始出版物中的图表。许多朋友和同事鼓励我们对分子生态学感兴趣，特别是 Pim Arntzen、Gillian Baker、Eddie Brede、Terry Burke、Trent Garner、Susan Hitchings 和 Inga Zeisset。我们还要感谢 Ian Baldwin、Amanda Callaghan、Gary Carvalho、Mary Alice Coffroth、Scott Edwards、David Lambert、P. L. M. Lee、A. J. McCarthy、Michael Veith 及 Peter Young 对本书初稿的建设性意见及评论，我们发现他们的意见是无价的，并根据他们的建议作了大量有益的改变。最后，对本书中包括纠正任何错误之遗漏的责任，当然只能由我们自己来负责。

目 录

1 分子生态学的发展史

引言	1
分子生态学的进化观	2
系统分类学、系统发育和物种概念	2
物种内的变异	4
现代遗传学的起源	5
现代综合理论 (学说)	6
分子进化的中性理论	7
行为生态学	8
生态学中的遗传学	9
生态遗传学	9
基因型、表型与表型可塑性	11
什么是分子标记	13
分子生态学中的里程碑	14
早期的分子生态学	15
等位酶电泳	15
限制性片段长度多态性	16
小卫星 DNA 指纹	18
聚合酶链式反应	19
基于 PCR 的分子标记	21
DNA 测序	23
今日的分子生态学	24
小结	25

2 生态学家的分子生物学课程

引言	26
核酸与生命的共同起源	27
DNA 和 RNA 的结构	28
核酸的一级结构	28

核酸的二级结构	30
DNA 的复制	32
蛋白质的结构	33
基础免疫学	35
遗传密码与基因表达	37
基因组结构：概述	39
非编码 DNA	41
功能（编码）DNA	44
核糖体 DNA	44
细胞核中的结构（编码蛋白质）基因	45
线粒体 DNA	45
叶绿体 DNA	47
分子生态学中的质粒和遗传操作	48
突变	50
体细胞的突变	50
生殖系突变	50
DNA 点突变	51
其他类型的突变	53
进化与突变率	53
小结	54

3 物种、个体和性别的分子鉴定

引言	56
物种问题	57
定义的特殊性	57
杂种	60
个体鉴别相关案例	63
基本鉴定	63
蟾蜍间的竞争	63
森林的演替	64
捕食者消化道中食物的鉴别	65
疾病载体的鉴定	65
法医学研究	66
性别	67

个体碎片鉴别	69
分子鉴定方法：概评	71
蛋白质分析	72
DNA 分析	72
小结	73
4 行为生态学	
引言	75
从单配性到多配性	76
动物的交配系统	76
未知交配系统的确定	78
雄性的繁殖成效	79
两性异形	79
集群择偶	81
雌性的繁殖成效	81
精子竞争	82
为什么雌性是混杂交配适应性的	83
交配选择与主要组织相容复合体 (MHC)	85
两性冲突	87
后代的性比偏向 (偏性比)	88
协同行为	89
鸟类的协同孵养	89
社会性昆虫	91
欺骗策略	92
种间巢寄生	92
种内巢寄生	93
觅食与扩散	94
觅食	94
扩散	95
由行为引起的物种形成	96
小结	100

5 种群遗传学

引言	102
自然种群中的遗传多样性	103
一些基本概念	103
种群大小与遗传多样性	103
哺乳类种群大小与遗传多样性估算的例子	106
种群结构	108
评估哪里会出现亚种群	108
种群亚结构的统计检验	108
种群分化研究的标记选择	109
联种群（集合种群）的遗传学	112
联种群	112
联种群是否存在的检验	113
不同联种群类型的区分	114
基因流与迁移率	116
基因流和迁移率的遗传估算	116
距离隔离	118
估算迁移率的最大似然法	120
迁入者（移民）的辨别	121
有效种群大小	122
有效种群大小的遗传估算方法	122
采用不同世代间等位基因频率变化来确定有效种群大小	123
确定 N_e 的其他方法	124
种群瓶颈（效应）	125
种群瓶颈的意义	125
种群瓶颈的遗传检测	126
种群遗传学中的分子标记：概述	128
选择的原则	128
基本的检验	129
小结	130

6 分子及适应变异

引言	132
中性标记并非真的中性	135
等位酶	135
核 DNA 标记	137
线粒体 DNA	138
杂合性与适合度	139
概况	139
等位酶研究	139
DNA 标记	141
用于研究适应变化的分子方法	143
中性和适应变异的比较	143
特殊位点上的变异	145
基因作图	146
数量性状与适应性变异	147
基因组学与适应性变异的研究	149
小结	150

7 亲缘地理学

引言	151
亲缘地理学中的分子标记	152
早期的亲缘地理学	152
mtDNA 可作为亲缘地理学研究的标准手段	153
mtDNA 的替代物	154
系谱与溯祖方法 (过程)	154
空间上的遗传变化	156
单个种群的地理模式	156
地理分隔与扩散	158
种群间的分化: 遗传漂变与基因流	159
物种间的基因流	160
更新世冰期的遗传推论	161
亲缘地理学与共进化的	164
巢式进化枝分析	164

时间上的遗传变化	166
地质事件与分子分化速率	166
世系分化的实时估量	167
应用亲缘地理学	169
分类学鉴定	169
确定一个物种的自然分布区	171
寻找引进物种的起源种群(种源)	175
亲缘地理学与适应特征	178
小结	179

8 保护遗传学

引言	181
生物圈的状态	182
保护生物学中的分子遗传学	183
遗传多样性保育问题	184
近交与遗传负荷	186
近交效应的基础	186
野生状态中的近交衰退与遗传负荷	188
清洗遗传负荷	189
远交衰退	190
遗传恢复	191
竭力挽救的措施(绝点拯救)	192
植物保护	193
动物保护	195
野生动植物法医学	197
保护生物学中的遗传学——更广的作用	198
系统分类学和保护遗传学	198
亲缘地理学和保护遗传学	199
全球遗传多样性重要区域	200
保护遗传学中的分子标记	202
小结	202

9 微生物生态学

引言	204
微生物生态学中的重要议题	206
自然界中微生物群落的作用	206
分子微生物学中的困难问题	208
微生物生态学中的免疫学方法	210
免疫学方法	210
微生物生态学中抗体鉴别的应用	211
核糖体基因与微生物生态学	214
核糖体基因的结构和应用价值	214
鉴定：特异寡核苷酸序列探针在微生物生态学中的应用	215
新的进展、问题及其他探针方法	217
核糖体基因测序和群落研究	219
微生物群落的遗传构建	221
替代核糖体基因的分析方法	224
基因组分析与微生物生态学	226
序列复杂性与微生物多样性	226
微阵列与微生物生态学	227
微生物生态学中其他的基因组方法	228
全基因组分离与病毒多样性	229
微生物分子生态学概观	231
微生物生态学中的分子标记：概述	231
蛋白质方法	231
核酸方法	231
小结	232

10 分子生态学与遗传修饰生物

引言	234
GMO 的环境风险	236
分子生态学在 GMO 研究中的作用	237
自然界中的水平基因转移	238
接合	239
转导	240
转化	241

GMO 对自然群落的影响	242
基因从 GMO 到其他生物的转移	244
垂直基因转移	244
水平基因转移	245
转基因对其他物种的影响	247
将来的 GMO 研究与分子标记	250
小结	251

附录 1 分子生态学实践

采样和样品的处理	252
采样	252
蛋白质和 DNA 提取	253
基于蛋白质的方法	253
等位酶分析和蛋白质多态性	253
蛋白谱 (指纹)	255
免疫学方法	255
基于 DNA 的方法	257
用寡核苷酸鉴别细胞	257
聚合酶链式反应	257
限制性片段长度多态性 (RFLP)	258
多位点小卫星 DNA 指纹	260
RAPD 和 AFLP 分析	260
微卫星分析	261
DNA 测序	262
变性梯度凝胶电泳 (DGGE)、温度梯度凝胶电泳 (TGGE) 和 单链构象多态性 (SSCP)	263
基于 PCR 分析的引物	264
特殊情况: 标本馆材料与无损伤取样	265
DNA 微阵列	267

附录 2 分子生态学中的分析方法

个体鉴别与家族 (亲缘) 关系	269
多位点指纹的应用	269
单位点模式 (带形) 的应用	270

确定个体的种群归类	272
种群的多样性和结构	273
分子标记的性质	273
多样性的估算	274
种群结构	275
种群的规模（大小）与历史	277
亲缘地理学	278
亲缘地理进化树	278
地理相关性	279
微生物生态学	280
术语表	281
参考文献	286

1 分子生态学的发展史

- 引言
- 分子生态学的进化观
- 生态学中的遗传学
- 分子生态学中的里程碑
- 今日的分子生态学
- 小结

引言

猎豹 (*Acinonyx jubatus*) 是最具魅力的大型猫科动物之一，敏捷而优雅，以它在非洲草原上捕食猎物时的神速而闻名。不幸的是，像许多大型哺乳动物一样，20 世纪猎豹在规模和数量上都急剧下降，其最主要的原因是由于对猎豹的捕杀及其生境的丧失。分子生态学对这一物种的研究显示了保护这个物种中一个特别的困难，即南非猎豹在多种不同基因上几乎都不存在遗传多样性。事实上，甚至明显不相关的个体之间都不产生皮肤移植排斥性，这强烈地暗示所有的猎豹在遗传上是非常相似的。这个发现触发了遗传多样性对于野生种群来说是否至关重要的争论，直到今天争论仍在继续。虽然猎豹的死亡大多是由于幼兽被狮子和鬣狗捕食而不是由于遗传问题所造成的，但圈养（人工饲养）的猎豹却比其他大型猫科动物表现出更低的繁殖率和对传染病的高易感性。分子生态学揭示出了对野生猎豹来说可能会变得越来越严重的问题，尤其是当它们几乎没有随环境的不断变化而随之改变的潜力时。分子分析也给出一些诸如为什么猎豹会在遗传上如此匮乏的暗示，从遗传数据可推论出猎豹可能经历过两次主要的“瓶颈作用”（种群萎缩），一次约在 10000 年前最后一次冰期末，另一次是在过去的 100 年间 (Menotti-Raymond and O'Brien, 1993)。在缺少分子生态学手段的情况下，这种遗传匮乏及其可能发生史将会在很大程度上处于未知状态。

那么，什么是分子生态学？广义地说，它是应用分子遗传学方法解决生态学上的问题。但这个定义确实太宽泛，用起来太含糊不清。这还暗指分子生态学只是一门应用科学，其实不然。正

如我们希望在本书中所阐述的那样,理论和实践的发展都不断支持分子生态学自身应该作为一门学科而出现。它是一门新的科学,至少在名字上看是这样的。尽管这个术语在1990年前很少被提及,但许多较早的研究有理由被理解为分子生态学。我们在此要认识到,要想了解这个学科,首先要了解使分子生态学成为可能的那些生物科学的发展,因此,我们从系统分类学、进化理论、遗传学,以及行为生态学的简史开始介绍。文献证明分子生态学自身的出现是随着遗传标记的实用性和应用范围的日益增加而发展的。这个发展使分子手段在围绕当前生态学中的情况和问题展开的研究中显得更加有效和及时。

较早的几本图书已论及了分子生态学的不同方面,尽管没有一本能像本书一样在同等水平上如此高度地涵盖所有的范畴。有杰出贡献的是:《微生物分子生态学:基础和应用》(Atlas and Bartha, 1993)概括了与微生物群落分子分析相关的一些方法;《分子标记,自然史与进化》(Avisé, 1994)包括了许多有趣的种群遗传分析的例子;《分子生态和进化》(Schierwater *et al.*, 1994)包含了行为和种群生态学方面的内容;《保护遗传学:来自自然的实例》(Avisé & Hamrick, 1996)着重于分子生态学方法在保护中的应用;《种群的分子遗传分析》(Hoelzel, 1998)给出了重要方法的详细应用;《分子生态学进展》(Carvalho, 1998)是一本包罗了该主题已有的大多数方面的分子生态学进展的高级教材;《亲缘地理学:物种史与物种形成》(Avisé, 2000)则特别着重于分子生态学在种群历史和分布上的应用;以及《保护遗传学导论》(Frankham *et al.*, 2002)提供了对保护生物学中有关种群遗传的认识和了解。

分子生态学的进化观

系统分类学、系统发育和物种概念

● 系统分类学是生态学的核心,并且随自然选择的进化理论的发展而被革新。

想了解分子生态学的兴起,就必须从所有生物学的进化框架开始。生态学根植于一直致力于区分和归类地球上形形色色生命变化形式的系统分类学和支撑其多样性的进化过程。正式的系统分类学可追溯到约2500年前古希腊学者Aristotle和Pliny the Elder(古罗马学者)的工作。但我们今天使用的分类系统源于18世纪。1758年,林奈在修订他的《自然系统》第10版时就始终如一地应用了双名法,第一次以一个属名和一个种名来区别每个物种。整整一个世纪后,由Charles Darwin和Alfred Russel Wal-

lace 提出的进化论作为参会论文在 1858 年 1 月 1 日递交给了 Linnean 学会大会。从随后的《物种起源》(Darwin, 1859) 发表以来, 对物种之间相互关系的解释已有无数的尝试, 大多都涉及比较形态学的特征。而分子方法首次应用于与此相关的研究却早得令人吃惊。1867 年, 含铜色素羽红素 turacin 是由 Church (1870) 从蕉鹃科 (Musophagidae) 非洲蕉鹃的红色羽毛中提取的。他发现羽红素只存在于蕉鹃科的鸟类中。许多其他的分子也被发现只存在于特别的类群或物种中, 这类化合物的存在可能暗示共有这些化合物的物种之间存在相同的进化关系。然而, 尽管提取和鉴定技术日益成熟, 但仍只有很少的有机分子被证明在动物分类学中是有用的。并且, 被动物所利用的化学物质 (如防御) 有时是从它们食用的植物体中获得的, 因而打乱了它们被用于分类研究的努力。许多植物和微生物产生出各种结构上复杂的有机代谢物, 而生化系统分类学则保留了这些物质的更多应用 (Giannasi and Crawford, 1986)。

正是由于基于蛋白质和 DNA 分子的分析方法的出现, 才为有效确定物种之间基于分子结构差异的分子系统学铺平了道路。不像其他的生物分子, 蛋白质和核酸的序列变化是可以在任何生物类群之间作比较的。任何这类分子的差异范围都有望反映出生物体从一个共同祖先分化的历史时间。亲缘关系相近的类群应有相似的 DNA 和蛋白质序列。系统分类学和系统发生学都主要注重于物种或物种以上水平的分类, 而分子生态学研究大都是在种内 (在一个特定的物种内) 水平。系统分类学和系统发育都超出了本书的范畴, 而且有很多很好的教科书, 例如 Minelli (1993)、Quicke (1993) 和 Hillis 等 (1996) 所著的书。不管怎么说, 很多用于系统发生分析的理论已经适用于分子生态学研究并促进了分子生态学的发展。

无论概念上的意义如何, 经过几十年的争论, 至今仍没有能让人普遍接受的物种定义。Hey (2001) 列举了 24 个不同的提议, 包括最有名的基于生殖隔离的生物学物种概念。对于生态学家来说常常可以不用太关注这类争论的细节, 但有时仍存在不容忽视物种定义的情况, 而这时分子研究就有可能作出有用的贡献。迄今为止大约已有 200 万个物种被描述并被科学定名, 而同时估计地球上所有物种的总体数量有 300 万~3000 万或更多。对一个新种的科学描述, 大多是基于相似物种之间形态学或解剖学的差异而将其区别开来的, 这对微生物系统学来说则是特别困难的, 因为用这种方法鉴别大多数只在显微镜下方可见到的微生物时其可被鉴别的结构太少。然而, 日益发展的分子技术正为我们

● 相比较于后来基于蛋白质和 DNA 变化的分子方法, 出现于 19 世纪基于色素形成的生物化学系统分类学就显得无力得多。