

生态遗传学

[美] D. J. 梅里尔 著

科学出版社

内 容 简 介

本书对生态遗传学做了比较全面的论述,内容丰富、新颖。全书共分十六章,包括生态遗传学的性质,生物适应,变异,突变,自然选择,平衡多态现象,多态现象和种群动态,遗传负荷,染色体多态现象,随机遗传漂变,迁移和基因流动,小种的起源,中性论与选择论,种的概念,种的起源,以及竞争等。

本书可供生态学、遗传学、分类学、环境保护等科学工作者及高等院校有关专业师生参考。

D. J. Merrell

ECOLOGICAL GENETICS

Longman, London, 1981

生 态 遗 传 学

[美] D. J. 梅里尔 著

黄瑞复 魏蓉城 晏一祥 译

姜汉桥 马宗孚 审校

责任编辑 于 拔 彭克里

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1991年3月第一版 开本:850×1168 1/32

1991年3月第一次印刷 印张:15 3/8

印数:0001—1800 字数:403 000

ISBN 7-03-002007-3/Q·278

定价:18.20 元

中译本序言

欣悉黄瑞复、魏蓉城、晏一祥先生将《生态遗传学》译成中文，我希望那些关于进化机理、种的本质及起源的观点有益于所有中国生物学家。生态遗传学研究的是正在进行着的进化，它能帮助证实或否定已经提出的很多进化理论，因而具有重大的理论意义。

生态遗传学在很多方面也有实际应用价值。农学家，尤其是动、植物育种家，总想培育最适应其生长环境的品种。同样，对造林树苗的基因型有所考虑，造林会更容易获得成功；对种群的遗传组成和生态条件有充分的了解，会有益于渔业和野生动、植物管理事业。

生态遗传学也为研究环境变化对自然种群的作用提供了一套方法。杀虫剂、除草剂、化肥、抗生素和放射线的大量使用，以及世界很多地方生境被破坏，给动物、植物和微生物种群造成了强大的新选择压力。在有些情况下，种群不能生存；而在另一些情况下，种群进化，适应了新的条件。昆虫对杀虫剂抗性的形成、细菌对抗生素抗性的形成就是例子。遗传监测需要检查和注视这些变化。

有意无意地把生物种引入原先没有的地区是另一类情况，这时生态遗传学的方法学可提供有用的依据。有意引种少量兔子到澳大利亚造成意外的经济损失；舞毒蛾和日本甲虫的无意传播，荷兰榆和美洲栗真菌病害的无意传入，给美国东部的阔叶林造成过灾难性的后果。从这类少数例子和很多可以列举的其他例子得出的教训是，我们并非处于静止的生物世界中，这个世界正在不断变化。环境条件会变化，种的组成会变化，由于选择、突变、迁移、漂变，各个种的基因库也会变化。换句话说，进化在继续，也许在加速进行。要想了解进化过程中发生了什么，必然在哪儿发生，要想妥善地处理，就必须研究所有这些因素，以及在自然界和实验室中它

们之间的相互关系。

种群生物学的大部分研究与种的组成及影响各个种分布和多度的因素有关。可是，一个种的所有个体一般被看成是一套同样的“黑盒子”。生态遗传学的新颖之处和力量所在，就是它研究种群的遗传变异和进化，以及种群的分布和多度。

我最大的希望是，我的中国同事将掌握这种方法学，更重要的是具有生态遗传学研究所特有的素质，以有益于他们的工作。

D. J. 梅里尔

1986 年 9 月

明尼苏达, 圣保罗

译 者 的 话

生态遗传学是生态学和遗传学交叉形成的一门边缘学科，也是生物科学中最年轻的分支科目之一。从 1964 年英国牛津大学 Ford 教授正式出版《生态遗传学》专著以来，仅有 20 余年的历史。虽然当时 Ford 说明他多年来在教学和学术讨论中已使用“生态遗传学”这一术语了，但并无明确的定义，只指出它是“描述野外和实验室工作相结合的技术”，“论述野生种群对其环境的调整和适应”，“它对当前发生的实际进化过程提供最直接的调查研究手段”，等等。

近年来国内出版的一些书籍文献中也陆续对“生态遗传学”作了注解，但却不尽一致。《遗传学词典》(1979)指出，它是“遗传学的一个分支。研究同一属或同一种生物的各种基因型在自然界中的分布和演变”。《简明生物学词典》(1983)的定义与此一致，认为生态遗传学主要是“研究物种在自然界中的分布和演变”。在《现代系统遗传变异学》(1980)中，认为它是“研究生物生态分布的遗传变异学的一个分科”。但在《中国大百科全书·生物学 遗传学》(1983)中，则将其列入“群体遗传学”栏内，提到“由于群体遗传学的理论有它的条件所规定的范围，因而它需要在实验中加入验证，这样便产生了实验群体遗传学。……又由于实验室条件的局限，不能完全反映自然界的情况，就产生了生态遗传学，它把实验室的分析与自然群体的试验结合起来直接验证群体遗传学的理论。”而在《中国医学百科全书·医学遗传学》(1984)中又指出，它“是研究群体中不同基因型对各种环境因子的特殊反应方式和适应特点的一门遗传学分支学科”。《孟德尔逝世一百周年纪念文集》(1985)中，则又说“生态遗传学是把生态学的方法与实验遗传学相结合，应用于野生群体，以研究某些基因在自然界中的频率变

化。”“可以归纳为基因的实验进化的研究”。最近,《生物科学动态》(1985,第4期)专门介绍“生态遗传学”时指出,它“主要探讨自然群体对环境的调整 and 适应的遗传基础,它把实验室试验和自然群体的观察结合起来以验证和丰富群体遗传学的理论”。这个概念与本书的说法基本一致.不过我们在中译本中已把上述的“群体”(population)译为“种群”了。

以上在定义上的大同小异,一方面说明了这个分支尚年轻,正在发展;另一方面,也说明不同作者由于背景不同,理解的角度和重心也略有出入。

生态遗传学在实践上和理论上都具有重要的意义,如在引种、育种、种质资源的保存和开发利用、环境保护,以及抗性起源、适应、生物进化和人类未来的演变趋势等问题上,它都能发挥自己独特的作用。我国也具有发展这一学科的优越条件,因此,我们特翻译这本书供有关方面的专业技术人员和领导同志参考。

本书序言、第一、二、三、十四、十五章由魏蓉城翻译;第四、五、六、八、九、十章由晏一祥翻译;第七、十一、十二、十三、十六章由黄瑞复翻译;最后由黄瑞复统稿,晏一祥复核,姜汉侨、马宗孚审校。虽然我们力求尽量做得好些,但限于业务水平,难免有错误之处,敬请读者不吝赐教。

本书翻译工作得到云南大学科研处、生态学与地植物学研究所和云南遗传学会有关同志的支持帮助,特别是云南大学学会办公室张炳炎同志的热情支持,特表谢忱。

译 者

1986年春季于云南大学

序 言

近来,研究种群的一种新方法被冠以不同的名称问世了,诸如生态遗传学 (ecological genetics), 进化生物学 (evolutionary biology), 达尔文生态学 (Darwinian ecology), 进化遗传学 (evolutionary genetics) 和种群生物学 (population biology) 等。这种方法力图把以往分开的种群遗传学和种群生态学结合为一门共同的新学科。迄今为止,种群遗传学和种群生态学之间的结合仍然是一件不容易的事,但研究种群必须朝此方向发展看来是不可避免的了。本书就是为促进这一发展所作的尝试。

我偏爱以“生态遗传学”这个术语来表示这一新学科的性质,无疑也反映了我个人在遗传学方面的经历。上述的每一种名称都多少有某些不同的含义。名称使用上的差别也反映了作者们在经历上和兴趣上有某种程度的不同,他们之中的多数人不是训练有素的生态学家就是遗传学家。对种群学家来说另一种二分法是,他们一方面是数学理论工作者,另一方面又是以实验为主的博物学家。虽然对一些基础理论也做了简要阐述,但本书的注意力主要集中在实际种群的研究成果上。

从某种意义上说,生态遗传学是一种方法学,除了利用实验室研究和野外调查相结合以外,没有别的办法洞悉种群适应其环境的方式。从另一种意义来说,生态遗传学是一种思想见识的表述,因为它给生物学界提出了一种不同的前景,为研究理论和实践上都有意义的问题提供了可能性,涉及从抗药性的起源到种的起源等一系列问题。

在写作本书时,我并不打算详尽地复述和评介文献资料。相反,我只是力图引证有关材料来证明特定的论点。问题是生态遗传学的资料非常分散,而且常常不以这门学科的名目发表。在

编写过程中,无疑我忽略了一些有意义的论著,也许不自觉地更多引述了自己的作品,因为它们是本人所熟悉的东西,能很快地在脑海里涌现出来。

本书读者应具备一定的动、植物学知识,熟悉遗传学原理,并懂得一些基本的数学和统计学常识。或许还应提出的是,我们没有安排通常称为“进化证据”的部分,但这是无关紧要的,因为生态遗传学就是在前进发展中研究进化的。

目 录

中译本序言

译者的话

序言

第一章 生态遗传学的性质	1
第二章 适应	11
适应色	18
植物的拟态	22
其他适应	24
第三章 生物变异	26
检测方法	26
果蝇属的变异	32
生化变异	39
Castle-Hardy-Weinberg 平衡	46
第四章 突变	54
种群里的突变	55
突变率	60
第五章 自然选择	69
配子选择和合子选择	71
突变和选择	78
暂时多态现象	82
显性的起源	86
拟态	98
遗传同化	103
遗传稳态	108
第六章 平衡多态现象	111
杂合有利性	112

频率制约选择	112
强制异体受精	115
相反的选择压力	116
减数分裂分离比偏移	116
性比率	121
时空异质性	125
第七章 多态现象和种群动态	128
种群的个体数目	128
种群增长	133
种群波动	147
捕食	151
年龄结构	157
种群大小的调节	160
与密度有关的选择	162
第八章 遗传负荷	170
突变负荷	173
分离负荷	174
置换负荷	178
第九章 染色体多态现象	185
多倍性	185
非整倍性	187
染色体重排	189
倒位多态现象	191
互适应	197
倒位多态现象和环境	205
易位杂合性	212
第十章 随机遗传漂变	215
杂合性降低的速率	220
有效种群大小	221
进化意义	229
第十一章 迁移和基因流动	233
种群分布	233

生态位	236
种群结构	239
传播和散布	241
迁移系数	243
联合效应	246
基因流动	251
杂交	258
渗入杂交	259
多倍性	262
第十二章 小种的起源	265
地理变异	265
数量性状	267
生态型概念	269
渐变群	273
生态地理学法则	275
数量遗传	277
杂种优势	283
遗传力	289
小种	292
生化地理变异	296
第十三章 中性论与选择论	303
经典理论与平衡理论	303
中性理论	305
蛋白质多态性的变化	306
中性概念	310
中性突变-随机漂变理论	313
中性突变的本质	319
不同种群的变异	322
不同种的变异	324
多态酶座位上选择作用的检验	326
突变平衡理论	330
电态内部的异质性	333

当前的动向	338
第十四章 种的概念	345
种的定义	345
隔离机制	356
生殖隔离的起源	372
对生物学种概念的异议	376
第十五章 种的起源	385
异地物种形成	385
进化式样	387
遗传体制的进化	387
跳跃式进化	390
同地物种形成	394
第十六章 竞争	407
定义	407
竞争取代	414
实验	416
Lotka-Volterra 方程	419
结束语	430
参考文献	435
索引	474

第一章 生态遗传学的性质

生态遗传学是种群遗传学和种群生态学的结合，它综合了这两个学科的某些内容，而在某些方面又不同于二者。尽管种群生态学和种群遗传学都与种群有关，但是直到最近这两个领域的发展还是独立的。最初由 Fisher, Haldane 和 Wright 提出的种群遗传理论是以孟德尔、摩尔根及其继承者建立起来的遗传原理为基础的。种群生态学则是在缺乏类似的一套普通生态学原理的情况下发展起来的。种群遗传学和种群生态学的结合并非易事，根据 Levin (1978) 和 Lewontin (1979) 的看法，它必须进一步完善。如 Lewontin 写道：“尽管进化遗传学家和生态学家都怀有善良的愿望和明智的信念，进化遗传学和生态学基本上仍然是两门独立的学科，各走各的路，路上相逢，互相有礼貌地点头，关系仅此而已。而种群遗传学和种群生态学任务上的不同，在‘种群生物学’著作里简直显而易见，例如在 Wilson 和 Bossert (1971) 极好的入门读本里，种群遗传学、生态学和生物地理学各部分是完全独立阐述的，各有各的一整套分析。”

将这两门学科结合在一起是困难的。Lerner (1965) 有个引自狄更斯的有趣的比方，他称之为 Pott 先生式的“综合”。Pott 先生告诉 Pickwick 先生，在 Eatanswill Gazette 杂志上有一篇文章详细地评论一本关于中国形而上学的著作。Pickwick 先生很想知道该作者所评论的这个深奥论题的材料出自何处。当得知这乃出自《大英百科全书》时，Pickwick 先生大吃一惊，因为据他所知，《大英百科全书》中并无任何中国形而上学的解说。但 Pott 先生解释说，作者是从“M”部分中查到形而上学 (metaphysics)，又从“C”中查到中国 (China)，然后将两者的解说“结合”在一起而得知的。生态遗传学中似乎常有这样的 Pott 先生式的“综

合”。

1968 年 Waddington 写道：“两个重要而又长期存在的进化问题是物种形成和适应。”自从 1859 年达尔文在《物种起源》中提出自然选择是进化的机制以来，种的起源和适应的起源就一直处于中心地位。达尔文的理论是：种群对于环境的适应是自然选择造成的。如果这种过程一直持续到足够长的时间，就会导致新种发生。简言之，在现存环境条件下，具有有利性状的个体能存活而繁殖，结果这些有利性状就成为遗传的性状，进而将优良的基因传给后代，于是，就平均而论，这些后代或多或少比其祖先对环境条件更能适应。如果环境条件改变，优良性状就可能发生变化，种群的适应会随环境的变化而变化。这个持续的过程没有时间和空间上的限制，最终它将导致截然不同的新种发生。

达尔文的进化论显然是有关遗传的理论，但只是在 1900 年之后，对遗传学原理的认识开始变得明朗起来，才有可能按已知的遗传原理定量地构思进化理论。Fisher, Haldane 和 Wright 等三位起重要作用的科学家对发展种群遗传学和进化的数学理论的影响是如此深广，Lewontin (1965) 写道：“1963 年的理论种群遗传学家的命运在很大程度上是不幸的，因为他要花费很多时间并且已经花了 30 年的时间，使数学生物学的三大不朽著作，即《进化的起因》、《自然选择的遗传理论》和《孟德尔种群的进化》阐述的内容趋于完善。1932 年以前，这三本书的作者 Haldane, Fisher 和 Wright 就已经阐明了种群遗传变化中的基本理论，主要是由于人的无限的认识能力，使我们其余的人现在才不是无所事事。”

可是，早些时候 Waddington (1953a) 就记述过数学理论：“经过这段时间之后的考察，人们正常地期望从数学理论得到的两种结果，连一种也没有得到。首先，它没有对进化进行任何值得注意的定量的阐述。所用的那些公式虽然包含了选择优势、有效种群大小、迁移率和突变率等参数，但它们中大部分仍不能做到定量预测和验证。但尽管如此，数学论述仍能揭示出新型的关系和过程，进而提供一个更灵活的理论，以解释原来模糊的现象。进化的数

学理论已作得如何还很难说,它还没有形成什么实质上的新概念。也许 Wright 的漂变理论的一些主张非常富有新意,是令人信服的,然而,对它在自然界中是否起什么重大作用,其他一些权威则表示极大的怀疑。”

也许 Waddington 表达的观点能较好地 from Lewontin (1968) 的评论中得到理解:“对种群生物学理论研究的作用有着……广泛的误解。描述在特定的事例中发生了什么并不是理论的作用,适当的观察就可作到这一点。种群生物学理论研究的目的是建立界限……。理论种群生物学是研究可能性的科学;只有直接观察才能产生现实的知识,而理论研究则能由此划定观察者的试验和观察过程的界限,并能‘解释’试验和观察的结果。”

无论如何, Crow (1955) 的话值得回味:“完美的定量进化理论不可能是复杂的。例如,必须既考察适应性,又考虑适应,从长远的观点看,前者必然也是重要的。这样复杂的描述远远超出了切实可行的数学模型可表达的能力,而且进化基本上取决于独特的偶然事件,就此而论,即便在原则上数学分析也是无能为力的。”换言之,数学理论可以帮助阐明和理解进化过程,但不能错误地将其当作进化过程本身。

使用数学理论的难点是,为了保证数学上更容易处理而通常要作出简化的假定。如种群遗传学家经常假定环境恒定不变,而种群生态学家又常常假定种群所有成员的基因型都相同。这两种假定的可靠性都极小。因此,理论的正确与否和由此理论规定的界限可靠与否则以所定假设的正确性为转移。由于做假设毕竟比收集必要的证实材料容易些,理论似乎常以其本身轻快的方式发展而不受客观世界加以的界限所约束。一种理论,当其接近于客观真实才较有用,否则就可能毫不相干。当前最需要的是更好更准地估量包含在种群生物学中的参量,这种需要更多的实验证据的要求并不是新东西,大约在 30 年前, Timofëeff-Ressorsky (1940a, p.104) 就已大声疾呼过。可是,当前这种需要依然存在。

与理论数学家使用的种群研究法形成鲜明对照的是“实验博

物家”的方法 (Waddington, 1953a)。近年来,这个研究领域已被确认属生态遗传学。1963 年在海牙的国际遗传学会上举行了第一次生态遗传学专题讨论会。Ford 的《生态遗传学》一书于 1964 年出版。他指出,他在讲课和科学讨论中使用“生态遗传学”这个术语已经多年了,实际上在他关于纪念达尔文 100 周年*的引言中 (1960) 就出现了。他的同事 Sheppard 在其《自然选择和遗传》(1958) 一书中就有简短的一章标题为“生态遗传学”,但在使用这个术语时未下定义。Lerner (1956) 在海牙生态遗传学专题讨论会终了时的综合总结中试图追溯这一术语的来源和意义,发现不同作者使用这一术语时,意义并不完全一致。要确定使用这一术语的优先权颇为困难。原因是早在 60 年代“生态遗传学”这个词开始普遍使用之前,生态遗传学的研究就已进行过一些时日了。

Turesson (1922a, 1922b, 1923, 1925, 1930) 即使不是最早研究生态遗传学的人的话,也是最初的研究者之一。他还在若干细节上阐述了生态遗传学研究的实质和目的。他创造了与这些工作有关的大量术语,它们大多现已废弃不用,其中包括“遗传生态学”(genecology)。在此工作中,他 (1922a) 写道:“种的问题,就其大范围看是一个生态学问题”,1923 年又写道:“用区别于个体生态学 (autecology) 的遗传生态学 (由希腊文 *genos*, 族、种和 *ecology* 而来) 作为表示种生态学的研究似为有理,对个体生态研究而言,旧的术语个体生态学似乎足以表达了。”因而他保留了个体的生态学——个体生态学,种的生态学——遗传生态学,以及群落的生态学——群落生态学 (synecology)。他又写道 (1923): “林奈种代表了如此非常 (原文如此) 重要的生态学单位,这些单位已由现在的作者名之为生态种 (ecospecies)。”此外,他写道 (1922a): “生态型 (ecotype) 这个术语在此是作为生态学单位而提出的,它适用于生态种对特殊生境发生遗传型或基因型反应 (genotypical response) 而形成的产物。因而生态型是生态种在

* 原文如此,应为“达尔文《物种起源》出版 100 周年”。——译者注

生态学上的亚单位。”由 Turesson 提议的这些术语以及其他一些术语,只有生态型还在普遍应用。不管怎样,他的文章及其用植物材料进行研究的特点充分表明,他的研究在概念上既体现了遗传学,又体现了生态学,正是我们现在所认为的典型生态遗传学研究。

种群生态学与一个地区生物的种类及其分布、数量有关,可以在静止情况下及时描述一个点上的一个种群,也可在动态情况下评价引起种的组成、分布或数量变化的物理学和生物学因素。在种群遗传学中,研究单位是繁殖种群,它们可以小至一个本地繁殖种群(或混交群),大至整个种。种群遗传学的静态学通常与某些形式的基因频率平衡(gene-frequency equilibrium)的描述有关;动力学则涉及到由于突变、选择、迁移和随机遗传漂变而造成基因频率变化的研究。种群遗传学研究最根本的必要条件是存在容易被发现的遗传变异。

生态遗传学研究的是自然种群对其物理学和生物学环境的适应,以及这种适应对环境变化的反应机制。需要理解这一点:种群是动态单位,在生理上和遗传上严格地适应其环境,而且对环境状况的任何变化都很敏感,并在一定限度内对这些变化发生反应。遗传上可变异的种群与其不断变化的环境之间的相互影响是生态遗传学注意的焦点。因此,生态遗传学家不仅仅必须关心现存生物的种类、分布和数量,也要关心所研究种群的基因库。事实上,生态遗传学就是在现在出现的进化水平上直接研究进化。

从某种意义上说,生态遗传学是一种方法学。获得对种群动力学的洞察力,把野外和实验室研究结合起来,一般都是必要的。这样的研究可提供如下的资料:

1. 分布

了解种的地理分布区,可提供有关气候及其他对该种分布有所限制的因子的知识。同样,在确定的地区,了解种的微地理学的(microgeographical)或地形学的(topographical)分布,可以有