

SHENG TAI YI CHUAN XUE

生态遗传学

吴国凯 秦德智 古立秀 编译

农村读物出版社

45
Qn

1
Q306
W6K

V512P/15

生态遗传学

吴国凯 秦德智 古立秀 编译

农村读物出版社
1992·北京

(京)新登字 169 号

生态遗传学

吴国凯 秦德智 古立秀编译

责任编辑 宋雁

*

农村读物出版社 出版

衡水地区印刷厂 印刷

各地新华书店 经销

*

787×1092 毫米 1/16 11.75 印张 316 千字

1992 年 7 月第 1 版 1992 年 7 月北京第 1 次印刷

印数:1—3130

ISBN 7-5048-1698-1/Q·1

定价:10.00 元

编译者的话

生态遗传学是最近十多年兴盛起来的一门横断学科。它表面上是生态学和遗传学的交缘,实际上是涉及生态学、数学、生物统计学、遗传学、生物化学、医学、地学、物理学、方法论等多学科的横断科学。它以多学科的知识为依据,主要从生态和遗传两个方面研究现实发生水平上的物种进化;从而为生物学提供了一些新的研究方法和思想方法,也展示了许多有价值的理论问题和现实问题;故此,生态遗传学势将成为今后生物学研究的一个热门。然而,在这个领域,目前国内的有关教学和研究尚有待起步。

Merrell 的“Ecological genetics”是生态遗传学领域的一部有代表性的著作。原文内容丰富,涉猎广泛;书中陈述的每一观点几乎都指明了出处,参考文献多达上千份;原书评述得体,文笔流畅,有理、有据、有议。为简洁地向国内读者介绍生态遗传学的基本内容和研究动向,我们编译了“生态遗传学”一书,编译基本按 Merrell 的原文章节陈述,保留了原书的绝大部分事例和理论脉络,但删去了某些评论并省略了绝大部分观点的出处;对于那些有志从事这方面研究的读者,请对照原文相应章节查找出处。此外,编译时,我们校正了原文的若干疏误(主要是印刷错误和数学疏漏)并增补了少量事例,同时也简介了国内学者在与生态遗传学有关的某些方面取得的最新成果及其对生态遗传学的作用。

本书既可作为生态遗传学这门新兴横断学科的入门指南来泛读,因为它全面介绍了生态遗传学之大观;也可作为这个领域的研究指南来研读,因为详细评价了该领域的研究动向。这本书作为一部生物学论著,大大拓展了生物学的视野,初步揭示了生物学与其它学科携手共进的现代科学风貌。

本书共分十六章,第七、八、九、十、十一、十六章(约十一万字)由吴国凯编译,第一、三、五、六、十三、十五章(约十一万字)由秦德智编译,第二、四、十二、十四章及尾声(约八万字)由古立秀编译;全书由吴国凯统稿。限于编译者水平,疏漏之处在所难免,敬请读者批评指正。

编译者

一九九一年八月于湖北农学院

目 录

编译者话

第一章	生态遗传学的本质.....	(1)
第二章	适应.....	(4)
	适应色.....	(6)
	植物中的拟态.....	(7)
	其它适应性.....	(7)
第三章	生物学变异.....	(9)
	检验方法.....	(9)
	果蝇中的变异	(11)
	生化变异	(15)
	卡斯特尔—哈笛—温伯格平衡	(18)
第四章	突变	(21)
	种群中的突变	(21)
	突变率	(24)
第五章	自然选择	(29)
	配子与合子的选择	(30)
	突变与选择	(33)
	暂态多态现象	(35)
	显性的起源	(37)
	拟态	(41)
	遗传同化	(43)
	遗传原状稳定	(45)
第六章	平衡多态现象	(47)
	杂合优势	(47)
	与频率有关的选择	(47)
	强迫杂交受精	(48)
	反向选择强制	(49)
	减数分裂驱动	(49)
	性比	(51)
	时空中的异质性	(52)
第七章	多态现象与种群动力学	(54)
	种群数量	(54)
	种群增长	(55)
	种群波动	(62)
	捕食	(63)
	年龄结构	(67)
	种群大小的调节	(68)

	与密度有关的选择	(69)
第八章	遗传负荷	(72)
	突变负荷	(73)
	分离负荷	(74)
	替换负荷	(75)
第九章	染色体多态现象	(79)
	多倍性	(79)
	非整倍性	(80)
	染色体重新排布	(80)
	倒位多态现象	(81)
	互适应	(83)
	倒位多态现象与环境	(84)
	易位杂合性	(86)
第十章	随机遗传漂变	(88)
	杂合性降低率	(90)
	有效种群大小	(91)
	进化的意义	(93)
第十一章	迁徙与基因流	(95)
	种群分布	(95)
	生态龛	(96)
	种群结构	(97)
	分散作用与散布	(99)
	迁徙系数	(99)
	联合效应	(101)
	基因流	(103)
	杂交	(105)
	渐渗杂交	(106)
	多倍性	(107)
第十二章	品种的起源	(109)
	地理变异	(109)
	数量性状	(110)
	生态型概念	(111)
	渐变群	(112)
	生态地理规则	(113)
	数量遗传	(114)
	杂种优势	(117)
	遗传力	(119)
	品种	(121)
	生化地理变异	(122)
第十三章	不确定者与淘汰主义者比较	(125)

	经典理论与平衡理论.....	(125)
	不确定者理论.....	(125)
	蛋白质多态现象中的变异.....	(125)
	不确定性的概念.....	(127)
	不确定突变——随机漂变理论.....	(128)
	不确定突变的本质.....	(130)
	不同种群中的变异.....	(132)
	不同物种中的变异.....	(132)
	多态酶位点上的选择试验.....	(133)
	突变——平衡理论.....	(135)
	电形态中的异质性.....	(136)
	趋势流.....	(138)
第十四章	物种的概念.....	(140)
	物种的定义.....	(140)
	隔离机制.....	(144)
	繁殖隔离的起源.....	(152)
	对生物学物种概念的挑战.....	(154)
第十五章	物种的起源.....	(157)
	异地分布的物种形成.....	(157)
	进化模式.....	(158)
	遗传系统的进化.....	(158)
	跳跃进化.....	(159)
	同地分布的物种形成.....	(161)
第十六章	竞争.....	(167)
	定义.....	(167)
	竞争替位.....	(169)
	实验.....	(170)
	洛特卡——符尔特拉方程.....	(171)
	尾声.....	(179)

第一章 生态遗传学的本质

生态遗传学是一门新兴的交叉学科；它是种群遗传学与种群生态学的一种结合，这种结合把单一学科的某些方面联系了起来，却又不同于单一学科中的这些方面；而是融通两个学科的若干方面来探讨生物进化的发生。

尽管种群生态学和种群遗传学都与种群有关，但直至最近这两个领域还是独立发展的。由 R. A. 菲希厄, J. B. S. 哈尔丹和 S. 乃特创立的种群遗传理论是在经典遗传学的基础上发展起来的，而种群生态学却是在缺乏可比的普通生态学原则的条件下发展起来的；两者的结合并非轻而易举。

自 1859 年达尔文在《物种的起源》中提出自然选择是进化的机理以来，物种的起源和适应性的由来一直是生物学的研究中心。达尔文的理论认为，种群对环境的适应是自然选择的结果；如果自然选择过程延续足够长的时间，则将导致新物种的出现。换言之，在生物生存的环境条件下，那些带有最适特性的个体将残存下来并繁衍后代，进而那些最适特性会延拓为具有遗传性的特性，并以基因的形式传给它们的后代。于是平均而言，后代要比上代更适应环境条件。倘若环境条件变化了，生物的最适特性也将变化，种群的适应性总倾向于环境变化的线路。这种在时空上无限延续的过程终将导致全新物种的展现。

达尔文的进化论显然是一种遗传理论，然而只有在 1900 年以后，当人们明确了遗传学原理已脱颖而出时，才有可能根据公认的遗传学原理定量地构造进化理论。为此，必须把进化的原因、自然选择的遗传理论、孟德尔式的种群进化用数学工具有机地联系起来，即把种群生态学与种群遗传学结合起来。如此，至少面临着双重的困难：一是反映上述联系的各种参数，诸如选择优势、有效种群大小、迁徙和突变率等等实际上难于准确估计；二是反映上述联系的定量模型必然具有局限性，因为一个完美的定量的进化理论会不可想像地复杂。尽管如此，本质上反映着进化如何发生的生态遗传学仍旧出现了。1963 年国际遗传学会在海牙举行了第一次生态遗传学讨论会。不过，当时生态遗传学常被各种工作者以某些不同的意义优先采用，以应付某种难言之隐。直至本世纪七、八十年代生态遗传学作为遗传学与生态学融为一体的探索才完全明朗化。

熟知，种群生态学涉及有机体的种类及其分布与数量；它用静力学方法处理单一物种或一个种群的分布，或用动力学方法评估引起物种组份、分布与数量变化的物理因素和生物因素。而种群遗传学则以繁殖种群为研究单元，主要探讨遗传变异的存在率；其静力学通常包含基因频率平衡下的某种模型分布，而其动力学则包含突变、选择、迁徙与随机遗传漂变引发基因频率变化的研究。

生态遗传学研究自然种群对物理与生物环境的适应及其对环境变化的反映机制。它认为种群是一个对环境敏感并在生理和遗传上极准确地适应其环境的动力学单元；它要求了解种群在环境条件中的任何变化及其在极限条件下的反应；生态遗传学专注的焦点是一个在遗传上变化着的种群与经常变化的环境之间的相互作用。因此，生态遗传学家不仅必须关心现存有机体的种类及其分布与数量，还必须关心置于研究之中的基因库。事实上，生态遗传学家是直接研究真实发生水平上的进化。

在某种意义上说，生态遗传学是一种获得关于种群动力学之洞察力的方法论，它要求野外研

研究与实验室研究相结合。这种研究包含以下信息：

1. 分布：认识物种的地理范围可提供限制种群分布的气候因子和其它信息；认识物种分布区内的微观地理与地形有助于鉴别该物种的优先栖息地；两种认识结合起来即可确定该物种的生态龛。比较物种分布范围中心与边际两侧的生态龛还有助于研究限制物种分布延伸的主要因素。

2. 种群数量：种群密度是单位面积或体积中物种个体数量的表达，它可由物种分布范围内不同点的取样来估计，密度估计有助于确定物种的生态需要量。

鉴于数清某地理范围内一个种群的全部个体数很难办到，故种群大小的估计常用捕捉——标记——释放——重捕实验来确定。不过，地理范围的确定常常是困难的，除非所研究的种群分布在一个岛屿上。

实际上，种群数量的一个更有意义的表达是通过种群调查得到有效种群大小。一个生活着的种群的个体数一般不会保持恒定，种群数量不断涨落，涨落是种群出生率、死亡率、迁入率与移出率四个因素之净效应的结果。有效种群大小是一个具有动力学意义的生态量，它对估计随机遗传漂变有重要作用；但计量有效种群大小是一项艰难的工作。

迁徙是影响有效种群大小估计的重要因素，同时迁徙本身也具有遗传意义。特别是迁入个体在寿命或基因型上异于原种群中的保留者时，欲估计进入一个种群的基因流，不仅要估计迁入该种群的个体数，还要估计迁入者对下代基因库延拓的遗传贡献。然而散布却给这种计量带来了困难，因为散布是一种无规运动。

3. 遗传学：种群遗传学研究首先得估计基因频率。对可变的遗传场合，则要考虑基因频率是否随时间或空间变化。探讨基因频率变化的原因，就得估计突变率，适宜度（或选择系数），迁徙系数和有效种群大小。估计迁徙系数和有效种群大小必须在自然种群中进行，估计突变率和适宜度则可在实验室条件下进行。

根究种群基因频率的变化，对探索种群的进化能力是有意义的；认识种群的交配制度，性比及其遗传物质的组织与传递则更有意义。

这些都将成为生态遗传学提供研究素材，然而估计上述某些参数可能非常困难。

生态遗传学理想的研究对象是野外种群，但实验室种群是生活在一种非自然环境中的自然种群；许多生态遗传学问题在实验室中比在野外能更好地处理，因而生态遗传学家常用实验室中的工作来取得某些反映种群变异的参数，因为实验室工作的条件比较容易控制；不过，并非所有反映种群变异的参数，如迁徙系数和有效种群大小等，都能由实验工作取得；故野外工作有时仍然是必要的。生态遗传学研究的最佳途径是野外工作与实验室工作结合，即在野外研究那些在自然条件下能最好地回答的问题，在实验室研究那些实验条件下最容易回答的问题。

生态遗传学家通常在野外研究种群的分布、丰度、迁徙与散布；并通过生活于相似生境与不同生境下的种群观察来估计基因频率，通过季节性监测，周年监测和不同龄级的种群监测来分析选择强制引起的基因频率变化。野外研究常以标记个体的释放或将变种迁入现存种群的方法来估计选择强制与散布率，以不同种群的交互迁徙——交换两种群的生境养育各种群——来估计遗传与环境对种群表现型的影响。

研究自然种群的遗传变异，诸如形态变异、致死变异、细胞遗传变异、电泳变异等，通常都要求对第一代变种作某些实验室分析，并由杂交来确定它们的遗传方式。而生活力、生殖力、寿命及适宜性方面的特征常可由遗传变种在实验室条件下的研究来获得。进而，一个给定基因型的表型及其适应极限也可在可控实验条件下作最佳探索。此外，在可控条件下模拟自然种群的实验中，还可通过实验种群的连续事件推断野外种群的概况，这对研究有如种群生长、竞争、选择、突

变、漂变之类的动力学特征都将很有意义。

生态遗传学研究能在多种理论与实践方面得到应用，其中包括：

1. 适应性的由来；
 2. 自然种群中高水平遗传变异性（即遗传性多态现象）的作用；
 3. 导致地理品种和生态型形成的同一物种之不同种群趋异的原因；
 4. 物种起源的可信机制；
 5. 驯养条件下物种的进化；
 6. 杀虫剂与抗生素抗性的进化；
 7. 种群对除草剂、化学与物理诱变剂及其它环境污染的反应；
 8. 无意和有意的物种传入效应；
 9. 人类的进化倾向；
- 等等。

第二章 适 应

适应是生物学的中心课题。一切有机体都要适应它们的物理和生物环境；否则，它们就不可能继续存在。因此，生物的适应性可看作是一条生物学公理。候鸟的迁徙是活动适应，某些哺乳动物的冬眠是生理适应，雪兔的季节性换毛是产生色素变化的生化适应。

适应这个词常被生物学家共同使用，但却很少被定义，因为它的意义被认为是众所周知的。可是，实际上，适应是被用于几个不同而又相互关联的方面；因此，若较小心地定义适应，它就变得比较难懂。

从形态特征来认识，猫的眼睛是对看的适应，燕子的翅膀是对飞的适应，小咀鲈鱼的鳍是对游泳的适应；这些功能性的适应都具有清晰的形态特征。

适应性也常用于描述个体对其环境变化的反应而作出的生理调节。个体适应性的这种类型是所谓生理原状稳定性，它是生物体自己调节生理过程以维持一个不变的内环境。许多哺乳动物，无论摄食与其它引起葡萄糖和 CO_2 供应水平变化的因素如何，其血糖和血液 pH 值却总维持在一个较窄的范围内，以保持生理原状稳定。类似地，从低地生活到高山生活的变化将导致红细胞增加，以保持高山稀薄的大气对细胞有恒定的供氧量。你感到冷时会发抖，感到热时会流汗，这是不管气温如何不同，总保持恒定体温的反应。

亮皮人种曝露于阳光下会晒成褐色，作为对日炙的适应性保护；而暗皮人种则早就具有了这种适应能力；可是，杨白头无论怎么晒太阳也不会晒黑，因为其皮肤中缺乏黑色素。这表明个体适应性与种群适应性是有区别的。在进化生物学中，一个比较诱人的问题是，个体适应性与群体适应性的关系怎样？个体适应性是导致群体适应性必经的第一步呢，还是两种现象完全独立？

个体的适应性可在几秒钟或几分钟、几小时内发生，如瞳孔对光的反应、身体对气温变化的反应，这类适应性都是可逆的。

另一种个体适应性是发展适应性，它本质上是不可逆的，常发生在个体的生长和分化时期。相同基因型的植物，由于生长期环境条件的不同，会长成完全不同的表现型。生长在低地的蒲公英是一种具有大叶、大花和直立生长习性的大型植物，而高山环境下的同种植物的无性系则表现为紧靠地面生长的小巧的侏儒。

与个体适应性相反，群体适应性延伸了许多世代，因而是更明显的进化现象。在更好地适应生存环境的过程中，种群衍进出的优越特性，根据定义，就是进化。虽然如此，个体的适应能力，也在遗传控制之下，因而也服从进化演变。

适应性总是参照某些环境条件组合而言的。它不仅包含有机体和有机群体，也包含环境。因此研究适应性必需有有机体与其环境两方面的认识。环境既包括物理环境（温度、湿度、有效氧等），也包括生物环境（同种者、捕食者、猎物、寄生物等）。

当我们说一个有机体很好地适应着环境时，其真切含义究竟是什么？通常是指，该有机体能在这种特定环境中继续生存；然其普遍含义应当是，不仅该种群的个体数量可以延续，而且还能成功地繁殖后代。这添加的要求导致了对概念本身的一种新的延拓。一个适应了环境的个体可以长期生存下去，甚至生活得很惬意；但这个种群倘不能繁殖，倘不能促成其后代繁衍下代，那么

作为种群数量就没有很好地适应环境。于是，不禁令人发问，种群的适应性究竟是继续生存，还是繁殖后代？从进化意义上看，繁殖成功是有机体很好地适应的主要量度，而继续生存则是次要的。

在这一点上，拟导入另一个被广泛采用了的名词——适宜度。适宜度与继续生存之间的关系是含混的，因为无论就生存能力抑或长寿而言，继续生存都相对容易些；而繁殖成功却不那么容易，对雌雄异体的物种而言，繁殖成功将部分地依赖于配偶与交配的特性。如此，适宜度的量度便复杂化了。

生物学的另一个老生常谈是自然选择乃增加适宜性并提高个体或种群对其生存环境之适应性的机制。这个概念会使我们陷入另一逻辑困惑——群体中什么样的个体是最适应的或最宜于继续生存与繁殖？欲跳出这个困惑，就得简明地给出适宜度与繁殖成功之间的关系。然而这样的关系必将意味，自然选择对最强壮、最健康、最有吸引力或最长寿的个体不起作用，而只对留下最多子孙的个体起作用。如果采用繁殖适宜度来计量自然选择与适应性或适宜度的确切关系，那么问题就变成了怎样量度繁殖成功。有一种方法是计量受精卵或其所产生的合子数，这种量度的明显缺点是倘若这些合子仅有少数或根本没有什么达到性成熟，那么量度了其适宜度的个体对下代的贡献将极小，故此，可提出适宜度的一个更好的量度——性成熟后代的多少和比例，这种量度的长处在于可把考虑到了的复杂性纳入适宜度的计量上。可是，一个孙代果蝇突变体却允许产生正常的 F_1 代，但妨碍了 F_2 代突变体的产生，这使梭迪 (Thoday) 提出了一个关于适宜度的更真切量度，它要求长达亿年的进化路线的持久性。不过，这种包含漫长时期的适宜度计量既不现实又不适用。

由于适应性和适宜度对给定的环境条件组合有意义，一个表现型（或基因型）的适宜度总是对另一表现型（或基因型）而言的；所以，适宜度本质上是一个相对的概念。正因为如此，有人曾提出，用内禀增长率来衡量绝对适宜度，但这种努力也是可疑的；因为一则估计内禀自然增长率非常难于实施，二则内禀自然增长率并不能预计个体或种群超越特定环境的能力，再则内禀自然增长率在意义上不同于种群数量的真实增长率，而真实的相对繁殖率远比潜在的繁殖率更有意义。

迄今为止，适应性，适宜度及其与自然选择的关系仍然未被严格定义过，也不具有被普遍承认的意义。当前，在种群研究中，一个可取的实用概念是，“适应性研究乃种群生态学、种群遗传学和进化的一种联系。”

根究这种联系，一方面要注重各种有机体或有机群体之间的区别，另一方面也要重视所有的生物都彼此相似；以便从相似分析的角度追寻生物适应性的真缔。

熟知，一切有机体都共享着构成碳水化合物、脂肪、核酸、盐和水的那些相似的化学元素成分。在地球上近百种可利用的元素中仅有大约三分之一构成着原生质；事实上仅碳、氢、氧三种元素就占活物质重量的 98.5%，其相对比例大大异于各种元素在地球上的丰度。如此表明，在形成原生质或活物质时，元素的选择协同仅有几种相应的启动程序；这对追寻生物适应性的由来也许不无启迪。

各种有机体不仅化学组份非常相似，甚至其构成方式亦非常相似。从现存的植物到顶板食肉动物的食物链已显示出了从一个物种到另一物种之构成的相互交换。更有意义的是，从细菌到人类，新陈代谢的途径与控制这类途径的酶系统都非常相似，其差别主要在于细菌比人类在生化上更多变些。

在细胞水平上高等植物和动物（真核生物），尽管看起来不同，但却非常相似；它们都由有核

细胞组成并具有分布在染色体上以核酸为基础的相似的遗传系统。植物和动物两者均以有性繁殖维系生命循环，该循环包括减数分裂、有丝分裂、配子功能和受精作用。这四个阶段的顺序可以改变，但却是同一主题上的全部变化；在动物中有单倍体和二倍体世代的交替，在植物中有单倍体配子体和二倍体孢子体的交替。因此，可以认定高等植物和动物以至所有生物的相似之处要比它们的差异多得多。然而，差异却真实地反映着拥有不同存在模式的基本遗传系统上发生的进化适应。

适 应 色

进化着的适应性在时间和空间上都可变化。

有一种胡椒蛾 *Biston betularia*，在野外伏于青苔覆盖的树上休息，它隐秘的保护色与青苔掺杂在一起，致使捕食者很少发现它们。工业革命期间，无数烟囱冒出的煤烟污染了山山水水，杀死了青苔，树干也变得发黑。其后几年中，污染地区 90% 以上的这种蛾的表现型变黑得与其新的背景完全吻合。Kettlewell 等人的研究表明，这种保护色的变化是由一个单独的管辖基因促成的，而自然选择则迅速增进了此基因在该种群中的频率。近年随着控制污染的推行，Bishop 等人已观察到了该胡椒蛾种群反映的选择强制 (Selection pressure) 反转。

松鼠的色泽常与其生活环境一致。灰松鼠多混迹于落叶树灰色的树皮中；红松鼠则发现于松树或其它松柏科植物之浅红棕色的树皮上；以明尼苏达州居民而闻名的 13 线地松鼠是野外草原上的活物，呈镶嵌着棕色条纹和斑点的金黄褐色，这大概是阳光和阴影掠过其草原栖息地所致。

豹蛙，也叫草蛙，生活在草原或草地上。豹蛙的蛙绿能提供夏季草本植物的浅绿——棕色背景，蛙绿内的黑色素可扩大或缩小，使其肤色变暗或变亮，从而使豹蛙具有严格匹配背景色的个体适应性。草蛙之所以叫豹蛙是因为身着黑色斑点，这些斑点作为分散色彩打破了其绿球形体态，也匹配着草本栖息地光亮与阴影交错的模式；豹蛙的斑点还精巧地伪装着眼睛，它那穿过眼睛的暗线和腿上、下部与腿成直角而排列成行的斑点碎解了它突出的外貌轮廓；豹蛙的保护色只限于其脊背面，而其腹面却是乳白色的。这种颜色模式在鱼类和其它水生动物中也常见到，它作为拟蔽 (countershade) 而为人知。据推断，由于拟蔽，这些动物从明亮的天空下看去很少会被捕食者立即窥见。不过，拟蔽的适应性意义，迄今尚无人作过任何研究。

木蛙广泛分布于北美洲北部，特别是森林地区。它对眼睛的掩蔽会使人作出比豹蛙更多的判断，它的眼睛呈灰色和浅红棕色两种色调。木蛙的脊背中央或有或无一条由单一管辖基因控制的亮条纹，在不同的种群中有条纹却是频频变化的；其色调的遗传方式目前还是未知的，关于这些特征的分布或频率眼下也所知甚少，因而无可推测其适应意义。皱冠松鸡分布与木蛙相似，常有红色与灰色两种颜色，但在已知分布区域的不同部分，两种颜色的频率是不同的；其遗传方式尚属未知，因而两种类型的适应意义也就不甚了了。

在许多物种中还存在雌雄异型现象 (Sexual dimorphism)，雄性红翅山鸟，身着漂亮的黑羽和红色与金色的肩羽，它完全不同于色彩灰暗而隐秘的雌性。雄性金翅雀；身披诱人的黄黑色夏羽，比其雌性的色彩鲜艳得多；而冬天雄金翅雀却换羽呈柔和的淡褐色，以便金翅雀群在北方越冬；其雄性冬羽和夏羽差别极大。达尔文曾用两性选择来解释这类现象的适应意义。两性有时不仅外表不同，其生理和行为也不相同。美洲火鸡，雄性比雌性大些并雄壮得多，能在戏剧性的求爱中一展丰采。达尔文认为，雄性的羽毛和求爱仪式是保证求偶成功的适应性。在雌雄异型的情况下，雄性色彩的适应功能不是隐秘而是显露；这种适应虽有利于求偶成功，却不利于抵御捕食者摄猎。这类事例也佐证了作为适宜度的根本量度，繁殖成功要比继续存活重要得多。

色彩的适应功能除了隐秘的保护、吸引异性的求偶之外，还常用于警戒。警戒色的功能是以引人注目、明确无误的方式显示个体的存在，为种内和种间传递某种信息。如：弗吉里亚鹿的白尾就具有警报捕食者入侵的警戒功能。某些蛾的物种在飞翔中会表现耀眼的色彩，于是后随飞行的捕食者往往会被前飞者耀眼的色彩弄昏，觉得前飞的蛾似乎不见了。还有一类种群的蛾，会突然在后随飞行的捕食者前展示巨大的眼睛斑点，似乎向捕食者显示一种威胁。这种眼模式广泛地分布于动物王国。在许多物种中雄性的色彩不仅有助于求偶，而且也向其它雄性提出警戒，它们的外表具有双重功能。

许多不同的动物物种对潜在的捕食者是难吃而有毒或有恶臭的，这些带有令人生厌的品质的物种往往具有引人注目的明亮色彩。用两栖类和昆虫作猎物，对捕食者进行的试验表明，捕食者能学会把清晰的色彩模式与猎物令人生厌的品质联系起来，捕食者获得一次教训之后，便会抑制进一步的攻击。故可推断，醒目的色彩是对潜在捕食者的宣传和警戒。不难发现，一些物种的群体，虽然关系疏远，却有相像的警戒色。若干有毒物种的警戒色趋同就是所谓的缪勒拟态。可是 Wickey 指出，非伪装的缪勒拟态完全不是拟态，因为根本不存在模型、不存在模仿、也不含欺骗。然而，许多亲缘甚远的蜜蜂和黄蜂种群却具有共同的黑黄色相间模式，为缪勒拟态提供了例证。

另一方面，美食猎物模仿难吃猎物的模式又构成了保护性模拟，因为捕食者学会回避这种模式时，也回避了模拟者。Wickey 等人曾给出了大量保护性模拟的事例。蚂蚁和甲虫是两个讨厌的群体，它们常被其它无毒的昆虫模仿。因为捕食者常对模仿犯错误，所以研究模式与模仿之间的数量关系是生态遗传学中一个有意义的课题。

植物中的拟态

拟态也发生在植物中，拟态杂草就曾被仔细研究过，人类对农作物进行选择，是为了获得产量更高或更抗逆的变种，并要消除杂草的无效闯入；这便构成了对付杂草极有力的选择强制。

芥子科的 *Camelina sativa* (下文简称 C. S.) 是亚麻田中的拟态草，与亚麻科亲缘甚远。可是 C. S. 与其它芥子科物种不同，并不是冬性一年生植物，而是夏性一年生的；其植株与种子特征与亚麻相似。通常用扬选对 C. S. 种子进行选择强制。于是，C. S. 的进化适应表现为扬选时其种子被吹得与亚麻种子同样远的拟态。原来亚麻是为取得做亚麻布的纤维而栽培的，新近发展出用亚麻种子榨制亚麻油。与此同时，C. S. 也衍进出了两个不同的亚种：C. S. *linicola* 和 C. S. *cyepilans* 前者混迹于纤维型亚麻种子中，后者掺杂于油料型亚麻种子内。栽培亚麻与 C. S. 的进化完全平行。

小麦开始在西南亚栽培时，黑麦被看作是与之共生的一种杂草。当小麦栽培技术传到北欧时，黑麦作为杂草伴随而至。在北欧较严酷的环境中，黑麦比小麦生长得更茂盛，因为它更适应贫脊的轻质土并能耐受较高的土壤酸性和更低的冬季气温。结果，黑麦便从杂草变成了作物，有目的地栽培在更北面的地区。

最罕见的拟态类型出现在许多兰花种中。兰花的外形与香味对某些雌性昆虫的拟态，会诱使雄性昆虫试图与之交尾；在这个过程中雄性昆虫就把花粉囊从一朵花带到另一朵花，从而进行了有效的授粉。每一个兰花种似乎特别类似于一个特定昆虫种的雌性，以利于虫媒授粉。

其它适应性

在许多鸟的家庭中常发现，某个种的雌性将蛋摆在其它种的窝中由收养双亲抚养。这就是寄生孵化。与寄生孵化联系起来存在许多连锁的适应性：蛋拟态、哺育张口信号拟态、幼雏羽毛拟

态等。在某些情况下，幼龄闯入者甚至用暴力将其同巢伙伴逐出巢外，以替代对它的模拟。这种行为进化要求，寄生孵化的繁殖成功率大大高于自身哺育。然而幼龄寄生者铭记收养双亲的任何形式都是模糊不清的，于是根究与寄生孵化相关联的系列拟态的进化机理就成了引人入胜的研究课题。

具有不同等级和复杂社会性与生殖体系的社会化昆虫，诸如白蚁、蚂蚁和蜜蜂的进化是已知的最复杂适应系统。而这个进化史又被蚂蚁的拟态、蚂蚁战争与奴役、蚂蚁真菌的园丁和蚂蚁的社会性寄生更进一步复杂化了。

有些适应性并不十分了然。例如，一个蝌蚪衍变成豹蛙，是一种形态变换；但却把一个带有鳃、用鳃呼吸的水生食草动物变成了用肺呼吸的陆栖四足食肉动物。于是，一系列很少引起注意，但却相当重要的生化适应性发生了。其视觉颜色由淡水脊椎动物典型的视紫质变成了陆栖脊椎动物典型的视紫红质。在氮排泄方面，蝌蚪主要为氨形式，而蛙主要为尿素形式；氨是中等毒性的化合物，只要有充分的淡水供应，便可安全地排泄；而尿素是一种无害的化合物，可以较安全地留在体内并随着少量的水一起排泄掉。如此表明，由氨排泄到尿素排泄是由水栖到陆栖一种进化适应。与此同时，血红蛋白的类型也发生了变化。蝌蚪的血红蛋白具有高亲氧性，呈少许玻尔效应，明显地适应着缺氧水生环境下的氧传输；而成蛙的血红蛋白只有低亲氧性并显玻尔效应，适于富氧陆生环境中的氧传输。血红蛋白的这种变化与人类出生前后完全相似。人的胎儿血红蛋白即 F 血红蛋白比正常成人的血红蛋白即 A 血红蛋白具有更高的亲氧性；胎儿出生时，F 血红蛋白开始减少，同时 A 血红蛋白开始激增，六个月左右的婴儿 F 血红蛋白就几乎消失，并由 A 血红蛋白取代；毫无疑问，F 血红蛋白是胎儿本质上处于水生生活的适应，而 A 血红蛋白则是出生后陆地生活的适应。

每个物种都要适应它的物理与生物环境，因而在生化、生理、形态、行为及社会性等多方面都将发生进化。但没有一种适应会趋于完美无缺，因为有机体要执行许多功能，适应往往是诸多功能驱动的折衷。自然界的物理和生物条件决非一成不变，因而生物的适应性必然要连续不断地顺应自然选择的发展趋势。

第三章 生物学变异

几乎每个物种的野生种群都会出现偶然可见的变种。白化鹿差不多每个狩猎季节都有报道,白化豹蛙、黑变松鼠、甚至有害的白化鳖等等都曾被发现;这些变异究竟是生殖细胞突变引起的,还是体细胞突变,抑或某种发育异常产生的,就必须加以检验。

检验方法

多年以前 Dubinin 等人曾从表型变异角度对 129582 个野生果蝇作过研究,发现有 2.08% 的个体出现诸如刚毛数目、大小、形状,眼睛大小、形态、颜色、翅型等的变化,但这些变异个体仅不足一半可归因于实验室中已知的单基因替换突变,大部分似乎是环境造成的。但仔细审查发现,野生果蝇种群中的大部分变异虽有环境根由,却有相当一部分是杂合条件下的隐性基因形式。欲对此作出鉴别,必须某些特殊的检验方法。

专门定位技术便是这类方法中的一种。例如果蝇的黑身基因对野生型等位基因呈隐性。欲估计野生果蝇种群中黑身等位基因的频率,可从野生种群中收集大量雄果蝇并让它们一个个与未曾受精的纯合黑身雌果蝇杂交。若所有雄果蝇都是杂合黑身的,则杂交 F_1 代的一半将呈黑身。此法的优点是,只要求试验一个世代;其缺点在于所获得的信息量小。欲增大获取的信息量,可采用多个隐性位点的原种纯合试验。Russell 六十年代初曾用小鼠作过大量自发突变和诱导突变的研究。此研究采用七个隐性基因的原种纯合试验,因而增大了输出信息。可是,每个隐性基因都将降低受试原种的生活力或生殖力,这就限制了供试的基因位点数目。

显示隐性基因的另一方法是近交。例如,捕捉大量已受精的雌果蝇,并将其分别孤立于一些小瓶子里,瓶中装入适量培养基。于是,该雌果蝇将与其 F_1 代回交。若检查几百瓶由此产生的 F_2 代纯合隐性变态个体,便可给出存在于野生种群中的隐性基因之类型和频率的估计。尽管这项技术能鉴别比专门定位技术更多的位点,但要求多观察一个世代,且只能鉴别可见的特征。

还有一种研究自然种群遗传变异的方法是染色鉴定术。此法要求从野生种群中提取完整的单个染色体,令其远交使之纯合,以平衡带有倒位和显性标记基因的标记原种。图 3-1 是运用此法于一个杂交系列的示例。

示例用于确定野生果蝇种群中带有致死基因的第二染色体的比例。首先,从野生种群中取一个雄性使之与若干 CyL/Pm 原生雌性杂交;在该原种中,一个第二染色体用显性基因卷翅(Cy)和裂片眼(L)标记并带有复杂的染色体倒位,以杜绝其原生雌性发生染色体交换;另一个第二染色体用显性基因紫色眼(Pm)标记了,也带有染色体倒位。还需指出,受试雄果蝇根本不存在染色体交换;受试原种为平衡标记原种,即纯合的 Cy 和 Pm 两者都是致死的。

该杂交的 F_1 代将是 CyL 或 Pm 与野生雄性亲本某个第二染色体的杂合子。于是,总只有一个野生雄性的第二染色体受试,且每个 F_1 代雄性必与显性标记原种的一个原生雌性杂交;图 3-1 中只采用了 F_1 代 CyL/+ 杂合子雄性。在 F_2 代中,纯合 CyL/CyL 果蝇全部死去,而其余三种生存者在表型上可清楚地辨别; F_2 代所有未标记的染色体都共同来源于 F_1 代雄性携带的野生种群染色体。欲构造野生种群染色体的纯合子,只需把 CyL/+ 雄性与 F_2 代雌性杂交。 F_3 代中,CyL 纯合子已致

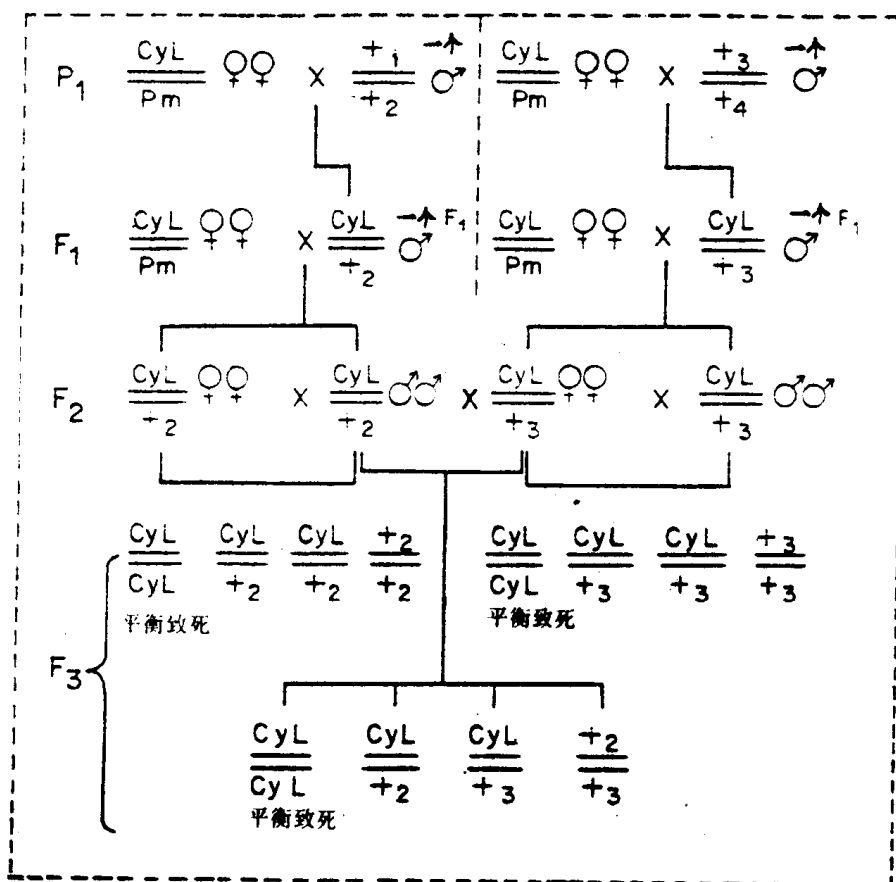


图 3-1 纯合条件下 *melanogaster* 果蝇中孤立的单个完整第二染色体
隐性遗传变异的检查方法图。
更进一步的细节见正文。

死,生存者的期望比为 2CyL 杂合子:1 野生型纯合子;杂合子是由显性基因标记的纯真 CyL 品种,余者为野生型纯合子。

以上讨论基于所提取的亲本染色体上无致死基因存在。若有一个隐性致死基因存在于所提取的亲本染色体上,则所有非 CyL/+ 果蝇都将纯合致死,后代残存者的表型都将是 CyL。倘所提取的亲本染色体上存在多于一个的致死基因,便不能采用此项技术进行检验。不过,存在多于一个致死基因的情况可用确定其所含位点的连锁试验来检验,但这类试验通常并不采用。取而代之,通常假定诸致死基因独立分布于不同位点上,且带有 0、1、2、3、... 致死基因的染色体频率将呈关于 $\bar{x}$ 的泊松分布, $\bar{x}$ 为每个染色体上致死基因的平均数。若 L 是样本中携带致死基因的染色体比例,则 $1-L$ 为不带致死基因的染色体比例。在泊松分布中,0 个致死基因的频率为 $1-L=e^{-\bar{x}}$,因此 $\bar{x}=-\ln(1-L)$,据此估计每个染色体上所带致死基因的平均数,则带一个致死基因的染色体频率为 $\bar{x}e^{-\bar{x}}$,带两个致死基因的染色体频率为 $\bar{x}^2e^{-\bar{x}}/2$,带三个致死基因的染色体频率为 $\bar{x}^3e^{-\bar{x}}/3!$,等等。

若受试的野生型染色体上存在一个明显的隐性突变,则所有非 CyL 的 F_2 代果蝇都是这个突变型的纯合子。若该染色体上存在一个有害隐性基因,则将观察到非 CyL 野生型果蝇中生活力降低者不及期望值 33.34%,通常确认的生活力分类如下: