

基因系统生态及其应用*

林文雄 林群慧 吴志强 (福建农业大学, 福州 350002)

【摘要】 运用基因生态系统观点, 探讨了基因的行为生态, 提出了基因具有整体性、联系性、有序性和平衡性等特性. 还讨论了基因生态的应用及其发展前景.

关键词 基因系统生态 基因生态位 基因族 基因库 基因湖

Gene system ecology and its application. Lin Wenxiong, Lin Qunhui and Wu Zhiqiang (Fujian Agricultural University, Fuzhou 350002). -Chin. J. Appl. Ecol., 1996, 7(2): 213 ~ 217.

In this paper, the viewpoint of gene ecosystem is applicated to probe the behaviour ecology of gene and its general properties. It is proposed that gene is characterized by integration, connection, order and equilibrium. The perspective of gene ecology is also discussed.

Key words Gene systems ecology, Gene niche, Gene race, Gene pool, Gene lake.

1 引言

生态学的研究正向宏观和微观两方面深入. 生物的基因生态学是遗传生态学研究的核心内容, 是揭示生物生态适应本质的微观科学. 研究基因生态学对生物的行为生态学以及作物高产栽培与育种具有重要的理论和实践意义.

2 基因及其遗传生态

在早期的遗传学里, 基因是指孟德尔的遗传因子. 在细胞遗传学时期, 人们把这一遗传因子看成是一个具有自我繁殖能力的重组、突变和功能的基本单位. 随着微生物遗传学的发展, 特别是分子遗传学的诞生, 基因的概念获得了明确的内涵. 一方面揭示了遗传密码, 使基因的概念落实到具体的物质(DNA)上, 获得了具体的内容; 另一方面, 查明了基因并不是不可分割的最小单位, 即可细分为重组、突变和功能3种单位, 分别称为交换子、突变子和顺反

子. 随着DNA纯系增殖技术和核苷酸序列分析技术的发展, 对基因的认识又有了新的发展, 发现了重叠基因、断裂基因、假基因、基因转座子和插入序列^[2]. 雅科和莫诺(1961)通过实验分析提出了生物体内存在着基因作用控制系统, 即操纵子模型. 这一理论发展了传统的“一个基因一种酶”和“一个基因一条多肽链”的假说, 首先以系统观点阐明了基因功能的表达决不是由某一结构基因单独起作用的结果, 而是体内基因互作和基因与外界环境互作的结果, 它为基因功能的表达与控制奠定了重要的理论基础. 特别是美国著名科学家麦克林托克(1951)以动态的观点, 系统研究并提出基因转座子理论. 如果把环境广义化, 基因互作问题实际上也属于基因与环境关系问题. 因此用系统观点探讨基因的生态问题是遗传生态学研究的重要内容.

遗传生态学把基因系统划分为基因

* 福建省自然科学基金和省教委基金资助项目.
1994年9月13日收到, 1995年5月9日改回.

族、基因库和基因湖,分别对应于生物系统谱中的个体、种群和群落3个层次。不同层次的基因系统与外界环境进行物质和能量的交流便构成了不同等级的生态系统。在这些系统中,环境对基因的选择,基因对环境的适应以及基因与基因之间的竞争便构成了不同层次的生态现象,于是遗传生态学就成了解释、说明、描述不同层次与不同范围的基因集合即基因湖、基因库和基因族对环境的适应的科学。基因生态学作为生态学的遗传基础^[5],最基本的就是探索生物的生存与发展对策。基因具有3个基本特性:长寿,指基因通过拷贝形式而实现的延续性和稳定性;生育力,指基因复制的速率、准确性。个体或由个体组成的群体仅仅是一些临时聚合体或联合体,在进化过程中是不稳定的,不能成为有意义的选择单位。而基因却以其拷贝的形式存在了1亿年。基因的这种“潜在的永恒性”就是它作为自然选择单位的基础。虽然自然选择的直接形式总是从个体水平上表现出来,但非随机的个体死亡以及成功繁殖的远期后果,却表现为基因库中变化的基因频率。所谓进化,就是指基因库中的某些基因变多而另一些变少的过程。因此,一切形式的生命都是通过复制实体的差别生存进化而来,而基因即是存在于一切形式生命中的复制实体。生物个体只不过是基因为自己创造了生存机器和运载工具^[19]。基于此,发生在个体水平的适应是特定的基因组合即基因族(或基因型)在自然选择下的结果。种群的基因库在自然选择下的变化,在表现上是种群水平的生态现象,如种群的数量变化,种内的多态共存,生物曲线, r 、 k -对策等等。而一个群落的所有基因可称为基因湖,在自然选择下变化,是对应于群落水平的生态现象。如群落演替、群落的稳定性等等。这样一来,个体、种群和群落等

不同层次的生态现象都处在基因选择的基础上^[5,19]。进化生态学者感兴趣的是基因如何通过进化稳定策略而获得生存和发展^[5,19]。行为生态学者和人类生态学者则感兴趣的是,基因自私性在生物学上的意义以及以神经系统为物质基础的觅母基因是如何通过父代传播以及模仿等方式得以进行自我复制,并通过觅母抑制遗传基因的自私性,促进人类社会文明和进步的过程^[19]。而农业生态学者则注重于农业生产中被利用的那些目的基因是如何在可控环境中通过有机体在每种环境中所表现的生育类型而发生作用,并在其特定的反应规范中表现出各种饰变和形变^[20]。实际上,基因的反应规范就是生态学所说的生物耐性范围^[5]。对一个特定的生物基因来说,它在其特定的生态幅中随生态因子变化而表现出的生存值就是通常所说的生态位。理想生态位就是基因处于最佳环境状态下的最好生存值或适合度^[23]。从进化生态学观点讲,生物在发展进化的过程中积累了适应性的历史经验,具体反映在它们熟悉并接受环境中的特定生态因子信息^[16],而这些信息往往通过生物体内的顺式作用元件包括启动子元件、激应性元件和增强子元件,对基因功能起调控作用^[7],从而形成了基因生存的基本对策。生物的这种历史特性决定了它的理想生态位,使它对环境条件有“稳定的”或“先天的”选择性即有选择地趋向、接受或同化外界物质,积累和概括相应的生态因子信息。从自然生态学说,由于环境信息的多样性,为基因选择提供方便,因而其现实生态位往往和理想生态位相差无几。而在人工生态系统中,由于人类的干预,环境系统十分脆弱,基因的现实生态位和理想生态位相差甚远,缩小这一差距是人类求得生存与发展的物质基础,但要实现这一目标,单靠自然力量是不够的,

还需利用科学技术来减少环境对基因的阻力, 达到缩小现实生态位与理想生态位的差距, 提高产量的目的. 这就需要深入研究基因的生态特性.

3 基因生态的基本特性

3.1 整体性

基因是一个整体性极强的小系统, 在这一系统中, 可以因为某一环节的失调引起全局性的灾难或突变. 在农作物上, 由于缺乏整体观而造成失误的例子很多. 如对一个抗性基因来说, 从整体概念出发, 抗性基因在功能上的完整表达, 是由基因与环境共同决定的, 失去任何一方其抗性也就不存在了. 它可以由于基因本身的突变, 或病原菌致病性的增强而引起抗性损失^[13]. 美国 60 年代大面积推广 T 型杂交玉米^[8]和中国曾经单一大面积推广红系水稻品种而造成抗性损失就是典型的例子.

3.2 联系性

它强调基因生态系统中基因与基因之间的联系. 基因生态系统中的这种联系是错综复杂的. 如上述所说, 基因功能表达不仅与体内基因有关, 而且还与外界环境有关. 在光形态发生中的基因作用, 也是光敏色素感受周围环境的光信息, 即红光或远红光. 通过两种色素状态的可逆性转化来调节基因功能从而控制发育的形态发生过程^[18]. 近年发现的光温敏核不育水稻, 也是光温通过调节光敏色素而影响基因的育性表达, 如农垦 53A 和鄂宜 105A 具有短日(< 13.45 h)诱导可育, 长日(> 14.00 h)诱导不育的特性^[1, 11].

此外, 温度、水、氧气、矿质营养同样可以通过其特定的顺式元件^[8]调控基因的功能表达^[4, 7, 17, 18]. 总之, 基因与环境的联系性不容忽视, 否则必将受到惩罚. 中国 50 年代, 曾不顾农业生物的不同基因型与环

境条件的内在联系, 把东北的水稻良种大面积推广到湖南, 把河南的冬小麦良种引到广东, 结果都不能抽穗结实, 仅种子损失就达到数十万斤. 因此, 运用联系观点去探讨环境对基因的生态作用, 很有实际意义.

3.3 有序性

基因生态系统由各遗传因子和外界环境因子按严密的等级和层次构成. 各因子在系统中有明确的地位和作用. 系统的运动变化则遵循着一定的内在规律. 与农业生态系统中农业生物是核心一样, 该系统中的基因是核心. 就基因的分子结构而言, Waston 和 Crick 首先揭示了这一结构特征^[2]. 这里所要强调的是结构基因与外界环境联系的有序性. 基因是一个高度有序的耗散结构, 对整个生命体(基因体)来讲, 它无疑属于开放系统, 为维持生存, 它与周围环境必须进行极其频繁的物质和能量交换. 该系统的总熵 ds 必须是由外界获得的熵流 des 和熵产生的 dis 所组成, 即 $ds = des + dis$. 这里 dis 必然 > 0 , 因而只有在 $des < -dis$ 的情况下, $ds < 0$, 这意味着要给有机体以足够的负熵(也就是信息), 才能维持原有的有序结构, 甚至变得愈来愈有序, 从而呈现发育和进化. 普里高金(Prigogine)把能自周围摄取负熵以维持自身有序组织的结构命名为耗散结构^[15]. 生物的生长发育实质上是基因不断接受来自系统外的各种负熵(信息), 而在功能上发生不断交替的结果. 其基因的有序性发生了相应的变化即从低级有序向高级有序发展. 基因复制和突变现象都可用耗散结构理论予以合理解释. 农业生产上应根据其有序性及其内在规律, 合理利用栽培促控技术, 促进基因有序的形成和顺利更替, 从而获得健康的生命体, 达到高产优质目的.

3.4 平衡性

从分析外界生态因子对基因的生态作用可知,生态因子能激发或抑制基因活性.基因为了适应环境的波动性在其反应规范内进行积极有效的自动调节饰变^[5,20],以保持内外关系的协调性即平衡性.

3.4.1 调节的时间性 基因的自动调节与种群一样具有时间性,具体表现在基因互作的阶段性上.细胞是构成生物体的一个基本单位,细胞分化决定生物生长发育,而细胞的分化归根结底是不同基因的交替表达.由于发育的模式是基因预先决定的,在发育的不同阶段由不同的基因起作用.正是某些基因的“开”和“关”带来了发育的顺序性和连续性.外界环境和细胞内环境提供基因“开”和“关”的信息,基因通过不断地调节来适应内外环境的变化,使一些基因被关闭,一些基因则开始执行功能.因此,虽然细胞内含有整套基因,但约 90% 基因处于不活化状态.在分化各个阶段,通过调节进行合理的基因功能的交替表达^[15],保证了生长发育的顺序性和连续性.这是当代发育生物学重要的研究课题.

3.4.2 调节的顺序性 细胞分化存在着顺序性,由细胞体内代谢反应的顺序性决定.生物体内一切生化过程都是不同酶作用的结果.如春化引起生长发育的阶段性和顺序性,就是由于外界环境信息引起基因功能交替表达的结果.有人这样简解^[17],小麦在发育的春化阶段由 A 变成不稳定的 B,在高温下破坏变成 D,在低温下完成春化变成稳定的 C,再在合适的光周期下,形成开花素(F),导致开花,可见基因不仅具有阶段性,还具顺序性.

3.4.3 调节的稳定性和差异性 基因调节的结果使生物个体从整体上基因功能达到协调而在局部器官上表现差异. Bonner (1995) 利用大豆子叶和茎端染色体作外合成 RNA 的模板,再以 RNA 为信使,在体

外合成 RNA 的模板,他发现子叶染色体转录形成的 RNA,能作为模板合成球蛋白——子叶中主要的贮藏蛋白质;而茎端染色体转录形成的 RNA 却不能^[17].从群体水平讲,由于栽培环境的作用,基因调节的结果使群体保持稳定,个体出现差异,高产栽培正是要努力创造一个合理环境,促进基因功能的正常表达,使之既有一个合理基因群体,又能充分发挥个体基因型的高产性能,提高基因的遗传生态位,达到高产优质的目的.

3.4.4 调节的有限性 环境的改变会引起基因功能的改变,不同生物基因型的性状随环境而变化,从而出现了不同的生活型.有些对环境表现敏感,调节幅度狭窄,由量变上升为质变,因而有的基因发生致死突变,有的则引起基因的生态位分化产生不同生产性能的生态型.这就是为什么高产栽培必须十分注意最适生产措施,如合理密植、科学施肥等.

4 问题与展望

现代自然科学正朝着科学分化到科学综合,从宏观到微观,从可逆过程到不可逆过程的研究,从机械决定论到统计观点,从物理科学到系统科学等方向发展.研究基因生态学正是系统生态学向微观科学发展的一种趋势.其目的是从基因型和环境统一的高度上认识生物体生长发育和环境条件间的辩证关系,通过合理地选择基因型、环境及安排农事活动来建立合理的、良性的生态系统,最大程度地满足作物不同生长发育阶段对物质和能量的需要,达到高产稳产的目的.

从基因生态观点讲,环境条件制约生物体的表现和生物体内通过基因的自动调节而具有一定缓冲能力,是一个问题的两个方面.在农业区划上,应根据品种基因型

与环境的互作性质, 即运用由环境因子的量值变化而引起的生物体性状变异的间断点划分生态类型区, 才能达到分类指导作物生产的目的^[3]。特别是在研究目前大面积推广三系杂交水稻的核质基因与环境的互作问题时, 运用这一观点更具有重要的理论和实际意义。因为长期以来作物的遗传育种与耕作栽培工作存在着互不关心的局面, 这实质上违背了生态遗传学原理, 即表现型= 基因型+ 环境+ 基因型×环境。如不少育种工作者指出杂交水稻优势乃是核质互作的结果, 其中不育胞质对杂种一代主要农艺性状呈负效应。对于这种负效应他们认为可以通过选育高产强恢复系配强优组合消除其负效应作用^[8, 9, 12, 15, 21]。然而, 作物的许多经济性状是以数量遗传呈现的, 环境条件(包括栽培措施)对胞质效应以及核质互作的影响不可忽视^[21, 22]。研究表明, 环境条件(肥、密、季节)可影响胞质效应及核质互作。就主要农艺性状而言, 同质源不同核背景或不同质源同核背景对环境的反应特性不同。对环境相关和表型相关较大的性状如株总粒重、株总粒数、成穗率和谷草比, 其胞质效应及核质互作的优劣, 可受栽培技术所调控。遗传相关较大的性状如结实率和千粒重调节胞质的不良影响, 需靠育种解决。胞质对 F_1 农艺性状的影响与体内 ATP 酶活性强弱呈正相关, 而与过氧化物酶活性强弱呈负相关, 这是环境异向调节对应核质基因功能的结果。因此栽培上应注意促进不育胞质对主要农艺性状特别是分蘖成穗率的正向影响, 才能达到高产稳产的目的^[8~10]。随着基因工程技术的迅速发展, 基因工程生物将被广泛地应用于非受控的自然环境中, 这将带来诸多的环境和生态方面的问题^[14], 基因生态学将为克服上述问题提供

广泛的研究前景。

参考文献

- 1 元生朝. 1988. 光照诱导湖北光敏感核不育水稻育性转变的敏感期及其发育阶段的探讨. 作物学报, 14(1): 7~12.
- 2 李汝祺主编. 1993. 中国大百科全书生物学分册. 遗传学. 北京、上海: 中国大百科全书出版社, 49~51.
- 3 李学渊. 1986. 基因×环境互作与玉米生态类型的划分及其应用. 河南农业大学学报, 20(3): 363~378.
- 4 沈骊天. 1988. 系统信息控制科学原理. 南京: 南京大学出版社, 182~217.
- 5 吴志强. 1986. 农业生态基础. 福州: 福建科学技术出版社, 20~210.
- 6 周波. 1990. 生态学的遗传基础——基因选择与适应. 生态学杂志, 9(4): 64~66.
- 7 陈章良. 1991. 植物基因的调控机制探讨. 生物工程进展, (4): 8~12.
- 8 林文雄、吴志强. 1989. 环境对杂交水稻胞质效应及核质互作遗传效应的影响. 江西农业大学学报, (专刊): 88~96.
- 9 林文雄、吴志强. 1990. 环境对杂交水稻胞质效应及核质互作遗传效应的影响. 福建农学院学报, 19(2): 148~154.
- 10 林文雄、吴志强. 1991. 环境对杂交水稻胞质效应及核质互作遗传效应的影响. 福建农学院学报, 20(1): 1~7.
- 11 贺浩华. 1987. 温度对光照诱导光敏感核不育水稻的发育与育性转变的影响初步研究. 武汉大学学报, (专刊): 87~93.
- 12 杨仁崔、刘杭美、卢浩然. 1984. 水稻冈型不育胞质对杂种一代的影响. 中国农业科学, (4): 1~5.
- 13 梁广文、曾玲. 1991. 生物进化原因新说. 青年生态学者论丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 299~303.
- 14 闻大中. 1992. 基因工程生物的生态影响及其评价. 应用生态学报, 3(4): 371~377.
- 15 盛孝邦、李泽炳. 1986. 我国杂交水稻雄性不育胞质的研究进展. 杂交水稻, (3): 38~41.
- 16 盛承发. 1991. 生态学基本概念的发展. 青年生态学者论丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 13~23.
- 17 植物生理通讯编辑部. 1987. 植物生理学讲座. 北京: 科学出版社, 5~23.
- 18 D. 赫斯著(吴相钰等译). 1982. 植物生理学. 北京: 科学出版社, 233~280.
- 19 R. 道金斯著(书允中等译). 1983. 自私的基因. 北京: 科学出版社, 147~281.
- 20 T. 杜布赞斯基著(谈家桢等译). 1982. 遗传学与物种起源. 北京: 科学出版社, 18~21.
- 21 Duvick, N. C. 1958. Yields and other agronomic characteristics of cytoplasmically pollen sterile corn hybrids, compared to their normal counterparts. *Agronomy Journal*, 50: 121~125.
- 22 Michealis, P. 1954. Cytoplasmic inheritance in epilium and its theoretical significance. *Advance in Genetics*, (6): 287~401.
- 23 Putman, R. J. and Wratten, S. D. 1984. Principles of Ecology. London Groom Helm, 105~125.