

GMOs: 生态学研究中的新热点

魏伟^① 马克平^{①*} 石纪成^②

(^①中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; ^②湖南省宁乡市农业局, 宁乡 410600.)

* 联系人, E-mail: kpma@ns.ibcas.ac.cn)

摘要 基因流是一个重要的生态学和遗传学过程, 而外源基因进入野生遗传背景后的适合度是一个生态学问题, 因为适合度决定着 GMOs 或外源基因在生态系统中的命运, 并直接决定了种间竞争的结果. GMOs 与生态系统中其他物种最重要的联系通过营养关系即食物链来完成, 而基因型的改变必将影响这种关系. GMOs 的商品化释放使生态学家能够有机会研究生物体基因型的改变对生态系统的影响以及某个特定基因在生态系统以及生态学过程中的功能. 本文从生物安全研究文献中频繁使用的几个生态学名词(基因流、适合度、种间竞争和食物链)入手, 力图阐明 GMOs 在生态学研究中的科学价值, 呼吁生态学家将研究的重点放在基因的生态学功能上, 抓住机遇, 丰富和完善生态学理论.

关键词 遗传修饰生物体 外源基因 基因型 生态学功能 竞争模型

GMOs 是遗传修饰生物体的英文缩写(genetically modified organisms). 目前, 许多 GMOs, 主要是 GM 作物, 已经进行了商业化释放, 但是国际上对其安全性的争论一直没有停止过. 对 GMOs 安全性的争论的原由和依据也不仅仅来源于科学, 而更多地掺杂了社会因素及经济和政治利益^[1], 这样容易使人坠入 GMOs 安全性的争论而忽视了其科学价值.

实际上, 利用基因沉默和将基因转入受体等的技术已经在研究基因功能中发挥了巨大的作用^[2]. 生物体内某个基因的改变(即基因型的改变)是否会影响个体、种群、群落甚至生态系统? 这是生态学关注的一个重要问题. 对于这方面的研究, GMOs 提供了一个很好的研究模型, 也成为了分子生态学的一个重要内容^[3]. 下面就一些主要的生态学名词在 GMOs 生态学风险研究中的应用来说明 GMOs 作为生态学研究中的一个新热点在阐明生物体基因型的改变对环境的影响以及基因在生态系统功能中的意义.

1 基因流

基因流来自英文“gene flow”, 在生态学上通常主要指由于交配或迁移而导致基因从一个繁殖种群向另外一个种群的扩散, 使繁殖种群中的等位基因频率发生变化. 基因流是双向的. Slatkin 认为^[4], 基因流是一个有力的进化力量, 少量的基因流就能够抵消诸如突变、漂变和选择等其他力量的作用. 在有

关生物安全的文献中, 基因流主要是特指外源基因在 GMOs 与其有亲缘关系的生物间的交流.

由于许多栽培作物都驯化自野生植物, 在自然界中, 这些作物都存在自己的野生近缘种. 已有的证据表明, 全世界至少有 44 种栽培作物能够与它的一种或几种近缘种杂交, 其中就包括现在已经商品化种植的 GM 作物, 如油菜、玉米和大豆等^[1]. 栽培作物与其野生近缘种间的基因流主要有 2 个不利的后果, 即杂草化进化和野生近缘种灭绝^[5]. Ellstrand 等人^[5]列举了世界上 13 种重要作物与其野生近缘种的自然杂交, 认为 7 种作物与其野生近缘种的杂交能够导致或提高后者的杂草化. 转入外源抗逆基因作物的商品化种植将会加重人们对作物与野生近缘种间基因流生态学后果的担心^[6].

目前, 监测基因流的手段上主要有表型等形态学或分子生物学标记, 其中后者比较常用, 但进行分子生物学的检测比较费时费力, 而且有时需要筛选出合适的标记, 而 GMOs 的外源基因是已知的, 只要检测出外源基因的扩散就能反映出基因流的动态. 现有的 GMOs 检测是用一种绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)基因作为标记基因, GFP 在长波段紫外灯或蓝灯下很容易用肉眼观察到, 这样可以简化检测程序. 有的学者认为, GFP 是在跟踪基因流方面比较有用的一个手段, 也可以将其应用到野外对基因流的监测上^[1].

1) Stewart Jr C N. Gene flow and its consequences: *Brassica napus* (canola, oilseed rape) to wild relatives. In: Proceedings of the Gene Flow Workshop, the Ohio State University, March 5 and 6, 2002. 99~105

2 适合度及适合度代价

适合度主要是指基因型的适合度,即指这个基因型对未来世代的基因库所做的相对贡献,包括生殖和生存 2 个方面. 在没有选择压力下,如果抗逆性的特定基因型个体的适合度低于非抗个体的适合度,即可以认为该基因型存在适合度代价. 实际上,适合度是一个相对的概念,要与环境条件联系起来,并且要与具体的生长发育阶段结合起来考虑^[7]. 适合度是野生或杂(回)交种群在野外竞争定居能力的重要指标,能够指示外源基因在自然界的命运,在某种程度上也能预测其对生物多样性影响的程度.

对于 GM 作物与近缘种间杂交后代的适合度,国际上争论比较大. 有人认为,外源抗逆性转基因在植物或植物杂交或回交后代中的存在能够增加植物的生存竞争力或不存在适合度代价^[8]. Snow 等人^[1]最近的研究表明,转 *Bt* 基因的抗虫向日葵与野生向日葵回交后代能够产生较多的种子,说明 *Bt* 基因能够提高植物的适合度. 但是也有人认为,当不存在选择压力时,外源基因在植物基因组内的存在会造成该植物的适合度代价^[9],导致生存或生殖力的降低,从而使植物在自然界中失去竞争力,该外源基因在自然中的力量随后消失,不会造成危险的生态学后果. 田纳西大学(University of Tennessee) Stewart 教授的研究组将 *Bt* 油菜与野生芜菁的杂交种与野生芜菁回交,获得的携带 *Bt* 基因的回交种再与野生芜菁一起释放到麦田中,发现回交种对小麦产量造成的影响比野生芜菁要低 20%(Stewart 等,私人通讯),Stewart 认为杂草经历了多年的选择,其适合度肯定要比携带外源基因的杂(回)交种高.

但是,有时观察到的适合度的下降并不一定是由外源基因的适合度代价引起的. 例如, Bergelson 等人^[10]发现,与对照相比,转抗除草剂基因的拟南芥的种子产量的降低仅仅与突变的乙酰乳酸合成酶基因的表达有关,代价是该等位基因特异的,与外源基因的转入无关. 另外,适合度可能有一个动态的过程. 例如,虽然油菜与野萝卜早期回交后代的生殖力比较低,但以后回交后代的生殖力逐渐增加^[11]. 目前,已经得到了油菜与野萝卜的第 6 代回交后代,以野萝卜为母本并携带抗除草剂基因的回交后代的适合度与不携带除草剂基因后代及野萝卜的适合度无显著

差别^[12].

3 种间竞争

GMOs 进入自然界是不可避免的,因而将会与自然生态系统中的物种产生竞争关系,可以利用生态学中种间竞争的概念来理解这种竞争,而 GMOs 成为了一种人造的能够与自然物种发生竞争关系的生物体. Kareiva 等人^[13]认为,可以利用 Lotka-Volterra 种间竞争模型来预测转基因入侵的后果. 他们通过设计实验,定义有关的参数后,预测一种(缺失突变)遗传修饰微生物——丁香假单胞菌株系同其野生株系间的竞争. 根据模型的预测结果,推测这两种假单胞菌株系可以长期共存,缺陷型株系不会最终代替野生型,但能抑制野生型的生长.

GMOs 进入自然系统中以后,将会与多种生物而不仅与一种生物发生竞争作用. 例如,植物特别是高等植物,都需要光、水、CO₂ 和营养物质这些资源,但资源利用出现分化的可能性比较小,因而研究困难较大. Andow^[14]根据 Tilman 模型建立了一个数学理论模型来预测 GMOs 释放对群落结构的改变. 在这个模型中,Andow 用一个参数(R^*)来描述一个物种的最低资源需求,一个物种的 R^* 值愈低,其竞争能力就愈强. 当群落中初级消费者消耗植物比较大时,外源基因的抗性就能够降低植物的 R^* 值,这种 GM 植物就可能影响到群落的结构;当植物的竞争能力差(高 R^* 值)时,并且外源基因性状对 R^* 值没有影响时,这种 GM 植物就不会影响到群落的结构.

4 食物链

生态系统中生物成员之间最重要的联系通过营养关系连成的食物链,食物链彼此交错连结,形成食物网^[15]. 农业生态系统的食物链可能比较简单,营养级水平也少,其中一个最重要的食物链可以表示为“作物—害虫—害虫天敌”. 抗虫的 GM 作物种植到农田以后,除了会对其靶标害虫产生毒杀作用外,也会通过食物链影响到其靶标害虫的天敌. 当然,非靶标昆虫(如蝴蝶和蜜蜂等)以及一些小型的动物(如鸟类等)有时也可能会接触到抗虫蛋白从而受到影响.

目前,有几种抗虫基因在 GM 作物中被广泛使用,如 *Bt*, *CPTI*(豇豆胰蛋白酶抑制基因)和 *GNA*(雪花莲凝集基因)等. *Bt* 基因来自细菌, *CPTI* 和 *GNA* 基因

1) Snow A A, Pilson D, Rieseberg L H, et al. Ecological effects of pest resistance genes that disperse into weed populations. In: Proceeding of the 7th International Symposium on the Biosafety of Genetically Modified Organisms, Beijing, China, October 10 ~ 16, 2002, 44~51

来自植物本身. 由于它们在自然界中是自然存在的, 并且这些基因编码蛋白的富集从未见有报道, 因此, 有些科学家认为它们对环境是安全的. 但是, 这些抗虫蛋白从未在植物中以如此高的浓度(99%的致死浓度)存在过, 并且由于能够直接在食用作物中表达, Bt 蛋白也从未能如此容易地进入人类的食物链. 因此, 需要重新评估这些蛋白在自然界中富集的生态学效应.

随着现代生物技术的进步, 越来越多的新基因或蛋白将被发现, 而我们也很想探知它们的功能. 如果我们已知其编码和调控基因, 就可以利用转基因技术创造出一个新的生物体, 并将其释放在一个可控的系统中. 然后根据营养级关系很方便地建立起一个具有生态学意义的食物链模型, 这样就可以在较短的时间内揭示所研究基因和蛋白的功能及其在食物链中留存与转移的情况. 至少借助现存的 GMOs, Bt, CPTI 和 GNA 等基因的生态学功能可以利用这样的手段来阐明.

5 结束语

除 GMOs 本身直接的生态学效应外, 它们进入自然界(如农业生态系统)后也可能会导致“小环境”的变化(田间管理, 如除草剂和杀虫剂使用措施的改变), 环境的变化也可能会影响生态系统内的生物多样性及其他生物的种群动态, 这是 GMOs 的间接生态学效应. 当然, 外源基因转入生物体以后, 也有可能影响受体基因组及基因的表达以至个体生理条件的改变, 这应属于间接效应.

如果抛开有关 GMOs 政治和经济利益之争, 我们将会发现 GMOs 的科学价值, 因为它们不仅可以用来阐明基因在个体内的功能, 也可以用来研究基因在群体内的功能以及基因型与环境间的联系. 当然, 开发 GMOs 产品的目的不一定仅仅是为了开展生态学研究, 我们要强调的是应充分利用商业化 GMOs 所带来的这种机遇, 揭示基因型的改变带来的生态学效应, 将 GMOs 与生态环境和生态系统的关系升华为基因在生态系统中的功能. 由于 GMOs 的外源基因是已知的, 这样就方便了对基因流的研究与监测; 由于外源基因进入野生遗传背景是不可避免的, 这样有机会比较携带外源基因的杂(回)交种与野生种间适合度的差别, 从一个侧面揭示外源基因的生态学功能; 由于大量的 GMOs 进入自然环境, 必然会与生态系统中的其他物种产生这样或那样的

关系, 这样就可以来研究具有某种优势的 GMOs 与本地种间的竞争结果, 并有机会研究外源基因及其产物对其他营养级上生物的影响, 从而解释基因型的改变对环境或生态系统的影响. 所以, 监测众多商业化的 GMOs 进入环境后的生态学效应, 并将它们作为一种改变了基因型的新的生物体来探讨 GMOs 和基因的生态学功能, 将会大大推进生态学尤其是分子生态学理论的发展.

致谢 感谢钱迎倩教授对本文提出宝贵意见. 本工作为中国科学院院长基金和国家自然科学基金(批准号: 30270288)资助项目.

参 考 文 献

- 1 魏伟, 马克平. 如何面对基因流和基因污染. 中国农业科技导报, 2002, 4(4): 10~15
- 2 Hollick J B, Gordon M P. Transgenic analysis of a hybrid poplar wound-inducible promoter reveals developmental patterns of expression similar to that of storage protein genes. Plant Physiol, 1995, 109 (1): 73~85
- 3 Burke T, Seidler R, Smith H. Editorial. Mol Ecol, 1992, 1: 1
- 4 Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science, 1987, 236 (4803): 787~92
- 5 Ellstrand N C, Prentice H C, Hancock J F. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. Annu Rev Ecol Syst, 1999, 30: 539~563
- 6 魏伟, 钱迎倩, 马克平. 转基因作物与其野生亲缘种间的基因流. 植物学报, 1999, 41(4): 343~348
- 7 Johnston J A, Arnold M L, Donovan L A. High hybrid fitness at seed and seedling life history stages in Louisiana Irises. J Ecol, 2003, 91: 438~446
- 8 Snow A A, Anderson B, Jorgensen R B. Costs of transgenic herbicide resistance introgressed from *Brassica napus* into weedy *B. rapa*. Mol Ecol, 1999, 8: 605~615
- 9 Tiedje J M, Colwell R K, Grossman Y L, et al. The planned introduction of genetically engineered organisms: Ecological consideration and recommendations. Ecology, 1989, 70(2): 298~315
- 10 Bergelson J, Purrington C B, Palm C J, et al. Costs of resistance: A test using transgenic *Arabidopsis thaliana*. Proc R Soc Lond B, 1996, 263: 1659~1663
- 11 Chevre A M, Eber F, Baranger A, et al. Gene flow from transgenic crops. Nature, 1997, 389: 924
- 12 Gueritain G, Sester M, Eber F, et al. Fitness of backcross six of hybrids between transgenic oilseed rape (*Brassica napus*) and wild radish (*Raphanus raphanistrum*). Mol Ecol, 2002, 11: 1419~1426
- 13 Kareiva P, Parker I M, Pascual M. Can we use experiments and models in predicting the invasiveness of genetically engineered organisms? Ecology, 1996, 77: 1670~1675
- 14 Andow D A. Community response to transgenic plant release: Using mathematical theory to predict effects of transgenic plants. Mol Ecol, 1994, 3: 65~70
- 15 孙儒泳, 编著. 动物生态学原理, 第二版. 北京: 北京师范大学出版社, 1992

(2003-06-03 收稿, 2003-08-06 收修稿稿)