

p2 科學新知系列一
表觀遺傳學與昆蟲的
發育(上)

文·圖一顧世紅



圖1 蜜蜂能為多種植物及農作物授粉，養蜂業具有重要的生態意義及經濟價值。

蜜蜂為一社會性昆蟲，一個完整的蜂群由蜂王、工蜂及雄蜂組成，儘管蜂王與工蜂為擁有相同基因組的同一物種，但牠們在形態特徵、行為及壽命等方面差異極大。那麼，人們不禁要問，擁有相同遺傳基因的個體是如何發育成蜂王及工蜂的？科學家的研究顯示，原來環境可以影響基因表現，研究環境與遺傳基因相互關係的一門學問即為表觀遺傳學，這一期及下期的科學新知系列將結合筆者的研究成果，介紹表觀遺傳學與昆蟲的發育這一方面的內容。

蜜蜂的等級分化

蜜蜂能為多種植物及農作物授粉，具有重要的生態意義及經濟價值(圖1)，同時蜜蜂也是研究探討動物行為的可塑性及學習記憶的模式昆蟲。蜂群是構成蜜蜂群體的基本單位，一個健康完整的蜂群通常是由一隻具有正常生殖能力的蜂王、成千上萬隻工蜂和季節性出現的雄蜂所組成(圖2)，牠們不是一個簡單的組合，而是高效、有序的整體。蜂王個體較大，專營產卵生殖；雄蜂較蜂王小，專司交配，交配後即死亡；工蜂個體較小，是生殖器官發育不全的雌蜂，專司築巢、採集食料、哺育幼蟲、清理巢室和調節巢室之溫濕度等。蜂王和工蜂擁有相同的遺傳物質，但由於後天(幼蟲期)環境(食物等)的差異，雌性幼蟲逐漸向蜂王和工蜂兩個完全不同的級型方向發育。

蜜蜂為完全變態類昆蟲，所有個體都經過從卵至幼蟲、蛹及成蟲的4個階段。蜜蜂的卵有



圖2 蜂群為一高度進化的社會性昆蟲群體，頭部有紅色標記者為蜂王，體型稍大。

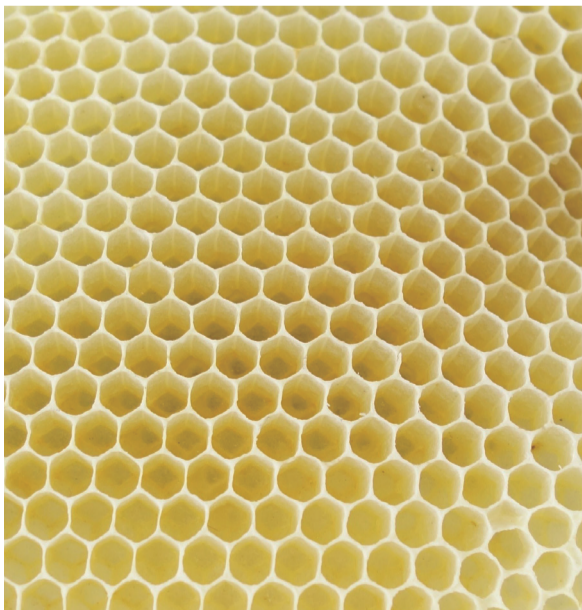


圖3 蜂房是蜜蜂所建巢穴的構造，由眾多正六邊形的巢室所組成。

受精卵和未受精卵2種，受精過程在接近產卵時才完成，沒有精子參與的未受精卵將來發育成雄蜂，而受精卵則成為雌蜂。各種卵由蜂王產在特定的蜂房內(圖3)，孵化成幼蟲後，所需營養由哺育蜂(工蜂的一種)飼餵提供(圖4)，將來會發育為蜂王的幼蟲，牠們的卵被產在較大的蜂房裡，在整個幼蟲期持續得到由哺育蜂咽頭腺和上顎腺所分泌的蜂王漿(圖5)；而將來會發育為工蜂的幼蟲僅在孵化後前3日得到蜂王漿，3天後開始「斷奶」，之後只是獲得花粉、蜂蜜(圖6)及營養成份較差的其他物質。

幼蟲食物影響蜜蜂的等級分化

蜂王漿中的何種成分促使幼蟲變身蜂王？一直是個謎。日本學者的研究發現，蜂王漿中的一種稱為王漿蛋白(royalactin)的蛋白質是蜜蜂幼蟲變身蜂王的秘密所在。這種蛋白質能活化生長因子的受體，激活受體下游的一系列激酶，使蜜蜂卵巢發育，體型增大，激素分泌增加，從而使蜜蜂幼蟲發育成蜂王。用這種蛋白質飼養果蠅幼蟲，也同樣出現體型較大、產卵數多和延長其壽命等特徵，這些特徵與誘發蜂王發育過程十分類似，說明了這一種蛋白質對生物特徵的影響是跨物種的。另外，哺育蜂上顎腺所分泌的一種稱為10-羥基-癸烯酸的化合物也會影響到蜂王的組織器官發育及相關基因的表達。

表觀遺傳學

基因密碼是打造你我樣貌的藍圖，但飲食、生活方式和環境可能會在DNA及其相關物質上加以修飾而影響我們，甚至後代的基因表現。現代生物學的研究顯示，基因的表達及調控除了受核苷酸序列影響外，飲食、環境及其他因素也會透過表觀遺傳在DNA、組蛋白及染色體上的修飾而影響基因的表達，常見的表觀遺傳學現象有DNA甲基化、組蛋白的化學修飾及非編碼RNA的調控等。DNA甲基化為化學修飾DNA的一種形式，能在不改變DNA序列的前提下，影響基因的表達，DNA甲基化過程會使甲基添加到DNA分子上，使某些基因靜默(Gene silencing)，進而使其失去功能。在真核生物細胞核中，DNA纏繞在組蛋白上，包裝形成染色質結構，而染色質包裝的緊密程度決定了基因表達的活性，染色質可透過組蛋白的化學修飾(如乙酰化、甲基化等)來調控基因的表達。非編碼RNA因無法像我們熟知的編碼RNA(Coding RNA，如mRNA)那樣可以轉譯出細胞所需的蛋白質，之前被科學家認為是無

用的序列，但近幾年來的研究表明，真核生物細胞中普遍存在大量非編碼RNA，這些非編碼RNA包括了小分子核糖核酸(miRNA，約21到23個核苷酸)等，這些非編碼RNA不僅可以參與基因靜默化、X染色體失活及抑制轉錄活性等作用，更通過複雜的調控機制間接調控DNA甲基化及組蛋白修飾。

用的序列，但近幾年來的研究表明，真核生物細胞中普遍存在大量非編碼RNA，這些非編碼RNA包括了小分子核糖核酸(miRNA，約21到23個核苷酸)等，這些非編碼RNA不僅可以參與基因靜默化、X染色體失活及抑制轉錄活性等作用，更通過複雜的調控機制間接調控DNA甲基化及組蛋白修飾。

蜜蜂的等級分化與表觀遺傳學

2006年科學家已完成蜜蜂基因組之測序工作，研究顯示，蜜蜂具有和哺乳動物類似的全功能DNA甲基化系統，比較蜂王與工蜂幼蟲DNA甲基化後，發現蜂王幼蟲基因甲基化水平顯著低於工蜂，在幼蟲早期人為地使蜜蜂的某些與DNA甲基化相關的基因(如Dnmt3)失去活性，可以人工誘發蜂王個體的產生。人為控制幼蟲攝取蜂王漿的時間，發現攝取蜂王漿的時間愈長，基因甲基化水平顯著降低，而蜂王的個體逐步增大。另外，如前面所述，蜂王漿在幼蟲期的持續攝取為使蜜蜂幼蟲發育成蜂王的主要因素，其主要成份王漿蛋白及10-羥基-癸烯酸也會透過表觀遺傳來影響卵巢發育、體型及激素分泌等，從蜂王漿也檢測到多種miRNA，這些miRNA的作用也會影響到幼蟲的組織器官發育及相關基因的表達，從而使蜜蜂幼蟲發育成蜂王。



圖4 哺育蜂正在飼餵蜜蜂幼蟲。



圖5 蜂王漿又稱蜂乳，是蜜蜂幼蟲變身蜂王的秘密所在。蜂王漿也具有增強免疫能力、抑制癌細胞生長、延緩衰老及促進新陳代謝等功能。



圖6 蜂蜜是蜜蜂用花蜜釀造出來的食物，成千上萬種昆蟲之中，只有蜜蜂能夠加工食物。蜂房內的蜂蜜(左上)通過分蜜機(右上)收集後，作為蜂產品出售(下)。