

植物的基因流及其在濒危植物保护中的作用

陈小勇

(厦门大学生物系, 厦门 361005)

摘要 基因流是影响植物种群遗传结构的重要因子,在濒危植物的保护中也有重要的意义。本文介绍了基因流的测定方法,分析了基因流的格局及其与种群遗传分化的关系,并介绍了基因流在濒危植物保护中的应用前景及途径。

关键词 基因流, 遗传结构, 濒危植物保护

Gene flow of plants and its role in the conservation of endangered plants/Chen Xiaoyong //CHINESE BIODIVERSITY. —1996, 4(2): 97~102

Gene flow is an important factor influencing the genetic structure of plant populations and plays role in the conservation of endangered plants. This paper introduced different methods for measurement of gene flow in plants, analyzed the patterns of gene flow within and among populations. Relation between gene flow and population differentiation was also discussed. At last, implications of gene flow in the conservation of endangered plants were introduced.

Author's address Department of Biology, Xiamen University, Fujian Xiamen 361005

Key words Gene flow, genetic structure, conservation of endangered plants

许多因子(如种群大小、繁殖系统、性比、世代长、世代重叠和基因流等)影响着自然植物种群的遗传变异程度,其中保护生物学考虑较多的关键因子之一是基因流,即种群间和种群内基因流的移动^[1]。然而在早期一些研究者^[2,3]却否定基因流在进化中的作用,主要是由于他们所研究的种群基因流很低的缘故,另外在存在很强的选择时,基因流的作用会减弱,因此他们提出基因流的重要性不能撇开其他因素加以评价^[4]。虽然在不同植物中基因流的强度存在很大的差异,但它在植物进化中的作用是毋庸置疑的^[1,5]。基因流可以阻止种群内遗传变异的^{*}减少,防止种群的分化^[6],在濒危植物的保护和管理中有着广泛的应用前景,但在实际中尚未引起足够的重视,甚至在有的保护措施中,由于未考虑基因流的作用而导致了不必要的损失和物种^{*}消亡^[5]。

1 基因流的测定

植物种群^{*}内和种群间的基因流是借助于花粉、种子、孢子、植株个体以及其他携有种群遗传物质的物体为^{*}媒介进行的,其中花粉扩散是自然植物种群最主要的基因流,也是研究得最多的基因流形式^[7],本文也主要针对花粉扩散这一形式的基因流进行论述。基因流的测定方法大致可以分为两类(表1)。

表 1 研究植物基因流的不同方法

Table 1 Different methods for measuring gene flow in plants

直接测定方法	
记录柱头花粉粒数目	Thomson & Plowright (1980), Waser & Price (1982), Handel (1983)
人工模拟法	Ogden et al. (1974), Raynor (1979), Handel (1983)
遗传标记法	Muller (1977), Schall (1980), Handel (1985), Bos et al. (1986), Smyth & Hamrick (1987)
父系分析法	Ellstrand (1984), Ellstrand & Marshall (1985), Hamrick & Sohnabel (1985)
间接测定方法	
化学标记法	Gaudreau & Hardin (1974), Handel (1976), Stockhouse (1976), Reinke & Bloom (1979), Waser & Price (1982)
观察传粉者活动	Schmitt (1980), Levin (1981), Handel (1983)
$F_{ST}(G_{ST})$ 法	Wright (1951)
稀有等位基因法	Slatkin (1980, 1985), Slatkin & Barton (1989)

1.1 直接测定法 这类基因流测定方法具体又可以有如下 4 种测定方法:

记录柱头上花粉的数目:当植物花粉存在形态差异时,可以直接计算柱头上花粉的数目来估计基因流的强度^[8],如果在局部地方,植物的花缺少花粉时,也可以采用直接计数法来估测基因流^[9]。

人工模拟法:采用人工接受器代替花柱头来接收花粉或人工模拟的花粉,这种方法适用于风媒传粉的植物,并已在不少植物上得到应用^[10]。这种方法的有效性和精度取决于实验设计,尤其是经过接受器的风速,收集器表面的大小和形状^[10]。人工模拟的花粉大小对结果也有很大的影响。

遗传标记法:等位酶分析技术广泛应用后,研究者也经常采用标记等位基因来研究植物种群的基因流^[11-14]。在种群引入具独特等位基因的个体作为源植株,检测独特等位基因在种群中的扩散来估测基因流强度。

父系分析法:这种方法是八十年代发展起来估测基因流的一种方法^[15,16],采用等位酶技术检测种子的基因型,找出种子可能的父本,从而确定基因流的强度。这种方法与植物的遗传多样性有关,并且需要存在多个多态位点,因此,也不是适合所有的植物种类^[16]。

直接测定法由于观察和实验实践尺度的限制,不能检测出基因流格局的偶然变化,一般低估了长距离的基因流程度^[11]。而且这类方法大多只适用于种群内基因流的测定。

1.2 间接测定法 这类方法具体也有四种方法:

化学标记法:采用染料(如亚甲基蓝、荧光染料等)或采用同位素标记花粉,追踪花粉的扩散来估测基因流^[9,17,18],Gaudreau 等^[19]和 Handel^[21]也曾采用花粉中罕见的化学物质标记花粉,在采用中子活化分析检测标记物来估测基因流强度。

观察传粉者的活动法:这种方法假设传粉者的活动代表花粉的传播格局,因此可以通过观察传粉者的活动来估测基因流程度^[10],并已进行了很多研究^[10],然而传粉者移动对很多因子比较敏感,并且同一植物的不同传粉者的活动存在很大差异^[10],研究表明这种方法低估了真实的基因流^[18],并且在有些情况下,传粉者的活动与花粉的实际扩散之间的相关性很弱^[10]。

F-统计法:这是一种应用较多基因流间接测定的方法,Wright^[21]提出基因流(Nm)与种群间的固定指数 F_{ST} 存在关系: $Nm = 1/(4 F_{ST} + 1)$,因此可以根据 F_{ST} 来测定基因流^[22],在许多研究中也常用 G_{ST} 代替 F_{ST} 进行计算^[22]。

稀有等位基因法:这个方法是八十年代由 Slatkin^[23]提出的,根据仅存在于一个种群的等

位基因(即稀有等位基因)的频率来估测种群间基因流强度。模拟研究表明稀有等位基因频率的平均值与基因流存在着关系^[24]: $\lg \bar{p}(1) = a \lg Nm + b$, 式中参数 a 、 b 的值与平均种群大小 (Np) 有关^[24]。

2 基因流格局与植物种群的遗传结构

描述植物种群基因流格局的理论模型最常见的有岛屿模型、垫脚石 (stepping-stone) 模型及距离隔离模型。在岛屿模型中, 种群划分为几个随机单元, 每个单元迁移到其他单元的个体相同, 是远距离基因流的极端类型, 所有的距离级中都维持着相同的、很低的基因流。而垫脚石模型代表短距离基因流的极端类型, 基因流仅发生在毗邻的种群之间, 基因流强度较大但距离很短。距离隔离模型描述或多或少呈连续分布物种的基因流, 这个模型中, 基因流随着距离的增加而减少。植物种群基因流测定结果表明距离隔离模型与观察结果比较符合^[25,26]。

植物基因流与距离的关系可以用图 1 来表示。近距离(种群内)基因流呈尖峰分布, 而种群间(远距离)基因流基本上维持在一个较稳定的背景值。种群内基因流强度因物种而异, 同时与种群密度、开花物候的时间变异及繁殖系统有关^[1], 种群的背景基因流在不同植物中变化很大, 如在一年生自花传粉的植物中几乎不存在基因流, 而在风媒传粉的

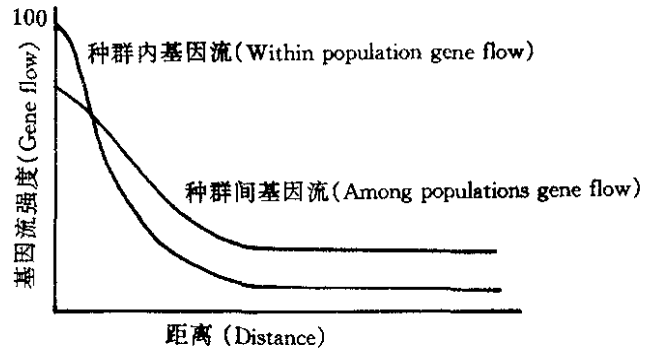


图 1 种群内和种群间基因流

Fig. 1 Gene flow within and among populations

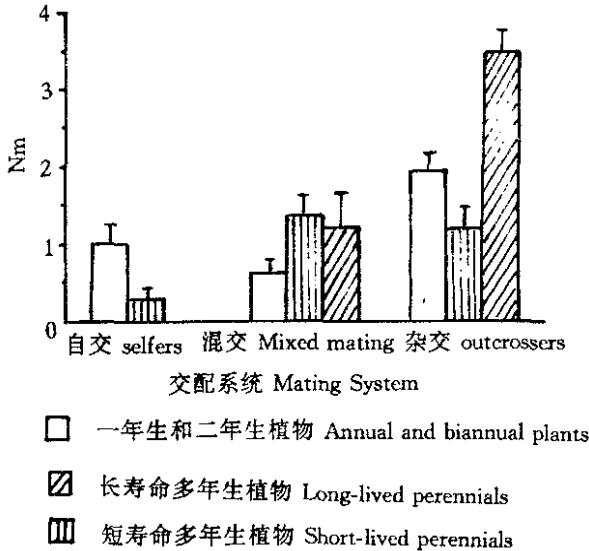


图 2 不同交配系统植物的基因流

(引自 Widén & Sjöström)

Fig. 2 Gene flow of different types of mating system (from Widén & Sjöström)

针叶树种中却很大。

对不同植物类群的基因流 (N_m) 统计结果表明, 自交物种的基因流最小(图 2), 混交植物的基因流次之, 杂交植物的基因流最大, 平均为 3.5。根据植物的寿命划分, 一年生草本植物的基因流最低, 寿命长的乔木基因流最大。

Wright^[21]指出如果 $Nm < 1$, 则由于遗传漂变可以导致种群间明显的遗传分化, Slatkin^[6]通过模拟研究, 认为每 2 代只要有一个有效交换的个体就可以避免因遗传漂变引起的种群分化。Widén & Sjöström^[1]对 124 种植物的基因流 Nm 统计表明 51% 物种的 $Nm < 1$, Nm 小于 0.5 的物种也达 35%。这些物种种群间的基因流程度比较低, 不管采用哪个标准, 都说明许多物种种群

间的基因流较低, 遗传漂变在种群分化中起较大的作用, 可能导致遗传变异的减少。

植物的遗传结构是指等位基因或基因型在空间或时间上的非随机分布^[27]。测定遗传结

构主要有 F-统计中的 F_{ST} 及分化度 G_{ST} , 并且 G_{ST} 与多等位基因 F_{ST} 的值很相近^[28]。植物基因型在种群内和种群间一般都不是随机分布, 在不同种群之间, 同一种群的不同亚种群之间, 甚至在同一个体的不同后代之间都存在显著的遗传差异^[29-31]。这种遗传结构是突变、选择、漂变及基因流综合作用的结果, 其中基因流在遗传分化中的作用近年来尤为重视, 对不同类群植物的基因流与种群分化的关系进行分析表明, 分化程度低的植物类群往往具有较大的基因流(表 2), 自交植物的 G_{ST} 最大, Nm 仅为 0.065, 远低于 Wright^[21] 的标准, 也低于 Slatkin^[6] 的标准。而风媒传粉的杂交植物中 G_{ST} 最小, Nm 则为最大(5.380), 远大于 1。按种子扩散机制划分, 种群遗传分化程度与基因流也存在密切的关系(表 2)。

表 2 基因流与遗传分化的关系(引自 Hamrick 1987)
Table 2 Relationship of gene flow and genetic differentiation

	研究数 Number of studies	$\bar{p}(1)$	N_m	G_{ST}
繁殖系统				
自交	19	0.316	0.065	0.485
混交(动物为媒介)	9	0.200	0.161	0.256
杂交(动物为媒介)	16	0.089	0.801	0.178
杂交(风为媒介)	14	0.034	5.380	0.050
种子扩散机制				
重力				
大种子	10	0.200	0.161	0.285
小种子	15	0.315	0.065	0.397
动物(接触)	9	0.148	0.292	0.346
动物(消化)	4	0.194	0.171	0.287
风力	20	0.038	4.313	0.099

3 基因流在濒危植物保护中的作用

珍稀濒危植物的数量一般较少, 种群也很小, 个体之间的交配往往是在亲缘个体之间进行的, 即发生近交, 自交或与亲缘个体的杂交程度较大时, 将减小有效种群大小, 进一步加大近交程度。近交增加了隐性有害等位基因表达的机会, 从而导致适合度下降, 即近交衰退。另外, 在小种群中, 遗传漂变的作用显得突出, 降低种群的遗传变异, 最终可能导致每个位点仅含一个等位基因。而基因流可以增加有效种群大小, 从而减轻小种群中的近交衰退和遗传变异的减少, 因此, 一般认为基因流有利于珍稀濒危植物的保护。但是, 基因流在某些情况下, 它能降低局部变异, 阻止适应性分化, 通过远交衰退降低适合度等, 因而也可以对小种群造成不良后果^[5], 由于对这一点认识不多, 因此尤应予以注意。基因流在小种群保护中的作用与基因流的变化有关, 如果基因流在世代之间的变化很小, 基因流不会有很坏的影响, 但变化很大时, 则要引起注意。

如果植物种群原来的基因流较高($Nm > 0.5$), 后来下降很大, 其原因可能有生境斑块化、传粉者减少、选择作用加强等。前两种情况导致的基因流降低, 可以通过增加基因流来改善, 方法可以有移植、种子交流或进行种群间的杂交^[5], 一般认为增加基因流, 每代只要有很少的基因交换即可, 对多年生植物来说, 每 20 年增大一次基因流就足够了^[5]。如果是选择作用(如环境污染、气候变化等环境因子的剧烈变化)加大所致, 那么先应查明是何种因子变化所致, 并尽量加以清除, 同时增加基因交换, 使有效基因流维持在原有的水平。

如果植物种群原来的基因流很低($Nm < 0.5$), 由于干扰导致基因流升高, 那么可能会由于远交衰退而对植物保护有害, 这在基因流 $> 10\%$ 时, 对适合度的影响尤为明显, 在这种情况下

下,必须针对造成基因流上升的原因采取相应降低基因流的措施。

基因流增加可能有三种原因:(1)干扰导致种群变小,使迁入的花粉或种子所占比例增大,(2)常见的亚种或品种的分布区迅速增大使得与稀有亚种或品种毗邻或同地,导致基因流增大,(3)不正确的管理措施,如人为移植以提高基因流,增大种群大小。

降低第(1)种情况下的基因流比较困难,对虫媒传粉的物种,可以采用移植其他受体植物^[5],对风媒传粉的物种来说,可以在濒危物种周围种植高大的其他植物作为障碍来阻挡花粉流,或采用其他方法降低基因流,对于种子迁入形成个体,可以迁出外来个体,移植到其他地方形成新的种群。第(2)种情况导致的基因流增加,可以采用人工清除稀有亚种(或品种)周围的常见亚种(或品种),避免由于两个亚种(或品种)遗传距离较大导致的远交衰退,也可以避免由于竞争导致稀有物种的消亡。第(3)情况的基因流增加比较麻烦,因为移植是增加种群大小、提高局部遗传多样性常用的方法^[32],对这种方法可能的不良后果往往认识不足,如果盲目移植,可能会由于远交衰退导致物种消亡。珍稀濒危动物 *Capra ibex* 的一个种群的消亡就是由于这种原因造成的^[33]。

植物种间的基因流在濒危物种的保护中也应引起注意,尤其是在濒危物种与其近缘种间地或距离很近时,更应加以重视。遗传同化是种间基因流导致濒危物种消亡的途径之一,其中又以小种群更敏感;远交衰退是种间基因流引起物种消亡的另一途径。已有证据表明一年生杂草 *Helianthus annuus* 通过杂交对几种濒危向日葵属(*Helianthus*)物种造成很大的威胁^[5]。在加利福尼亚,由于杂交,栽培胡桃(*Juglans regia*)使野生稀有种 *J. hindsii* 濒临灭绝^[34]。

减少种间基因流的措施是对濒危物种与其同属的亲合物种进行隔离,一般来说,对高度自交物种(杂交率 <0.1),相隔 50 m 就足够了,但杂交率较高的种类(如自交不亲合或雌雄异株物种)需要间隔 500 m 以上^[35]。在具体保护措施中,可以进行移植,使得稀有物种与其他物种发生杂交的可能性尽量减少。

参 考 文 献

- 1 Widen B, I. Svensson. Conservation of genetic variation in plants: the importance of population size and gene flow. In: Hansson L (ed.), *Ecological principles of nature conservation: application in temperate and boreal environments*. New York: Elsevier Science Publishers, 1992, 113~161
- 2 Enrich P R, P H Raven. Differentiation of populations. *Science*, 1969, **165**:1228~1232
- 3 Levin D A, H W Kerster. Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.*, 1974, **7**:139~220
- 4 梅里尔 D J 著,黄瑞复,魏蓉城,晏一祥译.生态遗传学.科学出版社,1981
- 5 Ellstrand N C. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1993, **24**:217~241.
- 6 Slatkin M. Gene flow and geographic structure of natural populations. *Science*, 1987, **236**:787~792
- 7 Ellstrand N C. Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *OIKOS*, 1992, **63**:77~86
- 8 Thomason J D, R C Plowight. Pollen carryover, nectar rewards and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecologia*, 1980, **46**:68~74
- 9 Waser N M, Price M V. A comparison of pollen and fluorescent dye carry-over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*, 1982, **63**:1168~1172
- 10 Handel S N. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. In: Real L (ed.), *Pollination Biology*. Orlando: Academic Press, 1983, 163~211
- 11 Bos M, H Harmens, K Vrieling. Gene flow in *Plantago*, I. Gene flow and neighbourhood size in *P. lanceolata*. *Heredity*, **56**:43~54

- 12 Handel S N. Pollen flow patterns and the creation of local genotypic variation. In: Haeck J, J W Woldendorp (eds.), *Structure and functioning of plant populations*, 2. *Phenotypic and genotypic variation in plant populations*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1985. 251~265
- 13 Schaal B A. Measurement of gene flow in *Liatris texensis*. *Nat. Lond.*, 1980, **284**:450~451
- 14 Smyth C A, J L Hamrick. Realized gene flow via pollen in artificial populations of musk thistle, *Carduus nutans*, *Evol.*, 1987, **41**:613~619
- 15 Ellstrand N C, D L Marshall. Interpopulation gene flow by pollen in wild radish, *Raphanus sativus*. *Amer. Nat.*, 1985, **126**:606~616
- 16 Hamrick J L, A Schnabel. Understanding the genetic structure of plant populations, some old problems and a new approach. In: Gregorius H R (ed.), *Population genetics in forestry*, Berlin: Springer-Verlag, 1981, 50~70
- 17 Reinke D C, W L Bloom. Pollen dispersal in natural populations: a method for tracking individual grains. *Syst. Bot.*, 1979, **4**:223~229
- 18 Stokhouse R. A new method for studying pollen dispersal using micronized fluorescent dusts. *Am. Nat.*, 1976, **96**:241~254
- 19 Gaudreau M, J Hardin. The use of neutron activation analysis in pollination ecology. *Brittonia*, 1974, **26**:316~320
- 20 Handel S N. Restricted pollen flow in an experimental garden of *Cucumis melo* (*Cucurbitaceae*). *Am J. Bot.*, 1976, **69**:1538~1546
- 21 Wright S. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, 1951, **15**:323~354
- 22 Hamrick J L. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations. In: Urbanska, K (ed), *Differentiation patterns in higher plants*, New York: Academic Press, 1987, 53~67
- 23 Slatkin M. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evol.*, 1985, **39**:53~65
- 24 Slatkin M, N H Barton. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evol.*, 1989, **43**:1349~1368
- 25 Levin D A, H W Kerster. Local gene dispersal in *Phlox*. *Evol.*, 1968, **22**:130~139
- 26 Webb C J, K S Bawa. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland plants. *Evol.*, 1983, **37**:1271~1281
- 27 Loveless M D, J L Hamrick. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1984, **15**:65~95
- 28 Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1977, **70**:3321~3323
- 29 Allard R W. The mating system and microevolution. *Genetics*, 1975, **79**(Suppl.), 115~126
- 30 Hamrick J L, R L Holden. Influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. *Evol.*, 1979, **33**:521~533
- 31 Linhart Y B, J B Mitton, K B Sturgeon, M L Davis. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine, *Pinus ponderosa*. *Heredity*, 1981, **46**:407~426
- 32 Fahselt D. The dangers of transplantation as a conservation technique. *Nat. Areas. J.*, 1988, **8**:233~244
- 33 Templeton A R, H Hemmer, G Mace, U S Seal, W M Shied et al. Local adaption, coadaptation, and population boundaries. *Zoo. Biol.*, 1986, **5**:115~125
- 34 McClenaghan L R, A C Beauchamp. Low genetic differentiation among isolated populations of the California fan palm (*Washingtonia filifera*). *Evol.*, 1986, **40**:315~322
- 35 Ellstrand N C, C A Hoffman. Hybridization as an avenue of escape for engineered genes. *BioScience*, 1990, **40**:438~442