

遗传多样性与濒危植物保护生物学研究进展*

张大勇 姜新华

(北京师范大学生态学研究所 , 北京 100875)

摘 要 尽管对于濒危物种的遗传学人们已经进行了大量研究 ,但是种群遗传学在植物保护中的实际地位尚存在很大争议。濒危物种的遗传多样性可能会由于遗传漂变、近交的作用而丧失 ,但这种丧失更可能是濒危的结果而不是濒危的起因。遗传多样性水平与物种生存力之间没有任何必然的联系。但植物种群遗传结构如果由于自交不亲和和等位基因的丧失和与亲缘种杂交造成的遗传同化而发生改变 ,那么它对物种生存力会产生明显负作用。

关键词 保护生物学 , 濒危 , 遗传漂变 , 遗传多样性 , 近交衰退

Progress in studies of genetic diversity and conservation biology of endangered plant species/ZHANG Da-Yong , JIANG Xin-Hua

Abstract Although there have been extensive studies on the genetics of endangered plant species , it is still highly debatable about the role of population genetics in rare plant conservation. The genetic diversity of endangered species may be lost due to genetic drift and inbreeding , but this loss is more likely to be a symptom of endangerment rather than its cause. There is no clear-cut relationship between the level of genetic diversity and species viability. Changes in the genetic structure of plant populations may exert negative influence on population persistence if this change involves loss of self-incompatibility alleles or genetic assimilation through hybridization with a reproductively compatible relative.

Key words conservation biology , endangerment , genetic drift , genetic diversity , inbreeding depression

Author 's address Institute of Ecology , Beijing Normal University , Beijing 1000875

1 引言

植物在全球生命支持系统中的首要地位决定了对它们进行保护的迫切性。从物种数量上看 ,珍稀濒危物种中的大多数都是植物。在北美大陆 ,濒危植物种的数量超过了所有鸟类、哺乳类、爬行动物、两栖动物种类数量之和^[1]。由于濒危植物数量多、分布广 ,所以对它们采取的主要保护对策必然是就地保护和管理。而这种努力成功的关键取决于正确鉴别与控制被保护种群所承受的风险。

早期保护生物学的重心一直放在小种群的潜在遗传风险上 ,如近交、遗传漂变、基因流等。然而种群遗传学在植物保护中的实际作用还不十分清楚。理论上的遗传风险经常只不过是种群遗传学理论的简单延伸 ,但相关数据却很少并且有时还与理论结果冲突^[2]。自从 Lande^[3]的工作发表之后 ,大多数人已经开始接受这样一个观点 :即现代物种灭绝的第一位原因是确定性的人为因素的作用 ,尤其是生境丧失、生境破坏以及过度利用对物种生存威胁最为严重。这种情形下 ,遗传学概念和技术对于物种保护的作用必然是非常有限的。任何一个濒危物种保护程序都必然是首先扭转那些直接危害物种生存的确定性威胁。而且濒危物种数量如此之多

收稿日期 :1998 - 07 - 28 ;修改稿收到日期 :1998 - 12 - 15
* 国家自然科学基金(No. 39893360)和教育部资助优秀青年教师基金资助

以至于只有很少数的濒危种能够得到人们的单独管理与保护。这自然给我们提出了一个值得深思的问题:什么情况下种群遗传学在濒危植物保护生物学中起重要作用?

生境片段化、栖息地破坏以及环境压力(如污染、过度利用)使植物种群数量受到严重限制或者急剧变小。由于大量的物种面临着威胁,而可利用的时间和资源又很有限,所以急需建立起一套以生物学为基础、易于运用的一般性原则。本文的主要目的是讨论什么时候以及什么情况下种群遗传学在濒危植物保护中起至关重要的作用。有时,种群遗传学是个很重要的因素,但更多的情形下它并非如此;本文着重强调的是,种群统计学(demography)过程和外在因素的影响在濒危物种保育中占有头等重要的位置。我们希望本篇综述能够为我国濒危植物保护生物学研究和实践提供一定的参考。

2 小种群内的遗传漂变和近交

种群变小的两个遗传学后果是增强了遗传漂变和近交的作用。遗传漂变是指等位基因频率,由于只有少数亲代等位基因可以传入下一代(取样效应),而产生的随机变化。在大种群中由取样效应引起的基因频率随机变化是很微弱的,基本上可以忽略;但在小种群内(种群数量 <100)这种变化往往很显著而且没有固定方向。近交指有亲缘关系个体之间的交配。植物的近交通常经过两条途径发生:自交和双亲近交。自交是一种极端的近交类型,经常由于植物的自交不亲和以及雌雄异株而不能发生。双亲近交经常发生在种群很小或表现出空间遗传结构的情况下。如果通过花粉或种子进行的基因扩散只出现在有限的空间范围内,那么空间遗传结构就会很容易产生。

任何个体数量有限的种群都经历着遗传漂变;种群越小遗传漂变的影响就越显著。Wright^[4]指出,当 $1/(4N_e \times \mu)$ 为有效种群大小)远大于突变率(μ)和选择系数(s)时,漂变将显著改变种群的遗传结构。有效种群大小是指一个理想种群内的个体数量,这个理想种群和一个大小为 N 的真正种群对随机过程具有等同的遗传学反应。有效种群大小是个非常有用的概念,因为种群遗传学研究的大都是理想种群。为了更好地应用种群遗传学原理,在自然状态下估计有效种群大小是必要的。由于性比率偏离1:1、世代重叠、对下一代遗传贡献不等、种群大小波动等各方面因素的影响,有效种群大小一般低于实测的种群大小; N_e/N 的比值通常在0.25~1.0之间变动。

有效种群大小一直很小的种群将很容易发生由漂变引起的遗传变异丢失及重组。但任何经历过向小种群波动的种群都会由于纯粹的偶然性因素而丧失遗传变异。这种波动包括种群瓶颈(bottlenecks)或者奠基者(founder)事件。虽然等位基因变异可能会随种群大小的显著下降而降低,但只要种群大小能够迅速反弹,杂合度通常能够得以保持相对不变。

近交增加种群内纯合体的比例。较小种群比较大种群丢失杂合性更快;每世代丢失速率大约等于 $1/(2N_e)$ 。持续近交的种群内杂合体的比例甚至可能会降为零。

遗传漂变和近交通过近交衰退和杂合度丧失而影响个体适合度。人们对于纯合度上升从而导致生育力及生存力降低的内在生物学机制尚存在着很大争议^[5]。近交衰退的程度与交配制度有关。在典型自交系统中,有害的隐性基因会因纯合而被淘汰。因此长期近交的种群比远交种群表现出较为轻弱的近交衰退。然而植物自交率与近交衰退之间的关系并不十分明确,有些典型自交物种也表现出很强的自交衰退。理论工作也说明,近交衰退与交配制度间在很多情形下可能没有任何联系^[6]。

近交衰退的程度也可能与种群大小有关。在没有空间遗传结构的大种群或者近期变小的

小种群中,随着纯合度增加近交的个体易表现出近交衰退。如果有害隐性基因在小种群内已被选择清除,那么这些小种群即可表现出较低程度的近交衰退。但从另一方面来看,遗传漂变可能降低小种群内自然选择的有效性,从而使小种群比大种群经受更强烈的近交衰退。小种群中的有害隐性等位基因更可能由于完全偶然因素的作用被固定,而不是被自然选择所淘汰。

Ellstrand 和 Elam^[2]总结了多方经验证据之后得出结论:近交衰退无论与种群大小还是与交配制度之间都没有任何必然联系。

3 遗传多样性与种群生存力

在 70 年代末 80 年代初刚刚兴起的濒危物种保护生物学工作主要是根据种群遗传学原理来进行的。在评估遗传灭绝风险时,保护生物学家所采用的最主要遗传学概念就是遗传漂变和近交以及由此而导致的遗传多样性丧失。例如,建立在 Lande^[7]收集数据的基础上 Frank- lin^[8]提出,有效种群大小为 500 个体的种群就足以维持种群内数量性状的遗传变异,以及种群对未来环境变化的适应能力。

500 个体为最小活力种群的概念,曾经被作为普遍适用的原则而在一些濒危物种保护计划中得到具体应用。这些保护规划险些导致灾难后果^[3],因为根据遗传学原理得出的最小活力种群大大低于根据种群统计学过程得出的最小活力种群。许多种群如果个体数量减少则生存力和繁殖能力都可能会由于非遗传学因素(如阿利氏效应)的作用而显著下降;环境随机性、边缘效应、局域灭绝和再侵占等也经常显著增加小种群灭绝的可能性^[3]。正如 Lande 所说,能够克服这些生态学风险的种群大小已经大大超过了克服遗传学风险所需的种群大小,甚至超过了对将来环境变化做出适应性反应所需的种群大小^[3]。因此,遗传多样性水平本身不大可能成为种群生存力的良好指示器。而且在一些特定条件下,遗传漂变甚至有可能提高种群的增长速率^[9]。

有几条理由让人怀疑遗传多样性丧失是使种群濒危的直接原因,尽管近交及其导致的遗传多样性匮乏和近交衰退可能会使已经濒危的物种变得更加濒危^[10]。首先,稀有等位基因对个体适合度贡献很小。Fisher 的自然选择基本定理告诉我们,种群对自然选择的反应与适合度加性遗传方差成正比^[11]。因为种群内个体间基因型差异基本上是由具有一定频率的等位基因(既不太稀有也不太常见)所决定的,所以只有这些等位基因才是遗传方差大小的决定因素。稀有基因和特别常见基因一样,对个体间适合度差异的贡献很小。因此,最有可能经遗传漂变而丢失的稀有等位基因也是最不可能对种群适应性有贡献的基因。

其次,频率很低的等位基因也不大可能成为对将来环境变化产生适应性反应的一个重要组成成分,因为它们在环境变化之前很可能就已丢失。除非自然选择有利于它们在种群内的存在,否则稀有基因的期望寿命很短。事实上,平均只需

$$\bar{t} = -4N_e \left(\frac{P \ln p}{1-p} \right)$$

世代,一个频率为 p 的中性等位基因就会由于遗传漂变的作用而从种群内消失^[11]。例如,频率为 0.1% 的一个中性基因在一个有效种群大小为 1000 个体的种群内只用不到 30 个世代的时间就会丢失,而在一个有效种群为 100 个体的种群内,频率为 1% 的中性基因不到 20 代即会从种群消失。在选择上处于不利地位的基因消失得只能更快。这些考虑清楚地表明,现在频率很低的那些等位基因只能在种群内保留不超过几十个世代的时间。因此,对将来环境变化的适应只会来源于那些现在频率较高的等位基因的变化,而不大可能是由于现在稀有基因

频率的增加。

最后,环境变异性对种群生存造成的危害远远高于有害突变累积所造成的危害。小种群内个体任何位点上的不利突变基因都可能由于遗传漂变作用而被固定下来,而且它们一旦被固定,个体所能达到的最大适合度值将会减小^[12,13]。这些不利突变的不断累积与无性系突变的累积极为相似,即表现为 Muller 的棘轮效应^[13]。如果我们忽略环境随机性只考虑有害突变不断累积的效果,那么几百个体以上的种群就可以生存成千上万个世代时间^[12]。而当种群增长速率的变异由于环境随机波动的结果超过了平均内禀增长速率时,即使有 10^4 个体的种群也只能生存几百个世代时间^[12]。这些结果表明,有害突变累积与环境变异相比较不大可能成为物种生存的主要限制因素。

总之,遗传多样性的丧失,以及许多其它小种群身上常见的特性,更可能是物种濒危的症状,而不是濒危的病因^[14]。物种灭绝从根本上来讲是一个种群统计学过程;它也受到遗传学和环境因素的影响。如果一个种群由于生态学原因(如生境破坏)而灭绝,那么它所拥有的遗传变异量是多还是少已经与种群生存力没有多大联系。根据种群统计学原理确定的最小活力种群经常远远大于根据遗传学理论得出的最小种群大小(500 个体)。

4 物种生存的遗传学风险

上面的讨论可能会引导人们做出这样的结论:植物种群遗传结构的变化以及种群遗传学与植物保护没有内在的联系,或者说我们只需了解濒危植物的生态学即可。尽管大多数情形下,这个结论可能都是恰当的,但这里我们强调它不适用于下面我们所列举的两种重要情形;在这两种情形下,人们必须考虑种群遗传结构,因为遗传结构的改变将会显著危及这些种群的生存。

4.1 自交不亲和基因的丧失

这种基因丧失可直接威胁具有遗传决定自交不亲和性系统的那些植物种的个体繁殖能力。分布在美国湖边的稀有植物雏菊(*Hymenoxys acaulis*)提供了一个这样的例子。该种已被列为濒危种,目前只分布在伊利诺宜斯州和俄亥俄州。伊利诺宜斯州的种群在人们开始分析它的繁殖生物学之前已有 15 年未能结实了^[15],明显处于濒危状态。一系列受控杂交实验(包括用俄亥俄州种群的个体)证明伊利诺宜斯种群内所有个体都属于同一亲和类型,意味着该种群的个体之间无法产生正常的受精。分布在俄亥俄州的所有种群都具有一个以上的亲和型,但大多也只有 3~4 个,只有 1 个种群达到了 9 个。俄亥俄州种群因其亲和型数目很少而限制了这些种群内个体的繁殖能力,并对种群长期存活也造成了威胁。很显然,如果要在伊利诺宜斯州重建一个具有活力、能够自我维持的种群,人们必须从俄亥俄州引进其它基因型以增加亲和型的数量。这个例子确切表明,植物种群遗传结构在这些植物保护中可起到关键性作用。

4.2 种间杂交导致的遗传同化

种间杂交对稀有种所造成的威胁与自交不亲和性基因丧失对繁殖能力造成的冲击明显不同。如果稀有种与一个繁殖上相容的常见种杂交非常频繁,那么稀有种将会被杂交掉^[2]。杂交是植物进化和物种形成的一个常见而且重要的组成成分^[16]。大约 70% 的植物种是杂种的后裔。天然的种间和属间杂交在植物界比较普遍^[2]。虽然稀有种的特有基因可以同化进入常见种内,但稀有物种自身却不再存在。一个特别显著的例子来自美国南加州海域卡特琳娜岛屿上生长的山地红木(*Cercocarpus traskiae*)。该种最后的 1 个种群也已只剩下 11 个个体了。

前人根据多方证据猜测这 11 棵树木中部分个体是与广布种(*C. Betuloides* var. *blancheae*)杂交产生的后代,这个广布种在卡特琳娜岛屿和大陆上随处可见。为了检验这个猜测,Rieseberg 和 Gerber^[17]通过随机扩增多态 DNA 片段(RAPDs)和等位酶电泳技术检测了它们在分子水平上的遗传变异。每个种都有一系列的可鉴别标记使它们相互之间可以区别。Rieseberg & Gerber 发现 11 棵大树中有 5 棵是杂种个体。而且,母树周围的幼苗,经类似分析发现,也基本上都是种间杂交产生的。这些结果说明 *Cercocarpus traskiae* 种群的繁殖在很大程度上是和 *C. Betuloides* var. *Blancheae* 杂交而进行的。这种情形下,稀有种的灭绝风险主要来源于遗传同化而不是种群统计学方面的。种间杂交在自然种群中是个重要而普遍的现象,但保护遗传学对种间基因流动的研究目前却还很少。

尽管种群内遗传多样性丧失不大可能对种群生存构成直接的威胁,但是由整个种群灭绝所导致的遗传多样性丧失却可能间接地危及物种的长期生存能力。许多研究都表明,不同地段上的植物种群在生态学上产生分化,并且这种分化经常可出现在很小的空间尺度,甚至是几米这样一个范围内。结果导致移栽植物的适合度经常只有本地土著植物的一半左右^[18]。如果不同种群的生长环境差异很大,例如有重金属污染和无污染地段,在无污染地段生长的植物如果移栽到有污染的地段上,其适合度通常只有耐污染植物的 10% 左右^[18]。因此,一旦局域种群丧失则很难被重新建立。随着越来越多的局域种群不断地灭绝,种群重建的困难将越来越大,而整个物种灭绝的风险则不断增加。但我们需要再次强调,这些间接效应的影响与直接的不确定性威胁相比可能是很微弱的。

遗传学家能够为濒危物种保护所能做出的最主要贡献可能就在于应用他们发展起来的遗传学技术去研究系统学、进化和生态学中的问题^[19,20]。尤其是,分子标记技术可以有效地探明不同种群之间进化上的独立性、揭示地理间断种群之间的历史联系、以及发现一些其它方式无法确定的种群统计学过程(例如扩散率)。

5 保护生物学中的两个研究范式

在过去的 15 年里,保护生物学中同时存在有两种范式^[14]。在 80 年代占据统治地位的小种群范式(small population paradigm)主要考虑的是对已经变小的种群如何进行妥善保护。因为种群很小,管理上的许多问题都是和种群动态或遗传变异相关的问题。由于这些变异主要是和种群数量大小,而不是与生活史,联系在一起,人们可以为这些小种群建立起一个广泛适用的数学理论。此类工作已经有很多并且仍在继续。

就在学术界对小种群兴趣越来越浓的同时,濒危物种管理部门的人士却逐渐把越来越多的注意力投向于减轻或扭转威胁物种续存的胁迫因子上。他们的工作隶属于被 Caughley^[14]称之为衰退种群范式(declining population paradigm)方面的工作。衰退种群范式关心的重点不是那些对小种群续存造成威胁的随机性遗传学因素,而是那些造成种群缩小的确定性生态或人为过程。然而,由于每个物种濒危的起因各不相同,因此衰退种群范式内不大可能出现普遍适用的一般性理论。事实上,到目前为止也没有出现这样的理论。

从小种群范式研究得出的两个重要结论:一是管理小种群需要大量投入,二是最可保证种群长期续存的对策是让种群数量尽快得以恢复^[19]。保证小种群长期续存需要投入大量的时间、经费和其它资源,所以种群管理最有效的方式是逆转种群目前面临的确定性胁迫以及采取任何可以增加种群个体数量的措施以使随机遗传风险降至最低程度。考虑确定性威胁的一个必然结果就是遗传学在濒危物种保护管理中作用相对不大。只有两种情况下遗传学才是重要

的,即自交不亲和基因丧失和种间杂交导致的遗传同化。虽然考虑种群遗传结构只在极少数情况下才是必须的,但这不等于说保护生物学家和实际工作者可以完全忽略遗传学。无论是根据遗传学原理还是根据生态学、进化生物学、或者植物系统学原理所做出的保护管理对策在很多情况下都没有什么区别。例如,无论根据种群遗传学理论还是生态学原理,人们都希望濒危物种在其地理分布区内维持多个相互独立的种群。尽管遗传学家这样做的理由可能和生态学家不一样,但实际效果却是相同的。

6 结束语

对于遗传学在保护生物学中的地位,人们现在的认识与 10 多年前已有很大的差别。其中,Lande^[3]的综述成为一个重要的转折点。自然环境不断恶化,大量物种面临着灭绝危险,而我们的时间、精力和经费却都很有限。这种状况注定我们不可能对所有濒危物种都进行单独细致的管理与保护。正如 Lande^[3,12]所反复强调的那样,物种濒危的机制主要是栖息地破坏、污染、生境退化和生物资源的过度利用,而与种群遗传学过程关系不是很大。濒危物种遗传多样性的丧失更多反映的是濒危的后果而不是濒危的原因。虽然遗传多样性丧失对种群健康肯定是有利的,但当有急性病因(如生境破坏)存在时,物种灭绝的原因(某种意义上来说)与遗传多样性丧失没有关系。对症下药,挽救濒危物种应该首先治疗急性病——解除物种生存所面临的确定性威胁,如生境破坏、污染、过度利用等。在结束本文之前,我们注意到,最近又有一些工作说明遗传多样性丧失可能会起比常规认识更重要的作用^[10,21]。虽然此类工作数量还不是很多,但也足以促使人们更加审慎地全面分析遗传学和种群统计学等各方面因素的作用及相对重要性。Soule 也在 Science 周刊上撰文呼吁保护生物学家不要孤立遗传学^[22]。本文作者的观点是,在大多数濒危物种保护中种群统计学因素总是首要关注的因子,而且如果遗传多样性本身不是保护的目标,那么遗传多样性丧失问题,尽管有时可以加剧种群趋于灭绝,在物种保护中居于次要地位。

参 考 文 献

- 1 Holsinger K E. Conservation programs for endangered plant species. In : Nierenberg W A (ed.), *Encyclopedia of Environmental Biology*, Vol. 1. San Diego, CA : Academic Press. 1995, 385 ~ 400
- 2 Ellstrand N C, Elam D R. Population genetic consequences of small population size : implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1993, **24** : 217 ~ 242
- 3 Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 1988, **241** : 1455 ~ 1460
- 4 Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, **16** : 97 ~ 159
- 5 Charlesworth B, Charlesworth D. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, **18** : 237 ~ 268
- 6 Holsinger K E. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolutionary Biology*, 1996, **29** : 107 ~ 149
- 7 Lande R. The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Genetical Research*, 1976, **26** : 221 ~ 235
- 8 Franklin I R. Evolutionary change in small populations. In : Soule M E, Wilcox B A (eds.), *Conservation Biology : An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 135 ~ 149
- 9 Zhang D Y, Jiang X H. Differential selection in sexes, genetic drift, and stable coexistence of identical species. *Oikos*, 1993, **68** : 177 ~ 182
- 10 Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M et al. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 1998, **392** : 491 ~ 494
- 11 Crow J F, Kimura M. An introduction to population genetics theory. Minneapolis : Burgess Publishing Company,

1970

12 Lande R. Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutants. *Evolution* , 1994 , **48** : 1460 ~ 1469

13 Lynch M , Conery J , Burger R. Mutation accumulation and the extinction of small populations. *American Naturalist* , 1995 , **146** : 489 ~ 518

14 Caughley G. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* , 1994 , **63** : 215 ~ 244

15 Demauro M M. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *Glabra*). *Conservation Biology* , 1993 , **7** : 542 ~ 550

16 Rieseberg L H , Ellstrand N C. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* , 1993 , **9** : 317 ~ 356

17 Rieseberg L H , Gerber D. Hybridization in the catalina island mountain mahogany (*Cercocarpus traskiae*) : RAPD evidence. *Conservation Biology* , 1995 , **9** : 199 ~ 203

18 Bradshaw A D. Ecological significance of genetic variation between populations. In : Dirzo R , Sarukhan J (eds.) , *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sunderland , MA : Sinauer Associates , 1984 , 213 ~ 228

19 Holsinger K E , Vitt P. The future of conservation biology : what's a geneticist to do ? In : Pickett S T A , Ostfeld R S , Shachak M et al (eds.) , *The Ecological Basis of Conservation : Heterogeneity , Ecosystems , and Biodiversity*. New York : Chapman & Hall , 1997 , 202 ~ 216

20 Haig S M. Molecular contributions to conservation. *Ecology* , 1998 , **79** : 413 ~ 425

21 Westemeier R L et al. Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* , 1998 , **282** : 1695 ~ 1698

22 Soule M L , Mills L S. No need to isolate genetics. *Science* , 1998 , **282** : 1658 ~ 1659.