生态遗传学在生物多样性保护中的作用^{*}

黄瑞复

(云南大学,昆明 650091)

摘要 本文就生态遗传学在生物多样性保护中的作用问题谈了几点看法。首先陈述了生态遗传学的性质,它是种群生态学和种群遗传学的结合,研究种群层次上正在进行着的进化;其次列举了生态遗传学的基本内容,说明生态遗传学是生物多样性研究和保护不可缺少的基本知识。最后举两个实例阐明生态遗传学在生物多样性保护中的具体应用。

关键词 生态遗传学,种群,生物多样性

The roles of ecological genetics in biodiversity conservation/HUANG Rui_Fu

Abstract In the present paper, some problems were discussed on the roles of ecological genetics in biodiversity conservation. First of all, the nature of ecological genetics was described. Ecological genetics represents a union of population ecology and population genetics and it studies on evolution at population level. Second, the basic content of ecological genetics was introduced to show that it is one of the basic knowledgements in the study and protection of biodiversity. Last, two examples were given to illustrate the application of ecological genetics in biodiversity conservation.

Key words ecological genetics, population, biodiversity

Author's address Yunnan University, Kunming 650091

1 生态遗传学的性质

生态遗传学是种群生态学和种群遗传学的结合,它综合了这两个学科的内容,并试图把种群生态学的理论赋予种群遗传学意义上的解释,把种群遗传学的原理给予种群生态学意义上的理解,力图把以往分开的种群生态学和种群遗传学结合为一门新学科。这种结合远非易事,迄今为止尚不能令人满意。但研究种群必须朝此方向努力看来是不可避免的。生态遗传学既然是以种群为研究对象,所以也可以称为种群生物学。种群是生物存在和繁殖的基本单位,也是生物进化的基本单位。在生态遗传学出现时,它就直接研究种群水平上正在进行着的进化(Merrell, 1981)。一种比较定量的和用现代术语表达的进化定义是:种群中基因种类和等位基因频率的逐代改变。因此,根本的问题就是要确定在自然种群中什么因素导致等位基因频率的改变,或导致一个等位基因替换另一个等位基因。有许多因素可引起种群基因频率的改变,归纳起来,目前已确认能引起种群基因频率改变的四个相互独立的因素是:遗传变异、自然选择、基因流动和随机遗传漂变。这是四个不同层次、性质各异的种群现象,人们根据它们都具有改变种群基因频率的作用而把它们联系起来研究。种群的进化是一个很复杂的问题,通常是这些因素在种群中同时发挥作用而造成联合效应的结果。

2 生态遗传学是生物多样性保护的重要理论基础

下面列出生态遗传学的基本内容(Solbrig, 1979; Merrell, 1981; Hedrick, 1984; Smith,

^{*} 本文为第三届生物多样性保护和持续利用会议大会报告之一(1998年12月,昆明)

1988 ; Hartl & Clark ,1997) ,旨在说明生态遗传学是生物多样性研究和保护不可缺少的基础知识 ,这样的表达方式也许更为简明。

2.1 遗传变异和环境变异

遗传变异 :形态变异 ,核型变异 ,酶谱和 DNA 指纹变异 ;环境变异 :环境变异的一般作用 ,可塑性和反应规范(reaction norm) ,遗传稳态(genetic homeostasis) ,遗传平衡定律。

2.2 进化要素

遗传变异 :突变和等位基因频率的改变 ,突变率的估计 ,重组 ,重组与遗传体制 ,突变和重组的进化意义 ;自然选择 :自然选择进化理论的必要条件 ,选择的基本模型 ,突变和选择的平衡 ,自然选择和适应 ;基因流动 :大陆 - 岛屿模型 ,一般模型 ,基因流动和突变的关系 ,基因流动和选择 ,随机遗传漂变 ,随机遗传漂变的作用 ,有效种群大小 ,进化要素的联合效应 ,遗传负荷(genetic load) :突变负荷 ,分离负荷 ,置换负荷。

2.3 非随机交配和数量性状

非随机交配 :亚种群和 wahlund 公式 ,自体受精 ,近交系数 ,谱系近交系数 ,近交与选择 ;数量性状 :数量性状的性质 ,数量性状的遗传模型 ,估计遗传方差和遗传率。

2.4 种群增长和调节

种群增长 :指数增长 ,逻辑斯谛增长 ,密度 ;种群调节 :密度制约死亡 ,非密度制约死亡 ;种群统计 :生殖力表和存活表 ,种群统计范围(净置换率 ,世代长度和稳定的年龄分布 ,瞬时增长率 ,预期寿命 ,生殖值) ;种群统计遗传学和生活史式样的进化 :选择的生态学模型(频率制约选择 ,密度制约选择) ,种群统计遗传学(demographic genetics) :合子选择 ,性选择 ,配子选择 ,生殖力选择) ,生活史式样的进化(r 和 K 对策生活史式样 , C 、 S 和 R 对策生活史式样)。

2.5 种间关系

种间竞争 :竞争排斥 ,理论模型 ,生态位理论 ,自然种群间的竞争 ;捕食者和猎物间的相互作用 :理论模型 ,自然种群间的捕食作用 ,灭绝 ,协同进化 ;种间竞争能力和性状置换(character displacement) ,捕食者和猎物的进化 ,互惠共生现象 ,红皇后假说(Red Queen hypothesis)。

2.6 社会行为的进化

作为表型特征的行为 ;行为的适应性 ;行为的遗传率 ;社会行为 ;家系选择和集团选择。

2.7 种群内平衡多态现象的维持机制

杂合有利性 ,频率制约选择 ;强制异体受精 ;相反的选择压力 ;减数分裂比偏移(meiotic drive) ;性比 ;时空异质性 ;自然种群的遗传结构。

2.8 杂交 ,预适应(preadaptation)和适应

杂交 :杂交的作用 ,渗入杂交的实例 ,杂交与多倍体和无融合生殖 ,预适应和适应。

2.9 种的概念和种的形成

种内变异 :地理变异 ,生态型 ,渐变群 ,多态现象和多型现象 ;种的概念 :种的定义 ,隔离机制 ,生殖隔离的起源 ,进化式样 ,遗传体制的进化 ;种的形成方式 :异地物种形成(allopatric speciation) ,邻地物种形成(parapatric speciation) ,同地物种形成(sympatric speciation)。

2.10 分子变异和进化

分子变异的维持理论 ;有关这些理论的证据 ;分子钟 ;系统树。

3 生态遗传学在生物多样性保护中的应用实例

3.1 种内遗传多样性保护的取样

保护一个物种 ,特别是珍稀濒危物种 ,不管是原地保护还是迁地保护 ,都要考虑有一定的个体数量和足够的遗传变异。取样方案的制定 ,须视种群中遗传变异的分布情况而定。举例来说 ,如果该物种的所有种群都具有几乎相同的等位基因频率 ,那么充分地取一个种群的样品就可以获得种内相当多的遗传变异。可是许多物种的种群之间会出现广泛的变异 ,这就必须在许多种群中取样 ,以保证获得足够多的变异。所以在此情况下的取样方案中 ,通常必须考虑三个主要因素 :1)每个种群采集的个体或种子数 ;2)取样种群的数目 ;3)这些取样种群在该物种分布区内的分布(Hedrick , 1984)。由此不难看出 ,种群的遗传结构和物种在分布区内的变异式样 ,是制定合理取样方案的科学依据。当我们对取样缺乏足够的知识时 ,通常以尽可能多取一些种群为好 ,取样种群的选择须视物种的分布式样和环境异质性而定。

某取样种群取样的适宜大小是希望包含在样品中等位基因频率的函数。在很多等位基因的频率都比较低时 ,根据估算 ,随机取样 50 ~ 100 个个体 ,在大多数情况下就可以满足要求 (Hedrick , 1984)。也就是说 ,在这样的一个样品中 ,包含每个等位基因的一个拷贝的概率将会很高。以下是作为这一方法的一个例子加以说明。假定等位基因 A_2 的频率为 q ,那么 ,该座位上其它等位基因的频率就应是 $1 - q$ 。所以在一个有 n 个二倍体个体的样本中 ,不包含 A_2 等位基因(仅为其它等位基因)的概率是 $Pr = (1 - q)^{2n}$ 。假定样本中等位基因之间相互独立 ,样本中包含 A_2 等位基因的概率为 $1 - Pr$ 。因此 ,如果 $q = 0.01$,那么一个有 10 个个体的样本包含有 A_2 等位基因的概率应为 0.18。

在估计野生资源植物或作物野生近缘种的遗传多样性时 ,还要考虑三个方面的特性 ,即 :经济性状、对病虫害的抗性、遗传的形态标志。在制定取样方案时 ,应考虑不同种群对各种环境的适应性。此外 ,等位酶方面的资料可能是有用的 ,因为所有等位基因的频率可以表明该物种的种群遗传结构 ,并有助于识别特定的地方种群。等位酶酶谱的变异体对于识别仅在一个或少数几个种群中普遍出现的基因型也是重要的。

3.2 自然种群的合理利用

自然种群的合理利用是生物多样性保护中的一个重要方面。许多野生动植物常作为人类的食物、毛皮、药物、木材或其它商品的来源而被捕获或采收 ,为了永续利用 ,必须使种群有足够高的增殖水平 ,以维持种群密度或生物量 ,使持续的采捕实践成为可能。许多事例表明 ,过度利用常导致种群个体数量的急剧下降 ,以致到了在经济上不再有利用价值的地步。在某些情况下 ,乱采滥捕已导致了物种的灭绝或近乎灭绝。要对自然种群在商业上进行长期不断的利用 ,就有一个最适采捕量的问题。怎样的采捕量才能达到最大的持续产量 ?

解决这一问题的理论方法是 ,设一特定的种群增长模型 ,并估算单位时间内出现个体数目增加最多时的密度 ,此单位时间内增加的个体数目 ,就是该时段潜在的最大持续采捕量。如果不是密度制约调节的种群 ,而是像指数增长模型那样 ,那么最大产量应出现在种群的最高密度时。然而可以预期 ,高密度时恢复率降低并停止增长 ,进而导致低产。这种趋势在种群增长的逻辑斯谛模型中看得很清楚。该模型($dN/dt = rN(K - N/K)$)表明 ,当种群大小为环境承载力的一半时 ,种群增长率最大(Hedrick , 1984)。换句话说 ,这个模型当 $N = K/2$ 时 , dN/dt 具最大值。若以种群增长的逻辑斯谛曲线图来说明就更直观。在高密度和低密度时采捕 ,种群的增长量都比 $K/2$ 密度时采捕小得多。也就是说 ,逻辑斯谛模型预期 ,最大的持续产量是在种群密度等于环境承载力的一半时。测定自然种群产量的一般应用问题 ,理论上都类似于逻辑斯谛模型 ,假定 t 时间种群可利用的总生物量为 S_t ,那么从该时期到下一个时期生物量的变化为 $S_{t+1} - S_t = R + G - D - Y$ 。此处 R 表示通过种群增大和迁入的补充量 , G 表示个体大小的生

长量 D 表示由于种群的自然死亡和迁出的量, Y 是产量或人们的采捕量。因此,在任何特定种群大小时,存留下来的生物量为 $R + G = D + Y$ 。换言之,对于一个平衡种群来说,增量因素 R 和 G 由减量因素 D 和 Y 来平衡。平衡值的大小由 Y 值的大小来决定,不同的 Y 值就有不同的平衡值,但人们关心的是最大 Y 值时的平衡值。在种群密度低时,平衡产量可随密度增加而增加;然而在高密度时,由于密度的制约作用,增量 R 和 G 降低或减量 D 增大,产量并不增加。这与逻辑斯谛模型所预期的结果相似。

根据种群增长的逻辑斯谛模型,当种群大小为环境承载力(K 值)的一半时,种群增长率最大。理论上自然种群在该密度时采捕,不仅可以获得较大的采捕量,而且种群采捕后恢复到原来密度所需的时间也较短,即可达到最大的持续产量。这在种群生态学上无疑是合理的。此外当种群密度等于 $K/2$ 值时,种群正处于逻辑斯谛曲线对数增长期的中间部位,环境资源丰富,种群受制于 r 选择,把繁殖率提高到最大限度,种群快速增长,即种群泛滥,自然选择软弱无力,种群中遗传变异的量就增加,许多不同基因型的个体都能正常生长发育。可以预期,在长期持续合理利用的种群中,遗传多样性会相当丰富,种群具有较高的进化灵活度,这在种群遗传学上也属明智之举。

生态遗传学研究适用于各种引人入胜的生物学问题,无论是理论性的还是实用性的问题。例如适应的起源,种内趋异的原因,自然种群中高度遗传变异的性质、作用和维持,生殖隔离机制的形成过程以及昆虫对农药、微生物对抗生素抗性的进化等。此外,生态遗传学对动植物的引种驯化、育种选种有重要理论意义,也有益于林业、渔业和野生动植物的管理事业。因为人类活动,今天的种群正面临着新的前所未有的环境急剧变化,从生境的摧毁到农药、抗生素、除草剂和其它化学药剂和物理因素的广泛使用,此外,尚有以往从未出现过的外来种的侵扰等。这些改变不仅威胁着个体的生存,而且对种群还具有遗传上的影响,这些都是需要认真研究的生态遗传学问题。

参 考 文 献

- Hartl D L, Clark A G, 1997. Principles of Population Genetics. Mass ; Sinauer Associates Inc Publishers
Hedrick P W, 1984. Population Biology. Boston : Jones and Bartlett Publishers
Merrell D J, 1981. Ecological Genetics. London : Longmont
Smith J M, 1988. Evolutionary Genetics. Oxford : Oxford University Press
Solbrig O T, Solbrig D J, 1979. Introduction to Population Biology & Evolution. Mass : Addison-Wesley Publishing Company