植物的交配系统与濒危植物的保护繁育策略*

王崇云

(云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091)

摘要 植物的交配系统在理论上被视为影响种群遗传结构最为显著的因素之一。在具体实践中,指导着遗传育种和濒危植物的保护。本文首先剖析了交配系统及其相关的概念,并简要回顾交配系统研究的历史、重要的理论模型和方法。然后说明交配系统与种群遗传结构的具体关系,进而讨论交配系统在濒危植物进化与适应中的作用。最后说明交配系统的信息在就地与迁地保护中的重要性。

关键词 交配系统、濒危植物、保护繁育、种群遗传结构

**Plant mating system in relation to strategies for the conservation and breeding of endangered species/
WANG Chong-Yun**

Abstract Plant mating system is theoretically considered as a significant factor which has the most apparent effects on population genetic structure. Therefore, it is practically useful in plant breeding and the conservation of endangered species. In this paper, the meaning and definition of mating system was discussed and the past research on mating system was reviewed, including traditional and model methods. The relationship between mating system and genetic structure of population was then discussed in detail. Mating system plays an important role in endangered species evolution and adaptation. Detailed knowledge about mating system is greatly helpful in the conservation and breeding of such species *in situ* and *ex situ*.

Key words mating system, endangered species, conservation and breeding, population genetic structure

Author's address Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091

保护遗传多样性是生物多样性保护的关键,在植物的遗传多样性研究中,涉及到诸多生物学、生态学和生活史的特征,其中交配系统是显著影响植物种群遗传结构的重要因素之一^[1~4]。保护遗传多样性和成功地繁育珍稀濒危植物是保护生物学面临的首要问题。植物的繁殖方式复杂多样^[5],深入了解保护对象的繁殖信息才能确定切实的保护战略和制定合理的人工繁育策略。然而,目前交配系统的相关概念之间存在着明显的交叉重合^[3,6~8],有必要进行统一的阐述。并且,国内对交配系统的理论研究尚未引起足够的重视,近年才出现有关的专题研究^[1,9,10],在实际的保护中,常忽视濒危植物繁殖周期的特性。缺乏濒危植物准确的交配信息,有可能在实际的保护实施过程中人为地引起物种衰退和消亡。

1 植物交配系统的概念及类型划分

众所周知,植物通常具有有性与无性两种繁殖方式,其中营养繁殖(vegetative reproduction)是无性的方式,与其看作繁殖过程不如认为是营养增殖(vegetative propagation)或无性系生长(clonal growth)。因为营养增殖不涉及有性过程(双倍体、性别、减数分裂和遗传重组),只是无性系个体(ramet)的拷贝式增长,由同一基株(genet)产生的无性系个体具有相同的基因型^[11~12]。国内外不同学者对于植物交配系统类型的划分有不同的看法^[3,6~8],一个主

要的分歧在于对生殖方式(mode of reproduction)、繁育系统(breeding system)和交配系统(mating system)三个相关概念的理解不同 ,同一术语不同的学者运用的范畴或大或小。经典的关于繁育系统的概念是由 Heywood 建立的^[9,13] ,即繁育系统是指控制群体或分类群内自体受精或异体受精相对频率的各种生理、形态机制 ,Heywood 并把繁育系统分为有性和无性两大类 ,把有性生殖分为自体受精和异体受精两部分。Jain^[8]基于花型的变异和传粉的方式 ,将繁育系统分为五种模式 :远交为主、近交为主、无融合生殖(单性生殖)、兼性无融合生殖(常伴有远交)和营养繁殖。可以看出 Jain 所划分的五种繁育系统模式概括了植物的所有繁殖方式。Hamrick^[3]则把植物的生殖方式分有性生殖和有性无性混合型生殖 ,把植物的繁育系统区分为自交(selfed)、混合交配(mixed mating ,动物或风传粉)和异交(outcrossed ,动物或风传粉)。而 Brown^[7]认为植物中存在的主要交配方式有 :自交为主、异交为主、自交异交混合型、兼性无融合生殖和配子体内或单倍体自交。王中仁^[6]认为不包括无融合生殖在内的繁育系统就是交配系统。从严格意义上讲 ,配子由雄性传递给雌性的方式决定着行有性生殖的物种两世代间本质的联系 ,而这种传递方式就是一个种的交配系统^[14]。但也有人认为交配系统决定了基因在相邻世代间的传递方式^[7] ,不一定非与有性过程有关。无融合生殖(apomixis)是不发生雄性和雌性配子融合的繁殖方式 ,其特点是绕过了受精 ,此过程类似于无性繁殖 ,在有些情况下需要花粉粒的触发(假受精)。无融合结籽(agamospermy)、无孢子生殖(agospory)、无配子生殖(apogamy)和单性生殖(pathenogenesis) ,可视为有性生殖在进化过程中的异化类型 ,世代间的基因传递没有经过遗传重组。因此狭义的交配系统概念只与有性生殖有关 ,是有性的系统 ;但从广义上讲 ,即把无融合生殖也考虑在其中 ,那么 ,交配系统与繁育系统的含义应该是一致的。同时应该明确 ,交配系统的类型间并不是截然分开的。自花授粉是自交的极端类型 ,自交到异交之间存在一系列的过渡类型 ,不同的类型处于一连续、系统的变异范围之内^[7]。综合以上观点 ,植物的主要繁殖类型概述如下 :

2 植物交配系统的研究历史

Brown^[7]回顾了前人关于植物交配系统的研究 ,认为可以分为三个时期。60 年代以前为概括时期 ,植物交配系统的信息主要从形态学的观察和自花不孕的试验中得到 ,偶尔也从试验栽培中后代个体形态标记位点的分离行为中获得。研究对象多为 60 年代植物种群遗传学出现了一个新的学派(Davis 学派) ,提倡以统计模型定量地估测种群的异交水平。由 Fyfe 等^[15]发展的混合交配模型被广为运用 ,该方法选择控制形态形状的显性—隐性等位基因系统 ,统计母本和自由受粉的后代群体中显、隐性个体数 ,用最大或然性估计(maximum likelihood estimation)来估测异交率。但是形态标记位点有两个缺陷 ,一是显性的表达问题 ,二是标记位点

可能受自然选择的作用。70年代后随着同工酶技术的成熟应用,植物交配系统的研究进入了一个新的时期^[15,16]。同工酶作为遗传标记位点与形态位点相比有着若干优势^[1,5-6,17-19]。首先同工酶多态性普遍存在,易于检测分析,其次等位基因间是共显性的。自此,研究对象不再受到限制,研究的种类不断扩大。

3 交配系统的理论模型与研究方法

3.1 传统方法 传统的对植物交配系统的研究,是通过观察影响异交—自花授粉或随机交配频率的花部特征^[6,20,21],但这些形态特征的描述并不能定量地估计实际的异交率,因为无法说明种群中各种交配过程的成功与否。此外,计数败育种子和后代白化苗^[22,23],分析后代幼苗生长率也可用于异交率测定,但应用的范围较窄。

3.2 哈迪-温伯格(Hardy-Weinberg)平衡与近交系数 根据哈迪-温伯格定律可知,如果种群内发生近亲交配或自交,在基因频率不变的情况下基因型频率将发生很大变化,纯合体将增加而杂合体将减少。Wright定义近交系数 F (inbreeding coefficient,或内繁育系数)来说明群体内杂合体的丧失, F 的概念为一个体某位点上一对等位基因,来自亲本同一位点上一个等位基因相同拷贝的机率^[6]。 F 值对于多态位点才有意义,多个位点 F 值的平均称为固定指数(fixed index), F 值在-1与1之间变动,其意义为:

$F = -1$,全部杂合(无融合生殖); $F < 0$,杂合体过剩,纯合体缺乏; $F = 0$,哈迪-温伯格平衡,完全随机交配; $F > 0$,杂合体缺乏,纯合体过剩; $F = 1$,全部纯合。

如果自交(自交率 $=F$)是种群偏离哈迪-温伯格平衡的唯一因素,则经过若干代后,种群将达到近交平衡(inbreeding equilibrium),异交率 t 恒定不变,此时 t 可由 $(1-F)/(1+F)$ 来估计^[15]。

3.3 混合交配模型 植物的交配方式和实际过程是很难进行直接观测的,只有建立统计模型,通过交配系统的特征参数(异交率、种群花粉库中的基因频率等),间接地反映真实的交配过程。其中自交与随机异交的混合模型便是最为重要的模型^[7,15,16,24]。哈迪-温伯格群体必需有足够多的个体数,并发生完全的随机交配。但事实上,自花授粉和近亲交配是普遍发生的。因此,混合模型进一步假设,交配不是以自交(自交率 s)就是以随机异交(异交率 $t = 1 - s$)的方式进行。为了简化估计过程,混合交配模型进一步假设:1.不同母本基因型的异交率都是一致不变的(异交率与母本基因型无关);2.异交的花粉基因型在母本中是随机分布的(花粉库基因频率在母本间的分布保持一致不变);3.从发芽到种子后代群体统计检测期间无自然选择作用。虽然以上简化假设与实际情况不一定相符,但混合交配模型目前在植物交配系统的定量估测中不失为一可靠的基本方法^[7],在风媒植物中应用得尤其成功^[24]。过去多以形态标记位点来估计异交率,70年代后普遍采用同工酶等位标记位点^[7,16],检测过程由单位点向多位点发展^[25,26],后代群体取样大小以9~10粒种子为宜^[16]。当然,种的异交水平是决定取样策略的主要因素^[27]。近交为主的种应对较多的个体进行取样,可以检测较少的位点;而远交为主的种应分析更多的位点,而牺牲取样的个体数。

3.4 其它交配模型 将种群内的交配系统简单地划分为不是自交就是异交,并非完全反映自然界的真实情况^[28-31]。花粉散布不可能完全的随机,接受临近个体花粉的可能性往往较大,而通常邻近个体的亲缘关系较近。这就导致了“有效近交”概念的出现,即邻近相同基因型间的异交,并由此发展出有效自交模型(effective selfing model)^[32],此外还有 Scchoen^[24](1984)的单花粉亲本模型(one pollen parent model)。

4 植物的交配系统与种群遗传结构

交配系统一直被视为影响植物种群遗传结构的一个重要因素^[2~3]。它控制着基因由配子体在两个世代间的传递与延续,对植物种群遗传结构有着重要的作用^[7、17、18、33]。植物的基因交流是通过花粉流和种子散布来实现的,多数情况下,种子散布的机制和距离有限,花粉传播对遗传变异在种群内和种群间时空分布的影响更为突出。自花授粉的植物种群中,其中的个体在多数位点上表现一致,种群内存在的基因型数量较少,基于完全随机交配假设来估测基因型频率将远远偏离实际情况。自由交配的种群内(混交群, deme)有限的基因流将导致种群内部形成亚级结构(家系)。近交产生种群内的遗传分化,异交则削弱种群内的遗传分化^[4]。近交势必提高配对配子间的亲缘关系,降低遗传重组的机率,使家系内的基因型逐渐趋同,同时加大家系间的遗传分异。与此相反,异交减少配对配子间的亲缘关系,增加有效种群大小(N_e),打破种群内的家系结构,使得种群内部的遗传分化不太可能发生。遗传变异在自交植物和远交植物的种群内和种群间的分布有很大差异。远交种的多态位点平均杂合度当 $\bar{H}$ 为 0.29,种群间遗传变异与种群内遗传变异的比值为 20%,而自交种的 $\bar{H}$ 为 0.13,比值为 106%^[33]。Hamrick^[3]统计了 1968 ~ 1988 年间等位酶多样性方面的资料,所收集的资料包括 165 属、449 种。分析 8 个主要特征(分类范畴、分布区、地理分布范围、生活型、生殖方式、繁育方式、种子散布机制和演替地位)与遗传变异关系后发现,种群间遗传多样性的变异主要受植物繁育方式(狭义的交配系统)的影响,是 8 个特征中作用较为显著的因素之一。对于自交种,总的遗传多样性的 51% 分布在种群间,即 $G_{st} = 0.51$,而对于异交风媒植物来说,只有不到 10% 的变异产生于种群间的差异($G_{st} = 0.1$),也就是说 90% 以上的遗传多样性保持在种群内部。可见植物的交配系统在维持种群内遗传变异上有相当重要的地位。

5 交配系统与濒危植物的进化与适应

濒危植物的种群与正常的种群相比有许多独特的地方,濒危物种的种群一般偏小,个体数目少,种群分布区域狭窄,而且分布的地点少,这可能是自然或人为因素引起其适宜生境的缩小造成的。另外,各种群间的基因流微弱,随机遗传漂变的作用强烈^[34]。因此,种内遗传多样性面临大量丧失的危险。种群太小,势必增加近亲个体间交配的机会,这无疑将减少配子间遗传重组的机率,无法不断产生适应变迁环境的遗传变异。从长远的角度讲,这对物种的进化是极为不利的。近交衰退(inbreeding depression)是影响交配系统进化的重要机制,它对植物的进化有着直接的作用。植物通常以配子体自交不亲合性系统(gametophytic self-incompatibility system, GSI)强制远交的进行,GSI 由自交不亲合等位基因(S-allele)控制^[34~39]。自交和近交导致后代承受遗传负荷(genetic load),因为隐性致死基因、有害基因组合的机会势必提高,而且近交减少后代中的杂合体,缺乏杂合优势将在选择上处于劣势。但近交(自交)在进化上仍有其当前的适应意义^[40、41],表现在两个方面:一是保障合子的形成(配子散布不利或潜在交配个体较少),二是不同适应种群间的隔离。这也就不奇怪有花植物都有一定程度的自花授粉,也就不奇怪有三分之一的植物种采用自交为主的交配方式^[40]。濒危种群内个体通常较少,植物种群的大小能够影响传粉动物的行为,较小种群对传粉者的吸引力要小于较大的种群^[42、43],因此可以推测在花粉传播者不足的情形下,小种群的结实率要明显小于大种群的。

种群近交有组合适应性基因的功能,它把适应一定生境的不同位点上的基因联合起来,经选择固定形成犹如同一位点上的等位基因^[40],因此近交可以提高种群的短期适合度。如果相

距甚远适应不同环境的个体之间发生异交,则会破坏这种适应性的基因组合,导致远交衰退(outbreeding depression)。濒危物种常因分布区的退缩而导致种群缩小,不断缩小的种群发生遗传漂变,其直接后果是遗传变异性的下降和种群间出现分化^[34],因此不同种群的个体在遗传素质上有可能出现较大的分异,二者之间若发生异交,远交衰退的可能性同样不容忽视。

6 濒危植物的交配系统研究及其保护繁育

国外一直重视植物交配系统的研究,特别是同工酶技术的兴起后,成为进化遗传学研究的重点和热点之一^[7,18,33]。近年来,国内有关植物遗传多样性的研究在不断加强。濒危植物交配系统的研究,对于繁育生物学和生物多样性保护和管理有重要的意义。首先,根据濒危植物的交配系统可以制定正确的监测濒危物种遗传多样性的取样策略^[1],同样采种取样进行人工繁育时,面临相同的问题。从交配系统对种群遗传变异分布型的影响来看,近交种的不同种群间存在较多的遗传差异,因此保护这样的种群,就必须尽可能在不同的种群内采种育苗;相反,异交种的遗传变异大部分集中在种群内,需要对种群内尽可能多的个体进行采种育苗。其次,指导迁地人工繁育的进行。交配系统最终受控于基因,但生物或非生物的环境改变都会引起交配系统的变化^[18]。迁地移栽后常出现不开花或开花不结籽的情况,这可能是:1.没有适宜于繁殖生长的生态条件 2.缺乏原有的传粉机制 3.自交率太高。近交、自交为主的濒危植物,迁地移植较少的个体就能够进行开花结果,而异交为主的种,必须移植一定数量的个体才可能繁育出生活力强的后代。因此,迁地保护中既要注意物种的存活适度,也应充分考虑繁殖适度问题。在就地保护中应该考虑种质衰退的问题,赖焕林等^[10]报道了种子园马尾松的交配系统,认为交配系统是影响种子产量和质量的重要因素。因此,异交水平的下降,说明种内遗传多样性正在大量丧失,应及时采取措施予以挽救。

致谢 本文承蒙姜汉侨教授审阅,谨此致谢!

参 考 文 献

- 1 王洪新,胡志昂.植物的繁育系统、遗传结构和遗传多样性保护.生物多样性,1996,4(2):92~96
- 2 Hamrick J L, Linhart Y B, Mitton J B. Relationships between life history characteristics and electrophoretically-detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, 10: 173~200
- 3 Hamrick J L, Godt M J W. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A H D et al. (eds). *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sunderland: Sinauer Associate, Inc. 1990, 43~63
- 4 Loveless M D, Hamrick J L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1984, 15: 65~95
- 5 Fryxell P A. Mode of reproduction in higher plants. *Bot. Rev.* 1957, 23: 135~2
- 6 王中仁编著.植物等位酶分析.北京:科学出版社,1996,42~44,153~154
- 7 Brown A H D. Genetic characterization of plant mating system. In: Brown A H D et al. (eds). *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sunderland: Sinauer Associate, Inc. 1990, 43~63
- 8 Jain S K. The evolution of inbreeding in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1976, 7: 469~495
- 9 郭友好.传粉生物学与植物进化.见:陈家宽、杨继主编,植物进化生物学,武汉:武汉大学出版社,1994,232~280
- 10 赖焕林,王明麻.马尾松人工群体交配系统研究.林业科学,1997,33(3):219~224
- 11 Harper J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977.
- 12 Silvertown J W. Introduction to plant population ecology, 2nd ed., England: Longman Scientific & Technical, 1987
- 13 徐炳声.植物分类学中的繁殖生物学问题.云南植物研究,1985,7(4):457~467
- 14 Cheliak W M, Dancik B P, Morgan K et al. Temporal variation of the mating system in a natural population of jack pine. *Genetics*, 1985, 109: 569~584
- 15 Fyfe J L, Bailey N T J. Plant breeding studies in leguminous forage crops. 1. Natural cross-breeding in winter

- beans. *Journal of Agricultural Sciences* ,1951 **41** :371 ~ 378
- 16 Brown A H D , Allard R W. Estimation of the mating system in open-pollinated maize populations using isozyme polymorphisms. *Genetics* ,1970 **66** :133 ~ 145
- 17 Marshall D R , Allard R W. Maintenance of isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena barbata*. *Genetics* ,1970 **66** :393 ~ 399
- 18 Clegg M T. Measuring plant mating systems. *BioScience* ,1980 **30** :814 ~ 818
- 19 Clegg M T. Molecular diversity in plant populations. In :Brown A H D et al.(eds). *Plant population genetics , breeding , and genetic resources* ,Sunderland :Sinauer Associate. Inc. 1990 :98 ~ 115
- 20 Bijlsma R , Allard R W , Kahler A C. Nonrandom mating in an open-pollinated maize population. *Genetics* ,1986 , **112** :669 ~ 680
- 21 Barrett S C H , Brown H D , Shore J S. Disassortative mating in tristylous *Erichornia paniculata*(Poutederiaceae). *Heredity* ,1987 **58** :49 ~ 55
- 22 Chen X Y , Lin P , Lin Y M. Mating systems and spontaneous mutation rates for Chlorophyll-deficiency in populations of the mangrove *Kandelia candel*. *Heredity* 1996 **125** :47 ~ 52
- 23 Mitton J B , Linhart Y B , Davis M L et al. Estimation of outcrossing in ponderosapine , *Pinus ponderosa* Laws. , from patterns of segration of protein polymorphisms and from frequencies of albino seedlings. *Silv. Genet.* 1981 , **30** :117 ~ 121
- 24 Schoen D J , Clegg M T. Estimation of mating system paramaters when outcrossing events are correlated. *Pro. Natl. Acad. Sci. USA* ,1984 **81** :5258 ~ 5262
- 25 Shaw D V , Kahler A L , Allard R W. A multilocus estimator of mating system parameters in plant populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* ,1981 **78** :1298 ~ 1302
- 26 Ritland K , Jain S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. *Heredity* ,1981 **47** :35 ~ 52
- 27 Shaw D V , Brown A D H. Optimum number of marker loci for estimating in plantpopulation. *Theor. Appl. Genet.* 1982 **61**(4) :321 ~ 325
- 28 Ennos R A , Clegg M T. Effect of population substructuring on estimates of outcrossing rate in plant populations. *Heredity* ,1982 **48** :283 ~ 292
- 29 Harding J ,Tucker C L. Quantitative studies on mating systems. I. Evidence for thenonrandomness of outcrossing in *Phaseolus lunatus*. *Heredity* 1964 **19** :369 ~ 381
- 30 Hedrick P W. Estimation of the rate of partial inbreeding. *Heredity* ,1987 ,**58** :161 ~ 166
- 31 Knowles P , Furnier G R , Alekxvik M A et al. Significant levels of self-fertilization in natural populations of tamarak. *Can. J. Bot.* ,1987 **65** :1087 ~ 1091
- 32 Ritland K. The effective proportion of self-fertilization with consanguineous mating in inbred populations. *Genetics* ,1984 **106** :139 ~ 152
- 33 Hamrick J L. Plant-population genetics and evolution. *Amer. J. Bot.* ,1982 **69**(10) :1685 ~ 1693
- 34 葛颂 ,王海群 ,张灿明等. 八面山银杉的遗传多样性和群体分化. *植物学报* ,1997 **39**(3) :206 ~ 271
- 35 Holsinger K E. Inbreeding depression doesn't matter :The genetic basis of mating system evolution. *Evolution* , 1988 **42** :1235 ~ 1244
- 36 Holtsford T P , Ellstrand N C. Inbreeding effects in *Clarkia tembloriensis*(Onagraceae) populations with different natural outcrossing rates. *Evolution* ,1990 **44** :2031 ~ 2046
- 37 Lande R , Schemske D W. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* ,1985 **39** :24 ~ 40
- 38 Ross M D. Inheritance of self-incompatibility in *Plantago lanceolata*. *Heredity* ,1973 **30** :169 ~ 176
- 39 Crowe L K. The evolution of outbreeding in plants I. The angiosperous. *Heredity* ,1964 **17** :435 ~ 456
- 40 Allard R W. The mating system and microevolution. *Genetics* ,1975 **79** :115 ~ 126
- 41 Baker H G. Self-compatibility and establishment after " long-distance " dispersal. *Evolution* ,1955 **9** :347 ~ 348
- 42 Jon Agren. Population size , pollinator limitation and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* ,1996 **77**(6) :1779 ~ 1790
- 43 Sih A , Baltus M S. Patch size , pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* ,1987 **68** :1679 ~ 1690