植物的繁育系统、遗传结构和遗传多样性保护*

王洪新 胡志昂

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

摘要 达尔文和最早的群体遗传学理论,都认为繁育系统对生物的遗传多样性和进化起重要作用。本文首先介绍用蛋白质电泳检测植物繁育系统的优点,然后讨论中外学者的实验结果,表明在植物众多特征中,如生活型、是有性繁殖还是无性繁殖等都能影响群体遗传结构,但最显著的是繁育系统和群体遗传分化两者间的关系。因此我们能从植物的繁育系统推测群体遗传结构,进而提出监测遗传多样性的取样策略,这对就地保护和移地保护都是十分重要的。

关键词 繁育系统,群体遗传分化,取样策略

Plant breeding system, genetic structure and conservation of genetic diversity/Wang Hongxin, Hu Zhiang //CHINESE BIODIVERSITY. —1996 4(2) 92~96

Since Darwin and the earliest theory of population genetics, it has been well known that breeding system plays an important role in genetic diversity and evolution of organisms. After elucidation of the rationale for the use of protein electrophoresis in assesment of breeding system of plants, experimental results obtained by Chinese and foreign scientists has been cited. Although many characters of plants such as life form, mode of reproduction etc. do influence genetic structure of populations, the most significant matter is the relationship between breeding system and population genetic differentiation. Since that we can make a deduction from breeding system to population genetic structure, and further to sample strategies which are critically important to monitoring genetic diversity of in-situ conservation and ex-situ conservation.

Author's address Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

Key words breeding system, population genetic differentiation, sampling strategy

1 从达尔文到群体遗传学的理论

1859 年达尔文提出了新物种是从旧物种中产生的。主要的根据是物种普遍存在遗传变异,就是遗传多样性。更适应环境的变异在生存斗争中得到更多繁殖的机会,增加个体数目而最终代替旧物种。显然,繁育系统与生物进化关系很大。高等植物的繁育系统比高等动物复杂,有以自花授粉为主的,自交异交混合型的,完全异交的,更有行营养繁殖和无融合生殖的。在他后来发表的 10 部专著中就有 3 部是专门论述植物生殖方式的。

本世纪 20 年代起,达尔文进化论和孟德尔遗传学相互结合产生了群体遗传学。它的一个定律是 Hardy 和 Weinberg 提出的,一个随机交配的无限大群体,若没有选择、突变或迁移,其基因频率和基因型频率在世代间保持衡定,被后人称为 Hardy-Weinberg 定律(H-W 定律,下同)。处于 H-W 平衡状态的群体,基因频率与基因型频率间存在着简单关系。以只有两个等位的位点为例,等位 A_1 的频率为 p , A_2 的频率为 q ,则基因型 A_1A_1 、 A_1A_2 、 A_2A_2 的频率分别为 p^2 、 $2pq$ 、 q^2 。符合上述关系的群体称为理想群体或平衡群体,包括随机交配在内,或曰异交率

100%。从理论上可以预计如果发生近亲交配,群体基因频率不变,但基因型频率逐代发生很大变化。杂合子减少,纯合子增加,群体内发生遗传分化。这时从基因频率计算出的平衡状态预期的基因型频率和实测的频率不符。近交系数为 f 的群体内,上述三种基因型的频率为 $p^2 + fpq$, $2pq - 2fpq$, $q^2 + fpq$ 。 $2pq - 2fpq$ 是实测的杂合子频率 H 。不难推出^[1]:

$$f = 1 - H/2pq$$

所以,从实测的杂合子频率和理论预期杂合子频率 $2pq$ 之比,可以测定群体的繁育系统。当然,选择、迁移等都会影响基因型频率,要综合考虑。

2 实验验证

群体遗传学的理论需要验证,最初用形态、染色体变异作为遗传标记。1970 年之后用蛋白质电泳以同工酶为遗传标记,可以定量地估计出近交率(或异交率)。与形态学比较,用电泳方法有几个优点:一、生物群体(栽培的、驯养的和自然的)同工酶变异十分普遍,可以用于比较各种生物。形态标记比较罕见,物种之间很难比较;二、同工酶是互显性遗传,容易区分纯合子和杂合子。而形态标记有显隐性,表型上的显性可以是纯合子,也可能是只有显性表达的杂合子,必须进行后代试验才能区分;三、同工酶一般是中性和近中性突变,不受选择的影响。而形态标记,例如花的颜色本身就影响到生殖过程。

用遗传标记检测栽培植物繁育系统比较简单,特别是测定自交植物的异交率,可以用不同电泳型品种混合栽培,从子一代的杂合子频率计算异交率。例如 Kiang 和 Gorman 提到 Chiang 曾把带有不同淀粉酶同工酶的大豆品种单独地或以不同排列方式混合种植田间。分析后代种子的淀粉酶,发现混合种植增加杂种百分数(即异交率),但最高仅 3% 左右,说明大豆是自交为主的植物。异交率与混合种植方式有关^[2]。要把类似的原理和方法应用于研究野生植物在自然条件下的繁育系统,就必须测定自然群体的遗传组成,即群体遗传结构参数。

3 影响群体遗传结构参数的因素

遗传结构就是遗传多样性的空间分布。遗传多样性的测度(群体内外)一般用如下几个参数:①遗传一致性 $j = \sum x_i^2$, x_i 是 i 等位的频率;②遗传多样性 $h = 1 - j$, $H_s = \sum h/s$, s 个群体的平均值,即平均群体内多样性;③群体间遗传一致性 $I = \sum x_i y_i / (\sum x_i^2 \sum y_i^2)^{1/2}$, x_i , y_i 是群体 x 及 y 的 i 等位频率;④群体间遗传距离 $D = -\ln I$;⑤群体总遗传一致性 $J_T = \sum x_i^2$, x_i 是 i 等位总频率;⑥群体总遗传多样性 $H_T = 1 - J_T$;⑦群体间遗传分化系数 $G_{ST} = H_T - H_s/H_T$ 。

生物自然群体遗传变异的分布格局受到各种因素的影响。Hamrick 和 Godt 统计了 1968 年到 1988 年 20 年里报道的 165 属 449 种裸子植物和被子植物群体的研究结果^[3],表明大的分类范畴(裸子植物,单子叶或双子叶植物),生活型(木本,草本等),地理分布范围(广布种或地域种),分布区域(热带,亚热带,温带),种子散布方式(重力,动物携带,风力等),是有性繁殖还是无性繁殖等,对群体内和群体间遗传多样性的分配没有显著而一致的影响。唯一肯定起作用的是繁育系统。自交为主的种类,平均 $G_{ST} = 0.51$,即群体间的遗传多样性占总多样性的一半以上,而异交为主的物种 $G_{ST} = 0.10$,即 90% 的遗传变异发生在群体内部。有人解释,因为异交植物的花粉可以散布得很远。强大的基因流促进群体间的基因交换,基因和基因频率逐渐接近。极端的情况是融合成一个大的处于 Hardy-Weinberg 平衡的群体。近交,特别是自交消除杂合子,倾向于形成内部均一而相互异质的小群体。例如,我们对北京地区野大豆群体遗传结构的研究,计算出群体间的多样性占总多样性的 74% ($G_{ST} = 0.74$)^[4],这是典型自交

植物的特点。1300 个植株都只有一个等位 ,因此都是纯合子。更证明野大豆在自然条件下是近交的 ,包括自花授粉。也不能排除邻近的相同基因型植株之间的杂交 ,即近交。Yu 和 Kiang 对韩国野大豆群体遗传结构的研究证实其近交性 ,杂合子频率仅 0.004 ,群体间基因分化系数为 0.383^[5]。

最近 ,我们用种子蛋白电泳检查了属于豆科的锦鸡儿(*Caragana*)9 个自然群体的遗传结构^[6]。内蒙古毛乌素地区锦鸡儿群体内有很高的遗传多样性($H_s = 0.348$) ,但群体间(包括不同生境)基因频率很接近。计算出 $G_{ST} = 0.076$,就是说 92.4% 的遗传变异蕴藏在群体内 ,这是异交植物的特点。最近我们用 Brown 等^[7]方法对锦鸡儿同工酶进行遗传分析 ,发现水分状况最好的滩地复沙群体的异交率近乎为 100%($f = -0.04$) ,而最干旱的硬梁群体近交系数为 $f = 0.30$ 。证明环境条件对植物群体繁育系统的调节^[8]。我们对典型异交植物辽东栎群体 13 个酶 30 个位点的统计 , $G_{ST} = 0.048$,属于异交类型^[9]。根据遗传结构参数计算出理想群体(无限大、无选择和迁移的完全随机交配群体 ,即 Hardy-Weinberg 平衡状况)的遗传多样性就是预期值杂合子的比值 ,为 0.344 ,而通过等位酶分析测得的实际杂合子比例为 0.433。杂合子大于预期值可能有不同的原因 ,例如杂合子优势等。

杨一平等^[10]报道了我国东北主要红松分布区内红松群体 4 个多态位点的频率。群体的多样性为 0.37 ,群体间只有 0.01 , $G_{ST} = 0.01/0.37 = 0.027$ 。计算还表明红松林处于 Hardy-Weinberg 平衡状态 ,即完全随机交配。葛颂等报道了福建沙县 3 个马尾松天然次生林 5 个小群体的谷草转氨酶 ,乳酸脱氢酶和苹果酸脱氢酶的变异^[11]与红松相同 ,变异的绝大部分存在于群体内($G_{ST} = 0.0238$) ,但不同的是群体纯合子超过平衡状态预期值 ,他们认为是近交的结果。可能是邻近相同基因型植株间的异交 ,称为“ 有效近交 ”(effect inbreeding)。杨一平等关于红皮云杉群体遗传结构的研究是最极端的情况^[12] 4 种酶 5 个位点的资料表明 ,从长白山、小兴安岭到大兴安岭 ,各群体内部平均多样性也很高 ,为 0.316 ,群体之间的分化平均 G_{ST} 仅为 0.0059。群体间基因频率很接近 ,即各群体间的遗传距离很小。有意思的是最大的距离发生在长白山两个群体之间为 0.0259 ,而长白山群体与大、小兴安岭群体间的地理距离远 ,但遗传距离反而小些 ,为 0.0049、0.0045 和 0.0096、0.0104。现将我国有关这几项研究的数据列于表 1。

表 1 我国有关群体遗传学几项研究的数据

Table 1 Experimental results of several population genetic researches in China

植物名称 plant species	位点数 No. of locus	群体数 No. of population	平均遗传距离 genetic distance	G_{ST}	繁育系统 breeding system	文献 literature
野大豆 <i>Glycine Soja</i>	2	13	—	0.7402	I	胡志昂、王洪新(1985)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	9	5	0.0047	0.0238	Ⅱ、Ⅲ	葛颂等(1988)
红松 <i>Pinus Ko- raiensis</i>	4	4	0.025	0.0210	Ⅱ	杨一平等(1989)
红皮云杉 <i>Picea Koraiensis</i>	5	4	0.011	0.0059	Ⅱ	杨一平等(1993)
锦鸡儿 <i>Caragana ssp.</i>	17	10	0.1644	0.076	Ⅱ、Ⅲ	王洪新等(1994)
辽东栎 <i>Quercus Liaotungensis</i>	30	2	0.029	0.048	Ⅱ	钟敏等(1995)

Ⅰ : 远交 Selfing ; Ⅱ : 远交 outbreeding ; Ⅲ 部分近交 partial inbreeding

4 后代试验

如果分析一个植株后代的基因型,发现存在遗传多态性就说明是异交的。例如取一株锦鸡儿的 20 粒种子分析其种子蛋白,可以看到不同种子有不同的多肽成分,直接证明其异交性^[6]。这种多态性的产生有两种可能:一是亲本接受了不同基因型植株的花粉,二是亲本本身是杂合的,在下一代发生分离。锦鸡儿的实验结果表明这两个可能性都有,但都说明异交性。用种子蛋白和同工酶作为基因标记的野大豆的后代试验表明其严格自交性。这种试验可在柑桔杂交育种中用于区分子代是真正的杂种还是无融合生殖的后代。Brown 等^[7]就是以此对桉树同工酶进行遗传分析并研究其繁育系统的。

5 模型试验

为了精确地测定自交植物的异交率,Davis 学派从 60 年代发明了一个严格的微进化动态模型研究繁育系统的变异,并从 1970 年开始利用同工酶标记。其中包括混合交配模型,多位点和有效自交模型等等,这里不详细介绍。

6 取样策略

上面提到决定植物群体遗传结构的最主要因素是植物的繁育系统,尤其是影响到植物群体内、群体间遗传多样性的分配。这一点对于遗传多样性的保存有决定性的意义。生物多样性的保护最终是要保护遗传多样性,因为一个物种的稳定性和进化潜力依赖其遗传多样性,而且一个物种的经济和生态价值也依赖其特有的基因组成。无论是在就地保护中通过监测遗传多样性水平来评价保护的有效性,还是移地保护中如何保存其遗传多样性,都存在一个取样策略问题。为了能以最小的努力得到遗传多样性监测或保存的最大效果,取样必须依照生物自然群体中遗传变异的空间分布。进行遗传结构的研究固然最好,但面对如此大量需要保护的物种的迫切情况,可以先根据其繁育系统来判定粗略的取样策略。对于自交为主的植物,变异多发生在群体间,因此要尽量多取群体,而每一群体内可以少取样。而异交植物,变异主要发生在群体内,因此群体内多取样,少取群体,例如可以隔很大距离取样。取样策略是一个十分复杂的问题,存在各种争论,具体的细节可参阅有关资料^[13-16]。

但是,应该指出:繁育系统对群体遗传结构的影响主要来自同工酶的研究,只说明对中性或近中性基因地理分布的影响。我们最近研究了盐渍条件下野大豆遗传分化。盐渍群体和正常群体同工酶组成相近,同工酶谱和耐盐性没有相关性,说明同工酶基因的中性性质。与正常群体不同,盐渍群体有高耐盐植株及专一的 DNA 扩增片段。说明适应性基因的空间分布不同于中性基因,而与环境因子相关。同样道理,很难设想长白山的红皮云杉在抗寒性和对日照的反应会与大、小兴安岭的红皮云杉相同。因此,有待更多的研究来阐明繁育系统对适应性基因空间分布的影响和相应的基因监测和保存的取样策略。

参 考 文 献

- 1 Hedrick P W. Population Biology. Jones & Bartlett Publishers, Inc., Boston M A 1984, 101 ~ 105
- 2 Kiang Y T, M B Gorman. Soybean. In: Tanksley S D, T J Orton (eds.), *Isozymes in plant genetics and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1983, Part B, 295 ~ 328
- 3 Hamrick J L, M J W Godt. Allozyme diversity in plant species. In: A D H Brown et al. (eds.), *Plant popula-*

- tion genetics , breeding , and genetic resources*. Sinauer Associates Inc. Sunderland , Massachusetts , 1990 , 43 ~ 63
- 4 胡志昂 ,王洪新. 北京地区野大豆天然群体遗传结构. 植物学报 ,1985 **27**(6) 599 ~ 604
- 5 YU H R , Kiang Y T. Genetic variation in South Korean natural populations of wild soybean. *Euphytica* , 1993 , **68** 213 ~ 221
- 6 王洪新等. 毛乌素沙地锦鸡儿种群种子蛋白多样性及其生物学意义. 生态学报 ,1994 **14** 372 ~ 380
- 7 Brown A H D et al. Estimation of the mating system of *Eucalyptus obliqua* L'Herit by using allozyme polymorphisms. *Aust. J. Bot.* , 1975 , **23** 931 ~ 949
- 8 Clegg M T. Measuring plant mating systems. *BioScience* , 1980 , **30** 814 ~ 818
- 9 钟敏等. 干旱和湿润生境条件下辽东栎群体遗传结构及其适应意义的初步研究. 植物学报 ,1995 **37** 661 ~ 668
- 10 杨一平等. 红松群体内和群体间同工酶变异的研究. 林业科学 ,1989 **25**(3) 201 ~ 208
- 11 葛颂等. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. 林业科学 ,1988 **24**(6) 399 ~ 409
- 12 杨一平等. 红皮云杉自然群体遗传多样性及遗传分化的研究. 植物学报 ,1993 **35**(6) 458 ~ 465
- 13 Allard R W. Population structure and sampling methods. In : Frankel O H , E Bennet(eds.) , *Genetic resources in plants—their exploration and conservation*. Blackwell , 1970 , 97 ~ 107
- 14 Marshall D R , A H D Brown. Optimum sampling strategies in genetic conservation. In : O H Frankel , J G Hawkes (eds.) , *Crop genetic resources for today and tomorrow*. Cambridge : Cambridge University Press , 1975 , 53 ~ 80
- 15 Brown A H D. Isozymes , plant population genetic structure and genetic conservation. *Theor. Appl. Genet.* 1978. **52** :145 ~ 147
- 16 Marshall D R. Crop genetic resources : current and emerging issues. In : A H D Brown et al. (eds) , *plant population genetics , breeding , and genetic resources*. Sinauer Associates Inc. Sunderland , Massachusetts , 1990 367 ~ 388