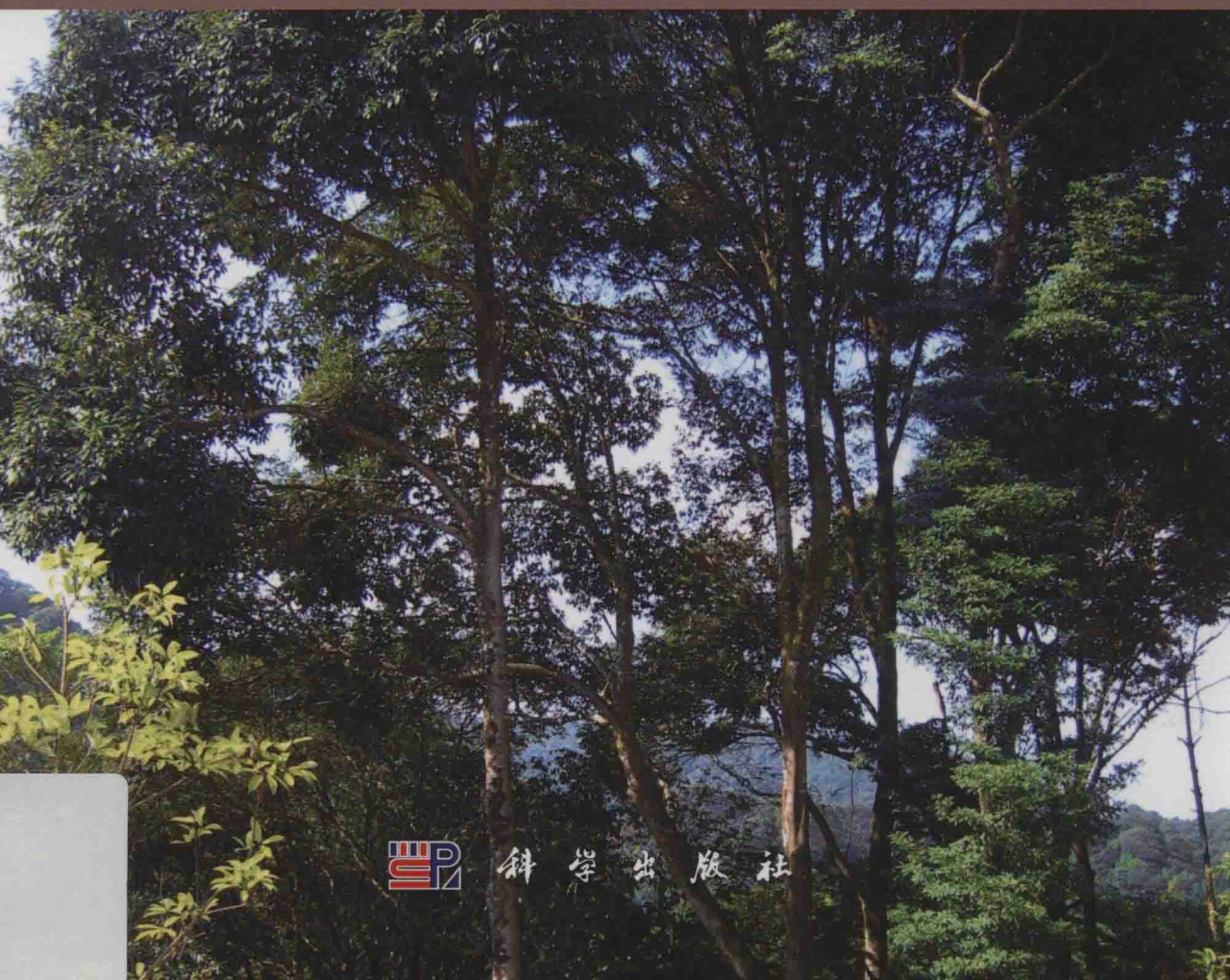


南岭

Studies of Genetic Diversity of Endangered
Trees from Nanling Region

山地珍稀树种 遗传多样性研究

徐刚标◎著



科学出版社

本书出版得到国家林业公益性行业科研专项支持:

南岭山地水松等珍稀树种濒危机制及其保育技术研究(2011033)

南岭山地珍稀树种遗传多样性研究

Studies of Genetic Diversity of Endangered
Trees from Nanling Region

徐刚标 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

珍稀濒危植物遗传多样性是当前生物界研究的热点,也是各国政府关注的焦点。本书是著者对我国南岭山地珍稀树种长期研究的主要成果总结。全书共7章,前3章阐述植物遗传多样性研究的基本原理和主要方法,后4章是以南岭山地珍稀濒危树种的代表种为研究对象,开展植物遗传多样性研究的案例。

本书可供生物学、生态学、遗传学、林学等学科专业的师生和科研工作者及相关专业技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

南岭山地珍稀树种遗传多样性研究/徐刚标著. —北京:科学出版社,2016
ISBN 978-7-03-046568-9

I. ①南… II. ①徐… III. ①山地-濒危植物-树种-遗传多样性-研究-中国 IV. ①S79

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第288522号

责任编辑:丛楠文茜 / 责任校对:彭珍珍

责任印制:徐晓晨 / 封面设计:铭轩堂

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016年1月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2016年1月第一次印刷 印张:11 1/2

字数:312 000

定价:58.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

近 2 个多世纪以来,由于人口急剧增长,人类经济活动日益频繁,城市化进程及农业用地面积扩大不断加剧,导致森林面积持续减少,连续成片森林变成彼此隔离的森林斑块的碎片化现象日益凸显,陆地森林生态系统潜在威胁逐渐显现,生物多样性急剧下降。保护生物多样性,特别是维持物种遗传多样性,已成为全球性森林保护的核心问题。为了满足生物遗传多样性研究与保护的需求,国内于 1993 年创办了《生物多样性》学术期刊。

基于中国知网资源数据库(<http://www.cnki.net>)的检索结果,有关国内生物遗传多样性研究文献量由 20 世纪 90 年代初期的年均不足 20 篇,激增到 2014 年的 1500 余篇。分析国内有关植物遗传多样性的研究文献,不难发现少部分研究者对植物材料收集的设计重视不够,有关种群遗传参数的生物学含义及其适用范围不太清楚,导致一些同种植物的研究结果不一致,甚至对研究结果的科学解释不很准确。

20 世纪 80 年代,著者首次参加由中南林学院(现更名为中南林业科技大学)老一辈林学家主持的湖南省林木种质资源普查工作时,深感我国林木资源流失现象十分严重——50 年代记载的珍稀植物已有部分物种野外找不到。90 年代初,著者第一次接触到遗传多样性的科学概念时,就对濒危树种遗传多样性研究领域产生了浓厚兴趣。20 世纪初,著者有幸在国家留学基金委员会出国留学基金的资助下,前往加拿大 Alberta 大学师从杨荣才博士,较系统地学习了植物遗传多样性研究的原理与方法。

本书共 7 章,可分为两个部分。第一部分为第一章至第三章,是开展植物遗传多样性研究的必备知识背景,也是著者近 20 年来学习心得。第二部分为第四章至第七章,是著者主持的国家林业公益性行业科研专项“南岭山地水松等珍稀树种濒危机制及其保育技术研究”(2011033)三大主要研究内容之一,以水松(*Glyptostrobus pensilis*)、南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)、观光木(*Tsoongiodendron odorum*)和伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)为研究对象,开展珍稀濒危树种遗传多样性研究的成果总结。附录为种群遗传多样性与遗传结构分析软件,旨在为读者提供种群遗传多样性分析工具。

本书是国内外第一部针对南岭山地及周边地区珍稀濒危树种的代表种开展遗传多样性研究的专著,也是著者近 20 多年从事植物遗传多样性理论学习和实践的总结,部分内容已发表在国内外国期刊上。

在开展“南岭山地濒危树种遗传多样性研究”过程中,野外样本收集得到了国家林业局野生动植物保护与自然保护区管理司、湖南省林业厅野生动植物保护处、广东省自然保护区管理办公室、江西省林政资源保护管理处、广西壮族自治区野生动植物保护与自然保护区管理处、贵州省野生动植物保护与自然保护区管理处、福建省野生动植物保护中心,以及具体采样单位的大力支持,在此深表感谢!特别感谢国家林业公益性行业

科研专项“南岭山地水松等珍稀树种濒危机制及其保育技术研究”项目组成员文亚峰研究员提供了部分南方红豆杉样本及分子标记数据，以及韩文军副教授、周宏高级工程师、黎恢安工程师的精心合作。感谢中南林业科技大学王爱云教授，研究生申响保、梁艳、吴雪琴、刘雄盛、肖玉菲、胡尚力、郝博博、何长青、邹帆等参与野外样本采集及室内分子标记实验与分子数据分析，李红盛同学帮助绘制了本书中所有的采样地图。

本书撰写时，正值著者爱人攻读博士学位，爱女上高三。为了支持著者完成本书撰写任务，她们从不干扰著者写作与数据分析。在此，致以最崇高的敬意。

由于著者水平所限，本书难免存在不足之处，敬请读者批评指正。

徐刚标

2015年10月29日于长沙

目 录

前言

第一章 遗传多样性研究概述	1
第一节 遗传多样性来源及意义	4
一、遗传重组	4
二、突变	4
三、表观遗传修饰	5
第二节 植物遗传多样性研究的意义	6
第三节 植物遗传多样性模式及水平	8
一、繁育系统与种子散播方式	9
二、分布区与地理区域	12
三、系统发育、生活史、群落演替阶段	13
第四节 谱系地理学在濒危植物遗传多样性中应用	13
一、谱系地理学理论	13
二、叶绿体非编码序列分子标记	14
三、谱系地理学分析方法	16
四、谱系地理学在珍稀植物遗传多样性中的应用	16
参考文献	17
第二章 植物遗传多样性数据产生及参数估算	22
第一节 样本采集策略	22
一、抽样基本理论	23
二、简单随机抽样	24
三、分层随机抽样	25
四、系统抽样	25
五、种群内采样	26
六、种群间抽样	27
第二节 遗传标记	27
一、等位酶标记	28
二、微卫星标记	29
三、显性分子标记	29
四、植物细胞器 DNA 标记	29
第三节 遗传多样性丰富度	30
一、多态位点百分比与等位基因数目	30

二、基因多样性(杂合度)	31
三、核苷酸多态性与核苷酸多样性	33
四、显性数据	33
五、单倍体基因组	35
第四节 种群遗传分化	36
一、 F -统计量	36
二、基因差异分化系数	37
三、等位基因频率方差	38
四、特殊情况下多基因位点遗传分化	40
五、细胞器基因组	41
六、分子方差分析	41
第五节 遗传距离与基因流	42
一、遗传距离	42
二、基因流	44
参考文献	45
第三章 濒危植物小种群遗传进化	47
第一节 小种群遗传基本理论	48
一、遗传漂移	48
二、小种群遗传多样性的维持机制	50
第二节 生境碎片化濒危植物种群	53
一、瓶颈效应	53
二、奠基者效应	55
三、近交	56
四、杂交与种群合并	56
第三节 濒危植物种群大小与种群遗传多样性	58
一、生境异质与植物种群大小	58
二、植物种群大小、遗传多样性与适应性	59
第四节 最小存活种群	63
参考文献	64
第四章 水松遗传多样性研究	68
第一节 水松研究进展	68
第二节 基于 ISSR 标记的水松种群遗传多样性	70
一、材料与方法	70
二、结果与分析	75
三、讨论	81
第三节 基于叶绿体标记的水松遗传多样性	84
一、材料与方法	84
二、结果与分析	86

三、讨论	88
参考文献	89
第五章 南方红豆杉遗传多样性研究	93
第一节 南方红豆杉的研究概况	93
第二节 南方红豆杉天然种群遗传多样性	95
一、材料与方法	95
二、结果与分析	98
三、讨论	103
第三节 南方红豆杉分子谱系地理学	104
一、材料与方法	104
二、结果与分析	106
三、讨论	112
参考文献	113
第六章 观光木遗传多样性研究	116
第一节 观光木研究概况	116
第二节 观光木天然种群遗传多样性	118
一、材料与方法	118
二、结果与分析	119
三、讨论	123
第三节 观光木分子谱系地理学	125
一、材料与方法	125
二、结果与分析	127
三、讨论	133
第四节 观光木人工保育林遗传多样性评价	134
一、材料与方法	134
二、研究结果	135
三、讨论	138
参考文献	140
第七章 伯乐树遗传多样性研究	143
第一节 伯乐树研究进展	143
第二节 伯乐树种群遗传多样性分析	145
一、材料与方法	145
二、结果与分析	147
三、讨论	152
第三节 伯乐树分子谱系地理学	154
一、材料与方法	154
二、结果与分析	155
三、讨论	160

第四节 伯乐树人工保育林遗传多样性评价	161
一、材料与方法	161
二、结果与分析	162
三、讨论	165
参考文献	167
附录	170

第一章 遗传多样性研究概述

生物多样性包括生态系统多样性、物种多样性及物种内所包含的遗传多样性，是生物漫长进化过程中重要的自然组成部分。

自人类社会出现以来，生物多样性就与人类生存、发展密不可分。但是，严谨、系统地开展物种多样性研究始于 18 世纪。18 世纪 30 年代，瑞典生物学家林奈先后在其著作《自然系统》、《植物属》中对物种多样性按种、属、科等阶层进行分类、识别；19 世纪，英国博物学家达尔文在其巨著《物种起源》中，首次科学地阐述了物种多样性的形成机制；20 世纪初，丹麦遗传学家约翰森明确地将生物表型多样性区分为遗传多样性与环境多样性，证实了遗传多样性的完整性与环境变异无关；1928 年，苏联植物学家和农学家瓦维洛夫提出“作物起源中心”，又称为“多样性中心”。

早在 19 世纪，局部或地区生物多样性调查发现，生物多样性正面临着前所未有的严重威胁。工业化革命较早的英国，于 19 世纪末的自然植被调查发现，重要的代表性植物种已消失。随后的植物群落研究进一步证实，由于工业污染、土地用途的改变、植物资源过度开发利用等，植物生境以前所未有的速度破碎、减少，资源日益枯竭，部分植物种趋向灭绝。植物种一旦灭绝，所蕴藏的独特基因库将永远地消失，最终将导致人类和其他生物赖以生存的物质基础和栖息地丧失，以及其他不可弥补的后果等。进入 20 世纪，随着全球性生物多样性研究深入，生物多样性的流失现象引起世界有识人士高度关注，从而推动了全球性生物保护工作的开展。20 世纪中叶，联合国和法国政府创建了世界自然保护联盟；1961 年，世界野生生物基金会建立；1971 年，联合国教科文组织提出“人与生物圈计划”；1978 年，在美国圣地亚哥召开了“第一次国际保护生物学大会”；1980 年，国际自然保护组织编制完成《世界自然保护大纲》；1985 年，成立了“保护生物学会”。随后，各国政府通过颁布法案，国际组织通过划分濒危等级、制定濒危物种名录、研究物种濒危机制、制定物种保护措施及出版濒危物种红皮书等方式，致力于生物多样性保护工作 (Frakel et al., 1995)。

随着生物保护工作的开展，自然群落、代表物种已成为人类关注的热点。作为自然群落功能一部分的物种，其生存与灭绝，是生物学家首要关心的问题。在各类保护计划中，由于环境变化及不可避免的人类活动，物种和种群面临着自然选择，处于动态变化过程。因此，有效的生物保护方案，实质上是将生态系统、物种及种内遗传多样性作为整体。1988 年，著名生态学家 Rose 提出了“生物多样性”术语。“生物多样性”概念的提出，意味着遗传学和生态学理论的整合。

遗传多样性有广义与狭义之分。广义是指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和。通常所说的遗传多样性是狭义概念，是指同一物种内所有的遗传物质变化，包括物种内不同种群间或种群内不同个体间的遗传变异总和。遗传学上，遗传多样性又称为多态性

(夏铭, 1999; 张大勇和姜新华, 1999)。

植物遗传多样性, 具体表现在同种植物个体之间在形态学特征、生理特性、细胞和分子结构等不同层次水平上的变异。植物形态变异是最直观且易被人们注意的一种表型变异, 如豌豆 (*Pisum sativum* L.) 的花色、种子的形状, 种群中出现的白化苗、花柱异长植株等一些稀有突变; 植物生理特性变异包括光合作用的强弱、酶活性的高低等; 细胞水平变异, 主要体现在染色体数目变化和染色体结构变异, 如染色体核型 (染色体数目、结构、随体有无、着丝粒位置等) 和带型 (C 带、N 带、G 带等) 的变化。染色体长度、着丝点位置及随体有无, 反映了染色体的缺失、重复、倒位和易位等遗传变异。染色体数量变异包括整倍体和非整倍体。分子变异是指 DNA 分子上的脱氧核苷酸排列顺序发生了改变, 导致基因突变, 以及遗传信息转录后各个层次上的遗传变异, 如等位酶的分子结构变异 (徐刚标, 2009)。

除了孤雌生殖和营养生殖的植物外, 自然界中绝大多数植物通过有性繁殖方式繁衍后代。有性繁殖植物的后代个体携带的染色体是减数分裂和受精共同作用的结果。减数分裂过程中, 非姐妹染色单体之间的 DNA 片段产生各种方式的交换, 形成配子时, 位于非同源染色体上的基因之间自由组合, 由于每种植物包含的基因数目很多, 重新排列组合的数量几乎是无限的。因此, 对于大多数植物, 物种或种群内的不同个体基因型几乎是不相同的 (徐刚标, 2009)。

陆生高等植物种内遗传多样性是由环境因子、生物因素及物种自身特征, 在长期进化过程中共同作用的结果。环境因子包括气候、土壤、水分、地形地势; 生物交互作用包括物种间竞争与共生、寄生与捕食; 植物种自身特征包括种群大小、交配系统、突变、迁移与扩散。上述影响因子不仅影响着植物遗传多样性及种群遗传结构, 而且通过自然选择、随机事件决定着种群进化方式和方向。同样, 植物种群对病虫害反应也是系统过程和随机过程。由于某种病、虫存在, 寄主植物产生种群抗性以适应不利的环境条件, 而寄生物也产生致病性, 从而影响和决定植物种群遗传变异程度。

任何植物个体的生命都是短暂的, 但由个体构成的种群或种群组成的物种在时间上连绵不断, 是生物进化的基本单位。每种陆生高等植物都有其特定的地理分布区, 由于分布区内不同地域的气候、土壤水分、地形地势等生态环境因子存在着差异, 在漫长的物种进化过程中, 不同地域的种群长期经受不同环境自然选择压力, 并可能被山脉、湖泊、海洋阻隔, 加之突变、遗传漂移等进化因子作用, 种群间将会产生明显遗传分化, 表现出种群间存在着丰富的遗传变异。因此, 植物种内遗传变异可进一步划分为种群内的个体间变异、生活在相似气候土壤条件下长期隔离的种群间变异, 以及生长在不同环境条件下产生的独特生态型变异 (White et al., 2007)。植物遗传多样性包括物种水平、种群水平的遗传变异程度 (丰度), 以及遗传变异在种群间分布格局 (频度)。物种的进化潜力和抵御不良环境的能力既取决于物种水平的遗传变异大小, 又依赖于种群遗传变异模式 (徐刚标, 2009)。

濒危物种是指短期内有可能灭绝的物种。根据植物受威胁的程度, 世界自然保护联盟 (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN) 将濒危植物分为极危 (CR)、濒危 (EN)、渐危 (VU)、近危 (NT) 4 个不同级别。植物濒

危是植物本身的内部因素和外部因素共同作用的结果。内部因素包括遗传进化潜力、生殖能力、存活能力、适应能力的衰竭等, 这些因素是威胁植物生长、繁衍, 导致其稀有濒危的主要原因。大多数珍稀濒危植物或多或少存在生殖障碍, 如雌雄蕊发育不同步、花粉败育、花粉管不能正常到达胚囊及胚胎败育等, 自然更新能力较弱。外部因素包括陆地的隆起和下沉、冰川期和后冰川干热期的交替造成的大规模气候变迁, 以及人类过度采伐、采收、放牧、开垦、人为火灾等对植物资源不合理的开发利用(吴成贡和蒋昌顺, 2006)。

根据自然分布特征, 濒危植物大体可分为4种类型(Bawa and Ashton, 1991)。

(1) 种群密度很低, 每公顷成熟开花植株不足1株。例如, 木兰科(Magnoliaceae)中很多物种为濒危植物, 虽然植物分布区很广, 但植物处于高度散生状态。这类濒危植物, 具有远距离传播花粉和种子的生物学机制, 以维持低密度种群存活。

(2) 在某些地方常见, 但在两个隔离种群之间没有分布。许多热带濒危植物属于这种类型。

(3) 地方特有种, 如金缕梅科(Hamamelidaceae)中一些濒危物种仅于狭小的地理区域内分布。

(4) 少数地方集中分布, 但整个物种的分布密度很低。这类濒危植物对生境条件要求苛刻, 当环境发生改变时, 原有种群碎片化成大小和密度各异、相互隔离的“岛屿”种群。一般情况下, 植物个体在“岛屿”间的较适宜微生境下生存、繁殖, 起到“岛屿”种群间基因流的“脚踏石”作用。

由此可见, 濒危植物种群通常较小, 生殖能力很弱, 散生, 多局限于某一地方或常常在有限的、脆弱的生境中生存, 生境碎片化(范繁荣等, 2008)。小种群由于个体的损失一般会存在近交、遗传漂移、基因流受阻等潜在的遗传风险, 并由此加剧种群遗传多样性丧失。近交会进一步降低后代的生育能力和种群生存能力, 遗传多样性丢失会降低种群对环境变化适应的进化潜力(Frankham et al., 2004)。开展濒危植物遗传多样性研究, 分析种群长期生存的进化遗传学问题, 可为减少小种群中近交和遗传多样性丢失的遗传管理提供种群遗传学信息, 最终目标是延缓濒危植物目前的灭绝速度(Frankham et al., 2004)。

横亘于我国江西、福建、湖南、广东、广西、贵州之间的南岭山地(23°30'N—26°30'N, 109°E—116°E)是一个较完整的自然地理单元, 为长江流域和珠江流域的分水岭(中华人民共和国林业部林业区划办公室, 1987)。南岭山地山脉走向多变、地形复杂、隘口众多, 南北植物区系成分在这里交汇、过渡和分化, 是许多古老植物种属的第四纪“冰期”避难所, 保留着大量的孑遗植物(陈涛和张宏达, 1994; 邢福武等, 2011)。南岭山地的独特地理位置和多样化气候特点给植物生长、繁衍、变异创造了良好的自然条件, 珍稀植物种类繁多, 被誉为“绿色植物基因库”, 保护价值巨大, 是我国已建自然保护区最多的区域之一。开展南岭山地珍稀濒危植物遗传多样性研究, 探讨其濒危机理, 对南岭山地珍稀濒危植物保护和自然保护区建设, 具有重要的理论指导意义和实际应用价值。

第一节 遗传多样性来源及意义

从分子水平来讲,遗传多样性是由特定编码基因、调节基因表达的 DNA 序列、非编码 DNA 序列、同源或相关 DNA 序列拷贝的差异,以及转座子从染色体某个位置转座到另一个位置引起的。从遗传学角度来讲,遗传多样性是由于物种或种群中不同个体间发生遗传重组、基因突变及表观遗传修饰而引起的。

一、遗传重组

遗传重组,是已经存在的遗传物质产生新的组合过程,是最直接的也是最重要的遗传变异来源 (Felsenstein, 1974)。

遗传重组主要通过有性生殖来实现。两性繁殖的后代个体染色体组成是由减数分裂和受精共同作用决定的。由于任何一个基因的表型效应不仅取决于基因本身,而且还取决于基因之间的相互作用,因而,通过有性生殖过程的遗传重组虽然不改变基因本身,但新的基因组合可以导致新的遗传变异。

植物有性交配过程是具有不同遗传物质基础的个体间杂交,通过连锁互换、自由组合等形式的遗传重组实现。影响植物遗传重组的内部因素是繁育系统和减数系数。

植物繁育系统一般是指种群内植株间交配方式、类型(交配系统)及繁育世代的长短。植物交配系统是种群两代个体间遗传联系的纽带,决定着后代种群遗传多样性水平及种群遗传结构,通常分为自交(近交)、异交(远交)、混合交配三种类型。近交植物是完全或主要通过自花授粉产生种子,异交植物是通过异花授粉产生种子,混合交配植物是由完全自交向完全异交过渡的类型。近交提高配对配子间的亲缘关系,降低遗传重组的概率,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,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。分布于捷克境内的白茎眼子菜 (*Potamogeton praelongus*) 种群遗传多样性低,主要是由于该植物占无性繁殖主导地位及人工培育的无性繁殖个体造成的 (Kitner et al., 2013)。

染色体的交换频率,即减数系数,也影响植物遗传多样性高低。对于短繁育世代的近交植物,虽然近交减少遗传变异,但较高的减数系数也可能增加遗传变异。一年生植物,世代短,减数系数大;而多年生植物,寿命长,减数系数小。因此,远交、短世代周期的植物遗传多样性最为丰富,而近交、长世代周期的植物遗传多样性相对较低。

二、突变

遗传多样性的主要来源是突变。突变包括染色体突变和基因突变,是创造遗传多样性的过程,但与遗传重组机制截然不同。

每种生物的染色体数目和结构是相对稳定的,大多数植物体细胞中染色体数目成对,分别来自双亲的配子,这些形态、结构与功能彼此不同的染色体,缺少任何一条,生命将难以维持,性状也不能正常遗传。

自然界中,植物染色体数目和结构改变经常发生。生物体染色体数目变异一般分为两类。一类是染色体组数增加或减少,如单倍体与多倍体变异;另一类是染色体组中增加或减少一条或多条染色体,结果形成单体、三体、缺体等非整倍体变异。

多倍体化是植物中最常见的遗传变异之一。小麦(*Triticum aestivum* L.)、燕麦(*Avena sativa* L.)、棉花(*Gossypium hirsutum* L.)、烟草(*Nicotiana tabacum* L.)、甘蔗(*Saccharum officinarum* L.)、香蕉(*Musa* spp.)、苹果(*Malus pumila* Mill.)、梨(*Pyrus communis* L.)、水仙(*Narcissus tazetta* var. *chinensis* M. Roem.)等经济植物都是多倍体。据估计,被子植物中有47%以上是多倍体,单子叶和双子叶植物中有70%为多倍体,蕨类植物多倍体比例高达97%,裸子植物较少为多倍体。由于某种未知的原因使染色体复制之后,细胞不随之分裂,细胞中染色体成倍增加而产生同源多倍体;不同种、属间的杂交种染色体加倍形成异源多倍体。

植物非整倍体,无论是单体、三体还是其他类型的非整倍体,由于增多或减少的染色体会扰乱正常基因组所赋予的发育平衡,都会对植物个体发育产生严重的不良影响,因此,非整倍体在植物进化中没有多大作用。

染色体片段缺失、重复或某片段发生颠倒,以及非同源染色体间相互交换染色体片段的染色体结构变异,都是生物遗传变异的重要来源之一。染色体结构变异不仅能改变旧的基因组合,建立新的基因连锁关系,而且能通过各种机制保证特定的基因组合不变更地一代一代传递下去,成为正常的遗传体系的一部分。

基因突变在生物界很普遍,如玉米(*Zea mays* L.)的紫色种子,水稻(*Oryza sativa* L.)的矮生型。自然界中,经常发生DNA分子中一个碱基对被另一个不同的碱基对取代所引起的点突变。其中,一种嘌呤被另一种嘌呤取代或一种嘧啶被另一种嘧啶取代的转换要多于嘌呤取代嘧啶或嘧啶取代嘌呤的颠换。

DNA片段中某一位点插入或丢失一个或几个(非3或3的倍数)碱基对,造成插入或丢失位点以后的一系列编码顺序发生错位的移码突变,可引起该位点以后的遗传信息出现异常。发生了移码突变的基因在表达时可使组成多肽链的氨基酸序列发生改变,从而严重影响蛋白质或酶的结构与功能。

基因组中一段可移动的DNA序列,通过切割、重新整合,从基因组中某个位置“跳跃”到另一位置的转座,通常对插入位点几乎没有序列选择性。转座子可能插入到基因内部,造成基因完全失活;也可能插入到一个基因的调控序列中,造成该基因表达的改变。转座是许多物种中新的突变来源,转座子这种不加选择的DNA插入能力,是导致物种遗传多样性的一个重要因素,在植物进化中起着重要的作用。

基因突变对生物体生活力及生殖能力可能有影响也可能没有影响。突变对生物生殖力和生活力没有影响的中性突变,如内含子与重复序列,不改变蛋白质功能的结构基因的一些突变等,对合成蛋白质氨基酸没有影响,不受自然选择影响,对生物体无影响,显然是遗传多样性的重要来源。

三、表观遗传修饰

表观遗传修饰,是指核苷酸序列不发生改变,遗传物质(染色体片段)可以被修饰,

在其祖先信息基础上产生新信息,或依赖于与其共存同一基因组的其他基因。表观遗传修饰机制主要包括 DNA 甲基化、组蛋白修饰、非编码 RNA 干扰等,其结果是引起基因组印记、母性效应、基因沉默、核仁显性、副突变、休眠转座子激活和 RNA 编辑等一系列遗传效应(梁前进, 2007a, 2007b)。

DNA 甲基化是指在甲基转移酶的催化下, DNA 的嘧啶被选择性地添加甲基,形成 5-甲基胞嘧啶,并且,甲基化位点可随 DNA 复制而遗传, DNA 甲基化能引起染色质结构、DNA 构象、DNA 稳定性及 DNA 与蛋白质相互作用方式的改变,从而控制基因表达。

组蛋白修饰是指组蛋白在相关酶作用下发生甲基化、乙酰化、磷酸化、腺苷酸化、泛素化、ADP 核糖基化等修饰的过程。

非编码 RNA 干扰是指在进化过程中高度保守的、由双链 RNA 诱发的、同源 mRNA 高效特异性降解的现象。由双链 RNA 引发的植物 RNA 沉默,主要有转录水平的基因沉默和转录后水平的基因沉默两类。

表观遗传修饰对于物种进化有重要的作用(桂宾, 2011)。基因组表观遗传修饰发生的频率和位置及其消失情况的研究结果显示,与 DNA 突变相比,表观遗传修饰更加重要也更加频繁,但效应时间很短。很多表观遗传修饰不稳定,经过几代后又会恢复到原始状态。尽管 DNA 甲基化需要很强的进化优势,才能在再度丢失之前累积起来,但是表观遗传修饰在进化中仍然有着重要作用,因为可逆的突变对于下一代并不是必须要发生的,一定有其意义。另一点与普通突变不同的是,表观遗传修饰的发生不是随机的,而是经常发生在基因组的某一相同位置。相应的转座子区的 DNA 甲基化则非常稳定。相对于单个胞嘧啶的甲基化来说,基因组大片段地甲基化更加重要。基因组大片段地甲基化的表观遗传修饰的改变和基因突变一样十分罕见,但这种表观遗传修饰的遗传效应却十分明显。研究人员发现这样一个区域,它在亲代首先失去了 DNA 甲基化,然而,在它的子一代,这个区域又被完全重新甲基化。

表观遗传修饰,是一种重要的遗传变异类型,阐述了生物体性状的强化或退化是受遗传物质和表达模式共同作用的结果,因此,它不是简单的拉马克学说,也没有否认达尔文“进化论”理论。达尔文学说仅从遗传物质变异解释生物的进化,表观遗传修饰则从基因的表达模式上对生物进化进行诠释,它是生物进化论理论的补充(王霞等, 2008)。

第二节 植物遗传多样性研究的意义

遗传多样性是生物多样性的重要组成部分,物种所具有的独特基因库和遗传结构提供了物种适应环境、生存和进化的原材料,维持了物种稳定性和进化潜力,对物种多样性具有决定性作用。物种是构成生物群落进而组成生态系统的基本单元。生态系统多样性离不开物种多样性,更离不开不同物种的遗传多样性。维持物种和种群遗传多样性有助于保持物种和整个生态系统多样性,减缓由于适应和进化所导致的物种灭绝过程。因此,遗传多样性是生态系统多样性和物种多样性的基础,与生态系统的稳定有着直接关系(Hughes and Stachowicz, 2004)。保护生物多样性最终目的是保护遗传多样性(王洪新和胡志昂, 1996)。

遗传多样性是生物长期进化的产物,是物种维持其繁殖活力、抗病虫害能力和适应环境变化的物质基础,是物种生存适应和拓展进化的前提。遗传多样性与物种或种群的生存能力、繁育健康度的关系密切,种群遗传变异的大小与其进化速率呈正比。种群或物种遗传多样性越高或遗传变异越丰富,对环境变化的适应能力就越强,容易扩展其分布范围和开拓新的环境,物种进化潜力越大。遗传多样性丰富的植物种,由于进化可形成抗病虫害、抗逆境或耐污染的基因型,遗传多样性丧失将降低物种适应环境变化的能力,影响种群长期存活,某些特殊情况下,短期内导致种群的直接灭绝(Booy et al., 2000)。理论与大量实验表明,自交不亲和和物种的自交不亲和位点多态性丧失可以导致物种的直接灭绝,例如,只分布在伊利诺伊斯州和俄亥俄州的美国特有植物湖边雏菊(*Hymenoxis acaulis* var. *glabra*)已处于极度濒危状态。人工控制杂交实验证明,伊利诺伊斯种群仅有1种亲和类型,个体之间无法产生正常的受精。多数俄亥俄种群只有3~4个,仅有1个种群达到了9个(Demauro, 1993)。

遗传多样性丧失可能会降低物种抵御病虫害的能力(Huang et al., 1998)。最典型的例子是美洲栗(*Castanea dentata*),因对入侵的栗疫病缺乏抗性遗传多样性而几乎灭绝。外来樟疫(*Phytophthora cinnamomi*)已造成澳大利亚桉(*Eucalyptus marginata*)和相同森林生态系统其他几个树种的大量死亡(Shearer and Dillon, 1995)。外来铁杉球蚜(*Adelges tsugae*)引进到美国东部森林,对卡罗莱纳铁杉(*Tsuga carolina*)和加拿大铁杉(*Tsuga canadensis*)造成了灾难性后果(McClure et al., 1992)。植物 *Agrostis tenuis* 由于进化形成耐重金属的基因型,能在矿井沉渣污染的土壤上正常生长繁衍,而遗传多样性低的植物种,不能在受污染的土壤上生长(Bradsaw et al., 1991)。尤其是,遗传均一种群或物种有随时灭绝的危险。黄花茅(*Anthoxanthum odoratum*)有性繁殖的子代,其存活能力、繁殖能力和生长速率等较遗传单一性无性系占有优势(Elstrand and Antonovics, 1985),而且遗传单一性无性系极易感染病菌(Fiedler and Kariea, 1998)。近期发现的世界上最古老珍稀濒危植物,俗称“恐龙树”的澳大利亚梧菜米松(*Wollemia nobilis*)在几百个基因位点上均为遗传均一性,经检测所有植株均没有对普通的枯梢性真菌病害的抵抗能力,有着极大的灭绝风险(Bullock et al., 2000)。

开展遗传多样性研究为生物各分支学科提供重要的背景资料。古老分类学、系统学一直在不懈地探索、描述和解释生物多样性,并试图建立能反映生物系统发育关系的阶层系统和便利实用的信息资料存取及查询系统。遗传多样性的研究可以揭示物种或种群起源的时间、地点、方式等进化历史信息,加深对微观进化的认识,有助于对物种稀有或濒危原因及过程的探讨,为植物分类进化及遗传改良奠定基础,为进一步分析其进化潜力和未来的命运提供重要的资料。

植物遗传多样性对人类具有直接的经济意义。人类衣、食、住、行所需的原料——纤维、染料、粮食、果品、药物、木材、建筑材料、橡胶等,都来源于植物遗传资源。野生植物的抗性(抗病性、抗旱性等)比栽培种强得多,把遗传上亲缘物种抗性基因引入驯化或栽培种,能大幅提升农业生产水平。

一些植物资源目前似乎毫无用途,但将来有可能有助于人类免于饥荒,祛除疾病。随着某种植物资源需求量增多,供应量不断减少,需求价值将不断下降。由于环境生态

条件不断恶化,当前经济作物也许适应不了未来的环境变化,必须人工驯化新的野生植物资源,因此,珍稀濒危植物的经济价值可能不断增加。

植物遗传多样性是栽培植物的巨大资源库,也是培育植物新品种的物质基础(王峥峰和彭少麟,2003)。20世纪掀起闻名世界的“绿色革命”以来,特别是20世纪后期的现代农业生物技术和遗传工程的迅速发展,突破了种间杂交障碍,为野生植物遗传多样性的利用提供了强有力的工具,培育出大量高产、抗逆和优质的植物新品种。与此同时,工业化和城市化进程、资源的不合理利用、种植品种单一化、外来物种入侵、气候变化等原因,使植物生境碎片化日益加剧,天然种群日益锐减,遗传多样性急剧丧失(葛颂和洪德元,1994;Avise,2010)。濒危植物遗传多样性日益缩小、消失,种质均质化,遗传资源枯竭,会带来灾难性后果。

保护遗传多样性是一种道德和美德上的责任,尤其是保护因人类开发或忽视而导致濒危的物种。一个多样化的世界比单调的世界更有利于人类生存和发展。每一类群的生物具有独一无二的性状和生活史,这些增加了这个星球的美丽。更重要的是,人类遗传学的知识还不完整,物种遗传多样性可能在未来有着当前难以想象的利益,如果不采取多样性保护,这难以想象的利益将可能永远不会实现。

地球出现生命以来,曾经生存过几十亿个物种。地质年代中,由于地球的气候是温暖和寒冷交替出现,经历了4次大冰川气候。冰川期气候寒冷,导致绝大部分植物灭绝,仅部分植物种退却到少数“避难所”中得以生存,在冰川期发生前后,地球上植物的分布和组成上发生了明显的变化。历史上,植物遗传多样性丢失主要是由于冰川、地震、火山等自然灾害引起的。据统计,在过去的2亿年中,每世纪约有90种植物灭绝,其中高等植物约4种,有些物种更是以惊人的速度灭绝(吴小巧等,2004)。目前,地球上约有2万~2.5万种植物处于濒危状态,我国3万种高等植物中近3000种处于濒危状态(傅立国,1991)。

森林覆盖地球陆地近半面积,是陆地生态系统的主体(Melillo et al., 1993),包含3/4陆地生物量,与大气碳收支关系紧密,对维持陆地生态系统稳定具有重要的意义(Aiten et al., 2008)。近2个多世纪以来,由于人口急剧增长,人类经济活动日益频繁,城市化进程及农业用地扩大不断加剧,导致森林面积持续减少,连续成片的森林变成彼此隔离的森林斑块的碎片化现象不断凸显,对陆地森林生态系统构成了潜在的威胁,生物多样性正在急剧下降,已成为全球性森林保护的核心问题(Hopper, 2009; Breed et al., 2013)。尤其是,在生物多样性十分丰富的热带、亚热带发展中国家,森林生态系统遭受到了严重破坏,大量植物种已经灭绝或处于濒危状态。开展植物遗传多样性及其遗传结构研究,对理解林木种群进化机制至关重要(Sampson, 2014),是科学制定生物多样性保护策略的理论基础(Aguilar et al., 2008),已引起各国政府及生物界普遍关注,成为林木进化生物学和保育遗传学研究领域中的热点(Angeloni et al., 2011; Ismail et al., 2012)。

第三节 植物遗传多样性模式及水平

近40年来,大量研究表明,不同植物天然种群遗传多样性大小及其变异模式差异很