

■ 李承森 主编

植物科学进展

第一卷

ADVANCES IN PLANT SCIENCES Vol.1



高等教育出版社

植物科学进展(第一卷)

Advances In Plant Sciences vol. 1

李承森 主编

高等教育出版社

(京) 112 号

内容提要

本书从系统与演化植物学、发育植物学、植物生态学、植物细胞与分子生物学等各个层面出发,收集国内科研一线的植物科学工作者的专题评述论文 23 篇,介绍国内外植物科学各个分支学科及交叉学科的最新成果及研究进展,可使植物科学研究人员、高校教师、研究生及高年级本科生及时了解植物科学的发展动态。本卷为 1997 年卷,以后将每年出版一卷。

图书在版编目(CIP)数据

植物科学进展 第 1 卷 / 李承森主编. — 北京: 高等教育出版社, 1997. 12

ISBN 7-04-006640-8

I. 植… II. 李… III. 植物学-进展 IV. Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字(97) 第 27282 号

*

高等教育出版社出版

北京沙滩后街 55 号

邮政编码: 100009 传真: 64014048 电话: 64054588

新华书店总店北京发行所发行

化学工业出版社印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 20.5 字数 540 000

1998 年 1 月第 1 版 1998 年 1 月第 1 次印刷

印数 0 001—2 039

定价: 34.50 元

凡购买高等教育出版社的图书,如有缺页、倒页、脱页等质量问题者,请与当地图书销售部门联系调换

版权所有,不得翻印

《植物学进展》编委会

顾 问	吴征镒	张新时	许智宏	李 博	
	肖培根	匡廷云	洪德元	王文采	
	郝 水	朱大保			
主 编	李承森				
副主编	陈家宽	林金星	祖元刚	顾红雅	王宇飞
编 委	(按姓氏笔划排序)				
	王士俊	王凤春	王仁卿	王印政	王幼群
	王德利	白书农	左家哺	刘公社	朱玉贤
	刘博林	安树青	孙素青	吴庆余	吴雪梅
	吴 鸿	李 冠	李凌浩	李俊清	余懋群
	杭悦宇	阎秀峰	陈永喆	陈 放	陈晓亚
	陈建群	杨亲二	杨 继	杨 劼	郑海雷
	施苏华	施国新	徐正尧	郭友好	高玉葆
	唐 亚	黄百渠	傅承新	韩兴国	葛 颂
	潘晓珍	谭仁祥	魏令波		

前 言

《植物科学进展》(第一卷)像一位初生的婴儿,与植物学界的同仁们见面了。一年以前,高等教育出版社的林金安先生受到《发育生物学进展》和《细胞生物学进展》的启发,提出可否由青年人组成一个班子共同编写《植物科学进展》,每年一卷,介绍植物科学各个分支学科的最新进展,及时将各学科的丰富的文献和资料整理发表,以利于我国植物科学的发展。他的提议立刻得到包括中国科学院植物研究所在内的许多年轻人的积极响应。说干就干,我们聘请了在研究机构和大学中从事植物科学研究的年轻有为的同仁们组成了编委会,选定题目,广泛组稿,认真审稿,按照程序和时间表,严格而又迅速地开展工作。

年轻人思维敏捷,对新的事物和新的发展方向容易接受且勇于尝试。但是,经验不足、考虑不周则是我们的弱点。我们非常荣幸地请到了我国植物学界老一辈德高望重和学识渊博的科学家作为我们的顾问,为本书的编写掌舵把方向。这好比接力赛跑,只有老一辈把接力棒稳稳地传给后来者,才能保证比赛的成功。

本书的出版得到高等教育出版社的大力支持。但是,经费不足仍然是我们面临的困难。后经编委们鼎力相助,共同资助构建了本书的一部分出版基金,用于编书过程中必要的开支和支持一部分出版费。众人拾柴火焰高。在此我们不仅要感谢高等教育出版社的大力支持,更要感谢诸位编委的无私奉献。

婴儿的笑声会使母亲感到欣慰;婴儿的哭声会引起母亲的关注。无论是成功还是失败,我们都希望本书能够得到植物学界同仁们的关怀和指正。

我也希望本书能够成为中国植物学殿堂的一块普普通通的砖石,为殿堂的雄伟添砖加瓦。同时借助中国的一句成语:抛砖引玉,渴望着更多的国际一流水平的研究论文和研究人才问世。

随着本书的编写和出版,希望有更多的年轻有为的学者们不仅能提供高质量的稿件,而且也能进入本书的编委会。

在此书第一卷问世之时,编委们的共同心声是:千里之行,始于足下。

李承森

1997. 10. 1

目 录

植物群体遗传结构研究的回顾和展望	葛 颂 (1)
分子系统学研究进展	洪小全 洪德元 (16)
原位杂交技术及其在植物进化生物学研究中的应用	张寿洲 张大明 洪德元 (31)
传粉生物学的最新进展和发展趋势	周世良 洪德元 (48)
科达植物研究的近期新进展	王士俊 (58)
甲藻 Dinoflagellate 分子系统学研究进展	陈月琴 (68)
被子植物化石花研究的回顾与进展	冯广平 耿宝印 李承森 (78)
自交不亲和性的分子机制	任东路 张燕生 薛勇彪 (95)
植物细胞信号转导	武维华 (107)
植物雌雄蕊发育的分子基础	马小杰 张宪省 (129)
植物开花研究: 从生理学到遗传学	白书农 (146)
植物器官变态的方式与机制	何玉科 余旭红 (164)
植物嫁接体发育及其亲和机制的研究进展	王幼群 杨 雄 (180)
草地生态系统对大气 CO ₂ 浓度升高和气候变化响应的 野外实验研究方法进展	王其兵 陈佐忠 李永宏 (187)
稳定性 ¹⁵ N 同位素技术在自然生态系统 氮素循环研究中的应用	苏 波 韩兴国 黄建辉 朱伟兴 (201)
森林生态系统中凋落物分解的研究进展	黄建辉 陈灵芝 韩兴国 (218)
地理信息系统在生态学研究中的应用	刘先华 李永宏 (237)
草地生态系统的碳循环与全球变化	李凌浩 陈佐忠 邢雪荣 (249)
全球变化对生物多样性影响的研究	唐海萍 张新时 (257)
DNA 指纹技术及其在植物研究和生产上的应用	刘 杰 刘公社 (270)
反义 RNA 和酶性 RNA 技术在抑制植物基因表达和 病毒复制中的作用	刘博林 门淑珍 (280)
植物次生代谢及其调控	陈晓亚 叶和春 (293)
植物抗病基因的结构、功能与进化	刘进元 丛靖莉 潘明祥 (305)

植物群体遗传结构研究的回顾和展望*

葛 颂

中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室

1. 引言
2. 植物群体遗传结构的基本概念和类型
3. 植物群体遗传结构研究的历史和现状
4. 影响植物群体遗传结构的因素
 - 4.1 选择
 - 4.2 交配系统
 - 4.3 基因流
5. 研究植物群体遗传结构的意义和展望

1. 引 言

进化的基本单位不是个体而是群体,进化就是群体基因库的改变 (Ayala, Kiger, 1984)。作为研究群体基因库或者说群体遗传组成及其变化机制的一门学科,群体遗传学起步于基本的数学理论和模型,并以理论先于实验而与其他生物学领域有所不同。尽管 Fisher、Haldane 和 Wright 等先驱者建立了牢固的群体遗传理论,但来自生物群体的实验证据仍然十分有限,有关生物适应和进化的机制始终悬而未决 (Merrell, 1981; Grant, 1991)。在生物进化和群体遗传学研究的众多问题中,群体的遗传变异大小及其保持机制一直是不同学派和不同观点长期争论的问题 (Ayala, Kiger, 1984; 葛颂, 洪德元, 1994b)。一个物种或群体的进化潜力在很大程度上取决于其遗传变异性的 高低 (Ayala, Kiger, 1984),而遗传变异性则包括遗传变异水平的高低以及遗传变异的分布格局,即群体的遗传结构 (Hamrick, 1989; 葛颂, 洪德元, 1994b)。

群体的遗传结构是一个物种最基本的特征之一,它受突变、迁移、选择和遗传漂变的共同作用,同时还和物种的进化历史和生物学特性有关,故确定一个物种的群体遗传结构是了解其群体生物学的第一步 (Loveless, Hamrick, 1984; Grant 1991)。由于植物的个体不能移动,群体遗传结构在很大程度上依赖于生存环境在空间上的异质(差异)性;同时,植物的生长和发育是开放式的,具有多种多样的生殖方式和交配系统以及极强的发育和环境可塑性 (Stebbins, 1950; 葛颂, 洪德元, 1994a)。所以,植物群体遗传结构的形成和影响因素远比动物复杂 (Grant 1991)。

* 国家自然科学基金“八五”重大项目 (3939150) 资助。承蒙洪德元教授审阅全文并提出修改意见,谨致谢意。

2. 植物群体遗传结构的基本概念和类型

对于群体遗传结构的含义,不同学者的理解和认识不完全一样。Brown (1978) 认为,一个物种的群体遗传结构代表了一个物种变异式样的各个方面,包括群体遗传多样性的高低,不同群体多样性水平的变动幅度以及不同群体遗传相关性的的大小等等。这种把群体遗传变异大小及其分布式样统称为群体遗传结构的观点,早在 Brown 之前 Wright (1951) 以及 Cavalli-Sforza 和 Bodmer (1971) 等人就曾提出过,可以算作群体遗传结构的广义概念。还有一些学者在上述内容之外,把基因的传递过程、组织方式及其影响因子也作为群体遗传结构的因素 (Jain, 1975; Solbrig, 1980)。另外,不少学者用群体遗传结构一词来特指遗传变异的分布式样或格局 (Levins, 1963; Loveless, Hamrick, 1984; Hamrick 1989),即群体遗传结构就是遗传变异或者说基因和基因型在时间和空间上的一种非随机分布 (Loveless, Hamrick, 1984)。在本文的讨论中,我们采用后一种概念,把群体遗传结构看成是遗传变异在群体之间的分布式样。

与群体遗传结构密切相关的一个概念是群体的空间结构,它有几种典型的式样 (Merrrel, 1981; Grant, 1991)。第一种是所有的个体构成了一个大而连续的群体,其代表就是一些草原上的类群,它们可以在成百上千千米范围内连续分布。北半球高纬度(如北美和我国东北等)分布的一些针叶林就连续分布在很大的范围内。第二种分布式样是许多群体呈岛屿状分布,群体之间具有明显的间断,往往起因于一个种的有利生境被许多不利生境所隔开,如生长在一系列湖泊、池塘、沼泽、火山口、山顶以及特殊土壤等斑块生境中的类群。在许多珍稀濒危植物中,这种分布式样十分普遍,如银杉、矮牡丹、珙桐等。第三种典型的分布式样叫做线性分布,如沿着江河、海岸等长条状生境分布的类群。实际上,自然界植物群体的分布式样并非如上所述那样典型,更常见的是介于上述三种典型式样之间的各种过渡式样。一个广布的物种,可能在其分布范围的某些地区是基本连续分布的,而在另一地区又彼此隔离。岛屿分布的群体也会由于群体之间空间上的远近以及物种基因流的强弱而出现各种不同程度的隔离和半隔离。

从遗传学角度看,任何物种都由群体或者确切地说由繁育群体 (breeding population) 构成,每个繁育群体又由彼此能相互交配的个体组成。然而,一个物种全部个体构成一个繁育群体的情况几乎不存在,物种的个体总是以某种方式被分成许多小的繁育群体。即使对那些近似连续分布的大群体来说,不同地段的个体也会由于群体太大彼此没有交配的机会而出现遗传上的分化,即出现遗传结构。有些类群在很小的范围内就会出现遗传分化,形成特定的群体遗传结构 (Hamrick, 1989; Epperson, 1993; 葛颂等, 1997)。迄今,已有几种群体遗传结构模型被提出来 (Wright, 1946; Merrell, 1981; Epperson, 1993)。如果一个物种就是一个随机交配的大群体,则符合随机交配模型 (panmictic model); 当物种由一些彼此隔离较远的小群体构成,就以岛屿模型 (island, model) 来描述; 如果这些相隔离的小群体呈线性分布,就符合踏脚石模型 (stepping stone model); 最常用的距离隔离模型 (isolation by distance model) 主要形容连续分布但相近个体才发生基因交流的群体。事实上,植物天然群体的遗传结构远比上述理论模型所预期的复杂。尽管群体的空间结构具有一定的遗传学意义,但群体的遗传结构并不一定平行于群体的空间式样,非随机遗传式样可以存在于随机分布的个体间,具有相似群体空间分布式样的物种可能具有很不相同的群体遗传结构 (Loveless, Hamrick, 1984; Hamrick, 1989; Epperson, 1993)。对此,我们将在后面详述。

3. 植物群体遗传结构研究的历史和现状

人类对动、植物群体遗传变异的不断认识和利用,可以追溯到达尔文时代之前。大量驯养动物和栽培植物品种的出现就是很好的佐证。尽管达尔文在《物种起源》以及《动物和植物在家养下的变异》等著作中做了理论上的概括,但在很长的时间里,人们并不清楚植物群体间究竟存在着什么样的分化式样,因为早期研究的大量性状诸如高度、形状和大小等极易受环境条件影响,这些性状的变异往往是适应性的,不采用特定的实验方法很难得出可靠的结果。20世纪初,许多实验性工作逐步开展起来,其中以 Turesson (1922) 的工作最有代表性,随后又有一批优秀的实验分类学家或生态遗传学家加入 (Gregor *et al.*, 1936; Clausen *et al.*, 1948)。他们当时采用的方法主要是“共同园地 (common garden)”和“相互移栽 (reciprocal transplant)”试验。前者将不同遗传基础 (基因型) 个体或不同来源的材料栽植在一致的试验园地内;后者则将不同地区 (群体) 的材料相互移植或将遗传基础 (基因型) 相同的材料栽植在不同的试验条件下,通过这些如今看来十分简单的试验可以研究表型变异的遗传基础和遗传变异与环境之间的交互作用,进而了解种内变异的性质及其进化意义。例如, Clausen 等 (1948) 对 *Achillea millefolium* 相互移栽试验的结果表明,低海拔群体移栽到高海拔以及高海拔群体移栽到低海拔之后,个体的存活率和长势明显下降 (不适应),尤其是低海拔移栽到高海拔之后。而且,群体表型 (形态、生理等) 上的变化也十分明显,不同群体在生存能力上已有明显的分化,这是长期适应的结果 (Clausen *et al.*, 1948)。Turesson (1922) 对 *Hieracium umbellatum* 等植物和 Gregor (1936) 对 *Plantago maritima* 等植物以及 Clausen 及其同事们在长达 30 年时间里 (Clausen *et al.*, 1948) 对 *Potentilla* 和 *Achillea* 等属植物的研究是此类工作的典范。

早期的生态遗传学研究获得的大量实验证据充分证实,种内群体间在表型性状上存在的变异具有遗传学基础,种内群体间存在着大量的遗传分化。Turesson 的“生态型 (ecotype)”和 Huxley 的“渐变群 (cline)”等概念都是在此基础上提出来的。然而,不管是上述基本的移栽试验还是后来一些类似的经典实验方法 (Antonovics *et al.*, 1971; Bradshaw 1971) 都是针对表型 (形态、生理等) 性状进行的。尽管这些研究有助于揭示植物群体的适应、扩散及其进化意义,有助于探讨植物与环境之间的相互关系,但不可否认的是它们有很大的局限性。一方面,这些研究主要是针对那些生境条件有很大差异且实验性研究易于开展的草本,尤其是那些具有重要经济价值的类群进行的,其结果的代表性有限 (Brown, 1978; Hamrick, 1989);另一方面,大多数表型性状受微效多基因控制,易受环境条件影响,不适宜进行遗传变异和群体遗传结构的定量描述,更无法利用这些性状来研究影响植物群体遗传结构的各种进化因素 (Hamrick, 1989; Avise, 1994)。后来的许多研究采用符合孟德尔式遗传的单基因性状来进行,这些单基因形态性状确实起到了遗传标记的作用,被用来定量估计植物的交配系统、基因流以及选择等 (Jain, 1975; Brown, 1978; Hamrick, 1989),但这些单基因遗传标记也有明显的缺陷 (Hamrick, 1989; 葛颂, 洪德元 1994b)。其中,最突出的就是这类性状在植物群体中太少且只能代表基因组中极少的基因位点,而且它们多以显隐性方式表达,必须进行繁琐的杂交和子代测定工作以便确定其遗传基础。

20 世纪 60 年代,酶电泳技术的出现提供了一大批共显性的单基因位点,这些位点作为遗传标记克服了以往基于多基因表型性状以及单基因形态性状所带来的许多缺陷,成为有史以来定量研究群体遗传变异和遗传结构最有效的手段 (Merrell, 1981; Hamrick, 1989; 葛颂, 1994)。在该技术成功地应用于动物群体研究后不久,有关植物群体遗传变异的研究报道也大量出现。例如,

Nielsen 和 Frydenberg (1972) 利用 4 个同工酶位点研究了 100 个欧洲的大麦品种, 发现每个品种内的变异性很低, 而品种间的遗传差异很大; 同样, Almgard 和 L, egren (1974) 利用 20 个同工酶位点检测了 32 个大麦品种, 发现 95% 的遗传变异存在于品种之间 (Brown, 1978)。对其它农作物、林木及其野生近缘种和一些野生植物类群的研究还有很多 (Allard *et al.*, 1971; Hamrick, Allard, 1972; Gottlieb, 1981; Brown, 1978; El-Kassaby, 1991)。酶电泳技术的应用, 极大地丰富了人们对植物群体遗传变异性的认识, 在 80 年代形成了植物群体遗传变异研究的一个高潮 (Hamrick, 1989; Schaal *et al.*, 1991; 胡志昂等, 1985; 葛颂等 1988, 1994; 杨一平等 1989)。随着分子生物学的迅猛发展, 近十年来发展起来的 DNA 分析技术为群体遗传结构的研究提供了更为灵敏有效的手段。Schaal 等 (1987) 采用 rDNA 限制性片段分析研究了 *Phlox divaricata* 群体的变异和分化, 结果发现该种两个亚种共 8 个群体表现出明显的分化, 在总共 12 种 rDNA 重复片段类型中, 没有哪一种类型能在全部群体中存在, 因此根据 2~6 种片段类型的组合就可以把所有群体区分开来。类似的研究还有不少, 包括采用叶绿体 DNA 的 RFLP 分析 (Waters, Schaal, 1991; 张启发等 1992b)、RAPD 方法 (Huff *et al.*, 1993; 汪小全等, 1996) 和 DNA 指纹图谱技术 (Wolff *et al.*, 1994) 等。根据现有的技术条件, 目前各种 DNA 技术提供的遗传标记位点数目要比以往任何手段提供的都多, 应用潜力极大 (Schaal *et al.*, 1991; Avise, 1994; 葛颂, 洪德元, 1994 b)。近 30 年来在酶电泳方面积累了大量的资料 (Hamrick 1989; Schaal *et al.*, 1991; 葛颂, 1994), 我们将主要根据这些资料对植物群体遗传结构的一些基本特点作些介绍。关于酶电泳技术的基本原理、优缺点以及在植物群体遗传和进化研究中的应用, 不久前我们已在专文中作过介绍 (葛颂, 1994; 葛颂, 洪德元, 1994b)。

Hamrick 及其合作者们对酶电泳资料进行过多次总结 (Loveless, Hamrick, 1984; Hamrick, 1989, 1991; Hamrick, Godt, 1990)。前不久, 他们运用统计学方法分析了来自种子植物 165 属 449 种共 653 篇研究报道, 并探讨了植物遗传变异水平、群体遗传结构及其与植物物种特性和生态因子之间的关系 (Hamrick, Godt, 1990)。表 1 是摘编自该文有关植物群体遗传结构的一些基本数据。其中, Nei 提出的基因分化系数 (G_{ST}) 是衡量群体遗传分化最常用的指标, 表示在总的遗传变异中群体间变异所占的比例 (Nei, 1973; 葛颂, 1994)。由表 1 可见, 在所分析的 8 个内外因素中, 6 个因素 (分类地位、习性、交配系统、种子扩散机制、分布地区和演替阶段) 对群体遗传分化程度都有显著的影响 (统计检验差异达极显著水平)。从理论上讲, 群体间遗传分化较大的物种应该是一年生草本、自交、靠风力扩散种子并生存于演替阶段末期群落中的物种; 而长命多年生、风媒远交、靠风力扩散种子以及生存于演替阶段末期群落中的物种, 群体间的分化较小。实际情况与此基本相符, 大多数草本被子植物具有前一组特征, 故种内群体间遗传分化很大, 典型的如 *Capsella bursa-pastoris* ($G_{ST}=0.814$, Bosbach, Hurka, 1981), *Avena barbata* ($G_{ST}=0.736$, Clegg, Allard, 1972) 和 *Arabidopsis thaliana* ($G_{ST}=0.616$, Abbott, Gomes, 1989) 等; 而裸子植物尤其是风媒异花授粉的松杉类则具备了后一组特征, 遗传变异的绝大部分存在于群体之内, 群体间分化很小 (Knowles, 1984; El-Kassaby, 1991; 葛颂, 1988; 葛颂等, 1988; 杨一平等, 1989)。典型的如 *Pinus resinosa* ($G_{ST}=0.000$) 和 *Thuja plicata* ($G_{ST}=0.000$, El-Kassaby 1991) 以及 *Picea glauca* ($G_{ST}=0.015$, Alden, Lospstra 1987) 等。这一点从表 1 中的数值可以明显地反映出来。裸子植物群体间遗传分化的平均值只相当单子叶和双子叶植物的四分之一左右。

表 1 不同类型植物的群体分化大小

物种特征	物种数	G _{ST}
分类地位		
裸子植物	80	0.068
双子叶植物	246	0.273
单子叶植物	81	0.231
生活型		
一年生草本	146	0.357
短命多年生草本	119	0.233
短命多年生木本	8	0.088
长命多年生木本	131	0.076
分布范围		
特有种	52	0.248
狭域种	82	0.242
地区种	186	0.216
广布种	87	0.210
分布地区		
北温带	28	0.036
温带	322	0.246
亚热带	15	0.233
热带	41	0.173
繁育系统		
自交	78	0.510
混交(动物)	60	0.216
混交(风媒)	11	0.100
异交(动物)	124	0.197
异交(风媒)	102	0.099
种子扩散		
重力	161	0.277
重力-附着	11	0.124
附着	52	0.257
破裂	23	0.243
吞食	39	0.223
风力	121	0.143
生殖模式		
有性	352	0.225
有性和无性	54	0.213
演替阶段		
早期	165	0.289
中期	121	0.259
末期	121	0.101

(引自 Hamrick, Godt, 1990)

然而,表 1 中的数据是许多物种的平均值,具有相同特征的不同物种,其遗传结构会有很大差异。如 Brown 等 (1974) 对自交种 *Bromus mollis* 5 个群体的检测发现,群体间的遗传分化很小,

G_{ST} 值 (0.018) 比大多数裸子植物的都低,而在瑞士石松 (*Pinus cembra*) 和 *P. merdusii* 的研究中却发现这两个种群间的分化很大, G_{ST} 值分别为 0.320 和 0.337 (El-Kassaby, 1991; Szmidt *et al.*, 1996), 接近一年生植物的平均值。最近, 我们对我国特有濒危植物银杉 (*Cathaya argyrophylla*) 等位酶的分析发现, 残遗分布在我国广西、湖南和四川的银杉群体间的遗传分化值高达 $G_{ST}=0.441$ (Ge *et al.*, 1998), 而且在湖南八面山相距仅 1~2 km 范围内的 3 个群体间就存在很大的遗传差异 ($G_{ST}=0.260$, 葛颂等, 1997)。所以, 仅凭少数几个特征来预测某个物种的群体遗传结构是不可靠的。一方面植物群体遗传结构的表现多种多样, 许多特征是 G_{ST} 值无法度量的。两个物种具有相同或相似的 G_{ST} 值并不意味着它们的群体遗传结构相似, 这和研究所涉及的群体数目、取样方式和样本大小、检测所用的酶位点数日等等都有关系。对广泛分布的物种来说, 取样的范围和群体数目对 G_{ST} 值影响最大。例如在对小干松 (*Pinus contorta*) 的研究中, Knowles (1984) 对落基山脉 Front Range 地区 4 个不同海拔相邻群体的研究得出 $G_{ST}=0.010$; Dancik 和 Yeh (1983) 对加拿大 Alberta 省 5 个群体的研究结果为 $G_{ST}=0.020$; 而 Wheeler 和 Guries (1982) 对该种整个分布区 32 个群体的研究发现 $G_{ST}=0.061$, 是 Knowles 相邻群体研究结果的 6 倍多。显然, 研究范围的扩大和群体采样数目的增加会发现更多的群体间变异。在研究中所采用遗传标记位点的数目也是影响结果可靠性的一个重要因素, 位点太少则作为基因组的代表性不够, 因为不同基因位点表现出的结果往往有很大差异。在 *Pinus muricata* 的研究中, 仅仅因为增加了一个 GOT-2 位点 (总位点从 25 增加到 26), G_{ST} 值就从 0.029 变为 0.141 (Millar, 1983)。当然, 这只是一个非常极端的例子, 但它说明在估计群体遗传结构时遗传标记位点数目的重要性。另一方面, 影响植物群体遗传结构的因素太多, 除了表 1 中列出的外, 还涉及物种整体的遗传变异水平、物种的进化历史、自然选择大小和基因流强弱等内部 (生物) 和外部 (环境) 因素, 它们共同作用于植物群体, 使植物群体受到不同的选择压力, 具有不同的交配系统和迁移扩散能力, 形成了不同的群体遗传结构 (Loveless, Hamrick, 1984; Hamrick, 1989; 葛颂, 1994)。

4. 影响植物群体遗传结构的因素

由前述可见, 影响植物群体遗传结构的因素十分复杂, 绝非几种理论模型所能概括, 其原因就在于影响植物群体遗传结构的因素太多, 而且这些因素并非相互独立, 往往联合作用于植物群体。下面我们将着重分析影响植物群体遗传结构的几个最重要的因素。

4.1 选择

选择实质上就是一种环境压力。这里所说的环境既包括温度、湿度、光照、土壤等物理因素, 也包括种间竞争、传粉媒介、病虫害侵袭等生物因素。植物群体具有各种特定的空间结构, 除了植物迁移扩散的方式不同以及偶尔发生的一些随机事件外, 主要原因就在于植物群体生存环境有差异 (Hamrick, 1989)。关于选择对植物群体变异和遗传结构的影响, 大部分证据来自两个方面: 一方面来自对直接受选择作用的表型性状的观察和实验, 这些表型性状包括形态、生理和主要的生活史特性 (如种子萌发和休眠、个体大小和生长速率、生殖分配等); 另一方面的证据则来自不受选择直接作用的同工酶位点的研究 (Hamrick, 1989)。

以 Turesson (1922) 和 Clausen 等 (1948) 为代表, 至今仍在继续开展的生态遗传学工作大部分是针对表型性状进行的, 这类研究尤以对农作物及其野生近缘种开展得最多, 不管是来自对天然选择的观察还是来自田间的实验证据都充分证明了自然选择在群体变异和分化中的重要作用。Kemp (1937) 曾在美国马里兰南部的一个草场做过一个试验, 他在一片牧草地播下了由禾

本科 *Poa pratensis* 和 *Dactylis glomerata* 以及豆科 *Trifolium repens* 等混合在一起的种子,然后把这片草地分成两片,一片用于收割干草且不让放牧,而另一片则强度放牧。3 年以后, Kemp 从不同处理的草地中将上述 3 个种分别随机移栽一些个体到一致的试验园地里,结果发现不管是 3 个种中的哪一个,来自强度放牧草地的个体基本上都表现为矮小、匍地生长;而来自不放牧草地的个体则生长健壮且直立。显然,选择是导致群体发生遗传分化的重要因子。选择不仅可以出现在很大的地理范围内(如几百千米),也可以出现在很小的距离内(如几米),因此距离的大小并不决定群体间遗传分化的大小,因为遗传差异的式样取决于选择、突变和基因流的共同作用。即使群体之间存在不断的基因流,但强有力的选择也能使彼此相距很近的群体保持遗传上的差别(NeNeilly, Bradshaw, 1968; Antonovics *et al.*, 1971; Bradshaw, 1984)。如 McNeilly 和 Bradshaw (1968) 对 *Agrostis tenuis* 生长在铜矿废渣上的群体和生长在附近未被污染土壤上的群体进行过对比研究,结果发现这两类群体对铜的耐受力在遗传上差异明显,在未被污染土壤上找不到耐铜生态型,而把不耐铜生态型栽在被铜污染的土壤上会很快死亡,两种生态型的分化可以出现在相距几米的范围内。这类选择作用于植物群体的实验及观察还有很多(Clausen *et al.*, 1948; Stebbins, 1950; Bradshaw, 1984; Grant, 1991)。Stebbins (1950) 曾将自然选择导致植物出现形态上分化的方式分为选择的直接作用和间接作用,前者指形态上的差异具有直接的适应意义,如 Clausen 等对 *Potentilla* 和 *Achillea* 气候生态型和土壤生态型的研究;后者指形态上的分化本身并无适应性,但却与适应性状有发育相关或因适应的补偿机制而获得了选择价值(Stebbins, 1950)。

自从酶电泳技术揭示生物群体中存在大量遗传变异以来,针对群体中遗传变异是否受选择的影响就成为群体遗传学中一直争论不休的一个问题(Lewontin, 1974; Hamrick, 1989)。在一些自交植物的研究中,曾发现酶位点上一些特定的基因组合(多位点基因型)往往和特定的生态小环境相联系。Allard 及其合作者们对美国加州 *Avena barbata* 自然群体的研究就是很典型的例子。他们通过酶位点的研究发现,在加州南部夏季较热的半干旱地区, *A. barbata* 群体中存在一种被命名为“旱生”的多位点基因型,而在凉爽的旧金山湾群体却存在着另一种“湿生”基因型,而且在这两个典型地区之间等位基因的频率相差最大,其原因最有可能来自不同环境的选择(Allard *et al.*, 1971; Clegg, Allard, 1972)。Hamrick 和 Allard (1972) 进一步选择两个地区的过渡地带进行研究,在这样的过渡地带同时存在着类似“旱生”和“湿生”的特殊小环境,结果发现在土壤湿润的地点,前述的“湿生”基因型占绝对优势,而在土壤浅薄、干旱的地点则主要是“旱生”基因型,多位点基因型分布的“镶嵌”式样正好和生态小环境的格局相平行,进一步证实了选择的关键性作用。这种不同生境群体间的分化也同样出现在一些数量性状上(Hamrick, Allard, 1972)。类似这种小环境的适应性选择以及在较大地理分布范围内选择的例子还很多,包括对农作物及其野生近缘种、杂草、林木等(Brown, 1978; Barrett, Shore, 1989; Hamrick, 1989; Millar, Libby, 1991; 张启发等 1992)。

遗传变异与生态或地理适应相关的情况在分布范围较广的物种中更为常见,因为分布范围大意味着面临各种环境也即受不同环境选择的机会也会增加。生态型就是与不连续环境相适应的一种不连续遗传变异,而渐变群则是在连续过渡环境条件下的一种梯度变异式样。例如在研究较多的松属(*Pinus*)中,有些种(如 *P. ponderosa*, *P. muricata*)表现出明显的生态型变异(Millar, Libby 1991),而另有许多种(如 *P. attenuata*, *P. monticola* 和 *P. oocarpa* 等)则表现出连续的梯度变异(Steinhoff *et al.* 1983; Millar, Libby 1991)。此外,值得注意的是,选择因素不仅在空间上而且在时间上有变化,选择作用还常常与植物群体的迁移扩散等过程一起共同影响到植物群体的遗传结构,这方面的研究还相对较少,也较困难,值得进一步探讨(Linhart *et al.*, 1981; Burdon

et al., 1983; Hamrick, 1989)。

4.2 交配系统

植物的交配系统是影响群体遗传结构最关键的生物学因素之一, 因为交配系统不仅决定了群体未来世代的基因型频率, 而且还影响到植物群体的有效大小 (effective size)、基因流和选择等其它进化因素 (Hamrick, 1989; Barrett, Eckert, 1990)。

近交 (inbreeding), 不管是自交还是血缘相近个体间的交配, 均会增加结合配子之间的一致性, 降低重组并导致配子阶段的不平衡性, 其结果会使家系内的个体基因型更加均一, 家系间出现遗传分化。与此相反, 远交 (outcrossing) 降低了结合配子之间的一致性, 提高了重组率, 加上远交能促进花粉的运动和远距离的基因流, 从而避免群体出现分化 (Loveless, Hamrick, 1984)。然而, 植物中绝对远交 (自交不亲和) 和绝对自交的类群极少, 大多数物种都是以自交为主或以异交为主以及两者兼而有之的混合型交配模式。由于植物群体中只要有少量的异花传粉就能阻止群体出现分化, 故进行混合交配的物种其遗传结构与以异花传粉为主的植物类群近似。从某种意义上来说, 在其它条件基本一致的情况下, 植物群体具有什么样的遗传结构将取决于群体中自交或近交所占的比重 (Loveless, Hamrick, 1984)。

在 Hamrick 和 Godt (1990) 所分析的 8 个主要的生态和生活史特性中, 对植物群体遗传结构影响最大的因素要算植物的交配系统。由表 1 可见, 在自交种总的遗传变异中, 有 51 % 的变异存在于群体之间 ($G_{ST}=0.510$), 相当于风媒远交植物 ($G_{ST}=0.099$) 的 5 倍多。由于目前进行过研究的裸子植物基本上都是风媒远交的松杉球果类, 以远交占绝对优势的交配系统使裸子植物绝大部分 (93% 左右) 遗传变异存在于群体内的个体间 ($G_{ST}=0.068$)。最近, 在对石芥属 (*Mosla*) 的研究中发现, 两个近缘种 *M. hangzhouensis* 和 *M. chinensis* 在交配系统上有很大不同, 前者以远交为主而后者以自交为主。周世良等 (待发表) 通过 21 个酶位点的研究发现, 以自交为主的 *M. chinensis* 群体间的变异占总变异的一半多 ($G_{ST}=0.553$), 而以远交为主的 *M. hangzhouensis* 只有 22% 左右的变异来自群体间 ($G_{ST}=0.222$), 前者群体间的分化相当于后者的 2 倍多。Schoen (1982) 对 *Gilia achilleifolia* 不同群体的研究更能说明交配系统对群体遗传结构的影响。花蔺科的 *Gilia achilleifolia* 是美国加州 Coast Range 地区的一年生特有种, 通常雄蕊先熟, 有趣的是该种分布区北部的群体雌雄蕊成熟的时间相差较小, 相应异交率较低; 而南部群体雌雄蕊成熟的时间差较大, 其异交率较高。Schoen (1982) 根据 7 个酶系统共 13 个编码位点对该种的群体遗传结构进行了研究, 结果发现 3 个北部群体 (异交率 $t=0.150\sim0.420$) 的 $G_{ST}=0.390$, 而 4 个南部群体 ($t=0.640\sim0.960$) 的 $G_{ST}=0.170$, 可见异交率低的群体遗传分化明显高于异交率高的群体。

但是, 植物的交配系统不是恒定的, 在同种的不同群体甚至同一群体的不同个体, 以及同一群体或个体在不同的时间 (年份), 异交率都会有很大变化 (Hamrick, 1989; Barrett, Shore, 1989)。Barrett 和 Husb (1990) 对自交亲和的水生植物 *Eichhornia paniculata* 的研究发现, 在所测定的 32 个群体中, 异交率竟然从 $t=0.002$ 连续变化到 $t=0.960$, 也即有些群体几乎完全自交, 而另一些群体则接近于完全异交。由此可见, 植物的交配系统本身也是十分复杂的, 既受遗传因素 (如花部形态大小、两性花还是单性花、是否雌雄异熟及花粉扩散能力等) 的影响, 也受外部环境 (如海拔、温度和湿度、群体大小和密度等) 的影响, 是有待进一步深入研究的课题 (Hamrick, 1989; Barrett, Eckert, 1990)。

4.3 基因流

基因流 (gene flow) 就是基因在群体之内和群体之间的运动 (Grant, 1991)。如果说, 自然选择是导致群体分化最主要的进化力量, 那么基因流则是对抗选择作用的重要因素。20 世纪中期,

综合进化理论认为,物种是进化的基本单位,这一基本单位的整体性是靠基因流来维持的(Mayr, 1963)。可是,以后的一些学者对这一观点提出了挑战,认为基因流在自然界十分有限,因此在决定群体遗传分化以致在进化上的意义很小,而选择才是决定性的力量(Ehrick, Raven, 1969; Levin, Kerster, 1974)。现在,越来越多的证据表明,基因流强弱对群体遗传分化具有重要影响,在进化上的重要意义是毋庸置疑的,只是基因流在不同物种、同一物种的不同群体甚至同一群体不同的时间都会有很大差异而已(Merrell, 1981; Hamrick, 1987, 1989; Grant, 1991)。

在植物中,基因流是借助于花粉、种子、孢子、营养体等遗传物质携带者的迁移或运动来实现的,其中花粉和种子的扩散和传播是两种最主要的形式(Hamrick, 1987)。尽管对花粉运动这种基因流形式研究较多(Levin, Kerster, 1974),但关于天然群体中花粉基因流强弱的直接证据还很少,这有几个方面的原因。首先,花粉的运动和植物的传粉模式有很大关系。风媒植物花粉数量多、体积小、表面光滑,能借助于风力将花粉传播到很远的地方,故一些风媒针叶树基因流的强度不亚于活动能力很强的动物(Slatkin, 1985);而虫媒植物花粉扩散的能力则有很大差异,取决于昆虫等传粉者的生物学特性和行为特点,如一些小型昆虫携带花粉能力有限,而大型昆虫则能飞行很远的距离、访问较多的个体。其次,花粉基因流的强弱还和植物的交配系统有很大关系。显然,异交率越高的植物其基因流强度越大,专性自交植物的花粉基因流为零。表1中繁育系统与 G_{ST} 值之间的关系清楚地表明了这些特点。此外,花粉基因流的大小还和群体空间结构、大小和密度甚至群落特征等许多因素有关(Loveless, Hamrick, 1984; Hamrick, 1987)。种子扩散是植物基因流的另一个主要途径。靠重力和果实破裂方式扩散种子的植物,其基因流是很有限的,往往形成一定的家系结构,使群体出现亚分化;而靠风力传播种子或果实的物种,基因流的强弱则取决于种子或果实的重量、结构和种子成熟时风力的强弱等。动物以吞食或附着方式传播种子的能力有很大差异,有时能导致很远距离的扩散。迄今为止,对种子扩散这种基因流形式的研究还十分有限(Hamrick, 1987)。

此外,基因流测定方法上的差异也是导致对植物基因流有不同看法的一个重要原因(Hamrick, 1987, 1989)。早期多采用跟踪花粉或种子运动的方法来估计基因流,包括观察传粉和帮助种子扩散的动物的活动,利用化学染料或同位素进行标记跟踪等(Levin, Kerster, 1974)。80年代以来,利用同工酶基因位点作为遗传标记估计基因流成为十分有效的手段,不管是Wright的固定指数法还是Slatkin的稀有等位基因法均提供了许多有关基因流的信息(Slatkin, 1985; Hamrick, 1989)。近来,父系分析法(paternal analysis)成为估计基因流十分有潜力的方法(Hamrick, 1987)。但是,应该说明的是,对花粉和种子扩散能力的测定或对其所携带基因的测定并不一定就是基因流大小的真实反映,因为实际基因流的强弱取决于迁移基因在新环境中的适应能力和随后世代在生殖上的成功与否,而且植物群体间的基因流可能会在长时间内保持低水平,偶尔才出现短期的高水平基因流,而很小量的基因流就可以有效地阻止群体分化(Hamrick, 1987)。所以,仅凭几次或少数几个地点测定所得到的结果并不一定能真实地反映一个物种的基因流强弱。

当我们在探讨基因流的作用时,不可忽视基因流与选择等其它进化因素之间的相互作用。有证据表明,在经受强大选择压力下或地理隔离十分充分的群体间,基因流的作用很小;而在选择压力较小或群体间基本连续时,基因流对遗传变异式样的影响将十分明显(Hamrick, 1987)。

5. 研究植物群体遗传结构的意义和展望

近20年来,人们对植物群体遗传结构的认识有了很大的提高。一方面,随着生物学及其相关

学科的发展,研究的手段和方法有了根本的改变,生物学家们可以从形态解剖、生理生化以至分子等不同水平上采用各种不同的技术来揭示植物群体的遗传结构。另一方面,对植物群体遗传结构及其影响因子的研究是群体遗传学中的重要课题,是探讨植物适应意义、物种形成过程及其进化机制的基础,也是保护生物学的核心。农林、园艺作物遗传改良同样离不开对群体遗传变异和结构的认识 (Brown, 1978; Hamrick, 1989; El-Kassaby, 1991; Schaal *et al.*, 1991; 葛颂 1994)。

首先,一个物种的群体遗传结构是长期进化的产物。许多物种独特的群体遗传结构反映了进化历史上的一些特殊事件。例如,松属 (*Pinus*) 是典型的风媒异花授粉的裸子植物,该属中大多数成员都有很高的遗传多样性,而且大部分变异存在于群体之内,群体间差异很小 (Hamrick, Godt, 1990; El-Kassaby, 1991)。脂松 (*P. resinosa*) 和陶松 (*P. torreyana*) 则是该属中两个特殊的物种。前者广布于美国中部、东北部和加拿大东南部,酶位点的检测发现,该种群体内遗传变异水平极低,而群体间未发现任何差异 ($G_{ST} = 0.00$, Fowler, Morris, 1977; El-Kassaby, 1991)。许多证据表明,脂松曾有广泛的分布,但在更新世冰川作用的影响下被赶到了美国东南部的“避难所”,在此过程中,该种经历了严重的“瓶颈效应”,现今的分布是由避难所内遗传上单一的残遗群体重建的,因此遗传多样性极低。陶松的进化历史与脂松极为相似,同样是冰川作用导致群体急剧缩小,遗传多样性迅速丧失,所不同的是该种现存仅有两个相距约 280 km 的群体,个体数不足 1 万株 (Ledig, Conkle, 1983; Waters, Schaal, 1991)。最近,我们采用酶电泳技术 (葛颂等, 1997; Ge *et al.*, 1998) 和 RAPD 分析方法 (汪小全等, 1996) 对中国特有的单型属银杉 (*Cathaya argyrophylla*) 进行了遗传多样性的研究。根据对 13 个酶系统 25 个基因位点的检验发现,这一孤立分布在湖南、广西、四川等地的孑遗物种具有很低的遗传多样性,但不同地区群体间的遗传分化非常大, G_{ST} 值高达 0.441 (Ge *et al.*, 1998),是迄今裸子植物报道中分化最大的,接近于自交植物种的分化值 (见表 1)。即使在一个很小的分布范围内也出现明显的群体分化 (葛颂等, 1997)。进一步的分析表明,银杉之所以具有这种独特的群体遗传结构,是因为受第四纪冰川的影响,该种的分布范围曾急剧缩小,从而产生了严重的“瓶颈效应”以及随后出现的遗传漂变。到近代该种已成为群体很小且群间隔离很强的残遗物种,这又进一步导致其近交的可能性增加,加剧了遗传多样性的丧失和群体间的分化,使其成为如今十分濒危的物种。

其次,生物多样性保护的关键之一是保护物种,更具体地说就是保护物种的遗传多样性或进化潜力。大量证据表明,稀有和濒危物种遗传变异的平均水平要明显低于广布种,但即使同是濒危物种,其多样性水平和遗传结构也会有很大的不同 (Ledig, Conkle, 1983; Hamrick, Godt, 1990; Ge *et al.*, 1997)。因此,要保护这些物种,就必须制定有效的保护策略和措施,而这些策略和措施的制定又要建立在对群体遗传结构充分了解的基础上。否则,任何物种水平上的保护生物学活动都可能成效不大。显然,对一个遗传变异主要存在于群体之内的物种 (如 *Picea glauca*, $G_{ST} = 0.015$) 和一个遗传变异主要分布于群体之间的物种 (如 *Capsella brusa-pasteris*, $G_{ST} = 0.814$) 应具有完全不同的取样和保护方针。例如,在实际取样时,对于一个基因流比较小, G_{ST} 值为 0.600 的物种,至少要取样 6 个群体才能保存其 95% 的遗传多样性;而对 G_{ST} 值为 0.200 的物种,要达到同样的效果则只需取样 2 个群体就足够了 (Hamrick *et al.*, 1991)。Ashri (1971) 对世界范围采集的红花 (safflower) 种质资源进行鉴定,发现来自埃及和伊朗等地区的样品中抗病品系最多。Allard 等 (1971) 对大麦同工酶多态性的研究证实,来自中南亚的样品遗传变异性最高。农作物遗传多样性研究中的类似的例子还有很多 (Brown, 1978)。这些群体遗传变异式样的研究对确定哪些地区是进一步研究、保护和利用的重点提供了极有价值的资料。

另外,遗传多样性是植物育种和遗传改良的基本资料,因而是农业持续增产的前提。对遗传多样性的研究,包括对栽培作用及其野生近缘种群遗传结构的认识能使我们充分发现和利用群体中各种基因和基因型资源,预期重要经济性状的变异并加以科学地利用(Brown, 1978; 张启发等, 1992)。许多栽培作物从野生状况被引种驯化为栽培品种的过程中,群体内和群体间的遗传多样性不断下降,对病虫害等不利环境的抗性逐步减弱,如大麦、西红柿等。因此,这些作物野生近缘种所含有的遗传变异,尤其是那些与产量、质量、抗性等性状相关的遗传变异是这些作物遗传改良成功的关键。例如,美国曾在 50 年代发现栽培大豆中出现了一种称为大豆孢线虫(*Heterodera glycines*)病的黄萎病,导致大豆植株矮缩,叶片黄化,豆荚结籽小而少,严重时全株死亡,美国的大豆生产因此大幅度下降。后来美国利用从中国引进的野生小黑豆作为亲本进行杂交育种,培育出了一批抗病的品种,挽救了美国的大豆生产,使其成为最大的大豆出口国。

迄今为止,人们对植物群体遗传结构的认识仍然是不充分的,因为要发现和证实特定物种的群体遗传结构比较容易,而要揭示群体遗传结构形成的原因,也即要探讨各种进化因素是如何作用和影响植物群体的,就困难多了(Hamrick, 1989; Avise, 1994)。未来植物群体遗传学研究的方向是进一步探讨交配系统、自然选择、遗传漂变、基因流等各种进化力量对植物群体的影响,这就要求我们建立和利用高效准确的遗传多样性检测方法。酶电泳技术,尤其是 DNA 技术的应用为群体遗传变异的研究提供了十分有力的工具(Hamrick, 1989; Schaal *et al.*, 1991; Avise, 1994)。与此同时,基于形态学水平的研究仍然具有重要意义,因为目前绝大多数同工酶和 DNA 遗传标记与形态学性状之间的关系并不明确(Schaal *et al.*, 1991),而自然选择是直接作用于具有适应意义的表型(形态、生理)性状的,这些性状与植物的适应性以及与农作物的产量、质量和抗性等有着密切关系,具有重要的理论和经济价值(Brown, 1978; Hamrick *et al.*, 1991)。目前,从空间上探讨植物群体遗传结构的研究较多,而对群体遗传结构在时间(世代)上的变化所知甚少,是有待进一步研究的重要课题(Hamrick, 1989)。

另一方面,在进行群体遗传结构研究时,要有更科学的研究方法。不管是针对自然群体还是人工群体的研究,都要在不同的地理和时间尺度上进行,考虑更多的生物学和环境因素,这样才能有效地揭示各种生物学因素和生态因子对植物群体的作用以及各种因素之间的相互关系。同时,度量群体遗传结构的方法值得进一步探讨,目前除了常用的遗传多样性等级剖分法(如 G_{ST})以外,多位点度量(multilocus measure)和空间自相关分析(spatial autocorrelation analysis)都是很有潜力的方法(Barrett, Shore, 1989; Epperson, 1993)。

参 考 文 献

- 1 汪小全,邹喻萍,张大明等. 银杉遗传多样性的 RAPD 分析,中国科学(C 辑),1996, 26: 436~441
- 2 杨一平,王述礼,尹瑞雪. 红松群体内和群体间同工酶变异的研究,林业科学,1989, 25(3): 201~207
- 3 张启发,戴先凯, Saghai Maroof M A. 1992, 西藏和埃塞俄比亚大麦 6 个同工酶位点遗传变异的对比分析. 遗传学报, 1992, 19: 236~243
- 4 张启发,段国录,杨官品. 中国大麦叶绿体 DNA 和核糖体 RNA 基因限制性片段长度多态性. 遗传学报, 1992, 19: 131~139
- 5 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: 599~604