

文章编号: 1001-1498(2000) 03-0301-07

# 林木群体遗传资源可持续经营探讨 · 有关群体遗传变异信息理论分析\*

胡新生<sup>1</sup>, 邬荣领<sup>2</sup>, 韩一凡<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091;

2. Forest Biotechnology Group, Department of Forestry, NC State University, Raleigh, NC 27695-8008, USA)

**摘要:** 森林可持续经营问题逐渐成为人们关注的焦点, 而林木群体遗传资源的可持续经营则是其中的重要内容。群体遗传变异信息对群体遗传资源可持续经营具有至关重要的指导作用, 有关的信息涉及到交配系统、起源与形成历史、群体空间分布形成方式、遗传结构变异分布、地理变异、遗传与环境互作等。这些信息可以用分子标记和适应性数量性状变异来检测。依据这些综合信息可以制定出科学的群体遗传资源保护决策、理想的群体维持规模及合理的经营管理。

**关键词:** 遗传资源; 可持续经营; 群体遗传变异; 分子标记; 适应性数量性状

中图分类号: S718.46

文献标识码: A

自从 1992 年世界环境与发展大会以来, 森林可持续经营问题逐渐成为人们日益关注的焦点。从本质上说, 可持续的内涵蕴含着时间的概念, 时间尺度的长短是衡量可持续性的一个重要标志, 然而对于什么情况下才算是可持续, 什么情况下不算是可持续的标准和指标仍需要进一步研究<sup>[1]</sup>。尽管如此, 考虑许多可持续研究方面时, 必须认识到树木遗传资源的可持续研究仍然是重要的部分, 这是由于它可以: (1) 为适应未来全球气候和环境变化提供所需要的遗传材料<sup>[2]</sup>, 如各种抗逆境遗传材料; (2) 为可持续高产和稳产集约栽培的人工林提供优良的基因型储备材料; (3) 为环境保护、景观生态等提供可持续的材料, 用于提高社会效益和改良人类生存环境。

如何来实现树木遗传资源的可持续性, 在不受人为干扰的条件下, 遗传资源的遗传多样性或基因多样性的程度与其可持续性程度是相关的。这是由于遗传多样性越大的群体对环境的适应与缓冲能力就越强, 遗传多样性越小的群体适应能力也就越差, 因而消失的概率也就越大。于是遗传资源的可持续经营问题实质上可以转化为两个问题: 一是如何维持资源的遗传多样性; 二是如何实现其经营目的。因此, 把遗传资源的可持续经营定义为通过一系列的计划、组织和措施使遗传资源满足人们生存需要的同时, 使其遗传多样性维持原有的水平, 或遗传多样性水平产生速率等于其衰减速率。理论上, 这种状态可以维持永久的可持续性(长期的可持续性)。

进行遗传资源可持续经营, 首先要了解遗传多样性的产生、消失的原因, 即需要了解遗传

收稿日期: 1999-01-14

基金项目: 教育部留学回国人员科研启动基金

作者简介: 胡新生(1964-), 男, 江西乐平人, 副研究员, 遗传育种学博士, 生理生态学博士。

\* 中国林科院马常耕先生提供了许多重要资料, 并审阅和提出了宝贵建议, 佟永昌先生给予了鼓励, 在此一并致谢。

多样性的维持机制等,并分析和了解遗传多样性分布特点;其次要了解维持和保护遗传多样性的经营方式。以上两者又是相互联系的,后者的经营方式制定是建立在对前者的认识基础上的。

我国从“六五”开始,进行了许多树种的种源试验,并根据种源试验结果进行了种子区划,这对于指导生产适地适种源及种子调拨具有重要的意义。种源试验和种子区划是根据适应性数量性状地理变异规律进行的,这为遗传资源的可持续经营提供了许多有价值的信息。然而由于历史和认识的原因,没有对如何利用这种遗传变异信息进行遗传资源的保护和可持续经营决策进行系统的分析,至今还很难说出如何对一树种遗传资源进行保护和持续经营。另外,现有的种子区划及种子调拨规则主要是从生产经营角度上考虑的,它是否影响遗传资源的可持续利用还有待研究。

本文试图对遗传资源的可持续利用作一初探,对与遗传资源可持续经营有关的群体遗传变异信息进行分析,并根据提到的理论来分析我国重要乡土树种遗传资源可持续经营问题。

## 1 必要的群体遗传信息分析

树种在空间的分布上常常是以群体形式存在的。因此在探讨可持续经营之前,了解以下群体遗传变异信息是很重要的。

### 1.1 交配系统

交配系统即指该树种的遗传物质是如何从一个世代传递到下一个世代的,简单地说它是指平均单个母株上所结实的种子内有多大比例种子来自于异交产生的(外源花粉)和多大比例来自自身花粉自交产生的。根据 Brown<sup>[3]</sup>的划分,交配系统划分为5种:主要自交,主要异交,混合交配类型,无性繁殖及单倍体自交。多数针叶树表现为混合交配类型<sup>[4]</sup>。

交配系统孕含着丰富的遗传变异信息<sup>[5]</sup>。对于异常交配树木群体来说,若经营方式不利,如原地保存时密度小或传粉载体较少等,会增大其后代群体遗传负荷,如自交或近交种子比例增大,因而该群体在其生态位上会逐渐失去竞争力。自交树种却克服了这一点。在考虑异地保存时,群体的经营要求也不一样,高度近交的树种,个体间或家系间的遗传变异很小,基因位点间表现出强的相关性,然而异交树种遗传变异主要分布于个体和家系间,不同位点间的相互关系很弱,因此交配系统带来的这种差异使异地保存时所要求的样本容量不一样,近交群体的样本保存容量比异交群体遗传变异的大<sup>[6]</sup>。之外,在维持和种子生产方面,近交树种要比异交树种容易得多,所以需要考虑异交树种种子林的密度、花粉污染、气候变化等因素,以达到所需水平的遗传变异。

### 1.2 起源与迁移历史

树种的起源和遗传多样性中心,可从以下3个方面认识:(1)古气候变化和大陆框架的形成过程影响<sup>[7]</sup>,从前寒武纪(约6亿年前)至第四纪(更新世,约200万年前),历史上曾发生过3个大冰期和3个大间冰期,尤其是第三纪和第四纪气候变化的巨大影响基本上确定了地球植被分布的基本格局。在这种冰川反复进退消融和地壳造山运动过程中,植被的灭绝和“避难所”形成及其在间冰期重复扩大分布区,占领原先的栖息地等使遗传变异中心变得十分复杂,不同植物种有不同的起源中心;(2)新生代第四纪后期(约200万年前)出现人类的影响。人类对天然林的利用和破坏<sup>[8]</sup>使遗传多样性减少,甚至使原有的起源中心消失;(3)从植物种的分

化和形成看, 从前寒武纪到第四纪冰期的漫长时间内绝大部分物种已基本形成, 植物基因组遗传变异(突变)主要在这个时期形成, 主要表现为种水平上的宏进化, 同时也积累了大量的种内微进化变异。目前一个树种的遗传突变来源, 除了第四纪冰期前产生的变异外, 还应包括冰期持续时间内的“避难所”维持时所积累的基因突变, 然而第四纪冰期以后至今的相对时间很短, 树种群体形成过程中积累突变的影响可能很小, 认识这一点对于理解应用分子遗传标记探索群体遗传变异起源中心有重要意义。

### 1.3 种群扩散方式

由于第四纪冰期对植被分布的巨大影响, 冰期以后“避难所”群体以不同的方式向原有的适应生境扩展, 其方式可大致概括跳跃式散布、扩散和迁移。散布的动力来自自力包括自裂、钻土、沾粘和胎生等方式, 也可来自外力如风播、水力和动物传播等<sup>[7]</sup>。这些散布的方式和动力有助于深入理解现有天然林群体遗传结构的布局。

### 1.4 遗传结构变异分布

遗传结构变异在群体内和群体间的分布包含以下重要信息: (1) 不同时间和空间上的群体内和群体间遗传变异及相对水平; (2) 两两群体间的相对遗传距离; (3) 群体遗传分化与空间距离的关系, 即地理遗传变异表现是否明显, 是否存在空间距离隔离现象, 群体的“片断化”现象是否严重; (4) 群体遗传与生态环境因子的关系, 如遗传与环境的互作效应等。信息(1)为遗传资源保存决策提供依据, 而信息(2)和(3)有助于分析和推测群体形成历史, 信息(4)为环境和生境保护提出了要求。

单个位点产生遗传变异的根本原因是点突变。位点间变异产生的主要原因是基因组内重排及通过重组产生新的基因型, 一般认为 DNA 单位点突变率为  $10^{-6} \sim 10^{-7}$ , 而受多基因控制的数量性状变异要更高一些, 但要同时注意到许多突变属致死突变<sup>[9]</sup>, 对植物适应和人工遗传改良并无益处。影响遗传多样性的主要因素仍为: 遗传漂变、选择、基因流及重组。遗传漂变和自然选择导致遗传多样性减少, 基因流减少群体间的遗传分化, 而基因重组则产生新的基因型个体。

在考虑遗传结构变异分布时, 必须认识到遗传多样性在时间和空间上的变异规律。空间上的遗传变异往往是随机漂变、有限的基因流及空间异质的环境选择压等因素的综合作用结果。若一个树种由一系列小而隔离的群体组成的话, 会导致小的群体内变异和大的群体间遗传分化, 相反若一树种由一系列大的而又非隔离的群体组成, 那么遗传变异的分布将主要发生在群体内。由于这三种因素的作用程度因树种而异, 表现出不同的空间变异模式: 小尺度变异、大尺度变异和无空间结构变异<sup>[9]</sup>。时间上的遗传变异主要表现为短时期的变异, 如地方群体的灭绝与重建及长时期的变异。长时期变异主要体现在有效突变的累积影响。如果一个树种的这些信息都很清楚的话, 那么就为制定遗传资源可持续经营决策提供了科学依据。

## 2 有关群体遗传变异信息的获得

遗传标记通常被定义为任何一种“等位基因”, 用以标记染色体或基因的试验探针<sup>[10]</sup>。这里遗传标记的概念可拓广到包括用于这一目的的任何一种由基因控制的性状或任一 DNA 序列的本身。这是由于在实际工作中, “等位基因”本身是很难鉴定的。根据受自然选择的影响程度把遗传标记大致分为两类: 选择性中性标记和选择性标记。这两类遗传标记可用于检测上面

提到的必要遗传信息。

## 2.1 分子标记检测

分子标记因受环境的影响小,具有相当的遗传稳定性,一般认为是选择性中性标记<sup>[6]</sup>。之外,它还具有明显的遗传方式特征,如叶绿体 DNA 的分子标记在许多针叶树中为父本遗传<sup>[11]</sup>。分子标记的变异隐含着许多与之关联的历史事件,如突变与选择。不同的分子标记分辨率不一样,如 DNA 序列数据提供终极的分辨率。正因为分子标记的这些特点,使它成为非常有效而又灵活多变的用以研究生物种间和种内的遗传变异工具。分析这些变异能揭示许多有关生物、生态及历史的重要信息<sup>[12]</sup>。为缩小篇幅,表 1 只列出了有关应用分子标记能检测到的群体遗传变异信息。

表 1 应用分子标记检测到的有关群体遗传资源变异信息

检测内容	度量指标
交配系统 <sup>[13,14]</sup>	单位点( $t_s$ )、多位点异交率( $t_m$ );自交率( $s$ )
群体内遗传多样性 <sup>[15~17]</sup>	观测/期望杂合子比例( $H_o/H_e$ );近交系数( $F_{is}$ );位点间连锁不平衡值( $d$ );基因多样性指数( $G$ );平均单位点等位基因数( $A$ );基因频率小于 0.99 的百分比( $P < 99%$ );有效等位基因数( $n_e$ )
群体间遗传变异 <sup>[15,18~24]</sup>	群体遗传分化系数( $F_{st}, G_{st}$ ); Nei's 遗传距离( $D$ );平均基因流动数( $Nm$ );花粉与种子相对贡献率( $m_p/m_s$ )
空间变异模式 <sup>[25~28]</sup>	空间自相关分析(Moran's I);距离隔离分析(对数线性回归);Mantel 准确概率测验
群体起源与形成途径 <sup>[6,29,30]</sup>	稀有标记频率的空间分布;Nei 距离相对比较

## 2.2 应用适应性数量性状检测

通常认为受环境影响或自然选择的遗传“标记”就是数量性状,如多数生长和适应性性状等,因此该类性状的遗传变异特点可用来检测遗传资源与环境的关系,如遗传与环境的互作效应,应用分子标记检测出不同的遗传变异信息。表 2 列出了一些应用数量性状能检测出的有关遗传资源可持续经营变异信息。

需要强调的是选择性中性标记和适应性性状遗传变异揭示了不同的进化行为,两者的变异水平和分布可以完全不一样。要理解这一点,

表 2 应用适应性数量性状检测到的有关群体遗传资源可持续经营的信息

检测内容	度量指标
群体内变异 <sup>[31]</sup>	群体内遗传方差与变异系数( $V_g; gcv$ )
群体间变异 <sup>[32]</sup>	群体间遗传方差与变异系数( $V_G; GCV$ )
表型变异可塑性	环境变异方差( $V_E$ ) 环境与遗传互作方差( $V_{G \times E}$ )
空间变异模式	地理变异相关分析

可以从维持两种标记遗传多样性的机制入手。对于中性遗传标记,如果不存在与适应性性状基因位点连锁的话,维持群体内和群体间的遗传多样性主要是通过突变-漂变-迁移,如前面提到的多数植物的分布形成主要在第四纪冰期后期,突变的影响很小。根据群体遗传结构理论<sup>[5]</sup>,群体间少量基因流动发生就足以抵挡由漂变引起的群体间遗传分化,因而多数异交授粉植物,表现出群体内变异大于群体间变异。同时需要指出的是遗传变异在群体间和群体内的分布与标记的多态性水平是两个不同的概念,多态性水平高的遗传标记并非有大的群体间分化,多态性水平低的标记有可能表现出高的群体间分化,这是由于群体间的遗传分化反映了群体间基因频率的差异程度,与群体间的基因流动有直接的关系。

与中性标记不同, 适应性数量性状基因多样性的维持机制除了突变-漂变-迁移外, 还包括自然选择。虽然还不清楚<sup>[33]</sup>自然选择的作用过程与机制, 但自然选择使群体遗传变异与环境因子关联已成共识, 常在群体间表现出一定程度的遗传分化。因此结合应用两种标记的遗传变异信息, 将有助于全面了解一树种的遗传资源变异<sup>[34]</sup>。

### 3 群体遗传资源可持续经营决策的一般思考

考虑一个树种群体遗传资源可持续经营时, 需尽量掌握该树种遗传变异规律, 确保遗传多样性的维持。为达到此目的可以通过采用中性遗传标记来探测该树种的交配系统、起源中心与形成历史、群体空间分布形成方式、遗传结构变异分布、地理变异等。与此同时应用适应性数量性状来探测环境的影响, 进而考虑是否通过保护异质环境来实现保护群体遗传资源的目的。

一种理想的决策是把上述两种标记检测出的信息综合起来, 同时考查两种遗传标记在群体间和群体内的变异分布, 这样有利于推测遗传多样性分布中心及判断适应性性状遗传变异大的群体, 从而有可能缩小群体规模以维持群体遗传多样性。几种极端的情况是: (1) 分子标记和适应性性状的群体间遗传分化都小, 此时只考虑少数群体的遗传资源即可; (2) 分子标记的群体遗传分化小而适应性性状的群体遗传分化大, 此时应以适应性性状遗传变异为主, 这样就必然涉及到环境保护; (3) 两种类型遗传标记的群体间分化都大, 此时应考虑群体维持规模就要大。

实际的遗传资源经营常涉及到种子材料的调拨、育种群体和生产群体的建立等, 多数活动都直接或间接关系到不同类型人工林的建立, 因此正确处理好人工林和天然林的关系是遗传资源可持续经营所必须考虑的。

#### 参考文献:

- [1] 蒋有绪. 国际森林可持续经营的标准与指标体系研制的进展[J]. 世界林业研究, 1997, 10(2): 9~14.
- [2] Sarkar K R, Kumar M. Development and conservation of genetic resources for sustainable agriculture and environment [A]. In: Deb D L. Natural Resources Management for Sustainable Agriculture and Environment [M]. New Delhi: Angkor Publishers Ltd, 1994. 367~376.
- [3] Brown A H D. Genetic characterization of plant mating systems [A]. In: Brown A H D, Clegg M T, Kahler A L et al. Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources [M]. Sunderland MA: Sinauer Associates, Inc, 1990. 145~162.
- [4] Mitton J B. The dynamic mating systems of conifers [J]. New Forests, 1992, 6(1~4): 197~216.
- [5] Hu X S, Ennos R A. Scoring the mating systems of natural populations of three *Larix taxa* in China: *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. olgensis* Henry and *L. principis-rupprechtii* Mayr. [J]. 林业科学, 1999, 35(1): 21~31.
- [6] Ennos R A. Utilising genetic information in plant conservation programmes [A]. In: Hochberg M E, Clobert J, Barbault R. Aspects of the Genesis and Maintenance of Biological Diversity [M]. Oxford: Oxford University Press, 1996. 278~291.
- [7] 王荷生. 植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [8] 中国林学会. 马忠良, 宋朝枢, 等. 中国森林的变迁[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997.
- [9] Baur B, Schmid B. Spatial and temporal patterns of genetic diversity within species [A]. In: Gaston K J. Biodiversity—A Biology of Numbers and Difference [M]. London: Blackwell Science, 1995. 169~201.
- [10] Rieger R, Michaelis A, Green M M. Glossary of genetics: classical and molecular [M]. Fifth edition, Berlin: Springer-Verlag, 1991.
- [11] Mogensen H L. The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants [J]. American Journal of Botany, 1996,

83(3): 383 ~ 404.

- [ 12 ] Avise J C. Molecular markers, natural history and evolution [ M ]. London: Chapman and Hall, 1994.
- [ 13 ] Ritland K, Jain S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using  $n$  independent loci [ J ]. *Heredity*, 1981, 47(1): 35 ~ 52.
- [ 14 ] Ritland K. Estimation of mating systems [ A ]. In: Part A, Tanksley S D, Orton T J. *Isozymes in Plant Genetics and Breeding* [ M ]. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1983. 289 ~ 302.
- [ 15 ] Wright S. Evolution and the genetics of populations. Vol. 2. the theory of gene frequencies [ M ]. Chicago: The University of Chicago Press, 1969.
- [ 16 ] Weir B S. Genetic data analysis [ M ]. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., Publishers, 1990.
- [ 17 ] Kimura M, Crow J F. The number of alleles that can be maintained in a finite population [ J ]. *Genetics*, 1964, 49(4): 725 ~ 738.
- [ 18 ] Nei M. Genetic distance between populations [ J ]. *The American Naturalist*, 1972, 106(949): 283 ~ 292.
- [ 19 ] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations [ J ]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 1973, 70(12): 3321 ~ 3323.
- [ 20 ] Slatkin M, Barton N H. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow [ J ]. *Evolution*, 1989, 43(7): 1349 ~ 1368.
- [ 21 ] Ennos R A. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations [ J ]. *Heredity*, 1994, 72(3): 250 ~ 259.
- [ 22 ] Hu X S, Ennos R A. On estimation of the ratio of pollen to seed flow among plant populations [ J ]. *Heredity*, 1997, 79(5): 541 ~ 552.
- [ 23 ] Hu X S, Ennos R A. Impacts of seed and pollen flow on population genetic structure for plant genomes with three contrasting models of inheritance [ J ]. *Genetics*, 1999, 152(1): 441 ~ 450.
- [ 24 ] Hu X S. A preliminary approach of the geographic gene genealogy theory and its application in plant genomes with three different modes of inheritance. *Acta Genetica Sinica*, 2000.
- [ 25 ] Sokal R R, Oden N L. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology [ J ]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1978a, 10(2): 199 ~ 228.
- [ 26 ] Sokal R R, Oden N L. Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest [ J ]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1978b, 10(2): 229 ~ 248.
- [ 27 ] Slatkin M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations [ J ]. *Evolution*, 1993, 39(1): 53 ~ 65.
- [ 28 ] Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach [ J ]. *Cancer Research*, 1967, 27(2): 209 ~ 220.
- [ 29 ] Jönk N, Siegismund H R. Population structure and post-glacial migration routes of *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Denmark, based on chloroplast DNA analysis [ J ]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1997, 12(2): 130 ~ 137.
- [ 30 ] Ferris C, Davy A J, Hewitt G M. A strategy for identifying introduced provenances and translocations [ J ]. *Forestry*, 1997, 70(3): 211 ~ 222.
- [ 31 ] Falconer D S. Introduction to quantitative genetics [ M ]. third edition, London: Longman, 1989.
- [ 32 ] Via S. The evolution of phenotypic plasticity: what do we really know? [ A ]. In: Leslie A R. *Ecological Genetics* [ M ]. Princeton Newjersey: Princeton University Press, 1994. 35 ~ 57.
- [ 33 ] Barton N H, Turelli M. Evolutionary quantitative genetics: how little do we know? [ J ]. *Annual Review of Genetics*, 1989, 23: 337 ~ 370.
- [ 34 ] Ennos R A, Worrell R, Malcolm D C. The genetic management of native species in Scotland [ J ]. *Forestry*, 1998, 71(1): 1 ~ 23.

# An Approach to Sustainable Management of Population Genetic Resources of Trees

## · Relevant Theoretical Analyses of the Information on Population Genetic Variation

*H U Xin-sheng<sup>1</sup>, W U Rong-ling<sup>2</sup>, H A N Yi-fan<sup>1</sup>*

(1. The Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China;

2. Forest Biotechnology Group, Department of Forestry, NC State University, Raleigh, NC 27695-8008, USA)

**Abstract:** Sustainable management of forestry has been becoming a central issue in recent years, while sustainable management of genetic resources is an important part. Information on population genetic variation plays a critical role in guiding sustainable management of genetic resources of tree species. Some relevant theories and their association with sustainable management were discussed in detail in this paper, including mating system, origination and formation of populations, spatial variation, population genetic structure, and the interaction between genotype and environment. Detection of these kinds of information was carried out by using selectively neutral molecular markers and adaptive quantitative traits. Comprehensive use of the information detected by both types of genetic markers can contribute to decision-making on conservation of genetic resources, on ideal size of population maintained and on appropriate management for utility in the future.

**Key words:** genetic resource; sustainable management; population genetic variation; molecular marker; adaptive quantitative traits