

景观遗传学的基本理论与方法研究进展

王笑梅, 康昕 (南京大学生命科学学院, 江苏南京 210046)

摘要 从基本理论、关键问题和研究方法等方面对近年来景观遗传学的研究进展进行了综述, 并对景观遗传学的研究和应用前景进行了展望, 旨在为景观遗传学在景观管理和生物保护工作中的合理运用提供参考。

关键词 景观遗传学; 关键问题; 研究方法

中图分类号 TU983 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)16-212-03

Research Progress of the Basic Theory and Method of Landscape Genetics

WANG Xiao-mei, KANG Xin (School of Life Science, Nanjing University, Nanjing, Jiangsu 210046)

Abstract The research advances of Landscape Genetics in recent years were reviewed from aspects of basic theory, key problems and research methods, the research and application prospect of Landscape Genetics was forecasted, so as to provide reference for appropriate application of Landscape Genetics in landscape management and biology protection.

Key words Landscape Genetics; Key problems; Research method

在全球化背景下, 随着人类对自然景观改造能力的不断增强, 加速了自然景观的破碎化和萎缩, 物种的生存空间和生存质量受到极大的威胁, 从而对生物多样性产生复杂影响, 也引起了学者的广泛关注。这种背景推动了景观生态学和种群遗传学的交叉, 通过分子遗传标记等新技术的应用将景观格局与种群遗传结构、基因流动联系起来, 从而为评价和解释景观格局与过程(如生境破碎化)对遗传多样性的影响提供了一条有效途径, 这一途径及其应用的领域被称为景观遗传学^[1-2]。笔者从基本理论、关键问题和研究方法等方面对近年来景观遗传学的研究进展进行了综述, 并对景观遗传学的研究前景进行了展望, 以期景观遗传学在景观管理和生物保护工作中的合理运用提供参考。

1 景观遗传学的概念

景观遗传学是近年来才被定义为一门独立的研究领域的, 是景观生态学与遗传学结合的产物。它的产生得益于分子遗传学理论与方法的不断完善和研究工具的改进以及统计学的发展与计算机技术的结合^[3]。

景观遗传学的概念最早是由 Manel 等^[4]提出的, 这门新兴学科融合了景观生态学和分子种群遗传学的方法, 目的在于提供关于微进化过程与景观特性相互作用的信息, 如遗传漂变、基因流和选择等。一般而言, 景观遗传学就是要通过对种群遗传结构和景观变量之间的关系进行具体量化, 从而探究生态过程对遗传变异产生的影响。

自景观遗传学的概念被首次提出以来, 大量研究采用结合地理坐标或景观特征的方法来评价遗传变异的空间分布, 景观遗传学也逐渐被广泛应用于动植物不同物种研究中^[5]。景观遗传学的定义不断被不同的学者重新阐述, 不断地发展、修正和完善。Storfer 等^[6]认为景观遗传学是一门用来检测景观和环境特性对种群结构、基因流动和遗传间断性等方面影响的学科, 整合了种群遗传学、景观生态学和空间统计等方面的方法。然而, Holderegger 和 Wagner^[7]则认为景观遗传学

也包括那些将种群遗传学中的数据(如适应进化和中性选择数据等), 与景观生态学中关于景观格局和景观构成的数据相结合的研究。

2 景观遗传学与传统学科

系统地理学和集合种群遗传学是与景观遗传学方法论相似的 2 个研究领域, 通过将景观遗传学与其进行比较分析, 能够更深刻地理解景观遗传学的特质^[1]。系统地理学关注的是地理尺度上种系分化的历史, 主要强调地史过程与系统发生过程之间的相互作用, 如板块运动和造山过程等, 是生物地理学与谱系发生学的有机结合。景观遗传学更侧重于景观尺度上的环境异质性对人类可观测时间尺度(或生态尺度)上微进化过程的影响, 包括种群空间遗传结构和基因流格局 2 个方面。

集合种群遗传学的研究对象是一定空间内具有不同种群遗传学特征的种群, 但研究过程中普遍只考虑距离变量, 忽视时间尺度的影响, 并且一般会复杂的景观结构机械地简化为 2 类: 适宜的斑块与不适宜的基质。同时, 集合种群遗传学模型是以局域种群间的隔离为前提假设的, 这不仅使该模型的适用范围被局限在很小的领域内, 而且也造成种群分布的间断性在实际研究中往往难以预判。景观遗传学则对景观的空间、时间和环境特征进行综合、全面分析和考虑, 同时强调以个体数据为基础, 因此也不需要种群分布的间断性进行事先判断。

3 景观遗传学领域的关键问题

作为一个新兴的研究领域, 景观遗传学来自多个传统学科之间的交叉互通, 有着不同学科的特质, 其关注的焦点是景观生态过程和景观空间特征对时间尺度上种群空间遗传结构和基因流动的影响。

3.1 合理量化 目前景观遗传学方面的研究报道一般都集中于景观格局对基因流动和遗传结构影响的合理量化方法。种群遗传学中常用的数据统计分析方法, 已经被广泛应用于量化地被类型、河流距离、历史上的景观格局、水流速度、山脊距离、热量分布和景观格局等对遗传变异的影响^[7]。Sezen 等^[8]研究了在哥斯达黎加的丛林中斑块类型和景观变化对

林下棕搁遗传结构的影响,结果发现随着次生森林中斑块直径的增大,林下棕搁的遗传多样性逐渐降低,这种变化趋势与原生森林相比更为明显,这种现象说明由于景观构成和景观格局的不同,内在尺度也在发生着变化。

3.2 时空尺度 时空尺度是在景观生态学和空间统计学中展开试验研究时必须确定的关键问题,而在景观遗传学领域也同样重要。在不同的时空尺度下,特定的景观变量往往会检测到不同的基因流动格局,遗传变异也会呈现不同的模式。Ramstad 等^[9]研究了阿拉斯加红大马哈鱼种群的遗传结构,并采用局部 Mantel 检验分析了不同进化和生态因子对遗传结构分化的影响,结果发现潜在的冰川退却时间与新产卵生境的重新定殖时间以及产卵时间与建立者效应间存在密切关系,时间隔离对种群遗传结构的形成有显著影响,同时,对遗传结构而言,地理距离和产卵生境的差异相对而言并没有太大影响。Trapnell 等^[10]研究了 1 种生存于美国中部的附生兰花的基因流动,结果发现这种兰花的花粉扩散和种子散播对基因流动的相对贡献存在空间尺度依赖的现象。在较大的空间尺度下,控制基因流的主要因素是风力造成的偶尔种子扩散,在中等空间尺度下主要影响因素为蜂雀行为带来的花粉扩散,而在最精细的空间尺度下种子重力造成的扩散是影响基因流动的最有力因素。综上所述,由于存在时空尺度的依赖,在景观遗传学领域的研究中也有必要通过采用多尺度的分析方法来确保研究结果的普适性。Galpern 等^[11]在检测林地驯鹿生境的景观连通性时采用了一种以景观图为基础、构建 Voronoi 图进行分析的方法,在多空间粒度下进行检测分析,最终发现多尺度的分析方法不仅可以揭示单一尺度分析时被忽略的问题,而且能够降低分析结果对不同阻力参数的敏,更有利于得出一致的结论。

3.3 源-汇动态 为了确认景观中的廊道位置并制订科学的指导保护计划,必须首先了解源-汇动态和生境品质的变化。通常情况下,汇生境个体中的连锁不平衡程度比预期更高,这是由于来自不同源生境的迁入。在此基础上,根据理论种群模型评价连锁不平衡程度,就能够确定汇生境的具体位置^[5]。采用景观遗传学的相关方法,同样能够达到确认廊道实际位置的目的,其原理在于某些能够促进基因流动的景观变量往往会发挥廊道的功能,因此采用景观遗传学中的路径分析方法便能够对这些景观变量进行筛选和确认。例如,Vignieri^[12]发现海拔增幅和河岸森林覆盖率与太平洋跳鼠种群间的基因流动强相关,该研究正是采用了最低成本路径分析的方法。

3.4 确认基因流动的屏障 寻找和确认可能的基因流动“屏障”同样也是景观遗传学研究领域的重要内容之一。很多景观要素都会对基因流动产生一定程度的影响,常见的可见的景观要素有水体、公路、山脊等。当这些景观要素形成不利于物种生存的生境时,比如超过某物种生存耐受临界点的温度、湿度或化学成分,此时景观要素便会成为阻碍基因流动的“屏障”^[5]。因此,寻找和确认基因流动“屏障”,不仅对于景观遗传学十分关键,而且对于传统生态学、保护生物学、

进化学等方面的研究都具有重要的启示意义。

与传统种群遗传学方法相比,景观遗传学方法在确认基因流动“屏障”方面也具有独特的优势,比如景观遗传学的空间分析技术能够发现传统研究手段检测不到的屏障。Coulon 等^[13]采用空间 Assignment 检验方法发现,由于高速公路和河流阻隔,导致狍种群中存在明显的遗传结构化现象,而采用传统的非空间 Assignment 检验时这种遗传间断就会被忽略。

3.5 检验物种特异性生态假设 针对物种生态特性塑造遗传变异的具体机制,景观遗传学也提供了新的检测方法,在生物区的确认、对气候变化的潜在响应和生态变量等方面有了新的进展。Sacks 等^[14]验证了某种北美小狼的偏诞生地扩散模式,采用了对北加利福尼亚 4 个连续生物区中的种群遗传结构进行分析和评价的方法,同时还发现这种遗传结构可以用生境生物区来解释,而不是传统的生境障碍理论。

4 景观遗传学的研究方法

景观遗传学研究的基本研究步骤包括以下方面:首先用遗传标记确定对象种群的遗传结构,然后用空间统计分析方法将遗传结构与景观变量进行耦合分析,进而探讨这种遗传结构的形成原因^[15]。

4.1 景观遗传学中的分子标记 景观遗传学研究所采用的分子标记与传统的群体遗传学相类似,能够检验种群遗传结构的分子标记均可用于景观遗传学研究。根据不同研究目的选择合适的分子标记,可以达到更好地解释环境因素与物种遗传变异之间关系的目的^[16]。

4.1.1 形态标记。形态标记(Morphological markers)是指能够明确显示其遗传多态性的生物特有的外部特征。典型的形态标记用肉眼即可识别和观察,具有快速方便、易于识别掌握等优点,是景观遗传学领域最早被使用和研究的一类遗传标记。但是,表型性状所能准确分析的基因位点数量十分有限,同时由于受到物种基因和环境的交叉影响,且极易被人为因素所干扰,因此普遍存在形态特征不稳定的缺点。

4.1.2 细胞遗传标记。细胞遗传标记(Cytological genetic markers)解决了形态标记中易受外界因素影响的缺点,能够通过染色体数量和染色体结构的变化来显示遗传多态性。然而,细胞遗传标记在培养和选择标记材料的过程中需要大量的人力物力,同时还存在实际操作较难获取、难以观察和鉴定等缺点,这些因素阻碍了这种遗传标记的应用。

4.1.3 生化标记。生化标记(Biochemical markers)利用生物的生化特性对作为基因表达直接产物的蛋白质进行分析。蛋白质结构的多样性在一定程度上反映出 DNA 组成上的差异和生物体的遗传多态性。

4.1.4 DNA 分子标记。DNA 分子标记(DNA markers)采用的是直接反映生物个体或种群间基因组中某种差异特征的 DNA 片段,能够直接显示 DNA 水平上的遗传多态性。DNA 分子标记主要分为 6 类:DNA-DNA 杂交标记、PCR 技术的 DNA 标记、基于 PCR 技术与限制性内切酶酶切技术结合的 DNA 标记、基于单核苷酸多态性的 DNA 标记、以 mRNA 为

基础的分子标记和线粒体 DNA 分子标记。

4.2 景观遗传学分析方法 景观遗传学研究的分析技术用到很多统计方法,其中最常用的有 Assignment 检验、Mantel 检验、扩散路线分析和空间自相关分析^[17]。

4.2.1 Assignment 检验。与传统的种群遗传统计不同,Assignment 检验不需要事先对种群进行划分,而是能够直接进行种群景观遗传模式的分析和考察。Coulon 等^[13]采用空间 Assignment 检验方法的研究发现由于高速公路和河流而导致的狼种群的遗传结构化。同时,Assignment 检验也可用于确认空间遗传间断,如 Manni 等^[18]采用 Voronoi 多边形构建种群间的几何关系,然后用修正的 Monmonier's 法则确认遗传间断以推断阻止基因流的屏障。

4.2.2 Mantel 检验。Mantel 检验和局部 Mantel 检验已经被广泛应用于景观遗传学研究中,尤其局部 Mantel 检验被扩展到包含多个景观遗传变量的分析中,比如利用局部 Mantel 检验因果模型对不同连通性粒度下的景观阻力隔离假设 (IBR) 对个体间遗传距离的影响进行分析^[11]。

4.2.3 扩散路径分析。扩散路径分析是基于预定路径或沿某个矢量的先验加权来检验路径选择与遗传距离间的相关性,进而推测最可能的基因流路径,包括可替代的路径、最低成本路径和某些网络分析等。研究表明,与传统距离隔离估算的直线距离相比,预定路径和最低成本路径通常更能解释基因流的差异^[19]。

4.2.4 空间自相关。空间自相关分析能够针对一个位置所观测到的个体基因型是否由相邻位置的个体基因型所决定进行检验,并且可以帮助确定渐变格局。然而,空间自相关分析虽然能够确定空间格局的尺度,但却无法确定遗传不连续性的特殊位置(如河流、山脉等)^[20]。

5 展望

景观遗传学第 1 次将景观生态学、空间统计学、地理学和种群遗传学等多门学科紧密联系起来,从遗传进化的角度对景观破碎化对物种和种群基因结构的影响进行研究。它通过对存在于种内和种间的空间遗传格局进行分析,研究景观要素和景观格局等环境因子对物种遗传和进化的影响。同时,景观遗传学一方面能够确认潜在的生物廊道,从而制订合理的生态恢复计划等;另一方面还能够寻找和确认抑制基因流动、降低遗传多样性的“屏障”,分析不同的管理保护

策略对种群连通性和遗传结构可能产生的影响,并进行合理、科学的预测。总而言之,景观遗传学作为一门新兴学科,具有十分广阔的发展空间和前景,对于生态环境恢复和生态文明建设有着极其深远的意义,可为科学、合理、可持续的景观管理和生物保护工作提供参考。

参考文献

- [1] 沈泽昊,吉成均.景观遗传学原理及其在生境片断化遗传效应研究中的应用[J].生态学报,2010(18):5066-5076.
- [2] 傅伯杰,吕一河,陈利顶,等.国际景观生态学研究新进展[J].生态学报,2008(2):798-804.
- [3] 何丽.川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)遗传学与栖息地分析[D].石河子:石河子大学,2010.
- [4] MANEL S, SCHWARTZ M K, LUIKART G, et al. Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics[J]. Trends in ecology & evolution, 2003, 18(4): 189-197.
- [5] 程理. 巴山松与油松的遗传分化和地理分界研究[D]. 西安:西北大学, 2010.
- [6] STORFER A, MURPHY M A, EVANS J S, et al. Putting the landscape in landscape genetics[J]. Heredity, 2006, 98(3): 128-142.
- [7] HOLDEREGGER R, WAGNER H H. Landscape genetics[J]. Bioscience, 2008, 58(3): 199-27.
- [8] SEZEN U U, CHAZDON R L, HOLSINGER K E. Genetic consequences of tropical second-growth forest regeneration[J]. Science, 2005, 307(5711): 891.
- [9] RAMSTAD K M, WOODY C A, SAGE G K, et al. Founding events influence genetic population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Lake Clark, Alaska[J]. Molecular ecology, 2004, 13(2): 277-290.
- [10] TRAPNELL D W, HAMRICK J L. Partitioning nuclear and chloroplast variation at multiple spatial scales in the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens*[J]. Molecular ecology, 2004, 13(9): 2655-2666.
- [11] GALPERN P, MANSEAU M, WILSON P. Grains of connectivity: Analysis at multiple spatial scales in landscape genetics[J]. Molecular ecology, 2012, 21(16): 3996-4009.
- [12] VIGNIERI S N. Streams over mountains: Influence of riparian connectivity on gene flow in the Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*) [J]. Molecular ecology, 2005, 14(7): 1925-1937.
- [13] COULON A, COSSON J F, ANGBAULT J M, et al. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: An individual-based approach[J]. Molecular ecology, 2004, 13(9): 2841-2850.
- [14] SACKS B N, BROWN S K, ERNEST H B. Population structure of California coyotes corresponds to habitat-specific breaks and illuminates species history[J]. Molecular ecology, 2004, 13(5): 1265.
- [15] 薛亚东, 李丽, 吴凤胜, 等. 景观遗传学: 概念与方法[J]. 生态学报, 2011(6): 1756-1764.
- [16] 马琳. 中国大陆湖北钉螺不同地理景观群体遗传变异分析[D]. 西安: 陕西师范大学, 2011.
- [17] 杨璐. 油松与巴山松的地理分界研究[D]. 西安: 西北大学, 2009.
- [18] MANNI F, GUERARD E, HEYER E. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: How barriers can be detected by "Monmonier's algorithm"[J]. Human biology, 2004, 76(2): 173-190.
- [19] 吴昌广, 周志翔, 王鹏程, 等. 基于最小费用模型的景观连接度评价[J]. 应用生态学报, 2009(8): 2042-2048.
- [20] 薛亚东. 结合景观遗传学的滇金丝猴栖息地景观连接度分析[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2011.

(上接第 30 页)

- [5] 杨国平, 蔡伟. 农村土地承包经营权抵押贷款模式探讨[J]. 武汉金融, 2009(2): 49-50.
- [6] 惠献波. 农户土地承包经营权抵押贷款潜在需求及其影响因素研究: 基于河南省四个试点县的实证分析[J]. 农业经济问题, 2013(2):

9-15, 110.

- [7] 兰庆高, 惠献波, 于丽红, 等. 农村土地承包经营权抵押贷款意愿及其影响因素研究: 基于农村信贷员的调查分析[J]. 农业经济问题, 2013(7): 78-84, 112.