

# 自然杂交对植物物种生存进化的影响\*

闫晓慧<sup>1</sup>, 胡世俊<sup>2</sup>

( 1. 西南林业大学 林学院 云南省森林灾害预警与控制重点实验室;  
2. 国家林业局西南地区生物多样性保育重点实验室, 昆明 650224 )

**摘要** :自然杂交是一个常见现象,人类活动正加速自然杂交的发生,人类干扰导致的非自然的杂交过程对物种的生存、进化产生许多负面影响,本文根据文献对近年来自然杂交方面的研究进行了综述。自然杂交不仅影响着物种的生存、进化,也对物种的保护问题带来许多理论上与实践上的挑战。杂交与遗传渗入有利于提高物种的遗传多样性,为物种的进化提供原材料。遗传渗入有利于增加物种的适应性变异,甚至导致新的生态型、新物种的产生。但另一方面当小种群与大种群发生杂交时,小种群很易受遗传同化的影响而灭绝。自然杂交对生物学物种概念提出了挑战,自然杂交往往模糊种间边界,形成分类学及系统发育研究中的困难类群。自然杂交能通过强化种间生殖隔离机制来促进类群间的进化趋异,也能导致种间生殖隔离机制的崩溃,引起物种的融合而降低生物多样性。文章认为在当前生物入侵、物种灭绝加速的情况下,人们需要关注在什么条件下隔离机制被打破导致杂交的发生、遗传渗入形成机制以及如何采取有效措施防止杂交及遗传渗入对物种遗传多样性的影响。

**关键词** :自然杂交,遗传渗入,物种,生殖隔离

中图分类号 :Q941

文献标志码 :A

文章编号 :1672-6693(2012)02-0084-05

杂交(Hybridization)是指遗传上具有差异的群体之间或具有不同基因型的个体之间进行有性交配的过程,而遗传渗入(Introgressive)则是指基因或遗传物质通过群体中的杂种个体与其亲本个体之间的不断回交而导致基因在群体或个体之间转移和传递的过程<sup>[1]</sup>。杂交可以发生在不同物种的个体之间,也可以发生在同一物种的不同群体之间,即种内杂交。维管植物的自然杂交是一个常见现象<sup>[2]</sup>,至少25%的植物种类及10%的动物种类,尤其是大多数年轻的物种,都与杂交或与其它物种间存在遗传渗入有关<sup>[3]</sup>。外来物种的引入、生境破碎、生境改变等人类活动导致的变化正加速着自然杂交的发生速率<sup>[4-5]</sup>。地方种群与入侵种或迁入亲缘种间的杂交被认为是继生境退化之后对生物多样性的第二大威胁<sup>[6]</sup>。自然杂交可以通过影响物种遗传多样性、远交衰退、产生新的适应性、遗传同化等方面影响物种的生存,同时也对物种的保护带来许多理论与实践上的挑战,如物种问题、分类群界定、种间隔离机制的理论研究等,这些理论问题不可避免地要影响到保护对象的确定、保护措施的制定与实施。

## 1 自然杂交对物种遗传多样性的影响

当种间存在基因流时,杂交充当着基因流的桥梁作用<sup>[7]</sup>。遗传物质从一个物种进入另一个物种将会引起遗传多样性的增加,提升物种的适应性变异,甚至导致新物种的形成<sup>[8]</sup>。在急剧变化的环境中,杂交能提供适应性进化的原材料,因此,杂交常与生境干扰联系在一起<sup>[9]</sup>。在某些特殊情况下,杂交甚至可能是保存稀有物种种质资源的唯一途径,如杂交曾被用来保存现在已灭绝的海边特有的黑麻雀 *Ammospiza maritima*<sup>[10]</sup>。Nettel 等报道遗传渗入可以导致红树植物 *Avicennia germinans* 的遗传多样性的提高<sup>[8]</sup>。Zalapa 等报道入侵种 *Ulmus pumila* 在与本地种 *Ulmus rubra* 杂交后,该入侵种的遗传多样性得以提高并且遗传结构发生改变,且遗传多样性的提高则促进了该入侵种的成功入侵<sup>[11]</sup>。尽管可以预测遗传渗入能提高物种的遗传多样性,但面对这类问题时需区分究竟是最近世代的遗传渗入事件还是历史上的遗传渗入事件。如果发生了遗传渗入的后代经过漫长的进化已与双亲发生了生殖隔离,这类

\* 收稿日期 2011-12-14 修回日期 2012-01-09 网络出版时间 2012-03-14 19:27:00

资助项目 :云南省教育厅项目( No. 2011Z111 ) ,西南林业大学基金项目( No. 111123 )

作者简介 :闫晓慧,女,讲师,博士,研究方向为植物化学、植物保护;通讯作者:胡世俊, E-mail: shijunhu@126.com

网络出版地址: [http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20120314.1927.201202.84\\_018.html](http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20120314.1927.201202.84_018.html)

居群也有可能因为遗传漂变与瓶颈效应而出现遗传多样性降低的现象。Rieseberg 曾研究过 *Helianthus* 属的这种遗传现象并推测其中发生了遗传渗入的居群曾经受过建群者效应的影响<sup>[12]</sup>。

## 2 共适应及远交衰退

共适应(Coadaptation)是指不同生境(地区)中的种群,拥有适应当地生境的特有等位基因组合,相互之间杂交将可能打破这种组合,引起后代适应性下降,即远交衰退(Outbreeding depression)<sup>[13]</sup>。共适应有两种形式:本地适应和内共适应。本地适应是指在不同生境中,各种群由于自然选择的作用,不同基因位点上的等位基因拥有不同的频率变化,这种频率变化组合在一起形成种群的适应性。内共适应包括两种不同的形式,即不同染色体组合或不同基因组合所产生的适应。其中前者如在减数分裂过程中,当染色体配对正常时,产生的后代也将正常,相反,如果染色体的配对不正常,出现数量、结构不相配的情况,将会产生不正常的后代或不育后代。内共适应多由等位基因无法自由组合而产生。

有时远交所导致的衰退可能不在 F1 代表现出来,反而造成杂种优势,但适应性下降将会在 F2 代或更后面的几个世代中表现出来。这是由于 F1 代仅仅继承了双亲的共适应等位基因,还未发生交换重组,之后的 F1 个体之间交配或回交就会打破共适应等位基因间的组合,导致后几代个体适应性的降低。两个种群(物种)的遗传差异较大时,杂交也可能直接导致某些植物类群的杂合子劣势而产生远交衰退<sup>[14]</sup>。判断远交衰退是否能发生的方法之一为观察遗传分化的大小,只有遗传分化超过某一界限,远交衰退才会发生<sup>[15]</sup>。

## 3 适应性及新类群的产生

渗入杂交的一个潜在有意义的结果就是能将一个物种具有适应意义的基因或性状转移到另一个物种中,已有不少研究在探讨这类问题。例如,由于杂交,阴地蕨属植物 *Purshia tridentata* 从同域共存的 *Cowama stansburyana* 上获得了一些特性,降低了对昆虫的适口性<sup>[16]</sup>;在 *Helianthus* 属、*Iris* 属、*Ipomopsis* 属内有研究表明杂交及渗入的后代基因型在新生境中比它们的亲本具有更多的适应性<sup>[17]</sup>。基因渗透可以迅速形成新种,关于 *Iris* 属植物的很多新种的报道都是因为它们之间的渐渗杂交形成的一系列中间型而进化成种<sup>[18]</sup>。很多外来杂草类植物由于与

本地种杂交,通过同化本地种的基因库获得一些新的性状,提高自己的生态耐受性,扩大自己的地理分布范围。越来越多的研究表明,杂交和渗入能够提高外来种的入侵能力,所以杂交在生物入侵的过程中起着十分重要的作用<sup>[1]</sup>。杂交及遗传渗入的进化结果常常是新类群或新生态型的产生,一个很明显的现象就是杂种往往具有双亲没有的特征,包括形态学、次生代谢物质等方面的特征。这些特征应该来自于双亲基因型的重组形成的新的多位点控制的基因型,虽然有时不能认为这些新的特征都具有适应价值,但这些特征在新环境中总具有适应性的潜力,这种基因重组为进化提供了原材料。

## 4 遗传同化

遗传同化(Genetic assimilation)也称遗传均一化(Genetic homogenization)或遗传没化(Genetic swamping),多指两个可以相互杂交种群中的一方个体数量远大于另一方时,两者的相遇将使小种群个体更多地与大种群的个体交配(杂交),减少了小种群个体之间交配产生属于自己“纯”后代的比例,从而被大种群“稀释”掉。物种融合,或其中一个物种的被同化会导致遗传多样性丧失<sup>[19]</sup>。在人类活动干扰或自然环境变化过程中,原来生境隔离的近缘物种相遇后,杂交可能导致不同分类群间遗传同化现象,当本地物种竞争能力弱、数量少、生殖壁垒不强时,外来物种与本地种的杂交会威胁到本地物种基因组的完整性和原始性,可能在很短的几个世代内就能直接或间接地导致物种濒危甚至灭绝<sup>[20]</sup>。对于稀有物种,如果 F1 代或者随后的世代杂种个体部分不育或活力较低,这样稀有种将会受到远交衰退的威胁,同时,稀有种群会由于形成适合度低的后代而引起配子的浪费,如 *Gilia* 属内的种间杂交种子败育率超过 50%。另一方面,如果杂种可育并且活力较高,杂交将会导致稀有物种被数量上占优势的另一个近缘物种的遗传同化<sup>[21]</sup>。岛屿种群因其种群通常较小,当它们遇到个体数量较多的近缘种时,受遗传同化影响的可能性更大<sup>[15]</sup>,已有许多物种受此过程的影响已经濒危<sup>[10]</sup>。当前生境干扰产生的许多小种群也有极大的受近缘种遗传同化影响的风险。

## 5 自然杂交对物种的概念挑战

物种概念是保护生物学中的一个基本概念,物种界定也是生物多样性保护的前提。当前广为流行的物种概念就是生物学物种概念(Biological species

concept),认为对于有性生殖生物而言,物种是一个具有共同基因库、与其它类群之间存在生殖隔离的类群。这个定义把是否存在生殖隔离、有无基因交流作为划分物种的标准<sup>[22]</sup>。因此,已分化的类群间任何基因组的部分发生交换后都破坏了基因组的完整性。但是这一标准过于绝对,且在分类实践中难以应用<sup>[23]</sup>。相比之下,达尔文认为物种分化是对不同的自然或生殖环境的不同适应,生殖隔离是分化适应的一个关键的副产品,整个基因组水平的彻底的生殖隔离不一定是物种分化的最中心的准则。强调自然选择与适应使达尔文观点与现代基因进化观念并不矛盾,近年经验研究表明基因是物种分化的单位,因此,生物学物种概念现在需要一个转变,即从强调整个基因组水平的隔离转向基因水平的分化适应<sup>[23]</sup>。Wu<sup>[23]</sup>提出差异适应种(Differentially adapted concept)或称基因种(Genome species)的概念,即物种是差异适应群,允许物种间的杂交,但各自仍能保持自己的特定基因组合,这与生物学物种概念不同,而与达尔文的物种形成观点接近。杂交与渗入对生物学物种概念提出了一定的挑战,如果两个物种的杂种在生活力、繁殖等方面出现了明显的下降,并且这两个物种间的性状分化已经比较明显,但在一些基因座位上还存在基因流,即使这两个物种间没有形成完全的生殖隔离,那么应该继续把它们当成一个种,还是不同的物种?因此,关于物种的概念,现在依然没有一个统一的定义。

## 6 自然杂交对植物分类与系统发育研究的影响

杂交在植物的进化过程中有着巨大的作用,这个过程可以导致暂时的或稳定的杂交带的存在,也可以导致基因种间转移并最终引起杂交种的分化。杂交引起分类群鉴定的困难,给种群管理带来困难,因此,把那些已稳定的历史上发生的杂交类群与最近的杂交类群区分开来是很重要的<sup>[24]</sup>。即使杂交及遗传渗入不具有多大的适应意义,它也是分类学家或系统发育学家十分关注的问题,渗入一般会模糊分类学的界线,形成一些分类学上很难处理的困难类群。例如杂交起源的 *Squalius alburnoides* 复合体,由一系列二倍体、三倍体、四倍体的变型构成,相互间的杂交使变型间的关系十分复杂<sup>[25]</sup>;同域分布的 *Satyrium* 属3种植物之间相互杂交,模糊了种间界线,杂种个体在形态与遗传上呈现出过渡特征,这3个种及其杂种形成一个杂交复合群<sup>[26]</sup>。杂交也

影响到系统发育研究手段的选择,许多学者认为仅依赖于细胞器基因组的遗传变异来研究种间关系很易受遗传渗入的干扰,植物种间系统发育研究应综合细胞核与细胞器基因组的遗传信息。

## 7 自然杂交对种间隔离机制的影响

种间生殖隔离的模式已吸引很多生物学家的关注,因为通过它可以探讨种间基因流障碍形成的机制与进化问题。融合前隔离阻碍受精的发生,而融合后隔离允许杂合子的形成,但杂合子或后代一般生活力低或者不育。在高等植物中,融合后隔离机制已有广泛的研究<sup>[27]</sup>。同域分布的近缘种间的完整性、物种边界的清晰程度依赖于种间生殖隔离的强度<sup>[28]</sup>。如果杂种很易形成并有相对较高的适合度,那么就会形成一个较大的杂交带,杂交带内有少量的亲本个体存在,也许会最终导致两个亲本的融合;相反,如果较强的生殖障碍或差的杂种适合度会使两个亲本种间形成清晰的杂交带,杂交带内就会有少量的杂种个体存在。自然杂交能促进类群间的进化趋异,如由于物种间基因组强烈的不亲和性导致低的杂种适合度将会阻止双亲间的融合,进而强化(Reinforcement)种间差异<sup>[29]</sup>。在多大程度上能形成杂种决定着相互杂交的近缘种间是否能在接触后继续分化,因此也影响着相互杂交的亲本种之间物种分化的模式与进程<sup>[30]</sup>。许多种类间都保持着一定水平的杂交,但这种杂交的后代在空间分布上很有限<sup>[31]</sup>,有限的杂交并不会导致生殖隔离机制的崩溃,如 *Anacamptis* 属两种欺骗性传粉的兰花虽存在一定的杂交,但种间仍保持一定强度的生殖隔离<sup>[28]</sup>。

## 8 展望

自然杂交对物种进化具有重要意义,遗传渗入是生物进化的重要因素,在很多类群中对增加遗传和表型变异起重要作用。自然杂交是物种利用的潜在资源,人工杂交育种极大地提高了植物抗逆性与适应性,但杂交同时也给生物多样性带来了威胁,如遗传同化对很多稀有种的生存产生不利影响。因此,人们在珍稀物种的就地保护与迁地保护中需防止自然杂交的发生。

当前环境变化正加速自然杂交的发生,使得一些物种对环境的适合度(如抗病性、抗药性等)大幅度提高,造成大量繁殖从而排挤掉其它物种,引起生物多样性下降<sup>[18]</sup>。人类活动导致的外来种的引入,

许多地方种与近缘入侵种之间缺少有效的隔离机制,导致了渗入杂交的发生。人们需要关注在什么条件下隔离机制被打破而导致杂交的发生<sup>[32]</sup>,这方面的研究对于入侵机制的研究与生物防控具有重要意义。目前对于杂交及渗入的研究已非常广泛,但还有待于进一步深入,例如,如何有效界定相互杂交、渗入的物种间的界线?遗传渗入形成机制究竟是什么?什么因素控制基因的单向流动?发生遗传渗入的双亲种群与杂合体种群的适合度对遗传渗入过程有什么影响?对以上这些问题的深入研究将有助于未来的以杂交影响为背景的生物多样性保育政策的制定与实施。

#### 参考文献:

- [1] 卢宝荣,夏辉,汪魏,等.天然杂交与遗传渐渗对植物入侵性的影响[J].生物多样性,2010,18(6):577-589.
- [2] Blackstock N, Ashton P A. Genetic markers and morphometric analysis reveal past hybridization and introgression in putative *Carex flava* L. s. str. (Cyperaceae) hybrid populations[J]. Plant Systematics & Evolution, 2010, 287(1):37-47.
- [3] Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(5):229-237.
- [4] Allendorf F W, Leary R F, Spruell P, et al. The problems with hybrids: setting conservation guidelines[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11):613-622.
- [5] Andersson S, ManSby E, Prentice H C. Paternal effects on seed germination: a barrier to the genetic assimilation of an endemic plant taxon[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2008, 21(5):1408-1417.
- [6] Barbanera F, Guerrini M, Khan A, et al. Human-mediated introgression of exotic chukar (*Alectoris chukar*, Galliformes) genes from East Asia into native Mediterranean partridges[J]. Biological Invasions, 2009, 11(2):333-348.
- [7] Lexer C, Widmer A. The genic view of plant speciation: recent progress and emerging questions[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2008, 363(1506):3023-3036.
- [8] Nettel A, Dodd R S, Afzal-Rafii Z, et al. Genetic diversity enhanced by ancient introgression and secondary contact in East Pacific black mangroves[J]. Molecular Ecology, 2008, 17(11):2680-2690.
- [9] Lamont B B, He T, Enright N J, et al. Anthropogenic disturbance promotes hybridization between *Banksia* species by altering their biology[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2003, 16(4):551-557.
- [10] Rieseberg L H, Zona S, Aberbom L. Hybridization in the Island Endemic, Catalina Mahogany[J]. Conservation Biology, 1989, 3(1):52-58.
- [11] Zalapa J E, Brunet J, Guries R P. The extent of hybridization and its impact on the genetic diversity and population structure of an invasive tree, *Ulmus pumila* (Ulmaceae)[J]. Evolutionary Applications, 2010, 3(2):157-168.
- [12] Rieseberg L H, Carter R, Zona S. Molecular tests of the hypothesized hybrid origin of two diploid *Helianthus* species (Asteraceae)[J]. Evolution, 1990, 44(6):1498-1511.
- [13] Gilk S, Wang I, Hoover C, et al. Outbreeding depression in hybrids between spatially separated pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, populations: marine survival, homing ability and variability in family size[J]. Environmental Biology of Fishes, 2004, 69(1):287-297.
- [14] Becker U, Reinhold T, Matthies D. Effects of pollination distance on reproduction and offspring performance in *Hypochaeris radicata*: experiments with plants from three European regions[J]. Biological Conservation, 2006, 132(1):109-118.
- [15] 王峥嵘,彭少麟.杂交产生的遗传危害——以植物为例[J].生物多样性,2003,11(4):333-339.
- [16] Stutz H C, Thomas L K. Hybridization and Introgression in *Cowania* and *Purshia*[J]. Evolution, 1964, 18(2):183-195.
- [17] Alvarez I S A, Wendel J F. Cryptic interspecific introgression and genetic differentiation within *Gossypium aridum* (Malvaceae) and its relatives[J]. Evolution, 2006, 60(1):505-517.
- [18] 杨志松,刘迺发.渐渗杂交的研究进展及其理论实践意义[J].四川动物,2008,27(4):703-707.
- [19] Levin D A, Francisco-Ortega J, Jansen R K. Hybridization and the Extinction of Rare Plant Species[J]. Conservation Biology, 1996, 10(1):10-16.
- [20] 张田,李作洲,刘亚令,等.猕猴桃属植物的cpSSR遗传多样性及其同域分布物种的杂交渐渗与同塑[J].生物多样性,2007,15(1):1-22.
- [21] Rieseberg L H, Gerber D. Hybridization in the Catalina Island Mountain Mahogany (*Cercocarpus traskiae*): RAPD Evidence[J]. Conservation Biology, 1995, 9(1):199-203.
- [22] 刘志瑾,任宝平,魏辅文,等.关于物种形成机制及物种定义的新观点[J].动物分类学报,2004,29(4):827-830.
- [23] Wu C I. The genic view of the process of speciation[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2001, 14(6):851-865.
- [24] Walker E, Byrne M, Macdonald B, et al. Clonality and hybrid origin of the rare *Eucalyptus bennettiae* (Myrtaceae) in Western Australia[J]. Australian Journal of Botany, 2009, 57(3):180-188.
- [25] Curtu A, Gailing O, Finkeldey R. Patterns of contempora-

- ry hybridization inferred from paternity analysis in a four-oak-species forest [ J ]. BMC Evolutionary Biology 2009 , 9 ( 1 ) : 284.
- [ 26 ] Ellis A G , Johnson S D. Do pollinators determine hybridization patterns in sympatric *Satyrion* ( Orchidaceae ) species [ J ]. Plant Systematics and Evolution , 1999 , 219 ( 3 ) : 137-150.
- [ 27 ] Velde M V D , Bijlsma R. Hybridization and asymmetric reproductive isolation between the closely related bryophyte taxa *Polytrichum commune* and *P. uliginosum* [ J ]. Molecular Ecology 2004 , 13 ( 6 ) : 1447-1454.
- [ 28 ] Moccia M D , Widmer A , Cozzolino S. The strength of reproductive isolation in two hybridizing food-deceptive orchid species [ J ]. Molecular Ecology 2007 , 16 ( 14 ) : 2855-2866.
- [ 29 ] Campbell D R , Waser N M , Aldridge G. Lifetime fitness in two generations of *Ipomopsis* hybrid [ J ]. Evolution 2008 , 62 ( 10 ) : 2616-2627.
- [ 30 ] Wolf P G , Campbell D R , Waser N M , et al. Tests of pre- and postpollination barriers to hybridization between sympatric species of *Ipomopsis* ( Polemoniaceae ) [ J ]. American Journal of Botany 2001 , 88 ( 2 ) : 213-219.
- [ 31 ] Bettles C M , Docker M F , Dufour B. Hybridization dynamics between sympatric species of trout : loss of reproductive isolation [ J ]. Journal of Evolutionary Biology , 2005 , 18 ( 5 ) : 1220-1233.
- [ 32 ] Tanaka Y. Introgressive hybridization as the breakdown of postzygotic isolation : a theoretical perspective [ J ]. Ecological Research 2007 , 22 ( 6 ) : 929-939.

## Effects of Natural Hybridization on Plant Species Survival and Evolution

YAN Xiao-hui<sup>1</sup> , HU Shi-jun<sup>2</sup>

( 1. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province ;

2. Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China ( State Forestry

Administration ) , Faculty of Forestry , Southwest Forestry University , Kunming 650224 , China )

**Abstract** : Natural hybridization is a common phenomenon , and the action of human being is accelerating the happenness of natural hybridization , non-natural hybridization caused by human disturbance has great negative effects on species survival and evolution. We summarize the progress of hybridization and introgression based on the papers issued in recent years in this article. Hybridization not only affects species survival and evolution , but also bring some challenges to theory and practice of plant conservation. Hybridization and introgression has the potential to improve the genetic diversity , and can provide materials for species evolution , improve valuable variation for adaptation , and even lead to the formation of new ecotype or new species. But , small populations have tendency to go extinction when they hybridize with another species in greater amount. Natural hybridization challenges the definition of species concept. Hybridization can blur species boundary and promote the formation of " difficult " taxa in taxonomic and phylogenetic studies. Natural hybridization can promote evolutionary divergence between taxa by reinforcement of reproductive isolation , it can also lead to the breakdown of reproductive isolation and species mergence , and hence decrease the species diversity. We conclude that we should focus on the studies of isolation mechanisms , mechanisms of introgression , and how to prevent the negative effects of hybridization and introgression in the background of high rate of species invasion and extinction.

**Key words** : natural hybridization ; introgression ; species ; reproductive isolation

( 责任编辑 方 兴 )