

「族群遺傳和演化」散文選讀(二)

植物的基因流傳

陳怡旻

臺北市成淵高級中學

基因流傳在演化的過程中扮演著重要的角色，它不但是影響植物族群遺傳結構的重要因素，而且是進行植物保育遺傳學研究和生物技術上不可忽略的基礎資料。基因流傳的量化分析雖然已經進行了半個世紀(Dobzhansky and Wright 1943, Wright 1946)，但仍有許多尚待探討之處。對植物而言，量化基因流傳的方法有兩種(Slatkin 1985)：(A)以追蹤被標記個體或其攜帶者為基礎的直接方法，及(B)從空間分佈及具有遺傳標記的後代來推論基因流傳形式的間接方法。

植物的基因流傳因花粉和種子有限的移動距離而受到限制。追蹤基因散布的輪廓，通常是從一已知來源的花粉所衍生的後代或以顏料粉末等模擬花粉來估計的。進行此類基因流傳的研究既貴且費時，因此取樣的設計便更形重要。雖然沒有一個研究可完全符合該物種特定的樣本分布，但 Assuncao & Jacobi(1996)提出用來估計植物基因流傳的算法是可以參考的。他們所發展出來的模型可以準確的推測基因在不同距離上的分布情形。簡單的說，越靠近中心，愈要選取較多的樣點，才可達到最小的誤差。因此取樣的空間位置比取樣的樣本數來得更重要。

植物族群間的基因流傳是由花粉和種子的傳播所共同調控的，其效率可由遺傳標記的遺傳形式來檢測。對細胞核而言，基因流傳是由花粉及種子所攜帶的；對母系遺傳的遺傳標記而言，它就只能靠種子來散布。因此，在漂變和遷移(drift-migration)的平衡下，族群分化的程度因遺傳標記的型式不同而有所不同，而與族群間花粉和種子播遷的程度有關。

基因流傳可以用檢查同功酵素的分佈情形來間接估算(Slatkin 1985)。這種方法廣為一般學者所使用，換算的公式雖有不同，然其基本論點則一致。其論點是：如果族群間有高度的遺傳分化，則族群間必然是不相互往來的，族群間往來的機率愈大，愈有機會藉著基因的交流而救平彼此間的分化。套入平衡遷移和基因漂變的族群分化模型的數據可以算出有效族群大小 N 及遷移率 m 的乘積-- Nm 值(Slatkin and Barton 1989)。 Nm 值對評估物種基因流傳的效率上很有用，然而它卻無法評估基因的流傳到底是經由花粉或種子所攜帶。

估算植物族群間基因流傳的直接方法是看花粉流傳。靠適當的遺傳標記，以排除父系法(paternal exclusion analysis)(Ellstrand and Marshall 1985)來進行親本分析，找出可能授粉成功的花粉，然後以所有成功花粉中外來花粉的比例來計算花粉的遷移率。這個方法已被廣泛的應用在測量花粉的基因流傳上，然而，對於發生在植物族群間的種子流傳仍無法提供任何資訊。

近年來，由於分子遺傳學的進步，不但能以核的遺傳標記來測量族群的分化，也提供了胞器基因組作為遺傳上的標記。對植物而言，細胞核標記大多為雙親遺傳的，而胞器的標記則主要由單系遺傳所產生。其中，葉綠體基因組在被子植物通常是母系遺傳，而在裸子植物則為父系遺傳；粒線體基因組除了某些裸子植物之外大多數的植物是經由母系遺傳的(Ennos 1994, McCauley 1995)。

假設某植物為兩性的二倍體，其分布形態為無限大的島嶼族群，族群大小為 N ，族群內花粉在胚珠上的成功授粉率為 x ，因此外來花粉的授粉成功率便為 $(1-x)$ ；若其族群內產生的種子貢獻至下一代的比例為 y ，則從其他族群貢獻來的種子比例便是 $(1-y)$ 。根據雙系遺傳(bipatently)、父系遺傳(paternal)和母系遺傳(maternal)的遺傳標記可以計算出三種不同的基因流傳值(Ennos 1994)，如表 1 所示。

表 1. 族群中不同遺傳系統基因的移動率及花粉 $(1-x)$ 、種子 $(1-y)$ 流傳程度之間的關係。 m_b : 雙系遺傳(bipatently)， m_p : 父系遺傳(paternal)， m_m : 母系遺傳(maternal)之基因移動率。

種子	類別	核標記	父系標記	母系標記
不傳播	移動基因	$Ny(1-x)$	$Ny(1-x)$	0
	非移動基因	$Ny(1+x)$	Nyx	Ny
	總基因數	$2Ny$	Ny	Ny
傳播	移動基因	$2N(1-y)$	$N(1-y)$	$N(1-y)$
	非移動基因	0	0	0
	總基因數	$2N(1-y)$	$N(1-y)$	$N(1-y)$
總和	移動基因	$Ny(1-x)+2N(1-y)$	$Ny(1-x)+N(1-y)$	$N(1-y)$
	非移動基因	$Ny(1+x)$	Nyx	Ny
	總基因數	$2N$	N	N
基因流傳比		$m_b=1-y(1+x)/2$	$m_p=(1-yx)$	$m_m=(1-y)$

將 Wright(1951)的理想族群之族群分化公式： $F_{ST} = 1/1 + 4Nm$ ，分別代入上表的基因流傳值可分別獲得分化指數 $F_{ST(b)}$ ， $F_{ST(p)}$ 和 $F_{ST(m)}$ ，而且三者間的關係式為：

$$(1/F_{ST(b)}-1)=(1/F_{ST(p)}-1)+(1/F_{ST(m)}-1)。$$

因此，比較細胞核和胞器遺傳標記的 F_{ST} 值可估算出花粉和種子移動的相對比例。目前 $F_{ST(b)}$ 大多以同功酵素的變異度來估算，母系遺傳的分化數據則使用葉綠體 DNA 的 RFLP 數據。McCauley(1994)以石竹科的蠅子草(*Silene alba*)為材料，比較其同功酵素及葉綠體 DNA 的多型性，結果顯示在 10 個亞族群之間，以同功酵素所計算出來的族群分化程度 F_{ST} 值為 0.13，而以葉綠體 DNA 計算的值為 0.67，為同功酵素數據的 5 倍以上。為了推論族群內種子和花粉散佈的型式，McCauley *et al.*(1996)更進一步在 *S. alba* 族群內設置 1 公尺寬的穿越線，每隔 3 公尺設一站取樣檢測其基因型，估算其分化程度。實驗結果以葉綠體 DNA 所得的數據進行分析，其 F_{ST} 值為 0.875，而以同功酵素的檢測結果則為 0.027。意味著細胞質、細胞核裡遺傳物質的流傳完全不同，2N 的核來自父母雙親，有過基因的混合，分化便少；但由母系攜帶存在於胞器中遺傳物質則僅循母系遺傳徑路傳進，族群間沒有基因流傳。

種子和花粉的散佈略可分為四種情況(McCauley *et al.* 1996)：(1)種子和花粉的散佈距離都很大，族群的遺傳分佈符合哈溫定律的期望值，並且不會發生明顯的空間分化。(2)相對於族群的範圍而言，當種子和花粉散佈距離都很小時，其族群結構可能因距離而產生隔離(isolation by distance)，相鄰族群遺傳分布型式可能會偏離哈溫定律，在空間上相似的基因型會形成群叢。(3)高度的花粉散佈和低度的種子散佈造成的結果則較複雜，低度散佈的種子使來自同一親本的兄弟姐妹們長在鄰近的區域內，然而高度散佈的花粉則產生逢機的配對型式，而較少產生近親交配的型式。因此，整體而言，族群的遺傳變異大致符合哈溫定律的期望值，但仍有部份表現出空間上的遺傳分化。(4)低度的花粉散佈和高度的種子散佈則因配對系統的不同而有不同的結果。若屬高度的自交，花粉散佈距離有限，則偏離哈溫定律期望值的可能性較大；若其配對方式為強制性的異配，則不會造成分化。

比較胞器和核基因的多型性對了解種子和花粉對基因流傳的相對貢獻是很有用的，然而因葉綠體的某些特性，在進行此類研究來解釋結果時需考慮下列幾個假設上的問題(McCauley 1995)，以免產生偏差。(一)一般為了方便，採用中性選擇的假設模型，但不同層級的遺傳標記可能有不同的天擇作用在上面。目前對天擇如何作用在葉綠體 DNA 上仍不清楚，葉綠體 DNA 因缺乏互換，選擇的作用可能以整個基因組為作用的單位。(二)雖然大多數的胞器 DNA 為單系遺傳，但也有少數種類的葉綠體 DNA 為雙系遺傳，因此其遺傳型式需加以釐清，才可作為檢測的工具。(三)許多在葉綠體 DNA 所觀察到的多型性是長度上的變異(length variation)。片斷長度的變異通常肇因於葉綠體基因組在某個位點上所

產生的點突變，因此在葉綠體基因組上有所謂常發生插入/缺失(insertion/ deletion)突變的熱點(hotspots)，所以在考慮其分化指數 F_{ST} 時便需以 $(m+u)$ 來取代 m 值，其中 u 為突變率。

(四) 最後，因統計平衡(demographic equilibrium)是簡化處理基因流傳和遺傳結構(F_{ST})關係的最大因素，在自然狀況下，族群大小的波動及後生族群(metapopulation)等現象都經常發生，因此對估計值的影響很大。後生族群是由許多族群組成的組合族群，彼此間雜著基因流傳維繫著，例如某後生族群由 A-Z 等小族群或稱同類群(deme)所組成，由於環境的影響，P,Q,R 等小族群消失了，但過了一段時間，環境變得可適應了，P,Q,R 等小族群又再出現。由於在同類群之間經常發生滅絕、定居等事件，族群遺傳結構受到創始事件的影響甚於基因流傳的影響，因此對核及葉綠體基因組所產生的影響結果便相當不同。例如：若某族群是始於具有多個種子的單一果實，則此新生族群的葉綠體遺傳形質應為一致，但在核的形質則可能具有高度的歧異度。

若排除以上四點，則核及胞器基因組的多型性對研究植物的基因流傳和地理分佈是很好的檢測工具。

參考文獻

- Assuncao, R. and C. M. Jacobi. 1996. Optimal sampling design for studies of gene flow from a point source using marker genes or marked individuals. *Evolution* 50(2): 918-923.
- Dobzhansky, T. and S. Wright. 1943. Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28: 304-340.
- Ellstrand, N. C. and D. L. Marshall. 1985. Interpopulation gene flow by pollen in wild radish, *Raphanus sativus*. *Am. Nat.* 126: 606-616.
- Ennos, R. A. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72: 250-259.
- McCauley, D. E. 1994. Contrasting the distribution of chloroplast DNA and allozyme polymorphism among local populations of *Silene alba*: Implications for the study of gene flow in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 8127-8131.
- McCauley, D. E. 1995. The use of chloroplast DNA polymorphism in studies of gene flow in plants. *TREE* 10(5): 198-202.
- McCauley, D. E., J. E. Stevens, P. A. Peroni, and J. A. Raveill. 1996. The spatial distribution of chloroplast DNA and allozyme polymorphisms within a population of *Silene alba*

(Caryophyllaceae). Amer. J. Bot. 83(6): 727-731.

Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 393-430.

Slatkin, M. and N. H. Barton 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. Evolution 43:1349-1368.

Wright, S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. Genetics 31: 39-59.

Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. Ann. Eugen. 15:323-354.



倒立的瓶子

瑞益

一個玻璃瓶子倒立於一張紙幣的中央如圖 A，有何辦法手不觸及瓶子，而能取出紙幣，且玻璃瓶不倒下來甚至不搖晃？以下的實驗可用 0.3 升的高粱酒瓶，但瓶口必須乾淨。

實驗一：慢慢拉紙幣，倒立於紙幣的瓶子可能隨紙幣走。若拉快一點，倒立的瓶子會倒下來，但若急速抽出紙幣，則靜置於紙幣的倒立瓶子有可能只搖晃一下，並不倒下來。

實驗二：用一支鉛筆捲紙幣，輕輕推動倒立的瓶子如圖 B，可輕易取出紙幣，而瓶子不搖晃。

理由：

1. 慢慢拉紙幣，則瓶口與紙幣間的摩擦力，足於使瓶子隨紙幣走。
2. 快拉紙幣，則由於倒立的瓶子重心較高，底面積小而不穩，由抽拉所產生的力矩致使瓶子重心的垂直線超出瓶口與紙幣接觸的底面而倒下來。
3. 急速抽拉紙幣，則由於慣性可使靜置於紙幣的瓶子留於原位而不倒下。
4. 用鉛筆捲紙幣，在瓶口處抽紙幣，則所產生的力矩較小，但所得到的力足於使紙幣從瓶口滑出來。

