

野古草种群克隆的遗传变异和遗传结构

洪锐民¹, 王昱生^{1*}, 黄大明², 滕小华¹, 中村未树¹, 冈本智伸³

(1. 东北农业大学动物科学技术学院草地研究室, 哈尔滨 150030; 2. 清华大学生物系, 生态科学与
工程研究所, 北京 100085; 3. 日本国九州东海大学农学部草地生态研究室, 熊本 869-1404)

摘要: 用酶电泳法和同工酶分析对东北松嫩草原西北部野古草种群克隆遗传变异性和种群遗传结构做了探讨。讨论了遗传多样性、地理距离和遗传距离之间的关系、大种群和小种群的遗传变异性和种群间的基因流; 种群间, 包括大种群和小种群间基因流、遗传和地理距离对遗传多样性的影响、昆虫和风传粉、种群幼苗的补充、遗传多样性的发生和保持, 自交不亲和性和无性繁殖及体细胞突变。

关键词: 克隆植物; 遗传多样性; 遗传结构

Genetic variability and genetic structure in clonal population of *Arundinella hirta*

HONG Rui-Min¹, WANG Yu-Sheng^{1*}, HUANG Da-Ming², TENG Xiao-Hua, Miki NAKAMURA¹, Chinobu OKAMOTO

(1. Grassland Research Station, College of Animal Science and Technology, Northeast Agricultural University, Harbin, 150030, China; 2. Department of Biological Science, Tsinghua University, Beijing, 100084, China; 3. Grassland Ecology Station, School of Agriculture, Kyushu Tokai University, Kumamoto, 869-1404, Japan). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 908~913.

Abstract: Authors made approach to genetic variability and genetic structure of 30 clonal populations of *Arundinella hirta* in northeastern Song Nen steppe in China using enzyme electrophoresis and isozyme analysis. Our study obtained the following results: means of P , A , AP , H_o and H_e in 30 populations were 17.00%, 1.17, 2.03, 0.103 and 0.063, respectively at the population level. The population with highest allelic diversity possessed 38.71% of the total allelic diversity in our sample. All of the alleles encountered in this study can be found in eight populations, including six with unique alleles and two others (RY3 and AS1). These populations appeared in all geographic areas. At the population level, average expected heterozygosity was 0.063. Observed heterozygosity 0.103 and ranging from 0.030 to 0.184. When genetic distances among all population pairs inhabiting the same large population and all pairs inhabiting the small population in the same region were compared, we found no significant relationship between genetic and geographic distances ($P > 0.56$), and no significant difference between the two categories ($P > 0.89$). Genetic diversity, including allelic richness, % polymorphic loci, observed heterozygosity, differed significantly between large population and small population ($P > 0.21$). In 15 small populations, 57 of the 63 recorded alleles were found, in 15 large populations, 57 of the 63 alleles also were found. Levels of genetic variation did differ, however, among geographic areas within the study area ($P > 0.04$). More than 40% genetic variation ($G_{ST} = 0.410$) may be attributed to the variation among populations. Clonal reproduction and obligate outcrossing of *Arundinella hirta* complicated identification of other sources of variation. Observed levels of heterozygosity within populations were greater than have been expected if ramets were the products of random sexual reproduction. Values of total inbreedings, which compare observed heterozygosity within population with expected heterozygosity based on random mating within the entire study region. Higher F_{ST} values for all loci

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170669, 30270946); 国家自然科学基金国际合作研究资助项目(3010103086)

收稿日期: 2003-06-04; **修订日期:** 2004-02-15

作者简介: 洪锐民(1962~), 男, 黑龙江省尚志市人, 副教授, 主要从事草地生态学和植物种群生物学研究工作。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: yushengwang@2911.net

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30170669, 30270946, 3010103086)

Received date: 2003-06-04; **Accepted date:** 2004-02-15

Biography: HONG Rui-Min, Associate professor, mainly engaged in grassland ecology and biology of plant population.

indicated significant genetic differentiation at the population level, and the values ranged from 0.0890 to 0.8849. Populations were differentiated from one another within areas roughly to the same extent as they were differentiated within the entire study region. Calculations of gene flow indicated low levels of migration among populations of *Arundinella hirta*. Estimates of $Nm < 1$ showed that gene flow between populations was inadequate to counter the effects of genetic drift in local populations. Measured values of genetic variation of *Arundinella hirta* population in this paper were more or less approximate to values estimated by Hamrick and Godt, Wolf *et al.* However, changes in genetic diversity of *Arundinella hirta* populations differed from other reports in genetic variations among populations, within populations in more or less extent. This variations occurred not only among populations, but occurred also within ones. Gene flow between populations was low, not only between small populations but also between large populations. Population in small area did not appear to be impoverished compared with populations in large area although small populations were separated into innumerable small populations, often disturbed by grazing and human activities. This fact illustrated that losses of genetic diversity through the combined effects of genetic drift, inbreeding, and local selection was no more severe in small populations than in large populations. We must point out that the importance of clonal reproduction and somatic mutation for plant population genetics deserves considerable future study, and this study may provide important insights into the longer term evolutionary diversification of *Arundinella hirta* and other long-lived clonal plant species.

Key words: clonal plant; genetic diversity; genetic structure

文章编号:1000-0933(2004)05-0908-06 中图分类号:Q346,Q948 文献标识码:A

在过去数十年中,土地利用的恶化已经引起很多生境的改变和破坏。因此,许多植物种的现今种群较过去种群变得更小和彼此更加被隔离起来。预料由于遗传漂变和基因流的限制,狭小分布种群的小种群内表现很低水平的遗传变异,而在种群间表现出很高水平的遗传变异^[1],可以设想遗传性贫乏会增加这些小种群局部灭绝的风险^[2]。但是,许多狭小分布的特有植物种在自然隔离的小种群中能存活很长时间^[3,4]。克隆繁殖是一种能够通过保存遗传变异抵制小种群灭绝的机制^[5]。

松嫩草原是至今世界草原中破坏严重的草原之一,天然草原植被,特别是野古草种群由于人类破坏活动,包括家畜的过度放牧、大庆油田和松源油田的开采、松嫩湿地肆无忌惮地开垦等已遭到严重毁坏,以致过去广阔而连片分布的野古草种群现今通常被分隔成无数小的种群。在如此恶化以后,现今保留的种群,减少大小和增加隔离可能对种群遗传结构产生重要后果。由于增加地理隔离基因流可能减少。相应地,有些学者已经报道了许多植物种群间明显的遗传分化^[6-8]。可是,几乎无人研究小克隆植物种群的遗传变异^[9,10]。东北松嫩草原草甸黑土和苏打盐土的异质性生境在多种空间尺度上为研究植物种群的遗传变异提供了理想的生境条件。草甸黑土和苏打盐土以微小斑块状的镶嵌分布可相应的导致野古草种群和羊草种群以斑块形式镶嵌分布。原来,松嫩草原西北部野古草种群分布面积变动在 $>5\text{hm}^2$ 和 $<500\text{hm}^2$ 之间。而现今,以斑块形式分布的这种野古草种群由于如上所述的生境破坏其严重退化已经变得更小和彼此更加被隔离起来。严重退化草地野古草的斑块种群通常变动于 50m^2 和 5000m^2 之间。

本文研究了野古草种群的遗传变异、遗传结构和基因流。野古草种群即存在于镶嵌分布的小斑块也存在于大斑块(小种群和大种群)。在这里,野古草种群处于被分离的斑块状态,也称之为局部种群^[11]。

本研究可以应用于分布在小(局部)种群或斑块种群的其它克隆植物。

1 材料与方法

1.1 研究地区和植物材料

野古草种群在松嫩草原的西部与羊草种群广泛的镶嵌分布。这种植物种群生长在草甸土和轻度盐渍黑土生境。除了建群种野古草在群落中占有绝对优势之外,在各层片中有不同植物种可达到优势地位。这些植物如下:寸草苔(*Carex duriuscula*)、佛子茅(*Calamagrostis epigeios*)、箭头唐松草(*Thalictrum simplex*)、蔓萎陵菜(*Potentilla flagellaris*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)、抱茎白前(*Cynanchum amplexicaule*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、旋复花(*Inula britannica*)和大油芒(*Spodiopogon sibiricus*)等。

野古草是长寿命的,通过种子有性繁殖及通过根茎无性繁殖的根茎草本植物。它是自交不亲和(专性异型杂交)植物,对于成功受精来说,需要传媒,属风力传粉和昆虫传粉^[12]。在研究地点和未受干扰的野古草种群其它生长地点已经发现种群中仅有少量的籽苗补充。野古草克隆通常有 8 个分株年龄级(AC)和 4 个世代,其年龄级由 AC0、AC1、AC2、AC3、AC4、AC5、AC6 和 AC7 组成,世代由祖世代(G1)、母世代(G2)、当世代(G3)和子世代(G4)组成^[13]。密集的圆锥花序紧固,圆锥花序的重量变动在 0.3 和 1.0g 之间。因此,其种子生产量较高。当种子成熟时,在春季结束以前,种子逐渐降落到地上临近生长的地点。该植物种

的种子不具有明显的长距离散布机制。

根据 Wolf 等, 在 2001 年 8 月从 30 个野古草种群各随机标记的 30 个分株收集了幼叶组织, 一半收集自小种群 (150~200m²), 另一半收集自大种群 (500~1000m²)^[11]。取样自让胡路地区 11 个种群, 绿色草原牧场地区 10 个种群, 安达地区 9 个种群 (图 1)。

用冰保存嫩叶组织并随后运回实验室供电泳分析。为了提取酶 (enzyme), 用研钵和杵按照 Wendel 和 Parks 的方法提取缓冲液, 将叶研碎, 把酶的提取物吸入层析沙布条 (chromatography wick), 在 -70℃ 下贮存于冰箱中^[13,14]。

1.2 酶的电泳和同工酶分析

利用淀粉凝胶 (10% 淀粉凝胶) 电泳法以检测遗传多样性^[14]。共筛选出 20 种酶, 从其中 10 种酶系统染色凝胶分辨推定出 18 个基因座 (locus), 分别是: 氨基酸转移酶 (amino acid transferase) (AAT, 2 个基因座)、尿苷葡萄糖焦磷酸酶 (uridine glucose pyrophosphatase) (UGPP, 2 个基因座)、6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶 (6-phosphogluconase dehydrogenase) (6PGD, 1 个基因座)、磷酸葡萄糖异构酶 (phosphoglucose isomerase) (PGI, 3 个基因座)、顺乌头酸酶 (aconitase) (ACO, 2 个基因座)、异柠檬酸脱氢酶 (isocitrate dehydrogenase) (IDH, 1 个基因座)、甲萘醌还原酶 (MNR, 2 个基因座)、花酯酶 (florescent esterase) (FE, 2 个基因座)、colormetric 酯酶 (colormetric esterase) (CE, 1 个基因座)、丙糖磷酸异构酶 (triose-phosphate isomerase) (TPI, 2 个基因座)。按 Soltis 等方法进行染色剂配方^[15]。

1.3 统计分析

测定了多态基因座百分比 (P)、每一基因座等位基因的平均数目 (A)、每一多态基因座等位基因的平均数目 (AP)、各种多基因座基因型数目 (M)、平增色观测杂合度 (H_o) 和种群水平的期望杂合度 (H_e) 以及遗传多样性测度 H_s 、 H_T 和 G_{st} ^[16]。还按 $F = 1 - H_o/H_e$ 还估测了固定指数, 利用 H_e 和 H_s 的成对 t -检验对 18 个基因座与哈迪-温伯格平衡的偏差进行了计算。同样, 利用样本 t -检验验证了固定指数是否显著不同于零。利用 Nei 方程计算了总遗传杂合度 (H_t)、种群内杂合度 (H_s) 和种群间遗传多样性 (D_{st})^[17,18]。

按照 Crow 和 Aoki 修正的方程 $Nm \alpha = 1/4(1/F_{st} - 1)$ 计算基因流^[17], 式中 $\alpha = [n/(n-1)]^2$, n 等于种群数目, N_m 是每世代期望迁移的平均数目。

按照计算所有各对种群 Nei 的遗传距离 (D) 估测了种群间遗传趋异 (genetic divergence)^[16]。用 Mantel 检验排列顺序分析了遗传距离与地理距离之间的关系^[19]。应用 GDA 程序做了种群内和种群间的 F 统计^[20]。以几种空间尺度测定了 3 个地理地区之间和 30 个种群之间的遗传结构 (即遗传变异的数量和分布)。 F 统计可提供更有意义的种群分化指数。用固定指数 F_{st} 把种群内或亚种群内 (H_s) 期望杂合度与 H_T 做了比较。利用等级 F 统计把所有种群之间期望杂合度的变异分割成区 (F_{RT})、区内土壤斑块 (F_{OR})、土壤斑块种群 (F_{w}) 和整个研究地区内各种群 (F_{st}) 的影响。各种计算依照 Weir 和 Cockerham 的程序^[21] 和 McCue 等的分析方法来进行^[22]。

2 结果

2.1 遗传多样性

在被辨识出的 32 个遍布野古草分布区的基因座中, 有 18 个基因座是多态的, 占 56.25% (18/32=56.25%)。在种群水平上平均 17.00 (P) 是多态的 (表 1)。14 个基因座是单态的。表 1 表明, 在种群水平上一多态基因座等位基因平均数目 (AP) 为 2.03, 每一基因座等位基因平均数目 (A) 是 1.17。32 个基因座中有 63 个等位基因, 30 个分株中每一样本等位基因平均数目为 38 个。63 个等位基因中 6 个是单一种群所特有的, 相当于特有等位基因。

正如表 1 所示, 在种群水平上, P 、 A 、 AP 、 H_o 和 H_e 平均值分别为 17.00%、1.17%、2.03、0.103 和 0.063。

具有最高等位基因多样性的种群占样本中总等位基因多样性 38.71% (38+6-32)/(63-32)。具有特有等位基因的 6 个种群 AH1、AA2、GY4、GL1、RL2 和 RR2 相当于总特有等位基因的 80%。在 8 个种群, 包括 6 个具有特有等位基因种群和 2 个



图 1 研究地区图

Fig. 1 A map of study site

⊙ 代表让胡路区的 10 个种群; ⊙ represents 10 populations in the Ranghulu area; ○ 代表绿色草原牧场区的 11 个种群; ○ represents 11 populations in the Green Grassland Pasture area; ● 代表安达区 9 个种群; ● represents 9 populations in the Anda area

其它种群(RY3 和 AS1)中可以发现本研究所遇到的所有等位基因。这些种群可代表该项研究所有地区的种群。

在种群水平上,平均杂合度(H_e)为 0.063(表 1)。各种群观测水平的杂合度几乎都高于哈迪-温伯格期望值,平均 0.103,变动在 0.03(RX2)和 0.184(AS2)之间(表 1)。

2.2 地理距离和遗传距离

研究结果表明,尽管在整个研究地区种群间遗传距离与地理距离相关($r=0.18, P<0.002$),但是这种关系很微弱,颇大地散布(considerable scatter)于所有地理尺度的种群(图 3)。在较小尺度上,仅仅对一些同一大种群(区)内各种群单独 Mantel 检验,在统计上地理距离与遗传距离产生显著相关($r=0.12, P<0.03$),在同一地区小种群(区)间没有一个遗传距离与地理距离的 Mantel 检验在统计上出现显著相关。当比较生长在同一大种群(地区)所有各对种群和生长在同一地区小种群(区)所有各对种群之间遗传距离时,发现遗传距离和地理距离之间无明显关系($P>0.56$),两者之间也无显著差异($P>0.89$)。

2.3 小种群和大种群中的遗传变异

研究结果表明,在大种群和小种群之间遗传多样性包括基因丰富度、百分比多态基因座、观测杂合度等无明显差异($P>0.21$)。在 15 个小种群中,发现标出的 63 个等位基因中有 57 个,在 15 个大种群中也发现 63 个等位基因中有 57 个。可是在研究地区地理区域之间遗传变异水平恰好有差异($P<0.04$)。特别是,安达区(AS2 和 AS3)和让胡路区(RL1 和 RL2)各种群比其它区存在的种群具有更大值的 P 、 AP 和 H_e (表 1),被隔离的区(例如 RX1 和 RX3)所有遗传多样性值包括 P 、 A 、 AP 和 H_e 都较低(表 1)。

2.4 种群间的基因流

40%以上的遗传变异($G_m=0.410$)可归因于种群间变异。野古草克隆繁殖和专性异型杂交(obligate outcrossing)难以辨别其它来源的变异^[23]。除了基因座 TPi2 和 Ugp1 以外,差不多所有 18 个多态基因座的近交系数(F_{IS}) <0 (表 2),这表明如果分株是随机有性繁殖的产物,则种群内观测的杂合度水平大于期望杂合度水平。这也影响总近亲杂交的 F_{IT} 值。 F_{IT} 能将种群内观测杂合度和以整个研究地区随机交配为基础的期望杂合度(H_T)加以比较。表 2 中所有基因座较高的 F_{ST} 值表明,种群水平遗传分化显著,其值变动于 0.089 和 0.8849 之间。将这一变异分割成地理区和地理地区(表 2),就会得到仅有很小附加来源的分化。例如,用 H_e 分析可以得出 F_{sc} 值,该值倾向于类似相应的 F_{ST} 。换句话说,区内种群相互分化基本达到了像它们在整个研究地区内分化的程度。当考虑与地区有关的区内期望杂合度(F_{sc})时可以获得相似的结果(表 2)。

正如最近 Wolf 等指出的那样^[11]。种群间遗传分化通常归因于很少几个等位基因或基因型。它们在一个种群是常见的,而在另一个种群是不常见的。如多态基因座 Mnr2 的基因型频率可阐明这种格局(表 3)。表 3 中大多数种群以常见基因型 3/3 占优势。但是也有 3 个种和 1 个种分别由基因型 2/3,和 4/3 占优势(表 3)。

基因流的计算表明,野古草种群间基因流系低水平的迁移。用 Wright 方程可给出 $Nm=0.34$ 的估算^[24]。 Nm 值低表明 F_{ST} 值高。以特有等位基因为基础的基因流独立估算给出甚至更低的基因流估值($Nm=0.053$)。2 种 $Nm<1$ 的估算证明种群间的基因流不足以相反影响局部种群的遗传漂变^[24]。

表 1 30 个野古草种群的遗传多样性统计

Table 1 Genetic diversity statistics in 30 populations of *Arundinella*

种群 Population	种群大小 Population size	P	A	AP	H_o	H_e
Ry1	大 Large	3.80	1.21	2.3	0.102	0.064
RY2	大 Large	12.90	1.03	2.3	0.104	0.050
RY3	大 Large	12.90	1.03	2.1	0.066	0.062
RX1	大 Large	14.05	1.14	2.0	0.086	0.050
RX2	大 Large	14.85	1.14	1.9	0.030	0.015
RX3	大 Large	16.70	1.03	1.8	0.069	0.068
RR1	大 Large	16.70	1.24	1.8	0.068	0.031
RR2	大 Large	24.40	1.24	2.2	0.118	0.044
RL1	大 Large	26.50	1.20	2.1	0.146	0.034
RL2	大 Large	26.50	1.18	2.3	0.178	0.082
GX1	大 Large	11.90	1.20	2.0	0.146	0.088
GX2	大 Large	12.78	1.19	1.8	0.088	0.044
GX3	大 Large	10.08	1.12	1.8	0.146	0.082
GL1	大 Large	16.50	1.22	2.0	0.160	0.109
G12	大 Large	20.80	1.25	2.0	0.080	0.032
GL3	小 Small	20.80	1.20	1.8	0.080	0.034
GL4	小 Small	12.00	1.16	1.8	0.090	0.118
Gyl	小 Small	12.00	1.26	2.0	0.144	0.085
GY2	小 Small	17.50	1.24	2.3	0.084	0.030
GY3	小 Small	17.50	1.24	2.0	0.063	0.044
GY4	小 Small	27.40	1.16	2.4	0.052	0.046
AS1	小 Small	23.50	1.16	2.3	0.064	0.107
AS2	小 Small	23.50	1.22	2.0	0.184	0.160
AS3	小 Small	35.09	1.20	1.8	0.168	0.048
AA1	小 Small	8.90	1.14	1.8	0.176	0.090
AA2	小 Small	9.40	1.09	2.1	0.118	0.041
Ah1	小 Small	9.40	1.09	2.1	0.086	0.088
AH2	小 Small	18.20	1.09	2.0	0.088	0.088
AHE1	小 Small	18.20	1.14	2.0	0.074	0.040
AHE2	小 Small	13.09	1.20	2.0	0.031	0.026
平均 Mean		17.00	1.17	2.03	0.103	0.063

各种群抽样 30 个分株; P :多态基因座百分比; AP :每一多态基因座等位基因的平均数目; A :每一基因座等位基因的平均数目; H_o :观测的杂合度; H_e :在哈迪-温伯格假设条件下的期望无偏杂合度 30 ramets were sampled from each population P : % population loci; AP : mean number of alleles per polymorphic locus; A : mean number of alleles per locus; H_o : observed heterozygosity and H_e : unbiased heterozygosity expected under Hardy-Weinberg assumptions

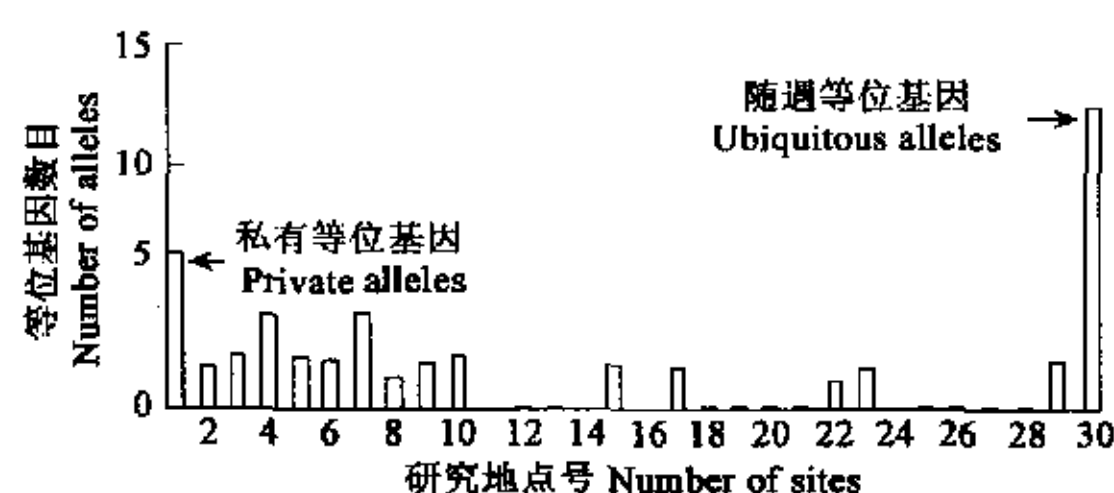


图 2 出现在 1~30 个野古草种群内等位基因数目的分布

Fig. 2 Distribution of the number of alleles which exist in 1~30 *Arundinella hirta* populations

稀有的等位基因出现在图的左边,而常见的等位基因出现在右边。私有等位基因仅出现在单一一种群,而随遇等位基因出现在所有 30 个种群 Rare alleles occur on the left side of figure, while common alleles occur on the right side; Private alleles exist only in a single population, while ubiquitous alleles occur in all 30 populations

表 2 30 个野古草种群间多态基因座种群遗传的统计

Table 2 Population genetic statistics for polymorphic loci among 30 populations of *Arundinella hirta*

基因座 Locus	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{SO}	F_{OR}
Aat1	-0.6342	-0.0100	0.3540	0.3850	0.2784
Aat2	-0.9678	-0.0390	0.4803	0.4500	0.2693
Ugp1	0.3016	0.8000	0.7004	0.7342	-0.1030
Ugp2	-0.2980	-0.0890	0.4334	0.4430	-0.1140
6Pgd	-0.8675	-0.0200	0.2704	0.2678	-0.0204
Pgi1	-0.3094	0.0500	0.3245	0.3290	0.0400
Pgi2	-0.5330	-0.0850	0.4240	0.4112	0.0780
Pgi3	-0.8754	-0.5800	0.3412	0.3433	0.0601
Aco1	-0.5025	0.1012	0.4245	0.4242	-0.0601
Aco2	-0.7644	-0.0180	0.4341	0.4338	-0.0723
Idh	-0.5833	-0.0153	0.1800	0.1795	0.0411
Mnr1	-0.9124	-0.0360	0.3214	0.3237	0.0089
Mnr2	-0.8784	-0.0758	0.3152	0.3006	0.2830
Fe1	-0.5852	0	0.0890	0.0879	0.1214
Fe2	-0.6774	-0.0024	0.4312	0.4401	0.0162
Ce	-0.5840	0.1230	0.5794	0.5780	0.0780
Tpi1	-1.0000	0.0030	0.5004	0.5001	-0.1278
Tpi2	1.0000	1.0000	0.8849	0.8976	0.1348
Mean	-0.5375	0.0180	0.3985	0.4183	0.0504

* 表 2 中的数值表示近交、区和地区对杂合度的影响 These values in table 2 represent effect of inbreeding, area and region on heterozygosities; Wright 统计如下: F_{IS} , 亚种群内近交期望杂合度; F_{IT} , 总近交期望杂合度; F_{ST} , 固定指数; F_{SO} , 区内种群内期望杂合度; F_{OR} , 地区(总研究地区)内各区期望杂合度 Wright's F Statistics is as follows: F_{IS} , inbreeding within subpopulations; F_{IT} , total inbreeding; F_{ST} , fixation index; F_{SO} , the expected heterozygosity within populations within areas; F_{OR} , the expected heterozygosity in areas within regions (total study region)

该项研究表明,种群间不仅在小种群间而且在大种群间基因流都很小,尽管一些小种群可被分隔成数不清的更小小种群,常常受到放牧和人类活动的干扰,但与面积大的种群相比,面积小的种群似乎基因流并不贫乏。这一事实表明,通过基因流、近交和局部选择的综合影响遗传多样性的损失小种群不比大种群严重。

种群间的遗传关系表现出一些地理影响。 F 统计表示,大多数遗传杂合度出现在种群间,固定指数(F_{ST})值处于中间值域。根据种群间接遗传统计(Nm),野古草种群间基因流是较小的。作为基因流,甚至在小种群中种子迁移也不太可能表现出扩展

表 3 30 个野古草种群随机选择 30 个分株基因座 *Mnr2* 基因型频率
Table 3 Genotype frequencies at locus *Mnr2* for 30 random selected ramets in 30 populations of *Arundinella hirta*

种群 Population	种群大小 Population size	分株与基因型的数目 The number of ramets with genotype		
		2/3	3/3	4/3
RY1	大 Large	0	30	0
RY2	大 Large	0	30	0
RY3	大 Large	0	30	0
RX1	大 Large	0	30	0
RX2	大 Large	0	30	0
RX3	大 Large	30	0	0
RR1	大 Large	0	30	0
RR2	大 Large	0	29	0
RL1	大 Large	0	8	22
RL2	大 Large	0	30	0
GX1	大 Large	0	0	30
GX2	大 Large	0	30	0
GX3	大 Large	0	30	0
GL1	大 Large	0	30	0
GL2	小 Small	0	30	0
GL3	小 Small	4	26	0
GL4	小 Small	0	30	0
GY1	小 Small	2	18	10
GY2	小 Small	0	7	23
GY3	小 Small	0	30	0
GY4	小 Small	0	30	0
AS1	小 Small	12	18	0
AS2	小 Small	18	0	17
AS3	小 Small	30	0	0
AA1	小 Small	30	0	0
AA2	小 Small	6	24	0
AH1	小 Small	0	30	0
AH2	小 Small	3	27	0
AHE1	小 Small	0	30	0
AHE2	小 Small	0	30	0

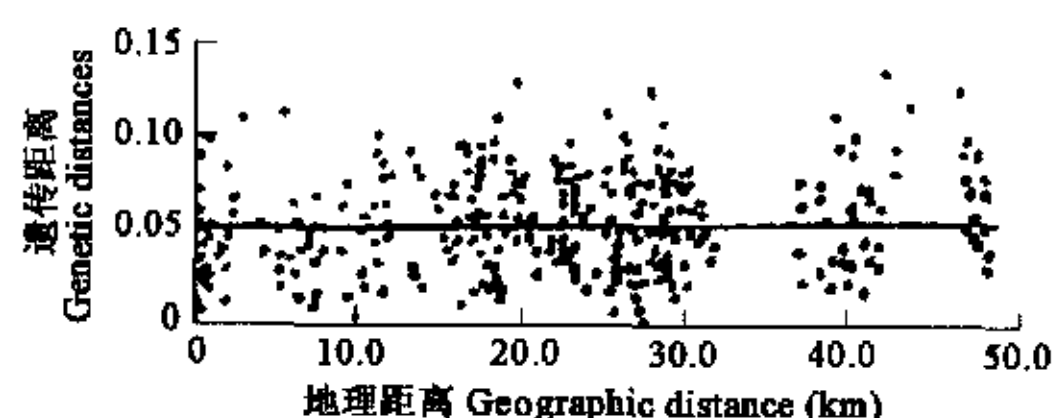


图 3 30 个野古草种群所有 240 个成对种群地理距离和遗传距离之间的关系

Fig. 3 Relationship between geographic and genetic distances for all 240 pairwise comparisons of 30 populations of *Arundinella hirta*

3 讨论

野古草遗传变异的测定值或多或少地近似于 Hamrick 和 Godt、Wolf 等的估测值^[2,11]。但是,野古草种群遗传多样性的变化在或多或少程度上不同于其他学者关于种群间、种群内遗传变异的报道。这种变异不仅出现在种群间也出现在种群内。

空间,脱离邻近种群。花粉散布借助于风,散布距离变动于 3 km 和 6 km 之间,但通过昆虫散布显然很可能是种群间基因流散布的主要机制。昆虫能散布花粉块达 1 km。这里提到的这二种距离实际上可以把本文研究的种群与临近其它野古草种群连系起来。但是,正如 Wolf 所指出的^[11],遗传组合,例如均一的杂合体的存在证明,由成功的授粉产生的种子很少补充入种群。野古草种子的籽苗也几乎很少补充入野古草种群。或许在稀有情况下,建立新种群时籽苗有机会补充入种群。

产生和保持野古草种群遗传多样性的过程包括自交不亲和性、无性繁殖和长寿命克隆的体细胞突变。传统的种群遗传学难以阐明这些过程,该项研究基因流(Nm)的间接估测可能低估基因流数量,因为在种群内一些事件对种群间差异起明显作用。在克隆植物种中世代时间本身难以确定,因为按有的学者估计无性繁殖的同源分株可能维持数百年或数千年^[25]。应注重对植物种群遗传学中克隆繁殖和体细胞突变的研究^[26],以为野古草和其它长寿命克隆植物种较长时期的进化多样化提供重要见解。

References:

- [1] Young A, Boyle T, and Brown T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, **11**: 413~418.
- [2] Hanski I A, and Gilpin M E. *Metapopulation biology: ecology, genetic, and evolution*. Academic Press, San Diego, California, USA, 1991. 25~132.
- [3] Ellestrand N C, and Elam D R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1993. **24**: 217~242.
- [4] Holsinger K E. The evolutionary dynamics of fragmented plant population. In P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver, and R. B. Huey eds, *Biotic interaction and change*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, 1993. 198~216.
- [5] Jonsson B O. Old population of rhizomatous sedge *Carex curvula* show little intermingling of clones. *Abstracta Botanica*, 1996, **19**: 105~113.
- [6] Rajimann L E L, Leeuwen N C, Kersten R, et al. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe*. L. *Conservation biology*, 1994. **8**: 1014~1026.
- [7] Travis S E, Maschinski J, and Kern P. An analysis of genetic variation in *Astragalus cremonophyllax* var. *Cremonophyllax* a critically endangered plant, using AFLP markers. *Molecular Ecology*, 1996, **5**: 735~745.
- [8] Fischer M, and Matthies D. RAPD variation in relation to population size and plant performance in the rare *Gentianella germanica*. *American Journal of Botany*, 1998. **85**: 811~819.
- [9] Harper J L. *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK, 1977. 85~189.
- [10] McLellan A J, Prati D, Kaltz O, et al. Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. In H. de Kroon, and van Groenendael eds. *The ecology and evolution of clonal plants*, Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, 1997. 185~210.
- [11] Wolf A T, Howe R W, and Hamrick J L. Genetic Diversity and population structure of the serpentine endemic *Calystegia collins* (Convolvulaceae) in Northern California. *American Journal of Botany*, 2000, **87** (8): 1138~1146.
- [12] Wang Y H. Translocation of resource among ramets in clonal plant *Arundinella hirta*. *Abstracts of XVI International botanical congress*, St. Louis, USA, 1999. 604.
- [13] Wendel J E, and Praks C R. Genetic control of isozyme variation in *Camellia japonica*. L. *Heredity*, 1982. **73**: 197~204.
- [14] Hong R M, Wang Y H, Yang J H. Analysis of phenotypic and genetic variation in clonal population of *Leymus chinensis* and others. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2001. **32** (4): 205~236.
- [15] Soltis D E, Haufler C H, Darrow D C, et al. Starch gel electrophoresis of ferns a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *American Fern Journal*, 1983. **73**: 9~27.
- [16] Nei M. Genetic distance between population. *American Naturalist*, 1972, **106**: 283~292.
- [17] Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics*, 1977. **41**: 225~233.
- [18] Crow J E, and Aoki K. Group selection for polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 1984, **81**: 6073~6077.
- [19] Manly B E J. *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London, UK, 1991. 60~129.
- [20] Lewis R D, and Zaykin D. Genetic Data Analysis: Software for the analysis of discrete genetic data. *Computer program distributed by the authors*. University of Connecticut. Storrs, Connecticut, USA, 1996. 75~146.
- [21] Weir B S, and Cockerham C C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, **38**: 1358~1370.
- [22] McCue K A, Buckler E S, and Holtsford T P. A hierarchical view of genetic structure in the rare annual plant *Clarkia springvillensis*. *Conservation Biology*, 1996, **10**: 1425~1434.
- [23] Weir B S. *Genetic data analysis*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, 1991. 75~102.
- [24] Hamrick J L, and Godt M J W. Allozyme diversity in plant species. In A. D. H. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler, and B. S. Weir eds. *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, 1994. 135~160.
- [25] Klekowski E J, HR. Somatic mutation theory of clonality In H. de Kroon and van Groenendael eds. *The ecology and evolution of clonal plants*, 227~241. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, 1997. 227~241.
- [26] Wright S. *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4 Variability within and among natural populations. Chicago: University of Chicago Press. 1978. 78~189.