

天山北麓中段拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 与 相邻物种的分布格局及相互关系

刘 彤^{1,2}, 赵新俊¹, 崔运河², 刘龙昌³, 贾亚敏², 骆 彬², 魏 鹏², 张元杭²

(1. 新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室, 中国新疆石河子 832003; 2. 石河子大学生命科学学院, 中国新疆石河子 832003;
3. 河南科技大学林学院 中国河南洛阳 471003)

摘要:天山山脉是世界拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)及其近缘种的分布中心之一,资源优势明显。在北天山中段浅山地带选择拟南芥分布的典型样地 50m×50m,分析了样地物种的结构、组成和土壤理化性质,用 Ripley's $K(d)$ 函数分析了拟南芥与相邻物种的空间特征和相互关系。发现样地由 7 科 23 个物种组成,以新疆绢蒿(*Seriphidium kaschgaricum*)为建群种,短命植物物种占近 70%。拟南芥仅分布于北坡,在 3m 内聚集强度高于所有分析物种,在 5m 范围内与新疆绢蒿中株呈显著正关联,与十字花科的涩芥(*Malcolmia africana*)、藜科的散枝猪毛菜(*Salsola brachiata*)、木碱蓬(*Suaeda dendroides*)、角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)呈一定尺度显著负关联。分析认为拟南芥空间分布依赖于新疆绢蒿大株、中株生长塑造的遮阴、保湿和丰富土壤有机质,生态位与藜科物种差异极大,生境特异性高于同属近缘种小鼠耳芥(*Arabidopsis pumila*),以及涩芥(*M. africana*)、庭芥(*Alyssum desertorum*)、四齿芥(*Tetracme quadricornis*)、丝叶芥(*Leptaleum filifolium*)、狭果鹤虱(*Lappula semiglabra*)等短命植物。在干旱胁迫下,拟南芥环境选择强度大于种内作用,密度依赖的种子扩散表现不明显。扩散对策是通过大量生产种子,依靠果实不易开裂控制种子短距离扩散,充分利用原适宜生境来维持种群繁衍。

关键词:拟南芥(*Arabidopsis thaliana*); 短命植物; 种子扩散; 自然选择; 点格局分析

文章编号:1000-0933(2008)04-1842-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Spatial associations and patterns of *Arabidopsis thaliana* and its adjacent species in the middle part of northern Tianshan Mountain

LIU Tong^{1,2}, ZHAO Xin-Jun¹, CUI Yun-He², LIU Long-Chang³, JIA Ya-Min², LUO Chen², WEI Peng², ZHANG Yuan-Hang²

1 Key Laboratory of Oasis Ecology Agriculture of Xinjiang bingtuan, Shihezi 832003, Xinjiang, China

2 College of Life Science Shihezi University, Shihezi, 832003, Xinjiang, China

3 College of Forestry; Henan University of Science & Technology, Luoyang, 471003, He'nan, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1842 ~ 1849.

Abstract: Tianshan Mountain is distribution center of *Arabidopsis thaliana* and its closely related species in the world. The resource advantage of this region is obvious. In shallow zone of northern Tianshan Mountain, a typical sample plot of 50m×50m were selected to analyze the species construction and soil physicochemical properties. Ripley's $K(d)$ function was used to determine the spatial pattern of *A. thaliana* and relationships between *A. thaliana* and its adjacent species. 7 families and 23 species were observed in the sample plot and 70% were ephemeral plants. *Seriphidium kaschgaricum* was

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30760047)

收稿日期:2007-06-06; 修订日期:2007-12-18

作者简介:刘彤(1968~),男,山东海阳县人,博士,教授,主要从事资源植物生态学研究. E-mail:liutong1968@yahoo.com.cn

致谢:感谢美国加利福尼亚大学河滨分校(University of California at Riverside)李百炼教授对本文的指教。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30760047)

Received date: 2007-06-06; **Accepted date:** 2007-12-18

Biography: LIU Tong, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant resources ecology, E-mail:liutong1968@yahoo.com.cn

the constructive species. *A. thaliana* in this plot mainly took on aggregated distribution in northern slope, and had a higher $L(d)$ value than other species within 3m scale. The spatial distribution of *A. thaliana* was positively correlated with middle size *S. kaschgaricum* under a range of 5m, while negatively correlated with *Malcolmia africana*, *Salsola brachiata*, *Suaeda dendroides* and *Ceratocarpus arenarius* under a certain scale. The distribution of *A. thaliana* depended on shading, humidity and abundant soil organic matter condition created by *S. kaschgaricum*. Niche of *A. thaliana* differed largely with chenopodiaceae. *A. thaliana* required a more specific habitat than *A. pumila*, *M. Africana*, *Alyssum desertorum*, *Tetracme quadricornis*, *Leptaleum filifolium* and *Lappula semiglabra*, which was a kind of ephemeral plant. In the dry stress condition, intensity of environmental selection was higher than interaction between intraspecies. Density-dependence dispersal was weak. The dispersal strategy of *A. thaliana* was to produce more seeds, generate fruits that were hard to crack to keep seeds disperse in a short distance, and make full use of the maternal habitat to propagate.

Key Words: *Arabidopsis thaliana*; ephemeral plant; seed dispersal; natural selection; point pattern analysis

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*), 又称鼠耳芥^[1], 是植物学生物学研究的模式植物, 随着 2000 年拟南芥测序工作的完成, 遗传学、发育生物学和生理学研究成果的不断完善, 如何结合不同生态型拟南芥及其近缘种演化, 深入分析模式种拟南芥适应与进化过程和原因成为当前的主要目标^[2~6]。

中国的天山山脉和喜马拉雅山脉是世界拟南芥及其近缘种的主要分布区^[7,8]。种类丰富的十字花科植物在新疆天山山脉和准噶尔盆地植物区系中占有重要地位, 是新疆短命植物属数最多的一个科^[1,9]。由于新疆特殊地理气候塑造的抗寒、耐旱等生态类型, 为植物抗逆遗传研究提供了良好素材, 但目前国内外对我国天山山脉拟南芥资源研究利用较少, 对资源分布状况、种群生态学等方面研究急待加强。

物种分布是种子扩散的结果, 是物种生物结构与其功能适应于特定环境的表现。由于种群分布是物种自身特性、种间关系和环境因素综合作用的表现, 所以种群分布格局研究为了解物种适应特性, 分析环境作用的自然选择, 进而分析拟南芥微进化的生态学过程和机制提供重要线索^[5,10], 而拟南芥与相邻物种分布格局的相互关系研究, 对人们了解拟南芥与相邻物种的种间作用特点, 分析拟南芥与近缘种的适应差异和生态分化具有重要意义。但目前仅有 Hoffmann 从大尺度研究了世界拟南芥分布与环境的关系^[11], 小尺度上仅见 Thompson 研究凋落物和氮对拟南芥种群动态影响^[12]。因此, 试图通过对新疆天山北部浅山地带拟南芥与相邻物种的空间特征研究, 了解我国拟南芥重要分布区的适应特征, 为开发利用这一珍贵资源奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况及拟南芥主要特征

研究地点在新疆北天山中段, 婆罗科努山浅山地带, 准噶尔盆地和古尔班通古特沙漠南缘, 海拔 643m, 年降雨量 212mm 以下, 其中拟南芥生育期 4~6 月降水占全年降水的 69.8%, 年均温 6.7℃, 属荒漠区典型的大陆干旱性气候。以新疆绢蒿为建群种, 样地群落物种结构简单(表 1)。

经与拟南芥模式种哥伦比亚(*Columbia*)种群在本地自然生境对比试验, 发现本地分布拟南芥种群花白色, 叶片长条形, 基生枝发达, 3~15 个, 花期 4 月中下旬, 生活史 55~70d, 长角果线形, 成熟后扭曲不易开裂。哥伦比亚种群花期 4 月上旬, 叶片卵圆形, 基生枝不发达, 1~3 个, 生活史 35~50d 左右, 长角果线形, 成熟后易开裂。两个生态型表型差异较大。

1.2 田间调查方法

2002 年至 2006 年通过对天山北部调查发现: 拟南芥主要分布于天山的婆罗科努山北部浅山地带, 种群以 25~100m² 的斑块状聚集分布于山北侧阴坡, 雨水径流汇集的凹坡附近。于 2006 年 5 月下旬的拟南芥开花座果期, 选择拟南芥分布特征明显的代表性样地(85°47'E, 44°10'N), 以拟南芥分布地段为中心, 向四周延伸至样地 50m×50m。样地位于山的北坡中下部, 背阴朝北, 由于凹坡微地形变化而在样地内形成东、南、西、北 4 种小坡。用 GPS 将底边列为东西方向, 垂直边为南北方向, 以 1m×1m 为基本样方, 将整个样地分成

2500 个样方。调查时再在基本样方内用直竹杆将 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 隔分成 4 个 $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$ 格子,以此为参照用圈尺进行格子内物种分布坐标的精确定位。

表 1 拟南芥群落物种结构及分布特征

Table 1 Structure and distribution of species of *A. thaliana* community

物种 Species	缩写 Abbreviation	株数 No. of seedling	频度(%) Frequency	平均拥挤指数 m^* Mean crowding index	生活史 Life history
1 拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	A. t	584	9.08	2.300	短命植物 Ephemeral plant
2 小鼠耳芥 <i>Arabidopsis pumila</i>	A. p	50	0.72	1.600	短命植物
3 庭芥 <i>Alyssum desertorum</i>	A. d	658	17.28	1.025	短命植物
4 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i>	T. q	235	6.32	1.060	短命植物
5 涩芥 <i>Malcolmia africana</i>	M. a	131	4.28	0.540	短命植物
6 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i>	L. f	25	0.80	0.560	短命植物
7 播娘蒿 <i>Descurainia sophia</i>	D. s	2	0.08	0	短命植物
8 新疆绢蒿 <i>Seriphidium kaschgaricum</i>	S. k	1920	62.76	1.419	多年生植物 Perennial plant
9 小疮菊 <i>Garhadiolus papposus</i>	G. p	2	0.08	0	短命植物
10 细叶鸦葱 <i>Scornzonera pusilla</i>	S. p	2	0.08	0	短命植物
11 狭果鹤虱 <i>Lappula semiglabra</i>	L. s	234	7.84	0.542	短命植物
12 散枝猪毛菜 <i>Salsola brachiata</i>	S. b	1493	45.04	0.481	一年生植物 Annual plant
13 木碱蓬 <i>Suaeda dendroides</i>	S. d	349	8.36	1.301	多年生植物
14 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i>	C. a	87	2.76	0.661	一年生植物
15 小蓬 <i>Nanophyton erinaceum</i>	N. e	37	0.68	1.649	多年生植物
16 木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	K. p	5	0.16	0	多年生植物
17 心叶驼绒藜 <i>Ceratoides ewersmanniana</i>	C. e	2	0.08	0	多年生植物
18 旱雀麦 <i>Bromus tectorum</i>	B. t	18	0.44	0	短命植物
19 旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i>	E. t	2	0.08	0	短命植物
20 齿稃草 <i>Schismus arabicus</i>	S. a	2	0.08	0	短命植物
21 拉拉藤 <i>Galium aparine</i>	G. a	14	0.44	0.524	短命植物
22 小车前 <i>Plantago minuta</i>	P. m	2	0.08	0	短命植物
23 弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i>	T. a	3	0.12	0	短命植物

对于拟南芥及近缘种等单株个体,以株为单位坐标定位;对于新疆绢蒿、心叶驼绒藜等株丛明显植株,以株丛为单位坐标定位;对于散枝猪毛菜等盖度小,分布密度大,小尺度集群分布明显的物种,坐标定位于集群分布的中心。同时记录物种的盖度、株数和高度等指标。

根据盖度将建群种新疆绢蒿分成以下等级,详细分析不同株龄新疆绢蒿与拟南芥种群的空间关联特征:

幼苗(Sapling) 盖度 $<0.01\text{m}^2$;

幼株(Young seedling) 盖度 $0.01 \sim 0.05\text{m}^2$;

小株(Small seedling) 盖度 $0.05 \sim 0.1\text{m}^2$;

中株(Middle seedling) 盖度 $0.1 \sim 0.5\text{m}^2$;

大株(Big seedling) 盖度 $>0.5\text{m}^2$ 。

1.3 土壤理化性质观测

沙壤土为拟南芥分布的典型土壤特征,在样地的东、南、西、北坡中部各取 1m^2 样方,从表层至深 30cm 隔 10cm 取土,每一土层混匀成标样进行土壤含水量、pH 值、总盐、有机质、全氮等指标分析。

1.4 数据分析方法

1.4.1 群落物种分析特征

频度(%) = (某一种出现的样方数/全部样方数) × 100%

平均拥挤指数 m^* = 物种平均样方株数 + 标准差/平均样方株数 - 1

1.4.2 点格局分析

采用 Ripley's $K(d)$ 函数分析方法^[13], 该函数是植株间距离 0 到样地最短边长一半距离 d 的点密度函数。Besag 和 Diggle^[14] 提出将 $L_1(d)$ 取代 $K(d)$, 对 $K(d)$ 开平方进行线性变换, $L_1(d) = [K(d)/\pi]^{0.5} - d$, 以保持方差稳定。为分析类间空间关联特征, Diggle^[15] 在函数 $K(d)$ 基础上引入 $K_{12}(d)$ 函数, 同理 $L_{12}(d) = [K_{12}(d)/\pi]^{0.5} - d$ 。函数式参见张金屯^[16]。

用 Monte-Carlo 模拟 200 次, 最大距离尺度 25m, 步长 0.2m, 得到上下两条包迹线围成的 95% 置信区间。如果 $L_1(d) = 0$ 或者 $L_{12}(d) = 0$, 即 $L_1(d)$ 或者 $L_{12}(d)$ 值落在包迹线内, 则表明种群呈随机分布或类间相互独立; 如果 $L_1(d) > 0$ 或者 $L_{12}(d) > 0$, 即 $L_1(d)$ 或者 $L_{12}(d)$ 值在包迹线以上, 则表明种群呈聚集分布(表明物种分布生境特异性强)或类间呈显著正关联; 如果 $L_1(d) < 0$ 或者 $L_{12}(d) < 0$, 即 $L_1(d)$ 或者 $L_{12}(d)$ 值在包迹线以下, 则表明种群呈均匀分布(表明物种生境适应良好)或类间呈显著负关联。

分布格局分析主要针对拟南芥及近缘种, 以及观测株数大于 100 株以上的物种, 共 10 个(见表 2)。由于调查分析物种分布在样方 4 个角极少, 故采用常用的边缘校正 $K(d)$ 函数^[17,18], 数据分析用 R2.3.1 的 Splanx 软件包, Origin7.5 辅助制图, Excel2003 制表。

2 结果与分析

2.1 拟南芥群落物种结构及生境特征

群落主要由 7 科 23 个物种组成, 十字花科和藜科植物优势明显, 分别 6 属 7 种和 6 属 6 种。群落中短命植物物种丰富, 有 16 个种, 占总种数近 70%, 十字花科植物均为短命植物。新疆绢蒿和散枝猪毛菜是观测样地的广布种(表 1), 分布频度分别为 62.76% 和 45.04%。其次庭芥 17.28%, 拟南芥频度为 9.08%, 较短命植物等其它物种分布稍大, 是种群多年分布形成的特征。

物种平均拥挤指数以拟南芥最高, 达到 2.3, 其次是小蓬 1.649, 小鼠耳芥 1.600, 新疆绢蒿分布频度最大, 但平均拥挤指数仅为 1.419, 散枝猪毛菜株丛间为 0.481。物种在不同坡向的分布频率不同(表 2)。新疆绢蒿主要分布于背阴的东坡和北坡, 南坡最低; 散枝猪毛菜主要分布在朝阳的南坡和西坡, 东坡和北坡较少。木碱蓬主要分布于南坡上。拟南芥及近缘种小鼠耳芥仅分布于北坡上, 而同为十字花科的涩芥 4 个坡向均有分布, 主要分布于东坡和西坡; 庭芥和四齿芥分布在东、北坡。丝叶芥主要分布于东坡。

表 2 主要物种不同坡位的分布频度(%)

Table 2 Frequency of main species in different aspect (%)

物种 Species	东坡 Eastern slope	南坡 Southern slope	西坡 Western slope	北坡 Northern slope
1 新疆绢蒿 <i>S. kaschgaricum</i> (S. k) *	82.3	55.52	16.83	77.17
2 散枝猪毛菜 <i>S. brachiata</i> (S. b)	38.28	68.28	63.41	30.05
3 木碱蓬 <i>S. dendroides</i> (S. d)	7.66	28.79	3.66	0.85
4 涩芥 <i>M. africana</i> (M. a)	11	4.14	9.51	1.61
5 狭果鹤虱 <i>L. semiglabra</i> (L. s)	18.66	1.55	13.41	7.23
6 拟南芥 <i>A. thaliana</i> (A. t)	0	0	0	17.45
7 庭芥 <i>A. desertorum</i> (A. d)	26.79	1.03	0	28.21
8 四齿芥 <i>T. quadricornis</i> (T. q)	10.05	6.03	0	7.92
9 小鼠耳芥 <i>A. pumila</i> (A. p)	0.20	0	0	3.60
10 丝叶芥 <i>L. filifolium</i> (L. f)	10.53	0	0	0.23

分布频度(%) = (某坡物种出现的样方数/某坡的总样方数) × 100% Distributing frequency(%) = (quadrats having species/total quadrats in a slope) × 100%; 下同 the same below

样地土壤含水量极低(表3),10cm 深度含水量在 1.4%~2.9%之间,随着土层增厚逐渐增加。不同坡向差异较大,西坡土壤含水量最低。其中拟南芥分布的北坡 pH 值 8.8 以上,呈弱碱性,20cm 土层含水量 4.8%,与毛祖美^[5]报道的短命植物 4 月中下旬 20cm 土层含水量 4.5%~12%相一致。与 3 个坡向对比,拟南芥分布的北坡总盐含量最低,土层间梯度变化不明显,有机质和全氮含量明显高于其它坡向。

表 3 不同坡位土壤理化性质
Table 3 Soil physical and chemical property of different aspect soil

坡向 Aspect	坡度 Slope(°)	土层厚度(cm) Soil thickness	含水量(%) Water content	pH	总盐(mg·L ⁻¹) Total salinity	有机质(g·kg ⁻¹) Organic matter	全氮(g·kg ⁻¹) Total N
东坡 Eastern slope	48	10	2.9	9.11	64.6	24	0.53
		20	3.2	9.73	204	14.41	0.59
		30	7.1	9.79	583	10.56	0.25
南坡 Southern slope	63	10	3.1	8.39	469	6.75	0.31
		20	8.7	8.78	1921	5.47	0.25
		30	8.8	8.94	2500	5.25	0.08
西坡 Western slope	37	10	1.4	9.69	94.7	14.2	0.36
		20	4.2	9.81	189.6	5.25	0.47
		30	4.6	9.96	300	6.97	0.25
北坡 Northern slope	22	10	2.4	8.88	55.4	25.28	0.47
		20	4.8	8.85	57.2	22.08	0.81
		30	5	8.95	56.7	14.56	0.59

2.2 拟南芥及相邻物种的空间分布特征

点格局分析发现样地内除狭果鹤虱和四齿芥外,8 个主要物种在 25m 范围内均呈不同程度的聚集分布(图 1)。其中十字花科的丝叶芥和藜科的木碱蓬种群聚集程度最大,10m 左右 $L(d)$ 值接近 12。拟南芥近缘种小鼠耳芥在 15m 左右 $L(d)$ 值接近 11。建群种新疆绢蒿、散枝猪毛菜 $L(d)$ 值较小,在调查样方内的格局分布不明显。

拟南芥种群在 3m 处的聚集强度高于所有分析物种, $L(d)$ 值在 3m 处达到 10 左右,且分别在 3m 和 12m 出现二个明显波峰,与果实不易开裂的丝叶芥、涩芥^[11] 出现的多波峰现象相似。参照 Suzuki 根据 Ripley's $K(d)$ 函数的 $L(d)$ 曲线推断种子平均扩散距离的方法^[19],可以认为拟南芥在本地的种子平均扩散距离为 3m,

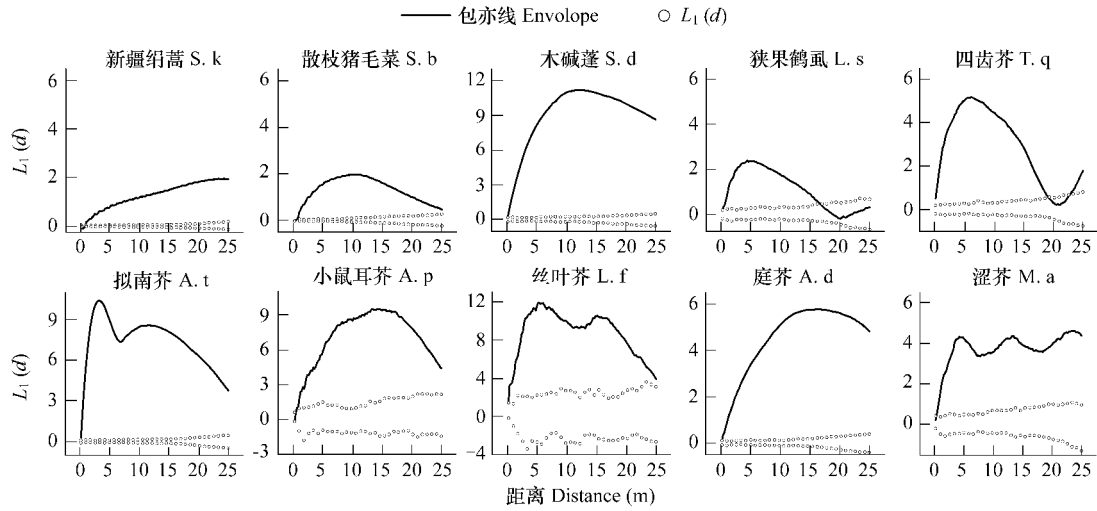


图 1 拟南芥及相邻物种的空间分布
Fig. 1 Spatial distribution of *Arabidopsis thaliana* and its concomitant species

而在 12m 的第二个波峰可能是生境适宜条件下地下种子库萌发和种子扩散共同作用的结果^[20]。

2.3 拟南芥及相邻物种间空间关联分析

拟南芥与不同盖度的新疆绢蒿空间关联性差异较大(图 2),与大株的 $L_{12}(d)$ 随尺度增加而向上,呈正向作用,但相互关系不显著。与中株在 0~5m 之间呈显著正关联,表明 5m 范围内拟南芥分布对新疆绢蒿中株有较强的空间依赖性。这与新疆绢蒿中株枝叶生长塑造拟南芥适宜生长的遮挡强光、维持土壤含水量等小生境有极大关系。拟南芥与新疆绢蒿小株、幼株和幼苗之间没有空间关联性,一方面表明新疆绢蒿的种子萌发、植株建立和生长的环境与拟南芥不同,另一方面表明小株及以下株型不能提供拟南芥生长的适宜环境。

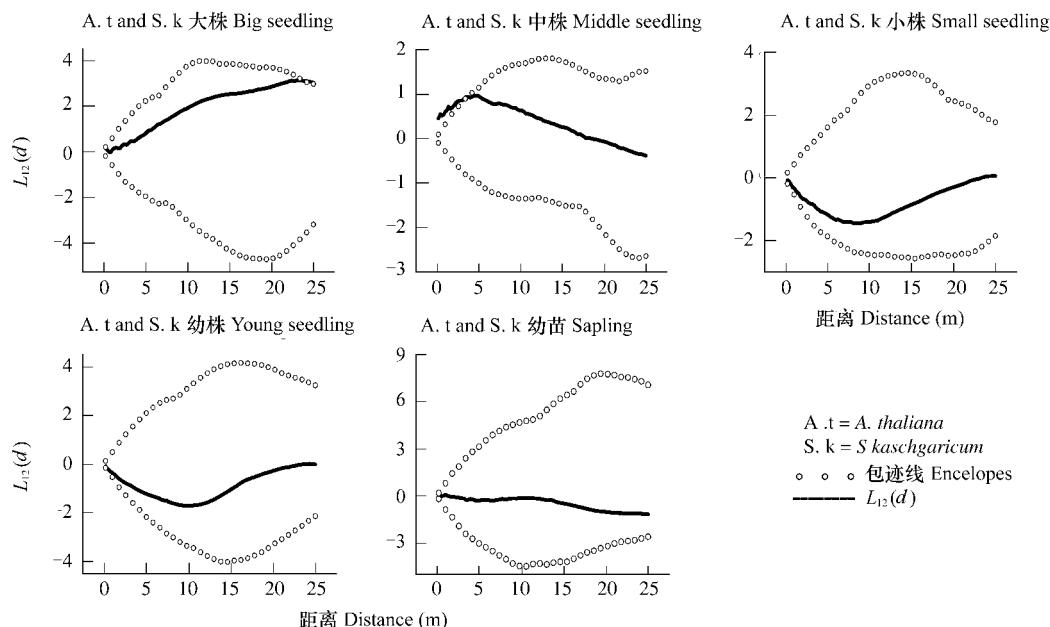


图 2 拟南芥与 5 个等级盖度新疆绢蒿的空间关联分析

Fig. 2 Spatial association analysis in *Arabidopsis thaliana* to *Seriphidium kaschgaricum* of five classified coverage

点格局的空间关联分析结果是种群空间关系的表象,正负关联特征可能是物种间相互作用结果,也可能是物种生境趋同或趋异的表现^[21]。分析发现拟南芥与藜科的散枝猪毛菜(尺度 0~12.5m)、木碱蓬(尺度 0~25m)、角果藜(7.5~25m)呈显著负关联(图 3),表明拟南芥与藜科物种生态位差异明显。与小鼠耳芥,同科物种丝叶芥、四齿芥、庭芥以及狭果鹤虱在 0~25m 范围内表现出正向关系,但并没有达到显著水平,一定程度上反映了生境需求的相近性。值得注意的是涩芥与拟南芥在 0~10m 范围内呈显著负关联,与藜科角果藜呈显著正关联,在同科物种中抗旱特性突出。

3 讨论

拟南芥单株种子生产能力很强($10 \sim 5000$ 粒·株⁻¹),具有大面积种子扩散能力,但研究发现该物种聚集分布的特点突出,仅分布于北坡平缓地带。与藜科的散枝猪毛菜、木碱蓬、角果藜等物种呈空间负关联,生态位差异明显。与近缘种小鼠耳芥、四齿芥、丝叶芥、庭芥以及狭果鹤虱等短命植物呈不显著正关联,生境需求相近性,分布依赖于新疆绢蒿大株尤其是中株塑造的适宜光水等微环境外,还依靠新疆绢蒿宽大的株丛减缓春季降雨引起的地表径流对种苗和莲座叶淹埋,同样依靠新疆绢蒿大株和中株的生态位构建^[22],为拟南芥生长发育提供的丰富土壤有机质和中度偏碱的土壤条件(表 3)。拟南芥生境异性要求高于样方内的分析物种。

种子扩散特征影响着物种的进化速率、方向和群落关系。目前种子扩散研究是基于种子逃避由于种内竞争、病原菌、种子捕食等导致亲本密度依赖的死亡假说基础上^[23]。Wender 等在温室等条件下进行了密度依赖的拟南芥种子扩散进化动态研究^[24]。但本试验发现在干旱胁迫的自然环境下,拟南芥的分布频度仅有

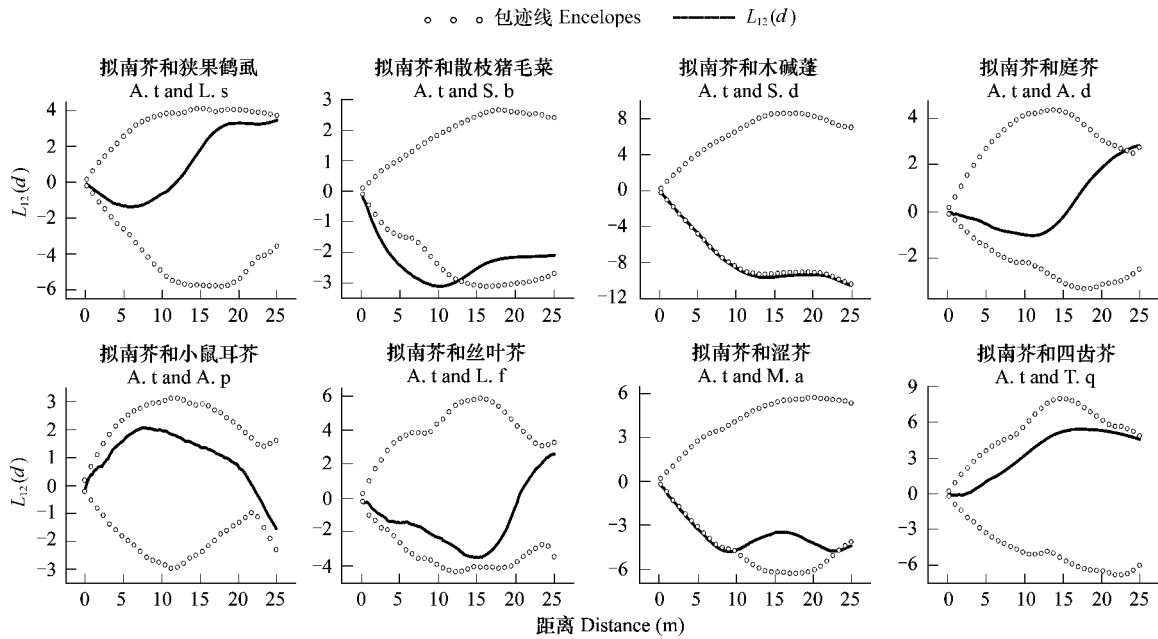


图3 拟南芥与相邻物种间空间关联分析

Fig.3 Spatial association analysis of *Arabidopsis thaliana* and its concomitant species

9.08%, 平均拥挤指数为 2.3, 虽然高于相邻物种, 但相对于 $1 \sim 7 \text{ cm} \cdot \text{株}^{-1}$ 的冠幅, $13 \sim 15 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$ 的自然分布密度非常低, 在田间多呈 3~5 株的丛状分布, 表明在干旱胁迫下拟南芥虽然具有极强的种子生产潜力, 但在种子萌发、植株建立、开花和结实等生活史过程中, 由于存在与新疆绢蒿中株强烈的空间依赖, 以及受到光、热、土壤水分、雨水冲刷等诸多复合环境因子影响, 环境选择强度大于种内作用, 密度依赖的种子扩散表现不明显。

当子代存活率由于生境异质性而存在季节性差异时, 植物为减少子代风险而两面下注, 种子萌发会出现多态现象 (germination heteromorphism), 可以在多个季节甚至多年进行^[25]。拟南芥地下种子库非常丰富, 种子萌发对光照、温度信号的季节变化敏感, 种子萌发的多态现象明显^[19,22], 所以局部环境下种群分布是种子扩散与地下种子库的种子萌发共同决定。虽然我们从拟南芥 Ripley's $K(d)$ 函数的 $L(d)$ 曲线在 3m 呈高度聚集特征可以推断拟南芥在本地的种子平均扩散距离为 3m, 但由于拟南芥种子扩散的外部动力主要是风和地表土壤移动, 仍不排除种子由于地表径流引起种子移动的二次扩散, 以及适宜条件下地下种子库萌发的综合作用, 因此本地拟南芥种子扩散实际距离有待在标准试验条件下进一步验证。

环境是决定植物种子扩散对策的关键因素, 假如母亲本生长的环境适宜或者后代已经适应母生境, 那么增加扩散距离也可能降低后代适合度^[26,27]。研究发现拟南芥与果实不易开裂的丝叶芥、涩芥等物种的 Ripley's $K(d)$ 函数的 $L(d)$ 曲线均出现多波峰现象, 表明种子扩散不仅与种子大小、形状有关, 而且拟南芥等十字花科植物角果的开裂时间和方式对种子扩散有重要影响。如果将拟南芥角果不易开裂、种子不易散发的生物学特性和种群聚集分布特征结合起来, 可以推断在干旱胁迫环境下, 自然选择也迫使拟南芥大量生产种子, 通过果实开裂控制种子短距离扩散, 充分利用原适宜生境来维持种群生长——拟南芥角果开裂方式具有特殊适应意义。

从地质演化的历史来看, 中新世末新疆即已形成了三山二盆的宏观格局^[28], 因此中新世以来拟南芥经历了长时间进化历史。对比发现天山北麓中段浅山分布的拟南芥生境与模式种哥伦比亚种群明显不同^[12], 果实形态和开裂方式等种子扩散特征发生明显变化, 并且与降雨较为丰富的天山西部伊犁谷地以及阿勒泰山区差异较大, 表明新疆北部由于不同的地理历史演化过程, 以及局部的环境选择, 已经形成了不同的生态类型, 因此开发利用天山山脉不同拟南芥种群, 对于揭示拟南芥遗传进化规律, 丰富拟南芥抗旱基因组学研究具有

重要意义。

References:

- [1] An Z X, Shen G M, Li X Y. Flora XinJiang Gensis. Urumqi: Xingjiang Sci-technology and Hygeian Press, 1995. 2(2): 144 — 146.
- [2] Mitchell-Olds T. *Arabidopsis thaliana* and its wild relatives: A model system for ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution, 2001, 16: 693 — 700.
- [3] Clauss M J, Koch M A. Poorly known relatives of *Arabidopsis thaliana*. Trends in Plant Science, 2006, 11: 449 — 459.
- [4] Steve L O'Kane Jr, Ihsan A, et al. Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal DNA. Ann. Missouri Bot. Gard, 2003, 90: 603 — 612.
- [5] Lysak M A, Berr A, Pecinka A, et al. Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 2006, 103: 5224 — 5229.
- [6] Koch M A, Matschinger M. Evolution and genetic differentiation among relatives of *Arabidopsis thaliana*. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) 2007, 104: 6272 — 6277.
- [7] Price R A, Palmer J A, Al-Shehbaz I A. Systematic relationships of *Arabidopsis*: a molecular and morphological perspective. In: Meyerowitz E, Somerville CR. eds. *Arabidopsis*. Cold Spring Harbour: Cold Spring Harbour Laboratory Press, 1994. 7 — 19.
- [8] Sharbel T F, Haubold B, Mitchell-Olds T. Genetic isolation by distance in *Arabidopsis thaliana*: biogeography and postglacial colonization of Europe. Molecular Ecology, 2000, 9: 2109 — 2118.
- [9] Mao Z M, Zhang D M. The conspectus of ephemeral flora in Northern Xinjiang. Arid Zone Research, 1994, 11(3): 1 — 26.
- [10] Maestre F T, Rodriguez F, Bautista S, et al. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. Plant Ecology, 2005, 179: 133 — 147.
- [11] Hoffmann M H. Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). Journal of Biogeography, 2002, 29: 125 — 134.
- [12] Thompson L. The spatiotemporal effects of nitrogen and litter on the population dynamics of *Arabidopsis thaliana*. Journal of Ecology, 1994, 82: 63 — 68.
- [13] Ripley B D. Modeling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society, series B, 1977, 39: 172 — 192.
- [14] Besag J, Diggle P J. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. Applied Statistics, 1977, 26: 327 — 333.
- [15] Diggle P J. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns, 2nd Edition, London: Oxford University Press, 2003.
- [16] Zhang J T. Quantitative Ecology. Beijing: Science Press, 2004.
- [17] Tang M P, Tang S Z, Lei X D, et al. Edge correction of Ripley's $K(d)$ function on population spatial pattern analysis. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23: 1533 — 1538.
- [18] Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K -function: Introduction and methods of edge correction. Journal of Vegetation Science, 1995, 6: 575 — 582.
- [19] Suzuki R O, Suzuki J, Kachi N. Change in spatial distribution patterns of a biennial plant between growth stages and generations in a patchy habitat. Annals of Botany, 2005, 96(6): 1009 — 1017.
- [20] Baskin J M, Baskin C C. Seasonal changes in the germination responses of buried seeds of *Arabidopsis thaliana* and ecological interpretation. Botanical Gazette, 1983, 318 — 323.
- [21] Wang B X, Li M G, Peng S L. Phytogeography. Guangzhong: Sun Yat-sen University Press, 1989. 115 — 120.
- [22] Donohue K, Dorn L, Griffith C, et al. Niche construction through germination cueing: life-history responses to timing of germination in *Arabidopsis thaliana*. Evolution, 2005, 59(4): 771 — 785.
- [23] Wang B C, Smith T B. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology and Evolution, 2002, 17: 379 — 385.
- [24] Wender N J, Polisetty C R, Donohue K. Density-dependent processes influencing the evolutionary dynamics of dispersal: a functional analysis of seed dispersal in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). American Journal of Botany, 2005, 92: 960 — 971.
- [25] Venable D L, Brown J S. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. American Naturalist, 1988, 131: 360 — 384.
- [26] Balkau B J, Feldman M W. Selection of migration modification. Genetics, 1973, 74: 171 — 174.
- [27] Paradis E. Interactions between spatial and temporal scales in the evolution of dispersal rate. Evolutionary Ecology, 1998, 12: 235 — 244.
- [28] Wang S J, Yan S. Cenozoic evolution of geographical environment in north and south sides of the Tianshan mountains. Acta Geographica Sinica, 1987, 42(3): 211 — 220.

参考文献:

- [1] 安争夕, 沈观冕, 李学禹. 新疆植物志. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1995. 2(2): 144 ~ 146.
- [9] 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. 干旱区研究, 1994, 11(3): 1 ~ 26.
- [16] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [17] 汤孟平, 唐守正, 雷相东, 等. Ripley's $K(d)$ 函数分析种群空间分布格局的边缘校正. 生态学报, 2003, 23: 1533 ~ 1538.
- [21] 王伯逊, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学. 广州: 中山大学出版社, 1989. 115 ~ 120.
- [28] 王树基, 阎顺. 天山南北麓新生代地理环境演变. 地理学报, 1987, 42(3): 211 ~ 220.