

亮叶水青冈(*Fagus lucida*)种群遗传多样性初步研究

李俊清

(北京林业大学森林资源与环境学院, 北京, 100083)

5792.160.2

A

摘要 本文利用凝胶电泳法研究亮叶水青冈(*Fagus lucida*)种内遗传多样性。所测定的酶系统包括: 过氧化物酶(PX₁和PX₂)、磷酸葡萄糖脱氢酶(PGD)、谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT₁和GOT₂)、异柠檬酸脱氢酶(IDH)、甲基萘醌还原酶(MNR)、葡萄糖磷酸变位酶(PGM₁和PGM₂)、苹果酸脱氢酶(MDH₂)、酸性磷酸酶(ACP)和磷酸果糖异构酶(PGI)9种酶系统11个基因位点。测定和分析了亮叶水青冈2地理种群的等位基因频率, 固定指数, 基因多样性和遗传距离, 为进一步研究水青冈的遗传变异和种内种间关系提供了科学依据。

关键词: 水青冈, 遗传变异, 等位酶, 多样性。种群, 遗传多样性。

PRELIMINARY STUDY ON ALLOZYME DIVERSITY OF TWO CHINESE BEECH(*FAGUS LUCIDA*) POPULATIONS

Li Junqing

(College of Forest Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing, China, 100083)

Abstract This paper applied the gel electrophoresis method to study the genetic diversity of two populations in *Fagus lucida*. The allozymes determined include: Peroxidase (PX₁ and PX₂), Phosphoglucuronate dehydrogenase (PGD), Glutamate oxaloacetate transaminase (GOT₁ and GOT₂), Isocitrate dehydrogenase (IDH), Menadione reductase (MNR), Phosphoglucosomutase (PGM), Malate dehydrogenase (MDH₂), Phosphoglucosomerase (PGI), and Acid phosphatase (ACP). We have determined and analysed the allelic frequency, fixation index, genetic distance, and genetic diversity of the two beech populations, and provided some scientific information for the further studies of taxonomic relations and systematic evolution for the beeches.

Key words: beech, genetic variation, allozyme, biodiversity.

遗传多样性是生物多样性的基础, 它可用来表述种群遗传变异和研究维持变异的机

- 国家自然科学基金资助。法国波尔多大学 B. COMPS 教授对本文的试验分析给予帮助, 在此表示感谢。
收稿日期: 1995 04 10, 修改稿收到日期: 1996 01 25。

制。遗传多样性关系到物种的长期生存与稳定,物种遗传多样性越高,对环境变化的适应能力越强,也就越容易扩展其分布范围和生存空间;当环境发生激烈变化时,有维持群体进行有利突变的潜力,使其始终保持对周围环境的适应状态。遗传多样性一直是进化理论的基础,种群生物学和进化生物学的核心。研究遗传多样性,对进一步开发和利用食用、医药用和工农业原料的物种,保护珍稀濒危物种和保护人类赖以生存的植物基因资源都具有十分重要的意义。

水青冈树种均为2倍体,染色体数目为 $2n=24$,水青冈(*Fagus*)是一分布范围较广的树种,在亚洲、欧洲和北美洲森林群落中都是重要的建群种,在南美洲和澳洲以另一近缘类型——拟水青冈(*Nothofagus*)为代表^[1]。水青冈及其近缘类型的研究对揭示物种的变异与形成,南北半球的种间关系和物种进化都具有重要的学术价值。目前欧洲、日本、中国台湾、智利和澳大利亚等国家和地区已广泛对*Fagus*和*Nothofagus*的遗传多样性做了大量的研究工作^[1,2]。但是就水青冈属来说,国外的研究更需要中国的材料,与之形成一个综合而完整的体系,以解决全球水青冈的变异与进化问题。中国有水青冈6—7种,而其它国家总数也只有7种^[3],可见,中国可能是*Fagus*分布中心和发源地^[4,5]。不过,根据化石记录,中国水青冈似有随气候变迁逐步退缩,分布区不断减小的趋势^[6],在这种情况下,研究水青冈的地理变异和遗传多样性显然是重要的,也是必须的^[6,7]。

1 研究方法

1.1 取样地点和方法 取样地点属我国南岭、桂林地区越城岭山地(25°41'N; 111°20'E)常绿落叶阔叶混交林,主要分部在海拔1300—1500 m范围内。分别从猫儿山保护区(兴安县)和里骆林场(龙胜县)取亮叶水青冈(*Fagus lucida*)2个种群,每个种群的样本数为59株。取样方法是每株树上剪下2个40—50 cm长,并带至少15个芽的枝条,代表该树的样品。每2株取样的林木之间距离30—50 m。

1.2 处理 实验室内去掉芽鳞,取芽和1年生部分幼枝的韧皮部,研磨后离心,取上清液,放入-20℃冰箱内贮存待用。

1.3 分析 采用2种凝胶电泳做11个基因位点的酶谱分析,其中过氧化物酶(PX₁和PX₂)、磷酸葡萄糖酸脱氢酶(PGD)、谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT₁和GOT₂)用聚丙烯酰胺凝胶电泳测定;异柠檬酸脱氢酶(IDH)、甲基萘醌还原酶(MNR)、葡萄糖磷酸变位酶(PGM₁和PGM₂)、苹果酸脱氢酶(MDH₂)、酸性磷酸酶(ACP)和磷酸果糖异构酶(PGI)用淀粉凝胶电泳^[8,9]测定。

1.4 计算 每项计算和统计指标及方法均参照文献^[10]

1.4.1 基因频率 $x_i = [2n_i + \sum_{ij}]/2n$

ii —代表纯合子数

ij —代表包含一个*i*等位基因的杂合子数

n —种群个体数量

1.4.2 固定指数(Fixation index)或F-统计:

a) 第*k*个种群第*i*个等位基因的固定指数:

$$F_{ISk} = \frac{X_{ki} - x_{ki}^2}{x_{ki}(1 - x_{ki})}$$

b) 2个等位基因的情况下,第*i*个等位基因的固定指数:

$$F_{ISi} = \frac{X_{ii} - \bar{x}_i^2}{\bar{x}_i - \bar{x}_i^2} \quad F_{ITi} = \frac{X_{ii} - (\bar{x}_i)^2}{\bar{x}_i - (\bar{x}_i)^2} \quad F_{STi} = \frac{\bar{x}_i^2 - (\bar{x}_i)^2}{\bar{x}_i - (\bar{x}_i)^2}$$

其中, F_{IS} 和 F_{IT} 是 2 个结合子 (Uniting gametes) 与亚种群及其与该种植物所有种群的相互关系, 它们代表了种群内和所有种群总的等位基因分化; F_{ST} 是从每一种群随机抽取 2 配子之间的相互关系, 它代表种群之间的等位基因分化, 这里: x_i 是第 i 个等位基因的频率, X_{ii} 是第 i 个等位基因的纯合子频率; $X_{ii} = \sum_k X_{ik}/s$; $\bar{x}_i = \sum_k X_{ik}/s$; $\bar{x}_i^2 = \sum_k x_{ik}^2/s$, 其中 s 是种群数量, k 是第 k 个种群。 χ^2 检验: $\chi^2 = nF_{ISk}$, 自由度为 1。

1.4.3 基因多样性 $h_i = 1 - \sum x_i^2$

无偏估计 $h = 2n(1 - \sum x_i^2)/(2n - 1)$

平均基因多样性 $H = \sum h_i/r$

取样方差 $V(h) = \sum (h_i - H)^2/(r - 1)$

其中: r 是基因位点数

1.4.4 遗传距离

a) 最小遗传距离 $D_m = D_{xy} - (D_x + D_y)/2$; $D_{xy} = 1 - P_{xy}$; $D_x = 1 - P_x$; $D_y = 1 - P_y$;

$P_{xy} = \sum x_i y_i$, x_i 和 y_i 代表种群 x 和种群 y 在同一基因位点上第 i 个等位基因的频率, $P_x = \sum x_i^2$, $P_y = \sum y_i^2$

b) 标准遗传距离 $D = -\ln I$; $I = P_{xy}/(P_x P_y)^{1/2}$

c) 最大遗传距离 $D_v = (1 - I)/I$

2 结果

2.1 基因频率和种群变异

由表 1 可以看到, 龙胜亮叶水青冈 F 值显著大于 0 的位点有 GOT₁ ($P < 0.01$), IDH ($P < 0.001$) 和 MDH₂ ($P < 0.01$); 猫儿山亮叶水青冈有 PX₁ ($P < 0.001$), PX₂ ($P < 0.005$), PGD ($P < 0.05$), 和 GOT₁ ($P < 0.01$), 显然在这 7 个基因位点上有杂合子缺失现象, 即自交影响或杂合子适合度低于纯合子, 或者是二者的共同作用结果。亮叶水青冈 11 个位点只在 GOT₁ 这一酶带上 2 种群的 F 值相似, 由于物种异地分布, 受选择的强度不同, 因而出现不同的作用形式和不同的酶带结果。对于 $F < 0$ 的情形, 2 种群只在 MNR 位点上相似, 其它位点都有不同程度的差异, 尤其是 IDH, 龙胜亮叶水青冈表现极强的杂合子缺失, 而猫儿山亮叶水青冈却是杂合子适合度高于纯合子。

选择和自交对种群遗传结构的影响, 不仅反映在基因位点, 而且在同一位点的各条等位基因上也有表现。如在 PX 位点上的 PX-98 和 PX-33 等位基因, 龙胜亮叶水青冈的表现是纯合子缺失, 而在猫儿山亮叶水青冈的表现却是杂合子缺失。可见, 各基因位点上种群的基因结构不但受到各自地理位置的影响, 而且在同一基因位点上, 同一等位基因所受到的选择压力也有较大差别, 表现出复杂的环境调控机制和较高的多样性。

2.2 种群的固定指数 表 2 是亮叶水青冈 2 个种群的综合固定指数统计, 它代表的不是各个种群的特征, 而是所取样 2 个种群的总体特性, 即代表该树种的整体情况。全部基因型分化 F_{IT} 受种群内 (F_{IS}) 和种群间 (F_{ST}) 基因型分化的影响, 其中 F_{IS} 起决定性作用, 所以 F_{IS} 和 F_{IT} 表现出一致的变动规律。对于全部 2 种群来说, 多位点 F 统计数值不等于 0, 说明它们存在种群内和种群间的 2 种基因型分化。其中 PX₁, GOT₁, GOT₂ 和 MDH₂ 的 F_{IT} 和 F_{IS} 显著大于 0 ($P < 0.01$), 有杂合子缺失的明显特征。除 MNR 为负外, 其它位点与 0 无显

表 1 亮叶水青冈各种群 11 个基因位点的基因频率(x_i)和纯合子频率(X_i)
以及固定指数 F_{ISk} 的估计值(n 代表权数)

Table 1 Gene(x_i) and homozygote(X_i) frequencies for the 11 loci in 2 beech populations and estimates of F_{ISk}

基 因 位 点 Locus	等 位 基 因 Allele	龙 胜 Longsheng				猫 儿 山 Maoshan			
		x_i	X_i	n	F_{ISk}	x_i	X_i	n	F_{ISk}
PX ₁	104	0.271	0.169	32	0.484	0.407	0.322	48	0.648
	102	0.356	0.153	42	0.115	0.373	0.288	44	0.637
	98	0.373	0.119	44	0.086	0.220	0.136	26	0.510
	加权平均 Weighted average	$\chi^2=1.156$		118	0.140	$\chi^2=22.170^{***}$		118	0.613
PX ₂	52	0.051	0.000	6	-0.045	0.093	0.017	11	0.099
	39	0.526	0.305	62	0.114	0.373	0.203	44	0.273
	33	0.025	0.000	3	-0.026	0.127	0.068	15	0.468
	26	0.398	0.186	47	0.115	0.373	0.220	44	0.346
PGD	13					0.034	0.017	4	0.483
	加权平均	$\chi^2=0.614$		118	0.102	$\chi^2=5.892^*$		118	0.316
	112	0.112	0.017	13	0.045	0.105	0.018	12	0.074
	100	0.293	0.121	34	0.170	0.272	0.140	31	0.333
GOT ₁	84	0.371	0.172	43	0.147	0.526	0.368	60	0.366
	70	0.224	0.103	26	0.304	0.097	0.000	11	-0.107
	加权平均	$\chi^2=1.838$		116	0.178	$\chi^2=4.501^*$		114	0.281
	100	0.881	0.814	104	0.361	0.952	0.923	99	0.365
GOT ₂	95	0.119	0.051	14	0.351	0.048	0.019	5	0.365
	79								
	70	0.119	0.102	14	0.838	0.264	0.170	28	0.516
	61	0.449	0.203	53	0.006	0.443	0.208	47	0.048
IDH	61	0.432	0.203	51	0.067	0.292	0.132	31	0.226
	加权平均	$\chi^2=1.012$		118	0.131	$\chi^2=2.659$		106	0.224
	116	0.920	0.881	111	0.470	0.915	0.831	108	-0.080
	100	0.080	0.000	7	-0.087	0.085	0.000	10	-0.093
MNR	加权平均	$\chi^2=11.267^{***}$		118	0.437	$\chi^2=0.381$		118	-0.081
	100	0.805	0.627	95	-0.134	0.814	0.627	96	-0.235
	68	0.195	0.017	23	-0.134	0.186	0.000	22	-0.229
	加权平均	$\chi^2=1.059$		118	-0.134	$\chi^2=3.231$		118	-0.234
PGM ₁	106	0.069	0.017	8	0.191	0.063	0.036	7	0.543
	100	0.638	0.414	74	0.030	0.473	0.268	53	0.178
	93	0.293	0.086	34	0.000	0.464	0.286	52	0.284
	加权平均	$\chi^2=0.059$		116	0.032	$\chi^2=3.500$		112	0.250
MDH ₂	118	0.042	0.000	5	-0.044				
	100	0.845	0.776	98	0.473	0.932	0.864	110	-0.073
	85	0.095	0.000	11	-0.105	0.068	0.000	8	-0.073
	77	0.009	0.000	1	-0.009				
ACP	70	0.009	0.000	1	-0.009				
	加权平均	$\chi^2=8.732^{**}$		116	0.388	$\chi^2=0.314$		118	-0.073
	108	0.035	0.017	4	0.467	0.035	0.000	4	-0.036
	100	0.224	0.052	26	0.010	0.149	0.018	17	-0.033
PGI	92	0.672	0.500	78	0.220	0.500	0.316	57	0.264
	85	0.069	0.000	8	-0.074	0.316	0.123	36	0.107
	加权平均	$\chi^2=1.503$		118	0.161	$\chi^2=1.459$		114	0.160
	117	0.144	0.034	15	0.108	0.068	0.000	8	-0.073
	108	0.627	0.373	74	-0.086	0.288	0.102	34	0.093
	100	0.102	0.017	12	0.072	0.424	0.234	50	0.304
	87	0.102	0.017	12	0.072	0.178	0.017	21	-0.100
	76	0.025	0.000	3	-0.026	0.042	0.000	5	-0.044
加权平均		$\chi^2=0.034$		118	-0.024	$\chi^2=1.012$		118	0.131

著差异 ($P < 0.05$), 对于 2 种群之间的基因型分化结果 F_{ST} , 表中只有 PGI 位点上的 F_{ST} 显著大于 0 ($P < 0.01$), 说明在此位点上龙胜和猫儿山 2 个种群间的基因型分化有显著差异, 但在其它 10 个位点上 F_{ST} 与 0 无显著差异 ($P < 0.05$), 说明 2 种群之间的基因分化程度低。表 2 的结果说明, 导致种群多态位点偏离 Hardy-Weinberg 平衡的主要原因是由于种群内的自交和自然选择, 而并非由于 2 种群之间不同所造成的基因型分化。

表 2 亮叶水青冈 2 种群的固定指数
Table 2 Fixation index of 2 Populations in *Fagus Lucida*

基位点 Locus	等位基因 Allele	权数 Weighted number	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	基位点 Locus	等位基因 Allele	权数 Weighted number	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
PX ₁	104	80	0.575	0.585	0.022	MNR	100	191	-0.181	-0.188	-0.006
	102	86	0.379	0.379	0.000		68	45	-0.174	-0.174	0.000
	98	70	0.167	0.191	0.029						
加权平均		236	0.383	0.393	0.016	加权平均		236	-0.180	-0.185	-0.005
Weighted average						Weighted average					
χ^2 检验			8.655*	9.112**	0.015	χ^2 检验			1.912	2.019	0.001
χ^2 test						χ^2 test					
PX ₂	32	17	0.045	0.060	0.015	PGM	106	15	0.371	0.371	0.000
	39	106	0.190	0.206	0.020		100	127	0.108	0.130	0.024
	33	18	0.382	0.400	0.029		93	86	0.162	0.131	0.030
	26	91	0.228	0.228	0.000						
	13	4	0.500	0.529	0.059						
加权平均		236	0.214	0.224	0.013	加权平均		228	0.146	0.146	0.025
χ^2 检验			2.702	2.960	0.010	χ^2 检验			1.215	1.215	0.036
PGD	112	25	0.062	0.062	0.000	MDH ₁	118	15	0.371	0.371	0.000
	100	65	0.251	0.251	0.000		100	208	0.296	0.130	0.010
	84	103	0.260	0.275	0.020		85	19	-0.093	-0.093	0.000
	70	37	0.168	0.193	0.030		77	1	0.000	0.000	0.008
加权平均		230	0.221	0.232	0.014		70	1	0.000	0.000	0.000
χ^2 检验			2.808	3.095	0.011	加权平均		234	0.255	0.262	0.010
						χ^2 检验			3.804*	4.016*	0.006
GOT ₁	100	203	0.368	0.368	0.000	ACP	108	8	0.235	0.235	0.000
	95	19	0.355	0.364	0.013		100	43	-0.007	0.000	0.007
加权平均		222	0.367	0.368	0.001		92	135	0.243	0.267	0.033
χ^2 检验			7.475**	7.516**	0.000		85	44	0.071	0.160	0.096
GDT ₁	79	42	0.627	0.639	0.032	加权平均		230	0.163	0.196	0.039
	70	100	0.028	0.028	0.000	χ^2 检验			1.528	2.209	0.087
	61	82	0.281	0.561	0.391	PGI	117	25	0.043	0.043	0.021
加权平均		224	0.233	0.338	0.149		108	108	0.000	0.113	0.113
χ^2 检验			3.040	6.398**	1.243		100	62	0.291	0.386	0.188
IDH	116	219	0.184	0.173	-0.013		87	33	-0.034	-0.150	0.008
	100	17	-0.092	-0.092	0.000		76	8	-0.030	-0.030	0.000
加权平均		236	0.164	0.154	-0.012	加权平均		236	0.075	0.138	0.104
χ^2 检验			1.587	1.399	0.005	χ^2 检验			0.332	1.124	0.638**

2.3 遗传多样性和遗传距离

从表 3 可以看出, 2 种群之间的基因多样性相差 $d=0.016(0.475-0.459)$, 标准差 $Sd=0.202(0.134^2+0.151^2)^{1/2}$, 正态方差 $t=0.079(0.016/0.202)$, 统计检验结果是, 二者之间的差异不显著($P<0.05$)。由此证明亮叶水青冈 2 个种群间的基因多样性相同。由表 3 进一步分析可知, 2 种群在各位点上基因多样性的变化规律相似, 如在 PX, PGD, GOT₂, PGM, PGI 和 ACP 位点都较大, 而 GOT₁, IDH, MNR 和 MDH₂ 位点又都较小。

此亮叶水青冈 2 个种群的基因多样性相似, 它们之间的遗传距离也较小。由表 4 可见, 2 种群最小遗传距离 $D_m=0.026[0.489-(0.455+0.471)/2]$, 它表示每个位点上密码差异的最小数量。标准遗传距离 D 和最大遗传距离 D_i 分别为 0.049 和 0.050, 约为 D_m 的 2 倍, 说明当个体遗传密码的变化是独立的, 或替代速率均衡时, 2 亚种群的遗传距离将迅速增加。尽管 D 和 D_i 远大于 D_m , 但其级差仍较小, 从遗传基础上说二者无根本差别。

表 3 亮叶水青冈 2 种群基因多样性比较

Table 3 Comparison of genetic diversities for the 2 populations in *Fagus lucida*

基因位点 Locus	龙 胜 Longsheng	猫儿山 Maorshan	基因位点 Locus	龙 胜 Longsheng	猫儿山 Maorshan
PX ₁	0.667	0.653	PX ₂	0.567	0.702
PGD	0.720	0.635	GOT ₁	0.212	0.092
GOT ₂	0.603	0.655	IDH	0.112	0.157
MNR	0.316	0.306	PGM ₁	0.506	0.562
MDH ₂	0.277	0.128			
PGI	0.570	0.705	平 均 H	0.459	0.475
ACP	0.496	0.633	S	0.134	0.151
			Average n	11	11

表 4 2 个亮叶水青冈种群的遗传距离计算表

Table 4 Calculation of genetic distance for the 2 populations in *Fagus lucida*

基因位点 Locus	P_{12}	P_{11}	P_{22}	基因位点 Locus	P_{12}	P_{11}	P_{22}
PX ₁	0.339	0.353	0.325	PX ₂	0.438	0.304	0.353
PGD	0.268	0.371	0.308	GOT ₁	0.790	0.909	0.844
GOT ₂	0.402	0.351	0.356	IDH	0.853	0.844	0.849
MNR	0.686	0.697	0.692	PGM ₁	0.498	0.443	0.442
MDH ₂	0.725	0.873	0.794	ACP	0.508	0.373	0.392
PGI	0.435	0.301	0.253	平均 Average	0.545	0.529	0.511

4 讨论

上述研究结果说明, 亮叶水青冈 2 亚种群相似, 它们之间的微弱差别更多的也是由于周围环境条件不同, 或者说由于随机和基因替换的不平衡性造成的结果。水青冈是风媒树种, 长距离和大范围的基因交换, 遮盖了两者不足 100 km 的地理隔离。虽然目前尚缺少关于亮叶水青冈花粉传播范围和授粉机制的研究工作报告, 但欧洲水青冈(*F. sylvatica*)的研究资料可为解释上述现象提供参考。文献[6]指出, *F. sylvatica* 的雌雄花期有差异, 一般雌花比雄花早 4—5 d, 花期约 14 d; 雄花不但晚, 且释放花粉的时间也只有 4 d 左右。一株水

青冈雌花比同一种群大多数的其它个体雄蕊开花早,那么它的授粉过程就有几种可能:①由同一种群一株开花最早的花授粉(异花受精);②4—5 d 或更晚些时间接收同一株雄花的花粉(自花授粉)。另外,自然条件下的多数繁殖都是杂交情况,Nielsen^[11]做过 23 株欧洲水青冈母树的人工授粉试验,发现自花授粉的种子数量少,给 5546 个花自花授粉只有 444 粒种子,比率只有 8%;而同一株树上 9535 个花自由授粉产 5770 粒种子,比率为 60%。可见杂交结实率高。对于中国水青冈来说,风媒花粉传播距离很远,100 km 左右的距离显然不是导致地理隔离的障碍,尤其是猫儿山与里骆林场水青冈林的海拔高度都在 1300 m 左右,故种内变异很小。

文献[10]指出,Hardy-Weinberg 平衡适合于大多杂交有机体,但又常常被一些因子所干扰,任何偏离 Hardy-Weinberg 平衡都可用固定指数 F 来衡量。对于水青冈来说导致非零 F 值的主要原因是自交和选择。自交和杂合子适合度小于纯合子时 $F > 0$,否则 $F < 0$ 。尽管亮叶水青冈 2 种群遗传多样性相似,但各基因位点上所表现的变异却是不同的。如表 1 证明,2 种群多数 $F_{ISi} > 0$,说明均受选择作用,但选择的基因位点各异,选择的强度也不一样,表 2 中虽然 F_{ST} 很小,但也绝少为 0,这就说明 2 种群受地理隔离仍有微小差异,而这种差异多数表现在不同位点,或同一位点不同等位基因频率的变化上。2 个亮叶水青冈种群基因多样性分别为 0.475 和 0.459,这个数比 *F. sylvatica* 高得多。COMPS 等^[12]在欧洲做过各类地区不同条件下 35 个林分水青冈遗传多样性的分析,其中地中海地区欧洲水青冈的遗传多样性最高,平均为 0.315,此数值不到亮叶水青冈的 70%,说明中国水青冈遗传多样性高,这对于进一步研究水青冈的东亚起源问题有十分重要的参考价值。总之,通过上述分析和讨论,本文初步认为:亮叶水青冈 2 地理种群的基因多样性相似,不足 100 km 的间断分布并未使 2 种群产生明显的遗传变异和分化;亮叶水青冈种群受自交和自然选择的影响,表现在多数情况下杂合子适合度低于纯合子,有选择就会有进化,所以说亮叶水青冈的潜在变异较大;亮叶水青冈种群遗传多样性高于欧洲水青冈,为说明水青冈的中国或东亚起源提供参考依据。

参 考 文 献

- 1 Hosking G. *Nothofagus* decline in New Zealand: Separating causes from symptoms. *Forest Decline*, Edited by Huettl R F and Muller D. Berlin: Springer-Verlag, 1992
- 2 Muller-Starck G, Baradat P. and Bergmann F. Genetic variation within European trees. *New Forests*, 1992, 6: 23—47
- 3 Peters R. *Ecology of Beech Forests in the Northern Hemisphere* (Thesis of doctor). Wageningen, 1992
- 4 张永田,黄成就. 壳斗科植物摘录(Ⅰ). 植物分类学报, 1988, 26(2): 111—119
- 5 洪必恭,安树青. 中国水青冈属植物地理分布初探. 植物学报, 1993, 35(3): 229—233
- 6 Teissier du Cros T. *le Hêtre*. Paris: Publications Scientifiques et Littéraires, 1982
- 7 Thiebaut B, Lumaret R. and Vernet P. The bud enzymes of beech (*Fagus sylvatica*). *Silvae Genet.* 1982, 31: 51—60
- 8 Merzeau D, Di Giusto F, Comps B, et al.. The allozyme variants of beech (*Fagus sylvatica*). *Silvae Genet.* 1989, 38: 195—201
- 9 Pasteur N. *Manuel Technique de Genetique par Electrophorese des Proteines*. Paris: Lavoisier, 1987
- 10 Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press, 1987
- 11 Nielsen P. Flower observations and controlled pollination in *Fagus*. *Z. Forst Genet.* 1954, 3(1): 6—17
- 12 Comps B, Thiebaut B, Sugar I, et al.. Genetic variance of the croatian beech stands. *Ann Sci For.* 1991, 48: 15—28