

462-468

29619(2)

第17卷 第5期
1997年9月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 17, No. 5
Sep., 1997

黄山钓桥青冈种群的交配系统与近交衰退

陈小勇 宋永昌

(华东师范大学环境科学系, 上海, 200062)

5792.990.2

A **摘要** 采用垂直板型不连续聚丙烯酰胺凝胶电泳检测了黄山钓桥青冈种群的遗传变异、交配系统及近交衰退程度。黄山钓桥青冈种群维持有中等程度的遗传变异, 多态位点百分比和期望杂合度分别为50%和0.1814。采用 POD-2、EST-1 和 EST-2 等3个多态位点, 利用 MLT 程序估计的花粉库和母株基因频率之间存在一些差异, 可能是由于成熟个体花粉产量不同和种群内个体非随机分布造成的。单位点杂交率平均为0.392, 略高于多位点联合估计的结果(0.332), 表明青冈为混合交配类型。虽然种群的自交率较高, 然而近交系数(0.046 ± 0.064)与0无显著差异。根据电泳数据计算的近交衰退 $\delta = 0.954$, 表明钓桥种群经历了严重的近交衰退。分析表明近交衰退发生在幼苗至成熟之间, 也可能在开花与结实期。

关键词 等位酶分析, 遗传变异, 交配系统, 近交衰退, 青冈, 种群。

MATING SYSTEM AND INFERRED INBREEDING DEPRESSION OF A *CYCLOBALANOPSIS GLAUCA* POPULATION IN DIAOQIAO, HUANGSHAN

Chen Xiaoyong Song Yongchang

(Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai, 200062, China)

Abstract Vertical slab polyacrylamide gel electrophoresis was used to examine the genetic variability, mating system and to infer the level of inbreeding depression of a *Cyclobalanopsis glauca* population in Diaojiao, Huangshan. Moderate genetic variation was found in the population which polymorphic loci percentage and expected heterozygosity were 50% and 0.1814, respectively. Three polymorphic loci, POD-2, EST-1 and EST-2, were used to estimate gene frequencies and outcrossing rate utilizing MLT program. Difference was observed on the estimated gene frequencies among maternal plants, pollen pool and seed pool, which might be the results of differential pollen products and the nonrandom distribution of individuals. Mean single-locus outcrossing rate was 0.392 and multilocus outcrossing rate was 0.332, indicating a mixed-mating type. Inbreeding coefficient was 0.046

• 国家自然科学基金资助项目(393700135)。

野外采样承张庆费、吴化前同志的帮助。安徽师范大学韩也良教授为野外工作提供了便利, 加拿大 K. Ritland 惠赠 MLT 程序, 特此感谢!

收稿日期: 1995-12-14, 修改稿收到日期: 1996-10-08。

± 0.064 though the selfing rate larger than 60%. The inferred inbreeding depression from electrophoresis data was 0.954, and showed that the Diaojiao population of *C. glauca* suffered serious inbreeding depression. Detail analysis suggests that the inbreeding depression might occur during the period of seeding and adult stage or of flowering and seed-filled stage.

Key words: allozyme analysis, genetic variability, mating system, inbreeding depression, *Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.

交配系统是指控制配子及其结合形成合子的所有属性^[1],它在确定植物种群的遗传组成、遗传结构以及基因流等方面都有重要的作用。近年来,有关植物交配系统的研究受到越来越多的重视,在 Barrett & Eckert 1990年的综述中就已统计了129种植物的交配系统^[2],然而,在我国有关植物种群的自然交配系统却尚未见报道。

近交衰退是指由于近交导致后代适合度下降的现象。近交衰退与植物的交配系统存在较大的关系,杂交物种中的近交衰退常较大,而在部分自交的植物种群中也常有一定的近交衰退^[3]。近交衰退是植物交配系统进化的一个主要选择压力,要避免近交衰退的影响,一是形成克服近交衰退的机制;二是在交配系统中避免自交和(或)近交,如自交不亲和、雌雄异株等交配方式。

青冈(*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.)是壳斗科(Fagaceae)的常绿乔木,广泛分布于我国长江流域,是亚热带常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林的主要优势种之一,青冈是单性花,雌雄同株,花期4~5月。雄花序为柔荑花序,着生于枝端。雌花序为穗状花序,2~3朵着生于叶腋。青冈是风媒传粉为主的自交亲和植物。有关青冈的群落、种群、生产力以及生理生态等方面已经开展了不少研究,前文对青冈种群的遗传变异和遗传分化情况进行了报道^[4],本文检测黄山钓桥青冈种群的交配系统及近交衰退程度。

1 材料和方法

1.1 研究地点和供试材料

研究地点位于安徽省黄山风景区西部的钓桥,属浙皖山区,青冈、苦槠林,栽培植被区^[4]。钓桥分布的是以青冈、甜槠(*Castanopsis eyrei*)为优势种的常绿阔叶林,样地设在自然更新的青冈幼林(胸径多为10~15cm左右)中,海拔450m,胸径 ≥ 2.5 cm的个体约150株/hm²。

1993年10月下旬,在样地中按单株采集已经成熟但尚未掉落的种子,置于阴凉通风处晾干,携带至实验室,混湿砂于低温(4℃)下贮藏。1994年春季播种萌发,萌发率80%。幼苗至四叶期,取叶片测定幼苗的基因型。

1.2 电泳和遗传判译

青冈叶片1份加10份(W:V)提取缓冲液,在冰浴中研成匀浆,10 000rpm离心(4℃)15min,上清液即粗酶液,供电泳用。

采用垂直板型不连续聚丙烯酰胺凝胶电泳检查幼苗和成体的基因型。浓缩胶和分离胶的浓度分别为2.5%和7.0%。电泳结束后,剥胶、染色、进行遗传判译,其方法见陈小勇、宋永昌^[5]。共分析了5种酶系10个位点(成体):过氧化物酶(POD)、酯酶(EST)、超氧化物歧化酶(SOD)、谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT)和苹果酸脱氢酶(MDH)。用于交配系统估测模型所用的位点应含2或3个等位基因,因此,采用POD-2、EST-1和EST-2等3个位点估测种群的杂交率。平均每株青冈检测6棵种子,共分析了16株成体。

1.3 交配系统的估测

对于自然植物种群的交配系统直接进行测定是很困难的,因此,交配系统参数往往是通过不同的模型进行估测。杂交率是最主要的交配系统参数,Fyfe & Bailey^[6]提出的混合交配模型是最基本的杂交率估测模型,大多数模型是以该模型为基础发展的,它有4个基本假设^[7]:

- 1)所有子代都是随机杂交(比率为 t)或自交(比率为 $s=1-t$)形成的;
- 2)所有母株接触的花粉库基因频率是相同的;

3) 杂交率与母株的基因型无关;

4) 在交配过程中以及基因型的调查中不存在选择。

Ritland & Jain^[8] 基于混合交配模型导出的多个独立位点杂交率估测模型是目前最常用的杂交率估测程序之一。本文也是采用这个方法估测青冈种群的杂交率。所使用的 MLT 程序^[9] 由加拿大的 K. Ritland 提供, 利用该程序可同时估计母株基因型和花粉库基因频率。

另外还采用一种间接杂交率估测方法, 即:

$$t_{eq} = (1 - F)/(1 + F)^{[10]}$$

这个方法假设自花授粉是种群内近交的唯一原因, 并且固定系数 F 已达平衡。

1.4 遗传变异参数

遗传变异采用平均等位基因数 (A)、有效等位基因数目 (A_e)、观察杂合度 (H_o) 和期望杂合度 (H_e) 等 4 个指标测定, 各指标的含义及计算方法分别参见文献^[3]和^[5]。

2 结果与讨论

2.1 遗传变异

钓桥青冈种群的遗传变异情况见表 1。该种群的遗传变异程度中等, 平均等位基因数目和期望杂合度均高于 Hamrick & Godt^[11] 所总结的 473 种植物的均值。 H_e 高于长命多年生木本植物 (0.149)、广布种 (0.159)、重力传播种子类群 (0.101) 以及处在演替阶段后期植物 (0.133) 的相应的值, 但略低于风媒传粉的混合交配植物类群的期望杂合度 (0.198)。其原因与青冈是风媒传粉、种群间基因流大, 分布区广且分布区内环境因子变化大等许多因素有关^[3]。

表 1 钓桥青冈种群的遗传变异

Table 1 Genetic variability of a *Cyclobalanopsis glauca* population in Diaojiao

位点 Locus	等位基因数目 (A) N. of alleles	有效等位基因数 (A_e) Effective N. of alleles	观察杂合度 (H_o) Observed heterozygosity	期望杂合度 (H_e) Expected heterozygosity
POD-1	4	1.834	0.2631	0.4546
POD-2	3	1.936	0.3684	0.4834
EST-1	3	1.593	0.2895	0.3722
EST-2	3	1.380	0.2106	0.2753
SOD-1	1	1.000	0.0000	0.0000
SOD-2	1	1.000	0.0000	0.0000
SOD-3	1	1.000	0.0000	0.0000
GOT-1	1	1.000	0.0000	0.0000
GOT-2	2	1.296	0.2632	0.2285
MDH-1	1	1.000	0.0000	0.0000
所有多态位点 Polymorphic loci	3.0	1.608	0.2790	0.3628
所有位点 All loci	2.0	1.304	0.1395	0.1814

2.2 花粉库与母株的基因频率

根据种子的基因型, 采用 MLT 程序计算的花粉库和母株的等位基因频率见图 1。结果表明 POD-2、EST-1 和 EST-2 三个位点的几个等位基因的频率在种子库、花粉库和母株之间存在一定的差异。这可能是由于成熟个体之间产生的花粉量不同造成的, 在青冈等壳斗科植物中, 结实常存在大小年的现象, 而不同植株往往不是同时都为大年或小年, 这样各植株产生的花粉量存在较大差异, 另外, 树龄也影响花粉的产量, 这种由于花粉产量不同而导致基因频率相异的现象在针叶树种中已有报道^[12~14]。限制的花粉扩散可

能也是影响因素之一,花粉的散布(尤其是风媒传粉植物中)往往随与花粉源的距离呈指数衰减,导致非随机传粉。另外,在配子体水平上的选择作用也可导致花粉库和母株的估测基因频率存在差异^[15]。

2.3 杂交率

钓桥青冈种群成体(胸径 $\geq 2.5\text{cm}$)的固定指数见表2,除 GOT-2的固定指数为负值外,其余多态位点的 F 值均为正值,表明多数位点存在杂合子不足,但其中只有 POD-1的杂合子不足达到显著水平($P < 0.01$)。

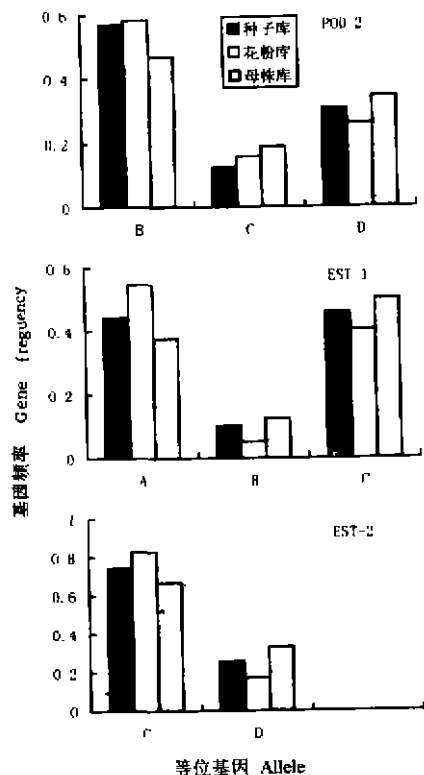


图1 种子库、花粉库和母株的基因频率

Fig. 1 Gene frequencies in seed pool, pollen pool and maternal plants

其中 I_i 为第 i 个位点杂交率方差的倒数,自由度为 $k-1=2$ 。结果表明,单个位点估测的杂交率间的差异尚未达到显著水平($P > 0.05$)。单位点杂交率的估计值易受到自然种群个体非随机分布的影响,在种子园的随机种群中无影响^[16],Bijlsma *et al.*^[17]在玉米中发现两个位点同质配子育性高,认为是由于开花时间相异所致的时间上存在 Wahlund 效应,使估测值偏低。在青冈中可能也受种群内个体的非随机分布影响。采用3个多态位点联合估测的杂交率(t_m)为0.332,略低于单个位点杂交率的均值(表3)。

采用混合交配模型估测种群杂交率的精度要优于固定指数法。采用单个位点测度行杂交为主的植物的杂交率时常大于1,并且对混合交配模型的4个基本假设的要求较高。而多位点估测模型的结果受选择和非随机交配的影响较小^[3],其精度优于单个位点的估测值。

表2 多态位点的固定指数及 t_m

Table 2 Fixation indices and t_m of polymorphic loci

位点 Locus	固定指数 Fixation index	t_m
POD-1	0.4212**	0.4073
POD-2	0.2378	0.6158
EST-1	0.2212	0.6364
EST-2	0.2350	0.6194
GOT-2	0.1689	1.4091
多态位点 Polymorphic loci	0.2310	0.6247

** $P < 0.01$

根据固定指数计算的杂交率也参见表2,不同多态位点计算的 t_m 相差很大,平均为0.6247,属于混合交配类型,较大差异的 t_m 表明该种群尚未达到近交平衡,另一方面也说明,采用固定指数法测定种群的杂交率不大可行。

分别采用单个位点和多位点利用 MLT 程序对黄山种群的杂交率进行估测,结果见表3。3个单位点估测的杂交率平均为0.392,各位点估测值之间存在一些差异,EST-2的杂交率高于另2个位点的估测值,POD-2和EST-1的估测值相差很小。采用 χ^2 检验3个杂交率差异的显著性: $\chi^2 = \sum I_i (t_i - t)^2$

青冈种群的杂交率表明青冈属于混合交配类型的植物。Lande & Schemske^[18]曾提出一种交配系统进化假说,认为风媒传粉植物的交配以行杂交为主(杂交率 t 接近于1)或自行交为主(t 接近于0),表现出双峰分布的杂交率分布格局。Barrett & Eckert^[1]的统计结果表明总的来说风媒传粉植物的杂交率基本上符合 Lande & Schemske 的假说,但也不全然如此,对这些风媒传粉植物进行分析表明,所研究的绝大多数为存在自交不亲合的裸子植物或为习惯性自交的杂草^[1],因此应对其他植物类型风媒传粉植物的杂交率进行检测才能正确评价。结果表明,黄山青冈种群属于混合交配类型,与 Lande & Schemske 的假说不大一致。

黄山钓桥青冈种群杂交率较低的原因可能有以下几个方面:

- 1) 青冈是自交亲合的物种,它可以接受自身的花粉,因而自交的可能性较大,降低了杂交率。
- 2) 由于青冈可以行无性繁殖产生遗传上完全一致的后代,加上青冈种子主要靠重力传播,散布距离不远,因此,邻体多为与其具有一定亲缘关系的个体,遗传上很相似,甚至完全相同。而且花粉的散布随距离衰减,因此,杂交时的花粉多来自附近具亲缘关系的个体,降低了杂交率的估测,即表现杂交率低估了杂交事件。
- 3) 与青冈种群的密度也有一定的关系。Murawske & Hamrick^[19]发现植物的杂交率与密度有关,开花植物密度大,则杂交率高。风媒传粉的 *Pinus ponderosa*, *Plantago coronopus* 中也有这种现象^[1]。动物传粉植物的杂交率与植物密度的关系变化大,有的为正相关,也有负相关^[1]。在自交不亲合的 *Phlox drummondii* 中,杂交率与植物密度负相关,Watkin & Levin^[20]认为这是由于植物密度低,传粉者活动距离较长,因而可以接触亲缘关系较远的个体,使它们发生杂交。青冈中的情况与 Murawski & Hamrick 结论较符合,由于青冈是自交亲合的风媒传粉植物,密度低时,亲缘关系较远的植株提供的花粉少,近交和自交的机会多,黄山钓桥青冈种群的密度较低,且树龄不大,因而测得的杂交率较低。

2.4 近交衰退

青冈是自交亲合物种,并且种群杂交率较低(表3),而自交及近交常常导致后代适合度降低,即近交衰退^[2]。为了解青冈种群是否遭受近交衰退的影响,对钓桥植物近交衰退程度进行了测定。

近交衰退的检测可以通过测定适合度来衡量,同时也可以利用电泳数据采用间接法进行测定。由于近交衰退可能发生在生活史上任一阶段,且生活史后期受的影响可能更大^[2],因此要直接测定长命木本植物的适合度来衡量近交衰退程度是非常困难的。Ritland^[2]提出一种利用自交率和近交系数估测近交衰退程度的方法,将近交衰退定义为1减去自交种子相对于杂交种子的相对适合度,即:

$$\delta = [2F(1-s)] / [s(1/F)], \text{ 其中 } s \text{ 和 } F \text{ 分别是自交率和近交系数, } F \text{ 来自 MLT 程序的估测值。}$$

POD-2、EST-1和 EST-2联合估计的自交率为0.668,获得的近交系数为 0.046 ± 0.064 ,结果表明,自然传粉时形成的种子有60%以上来自自花授粉,然而在种群成体中却观察到较少的自交后代,因为近交系数与0没有显著差异,这表明近交衰退在成熟前已经几乎全部地清除了自交种子形成的幼苗。

根据近交衰退估计公式计算的近交衰退程度 $\delta = 0.954$,该结果表明钓桥青冈种群确实存在较强的近交衰退压力。Charlesworth^[22]认为采用电泳数据会高估近交衰退程度,而实验测定法又往往低估了近交衰退程度^[23],因此,最好两种方法同时使用以获得较精确的估计^[24],然而青冈是长命植物,没能追踪全部生活史以测定适合度。但研究表明青冈的近交衰退可能发生在幼苗到进入林冠层这一阶段,因为本研究中测定自交率采用的是萌发幼苗,种子萌发未表现出近交衰退现象。在自然青冈群落中,青冈的更新往往需要

表3 青冈种群的杂交率

Table 3 Outcrossing rate of *Cyclobalanopsis glauca* population estimated by MLT

位点 Locus	分析树数 N. of trees analyzed	杂交率 Outcrossing rate	标准差 Standard error
POD-2	16	0.298	0.131
EST-1	16	0.274	0.076
EST-2	16	0.624	0.263
t_{-}	16	0.392	0.201
t_{+}	16	0.332	0.102
$X^2 = \sum I_i (t_i - t)^2 = 3.946$			$P > 0.05$

存在林窗。这在许多植物中也也有报道^[25],幼苗要进入林冠层,达到性成熟,必须在进入林冠层之前能耐受较低的光强,即耐荫性要强或具较低的光补偿点,而进入林冠后又要能耐强光,因此存在一种适应光强变化的转换机制。来自自交种子的幼苗可能耐荫性较差,或者适应光强变化的能力较差,故此被淘汰。另外也可能发生在开花期或种子形成期。

近交衰退是植物交配系统进化的一个主要选择压力。植物或者形成适应近交的机制,或者通过避免近交发生的方法来防止近交衰退。在青冈中存在严重的近交衰退现象,表明它是不存在适应近交的机制,只能通过交配系统进化以防止近交的发生。

Lloyd^[26]通过模型研究表明,近交衰退是确定影响自交等位基因的选择结果的关键因子,如果近交衰退大于1/2,则有利于远交,否则利于近交,并使利于近交的基因固定下来。而其他几种模型又表明自交在种群中的比率为中等程度^[26,27]。自交不亲和和雌雄异株是植物避免发生近交的有效机制,虽然这些机制的进化不仅仅决定于近交衰退,很明显,近交衰退在其中起了重要作用^[2]。

青冈是单性花,但雌雄同株,这种结构虽然在一定程度上可以防止近交的发生,但不能阻止近交,事实上也表明青冈种群近交发生的频率很高。目前的青冈可能处于下2种情况之一:①进化平衡状态,在多因素作用下,维持一定的自交率和近交衰退;②向雌雄异株进化的过渡态,在近交衰退和其他因素作用下形成雌雄异株的交配格局,其他因素可能有繁殖中的资源最有效地利用等^[2]。

3 结论

3.1 黄山青冈种群含有中等程度的遗传变异,平均等位基因数目和观察杂合度略高于其他植物的均值^[11]。其原因与青冈分布区广,风媒传粉使得种群间基因流较大以及种群内世代重叠有关。

3.2 利用 MLT 程序估测的花粉库和母株间基因频率存在一定的差异,其原因可能是种群内个体的非随机分布、花粉的非随机扩散和成熟植株的花粉产量相异。单个位点估测的杂交率虽有一定的差异,但未达显著水平,3个单位点杂交率平均为0.392,略高于多位点联合估计的杂交率(0.332),表明青冈属于混合交配类型,种群内种子有60%以上来自自花传粉。

3.3 利用 MLT 程序估测的近交系数为 0.046 ± 0.064 ,与0没有显著差异,表明近交衰退在成熟前已基本上清除了自花传粉形成的种子发育而来的个体,进一步分析表明近交衰退可能主要发生在幼树进入林冠层达到性成熟这一阶段,也可能在开花和种子形成期。

利用电泳数据估计的近交衰退 $\delta=0.954$,表明近交衰退程度很高,近交衰退在青冈单性花的进化过程中起重要作用。

参 考 文 献

- 1 Barrett S C H and Eckert C G. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: Kawano S(ed.) *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. Academic Press, London, 1990, 229~254
- 2 Charlesworth D and Charlesworth B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann Rev Ecol Syst.* 1987, **18**, 237~268
- 3 陈小勇,王希华,宋永昌. 华东地区青冈种群的遗传多样性与遗传分化. *植物学报*, 1997, **39**(2): 149~155
- 4 吴征镒. *中国植被*. 北京: 科学出版社, 1980
- 5 陈小勇,宋永昌. 华东地区青冈种群的等位酶变异. *植物资源与环境*, 1995, **4**(4): 10~16
- 6 Fyfe J L and Baily N T. Plant breeding studies in leguminous forage crops. 1. Natural crossbreeding in winter beans. *J Agric Sci*, 1951, **41**: 371~378
- 7 Clegg M T. Measuring plant mating systems. *Bioscience*, 1980, **30**: 814~818
- 8 Ritand K and Jain S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. *Heredity*, 1981, **47**: 35~52
- 9 Ritland K. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *J Heredity*, 1990, **81**: 235~237
- 10 Nei M and Syakudo K. The estimation of outcrossing in natural populations. *Japan J Genet.* 1958, **33**: 46~51

- 11 Hamrick J L and Godt M J. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A H D, Clegg M T, Kahler A L and Weir B S. (eds). *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 1989, 43~63
- 12 Muller-Starck G and Ziehe M. Reproductive systems in conifer seed orchards. 3. Female and male fitness of individual cones realized in seeds of *Pinus sylvestris* L. *Theor Appl Genet*, 1984, **69**: 173~177
- 13 Schoen D J and Stewart S C. Variation in male reproductive investment and male reproductive success in white spruce. *Evolution*, 1986, **40**: 1109~1120
- 14 Morgante M, Vendramin G G and Olivier A M. Mating systems in *Pinus leucodermis* Ant. : detection of self-fertilization in natural populations. *Heredity*, 1991, **67**: 197~203
- 15 Apsit V J, Nakamura R R and Wheeler N C. Differential male reproductive success in Douglas fir. *Theor appl Genet*, 1989, **77**: 681~684
- 16 Shaw D V and Allard R W. Estimation of outcrossing rates in Douglas-fir using isozyme markers. *Theor Appl Genet*, 1982, **62**: 113~120
- 17 Bijlsma R, Allard R W and Kahler A L. Nonrandom mating in an open-pollinated maize population. *Genetics*, 1986, **112**: 669~680
- 18 Lande R and Schemske D W. The evolution of self fertilization and inbreeding depression in plant. I. Genetic models. *Evolution*, 1985, **39**: 24~40
- 19 Murawski D A and Hamrick J L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity*, 1991, **67**: 167~17
- 20 Watkins L and Levin D A. Outcrossing rates as related to plant density in *Phlox drummondii*. *Heredity*, 1990, **65**: 81~89
- 21 Ritland K. Inferences about inbreeding depression based upon changes in the inbreeding coefficient. *Evolution*, 1990, **44**: 1230~1241
- 22 Charlesworth D. The apparent selection on neutral marker loci in partially inbreeding populations. *Genet Res*, 1991, **57**: 159~176
- 23 Dudash M R. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae); a comparison in three environments. *Evolution*, 1990, **44**: 1129~1139
- 24 Kohn J R and Biard J E. Outcrossing rate and inferred levels of inbreeding depression in gynodioecious *Cucurbita foetidissima* (Cucurbitaceae). *Heredity*, 1994, **75**: 77~83
- 25 Denslow J S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann Rev Ecol Syst*, 1987, **18**: 431~451
- 26 Lloyd D G. Some reproductive factors affecting the selection of self fertilization in plants. *Am Nat*, 1979, **113**: 67~79
- 27 Holsinger K E. Dispersal and plant mating systems: The evolution of self fertilization in subdivided populations. *Evolution*, 1986, **40**: 405~413