

- [8] 张宝琴,白雪芳,顾立华,等. 生化他感作用与高寒草甸上人工草场自然退化现象的研究. 生态学报, 1989, 9(2): 115~120.
- [9] 曾任森,林象联,骆世明,等. 澎蘘菊的生化他感作用及生化他感作用物的分离鉴定. 生态学报, 1996, 16(1): 20~27.
- [10] Sembdancer G, Parthier B. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1993, 44: 569.
- [11] 丘明新,刘家琼. 试论油蒿植物群落的利用. 自然资源, 1982, (2).
- [12] 雍世鹏,郭锡锋. 内蒙古植被,第九章,沙地植被. 中国科学院内蒙古、宁夏综合考察队. 北京: 科学出版社, 1985.
- [13] 王庆锁. 我国油蒿研究的一些进展. 中国草地, 1992, 2: 74~78.
- [14] Stiles L H, et al. Effects of Two Sesquiterpene Lactones Isolated from *Artemisia Annuua* on Physiology of *Lemna Minor*. *J. of Chemical Ecology*, 1994, 20(4): 969~978.
- [15] Kil B S, Yun K W. Allelopathic Effects of Water Extracts of *Artemisia princeps* var. *orientalis* on Selected Plant Species. *J. of Chemical Ecology*, 1992, 18(1): 39~51.
- [16] Friedman J, et al. suppression of Annuals by *Artemisia Herba-Alba* in The Negev Desert of Israel. *J. Ecology*, 1977, 65: 413~426.
- [17] Funke G L. The Influence of *Artemisia absinthium* on Neighboring Plants. *Blumea*, 1943, 5: 281~293.
- [18] Halligan J P. Toxicity of *Artemisia californica* to Four Associated Herb Species. *Am. Midt. Nat.* 1976, 95: 406~421.
- [19] 张文彬主编. 内蒙古自治区伊克昭盟毛乌素沙地农牧业资源及调查区划. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1989.
- [20] 北京大学地理系等. 毛乌素沙区自然条件及其改良利用. 北京: 科学出版社, 1983.
- [21] 李博. 内蒙古鄂尔多斯高原自然资源与环境的研究. 北京: 科学出版社, 1990.
- [22] 中国科学院上海药物研究所. 中草药有效成分提取与分离(第2版). 上海: 上海科学技术出版社, 1983.
- [23] Einhellig F A. In: Putnam A. R. and C. S. Tang Eds, *The Science of Allelopathy*. John Wiley & Sons. New York, 1986. 171.
- [24] Glass A D M. *J. Exp. Bot.* 1974, 25: 1104.

# 黄山青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*) 个体繁殖贡献率

陈小勇, 宋永昌

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

5792.160.2

**摘要:** 结合 Schoen & Stewart 和 Roeder 等的方法构建了一个根据幼苗中配子的频率计算种群内各个体繁殖贡献率的模型, 并对黄山一青冈种群内个体繁殖贡献率进行了计算, 结果表明, 该种群中幼苗的观察频率与期望频率存在显著的差异 ( $P < 0.01$ )。成体的繁殖贡献率存在较大的差异, 3 个个体的繁殖贡献率为 0, 对幼苗贡献率最大的达 10.89%, 种群外个体对幼苗的贡献率也较大, 为 18.42%。个体之间的交配以相隔 3~12m 最多, 自交约为 8%, 与种群外传来的花粉交配占总的 17.65%。主要是研究种群较小且与邻近种群相隔不远有关, 另外, 青冈风媒传粉也是造成此现象的原因之一。

**关键词:** 配子频率; 繁殖贡献率; 交配距离; 幼苗; 青冈

## Individual reproductive contributions in a population of *Cyclobalanopsis glauca* in Huangshan

CHEN Xiao-Yong, SONG Yong-Chang (Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:** A method was developed to estimate the individual reproductive contributions according to frequencies of gametes of seedlings by combining methods of Schoen & Stewart and Roeder *et al.* Individual reproductive contributions in a *Cyclobalanopsis glauca* population in Huangshan were estimated by this method. Significant difference was found between observed and expected frequencies ( $P < 0.01$ ). Reproductive contributions (RCs) of individuals varied greatly. RCs of 3 individuals were 0 and the highest RC was 10.8% (individual 24). PC of individuals out of the population was 18.42%. Mates were mainly occurred between individuals with a distance of 3~12m. Selfing rate was about 8%, and probability of mate with pollen out of the population was 17.65%. The research population was small and not far from other populations might be used to explain the above results, and wind-pollination can also lead to these situations.

**Key words:** gamete frequency; reproductive contribution; mating distance; seedling; *Cyclobalanopsis glauca*

文章编号: 1000-0933(1999)05-0677-06 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

自然种群的结构、交配、基因流动以及个体的适合度是种群生物学研究的重要内容, 其种群谱系的建立是综合研究以上内容的重要方法。对于植物种子来说, 母系分析比较简单, 直接观察即可, 因此, 只要进行父系分析就可完成其谱系。父系分析 (paternity analysis) 是从众多候选者中筛选出唯一的父本, 采用等位酶技术仅在少数植物中得到较成功的应用<sup>[1,2]</sup>。Chakraborty 等<sup>[3]</sup>从理论上推导认为, 等位酶不能提供足够的变异位点来为每个后代确定其父本。许多研究者采用一些较新的 DNA 技术, 如 RFLP、VNTR 和 RAPD 等, 但由于各自的缺陷, 也不能满足要求<sup>[4]</sup>, 在不能进行严格的父系分析时, 一些研究者基于似然分析, 将与后代遗传相似性最大的个体作为父本<sup>[5,6]</sup>, 然而, 这种方法不能充分利用已有的数据, 并且对于特定基因位点, 纯合子往往较杂合子具有更高的相似性分数, 因而存在着统计偏差<sup>[7,8]</sup>。由于以上原因, 就发

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39370135)

收稿日期: 1997-07-20; 修订日期: 1999-03-20

展了父性拆分法(fractional paternity assignment),根据与后代的遗传相似性程度,将父性拆分,计算各成体的繁殖贡献率<sup>[7]</sup>,这种方法能充分利用已有的数据,并且是对各父本相对繁殖贡献的无偏估计<sup>[4]</sup>,因而受到较多的重视。然而对幼苗来说,确定其父本、母本比较困难,虽然也可以采用与父系分析类似的方法来确定一些幼苗的父本和母本<sup>[9]</sup>,但不能确定父、母本的幼苗比例很高。因而不能有效地反映成熟个体对幼苗库的贡献情况。本文首先构建一个根据幼苗中各种配子型比例测定成体繁殖贡献率的模型,再以我国亚热带常绿阔叶林优势种青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)为例进行分析。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究种群和基因型测定

本研究中所采用的青冈种群位于安徽省黄山风景管理区(E118°17', N29°43')西部的小岭至钩桥,该地分布着长约 2km、宽数十米的以青冈为优势种的原生群落,该地坡度较大,岩石露头率约为 30%。为了便于研究,在该地选择了一个面积较小(约为 600m<sup>2</sup>)、相对隔离的林地,研究的青冈种群与其他种群相距约 100m,但中间有零星分布的青冈个体存在。将选定种群内所有成熟个体(胸径≥2.5cm)定位,测定成熟个体两两之间的距离。1994-11,在标记的个体和实生幼苗上选取当年萌发的嫩叶作为待测材料,迅速带回实验室,尽快分析成体和幼苗的基因型。基因型分析采用不连续垂直板型聚丙烯酰胺凝胶电泳<sup>[10]</sup>进行,共分析了 10 余种酶系,但仅 5 种具可判的谱带,其中有 5 个多态位点,它们是过氧化物酶(POD, 2 个位点)、酯酶(EST, 2 个位点)和谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT, 1 个位点)。酶谱的判译参见文献<sup>[10]</sup>。

### 1.2 分析方法

1.2.1 幼苗中配子类型观察频率和期望频率的比较 设有  $N_p$  个亲本和  $N_s$  个幼苗,又假设  $N_s$  个幼苗有  $N_{sc}$  种基因型。若(1)每个繁殖个体产生的配子数目是相同的(即繁殖贡献率相同), (2)所有的繁殖个体随机交配, (3)种子发育至幼苗的机会相等,那么,幼苗中配子型  $i$  的比率( $\phi_i$ )为<sup>[10]</sup>:

$$\phi_i = 1/N_p \sum_j R_{ij} n_j \quad (1)$$

其中  $R_{ij}$  是配子  $i$  由亲本基因型  $j$  形成的概率,  $n_j$  是基因型为  $j$  的亲本数目。

观察的配子频率与期望值的差异采用  $\chi^2$  进行检验,若差异显著,则表明以上 3 个假设中有一项或多项不成立<sup>[11]</sup>。

1.2.2 繁殖贡献率的测定 前面的检测方法可以提供双亲繁殖率和个体间交配概率是否相等的信息,但是不能说明造成这种偏差的实质<sup>[11]</sup>。要知道偏差来自何处,必须估计双亲的贡献率。

假设  $\alpha$ 、 $\beta$  分别为父、母本,  $\gamma$  为幼苗,则有转移概率:

$$T(\gamma|\alpha, \beta) = \sum_{\phi} Pr(\text{配子 } \phi | \text{基因型 } \alpha) \cdot Pr(\text{配子 } \mu | \text{基因型 } \beta) \cdot I(\gamma) \quad (2)$$

若配子  $\phi$ 、 $\mu$  结合可以形成  $\gamma$ , 则  $I(\gamma)=1$ , 否则为 0。例如父本为 AABb, 母本为 aaBb, 则幼苗为 AaBb 的概率为:  $1 \times 1/2 = 1/2$ 。这样,对基因型为  $k$  的幼苗  $\gamma(k)$  来说,基因型为  $i$  的成体的贡献率为:

$$f(i, k) = \sum_j T(\gamma(k)|\alpha(i), \beta(j)) / \sum_j \sum_k T(\gamma(k)|\alpha(i), \beta(j)), \quad i, j = 1, 2, \dots, N_{PG} \quad (3)$$

$N_{PG}$  是繁殖个体基因型数目,  $N_{PG} \leq N_P$ 。由于青冈是自交亲合植物,各个体既可能是父本或母本,也可能同时为父、母本。因此以下不区分父、母本,统称亲本,设为  $\alpha$ , 故上式可以写成:

$$f(i, k) = \sum_j T(\gamma(k)|\alpha(i), \alpha(j)) / \sum_j \sum_k T(\gamma(k)|\alpha(i), \alpha(j)) \quad (4)$$

对于基因型  $k$  的幼苗,存在  $\sum_i f(i, k) = 1$ 。对所有幼苗基因型可以计算相应的亲本繁殖贡献率,有:

$$F_G(i) = \sum_k^{N_{SC}} f(i, k) / \sum_k^{N_{SC}} \sum_k f(i, k), \quad \sum_i F_G(i) = 1 \quad (5)$$

对所有幼苗可以计算相应的亲本贡献率,有:

$$F_S(i) = \sum_k^{N_{SC}} f(i, k) \cdot n_k / \sum_k \sum_k f(i, k) \cdot n_k, \quad \sum_i F_S(i) = 1 \quad (6)$$

其中  $n_k$  为基因型  $k$  的幼苗数。

## 2 结果

2.1 幼苗中配子的期望频率和观察频率比较

本文研究的种群中有 26 个成体(不含无性系分株),由 23 种基因型组成,可以形成 56 种配子类型;种群内有 19 株实生幼苗,有 13 种基因型,它们由 17 种配子类型组成。根据基因型分析,有 2 种幼苗基因型的配子型组合不存在于该种群的成体中,表明它们是由种群外扩散而来的种子萌发形成的。另有 3 种幼苗基因型中各有 1 个不存在于该种群,说明是由花粉带来的。这样共有 6 种配子类型不存在于种群中,它们是以种子或花粉形式由种群外扩散而来。

由成体经减数分裂形成幼苗中配子类型的概率见表 1。根据公式(1)和表 1 的概率计算的幼苗中配子类型的期望频率见表 2,采用修正的  $\chi^2$  分析对期望频率和观察频率之间的差异进行检验,结果表明两者之间存在极显著的差异( $P < 0.01$ )。这说明种群中成熟个体对幼苗中配子的贡献率存在显著差异或(和)种子发育形成幼苗的机会不等。

表 1 成体形成幼苗配子型的概率

Table 1 Probabilities of gametes in seedling produced by adults

配子* Gamete	成体基因型 Genotype of adult																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
D	D	D	B	D	D	B	B	D	B	A	A	C	A	B	B	D	D	B	A	D	D	B	D	D	B	D	
D	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	A	B	A	B	A	B	C	B	C	A	C	C	B	A	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
D	A	C	D	D	D	D	D	D	D	C	D	D	C	D	D	B	D	D	D	D	D	C	D	D	D	D	
B	B	A	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	A	
Gamete	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
D	D	D	D	D	D	C	C	D	C	B	B	D	B	B	D	B	B	D	D	D	D	B	D	D	D	D	
D	B	B	B	B	B	D	D	D	B	B	D	B	B	B	B	B	B	B	D	B	D	B	D	B	B	D	
B	A	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
D	E	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	F	D	D	D	D	D	E	D	E	D	D	
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B	B	B	B	B	
ABCDB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/8	1/8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
BBCDB	0	0	0	0	0	0	1/8	1/4	0	1/2	1/8	1/8	0	0	1/8	0	0	0	1/4	0	0	0	0	0	1/8	0	
BBCDB**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
BDCDB	0	0	0	0	0	0	1/8	1/4	0	0	0	1/8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/4	0	0	0	1/8	
CBCDB	0	0	0	0	0	0	1/8	1/4	0	1/2	0	0	1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CBCEB**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DBADB	0	1/2	0	1/4	0	1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DBBCB	0	0	1/4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DBBDB	0	0	1/4	1/4	1	1/2	0	0	1/4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DBCBB**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DBCCB**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DBCDA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	1/2	1/4	1/4	0	0	0	0	1/8	
DBCDB	0	0	0	0	0	0	0	0	1/4	0	0	0	1/2	0	0	0	0	1/2	1/4	1/4	0	1/2	1	1/2	1/8		
DBCEB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	0	0		
DDCBB**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DDCDB	0	0	0	0	0	0	0	0	1/4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/4	0	0	0	0	0	1/8	
DDCEB**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

\* 位点的排列顺序为 POD-1、POD-2、EST-1、EST-2 和 GOT-2。The order of the loci is POD-1、POD-2、EST-1、EST-2 and GOT-2. \*\* 外来配子 Gametes from out of the population.

2.2 成体对幼苗的贡献率

根据幼苗中配子类型的频率估计各成体对幼苗基因型和幼苗数的贡献率见图 1。结果表明,各个体的繁殖贡献率存在很大差异,个体 1、11 和 16 的贡献率最小,为 0。个体 23 对幼苗基因型的贡献率最大,为 7.03%;而对幼苗贡献率最大的则是个体 24,为 10.89%;各成体平均贡献率为 3.85%。图 1 也显示出种群外青冈个体的贡献也有一定比率,对幼苗的贡献率为 18.42%,而对基因型的贡献率达 26.92%,说明种群外借助花粉和种子的基因流强度是比较大的。主要是由于所研究的种群较小,且与其他青冈种群相隔不远

表2 配子类型的期望频率和观察频率的比较  
Table 2 Comparison of observed and expected frequencies of gametes

配子类型 Gamete	期望频率 Expected frequency	观察频率 Observed frequency	$\chi^2$
ABCDB	0.0096	0.0263	76.47 ( $P < 0.01$ )
BBCDB	0.0620	0.1314	
BBCEB	0	0.0263	
BDCDB	0.0337	0.0526	
CBCDB	0.0529	0.0263	
CBCEB	0	0.0263	
DBADB	0.0481	0.0263	
DBBCB	0.0096	0.0263	
DBBDB	0.1250	0.0263	
DBCBB	0	0.0526	
DBCCEB	0	0.0263	
DBCDA	0.0271	0.0263	
DBCDB	0.1394	0.3947	
DBCEB	0.0192	0.0263	
DDCBB	0	0.0263	
DDCDB	0.0337	0.0526	
DDCEB	0	0.0263	

\* 位点的排列顺序为 POD-1、POD-2、EST-1、EST-2 和 GOT-2. The order of the loci is POD-1、POD-2、EST-1、EST-2 and GOT-2

确定一对亲本<sup>1)</sup>。并且,以上两种方法存在不能充分利用已有的数据和亲本倾向于纯合子等缺陷,因而在计算个体的繁殖贡献率时会带来较大的偏差<sup>[7,8]</sup>。

采用拆分法分析亲本的繁殖贡献率克服了以上缺陷。分析表明,青冈幼苗中配子的观察频率和期望频率之间存在显著的差异(表1),说明不同个体的繁殖贡献率存在差异,或者个体发育过程中存在选择作用,这种现象在 *Picea glauca* 中也存在<sup>[11]</sup>。进一步分析表明不同青冈个体的繁殖贡献率确实存在较大差异(图1),有的繁殖贡献率为0,有的可达10.89%。Smouse & Meagher<sup>[4]</sup>在 *Chamaelirium luteum* 种群中发现个体间的繁殖贡献率也是不相等的,也有不少个体的繁殖贡献率为0。即使相同个体,在不同的年份和季节,繁殖贡献率也存在很大差异,Schoen & Stewart<sup>[11]</sup>在 *Picea glauca* 中发现父本的繁殖率在季节和年际间存在变异,1984年种群内20%的个体提供了种子中50%的雄配子,而在1985年,同样的个体却提供了70%的雄配子。野外观察表明青冈的结实存在大小年现象,在大年个体结实很多,小年结实很少,甚至没有结实;并且不同植株的大小年不一致,这说明在不同年份青冈个体的繁殖贡献率存在很大的波动现象,最终也使对幼苗的贡献率存在波动现象。

个体繁殖贡献率的差异可能是由于植株花粉产量存在差异,这在一些针叶植物中已有报道<sup>[14,15]</sup>,或者由于限制性的花粉扩散导致的非随机传粉,青冈是风媒传粉植物,花粉的散布呈指数衰减,因此以上原因是可能存在的,另外,种子萌发或幼苗发育过程中的选择作用也可以导致测定的个体繁殖成功率存在差异,而结实的大小年现象则表明另外可能还有生长和繁殖上能量分配方面的原因。

### 3.2 交配系统和基因流

青冈是自交亲物种,根据种子基因型,采用多位点杂交率估测的杂交率较低,为0.332<sup>[16]</sup>,前文采用

之故。

### 2.3 成体间的交配距离

由于种群内各成体间的空间距离是已知的,因此根据成体间交配可能形成幼苗的概率以及成体间的距离,可以计算出相隔不同距离的个体间的交配概率。黄山青冈种群内交配概率与交配距离之间的关系见图2。由图可知,相隔距离不同的个体之间的交配概率是不相同的,随着距离的增加,交配概率呈尖峰分布,交配概率以相隔6~9m的个体间最大,它们间的交配占总交配的16.92%。结果也表明,该青冈种群内个体的自交较小,自交率约为8%。种群外以花粉形式的基因流占种群内花粉基因流总量的17.65%。这个数值是很高的。

## 3 讨论

### 3.1 繁殖贡献率

个体繁殖产生的后代数是个体适合度的重要内容,因此许多研究者致力于为后代确定亲本,并发展了多种方法<sup>[12]</sup>。最初的亲本分析是采用遗传排除和似然估计法,然而它们不能充分确定植物后代(种子和幼苗)的亲本,Meagher<sup>[5]</sup>采用8个多态酶位点仅能确定2%的种子的父本,而Devlin & Ellstrand<sup>[13]</sup>采用10个酶位点研究了一个具41个个体的

定父本。在前文中也发现,采用遗传排除法只能确定1个幼苗的亲本,而采用似然分析法,也只有不到一半的幼苗可以

确定一对亲本<sup>1)</sup>。并且,以上两种方法存在不能充分利用已有的数据和亲本倾向于纯合子等缺陷,因而在计算个体的繁殖贡献率时会带来较大的偏差<sup>[7,8]</sup>。

1) 陈小勇,宋永昌. 自然定居青冈幼苗的亲本分析. 武汉植物学研究.

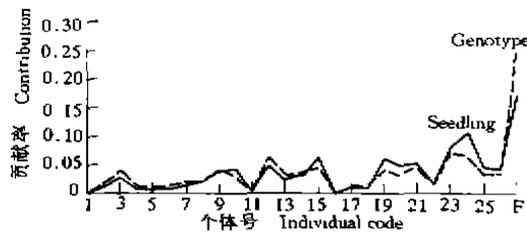


图1 成体对幼苗基因型和个体数的贡献率

Fig. 1 Contributions of adults to genotypes and individuals of seedlings

(F 种群外成体的贡献率 Contribution of adults out of the population)

布方式不同的植物种群间和种群内基因流存在很大差异。种群外基因流能够增加有效种群大小,降低遗传漂变的效应,在不存在选择作用时,Wright 认为每世代仅需 1 个有效交换的个体就能防止遗传漂变引起的种群间遗传分化,Slackin 通过模拟研究,认为每 2 代有 1 个就足矣<sup>[19]</sup>。存在选择作用时,基因流对植物种群遗传结构的影响与选择相反,选择使不同种群或种群内不同局部发生遗传分化,而基因流能够阻止遗传分化。当选择压力很大或基因流很小时,较短距离内种群就会发生较大的遗传分化,如在铜污染的和未被污染的土壤上的 *Trachypogon spicatusz* 在 3m 就存在显著的遗传分化<sup>[20]</sup>。如果基因流很大,能够克服选择压力,则种群间和种群内的分化就很小。青冈种群间的基因流强度较大,使得华东地区青冈种群间遗传分化程度低<sup>[21]</sup>;种群内遗传分化也小,本文研究的小种群与 2km 外的另一小种群间的遗传分化度( $G_{ST}$ )不到 1%<sup>[22]</sup>。本文也揭示出种群外基因流在种群总基因流中占有一定的比例,主要是由于本文研究的种群较小且与其他种群相隔不远,而青冈是风媒传粉植物,花粉传播距离远,基因流较大<sup>[20]</sup>;另外,啮齿动物对青冈种子的二次传播也是原因之一。

亲本分析揭示的种群间基因流在不同植物种类中变化较大,在 *Pinus elliotii* 中种群间基因流强度达 88%,而在 *Picea glauca* 中只有 0.1%。Devlin & Ellstrand<sup>[33]</sup>发现虫媒传粉的 1 年生草本植物 *Rhaphanus sativus* 的种群中,3%的取样种子是与种群外的花粉交配形成的,而在青冈种群中,种群外对幼苗的贡献率达 18.42%。即使是同一物种,不同种群中测定的种群间基因流强度也有较大差异,Neale 发现相隔 161m 的 *Pseudotsuga menziesii* 种群之间的基因流强度为 20%~27%,而相隔 2000m 的种群间基因流为 4%~15%<sup>[23]</sup>。Ellstrand 等采用遗传排除法发现在 *Raphanus sativus* 中因种群大小不同,外部进入的花粉量不同,种群间基因流为 0.2%~4.5%,相差 22 倍;而在年际间为 3.2%~18.0%,相差 6 倍;结果还表明距离为 100~1000m 的种群间花粉形式的基因流与空间距离无关<sup>[33]</sup>。

在风媒传粉以及重力扩散种子的物种中,花粉和种子散布在同一(亚)种群内一般成指数衰减,由于成体间的距离、种子和花粉产量等的差异,不同距离的基因流存在差别,表现在幼苗中测定的个体间交配概率与距离相关。一般地说,种群内随着距离的增加,基因流减少,个体间交配的概率也小。在青冈种群中,测定的交配概率大的也是近距离的个体之间(3~12m)(图 2),反映了花粉和种子散布的规律。Meagher<sup>[5,24]</sup>、Meagher & thompson<sup>[9]</sup>在虫媒传粉植物 *Chamaelirium luteum* 中则发现相隔中等距离的个体间的交配概

似然估计法进行亲本分析估计的自交率为 41.18%<sup>1)</sup>,而本文从幼苗中估计的自交约为 0.08,3 个结果的差异较大,一是由于多位点杂交率模型是基于混交模型,根据种子基因型测定的交配系统<sup>[17]</sup>,包含近亲个体间的杂交;其次,本文是根据野外自然生长的幼苗进行测定的,受自然状况下影响种子传播、萌发和幼苗生长的诸多因素的影响,前文结果指出青冈中存在较大的近交衰退现象,由于这个原因,使自交和近交形成的种子萌发的幼苗在自然条件下萌发率低,从而使得根据自然生长的幼苗测定的自交率较低。综合这些结果,青冈的杂交率与其生物学性质基本上是一致的<sup>[18]</sup>。

基因流是影响种群遗传结构重要的进化因素,包括种群间基因流和种群内基因流,传粉类型和种子散

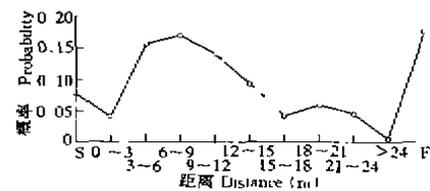


图2 不同距离个体间的交配概率

Fig. 2 Mating probability of individuals with different distance

(S 自交 Selfing; F 与外来花粉交配 Mating with pollen from out of the population)

率最大,根据幼苗分析的结果表明,花粉扩散的平均距离为 10.4m,分布曲线呈尖峰分布,与正态分布差异显著<sup>[9]</sup>,主要是由于受昆虫的飞行行为的影响,而昆虫的飞行行为受许多因素的影响。

#### 参考文献:

- [1] Ellstrand NC. Multiple paternity within the fruits of the wild radish, *Raphanus sativus*. *Am Nat.* 1984, **124**: 819~828.
- [2] Broyles SB & Wyatt R. Paternity analysis in a natural population of *Asclepias exaltata*: multiple paternity, functional gender, and the "pollen donation hypothesis". *Evolution*. 1990, **44**: 1454~1468.
- [3] Chakraborty R, Meagher T & Smouse PE. Parentage analysis with genetic markers in natural populations. 1. The expected proportion of offspring with unambiguous paternity. *Genetics*. 1988, **118**: 527~536.
- [4] Smouse PE & Meagher TR. genetic analysis of male reproductive contributions in *Chamaelirium luteum* (L.) Gray (Liliaceae). *Genetics*. 1994, **136**: 313~322.
- [5] Meagher TR. Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely parents. *Am Nat.* 1986, **128**: 199~215.
- [6] Roeder K, Devlin B & Lindsay BG. Application of maximum likelihood methods to population genetic data for the estimation of individual fertilities. *Biometrics*. 1989, **45**: 363~379.
- [7] Devlin B, Roeder K & Ellstrand NC. Fractional paternity assignment: theoretical development and comparison to other methods. *Theor Appl Genet*. 1988, **76**: 369~380.
- [8] Adams WT, Griffin AR & Moran GF. Using paternity analysis to measure effective pollen dispersal in plant populations. *Am. Nat.* .1992, **140**: 762~780.
- [9] Meagher TR & Thompson EA. Analysis of parentage for naturally established seedlings of *Chamaelirium luteum*. *Ecology*. 1987, **68**: 803~812.
- [10] 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, 1996, **4**(4): 10~16.
- [11] Schoen DJ & Stewart SC. Variation in male fertilities and pairwise mating probabilities in *Picea glauca*. *Genetics*. 1987, **116**: 141~152.
- [12] 陈小勇. 自然植物种群的亲本分析及其在生态学研究中的应用. 生态学杂志. 1999, **18**(2): 30~35.
- [13] Devlin E & Ellstrand NC. Male and female fertility variation in wild radish, a hermaphrodite. *Am. Nat.* , 1990, **136**: 86~107.
- [14] Muller-Starck G & Ziehe M. Reproductive systems in conifer seed orchards. 3. female and male fitness of individual seeds realized in seeds of *Pinus sylvestris* L. *Theor Appl Genet*. 1984, **69**: 173~177.
- [15] Schoen DJ & Stewart SC. Variation in male reproductive investment and male reproductive success in white spruce. *Evolution*. 1986, **40**: 1109~1121.
- [16] 陈小勇, 宋永昌, 黄山钓桥青冈种群的交配系统和近交衰退. 生态学报, 1997, **17**(5): 462~468.
- [17] Ritland K. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *J Hered.* 1990, **81**: 235~237.
- [18] Barrett SCH & Eckert CG. *Variation and evolution of mating systems in seed plants*. In: Kawano S ed. Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants. London: Academic Press, 1990, 229~254.
- [19] 陈小勇. 植物的基因流及其在珍稀濒危植物保护中的作用. 生物多样性, 1996, **4**(2): 97~102.
- [20] Drew A & Reilly C. Observation on copper tolerance in the vegetation of a Zambian copper clearing. *J. Ecol.* 1972, **60**: 439~444.
- [21] 陈小勇, 王希华, 宋永昌. 华东地区青冈种群遗传多样性和遗传分化. 植物学报, 1997, **39**(2): 149~155.
- [22] 陈小勇, 宋永昌. 安徽黄山西部青冈种群微生境遗传分化研究. 植物资源与环境, 1998, **7**(1): 10~14.
- [23] Ellstrand N C. et al. Gene flow by pollen into small populations: data from experimental and natural stands of wild radish. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1989, **86**: 9044~9047.
- [24] Meagher TR. Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. male reproductive success. *Am Nat.* 1991, **137**: 738~752.