

海草克隆性及其种群遗传效应

苗 苑^{1,2}, 徐娜娜^{1,2}, 于 硕^{1,2}, 耿 艳³, 陈小勇^{1,2,*}

(1. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; 2. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062;
3. 上海市东新中学, 上海 200063)

摘要: 海草是适应在海洋环境中生存和繁殖的单子叶植物, 由于所处环境常存在潮汐、风暴等的干扰, 海草形成了一系列适应特征, 克隆性是其中突出的一个。所有的海草都具有水平根状茎, 许多海草也具有垂直根状茎, 在一些海草中, 也观察到无性生殖(无融合生殖)。与克隆生长有关的参数(如节间长度、间隔子长度、分枝角度以及延伸速率和分枝率等)对于海草的克隆生长有着决定性影响, 但繁育系统对克隆斑块大小也有较大影响。强烈的克隆性影响着海草的遗传变异。总体来看, 海草种群内遗传多样性比陆生植物低, 也低于另一类海洋高等植物—红树植物, 利用 DNA 标记观察到的多样性高于等位酶标记。在一些海草植物种群中观察到较高的克隆多样性, 但也有一些种群由单一基因型或少量基因型组成, 其原因主要是由于奠基者效应和克隆生长。通常克隆植物中基因流有限, 但是海草的克隆片段可能远距离扩散, 从而提高种群间的基因流。就克隆生长对种群空间结构和交配系统的影响进行了综述。

关键词: 海草; 克隆性; 遗传变异; 空间遗传格局; 交配系统

文章编号: 1000-0933(2009)07-3846-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Clonality and its population genetic consequences in seagrasses

MIAO Yuan^{1,2}, XU Na-Na^{1,2}, YU Shuo^{1,2}, GENG Yan³, CHEN Xiao-Yong^{1,2,*}

1 Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China

2 Shanghai Key Laboratory for Ecological Processes and Restoration, Shanghai 200062, China

3 Dongxin Middle School, Shanghai 200063, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3846 ~ 3853.

Abstract: Seagrasses are monocotyledonous species that are adapted to live and reproduce entirely in the marine environments, where they suffer from a variety of disturbances, such as tides, hurricanes. To adapt to these environments, seagrasses have evolved a series of characteristics, among which strong clonality is a prominent one. All the seagrasses have horizontal rhizomes, and many species have vertical rhizomes. In some seagrass species, clonal reproduction, via apomict, was also observed. We reviewed the parameters relating to clonal growth, such as internodal length, spacer length and branching angle as well as rhizome elongation and branching rates, of seagrass species. These parameters have determinant impacts on the expanding of seagrass patches. However, breeding system may also affect patch sizes. Strong clonality has essential influences on genetic variation of seagrasses. Generally, seagrass species have relatively lower within-population genetic variation than terrestrial plants or mangroves, another group of marine flowering plants, although DNA markers, such as microsatellites, have revealed much higher variation than allozymes did and higher than that of previous thought in seagrasses. High variation in clonal diversity was found in many seagrass populations, but single or few genotypes were also found in some populations due to founder effect and strong clonality. Although gene flow usually was thought to be restricted in clonal species, it was reported that clonal fragments may be transported to a long distance and therefore to promote gene

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)资助项目(2007AA09Z432); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD03A15); 上海市科学技术委员会重大资助项目(07DZ12038)

收稿日期: 2008-11-30; 修订日期: 2009-04-21

致谢: 感谢 Helmholtz Center for Environmental Research-UFZ 的 Miao-Miao Shi 博士对本文写作给予帮助。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn

flow among populations. Effects of clonality on within-population structuring and mating system were also reviewed.

Key Words: seagrass; clonality; genetic variation; spatial genetic structure; mating system

海草(seagrasses)是分布于低潮带或潮下带的单子叶草本植物,由海草组成的海草床是重要的海洋生态系统类型,具有吸收污染物、改善水质、为其他动物提供重要栖息地和食物来源等重要作用。由于海草具十分重要的生态系统服务功能,国际上对海草的生态学^[1,2]、种群遗传结构^[3,4]等已有很多研究。海草所处生境受波浪、潮汐和海流的影响,在长期的进化过程中,海草形成了许多适应特征,如克隆生长,这一特征有助于它们固着在松软的海底,成为海岸的天然屏障。作为一类典型的克隆植物,海草很强的克隆性必然对种群统计和种群遗传结构带来明显的影响。本文在对海草克隆生长特点综合分析的基础上,阐述克隆性对海草种群遗传多样性、种群内和种群间空间结构以及交配系统的影响。

1 海草的克隆特征及其种群统计效应

1.1 海草的克隆特征与生长策略

克隆生长过程中的间隔子长度、分枝强度和分枝角度等形态参数对克隆构型有着决定性影响^[5,6]。海草的克隆生长通过根状茎(rhizome)进行,所有的海草都具有水平方向的根状茎,Marbà & Duarte^[1]总结了 27 种海草植物克隆生长的特征,发现海草的间隔子长度中等,平均为 1.1 ~ 6.9 cm(表 1),并且间隔子长度与根状茎直径存在显著的正相关关系。水平根状茎的节间长度与其粗细也显著相关,根状茎越细,节间长越长。海草的分枝强度相差较大,水平根状茎平均分枝率(分枝数/节间数 × 100%)为 0.06% (泰来藻 *Thalassia testudinum*) ~ 25.97% (塔斯马尼亚异叶藻 *Heterozostera tasmanica*) (表 1),即前者平均约 1800 个节间才形成 1 个分枝,而后者约每 4 个节间产生 1 个分枝;回归分析表明,分枝率与根状茎直径也呈显著的负相关,并且种内的变异系数较大^[1]。水平根状茎的分枝角度一般小于 90°,为 19° ~ 81°(表 1),平均约为 60°。不同物种的分枝角度也与根状茎粗细显著相关,根状茎越细,分枝角度越大。此外,许多海草还形成垂直方向延伸的根状茎(vertical rhizome),其延伸速率与根茎节间长度存在正相关关系,而与其他性状间的相关性则不明显^[1]。这些克隆参数在种内有较大的变幅,一般来讲,水平延伸速率、分枝频率和分枝角度的种内变异可达 72%、34% 和 36%^[1],主要是受环境因素(如干扰、基质、水深和流速、盐度、营养、动物取食等)的影响^[7,8],例如,在干扰情况下,克隆的水平扩散速度有所降低^[9]。

上述形态参数(尤其是间隔子长度)影响着克隆生长策略(growth strategy),间隔子很短的克隆植物往往表现为密集型(phalanx)生长类型;在间隔子长的克隆植物中,则形成游击型(guerrilla)生长类型。但在海草中,不同植物的间隔子长度相差不大(表 1),从这些参数来看,它们的克隆构型应差不多。然而,克隆构型除受这些基本参数影响外,还与植物的繁育系统有关。与陆生植物中雌雄异株类型仅占很小的比例(约 4%)不同,海草中 75% 为雌雄异株,19% 的物种为雌雄异花同株,只有 6% 的物种为两性花^[10],Stebbins^[11]指出,自交不亲和克隆植物的典型生长策略为游击型,因此基株(genet)的密集分布将严重降低繁殖潜力;而自交亲和克隆植物则常为密集型。自交亲和的矮大叶藻(*Zostera noltii*)和雌雄异株的小海神草(*Cymodocea nodosa*)间的对比研究表明,前者形成镶嵌格局,与密集型生长策略一致^[12,13],而后者表现为游击型的基株分布格局^[12]。

1.2 海草克隆斑块的扩展

海草水平根状茎的克隆性状影响着克隆的扩展速率,由于不同海草种类间这些性状有一定差异,不同海草的克隆扩展速率也不同。每年平均水平扩展距离较小的为聚伞藻属(*Posidonia*)、全楔草属(*Thalassodendron*)、海昌蒲属(*Enhalus*)、根枝草属(*Amphibolis*)等属的海草,如在大洋聚伞藻(*Posidonia oceanica*)不同样地间观察到的年扩散距离仅为 1 ~ 6 cm,平均为 2 cm(表 1)。而喜盐草属(*Halophila*)、二药藻属(*Halodule*)、异叶藻属(*Heterozostera*)、针叶藻属(*Syringodium*)、海神草属(*Cymodocea*)等属的年水平扩散距离均可超过 1 m,观察到的年最大扩散距离为喜盐草(*Halophila ovalis*),达 5.74 m^[1]。根状茎的不断扩展导致

其组成的斑块也不断增大,在小海神草(*Cymodocea nodosa*)中,斑块增大速率(y)与斑块年龄(x)之间存在如下关系: $\lg y = 0.89 + 0.19x$,在最初 6a,斑块大小(shoot number per patch, y)与斑块年龄也存在显著的正相关: $\ln y = -0.32 + 2.28x$,呈现年龄增加与斑块增长正反馈格局,8a 后则基本趋于稳定^[14],但在大叶藻(*Z. marina*)中没有观察到正反馈现象^[15]。不管如何,这些研究中都存在大斑块中死亡率比小斑块低的现象,其原因可能是由于固着能力随斑块增大而加强、不同分株间协同保护,或者存在生理整合作用^[14]。

表 1 海草植物克隆结构特点^[1]Table 1 Some characteristics of clonality structure of seagrasses^[1]

海草种类 Seagrass	RD (mm)	HINTL (mm)	VINTL (mm)	SL (cm)	HE (cm a ⁻¹)	VE (cm a ⁻¹)	HB (%)	Angle (°)
<i>Amphibolis antarctica</i>	2.80	7	9	3.86	20	24	2.22	48
<i>Amphibolis griffithii</i>	2.19	10	10	6.16	4	16	4.49	33
<i>Cymodocea nodosa</i>	2.37	25	1.4	2.77	40	1.4	0.59	46
<i>Cymodocea rotundata</i>	2.44	29	2	4.8	210	1.5	—	—
<i>Cymodocea serrulata</i>	2.78	38	5	5.30	153	13	8.65	42
<i>Enhalus acoroides</i>	14.1	5	n. a	6.68	3	n. a	2.54	57
<i>Halodule uninervis</i>	1.37	21	5	2.7	101	4	1.37	55
<i>Halodule wrightii</i>	1.64	20.2	1.2	2.02	223	3	9.20	—
<i>Halophila descipiens</i>	0.8	—	n. a	—	215	n. a	—	—
<i>Halophila hawaiiiana</i>	1.2	10	n. a	—	89	n. a	10.30	—
<i>Halophila ovalis</i>	1.3	17	n. a	1.7	356	n. a	16.13	72
<i>Halophila stipulacea</i>	1.12	16	n. a	—	—	n. a	—	—
<i>Heterozostera tasmanica</i>	1.74	20	7	2.07	103	9	25.97	56
<i>Phyllospadix sinuosa</i>	6.5	—	—	—	17	—	—	—
<i>Phyllospadix torreyi</i>	5	—	n. a	—	26	n. a	—	—
<i>Posidonia angustifolia</i>	5.99	18	10	7.5	12	5	8.52	21
<i>Posidonia australis</i>	7.21	15	1.5	6	9	1	7.56	21
<i>Posidonia oceanica</i>	9.7	3	1	2.81	2	1	0.51	41
<i>Posidonia sinuosa</i>	5.5	11	3	4.47	4	0.8	5.77	19
<i>Syringodium filiforme</i>	2.77	23	6	3.06	123	4	1.64	—
<i>Syringodium isoetifolium</i>	1.74	27	11	3.7	109	9	5.52	58
<i>Thalassia hemprichii</i>	3.63	4	1	6.9	54	3	—	—
<i>Thalassia testudinum</i>	5.96	15	2	7	69	4	0.06	—
<i>Thalassodendron ciliatum</i>	5.6	8	3	3.32	16	10	1.74	31
<i>Thalassodendron pachyrhizum</i>	5.64	5	6	1.9	3	5	1.70	51
<i>Zostera marina</i>	3.5	11	n. a	6.08	26	n. a	5.22	67
<i>Zostera noltii</i>	1.6	12	n. a	2.07	68	n. a	2.62	81

RD: 根状茎直径 mean rhizome diameter (mm); HINTL: 水平节间长 mean horizontal internodal length (mm); VINTL: 垂直节间长 mean vertical internodal length (mm); SL: 间隔子长度 mean spacer length (cm); HE: 水平延伸速率 mean horizontal rhizome elongation rate (cm a⁻¹); VE: 垂直延伸速率 mean vertical rhizome elongation rate (cm a⁻¹); HB: 水平分枝率 mean horizontal rhizome branching rate; Angle: 分枝角度 mean horizontal branching angle; n. a: not available (没有垂直根状茎 species without vertical rhizome)

根据观察到的海草克隆生长性状数值,也可模拟出根状茎累积水平扩展距离及其格局,从而可以预测克隆斑块覆盖的面积、形状及其随时间的变化情况。由于克隆斑块大小或延伸距离与年龄存在显著的正相关,因此,借助分子遗传标记确定每个基株(即克隆斑块)的大小后,可以根据建立起来的关系计算克隆的年龄^[16]。采用这种方法,Reusch 等^[17]计算出波罗的海一个 20m × 80m 样方中大叶藻最大克隆的年龄约为 67a。后来他们在波罗的海北部的 Aland 岛附近发现了长度至少 160m,覆盖面积不小于 6400m²的大叶藻克隆,其年龄超过 1000a^[18]。

除了以上种群统计特征影响克隆斑块大小外,近交衰退也可能影响海草克隆斑块的大小。近交衰退是由于亲缘个体间交配或自交导致适合度下降的现象,近交后代杂合度往往较非近交后代低。在其他因素一致情况下,如果存在近交衰退,那么近交后代的克隆大小可能相对较小,因为它们的竞争能力比其他克隆弱。大叶藻是自交亲和的海草,但是近交也会带来程度不同的近交衰退,Hämmerli & Reusch^[19]采用 9 对多态微卫星标记检测了斑块大小不同的克隆的基因型,发现个体的杂合性与克隆斑块大小存在显著的正相关,并且斑块越大,开花数越多,反映了适合度与斑块大小间存在正相关,近交衰退降低了克隆斑块大小。

1.3 海草中的克隆繁殖

植物克隆性的另一方面是克隆繁殖(clonal reproduction)^[20]。除根状茎形式的克隆生长外,一些海草植物也能行克隆繁殖,主要形式可能是无融合生殖。在胎生海草根枝草(*Amphibolis antarctica*)中,在澳大利亚西海岸三分之一分布范围内没有发现任何遗传变异,Waycott 等^[21]认为这种大范围的遗传一致性可能不是克隆生长的结果,尤其是在一些种群中雄性个体比例很高以及不存在固定杂交性(fixed hybridity)的证据,很可能是无融合生殖造成的。Ballesteros 等^[22]在大洋聚伞藻中发现 26% 的花序中存在假胎生现象,即通过无性繁殖直接形成小苗(plantlet)。总体来看,海草中克隆繁殖现象并不普遍,大多数只通过克隆生长进行无性扩展。尽管克隆繁殖后代可以散布到更远的地方,从而降低克隆内竞争,但是也存在很大的无法着床而死亡的风险,此外,克隆繁殖后代中不存在生理整合的优势,这些因素可能是克隆繁殖在海草中并不普遍的原因。

2 海草克隆性对遗传变异及其分配的影响

由于所有海草植物都具有很强的克隆性,一方面通过克隆生长和克隆繁殖产生大量基因型相同的个体,另一方面,由于无性繁殖(克隆生长和克隆繁殖)与有性繁殖间存在的权衡关系,很强的克隆性会影响有性繁殖的成功性和程度。因此,海草中克隆性显然会对种群遗传结构带来严重影响,这些影响体现在遗传变异在种群内和种群间的分配、遗传变异的空间格局以及交配系统等方面。

2.1 海草种群内遗传变异

在早期相当长时间内,等位酶标记是种群遗传结构研究中最常用的分子遗传标记^[23]。利用等位酶标记,在为数不多的已研究的海草中都发现遗传多样性很低,多数位点纯合,平均每位点等位基因数目多小于 2^[3],期望杂合度也很小,甚至在一些种群或物种中未能检测到任何遗传变异,仅在极少数种群中存在中等程度的遗传多样性。例如,分布于澳大利亚西海岸的雌雄异株的根枝草中,开花植株中存在雌雄的分化(比例为 3.8:1),但是 14 个等位酶位点和 18S DNA RFLP 以及 M13 DNA 指纹都未能发现多态性,与其近缘种格氏根枝草(*A. griffithii*)也仅在 2 个等位酶位点上存在差异^[21]。因此,一般认为海草种群内和种群间遗传变异很低^[24]。

随着 DNA 分子标记使用的增多,人们发现海草中遗传多样性不像等位酶标记揭示的那样低,甚至在一些种群中遗传变异还相当高。例如采用 6 个多态微卫星位点,Reusch 等^[25]发现大叶藻种群内平均每位点等位基因数为 3.3~6.7,期望杂合度为 0.324~0.607 之间。但不同种群的遗传变异程度相差较大,有的种群仅由 1 个克隆组成,有的种群中检测的基因型可能各不相同,可区分基因型比例(即基因型数/样本数)高达 100%^[25]。Arnaud-Haond 等^[26]综合分析了等位酶标记、RAPD 标记、三碱基和二碱基重复序列微卫星标记揭示的大洋聚伞藻遗传多样性,发现 DNA 分子标记揭示的遗传多样性显著高于等位酶标记,因此,他们认为以前在海草中只发现较低的遗传多样性是因为分子遗传标记的缘故,而不是真的很低,那些只检测出很低多样性的物种需要采用多态性高的 DNA 标记(特别是微卫星标记)重新评估其遗传多样性程度。

不同分子遗传标记因其多态性及检测变异能力的差异而揭示的多样性程度存在较大差异是显而易见的,这在其他植物类群中同样存在。尽管如此,总体来看采用相同分子标记在海草中发现的遗传多样性明显低于其他高等植物。在种群水平上,微卫星标记在植物中揭示的每位点等位基因数目通常多在 10 个以上,而期望杂合度一般都大于 0.5;然而,在海草中即使多态性高的种类中,每位点等位基因数目多小于 5,杂合度也常低于 0.5。在另一类海洋高等植物红树植物中,种群中也往往具有较高的遗传多样性^[27],而这些红树植物基本

上以有性繁殖为主,克隆性不强或缺失。尽管乔木通常较草本植物具有较高的遗传多样性,但在海洋高等植物中这种在克隆性和遗传多样性差异的对应关系表明,海草中遗传多样性较低与其克隆习性应有很强的联系。

一般地,植物的繁育系统与种群遗传变异有关,异交为主的植物中种群遗传多样性往往较高,而自交或近交为主的植物中种群内遗传多样性通常较低。Ruggiero 等^[12]对比了雌雄异株的小海神草和自交亲和的矮大叶藻的遗传多样性,发现后者种群内遗传多样性确实显著低于前者,但这种格局在海草中并不普遍。海草中绝大部分物种为雌雄异株,种群内理应存在很高的遗传多样性,但研究表明并非如此^[25,28,29]。

2.2 海草种群间遗传分化

影响种群间遗传分化的主要因素包括基因流、选择和遗传漂变,其中基因流的作用尤为突出。在克隆植物中,由于克隆生长的扩散距离有限,若有性繁殖弱,可导致种群间分化增加。选择的作用体现在不同基因型在不同生境中适合度差异,如果存在优势基因型,在与其他基因型竞争中存在优势,那么可能导致该基因型在种群中扩展,甚至占领整个种群;如果不同基因型在不同地点优势不同,那么不同种群将由不同基因型主导,从而增加种群间的分化。而克隆生长可以延长克隆的寿命,甚至形成长寿命的古老基因型,从而降低遗传漂变的不利影响,因而在克隆性很强的植物中,遗传漂变的作用往往不甚突出。

在海草中观察到预期的种群间较大的遗传变异差异。利用微卫星标记在一些大叶藻种群中揭示出较高的基因型多样性,种群间遗传分化与空间距离存在显著的正相关,表明在较大尺度上存在扩散限制;而在一些种群中只发现单一基因型或少量基因型^[21,25],这种由单一基因型组成的种群在分布边缘尤为常见^[28,29],一方面可能是海草拓殖中奠基者效应和强烈克隆生长的结果,另一方面也可能是选择作用的结果,因为选择效应在分布区边缘往往比较突出,这一点也由边缘种群存在显著过量的杂合子得到支持^[29]。分布于亚得利亚海北部的 2 个大洋聚伞藻种群中,利用多态微卫星标记都只发现 1 种基因型,显示出强烈的克隆生长效应^[30]。

一些海草除种子可以随海流或鸟类远距离扩散外,断裂的克隆片段也可能借助海流的作用,扩散到其他种群中,从而降低种群间的遗传分化。分子标记显示雌雄异株的泰来藻种群间具很高的相似性^[31],AFLP 检测的种群间相似性系数为 0.79~0.92, F_{ST} 仅为 0.03,表明种群间存在很高的基因流;并且相隔 2700km 的种群间有两个个体具有相同的基因型,显示出克隆片段的远距离扩散对该物种种群间遗传相似性起着重要作用^[32]。

2.3 克隆性对海草种群内空间遗传格局的影响

遗传结构除了以种群间遗传分化来描述外,在植物以及固定生活的动物中,由于有限的扩散、竞争,甚至局部选择的作用也可导致种群内遗传组成的异质分布,这种空间结构可用空间自相关结构来描述。在克隆性很强的海草中,克隆的空间布局存在 3 个不同的层次:由根状茎联系的存在不同程度生理整合的无性分株(A)、由于其他基因型的侵入或干扰形成的断裂的克隆片段(B)、属于同一基因型的包含所有分株的整个克隆(C)^[34]。

当在上述 A 层次上,由于可能分析同一克隆的多个分株,因而增加近距离的空间自相关程度。在小海神草 2 个种群中,C 层次上的 F_{ij} 在最小距离级上都不存在显著的空间自相关,而 A 层次上最小距离级存在显著的空间自相关^[33]。在大叶藻种群中,尽管最小距离级(2m)上 3 个层次上都存在显著的空间自相关,但是 A 层次的 F_{ij} 是 B 层次的 2.2~3.1 倍、为 C 层次的 3.1~5.8 倍^[34]。

在无性扩展较慢且有性繁殖的种子扩散也有限的情况下,最近邻体间的自相关程度最高,并且随着距离增加,空间自相关很快下降。小海神草的种子靠近茎叶基部,在没有扰动的情况下,种子埋在泥沙中,萌发出新的个体,因此,通常情况下种子的扩散距离有限。对西班牙 2 个种群分析表明,12m 以内存在显著的以克隆为单元的空间自相关^[33]。在意大利的小海神草种群中,克隆水平显著的空间自相关为 10m,分株中为 16m^[35]。而在大洋聚伞藻中,考虑克隆生长时,显著的正空间自相关达到 70m,不考虑克隆生长时为 40m^[36]。

邻域大小(neighbourhood size, N_b)是 Sewall Wright^[37]提出的反映种群内扩散的一个参数。最近几年发

展了根据空间自相关格局计算邻域大小的方法: $Nb = -(1 - F_{(1)})/blog$, 其中 $F_{(1)}$ 为最小距离级的共亲率 (coancestry) 或亲缘系数 (kinship coefficient), $blog$ 为共亲率对距离回归的斜率。大洋聚伞藻克隆水平的邻域大小为 39.4, 分株水平为 31.1^[36]。小海神草 2 个种群中克隆水平邻域大小分别为 23.5 和 56.8, 分株水平为 10.4 和 20.6^[33]。在意大利小海神草种群中, 测定的克隆邻域大小也较高, 为 54^[35]。

邻域大小与扩散方差(σ^2)有关, 植物扩散方差包括花粉扩散方差(σ_p^2)和种子扩散方差(σ_s^2)两个部分, 因此有 $Nb = 4\pi D\sigma^2 \left(\sigma_s^2 + \frac{1}{2} \right) \sigma_p^2$ 。由于海草都具有克隆性, 扩散还包括克隆扩散方差, 即 $\sigma^2 = \sigma_{\text{sex}}^2 + \sigma_{\text{veg}}^2$, 也就是 $\sigma^2 = \sigma_s^2 + \frac{1}{2} \sigma_p^2 + \sigma_{\text{veg}}^2$ ^[38]。因此, 根据这一方法可以推算出 3 个不同组分的相对贡献, 特别是克隆生长与有性繁殖的相对贡献。Alberto 等^[32]在小海神草中作了尝试, 在两个种群中 $\sigma_{\text{sex}}^2/\sigma_{\text{veg}}^2$ 分别为 0.65 和 1.16, 表明克隆生长在小尺度上的扩散作用与有性繁殖后代的扩散相差不大, 甚至有些情况下还会超过种子和花粉扩散的贡献。

3 克隆性对海草种群交配系统的影响

大多数海草为雌雄异株, 属强制的异交, 只有 25% 的种类为雌雄同株或两性花^[10], 在这些物种中测量交配系统才有意义。一般来讲, 影响植物交配系统的因素同样在海草交配系统中发挥作用, 本文只探讨克隆性对海草交配系统的影响。

在雌雄异花同株植物中, 有性繁殖有 3 种情形: 远交、亲缘个体间的近交以及同株异花间自交, 后两种情形都降低种群的异交率。克隆性增加具有相同基因型的个体数, 从而增加同株异花授粉概率, 降低种群异交率。海草定居一个新生境时以有性繁殖为主, 此时种群异交率可能较高, 随着时间增加, 克隆生长占有较大比重, 异交率将降低。美国华盛顿州 2 个雌雄异花同株的一年生大叶藻种群几乎完全异交 ($t > 0.96$)^[39]; 而在定居时间较长的大叶藻种群中, 不管是潮间带, 还是潮下带, 异交率都有所下降 (分别为 0.78 和 0.61), 并且年份间存在较大差异^[40]。异交率与斑块大小也存在一定相关性, 但不显著, 面积大于 50m² 的斑块的异交率高于小斑块 (0.3 ~ 1m²); 但是斑块内基因型多样性与异交率存在显著的正相关, 基因型多样性越高, 异交率越大, 这一结果证实了克隆生长增加同株异花自交的观点^[16]。

在两性花植物中, 除以上 3 种情形外, 还可能存在自花授粉导致的自交。澳洲聚伞藻 (*P. australis*) 为两性花植物, Waycott 和 Sampson^[10] 对分布于澳大利亚佩斯的 7 个种群分析表明, 种群间异交率变化较大, 其中 5 个种群多位点异交率为 0.10 ~ 0.89, 存在着分别以自交为主和以异交为主的种群, 属于混合交配系统。这表明水媒传粉在不同种群中均匀性较差, 水流在其中起着重要作用, 开放的港湾具有较大的花粉散布速率, 花粉比较容易扩散到较远的距离, 降低了同株异花授粉的概率, 从而异交率较高; 相反, 在水流较缓的地点, 同株异花授粉的概率较大, 从而异交率低^[10]。

总体来看, 雌雄异花同株和两性花的海草种群间以及年份间交配系统变化较大, 克隆生长增加同株异花间授粉, 降低种群异交率。

4 结语

海草是一类典型的克隆植物, 克隆性很强, 甚至在种群维持中占据主导地位, 因此, 在这一类植物中研究克隆生长特点及其进化、克隆生长对种群统计特征和种群遗传特征的影响具有特殊的优势, 特别是克隆生长与雌雄异株繁育系统这两种具有不同 (甚至矛盾) 进化后果的增殖方式在这一类植物中的统一, 对于认识克隆性的重要性具有特别重要的意义。

另一方面, 作为全球单位面积生态服务价值最高的生态系统之一, 海草床中初级生产者的种类十分单一, 往往只有 1 种高等植物, 在这类生态系统中生态系统功能是如何维持的? 最近的一种观点认为, 这类生态系统中基因型类似于物种, 基因型多样性维持着生态系统功能^[41], 进而提供了很高的生态系统服务价值。那么, 由克隆性很强的海草为主构成的生态系统中, 克隆生长与克隆多样性的权衡对于生态系统功能将有着十分重要的影响, 特别是全球气候变化的背景下, 海草中克隆生长和克隆多样性的变化格局及其后果值得进一

步探讨。

References:

- [1] Marbà N, Duarte C M. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 174: 269 — 280.
- [2] Duarte C M. Seagrass ecology at the turn of the millennium: challenges for the new century. *Aquatic Botany*, 1999, 65: 7 — 20.
- [3] Reusch T B H. New markers-old questions: population genetics of seagrasses. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 211: 261 — 274.
- [4] Procaccini G, Olsen J L, Reusch T B H. Contribution of genetics and genomics to seagrass biology and conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 350: 234 — 259.
- [5] Song M H, Dong M. Importance of clonal plants in community. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22: 1960 — 1967.
- [6] Zhang Y F, Zhang D Y. Ecology and evolution of clonal plants. In: Zhang D Y ed. *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Beijing: Science Press, 2004. 181 — 222.
- [7] Kendrick G A, Duarte C M, *et al.* Clonality in seagrasses, emergent properties and seagrass landscapes. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 290: 291 — 296.
- [8] Neckles H A, Short F T, Barker S, *et al.* Disturbance of eelgrass *Zostera marina* by commercial mussel *Mytilus edulis* harvesting in Maine: dragging impacts and habitat recovery. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 285: 57 — 73.
- [9] Whitfield P E, Kenworthy W J, Durako M J, *et al.* Recruitment of *Thalassia testudinum* seedlings into physically disturbed seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 267: 121 — 131.
- [10] Waycott M, Sampson J F. The mating system of an hydrophilous angiosperm *Posidonia australis* (Posidoniaceae). *American Journal of Botany*, 1997, 84: 621 — 625.
- [11] Stebbins G L. Variation and evolution in plants. New York: Columbia University Press, 1950.
- [12] Ruggiero M V, Capone S, Pirozzi P, *et al.* Mating system and conal architecture: a comparative study in two marine angiosperms. *Evolutionary Ecology*, 2005, 19: 487 — 499.
- [13] Brun F G, Cummaudo F, Olivé I, *et al.* Clonal extent, apical dominance and networking features in the phalanx angiosperm *Zostera noltii* Hornem. *Marine Biology*, 2007, 151: 1917 — 1927.
- [14] Vidondo B, Duarte C M, Middelboe A L, *et al.* Dynamics of landscape mosaic: size and age distributions, growth and demography of seagrass *Cymodocea nodosa* patches. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 158: 131 — 138.
- [15] Olesen B, Sand-Jensen K. Patch dynamics of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 106: 147 — 156.
- [16] Reusch T B H. Fitness-consequences of geitonogamous selfing in a clonal marine angiosperm (*Zostera marina*). *Journal of Evolutionary Biology*, 2001, 14: 129 — 138.
- [17] Reusch T B H, Stam W T, Olsen J L. Size and estimated age of genets in eelgrass, *Zostera marina*, assessed with microsatellite markers. *Marine Biology*, 1998, 133: 519 — 525.
- [18] Reusch T B H, Boström C, Stam W T, *et al.* An ancient eelgrass clone in the Baltic. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 183: 301 — 304.
- [19] Hämmerli A, Reusch T B H. Inbreeding depression influences genet size distribution in a marine angiosperm. *Molecular Ecology*, 2003, 12: 619 — 629.
- [20] Dong M, Yu F H, An S Q, *et al.* Ecological significance of clonality in plants. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 2007, 31: 549 — 551.
- [21] Waycott M, Walker D I, James S H. Genetic uniformity in *Amphibolis antarctica*, a dioecious seagrass. *Heredity*, 1996, 76: 578 — 585.
- [22] Ballesteros E, Cebrian E, Garcia-Rubies A, *et al.* Pseudovivipary, a new form of asexual reproduction in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Botanica Marina*, 2005, 48: 175 — 177.
- [23] Schlöterer C. The evolution of molecular markers—just a matter of fashion? *Nature Reviews Genetics*, 2004, 5: 63 — 69.
- [24] McMillan C. Isozymes in seagrasses. *Aquatic Botany*, 1980, 14: 231 — 243.
- [25] Reusch T B H, Stam W T, Olsen J L. A microsatellite-based estimation of clonal diversity and population subdivision in *Zostera marina*, a marine flowering plant. *Molecular Ecology*, 2000, 9: 127 — 140.
- [26] Arnaud-Haond S, Alberto F, Teixeira S, *et al.* Assessing genetic diversity in clonal organisms: low diversity or low resolution? Combining power and cost efficiency in selecting markers. *Journal of Heredity*, 2005, 96: 434 — 440.
- [27] Maguire T L, Peakall R, Saenger P. Comparative analysis of genetic diversity in the mangrove species *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. (Avicenniaceae) detected by AFLPs and SSRs. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 388 — 398.
- [28] Alberto F, Mata L, Santos R. Genetic homogeneity in the seagrass *Cymodocea nodosa* at its northern Atlantic limit revealed through RAPD. *Marine*

- Ecology Progress Series, 2001, 221: 299 — 301.
- [29] Billingham M R, Reusch T B H, Alberto F, *et al.* Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa. Portugal. Marine Ecology Progress Series, 2003, 265: 77 — 83.
- [30] Ruggiero M V, Turk R, Procaccini G. Genetic identity and homozygosity in North-Adriatic populations of *Posidonia oceanica*: an ancient, post-glacial clone? Conservation Genetics, 2002, 3: 71 — 74.
- [31] Kirsten J H, Dawes C J, Cochrane B J. Randomly amplified polymorphism detection (RAPD) reveals high genetic diversity in *Thalassia testudinum* banks ex König (Turtlegrass). Aquatic Botany, 1998, 61: 269 — 287.
- [32] Waycott M, Barnes P A G. AFLP diversity within and between populations of the Caribbean seagrass *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). Marine Biology, 2001, 139: 1021 — 1028.
- [33] Alberto F, Gouveia L, Arnaud-Haond S, *et al.* Within-population spatial genetic structure, neighbourhood size and clonal subrange in the seagrass *Cymodocea nodosa*. Molecular Ecology, 2005, 14: 2669 — 2681.
- [34] Hämmerli A, Reusch T B H. Genetic neighbourhood of clone structures in eelgrass meadows quantified by spatial autocorrelation of microsatellite markers. Heredity, 2003, 91: 448 — 455.
- [35] Ruggiero M V, Reusch T B H, Procaccini G. Local genetic structure in a clonal dioecious angiosperm. Molecular Ecology, 2005, 14: 957 — 967.
- [36] Migliaccio M, de Martino F, Silvestre F, *et al.* Meadow-scale genetic structure in *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series, 2005, 304: 55 — 65.
- [37] Wright S. Isolation by distance under diverse systems of mating. Genetics, 1946, 31: 39 — 59.
- [38] Gliddon C, Belhassen E, Gouyon P H. Genetic neighborhoods in plants with diverse systems of mating and different patterns of growth. Heredity, 1987, 59: 29 — 32.
- [39] Reusch T B H. Pollination in the marine realm: microsatellites reveal high outcrossing rates and multiple paternity in eelgrass *Zostera marina*. Heredity, 2000, 85: 459 — 464.
- [40] Ruckelshaus M H. Estimates of outcrossing rates and of inbreeding depression in a population of the marine angiosperm *Zostera marina*. Marine Biology, 1995, 123: 583 — 593.
- [41] Shen D W, Li Y Y, Chen X Y. Clonal diversity and its effects on ecosystem functioning. Journal of Plant Ecology (Chinese version), 2007, 31: 552 — 560.

参考文献:

- [5] 宋明华, 董鸣. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, 2002, 22: 1960 ~ 1967.
- [6] 张玉芬, 张大勇. 克隆植物生态学与进化. 见: 张大勇主编 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004. 181 ~ 222.
- [20] 董鸣, 于飞海, 安树青, 何维明, 梁士楚. 植物克隆性的生态学意义. 植物生态学报, 2007, 31: 549 ~ 551.
- [41] 沈栋伟, 李媛媛, 陈小勇. 植物克隆多样性与生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31: 552 ~ 560.