

# 安徽黄山西部 青冈种群小地理范围的遗传分化

陈小勇 宋永昌

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

**摘要** 采用垂直板型聚丙烯酰胺凝胶电泳研究了黄山西部青冈(*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.)种群小地理范围的遗传分化。黄山2个亚种群之间基因频率基本没有差异,基因多样性平均为0.1826,小岭和钓桥亚种群分别有2个和1个位点存在显著的杂合子不足的现象。亚种群之间的遗传分化程度很低( $G_{ST}=0.976\%$ ),主要是由于小地理范围的生境异质性程度低和较大的基因流(平均为17.3)造成的。

**关键词** 遗传变异;微地理分化;基因流;青冈

**Microgeographic differentiation in a *Cyclobalanopsis glauca* population in western Huangshan, Anhui Province** Chen Xiao-Yong and Song Yong-Chang (Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062), *J. Plant Resour. & Environ.* 1998, 7(1): 10~14

Microgeographic differentiation in a *Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst. population in western Huangshan was examined using vertical slab polyacrylamide gel electrophoresis. No significant differences of allelic frequencies were detected between two subpopulations. Mean gene diversity in subpopulations was 0.1826, and significant deficiencies of heterozygotes were found at 2 and 1 loci in Xiaoling and Diaojiao subpopulation, respectively. There occurred very low differentiation between the two subpopulations ( $G_{ST}=0.976\%$ ). It might be due to homogenous microhabitats and high gene flow (mean  $Nm$  was 17.3).

**Key words** genetic variation; microgeographic differentiation; gene flow; *Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.

植物遗传分化在大地理分布和微生境水平上都能发生,因此对植物种群遗传结构的研究必须在不同级别上进行<sup>[1]</sup>。在大地理范围上的遗传分化主要决定于物种扩散其基因的能力<sup>[2]</sup>,而微生境水平上的遗传分化是基因型或基因在单个种群内的空间异质性<sup>[1]</sup>,选择差异和微生境间的基因交换量决定了种群内遗传分化的程度<sup>[3,4]</sup>。即使不存在明显的微生境差异,限制的基因流也能导致遗传分化,形成家族组(family group),并增加近交<sup>[5]</sup>。

青冈(*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.)是世代较长的物种,广泛分布于我国长江流域。研究表明青冈种和种群水平维持有较高度度的遗传变异<sup>[6,7]</sup>,并揭示出存在程度较低

• 国家自然科学基金资助项目

陈小勇:男,1967年8月生,博士,副教授,主要从事生态遗传和污染生态研究。

收稿日期 1997-07-19

的种群间遗传分化<sup>[7]</sup>。本文以一个人干扰较小的典型青冈种群为例,研究小地理范围内遗传分化程度。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点

研究地点位于安徽省黄山市黄山风景区西部,该地处在中亚热带北缘,地带性植被为常绿阔叶林,主要优势种为青冈、甜槠 [*Castanopsis eyrei* (Champ. ex Benth) Turtch.]<sup>[8]</sup>。在黄山西部的小岭至钓桥存在大片的青冈群落,但在空间上可以划分成数个相对隔离的亚种群,作者在研究种群内遗传分化时,选择了小岭和钓桥 2 个亚种群为研究对象。

### 1.2 取样和电泳

在两个亚种群中取当年萌生嫩叶,迅速带回实验室分析。

1 份叶片加 10 份(W:V)0.1 M Tris-HCl 提取缓冲液(pH 7.5)<sup>[6,7]</sup>,冰浴研成匀浆,低温下 4 000 rpm 离心 15 min,上清液即粗酶液。

采用垂直板型不连续聚丙烯酰胺凝胶电泳进行分析,浓缩胶和分离胶的浓度分别为 2.5% 和 7.5%。电泳结束后,剥胶、染色、遗传分析<sup>[6,7]</sup>。共采用 5 个酶系的 10 个位点,其中 5 个为单态位点(表 1)。

表 1 黄山西部青冈亚种群的等位基因频率

Tab 1 Allelic frequencies of subpopulations of a *Cyclobalanopsis glauca* population in western Huangshan

位点 Locus	等位基因 Allele	小岭(45) <sup>1)</sup> Xiaoling	钓桥(38) <sup>1)</sup> Diaoqiao	位点 Locus	等位基因 Allele	小岭(45) <sup>1)</sup> Xiaoling	钓桥(38) <sup>1)</sup> Diaoqiao	
POD-1	A	0.056 ± 0.024	0.013 ± 0.013	EST-2	C	0.056 ± 0.024	-	
	B	0.233 ± 0.045	0.237 ± 0.049		D	0.811 ± 0.041	0.842 ± 0.042	
	C	0.067 ± 0.026	0.053 ± 0.026		E	0.067 ± 0.026	0.039 ± 0.022	
	D	0.644 ± 0.050	0.697 ± 0.053		F	0.011 ± 0.011	-	
POD-2	B	0.789 ± 0.043	0.632 ± 0.055		SOD-1	A	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000
	C	-	0.026 ± 0.018		SOD-2	A	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000
	D	0.211 ± 0.043	0.342 ± 0.054	SOD-3	A	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	
EST-1	A	0.078 ± 0.028	0.118 ± 0.037	AAT-1	A	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	
	B	0.189 ± 0.041	0.105 ± 0.035	AAT-2	A	0.122 ± 0.035	0.132 ± 0.039	
	C	0.722 ± 0.047	0.776 ± 0.048	B	0.878 ± 0.035	0.868 ± 0.039		
	D	0.011 ± 0.011	-	MDH-1	A	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	
EST-2	B	0.056 ± 0.024	0.118 ± 0.037					

<sup>1)</sup> 括号内的数字为种群大小 Numbers in brackets are population size

### 1.3 计算方法

种群遗传多样性和遗传分化以及基因流指标的计算参见前文<sup>[6,7]</sup>。

固定指数的计算和显著性检验参照 Workman & Niswander<sup>[9]</sup>的方法进行。

## 2 结 果

### 2.1 黄山西部两个青冈亚种群等位基因频率及其遗传变异

表1是黄山西部两个亚种群各位点等位基因频率,在检测的10个位点中,50%的位点是纯合的。位点POD-2的等位基因C只存在于钓桥亚种群中,而位点EST-1的D以及EST-2中的C和F等位基因仅存在于小岭亚种群中,但这些等位基因的频率都很低。其他等位基因在两个亚种群中都出现,并且基因频率相差不大(表1)。

遗传变异见表2,两个亚种群的遗传变异程度相差不大,平均等位基因数目(A)分别为2.2(小岭)和2.0(钓桥),相应的有效等位基因数目(Ae)为1.314和1.304,都是小岭亚种群稍高于钓桥亚种群。两个亚种群的平均杂合度都是观察值低于Hardy-Weinberg平衡下的预测值(表2)。采用固定指数检验两个亚种群中多态位点与Hardy-Weinberg平衡的偏离,小岭亚种群有2个位点(POD-1和EST-1)显著偏离该平衡(表3),钓桥亚种群有1个位点(POD-1)偏离平衡状态(表3)。固定系数还表明,除位点AAT-2外,所有的多态位点都存在程度不同的杂合子不足。

表2 黄山西部青冈亚种群的遗传变异性<sup>1)</sup>

Tab 2 Genetic variability of subpopulations of a *Cyclobalanopsis glauca* population in western Huangshan

位点 Locus	小岭 Xiaoling				钓桥 Diaoqiao			
	A	Ae	He	Ho	A	Ae	He	Ho
POD-1	4	2.095	0.5227	0.3555	4	1.834	0.4546	0.2631
POD-2	2	1.499	0.3331	0.3112	3	1.936	0.4834	0.3684
EST-1	4	1.775	0.4365	0.2222	3	1.593	0.3722	0.2895
EST-2	5	1.496	0.3314	0.2444	3	1.380	0.2753	0.2106
AAT-2	2	1.273	0.2146	0.2000	2	1.296	0.2285	0.2632
平均 Mean	3.4	1.628	0.3678	0.2667	3.0	1.608	0.3628	0.2790
所有位点 All loci	2.2	1.314	0.1838	0.1333	2.0	1.304	0.1814	0.1395

<sup>1)</sup> A: 等位基因数目 number of alleles; Ae: 有效等位基因数目 effective number of alleles; He: 期望杂合度 expected heterozygosity; Ho: 观察杂合度 observed heterozygosity

## 2.2 黄山西部青冈亚种群的遗传分化

表4结果表明,整个种群是观察杂合度低于期望杂合度。整体杂合子不足也可由正的 $F_{IT}$ 反映出来(虽然位点AAT-2的 $F_{IT}$ 为负值),与Hardy-Weinberg平衡的偏差主要来自亚种群个体之间,表现在 $F_{IS}$ 都比较高(AAT-2除外)。亚种群间的作用较小,各基因在两个亚种群的分

表3 黄山西部两个青冈亚种群的固定指数

Tab 3 Fixation indices estimated for two subpopulations of a *Cyclobalanopsis glauca* population in western Huangshan

位点 Locus	固定指数 Fixation indices	
	小岭 Xiaoling	钓桥 Diaoqiao
POD-1	0.3199**	0.4212***
POD-2	0.0657	0.2379
EST-1	0.4599***	0.2222
EST-2	0.2622	0.2350
AAT-2	0.0681	-0.1519
平均 Mean	0.2623	0.2310

\*\*\*  $P < 0.01$ , \*\*  $P < 0.05$

表4 黄山西部青冈种群的F-统计<sup>1)</sup>

Tab 4 F-statistics for a *Cyclobalanopsis glauca* population in western Huangshan

位点 Locus	Ho	He	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$	Nm
POD-1	0.2980	0.5066	0.4117	0.4173	0.0095	26.07
POD-2	0.3020	0.4211	0.2828	0.3063	0.0328	7.37
EST-1	0.2560	0.4190	0.3890	0.3976	0.0142	17.36
EST-2	0.2280	0.3132	0.2719	0.2833	0.0156	15.78
AAT-2	0.2315	0.2271	-0.0194	-0.0067	0.0124	19.91

<sup>1)</sup>  $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$ 是固定指数  $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$  and  $F_{ST}$  are the fixation indices; Nm为每世代有效迁移个体数 Nm is the effective number of migrants per generation; Ho: 观察杂合度 observed heterozygosity; He: 期望杂合度 expected heterozygosity

化也很小,表现在  $F_{ST}$  都比较小,范围为 0.0095~0.0328,说明分化度不高。

两个亚种群相似程度很大,遗传一致度  $I=0.9958$ ,  $G_{ST}$  仅为 0.976%,说明 99% 以上的遗传变异来自于亚种群内部。 $F_{ST}$  也表明亚种群间的遗传分化程度很低,5 个多态位点的  $F_{ST}$  平均值为 0.015。

两个亚种群间较小的遗传分化主要是由于亚种群间存在较大的基因流。根据 Wright 的公式计算的平均每代迁移数 ( $N_m$ ) 见表 4,根据位点 POD-1 测定的基因流最大,达 26.07,而位点 POD-2 仅为 7.37,虽然各位点测定的基因流相差较大,但都说明两个亚种群之间的基因流是很大的,平均达 17.30。

### 3 讨 论

植物种群内个体的非随机分布早就有了较多的认识,约 20 年来生态遗传学研究揭示出植物种群内遗传变异也存在非随机分布的现象<sup>[10]</sup>。与植株一样,种群内基因、基因型常趋于集群分布,在短距离内就存在显著的遗传差异。不同种类植物种群内遗传变异非随机分布的程度是不一样的,表 5 是一些植物的种群内遗传分化情况。多数植物种群内遗传分化程度是很低的,一般小于 5%,但在 *Spartina patens* 中可达 12%,与其他植物相比,青冈种群内遗传分化程度也比较低。

表 5 一些植物种群的微地理分化

Tab 5 Microgenographic differentiation in some plant populations

物种 Species	亚种群数 No. of subpop.	$H_T$	$G_{ST}$ (%)	来源 Source
<i>Kandelia candel</i>	10	0.132	3	黄生 <sup>[11]</sup>
<i>Liatris cylindracea</i>	66	0.09	7	Schaal (1975) <sup>[1]</sup>
<i>Lolium multiflorum</i>	4	0.26	1	Mitton <i>et al.</i> (1978) <sup>[1]</sup>
<i>Lolium multiflorum</i>	4	0.31	1	Mitton <i>et al.</i> (1978) <sup>[1]</sup>
<i>Picea glauca</i>	4	0.28	3	Alden & Loopstra (1987) <sup>[1]</sup>
<i>Pinus longaeva</i>	11	0.48	4	Hiebert & Hamrick (1983) <sup>[1]</sup>
<i>Pinus ponderosa</i>	8	0.33	3	Mitton <i>et al.</i> (1980) <sup>[1]</sup>
<i>Pinus ponderosa</i>	6	0.30	4	Linhart <i>et al.</i> (1981) <sup>[12]</sup>
<i>Populus tremuloides</i>	6	0.31	3	Jelinski & Cheliak (1992) <sup>[13]</sup>
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	4	0.19	7	El-Kassaby & Sziklai (1982) <sup>[1]</sup>
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2	0.17	2	Moran & Adams (1989) <sup>[1]</sup>
<i>Silene maritima</i>	6	0.32	4	Baker <i>et al.</i> (1974) <sup>[1]</sup>
<i>Spartina patens</i>	3	0.43	12	Silander (1984) <sup>[1]</sup>
<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	2	0.23	1	本研究 This study

<sup>1)</sup> 引自 Jelinski & Cheliak (1992)<sup>[13]</sup>

影响植物种群内遗传分化的因素很多,微生境异质性是主要因素之一。不同的基因型在不同微生境上的适合度相异,导致具相同基因型的个体集聚在较适宜的微生境上,从而产生遗传分化。这种分化在很短的距离就可以形成<sup>[14]</sup>,如在铜污染的土壤上, *Trachypogon spicatus* 在 3 m 内就存在遗传分化<sup>[15]</sup>。本研究中,青冈亚种群间微生境比较一致,不存在明显的差异,因而种群内遗传分化不大。

导致植物种群内遗传分化的一个主要因素是限制的基因流,距离隔离(isolation-by-distance)是限制基因流的重要因素之一,由于受到距离的隔离,基因流受到限制,并进一步增加近交。Heywood<sup>[16]</sup>分析了距离隔离造成的遗传分化,表明在不存在明显的生境异质的情况下,限制的基因流在短距离就可引起种群亚结构的形成,形成斑块分布的遗传变异。青冈是风媒花,花粉小,花粉传播距离较远,种子虽靠重力传播,但滚动性能好,另外还可以靠动物传播到较远的地方,因而亚种群间基因流较大, $N_m$ 为7.37~26.07,远大于1,完全可以防止由于遗传漂变等导致的遗传分化,因此,较大的基因流是黄山西部青冈种群内遗传分化程度很低的另一主要原因。

### 参 考 文 献

- 1 Schnabel A, Hamrick J L. Organization of genetic diversity within and among populations of *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Am J Bot*, 1990, 77(8): 1060~1069.
- 2 Loveless M D, Hamrick J L. Ecological determinants of genetic structure in plant population. *Ann Rev Ecol & Syst*, 1984, 15: 65~95.
- 3 Antonovics J. Evolution in closely adjacent plant populations, IV. Manifold effects of gene flow. *Heredity*, 1968, 23: 507~524.
- 4 Jain S K, Bradshaw A D. Evolutionary divergence among adjacent plant populations, I. Evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, 1966, 21: 407~441.
- 5 Wright S. Isolation by distance. *Genetics*, 1943, 28: 114~138.
- 6 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.
- 7 陈小勇,王希华,宋永昌.华东地区青冈种群的遗传多样性和遗传分化. *植物学报*, 1997, 39(2): 149~155.
- 8 陈小勇,张庆费,吴化前等.黄山西坡青冈种群结构和分布格局研究. *生态学报*, 1996, 16(3): 325~327.
- 9 Workman P L, Niswander J D. Population studies on southwestern Indian tribes, II. Local genetic differentiation in the Papago. *Am J Hum Gen*, 1970, 22(1): 24~49.
- 10 Hamrick J L. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant population. In: Soltis D E, Soltis P S eds. *Isozymes in Plant Biology*. London: Chapman & Hall, 1989. 87~105.
- 11 黄生.秋茄(*Kandelia candel*)的区域性种群遗传结构. *生物多样性*, 1994, 2(2): 68~75.
- 12 Linhart Y B, Mitton J B, Sturgeon K B *et al.* Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity*, 1981, 46(3): 407~426.
- 13 Jelinski D E, Cheliak W M. Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogeneous landscape. *Am J Bot*, 1992, 79(7): 728~736.
- 14 Liu E H, Godt M J W. The differentiation of populations over short distances. In: Schonewald-Cox C M, Chambers S M, MacBryde B *et al.* eds. *Genetics and Conservation*. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1983. 78~95.
- 15 Drew A, Reilly C. Observation on copper tolerance in the vegetation of a Zambian copper clearing. *J Ecol*, 1972, 60: 439~444.
- 16 Heywood J S. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Ann Rev Ecol & Syst*, 1991, 22: 335~355.

(责任编辑:惠红)