



七筋菇种群的克隆多样性及其与生境因子的相关性分析

王祎玲^{①②}, 李欣^①, 郭晶^①, 郭志刚^①, 赵桂仿^{①*}

① 西北大学生命科学学院, 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 西安 710069;

② 山西师范大学生命科学学院, 临汾 041004

* 联系人, E-mail: gfhao@nwu.edu.cn

收稿日期: 2007-08-28; 接受日期: 2008-03-20

国家自然科学基金(批准号: 30670129)、教育部博士点基金(批准号: 20040697010)和陕西省自然科学基金(批准号: 2005C117)资助项目

摘要 利用 ISSR(Inter-Simple Sequence Repeat)分子标记检测了七筋菇种群的克隆多样性, 同时对克隆多样性指数与生境因子进行了相关性分析. 结果表明, 种群和种水平上每个基因型含有的个体数(克隆分株)分别为 1.12 和 1.149, 16 个种群均为多克隆种群. 检测到的基因型 100% 为局部分布, 群体间的克隆分化较大. 七筋菇种群的克隆多样性很高, Simpson 指数平均为 0.975. 基株分布为游击型的克隆构型. 由基株数据计算的种群遗传多样性与由分株计算的结果一致, 进一步确认了不同七筋菇种群间存在着遗传分化. 种群中不时的幼苗更新及自交不亲和, 可能是维持七筋菇种群内基因型多样性的重要原因. 相关性分析表明, Simpson 指数与样地土壤中的酸碱度 pH 值呈显著的正相关($P < 0.05$), 与其他环境因子的相关性不显著.

关键词

七筋菇
(*Clintonia Udensis* Trautv. et Mey.)
克隆多样性
生境因子
相关性

在被子植物中, 无性繁殖(克隆繁殖)相当广泛和普遍^[1]. 许多多年生有花植物兼具有性和某些无性生殖方式, 如许多植物可以通过根状茎、株芽、压条、分蘖、断枝等方式进行克隆繁殖^[2-4]. 克隆生长对植物的遗传多样性和种群遗传结构具有重要影响^[5,6]. 而植物种群的克隆结构及克隆多样性是种群进化过程中适应环境的结果, 深入研究种群的克隆结构及克隆多样性是了解克隆植物种群形成、维持和衰退机制的重要方面, 同时对研究植物定居、侵殖和演替的机理也有重要意义^[7]. 对于兼性克隆植物来说, 有性生殖可以使其遗传多样性增大, 遗传分化减小, 但要依赖于该物种有性生殖和无性生殖的比例及其散

播能力^[8]. 克隆植物种群的有效大小不能通过对现存的无性系分株计数来得到, 而是由基株数目决定. 因此, 为了了解克隆植物种群动态和演化的信息, 对种群内基株数目和克隆多样性的估计是研究克隆植物的重要研究内容之一^[9-11]. 以往, 由于克隆植物的基株难以辨认, 因而涉及克隆植物的种群遗传学的研究相对较少, 且多采用等位酶分子标记^[12-14], 然而, 等位酶可识别的位点较少, 研究结果将会低估物种遗传多样性及克隆多样性. 近年来, 一些基于 PCR 的 DNA 分子标记的发展, 如 RAPD(Random Amplification polymorphism DNA)、ISSR(Inter-Simple Sequence Repeat), 为准确鉴定克隆基株提供了可靠保障, 并已被广泛用

于克隆植物的克隆多样性和种群遗传结构的研究中 [15~17].

七筋菇(*Clintonia udensis* Trautv. et Mey.) 隶属百合科七筋菇属(*Clintonia* Raf.), 为多年生草本, 根状茎, 生长在 1600 ~ 4000 m 的高山疏林下或阴坡树林下 [18]. 目前对七筋菇的繁育系统还不甚清楚, 但 Walker [19] 在研究七筋菇属植物的大孢子发生和胚囊发育时发现, 七筋菇属植物具有独特的大孢子发生类型——*Clintonia*-type, 这种类型是一种高度退化的贝母型, 在双受精之前可以有选择的去除基因组, 导致二倍体胚和二倍体胚乳同源, 相当于自花受精(self-fertilization) [20,21]. Hayashi 等人 [22] 利用叶绿体基因 *rbcL* 和 *matK* 研究七筋菇属的分子亲缘关系时发现, 北美种 *C. borealis* 与 *C. udensis* 关系最近, *C. borealis* 很可能是 *C. udensis* 的后裔 [22,23], 而 *C. borealis* 具有强烈的克隆生长, 可以通过根茎和根芽的方式产生新的无性系植株 [20~22], 因此, 可以认为七筋菇同样具有克隆生长. 野外调查时也发现, 七筋菇具有出芽生殖的情况, 而且往往成片状分布. 本研究组利用 ISSR [24] 和叶绿体 SSR(cpSSR) [25] 分子标记研究七筋菇种群的遗传多样性时发现, 七筋菇种群表现出高的遗传多样性, 遗传变异大部分存在于种群之间而不是种群内部. 本文在前者的研究基础上, 利用 DNA 分子标记 ISSR, 进一步对七筋菇不同种群进行克隆多样性、克隆结构和遗传变异的分布研究, 旨在初步了解七筋菇群体内克隆的大小、空间格局及其与生境之间的联系, 为揭示七筋菇的克隆生长和生态适应性提供基础资料.

1 材料与方法

1.1 供试材料

研究所用植物材料于 2004 年 5 ~ 8 月分别采自陕西、甘肃、四川、河南、湖北、云南、吉林、辽宁、黑龙江和内蒙古等 10 个省区, 采样以种群方式进行, 共 16 个种群, 每个种群随机采集 10 ~ 20 个不同个体, 个体之间大约保持间隔 1 m 进行采集. 每株取其新鲜、完整的幼嫩叶片放入装有硅胶的密封袋中干燥保存备用.

1.2 研究方法

(1) DNA 的提取与 ISSR 引物的筛选见文献 [24].

(2) 统计分析. 运用 POPGENE Version 1.31 软件 [26] 对全部种群进行遗传参数分析, 分别计算了种群的观察等位基因数(n_a)、有效等位基因数(n_e)、 Nei 's 基因多样性指数(h)、Shannon 表型信息指数(I)和多态位点百分率(PPB).

克隆多样性的检测采用以下指数: (i) 每个种群的实际基株数目 G ; (ii) 平均克隆大小 $NC = N/G$, N 为样品个体数; (iii) 不同基因型比率 $PD = G/N$; (iv) Simpson 多样性指数 $D = 1 / \sum \{ (n_i(n_i - 1)) / (N(N - 1)) \}$, 其中 n_i 为具有第 i 个基因型的分株数, N 是样本大小; (v) 局限性基因型(%); (vi) 广布性基因型(%).

(3) 生境因子. 七筋菇各个种群的生境因子测定结果见表 1. 其中各项土壤因子的测定在西北大学城市与资源学系生态环境实验室完成. 生境因子与克隆多样性指数的相关性分析采用 SPSS 12.0 软件进行.

2 结果与分析

2.1 七筋菇种群的克隆多样性

七筋菇的各项克隆多样性指数见表 2. 从表中可以看到, 所研究的 16 个种群的克隆数目(基株数目)大小不同, 有的种群含有 20 个, 有的只有 9 个. 所有种群都是由多基因型构成, 没有发现单克隆的种群. 七筋菇种群的平均克隆大小(NC)为 1.149, 每基株含有的克隆分株数从 1.000 ~ 1.818 不等, WLS 种群的最高, 为 1.818. 由 Simpson 指数(D)反映出的克隆多样性显示, WLS 的 D 值最低, 为 0.805; 16 个种群的 D 值范围是 0.805 ~ 1.000, 平均为 0.975. 在种群水平上, Simpson 指数 D 值为 0.998. 不管是种群平均值, 还是种群水平, 均表现出高的克隆多样性.

七筋菇种群基因型比率以 G/N 度量时, TBS, LTDZ, JYH, HLH, LW, CBS, YLXS 的基因型比率最大, 为 1.000; WLS 的基因型比率最小, 为 0.550. 在 16 个种群中的变幅范围为 0.550 ~ 1.000, 平均是 0.895. 种群水平上, 基因型比率为 0.893. 这就是说, 平均而言, 以大约 1 m 间隔为距, 两株七筋菇个体间有 89% 的几率是不同的基因型.

16 个种群中, 共分析 280 个分株, 检测到 250 个基因型, 平均每个种群有 15.6 个克隆. 若按 Ellstrand

和Roose^[5]中地方基因型和广布基因型的标准, 七筋

表 1 七筋菇种群的环境变量^{a)}

种群	Mg /g·L ⁻¹	Fe /g·L ⁻¹	Zn /g·L ⁻¹	F /mmol·L ⁻¹	Cl /mmol·L ⁻¹	NO /mmol·L ⁻¹	SO /mmol·L ⁻¹	含水量	pH	经度	纬度	海拔 /m
DGK	1.69	5.55	0.30	0.007	0.056	0.003	0.020	58.22	7.03	128°26′	44°44′	921
HSK	1.44	9.68	0.21	0.013	0.378	0.013	0.067	47.46	6.86	128°31′	44°11′	937
LW	1.93	1.96	0.21	0.007	0.267	0.021	0.046	32.24	6.69	126°23′	42°20′	660
MLG	1.38	3.28	0.19	0.006	0.055	0.091	0.016	68.76	7.25	128°12′	43°56′	1100
CBS	0.79	1.29	0.39	0.004	0.258	0.076	0.045	11.57	7.15	128°03′	42°03′	1729
LTDZ	2.02	5.85	0.02	0.006	0.306	0.001	0.040	43.53	7.03	124°52′	42°20′	866
HLH	2.23	3.63	0.21	0.013	0.316	0.001	0.045	52.74	6.86	118°16′	41°27′	1553
HP	1.83	8.14	0.39	0.002	0.114	0.008	0.022	34.43	6.51	109°24′	32°03′	1780
TBS	1.78	9.40	0.15	0.005	0.293	0.007	0.043	28.90	7.17	107°42′	34°02′	2480
FP	1.83	4.65	0.34	0.003	0.189	0.043	0.039	35.55	6.72	107°49′	33°41′	2300
WLS	1.97	2.62	0.67	0.005	0.072	0.004	0.017	60.25	6.46	117°27′	40°35′	1436
EMS	2.50	6.98	0.63	0.013	0.283	0.198	0.101	72.54	7.16	103°19′	29°31′	2810
JYH	0.89	0.28	0.67	0.002	0.196	0.014	0.040	60.32	7.13	103°49′	32°44′	3260
JHL	1.52	4.04	0.19	0.002	0.238	0.015	0.022	11.89	7.26	110°16′	31°26′	2846
MLZ	1.00	3.73	0.16	0.002	0.174	0.175	0.051	51.01	7.48	110°12′	30°02′	2085
YLXS	1.99	3.59	0.30	0.001	0.234	0.016	0.054	57.81	6.91	100°6′	27°00′	3108

a) Mg: 水溶镁; Fe: 水溶铁; Zn: 水溶锌; F: 水溶氟; Cl: 水溶氯; NO: 有机氮; SO: 有机硫

表 2 七筋菇种群的克隆多样性^{a)}

种群	样品数	G	基株分布	NC	PD	D
DGK	18	17	1/2/3,5/4/6/7/8/9/10/11/1/13/14/15/16/17/18	1.059	0.944	0.993
HSK	14	12	2/3/1,4/5/6,13/7/8/9/10/11/12/14	1.167	0.857	0.978
LW	12	12	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12	1.000	1.000	1.000
MLG	18	17	1/2/3/4/5/6/7,9/8/10/11/12/13/14/15/16/17/18	1.059	0.944	0.993
CBS	18	18	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12/13/14/15/16/17/18	1.000	1.000	1.000
LTDZ	20	20	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12/13/14/15/16/17/18/19/20	1.000	1.000	1.000
HLH	20	20	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12/13/14/15/16/17/18/19/20	1.000	1.000	1.000
HP	14	12	1/2/3/4/5,9,10/6/7/8/11/12/13/14	1.167	0.857	0.967
TBS	20	20	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12/13/14/15/16/17/18/19/20	1.000	1.000	1.000
FP	18	12	1/2/3/4/5/6/7,11,12,16/8,14,17/9,10/13/15/18	1.500	0.667	0.935
WLS	20	11	1/2/3/4/5,15/6—14/16/17/18/19/20	1.818	0.550	0.805
EMS	10	9	1/2/3/4/5/6,8/7/9/10	1.111	0.900	0.978
JYH	20	20	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12/13/14/15/16/17/18/19/20	1.000	1.000	1.000
JHL	20	16	1/2/3/4/5/6/7/8,9,10/11/12/13/14/15,19/16,20/17/18	1.250	0.800	0.974
MLZ	20	16	1/2/3/4/5,10,19/6,9/7/8/11/12,20/13/14/15/16/17/18	1.250	0.800	0.974
YLXS	18	18	1/2/3/4/5/6/7/8/9/10/11/12/13/14/15/16/17/18	1.000	1.000	1.000
平均值	---	15.6		1.149	0.895	0.975
种群水平	280	250		1.12	0.893	0.998

a) G: 基株数; NC: 平均克隆大小; PD: 不同基因型比率; D: Simpson 多样性指数

菇 100%的基因型为局限基因型, 没有广布基因型. 由此可以看出不同种群的克隆多样性可以相差很大, 且基因型的地域性分布比较强烈.

McClintock 和 Waterway^[13]认为, 不同种群之间可能由于无性系分株与基株的比率不同, 使得根据分株数目进行的种群之间的比较无效. 本文用基株数据重新计算了七筋菇种群的遗传多样性, 并与分株数据一起列于表 3. 分株数据与基株数据计算结果的不同可以反映出克隆生长对这些普遍应用的遗传统计值影响的程度.

由表 3 可见, 所有研究种群的各项遗传多样性指数相差很小. 说明由基株数据计算的种群遗传多样性与由分株计算的结果基本一致. 同时也说明, 在野外以 1 m 间距取样研究七筋菇种群的遗传多样性及其结构, 其结果是可靠的, 以 1 m 间隔取样是可行的, 据此进行的一系列分析都是有意义的.

2.2 克隆多样性与生境因子的关系

克隆植物具有生长的空间拓展性和宽广的生态

对策谱, 与非克隆植物相比有较高的CO₂、光能与水分资源利用能力, 具有较强的适应恶劣环境的能力和较强的生存竞争能力^[27]. 为进一步了解七筋菇种群的生态适应性, 对七筋菇种群的克隆多样性与生境因子进行了相关性分析. 相关性分析表明, 种群的 Simpson 多样性指数 *D* 仅仅与土壤的酸碱度 pH 值成显著的正相关 ($P < 0.05$), 与生境其他因子没有显著的相关性, 说明土壤的酸碱度越高, 七筋菇种群的克隆多样性越高. 种群的 NC, PD 值与所有生境因子的相关系数均未达到显著水平 (表 4).

3 讨论

3.1 七筋菇种群的克隆多样性与克隆结构

克隆的基因型多样性 Simpson 指数 *D* 值, 反映的是种群中特定基因型的相对频率, 高 *D* 值意味着在取样范围内种群中几乎每个取样个体遗传上都不同, *D* 值等于 1 表明每个个体有其独特的多位点基因型; 低 *D* 值则表明在种群内有一些基因型多次取样, 而 *D* 值

表 3 七筋菇克隆种群的遗传多样性^{a)}

种群	分株数/基株数 (<i>N</i>)		na		ne		PPB /%		<i>h</i>		<i>I</i>	
DGK	20	19	1.23	1.23	1.18	1.18	22.62	22.62	0.10	0.10	0.14	0.14
HSK	14	12	1.17	1.17	1.13	1.14	16.67	16.67	0.07	0.07	0.11	0.11
LW	12	12	1.21	1.21	1.19	1.19	21.43	21.43	0.10	0.10	0.14	0.14
MLG	18	17	1.25	1.25	1.21	1.21	25.00	25.00	0.11	0.11	0.16	0.16
CBS	18	18	1.38	1.38	1.32	1.32	38.10	38.10	0.17	0.17	0.24	0.24
LTDZ	20	20	1.33	1.33	1.25	1.25	33.33	33.33	0.14	0.14	0.20	0.20
HLH	20	20	1.39	1.39	1.33	1.33	39.29	39.29	0.18	0.18	0.25	0.25
HP	14	12	1.21	1.21	1.18	1.18	21.43	21.43	0.10	0.10	0.14	0.14
TBS	20	20	1.46	1.46	1.30	1.30	27.38	27.38	0.18	0.18	0.27	0.27
FP	18	12	1.14	1.14	1.11	1.12	14.29	14.29	0.05	0.06	0.08	0.09
WLS	20	11	1.21	1.21	1.15	1.17	21.43	21.43	0.08	0.09	0.12	0.13
EMS	10	9	1.12	1.12	1.10	1.09	11.90	11.90	0.06	0.05	0.08	0.07
JYH	20	20	1.19	1.19	1.16	1.16	19.05	19.05	0.09	0.09	0.12	0.12
JHL	20	16	1.49	1.49	1.39	1.41	48.81	48.81	0.21	0.22	0.31	0.31
MLZ	20	16	1.18	1.18	1.13	1.34	17.86	17.86	0.08	0.08	0.11	0.11
YLXS	18	18	1.60	1.60	1.53	1.53	59.52	59.52	0.28	0.28	0.39	0.39

a) na: 观察等位基因数; ne: 有效等位基因数; PPB: 多态位点百分率; *h*: Nei's 基因多样性指数; *I*: Shannon 多样性指数

表 4 种群克隆多样性与生境因子的相关性^{a)}

	NC	PD	D
Mg/g · L ⁻¹	0.108	-0.077	-0.178
Fe/g · L ⁻¹	-0.406	-0.032	0.083
Zn/g · L ⁻¹	0.389	-0.336	-0.493
F/mmol · L ⁻¹	-0.161	0.161	0.097
Cl/mmol · L ⁻¹	-0.401	0.389	0.420
NO/mmol · L ⁻¹	0.006	-0.080	0.071
SO/mmol · L ⁻¹	-0.268	0.231	0.028
H ₂ O	0.061	-0.032	-0.152
pH	-0.436	0.369	0.530*
经度	-0.122	0.146	0.068
纬度	-0.070	0.129	-0.019
海拔	-0.001	-0.025	0.063

a) * 相关系数的显著性水平为 0.05

等于 0 说明所有个体有一个共同的多位点基因型^[28]。Ellstrand和Elam^[9]与Widén等人^[29]的研究表明, 克隆植物克隆多样性平均值分别为 0.62 (0.1 ~ 1.0) 和 0.75 (0.13 ~ 1.0)。然而, 上述对克隆植物的研究主要是利用等位酶进行的, 而等位基因位于编码区, 受环境的选择压较大, 不易发生变异, 因此在一定程度上使那些克隆植物的D, PD值偏低^[15, 30]。而基于RAPD分子标记的克隆植物种群的PD平均值为 0.47 (0.08 ~ 0.94), D值平均值为 0.76 (0.00 ~ 1.00)^[15]。本研究中七筋菇的PD (0.895)、D (0.975)值的平均值均高于上述克隆植物的平均值, 但本研究所得的结果均在上述克隆植物基因型多样性范围之内。

早期的研究认为克隆植物的遗传多样性往往比非克隆植物要低^[31], 然而, 越来越多的研究发现克隆植物的遗传多样性并不像早期预期的那么低, 一些克隆植物种群具有较高的遗传多样性, 在克隆植物种群中可以保持大量的遗传多样性^[9, 29, 32, 33]。祖元刚和崔继哲^[34]在研究羊草种群克隆多样性时发现羊草种群具有高的克隆多样性, 其Simpson指数平均为 0.983。青冈种群的克隆多样性Simpson指数高达 0.9882^[35]。陈媛媛等人^[36]利用ISSR分子标记对竹叶眼子菜种群的遗传多样性和克隆结构进行了研究, 结果表明, 竹叶眼子菜的克隆多样性很高, D值达到 0.9917。本研究中, 七筋菇种群的Simpson指数为

0.975, 具有高的克隆多样性。克隆植物遗传多样性的差异主要与物种的生活史特征有关, 特别是涉及种群的更新或补充方式, 具体包括是否存在有性繁殖以及有性繁殖格局^[37-39]。有性繁殖的作用在于创造基因的新组合和大量积累突变, 从而加速适应性的产生和物种形成, 而当幼苗补充更新出现困难时, 克隆繁殖被认为能确保局部种群的稳定^[40, 41]。如果不存在突变、迁移、选择和经有性繁殖实现更新, 随着时间的推移, 种群内的克隆多样性最终会消失, 直至只有一种基因型^[42, 43]。只要在短时间内有很少的幼苗更新, 那么就可以维持或增加种群的克隆多样性^[43]。本文研究中, 七筋菇每个克隆平均包括 1.149 个分株(N/G=1.149), 因此可以认为在七筋菇种群中存在着重复的幼苗更新。野外调查发现, 在一些种群中有实生幼苗的发生, 只不过实生幼苗的数量比较少, 如内蒙古大局子林场只发现 3 株实生幼苗。Birzychudek^[44]认为约有 50%的森林草本植物的种苗更新足以弥补个体的死亡, 种群中偶尔存在的幼苗更新(如 15 年 1 次)就足以维持种群高的遗传变异水平。另外, 七筋菇所有研究的种群均为多克隆种群, 不是单一的或只有几个克隆组成的种群, 并且不同基因型的比率较高(表 2), 可推测七筋菇种群在建群之初可能是由多个不同基因型个体组成, 而不是由无性方式经已存在克隆的片段化或克隆的散布而形成。也就是说七筋菇是多起源的, 这种建群方式可以导致丰富的克隆多样性。此外, 在存在有性更新的克隆植物中, 克隆多样性的高低又与交配系统有关, 尤其是自交亲和还是自交不亲和^[37]。许多研究表明 93%的游击型种类是自交不亲和的^[45]。而自交不亲和在百合科植物中是一种普遍的现象^[46]。七筋菇属植物独特的大孢子发生类型引起植株的自花受精, 这种自花受精将会导致遗传上高度保守的生殖限制^[22]。据此, 推测七筋菇种群应属于游击型克隆植物, 松散的游击构型易于利用分散分布的资源, 在生存竞争中使种群得以保存和发展。

对种群间的基因型多样性的比较发现, 多数物种十分相似, 即相同的基因型一般只局限于一个种群中, 也就是说多数基因型都是局限基因型。如Cheliak和Dancik^[47]对 222 株*Populus tremuloides* 个体

检测发现,所有个体都具有不同的基因型.在羊草、青冈^[34,35]等植物中也没有发现广布基因型.本研究在七筋菇 16 个种群中共检测到 250 个基因型,100% 为局限基因型,没有广布基因型.说明七筋菇基因型的地域性分布强,群体间的克隆分化较大,出现这种情况的原因可能在于,克隆繁殖的自然属性以及有性生殖在其生活史中的重要作用对克隆基因型的分布产生了影响.而且,七筋菇群体中的许多基因型很可能具有局部的生态适应性,从而造成了群体之间克隆(基因型)的分化.七筋菇群体中平均克隆所含分株数不多(每个基株平均只有 1.149 个分株),但不同克隆间相差较大,意味着不同克隆可能具有不同的生长潜力或适应度,从而可能具有不同的竞争能力.

3.2 克隆多样性与生境因子的关系

克隆植物的克隆大小和传播方式可以显著地影响植物种群的基因流^[48],改变遗传变异的空间格局以及种群的交配格局^[49].同时具有无性和有性繁殖的物种,能较好地适应变化的环境,并且在不同气候条件下,无性和有性繁殖的相对分配量是可塑的^[2],因此,克隆植物种群的克隆多样性受到生境因子的影响.本文相关性分析中,七筋菇种群的各项克隆多样性指数中,仅仅Simpson指数 D 与土壤中的pH值呈现出显著的正相关性($P < 0.05$),表明样地土壤中的酸碱度在维持种群的克隆多样性方面可能起相当重要的作用.而各项克隆多样性指数均与海拔高度不存在明显的相关性,一方面表明海拔高度的变化还不足以影响植物花期、种子传播等与有性繁殖密切相关

的因素,因此七筋菇的有性生殖和克隆繁殖的相对比重并未发生明显的改变,或者其改变尚不足以影响克隆多样性水平.另一方面,七筋菇分布在不同的海拔条件下,经过长期的自然选择,其在垂直分布上有着广泛的生态适应性.

克隆植物内较高的基因型多样性常认为是环境异质性所引起的分化选择使得多种基因型共存的结果^[50,51].然而,许多研究中并未发现环境异质性与基因型多样性的相关性^[52-55].在七筋菇各种群中,并不存在明显的环境异质性,因此选择在种群内基因型多样性维持中的作用不明显.然而,七筋菇种群间存在有少量的基因流^[24,25],并且有性繁殖在种群更新中起重要作用.因此,有限基因流和有性繁殖可能在种群内基因型多样性维持中,起较为重要的作用.

和其他植物相比,遗传瓶颈、建立者效应和遗传漂变在影响克隆植物遗传多样性方面也起着重要的作用^[14].此外,统计学、不同地区的物候条件也影响着克隆植物的遗传多样性水平^[56].七筋菇在建群时可能只有少数个体参与,加上含不同基因型的个体数目不同,这在很大程度上影响了七筋菇的种群结构.因此,七筋菇的种群遗传结构和克隆多样性是多种因素的综合结果,与种群的扩散、扩散方式和有性生殖大小密切相关.另外,由于取样时尺度较粗,因而可能高估了七筋菇种群的克隆多样性,这样由克隆生长所导致的小尺度上基因型多样性的降低就会检测不到,对此,有必要缩小取样尺度作进一步的分析.

参考文献

- 1 Albert T, Raspe O, Jacquemart A L. Clonal structure in *Vaccinium myrtillus* L. reveals by RAPD and AFLP markers. *Int J Pl Sci*, 2003, 164: 649—655^[DOI]
- 2 Cook R E. Clonal plant population. *Am Sci*, 1983, 71: 244—253
- 3 Richards A J. *Plant Breeding Systems*. London: George Allen and Unwin, 1986
- 4 Eckert C G, Dorken M E, Mitchell S A. Loss of sex in clonal populations of flowering plants, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, 1999, 53:1079—1092
- 5 Ellstrand N C, Roose M L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am J Bot*, 1987, 74: 123—131^[DOI]
- 6 Waycott M. Assessment of genetic variation and clonality in the seagrass *Posidonia australis* using RAPD and allozyme analysis. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, 116: 289—295^[DOI]

- 7 阮成江, 何祯祥, 周长芳. 植物分子生态学. 北京: 化学工业出版社, 2005
- 8 Loveless M D, Hamrick J L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annu Rev Ecol Syst*, 1984, 15: 65—95[DOI]
- 9 Ellstrand N C, Elam D R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Ann Rev Ecol Syst*, 1993, 24: 219—242[DOI]
- 10 Sipes S D, Wolfe P G. Clonal structure and patterns of allozymes diversity in the rare endemic *Cycladenia humilis* var. *jonesii* (Apocynaceae). *Am J Bot*, 1997, 84: 401—409[DOI]
- 11 Esselman E J, Li J Q, Crawford D, et al. Clonal diversity in the rare *Calamagrostis porteri* ssp. *insperata* (Poaceae): comparative results for allozymes and random amplified polymorphic DNA (RAPD) and inter-simple sequence repeat (ISSR) markers. *Mol Ecol*, 1999, 8: 443—451[DOI]
- 12 Aspinwall N, Christian T. Clonal structure, genotypic diversity and seed production in populations of *Filipendula rubra* (Rosaceae) from the northcentral United States. *Am J Bot*, 1992, 79: 294—299[DOI]
- 13 McClintock K A, Waterway M J. Patterns of allozyme variation and clonal diversity in *Carex lasiocarpa* and *C. pellita* (Cyperaceae). *Am J Bot*, 1993, 80: 1251—1263[DOI]
- 14 王可青, 葛颂, 董鸣. 根茎禾草沙鞭的等位酶变异及克隆多样性. *植物学报*, 1999, 41(5): 537—540
- 15 Hangelbroek H H, Ouborg N J, Santamaria L, et al. Clonal diversity and structure within a population of the pondweed *Potamogeton pectinatus* foraged by Bewick's swans. *Mol Ecol*, 2002, 11: 2137—2150[DOI]
- 16 Li A, Ge S. Genetic variation and clonal diversity of *Psammochloa villosa* (Poaceae) detected by ISSR markers. *Ann Bot*, 2001, 87: 585—590[DOI]
- 17 Ruggiero M V, Reusch T B H, Procaccini G. Local genetic structure in a clonal dioecious angiosperm. *Mol Ecol*, 2005, 14: 957—967[DOI]
- 18 汪发缙, 唐进, 陈心启, 等. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1978. 15: 24—26
- 19 Walker R I. Chromosome number, megasporogenesis, and development of embryo-sac of *Clintonia*. *Bull Torrey Bot Club*, 1944, 71(5): 529—535[DOI]
- 20 Dorken M E, Husband B C. Self- sterility in the understory herb *Clintonia borealis* (Liliaceae). *Int J Plant Sci*, 1999, 160(3): 577—584[DOI]
- 21 Pitelka L F, Hansen S B, Ashmum J W. Population biology of *Clintonia borealis*: I. ramet and patch dynamics. *J Ecol*, 1985, 73(1): 169—183[DOI]
- 22 Hayashi K, Yoshida S, Frederick H U, et al. Molecular systematics in the genus *Clintonia* and related taxa based on *rbcL* and *matK* gene sequence data. *Pl Sp Biol*, 2001, 16: 119—137[DOI]
- 23 Li S F, Chang Z Y, Yuan Y M. The origin and dispersal of the genus *Clintonia* Raf. (Liliaceae): evidence from its cytogeography and morphology. *Caryologia*, 1996, 49: 125—135
- 24 王祎玲. 七筋菇植物遗传多样性与分子系统地理学研究. 博士学位论文. 西安: 西北大学, 2006
- 25 郭晶. 东亚七筋菇种群的遗传多样性研究——基于 SSR 标记. 硕士学位论文. 西安: 西北大学, 2007
- 26 Yeh F C, Yang R C, Boyle T, et al. POPGENE, the user friendly shareware for population genetic analysis. Edmonton: University of Alberta, Molecular Biology and Biotechnology Center, 1997
- 27 张运春, 苏智先, 高贤明. 克隆植物的特性及研究进展. *四川师范学院学报(自然科学版)*, 2001, (4): 338—343
- 28 Waycott M, James S H, Walker D. Genetic variation within and between populations of *Posidonea australis*, a hydrophilous, clonal seagrass. *Heredity*, 1997, 79: 408—417[DOI]
- 29 Widén B, Cronenberg N, Widén M. Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plant, a literature survey. *Folia Geobot Phytotaxon*, 1994, 29: 245—263[DOI]
- 30 Persson H A, Gustavsson B A. The extent of clonality and genetic diversity in lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) revealed by RAPDs and leaf-shape analysis. *Mol Ecol*, 2001, 10: 1385—1397[DOI]
- 31 Harper J L. Population biology of plant. London: Academic Press, 1977
- 32 Hamrick J L, Golt M J W. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A H D, Clegg M J, Kahler A L, eds. Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sunderland: Sinauer, 1990. 43—63
- 33 Eckert C G, Barrett S C H. Patterns of genotypic diversity and clonal reproduction in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Am J Bot*, 1993, 80: 1175—1182[DOI]

- 34 祖元刚, 崔继哲. 羊草种群克隆多样性的初步研究. 植物生态学报, 2002, 26(2): 157—162
- 35 陈小勇, 宋永昌. 青冈种群克隆多样性及其与环境因子的关系. 植物生态学报, 1997, 21(4): 342—348
- 36 陈媛媛, 栗琪, 吴文颖, 等. 竹叶眼子菜种群遗传多样性和克隆结构. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2034—2040
- 37 沈栋伟, 李媛媛, 陈小勇. 植物克隆植物多样性与生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(4): 552—560
- 38 张玉芬, 张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策. 植物生态学报, 2006, 30(1): 174—183
- 39 夏立群, 李建强, 李伟. 论克隆植物的遗传多样性. 植物学通报, 2002, 19(4): 425—431
- 40 Abrahamsun W G. Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig O, ed. Demography and evolution in plant populations. Oxford: Blackwell Science, 1980. 89—106
- 41 Nault A, Gagnon D. Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial herb. J Ecol, 1993, 81: 101—119 [\[DOI\]](#)
- 42 Parker K C, Hamrick J L. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. Am J Bot, 1992, 79: 86—96 [\[DOI\]](#)
- 43 Watkinson A R, Powell J C. Seeding recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations—a computer simulation of *Ranunculus repens*. J Ecol, 1993, 81: 707—717 [\[DOI\]](#)
- 44 Bierzychudek P. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. New Phytol, 1982, 90: 757—776 [\[DOI\]](#)
- 45 Ruggiero M V, Capone S, Pirozzi P, et al. Mating system and clonal architecture: a comparative study in two marine angiosperms. Evol Ecol, 2005, 19: 487—499 [\[DOI\]](#)
- 46 Fryxell P A. Mode of reproduction in higher plants. Bot Rev, 1957, 23: 135—233 [\[DOI\]](#)
- 47 Cheliak W M, Dancik B P. Genetic diversity of natural populations of a clone-forming tree *Populus tremuloides*. Can J Genet Cytol, 1982, 24: 611—616
- 48 Handel S N. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. Am Nat, 1985, 125: 367—384 [\[DOI\]](#)
- 49 Schnabel A, Hamrick J L. Organization of genetic diversity within and among populations of *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). Am J Bot, 1990, 77: 1060—1069
- 50 Harberd D J. Observations on population structure and longevity in *Festuca rubra*. New Phytol, 1961, 60: 184—206 [\[DOI\]](#)
- 51 Burdon J J. Intra-species diversity in a natural population of *Trifolium repens* as affected by intra-plant and inter-plant contacts. Oecology, 1980, 61: 383—387
- 52 Harberd D J. Observations on natural clones of *Holcus mollis*. New Phytol, 1967, 66: 401—408 [\[DOI\]](#)
- 53 Levin D A, Crepet W L. Genetic variation in *Lycopodium lucidulum*, a phylogenetic relic. Evolution, 1974, 27: 622—632 [\[DOI\]](#)
- 54 Steiner E, Levin D A. Allozyme, S1 gene, cytological and morphological polymorphisms in population of *Oenothera biennis*. Evolution, 1973, 1: 127—133
- 55 Silander J A. Microevolution and clone structure in *Sparting patens*. Science, 197, 9203: 658—660
- 56 Barret S C H, Shore J S. Isozyme variation in clonizing plant. In: Soltis D E, Soltis P S, eds. Isozyme in Plant Biology. London: Chapman Hall, 1989. 106—126