

生态分化选择对沙米(*Agriophyllum squarrosum*) 表型多样性的影响

尹成亮^{1,2}, 钱朝菊^{1,2}, 陈国雄¹, 燕霞¹, 马小飞¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室, 甘肃 兰州 730000; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 沙米(*Agriophyllum squarrosum*), 又名沙蓬, 是广布于中国温带沙漠流动沙丘、半流动沙丘或河岸沙地的固沙先锋植物, 具有重要的生态农业价值, 也是研究适应性进化的理想材料。为了探讨沙米适应沙漠环境异质性的遗传基础, 通过同质园实验, 比较分析了采自分布区南部和北部的16个群体的沙米个体的数量性状表型分化、基于ITS序列变异的遗传分化及基于worldclim环境异质性之间的关系。结果发现: 与北部群组相比, 南部群组表型性状内部差异大, 多样性高; 通过数量性状差异(Q_{ST})与分子遗传差异(F_{ST})组间和组内比较发现, 组间和南部群组组内的 F_{ST} 值均高于 Q_{ST} 值, 表明群体处于稳定的一致选择之中; 而北部群组组内 Q_{ST} 值均大于 F_{ST} 值, 表明存在明显的地方适应性, 群体间个体的混合存在远交衰退的风险, 因而可以将南部群体移植到北部群体来进行沙米群体的遗传复壮。此外, 在南北群组间种子大小和基部枝长的 Q_{ST} 值均高于环境异质性分化, 说明该表型的本地适应性不能完全被基于温度和降雨量的环境异质性所解释。通过对风力大小与性状的相关性分析发现, 冬季最大风速显著影响沙米种子大小, 而基部枝长则与7、8月最大风速正相关, 说明沙米的表型分化是适应不同风沙环境的结果。这一研究不仅探索出一种评估野生资源对气候变化适应潜力的新方法, 同时可为理解潜在粮食作物沙米的表型结构对气候变化的响应提供重要数据, 并为野生资源植物的生态适应性遗传机理研究提供范例。

关键词: 沙米(*Agriophyllum squarrosum*); 数量性状差异; 分子遗传变异; 环境异质性; 风力; 生态选择

文章编号: 1000-694X(2016)02-0364-10

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2016.00051

中图分类号: Q346

文献标志码: A

0 引言

当今世界面临着粮食、环境、能源、人口与资源五大危机^[1], 且地球上生物多样性与这些危机的解决息息相关, 而种内不同群体之间或一个群体内不同个体间的遗传变异^[2]即遗传多样性是生物多样性的核心和基础^[3]。物种的群体遗传结构和多态性水平, 是种质资源保护及开发利用的基础, 也是育种研究的重要内容^[4], 决定了不同种质在今后育种实践中的有效利用。通常, 遗传多样性可由遗传距离来体现, 种内个体间遗传距离越小, 彼此间亲缘关系越近, 遗传多样性则越低; 反之, 遗传距离越大则遗传多样性越高^[5]。此外, 基因流与群体的数量性状及空间结构也会影响植物群体的遗传变异程度。一般认为, 群体间和群体内的遗传分化可体现物种的遗传结构, 而基因流的大小则可反映群体遗传分化的

大小。利用群体每代迁移数($N_m = (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$)^[6]可有效测定基因流动, 对于中性选择基因, 若 $N_m < 1$, 漂变就成为影响群体结构的主导因素, 群体间的遗传分化大; 若每代迁入个体数 $N_m > 4$, 基因流就可替代遗传漂变的作用, 防止群体分化的发生, 群体间的遗传分化小^[7-8]。

表型多样性是目前种质资源研究的重要内容, 也是物种遗传多样性研究的直接有效的方法及重要组成部分^[9-11]。它通常借助表型标记展开, 表型标记是那些在植物生长发育过程中, 能用肉眼观察到的表型特征, 是基因型的表现型。植物表型是基因型对外界环境变化的适应的真实写照, 其在长期的选择压力中发生不可逆的变化, 经稳定遗传后产生新表型, 因此表型变异通常在物种进化和生态适应上具有重要意义^[12]。种子表型特征变异是植物遗传变异的重要特征之一, 植物的种实形态主要受到

收稿日期: 2016-01-06; 改回日期: 2016-03-21

资助项目: 国家自然科学基金项目(31500266); 中国科学院“百人计划”项目(29Y127E71)

作者简介: 尹成亮(1986—), 男, 山东潍坊人, 硕士研究生, 主要从事沙米的分子生态学研究。E-mail: chengliangyin@lzb.ac.cn

通信作者: 马小飞(E-mail: maxiaofei@lzb.ac.cn)

遗传因素调控,在不同生境分布区也因生境差异而产生不同的适应性分化,如种子特征在大尺度的变化格局常与纬度、气候等相关^[13]。种子大小不仅影响到种子的扩散传播能力,而且会影响种子萌发、幼苗成活和植株建植,从而影响植物群体的分布格局^[14],因此对种子形态特征变异的研究有助于认知遗传因素和环境因素对植物群体的影响。但植物数量遗传的研究在实践中需许多重复的基因型个体和大量的样本来分析个体的形态特征,因此具有极大的挑战性^[15]。此外,遗传漂变和自然选择都会影响遗传多样性,群体间的遗传变异的程度会由于物种的特异性和生态因素而表现出很大的差异。通过同质园实验(common garden experiment)虽可断定群体数量性状表现型的分化是否基于遗传变异^[16],但尚不能确定差异是由自然选择还是由遗传漂变引起的^[17]。

一些研究使用基于中性标记的遗传分化和数量性状的关系比较可以确定植物群体是否存在地方适应^[16,18],并能够为探讨不同适应性进化机制对群体间差异的影响程度和作用大小提供重要理论参考。分子遗传差异(F_{ST})是测定整个群体中遗传变异对群体分化程度贡献的基本指标,是传统的用来衡量群体遗传分化、群体遗传结构的重要指标^[19-20];数量性状差异(Q_{ST})则是指在选择、基因流、遗传漂变和环境适应性等各种因素作用下群体间数量性状的差异^[21-23],是度量不同群体间数量性状差异贡献程度的一个指标^[22]:①当 $Q_{ST} > F_{ST}$ 时,歧化选择起主要作用,各群体受到明显环境选择压力,存在地方适应性,且局域适应越明显则群体间的个体相互移植后产生远交衰退^[24]的风险就越大;②当 $Q_{ST} < F_{ST}$ 时,一致选择则起主要作用,群体处于稳定的平衡选择之中^[22,25-26]。群体的分化是由于遗传漂变产生的,因此可以采用具有遗传分化的不同群体个体进行相互移植,通过遗传复壮来提高小群体的遗传多样性和生态适应潜力以及后代的适合度^[27];③ $Q_{ST} \approx F_{ST}$ 时,通常认为不存在地方适应性,遗传漂变足以解释群体的分化^[28]。因而,基于同质园实验对植物 Q_{ST} 与 F_{ST} 的比较分析,已成为近年来生物进化及保育遗传学领域的研究热点之一^[29-32]。然而,目前为止,鲜有中国植物学家利用这一方法来探讨物种所受到的选择作用。

此外,由于气候数据的大量积累和同质园实验的广泛应用,也使得探讨植物表型多态性与原生地环境异质性的关系成为可能。一般而言,生物的表面

型是由遗传和环境共同决定的,各环境因子对植物的分布和生长的影响作用并不相同,对植物表型多样性的影响也存在差异^[33],因此通过同质园实验可以探讨原生地环境异质性对植物表型多样性的影响。

沙米(*Agriophyllum squarrosum*)是广布于中国各大沙漠和沙地流动沙丘的一年生先锋植物,由于各大沙漠的水热分布不均匀,沙丘的离散分布限制了沙米群体间的基因交流,并且由于长期适应沙漠环境的异质性,沙米群体间可能因此而产生一些表型的分化,为研究植物表型性状分化的遗传学基础提供了良好的模型和材料。此外,BIOCLIM模型可根据物种已知的分布区产生一系列被认为具有十分重要的生物学意义并且能够描述分布区的气候、极端气候以及季节性的变量(即气候参数),此模型已被广泛用于研究环境因子对物种分布的影响^[34-35]。同时考虑到风沙环境对植物表型的影响,此研究中,我们首次将风力因素引入到环境异质性变量中,深入探讨了沙米生态适应性表型变异与种源生境各生态因子之间的关系及其进化意义,并为揭示沙米种源地理变异规律和今后深入开展种质资源的改良驯化和良种选育奠定基础。

1 材料和方法

1.1 同质园实验及表型数据测量

供试沙米种子于2013年秋季采自其基本覆盖区的16个野生群体,按照地理分布划分为南部和北部两个群组(表1)。同质园设在中国科学院沙坡头沙漠研究实验站水分场(37°27'52.434"N,105°01'2.9712"E),所有植株给予相同条件的实验管理,减少实验的随机误差。种子成熟时期,用钢卷尺测量沙米植株高度(PH,cm)、茎直径(STD,cm)和基部分枝长(BBL,cm),用电子天平称取沙米地上生物量(AGB,g),沙米种子粒径(SED,mm)测定采用照相法,用Photoshop10.0测量种子的粒径。最后对PH、STD、BBL、AGB、收获种子重量(SW)和SED等6个生态农艺性状分别进行统计^[36]。

1.2 植物DNA提取及PCR扩增与检测

将所得到的143个新鲜植物样品叶片材料利用植物基因组DNA提取试剂盒(Tiagen Biotech Co.,LTD,北京)进行总DNA提取,并将所得DNA样本置于-80℃保存。应用常用ITS引物(ITS1/

表 1 供试沙米资源及其来源

Table 1 Name list and origin of *A. squarrosus* accessions

	编号	采集地点	缩写	经度(E)	纬度(N)	数量
南部	1	青海省共和县铁盖乡	TGX	100.569425°	36.167223°	9
	2	青海海西蒙古族藏族自治州都兰县	DL	98.12356°	36.30618°	8
	3	甘肃省白银市景泰县	JT	104.14665°	37.36688333°	10
	4	宁夏中卫市沙坡头旅游景区沙坡头水分场	SPTSFC	105.017492°	37.464565°	5
	5	内蒙古自治区鄂尔多斯市乌审旗	WS	108.7696167°	38.49305°	10
	6	甘肃省武威市民勤县岔河子	MQCHZ	102.9874806°	38.75816389°	6
	7	宁夏石嘴山市庙庙湖	MMH	106.7819167°	38.87045°	8
	8	内蒙古自治区阿拉善右旗马山井	AYQMSJ	101.6755917°	39.25014167°	10
	9	内蒙古自治区阿拉善右旗铁矿	AYQTK	101.6880028°	39.27606111°	10
	10	内蒙古达拉特旗响沙湾	XSW	109.9625333°	40.24143333°	10
	11	内蒙古自治区鄂尔多斯市杭锦旗赫猫图	HJQHMT	108.2474833°	40.77873333°	7
北部	12	内蒙古自治区锡林郭勒盟多伦县	DLXN	116.4653167°	42.15573056°	10
	13	内蒙古自治区赤峰市克什克腾旗浩来呼热	HLWR	116.357°	42.83046667°	10
	14	辽宁省阜新市彰武县阿尔乡	AEX	122.4278167°	42.868°	10
	15	内蒙古通辽市奈曼旗	NMQ	120.4146472°	43.0168°	10
	16	内蒙古通辽市科尔沁区大林镇	Dalin	122.8434167°	43.7085°	10

ITS4,引物序列 F: 5'-TCCGTAGGTGAACCT-GCGG-3'; R: 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')对样本进行 PCR 扩增。PCR 反应总体积为 20 μL : 1.5 μL 基因组 DNA (20 ng $\cdot$ μL^{-1})、10 μL 缓冲液(2X Taq Plus PCR Master: 0.1 U $\cdot$ μL^{-1} Taq Plus Polymerase、500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ dNTP each, 20 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ Tris-Hcl (PH8.3)、100 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ KCl、3 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ MgCl₂、其它稳定剂和增强剂)、0.4 μL 上游引物、0.4 μL 下游引物、7.7 μL ddH₂O。PCR 扩增程序: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min, 随后进行 32 个循环, 每循环为 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s、60 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s、72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1 min, 最后 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 5 min。PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳与紫外凝胶成像系统检测后送上海美吉生物医药科技有限公司进行测序和序列分析^[37]。

1.3 生态气象因子调取

从 WorldClim 数据库 (<http://www.worldclim.org/>)^[38] 下载 1950—2000 年的 2.5' 分辨率的 19 个生态气象因子底图, 接着利用 DIVA-GIS7.5 导出 16 个群体相对应的 19 个生态气象因子数据

资料。

1.4 风速调取

根据群体的经纬度坐标寻找最近的气象站点, 然后从国家气象信息中心气象资料室中的中国地面气候资料日值数据集(2005-07-26 建立)下载各个气象站点 1950—2005 年风速大小的数据, 包括平均风速、最大风速和极大风速。

1.5 数据统计分析

1.5.1 表型性状差异(Q_{ST})计算

对表型性状植株高度、收获种子重量、茎直径、基部分枝长、地上生物量和种子粒径的数据首先进行单因素方差分析(ANOVA)并计算各表型性状的群体内方差(σ^2_{GW})和群体间方差(σ^2_{GB}), 接着根据 Raeymaekers 等^[39]的公式计算表型性状差异: $Q_{ST} = \sigma^2_{GB} / (\sigma^2_{GB} + 2\sigma^2_{GW})$ 。

1.5.2 分子遗传差异(F_{ST})计算

根据 ITS 标记的等位基因频率, 通过 Arlequin 软件^[40] 计算 F_{ST} , 根据公式 $Nm \approx (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$ ^[41-42] 估算出群体的历史基因流。群体间的遗

传距离根据公式 $F_{ST}/(1-F_{ST})^{[43]}$ 进行计算。另外通过该软件对群体遗传变异按等级进行分子方差分析(AMOVA),估测遗传变异的分配情况。

1.5.3 环境异质性(E_{ST})计算

仿照 Q_{ST} 的模式,计算各生物气象因子的群体内方差($\sigma_{内}^2$)和群体间方差($\sigma_{间}^2$)并根据 $E_{ST} = \sigma_{内}^2 / (\sigma_{内}^2 + 2\sigma_{间}^2)$ 计算环境差异。最后比较分析 Q_{ST} 、 F_{ST} 、 E_{ST} 之间的相互关系。

1.5.4 风力与表型性状相关性

运用生态学多元数据排序分析软件 Canoco 4.0 对植株表型特性及其与风速进行相关性分析。

所有统计及分析均通过 Excel 2010 和 SPSS 11.5 软件完成。

2 结果与分析

2.1 表型性状差异

通过对组间和组内的 Q_{ST} 计算发现,总体上,种子粒径和基部枝长的群组间 Q_{ST} 最大;平均来看,南部组内 Q_{ST} 大于组间 Q_{ST} ,亦大于北部组内 Q_{ST} 。另外,南部群组中所有性状的 Q_{ST} 均大于北部群组性状(表 2)。

表 2 沙米表型性状差异(Q_{ST})

Table 2 The difference of quantitative genetic divergence (Q_{ST}) of the <i>A. squarrosum</i>							
	植株高度	种子总重量	茎粗	基部枝长	地上生物量	种子粒径	平均
总体	0.127	0.0330	0.0309	0.457	0.0981	0.483	0.205
南部	0.270	0.145	0.164	0.125	0.197	0.432	0.222
北部	0.138	0.0803	0.0715	0.0793	0.0951	0.181	0.107

2.2 基于 ITS 的遗传变异

南部和北部群组沙米的 ITS 遗传变异情况如表 3 所示。群组间 $F_{ST} = 0.607$,为高度分化^[44],表明沙米的两群组间存在广泛的遗传变异,这些多层次的变异将为优良种质选择和多样性保护提供物质基础。另一方面,在群组内部,南部群组的 $F_{ST} = 0.324$,分化程度较高,而北部群组的 F_{ST} 值仅为 -0.0390 。通过对组间和组内基因流的估算,同样发现总体群组间基因流最小,组间的遗传分化最大;组间和南部群组内群体间基因流 < 1 ,说明基因流不能防止由遗传漂变引起的群体间的遗传分化,群体遗传分化已经加剧;而北部群组内群体间的基因流 > 4 ,说明遗传分化较小。此外,从遗传距离上看,组间的遗传距离最大,说明组间亲缘关系较远,遗传多样性高,其次是南部群组,北部群组最低,三者均说明组间和南部群体遗传多样性高,南部群体遗传相对稳定的。

AMOVA 分子方差分析(表 4)表明,群组内群体间的遗传差异占总变异的 14.72%,群体内个体间的遗传差异占总变异的 39.34%,而两群组间的遗传变异最大占总变异的 45.93%,说明沙米种源组间的遗传变异是总变异的主要来源。

2.3 Q_{ST} 与 F_{ST} 比较

通过将 Q_{ST} 与 F_{ST} 进行作图(图 1)比较可以看

表 3 分子遗传差异(F_{ST})

Table 3 The differentiation at neutral molecular markers (F_{ST})			
分组	分子遗传差异	基因流	遗传距离
总数	0.607	0.162	1.54
南部	0.324	0.521	0.480
北部	-0.0390	> 4	-0.0375

表 4 沙米分子遗传变异的分子方差分析

Table 4 Analysis of molecular variance (AMOVA) between the southern group and the northern group of the *A. squarrosum*

变异来源	总方差	方差组分	占总变异的百分比
组间	36.838	0.64907 Va	45.93
组内群体间	28.862	0.20803 Vb	14.72
群体内	58.375	0.55595 Vc	39.34

出,总体上 $F_{ST} > Q_{ST}$;在南部群组内除种子粒径外,其余 5 个表型性状都是 $F_{ST} > Q_{ST}$;而在北部群组中则都是 $Q_{ST} > F_{ST}$ 。但无论是南部群组还是北部群组,种子粒径始终是 $F_{ST} < Q_{ST}$ 。

2.4 环境异质性

考虑到植物的表型是由遗传和环境因素共同决定的,因此又对环境异质性与遗传多样性和表型多样性之间的关系进行进一步分析。通过对 16 个群体的环境因子进行比较分析后发现,环境差异最明

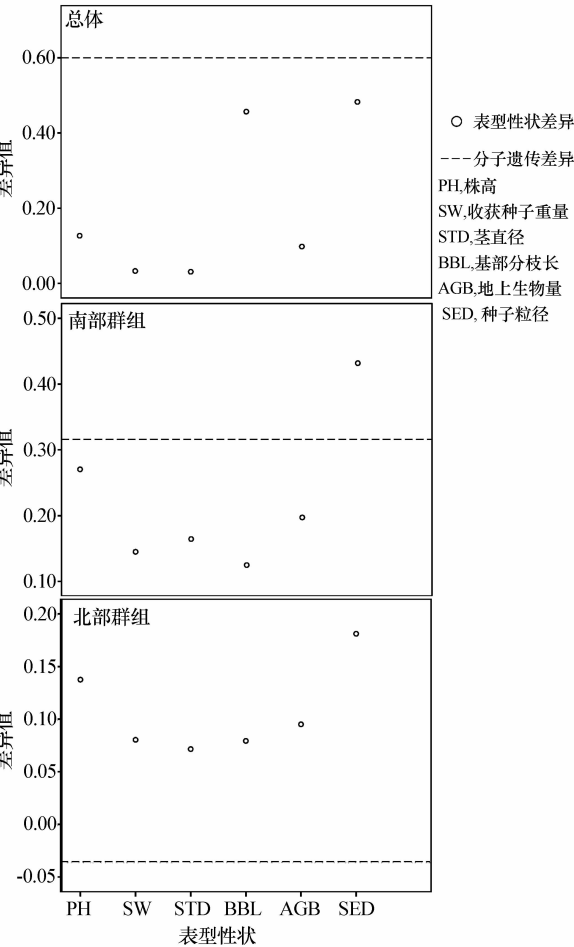


图 1 沙米表型性状差异(Q_{ST})与分子遗传差异(F_{ST})比较

Fig. 1 Diplot of Q_{ST} and F_{ST} for *A. Squarrosus*

显的 5 个生态气象因子排列分别是最湿月降水量、最暖季度降水量、最干季度平均温度、最冷季度平均温度和最湿季度降水量,说明生长季的降雨量以及冬季温度的环境异质性最为明显(表 5)。

通过对总体的 Q_{ST} 、 F_{ST} 、 E_{ST} 进行比较,如表 6 所示,除基部枝长和种子粒径中 $F_{ST} > Q_{ST} > E_{ST}$ 。外,其他 4 个表型性状均偏向 $F_{ST} > E_{ST} > Q_{ST}$,在这 6 个表型中遗传分化(F_{ST})始终最大,说明沙米的表型分化主要受遗传因素的影响。

2.5 表型性状与风力相关性

通过三者多样性的比较发现,基部枝长与种子粒径的 Q_{ST} 均显著高于平均 E_{ST} (表 6),考虑到流动或半固定沙丘所具有的独特沙漠风蚀环境,我们怀疑仅以温度和降雨量为基本环境变量可能不能完全解释沙米群体的环境异质性。因而利用 Canoco 进一步分析了原生地风力因素与植物表型多样性之间的关系。首先对物种的所有表型数据进行 DCA 分析,发现 Lengths of gradient 最大值仅为 0.640,小于 3.0,因此选用线性模型 RDA [45]。同时两个轴共解释了 94.0% 的变异,其中第一轴解释了总变异的 90.2%。

从图 2 可以看出风速在北部较大,种子粒径与风速成正相关。从各个表型性状与风力大小的相关性系数来看(表 7),种子粒径与最大风速的相关性最大($R^2 = 0.644$),其次是平均风速($R^2 = 0.415$),最小的是极大风速($R^2 = 0.136$),说明瞬时风力大小对种子大小影响不大,而持续的大风力对沙米种子粒径具有一定的决定作用。而基部枝长则与最大风速呈现负相关关系($R^2 = -0.321$)。从沙米表型变异与月平均最大风速的 RDA 相关性分析发现(图 3),种子粒径与冬季(10 月至翌年 1 月)最大风速显著正相关,而基部枝长则与夏季生长季(7、8 月)的最大风速呈正相关,说明这两个分化最大的表

表 5 环境异质性(E_{ST})

Table 5 The differentiation at environmental heterogeneity (E_{ST})

生态气象因子编号	描述	环境异质性	生态气象因子编号	描述	环境异质性
bio_1	年平均温度	0.122	bio_11	最冷季度平均温度	0.471
bio_2	昼夜温差月均值	0.246	bio_12	年均降水量	0.402
bio_3	等温性	0.333	bio_13	最湿月降水量	0.504
bio_4	温度季节性变化标准差	0.385	bio_14	最干月降水量	0.0223
bio_5	最暖月最高温	0.0121	bio_15	降水量变异系数	0.168
bio_6	最冷月最低温	0.394	bio_16	最湿季度降水量	0.469
bio_7	年均温变化范围	0.200	bio_17	最干季度降水量	0.0574
bio_8	最湿季度平均温度	0.0288	bio_18	最暖季度降水量	0.504
bio_9	最干季度平均温度	0.480	bio_19	最冷季度降水量	0.0300
bio_10	最暖季度平均温度	0.000150			

表 6 沙米表型性状差异(Q_{ST})、分子遗传差异(F_{ST})及环境差异(E_{ST})比较

分子遗传差异	环境异质性	数量性状差异						
		植株高度	种子总重量	茎粗	基部枝长	地上生物量	种子粒径	平均
0.607	0.254	0.127	0.0330	0.0309	0.457	0.0981	0.483	0.205

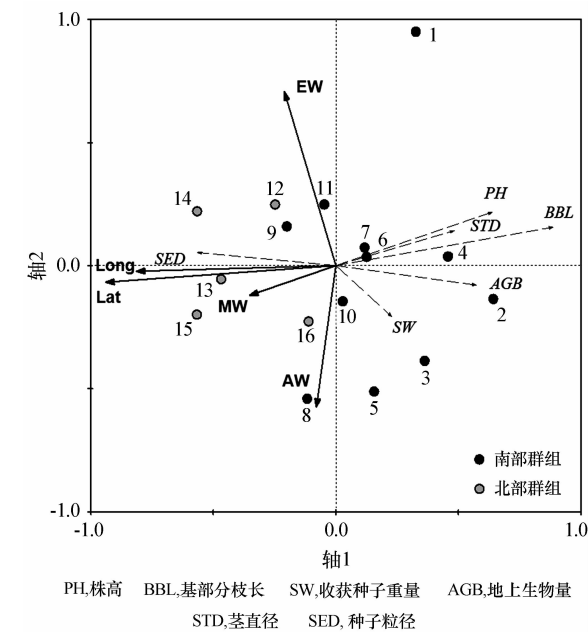


图 2 基于 16 个群体的 RDA 双标图(Lat:纬度;Long:经度;AW:平均风速;MW:最大风速;EW:极大风速)

Fig. 2 Biplot of the first two RDA axes based on the 16 populations

表 7 表型性状特征参数间相关系数

	植株高度	种子总重量	种子粒径	茎粗	基部枝长	地上生物量	经度	纬度	平均风速	极大风速	最大风速
植株高度	1										
种子总重量	0.397	1									
种子粒径	-0.426	-0.344	1								
茎粗	0.908**	0.358	-0.303	1							
基部枝长	0.804**	0.38	-0.577*	0.599*	1						
地上生物量	0.827**	0.759**	-0.428	0.749**	0.713**	1					
经度	-0.464	-0.202	0.598*	-0.272	-0.800**	-0.424	1				
纬度	-0.557*	-0.186	0.576*	-0.323	-0.905**	-0.494	0.921**	1			
平均风速	-0.191	0.135	0.415	-0.186	-0.184	-0.013	-0.015	0.139	1		
极大风速	-0.054	-0.109	0.136	-0.162	0.074	-0.205	-0.06	-0.071	-0.4	1	
最大风速	-0.209	-0.029	0.644**	-0.193	-0.321	-0.137	0.308	0.384	0.769**	-0.184	1

注：*，在 0.05 水平(双侧)上显著相关；**，在 0.01 水平(双侧)上显著相关。

互移植的方法来复壮群体。南部群组 $F_{ST} > Q_{ST}$ ，说明南部群体一直保持高的遗传多样性。群体的性状表现出近交衰退，可通过群组间相互移植的方法来

型性状确实受季节性风力大小的影响。

3 讨论与结论

3.1 表型多样性

生物表型性状的数值比较宏观，相对容易获得。在均一环境的同质园实验下，所栽植的植物的表型性状差异主要是由遗传变异引起的^[16]。本研究发现，南北群组数量性状具有一定的差异(表 2)。因为沙米南北群组间相距较远，不存在交叉繁殖和基因交流，不同遗传背景和栖息地环境会对表型性状造成较大影响，应用明显不同地理分布的沙米群组样本来探讨表型性状差异是切实可行的。同时表型变异存在变异的非一致性，这为研究 Q_{ST} 与 F_{ST} 提供了有利条件。以上也说明，沙米可较好地应用于沙生植物的 Q_{ST} 与 F_{ST} 研究。

3.2 Q_{ST} - F_{ST} 比较

总体 $F_{ST} > Q_{ST}$ ，表明一致选择起主要作用，群体处于稳定的平衡选择之中，可通过群组间个体相

进行群体的遗传复壮。但是对于种子粒径来说则是 $F_{ST} < Q_{ST}$ ，表明歧化选择在种子粒径适应进化过程中起主要作用。北部群组 $Q_{ST} > F_{ST}$ ，表明歧化选择

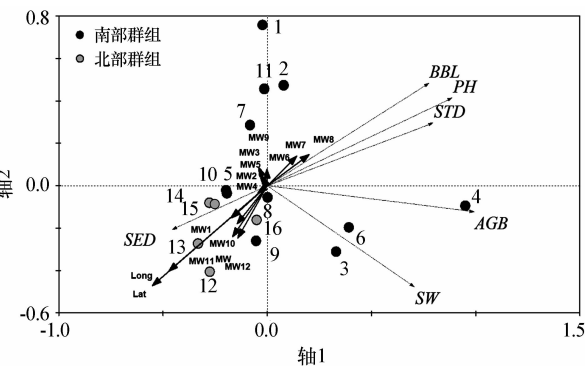


图 3 最大风速的 RDA 双标图(Lat, 纬度; Long, 经度; MW, 最大风速; MW1—MW12, 每个月份的最大风速; PH, 株高; SW, 收获种子质量, STD, 茎直径; BBL, 基部分枝长度; AGB, 地上生物量; SED, 种子直径)

Fig. 3 Biplot of the first two RDA axes based on maximum wind speed

起主要作用,群体分化是由于自然选择的结果,存在明显的地方适应性,群体间个体的混合存在潜在远交衰退的风险,对北部群体的保育应采用遗传复壮和改善生境环境等方法。

因此,从分组上看,南部群体适合移植,而北部群体具有地方适应性。从总体上看,适合栽培移植来复壮群体或进行遗传救赎,下一步我们拟将同质园设在中国科学院奈曼沙漠化研究站,验证不同居群的地方适应性。因为冬季温度环境异质性差异大(表 5),这意味着要以耐寒性为代价的。我们预期寒冷环境可能存在较高死亡率,虽然我们还没有在任何地点观察到显著的死亡率,长期观察才能确定南部群体移植到北部时,基因型出现在位于严酷的环境中而生长不受影响时才适合移植。与其他 5 个表型性状相比,种子粒径在南北群组中都受到明显的外界选择压力,受到自然选择的作用,分化明显,多态性高,而种子粒径大正是我们最需要的农艺性状,粒径的多样性说明后续驯化和选育优质农艺性状的巨大潜力。

此外,我们还发现无论 F_{ST} 还是 Q_{ST} 都是南部群组大于北部群组,说明南部群组性状遗传较为稳定,反映出南部群体对该物种多样性的贡献率和重要性,是该物种进化遗迹的重要成分,表明供试材料有较好的代表性和较大的选择潜力,可作为沙米驯化栽培及移植的重要亲本材料。

当然,本文 Q_{ST} 和 F_{ST} 的估计可能与实际有一定差距,原因可能是:

(1) 试验中选取的植株为收获季的成熟个体,在

计算 Q_{ST} 时假设这些个体的数量性状经历了与分子标记相同的中性自然选择过程^[14]。但一些研究者发现, Q_{ST} 在物种的生长发育过程中会随着植株的生长而增大^[46-47], 因此本研究中的 Q_{ST} 可能高于实际值。

(2) Q_{ST} 和 F_{ST} 的比较是基于同质园实验条件下测得的数量性状的分化与野外自然生境下的分化相等的假设前提下进行的,但实际上二者并不总是相同^[48]。由于我们的同质园实验地偏向南部群组,因而对于北部群组来说,可能受到一定胁迫,导致表型变异的发散程度更加收敛。当然,这需要我们后期在不同区域开展移栽和同质园实验来验证。

3.3 Q_{ST} - F_{ST} - E_{ST} 比较

对 Q_{ST} 、 F_{ST} 、 E_{ST} 进行总体比较发现, $F_{ST} > E_{ST} > Q_{ST}$, 遗传分化最大,适合移植,表明沙米群体表型性状的差异更多受遗传决定,其中一致选择起主要作用,群体处于稳定的平衡选择之中,环境异质性并不起主要作用。从 $E_{ST} > Q_{ST}$ 来看,环境效应对植物表型分化有一定影响,然而种子粒径和基部枝长两个性状 $Q_{ST} > E_{ST}$ 。

从数值上看,发现 $Q_{ST} \approx 2E_{ST}$, 环境异质性只解释了一半的种子粒径和基部枝长的表型分化。对于沙生植物沙米来说,其种子大小应与扩散有关,而基部枝长与耐沙埋能力相关,我们推测正是由于风力因素在 Worldclim 数据中没有体现,而导致这两个性状在两个群组之间的差异不能被仅考虑温度和降雨的气候因素解释,因而我们深入调查了风力与这两个性状的关系。

3.4 表型性状与风力相关性

通过研究发现,种子粒径与最大风速正相关,说明大风速有利于种子的扩散。另外,通过分解不同月份的风力因素发现,冬季的风力与沙米种子大小正相关,说明群体间沙米种子大小的差异是长期适应不同风沙环境的结果。可以设想,若种子太轻,种子扩散太快,并不利于其在移动沙丘的定植。事实上,北部沙地的冬季风力更大,从我们的数据来看,北部群组的种子粒径也要显著高于南部群组^[36]。另一方面,基部枝长则与 7、8 月最大风速正相关,而此时正是植物生长季最旺盛的月份,沙米为了更好地适应沙生环境,必须进化出杰出的耐沙埋性,因而基部枝长会显著受到夏季风力的影响。通过对种子粒径和基部枝长与沙米独特栖息地周围环境因子相

关性的分析,我们发现沙米这种典型的沙生植物的表型分化是长期适应风沙环境的结果,这将为后续沙区植被修复提供技术支持和理论依据。

3.5 野生资源沙米的驯化

正确评价植物的遗传多样性是现代植物育种和改良的重要依据。现代植物育种面临的一个难题就是遗传基础狭窄,因此如何拓宽遗传基础以及合理选择亲本等都有赖于对种质资源遗传多样性的研究。沙米作为未来应对全球气候变暖的潜在粮食作物,由于对沙米的遗传学背景了解甚少,给沙米种质资源的利用和育种工作带来了许多阻碍。我们利用 ITS 序列变异对沙米遗传多样性分析,发现沙米群组间存在显著的遗传分化,为沙米野生资源的评估提供了重要遗传学信息,也为分析其进化潜力和未来命运提供重要资料。其次,研究其数量性状与环境异质性和风力的关系,可以区分表型的环境性因素和遗传性变异,也有助于快速筛选驯化亲本材料,为后续创制新型高产、适应范围广的优质沙米品系提供重要依据,最终改善干旱区粮食系统的稳定性,加强中国和第三世界粮食安全。

虽然中国境内尤其是西北、东北沙区现存较丰富的野生沙米资源,但是由于城镇化和旱区农业的大力发展,一些宝贵的种质资源也在快速消失。我们通过不同层次、不同水平对沙米野生资源进行全面评估,有利于优异种质资源的筛选和保护,因而结合传统保护遗传学和现代育种理论,对沙米种质资源展开全方位研究,不仅为野生资源的生态适应性评价提供有效技术手段和理论方法,而且为解决脆弱沙漠生态系统和旱区农业发展的矛盾寻求突破口。

参考文献：

[1] 王茂林. 合力应对粮食危机,共同确保持续发展——积极推进全球农业可持续发展的认识[J]. 中国城市经济,2008(7): 29—31.

[2] 马克平. 试论生物多样性的概念[J]. 生物多样性,1993(1): 20—22.

[3] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populaion[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,1973,70(12):3321—3332.

[4] 李惠英,娄燕宏,胡涛,等. 中国高羊茅种质资源遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 草业学报,2010(6):208—214.

[5] 刘云芳,剡根强,王新峰. RFLP 技术在动物遗传育种中的应用[J]. 内蒙古畜牧科学,2002(2):17—19.

[6] Wright S. Evolution and the Genetics of Populations, the The-

ory of Gene Frequencies [M]. Chicago, USA; University of Chicago Press,1969.

[7] Hamrick J, Godt M, Brown A, et al. Allozyme diversity in plant species[M]//Brown A, Clegg M, Kahler A, et al. Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Massachusetts, USA; Sinaue,1990;43—63.

[8] Rowet J, Patskovisky Y, Patskovska L, et al. Rationale for reclassification of a distinctive subdivision of mammalian class muglutathione S-transferases that are primarily expressed in testis[J]. Journal of Biological Chemistry,1998,273:9593—9601.

[9] 尚占环,姚爱兴. 生物遗传多样性研究方法及其保护措施[J]. 宁夏农学院学报,2002,23(1):63—69

[10] 葛颂,洪德元. 泡沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究表型的可塑性[J]. 植物分类学报,1994,32(6):489—503.

[11] 顾万春,王棋,游应天,等. 森林遗传资源学概论[M]. 北京:中国科学技术出版社,1996.

[12] Massimo P, Murren C J, Schlichting C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation[J]. Journal of Experimental Biology,2006,209:2362—2367.

[13] Garcia D, Zamora R, Gomez J M, et al. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe[J]. Journal of Ecology, 2000,88(3):436—446.

[14] Greipsson S, Davy A J. Seed mass and germination behaviour in populations of the dune-building grass *Leymus arenarius* [J]. Annals of Botany,1995,76(5):493—501.

[15] Petit C, Fr ville H, Mignot A, et al. Gene flow and local adaptation in two endemic plant species[J]. Biological Conservation,2001,100(1):21—34.

[16] Ballentine B, Greenberg R. Common garden experiment reveals genetic control of phenotypic divergence between swamp sparrow subspecies that lack divergence in neutral genotypes [J]. PLoS One,2010,5(4):e10229.

[17] 杨伟,叶其刚,李作洲,等. 中华水韭残存居群的数量性状分化和地方适应性及其对保育遗传复壮策略的提示[J]. 植物生态学报,2008(1):143—151.

[18] Gravuer K, von Wettberg E, Schmitt J. Population differentiation and genetic variation inform translocation decisions for *Liatris scariosavar. novae-angliae*, a rare New England grassland perennial[J]. Biological Conservation,2005,124(2):155—167.

[19] Weir B, Cockerham C. Estimating F-statistic for the analysis of population—structure[J]. Evolution,1984,38(6):1358—1370.

[20] Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating[J]. Evolution, 1965,19(3):395—420.

[21] Lande R. Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization[J]. Evolution,1992,46(2):381—389.

[22] Spitze K. Population structure in *Daphnia obtusa*; quantitative

- genetic and allozymic variation[J]. *Genetics*, 1993, 135(2): 367—374.
- [23] Wright S. The genetical structure of populations[J]. *Annals of Eugenics*, 1951, 15: 313—354.
- [24] Hufford K M, Mazer S J. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18: 147—155.
- [25] OHara R B, Meril J. Bias and precision in Q_{ST} estimates: problems and some solutions[J]. *Genetics*, 2005, 171(3): 1331—1339.
- [26] Whitlock M E. Evolutionary inference from Q_{ST} [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17(8): 1885—1896.
- [27] Griffith B, Scott J M, Carpenter J W, et al. Translocation as a species conservation tool: status and strategy[J]. *Science*, 1989, 245: 477—480.
- [28] Yang R C, Yeh F C, Yanchuk A D. A comparison of isozyme and quantitative genetic variation in *Pinus contorta* ssp. *latifolia* by F_{ST} [J]. *Genetics*, 1996, 142: 1045—1052.
- [29] Edelaar P, Björklund M. If F_{ST} does not measure neutral genetic differentiation, then comparing it with Q_{ST} is misleading. Or is it? [J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(9): 1805—1812.
- [30] Evanno G, Castella E, Goudet J. Evolutionary aspects of population structure for molecular and quantitative traits in the freshwater snail *Radix balthica*[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2006, 19(4): 1071—1082.
- [31] Santure A W, Wang J. The joint effects of selection and dominance on the Q_{ST} - F_{ST} contrast[J]. *Genetics*, 2009, 181(1): 259—276.
- [32] Whitlock M C, Guillaume F. Testing for spatially divergent selection: comparing Q_{ST} to F_{ST} [J]. *Genetics*, 2009, 183(3): 1055—1063.
- [33] Lugo A E, Brown S L, Dodson R, et al. The Holdridge life zones of the conterminous United States in relation to ecosystem mapping[J]. *Journal of Biogeography*, 1999, 26(5): 1025—1038.
- [34] Fischer J, Lindenmayer D B, Nix H A, et al. Climate and animal distribution: a climatic analysis of the Australian marsupial *Trichosurus caninus*[J]. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(3): 293—304.
- [35] Meynecke J O. Effects of global climate change on geographic distributions of vertebrates in North Queensland[J]. *Ecological Modelling*, 2004, 174(4): 347—357.
- [36] 尹成亮, 赵杰才, 胡进玲, 等. 环境异质性对潜在粮食作物沙米表型变异的影响(未发表资料).
- [37] Qian C J, Yin H X, Shi Y, et al. Population dynamic dynamics of *Agriophyllum squarrosum* (Chenopodiaceae), a pioneer annual plant endemic to mobile sand dunes, in response to global climate change(unpublished data).
- [38] Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas[J]. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(15): 1965—1978.
- [39] Raeymaekers J, Van Houdt J, Larmuseau M, et al. Divergent selection as revealed by P_{ST} and QTL-based F_{ST} in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations along a coastal-inland gradient[J]. *Molecular Ecology*, 2007, 16(4): 891—905.
- [40] Excoffier L, Lischer H E L. Arlequin suite ver 3. 5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2010, 10(3): 564—567.
- [41] Slatkin M, Barton N H. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow[J]. *Evolution*, 2000, 43(7): 1349—1368.
- [42] Matthew E H. A genetic approach to the conservation and management of *Lilium pfiladelphicum* in fragmented habitats[D]. Washington, USA: Wanshington State University, 2003.
- [43] Rousset F. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance[J]. *Genetics*, 1997, 145(4): 1219—1228.
- [44] Balloux F, Lugon-Moulin N. The estimation of population differentiation with microsatellite markers[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11(2): 155—165.
- [45] Ter Braak C J F, Smilauer P. CANOCO Releases 4. 0 Reference manual and user's guide to canoco for windows[J]. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 1998.
- [46] Tonsor S J, Kalisz S, Fisher J, et al. A life-history based study of population genetic structure: seed bank to adults in *Plantago lanceolata*[J]. *Evolution*, 1993, 47(3): 833—843.
- [47] Bonnin I, Prosperi J M, Olivieri I. Genetic markers and quantitative genetic variation in *Medicago truncatula* (Leguminosae): a comparative analysis of population structure[J]. *Genetics*, 1996, 143(4): 1795—1805.
- [48] Meril J, Crnokrak P. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2001, 14(6): 892—903.

The Influence of Selection of Ecological Differentiation to the Phenotype Polymorphism of *Agriophyllum squarrosum*

Yin Chengliang^{1,2}, Qian Chaoju^{1,2}, Chen Guoxiong¹, Yan Xia¹, Ma Xiaofei¹

(1.Key Laboratory of Stress Physiology and Ecology in Cold and Arid Regions, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: *Agriophyllum squarrosum*, also called "sand rice", is a pioneer annual plant endemic to the mobile and semi-fixed sand dunes across the temperate deserts of China. It prevails important values in eco—agriculture and supports an ideal model for understanding the adaptive evolution. To investigate the genetic basis of how *A. squarrosum* adapt to the heterogeneous environment of deserts, in this paper, based on the common garden experiment with individuals sampled from northwest and northeast of China, we analyzed the relationships between/among the quantitative traits, the genetic differentiation based on the variety of nrITS and the heterogeneity of environment according to the worldclim. Our results showed that all the phenotypic traits were differentiated among the two groups, especially within the populations among the southern group. Comparison between the inter- and intra-groups showed that the values of F_{ST} were much higher than that of Q_{ST} within the south group and among all populations, suggesting an unifying selection were acting in these populations. However, Q_{ST} was found to be higher than F_{ST} in the north group, supported the local adaptation of the northern populations. This result indicated that these populations will be under a potential risk of outbreeding depression. Therefore, translocation of the southern genotypes into the north habitat will contribute to the genetic reinforcement of the northern populations. Furthermore, the values of Q_{ST} on the traits of seed diameter (SED) and basal branch length (BBL) were higher than that of environmental heterogeneity (Est) between the two groups, suggested that the climatic differentiation on the temperature and precipitation can not fully explain the phenotypic variation. Thus, we analyzed the relationships between wind speed and the phenotypic traits. Our data showed that the maximum wind speed in winter was strongly correlated with SED, while BBL was more affected by the maximum wind speed in July and August, which suggested that the blown sand environment plays an important role in shaping the adaptive phenotypic differentiation between groups in the desert plant species. In summary, this study not only provided a new evaluation method for adaptive potential in wild resources mitigating climate change, but also shed light on better understanding of the ecological genetic basis for how *A. squarrosum* adapted to the heterogeneous desert environment, which will further provide both the experienced data and theoretical basis for domestication of valuable desert plants.

Key words: *Agriophyllum squarrosum*; differentiation in quantitative traits; molecular genetic variation; environmental heterogeneity; wind; ecological selection