

板栗群体的遗传多样性及人工选择的影响*

张辉¹

柳 鏊²

(¹ 中国林业科学院林业研究所, 北京 100091)

(² 中国科学院江苏省植物研究所, 南京 210014)

摘要 利用水平板淀粉凝胶电泳技术对板栗 9 个群体 11 个种同工酶系统的 12 个酶位点进行分析, 结果表明板栗 (*Castanea mollissima*) 为多态性物种, 遗传变异水平较高, 其多态位百分率为 71.3%, 每个位点的等位基因平均数为 2.27, 平均期望杂合值为 0.346; 总的基因多样性中, 89.3% 发生于群体内, 各群体之间的遗传距离为 0.010~0.177; 对各等位基因频率进行 PCA 分析, 筛选出较合适的基因标记位点及构建了板栗遗传结构的变异模式。在综合前人研究的基础上, 初步探讨了人工选择对板栗遗传多样性的影响, 初步推测出西南为板栗遗传多样性中心。

关键词 板栗, 遗传多样性, 人工选择

分类号 Q 943

The Genetic Diversity of *Castanea mollissima* and the Effect of Artificial Selection

ZHANG Hui¹ LIU Liu²

(¹ The Research Institute of Forestry, The Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091)

(² Jiangsu Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Nanjiang 210014)

Abstract Allozyme genetic variability in 9 populations of *Castanea mollissima* was investigated using starch gel electrophoresis at 12 loci coding for 11 enzyme systems. The level of genetic polymorphism and population differentiation was greater in *C. mollissima* than was usual for an outbreeding species, with the proportion of polymorphic loci (P) 71.3%, average number of alleles (A) 2.27, average expected heterozygosity (He) 0.346. About 89.3% of the total genetic variation was partitioned within populations. The Nei's genetic distance ranged from 0.010~0.177. Except for these, a principal components analysis of the data based on allelic frequencies revealed a spatial pattern of genetic variability in Chinese chestnut and provide some data about selecting enzyme marker. Based on previous research, the effect of artificial selection on the genetic diversity of *C. mollissima* was also studied and it could be inferred that the southwest area of China was the possible center of the genetic diversity.

Key words *Castanea mollissima*, Genetic diversity, Artificial selection

板栗 (*Castanea mollissima* Bl.) 是我国最古老和驯化栽培最早的果树之一。具有许多优良遗传特

* 中意合作研究项目经费资助

1997-03-25 收稿, 1997-06-03 接受发表

性, 尤以其抗逆性著称。值得重视的是抗真菌性病害的能力强, 能抗欧美的毁灭性病害栗疫病。国外学者试图用板栗与美洲栗杂交以导入抗病的基因植株 (Bernatzky *et al*, 1992)。长期以来, 由于自然与人为因素, 使许多优良或特殊价值的遗传资源遭到破坏, 深入了解和研究板栗遗传变异及保护其物种遗传多样性已成为当务之急。进一步涉及到种的起源、演化及迁移路线的研究, 对于了解栽培种被驯化改良的程度, 避免遗传腐蚀, 寻找出稀有的具有潜在利用价值的基因等实际工作有一定指导意义。

本研究利用了同工酶技术对此方面工作进行了初步研究与探索, 试图解决一些最基本的问题。此外, 研究中还首次尝试借鉴了数值分类学中的 PCA 法来分析各等位基因, 在国内同类研究中尚属首次。

1 材料与方 法

1.1 取样 以冬季栗芽为实验材料, 由于各方面因素的限制, 样点 5 (西南群体), 样点 9 (西北群体) 的材料取自南京中山植物园板栗种质资源圃, 尽可能代表西南种质与西北种质的特点, 样本数分别为 21, 18。其它供试样点分属于全国 5 个地方品种群分布区内, 每个样点随机取 30 株实生老树, 详见表 1。取样时, 注意每株树分取不同方位的 5 个枝条, 每个枝条上至少取 5 个健硕的芽, 置于 -80°C 左右的冰柜中保存备用。

1.2 电泳 采用水平板淀粉凝胶电泳技术。酶提取液参照 Villani (1990) 的方法。分析的 11 种同工酶体系及电泳系统如下: GOT, SOD, PGM (Poulic 系统); EST, GPI, LAP (A & B 体系); ADH, IDH, DLA (TC 系统, pH6.5) SDKH, 6PGDH (TC 系统, pH7.3)。

表 1 板栗 9 个采样点的地理位置

Tab.1 Geographical sites of the nine sample populations of *Castanea mollissima* Bl.

编号 No.	所属品种群 Cultivar Group	采集点 Location	北纬 North Latitude	东经 Longitude	海拔 / m Altitude
1	长江流域品种群(CR)-1	江苏溧水 Jiangsu Lishui	$31^{\circ} 34'$	119°	96
2	长江流域品种群(CR)-2	安徽合肥 Anhui Hefei	32°	$116^{\circ} 38'$	156
3	西南品种群(SW)-1	云南玉溪 Yunnan Yuxi	$24^{\circ} 21'$	$102^{\circ} 33'$	1 636.5
4	西南品种群(SW)-2	云南宜良 Yunnan Yiliang	$24^{\circ} 55'$	$103^{\circ} 10'$	1 532.1
5	西南品种群(SW)-3	*			
6	东南品种群(SE)	福建连城 Fujian Liancheng	$25^{\circ} 48'$	$116^{\circ} 32'$	317.5
7	华北品种群(NC)-1	江苏新沂(1) Jiangsu Xinyi	$34^{\circ} 20'$	$118^{\circ} 25'$	27
8	华北品种群(NC)-2	江苏新沂(2) Jiangsu Xinyi	$34^{\circ} 20'$	$118^{\circ} 25'$	27
9	西北品种群(NW)	**			

*: 为南京植物园引入的云南种质 The germplasm introduced from Yunnan by Nanjing Botanical Garden

** : 为南京植物园引入的西北种质 The germplasm introduced from Northwest of China by Nanjing Botanical Garden. CR: The Changjiang River Valley Cultivar Group; NC: The North of China Cultivar Group; SE: The Southeast of China Cultivar Group SW: The Southwest of China Cultivar Group;

NW: The Northwest of China Cultivar Group

1.3 遗传分析方法 参照 Wendel (1989) 做法, 记录各位点等位酶的基因型, 等位基因频率见表 2。

1.4 数据处理

1.4.1 以各基因位点的等位基因频率为基本数据, 用下述 9 个参数作遗传学方面的分析研究。(1) 多态位点百分率 P (Proportation of polymorphic loci); (2) 等位基因平均数 A (Average number of alleles per loci) (3) 有效等位基因数 N_e (Effective number of alleles per loci); (4) 观察杂合度 (Observed heterozygosity); (5) 期望杂合度 (Expected heterozygosity); (6) 固定指数 F (Fixation index); (7) 异交率 t (Outcrossing rate); (8) F 统计量 F_{ST} , F_{IT} , F_{IS} (F-Statistics); (9) 遗传距离 (Standard

genetic distance)。这些参数运用 BIOSYS-1.7 软件进行计算。

表 2 板栗各群体不同基因位点上的等位基因频率

Table 2 Allelic frequencies of populations of *Castanea mollissima* Bl.

等位 基因位点 loci	群体 Population								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
SOD-1									
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
DIA-1									
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
SKDH-2									
A	0.268	0.065	0.093	0.192	0.240	0.192	0.091	0.196	0.000
B	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
D	0.107	0.391	0.130	0.385	0.100	0.154	0.182	0.174	0.333
E	0.625	0.543	0.667	0.423	0.620	0.654	0.727	0.630	0.667
IDH-1									
A	0.000	0.038	0.167	0.000	0.120	0.000	0.060	0.063	0.000
B	0.518	0.692	0.313	0.447	0.500	0.404	0.280	0.333	0.118
C	0.482	0.269	0.512	0.553	0.380	0.596	0.660	0.604	0.882
IDH-2									
A	0.625	0.611	0.327	0.396	0.426	0.265	0.180	0.250	0.095
B	0.196	0.037	0.635	0.604	0.574	0.232	0.820	0.750	0.905
C	0.179	0.352	0.038	0.000	0.000	0.143	0.000	0.000	0.000
6PGDH-2									
A	0.433	0.389	0.268	0.250	0.208	0.261	0.230	0.140	0.028
B	0.533	0.463	0.571	0.577	0.625	0.413	0.308	0.220	0.278
C	0.033	0.037	0.125	0.115	0.125	0.326	0.462	0.640	0.694
D	0.000	0.111	0.036	0.058	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000
GOT-2									
A	0.327	0.463	0.423	0.462	0.381	0.320	0.050	0.240	0.184
B	0.019	0.000	0.269	0.135	0.000	0.000	0.250	0.040	0.368
C	0.654	0.444	0.115	0.346	0.619	0.680	0.700	0.720	0.447
D	0.000	0.093	0.192	0.058	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PGM-1									
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
LAP-1									
A	0.875	1.000	0.852	0.722	0.660	0.875	1.000	0.907	1.000
B	0.125	0.000	0.148	0.278	0.240	0.125	0.000	0.093	0.000
EST-2									
A	0.000	0.000	0.089	0.040	0.071	0.000	0.048	0.212	0.115
B	0.432	0.464	0.268	0.340	0.304	0.400	0.333	0.058	0.583
C	0.568	0.536	0.643	0.620	0.625	0.600	0.619	0.731	0.346
GPI-2									
A	0.000	0.054	0.000	0.038	0.107	0.000	0.154	0.000	0.054
B	0.731	0.768	0.580	0.808	0.696	0.982	0.692	0.870	0.839
C	0.269	0.179	0.420	0.154	0.196	0.018	0.115	0.130	0.107
PER-2									
A	0.571	0.556	0.333	0.543	0.396	0.680	0.500	0.446	0.342
B	0.429	0.444	0.595	0.348	0.583	0.320	0.500	0.554	0.658
C	0.000	0.000	0.071	0.109	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000

1.4.2 将每个等位基因作为单独性状, 对各等位基因频率数值进行主成分分析, 运用 NTSYS 程序进行计算。

2 结果与分析

2.1 板栗种内及群体的变异水平

通过对 11 个酶系统的 12 个基因位点分析研究, 共发现 34 个复等位基因。9 个位点为遗传多态位点, 占 75%, 3 个为单态位点 (SOD-1, DIA-1, PGM-1)。各多态位点中, SKDH-2, IDH-2, EST-2 等分化程度较大(表 2)。从表 3 中可以看出, 9 个群体均表现出较高的多态性, 即使最低的群体 (2, 6, 9) 其多态位点百分率达 66.7%, 最高值为 75%; 各群体 N 值在 2.0~2.6 中变动, N 值的范围为 1.38~1.66, 群体 9 (西北群体) 的值最小, 群体 3 (西南群体) 的值最大。群体内期望杂合值 (基因多样性) 最高的为群体 3 (0.3970), 最低为群体 9 (0.274)。表 3 反映出多样性最丰富的为西南群体。

表 3 各群体的遗传多样性度量值及 F 值, 异交率

Table 3 Genetic variability estimates, F value and Outcrossing rate for populations of *C. mollissima*

群 体 population	A	Ne	P	Ho	He	F	t
1 CR-1	2.1	1.55	75.0	0.283	0.353	0.198	0.669
2 CR-2	2.3	1.53	66.7	0.272	0.343	0.212	0.826
3 SW-1	2.6	1.66	75.0	0.346	0.397	0.128	0.773
4 SW-2	2.4	1.65	75.0	0.370	0.394	0.061	0.849
5 SW-3	2.5	1.65	75.0	0.322	0.393	0.181	0.847
6 SE	2.0	1.47	66.7	0.251	0.322	0.220	0.639
7 NC-1	2.3	1.48	66.7	0.240	0.323	0.257	0.591
8 NC-2	2.2	1.46	75.0	0.254	0.313	0.188	0.683
9 NW	2.0	1.38	66.7	0.261	0.274	0.047	0.910
平均 Average	2.27	1.54	71.3	0.289	0.346	0.166	0.754

2.2 群体的遗传分化

用 F-统计量检测群体及亚群体中基因型实际比例与 Hardy-Weinberg 理论期望比例的偏离程度 (Wright, 1965), 结果见表 4。F_{ST} 可以度量群体间的分化程度, 于常用的基因分化系数 G_{ST} 有相同意义。从表 4 中可看出 9 个多态位点上 F_{ST} 的平均值为 0.107, 即总的遗传变异有 10.7% 出现于群体间, 而约 89.3% 的变异出现于群体内。为了进一步比较各群体间的遗传分化程度, 运用 Nei (1972) 方法进行遗传距离 D 分析, 结果见表 5。其中遗传距离最大的是群体 6 (东南群体) 与群体 9 (西北群体), D 值为 0.177。东南群体与长江流域的群体的关系最为密切, 其 D 值最小, 为 0.010, 而西南群体与长江流域群体的关系也较为密切。从样本分布的地理区域来看, 东南与西北种质的原产地的地理距离最远。这些可说明南北间群体遗传分化显著, 遗传距离与地理距离的远近之间存在密切的关系。

表 4 板栗在不同位点上的遗传分化

Table 4 Genetic differentiation of *C. mollissima* at Allozyme loci.

位点 Loci	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
SKDH-2	0.145	0.188	0.051
IDH-1	0.412	0.472	0.101
IDH-2	0.234	0.412	0.232
6PGDH-2	0.180	0.294	0.140
GOT-2	0.101	0.213	0.124
LAP-1	0.256	0.335	0.107
EST-1	-0.055	0.007	0.059
GPI-2	0.143	0.206	0.073
PER-2	-0.004	0.045	0.048
平均 Average	0.148	0.239	0.107

2.3 群体的平衡状况

表 3 体现了各群体中实际杂合体比率与理论期望杂合体比率。从群体水平上看, 群体 6, 7 偏差较大, 出于非平衡状态。另外还可看出, 9 个群体的 F 值在 0.047~0.257 之间, 明显大于 0, 群体 7 的 F 值最高, 说明杂合体明显不足, 这也是较常见的现象, 可能是由于小环境的分化, 交配方式中的“邻里效应”

导致了一定程度的近交。再按 Wright(1965)提出的异交公式计算 t 值, 表 3 仍可看出, 各群体的异交程度不一致, 对于比较接近随机交配的群体有群体 9 (西北群体) 等。应注意少数位点的不平衡现象, 这些位点并非随机交配, 而存在不同程度的近交, 这需要在遗传育种工作中引起足够的重视。

表 5 板栗各群体之间的遗传一致性距离表

Table 5 The genetic identity values (below diagonal) and genetic distance (above diagonal)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	—	0.010	0.058	0.031	0.020	0.015	0.071	0.079	0.141
2	0.990	—	0.081	0.032	0.034	0.035	0.052	0.048	0.101
3	0.994	0.992	—	0.026	0.030	0.081	0.055	0.068	0.079
4	0.969	0.968	0.974	—	0.015	0.051	0.053	0.055	0.085
5	0.981	0.966	0.970	0.986	—	0.057	0.046	0.043	0.102
6	0.985	0.966	0.992	0.950	0.945	—	0.116	0.123	0.177
7	0.932	0.949	0.946	0.948	0.955	0.890	—	0.012	0.020
8	0.924	0.953	0.934	0.947	0.958	0.885	0.988	—	0.043
9	0.868	0.904	0.924	0.918	0.903	0.838	0.980	0.958	—

2.4 等位基因频率的 PCA 分析

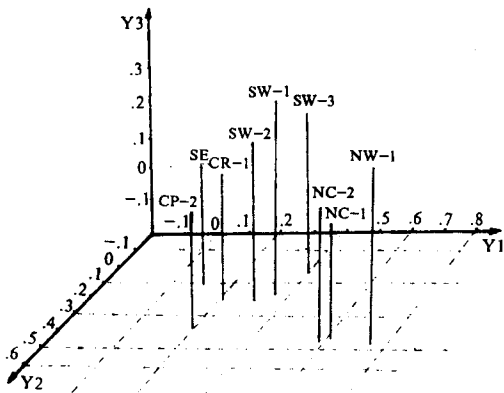


图 1 板栗 9 个群体的三维排序图

Fig.1 The ordination of 9 populations of *Castanea mollissima* in three dimensional space

我们所分析的众多等位基因的分布频率, 所代表的遗传变异性之间存在复杂的相关关系, 仅直接根据单个等位基因频率的高低来判断其遗传变异水平是不够的, 因为我们能检测的位点数很少, 而一般植物的等位基因位点有 3000 多个。越来越多的物种研究发现, 当利用酶位点的数目达到一定时, 再增加位点, 对所得结果并无多大的改变。在本研究中尝试用主成分分析 (PCA) 来解决这个问题, 通过找出少数综合因子来代表原来的众多因子, 同时能最大限度反映原来因子的遗传信息, 不仅能合理解释包含在原始因子之间的相关性, 彼此之间又保持独立, 能去掉重叠信息, 简化观测系统, 得以抓住问题的关键。对各个群体的各等位基因频率进行分析, 结果见表 6, 前 3 个主成分累积贡献率达 76.36%, 能够反映各等位基因频率分布所体现的遗传变异水平。在获得完整数据的 34 个

等位基因中, 反映遗传变异性有很大的差别, 一些脱氢酶类及磷酸酶类所占的负荷量较大, 较其它酶类更能体现物种的遗传变异水平, 而 PER 等氧化还原酶类占的负荷量较小。值得指出的是, 以往研究表明前者为第一类酶, 催化初级代谢反应, 有唯一的作用底物, 而后者属于第二类酶, 催化次级代谢反应, 其调解功能尚不清楚, 有多种底物, 专一性较第一类酶弱, 其遗传背景较复杂, 易受环境影响 (Muller, 1991)。因此可初步认为前者是研究板栗遗传变异较好的基因标记。根据 PCA 分析作出各群体的空间排序图(图 1), 可更直观反映出各群体在遗传空间的排序位置。

3 讨论

3.1 有关板栗遗传多样性中心的探讨

上述结果表明, 板栗为多态性物种, 平均期望杂合值 H_e 为 0.346, 多态位点百分率 P 为 71.3%, A

值为 2.27; 而 Hamrick & Lovess (1989) 曾报道 16 种热带阔叶树的 H 值为 0.203, P 为 62.9%。与之相比, 变异水平较高, 这与它的风媒异花授粉的繁育系统的特性是密不可分的。从同属中也被广泛栽培的美洲栗 (*C. dentata*) 和欧洲栗 (*C. sativa*) 的情况来看, 美洲栗的 3 个多样性参数分别为 H: 0.1083, P: 63.17%, A: 1.74 (Hung *et al.*, 1994), 变异水平远低于板栗, 欧洲栗的变异水平居于二者之间。有些学者认为野生板栗是欧洲栗和美洲栗的原始祖先 (Villani *et al.*, 1994)。尽管较确切的证据还需大量的工作取得, 但根据这种假设推出的结论, 处于起源地的物种的基因多样性是最丰富的, 这与上述研究结果相吻合。

表 6 各等位基因的 PCA 的分析

Table 6 The principal component analysis based on allelic frequencies

序号 No	等位基因 Allele	主分量 The principal component		
		I	II	III
1	SOD-1	-0.1035	-0.2042	0.0495
2	DIA-1	-0.9504	-0.2197	0.0260
3	SKDH-2 ^A	0.0101	-0.2704	-0.2137
4	SKDH-2 ^B	0.1218	-0.1115	-0.3481
5	SKDH-2 ^C	0.2446	-0.0613	-0.1157
6	SKDH-2 ^D	0.2482	-0.0580	-0.0110
7	SKDH-2 ^E	0.2676	0.0042	-0.0718
8	IDH-1 ^A	0.2680	0.0106	-0.0424
9	IDH-1 ^B	0.2296	0.0537	-0.1006
10	IDH-1 ^C	0.1555	0.1129	0.1216
11	IDH-2 ^A	0.2385	0.0229	-0.0528
12	IDH-2 ^B	0.2623	0.0086	-0.0595
13	IDH-2 ^C	0.2780	0.0025	0.0290
14	6PGDH-2 ^A	0.0921	-0.0107	-0.3951
15	6PGDH-2	0.2451	-0.0265	0.0853
16	6PGDH-2	0.2413	-0.0752	0.0226
17	6PGDH-2	0.2259	0.0605	-0.1571
18	GOT-2	0.2531	0.0480	-0.0264
19	GOT-2	0.2522	0.0292	0.0330
20	GOT-2	0.1473	0.1655	0.2787
21	GOT-2	0.1483	0.1346	0.3022
22	PGM-1	0.1124	0.1723	0.3214
23	LAP-1	0.1309	0.2158	0.1803
24	LAP-1	-0.0772	0.1619	0.0072
25	EST-2	0.0043	0.2957	-0.0462
26	EST-2	-0.0241	-0.0162	0.1273
27	EST-2	-0.0748	0.3004	0.0048
28	GPI-2	-0.0048	0.3147	-0.0127
29	GPI-2	-0.0870	0.2828	-0.0865
30	GPI-2	-0.0504	0.2737	-0.1564
31	GPI-2	-0.0482	-0.02505	-0.2138
32	PER-2	-0.0432	0.2822	-0.2652
33	PER-2	-0.1014	0.1738	-0.2652
34	PER-2	-0.0550	0.1878	-0.3096
特征根 Characteristic root		12.5404	8.3089	6.112
贡献率(%) Rate of contribution		36.88	24.44	15.04
累积贡献率(%) Accumulation of contributed rate		36.88	61.32	76.36

现阶段, 栽培植物遗传基础狭隘的问题正越发引起人们的重视。野生亲缘植物基因库的利用价值正在于此, 从中可发现许多栽培植物库所缺少的极有用的基因资源。遗传多样性的研究意义也在于此。本研究结果表明, 西北及东南板栗群体的遗传基础较简单, 这可用生物型缺失及瓶颈效应来加以解释。华北群体因一般采用实生繁殖而加大了遗传变异的可能性, 而有别于长江流域的群体, 它缺少野生类型杂交的可能性, 虽然栽培面积广, 品种内杂交或相近栽培品种杂交也能产生变异, 但这种变异的幅度显然要小得多,

加之天然的地理隔离(秦岭-淮河)这一自然地理分界线以及奠基者效应的影响,其基因的多样性程度较低,遗传基础也较单纯。长江流域的群体内部之间表型变异较大,但通过等位酶的分析,发现其遗传基础也较单纯,也反映出基因型和表型之间并非一一对应。无论从板栗的各种表型性状,特别是果实,叶型等受遗传因素控制程度较高的性状上(柳 簪, 1992),还是从等位酶分析的结果来看,西南群体的各项遗传变异性指标都高于其它几个群体,体现了其丰富的遗传变异性,由此可初步推断出,西南区为板栗遗传多样性中心。究其原因,有如下几个方面。

(1) 西南区处于低海拔河谷向一级表平面的过渡带(李锡文, 1994),山脉河流交错排列,各种生境极其复杂,异地性强。这种自然的地理条件是有利于遗传多样性的持续和发展的。

(2) 西南区社会经济条件较为落后,板栗多处于半野生乃至野生状态,人为因素影响小,又由于地形复杂,交通不便而与外界的基因交流也少,更能使之保持独特而丰富的多样性。

值得提出的是,我们对西南区板栗的遗传资源应予以充分的重视,同样也必须认识到,遗传多样性并不能为遗传的脆弱性保险,如美洲栗,虽然种内表型变异很大,但仍经不起栗疫病的侵袭而濒于灭绝,因此在重视变异中心的同时,还要注意特定的个别性状的特殊价值,过去的研究已表明,某些抗逆基因的分布往往呈这种趋势。

3.2 有关人工选择对遗传结构影响的探讨

上述等位酶分析表明板栗遗传变异水平较高,南北不同群体之间存在较大差异。从总体水平上考虑,群体及其遗传结构的现代分布格局是由地质年代、气候、绝灭、分布和引种等诸多原因共同促成的(葛 颂, 1994)。从进化角度来看,板栗群体遗传结构组成上的差别,主要是植物体对环境因子的适应性和人类的生产实践对其基因型共同作用的结果。板栗在我国已有长达数千年的栽培历史,特别是本世纪 50 年代以后,随板栗生产的发展,人为因素的影响更是深刻。对于这种分布范围广、人工栽培历史长的植物而言,其 Walund 效应、奠基效应和瓶颈效应的作用相当重要,而上位效应、群体分化则与一般野生植物有所不同,尤其对栽培水平较高的长江流域的群体,自然选择与人工选择的共同作用表现得更为明显、复杂。板栗是典型的 K-策略生物,以世代长、结实晚、种子少为特点。人工选择压力与其自然选择压力的方向有时相同(如对土壤、气候条件的适应性),有时又相反(如选择结实早、高产品种);人工选择压力的方向有时是单向的,如高产量,这样的株系有性繁殖时,非加性效应解体,后代变异的趋势是产量下降。而有时又是双向,甚至多向的,如果实成熟期,即选择发育期短、成熟早的类型,又选择发育期长、晚熟的类型,其实生后代的变异的趋势是趋中变异。

另一方面,从人工选择的措施来看,在长江流域分布区内,人们常处于对某种性状的偏爱,将它通过无性繁殖的方式固定下来。这一过程维持了配子的不平衡性,同时,也不可避免地造成了某些原因型的损失。由此存在这种情况,在广大区域内分布的品种往往来自同一营养系,其遗传基础较为单纯。总之,板栗的群体结构受到许多因素的影响,这些因素之间既存在协同效应,又存在拮抗效应,我们只能初步认识其总效应的影响,确切地了解每种因素的影响,目前仍无法做到。

致谢 本次研究的实验部分是在意大利农林科学院分子遗传实验室完成的,感谢 Dr.Villani 的帮助与指导。

参 考 文 献

- 李锡文, 1994. 中国特有种子植物属在云南的两大生物多样性中心及其特征. 云南植物研究, 16(3): 221~227
柳 簪, 1992. 栗属植物遗传多样性保护研究. 植物资源与环境, 4(1): 7~13
葛 颂, 1994. 同工酶和植物进化生物学研究. 见: 陈家骥等主编. 植物进化学. 武昌: 武汉大学出版社, 153, 194

- Bernatzky, Mulcahy, 1992. Marker-aided selection in a backcross breeding program for resistance to chestnut blight in the American Chestnut. *Can J For Res*, **22**: 1031~1035
- Dobzhansky, T. 1953. Genetic and the origin of species, 3rd ed. New York: Columbia Univ, Press.
- Hamrick J L, Lovess M D, 1989. Associations between the breeding system and the genetic structure of tropical tree populations. In J. Linhart, YB(eds). *Evolution Ecology of Plant*, Boulder Westview Press.
- Hung H, Dane F, 1994. Allozyme diversity in Chinese, Seguin and American chestnut (*Castanea detanta.*) *Theor Appl Genet*, **88**:981~985
- Muller-starck G, 1991. Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. In: Muller-starck G, Siele M (eds)., *Genetic Variation in European populations of Forest Trees*, Sanderlanders Verlag, Frankfurt on Main 20~26
- Nei M, 1972. Genetic distance between populations. *Amer Nat*, **106**: 283~292
- Villani F, Pigliucci M, Lauteri M *et al.* 1992. Congruence between genetic, morphometric and physiological data on differentiation of Turkish Chestnut (*Castanea sativa* Mill.). *Genome*, **35**: 251~256
- Villani F, Benedetti S, Pacucci M, *et al.* 1990. Genetic variation and differentiation between natural populations of chestnut (*Castanea sativa* Mill.) from Italy. In: *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees*, edited by Hattemer. H and Fineschi, S, SPB Academy Publishing. The Hague, the Netherland. 91~103.
- Villani F, Pigliucci M, Cherubini M, 1994. Evolution of *Castanea sativa* Mill. in Turkey and Europe, *Genet. Res. Comb* 1, P1-8, Cambridge University Press.
- Wendel J F, Weecen N F, 1989. Visualization and interpretation of plant isozyme, In: Solitis, E.D(ed), *Isozymes in Plant Biology*. Portland Discories Press.
- Wright S, 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, **19**: 395~420