

云南水稻传统品种内的遗传多样性 及其维持机制初探*

董树斌¹, 卢宝荣^{2**}, 王云月^{1**}, 杨慧¹, 涂敏¹, 李林¹

(1. 云南农业大学 植物保护学院, 农业生物多样性应用技术国家工程研究中心, 云南 昆明 650201;

2. 复旦大学 生命科学学院, 生物多样性研究所, 上海 200433)

摘要: 为了探讨云南水稻传统品种内不同样本群体间的遗传多样性及其空间分布, 以及空间隔离和种子介导的基因流在水稻传统品种遗传多样性的维持过程中的作用, 利用 24 对微卫星 (SSR) 引物, 对来自云南不同地区和村寨的 6 个水稻传统品种 66 个不同样本群体的共 660 份样本进行了遗传多样性和遗传关系的分析。结果表明, 24 个 SSR 位点共检测到 133 个等位基因, 都为具有中度或者高度多态的位点, 期望杂合度 (H_e) 为 0.662, 平均多态信息含量 (PIC) 为 0.615, 表明云南水稻传统品种具有较高水平的遗传多样性。分子方差 (AMOVA) 分析的结果表明云南水稻传统品种的遗传变异主要发生在地区内样本群体间 (58%), 地区间为 (31%), 样本群体内具有为 11% 的遗传多样性。品种间和地区间有一定水平由种子介导的基因流 (N_m)。聚类分析表明, 66 个水稻样本群体在遗传距离为 1.1 水平上分为两大类, 基本上相同的品种聚在一起, 地理来源相近也聚在一起, 但有些品种有明显的地区间交叉。Mantel 检验的结果表明, 每个品种样本群体之间遗传距离和空间距离不具相关关系, 揭示出云南水稻传统品种群体内的遗传多样性现状可能是其环境异质性、空间隔离、种子介导的基因流综合作用的结果。

关键词: 水稻; 传统品种; 遗传多样性; 遗传距离; 空间分布; 基因流

中图分类号: S 511.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X (2010) 01-0001-09

Preliminary Studies on the Within-varietal Genetic Diversity and Its Maintenance of Traditional Rice from Yunnan

DONG Shu-bin¹, LU Bao-rong², WANG Yun-yue¹, YANG Hui¹, TU Min¹, LI Lin¹

(1. College of Plant Protection, National Center for Agricultural Biodiversity Research and Development,

Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Institute of Biodiversity Science,

School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433, China)

Abstract: To investigate genetic diversity and its spatial distribution, as well as the mechanism for maintenance of genetic diversity via spatial isolation and seed-mediated gene flow in traditional rice varieties, we analyzed a total of 660 rice plants representing 66 sample populations of 6 traditional varieties from different regions and villages in Yunnan Province for their genetic diversity and genetic relationships, using 24 microsatellite loci. Consequently, a total of 133 alleles were detected from the 24

收稿日期: 2009-06-01 修回日期: 2009-06-23

* 基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (“973”项目)(2006CB100205)。

作者简介: 董树斌 (1981-), 男, 甘肃天水人, 硕士研究生, 主要从事水稻种质资源研究。

E-mail: Dongshubin1@foxmail.com

** 通讯作者 Corresponding author: 卢宝荣 (1957-), 男, 黑龙江人, 博士生导师, 主要从事基因多样性和转基因生物安全性研究。E-mail: brlu@fudan.edu.cn

王云月 (1962-), 女, 云南昆明人, 博士生导师, 主要从事利用生物多样性控制病虫害促进种质资源保护研究。E-mail: yunyuewang@hotmail.com

SSR primer pairs, with medium or high polymorphisms for the SSR loci. The gene diversity as measured by the average expected heterozygosity (H_e) was 0.662 and the polymorphism information content (PIC) of all samples was 0.615, indicating high level of genetic diversity of in rice traditional varieties in Yunnan. The AMOVA indicated that about 58% of genetic variation was detected among varieties within regions, 31% of variation among regions, and 11% of variation within sample populations. This suggested a certain level of seed-mediated gene flow (N_m) among sample populations of different varieties and among regions. Cluster analysis showed that the 66 rice sample populations could be divided into two major groups at the genetic distance coefficient of 1.1. In principle, the sample populations belonging to the same variety and having close spatial distance were grouped together, although there are some overlaps of the sample populations. Mantel test demonstrated no evident correlation between genetic distances and spatial distances of the sample populations of each variety. This study suggested that the current status of genetic diversity among rice populations in Yunnan Province could have resulted from the combined effects including environmental heterogeneity, spatial isolation, and seed-mediated gene flow via farmers' seed exchange between and within regions.

Key words: rice; traditional variety; genetic diversity; genetic distance; spatial distribution; gene flow

物种的遗传多样性是其赖以生存、发展和进化的基础,物种的遗传多样性越丰富,其适应性进化的潜力就越高,适应环境变化的能力也越强^[1]。因此,物种内遗传多样性的维持对其生存和繁衍均至关重要。由于生境的异质性和基因流受限,物种内具有不同空间分布的群体之间会产生不同程度的遗传分化,地理区域分布越广,生态环境异质性越大的物种,由于距离隔离效应(isolation by distance),群体间的遗传分化程度也会越大,从而导致群体间的遗传距离也可能越大。通常同一植物物种的群体之间由于基因流受限(如严格自交和种子传播受限制),会加速群体之间的遗传分化,一些受空间隔离而且较小群体还会产生遗传漂变。因此,对植物的不同群体进行遗传分化(距离)和地理空间的相关性分析,就能够了解其遗传分化和基因流的水平,以及这两个重要进化过程(遗传分化和基因流)是如何维持物种群体之间遗传多样性的。

云南省是世界水稻品种遗传多样性的分布中心之一,由于云南省具有复杂的地理环境、多样的气候条件和丰富的民族文化,不仅形成了独特和多样的水稻种植方式^[2],而且还形成了水稻品种丰富的遗传多样性,特别是在农家品种的群体内,具有较丰富的遗传多样性。但是,这些水稻品种丰富遗传多样性是如何形成的,仍然是一个迷。云南省复杂的地理环境、多样的气候条件、

丰富的水稻文化以及对水稻的不同需求,在水稻品种多样性的形成过程中起到了重要作用,但是农家传统品种在村寨之间、地区之间的特有种子交换方式也许是维持品种内遗传多样性的重要因素之一。水稻是严格的自花传粉植物,花粉介导的基因流水平应该非常低,因此来自不同地区或同一地区不同村寨之间的同一品种应该受到地理隔离、环境异质性和选择(包括人工选择)的共同影响而产生较强的遗传分化。

一般在云南同一地区取样的水稻品种具有相近的遗传距离而且样品的遗传多样性较低,不同地区取样的水稻品种则遗传多样性较高,这种遗传多样性不均匀分布很大程度上可能归因于水稻种植区之间的空间隔离和受限制的基因流^[3]。通常空间地理隔离在一定程度上能对自然种群的分化产生重要影响^[4]。在众多有关植物遗传变异与其地理分布关系的研究中,有些研究结果表明植物种群的遗传距离与其地理分布有着紧密相关,李亚非等^[5]在我国北回归线区域内普通野生稻遗传多样性和遗传结构的研究中发现,北回归线附近的普通野生稻居群符合“隔离-距离”模型;宛涛等^[6]研究了内蒙古不同生态地区冷蒿居群遗传多样性,也证实了冷蒿居群的亲缘关系与其地理分布有着密切关系。另外,汪小凡等^[7]研究报道了小毛茛居群的遗传分化,发现遗传距离与地理空间距离呈正相关,空间隔离在一定程度上决

定了居群之间基因交流的水平。同样, BARRY 等^[8]证实水稻遗传多样性的地区分布与水稻种植区的生态系统、社会状况、品种交换的距离范围紧密相连; STELCHENKO 等^[9]研究了大麦的遗传分化也发现这种遗传分化与种群的地理分布有明显的关系。

但是, 栽培稻的遗传分化与野生物种的种群不完全一样, 栽培和野生物种除了均受自然因素(自然选择)的影响, 栽培物种在其遗传分化和空间分布上还强烈地受到人为因素以及作物自身因素等方面的影响^[1], 栽培稻是自花授粉植物, 自然状态下花粉介导的基因流很微弱, 基因流方式主要以人参与的种子介导的基因流为主, 所以水稻种植区在地区间或者村落之间由于人为影响因素, 如地区间水稻品种的交流 and 轮换(种子介导的基因流)等可能会降低同一品种在地区之间的遗传分化。虽然目前有许多主要针对野生植物物种的种群或者野生稻群体的遗传变异和地理分布关系的研究, 而对栽培稻尤其是传统品种的种子流对种内遗传多样性和空间分布的影响研究很少。本试验通过微卫星分子标记(SSR), 分析

来自云南不同地区的水稻传统(农家)品种, 希望通过上述分析来探讨水稻传统品种内不同来源的样本群体的遗传多样性丰度、品种间和品种内的遗传分化以及与其空间地理分布的关系, 同时探讨空间隔离和种子介导的基因流在水稻传统品种的遗传分化和地区间遗传多样性维持中的作用, 为云南以及环境条件相似地区水稻传统品种的保护、利用和遗传育种提供科学依据和参考。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究共有 6 个水稻地方品种, 其中 3 个籼稻(紫糯、冷水谷和小谷)和 3 个粳稻^[10](黄壳糯、红壳糯和阿庐糯), 每个水稻品种包括来自不同地区或相同地区、不同村寨或相同村寨的 9~14 个样本群体, 每个样本群体包含 10 个水稻单株。在材料的收集过程中, 用 GPS 仪记录材料的经纬度(经纬度表省略), 并通过田间观察植株的形态特征, 每一个品种得到农户的确认^[8]。研究材料的具体信息见表 1。

表 1 供试水稻品种名称和采集地点

Tab. 1 The names and collection sites of rice varieties included in this study

品种 varieties	籼/粳 Indica(I) or Japonica(J)	群体数 population number	编号 No.	采集地 collection sites of sample
小谷 XG	I	10	1~10	红河州(Honghe Prefecture)元阳县(Yuanyang County)菁口村(Jingkou village)
冷水谷 LSG	I	12	1~12	红河州(Honghe Prefecture)元阳县(Yuanyang County)黄草岭村(Huangcaoling village)、菁口村(Jingkou village)
紫糯 ZN	I	10	1~10	红河州(Honghe Prefecture)元阳县(Yuanyang County); 普洱市(Puer City)江城縣(Jiangcheng County)、墨江县(Mojiang County); 玉溪市(Yuxi City)新平县(Xinping County); 西双版纳州(Xishuangbanna Prefecture)勐海县(Menghai County); 保山市(Baoshan City)腾冲县(Tengchong County)
红壳糯 HOKN	J	14	1~14	元阳县(Yuanyang County); 文山州(Wenshan Prefecture)富宁县(Funing County); 保山市(Baoshan City)隆阳区(Longyang District)
阿庐糯 ALN	J	11	1~11	曲靖市(Qujing City)麒麟区(Qilin District); 昆明市(Kunming City)寻甸县(Xundian County)、嵩明县(Songming County)、石林县(Shilin County)
黄壳糯 HKN	J	9	1~9	红河州(Honghe Prefecture)建水县(Jianshui County); 普洱市(Puer City)澜沧县(Lancang County)、墨江县(Mojiang County); 楚雄州(Chuxiong Prefecture)牟定县(Mouding County); 文山州(Wenshan Prefecture)广南县(Guangnan County); 临沧市(Lincang City)永德县(Yongde County); 楚雄州(Chuxiong Prefecture)禄丰县(Lufeng County)

1.2 SSR 引物筛选

共选取多态性高而且在实验中表现稳定的 24 对

SSR 引物用于实验材料的遗传多样性分析。各引物

名称、DNA 序列以及在染色体上的位置见表 2。

表 2 研究中所用引物

Tab. 2 The list SSR primer pairs used in this study

引物名称 name of primers	所在染色体 on the chromosome No.	正向 DNA 序列 (5'→3')	反向 DNA 序列 (3'→5')	平均等位基 因数 (A) average number of alleles	有效等位基 因数 (A _e) effective number of alleles
RM220	1	ggaaggtlaactgttccaac	gaaatgcttccacatgtct	6	3.713
RM24	1	gaagtgtgatcactglaacc	tacatggacggcgaagtcg	6	3.748
RM208	2	ctgcaagccttctgatg	taagtcatcaltgtgtggacc	6	2.726
RM263	2	cccaggctagctcatgaacc	gctacggttgagctaccacg	5	2.959
RM218	3	tggtaaaccaaggtccttc	gacatacattctacccccgg	2	3.562
RM55	3	ccgtcgccgtagtagagaag	tcccggttattttaagcgg	8	3.562
RM241	4	gagccaaataagatcgctga	tgcaagcagcagatttagtg	8	3.361
RM280	4	acacgatccactttgcgc	tgtgtcttgagcagccagg	5	1.757
RM249	5	ggcgtaaaggtttgcatgt	atgatgccatgaaggtcagc	4	2.503
RM289	5	ttccatggcacacaagcc	ctgtgcacgaacttccaaag	5	2.932
RM253	6	tcctcaagagtgcaaaacc	gcattgtcatgtcgaagcc	7	5.563
RM276	6	ctcaacgttgacacctcgtg	tcctccatcgagcagtatca	6	3.628
RM11	7	tctctcttcccccgatc	atagcgggcgaggcttag	5	3.583
RM234	7	acagatccaagccctgg	cacgtgagacaaagacggag	5	2.364
RM149	8	gctgaccaacgaacctaggccg	gttggaaagccttctcgtaacacg	7	3.304
RM44	8	acgggcaatccgaacaacc	tcgggaaaacctaccctacc	4	3.330
RM215	9	caaaatggagcagcaagagc	tgagcaccctctctctgtag	3	2.853
RM219	9	cgtcggatgaltaaaagcct	catatcggcattcgctcg	6	4.752
RM228	10	ctggccattagtctctgg	gcttgcgctctctttac	8	4.752
RM258	10	tgctgtatgtagctgcacc	tggcctttaaagctgtcgc	5	2.911
RM202	11	cagattggagatgaagtctccc	ccagcaagcatgtcaatgta	7	4.485
RM21	11	acagatctccatggcacgg	gctccatgaggggtgttagag	5	2.839
RM19	12	caaaaacagagcagatgac	ctcaagatggacgccaaga	2	1.992
RM235	12	agaagctagggtcaacgaac	tcacctggtcagcctcttcc	8	5.467

1.3 DNA 的扩增以及聚丙烯酰胺凝胶电泳

按 EDWARDS^[11] 并稍有改进的 CTAB 方法提取 DNA。PCR 总反应体系为 20 μL, 含 10 × PCR buffer 2.0 μL, 2.0 mmol/L 的 dNTP mix 2.0 μL, MgCl₂ 浓度为 25 mmol/L 体积 1.34 μL, 20 μmol/L 的前后引物各 0.5 μL, 5 U/L Taq 酶 0.3 μL, 50 ng 的模板 DNA 1.0 μL, ddH₂O 12.36 μL。扩增程序为: 先 94℃ 预变性 5 min, 94℃ 40 s, 55℃ 30 s, 72℃ 40 s, 共 36 个循环, 然后在 72℃ 下延伸 10 min, 等到温度降到 10℃, 将 PCR 产物取出, 置放于 4℃ 冰箱保存。SSR 的 PCR 产物经 6% 聚丙烯酰胺凝胶电泳分离, 以银染法检测电泳结果。

1.4 SSR 结果读取和统计分析

SSR 为共显性的分子标记, 所以同一对引物扩增的不同条带代表了同一基因位点上不同的等

位基因。在扩增条带读取时, 采用双字母标记水稻每个位点不同的基因型, 纯合基因型用相同字母 (如: AA, BB, CC) 标记, 而杂合基因型则用代表双亲等位基因的字母 (如: AB, AC, BC) 标记。以此基因型标记结果建立数据矩阵, 利用 PopGene 软件 Ver. 1.31 进行遗传多样性分析。用以下几种最为常用的遗传多样性参数对水稻品种的总体遗传多样性水平进行评价: (1) 平均等位基因数 (A); (2) 有效等位基因数 (A_e); (3) 观察杂合度 (H_o); (4) 期望杂合度 (H_e); (5) 平均多态信息含量 (PIC); (6) 基因分化系数 (F_{st}); (7) 基因流 (N_m)。对 66 个水稻样本群体进行分子方差 (AMOVA) 分析, 估算遗传变异在地区内、品种间和地区间的分配情况。用 NTsys 分析软件和 Nei (1973) 的遗传距离对全部

66 个水稻样本群体进行遗传距离和 UPGMA 聚类分析。利用 GenAlEx6^[12] 软件对 6 个水稻品种不同来源样本群体的遗传距离和空间距离进行 Mantel 检验, 判断各品种不同样本群体的遗传距离和空间距离的相关关系。

2 结果与分析

2.1 水稻品种的遗传多样性结果

对 6 个来源不同水稻品种的 66 个样本群体共 660 个单株的分析发现, 等位基因数和有效等位基因数的变异分别在 2.208 ~ 3.417 和 1.403 ~ 2.307 之间。各水稻品种的期望杂合度 (H_e) 的变异在 0.219 1 ~ 0.512 0 之间, 平均多态信息含量 (PIC) 为 0.253 0 ~ 0.455 3 (表 3)。这一结

果表明, 6 个云南水稻传统品种种内具有比较丰富的遗传多样性, 这 6 个品种遗传多样性水平从高到低依次为: 紫糯 > 黄壳糯 > 冷水谷 > 小谷 > 红壳糯 > 阿卢糯。这些品种的总体遗传多样性水平较高, 期望杂合度为 0.662 3, PIC 为 0.615 4 (表 3)。根据每个水稻品种样本群体之间的基因分化系数 (F_{st}), 可以推断各品种的不同样本群体之间存在着较高的遗传分化 (表 3), 表明云南的农家品种内部存在较高的遗传多样性, 而且来自不同区域的同一品种有明显的遗传分化。SSR 分子标记估算的基因流表明, 来自不同地区的同一品种的群体样本之间有一定水平的基因流 (表 3), 鉴于水稻是属于严格的自花授粉植物, 检测到的基因流可能是由地区间的种子交换而造成的。

表 3 水稻 6 个品种的各遗传多样性参数

Tab. 3 Genetic diversity parameters of the six rice varieties studied

品种 varieties	观察杂合度 (H_o) observed heterozygosity	期望杂合度 (H_e) expected heterozygosity	平均多态信息含量 (PIC) polymorphic information index	遗传分化系数 (F_{st}) gene diversity index	基因流 (N_m) gene flow
小谷 XG	0.000 8	0.322 3	0.279 0	0.728 4	0.093 2
冷水谷 LSG	0.000 0	0.358 8	0.379 8	0.614 8	0.121 4
紫糯 ZN	0.000 0	0.512 0	0.455 3	0.943 9	0.014 8
红壳糯 HOKN	0.000 4	0.292 2	0.257 9	0.747 9	0.084 3
阿卢糯 ALN	0.000 0	0.219 1	0.253 0	0.782 9	0.069 3
黄壳糯 HKN	0.000 5	0.482 6	0.445 4	0.867 7	0.038 1
总体 overall	0.000 3	0.662 3	0.615 4	0.886 9	0.031 9

2.2 水稻品种遗传多样性的分布以及遗传关系

为了对全部水稻群体的遗传多样性分步进行剖分, 笔者对各样本群体的遗传多样性进行了分子方差分析 (AMOVA 分析), 发现云南水稻地方品种

的遗传变异主要发生在地区内群体间 (58%), 而地区间的遗传多样性只占 31%, 群体内的遗传多样性占 11% (表 4)。这一结果表明, 来源不同的每个样本群体之内也存在一定的遗传变异。

表 4 水稻 6 个品种所有样本群体的 AMOVA 分析

Tab. 4 Analysis of molecular variance (AMOVA) for all samples of the 6 rice varieties

变异来源 source of variation	自由度 df	方差总和 sum of squares	变异百分比/% percentage of variation	显著性检验 P - value
地区间 among regions	8	3 366. 83	31	<0.01
地区内群体间 among population within regions	57	5 934. 79	58	<0.01
群体内 within population	594	1 186. 00	11	<0.01

通过对 66 个水稻群体之间 Nei 遗传距离的计算,发现群体之间的遗传距离有较大的变异,在 0.000 6 ~4.766 1 之间,平均值为 1.261 5,表明这些不同来源水稻样本群体之间有不同的遗传关系,有的样本之间(特别是同一品种内)亲缘关系很近,遗传距离为 0.000 6,有的样本群体之间(特别是品种之间)亲缘关系很远。聚类分析结果显示,全部样本群体在遗传距离为 1.1 水平上分为两大类,其中一类是籼稻,而另一类是粳稻,表明籼稻和粳稻品种之间有较大的遗传分化

数品种保持了较好的品种特异性,但有的品种的群体之间有明显的交流,如来自于元阳地区菁口村的冷水谷和来自于该地区邻村的冷水谷之间有明显的遗传交叉。另外,黄壳糯有非常明显的变异和地区之间的交流(图 1),估计与地区之间、村寨之间种子交换导致的基因流有关。

2.3 水稻品种各群体的遗传距离与空间距离的相关分析

为了分析来自不同地区或村寨的同一水稻品种的群体之间是否已经形成了遗传分布与空间位置的相关关系,笔者对每一品种采集地的空间与其遗传距离矩阵进行了 Mantel 检验,结果表明,6 个品种不同来源的样本之间的遗传距离与其地理距离并无显著相关性(图 2),不同的品种的各自样本群体在其空间分布的距离和遗传距离之间的相关性(R^2)有较大变异,其中品种小谷、冷水谷、阿卢糯各样本群体的 R^2 值均小于 0.004,表明这 3 个品种来源不同的样本群体之间的空间分布与遗传分化完全没有相关关系,可能是由于这些品种的空间距离较近,以及频繁的种子交流(基因流)所致。而来源不同的品种,如:紫糯、红壳糯和黄壳糯的各样本群体,其空间距离和遗传距离之间的相关性 R^2 值高于前面 3 个品种,在 0.315 ~0.455 之间变化,表明这 3 个品种来源不同的样本之间的空间分布与遗传分化之间有微弱的相关关系,这可能与这些品种来自不同地区具有一定的空间距离隔离所致,但是各地区之间由于人为的种子交流和交换导致的基因流在维持同一品种各地区之间的遗传联系也起了重要的作用。

上述分析结果表明,同村、邻村或者同一地区内同一品种的不同群体遗传距离较小,也就是说遗传相似度较高,同村、邻村或者相同地区的农田一般处于相同或相似的生态环境下,环境压力所引起的群体间的遗传分化不明显,所以地区内遗传距离和空间距离的相关性不显著,另外,由于相邻的地区和村寨较近,便于种子频繁交流,因此来源相近的水稻品种群体之间具有相似的遗传变异。这证实地区内和地区间的空间隔离和水稻种子交换频度的某一种平衡在云南水稻地方品种的遗传多样性的维持中具有重要作用。

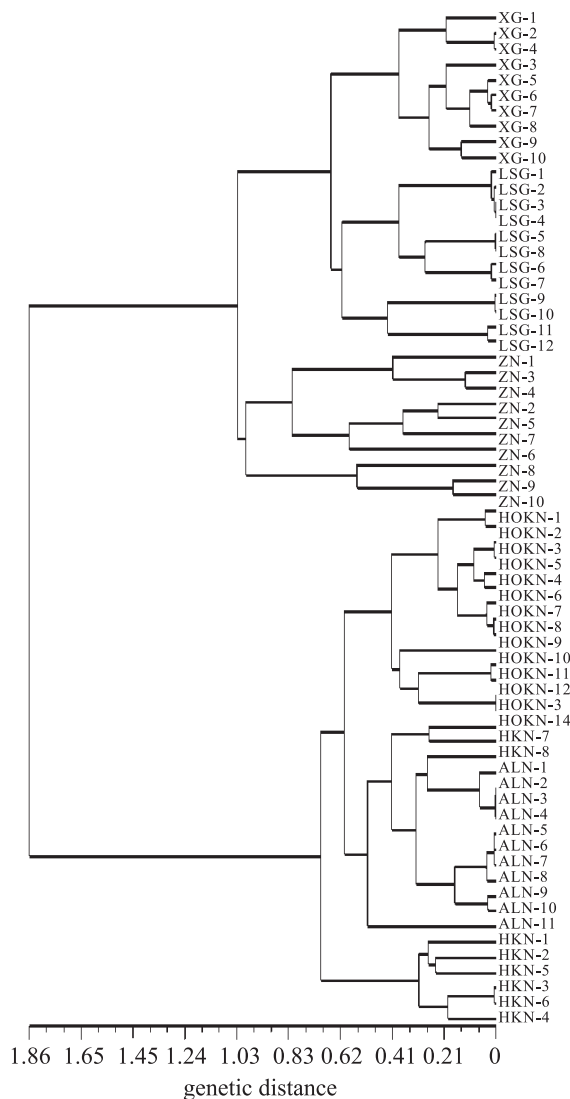


图 1 66 个样本群体的聚类图
Fig. 1 Dendrogram of 66 rice populations

(图 1)。从水稻品种的差异来分析,基本上是相同的品种聚在一起,但有的品种在群体之间遗传变异较小,如:冷水谷和阿卢糯,而有的品种群体之间遗传变异较大,如:黄壳糯(图 1)。大多

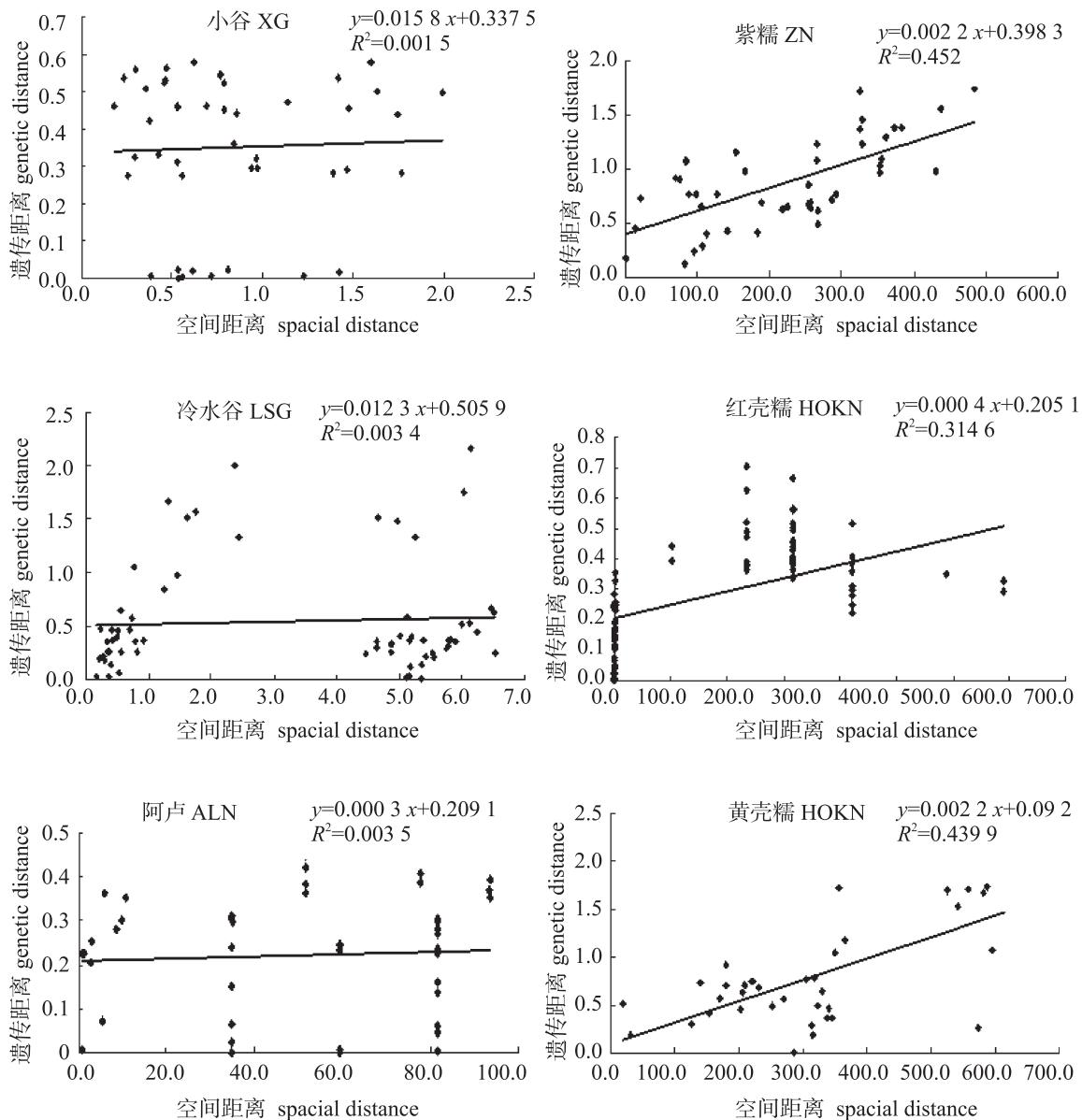


图 2 不同地区或相同地区水稻品种不同样本群体间遗传距离和地理距离的关系
 Fig. 2 Correlation between genetic distance and geographical distance of different populations of the same rice varieties from different regions or different villages

3 讨论

3.1 云南水稻地方品种及其品种内的遗传多样性

通过对来自云南不同地区和不同村寨 6 个水稻地方品种 66 个样本群体的 SSR 分子指纹变异式样的分析, 发现这 6 个云南水稻品种的总遗传多样性水平较高 (H_e 为 0.662, PIC 为 0.615)。以各水稻品种的期望杂合度 (H_e) 的变异在 0.2191 ~ 0.5120 之间, 平均多态信息含量 (PIC) 为 0.2530 ~ 0.4553 来判断, 地方水稻品

种内具有较丰富的遗传多样性, 这为水稻地方品种的育种利用和多样性保护提供了充分的科学依据。有趣的是, 云南地方水稻品种不仅在同一品种内具有相对较丰富的遗传多样性, 而且来自同一采集地水稻样本群体之间也有一定程度的变异。对这种遗传多样性及其分布样式进行研究, 从而探索云南水稻地方品种遗传多样性的形成机制以及维持机制均很有意义。

云南具有复杂的地理气候条件和丰富的民族文化习俗, 不同的地理气候条件形成不同的水稻

栽培和生产模式和对水稻品种类型的需求也不同,不同的民俗和文化在一定程度上也影响着农民对水稻品种栽培的选择和稻米品味的需求,因而造就了云南水稻地方品种具有丰富遗传多样性的特点。通常分布的范围是决定植物物种和群体遗传多样性的主要因素之一,地理分布范围较广的物种或群体趋向于具有更丰富的遗传多样性^[14,15],本研究中的 6 个云南水稻地方品种的分析结果并不完全符合这一规律,即:来源区域较窄的小谷和冷水谷并不表现遗传多样性的水平最低,也不完全符合距离隔离形成空间遗传结构的理论。虽然来源广泛而且分散于不同地区的品种紫糯群体在本实验中表现最丰富的遗传多样性,鉴于这些地方品种的植物环境比较相似,其丰富的遗传多样性形成可能与当地农民对水稻品种的特殊栽种和管理模式密切相关。对云南这 6 个水稻地方品种遗传多样性的进一步剖分表明,地区内不同来源样本群体包含了总体遗传变异的 58%,而品种内不同样本群体的基因流水平变 0.014~0.121 之间,可能这种不同地区和同一地区不同村落之间的同一品种内部的频繁交换方式(基因流)与相对空间隔离分化的动态平衡是品种内遗传多样性维持的重要机制。

3.2 空间隔离和种子介导的基因流对云南水稻地方品种内遗传多样性的影响

试验聚类分析的结果进一步表明:云南水稻传统品种之间有非常明确的遗传界限,即各品种的不同样本群体均相聚在一起,在同村、邻村或者相同地区的群体间,遗传距离和空间分布之间不具有绝对的明显相关性,有的品种的样本群体之间具有较高的遗传多样性,较低的遗传分化和明显的基因流,估计这与人为的品种轮换和种子介导的基因流有很大关系,同村或相同地区内种子介导的基因流频繁,因而遗传分化较小。而在空间距离跨度越远的地区间则呈现出微弱的相关关系,表明空间隔离对品种样本群体的分化有一定影响,但是同时也存在适量的种子交流,所以在远距离空间分布的品种既有较高的遗传变异和遗传分化又有一定水平的基因流。基因流一向被视为是使居群遗传结构均质化的主要原因之一,具有有限基因流的物种往往比那些具有广泛基因流的物种有较大的遗传分化^[16,17],基因流是影响群体内部和群体之间遗传多样性高低的重要因素,

能增加群体内部的遗传变化,这种变化是由于一些个体从其他群体带来该群体没有或少有的基因^[18]。基因流会影响群体间的相似性或特征,会使出现在一个群体中的基因带给另一个群体,基因流越大,群体间的相似性越大^[19]。基因流的大小主要决定于花粉漂移或种子传播水平^[20,21],栽培作物水稻的基因流主要方式是受人类活动影响的种子流,在现代农业生态系统中,水稻种植区内的品种不是一成不变,而是频繁的引种、换种,即便在偏远的地区也存在品种交换等行为,这些因素促进了水稻品种内种子介导的基因流。进一步研究云南水稻地方品种的交流,对于了解人类活动在这些水稻地方品种遗传多样性的形成和维持中具有重要意义。

在本试验中, Mantel 分析进一步表明, 6 个云南水稻地方品种的样本群体没有特别明显的遗传距离和空间距离之间的相关关系,即没有特别明显的遗传结构,暗示同一品种的不同样本群体间有相对频率的基因流,可能是多样性维持的原因。在云南的地方品种种植区,农民为了某种原因有特定的种子保留和种子互换的习惯,不同村落之间,不同地区之间以及同一区域不同海拔之间都有频繁的同一种品种的种子互换方式,这对于促进品种内不同遗传多态类型的传播,多态性在品种群体内部达到一种动态的平衡具有重要的意义,这可能就是地方品种内部具有较高多态性以及具有可持续利用价值的遗传机理。进一步研究不同地区、村寨水稻地方品种的换种机制与品种内遗传多样性的维持之间的关系,从而揭示这种机制在水稻品种内遗传多样性维持方面的作用,可以进一步说明云南地方品种具有可持续利用价值的真正原因。

4 结论

研究表明,云南水稻地方品种具有丰富的遗传多样性,且每个品种内的各样本群体之间也具有较高的遗传变异,同一品种不同样本群体间的遗传距离和它们的空间分布无显著相关性,暗示云南水稻地方品种的样本群体间既存在一定的空间隔离作用,但也存在适量的种子介导的基因流,两者相对达成了一种平衡,形成了云南水稻地方品种内丰富的遗传多样性。云南水稻地方品种群体内的遗传多样性可能是其环境异质性、

空间隔离以及种子介导的基因流综合作用的结果。

[参考文献]

- [1] 卢宝荣, 朱有勇, 王云月. 农作物遗传多样性农家保护的现状及前景 [J]. 生物多样性, 2002, 10 (4): 409 - 415.
- [2] 朱明雨, 王云月, 朱有勇, 等. 云南地方水稻品种遗传多样性分析及其保护意义 [J]. 华中农业大学学报, 2004, 23 (2): 187 - 191.
- [3] TU M, LU B R, ZHU Y Y, et al. Abundant Within-variety Genetic Diversity in Rice Germplasm from Yunnan Province of China Revealed by SSR Fingerprints [J]. Biochemical Genetics, 2007, 45 (11 - 12): 789 - 801.
- [4] YUAN Z H, CHEN X S, HE T M, et al. Population Genetic Structure in Apricot (*Prunus armeniaca* L.) Cultivars Revealed by Fluorescent-AFLP Markers in Southern Xinjiang, China [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34 (11): 1037 - 1047.
- [5] 李亚非, 陈成斌, 张万霞, 等. 我国北回归线区域普通野生稻遗传多样性和遗传结构研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8 (3): 280 - 284.
- [6] 宛涛, 蔡萍, 张辰波, 等. 内蒙古不同生态地区冷蒿居群遗传多样性的 RAPD 分析 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36 (2): 165 - 169.
- [7] 汪小凡, 廖万金, 宋志平. 小毛茛居群的遗传分化及其与空间隔离的相关性 [J]. 生物多样性, 2001, 9 (2): 138 - 144.
- [8] M B BARRY, J L PHAM, J L NOYER. Implications for in situ Genetic Resource Conservation from the Ecogeographical Distribution of Rice Genetic Diversity in Maritime Guinea [J]. Plant Genetic Resources, 2007, 5 (1): 45 - 54.
- [9] STELCHENKO P, KOVALYOVA O, OKUNO K. Genetic Differentiation and Geographical Distribution of Barley Germplasm Based on RAPD Markers [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 1999, 46 (2): 193 - 205.
- [10] 杨慧, 陆春明, 王云月, 等. 云南糯稻遗传多样性的 SSR 分析 [J]. 分子植物育种, 2008, 6 (6): 1068 - 1074.
- [11] EDWARDS K, JOHNSTONE C, THOMPSON C. A Simple and Rapid Method for the Preparation of Plant Genomic DNA for PCR Analysis [J]. Nucleic Acids Research, 1991, 19 (6): 1349.
- [12] PEAKALL R, SMOUSE P E. GenALEx6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research [J]. Molecular Ecology Notes, 2006, 6 (1): 288 - 295.
- [13] KARRON J D. A Comparison of Levels of Genetic Polymorphism and self Compatibility in Geographically Restricted and Widespread Plant Congeners [J]. Evolutionary Ecology, 1987, 1 (1): 47 - 56.
- [14] HAMRICK J L, MITTON J B, LINHART Y B. Levels of Genetic Variation in Tree-influence of Life History Characteristics, Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects [M]. New York: Department of Agriculture, Genetic Technology Republic Press, 1981: 3511.
- [15] WRIGHT S. Evolution in Mendelian Populations [J]. Bulletin of Mathematical Biology, 1990, 52 (1 - 2): 241 - 295.
- [16] GRAND V. The Evolution Process: A Critical Study of Evolution Theory (2nd edn) [M]. New York: Columbia University Press, 1991: 541 - 555.
- [17] 曲若竹, 侯林, 吕红丽, 等. 群体遗传结构中的基因流 [J]. 遗传, 2004, 26 (3): 377 - 382.
- [18] 陈小勇. 植物的基因流及其在濒危植物保护中的作用 [J]. 生物多样性, 1996, 4 (2): 97 - 102.
- [19] ENNOS R A. Estimating the Relative Rates of Pollen and Seed Migration Among Plant Populations [J]. Heredity, 1994, 72: 250 - 259.
- [20] HAMRICK J L. Gene Flow and Distribution of Genetic Variation in Plant Populations [M] // URBANSKA K. Differentiation Patterns in Higher Plants. New York: Academic Press, 1987: 53 - 67.