

马晓英, 韦伟, 申琳, 王珂, 于晶. 沿海岛屿与内陆藓类植物遗传多样性和分化的比较研究: 以真藓 (*Bryum argenteum* Hedw.) 为例[J]. 植物科学学报, 2019, 37(3): 295~302

Ma XY, Wei W, Shen L, Wang K, Yu J. Genetic diversity and differentiation between coastal and inland populations of mosses: a case study of *Bryum argenteum* Hedw.[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(3): 295~302

沿海岛屿与内陆藓类植物遗传多样性和分化的比较研究 ——以真藓 (*Bryum argenteum* Hedw.) 为例

马晓英, 韦伟, 申琳, 王珂, 于晶*

(上海师范大学生命科学学院, 上海 200234)

摘要: 基于 11 个内陆居群和 32 个岛屿居群的 252 份标本, 采用 ISSR 分子标记技术对真藓 (*Bryum argenteum* Hedw.) 的遗传多样性进行了研究。结果显示: 岛屿与内陆居群间的遗传多样性差异显著, 岛屿居群间的分化程度 ($G_{st} = 0.453$) 大于内陆居群 ($G_{st} = 0.387$), 岛屿居群的遗传分化与地理来源间存在极显著相关性 ($r = 0.478$, $n = 175$, $P < 0.001$)。地理隔离效应是导致岛屿居群间遗传分化的重要因素。岛内居群间的遗传分化水平较低, 仅有 29.4% ~ 29.7% 的遗传多样性存在于居群间。聚类分析表明, 43 个居群可划分为 10 大类群, 真藓遗传关系受地理因素和生境异质性的影响, 水域隔离影响了真藓繁殖体在岛屿间的传播。

关键词: 真藓; ISSR-PCR; 遗传多样性; 岛屿

中图分类号: Q949.35

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)03-0295-08

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.30295

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Genetic diversity and differentiation between coastal and inland populations of mosses: a case study of *Bryum argenteum* Hedw.

Ma Xiao-Ying, Wei Wei, Shen Lin, Wang Ke, Yu Jing*

(College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

Abstract: The genetic diversity of *Bryum argenteum* Hedw. was studied based on 252 samples from 11 inland and 32 island populations using Inter-Simple Sequence Repeat (ISSR) markers. Significant genetic differentiation between island and inland populations was detected, with a higher degree of differentiation found in the island populations ($G_{st} = 0.453$) compared with the continental populations ($G_{st} = 0.387$). There was a significant correlation between genetic differentiation of the tested samples and their geographical origin ($r = 0.478$, $n = 175$, $P < 0.001$), indicating a significant effect of geographical isolation on genetic differentiation among the populations of mosses. Genetic variation among the island populations of *B. argenteum* was low, varying from 29.4% to 29.7% among populations. 43 populations were divided into 10 groups based on the ISSR results using cluster analysis. Both geographic origin and environmental heterogeneity exerted marked effects on the genetic

收稿日期: 2018-10-11, 退修日期: 2018-11-07。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570208); 上海植物种质资源工程技术研究中心项目(17DZ2252700); 上海师范大学前瞻性预研项目(DYL201503)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31570208), Shanghai Engineering Research Centre of Plant Germplasm Resources (17DZ2252700), and Prospective Project of Shanghai Normal University (DYL201503)。

作者简介: 马晓英(1992-), 女, 硕士研究生, 研究方向为苔藓植物分类学(E-mail: 1977805338@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: yujing@shnu.edu.cn)。

diversity of *B. argenteum*. The spread of propagules was likely impacted by watershed isolation to a certain degree.

Key words: *Bryum argenteum*; ISSR-PCR; Genetic diversity; Island

岛屿由于长期受到海水隔绝,加之面积相对狭小,生境异质化程度高等影响,其生物多样性与内陆不尽相同。因此岛屿是生态、生物进化及生物地理学研究的理想场所^[1]。

有关岛屿苔藓植物遗传多样性的研究,常存在不同观点。由于受地理隔绝、基因流、瓶颈效应和繁育系统等因素的影响,导致岛屿居群遗传多样性水平低下^[2-7],因此灭绝风险较高^[2]。但是也有相反的观点^[8-10],例如, Wolf 等^[11]认为岛屿生物遗传多样性变化复杂。前人对岛屿植物居群遗传多样性的研究多集中于特有种及濒危物种^[5, 7, 12],而对常见种的研究较少。

苔藓植物分布广泛,生活史特殊,单倍体占优势,对生境敏感,是研究生境片段化对物种生态和进化影响的理想材料^[13]。然而,关于岛屿苔藓植物的研究相对较少。我国有数量众多的沿海岛屿,面积 500 m² 以上的就多达 7372 个,目前对我国沿海岛屿植物的研究不多,且主要为种子植物,我国绝大部分岛屿没有任何苔藓资料报道,已报道的岛屿苔藓植物多为区系研究^[13-17]。

舟山群岛是中国沿海最大的群岛,位于北纬 29°32'~31°04'、东经 121°30'~123°25',于第三纪浙东地层沉降时与内陆分离形成,共 1814 个岛礁,陆域面积 1299 km²,海岛岸线总长 2388 km,其中舟山岛面积 491 km²,是我国第 4 大岛^[7]。这些岛屿大小、隔离程度和生境特点高度多样化,是研究地理隔离对苔藓植物遗传多样性的理想场所。

真藓 (*Bryum argenteum* Hedw.), 是真藓科 (Bryaceae) 真藓属 (*Bryum*) 植物。该种分布广泛,在田边、房屋周围和人迹所及的低山坡、坟墓、薄土岩面均能生长。真藓的配子枝端可以轻易地断裂并传播,进而完成其繁殖^[18],是世界广布种。而且该种形态特殊,取材容易,特征明显,容易鉴定,是比较岛屿和内陆环境藓类植物遗传分化特点的理想材料。本文以该种为对象,采用 ISSR 标记,对舟山群岛范围内 32 个岛屿的真藓居群和 11 个内陆真藓居群的遗传多样性进行比

较和分析,旨在揭示岛屿和内陆环境真藓遗传多样性特点、分化情况及影响其遗传结构的环境因素,丰富人们对岛屿环境苔藓植物多样性的认识。

1 材料和方法

1.1 材料采集

252 份真藓样本,分别来自舟山群岛 26 个岛屿(表 1)和中国内陆浙江、贵州、上海、江苏、云南、四川、江西等地区(表 2),包括 32 个岛屿居群和 11 个内陆居群。居群内的样本采样间距在 5 m 以上,将新鲜植株放入标本袋风干保存。

1.2 总 DNA 提取

采用改良的 CTAB 法^[19]提取真藓基因组 DNA。采用岛津 Uv1800 微量分光光度计测定所提 DNA 的浓度和纯度,OD₂₆₀/OD₂₈₀ 比值皆在 1.9 左右,说明 DNA 样品纯度较高,适合进一步的 PCR 扩增反应。将 DNA 样品稀释成统一浓度后 -20℃ 贮存,作为后续的 PCR 扩增反应模板。

1.3 PCR 扩增与引物筛选

采用 PCR 正交实验设计方法,对影响 ISSR-PCR 实验的模板 DNA、引物、dNTPs、Mg²⁺ 和 *Taq* DNA 聚合酶 5 个因素在 4 个水平上进行优化,优化的 20 μL ISSR-PCR 反应体系包括: 20 ng DNA 模板, 0.45 μmol/L 引物, 2.65 mmol/L Mg²⁺, 0.4 U *Taq* DNA 聚合酶, 0.45 mmol/L dNTPs。扩增反应程序为: 94℃ 预变性 4 min; 94℃ 变性 1 min, 退火 2 min, 72℃ 延伸 1 min, 40 个循环; 最后 72℃ 延伸 7 min; 4℃ 保存。PCR 扩增产物用含有 EB 核酸染料的 2% 琼脂糖凝胶电泳分离(电压 100 V, 60 min),用全自动数码凝胶成像分析系统(Tanon 2500)进行观察和拍照。对哥伦比亚大学公布的 100 条引物(上海生工生物工程技术服务有限公司提供)进行筛选,选取扩增条带稳定、清晰、重复性好的 20 个引物对全部样品进行扩增(表 3)。

表 1 真藓 32 个岛屿居群采集地信息
Table 1 Collection information of 32 island populations of *Bryum argenteum*

种群代码 Code	样品数 No. of samples	经纬度 Latitude and longitude	采样点 Sampling site	种群代码 Code	样品数 No. of samples	经纬度 Latitude and longitude	采样点 Sampling site
QXS	6	30°44'59"N, 122°23'18"E	北鼎星岛前小山	JTG	6	30°05'42"N, 121°58'17"E	富翅岛井潭跟
JPW	3	30°42'42"N, 122°45'44"E	枸杞岛江井湾	TAM	6	30°05'43"N, 121°56'44"E	册子岛桃天门村
DYW	5	30°43'02"N, 122°49'34"E	嵊山岛大玉湾	BS	7	29°55'59"N, 122°22'48"E	朱家尖岛白山景区
DTC	6	30°50'55"N, 122°40'44"E	花鸟岛灯塔村	HXC	7	30°01'21"N, 122°23'23"E	普陀山岛合兴村
LHC	5	30°49'14"N, 122°37'24"E	西绿华岛绿华村	YY	5	30°09'54"N, 122°08'36"E	秀山岛原野造船
GYS	6	30°25'43"N, 122°18'39"E	衢山岛观音山	SJC	5	29°45'48"N, 122°07'09"E	六横岛邵家村
PTS	9	30°15'39"N, 122°17'40"E	小长涂炮台山	DTZ	5	29°44'39"N, 122°01'47"E	佛渡岛道头咀
GCK	7	30°15'80"N, 122°23'47"E	大长涂棺材坑	LSW	5	29°42'01"N, 122°12'55"E	悬山岛连山湾
SES	5	30°19'46"N, 122°12'30"E	岱山岛石鹅山	AQF	5	29°48'40"N, 122°17'03"E	桃花岛安期峰
DSZ	4	30°18'51"N, 122°08'30"E	岱山岛东沙镇	ZPC	5	29°46'25"N, 122°12'57"E	虾峙岛栅棚村
DXZ	4	30°17'23"N, 122°05'52"E	岱山岛岱西镇	MY	5	29°52'02"N, 122°15'37"E	蚂蚁岛旅游区
QLS	6	29°57'05"N, 122°18'30"E	舟山岛青龙山公园	HJD	5	30°11'56"N, 122°02'33"E	长白岛洪脚洞山嘴
HS	5	30°01'35"N, 122°05'52"E	舟山岛海山公园	YYC	6	29°57'51"N, 122°09'12"E	岙山岛渔业村
ZJJ	5	30°02'42"N, 122°12'02"E	舟山岛竺家尖	PY	6	29°59'42"N, 122°04'27"E	盘峙岛盘峙大山
SSS	5	30°07'54"N, 121°59'43"E	舟山岛双狮山	AJG	5	29°57'06"N, 122°02'59"E	大猫岛庵基岗村
DXG	5	30°05'17"N, 122°03'27"E	舟山岛东海大峡谷	XRS	6	30°01'46"N, 121°54'31"E	金塘岛仙人山

表 2 真藓 11 个内陆居群采集地信息
Table 2 Collection information of 11 inland populations of *B. argenteum*

种群代码 Code	样品数 No. of samples	经纬度 Latitude and longitude	采样点 Sampling site	所属省市
TMS	8	30°18'53"N, 119°26'35"E	天目山	浙江省临安市
NTS	5	28°40'28"N, 119°30'55"E	牛头山	浙江省金华市
WYL	5	27°42'38"N, 119°40'25"E	乌岩岭	浙江省温州市
WH	10	26°59'07"N, 100°09'49"E	文海	云南省丽江市
CD	6	30°46'02"N, 104°07'41"E	成都植物园	四川省成都
CHZ	9	28°23'22"N, 100°22'58"E	草海子	四川省甘孜州
FJS	8	27°54'38"N, 108°41'34"E	梵净山	贵州省铜仁市
LS	6	29°33'38"N, 115°57'02"E	庐山	江西省九江市
SQS	4	28°54'09"N, 118°03'44"E	三清山	江西省上饶市
OJC	8	32°46'02"N, 120°09'18"E	欧家村	江苏省泰州
KJY	8	31°09'57"N, 121°24'53"E	上海康健园	上海市

1.4 数据统计与分析

电泳图谱中每一扩增条带代表引物的一个结合位点。同一引物的扩增产物中电泳迁移率一致的条带被认为具有同源性,依据 Marker 判读电泳图谱中扩增产物的有无及分子量大小,将电泳图谱中清晰的条带记作“1”,否则记作“0”,建立 0/1 数据矩阵。基于 43 个居群,用 POPGENE (Version 1.31)软件获取相关遗传参数,包括多态性位点百分比(PPB)、Nei 基因多样性(H)、Shannon 多态性信息指数(I)、居群总基因多样性(H_t)、居群内基因多样性(H_s)、各居群间遗传分化系数(G_{st})、基因流(N_m)和遗传距离等;应用单因素方差分析,比较多态性位点百分比(PPB)、Nei 基因多样性

(H)、Shannon 多态性信息指数(I)在岛屿和内陆居群间的差异程度。基于 ISSR 的 0/1 数据矩阵和采样地坐标信息的地理矩阵,分析真藓遗传分化和地理来源之间的相关性。同时基于 0/1 数据矩阵,基于 Jaccard 相似系数和离差平方和法聚类策略,建立 252 个样本的聚类分析图。

2 结果与分析

2.1 居群及物种水平的遗传多样性

用筛选出的 20 个引物对 252 份标本进行 PCR 扩增,结果共检测到 619 个位点,全为多态性位点(表 4)。其中,丽江市文海(WH)和临安市天目山(TMS)两个内陆居群的多态位点百分率(PPB)

表 3 ISSR 引物序列及其对真蕨样品的扩增结果
Table 3 Primers used for ISSR and PCR amplification of *B. argenteum* populations

引物 Primer	扩增位点数 Total of loci	多态性位点数 Number of polymorphic loci	序列 Sequence	退火温度 (°C) Annealing temperature
808	31	31	AGA GAG AGA GAG AGA GC	52
810	29	29	GAG AGA GAG AGA GAG AT	50
811	27	27	GAG AGA GAG AGA GAG AC	45.3
825	29	29	ACA CAC ACA CAC ACA CT	48
826	29	29	ACA CAC ACA CAC ACA CC	52
827	27	27	ACA CAC ACA CAC ACA CG	52
834	38	38	AGA GAG AGA GAG AGA GYT	51
835	39	39	AGA GAG AGA GAG AGA GYC	52
840	34	34	GAG AGA GAG AGA GAG AYT	49
841	33	33	GAG AGA GAG AGA GAG AYC	50
842	32	32	GAG AGA GAG AGA GAG AYG	55
856	35	35	ACA CAC ACA CAC ACA CYA	56
858	25	25	TGT GTG TGT GTG TGT GRT	46.3
859	27	27	TGT GTG TGT GTG TGT GRC	47.5
878	26	26	GGA TGG ATG GAT GGA T	46.3
880	37	37	GGA GAG GAG AGG AGA	49.1
885	29	29	BHB GAG AGA GAG AGA GA	46.1
889	28	28	DBD ACA CAC ACA CAC AC	53.9
890	31	31	VHV GTG TGT GTG TGT GT	51.6
891	33	33	HVH TGT GTG TGT GTG TG	55
平均值	30.95	30.95	—	—
总和		619	—	—

表 4 基于 ISSR 标记的真蕨遗传多样性
Table 4 Genetic diversity of *B. argenteum* based on ISSR markers

种群 Population	多态性位点数 (PPL)	多态性位点 百分率 (PPB)	Nei 基因 多样性 (<i>H</i>)	Shannon 信息指数 (<i>I</i>)	种群 Population	多态性位点数 (PPL)	多态性位点 百分率 (PPB)	Nei 基因 多样性 (<i>H</i>)	Shannon 信息指数 (<i>I</i>)
QXS	192	31.02%	0.1152	0.1720	TAM	241	38.93%	0.1494	0.2211
JPW	167	26.98%	0.1199	0.1717	BS	238	38.45%	0.1375	0.2068
DYW	201	32.47%	0.1305	0.1912	HXC	219	35.38%	0.1299	0.1940
DTC	250	40.39%	0.1538	0.2281	YY	183	29.56%	0.1153	0.1702
LHC	201	32.47%	0.1287	0.1893	SJC	150	24.23%	0.0959	0.1411
GYS	231	37.32%	0.1414	0.2098	DTZ	158	25.53%	0.0985	0.1459
PTS	271	43.78%	0.1494	0.2264	LSW	180	29.08%	0.1117	0.1656
GCK	232	37.48%	0.1375	0.2053	AQF	191	30.86%	0.1192	0.1764
SES	187	30.21%	0.1176	0.1738	ZPC	176	28.43%	0.1135	0.1665
DSZ	168	27.14%	0.1137	0.1651	MY	182	29.40%	0.1148	0.1694
DXZ	144	23.26%	0.0967	0.1408	TMS	325	52.50%	0.1886	0.2826
QLS	229	37.00%	0.1349	0.2023	NTS	266	42.97%	0.1706	0.2507
HS	233	37.64%	0.1499	0.2201	WYL	231	37.32%	0.1445	0.2138
ZJJ	196	31.66%	0.1246	0.1835	WH	330	53.31%	0.1707	0.2618
SSS	229	37.00%	0.1450	0.2138	CD	202	32.63%	0.1223	0.1822
DXG	180	29.08%	0.1140	0.1681	CHZ	263	42.49%	0.1514	0.2272
JTG	218	35.22%	0.1332	0.1979	FJS	236	38.13%	0.1379	0.2064
HJD	201	32.47%	0.1277	0.1881	LS	171	27.63%	0.1029	0.1534
YYC	259	41.84%	0.1598	0.2368	SQS	170	27.46%	0.1127	0.1646
PY	250	40.39%	0.1535	0.2277	OJC	259	41.84%	0.1469	0.2213
AJG	234	37.80%	0.1468	0.2171	KJY	289	46.69%	0.1631	0.2462
XRS	249	40.23%	0.1565	0.2308	Species level	619	100%	0.2431	0.3868

较高, 分别为 53.31% 和 52.50%; 六横岛邵家村 (SJC) 和岱山岱西镇 (DXZ) 两个岛屿居群的多态位点百分率较低, 分别仅为 24.23% 和 23.26%。居群 Nei 遗传多样性以临安市天目山居群 (TMS, $H = 0.1886$) 和丽江市文海居群 (WH, $H = 0.1707$) 较高, 六横岛邵家村 (SJC, $H = 0.0959$) 最低。

真藓内陆居群总 Nei 基因多样性 (H_t) 为 0.2391, Shannon 信息指数 (H_{sp}) 为 0.3790, 居群内基因多样性 (H_s) 为 0.1465, 均大于岛屿居群 ($H_t = 0.2364$, $H_{sp} = 0.3744$, $H_s = 0.1293$)。单因素方差分析结果表明, 岛屿和内陆居群的多态性位点百分比 (PPB)、Nei 基因多样性 (H)、Shannon 多态性信息指数 (I) 均存在显著差异 ($P_{PPB} = 0.005$, $P_H = 0.02$, $P_I = 0.014$)。

2.2 居群的遗传分化

真藓 43 个自然居群总基因多样性 (H_t) 为 0.2431, 居群内基因多样性 (H_s) 为 0.1337, 居群间遗传分化系数 (G_{st}) 为 0.449, 说明总的遗传变异中 44.9% 存在于居群间、55.1% 存在于居群内 (表 5)。

表 5 基于 ISSR 标记的 43 个真藓居群的遗传分化系数
Table 5 Coefficients of genetic differentiation of 43 *B. argenteum* populations based on ISSR

Shannon 多样性指数 Shannon diversity index	
居群内遗传多样性 (H_{pop})	0.1983
居群总的遗传多样性 (H_{sp})	0.3868
居群内遗传多样性比率 (H_{pop}/H_{sp})	0.513
居群间遗传多样性比率 ($H_{sp}-H_{pop}/H_{sp}$)	0.487
Nei 基因多样性指数 Nei gene diversity index	
居群内基因多样性比率 (H_s/H_t)	0.550
居群内基因多样性 (H_s)	0.1337
居群总的基因多样性 (H_t)	0.2431
遗传分化系数 (G_{st})	0.450
基因流 (N_m)	0.6209

以岛屿为单位, 岱山岛和舟山岛岛内真藓居群间的遗传分化系数 (G_{st}) 分别为 0.294 和 0.297 (表 6), 表明岛内仅有 29.4% ~ 29.7% 的遗传多样性由居群间的差异产生, 基因流 $N_m > 1$, 岛屿内居群间存在较高的基因流。

从真藓岛屿居群和内陆居群的遗传分化情况看 (表 7), 分别有 45.3% 和 38.7% 的遗传变异存在

表 6 岛屿内真藓居群的遗传分化
Table 6 Genetic differentiation of island populations of *B. argenteum*

居群 Population	H_t	H_s	G_{st}	N_m
岱山岛 3 个居群	0.1549	0.1093	0.294	1.2274
舟山岛 5 个居群	0.1901	0.1337	0.297	1.1849

表 7 岛屿及内陆居群的遗传分化
Table 7 Genetic differentiation of island and inland populations of *B. argenteum*

居群 Population	H_s	H_t	G_{st}	N_m
岛屿居群	0.1293	0.2364	0.453	0.6099
内陆居群	0.1465	0.2391	0.387	0.8069

于岛屿居群间和内陆居群间, 前者的分化程度大于后者。内陆真藓居群的基因流 (N_m) 为 0.8069, 大于岛屿真藓居群的基因流 ($N_m = 0.6099$)。

2.3 真藓居群遗传距离和地理距离的相关性

43 个居群间的遗传距离变化较大, 其中枸杞岛江升湾居群 (JPW) 与嵊山岛大玉湾居群 (DYW), 以及富翅岛井潭跟居群 (JTG) 与长白岛洪脚洞山嘴居群 (HJD) 间的遗传距离很小, 均为 0.0375。北鼎星岛前小山居群 (QXS) 与虾峙岛棚棚村居群 (ZPC) 的遗传距离最大, 为 0.2512, 这两个岛屿间的遗传距离大于任意岛屿居群与内陆居群之间的两两遗传距离。

对遗传和地理距离系数矩阵间的相关性研究发现, 11 个真藓内陆居群的遗传分化与地理来源之间存在显著相关性 ($r = 0.357$, $n = 77$, $P < 0.002$)。32 个真藓岛屿居群的遗传分化与地理来源之间存在极显著相关性 ($r = 0.478$, $n = 175$, $P < 0.001$)。

2.4 真藓居群聚类分析

基于 619 个多态位点, 应用聚类分析可将 252 份样本分成 10 组 (图 1):

组 1: 舟山岛的 5 个居群、普陀山岛合兴村居群、册子岛桃夭门村居群、朱家尖岛白山景区居群、长白岛洪脚洞山嘴居群、富翅岛井潭跟居群、岙山岛渔业村居群部分样本; 组 2: 泰州欧家村居群、上海康健园居群; 组 3: 丽江市文海居群、成都植物园居群; 组 4: 小长涂炮台山居群、大长涂棺材坑居群、岱山岛的 3 个居群、秀山岛原野造船居群; 组 5: 六横岛邵家村居群、佛渡岛道头咀居

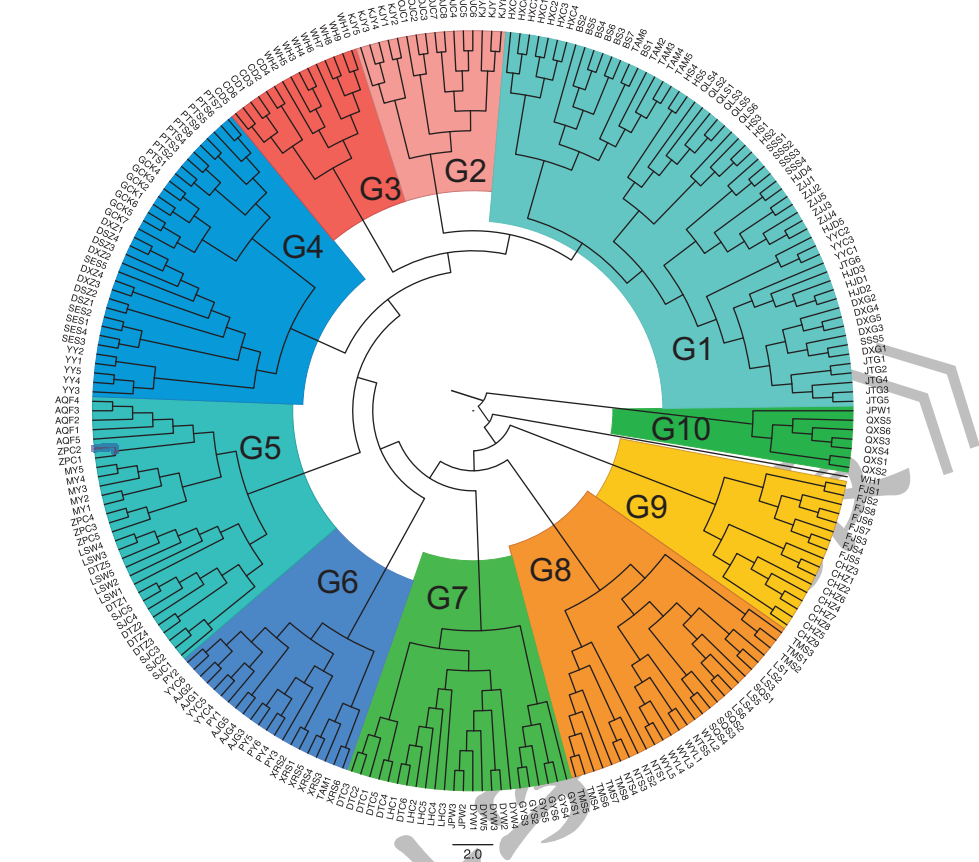


图 1 基于 ISSR 数据应用 Jaccard 系数和组平均法策略的 252 份样本聚类图
Fig. 1 Dendrogram of 252 *B. argenteum* samples using cluster analysis with ISSR data

群、悬山岛连山湾居群、桃花岛安期峰居群、虾峙岛珊瑚村居群、蚂蚁岛旅游区居群；组 6：盘峙岛盘屿大山居群、大猫岛庵基岗村居群、金塘岛仙人山居群、岙山岛渔业村居群部分样本；组 7：枸杞岛江湾居群、嵊山岛大玉湾居群、花鸟岛灯塔村居群、西绿华岛绿华村居群、衢山岛观音山居群；组 8：临安市天目山居群、金华市牛头山居群、温州市乌岩岭居群、九江市庐山上饶市三清山居群；组 9：甘孜州草海子、贵州梵净山居群；组 10：北鼎星前小山居群。

聚类结果表明，采自同一地理区域的样本，在聚类图上多数处于相同或相近的区域，一定程度上反映出真藓遗传关系受地理因素的影响。同一岛屿内的居群（如舟山岛、岱山岛）聚为一小支，这是由于他们无明显的地理与生境隔离，基因交流频繁，遗传分化程度较小。岛屿居群和内陆居群虽出现一定程度的分化，但内陆居群并没有聚为一大

类，这可能与不同居群间环境异质性存在一定差异有关。

3 讨论

研究发现，真藓岛屿居群的遗传多样性显著低于内陆居群，岛屿居群总的 Nei 基因多样性、信息指数、居群内基因多样性也均小于内陆居群。造成这种情况的原因可能是，真藓岛屿居群多采自岛屿山脚村落中，生境较为单一，居群遗传背景较为相似。此外，片断状分布的真藓岛屿居群长期维持在较小规模，近交频度增加，产生的遗传漂变有可能导致了居群内等位基因的流失，加剧了遗传多样性的丧失。内陆地区真藓居群多采自城市街道、山脚村落、景区，虽生境与岛屿居群有相似之处，但生境较岛屿居群丰富，故遗传多样性较岛屿居群丰富^[18]。

基因流受阻、遗传漂变以及近交等被认为是导

致居群间遗传分化的主要原因^[20]。Manel 等^[3]认为岛屿地理隔离阻碍基因交流成为海岛中物种居群遗传分化程度较高的主要原因。本研究中真藓岛屿居群遗传分化系数大于内陆居群,表明岛屿居群间的遗传分化程度大于内陆居群间,而遗传分化程度高暗示基因流受限制,例如内陆真藓居群的基因流大于岛屿真藓居群。

居群的遗传结构是基因流和遗传漂变两种力量相互作用的结果^[20]。基因流在一定程度上可以减少居群间的遗传分化,但是基因流必须达到一定程度才能阻止遗传漂变所致的居群分化^[13]。真藓居群的遗传分化程度高,而居群之间的基因流较低,这可能与其繁殖方式有关。藓类植物无性繁殖体的传播对基因流的贡献可能与有性生殖的孢子传播相类似^[18]。真藓繁殖体的传播又与人类活动有关,与内陆环境相比,岛屿相对较弱的人类活动可能造成了岛屿间真藓遗传分化程度高于内陆居群。真藓32个岛屿居群的遗传分化与地理来源之间存在极显著相关性,一定程度上说明岛屿地理隔离显著影响真藓居群间的遗传分化。

另外,岛屿与内陆环境下真藓生境相似,多分布于人为干扰强烈的环境,例如村落、路边等相对开阔的生境,对相似生境的适应产生遗传上的“趋同”是影响内陆和岛屿真藓居群遗传分化特点的因素之一。真藓以配子体占优势,适应不同片断化的生境所产生的各种突变容易积聚并进而通过无性繁殖方式传递给后代。尽管采集地不同,但真藓样本的生境存在相似之处,相似生境条件下的真藓样本,在分子水平上具有较高的相似性,使得不同居群间的遗传分化水平较低。这也是聚类图上岛屿居群和内陆居群没有完全分化为独立的两大类的原因。

岛屿内不同居群的真藓植株(样品),在基于ISSR的聚类图上常聚在同一分支或组内,这可能与岛屿范围较小、岛屿物种生境单一以及短距离居群间基因交流频繁有关。例如,相对于不同岛屿居群间较高的遗传分化程度,岛屿内居群间存在较高的基因流。岱山岛和舟山岛岛内居群间的遗传分化系数低,仅有不到30%的遗传多样性由居群间的差异产生。

参考文献:

- [1] 郝久程. 大连地区岛屿与大陆玉竹种群遗传多样性的 ISSR 分析[D]. 大连: 辽宁师范大学, 2017.
- [2] Frankham R. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? [J]. *Heredity*, 1997, 78(3): 311–327.
- [3] Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics[J]. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18(4): 189–197.
- [4] 顾辛韵. 生境片断化对枫香(*Liquidambar formosana*)种群遗传多样性及遗传分化的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2016.
- [5] 冷欣, 王中生, 安树青, 冯珏, 刘玉虹, 王国明. 岛屿特有种全缘冬青遗传多样性的 ISSR 分析[J]. *生物多样性*, 2005, 13(6): 546–554.
Leng X, Wang ZS, An SQ, Feng J, Liu YH, Wang GM. ISSR analysis of genetic diversity of *Ilex integra*, an insular endemic plant[J]. *Biodiversity Science*, 2005, 13(6): 546–554.
- [6] 冷欣, 王中生, 安树青, 王国明, 郑建伟, 冯珏. 岛屿地理隔离对红楠居群遗传结构的影响[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2006, 30(2): 20–24.
Leng X, Wang ZS, An SQ, Wang GM, Zheng JW, Feng Y. The influence of insular geographical isolation on population genetic structure of *Machilus thunbergii*[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2006, 30(2): 20–24.
- [7] 王中生, 安树青, 冷欣, 丁方明, 郑建伟, 陈琳. 岛屿植物舟山新木姜子居群遗传多样性的 RAPD 分析[J]. *生态学报*, 2004, 24(3): 414–422.
Wang ZS, An SQ, Leng X, Ding FM, Zheng JW, Chen L. Population genetic diversity of the insular plant *Neolitsea sericea* based on random amplified polymorphic DNA (RAPD)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 414–422.
- [8] Fineschi S, Cozzolino S, Migliaccio M, Vendramin GG. Genetic variation of relic tree species: the case of Mediterranean *Zelkova abelicea* (Lam.) Boissier and *Z. sicula* Di Pasquale, Garfi and Quezel (Ulmaceae) [J]. *For Ecol Manage*, 2004, 197(1–3): 273–278.
- [9] Sanaa A, Fadhel NB. Genetic diversity in mainland and island populations of the endangered *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae) in Tunisia[J]. *Sci Hortic*, 2010, 125(4): 740–747.
- [10] Hargreaves S, Maxted N, Hirano R, Abberton M, Skøt L, Ford-Llyod BV. Islands as refugia of *Trifolium repens*, genetic diversity[J]. *Conserv Genet*, 2010, 11(4): 1317–

- 1326.
- [11] Wolf AT, Harrison SP. Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory[J]. *Conserv Biol*, 2001, 15(1): 111–121.
- [12] Kato S, Iwata H, Tsumura Y, Mukai Y. Genetic structure of island populations of *Prunus lannesiana* var. *speciosa* revealed by chloroplast DNA, AFLP and nuclear SSR loci analyses[J]. *J Plant Res*, 2011, 124(1): 11–23.
- [13] 王莹莹. 浙江千岛湖生境片段化对苔藓植物物种及遗传多样性的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2011.
- [14] 曹同, 陈怡, 宋国元, 于晶. 上海金山岛自然保护区苔藓植物再调查[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2004, 33(4): 61–65.
Cao T, Chen Y, Song GY, Yu J. A re-survey Bryophytes on the Jinshaan Island Nature Reserve, Shanghai[J]. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 2004, 33(4): 61–65.
- [15] 师雪芹. 海南霸王岭自然保护区苔类植物区系以及海南苔类植物区系与临近岛屿的关系[D]. 上海: 华东师范大学, 2006.
- [16] 徐波. 崇明岛苔藓植物群落及生态系统多样性的研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2007.
- [17] 蔡锦蓉. 浙江舟山嵎泗列岛苔藓植物区系及地理分布研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2017.
- [18] 汪琛颖, 买买提明·苏来曼. 新疆银叶真藓居群 nrDNA ITS 序列的遗传分化[J]. 分子植物育种, 2017(4): 1426–1435.
Wang CY, Mamtimin Sulayman. Genetic differentiation of nrDNA ITS sequence of *Bryum argenteum* Hedw. (Bryaceae) populations in Xinjiang Uygur Autonomous Region[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017(4): 1426–1435.
- [19] 侯义龙, 曹同, 蔡丽娜, 孙志刚, 崔琳. 苔藓植物 DNA 提取方法研究[J]. 广西植物, 2003, 23(5): 425–428.
Hou YL, Cao T, Cai LN, Sun ZG, Cui L. Study on extraction methods of bryophytes genomic DNA[J]. *Guihaia*, 2003, 23(5): 425–428.
- [20] 徐梦平. 缙云黄芩 (*Scutellaria tsinyunensis* C. Y. Wu et S. Chow) 及近缘种基于 ITS 和 cpDNA 序列的遗传多样性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2016.

(责任编辑: 张 平)