

蒙古冰草种质资源的遗传变异

解新明¹, 卢小良¹, 云锦凤²

(1 华南农业大学 南方草业中心, 广东 广州 510642; 2 内蒙古农业大学 生态环境学院, 内蒙古 呼和浩特 010018)

摘要:对内蒙古中东部地区6个天然居群及内蒙沙芦草和蒙古冰草新品系2个栽培品种(系)的遗传多样性研究结果进行了综合评价,发现蒙古冰草具有极为丰富的遗传多样性,且居群内的遗传变异大于居群间,同时天然居群的遗传多样性也明显高于栽培品种(系);另外,两个栽培品种(系)间也存在有相当程度的遗传分化,表明了人工选择在其中所起到的重要作用;UPGMA聚类分析的结果显示,蒙古冰草的8个居群基本上可被分为与其生境土壤条件和生长条件相适应的3个类群,即沙地居群,石砾质坡地居群和沙壤质土栽培品种(系)3类,充分反映天然环境条件和人为环境条件或者说自然选择和人工选择对蒙古冰草居群间遗传分化的巨大影响。

关键词:蒙古冰草; 种质资源; 遗传变异

中图分类号:S54

文献标识码:A

文章编号:1001-411X(2004)S2-0068-05

Genetic variation of *Agropyron mongolicum*

XIE Xin-ming¹, LU Xiao-liang¹, YUN Jin-feng²

(1 South Pratacultural Center, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China;

2 College of Ecology and Environmental Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China)

Abstract: The genetic diversity of *Agropyron mongolicum* from six natural populations and two cultivars in the central and east regions of Inner Mongolia was synthetically assessed. It was showed that *A. mongolicum* possessed a higher genetic diversity within population than that among populations as a result of the cross-pollinated breeding system. Between natural populations and cultivars, the genetic diversity among six natural populations was much higher than that between two cultivars, owing to the environmental heterogeneity of natural populations. In the meantime, there also was a genetic differentiation between two cultivars. It was clear that artificial selection played an important role in the differentiation. UPGMA cluster analysis showed that eight populations could basically be divided into three groups adapting to their own soil conditions. These groups were sand-land populations, gravelly-slope populations and sandy soil cultivars respectively. It is enough to prove that natural and artificial selections have an enormous effect on the differentiation among populations.

Key words: *Agropyron mongolicum*; germplasm resource; genetic variation

蒙古冰草 *Agropyron mongolicum* Keng 又称沙芦草,是一种非常重要的资源植物,它不仅具有极高的饲用价值,是各类家畜所喜食的优等牧草,同时还有极高的遗传价值和生态价值。一方面因为它是一些作物(如小麦,大麦等)的野生近缘种,富含大量优良的抗性基因,可为这些作物的改良提供优良基因。另

一方面在于它具有耐旱、耐风沙、耐贫瘠的特性,非常适应于沙地生境,是十分有效的防风、固沙、保持水土的植物。作者在近几年来对该种植物的遗传变异进行了较为全面的研究,现将有关结果进行分析总结,以便为这种植物的开发利用提供更多的帮助。

收稿日期:2004-09-18

作者简介:解新明(1963-),男,博士,副教授;E-mail:xiexmbs@263.com

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39770535);内蒙古自然科学基金资助项目(9610E42)

1 蒙古冰草的生物学特性

蒙古冰草为异花传粉的二倍体植物($2n = 14$),其根系发达,入土深度达 80~150 cm,而集中分布于 0~60 cm 的土层中。根据云锦凤等^[1]和温都苏^[2]的研究,蒙古冰草的返青早,青绿时间长。在宁夏盐池地区,内蒙古的呼和浩特市、巴彦淖尔盟、伊克昭盟及乌兰察布盟后山地区的自然条件下,3 月底至 4 月上旬返青。而在锡林郭勒盟的锡林浩特地区,4 月下旬返青,返青所需温度为 2~5℃。5 月底到 6 月初开始抽穗,6 月中旬(呼和浩特)开花,7 月底(呼和浩特)到 8 月底(锡林郭勒盟)果实成熟。种子成熟后,生殖枝枯黄,营养枝可持续生长,直到 11 月上旬气温将到 -1~-3℃,土表开始结冻为止,青绿时间长达 226 d^[1]。冬季植株残留良好,是家畜冬春季的良好牧草。

从人工栽培的蒙古冰草来看,播种当年生长缓慢,植株细弱,分蘖数为 5~15 个,很少能进入生殖生长,株高在 30~40 cm 之间。进入第 2 年生长旺盛,分蘖加强,到第 3 年分蘖数约为 20~50 个。单种植条件下,分蘖数可达 50~120 个,且多数发育为生殖枝。

根据前人的研究结果^[1-3]可知,随着蒙古冰草产地及生长发育期的不同,各种化学成分的含量也有所不同。从表 1 可知,蒙古冰草的各种营养成分的含量相对较高,同时也随着生长发育期的延续出现顺序下降的趋势。因此,在早春时为牛、羊、马等各类牲畜所喜食,抽穗后适口性下降,但当秋季再生草长出后,适口性又再度回升。冬季牧草干枯时,牛羊也喜食。总之,蒙古冰草在整个生长期内青绿持续期长,茎叶较为柔软,草质良好,除放牧利用外,也可调制干草,为各类家畜提供优质冬春饲草。

表 1 蒙古冰草营养成分

Tab. 1 Nutritive component content of *A. mongolicum*

生育期	占干物质重的比例/%						胡萝卜素 /(mg·kg ⁻¹)
	粗蛋白	粗脂肪	粗纤维	粗灰分	钙	磷	
返青	24.30	5.53	22.38	10.09	2.05	0.60	457.71
拔节	19.60	4.25	29.67	7.61	2.17	0.43	433.89
抽穗	9.41~18.64	2.15~4.17	25.39~31.20	5.87~7.61	0.92	0.44	297.22
开花	9.83~13.14	2.70~3.53	27.03~31.60	4.29~13.89	0.42~1.16	0.15~0.27	139.15
结实	8.00~10.64	2.47~4.03	26.28~38.58	5.65~6.88	0.09~1.73	0.15~0.22	58.00
成熟	8.51	2.64	33.50	4.98	0.07	0.18	54.00

蒙古冰草有很强的抗逆性和适应性,特别是在耐旱、耐风沙和耐贫瘠等特性上表现得尤为突出,在石砾质坡地、固定及半固定沙丘等严酷的环境中有很强的生命力。虽然在苗期的抗旱性略逊于冰草 *A. cristatum* 和沙生冰草 *A. desertorum*,但定植后其耐旱能力却强于上述二者^[1,4]。同时蒙古冰草的抗寒性亦很强,在冬季寒冷极少积雪的内蒙古中西部地区都能安全越冬。

蒙古冰草的野生种分布于河北、山西、陕西、宁夏、甘肃、内蒙古等省(区),尤其在内蒙古的分布十分广泛,包括哲里木盟(科左后旗)、锡林郭勒盟(各个旗)、乌兰察布盟(集宁)、呼和浩特市(和林县,托县,清水河县)、包头市(达茂旗,五当召)、伊克昭盟(准格尔旗,伊金霍洛旗,乌审旗)、巴彦淖尔盟(乌拉特前旗,乌拉山,乌拉特后旗)、阿拉善盟(贺兰山)。其中最为集中的分布区域为浑善达克沙地和嘎亥额勒苏沙地。蒙古冰草为典型的旱生、沙生植物,多生

于沙丘的阳坡、石砾质坡地、沙壤质干草原。在干草原和荒漠草原多以伴生成分出现,在沙地植被中往往成为优势种。

2 蒙古冰草外稃微形态特征的变异式样

外稃是禾本科植物小花的重要组成部分,其复杂多变的形态特征构成了禾本科植物分族、分属、分种以及种下等级分类单位确立的主要检索特征之一。对于冰草属及蒙古冰草来说也是如此,如蒙古冰草的变种毛沙芦草,与正种的主要区别就在于颖及外稃显著被长柔毛。因此,分类学家是把外稃作为稳定、保守的性状来看待的。作者尝试性地对蒙古冰草外稃的微形态特征进行了电镜扫描观察,结果发现了相当丰富的变异式样^[5]。

经电镜扫描观察发现,在放大 50 倍的情况下外稃的毛被具有如下几种变异:(1)外稃密被长柔毛;(2)外稃疏被长度柔毛;(3)外稃疏被短刺毛;(4)外

稃平滑无毛。但无论在上述哪种情况下都具有大小不等的疣突。

在放大2 500倍的情况下,可对外稃表面的构造及附属物进行有效地观察,具体有如下几种类型:(1)表面平缓、非肋状,具星刺状附属物;(2)表面平缓、非肋状,具不规则分枝短丝状附属物;(3)表面平缓、非肋状,密被珊瑚礁状附属物;(4)表面平缓、非肋状,具不规则短棒状附属物;(5)表面平缓、非肋状,无附属物;(6)表面粗肋状,具珊瑚礁状附属物;(7)表面粗肋状,具星刺状附属物;(8)表面粗肋状,无附属物;(9)表面细肋状,无附属物。若将毛被特点与表面纹饰结合起来分析,外稃微形态特征可大致分为14种类型^[5]。

蒙古冰草外稃微形态特征复杂的变异式样反映了蒙古冰草丰富的遗传多样性。由于外稃是小花的一部分,是生殖器官,其基本形态是在较早的发育阶段已在原基中奠定,同时也不象枝叶那样逐次生长分化,而几乎与其他花部器官同时分化,而且生长发育期也相对较短,因此受外界环境饰变的影响最小^[6],所以,作者认为外稃微形态特征的变异式样具有相当的遗传基础,是遗传变异在外部形态上的一种表现形式。当然,表型是基因型与环境共同作用的结果,这里面也必然有环境作用的因素。但无论如何外因是通过内因而起作用的,环境饰变只能影响变异的大小,而不能影响变异的类型和幅度范围,因为它们是由遗传基因所决定的。

从这些变异的分布格局来看^[5],主要存在于居群内的个体间,居群间的分化并不明显,也就是说这些变异几乎存在于所有的参试居群中,特别是外稃毛被的变异更是如此,反映出了居群内变异大于居群间变异的特点。这一结果与 RAPD 及等位酶分析的结果相一致^[7,8],作者认为这与蒙古冰草异花传粉的开放式繁育系统密切相关。

3 蒙古冰草的遗传多样性

作者曾以内蒙古锡林郭勒盟西乌旗沙丘沙地居群(P1)、白音锡勒种畜场沙丘沙地居群(P2)、呼和浩特市清水河县沙壤质坡地居群(P3)、锡林郭勒盟正蓝旗沙丘沙地居群(P4)、伊克昭盟伊金霍洛旗石砾质坡地居群(P5)、锡林郭勒盟苏尼特左旗石砾质山坡居群(P6)等6个天然居群及内蒙沙芦草(P7,沙壤质耕地)和蒙古冰草新品系(P8,沙壤质耕地)2个栽培品种(系)为材料,采用等位酶及 RAPD 标记的技术手段对其遗传多样性及其在居群内、居群间、天然

居群与栽培品种(系)间的分布格局进行了深入细致地分析,结果发现无论在酶水平上还是在 DNA 水平上,均存在丰富的遗传变异。

3.1 基于等位酶标记的遗传多样性

作者共检测了8种酶^[7],即过氧化物酶 PER、脂酶 EST、淀粉酶 AMY、苹果酸脱氢酶 MDH、天冬氨酸转氨酶 AAT、己糖激酶 HEX、乙醇脱氢酶 ADH 和超氧化物歧化酶 SOD,其中5种酶系统,获得了清晰和稳定的酶谱。通过酶谱分析发现这5种酶受12个位点23个基因所编码。从对各类遗传参数的分析结果可知,蒙古冰草多态位点百分率(P)为67.71%,遗传多样性指数(He)为0.285,表明蒙古冰草的遗传多样性是非常丰富的,这与其风媒、异花传粉的繁育特性及多年生等生活特征密切相关。从遗传多样性在居群内及居群间的分布格局来看,其遗传变异主要存在于居群内的不同个体间,占总变异的87.1%,而居群间的变异则占总变异的12.9%,这也是由其异花传粉的繁育系统所决定的。由于蒙古冰草是异花传粉的风媒植物,是一类外繁育植物,在居群间存在很强的基因流,因此大多数高频率的等位基因都出现在每个居群之内,居群之间的相似性较高,差异性较少^[9]。

聚类分析的结果表明^[7],蒙古冰草沙地居群(除P2外)与非沙地居群基本上可分为2类,这种遗传分化与土壤基质的异质性有一定的相关性。沙地居群P2之所以与非沙地居群聚为一类,作者认为这可能与所检测位点数目相对较少有关。再者,从聚类图^[7]中也可以看出,尽管P2被聚入了非沙地居群一支,但它仍与非沙地居群具有最远的亲缘关系。

就天然居群与栽培品种而言,6个天然居群间的遗传分化及遗传多样性水平要高于栽培品种。我们知道,这6个天然居群分别占据着沙地、石砾质坡地及沙壤土坡地3种不同的生境,而2个栽培品种却具有相同的生境和耕作及灌溉条件,表明不同的生境及土壤因素是导致蒙古冰草天然居群遗传多样化的一个重要因素。尽管栽培品种是来源于野生种,但由于多年的逐代选择和人工驯化,使其遗传结构发生了改变,基因频率发生了变化,从而降低了其遗传多样性。

蒙古冰草新品系是由内蒙沙芦草的13个优良单株,经过2次单株选择,1次混合选择所得到的优良单株杂交而获得的新品系。由于人工选择的强大压力,其基因频率发生了改变,与内蒙沙芦草相比,其遗传多样性也有所降低,而纯合性相应提高,证明

选择作用对植物遗传多样性具有巨大的影响力。

3.2 基于 RAPD 标记的遗传多样性

根据多样性指数(DC)的分析结果可知^[8],蒙古冰草各居群内的个体间都存在不同程度的遗传分化,其中居群 P6 和 P3 的 DC 值最大,分别为 0.273 和 0.272,居群 P4 的 DC 值最小,为 0.147。这说明蒙古冰草个体间的遗传分化随着居群的不同而不同。

从居群的角度来看,蒙古冰草 8 个居群间也存在一定程度的遗传分化,其 DC 值为 0.222,这个值大于居群 P4 和 P5 内个体间的 DC 值,却小于其余 6 个居群内个体间的 DC 值,说明蒙古冰草的遗传多样性在居群内及居群间的分布是不均衡的。但从总体来看有 6 个居群(P1、P2、P3、P6、P7 和 P8)其个体间的 DC 值大于居群间的 DC 值,同时 8 个居群内个体间的平均 DC 值(0.237)也大于居群间的 DC 值(0.222),所以作者认为蒙古冰草居群内个体间的遗传变异大于居群间的遗传变异。

根据遗传距离作者还构建了 UPGMA 聚类图^[8]。图中蒙古冰草 8 个居群可分为 2 支,3 个沙地居群 P1、P2 和 P4 为一支,其余 5 个非沙地居群为一支,表明沙地居群和非沙地居群各自具有较近的遗传关系而又彼此分离。另外,在非沙地居群中,2 个栽培品种(P7 和 P8)与另 3 个天然居群(P3、P5 和 P6)又各自聚为一支,显示了栽培品种之间密切的亲缘关系,从而与天然居群相区别。如果以结合线 $L = 0.135$ 作为分界线,这 8 个居群可分为 3 类:一类为沙地天然居群(P1、P2 和 P4),一类为非沙地天然居群(P3、P5 和 P6),另一类为栽培品种(P7 和 P8)。这充分说明了蒙古冰草居群间的遗传分化与生态因子或生长条件有着密切的相关性。

4 蒙古冰草遗传多样性的综合评价

为了更准确地反映蒙古冰草各居群间的遗传分化以及与生境之间的相关性,作者又以等位酶及 RAPD 分析所获得的数据建立了 Nei 的遗传距离^[9]矩阵(表 2),据此获得了 UPGMA 聚类图(图 1)。可以看出,这个聚类图与 RAPD 分析的聚类图^[8]完全一致,所不同的是在 D 值的大小上。若以结合线 $L = 0.075$ 为分界线,蒙古冰草的 8 个居群同样可被分为 3 类:一类为沙地居群(P1、P2 和 P4);一类为可灌溉沙壤土耕地居群,即栽培品种(系)P7 和 P8;另一类则为石砾质坡地居群 P5 和 P6,在这一支中包括了沙壤土坡地天然居群 P3。综合 P3 在表型性状 UPGMA 聚类分析^[10]中的位置发现,这个居群在表型性状上

靠近居群 P7 和 P8 这一支,因此作者认为 P3 是一个过渡居群,兼有沙壤土基质和石砾质基质的特点。

表 2 蒙古冰草 8 个居群等位酶及 RAPD 分析数据的 Nei 氏遗传距离矩阵

Tab.2 Nei's genetic distance based on the data from allozyme and RAPD analyses among eight populations of *A. mongolicum*

居群	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
P1	0.000							
P2	0.087	0.000						
P3	0.197	0.159	0.000					
P4	0.142	0.124	0.208	0.000				
P5	0.213	0.203	0.154	0.170	0.000			
P6	0.292	0.214	0.117	0.209	0.142	0.000		
P7	0.265	0.224	0.165	0.233	0.138	0.124	0.000	
P8	0.309	0.284	0.188	0.281	0.202	0.160	0.115	0.000

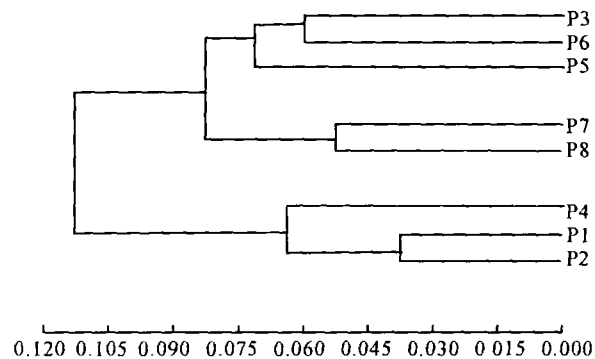


图 1 蒙古冰草 8 个居群等位酶及 RAPD 综合分析的 UPGMA 聚类图

Fig 1 UPGMA dendrogram based on Nei's genetic distance from allozyme and RAPD data among eight populations of *A. mongolicum*

综合表型性状、等位酶及 RAPD 的研究结果可知,蒙古冰草具有丰富的遗传多样性,而且从总体来看居群内的遗传变异大于居群间的变异。这种现象的产生与蒙古冰草的繁育系统及生境土壤条件密切相关。

众所周知,植物的繁育系统是调节其遗传重组程度的主要因素之一,因为它们控制着配子形成的类别与合子产生的类型,从而调节着居群内及居群间实际产生的变异性^[11]。对于异花传粉的外繁育系统(或称开放式繁育系统)的居群来说,其大量的变异性被保存在杂合子状态下的隐性基因里,这种变异性可通过居群内的遗传重组被释放出来,因而造成了居群内个体间保持着丰富的遗传多样性。同时,也正是由于这种开放式的繁育系统又使得居群间保持着强大的基因流,因而使得大多数高频率的等位

基因都出现在每个居群之内,造成了居群间的相似性大于差异性。由于蒙古冰草是一类异花传粉的风媒植物,其繁育系统是一种开放式的繁育系统,因此,出现居群内变异大于居群间变异的现象也就不难理解了。

有关研究^[12]表明,绝大多数的广布种内都具有不同形态特征或特性不连续的生态型,每一个生态型在生理和形态上都具有不同的反应能力。在诸多的生态气候因子中,土壤因素在参与种内生态型的形成中起着重要的作用。徐炳声认为^[12],在同一气候宗中往往存在着与土壤条件有关的宗间差异,即土壤宗附加在气候宗上分化的情况;而且土壤因素经常在短距离内急剧变化,由于这个原因以及由于土壤基层对种子和幼苗的环境是个很重要的成分,所以土壤因素特别适合于在植物中选出小地理宗,尤其是在含有不同重金属盐的土壤上更是如此。本研究中的8个居群基本上来自3种不同土壤基质的生境,即沙丘沙地(P1, P2 和 P4)、石砾质坡地生境(P5 和 P6)以及沙壤质土生境(P3, P7 和 P8)。沙壤质土的3个居群中, P7 和 P8 是2个栽培品种(系)且具有一定的施肥、灌溉和耕作条件,因此使得它们的生长条件又区别于 P3。从本文所涉及到的几种聚类分析的结果来看,蒙古冰草的8个居群基本上可归为与上述3种生境相适应的3类。

参考文献:

[1] 云锦凤,米福贵. 干旱地区一种优良禾草——蒙古冰草

[J]. 内蒙古草业,1990, (2):70-71.

- [2] 中国饲用植物志编辑委员会. 中国饲用植物志:第一卷[M]. 北京:农业出版社,1987. 9-12.
- [3] 斯荣道尔吉. 正兰旗种子植物资源[M]. 呼和浩特:内蒙古大学出版社,1993. 82.
- [4] 云锦凤,高卫华,孙彦. 四种冰草属牧草苗期抗旱性研究[J]. 中国草地,1991,(增刊):1-7.
- [5] 解新明,云锦凤,高艳春,等. 蒙古冰草外稃微形态特征的变样式样[J]. 植物研究,2002,22(2):168-172.
- [6] STEBBINS G L. 植物的变异和进化[M]. 复旦大学遗传学研究所译. 上海:上海科学技术出版社,1963. 58-81.
- [7] 解新明,云锦凤,赵冰,等. 蒙古冰草遗传多样性的等位酶分析[J]. 草业科学,2001,18(6):6-11.
- [8] XIE X M, YUN J F, ZHANG Y R, et al. RAPD analysis of genetic diversity of *Agropyron mongolicum* [J]. Acta Bot Boreal-Sin, 2002,22(1):56-62.
- [9] 王中仁. 植物等位酶分析[M]. 北京:科学出版社,1996. 120-163.
- [10] 解新明. 蒙古冰草的遗传多样性研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2001.
- [11] HEYWOOD V H. 植物分类学[M]. 柯植芬译. 北京:科学出版社,1979. 8-16.
- [12] 徐炳声. 植物种内的生态变异[A]. 陈家宽,杨继,主编. 植物进化生物学[C]. 武汉:武汉大学出版社,1994. 102-127.

【责任编辑 柴 焰】