

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.028

引用格式:郑莹晖,苏旭,刘玉萍,等.基于单拷贝核基因的黄缨菊群体遗传结构与历史动态研究[J].草地学报,2026,34(8):3060—3069

ZHENG Ying-hui, SU Xu, LIU Yu-ping, et al. Population Genetic Structure and Historical Dynamics of *Xanthopappus subacaulis* Based on Single Copy Nuclear Genes[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(8):3060—3069

基于单拷贝核基因的黄缨菊群体遗传结构与历史动态研究

郑莹晖^{1,2}, 苏旭^{1,2,3}, 刘玉萍^{1,2,3*}, 才让扎西^{1,2}, 雷洁琼^{1,2}, 韦凯悦^{1,2},
冯旭^{1,2}, 杨萍¹

(1. 青海师范大学生命科学学院, 青海 西宁 810008; 2. 青海师范大学青海省青藏高原生物多样性形成机制与综合利用重点实验室, 青海 西宁 810008; 3. 青海师范大学高原科学与可持续发展研究院, 青海 西宁 810016)

摘要:为探究黄缨菊(*Xanthopappus subacaulis*)自然居群的遗传结构与历史动态,本研究基于10个单拷贝核基因数据对其49个居群147个个体进行DNA测序,利用STRUCTURE聚类、分子方差分析等多种方法进行解析。结果显示,黄缨菊多态性位点为3~11,单倍型多样性指数(H_d)为0.558~0.883,核苷酸多样性指数(π)为0.00132~0.00603,平均核苷酸差异数(K)为0.738~3.325,遗传多样性丰富;黄缨菊参试居群可被划分为南北两大谱系分支,居群间遗传变异占比83.04%,居群内占16.96%,遗传分化程度较高($F_{ST}=0.830, P<0.01$),基因流极低($Nm=0.112$),遗传距离与地理距离呈显著正相关($r=0.537, P<0.01$)。两大谱系分化时间约为3.33 Mya,与青藏高原隆升及第四纪冰期气候变化相关,近期无种群扩张。本研究揭示了地理隔离、气候差异和历史事件对黄缨菊群体遗传结构的影响,为其种质资源保护及适应性进化研究提供重要数据基础。

关键词:单拷贝核基因;黄缨菊;遗传多样性;遗传结构;地理隔离

中图分类号:Q948.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)08-3060-10

Population Genetic Structure and Historical Dynamics of *Xanthopappus subacaulis* Based on Single Copy Nuclear Genes

ZHENG Ying-hui^{1,2}, SU Xu^{1,2,3}, LIU Yu-ping^{1,2,3*}, CAIRANG Zha-xi^{1,2}, LEI Jie-qiong^{1,2},
WEI Kai-yue^{1,2}, FENG Xu^{1,2}, YANG Ping¹

(1. School of Life Sciences, Qinghai Normal University, Xining, Qinghai Province 810008, China; 2. Key Laboratory of Biodiversity Formation Mechanism and Comprehensive Utilization of the Qinghai-Xizang Plateau in Qinghai Province, Qinghai Normal University, Xining, Qinghai Province 810008, China; 3. Academy of Plateau Science and Sustainability, Qinghai Normal University, Xining, Qinghai Province 810016, China)

Abstract: In order to investigate the genetic structure and historical dynamics of natural populations of *Xanthopappus subacaulis*, we sequenced the DNAs of 147 individuals from 49 populations based on ten single-copy nuclear genes. Multiple methods, including STRUCTURE clustering and molecular variance analysis, were employed for analysis. The results indicated that the polymorphic loci of *X. subacaulis* ranged from 3 to 11, with haplotype diversity index (H_d) ranging from 0.558 to 0.883, nucleotide diversity index (π) from 0.00132 to 0.00603, and mean nucleotide differences (K) from 0.738 to 3.325, indicating rich genetic diversity. The tested populations of *X. subacaulis* could be divided into two major genealogical branches in the north and south, with 83.04% of the genetic variation among populations and only 16.96% within populations. The

收稿日期:2025-05-31;修回日期:2025-11-25

基金项目:青海省自然科学基金面上项目(2025-ZJ-996M);国家自然科学基金项目(32160297)资助

作者简介:郑莹晖(1999-),女,汉族,四川绵阳人,硕士研究生,主要从事高山植物系统与进化研究, E-mail: yzhzheng99@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: lyp8527970@126.com

degree of genetic differentiation was high ($F_{ST}=0.830$, $P<0.01$), and gene flow was extremely low ($Nm=0.112$). The genetic distance was significantly positively correlated with the geographical distance ($r=0.537$, $P<0.01$). The divergence time of the two major genealogical branches was approximately 3.33 million years ago, which was related to the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau and the climate change during the Quaternary glacial period. Moreover, there was no recent population expansion. This study revealed the influence of geographical isolation, climate differences, and historical events on the genetic structure of *X. subacaulis*, which provided important data for its conservation of germplasm resources and adaptive evolution research.

Key words: Single copy nuclear gene; *Xanthopappus subacaulis*; Genetic diversity; Genetic structure; Geographic isolation

群体遗传学(Population genetics)是一门从种群水平解析物种遗传结构及其动态演化规律的学科,由Haldane等于20世纪20年代创立,核心在于探究物种种群内基因频率的维持与变异机制,可以为物种多样性形成、适应性进化及保护策略提供理论依据^[1-2]。群体遗传学的研究范畴涵盖物种遗传多样性、群体遗传结构、种群演化历史等,其中遗传多样性可以反映种群进化潜力与耐逆能力,群体遗传结构能够揭示地理隔离、基因流、自然选择等多因素共同作用下的遗传分化格局^[3-4]。目前,植物群体遗传学普遍应用的研究方法主要包括形态标记^[5]、细胞标记^[6]、生化标记^[7]、分子标记^[4]等,其中分子标记因高多态性、共显性遗传、检测手段简单快速等优点逐渐成为主流研究方法^[8-10]。特别值得一提的是,单拷贝核基因(Single copy nuclear genes)是基因组中仅存在单一或极少数拷贝的核基因序列,兼具双亲遗传特性与高信息位点密度,进化速率适中,不受基因重组干扰,长期保持双亲等位基因,尤其适用于近缘物种分化、群体遗传多样性等研究^[11-12]。譬如,秀芳等^[13]基于2个直系同源单拷贝核基因 *c7847* 和 *c9065* 对黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)的遗传结构和谱系地理学进行研究,认为黑沙蒿的单倍型和核苷酸多样性较高,种群间遗传分化较低,同时由于共享单倍型普遍存在,未呈现清晰的谱系地理分化模式;李爽等^[14]利用单拷贝核基因 *PAL* 研究了贵州金花茶(*Camellia huana*)12个居群共120个个体的遗传多样性,认为贵州金花茶呈现较低水平的遗传多样性以及中等程度的居群间遗传分化。

黄缨菊(*Xanthopappus subacaulis*)是菊科(Asteraceae)黄缨菊属(*Xanthopappus*)的一种多年生草本植物,主要分布于青藏高原及其邻近区域,通常生长于海拔2230~4150 m的高寒草甸和干旱坡地,是青藏高原特有的单属种^[15],具有耐寒、耐旱、耐盐碱等多种耐逆特性^[16]。先前研究表明,黄

缨菊拥有较高的药用价值,在止血、凉血、抑菌等方面效果显著^[17-18]。迄今为止,黄缨菊的研究范畴涵盖生物学特性^[15]、染色体核型^[19]、化学成分^[20]、药理活性^[18]、系统发育^[21]等多个方面,然而利用单拷贝核基因数据分析黄缨菊群体遗传结构和历史动态的研究仍未见报道。鉴于此,本研究采用单拷贝核基因数据研究黄缨菊的遗传多样性、遗传结构及历史动态,旨在为明晰和理解高山药用植物的适应性进化机制提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 试验材料与基因数据获取

试验材料来源于野外采集的黄缨菊49个居群、147个个体(图1),采样时保持居群间距大于20 km,个体间距大于20 m,详细记录地理坐标、生境及海拔信息,标本保存于中国科学院西北高原生物研究所青藏高原生物标本馆(HNWP)。地图基于标准地图[审图号为GS(2024)0650号]绘制,底图无修改。

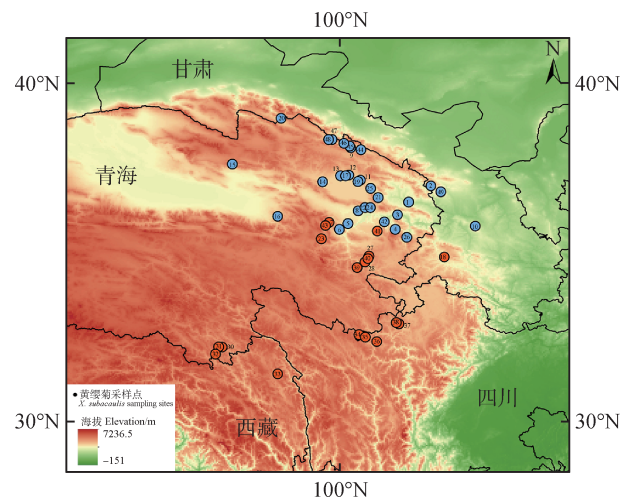


图1 黄缨菊采样地理分布图

Fig. 1 Sampling distribution map of *X. subacaulis*

总DNA使用天根生化科技的DP305植物基因组DNA提取试剂盒,从黄缨菊49个居群147个

体的干燥叶片中提取;用于引物开发的模板源于课题组前期的三代全长转录组数据:以黄花蒿(*Artemisia annua*)、刺苞菜蓟(*Cynara cardunculus*)、莴苣(*Lactuca sativa*)、小蓬草(*Conyza canadensis*)、向日葵(*Helianthus annuus*)及薇甘菊(*Mikania micrantha*) 6个菊科物种的基因组为参考进行同源比对获得 407 条单拷贝核基因,优先挑选 60 条在参考物种中同源性高、序列完整性好的基因;以 10 个地理距离远的代表性个体为模板进行 PCR 验证,最终的筛选标准为扩增条带单一明亮、片段长度(600~1000 bp)适宜、所有测试样本中稳定扩增且经测序证实含有多态性位点,成功获得 10 对特异性引物体系,用于全部 147 个个体的 PCR 扩增,扩增产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测合格后,委托北京六合华大基因科技有限公司进行测序。

1.2 序列处理与数据分析

基于 10 套单拷贝核基因引物,使用 MEGA 6^[22] 的 Clustal W 模块对 147 份黄缨菊样本(49 个居群)进行序列比对;通过 Chromas 软件检测杂合位点并替换为简并碱基(W/R/Y/S/K/M),人工校正序列两端后保存为 Fasta 格式;运用 PhyloSuite v1.2.2^[23] 对 10 个核基因位点(XsF2/F24/F26/S1/S2/S12/S13/S21/F8/S11)进行有序拼接,确保每个基因位点序列排序相同。

(1)遗传多样性分析:采用 DnaSP 5.10^[24] 软件的 Phase 模块进行等位基因序列单倍型拆分,计算核苷酸多样性(π)、单倍型多样性(H_d)、单倍型数目(H)、分离位点数(S)及平均核苷酸差异数(K)等遗传多样性指标。

(2)遗传结构分析:①利用 STRUCTURE v2.3.4^[25] 软件($K=1\sim10$)推断黄缨菊的居群遗传结构,参数设置为 Length of burn-in period 2×10^5 次,采样数量为 1×10^6 ,每个 K 值 10 次重复,最优 K 值经 STRUCTURE HARVESTER^[26] 确定;②通过 GenALEX v6.5^[27] 软件对 49 个居群的遗传距离矩阵进行主坐标分析(PCoA),揭示居群间的遗传关系;③运用 ARLEQUIN v3.5^[28] 软件进行分子方差分析(AMOVA),评估居群内与居群间的遗传变异,根据公式 $Nm=(1-F_{ST})/2F_{ST}$ 计算居群间平均基因流(Nm 为基因流; F_{ST} 为遗传分化指数), F_{ST} 取值范围为 0~1,该值越大表示群体间遗传差异越大,当 F_{ST} 大于 0.25 时认为群体间遗传分化显著^[29-30]。

(3)地理隔离分析:对黄缨菊 49 个居群遗传距离和地理矩阵进行 Mantel 检验分析,遗传距离利用 10 套单拷贝核基因多态性位点数据得到,地理矩阵依据采样点构建;借助 GenALEX 6.5 软件对两类矩阵进行空间自相关分析,Mantel 检验重复次数设为 9999 次, r 取值范围在 -1 到 1 之间, $|r|$ 值越接近 1,表示相关性越强^[31]。

(4)单倍型网络分析:利用 DnaSP 5.10 软件对 10 套单拷贝核基因位点进行单倍型数据解析,生成 rdf 格式文件;依据 NETWORK 10.2^[32] 平台的最大简化(Median-joining)算法,构建各基因位点的单倍型系统发育网络,绘制单倍型网络关系图。

1.3 群体动态历史模型构建

采用 DnaSP 5.10 软件对黄缨菊种群进行中性检验分析,包括 Tajima's D , Fu and Li's D 和 Fu and Li's F^* ^[33-34] 等指标计算;通过 Tajima's D 值评估居群历史动态,解析分离位点参数(θ)与核苷酸多样性(π)相关性;利用 Fu and Li's D 和 Fu and Li's F 指数分析单碱基突变对多态位点分布格局的影响。根据群体遗传结构结果提出三个可能的物种分化情景(图 2),即现存群体源自共同祖先的辐射分化、Group 1 与祖先种 N_A 的分化事件和 Group 2 与祖先种 N_A 的分化事件。使用近似贝叶斯(Approximate Bayesian Computation, ABC)算法进行模型构建与评估,每个情景执行一百万次模拟,共计三百万次运算,估算黄缨菊种群分化事件、时间和种群规模,通过贝叶斯后验概率评估模拟结果,筛选出最优进化模型(表 1)。

2 结果与分析

2.1 居群遗传多样性

多态性结果表明,黄缨菊 10 套单拷贝核基因多态性位点(S)数量为 3~11 个,单倍型多样性(H_d)介于 0.558~0.883 之间,平均值为 0.719, XsF2 基因的单倍型多样性最高, XsS2 基因的最低;核苷酸多样性(π)范围为 0.001 32~0.006 03,平均值为 0.002 75, XsS1 基因的核苷酸多样性最高, XsS2 基因的最低;平均核苷酸差异数(K)分布范围为 0.738~3.325(均值 1.671),GC 含量的变化区间为 0.359~0.497(均值 0.438)(表 2),说明本研究筛选出的 10 套单拷贝核基因具有较高的多态性,黄缨菊

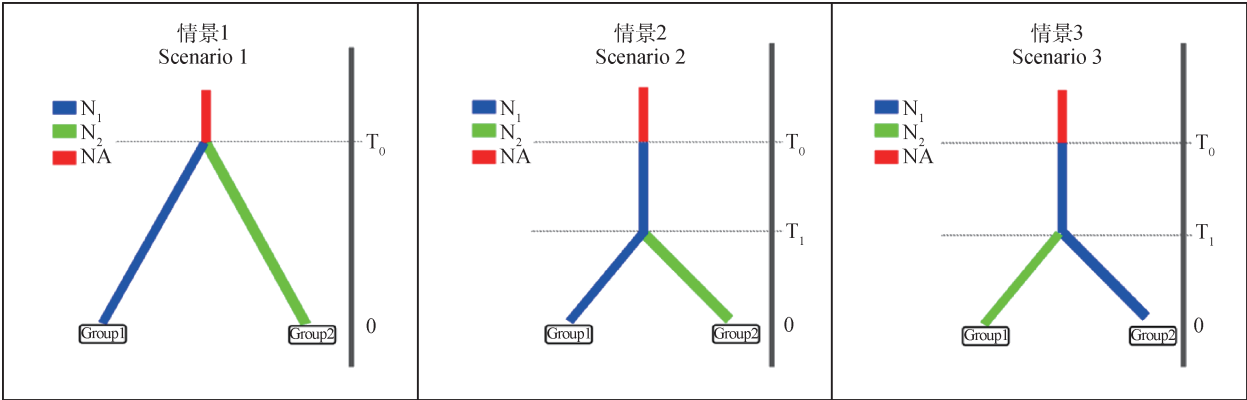


图 2 黄缨菊三种分化情景模式

Fig. 2 Three differentiated scenario models of *X. subacaulis*

注: N_1 和 N_2 为黄缨菊有效种群大小; N_A 为祖先种有效种群大小; T_0 和 T_1 为种群分化时间节点
Note: N_1 and N_2 , Effective population size of *X. subacaulis*; N_A , Effective population size of ancestral species; T_0 and T_1 , Population differentiation time node

表 1 近似贝叶斯(ABC)模型先验分布设置

Table 1 Approximate Bayesian computation (ABC) model prior distribution settings

参数 Parameter	分布函数 Distribution	最小值 Minimum	最大值 Maximum
有效种群大小 Effective population size			
N_1	Uniform(log 10)	10	4.4×10^4
N_2	Uniform(log 10)	10	4.5×10^4
N_A	Uniform(log 10)	100	1.5×10^5
事件发生的时间(以世代倒推计) Time of events (in generations backward in time)			
T_0	Uniform(log 10)	10	6.0×10^4
T_1	Uniform(log 10)	10	1.2×10^5
突变模型的先验 Priors for the mutation model			
平均突变率 Mean mutation rate	Uniform	1.0×10^{-9}	1.0×10^{-7}
单个位点突变 Individual locus mutation	Gamma	1.0×10^{-9}	1.0×10^{-6}
平均系数 P Mean coefficient P	Uniform	0.05	20
单个位点系数 P Individual locus coefficient P	Gamma	0.05	20

居群间遗传多样性较为丰富。同时,遗传多样性参数分析显示,黄缨菊 49 个居群的 H_d 范围为 0.000~1.000(均值 0.811); π 介于 0.000~0.000 76 之间(均值 0.0004); K 值分布在 0.000~4.733 范围(均值 2.669),反映出居群间存在较大差异的遗传多样性。

表 2 黄缨菊遗传多样性分析

Table 2 Genetic diversity analysis of *X. subacaulis*

位点 Locus	多态性位点数目 Number of polymorphic sites(S)	单倍型多样性 Haplotype diversity (H_d)	单倍型数目 Number of Haplotypes(H)	核苷酸多样性 Nucleotide diversity(π)	GC 含量 (G+C)	平均核苷酸差异数 Average number of nucleotide differences(K)
XsF2	11	0.883	18	0.003 48	0.497	1.975
XsS1	10	0.773	12	0.006 03	0.359	3.325
XsS2	3	0.558	4	0.001 32	0.470	0.738
XsS11	7	0.756	10	0.001 99	0.408	1.282
XsS12	6	0.794	9	0.002 54	0.388	1.493
XsS13	5	0.674	5	0.002 25	0.426	1.511
XsS21	4	0.681	5	0.001 79	0.481	1.294
XsF8	8	0.608	8	0.002 47	0.432	1.975
XsF24	6	0.660	8	0.001 67	0.488	0.841
XsF26	9	0.800	13	0.003 93	0.429	2.274
平均值 Average	7	0.719	9	0.002 75	0.438	1.671

2.2 居群遗传结构与地理隔离效应

基于黄缨菊 49 个居群的遗传结构分析, ΔK 在 $K=2$ 时达到峰值(图 3), 表明居群最可能划分为两个组群(Group 1 与 Group 2), 这一分组结果与利用 Nei's 遗传距离对黄缨菊居群进行的主坐标分析(PCoA)结果相同(图 4)。Group 1 包含 30 个居群,

主要分布在祁连山及青海湖区域; Group 2 包含 19 个居群, 集中分布在阿尼玛卿山和横断山一带。从地理分布上看, Group 1 位于研究区北部, Group 2 位于南部, 支持两个组群为南北谱系分支的结论。

遗传多样性分析显示, Group 1 的 H_d 与 π 的平均值分别为 0.810 和 0.000 43, 略高于 Group 2 ($H_d = 0.794$, $\pi = 0.000 41$), 呈现出自北向南逐渐降低的趋势。

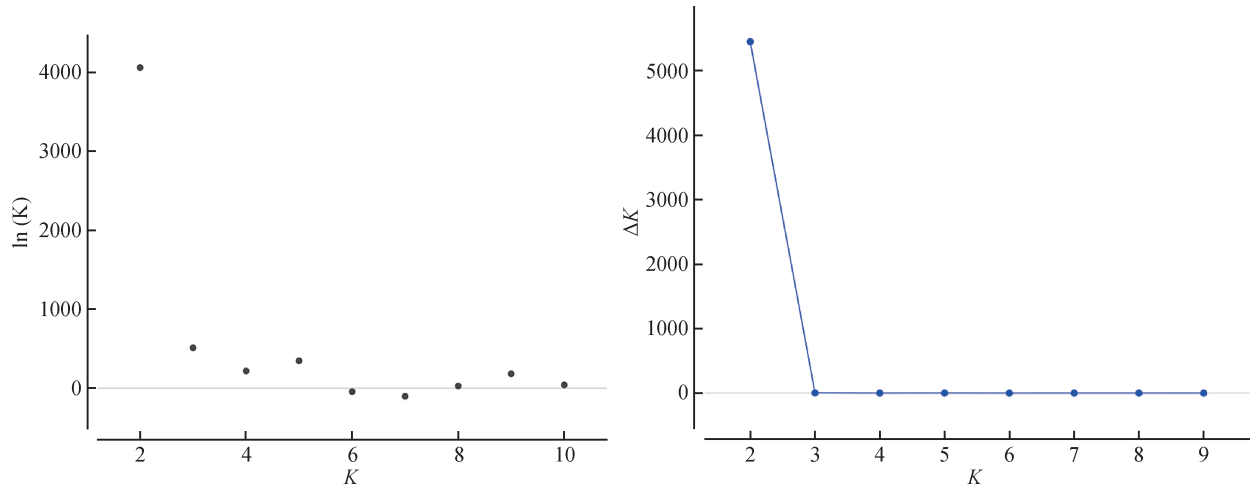


图 3 最佳 K 值选择

Fig. 3 The selection of the best K value

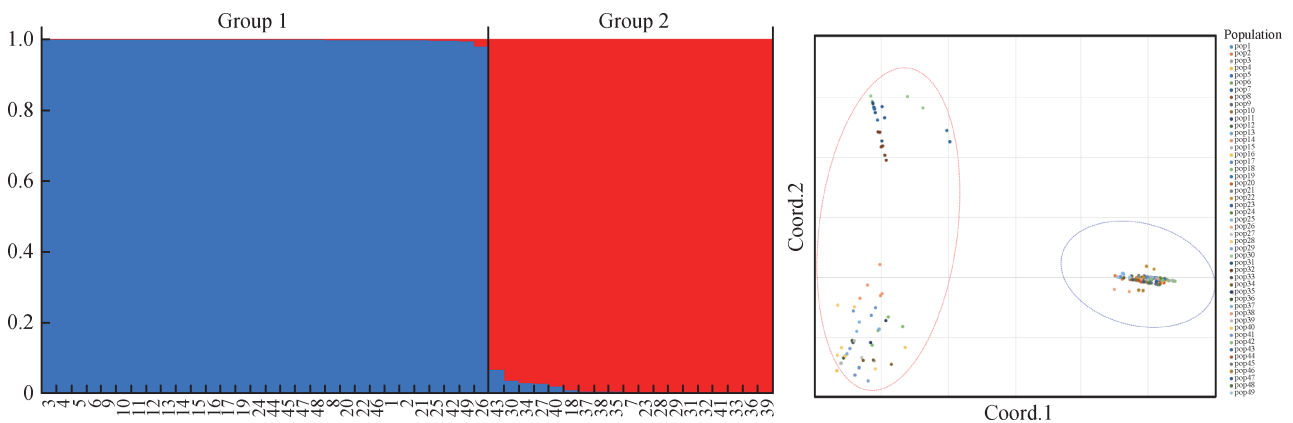


图 4 黄缨菊群体遗传结构分析

Fig. 4 Analysis of the genetic structure of *X. subacaulis* populations

注: (A) STRUCTURE 聚类结果 ($K=2$); (B) 主坐标分析 (PCoA)

Note: (A) STRUCTURE clustering results ($K=2$); (B) Principal coordinate analysis (PCoA)

AMOVA 表明, 黄缨菊居群间遗传变异占比达 83.04%, 居群内变异仅占 16.96%; 居群间存在显著的遗传分化 ($F_{ST} = 0.830 35$, $P < 0.01$); 群体间基因流水平较低, 介于 0.019~0.246 之间, 平均值为 0.112, 表现为有限的基因流和较高的遗传分化水平。同时, Mantel 检验进一步证实遗传距离与地理距离间存在显著正相关 ($r = 0.537$, $P < 0.01$), 说明地理隔离是驱动该物种遗传分化的重要因素 (图 5), 即随着地理距离增大, 居群间遗传差异逐渐增加。

2.3 单倍型网络关系及群体分化历史与模型检验

本研究单倍型分析表明, 黄缨菊 $XsF2$ 基因检测

到 18 个单倍型 (Group 1 与 2 共享 H1, H9); $XsF8$ 基因的 8 个单倍型呈现群体特异性分布; $XsF24$ 基因存在 8 个单倍型 (共享 H1, H2); $XsF26$ 基因鉴定出 13 个单倍型 (仅 H4 为共享型); $XsS1$ 基因存在 12 个单倍型, 其中 H1, H2, H3 和 H7 为共享类型; $XsS2$ 基因的 4 个单倍型中 H1 和 H3 被两群体共享; $XsS11$ 基因 10 个单倍型中的 H2, H3 为共享类型; $XsS12$ 基因的 9 个单倍型中 H1, H4, H6 为共享类型; $XsS13$ 基因的 5 个单倍型中 H1 和 H2 为共享类型; $XsS21$ 基因的 5 个单倍型中仅 H5 为共享型 (图 6)。此外, 黄缨菊各基因位点的遗传分化程度以 $XsF8$ 最高, $XsS1$ 最低, 整体均保持较高水平, 此结果与 AMOVA 分析相符。

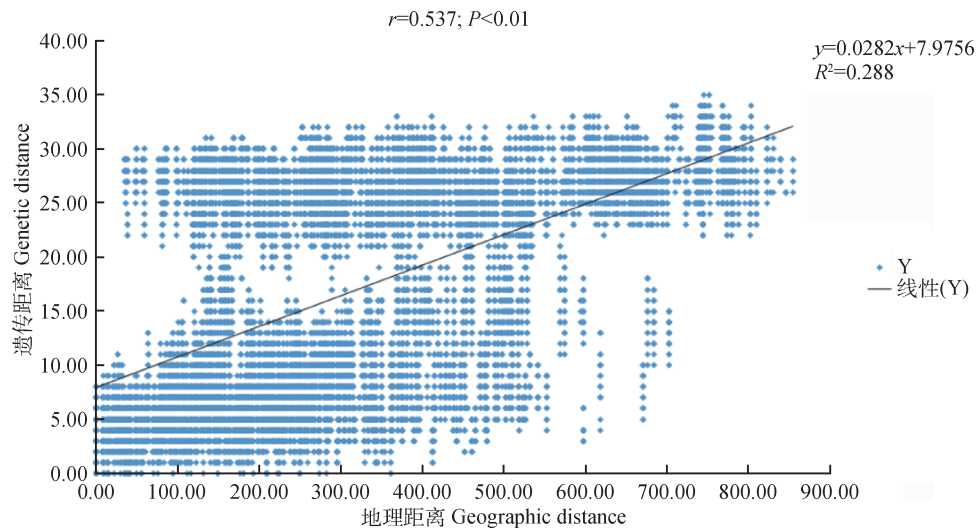


图 5 黄缨菊地理-遗传距离相关性分析

Fig. 5 Geographic-genetic distance correlation analysis of *X. subcaulis*

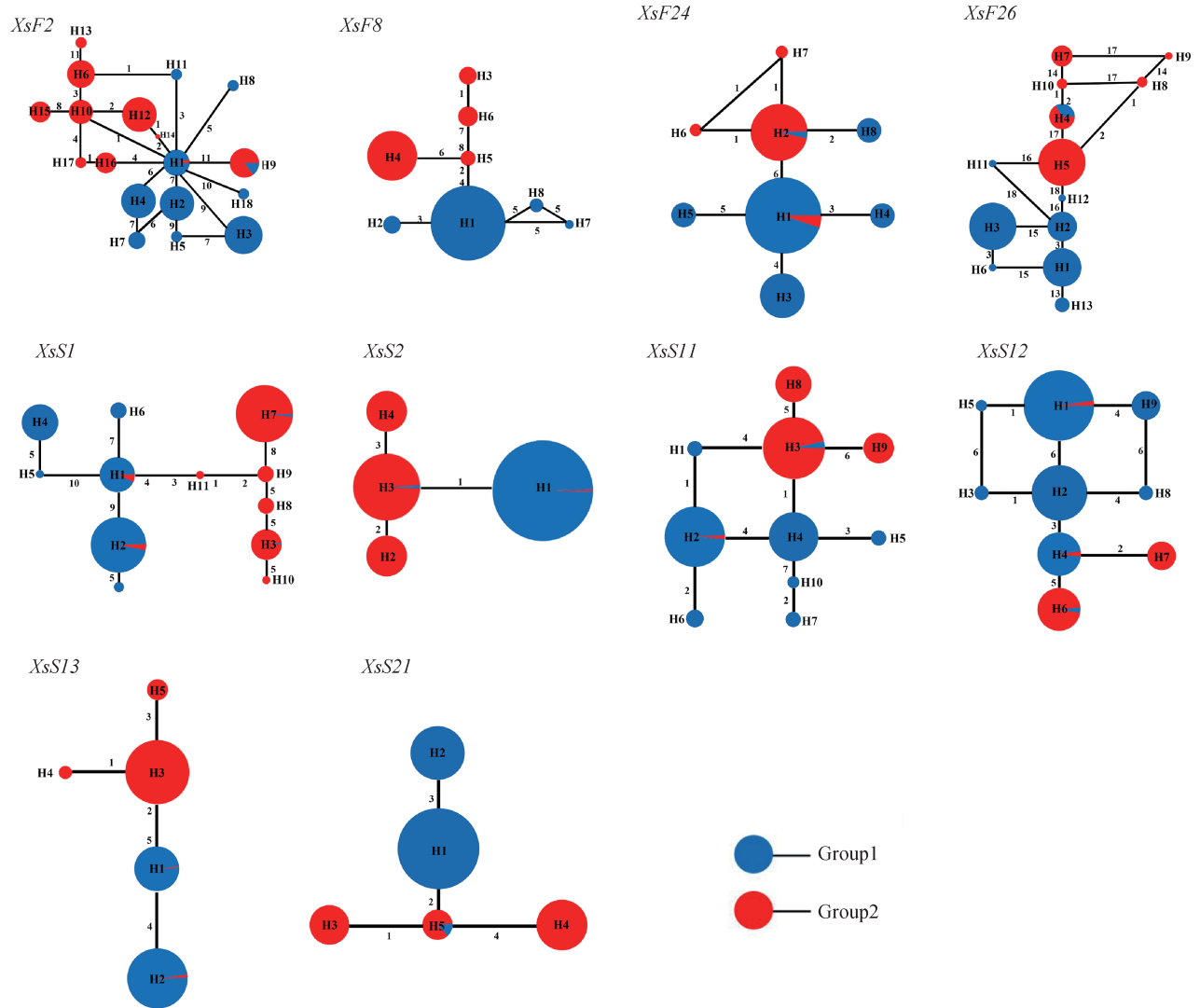


图 6 基于 10 套单拷贝核基因位点的单倍型网络图

Fig. 6 Haplotype network of ten single copy nuclear genes loci

错配分布分析结果显示,黄缨菊单拷贝核基因错配分布曲线呈双峰模式(图7); Tajima's D , Fu and Li's D 及 F 值分别为 1.453 98, 2.374 67 和 2.333 34, 均未达到显著水平, 说明黄缨菊的当前分布区可能处于动态平衡状态, 并不存在近期种群扩张的信号。历史动态模型检验表明, 三种模型(即 Group 1 与 Group 2 由共同祖先同时分化、Group 1 先于 Group 2 分化、Group 2 先于 Group 1 分化)中后验概率最高的情景 1 (0.6104, 95% CI: 0.5030~0.7178) 为最优模型, 其中 Group 1 与 Group 2 源于共同祖先, 约 3.33 Mya (95% HPD: 0.75~5.84 Mya) 发生辐射分化; 种群有效群体大小估算显示, Group 1 为 3.22×10^4 ($1.22 \times 10^4 \sim 4.23 \times 10^4$), Group 2 为 2.71×10^4 ($8.17 \times 10^3 \sim 4.32 \times 10^4$), 祖先种群 ($N1+N2$) 规模达 1.20×10^5 ($3.86 \times 10^4 \sim 1.48 \times 10^5$)。

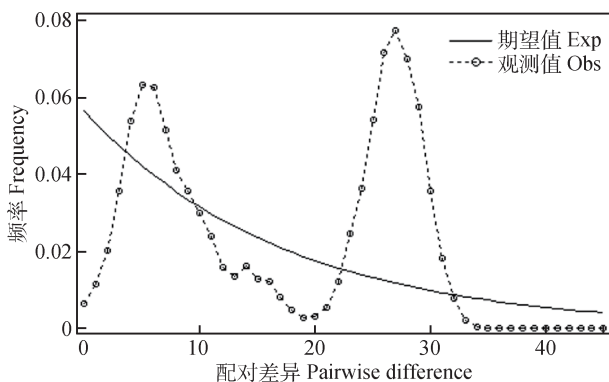


图7 黄缨菊单拷贝核基因错配分布曲线

Fig. 7 Mismatch distribution curves of single copy nuclear genes in *X. subacaulis*

3 讨论

3.1 群体遗传多样性

黄缨菊核基因多态性位点数量(S)为 3~11 个, 单倍型多样性(H_d)为 0.558~0.883 (均值 0.719), 其中 $XsF2$ 位点呈现最高的单倍型多样性($H_d=0.883$), $XsS2$ 位点表现为最低值($H_d=0.558$), 说明黄缨菊不同核基因位点变异程度存在明显分化, 我们认为黄缨菊这种群体遗传多样性的形成可能与自然选择以及核基因双亲遗传特性密切相关。先前研究表明, 自然选择可以促使物种遗传变异的累积^[35]。譬如, 孙彦强^[36]采用同质园实验和转录组测序研究了云南松(*Pinus yunnanensis*)不同海拔群体的遗传变异格局及适应性分化, 发现高海拔云南松群体中类黄酮生物合成通路相关基因显著分化, 认

为自然选择可以通过驱动功能基因等位频率改变而促使适应性遗传变异累积。本研究数据表明, 黄缨菊参试居群中分布于北部的居群具有较高的遗传多样性, 形成一种北高南低的分布格局, 推测这种空间分布格局的形成可能与局域气候特征相关。北部地区(祁连山及青海湖周边)海拔相对较低(2000~3500 m), 气候温暖湿润, 可以为黄缨菊提供一个相对稳定的生存环境, 从而促进遗传变异的积累; 而南部(阿尼玛卿山及横断山区)高海拔区域(>3500 m)的严酷环境(如低温、强紫外线等)可能会导致自然选择压力增强, 从而使遗传多样性降低。再者, 核基因的双亲遗传特性与重组可能也会促进遗传变异增加^[37]。本研究结果显示, 黄缨菊多数核基因位点存在跨地理群体共享单倍型, 其中北部居群在多个位点存在特异单倍型, 共享单倍型暗示黄缨菊保留着祖先多态性, 其中南部居群保留着更多的祖先单倍型, 北部居群则存在更多的特有单倍型, 说明北部黄缨菊居群具有更强的环境适应能力。

3.2 群体遗传结构

本研究结果表明, 黄缨菊遗传分析系数 F_{ST} 值为 0.830 35 ($P<0.01$), 表明居群间存在显著的遗传分化; Nm 值小于 1 ($Nm=0.019 \sim 0.246$), 说明居群间基因流极低; 居群间遗传距离与地理距离呈显著正相关($r=0.537$, $P<0.01$), 表明地理隔离是其遗传分化的主要驱动因素。同时, 黄缨菊 49 个参试居群被划分为南北两大谱系分支(Group 1 和 Group 2), 其中 Group 1 主要分布于祁连山和青海湖周边, Group 2 主要集中于阿尼玛卿山和横断山地区, 作者认为地理屏障(如山脉、湖泊)可能通过限制黄缨菊的花粉流和种子流传播, 极大减少了群体间的基因交流, 从而加剧了黄缨菊的群体遗传分化^[38-39]。譬如, Kameyama 等^[38]通过研究杜鹃花树的花粉流动模式, 认为绝大多数果实由相邻树木授粉产生, 即杜鹃花树的花粉流高度依赖地理邻近性; 杜明凤等^[39]采用 ISSR 标记分析广西、贵州 3 个马尾松(*Pinus massoniana*)种源群体, 证实地理生境差异显著影响其遗传分化。此外, 本研究推测黄缨菊地理分布区的南北气候差异可能进一步加剧了群体间的遗传分化, 其中 Group 1 主要分布于相对温暖湿润地区, 而 Group 2 则主要分布于寒冷干燥区域, 这种气候差异可能导致黄缨菊不同群体在适应性进

化过程中积累了不同的遗传变异,从而加剧了黄缨菊群体间的遗传分化。气候因素驱动的遗传分化模式在其他植物中也得到印证。例如,张雪丽^[40]利用 *rbcl* 序列、*trnL-trnF* 序列及联合序列,探讨了糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*) 的遗传多样性和遗传结构,分析了年降水和年均温的影响,发现糙隐子草的遗传多样性和遗传结构与年降水和年均温密切相关,随着降水量和温度的增加,群体遗传分化趋于显著。因此,本研究关于气候差异加剧黄缨菊群体间遗传分化的推论是合理的,表明环境梯度在塑造高原植物遗传结构中可能扮演着普遍而重要的角色。

3.3 群体动态历史

黄缨菊群体动态历史分析表明,Group 1 和 Group 2 的分歧时间约为 3.33 Mya,与青藏高原隆升和第四纪冰期气候波动密切相关^[41-42]。黄缨菊多个核基因位点(如 *XsF2*, *XsS1*)中,Group 1 和 Group 2 共享少量单倍型,可能代表了两个谱系分支分化前祖先群体的多态性遗留,推测青藏高原隆升初期黄缨菊群体可能尚未完全隔离,有限的基因流使得黄缨菊部分单倍型得以在群体间保留,而大多数单倍型则在两群体间呈分离状态(如 *XsF8* 位点的 8 个单倍型),推测这种分化模式也许与青藏高原隆升导致的地理隔离效应相同,即随青藏高原抬升和气候干冷化,Group 1 和 Group 2 的栖息地逐渐被山脉(如祁连山、阿尼玛卿山)分隔,长期的生境异质性促使独立进化中两群体大量积累特异性突变^[43]。Group 1 在 *XsF26* 位点的单倍型分支呈复杂的辐射结构,可能反映了北部居群在相对稳定的避难所(如青海湖周边)中经历了更长时间的遗传变异累积。然而,Group 2 的单倍型网络结构(如 *XsS2*, *XsS21*)相对简单,显示其可能因高海拔严酷环境经历了更强的遗传瓶颈或更晚的分化事件。此外,本研究结果还显示当前黄缨菊并未经历过近期种群扩张事件,可能是由于 Group 1 所处的祁连山-青海湖区域以及 Group 2 所在的阿尼玛卿山-横断山区因地形屏障缓冲了冰期极端环境,从而为黄缨菊冰期期间提供了一个相对稳定的生境条件^[44]。我们推测这种避难所的稳定性使得黄缨菊无需经历扩张适应环境变化,而是经由遗传多样性积累和局域适应性来维持生存,这一模式与先前报道的高山植物“避难所-滞留(Refugia-entrapment)”策略相一致^[32]。

4 结论

黄缨菊遗传结构和历史动态研究结果显示,黄缨菊的群体遗传多样性较高,具有显著的南北分化格局,北部居群的遗传多样性高于南部;黄缨菊群体可被划分为南北两大谱系分支(Group 1 和 Group 2),遗传距离与地理距离呈显著正相关,地理隔离主导了群体间的高度遗传分化;Group 1 和 Group 2 分支分歧约为 3.33 Mya,可能与青藏高原隆升和第四纪冰期气候波动有关,两分支在各自生境中积累了适应性的遗传变异。本研究结果将为理解黄缨菊的适应性进化机制提供重要依据,同时对种质资源保护和可持续利用具有指导意义。

参考文献

- [1] WRIGHT S. The shifting balance theory and macroevolution[J]. Annual Review of Genetics, 1982, 16: 1-19
- [2] MORJAN C L, RIESEBERG L H. How species evolve collectively: implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles [J]. Molecular Ecology, 2004, 13 (6): 1341-1356
- [3] 王云生, 黄宏文, 王瑛. 植物分子群体遗传学研究动态[J]. 遗传, 2007, 29(10): 1191-1198
WANG Y S, HUANG H W, WANG Y. Recent progress in plant molecular population genetics [J]. Hereditas, 2007, 29 (10): 1191-1198
- [4] 刘梦瑶, 王铁娟, 秀芳, 等. 基于单拷贝核基因的差丕嘎蒿谱系地理与遗传结构研究[J]. 草地学报, 2024, 32(10): 3034-3042
LIU M Y, WANG T J, XIU F, et al. Phylogeography and genetic structure of *Artemisia halodendron* based on single copy nuclear genes [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32 (10): 3034-3042
- [5] 贾艳艳, 邱玉鹏, 周欣莹, 等. 基于形态标记和 ISSR 分子标记的长瓣铁线莲遗传多样性分析[J]. 草地学报, 2024, 32(1): 75-86
JIA Y Y, QIU Y P, ZHOU X Y, et al. Genetic diversity analysis of *Clematis macropetala* based on morphological markers and ISSR molecular markers [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32 (1): 75-86
- [6] 许泽楠, 王鑫, 王琦, 等. 13 个黄连木野生居群的染色体核型分析[J]. 分子植物育种, 2025, 23(5): 1564-1573
XU Z N, WANG X, WANG Q, et al. Karyotype analysis of 13 wild populations of *Pistacia chinensis* [J]. Molecular Plant Breeding, 2025, 23(5): 1564-1573
- [7] 夏会楠, 李东晓, 周金看, 等. 黑平菇及白色变异平菇单核菌株的遗传多样性分析[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(7): 41-47
XIA H N, LI D X, ZHOU J K, et al. Genetic diversity analysis of mononuclear strains of *Pleurotus ostreatus* and *Pleurotus*

- ostreatus* with white variation [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(7):41-47
- [8] 刘程宏,董亚南,韩燕丽,等. 谷子分子标记研究与应用[J]. *食品安全质量检测学报*, 2021, 12(3):1002-1008
LIU C H, DONG Y N, HAN Y L, et al. Research and application of molecular markers in millet [J]. *Journal of Food Safety & Quality*, 2021, 12(3):1002-1008
- [9] GROVER A, SHARMA P C. Development and use of molecular markers: past and present [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2016, 36(2):290-302
- [10] QIN A L, WANG M M, CUN Y Z, et al. Phylogeographic evidence for a link of species divergence of *Ephedra* in the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent regions to the Miocene Asian aridification [J]. *PLoS One*, 2013, 8(2):e56243
- [11] 唐思如,王铁娟,秀芳,等. 基于单拷贝核基因的褐沙蒿遗传结构和谱系地理学分析[J]. *植物研究*, 2022, 42(6):956-963
TANG S R, WANG T J, XIU F, et al. Genetic structure and phylogeography analysis of *Artemisia intramongolica* based on single copy nuclear genes [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, 42(6):956-963
- [12] CHEN Q, SONG J, DU W P, et al. Phylogenetic analyses of four Chinese endemic wheat landraces based on two single copy genes [J]. *Cereal Research Communications*, 2018, 46(2):191-200
- [13] 秀芳,王铁娟,唐思如,等. 黑沙蒿的遗传结构与谱系地理学研究[J]. *中国草地学报*, 2025, 47(1):96-104
XIU F, WANG T J, TANG S R, et al. Study on the genetic structure and phylogeography of *Artemisia ordosica* [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(1):96-104
- [14] 李爽,刘上丽,裴思玉,等. 基于单拷贝核基因 PAL 研究贵州金花茶遗传多样性[J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 2021, 39(1):128-135
LI S, LIU S L, PEI S Y, et al. A study on genetic diversity of *Camellia huana* by single-copy nuclear gene PAL [J]. *Journal of Guangxi Normal University(Natural Science Edition)*, 2021, 39(1):128-135
- [15] 石铸. 中国植物志[M]. 第1版. 北京:科学出版社, 1987:61
SHI Z. *Flora of China* [M]. 1st ed. Beijing: Science Publishing House, 1980:61
- [16] 刘尚武. 青海植物志-第三卷[M]. 西宁:青海人民出版社, 1996:437
LIU S W. *Flora of Qinghai- Volume 3* [M]. Xining: Qinghai People's Publishing House, 1996:437
- [17] 赵汝能. 甘肃中草药资源志[M]. 第1版. 兰州:甘肃科学技术出版社, 2007:480
ZHAO R N. *Compendium of Chinese Medicinal Herb Resources in Gansu* [M]. 1st ed. Lanzhou: Gansu Science and Technology Publishing House, 2007:480
- [18] ZHANG L, CHEN C J, CHEN J, et al. Thiophene acetylenes and furanosesquiterpenes from *Xanthopappus subacaulis* and their antibacterial activities [J]. *Phytochemistry*, 2014, 106:134-140
- [19] 靳佳瑞,刘玉萍,苏旭,等. 青藏高原特有种—黄缨菊不同居群的染色体核型研究[J]. *草地学报*, 2025, 33(1):53-61
JIN J R, LIU Y P, SU X, et al. Chromosome karyotype studies on different populations of *Xanthopappus subacaulis* (Asteraceae), an endemic species from the Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(1):53-61
- [20] 尚冀宁. 黄缨菊和赭桐化学成分研究[D]. 兰州:兰州大学, 2010:23-30
SHANG J N. Studies on the chemical constituents of *Xanthopappus subacaulis* C. Winkl. and *Clerodendrum japonicum* (Thunb.) Sweet [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2010:23-30
- [21] 马子兰. 青藏高原特有种黄缨菊谱系地理学研究[D]. 西宁:青海师范大学, 2022:21-45
MA Z L. Phylogeography of *Xanthopappus subacaulis* (Asteraceae), an endemic species from the Qinghai-Tibet Plateau [D]. Xining: Qinghai Normal University, 2022:21-45
- [22] TAMURA K, STECHER G, PETERSON D, et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30(12):2725-2729
- [23] ZHANG D, GAO F L, JAKOVLIC I, et al. PhyloSuite: an integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, 20(1):348-355
- [24] LIBRADO P, ROZAS J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data [J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(11):1451-1452
- [25] HUBISZ M J, FALUSH D, STEPHENS M, et al. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2009, 9(5):1322-1332
- [26] EARL D A, VONHOLDT B M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method [J]. *Conservation Genetics Resources*, 2012, 4(2):359-361
- [27] PEAKALL R, SMOUSE P E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update [J]. *Bioinformatics*, 2012, 28(19):2537-2539
- [28] 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
- [29] WRIGHT S. Evolution in mendelian populations [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1990, 52(1):241-295
- [30] 吕婷. 沙生牧草沙鞭的遗传多样性研究[D]. 西宁:青海师范大学, 2019:53
LÜ T. Studies on genetic diversity of *Psammochloa villosa*, a peculiar sandy plant [D]. Xining: Qinghai Normal University, 2019:53
- [31] 穆晶晶,周翔,母浩圆,等. 甘薯杂粮粉品质特征与主要理化性质的 Mantel test 分析[J]. *粮食与油脂*, 2024, 37(9):31-34, 40

- MU J J, ZHOU X, MU H Y, et al. Mantel test analysis of quality characteristics and main physicochemical properties of sweet potato coarse cereals powder[J]. *Cereals & Oils*, 2024, 37(9): 31-34, 40
- [32] BANDELT H J, FORSTER P, RÖHL A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, 16(1): 37-48
- [33] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, 123(3): 585-595
- [34] FU Y X, LI W H. Statistical tests of neutrality of mutations[J]. *Genetics*, 1993, 133(3): 693-709
- [35] NEI M, HARTL D L. The new mutation theory of phenotypic evolution [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(30): 12235-12242
- [36] 孙彦强. 云南松遗传变异格局及适应性分化的遗传基础研究[D]. 北京:北京林业大学, 2020: 26-37
- SUN Y Q. Genetic diversity and genetic basis of local adaptation in *Pinus yunnanensis*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020: 26-37
- [37] HUNTER N. Meiotic recombination: the essence of heredity[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2015, 7(12): a016618
- [38] KAMEYAMA Y, ISAGI Y, NAITO K, et al. Microsatellite analysis of pollen flow in *Rhododendron metternichii* var. *hondoense*[J]. *Ecological Research*, 2000, 15(3): 263-269
- [39] 杜明凤, 丁贵杰. 不同种源马尾松 ISSR 遗传结构及影响因素分析[J]. *广西植物*, 2016, 36(9): 1068-1075
- DU M F, DING G J. Analysis of genetic structure and its related factors of *Pinus massoniana* from different populations by ISSR marker[J]. *Guhaia*, 2016, 36(9): 1068-1075
- [40] 张雪丽. 大尺度梯度下气候因素对糙隐子草遗传多样性和遗传结构的影响[D]. 沈阳: 辽宁大学, 2023: 17-60
- ZHANG X L. Influence of climatic factors on genetic diversity and genetic structure of *Cleistogenes squarrosa* Keng at large scale gradient[D]. Shenyang: Liaoning University, 2023: 17-60
- [41] DYNESIUS M, JANSSON R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations[J]. *PNAS*, 2000, 97(16): 9115-9120
- [42] HEWITT G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2004, 359(1442): 183-195
- [43] QIU Y X, FU C X, COMES H P. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 59(1): 225-244
- [44] GAO Q B, ZHANG F Q, XING R, et al. Phylogeographic study revealed microrefugia for an endemic species on the Qinghai-Tibetan Plateau: *Rhodiola chrysanthemifolia* (Crassulaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2016, 302(9): 1179-1193

(责任编辑 闵芝智)