

短枝木麻黄群体的遗传分化和遗传结构

罗美娟¹, 叶功富^{1,2}, 卢昌义²

(1. 福建省林业科学研究院, 福建 福州 350012; 2. 厦门大学海洋与环境学院, 福建 厦门 361005)

摘要: 利用 RAPD 技术对 4 个短枝木麻黄 (*Casuarina equisetifolia*) 种群的遗传分化和群体遗传结构进行了分析。结果表明, 短枝木麻黄具有较高的遗传多样性, 但各种群的遗传多样性大小不一, 由大到小依次为天然分布于澳大利亚、太平洋群岛的原生种群 (YSAP) > 引种于亚洲的次生种群 (CSAS) > 引种于非洲的次生种群 (CSAF) > 天然分布于东南亚的原生种群 (YSAS)。遗传变异分析表明, 短枝木麻黄群体的遗传变异主要存在于群体内, 种群间遗传多样性比例 $(H_{sp} - H_{pop}) / H_{sp} = 0.246$, 遗传分化系数 $G_{ST} = 0.263$, 种群间变异比率 $_{ST} = 0.2789$, 即群体内变异占了 72.11%, 群体间变异占 27.89%。UPGMA 聚类分析将 4 个短枝木麻黄种群归为 2 类, YSAS 与 CSAS 的亲缘关系较密切, 而 YSAP 与 CSAF 有着更亲密的关系, 这在一定程度上反映了次生种群的主要引种来源。

关键词: 短枝木麻黄; 遗传分化; 遗传多样性; RAPD

中图分类号: S157.2; S715

文献标识码: A

文章编号: 1001 - 389X(2007)04 - 0343 - 06

Genetic differentiation and structure of *Casuarina equisetifolia* populations

LUO Mei-juan¹, YE Gong-fu^{1,2}, LU Chang-yi²

(1. Fujian Academy of Forestry, Fuzhou, Fujian 350012, China;

2. College of Ocean and Environment, Xiamen University, Xiamen, Fujian 361005, China)

Abstract: Genetic differentiation and population genetic structure from 4 populations of *Casuarina equisetifolia* were studied by RAPD markers. The results showed that high genetic diversity in *C. equisetifolia*. The order of genetic diversity was natural populations from Australia/Pacific (YSAP) > introduced populations from Asia (CSAS) > introduced populations from Africa (CSAF) > natural populations from South-East Asia (YSAS). The genetic variation of *C. equisetifolia* populations mainly existed within populations. $(H_{sp} - H_{pop}) / H_{sp}$, G_{ST} and $_{ST}$ were 0.246, 0.263 and 0.2789 respectively. Therefore, it was apparent that variation within population accounted for 72.11% and variation among populations accounted for 27.89% of the total genetic diversity. Based on UPGMA cluster analysis, 4 *C. equisetifolia* populations were divided into 2 groups. YSAS and CSAS, YSAP and CSAF showed closed geographic relationship, respectively.

Key words: *Casuarina equisetifolia*; genetic differentiation; genetic diversity; RAPD

短枝木麻黄 (*Casuarina equisetifolia*) 天然分布于澳大利亚、东南亚及太平洋群岛, 从马来西亚到澳大利亚北部、美拉尼西亚 (Melanesia)、玻利尼西亚 (Polynesia) 及菲律宾等海岸的广大区域均有原生种群分布^[1]。我国华南地区、印度、非洲和美洲热带、亚热带国家如肯尼亚、塞内加尔、美国及阿根廷等均有大面积引种栽培, 形成了诸多次生种群。短枝木麻黄具有生长快、适应性强、耐干旱瘠薄等特点, 现已普遍用于沿海防护林、农田防护林网、薪炭林、用材林的营建以及贫瘠地、盐碱地改良^[2]。同时, 由于其根系可以固氮并有共生菌根菌, 因而也常作为特殊立地上造林的先锋树种和土壤改良树种。

随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD) 技术由于其简便快捷、多态水平高、

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAB01A16 - 05); 福建省科技厅重大项目 (2006NZ0001 - 2); 福建省林木种苗攻关项目。

作者简介: 罗美娟 (1975 -), 女, 福建三明人, 工程师, 从事沿海防护林经营与管理研究。

收稿日期: 2007 - 06 - 05; 修回日期: 2007 - 08 - 23。

标记数量多且无需了解物种的遗传背景等优点,已被广泛应用于群体遗传结构分析、基因定位、遗传图谱构建及品种鉴定等领域^[3-5]。本研究利用 RAPD 技术研究了短枝木麻黄群体遗传多样性与遗传分化程度,探讨了群体遗传结构,旨在为短枝木麻黄遗传改良提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

试验材料由澳大利亚林木种子中心提供,来源于 17 个国家,基本情况见文献 [6]。根据来源地, Pinyopusarek et al^[11]将其分为 4 个种群。(1)天然分布于澳大利亚和太平洋地区的原生种群 (YSAP), 5 个国家,共 7 个种源: 1、2、20、21、22、30、33; (2)天然分布于东南亚的原生种群 (YSAS), 5 个国家,共 6 个种源: 25、26、27、28、29、32; (3)引种于亚洲的次生种群 (CSAS), 4 个国家, 15 个种源: 3、4、5、6、7、8、9、10、11、12、13、23、24、34、35; (4)引种于非洲的次生种群 (CSAF), 3 个国家, 7 个种源: 14、15、16、17、18、19、31。样本采自 11 年生短枝木麻黄种源试验林,每个种源内间隔约 5 m,分别随机选取生长良好的 10 - 15 株木麻黄单株,采取其东西南北 4 个方向的健康小枝,供提取 DNA。

1.2 研究方法

1.2.1 短枝木麻黄总 DNA 的提取 参照叶功富等^[6]的提取方法,实验所用药品均购自上海生工生物工程有限公司。

1.2.2 PCR 扩增与产物的检测 参照叶功富等^[6]的方法。

1.2.3 数据统计与分析 RAPD 是共显性标记,同一引物扩增产物中电泳迁移率一致的条带被认为具有同源性,有带的记为 1,无带的记为 0,形成 RAPD 表型数据矩阵。

(1) 多态位点比率 P 。扩增的 DNA 片段出现频率小于 0.99 的位点为多态位点: $P = \text{多态位点数} / \text{检测到的位点数}$ 。

(2) Shannon 多样性指数^[7]。 $H = - \sum P_i \ln P_i$, 其中 H 为多样性指数, P_i 是一条扩增产物存在的频率。 H 可计算 2 种水平的多样性,种群内遗传多样性 H_{pop} 和种的遗传多样性 H_{sp} 。 $H_{\text{pop}} / H_{\text{sp}}$ 是种群内遗传多样性所占的比例; $(H_{\text{sp}} - H_{\text{pop}}) / H_{\text{sp}}$ 为种群间遗传多样性所占比例。

(3) 在哈—温 (Hardy-Weinberg) 平衡假设的基础上,计算 Nei 基因多样性指数 H 和遗传分化系数 G_{ST} 、种群每代迁移数目 N_m ^[8]。

(4) AMOVA 分析,计算种群内和种群间的变异方差及变异分布,并做差异显著性检验。

(5) 遗传一致度 F 和遗传距离 D 。根据 RAPD 表型数据矩阵,遗传距离 (D) 和遗传一致度 (遗传相似系数 F) 的计算运用 Nei 指数法^[8]。聚类分析采用 UPGMA (无权重配对算术平均法) 进行^[9-10]。

以上参数计算分别在 POPGENE1.32、AMOVA-PREP1.01、W NAMOVA1.55 及 TFGPA1.3 软件中完成。

2 结果与分析

2.1 RAPD 随机引物的筛选

实验所用随机引物购自上海生工生物工程有限公司。从 50 个引物中筛选出 15 个扩增条带清晰、重复性好的引物,引物代号及碱基序列见文献 [6]。

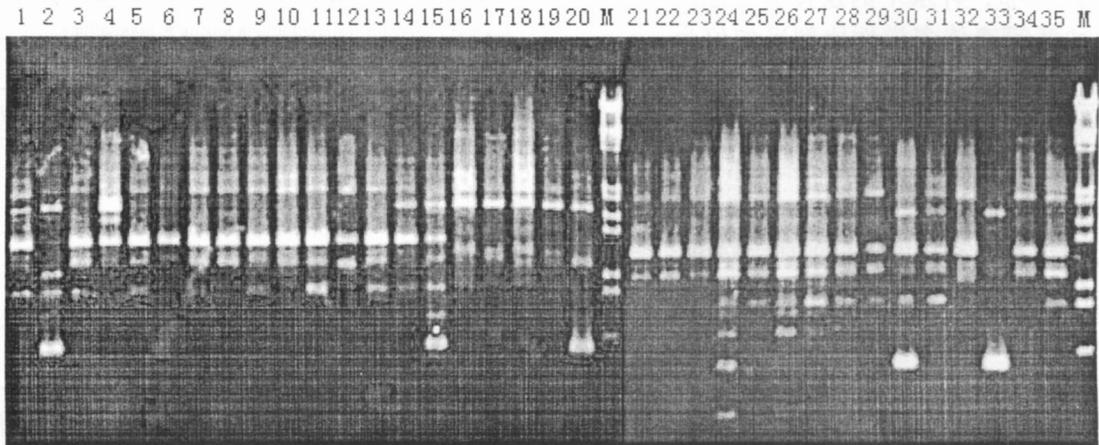
2.2 种群内遗传多样性

2.2.1 多态位点百分率 15 个随机引物共扩增出 172 条重复性好、清晰度高的位点, DNA 片段大小为 200 - 2 200 bp, 其中多态位点 113 个,占 65.7%, 平均每个引物可获得 7.5 个位点。引物 S35 对短枝木麻黄 35 个种源的扩增的带型见图 1。所用引物在不同种群中所检测出的 RAPD 位点数及多态位点百分率不同 (表 1)。根据多态位点百分率,各种群遗传变异由高向低依次为 YSAP > CSAS > CSAF > YSAS。

表 1 不同种群 15 个引物的 RAPD 位点数与多态位点比率

Table 1 Proportion of polymorphic loci to total RAPD loci in each population detected with 15 primers

种群	多态位点数	多态位点比率	位点/引物
1 YSAP	94	0.547	6.3
2 YSAS	71	0.413	4.7
3 CSAS	90	0.523	6.0
4 CSAF	81	0.471	5.4
总计	113	0.657	7.5



注：M 为 DNA EcoR /Hind 分子量标记。

图 1 引物 S35 对 35 个短枝木麻黄种源扩增的 RAPD 带型

Figure 1 RAPD amplification products generated from primer S35

2.2.2 Shannon 多样性指数与 Nei 基因多样性指数 Shannon 多样性指数是生态学中用于度量物种多样性的最常用方法，Lewontin^[11]将其用于人类遗传多样性的研究，Chalmer et al^[7]发展了这个方法，将其用于 RAPD 数据的统计分析。根据统计结果 (表 2)，种群 YSAP 的遗传多样性最高 (0.314)，其次为 CSAS (0.274)、CSAF (0.251)，最低为 YSAS (0.232)。

由 Nei 指数估算的 4 个种群的基因多样性结果列于表 2。由该指数估算的基因多样性较 Shannon 指数力低，但大小排序与 Shannon 多样性指数一致：YSAP > CSAS > CSAF > YSAS，这也说明了次生种群经过长期的引种驯化和人工选择，已经适应引种地的气候条件，从而具有较高的遗传多样性。

表 2 由 Shannon 与 Ne 指数估算的种群遗传多样性

Table 2 Genetic diversity for 4 populations estimated by Shannon s diversity index and Nei s index

引物	Shannon 多样性指数				Nei 指数			
	YSAP	YSAS	CSAS	CSAF	YSAP	YSAS	CSAS	CSAF
S22	0.095	0.069	0.074	0.080	0.068	0.046	0.049	0.054
S23	0.248	0.351	0.164	0.301	0.165	0.247	0.095	0.201
S25	0.239	0.220	0.275	0.321	0.156	0.156	0.195	0.225
S26	0.331	0.123	0.290	0.102	0.223	0.080	0.194	0.070
S28	0.404	0.497	0.442	0.299	0.277	0.348	0.300	0.189
S29	0.200	0.125	0.288	0.295	0.128	0.079	0.192	0.203
S30	0.297	0.267	0.273	0.349	0.211	0.186	0.188	0.243
S31	0.583	0.407	0.399	0.349	0.409	0.268	0.278	0.246
S32	0.379	0.239	0.270	0.247	0.263	0.166	0.178	0.165
S34	0.251	0.153	0.302	0.239	0.165	0.106	0.202	0.156
S35	0.392	0.275	0.284	0.329	0.264	0.185	0.186	0.215
S36	0.407	0.129	0.246	0.348	0.275	0.082	0.168	0.240
S37	0.371	0.307	0.305	0.170	0.258	0.208	0.207	0.100
S38	0.334	0.168	0.257	0.203	0.230	0.109	0.169	0.132
S39	0.300	0.237	0.290	0.281	0.208	0.164	0.190	0.191
平均	0.314	0.232	0.274	0.251	0.214	0.158	0.184	0.169

不同引物检测到的种群内遗传多样性有较大差异 (表 3 - 4)，例如用引物 S22 探测种群内 Shannon 指数和 Nei 指数最低分别为 0.080、0.054，而引物 S31 则最高，分别为 0.435、0.300。

2.3 种群间的遗传分化

利用 Shannon 多样性指数分析变异在种群内和群体间的分布情况见表 3。由表 3 可知，种群内遗传

多样性为 0.268, 种水平的遗传多样性为 0.355, 种群间遗传多样性比例平均值为 0.246, 种群间的变异量占总变异量的 24.6%, 而大多数的变异 (75.4%) 存在于种群内。此外, Shannon 指数还表明不同引物在种群内的变异能力有较大差异, 例如 S22、S23 检测种群内变异的能力较强, 而 S39、S26 检测种群间变异的能力较强。

根据 Nei 指数计算的种群间的遗传分化系数 G_{ST} 为 0.263 (表 4), 略高于 $(H_{sp} - H_{pop}) / H_{sp}$ 值, 反映的结果基本一致, 即木麻黄种源有 26.3% 的遗传变异存在于种群之间, 73.7% 的变异存在于种群内。种群每代迁移数 N_m 是测定基因流的一种方法, 根据 G_{ST} 计算不同引物检测到的 N_m (表 4), 可见, 其最大值为 3.632, 最小值为 0.585, 平均为 1.401, 表明木麻黄种源种群之间基因流动较大, 这与 Shannon 指数和 Nei 指数得到的大部分遗传变异存在于种群内的结论相一致。

AMOVA 分析 (表 5) 种群间变异比率 $\sigma_{ST}^2 = 0.2789$, 表明 27.89% 的变异存在于种群间, 72.11% 的变异存在于种群内, 进一步验证了以上结论。显著性检验也表明, 群体间和群体内均呈现出显著分化 ($P < 0.001$)。

2.4 遗传距离与遗传一致度

遗传一致度和遗传距离是衡量植物变异水平的重要指标。4 个种群间的遗传一致度在 0.89 以上 (表 6), 也表明种群间分化程度不高。遗传距离最高值为 0.108 2, 最低值为 0.047 0, 平均距离为 0.073 6, 根据种群间的遗传距离, 通过 UPGMA 聚类分析得到种源间的树状图 (图 2), 进一步揭示了短枝木麻黄种源各种群间的亲缘关系。从图中可以看出, 4 个种群可分为 2 大类: 第一类为 YSAS 与 CSAS; 第二类为 YSAP 与 CSAF。

表 3 由 Shannon 信息指数估算的种群间的遗传分化

Table 3 Genetic differentiations among 4 populations estimated by Shannon's diversity index

引物	H_{pop}	H_{sp}	H_{pop} / H_{sp}	$(H_{sp} - H_{pop}) / H_{sp}$
S22	0.080	0.087	0.918	0.082
S23	0.266	0.292	0.909	0.091
S25	0.264	0.376	0.701	0.299
S26	0.212	0.336	0.630	0.370
S28	0.410	0.464	0.885	0.115
S29	0.227	0.314	0.723	0.277
S30	0.296	0.411	0.721	0.279
S31	0.435	0.534	0.814	0.186
S32	0.284	0.343	0.827	0.173
S34	0.236	0.346	0.684	0.316
S35	0.320	0.443	0.722	0.278
S36	0.282	0.368	0.767	0.233
S37	0.288	0.363	0.793	0.207
S38	0.241	0.307	0.783	0.217
S39	0.277	0.489	0.566	0.434
平均	0.268	0.355	0.754	0.246

表 4 由 Nei 指数估算的 4 个种群间的遗传分化

Table 4 Genetic differentiations among 4 populations estimated by Nei's index

引物	H_T	H_S	G_{ST}	N_m
S22	0.062	0.054	0.121	3.632
S23	0.216	0.177	0.181	2.262
S25	0.265	0.183	0.310	1.113
S26	0.219	0.142	0.351	0.925
S28	0.322	0.278	0.136	3.176
S29	0.203	0.150	0.261	1.416
S30	0.301	0.207	0.311	1.108
S31	0.382	0.300	0.214	1.836
S32	0.238	0.193	0.187	2.174
S34	0.232	0.157	0.323	1.048
S35	0.302	0.212	0.298	1.178
S36	0.261	0.191	0.268	1.366
S37	0.249	0.193	0.224	1.732
S38	0.199	0.160	0.198	2.025
S39	0.349	0.188	0.461	0.585
平均	0.246	0.181	0.263	1.401

表 5 种群分子数据方差分析

Table 5 Variance analysis of molecular data of populations

变异来源	自由度	方差	均方	变异成分	变异比率	P 值
种群间	3	169.038	56.346	6.03	27.89%	<0.001
种群内	31	530.619	17.117	15.59	71.11%	<0.001

表 6 种群的遗传距离与遗传一致度

Table 6 Genetic distance and genetic identity of populations

种群	YSAP (1)	YSAS (2)	CSAS (3)	CSAF (4)
YSAP	-	0.901 4	0.936 2	0.937 4
YSAS	0.098 6	-	0.953 0	0.891 8
CSAS	0.063 8	0.047 0	-	0.938 2
CSAF	0.062 6	0.108 2	0.061 8	-

注：上三角为遗传一致度，下三角为遗传距离。

3 讨论

RAPD 标记因比其它 DNA 标记 (如 RFLP)简单、利于进行大量位点的分析,被认为比等位基因能够提供更多的基因组随机样本等,广泛应用于分子生态学研究领域。

在评价种群内遗传多样性的参数中,多态位点比率、Shannon 多样性指数和 Nei 基因多样性指数是衡量种群遗传变异的主要指标。本研究利用 15 个随机引物共扩增出 172 条重复性好、清晰的位点,其中多态位点共计 113 个,占 65.7%,平均每个引物可获得 7.5 个

位点,且得出各种群遗传变异由高到低的排序。在对短枝木麻黄群体遗传多样性进行评价时,Shannon 多样性指数、Nei 基因多样性指数以及多态位点比率 (P)虽然揭示的多样性绝对值有所不同,但反映出了完全一致的趋势,即各种群遗传变异由高到低的排序为 YSAP > CSAS > CSAF > YSAS。从上述 3 个指标来看,短枝木麻黄群体具有丰富的遗传多样性。分析其原因主要是由于短枝木麻黄分布范围广,区内气候、土壤等条件存在巨大差异,在长期自然选择的作用下产生了广泛的遗传变异,形成表型不一,对环境条件要求各异的地理种群,因此,种内具有丰富的遗传多样性。Hamrick^[12]曾指出,具有高水平遗传变异的植物多为寿命长、地理分布广、风媒授粉、杂交种、结实性高的物种,而短枝木麻黄具备了全部这些特征,这与前人运用形态、生长、等位酶技术研究木麻黄的遗传变异所得规律基本一致^[13-15],较高水平的遗传多样性为其遗传选择和改良奠定了基础。

4 个短枝木麻黄种群的基因分化系数 (G_{ST})和种群间的遗传多样性比例分别为 $(H_{sp} - H_{pop}) / H_{sp}$ 为 0.263 和 0.246,均表明木麻黄种群间的遗传多样性不高。不同植物,其种群变异的分布格局不同,有些植物的遗传变异主要存在于群体之内,如栲树^[16]、马尾松^[17],而有些植物(如大青杨)的遗传变异主要存在于群体间^[18]。种群内较高的遗传多样性有助于育种策略的制定,主要变异存在于种群内,说明可以对种源和单株进行进一步选择,以提高遗传增益。根据 AMOVA 分析, $F_{ST} = 0.279$,表明 27.89% 的变异存在于种群间,72.11% 的变异存在于种群内,进一步验证了以上结论。显著性检验也表明,群体间和群体内均呈现出显著分化 ($P < 0.001$)。短枝木麻黄种群间的遗传分化程度不高的原因可能是:热带亚热带地区广泛引种木麻黄,人工栽培扩大了木麻黄种质资源,虽然引种地形成了次生种源,但木麻黄基因流动频繁,减小了种群间的差异。本研究估算的基因流 N_m (每代迁移数)为 1.401,根据 Wright^[19]认为如果种群间的基因流指数 $N_m > 1$,则易使遗传结构均质化,遗传分化程度低;如果 $N_m < 1$,则表示基因流受到部分地理阻隔。因此,短枝木麻黄种群间的基因流强度较大,可防止由遗传漂变引起的种群间的遗传分化,致使其遗传变异大部分存在于种群内。

根据 UPGMA 聚类分析,4 个种群可分为 2 大类:第一类为 YSAS 与 CSAS;第二类为 YSAP 与 CSAF。由此可见,天然分布于东南亚的原生种群 (YSAP)与引种于亚洲的次生种群 (CSAS)有着更亲密的亲缘关系,而天然分布于澳大利亚和太平洋地区的原生种群 (YSAP)与引种于非洲的次生种群 (CSAF)的亲缘关系更近,这在一定程度反映了次生种源的引种来源。Pinyopusarek et al^[1]根据木麻黄形态特征

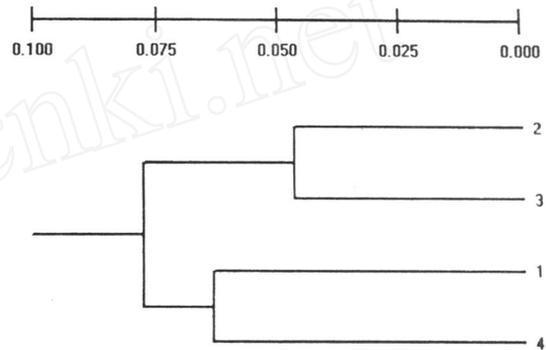


图 2 短枝木麻黄种群的 UPGMA 聚类图

Figure 2 UPGMA dendrogram for 4 populations of *C. equisetifolia*

差异,利用主成分分析法,指出 YSAP 与 YSAS 2 个种群间存在隔离群,这也从另一方面验证了 4 个种群亲缘关系的远近。笔者还从另一角度探讨种源的亲缘关系,对 35 个种源的亲缘关系进行聚类分析^[6],将 35 个种源划分为 6 个类群,与本文的 4 个种群的划分不大一致,这可能是由于经过 10 多年的引种驯化,基因型与引种地的气候环境条件发生互作效应,发生了不同程度变异的结果。另一方面,如前文所述,木麻黄种群间遗传分化程度不高,种群内的种源间变异较大,导致种源的亲缘关系发生部分交叉,其变异机理有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Pinyopusarek K, Williams E R. Range-wide provenance variation in growth and morphological characteristics of *Casuarina equisetifolia* grown in Northern Australia[J]. For Ecol and Manag, 2000(134): 219 - 232
- [2] 叶功富, 郑仁华, 冯泽幸. 木麻黄专题文献研究[J]. 福建林业科技, 1994, 21(1): 57 - 61.
- [3] 蔡从利, 王建波, 景润春, 等. 山羊草属异源多倍体植物基因组进化的 RAPD 分析[J]. 遗传学报, 2001, 28: 158 - 165.
- [4] 罗素兰, 贺普超, 郑学勤, 等. 中国野生葡萄遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 植物学报, 2001, 43: 158 - 163.
- [5] 逯晓萍, 云锦凤. 高丹草遗传图谱构建及农艺性状基因定位研究[J]. 草地学报, 2005, 13(3): 262 - 263.
- [6] 叶功富, 罗美娟, 林益明, 等. 短枝木麻黄地理种源遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2005, 44(6): 856 - 860.
- [7] Chalmers K J, Waugh R. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *Gm aculata* using RAPD markers[J]. Heredity, 1992, 69: 465 - 472.
- [8] Nei M, Li W H. Mathematical model for studying genetic variation terms of restriction endonucleases[J]. Proc Natl Acad Sci, 1979, 76: 5 269 - 5 273.
- [9] Vierling R A, Nguyen H T. Use of RAPD markers to determine the genetic diversity of diploid wheat genotypes[J]. Theor Appl Genet, 1992, 84: 835 - 838.
- [10] Lawson W R, Henry R J, Kochman J K, et al. Genetic diversity in sunflower (*Helianthus annuus* L.) as revealed by random amplified polymorphic DNA analysis[J]. Aust J Agric Res, 1994, 45: 1 319 - 1 327.
- [11] Lewontin R C. The apportionment of human diversity[J]. Evol Bio, 1972, 6: 381 - 398.
- [12] Hamrick J L. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations[C]. Urbanska K M. Differentiation Patterns in Higher Plants. New York: Academic Press, 1987: 53 - 67.
- [13] 叶功富, 罗美娟, 林金木. 短枝木麻黄在福建东山试点的种源试验结果分析与选择[J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(6): 6 - 11.
- [14] 葛菁萍, 林鹏. 厦门三种木麻黄属 (*Casuarina*) 植物的种内遗传变异和种间亲缘关系分析[J]. 黑龙江大学自然科学学报, 2002, 19(4): 110 - 114.
- [15] 罗美娟. 短枝木麻黄不同地理种源的营养变异[J]. 福建林学院学报, 2006, 26(1): 68 - 72.
- [16] 朱其惠, 潘惠新, 诸葛强, 等. 栲树天然群体遗传结构的 RAPD 分析[J]. 植物学报, 2002, 44(11): 1 321 - 1 326.
- [17] 李丹, 彭少麟. 三个不同海拔梯度马尾松种群的遗传多样性及其与生态因子的相关性[J]. 生态学报. 2001, 21(3): 415 - 421.
- [18] 苏晓华, 张绮纹, 郑先武, 等. 利用 RAPD 分析大青杨天然群体的遗传结构[J]. 林业科学, 1997, 33(6): 504 - 512.
- [19] Wright S. Evolution in medelian populations[J]. Genetics, 1931, 16: 97 - 159.

(责任编辑: 卢凤美)