

臺灣的新歸化物種---裂葉月見草 *Oenothera laciniata* Hill (Onagraceae) 的遺傳變異分布情形

陳燕珍 陳進霖 黃生*

國立臺灣師範大學生物學系

摘要

裂葉月見草是新近歸化的外來物種。最初僅在臺灣東、西部海岸的宜蘭和桃園地區各發現一個族群，到了1996年，由於他們的快速擴張，已在山區和海岸邊蔓延開來。本報告即在探索如此快速散佈的植物其遺傳變異的分佈情形，在分析了五個族群的同功酶遺傳變異後，發現裂葉月見草的遺傳變異度偏低，能判讀的多型性基因座只有3個($P=12.0\%$)，平均異合度(Hf)為0.062，族群分化指數(F_{ST})是0.102，近交係數(F_{IS})高達-0.952。這結果顯示在臺灣的裂葉月見草偏好異配生殖，族群間有中度的分化但遺傳距離甚低($D<0.05$)。對於這種新侵入的草本植物而言，分別在東西兩個族群所顯現的先驅者效應和單在桃園地區所發現的連鎖不平衡現象，可能是造成其族群分化的主要原因。

關鍵詞：裂葉月見草、族群遺傳變異、同功酶、先驅者效應、連鎖不平衡

緒言

裂葉月見草(*Oenothera laciniata* Hill)，屬於柳葉菜科，是一種多年生的草本植物，生長於開闊的環境中。原分佈於美國中西部及南部，另外在巴西、巴拉圭及大不列顛、日本等溫帶地區也有分佈(Munz, 1965)。

台灣地區在1985年首次發現裂葉月見草，根據Peng and Huang(1986)的報告描述當時的分佈情況只在桃園縣埔心溪到台北縣下福，和沿4號省道兩旁，由海邊到蘆竹之間。另外一個族群則僅在宜蘭縣東港村蘭陽溪口的砂灘上。由於這兩

個族群均甚易見，除非當時此物種未侵入台灣，否則自1937年佐佐木舜一等人的海岸植物調查報告和日後1976-1981年間洪丁興等人的海邊植物報告均不應未記述此種植物，故爾判斷此物種為新近之外來種。

此後，裂葉月見草在各地陸續有所發現，在1995年檢索中研院標本館、台大、師大等校標本採集記錄時，發現西海岸的裂葉月見草之分佈地向南已擴延至台中清水、向北則至台北縣的東北角海岸。蘭陽溪口的小族群也進入了山區，沿著往太平山的7號公路，已分佈到1700公尺海拔高的地方。十餘年來，擴展了百餘公里，且生長在

* 通信作者(corresponding author)：黃生(Shong Huang)；FAX: 886-2-9312904；E-mail: biofv057@scc.ntnu.edu.tw

表一、裂葉月見草實驗檢驗的同功酶。

Table 1. Isozyme loci, abbreviations, enzyme commission numbers / structure and number of loci assayed in *O. laciniata*.

名 稱	簡 寫	代 碼	性 質	基因座數目
Esterase	EST	Nonspecific	單價體(monomer)	4
Phosphoglucoisomerase	PGI	EC 5.3.1.9	雙價體(dimer)	2
Leucine Aminopeptidase	LAP	EC 3.4.11.1	單價體(monomer)	2
Diaphorase	DIA	EC 1.8.1.4	單價體或雙價體 (monomer or dimer)	1
Glyceraldehyde-3-phosphate Dehydrogenase	G3PD	EC 1.2.1.12	四價體(tetramer)	1
Superoxide Dismutase	SOD	EC 1.15.1.1	雙價體或四價體 (dimer or tetramer)	2
Shikimate Dehydrogenase	SKDH	EC 1.1.1.25	單價體(monomer)	2
Phosphoglucomutase	PGM	EC 2.7.5.1	單價體(monomer)	2
Triose-phosphate Isomerase	TPI	EC 5.3.1.1	雙價體(dimer)	2
Phosphogluconate Dehydrogenase	PGD	EC 1.1.1.44	雙價體(dimer)	1
Malate Dehydrogenase	MDH	EC 1.1.1.40	單價體(monomer)	1
Fructose-bisphosphatase	FBP	EC 3.1.3.11	雙價體或四價體 (dimer or tetramer)	2

不同的生態環境中；由乾熱之海邊的沙地以至千餘公尺蔭涼山區。在多樣的生育環境中，各族群之遺傳變異度大小如何，分佈情形如何，值得檢測。本研究的目的，即在以同功酶凝膠電泳方法，探討裂葉月見草的族群間遺傳分化的程度。並檢視其族群內的遺傳變異是否會因海拔高低而呈現相對應的變化。

材 料 與 方 法

裂葉月見草的樣本採集係參考中研院標本館、台大、師大等校的採集記錄，選擇下列5個定點進行取樣：1.桃園縣竹圍鄉海邊沙灘；2.台中縣清水鎮高西里大甲溪口河灘地；3.宜蘭縣東港村，蘭陽溪出海口；4.宜蘭縣頭城，竹安國小後側海灘；5.宜蘭縣太平山。其中太平山族群包括4個採集點(即亞族群)，分別在沿7號公路海拔750M, 1050M, 1285M, 1700M等處路旁。由於

裂葉月見草走莖向四方延伸，故取樣時每個族群中所選取的個體相距皆需在十公尺以上，以避免採到相同個體。然而由於太平山的幾個採樣點，生育地範圍狹窄、植株較小且尚未見走莖，故個體距離僅維持在一公尺以上。每個族群或亞族群採20~40個個體，摘取頂芽及嫩葉，置入-70°C冰箱中急速冷凍，以備研磨萃取酵素之用。

酵素之萃取液乃採用Mitton *et al.* (1979), pH7.5的磷酸鉀萃取液配方(potassium phosphate grinding buffer)，將冷凍的葉部組織，加上約1ml酵素萃取液於低溫中研磨，再用 $3 \times 10\text{mm}^2$ 的濾紙片吸取之，存於-70°C的低溫冷藏箱以供電泳使用。

電泳膠體係採用10%~13%之馬鈴薯澱粉凝膠(Sigma S-4501)，凝膠緩衝液及電泳液分別使用histidine/tris-citrate, borate/tris-citrate-borate及lithium-borate/tris-citrate緩衝系統(Soltis *et al.* 1983)進行電泳。凝膠電泳的實驗操作方法參考Soltis *et al.* (1983) 及 Acquah (1994) 等方法進

表二、裂葉月見草各族群基因頻率表。

Table 2. Allele frequencies for 3 loci across 8 populations of *O. laciniata*.

基因座	族 群							
	桃園	臺中	東港	竹安	太平山 (750M)	太平山 (1050M)	太平山 (1285M)	太平山 (1700M)
<i>EST-1</i>								
(N)	31	24	36	27	15	31	29	15
A	0.968	0.042	0.486	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
B	0.032	0.958	0.514	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
<i>EST-4</i>								
(N)	31	24	36	27	15	31	29	15
A	0.597	0.479	0.542	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
B	0.403	0.521	0.458	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
<i>PGI-1</i>								
(N)	31	24	36	27	15	31	29	15
A	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
B	0.032	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
C	0.468	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

註：其餘EST-2,3、PGI-2、LAP、DIA、G3PD、SOD-1,2、SKDH-1,2、MDH、FET-1,2、FBP-1,2、TPI-1,2、PGD及PGM-1,2等皆為單型性基因座。

行之。電泳完成後，每片凝膠可平均切出5~6片薄片，每片薄片可染一種酵素。本實驗根據多次測試，發現在13種可清晰判讀的酵素中，除了EST和PGI兩種酵素外，大多數呈單一型反應(表一)。各種酵素的染色係參考Soltis *et al.* (1983)方法。膠片上酵素譜帶是根據Kephart(1990)、Soltis *et al.* (1983)及Hills and Moritz (1990)報告的方式讀取。記錄後進行統計分析。

所得結果以Biosys-1 (Swofford and Selander, 1989)及POPGENE (Yeh and Boyle, 1996)兩種套裝軟體進行資料的分析。分析的項目分別是：異合度觀察值(H_o)、異合度理論值(H_e)、多型基因座百分比(P)、各基因座平均對偶基因個數(A)。並應用卡方檢驗(Chi-square test)，檢驗各基因座異合度觀察值與哈溫期望值相差的顯著程度，計算各族群間對偶基因頻率的異質性卡方值(heterogeneity Chi-square value)。同時進行F-統計分析，運算族群內的近親交配係數(F_{is})、全部族

群的近交係數(F_{IT})及族群間遺傳分化係數(F_{ST})。 F_{is} 和 F_{IT} 顯示的意義是在亞族群和整個族群裡，配子結合產生異合個體的相關值，它與 F_{ST} 的關係可用Wright(1943,1951)所提出的 $1 - F_{IT} = (1 - F_{ST})(1 - F_{is})$ 來表示。

另外，也使用Nei(1977)所提出的方法計算遺傳歧異度(G_{ST})，以彌補多型性基因座樣品數不足所可能引起的誤差。復以Nei(1978)公式運算遺傳相似度(I)、遺傳距離(D)，再做群叢分析。族群中的連鎖不平衡現象(linkage disequilibrium, 簡稱LD)亦用POPGENE軟體分析。

結 果

本研究所分析的同功酶中，可判讀的酵素有13種，分別是DIA、EST、FBP、FET、G3PD、LAP、MDH、PGD、PGI、PGM、SKDH、SOD

表三、裂葉月見草各族群的遺傳變異度表：各數值係計算23個基因座上遺傳變異度之平均值，括號內為標準差。
Table 3. Summary of genetic variability for 23 loci among 8 populations of *O. laciniata*: size of population (N), proportion of polymorphic loci (P), mean number of alleles per locus (A), mean observed heterozygosity (Ho) and mean expected heterozygosity (He), standard errors in parentheses.

族 群	樣本數/基因座 (N)	對偶基因座/基因座 (A)	多型性基因座比例* (P)	異合度計算	
				異合度觀察值 (Ho)	異合度理論值** (He)
桃 園	31.0	1.2	8.7	0.079(0.053)	0.047(0.031)
臺 中	24.0	1.1	8.7	0.089(0.059)	0.048(0.031)
東 港	36.0	1.1	13.0	0.126(0.069)	0.066(0.036)
竹 安	27.0	1.1	13.0	0.130(0.072)	0.066(0.037)
太平山(750M)	15.0	1.1	13.0	0.130(0.072)	0.066(0.036)
太平山(1050M)	31.0	1.1	13.0	0.130(0.072)	0.066(0.037)
太平山(1285M)	29.0	1.1	13.0	0.130(0.072)	0.066(0.037)
太平山(1700M)	15.0	1.1	13.0	0.130(0.072)	0.067(0.037)
平 均	26.0	1.1	12.0	0.118(0.021)	0.062(0.008)

* a locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.95.

** Unbiased estimate. (Nei, 1978).

表四、裂葉月見草族群遺傳結構分析。

Table 4. Contingency Chi-square analysis, F-statistics and amount of gene flow at all loci of *O. laciniata*.

Locus	Chi-square	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}	N _m
EST-1	94.379*	-0.948	-0.530	0.215	0.91
EST-4	2.294	-0.915	-0.906	0.005	49.75
PGI-1	192.407*	-0.985	-0.813	0.087	2.62
total	289.080*				
Mean		-0.950	-0.752	0.102	2.20

* $p < 0.05$

和TPI。共可辨識出23個基因座，其中只有EST-1、EST-4及PGI為多型性(polymorphic)的基因座(表二)，其餘皆呈單型(monomorphic)。若將全部8個裂葉月見草族群及亞族群樣品的同功酶實驗數據加以分析，可獲得下列結果：

(1)遺傳變異度：由於所檢驗的23個基因座中只有3個基因座多型性，所以遺傳變異度甚低，其哈溫異合度理論值(He)為0.062，實際觀察值(Ho)為0.118；多型性基因座的百分比例(P)約為

12%，每個基因座上平均有1.1個對偶基因(表三)。東部的6個族群及亞族群(東港、竹安、太平山750M、太平山1050M、太平山1285M、太平山1700M)之遺傳變異度均較西部的族群(桃園、台中)為高；基因多型性的比例亦高(表三)。

(2)遺傳結構分析：由F-統計分析的結果， $F_{IS} = -0.950$ ，顯示在族群內裂葉月見草個體較傾向異花授粉；整體而言，此種植物也是傾向異配生殖的($F_{IT} = -0.752$)；族群間的分化係數為 $F_{ST} = 0.102$ ，表示有中度的遺傳分化(Wright, 1978)(表四)。同時也可以根據Wright(1931; 1943)的公式， $F_{ST} = 1/(1+4Nm)$ 計算基因流傳數值。換算結果發現，裂葉月見草的基因流傳尚屬順暢($Nm = 2.20 > 1$)。

(3)遺傳歧異度的分析是以全族群遺傳變異度(H_T)為基礎，計算分化比例。結果是族群中約有9%的分化是來自族群之間($G_{ST} = 0.09$)，91%的變異是分佈在族群內個體之間(表五)。

表五、裂葉月見草族群的遺傳歧異度分析表， H_T 、 H_S 、 D_{ST} 分別表示全族群，族群內，族群間的歧異度。 G_{ST} 表示分化度。各數值係利用Biosys-1計算所得。

Table 5. Genetic diversity analysis at 3 loci among the 8 populations of *O. laciniata*.

基因座	對偶基因數	遺傳歧異度			遺傳分化指數
		H_T	H_S	D_{ST}	G_{ST}
EST-1	2	0.50	0.134	0.099	0.197
EST-4	2	0.50	0.000	0.001	0.001
PGI-1	3	0.55	0.031	0.042	0.077
平均	2.3	0.51	0.055	0.047	0.091

表六、裂葉月見草各族群基因頻率偏離哈溫定律之卡方測試表。

Table 6. Results of the Chi-square test for each locus of *O. laciniata*

族 群	基因座		
	<i>EST-1</i>	<i>EST-4</i>	<i>PGI</i>
桃園	0.017	8.577*	30.002*
台中	0.022	4.397*	23.000*
東港	31.269*	24.939*	35.000*
竹安	26.000*	26.000*	26.000*
太平山 (750M)	14.000*	14.000*	14.000*
太平山(1050M)	30.000*	30.000*	30.000*
太平山(1285M)	28.000*	28.000*	28.000*
太平山(1700M)	14.000*	14.000*	14.000*

* $p < 0.05$

(4)卡方檢驗(Chi-square test)：利用卡方分析，檢測族群中各基因座偏離哈溫定律的顯著程度，得知每個族群中平均有92%的多型性基因座顯著的偏離哈溫定律的期望值(表六)，表示族群內的個體顯著的傾向異配生殖方式，其結果和 $F_{IS} = -0.950$ 所代表的意義符合。族群間遺傳變異度的異質性卡方分析，則顯示在每個族群間有2/3的多型性基因座有顯著差異(表四)。另外，根據電泳結果(圖一)，發現桃園族群內可能有連

表七、裂葉月見草的族群間遺傳距離表。

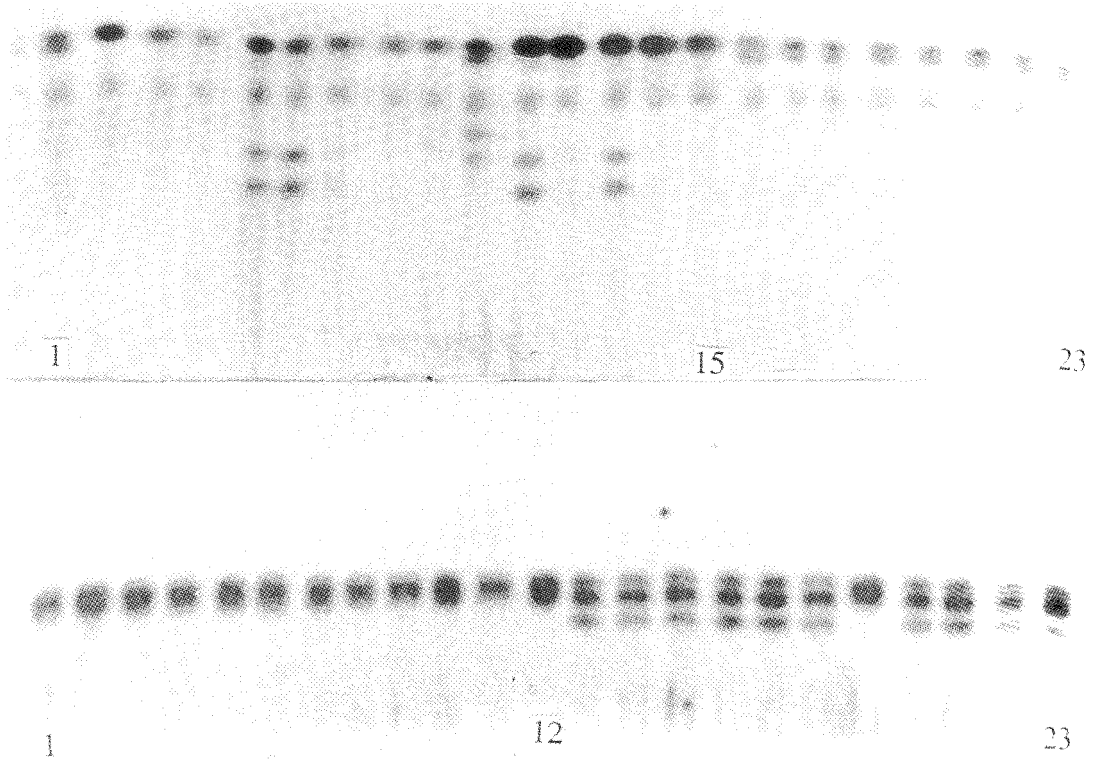
Table 7. Nei's measures of genetic distance for 4 populations of *O. laciniata*

族 群	桃 園	台 中	東 港	太 平 山
桃 園	—			
台 中	0.0505	—		
東 港	0.0206	0.0088	—	
太 平 山*	0.0202	0.0091	0.0005	—

* include 4 subpopulations in mountain area, genetic distance between each pair of subpopulation is zero.

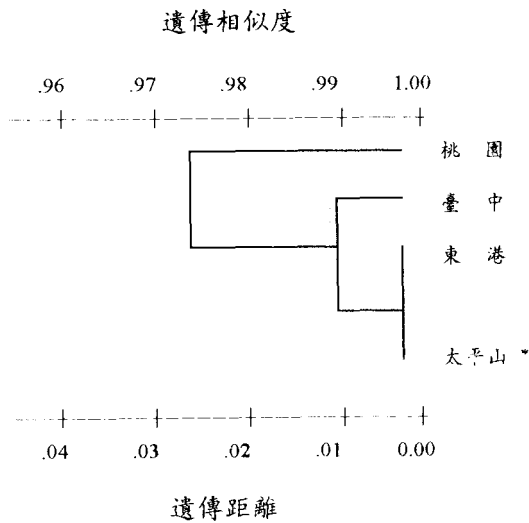
鎖現象，經用Weir (1979)發表的公式運算，證實該族群中*EST-1*與*PGI*這兩個基因座上確有連鎖不平衡現象($LD=4, p < 0.05$)。

(5)遺傳相似度與遺傳距離：係根據Nei(1978)方法估計，結果顯示桃園和台中兩個族群間的遺傳距離最大，達0.051；東北部各地如東港、竹安、太平山(750M)、太平山(1050M)、太平山(1285M)、太平山(1700M)等6個採樣點之間，沒有遺傳距離，可見海拔高度的不同，並未造成族群的分化。東北部自平地垂直分布到山上的月見草可以看成是一個族群，這項結果亦顯示在群叢分析中(表七；圖二)。



圖一、裂葉月見草的EST和PGI兩種同功酶圖譜。A：EST 酶譜圖，1-15為宜蘭縣東港村樣本，16-23係桃園縣竹圍的樣本。在EST-1的表現上，後者均屬異合體。B：PGI 酶譜圖，1-12為宜蘭縣東港村樣本，13-23為桃園縣竹圍的樣本。兩族群內有不相同對偶基因組合。

Figure 1. Zymographs of Isozyme EST and PGI of *O. laciniata*.



*：太平山地區包含四個亞族群

圖二、裂葉月見草之族群間群叢分析樹狀圖。
Figure 2. UPGMA dendrogram of population of *O. laciniata*.

討 論

裂葉月見草，在台灣歸化乃是近期的事(Peng and Huang, 1986)，桃園地區最早發現的族群位在桃園中正國際機場西側海邊，可能由於航空運輸發達，從國外某產地帶進了少數種子，繁衍而成較大的族群，再向內陸擴延，深入林口台地，也到達大甲溪畔。這樣沿公路傳播的方式與一般野草型物種的族群擴張形式類似，例如豬草 (*Ambrosia elatior*) 便是沿公路快速傳播的典型 (Hsu, 1973)。然而，雖然族群快速擴大，但它仍受先驅者效應(founder's effect)的支配。裂葉月見草的遺傳變異度偏低，可能是受到此效應的影響。本實驗所採的各地樣品有可能分自兩個大的

母族群，因而僅可能帶有母族群基因庫中的一小部分。復因歸化的時間太短，尚未有足夠的世代去累積變異。再者，先驅者的個體數目原本不多，易造成對偶基因頻率的逢機性漂變(genetic drift) (Hartl and Clark, 1989)，也可能是遺傳變異度偏低的原因之一。

裂葉月見草的族群間有中度分化的現象($F_{ST}=0.102$ ，表四)，可能因這兩個地區的裂葉月見草來自不同的種源所引起，此項推測因無詳細的月見草繁衍記錄而無法直接證明，但可以由族群的基因型組成去做推論。本實驗中，東、西部族群在 $EST-1$ 基因座上有極顯著的差異，桃園和台中地區的族群內對偶基因頻率出現相反的配比(0.97 VS. 0.04)，而在東部地區的族群內對偶基因呈現1:1的組合(圖一A；表二)。這樣的差異意味著， $EST-1$ 基因座的表現是有地區性族群分化的；東部的族群在 $EST-1$ 上的表現顯示它們可能來自相同的一個母族群，甚至源自少數相同的先驅者。這幾個先驅者曾發生細胞溶質(cytosol)裡某些基因(如 EST 等)的複製而表現為一致的異合型(圖一)。此現象與McMillin and Scandalios (1980)實驗證實玉米胚盤(scutella)中 MDH 基因複製的結果頗為近似。此項推測雖為間接證據，但可以解釋族群中某基因座全表現為異基因合子的現象(Ritland, per comm.)。

另外在 $PGI-1$ 基因座的表現方面，桃園族群內出現三組對偶基因，除了兩對為各族群所均具備之外，另有一對為桃園族群所特有(圖一B；表二)，這和當初裂葉月見草在桃園地區首次被發現的紀錄不謀而合。臺灣西岸其它地點的族群可能都是由此地區往外擴張的，而在散播的過程中，特有的對偶基因仍被保留在桃園的族群之中。

F_{ST} 代表一個完全逢機配對的理想族群內，亞族群間分化的指標。實際上，許多地區性的族群生態研究無法符合Wright(1943)的假設條件，因而必須採用Nei(1977)所強調的遺傳歧異度觀念

來看小族群的結構。裂葉月見草的遺傳總歧異度(H_T)平均值為0.51，分化指數(G_{ST})為0.091(表五)，意即，若將族群間和族群內的歧異度加以比較，則有9.1%是屬族群間的分化。 G_{ST} 和 F_{ST} 數值雖略有異(0.091 vs. 0.102)，但均表示族群間是有中度分化的。由於Nei的 G_{ST} 觀念是以當地的族群總變異度來考慮，故「裂葉月見草的遺傳分化有9%分佈在族群之間」是比較符合本實驗區域性取樣的實際狀況。

桃園族群的 $PGI-1$ 和 $EST-1$ 兩個基因座上有顯著的連鎖不平衡現象，這現象可能是受區域性選擇(Weir, 1979)，小族群基因漂變(Ohta, 1982)，或因月見草這一屬中普遍存在的染色體移位發生的異合現象(Permanent translocation heterozygotes)所造成(Levy and Levin, 1975)。

裂葉月見草的遺傳變異度格外偏低的現象，與產在美洲的 $O. hookeri$ 、 $O. strigosa$ 與 $O. argillicola$ 頗相似(Levy and Levin, 1975)，在這篇報告裡他們除了發現月見草屬內有些因染色體易位造成異合度升高之外，並發現上述三個種的遺傳變異度，在多型性基因座比例(P)和每個基因座上對偶基因平均數(A)都較 $O. biennis$ 和 $O. parviflora$ 為低，其P值分別為0, 0.25及0.20。美國的裂葉月見草的變異度亦不甚高($P=0.22$, $H_e=0.047$, $A=3.0$)(Levin *et al.*, 1979)，與此結果相比，台灣的裂葉月見草遺傳變異度($H_e=0.062$)甚至高過了美國(德州)的族群。相較於至少有70,000年歷史的北美該屬植物(Dauborn and Bruggemann)，P與A值的偏低，也符合前述族群歷史長短累積變異多寡的假設。整體上看異合度偏低的現象，可能不僅是在裂葉月見草這個種而已，像在美國和墨西哥山區的 $O. organensis$ 這個種內，甚至只有一個基因座， MDH 表現為多型性而已(Levin *et al.*, 1979)。

結 論

裂葉月見草是一個外來物種，台灣北部東西兩族群的來源可能不同。但均迅速沿海岸及向內陸擴展，其垂直分佈已達到1700公尺的山地路旁。然而在小族群擴展成大族群的過程中，遺傳變異度卻未增大。台灣中北部東西兩地的族群有中度的遺傳分化，此分化可能受先驅者效應的影響。另外，雖然裂葉月見草已垂直分佈至山區，但其遺傳變異度並未因棲地改變而有相對應的變化，顯示因海拔增高，溫度降低等環境因子的變化，並未造成亞族群間的分化。

誌 謝

本實驗研究承國科會NSC-85-2815-C003-01-035B補助經費，特申謝忱。實驗過程中承蒙板橋教師研習會李松柏老師惠賜材料，中研院彭鏡毅博士允借標本及惠告詳細分布點，蕪稿並承未署名審查者提供寶貴意見，謹致上深摯謝意，同時感謝本系盧怡萍、陳雅慈等同學在撰寫報告期間的幫忙和吳忠信老師採集材料提供的協助。

參 考 文 獻

- Acquaah, G. 1994. Practical protein electrophoresis for genetic research. Dioscorides Press. Portland, Oregon.
- Dauborn, B. and W. Bruggemann. 1996. Genome and plastome effect on photosynthesis parameters in *Oenothera* species of differential low-temperature tolerance. *Physiol. Plant.* 97: 79-84.
- Gottlieb, L. D. 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64:161-180.
- Hartl, D. L. and A. G. Clark. 1989. Principles of population genetics, 2nd. ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hills, D. M. and C. Moritz. 1990. Molecular systematics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hsu, C. C. 1973. Some noteworthy plants found in Taiwan. *Taiwania* 18:62-72.
- Kephart, S. R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: A comparative analysis of technique. *Amer. J. Botan.* 77:693-712.
- Levin, D. A., K. Ritter and N. C. Ellstrand. 1979. Protein polymorphism in the narrow endemic *Oenothera organensis*. *Evol.* 33: 534-542.
- Levy, M. and D. A. Levin. 1975. Genetic heterozygosity and variation in permanent translocation heterozygosity of the *Oenothera biennis* complex. *Genetics.* 79:493-512.
- McMillin, D. E. and J. G. Scandalios. 1980. Duplication cytosolic malate dehydrogenase genes in *Zea mays*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 77:4866-4870.
- Mitton, J. B., Y. B. Linhart., K. B. Sturgeon and J. L. Hamrick. 1979. Allozyme polymorphism detected in nature needle tissue of ponderosa pine. *J. Hered.* 70:86-89.
- Munz, P. A. 1965. Onagraceae. In "North American Flora." New York. pp. 276.
- Nei, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.* 41:225-233.
- Nei, M. 1978. Estimation of heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583 -590.
- Ohta, T. 1982. Linkage disequilibrium due to random genetic drift in finite subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 79: 1940-1944
- Peng, C. I. and S. Huang. 1986. *Oenothera laciniata* Hill (Onagraceae) a previously unrecorded species in Taiwan. *Bot. Bull. Academia Sinica.* 27:45-51.
- Soltis, D. E., C. H. Hanfler, D. C. Darrow and G. T. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Amer. Fern. J.* 73:9-27.

- Swofford, D. L. and R. B. Selander. 1989. Biosys-1. University of Illinois. Urbana-Champaign. Urbana, Illinois.
- Weir, B. S. 1979. Inferences about linkage disequilibrium. *Biometrics*. 35: 235-254.
- Wright, S. 1931. Evolution in mendelian population. *Genetics*. 16:97-159.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics*. 28:114-138.
- Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations, vol.4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago.
- Yeh, F. C. and T. Boyle. 1996. Popgene Version 1.1. University of Alberta and Center for International Forestry Research. Edmonton.
- 洪丁興，孟傳樓，李遠慶，陳明義 1976, 1978, 1981. 台灣海邊植物 1(1976) 2(1978) 3(1981). 農復會，林務局，中興大學合作印行。
- 佐佐木舜一 1932. 台灣的植物。臺灣山林會報。76:2-10。

(接受日期：1997. 6.30)

Allozyme Variation of a Newly Naturalized Weed, *Oenothera laciniata* Hill (Onagraceae) of Taiwan

Yen-Jen Chen, Chin-Lin Chen and Shong Huang
Department of Biology, National Taiwan Normal University,
Taipei, Taiwan

ABSTRACT

Oenothera laciniata Hill, one of the rapid expanded exotic weed, was found of restricted distribution initially in northern Taiwan. It had been reported in the sandy coast of Taoyuan and I-Lan counties, but has since been invading rapidly along the coastline highway and the mountain traits. Patterns of genetic variation were studied at 15 isozyme loci in five sampled populations. Relatively low percentage of polymorphic loci (12.0%) and mean heterozygosity (0.062) indicated little of genetic variability across loci in overall populations. Based on inbreeding estimation, *O. laciniata* was found nearly complete outcrossing. Moderate population differentiation ($F_{ST}=0.102$) was existed among populations for three polymorphic loci. Results of genetic diversity analysis indicated that nearly 91% of total variation was distributed within populations ($G_{ST}=0.09$). This suggests a lack of barriers to gene flow among populations. The parameter of genetic distance (D) showed population divergence was low between populations ($D<0.05$) and to be identity in eastern Taiwanese populations ($D=0.00$). Moreover, linkage disequilibrium was found merely present in the Taoyuan population. However, since *O. laciniata* is a newly naturalized species, the founder's effect as well as the isolation between eastern and western local populations, may play roles on the differentiation between populations.

Key words: *Oenothera laciniata*, Isozyme, Population genetic variation, Founder's effect, Linkage disequilibrium.