

# 生境片段化对植物种群遗传结构的影响及植物遗传多样性保护

陈小勇

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

**摘要:**生境片段化是指大而连续的生境变成空间隔离的小种群的现象。生境片段化对植物种群遗传效应包括生境片段化过程中的取样效应及其后的小种群效应(遗传漂变、近交等)。理论研究表明,生境片段化后,植物种群的遗传变异程度将降低,而残留小种群间的遗传分化程度将升高。然而对一些植物的研究表明,生境片段化对植物种群的遗传效应要受其他一些因素的影响,如世代长度、片段化时间、片段种群的大小、基因流的改变等。最后,针对生境片段化的种群遗传后果,讨论了在植物种群遗传多样性保护中的应用。

**关键词:**生境片段化;植物种群;遗传变异;遗传分化;繁育系统;遗传多样性保护

## Effects of habitat fragmentation on genetic structure of plant populations and implications for the biodiversity conservation

CHEN Xiao-Yong (Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:**Habitat fragmentation is the phenomenon that large, continuous habitat was destroyed into several spatially-distant patchy habitats. Genetic effects of habitat fragmentation on plant populations include the sampling effect during habitat fragmentation and small population effect. Theoretical studies predict that genetic variation decreases and the genetic differentiation between remnant populations increases when habitats were fragmented. Empirical studies, however, are not always consistent with theoretical predictions. It suggests the role of many other factors, such as generation length, duration of fragmentation, size of fragmented population, change of gene flow, etc. We discussed the approaches of conserving genetic diversity of plant populations in fragmented habitats.

**Key words:**habitat fragmentation; plant population; genetic variation; genetic differentiation; breeding system; genetic diversity conservation

文章编号:1000-0933(2000)02-0884-09 中图分类号:Q142, Q948.1 文献标识码:A

生境片段化是指大面积连续分布的生境变成空间上相对隔离的小生境的现象。虽然一些自然因素(如火)的作用也能够引起生境片段化,但人类活动是造成这种现象最主要的原因。生境片段化不仅影响生态系统的种类组成、数量结构、生态过程以及非生物因素<sup>[1]</sup>,同时也会对物种的遗传结构产生较大的影响<sup>[2,3]</sup>。最近几年关于生境片段化对植物种群的遗传效应从理论和实例两方面都有阐述,发展很快,并且揭示出生境片段化的遗传效应是很复杂的,得出的结论也不一致,甚至是矛盾的。本文结合有关理论和实例研究,对生境片段化的种群遗传效应以及主要影响因素进行综述。

### 1 生境片段化影响植物种群遗传结构的过程分析

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39870128)

收稿日期:1999-04-24;修订日期:1999-11-26

作者简介:陈小勇,男,湖南攸县人,博士,副教授。主要从事种群遗传,种群生态,污染生态等研究与教学。

生境片段化的种群遗传效应可以分为两个阶段,一是生境片段化过程,其二是生境片段化后的长期效应,可以用图 1 来表示<sup>[4]</sup>。

生境片段化以后,残存种群的发展可能有两种情况:一是生境得到恢复,残存种群也得到恢复,即种群在数量上经历了瓶颈,瓶颈效应将影响种群遗传结构,影响的程度取决于瓶颈时的种群大小、种群恢复速度等因素,Nei 等<sup>[5]</sup>、Watterson<sup>[6]</sup>、Leberg<sup>[7]</sup>等对此作了详细论述<sup>[4,5]</sup>。本研究主要讨论的是第二种情况,即生境长期维持在片段化,这时种群长期处在小种群、相对隔离状态,影响种群遗传结构的主要因素有:生境片段化过程中的取样效应、小种群中遗传漂变和近交的作用、距离隔离效应,但同时由于生境片段化改变了其他一些因素(如基因流),因此,生境片段化的遗传效应是复杂的。下面分别就生境片段化对植物种群的常见遗传后果及其在植物遗传多样性保护中的应用进行讨论。

## 2 生境片段化对植物种群遗传变异的影响

### 2.1 理论预测

如前一部分所述,生境片段化现象对种群遗传变异的影响首先是片段化过程中的取样效应,由于残留的小种群是原来大种群的一小部分,因此在这个过程中,会导致遗传变异(尤其是等位基因多样性)的丧失。遗传多样性丧失的程度取决于几方面的因素:①片段化前大种群与孟德尔种群的相符程度;②小种群是否是大种群的随机取样;③残留种群的大小等。假设片段化之前,等位基因在种群中是随机分布,片段化导致种群变小后,则残存种群中等位基因数目主要取决于种群大小和等位基因频率分布,频率较低的等位基因丢失的可能性较大。设  $S$  为种群的配子数,等位基因多样性( $A$ )与  $S$  的关系为: $A = \theta \ln[(S + \theta) / \theta] + 0.6$ ,其中  $\theta = 4Ne\mu > 0.1$ , $\mu$  为突变率, $Ne$  为有效种群大小<sup>[3]</sup>。如果等位基因在种群中非随机分布、残留种群不是原来大种群的随机取样时,则小种群中保留的等位基因数目将低于上式的预测值。Buchert 等<sup>[8]</sup>采用人工砍伐的方法研究种群变小后对东方白松(*Pinus strobus*)种群的遗传变异的影响,他们将东方白松种群密度降低 75%,发现种群内多态位点百分比降低了 33%,等位基因数目降低了 25%,40%的低频率等位基因( $0.25 > P \geq 0.01$ )和 80%的稀有等位基因( $P < 0.01$ )被丢失。

片段化的小生境上维持的种群较小,小种群中由于个体数目少,遗传漂变的作用将比较突出。遗传漂变是指等位基因频率在世代间的随机变化,虽然它是非定向进化因子,但其最终结果是使每个位点固定在一个等位基因上,导致种群内等位基因(尤其是稀有等位基因)的丢失,在种群中,虽然频率较低的等位基因对遗传多样性的贡献很小,但对适应特殊环境很重要。遗传漂变的效应与有效种群大小有关,Wright<sup>[9]</sup>早在 1931 年就做出了预测,当  $1/(4Ne)$  远大于突变率和选择系数时,遗传漂变将显著改变种群显著遗传变异格局。当不存在基因流和选择时,每代由于遗传漂变导致种群杂合度降低的速率为: $1/(2Ne)$ 。

在小种群中,个体之间的近交也比较严重。近交将增加种群内的纯合性,降低杂合度。种群较小,杂合度的丧失也越快。在持续近交的种群中,杂合子的频率最终趋于 0。近交对种群遗传结构另一主要影响是通过近交衰退降低种群的适合度,这在以异交为主的植物中尤为突出,而自交物种有的虽也表现出严重的近交衰退,但总体来看则不明显<sup>[10]</sup>。

Lacy & Lindenmayer<sup>[11]</sup>采用数学模型模拟了生境片段化及其带来的种群统计学波动、遗传漂变、基因流变化等对种群遗传结构的影响。他们发现,当种群被分割成不同数目的小种群后,小种群和整个大种群的杂合度和等位基因多样性均迅速降低。片段化导致的种群统计随机性的增加降低了有效种群大小,进而引起更多的遗传多样性丢失。一些小种群的消失也加速了种群遗传变异的减少,虽然迁移(基因流)能减轻种群分割所带来的效应,但不足以弥补种群统计波动的影响,或阻止局部种群的灭绝。因此他们认为,尽管基因流能够影响生境片段化的遗传后果,但遗传多样性的丧失和小种群间遗传分化的加大是不可避免的。

### 2.2 实验观察

理论预测表明,在以上多种效应的作用下,生境片段化导致残留小种群的遗传多样性低于大种群和连续分布种群,也就是说种群遗传变异程度与种群大小存在一定的正相关,这种正相关性在不少物种中均已观察到(表 1)。实验数据: *Panicum pneumonanthe*<sup>[12]</sup>、*Eucalyptus albens*<sup>[13]</sup>、*E. caesia*<sup>[14]</sup>、*E. pulverulenta*<sup>[15]</sup>、*Halo-*  
*carpus bidwillii*<sup>[16]</sup>、*Salvia pratensis*<sup>[17]</sup>、*Scabiosa columbaria*<sup>[17]</sup>、*Washingtonia filifera*<sup>[18]</sup>等。

表 1 生境片段化对植物种群遗传效应研究一览表

Table 1 A summary of studies concerning genetic effects of habitat fragmentation on plant populations

物种 Species	检测方法 Method	遗传变异 Genetic variation	遗传分化 Genetic differentiation	来源 Source
糖槭(槭树科) <i>Acer saccharum</i>	等位酶	轻微增加	无变化	Young 等 <sup>[19]</sup>
糖槭(槭树科) <i>Acer saccharum</i>	等位酶	无变化	降低	Ballal 等 <sup>[20]</sup>
马利筋(萝藦科) <i>Asclepias verticillata</i>	等位酶	—	无变化	Fore & guttman 等 <sup>[21]</sup>
云实(云实科) <i>Caesalpinia echinata</i>	RAPD	—	增加	Cardoso 等 <sup>[22]</sup>
象耳豆(含羞草科) <i>Enterolobium cyclocarpium</i>	等位酶	—	降低	Apist 等 <sup>[23]</sup>
桉(桃金娘科) <i>Eucalyptus albens</i>	等位酶	降低	—	Prober 和 Brown <sup>[13]</sup>
龙胆(龙胆科) <i>Gentiana pneumonanthe</i>	等位酶	降低	—	Raijmann 等 <sup>[12]</sup>
银桦(山龙眼科) <i>Grevillea barklyana</i>	RAPD	无变化	无变化	Hogbin 等 <sup>[24]</sup>
夏威夷薄荷(Lamiaceae) <i>Haplostachys haplostachya</i>	RAPD	降低	增加	Morden & Loeffler <sup>[25]</sup>
向日葵(菊科) <i>Helianthus occidentalis</i>	等位酶	—	增加	Fore & Guttman <sup>[26]</sup>
鼠尾草(唇形科) <i>Salvia pratensis</i>	等位酶	降低	—	van Treuren 等 <sup>[17]</sup>
山萝卜(川续断科) <i>Scabiosa columbaria</i>	等位酶	降低	—	van treuren 等 <sup>[17]</sup>
桃花心木(楝科) <i>Swietenia humulis</i>	微卫星	—	增加	White 等 <sup>[27]</sup>

然而,生境片段化并不一定会导致较低的遗传变异,在不少物种中,并未发现遗传变异与种群大小的正相关<sup>[28]</sup>,如 *Acacia anomala*<sup>[29]</sup>、*Acer saccharum*<sup>[19,20]</sup>、*Eucalyptus parvifolia*<sup>[30]</sup> 等物种,在 *Clarkia dulleyana* 中,大小为 30~1000 的种群中,以形态变异测定的广义遗传变异与种群大小无关,大种群中的遗传变异反而低于小种群<sup>[28]</sup>。Young<sup>[19]</sup> 比较了片断化和正常生境上糖槭种群的遗传多样性,结果表明片断化种群中遗传多样性反而略高于正常种群,只是稀有等位基因数目较少,反映了生境片段化过程中的取样效应。在存在种子库的植物中,如 1 年生植物 *Clarkia springvillensis*<sup>[31]</sup>,一定时期内种子库可以抵消遗传漂变和取样效应,短期内也不致使遗传多样性降低。

以上研究表明在一些物种中,实验观察与理论预测并不完全一致,也就是说,生境片段化对遗传多样性的影响要受其他一些因素(如种群的大小、变小后经历的世代数、基因流等)的影响,对已有的一些研究进行分析,与理论预测不符主要有以下几个方面的原因。① 这些物种大多是长命种类,世代较长,它们对环境条件变化的反应有一个滞后过程。与理论预测相符的种类多是短寿命的物种,如 *Gentiana pneumonanthe*<sup>[12]</sup>、*Haplostachys haplostachya*<sup>[25]</sup> 等,这些种类生活史短,即使生境片段化时间不长,也可以经历很多个世代,遗传漂变和近交的作用比较突出。② 发生大规模生境片段化的时间不长,如 McDonald & Hamrick<sup>[32]</sup> 的研究中,生境片段化是最近 100a 才开始的,Young 等人<sup>[19]</sup> 研究的生境片段化也是最近 100~200a 的事情,因此种群经历片断化的世代数少,遗传漂变和近交尚未未来得及发挥作用,故未引起明显的变化。长寿命的豆科植物 *Caesalpinia echinata*<sup>[22]</sup> 的结果则更能说明片断化时间对片断化种群遗传效应的影响,第四纪冰川导致的生境片段化显著地改变了 *C. echinata* 种群遗传变异,而发生在 400a 前的生境片段化则对种群遗传无多大影响。③ 生境片段化导致种群变小、个体数量下降,但最后维持的数量仍大于与正常繁育相联系的个体数(即遗传邻体)。Wright<sup>[33]</sup> 认为当有效种群大小小于 20,不存在选择和基因流时,遗传漂变的作用较大,而以上多数研究中,种群大小大多大于该值,因此,遗传漂变和近交的作用尚不突出。④ 基因流的改变在小种群遗传变异的维持中也有较大的作用。如在连续森林中,风速较小,糖槭花粉传播距离近;而在片断化森林中,风速大,花粉传播距离远,种群间基因流增大<sup>[19,20]</sup>,将不同的小种群联系起来成为大的斑块种群(Patchy populations),增大了局部种群的有效种群大小。⑤ 无性繁殖也能影响生境片段化的遗传效应,由于许多植物都有无性繁殖的能力,能够将基因型传给后代,一方面能够消除一些遗传漂变的负面效应,另一方面也能增加种群内的近交,降低遗传变异程度,对遗传变异这两方面相反的效应如何,在不同的物种中可能有不同的结果。另外,在大种群中,一些有害基因由于突变-选择平衡使得频率很低,而在小种群中这些基因频率可能会上升,也会使计算的遗传多样性升高。

### 3 生境片断化对植物种群遗传分化和基因流的影响

#### 3.1 理论预测

遗传分化是指种群间的遗传差异性,生境片断化对种群遗传分化的影响与遗传变异一样也可分为两个阶段。

生境片断化过程中,由于种群遗传组成的非随机分布,导致片断化种群间形成遗传分化,这种遗传分化与原来大种群中遗传组成非随机分布(即种群内遗传分化)程度有关,种群内遗传分化程度较大的物种,在生境片断化后,残留小种群间遗传分化程度将较大。植物由于其固着生活习性,加上种子等繁殖体散布的非随机性,种群内遗传分化在不同物种中都存在,只是程度不同而已。通常情况下,植物种群内遗传分化程度为1%~12%之间<sup>[34]</sup>,风媒传粉、以异交为主的植物种群内遗传分化程度较低;而以自交为主的植物种群内遗传分化程度较高。但在一些情况下,短距离内就可存在显著的遗传差异,Liu<sup>[35]</sup>曾对有关研究进行了总结,有的情况下只有数米就能产生显著的遗传差异,主要是由于存在强烈的选择作用之故。这表明即使存在很大的基因流,强烈的选择作用也能导致遗传分化,因此有人忽略基因流的进化意义。

产生遗传分化的另一原因认为是基因流降低之故,因为生境片断化使小种群在空间上相对隔离,在个体、种子、花粉等的迁移能力不变的情况下,基因流将降低。隔离距离越大,种群间的基因流越小,从而导致种群间的遗传分化增大。这时同一物种内种群间的遗传分化与空间距离存在正相关,若用遗传距离衡量种群间遗传分化程度,则种群间的遗传距离和空间直线距离存在较大的正相关,如在 *E. crucis*<sup>[36]</sup>、*Gleditsia triacanthos*<sup>[37]</sup>中,这种现象表明存在所谓的距离隔离现象,随着距离的增加,遗传分化程度也增大,主要是基因流相对于其他因子所起的作用较大,测定种群间的基因流就说明了这一点,如 *E. crucis* 中,相邻接种种群间基因流( $Nm=20.99$ )显著大于相隔较远种群间的( $Nm=0.12$ )。然而在一些种群中,遗传距离与空间距离没有相关性,如在矿区,重金属污染土地上的 *Agrostis tenuis* 种群与相隔不远的为受污染土地上的种群存在显著的遗传差异<sup>[35]</sup>,主要是由于影响种群遗传分化的因素不同所致,尤其是存在强烈的选择时,基因流的作用受到限制。

理论预测也表明,持续维持在小种群状态,在遗传漂变和近交的作用下,由于不同片断化种群内等位基因的随机固定,也会增加不同片断化种群之间的遗传分化。

#### 3.2 实验观察

White & Powell<sup>[27]</sup>采用微卫星位点分析了生境片断化对桃花心木(*Swietenia humilis*)种群的影响,发现与理论预测的一样,片断化种群间遗传分化程度大于连续种群,在 *Haplostachys haplostachya*<sup>[25]</sup>、*Helianthus occidentalis*<sup>[26]</sup>中,片断化小种群的遗传分化也是大于这个区域的分化程度。但在银桦种群中,用RAPD方法检测种群间的遗传分化,并未发现片断化对种群遗传分化有明显的影响<sup>[24]</sup>,*Asclepias verticillata* 斑块种群的遗传分化远低于区域内的分化<sup>[21]</sup>,在糖槭中,生境片断化造成的小种群间的遗传分化程度与大而连续的种群间差不多, $F_{ST}$ 分别为0.019、0.017。片断化小种群间的遗传距离为0.001~0.006,平均为0.003,与连续种群间的遗传距离一致<sup>[19]</sup>。而Fore等<sup>[38]</sup>则发现,片断化后的糖槭种群间的遗传分化反而低于片断化前的种群。对基因流的测定表明,片断化后的基因流强度大于片断化之前,主要是因为片断化种群中风速大,花粉传播距离远之故。进一步采用等位酶技术分析表明,仅葡糖-6-磷酸异构酶一个位点上,就发现片断化种群中较大比例后代的等位基因不存在残留的成体中,证实了是通过花粉传播而来,基因型分析也表明部分个体是通过种子散布而来<sup>[20]</sup>。不同基因流程度物种间的对比研究更能说明问题,Fore和Guttman<sup>[21,26]</sup>对美国Ohio州Appalachia保护区内相同片断化斑块上两个物种进行了研究,*Asclepias verticillata*和*Helianthus occidentalis*都是虫媒传粉,但*A. verticillata*的种子适合风力散布,而*H. occidentalis*的种子为重力散布,在片断化斑块上,*A. verticillata*的种子散布距离远,斑块之间基因流大,这样,*A. verticillata*斑块间的遗传分化远小于区域间<sup>[21]</sup>,而*H. occidentalis*斑块间遗传分化则远大于区域间<sup>[26]</sup>。

具meta-种群结构时,局部种群的消亡和再定居也会使得种群间的遗传分化增大,这是由于再定居过程中的建立者效应<sup>[39]</sup>,除非组成再定居种群的足够大,且个体随机来自各种群<sup>[40]</sup>。而经常经历局部种群消亡-再定居的物种常常是扩散能力强的种类,种群间基因流大,因此种群间分化程度低<sup>[41]</sup>。而大陆-岛

屿类型的 meta-种群中,处于边缘的“岛屿”种群由于受“大陆”种群迁入的影响,种群间遗传分化程度也低,并且遗传距离和地理距离的相关性小<sup>[41]</sup>。如在美国 Appalachia 山脉南部边缘的 *Asclepias exaltata* 种群间的  $F_{ST}$  很小,分化程度低<sup>[42]</sup>。

景观片断化不仅影响种群间的遗传分化,同时还会影响植物种群内基因型的空间分布,在糖槭的片断化种群中,小尺度(10~14.1m)上基因型的混合程度低于连续种群,然而在大尺度(113.1~141.1m)上,基因型的混合程度高于连续种群,但1年生幼苗中遗传变异的空间分布在两类种群中没有差异<sup>[43]</sup>。这是由于决定植物种群内遗传结构的主要因素是繁育系统和基因流格局,而森林片断化可以改变种群内和种群间基因流格局以及繁育系统,从而导致基因型的分布存在差异。

#### 4 生境片断化对植物种群繁育系统的影响

##### 4.1 理论预测

繁育系统是反映植物种群遗传结构的一个重要指标,当发生生境片断化后,也会影响植物种群的繁育系统,这里主要从繁殖成功率和交配系统两个方面来分析。

理论预测生境片断化对繁殖成功率的影响与植物的自交亲和性、传粉和交配系统等因素有关,也与片断化后基因流的改变有关。生境片断化后,组成种群的个体少,自交亲和物种所受的影响相对较小,残留小种群内个体的结实率不会发生较大的变化。而自交不亲和物种中,由于存在自交不亲和机制,片断化将导致种群内个体结实率降低。对于风媒传粉物种,生境片断化对个体的结实率影响不大,甚至会因风速增大,个体结实率增高;动物传粉物种中,则会由于小种群所能维持的传粉者数量减少,导致个体结实率降低。

生境片断化引起种群变小、种群密度降低后改变了种群内植物与其他生物间的关系,如改变植物/传粉者、植物/种子扩散者、植物与微生物等的关系<sup>[44]</sup>,尤其是在专性植物/传粉者关系中尤为突出。由于植物数量少、密度低,不足以维持较多的传粉者,导致传粉者数量减少、活动强度降低或发生不利于传粉的变化<sup>[45]</sup>,反过来影响植物的繁殖成功率。由于在热带、亚热带地区,植物与其他生物的存在专性关系较多,因此,也有人认为,热带、亚热带植物比温带和寒带植物对生境片断化更敏感<sup>[46]</sup>。

交配系统是生物有机体中控制配子结合以形成合子的所有属性<sup>[47]</sup>。生境片断化导致种群分布在较小的范围内,降低种群内个体的数量,因而繁殖个体接触到的花粉的来源有限,并且相隔较近的个体之间亲缘关系较近,因此,增加种群的自交率;产生的后代之间的亲缘关系也比较密切,因而又与近交和自交进一步降低种群的异交率。也就是说,种群的异交率与种群大小成正比。

生境片断化增加种群的自交率,长期维持在这种状况,种群的繁育系统将有两个不同的后果。一种情况是物种将进化出适应近交的机制,最终可能导致自交的产生<sup>[44]</sup>(图1)。在小的凤眼莲种群中已经观察到异交率为0的种群,但是否形成了适应自交的机制,尚不清楚。另一种情况就是,由于种群处于近交的情况下,可能会存在较严重的近交衰退,因近交衰退的作用导致种群的适合度降低,最终可能使该残留的小种群局部灭绝<sup>[44]</sup>(图1)。

##### 4.2 实验观察

Lamont 等<sup>[45]</sup>研究了生境片断化对濒危植物 *Bankia goodii* 繁殖力的影响,发现路边片断化种群中个体的繁殖力降低,甚至可能为0。Nason & Hamrick<sup>[46]</sup>也发现较小生境上的 *Spondias mombin* 种群的以果实产量为指标的繁殖成功率低于大的片断生境和连续生境上的种群,同时,小生境种群的种子萌发率也低于大片断生境和连续生境的种群。他们认为可能有如下几方面的原因,一是受花粉产量的限制,生境片断化导致植物数量降低,因而种群内产生的花粉量较少,从而影响个体的结实率。其二,由于种群内个体数量少、产生的花粉量少,则成熟个体自身产生的花粉量在其接触的花粉总量中所占比较高,容易导致自交,加上个体少,也容易发生近交,因此也可能会由于近交及近交衰退导致个体繁殖成功率和种子萌发率降低。其三,由于生境片断化,改变了残留小生境的非生物因素,引起种群生存条件变劣,因而影响了种子的产量和质量。另外,正如理论预测的那样,传粉者限制也是重要的影响因素,Jennersten<sup>[48]</sup>检测了生境片断化对一种专性传粉的石竹(*Dianthus deltoides*)影响,发现片断化生境中石竹上的访花蝴蝶远少于大生境的,种子结实率很低,并且片断生境上的石竹很可能自交产生种子,进而进一步降低种群的遗传变异,

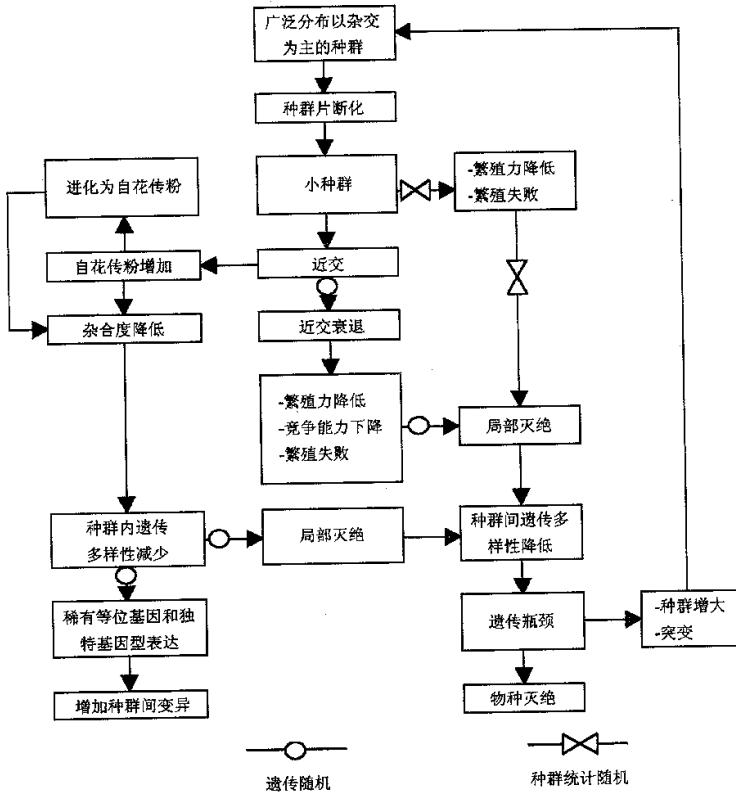


图 1 生境片段化对植物种群遗传多样性影响的模型(据文献[4]修改)

Fig. 1 A model for the effects of habitat fragmentation on genetic diversity of plant populations

Fischer 和 Matthies<sup>[49]</sup>采用实验方法验证了这一现象,虽然 *Gentianella germanica* 是高度自交的,但不存在传粉者时,种子结实率大大降低,同时近交也会导致近交衰退,如种子萌发率低<sup>[49]</sup>。

然而在 *Bankia hookeriana*<sup>[50]</sup>和 *B. menziesii*<sup>[51]</sup>中的结果相反,路边片段化种群中个体的繁殖力比正常大种群中的高,*Grevillea barklyana* 中也是如此,路边片段化小种群内个体的开花数和种子产量明显比正常大种群的要多<sup>[24]</sup>。他们认为主要是路边小生境上水、微量元素比大种群高,因为降落到道路上的水流入路边小生境增加了水分,同时将道路上的一些微量元素也带入这些小生境,由于水肥的增加使得个体的无性繁殖和有性繁殖能力增加。另外,路边小生境上由于缺少高大的个体,因而其上的个体遭遇到的竞争较小,也使得繁殖力增加。

对不同种群大小的凤眼莲(*Eichhornia paniculata*)种群的交配系统进行的测定,结果与预测的一致,种群的异交率平均为 0.55,异交率最小的为 0,最高的则达 0.96,并且种群的异交率与种群大小成显著的正相关<sup>[47]</sup>。*Symphonia globulifera* 是哥斯达黎加演替后期的耐阴树种,生境片段化发生 10~20a 后,一部分个体在片段化生境上成斑块状分布,一部分个体则零星散布于草场。Aldrich & Hamrick<sup>[52]</sup>采用 3 个微卫星位点分析了生境片段化对该物种不同类型的种群交配系统的影响。在连续森林中,*S. globulifera* 的自交率为 0.098,残留生境斑块上的种群为 0.114,而在草场上散布的个体中平均为 0.261,显著高于前两者。

生境片段化对种群交配系统的后果会受到其他一些因素的影响。如生境片段化可能会导致残留种群间的基因流为数据,使不同小种群间形成较大的花粉扩散,即可以发生种群间的异交,减轻种群内近交的程度,从而减轻近交衰退带来的不良后果。这种情况在风媒传粉和动物传粉的植物中均已发现。然而

从 *S. globulifera* 中的结果来看,增大的基因流对片断化种群交配系统的降低影响不会很大,因为在 *S. globulifera* 中,生境片断化之后,残留种群间的基因流比片断化前增加很多。连续种群中个体之间的交配大多发生在较小的范围内,在片断化种群中,种群内的个体间的交配只产生了 4.6% 的幼苗,68.0% 的幼苗是与草场上散布个体间交配形成的<sup>[52]</sup>。虽然种群间的基因流很大,但片断化种群和草场散布的个体群的自交率仍高于连续种群。

## 5 在物种保护中的应用

关于片断生境和连续生境在自然保护中的作用和应用,从 MacArthur & Wilson<sup>[53]</sup>提出的岛屿生物地理学有关理论以来,一直是个争论的问题,即所谓的 SLOSS(一个大生境还是多个小生境)的争论。在这里不准备对此加以评论,只是从种群遗传学角度探讨存在生境片断化时有关物种的遗传多样性保护方面的一些问题。

前面几部分探讨了生境片断化对植物种群的遗传效应,主要是由于片断化过程中的取样效应、小种群效应、距离隔离效应以及边缘效应的结果。因此,在处理片断化生境时应注意以上效应的影响。

首先,生境片断化导致种群变小后,若种群得到重新恢复,即经历了瓶颈,由于瓶颈效应对种群遗传多样性的影响取决于瓶颈时的种群大小和种群恢复速率,因此,对片断化种群的保护首先应尽快恢复种群大小,使遗传变异的丧失减少到最低程度。

其次,片断化种群对于生物多样性保护仍有重要意义。一方面,残留的个体是种群恢复的基础;另一方面,虽然生境片断化能够降低种群的遗传多样性,并降低种群对环境变化的适应能力。但残留的小种群仍保存有一定的遗传多样性,加上一些因素能够减轻生境片断化对植物种群的遗传效应,因此只要能够及时得到保护,若可能的话,进一步恢复种群大小,将能有效的保护种群的遗传多样性。对于不能恢复原有生境时,若在残留种群间保留一些作为基因流踏脚石的个体或小种群,在景观水平上形成斑块种群,将能更有效地保护该物种。

如果不能保存物种的全部种群,那么,就应优先考虑保护拥有足够遗传多样性的种群,以使物种能产生适应进化,并能长期生存的种群大小(最小存活种群大小)。Franklin<sup>[54]</sup>根据动物繁育提出,为避免近交和遗传漂变的影响,满足种群短期存活需要 50 个繁殖个体,若要长期存活,则需要 500 个繁殖个体,即所谓的“50/500 法则”。虽然对这个法则存在一些争议<sup>[55]</sup>,关于种群生存力分析的效果也存在异议<sup>[56]</sup>,但仍在物种(尤其是圈养生物)保护中得到广泛的应用,也取得了一些成功。在植物中,由于繁育结构的复杂性,这个法则并不完全适合,应作适当的修正,尤其是不少植物进化出克服近交不良影响的机制。Lande & Schemske<sup>[57]</sup>认为,种群大小存在周期性波动的物种表现出较轻的近交衰退,进化出自交;而影响大的异交种群受近交衰退的影响较大,因而进化出防止近交的机制。

较大的种群间基因流可以减轻片断种群间的空间隔离效应,从而增加总种群的有效种群大小,减轻小种群的近交衰退以及遗传变异的丧失。但基因流也能降低种群的局部变异,阻止适应性分化,对一些适应自交或近交的物种,也可能通过远交衰退降低种群的适合度等,因此较大的基因流有时反而对种群带来不良后果<sup>[28]</sup>。

由于以上原因,加上生境片断化的遗传效应还受物种的生物学特性(如世代长度、繁育结构、种子库等)的影响,因此,针对不同物种遭受生境片断化影响时,应采用不同的对策。

如果物种常以较小种群的形式存在,种群间的遗传分化一般较大,物种的遗传变异大多在种群间,生境片断化带来的近交、遗传漂变对种群内遗传多样性的影响相对较小,但可能使原来的遗传分化程度进一步增大。对于这样的物种,保护措施应尽可能保护较多的种群数目,才能有效地保护物种的遗传多样性,每个种群包含的个体数目并不需要很多。这类植物采用迁地保护措施也很合适,也比较方便。

相反,若物种常以较大的异交种群的形式存在,对近交衰退的耐性较差,生境片断化引起种群变小时带来的遗传效应对其影响很大,应尽快恢复其原有大小,对这类物种应维持较大的种群大小,但需要保护的种群数量不劣于维持数个大的种群,就可以保持物种的遗传多样性,中间保留一些小面积种群作为廊道、踏脚石,以保持基因流的畅通。或者采用人工措施增加基因流,如采用移植、种子交换或进行种群间

的异交,一般认为,增加基因流每代只要很少的基因交换即可,对多年生物种,每20a增大1次就足够了<sup>[28]</sup>。对于这类植物采取异地保护措施不大可行,应以就地保护为主。

## 参考文献

- [1] Saunders D A, Hobbs R J and Margules C R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol.*, 1991, **5**: 18~32.
- [2] Templeton A R, et al. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Ann MO Bot Gard*, 1990, **77**: 13~27.
- [3] Young A, Boyle T and Brown T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecol. Evol.*, 1996, **11**(10): 413~418.
- [4] Mosseler A. Red pine: a model for the loss of genetic diversity in trees. In: Baradat Ph, Adams W T and Muller-Starck G. eds. *Population genetics and genetic conservation of forest trees*. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1995, 359~370.
- [5] Nei M, Maruyama T and Cakraborty R. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1975, **29**: 1~10.
- [6] Watterson G A. Allele frequencies after a bottleneck. *Theor Pop Biol.*, 1984, **26**: 387~407.
- [7] Leberg P L. Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by allozyme electrophoresis. *Evolution*, 1992, **46**(2): 377~494.
- [8] Buchert GP, Rajora O P and Hood J V, et al. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth Eastern white pine in Ontario, Canada. *Conserv Biol.*, 1997, **11**(3): 747~758.
- [9] Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, **16**: 97~159.
- [10] Charlesworth B and Charlesworth D. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann Rev Ecol Syst.*, 1987, **18**: 237~268.
- [11] Lacy R C & Lindenmayer D B. A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brush-tail possum *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangeridae: Marsupialia), in South-Eastern Australia, II. Loss of genetic variation within and between subpopulations. *Biol Conserv.*, 1995, **73**: 131~142.
- [12] Rajimann L E L. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conserv Biol.*, 1994, **8**: 1014~1026.
- [13] Prober S M and Brown A H D. Conservation of the grassy white box woodlands: Population genetics and fragmentation of *Eucalyptus albens*. *Conserv Biol.*, 1994, **8**: 1003~1013.
- [14] Moran G F and Hopper S D. Genetic diversity and the insular population structure of the rare granite rock species, *Eucalyptus caesia* Benth. *Aust J Bot.*, 1983, **31**: 161~172.
- [15] Peters G M, Lonie J S and Moran G F. The breeding system, genetic diversity, and pollen sterility in *Eucalyptus pulverulenta*, a rare species with small disjunct populations. *Aust J Bot.*, 1990, **38**: 559~570.
- [16] Billington HL. Effect of population size on genetic variation in a dioecious conifer. *Conserv Biol.*, 1991, **5**: 115~119.
- [17] van Treuren R, Bijlsma R, Van Delden W, et al. The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. *Heredity*, 1991, **66**: 181~198.
- [18] McClenaghan L R and Beauchamp A C. Low genic differentiation among isolated populations of the California fan palm (*Washingtonia filifera*). *Evolution*, 1986, **40**: 315~322.
- [19] Young A, Merriam H G and Warwick S I. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) population. *Heredity*, 1993, **71**: 277~289.
- [20] Ballal S R, Fore S A and Guttman S I. Apparent gene flow and genetic structure of *Acer saccharum* subpopulations in forest fragments. *Can J Bot.*, 1994, **72**: 1311~1315.
- [21] Fore S A and Guttman S I. Spatial and temporal genetic structure of *Asclepias verticillata* L. (whorled milkweed) among prairie patches in a forested landscape. *Can J Bot.*, 1996, **74**: 1289~1297.
- [22] Cardoso M A, Provan J and Powell W, et al. High genetic differentiation among remnant populations of the endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Mol Ecol.*, 1998, **7**: 601~608.
- [23] Apist V J, Hamrick J L and Nason J D. Genetic consequences of fragmentation in a Costa Rican dry forest tree species. *Biotropica*, 1998, **30**(2) (supplement): 15.
- [24] Hogbin P M, Ayre D J and Whelan R J. Genetic variation and reproductive success of road verge populations of the rare shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Heredity*, 1998, **80**: 180~186.
- [25] Morden C W and Loeffler W. Fragmentation and genetic differentiation among subpopulations of the endangered Hawaiian mint *Haplostachys haplostachya* (Lamiaceae). *Mol Ecol.*, 1999, **8**: 617~625.
- [26] Fore S A and Guttman S I. Genetic structure of *Helianthus occidentalis* (Asteraceae) in a preserve with fragmented habitat. *Am J Bot.*, 1999, **86**: 988~995.
- [27] White G M, Powell W and Boshier D. The dynamics of pollen detected in a fragmented population of *Swietenia humilis* (Zucc.) using SSRs as marker system. *Biotropica*, 1998, **32**(2) (supplement): 13~14.
- [28] Ellstrand N G and Elam D R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Am J Bot.*, 1993, **24**: 217~242.
- [29] Coates D J. Genetic diversity and population genetic structure in the rare chattering grass wattle, *Acacia anomala*



*Court. Aust J Bot.*, 1988, **36**: 273~286.

- [30] Prober S M, Tompkins C, Moran C G, *et al.* The conservation genetics of *Eucalyptus paliiformis* L. Johnson et Blaxell and *E. parviflora* Cambage, two rare species from south-eastern Australia. *Aust J Bot.*, 1990, **38**: 79~95.
- [31] McCue K A and Holsford T P. Seed bank influences on genetic diversity in the rare annual *Clarkia springvillensis* (Onagraceae). *Am J Bot.*, 1998, **85**(1): 30~36.
- [32] McDonald D B and Hamrick J K. Genetic variation in some plants of Florida scrub. *Am J Bot.*, 1996, **83**: 21~27.
- [33] Wright S. Evolution and the genetics of populations Vol 2. The theory of gene frequencies. Chicago: University of Chicago Press, 1969.
- [34] 陈小勇, 宋永昌. 安徽黄山西部青冈种群小地理范围的遗传分化. 植物资源与环境, 1998, **7**(1): 10~14.
- [35] Liu E H and Godt M J W. The differentiation of population over short distances. In: Schonewald-Cox C M, Chambers S M, Macbride B. *et al.* eds. *Genetics and Conservation*. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1983, 78~95.
- [36] Sampson J F, Hopper S D and James S H. Genetic diversity and the conservation of *Eucalyptus crucis* Maiden. *Aust J Bot.*, 1988, **36**: 447~460.
- [37] Schnabel A and Hamrick J L. Organization of genetic diversity within and among populations of *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Am J Bot.*, 1990, **77**(8): 1060~1069.
- [38] Fore S A, Hickey R J, Vankat J L, *et al.* Genetic structure after forest fragmentation; a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Can J Bot.*, 1992, **70**: 1659~1668.
- [39] 陈小勇. Meta-种群结构及其遗传后果. 生态学杂志.
- [40] Wade M J and McCauley D E. Extinction and colonization; their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution*, 1988, **42**: 995~1005.
- [41] Hastings A and Harrison S. Meta-population dynamics and genetics. *Ann Rev Ecol Syst.*, 1994, **25**: 167~188.
- [42] Broyles S B and Wyatt R. Allozyme diversity and genetic structure in southern appalachian populations of the milkweed *Asclepias exaltata*. *Syst Bot.*, 1993, **18**: 18~30.
- [43] Yongg A G and Merriam H G. Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity*, 1994, **72**: 201~208.
- [44] Olesen J M and Jain S K. Fragmented plant populations and their lost interactions. In: Loeschke V, Tomiuk J and Jain S K. eds. *Conservation genetics*. Basel: birkhauser, 1994, 417~426.
- [45] Lamont B B, Klinkhamer P G and Witkowski E T F. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii*-a demonstration of the Allee effect. *Oecologia*, 1993, **94**: 446~450.
- [46] Neotropical J D and Hamrick J L. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation; two case studies of neotropical canopy trees. *J Heredity*, 1997, **88**: 264~276.
- [47] Barrett S C H and Eckert C G. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: Kawano S. ed. *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. London: Academic Press, 1990, 229~254.
- [48] Jennersten O. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effect of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conserv Biol.*, 1988, **2**: 359~366.
- [49] Fischer M and Matthies D. Mating structure and inbreeding and outcrossing depression in the rare plant *Gentianaella germanica* (gentianaceae). *Am J Bot.*, 1997, **84**: 1685~1692.
- [50] Lamont B B, Rees R G, Witkowski E T F, *et al.* Comparative size, fecundity and ecophysiology of roadside plants of *Banksia hookeriana*. *J Appl Ecol.*, 1994, **31**: 137~144.
- [51] Lamont B B, Whitten V A, Witkowski E T F, *et al.* Regional and local (road verge) effects on size and fecundity in *Banksia mentziesii*. *Aust J Ecol.*, **19**: 197~205.
- [52] Aldrich P R and Hamrick J L. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science*, 1998, **281**: 103~105.
- [53] MacArthur R H and Wilson E O. The theory of island biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1967.
- [54] Franklin I R. Evolutionary changes in small populations. In: Soule M E and Wilcox B A. eds. *Conservation Biology: An Evolution, Ecology Perspective*. Sunderland, MA: Sinauer, 1980, 135~149.
- [55] 张大勇, 姜新华. 遗传多样性与濒危植物保护生物学研究进展. 生物多样性, 1999, **7**(1): 31~37.
- [56] Ludwig D. Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*, 1999, **80**: 298~310.
- [57] Lande R and Schamske D W. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 1985, **39**: 24~40.