

植物保护遗传学

王峥峰, 彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要:从遗传多样性、系统发育和地理系统发育角度对当前保护遗传学在植物保护中的作用进行了探讨。在植物保护过程中, 要考虑种群遗传多样性的大小, 在就地和迁地保护的过程要减少近交和远交衰退影响, 并可利用遗传标记为提供关于种群大小、基因流动等方面的信息。系统发育和地理系统发育的研究在于了解物种进化的历史, 以确定物种保护单元。同时结合两个具体生态学问题(生境片断化和外来种)对当前植物保护遗传学的研究进行了介绍, 揭示了保护遗传学在植物保护上重要作用和不可取代性, 为今后研究提供参考。

关键词:植物; 保护遗传学; 遗传多样性; 系统发育; 地理系统发育; 生境片断化; 外来种

Plant conservation genetics

WANG Zheng-Feng, PENG Shao-Lin (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 158~172.

Abstract: The goal of conservation biology is to conserve global biodiversity. In order to accomplish this monumental task, the field of conservation biology must be multi-disciplinary; one of its essential disciplines is conservation genetics. Author consider two aspects of conservation genetics: (1) population genetic issues relating to the maintenance of genetic variability, avoiding inbreeding and outbreeding depression, and using genetic markers for conservation, and (2) systematic issues relating to the recognition of "evolutionary units" for preservation. The application of conservation genetics to ecological problems such as habitat fragmentation and alien species is also considered.

One objective of plant conservation geneticists is to describe plant genetic variation and structure. Genetic diversity is essential long-term species adaptability. Populations with many alleles may be better capable of dealing with changes in their surroundings such as herbivores, diseases or climate change. Populations with high genetic diversity or unique alleles are often considered priorities for genetic conservation. For species with high genetic structure, more populations must be preserved to conserve the species genetic variation. In conservation and management, attention should also be paid to inbreeding depression (decreased fitness due to mating between related individuals), and outbreeding depression (diminished fitness due to the mixing of genes from highly differentiated and locally adapted populations).

Although DNA markers do not directly confer information about population viability, they can be used to track successful pollen movement and seed dispersal patterns and to describe genetic diversity and

基金项目:国家自然科学基金重大资助项目(39899370); 广东省自然科学基金资助项目(003031)

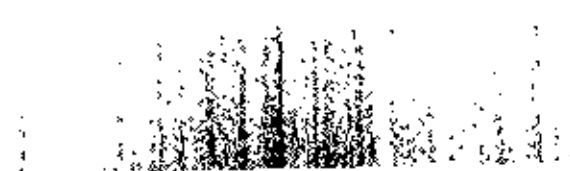
收稿日期:2001-10-28; **修订日期:**2002-10-20

作者简介:王峥峰(1973~), 男, 江苏南京市人, 博士。主要从事分子生态、种群生态的研究工作。E-mail: wzf@scib.ac.cn

Foundation item: Key Project of National Natural Science Foundation of China (No. 39899370); Natural Science Foundation of Guangdong Province (No. 003031)

Received date: 2001-10-28; **Accepted date:** 2002-10-20

Biography: WANG Zheng-Feng (1973~), Doctor. Main research areas include molecular ecology and population ecology. E-mail: wzf@scib.ac.cn



structure. DNA markers can also be used to determine the number of individuals within populations of clonal species, and to identify individuals.

Another objective of conservation genetics is to understand evolutionary processes within and among species in order to define appropriate conservation units. For this, phylogenetic or phylogeographic studies are required.

In phylogenetic studies, the term "evolutionarily significant unit (ESU)" was introduced to describe the fundamental unit that should be the focus of conservation efforts. Due to its controversy, conservation geneticists now recommend considering species ecology and genetics from both historical and current perspectives.

To correlate the phylogeny of populations with their geographical distribution, the term "phylogeography" was coined. Recently, plant phylogeographic studies have benefited from the analysis of chloroplast markers. Many temperate area studies focus on patterns of species genetic variation that were influenced by the last period of glaciation.

Habitat loss and fragmentation usually set in motion processes that threaten species. Many studies have discussed the genetic consequences of fragmentation and habitat loss from theoretical and empirical perspectives. However, there have been relatively few empirical genetic studies in plants, especially from demographic perspectives, which prevents us from understanding whether habitat fragmentation leads to losses of genetic diversities from old generation to young generation. Therefore, more demographic genetic studies of fragmented populations are urgently required.

For alien species, many studies have found that hybridization with related native species occurs. This can lead to speciation or introgression. However, such hybridization can result in the extinction of native species. The mating systems of alien species also play a role in their ability to successfully invade non-native habitats.

More conservation genetics studies are needed to provide baseline information for species conservation and also to judge the success of current management strategies.

Key words: plant conservation genetics; genetic diversity; phylogeny; phylogeography; habitat fragmentation; alien species

文章编号:1000-0933(2003)01-0158-15 中图分类号:Q94 文献标识码:A

植物是人类生存的基础,但人口增加、经济发展所带来的环境压力将使全球三分之二的植物物种濒临灭绝^[1]。虽然各国、各组织已采取行动保护植物资源以防止其进一步丧失,但是濒危植物的数量还在上升。因此如何合理有效地保护它们已成为人类自身生存和发展的迫切要求。

然而是否把物种保护在自然保护区和植物园就万事大吉了呢?事实并非如此,如道格拉斯冷杉(Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii*)的原生种群被保护在美国加利福尼亚地区的几个保护区内,但作为优良林木,道格拉斯冷杉已被广泛种植在保护区的周围,这些人工种群(来自不同地区)的花粉不可避免地影响到了原生种群的遗传结构,使原生种群失去了应有的遗传特异性,减少了保护的价值^[2]。同样的情况也发生在北加利福尼亚黑胡桃树(north California black walnut (*Juglans hindsii*))上,大面积人工种植的黑胡桃树花粉实际上摧毁了原生种群的遗传特异性^[3]。因此在保护区、植物园等建立的基础上开展更多物种保护遗传学研究对于合理利用、保护生物资源非常有意义。但现在此类研究还远远不够,就濒危植物来说,国内开展的保护遗传学研究还较少,包括银杉(*Cathaya argyrophylla*)^[4, 5]、秃杉(*Taiwania flousiana*)^[6]、裂叶沙参(*Adenophora lobophylla*)^[7, 8]、木根麦冬(*Ophiopogon xylorrhizus*)^[9]、缙云卫矛(*Euonymus chloranthoides*)^[10]、四合木(*Tetraena mongolica*)^[11]、高山红景天(*Rhodiola sachalinensis*)^[12]等,更多濒危物种的保护遗传学研究有待今后展开。

保护遗传学(conservation genetics)研究始于 20 世纪 80 年代^[13, 14], 初期研究内容多集中于种群遗传学方面, 并以等位酶为主要研究手段。之后, 随着分子生物学技术的发展及其在保护遗传学上的广泛应用^[15, 16], 使保护遗传学在 20 世纪 90 年代有了长足发展^[17~21], 无论在研究广度还是在研究深度上都有延伸, 已成为保护生物学研究中非常重要的分支学科^[15]。当前的保护遗传学研究一方面以种群遗传学理论为基础, 研究物种(种群)遗传变异, 探讨其在环境变化和人为活动影响下变化过程, 另一方面通过进化系统学(Evolution systematics)的理论和方法了解物种(种群)进化历史, 为生物资源的保护和利用提供理论和实践依据。保护遗传学同时也融合了生态学、分子生物学、生物地理学、生物数学等多种学科的理论和方法, 即具有很强的理论基础, 又具有丰富的实践内涵, 可以说没有保护遗传学参与的生物保护将是粗糙和不合理的。

由此, 保护遗传学研究大致有两个方面的内容, 一是探讨物种各种群遗传变异, 二是了解物种(种群)进化历史。前者主要通过物种各种群遗传多样性的调查研究, 了解各种群遗传结构及其相互关系^[22, 23], 确定种群保护和利用的优先级(如遗传多样性大小状况、是否拥有特有等位基因)、防止种群就地和迁地保护中出现近交衰退、远交衰退现象等; 后者主要利用系统发育(phylogeny)和地理系统发育(phylogeography)了解物种(种群)的进化历史, 明确物种(种群)在进化中所处的地位^[24], 为物种保护提供信息。因此本文将从上述两个方面介绍当前植物保护遗传学的研究, 同时就两个具体生态问题(生境片断化和外来种)中的保护遗传学进行介绍。

1 遗传多样性

遗传多样性是指地球上所有生物携带的遗传信息的总和, 是生物多样性的的重要组成部分^[8, 25~29]。各物种的遗传多样性是这一遗传多样性的基本组成单元。

物种是由包括若干个体的若干种群组成。同一种群不同遗传差异的个体形成了种群内的遗传多样性; 而各种群由于随机遗传漂变、自然选择和其它原因又造成各种群间的遗传差异, 即某些种群具有另一些种群不具有的特殊等位基因, 或不同种群拥有不同的等位基因频率。因此种群内和种群间的遗传多样性构成了物种遗传多样性的总和。物种的遗传多样性不但是维持其繁殖活力、抗病虫害能力和适应环境变化的基础, 也是人类利用改良、创造新的栽培植物和家养动物品种的源泉^[8, 26, 28~36]。当前生物物种遗传多样性大量丧失已是不争的事实^[37], 全球 300 000 种维管束植物的遗传多样性已明显减少^[11], 即使具有若干健康种群的物种也不例外^[30]。遗传多样性的丧失, 不仅仅是我们可能丧失对生物进化历史进程深入探讨的机会, 而且更重要的是, 生物对未来环境适应性将降低并因此导致灭绝, 从而人类进一步发展依托的生物资源不复存在。

1.1 确定种群保护和利用的优先级

1.1.1 考虑遗传多样性的大小 为了合理和有效的开展物种保护遗传学研究, 首要的一步是了解物种的遗传多样性^[38, 39]并保护遗传多样性^[40], 因此遗传多样性大的种群是保护首选^[41]。当种群间出现较大的遗传分化时, 代表了物种遗传多样性分散在各种群之中^[42~47], 此时更多的种群需被保护。对于不同遗传分化下需保护多少种群才能在最大程度维持物种更多的遗传多样性可见祖元刚等^[8]介绍。

保护和维持物种最大遗传多样性也是人们在生产实践中所必须遵循的原则。例如在植树造林等的实践过程中, 要从拥有最大遗传多样性的种群中采种, 最好在“遗传同质区(genetically homogeneous regions, 指具有相似的遗传多样性及其组成的地区)”内广泛采集种源, 力求遗传多样性最大。

假如只从较少的植株取种, 不但将丢失大量的遗传变异^[48], 后代也可能会出现瓶颈效应^[39], 导致后代较小的遗传多样性, 影响到个体对今后变化环境的适应性, 这特别对自交不亲合的物种不利^[49]。和这种采种策略具有相似后果的是在森林经营过程中, 只留少量成体(大树)作为母树(seed tree, 种源供应者)。Rajora 等^[50]在对白松(*Pinus strobes*)的研究中发现, 当大约只有 25% 的白松用作母树时, 大约 26% 的等位基因将丧失, 特别是那些低频度(low frequency)和稀有等位基因。但在对 *Eucalyptus sieberi* 的研究中, Moran 等^[39]发现采用“留存母树”进行森林经营的方式似乎没有对后代的遗传多样性造成影响, 但是问题的关键是留存的母树群体是否保留了原有种群遗传多样性的大小, 而不仅仅是看它们对后代的遗传多样

性贡献大小。

对于作物育种,遗传多样性也为人们提供指导^[51]。普通小麦(*Triticum aestivum*)是四倍体小麦和粗山羊草(*Aegilops tauschii*)的一个亚种 *ssp. strangulata* 杂交形成。粗山羊草的另一亚种为 *ssp. eusquarrosa*。通过 RAPD(random amplified polymorphic DNA)研究表明,粗山羊草 *ssp. eusquarrosa* 有着比粗山羊草 *ssp. strangulata* 更多遗传多样性,所以孔令让等^[51]认为应选用前者作为普通小麦改良的对象。

当物种各种群在整个分布区内都有较小的遗传分化,即各种群的遗传多样性相差不大时,那么开展育种工作时,重点放在种群内优良品种的筛选上即可,不必花费更多的精力进行种群间杂交育种工作^[52]。

种群遗传多样性的大小变化状况还可以作为环境污染的监测指标^[53]和生物防治指标^[54],如低的遗传多样性可能代表了杂草抗性(抗药性、虫性等)性不强^[54],普通的农药可以适用以去除它们。

1.1.2 保护具有特殊等位基因的种群 如果种群的遗传多样性较低,同时并不包含新的等位基因,那么其保护的价值就小了,保护的重点将放在保护遗传多样性大的种群上;但如果种群有特殊等位基因,那么对其进行保护很有必要^[49, 55],因为这些特殊等位基因可能和种群适应性相关,是保护和利用的潜在资源。

1.2 防止近交衰退和远交衰退

1.2.1 防止近交衰退 近交衰退很早就得到人们的注意^[56],因为人类本身就存在这一问题(指近亲结婚)。近交衰退产生原因是近交增加了有害等位基因纯合几率,导致个体适合度的下降。但由于近交衰退受物种、环境等多方面的影响,因此目前尚无普适性的规律可循^[13, 36, 57]。如在人工环境中,近交衰退现象并不象自然环境那么明显,可能的原因是人为环境有优越的水、热、营养、竞争较少、害虫较少等^[58]。而另一方面,近交(自交)使得种群可以减小遗传负荷(genetic load),而人为增加遗传多样性反而可能增加遗传负荷,因此如何找到这之间的平衡点将是今后的研究重点^[59]。

在种群近交研究中,一个值得注意的问题是,多数研究中只给出种群整体的近交系数大小,而事实上种群中的个体近交程度表现并不一致。Sweigart 等^[60]对 *Mimulus guttatus* 种群中每个个体的近交状况进行研究后发现,虽然从个体水平上看大多数个体为异交个体,但少数近交个体的存在导致了种群水平上的较大的近交系数($F=0.19$, 个体近交系数的平均值为 0.16, 两者差异不显著)。

当种群个体数量减少时,近交衰退现象不可避免。但近交衰退最大的受害者是那些较大种群^[61],因为对于长期维持小种群的物种来说它们多有自交亲和系统^[62]。

在生产实践中,近交衰退的影响显然没有被广泛注意,例如在国内,多数绿化苗木的遗传多样性尚未研究,交配系统也不清楚,种源的采集多集中于同一棵植株或少数较大的植株上,没有广泛采种,这将在以后不可避免导致采用这些种源的人工林低的遗传多样性,并将使这些人工林的后代受到近交衰退的影响,影响人工林的自然更新。

如果考虑近交衰退的影响,在采集种子等过程中,先要了解采集的种子本身是否是近亲交配的结果,要避免在某一个体或遗传相似度大的个体中采集过多的种子,以减少近亲繁殖的潜在危害。在之后的播种等过程中,要有意识的把植株与植株之间的间距拉远一些,以得到更大的遗传多样性和遗传相似度低的后代以减少近亲繁殖^[59]。

1.2.2 防止远交衰退 远交衰退和近交衰退一样会产生较多问题^[41, 57, 63-65]。对于远交衰退,有两种解释:生态解释指由于两个不同的种群分别适应了各自不同的环境,存在基因型×环境相互作用(genotype×environment interaction),而它们的交配将“稀释”这些适应基因。遗传解释认为种群由于受不同的选择和遗传漂变的影响而拥有不同的遗传组合(genetic architecture),如上位效应、显性效应等,而两个种群的交配将打破这些组合,引起后代适应性的下降。有时这种适应性的下降可能不在 F_1 代表现出来,反而造成杂种优势,但适应性下降将在 F_2 或更后的几代表现出来^[63]。

Montalvo 和 Ellstrand^[63]在对 6 个 *Lotus scoparius* 种群的研究证明远交衰退存在于不同种群的交配后代中。在温室的均一环境中,不同种群的遗传距离(genetic distance)越大,远交衰退(指标为每朵花所产生的种子和种子萌发率)表现越强烈;而把远交萌发的幼苗移植野外(两个不同地点)后,在其中一个地点一年半左右时间内全部移植的个体死亡,另一地点只有 55% 的个体存活。综合研究表明,与正常交配比较,

远交导致后代 40%~50% 的适合度下降。

这些种群在自然状况下有没有杂交? 是否也有远交衰退? Montalvo 和 Ellstrand^[53]的解释是种群之间存在自然的杂交, 但这些杂交后代生活在特殊的杂交生境(hybrid habitat)中, 这些生境人为不可模拟, 且其远交衰退程度小于人为杂交的结果。

考虑到远交衰退的影响, 种群之间的移植最好在遗传同质区内进行, 在没有实验的基础上尽量不要种植(播种)至同质区外, 以减少远交衰退影响。种群之间相似的遗传多样性和较低的遗传分化^[38]是判断是否存在远交衰退的一个标准, 较低的遗传分化代表种群有相似的进化历史, 可防止远交衰退^[33, 39, 56, 63]。要注意的是, 在某些情况下, 即使在种群间高到基因流作用下, 自然选择也会导致种群适应性差异(adaptive differences), 而低的种群间遗传分化并不能代表种群间没有适应性差异, 因此还是要特别注意在人为进行种群之间交流的时候要考虑这些适应性差异, 不要盲目进行种群间杂交^[66]。

另外由于一些濒危物种的种群非常小, 导致种群有害等位基因的固定。为了避免这些有害遗传变异所导致的物种灭绝, 从外地引进相关的种群个体或亚种(subspecies)可帮助种群遗传恢复(genetic restoration)。但有人认为这将同时稀释掉这些种群所拥有的适应当地生境的等位基因(adapted alleles), 但 Hedrick 和 Kalinowski^[16]认为并非如此。对此还需更多的研究。

1.3 遗传标记

对于无性繁殖的植物来说, 通过遗传多样性的调查, 可以了解个体的基因型, 从而确切知道基株(genet)的数目^[67], 而仅从形态学往往会过高估计^[68, 69], 这在实际的保护工作中会导致不必要的浪费。这种过高估计的另一个后果是盲目乐观, 如 *Lyonothamnus floribundus* 为美国加利福尼亚沿海诸岛的特有植物。在 Santa Cruz 岛上, 原有估计这一物种的个体数可达 32000 株, 但 RAPD 研究结果表明实际基株数约为 1125 个, 大大小于原有估算, 因此需增大保护力度^[69]。

还可以通过遗传多样性的研究寻找种群或种族(race)的特有等位基因标记。虽然这些标记并不代表种群生活状态、存活率, 但却可用于跟踪、鉴别个体, 了解其自然或人为的迁移过程、扩散模式、复合种群(meta-population)结构^[38]等。

在传统的种子扩散研究中, 多采用种子标记的方法, 这一方法在野外工作繁琐, 不易跟踪, 测量不精确, 而用遗传标记却提供了快速、准确方法, 它既可跟踪种子的传播, 也可通过种子萌发的幼苗来反推种子的传播方式, 这是传统的方法无法做到的。

例如当需要把不同的地区的种质资源单独保护时(如前言中提到的道格拉斯冷杉和北加利福尼亚黑胡桃树), 为防止其它地区种质的遗传影响, 就可以通过遗传标记研究物种花粉、种子等的扩散模式、扩散距离等, 以确定不同种质之间应相隔多远才不会导致相互之间的遗传污染^[70]。

有时, 人为引进了不适宜的非当地物种会对当地种群造成危害, 如破坏当地种群的抗病性共适应基因组合, 这就可以通过特异性标记有选择的清除这些外来个体, 而不危害到当地种群个体^[38]。如在西班牙, 西伯利亚榆(Siberian elm, *Ulmus pumila*)是在 16 世纪被当做观赏植物引进, 具有某种抗病性(Dutch elm disease resistance)。西班牙的当地野生榆(Field elm, *Ulmus minor*)不具有这种抗病性。在野外, 这两种榆树可自然杂交, 杂合体也具有抗病性, 这使野生榆处于不利地位, 有被竞争排除出生态系统的可能。由于野生榆与其杂合体从外形上不易区分, 因此从遗传标记的角度进行野生榆及其杂合体的鉴别对于野生榆的保护非常重要, Cogolludo-Agustin 等^[71]为此进行了同工酶方面的研究, 并筛选出有效标记。同时可喜的是渐渗杂交在野生榆中并未出现, 同时野生榆更多行无性繁殖, 这也为野生榆的保护提供了有利条件。

在一些特殊情况下, 物种的遗传标记还可帮助了解木材的非法采伐地, 作为司法证据应用。

2 系统发育和地理系统发育

2.1 系统发育

系统发育是进化学研究的一个分支, 其目的在于帮助了解物种的进化历史和进化机制。通过遗传学手段进行物种系统发育的研究可以帮助人们弄清那些在形态分类上模棱两可的“种”, 从而明确需保护的物种, 为制定合理的保护措施提供依据。如果没有明确划清物种之间的界限, 保护将是无的放矢^[72], 也无法确

定保护力度^[48]。在此人们强调了对那些有特殊系统演化历史的物种的保护,特别是那些单属单种植物。

对于此类研究,使用 DNA 标记的优越性可见 Ryder^[73]和 Bowen^[71]等的论述。Bowen^[71]特别强调了 DNA 序列分析的优越性,因为通过 DNA 序列分析可以比较系统发育树的树枝长度(branch length),从而进行物种分类;而结合突变率的估算,又可把这一树枝长度转换为年代长度,从而确定各物种大致分离时间;而以分子为时间标尺又可帮助了解物种的形成时间,这些都为物种的保护提供了非常有用的依据。

除物种之间的系统发育关系研究,种群之间的系统发育关系也是研究的重点^[48,74],其目的在于从更低的水平判断各种群进化历史、进化特殊性及其相互联系,从而确定保护对象和保护强度。

对于种群间遗传差异更进一步认识的是关于“进化显著单元(evolutionarily significant unit, ESU)”。

2.1.1 进化显著单元 为了确定种群的独特性,进化显著单元(ESU)被提出并被广泛应用。进化显著单元被定义为存在历史隔离、独立进化、应被单独处理(management)和优先保护的种群^[76],主要通过遗传学方法(如在动物中可对线粒体 DNA 进行分析,在植物中对叶绿体 DNA 进行分析等)测定种群间等位基因频率变化、种群间的遗传分化以及系统发育研究来判定^[45]。这一定义的好处在于所选择的保护单元可以从随机漂变引起的中性遗传变异检测出^[33]。

进化显著单元虽然是一个非常诱人的术语,并且在感性上易于理解,但在实际中对这一概念的定义和应用却是混乱的(见 Crandall 等^[76]对这一术语定义的历史回顾)。Crandall 等^[81]认为这一术语是不适宜的,应该抛弃,并提出判断种群进化差异的新标准,这一标准建立在比较历史上和现在物种种群之间是否存在交流的基础之上:

(1) 生态可交换性(ecological exchangeability) 其核心在于判断个体在不同种群之间是否可以自由移动,是否拥有相同的生态位(ecological niche)。这一标准具体可以通过种群不同生活史特征、形态差异、生境差异, QTL(Quantitative trait loci)和等位酶差异来判断。

(2) 遗传可交换性(genetic exchangeability) 种群之间是否出现基因流不畅而限制了新遗传变异的扩散。这一标准具体可以通过分子生物学的手段,如微卫星体(microsatellites)、DNA 序列(叶绿体 DNA、线粒体 DNA、核 DNA)以及等位酶方法进行检测。

(3) 进一步判断上述差异(或隔离)是历史造成的还是新近产生的。这可通过例如花粉分析重建物种当时所处的群落类型、气候,判断其以往的地理分布等,通过分析物种之间的系统发育关系,推算物种进化历史,通过 DNA 突变率估算物种进化时间等。

2.1.2 其它 虽然分子遗传标记可以用于区分、划分出需保护的物种(种群)分类单元,但分子遗传标记不直接提供关于物种(种群)适应环境的性状信息^[77]。因此 Olfeit 等^[77]认为物种(种群)保护单元的确定要结合遗传特征和形态特征,其它研究也强调了这一点^[78]。

Turner 等^[79]在对澳大利亚稀有物种 *Eucalyptus risdonii* 研究后发现,这一物种可能起源于 *E. tenuiramis*。同时 *E. tenuiramis* 和黑皮桉叶桉(*E. amygdalina*)的分布区与 *E. risdonii* 分布区临近, *E. risdonii* 丰富的遗传多样性来源于与 *E. tenuiramis* 和黑皮桉叶桉的基因交流,因此他们认为物种的保护不应是孤立的保护单个物种,而是要对与这个物种在遗传上有相互作用(interact)的物种同时进行保护,以保护物种的进化过程(evolution process)。

但是,当前的系统发育在保护遗传学中的作用受两方面的限制,一是由于遗传标记和数据处理方法的不同,使各研究所得的系统发育树不一致;二是植物系统学家和各类保护人员之间沟通太少^[72]。

2.2 地理系统发育

地理系统发育是在原有研究物种系统发育的基础上考虑其地理分布影响,最初是 Avise 等^[80]在研究动物线粒体 DNA 多态性时,发现其多态型与种群的地理分布有关而提出的。这种相关性主要是与种群地理隔离和物种有限的扩散能力有关。

一个简单的地理系统发育的例子可见图 1。

由图 1-1 可以看到如果物种(种群)的形成是由地理隔离引起时,物种(种群)所在的地理分布区呈明显的单系分支(monophyletic clade),即 A 和 B, C 互为单系(reciprocal monophyly), B 和 C 互为单系;但当

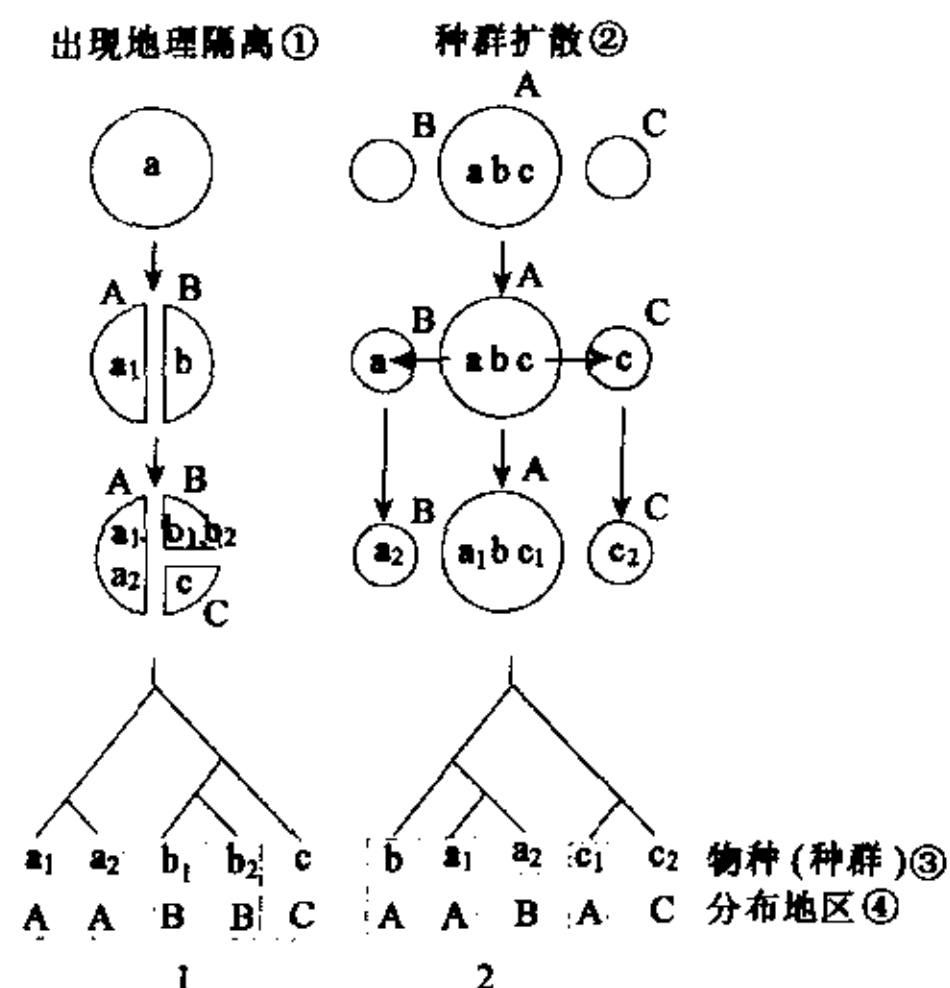


图 1 模拟两种不同状况下(地理隔离和种群扩散)物种(种群)地理系统发育(仿 Avise^[81])

Fig. 1 Species (population) phylogeographic tree resulted from vicariance and dispersal (from Avise^[81])

① Vicariance, ② Dispersal, ③ Species (population), ④ Distribution region

立者效应影响;作为历史痕迹,它们可保留至今^[65],并可能是形成当前物种遗传结构的主要原因^[84, 85]。因此通过物种地理系统发育的研究,就可以了解物种历史上的分布及其遗传状况,理解当前物种的分布及其遗传状况的由来;而由于每一物种都有其各自的扩散路线,又可依此探讨物种迁移过程中的进化与适应^[86],为物种保护提供依据。

“避难地”中的种群遗传多样性要较其扩散地的种群高^[87],也是保护的热点地区(hot spots),但在具体研究中还需参照有关地理、历史信息。如 Walter & Epperson^[88]在对美国 10 个红松(*Pinus resinosa*)种群的 cpSSR(chloroplast Simple Sequence Repeat)分析中发现,虽在 Maine, New Hampshire 和 Vermont 3 个地方的种群有着高的遗传多样性(H_e : 0.653, 0.277, 0.254, 其它种群为 0~0.138),但这 3 个地方实际上在上个冰期为冰所覆盖,不可能是红松的避难地,3 个种群高的遗传多样性实际是由于不同种源混合的结果。

植物地理系统发育的研究得益于叶绿体 DNA。其基因组较小,对于遗传漂变、瓶颈效应等较核 DNA 敏感^[89],单亲遗传(uniparentally inherit)^[86, 90~93]特性同时可以追溯物种起源和迁移。另外线粒体虽然也有用于植物地理系统发育的研究中^[94],但还不多。

国内关于植物地理系统发育的研究尚未开始,需加强这方面的工作。

3 具体生态问题中的物种保护遗传学

3.1 生境片段化

对于生境片段化的种群遗传影响已有详细阐述^[95],包括片段化对种群遗传变异、遗传分化和基因流以及繁育系统影响。由陈小勇^[95]及其他人的研究,可以看出,生境片段化的遗传影响是及其复杂的,是包括物种交配系统、种子散布方式、种群大小、片段化时间、种群隔离历史等在内的多因素作用结果^[47, 96~98]。但生境片段化对物种的最终影响并非不可知,其关键在于从多世代的角度跟踪观测,研究随着时间的变化种群遗传变异如何变化,从而有针对性地采取有效的措施进行物种保护^[98],但多数研究忽略了这一点,只从单一世代的角度分析比较片段化与非片段化种群之间遗传结构^[99]。

White 等^[100]在洪都拉斯(Honduras)对 *Swietenia humilis* 的研究结果表明,由于生境片段化时间不长,片段化种群中有较多个体是在生境片段化之前就已生长,因此片段化种群遗传结构与连续种群相比尚未

物种(种群)形成是由扩散机制所引起时,这种单系分支状况就不存在了(如图 1-2)。因此在实际研究中,可以通过物种(种群)的系统发育关系,并结合其地理分布来探讨物种(种群)进化历史,当然这将比图 1 所模拟的复杂得多。

地理系统发育同样可用于保护单元的确定^[82],即不同地理发育历史的种群应该不同对待,他们代表了不同的进化历史,有其各自的遗传特异性^[83],需分开单独保护。

目前,在植物方面,较多的地理系统发育的研究是利用分子遗传手段探讨上一个冰期过后,物种各种群迁移进化历史。在上一个冰期中,物种不同的种群由于地理分布的不同,有些种群处于冰封区,种群个体全部灭绝;有些种群可能处在“避难地”,虽然个体数量锐减,但并未灭绝。对于这些存活的小种群,由于受遗传漂变影响,很多稀有等位基因丢失,种群遗传多样性减小。灾难过后,“避难地”的种群在恢复的过程中,遗传结构将受到瓶颈效应(个体数量减少)影响;而种群在从“避难地”向周围地区扩散过程中,扩散种群不仅受地理因素和种群生物学特性的影响,还将可能受到建立者效应影响;作为历史痕迹,它们可保留至今^[65],并可能是形成当前物种遗传结构的主要原因^[84, 85]。因此通过物种地理系统发育的研究,就可以了解物种历史上的分布及其遗传状况,理解当前物种的分布及其遗传状况的由来;而由于每一物种都有其各自的扩散路线,又可依此探讨物种迁移过程中的进化与适应^[86],为物种保护提供依据。

发生较大变化,但他们认为片断化种群中出现的低频率等位基因(low-frequency alleles)丢失现象与生境片断化有关,并且片断化种群越小,这一现象越明显。但由于他们并未提及种群世代,因此这一低频率等位基因丢失现象是否影响到了片断化种群后代遗传结构,并造成遗传危害,不得而知。Young 等^[101]通过对比片断化和未片断化生境中的加拿大糖槭(*Acer saccharum*)后代(指 seedlings)的遗传结构研究后认为,片断化生境中的种群(指 seedlings)并未出现遗传多样性的减小,也未受近交和遗传漂变的影响,他们认为这可能和片断化种群较大、片断化时间不长和种群基因流增大有关。但由于他们没有进行片断化种群后代、亲代遗传结构的比较,无法判断生境片断化是否已造成片断化种群后代遗传结构偏离亲代,虽然并未发生遗传危害。

与上述研究不同的是 Dayanandan 等^[102]、Aldrich & Hamrick^[103]和 Aldrich 等^[104]采用世代分析的方法,对各自不同的物种所开展的工作。

Dayanandan^[102]通过对哥斯达黎加(Costa Rica)的 *Carapa guianensis* 亲代与后代(指 adults 和 saplings)以及片断化生境和未片断化生境中的种群遗传结构进行比较和分析,发现片断化生境中的后代虽未受到近交影响,但其遗传结构已明显偏离亲代,同时其等位基因丰富程度(allelic richness)已有下降。Aldrich 和 Hamrick^[103]和 Aldrich 等^[104]在同一地区对 *Symphonia globulifera* 的研究中发现片断化生境中的亲代(指 adults)由于在片断化之前就已生长,因此生境片断化对其遗传结构影响较小,但片断化种群中的后代(指 seedlings)遗传结构明显受到近交影响,且不同片断化生境中种群后代之间的遗传分化也增大了,同时他们还发现生境片断化使得少数亲代个体生长繁殖上占优势,造成片断化生境中多数后代来源于这少数几个个体,由此在后代产生遗传瓶颈。

由此可见,生境片断化过程中的种群遗传影响研究并非简单地验证生境片断化是否造成种群遗传危害,而在于从世代更替的角度进行种群遗传动态的比较和分析,从而较准确把握生境片断化过程中的种群遗传变异规律。

对于这一研究方案,并非所有的情况下都必须,如欧洲刺柏(*Juniperus communis*)现分布在英国的南部和北部。其南部分布区内的种群受人为的影响较大,种群已无法更新,但北部种群相对较大,更新良好^[105]。在这种情况下,无需更多的遗传研究,就可说明减少南部种群人为干扰至关重要。

3.2 外来物种

外来种在世界上普遍存在^[106]。但只有那些影响到当地经济、社会发展^[107, 108]以及其它物种遗传多样性的外来种才是被清除、改造的对象。

外来种在引进之初,种群数目较小,因此对于成功定居的外来种,它们如何克服瓶颈效应、建立者效应等是被关注的话题,但这方面的研究还不多。多次引进可能是某些外来种适应性强和广泛分布的一个原因^[109]。另外从 Nei 等^[110]的模拟研究看,如果种群在遭受瓶颈效应后繁殖较快,其遗传多样性恢复会很快,适应能力也会较大。突变的影响似乎并不大^[111]。

3.2.1 外来种因杂交(渐渗杂交)获得适应性造成生态危害 *Rhododendron ponticum* 是在 1763 年左右被引进到英国,在英国它的天敌很少,因此生长良好,对当地的生态造成危害。通过 cpDNA 和 rDNA 的研究, Milne & Abbott^[106]认为这些 *R. ponticum* 应来源于利比利亚(Iberian)地区,即西班牙和葡萄牙的一些地区。但这些地区年最低气温在 10~12℃ 之间,而英国的最低气温要低于此,因此 Milne & Abbott 认为 *R. ponticum* 耐寒性主要源于它与英国当地物种 *R. catawbiense*(能耐 -50℃ 的严寒)渐渗杂交而获得的。

互花米草(*Spartina alterniflora*)是在 20 世纪 70 年代中期从美国东部引入到美国西部 San Francisco 湾的, RAPD^[112]和 cpDNA^[91]研究表明它可和当地物种 *S. foliosa* 发生杂交,杂交体可与 *S. foliosa* 回交(backcross)。杂交体开花时间介于两亲本之间,其花粉的数量多、存活率大,可以竞争过 *S. foliosa* 的花粉,对 *S. foliosa* 生存造成威胁^[91],同时杂交体有着和 *S. foliosa* 不同的生态适应性,并可取代原有 *S. foliosa*,对当地生态环境造成危害^[112]。

另一种情况是,外来种和当地种可杂交,但产生的杂交体不能与亲本交配,使其遗传杂交危害较小,但其生态影响不容忽视。如 Anttila 等^[91]在文中提到,互花米草在 19 世纪被引进至英国南部,它和当地物种

海岸米草(*S. maritima*)杂交产生杂交体大米草(*S. anglica*)。大米草并不和其亲本交配,但有着较强的生态适应能力,对当地生态造成危害。

外来种除了可与当地种进行杂交而获得更大的适应性,外来种之间的杂交以及引入的外来种本身是杂交体时也可引起较大的生态危害^[115],如引入澳大利亚的 *Onopordum* 属的几种植物本身可能就混有杂交体,被引入后它们之间又可相互杂交获得更大的适应性,造成生态危害^[111]。

关于外来种由于杂交获得更大适应性的原因 Ellstrand 和 Schierenbeck^[115] 总结为:①杂交增加遗传变异,产生新的基因型;②杂种优势,这种优势由多倍体、无性生殖方式(如无融合生殖)等所固定下来;③杂交减少了有害等位基因形成纯合的几率,使杂交体适应性增强。

3.2.2 生殖方式、交配系统 Pappert 等^[116]对外来种 *Pueraria lobata* 的遗传变异进行了研究。*P. lobata* 是在 19 世纪后期 20 世纪上半叶作为景观植物、饲料引进美国,现扩散在美国东南部。他们发现虽然 *P. lobata* 行无性生殖,但种群内高的遗传变异显然与种群的有性生殖有关,他们并未对有性生殖和无性生殖在种群成功定居和之后的扩散方面各起什么作用进行更深入的研究。

一个有趣的结果是 Amsellem 等^[117]对 *Rubus alceifolius* 的研究。*R. alceifolius* 大致在 19 世纪中叶被引入印度洋岛屿和澳大利亚,在其中 5 个被引入地区(Madagascar, La Réunion, Mauritius, Mayotte, Queensland)中,*R. alceifolius* 在 Madagascar 的种群有着高的遗传多样性,但入侵性(invasive)较小,而另外 4 个种群的遗传多样性较小,但却有大的人侵性,可能原因是这 4 个种群拥有适应当地生境的基因型,这些基因型通过无性生殖的方式固定下来。

在交配系统方面, Daehler^[118]对上面提到的 *S. alterniflora* 进一步的研究发现,虽然其引进时个体较少,但并无近交衰退现象发生,可能的原因是在新的生境中 *S. alterniflora* 受到较少的竞争,使自交个体得以存活;另外当个体较少时,个体间异交几率减少,交配系统转向了自交亲和(self-fertility)类型。但外来种是否普遍存在这一现象还有待进一步研究。

关于外来种,彭少麟和向言词^[107]曾从生态系统的角度有较详细的阐述,但是如何通过遗传学手段来了解其扩散,建立种群扩散模型,从而对其行为进行监测和预测还研究不够。

4 结论

植物保护遗传学的研究并非限于本文介绍的几个方面,更多如杂交体的保护问题、交配系统(如自交不亲和系统)在植物保护遗传学中的作用^[57]、如何用分子遗传学手段进行种群统计学(demography)研究、转基因植物问题^[119,120]等,更细如在物种的迁地保护中:(1)所需的采样(种群)数目应为多少;(2)哪些种群需要重点采集,哪些需较少关注;(3)每一种群的采样(个体)数应为多少;(4)如采集种子,那么采集的种子数又为多少?采集策略又是什么:只从较少的母树上采集种子还是从更多的母树上采集种子?采集的对象(母树)之间的间隔应为多大?(5)是否需要隔(几)年重新采集?(6)不同地点的种群是否可在同一地点混植等问题,都需要从保护遗传学角度进行研究以给出合适的答案,以指导实际工作。

在当前国内开展生态保护和生态恢复的研究和实践过程中,也需要把保护遗传学的研究作为先期研究工作重点,更多考虑物种(间)遗传变异、进化历史,使制定的生态保护和生态恢复目标在生物层次上保护住物种进化独特性(如前言中所介绍的道格拉斯冷杉和北加利福尼亚黑胡桃树例子),维持住其进化潜力(如在植树造林过程中使物种拥有最大的遗传多样性,减少近交衰退、远交衰退等影响),以得到投入产出的最大比例,这在当前遗传多样性研究未受普遍重视的情况下非常必要^[108]。

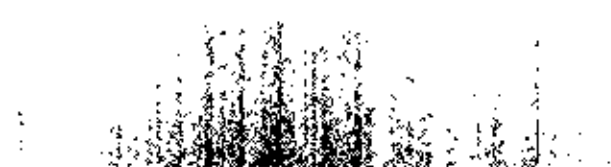
保护遗传学并非狭隘的濒危物种的保护,也不仅仅是生境保护的辅助研究^[20],而是和其它所有的保护生物学学科一样处于非常重要的地位,并将在揭示生物物种自然进化历史方面起更大的作用。

References

- [1] The Gran Canaria Declaration: Calling for a Global Program for Plant Conservation. <http://www.bgei.org.uk>. 2000.
- [2] Frankel O H, Brown A H D, Burdon J J. *The Conservation of Plant Biodiversity*. UK: Cambridge University

- Press, 1995.
- [3] Knapp E E and Dyer A R. When do genetic consideration require special approaches to ecological restoration? In: Fiedler P. L. and Kareiva P. M. eds. *Conservation Biology: for the Coming Decade*. 2nd. New York: Chapman & Hall, 1998. 345~363.
- [4] Wang X Q, Zhou Y P, Zhang D M, et al. Genetic diversity of *Cathaya argyrophylla* with RAPD analysis. *Sci. in China (serial C)*, 1996, **26**(5): 436~441.
- [5] Ge S, Wang H Q, Zhang C M, et al. Genetic diversity and population differentiation of *Cathaya argyrophylla* in Bamian Mountain. *Acta Bot. Sin.*, 1997, **39**(3): 266~271.
- [6] Chen B W, Hong J S, Shi X B. Study on genetic diversity of *Cunninghamia lanceolata* and *Taiwania flousiana* by using chloroplast microsatellites. *Scientia Silvae Sin.*, 2000, **36**(3): 46~51.
- [7] Ge S and Hong D Y. Studies of morphological and allozyme variation of the endangered *Adenophora lobophylla* and its widespread congener *A. potaninii*. *Acta Gene. Sin.*, 1999, **26**(4): 110~117.
- [8] Zu Y G, Zhang W H, Yan X W, et al. *Conservation Biology of Endangered Plant: Adenophora lobophylla*. Beijing: Science Press, 2000.
- [9] He T H and Ge S. Mating system, paternity analysis and gene flow in plant population. *Acta Phytoecol. Sin.*, 2001, **25**(2): 144~154.
- [10] Deng H P and He P. The isozymic variation and genecological differentiation of the endangered species *Euonymus chloranthoides*. *J. South China Normal Univ.*, 1997, **22**(4): 379~384.
- [11] Zhang Y J and Yang C. Comparative analysis of genetic diversity in the endangered shrub *Tetraena mongolica* and its related congener. *Acta Phytoecol. Sin.*, 2000, **24**(4): 425~429.
- [12] Zu Y G, Yan T F, Zhou F J. A preliminary study on genetic variation and endangered mechanism of *Rhodiola sachalinensis* natural population. *Bull. Bot. Res.*, 1998, **18**(3): 304~310.
- [13] Frankel O H and Soul M E. *Conservation and Evolution*. London, Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- [14] Schonewald-Cox C M, Chambers S M, MacBryde B, et al. *Genetics and Conservation*. California, Menlo Park: Benjamin/Cummings, 1983.
- [15] Li M, Wei F W, Xie J, et al. New branch of conservation biology: conservation genetics. *Sichuan J. Zoo.*, 2001, **20**(1): 16~19.
- [16] Zan Q J, Li M G, Zhang J L, et al. Study progress of molecular conservation genetics. *Ecol. Sci.*, 2000, **19**(2): 30~36.
- [17] Schierwater B, Streit B, Wagner G P, et al. *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Germany, Berlin: Birkhsauer Verlag, 1994.
- [18] Smith T B and Wayne R K. *Molecular Genetics Approaches in Conservation*. New York Oxford University Press, 1996.
- [19] Loeschcke V, Tomiuk J, Jain S K. *Conservation genetics*. Switzerland: Birkhauser Verlag Basel, 1994.
- [20] Avise J C and Hamrick J L. *Conservation Genetics: Case History from Nature*. USA: Chapman & Hall, 1996.
- [21] Karp A, Isaac P G, Ingram D S. *Molecular Tools for Screening Biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1998.
- [22] Fritsch P and Rieseberg L H. The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in conservation genetics. In: Smith T. B. and Wayne R. K. eds. *Molecular Genetics Approaches in Conservation*. New York: Oxford University Press, 1996. 54~73.
- [23] Karl S A. Application of anonymous nuclear loci to conservation biology. In: Smith T. B. and Wayne R. K. eds. *Molecular Genetics Approaches in Conservation*. New York: Oxford University Press, 1996. 38~53.
- [24] Avise J C. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. New York: Chapman and Hall, 1994.
- [25] Ma K P, Qian Y Q, Wang C. Trends on biodiversity studies. In: Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences eds. *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1994. 1~12.
- [26] Chen L Z. Present status of biodiversity conservation and related issues. In: Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences eds. *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1994. 13~35.
- [27] Hu Z A and Wang H X. Basic principles and methods for genetic divertiy research. In: Biodiversity Committee of

- Chinese Academy of Sciences eds. *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1994. 117~122.
- [28] Ge S and Hong D Y. Genetic diversity and its detection. In: Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences eds. *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1994. 123~140.
- [29] Jiang Z G, Ma K P, Han X G. *Conservation Biology*. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1997.
- [30] Primack R and Ji W Z. *A primer of conservation biology*. Beijing: Chinese Forest Press, 2000.
- [31] Hu Z A and Zhang Y P. *Genetic Diversity of Animals and Plants in China*. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1997.
- [32] Hamrick J L and Godt M J W. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A. H. D., Clegg M. T., Kahler A. L. et al. eds. *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*. USA, Sunderland: Sinauer Associates, 1989. 43~63.
- [33] Clegg M T. Plant genetic diversity and the structure to measure the selection. *Heredity*, 1997, **88**: 1~7.
- [34] Bowen B W. Preserving genes, species, or ecosystem? Healing the fractured foundations of conservation policy. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**(supply): 5~10.
- [35] Coates D J. Defining conservation units in a rich and fragmented flora: implications for the management of genetic resources and evolutionary processes in south-west Australian plants. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 329~339.
- [36] James S H. Genetic systems in the south-west flora: implications for conservation strategies for Australian plant species. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 341~347.
- [37] He J S and Ma K P. Advances in biodiversity inventory and monitoring. In: Biodiversity Committee, the Chinese Academy of Sciences et al. eds. *China's Biodiversity Conservation toward the 21st Century*. Beijing: Chinese Forestry Press, 2000. 316~330.
- [38] Haig S M. Molecular contributions to conservation. *Ecology*, 1998, **79**(2): 413~425.
- [39] Moran G F, Butcher P A, Glaubitz J C. Application of genetic markers in the domestication and utilization of genetic resources of Australasian tree species. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 313~320.
- [40] Rosseto M, Harriss F C L, Mclauchlan A, et al. Interspecific amplification of tea tree (*Melaleuca alternifolia*-Myrtaceae) microsatellite loci-potential implications for conservation studies. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 367~373.
- [41] Ferguson M E, Ford-Lloyd B V, Robertson L D, et al. Mapping the geographical distribution of genetic variation in the genus *Lens* for the enhanced conservation of plant genetic diversity. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**: 1743~1755.
- [42] Fischer M and Matthies D. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *Am. J. Bot.*, 1998, **85**(6): 811~819.
- [43] Liu Z L and Zhao G F. Population genetics and its implications for conservation of rare and endangered plants. *Chin. Biodiver.*, 1999, **7**(4): 340~346.
- [44] Fischer M, Husi R, Prati D, et al. RAPD variation among and within small and large populations of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae). *Am. J. Bot.*, 2000, **87**(8): 1128~1137.
- [45] Gaudeul M, Taberlet P, Bottraud I T. Genetic diversity in an endangered alpine plant, *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae), inferred from amplified fragment length polymorphism markers. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 1625~1637.
- [46] Martin J P and Bermejo J E H. Genetic variation in the endemic and endangered *Rosmarinus tomentosus* Huber-Morath & Maire (Labiatae) using RAPD markers. *Heredity*, 2000, **85**: 434~443.
- [47] Schmidt K and Jensen K. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 678~689.
- [48] Li J, Tao Y, Zhen S Z, et al. Isozymatic differentiation in local population of *Glycine soja* Sieb. & Zucc. *Acta Bot. Sin.*, 1995, **37**(9): 669~676.
- [49] Allphin L, Michael D, Harper K T. Genetic diversity and gene flow in the endangered dwarf bear poppy, *Arctomecon humilis* (Papaveraceae). *Am. J. Bot.*, 1998, **85**(9): 1251~1261.
- [50] Rajora O P, Rahman M H, Buchert G P, et al. Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes*) in Ontario, Canada. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 339~348.



- [51] Kong L R, Dong Y T, Jia J Z. Random amplified polymorphism of DNA analysis in *Aegilops tauschii*. *Acta Bot. Sin.*, 1998, **40**(3): 223~227.
- [52] Huang Q Q, Wang L H, Nobuhiro Tomaru, *et al.* The genetic variation of isozyme in natural populations of masson Pine. *Acta Gene. Sin.*, 1995, **22**(2): 142~151.
- [53] Keane B, Pelikan S, Toth G P, *et al.* Genetic diversity of *Typha latifolia* (Typhaceae) and the impact of pollutants examined with tandem-repetitive DNA probes. *Am. J. Bot.*, 1999, **86**: 1226~1238.
- [54] Muller-Scharer H, Fischer M. Genetic structure of the annual weed *Senecio vulgaris* in relation to habitat type and population size. *Mol. Ecol.*, 2001, **10**: 17~28.
- [55] Wolf A T, Howe R W, Hamrick J L. Genetic diversity and population structure of the serpentine endemic *Calystegia collina* (Convolvulaceae) in northern California. *Am. J. Bot.*, 2000, **87**(8): 1138~1146.
- [56] Hedrick P W and Kalinowski S T. Inbreeding depression in conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, 2000, **31**: 139~162.
- [57] Zhang D Y and Jiang X H. Progress in studies of genetic diversity and conservation biology of endangered plant species. *Chin. Biodiver.*, 1999, **7**(1): 31~37.
- [58] Oostermeijer J G B, Berholz A, Poschlod P. Genetic aspects of fragmented plant populations. In: Settle J., Margules C., Poschlod P., *et al.* eds. *Species Survival in Fragmented Landscapes*. Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. 93~101.
- [59] Krauss S L. Patterns of mating in *Persea mollis* (Proteaceae) revealed by an analysis of paternity using AFLP: implications for conservation. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 349~356.
- [60] Sweigart A, Karoly K, Jones A, *et al.* The distribution of individual inbreeding coefficients and pairwise relatedness in a population of *Mimulus guttatus*. *Heredity*, 1999, **83**: 625~632.
- [61] Meffe G, Carroll C R and contributors. *Principle of Conservation Biology*, 2nd. Massachusetts, Sunderland: Sinauer Associates, INC publishers, 1997.
- [62] Karron J D. Genetic consequences of different patterns of distribution and abundance. In: Kunin W E and Gaston K J eds. *The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-common Differences*. London: Chapman & Hall, 1997. 174~189.
- [63] Montalvo A M and Ellstrand N C. Nonlocal transplantation and outbreeding depression in the subshrub *Lotus scoparius* (Fabaceae). *Am. J. Bot.*, 2001, **88**: 258~269.
- [64] Young A G and Murray B G. Genetic bottlenecks and dysgenic gene flow into re-established populations of the grassland daisy, *Rutidosia leptorrhynchoidea*. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 409~417.
- [65] Byrne M and Macdonald B. Phylogeography and conservation of three oil mallee taxa, *Eucalyptus kochii* ssp. *kochii*, ssp. *plenissima* and *E. horistes*. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 305~312.
- [66] Lande R. Extinction risks from anthropogenic, ecology, and genetic factors. In: Landweber L. F. and Dobson A. P. eds. *Genetics and the extinction of species; DNA and the conservation of biodiversity*. USA, New Jersey, Princeton: Princeton University of Press, 1999. 1~22.
- [67] Esselman E J, Jianqiang L, Crawford D J, *et al.* Clonal diversity in the rare *Calamagrostis porteri* ssp. *Insuperata* (Poaceae): comparative results for allozymes and random amplified polymorphic DNA (RAPD) and intersimple sequence repeat (ISSR) markers. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**: 443~451.
- [68] Tyson M, Vaillancourt R E, Reid J B. Determination of clone size and age in a Mallee *Eucalypt* using RAPDs. *Aust. J. Bot.*, 1998, **87**: 161~172.
- [69] Bushakra J M, Hodges S A, Cooper J B, *et al.* The extent of clonality and genetic diversity in the Santa Cruz Island ironwood, *Lyonothamnus floribundus*. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**: 471~475.
- [70] Dawson I K, Waugh R, Simons A J, *et al.* Simple sequence repeats provide a direct estimate of pollen-mediated gene dispersal in the tropical tree *Gliricidia sepium*. *Mol. Ecol.*, 1997, **6**: 179~183.
- [71] Cogolludo-Agustin M A, Agundez D, Gil L. Identification of native and hybrid elms in Spain using isozyme gene markers. *Heredity*, 2000, **85**: 157~166.
- [72] Hopper S D. How well do phylogenetics inform the conservation of Australian plants. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 321~328.
- [73] Ryder O A, McLaren A, Brenner S, *et al.* DNA Banks for Endangered Animal Species. *Science*, 2000, **288**: 275

- ~277.
- [74] Brown A H D and Brubaker C L. Genetics and the conservation and use of Australian wild relatives of crops. *Aust. J. Bot.*, 2000, **48**: 297~303.
- [75] Gillies A C M, Navarro C, Lowe A J, *et al.* Genetic diversity in mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs. *Heredity*, 1999, **83**: 722~732.
- [76] Crandall K A, Bininda-Emonds O R P, Mace G M, *et al.* Considering evolutionary processes in conservation biology. *TREE*, 2000, **15**(7): 290~295.
- [77] Olfe J P, Furnier G R, Luby J J. What data determine whether a plant taxon is distinct enough to merit legal protection? A case study of *Sedum integrifolium* (Crassulaceae). *Am. J. Bot.*, 2001, **88**: 401~410.
- [78] Hansen K T, Elven R, Brochmann C. Molecular and morphology in concert: tests of some hypotheses in Arctic *Potentilla* (Rosaceae). *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 1466~1470.
- [79] Turner C, Wiltshire R J E, Potts B M, . Allozyme variation and conservation of the Tasmanian endemics, *Eucalyptus risdonii*, *E. tenuiramis* and *E. coccifera*. *Conser. Gene.*, 2000, **1**: 209~216.
- [80] Avise J C, Arnold J, Ball M, *et al.* 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **18**: 489~522.
- [81] Avise J C. *Phylogeography: the history and formation of species*. USA, Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- [82] Taberlet P. The use of mitochondrial DNA control region sequencing in conservation genetics. In: Smith T. B. and Wayne R. K. eds. *Molecular genetics approaches in conservation*. USA, New York: Oxford University Press, 1996. 143~142.
- [83] Mace G M, Smith T B, Bruford M W, *et al.* An overview of the issues. In: Smith T. B. and Wayne R. K. eds. *Molecular Genetics Approaches in Conservation*. USA, New York: Oxford University Press, 1996. 3~21
- [84] Utelli A, Roy B A, Baltisberger M. History can be more important than 'pollination syndrome' in determining the genetic structure of plant populations: the case of *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae). *Heredity*, 1999, **82**: 574~584.
- [85] Gehring J L and Delph L F. Fine-scale genetic structure and clinal variation in *Stilene acaulis* despite high gene flow. *Heredity*, 1999, **82**: 628~637.
- [86] Dumolin-Lapègue S, Demesure B, Fineschi S, *et al.* Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics*, 1997, **146**: 1475~1487.
- [87] Lowe A J, Gillies A C M, Wilson J, *et al.* Conservation genetics of bush mango from central/west Africa: implications from random amplified polymorphic DNA analysis. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 831~841.
- [88] Walter R and Epperson B K. Geographic pattern of genetic variation in *Pinus resinosa*: area of greatest diversity is not the origin of postglacial population. *Mol. Ecol.*, 2001, **10**: 103~111.
- [89] Vendramin G G, Anzidei M, Madaghiele A, *et al.* Distribution of genetic diversity in *Pinus pinaster* Ait. as revealed by chloroplast microsatellites. *Theo. Appl. Gene.*, 1998, **97**: 456~463.
- [90] Vendramin G G, Anzidei M, Madaghiele A, *et al.* Chloroplast microsatellite analysis reveals the presence of population subdivision in Norway spruce (*Picea abies* K.). *Genome*, 2000, **43**: 68~78.
- [91] Anttila C K, King R A, Ferris C, *et al.* Reciprocal hybrid formation of *Spartina* in San Francisco Bay. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 765~770.
- [92] Matos J A, Schaal B A. Chloroplast evolution in the *Pinus montezumae* complex: a coalescent approach to hybridization. *Evolution*, 2000, **54**(4): 1218~1233.
- [93] Xiang L, Werth C R, Emery S N, *et al.* Population-specific gender-biased hybridization between *Dryopteris intermedia* and *D. carthusiana*: evidence from chloroplast DNA. *Am. J. Bot.*, 2000, **87**(8): 1175~1180.
- [94] Tomaru N, Takahashi M, Tsumura Y, *et al.* Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *Am. J. Bot.*, 1998, **85**(5): 629~636.
- [95] Chen X Y. Effects of habitat fragmentation on genetic structure of plant populations and implications for the biodiversity conservation. *Acta Ecologica Sinica.*, 2000, **20**(5): 884~892.
- [96] Archibald J K, Wolf P G, Tepedino V J, *et al.* Genetic relationships and population structure of the endangered Steamboat buckwheat, *Eriogonum ovalifolium* Var. *williamsiae* (Polygonaceae). *Am. J. Bot.*, 2001, **88**: 608~



- 615.
- [97] Coates D J and Hamley V L. Genetic divergence and the mating system in the endangered and geographically restricted species, *Lambertia orbifolia* Gardner (Proteaceae). *Heredity*, 1999, **83**: 418~427.
- [98] Fore S A and Guttman S I. Genetic structure of *Helianthus occidentalis* (Asteraceae) in a preserve with fragmented habitat. *Am. J. Bot.*, 1999, **86**(7): 988~995.
- [99] Collevatti R G, Grattapaglia D, Hay J D. Population genetic structure of the endangered tropical tree species *Caryocar brasiliense*, based on variability at microsatellite loci. *Mol. Ecol.*, 2001, **10**: 349~356.
- [100] White G M, Boshier D H, Powell W. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**: 1899~1909.
- [101] Young A G, Merriam H G, Warwick S I. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity*, 1993, **71**: 227~289.
- [102] Dayanandan S, Dole J, Bawa K, et al. Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Mol. Ecol.*, 1999, **8**: 1585~1592.
- [103] Aldrich P R and Hamrick J L. Reproductive dominance of pasture tree in a fragmented tropical forest mosaic. *Science*, 1998, **281**: 103~105.
- [104] Aldrich P R, Hamrick J L, Chavarriaga P, et al. Microsatellite analysis of demographic genetic structure in fragmented populations of the tropical tree *Symphonia globulifera*. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**: 933~944.
- [105] Van Der Merwe M, Winfield M O, Arnold G M, et al. Spatial and temporal aspects of the genetic structure of *Juniperus communis* populations. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 379~386.
- [106] Milne R I, Abbott R J. Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 541~556.
- [107] Peng S L and Xiang Y C. The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(4): 560~569.
- [108] Hu Z A. Creative biodiversity prospect on biodiversity science in the 21 century. *Chin. Biodiver.*, 2000, **8**(1): 36~40.
- [109] Pappert R A, Hamrick J L, Donovan L A. Genetic variation in *Pueraria lobata* (Fabaceae) an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States. *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 1240~1245.
- [110] Nei M, Maruyama T, Chakraborty R. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1975, **29**: 1~10.
- [111] Crooks J A, Soul M E. Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: Standlund O. T., Schei P. J., Viken A. eds. *Invasive Species and Biodiversity Management*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. 1~7.
- [112] Daehler C C, Strong D R. Hybridization between introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*; Poaceae) and native California cordgrass (*S. foliosa*) in San Francisco Bay, California, USA. *Am. J. Bot.*, 1997, **84**(5): 607~611.
- [113] Hollingsworth M L, Hollingsworth P M, Jenkins G I, et al. The use of molecular markers to study patterns of genetic diversity in some invasive alien *Fallopia* spp. (Polygonaceae). *Mol. Ecol.*, 1998, **7**: 1681~1691.
- [114] O'hallon P C, Peakall R, Briese D T. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) reveals introgression in weedy *Onopordum* thistles: hybridization and invasion. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**: 1239~1246.
- [115] Ellstrand N C and Schierenbeck K A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness of plants? *PNAS*, 2000, **97**(13): 7043~7050.
- [116] Pappert R A, Hamrick J L, Donovan L A. Genetic variation in *Pueraria lobata* (Fabaceae) an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States. *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 1240~1245.
- [117] Amsellem L, Noyer J L, Le Bourgeois T, et al. Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**: 443~455.
- [118] Daehler C C. Inbreeding depression in smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*, Poaceae) invading San Francisco Bay. *Am. J. Bot.*, 1999, **86**(1): 134~139.
- [119] Wei W, Qian Y Q, Ma K P. Gene flow between transgenic crops and their wild related species. *Acta Bot. Sin.*

1999, 41(4): 343~348.

- [120] Wilkinson M J, Davenport I J, Charters Y M, *et al.* A direct regional scale estimate of transgene movement from genetically modified oilseed rape to its wild progenitors. *Mol. Ecol.*, 2000, 9: 983~991.

参考文献

- [4] 汪小全, 邹喻苹, 张大明, 等. 银杉遗传多样性的 RAPD 分析. 中国科学(C 辑), 1996, 26(5): 436~441.
- [5] 葛颂, 王海群, 张灿明, 等. 八面山银杉林的遗传多样性和群体分化. 植物学报, 1997, 39(3): 266~271.
- [6] 陈伯望, 洪菊生, 施行博. 杉木和秃杉群体的叶绿体微卫星分析. 林业科学, 2000, 36(3): 46~51.
- [7] 葛颂, 洪德元. 濒危物种裂叶沙参及其近缘广布种泡沙参的遗传多样性研究. 遗传学报, 1999, 26(4): 410~417.
- [8] 祖元刚, 张文辉, 阎秀峰, 等. 濒危植物裂叶沙参保护生物学. 北京: 科学出版社, 2000.
- [9] 何田华, 葛颂. 植物种群交配系统、亲本分析以及基因流动研究. 植物生态学报, 2001, 25(2): 144~154.
- [10] 邓洪平, 何平. 濒危植物缙云卫矛的同工酶变异及生态遗传分化. 西南师大学报(自然版), 1997, 22(4): 379~384.
- [11] 张颖娟, 杨持. 濒危物种四合木与其近缘种霸王遗传多样性的比较研究. 植物生态学报, 2000, 24(4): 425~429.
- [12] 祖元刚, 颜廷芬, 周福军. 高山红景天(*Rhodiola sachalinensis*)遗传变异及其濒危机制的探讨. 植物研究, 1998, 18(3): 304~310.
- [15] 李明, 魏辅文, 谢菁, 等. 保护生物学—新分支学科——保护遗传学. 四川动物, 2001, 20(1): 16~19.
- [16] 管启杰, 李鸣光, 张军丽, 等. 分子遗传保护研究进展. 生态科学, 2000, 19(2): 30~36.
- [25] 马克平, 钱迎倩, 王晨. 生物多样性研究的现状与发展趋势. 见: 中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 1~12.
- [26] 陈灵芝. 生物多样性保护现状及其对策. 见: 中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版, 1994. 13~35.
- [27] 胡志昂, 王洪新. 研究遗传多样性的基本原理和方法. 见: 中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 117~122.
- [28] 葛颂, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法见: 中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 123~140.
- [29] 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 保护生物学. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1997.
- [30] Primack R, 季维智. 保护生物学基础. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [31] 胡志昂, 张亚平. 中国动植物的遗传多样性. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1997.
- [37] 贺金生, 马克平. 生物多样性编目和监测的进展. 见: 中国科学院生物多样性委员会编. 面向 21 世纪的中国生物多样性保护. 北京: 中国林业出版社, 2000. 316~330.
- [43] 刘占林, 赵桂仿. 居群遗传学原理及其在珍稀濒危植物保护中的应用. 生物多样性, 1999, 7(4): 340~346.
- [48] 李军, 陶芸, 郑师章, 等. 同工酶水平上野生大豆种群内分化的研究. 植物学报, 1995, 37(9): 669~676.
- [51] 孔令让, 董玉琛, 贾继增. 粗山羊草随机扩增多态性 DNA 研究. 植物学报, 1998, 40(3): 223~227.
- [52] 黄启强, 王莲辉, 户丸信弘, 等. 马尾松天然群体同工酶遗传变异. 遗传学报, 1995, 22(2): 142~151.
- [57] 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.
- [95] 陈小勇. 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. 生态学报, 2000, 20(5): 884~892.
- [107] 彭少麟, 向言词. 植物外来种入侵及其对生态系统的影响. 生态学报, 1999, 19(4): 560~569.
- [108] 胡志昂. 从知识创新展望 21 世纪生物多样性科学. 生物多样性, 2000, 8(1): 36~40.
- [119] 魏伟, 钱迎倩, 马克平. 转基因作物与其野生亲缘种间的基因流. 植物学报, 1999, 41(4): 343~348.