

生境片段化对植物的遗传影响^{*}

李 静¹, 叶万辉¹, 葛学军^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650;

2. 中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 生境片段化指大片连续的生境被分割成空间隔离的小生境的现象。通常认为, 生境片段化使植物残遗种群由于经历随机遗传漂变和高水平的近交以及基因流的下降, 而发生遗传侵蚀, 遗传多样性下降, 遗传结构改变, 变得更加分化。但近期的研究证明, 并不是所有的片段化事件都导致植物种群遗传变异丧失, 且种群间的基因流甚至有可能增加了。片段化对植物种群的遗传作用还受到诸如世代长短的种间差异、片段化前的丰富度、有性和无性繁殖系统的多样性、种子库以及和传粉媒介及种子传播者的相互作用等的影响。

关键词: 生境片段化; 遗传多样性; 遗传结构; 分化; 遗传变异

中图分类号: Q14 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2005) S2-0193-07

生境破坏和片段化对全球陆地植物生态系统构成了严重威胁, 其对生物多样性特别是遗传多样性的影响日益受到关注, 因为人类活动导致越来越多的自然生境发生改变, 在极端情况下, 曾经广布的植物群落现在却处于发育不全的状态, 其种群仅包含了建群种, 并限制分布在小的地理隔离的残余生境中。所谓生境片段化, 即连续生境被分割成一些小的空间独立的单元^[1]。其内涵为生境由单一、均质和连续的整体趋向于复杂、异质和不连续的镶嵌体或嵌块^[2], 是在人为活动和自然干扰下, 大块连续分布的生境, 被其它非适宜生境分割成许多面积较小的生境斑块(岛屿)的过程^[3]。生境片段化不仅对生物性和物理性的生态系统过程造成了干扰^[4], 对物种的遗传结构也产生了较大的影响^[1,5]。了解片段化对种群遗传结构的影响及其所产生的后果对残余植物种群的生活力和保护价值的作用成为目前一个重要的研究挑战^[6]。

关于生境片段化的遗传影响, 通常的理论预测是, 小的隔离种群将丢失其遗传多样性, 变得更加分化, 造成这种结果的原因包括①片段化时发生的建立者效应; ②随机遗传漂变增加; ③近交增加和④种群间基因流下降^[5,7]。这些预测暗示, 种群生存将变得困难, 存在物种灭绝的风险。短期内, 杂合性的丢失会降低个体的适合度(近交衰退)和残余种群的生活力; 长期内, 等位基因丰富度的下降则会限制物种对选择压力改变的反应能力^[8]。

然而, 对植物来说, 一些因素可能会使片段化的遗传影响复杂化。这些因素包括物种间寿命长短的差异, 片段化前的结构和丰富度^[9], 有性和无性繁殖系统的多样性^[10], 种子库、花粉和种子介导的基因传播^[11], 以及也许也是最重要的一点即与传粉动物及种子传播者这些载体相互作用间的差异^[1,12]。同时, 对日益增加的片段化现象, 这些反应也不可能是普遍的。首先, 一些植物自然生存在处于非干扰生境的异质种群结构中, 在这种情况下, 虽然发生了生境片段化, 但其遗传模式可能并不会改变。其次, 长寿命植物种, 尤其是那些具有长期处于休眠状态种子库的物种, 能够几十年甚至上百年进行自我调节以防止片段化带来的影响。于是, 残遗片段种群交配系统的近期改变所产生的遗传后果有可能在一段相当长的时间内并不能被检测到^[13]。

近期对片段化植物种群的研究得到了非常不同的结果。尽管遗传变异会随着残遗种群规模的下降而减少, 但事实显示并不是所有的片段化都导致了遗传丢失^[14], 不同类型的遗传变异(例如等位酶对应数量变异)对应的变化也不相同^[15,16]。一些结果甚至是违反直觉的。例如对风媒传粉和传播的糖枫 *Acer saccharum* 的两个研究表明, 片段化能够增加种群间的基因流, 打破局部区域性的遗传结构^[17]。

因此只有对更多的植物种和更宽的生态环境开

* 收稿日期: 2005-08-15

基金项目: 中国科学院华南植物园领域前沿资助项目

作者简介: 李静(1979年生), 女, 博士生; 通讯联系人: 葛学军; E-mail: xjge@scbg.ac.cn

展研究, 尤其是对片断化种群受到的遗传影响进行调查, 我们才能得到足够的信息以建立持续的管理对策, 最大程度的减少生境片断化对全球陆地植物生态系统构成的威胁。这里我们基于已经开展的研究, 总结其结果, 分析了生境片断化对植物种群遗传方面的作用。

1 种群遗传变异

理论上, 生境片断化主要通过两条途径导致种群发生遗传变异的丧失。①Frankel 和 Soule^[8] 预测种群规模的瞬时减小, 作为片断化时的明显现象, 能够通过遗传瓶颈作用导致由源基因库的下降所引起的等位基因的实质性丢失。该现象发生的程度取决于生境丧失的程度, 及其自身的随机化水平。然而只有当种群剧烈减小时, 杂合子的瞬间丢失才明显可见。②伴随着最初的变异丧失, 这些数目少, 被隔离了几个世代的种群由于随机遗传漂变, 即等位基因频率在世代间的随机变化的作用, 继续丧失其等位基因^[18, 19]。片断化生境上的残遗种群由于规模小, 遗传漂变的作用将更加突出。虽然这是一个非定向的进化因子, 但最终仍将导致每个位点固定在一个等位基因上, 使种群内等位基因, 尤其是稀有等位基因丢失。例如, Young 等^[9] 对濒危雏菊 *Rutidosia leptorrhynchoides* 片断化种群遗传结构的研究发现, 尽管总体变异水平很高, 但在许多情况下, 那些只保存了少数繁殖个体的种群, 局限分布在小的残余生境中, 它们表现出了种群水平上的遗传多样性下降。这些下降中大部分都是稀有等位基因的剔除造成的。而这些等位基因的丢失可能正是片断化时的建立者效应和随后几代中遗传漂变导致的随机丢失引起的。对其它一些遭受了生境破坏和片断化的植物种的研究, 在种群大小和等位基因丰富度间也发现了相似的效应 (例如 *Grevillea macleayana*^[13]; *Eucalyptus albens*^[14])。

生境片断化后, 大的、连续分布的种群被分割成空间上相对隔离的种群, 从而造成了异质种群结构。Prober 和 Brown^[14] 在对 *Eucalyptus albens* 的研究中, 就隔离对种群遗传变异的影响发现了一些有趣的现象。对于那些繁殖体小于 500 的小残遗种群, 当与较大的种群相距不超过 250 m 时, 并没有显示出等位基因丰富度的明显下降, 而隔离较远的具有相似规模的残遗种群则表现出遗传变异的缺乏。这一结果暗示可能存在一个片断化阈值, 在此阈值之下, 隔离对种群的遗传变异没有影响, 而超过了这个阈值, 变异就会丢失。Cruzan^[20] 在草本土著种 *Scutellaria montana* 片断化种群遗传参数的基础上对

其异质种群圆直径 (即每个种群周围外切区域内的种群数目) 进行了逐步回归分析 (stepwise regression analysis), 揭示了 2 个水平上的片断化阈值: 一个是 2 km, 在这一范围内, 小的异质种群导致较高水平的自交或同胞交配; 另一个是 8 km, 在这一范围内, 异质种群大小和高水平的遗传变异呈正相关。基于此结果, 作者认为和遗传参数变化表现出最密切关系的异质种群直径将代表一个地理范围, 超过了这个范围局部种群数目的变化都会对遗传过程产生较大的影响。

异质种群的大小是一个复杂因素, 因为它对变异的维持和选择作用的有效性具有多方面的作用。种群大小持续不变的下降会通过遗传漂变导致多样性的丢失, 遗传漂变是世代之间取样作用的结果, 损失速率与有效种群大小有关。虽然种群大小和遗传多样性之间的正相关关系在许多植物中都得到了报道^[21, 22], 符合小种群不能维持和大种群一样高水平的多样性这一假设, 但一些研究也显示出和此预测不同的结果。例 Despres 等^[23] 对 *Trollius europaeus* 大的 *Fennoscandian* 种群的检测发现, 虽然它具有大的种群规模, 但遗传多样性并不是最高的, 原因可能是在种群扩张过程中发生了建立者效应。

同时, Young 等^[9] 在线性尺度上对 *Rutidosia leptorrhynchoides* 种群大小和等位基因丰富度间关系的检测发现, 在繁殖体大于 5 000 的种群中, 等位基因的数目通常都很高; 少于 5 000 个个体的种群, 等位基因的丢失显著, 但变化也较大; 而对包含 20 或 20 个以下个体的种群, 等位基因丰富度一律很低。这说明可能也存在一个种群大小的范围, 在此范围内, 片断化才显著作用于种群的等位基因丰富度。

途径二中遗传漂变的作用不仅与有效种群大小相关, 同时也依赖于植物体的世代数目。世代较短的物种, 例如草本, 将比世代较长的物种, 例如树木, 丢失更多的变异, 因为前者可能经历了更多的随机漂变过程。然而, 当世代发生重叠时, 长命物种的有效种群规模下降, 上边的预测就变得复杂化了^[24]。例如, 三个草本物种 *Salvia pratensis*, *Scabiosa columbaria* 和 *Gentiana pneumonanthe* 与树种 *Eucalyptus albens* 对片断化的相似性反应暗示, 遗传变异的丧失主要是遗传瓶颈的结果, 而非遗传漂变造成的。

还有一点需要指出的是, 以前的研究较多的关注片断化对单个遗传位点的效应。然而, 植物种群的许多适应性的表型变异都是受多基因控制的。种群大小和结构的改变也能够参与此数量遗传变异。

但这些效应难以检测，它需要对表型变异的遗传成分进行分析^[7]。在以往不同的研究中分别发现了迥异的结果^[16]，其原因就是表型变异受到了环境的复杂作用和遗传变异非加和成分的影响。后者在 Widen 等^[15]对单叶千里光 *Senecio integrifolius* 种群数量性状的分析中得到了证明。其结果显示，小的、受干扰种群的加性遗传成分高于大的、未受干扰的种群。

2 杂合性与近交

杂合性是计量个体水平上遗传变异的指标。一个位点上等位基因的数目和频率，近交的水平，及自然选择的方式和强度都可以决定一个种群内的杂合子水平。生境片段化可以通过两种途径降低杂合性。①残遗种群中，杂合子作为遗传多样性下降的一个方式直接丢失；②片段化时，伴随发生近交或同胞交配，从而导致杂合性缺失。前一种情况产生的影响可能很小，因为基因多样性的丢失是种群规模的一个反向作用。后一种情况在片段化生境中非常重要。除了这两个重要的途径，基因流也会导致杂合性缺乏。例如对 *Quercus petraea*^[25]的研究发现，杂合性缺乏的可能原因是来自毛栎的基因渐渗。

当自花授粉增加，或残余的交配体通过小种群内最近共同祖先相关联时，就会发生自交。传粉系统的变化，例如传粉者体系的组成或是对单个传粉者行为的影响，都可以作为改变交配系统的媒介。Cruzan^[20]对 *Scutellaria montana* 隔离种群遗传多样性的检测发现，基因流不能解释杂合子缺乏的观测模式，传粉动物的改变导致的自交才是可能原因。对于自我亲和的物种，传粉者行为的减少会导致较高水平的自交频率^[26-28]，且在生境片段化和隔离种群中常会记录到传粉者服务的减少和传粉动物的缺乏^[29,30]。

杂合性还受到残遗种群大小的影响，但这种影响在不同的情况下结果也不相同。*Swertia pcrennis* 边远岛屿种群的观察杂合度强烈下降，这表明了生境片段化对植物个体遗传多样性的显著作用^[31]。但这一情况非常有趣，因为边远岛屿上种群的变化规模极大，从仅含 7 个开花个体到含 4 446 个开花个体。对 *Eucalyptus albens*^[14]的等位酶研究发现残遗种群大小和等位酶位点的杂合性间存在正的对数关系。而对 *Rutidosia leptorrhynchoides*^[9]的等位酶的研究并没有发现种群大小和杂合性间存在联系。

同时，近交和种群大小之间也存在着潜在的关联。对于 *Eucalyptus benthamii*^[32]，存在一个种群大小和密度的极限，在这个极限下，种群对近交和相

互之间基因流的增加更加敏感。Camden 和 Wallacia 地区较小的残遗种群的近交率显著高于 Kedumba 和 Bents Basin 种群，这可能主要是由 Camden 和 Wallacia 种群内的隔离植株只产生自花传粉种子的结果。这暗示，一旦一个种群的下降超过某一极限（对于 *E. benthamii*，在 30~300 个个体间），开花植株的有限的数量或低密度就会影响传粉者的丰富度和行为。Camden 和 Wallacia 种群内缺乏长距离的花粉流，大部分种内的花粉流发生在相邻的植株间，这都证明了这一假设。此外，*E. benthamii* 和邻近个体交配的倾向意味着如果相容的物种与其具有重叠的开花期，那么片段化不仅增加了近交的可能性还增加了杂交的可能性。幼树叶片的形态和等位基因的组成暗示，Wallacia 种群内大约有 30% 的远交个体，Camden 内约 10% 的远交后代都是和 *E. viminialis* 交配产生的后代。等位基因丰富度和杂合性的下降在 Wallacia 种群中都得到了体现。

由于杂合性经常跟适应性相关，所以对残遗种群杂合度下降首先需要关注的就是由近交衰退导致的适应性下降，及相关种群存活力的下降。例如，Galeuchet 等^[33]在对 *Lychnis flos-cuculi* 的研究中检测到高水平的近交系数及杂交试验中近交对适应性产生了负效应，显示其自然种群内植株的适应性受到近交衰退的影响，近交负荷并没有从小种群中剔除。然而，将生境片段化和杂合性下降及适应性降低明确联系的研究还很缺乏。尽管多数研究都显示生境片段化和繁殖瓶颈的发生引起种群遗传变异的下降，分布地理区域狭窄的物种就更易于灭绝^[18,34]，但 Oostemeijer 等^[35]已经证明，*Gentiana pneumonanthe* 尽管在小的残遗种群中具有较低的杂合性，其杂合性和适应性之间并不存在正相关关系。因此，对于具体的物种还需要进行专门的研究。

在考虑近交衰退对种群存活力的影响时，要注意的一点是小种群内强烈的近交是否和选择作用相结合而抑制不利纯合子的出现，从而剔除不利等位基因，恢复适应性。Preston 等^[36]对热带树种 *Symphonia globulifera* 片段化种群遗传结构的微卫星分析发现其幼树中并没有近交效应，这种近交的缺乏可能是近交衰退的结果，近交衰退剔除了片段化后近交的个体。这被看作减轻了遗传负荷，已经成为保护性研究和争论的主题^[37,38]。同时，另一种可能是环境压力和近交衰退还会导致杂合子过剩，其一个可能的解释是自然选择有利于杂合子应对这些高度片段化种群中的环境变化^[39]。Kang 等^[39]在 *Berchemiella wilsonii* var. *pubipetiolata* 的所有试验种

群中都发现了杂合子过剩。进一步的研究发现, 对于树木来说, 杂合子过剩在成年或老龄阶段是非常普遍的, 非常可能, 在自然条件下生长的植物种群中有利杂合子和/或不利于纯合子的选择是一个普遍的现象。

3 基因流和遗传分化

遗传多样性在种群内和种群间的分布是由种群间基因流的等级决定的。一个物种基因流的程度依赖于它所在生境的分布格局, 种群的大小和隔离程度, 及种群间花粉和种子的移动。一般情况下与生境片段化相关的种群丧失, 以及那些残留种群间干涉性土地使用方式的改变, 将会降低种群间的基因流^[5]。对于靠重力或风力进行种子传播或传粉的物种, 种群间距离的增加将直接减少基因流; 但对依靠动物传粉或传播种子的植物体, 这种作用是间接的, 通过相关联的物种来实现。对于遗传分化, 在片段化后的异质种群中, 局域种群的灭绝和再定居将使种群间遗传分化加大。这是由再定居过程中的建立者效应和瓶颈效应^[40]造成的。

斯堪迪纳维亚 *Anthericum ramosum* 分布在 Gotland 的隔离种群, 其等位酶位点间高水平的多样性反映其内的矮化草地是地理隔离的, 这些隔离草地区域间的基因流相对较低。欧洲金梅草属植物 *Trollius europaeus*^[23] 片段化种群间的基因流受到花粉和种子传播的限制。 *Trollius europaeus* 是一种虫媒传粉植物, 其花粉传播受到它的传粉者, 一种小的, 短命蝇类飞行能力的限制。欧洲花楸 *Sorbus aucuparia*^[41] 种群片段间基因流也受到限制, 导致显著的遗传分化。这些都证明生境片段化增加了种群隔离, 使相互间的基因流降低。

但也有研究显示生境片段化导致种群间的基因流增加^[42, 43]。例如, 同未受干扰或是片段化前的种群相比, *Acer saccharum* 片段化种群的基因流提高了^[17, 44]。Cruzan^[29] 对 *Scutellaria montana* 遗传多样性的检测发现, 该种的遗传变异可能增加了, 因为种群间具有相对高水平的基因流, 每个种群内的植物体可能都较长命, 其持久稳固的种子库也使得它们免受遗传漂变的影响^[45]。White 等^[46] 对墨西哥桃花心木 *Swietenia humilis* 片段化种群遗传变异的微卫星检测显示, 在研究地点的空间范围内, 基因流水平很高。对热带树种遗传变异的研究表明, 和该研究调查情况相似的距离上的种群间只有很少的遗传分化, 这暗示了局域种群间的基因流很强^[47, 48]。

生境片段化不但改变了种群间基因流的大小, 还改变了基因流在种群内和种群间的分布格局。当

和植物的繁育系统相结合时, 这两个决定植物种群内遗传结构的主要因素就会影响其内部基因型的空间分布。这时, 一方面, 残遗种群基因库的混合也许意味着后代的种群受到的遗传影响小于最初的片段化事件^[49]。然而, 另一方面, 如果种群间的遗传结构开始就很显著, 遗传变异的重新分布至少还有一个负面影响, 即由局部基因适应复合型的打破所导致的远交衰退。但远交衰退是否是生境片段化的一个主要或持久的结果还是一个尚未定论的问题^[18, 50]。

关于基因流促进局部适应弹性的一个潜在混淆的概念是 Wright 的转移平衡理论 (shifting balance theory), 即基因流受到限制, 导致了种群的细分, 进而为适应突破创造了最佳的条件。然而, 将转移平衡理论作为人为导致的片段化加速适应的证据是错误的。Wright 的转移平衡理论适合于基因流受到限制但并没有被剔除的情况。在一个完全隔离的局部小种群中, 转移平衡过程由于局部种群中变异的缺乏而发生中断。而且, 最近的理论和实验工作表明, 转移平衡过程运行的基因流水平高于 Wright 最初所预想的情况^[51-54], 并对异质种群起作用, 在这些异质种群中局部灭绝和再定居同时发生。所以当基因流下降到极低的水平时, 即使是转移平衡停止了, 也会促进适应性的改变。因此, 完全或几乎完全的片段化将破坏局部适应的过程, 即使是在转移平衡的状态下^[55]。

4 对其它方面的遗传影响

4.1 对有性生殖和无性生殖的影响

生境片段化造成遗传隔离, 使残遗种群的遗传可塑性缺乏进而导致有性繁殖的失败; 与此相反, 无性生殖则较少或不受影响。例如, DeMauro^[56] 证明了在片段化环境下控制不亲和性位点 (SI loci) 等位基因的固定在稀有雏菊 *Hymenoxys acaulis* var. *glabra* 的小种群中阻止了有性繁殖。Waburton 等^[57] 对北方檀香 *Santalum lanceolatum* 维多利亚残遗种群进行无性繁殖的研究时发现, 生境片段化造成的异质性导致了遗传隔离, 使种群中花粉不育、自交不亲和或是其它种群中雌蕊功能紊乱, 从而对具有自交不相容授粉机制的克隆植物具有重要的保存作用。

4.2 对二倍体和多倍体植物的影响

多倍体植物由于具有更多的遗传多样性, 在小种群中受到的基因腐蚀较少, 生理缓冲能力更强, 因此在小而孤立的种群中, 多倍体植物的生存能力高于相关的二倍体植物。但是, 当生境片段化达到

一定程度, 种群数量变得极小时, 多倍体植物由于稀有等位基因的丢失和近交的增加, 也将和二倍体植物一样, 种群数量下降, 遗传变异被腐蚀或丧失^[38]。

5 总 结

事实说明生境片段化能够影响植物种群的遗传结构, 但这些影响比由简单种群遗传模型所估计的结果复杂的多。长期的片段化加大了种群间的距离隔离, 常常形成不平衡异质种群, 结果新个体不能迁入, 使种群内再定居的频率非常低, 从而易于灭绝。这种种群结构由于局域种群之间没有基因流或基因流很低, 因此主要取决于局域种群的大小。对于一个相对独立的种群, 如果种群较小, 则其遗传变异容易遭受遗传漂变和近交的影响, 影响的程度也取决于有效种群大小, 有效种群越小, 变异丧失的越快。反而, 如果局域种群足够大, 则在较长的一段时期内种群的遗传变异维持稳定, 但由于各个局域种群生存的环境不同, 那么在局部小环境的选择作用下, 局域种群间将会发生遗传分化。

然而, 并不是所有的研究都显示片段化将导致遗传变异的下降。在片段化的水平上存在一个距离极限, 在此极限之下, 片段化并不会引起遗传变异的丧失^[14]。

生境片段化导致遗传变异的侵蚀, 使适应潜能丧失, 破坏了进化过程。基因流的缺乏还阻止了适应性遗传复合体的传播。因此, 片段化导致了“灭绝棘齿”(extinction ratchet)^[5, 56], 即每一个局域灭绝都使整个种群越来越趋于整体灭绝。灭绝棘齿, 而非成种事件是人为导致的片段化最主要的影响^[59]。灭绝棘齿发生的速率主要由局域种群规模而非种群的全球规模所控制。这种地区因子的主导作用导致的遗传多样性的侵蚀和灭绝棘齿最终难以控制, 因此必须对每个隔离体采取不同的管理对策。解决遗传多样性侵蚀和灭绝棘齿的唯一有效方式是重建景观水平的群体动态过程, 即终止片段化种群间的遗传和生态隔离^[59]。

有关片段化对植物遗传影响的研究中最令人惊讶的结果是片段化导致 *Acer saccharum* 残遗种群间的基因流增加了。该结果与常规预测相反, 使我们不得不对生境片段化导致局域种群遗传结构的破坏的保护和进化问题重新进行考虑。

生境片段化不但对植物具有直接的遗传影响, 对其生理特性、种群结构、物种组成等也产生作用。同时, 片段化还会改变残留生境的环境状况, 如温度、土壤湿度和光照等。这些因素加上物种的

生活史特征都可能作用于植物种群的遗传结构, 因此, 为了更全面的了解片段化对植物的遗传影响, 我们还要开展更广泛和全面的研究。

参考文献:

- [1] YOUNG A G, BOYLE T, BROWN T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1996, 11(10): 413—418.
- [2] 王宪礼, 布仁仓, 胡远满, 等. 辽河三角洲湿地的景观破碎化分析 [J]. 应用生态学报, 1997, 7(3): 299—304.
- [3] WILCOVE D S, MCLELLAN C H, DOBSON A P. Habitat fragmentation in the temperate zone // ME SOULE, eds. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity [M]. Sunderland: Sinauer Associates, 1986: 257—285.
- [4] NOSS R F, CSUTI B. Habitat fragmentation // MEFFE G K, CARROLL C R, eds. Principles of Conservation Biology [M]. Sinauer, 1994: 237—264.
- [5] TEMPLETON A R, SHAW K, ROUTMAN E, et al. The genetic consequence of habitat fragmentation [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1990, 77: 13—27.
- [6] YOUNG A G, BROWN A H D, ZICH F C. Genetic structure of fragmented populations of the endangered grassland daisy *Rutidosis leptorrhynchoides* [J]. Conservation Biology, 1999, 13: 256—265.
- [7] LEDIG F T. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems [J]. Oikos, 1992, 63: 87—108.
- [8] FRANKEL O H, SOULE M E. Conservation and evolution [M]. New York: Cambridge University Press, 1981.
- [9] LORENS T M, AYRE D J, WHELAN R J. Evidence for ancient genetic subdivision among recently fragmented populations of the endangered shrub *Grevillea caleyi* (Proteaceae) [J]. Heredity, 2004, 92: 519—526.
- [10] CUNNINGHAM S. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee woodland [J]. Conservation Biology, 2000, 14: 758—768.
- [11] BACLES C F E, BURCZYK J, LOWE A J, et al. Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L [J]. Evolution, 2005, 59(5): 979—990.
- [12] JOHNSON S D, NEAL P R, PETER C I, et al. Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyrifomis* subsp. *pyrifomis* (Rubiaceae) [J]. Biological Conservation, 2004, 120: 31—39.
- [13] ENGLAND P R, USHER A V, WHELAN R J, et al. Microsatellite diversity and genetic structure of fragmented populations of the rare, fire-dependent shrub *Grevillea macleayana* [J]. Molecular Ecology, 2002, 11: 967—977.
- [14] PROBER S M, BROWN A H D. Conservation of the grassy white box woodlands population genetics and fragmentation of *Eucalyptus altens* [J]. Conservation Biology, 1994, 8: 1003—1013.
- [15] WIDEN B, ANDERSSON S. Quantitative genetics of the recovery life-history and morphology in a rare plant, *Senecio integrifolius* [J]. Heredity, 1993, 70: 503—514.

- [16] OSTERMEIJER J G B, VAN EIJCK M W, DENNIJS J C M. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae) [J]. *Oecologia*, 1994, 97: 289—296.
- [17] YOUNG A G, MERRIAM H G, WARWICK S I. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations [J]. *Heredity*, 1993, 71: 279—289.
- [18] BARRETT S C H, KOHN J. The genetic and evolutionary consequences of small population size: Implications for conservation // FALK D, HOLSINGER K E. eds. *Genetics and Conservation of Rare Plants* [M]. New York: Oxford University, 1991: 3—30.
- [19] ELLSTRAND N C, ELAM D R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1993, 24: 217—243.
- [20] CRUZAN M B. Population size and fragmentation thresholds for the maintenance of genetic diversity in the endemic *Scutellaria montana* (Lamiaceae) [J]. *Evolution*, 2001, 55: 1569—1580.
- [21] FISCHER M, MATTHIES D. RAPD variation in relation to population size and plant performance in the rare *Gentianella germanica* [J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 811—819.
- [22] GAUDEUL M, TABERLET P, TILL—BOTTAUD I. Genetic diversity in an endangered alpine plant, *Eryngium apinum* L. (Apiaceae), inferred from AFLP markers [J]. *Molecular Ecology*, 2000, 9: 1625—1637.
- [23] LAURENCE D, LORIOT S, GAUDEUL M. Geographic pattern of genetic variation in the European globeflower *Trollius europaeus* L. (Ranunculaceae) inferred from amplified fragment length polymorphism markers [J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11: 2337—2347.
- [24] NUNNEY L. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size [J]. *Evolution*, 1993, 47: 1329—1341.
- [25] BRUSCHI P, VENDRAMIN G G, BUSSOTTI F, et al. Morphological and molecular diversity among Italian populations of *Quercus petraea* (Fagaceae) [J]. *Annals of Botany*, 2003, 91: 707—716.
- [26] RIGNEY L P, THOMSON J D, CRUZAN M B, et al. Differential success of pollen donors in a self-compatible lily [J]. *Evolution*, 1993, 47: 915—924.
- [27] WASHITANI I. Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii* [J]. *Conservation Biology*, 1996, 10: 59—64.
- [28] KEARNS C A, INOUE D W, WASER N M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29: 83—112.
- [29] DIDHAM R K, GHAZOU L, STORK N E, et al. Insects in fragmented habitats [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11: 255—260.
- [30] STEFFAN—DEWENTER I, TSCHARNTKE T. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set [J]. *Oecologia*, 1999, 121: 432—440.
- [31] LIENERT J, FISCHER M, SCHNELLER J, et al. Isozyme variability of the wetland specialist *Swertia perennis* (Gentianaceae) in relation to habitat size, isolation, and plant fitness [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89: 801—811.
- [32] BUTCHER P A, SKINNER A K, GARDINER C A. Increased inbreeding and inter-species gene flow in remnant populations of the rare *Eucalyptus benthamii* [J]. *Conservation Genetics*, 2005, 6: 213—226.
- [33] GALEUCHET D J, PERRET C, FISCHER M. Microsatellite variation and structure of 28 populations of the common wetland plant *Lychnis flos-cuculi* L., in a fragmented landscape [J]. *Molecular Ecology*, 2005, 14: 991—1000.
- [34] KIRKPATRICK M, JARNE P. The effects of a bottleneck on inbreeding depression and the genetic load [J]. *American Naturalist*, 2000, 155: 154—167.
- [35] OOSTERMEIJER J G B, VAN EIJCK M W, VAN LEEUWEN N C, et al. Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 1995, 8: 739—757.
- [36] PRESTON R A, HAMRICK J L, CHAVARRIAGA P, et al. Microsatellite analysis of demographic genetic structure in fragmented populations of the tropical tree *Symphonia globulifera* [J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7: 933—44.
- [37] HEDRICK P W. Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating [J]. *Heredity*, 1994, 73: 363—372.
- [38] LYNCH M, CONERY J, BÜRGER R. Mutation accumulation and the extinction of small populations [J]. *American Naturalist*, 1995, 146: 489—518.
- [39] KANG M, JIANG M X, HUANG H W. Genetic diversity in fragmented populations of *Bechemiella wilsonii* var. *pubipetiolata* (Rhamnaceae) [J]. *Annals of Botany*, 2005, 95: 1145—1151.
- [40] CARDOSO S, PROVAN J, LIRA C, et al. High levels of genetic structuring as a result of population fragmentation in the tropical tree species *Caesalpinia echinata* Lam [J]. *Biodiversity and conservation*, 2005, 14(5): 1047—1057.
- [41] BACLES C F E, LOWE A J, ENNOSI R A. Genetic effects of chronic habitat fragmentation on tree species: the case of *Sorbus aucuparia* in a deforested Scottish landscape [J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13: 573—584.
- [42] WHITE G M, BOSHIER D H, POWELL W. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2002, 99(4): 2038—2042.
- [43] DICK C W, ETCHELECU G, AUSTERLITZ F. Pollen dispersal of tropical trees by native insects and African Honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest [J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12: 753—764.
- [44] BAILLAL S R, FORE S A, GUTTMAN S J. Apparent gene flow and genetic structure of *Acer saccharum* subpopulations in forest fragments [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1994,

- 72(9): 1311—1315.
- [45] TEMPLETON A R, LEVIN D A. Evolutionary consequences of seed pools [J]. American Naturalist, 1979, 114: 232—249.
- [46] WHITE G M, BOSHIER D H, POWELL W. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc [J]. Molecular Ecology, 1999, 8: 1899—1909.
- [47] HAMRICK J L, LOVELESS M D. Electrophoretic variation in tropical trees: procedures and preliminary results [J]. Biotropica, 1986, 18: 201—207.
- [48] HAMRICK J L, GODT M J. Allozyme diversity in plant species//Brown A H D, Clegg M T, Kahler A L, et al eds. Plant population genetics, breeding, and genetic resources [M]. Massachusetts: Sinauer, Sunderland, 1990: 43—63.
- [49] HAMRICK J L. Genetic diversity and conservation in tropical forests//DRYSDALE R M, JOHN S E T, YAPA A C. eds. Proceedings of the international symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed [M]. Canada Forest Tree Seed Centre, ASEAN, 1994: 1—9.
- [50] FRANKEL O H, BROWN A H D, BURDON J J. Conservation of plant biodiversity [M]. New York, Cambridge University Press, 1995.
- [51] BERGMAN A, GOLDSTEIN D B, FELDMAN M W, et al. Population structure, fitness surfaces, and linkage in the shifting balance process [J]. Genetical Research, 1995, 66: 85—92.
- [52] KAWATA M. The effect of dispersal behavior in group selection [J]. Evolutionary Ecology Research, 1999, 1: 663—680.
- [53] PECK S L, ELLNER S P, GOULD Y F. A spatially explicit stochastic model demonstrates the feasibility of Wright's shifting balance theory [J]. Evolution, 1998, 52: 1834—1839.
- [54] WADE M J, GOODNIGHT C J. Wright's shifting balance theory: an experimental study [J]. Science, 1991, 253: 1015—1018.
- [55] TEMPLETON A R, ROBERTSON R J, BRISSON J, et al. Disrupting evolutionary processes: the effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2001, 98: 5426—5432.
- [56] DEMAURO M M. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*) [J]. Conservation Biology, 1993, 7: 542—550.
- [57] WARBURTON C L, JAMES E A, FRIPP Y J, et al. Clonality and sexual reproductive failure in remnant populations of *Santalum lanceolatum* (Santalaceae) [J]. Biological Conservation, 2000, 96(1): 45—54.
- [58] 覃凤飞, 安树青, 卓元午, 等. 景观破碎化对植物种群的影响 [J]. 生态学杂志, 2003, 22(3): 43—48.

The Genetic Consequences of Habitat Fragmentation on Plants

LI Jing¹, YE Wan-hui¹, GE Xue-jun^{1,2}

(1. South China Botanic Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China;

2. School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Habitat fragmentation is the phenomenon of the reduction of large, continuous habitat into several smaller spatially isolated remnants. It is generally thought that habitat fragmentation will lead plant population to experience an erosion of genetic variation, reduction of genetic diversity and change of genetic structure, and make plant population more divergent due to random genetic drift, high level of inbreeding and reduced gene flow. Empirical studies, however, suggest that not all fragmentation events lead to losses of genetic divergence, even increase gene flow among remnant populations, breaking down local genetic structure. Other studies also exhibit that many other factors such as interspecific differences in longevity, prefragmentation abundance, their variety of sexual and asexual reproductive systems, the storage of genetic material as seed, and their interactions with animal pollination and dispersal vectors will also influence the genetic consequences of habitat fragmentation on plant populations.

Key words: habitat fragmentation; genetic diversity; genetic structure; differentiation; genetic variation