

生境破碎化对动植物遗传多样性的影响研究进展*

俞文灏 吴保锋 刘勇波**

中国环境科学研究院, 环境基准与风险评估国家重点实验室 北京 100012

摘要 生境破碎化是生物多样性降低的主要原因之一, 此前研究多集中在生境破碎化对物种和生态系统多样性的影响. 综述了生境破碎化的成因、度量和理论基础, 以及对动植物遗传多样性的影响机理和生态学效应. 生境破碎化主要通过增加种群间隔离程度和降低有效种群大小等途径限制种群间基因交流, 提高遗传漂变频率, 从而影响动植物遗传多样性; 但是影响效应取决于植物繁殖策略和动物迁移能力, 以及传粉方式、种群大小、生命周期、生境的景观特性等因素; 而且生境破碎化对动植物遗传多样性的影响大多存在滞后效应. 由此可见, 生境破碎化对动植物遗传多样性的影响因素多且复杂, 而且不易及时发现, 从而忽略生境破碎化对遗传多样性的负面影响; 未来应加强生境破碎化对动植物遗传多样性的影响研究, 特别是在更长时间尺度上的生境破碎化研究. (表1 参73)

关键词 生境破碎化; 遗传多样性; 基因交流; 遗传漂变; 滞后效应

CLC Q346

Effects of habitat fragmentation on genetic diversity of plants and animals*

YU Wenhao, WU Baofeng & LIU Yongbo**

State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

Abstract Habitat fragmentation (HF) is a key factor in the decrease in biological diversity. Previous studies focused on species and ecosystem diversity, whereas the effects of HF on genetic diversity and its mechanism remains unclear. Here we reviewed the causes, measurements, and theoretical foundations of HF, and the ecological consequences and effects of HF on genetic diversity of plants and animals. Habitat fragmentation affects genetic diversity through increasing isolation distance among populations and decreasing effective population size, with the alteration of gene flow frequency among populations and genetic drift within populations. However, the HF effects depend on the reproductive strategy of plants and the mobility of animals, which interact with other factors, such as mating patterns, population size, life cycle, landscape attributes, and so on. For example, HF significantly affects animals with low mobility, such as small mammals and amphibians, whereas animals with high mobility, such as birds, are less sensitive to HF. Trees can buffer the effects of the genetic drift because of their longevity, but grasses and shrubs with short life cycles cannot. Moreover, there is often a time-delayed effect of HF on genetic diversity. These results indicate that the mechanism of HF on genetic diversity is complicated, and its negative effects are likely to be ignored because of the time-delayed phenomenon. Hence, it is important to study the effects of HF on genetic diversity, especially at a longer time scale.

Keywords habitat fragmentation; genetic diversity; gene flow; gene drift; time-delayed effect

生物多样性是人类赖以生存的物质基础^[1], 然而生物多样性水平的不断降低引起人们的广泛关注^[2]. 导致生物多样性丧失的原因众多, 包括生境破碎化、物种入侵、资源滥用、环境污染、全球气候变化等^[3], 其中生境破碎化是造成生物多样性降低的主要原因之一^[4].

土地开发、道路建设、城镇扩张、环境污染、山火毁林、垦荒和过度放牧等人类活动会导致物种原生境丧失, 遗传资源急剧减少. 已有35个生物多样性热点地区(含有超过1

500个本地物种)均面临严重的生境破碎化, 丧失了超过70%的原生植被^[5]. 全球的热带常绿植被和落叶植被面积由 $1.7 \times 10^7 \text{ km}^2$ 下降至 $1.1 \times 10^7 \text{ km}^2$ ^[6], 其中四分之一面积的热带雨林已经发生了生境破碎化^[7]. 全球70%森林的边缘长度已不足1 km, 生境丧失和片段化十分严重^[8]. 例如, 1999-2002年间, 巴西亚马逊地区因伐木等原因导致的土地退化产生了边缘长度总计 $7.0 \times 10^4 \text{ km}$ 的破碎生境^[9].

本文综述生境破碎化的成因、度量和理论基础, 以及近年来生境破碎化对动植物遗传多样性的影响研究进展, 探讨生境破碎化对动植物生长繁衍和遗传多样性等方面的影响机理, 旨在促进解释遗传多样性和地理分布格局的关联, 也有助于构建合理的自然保护地格局以保护珍稀特有生物和野生种质资源.

收稿日期 Received: 2018-07-28 接受日期 Accepted: 2018-09-25

*中央级公益性科研院所基本科研业务专项(2006001001004005)

资助 Supported by the Central Public-Interest Scientific Institution Basal Research Fund of China (2006001001004005)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: liuyb@craes.org.cn)

1 生境破碎化

1.1 生境破碎化定义及度量

生境破碎化是指原完整生境被破碎分割形成非连续生境碎片的现象^[10]。此定义局限于斑块尺度的认识,忽略了生境破碎化在景观尺度上的意义。斑块是与周围环境在性质上或外观上不同的空间实体,景观是具有异质性或斑块性的空间单元;斑块、基质、廊道是构成景观的三要素^[2]。Fahrig等学者从景观尺度考虑,将生境破碎化定义为生境总量(Habitat amount)丧失的过程^[11]。

通常衡量生境破碎化程度的指标包括斑块面积、斑块数量、斑块隔离度等^[12]。斑块面积和数量是度量生境破碎化最基本的指标,衡量隔离度的常用指标是平均邻近距离等^[2]。此外生境异质性等景观属性也是重要的指标,有研究表明生境异质性的缺失会降低种群适合度和物种多样性^[13]。

1.2 生境破碎化的成因

生境破碎化成因可简单分为自然因素和人为因素。自然因素主要是地质和气候变化等自然进程。例如,2008年四川汶川地震对野生大熊猫的自然生境造成了严重破坏,毁坏面积达254 km²,占总面积的23%,剩余生境破碎化严重,平均斑块面积下降了67%^[14]。全球变暖引起的海平面上升破坏了沿海地区或海洋群岛生境。例如Iwamura等利用图像化模型预测了亚洲东南部海岸的海平面变化,结果显示23%-40%的海岸潮间带将被淹没,种群流动性下降约28%^[15]。

修建公路、电站和水库等基础建设是造成生境破碎化主要的人为因素之一^[16]。例如,巴西亚马逊地区连通巴西利亚和贝伦市的高速公路产生了长约400 km的隔离区,导致周边森林退化,严重破坏了亚马逊雨林生境^[17]。而安第斯-亚马逊水域还将新建超过150座大型水电站,改变了水温、水体流向和含氧量等微生境,造成间接的生境破碎化^[18]。浙江淳安县千岛湖是因新安江水库建设而形成的拥有一千多个孤岛的陆桥岛屿生境,岛上原有植被遭到严重破坏,目前以次生演替的马尾松为主^[19]。农业活动使自然生境严重破碎化,原本完整的生境变成了相互隔离大小不一的斑块。例如欧洲北部地区随着人口膨胀和农业发展,大量的橡树林被开垦为农田和农场,导致橡树林快速消失,橡树林生境破碎化日益加重^[20]。

1.3 生境破碎化研究的理论基础

研究生境破碎化的相关理论目前主要有3个:景观生态学理论、复合种群生物学理论和岛屿生物地理学理论。景观生态学以基质、斑块、廊道三要素为基础,结合空间异质性来研究破碎生境中的种群动态^[2]。复合种群理论关注的是基于区域种群灭绝和再定殖之间的随机平衡问题。岛屿生物地理学理论主要包含两部分内容:种面积关系(Species-area relationship, SAR)和动态平衡理论(Dynamic equilibrium theory)。岛屿生物地理学理论存在不足,例如只考虑物种的迁入和灭绝,忽视了局部物种形成机制对动态平衡的影响。Laurance认为岛屿生物地理学无法预测群落组成的动态变化过程,无法预测哪个物种更为脆弱;并且忽视了边缘效应、植被基底、人类活动以及生态系统属性(如碳存量和群落营养结构等)等影响局部种群生存和灭绝的重要因素^[21]。因此

在定量分析生境破碎化对生物多样性的影响时,必须充分考虑景观属性在其中的作用。例如廊道的存在会降低隔离作用对基因流的限制作用,植被基底改变导致的生境异质性变化也会改变局部生物多样性水平。

2 生境破碎化对遗传多样性的影响

生境破碎化对生物多样性影响十分复杂,内在机制多样,主要包括面积效应、边缘效应、隔离效应、异质效应、斑块格局效应、干扰效应和种间竞争效应等^[22]。通常生境破碎化的加剧会导致生物多样性的下降,但也存在对生物多样性不产生影响或产生正效应的情况^[11-12]。因为生境中会存在某些机制抵消生境破碎化的负效应,例如较大的周长面积比能够降低隔离的负作用^[23]。人为建造的公路和铁轨虽然起隔离作用,但是携带植物种子的动物沿公路、铁轨迁移的行为会增加局部植物种群丰度和物种丰富度,提高种间连通性,最终局部植物物种多样性反而可能上升^[24]。

目前关于生境破碎化影响物种多样性的研究较多,而对于生境破碎化影响遗传多样性的研究较少。因此本文着重探讨生境破碎化对动植物遗传多样性的作用机理和生态效应,发现生境破碎化对遗传多样性的影响主要表现为3个方面:

(1) 提高随机遗传漂变机率;(2) 增加近亲繁殖率;(3) 降低种间基因流(表1)。

2.1 生境破碎化对植物遗传多样性的影响

2.1.1 生境破碎化影响植物遗传多样性的机理 生境破碎化主要通过影响植物间的基因交流而对植物遗传多样性产生影响。生境破碎化会导致斑块间距离增大,不仅降低植物种群连通性而影响种群丰度,而且影响传粉生物的传粉行为,从而限制植物花粉、种子的扩散^[25-26]。因此,即使有风媒和虫媒介导的长距离基因交流,植物遗传多样性也会受到生境破碎化的影响^[27]。Zhang等利用ISSR技术对高度濒危的松柏科物种西藏红豆杉(*Taxus wallichiana*) (该物种的种子依靠动物扩散,花粉依靠风媒)的遗传多样性和遗传结构进行分析,发现其种间基因流明显受限,导致种群遗传多样性显著降低^[28]。而且,相对于花粉扩散,受生境破碎化影响的种子扩散更能阻碍植物间的基因交流^[29]。Broeck等通过对比利时北部高度破碎化农业景观中的草本物种阔叶百里香(*Thymus pulegioides*)的长距离种子分布情况和遗传结构进行分析,其基于扩增片段长度多态性(AFLP)分析的结果表明破碎化生境降低了种群间基因交流,导致种群高度遗传分化^[30]。生境破碎化通过降低种间基因交流,使种群无法缓解遗传漂变和近亲繁殖的负效应^[31]。遗传漂变和近亲衰退的发生进一步降低了种群的适合度和遗传多样性^[32]。遗传多样性的降低减弱了物种对环境变化的适应能力,容易引起物种多样度的减少甚至灭绝^[33]。

2.1.2 生境破碎化对植物遗传多样性的影响与繁殖策略有关

自交亲和植物具备自交可育特性,在破碎生境中能够保存等位基因,缓解遗传漂变作用,因此在种群较大时,自交亲和植物的遗传多样性受生境破碎化影响较小;但是当植物种群较小时,基因流无法抵消遗传漂变作用,遗传多样性依然受生境破碎化影响^[34],而且这种影响存在滞后效应^[35]。

表1 生境破碎化 (HF) 对生物多样性的影响

Table 1 Effects of habitat fragmentation (HF) on biodiversity

类型 Type	物种 Species	生境破碎化成因 Cause of HF	生境破碎化表现形式 Performance of HF	影响水平 Effect level	影响的后果 Consequences of HF effects	生境破碎化理论 Theory of HF	文献来源 Reference
乔木 Tree	红豆杉 <i>Taxus wallichiana</i>	过度开发 Overdue exploitation	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传分化水平增高; 遗传多样性降低 Genetic differentiation increase; genetic diversity decrease	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[28]
	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	修建水库 Reservoir construction	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传多样性下降 Genetic diversity decrease	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[40]
	取样区域内所有乔木 All tree species in the sampled areas	农业活动 Agricultural activity	生境总量减小 Habitat amount decrease	种群水平 Population level	物种丰富度降低 species richness decrease	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[71]
灌木 Shrub	北极花 <i>Linnaea borealis</i>	自然原因 Natural effects	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传分化水平升高 Genetic differentiation increase	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[37]
	乳香黄连木 <i>Pistacia lentiscus</i>	农业活动 Agricultural activity	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传变异增大 Genetic variation increase	面积效应; 边缘效应 Area effect; edge effect	[25]
	阔叶百里香 <i>Thymus pulegioides</i>	农业活动 Agricultural activity	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	功能联通性降低; 遗传分化水平增高 Functional connectivity decrease; genetic differentiation increase	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[30]
草本 Herb	狐茅草 <i>Spartina patens</i>	自然原因 Natural effects	斑块面积减小; 斑块边缘面积比增大 Area decrease; edge area ratio increase	分子和种群水平 Molecular and population level	遗传变异增大; 有效种群大小降低 Genetic variation increase; effective population size decrease	面积效应; 边缘效应 Area effect; edge effect	[39]
	<i>Cirsium dissectum</i> ; <i>Succisa pratensis</i>	工业和农业活动 Industrial and agricultural activity	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	种群水平 Population level	种群连通性下降 Population connectivity decrease	隔离效应 Isolation effect	[27]
植物 Plant	取样区域内所有物种 All species in the sampled areas	修建公路 Road construction	斑块间隔离度增大 Isolation increase	种群水平 Population level	物种丰度、丰富度和多样性提高 Species abundance, richness and diversity increase	隔离效应 Isolation effect	[24]
昆虫 Insect	半翅目飞虱科的一种昆虫 <i>Tumidagena minuta</i>	自然原因 Natural effects	斑块面积减小; 斑块边缘面积比增大 Area decrease; edge area ratio increase	分子和种群水平 Molecular and population level	遗传变异增大; 有效种群大小降低 Genetic variation increase; effective population size decrease	面积效应; 边缘效应 Area effect; edge effect	[39]
	直翅目蝗科土库曼蝗属的一个物种 <i>Ramburiella hispanica</i>	农业活动 Agricultural activity	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传多样性降低 Genetic diversity decrease	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[72]
	鞘翅目步甲科步甲属的一个物种 <i>Carabus problematicus</i>	农业活动 Agricultural activity	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传分化水平升高; 遗传多样性降低 Genetic differentiation increase; Genetic diversity decrease	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[73]
	蜜蜂科 Apoidea	城市建设 Urban construction	斑块面积减小 Area decrease	种群水平 Population level	物种丰度下降 Species abundance decrease	面积效应 Area effect	[26]
	多个昆虫种群 (包括甲虫、蝴蝶等多个种上阶元群体) Several insect populations	修建公路 Road construction	斑块间隔离度增大 Isolation increase	分子和种群水平 Molecular and population level	遗传多样性下降; 物种丰度下降 Genetic diversity decrease; Species abundance decrease	隔离效应 Isolation effect	[52]
两栖类 Amphibian	红背蝾螈 <i>Plethodon cinereus</i>	修建公路 Road construction	斑块间隔离度增大 Isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传分化水平升高 Genetic differentiation increase	隔离效应 Isolation effect	[44]
	无尾目蟾蜍科的一个物种 <i>Rhinella ornata</i>	农业活动; 城市建设 Agricultural activity; urban construction	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传多样性下降 Genetic diversity decrease	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[47]
鸟类 Bird	沃氏雀鹀 <i>Spizella wortheni</i>	农业活动 Agricultural activity	斑块面积减小; 斑块间隔离度增大 Area decrease; isolation increase	分子水平 Molecular level	遗传多样性和基因流维持在高水平 High genetic diversity and gene flow	面积效应; 隔离效应 Area effect; isolation effect	[46]

这种滞后效应导致自交亲和植物缺乏关注和保护^[36]。自交不亲和植物只能通过异交交换基因、保存等位基因,对生境破碎化更加敏感。Wiberg等通过研究自交不亲和性灌木北极花(*Linnaea borealis*)的10个微卫星位点,发现只有21%的个体具有多位点基因型,等位基因频率明显降低,而且只有16%的个体能够产生可育种子^[37]。授粉方式也会影响生境破碎化对自交不亲和植物遗传多样性的作用,例如主要由昆虫传粉的桉属物种(*Eucalyptus socialis*, *E. gracilis*)的遗传多样性随生境破碎化加剧而下降,但在同一区域内主要由鸟类传粉的桉属物种(*E. incrassata*)则没有受到明显影响^[38]。因此,自交亲和植物可以缓解生境破碎化导致的遗传漂变而不易受生境破碎化影响,但是这与植物种群大小有关;自交不亲和植物更易因生境破碎化而发生遗传漂变和遗传多样性降低,而这又与植物的传粉方式有关。

2.1.3 生境破碎化对植物遗传多样性的影响与生命周期有关

生命周期长的乔木因能缓冲短时间内的遗传漂变作用而不易受生境破碎化影响,而草类和灌木等生命周期较短的植物则更易受生境破碎化影响。Battocletti利用微卫星标记技术,针对自然破碎化的盐沼系统中的物种狐茅草(*Spartina patens*)进行遗传漂变强度、等位基因丰富度和等位基因杂合度等遗传变异指标的分析,结果表明该物种在靠近生境斑块边缘的位置表现出显著性的遗传漂变效应^[39]。但是对于木本植物,检测到遗传多样性变化往往需要调查定殖数十年的种群。例如Zhang等对千岛湖地区460株苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)进行核DNA和叶绿体DNA的微卫星标记研究,结果表明每个基因位点的等位基因数与生境大小存在显著性关系,说明千岛湖近50年的生境破碎化降低了苦槠种群的遗传多样性^[40]。而Lowe等通过对31篇热带乔木多样性文献进行综述,发现生境丧失对乔木遗传多样性的影响在短期内往往检测不到^[41]。因此,在探究生境破碎化的生态学效应时应考虑时间尺度,避免忽略生境破碎化对生命周期长的植物遗传多样性的影响。

2.2 生境破碎化对动物遗传多样性的影响

2.2.1 生境破碎化对动物遗传多样性的影响机理

生境破碎化对动物多样性的影响主要是由于生境破碎化限制动物迁移,增加种群间隔离度,阻隔种间或种内基因交流,降低种群连通性,减小有效种群大小,导致遗传漂变率升高和遗传多样性下降^[42]。Riveraortiz等通过Meta分析发现生境破碎化对两栖类、鸟类和哺乳类等种群的遗传多样性都有负效应^[43]。Marsh等利用微卫星技术检测公路对红背蝾螈(*Plethodon cinereus*)种群遗传结构的影响,发现由于公路阻隔了两侧种群的往来迁移,两侧种群间遗传分化显著高于同侧种群间分化水平^[44]。

2.2.2 生境破碎化对动物遗传多样性的影响与迁移能力有关

迁移能力强的物种基因交流频率高且距离远,受生境破碎化的影响小。Buchmann等通过试验数据和模型分析,发现生境破碎化对哺乳动物产生显著负效应,但对鸟类却无明显影响^[45]。原因可能是鸟类的迁移能力显著高于哺乳动物,而且鸟类的垂直分布特点使得其面临的生态竞争相比水平分布的哺乳动物更低。Canalesdelgadillo等人的研究表明,受到农业干扰的草地生境中斑块隔离度增加、景观连通性下

降,但本地特有种沃氏雀鹀(*Spizella wortheni*)种群依然具有较高基因流和遗传多样性,说明迁移能力强的鸟类受生境破碎化影响小^[46]。而迁移能力较弱的巴西雨林蟾蜍(*Rhinella ornata*)的遗传多样性受生境破碎化而降低^[47]。

2.2.3 生境破碎化对动物多样性的影响与景观特征有关

景观连通性和异质性影响动物种群间的基因交流和遗传结构^[48]。较高的景观连通性能够增加种群间的基因交流^[49],较高的景观异质性能够提高斑块内的物种丰富度^[50],高水平的基因流和物种丰富度可以降低面积效应和隔离效应导致的瓶颈效应,缓解生境破碎化对遗传多样性的不利影响^[51]。Monuz等对公路两侧昆虫种群的遗传多样性的研究表明,虽然公路两侧种群距离很近,但公路降低了两侧种群的连通性,阻隔了种群间基因交流,因此在种群间检测到高度遗传分化^[52]。Garrido等利用微卫星标记对热带干燥落叶林中的彩棘小囊鼠(*Liomys pictus*)种群遗传多样性进行分析,结果表明景观特征对啮齿类动物的基因流产生了显著影响,例如降雨季的溪流和沉积物降低了种群间连通性,限制种间基因交流,而森林廊道增加了种群间连通性,减小了种间遗传分化^[48]。Crawford等对两栖类种群和景观水平的遗传分析表明,连通性和异质性高的景观内种群的等位基因丰富度和杂合度高,遗传分化水平低,受生境破碎化影响程度小^[53]。

2.3 生境破碎化对遗传多样性影响的滞后效应

一般情况下,在短期内能检测到生境破碎化对生物多样性的影响^[54-55],但有时存在滞后效应。而且,滞后效应往往会引起生物多样性发生不可逆的改变,甚至导致物种灭绝,这种生态学过程被称为灭绝债(Extinction debt)^[56]。Essi等从个体、种群、集合种群3个层次阐述滞后效应的作用机制^[57]。在个体水平,滞后效应与个体生存率有关,例如维管植物具有较长生命周期,种子、孢子等在不利环境下能够长期休眠,这些特性均能缓解生境破碎化对遗传多样性的影响^[58-59]。在种群水平,高种群生存率和种群增长率有助于延缓生境破碎化导致的负效应^[60]。在集合种群水平,滞后效应与集合种群的定殖率以及灭绝率有关,景观连通性下降会导致定殖率下降,当集合种群中的灭绝率高于定殖率时,动态平衡将逐渐向灭绝的方向偏移,从而产生灭绝债^[61]。

目前已有许多研究证明了这种滞后效应的发生。例如Otsu等调查了日本中部地区维管植物的近20年(1980s-2000s)群落动态,并对1910s(当地生境破碎化的发生早于1910s)的群落结构进行了估算,发现早期维管植物特有种的生存率和定殖率显著高于近20年的水平,从而在种群水平检测到滞后效应的存在^[62]。Vranckx等对98个生境破碎化样点的97种木本植物进行Meta分析,发现幼苗的遗传变异水平普遍小于成株,从而在分子水平检测到滞后效应的存在证据^[63]。Otto等调查了维管植物和无脊椎动物的物种丰富度以及不同时期的生境面积,通过构建种-面积关系模型,发现过去的生境面积和物种丰富度的相关性比现在更高,因此推断出滞后效应的存在^[64]。利用非平衡模型模拟生境破碎化的长期效应,Moná等发现生境破碎化对局部遗传多样性及种群遗传结构产生影响需要种群至少繁殖10代的时间,因此在短期内往往无法检测出生境破碎化对遗传多样性的影响^[65]。而且,在一些生命周期短暂的甲虫和蝴蝶等种群中数年内就

能发现滞后效应^[66-67],而生命周期较长的维管植物的滞后效应需要几十年才能被检测到^[68-69].这说明滞后效应的时间长度与物种的生命周期有关^[56,70].因此,滞后效应的存在导致生境破碎化对遗传多样性的影响不易被发现,容易忽略生境破碎化的负面影响.

3 结论与展望

3.1 结论

(1) 生境破碎化主要表现为生境总量减小、斑块数量增加、斑块面积减小和斑块隔离度增加等形式,对生物多样性的影响通常包括面积效应、隔离效应和边缘效应等多种作用形式.生境破碎化一般通过降低种群大小、增加种间隔离程度等途径,降低基因交流频率,增加种群遗传漂变机率,从而影响遗传多样性.

(2) 生境破碎化对植物遗传多样性的影响与物种生命周期和繁殖策略有关.生命周期较短的草类和灌木,对生境破碎化导致的遗传漂变的抵抗能力弱,容易发生等位基因缺失,从而导致遗传多样性下降;而维管植物的生命周期较长,能够缓冲短时间内的遗传漂变作用.自交亲和植物在较大生境中不易受生境破碎化影响,而自交不亲和植物受生境破碎化影响明显.

(3) 生境破碎化对动物遗传多样性的影响与物种迁移能力和景观特征有关.迁移能力强的鸟类等动物不易受生境破碎化影响,而迁移能力弱的哺乳、两栖和昆虫类动物易受生境破碎化影响;连通性和异质性高的生境中,种群间基因交流频繁且物种丰富度高,遗传多样性不易受生境破碎化影响.

(4) 生境破碎化对遗传多样性的影响有时存在滞后效应,使其不易被发现,这可能引起灭绝债.滞后效应的作用机制表现在个体、种群和集合种群等层次.

3.2 展望

生境破碎化对遗传多样性的影响不仅取决于生境的景观结构,还取决于生物体对生境破碎化的响应结果.因此除了研究斑块面积、隔离度等生境破碎化指标与多样性指标关系之外,还应加强物种迁移能力、生命周期、繁殖策略等生物特性对生境破碎化影响的响应效果.将分子生物学技术与景观尺度相结合能够为研究生境破碎化影响生物多样性提供更有效的方法.而且,生境破碎化对遗传多样性的影响存在滞后效应,特别是生命周期长的生物,这使得人们容易忽略生境破碎化对遗传多样性的负面影响,因此未来应加强在长时间尺度上开展生境破碎化对遗传多样性的影响研究.

参考文献 [References]

- 1 Hammond RA, Hudson MD. Environmental management of UK golf courses for biodiversity - attitudes and actions [J]. *Landscape Urban Plan*, 2007, **83**: 127-136
- 2 武晶, 刘志民. 生境破碎化对生物多样性的影响研究综述[J]. 生态学杂志, 2014, **33** (7): 1946-1952 [Wu J, Liu ZM. Effect of habitat fragmentation on biodiversity [J]. *Chin J Ecol*, 2014, **33** (7): 1946-1952]
- 3 马克平, 钱迎倩. 生物多样性保护及其研究进展[J]. 应用与环境生物

- 学报, 1998, **4** (1): 95-99 [Ma KP, Qian YQ. Biodiversity conservation and its research progress [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 1998, **4** (1): 95-99]
- 4 武正军, 李义明. 生境破碎化对动物种群存活的影响[J]. 生态学报, 2003, **23** (11): 2424-2435 [Wu ZJ, Li YM. Effects of habitat fragmentation on survival of animal population [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, **23** (11): 2424-2435]
- 5 Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GABD, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, 2000, **403** (6772): 853-858
- 6 Wright SJ, Mullerlandau HC. The future of tropical forest species [J]. *Biotropica*, 2006, **38** (3): 287-301
- 7 Wade TG, Riitters KH, Wickham JD, Jones KB. Distribution and causes of global forest fragmentation [J]. *Conserv Ecol*, 2003, **7** (2): 1850-1851
- 8 Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems [J]. *Sci Adv*, 2015, **1** (2): e1500052
- 9 Laurance WF, Camargo JLC, Luizao RCC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC, Bruce WG, Benítezmalvido J, Vasconcelos HL. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation [J]. *Biol Conserv*, 2011, **144** (1): 56-67
- 10 Simpson J, Weiner E. The Oxford English Dictionary Vol X [M]. Oxford: Oxford University Press, 1989
- 11 Fahrig L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis [J]. *J Biogeogr*, 2013, **40** (9): 1649-1663
- 12 Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity [J]. *Annu Rev Ecol Ecol*, 2003, **34** (1): 487-515
- 13 Young A, Boyle T, Brown T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants [J]. *Trends Ecol Evol*, 1996, **11** (10): 413-418
- 14 Xu WH, Wang XZ, Ouyang ZY, Zhang JD, Li ZQ, Xiao Y, Zheng H. Conservation of giant panda habitat in South Minshan, China, after the May 2008 earthquake [J]. *Front Ecol Environ*, 2009, **7** (7): 353-358
- 15 Iwamura T, Fuller RA. Migratory connectivity magnifies the consequences of habitat loss from sea-level rise for shorebird populations [J]. *Proc R Soc Lond B Biol*, 2013, **280** (1761): 20130325
- 16 Laurance WF, Clements GR, Sloan S, O'Connell CS, Mueller ND, Goosem M, Venter O, Edwards DP, Phalan B, Balmford A. A global strategy for road building [J]. *Nature*, 2014, **513** (7517): 229-232
- 17 Laurance WF, Goosem M, Laurance SG. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests [J]. *Trends Ecol Evol*, 2009, **24** (12): 659-669
- 18 Finer M, Jenkins CN. Proliferation of hydroelectric dams in the andean amazon and implications for andes-amazon connectivity [J]. *PLoS ONE*, 2012, **7** (4): e35126
- 19 谭珊珊, 胡广, 邵德钰, 胡仁勇, 徐高福, 于明坚. 千岛湖库区种子植物区系研究[J]. 广西植物, 2010, **30** (6): 770-775 [Tan SS, Hu G, Shao DJ, Hu RY, Xu GF, Yu MJ. Floristic analysis of seed plants in the Thousand Island Lake region [J]. *Guihaia*, 2010, **30** (6): 770-775]
- 20 Brunet J, Valtinat K, Mayr ML, Felton A, Lindbladh M, Bruun HH. Understory succession in post-agricultural oak forests: habitat fragmentation affects forest specialists and generalists differently [J]. *For Ecol Manage*, 2011, **262** (9): 1863-1871

- 21 Laurance WF. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory [J]. *Biol Conserv*, 2008, **141** (7): 1731-1744
- 22 吴倩倩, 梁宗锁, 刘佳佳, 于明坚, 胡广. 中国生境片段化对生物多样性影响研究进展[J]. 生态学杂志, 2017, **36** (9): 2605-2614 [Wu QQ, Liang ZS, Liu JJ, Yu MJ, Hu G. Effects of habitat fragmentation on biodiversity in China [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36** (9): 2605-2614]
- 23 Newman BJ, Ladd P, Brundrett M, Dixon KW. Effects of habitat fragmentation on plant reproductive success and population viability at the landscape and habitat scale [J]. *Biol Conserv*, 2013, **159**: 16-23
- 24 Suarez-Esteban A, Fahrig L, Delibes M, Fedriani JM. Can anthropogenic linear gaps increase plant abundance and diversity? [J]. *Landscape Ecol*, 2016, **31** (4): 721-729
- 25 Parejo-Farnes C, Robledo-Arnuncio JJ, Albaladejo RG, Rubio-Perez E, Aparicio A. Effects of habitat fragmentation on parental correlations in the seed rain of a bird-dispersed species [J]. *Tree Genet Genome*, 2017, **13** (1): 17
- 26 Hermansen TD, Minchinton TE, Ayre DJ. Habitat fragmentation leads to reduced pollinator visitation, fruit production and recruitment in urban mangrove forests [J]. *Oecologia*, 2017, **185** (2): 221-231
- 27 Soons MB, Messelink JH, Jongejans E, Heil GW. Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs [J]. *J Ecol*, 2005, **93** (6): 1214-1225
- 28 Zhang XM, Gao LM, Moeller M, Li DZ. Molecular evidence for fragmentation among populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei*, a highly endangered conifer in China [J]. *Can J For Res*, 2009, **39** (4): 755-764
- 29 Browne L, Karubian J. Habitat loss and fragmentation reduce effective gene flow by disrupting seed dispersal in a neotropical palm [J]. *Mol Ecol*, 2018, **27**: 3055-3069
- 30 Broeck AV, Tobias C, Gunter K, Maurice H, Olivier H, Joachim M. Dispersal constraints for the conservation of the grassland herb *Thymus pulegioides* L. in a highly fragmented agricultural landscape [J]. *Conserv Genet*, 2015, **16** (4): 765-776
- 31 Bijlsma R, Loeschcke V. Genetic erosion impedes adaptive responses to stressful environments [J]. *Evol Appl*, 2012, **5** (2): 117-129
- 32 Lienert J. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review [J]. *J Nat Conserv*, 2004, **12** (1): 53-72
- 33 Luquet E, Garner TWJ, Lena JP, Bruel C, Joly P, Lengagne T, Grolet O, Plenet S. Genetic erosion in wild populations makes resistance to a pathogen more costly [J]. *Evolution*, 2012, **66** (6): 1942-1952
- 34 Vandepitte K, Jacquemyn H, Roldan-Ruiz I, Honnay O. Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment [J]. *Mol Ecol*, 2007, **16** (19): 4171-4179
- 35 Rusterholz HP, Baur B. Delayed response in a plant-pollinator system to experimental grassland fragmentation [J]. *Oecologia*, 2010, **163** (1): 141-152
- 36 Heinken T, Weber E. Consequences of habitat fragmentation for plant species: Do we know enough? [J]. *Perspect Plant Ecol*, 2013, **15** (4): 205-216
- 37 Wiberg RAW, Scobie AR, Ahara S, Ennos RA, Cottrell J. The genetic consequences of long term habitat fragmentation on a self-incompatible clonal plant, *Linnaea borealis* L [J]. *Biol Conserv*, 2016, **201**: 405-413
- 38 Breed MF, Ottewell KM, Gardner MG, Marklund MHK, Dormott EE, Lowe AJ. Mating patterns and pollinator mobility are critical traits in forest fragmentation genetics [J]. *Heredity*, 2015, **115** (2): 108-114
- 39 Battocletti A. The population and ecological genetic effects of habitat fragmentation [D]. Washington DC: Georgetown University, 2017
- 40 Zhang X, Shi MM, Shen DW, Chen XY. Habitat loss other than fragmentation per se decreased nuclear and chloroplast genetic diversity in a monoecious tree [J]. *PLoS ONE*, 2012, **7** (6): e39146
- 41 Lowe AJ, Boshier D, Ward M, Bacles CF, Navarro C. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees [J]. *Heredity*, 2005, **95** (4): 255-273
- 42 Holderegger R, Giulio MD. The genetic effects of roads: a review of empirical evidence [J]. *Basic Appl Ecol*, 2010, **11** (6): 522-531
- 43 Rivera-Ortiz FA, Aguilar R, Arizmendi MDC, Quesada-Avendano M, Oyama K. Habitat fragmentation and genetic variability of tetrapod populations [J]. *Anim Conserv*, 2015, **18** (3): 249-258
- 44 Marsh DM, Page RB, Hanlon TJ, Corritone R, Little EC, Seifert DE, Cabe PR. Effects of roads on patterns of genetic differentiation in red-backed salamanders, *Plethodon cinereus* [J]. *Conserv Genet*, 2008, **9** (4): 603-613
- 45 Buchmann CM, Schurr FM, Ran N, Jeltsch F. Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities—The role of interspecific competition and individual space use [J]. *Ecol Inform*, 2013, **14**: 90-98
- 46 Canales-Delgadillo J, Scott-Morales L, Korb J. The influence of habitat fragmentation on genetic diversity of a rare bird species that commonly faces environmental fluctuations [J]. *J Avian Biol*, 2012, **43** (2): 168-176
- 47 Dixo M, Metzger JP, Morgante JS, Zamudio KR. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest [J]. *Biol Conserv*, 2009, **142** (8): 1560-1569
- 48 Garridogarduno T, Tellezvaldes O, Manel S, Vazquezdominguez E. Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest [J]. *J Zool*, 2016, **298** (4): 293-302
- 49 Moniem HEMA, Schemerhorn BJ, Dewoody JA, Holland JD. Landscape genetics of a pollinator longhorn beetle [*Typocerus velutinus* (Olivier)] on a continuous habitat surface [J]. *Mol Ecol*, 2016, **25** (20): 5015-5028
- 50 Schuler MS, Chase JM, Knight TM. Habitat size modulates the influence of heterogeneity on species richness patterns in a model zooplankton community [J]. *Ecology*, 2017, **98** (6): 1651-1659
- 51 Jangjoo M, Matter SF, Roland J, Keyghobadi N. Connectivity rescues genetic diversity after a demographic bottleneck in a butterfly population network [J]. *PNAS*, 2016, **113** (39): 10914-10919
- 52 Munoz PT, Torres FP, Megias AG. Effects of roads on insects: a review [J]. *Biodiv Conserv*, 2015, **24** (3): 659-682
- 53 Crawford JA, Peterman WE, Kuhns AR, Eggert LS. Altered functional connectivity and genetic diversity of a threatened salamander in an agroecosystem [J]. *Landscape Ecol*, 2016, **31** (10): 2231-2244
- 54 Heinenkay JL, Noel HG, Layman CA, Langerhans RB. Human-caused habitat fragmentation can drive rapid divergence of male genitalia [J].

- Evol Appl*, 2014, **7** (10): 1252-1267
- 55 Vandergast AG, Wood DA, Thompson AR, Fisher M, Barrows CW, Grant TJ. Drifting to oblivion? Rapid genetic differentiation in an endangered lizard following habitat fragmentation and drought [J]. *Divers Distrib*, 2016, **22** (3): 344-357
 - 56 Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, Ockinger E, Partel M, Pino J, Roda F. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation [J]. *Trends Ecol Evol*, 2009, **24** (10): 564-571
 - 57 Essl F, Dullinger S, Rabitsch W, Hulme PE, Pysek P, Wilson JR, Richardson DM. Delayed biodiversity change: no time to waste [J]. *Trends Ecol Evol*, 2015, **30** (7): 375-378
 - 58 Garcia MB, Dahlgren JP, Ehrlén J. No evidence of senescence in a 300-year-old mountain herb [J]. *J Ecol*, 2011, **99** (6): 1424-1430
 - 59 Mergeay J, Vanoverbeke J, Verschuren D, De Meester L. Extinction, recolonization, and dispersal through time in a planktonic crustacean [J]. *Ecology*, 2007, **88** (12): 3032-3043
 - 60 Lee AM, Saether B, Engen S. Demographic stochasticity, allee effects, and extinction : the influence of mating system and sex ratio [J]. *Am Nat*, 2011, **177** (3): 301-313
 - 61 Hanski I, Ovaskainen O. Extinction debt at extinction threshold [J]. *Conserv Biol*, 2002, **16** (3): 666-673
 - 62 Otsu C, Lijima H, Nagaike T, Hoshino Y. Evidence of extinction debt through the survival and colonization of each species in semi-natural grasslands [J]. *J Veg Sci*, 2017, **28** (3): 464-474
 - 63 Vranckx G, Jacquemyn H, Muys B, Honnay O. Meta-analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation [J]. *Conserv Biol*, 2012, **26** (2): 228-237
 - 64 Otto R, Garzonmachado V, Arco MD, Fernandezlugo S, De Nascimento L, Oromi P, Baez M, Ibanez M, Alonso MR, Fernandezpalacios JM. Unpaid extinction debts for endemic plants and invertebrates as a legacy of habitat loss on oceanic islands [J]. *Divers Distrib*, 2017, **23** (9): 1031-1041
 - 65 Mona S, Arenas M, Excoffier L. Genetic consequences of habitat fragmentation during a range expansion [J]. *Heredity*, 2014, **112** (3): 291-299
 - 66 Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen RK, Helm A, Kuussaari M, Lindborg R, Ockinger E, Partel M, Pino J, Poyry J, Raatikainen KM, Sang A, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-Dewenter I. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels [J]. *Ecol Lett*, 2010, **13** (5): 597-605
 - 67 Bommarco R, Lindborg R, Marini L, Ockinger E. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history [J]. *Divers Distrib*, 2014, **20** (5): 591-599
 - 68 Lindborg R, Eriksson O. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity [J]. *Ecology*, 2004, **85** (7): 1840-1845
 - 69 Vellend M, Verheyen K, Jacquemyn H, Kolb A, Van Calster H, Peterken G, Hermy M. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation [J]. *Ecology*, 2006, **87** (3): 542-548
 - 70 Saar L, Takkis K, Partel M, Helm A. Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt [J]. *Divers Distrib*, 2012, **18** (8): 808-817
 - 71 Alofs KM, Gonzalez AV, Fowler NL. Local native plant diversity responds to habitat loss and fragmentation over different time spans and spatial scales [J]. *Plant Ecol*, 2014, **215** (10): 1139-1151
 - 72 Ortego J, Bonal R, Munoz A. Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the Mediterranean holm oak (*Quercus ilex* L.) [J]. *J Hered*, 2010, **101** (6): 717-726
 - 73 Eva G, Kevin M, Van Karine D, Hilde D, Xiang L, Konjev D, Frederik H. Loss of genetic diversity and increased genetic structuring in response to forest area reduction in a ground dwelling insect: a case study of the flightless carabid beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae) [J]. *Insect Conserv Diver*, 2013, **6** (4): 473-482