

景观遗传学原理及其在生境片段化遗传效应研究中的应用

沈泽昊*, 吉成均

(北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要: 景观遗传学是近年来在景观生态学和种群遗传学之间形成的一个交叉领域, 强调景观的组成、空间构型和环境梯度对基因流、种群遗传空间结构和局域种群适应的影响。景观遗传学尚未成为一门独立的学科, 其理论基础主要来自分子遗传学、种群生物学和景观生态学。现代分子遗传标记技术、遥感和 GIS 支持下的景观分析和空间统计方法的综合运用是景观遗传学主要研究途径。系统介绍了景观遗传学的基础概念, 关键科学问题, 基本理论框架, 及其与相邻研究领域的关系, 综述了景观遗传学最为关注的现实课题——景观碎裂化的种群遗传效应的研究进展, 主要涉及生境片段化的遗传效应、不同属性的物种响应、以及生境片段化过程的选择作用等方面。通过采取一种跨尺度的视角, 景观遗传学研究显著深化了关于景观碎裂化对生物多样性影响的理解。

关键词: 景观遗传学; 景观构型; 基因流; 种群遗传结构; 生境片段化

Landscape genetics: principles and its applications for the genetic effects of habitat fragmentation

SHEN Zehao*, JI Chengjun

Department of Ecology, College of Urban & Environmental Science, the Key Laboratory of Ministry of Education for Earth Surface Processes, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract: Landscape genetics is an interdisciplinary field that has recently emerged between landscape ecology and population genetics. This new field emphasizes the impacts of the composition, spatial configuration, and underlying environmental gradients of landscapes on spatial population genetic structure, gene flow, and local adaptation. Being immature as an independent discipline, the basic principles applied in landscape genetics mainly come from molecular genetics, population biology, and landscape ecology. However, this field is characterized by its comprehensive methodological framework—an approach composed of genetic analysis with hypervariable molecular markers, remote sensing, analyses supported by geographical information systems and spatial statistics. Here, we introduce the basic concepts and the key questions of landscape genetics, outline the theoretical framework of this area, and identify its relationships with neighboring disciplines. In particular, we review an application domain of primary significance to landscape genetics, i. e. the genetic consequences of landscape fragmentation. Recent advances in this field include the spatial and temporal aspects of habitat fragmentation impacts on spatial population genetic structure and gene flow, life history strategies and species-specific responses to habitat fragmentation, as well as the selection effects of habitat fragmentation. By applying a cross-scale perspective, landscape genetics greatly contributes to our understanding of the impacts of landscape fragmentation on biodiversity.

Key Words: landscape genetics; landscape configuration; gene flow; population genetic structure; habitat fragmentation

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30770386, 30870432)

收稿日期: 2009-08-20; **修订日期:** 2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

伴随着全球的人口和经济增长,人类对地表景观的影响剧增,包括城市扩张现象全球蔓延,道路等人工廊道持续延伸和网络化;相应地,生物天然生境的分割、退化和丧失越来越严重,并成为生物多样性的首要威胁^[1-2]。与此同时,全球气候变化也在加剧景观碎裂化进程^[3-4]。另一方面,由于地球陆地板块的彼此分离,和区域内的地质、地貌、气候差异等因素,即使没有人为活动影响,物种生境片段化和种群隔离的现象同样客观存在于自然界^[5-6]。因此,各种因素导致的生境隔离是生物多样性维持和变化的重要机制。

当前,人类活动大大加速了自然景观的碎裂化和萎缩。这一过程对生物多样性的复杂影响,基因流和种群遗传结构对片段化生境的响应及机制等等,是景观生态学、保护生物学和种群遗传学等多门学科关注的热点问题^[7-8]。这种共同的兴趣推动了景观生态学和种群遗传学的交叉,及 GIS、分子遗传标记等新技术的应用。将景观格局与种群遗传结构、基因流联系起来,为评价和解释景观格局与过程(如生境片段化)对遗传多样性的影响提供了一条有效途径,这一途径及其应用的领域被称为“景观遗传学”^[9]。

本文将介绍这一领域的基本概念和理论框架,着重综述近 5a 来的研究进展,特别是关于景观碎裂化对遗传多样性的影响方面。

1 景观遗传学:概念及其发展背景

作为景观生态学和种群遗传学之间的交叉领域,景观遗传学研究景观特征与微进化过程(如基因流、基因漂变与选择等)之间的相互作用,探讨地理空间和环境特征在个体和种群水平上塑造遗传变异的规律与机理^[10]。Storfer 等的定义更为确切——明确量化景观组成、构型和基质质量对基因流和空间遗传变异的影响研究^[11]。景观遗传学研究需要两个数据集的结合,即种群遗传数据和景观组成与构型数据,从中寻找彼此吻合的梯度、间断或变化。它所寻求回答的两个基本问题是:(1) 异质景观及其环境过程如何影响片段化种群的遗传多样性和基因流的连续性?(2) 景观如何影响种群的局域适应^[12]?

关于景观碎裂化的遗传效应的研究从 20 世纪 80 年代后期开始^[13-14]。Sih 等最先提及这一研究方向^[1]。Manel 等则首次明确地界定并阐述了这一领域的内涵和特质^[10]。2005 年,美国景观生态协会首次召开以景观遗传学为主题的学术研讨会,并随后在该领域权威刊物《Landscape Ecology》上发表了一期专刊,分别阐述了这一领域的关键科学问题,及其相关的遗传学、生态学原理,总结了相关的研究手段和方法论,并探讨其应用的范畴和未来发展方向,从而确立这一研究领域^[9]。

实际上,地理空间隔离导致生物种间或种内分化的现象早已被认识。A. P. de Candolle 和 A. R. Wallace 最早记述了生物地理格局的间断现象。Wright 最先提出了空间距离因素造成的遗传隔离效应,即 IBD (Isolation by distance) 模型,并将基因流和彼此隔离种群内部的遗传过程,如奠基者效应、漂变、选择等联系起来^[15]。Levins 提出经典的集合种群模型,将景观划分成适合种群生存的生境斑块和不适合的基质,以拟合种群的局域灭绝和重占领动态^[16]。Manicacci 等对比种群遗传学的理论预测和野外观测结果,研究了集合种群动态及其基因流对种群生活史特征(如生殖投入等)的影响,并强调集合种群生境的景观特征,如距离、质量差异、干扰和碎裂化过程等的驱动作用^[13]。Sork 等人探讨生态过程尺度上基因流的定量分析,和种群遗传结构的尺度上推,及集合种群模型与景观生态模型的结合问题^[17]。研究发现,在种群遗传学中加入景观特征信息,可以明显改善对历史基因流和当前基因流时空格局的估计^[18]。但是,Manel 等 2003 年的综述对于激发景观遗传学领域的理论、方法和实证研究具有里程碑的作用。

不同物种对景观格局和过程具有不同的生态适应策略及特征尺度,因此其基因流和遗传空间结构受到的影响也不一致,而关于这方面的认识仍存在很大的空白。客观需求和相关领域的技术与研究方法进步直接推动了景观遗传学的形成。近 10a 来,遥感和 GIS 技术提供了越来越精准的景观格局和种群分布信息;分子遗传标记技术的进步大大提高了种群遗传信息的分辨率;空间统计学和各种遗传分析模型的发展则提供了连接两方面信息的工具^[11]。这些进步为基因流的源、汇和路径识别、遗传空间格局诊断、景观特征的遗传效应检验等提供了前所未有的技术支持。

2 景观遗传学的关键科学问题

作为一个新兴的研究方向,景观遗传学并非来自一个全新、独立的起点,而是现有多个学科之间的交叉领

域,即景观生态学、种群遗传学和空间统计学的结合体^[10]。然而,景观遗传学将其关注的中心问题定位在景观空间特征和景观生态过程对生态时间尺度上基因流和种群空间遗传结构的影响^[11, 19-20]。

2.1 景观结构的遗传效应

现实景观具有复杂而不确定的结构与动态,不同于集合种群模型假设的“生境-基质”二元结构。不仅景观的空间构型影响种群遗传空间结构和基因流,基质与斑块的对比和基质的质量本身也影响着种群存活概率与扩散的路径选择,并共同表现为景观的联通度。景观生态学的空间模型比种群遗传学和集合种群遗传学的经典模型提供了更为丰富和现实的结构、功能特征。

2.2 种群空间遗传结构

经典的集合种群遗传学模型以预设的局部种群为单元,近年来逐步发展了基于个体的分析方法。而景观遗传学途径特别适合于、也特别强调个体水平空间分布与遗传结构的关联。在 GIS 支持下,利用遗传分析模型和空间统计方法,这一途径客观地推断连续种群或集合种群遗传结构的格局,包括变化的梯度、方向性和间断性,并和环境格局相关联,从而提供了丰富得多的遗传空间变异信息。

2.3 基因流与种群扩散的遗传有效性

种群扩散具有多重进化意义。物种个体或繁殖体的扩散形成基因流,其格局和动态都受到各种环境梯度、生物相互作用和环境过程的限制;物种本身也具有各自独特的响应策略,以提高其扩散的有效性^[21]。因此,基因流是物种扩散行为、环境格局及景观过程相互作用的结果。

2.4 基于物种的时空尺度耦合

不同物种以其特有的生活史策略响应和适应环境变化。景观生态学越来越强调有机体为中心的个体景观论,这对于建立特定物种基因流与景观格局的尺度耦合模型非常有帮助。这种尺度耦合有助于发现“不同物种的景观生态学法则”,在物种保护方面具有广泛的应用前景^[22-23]。

2.5 与相关领域的差异

景观遗传学的特质可以通过比较两个方法论相近的领域——集合种群遗传学和谱系地理学来反映。集合种群遗传学模型具有空间明晰的结构,但一般仅考虑距离变量,并将景观结构简化为适宜的生境斑块和不适宜的基质^[24];景观遗传学则综合考虑景观的环境和空间特征。另外,局域种群间的隔离是集合种群遗传学模型的前提假设,这不仅限制了该模型的适用范围,而且在实际研究中往往难以预判种群分布的间断性。景观遗传学途径强调以个体数据为基础,这样就毋需事先主观判断种群的间断性^[10]。

谱系地理学探讨地理尺度上种系分化的历史,亦即种系分化发展历史的地理表现;主要强调地史过程(如板块运动和造山过程等)与系统发生过程之间的相互作用,是谱系发生学与生物地理学的结合。与之不同,景观遗传学侧重景观尺度上的环境异质性对人类可观测时间尺度(或生态尺度)上微进化过程的影响,包括基因流格局和种群空间遗传结构^[8]。两者关注的时空尺度和事件不一样。

3 景观遗传学的理论基础

景观遗传学作为一个综合途径,其所依赖的理论和知识基础来自 3 个具有不同时空尺度的领域,即分子遗传学、种群生态学和景观生态学。

3.1 遗传学机制

3.1.1 微进化过程

景观遗传学主要关注种内进化,即由突变、遗传漂变、基因流和自然选择导致的种群内和种群间等位基因频率的改变,又称微进化过程。基因流反映实现后代繁殖的种群扩散过程,其效应是限制遗传漂变和局域适应带来的遗传分化,并使基因突变得以扩散^[25]。这些过程可能受到景观尺度环境格局与过程的影响。同时,这些过程的发生在人类可直接观测的尺度上,具有较高的时空分辨率。

3.1.2 种群遗传信息的性质和类型:中性位点和选择性位点

遗传多样性包括中性的和选择性的两大类,均来源于局域种群的微进化过程,也受种群生物学特征(如

种群统计、交配系统和扩散行为等)的影响^[26]。这些因素基本上同样作用于中性基因和适应性基因,但两者并无直接的关联^[27-28]。选择不作用于中性的遗传多样性,即不影响其承载个体的适合度。因此中性的遗传多样性不能反映种群适应潜力,但同样反映种群的遗传多样性水平,并且适用于监测种群扩散和基因流。目前使用的分子遗传标记绝大部分是中性标记^[9]。

另一方面,确定选择性位点也很重要。比较中性和选择性标记的分布与数量特征,有助于理解产生空间遗传结构的机制;而确定选择性位点则可以帮助理解局域适应和适应性分化的遗传基础^[10]。但对选择性位点的比较往往需要采用严格的实验控制才能得到明确的研究结果,因此,目前在景观水平上的研究还颇受限制^[9]。

3.1.3 细胞器 DNA 和核 DNA

在细胞核和细胞器中存在两类不同来源的基因,其中细胞核的基因来自父母双方,而绝大多数细胞器基因是单亲(父亲或母亲)遗传,如动物细胞中的线粒体及植物细胞中的叶绿体^[29-30]。植物叶绿体 DNA 的遗传信息绝大多数来自母本,因此采用种子的 cpDNA 可以反映母系基因流^[31];花粉仅包含父系的遗传信息,因此花粉流可以反映父系基因流。用花粉/种子扩散比来比较父系和母系基因流,可以更详细地反映景观格局或过程的遗传效应^[32]。

3.2 种群机制

3.2.1 繁殖行为和交配系统特征

生物的繁殖行为存在显著的谱系分化和种间差异,这些属性与迁移行为相结合,受到景观特征的影响,表现为繁殖效率和基因流的时空格局。如自交为主的繁殖策略使种群之间的遗传多样性和结构差异较大^[19];又如兰花特殊的花部结构多对应于专性的传粉动物,其基因流受该传粉动物种群动态和分布的显著影响。动物基因流同样受影响种群繁殖策略的因素作用,因而具有显著的种间差异。独居或群居、家庭雌雄比结构、交配行为等物种属性都影响到基因流和种群遗传结构^[33]。

3.2.2 扩散与基因流

动、植物个体或繁殖体扩散形成基因流,以实现局域种群之间遗传变异的传播和维持^[34]。不同动物类群如鸟类、鱼类、爬行类等具有显著不同的迁移能力。不同种类的植物,因其果实类型和种子大小的显著差异,分别依赖风、水流、动物或重力等不同的扩散媒介或动力,在基因扩散策略和基因流强度上也极为多样化^[21]。例如,全球种子植物的种子重量差异达到 11 个数量级;而在同一植物群落中,不同物种的种子重量差异达到 7 个数量级^[35]。

3.2.3 局域灭绝与重新拓殖

在环境随机性和遗传随机性等多重因素的作用下,生物种群的局域性灭绝经常发生^[36]。特别是在物种分布区的边缘,适宜生境分布不连续,种群呈现为片段化格局和集合种群动态特征。由于边缘分布区的生境条件常常不能满足有性繁殖的条件和种群的自我维持,适宜生境中的种群通过有效扩散形成基因流,反复拓居边缘生境,从而维持了种群存续,即构成“源-汇种群”。这种“援救效应”是集合种群动态的重要过程和群落物种多样性的维持机制之一^[37-38]。

3.3 景观机制

3.3.1 空间距离隔离效应

空间距离对基因流的阻隔作用在种群遗传学中已得到考虑。岛屿模型和集合种群模型大致反映了以下的空间遗传结构模式:渐变群(Clines)、距离隔离(IBM)、基因流的遗传边界、集合种群和随机格局^[10]。这些模式都包含了景观的距离隔离效应,即基因流随两点间的直线距离增大而衰减。

3.3.2 景观构型的阻隔与连通效应

景观生态学强调景观空间构型的生态学效应,如水系、交通网络、农田林网等线性元素的隔离和连通作用等^[39]。对于不同物种的基因流而言,不同的景观空间构型会导致不同的联接度或阻隔强度,如研究发现,长

城两侧分布的同种植物亚种群的遗传结构表现了显著的分化^[40]。而同一景观构型对于不同物种也会构成迥异的联通效应,如河流对于鱼类、爬行类、哺乳类(能游泳的或不能游泳的)、鸟类迁移的作用大不一样。此外,同样的景观构型与环境梯度之间方向性差异也会导致不同的空间阻隔效应,如南北向山脉和东西向山脉对物种迁移的影响。

3.3.3 景观生态过程的影响

景观是环境格局与生态过程相互作用的产物^[41]。森林火干扰过程产生林窗,往往会给外来入侵种带来扩散的机会;景观碎裂化过程一方面会加剧一些珍稀物种的危机,另一方面则给扩散能力强的先锋种带来种群扩张的机会。如外来入侵植物往往沿着新建道路两侧植被遭破坏的裸露带快速传播^[42]。

3.3.4 景观环境选择效应

景观的时空异质性意味着斑块间生境质量的差异,这必将导致生存于其中的种间和种内的资源竞争^[43]。异质景观中分布的种群受到环境的差异选择作用,必然影响到生境斑块之间基因流的遗传结构变化,和种群微进化过程的差异^[28, 44]。

4 景观碎裂化的种群遗传效应研究进展

在人类活动影响下,地表景观经历着一场前所未有的碎裂化进程。景观碎裂化包括格局和过程两方面;前者可表述为不同时间尺度上存在的生物种群及其适宜生境分隔存在的状态,其原因有自然的或人为的;而景观碎裂化过程表现为一片先前连续的区域生境被转化为一定数量较小而分隔的生境斑块^[14]。

从景观遗传学的角度来看,生境片断化对种群分布的影响主要表现在以下几方面:(1)局域种群规模缩小;(2)局域种群之间的空间隔离产生或增大;(3)边缘效应和廊道的连通效应;(4)景观结构变化导致基质(matrix)质量的相应改变;(5)物种的种群数量整体减小^[2, 14, 45-46]。但是,目前关于这些因素对种群遗传多样性影响的相对大小、相互关系、作用条件及尺度等仍所知甚少;景观碎裂化过程的非线性特征更增加了问题的复杂性^[47]。虽然自然的生境片断化过程也普遍存在,但目前所关注的主要是人类活动加剧的景观碎裂化过程,及其生态和遗传效应。

对空间隔离种群遗传结构的理论探讨应追溯到 Wright 和 Nei 等人的经典工作,但由于技术方法的限制,对景观碎裂化的种群遗传效应的验证直到 20 世纪 90 年代中期以后才得到快速发展^[48-49]。景观遗传学探讨环境空间梯度和间断性对基因流和种群遗传结构的影响,其最关注的现实生态问题即景观碎裂化^[20, 50-51]。对此 Young 等首先从植物方面进行了论述,并提出需要研究的主要问题^[50]。随着针对不同对象和角度的实证研究涌现,关于景观碎裂化遗传效应的讨论也逐渐深入。Lienert 讨论了景观碎裂化对植物种群适合度的影响^[52];Keyghobadi 综述了 1996—2006 年间景观碎裂化对动物的遗传效应研究,指出空间信息技术、统计分析遗传标记技术相结合的景观遗传学途径具有发展潜力^[49]。Manel 和 Smouse 则为景观遗传学的方向和挑战给出了最新近的综述和展望^[12]。

4.1 景观遗传学的角度与方法

关于景观碎裂化的景观遗传学研究主要包含以下几方面^[49-50, 53-54]:

(1)景观碎裂化的不同方面对种群内微进化过程的影响,包括斑块缩小(和种群数量减小)、斑块间隔离增大、基质的质量变化、景观构型与边缘形状的效应、及景观碎裂化的时空效应等;在影响结果方面,不同的研究关注随机漂变、近交衰退、杂合度、种群的平均适合度、以及基因流时空格局等;

(2)景观碎裂化程度的量化,及其对种群遗传结构(包括遗传多样性)的影响度量;

(3)景观碎裂化的选择作用与种群遗传结构的适应性变化;

(4)物种属性对景观碎裂化的种群遗传效应的响应,及种间差异的生态学机制;

(5)基于景观碎裂化遗传效应的物种保育策略(如碎裂化消除措施),及物种保育的关键单元、关键景观特征和关键尺度。

景观遗传学主要利用高度变异性的分子遗传标记提取基于个体的遗传信息,结合个体和种群的空间分布

信息;发展了多种间接的(如种群遗传分化的 F_{ST} 指标、杂合度等)和直接的(如亲子分析、邻域界定、基因流模型等)种群遗传结构分析指标和模型,从不同角度探测种群空间遗传结构,并采用多种空间统计方法推断景观格局特征与种群遗传结构的因果联系。具体针对景观碎裂化的遗传效应,比较分析是通常采用的方法^[49]。

关于景观遗传学的技术方法,Manel 等、Storfer 等先后全面介绍了相关的遗传标记技术、种群遗传结构分析模型和空间统计方法^[10-11]。Beaumont 和 Rannala 综述了 Bayes 统计和模型在种群遗传统计推断中的应用^[55];Excoffier 和 Heckel 专门介绍和比较了超过 20 个可用于景观遗传信息分析的统计软件,包括其模型、假设和功能特点^[56];Hoffmann 和 Daborn 介绍了用于监测人类环境变化(包括景观碎裂化)的动物种群遗传标记,以及利用这些遗传标记探讨的问题及其机理^[57]。

4.2 主要进展

4.2.1 景观碎裂化格局的遗传效应

(1)生境丧失与生境隔离的效应 景观碎裂化过程的影响主要有两个方面,即生境斑块的面积缩小和斑块之间的隔离加强^[45, 58-60]。其对种群遗传结构影响,前者主要是通过减小局部种群来改变一系列微进化过程,如瓶颈效应、近交衰退、随机漂变等;后者则主要导致局域种群之间基因流的阻断,“救援效应”削弱甚至丧失,而增大局域灭绝的风险^[1, 60-62]。两种机制相互关联,但其各自的独立效应大小还并不清楚。Cushman 认为机制分析需要考虑特定物种的生态习性和行为模式,采用多尺度比较与控制实验相结合的途径才能揭示两种效应的差异和贡献^[53]。

(2)空间距离、环境梯度与景观障碍的影响 研究表明,环境梯度(如地形坡度、海拔、水分条件等因素)、植被类型、群落结构的改变都会显著影响种群扩散路线和基因流的连通性^[63-64]。目前一般以基于直线距离的距离隔离(IBM)模型作为零模型,来分析基因流的最低成本路径^[65]。对于景观碎裂化的研究表明,线性景观要素(如高速公路等)对两侧动物种群的遗传结构和基因流表现了明显的隔离作用^[66-67]。一般采用景观连接度来度量景观格局对基因流的隔离程度^[68]。McRae 提出阻力隔离(Isolation-by-resistance)的概念,以期综合空间、环境和景观的隔离效应^[69]。

(3)景观基质质量的影响 在空间特征之外,景观遗传学特别强调基质质量对种群迁移扩散行为的影响。基质与生境斑块的对比度决定了斑块边界的空间特征和环境梯度,从而影响种群基因流;基质甚至可以提供生境斑块所不具备的资源^[70-71]。因此,用环境梯度以取代关于斑块和基质的均质概念,可以更真实地反映景观结构对种群空间遗传结构的影响,这也是景观遗传学不同于种群遗传学方向的特征之一^[20, 49]。

4.2.2 景观碎裂化过程的遗传效应

(1)景观碎裂化效应的时滞 种群的遗传结构是历史基因流的积累结果,而短期的生境片段化过程往往不足以产生显著的种群遗传变化,表明生态过程转化为进化过程的滞后性和时间尺度的差异^[14, 61, 72-73]。如某些植物的种子进入土壤种子库以后能够长期保持活力。这部分基因库有可能避开植被所经历的干扰和碎裂化过程,并在后来重新加入种群,使得景观碎裂化的遗传效应滞后并复杂化^[74]。因此,区分当前的和历史的景观过程对种群遗传结构的影响在技术上提出了挑战。采用不同分辨率的遗传标记进行比较是一种常见的手段;将种群遗传信息与当前和不同历史时期的景观信息进行匹配分析也是一种有效途径^[75-76]。

(2)景观碎裂化的波动与间歇式基因流 由于景观碎裂化过程的时空特点,基质与斑块之间的差异在时间和空间上都并非静态^[77]。特别在过渡性景观区,环境波动导致景观基质与生境斑块之间出现脉冲式转换,这种景观动态无疑具有普遍性,但相关研究还较少见。例如,Blaum 和 Wichmann 研究了毛腿沙鼠在稀树草原片断化生境中的种群遗传结构受降水量年际波动的影响,发现尽管在枯水年毛腿沙鼠的生境呈现典型的片断化格局,但丰水年植被的迅速恢复使基质变成彼此连续的生境,这种小概率事件足以保证沙鼠种群基因流的恢复和遗传多样性的维持^[47]。

4.2.3 物种属性对景观碎裂化效应的影响

(1)物种的生活史特征影响景观碎裂化的遗传效应 对于迁徙性动物类群,如候鸟、洄游性鱼类、两栖类

等,生活史中的长距离迁徙发生在不同阶段,或具有不同的节奏,如两栖类的长距离基因流主要发生在幼体阶段^[53, 78]。对于植物来讲,繁育系统的模式对基因流和种群邻域范围影响很大,如自花与异花传粉之间、风媒与虫媒之间、专性或广谱的传粉机制之间等,都存在显著差异。研究表明,景观碎裂化对花粉基因流的影响比种子基因流的限制小得多,甚至可能产生正面的影响^[19]。很多动物物种的扩散以及相应的基因流也存在明显的性别差异^[79-81]。另外,处于群落不同营养级的物种,其遗传结构对景观碎裂化具有不同的敏感性^[82]。

(2) 景观碎裂化对基因流的影响取决于物种的特征尺度 不同营养等级的物种相互作用共同决定了生态系统的结构和功能的稳定性,如作为花粉、种子传播者的不同昆虫和鸟类对景观碎裂化的耐受尺度和响应会极为不同,不同种类植物的基因流所受的影响也因此而异^[5, 83-84]。景观碎裂化的遗传后果取决于环境梯度、景观隔离与种群有效扩散之间的尺度比较,并涉及受影响物种的生活史特征尺度,包括扩散能力、繁殖期物候和物种寿命等时空方面^[46, 53]。不少研究发现,迁移能力强的物种受景观碎裂化的影响更大。

(3) 稀有种受景观碎裂化的影响更大吗? Van Rossum 等比较了连续和碎裂化景观中报春花 *Primula veris* 与其近缘种 *P. vulgaris* 的遗传多样性,发现相比稀有的 *P. vulgaris*,常见种 *P. veris* 的遗传多样性受生境片断化的影响更大^[85]。Keller 等也发现道路对种群密度大而迁移能力不强的昆虫形成遗传隔离^[66]。Leimu 等综合分析种群大小与种群遗传多样性的关系,发现种群大小与平均基因多样性、多态位点百分比和等位基因丰富度显著正相关,但与近交系数无关;交配系统类型影响遗传多样性对种群大小的反馈,如自花授粉的植物遗传多样性受景观碎裂化的影响较其他类型物种小;生境片断化对种群遗传多样性的影响不因物种寿命而异^[86]。近年来,景观碎裂化对常见种遗传结构的影响也开始引起关注。但关于常见种和稀有种遗传多样性对景观碎裂化的敏感性,目前的研究还为数不多,结论尚不一致^[87],但这对过去仅仅强调稀有种的保护思路提出挑战,也对不同物种响应景观碎裂化的模式和影响因素提出新的问题。

4.2.4 景观碎裂化的选择作用

(1) 景观碎裂化对种群适合度的影响 景观碎裂化对隔离小种群的微进化过程主要产生负面效应。景观碎裂化导致的种群分割和基因流隔离,首先增加近交和近交衰退,并降低种群杂合度和个体平均适合度^[49, 52]。如 Hitchings 和 Beebee 比较蟾蜍 (*Bufo bufo* L.) 的隔离种群与连续种群,发现遗传多样性较低的隔离种群不仅个体畸形率较高,而且存活率和发育的自体调节能力都较低,反映适合度的下降。其次,作为遗传多样性丧失的重要机制,随机漂变带来的局域灭绝风险在隔离小种群中也迅速上升^[88]。

(2) 适应潜力的丧失 长期来看,景观碎裂化的遗传效应主要表现在两方面:一是有害突变在隔离小种群中的积累和固定,最终降低种群的平均适合度,增大灭绝风险;二是减少了物种整体的遗传多样性,从而削弱物种抵御未知灾害和适应环境变化的潜力^[49]。Johansson 等对普通蛙的连续种群和片断化种群进行比较,发现中性分子标记反映片断化种群的遗传变异更大,但是与种群适合度相关的适应性分子标记上,连续种群的遗传多样性显著较高,表明景观碎裂化损害了该种群对环境选择的适应能力^[89]。

由于目前景观遗传学主要利用中性分子标记技术,对选择性分子标记的应用和对相关问题的探讨还非常少,对这一方向的研究目前还很不成熟^[20]。

4.3 展望

在全球环境变化背景下,随着人类改变地表景观的过程蔓延,特别是道路、堤坝、沟渠等人工廊道的网络化,景观碎裂化已成为地球生物多样性面临的最严重威胁^[2];并与外来种入侵、环境干扰和景观退化等次生过程叠加,进一步削弱生态系统的服务功能^[90]。景观碎裂化的遗传效应是景观遗传学的核心问题。为了应对这一领域的现实挑战,景观遗传学目前的发展仍侧重于方法论的完善,包括在进一步融合景观生态学与种群遗传学途径的同时,加强实验验证和机制性模型的发展;整合应用最新信息技术和分子遗传技术的同时,从日渐繁多的统计方法中建立更具针对性的分析方案;在种群遗传多样性格局判别的基础上加强时间维的多尺度分析,和景观碎裂化动态对种群微进化过程和物种适应潜力影响的预测^[12, 20]。随着方法的发展和应用的拓宽,景观遗传学对生物多样性保护理论和实践的推动作用无疑会日益彰显,并反过来推动这一极具活力的

领域的成熟和深化。

References:

- [1] Sih A, Jonsson B G, Luikart G. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(4): 132-134.
- [2] Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 2003, 34: 487-515.
- [3] Opdam P, Wascher D. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 2004, 117: 285-297.
- [4] Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, de Siqueira M F, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley Bn, van Jaarsveld A S, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Peterson A T, Phillips O L & Williams S E. Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427: 145-148.
- [5] Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos*, 1994, 71(3): 355-366.
- [6] Jelinski D E. On genes and geography: a landscape perspective on genetic variation in natural plant populations. *Landscape and Urban Planning*, 1997, 39: 11-23.
- [7] 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.
- [8] Cheng H Y, Bao Y X, Ge B M, Zheng X, Hu Y Z. Effects of habitat fragmentation on gene flow among animal populations and their measuring methods. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(7): 863-868.
- [9] Holderegger R, Wagner H H. A brief guide to Landscape Genetics. *Landscape Ecology*, 2006, 21: 793-796.
- [10] Manel S, Schwartz M K, Luikart G, Taberlet P. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(4): 189-197.
- [11] Storfer A, Murphy M A, Evans J S, Goldberg C S, Robinson S, Spear S F, Dezzani R, Delmelle E, Vierling L, Waits L P. Putting the "landscape" in landscape genetics. *Heredity*, 2007, 98: 128-142.
- [12] Manel S, Segelbacher G. Perspectives and challenges in landscape genetics. *Molecular Ecology*, 2009, 18: 1-2.
- [13] Manicacci D, Olivieri I, Perrot V, Atlan A, Gouyon P H, Prosperi J M, Couvet D. Landscape ecology: Population genetics at the meta- population level. *Landscape Ecology*, 1992, 6: 47-159.
- [14] 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: 277-289.
- [15] Wright S. Isolation by distance. *Genetics*, 1943, 28: 114-138.
- [16] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 1969, 15:237-240.
- [17] Sork V L, Campbell D, Dyer R, Fernandez J, Nason J, Petit R, Smouse P, Steinberg E. Proceedings from a workshop on gene flow in fragmented, managed, and continuous populations. Research paper No. 3. Santa Barbara California; National Center for Ecological Analysis and Synthesis, . 1998. <http://www.nceas.ucsb.edu/nceas-web/projects/2057/nceas-paper3/>.
- [18] Sork V L, Nason J, Campbell D R, Fernandez J F. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(6): 219-224.
- [19] Sork V L, Smouse P E. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology*, 2006, 21: 821-836.
- [20] Holderegger R, Wagner H H. Landscape genetics. *Bioscience*, 2008, 58(3): 199-207.
- [21] Dieckmann U, O'Hara B, Weisser W. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(3): 88-90.
- [22] Wiens J A. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 1989, 3(4): 385-97.
- [23] Turner M G. Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2005, 36: 319-344.
- [24] Olivieri I, Michalakakis Y, Gouyon P H. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *American Naturalist*, 1995, 146(2): 202-228.
- [25] Rieseberg L H, Bourke J M. The biological reality of species: Gene flow, selection, and collective evolution. *Taxon*, 2001, 50(1): 47-67.
- [26] Hartl D L, Clark A G. *Principles of Population Genetics*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts, USA. 1997. 15-25.
- [27] Reed D H, Frankham R. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution*, 2001, 55(6): 1095-1103.
- [28] Latta R G. Gene flow, adaptive population divergence and comparative population structure across loci. *New Phytologist*, 2003, 161(1): 51-58.

- [29] Avise J C, Jones A G, Walker D E, DeWoody J A. Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: lessons for ecology and evolution. *Annual Review of Genetics*, 2002, 36: 19-45.
- [30] Holderegger R, Kamm U, Gugerli F. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, 2006, 21: 797-807.
- [31] Godoy J A, Jordano P. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology*, 2001, 10: 2275-2283.
- [32] Chen X Y, Fan X X, Hu X S. Roles of seed and pollen dispersal in natural regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae): Implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(5): 1143-1150.
- [33] Bohonak A J. Dispersal, gene flow and population structure. *The Quarterly Review of Biology*, 1999, 74(1): 21-49.
- [34] Hasting A, Harrison S. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1994, 25: 167-88.
- [35] Leishman M R, Wright I J, Moles A T, Westoby M. The evolutionary of seed size//Fenner M. eds. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK: CABI Publishing. 2000. 31-57.
- [36] Lande R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, 1993, 142(6): 911-927.
- [37] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, 396: 41-49.
- [38] Stevens G C. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *American Naturalist*, 1989, 133: 240-256.
- [39] Forman R T T, Sperling D, Bissonette J A. *Road ecology-science and solutions*. Washington DC, Island Press, 2003.
- [40] Su H, Qu L J, He K, Zhang Z, Wang J, Chen Z, Gu H. The Great Wall of China: a physical barrier to gene flow?. *Heredity*, 2003, 90: 212-219.
- [41] Turner M G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, 20: 171-197.
- [42] Parendes A L, Jones A J. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the HJ Andrews experimental forest, Oregon. *Conservation Biology*, 2000, 14(1): 64-75.
- [43] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982, 43-98.
- [44] Loveless M D, Hamrick J L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1984, 15: 65-95.
- [45] Saunders D A, Hobbs R J, Margules C R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 1991, 5(1): 18-32.
- [46] Ewers R M, Didham R K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review*, 2006, 81: 117-142.
- [47] Blaum N, Wichmann M C. Short-term transformation of matrix into hospitable habitat facilitates gene flow and mitigates fragmentation. *Journal of Animal Ecology*, 2007, 76(6): 1116-1127.
- [48] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1973, 70(12): 3321-3323.
- [49] Keyghobadi N. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*, 2007, 85: 1049-1064.
- [50] Young A G, Boyle T, Brown T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(10): 413-418.
- [51] Guerry A D, Hunter Jr M L. Amphibian distributions in a landscape of forests and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology*, 2002, 16(3): 745-754.
- [52] Lienert J. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations — a review. *Journal for Nature Conservation*, 2004, 12(1): 53-72.
- [53] Cushman S A. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 2006, 128: 231-240.
- [54] Schmitt T, Seitz A. Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. *Biological Conservation*, 2002, 107: 291-297.
- [55] Beaumont M A, Rannala B. The Bayesian revolution in genetics. *Nature reviews*, 2004, 5: 251-261.
- [56] Excoffier L, Heckel G. Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide. *Nature Reviews Genetics*, 2006, 7: 745-758.
- [57] Hoffmann A A, Daborn P J. Towards genetic markers in animal populations as biomonitors for human-induced environmental change. *Ecology Letters*, 2007, 10(1): 63-76.
- [58] Turner I M. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(2): 200-209.
- [59] Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, 2002, 12(2): 346-353.
- [60] Cheng H Y, Bao Y X, Chen L, Hu Z Y, Ge B M. Effects of habitat fragmentation on gene flow of the black muntjac (*Muntiacus crinifrons*). *Acta*

- Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1109-11119.
- [61] Richards C M. Inbreeding depression and genetic rescue in a plant metapopulation. *American Naturalist*, 2000, 155(3): 383-394.
- [62] Templeton A R, Shaw K, Routman E, Davis S K. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 1990, 77(1): 13-27.
- [63] Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, Wauters L A, Tosi G, Matthysen E, Hauffe H C. Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Molecular Ecology*, 2005, 14, 469-481.
- [64] Vignieri S N. Streams over mountains: influence of riparian connectivity on gene flow in the Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*). *Molecular Ecology*, 2005, 14, 1925-1937.
- [65] Purrenhage J L, Niewiarowski P H, Moore F B-G. Population structure of spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*) in a fragmented landscape. *Molecular Ecology*, 2009, 18, 235-247.
- [66] Keller I, Nentwig W, Lurgiader C R. Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. *Molecular Ecology*, 2004, 13, 2983-2994.
- [67] Vos C C, Chardon J P. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology*, 1998, 35(1): 44-56.
- [68] Goodwin B J. Is landscape connectivity a dependent or independent variable?. *Landscape Ecology*, 2003, 18: 687-699.
- [69] McRae B H. Isolation by resistance. *Evolution*, 2006, 60(8): 1551-1561.
- [70] Ricketts T H. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, 2001, 158(1): 87-99.
- [71] Perfecto I, Vandermeer J. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology*, 2002, 16(1): 174-182.
- [72] Cunningham M, Moritz C. Genetic effects of forest fragmentation on a rainforest restricted lizard (Scincidae: *Gnypetoscincus queenslandiae*). *Biological Conservation*, 1998, 83: 19-30.
- [73] Wang Z F, Gao S H, Tian S N, Fu S L, Ren H, Peng S L. Genetic structure of *Cryptocarya chinensis* in fragmented lower subtropical forests in China based on ISSR markers. *Biodiversity Science*, 2005, 13(4): 324-331.
- [74] Shimono A, Ueno S, Tsumura Y, Washitani I. Spatial genetic structure links between soil seed banks and above-ground populations of *Primula modesta* in subalpine grassland. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 77-86.
- [75] Honnay O, Coart E, Butaye J, Adriaens D, Van Glabeke S, Roldán-Ruiz I. Low impact of present and historical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations. *Biological Conservation*, 2006, 127: 411-419.
- [76] Vandergast A G, Bohonak A J, Weissman D B, Fisher R N. Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket. *Molecular Ecology*, 2007, 16: 977-992.
- [77] Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 2006, 27(4): 1079-1096.
- [78] Neraas L P, Sprueel P. Fragmentation of riverine systems: the genetic effects of dams on bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Clark Fork River system. *Molecular Ecology*, 2001, 10, 1153-1164.
- [79] Stow A J, Sunnucks P, Briscoi D A, Gardner M G. The impact of habitat fragmentation on dispersal of Cunningham's skink (*Egernia cunninghami*): evidence from allelic and genotypic analyses of microsatellites. *Molecular Ecology*, 2001, 10, 867-878.
- [80] Prugnolle F, de Meeus T. Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. *Heredity*, 2002, 88, 161-165.
- [81] Fraser D J, Lippé C, Bernatchez L. Consequences of unequal population size, asymmetric gene flow and sex-biased dispersal on population structure in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Molecular Ecology*, 2004, 13: 67-80.
- [82] Anton C, Zetsset I, Musche M, Durka W, Boomsma J J, Settele J. Population structure of a large blue butterfly and its specialist parasitoid in a fragmented landscape. *Molecular Ecology*, 2007, 16, 3828-3838.
- [83] Didham R K, Ghazoul J, Stork N E, Davis A J. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(6): 255-260.
- [84] Keitt T H, Urban D L, Milne B T. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology*, 1997, 1(1): 4. Available at <http://www.ecologyandsociety.org/vol1/iss1/art4/>.
- [85] Van Rossum F, De Sousa S C, Triest L. Genetic consequences of habitat fragmentation in an agricultural landscape on the common *Primula veris*, and comparison with its rare congener, *P. vulgaris*. *Conservation Genetics*, 2004, 5(2): 231-245.
- [86] Leimu R, Mutikainen P, Koricheva J, Fischer M. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 2006, 94: 942-952.

- [87] Honnay O, Jacquemyn H. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 2007, 21(3): 823-831.
- [88] Hitchings S P, Beebee T J C. Loss of genetic diversity and fitness in common toad (*Bufo bufo*) populations isolated by inimical habitat. *Journal of Evolutionary Biology*, 1998, 11: 269-283.
- [89] Johansson M, Primmer C R, Merillä J. Does habitat fragmentation reduce fitness and adaptability? A case study of the common frog (*Rana temporaria*)?. *Molecular Ecology*, 2007, 16: 2693-2700.
- [90] Hoffmeister T S, Vet L E M, Biere A, Holsinger K, Filser J. Ecological and evolutionary consequences of biological invasion and habitat fragmentation. *Ecosystems*, 2005, 8: 657-667.

参考文献:

- [7] 陈小勇. 生境片断化对植物种群遗传学结构的影响及植物遗传多样性保护. *生态学报*, 2000, 20(5): 884-892.
- [8] 程宏毅, 鲍毅新, 葛宝明, 郑祥, 胡一中. 栖息地片断化对动物种群间基因流的影响及其测定方法. *生态学杂志*, 2006, 25(7): 863-868.
- [60] 程宏毅, 鲍毅新, 陈良, 胡知渊, 葛宝明. 黑鹿 (*Muntiacus crinifrons*) 栖息地片断化对种群基因流的影响. *生态学报*, 2008, 28(3): 1109-11119.
- [73] 王峥峰, 高山红, 田胜尼, 傅声雷, 任海, 彭少麟. 南亚热带森林片断化对厚壳桂种群遗传结构的影响. *生物多样性*, 2005, 13(4): 324-331.