

空间分子生态学——分子生态学与空间生态学相结合的新领域

张爱兵¹, 谭声江¹, 陈 建², 李典谟^{1*}

(1. 中国科学院动物研究所, 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080 2. 湖北大学生命科学学院生态学研究, 武汉 430062)

摘要 分子标记、基因流、种群空间动态是当前生命科学中的热点领域。RFLPs、RAPDs、微卫星等新的分子标记的不断涌现, 促进了这些领域的飞速发展。对种群空间动态研究中的等级岛屿模型、距离隔离模型、脚踏石模型、集合种群模型等方面许多令人瞩目的进展做了介绍, 同时还介绍了遗传距离、基因流及其测度、基因突变模型、3S 技术、空间精确性种群模型和基因频率的空间自相关等热点领域。最后, 就空间分子生态学存在的问题与前景进行了讨论, 指出了空间分子生态学可能的发展方向。

关键词 分子生态; 空间分子生态学; 空间生态学; 地理信息系统; 集合种群

Spatial Molecular Ecology: A New Cross-discipline Between Molecular Ecology and Spatial Ecology

ZHANG Ai-Bing¹, TAN Sheng-Jiang¹, CHEN Jian², LI Dian-Mo^{1*} (1. The State Key Laboratory of Integrated Management of Insect Pests and Rodents, Institute of zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China 2. Faculty of Life Science, Hubei University, Wuhan 430062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(5): 752 ~ 769.

Abstract Recent advances of Molecular Ecology and Spatial Ecology are driving a change in ecology. Now these two disciplines are coming together in many cases. Spatial Molecular Ecology, a new cross-discipline, is rising. Many molecular markers, such as RFLPs, RAPDs, microsatellite molecular marker and so on, are being applied to more and more fields of Ecology to address ecological questions.

Many DNA molecular markers, which have many advantages such as high-stability, rich genetic information, being comparative between different taxa and so on, have been used to infer the spatial genetic structure, gene flow and migration among local populations. The estimation of gene flow has relied on indirect methods or those based on Wright's parameter of population differentiation F_{st} . In many respects, F_{st} is an ideal parameter that summarizes the evolutionary history of the population, yielding insights about the relative importance of gene flow and genetic drift.

On the one hand, ecological theory and some ecological models, such as island-model, isolation-by-distance model, stepping-stone model, metapopulation model and Spatially explicit population models, lay a theoretical foundation for the development of Spatial Molecular Ecology. Many different kinds of models that could be used

基金项目 国家自然科学基金重大资助项目(39893360) 国家重点基础研究发展规划资助项目(G 2000016210) 中国科学院创新方向资助项目(KSCX2-1-02, KSCX2-SW-103) 瑞典国际科学基金资助项目(IFSD/3204-1)

收稿日期 2001-07-10 **修订日期** 2002-02-15

* 通讯联系人 Author for correspondence, E-mail: Lidm@panda. ioz. ac. cn

作者简介 张爱兵(1974~), 男, 江苏宝应人, 博士生。主要从事系统生态、分子生态学研究。Zhangab@panda. ioz. ac. cn

致谢 本文承蒙张广学院士和钦俊德院士的指教, 英国 Portsmouth 大学的 David M. Kidd 博士和英国 St. Andrews 大学的 Michael G. Ritchie 博士惠赠部分资料, 正在英国 East Anglia 大学进行高级访问的闫璐娜博士协助查阅部分文献, 在此表示诚挚谢意。

to describe gene flow among populations. Wright's infinite island model is a "landscape-neutral" model that assumes equal population size and equal exchange of migrants across all populations. The metapopulation model, in its narrow definition, was initially a demographic model that describes a set of population with certain extinction probabilities that are connected by migration of colonists. The landscape model that uses spatially explicit information about the mosaic of habitat types to describe the landscape. This model would be used to estimate probability of migration or gene flow associated with exchange within and between habitat types with spatially explicit information. Spatially explicit population models, which are investigating scale-related questions in population ecology, especially the response of organisms to habitat change at a spatial scale, are becoming increasingly useful tools for ecologists.

On the other hand, spatial techniques, such as GIS (Geographic Information System), GPS (Global Position System) and RS (Remoting Sensing), together with molecular techniques, provide powerful technical supports for the development of Spatial Molecular Ecology.

Genetic distance, gene flow, gene mutation model and spatial autocorrelation of gene frequency, are reviewed in this paper too. At the last, the possible research fields of Spatial Molecular Ecology in future are pointed out.

Key words: molecular ecology; spatial molecular ecology; spatial ecology; GIS; metapopulation

文章编号: 1000-0933(2002)05-0752-18 **中图分类号:** Q10, Q111, Q152, Q341, Q346 **文献标识码:** A

在过去的 30 年里,生态学的发展有两件大事令人瞩目:一是 1992 年《分子生态学》(《Molecular Ecology》)的创刊,标志着分子生态学这门学科的正式诞生;二是被称为“生态学理论的最后前沿”^[1]的空间生态学(Spatial ecology)的诞生。分子生态学是研究分子生物学、生态学和种群生物学的界面问题,使用分子生物学的手段来研究自然和引进的种群与其环境的关系。空间生态学是一门侧重生物个体及其组织的空间位置和各種生态过程的空间尺度的学科,在其理论模型中往往直接或间接包含有空间变量。在最近的一些实例研究中,这两门学科正逐步融合到一起,包括岛屿模型和集合种群模型等种群空间动态模型理论的发展则为空间分子生态学的诞生奠定了理论基础。

从 20 世纪 80 年代以来,分子技术的迅猛发展,把生物学许多领域的研究推进到分子水平,使生物学许多传统的分支学科获得了新的技术手段,乃至新的方法论。另一方面,以地理信息系统(Geographic Information System, GIS)为核心的 3S(GIS, GPS, RS)技术的发展,则从另一个侧面促进了宏观生物学的发展,尤其是空间生态学的发展。

许多新的 DNA 分子标记(DNA molecular marker)的出现,突破了传统的表型标记的局限性,具有高信息含量、高稳定性、广泛可比等优越性,尤其是微卫星标记(Microsatellite DNA marker)的出现,由于其单位点(Single-locus)、共显性(Codominance)、高灵敏度等优点,而成为分子遗传标记中强有力的工具之一。聚合酶链式反应(Polymerase chain reaction, PCR)技术的发展和实验室常规测序的实现,使得基于 PCR 技术的分子标记技术更加完善和精密化。

目前微卫星等 DNA 标记技术已广泛应用于分子生态学研究的多个领域中,在种群的空间遗传结构、基因流研究领域正逐步与现代空间技术(3S)结合起来,开拓了分子生态学与空间生态学相结合的新的研究领域——空间分子生态学。

1 分子标记

从 20 世纪 80 年代开始,分子生物学的飞速发展,出现了多种多样的 DNA 分子标记(Molecular marker),分子标记突破了表型标记,如 20 世纪 60 年代出现的同工酶(Allozyme)标记的局限性^[24],其变异仅来源于基因 DNA 序列的差异,具有稳定性高、受环境条件的影响较小、信息含量高、不同层次和类群广泛可比等优越性,在系统进化、近似种区分、种群空间遗传结构、基因流和迁移扩散等生物学领域有着广泛的应用。进入 20 世纪 90 年代,高度可变微卫星位点(Hypervariable microsatellite)的大量发现^[5, 6],由于其

具有单位点 (Single-locus)、共显性 (Codominance)、高灵敏度等优点,使得微卫星分子标记 (Microsatellite molecular marker) 成为遗传标记中又一强有力的工具。

1.1 RFLPs 标记

限制性片段长度多态 (Restriction fragment length polymorphisms, 简称 RFLPs), 是由 Bostein 在 1980 年首先建立并发展起来的一种分子遗传标记。它是指用限制性内切酶切割不同个体 DNA 后, 含有同源序列的酶切片段在长度上的差异。这种差异可通过特定的探针进行分子杂交, 然后通过放射自显影而显示出来。该方法比较适合小分子, 如叶绿体 (cp) DNA、线粒体 (mt) DNA, 这样经限制酶消化后产生的片段数量比较合适^[7, 8]。对于核基因片段需用 Southern 杂交去检测感兴趣的 DNA 区段。Southern 斑点杂交 (Southern blotting hybridization) 还可为 RFLPs 筛选大量探针^[9, 10]。基于 PCR 技术的 PCR-RFLP 较传统的基于 Southern 杂交的 RFLPs 更加可行, 通过 PCR 扩增基因组的特定片段, 根据侧翼区域设计引物去扩增其它个体的同源区段, 扩增产物用限制酶处理, 凝胶电泳分离, 溴化乙锭染色检测^[10]。

由于要构建基因组文库 (Genomic DNA library)^[11], 和进行最初的测序工作以及 PCR 条件的优化, 工作量较大。此外, PCR-RFLP 所提示的遗传差异有可能不足以解决所感兴趣的问题, 特别是当所研究的物种具有高度的迁移能力或频繁的自交而导致遗传差异很小^[11]。然而, 随着“长距离 PCR”技术 (‘long-PCR’ technology) 的发明^[13, 14], 扩增 10kb 以上的 DNA 片段成为可能, PCR-RFLP 极有潜力成为种群遗传变异研究的最好方法之一^[12]。

Pogson 等运用核 RFLP 标记研究了大西洋鳕鱼 (*Gradus morhua*) 的基因交流, 发现其空间遗传结构符合距离隔离模型, 并且和同工酶标记进行了比较, 从而推断大西洋鳕鱼经历了近期种群大扩张^[15]; Boeger 等同时运用 RFLP 标记和 DNA 指纹谱 (DNA fingerprint) 技术, 研究了相距 750km 的 *Mycosphaerella graminicola* 的两个地理种群, 俄勒冈 (Oregon) 种群和加利福尼亚 (California) 种群基因交流的情况^[16]; Raybould 等运用 7 个 RFLP 标记研究了海洋甜菜 (*Beta vulgaris* L. ssp. *maritima*) 12 种群的空间遗传结构^[17]; Mader 等运用叶绿体 DNA RFLP 标记研究了全球范围内的大型沉水植物 *Potamogeton pectinatus* 遗传多样性, 发现其种群空间遗传结构遵循脚踏石模型或距离隔离模型^[18]。

1.2 RAPDs 标记

随机扩增片段长度多态 (Random amplified polymorphic DNA, 简称 RAPDs), 在 1990 年, 两个实验室几乎同时建立了 RAPDs 标记技术^[19, 20]。RAPDs 是以 10bp 左右的随机寡核苷酸单引物, 对基因组 DNA 进行扩增, 扩增产物通过琼脂糖凝胶电泳, 溴化乙锭来检测。也可对扩增产物进行同位素标记, 用聚丙烯酰胺凝胶电泳分离, 然后用放射自显影检测。RAPDs 的主要特点是不必了解生物本身的遗传背景^[10], 且 RAPDs 标记符合孟德尔遗传规律, 大多数是显性遗传。目前已有 400 多种 RAPDs 引物成为商品, 通常几十个引物用于种群遗传结构的分析, 因而能检测到种群的遗传变异, 在解决许多生物学问题, 如个体识别 (Individual identification)、父系分析 (Paternity analysis)、血统鉴定 (Strain identification) 和系统发生分析 (Phylogenetic analysis) 方面, 有着重要应用^[10]。

尽管 RAPDs 标记有着简单、经济、易用等优点, 由于其不能区分不同个体共迁移条带 (Co-migrating bands) 和通常需要分子量高的模板 DNA, 在一定程度上限制了它的应用^[12]。更值得注意的是, RAPDs 对反应条件的微小变化很敏感, 如 Taq 聚合酶 (Taq polymerase) 的来源、DNA 的不同提取方法、PCR 仪的不同型号等都会影响 RAPDs 的结果^[2124], 所以严格控制模板 DNA 的质量和扩增反应的条件显得非常必要^[12, 2527]。然而, 由于 RAPDs 技术能够产生许多不同长度的条带, 在基因制图 (Gene mapping) 和数量性状分析 (Quantitative analysis) 方面有着极其重要的应用^[28]。

Jondano 等运用 RAPD 标记研究了蔷薇科 (Rosaceae) 木本植物马哈利酸樱桃 (*Prunus mahaleb*) 100km² 范围内的 7 个种群, 发现其空间遗传结构符合距离隔离模型^[29]; 作者应用 RAPD 标记研究了中国大陆的

棉铃虫不同地理种群间的遗传差异,发现棉铃虫的迁移扩散和基因流遵循岛屿模型^[30];Fisher 等运用 RAPD 标记研究了位于瑞士、德国和奥地利交界处的康士坦茨湖(Lake Constance)和康姆湖(Lake Come)的珍稀毛茛属植物 *Ranunculus reptans* 的遗传结构的分化^[30];Wright 运用 RAPD 分子标记研究了澳大利亚悉尼的一种低潮红藻(*Deligia pulchra*)精细尺度上的基因流^[31];Bessega 等运用 RAPD 标记研究了豆科(Leguminosae)的两种植物 *Prosopis glandulosa* 和 *P. velutina*^[32]的遗传结构等等。

1.3 微卫星标记(Microsatellite marker)

微卫星 DNA (Microsatellite DNA)又称简单重复序列(Simple sequence repeat,简称 SSR),由 2~6 个核苷酸为重复单位组成的长达几十个核苷酸的重复序列^[10, 3338],如 $(GA)_n$, $(AC)_n$, $(GATA)_n$ 等,由于重复次数不同及重复程度的不完全造成了每个基因座上等位基因的多态性^[35, 3941]。微卫星 DNA 存在于所有真核生物基因组中,其长度由重复单位的拷贝数确定 在染色体上呈随机分布,多位于蛋白编码区附近,一些短的微卫星序列很可能是位于蛋白编码区^[42],也有报道发现微卫星可位于内含子以及启动子中^[43],其功能尚不清楚,目前普遍认为它参与基因重组,并且导致基因变异和重排。微卫星不仅具有高度的多态性,而且共显性遗传,具有很高的灵敏性,特别是 DNA 自动测序仪在微卫星分析上的应用以及相应分析软件的不断更新,使得微卫星技术已成为分子遗传学、分子生态学、种群生态学研究中最重要的手段之一^[4451]。

微卫星的另一个潜在价值是为一个物种设计的引物可用于近缘物种的分析^[51],这在生态学或濒危物种的分子生态学研究中有非常有用^[53]。例如 Primmer 等^[54]为一种燕子(*Hirundo rustica*)设计的微卫星引物在同一目(Passeriforme)的 39 种其它鸟类的 32 种检测出多态微卫星,而在其它目的 19 种鸟的 6 种检测出多态微卫星^[54]。

Stow 等运用微卫星分子标记研究了栖息地破碎(habitat fragmentation)对一种生活在岩石裂缝中的石龙子(*Egernia cunninghami*)迁移扩散的影响,分析了其在精细尺度上的种群遗传结构,发现生活在开阔地带的雌雄个体与生活在植被保留完好地带的个体相比,很少迁移扩散,滥伐森林会妨碍石龙子雌性个体的扩散^[55];Goossens 等运用微卫星标记研究了法国阿尔卑斯旱獭(*Marmota marmota*)的遗传结构,并且首次分析了种群的社会结构和个体的行为信息对种群的空间遗传结构的影响^[56];King 等运用 12 个微卫星位点考察了大西洋大麻哈鱼(*Salmo salar*)的遗传结构,发现其欧洲和北美种群内部和两个种群之间均存在距离隔离现象^[57];Feldheim 等在软骨鱼中首次运用微卫星标记研究了大西洋西部的柠檬鲨(*Negaprion brevirostris*)种群的遗传结构和交配系统(mating system)^[58];类似的研究还有,白鲑(*Coregonus clupeaformis*)在圣约翰河盆地(St. John Rive base)杂交带的起源^[59];濒危热带植物 *Caryocar brasiliense* 的遗传结构^[60] 法国南部特有菊科植物 *Centaurea corymbosa* 微卫星种群结构^[61]等等。

2 种群空间动态模型

2.1 岛屿模型(Island model)

经典的岛屿模型(Island model)由 Wright 于 1931 年提出^[62]。Wright 对于岛屿模型的定义为:整个种群分为若干局域种群,在每个局域种群内部随机交配(Panmictic mating),在整个种群内即局域种群之间有一定比例的迁移发生^[63]。根据所考虑的局域种群(Local population)数目的多寡可分为有限岛屿模型(Finite island model 或 N-island model)^[64]和无限岛屿模型(Infinite island model)^[63]。经典的岛屿模型往往假定所有局域种群大小相同,迁移在所有局域种群之间机会均等^[65]。后来的许多学者从不同侧面发展了岛屿模型,如 Sved 和 Latter^[66]、Latter 和 Sved^[67]考虑了局域种群之间的随机迁移,在岛屿模型的实际应用中,随机迁移可能较经典的确定性迁移更具一般意义。鉴于许多生物雌雄个体扩散行为的差异,Prout 和 Takahata 等在经典的岛屿模型中考虑了迁移的性别差异,即性别依赖的迁移(Sex-dependent migration),在前者的模型中,两种性别之间基因频率差异不仅来自于有限种群的随机效应,还来自于不同性别之间不同

的迁移的影响,后者的模型认为对于雄性个体比雌性个体迁移更频繁的物种,即使突变或替换率相同,线粒体基因的遗传分化也会较核基因高^[68, 69]。Berg 等在有限岛屿模型中引入有效迁移率(Effective migration rate, $m(e)$)概念,以描述雌雄具不同迁移率时的基因流^[70]。

Relethford 通过计算机模拟研究了岛屿种群中各局域种群具逻辑斯缔增长,而不是通常的固定值时的情况,当基因流很小时,固定种群的期望纯合度(Expected homozygosity)显著小于增长种群的期望纯合度;当基因流很大时,两者期望纯合度类似,这反映了基因流对期望纯合度增加的缓冲效应(Buffering effect),同时意味着在一定情况下,岛屿模型中种群增长与否并不显著地影响模型对遗传参数的估计^[71]。Ohta 首次研究了有限岛屿模型种群的连锁不平衡(Linkage disequilibrium),该模型假定两个等位基因对称突变(Symmetric mutation),指出紧密连锁(Tight linkage)和有限迁移(Limited migration),而不是自然选择是导致连锁的主要原因^[72]。Ohta 还把上述问题推广到无限基因突变模型(Infinite allele mutation model)^[73]。Tachida 研究了有限岛屿模型连锁不平衡时间依赖的行为及其衰退^[74]。等级岛屿模型(Hierarchical island model)的概念由 Slatkin 和 Voelm 于 1991 年提出。该模型假定,局域种群集聚为许多邻域(Neighborhood)种群,在邻域种群内部基因流较大,在邻域种群之间基因流很小。Carmelli 和 Cavalli-sforza 早在 1976 年就分析了这种模型,他称之为“多重均一模型(Multiform model)”,Sawyer 和 Felsenstein 研究了等级岛屿模型中的距离隔离问题^[77]。Vigourou 和 Convert 在模型中考虑了突变对 F 统计量(F-statistic)的影响,进一步发展了等级岛屿模型^[78]。Williams 和 Gruies 研究了种子扩散对同域分布的(Sympatric) *Apiaceae* 属 3 种森林香草空间遗传结构的影响,发现其符合等级岛屿模型^[79]。

Beerli 等研究了具不同迁移率和不同局域种群大小的有限岛屿模型,给出了种群迁移矩阵(Migration matrix)的极大可能估计(Maximum likelihood estimation)^[80]。岛屿模型的一个极端情况是大陆-岛屿模型(Continent-island model 或 mainland-island model)。该模型假定一个具固定基因型频率(Genotype frequency)的大陆种群和一个基因型频率可变的岛屿种群,迁移由大陆种群单向流向岛屿种群。Parker 和 Hedrick 运用大陆-岛屿模型估计了单倍体社会性昆虫中的基因流^[81]。Stewart 等用微卫星分子标记研究了苏格兰东北的一种田鼠(*Arvicola terrestris*),发现其种群的空间遗传结构在海岸和内陆符合岛屿模型。

2.2 距离隔离模型(Isolation-by-distance model)

该模型由 Wright 首次提出^[63]。模型的现实背景是,一个空间分布很广的物种,即使在没有地理屏障(Geographical barriers)的情况下,由于物种实际的迁移距离远小于其分布的空间范围,从而不能在其整个分布范围内形成一个单一的随机交配单位(Single panmictic unit),而产生某种距离上的隔离。Wright 的模型假定种群在很大空间范围内连续均匀分布,但是任何给定个体的亲本都取自一个小的区域,即在一个连续种群内,基因流仅来自相邻局域种群。Wright 后来运用通径系数(Path coefficient)的方法,研究了亚种群(Subpopulation)自交系数(Inbreeding coefficient)相对于整个种群的变化方式^[83, 84]。Melecor 则利用空间距离的相关性研究了局域种群的分化问题,得出种群内空间相距很近的个体较空间相距很远的个体遗传上更加相似的结论^[85, 86]进一步发展了距离隔离理论^[87-93],这些学者研究的具体内容各异,但都得出一个共同的结论:中性位点遗传差异的测度随着地理距离的增加而增加。许多实验生物学家受此理论成果启发,运用不同的分子标记研究了许多物种,他们根据这些实验数据计算了物种遗传分化的不同测度,诸如遗传距离,结果发现物种遗传分化的程度确实随着地理距离的增加而加剧,从而证明了自然界的确存在距离隔离现象,例如, Society 群岛的波利尼西亚豹蚂蚁^[94]、大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)^[95]、地中海的 4 个 *taltrid* 种^[96]、育空河(Yuhon)和美国西北部的北美貂鼠(*Martes americana*)^[97]、加拿大落矶山脉的阿尔卑斯蝴蝶(*Parnassius smintheus*)^[98]、苏格兰东北的大耳蝠(*Plecotus aruitus*)^[99]、热带太平洋海胆属的 4 个种^[100]、非洲的一种淡水螺(*Bulinus truncatus*)^[101]、日本陆地螺(*Euhadra peliomphala*)^[102]、石楠(*Calluna vulgaris*)^[103]等等。

2.3 脚踏石模型(Stepping-stone model)

自然种群在其分布区内并不总是连续分布的,而是会形成许多离散的居群,其原因比如生境的破碎化(Fragmentation)或寄生植物的斑块状分布,只有在相近或是相邻的居群之间才有基因交流。针对这种情

况, Kimura 首次提出了脚踏石模型^[104], 随后 Kimura 和 Weirss 给出了一维脚踏石模型 (One-dimensional stepping stone model) 和二维脚踏石模型 (Two-dimensional stepping stone model) 的解, 并且讨论了模型维数的生物学含义: 一维脚踏石模型代表沿河岸、海岸线或山脊分布的物种; 二维脚踏石模型则代表依平面分布的物种, 例如自然界的大多数物种。对于更高维的模型, 例如三维, 则可能有两种情况: 一是表示具有立地生境的物种 (如海洋中的生物); 二是平面分布的物种, 第三维代表其社会等级等^[105]。Weirss 和 Kimura 考虑了具有无限居群、每个居群具有 N 个个体的任意维脚踏石模型, 给出了描述模型的差分方程 (Difference equations) 和它们的精确解^[106]。Ibrahim 等运用计算机模拟的方法研究了脚踏石模型对扩散种群空间遗传结构的影响^[107]。Stewart 等运用 12 个位点 (Loci) 的微卫星标记研究了苏格兰一种田鼠 (*Arvicola terrestris*), 发现种群分化的空间格局在其分布范围内遵循脚踏石模型^[82]。Pope 等同时运用线粒体 DNA 标记和微卫星标记研究了澳大利亚北部昆士兰州 (Queensland) 热带雨林中的濒危物种 Northern bettong (*Bettongia tropica*), 当用一维脚踏石模型对其种群的空间动态进行检测时, 发现不对称扩散 (Asymmetric dispersal) 意味着更复杂的种群动态^[108]。Gavin 运用 5 个同功酶多态位点 (Allozyme polymorphic loci) 对珍稀物种北美爱达荷 (Idaho) 松鼠 (*Spermophilus brunneus*) 的研究, 发现其种群空间动态符合一维脚踏石模型^[109]。

2.4 集合种群模型 (Metapopulation model)

集合种群 (Metapopulation) 的概念最早可追溯到 Nicholson 和 Bailey 1935 年的一篇文章: “种群波动加剧, 最终的结果可能使得整个种群破碎为若干局域种群, 这些局域种群或消或长, 或者灭绝, 为新的局域种群所取代”^[110]。“集合种群”这个术语, 是由 Levins 首次提出, 用以表示处于灭绝重建平衡的“种群之种群” (Population of populations)^[111]。通常人们在更广泛的意义上使用集合种群的概念, 凡由基因流所联结的具一定灭绝风险的同种种群 (Conspecific population) 皆可认为是集合种群^[112]。

最简单的集合种群模型是 Levins 的单种模型 (One-species model)^[111]。模型假定: (1) 生境斑块 (Habitat patches) 数量很大, 可以不考虑随机性 (Stochasticity); (2) 由于斑块占据 (Patch occupancy) 的密度依赖可以忽略; (3) 斑块是同一的且斑块间等间距; (4) 斑块处于两种状态: 被种群占据或未被种群占据; (5) 斑块内的种群具灭绝风险, 空的斑块可由迁移的个体来填充。在上述假定下, 模型可表达为:

$$dp/dt = mp(1-p) - ep$$

其中, p 为被占据的斑块的比例; e 为斑块内种群的灭绝速率; m 为空斑块被重新占据的速率。该模型的行为比较简单: 如果种群的重建速率大于灭绝速率, 即 $m > e$, 则种群能够稳定存在, 且 $p = 1 - e/m$ 。相反, 则整个种群绝灭。

集合种群概念和模型的一开始的提出并未引起足够的重视, 直到 20 世纪 80 年代后期, 集合种群的概念才被重新发现, 在种群生物学、保护生物学、景观生态学等诸多领域引起广泛关注^[113, 121]。Hanski 首先扩展了 Levins 模型, 在模型中考虑了种群的不同大小, 即每个斑块中的种群具两个离散的水平^[122, 123]。Hastings 和 Wolin^[124]、Gyllenberg^[125]、Hanski^[126] 在提出的单种模型中进一步把种群数量推广到连续变量的情况。后来的一些学者把 Levins 最初的单种模型推广为两个物种相互作用的模型^[127, 132]。计算机模拟显示在取消生境斑块同质性假定和等概率迁移的假定后, 种间竞争的结果会随景观类型, 即斑块破碎化程度 (Degree of fragmentation) 和环境变化率而变。环境稳定或变化很小, 有利于专化性物种 (Specialist species), 较高的环境变化率有利于泛化性物种 (Generalist species)。广生态位、扩散能力强的物种较生态位窄、扩散能力弱的物种更易适应环境的变化^[131]。Hanski 等研究了分布于波罗的海 Åland 岛屿上的一种蝴蝶 (*Melitaea cinxia*), 用 50 个离散生境斑块的数据对空间真实的集合种群模型 (Spatially realistic metapopulation model) 的参数进行了估计, 计算机模拟表明, 尽管斑块间迁移比较频繁, 空的生境斑块还会存在^[133]。Jollivet 等研究了非常特殊的东太平洋深海热液出口系统, 提出了基于栖境漂移的集合种群模型^[134]。

后来许多学者的研究使得集合种群理论不断得到完善, 如有限集合种群灭绝时间的研究^[113, 135, 136]、局域增长 (Local growth) 和随机灾变 (Stochastic disaster) 过程的研究^[137]、最小可存活种群 (Minimum viable

metapopulation, MVP) 的研究^[138142]、迁移对局域种群动态的稳定和同步化效应 (Stabilizing and synchronizing effect)^[143]、集合种群的通用模型^[144]、初始条件对集合种群续存时间的影响^[145]、空间精确性集合种群模型 (Spatially explicit metapopulation model)^[131, 133, 146] 等等。

关于集合种群的实验研究有: Rowe 等运用微卫星分子标记研究了大不列颠 3 个地区黄条蟾蜍 (*Bufo calamita*) 24 个种群的遗传分化, 发现符合集合种群模型结构^[147]; Garant 等对大西洋大麻哈鱼 (*Salmo salar* L.) 的微卫星分子标记研究发现, 在需要考虑栖息地斑块的真实性和环境的不稳定性时, 集合种群模型能很好地解释局域种群的遗传分化和时间续存^[148]; Freeland 等沿欧洲西北一条水鸟的迁移路线, 采集了淡水无脊椎动物苔藓虫 (*Cristatella mucedo*) 的 14 个种群的样本, 运用微卫星分子标记对其进行了研究, 发现其种群为低水平基因流联结的集合种群^[149]; Storch 和 Segelbacher 用微卫星分子标记, 对中欧两种濒危鸟类: 雷鸟 (*Tetrao urogallus*) 和黑松鸡 (*T. tetrix*) 的栖息地破碎对其种群结构影响的研究表明, 空间连通性 (Spatial connectivity) 对集合种群的动态和续存非常重要^[150]。

3 遗传距离和基因突变模型

3.1 遗传距离

遗传距离最初是用来估计不同种群之间遗传分化程度的一个指标。遗传距离的概念最早见于 Sanghvi 一篇关于进化的文献^[151], 但是类似的用于测度种群差异的概念则可追溯到 Czekanowski^[152] 和 Pearson^[153] 的工作。关于遗传距离的一般假定是: 遗传距离是起源于共同祖先的相同基因进化趋异的一种测度。在这个假定下, 遗传距离的理想测度应能够表达这样的含义: 基因之间的差异与它们起源于共同祖先的时间成比例。Nei 在其经典著作“分子进化遗传学 (Molecular evolutionary genetics)”中, 指出: “遗传距离是指不同的种群或种之间的基因差异 (Gene difference) 的程度, 并且以某种数值进行度量”^[154]。因而, 本质上, 遗传差异的任何数值测度, 只要是在序列水平或是基因频率水平上, 由不同个体、种群或种的数据计算而来, 皆可定义为遗传距离。但是 Nei 接着又指出由于历史的缘故, 遗传距离通常是指由基因频率 (Gene frequency) 的某个函数所确定的基因差异^[154]。常用的遗传距离有, 几何距离 (Geometric distance)、Cavalli-Sforza 和 Edward 的弦距离 (Chord distance), D_c ^[155]、赖氏距离 D ^[156]、 Δ ^[157]、ASD^[157] 等。

3.2 无限基因突变模型 (The infinite alleles mutation model)

该模型^[158]假定每次突变产生一种新的当前种群不存在的等位基因。这就意味着如果两个等位基因相同, 则没有突变发生; 如果两个等位基因不同, 则至少发生一次突变, 但不清楚这种情况下突变发生的具体次数。如果把两个等位基因相同记为事件 0 发生, 两个等位基因不同记为事件 1 发生, 突变率为 μ , 则突变的分布服从泊松 (Poisson) 分布, t 代前具有共同祖先的两个基因发生突变的平均数目为 $2\mu t$, 因而对于无限基因突变模型, t 代之前具有共同祖先的两个等位基因相同的概率服从平均数为 $2\mu t$ 的泊松分布:

$$2\mu t; p(0) = e^{-2\mu t}$$

3.3 逐步突变模型 (The stepwise mutation model)

逐步突变模型最初是针对不同蛋白同工酶 (Protein electromorphs) 电荷差异的分布而设计的^[159]。蛋白质的电泳迁移 (Electrophoretic mobility) 基本上取决于蛋白质所带的总的净电荷。如果带正电荷的氨基酸被一个电中性的氨基酸替代, 则蛋白质的泳动能力就会发生变化。该模型假定蛋白质的电泳迁移仅由其所带总电荷确定, 并且根据所带电荷表达一个基因的等位基因状态 (Allelic state), 则突变的发生是逐步的, 即每次基因突变只改变蛋白质一个单位的电荷, 而且向电荷增加和减少方向突变的概率相同, 然而, 事实上, 基因突变对电荷的改变并不总是以逐步的方式发生的, 有时突变会使蛋白质所带电荷直接从正电荷变化到负电荷, 或者相反。但是这种由突变导致的蛋白质所带电荷的两步变化的概率很小, 以致可以忽略不计^[154]。简言之, 该模型认为突变将或多或少逐步改变同功酶所带电荷, 因而在电泳凝胶上迁移相同或类似距离的同功酶应比迁移不同距离的同功酶对应着更少的突变。

这种思想最近又被重新提出运用于微卫星 (Microsatellite) 数据的遗传距离的测度^[157, 160162]。对于微卫星位点 (Microsatellite loci), 该模型假定突变以逐步的方式或多或少地改变等位基因 (Allele) 的长度。

3.4 核苷酸序列突变 (Mutation in nucleotide sequences) 模型

最简单的突变模型是碱基的点突变模型,然而每个给定的核苷酸位点只有 4 种可能的碱基,若在一个位点发生多次突变,则无法加以区分,这就导致了进化上的非同源相似(Homoplasy)。因而,与序列变化数目成线性函数关系的遗传距离测度将过低估计序列从共同祖先分化而来的时间。为了解决这个问题,Jukes-Cantor 距离模型被提出来^[163],该模型考虑了同一位点的多次突变(Multiple substitutions),但是没有考虑突变概率的差异。在该模型的条件下,每个位点核苷酸替换数目的期望值为 $d = 2\lambda t$,且 d 由下式估计:

$$\hat{d} = -\frac{3}{4} \log_e \left(1 - \frac{4}{3} P \right)$$

其中, λ 为核苷酸每年的突变率; P 为两个种群不同核苷酸的比例。

d 的方差由下式给出:

$$V(\hat{d}) = \left[\frac{dd}{dP} \right]^2 V(P) = \frac{9P(1-P)}{(3-4P)^2 n}$$

其中:

$$V(P) = P(1-P)/n$$

如果 d 值很小或不同位点以等概率进行突变,上式是 d 的一个很好的估计。如果上述两条件不成立,则估计是偏低的。

上述两模型隐含了一个假定:不同核苷酸座位上具有相同的突变速率。而这一点,目前看来在许多情况下是与实际的情形不吻合的^[164],比如许多脊椎动物、无脊椎动物线粒体的控制区(Mitochondrial control region)在进化速率上有相当的异质性(Heterogeneity)。Kimura 提出了 Kimura 两参数模型(Kimura's two-parameter model),该模型基于核苷酸转换(Transition)速率高于颠换(Transversion)速率的情况,假定核苷酸每位点每年转换、颠换速率是不同的,分别为 α 和 2β ,则总的替换速率为 $\alpha + 2\beta$,则序列 X 和 Y 之间,每个位点替换数目的期望值为^[165]:

$$d = 2\lambda t = 2\alpha t + 4\beta t = -1/2 \log_e [1 - 2P - Q_{\text{seur}}(1 - 2Q)]$$

其中, λ 为突变率; t 为两个序列起源于共同祖先的时间,单位:年; P 为转换频率, Q 为颠换频率。

D 的估计值的方差为:

$$V(\hat{d}) = \frac{1}{n} [a^2 P + b^2 Q - (aP + bQ)^2]$$

其中:

$$a = \frac{1}{1 - 2P - Q} \quad b = \frac{1}{2} \left[\frac{1}{1 - 2P - Q} + \frac{1}{1 - 2Q} \right]$$

Nei 等则更一般地考虑了不同位点之间突变速率的差异,假定位点之间突变速率服从伽玛随机变量(Gamma random variables)^[166]。

4 基因流及其测度(Gene flow and its measuring)

现实的物种总是占据一定的空间,其遗传物质(基因)的空间运动构成基因流(Gene flow)。个体的迁移、配子的运动、群体的灭绝与重建是基因流的重要源泉和载体^[167]。基因流通常被看作是进化的限制力量(Constraining force),但基因流也是进化的创造性力量(Creative force)^[168]。基因流通过引入适应于其它环境的外来基因,去削弱自然选择使种群适应于本地环境的倾向,对于地球上的大多数物种,环境因子空间异质性(Spatial heterogeneity)的存在,以及生物的行为习性,会导致基因流的非随机性,使局域种群(Local population)间出现不同程度的遗传差异。种群空间遗传结构(Spatial genetic structure)的产生,为种群进一步分化甚至形成新种提供了可能,而基因流则在一定程度上阻碍这一进程,从而成为进化的限制力量。然而另一方面,基因流则会把优势基因在整个物种中扩散,从而促进进化。

群体间的基因流的强度和模式,及其与种群空间遗传结构的关系,是一个十分重要的分子生态学或进化生态学问题^[167,171]。大量运用各种分子标记的研究表明,不同物种在种下基因交流的模式和程度上有巨大差异。基因流的精确测度有一定的难度^[168],例如某些生物种类,配子或合子的扩散或运动很难追踪,有些海洋浮游动物的幼虫随着洋流漂浮数千公里。

目前有两类方法可用于估计自然种群基因流的大小。直接法是通过估计扩散距离和扩散个体的交配

成功率去推断观察时刻基因流的大小。直接方法包括对迁飞扩散过程的直接监视、典型的标记回收等。直接法可以获得关于群体间基因流的确切观察数据,但有难以克服的缺陷^[168, 169, 172],例如时间和空间的局限,偶尔观察的误导等而限制了其应用。

估计基因流水平的间接方法是运用基因频率,也就是通过种群空间遗传结构的分析,结合适当的种群空间动态模型来推断基因流的大小。根据 Wright 可以得出基因流在中性核基因情况下的一种测度: $N_e m = 0.25(1/F_{ST} - 1)$,其中, N_e 为有效种群大小; m 为每代的平均迁移率^[84, 162]。利用上述指标在估计 $N_e m$ 时应满足下面3个条件:(1)种群中基因流与遗传漂变作用达到了平衡状态;(2)选择中性;(3)种群具岛屿模型结构。当种群遗传结构不是岛屿模式时,需对上述公式进行调整,但计算后所得结果间差异很小^[169]。

Slatkin 提出了利用稀有基因频率推断基因流大小^[169]。稀有基因只存在于少数几个局域种群之中,如果没有大规模或频繁的迁移扩散,稀有基因一般不易为扩散个体所携带。因而据稀有基因的平均分布情况可推断基因流大小。只在一个群体中出现的稀有基因的平均频率,记为 $p(i)$,与 $N_e m$ 之间存在简单函数关系 $\ln[p(i)] \approx a \ln(N_e m) + b$,其中 a 、 b 为两个常数,它们与每个群体的大小有关。

对于单倍体 DNA 序列数据,上述公式需要修正为: $N_e m = 0.5(1/F_{ST} - 1)$ ^[84, 173]。如果亚种群的数目 d 已知,则利用可获得 F_{ST} 的更好估计^[173, 174]:

$$F_{ST} \approx \frac{1}{1 + \left(\frac{d}{d-1}\right)^2 2N_e m}$$

则基因流的测度:

$$N_e m = \frac{d-1}{d} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{H_w}{H_b - H_w}$$

其中, d 为亚种群的数目, H_w 为同一亚种群不同序列间差异的平均数目, H_b 为两个不同亚种群之间序列差异的平均数目。

然而上述方法都不能很好地适合序列数据,原因是上述方法多数没有充分利用序列数据中的信息。为此,Slatkin 和 Maddison 提出了从序列数据估计 $N_e m$ 的第二种方法——支序法(Cladistic method)^[175]。该方法分为3步:第一步,用序列数据构建基因树(Gene tree);第二步,运用简约法则(Parsimony criterion)获得与基因树和所研究的基因的地理位置一致的迁移事件的最小数目, s ;第三步,用 s 值估计 $N_e m$ 。如果系统发生能够精确估计,则该方法关于 $N_e m$ 的估计与基于 F_{ST} 的估计相近。运用支序法的前提是基因树必须由 DNA 序列数据或限制性位点多态(Restriction site polymorphisms)数据准确地估计出来。为了保证基因树的可靠,Slatkin 和 Maddison 提议使用两种以上的方法构建系统发生的基因树,如果由此估计的 $N_e m$ 类似,则结果可信度增加^[175]。由于支序法估计基因流大小基于岛屿模型,而岛屿模型代表了长距离迁移的极端情况,因而所获得的是关于基因流的最小估计。如果 mtDNA 和 Y 染色体数据可用于基因流分析,则可分别推断出雌、雄性个体的扩散情况。对于较低的基因流水平,支序方法不太适合给出 $N_e m$ 的准确估计,原因是当 $N_e m$ 很小时, s 的分布依赖于 $N_e m$ 。Hudson 等对从 DNA 序列数据推断基因流的两种方法进行了比较研究,结果发现,如果基因流很低,基于 F_{ST} 的估计较优,这部分吻合了 Slatkin 和 Maddison 的结果^[175]。中等到高的基因流和低的重组,基于 s 的支序法较好;对于中等基因流和高的重组,两种估计统计上没有差异。最近 Orive 和 Asmusseu 提出了一个在大陆-岛屿模型情况下利用核-质联合数据估计植物基因流的新方法^[176]。目前已有大量的分子标记的数据用于估计基因流^[31, 5761]。

5 3S 技术、空间精确性种群模型和基因频率的空间自相关

5.1 3S 技术

3S 是地理信息系统(Geographic Information System, GIS)、全球定位系统(Global Position System, GPS)和遥感(Remoting Sensing, RS)的总称。地理信息系统是兼容、存储、管理、分析、显示与应用地理信息的计算机系统,是分析和处理海量地理数据的通用技术^[177]。地理信息系统起源于 20 世纪 60 年代,在

最近 30a 内取得了惊人的发展,并广泛应用于资源调查^[178]、环境评估^[179]、区域发展规划^[180]、动物栖息地分析和种群空间动态^[150]等领域。全球定位系统和遥感技术的发展则为地理信息系统提供了实时、准确的数据源。

运用地理信息系统探索种群的空间关系是一个相对新的领域^[181],而这个领域还不曾或刚刚为种群分子遗传学家所涉足。Young 早在 5a 前就已认识到地理信息系统在分析局域种群地理差异和区别选择、漂变以及种群历史方面的潜在价值^[182],然而 GIS 在这个领域的应用却鲜有文献报道,特别是运用种群遗传参数表达的种群动态,一直是 GIS 不曾应用的领域,直到最近,Richie 和 Kidd 等在《Molecular Ecology》发表了运用线粒体 DNA RFLP 标记和 GIS 技术研究法国南部一种蟋蟀(*Ephippiger ephippiger*)地理起源的论文^[183]。

5.2 空间精确性种群模型(Spatially explicit population models, SEPMS)

空间精确性模型考虑了生物个体、种群、栖息地斑块(habitat patch)在异质景观中的空间位置^[184],因此栖息地斑块、景观边界(landscape boundary)、廊道(corridor)等景观特性可以被明确定义^[189]。空间精确性种群模型的结构包括若干相互连接的方形或六角形网格(grid 或 cell),每个网格通常假定是同质的(homogenous)^[185]。在最简单的空间精确性模型中,通常只考虑少数几个景观特性,例如栖息地类型。景观特性以随机或特定的方式分配给每个网格。这种景观通常称为“人工景观(artificial landscape)”。Lamberson 等用人工景观检测了栖息地斑块大小和间距对一种濒危鸟类北方斑点枭(*Strix occidentalis*)生存力的影响^[186]。多数空间精确性种群模型是基于个体的(individual-based),即在整个景观中,每个个体占据一个网格,每个个体的位置都要进行监测。而基于种群的(population-based)空间精确性种群模型每个网格包含一个种群^[187, 188],这非常适合个体难以追踪或种群数量很大的生物类群^[184]。运用 GIS 技术,把包括栖息地信息的图层与景观斑块的栅格相叠加,可以将真实景观的特性分配给每个栅格,从而获得空间真实的种群动态模型。例如 Pulliam 等对美国东南部的一种麻雀(*Aimophila aestivalis*)的研究^[185]。

5.3 基因频率的空间自相关

空间自相关(Spatial autocorrelation)方法源于 20 世纪 50 年代^[190],将这种方法引入生物学研究的前驱是 Sokal 和他的同事^[191]。Sokal 和 Oden 指出,空间自相关是同一变量的空间相关性^[192]。基因频率(Gene frequency)或基因型频率(Genotype frequency)的空间自相关研究,无需对种群的空间遗传结构进行事先的假定^[193]。通常用空间自相关系数(Spatial autocorrelation coefficient)测度不同地理坐标的变量是否相互影响,以及这种影响的强度。对基因频率而言,正的空间自相关,表示在一定距离内基因频率相似^[193]。空间自相关测度有效地表达了生境斑块空间结构的强度和尺度^[194]。Stehlik 等用分子标记技术研究了中欧的一种银莲花(*Anemone nemorosa*),空间自相关分析显示在相似环境条件下,银莲花种群遗传结构存在很强的空间自相关^[195];Chung 等研究了一种多年生草本(*Adenophora grandiflora*)的同工酶位点,发现在小于 12m 范围内存在强烈的空间自相关^[196];Ruiz-Garcia 等用分子标记研究了取自哥伦比亚 23 个不同地方的原生动物(*Trypanosoma cruzi*),发现其空间遗传结构存在强烈的空间自相关^[197];也有研究表明这种空间自相关并不总是存在或很弱,如用微卫星标记对日本的山茶花(*Camellia japonica*)的研究表明其遗传结构只存在很弱的空间自相关^[198]。

6 空间分子生态学存在的问题及前景

探讨异质景观中的基因流将是空间分子生态学的一个极其重要的方向。目前运用各种分子标记对基因流的研究绝大多数是建立在经典的岛屿模型基础之上的,而岛屿模型是一种理想的状况,被称为“幻想的岛屿模型(fantasy island model)”;由于人类活动等原因导致的生境斑块的破碎化,以及生命体的层次性,发展基于更加现实的异质景观中的测度基因流的方法,是一个重要方向。

在回答生态时间尺度上的基因流问题时, F_{ST} 方法并不可取,由于 F_{ST} 方法对稀有基因不敏感导致对基因流的估计忽略了当前的动态。因此,在明确所研究的科学问题后,选择合适时间尺度的分子标记技术,是解决问题的关键。目前比较灵敏的分子标记技术是微卫星分子标记,然而对微卫星的形成机制,目前还不很清楚。随着实验数据积累和理论研究的深入,可能会在微卫星功能和染色体定位方面取得重大

进展。

把 GIS 技术运用到种群空间遗传结构的分析中,也是一个很重要的发展方向。运用 GIS 的最有价值之处是能够把各种数据源的多种类型的大量数据整合到一个单一的系统内。把分子数据和环境数据整合到一起,对基因流假说进行检验和评价,对物种的迁移、进化历史进行精确的重构。运用 GIS 还可以获取包括遗传特性在内的生物体的其它属性数据,进行表面插值(Surface interpolation)、协变量和多变量格局分析(Covariate and multivariate pattern analysis)、对进化假说进行显著性检验。

物种可分为个体、局域种群、集合种群等层次结构,目前许多情况下只有种群的统计数据,运用 GIS 技术的理想情况是每个生物体都具有精确的空间数据和属性数据,这就对数据的采集提出了更高的要求。表面插值是一件“半科学半艺术”的事,在表面插值之前进行种群遗传结构的空間自相关分析或许是必要而审慎的做法。

GIS 还可以和地理种群遗传分析技术,例如等级 F_{ST} 分析(hierarchical F_{ST} analysis)和蒙特尔测试(Mantel test)结合起来。运用 GIS 技术结合分子数据对基因流进行可视化操作,也是一个极其诱人的方向。

模拟模型在异质景观种群动态的研究非常重要。模拟空间精确性景观能提高模拟真实景观的能力,特别是考虑了真实世界景观复杂性的模型可用于检测种群对区域或全球变化的响应。GIS 技术的介入,使得构建空间真实的模型成为可能。

总之,空间分子生态学的研究尚处于起步阶段,它是分子生物学家、生态学家、种群生物学家、空间生态学家共同关心的一个新领域。

参考文献

- [1] Kareiva P. Space: the final frontier for ecological theory. *Ecology*, 1994, **75**(1):12.
- [2] Harris H. Enzyme polymorphisms in man. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B*, 1966, **164**:298310.
- [3] Hubby J L and Lewontin R C. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in nature populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudobscura*. *Genetics*, 1966, **54**:577594.
- [4] Johnson F M, Kanapi C G, Richardson R H, *et al.* An analysis of polymorphisms among isozyme loci in dark and light *Drosophila ananassae* strains from America and western samoa. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 1966, **56**:119125.
- [5] Jarne p and Lagoda J L. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.*, 1996, **11**:424-429.
- [6] Goldstein D B and Schlotterer C eds, *Microsatellites: Evolution and Applications*. Oxford University Press, 1999.
- [7] Landsmann R A, Shade R O, Shapira J F, *et al.* The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. III. Techniques and potential applications. *Journal of Molecular Evolution*, 1981, **17**:214216.
- [8] Tegelstrom H. Dection of mitochondrial DNA fragments. In: Hoelzel A R, editor. *Molecular genetic analysis of populations: a practical approach*. IRL Press at Oxford Universty Press, Oxford, UK, 1992. 89113.
- [9] Karl S A and Avise J C. Balancing selection at allozyme loci in oysters: implications from nuclear RFLP 's. *Science*, 1992, **256**:100101.
- [10] Parker P G, Snow A A, Schug M D, *et al.* What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. *Ecology*, 1998, **79**(2):361382.
- [11] Karl S A and Avise J C. PCR-based assays of mendelian polymorphisms from anonymous single-copy nuclear DNA: techniques and applications for population genetics. *Molecular Biology and Evolution*, 1993, **10**:342361.
- [12] Zhang D X and Hewitt G M. The use of DNA markers in population genetics and ecological studies of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). In: W. O. C. Symondson and J. E. Liddell eds. *The Ecology of Agricultural Pests*. Published by Chapman & Hall, London, 1996. 213229.
- [13] Barnes W M. PCR amplification of up to 35-kb DNA with high fidelity any high yield from λ bacteriophage templates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1994, **91**:22162220.
- [14] Cheng S, Fockler C, Barnes W M, *et al.* Effective amplification of long targets from cloned inserts and human genomic

- DNA. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, 1994, **91**:56955699.
- [15] Pogson G H, Mesa K A, Boutilier R G. Genetic population-structure and gene flow in the Atlantic cod *Gadus morhua*-A comparison of allozyme and nuclear RFLP loci. *Genetics*, 1995, **139**(1):375385.
- [16] Boeger J M, Chen R S, McDonald B A. Gene flow between geographic populations of *Mycosphaerella graminicola* (Anamorph septoria-tritici)-detected with restriction-fragment-length-polymorphism markers. *Phytopathology*, 1993, **83** (11):11481154.
- [17] Raybould D F, Mogg R T, Clarke R T. The genetic structure of *Beta vulgaris* ssp. *Maritima* (sea beet) populatons: RFLPs and isozymes show different patterns of gene flow. *Heredity*, 1996, **77** (3):245250.
- [18] Marder E, Vierssen W, Schwenk K. Clone diversity in the submerged macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. inferred from nuclear and cytoplasmic variation. *Aquat. Bot.*, 1998, **62** (3):147160.
- [19] Welsh J and McClelland M. fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research*, 1990, **18**:72137219.
- [20] Williams J G K, Kubelik A R, Livak K J, *et al.* DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful genetics markers. *Nucleic Acids Research*, 1990, **18**:65316535.
- [21] Hadrys H, Balick M, and Schierwater B. Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology*, 1992, **1**:5563.
- [22] Black W C. PCR with arbitrary primers: approach with care. *Insect Molecular Biology*, 1993, **2**:16.
- [23] Penner G A, Bush A, Wise R, *et al.* Reproducibility of random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis among laboratories. *PCR methods and Applications*, 1993, **2**:341345.
- [24] Williams J G K, Hanafey M K, Raralski J A, *et al.* Genetic analysis using random amplified polymorphic DNA markers. *Methods in Enzymology*, 1993, **218**:704740.
- [25] Carlson J E, Tulsieram L K, Glaubitz J C, *et al.* Segregation of random amplified DNA markers in F1 progeny of conifers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, **83**:194200.
- [26] Riedy M F W, Hamilton W J and Aquadro C F. Excess of non-parental bands in offspring from known pedigrees assayed using RAPD PCR. *Nucleic Acid Research*, 1992, **20**:918922.
- [27] Scott M P, Haymes K M and Williams S M. parentage analysis using RAPD PCR. *Nucleic Acids Research*, 1993, **20**:54935494.
- [28] Sunnucks P. Efficient genetic markers for population biology. *Tree*, 2000, **15**(5):199203.
- [29] Jordano P, Godoy J A. RAPD variation and populaion genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-disperseal tree. *Mol. Ecol.*, 2000, **9** (9):12931305.
- [30] Fisher M, Husi R, Prati D, *et al.* RAPD variation among and within small and large populaions of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae). *Am. J. Bot.*, 2000, **87** (8):11281137.
- [31] Wright J T, Zuccarello G C, Steinberg P D. Genetic structure of the subtidal red alga *Delisea pulchra*. *Mar. Biol.*, 2000, **136** (3):439448.
- [32] Bessega C, Saidman B O, Vilardi J C. Isozyme and RAPD studies in *Prosopis glandulosa* and *P. velutina* (Leguminosae, Mimosoideae). *Genet. Mol. Biol.*, 2000, **23** (3):639648.
- [33] Hamada H, Petrino M, Kakunaga T. A novel repeated element with z-DNA-forming potential is widely found in evolutionarily diverse eukaryotic genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1982, **79**:646649.
- [34] Tautz D and Renz M. simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryote genomes. *Nucleic Acids Research*, 1984, **12**:41274138.
- [35] Tautz D. Hypervariable simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acid Research*, 1989, **17**:64636471.
- [36] Hughes C R and Queller D C. Detection of highly polymorphic microsatellite loci in a species with little allozyme variation. *Molecular Ecology*, 1993, **2**:131137.
- [37] Queller D C, Strassman J E and Hughes C R. Microsatellite and kinship. *Trends in Ecology and Evolution*, 1993, **8**:285288.
- [38] Schlotterer C and Pemberton J. The use of microsatellites for genetic analysis of natural populations. Pages 203214 in B. Schierwater, B. Streit, G. P. Wagner *et al.*, editors. *Molecular ecology and evolution: approaches and applications*. Birkhauser-Verlag, Basel, Switzerland. 1994.
- [39] Amos B, Schlotterer C and Tautz D. Social structure of pilot whales revealed by analytical DNA profiling. *Science*,

- 1993, **260** : 670672.
- [40] Litt M and Luty J A. A hypervariable microsatellite revealed by *in vitro* amplification of dinucleotide repeats within the cardiac muscle actin gene. *American Journal of Human Genetics*, 1989, **44** : 397401.
- [41] Weber J L and May P E. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction. *American Journal of Human Genetics*, 1989, **44** : 388396.
- [42] Navajas M J, Thistlewood H M A, Lagnel J, *et al.* Microsatellite sequences are under-represented in two mite genomes. *Insect Mol. Biol.*, 1998, **7** : 249256.
- [43] Catus L, Machin P, Matias-Guiu X, *et al.* Microsatellite instability in endometrial carcinomas : clinicopathologic correlations in a series of 42 cases. *Hum. Pathol.*, 1998, **29** : 11601164.
- [44] Bourke A F G, Green H A A and Bruford M W. Parentage, reproductive skew and queen turnover in a multiple-queen ant analysed with microsatellites. *Proceedings of Royal Society of London*, 1997, **264** : 277283.
- [45] Barendse W, Armitage S M, Kossarek L M, *et al.* A genetic linkage map of the bovine genome. *Nature Genetics*, 1994, **6**(3) : 227235.
- [46] Dib C, Faure S, Fizames C, *et al.* A comprehensive genetic map of the human genome based on 5,264 microsatellites. *Nature*, 1996, **380** : 152154.
- [47] Dietrich W F, Miller J, Steen R, *et al.* A comprehensive genetic map of the mouse genome. *Nature*, 1996, **380** : 149-152.
- [48] Bowcock A M, Ruiz-Lineares A, Tonföhrde J, *et al.* High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature*, 1994, **368** : 455457.
- [49] Estoup A, Garneary L, Solignac M, *et al.* Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations : hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models. *Genetics*, 1995, **140** : 679695.
- [50] Viard F, Bremond P, Labbo R, *et al.* Microsatellites and the genetics of highly selfing populations in the freshwater snail *Bulinus truncatus*. *Genetics*, 1996, **142** : 12371247.
- [51] Schlotterer C, Vogl C, Tautz D. Polymorphism and locus-specific effects on polymorphism at microsatellite loci in natural *Drosophila melanogaster* populations. *Genetics*, 1997, **146** : 309320.
- [52] Coote T and Bruford M W. Universally applicable microsatellites for analysis of genetic variation in apes and Old World monkeys. *Journal of Heredity*, 1996, **87** : 406410.
- [53] Ciofi C, Funk S M, Coote T, *et al.* Genotyping with microsatellite markers. *Molecular Tools for Screening Biodiversity*. Edited by Angela Karp, Peter G Isac and David S Ingram. London : Chapman & Hall, 1998. 195205.
- [54] Primer C R, Moller A P and Ellegren H. A wide range survey of cross-species microsatellite amplification in birds. *Molecular Ecology*, 1996, **5** : 365378.
- [55] Stow A J, Sunnucks P, Briscoe D A, *et al.* The impact of habitat fragmentation on dispersal of Cunningham's skink (*Egernia cunninghami*) : evidence from allelic and genotypic analysis of microsatellites. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 867878.
- [56] Goossens B, Chikhi L, Taberlet P, *et al.* Microsatellite analysis of genetic variation among and within Alpine marmot populations in the French Alps. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 4152.
- [57] King T L, Kalinows S T, Schill W B, *et al.* Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) : a range-wide perspective from microsatellite DNA variation. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 807821.
- [58] Feldheim K A, Gruber S H and Ashley M V. Population genetic structure of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*) in the Western Atlantic : DNA microsatellite variation. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 295303.
- [59] Lu G, Basley D J, Bernatchez L. contrasting patterns of mitochondrial DNA and microsatellite introgressive hybridization between lineages of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) ; relevance for speciation. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 965985.
- [60] Collevatti R G, Grattapa, Hay J D. Population genetic structure of the endangered tropical tree species *Caryocar brasiliense*, based on variability at microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 349356.
- [61] Freville H, Justy F and Olivieri I. Comparative allozyme and microsatellite population structure in a narrow endemic plant species, *Centaurea corymbosa* Prouret (Asteraceae). *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 879889.
- [62] Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, **16** : 97159.
- [63] Wright S. Isolation by distance. *Genetics*, 1943, **28** : 114138.
- [64] Wright S. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Amer. Nat.*, 1940, **74** : 232248.

- [65] Latter B D H. The island model of population differentiation : a general solution. *Genetics*, 1973, **73** :147157.
- [66] Sved J A, Latter B D H. Migration and mutation in stochastic models of gene frequency change. I. The island model. *J. Math. Biol.*, 1977, **5** :6173.
- [67] Latter B D H and Sved J A. Migration and mutation in stochastic models of gene frequency change. II. Stochastic migration with a finite number of islands. *J. Math. Biology*, 1981, **13** :95104.
- [68] Prout T. A note on the island model with sex dependent migration. *Theor. Appl. Genet.*, 1981, **59** :327332.
- [69] Takahata N and Palumbi S R. Extranuclear differentiation and gene flow in the finite model with sex-differentiated gene flow. *Heredity*, 1998, **81**(1) :6368.
- [70] Berg L M, Lascoux M, Pamilo P. The infinite island model with sex-differentiated gene flow. *Heredity*, 1998, **81**(1) :6368.
- [71] Relethford J H. Simulation of the island model of population structure under conditions of population growth. *Human Biology*, 1981, **53** :295302.
- [72] Ohta T. Linkage disequilibrium due to random genetic drift in finite subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 1982, **79** :19401944.
- [73] Ohta T. Linkage disequilibrium with the island model. *Genetics*, 1982, **101** :139155.
- [74] Tachida H. Decay of linkage disequilibrium in a finite island model. *Genetical Research*, 1994, **64**(2) :137144.
- [75] Slatkin M and Voelm L. Fst in a hierarchical island model. *Genetics*, 1991, **127** :627629.
- [76] Carnelli D and Cavalli-sforza L L. Some models of population structure and evolution. *Theor. Pop. Biol.*, 1976, **9** :329359.
- [77] Sawyer S and Felsenstein J. Isolation by distance in a hierarchically clustered population. *J. Appl. Probab.*, 1983, **20** :110.
- [78] Vigouroux V, Couvet D. The hierarchical island model revisited. *Genet. Sel. Evol.*, 2000, **32**(4) :395402.
- [79] Williams C F, Guries R P. Genetic consequences of seed dispersal in 3 sympatric forest herbs. 1. Hierarchical population-genetic structure. *Evolution*, 1994, **48**(3) :791805.
- [80] Beerli P, Felsenstein J. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2001, **98**(8) :45634568.
- [81] Parker J D, Hedrick P W. Gene flow and selection balance in haplodiploid social insects. *Heredity*, 2000, **85** (6) :530-538.
- [82] Stewart W A, Dallas J F, Piernney S B, *et al.* Metapopulation genetic structure in the water vole, *Arvicola terrestris*, in N E Scotland. *Biol. J. Linnean Soc.*, 1999, **68**(1~2) :159171.
- [83] Wright S. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics*, 1946, **31** :3959.
- [84] Wright S. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics*, 1951, **15** :323354.
- [85] Malecot G. Remarks on decrease of relationship with distance, following paper by M. Kimura. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.*, 1955, **20** :5253.
- [86] Malecot G. Le modeles stochastiques en genetique de population. *Pobl. Inst. Statist. Univ. Paris.*, 1959, **8** :173-210.
- [87] Kimura M, Weiss G H. The stepping stone model of population structure and decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 1964, **49** :561576.
- [88] Malecot G. *The Mathematics of Heredity*. SanFrancisco :Freeman, CA USA, 1968. 230.
- [89] Maruyama T. Analysis of population structure. II. Two-dimensional stepping stone models of finite length and other geographically structured populations. *Ann. Hum. Genet.*, 1971, **35** :179196.
- [90] Nagylaki T. The decay of genetic variability in geographically structured populations. II. *Theor. Popul. Biol.* 1976, **10** :7082.
- [91] Morton N E. Estimation of demographic parameters from isolation by distance. *Hum. Hered.*, 1982, **32** :3741.
- [92] Slatkin M. isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 1993, **47**(1) :264279.
- [93] Doligez A, Baril C, Joly H I. Fine-scale spatial genetic structure with nonuniform distribution of individuals. *Genetics*, 1998, **148**(2) :905919.
- [94] Shiu S, Mercer D R, Martin P M V, *et al.* *Aedes polynesiensis* in the Society Islands : environmental correlates of isoenzyme differentiation. *Med. Vet. Entomol.*, 1997, **11**(4) :349354.
- [95] Pogson G H, Taggart C T, Mesa K A, *et al.* Isolation by distance in the Atlantic cod, *Gadus morhua*, at large and

- small geographic scales. *Evolution*, 2001, **55**(1):131146.
- [96] De Matthaes E, Davolos D, Cobolli M, *et al.* Isolation by distance in equilibrium and nonequilibrium populations of four talitrid species in the Mediterranean Sea. *Evolution*, 2000, **54**(5):16061613.
- [97] Kyle C J, Davis C S, Strobeck C. Microsatellite analysis of North American pine marten (*Martes americana*) populations from the Yukon and Northwest Territories. *Can. J. Zool.-Rev. Can Zool.*, 2000, **78**(7):11501157.
- [98] Keyshobadi N, Roland J, Strobeck C. Influence of landscape on the population genetic structure of the alpine butterfly *Parnass smintheus* (Papilionidae). *Molecular Ecology*, 1999, **8**(9):14811495.
- [99] Burland T M, Barratt E M, Beaumont M A, *et al.* Population genetic structure and gene flow in a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.*, 1999, **266** (1422):975980.
- [100] Palumbi S R, Grabowsky G, Duda T, *et al.* Speciation and population genetic structure in tropical Pacific sea urchins. *Evolution*, 1997, **51** (5):15061517.
- [101] Viard F, Justy F, Jarne P. The influence of self-fertilization and population dynamics on the genetic structure of subdivided populations : a case study using microsatellite markers in the freshwater snail *Bulinus truncatus*. *Evolution*, 1997, **51** (5):15181528.
- [102] Shimizu Y, Ueshima R. Historical biogeography and interspecific mtDNA introgression in *Euhadra peliomphala* (the Japanese land snail). *Heredity*, 2000, **85** (1):8496.
- [103] Mahy G, Vekemans X, Jacquemart A, *et al.* Allozyme diversity and genetic structure in South-Western populations of heather, *Calluna vulgaris*. *New Phytol.*, 1997, **137** (2):325334.
- [104] Kimura M. "stepping stone" model of population. *Ann. Rept. Nat. Inst. Genetics*, Japan, 1953, **3**:6263.
- [105] Kimura M and Weiss G H. The stepping model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 1964, **49**:561576.
- [106] weiss G H, Kimura M. a mathematical analysis of the stepping stone model of genetic correlation. *J. Appl. Prob.*, 1965, **2**:129149.
- [107] Ibrahim K M, Nichols R A, Hewitt G M. spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, 1996, **77** (3):282291.
- [108] Pope L C, Estoup A, Moritz C. Phylogeography and population structure of an ecotonal marsupial, *Bettongia tropica*, determined using mtDNA and microsatellites. *Molecular Ecology*, 2000, **9** (12):20412053.
- [109] Gavin T A, Sherman P W, Yensen E, *et al.* Population genetic structure of the Northern Idaho ground squirrel (*Spermophilus brunneus*). *J. Mammal.*, 1999, **80** (1):156168.
- [110] Nicholson A J, Bailey V A. The balance of animal populations. *Proc. Zool. Lond.*, 1935, **3**:551598.
- [111] Levins R. Extinction. *Lect. Math. Life Sci.*, 1970, **2**:75107.
- [112] Hastings A, Harrison S. Metapopulation dynamics and genetics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1994, **25**:167188.
- [113] Quinn J F, Hastings A. Extinction in subdivided habitats. *Conserv. Biol.*, 1987, **1**:198208.
- [114] Opdam P. Metapopulation theory and habitat fragmentation : a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecol.*, 1991, **5**:93106.
- [115] Harrison S, Murphy D D and Ehrlich P R. Distribution of the bay checkspot butterfly, *Euphydras editha bayensis* : evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.*, 1988, **132**:360382.
- [116] Merriam G. Landscape dynamics in farmland. *Tree*, 1988, **3**:1620.
- [117] Hanski I. Metapopulation dynamics : does it help to have more of the same? *Tree*, 1989, **4**:113114.
- [118] Hanski I. Single-species metapopulation dynamics : concepts, models and observations. *Biol. J. Linnean Soc.*, 1991, **42**:1738.
- [119] Wu J. The theory of island biogeography : models and applications. *Chin. J. Ecol.* (in Chinese) (生态学杂志), 1989, **8**:3439.
- [120] Wu J. Nature conservation theory and MacArthur-Wilson model. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报), 1990, **10**:187191.
- [121] Hanski I, Gilpin M. metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linnean Soc.*, 1991, **42**:316.
- [122] Hanski I. Dynamics of regional distribution : the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 1982, **38**:210221.
- [123] Hanski I. Single-species population dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology*, 1985, **66**:335343.

- [124] Hastings A, Wolin C. Within-patch dynamics in a metapopulation, *Ecology*, 1989, **70**:12611266.
- [125] Gyllenberg M and Hanski I. Single species metapopulation dynamics : a structured model. *Theor. Pop. Biol.*, 1992, **42**:3561.
- [126] Hanski I and Gyllenberg M. two general metapopulation models and the core-satellite hypothesis. *Am. Nat.*, 1993, **142**:1741.
- [127] Horn H S, MacArthur R H. Competition among fugitive species in a harliquin environment. *Ecology*, 1972, **53**:749-752.
- [128] Slatkin M. Competition and regional coexistence. *Ecology*, 1974, **55**:128134.
- [129] Hanski I. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology*, 1983, **64**:693500.
- [130] Sabelis M W, Diekmann O, Jansen V A A. Metapopulation persistence despite local extinction : Predator-prey patch models of the Lotka-Volterra type. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1991, **42**:267283.
- [131] Bowers M and Harris L C. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental change. *Ecological Modelling*, 1994, **72**:251273.
- [132] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 1969, **15**:237240.
- [133] Hanski I, Kuusari M and Nieminen M. metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 1994, **75** (3):747762.
- [134] Jollivet D, Chevaldonne P, Planque B. Hydrothermal-vent alvinellid polychaete dispersal in the eastern Pacific. 2. A metapopulation model based on habitat shifts. *Evolution*, 1999, **53** (4):11281142.
- [135] Harrison S and Quinn J F. Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos*, 1989, **56**:293-298.
- [136] Mangel M and Tier C. Dynamics of metapopulations with demographic stochasticity and environmental catastrophes. *Theor. Pop. Biol.*, 1993, **44**:131.
- [137] Hastings, A. A metapopulation model with population jumps of varying sizes. *Mathematical Biosciences*, 1995, **128**:285298.
- [138] Soule M E. Thresholds for survival : maintaining fitness and evolutionary potential. In : M E Soule and B A Wilcox, eds. *Conservation biology : an evolutionary ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass, 1980. 111124.
- [139] Soule M E. *Viable populations for conservation*. Cambridge : Cambridge University Press, 1987.
- [140] Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science* (Washington D. C.), 1988, **241**:14551460.
- [141] Hanski I, Mollanen A, and Gyllenberg M. Minimum viable metapopulation size. *Am. Nat.*, 1996, **147**:527541.
- [142] Wu J, Vankat J L and Barlas Y. Effects of patch connectivity and arrangement on animal motapopulation dynamics : a simulation study. *Ecological Modellings*, 1993, **65**:221254.
- [143] Gyllenberg M, Soderback and Stefan E. Does migration stabilize local population dynamics ? Analysis of a discrete metapopulation model. *Mathematical Biosciences*, 1993, **118**:2549.
- [144] Gotelli N J and Kelley W G. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos*, 1993, **68**:3644.
- [145] Fagan W F. Weak influences of initial conditions on metapopulation persistence times. *Ecol. Appl.*, 1999, **9** (4):14301438.
- [146] Heino M, Hanski I. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *Am. Nat.*, 2001, **157** (5):495511.
- [147] Rowe G, Beebee T J C, and Burke T. a microsatellite analysis of natterjack toad, *Bufo calamita*, metapopulations. *Oikos*, 2000, **88** (3):641651.
- [148] Garant D, Dodson J J, Bernatchez L. ecological determinants and temporal stability of the within river population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Mol. Ecol.*, 2000, **9** (5):615628.
- [149] Freeland J R, Nobie L R, Okamura B. Genetic consequences of the metapopulation biology of facultatively sexual freshwater invertebrate. *J. Evol. Biol.*, 2000, **13** (3):383395.
- [150] Storch I, Segelbacher G. Genetic correlates of spatial population structure in central European capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. terix* : a project in progress. *Wildlife Biol.*, 2000, **6** (4):305310.
- [151] Sanghvi L D. Comparison of genetical and morphological methods for a study of biological differences. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 1953, **11**:385404.
- [152] Czekanowski J. Zur differentialdiagnose der neandertalgruppe, *Korrespondenzblatt Deutsch. Ges. Anthropol.*

Ethnol. Urgesch. 1909, **40** :4447.

- [153] Pearson K. On the coefficient of racial likeness. *Biometrika*, 1926, **18** :337343.
- [154] Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. New York :Columbia University Press, 1987.
- [155] Cavalli-Sforza L L and Edwards A W F. Phylogenetic analysis :Models and estimation procedures. *Amer. J. Hum. Genet.*, 1967, **19** :233257.
- [156] Nei M. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.*, 1972, **106** :283292.
- [157] Goldstein D B, Linares A R, Cavalli-Sforza L L, *et al.* Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, **92** :67236727.
- [158] Kimura M and Crow J F. The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 1964, **49** :725738.
- [159] Ohta T and Kimura M. A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genetical Research*, 1973, **22** :201204.
- [160] Valdes A M, Slatkin M, and Freimer N B. Allele frequencies at microsatellite loci : the stepwise mutation model revisited. *Genetics*, 1992, **133** :737749.
- [161] Shriver M D, Jin L, Boerwinkle E, *et al.* A novel measure of genetic distance for highly polymorphic tandem repeat loci. *Molecular Biology and Evolution*, 1995, **12** :914920.
- [162] Michalakis Y and Excoffier L. A genetic estimation of population subdivision using distances between alleles with special reference for microsatellite loci. *Genetics*, 1996, **142** :10611064.
- [163] Jukes T H and Cantor C R. Evolution of protein molecules. In :Munro H N, ed., *Mammalian Protein Metabolism*. New York :Academic Press, 1969. 21132.
- [164] Zhang D X, Hewitt G M. Insect mitochondrial control region : a review of its structure, evolution and usefulness in evolutionary studies. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1997, **25** (2) :99120.
- [165] Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.*, 1980, **16** :111120.
- [166] Nei M, Chakraborty R, and Fuerst P A. Infinite allele model with varying mutation rate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1976, **73** (11) :41644168.
- [167] slatkin M. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinctions. *Theor. Pop. Biol.*, 1977, **12** :252263.
- [168] Slatkin M. gene flow and the geographic structure of nature populations. *Science*, 1987, **236** :787792.
- [169] Slatkin M. gene flow in nature populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, **16** :393430.
- [170] Vrijenhoek R C. Gene flow and genetic diversity in naturally fragment metapopulations of deep-sea hydrothermal vent animals. *Journal of Heredity*, 1997, **88** :285293.
- [171] Francois R. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 1997, **145** :12191228.
- [172] Kaufman B, Wool D. Gene flow by immigration into isolated recipient populations : a laboratory model using flour beetles. *Genetics*, 1992, **85** :163171.
- [173] Hudson R R, Slatkin M and Maddison W P. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics*, 1992, **132** :583589.
- [174] Li W H. Effect of migration on genetic distance. *Am. Nat.*, 1976, **110** :841847.
- [175] Slatkin M and Maddison W P. A cladistic measure of gene flow inferred from the phylogenies of alleles. *Genetics*, 1989, **123** :603613.
- [176] Orive M E and Asmussen M A. The effects of pollen and seed migration on nuclear-dicytoplasmic systems. II. A new method for estimation plant gene flow from joint nuclear-cytoplasmic data. *Genetics*, 2000, **155** (2) :833854.
- [177] Singh R B. Role of geographical monitoring and forecasting in ecosystem modelling and management : an introduction. In : Singh R B, eds. *Global environmental change, perspectives of remote sensing and geographic information system*. Balkema A A/Rotterdam, 1995. 122.
- [178] Das S C. Coastal land use change and the resulting impact on environment : some issues for coasal zone management in Bangladesh. In : Singh R B, eds. *Global environmental change, perspectives of remote sensing and geographic information system*. Balkema A A/Rotterdam, 1995. 271282.
- [179] Kasperson R E. Human response to environmental degradation in endangered areas. In : Singh R B, eds. *Global*

- environmental change, perspectives of remote sensing and geographic information system*. Balkema A A/Rotterdam, 1995. 4756.
- [180] Gyasi E A. Planning agroforestry dissemination for sustainable environmental use : lessons from an NGO project in Ghana. In : Singh R B, eds. *Global environmental change, perspectives of remote sensing and geographic information system*. Balkema A A/Rotterdam, 1995. 299312.
- [181] Johnson L B. Analysis of spatial and temporal phenomena using geographical information systems. *Landscape Ecology*, 1990, **4** (1) : 3143.
- [182] Young A. Landscape structure and genetic variation in plants : empirical evidence. In : Hannsson L, Fahrig L, Merriam G. eds. *Mosaic landscapes and ecological processes*. London : Chapman & Hall, 1995. 153172.
- [183] Ritchie M G, Kidd D M, Gleason J M. mitochondrial DNA variation and GIS analysis confirm a secondary origin of geographical variation in the bushcricket *Ephippiger ephippiger* (Orthoptera : Tettigoniodea), and resurrect two subspecies. *Molecular Ecology*, 2001, **10** : 603611.
- [184] Dunning J B, Stewart D J, Danielson B J, *et al.* Spatiality explicit population models : current forms and future uses. *Ecol. Appl.*, 1995, **5** (1) : 311.
- [185] Pulliam H R, Dunning J B and Liu J. Population dynamics in complex landscapes : a case study. *Ecological applications*, 1992, **2** : 165177.
- [186] Lamberson R H, Noon B R, Voss C, *et al.* Reserve design for terrestrial species : the effects of patch size and spacing on the viability of the Northern spotted owl. *Conservation Biology*, 1994, **8** : 185195.
- [187] Satoh K. Single and multiarmed patterns in a cellular automation model for an ecosystem. *Journal of the Physical Society of Japan*, 1990, **59** : 42044207.
- [188] Hassell M P, Comins H N, and May R M. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 1991, **353** : 255258.
- [189] Dunning J B, Danielson B J, and Pullian H R. Ecological processes that populations in complex landscapes. *Oikos*, 1992, **65** : 169175.
- [190] Moran P A P. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 1950, **37** : 1723.
- [191] Gabriel K R, Sokal R R. A new statistical approach to geographic variation analysis. *Syst. Zool.*, 1969, **18** : 259-270.
- [192] Sokal R R, Oden N L. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1978, **10** : 199-228.
- [193] Barbujani G. Autocorrelation of gene frequencies under isolation by distance. *Genetics*, 1987, **117** : 777782.
- [194] Epperson B K. Spatial distributions of genotypes under isolation by distance. *Genetics*, 1995, **140** : 14311440.
- [195] Stehlik I, Holderegger R. Spatial genetic structure and clonal diversity of *Anemone nemorosa* in late successional deciduous woodlands of Central Europe. *J. Ecol.*, 2000, **88** (3) : 424435.
- [196] Chung M G, Epperson B K. Spatial genetic structure of clonal and sexual reproduction in population of *Adenophora grandiflora* (Campanulaceae). *Evolution*, 1999, **53** (4) : 10681078.
- [197] Ruiz-Garcia M, Montilla M, Nicholls S O, *et al.* Genetic relationships and spatial genetic structure among clonal stocks of *Trypanosoma cruzi* in Colombia. *Heredity*, 2000, **85** (4) : 318327.
- [198] Neno S, Tomaru N, Yoshimaru H, *et al.* Genetic structure of *Camellia japonica* L. in an old-growth evergreen forest, Tsushima, Japan. *Molecular Ecology*, 2000, **9** (6) : 647656.