



•保护与治理对策• 国家植物园体系建设专题

统筹植物就地保护与迁地保护的解决方案：植物并地保护(*parallel situ conservation*)

冯晨¹, 张洁¹, 黄宏文^{1,2,3*}

1. 中国科学院庐山植物园, 江西九江 332900; 2. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 3. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 本文系统地梳理了植物就地保护和迁地保护存在的问题, 尤其是因气候变化等原因导致就地保护存在的不确定性、迁地保护居群遗传多样性丧失、遗传漂变导致的一系列遗传风险等, 进而提出了植物并地保护(*parallel situ conservation*)的概念及方法。并地保护是依据植物居群间的基因流动态规律进行保护物种的迁地保育设计, 其核心是受保护物种通过居群间花粉传播的基因流连接自然居群与迁地保护居群。并地保护就是在自然保护区等就地保护区域内或周边花粉可传播范围内, 建立植物迁地保育圃, 使迁地保护居群与自然居群之间维持基因交流, 即: 将迁地保护小居群融入自然大居群的基因池并有效维持物种的适应性进化潜能。深入的“一种一策”的花粉流检测和保育圃设计是该方法成功的关键。并地保护与其他植物保护途径相互补充, 对实现生物多样性保护具有重要意义。

关键词: 生物多样性; 遗传多样性; 迁地保护; 就地保护; 基因流

冯晨, 张洁, 黄宏文 (2023) 统筹植物就地保护与迁地保护的解决方案: 植物并地保护(*parallel situ conservation*). 生物多样性, 31, 23184. doi: 10.17520/biods.2023184.

Feng C, Zhang J, Huang HW (2023) *Parallel situ conservation: A new plant conservation strategy to integrate in situ and ex situ conservation of plants*. Biodiversity Science, 31, 23184. doi: 10.17520/biods.2023184.

Parallel situ conservation: A new plant conservation strategy to integrate in situ and ex situ conservation of plants

Chen Feng¹, Jie Zhang¹, Hongwen Huang^{1,2,3*}

1 Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang, Jiangxi 332900

2 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Background & Aims: In the realm of plant conservation, *in situ* conservation often faces challenges that stem from climate change and unresolved issues. On the other hand, *ex situ* conservation poses genetic risks linked to the erosion of genetic diversity and genetic drift. This paper conducts a systematic review of the merits and limitations associated with both *in situ* and *ex situ* plant conservation. Furthermore, it amalgamates hybridization analysis within natural populations with previous research findings to elucidate the role of long-distance pollen dispersal in gene flow.

Progresses: We introduce an innovative conservation approach termed “*parallel situ conservation*”, which integrates elements of both *in situ* and *ex situ* conservation. This methodology is conceived with a focus on the dynamics of gene flow, using pollen dispersal as a means to sustain genetic exchanges between the *in situ* and *ex situ* populations. In practice, it is imperative to establish *ex situ* conservation collections in proximity to or within *in situ* areas, such as natural reserves, while considering the range of pollen dispersal. This step is crucial in ensuring robust gene flow between *ex situ* population and their natural populations. This integration allows small *ex situ*-conserved populations to connect to the gene pool of large natural populations, effectively safeguarding the adaptive evolutionary potential of the *ex situ*-conserved species, particularly those that are rare and endangered.

收稿日期: 2023-06-04; 接受日期: 2023-08-29

基金项目: 中国科学院庐山植物园人才专项(2021ZWZX18)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: huanghw@scbg.ac.cn

Prospect: The effectiveness of this approach hinges on species-specific solutions derived from a comprehensive understanding of pollen-mediated gene flow and thoughtful design of *ex situ* conservation plot. *Parallel situ* conservation, when combined with other existing plant conservation strategies, holds promise for the future preservation of biodiversity.

Key words: biodiversity; genetic diversity; *ex situ* conservation; *in situ* conservation; gene flow

生物多样性丧失已成为全球性危机(UNEP, 2021), 生物多样性的保护已受到全球范围的关注。第五版《全球生物多样性展望》指出, 即便世界各国为解决生物多样性快速丧失的问题做出了不懈努力, 但《2011–2020年生物多样性战略计划》所提出的“爱知生物多样性目标”(“爱知目标”)仍然没有一项完全实现既定目标(SCBD, 2020), 实际结果甚至偏离目标(IPBES, 2019)。联合国《生物多样性公约》第十五次缔约方大会(COP15)于2022年12月19日就《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(《昆蒙框架》)达成一致, 框架确立了4个2050年生物多样性愿景的长期目标和23个2030年全球行动目标, 生物多样性保护任重道远, 是人类所面临的严峻挑战之一。中国作为COP15主席国, 为大会的顺利召开和达成共识发挥了重要作用, 并将在《昆蒙框架》目标实施和执行中发挥负责任大国的务实引领作用。以“生态文明: 共建地球生命共同体”为主题的COP15, 体现了国际社会对“生态文明”思想的认同, 对“地球生命共同体”理念的肯定。在COP15领导人峰会上, 我国宣布: “本着统筹就地保护与迁地保护相结合的原则, 启动北京、广州等国家植物园体系建设”, 着重强调了生物多样性迁地保护和就地保护相统一的原则, 将引领全球未来实现生物多样性保护理念和行动计划。

植物是生物多样性和生态系统的重要组成部分, 是人类社会和经济可持续发展不可或缺的基础和保障。由于人类活动和气候变迁及其造成的生境退化等因素的影响, 全球植物物种受威胁比例已超过40%, 并仍呈继续上升的趋势(Humphreys et al, 2019; Antonelli et al, 2020; Buchholz, 2023), 大量受威胁物种没有得到足够的保护, 或者在现有植物保护方法下其保护效果并不理想, 全球植物多样性保护现状不容乐观(Roberson et al, 2020; Huang et al, 2023)。植物多样性保护主要有就地保护(*in situ* conservation)和迁地保护(*ex situ* conservation)两种途径, 但这两种方法各有缺陷, 因此, 一些改进方

案或新的植物保护策略相继提出(Husband & Campbell, 2004; Laguna et al, 2004; Volis & Blecher, 2010; 孙卫邦, 2013)。本文基于不同植物保护策略的原理和保护成效, 梳理了以迁地保护与就地保护为主的植物多样性保护途径存在的问题, 并结合作者近期的思考和研究实践, 提出统筹植物就地保护与迁地保护的并地保护(*parallel situ conservation*)策略。

1 就地保护与迁地保护存在的问题

由于人类活动的直接或间接影响, 物种赖以生存的自然生态系统遭到严重破坏, 致使全球大量物种受到非正常的灭绝威胁。据推测, 如不及时采取有效的保护措施, 到21世纪末, 将有2/3的高等维管植物消失(Pitman & Jorgensen, 2002)。因此, 珍稀濒危物种需要在人类的帮助下才能得到有效的保护, 就地保护和迁地保护是两种最主要的保护措施。

就地保护是指通过建立自然保护区等手段, 对原生境和自然生态系统进行保护, 从而维持和恢复物种在自然环境中可自然更新繁衍的种群(马建章等, 2012; 夏欣等, 2018)。就地保护作为植物保护的主流策略和方法, 仍然存在因人类活动或气候变迁带来的生境快速消失、生境片段化及生境恶化等问题。同时, 就地保护策略涉及地域面积广、监测难度大、对人力和财力的投入高等方面的限制(李俊生等, 2015)。而当物种的种群数量极少, 或者其原生境被严重破坏时, 在原生境以外的迁地保护为受威胁物种提供人为呵护就成为生物多样性保护的另一重要手段。因此, 就地保护和迁地保护相辅相成、互为补充, 成为当前拯救濒危物种的主要手段。与就地保护相比, 迁地保护便于集中管理, 其维护和监测成本更低, 但引种个体数量有限, 居群遗传多样性低, 保护物种的生存进化潜力存在不确定性。

就地保护是生物多样性保护中最直接的一项措施, 是拯救生物多样性的必要手段。截至2021年, 我国已建立474个国家级自然保护区(http://www.stats.gov.cn/xxgk/sjfb/zxfb2020/202202/t20220228_182)

7971.html/); 2021年,我国正式设立了5个国家公园(<http://www.forestry.gov.cn/main/5944/index.html/>)。设立自然保护区或国家公园本质上是对野生动植物栖息地的保护,美国自20世纪70年代开始提倡通过生态系统途径(ecosystem approach)对五大湖流域进行生态保护,并取得了一定成效(Lee et al, 1982)。根据《生物多样性公约》的定义,生态系统途径是综合管理土地、水和生物资源,公平促进其保护与可持续利用的战略(<http://www.biodiv.org/doc/decisions/COP-05-dec-en.pdf>,2000)。生态系统途径是一种就地保护方式,主要强调由植物、动物和微生物构成的生态系统与自然环境的和谐共处和可持续发展(Shepherd, 2004)。然而,随着全球气候变化,就地保护的固有和潜在问题日益凸显,例如,当前适合受保护居群生存的栖息地,若干年后可能会因气候变迁而不再适合其生存和繁衍(Huang et al, 2023)。例如,分布于华北地区的濒危植物丁香叶忍冬(*Lonicera oblata*)对气候变迁十分敏感,历史气候变迁及其群体大小变化分析表明全球变暖是其栖息地丧失并濒危的重要原因之一,未来气候模拟显示其分布区会进一步压缩并北移(Wu et al, 2021)。Wang等(2016)对中国的自然保护区及被保护的61种濒危植物进行了调查研究,发现气候变迁会降低自然保护区对濒危植物的保护能力,并驱动濒危植物逃离自然保护区,作者在文中虽然提出了扩大自然保护区的范围来应对该问题,但自然保护区不可能无限扩大。同时,因生物多样性热点地区多数发展落后及缺乏资金等原因,自然保护区或植物栖息地根本无法得到应有的保护,从而不能发挥植物保护的功能。

植物迁地保护包括传统的植物园、种质资源圃、种子库和生物基因库等引种收集与保存活植物、种子、外植体和基因组样本的场所。种子库虽然能在尽量少破坏野生居群的情况下实现大量且长期的种子保存,但该工作中提供种子的母株往往是有限且缺乏遗传多样性的(Schoen & Brown, 2001),对于种子萌发率低、顽拗型(recalcitrant)种子或不休眠的种子则只能进行活植物收集和保育(Volis, 2017)。活植物收集是植物园的核心和“灵魂”,植物园作为植物迁地保护的专业机构,在保护植物多样性方面发挥着越来越大的作用(黄宏文等,

2015)。但植物园有限的空间和数量庞大的物种引种栽培,通常只是解决了植物 α 多样性的保存,植物园迁地保护的植物通常具有极小居群特征,即由少数建群个体构成的种群,在人工栽培条件下,居群大小变化剧烈、遗传多样性及适应性进化潜力丧失严重。遗传多样性是生物适应环境变化能力的保障,保护遗传多样性即是保护生物进化的潜力(康明等, 2005),因此,如何解决缺乏遗传代表性或完整性等遗传风险是以植物园活植物收集为代表的植物迁地保护的核心问题(黄宏文和廖景平, 2022)。

2 植物迁地保护的居群遗传风险

对珍稀濒危物种开展就地保护和迁地保护均以减缓或解决其遗传风险、保护物种的遗传进化潜力为目标(康明等, 2005)。在就地保护中,被保护物种的居群遗传风险取决于保护地的建设模式,比如美国黄石公园消除碎片化的大型保护地,采用单一制度对灰熊(*Ursus arctos*)种群进行管理,因忽略了其局域种群遗传多样性的保护,造成遗传多样性流失(Miller & Waits, 2003; Haroldson et al, 2010)。

对于因野外栖息地丧失而导致濒危或野外已灭绝的物种,迁地保护是唯一可行的保护策略。相较于注重原生境和自然生态系统保护的就地保护(马建章等, 2012; 夏欣等, 2018),迁地保护居群因在个体或居群层面介入的人为主观干扰较多,其面临的遗传风险则更为复杂。植物园是迁地保护珍稀濒危植物最主要的场所,但在濒危植物收集和引种过程中,往往存在数量有限个体的建群效应和遗传混杂等问题(Hurka, 1994),给被保护的植物带来了一系列的遗传风险,特别是涉及濒危物种的回归引种时,这类问题会显得更为突出。

2.1 遗传多样性丧失

遗传多样性涵盖了同一物种不同居群和个体间所有遗传上的差异,它是物种生存与进化的遗传物质基础。由于珍稀濒危植物多为小居群,个体数量稀少,这在客观上造成植物园在收集、引种时的困难。因此,一个普遍的现象是:在植物园迁地保存的植物中,栽培的个体通常只有少数几棵植株,甚至一部分来自植物园之间的重复引种,这就使得植物园目前保存的绝大部分珍稀濒危植物不能涵盖物种足够的遗传多样性,即缺乏遗传代表性。从

群体遗传学的角度看, 在迁地保护中预设的目标是: 至少在100年内保持物种90%以上的遗传多样性。因此, 涵盖物种的遗传多样性是迁地保护的核心, 是衡量迁地保护策略有效性的前提和关键指标。

朱红艳等(2005)评估了武汉植物园引种的5株伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)及其200多株子代幼苗的遗传多样性, 发现其群体的遗传多样性低于10%, 表明该物种的迁地保护居群的遗传多样性极低。实际上, 伞花木是一个广布物种, 该物种本身的遗传多样性并不低。显然, 迁地保护居群遗传多样性低源于迁地居群来自同一亲本或亲缘关系极近的少数个体。在中国科学院西双版纳热带植物园迁地保护的广西青梅(*Vatica guangxiensis*)的情况则不同, Li等(2002)将植物园迁地居群与3个自然居群进行遗传多样性比较, 发现迁地居群涵盖的遗传多样性达到了自然居群的88.3%, 说明对广西青梅的迁地保护在遗传多样性水平上基本是成功的, 虽然仍然有一些自然居群中的特有等位基因没有被取样。实际上, 多年生或长寿的种子植物往往可以生存百年甚至数百年, 即便是小居群, 其遗传多样性的丧失也会比较慢, 合理的取样策略和适当的管理方法可以维持其足够的遗传多样性。

2.2 近交与杂交

近交会降低居群中杂合个体的数量, 从而使隐性有害基因在子代中表达, 从短期来看, 隐性有害基因的表达带来的子代健康度下降是近交衰退的直接表现, 而因子代死亡率增加导致部分基因型的丧失从而降低遗传多样性, 则是一个长期遗传效应。Newman 和 Pilson (1997)对克拉花(*Clarkia pulchella*)小居群($N = 12$)不同近交程度的灭绝速率进行研究, 到第3代, 高度近交居群的灭绝速率是轻度近交群体的3.6倍。在植物园的迁地保护工作中, 因植物园的空间局限性, 保存每个物种的个体数量有限, 因此, 近交和近交衰退通常不可避免。同时, 迁地保护管理过程中, 如果缺乏谱系记录, 导致同一家系反复近亲繁殖, 则更增加了近交衰退的风险。植物迁地保护要降低近交衰退, 详细的引种记录和谱系遗传管理至关重要。通过模拟自然状况的花粉流格局, 有目的地人工授粉, 促进植株间个体远交并最大化授粉父本植株的数量, 是植物园迁地居群遗传管理的有效方法之一。

对于珍稀濒危物种来说, 杂交产生的遗传风险有杂交衰退(*outbreeding depression*)、遗传同化(*genetic assimilation*)和基因渐渗(*introgression*)等导致的小种群灭绝(Seehausen, 2004; Todesco et al, 2016)。研究表明, 在美国加利福尼亚州, 野生胡桃属稀有物种黑核桃(*Juglans hindsii*)因被栽培种核桃(*J. regia*)杂交而面临灭绝的风险(Elstrand & Elam, 1993)。加利福尼亚州分布的一种原生灯芯草(*Spartina foliosa*)在互花米草(*S. alterniflora*)入侵后与之发生杂交, 导致加利福尼亚当地的灯芯草已经濒临灭绝(Ayres et al, 1999, 2004; Strong & Ayres, 2013)。值得注意的是, 该案例中的原生灯芯草并不是濒危物种, 这说明杂交对物种灭绝的威胁不仅仅局限于濒危物种。

2.3 遗传适应

迁地保护的植物居群, 因迁地栽培环境与其原生境之间的差异, 在迁地保护下繁衍的过程中不可避免地被附加了人为选择压力, 使迁地栽培植物发生遗传适应性改变(Husband & Campbell, 2004), 迁地环境下繁衍的后代无法适应其自然的原生环境, 从而不能实现其野外回归的目的(Enblin et al, 2015)。珍稀濒危植物在植物园迁地保护的过程中, 由于生境的变化和栽培下有意识或无意识的人工选择, 植物在表型、抗性和生活史等方面发生可以遗传的变化是必然的, 这种变化给后续物种的野外回归带来了不利影响。黄仕训等(2001)发现, 将7种稀有植物从富钙的石灰岩地区引种到植物园的酸性土壤中后, 在形态和生活史等方面发生了不同程度的变化。因此, 在濒危物种的原产地就近进行迁地保护, 避免人为的选择, 其目的之一就是尽可能地减少濒危物种在迁地保护条件下的遗传适应改变。Schröder和Prasse (2013)发现人工栽培的植物种子相较于野生来源的种子萌发早且萌发率更高。这类案例虽不能直接证明迁地保护的居群发生遗传适应后对野外环境的健康度有多大程度的影响, 但足以证明植物在迁地保护过程中其遗传适应性的变化。

3 濒危植物保护的居群遗传风险应对策略

由植物迁地保护居群的遗传风险不难看出, 迁地保护居群更易偏离原始居群的遗传本底发生遗

传漂变(*genetic drift*), 且在栽培管理过程中存在近交衰退、种间杂交、遗传污染和病虫害等一系列风险。迁地保护的植物通常是小居群, 与小居群相关的居群遗传学问题是迁地保育居群的现实问题。为提高迁地保护效率, 增加野外回归实现的成功概率, 从迁地保护植物管理方面已提出了许多对应的策略(黄宏文, 2018)。

3.1 迁地保护居群的管理策略

保育基因组学(*conservation genomics*)时代, 高通量测序技术的发展降低了获取分子标记及其基因型的成本, 为非模式生物基因组水平的遗传多样性研究带来了新的契机(Avise, 2010; Ekblom & Galindo, 2011)。了解濒危植物野生居群遗传多样性水平对于制定有效的取样策略是非常必要的。Yi等(2022)对报春苣苔(*Primulina tabacum*)的17个野生居群进行全基因组进化研究, 根据其交配系统的特点, 将其分成完全自交、完全异交和混交3种类型。我们利用其已经公布的群体重测序数据(Yi et al, 2022), 对不同交配系统的报春苣苔居群遗传多样性进行了比较, 发现自交居群内的遗传多样性位点仅占多态性位点总数的27.7%, 而报春苣苔超过60%的遗传多样性可以在任何一个异交群体中被找到。对于濒危物种来说, 如果只从其中某一个居群取样, 其大部分遗传多样性将被遗漏。从报春苣苔的案例中可以看出, 自交植物的遗传多样性主要分布在居群间, 而异交植物的遗传多样性则主要包含在居群内。在实际工作中, 大规模地进行遗传多样性调查还存在一定困难, 实践中可以根据物种的分布、物候、生活史或繁育系统特征等来初步判断其遗传多样性的分布趋势。许再富(1998)总结多年的实践经验, 认为应根据不同的生活史、生态型和繁育系统特征, 针对性地制定不同的取样策略, 同时, 他认为对大多数物种来说, 每种应至少有10–20株在5个植物园得到迁地保护。

在防止迁地保护居群的近交衰退中, 除了注意谱系来源问题外, 植物园间的种质交换也可发挥一定作用。此外, 因为植物园空间和容量的局限性, 与其长期保存少数几个个体, 不如有计划地逐步开展回归引种。珍稀濒危植物在植物园内与近缘种发生种间杂交是必然的, 迁地种群的遗传混杂或遗传污染是迁地保护管理需高度重视的问题之一。

Zhang等(2010)通过授粉控制实验发现, 迁地保护在武汉植物园的珍稀濒危物种秤锤树(*Sinojackia xylocapa*)和狭果秤锤树(*S. rehderiana*)产生种间杂交, 表明对保护物种的迁地保存通过栽培设计而形成有效隔离是植物园迁地保护的重要工作。这种杂交同样可能发生在物种内, 同一物种处于不同生境条件下的居群会演化成不同的生态型, 杂交可能会导致地方适应性(*local adaptation*)的性状和基因型丢失。

当迁地保护居群脱离原生境而被迫在植物园等保存区进行繁衍时, 遗传适应则不可避免。为尽可能地减少濒危物种在迁地保护条件下的遗传适应, IUCN建议在濒危物种的原产地就近进行迁地保护, 并且避免人为的选择(http://www.iucn.org/themes/biodiversity/sbstta7/plant_strategy_english.pdf)。

3.2 其他植物保护策略

许再富等(2009)统计了中国的植物园中迁地保护植物的生长和适应性, 发现植物迁地保护的有效性较差, 并且认为造成这种结果的重要原因之一是植物的生态适应局限性和植物迁地保护的生态环境与植物原产地的差异较大所致(许再富等, 2012)。为解决植物迁地保护的气候和环境与原生境差异较大的问题, 云南省林业厅曾于2005年提出“近地保护”(*near situ conservation*)的概念, 即在物种现有分布区(点)范围内的附近, 选择与其相同气候和相似的生境建立人工保护点(孙卫邦, 2013)。许再富等(2012)以38种国家重点保护野生植物为研究对象, 对它们的“迁地”与“近地”保护有效性进行了比较研究, 结果发现近地保护的38种珍稀濒危植物中, 适应性良好的占总数的92%, 且近地保护植株的生长适应性和年均生长量远远高于迁地保护的植株。该方法最大的优势在于, 利用自然生境改善被保护居群的生长和繁殖条件, 但仍然缺乏对居群遗传多样性丧失问题的考虑。同时, 近地保护主要是针对分布点极其有限的小种群濒危植物而提出, 且这些物种濒危大都是由人类经济活动破坏其生境, 或因自身繁殖系统存在缺陷等造成的。对于其他珍稀濒危但并非小种群的物种目前还缺乏研究。Volis和Blecher (2010)提出的“拟就地保护”(*quasi in situ conservation*)与近地保护非常相似, 强调在迁地保护时选择与原生境相似的自然或半自然地段建立

人工种群, 并采集以种子为主的繁殖材料进行回归引种。

Laguna等(2004)在就地保护的基础上提出了“微保护区”(micro-reserves)的方法, 微保护区由若干小于20 ha的片断化的小型保护地组成网络, 该方法最大的优点是可以避免地权纠纷, 在不建立大面积的自然保护区的情况下, 快速开展以就地保护为主的植物抢救性保护。值得注意的是, “微保护区”的成功需以不同保护地单元间的基因交流为前提, 因为对濒危植物来说, 栖息地的连通性(connectivity)是其生存和繁衍的重要保障(Yesuf et al, 2021), 边缘效应(edge effects)和片断化是该方法存在的两个居群遗传学问题。Husband和Campbell(2004)提出了“间地保护”(inter situ conservation)的概念, 但缺乏详细的方案和实施策略。此后, Burney和Burney(2007)对这个概念进行拓展, 并给出了可行的方案, 即将受保护居群进行野外回归时, 选择的回归地为当前已无该物种分布但属于近期历史栖息地, 通过人为管理实现种群的恢复。但Volis和Blecher(2010)认为该方案存在一个致命缺陷, 即该方案实际上是将野外回归地变成了另一个迁地保护区域, 没能解决迁地保护的遗传多样性缺失的问题。Uma Shaanker及其团队提出了“森林基因库”(forest gene banks)的保护方法, 该方法以一个居群的就地保护为基础, 向该保护区引入其他居群的个体, 以此形成一个基因库(Uma Shaanker & Ganeshaiah 1997; Uma Shaanker et al, 2001, 2002)。该方法对森林树种的种质资源保护是一个有效策略, 但应用范围有限。

从以上植物保护策略的概念和方法探讨中不难发现, 均在寻求就地保护和迁地保护的中间状态或衔接途径, 即寻求统筹就地保护与迁地保护的新策略和新方法, 但都不尽如人意, 尤其是忽略了对迁地植物种群遗传多样性和适应进化潜力的有效保护。

4 并地保护的原理与方法

4.1 植物迁地保护与基因流

遗传多样性是评估一个物种或居群灭绝风险或濒危等级的重要指标, 即高水平的遗传多样性确保居群有足够的遗传潜力适应快速变化的环境, 而

当居群遗传多样性低时, 往往会出现自交衰退或健康度下降等现象而使居群受到生存威胁(Spielman et al, 2004; Markert et al, 2010), 换言之, 物种的濒危或灭绝本质上是遗传多样性的丧失。植物迁地保护不可避免地缺乏物种的遗传代表性, 也难免出现遗传漂变、遗传瓶颈、自交衰退等居群遗传问题。针对如何解决受保护居群与野生居群之间的基因交流问题, 曾提出过不少管理对策, 比如定期从野外居群引入个体等。然而, 目前没有关于迁地保护居群与野生居群或就地保护居群之间的基因交流的案例报道。

有花植物除自交植物外, 均通过风、鸟、昆虫等进行传粉(Culley et al, 2002)。在肯尼亚进行的豇豆(*Vigna unguiculata*)作物与野生居群之间的传粉研究中, Pasquet等(2008)调查了大木蜂(*Xylocopa flavorufa*)在豇豆不同居群间对基因流的贡献, 结果发现蜜蜂具有长距离传播花粉的能力, 其最远传播距离可达6 km。相对于蜜蜂等昆虫, 鸟类和蝙蝠能将花粉传播到更远的距离(Krauss et al, 2017; Wessinger, 2021)。风媒传粉是一种重要的传粉方式, 风媒传粉植物种数大约为动物传粉植物的1/10(Ollerton et al, 2011)。Rogers和Levetin(1998)在对美国南部的北美沙地柏(*Juniperus ashei*)进行花粉远距离传播(风媒传播)的研究中发现, 其花粉能从德克萨斯州的中部传播到俄克拉荷马州的南部, 其直线距离远达200 km。但该研究既没有探索其远距离传播的花粉是否有活力, 也没有验证居群是否通过远距离传播的花粉发生了杂交。

为了探索通过风媒远距离传播的花粉对促进基因交流的作用, 近期, 我们在江西省庐山国家级自然保护区内, 对风媒传粉在小叶青冈(*Quercus myrsinifolia*)不同居群间花粉流中的贡献进行了调查。根据小叶青冈在庐山上的分布, 对3个居群进行了样品采集(图1), 对各居群的幼苗进行父系检测, 研究结果表明3个居群相互之间都能因为花粉的传播而产生杂交后代(图2), 从西南向东北方向(从S居群到N居群、从C居群到N居群)花粉传播产生的杂交比例比从东北往西南方向产生的杂交比例高, 这可能是由于小叶青冈开花时间(6月前后)的风向所致; 而S居群与C居群之间虽然水平距离相近, 但杂交率比较低, 可能是因为海拔变化及山体地形阻隔

不利于花粉的传播所致。该研究证明了远距离传播的花粉能促进小叶青冈居群间的基因交流。

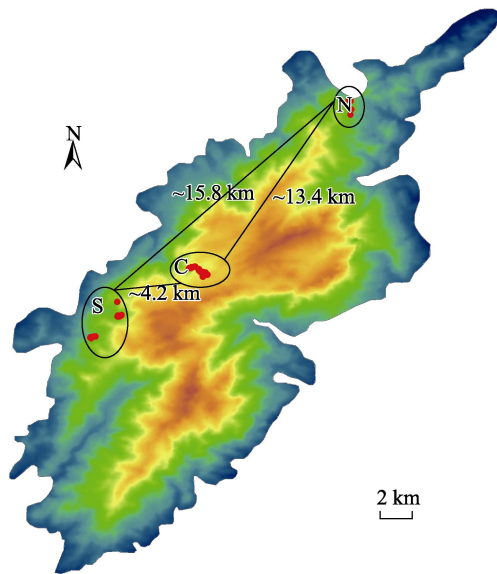


图1 江西省庐山国家级自然保护区的小叶青冈取样分布图。数字表示各居群间的平均水平距离。N: 北部居群; C: 中部居群; S: 南部居群。

Fig. 1 Geographic information of *Quercus myrsinifolia* sampling in Mount Lushan National Nature Reserve. Horizontal distances among populations are labeled between each population pairs. N, North population; C, Central population; S, South population.

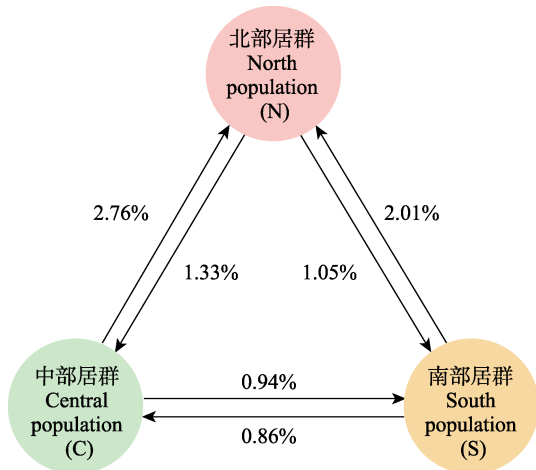


图2 江西省庐山国家级自然保护区不同小叶青冈居群间的杂交率。箭头表示花粉传播方向, 数字表示该花粉传播方向造成的杂交率。

Fig. 2 Rate of hybridization among different *Quercus myrsinifolia* populations in Mount Lushan National Nature Reserve. Arrows and numbers indicate the pollen dispersal and hybridization rates.

4.2 并地保护方法

从上述综述结果可以看出, 现行的植物保护策略和方法均存在缺陷, 尤其是植物迁地保护中存在的遗传风险, 比如遗传多样性丧失、近交或远交衰退、遗传适应等, 近年来相继提出的近地保护和间地保护等改良方法都没有从根本上解决这些问题, 或者至少不是从解决遗传风险的角度出发提出的改良方法。根据居群遗传学原理(黄宏文, 2018)和前文花粉流研究的案例可知, 当迁地保护居群与自然居群或就地保护居群之间发生基因交流时, 可有效地解决迁地保护居群的遗传风险问题, 从而保护物种的遗传多样性和适应性进化潜能。在此, 我们从居群间基因流动态连接就地居群与迁地保护居群的思路, 提出并地保护(对照)新方法, 以统筹就地保护和迁地保护为着力点, 完善现有植物迁地保护存在的弊端, 解决植物迁地保护遗传多样性丧失导致的物种适应性进化潜能等问题。

并地保护是通过构建迁地保护居群与就地保护或自然居群之间的基因流以达到保护植物进化潜能的植物保护方式, 其概念主要是根据植物居群间基因流动态规律进行保护物种的迁地保育设计(图3), 其核心是通过居群间花粉或种子传播的基因流连接自然居群与迁地保护居群。因此, 在自然保护区等就地保护区域内或周边花粉或种子可传播范围内, 建立植物迁地保育圃, 使迁地保护居群与就地自然居群之间维持基因交流, 即: 将迁地保护小居群融入自然大居群的基因池并有效维持物种的适应性进化潜能。该方法对珍稀濒危植物尤其重要, 可有效避免植物园迁地小居群的遗传退化和对栽培环境的人为选择产生的健康度和野外适应性降低。并地保护策略在方法上要求就地自然居群和迁地保护居群基因流连接, 从前文对传粉媒介与基因流的调查和研究不难看出, 并地保护适用于风媒和虫媒传粉植物, 其主要限制在于基因流的距离, 即花粉和种子的传播距离。因此, 深入的“一种一策”的花粉流或种子流检测和保育圃设计是该方法成功的关键。

在模式生物家蝇(*Musca domestica*)的居群多样性和适应性进化研究中, Bryant和Reed (1999)发现移居速率为每代一个个体时可以增加居群的健康度。《植物迁地保护原理与实践》(黄宏文, 2018)中

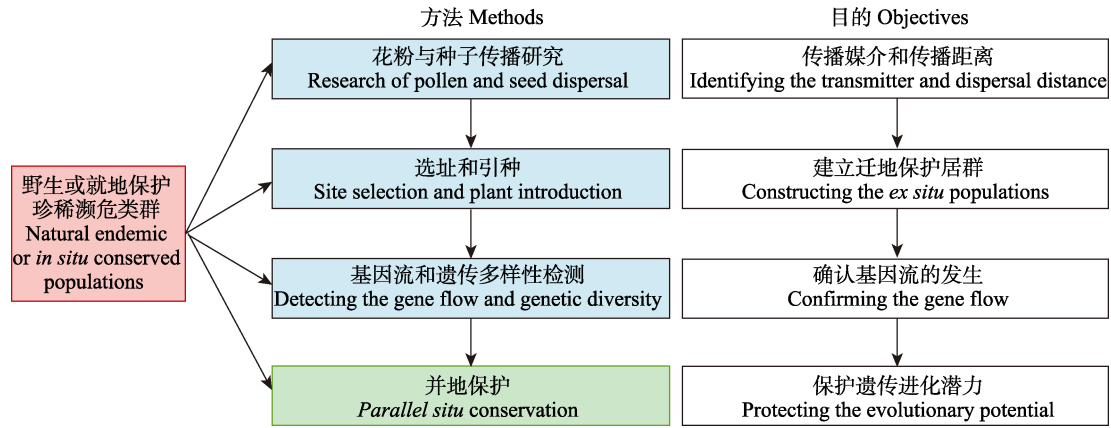


图3 并地保护的实现途径示意图
Fig. 3 The procedure of *parallel situ conservation*

表1 野生濒危植物保护策略和方法的比较
Table 1 Comparison of strategies and methods for the conservation of endangered wild plants

保护策略 Conservation strategy	保护对象 Conservation target	保护单元 Conservation unit	方法和依据 Method and justification	多样性保护 Diversity conservation	存在的主要问题 Main limitations
就地保护 <i>In situ</i> conservation	生态系统 Ecosystem	群落 Community	原生态自然过程 Natural process	α 、 β 、 γ 多样性 α , β , γ diversity	生境消失, 气候变迁 Habitat loss, climate changes
迁地保护 <i>Ex situ</i> conservation	珍稀濒危类群 Rare and endangered plants	个体或小居群 Individuals or small population	自然栖息地以外管护 Outside habitats and controlled care	α 多样性 α diversity	遗传多样性丧失 Genetic diversity loss
近地保护 <i>Near situ</i> conservation	珍稀濒危类群 Rare and endangered	个体或小居群 Individuals or small population	相似的气候与环境 Similar climate and environment	α 多样性 α diversity	遗传多样性丧失, 外在风险脆弱性 Genetic diversity loss, vulnerability to local threats
微保护区 Micro-reserves	片断化生态系统 Fragmented ecosystem	群落 Community	城市生态系统 Urban ecosystem	α 和 β 多样性 α , β diversity	边缘效应, 片断化 Edge effects, fragmentation
间地保护 <i>Inter situ</i> conservation	珍稀濒危类群 Rare and endangered plants	个体或小居群 Individuals or small population	临时措施至新栖息地 Temporary measures until new habitats found	α 多样性 α diversity	遗传多样性丧失 Genetic diversity loss
森林基因库 Forest gene bank	森林树种种质 Germplasm of forest trees	遗传材料 Genetic materials	天然种子库 Natural seed banks	遗传多样性 Genetic diversity	遗传代表性不足 Limited genetic representation
并地保护 <i>Parallel situ</i> conservation	珍稀濒危类群 Rare and endangered plants	居群或物种 Population or species	基因流及居群遗传学原理 Gene flow and population genetics	α 和 β 多样性 α , β diversity	受环境和自然居群因素限制 Restricted by environment and natural populations availability

提出, 在植物迁地保护中, 每代有5个或5个以上的移居个体可以完全阻断遗传漂变及其产生的相关居群遗传风险。由此可见, 并地保护下的珍稀濒危植物, 即使在受保护居群和野生居群间发生非常低频率的杂交, 亦可达到保护遗传多样性的目的。

并地保护仍以迁地保护为基础。同时, 并地保护因引入了就地保护居群或自然居群的基因流, 从而增强了对居群遗传多样性和适应性进化潜能的保护。与近地保护不同, 并地保护并非仅以实现个体与居群正常生长为主要目的, 而是通过连通迁地保护居群与自然居群间的基因流, 维系迁地保护居

群的遗传多样性和适应性进化潜力。通过对现有植物保护策略和方法的梳理(表1)可知, 不同植物保护策略和方法各有特色, 它们在实现生物多样性保护的工作中相辅相成、互为补充。并地保护也将发挥其不可替代的重要作用, 即便对于野外栖息地已几近丧失或已野外灭绝的物种, 虽然迁地保护可能是其唯一可选的保护途径, 但在实现自然生境归化种植初期, 并地保护仍是十分必要的。

5 总结和展望


即便联合国等国际组织多次制定计划并设定


目标, 全球植物多样性危机依旧存在, 植物濒危的数量和速度甚至有增无减, 而通过人为努力成功保护下来的珍稀濒危植物屈指可数。本文系统地梳理了现行植物保护策略和方法的优缺点, 为实现物种遗传多样性及遗传进化潜力的有效保护, 现有植物保护策略仍需进行改良和提升。同时, 以应对气候变迁等不确定因素和解决居群遗传风险为目的的新的植物保护策略仍然任重道远。本文依据居群遗传学原理和多年实践, 从居群间基因动态连接就地居群与迁地保护居群的思路, 提出了并地保护的新方法。该方法在设计原理上依据居群遗传学, 以实现保护遗传进化潜力的目的, 以珍稀濒危植物类群为保护对象, 是对现有植物保护策略的一个有益补充。

然而, 不可否认的是, 并地保护策略的提出是基于对前人研究的思考, 和作者近期对其实现途径初步研究结果的推断, 其应用效果还需基于“一种一策”的原则对迁地保育圃与自然居群的遗传多样性和基因交流进行系统的评估和检验。该方法对植物保护的成功与否是基于基因流的动态连接, 在野生居群几近灭绝的情况下, 基因流自然消失, 因此, 并地保护并不能取代迁地保护, 而只适用于存在一定规模的野生居群的情况, 或者适用于迁地保护植物进行野外回归的初期。植物就地保护和迁地保护各有其优缺点。近年来, 中国相继启动国家公园和国家植物园体系建设, 为植物就地保护与迁地保护的有机结合提供了契机, 基于此, 提出和实践植物并地保护策略, 是统筹植物就地保护与迁地保护的重要建议和措施。

过去、现在和未来, 植物园都为植物多样性保护发挥着巨大且越来越大的作用(黄宏文, 2018), 在未来应对全球植物多样性丧失的危机中, 植物园还应转变其迁地保护单一传统活植物收集保存的局限, 创新求变、内沿外扩; 内沿拓展在植物园内建立种子库以增强迁地保护功能(Huang et al, 2023), 外扩拓展在自然保护区建立濒危植物保护圃以提升迁地保护的质量和水平。

ORCID

冯晨  <https://orcid.org/0000-0003-1144-0047>

黄宏文  <https://orcid.org/0000-0002-1254-5695>

参考文献

- Antonelli A, Fry C, Smith RJ, Simmonds MSJ, Twyford AD (2020) State of the World's Plants and Fungi 2020. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond.
- Awise JC (2010) Perspective: Conservation genetics enters the genomics era. *Conservation Genetics*, 11, 665–669.
- Ayres DR, Garcia-Rossi D, Davis HG, Strong DR (1999) Extent and degree of hybridization between exotic (*Spartina alterniflora*) and native (*S. foliosa*) cordgrass (Poaceae) in California, USA determined by random amplified polymorphic DNA (RAPDs). *Molecular Ecology*, 8, 1179–1186.
- Ayres DR, Zaremba K, Strong DR (2004) Extinction of a common native species by hybridization with an invasive congener. *Weed Technology*, 18, 1288–1291.
- Bryant EH, Reed DH (1999) Fitness decline under relaxed selection in captive populations. *Conservation Biology*, 13, 1487–1496.
- Buchholz K (2023) Number of Threatened Species is Rising. <https://www.statista.com/chart/17122/number-of-threatened-species-red-list>. (accessed on 2023-04-11)
- Burney DA, Burney LP (2007) Paleocology and “inter-situ” restoration on Kauai, Hawaii. *Frontiers in Ecology and Environment*, 5, 483–490.
- Culley TM, Weller SG, Sakai AK (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 361–369.
- Eklom R, Galindo J (2011) Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity*, 107, 1–15.
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217–242.
- Enßlin A, Tschope O, Burkart M, Joshi J (2015) Fitness decline and adaptation to novel environments in *ex situ* plant collections: Current knowledge and future perspectives. *Biological Conservation*, 192, 394–401.
- Haroldson MA, Schwartz CC, Kendall KC, Gunther KA, Moody DS, Frey K, Paetkau D (2010) Genetic analysis of individual origins supports isolation of grizzly bears in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ursus*, 21, 1–13.
- Huang HW (2018) The Principle and Practice of *Ex Situ* Plant Conservation. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黄宏文 (2018) 植物迁地保护原理与实践. 科学出版社, 北京.]
- Huang HW, Duan ZY, Liao JP, Zhang Z (2015) Impact of plant introduction or domestication on the recent 500 years of civilization and scientific research value of plant living collections. *Chinese Bulletin Botany*, 50, 280–294. (in Chinese with English abstract) [黄宏文, 段子渊, 廖景平, 张征 (2015) 植物引种驯化对近500年人类文明史的影响及其科学意义. 植物学报, 50, 280–294.]

- Huang HW, Liao JP (2022) On China's national botanical gardens: Building a comprehensive system of *ex situ* conservation of national botanical gardens with task oriented disciplines. *Biodiversity Science*, 30, 22220. (in Chinese with English abstract) [黄宏文, 廖景平 (2022) 论我国国家植物园体系建设: 以任务带学科构建国家植物园迁地保护综合体系. *生物多样性*, 30, 22220.]
- Huang HW, Raven PH, Wang L, Liao JP, Zhan Q (2023) China: The role of botanical gardens in conservation. *The Innovation*, 4, 100433.
- Huang SX, Li RT, Luo WH, Zhou TJ, Tang WX, Wang Y (2001) Variation in characteristics of rare and threatened plants after *ex-situ* conservation. *Biodiversity Science*, 9, 359–365. (in Chinese with English abstract) [黄仕训, 李瑞棠, 骆文华, 周太久, 唐文秀, 王燕 (2001) 石山稀有濒危植物在迁地保护后的性状变异. *生物多样性*, 9, 359–365.]
- Humphreys AM, Govaerts R, Ficinski SZ, Lughadha EN, Vorontsova MS (2019) Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1043–1047.
- Hurka H (1994) Conservation genetics and the role of botanical gardens. In: *Conservation Genetics* (eds Loeschcke V, Jain SK, Tomiuk J), pp. 371–380. Birkhauser Verlag, Basel.
- Husband BC, Campbell LG (2004) Population responses to novel environments: Implications for *ex situ* plant conservation. In: *Ex Situ Plant Conservation: Supporting Species Survival in the Wild* (eds Guerrant EO, Havens K, Maunder M), pp. 231–285. Island Press, Washington.
- IPBES (2019) Global Assessment Report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn.
- Kang M, Ye QG, Huang HW (2005) Genetic risks in plant *ex situ* conservation. *Hereditas*, 27, 160–166. (in Chinese with English abstract) [康明, 叶其刚, 黄宏文 (2005) 植物迁地保护中的遗传风险. *遗传*, 27, 160–166.]
- Krauss SL, Phillips RD, Karron JD, Johnson SD, Roberts DG, Hopper SD (2017) Novel consequences of bird pollination for plant mating. *Trends in Plant Science*, 22, 395–410.
- Laguna E, Deltoro VI, Pérez-Botella J, Pérez-Rovira P, Serra LI, Olivares A, Fabregat C (2004) The role of small reserves in plant conservation in a region of high diversity in eastern Spain. *Biological Conservation*, 119, 421–426.
- Lee GJ, Regier HA, Rapport DJ (1982) Ten ecosystem approaches to the planning and management of the Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 8, 505–519.
- Li JS, Luo JW, Wang W, Zhu YP, Luo ZL (2015) Green Book of China's Nature Reserves: A Progress Report of National Nature Reserves. China Environmental Press, Beijing. (in Chinese) [李俊生, 罗建武, 王伟, 朱彦鹏, 罗遵兰 (2015) 中国自然保护区绿皮书——国家级自然保护区发展报告. 中国环境出版社, 北京.]
- Li QM, Xu ZF, He TH (2002) *Ex situ* genetic conservation of endangered *Vatica guangxiensis* (Dipterocarpaceae) in China. *Biological Conservation*, 106, 151–156.
- Ma JZ, Rong K, Cheng K (2012) Research and practice on biodiversity *in situ* conservation in China: Progress and prospect. *Biodiversity Science*, 20, 551–558. (in Chinese with English abstract) [马建章, 戎可, 程鲲 (2012) 中国生物多样性就地保护的研究与实践. *生物多样性*, 20, 551–558.]
- Markert JA, Champlin DM, Gutjahr-Gobell R, Grear JS, Kuhn A, McGreevy TJ Jr, Roth A, Bagley MJ, Nacci DE (2010) Population genetic diversity and fitness in multiple environments. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 205.
- Miller CR, Waits LP (2003) The history of effective population size and genetic diversity in the Yellowstone grizzly (*Ursus arctos*): Implications for conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 4334–4339.
- Newman D, Pilson D (1997) Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: Experimental population of *Clarkia pulchella*. *Evolution*, 51, 354–362.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos*, 120, 321–326.
- Pasquet RS, Peltier A, Hufford MB, Oudin E, Saulnier J, Paul L, Knudsen JT, Herren HR, Gepts P (2008) Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 13456–13461.
- Pitman NCA, Jorgensen PM (2002) Estimating the size of the world's threatened flora. *Science*, 298, 989.
- Roberson EB, Frances A, Havens K, Maschinski J, Meyer A, Ott L (2020) Fund plant conservation to solve biodiversity crisis. *Science*, 367, 258–258.
- Rogers C, Levettin E (1998) Evidence of long-distance transport of mountain cedar pollen into Tulsa, Oklahoma. *International Journal of Biometeorology*, 42, 65–72.
- Schoen DJ, Brown ADH (2001) The conservation of wild plant species in seed banks. *BioScience*, 51, 960–966.
- Schröder R, Prasse R (2013) Cultivation and hybridization alter the germination behavior of native plants used in revegetation and restoration. *Restoration Ecology*, 21, 1–8.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (SCBD) (2020) Global Biodiversity Outlook 5. Montreal, Canada.
- Seehausen O (2004) Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 198–207.
- Shepherd G (2004) The Ecosystem Approach: Five Steps to Implementation. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- Spielman D, Brook BW, Frankham R (2004) Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 15261–15264.
- Strong DR, Ayres DR (2013) Ecological and evolutionary

- misadventures of *Spartina*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 44, 389–410.
- Sun WB (2013) Conserving Plant Species with Extremely Small Populations (PSESP) in Yunnan: Practice and Exploration. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [孙卫邦 (2013) 云南省极小种群野生植物保护实践与探索. 云南科技出版社, 昆明.]
- Todesco M, Pascual MA, Owens GL, Ostevik KL, Moyers BT, Hübner S, Heredia SM, Hahn MA, Caseys C, Bock DG, Rieseberg LH (2016) Hybridization and extinction. Evolutionary Applications, 9, 892–908.
- Uma Shaanker R, Ganeshaiah KN (1997) Mapping genetic diversity of *Phyllanthus emblica*: Forest gene banks as a new approach for *in situ* conservation of genetic resources. Current Science, 73, 163–168.
- Uma Shaanker R, Ganeshaiah KN, Nageswara Rao M, Ravikanth G (2001) A new approach to conservation of genetic resources of forest trees: Promise and processes. In: Forest Genetic Resources: Status, Threats and Conservation Strategies (eds Uma Shaanker R, Ganeshaiah KN, Bawa KS), pp. 263–271. Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi.
- Uma Shaanker R, Ganeshaiah KN, Nageswara Rao M, Ravikanth G (2002) Forest gene banks—A new integrated approach for the conservation of forest tree genetic resources. In: Managing Plant Genetic Resources (eds Engels JMM, Brown AHD, Jackson MT), pp. 229–235. CABI Publishing, Nosworthy.
- UNEP (2021) Making Peace with Nature: A Scientific Blueprint to Tackle the Climate, Biodiversity and Pollution Emergencies. Nairobi. <https://www.unep.org/resources/making-peace-nature>. (accessed on 2023-04-11)
- Volis S (2017) Complementarities of two existing intermediate conservation approaches. Plant Diversity, 11, 379–382.
- Volis S, Blecher M (2010) Quasi *in situ*: A bridge between *ex situ* and *in situ* conservation of plants. Biodiversity Conservation, 19, 2441–2454.
- Wang CJ, Wan JZ, Zhang GM, Zhang ZX, Zhang J (2016) Protected areas may not effectively support conservation of endangered forest plants under climate change. Environmental Earth Sciences, 75, 466.
- Wessinger CA (2021) From pollen dispersal to plant diversification: Genetic consequences of pollination mode. New Phytologist, 229, 3125–3132.
- Wu YM, Shen XL, Tong L, Lei FW, Mu XY, Zhang ZX (2021) Impact of past and future climate change on the potential distribution of an endangered montane shrub *Lonicera oblata* and its conservation implications. Forests, 12, 125.
- Xia X, Zhang HN, Guo C, Qian ZD, Gao J, Xu WG, Zhou DQ, Jiang MK (2018) Evaluation of *in-situ* conservation of mammals in China. Acta Ecologica Sinica, 38, 3712–3717. (in Chinese with English abstract) [夏欣, 张昊楠, 郭辰, 钱者东, 高军, 徐网谷, 周大庆, 蒋明康 (2018) 我国哺乳动物就地保护状况评估. 生态学报, 38, 3712–3717.]
- Xu ZF (1998) Principle and Methodology of *Ex Situ* Conservation for Rare and Endangered Plants. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [许再富 (1998) 稀有濒危植物迁地保护的原理与方法. 云南科技出版社, 昆明.]
- Xu ZF, Gao JY, Li BG, Zhou HF (2012) Comparative study on conservative efficiency of national protected plants between “Off Site” and “Near Site” Conservation. The Botanical Gardens of China, (15), 6–15. (in Chinese with English abstract) [许再富, 高江云, 李保贵, 周慧芳 (2012) 国家重点保护植物“迁地”与“近地”保护有效性的比较研究. 中国植物园, (15), 6–15.]
- Xu ZF, Huang JY, Hu HB, Zhou HF, Meng LZ (2009) A commentary on plant *ex situ* conservation and its researches in China nearly thirty years. Guihaia, 28, 764–774. (in Chinese with English abstract) [许再富, 黄加元, 胡华斌, 周慧芳, 孟令曾 (2009) 我国近30年来植物迁地保护及其研究的综述. 广西植物, 28, 764–774.]
- Yesuf GU, Brown KA, Walford NS, Rakotoarisoa SE, Rufino MC (2021) Predicting range shifts for critically endangered plants: Is habitat connectivity irrelevant or necessary? Biological Conservation, 256, 109033.
- Yi H, Wang J, Wang J, Rausher M, Kang M (2022) Genomic insights into inter- and intraspecific mating system shifts in *Primulina*. Molecular Ecology, 31, 5699–5713.
- Zhang JJ, Ye QG, Yao XH, Huang HW (2010) Spontaneous interspecific hybridization and patterns of pollen dispersal in *ex situ* populations of a tree species (*Sinojackia xylocapa*) that is extinct in the wild. Conservation Biology, 24, 246–255.
- Zhu HY, Kang M, Ye QG, Huang HW (2005) Allozymic genetic diversity in *Eurycorymbus caraleriei* (Levl.) Rehd. et Hand.-Mazz., an endemic and dioecious tree in China. Journal of Wuhan Botanical Research, 23, 310–318. (in Chinese with English abstract) [朱红艳, 康明, 叶其刚, 黄宏文 (2005) 雌雄异株稀有植物伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)自然居群的等位酶遗传多样性研究. 武汉植物研究, 23, 310–318.]

(责任编辑: 龙春林 责任编辑: 黄祥忠)