居群遗传学原理及其在珍稀濒危植物 保护中的应用*

刘占林** 赵桂仿
(西北大学生物系, 西安 710069)

摘 要 居群遗传学在珍稀濒危植物保护研究中有着重要的应用价值。本文首先介绍了居群遗传学中的几个重要概念——有效居群大小、近交繁殖、遗传漂变和基因流,然后详细叙述了居群遗传学原理在珍稀濒危植物保护中的应用途径和前景。

关键词 居群遗传学,有效居群大小,近交繁殖,遗传漂变,基因流,珍稀濒危植物保护

Population genetics and its implications for conservation of rare and endangered plants/LIU Zhan-Lin , ZHAO Gui-Fang

Abstract Population genetics is of great value in the study on the conservation of rare and endangered plants. The authors introduced some important concepts in population genetics, including effective population size, inbreeding, genetic drift and gene flow, and then proposed some areas in which population genetics can be used for the conservation of rare and endangered plants.

Key words population genetics, effective population size, inbreeding, genetic drift, gene flow, conservation of rare and endangered plants

Author's address Department of Biology, Northwest University, Xi'an, 710069

生物多样性保护已经成为世界各国关注的全球三大环境问题之一。根据居群遗传学原理,生物多样性的保护归根结底是遗传多样性的保护,缺乏遗传基础的保护是无法实现的^[1]。居群遗传学在分析解决这一问题方面有着独特的优势。首先,它是正确理解导致自然或人工居群进化和影响它们遗传变异的各种因素的作用机制的理论基础;其次,它为探讨居群内与居群间在不同遗传组织水平上的遗传多样性提供必要的工具;最后,它也为完善生物多样性保护的概念,确定保护目标,制定正确及时的保护策略提供了重要的理论依据和保证^[2]。

1 居群遗传学的几个重要概念

1.1 有效居群大小(effective population size)

Wright 将有效居群大小(N_e)定义为一个理想居群中的繁育个体数。这个理想居群在随机遗传漂变情况下应与所研究居群显示同等量的基因频率扩散或同样量的自交。因此, N_e 可以两种方式被定义: $N_e = pq/2V(\delta p)$ 或 $N_e = 1/\Delta F$ 。这里, $V(\delta p)$ 是由于遗传漂变引起的基因频率的方差, ΔF 是所研究居群在随后的世代中亲本和子代间的近交增量。这两种数量可以分别称作方差有效数(the variance effective number)和近交有效数(the inbreeding effective number)。在正常情况下,它们被认为是近乎相等的,但也可以不同,尤其是当居群大小发生变化的时

收稿日期:1998-05-26;修改稿收到日期:1998-06-26
* 本课题得到国家自然科学基金资助,资助号 39770087
** 现为中国科学院植物研究所博士研究生

候^[3,4,5]。近交有效数与亲本世代有关,而方差有效数与子代有关。因此,如果居群大小增加,近交有效数将小于方差有效数。居群大小减少时则相反。譬如,如果一个单个的杂合体通过自花授粉产生大量的子代,近交有效数是 1,而方差有效数则很大^[6]。居群的有效大小在以下情况中也可能发生偏离:

1.1.1 在不同的世代中,繁育个体的数量不同或发生了随机的大波动 如果繁育个体的数量从一个世代到下一个世代发生变化,有效居群大小将是每一个世代繁育个体数的调和平均值: $1/Ne = \sum_{i=1}^t (1/N_i)$ 。这里 t 为居群的世代数, N_i 为第 i 代的有效居群大小。当居群大小较小时,小的居群大小对 Ne 的数值起决定性作用。如果让居群的大小每代增加 10 倍,5 个世代以后,其数量从 N_1 增加到 $10^5 N_1$,此时 $1/Ne \approx 1.111N_1/6$,即 $Ne \approx 5.4N_1$,这与其 $18.518N_1$ 的算术平均值形成了鲜明的对照。

1.1.2 两性分离 无两性分离的随机自花授粉对有效居群大小影响很小,除非 N 特别小(N 为居群的个体数)。此时 $Ne = N + 1/2$ 。如果两性比率不是 1:1,则 $Ne = 4NmNf/(Nm + Nf) + 1/2$ 。这里 Nm 和 Nf 分别为可繁育个体的雄个体数和雌个体数。如果 $Nm = Nf = N/2$,那么 $Ne = N + 1/2$ 。但若 $Nm \neq Nf$,有效居群大小的数值就趋向于性别数少的值。例如 $Nm = 10$, $Nf = 90$,则 $Ne \approx 36$ 。也就是说,对于这样一个有 100 个繁育个体的居群,其繁育效应只相当于有 36 个繁育个体的理想居群,因为只有 10 个雄性个体对子代的遗传信息做出了贡献。

1.1.3 亲本对后代贡献力的不同 在理想居群中,每个繁育个体均有相同的机会产生后代,但实际上并非每个成熟个体都参与繁殖,并且产生的子代数不同。假定居群大小为常数,每个亲本平均对两个子代做出贡献(即为下一代提供 2 个配子),子代数就接近于波松分布(Poisson distribution)。子代数目的自然变异往往大于仅由定样变异(sampling variation)得到的期望值。这时 $Ne = (4N - 2)/(2 + V_{(K)})$,这里 $V_{(K)}$ 是子代成活数的方差。一般情况下, $V_{(K)} > 2$, $Ne < N$ 。可见,后代成活数量的差异也是导致有效居群大小下降的原因之一。在每个亲本都对下一代贡献相同配子的极端情况下($V_{(K)} = 2$), Ne 将接近于居群实际大小的 2 倍。这种情况只有通过人工选择强制实现。自然条件下, Ne 总是趋向于小于居群的实际大小^[7]。Armando caballero 还分别由遗传因素和非遗传因素引起的亲本对后代贡献力差异做了大量的分析^[4]。

1.1.4 世代交错 许多动物和多年生植物没有明显的代间分隔,同一时期不同年龄阶段的个体往往同时存在,这对居群研究来说是个难题。Hill^[8,9]通过对固定大小和年龄结构的居群研究得出如下关系: $Ne = (4N_T - 2) L_T / (2 + V_{(k)})$,这里 N_T 为时间 T 内出生的个体数, L_T 为时间 T 内子代产生时亲本的平均年龄, $V_{(k)}$ 为子代生活周期的方差。当亲本性比为 1:1 时, $Ne = N / (2 - (1/L_T))$, $Ne \rightarrow N/2$ 。这可能得出只要 L_T 不特别小, $N/2$ 就会被考虑为有远交重叠生活史类型居群的有效大小^[4]。Orive 建立有复杂生活史(如世代重叠,有性、无性繁殖)的有效居群大小的方法时,也有与上述相似的结论^[10]。

1.1.5 近交 对于一个近交居群的有效居群大小可表示为: $Ne = N / (1 - F)$, F 为 Wright 的近交系数。它有两种计算方法: $F = (1 - \alpha) / (1 + \alpha)$, α 为远交率^[11],或 $F = 1 - Ho/He$, Ho , He 分别为居群的观察杂合度与期望杂合度。当 $F = 1$ (居群中个体的基因全部纯合)时,有效居群大小只有居群个体数的一半,即 $Ne/N = 0.5$ 。

对于有限居群而言,即使随机交配也会造成一部分等位基因的纯合,其结果必定是居群的纯合性增加,杂合性比率减少,等位基因的随机消失,居群间等位基因频率差加大。这些变化

可用杂合性比率的衰减来表示,即 $k = 1/2N_e$ 。从这一公式可看出小的居群的杂合性下降得比大居群快。对于 $N_e = 10$ 的小居群,5% 的遗传变异将在下一代中消失;而 $N_e = 1000$ 的大居群,遗传变异几乎没有什么变化。显然,小居群要长期生存是十分困难的。

影响有效居群大小的因子很多,除了上述分析论及的以外,还有突变、选择、物种倍性、繁育方式、居群分化等等,它们一般都导致有效居群大小的下降。正因为居群的有效大小受多种因素的影响,要测定自然居群的有效大小有很大难度。现在多数通过控制条件下对实验居群的研究获取了一些知识,但要真正了解居群的有效大小还有很长的路要走^[3]。近年来,许多学者通过 N_e/N 来估计有效居群大小与实际大小的偏离程度。一般认为 N_e/N 在 0.25 ~ 1 之间,在珍稀濒危物种中可能更小^[12]。

1.2 近交繁殖与遗传漂变(inbreeding and genetic drift)

1.2.1 近交繁殖 自然居群中的非随机交配往往表现为近交繁殖^[11],也就是有亲缘关系的个体间的交配。在植物居群中,近交繁殖往往由物种的生物学特性和花粉、种子的非随机散播引起的。前者可通过植物自身的物理机制(如雌雄蕊异长和分熟等)与化学作用(如自交不亲和性)加以避免,后者常常是偶然因素或自然选择作用的结果。近交繁殖有两种方式:一种是极端近交即自交;另一种是近亲交配,这种情况常出现在居群有一定遗传结构时。

近交繁殖对居群的遗传结构和个体的基因组织都有很大影响。这主要体现在两个方面:一方面近交会增加居群内的纯合性。对小居群,这种纯合性的增加比大居群要快得多。连续多次近交的小居群杂合子频率可以趋于零,这使居群原有的遗传结构瓦解,大量的遗传变异丧失,遗传多样性锐减。另一方面近交使后代适应能力下降,即表现为近交衰退。对于自交衰退产生的原因有两种理论解释:超显性模型认为,居群中的杂合子表现出超过纯合个体的适应能力,近交使居群内杂合子比率下降,从而降低了居群及个体的适应能力。杂种优势的例子从某种程度上支持这一理论。在显性模型中,近交使隐性有害或部分有害基因纯合的机会增加,有害基因的表达导致个体和居群适合度的降低。当前,后一种理论得到更多的支持^[13]。

对于小居群来说,近交繁殖有如灭顶之灾。它们本身的有效居群就很小,近交更增加了居群的纯合性,加之不适应环境的个体为选择所淘汰,就更进一步减少了 N_e ,这使它们很容易受遗传漂变的影响。过多的纯合性造成了居群对变化环境的低反应,致使它们很容易走上绝灭的道路。由此分析,近交衰退可能与居群大小相联系,因为几乎没有空间遗传结构的大居群和最近的小居群都容易产生近交衰退。但 Oubory^①* 和 Treuon 等^[14]比较了大小自然居群的近交衰退并没得出这一结论,然而在实验条件下确实如此,这也许是居群变小的时间太短,来不及改变其遗传结构的缘故。

应用上述理论似乎可以得出这样的推论:长期的自交种不再会受到自交衰退的影响。但事实并非如此,有些长期自交种仍会面临自交衰退的威胁。这表明近交衰退与交配体系并非简单对应,而受许多因素的制约。选择即是其中之一。如果携带有害基因的合子为选择所清除,那么下一代近交衰退所带来的负面效应就不会特别严重。因为近交维系和发展了由自然界选择产生的有利的基因组合,提高了居群的短期适合度^[13]。环境中的不同选择作用也可以导致居群间的不同近交反应^[15]。

1.2.2 遗传漂变 遗传漂变是配子由亲代向下一代非随机传递引起的等位基因频率的随机

①Ouborg N J. On the relative contribution of genetic erosion to the chance of population extinction. PhD thesis, Univ. of Utrecht, 1993

波动。遗传漂变会造成一些等位基因的丢失和另一些等位基因的固定。由此可产生两个遗传结果：一是居群内遗传多样性的减少，杂合性降低，这与近交繁殖的作用相似。它与一些有害基因的固定一道增加了居群的脆弱性，在小居群中尤其如此。因为有害基因更趋向于固定而不是因遗传漂变而丢失。与此同时，有害基因为选择所清除，不同的有益基因或中性基因的固定可能引起同一物种对不同环境的适应，再通过生存空间的扩展，形成了物种的微进化。同一物种居群间分化的增加，这就是遗传漂变的另一结果。正因为如此，Wright 认为遗传漂变是居群进化的因子^[7]。也许有人认为，遗传漂变只在数量稀少的物种中才是重要的，其实，因大多数物种是由一些相当小的地区性繁殖居群所构成的，所以当这些居群通过选择发生本质的分化时，物种就出现了地理上的变异^[16]。

1.3 基因流(gene flow)

1.3.1 基因流的概念与作用 基因流是一个集合名词，它包括致使基因从一个居群到另一个居群或从一个亚居群到另一个亚居群成功运动的所有机制^[17]。由此可见，基因流的产生至少需要两个条件：1)某分类群存在至少一个以上的居群或亚居群；2)不同的居群或亚居群间有基因交流的机会。基因流一般与迁移和散布不同：迁移常指动物种群随季节等的周期性运动，散布则指个体的随机或局部运动。它们只有在引起不同基因库混合时才有基因流的含义^[18]。对植物而言，它们常是固着生长的，其个体的迁移就产生基因流。基因流的产生途径具体包括配子的运动，整个居群的灭绝与再集群，核外 DNA 运动等。在植物中，更强调花粉和种子的散播引起的基因流。

基因的相互交流引起居群内遗传变异量的增加，减少了居群间的分化，这与遗传漂变的作用是相互拮抗的^[19-20]。如果每代迁入某居群的个体数 $Nm > 4$ ，或 $Nm > 0.5$ ，更普遍的认为 $Nm > 1$ (N 为有效居群大小， m 为基因流比率)，基因流就足以抵制居群由遗传漂变引起的遗传结果，维持遗传变异的多样性，防止近交衰退。如果 $Nm < 1$ ，则遗传漂变就成为影响居群遗传结构的主要因子。需要注意的是：基因流对核基因座位上的所有基因的影响力有所差异，这就造成在有些座位上居群分化强烈，而有些则分化程度很小。同时，偏好某些基因的选择也会加剧居群间的分化，抑制基因流的作用。但一些研究表明，中等的基因流(约 1% ~ 5%)就可以抵制同等水平的选择作用。

1.3.2 基因流的大小 对自然状况下的植物居群的基因流大小，研究者们看法不一，大致分为三种：一种认为基因流极为有限，只有在特殊情况下，如某些居群的消失与再集群过程，才出现较大的基因流；另一种认为基因流是广泛的。这种观点颇受森林遗传学家的支持，因为森林的主要成分裸子植物都有较大的基因流；第三种观点认为基因流是特异性的，有高有低，因植物种类、居群甚至季节的不同而不同。一般认为，远交风媒种的基因流大于自交种。这并不是说自交种的基因流就不重要，它也可能是维系其遗传多样性的主要原因。比如野大豆是高度自交种，却有较高的杂合性^[21]。Slatkin^[22]认为植物基因流一般在 0.16 ~ 42 的范围内。

当居群大小减小时，基因流可能增大。这是因为：1)居群大小下降时，居群就会相对固定更多的外来花粉和种子；2)对于动物媒植物来说，花粉传播者在大居群内花费的时间长于在小居群内的传粉时间，这就限制了大居群间的基因交流，而小居群则相反。同时，小居群更偏向于吸收来自大居群而非其它小居群的基因流，因前者提供了更大量的花粉或种子。对于地理完全隔离的居群，基因流为零，它们趋向于对局部环境的适应。但若这种隔离不完全，基因流就会干扰其自身适应当地环境的有益基因的频率，导致远交衰退。小居群由于易于接收外来基因流，一旦这种基因流的效应与自身适应能力不同，它所遭受的远交衰退就更甚于大居

群。

基因流与居群距离的关系很少有人研究。一般认为变化很大,即使同一种植物各居群间基因流也可能不在同一数量级上。对于虫媒的热带树种基因流普遍超过 500 m,有的甚至相距 20 km 的居群也发现基因流的存在^[23]。

植物除种内基因流外,还有种间基因流。基因流的形成原因主要是盲目引种或生境变迁造成原先在自然条件下隔离的物种发生基因的交流。种间基因流通过杂交与渐渗得以实现。杂交是植物进化与物种形成的重要途径之一,可能有 70% 的物种源于杂交^[24]。对于杂交不育的,种间差异明显,但对杂交能产生可育后代的就比较麻烦,因为它们常在两亲本之间形成一系列的渐变型,模糊了种的界线。长期接收异种大居群基因流的小居群,由于过多吸收外来基因而逐渐为大居群在遗传上同化吸收,变成大居群的“卫星”,或不复存在。这在野生作物受栽培植物遗传同化而灭绝的例子中很典型。另一方面,种间基因流所带来的远交衰退对居群自身繁殖形成了极大的干扰,直接威胁着它们的生存。

从以上论述中我们可以看到,近交繁殖、遗传漂变、基因流、有效居群大小对居群的遗传变异都有影响。因此植物居群的遗传命运并非由单方决定,而是多种因素综合作用的结果。以小居群为例,外界条件的制约(如生境破坏,个体数减少)使有效居群大小下降和居群隔离程度增加,引起近交繁殖与遗传漂变的负作用的显现。同时,基因流的减少或远交衰退对小居群造成的影响就使有效居群大小进一步降低,形成了恶性循环,居群变得格外脆弱,容易在环境改变时灭绝,但灭绝也不一定是必然结果。比如,一种穴居的鼠类即使居群很小并处在经常变化的环境中,也维系数千年而未灭绝^[25]。在有选择与突变的情况下,居群的遗传变异就更加复杂。比如,要使遗传漂变成为影响居群遗传变异的主要因子,只有 $4Nu$ $4Ns$ Nm 都小于 1 时才能实现(u 为突变率, s 为选择系数)。也因为如此,许多学者正试图通过对各种因子的分析,建立相应模型来揭示居群遗传变异的奥秘,预测居群的遗传学命运。

2 居群遗传学原理在珍稀濒危植物保护中的应用

2.1 对居群遗传多样性状况的估计是珍稀濒危植物保护的第一步

人们对珍稀濒危植物的认识往往只局限于它们的数量与需求量关系上,而忽略了其居群遗传学特性与灭绝的可能性。应用居群遗传学原理,我们可以对感兴趣的植物进行遗传多样性分析,通过与濒危等级标准比较,确认该种是否受到威胁或有灭绝的危险。居群遗传学研究表明,许多种珍稀濒危植物都有低的遗传多样性^[19]。但也不是必然。比如, Karron 对 *Astragalus* 属研究发现,特有种 *A. linifolius* 比广布种 *A. pattersoni* 有更高的遗传多样性;同为特有种 *A. osterhouti* 和 *A. linifolius* 有相似的居群大小而遗传多样性差异很大^[26]。对于居群间遗传多样性大于居群内遗传多样性的植物,就必须尽量保护更多的居群;反之,只要保护数个大居群就够了。值得注意的是,特有种、子遗种并不一定表现为遗传多样性的缺乏,而广布种也可能由于特殊原因正处在受威胁之中。最近才出现大的居群波动导致遗传变异急剧下降的物种,比历史上长期处于稀有状态的物种灭绝的危险性要大得多。

2.2 增加有效居群大小是珍稀濒危植物保护的核心策略

珍稀濒危植物经常是典型的小而隔离的居群^[27],由此产生的一系列问题已经讨论过了。当居群间断分布或不能自然地相互迁入时,应参照相应大小的随机居群增加有效居群大小^[5]。那么如何增加有效居群大小以降低或消除近交衰退和遗传漂变的威胁呢?可采取的措施主要是大范围地收集种子将其撒入居群中,或利用营养繁殖来维系居群内的遗传变异多

样性。远交种不能长时间的保持自交不亲合,这就需引入可靠的远缘种避免远交衰退。Haus-
er^[16]认为引进花粉比移植植物个体更好。我们认为花粉的引入耗费很大,移植植物体较为容
易。与此同时,应密切关注居群的遗传状态。因为交配体系特征、居群大小、杂合性多少都不
能确定近交衰退的存在与否,只有密切关注所研究的居群,才能及时采取应对措施。注意传粉
者行为的变化是及时预测植物交配方式改变的好方法。当发现植物的结实结籽率、幼体成活
率降低时,就要考虑近交衰退的影响。

2.3 使珍稀濒危植物的基因流保持在历史水平是保护的关键

多年生植物和有很大种子库的一年生植物的基因流可维持几百年而很少变化。历史上有
较高基因流($Nm > 0.5$)而最近下降的物种,可以通过迁移种子、孢子体或居群间大范围的传
粉解决问题,只要有很小的成功就会使基因流维持在高水平。对于多年生植物,只要引入的基
因不是高度单态或能导致远交衰退的就可以采用。历史上无基因流的居群也没必要增加基因
流。对于基因流很小的分类群,维持原状或略增大隔离不会产生多大影响。

基因流在短期内骤增(大于 10%)就需引起注意。这可分为三种情况:1)外界干扰导致居
群大小下降,从而使迁入的花粉或种子的比例增大。这可以通过控制开花时间、改变传粉者的
行为、建立花粉“隔离带”来解决,这些措施难度相当大,所幸的是这种情况比较少;2)基因可
以交流的普遍种,其分布与濒危种毗邻或重叠时,最根本的处理方法是铲除相同分布区内的普
遍种;3)由于保护措施不当,盲目增大基因流或居群大小造成的,这种情况比较麻烦,难以处
理。一般认为,基因流以每代一个个体($Nm = 1$)为宜,这既可以阻止遗传漂变引起的等位基
因的丢失,维持居群的遗传多样性,又不至于影响居群的等位基因频率^[11],一旦 $Nm > 10\%$ 就
极可能造成远交衰退。

对于有种间基因流的,首先要克服盲目引种,避免产生不必要的基因流。已经有基因流
的,一般通过根除基因流来源或迁移植物体、隔绝居群来实现。但对这样做的遗传和生态后果
要有充分的估计,特别是杂种的适应能力显著强于亲本时更是如此。由于种间杂交率大于
10% 就会产生有害影响,依此标准进行居群隔离,自交种 50 m 就可以了,而远交种需 500 m 或
更远。

植物的生境有其复杂性,居群的遗传结构受多种因子的影响,导致植物濒危有多种原
因^[28-29],不能单靠居群遗传学就能达到保护的目,因此植物的就地保护是十分重要和必须
的。对于万不得已要进行迁地保护的,首要的是居群的建立。这时保护的主要原则与在自然
条件下一样,另外还可以通过野生个体的引入与创造最适环境来调节。迁地保护的最终目的
仍是使珍稀濒危植物在自然界中得以恢复生长。

参 考 文 献

1 王中仁编著. 植物等位酶分析. 北京: 科学出版社, 1996
2 Loeschcke V, Tomiuk J, Jain S K. Introductory remarks: genetics and conservation biology. In: Loeschcke V, Tomiuk J, Jain S K (eds.), *Conservation Genetics*, Switzerland: Birkhauser Verlag basel, 1994, 1 ~ 8
3 Enrique Santiago, Armando Caballero. Effective size and polymorphism of linked neutral loci in populations under directional selection. *Genetics*, 1998, **149**: 2105 ~ 2117
4 Armando Caballero. Developments in the prediction of effective population size. *Heredity*, 1994, **73**: 657 ~ 679
5 Wang Jinliang, Armando Caballero. Developments in predicting the effective size of subdivided populations. *Heredity*, 1999, **82**: 212 ~ 226
6 Crawford T J. What is a population? In: Shorrocks B (ed.), *Evolutionary Ecology*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1982, 135 ~ 173
7 吴国凯, 秦德智, 古立秀编译. 生态遗传学. 农村读物出版社, 1992

8 Hill W G. Effective size of populations with overlapping generations. *Theoretical Population Biology* ,1972 **3** : 278 ~ 289

9 Hill W G. A note on effective population size with overlapping generations. *Genetics* , 1979 **92** 317 ~ 322

10 Orive M E. Effective population size in organisms with complex life_histories. *Theor. Pop. Biol.* ,1993 **44** 376 ~ 340

11 Kesseli R V. Population biology and conservation of rare plants. In :Jain S K , Botsford L W (eds.) , *Applied Population Biology* , Netherlands : Kluwer Academic Publishers , 1992 **69** ~ 80

12 Ellstrand N C , Elam D R. Population genetic consequences of small population size : implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* ,1993 , **24** , 217 ~ 242

13 王崇云 , 党承林. 植物的交配系统及其进化机制与种群适应. *武汉植物学研究* , 1999 **17**(2) :163 ~ 172

14 Van Treuren , Bijlsma R et al. Inbreeding depression and heterosis effects due to selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. *Evolution* , 1993 , **47**(5)

15 Hauser T P , Damgaard C , Loeschcke V. Effects of inbreeding in small plant populations : expectation and implications for conservation. In : Loeschcke V , Tomiuk J , Jain S K (eds.) , *Conservation Genetics* , Switzerland , Birkhauser Verlag Basel , 1994 , 117 ~ 129

16 彭奕欣 , 黄诗笺主编. 进化生物学. 武汉 : 武汉大学出版社 , 1997

17 Slatkin M. Gene flow in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* , 1985 **16** 393 ~ 430

18 Hamrick J L , Godt M J W , Sherman-Broyles S L. Gene flow among plant populations : evidence from genetic marker. In : Hock P C , Stephenson A G (eds.) , *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics* , Missouri Botanical Garden , 1995

19 Whitlock M C , David E McCauley. Indirect measures of gene flow and migration : $F_{ST} \neq 1/(4Nm + 1)$. *Heredity* , 1999 **82** :117 ~ 125

20 Lenormand Thomas et al. Evaluating gene flow using selected markers : a case study. *Genetics* , 1998 **149** :1383 ~ 1392

21 李军 , 陶芸 , 郑师章 , 周纪伦. 同工酶水平上野生大豆种群内分化的研究. *植物学报* , 1995 **37**(9) :669 ~ 676

22 Slatkin M. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* , 1985 **39** 53 ~ 65

23 Ellstrand N C. Gene flow by pollen : implications for plant conservation genetics. *Oikos* , 1992 **63** 77 ~ 86

24 Judith M , Rhymer , Daniel Simberloff. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* , 1996 **27** 83 ~ 109

25 Lehman N. Conservation biology : genes are not enough. *Current Biology* , 1998 **8**(20) :722 ~ 724 , Current Biology LTD. En

26 Karron J D et al. Genetic structure of opulations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* , 1988 **75**(8) :1114 ~ 1119

27 Allendorf F W. Isolation , gene flow and genetic differentiation among populations. In : Schonewald-Cox C M , Chambers S M , MacBryde B , Thomas W L (eds.) , *Genetics and Conservation* , the Benjamin/Cummings Publishing Company Inc. , 1983

28 洪德元 , 葛颂 , 张大明等. 植物濒危机制研究的原理和方法. 见 :钱迎倩 , 甄仁德主编 , 生物多样性研究进展——首届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集 , 中国科学技术出版社 , 1995

29 Avise J C. Introduction : the scope of conservation genetics. In : Avise J C , Hamrick J L (eds.). *Conservation Genetics*. Chapman & Hall , 1996. 1 ~ 9

生物多样性研究丛书

1 生物多样性研究丛书

(1)《中国动植物遗传多样性》(胡志昂 / 张亚平主编) 35.00 元 / 本

(2)《物种多样性研究与保护》(宋延龄、杨亲二等主编) 38.50 元 / 本

(3)《中国森林多样性及其地理分异》(陈灵芝主编) 35.00 元 / 本

(4)《生物多样性研究的原理与方法》(中国科学院生物多样性委员会) 27.50 元 / 本

(5)《保护生物学》(蒋志刚 / 马克平主编) 35.00 元 / 本 (已售缺 2000 年下半年再版)

(6)《生物多样性与人类未来——第二届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集》80.00 元 / 本

2 生物多样性译丛

(1)《生物多样性译丛(三)》41.00 元 / 本

(2)《生物多样性公约指南》(又名《生物多样性译丛(四)》) 30.00 元 / 本

汇款请另加书款 10% 的邮挂费

E - mail : biodiversity@caf.forestry.ac.cn