

何平 著



珍稀濒危植物 保护生物学

Conservation Biology Of
The Rare & Endangered Plants



西南师范大学出版社
XINAN SHIFAN DAXUE CHUBANSHE



珍稀濒危植物 保护生物学

Conservation Biology
Of
The Rare & Endangered Plants

何 平 著

西南师范大学出版社

内容简介

本专著主要是西南大学(原西南师范大学)生命科学学院植物保护生物学课题组近年来对缙云卫矛、缙云黄芩、长柄双花木、中华蚊母及疏花水柏枝等珍稀濒危植物的遗传多样性、生殖生态和致濒机理以及中国西南部珍稀濒危植物信息系统的研究成果。第一章论述了中国西南部珍稀濒危植物区系地理。第二章报道了珍稀濒危植物遗传多样性的研究成果,包括形态分化特征和等位酶水平上的遗传多样性特征及其分化状况。第三章为珍稀濒危植物种群生态学研究成果,包括种群动态、生态位等方面的研究。第四章对开花物候、繁育系统以及生殖特性进行了研究。第五章对繁殖技术与对环境的生理适应进行了研究。第六章是中国西南部珍稀濒危植物信息系统研究成果,主要以云南省珍稀濒危植物子信息系统为例展示了该系统的功能。

图书在版编目(CIP)数据

珍稀濒危植物保护生物学/何平著. —重庆:西南师范大学出版社,2005.8
ISBN 7-5621-3450-2
I. 珍... II. 何... III. 珍稀植物保护—西南地区
IV. Q948.527
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 111191 号

作 者:何 平 著

特邀编辑:日 月
责任编辑:米加德
封面设计:梅 子
出版、发行:西南师范大学出版社
重 庆·北碚 邮编:400715
网 址:<http://www.xscbs.com>
印 刷:四川外语学院印刷厂
开 本:787 mm×1092 mm 1/16
插 页:2
印 张:23.5
字 数:608 千字
版 次:2005 年 8 月第 1 版
印 次:2005 年 8 月第 1 次印刷
书 号:ISBN 7-5621-3450-2/Q·23

定 价:78.00 元

国家自然科学基金资助(30070080)“中国西南部珍稀濒危植物信息系统及远程自动鉴定系统建立”及教育部重点项目资助“中国西南部珍稀濒危植物保护生物学”

项目负责人

何 平

课题组成员

肖宜安	邓洪平	张桂萍	林长松	袁小凤	邹新慧	陈建民
郭琳萍	马洪菊	李俊敏	林永慧	窦全丽	谢大军	李玉泉

引言

1 保护生物学的诞生

20 世纪 70 年代,科技界和许多国家开始重视人类经济活动对环境的污染和野生物种的生存危机,但是当时没有专门研究生物多样性的学科和机构,有关物种生存条件、灭绝机制以及环境保护的研究多散见于生物学各个基础学科之中。随着生物多样性问题的日益突出及有关研究资料的积累,有关保护生物学的研究人员迫切需要交流信息,于是,国际上召开了相关的会议并成立了相应的组织。

1978 年召开了“第一届国际保护生物学大会”,地点在美国圣地亚哥动物园。1985 年成立了“保护生物学会”,1990 年北美的许多大学开始开设保护生物学专业。1992 年 6 月在巴西里约热内卢召开了“联合国环境与发展大会”,会上 153 个国家元首和政府首脑共同签署了《生物多样性公约》。1992 年以后,在世界范围内又相继签署了许多有关生物多样性方面相关的公约,如《里约宣言》、《气候变化框架公约》等。2002 年 9 月 2 日在南非约翰内斯堡召开了“可持续发展世界首脑会议”,联合国秘书长安南和包括中国政府总理朱镕基在内的 104 个国家元首和政府首脑参加了大会,共商地球未来。这表明世界各国政府已经就保护生物多样性达成共识并开始协调步伐。

保护生物学专业期刊随后也创刊发行,一本是《*Conservation biology*》(《保护生物学》),一本是《*Biological conservation*》(《生物的保护》)。

中国保护生物学研究起步较晚,力量较薄弱,具有真正意义的生物多样性保护和研究开始于 20 世纪 80 年代后期。1990 年,中国科学院成立了生物多样性工作小组。1992 年,中国科学院成立了生物多样性委员会,统一协调中国科学院生物多样性研究工作。1994 年,中国政府为履行《生物多样性公约》颁布了《中国生物多样性保护行动计划》,从而加快了中国生物多样性保护工作的步伐。

保护生物学(Conservation biology)就是在人类面临世界物种与生境大灭绝的背景下产生的,即所谓“四祸端”的背景下:人类活动造成生境退化、毁灭;对生物资源过度开发与捕杀;外源物种侵入;次生灭绝效应导致物种连锁性消亡(邬建国,1991)。现今生物界正走向白垩纪末期恐龙灭绝以来最大的浩劫时期,保护生物学的产生可谓是“临危受命”。Michael B. Soule 对这门学科所下的定义是(Soule,1985):“保护生物学是将科学应用于保护问题的新阶段,旨在研究由于人类活动或其它动因直接或间接受到威胁的物种、群落和生态系统的生物学。”该

学科具以下几个特点:

(1) 危机学科——该学科是在当前诸多危机的背景下产生的, Soule(1985)将它比喻为手术学对生理学的关系;战争对政治的关系,具有使命性、行动性和社会性的特点。

(2) 多学科的综合(交叉)学科——按 Meffe 和 Carroll(1994)构思的学科结构模式认为,本学科由自然科学和社会科学两部分组成:自然科学包括生物学、生态学、遗传学、生物地理学等,特别是分类学、种群生物学、种群遗传学、生殖生物学、群落生态学、生态系统学和进化生物学实质上构成本学科的核心。社会科学主要指哲学、美学、社会学、法学,特别是环境经济学、环境保护法、动植物保护法、生物多样性公约等。

(3) 整体性学科——主要有两方面的涵义:一是研究对象的宏观性,如群落——生态系统多样性的空间范围及其过程涉及很广,简化论不能解释生态系统的复杂性;其次,由于生物多样性灭绝过程特别复杂和深奥,只有集中科学群体协作攻关,才能对付这种空前浩大的危机。

(4) 长远性学科——重视物种、群落和生态系统的长期生存力和进化潜力。

总之,保护生物学是由基础生物学(包括植物学、动物学、生态学、遗传学等学科)、应用生物学(包括森林学、草地学、水产养殖学、动物养殖学、动物育种学等)和社会科学(包括人类学、社会学、法学、经济学、管理学和民族学等)交叉融合的一门新兴学科,是研究生物多样性保护的科学,即研究从保护生物物种及其生存环境着手来保护生物多样性的科学。

保护生物学的目的主要有以下几点:A. 了解人类活动对物种、群落和生态系统的影响;B. 确定保护所面临的问题;C. 提供生物多样性保护的原理和方法;D. 建立正确的保护程序;E. 阻止物种灭绝。

保护生物学的研究内容主要有:

(1) 预报灭绝、解释导致灭绝的原因和防止灭绝发生;根据过去灭绝的模式推测其原因,并找出与未来灭绝的关系。

(2) 从遗传、种群统计、环境和时空关系的复杂作用,研究濒危物种的进化潜能,综合、系统地探讨种群灭绝的可能性。

(3) 利用现有群落和生态系统的理论,澄清和解释一些生态系统多样性和稳定性的理论,为促进多样性保护和可持续性发展提供理论依据。

(4) 研究土地合理使用的策略和措施,为生境的恢复提供依据。

(5) 研究濒危物种的驯养、圈养及回放自然、人工栽培等迁地保护和就地保护手段及措施,实现对濒危物种的保护。

(6) 应用生物技术预测生物多样性未来;限制外来物种;增加物种杂合率等。

2 生物多样性灭绝危机

2.1 灭绝的定义

(1) 灭绝:当一个物种不再有活着的个体存在于这个世界时,即被认为灭绝了。如恐龙、三叶虫、隆鸟、恐鸟、旅鸽等。

(2) 野外灭绝:一个物种仅有的个体在圈养或其他人类控制的条件下活者,它被说成是野外灭绝。如麋鹿、富兰克林树。

(3) 全球灭绝:无论是灭绝还是野外灭绝,都属于全球灭绝。

(4)地方灭绝:一个物种在其曾经生活过的某个地方再也没有被发现,但在世界其它地方仍有发现,其即被认为是地方灭绝。如白臀叶猴、湾鳄、高鼻羚羊、长臂猿、华南虎、人参、无喙兰等。目前,地方灭绝的物种非常多。

(5)生态灭绝:一个物种虽然存在,但其数量已经减少到其对同一群落中其它物种的影响可以忽略不计的地步,则被称为生态灭绝。如人参、东北虎、水晶兰、海南坡鹿等。

(6)假灭绝:一个物种已被宣布灭绝后,又重新发现,称其为假灭绝。如水杉、银杏、崖柏、袋狼等。

(7)特有种:一个物种在某地自然发生则为特有种。特有种既可能存在于宽广的地理区域,如黑樱桃树(*Prunus serotina*),其分布区纵跨全美洲;也可能仅存在于一个小地理区域,如巨大的科摩多巨蜥,仅分布于印度尼西亚群岛的几个小岛上;夏威夷菊,仅发现于毛伊岛一个火山口附近。

2.2 灭绝速率

历史时期最高的物种灭绝速率发生在岛屿上,在最近的 350 年中,大多数已知灭绝的鸟类、兽类和爬行类发生在岛屿上。400 年前,夏威夷群岛有 98 种特有鸟类,其中的 50 种于 1778 年欧洲人到达前就灭绝了。虽然岛屿仅占地球表面积的一小部分,但从 1600 年到现在,所有已知灭绝的动植物中,几乎有一半是岛屿物种。

海洋物种具有更广阔的地理分布,灭绝速度较慢,估计仅有 5 种海洋生物在近代灭绝了——4 种哺乳类和 1 种帽贝。

根据计算,生境面积减少 90% 时,物种将灭绝 50% 左右。世界上热带雨林的年消失率以 1% 这个保守数字计算,则每天有 68 种生物灭绝。

在生物的系统演化中,有些生物的祖先种在种系演化中被由它演变而来的后裔种所取代,这一种系不能称为绝灭。例如,人类和类人猿都是由古猿演化而来的,古猿虽然已经不存在了,但是这一种系并没有消亡,故不能称其为绝灭。因此,这里所讲的大绝灭不是这种现象。另外,根据物种的发展规律,其自身都有起源、适应、兴盛、衰退和绝灭的周期,大绝灭亦不是指这种情况。大绝灭是指在一个较短的时期内,在多个大范围的生物地理区内,多种生物种类受到重创或绝灭,造成全球性的生物多样性的突然下跌。因此,大绝灭应与一般的物种绝灭的概念区分开。

大绝灭有以下几个特点:首先是数量大,生物历史上的几次大绝灭,一般都有 20% 以上的科、50% 以上的属和 75% 以上的种绝灭了。其次是范围大,绝灭是在全球范围内发生的,而不只是在一个局部的地区内。另外,绝灭只限于短暂的地质时期内(指地质学时期)。

2.3 灭绝原因

2.3.1 生境丧失(Habitat Loss)

生物多样性的主要威胁是生境的消失,而保护生物多样性最重要的手段是生境的保护。生境消失被确认是大多数目前正濒于灭绝的脊椎动物所遭受的基本威胁。

在 57 个旧大陆热带国家中,有 47 个国家的原有森林消失率超过 50%。非洲的冈比亚 89%,加纳 82%,肯尼亚 71%,马达加斯加 75%,卢旺达 80%,扎伊尔 57%,津巴布韦 56%。亚洲的孟加拉国 96%,印度 78%,印度尼西亚 51%,马来西亚 42%,缅甸 64%,菲律宾 97%,斯里兰卡 86%,泰国 73%,越南 76%。

中国的海南岛,20 世纪 50 年代初有天然林约 87 万 hm^2 ,森林覆盖率 26%,到 1979 年仅余 33 万 hm^2 ,覆盖率降为 9.8%;西双版纳在 20 世纪 50 年代初有森林约 109 万 hm^2 ,森林覆盖率为 60%左右,到 1985 年,森林面积仅存 52 万 hm^2 ,覆盖率降到 27%。

由于生境的丧失,许多生物的分布区在缩小,在剩余的这些分布区内,也只有少量的面积受到了有效的保护。

2.3.2 生境破碎化(Habitat Fragmentation)

生境破碎是指由于某种原因而使一块大的、连续的生境,被分割成两个或更多片的过程。这种片段化的生境,类似于海洋中的岛屿,它被人类占据的不友好的“海洋”所包围。

破碎化的生境与原来生境有两点重要区别:① 单位面积生境中,片段化后具有更长的边界线。② 对每一生境片段来说,中心到边界的距离较近。

这两个特点都导致外来因素对生境的干扰增强,以猫对森林中鸟类的威胁为例,假如猫可以深入林中 100m 内干扰鸟的繁育,生境片段化后,鸟类繁育空间大大减少。

生境片段化后,有可能限制一些物种潜在的散布。由于在通过隔离区时有被捕食的危险,许多生活在森林内部的鸟类、兽类和昆虫将不敢穿越隔离区,一方面使物种的基因交流受限,另一方面使部分空出的生态位不能被重新占据,等同于丧失了生境。鸟类的迁徙能力是非常强的,但相距仅数公里的两个森林片段中的鸟类竟然有 50%以上不同(文贤继,1997),可见生境破坏对物种扩散的影响之大。

生境片段化对植物扩散也有影响,不但那些依据营养繁殖物种扩散受限,依靠动物传播种子和依靠昆虫传播花粉的植物也将受到影响。

生境片段化还能降低动物的觅食能力,由于资源的季节性和分布的不均衡性,有些动物需要不断迁徙运动以获得足够的资源,当生境破坏后,动物只能留在原地啃食少量资源,不但使生境退化,还将由于饥饿而减少繁殖或导致死亡。

2.3.3 生境退化和污染

生境类型不变,由于受到了干扰和破坏而使质量下降,这就是生境退化。

(1) 草原退化

由于过度放牧而矮化和盐碱化。如松嫩草原、内蒙古草原。

(2) 生境污染

主要有以下几个方面的污染:杀虫剂的污染;水污染;空气污染;温室效应等。温室效应引起的全球气温升高,虽没有达到有生命以来的历史最高点,但是,天体运动所引发的全球气候变化,往往是缓慢的,生物可通过迁移和进化来适应,而温室效应引发的全球气温升高,是快速的,生物来不及迁移和进化适应,因此,这种变化对生物的危害是很大的,将导致许多物种灭绝。温室气体主要是二氧化碳和甲烷,在过去的 100 年中,大气二氧化碳含量已由 290mg/L 增加到 350mg/L,到 2030 年将达到 400~550 mg/L,气象学家估计,由于温室气体增加,21 世纪气候很可能升高 2°C ~ 6°C 。温度升高会造成冰山消融,海平面上升,导致许多生物群落被淹没。

2.3.4 过度捕杀和采挖

生境丧失是物种灭绝的第一杀手,过度捕杀紧随其后。猛犸、大角鹿、乳齿象、大野牛、剑齿虎、洞穴狮、洞穴熊、隆鸟、恐鸟、渡渡鸟、旅鸽等动物的灭绝,均与过度捕杀有关。

鲸类、鹿类、犀牛类、野牛类、麝类、熊类、鸟类、狼、藏羚羊、穿山甲、鲤鱼等动物,黑节草、人

参、天麻、黄芩、杜仲、中国红豆杉、三尖杉、观赏价值高的兰花类等植物的濒危,也是过度捕杀和过度采挖所导致。

1993 年统计,与捕鲸业开展前相比,蓝鲸减少 94%,露脊鲸减少 74%,座头鲸减少 92%,南右鲸减少 97%。

2.3.5 外来种的引入

许多物种的分布范围被地理环境和气候屏障所限制而难以散布,地理隔离导致世界上每个主要地区的进化方式都经历了不同的路线,岛屿作为隔离最彻底的生境,趋向与演化出独特的生物区系。人类通过在世界范围内传送物种而从根本上改变了这种格局,大批物种被有意和无意地引入到并非属于它们土生的地方。

3 种群遗传学与遗传多样性研究在珍稀濒危植物保护中的应用

植物在全球生命支持系统中的首要地位决定了对它们保护的迫切性。从物种数量上看,珍稀濒危物种大多数都是植物。由于濒危植物的数量多、散布全球,所以对它们采取的主要保护措施必然是就地保护(*In situ* conservation)和管理。但这种措施成功的关键取决于正确鉴别与控制被保护种群所承受的风险。

根据种群遗传学原理,生物多样性的保护归根结底是遗传多样性的保护,并且,种群遗传学在分析解决这一问题的问题上有其优势:首先,它是正确理解导致自然或人工种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,它为探讨种群内与种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,制定及时的保护策略提供了重要的理论依据和保证。

正是由于种群遗传学原理的独特优势,早期保护生物学的重心一直放在研究种群的遗传风险(Genetic risk)上,如:近交(Inbreeding)、遗传漂变(Genetic draft)、基因流(Gene flow)等。现在大多数人已经开始接受这样一个观点:现代物种灭绝的第一位原因是确定性的人为因素的作用,尤其是生境丧失(Habitat loss)、生境破碎化(Habitat fragmentation)以及过度利用对物种生存威胁最为严重。在这种情形下,遗传学概念和技术对于物种保护的作用必然是有限的。任何一个濒危物种保护程序都必然是首先扭转那些直接危害物种生存的确定性威胁。而且濒危物种数量如此之多以至于只有很少数的濒危种能够得到人们的单独管理与保护。这自然给我们提出了一个值得深思的问题:在什么情况下种群遗传学能在濒危植物保护生物学中起重要作用?生境片段化、栖息地破坏以及环境压力使植物种群数量受到严重限制或者急剧变小。由于大量的物种面临着威胁,而可利用的时间和资源又很有限,所以急需建立起一套以生物学为基础、易于运用的一般性原则。从遗传多样性水平上看,分析的主要关键是讨论什么时候以及什么情况下,种群遗传学在珍稀濒危植物保护应用中起至关重要的作用,并强调种群统计学过程和外在因素的影响在珍稀濒危植物保护中也占同等重要的位置。

3.1 种群遗传学基本概念

3.1.1 有效种群大小(Effective Population Size)

Wright 将有效种群大小(N_e)定义为一个理想种群中的繁育个体数。这个理想种群在随机遗传漂变情况下应与所研究种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 是所研究种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, 尤其是当种群大小发生变化的时候。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, 如果种群大小增加, 近交有效数将小于方差有效数。种群大小减少则相反。比如, 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。种群的有效大小在以下情况中可能发生偏离。

3.1.2 繁育个体的数量

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, 有效种群大小将是每一个世代繁育个体数的调和平均值: $1/N_e = \sum (1/N_t) (t=1 \sim t)$ 。这里 t 为种群的世代数, N_t 为第 t 代的有效种群大小。当种群大小较小时, 小的种群大小 N_e 的数值起决定性作用。如果让种群的大小每代增加 10 倍, 5 个世代以后, 其数量从 N_1 增加到 $10 N_1$, 此时, $1/N_e \approx 1.111 N_1/6$, 即 $N_e \approx 5.4 N_1$, 这与 $18.518 N_1$ 的算术平均值形成了鲜明的对照。

3.1.3 两性分离

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

3.1.4 亲本对后代贡献力

在理想种群中, 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。假定种群大小为常数, 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)。子代数数量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, $N_e = (4N - 2) / (2 + V_{(k)})$, 这里 $V_{(k)}$ 是子代成活数的方差。一般情况下, $V_{(k)} > 2, N_e < N$ 。可见, 后代成活数量的差异也是导致有效种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($V_{(k)} = 2$), N_e 将接近于种群的实际大小。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。

3.1.5 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, 这对种群研究来说是个难题。Hill 通过对固定大小和年龄结构的种群研究得出如下关系: $N_e = (4N_t - 2) L_t / (2 + V_{(k)})$, 这里 N_t 为时间 T 内出生的个体数, L_t 为时间 T 内子代产生的亲本的平均年龄, $V_{(k)}$ 为子代生活周期的方差。当亲本性比为 1:1 时, $N_e = N / (2 - 1/L_t)$, $N_e \rightarrow N/2$ 。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种群的有效大小。

3.1.6 近交

对于一个近交种群的有效种群大小可表示为: $N_e = N/(1-F)$, 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, 或 $F = 1 - H_o/H_e$, H_o, H_e 分别为种群的观察杂合度与期望杂合度。当 $F=1$ (种群中个体数的基因全部杂合) 时, 有效种群大小只有种群个数的一半, 即 $N_e/N=0.5$ 。

对于有限种群而言, 即使随机交配也会造成一部分等位基因的纯合, 其结果必定是种群的纯合性增加, 杂合性比率减少, 等位基因的随机消失, 种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种群的杂合性下降得比大种群快。对于 $N_e=10$ 的小种群, 5% 的遗传变异将在下一代中消失; 而 $N_e=1\ 000$ 的大种群, 遗传变异几乎没有什么变化。显然, 小种群要长期生存是十分困难的。

影响有效种群大小的因子很多, 除了上述的外, 还有突变、选择等, 它们一般都导致有效种群大小的下降。

3.1.7 近交繁殖(Inbreeding)

自然种群中的非随机交配往往表现为近交繁殖, 也就是有亲缘关系的个体间的交配。在植物种群中, 近交繁殖往往由于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与化学作用加以避免, 后者常常是偶然因素或自然选择作用的结果。

近交繁殖对种群的遗传结构和个体的基因组织都有很大的影响。这主要体现在: 一方面近交会增加种群内的纯合性。对小种群, 这种纯合性的增加比大种群要快得多。连续多次近交的小种群杂合子频率可以趋于零, 这使种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。

对小种群来说, 近交繁殖有如灭顶之灾。它们本身的有效种群就很小, 近交繁殖更增加了种群的纯合性, 加之不适应环境的个体为选择所淘汰, 就更进一步减少了有效种群大小, 这使它们很容易受遗传漂变的影响。过多的纯合性造成了种群对变化环境的低反应, 致使它们很容易走上绝灭的道路。由此看出, 近交衰退可能与种群大小相联系, 因为几乎没有空间遗传结构的大种群和最近的小种群都容易产生近交衰退。

3.1.8 遗传漂变(Genetic Drift)

遗传漂变是配子有亲代向下一代非随机传递引起的等位基因频率的随机波动。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: 一是种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同增加了种群的脆弱性, 在小种群中尤其如此。因为有害基因更趋向于固定而不是因遗传漂变而丢失。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。同一物种种群间分化的增加, 这就是遗传漂变的另一结果。

3.1.9 基因流(Gene Flow)

基因流是个集合名词, 它包括致使基因从一个种群到另一个种群或从一个亚种群到另一个亚种群成功运动的所有机制。也可看出, 基因流的产生至少要两个条件: ①某分类群存在至少一个以上的种群或亚种群; ②不同的种群或亚种群间有基因交流的机会。基因流的产生途径具体还包括配子的运动, 整个种群的灭绝与再集群, 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种群内遗传变异量的增加,减少了种群间的分化,这与遗传漂变的作用是相互颉颃的。如果每代迁入某种群的个体数 $Nm > 4$ 或 $Nm > 0.5$,更普遍的认为 $Nm > 1$ (N 为有效种群大小, m 为基因流比率),基因流就足以抵制种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种群遗传结构的主要因子。

对自然状况下的植物种群的基因流大小,研究者看法不同:一种认为基因流有限,只有在特殊情况下,如某些种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。这种观点很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低有低,因植物种类、种群甚至季节不同而不同。

当种群大小减小时,基因流可能增大。因为:①种群大小下降时,种群就会相对固定更多的外来花粉和种子;②对于动物媒介植物来说,花粉传播在大种群内花费的时间长于在小种群内的传粉时间,这就限制了大种群间的基因交流,而小种群则相反。同时,小种群更偏向于吸收来自大种群而非其它小种群的基因流,因前者提供了更大量的花粉或种子。对于地理完全隔离的种群,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。小种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种群。

植物除了种内基因流,还有种间基因流。形成的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(Hybridization)与渐渗(Introgression)得以实现。

综上所述,近交繁殖、遗传漂变、基因流、有效种群大小对种群的遗传变异都有影响。因此植物种群的遗传并非由单方面决定,而是多种因素综合作用的结果。以小种群为例,外界条件的制约(如生境破坏)使有效种群大小下降和种群隔离程度增加,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种群造成的影响就使有效种群大小进一步降低,形成了恶性循环,种群变得格外脆弱,容易在环境改变时灭绝,但灭绝也不一定是必然结果。

3.2 在珍稀濒危植物保护中的应用

3.2.1 保护的起点——对种群遗传多样性状况的估计

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,而忽略了其种群遗传学特性与灭绝的可能性。应用种群遗传学原理,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。种群遗传学研究表明,许多珍稀濒危植物都有低的遗传多样性。对于种群间遗传多样性大于种群内遗传多样性的植物,就必须尽量保护更多的种群;反之,只要保护数个大种群就够了。同时注意,特有种、孑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于受威胁中。最近才出现大的种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更大。

3.2.2 保护的核心策略——增加有效种群大小

珍稀濒危植物经常具有典型的小而隔离的种群,当种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种群增加有效种群的大小。可采取的措施主要是大范围地收集种

子将其撒入种群中,或利用营养繁殖来维系种群内的遗传变异多样性。远交中不能长时间地保持自交不亲合,这就需要引入可靠的远缘种避免远交衰退。同时,要密切关注种群的遗传状态。因为交配体系特征、种群大小、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种群,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、幼体存活率降低时,就要考虑近交衰退的影响。

3.2.3 保护的关键——基因流保持在历史水平

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而最近下降的物种,可以通过迁移种子、孢子体或种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。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的影响。

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外界干扰导致种群大小下降,从而使迁移的花粉或种子的比例增大。这可通过控制开花时间、改变传粉者的行为、建立花粉“隔离带”来解决;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,盲目增大基因流或种群大小造成的,这种情况难以处理。一般认为,基因流以每一个个体($Nm=1$)为宜,这既可阻止遗传漂变引起的等位基因的丢失,维持种群的遗传多样性,又不至于影响种群的等位基因频率,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、隔绝种群来实现。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,依此标准进行种群隔离,自交种 50m 就可以了,而远交种 500m 或更远。

3.3 遗传多样性研究在珍稀濒危植物保护中的应用

3.3.1 遗传多样性与种群生存力

在早期刚刚兴起的濒危物种保护生物学工作主要是根据种群遗传学原理来进行的。在评估遗传灭绝风险时,保护生物学家所采取的最主要遗传学概念就是遗传漂变和近交以及由此而导致的遗传多样性丧失。例如,建立在 Lande 收集数据的基础上 Franklin 提出,有效种群大小为 500 个体的种群就足以维持种群内数量性状的遗传变异,以及种群对未来环境变化的适应能力。

500 个体为最小活力种群的概念,曾经被作为普遍适用的原则而在一些濒危物种保护计划中得到具体应用。这些保护计划险些导致灾难后果,因为根据遗传学原理得出的最小活力种群大大低于根据种群统计学过程得出的最小活力种群。许多种群如果个体数量减少则生存力和繁殖力都可能会由于非遗传学因素的作用而显著下降;环境随机性、边缘效应、局域灭绝和再侵占等也经常显著增加小种群灭绝的可能性。如 Lande 所说,能够克服这些生态学风险的种群大小已经大大超过了克服遗传学风险所需的种群大小,甚至超过了对将来环境变化做出适应性反应所需的种群大小。因此,遗传多样性水平本身不大可能成为种群生存力的良好指标。而且在一些特定的条件下,遗传漂变甚至有可能提高种群的增长速度。

有几条理由让人怀疑遗传多样性丧失是使种群濒危的直接原因:①稀有等位基因对个体适合度贡献小;②频率很低的等位基因也不大可能成为对将来环境变化产生适应性反应的一个重要组成成分,因为它们在环境变化之前很可能就已丢失。③环境变异性对种群生存造成的危害远远高于有害突变累积所造成的危害。

总之,物种灭绝从根本上讲是一个统计学过程,它也受到遗传学和环境因素的影响,但如果一个种群由于生态学原因(如生境破坏)而灭绝,那么它所拥有的遗传变异量是多还是少已经与种群生存力没多大联系。根据种群统计学原理确定的最小活力种群常常大于根据遗传学理论得出的最小种群大小(500)。

3.3.2 物种生存的遗传学风险

前面所做的分析,人们可能会由此得出这样一个结论:植物种群遗传结构的变化以及种群遗传学与植物保护没有内在的联系,或是说我们只需了解濒危植物的生态学即可。在某些情况下这个结论可能是恰当的,同时也可说明种群遗传学存在局限性,以下两种重要情形恰能说明这种局限性,从研究上提醒人们,必须从遗传多样性水平考虑种群遗传结构,因为遗传结构的改变将会显著危及这些种群的生存。

3.3.3 自交不亲和(Self-incompatibility)与基因的丧失(Gene Loss)

这种基因丧失可直接威胁具有遗传决定自交不亲和性系统的那些植物种的个体繁殖能力。分布在美国湖边的稀有植物雏菊(*Hymenoxys acaulis*)提供了这样一个例子。该种已经被列为濒危种,目前只分布在伊利诺宜斯州和俄亥俄州。伊利诺宜斯州的种群在人们开始分析它的繁殖生物学之前已有15年未能结实了,明显处于濒危状态。一系列受控杂交实验证明伊利诺宜斯州种群内所有个体都属于同一亲和型,意味着该种群的个体间无法产生正常的受精。分布在俄亥俄州的所有种群都具有一个以上的亲和型;但大多也只有3~4个,只有1个种群达到了9个。俄亥俄州种群因其亲和型数目很少而限制了这些种群内个体的繁殖能力,并对种群长期存活也造成了威胁。很显然,如果要在伊利诺宜斯州重建一个具有活力、能够自我维持的种群,人们必须从俄亥俄州引进其它基因型以增加亲和型的数量。这个例子确切表明,植物种群遗传结构在这些植物保护中可起到关键性作用。

3.3.4 种间杂交(Interspecific Hybridization)导致的遗传同化

种间杂交对稀有种造成的威胁与自交不亲和性基因丧失对繁殖能力造成的冲击明显不同。如果稀有种与一个繁殖上相容的常见种杂交非常频繁,那么稀有种将会被杂交掉。杂交是植物进化和物种形成的一个常见而重要的组成成分。大约70%的植物种是杂交的后裔。天然的种间和属间杂交在植物界比较普遍。虽然稀有种的特有基因可以同化进入常见种内,但稀有种自身却不再存在。一个特别的例子来自美国南加州海域卡特琳娜岛屿上生长的山地红木(*Cercocarpus traskiae*)。该种最后的一个种群也已只剩11个个体了。前人根据多方证据猜测这11棵树木中部分个体是与广布种*C. betuloides* var. *blancheae*杂交产生的后代;这个广布种在卡特琳娜岛屿和大陆上随处可见。为了检验这个猜测,Rieseberg和Gerber通过随机扩增多态DNA片段和等位酶电泳技术检测了它们在分子水平的遗传变异。每个种都有一系列的可鉴别标记使它们相互之间可以区别。Rieseberg和Gerber发现11棵大树中有5棵是杂种个体。而且,母树周围的幼苗,经类似的分析发现,也基本是种间杂交产生的。这些结果说明*Cercocarpus traskiae*种群的繁殖在很大程度上是和*C. betuloides* var. *blancheae*杂交而进行的。这种情形下,稀有种的灭绝风险主要来源于遗传同化而不是种群统计学方面的。

种间杂交在自然种群中是重要而普遍的现象,但保护遗传学对种间基因流动的研究目前还很少。

尽管种群内遗传多样性丧失不大可能对种群生存构成直接的威胁,但是由整个种群灭绝所导致的遗传多样性丧失却可能间接地危及物种的长期生存能力。许多研究表明,不同地段上的植物种群在生态学上产生分化,并且这种分化经常可出现在很小的空间尺度,甚至是几米的范围内。结果导致移栽植物的适合度经常只有本地植物的一半左右。如果不同种群的生长环境差异很大,例如有重金属污染和无污染地段,在无污染地段生长的植物如果移栽到有污染的地段,其适合度通常只有耐污染植物的10%左右。因此,一旦局域种群丧失则很难被重建。随着越来越多的局域种群不断灭绝,种群重建的困难将越来越大,而整个物种灭绝的风险则不断增加。但要强调的是,这些间接效应的影响与直接的确切性威胁相比可能是很微弱的。

遗传学家能够为濒危物种保护所能做出的最主要贡献可能就在于应用他们发展起来的遗传学技术去研究系统学、进化和生态学中的问题。尤其是分子标记技术可以有效的探明不同种群间进化上的独立性、揭示地理间断种群间的历史联系、以及发现一些其它方式无法确定的种群统计学过程。

种群遗传学原理与遗传多样性的研究学者在其看问题角度上有一定差异。种群遗传学原理用于研究有其优势,它提供了其他层面研究的理论基础;遗传多样性方面的研究,特别是Lande的综述成为一个转折点,他强调:物种濒危的机制主要是栖息地的破坏、污染、生境退化和生物资源的过度利用,而与种群遗传学过程关系不是很大。濒危物种遗传多样性的丧失更多反映的是濒危的后果。虽然遗传多样性丧失对种群肯定有害,但当有急性病因(如生境破坏)时,物种灭绝的原因在某种意义上与遗传多样性丧失没有关系。对症下药,挽救濒危物种应该首先解除物种生存所面临的确定性威胁,如生境破坏、污染、过度利用等。

综上所述,种群遗传学原理上的研究有其局限性,不能孤立研究遗传学,研究应该结合更广泛的、更有效的保护措施及理论来进行,研究应该以达到一个共同的目的——保护、挽救珍稀濒危植物。

4 小种群的遗传多样性与珍稀濒危植物保护

遗传多样性是丰富多彩的生物多样性保持和发展的基础和核心,是生物多样性的重要组成部分,缺乏遗传基础的保护是无法实现的。任何物种都具有其独特的基因库和遗传组织形式,物种的多样性也就显示了基因的多样性(施立明,1990)。从保护生物学的角度看,物种的遗传多样性和遗传结构的研究,不仅是揭示其进化历史和潜能的基础,也是进一步探讨其濒危机制的重要途径和手段,并且能为制定科学的保护措施提供重要依据(苏智先等,1998)。

由于世界人口的增长、工业化进程的加速使得人类向自然界的索取变得无约束的增加,使得物种栖息地破坏、污染、生境退化,加上生物资源的过度利用,导致生物多样性急剧减少,大量物种面临灭绝,而我们的时间、精力、经费都很有有限,这种状况使得我们不可能对每一个珍稀濒危物种的个体都进行逐一的研究、管理和保护;对任何一个物种来说,个体的生命很短暂,有个体构成的种群和种群系统(宗、亚种、种)才在时间上连续不断,因此种群才是进化的基本单位(Dobzhansky, 1964; Stebbins, 1963);物种是由一个或若干个甚至许多个多少间断的种群所组成;种群系统的缩小、一个个种群的逐渐丧失,导致遗传多样性的减小乃至最后一个种群的衰落和灭亡,这是灭亡物种的种群所必经的两个阶段。鉴于以上几个原因,我们对珍稀濒危植物的研究和保护,不能仅限于从植物个体或从宏观的物种这个角度对珍稀濒危植物的濒危

机制进行研究与保护,更应该从濒危植物物种的个体集群——种群的角度来开展植物保护生物学的研究与保护工作。研究表明,环境恶化,特别是生境片段化造成了空间隔离的小种群现象,小种群潜在的遗传多样性风险远远大于大种群,各种人为或自然的不利因素对小种群灭绝的影响也大于大种群的,因此,在人们把注意力更多地投向对单个植物个体的濒危机制的研究和保护的今天,我们也应该重视对珍稀濒危植物的种群,特别是珍稀濒危植物的小种群的研究与保护。

最早的最小存活种群(Minimum survival population)概念是 Shaffer 提出的:在遗传特性、环境因素和种群自身的随机变化存在的情况下,能够以 99% 的概率存活 1 000 年的最小种群(邬建国,1990)。Ewens 提出的最小存活种群的广义的概念有两种:一种是遗传学概念,即在一定时间内保持一定遗传变异所需的最小种群大小;另一种是统计学概念,即以一定概率存活一定时间所需的最小种群大小(Ewens, *et al.*, 1987)。有人用 95% 的概率存活几十到几百年的种群大小来表示最小存活种群(Soule, 1987, Seal, *et al.*, 1990)。最初研究认为,短期存活的种群其有效种群大小不得低于 50 个个体;长期存活的种群有效种群大小应该是 500 个个体(Shaffer, 1987)。现在的研究认为,最小存活种群包含 3 个要素:一是作用于种群的各种随机效应;二是保护计划中的时间期限;三是种群存活的安全界限(Shaffer, 1987)。从遗传学家的角度看,一个很小的起始种群,最有可能引起新物种的变异;从保护生物学的角度看,物种的数目如果低于最小种群,其灭亡的速度将会加快。另外,在世代交替过程中,最小的有效种群数量会导致瓶颈效应,即当生境或条件极为不利的时候,植物种群的个体数量大幅度降低,只有少数个体幸存,并能越过趋于灭亡的瓶颈(最小种群),剩下的个体可以恢复其典型的大小(不过随机遗传漂变在小种群中极大改变了它们的遗传结构、改变了该小种群的基因型频率)。

对于小种群的大小具体怎样用定量和定性的方法来研究,目前仍是个争议很大的问题,因为小种群的生存和发展与许多非遗传因素关系密切。Lande 也说过,环境的随机性、边缘效应、局域灭绝和再侵占等也经常显著增加了小种群灭绝的可能性(Lande, 1988)。尽管如此,我们仍要强调对小种群的研究和保护,对其提出的一些概念和方法对生物多样性保护及濒危植物的保护将起重要的作用。

由于生境的异质性和个体扩散,形成了许多小种群,致使植物的生存的数量和面积大大减少,并使环境中的不稳定因素增加,加大了物种灭绝的可能性;另一方面,原先大面积甚至连绵的种群,在生境破碎化日益严重的今天都有退变为小种群的危险,而小种群的生存又面临极大的遗传风险,小种群的种群数量少,更易受到环境波动、灾害和遗传多样性等随机因素的影响,所以灭绝率较高。一般来说,所有濒危的植物都是小种群。一个物种的命运最终取决于构成该物种的所有小种群的命运;因此,植物保护生物学的工作重心不仅只放在物种的濒危机制与保护上,同时应该将对构成物种的所有小种群的研究和保护放在同等重要的位置。

小种群的保护在生物多样性保护中有特殊的意义,原因有 3 点:①紧迫性:小种群极易灭绝,其灭绝风险高于种群下降的物种。②困难性:小种群不但对人为活动干扰极敏感,而且随机因素对种群存活有重要影响。种群越小,随机因素对种群影响越大。即使完全排除人为活动干扰,小种群的命运仍主要操纵在随机事件中。③目标性:保护生物多样性的目标之一是保持最大的物种多样性,阻止物种灭绝。在同一时间内保护所有的物种是困难的,因为人力、无力和财力有限。明智的做法是把有限的人力、无力和财力投入到最易灭绝的小种群的物种上,首先防止它们的灭绝。

近交繁殖、遗传漂变、基因流等因素并不可能是单独影响小种群的遗传变异的,物种灭绝

也是多因素综合作用的结果。以一个小种群为例,外界条件的制约使有效种群大小下降和种群隔离程度增加,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种群造成的影响就使有效种群大小进一步降低,形成恶性循环,种群变得格外脆弱,容易在环境改变时灭绝。同时,小种群的生存能力会通过诸如恶劣的生境、传粉的减少、生殖压力等因素的影响而进一步下降。因此,珍稀濒危植物保护生物学的任务并不是单独研究某个个体,也不是单独研究某个因素,而要重视各个因素的共同作用及个体所属的集群和生存环境的研究,以真正达到保护的目的。

针对小种群的特点,提出有几点研究与保护对策:①优先考虑保护有足够遗传多样性的种群,以使物种能产生生活适应进化,并能长期生存的种群大小(最小存活种群大小)。②完善就地保护和迁地保存工作,并充分考虑到种群及个体的一定的数量及其生存必须的基本的遗传变异。③建立珍稀濒危植物的离体基因库。贮藏珍稀濒危植物的种子、根、茎、叶、花粉等器官、组织于基因库或种子库中,以备将来研究需要。④要严格把握自然种群特别是小种群的合理和可持续利用的尺度,加大环境保护的力度,使能正常生存的大种群不至于再退变为小而隔离的种群,而面临种种的潜在的生存风险。

5 保护生物学一些基本术语

植物是自然生态系统中的生产者,是人类和其他生物赖以生存的物质基础。植物的物种作为一个天然的基因库,是自然界留给人类最宝贵的财富。通过植物的代谢、合成和分解作用,植物在维护地球的生态环境和物质循环中起着重要的作用。但长期以来,由于自然和人为的原因,致使许多有重要科学价值或经济价值的植物遭到严重的破坏,数量急剧减少。许多植物处于濒临灭绝的境地,甚至已经灭绝。据国际自然和自然资源保护同盟所属保护监测中心估计,到本世纪末,全世界将有 50 000~60 000 种植物受到不同程度的威胁,即约每 5 种植物中就有 1 种植物的生存遭受威胁。而在我国,约 30 000 种高等植物中至少有 3 000 多种处于受威胁或濒临绝灭的境地(傅立国,1989)。

因此,加强对植物的保护,维持生态平衡,合理利用野生植物资源,为人类生产、生活服务;保护植物的多样性,改进和提高农作物及其他经济植物的质量和产量,保护植物种质资源,特别是保护珍稀濒危植物等项工作,已成为当务之急。为了加强自然保护工作,自 1979 年以来,我国加入了一些自然保护国际组织,先后缔约了《濒危野生动植物种国际贸易公约》和《生物多样性公约》,在政府部门和科研单位设立了相应的组织,健全了机构,颁布或草拟了一些有关法令。《中华人民共和国宪法》第九条规定:“国家保障自然资源的合理利用,保护珍贵的动物和植物。禁止任何组织或者个人用任何手段侵占或破坏自然资源。”据此,全国人大先后公布了《环境保护法》(1979)、《森林法》(1984)、《草原法》(1985);国务院先后公布了《风景名胜区管理暂行条例》(1985)、《野生药用资源保护管理条例》(1987)、《自然保护区条例》(1994)、《中华人民共和国野生植物保护条例》(1996)等(于永福,1999;郭红燕,1999)。根据《中华人民共和国野生植物保护条例》的规定,国家林业局和农业部拟定并公布了第一批《国家重点保护野生植物名录》,使植物得到切实的保护和合理利用。

为了保护自然,减缓物种灭绝,人们依据保护生物学原理每时每刻都在做出管理决策,对生物多样性研究者与管理工作者来讲,弄清以下这些基本概念是很重要的。

保护生物学(Conservation biology):是研究生物多样性保护的科学,即研究从保护生物物