

王丹碧, 赫佳, 张云燕, 等. 植物种群小尺度空间遗传结构研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(10): 4-8.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.10.002

植物种群小尺度空间遗传结构研究进展

王丹碧, 赫佳, 张云燕, 施恩, 耿其芳, 王中生

(南京大学生命科学学院, 江苏南京 210000)

摘要:植物种群小尺度空间遗传结构(SGS)一般是指种群内个体基因型在空间上的非随机分布, 基因流受限是空间遗传结构形成的最主要原因。种群小尺度空间遗传结构研究可以直接量化描述种群内个体间的亲缘关系、辨识种群内亲缘个体的聚集分布特征、定位不同的基因型单元(基因斑块), 并可进一步揭示种群内已发生的花粉、种子散布特征, 以及种群间的基因交流模式, 判别花粉流与种子流可能的限制因子, 并可及时预警种群生境破碎化的遗传效应, 有助于理解种群生存力、适应潜力以及种群未来自然选择的方向, 为自然种群管理及其遗传资源保护策略的制定提供直接的数据参考与理论分析依据。本文在总结近年来植物种群小尺度空间遗传结构研究相关文献的基础上, 从基因流、人为干扰、历史事件以及微生境选择作用等方面对种群小尺度空间遗传结构的影响因素进行了综述, 并对小尺度空间遗传结构的研究意义进行了初步探讨。

关键词:植物种群; 小尺度空间遗传结构; 基因流; 生境破碎化; 物种保育; 种群生活史

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)10-0004-05

植物种群内个体基因型在空间上的非随机分布被定义为种群空间遗传结构(spatial genetic structure, SGS)^[1]。其强度

收稿日期: 2017-01-27

基金项目: 国家自然科学基金(编号: 31100270)。

作者简介: 王丹碧(1992—), 女, 贵州黔南人, 硕士研究生, 研究方向为分子生态学。E-mail: wdbnju@126.com。

通信作者: 王中生, 博士, 副教授, 主要从事保护与恢复生态学研究。E-mail: wangzs@nju.edu.cn。

可用 S_p 统计值表示 $[S_p = -b/(1 - F_1)]$, 其中 F_1 是第一个距离范围内所有两两个体间亲缘关系系数的平均值, b 值为个体间亲缘关系系数与空间距离的对数关系线性回归斜率。扩散限制是产生空间遗传结构的主要原因, 其他如人类活动干扰、历史事件等也会导致种群内形成空间遗传结构。空间遗传结构的形成会直接改变种群内个体间交配格局与基因型分布模式, 进而对子代适合度、种内竞争, 以及种群对生境变

[32] 单爱军, 曹少辉, 张鹤生. 黑龙江省农机作业服务组织作用及发展探讨[J]. 农机化研究, 2007(8): 187-189.

[33] Krishna K, Thursby M. Optimal policies with strategic distortions[J]. Journal of International Economics, 1991, 31: 291-308.

[34] Marion D, Guyomard H. Taxes and subsidies in vertically related markets[J]. American Journal of Agriculture, 2002, 84(4): 1033-1041.

[35] Guyomard H, le Mouel C, Gohin A. Impacts of alternative agricultural income support schemes on multiple policy goals[J]. European Review of Agricultural Economics, 2004, 31(2): 125-148.

[36] 王姣, 肖海峰. 我国良种补贴、农机补贴和减免农业税政策效果分析[J]. 农业经济问题, 2007(2): 24-28.

[37] 张宗毅, 周曙东, 曹光乔, 等. 我国中长期农机购置补贴需求研究[J]. 农业经济问题, 2009, 30(12): 34-41.

[38] 李农, 万伟. 我国农机购置补贴的宏观政策效应研究[J]. 农业经济问题, 2010(12): 79-84.

[39] 韩红梅, 王礼力. 农户对粮食补贴政策的满意度及其影响因素分析——基于河南省 447 份实地调查数据[J]. 求索, 2013(4): 9-12.

[40] 李冬艳. 农业补贴政策应适时调整与完善[J]. 经济纵横, 2014(3): 63-66.

[41] 吴国平, 王振国. 村级农机服务组织存在的问题亟待解决[J]. 农村牧区机械化, 2000(2): 40.

[42] 任辉, 杨印生, 小池正之. 泰国的农作委托以及影响因素分析[J]. 农业机械学报, 2001, 32(4): 105-108.

[43] 姜建良. 企业文化在农机化服务体系建设中的作用[J]. 中国农机化, 2007(2): 49-50.

[44] 仇淑萍, 江波, 廖晓莲, 等. 家庭承包土地经营与农机服务组织模式研究[J]. 现代农业装备, 2007(1): 44-47.

[45] 刘卓. 影响我国农机服务发展的因素分析[C]//中国农业机械协会 2008 年学术年会论文集, 2008: 599-601.

[46] 吴萍, 曹光乔. 我国农机合作社现状及其发展研究——基于对江苏、浙江和黑龙江三省 16 个农机专业合作社的调研[J]. 合作经济, 2011(9): 59-61.

[47] 李二超. 农机合作社发展影响因素识别研究[J]. 中国农机化学报, 2014, 35(3): 276-279, 291.

[48] 刘滨, 陈池波, 杜辉. 农民专业合作社绩效度量的实证分析——来自江西省 22 个样本合作社的数据[J]. 农业经济问题, 2009(2): 90-95.

[49] 徐旭初. 农民专业合作社绩效评价体系及其验证[J]. 农业技术经济, 2009(4): 11-19.

[50] 程克群, 孟令杰. 农民专业合作社绩效评价指标体系的构建[J]. 经济问题探索, 2011(3): 70-75.

[51] 赵佳荣. 农民专业合作社“三重绩效”评价模式研究[J]. 农业技术经济, 2010(2): 119-127.

[52] 张梅, 杨红. 农机合作社在现代农业建设中的绩效分析[C]. 国际会议, 2012: 2823-2827.

[53] 谢攀. 新疆农机服务组织模式研究——以昌吉州为例[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2013.

化的适应能力与长期的进化潜力产生深刻的影响^[2-3]。

植物种群空间遗传结构的研究多选择在小尺度时间或空间范围内开展,一般为单个种群,或距离邻近的几个种群,以便于开展个体的空间距离定位,可以较为准确地量化描述种群 SGS 强度、种群间基因流以及种群内基因型分布式样与交配格局,从而揭示种群内已发生的花粉、种子散布特征,以及花粉流与种子流的可能限制因子,有助于理解种群更新过程中不同干扰因子的选择作用,以及判断种群未来的自然选择方向^[4],为自然种群管理及其遗传资源保护策略的制定提供直接的数据参考与理论分析依据^[1]。

本文在总结近年来种群小尺度空间遗传结构研究相关文献的基础上,从基因流(如种子流、花粉流以及营养体无性繁殖等)、人为干扰(如选择性伐木、生境破碎化等)以及种群的生活史等方面对种群小尺度空间遗传结构的影响因素进行了综述。

1 基因流

在植物界,基因流主要是借助花粉、种子、孢子以及营养体等遗传物质携带者的迁移或运动来实现的。在小尺度空间范围内,基因流受限是种群形成空间遗传结构的最主要原因,种群(个体)间基因交流受限越强,其种群小尺度 SGS 程度越高^[5-7]。望天树(*Parashorea chinensis* Wang Hsie)传粉受限于牧草虫(*Thrips*)等小昆虫短距离运动,且种子基本靠重力传播,导致种群形成较强的空间遗传结构^[8]。Pandey 等发现美国梧桐(*Acer pseudoplatanus* L.)尽管可以凭借风媒传种,但较高的群落密度会限制其种子的有效传播,种群基因流与小尺度 SGS 强度呈显著负相关,其中种群 A 基因流(39~88 m)仅为种群 B(340~761 m)的 1/9,种群 A 的 SGS 强度($Sp = 0.023$)则是种群 B($Sp = 0.011$)的 2 倍^[9]。

1.1 种子传播

种子作为二倍体的繁殖体比单倍体的花粉对小尺度 SGS 的形成贡献更大,且只有种子可以发芽、成熟,并且为花粉散布提供生物学基础^[7,10]。对于大多数物种来说,如果种群内形成显著的小尺度 SGS,其种子扩散受限是其中一个主要原因^[11]。对于异交且能远距离传播种子的木本植物,其空间遗传结构强度往往较低^[5]。

仅靠重力传种的物种其种子传播距离往往非常短,大多分布在母株附近,因此很容易产生亲缘个体聚集分布的现象,导致种群形成较强的 SGS^[12-13]。Wang 等对风媒传粉苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)的研究表明,即使种群存在大量的花粉流(51.6~84.6 m),但是仅靠重力传播导致种子传播距离非常有限,在 20 m 范围内即可检测到个体间亲缘关系系数与距离的显著负相关,种群存在较强的小尺度 SGS^[10]。通常认为种子风媒传播较重力传播有更远的传播距离,然而种群或群落密度等多种因素会对种子有效传播造成不利影响^[14-16]。如欧洲白蜡木(*Fraxinus excelsior* L.)的种子长有果翅,可以借助风力传播,但 Heuertz 等在其种群空间遗传结构的研究中发现,由于样方内植被密度较大,显著影响了风速与强度,其种子传播距离不超过 14 m,使种群在较小范围内即形成显著的小尺度 SGS^[11]。

动物传种的物种其种子传播距离受传播者活动习性的影

响。啮齿类多以储食为目的,将种子集中储藏,导致种子不能有效传播或是分布过于集中,因此以啮齿类动物为主要传播者的植物,其种群极易形成小尺度 SGS^[10,13,17]。鸟类通常被认为是有效长距离传种的媒介,然而并非所有鸟类都是如此^[17]。美国加利福尼亚州圣巴巴拉市一处森林中的橡木(*Quercus lobata*),其种子主要传播者啮齿类动物及啄木鸟等多以储食为目的,并不能有效帮助橡树种子扩散,种群在个体间距离小于 33 m 范围,可检测到显著的 SGS^[17]。大型兽类甚至人类也可以作植物的传播者,可以帮助植物较长距离传播种子,如昆虫传粉的非洲毒籽山榄(*Baillonella toxisperma* Pierre),种群小尺度 SGS 强度($Sp = 0.003$)远远低于其他同为动物传粉的热带树种(平均 Sp 值为 0.017),原因就是由大象和人类介导的种子传播有效范围更广^[19]。

1.2 营养体无性繁殖

通过营养体无性繁殖(克隆繁殖)的植物可在一定空间范围内形成群体分布,但是克隆分株的基因型与基株的基因型几乎完全相同,加之其扩散能力有限,基因型相同的个体大多呈聚集分布,导致克隆群体内极易形成小尺度 SGS。

活血丹(*Glechoma lonituba*)可行有性繁殖,亦具有通过匍匐茎行无性繁殖的克隆习性,种群基因型呈非随机分布。在不同的生境中,活血丹采取不同的繁殖策略。生境复杂,种间竞争较强时,活血丹采取种子繁殖的策略,种群遗传多样性指数明显较高($H_E = 0.969\ 3$),小尺度 SGS 较弱($Sp = 0.055\ 8$);在较为单一的生境内,竞争较弱,则采取克隆繁殖的模式,实现种群快速扩张,种群遗传多样性指数较低($H_E = 0.843\ 0$),小尺度 SGS 则较强($Sp = 0.094\ 4$)^[20]。可可树(*Theobroma cacao*)可通过种子繁殖,也可通过直生茎发展成植株的克隆方式繁殖,Silva 等发现,可可树种群中整体 Sp 值为 0.020 9,但克隆种群的 SGS(Sp 值为 0.032 0)明显强于其他非克隆种群(Sp 值仅为 0.017 9),营养体克隆繁殖是可可树种群形成小尺度 SGS 的主要原因^[18]。

2 人为干扰

人类活动干扰会直接改变种群间(内)的基因流^[17],基于小尺度开展种群空间遗传结构研究,可以揭示人类干扰活动对植物种群的遗传干扰程度,并判断种群未来的生存力以及适应潜力,从而制定具有针对性的保护策略。

2.1 选择性伐木

选择性伐木事件对种群最直接的影响就是降低了种群密度,减小有效种群大小,因此有可能影响花粉流与种子流,从而改变种群的遗传结构^[21-22]。Marquardt 等研究发现,在经历过历史上的(约 100 年前)伐木事件后,白松(*Pinus strobus*)种群小尺度 SGS 程度显著减弱,其空间自相关系数(0.001)仅为另一未经历过伐木事件种群(0.015)的 1/15,原因可能是白松种群的遗传多样性水平较高($H_E = 0.49$, $H_o = 0.47$),伐木活动并未对其造成影响,而且其花粉与种子都是以风为媒介进行传播,伐木恰好削弱了密度效应,有利于花粉流与种子流扩散,花粉和种子有效传播距离显著增加,从而极为显著地降低了小尺度 SGS 强度^[44]。

也有研究发现选择性伐木对种群小尺度 SGS 并没有产生显著影响,种群中有多种机制可以平衡伐木活动带来的影

响,包括种群较大的空间分布范围、较高的有效种群密度、较高的遗传多样性水平、繁殖能力强、花粉及种子可长距离散布,以及以远交为主的交配系统等都在一定程度上缓冲了选择性伐木所带来的负面效应^[21-22]。然而对于长寿命树种来说,近期的伐木活动对种群空间遗传结构的影响或许还未表现出来,几个世代后是否会有影响还不能下定论。非洲中部热带雨林中的毒籽山榄(*Baillonella toxisperma* Pierre)生长速度极为缓慢,100 年的树龄,其胸径仅有 15 cm,在其胸径较小时就已达到性成熟,而近期(20~50 年前)的伐木活动基于经济因素的考虑选取的都是较为粗壮的大树,短期内对种群繁殖个体的分布以及交配系统甚至遗传多样性的影响可能并不明显^[19]。

2.2 生境破碎化

生境破碎化会破坏种群分布生境,增加种群空间隔离,减小有效种群大小,从而改变种群间基因交流,导致近交机会增多,种群空间遗传结构也因此会发生改变^[10,23]。

生境破碎化导致小尺度 SGS 形成或加强的最主要原因是种群间基因交流增加了距离障碍,在基因流不能跨越距离障碍的种群中,往往可以发现较强的小尺度 SGS^[24-25]。风媒树种欧洲小黑杨(*Populus nigra* L.)由于人类农业活动的干扰使其生境严重破碎化,其 75% 的花粉有效散布距离不超过 1 km,86% 的种子有效传播距离不超过 1 km,亲缘个体近距离密集分布,种群 Sp 值达到 0.014 6,生境破碎化导致基因流(种子与花粉传播)受限是小黑杨种群形成小尺度 SGS 的最主要原因^[25]。

在以大型陆生哺乳动物作为主要种子传播者的物种中,由于动物对生境破碎化十分敏感,种子传播行为将会受到明显限制,种群小尺度 SGS 会显著加强^[26]。热带树种巴西柴油树(*Copaifera langsdorffii*)的分布生境因为公园建设、村镇以及农用地的开发,被高度破碎化,其种子传播者猴子的传种行为受到严重干扰,种子平均传播距离仅为 61 m,50% 的种子有效传播距离不超过 52 m,破碎化分布的种群被检测到显著的小尺度 SGS(成年群体及幼苗群体 Sp 值分别为 0.025 9、0.024 6),种群内只存在很少的花粉迁入(迁移率 0.047),且几乎没有种子迁入^[27]。

此外,生境破碎化后,种群密度及种群间基因流的变化也会对交配系统产生直接影响,增加近交和自交,进一步导致 SGS 的增强。de Lucas 等于 2009 年在伊比利亚半岛的海岸松(*Pinus pinaster* Aiton)破碎化种群中($Sp = 0.026\ 4$,近交系数 $F = 0.181$)检测到比连续种群($Sp = 0.006\ 5$,近交系数 $F = 0.117$)更强的小尺度 SGS,生境破碎化显著影响了种群内的交配系统,产生了更多的自交和近交。Slavov 等的研究也得到类似的结果,雌雄异株的三角叶杨(*Populus trichocarpa*)破碎化种群中小尺度 SGS($Sp = 0.017\ 1$)显著强于连续种群($Sp = 0.002\ 0$),破碎化种群中可作父本的雄株极少,成熟雌株密度亦显著低于连续种群,极易发生高度近交^[28]。

生境破碎化带来的影响并不全都是负面的,破碎化有时可移除种群间的物理障碍,或是降低种群密度、减弱密度效应,由此产生增强的花粉流,促进斑块间的基因交流,从而削弱种群内空间遗传结构^[23]。Wang 等在研究中发现,生境破碎化降低了苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)的 SGS 水平,破碎

化前后 Sp 值分别为 0.010 3、0.004 6,破碎化前后基因流 Nm 分别为 2.012、4.355,破碎化恰好移除了种群间阻隔基因交流的某种物理障碍,产生了更为广泛的基因散布。Born 等(2008)也在热带树种欧蔻梅(*Aucoumea klaineana*)生境破碎化种群中发现了更弱的小尺度 SGS, Sp 值仅为 0.006 4,其他 5 个连续种群 Sp 值为 0.012 2~0.017 1,生境破碎化后,种群密度降低,倾向于只在邻近个体间觅食的花粉者蜜蜂、苍蝇等进行了更长距离的飞行和传粉,同时风媒传播的种子因密度效应的减弱也可以更为广泛地传播,增强的基因流有效抵消了其他破碎化效应对种群小尺度 SGS 的影响。

3 历史事件及微环境选择作用

奠基者效应^[28]、建群时间以及经历瓶颈期^[22]、人为管理^[30]等历史事件都会导致种群出现不同程度的小尺度空间遗传结构。Troupin 等在以色列朱迪亚丘陵地区的地中海松(*Pinus halepensis*)种群中检测到了显著的小尺度 SGS,然而种群基因流并不受限,也呈随机交配的状态,小尺度 SGS 是由建群初期亲缘个体在特定环境聚集分布而形成的,而且这些个体对其分布的特殊生境有较强的依赖,使得这种亲缘个体聚集生长的现象得以长期持续,普遍存在的近交又进一步导致小尺度 SGS 随种群密度增大而不断增强^[32]。

在种群发育的不同阶段,微环境的选择作用可显著影响种群小尺度 SGS 水平。紫花红门兰(*Orchis purpurea*)的种子可以远距离传播,然而在 Jacquemyn 等的研究中,2 处种群的成年群体小尺度 SGS 却很强($Sp = 0.019\ 5$ 、0.024 9),调查发现在 2000 年以前种群密度非常大,不利于种子有效散布,同时腐殖质层较厚,不适宜种子萌发,种群在长时间没有幼苗补充,选择作用倾向于保留建群初期聚集生长的成熟亲缘个体,导致成年群体内形成了较强的小尺度 SGS,随后由于人类管理措施的改变(不再使用人工肥料,不再忽视矮灌木丛,降低成年群体的密度),使种群内幼苗群体得以复壮,并且由于该物种有较强的基因散布能力,幼苗群体小尺度 SGS 程度极低($Sp = 0.009\ 4$ 、0.004 5)^[35]。Kalisz 等在对延龄草(*Trillium grandiflorum*)种群空间遗传结构的研究发现,由于近期的建立者效应,以及植物与真菌间的选择性共生作用,使得被选择的近缘个体聚集生长,导致种群成年群体中存在显著的小尺度 SGS^[4]。Ngk 等在 2 个龙脑香科树种的研究中发现随着年龄等级的增加种群小尺度 SGS 水平下降的现象,原因之一是由于重力传种导致早期近缘幼苗密集分布,在后期个体建成过程中,产生竞争性自疏;其二是林窗的选择作用进一步导致密集分布的近缘个体发生竞争性死亡,有效降低了亲缘个体密集分布程度,小尺度 SGS 强度也因此下降^[8]。

4 其他因素

在小尺度空间遗传结构的研究中,采样方案不同也会对研究结果造成不同程度的影响^[7]。例如在时间尺度上,生境选择、种内竞争等对种群内不同年龄阶段的个体会产生不同程度的选择作用,从而形成不同强度的小尺度 SGS^[4,13];在空间尺度上,处于群落边缘的种群往往比群落内部的种群有更少的花粉或种子迁入,产生更强的近交,因此显示出更强的小尺度 SGS^[6]。

此外,对于建群时间长短不同的种群来说,小尺度 SGS 将会随着建群时间延续而发生动态变化。建群时间短、无世代重叠的种群会产生显著的小尺度 SGS^[32],而建群时间长的种群小尺度 SGS 可能会逐渐减弱,不断增加的子代个体,可以有效增加种群密度与种群规模,在一定程度上可促进种群间的种子雨重叠,增强基因交流,但如果有效种群密度较低,且花粉、种子传播能力有限,即便是建群时间长,也会导致种群发生更强的小尺度 SGS^[5]。Jones 等发现红橡木种群 (*Quercus rubra*) 具有较强的小尺度 SGS,在 25 m 范围内均可检测到 SGS,原因是由于红橡木建群时间短,无世代重叠,而且松鼠、老鼠等啮齿类动物的储食行为不能为之有效传种,存在明显的近交(近交系数为 0.13),进一步导致小尺度 SGS 加剧。Ueno 等的研究发现日本对马岛的山茶花 (*Camellia japonica* L.) 种群最初的小尺度 SGS 是由于仅靠重力传播的种子不能长距离传播而形成的,随着建群时间的延长,种群密度逐步增加,种子雨重叠效益明显,并且以鸟类、蜜蜂为媒介的花粉散布距离较长,逐步削弱了建群初期的小尺度 SGS^[13]。

5 结论

传统的种群遗传学研究一般多是基于遗传多样性指数、遗传分化系数、基因流以及近交系数等指标分析种群遗传结构特征^[33-34],通常局限于多种群水平的中观尺度,或者物种所有分布域的宏观尺度,并不能对种群内个体间的遗传结构(亲缘关系)、基因流等进行定向与定量分析^[35-36]。

种群小尺度空间遗传结构(SGS)研究主要是基于个体的空间定位,通过个体间亲缘关系系数(或共祖率)与空间距离的对数关系线性回归斜率计算,可以直接量化描述种群内个体间的亲缘关系(包括子代与亲本)、辨识种群内亲缘个体的聚集分布特征,以及定位不同的基因型单元(基因斑块)等^[37]。通过对种群内亲缘个体聚集分布的特征分析,则可以进一步揭示种群内已发生的花粉、种子散布特征,以及种群间的基因交流模式,并可以甄别花粉流与种子流可能的限制因子^[7,26]。

其次,基于个体生长时间段划分和个体空间分布的定位,对种群内不同年龄阶段群体(亚种群)开展小尺度 SGS 研究,可以量化分析种群在更新过程中空间遗传结构的动态变化^[13],揭示在种群不同发育(建群)阶段各类干扰因子的选择压力,并为遗传漂变、近交衰退、适合度等理论分析提供数据支持^[8,38],这有助于理解种群生存力、适应潜力以及种群未来自然选择的方向^[39-40]。

另外,小尺度 SGS 的形成或加强可作为植物种群生境干扰、破碎化的效应预警^[10]。目前,生境破碎化效应评估最常用的指标为种群遗传多样性指数,但是该指数对生境破碎化的敏感度并不高,甚至在几个世代内都不会有显著的响应^[41]。种群发生生境破碎化后,最直接的影响是种群内(间)花粉或种子有效散布将发生改变,而这恰好是小尺度 SGS 形成最主要的原因,种群小尺度 SGS 则先于种群遗传多样性指数发生明显的改变,从而起到预警的作用。

目前,种群小尺度 SGS 的研究已经开始广泛应用于濒危物种保育遗传学研究,这对于濒危物种保育措施的制定具有

直接的数据指导意义。如针对具有特殊基因型的“遗传单元”或“基因斑块”采取就地保护措施时,如果在“遗传单元”中检测到较强的 SGS,则需采取积极的人为干预措施,改善种群间花粉流或种子流,以削弱 SGS 强度;在迁地保护时,应该在检测到 SGS 的距离间隔以外采集样本,避免采集样本间遗传相似性过高,以增加样本库的遗传多样性^[42-43]。

参考文献:

- [1] Epperson B K. Spatial distributions of genotypes under isolation by distance[J]. *Genetics*, 1995, 140(1): 1431–1440.
- [2] 朱 蕾, 康 明. 板栗和锥栗同域居群的空间遗传结构[J]. *热带亚热带植物学报*, 2012, 20(1): 1–7.
- [3] 阮咏梅, 张金菊, 姚小洪, 等. 黄梅秤锤树孤立居群的遗传多样性及其小尺度空间遗传结构[J]. *生物多样性*, 2012, 20(4): 460–469.
- [4] Kalisz S, Nason J D, Hanzawa F M, et al. Spatial population genetic structure in *Trillium grandiflorum*: the roles of dispersal, mating, history, and selection[J]. *Evolution*, 2001, 55(8): 1560–1568.
- [5] Vekemans X, Hardy O J. New insights from fine – scale spatial genetic structure analyses in plant populations [J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13(4): 921–935.
- [6] Rossum F V, Triest L. Fine – scale genetic structure of the common *Primula elatior* (Primulaceae) at an early stage of population fragmentation[J]. *American Journal of Botany*, 2006, 93(9): 1281–1288.
- [7] Hardy O J, Maggia L, Bandou E, et al. Fine – scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species [J]. *Molecular Ecology*, 2006, 15(2): 559–571.
- [8] Ngk K S, Lee S L, Koh C L, et al. Spatial structure and genetic diversity of two tropical tree species with contrasting breeding systems and different ploidy levels[J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13(3): 657–669.
- [9] Pandey M, Gailing O, Hattemer H H, et al. Fine – scale spatial genetic structure of sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) [J]. *European Journal of Forest Research*, 2012, 131(3): 739–746.
- [10] Wang R, Compton SG, Chen XY, et al. Fragmentation can increase spatial genetic structure without decreasing pollen – mediated gene flow in a wind – pollinated tree[J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(21): 4421–4432.
- [11] Heuertz M, Vekemans X, Hausman J F, et al. Estimating seed vs. pollen dispersal from spatial genetic structure in the common ash [J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12(9): 2483–2495.
- [12] Streiff R, Labbe T, Bacilieri R, et al. Within – population genetic structure in *Quercus robur* L. & *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites[J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7(3): 317–328.
- [13] Ueno S, Tomaru N, Yoshimaru H, et al. Genetic structure of *Camellia japonica* L. in an old – growth evergreen forest, Tsushima, Japan [J]. *Molecular Ecology*, 2000, 9(6): 647–656.
- [14] Parker C K, Hamrick J L, Parker A J, et al. Fine – scale genetic structure in *Pinus clausa* (Pinaceae) populations: effects of disturbance history[J]. *Heredity*, 2001, 87(1): 99–113.
- [15] Dick C W, Hardy O J, Jones F A, et al. Spatial scales of pollen and seed – mediated gene flow in tropical rain forest trees[J]. *Tropical*

- Plant Biology, 2008, 1(1): 20–33.
- [16] Cascante – Marín A, Oostermeijer G, Wolf J, et al. Genetic diversity and spatial genetic structure of an epiphytic bromeliad in cost a rican montane secondary forest patches [J]. Biotropica, 2014, 46 (4): 425–432.
 - [17] Cyril D, Sork V L, Irwin A J, et al. Gene flow and fine – scale genetic structure in wind – pollinated tree species, *Quercus lobata* (Fagaceae) [J]. American Journal of Botany, 2005, 92 (2): 252–261.
 - [18] Silva C R S, Albuquerque P S B, Ervedosa F R, et al. Understanding the genetic diversity, spatial genetic structure and mating system at the hierarchical levels of fruits and individuals of a continuous *Theobroma cacao* population from the Brazilian Amazon [J]. Heredity, 2011, 106(6): 973–985.
 - [19] Diade – Bourboub N, Hardy O J, Favreau B, et al. Long – distance seed and pollen dispersal inferred from spatial genetic structure in the very low – density rainforest tree, *Baillonella toxisperma* Pierre, in Central Africa [J]. Molecular Ecology, 2010, 19(22): 4949–4962.
 - [20] 左 威, 宋文静, 金则新, 等. 活血丹小尺度空间遗传结构研究 [J]. 生态学报, 2015, 35(17): 1–10.
 - [21] Lee S L. Mating system parameters of *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. (Dipterocarpaceae) in three different forest types and seed orchard [J]. Heredity, 2000, 85(4): 338–345.
 - [22] Cloutier D, Kanashiro M, Ciampi A Y, et al. Impact of selective logging on inbreeding and gene dispersal in an Amazonian tree population of *Carapa guianensis* Aubl [J]. Molecular Ecology, 2007, 16(4): 797–809.
 - [23] 杨爱红, 张金菊, 田 华, 等. 鹅掌楸贵州烂木山居群的微卫星遗传多样性及空间遗传结构 [J]. 生物多样性, 2014, 22(3): 375–384.
 - [24] Moreira P A, Fernandes G W, Collevatti R G. Fragmentation and spatial genetic structure in *Tabeluia ochracea* (Bignoniaceae) a seasonally dry Neotropical tree [J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(12): 2690–2695.
 - [25] Rathmacher G, Niggemann M, Köhnen M, et al. Short – distance gene flow in *Populus nigra* L. accounts for small – scale spatial genetic structures; implications for in situ conservation measures [J]. Conservation Genetics, 2010, 11(4): 1327–1338.
 - [26] Wang R, Compton S G, Shi Y S, et al. Fragmentation reduces regional – scale spatial genetic structure in a wind – pollinated tree because genetic barriers are removed [J]. Ecology and Evolution, 2012, 2(9): 2250–2261.
 - [27] Sebbenn A M, Carvalho A C M, Freitas M L M, et al. Low levels of realized seed and pollen gene flow and strong spatial genetic structure in a small, isolated and fragmented population of the tropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf [J]. Heredity, 2010, 106(1): 134–145.
 - [28] Slavov G T, Leonardi S, Adams W T, et al. Population substructure in continuous and fragmented stands of *Populus trichocarpa* [J]. Heredity, 2010, 105(4): 348–357.
 - [29] Trapnell D W, Hamrick J L, Ishibashi C D, et al. Genetic inference of epiphytic orchid colonization; it may only take one [J]. Molecular Ecology, 2013, 22(14): 3680–3692.
 - [30] Bizoux J P, Daïnou K, Bourland N, et al. Spatial genetic structure in *Milicia excelsa* (Moraceae) indicates extensive gene dispersal in a low – density wind – pollinated tropical tree [J]. Molecular Ecology, 2009, 18(21): 4398–4408.
 - [31] Troupin D, Nathan R, Vendramin G G, et al. Analysis of spatial genetic structure in an expanding *Pinus halepensis* population reveals development of fine – scale genetic clustering over time [J]. Molecular Ecology, 2006, 15(12): 3617–3630.
 - [32] Jones F A, Hamrick J L, Peterson C J, et al. Inferring colonization history from analyses of spatial genetic structure within populations of *Pinus strobus* and *Quercus rubra* [J]. Molecular Ecology, 2006, 15(15): 851–861.
 - [33] 王峰峰, 彭少麟, 任 海. 小种群的遗传变异和近交衰退 [J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(1): 101–107.
 - [34] Reed D H, Briscoe D A, Frankham R. Inbreeding and extinction; the effect of environmental stress and lineage [J]. Conservation Genetics, 2002, 3(3): 301–307.
 - [35] 李 昂, 葛 颂. 植物保护遗传学研究进展 [J]. 生物多样性, 2002, 10(1): 61–71.
 - [36] 王峰峰, 葛学军. 不仅仅是遗传多样性: 植物保护遗传学进展 [J]. 生物多样性, 2009, 17(4): 330–339.
 - [37] Born C, Hardy O J, Chevallier M H, et al. Small – scale spatial genetic structure in the Central African rainforest tree species *Aucoumea klaineana*; a stepwise approach to infer the impact of limited gene dispersal, population history and habitat fragmentation [J]. Molecular Ecology, 2008, 17(8): 2041–2050.
 - [38] Jacquemyn H, Brys R, Vandepitte K, et al. Fine – scale genetic structure of life history stages in the food – deceptive orchid *Orchis purpurea* [J]. Molecular Ecology, 2006, 15(10): 2801–2808.
 - [39] Stacy E A. Cross – fertility in two tropical tree species: evidence of inbreeding depression within populations and genetic divergence among populations [J]. American Journal of Botany, 2001, 88(6): 1041–1051.
 - [40] Hirao A S. Kinship between parents reduces offspring fitness in a natural population of *Rhododendron brachycarpum* [J]. Annals of Botany, 2010, 105(4): 637–646.
 - [41] Lowe A J, Boshier D, Ward M, et al. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees [J]. Heredity, 2005, 95(4): 255–273.
 - [42] de Lucas A I, González – Martínez S C, Vendramin G G, et al. Spatial genetic structure in continuous and fragmented populations of *Pinus pinaster* Aiton [J]. Molecular Ecology, 2009, 18(18): 4564–4576.
 - [43] Leite F A B, Brandão R L, Lemos – Filho J P D, et al. Fine – scale genetic structure of the threatened rosewood *Dalbergia nigra* from the Atlantic Forest: comparing saplings versus adults and small fragment versus continuous forest [J]. Tree Genetics & Genomes, 2014, 10(2): 307–316.
 - [44] Marquardt P E, Epperson B K. Spatial and population genetic structure of microsatellites in white pine [J]. Molecular Ecology, 2004, 13(11): 3305–3315.