

报春花属的保育遗传学及亲缘地理学研究进展

颜海飞¹, 王凤英², 郝刚^{3*}

(1. 中国科学院 华南植物园, 广州 510650; 2. 上海植物园, 上海 200231; 3. 华南农业大学 生命科学院, 广州 510642)

摘要: 现存物种的分布格局、遗传结构是当前因素和历史因素共同作用的结果。人类的过度开发、全球变暖等当前因素造成的生境片段化是目前许多报春花属植物濒危的一大原因。该文总结了近年来报春花属内的保育遗传学研究进展, 期望以此为更好地保护报春花属植物提供一定的理论基础。应用亲缘地理学研究方法可以弥补古生物学难以研究报春花植物历史成因的不足, 因此也总结该方法在报春花属内的研究进展, 并初步整理不同地区间的报春花属植物的分化式样, 同时期望这些研究成果能为研究报春花属植物在应对全球气候变化的响应机制方面提供一些参考。

关键词: 报春花属; 保育遗传学; 亲缘地理学

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)06-0751-07

A review of conservation genetics and phylogeography of *Primula*

YAN Hai-Fei¹, WANG Feng-Ying², HAO Gang^{3*}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Shanghai Botanical Garden, Shanghai 200231, China; 3. College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Species distribution and population structure were the result of both present processes and past history. Habitat fragmentation caused by human overexploitation and globe warming was one of the main reasons for the endangered status of many species of *Primula*. This review tried to provide the theoretical base for primroses protection by summarizing the progress of primrose conservation genetics. The paleontology failed to give information of primroses speciation, while the phylogeography did it well. We also described the latest progress in primroses phylogeographies, and sorted out the patterns of divergence, which is important for precise prediction regarding the response of primroses to global climatic changes.

Key words: *Primula*; conservation genetics; phylogeography

现存物种的分布格局、遗传结构是当前因素和历史因素共同作用的结果(Hewitt, 1999)。当前因素主要表现在当今人类对资源的过度开发、环境污染、以及全球变暖使生物的栖息地丧失、生境片段化或岛屿化、居群大小迅速减小方面。在小居群中, 遗传漂变的作用凸显, 增加了居群间的遗传分化, 减少了居群内部的遗传多样性(Washitani 等, 2005; Hartl & Clark, 1997)。遗传多样性的丧失减弱了

物种适应环境变化的能力, 进而增加物种灭绝的可能性(Van Rossum 等, 2004)。这些影响已经引起保育生物学家们的关注, 并将这些理论应用于物种保育的实践中。基因流一直被认为是遗传结构的决定性因子, 能够在一定程度上缓解生境片段化对物种带来的威胁。基因流的大小主要是由繁育系统和扩散方式共同决定(Schaal 等, 1998)。

报春花属(*Primula*)植物的基因流主要包括两

收稿日期: 2008-05-21 修回日期: 2009-01-22

基金项目: 国家自然科学基金(40671066; 30900160)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(40671066; 30900160)]

作者简介: 颜海飞(1979-), 男, 浙江海盐人, 博士, 研究方向为植物系统演化, E-mail: yanhaifei@scib.ac.cn.

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: haogang@scau.edu.cn)

个方面:种子流(seed flow)和花粉流(pollen flow)。其种子流的强度很小,报春花属植物的种子缺乏长距离迁移的能力,主要散布在母株周围,依靠洪水等随机事件迁移。也有少数种类被报道能偶尔通过蚂蚁、啮齿动物进行长距离迁移(Van Geert & Van Rossum, 2008)。此外,有些种能通过莲座叶丛或根状茎进行无性繁殖,但也只能限制在很短的距离内(Van & Triest, 2006)。报春花属是典型的异交植物,主要靠昆虫传粉,主要传粉者为熊蜂(Bumblebee)、蛾类(Moths)、双翅目昆虫(Diptera)。因此,花粉流的强度也不大,主要发生在居群内部(Washitani 等, 2005)。如上所述,报春花属植物并不具备大范围基因交流的能力,这也正是其很多种类无法应对当前生境片段化而处于濒危状态一个原因。目前随着分子生物学技术的发展,各种分子标记技术不断涌现,给保育生物学带来了活力。近年来,在一些濒危的报春花属植物中也开展了一些保育遗传学方面的研究,本文第一部分将介绍这方面的内容。

基因流对遗传结构的影响毋庸置疑,而物种当前的遗传结构毕竟也是历经无数世代积累的产物。因此,探讨物种经历的历史因素不仅有助于了解物种的演化式样,对当前物种的保护也同样有借鉴意义。例如历史上的生境迁移、生境片段化和居群经历过的瓶颈效应都对形成当前物种的遗传结构起过重要作用(Schaal 等, 1998)。第四纪以来气候波动的频率和强度都明显增加,很大程度上决定了当前植物的分布格局(Comes & Kadereit, 1999)。依靠孢粉和大化石的古生物学主要研究那些风媒传粉或生长于湿地上的物种,而且化石难以区分出种类,这些都不利于我们准确地推断物种的进化历史(Comes & Kadereit, 1999)。使用分子手段研究物种进化可以弥补这方面的不足。亲缘地理学(phylogeography)就是一门利用物种现存基因世系的空间分布推测其历史成因的学科。利用种内个体间及近缘种间存在的 DNA 序列差异可以重建基因世系(gene genealogy)。我们可以依据这些基因世系间具有的时间极性与相应的地理分布格局间的相关性推测居群、种、亚种的进化历史(Avise, 2000)。

虽然报春花属是报春花科(Primulaceae)中的第一大属(约 500 种),分布很广(胡启明, 1994),而且部分种类因具有较高的观赏价值已被欧美广泛栽培成为重要的园艺花卉(胡启明, 1990),但本属植物缺乏化石及孢粉证据,难以推断出具体的分化式样

及起源时间(胡启明, 1994)。因此目前积累的一些报春花属亲缘地理学研究将有助于增加人们对这一方面的了解。本文将在第二部分介绍这方面的工作。

本文将从当前因素和历史因素的角度总结报春花属植物保育遗传学和亲缘地理学的研究进展。报春花保育遗传学倾向于研究当前因素如农业耕作、城市化等人为因素引起的生境片段化和报春花自身的繁育系统对其濒危的影响。通过保育遗传学的研究可掌握其濒危机制、提出可行的保育策略。亲缘地理学的研究则倾向于从历史因素探讨当前物种分布和遗传格局的成因,特别是第四纪冰期对物种的影响,物种对气候变化的响应等。

1 保育遗传学研究概况

人类对资源的过度开发造成了物种生境片段化、甚至栖息地丧失,是生物多样性丧失的主要原因,也是造成当前很多物种濒危甚至灭绝的主要因素。报春花属中就不乏其例。这些研究对象大致可以分为常见种和特有种,对这些物种的保育遗传学研究有助于提出更加有效的保育措施。

1.1 报春花属中常见种的保育遗传学研究

常见种在生态系统中具有更重要的作用,但生态系统的衰退有可能使其濒危(Van Rossum & Triest, 2006)。一些报春花属植物虽属于常见种,但人类过度的开发,特别是生境片段化的影响使其在有些地区已经成为濒危种。例如:高强度的农业耕作使 *Primula vulgaris* 在比利时北部的佛兰德斯(Flanders)的生境片段化,令该物种处于濒危状态(Van Geert & Van Rossum, 2008)。比利时首都布鲁塞尔(Brussels)因城市扩张而破坏了周边的原始森林,使其中的 *P. elatior* 发生生境片段化(Van Rossum, 2008)。樱草(*P. sieboldii*)居群在日本因商业采集、过度开发,或由于生境片段化而成为易危种(vulnerable)(Honjo 等, 2004)。

从目前掌握的资料看,报春花属保育遗传学方面的研究主要集中在生境片段化对遗传多样性的影响。生境片段化影响了物种在斑块间的基因流状况,而报春花属植物缺乏大范围基因交流的能力,更加剧了片段斑块内的遗传衰退(genetic deterioration)。这种遗传衰退的结果可以表现在两方面:遗传多样性丧失和近交衰退(inbreeding depression)。遗

传多样性丧失可从 *P. vulgaris* 居群成年植株与幼苗的等位酶多样性差异方面表现出来。Van Geert & Van Rossum(2008)研究指出 *P. vulgaris* 居群在幼苗中的观测杂合度(H_o)与期望杂合度(H_e)显著低于成年植株中的检测水平。这表明该居群的遗传多样性正在丧失。*P. veris* 不同大小居群间的遗传多样性水平及居群间遗传分化差异也同样符合上述特征(Van Rossum 等, 2004)。虽然 *P. elatior* 受城市化影响的居群整体上并没有表现出遗传多样性衰退,但其小居群中的等位基因丰富度、植株补充率(recruitment rate)等方面呈下降趋势,也预示着该小居群的遗传多样性处于潜在的丧失状态(Van Rossum, 2008)。当前的生境片段化也是 *P. sieboldii* 面临基因流失(genetic erosion)的主要威胁(Washitani 等, 2005)。生境片段化的另一个遗传后果是近交衰退,指物种近交后代的纯合体数量增加,对环境的适应能力降低。小居群加大了近交的可能性。*P. vulgaris* 幼苗表现的近交系数(F_{IS})、居群间的分化程度都大于成年植株的水平(Van Geert & Van Rossum, 2008)。在 *P. elatior* 小居群的更新植株中也同样具有高的近交水平(Van Rossum, 2008)。针对大小不同的居群及采用不同分子标记手段的研究结果都表明 *P. sieboldii* 居群中含有丰富的杂合子,这是由于环境对纯合子的强烈选择作用造成的,是另一种近交衰退现象(Washitani 等, 2005)。此外, *P. sieboldii* 的近交衰退也表现在结实、萌发、种苗的生长情况等多个数量性状上(Honjo 等, 2009)。

对上述这些物种因生境片段化引起的遗传后果需要增加遗传成分的保育措施。主要是恢复生境条件、减少人为破坏,同时也应在片段斑块间建立生物廊道(biological corridor),从而恢复基因交流(Van Rossum, 2008; Van Rossum 等, 2004)。*P. sieboldii* 在日本已经归为易危物种,在整个分布范围内大部分居群因生境片段化而隔离。对该物种的保护首先需要确定出管理单元(management unit)。Honjo 等(2009)通过核基因的微卫星标记分析确定出 4 个管理单元。而通过多个叶绿体基因片段分析得到 *P. sieboldii* 在日本分布区内存在 3 大世系,因此在对该种进行移栽时应注意居群间的基因世系以免干扰当地的基因库,同时需要尽可能选用相同管理单元内的居群以适应该地的生态环境(Honjo 等, 2004)。此外, Van Rossum 等(2004)研究指出 *P. vulgaris* 和 *P. veris* 两种报春花的边缘居群(verge population)与

非边缘居群(non verge population)具有相似的遗传多样性水平,说明除上述片段化居群需采取保护措施外,边缘居群与非边缘居群都应纳入保护范围。

1.2 报春花属中特有种的保育遗传学研究

与常见种一般具有较大的居群规模不同,特有种的居群一般较小,近交及遗传漂变的双重影响或奠基者效应,以及特定的小生境对物种的定向选择作用都会使其遗传多样性水平较低(Glover & Abbott, 1995)。生长于苏格兰北部地区的特有种 *P. scotica* 就是一个典型的例子。该物种濒危的原因固然有一些偶然因素,如苏格兰地区自 1950 年以来冬季降雪、大风等恶劣天气的频繁发生,不利于 *P. scotica* 结实,从而加速了种群数量的衰退(Bullard 等, 1987)。另外, Glover & Abbott(1995)选择的 *P. scotica* 居群虽属于比较大的居群,但 RAPD 分析没有检测到遗传多样性,推断这是由于该物种对特定生境的适应造成的,其原因是该物种的生境遭到了农业耕作等人为因素的破坏而趋于单一性。所以对该物种的保育措施除减少人为破坏之外,进行迁地保护时需要特别注意生境相似性。

但对分布于我国云南无量山地区的特有种景东报春(*P. interjacens*)的 ISSR 分析表明其遗传多样性很高(薛大伟等, 2004),不符合上述特有种(如 *P. scotica*)遗传多样性低的典型特点。这两个物种间的遗传多样性差异很可能归因于繁育系统的差别。报春花属大约 91% 的种类具有异型花柱,是典型的异花授粉植物(Richards, 2002)。但 *P. scotica* 具有同型花柱,通过自交繁殖(Glover & Abbott, 1995)。而景东报春具有异型花柱,属于严格的自交不亲和植物。异交植物通常比自交植物具有更高的遗传多样性水平(Hamrick & Godt, 1990)。这就说明上述两种具有不同遗传多样性水平的一个原因。此外,分布于我国的其他几种报春花,如钟花报春(*P. sikkimensis*)、鄂报春(*P. obconica*)、卵叶报春(*P. ovalifolia*)都具有较高的遗传多样性水平,特别是在西南地区这些物种的分化更加强烈。这也预示着景东报春高的遗传多样性水平可能与所处的地理位置及演化历史有关。

2 部分代表种的亲缘地理学研究

2.1 欧美地区的报春花属亲缘地理学研究

欧美地区的亲缘地理学研究开展的最早,积累了很多物种的亲缘地理学资料(Hewitt, 1999; Soltis 等,

1997)。但在报春花属植物中这方面的研究并不多。

粉报春(*P. farinosa*)间断分布于欧洲的大部分地区以及我国的东北、蒙古、俄罗斯、北美洲的阿拉斯加地区。一般分布在海拔较高的山区,也有生长在低海拔地区(Reisch 等,2005;胡启明,1990)。由于粉报春在不同海拔间开花物候上的差异,及森林对粉报春的种子和花粉传播起阻碍作用,其在不同海拔间的遗传多样性具有显著差异(Reisch 等,2005)。通过亲缘地理方面分析,粉报春在阿尔卑斯山脉、比利牛斯山脉、以及喀尔巴阡山脉间世系分化较大,是三个可能的避难所。Randi(2007)和 Hewitt(1999)的研究表明欧洲很多物种具有相同的避难所。粉报春在阿尔卑斯山脉的单倍型属于古老类型,并与英格兰的单倍型相同,表明该物种在冰期后从阿尔卑斯山脉经英吉利海峡迁移至英格兰地区(Guggisberg 等,2006)。

在由几种粉报春组(sect. *Aleuritia*)物种构建的单倍型网络(haplotype network)中,粉报春处于中心位置,证明它是一个祖先类群(Guggisberg 等,2006)。该种与苏格兰地区特有种 *P. scotica* 有很近的亲缘关系。一直以来,粉报春就被认为是 *P. scotica* 的一个祖先(Hambler & Dixon,2003)。*P. scotica* 为六倍体植物($2n=6x=54$)(Bruun,1932),而且其等位酶的研究发现所检测的 7 个酶位点中每个个体都存在固定的杂合子,推测 *P. scotica* 为异源多倍化起源(Glover & Abbott,1995)。物种的多倍化及自花授粉与第四纪冰期时传粉者缺乏或传粉者改变对祖先种的定向选择作用有关,这种机制有利于增强物种适应冰期后严酷生境的能力(Stebbin,1957;Richards,1986;Kelso,1992)。依据上面的分析可以推测冰期后英格兰地区起初的严酷环境促使粉报春与另一种报春花杂交形成适应该环境的 *P. scotica*。

Guggisberg 等(2006)根据 *P. mistassinica* 的世系推断北美洲分化式样很可能与第四纪冰期有关,并且推断出 4 个可能的冰期避难所(阿巴拉契亚地区 Appalachians,纽芬兰岛 Newfoundland,美国中西部地区,白令海峡 Beringia 一带),这也是北美很多物种的冰期避难所。

2.2 日本的报春花属亲缘地理学研究

冰期来临时,物种会相应南迁,从而南部低纬度地区成为冰期避难所,积累了较高的单倍型多样性。而在冰期过后的回迁过程中,北部先锋居群有利于占据北方的广大地区,从而使北方的单倍型多样性相对较低(Cruzan & Templeton,2000;Hewitt,2000;Comes

& Kadereit,1998)。日本很多植物的亲缘地理学式样符合上述特征(Inamura 等,2000;Fujii 等,2002;Okaura & Harada,2002;Ohi 等,2003)。报春花属植物如 *P. cuneifolia* 和 *P. sieboldii* 也具这些特征。

Fujii 等(1999)对 *P. cuneifolia* 的亲缘地理进行了研究,结果表明在其分布区内含三大世系。北海道(Hokkaido)北部、库页岛(Sakhalin)、阿留申群岛(Aleutian Islands)等广大地区为北部世系,单倍型多样性相对单一;而在北海道南部及本州岛(Honshu)中部的地区存在六种单倍型。北部地区单倍型单一的原因很可能与该研究在这一地区选样有关,该地区的研究对象 *P. cuneifolia* ssp. *saxifragifolia* 具有自花授粉的能力(Kelso,1992)。自花授粉有助于物种在缺乏传粉者及严酷的环境条件下存活,但是会降低居群的遗传多样性水平(Hamrick,1994)。相反,在北海道南部和本州岛的研究个体均为 *P. cuneifolia* ssp. *cuneifolia*。这是一种异花授粉植物,需要一定的传粉者,适应温和的环境(Kelso,1992),这些都有利于更多单倍型的保存。此外,南北部的单倍型多样性差异也可能与冰期影响有关(Fujii 等,1999)。第四纪时,日本与亚洲大陆相连(Minato & Ljiri,1976;Ohsima,1990),陆桥主要存在于日本西部地区与朝鲜半岛、中国大陆之间,此外北部的北海道与俄罗斯远东地区通过库页岛相连。*P. cuneifolia* 在俄罗斯的远东地区有分布,但在朝鲜半岛及中国大陆地区并无分布,Fujii 等(1999)推测该物种北部及北海道现存的单倍型来自于库页岛的单倍型。而对于整个日本分布区内的 *P. cuneifolia* 而言,单倍型分布式样是由于北方祖先单倍型在更新世冰期和间冰期时经历过南迁和北移的反复交叉而逐步形成的(Fujii 等,1999)。日本分布区内的虎杖(*Polygonum cuspidatum*)与 *Primula cuneifolia* 有极相似的亲缘地理结构,预示着两者之间存在相似的历史成因(Inamura 等,2000)。

通过叶绿体片段序列分析及微卫星标记的研究表明,*P. sieboldii* 同样具有南高北低的遗传多样性分化式样(Honjo 等,2004),符合南北分布物种遗传分化的典型特征(Hewitt,1999,2000)。但 *P. sieboldii* 的亲缘地理学研究表明其具有更为复杂的演化式样。不同于 *P. cuneifolia* 的是该物种在我国东北、朝鲜半岛都有分布(胡启明,1990;Honjo 等,2004)。在冰期时,日本与朝鲜半岛间存在路桥。九州岛的单倍型属于相对古老的类型,说明该植物很可能在冰期时由亚洲大陆经路桥迁入日本。属于该世系的单倍型在北

方的数量很少是由于该南部世系很少迁移到了北方(Honjo 等, 2009)。而日本的北部世系则可能是该物种更北分布区内的祖先类型在冰期时向南扩散而形成的(Honjo 等, 2004)。*P. cuneifolia* 与 *P. sieboldii* 在北海道与本州岛北部等地区各自具有相同叶绿体单倍型, 但北海道与本州岛间的津轻海峡(Tsugaru Strait)形成于 10 万年前, 即使在末次冰期时也没有形成陆桥(Ohshima, 1990)。依据这个观点, 分处于津轻海峡南北两地的相同单倍型很可能是在海峡形成以前就已存在, 并经历了长期的隔离。但是通过核基因微卫星分析, *P. sieboldii* 在两地区间存在明显的遗传分化(Honjo 等, 2008), 这很可能与叶绿体基因组进化速率较慢有关。这也说明在分析物种的进化历史时应尽量使用不同基因组上的信息。

2.3 我国的报春花属亲缘地理学研究

我国的植物亲缘地理学研究起步较晚, 目前关于这方面的研究已陆续展开。近年来, 有关这方面的成果也陆续发表(Su 等, 2004, 2005; Zhang 等, 2005; Shen 等, 2005; Ge 等, 2002; Wang & Ge, 2006), 有力地推动了亲缘地理学在我国的发展。近年来报春花属植物的亲缘地理学研究也有了一定的积累。我国的中部和西南地区受冰期的影响较小, 不仅植物种类丰富, 还保存有大量的特有属和原始类群, 是可能的避难所和演化中心(应俊生, 1979; 王文采, 1992)。这两个地区有着丰富的报春花科植物。特别是我国的西南部(横断山区和东喜马拉雅)为报春花科的现代分布中心和多样化中心(胡启明, 1994)。Myers 等(2000)认为我国的中南地区是全球 25 个生物多样性的热点区域之一。应俊生(2001)对我国的中南部热点区域作了定义, 认为我国的横断山脉地区、华中地区和岭南地区是我国生物多样性研究中的热点地区。通过遗传多样性、亲缘地理学方法研究这些地区的报春花属植物, 有利于阐明热点地区内报春花属的辐射演化、迁移式样以及可能存在的冰期避难所, 弥补本属因缺乏化石记录等古植物学证据而难于准确推断其历史成因的不足。

Wang 等(2008a)应用叶绿体微卫星方法(cpSSR)得到的钟花报春分布区内的世系关系呈现出辐射状演化格局。处于中心位置的单倍型也具有最高的单倍型频率, 属于古老的类型。但其分布范围最广, 相对分散。这些占有古老单倍型的地区极有可能就是冰期避难所。单倍型网络中处于枝顶的单倍型分别由各个避难所的古老单倍型向外扩散时演化产

生。该结果与叶绿体序列数据的结果相吻合(王凤英, 2007)。与钟花报春分布区相近的偏花报春(*P. secundiflora*)所推断的冰期避难所也相对地分散(王凤英等, 2008b)。巢式分析(nested clade analysis)表明, 该物种主要经历了异域片断化的历史事件, 这和第四纪冰期及所处的地质条件密切相关(王凤英等, 2008b)。该物种经历了冰期与间冰期的生境扩张与收缩, 但由于横断山区复杂的地理条件, 其被限制在不同的冰期避难所中。但偏花报春的系统树表现出的分化式样不同于钟花报春(王凤英等, 2008b)。这两种报春花分化式样的差异应该是由于各自的起源时间不同所致。对这两个种的亲缘地理分析表明整个横断山区分化很大, 现存的很多分布点间由于地理阻隔而形成了很多个小型冰期避难所。

鄂报春与上述钟花报春和偏花报春的分布区有着很大的重叠, 并一直向东延伸到我国的广东、福建等沿海地区(胡启明, 1990)。该种的分布区涵盖了我国三个生物多样性热点地区。对其进行亲缘地理学研究将有助于揭示三个地区间的联系和差别。本种按形态差异可分为六个亚种。颜海飞等(2007)使用叶绿体微卫星检测了鄂报春整个分布区内的遗传多样性及亲缘地理结构方面的情况。鄂报春具有很高的遗传多样性水平($H_t = 0.971$), 居群间具有非常高的遗传分化水平($G_{st} = 0.971$)。比较之下, Nan 等(2002)采用 ISSR 的方法得到的遗传多样性水平相对较低($H_{sp} = 0.45$), 这与两种分析方法上的差异具有一定的关系外, 采样策略上的差异也是一个重要原因。Nan 等(2003)等选取的四川瓦屋山居群和湖北大老岭居群很可能属于同一个世系。因为瓦屋山在地理上紧挨着峨眉山, 而峨眉山的鄂报春与宜昌地区的鄂报春世系相同(颜海飞等, 2005, 2007)。

鄂报春强烈的遗传分化很可能与其所处的生境及第四纪影响有关。从叶绿体微卫星得到的单倍型分布看, 处于我国西南地区的居群各自占有不同的单倍型, 这与上述两种同属植物(钟花报春和偏花报春)有相近的历史成因。而中东部的一个分支, 相对古老的单倍型广泛分布在宜昌, 峨眉山, 以及广东的乳源等地, 这支中的其它单倍型与其具较近的演化关系, 推测这一地区经历过居群的快速扩张(颜海飞等, 2007)。基于叶绿体微卫星单倍型网络以及 trnL-F 序列得到的世系关系都表明云南一些居群与中东部的居群在世系上存在更密切的联系。但这两者与四川那部分居群存在较大分化, 这些世系很可能在冰期

之前就已形成,并分布到这些主要地区。在冰期时保存在各自的冰期避难所中,气温回暖之后发生过快速的居群扩张,或因地理阻隔经限制性基因流缓慢扩散后形成当前的分布格局(颜海飞等,2005;2007)。

总体来说,分布于横断山区和东喜马拉雅的钟花报春和偏花报春具有较高的遗传多样性,居群间的遗传分化较大。高的遗传多样性可能与这些物种具有自交不亲和的繁育系统有关(Wang 等,2008a;薛大伟等,2004)。通常情况下,异交植物具有较高的遗传多样性水平(Hamrick & Godt,1990)。该地区的其他科的物种同样表现出强烈的遗传分化,这表明可能与该地区复杂的地形、冰期的影响等有关(Ge 等,2005a, b)。与钟花报春和偏花报春具有强烈的遗传分化相似,分布范围更广的鄂报春、卵叶报春同样表现出强烈的遗传分化(Nan 等,2002,2003)。这些报春花属植物共同的特点是整体的遗传多样性高,居群间的遗传分化强烈。应用不同基因组上的遗传标记得到的结果差别比较大,这与不同的有效居群大小对遗传漂变等因素敏感程度不同有关,也与居群间的基因流方式的差异有关(颜海飞等,2007)。

3 总结与展望

报春花属的保育遗传学主要集中在生境片段化等因子对报春花属物种遗传多样性丧失及近交衰退等方面的研究,并据此提出恢复生境条件、恢复斑块间基因交流等保育措施。同时也应注意移栽个体的世系,以免干扰迁入地的基因库。这些研究让我们更加有效的保护报春花资源。另外,在当前全球气候变暖的大背景下,作为北温带植物的报春花属植物的生境条件将面临进一步恶化,开展报春花属植物响应气候变暖方面的保育遗传学研究将势在必行。目前开展的亲缘地理学研究确定出的几个冰期避难所和一些迁移式样,为该属响应气候变化的研究提供了参考。欧美的报春花属亲缘地理学研究由于采样点、研究个体都过少,所得的研究结论还显不足。我国地理条件复杂、报春花属植物资源丰富。亲缘地理学研究对于阐明报春花属的辐射演化、迁移式样及可能存在的避难所等演化历史有重要的意义。虽然,我国现阶段开展的该地区部分报春花种内的亲缘地理学研究得到了一些特定的分化式样,但这方面研究还处于起步阶段,还需要结合其他如生态习性、繁育系统等方面的研究使之不断地完善。

参考文献:

- Avice JC. 2000. Phylogeography: the history and formation of species[M]. Cambridge: Harvard University Press
- Bruun HG. 1932. Cytological studies in *Primula*[J]. *Symb Bot Upsal*, 1: 1—239
- Bullard ER, Shearer HDH, Day JD, et al. 1987. Survival and flowering of *Primula scotica*[J]. *J Ecol*, 75: 589—602
- Comes HP, Kadereit JW. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution[J]. *Trends plant sci*, 3: 432—438
- Cruzan MB, Templeton AR. 2000. Paleogeography and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record[J]. *Trends Ecol Evol*, 15: 491—496
- Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, et al. 2002. Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan[J]. *Plant Syst Evol*, 232: 21—33
- Fujii N, Ueda K, Watano Y, et al. 1999. Further analysis of intraspecific sequence variation of Chloroplast DNA in *Primula cuneifolia* (Primulaceae): implications for biogeography of the Japanese alpine flora[J]. *J Plant Res*, 112: 87—95
- Ge XJ, Chiang YC, Chou CH, et al. 2002. Nested clade analysis of *Dumina sinensis* (Rubiaceae), a monotypic genus from China based on organelle DNA sequences[J]. *Conserv Genet*, 3: 351—362
- Ge XJ, Zhang LB, Yuan YM, et al. 2005a. Strong genetic differentiation of the East-Himalayan *Megacodon stylophorus* (Gentianaceae) detected by Inter-Simple Sequence Repeats (ISSR)[J]. *Biodivers Conserv*, 14: 849—861
- Ge XJ, Zhou XL, Li ZC, et al. 2005b. Low genetic diversity and significant population structuring in the relict *Amentotaxus argotaenia* complex (Taxaceae) based on ISSR fingerprinting[J]. *J Plant Res*, 118: 415—422
- Glover BJ, Abbott RJ. 1995. Low genetic diversity in the Scottish endemic *Primula scotica*[J]. *New Phytol*, 129: 147—153
- Guggisberg A, Mansion G, Kelso S, et al. 2006. Evolution of biogeographic patterns, ploidy levels, and breeding systems in a diploid-polyploid species complex of *Primula*[J]. *New Phytol*, 171: 617—632
- Hamblen DJ, Dixon JM. 2003. *Primula farinosa*[J]. *J Ecol*, 91: 694—705
- Hamrick JL, Godt MJW. 1990. Allozyme diversity in plant species [M]//Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, et al. eds. *Plant Population Genetics*[M]. Sinauer: Sunderland, 43—63
- Hamrick JL. 1994. Genetic diversity and conservation in tropical forests[M]//Drysdales RM, John SET, Yopa AC (eds). *Proceedings in international symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed*. Asean-Canada. Forest Tree Centre Project. Muak-Lek, Saraburi, Thailand
- Hartl DL, Clark AG. 1997. *Principles of population genetics*[M]. 3rd eds. Sinauer: Sunderland
- Hewitt GM. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota [J]. *Biol J Linn Soc*, 68: 87—112
- Hewitt GM. 2000. the genetic legacy of the Quaternary ice ages [J]. *Nature*, 405: 907—913
- Honjo M, Kitamoto N, Ueno S, et al. 2009. Management units of the endangered herb *Primula sieboldii* based on microsatellite variation among and within populations throughout Japan[J]. *Conserv Genet*, 9: 845—853
- Honjo M, Ueno S, Tsumura Y, et al. 2004. Phylogeographic study based on intraspecific sequence variation of chloroplast DNA for the conservation of genetic diversity in the Japanese endangered

- species *Primula sieboldii*[J]. *Biol Conserv*, **120**:211—220
- Hu CM(胡启明). 1994. On the geographical distribution of the Primulaceae(报春花科植物的地理分布)[J]. *J Trop Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), **2**:1—14
- 胡启明. Primulaceae. 1990. In: Chen FH, Hu CM eds. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*(中国植物志)[M]. Beijing: Science Press, **59**:14—25
- Inamura A, Ohashi Y, Sato E, et al. 2000. Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA reflecting variety and geographical distribution of *Polygonum cuspidatum* (Polygonaceae) in Japan [J]. *J Plant Res*, **113**:419—426
- Kelso S. 1992. The genus *Primula* as a model for evolution in the Alaskan flora[J]. *Arctic Alp Res*, **24**:82—87
- Minato M, Ijiri S. 1976. *The Japanese Archipelago*[M]. 3rd eds. Tokyo: Iwanamishoten
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities[J]. *Nature*, **403**:853—858
- Nan P, Peng SL, Ren H, et al. 2002. Genetic diversity of *Primula ovalifolia* from Central and Southwest China based on ISSR markers[J]. *J Genet Mol Biol*, **13**:119—123
- Nan P, Shi SH, Peng SL, et al. 2003. Genetic diversity in *Primula obconica*(Primulaceae) from central and south-west China as revealed by ISSR markers[J]. *Ann Bot*, **91**:329—333
- Ohi T, Wakabayashi M, Wu S, et al. 2003. Phylogeography of *Stachyurus praecox* (Stachyuraceae) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes[J]. *J Jpn Bot*, **78**:1—14
- Ohshima K. 1990. The history of straits around the Japanese islands in the late-Quaternary[J]. *Quater Res*, **29**:193—208
- Okaura T, Harada K. 2002. Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese Beech(*Fagus crenata*) [J]. *Heredity*, **88**:322—329
- Randi E. 2007. Phylogeography of south European mammals [M]//Steven W, Nuno F(eds). *Phylogeography of Souther Refugia*[M]. Germany: Springer, 101—126
- Reisch C, Anke A, Röhl M. 2005. Molecular variation within and between ten populations of *Primula farinosa* (Primulaceae) along an altitudinal gradient in the northern Alps[J]. *Basic Appl Ecol*, **6**:35—45
- Richards AJ. 1986. *Plant Breeding Systems*[M]. London: Allen and Unwin
- Richards J. 2002. *Primula*[M]. New edition. London: B. T. Batsford Ltd
- Schaal BA, Hayworth DA, Olsen KM, et al. 1998. Phylogeography studies in plants: problems and prospects molecular ecology [J]. *Mol Ecol*, **7**:465—474
- Shen L, Chen XY, Zhang X, et al. 2005. Genetic variation of *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) based on cpDNA PCR-RFLPs: inference of glacial refugia[J]. *Heredity*, **94**:396—401
- Soltis DE, Gitzendanner MA, Stränge DD, et al. 1997. Chloroplast DNA intraspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America[J]. *Plant Syst Evol*, **206**:353—373
- Stebbins GL. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants[J]. *The Amer Naturalist*, **94**:1—13
- Su YJ, Wang T, Zheng B, et al. 2004. Population genetic structure and phylogeographical pattern of a relict tree fern, *Alsophila spinulosa* (Cyatheaceae), inferred from cpDNA *atpB-rbcL* intergenic spacers[J]. *Theor Appl Genet*, **109**:1 459—1 467
- Su YJ, Wang T, Zheng B, et al. 2005. Genetic differentiation of relictual populations of *Alsophila spinulosa* in southern China inferred from cpDNA *trnL-F* noncoding sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **34**:323—333
- Van Geert A, Van Rossum F. 2008. Genetic diversity in adult and seeding populations of *Primula vulgaris* in a fragmented agricultural landscape[J]. *Conserv Genet*, **9**:845—853
- Van Rossum F, Campos De Sousa S, et al. 2004. Genetic consequences of habitat fragmentation in an agricultural landscape on the common *Primula veris*, and comparison with its rare congener, *P. vulgaris*[J]. *Conserv Genet*, **5**:231—245
- Van Rossum F, Triest L. 2006. Fine-scale genetic structure of the common *Primula elatior* (Primulaceae) at an early stage of population fragmentation[J]. *Amer J Bot*, **93**:1 281—1 288
- Van Rossum F. 2008. Conservation of long-lived perennial forest herbs in an urban context: *Primula elatior* as study case[J]. *Conserv Genet*, **9**:119—128
- Wang FY(王凤英). 2007. Phylogeography of *Primula* in the East Himalaya-Hengduan Mountains(东喜马拉雅—横断山区报春花属代表种的亲缘地理学研究)[J]. Ph. D. Dissertation. Guangzhou: South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences
- Wang FY, Ge XJ, Gong X, et al. 2008a. Strong genetic differentiation of *Primula sikkimensis* in the east Himalaya-Hengduan Mountains[J]. *Biochem Genet*, **46**:75—87
- Wang FY, Gong X, Hu CM, et al. 2008b. Phylogeography of an alpine species *Primula secundiflora* inferred from the chloroplast DNA sequence variation(基于叶绿体 DNA 变异研究高山植物偏花报春的种内谱系地理结构)[J]. *J Syst Evol*(植物分类学报), **46**:13—22
- Wang HW, Ge S. 2006. Phylogeography of the endangered *Cathaya argyrophylla* (Pinaceae) inferred from sequence variation of mitochondrial and nuclear DNA[J]. *Mol Ecol*, **15**:4 109—4 122
- Wang WT(王文采). 1992. On some distribution patterns and some migration routes found in the eastern Asiatic region (cont.) (东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线(续)) [J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报), **30**:97—117
- Washitani I, Ishihama F, Matsumura C, et al. 2005. Conservation ecology of *Primula sieboldii*: Synthesis of information toward the prediction of the genetic/demographic fate of a population [J]. *Plant Spec Biol*, **20**:3—15
- Xue DW(薛大伟), Ge XJ(葛学军), Hao G(郝刚), et al. 2004. High genetic diversity in a rare, narrowly endemic primrose species: *Primula interjacens* by ISSR analysis(特有珍稀濒危植物景东报春遗传多样性的 ISSR 分析)[J]. *Acta Bot Sin*, **46**:1 163—1 169
- Yan HF(颜海飞), Peng CI(彭镜毅), Hu CM(胡启明), et al. 2007. Phylogeographic structure of *Primula obconica* (Primulaceae) inferred from chloroplast microsatellites(cpSSRs) markers (基于叶绿体微卫星研究鄂报春谱系遗传结构)[J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报), **45**:488—496
- Yan HF(颜海飞), Wang XL(王小兰), Hu CM(胡启明), et al. 2005. Phylogeography of *Primula obconica* Hance (Primulaceae) (鄂报春亲缘地理学的初步研究)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), **13**:526—532
- Ying TS(应俊生), Ma CG(马成功), Chang CS(张志松). 1979. Observations of the flora and vegetation of Mt. ShenNunGia in western HuPeh, China(鄂西神农架地区的植被和植物区系) [J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报), **17**:41—60
- Ying TS(应俊生). 2001. Species diversity and distribution pattern of seed plants in China(中国种子植物物种多样性及其分布格局)[J]. *Biodivers Sci*(生物多样性), **9**:393—398
- Zhang Q, Chiang TY, George M, et al. 2005. Phylogeography of the Qinghai-Tibetan Plateau endemic *Juniperus przewalskii* (Cupressaceae) inferred from chloroplast DNA sequence variation[J]. *Mol Ecol*, **14**:3 513—3 524