

杜芳.遗传多样性保护:国家公园自然生态系统原真性和完整性基础.国家公园,2023,1(1):27-33.

Du F.Conservation of genetic diversity, the fundamental for integrity and authenticity of terrestrial natural ecosystems in national parks.National Park,2023,1(1):27-33.

遗传多样性保护:国家公园自然生态系统原真性和完整性基础

杜 芳*

北京林业大学生态与自然保护学院,北京 100083

摘要:遗传多样性探究物种内个体间 DNA 水平的变异,是生物多样性的重要组成部分。遗传多样性直接影响着物种的适应和生态系统的功能,因此 2010 年和 2020 年缔结的联合国生物多样性公约均将保护遗传多样性列为生物多样性保护工作的目标之一,并呼吁在 2030 年联合国生物多样性公约行动方案中将遗传多样性的监测与保护列为工作重点。然而,遗传多样性保护属于种群遗传学的范畴,理论性较高,导致关于遗传多样性保护的研究多停留在学术层面,在保护实施过程中具体应用较少。一般来说资源的过度开发和生境破碎化等干扰方式会造成物种遗传多样性降低、种群间分化增加、基因流减少等遗传后果,使种群濒危进而影响到生态系统的原真性和完整性,但是在复杂生态系统中物种的繁殖特征、进化历史及生态因子也发生着作用。系统的回顾,梳理了 1996 年迄今我国重点保护野生树木的遗传多样性研究及保护案例(238 篇论文,150 种重点保护野生树木),指出了我国目前遗传多样性研究与物种保护割裂的现状。目前正处于我国国家公园建设的关键阶段,结合国际研究前沿,提出遗传多样性保护是国家公园自然生态系统原真性和完整性的基础。在国家公园建设中应该开展基于 DNA 序列的遗传多样性监测并重视有效种群大小等重要遗传多样性指标在具体物种保护过程中的应用。

关键词:种群遗传学;物种保护;有效种群大小;国家公园

Conservation of genetic diversity, the fundamental for integrity and authenticity of terrestrial natural ecosystems in national parks

DU Fang*

School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Genetic diversity, aims to reveal the variation in DNA sequence within species, is an important component of biodiversity. Maintain genetic diversity is recognized as one of the main goals of 2010 and 2020 CBD (Convention on Biological Diversity) because genetic diversity facilitates species adaptation and ecosystem function. In addition, it is suggested that genetic diversity monitoring and conservation should be listed as the action target in 2030 CBD. However, much of the study on population genetics or genetic diversity remained in academic area with little application in practical conservation management. Generally, despite influenced by biological and ecological factors, overexploitation of natural resources and/or habitat fragmentation might reduce genetic diversity, increase genetic differentiation and limit gene flow among populations and further influenced the integrity and authenticity of ecosystems. In this study I reviewed the genetic diversity focused on the China's critical endangered tree species since 1996 to date (238 studies, 150 endangered tree species). I found a high proportion (38%) of genetic studies had applied on endangered tree species but with few of the results applied to conservation management. Recently national parks have been listed as protected areas in China's official documents to protect the authenticity and integrity of natural ecosystems. Facing the great opportunity and challenges,

基金项目:国家公园研究院专项课题(KFJ-STZ-ZDTP-2022-001)

收稿日期:2023-05-10; **采用日期:**2023-07-20

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: dufang325@bjfu.edu.cn

I suggested monitoring and conservation of genetic diversity should be considered as the fundamental for the establishment and development of the national park in China. In addition, DNA based genetic diversity monitoring and important genetic factors such as effective population size should be strengthened as recommend by other international conservation policy.

Key Words: population genetics; species conservation; effective population size; National Park

1 种群遗传学是保护生物学的理论基础

种群遗传学是研究由于突变、随机遗传漂变、基因流和自然选择等进化驱动力所造成的物种内或近缘种间等位基因频率的分布和变化的学科,其主要目标是刻画自然种群的结构及适应^[1]。种群遗传学主要探究物种的微进化过程,在学科建立之始就被认为是保护生物学的理论基础^[2]。其核心指标是遗传多样性,用于推导基因流、遗传结构、有效种群大小等^[3]。遗传多样性(也叫遗传变异或遗传多态性指同一物种内或近缘种间不同个体间 DNA 序列的差异^[4])。当整体连续性景观受到破坏时,将伴随着遗传多样性下降、基因流减少、遗传分化加剧、随机遗传漂变效应增强、近亲繁殖严重,最终导致种群数量减少,影响物种的存续进而影响生态系统的完整性^[5-6]。然而与其他基于实验与观察的生物学相关学科相比,种群遗传学是一门依赖理论和计算的学科,更加抽象,这就造成了人们理解上的困难。正像俗语所说“从积极方面讲每一位生物学者都懂一点种群遗传学,但从消极方面讲很少有人理解种群遗传学”(The good point is everybody studying biology knows some population genetics. The bad point is not everyone studying biology can understand population genetics)。

目前,我国正在建设全世界最大的国家公园体系,规划了我国自然保护地建设和野生动植物保护未来 15 年的目标和任务。国家公园建设是建立在我国原有的自然保护地基础上的,以优先保护该地区的濒危和关键种为主要目标和任务,这就要求从保护生物学的理论基础,种群遗传学出发思考国家公园的建设与评价问题。这是非常重要的提升,因为在过去的保护工作中更重视物种多样性和生态系统多样性的评价与保护,而忽略了遗传多样性。事实上物种和生态系统多样性强调物种间及物种或群落与环境的互动,属于宏进化,遗传多样性体现物种内的 DNA 变异,属于微进化,微进化为宏进化提供了变异的源泉和基础。因此,遗传多样性的监测、评估、保护是国家公园生态系统原真性和完整性保护的核心和基础,应予以重视。

2 遗传多样性丧失的后果

遗传多样性的丧失往往不可逆,根据 Nei 等的推算,由于瓶颈效应造成的遗传多样性丧失大约需要 10^8 个世代才能恢复,这已经超过了许多物种的进化历程,因此遗传多样性保护对于物种的长期生存具有至关重要的意义^[7]。遗憾的是,根据最新一期 *Science* 封面研究论文的报导,自工业革命以来,由于栖息地的丧失和气候变化等因素,全球范围内物种的平均遗传多样性已经丧失了 10%—16%^[8]。在濒危物种中这种遗传多样性的丧失表现更为激烈,例如检测到濒危的动植物遗传多样性比其非濒危的近缘种更低^[9],濒危物种即使得到迁地保护后遗传多样性也比其原生地物种更小^[10]。

虽然遗传多样性的丧失不是物种濒危的原因而是结果^[11],但是通过遗传多样性研究可推测物种的遗传结构、基因流和有效种群大小^[12-13],这些参数有助于我们理解生物多样性和生态系统功能的维持机制及受威胁因素,为物种的有效保护提供支撑^[14]。在保护领域人们最关心的是有效种群大小(N_e),即维系一个理想种群的个体数量。虽然有效种群大小是一个理论值,却可反映物种真实的种群大小。这一点非常重要,因为在小种群中,由于遗传漂变的作用,等位基因固定或消失的时间短,遗传多样性变化大;当种群很大时,个体间容易达到随机交配,遗传漂变对其影响很小。实际上,当种群数量很低时,种群的每一个世代都会受到瓶颈效应的影响,而且这种效应能持续积累,因为小种群内能够发生的突变数目少,不能补偿遗传漂变带来的基因

丢失^[15]。

大量针对有效种群大小和实际调查种群大小的综合分析发现,尽管有浮动,实际调查种群大小与有效种群大小的比值约为 10:1 左右^[16-17]。这一点在水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)中得到验证。根据中性微卫星分子标记的估算水杉的有效种群大小为 1975,全基因组重测序估算水杉的有效种群大小约为 500,这个比例基本上与水杉的实际种群大小符合(目前水杉有原生母树 5695 株,其中湖北利川 5662 株,湖南龙山 5 株,重庆石柱 28 株,与华东师大王嵘教授交流)。因此,尽管存在争议,种群遗传学家仍然在 Science 撰文建议将有效种群大小 500 列为 2020 年的联合国生物多样性公约中保护遗传多样性保护的重要指标^[18]。

另外,在保护生物学领域人们更关心的单位是进化显著单元(ESU),在实际保护行为实施过程中,例如遗传多样性的评估和保护时 ESUs 可能比“物种”或“亚种”更加有效。这是因为 ESUs 是依据生态和遗传的独特性对濒危物种划分的种群类型,考虑了地理分布、种群间基因流和适应性性状等三个层面,对于维系物种的生存适应有重要的意义^[19]。

3 遗传多样性在濒危物种保护和恢复中的应用现状

联合国生物多样性公约 1992 年将遗传多样性列为生物多样性的三大组成之一,2010 年和 2020 年均将保护遗传多样性列为生物多样性保护工作的目标之一,并呼吁在 2030 年联合国生物多样性公约行动方案或其他保护计划中将遗传多样性的监测与保护列为工作重点^[20]。另外,遗传多样性保护也是多个国际或地区保护组织的重要工作内容,有些地区或国家甚至对此进行了立法,例如美国和加拿大濒危物种法。

在濒危物种保护和恢复方案的实施中,遗传多样性也是一个重要的考量指标。近期,科学家分析了 318 例(美国 100 例,澳大利亚 108 例,欧洲 110 例)濒危物种的恢复计划,这些计划在设计或者实施过程中约一半的案例(49.6%)中考虑到遗传多样性:其中美国 63%,澳大利亚 55%,欧洲 33%^[3]。作者分析美国大部分物种恢复方案中都考虑到遗传多样性这可能与他们有相关立法有关,欧洲国家的恢复方案中考虑遗传多样性的虽然整体较少,但是有些国家例如法国的物种恢复计划中有一半以上也考虑到了遗传多样性^[3]。

许多国家和地区也制定了长期的遗传多样性保护计划。比如欧盟 2012 年就达成一致,在 33 个欧洲国家中开展针对 86 个树种,2737 个种群,1967 个保护单元开展遗传多样性研究与保护工作^[21];美国加州在 2020 年启动了加州保护基因组项目(www.ccgproject.org),该项目目标宏大,首期决定对 153 个类群开展基因组测序或者重测序,两年拨款 1200 万美金资助加州 10 所大学,68 个实验室的 114 位独立研究员解析这些物种全基因组水平的遗传多样性,并将这些研究方法和成果用于加州的物种保护^[22-23]。

我国遗传多样性保护与应用情况怎么样?为了回答这个问题,本研究以 2021 年公布的《国家重点保护野生植物名录》中重点保护野生树木包括重点保护木本植物,乔木、灌木共计 392 种为对象,梳理其遗传多样性研究及应用案例。以物种名、遗传多样性、分子标记等关键词作为搜索依据在公开的学术数据库 Web of Science 和 CNKI 核心期刊中检索重点保护野生树木的种群遗传研究。需要说明的是,本分析主要关注种群遗传水平的研究,即每个种至少涵盖了两个种群及以上,每个种群至少四个个体,个体总数不少于 8 个个体的研究案例,因为只有这样才能估算遗传多样性及遗传分化。最终,检索到 1996 年至 2022 年 10 月共计有 238 篇论文开展了针对重点保护野生树木的遗传多样性研究,覆盖了 150 种重点保护野生树木,占全部重点保护野生树木的 38%。这 150 个树种遗传多样性的研究案例中有一半以上的研究方法(56.2%)采用了微卫星分子标记,基于 DNA 序列的遗传多样性研究少,仅占有研究方法的 20.6%(图 1)。

这些保护物种遗传多样性的研究是否应用到了具体的保护实践中?为了回答这一问题,对这 238 篇遗传多样性研究论文(涉及到 150 个重点保护野生树木)的作者单位进行了分析,并假设如果基层保护单位参与了这些遗传多样性研究并在论文上署名,那么会对当地的保护起到帮助作用。这种假设有一定的局限性,很有可能遗传多样性研究对保护实施过程进行了具体指导,但具体参与的人员并未包含在论文作者中,而是体现在项目汇报、工作总结中。但是因为不能公开获取这些资料,因此仅针对公开发表的论文进行分析。结果

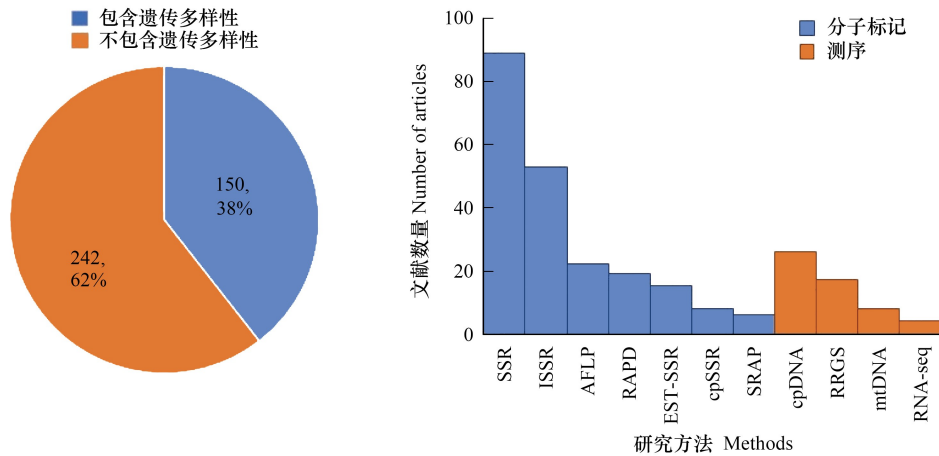


图1 国家重点保护野生树木的遗传多样性研究统计

Fig.1 Genetic diversity study on the critical endangered tree species in China

SSR:简单重复序列或微卫星标记;ISSR:简单重复序列间隔区;AFLP:扩增片段长度多态性;RAPD:随机扩增多态性 DNA;EST-SSR:表达序列标签微卫星;cpSSR:叶绿体微卫星;SRAP:相关序列扩增多态性;cpDNA:叶绿体 DNA;RRGS:简化基因组测序;mtDNA:线粒体 DNA;RNA-seq:转录组测序

显示这 150 种重点保护野生树木的遗传多样性研究论文,第一作者来自大学的最多(占 59.6%),国家级科研院所与地方和行业研究所次之,分别占 22.7%与 10.9%。而来自地方保护地(区)的均为合作作者,仅占文献的 2.9%(图 2)。这说明,我国的遗传多样性的研究与大多数国家一样,大多停留在理论研究和学术讨论,与具体的保护实践联系较少^[24-25]。

4 国家公园建设中的遗传多样性保护

自 2021 年 10 月我国宣布正式设立第一批国家公园至今展开了许多讨论,尤其是国家公园有效保护国家重要自然生态系统原真性和完整性受到极大关注。如果从进化的角度出发,那么生态系统多样性和物种多样性属于“宏进化”的范畴,而遗传多样性主要关注物种内或近缘种间的遗传变异及适应,属于“微进化”的范畴。关注生态系统原真性与完整性就要全面综合考虑“宏进化”与“微进化”过程。生态系统的原真性与完整性体现在从微观到宏观的各个层次:比如,物种的基因型差异决定了物种的性状,而性状尤其是功能性状决定生态系统的功能,当生态系统功能发生改变时不仅会影响物种的表型性状更可能影响物种的基因型(图 3)。目前,从基因组水平来研究物种或群落的遗传变异与环境或景观特征之间的相互作用,量化环境或景观变化引起的遗传变异在基因组水平的响应,是一门新兴学科景观基因组学的主要研究内容,也是生态适应研究的

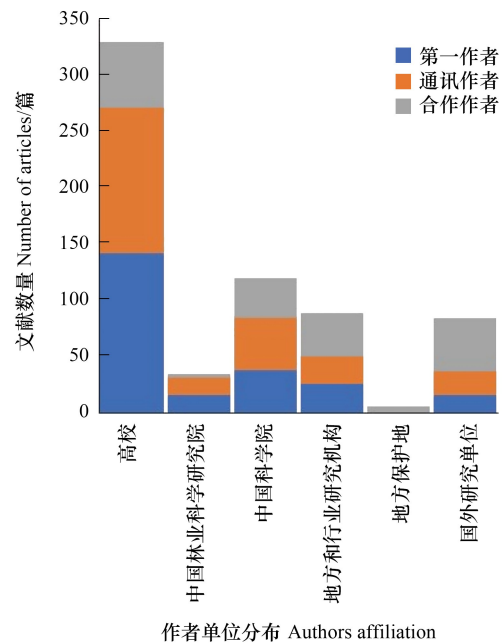


图2 国家重点保护野生树木遗传多样性研究发表论文的作者单位分布情况

Fig.2 Affiliation of authors on the genetic diversity study of critical endangered tree species in China

高校:中国本科院校和专科院校;地方和行业研究机构:省、市等地方农林业科学院和研究机构;地方保护地:自然保护区,林场和公园管理处等

热点^[26]。

综上,遗传多样性关注物种内 DNA 水平的变异,是维系物种多样性和生态系统多样性的基础,也应当成为检测的核心指标。但是国家公园已经公布的五项国家标准(GB/T 39736—2020《国家公园总体规划技术规范》;GB/T 39737—2021《国家公园设立规范》;GB/T 39738—2020《国家公园监测规范》;GB/T 39739—2020《国家公园考核评价规范》;GB/T 39740—2020《自然保护地勘界立标规范》)均未将遗传多样性列为考量指标,大量的遗传多样性研究数据停留在研究领域,遗传多样性保护在国家公园建设和实施中的使命任重而道远。

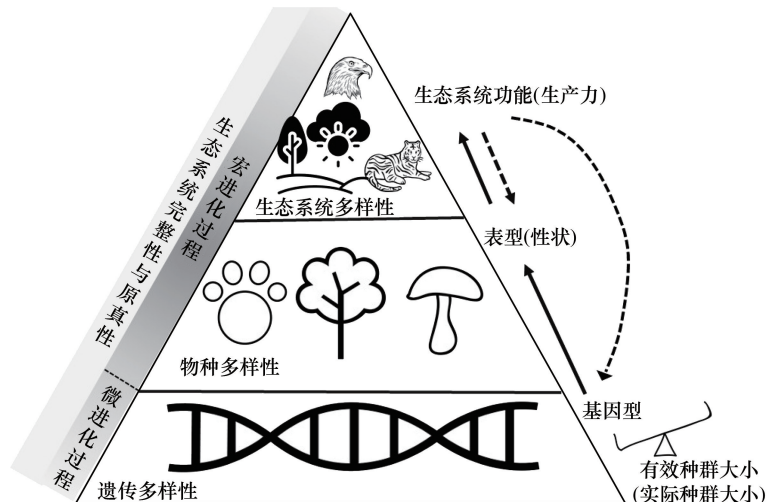


图3 生态系统完整性与原真性需要综合考虑宏进化及微进化过程

Fig.3 A schematic model showing the integrity and authenticity of ecosystems needs to consider both macro- and micro-evolution

本研究针对遗传多样性保护与国家公园建设,提出“应该做什么?具体怎么做?”的问题并提供建议。针对应该做什么问题,应将基于 DNA 序列的遗传多样性检测列为国家公园总体规划、设计和监测的范围。比如国家公园中多少个物种或种群在设计之初就考虑到遗传多样性?这些考虑遗传多样性的物种或种群占该国家公园保护物种或国家重点保护野生动植物的比率是多少?以年为单位这些物种或种群遗传多样性保护的进展如何等应该作为考量的标准。以上问题是国际上许多国家公园及保护地正在实施的标准,也符合科学家对联合国生物多样性公约的期望^[17]。我国的科研人员目前已经针对国家重点保护野生动植物开展了大量的遗传多样性研究,但是这些研究有两个特点。第一,大多数的遗传多样性研究利用了分子标记技术,比如濒危树木遗传多样性研究中利用分子标记的研究占 79.4%,分子标记有易操作,成本低等优点,但缺点是其仅为“标记”,不含 DNA 序列信息,具有局限。现阶段测序技术及数据分析能力已经有了很大的发展,从全基因组序列解析或探讨物种的濒危机理和适应方式已经成为可能^[26-27]。第二,大多数遗传多样性研究停留在理论研究和科研探讨阶段,比如在濒危树木研究领域,仅有 2.9%的保护地相关单位人员参与了 150 种重点保护野生树木的论文发表(图 2)。这就要求在今后的国家公园设计和建设过程中呼吁科研人员与国家公园工作人员联合起来,形成经专家论证的分子技术操作和遗传多样性分析流程,鼓励国家公园工作人员以各种方式分享遗传多样性保护的经验和成果。

在国家公园开展基于 DNA 序列的遗传多样性工作前提下提出应该怎么做的如下建议。首先应该重视有效种群大小。遗传多样性反应物种 DNA 水平的变异,但是遗传多样性的保护不能仅根据遗传多样性高或者低这样的机械指标,因为物种的遗传多样性受进化历史、繁殖方式甚至干扰方式等多因素的影响,不同物种间也没有遗传多样性多高就是好的标准^[28-29]。但是,由遗传多样性推导而来的有效种群大小至少在一定层次上反应了实际种群大小,作者同意科学家对联合国生物多样性公约的建议,将有效种群大小数量 500 为一个

阈值,至少是一个参考^[18]。其次,在国家公园物种保护过程中应确定物种的进化显著单元(ESUs)^[19],并以此作为保护和监测方案制定的有效依据。ESUs 是依据生态和遗传的独特性对濒危物种划分的种群类型,保护生物学家尤其是保护遗传生物学家认为这种基于遗传多样性的物种保护单位在实际操作中甚至比“物种”这个概念更具操作性。在国家公园的设计和实践中应推广以“进化显著单元(ESUs)”为单位的保护和实践。

致谢:感谢中国科学院植物研究所罗毅波研究员邀请并讨论形成本文大纲,华东师范大学王嵘教授就水杉遗传保护进行讨论,北京林业大学雷光春教授介绍联合国生物多样性公约中遗传多样性的保护及评价,崔国发教授介绍我国国家公园建设的进展,北京林业大学生态与自然保护学院博士生罗艳君和刘可可硕士协助制图一和图二,硕士生秦伟同学帮助检索参考文献。

参考文献 (References):

- [1] Gillespie H J. Population genetics: A Concise Guide Johns Hopkins University Press, 1998.
- [2] Ehrenfeld D. Biological conservation. Holt, Rinehart and Winston, New York, 1970.
- [3] Pierson J C, Coates D J, Oostermeijer J G B, Beissinger S R, Bragg J G, Sunnucks P, Schumaker N H, Young A G. Genetic factors in threatened species recovery plans on three continents. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2016, 14(8): 433-440.
- [4] Ellegren H, Galtier N. Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17(7): 422-433.
- [5] 苏金源, 燕语, 李冲, 李丹, 杜芳. 通过遗传多样性探讨极小种群野生植物的致濒机理及保护策略: 以裸子植物为例. *生物多样性*, 2020, 28(3): 376-384.
- [6] Young A, Boyle T, Brown T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(10): 413-418.
- [7] Nei M, Maruyama T, Chakraborty R. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1975, 29(1): 1.
- [8] Expósito-Alonso M, Booker T R, Czech L, Fukami T, Gillespie L M, Hateley S, Kyriazis C C, Lang P L M, Leventhal L, Nogués-Bravo D, Pagowski V A, Ruffley M, Spence J, Toro Arana S E, Weiß C L, Zess E K. Genetic diversity loss in the Anthropocene. *Science*, 2022, 377(6613): 1431-1435.
- [9] Spielman D, Brook B W, Frankham R. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(42): 15261-15264.
- [10] Wei X Z, Jiang M X. Meta-analysis of genetic representativeness of plant populations under *ex situ* conservation in contrast to wild source populations. *Conservation Biology*, 2021, 35(1): 12-23.
- [11] 张大勇, 姜新华. 遗传多样性与濒危植物保护生物学研究进展. *生物多样性*, 1999, 7(1): 31-37.
- [12] Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1990, 52(1): 241-295.
- [13] Gillespie R. Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science*, 2004, 303(5656): 356-359.
- [14] Ellstrand N C, Elam D R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1993, 24: 217-242.
- [15] Kimura M. Evolutionary level. *Nature*, 1968, 217(5129): 624-626.
- [16] Frankham R. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research*, 1995, 66(2): 95-107.
- [17] Nils R, Linda L, Ola H. Do estimates of contemporary effective population size tell us what we want to know? *Molecular Ecology*, 2019, 28(8): 1904-1918.
- [18] Laikre L, Hoban S, Bruford M W, Segelbacher G, Allendorf F W, Gajardo G, Rodríguez A G, Hedrick P W, Heuertz M, Hohenlohe P A, Jaffé R, Johannesson K, Liggins L, MacDonald A J, Orozco-Wengel P, Reusch T B H, Rodríguez-Correa H, Russo I R M, Ryman N, Vernesi C. Post-2020 goals overlook genetic diversity. *Science*, 2020, 367(6482): 1083-1085.
- [19] Funk W C, McKay J K, Hohenlohe P A, Allendorf F W. Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(9): 489-496.
- [20] Hoban S, Bruford M, D'Urban Jackson J, Lopes-Fernandes M, Heuertz M, Hohenlohe P A, Paz-Vinas I, Sjögren-Gulve P, Segelbacher G, Vernesi C, Aitken S, Bertola L D, Bloomer P, Breed M, Rodríguez-Correa H, Funk W C, Grueber C E, Hunter M E, Jaffe R, Liggins L, Mergeay J, Moharek F, O'Brien D, Ogden R, Palma-Silva C, Pierson J, Ramakrishnan U, Simo-Droissart M, Tani N, Waits L, Laikre L. Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biological Conservation*, 2020, 248: 108654.

- [21] Lefèvre F, Koskela J, Hubert J, Kraigher H, Longauer R, Olrik D C, Schüller S, Bozzano M, Alizoti P, Bakys R, Baldwin C, Ballian D, Black-Samuelsson S, Bednarova D, Bordács S, Collin E, De Cuyper B, De Vries S M G, Eysteinnsson T, Frýdl J, Haverkamp M, Ivankovic M, Konrad H, Koziol C, Maaten T, Notivol Paino E, Öztürk H, Pandeva I D, Parnuta G, Pilipovič A, Postolache D, Ryan C, Steffenrem A, Varela M C, Vessella F, Volosyanchuk R T, Westergren M, Wolter F, Yrjänä L, Zariņa I. Dynamic conservation of forest genetic resources in 33 European countries. *Conservation Biology*, 2013, 27(2): 373-384.
- [22] Erin T, Joscha B, Bradley S H. The phylogeny of California, and how it informs setting multi-species conservation priorities. *The Journal of Heredity*, 2022, 113(6): 597-603.
- [23] Shaffer H B, Toffelmier E, Corbett-Detig R, Escalona M, Erickson B, Fiedler P, Gold M, Harrigan R, Hodges S, Luckau T K, Miller C, Oliveira D R, Shaffer K E, Shapiro B, Sork V, Wang I J. Landscape genomics to enable conservation actions: the California Conservation Genomics Project. *Journal of Heredity*, 2022.
- [24] Laikre L. Genetic diversity is overlooked in international conservation policy implementation. *Conservation Genetics*, 2010, 11(2): 349-354.
- [25] Liu C N, Li Y Y, Wang R, Chen X Y. Genetic factors are less considered than demographic characters in delisting species. *Biological Conservation*, 2020, 251: 108791.
- [26] 王天瑞, 冯力, 杜芳. 生态适应研究新方法: 从种群遗传学到景观基因组学. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(2): 167-178.
- [27] Feng L, Du F K. Landscape genomics in tree conservation under a changing environment. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 822217.
- [28] 杜芳. 生态适应与谱系地理学森林生态学(李俊清主编)高等教育出版社, 2017.
- [29] 杜芳, 苏金源, 王艳丽. 分子遗传学在极小种群野生植物保护中的应用珍稀濒危植物种群与保护生物学研究(董鸣臧润国主编)高等教育出版社, 2022.