

杂交产生的遗传危害——以植物为例

王峥峰 彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要: 杂交是自然界的普遍现象,并在农林业生产中发挥着重要作用,但如不注意亦会带来遗传危害。当把两个遗传差异较大的物种(种群)混植在一起时,我们要考虑远交衰退的危害,即杂交破坏了亲代具有的共适应等位基因组合,导致杂交后代适应性的降低;当杂交发生在两亲本个体(或花粉)数量悬殊时,我们就要考虑遗传同化的危害,即小种群一方由于产生自己“纯”后代数量的减少而被前者“稀释”掉,导致小种群遗传特异性丧失或灭绝。另外,当杂交体具有杂种优势时,它可取代亲本,威胁到亲本的生存;如果有害物种(种群)由渐渗杂交获得某种优良性状(抗病、抗药、抗逆性等)时,可能失去控制,造成生态危害。针对杂交在这几个方面潜在的遗传危害,本文在濒危物种的迁地和就地保护、生态恢复中的种源选择等方面提出相应的建议和措施。

关键词: 共适应,远交衰退,遗传同化,杂种优势,渐渗杂交

中图分类号: Q16 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2003)04-0333-07

Plant hybridization and its harmful genetic consequences

WANG Zheng-Feng, PENG Shao-Lin

South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

Abstract: Hybridization is common in nature, and widely used to create new breeds in agriculture. However, it can cause harmful consequences. Outbreeding depression can occur when adaptive gene complexes in one species (or population) are broken down by the immigration of genes that are adapted to some other environment. This causes mal-adaptation of progeny, lowering the future species (population) fitness. Genetic assimilation may dilute the genetic diversity of a small population if it hybridizes with a larger population of a different species. That is, no genetically “pure” progeny will be produced by small populations if their parents have a high probability of hybridizing. Hybrid offspring may be fitter than either parent due to heterosis, and may spread at the expense of the parent strain, and ultimately replace it. Through introgression, species or populations may also gain some adaptive traits such as resistance to disease, adversity, or pesticides, which they have never shown before, thus making them more difficult to control. Implications and suggestions concerning *in situ* and *ex situ* conservation of endangered species, ecological restoration and so on are proposed.

Key words: coadaptation, outbreeding depression, genetic assimilation, heterosis, introgression

杂交包括种间(interspecies)杂交和种内(intraspecies)杂交两种形式:前者指不同物种个体之间的交配行为,后者指物种的不同亚种、族(race)、种群个体等之间的交配行为(Rhymer & Simberloff, 1996)。杂交现象虽在自然界普遍存在,并且是农林业生产中培育新品种的重要方式,但如不注意,亦

会产生危害。

当前,杂交主要有3个方面的危害:一是由远交衰退导致的种群后代适应性降低;二是由遗传同化造成的小种群遗传特异性丧失;三是由于杂种优势或渐渗杂交导致有害物种(种群)获得某些优良性状,造成生态危害。

1 共适应(coadaptation)和远交衰退

共适应最早由 Dobzhansky (1937 ,1948)提出 ,是指不同生境(地区)中的种群个体 ,各自拥有适应当地生境的特有等位基因组合 ,如果它们相互之间杂交(交配)将可能打破这种组合 ,引起后代适应能力降低 ,即远交衰退。共适应有两种形式 :本地适应(local adaptation)和内共适应(intrinsic coadaptation) (Templeton ,1986)。

本地适应是指在不同生境中 ,各种群由于选择作用 ,不同基因位点上的等位基因拥有不同的频度变化 ,这种频度变化组合在一起形成种群的适应性。如种群 1 和种群 2 中 ,A 和 B 基因各有两个等位基因 : A_1 、 A_2 和 B_1 、 B_2 。种群 1 中 ,适应性等位基因的频度分别是 A_1 为 0.75 , B_1 为 0.25 ;而在种群 2 中 ,适应性等位基因的频度分别是 A_1 为 0.25 , B_1 为 0.75 ,由此构成了种群 1 和种群 2 不同的本地适应性。但本地适应并非必定导致共适应(即多基因等位基因组合) ,选择有时仅仅作用于单个基因上 ,即单个基因中的等位基因频度变化形成种群适应性。

内共适应又包括两种不同的形式 ,即不同染色体组合或不同基因组合所产生的适应。前者例如在减数分裂中 ,如果染色体配对是正常的 ,产生的后代也将正常 ;相反 ,如果染色体的配对不正常 ,出现数量、结构不相配 ,就将产生不正常的后代或后代不育。后者例如基因型 A_1B_1 或 A_2B_2 的个体在某些情况下适应性大于基因型 A_1B_2 或 A_2B_1 的个体。内共适应多由等位基因无法自由组合而产生 ,如种群之间的隔离、种群的减小等。在实际的研究中 ,上述几种情况并不容易分辨出 ,多数研究也只是笼统地提到共适应。

Montalvo & Ellstrand(2001)对 6 个 *Lotus scoparius* 种群的研究表明 ,远交衰退存在于不同种群的交配后代中。在温室的均一环境中 ,种群间的遗传距离(genetic distance)越大 ,远交衰退(指标为每朵花所产生的种子和种子萌发率)表现越强烈 ;而把远交萌发的幼苗移植到野外的两个不同地点后 ,在一个地点一年半左右时间移植的个体全部死亡 ,另一地点只有 55% 的个体存活。综合研究表明 ,与正常交配比较 ,远交导致后代的适合度下降 40% ~ 50%。

在此 ,一个有意思的问题是 :这些种群在自然状

况下有没有杂交 ? 是否也有远交衰退 ? Montalvo & Ellstrand(2001)的解释是种群之间存在自然的杂交 ,但这些杂交后代生活在特殊的杂交生境(hybrid habitat)中 ,这些生境人为不可模拟 ,且种群自然杂交的远交衰退程度小于人为杂交。

有时远交所导致的衰退可能不在 F_1 代表现出来 ,反而造成杂种优势 ,但适应性下降将在 F_2 或更后的几代表现出来(Keller *et al.* ,2000 ;Montalvo & Ellstrand 2001)。这是由于 F_1 代仅仅继承了双亲的共适应等位基因 ,还未出现交换组合 ,之后的 F_1 个体之间的交配或回交就会打破共适应等位基因间的组合 ,导致后几代个体适应性的降低。如种群 1 和种群 2 分别拥有适应性基因型 AABBCc 和 aabbcc ,当两个种群个体相互杂交后 ,杂种第一代(F_1)基因型将为 AaBbCc ,并未打破原有等位基因间的组合 ,表现出杂种优势 ;但当 F_1 代个体之间相互交配 ,将形成不同的等位基因组合 ,如 AabbCc ,此时适应性基因型不再存在 ,引起个体适应性的降低(图 1) ,导致远交衰退。

远交衰退多发生在两个种群(物种)的遗传差异较大时(Ledig ,1986) ,判断远交衰退是否发生的方法之一就是看种群之间遗传分化的大小(图 2) ,只有遗传分化超过某一界限 ,远交衰退才会发生。但遗憾的是 ,至今并无明确的数值界限 ,这主要是我们对共适应中的等位基因组合形式如何、选择适应的方向(即各等位基因组合到底适应生境中哪种生态因子)如何、组合固定的速度、与自然选择强度之间的关系以及共适应与种群大小、种群隔离、种群动态平衡状况等不甚了解所造成的。因此在遗传分化的基础上 ,我们还是要具体从后代表型上(如种子产量、种子的存活率、生长状况等)判断远交衰退发生与否。

Templeton(1986)认为对于大种群来说 ,远交所带来的危害远抵不上小种群 ;因为在大种群中 ,远交所破坏的“旧”的共适应组合将很快由新的共适应组合所填补(自然选择作用) ,而小种群缓冲效力低 ,并易受种群统计学(demography)影响而灭绝。另外 ,自交、花粉或种子传播距离小的物种也易受远交衰退的影响(Keller *et al.* ,2000)。

远交衰退甚至可以发生在非常小的空间尺度上 ,如 30 m (Knapp & Dyer ,1998)。但是由于人类改变自然环境的速度非常快 ,即使本地适应的物种

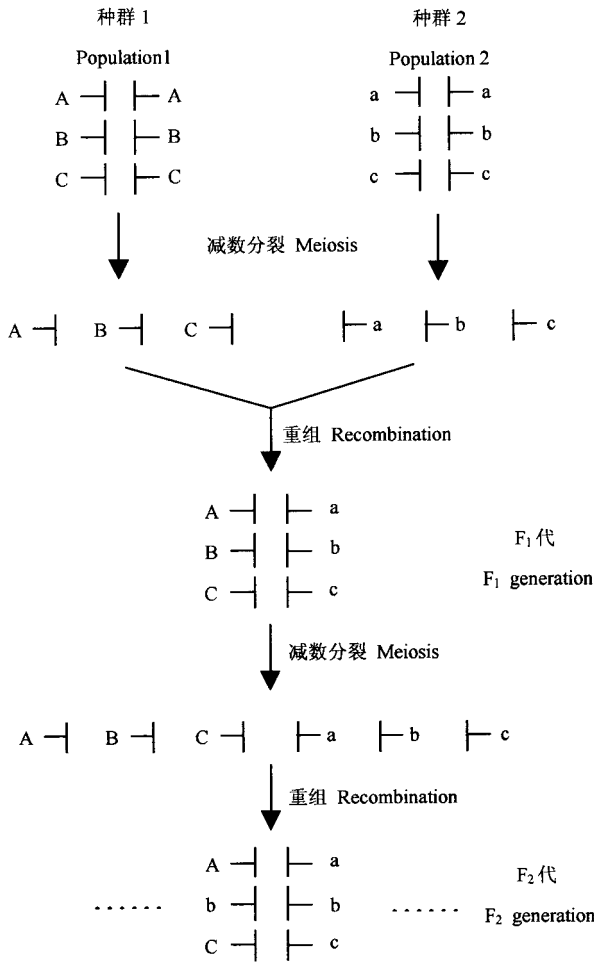


图 1 拥有不同适应性基因型的种群杂交

Fig. 1 Hybridization between populations with different adaptive genotype

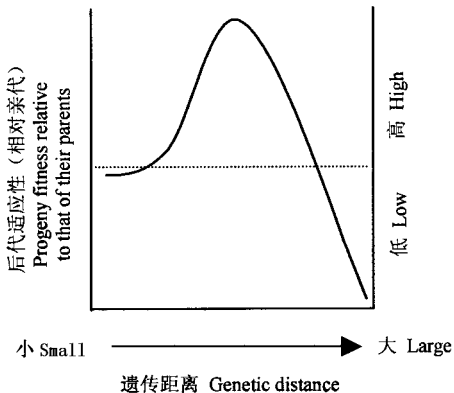


图 2 遗传距离和后代适应性的关系(仿 Ellstrand & Schierenbeck 2000)

Fig. 2 Genetic distance and adaptation of hybrids (from Ellstrand & Schierenbeck, 2000)

也会因快速的环境变化而变得不适应,因此从外地引进新的种群进行本地种—非本地种的杂交还是可以带来新的基因型,以适应突变的环境,此时可以不用过多考虑远交衰退现象,但遗传同化的威胁亦需注意。

2 遗传同化

所谓遗传同化 (genetic assimilation) (张大勇, 姜新华, 1999), 也有人称为遗传均一化 (genetic homogenization)、遗传没化 (genetic swamping), 多指两个可相互杂交种群中的一方个体数量远大于另一方时, 两者的相遇将使小种群个体更多地与大种群的个体交配 (杂交), 减少了小种群个体之间交配产生属于自己“纯”后代的比例, 从而被大种群“稀释”掉。

关于遗传同化研究较多的是岛屿种群, 因其种群通常较大陆种群小, 受遗传同化的可能性更大 (Levin *et al.*, 1996; Rieseberg & Swensen, 1996; 张大勇, 姜新华, 1998), 对此一个被广泛引用的典型例子是卡特琳娜红木 (*Cercocarpus traskiae*) (Levin *et al.*, 1996; Rieseberg & Swensen, 1996; 张大勇, 姜新华, 1999), 其濒危的主要原因之一就是与其广布近缘种 *C. betuloides* 的杂交, 在此不再赘述。

人为活动是造成当前遗传同化的主要因素, 如美国花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 的原生种群被保护在美国加利福尼亚地区的几个保护区内, 但作为优良林木, 该物种已被广泛种植在保护区的周围, 这些来自不同地区的人工种群的花粉不可避免地影响到了原生种群的遗传结构, 使原生种群失去了应有的遗传特异性, 减少了保护的价值 (Frankel *et al.*, 1995)。相似的例子还有北加利福尼亚黑胡桃树 (*Juglans hindsii*), 人工种植的黑胡桃树花粉大面积传播实际上摧毁了原生种群的遗传特异性 (Knapp & Dyer, 1998)。同样, 大面积种植的农作物也已威胁到了其野生近缘种的生存 (Ellstrand *et al.*, 1999)。

从交配系统的角度说, 自交不亲合的物种受遗传同化危害的可能性更大 (Levin *et al.*, 1996), 因为自交不亲合机制防止种群内具有相同基因型的个体间的相互交配 (即无法产生正常后代), 如果种群变小, 减少了不同基因型的个体, 就会增大种群内个体与其他近缘种群杂交的比例。

对于遗传同化,我们需要注意的是只有当两个杂交种群的某一方个体(或花粉)数量远大于另一方,同时两者之间的杂交又非常频繁时,杂交才会有较大的遗传危害(Levin *et al.*, 1996; Rieseberg & Swensen, 1996; Runyeon-Lager & Prentice, 2000),即当大种群产生的花粉远多于小种群时,小种群因柱头被大种群花粉所侵占,无法传粉给自己的个体,而小种群产生的花粉又多被授粉给大种群,导致小种群无法产生自己“纯”的后代。此时如果杂交体又具有非常大的适应性时,杂交的危害又表现为杂种优势,杂交体可竞争排斥亲本,取代其生态位。

3 通过杂交获得优良性状

种群通过杂交获得优良性状有两种方式:一是通过杂种优势,二是通过渐渗杂交。

3.1 杂种优势

杂种优势是指杂种一代在生长势、生活力、抗逆性、产量和品质等方面优于亲本的表现。对于杂种优势有两种解释(Ledig, 1986):一是显性假说(dominance hypothesis),即近交增加了有害等位基因纯合度几率,而杂交屏蔽住了隐性有害等位基因;二是超显性假说(overdominance hypothesis),即杂交体种群的杂合度越高,其适合度越大。这两个假说对于杂种优势有着不同的理解:前者认为杂种优势并非随处表现;而后者认为只要种群杂合度(杂交程度)越大(杂交)种群适合度就越大。对于这两个假说,当前都有研究支持,但第一个假说被更多学者认同。

杂交虽是农林业生产中的重要育种手段,但也会带来一定的危害。如互花米草(*Spartina alterniflora*)是在20世纪70年代中期从美国东部引进美国南部 San Francisco 湾的, RAPD(Daehler & Strong, 1997)和 cpDNA(Anttila *et al.*, 2000)研究证实它可和当地物种 *S. foliosa* 发生杂交,杂交体可与 *S. foliosa* 回交。杂交体开花时间介于两亲本之间,其花粉的数量多、存活率大,可以竞争过 *S. foliosa* 的花粉,对 *S. foliosa* 生存造成威胁(Anttila *et al.*, 2000),同时杂交体有着和 *S. foliosa* 不同的生态适应性,也可取代原有 *S. foliosa* 而对当地生态环境造成危害(Daehler & Strong, 1997)。这一方面的例子还可见于杂交体 *Typha glauca* 对本地亲本 *T. latifolia* 的生态威胁,其另一亲本为19世纪前叶引入北美东海岸

的 *T. angustifolia*(Kuehn *et al.*, 1999)。

值得一提的是,杂种优势一般指杂种第一代,其后杂交体的自交虽然也可能存在衰退现象,如上段提到的 *T. glauca*(Kuehn *et al.*, 1999),但这种衰退和远交衰退的意义明显不同。在杂种优势中,杂交的遗传危害在于杂交体取代亲本,威胁到亲本的生存,杂交体后代衰退与否并不改变这一趋势;而远交衰退中,杂交体(F_1 代或后代)并不取代亲本,但作为亲本的后代,其低的适应性影响到亲本的正常更新。

3.2 渐渗杂交(introgressive hybridization)

渐渗杂交最早由 Anderson & Hubricht(1938)所定义,指两物种的杂交后代与亲本反复回交,把某一亲本的性状带至另一亲本(Rieseberg & Wendel, 1993)。之后,随着人们对渐渗杂交认识的加深,其概念、范围逐渐扩展,包括了种、亚种、族和种群水平的个体杂交,泛指某一种群的基因被整合到另一种群中(Rieseberg & Wendel, 1993),即某一种群可以通过渐渗杂交的方式从另一种群获得原来不拥有的某种优良性状,如抗病性、抗药性、抗逆性等。

Ellstrand *et al.* (1999)总结了全球13种主要的农作物和其野生近缘种的杂交后发现,有7种作物可通过渐渗杂交方式把其优良性状传给野生近缘杂草,使杂草的适应力增强。

随着转基因生物的环境释放,人们又普遍忧虑转基因生物的野生近缘种可能通过渐渗杂交获得优良性状(Rieseberg & Wendel, 1993; Snow *et al.*, 1999; Wilkinson *et al.*, 2000; Ellstrand, 2001),即转基因植物的抗性基因可能因此转入野生植株,造成危害。

例如,通过杂交实验, Snow *et al.* (1999)发现含某种抗除草剂的转基因芜菁甘蓝(*Brassica napus*)可通过渐渗杂交的方式把抗性基因转移给其野生近缘种芜菁(*B. rapa*, 野生型为一种杂草类型),使其难以被控制。他们同时发现,即使在没有环境选择压力(指除草剂)的情况下,抗性基因在 *B. rapa* 中也不会丢失,而且并未带来明显的负作用(cost, 如转基因随意插入到其他基因中引起这些基因功能缺陷,造成个体适应性的降低)。

更多这方面的研究可参见魏伟等(1999)、吴志平和徐步进(1999)、魏伟和马克平(2002)等的论述。

4 导致杂交(产生遗传危害)的几个因素

4.1 人工植被

大面积种植的人工植物是产生遗传同化的主要原因,它直接摧毁了原生种群的遗传特异性。而不同种源的种群,不进行遗传分析就人为混植在一起,很可能导致后代的远交衰退。但对这些方面的研究还非常少,保护措施几乎没有,生产实践也很少考虑(De Greef & Triest, 1999)。

4.2 引进外来物种

关于外来种由于杂交获得更大适应性的原因, Ellstrand & Schierenbeck(2000)总结为:1)杂交增加遗传变异,产生新的基因型;2)杂种优势,这种优势由多倍体、无性生殖方式(如无融合生殖)等所固定下来;3)杂交减少了隐性有害等位基因形成纯合体的几率,使杂交代适应性增强。

4.3 人为干扰

人为活动打破了不同种群之间的自然隔离,导致两个种群相遇,产生杂交,带来危害(Levin *et al.*, 1996; Rhymer & Simberloff, 1996; Rieseberg & Swensen, 1996)。干扰生境增加了杂交的几率,杂交代更容易存活(Levin *et al.*, 1996; Rieseberg & Swensen, 1996),如表现出杂种优势(Ledig, 1986),另一方面却减少了其父(母)本种群的适宜生境。

5 保护和预防措施

对于濒危(稀有)物种来说,在调查中如发现存在杂交危害的可能性时,在其迁地保护时就要使其远离近缘广布种的分布中心,迁地周围最好避免种植可与其相互杂交的近缘物种。同时和其他所有的迁地保护相似,我们要注意选择迁入的新生境与原生境保持最大的相似,了解新生境是否拥有和原生境相似的动物区系(主要指传粉者)。这样迁地后,种群正常传粉将不受影响,还可最大程度地保护种群原有的进化历史。迁地后,我们要注意不要随意把人工种群带回野生种群中,因为两类种群在不同生境中生长将出现较大的遗传分化,还可能造成某些疾病或寄生者在野生种群中的扩散。

如果迁地保护的可能性不大,就要采取就地保护的措施,移除广布近缘种,甚至包括它们的杂交代或渐渗杂交代。然而,对于非常小的种群来说,如卡特琳娜红木, RAPD 研究表明,其种群中只有 6 株为

真正的卡特琳娜红木,其余均为卡特琳娜红木与其广布近缘种 *C. betuloides* 杂交以及渐渗杂交代产生的后代,因此如果把这些杂交后代或渐渗杂交代清除,将会使种群丧失大部分遗传多样性。因此在这一特殊情况下,保留杂交和渐渗杂交代个体是必需的。

在其他生产实践的过程中,如植被生态恢复,我们同样要注意杂交的危害(Montalvo *et al.*, 1997),减少由于不同种源混植可能带来的远交衰退影响,保持用于生态恢复种群后代的最大生存力。种群之间的移植最好在遗传同质区内进行,在没有实验的基础上尽量不要种植(播种)至同质区外,以减少远交衰退的影响。种群之间相似的遗传多样性和较低的遗传分化是我们判断远交衰退是否可能存在的一个标准,较低的遗传分化代表种群有相似的进化历史,可防止远交衰退(Coates, 2000; Moran *et al.*, 2000; Byrne & Macdonald, 2000)。但这里我们要注意,在某些情况下,即使在种群间大的基因流作用下(减少遗传分化),自然选择也会导致种群适应性差异,而低的种群间遗传分化并不能代表种群间没有适应性差异,因此我们要特别注意在人为进行种群之间交流的时候要考虑这些适应性差异,不要盲目进行种群间杂交(Lande, 1999)。

如果需进行植被生态恢复时,了解到当地有受保护的濒危(稀有)物种,我们就要避免过多选用(引入)其同科属的物种进行同地(域)种植,避免遗传同化的作用。Ledig(1986)提出一个避免遗传同化的方法,即在受保护树种的周围进行植树造林等活动时,可以选用不会和保护树种相杂交的树种,但如果考虑到较多的树种需要保持其进化独特性时,这一方法将不太适合。

参考文献

- Anttila C. K., King R. A., Ferris C., Ayres D. R. and Strong D. R. 2000. Reciprocal hybrid formation of *Spartina* in San Francisco Bay. *Molecular Ecology*, **9**: 765 - 770.
- Byrne M. and Macdonald B. 2000. Phylogeography and conservation of three oil mallee taxa, *Eucalyptus kochii* ssp. *kochii*, ssp. *plenissima* and *E. horistes*. *Australian Journal of Botany*, **48**: 305 - 312.
- Coates D. J. 2000. Defining conservation units in a rich and fragmented flora: implications for the management of genetic resources and evolutionary processes in south-west Australian plants. *Australian Journal of Botany*, **48**: 329 -

339.

- Daehler C. C. and Strong D. R. 1997. Hybridization between introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*, Poaceae) and native California cordgrass (*S. foliosa*) in San Francisco Bay, California, USA. *American Journal of Botany*, **84**(5): 607 – 611.
- De Greef B. and Triest L. 1999. The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) for hybrid detection in *Scirpus* from the river Schelde (Belgium). *Molecular Ecology*, **8**: 379 – 386.
- Dobzhansky T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky T. 1948. Genetics of natural populations. XVIII. Experiments on chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* from different geographic regions. *Genetics*, **33**: 588 – 602.
- Ellstrand N. C. 2001. When transgenes wander, should we worry? *Plant Physiology*, **125**: 1543 – 1545.
- Ellstrand N. C. and Schierenbeck K. A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness of plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**: 7043 – 7050.
- Ellstrand N. C., Prentice H. C. and Hancock J. F. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**: 539 – 563.
- Frankel O. H., Brown A. H. D. and Burdon J. J. 1995. *The Conservation of Plant Biodiversity*. Cambridge University Press, UK.
- Keller M., Kollmann J. and Edwards P. J. 2000. Genetic introgression from distant provenances reduces fitness in local weed populations. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 647 – 659.
- Knapp E. E. and Dyer A. R. 1998. When do genetic considerations require special approaches to ecological restoration? In: Fiedler P. L. and Kareiva P. M. (eds.), *Conservation Biology: for the Coming Decade*. (2nd edn.). Chapman & Hall, New York, 345 – 363.
- Kuehn M. M., Minor J. E. and White B. N. 1999. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA marker. *Molecular Ecology*, **8**: 1981 – 1990.
- Lande R. 1999. Extinction risks from anthropogenic, ecology, and genetic factors. In: Landweber L. F. and Dobson A. P. (eds.), *Genetics and the Extinction of Species: DNA and the Conservation of Biodiversity*. Princeton University of Press, Princeton, New Jersey, 1 – 22.
- Ledig F. T. 1986. Heterozygosity, heterosis, and fitness in outbreeding plants. In: Soulé M. E. (ed.), *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer associates, Massachusetts, 77 – 104.
- Levin D. A., Francisco-Ortega J. and Jansen R. K. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology*, **10**: 10 – 16.
- Maunder M., Culham A. and Hankamer C. 1998. Picking up the pieces: botanical conservation on degraded oceanic islands. In: Fiedler P. L. and Kareiva P. M. (eds.), *Conservation Biology: for the Coming Decade*. (2nd edn.). Chapman & Hall, New York, 315 – 344.
- Montalvo A. M. and Ellstrand N. C. 2001. Nonlocal transplantation and outbreeding depression in the subshrub *Lotus scoparius* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, **88**: 258 – 269.
- Montalvo A. M., Williams S. L., Rice K. J., Buchmann S. L., Cory C., Handel S. N., Nabhan G. P., Primack R. and Robichaux R. H. 1997. Restoration biology: a population biology perspective. *Restoration Ecology*, **5**: 277 – 290.
- Moran G. F., Butcher P. A. and Glaubiz J. C. 2000. Application of genetic markers in the domestication and utilization of genetic resources of Australasian tree species. *Australian Journal of Botany*, **48**: 313 – 320.
- Rhymer J. M. and Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 83 – 109.
- Rieseberg L. H. and Swensen S. M. 1996. Conservation genetics of endangered island plants. In: Avise J. C. and Hamrick J. L. (eds.), *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman & Hall, New York, 305 – 332.
- Rieseberg L. H. and Wendel J. 1993. Introgression and its consequences in plants. In: Harrison R. G. (eds.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, New York, 70 – 103.
- Runyeon-Lager H. and Prentice H. C. 2000. Morphometric variation in a hybrid zone between the weed, *Silene vulgaris*, and the endemic, *Silene uniflora* ssp. *Petraea* (Caryophyllaceae), on the Baltic island of Öland. *Canadian Journal of Botany*, **78**: 1384 – 1397.
- Snow A. A., Andersen B. and Jørgensen R. B. 1999. Costs of transgenic herbicide resistance introgressed from *Brassica napus* into weedy *B. rapa*. *Molecular Ecology*, **8**: 605 – 615.
- Templeton A. R. 1986. Coadaptation and outbreeding depression. In: Soulé M. E. (ed.), *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer associates, Massachusetts, 105 – 116.
- Wei W (魏伟) and Ma K-P (马克平). 2002. How should we face the problems of gene flow and gene contamination? *Review of China Agriculture Science and Technology*, **4**(4): 10

-37. (in Chinese)

Wei W (魏伟), Qian Y-Q (钱迎倩) and Ma K-P (马克平). 1999. Gene flow between transgenic crops and their wild related species. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**(4): 343-348. (in Chinese)

Wilkinson M. J., Davenport I. J., Charters Y. M., Jones A. E., Allainguillaume J., Butler H. T., Mason D. C. and Raybould A. F. 2000. A direct regional scale estimate of transgene movement from genetically modified oilseed rape to its wild progenitors. *Molecular Ecology*, **9**:983-991.

Wu Z-P (吴志平) and Xu B-J (徐步进). 1999. The risk of transgenic plants changing into wild weeds after environmental release. *Progress in Biotechnology* (生物工程进展), **19**(1):9-13. (in Chinese)

Zhang D-Y (张大勇) and Jiang X-H (姜新华). 1999. Progress in studies of genetic diversity and conservation biology of endangered plant species. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **7**(1):31-37. (in Chinese)

(责任编辑:闫文杰)

更正

2002年第3期的文章《天津地区水鸟组成及多样性分析》(280~285页)中,由于作者的原因,使表1中的种名(species)和停留月份(Resting months)两列串行而使部分种名和停留月份没有对应,作者现将出错的部分更正如下表,敬请读者原谅。

种名 Species	停留月份 Resting months	种名 Species	停留月份 Resting months	种名 Species	停留月份 Resting months
普通鸬鹚 <i>Phalacrocorax carbo</i>	10, 3~4	赤麻鸭 <i>Tadorna ferruginea</i>	3~4, 11~12	白枕鹤 <i>Grus vipio</i>	3
海鸬鹚 <i>P. pelagicus</i>	4	赤颈鸭 <i>Anas penelope</i>	3~4	蓑羽鹤 <i>Anthropoides virgo</i>	3
大白鹭 <i>Egretta alba</i>	9~10, 3~4	罗纹鸭 <i>A. falcata</i>	3~4	董鸡 <i>Gallinex cinerea</i>	5~9
中白鹭 <i>E. intermedia</i>	4	花脸鸭 <i>A. formosa</i>	11~12	黑水鸡 <i>Gallinula chloropus</i>	5~9
白鹭 <i>E. garzetta</i>	9~10	绿翅鸭 <i>A. crecca</i>	3~4, 11	骨顶鸡 <i>Fulica atra</i>	3~4
苍鹭 <i>Ardea cinerea</i>	3~12	绿头鸭 <i>A. platyrhynchos</i>	9~12, 3~4	大鸨 <i>Otis tarda</i>	11
草鹭 <i>A. purpurea</i>	5~8	斑嘴鸭 <i>A. poecilorhyncha</i>	9~12, 3~4	蛎鹬 <i>Haematopus ostralegus</i>	10
池鹭 <i>Ardeola bacchus</i>	9~10	翅膀鸭 <i>A. strepera</i>	11	反嘴鹬 <i>Recurvirostra avosetta</i>	11
夜鹭 <i>Nycticorax nycticorax</i>	4~11	针尾鸭 <i>A. acuta</i>	3~4	黑翅长脚鹬 <i>Himantopus himantopus</i>	4~9
绿鹭 <i>Butorides striatus</i>	9~10	白眉鸭 <i>A. querquedula</i>	11	普通燕鸥 <i>Glareola maldivarus</i>	5~9
大麻鹈 <i>Botaurus stellaris</i>	5~11	琵嘴鸭 <i>A. clypeata</i>	3~4, 11~12	灰斑鹤 <i>Pluvialis squatarola</i>	4
黄苇鹈 <i>Ixobrychus sinensis</i>	5~11	白眼潜鸭 <i>Aythya nyroca</i>	11	灰头麦鸡 <i>Vanellus cinereus</i>	3
紫背苇鹈 <i>I. eurhythmus</i>	4~10	红头潜鸭 <i>A. ferina</i>	3~4, 11~12	凤头麦鸡 <i>V. vanellu</i>	3~4, 10~11
黑鹮 <i>Ciconia nigra</i>	3, 11	青头潜鸭 <i>A. baeri</i>	11~12	金眶鸻 <i>Charadrius dubius</i>	4, 11
东方白鹮 <i>C. boyciana</i>	2~4, 11~12	斑背潜鸭 <i>A. marila</i>	11	环颈鸻 <i>C. alexandrinus</i>	3~4, 10~12
疣鼻天鹅 <i>Cygnus olor</i>	3	凤头潜鸭 <i>A. fuligula</i>	3, 11	铁嘴沙鸻 <i>C. leschenaultii</i>	4
大天鹅 <i>C. columbianus</i>	3~4, 11	长尾鸭 <i>Clangula hyemalis</i>	3	白腰勺鹬 <i>Numenius arquata</i>	4~12
小天鹅 <i>C. columbianus</i>	3	鸕鹚 <i>Bucephala clangula</i>	3~4, 10~11	中杓鹬 <i>N. phaeopus</i>	4, 12
鸿雁 <i>Anser cygnoides</i>	3~4, 11	白秋沙鸭 <i>Mergus albellus</i>	11~1, 2~4	鹤鹑 <i>Tringa erythropus</i>	3, 11~12
白额雁 <i>A. albifrons</i>	3, 11	普通秋沙鸭 <i>M. merganser</i>	3~4, 11	红脚鹬 <i>T. totanus</i>	3~4, 11
灰雁 <i>A. anser</i>	3	灰鹤 <i>Grus grus</i>	11~4	林鹧 <i>T. glareola</i>	4
豆雁 <i>Anser fabalis</i>	3, 11~12	丹顶鹤 <i>G. japonensis</i>	11	青脚鹬 <i>T. nebularia</i>	11
翘鼻麻鸭 <i>Tadorna tadorna</i>	3, 11~12	白鹤 <i>G. leucogeranus</i>	3		

(张淑萍)