

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.10116

宁宇, 王义飞, 李肖夏, 玛吉措. 电路理论在植物景观遗传学研究中的应用潜力分析[J]. 植物科学学报, 2019, 37(1): 116~123
Ning Y, Wang YF, Li XX, Ma JC. Analysis of the application potential of circuit theory in plant landscape genetics[J]. Plant Science Journal, 2019, 37(1): 116~123

电路理论在植物景观遗传学研究中的应用潜力分析

宁宇^{1,2}, 王义飞^{1,2,3*}, 李肖夏¹, 玛吉措⁴

(1. 中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091; 2. 四川若尔盖高寒湿地生态系统国家定位观测研究站, 四川若尔盖 624500; 3. 湿地生态功能与恢复北京市重点实验室, 北京 100091;
4. 四川若尔盖湿地国家级自然保护区管理局, 四川若尔盖 624500)

摘要: 景观遗传学的迅速发展为研究异质性系统中的进化生物学术问题提供了新颖的理论和方法。本文以电路理论(circuit theory)在植物景观遗传研究中的应用为主题, 系统解析理论框架, 明确其核心概念和生态学过程间的映射关系, 从研究主题、方法和模型验证3方面综述近十年的相关文献, 并在此基础上归纳了该理论的优势和局限性。其优势主要为: (1)可对多条潜在传播路径进行通盘考察并予以比较, 有助于鉴别影响连接度的关键区域或廊道; (2)对哈迪-温伯格平衡假设和栅格大小不敏感, 保证了模型的适应性; (3)模型要求物种对生境无明显经验积累, 特别适合分布区形状不规则, 以及连续广泛分布的物种, 与许多植物的生物学特点相契合。该理论要求物种具有随机漫游和传播各向同性2个前提条件, 限制了生物媒介类植物的适用度。在传播过程具有方向偏好的生态系统中, 其应用也需慎重考虑。结合未来发展趋势, 本文认为电路理论在植物景观遗传学研究中具有很好的潜力, 但还需要依据具体的研究问题、物种习性、空间尺度和系统性质来进行科学的应用。

关键词: 电路理论; 景观遗传学; 连接度; 阻力隔离; 随机漫游; 有效阻力

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)01-0116-08

Analysis of the application potential of circuit theory in plant landscape genetics

Ning Yu^{1,2}, Wang Yi-Fei^{1,2,3*}, Li Xiao-Xia¹, Ma Ji-Cuo⁴

(1. Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
2. Sichuan Zoige Alpine Wetland National Ecosystem Research Station, Zoige, Sichuan 624500, China;
3. Key Laboratory of Wetland Services and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
4. Administration Bureau of Zoige Wetland National Nature Preserve, Zoige, Sichuan 624500, China)

Abstract: The rapid development of landscape genetics provides innovative concepts and methodologies for evolutionary biology research in heterogeneous systems. This paper focused on the current application of circuit theory in plant landscape genetics. We demonstrated the theoretical framework of the model, explored the ecological meaning of the core concepts, and reviewed the related literature on three aspects: research theme, method and model validation. The advantages and limitations of this theory were summarized. We found the theory to be suitable for research on plant landscape genetics based on: (1) inclusion of multiple pathways enabling comparison and identification of critical habitats and corridors; (2) insensitivity for HW equilibrium and cell size making the model robust; and (3) no prior

收稿日期: 2018-11-23, 退修日期: 2018-12-27。

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFINT2015C11); 国家自然科学基金项目(31800348)。

This work was supported by grants from the Central Public-Interest Scientific Institution Basal Research Fund (CAFINT2015C11) and National Natural Science Foundation of China (31800348).

作者简介: 宁宇, 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为植物种群生态与景观遗传(E-mail: ningyu_sino@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: Wangyf_wetland@126.com)。

knowledge for intermediate habitat and broad range (or irregular range shape) prerequisite coinciding with many plant species. The theory has two premises: random walk and isotropic dispersal. Plants dispersing through a biotic agent may be less suitable for the circuit theory. Application in ecosystems with direct dispersal also needs prudence. Considering the prospect of circuit theory in plant landscape genetics, we argue a more rigorous model based on sophisticated consideration for research theme, species behavior, spatial scale, and system character.

Key words: Circuit theory; Landscape genetics; Connectivity; Isolation by resistance; Random walk; Effective resistance

景观遗传学综合了景观生态学和种群遗传学的相关理论和方法, 将生境的景观特征与种群动态联系起来, 定量化研究景观要素及其在时空尺度上的变化对种群间基因流和遗传分化的影响^[1-3]。该类研究将生态学中的“异质性”和“尺度”这2个核心概念纳入到种群交流和物种演化过程中, 有助于改善经典种群遗传学研究中模型偏于理想化的局限性。自2003年正式提出“景观遗传学”这一学术概念后, 相关理论及研究实例得到了迅速的发展, 并广泛应用到保护生物学与进化生物学研究中^[4, 5]。相对于动物景观遗传学的蓬勃发展, 植物景观遗传学的相关研究明显落后^[6, 7]。这可能是由于植物基于花粉和种子2种方式进行传播交流, 使其景观尺度基因流的研究比动物复杂^[7]。植物在很多生态系统中都具有基础性意义, 厘清景观要素, 例如道路、大坝、城市群等, 对植物演化趋势的影响, 不仅具有理论意义, 还对生物多样性保护的实践具有参考价值。因此, 植物景观遗传学亟待在理论基础和研究实践方面加以突破。

生境斑块或种群间的连接度是景观遗传学研究中一个关键指标。目前广泛使用的连接度测定方法是基于阻力平面(resistance surface)进行的最小成本路径(least cost path, LCP)方法^[8]。根据目标物种的习性, 对不同的景观要素赋予不同的阻力值, 将整个景观转化为一个阻力平面, 最小成本路径则指的是在该平面上, 对于给定的2个斑块或种群, 其间累积阻力最小的那条路径。通常认为该路径是物种最可能的迁移或扩散途径。尽管很多研究表明, LCP是一种衡量功能性连接的优秀模型, 但它也存在固有的缺陷。首先, 它假定生物对生境有充足的前期积累知识, 可以判断哪个路径耗费最小; 其次, 该方法对阻力平面的构建具有高度敏感

性^[9]。Rayfield等^[10]的研究发现, 土地覆盖类型阻力值的变化会引起LCP位置的明显变化, 并且其变化程度在不同结构的景观中也具有差异, 因此, 专家经验和数据质量可能会限制该方法的有效性; 最后, 只考虑单一最优路径扩散会低估生境破碎化对种群或斑块间连接度的影响, 因为局部的破碎可能并不影响最优路径, 但却降低了整体的景观质量^[11]。

自2006年起, McRae等^[12-14]通过一系列奠基础性的文献将电路理论引入到生态学和保护生物学领域。电路理论也是一种基于阻力平面来考察连接度的模型, 但是该模型并不注重考察最优路径, 而是借用物理学中电流回路来类比迁移和扩散过程, 通过欧姆定律确定有效阻力距离和电流, 通盘考虑多条可能的连接路径, 识别出景观中的整体连接格局。该理论创新性的提供了一种过程驱动的模型来模拟生物在异质性景观中的基因流和移动情况, 并在各种尺度上都表现稳定^[11]。目前, 该理论在景观遗传学领域, 以及与之相关的保护生物学、种群生态学和恢复生态学等基础研究和实践中得到了广泛应用, 并获得了良好评价。截至2018年底, McRae等^[12-14]的系列奠基础性文献合计引用次数已经达到了2073次(google scholar数据统计), 但是该理论在植物景观遗传学研究中尚未得到充分应用。本文的目的在于系统介绍电路理论的核心概念, 辨析其适用于植物景观遗传学研究的特点, 明确其应用前提和适用情境, 并对未来的发展方向做出展望。

1 电路理论的核心概念及其与景观遗传学过程的关系

电路理论在本质上是图论(graphs)的一种特

化形式^[12, 15]。在图论中, 节点(nodes)由边际(edges)连接形成网络(networks)。而在电路理论的框架中, 节点间的连接以电阻(resistor)代替, 整个电流回路(circuit)被定义为由若干电阻连接不同的节点而形成的网络系统(图1)。映射到栅格(地理信息系统中的数据结构, 其核心是将地球表面依据特定方法划分为均匀、紧密相邻的网格阵列, 用网格的集合来表征地物或其现象属性)图中时, 每个栅格都被视作1个节点, 斑块之间的阻力值则由景观要素水平和目标物种的生物学特性共同决定, 从而使整个景观被视为1个阻力平面(resistance surface)。在此框架下, 利用物理学中电子在电路中随机游走的特性, 来模拟物种个体或基因流在景观中的迁移扩散过程, 并使用欧姆定律作出解释。例如, 并联电路中有效电阻会随着电路路径数的增加而降低, 相应的电流会增大, 所以, 该模型中不同斑块或种群间存在多条廊道时, 迁徙或基因流所受到的整体阻力会减小, 成功扩散的概率会增大^[16]。

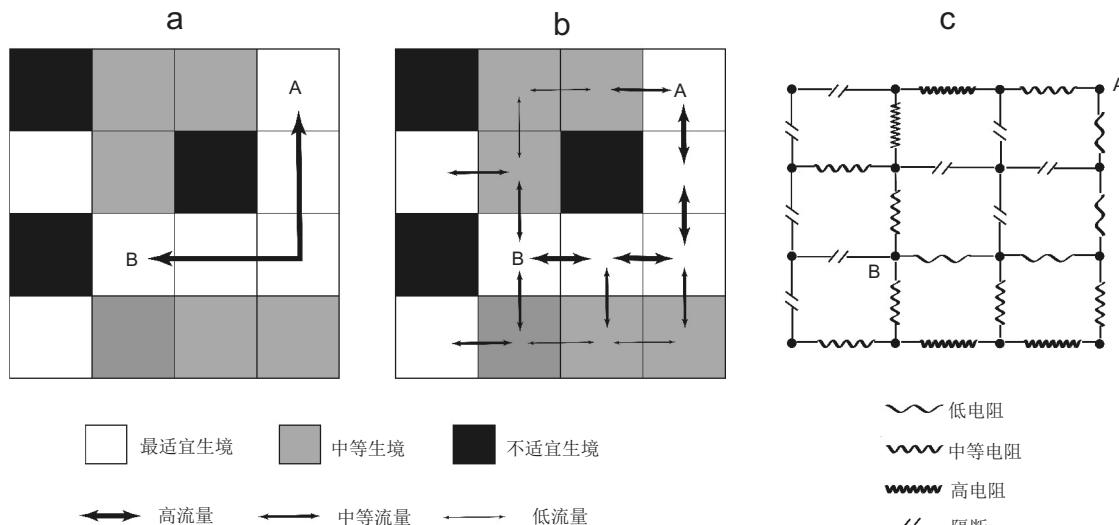
和物理学中的电流回路相似, 应用在景观遗传学上的电路理论也有电阻、电流电导和电压等基本概念, 并且具有各自的生态解释(表1)。由于电路回路中不相邻的2个节点之间可能存在多种形式的

连接网络, 其实际电阻(或电导)值并不是各个电阻的简单相加, 所以产生了有效电阻/有效电导的概念。有效电阻与中性位点的遗传分化程度呈线性相关, 而有效电导则和种群间的有效迁移量呈线性相关^[12]。这2个特性使它们适宜作为衡量种群间隔离程度和基因流过程的指标, 并产生了相对于地理隔离模型(isolation by distance)的阻力隔离模型(isolation by resistance)^[14]。

从概念上看, 电路理论摆脱了最小成本路径模型中物种能够“智慧”地选择最优路径的假设, 承认了多条传播路径同时存在的可能性, 能够更真实反映异质性景观中生物的迁移交流情况。此外, 由于电流和有效电阻等概念的引入, 研究者可以建立种群间遗传距离和阻力距离的配对, 在此基础上判定潜在的多条廊道, 以及流量集中的夹点地区(pinpoint)^[12, 17]。此外, 电路理论中阻力平面的构建方法和LCP是相通的, 在综合运用2种模型时具有较好的兼容性。

2 电路理论在植物景观遗传学中的应用情况

目前, 电路理论应用于植物景观遗传学的研究还非常有限。从检索到的文献来看, 只有十余例研究直接涉及circuit theory或者resistance distance,



a: Least cost path模型; b: Circuit模型; c: 图b的电流回路表达。A和B分别表示交流过程的2个端点。在LCP模型下, 只会获得1条路径; 而在circuit模型下, 则可能存在多条路径, 而这些路径之间可能存在着流量的差异。
a: Flow patterns under Least-cost path model; b: Flow patterns under Circuit model; c: Manifestation of circuit based on panel b. A and B respectively represent the two endpoints of the communication process. Only one route was obtained under LCP. Multiple pathways may coexist under the circuit model, although the flow volume may vary in different ways.

图1 不同模型对异质性景观中交流格局的模拟

Fig. 1 Illustration of the simulation of flow patterns in heterogeneous landscape under different models

表 1 电路理论的核心概念及其生态意义
Table 1 Core concepts in the circuit theory and ecological implications

电路术语 Terminology	模型内解释 Explanation within model	生态意义 Ecological meaning
电阻 Resistance	对电流的阻力值, 每个单独电阻的阻力值由其涵盖的景观要素决定	生境中的景观要素, 如水面、山脊、森林覆盖率等, 对基因流或迁移扩散的阻力。
有效电阻 Effective resistance	对于电导面中不相邻的 2 个节点, 其间的实际阻力值由电阻网络决定, 服从欧姆定律	可作为生境或种群间有效距离的衡量, 能包含多个通道的效应。常被称为阻力距离 (resistance distance), 与距离隔离 (isolation by distance) 相对应。
电导 Conductance	电阻的倒数, 反映单个电阻的导电能力	生境的渗透度 (permeability), 表征了穿越某生境的可能性, 作为栅格图上相邻种群间交流度的衡量。
有效电导 Effective conductance	有效电阻的倒数, 反映给定节点间电阻网络的导电能力	作为连接度的有效衡量, 反映了在电阻网络中, 随机游走的目标物种在指定节点间迁移或交流的可能性。
电流 Current	流动在电阻网络中的电流强度, 由电压和电阻经欧姆定律决定	用于预测目标物种沿着节点间模拟路径移动的净流量概率
电压 Voltage	在电阻网络中, 2 个给定节点间的电压强度	预测随机游走的目标物种离开一个节点并到达另一个指定节点的概率, 可用来表征成功扩散的概率。

注: 改自 McRae 等^[12]对电路理论在连接度建模理论基础方面的论述。

Note: Modified from McRae *et al.*^[12], which demonstrates the theoretical foundation of applying circuit theory to model connectivity.

并且其中有 5 例是在 resistance distance 的框架下采用了 LCP 方法(或其改进版本, 如 LCT、分类 LCP 等)(表 2)。从研究主题上来看, 现有的研究主要集中在木本植物中。Saeki 等^[18]研究了森林退化对槭树 (*Acer miyabei* Maxim.) 不同种群间连接度的影响, 并结合 LCP 和 circuit theory 两种方法来确定该物种的优先保护区域和重要廊道, 发现种群间的遗传距离和阻力距离有显著的正相关, 与地理距离没有明显相关性。Gharehaghaji 等^[19]对栎属植物 (*Quercus lobata* Nee.) 的研究确定了该物种在北部的一个高连接度节点, 并指出海拔是影响种群间交流的重要因素。对栎属植物 (*Q. chryssolepis* Liebm.) 的研究则从更长的时间尺度上考察了生境适宜性对群体间基因交流的作用, 其结果认为生境的稳定性对风媒型树木的群体遗传交流具有关键作用^[20]。在铁杉属 (*Tusga*) 植物的 2 例研究中, 基于 LCP 和 circuit theory 的方法都证明该类植物具有长距离传播的能力, 使该类物种有一定潜力应对全球气候变化所带来的影响^[21, 22]。相对于木本植物, 对草本和灌木植物的研究在时空尺度上都较小, 并且需要区分历史景观要素和现时景观要素各自的作用。对柽柳属植物 (*Tamarix ramossissima* Loureiro) 的研究结果显示, 景观要素中的

河流网络促进了种群间的交流, 而大坝和低温则阻碍了种群间的交流^[23]。Tumas 等^[24]对墨西哥湾沿岸的灯心草属植物 (*Juncus roemerianus* Scheele) 的研究发现, 所有种群可以划分为 2 支谱系, 相互间呈混杂分布, 人为开发利用是阻碍物种基因流的主要因素, 海岸带 500 m 范围内最适合设置廊道。而对海岸沙丘植物 *Cirsium pitcher* Torr. & A. Gray 的研究则认为, 历史上湖水深度的变化是景观尺度上遗传结构的主要成因, 而基质的沙质化程度则更好的解释了局部尺度上群体间的交流^[25]。

目前的研究实例还体现了多样化的方法。在针对具体物种的景观遗传学研究中, 确定遗传分化情况, 建立景观模型, 模型拟合和检验是 3 个必须的步骤。在遗传分化层面, 现有的植物研究实例多以 SSR 为分子标记手段(标记数目常为 10~20)(表 2), 以 GBS (genotyping by sequencing) 或者 RAD (restriction-site associated DNA) 类简化基因组测序方法来开发 SNP 标记(标记数目常为 10³~10⁴)进行遗传分化情况的研究尚属少数。对于这 2 类标记, 都需注重考察其是否满足选择中性的前提, 以免引起推论的误差。已有的研究表明, 基于 EST 或转录组测序信息所开发的 SSR 位点有较大可能不满足中性选择的条件^[26], 而 SNP 标记由于

表2 Circuit 框架下的植物景观遗传学研究概览
Table 2 Summary of plant landscape genetics research under the circuit framework

物种 Species	生活型 Life form	标记类型 (数目) Marker type (No.)	景观要素 Landscape elements	构建方法 Methods of construction	模型类别 Model type
<i>Tamarix ramosissima</i> Loureiro	灌木	SNP(1997)	海拔, 年最低气温, 水库容量, 河流长度, 公路长度	变量共线性分析 + ArcGIS cost path 函数	LCP
<i>Juncus roemerianus</i> Scheele	草本	SSR(19)	土地覆盖类型, 分为湿地、水面, 已开发土地和森林四类	ArcGIS cost path 初步构建样带, raster 包和 rgdal 包 (R 语言) 进行改进	LCT
槭树 <i>Acer miyabei</i> Maxim.	乔木	SSR(12)	森林覆盖程度, 距离河岸距离	Circuitscape + ArcGIS cost path 函数	LCP & Circuit
沙漠风梨 <i>Encholirium horridum</i> L. B. Smith	草本	SSR(13)	19 个 bioclimatic 变量 (World-clim)	SDM + ArcGIS cost path 函数	LCP
<i>Quercus lobata</i> Nee	乔木	SSR(8)	土地覆盖类型和海拔	专家经验得到原始阻力等级, 使用加权方式计算后得到最终阻力值	Circuit
铁杉 <i>Tsuga chinensis</i> (Franch.) Pritz.	乔木	GBS 测序 (--)	19 个 bioclimatic 变量 (World-clim)	SDM + circuitscape	Circuit
<i>Miconia affinis</i> DC.	乔木	SSR(9)	地理距离, 海拔, 森林的退化程度	变量共线性分析 + circuitscape 来获得阻力距离	Circuit
云南铁杉 <i>Tsuga dumosa</i> (D. Don) Eichler	乔木	cpDNA, mtDNA, nDNA	19 个 bioclimatic 变量 (World-clim) 和海拔	SDM + 分层 LCP 的来获得联接路径	分层 LCP
<i>Quercus chrysolepis</i> Liebm.	乔木	SSR(13)	19 个 bioclimatic 变量 (World-clim)	ENM + 生境适合度和稳定性赋值 + circuitscape 计算 IBR (Isolation by resistance)	Circuit
<i>Cirsium pitcher</i> (Torr. ex Eaton) Torr. & A. Gray	草本	SSR (7)	岸际沙化度和湖水深度	专家经验直接设定各要素的阻力等级, 利用 ArcGIS 导出阻力平面	Circuit
<i>Helianthus petiolaris</i> L.	草本	SSR(15)	是否沙丘地貌, 有无目标物种	专家经验直接设定各要素的阻力等级, 利用 ArcGIS 导出阻力平面	Circuit
<i>Triglochin maritima</i> L. <i>Puccinellia maritima</i> (Vasey) Hitchc.	草本	SSR(19,11)	海岸基质和潮汐节律	参考相关数据库设定各要素阻力等级, 利用 R 语言形成阻力平面	Circuit

数目巨大, 可能与非中性位点形成连锁, 需要进行异常值 (outlier) 类测试进行排除后再行应用^[27]。在实际研究中, 应当结合研究目的、周期和物种的生物学特性来确定应该采用的标记类型, Yu 等^[21]综合运用 cpDNA、mtDNA 和 nDNA 这 3 种各具遗传特性的标记考察了云南铁杉 (*Tsuga dumosa* (D. Don) Eichler) 的景观遗传格局, 是较具代表性的实例。

在模型构建和验证层面, 电路理论的算法基础和支持软件都比较成熟, 其关键在于阻力平面的构建和验证。阻力平面主要有 2 种构建方法: 基于专家经验和基于实验验证^[28]。现有的研究较多采用专家经验进行景观要素的选择, 并对不同水平进行

阻力赋值。和动物相比, 植物更难直接获取不同生境间的流通数据, 这一特性可能阻碍了实验验证方法的应用。空间尺度转化可能是一种有效提高阻力平面构建过程客观性的方法。在槭树的研究中, 栅格的大小设置为 0.5、1、2 和 3 km 这 4 个水平来分别产生阻力平面, 较好的涵盖了物种空间遗传结构尺度 (2.6 km) 和生境异质性^[18]。但使用尺度转化时要注意防止线性特征的丢失^[12], 目前在大时空尺度的植物研究常借助建模手段来构建阻力平面, 即采用 Worldclim 数据库中的标准 bioclimatic 变量 (表 2), 建立物种分布模型 (SDM) 或者生态位模型 (ENM), 在此基础上进行反向转化形成阻力平面。相对的, 在较小尺度的研究通常根据研究

目的和生物学特性来选择景观要素。如对海岸沙丘植物(*Helianthus petiolaris* L.)的研究,采用是否沙丘地貌,有无目标物种来划分阻力等级,结合物种分布数据构建阻力平面^[29]。而对海韭菜(*Triglochin maritima* L.)和碱茅属(*Puccinellia maritima* (Vasey) Hitchc.) ,则应用海岸基质和潮汐强度作为景观要素,较好的呈现了生境主要因子对物种景观遗传格局的作用^[30]。

3 电路理论应用于植物景观遗传研究的优势与局限性

电路理论运用于景观遗传学中具有较强的优势。对中美洲地区大叶桃花心木(*Swietenia macrophylla* King)基因流的研究发现,基于电路理论的IBR模型的预测能力,比承认空间异质性但只考察优选路径的LCP模型高出42%,比不考虑路径宽度的一维IBD模型高出37%,比考虑路径宽度的二维IBD模型高出73%,这种优势在对狼獾(*Gulo gulo* L.)的模拟中更是达到了188%^[13]。Thiele等^[31]在基于电路理论的植被相似性研究中发现,阻力距离(resistance distance)在预测区域性植物种群或群落交流动态方面具有显著优势。从本质上来看,这些优势来源于电路理论对物种随机游走的假设。在此假设下,目标物种对周围的景观没有选择偏好,避免了LCP方法中“生物知道那条路是最容易的”。有研究发现,电路理论对幼小动物的扩散交流过程特别适宜,因为幼体缺乏生活经历,对障碍和危险的感知能力还比较有限^[11]。可以推测,对于由非生物因素传播的植物,如风媒植物,由于其传播过程也具有随机性,该理论应该也是适用的。电路理论允许多条交流路径的存在,并且能够用量化的指标(如电流、电压等)来比较不同路径间的交流频率和流量^[32],有助于识别景观中的关键区域,从而对保护策略提供客观的参考。电路理论还纳入了对分布区形状(range shape)的考虑,有助于更合理的确定隔离障碍和历史事件在形成群体遗传结构中的作用,例如北美的狼獾种群,其分布区南端半岛状范围内的种群具有较明显的隔离,在电路理论的框架下,可以更确信的鉴别该区域的传播障碍和种群密度效应^[13]。该优势契合了自然情况下物种复杂的分布区形状,以及由于土地利用变化或者生境破碎化所带来的分布区改

变。此外,电路理论在模拟分布区域连续且广泛的物种时特别有优势^[33],可以推测,区域植被中的优势种应该比较适合该理论。

电路理论还具有另外2个容易被忽视的优点。首先,它对群体遗传分化过程中的哈迪-温伯格平衡假设(Hardy-Weinberg equilibrium)要求不高,而在IBD模型中,平衡假设是后续分析的前提。即使满足平衡假设时,电路理论的预测效果也可能优于IBD和LCP^[13]。其次,它对栅格的尺度变化不敏感,不会因为栅格代表的实际空间尺度变化而表现出较大的变动。McRae等^[12]的模拟显示,在栅格尺度变化100倍时,电流密度和阻力距离仍然保持很好的一致性。但是,尺度变换要保证景观要素(尤其是线型景观,如狭窄的廊道、障碍物等)不丢失。

电路理论也具有一定的局限性。其应用同样受制于理论基础和假设。由于电阻的阻力值是各向同性的(即在所有方向上都表现出相同的阻力),如果现实的传播过程具有方向偏向性,则该模型可能不适用,例如方向性比较强的潮汐或洋流等^[11, 12]。其“随机游走”的假设也需要认真考察。电路理论要求的是马尔科夫链式的随机过程,即已有的行动不对后续行动产生任何影响。因此,目标物种在移动过程中知识的积累(以及随之带来的习性改变),甚至途中死亡率的增加等都可能影响其随机性^[12]。已有研究证明,电路理论在预测季节性的迁移路径时并不比LCP方法更加优越,而在预测非常规性的扩散通道时优势则较为明显^[34, 35],这可能是由于动物对所熟悉的生境已经有了选择性。具体到植物相关的研究,如果是生物媒介传播过程,那么其传播过程可能受到携带者的影响而减少了随机性。总之,电路理论在植物景观遗传学应用中具有很大的潜力,但是其效力还要视具体的物种、尺度和系统性质而定,这也是一个亟待加以深入研究的方向。

4 结论和展望

电路理论是比较新颖的理论模型,其在植物景观遗传学研究中的应用还亟待展开,其适宜性主要表现在:(1)可对多条潜在传播路径进行通盘考察并予以比较,有助于鉴别影响连接度的关键区域或者廊道;(2)对哈迪-温伯格平衡假设和栅格大小

不敏感,保证了模型的适应性;(3)模型要求物种对生境无明显经验积累,并特别适合连续广泛分布的物种,这些都和很多植物的生物学特点相契合。在研究实践中,需满足其“随机游走”的前提,生物媒介传播的植物尤其要注意考察携带者行为对传播随机性的影响。同时,在传播过程具有方向偏好的系统中,需要慎重考虑电路理论的适用程度。

总之,电路理论在植物景观遗传学应用中具有很大的潜力。对理论模型的深入理解,对景观要素的合理选择以及对目标物种生物学和生态学习性的了解程度都是重要前提。同时,该理论也在不断深化,并涌现出一些结合前沿概念和技术的问题,例如从目前的强调传播结果转为强调传播过程,考察扩散速率景观中的动态变化^[36];采用更高效的技术方法,如Julia语言等,加强对景观要素的分析处理效率,提升尺度和分辨率^[37];采用基因组信息代替传统分子标记,来探索景观要素对适应性变化的影响^[38]等,都是亟待探索的新问题。

参考文献:

- [1] 陈利顶,李秀珍,傅伯杰,肖笃宁,赵文武.中国景观生态学发展历程与未来研究重点[J].生态学报,2014,34(12):3129-3141.
Chen LD, Li XZ, Fu BJ, Xiao DN, Zhao WW. Development history and future research priorities of landscape ecology in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34 (12): 3129-3141.
- [2] 薛亚东,李丽,吴巩胜,周跃.景观遗传学:概念与方法[J].生态学报,2011,31(6):1756-1762.
Xue YD, Li L, Wu GS, Zhou Y. Concepts and techniques of landscape genetics [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(6): 1756-1762.
- [3] Bolliger J, Lander T, Balkenhol N. Landscape genetics since 2003: status, challenges and future directions [J]. *Landscape Ecol*, 2014, 29(3): 361-366.
- [4] Schoville SD, Dalongeville A, Viennois G, Gugerli F, Taberlet P, et al. Preserving genetic connectivity in the European Alps protected area network [J]. *Biol Conserv*, 2018, 218: 99-109.
- [5] Gagnaire PA, Broquet T, Aurelle D, Viard F, Souissi A, et al. Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era [J]. *Evol Appl*, 2015, 8(8): 769-786.
- [6] 丁兆红,卢君婷,卢剑波.景观破碎化对植物种群的遗传学效应及其研究方法进展[J].杭州师范大学学报:自然科学版,2016,15(5):502-508.
- [7] 宋有涛,孙子程,朱京海.植物景观遗传学研究进展[J].生态学报,2017,37(22):7410-7417.
Song YT, Sun ZC, Zhu JH. Advances in landscape genetics of plants [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(22): 7410-7417.
- [8] Adriaensen F, Chardon JP, De Blust G, Swinnen E, Villalba S, et al. The application of ‘least-cost’ modelling as a functional landscape model [J]. *Landscape Urban Plan*, 2003, 64(4): 2045-2056.
- [9] Shirk AJ, Wallin DO, Cushman SA, Rice CG, Warheit KI et al. Inferring landscape effects on gene flow: a new model selection framework [J]. *Mol Ecol*, 2010, 19(17): 3603-3619.
- [10] Rayfield B, Fortin MJ, Fall A. The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values [J]. *Landscape Ecol*, 2010, 25(4): 519-532.
- [11] Dickson BG, Albano CM, Gray ME, McClure M, Theobald D, et al. Circuit-theory applications to connectivity science and conservation [J]. *Conserv Biol*, 2018, DOI: 10.1111/cobi.13230.
- [12] McRae BH, Dickson BG, Keitt TH, Viral BS. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution and conservation [J]. *Ecology*, 2008, 89(10): 2712-2724.
- [13] McRae BH, Beier P. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(50): 19885-19890.
- [14] McRae BH. Isolation by resistance [J]. *Evolution*, 2006, 60(8): 1551-1561.
- [15] Urban D, Keitt T. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective [J]. *Ecology*, 2001, 82(5): 1205-1218.
- [16] 刘佳,尹海伟,孔繁花,李沐寒.基于电路理论的南京城市绿色基础设施格局优化[J].生态学报,2018,38(12):4363-4372.
Liu J, Yin HW, Kong FH, Li MH. Structure optimization of circuit theory-based green infrastructure in Nanjing, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(12): 4363-4372.
- [17] 宋利利,秦明周.整合电路理论的生态廊道及其重要性识别[J].应用生态学报,2016,27(10):3344-3352.
Song LL, Qin MZ. Identification of ecological corridors and its importance by integrating circuit theory [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(10): 3344-3352.
- [18] Saeki I, Hirao AS, Kenta T, Nagamitsu T, Hiura T. Landscape genetics of a threatened maple, *Acer miyabei*: implications for restoring riparian forest connectivity [J]. *Biol Conserv*, 2018, 220: 299-307.
- [19] Gharehaghaji M, Minor ES, Ashley MV, Abraham ST,
- [20] Ding ZH, Lu JT, Lu JB. On the genetic effects of landscape fragmentation on plant populations and research methods [J]. *Journal of Hangzhou Normal University: Natural Science Edition*, 2016, 15(5): 502-508.

- Koenig WD. Effects of landscape features on gene flow of valley oaks (*Quercus lobata*) [J]. *Plant Ecol*, 2017, 218 (4): 487–499.
- [20] Ortego J, Gugger PF, Sork VL. Climatically stable landscapes predict patterns of genetic structure and admixture in the Californian canyon live oak [J]. *J Biogeogr*, 2015, 42(2): 328–338.
- [21] Yu HB, Zhang YL, Liu LS, Qi W, Li SC, et al. Combining the least cost path method with population genetic data and species distribution models to identify landscape connectivity during the late Quaternary in Himalayan hemlock [J]. *Ecol Evol*, 2015, 5(24): S781–S791.
- [22] Johnson JS, Gaddis KD, Cairns DM, Konganti K, Krutovsky KV. Landscape genomic insights into the historic migration of mountain hemlock in response to Holocene climate change [J]. *Am J Bot*, 2017, 104(3): 439–450.
- [23] Lee SR, Jo YS, Park CH, Friedman JM, Olson MS. Population genomic analysis suggests strong influence of river network on spatial distribution of genetic variation in invasive saltcedar across the southwestern United States [J]. *Mol Ecol*, 2018, 27(3): 636–646.
- [24] Tumas HR, Shamblin BM, Woodrey M, Nibbelink NP, Chandler R, et al. Landscape genetics of the foundational salt marsh plant species black needlerush (*Juncus roemerianus* Scheele) across the northeastern Gulf of Mexico [J]. *Landscape Ecol*, 2018, 33(9): 1585–1601.
- [25] Fant JB, Havens K, Keller JM, Radosavljevic A, Yates ED. The influence of contemporary and historic landscape features on the genetic structure of the sand dune endemic, *Cirsium pitcheri* (Asteraceae) [J]. *Heredity*, 2014, 112 (5): 519–523.
- [26] 李小白, 向林, 罗洁, 胡标林, 田胜平, 等. 转录组测序(RNA-seq)策略及其数据在分子标记开发上的应用[J]. 中国细胞生物学学报, 2013, 35 (5): 720–726.
- Li XB, Xiang L, Luo J, Hu BL, Tian SP, et al. The strategy of RNA-seq, application and development of molecular marker derived from RNA-seq [J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2013, 35 (5): 720–726.
- [27] Helyar SJ, Hemmerhansen J, Bekkevold D, Taylor M, Ogden R, et al. Application of SNPs for population genetics of nonmodel organisms: new opportunities and challenges [J]. *Mol Ecol Res*, 2011, 11 (s1): 123–129.
- [28] Zeller KA, McGarigal K, Whiteley AR. Estimating landscape resistance to movement: a review [J]. *Landscape Ecol*, 2012, 27(6): 777–797.
- [29] Andrew RL, Ostevik KL, Ebert DP, Rieseberg LH. Adaptation with gene flow across the landscape in a dune sunflower [J]. *Mol Ecol*, 2012, 21(9): 2078–2091.
- [30] Cruickshank TE, Hahn MW. Reanalysis suggests that genomic islands of speciation are due to reduced diversity, not reduced gene flow [J]. *Mol Ecol*, 2014, 23 (13): 3133–3157.
- [31] Thiele J, Buchholz S, Schirmel J. Using resistance distance from circuit theory to model dispersal through habitat corridors [J]. *J Plant Ecol*, 2018, 11(3): 385–393.
- [32] Grafiis DR, Corstanje R, Siriwardena GM, Plummer KE, Harris JA. A bird's eye view: using circuit theory to study urban landscape connectivity for birds [J]. *Landscape Ecol*, 2017, 32(9): 1771–1787.
- [33] Simpkins CE, Dennis TE, Etherington TR, Perry GLW. Assessing the performance of common landscape connectivity metrics using a virtual ecologist approach [J]. *Ecol Model*, 2018, 367: 13–23.
- [34] McClure ML, Hansen AJ, Inman RM. Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data [J]. *Landscape Ecol*, 2016, 31(7): 1419–1432.
- [35] Poor EE, Loucks C, Jakes A, Urban DL. Comparing habitat suitability and connectivity modeling methods for conserving pronghorn migrations [J]. *PLoS One*, 2012, 7 (11): e49390.
- [36] Anderson CD, Epperson BK, Fortin MJ, Holderegger R, James PMA. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow [J]. *Mol Ecol*, 2010, 19(17): 3565–3575.
- [37] Bezanson J, Edelman A, Karpinski S, Shah VB. Julia: A fresh approach to numerical computing [J]. *Siam Rev*, 2017, 59(1): 65–98.
- [38] Creech TG, Epps CW, Landguth EL, Wehausen JD, Crowhurst RS, et al. Simulating the spread of selection-driven genotypes using landscape resistance models for desert bighorn sheep [J]. *PLoS One*, 2017, 12 (5): e176960.