

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2013.02.002

Gene flow 的溯源及其在生物安全和进化研究中的意义

杨 箫, 卢宝荣*

复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433

摘要: 尽管 gene flow 源于群体遗传学和进化生物学, 但已成为环境生物安全文献中常见的科学术语。花粉介导的 gene flow 在自然界中广泛存在并对物种和群体的进化有着特殊重要的意义。随着转基因生物技术的快速发展和转基因作物在全球范围内的广泛种植, 转基因随 gene flow 发生逃逸及其可能带来的潜在生态进化影响已经成为环境生物安全评价和研究的重要内容, 备受全球广泛关注, gene flow 这个术语在我国也被频繁引用。但是, gene flow 的中文术语在我国各种文献资料中存在着十多种翻译版本, 这些不同的翻译版本形式不同且内容略有差异, 容易给环境生物安全问题的理解和研究造成不必要的混乱。本文对 gene flow 的概念及其内涵进行了回顾, 并对不同形式的 gene flow 术语在国内外相关研究领域中使用的历史溯源进行了阐述。笔者建议使用“基因流”作为 gene flow 在中文应用中的统一术语, 这也最接近群体遗传学和进化生物学等相关著作中 gene flow 的原意。基于此, 对基因流在转基因逃逸及其相关的环境生物安全评价以及群体遗传学和进化生物学研究方面的理论和应用意义进行了讨论。

关键词: 基因流; 生物安全; 环境; 群体遗传; 进化生物学

Tracking Chinese terminology of gene flow: its implications in biosafety and evolutionary research

Xiao YANG, Bao-rong LU*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai, 200433, China

Abstract: As an important term used in population genetics and evolutionary biology, gene flow often appears in literature and documents. This term was originally translated as "Jiyinliu" in Chinese for that purpose. The extensive cultivation of genetically engineered (GE) crops in the world has largely promoted the use of this term because of the worldwide concerns over the potential ecological impacts caused by transgene escape via gene flow. Consequently, a dozen of Chinese versions of the same English term have been translated and used by scientists from different disciplines. These Chinese terms include "Jiyinpiaoyi", "Jiyinliudong", "Jiyinpiaoliu", "Jiyinpiaoshi", "Jiyinpiaobian", and "Jiyinkuosan" that represent slightly different forms and meanings in Chinese. These terms are frequently used in different scientific or policy documents relating to environmental biosafety of GE crops, which has caused considerable confusion to understand the environmental biosafety issues caused by gene flow, both among scientists and the public. In this paper, we review the concept of the term gene flow in the sense of population genetics and evolutionary biology, and track the interpretation of this term both in old English and Chinese literatures. We particularly traced the changes of different Chinese translation of gene flow in published literatures for the last half century when the term was first introduced to China. Based on our historian's work and the original definition of the term, we suggest retaining the original translation of gene flow as "Jiyinliu" that reflects the closest meaning of the English term both for biosafety issues and population/evolutionary biology. We also discussed the concept of gene flow in terms of environmental biosafety assessment and population/evolutionary studies.

Key words: gene flow; biosafety; environment; population genetics; evolutionary biology

随着转基因生物技术的迅速发展及其在农业生产中的广泛应用, 大量不同类型的转基因作物, 包括抗虫、抗病、抗除草剂以及营养品质改良等作物被培育成功, 并被释放到环境中进行商品化生产。根据 James (2012) 的统计, 全球转基因作物种植面积已超过 1.7 亿 hm^2 。转基因作物的大规模环

收稿日期 (Received): 2013-02-26 接受日期 (Accepted): 2013-03-14
基金项目: 国家重点基础研究发展 973 计划 (2011CB100401); 国家自然科学基金项目 (31271683); 转基因生物新品种培育重大专项 (2011ZX08011-006)
作者简介: 杨箫, 男, 博士研究生。研究方向: 植物学。E-mail: xyang.fdu@gmail.com
* 通讯作者 (Author for correspondence), E-mail: brlu@fudan.edu.cn

境释放引起了全球对转基因生物安全问题的极大关注,引发了一场世界范围对转基因生物安全的激烈争论。在众多的环境生物安全问题中,转基因随着 gene flow 逃逸及其带来的潜在生态影响是全球最为关注和备受争议的问题之一。各国相关管理部门在对转基因作物进行商品化生产和环境释放之前的法定生物安全评价过程中,始终将 gene flow 及其潜在的环境生物安全影响作为必须评价的一项重要内容,致使 gene flow 成为与环境生物安全相关领域最流行的术语。

我国对 gene flow 进行了大量的科学研究,并获得了许多重要的科研成果,但同时产生了许多不同版本的 gene flow 的中文翻译术语,如基因流(王亚馥,1999)、基因流动(蔡成武,1987)、基因漂移(浦惠明等,2005)、基因漂流(樊龙江等,2001)、基因流散(汤日圣,2012)、基因飘失(田清涑,1985)、遗传漂移(杨纪柯和王安祺,1984)、基因逃逸和基因扩散(叶纨芝等,2000)等,有一些翻译如“基因漂变”很容易与其他的专业术语如“遗传漂变”(genetic drift)产生混淆。这些不同的 gene flow 中文翻译版本给人们对环境生物安全问题的理解和研究带来了不必要的困扰。因此,有必要对 gene flow 的概念及其内涵、历史溯源以及其对生物安全评价和研究特别是对进化的意义等方面进行介绍和分析,并在此基础上对 gene flow 这一术语的中文翻译和用法进行统一和规范,这对理解 gene flow 的科学含义具有重要意义。

1 Gene flow 的概念及其内涵

Gene flow 是群体遗传学和进化生物学中常见的术语。按照 Slatkin (1985) 的定义, gene flow 是指“导致基因从一个种群移动到另一个种群的所有机制的统称”(Gene flow is a collective term that indicates all mechanisms resulting in the movement of genes from one population to another)。通常 gene flow 发生于种内的不同群体之间,但在不同的物种之间也发现了大量 gene flow 的例子。从进化生物学的角度来看, gene flow 包括 vertical gene flow (VGF) 和 horizontal gene flow, 后者常被称为基因水平转移(horizontal gene transfer, HGT), 涉及的基因转移方式通常发生在亲缘关系很远的物种之间,如微生物之间或者植物与微生物之间(Thomson, 2001)。HGT 虽然在生物有机体的进化中有一定的

意义,但与环境生物安全的关系较远,因此不在本文讨论的范围。群体遗传和进化生物学家如 Anderson (1949)、Baker (1951) 和 Slatkin (1985) 等所论述的 gene flow 都是指 VGF。根据全国科学技术名词审定委员会(2004)的定义, gene flow 的准确翻译为“基因流”,指的是由于交配或迁移而导致的基因从一个繁殖群体向另一个群体扩散,而使得该繁殖群体中的等位基因频率发生变化的现象(<http://www.cnctst.gov.cn/>)。通常基因流是双向的,即2个生物群体之间都可以产生相互的基因流。基因流可以发生在群体以及群体水平上的亚种、物种甚至属之间。当个体从一个群体迁移到另一个群体时,基因流可能把一个群体自身的基因带到新的群体中,导致新群体的基因频率和基因型频率产生较大的变化。

根据媒介的不同,可以将基因流分为种子介导的基因流(seed-mediated gene flow)、营养繁殖体介导的基因流(reproductive-propagule-mediated gene flow)和花粉介导的基因流(pollen-mediated gene flow)(Lu, 2008)。由于花粉介导的基因流是通过有性杂交的方法产生,转移的基因对其新群体的基因库有较大的贡献,因此对花粉介导的基因流及其带来的遗传和进化效应方面的研究非常多(Arnold *et al.*, 1991; Levin & Kerster, 1974)。本文主要集中介绍花粉介导的基因流。在转基因生物安全的研究中,按照对象的不同,还可以将基因流分为栽培作物品种之间的基因流(crop-to-crop gene flow)、作物品种向同种杂草群体的基因流(crop-to-weed gene flow)和作物品种向野生近缘种群体的基因流(crop-to-wild gene flow)(Lu, 2008; Lu & Yang, 2009)。对于转基因环境生物安全的评价和研究而言,不同类型的基因流带来的生态和进化后果不一样。因此,自转基因环境生物安全问题被提出以来,作物—作物和作物—野生近缘种基因流的研究在全球范围内受到极大的重视并获得了大量的成果,如揭示了许多基因流的频率及其随时间(开花期)和空间(距离)变化的规律。这些研究结果对评价和研究转基因逃逸到作物野生近缘种后的潜在生态风险具有重要意义。

2 Gene flow 的溯源

Gene flow 概念的产生与群体遗传学的诞生和发展紧密相关,此概念是群体遗传学的重要内容之

一。按照 Hardy-Weinberg 平衡定律假设: 对于一个相当大且随机交配的群体, 其基因频率和基因型频率在没有突变 (mutation)、迁移 (migration)、选择 (selection) 和遗传漂变的影响下将保持不变, 通常迁移就是 gene flow 的同义词, 迁移导致群体间产生基因或遗传物质的交换。在 20 世纪初, 有关群体遗传和进化的著作一般使用 migration 或 gene migration 代表群体之间遗传物质的交换。Haldane (1927) 最早在其著作中提到单个群体中选择作用和迁移之间的相互平衡关系, 指出如果群体中的一个位点受到的选择大于来自其他群体的其他位点的迁移率, 则迁移不足以阻碍选择作用对于该位点高频率的积累。Wright (1931) 也在其著作中讨论了遗传漂变 (指有限群体或小群体中基因频率由于取样误差造成的随机波动) 和迁移之间的关系, 指出迁移可以在一定程度上抵消小群体的遗传漂变效应。另外, 著名的进化生物学家 Mayr (1942) 也指出群体之间杂交的普遍性, 并且认为迁移 (或 gene flow) 在保持同一物种不同群体之间遗传和表型的同质性 (homogeneity) 方面起着重要作用。

Gene flow 在群体遗传学中的使用可以追溯到 20 世纪 40 年代。例如, Epling (1947) 和 Baker (1951) 分别在其著作中阐述了 gene flow 在自然群体中的作用, 认为基因在群体间移动的水平越高, 群体之间的分化程度就越小, 群体间的相似性就会越大; 反之, 当群体间的 gene flow 由于生殖隔离或地理隔离受到限制, 就会导致不同的群体之间因适应局部的生态环境而产生进化或遗传漂变, 进而产生遗传分化。当时的群体遗传学认为 gene flow 和突变是导致某一群体产生新遗传物质的 2 种重要方式, 而新遗传物质进入群体可能导致适应性进化而改变群体的进化命运, 因而 gene flow 在研究群体遗传结构和进化中具有重要意义。到了 20 世纪中期, 新达尔文主义提出选择是研究进化的核心, 基因流的作用是在物种的分布范围内传递新的适应性变异, 而杂交与基因渐渗 (introgression) 为这些有利变异奠定了基础 (Anderson, 1949; Stebbins, 1950)。到了 20 世纪七八十年代, 许多研究表明, 植物群体间的基因流频率比想象的要低很多, 且不同物种间甚至同一物种的不同群体之间的基因流频率差异很大 (Levin & Kerster, 1974)。随着分子标记的研发和广泛利用, 群体遗传学家对基因流与

杂交—渐渗的发生水平和过程有了更为直观和深入的了解。同时, 越来越多的研究表明, 许多栽培物种的基因可以通过花粉介导的基因流转移到野生近缘种, 导致一定的生态和进化后果 (Ellstrand, 2003; Ellstrand *et al.*, 1999)。

基因流的概念在我国最早出现于 20 世纪 50 年代末, 《遗传学名词》(中国科学院编译出版委员会名词室, 1958) 将 gene flow 翻译为基因流。而 1966 年《英汉遗传学词汇》(中国科学院自然科学名词室, 1966) 和 1979 年《遗传学词典》(复旦大学, 1979) 又将 gene flow 翻译为基因流动, 以至于 20 世纪 80 年代及之后的大多数专著都将 gene flow 翻译为基因流动。例如, 1984 年出版的《遗传学原理》指出只要等位基因频率有很小的差异, 加上中度的迁移系数就可引起明显的进化改变, 这种现象称为基因流动或迁移压力 (杨纪珂和王安祺, 1984); 1987 年出版的《现代遗传学》也将 gene flow 翻译为基因流动, 并指出 migration 或 gene flow 是群体中的个体迁移到另一个群体, 并与该群体的成员发生相互交配的一种普遍现象 (蔡成武, 1987)。20 世纪 90 年代以后, 许多遗传学、生态学与进化生物学方面的教科书或翻译著作又将 gene flow 重新翻译为基因流, 如《遗传学》(王亚馥, 1999)、《进化生物学》(沈银柱, 2008)、《分子生态学》(张军丽, 2009)、《普通生态学》(郑师章, 2000) 和《简明植物种群生物学》(Silvertown & Charlesworth, 2003) 等。直到转基因生物安全问题的提出, 大量外语科研资料的引入又造成了对 gene flow 术语的多种翻译版本。

随着科学的进一步发展, gene flow 将会在很多不同的科学领域有更广泛的应用, 如生态学、医学遗传学、群体遗传学、种群生物学、分子生态学、生化与分子生物学以及生物安全等。不同的 gene flow 翻译版本不仅会造成学术界在研究和成果分享中交流和沟通的困难, 甚至影响科学的严谨性, 而且在进行科学教育和公众宣传中, 会给广大民众带来不必要的误解和混淆, 影响科学的普及和传播。鉴于“基因流”是中文最早对 gene flow 的翻译版本, 同时这个概念最接近群体遗传学和进化生物学等学科中 gene flow 的原意, 笔者建议仍沿用“基因流”作为 gene flow 的统一翻译。

3 基因流在生物安全和进化研究中的意义

基因流特别是花粉介导的基因流在自然界中

广泛存在,它是植物群体和物种进化的动力之一。只要植物群体之间具有一定的亲缘关系,分布于相同的地理空间并在开花期上相互重叠,基因流就有可能发生,这是一种自然的过程。随着转基因作物的大规模种植,其向非转基因作物产生的基因流将导致常规品种的转基因混杂,从而带来贸易和法律的纠纷;转基因作物品种向野生近缘种以及同种杂草群体产生的基因流则会涉及环境生态的问题。研究表明,全世界至少有 48 种栽培作物可能与其野生近缘种存在基因流,且有证据明确指出,12 种主要作物能与野生近缘种发生天然杂交而产生基因流 (Ellstrand, 2003; Ellstrand *et al.*, 1999), 这些作物包括目前已经大规模种植的转基因油菜、大豆以及玉米等。

栽培驯化作物与其野生近缘种之间的基因流已经在自然界存在上万年 (Ellstrand *et al.*, 1999), 即使不考虑转基因的影响,来自作物本身的基因流也可能对野生近缘种的进化产生一定影响。由于通过生物技术修饰的转基因可能比未经过遗传修饰的基因具有更强的自然选择优势,逃逸到野生近缘种群体的转基因可能改变野生近缘种群体的适合度,从而带来潜在的生态风险。转基因作物的基因流对环境生态的影响主要取决于 2 个方面。(1) 作物与野生近缘种间基因流频率的大小。由于受到植物传粉生物学特性的影响,如异交率、花粉供体产生的花粉量以及花粉供—受体之间的花粉竞争,也受到环境条件的影响,如花粉供—受体之间的空间距离、风力大小与方向、温度、光强与空气湿度,基因流频率在不同物种之间差异较大 (Rong *et al.*, 2010)。转基因逃逸的频率高,可能带来的风险就高。因此,基因流的频率是许多国家进行生物安全评价的重要内容。(2) 转基因能否改变野生近缘种群体的适合度,改变其进化潜力和方向。这是评价转基因生态影响更为重要的因素。转基因对野生近缘种进化潜力的影响,主要取决于转基因所表达的性状及其带来的适合度效应和转基因及其相关基因在野生近缘种群体中的变化频率和扩散速度 (Meirmans *et al.*, 2008)。这些变化是转基因逃逸可能产生不可预测的生态影响的根本原因。

转基因对野生近缘种群体的适合度效应表现在 3 个方面。(1) 如果转基因带来适合度优势,如加快生长速率、提高光合效率、抗虫、抗病、抗盐碱

和抗除草剂等,那么该转基因将在野生近缘种群体中迅速扩散并固定下来,这将导致群体遗传多样性水平的降低。如果来自转基因作物的基因流频率较高,并能通过天然杂交产生可育、适合度较高(更适应环境)的杂交后代,那么这些杂交后代将不断取代野生近缘种群体中的个体,从而产生所谓的遗传同化作用 (genetic assimilation),降低野生近缘种群体的遗传多样性和完整性,甚至导致野生近缘种局部群体的灭绝。由于转基因具有较强的自然选择优势,其扩散到野生近缘种群体后可能产生选择性别除效应 (selective sweep),使转基因及其位点周边区域位点的基因多态性降低,从而导致遗传多样性下降 (Smith & Haigh, 1974)。另外,具有自然选择优势的转基因一旦逃逸到作物的杂草或野生近缘种群体,则有可能提高这些杂草或野生群体的适合度而增强其对环境的适应能力、生存竞争能力和入侵能力,进而增大这些群体变成杂草的潜力,造成一定的生态后果 (Ellstrand *et al.*, 1999; Wolf *et al.*, 2001)。例如,在加拿大发现通过转基因逃逸产生的同时包括 3 种抗除草剂基因的杂草型油菜,在施用除草剂的环境下这些抗除草剂的转基因在群体中迅速扩散 (Hall *et al.*, 2000),杂草油菜对多种除草剂产生的抗性很可能通过改变杂草群体的进化潜力进一步增强其入侵性和危害性。(2) 如果转基因带来适合度劣势,那么该转基因可能降低野生近缘种的生存竞争能力,同时通过作物与野生近缘种群体间的基因流产生的遗传湮灭效应 (demographic swamping),最终导致野生近缘种群体逐渐缩小甚至灭绝 (Levin *et al.*, 1996; Wolf *et al.*, 2001)。(3) 如果转基因未带来任何适合度变化,则不会从基因的自然选择方面对野生近缘种的进化带来明显的影响,因而也不会造成生态影响。

需要强调的是,基于作物与其野生近缘种之间发生基因流的普遍性,即使没有转基因的参与,作物与野生近缘种的天然杂交和基因流也会在很大程度上改变野生近缘种群体的基因库和基因频率,也会由于遗传同化、湮灭和选择性别除等效应影响野生近缘种群体的进化潜力,从而导致一系列的生态影响。因此,基因流在研究和理解植物群体的进化(特别是微进化)中具有重要意义。

与基因流相关的环境生物安全研究为进一步探索基因流在进化层面的作用提供了新的视角和

实践意义。天然杂交是进化的一个重要推动力,通常杂交导致的基因流会对群体的进化产生多种效应。(1)基因流对群体(特别是小群体)的遗传结构和遗传多样性水平产生影响。基因流对群体进化的影响主要取决于群体的大小及其所接受的基因流频率。一方面,基因流可以阻止小群体特别是异交群体的自交衰退(inbreeding depression),并抵消遗传漂变产生的群体遗传多样性水平的降低,为小群体带来有利的进化影响(Simberloff, 1988);另一方面,基因流可以通过遗传同化、湮灭和选择性剔除等遗传效应改变群体的遗传结构和遗传多样性,并对小群体的生存和进化造成显著的影响,最终可能导致小群体灭绝(Levin *et al.*, 1996; Rhymer & Simberloff, 1996)。许多野生近缘种群体相对作物的种植面积来说,都是小群体,大量的作物基因非对称地转移到野生近缘种群体,将会对其遗传多样性和群体灭绝产生什么样的影响,需要用进化生物学的理论和方法进行研究。(2)基因流产生新的适应性。种群之间的天然杂交可能产生新的等位基因或基因重组,这些新的遗传变异可以增强个体对环境特别是新环境的适应能力。例如,在一年生向日葵 *Helianthus annuus* L. 与原野向日葵 *H. petiolaris* Nutt. 之间频繁的基因流和天然杂交能产生至少 3 种杂交物种(Lexer *et al.*, 2003),这些杂交物种各自具有对不同生境新的适应性,对相关性状的数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)分析表明,这些新的适应性由双亲位点在杂种群体中的基因互补作用(complementary gene action)造成(Rieseberg *et al.*, 2003)。(3)基因流在物种或群体之间传递适应性。基因流可以在物种或群体之间传递具有较强适应能力的基因或基因组合,如一年生向日葵被引入美国德克萨斯州东部地区并逐渐适应当地环境的过程中,当地小花葵 *H. debilis* ssp. *cucumerifolius* (Torrey & A. Gray) Heiser 群体通过基因流所传递的适应性性状起到了关键的促进作用(Kim & Rieseberg, 1999)。物种和群体之间通过基因流产生与传递的这些适应性性状不仅可以增强群体的适应性和进化潜力,而且可以增强这些群体的扩张和入侵能力(Arnold, 2004; Simberloff, 1988)。(4)基因流打破群体之间的隔离障碍,并抑制群体分化或物种形成。当某些群体在自然条件下逐渐适应当地环境或特殊生境的同时,来自其他

群体的基因流会阻止适应性进化所导致的群体分化或物种形成。基因流在这个过程中作用主要取决于基因流与其他进化动力特别是选择的相互作用,当基因流对群体的同质化作用(homogenizing force)大于选择作用时,群体分化和物种形成过程就会受到抑制(Mayr, 1942)。(5)基因流导致新的生态型与物种的形成。如在边域物种形成(peripatric speciation)过程中,基因流所建立的小群体可以通过遗传漂变和强选择作用在新的生境下快速进化并形成新物种(Slatkin, 1987)。

综上所述,基因流在研究和理解植物群体的进化中具有重要意义,而群体遗传和进化的研究成果也可以直接用于指导环境生物安全的评价,具有重要的现实意义。

参考文献

- 蔡成武. 1987. 现代遗传学. 长沙: 湖南科学技术出版社.
- 樊龙江, 周雪平, 胡秉民, 石春海, 吴建国. 2001. 转基因植物的基因漂流风险. 应用生态学报, 12(4): 630–632.
- 复旦大学. 1979. 遗传学词典. 北京: 科学出版社.
- 浦惠明, 戚存扣, 张洁夫, 傅寿仲, 高建芹, 陈新军, 陈松, 赵祥祥. 2005. 转基因抗除草剂油菜对近缘作物的基因漂移. 生态学报, 25(3): 581–592.
- 沈银柱. 2008. 进化生物学. 北京: 高等教育出版社.
- 汤日圣. 2012. 转基因水稻外源基因向近缘种群漂流和渐渗的研究进展. 生物安全学报, 21(2): 93–99.
- 田清涿. 1985. 生物学. 北京: 化学工业出版社.
- 王亚馥. 1999. 遗传学. 北京: 高等教育出版社.
- 杨纪珂, 王安祺. 1984. 遗传学原理. 北京: 科学出版社.
- 叶纨芝, 曹家树, 曾广文. 2000. 基因工程植物商品化生产面临的问题与前景. 植物学通报, 17(5): 394–400.
- 张军丽. 2009. 分子生态学. 广州: 中山大学出版社.
- 郑师章. 2000. 普通生态学. 上海: 复旦大学出版社.
- 中国科学院编译出版委员会名词室. 1958. 遗传学名词. 北京: 科学出版社.
- 中国科学院自然科学名词室. 1966. 英汉遗传学词汇. 北京: 科学出版社.
- Anderson E. 1949. *Introgressive Hybridization*. New York: Wiley.
- Arnold M L. 2004. Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: were Anderson and Stebbins right? *Plant Cell*, 16: 562–570.
- Arnold M L, Buckner C M and Robinson J J. 1991. Pollen-mediated introgression and hybrid speciation in *Louisiana irises*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88: 1398–1402.

- Baker H G. 1951. Hybridization and natural gene-flow between higher plants. *Biological Reviews*, 26: 302.
- Ellstrand N C. 2003. Current knowledge of gene flow in plants: implications for transgene flow. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 358: 1163 – 1170.
- 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.
- Epling C. 1947. Actual and potential gene-flow in natural populations. *American Natulist*, 81: 104.
- Haldane J B S. 1927. *A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hall L, Topinka K, Huffman J, Davis L and Good A. 2000. Pollen flow between herbicide-resistant *Brassica napus* is the cause of multiple-resistant *B. napus* volunteers. *Weed Science*, 48: 688 – 694.
- James C. 2012. *Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops*; 2012. ISAAA Brief No. 44. ISAAA; Ithaca, NY.
- Kim S C and Rieseberg L H. 1999. Genetic architecture of species differences in annual sunflowers: implications for adaptive trait introgression. *Genetics*, 153: 965 – 977.
- Levin D A, Francisco-Ortega J and Jansen R K. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology*, 10: 10 – 16.
- Levin D A and Kerster H W. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, 7: 139 – 220.
- Lexer C, Welch M E, Durphy J L and Rieseberg L H. 2003. Natural selection for salt tolerance quantitative trait loci (QTLs) in wild sunflower hybrids: implications for the origin of *Helianthus paradoxus*, a diploid hybrid species. *Molecular Ecology*, 12: 1225 – 1235.
- Lu B R. 2008. Transgene escape from GM crops and potential biosafety consequences: an environmental perspective. *Collection of Biosafety Reviews*, 4: 66 – 141.
- Lu B R and Yang C. 2009. Gene flow from genetically modified rice to its wild relatives: assessing potential ecological consequences. *Biotechnology Advances*, 27: 1083 – 1091.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Meirmans P G, Bousquet J and Isabel N. 2008. A metapopulation model for the introgression from genetically modified plants into their wild relatives. *Evolutionary Applications*, 2: 160 – 171.
- Rhymer J M and Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 83 – 109.
- Rieseberg L H, Raymond O, Rosenthal D M, Lai Z, Livingstone K, Nakazato T, Durphy J L, Schwarzbach A E, Donovan L A and Lexer C. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 301: 1211 – 1216.
- Rong J, Song Z P, De Jong T J, Zhang X, Sun S, Xu X, Xia H, Liu B and Lu B R. 2010. Modelling pollen-mediated gene flow in rice: risk assessment and management of transgene escape. *Plant Biotechnology Journal*, 8: 452 – 464.
- Silvertown J and Charlesworth D. 2003. 简明植物种群生物学. 李博,译. 北京: 高等教育出版社.
- Simberloff D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 473 – 511.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393 – 430.
- Slatkin M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787 – 792.
- Smith J M and Haigh J. 1974. The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetics Research*, 23: 23 – 35.
- Stebbins G L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press.
- Thomson J A. 2001. Horizontal transfer of DNA from GM crops to bacteria and to mammalian cells. *Journal of Food Science*, 66: 188 – 193.
- Wolf D E, Takebayashi N and Rieseberg L H. 2001. Predicting the risk of extinction through hybridization. *Conservation Biology*, 15: 1039 – 1053.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97 – 159.

(责任编辑:杨郁霞)

