生物多样性 2017, **25** (6): 683–688 doi: 10.17520/biods.2017122
Biodiversity Science http://www.biodiversity-science.net

•保护论坛•

自然杂交与生物多样性保护

商 辉 严岳鸿*

(上海辰山植物园, 中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海 201602)

摘要: 物种之间的杂交事件在自然界中时常发生, 虽然大部分自然杂交会成为进化的盲端而被淘汰, 但仍有一部分自然杂交在物种形成过程中起到很重要的作用。随着对自然杂交认识的深入, 人们对其是否具有保护价值存在着较大的争议。本文从遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性三个方面综述了自然杂交在物种进化和生态系统中的作用, 认为并不是所有杂交都存在着物种逆转的危险, 一些杂交事件可以增加生物多样性, 提高物种的环境适应性。同时, 我们结合近年来自然杂交的研究案例, 提出自然杂交的保护原则: 对父母本没有威胁, 同时有助于提高生物多样性和环境适应性的自然杂交应该予以保护。希望该建议为国家制定物种保护法律法规和编制红色名录提供参考。

关键词: 自然杂交; 生物多样性; 保护生物学; 红色名录

Natural hybridization and biodiversity conservation

Hui Shang, Yuehong Yan*

Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences; Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602

Abstract: Hybridization occurs commonly in nature. Due to decreasing fitness, a large number of hybridized offspring might be eliminated in natural conditions, but many hybridization/introgression events can be important drivers of speciation. With advances in modern molecular genotyping methods, the mechanisms of hybridization and their impacts on speciation are becoming better understood. However, for taxa with hybridized origins, the question of whether the germplasm needs to be conserved presents many viewpoints. Here, we comprehensively review the conservation value of hybrids over three aspects (including genetic diversity, species diversity, and ecosystem diversity) to pronounce the significant roles in evolution and ecology. A large number of cases indicate that not all hybridization will lead to genetic assimilation by hybridization swamping. It can also boost genetic diversity and increase fitness and adaptability. Based on recent research on natural hybridization, we propose a principle for conservation of hybridized originated taxa if the existing hybridized taxon does not threaten the parental species, and its unique germplasm can contribute to genetic and adaptive capacity. In such a situation, the conservation of hybridized taxa should be taken into consideration. We hope this proposal could supplement a reference to reinforce conservation policy and species red listing.

Key words: natural hybridization; biodiversity; conservation biology; species red list

自然杂交指的是已发生遗传分化的种群之间的交配(Arnold, 1992; Allendorf et al, 2001), 一般更容易发生在亲缘关系较近的类群间。然而, 蕨类植物的一个案例表明, 分化六千万年的物种之间也可以发生杂交(Rothfels et al, 2015)。大部分自然杂交后代(hybrid)由于生殖隔离造成的不育而被淘汰, 或存在于杂交带中成为亲本间基因流的桥梁; 但仍有一部分杂交后代通过各种机制得以留存而形成自然杂交种(hybrid species), 如同倍杂交后代由于适应新的环境与父母本产生生殖隔离, 或通过异源

收稿日期: 2017-04-16; 接受日期: 2017-06-10
基金项目: 国家自然科学基金(31370234)和上海市绿化和市容管理局科技攻关项目(G152419 和 G162401)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yan.yh@126.com

© 生物多样性 Biodiversity Science

染色体加倍的方式直接和父母本产生生殖隔离(生物种概念)(Mallet, 2007); 而一些奇数倍染色体的杂交后代通过无性繁殖得以延续, 由于其形态的可辨识性, 也可能被命名为杂交种(形态种)。

自然杂交包括杂交过程和杂交产物(未成种的杂交后代和自然杂交种), 它们是否需要保护一直备受争议。传统观点认为杂交会对纯种的父母本造成威胁, 特别是在均质化环境中过度的杂交渐渗会造成两物种融合, 即发生物种逆转(reverse speciation), 从而导致物种多样性的丢失(Seehausen, 2006; Grant & Grant, 2014), 所以主张杂交有害不予保护(Hill, 1993; Vilà et al, 2000), 应采取积极措施防范其威胁(Bohling, 2016), 甚至应通过分子标记准确地鉴别后人为清除(Wyk et al, 2017); 而没有形成自然杂交种的个别杂交后代则迟早被自然所淘汰, 更无须作为保护对象。另外, 一些隐性杂交种往往难以通过形态鉴定, 或者无法确定其起源, 因此容易被忽视(Wang et al, 2015a)。

随着自然杂交研究的增多, 人们越来越认识到物种杂交是自然界的普遍现象, 而且是植物物种形成的主要驱动力。杂交有害的情况更多地发生在同倍体杂交中, 而多倍化杂交物种往往比其亲本更利于生态位建成和适应性增强。由此带来的混合基因库具备更高的遗传多样性和快速适应新环境的潜力, 对生物多样性的保持具有一定的积极作用。所以, 对其保护价值的讨论具有重要意义(Anderson & Stebbins Jr, 1954; Nolte & Tautz, 2010; Piett et al, 2015; Kasari et al, 2016)。

Jackiw等(2015)对北美的物种保护条例进行了研究, 发现虽然人们已经开始关注到自然杂交的保护, 但是条例中涉及的条款很少, 并且往往语焉不详, 执行情况也不理想。世界自然保护联盟(IUCN)的物种红色名录里, 甚至明确说明要把自然杂交种剔除, 完全忽略其价值(IUCN, 2013, 2014)。为此, Jackiw等(2015)针对北美的情况制定了一个评估杂交是否值得保护的原则框架, 他建议保育工作者在制定法规和具体的保护工作中, 系统地考虑杂交的成因、对父母本的威胁程度, 以及对生态环境的影响等。这些评估原则对中国的保护工作也有很好的借鉴意义。

在中国, 自然杂交的保护问题还没有引起人们的足够关注, 1996年颁布的《野生植物保护条例》和2016年颁布的《野生动物保护法》都没有明确提及自然杂交种是否需要保护的问题。但在已有的保护名录里实际上已经包括了自然杂交种, 例如《国家重点保护野生植物名录》(1999)中的国家二级保护植物半枫荷(*Semiliquidambar cathayensis*)是杂交起源(吴伟, 2009; Wu et al, 2010)。相信随着保护研究的进展, 类似的例子以及相关的讨论会越来越多, 而这也是保护生物学无法回避的问题。

本文结合近些年有关自然杂交保护生物学的研究进展, 特别是Jackiw等(2015)提出的自然杂交保护的策略框架, 拟探讨: (1)保护自然杂交的意义; (2)结合中国现在的自然杂交保护现状, 我们应该如何保护自然杂交?

1 自然杂交的保护价值

人们对自然杂交的顾虑往往在于其可能对父母本以及生态系统产生潜在威胁。但很多情况下, 自然杂交带来的影响并不都是有害的, 需要结合实际情况来进行科学的判断。保护生物学最主要的目的就是保护生物多样性, 而自然杂交是否值得保护也要从多样性的角度去考虑。

1.1 遗传多样性

不完全生殖隔离导致的杂交渐渗现象中, 物种间的基因流对物种演化和生态适应起到非常重要的作用。由于父母本双方基因库的混合而产生新的等位基因组合, 杂交带往往比父母本种群具有更高的遗传多样性以及适应性(Yakimowski & Rieseberg, 2014)。当渗透的等位基因受到选择时, 适度的渗透可以使物种快速获得适应性。这种基因交流可以给父母本物种提供一个快速适应新环境、提高适合度的机会。从这个角度来说, 适度的自然杂交显然是有利的。只有当渗透过度时, 才可能造成生殖隔离的突破而造成物种逆转。

另外, 当父母本有一方或双方由于其自身适合度低下而濒临灭绝时, 杂交种可能会因杂种优势具有较高适合度, 成为保存其遗传多样性的有效方式。例如Hori等(2014)利用核基因研究日本的变异鳞毛蕨(*Dryopteris varia*)复合群网状进化时, 发现了一个不属于任何现存物种的单倍型, 推测其来源于一个已灭绝的物种。

1.2 物种多样性

自然杂交不仅可以增加遗传多样性和物种的

© 生物多样性 Biodiversity Science

适应性, 而且可以导致物种的辐射式演化, 促进大量物种在相对较短的时期内形成(Seehausen, 2004)。

首先, 大量现存物种是通过自然杂交起源的, 或者处于自然杂交物种形成的演化途中(Abbott et al, 2013), 网状进化是一种重要的物种演化模式。一方面, 杂交后代可以通过染色体加倍形成异源多倍化物种(Soltis et al, 2014); 另一方面, 由于同倍性的杂交后代与父母本间的生殖隔离不如异倍杂交那样容易产生, 所以同倍性杂交物种比较少见, 但仍然是不可忽视的物种形成方式之一。例如, 生长在粘性土壤中的向日葵(*Helianthus annuus*)和其生长在砂质土壤中的近亲植物草原太阳花(*H. petiolaris*), 产生了3种适应不同环境的自然杂交种(*H. anomalus*、*H. deserticola*和*H. paradoxus*) (Rieseberg, 1991)。

其次, 在同域物种形成的过程中, 当新物种和旧物种的生殖隔离尚未完全建立时, 杂交渗透所形成的物种间基因流可能会导致适应不同生态位的基因被选择作用固定在不同的物种中, 促进物种的分化(Coyne & Orr, 2004; Rolán-Alvarez, 2007)。

总之, 自然杂交是自然物种进化历程中非常重要的组成部分, 其价值理应受到重视。

1.3　生态系统多样性

一般认为, 生态系统组成的多样性与稳定性存在某种程度的相关性, 虽然May (1976)从数学上论证了多样性有时会导致稳定性下降的可能性, 但在多数情况下, 通过增加生态系统内的多样性, 可促进系统的稳定性。自然杂交在生态系统中的存在, 则可能通过影响遗传多样性和物种多样性进而影响生态系统的稳定性和可恢复性。

杂交可增加物种对植食作用、病原体和寄生虫压力的抗性(Vilà et al, 2000), 在应对气候剧变、虫害爆发、病原菌等环境压力时, 可能会表现更出色(Fitzpatrick & Shaffer, 2007)。实验表明, 杂交的酵母属(*Saccharomyce*)种群在逆境下表现得比其父母本更加出色, 当环境剧变时, 通过基因交换, 可以使物种快速获得适应新环境的能力而得以存活(Stelkens et al, 2014)。如果自然杂交后代适应了极端环境或新的栖息地, 可能会增加生态系统对环境压力的恢复能力(Gross & Rieseberg, 2005)。此外, 杂交可能改变现有的群落结构, 整合分析表明, 植物杂交带使栖息环境更多样化, 促进了昆虫和真菌, 甚至鸟类的物种多样性(Whitham et al, 1999)。总之, 自然杂交对维持生态系统的稳定性起到很重要的作用。

2　自然杂交的保护原则

保护生物学家在自然杂交的保护领域已经开始了理论探讨和实践尝试。除Jackiw等(2015)的工作以外, Richards和Hobbs (2015)针对珊瑚礁群落中的杂交保护问题进行了讨论, 首先综述了珊瑚虫以及岩礁鱼类杂交研究进展, 并据此评估了杂交对珊瑚礁群落多样性的影响。分析结果表明, 杂交可以造成多种进化生物学后果, 既有可能是增加遗传多样性, 产生新的类群, 也有可能造成物种逆转。由于对自然杂交保护立法的忽视, 可能使得有价值的自然杂交没有得到有效的保护而导致其灭绝。针对这种情况, 他们提出, 应逐个案例(case-by-case)评估杂交的原因和后果, 有针对性地决定是保护还是清除杂交。

综合这些意见, 对自然杂交的成因以及后果分别进行科学评估是采取适宜保护措施的前提。由于自然杂交对其父母本物种、物种多样性乃至生态系统具有重要意义, 因此在制定野生动植物保护法律法规以及编写红色名录的时候就要根据具体的情况进行科学的评估。

有鉴于此, 我们参考国际同行的观点, 并考虑到中国自然杂交保护的现状, 提出有关中国自然杂交的保护原则(图1)。首先应对自然杂交保护的对象

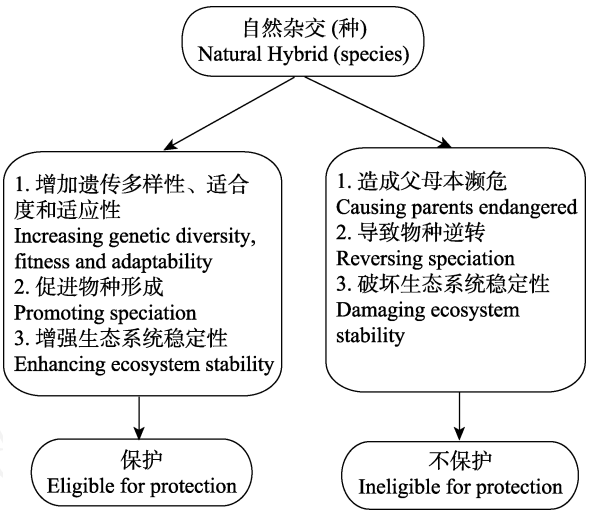

图1　自然杂交种的保护原则
Fig. 1　Principle for the conservation of natural hybridization

© 生物多样性 Biodiversity

进行明确的规定: (1)该自然杂交后代已独立成种并能在自然环境中独立建立自我繁殖体系(具有稳定基因交流的自然杂交带除外); (2)该自然杂交后代或自然杂交种受到了生存威胁或在IUCN等级评估标准中处于受威胁状态, 或者对维持或保存父母本遗传多样性、对群落物种多样性、生态系统稳定性以及对人类社会具有显著的意义。涉及濒危的自然杂交种可以考虑列入物种红色名录; 涉及生态保护价值或社会经济价值、科学研究价值的则列入相应类型的保护名录。据此, 将关于自然杂交的保护策略归纳为以下4个方面:

(1)自然杂交指的是近期或者历史上自然发生的没有受到人为因素干扰的物种杂交事件, 包括自然杂交种、基因渐渗和杂交带等。这里需要指出的是, 用于可操作的自然保护的自然杂交对象一般是指具有相对稳定的遗传特征的杂交事件, 可以是能够自我繁殖的自然杂交种, 如孟连铁线蕨(*Adiantum menglianense*)与假鞭叶铁线蕨(*A. malesianum*)和苍山铁线蕨(*A. sinense*)分别产生的自然杂交后代: 梅山铁线蕨(*A. meishanianum*)和哀牢山铁线蕨(*A. ailaoshanense*), 均可以通过无性繁殖在自然界自我维系自然种群(Wang et al, 2015b; Shang et al, 2016); 也可以是由于杂交渐渗在自然杂交带中产生的杂交群体, 如分布于丽江玉龙雪山的橘红灯台报春(*Primula bulleyana*)和霞红灯台报春(*P. beesiana*)可以在其分布重叠区内高频率发生自然杂交并形成杂交后代。虽然其杂交后代不育, 但杂交后代通过回交可能对亲本的遗传多样性产生重要的影响(Hayashi et al, 2009)。因此可以视其濒危程度及其亲本的生存状况等因素, 酌情考虑保护措施。但是, 对自然界中偶尔产生的一些自然杂交后代, 由于遗传上的不稳定性和发生频率的随机性, 一般不需要列入保护对象, 如粤紫萁(*Osmunda mildei*)是华南紫萁(*O. vachellii*)和紫萁(*O. japonica*)的自然杂交后代(Tsutsumi et al, 2012), 其杂交后代不具可育性, 无法在野外独立建立种群, 而是仅在亲本的重叠分布区产生极少量的随机个体, 因此也很难对该自然杂交个体进行有效的保护。

(2)当父母本一方或双方濒危, 但杂交后代或杂交种没有威胁到其父母本时, 自然杂交应该被保护。日本西部特有分布的稀子蕨属植物*Monachosorum arakii*是亚洲大陆分布的稀子蕨(*M. henryi*)和日本分布的日本稀子蕨(*M. nipponicum*)的自然杂交产物, 该杂交种可以通过无性繁殖芽孢自行在野外建立种群。由于稀子蕨现仅分布于中国大陆以及热带亚洲地区, 在日本已经灭绝, 稀子蕨和日本稀子蕨的杂交可能是过去地质时代的孑遗产物(Ebihara et al, 2016)。在此, 由于杂交没有威胁到父母本的生存, 自然杂交种*Monachosorum arakii*在日本的分布具有重要科学研究价值并可维系已灭绝的亲本遗传信息, 因此该自然杂交种应该受到必要的保护。

(3)当父母本双方都不濒危, 并且杂交后代或杂交种没有威胁到其父母本时, 自然杂交应该被保护。高山松(*Pinus densata*)是油松(*P. tabuliformis*)和云南松(*P. yunnanensis*)的自然杂交种(Wang et al, 2001), 是乔木物种二倍体自然杂交同倍体成种的范例, 广泛分布于云南、四川、西藏、青海等地, 生长于海拔1,500–4,500 m的地区。但其父母本均不濒危, 且高山松没有威胁到父母本的生存; 由于高山松具有较大的社会经济价值, 因此可以列入林业系统的珍稀林木保护名录; 然而, 由于高山松分布广泛, 其野外种群没有受到明显的威胁, 目前尚不需要将该种列入物种红色名录。

(4)无论父母本双方濒危或不濒危, 当杂交后代威胁到其父母本时, 自然杂交是否被保护就需要视具体情况确定。如果杂交后代或杂交种比其父母本具有更高的适合度、具有更好的环境可塑性、有助于群落结构稳定、增加遗传多样性或促进成种进程(hybrid speciation)而不是导致物种逆转时, 应考虑予以保护。如迷人杜鹃(*Rododendron agastum*)和露珠杜鹃(*R. irroratum*)均为马缨花(*R. delavayi*)和大白花杜鹃(*R. decorum*)的自然杂交种, 且两个自然杂交种的分布区和马缨花的分布区一样广泛。大白花杜鹃分布在低海拔地区, 马缨花的分布区则高中低海拔均有分布, 而自然杂交种迷人杜鹃和露珠杜鹃分布在高海拔地区, 核基因序列分析显示杂交后代与亲本之间具有广泛的基因交流和回交历史(张敬丽, 2007), 但杂交后代对父母本的生存没有明显的威胁。鉴于全球变化对高山植物的威胁、近年来中国高山生态环境的破坏, 以及该种重要的观赏价值, 该自然杂交种应该得到保护。相反, 在本专辑中另一篇论文(周杰秋等, 2017)中, 枝毛野牡丹(*Melastoma dendrisetosum*)和毛苍(*M. sanguineum*)

© 生物多样性 Biodiversity Science

的自然杂交后代同样出现了威胁亲本之一海南特有濒危物种枝毛野牡丹生存的问题, 对这样的自然杂交种则不应该保护。厄瓜多尔的科隆群岛中弗雷里安纳岛上原本分布着大树雀(*Camarhynchus psittacula*)、中树雀(*C. pauper*)和小树雀(*C. parvulus*) 3种树雀。由于种间杂交, 大树雀已经在该岛消失, 剩余2个种也面临着融合的危险(Kleindorfer et al, 2014)。同样的情况已经发生在加拿大温哥华岛恩诺斯湖, 一个三刺鱼复合群(*Gasterosteus aculeatus* complex)的种对原本包含了区别显著的2个物种, 但经过几十年的杂交渗透(1977–2002年), 两个物种迅速混合为一个杂种群(hybrid swarm) (Gow et al, 2006; Taylor et al, 2006)。对这类由于杂交渗透造成的物种逆转的情况, 也不应予以保护。

3　结语

评估自然杂交的保护价值需要综合考虑各方面的因素, 不能一概而论。保护生物学的目的并不是保护物种纯正的血统, 而是应该更多地从生物多样性和生物多样化过程的角度去考虑问题并评估保护价值。我们提出的保护策略可以为实际物种保护工作以及相关法律法规的制定提供参考, 而中国现行野生植物保护政策中, 将部分类群如水韭属(*Isoetes*)、桫椤科、红豆杉属(*Taxus*)、兰科等作为一个整体加以保护, 对保护该类群的自然杂交无疑具有积极意义。然而, 目前需要更多的关于自然杂交的科学研究以及更广泛的科普宣传, 使人们进一步了解自然杂交在生物进化历程以及生态系统中的重要作用。

致谢: 感谢马永鹏研究员、邓敏研究员、金冬梅博士、刘子玥、刘逸在本文写作过程中给予的帮助和建议; 感谢审稿专家提出的修改意见, 极大地提升了本文的专业性和逻辑的严谨性。

参考文献

Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJ, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R (2013) Hybridization and speciation. Journal of Evolutionary Biology, 26, 229–246.

Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. Trends in Ecology & Evolution, 16, 613–622.

Anderson E, Stebbins G Jr (1954) Hybridization as an evolutionary stimulus. Evolution, 378–388.

Arnold ML (1992) Natural hybridization as an evolutionary process. Annual Review of Ecology and Systematics, 23, 237–261.

Bohling JH (2016) Strategies to address the conservation threats posed by hybridization and genetic introgression. Biological Conservation, 203, 321–327.

Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.

Ebihara A, Nakato N, Amoroso VB, Hidayat A, Kuo LY (2016) *Monachosorum arakii* Tagawa (Dennstaedtiaceae) is a relict “international” hybrid: a reassessment of the *Monachosorum* species. Systematic Botany, 41, 586–595.

Fitzpatrick BM, Shaffer HB (2007) Hybrid vigor between native and introduced salamanders raises new challenges for conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 104, 15793–15798.

Gow JL, Peichel CL, Taylor EB (2006) Contrasting hybridization rates between sympatric three-spined sticklebacks highlight the fragility of reproductive barriers between evolutionarily young species. Molecular Ecology, 15, 739–752.

Grant PR, Grant BR (2014) Evolutionary biology: speciation undone. Nature, 507, 178–179.

Gross B, Rieseberg L (2005) The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. Journal of Heredity, 96, 241–252.

Hayashi M, Kato J, Ohashi H, Mii M (2009) Unreduced 3x gamete formation of allotriploid hybrid derived from the cross of *Primula denticulata* (4x) × *P. rosea* (2x) as a causal factor for producing pentaploid hybrids in the backcross with pollen of tetraploid *P. denticulata*. Euphytica, 169, 123.

Hill KD (1993) The endangered species act: what do we mean by species. Boston College Environmental Affairs Law Review, 20, 239.

Hori K, Tono A, Fujimoto K, Kato J, Ebihara A, Watano Y, Murakami N (2014) Reticulate evolution in the apogamous *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae, subg. Erythrovariae, sect. *Variae*) and its related sexual species in Japan. Journal of Plant Research, 127, 661–684.

IUCN (2013) The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland.

IUCN (2014) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria, Version 11. IUCN, Gland, Switzerland.

Jackiw RN, Mandil G, Hager HA (2015) A framework to guide the conservation of species hybrids based on ethical and ecological considerations. Conservation Biology, 29, 1040–1051.

Kasari L, Saar L, de Bello F, Takkis K, Helm A (2016) Hybrid ecosystems can contribute to local biodiversity conservation. Biodiversity and Conservation, 25, 3023–3041.

Kleindorfer S, O’Connor JA, Dudaniec RY, Myers SA, Rob-

© 生物多样性 Biodiversity Science

ertson J, Sulloway FJ (2014) Species collapse via hybridization in Darwin's tree finches. The American Naturalist, 183, 325–341.

Mallet J (2007) Hybrid speciation. Nature, 446, 279.

May R (1976) Theoretical Ecology. Saunders, Philadelphia.

Nolte AW, Tautz D (2010) Understanding the onset of hybrid speciation. Trends in Genetics, 26, 54–58.

Piett S, Hager HA, Gerrard C (2015) Characteristics for evaluating the conservation value of species hybrids. Biodiversity and Conservation, 24, 1931–1955.

Richards ZT, Hobbs JPA (2015) Hybridisation on coral reefs and the conservation of evolutionary novelty. Current Zoology, 61, 132–145.

Rieseberg LH (1991) Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes. American Journal of Botany, 1218–1237.

Rolán-Alvarez E (2007) Sympatric speciation as a by-product of ecological adaptation in the Galician *Littorina saxatilis* hybrid zone. Journal of Molluscan Studies, 73, 1–10.

Rothfels CJ, Johnson AK, Hovenkamp PH, Swofford DL, Roskam HC, Fraser-Jenkins CR, Windham MD, Pryer KM (2015) Natural hybridization between genera that diverged from each other approximately 60 million years ago. The American Naturalist, 185, 433–442.

Seehausen O (2004) Hybridization and adaptive radiation. Trends in Ecology & Evolution, 19, 198–207.

Seehausen O (2006) Conservation: losing biodiversity by reverse speciation. Current Biology, 16, R334–R337.

Shang H, Wang Y, Zhu XF, Zhao GH, Wang FH, Lu JM, Yan YH (2016) Likely allopatric origins of *Adiantum*× *meishanianum* (Pteridaceae) through multiple hybridizations. Journal of Systematics and Evolution, 54, 528–534.

Soltis DE, Visger CJ, Soltis PS (2014) The polyploidy revolution then and now: Stebbins revisited. American Journal of Botany, 101, 1057–1078.

Stelkens RB, Brockhurst MA, Hurst GD, Greig D (2014) Hybridization facilitates evolutionary rescue. Evolutionary Applications, 7, 1209–1217.

Taylor E, Boughman J, Groenenboom M, Sniatynski M, Schluter D, Gow J (2006) Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair. Molecular Ecology, 15, 343–355.

Tsutsumi C, Hirayama Y, Kato M, Yatabe-Kakugawa Y, Zhang S (2012) Molecular evidence on the origin of *Osmunda* × *mildei* (Osmundaceae). American Fern Journal, 102, 55–68.

Vilà M, Weber E, Antonio CM (2000) Conservation implications of invasion by plant hybridization. Biological Invasions, 2, 207–217.

Wang XR, Szmidt AE, Savolainen O (2001) Genetic composition and diploid hybrid speciation of a high mountain pine, *Pinus densata*, native to the Tibetan Plateau. Genetics, 159, 337–346.

Wang Y, Shang H, Gu YF, Wei HJ, Zhao GH, Dai XL, Yan YH (2015a) A new cryptic hybrid species of *Adiantum* L. (Pteridaceae) identified by nuclear and chloroplast DNA sequences. Chinese Science Bulletin, 60, 922–932.

Wang Y, Shang H, Zhou XL, Zhao GH, Dai XL, Yan YH (2015b) *Adiantum*× *ailaoshanense* (Pteridaceae), a new natural hybrid from Yunnan, China. Phytotaxa, 236, 266–272.

Whitham TG, Martinsen GD, Keim P, Floate KD, Dungey HS, Potts BM (1999) Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic-based understanding of community structure. Ecology, 80, 416–428.

Wu W (2009) Natural Hybridization, Phylogeography and Speciation Patterns of Altingiaceae. PhD dissertaion, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [吴伟 (2009) 阿丁枫科的自然杂交、亲缘地理学与物种形成模式. 中山大学博士学位论文, 广州.]

Wu W, Zhou R, Huang Y, Boufford DE, Shi S (2010) Molecular evidence for natural intergeneric hybridization between *Liquidambar* and *Altingia*. Journal of Plant Research, 123, 231–239.

Wyk AM, Dalton DL, Hoban S, Bruford MW, Russo IRM, Birss C, Grobler P, Vuuren BJ, Kotzé A (2017) Quantitative evaluation of hybridization and the impact on biodiversity conservation. Ecology and Evolution, 7, 320–330.

Yakimowski SB, Rieseberg LH (2014) The role of homoploid hybridization in evolution: a century of studies synthesizing genetics and ecology. American Journal of Botany, 101, 1247–1258.

Zhang JL (2007) Natural Hybridization Origin of *Rhododendron agastum* (Ericaceae) in Yunnan, China. PhD dissertaion, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [张敬丽 (2007) 杜鹃花属迷人杜鹃的自然杂交起源研究. 中国科学院昆明植物研究所博士学位论文, 昆明.]

Zhou QJ, Cai YC, Ng WL, Wu W, Dai SP, Wang F, Zhou RC (2017) Molecular evidence for natural hybridization between two *Melastoma* species endemic to Hainan and their widespread congeners. Biodiversity Science, 25, 638–646. (in Chinese with English abstract) [周秋杰, 蔡亚城, 黄伟伦, 吴伟, 代色平, 王峰, 周仁超 (2017) 野牡丹属两个海南特有种与同属广布种自然杂交的分子证据. 生物多样性, 25, 638–646.]

(责任编委: 卢宝荣 责任编辑: 时意专)

© 生物多样性 Biodiversity Science