保护演化生物学——保护生物学的新分支

魏辅文*, 单磊, 胡义波, 聂永刚

中国科学院动物研究所, 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101

* 联系人, E-mail: weifw@ioz.ac.cn

收稿日期: 2018-10-16; 接受日期: 2019-01-31; 网络版发表日期: 2019-04-16

中国科学院战略性先导科技专项(批准号: XDB31020000)、国家重点研发计划(批准号: 2016YFC0503200)和国家自然科学基金委创新群体(批准号: 31821001)资助

摘要 离开演化谈保护, 往往难窥其道. 保护生物学建立之初旨在阐释受人类活动或其他因素干扰下的物种、种群、群落和生态系统的保护问题, 在其发展过程中其逐渐从生态、行为等宏观层面深入到生理、遗传、基因组、适应性演化等分子机制层面. 特别是近年来, 越来越多的研究聚焦到物种演化历史及其成因、适应性演化机制与演化潜力等方面, 这些研究超越了传统保护生物学分支学科如保护生态学和行为学等的研究内容. 将演化生物学原理引入保护生物学研究则能更好地揭示问题的本质, 因而越来越受到保护生物学家的重视. 因此, 我们提出“保护演化生物学”这一新分支学科, 以强化演化生物学原理和方法在解决物种保护问题中的应用. 保护演化生物学是将演化生物学原理和方法整合进保护生物学研究中, 旨在从演化的视角探讨物种的过去、现在与未来, 揭示物种如何适应和响应环境变化以维持长期生存的机制, 阐明物种濒危过程与演化潜力, 以期为制定前瞻性的物种保护策略提供科学依据. 本文从保护演化生物学的产生、发展、研究内容、研究方法及其研究意义等方面进行了简要介绍, 以推动保护演化生物学分支学科的发展.

关键词 保护演化生物学, 种群历史, 演化适应, 适应性响应, 演化潜力

“Nothing in biology makes sense except in the light of evolution”^[1], 美国遗传学家、综合演化论创立者之一杜布赞斯基(Theodosius Dobzhansky)如是说. 确实, 以演化论的视角, 生物学的不同事实不再是孤立的存在, 而显现出相互间的关联性, 使得生物学问题变得可以被理解. 为应对野生物种生存危机而诞生的保护生物学, 一直以来聚焦于濒危物种、栖息地、群落、生态系统的研究和保护, 其中以物种濒危机制与保护技术研究最受关注^[2]. 随着对物种濒危机制研究的深

入, 发现维持物种演化潜力是其能够在不断变化的环境中继续生存下去的内在根本; 如若物种无法及时地应对环境变化而做出适应性调整, 即会面临种群衰退, 乃至灭绝的风险. 然而, 长期以来保护生物学中的演化研究一直是零散地存在, 很少有学者将其作为保护生物的一个分支学科来研究^[3,4]. 本文意在将保护生物学中的演化研究提高到分支学科的高度, 概述物种演化历史、适应性演化及演化潜力研究对物种保护的意义.

引用格式: 魏辅文, 单磊, 胡义波, 等. 保护演化生物学——保护生物学的新分支. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 498–508

Wei F W, Shan L, Hu Y B, et al. Conservation evolutionary biology: A new branch of conservation biology (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 498–508, doi: 10.1360/N052018-00223

1 学科诞生

不断加剧的人类活动,致使自然资源和生态系统受到了严重毁坏,从而引发了环境污染、水土流失、土地荒漠化/沙化、气候反常、生物多样性严重丧失、物种灭绝加速等一系列恶果,使得人类赖以生存的家园处于前所未有的危机之中,也使得野生动植物面临不同程度的生存危机.为应对这一危机,保护生物学应运而生.经过多年的发展,保护生物多样性已成为人类共识,而有关生物多样性丧失机制的研究一直以来都是保护生物学的研究热点.因为生物多样性,特别是物种多样性,直接决定了生态系统的稳定性^[2].近十多年来,随着分子遗传学的发展,研究者发现当种群因人类活动而缩小后,会产生一系列遗传学后果,如遗传多样性丧失、近交衰退、有害突变累积等,其中有关遗传多样性的研究已成为保护生物学的一个重要内容.物种适应环境变化的能力依赖于其本身业已存在的遗传多样性,而有关遗传多样性产生、维持及变化趋势的研究涉及系统发育关系、遗传变异的起源与维持、自然选择和适应等演化生物学内容.另一方面,生物多样性优先保护的對象是物种多样性,只有物种存在,遗传物质才能够不丢失,生态系统才不至于退化或消失^[2].因此,保护生物多样性的根本目标在于维持物种在不断变化的环境中继续生存的能力,而这个能力就是物种适应性演化的能力.在此理念下,我们提出将演化生物学原理和方法整合进保护生物学研究中,形成“保护演化生物学”新分支学科,旨在从演化的视角探讨物种的过去、现在与未来,揭示物种如何适应和响应环境变化以维持长期生存的机制,阐明物种的濒危过程与演化潜力,以期为制定前瞻性的物种保护策略提供科学依据.保护演化生物学研究涉及物种的演化历史、长期演化适应性机制和短期快速响应环境变化的能力,以及应对未来环境变化的演化潜力等多方面.

2 研究意义

物种的演化潜力是其能够长期存续的遗传基础,而揭示和保护物种的演化潜力是保护演化生物学的核心.保护演化生物学揭示物种演化历史、现状以及应对环境变化的潜力,这些内容对珍稀野生动植物

保护和管理政策的制定与实施具有重要的科学指导作用.例如,基于对大熊猫种群历史和适应性演化研究,发现大熊猫秦岭种群已有近30万年独立演化历史,在遗传上显著不同于其他种群,并产生了一系列适应秦岭栖息地的本地特征^[5].因此,研究者认为应将大熊猫秦岭种群作为一个演化显著单元(evolutionarily significant unit, ESU)进行独立管理,在对大熊猫小种群进行复壮或在某地重建大熊猫野生种群时应充分考虑被重引入大熊猫的本地适应特征和重引入地的栖息地特征,以避免产生环境不适、远交衰退等不良后果.另一项基于种群基因组学的研究重构了江豚的种群历史,发现窄脊江豚长江种群大约于5000~40000年前与窄脊江豚其他种群发生分离,并在最近5000年以来与江豚其他种群间不存在基因交流,表明长江江豚与其他江豚间存在生殖隔离;另外,研究还显示长江江豚拥有一些独特的、与淡水环境相适应的遗传特征;这些结果均支持长江江豚是一个演化显著单元(evolutionary significant units, ESU),应将其作成一個独特的端始种(incipient species)进行保护^[6].最近,一项通过基因组选择信号预测气候驱动北美黄莺种群下降的研究发现,“最暖季节降水”是黄莺在繁殖季节受到环境选择的重要因素之一,并通过关联分析发现与气候条件关联最紧密的单核苷酸位点(SNPs)位于基因*DAD4*和*DEAF1*的上游,而这两个基因同迁徙和寻求新鲜事物的行为存在关联^[7].另外,研究还发现那些需要等位基因频率发生最大程度变化以适应气候变化的种群衰减幅度最大.因此,将物种演化潜力整合进物种分布预测模型中,可以提高预测的准确性,使我们能够了解到哪些物种和种群无法及时适应气候变化,从而制定具有前瞻性的保护管理措施.

3 研究方法

传统上,研究者通过形态、生理等特征,以及少量的分子标记来探讨物种表型、行为模式和生活史的演化;也通过数学建模来解释或预测物种的地理分布、多样性、碱基替代率、自然选择等问题,如分子演化中性论^[8]、生态位理论^[9]和演化图论(Evolutionary Graph Theory)^[10].但近年来,基因组学和生物信息学的迅速发展,为研究物种演化历史及适应的分子机制提供了革新性的工具.大量动物、植物、微生物的基因

组、转录组、表观组、代谢组等信息被解读, 使我们可以更全面、更深入地研究物种的演化历史及成因、适应机制、遗传多样性及遗传格局等深层次问题, 为物种的保护提供科学支撑. 应种群基因组学方法可以详细评估物种的遗传多样性, 鉴定适应性演化或受环境变化影响的基因位点, 揭示物种的适应性演化和响应环境变化的遗传机制^[5,11,12]. 另外, 可以重建物种的演化历史, 揭示种群动态和分歧, 并探讨种群波动与分歧的驱动因素^[5,13]. 应用宏基因组学方法可以研究宿主的食性适应、健康、宿主基因组与微生物组的协同演化等若干重要问题^[12,14-16]. 应用比较转录组学方法可以揭示一些特殊发育过程的分子机制, 如通过比较分析两种比目鱼的基因组与转录组, 研究者发现甲状腺激素和视黄酸信号转导以及光换能过程在身体形态不对称发育进程中的重要作用, 揭示了不对称发育的演化起源, 为脊椎动物的身体形态调控研究提供了新思路^[17]. 应用表观组和代谢组来揭示物种适应环境变化的机制将是未来的热点研究方向, 表观遗传学变异和代谢改变往往比基因序列变异要频繁而且更快, 在物种快速响应环境变化方面发挥着重要作用.

4 研究内容

4.1 种群历史动态

种群历史动态是演化生物学和种群遗传学研究的重要内容^[18]. 在物种漫长的演化历程中, 突变、遗传漂变、自然选择、迁徙、种群数量变化(扩张或收缩)等种群内部演化力量和地质事件、气候变迁等外部环境条件共同作用于基因谱系, 形成特定的遗传多样性格局. 因此, 对种群历史动态的研究有助于理解地质历史事件、气候变迁以及人类活动是如何塑造当前物种的, 这对濒危物种保护策略的制定具有十分重要的指导意义^[19-21].

传统上, 种群历史动态的研究主要依赖于化石或孢粉资料, 通过与气候变迁过程相互对照, 从而探寻物种分布变化的历史轨迹^[22]. 但是化石或孢粉资料有限且收集困难, 很难通过不完全的资料确定一个物种历史变化的全部细节^[23]. 然而, 古地质及气候变迁事件往往会引起物种有效种群大小的波动, 进而影响种群中基因和基因型频率的演变, 从而在物种基因组上留下持久的印记. 因此, 借助对基因组遗传信息的解

析和种群遗传学理论, 可以通过研究当前自然种群中遗传变异的分布规律进而重建种群的历史动态. 目前, 应用于种群历史动态研究的遗传学数据主要有短串联重复序列(STR, 又称微卫星DNA)和单核苷酸多态性(SNPs). STR数据起始于20世纪80年代晚期, 之后数据量呈线性增长. 直到2009年, 在ISI Web of Knowledge上收录的文献中, 应用STR数据的文章数量仍显著高于应用SNP的文章数量^[24]. 随后, 新一代测序技术快速发展, SNP数据量正呈指数式增长, 逐渐成为种群历史动态研究的主要遗传学数据. Li和Durbin^[13]提出基于单个基因组杂合位点密度的成对贯序马科夫溯祖模型(pairwise sequentially Markovian coalescent model, PSMC)来实现种群历史的重建. PSMC的方法一般用于预测2.0~3.0万年前的种群历史, 但无法有效推测2万年以内的近期种群历史. 因此, Schiffels和Durbin^[25]又开发出基于多个基因组数据的多重贯序马科夫溯祖模型(multiple sequentially Markovian coalescent analysis, MSMC)用来实现2万年以内近期种群历史的重建.

就现生物种而言, 对其种群历史有重要影响的事件主要是新生代以来剧烈的地质运动和气候变迁, 尤其是第四纪冰期与间冰期的反复交替对现代生物区系的地理分布格局和遗传结构产生了深刻的影响^[26,27]. 特别是, 欧洲、北美及北极地区的冰川发育较为突出, 这些地区的生物类群受第四纪冰期和间冰期环境波动的影响也最为严重^[28]. 中国大陆大部分地区处于中低纬度, 但青藏高原在新近纪(Neogene)的快速隆起和第四纪冰期对我国现代生物类群的遗传结构、种群分化、物种形成和灭绝、冰期和间冰期种群的收缩与扩张、迁徙等诸多方面均产生了重大影响. 在大熊猫研究中发现, 大熊猫在其800多万年的漫长演化历程中出现过2次显著的种群扩张和收缩事件, 而现存的三个大熊猫遗传种群则是由两次种群分化形成^[5]. 结合中国的古地质和古气候数据, 研究者发现大熊猫种群的扩张和收缩与古气候波动密切相关. 当处于冰期时, 气候寒冷, 冰川大规模发育扩张, 大熊猫种群出现收缩甚至到瓶颈. 例如, Naynayxungla冰期(0.78~0.50百万年)、Penultimate冰期(0.30~0.13百万年)以及~2.0万年前的末次冰期和山地冰川(如贡嘎冰川II, 约1.5~2.0万年)等均可能对大熊猫种群产生了深远的影响, 使其种群处于崩溃的边缘, 而且期间出现了时间亚种的更替. 当处于间冰期时, 气温回升、冰川退缩, 大熊猫种群表

现出复苏和扩张. 例如, 在中国大湖期(3.0~4.0万年)时, 气候温暖、栖息地充足、食物丰沛, 为大熊猫种群扩张提供了条件, 促进了巴氏亚种的繁盛. 由此可见, 气候的波动主导了当时大熊猫的种群历史动态. 另外, 通过一系列史料记载和分析, 研究者认为近3000年以来大熊猫栖息地周边的人类活动是导致大熊猫最近一次种群分化及近期种群变化的主要因素. 在金丝猴的研究中发现, 金丝猴大约在6.7百万年前起源于青藏高原, 并在1.69百万年前分化形成了北方祖先种族和喜马拉雅祖先种族, 而这正处于青藏高原的抬升时期(约1.6百万年前), 因此研究认为青藏高原的抬升有可能引起了金丝猴属的分化以及随后的北方类群分化. 而喜马拉雅类群的分化时间为 0.15 ± 0.10 百万年前, 这刚好与倒数第二次冰期(Penultimate Glaciation)的起止时间相吻合($0.13 \sim 0.3$ 百万年前), 表明在该冰期对喜马拉雅类群的扩散及基因交流有着重要的影响^[12]. 另外, 通过重建金丝猴属四个物种的种群历史, 研究人员发现川金丝猴种群曾经历过两次种群扩张和两次瓶颈事件, 而其他三种金丝猴自从分化后一直处于种群收缩过程中. 这与此前在滇金丝猴中的研究结果一致, 此前研究认为滇金丝猴亚种群的分化与末次冰期结束及该地区的人类活动开始时间相吻合, 近期的人类活动导致其栖息地破碎化和种群衰退, 直至今日^[29]. 另一项有关江豚种群历史动态的研究发现, 江豚在其演化过程中经历过2次种群扩张(分别发生在约0.5百万年前和6百万年前)和1次收缩事件(发生在约0.1百万年前); 约从0.5百万年前至2万年前, 窄脊江豚的有效种群大小相对而言一直都高于宽脊江豚的, 且在0.1百万年前此2类江豚的有效种群大小差异达到最大^[6]. 窄脊江豚内部的种群分化大概起始于2万年前, 且最近5000年以来江豚不同种群间无基因流. 这些研究结果表明, 更新世的冰川运动可能对古代江豚的种群分化起到了推动作用, 而末次盛冰期前后海平面的变化可能推动了窄脊江豚部分个体于约5000~40000年前进入长江流域. 最近, 研究人员从一具约2.2万年前的大熊猫化石中提取并测出了完整的线粒体基因组DNA^[30]. 通过与138个现生熊科个体和31个古代熊科个体的线粒体基因组序列进行比较分析, 发现该化石大熊猫的线粒体DNA, 相较于其他熊类而言, 与现生大熊猫的遗传关系最为亲近; 但属于与现存大熊猫不同的另一枝大熊猫谱系. 它所属的大熊猫种群大约于22.7~14.4万年前的更新

世与现生大熊猫的祖先种群分离且并存, 分离的时代远远早于现生大熊猫最直接母系共同祖先生存的年代(9.4~5.5万年前). 大熊猫化石古DNA的研究弥补了基于大熊猫现生种群的基因重建可能无法准确描述其演化历史的一些细节.

4.2 长期演化适应(对古环境变化的长期演化形成的适应)

物种灭绝一直被认为是生物演化的一个重要过程, 是物种无法适应环境变化的结果. 包括地质活动、气候波动及人类活动造成的环境改变, 在某些情况下对物种来说甚至是灾难性的, 即使适应性演化也未能避免很多物种在大灭绝事件中消失, 且或多或少的局部背景灭绝事件也一直在连续不断地上演着, 这些事件共同构筑着物种的演化史.

适应性演化(adaptive evolution)是指生物在自然选择的驱动下逐渐适应环境变化的过程, 是生物演化研究的重要内容. 适应性特征是生物适应某些环境条件的结果, 反映了生物的演化趋势, 是物种演化潜力的标志性特征, 因此是保护演化生物学揭示生物适应的主要内容. 例如, 对食肉目动物大熊猫和小熊猫味觉受体基因的研究表明, 大熊猫和小熊猫的鲜味受体基因(*TAS1R1*)都已发生假基因化, 暗示大、小熊猫都已丧失感知鲜味的功能; 而据推测, 假基因化都是发生在两个物种从肉食性转变成杂食性以后, 因此认为假基因化的发生与它们的食性转变有关, 是适应其食谱中不再有动物源食物的演化结果^[31~33]. 另外, 大熊猫和小熊猫的苦味受体基因(*TAS2Rs*)也表现出对它们食谱中富含苦味物质的适应, 特别是在大熊猫*TAS2R42*序列上检测到正选择作用位点, 暗示这些位点的突变可能是大熊猫适应富含苦味物质的竹类食物的演化结果^[34]. 在胰液核糖核酸酶(*RNASE1*)基因的研究中发现, 该基因在疣猴亚科中有2个拷贝, 而在其他灵长类动物中仅有1个拷贝; 只在疣猴亚科物种中存在的*RNASE1*多拷贝现象被证实与植食性适应相关, 分子演化分析表明新拷贝*RNASE1B*在自然选择下发生了快速进化, 为了适应小肠中的偏酸环境而降低了该酶的最适pH. 研究进一步发现该基因第39位氨基酸由碱性向非碱性的转变是导致其最适pH值降低的关键, 并且这一变化在疣猴亚科中至少独立发生了3次, 即在亚洲疣猴中发生了2次, 在非洲疣猴中发生了1次, 因此认

为疣猴亚科*RNASE1*的演化过程中发生了平行演化,朝着适应其植食性特点的方向演化^[12]。鲸类动物的陆生祖先(偶蹄类动物)约在5300万年前从陆地重返海洋等水生环境,并在形态、生理等方面产生了一系列的适应性改变(如味觉、嗅觉、视觉等感觉系统退化而形成了高度灵敏的听觉系统、前肢演化为鳍状肢而后肢退化等),以适应水生环境。研究发现,鲸类的甜、酸、鲜以及大部分的苦味受体基因都已假基因化,暗示鲸类已丧失这四种味觉感知能力,但却保留了完整的咸味受体基因,这可能与其生活环境中富含 Na^+ 、 K^+ 等离子有关^[35]。研究人员通过重建听觉基因*Prestin*蛋白序列的系统发育树发现,具有回声定位的蝙蝠和海豚聚到一起,而用同义突变核苷酸位点所构的演化树却又和其物种树一致,认为两类独立演化出回声定位系统的物种在*Prestin*基因上发生趋同演化^[31-36]。另外,研究还发现听觉基因*Cadherin23*及其配体*Protocadherin15*基因、神经信号传导的*Otoferlin*基因在回声定位的蝙蝠和海豚中存在显著的趋同演化^[37]。

适应性演化不仅发生在核基因组上,还发生在宿主的宏基因组上。大熊猫作为一种竹类专食动物,其肠道结构仍然是典型的肉食动物的结构,并没有因为其食性关系而变化。这可能使得大熊猫不能很好地适应高纤维的食物,而导致其消化效率较低。但研究者通过分子生物学和宏基因组学相结合的方法进行研究,发现大熊猫肠道内存在能够消化纤维素、半纤维素等营养物质的细菌,并且大熊猫肠道菌群的宏基因组中含有半纤维素消化酶、纤维素酶、 β -葡萄糖苷酶和1,4- β -木聚糖酶的相关编码基因^[14]。另外,在动物对高原等极端环境的适应上,宏基因组同样发挥着重要作用。例如,有研究者通过底物可控的体外瘤胃发酵实验,发现经历长期自然选择并很好适应高原极端环境的牦牛产生的短链脂肪酸显著高于低海拔的黄牛,甲烷排放也显著低于黄牛;在藏绵羊与普通绵羊之间也有同样的发现。它们的肠道微生物组在短链脂肪酸代谢通路上基因的显著富集,表明生产高比例的短链脂肪酸和排放低量甲烷是高原哺乳动物肠道微生物为适应高原环境而演化出来的一种代谢表型;并且高原哺乳动物自身也演化出很强的短链脂肪酸吸收和运输的能力^[16]。这一研究从能量代谢角度揭示了高原哺乳动物核基因组和肠道宏基因组协同演化的适应性机制,为适应性演化研究提供了新的视角^[38]。

4.3 短期快速适应

进入人类世(Anthropocene)以来,人类成为影响环境变化的重要力量,对地球系统造成了各种影响,其中影响比较深远的包括对地球生态系统的破坏。为维持人类社会的可持续发展,保护生物多样性以稳定生态系统服务功能成为当代社会及科学研究的重要课题。过去几十年,人类活动对生物多样性造成的影响已被科学家大量阐述,并分析了生物多样性丧失的主要原因、特征及其危害,其中栖息地丧失与破碎化、对动植物资源的过度利用、环境污染、生物入侵、动物疫病及气候变化等现象是造成全球生物多样性丧失的主要因素^[2]。然而,生物并不只是单方面地被动承受由人活动造成的影响,而是显示出积极响应环境和气候变化的能力。例如,在最新一项针对全球六大洲62种物种的日常活动模式进行的比较研究中发现,哺乳动物的平均夜间活动比平时多1.36倍,表明为避免人类活动的干扰,全球哺乳动物正越来越多地变成夜行动物^[39]。

(1) 对栖息地破碎化的响应。人类活动导致的栖息地破碎化或丧失被认为是造成生物多样性下降和生物灭绝的最重要原因,并且不同的物种对破碎化栖息地的适应程度存在差异。Fritz等人^[40]分析了5020种现生哺乳动物物种特性与灭绝的关系,结果发现在热带地区体型较大的哺乳动物具有更高的灭绝风险,而在热带以外地区,历史上大型哺乳动物数量的下降主要是由于人类活动造成的大范围的土地开发;另外,一些狭域分布的、稀有物种在受人类活动影响大的地区正面临着高灭绝风险。此外,还有研究表明营养等级较高的物种具有更强的灭绝延迟能力,即物种的灭绝在时间上滞后于栖息地破碎^[41]。

在遭遇栖息地破碎或丧失时,动物通常通过适应性迁徙(adaptive movement)来寻找新的栖息地,提高适合度。同时,改变了的栖息地也为另一些物种提供新的栖息地。例如,Fahrig^[20]基于118个研究案例的统计分析发现,对栖息地破碎化响应显著的案例中有76%是正面响应。这启示我们,小斑块栖息地的生态保护价值并不低于同等面积的大板块栖息地。栖息地改变可能会对物种造成或好或坏的影响主要取决于物种如何响应新的栖息地,因此理解特定物种对破碎化栖息地的响应特征是物种保护研究的一个关键问题^[42]。

另一方面, 那些未迁徙的动物可能具有对破碎化的栖息地做出快速响应的能力. 例如, 研究发现, 不同栖息地红疣猴(*Procolobus gordonorum*)的肠道微生物组成有明显的区别. 栖息在未受人类活动影响的森林中的红疣猴种群的菌群多样性更高; 同时, 功能分析表明这些差异的出现可能与自然环境和受干扰环境中红疣猴的食物多样性发生变化有关. 在未受人类干扰的自然环境中, 红疣猴的食物多样性更高, 与其食物共栖的其他生物也更多, 因此需要红疣猴拥有相关代谢途径来消解这些外来生物^[43].

(2) 对过度利用的响应. 生物资源是人类赖以生存的物质基础, 然而由于过度利用导致很多生物资源供给能力下降, 生态系统功能衰退, 其典型特征就是生物多样性减少、种群衰退和物种灭绝. 生物制品的非法贸易已经给非洲象(*Loxodonta africana*)、白犀牛(*Ceratotherium simum*)、北极熊(*Ursus maritimus*)等物种带来了严重威胁, 导致这些物种的种群数量急剧下降, 局部种群灭绝, 已引起全球广泛关注, 各国也颁布了一系列法律法规来挽救这些珍惜物种^[2].

对生物资源的过度利用势必会造成种群遗传多样性丧失、发生遗传分化以及遗传变化的选择性等种群遗传特征的变化, 进而影响种群的生存力^[44]. 例如, 过度捕捞已成为许多鱼群灭亡的主因, 并且由其导致的鱼群死亡率可能是鱼群自然死亡率的4倍多. 生活史理论预测, 死亡率的升高通常有利于物种中更小体型个体向更早性成熟和提升生殖能力方向演化. 对个体体型大小、成熟状态、行为或形态方面进行有选择性的捕捞会导致进一步的演化压力, 从而在几个世代内即产生遗传响应^[45]. 研究还显示, 捕捞不仅会影响特定行为, 还会在种群、群落和生态系统等多个层面上导致行为、生理和生活史特征等多种性状发生相应改变. 捕捞诱发的鱼类行为及其相关生物性状的变化(可塑性的或演化的)可能对鱼群产生远超出其生存本身的影响, 影响捕食风险、觅食行为、扩散、亲本照料等, 从而影响到种群动力学和营养级在内的许多生态问题^[46].

(3) 对环境污染的响应. 一般来说, “污染”一词是指化学污染(如重金属、杀虫剂、酸雨、一氧化氮等), 但也包括其他非生物条件的变化, 如噪音或光污染, 它们每一种都对生物体有不同程度的影响. 重金属或农药在生物体内的富集往往会干扰机体的内分泌, 从而改变物种的行为, 包括捕食行为、交配行为、社会行

为以及交流与学习的能力^[39], 而具有不同基因型的物种在生理和行为上应对重金属或农药干扰的能力不同^[47,48]. 除传统的化学污染, 光和噪音污染越来越被认为是导致生物多样性降低一个重要原因. 例如, 光污染可能会导致许多夜行性物种被迫长时间暴露于光照之下, 增加了被捕食风险, 也在一定程度上改变了动物的繁殖规律^[49]. 有研究发现, 光污染可能导致海龟幼体移向陆地而不是海洋, 并导致海龟夜间活动减少而降低觅食成功, 或导致活动时间改变^[50]; 而噪音污染可能通过干扰动物的声学通讯而对动物间的交流产生阻碍作用, 或会改变动物的叫声模式而降低动物间的有效通讯^[42].

一个众所周知的适应性响应环境污染的演化案例是英国桦尺蛾(*Biston betularia*)的工业黑化. 在19世纪以前记载的桦尺蛾都是灰色的(*pale typica*), 伏于灰色的地衣上, 不易被其捕食者鸟类发现; 而随着工业化的发展, 煤烟等污染物杀死了地衣、熏黑了树干, 使得灰色的桦尺蛾变得容易被鸟类发现从而导致其基因频率在1850年之后的50年内从95%以上降低到不足5%; 而1850年曼彻斯特首次发现了黑色的桦尺蛾(*carbonaria typica*), 其基因频率在其后50年内则由1%上升到95%以上, 表明黑色类型是自然选择的结果^[51]. 最近, Van't Hof等人^[52]研究表明, 英国桦尺蛾工业黑化突变主要是一段长的串联重复的转座子插入到皮质层基因的第二个内含子中, 并推断出这一转座子插入事件大概发生在1819年前后, 此推论与历史记载相一致. 这一研究案例揭示了物种适应性响应环境污染的微演化机制, 使研究者理解了转座子(“跳跃基因”)在物种面临环境改变的压力下可能产生主要表型的重要性.

(4) 对疾病的响应. 动物疫病, 如禽流感、SARS、寄生虫病等, 不仅威胁着人类的健康, 还严重威胁和损害全球生物多样性, 因为疫病的传染具有推动野生宿主种群数量和遗传组成发生快速变化的潜力^[53]. 许多研究表明, 宿主的遗传多样性在缓冲种群抵抗大范围流行病的过程中起重要作用, 并且寄生虫感染是自然种群所面临的强选择压力之一. 因此, 一方面, 疫病可以迅速改变宿主种群的遗传组成; 另一方面, 宿主的遗传多样性也能够缓解疫病对宿主种群的影响. Gozlan等人^[54]的研究发现, 携带病菌的亚洲鲤科鱼类小赤梢鱼(*Pseudorasbora parva*)进入欧洲鱼类麦名(*Leucaspis delineatus*)的水域, 会导致整个水域内麦名的数量

在短期内急剧下降并最终灭绝, 分析认为引种前疫病的检测评估尤为重要。

再者, 疫病也是驱动野生宿主及其种群遗传多样性演化的重要自然选择压力, 这种压力会促进宿主不断产生快速的协同演化以响应病原微生物对其带来的严峻挑战。例如, 科学统计表明, 蝙蝠携带诸如SARS、埃博拉、马尔堡病毒、亨德拉病毒、尼帕病毒等病毒超过80种, 是目前已知携带病毒最多的动物, 但其自身却很少因此患病。最近, 科学家们对乌干达某个洞穴内的一种埃及果蝠进行了基因组测序, 并通过比较基因组分析发现了大量I型干扰素基因(type I interferon genes)和自然杀伤基因家族, 这与其他类似的哺乳动物有很大不同, 表明蝙蝠免疫系统存在“软保护”机制的可能性^[55]。这一机制可能是蝙蝠与病毒协同演化的结果, 使其将病毒传播到其他的溢出宿主(spillover host)时, 能够获得生存优势。

(5) 对气候变化的响应。气候变化已对全球生物多样性造成了显著影响, 特别是温度和降雨量的变化已改变了某些物种栖息地的适宜性, 使一些原有物种的分布范围发生变化、种群数量下降, 甚至加速了物种的灭绝^[56~59]; 同时, 物种也采取了多种策略来快速适应气候变化^[60]。根据物种对气候变化的适应速度, 物种适应气候变化的策略主要分为两类: 可塑性适应(plastic adaptation)和微演化(micro-evolution)。可塑性适应是一种相对快速的、响应时间较短的适应。在自然选择驱动下, 物种的表型(体表特征、活动节律、生活史对策等)迅速响应环境和气候变化而发生改变, 以获得更高的存活率和扩散速度^[61]。例如, Chen等人^[62]通过综合分析(meta-analysis)前人的多项研究数据发现, 物种分布范围的快速变化与气候变暖有关, 陆生物种的分布范围每10年向高海拔地区迁移大约11 m, 向高纬度地区迁移大约16.9 km。微演化则是物种在自然选择作用下, 通过基因突变或基因型频率的改变来逐渐适应气候变化的过程, 也称之为遗传适应(genetic adaptation)^[63]。例如, Karell等人^[64]研究发现, 由于近30年来北半球气温上升而导致积雪覆盖率不断减少, 芬兰不同羽色(棕色和灰色)的灰林鸮(*Strix aluco*)在生存竞争中的优劣地位也随之发生了变化, 棕色灰林鸮在群里的占比明显上升, 由过去的30%上升到约50%。该研究表明气候变化能够影响物种的微演化, 也表明物种能够通过微演化来适应气候变化。

4.4 演化潜力

遗传多样性是物种或种群等位基因和基因型的变异, 它是适应性演化的原材料^[65]。遗传多样性丰富的物种保持有不同表型的个体或种群, 而当环境发生变化时, 在新的环境中更加适应的表型就会被选择出来, 并逐渐变得更加普遍。如果物种的遗传多样性较低, 那么就有可能达不到新环境下的最佳状态, 致使物种对环境的适应较差而面临较大的灭绝风险^[66]。突变、迁徙以及平衡选择等演化力量促使物种保持遗传多样性; 定向选择一方面产生局部适应形式, 但另一方面在此过程中也可能丢失遗传多样性; 而遗传漂变具有随机消除多样性的潜力^[67]。这些演化力量共同决定了物种及其种群的演化方向, 而种群大小、遗传多样性等则决定了物种及其种群的演化潜力^[68]。

当一个种群面临新的环境选择压力时, 其可以有两种不同的方式来适应新环境: 基于先前存在的遗传变异和产生新的突变^[69]。这两种来源不同的遗传变异在自然选择作用下, 可能导致不同的演化动力学和截然不同的遗传结果。与新突变相比, 基于现存的遗传变异的适应可能导致更快的演化、固定更多的微效等位基因以及传播更多的隐性等位基因。因此, 现存的遗传变异是种群在面临急剧变化的环境时具有立即可用的有益变异, 是其快速适应的遗传基础, 也是我们保护遗传多样性的初衷。例如, Franks等人^[21]检测了经历多年干旱后芸薹属油菜(*Brassica rapa*)种群的基因组选择信号, 并与先前储存多年的非干旱时期的该祖先种群进行比较分析, 发现干旱前后的两个油菜种群在多个基因上发生等位基因频率的演化改变, 并且变化的位点在两个种群间有很大差异, 表明遗传变异可能是导致这两个种群多个表型性状(包括开花时间)发生快速演化的原因。这一研究表明, 选择可快速地作用于自然种群; 另外, 这项研究还显示收集目前自然种群材料以便与未来种群进行比较研究, 将有助于揭示自然种群随环境压力变化的演化动力学基础。

5 展望

最近, 一份由全球生物多样性与生态系统服务政府间科学与政策平台(the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services,

IPBES)发布的生物多样性研究报告认为, 人类活动正导致地球各地的植物和动物以惊人的速度减少; 并且到了2050年, 除了污染与伐木等人类活动造成的破坏之外, 气候变化将成为生物多样性持续面对的重大威胁, 而到了2100年, 非洲半数以上的鸟类和哺乳动物将灭绝^[70]. 毫无疑问, 这一令人震惊的趋势将危及到各国的经济、人类的生计、粮食安全和生活质量, 成为威胁人类生存的重大问题. 因此, 解决物种长期生存所面临的问题、构建长效保护机制将成为一项关乎国计民生的重大课题. 中国野生动植物资源丰富、珍稀濒危物种众多, 但国内对大多数濒危物种的研究还主要处于宏观生态学、简单遗传多样性评

估等层次, 深入到种群历史、适应性演化研究的物种还很少. 另外, 考虑到未来气候变化可能对物种、栖息地及食物资源的影响, 而我们对濒危物种基因组序列变异与气候条件间的关联知之甚少, 这些都将影响科学评估物种未来的演化趋势及可能遇到的威胁. 因此, 我们建议加强对濒危物种种群历史及其成因、适应性特征, 特别是对环境变化响应和适应机制的研究, 以便能够深入理解物种适应环境变化的微演化机制, 以及基于环境变化趋势预测物种未来的演化趋势和分布格局等, 这些研究将有助于提升我们制定野生动植物保护管理政策的科学性、前瞻性和有效性.

参考文献

- 1 Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am Biol Teacher*, 1973, 35: 125–129
- 2 Wei F W, Nie Y G, Miao H X, et al. Advancements of the researches on biodiversity loss mechanisms (in Chinese). *Chin Sci Bull (Chin Ver)*, 2014, 59: 430–437 [魏辅文, 聂永刚, 苗海霞, 等. 生物多样性丧失机制研究进展. 科学通报, 2014, 59: 430–437]
- 3 Wei F W. Evolutionary conservation biology of giant pandas (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2018, 48: 1048–1053 [魏辅文. 大熊猫演化保护生物学研究. 中国科学: 生命科学, 2018, 48: 1048–1053]
- 4 Ferriere R, Dieckmann U, Couver D. *Evolutionary Conservation Biology*. New York: Cambridge University Press, 2004
- 5 Zhao S, Zheng P, Dong S, et al. Whole-genome sequencing of giant pandas provides insights into demographic history and local adaptation. *Nat Genet*, 2013, 45: 67–71
- 6 Zhou X, Guang X, Sun D, et al. Population genomics of finless porpoises reveal an incipient cetacean species adapted to freshwater. *Nat Commun*, 2018, 9: 1276
- 7 Bay R A, Harrigan R J, Underwood V L, et al. Genomic signals of selection predict climate-driven population declines in a migratory bird. *Science*, 2018, 359: 83–86
- 8 Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 1968, 217: 624–626
- 9 Levine J M, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 2009, 461: 254–257
- 10 Pavlogiannis A, Tkadlec J, Chatterjee K, et al. Construction of arbitrarily strong amplifiers of natural selection using evolutionary graph theory. *Commun Biol*, 2018, 1: 71
- 11 Zhou X, Sun F, Xu S, et al. Baiji genomes reveal low genetic variability and new insights into secondary aquatic adaptations. *Nat Commun*, 2013, 4: 2708
- 12 Zhou X, Wang B, Pan Q, et al. Whole-genome sequencing of the snub-nosed monkey provides insights into folivory and evolutionary history. *Nat Genet*, 2014, 46: 1303–1310
- 13 Li H, Durbin R. Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature*, 2011, 475: 493–496
- 14 Zhu L, Wu Q, Dai J, et al. Evidence of cellulose metabolism by the giant panda gut microbiome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 17714–17719
- 15 Wei F, Wu Q, Hu Y, et al. Conservation metagenomics: a new branch of conservation biology. *Sci China Life Sci*, 2019, 62: 168–178
- 16 Zhang Z, Xu D, Wang L, et al. Convergent evolution of rumen microbiomes in high-altitude mammals. *Curr Biol*, 2016, 26: 1873–1879
- 17 Shao C, Bao B, Xie Z, et al. The genome and transcriptome of Japanese flounder provide insights into flatfish asymmetry. *Nat Genet*, 2017, 49: 119–124
- 18 Girod C, Vitalis R, Leblois R, et al. Inferring population decline and expansion from microsatellite data: A simulation-based evaluation of the Msvar method. *Genetics*, 2011, 188: 165–179

- 19 Elmer K R, Reggio C, Wirth T, et al. Pleistocene desiccation in East Africa bottlenecked but did not extirpate the adaptive radiation of Lake Victoria haplochromine cichlid fishes. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2009, 106: 13404–13409
- 20 Fahrig L. Ecological responses to habitat fragmentation Per Se. [Annu Rev Ecol Evol Syst](#), 2017, 48: 1–23
- 21 Franks S J, Kane N C, O'Hara N B, et al. Rapid genome-wide evolution in *Brassica rapa* populations following drought revealed by sequencing of ancestral and descendant gene pools. [Mol Ecol](#), 2016, 25: 3622–3631
- 22 Lindbladh M, Oswald W W, Foster D R, et al. A late-glacial transition from *Picea glauca* to *Picea mariana* in southern New England. [Quat res](#), 2007, 67: 502–508
- 23 Cruzan M B, Templeton A R. Paleoecology and coalescence: Phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. [Trends Ecol Evol](#), 2000, 15: 491–496
- 24 Guichoux E, Lagache L, Wagner S, et al. Current trends in microsatellite genotyping. [Mol Ecol Res](#), 2011, 11: 591–611
- 25 Schiffels S, Durbin R. Inferring human population size and separation history from multiple genome sequences. [Nat Genet](#), 2014, 46: 919–925
- 26 Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. [Nature](#), 2000, 405: 907–913
- 27 Hewitt G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. [Philos Trans R Soc London Ser B-Biol Sci](#), 2004, 359: 183–195
- 28 Konner M, Bergmann F. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. [Pl Syst Evol](#), 1995, 196: 19–30
- 29 Liu Z, Ren B, Wu R, et al. The effect of landscape features on population genetic structure in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) implies an anthropogenic genetic discontinuity. [Mol Ecol](#), 2009, 18: 3831–3846
- 30 Ko A M, Zhang Y, Yang M A, et al. Mitochondrial genome of a 22,000-year-old giant panda from southern China reveals a new panda lineage. [Curr Biol](#), 2018, 28: R693–R694
- 31 Li Y, Liu Z, Shi P, et al. The hearing gene Prestin unites echolocating bats and whales. [Curr Biol](#), 2010, 20: R55–R56
- 32 Zhao H, Yang J R, Xu H, et al. Pseudogenization of the umami taste receptor gene *Tas1r1* in the giant panda coincided with its dietary switch to bamboo. [Mol Biol Evol](#), 2010, 27: 2669–2673
- 33 Hu Y, Wu Q, Ma S, et al. Comparative genomics reveals convergent evolution between the bamboo-eating giant and red pandas. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2017, 114: 1081–1086
- 34 Shan L, Wu Q, Wang L, et al. Lineage-specific evolution of bitter taste receptor genes in the giant and red pandas implies dietary adaptation. [Integrat Zool](#), 2018, 13: 152–159
- 35 Zhu K, Zhou X, Xu S, et al. The loss of taste genes in cetaceans. [BMC Evol Biol](#), 2014, 14: 218
- 36 Liu Y, Cotton J A, Shen B, et al. Convergent sequence evolution between echolocating bats and dolphins. [Curr Biol](#), 2010, 20: R53–R54
- 37 Shen Y Y, Liang L, Li G S, et al. Parallel evolution of auditory genes for echolocation in bats and toothed whales. [PLoS Genet](#), 2012, 8: e1002788
- 38 Wei F W. A new perspective on animal adaptive evolution: Animal gut microbiome. [Sci Sin Vitae](#), 2016, 46: 1–3 [魏辅文. 动物适应性进化研究的新视角: 动物肠道微生物组. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1–3]
- 39 Gaynor K M, Hohnowski C E, Carter N H, et al. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. [Science](#), 2018, 360: 1232–1235
- 40 Fritz S A, Bininda-Emonds O R P, Purvis A. Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: Big is bad, but only in the tropics. [Ecol Lett](#), 2009, 12: 538–549
- 41 Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, et al. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. [Ecol Lett](#), 2010, 13: 597–605
- 42 Sih A, Ferrari M C O, Harris D J. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. [Evolary Appl](#), 2011, 4: 367–387
- 43 Barelli C, Albanese D, Donati C, et al. Habitat fragmentation is associated to gut microbiota diversity of an endangered primate: implications for conservation. [Sci Rep](#), 2015, 5: 14862
- 44 Allendorf F W, England P R, Luikart G, et al. Genetic effects of harvest on wild animal populations. [Trends Ecol Evol](#), 2008, 23: 327–337
- 45 Jørgensen C, Enberg K, Dunlop E S, et al. Ecology: Managing evolving fish stocks. [Science](#), 2007, 318: 1247–1248
- 46 Diaz Pauli B, Sih A. Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. [Evol Appl](#), 2017, 10: 231–240
- 47 Andres S, Ribeyre F, Tourencq J N, et al. Interspecific comparison of cadmium and zinc contamination in the organs of four fish species along a polymetallic pollution gradient (Lot River, France). [Sci Total Environ](#), 2000, 248: 11–25

- 48 McComb B C, Curtis L, Chambers C L, et al. Acute toxic hazard evaluations of glyphosate herbicide on terrestrial vertebrates of the oregon coast range. *Environ Sci Pollut Res*, 2008, 15: 266–272
- 49 Hölker F, Wolter C, Perkin E K, et al. Light pollution as a biodiversity threat. *Trends Ecol Evol*, 2010, 25: 681–682
- 50 Tuxbury S M, Salmon M. Competitive interactions between artificial lighting and natural cues during seafinding by hatchling marine turtles. *Biol Conserv*, 2005, 121: 311–316
- 51 Clarke C A, Mani G S, Wynne G. Evolution in reverse: clean air and the peppered moth. *Biol J Linnean Soc*, 1985, 26: 189–199
- 52 Van't Hof A E, Campagne P, Rigden D J, et al. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature*, 2016, 534: 102–105
- 53 Altizer S, Harvell D, Friedle E. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18: 589–596
- 54 Gozlan R E, St-Hilaire S, Feist S W, et al. Disease threat to European fish. *Nature*, 2005, 435: 1046
- 55 Pavlovich S S, Lovett S P, Koroleva G, et al. The Egyptian rousette genome reveals unexpected features of bat antiviral immunity. *Cell*, 2018, 173: 1098–1110.e18
- 56 Pinsky M L, Worm B, Fogarty M J, et al. Marine taxa track local climate velocities. *Science*, 2013, 341: 1239–1242
- 57 Urban M C. Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 2015, 348: 571–573
- 58 Scheffers B R, De Meester L, Bridge T C L, et al. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 2016, 354: aaf7671
- 59 Iknayan K J, Beissinger S R. Collapse of a desert bird community over the past century driven by climate change. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 8597–8602
- 60 Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett*, 2012, 15: 365–377
- 61 Phillips S J, Dudik M, Elith J, et al. Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecol Appl*, 2009, 19: 181–197
- 62 Chen I C, Hill J K, Ohlemüller R, et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 2011, 333: 1024–1026
- 63 Rinawati F, Stein K, Lindner A. Climate change impacts on biodiversity—The setting of a lingering global crisis. *Diversity*, 2013, 5: 114–123
- 64 Karell P, Ahola K, Karstinen T, et al. Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nat Commun*, 2011, 2: 208
- 65 Frankham R, Ballou J, Briscoe D. *Introduction To Conservation Genetics*. 1st ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2002
- 66 Kekkonen J. *Evolutionary and Conservation Biology of the Finnish House Sparrow*. Dissertation for Doctoral Degree. Helsinki: University of Helsinki, 2011. 8–9
- 67 Hartl D L, Clark A G. *Principles of Population Genetics*, 4th ed. Los Angeles: Sinauer Associates, 2007
- 68 Maynard Smith J. *Evolutionary Genetics*. 2nd. Oxford: Oxford University Press, 2000
- 69 Barrett R D H, Schluter D. Adaptation from standing genetic variation. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 38–44
- 70 IPBES. Unedited advance summaries for policymakers of the four regional assessments and the thematic assessment on land degradation and restoration (<https://www.ipbes.net/outcomes>), 2018

Conservation evolutionary biology: A new branch of conservation biology

WEI FuWen, SHAN Lei, HU YiBo & NIE YongGang

CAS Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

“Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution”. Conservation biology was established to address the processes that endangered biodiversity in the form of species, populations, communities, and ecosystems. Traditionally conservation biologists were mainly concerned with aspects related to ecology, demography, behavior, and physiology. As human impacts on earth’s biota intensify and diversify across scales, the focus of the field has expanded to address other aspects from ecology to molecular mechanisms such as genetic diversity and adaptive evolution. More and more studies are now addressing how biodiversity responds to evolving threats whose impacts on biodiversity span years to decades and centuries. These studies go beyond the traditional fields in conservation biology such as conservation ecology and behavior. Integrating evolutionary principles into conservation biology science and practice can reveal the nature of the problem, which has attracted more and more attention from conservation biologists. Hereby, we propose a new branch of conservation biology: the conservation evolutionary biology in order to strengthen the application of evolutionary principles in solving the conservation issues of species. Conservation evolutionary biology integrates the principles and methods of evolutionary biology into conservation biology research. It aims to explore the past, present and future of species status from the perspective of evolution. Likewise, it aims to reveal how species adapt to and respond to environmental changes to ensure long-term persistence, and to clarify the process of species endangerment and evolutionary potential. A major goal is to provide scientific basis for formulating forward-looking strategies for species conservation. Here, the origin, development, research contents, research methods and significance of conservation evolutionary biology are briefly introduced to stimulate further development of the field.

conservation evolutionary biology, population history, evolutionary adaptation, adaptive response, evolutionary potential

doi: [10.1360/N052018-00223](https://doi.org/10.1360/N052018-00223)