重要物种优先保护种群的确定

陈小勇^{1 2} 陆慧萍¹ 沈浪¹ 李媛媛¹

1 (华东师范大学环境科学系, 上海 200062)
2 (教育部城市与环境开放实验室, 上海 200062)

摘要: 由于同一物种不同种群的重要性不同、用于物种保护的有限资金以及保护与发展经济之间的矛盾, 因此对于重要物种(尤其是濒危种类以及农作物和驯化动物的野生近缘种)需要确定保护什么以及保护哪儿。目前确定优先保护种群的方法主要有 3 类, 分别为基于遗传变异、基于遗传差异性和基于遗传贡献率的方法。基于遗传变异的方法主要是根据遗传变异程度(尤其是等位基因多样性)来确定优先保护的顺序, 但忽略了种群之间的遗传差异性, 这容易使得存在于遗传变异程度较低的种群中的特有等位基因得不到有效保护。而基于遗传差异性的方法(如确定进化显著单元)则是从遗传分化程度的角度考虑优先性, 即独特性越强的种群越具有保护价值。基于遗传贡献率的方法由于综合考虑了遗传多样性和差异性, 最适合于确定哪些种群需要优先保护。我国开展此类研究十分必要。

关键词: 优先保护, 遗传变异, 进化显著单元, 遗传贡献率

中图分类号: Q16 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2002)03-0332-07

Identifying populations for priority conservation of important species

CHEN Xiao-Yong^{1 2}, LU Hui-Ping¹, SHEN Lang¹, LI Yuan-Yuan¹

1 Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062
2 Urban and Environmental Open Laboratory, The Ministry of Education, Shanghai 200062

Abstract: Due to differences in the significance of populations, limits in funds for species conservation and conflict between conservation and economic development, deciding what and where to conserve is an essential step in managing important species, especially endangered species and wild relatives of crops and domesticated animals. There are three approaches to identifying populations for priority conservation of important species, including genetic variation-based, genetic distinctiveness-based and genetic contribution-based. The genetic variation-based approach chooses populations with high genetic variation, especially allelic diversity, for priority conservation. This approach does not consider genetic distinctiveness. Some distinctive alleles in populations with low genetic variation may not receive effective conservation based on this approach. In contrast, the distinctiveness-based approach, such as those based on evolutionarily significant units, chooses distinct populations for priority conservation. The genetic contribution-based approach, a synthesis considering genetic variation and distinctiveness, is the most appropriate approach in determining which populations need priority conservation. We propose that this work should be considered urgent in China for some endangered or rare species.

Key words: priority conservation, genetic variation, evolutionarily significant unit, genetic contribution

生物多样性保护是全球关注的焦点之一,但是生物多样性丰富的地区往往也是经济欠发达地区,用于生物多样性保护的有限资金难以满足生物多样性保护的需要。因此,如何使有限的投入达到最佳的保护效果,成为人们关心的议题。为确定重点保护地区,从物种多样性的角度先

基金项目:国家自然科学基金项目(30070143)和上海市生态学重点学科建设项目
收稿日期:2001-09-05;接受日期:2002-05-03
作者简介:陈小勇,男,1967 出生,博士,教授。主要从事种群遗传学、保护生物学以及污染生态学方面的研究。E-mail: xychens@public4. sta. net. cn 或 xychens@hotmail. com

后提出了许多概念用于描述需要特别重视的生物多样性极其丰富的地区(McNeely , 1991)。最近 ,Myers *et al.* (2000)在原来提出的热点地区(hotspot)概念的基础上 ,进一步在全球确立了 25 个热点地区作为重点保护区域 ,代表性地反映了这种趋势。我们曾经对确定生物多样性优先保护地点的生物学方法和途径进行了分析 ,比较了各种方法的优缺点(陈小勇 ,李媛媛 ,2002^①)。对于需要保护的具体物种来说 ,同样面临着优先保护的问题。关于确定优先保护种群的方法最早可以追溯到植物种质资源的收集方面 ,如通过对遗传变异程度的调查确定最佳的收集方案(Marshall & Brown , 1975) ,但那时并未提出优先保护种群的概念。1986 年 Ryder 提出用进化显著单元来确定优先保护的分类群(其中也包括种群) ,这个概念后来得到很大的发展。而专门提出对种群进行优先保护分析则始于 Petit *et al.* (1998)的工作 ,其后几年 ,有关工作日渐增多(Kark *et al.* , 1999 ; Parker *et al.* , 1999)。本文针对重要物种的优先保护种群的确定方法和研究进展进行评述。

1 确定优先保护种群的重要性及其理论基础

优先保护种群的确定主要是针对珍稀濒危物种或具有重要经济价值的栽培植物和驯化动物的野生近缘种。这些种类往往是需要重点保护的物种 ,理论上应该保护这些种类的所有种群。但是 ,首先由于同一物种不同种群的重要性不一样 ,保护价值也不一样 ,因此相应的保护力度也应不同。其次 ,目前用于生物多样性保育的资金有限 ,而需要保护的对象又太多 ,如何使有限的资金达到最佳的保护效果是全球(尤其是发展中国家)急需解决的问题。第三 ,不少地区存在生物多样性保育与经济发展之间的冲突 ,确定种群优先保护顺序 ,就可以对物种的关键种群作重点就地保护 ,而一些非关键种群则可以迁入就近的保护区或采取其他保育措施 ,从而可以缓解这种矛盾。因此 ,重要物种优先保护种群的确定不仅可以反映出不同种群对该物种的贡献率和重要程度 ,同时对于重要物种的有效保护也具有十分重要的应用价值。

优先保护种群的确定主要采用基于种群遗传学的方法(Johnson , 1995 ; 陈小勇 ,李媛媛 ,2002^①)。确定生物不同种群的优先保护顺序首先应该考虑如何才能最有效地保护物种的进化潜能 ,即保护该物种的遗传变异性 ,因为遗传变异是物种适应变化环境的基础。遗传变异性低的种类也许对某种环境很适应 ,在某些时候分布范围很广 ,然而 ,一旦外界环境(包括生物和非生物环境)发生了变化 ,这些种类可能面临绝灭的危险。典型的例子是美洲栗(*Castanea dentata*) ,它曾经是广泛分布于北美大陆的森林优势种 ,但种群内和种群间的遗传组成均一 ,遗传变异程度低(Huang *et al.* , 1994) ,20 世纪 20 年代感染一种锈病后 ,导致其分布范围和数量剧减 ,最后沦为濒危状态。而遗传变异程度较高的中国板栗(*Castanea mollissima*)对这种病害的抵抗力强 ,没有受到多大的影响。

另一方面 ,也需要保护种群长期生活在特定环境下形成的与所处环境相适应的共适应基因组(co-adaptation genome)。不同种群长期生活在不同的生境 ,导致种群间遗传分化 ,尤其是在复杂的异质环境中 ,甚至可以形成不同的生态型或亚种 ,这种对局域环境的适应有利于提高种群在局域环境中的适合度 ,它是选择、遗传漂变和基因流共同作用的结果。如果不考虑种群之间的遗传分化 ,使不同种群的个体随意混杂 ,可能打破种群之间长期适应进化形成的遗传格局 ,甚至造成种群衰退 ,即所谓的远交衰退(outbreeding depression) ,这种衰退在许多植物中存在(Waser , 1993)。

除了从种群的遗传组成来考虑种群是否应优先保护外 ,种群所处的外部环境(生物和非生物的)也是需要考虑的因素。例如该种群与群落中其他物种的关系 ,尤其是一些对其他生物依赖性较强的种类 ,如强制性的共生关系(菌根、专一的传粉关系等)。栖息地的质量、环境容纳量(或承载力)以及其他社会、经济和文化方面的因素也是直接关系到保护工作成功与否的重要因素。在这里我们主要从种群遗传角度分析优先保护种群的确定。

2 基于遗传变异确定优先保护种群

基于遗传变异的方法主要是根据种群的遗传多样性(尤其是等位基因多样性)来确定优先保护顺序 ,即等位基因多样性程度越高 ,越具有优先保护价

①陈小勇 ,李媛媛 ,2002. 生物多样性优先保护地确定的研究. 见：第四届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集

值。基于遗传变异确定优先保护种群的方法可以追溯到异地保护中的样本收集和基因资源收集,由于需要保藏、保护的种类太多,资金不够,因此希望通过在物种分布范围内尽可能收集较少的个体而又尽可能地将该物种的遗传资源保存下来,为此提出一些收集策略。

Schoen & Brown(1993)在考虑作物野生近缘种收集时,比较了几种不同的采集方法。结果表明,基于种群遗传结构的取样方法优于基于种群统计或随机的取样方法,而根据等位基因丰富度最大化的取样策略又优于根据 Nei's 基因多样性最高化的策略。主要是由于 Nei's 基因多样性测定中,等位基因频率分布的影响很大。一个等位基因数目虽少,但频率分布均匀的位点,其基因多样性要高于等位基因多而频率相差较大的位点。实际上,早在 1975 年,Marshall & Brown 已经指出了在遗传多样性保护和野生种质收集保藏中,等位基因丰富度比基因多样性指数更重要(Marshall & Brown,1975)。

显然,等位基因丰富度也存在一个不足之处,即受每个种群取样数量的影响较大,因此如果测得的等位基因丰富度低,可能是由较少的样本数引起。这种不足可以借助物种多样性测定中的稀化技术(rarefaction technique)进行处理。在物种多样性测定中,Hurlbert(1971)提出的稀化处理技术使得不同样本大小的物种多样性可以进行比较。如果对等位基因多样性进行稀化处理,就可以排除样本大小对等位基因多样性的影响,从而可以有效地应用于遗传变异的比较(Petit et al.,1998)。

Kark et al.(1999)关于以色列石鸡(*Alectoris chukar*)优先保护种群的确定是基于遗传变异方法应用的典型例子。他们采用等位酶分析方法发现,处在生态交错带的种群具有最高的遗传多样性和等位基因多样性,可以作为其他种群遗传变异的来源,应优先保护。他们同时也指出,从地中海北部沿岸的种群到过渡带,种群内的遗传变异程度逐渐增加,这些种群也含有较多的特有等位基因,因此,对于这一系列遗传变异呈梯度变化的种群也应给予适当优先保护。Smith et al.(1997)也认为生态交错带在产生和维持生物多样性中起重要作用,由于选择-基因流的作用,这里维持着较高的遗传多样性,因此应该作为物种范围内遗传多样性的“热点地区”,保证给予优先保护(Smith et al.,1997)。

我们在研究香港牡蛎(*Saccostrea cucullata*)的保育时,也采取了确定优先保护种群和生境的方法(Lam et al.,2000)。牡蛎是香港养殖业的支柱之一,然而,从 20 世纪 90 年代开始,香港的牡蛎业面临严重的衰退。如何才能有效地保育香港的牡蛎种质资源进而恢复牡蛎产业,成为急需解决的问题。我们采用等电聚焦凝胶电泳方法研究了其等位酶多样性,发现位于港岛东部鹤嘴海洋保护区的牡蛎种群的遗传多样性比一般的牡蛎种群高出很多(Lam et al.,2000;Chen et al.,未发表数据)。从鹤嘴保护区的位置以及牡蛎的分布情况来看,该地点是牡蛎的一个重要迁出源,可以作为重点保护地点,并且只需保护少数种群,就足以保护牡蛎的遗传多样性。因为牡蛎在发育过程中存在一个浮游动物阶段,可以迁移到很远的地方,包括目前衰退种群所处地点,可以不断补充衰退种群。

基于遗传变异程度来确定种群的优先保护顺序的方法十分直观,但也存在一些问题。首先,容易忽略具有特有等位基因但总体遗传变异程度不高的种群,使得这些种群中的特有等位基因得不到有效保护。对于位于物种分布区边缘的种群,这种情况尤为突出,因为处在分布区边缘的种群由于选择作用(环境条件较恶劣)、小种群效应等的影响,往往含有较低的遗传多样性,但这些种群也往往含有一些特有等位基因,对于这样的种群需要给予充分的关注和保护。其次,并不是所有含较高遗传多样性的种群都应保护,还需因情况而异。种群含有较高的遗传多样性可能有 3 种原因:一是遗传变异的产生中心,即由于突变、重组导致新等位基因产生;二是遗传变异的累积中心,由于不同来源的遗传变异通过基因流积累,从而增加了遗传变异;三是遗传变异的交汇中心,位于不同类型种群的交汇处,生态交错带较高的遗传变异即是交汇中心。第一类中心最具保护价值。而累积中心相对来说保护价值不是很大,因为一旦其遗传变异来源被切断,种群中较高的遗传变异将逐渐减少。

3 基于遗传差异性确定优先保护种群

一些基于遗传特征或系统特征的差异性来确定保护单元(常用于物种)的方法也可用于优先保护种群的确定,也就是说根据遗传距离确定保护的优先性(Crozier & Kusmierski,1994)。

目前常用的是进化显著单元(即进化重要单元 evolutionarily significant unit,简称 ESU)。这个概念最早由 Ryder(1986)提出,它是建立在进化轨迹上的方法,ESU 可以是种群、亚种或物种(Moritz, 1994)。进化显著单元有两个得到较广泛认可的定义,目前被广泛接受的定义是 Moritz(1994)提出来的,他以动物为例提出了进化显著单元的遗传学标准:根据 mtDNA 位点上单倍型频率建立的谱系关系应该是交互单系的(reciprocally monophyletic)(图 1),并且在核 DNA 位点等位基因频率存在显著的分化。同时他又指出,有些种群虽然在 mtDNA 上不表现出交互单系,但等位基因频率存在显著的差异,这些种群是由很低的基因流维持的、功能上独立的单元,也具有重要的保护意义。为了区分,Moritz(1994)用管理单元(management unit,简称 MU)来表示,并定义为:不考虑等位基因的系统差异性,在核 DNA 位点上等位基因频率或 mtDNA 位点上单倍型频率存在显著差异的种群。ESU 和 MU 在保护管理上均具有重要的意义,但两者侧重点不一样。ESU 考虑的是种群的历史遗传结构、mtDNA 确定的系统发育和长期保护的需要;而 MU 强调种群的当前结构、等位基因频率和短期管理需要。

另一个较有影响的是 Waples(1991)给出的 ESUs 定义,这个定义尤其是在北美获得较普遍的认可。Waples(1991)认为一个 ESU 应是包含以下两方面内容的种群或一组种群:(1)与其他种群存在明显的繁殖隔离;(2)反映了该物种进化遗迹(legacy)的重要成分。对于繁殖隔离一般可以通过观察和试验得到,而进化遗迹是一个较难界定的术语,于是 Waples(1995)补充道:一个物种的进化遗迹是指遗传变异性,即过去进化事件的产物以及将来进化潜力所依赖的基因库。这个定义包括 2 个部分:一是与 Moritz 所定义的 ESU 类似的遗传变异性,强调

过去进化形成的遗传特征;二是指可能通过进化因素导致新亚种或新种的形成。

Fraser & Bernatchez(2001)在回顾和比较了不同 ESUs 概念和应用性的基础上,尤其是针对以前的定义纠缠在最佳标准的争论这一不足,提出了在进化适应保护(adaptive evolutionary conservation, AEC)下定义 ESUs,统一了以前提出的不同的概念,具体的标准是动态的,因不同情况而异,但特别强调有限的基因流导致的种群间遗传分化在确定进化显著单元中的作用。

从 Waples(1991, 1995)、Moritz(1994)提出的 ESUs 概念、Fraser & Bernatchez(2001)的进化适应保护以及 ESUs 和 MU 的区分来看,优先保护的种群往往是具有较高遗传差异性的种群,也就是说,种群与其他种群的遗传差异越大,则往往其优先保护度越高。对于物种的不同种群,优先保护顺序为:交互单系的进化显著单元>等位基因频率存在显著差异的管理单元>一般种群。具体地可以利用 mtDNA 数据、核 DNA 数据,通过构建系统进化树和等位基因频率的显著性检验等方式加以判别(Pennock & Dimmick, 1997)。

花鱗(*Poeciliopsis o. occidentalis*)优先保护种群的确定是利用 ESUs 的一个例子。花鱗曾是美国 Gila 河水系最多的鱼种之一,但现今只分布在亚利桑那州的 4 个隔离的水域,原因主要是其栖息的浅水生境的丧失、片断化以及食蚊鱼(*Gambusia affinis*)的引入。现存的 4 个种群中,哪个应该得到最优先的保护,对于有效地保护该物种是非常重要的。Parker *et al.*(1999)采用了 5 个微卫星多态位点并结合 MHC 数据,确定了猴泉(Monkey Spring)种群在遗传组成上最独特,与其他种群存在显著的差异,因而是一个单独的进化显著单元。而其他 3 个种群不是 ESU,但是这些种群的等位基因频率也存在较

图 1 2 个姊妹分类单元之间可能存在的 3 种谱系关系 (1)交互单系 (2)并系 (3)多系(Avise, 1994)

Fig. 1 Three possible phylogenetic relationships between two sister taxa (A and B).

(1) reciprocal monophyly; (2) paraphyly; (3) polyphyly.

大的差异,同时它们之间较低的基因流表明功能上都是独立的,因此可以作为管理单元加以保护(Parker *et al.*, 1999)。

根据 ESUs 确定优先保护种群也存在一些不足之处。首先,这个方法对于一些迁移能力较低的物种来说比较敏感,许多局域种群在 mtDNA 和核 DNA 基因位点上存在强烈的分化,因而容易导出许多 ESUs,此时需要从该物种总体遗传变异基础上来分析遗传分化(Pennock & Dimmick, 1997)。第二, ESUs 的确定容易受误差的影响,这些误差一方面因为选取的种群数和个体数太少而不能鉴别 ESUs,另一方面由于用于鉴别的遗传标记太少而不能反映种群遗传格局(Pennock & Dimmick, 1997)。第三, ESUs 主要考虑特有等位基因,较少考虑种群内遗传多样性的高低,而一些频率较低的特有等位基因很容易由于随机事件从种群中丧失,尤其是珍稀濒危物种,它们的种群往往很小,这种丧失的风险就很大。另外,位点上维持较多的特有等位基因会带来较大的遗传负荷,尤其是当该位点与适合度有关时更是如此,特有等位基因容易丢失。因此,从种质资源收集角度来看,这些种群是很关键的,但靠种群本身自然维持较多的等位基因则有一定的困难。

4 基于种群遗传贡献率的优先保护种群的确定

基于遗传变异的方法是从遗传变异丰富程度角度确定保护价值和重要性,而进化显著单元则是从遗传差异性方面考虑优先保护的重要性,两者分别强调了遗传多样性的 2 个不同方面,分别类似于物种多样性中的 α 和 β 多样性。然而,这 2 个方面对于物种的保护都很重要,仅考虑一个方面容易误判,不利于物种的有效保护,因此,需要综合考虑两方面的作用。基于此, Petit *et al.* (1998)提出了用贡献率的概念来确定优先保护种群,即根据各种群的遗传组成提出的综合测度。贡献率包括 2 个部分:遗传变异程度和分化度(基于与其他种群的差异来度量的),类似于包括 α 和 β 多样性的综合指数,且称之为 γ 多样性。

Petit *et al.* (1998)针对 Nei's 基因多样性,提出了以下公式计算各种群的贡献率: $C_T(k) = \frac{\hat{h}_T - \hat{h}_{T/k}}{\hat{h}_T}$, 其中 $\hat{h}_T$ 为所有种群的总体杂合度, $\hat{h}_{T/k}$ 为

除 k 种群外其他种群的总体杂合度。它由两部分组成,一部分是指其本身含有的杂合度多少对所有种群总体杂合度的贡献($C_s(k)$),即: $C_s(k) = \frac{1}{n}$

$\frac{\hat{h}_T - \hat{h}_{S/k}}{\hat{h}_T} = \frac{1}{n-1} \frac{\hat{h}_k - \hat{h}_S}{\hat{h}_T}$; 另一部分为 k 种群与其他种群分化所提供的贡献率(Petit *et al.*, 1998),即等于 $C_T(k) - C_s(k)$ 。

针对等位基因丰富度, Petit *et al.* (1998)又提出 $C_T^{(g)}(k) = \frac{\hat{r}_T(g) - \hat{r}_{T/k}(g)}{\hat{r}_T(g) - 1}$, 其中 $\hat{r}_T(g)$ 为所有种群的总等位基因多样性, $\hat{r}_{T/k}(g)$ 为除 k 种群外其他种群的总等位基因多样性(Petit *et al.*, 1998)。2 个组成部分的贡献率公式与杂合度的类似。

根据种群遗传组成分别计算各种群的贡献率,它们的和为 0。根据贡献率的定义和计算公式,种群数的增加并不一定增加总体的遗传多样性,因为一些种群与其他种群的遗传组成有很大的相似性,如果考虑它们,就会降低总体的种群分化程度。或者由于它们的遗传多样性低于平均水平,如果包含这些种群,就降低了总体的多样性。对各种群的贡献率进行排序,就可以得出优先保护种群。从分析结果来看,贡献率大于 0 的种群都是值得重点保护的。

Petit *et al.* (1998)以摩洛哥 argan 树(*Argania spinosa*) 12 个种群的等位酶数据、10 个种群的 cpDNA 数据为例,分析了基于遗传贡献率确定优先保护种群的方法。结果表明,基于等位基因丰富度的方法构建的计算公式更有应用价值,等位基因多样性最丰富的种群具有较高的保护优先性;同时也揭示与其他种群遗传差异较大的种群也应优先保护,即使这类种群的遗传多样性并不是很高,但由于其含有较多的特有等位基因,因而种群的差异性较大,对总体遗传多样性的贡献率也较大,故保护价值大。

基于遗传变异的丰富程度以及遗传差异性的综合评价方法结合了基于遗传变异程度方法和基于遗传差异性方法的优点,可以有效地衡量不同种群代表一个物种的程度。但对 Petit 等人的方法仔细分析可以发现,它们提出的公式方法还是一种度量遗传差异性的方法,从其公式的数学推导上来看,实质上还是一种 β 多样性指数,尚不是真正意义上结合

了遗传变异程度和差异性的综合方法,需要进一步建立相关的模型和计算方法。

5 展望

确定优先保护种群对于形势严峻的珍稀濒危物种的保护是十分重要和紧迫的,基于种群遗传组成的方法确定优先保护种群可以提供很重要的信息,但同时不能忽略其他方面在优先保护确定中的作用。如 Pennock & Dimmick(1997)曾对 ESUs 概念进行批评,认为 ESUs 的应用将降低种群统计、行为学、文化、经济和地理判别在确定优先保护中的作用。Karl & Bowen(1999)也进一步提出地理政治管理单元(geopolitical management unit)作为保护和管理的对象,这个概念是基于地理政治种(geopolitical species)而言的。地理政治种是指在特定地域或政治定义的地区中存在的个体,他们与形态、遗传和繁殖标准无关。因为一些物种的命名主要是从地域、政治或文化背景考虑的,虽然不是一个科学的概念,但对物种的保护和管理具有一定的意义。在这个基础上提出的地理政治管理单元,主要用于保护物种处于地理或政治边界的部分种群。因此,一些物种的种群片断(population segment,指物种的一个或几个种群)可以用于保护管理的需要。Pennock & Dimmick(1997)列举的 29 个处于美国 ESA 法案保护下的物种中只有 4 个符合 ESUs 的标准,25 个是明显的种群片断。

虽然如此,确定优先保护种群在生物多样性保护中的作用是十分重要的,尤其是在我国,因近几十年来经济发展很快,生态环境破坏严重,对生物多样性保护带来很大的压力。在当前用于生物多样性保育资金有限的情况下,对重要物种确定优先保护种群是十分重要的,尤其是当一些重要物种的主要分布地不是自然保护区时更是如此。如我国二级重点保护植物七子花(*Heptacodium miconioides*)分布在湖北的兴山、浙江的天台、金华北山、天目山、清凉峰和安徽泾县、宣城。由于保护不力,在其模式标本产地湖北兴山已经找不到该植物了(傅立国,1991),而在自然保护区(如天目山自然保护区)只有很少的个体分布。因此,急需加强对这类物种进行优先保护种群确定研究,开展抢救性保护,有针对性地建立自然保护区。

值得指出的是,这种对物种不同种群确定优先

保护顺序,类似于物种多样性保护中的“热点地区”,无疑对那些特别需要保护的种群得到及时保护提供了科学依据。但是正如 Smith *et al.* (2001) 指出的那样,确定物种多样性保护的热点地区可能会忽略对其他地区物种多样性的保护。类似地,对于种群的优先保护来讲,也可能忽略对其他不在优先之列的种群的保护。因此,确定优先保护种群并不意味着对其他种群的放弃,而是在于强调不同种群对物种的贡献大小或作用大小。在资源(资金、人力等)允许的情况下,应该对所有的种群进行就地保护。

参考文献

- 傅立国, 1991. 珍稀濒危植物红皮书(第一册), 科学出版社, 北京
- McNeely J A, 薛达元等(译), 1991. 保护世界的生物多样性(中译本). 北京: 中国环境科学出版社
- Avice J C, 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall, New York
- Crozier R H and R M Kusmierski, 1994. Genetic distances and the setting of conservation priorities. In: Loeschcke V, J Tomiuk & S K Jain (eds.), *Conservation Genetics*. Birkhauser Verlag, Basel/Switzerland, 227 ~ 237
- Fraser D J and L Bernatchez, 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Molecular Ecology*, **10** (12): 2741 ~ 2752
- Huang H, F Dane and J D Norton, 1994. Allozyme diversity in Chinese, Seguin and American Chestnut (*Castanea* spp.). *Theoretical and Applied Genetics*, **88**: 981 ~ 985
- Hurlbert S H, 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577 ~ 586
- Johnson N, 1995. Biodiversity in the Balance: Approaches to Setting Geographic Conservation Priorities. Biodiversity Support Program, Washington, DC
- Kark S, P U Alkon, U N Safriel and E Randi, 1999. Conservation priorities for Chukar Partridge in Israel based on genetic diversity across an ecological gradient. *Conservation Biology*, **13**(3): 542 ~ 552
- Karl S A and B W Bowen, 1999. Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered Sea Turtle (Genus *Chelonia*). *Conservation Biology*, **13**(5): 990 ~ 999
- Lam K, Q Huang, X Y Chen and B Morton, 2000. Genetic diversity of *Saccostrea cucullata* (Bivalvia: Ostreidae) within the Cape d' Aguilar Marine Reserve, Hong Kong. In: Morton B (ed.), *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China V*. Hong Kong University Press, Hong Kong, 147 ~ 156
- Marshall D R and A H D Brown, 1975. Optimum sampling

- strategies in genetic conservation. In: Frakel O H and J G Hawkes (eds.), *Crop Genetics Resources for Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge, 53 ~ 80
- Moritz C, 1994. Defining "evolutionary significant units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 373 ~ 375
- Myers N, R A Mittermeier, C G Mittermeier, G A B da Fonseca and J Kent, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853 ~ 858
- Parker K M, R J Sheffer and P W Hedrick, 1999. Molecular variation and evolutionarily significant units in the endangered Gila Topminnow. *Conservation Biology*, **13**: 108 ~ 116
- Pennoek D S and W W Dimmick, 1997. Critique of the Evolutionary Significant Unit as a definition for "Distinct Population Segment" under the U. S. Endangered Species Act. *Conservation Biology*, **11**: 611 ~ 619
- Petit R J, A E Mousadik and O Pons, 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, **12**(4): 844 ~ 855
- Ryder O A, 1986. Species conservation and systematics: the Dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, **1**: 9 ~ 10
- Schoen D J and A H D Brown, 1993. Conservation of allelic richness in wild crop relatives is aided by assessment of genetic markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **90**: 10623 ~ 10627
- Smith T B, S Kark, C J Schneider, R K Wayne and C Moritz, 2001. Biodiversity hotspots and beyond: the need for preserving environmental transitions. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 431
- Smith T B, R K Wayne, D J Girman and M W Bruford, 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, **276**: 1855 ~ 1857
- Waples R S, 1991. Definition of a "Species" under the Endangered Species Act: Application to Pacific Salmon. National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Memorandum NMFS-F/NWC-194. Northwest Fisheries Science Center, Seattle
- Waples R S, 1995. Evolutionary significant units and the conservation of biological diversity under the Endangered Species Act. In: Nielson J L (ed.), *Evolution and the Aquatic Ecosystem: Defining Unique Units in Population Conservation*. Symposium 17. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 8 ~ 27
- Waser N M, 1993. Population structure, optimal outbreeding, and assortative mating in angiosperm. In: Thornhill N W (ed.), *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding*. The University of Chicago Press, Chicago, 173 ~ 199

(责任编辑:时意专)