动物种群遗传异质性研究进展*

郑向忠** 徐宏发 陆厚基
(华东师范大学生物系, 上海 200062)

摘要 生境破碎和种群隔离在野生动物管理中倍受关注,种群遗传异质性结合种群统计学和生境资料,可解释和推测种群经历的种群统计学随机事件,分析异质生境对种群遗传组成的影响,估计地理种群之间的基因交流和遗传分化,对物种保护具有重要指导意义。

关键词 种群遗传异质性,遗传杂合度,生境破碎,基因流

Research progress on population genetic heterogeneity /Zheng Xiangzhong, Xu Hongfa, Lu Houji// CHINESE BIODIVERSITY. —1997 5(3) 210~216

Habitat fragmentation and population isolation are of increasing concern in the management of wildlife resources. With the information of population genetic heterozygosity, incorporating population demographic data and status of the habitat in which the population lived, we can analyse the genetic effect of demographic stochasticity on local populations, the effect of habitat heterogeneity on population genetic structure, and estimate gene flow among geographic populations, the level of population differentiation. It is of great value in the management practice of endangered species, planning for population restoration and designing of nature reserve.

Key words population genetic heterogeneity, genetic heterozygosity, habitat fragmentation, gene flow

Author's address Department of Biology, East China Normal University, Shanghai 200062

种群遗传异质性(population genetic heterogeneity)主要研究种群的基因组成、基因频率的分布和演变,种群遗传杂合性(population genetic heterozygosity)以及生境破碎、隔离、种群瓶颈、奠基者效应、基因流、选择等因素对种群遗传结构的影响。其中基因组成和频率的测定是基础工作,由此可用来构建种群遗传结构、计算种群平均遗传杂合度(即每个个体每个基因位点上的杂合子比例)、估算种群间的遗传距离^[1]。遗传杂合度是监测种群遗传变异、遗传分化和基因交流的重要指标。

虽然在植物、动物的存活力和形态特征的大量研究中已经发现大量隐藏的遗传变异^[2],但直到1965年,Shaw才指出:酶在种群中的变异是一般规律而不是例外的现象^[3]。自从Leontin和Hubby及Harris研究了大量蛋白质位点的多态性以来,对许多物种的蛋白质多态性的大量研究确认了大多数自然种群内存在着大量的基因变异^[4]。对遗传变异的保持机制仍然存在许多争论,但大多数学者认为遗传变异是适应未来的变化环境所必需的^[5,6],并且种群遗传杂合性与繁殖力、侵略行为、存活力间均有直接联系^[7-9]。对广布种的种群遗传研究常可以发现种群的遗传隔离和潜在的种的分化^[10]。

1 破碎生境和异质环境中种群遗传结构的改变

随着人口增长,许多大型陆生脊椎动物的栖息地被大量破坏,为避免绝种,估计约有2000

收稿日期:1996-06-21,接受日期:1996-11-30
* 国家自然科学基金资助项目(编号:39470118)
** 现在地址:复旦大学遗传学研究所,上海 200433

种大型陆生脊椎动物不得不圈养 500 ~ 1000 年^[11],生境的破碎把许多随机交配的大种群分割成互相隔离的小种群,它们往往由于近亲繁殖、遗传漂变、基因随机固定和丧失而使基因多样性枯竭,并不是通过动物的意外死亡而消失^[12]。生境破碎对种群存活力的影响是当代保护生物学的研究热点^[13]。由于种群的分割,一些小种群数量急剧下降,造成近亲交配,从而降低繁殖力,使种群进一步衰弱,复壮(recovery)的可能性减小^[14]。Packer 等对两个隔离的狮子种群的研究显示了生境破碎导致小种群遗传杂合性的丧失^[15]。Wauters 对破碎生境中红松鼠的研究也表明,遗传杂合性与种群大小正相关,但遗传变异的丧失是迁入量减少的结果,小种群内近亲交配的增加并没有对存活和繁殖产生可检查到的负影响,另一个重要的结论是:小种群所受的真正威胁是种群统计学随机事件而不是遗传问题^[13]。这结果支持了 Gilpin 的观点,即在决定种群分割的后果方面,生态效应比种群遗传问题更具影响力^[16]。

早在 30 年代 Wright 的“替换平衡理论”(Shifting Balance Theory)就认为许多物种都由几个部分隔离的小种群构成,在数量较小、迁入量足够小的种群内,遗传漂变可能会使此种群达到某个适应的顶峰,然后基因流的作用使这些成功的基因扩散到其它小种群中去,对于统计学上不稳定的种群,则会很快发生遗传进化^[17]。Slatkin 认为:由于小种群极易受遗传漂变而造成基因的随机丧失和固定,种群间的基因流可以阻止完全的基因固定和遗传分化,小种群间的基因流是比遗传漂变作用强,而又比选择作用弱的进化力量,并且基因流也可作为进化中的创造性力量^[17]。但 Ehrlich 和 Raven 认为在大多情况下,物种不是由基因流联结在一起的进化单位,并指出(1)基因流比通常所认为的更有限(2)有些长期隔离的种群显示很少的遗传分化(3)有些存在基因交流但处于不同选择方式下的种群有明显的遗传分化,在某些情况下基因流可能是保持种群相对不分化的重要因素,在大多情况下,选择才是进化中联结和中断的主要力量^[18]。Larson 指出大多数蝾螈不是由基因交流联结在一起的进化单位,因为种群间的基因流并不比突变率大多少,但所观察到的表型一致性可能不是稳定选择的结果,而可能是遗传上的自我保持机制^[20]。

同工酶分析表明动物的自然群体拥有大量的遗传变异,但是小型脊椎动物往往比昆虫或海洋无脊椎动物少一些变异,对这种自然现象的解释仍有争议。Selander 和 Kaufman 认为大体型的迁移性动物具有较低基因杂合性并不是种群大小和基因流的作用结果,而是与环境纹理(environmental grain)理论^[21]的预测相符^[2]。这一理论认为动物种群的遗传杂合度不同是由于不同类型的动物对环境的不确定性有不同的适应对策。小型无脊椎动物整个种群经受着“粗纹理环境”(coarse-grained environment),各地小种群形成各自适应于当地环境的遗传组成,整个种群的遗传杂合性就较高,随着动物迁移性增加,环境变异成为一种“细致纹理(fine-grained)”种群所有个体都经受由不同环境条件组成的连续体,即整个有效环境相对较确定了。较大的体型以及自体控制的缓冲作用也使得整个异质环境成为细致纹理,因此最好的适应对策便是形成一种最适应于常见环境条件的基因型,遗传杂合性就因此降低了,也就是说基因杂合性是适应性的。黄石公园中高迁移性的马鹿(*Cervus canadensis*)和静止型的白尾鹿的遗传杂合性相差很大的事实也支持了该预测^[22]。Baccus 等人对 10 种大型食草动物研究表明,体型、种群占居地域都不是影响种群遗传杂合性的关键因素,要验证关于遗传变异保持机制及影响因素的假设,必须获得大量关于环境状况、种群动态包括种群结构和有效种群大小的信息^[23]。

Wright 认为,种群间分化和种群内变异的水平不同主要是遗传漂变和基因流的作用,或者是取决于种群单位间的扩散规模^[24]。种群间遗传分化的规模可能是地理隔离的作用,遗传变

异的水平高低与相对于栖息地稳定性而言的入侵和扩散能力有关。Scribner 等对水陆相间生境中的黄腹滑龟种群的遗传杂合性研究,显示了较近种群间的遗传相似性较高是由于基因流的作用,地理隔离与遗传距离间的显著相关说明种群间的遗传分化主要是地理接近(geographic proximity)的作用。但是 Ryman 等发现驼鹿种群的遗传相似与地理接近只是微弱相关,仅用距离隔离是不足以说明遗传分化的^[25,26]。利用等位基因频率的变异可描述种群地理单位间隔离和交流的模式^[27]。由于生境破碎,有些种群数量急剧下降,比较小种群和大种群的遗传多样性有助于检测种群密度对遗传多样性丧失率的影响,对此 Parker 和 Whiteman 等人对两种龟的隔离种群作了 DNA 指纹图谱研究,发现小种群的遗传多样性较低,由于两种龟的扩散能力不同,生境的面积效应也就不同^[14]。

生境的变化可使原先隔离的种群由于迁移而融合了,种群的融合会降低纯合基因型的频率,这就是 Wahlund 效应^[28]。种群的融合即基因库的融合,也往往会导致协同适应的崩溃^[29]。James 也认为人为的种群合并可能会带来极其有害的影响^[12]。

对广布种的地理小种群的遗传变异常常有三种解释(1)冰川时期造成的地理隔离(2)基因库的地理适应(3)各地种群统计学事件的随机过程。要确定哪种解释是正确的,则需要广泛的取样^[10]。

2 种群遗传变异丧失的主要原因

由于扩散等原因,少量的个体在某处建立起一个新种群,因为它是原来大种群的一个随机样本,抽样误差致使它的基因频率不同于原始种群,由此决定了此隔离种群的进化基础,这就是所谓的奠基者效应。新建种群,如果与原先种群间存在繁殖隔离,则会导致新物种形成,而如果两者之间生境近似,且扩散较多,则新建种群的基因库将会与原始种群相似,虽然以极少个体建立新种群是件危险的事,自然界中仍然存在这种现象,动物园中更是难免。虽然前几代会有近交衰退,但由于物种的许多关键性状是多基因遗传的,在遗传漂变和近交作用下,多基因平衡会被打破,适当的选择条件下会形成新的多基因平衡。这种替换平衡能保持物种的许多关键性状,并避免遗传变异的严重丧失^[30]。

由于气候或其它生存条件的变化使种群数量急剧下降成为濒临绝种的小种群,遗传漂变使得基因频率不同于原来的大种群,即使种群数量恢复,基因频率却已大大不同,此效应即瓶颈效应^[5]。对瓶颈效应已有较多的研究,如 Bonnell 和 Selander 发现北象海豹 21 个蛋白质基因座位上没有多态现象,并把它归因于瓶颈效应,以及对海洋这一均质环境的适应对策^[31]。O'Brien 等认为南非猎豹的低水平遗传变异度是瓶颈效应的后果,遗传漂变和自然选择的共同作用使得遗传杂合性降低^[32]。虽然现在南非猎豹种群仍然在野外生存着,但是已经发现以下问题:(1)难以圈养繁殖(2)幼仔的死亡率很高(3)精子有较高的畸变率;(4)对病毒容易感染等,这表明在未来变化环境中此物种很可能会灭绝。可以推测,过去许多物种的灭绝也可能是这种原因^[7],Packer 等对狮子种群的研究也得出相似的结论^[15]。Pemberton 和 Smith 也认为英国黄占鹿的 33 个同工酶座位上没有多态性可能是该种群曾经受到瓶颈作用^[33]。然而 Dinerstein 和 McCracken 发现独角犀虽然面临绝种的危险,蛋白电泳仍显示出非常高的杂合性。这可能是因为瓶颈作用发生前的有效种群很大,种群数量衰减距今时间不远以及犀牛的长世代寿命所致,由此作者认为对瓶颈效应的研究应该考虑种群的分布历史,统计学特征及生活史参数,而不能过分地把遗传多样性丧失归因于瓶颈效应^[34]。

瓶颈效应对遗传杂合度的短期削减作用可能很小^[35]。Allendorf 认为遗传杂合性反映了种群经历瓶颈作用后,短期内对选择的反应能力,但等位基因数量对长期选择及种群生存是重

要的,短期瓶颈对遗传杂合性没多大影响,但却能严重地减少了等位基因数^[36]。Leberg 也认为多态性座位和等位基因数目对种群瓶颈效应的敏感性比平均遗传杂合度更高^[37]。黄石公园的马鹿没有经历过种群瓶颈,但是它的遗传杂合度与北美海豹没有显著差异。种群分割或长期近亲交配可能是遗传杂合度较低的原因^[22]。也有一些例子说明经受过种群瓶颈的小种群仍有较高的遗传变异度,因此对遗传杂合性的解释必须考虑多方面因素^[38,39]。

Valentine 认为专食性物种将会有较低的遗传变异^[40],Negro 和 Hiraldo 发现专食性的西班牙皇鹰遗传杂合性贫乏的事实支持了这一观点^[41]。Baccus 等认为高营养位的肉食性动物遗传杂合度较低可能是因为它们的种群数量较少^[23],然而,狼、郊狼、象海豹均有较高遗传杂合度,因此 Pemberton 和 Smith 认为小种群的数量衰减性波动是遗传杂合性丧失的主要原因^[33]。

Merola 对 O'Brien 等把南非猎豹的低水平遗传变异度归因于瓶颈效应的观点提出了不同的看法,她认为已有的数据表明其它一些食肉动物比猎豹的遗传杂合度更低,利用形态特征的波幅不对称(Fluctuation Asymmetry, FA)的数据也显示猎豹并没有经受过遗传压力,因此猎豹种群的生存不是遗传问题而是栖息地的丧失^[42]。对此 O'Brien 却认为 Merola 的结论仅来自少数同工酶位点的分析,以及 FA 数据的不足和分析不当所致^[43]。

至今,对遗传杂合性的解释仍是各种假设并存,要得出较恰当的结论,需要更大规模的历史分布调查,详实的种群统计学资料和更大的样本数。

3 遗传变异的检测

对种群遗传变异的研究最早是从研究种群的数量性状变异开始的,这些变异只能经人工选择才能鉴定出来,但由于基因型与表现型之间的关系复杂,人工选择方法不能在基因水平认识遗传变异,于是用近亲繁殖法来测定有害基因频率。但此方法只能检测出那些对表型有强烈作用的基因,而不能测定遗传变异总值。自从 Lewontin 和 Hubby 及 Harris 研究了大量蛋白质位点的多态性以来,在同工酶和蛋白质水平上测定遗传变异方面已有了大量的工作^[4]。

在蛋白质水平上分析遗传变异是近 30 年来的主要手段^[44],对其优缺点已有较多的评价^[45—48]。近几年对线粒体 DNA 限制性片段多态性(RFLP)、核 DNA 高重复序列多态性的研究已经取得很大进展,并已有了较多进行种群遗传和系统进化分析的软件如 PHYLIP、BIOSYS、PAUP 等。在 DNA 水平上直接研究基因变异在某些方面比蛋白质电泳具有优势^[49—51],但其费用高、数据分析较困难等限制了它的广泛应用。在已获得大量关于形态性状与基因之间的对应关系的前提下,以形态特征推断基因变异是较方便的方法。Leary 和 Allendorf 认为用形态特征的波幅不对称(FA)作为环境和遗传压力的指标,能较好地反映种群遗传杂合性和适应性^[52]。对虹鳟的数量变异(meristic variation)研究表明形态特征的变异与遗传杂合性、适应性之间有很好的对应关系^[53]。不同方法的利用价值要根据实际问题而定^[48]。

4 种群遗传异质性研究对野生动物保护和管理的启示

缺少适应环境变化的基因变异库的物种在变化环境中是非常脆弱的^[31]。保持自然种群的遗传变异使之能不断适应环境变化,抵抗疾病,是野生动物管理中备受关注的问题。当种群数量很小时,复壮会遭受近亲交配的有害影响,小种群中的近亲交配使得繁殖成功率下降,从而使种群数量再度减小以致不能复壮,而这又是当今濒危动物管理中必须面对的。

在广布种的分布范围内,由于地理隔离和气候条件不同,各地方种群会形成各自的适应特征,了解种群遗传分化对于保护管理是必须的。但是,应该用多大力量去保存各个地方种群

的特异性遗传特征? Chesser 和 Reuterwall 等发现驼鹿种群的细微地理差别后,认为保护所有地方种群的遗传变异是没有必要的,因为自然种群中遗传变异的时间动态会使这种努力变得毫无意义^[26]。因此遗传变异的时间、空间、年龄组动态应得到更多的研究^[54]。长期的保护,不同于对一个物种生态型或遗传型的静态保护,而应理解为一个动态过程,一个持续进化的过程^[12]。管理计划的目标应集中于种群的繁殖单位上,同时又要注意微地理规模(Microgeographic scale)上的变异特征,至少要在某一地域水平上保护种质资源^[26]。由于现有保护区大多以孤岛状存在,在保护区间建立“绿色走廊”能增加地理种群间个体流(individual flow)和扩大有效种群数目从而达到较长期保护的目的。

原理上说,保护生物学家可采取三种策略(1)提供足够的空间使物种生存并不断适应进化(2)接受绝种的事实,并把一些物种移入动、植物园,而不管这一措施给其它物种和整个生态系统带来重大影响(3)管理濒危物种的种群数量和结构。在当今及今后的世界,第一种策略已经不现实,更多的实践会倾向于第二种策略。Frankel 详细阐述了第三种策略^[12]。许多濒危种现在已只能在圈养中存在^[11],其目的是要保持遗传特征,提高重新引到野外的成功率^[55],但是在圈养状态下,有两种有害的遗传改变将会发生:一是由于随机漂变而造成基因频率的改变和遗传变异的丧失;另一种是动物在自然选择下形成对圈养的适应。即那些适合于圈养下生存繁殖的基因型将会增加频率,许多研究证明这些适应特征往往是不适于自然环境的^[56,57]。然而,遗传漂变是可以通过增加有效种群数目来减少的,基于种群遗传学和统计学的详尽的繁育计划,可大大增加它们长期生存的机会^[11,56]。

对于重新引入的个体如何改变被重建种群的遗传结构,目前仍然知之甚少。Ellsworth 调查了美国南部重建的白尾鹿种群,发现重新引入个体对种群的遗传组成的贡献不显著,种群复壮是本地种群的恢复,由此作者建议濒危动物的管理重点是促进本地种群恢复而不是引入补充^[58]。而 Leberg 对同一地区重建的白尾鹿和火鸡种群的研究却得出不同的结论,他认为引入的个体对当地种群有较大的遗传贡献,并且种群间的扩散经过 40 代仍不能改变重新引入个体重建起来的各个地方种群的遗传结构,说明在重建各地种群时都应该用较大的个体数,以使各个种群都具有遗传多样性,以防止各地种群间的隔离或无效扩散而发生奠基者效应^[59]。

Lande 认为近交衰退和保存遗传变异在保护生物学研究中已受到极大重视,而描述和预测种群生长和结构的种群统计学研究却相对地被忽视了。作者总结了阿利效应(Allee Effect)、统计随机性、边缘效应、地方绝种(local extinction)和再定居动态等 4 个决定小种群存活的重要因素,认为在决定最小可生存种群(Minimum Viable Population, MVP)方面,种群统计学因素比种群遗传因素具有更重要的作用^[57]。因此在野生动物管理实践中不能只着眼于遗传变异的监测,并仅以此作为评价管理措施的指标。

保护生物多样性的核心就是保护种质资源,其实质是保存品种(或类型)的基因库,即保存种群所具有的基因组合体系^[60]。分析自然种群的生化遗传结构和变异特点,既可为制定原种的优质参数提供重要生化指标,又可为合理开发利用种质资源及建立和保护种质资源库和基因库提供理论依据^[61]。种群遗传异质性研究已经有大量的理论和实践工作,一般认为自然选择、遗传漂变、基因流等对种群遗传结构有重大影响,但对不同物种、同一物种的不同地方种群,所受各因素的影响不同,及对同一地方种群的研究有时也会得出不同的结论,这可能是实验方案、样本数、野外调查数据及统计分析方法不同所致。以后的研究,应该着重于这几个方面的科学规范化。

参 考 文 献

- 1 Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* , 1978 , **89** :583 ~ 590
- 2 Selander R K , D W Kaufman. Genetic variability and strategies of adaptation in animals. *Proc. Nat. Sci. USA* , 1973 , **70**(6) :1875 ~ 1877
- 3 Shaw C R. Electrophoretic variation in enzymes. *Science* ,1965 , **149** :936 ~ 943
- 4 根井正利. 分子群体遗传学与进化论(王家玉译). 北京 :农业出版社 ,1975 , 121 ~ 125
- 2 Ayala F J. Population and evolutionary genetics : a primer. Menlo Park , Benjamin/Cummings ,1982
- 6 Chamber S M. Genetic principles for managers. In : Schonewald-cox C M , S M Chamber , B MacBryde , W L Thomas (eds.) , *Genetics and Conservation* , Menlo Park , Benjamin/Cummings , 1983 , 40 ~ 46
- 7 O'Brien S J , M E Roelke et al. Genetic basis for species vulnerability in cheetah. *Science* ,1985 , **227** :1428 ~ 1434
- 8 Allendorf F W , R F Leary. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In : Soule M E (ed.) , *Conservation Biology : the Science of Scarcity and Diversity* , Sunderland : Sinauer Associates , 1986 57 ~ 76
- 9 Wildt D E , M Bush et al. Reproductive and genetic consequence of founding isolated populations. *Nature* , 1987 , **329** :328 ~ 331
- 10 Zeyl C. Allozyme variation and divergence among populations of (*Rana sylvatica*). *J. Herpetology* , 1993 , **27** (2) :233 ~ 236
- 11 Ralls K , J Ballou. Captive breeding programs for populations with a small number of founders. *Trends in Ecology & Evolution* , 1986 , **1** :19 ~ 22
- 12 Frankel O H. The place of management in coservation. In : Schonewald-cox C M , S M Chamber , B MacBryde , W L Thomas (eds.) , *Genetics and Conservation* , Menlo Park , Benjamin/Cummings , 1983. 3 ~ 14
- 13 Wauters L A , Y Hutchinson et al. The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Pro. R. Soc. Lond. B* , 1994 , **255** :107 ~ 111
- 14 Parcker P G , H H Whiteman. Genetic diversity in fragmented populations of *Clemmys Guttata* and *Chrysomys picta marginata* as shown by DNA fingerprinting. *Copeia* , 1993 , **3** :841 ~ 846
- 15 Packer C , R E Pusey et al. Case study of a population bottleneck : lions of the Ngorongoro Crater. *Conservation Biology* , 1990 , **5**(2) :219 ~ 230
- 16 Gilpin M E. Spatial structure and population vulnerability. In : Soule M E (ed.) , *Viable Populations for Conservation* , Cambridge : Cambridge University Press , 1987 , 125 ~ 139
- 17 Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* , 1987 , **236** :787 ~ 792
- 18 Ehrlich P R , P H Raven. Differentiation of populations. *Science* , 1969 , **165** :1228 ~ 1232
- 19 Antonovics J. The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations. *American Scientist* , 1971 , **59** :593 ~ 599
- 20 Larson A , D D Wake et al. Measuring gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation. *Genetics* , 1984 , **106** :293 ~ 308
- 21 Levins R. Evolution in changing environments. Princeton : Princeton University Press , 1968
- 22 Cameron D G , E R Vyse. Heterozygosity in Yellowstone Park Elk , *Cervus canadensis*. *Biochemical Genetics* , 1978 , **16**(7/8) :651 ~ 657
- 23 Baccus R , N Ryman et al. Genetic variability and differentiation of large grazing mammals. *J. Mammalogy* , 1983 , **64**(1) :109 ~ 120
- 24 Scribner K T , J E Evans et al. Genetic divergence among populations of the yellow-bellied slider turtle (*Pseudemys scripta*) seperated by aquatic and terrestrial habitats. *Copeia* , 1986 , **3** :691 ~ 700
- 25 Ryman N , C Reuterwall et al. Genetic variation and differentiation in scandinavian moose *Alces Alces* : are large mammals monomorphic ? *Evolution* , 1980 , **34**(6) :1037 ~ 1049
- 26 Chesser R K , C Reuterwall et al. Genetic differentiation of scandinavian moose *Alces Alces* populations over short geographic distances. *Oikos* , 1982 , **39** :125 ~ 130
- 27 Allendorf F W , S R Phelps. Use of allelic frequencies to describe population structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* , 1981 , **38** :1507 ~ 1514
- 28 Hartl D L. Principles of population genetics. Sunderland : Sinauer Associates , 1980 , 191 ~ 195
- 29 Spiess E B. Genes in populations. New York : John Wiley & Sons , 1977 , 645 ~ 647
- 30 Carson H L. The genetics of the founder effect. In : Schonewald-cox C M , S M Chamber , B MacBryde , W L Thomas (eds.) , *Genetics and Conservation* , Menlo Park , Benjamin/Cummings , 1983 , 191 ~ 200
- 31 Bonnell M L , R K Selander. Elephant seals : genetic variation and near extinction. *Science* , 1974 , **184** :908
- 32 O'Brien S J , D E Wildt et al. The cheetah is depauperate in genetic variation. *Science* , 1983 , **221** :459 ~ 462
- 33 Pemberton J M , R H Smith. Lack of biochemical polymorphism in British fallow deer. *Heredity* , 1985 , **55** :199

~ 207

- 34 Dinerstein E, G F McCracken. Endangered greater one-horned rhinoceros carry high levels of genetic variation. *Conservation Biology*, 1990, **4** (4) : 417 ~ 422
- 35 Nei M, T Maruyama et al. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1975, **29** : 1 ~ 10
- 36 Allendorf F W. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology*, 1986, **5** : 181 ~ 190
- 37 Leberg P L. Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by allozyme electrophoresis. *Evolution*, 1992, **46** (2) : 477 ~ 494
- 38 Chesser R K. Influence of gene flow and breeding tactics on gene diversity within populations. *Genetics*, 1991, **129** : 573 ~ 583
- 39 Pimm S L, J L Gittleman et al. Plausible alternatives to bottlenecks to explain reduced genetic diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 1989, **4** : 176 ~ 178
- 40 Valentine J W. Genetic strategies of adaptation. In : Ayala F J (ed.), *Molecular Evolution*, Sunderland : Sinauer Associates, 1976
- 41 Negro J J, F Hiraldo. Lack of allozyme variation in the spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Ibis*, 1994, **136** : 87 ~ 90
- 42 Merola M. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus* : implications for conservation. *Conservation Biology*, 1994, **8** (4) : 961 ~ 971
- 43 O'Brien S J. The cheetah's conservation controversy. *Conservation Biology*, 1994, **8** (4) : 1153 ~ 1155
- 44 Lewontin R C. Twenty five years ago in genetics : electrophoresis in the development of evolutionary genetics : milestone or millstone ? *Genetics*, 1991, **128** : 657 ~ 662
- 45 周虞灿. 蛋白质多态现象的研究及其应用. 兽类学报, 1984, **4** (4) : 329 ~ 339
- 46 熊全沫. 同工酶电泳数据的分析及其在种群遗传上的应用. 遗传, 1986, **8** (1) : 1 ~ 5
- 47 王中仁. 植物遗传多样性和系统学研究中的等位酶分析. 生物多样性, 1994, **2** (2) : 91 ~ 95
- 48 Allendorf F W. Comparative utility of genetic markers in the management of Pacific Salmon : protein, nuclear DNA and Mitochondrial DNA. In : Park L K et al (eds.), *Application of DNA technology to the management of Pacific Salmon*, Seattle : Proceeding of the Workshop, 1994, : 127 ~ 133
- 49 May C A, J H Wetton et al. Single locus profiling reveals loss of variation in inbred populations of the red kite (*Milvus milvus*). *Pro. R. Soc. Lond. B*, 1993, **251** : 165 ~ 170
- 50 Okamura B, C S Jones et al. Randomly amplified polymorphic DNA analysis of clonal population structure and geographic variation. *Pro. R. Soc. Lond. B*, 1993, **253** : 147 ~ 154
- 51 Machugh D E, R T Loftus et al. Microsatellite DNA variation within and among European cattle breeds. *Proc. Soc. Lond. B*, 1994, **256** : 25 ~ 31
- 52 Leary R F, F W Allendorf. Fluctuation asymmetry as an indicator of stress : implications for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 1989, **4** (7) : 214 ~ 217
- 53 Leary R F, F W Allendorf et al. Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout. *Acta Zool. Fennica*, 1992, **191** : 79 ~ 95
- 54 Chesser R K, M H Smith et al. Spatial, temporal and age-dependent heterozygosity of beta-hemoglobin in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.*, 1982, **46** (4) : 983 ~ 990
- 55 Frankham R, H Hemmer et al. Selection in captive populations. *Zoo Biology*, 1986, **5** : 127 ~ 138
- 56 Allendorf F W. Delay of adaptation to captive breeding by equalizing family size. *Conservation Biology*, 1993, **7** (2) : 416 ~ 419
- 57 Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 1988, **241** : 1455 ~ 1460
- 58 Ellsworth D, R Honeycutt et al. White-tailed deer restoration to the southeastern United States : evaluating genetic variation. *J. Wildl. Manage.*, 1994, **58** (4) : 686 ~ 697
- 59 Leberg P L, P W Stangel et al. Genetic structure of reintroduced wild turkey and white-tailed deer populations. *J. Wildl. Manage.*, 1994, **58** (4) : 698 ~ 711
- 60 聂龙, 施立明. 西南地区地方品种猪血液蛋白遗传多样性研究. 生物多样性, 1995, **3** (1) : 1 ~ 7
- 61 吴力钊, 王祖熊. 长江中下游草鱼天然种群的生化遗传结构及变异. 遗传学报, 1992, **19** (3) : 221 ~ 227