

中心区和边缘区大仓鼠种群的遗传多样性

汪永庆 张知彬* 徐来祥

(中国科学院动物研究所农业虫害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080. * 联系人, E-mail: zhangzb@panda.ioz.ac.cn)

摘要 生态环境破碎对种群遗传多样性的影响是当前异质种群理论与保护生物学的热点之一. 应用随机扩增多态 DNA(RAPD)技术, 以 1999 年华北平原及周边 5 个地区的大仓鼠(*Cricetulus triton*)种群为实验材料, 研究了中心区、边缘区和半岛区种群遗传多样性的差异, 发现: (1) 位于分布中心区的饶阳种群遗传多样性较高, 位于次中心区的固安、太康种群遗传多样性次之, 位于边缘区和半岛区的顺义和门头沟种群遗传多样性较低; (2) 种群遗传多样性与该种群离边缘区的距离呈显著正相关; (3) 许多 RAPD 位点表型频率在 5 个地区存在显著差异, 边缘区种群 RAPD 位点缺失明显多于中心区种群, 有 2 个 RAPD 位点表型频率与纬度呈显著相关. 研究结果表明, 造成不同地区种群遗传多样性差异的主要因素是边缘和片段效应, 遗传漂变和近亲交配的效应是导致边缘种群遗传多样性降低的主要因素, 研究结果支持边缘效应、隔离小种群遗传多样性降低的观点.

关键词 大仓鼠 遗传多样性 地理变异 边缘效应 生态适应 随机扩增多态性 DNA

由于人类活动的干扰和破坏, 野生动物栖息地碎裂、隔离化的问题越来越严重. 但栖息地碎裂、隔离对动物种群的遗传多样性会产生何种影响仍然不清楚, 这是目前保护生物学的热点之一^[1]. 碎裂、隔离使种群的分布出现了中心区、边缘区. 有关中心区和边缘区种群的遗传多样性有两种对立的观点. 第 1 种观点认为, 由于边缘种群有几个共同特点: 小种群、受隔离、栖息地处于适宜生态环境的边缘地带^[2-4], 且由于受近交、遗传漂变的影响, 边缘或隔离小种群的遗传多样性有降低的趋势. Eldridge 等人^[5]也认为隔离种群具有较小的遗传多样性. 许多研究表明, 大种群的遗传多样性高于小种群的遗传多样性^[6-8], 但是也有相反的例子^[9]. 一般认为, 濒危物种的遗传多样性往往很低, 这将进一步加剧其灭绝的进程^[10,11], 但也存在少数例外的情况, 如北美洲西海岸的北方象海豹(*Mirounga angustirostris*)^[12]. 另一种观点认为, 边缘种群多处于强大的环境压力下, 经历不同的自然选择^[4,13-17]. 强大的选择压力可能增大这些种群的遗传多样性, 这些种群可能是将来形成新物种和地方种的源泉, 具有很大的保护价值^[4,16,17]. Petitet 等人^[18]研究了分布在摩洛哥的一种树(*Argania spinosa*)的遗传多样性后发现, 边缘区种群的遗传多样性高、低的情况比较复杂; 如果边缘区种群小, 遗传多样性也较低, 但较大的边缘区种群保存了较高的遗传多样性. 可见, 有关中心区和边缘区种群遗传多样性的变化规律尚待进一步探讨, 尤其

需要更多的实验证据.

近年来, 有关保护遗传学的研究范围已不再局限于珍稀濒危的类群. 为揭示遗传多样性变化规律及与物种保护相关的普遍原理, 也应当使用没有受到威胁的类群开展研究^[19]. 由于珍稀濒危动物数量稀少, 取材不易, 用其作实验材料有一定局限性, 使用小型动物作为模型, 有利于揭示栖息地碎裂, 种群变小的生态遗传效应. 为此, 我们选择了大仓鼠(*Cricetulus triton*)种群作为研究对象, 应用随机扩增多态 DNA(RAPD)技术^[20-24], 对其种群遗传结构及多态性变化进行了研究, 主要探讨中心区、边缘区和半岛区种群遗传多样性的差异, 目的在于检验生物环境隔离和破碎对种群遗传多样性影响的两种不同的观点.

1 材料与方法

(i) 大仓鼠种群空间分布特征. 大仓鼠是广布于我国北方农区的一种重要害鼠, 国外主要分布在朝鲜和俄罗斯的西伯利亚南部^[25]. 大仓鼠分为 5 个亚种, 即指名亚种(*C. t. triton*)、东北亚种(*C. t. fuscipes*)、秦岭亚种(*C. t. collinus*)、山西亚种(*C. t. incanus*)和甘肃亚种(*C. t. canus*). 大仓鼠成体体重一般为 120 ~ 160 g, 生态寿命为一年左右, 繁殖期在 3 ~ 8 月份, 一年繁殖 1 ~ 3 窝次, 胎仔数 2 ~ 22 只, 一般 9 ~ 10 只^[26]. 大仓鼠喜旱性, 主要栖息在平原、丘陵、山地等各类地形的农田、山区河谷农田边缘的灌丛、次生

林、荒地、草甸等生态环境也都有分布。

本研究取样地区位于大仓鼠指名亚种的分布区,即华北平原及周边地区。根据叶晓堤等人^[27]对华北平原农田鼠害类型划分,参考路纪琪等人^[28]及河北省植保总站等单位^[29]有关河南、河北鼠害区划标准及其他资料,将华北平原及周边地区的鼠类群落类型划分如图 1。在门头沟区,大仓鼠仅栖息狭窄的河谷农田,与平原种群相联系,大林姬鼠(*Apodemus peninsulae*)和社鼠(*Rattus confucianus*)占鼠类群落的 80%~90%。因此,此地区的大仓鼠种群可定义为半岛区种群。由于大仓鼠指名亚种分布区北临燕山、西接太行山,故平原与山脉交接线便是一条清晰的群落分界线,分界线以外为以大林姬鼠和社鼠为主的鼠类群落。顺义区位于平原边缘,离边缘线仅有 15 km,该区大仓鼠种群为边缘种群。固安县离边缘线的距离 50 km,属次中心区。河北饶阳县离边缘线的距离 130 km,且一直是大仓鼠种群的主发生区,大仓鼠为优势种,黑线仓鼠(*C. barabensis*)次之,可认定为大仓鼠种群的中心区。大仓鼠种群南部边缘线大致在淮河的上游及北部流域,此区以南比较潮湿,不适合大仓鼠生存,黑线姬鼠(*A. agrarius*)占优势。太康县离边缘线有 60 km,可认定此区为大仓鼠种群的次中心区。

(ii) 研究样品采集。1999 年 9 月 20 日至 10 月 5 日分别在北京市门头沟区齐家庄、顺义区城郊、河北省固安县牛驼乡、饶阳县五公乡及河南省太康县城郊 5 个地点取样,利用活捕笼在农田捕获大仓鼠,每次均在同一个 2~3 km 的样线上均匀布笼捕鼠,洞口布笼 200~300 个,连续捕捉 3 d(表 1)。离边缘区的距离定义为取样点到大仓鼠+黑线仓鼠+黑线姬鼠群落类型分布区(即指名亚种主分布区)边缘线的最近距离。取大仓鼠新鲜的肝脏用于提取 DNA 备用。

(iii) 实验分析。大仓鼠基因组 DNA 提取参考 Salah 等人^[30]的方法,略加改进。所提取的 DNA 放于 4℃ 保存。所用引物为 Operon 公司产品。RAPD 反应条件参考 Williams 等人^[31]的方法,并略加改动。反应总体积为 25 L,其中含 Tris-HCl 10 mmol/L, pH 8.3;

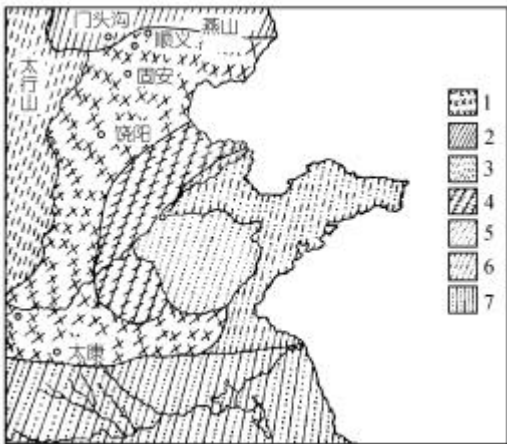


图 1 华北平原及周边地区的鼠类群落类型

1 示大仓鼠+黑线仓鼠+黑线姬鼠群落类型区(指名亚种主分布区); 2 示大林姬鼠+社鼠+黑线姬鼠+大仓鼠群落类型区; 3 示社鼠+大林姬鼠+黑线姬鼠+大仓鼠群落类型区; 4 示黑线仓鼠+大仓鼠群落类型区; 5 示社鼠+黑线仓鼠+黑线姬鼠群落类型区; 6 示黑线仓鼠+黑线姬鼠群落类型区; 7 示黑线姬鼠+黑线仓鼠+大仓鼠群落类型区

KCl 50 mmol/L; MgCl₂ 1.5 mmol/L; 4 种 dNTP 各 100 mol/L; 随机引物各 8 mol/L; 基因组 DNA 约 25 ng; Taq 酶 1 U; 加入一层石蜡油。PCR 扩增用美国 PE 公司 9600 型扩增仪。RAPD 反应条件为 94℃ 预变性 5 min, 随后进行 40 个循环。每个循环由 94℃, 1 min; 36℃, 1 min; 72℃, 2 min 组成。最后一个循环结束后在 72℃ 延伸 10 min。PCR 产物在 4℃ 保存。扩增产物用含有 0.05% 溴化乙锭的 1.4% 琼脂糖凝胶电泳,以 λDNA/EcoR I + Hind III 作为分子量标准。电泳电压 50 V, 3 h, 紫外灯下观察并拍照。

(iv) 数据分析。一般用多态位点比率, Shannon 多样性指数和 Nei 指数来反映种群的遗传多样性。多态位点比率是指其等位基因的频率小于或等于 0.99 的位点所占的比率^[32]。假设一个 RAPD 位点上有 2 个等位基因,根据 Hardy-Weinberg 定律,用 Kongki-atngam 等人^[32]的方法估测 RAPD 位点上的显、隐性等位基因频率,用 Shannon 多样性指数和 Nei 指数估算种群的遗传变异、估算群体内平均多样性(H_{pop})和总群体多样性(H_{sp})。使用 SPSS For Windows Version

表 1 大仓鼠地区样品来源

地点	生态环境	经度	纬度	离边缘区距离/km	夹捕率/%	样本量	幼体及亚成体比例/%	雌体比例/%
门头沟	山地	115.51	39.96	0	1	13	53.8	69.2
顺义	农田	116.65	40.14	15	16	25	24.0	56.0
固安	农田	116.34	39.25	50	7.2	25	68.0	48.0
饶阳	农田	115.69	38.14	130	1.53	18	72.2	50.0
太康	农田	114.86	34.07	60	3.3	11	63.6	63.6

8.0 软件作统计分析.

2 结果

2.1 中心区、边缘区和半岛区种群遗传多样性差异

图 2 显示了检测各地区种群的 RAPD 多态位点比率、Shannon 信息指数、Nei 指数. 门头沟、顺义、固安、饶阳和太康种群多态位点比率分别是: 0.594, 0.720, 0.684, 0.855 和 0.726; 位点数分别为: 41, 54, 52, 65 和 53. 经统计检验, 顺义和门头沟种群($P = 0.04$), 门头沟和饶阳种群 ($P = 0.000$), 太康和饶阳种群($P = 0.037$)以及固安和饶阳种群($P = 0.025$)之间多态位点比率有显著性差异, 其他地区种群之间差异不显著.

门头沟、顺义、固安、饶阳和太康种群的 Shannon 指数分别是: 4.868 ± 2.616 , 5.778 ± 2.413 , 6.118 ± 1.442 , 7.642 ± 1.666 和 6.253 ± 2.316 ; Nei 指数分别是: 0.193 ± 0.108 , 0.228 ± 0.102 , 0.250 ± 0.070 , 0.311 ± 0.064 和 0.256 ± 0.096 . 根据 3 个多样性指数的计算, 处于中心区的饶阳种群的遗传多样性最高, 处于半岛区的门头沟种群的遗传多样性最低, 次中心区的固安、太康种群及边缘区的顺义种群的遗传多样性居中, 其中顺义种群的遗传多样性更小些. 另外, 7 个引物所分别反映的遗传多样性趋势基本相同, 表现很好的重复性.

根据 Shannon 指数计算, 大仓鼠种群的大部分遗传变异存在于大仓鼠各种群内部(71.2%), 小部分遗传变异存在于大仓鼠各种群之间(28.8%); 根据 Nei 指数计算, 大仓鼠各地区种群间的遗传分化为 0.271 ± 0.073 , 即有 27.1%的遗传变异存在于种群之间, 大部

分的遗传变异(72.9%)存在于种群内部(表 2).

2.2 种群遗传多样性与离边缘区距离的关系

图 3 显示了各地区种群离边缘区的距离与 RAPD 位点多态比率、Shannon 多样性指数和 Nei 遗传多样性指数之间的关系. 经相关分析, 种群离边缘区距离与 RAPD 位点多态比率呈显著正相关 ($r = 0.904$, $P = 0.035$, $n = 5$); 与 Shannon 多样性指数呈极显著正相关 ($r = 0.975$, $P = 0.005$, $n = 5$), 与 Nei 指数呈极显著正相关 ($r = 0.982$, $P = 0.003$, $n = 5$). 此结果进一步说明, 大仓鼠种群中心区的遗传多样性高, 边缘区遗传多样性低. 经相关分析, 5 个地区的样本数、夹捕率、性别及年龄组成与 3 个多样性指数相关均不显著, 说明样本数及群体组成的差异不是造成地区遗传多样性差异的主要因素, 进一步印证了边缘距离的作用.

2.3 不同地区 RAPD 特殊位点表型频率的变化

随机扩增后 RAPD 谱带上一些位点的表型频率的变化在各地区种群之间有明显差异. 表 3 仅列出了一些表型频率在统计上有显著差异的片段, 并给出了这些片段差异的显著性. 从表 3 可以看出, 一些特殊位点在有些地区没有, 而在另一些地区出现, 如片段 OPA04-A7, OPM06-E6, OPM06-E7, OPM06-E9 存在于固安、饶阳和太康种群中, 而在门头沟和顺义种群中缺失; 片段 OPH14-D2 和 OPH14-D7 仅存在于门头沟和顺义种群中, 在其他 3 个地区中缺失; 片段 OPY04-F5 在太康种群中缺失, 但存在于其他 4 个种群, 片段 OPA18-C12 和 OPY04-F17 在门头沟种群中缺失, 但却存在于其他 4 个种群.

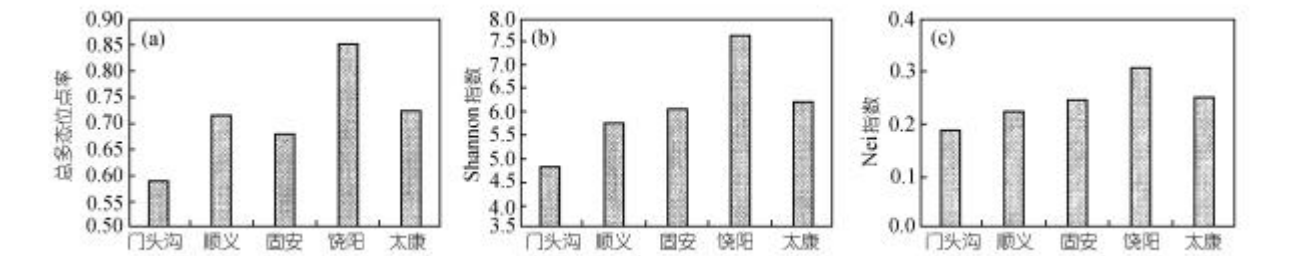


图 2 由多态位点比率(a)、Shannon 指数(b)和 Nei 指数(c)计算的各地区种群遗传多样性

表 2 由 Shannon 指数、Nei 指数计算的大仓鼠不同地区种群的遗传分化

指数	总群体的基因多样性 (H_{sp})	种群内的基因多样性 (H_{pop})	种群内遗传多样性所占比率 (H_{pop}/H_{sp})	种群间遗传多样性所占比率 ($(H_{sp}-H_{pop})/H_{sp}$)
Shannon	8.492 ± 1.755	6.128 ± 1.759	0.712 ± 0.086	0.288 ± 0.086
Nei	0.336 ± 0.065	0.248 ± 0.071	0.729 ± 0.073	0.271 ± 0.073

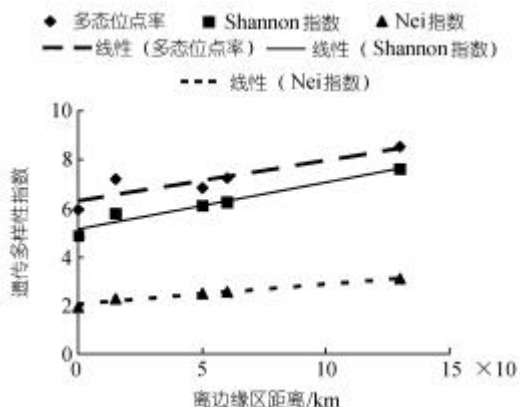


图 3 地区种群离边缘区的距离(×10 km)、多态位点比率(×10%)、Nei 指数(×1/10)和 Shannon 指数的关系

处于中心区的饶阳种群、次中心区的固安种群和太康种群分别仅有 2 或 3 个片段缺失, 而处于边缘区的顺义有 4 个片段缺失, 处于半岛区的门头沟种群却有 6 个片段缺失. 此发现进一步印证了上述依据 3 个多样性指数所得出的结论. 值得注意的是, 有 2 个片段(OPH14-D2, OPH14-D7)在中心区种群却没有.

通过分析 RAPD 片段频率与经纬度的关系, 发现片段 OPA04-A3 与纬度相关接近显著($r = 0.852$, $P = 0.067$, $n = 5$), 片段 OPB05-G11 与纬度相关极显著($r = -0.950$, $P = 0.013$, $n = 5$)(图 4). 未发现与经度相关明显的片段.

3 讨论

在群落水平上, 由于边缘效应的作用, 交错区(或边缘区)的物种多样性水平往往高于中心区^[33], 但关于种群遗传多样性在中心区和边缘区的变化规律仍不清楚^[2-4,13-17], 这是当前异质种群理论(meta-population theory)保护生物学、分子生态学研究领域的一个前沿热点.

本实验结果表明, 大仓鼠种群的遗传多样性在中心区最高, 在边缘区次之, 在半岛区最低; 种群遗传多样性与该种群离边缘区距离呈显著正相关. 此

结论支持“由于近交(inbreeding)和遗传漂变的作用, 边缘区、隔离小种群的遗传多样性较低”的观点^[2-4]. 本研究还发现半岛区和边缘区种群存在较多的 RAPD 片段缺失(表 3), 从而获得了由于受近交和遗传漂变的影响而导致边缘或隔离小种群的遗传多样性降低的直接证据. 虽然遗传多样性的变化规律并不支持“边缘区种群多处于强大的环境压力下, 经历不同的自然选择, 强大的选择压力可能增大这些种群的遗传多样性”的观点^[4, 14-16]. 但是, “边缘区种群在强大的选择压力下可能增大种群的遗传多样性, 这些种群可能是将来形成新物种和地方种的源泉, 并具有很大的保护价值”的观点^[4,17]可能是正确的.

因为在本研究中, 就发现了半岛区(门头沟)和边缘区(顺义)的种群出现 2 个新的 RAPD 片段, 是中心区种群(饶阳)所没有的. 这 2 个片段很可能与适应山区环境有关, 因为南部的大仓鼠种群并无此片段.

本研究发现有 2 个 RAPD 位点的表型频率的变化随纬度出现明显的变化. 片段 OPA04-A3 在高纬度地区较高, 而 OPB05-G11 在高纬度地区较低, 我们推测这 2 个片段很可能与温度适应有关, 因为温度随纬度变化很大, 门头沟、顺义、固安、饶阳、太康的年平均气温分别为 7, 11.5, 12, 12.2 和 14℃. 降水的影响较小, 因为地区间差异并不大, 除门头沟、饶阳(年降水量为 500 ~ 550 mm)较旱外, 其他地区年降水量在 600 ~ 650 mm 之间. Slatkin^[34]认为不同位点的频率不同, 说明不同的位点经历了不同的选择和变异率. 但频率的不同还不能确定其生物学意义以及产生差异的原因, 下一步需要运用分子生物学技术对这些位点进一步研究, 以探讨其适应意义. Ehrlich 和 Roughgarden^[35]曾报道, 分布于北美大西洋沿岸咸淡水中生活的底鳉(*Fundulus heteroclitus*), 其乳酸脱氢酶有 2 个等位基因, 基因频率随纬度变化, 一种在南方水域种群中占优势, 另一种在北方水域种群中占优势, 证实等位基因所表达的酶对温度具有适应意义.

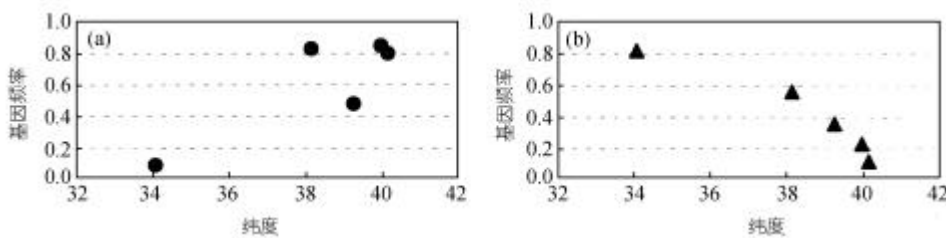


图 4 基因频率与纬度的关系
(a) OPA04-A3; (b) OPB05-G11

表 3 具有显著差异的扩增片段频率在 5 个地区的大仓鼠种群间的变化

引物	地区														
	门头沟	顺义	固安	饶阳	太康	门-顺	门-固	门-饶	门-太	顺-固	顺-饶	顺-太	固-饶	固-太	饶-太
OPA04-A3	0.85	0.80	0.48	0.83	0.09		*		**	*		***	*	*	***
OPA04-A4	0.92	0.68	0.76	0.89	0.36				**					*	**
OPA04-A5	0.69	0.36	0.80	0.89	0.36					**	**			*	**
OPA04-A7	0.00	0.00	0.76	0.94	0.36		***	***	*	***	***	**		*	**
OPA09-B5	0.00	0.20	0.36	0.44	0.27		*	**	*						
OPA09-B6	0.77	0.80	0.40	0.28	0.36		*	*	*	**	**	*			
OPA18-C12	0.00	0.12	0.60	0.39	0.18		***	*		***	*			*	
OPB05-G11	0.23	0.12	0.36	0.56	0.82				**		**	***		*	
OPB05-G14	0.92	0.96	0.52	0.39	0.73		*	**		***	***	*			
OPH14-D2	0.54	0.16	0.00	0.00	0.00	*	***	**	**	*					
OPH14-D7	0.31	0.48	0.00	0.00	0.00		**	*	*	***	**	**			
OPH14-D11	0.85	0.80	0.52	0.17	0.27			***	**	*	***	**	*		
OPM06-E1	1.00	1.00	0.20	0.33	0.91		***	***		***	***			***	**
OPM06-E6	0.00	0.00	0.44	0.33	0.45		**	*	*	***	**	***			
OPM06-E7	0.00	0.00	0.44	0.17	0.27		**		*	***	*	**			
OPM06-E9	0.00	0.00	0.76	0.72	0.63		***	***	**	***	***	***			
OPY04-F5	0.15	0.08	0.52	0.33	0.00		*			**	*			**	*
OPY04-F8	1.00	1.00	0.84	0.56	1.00			**		*	**		*		*
OPY04-F12	0.62	0.24	0.76	0.83	0.27	*				***	***			**	**
OPY04-F17	0.00	0.16	0.28	0.33	0.27		*	*	*						

a) * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

RAPD 是一种广泛使用的标记技术^[36,37]，但由于 RAPD 标记具有显性特征，RAPD 谱带中一条扩增产物的存在尚不能区别与之相关的位点是纯合的还是杂合的，还必须借助另外的实验手段来检测位点的杂合性。故目前还无法从 RAPD 扩增谱带的频率直接得出基因的频率，只能根据 Kongkiangam 等人^[32]的方法估算等位基因的频率。Lewontin^[38]最早将 Shannon 信息指数用于人类遗传多样性的研究。Chalmers 等人^[39]则首先将它用于处理 RAPD 数据的统计工作。魏伟等人^[40]分别应用表型频率和根据 Kongkiangam 等人^[32]的方法估算的等位基因频率计算了 Shannon 表型多样性指数和 Shannon 基因多样性指数，认为根据 Kongkiatngam 等人的方法估算的等位基因频率统计的多样性指数比用表型频率计算的遗传多样性合理。本文首先根据 Kongkiangam 等人的方法估算出大仓鼠各位点上的等位基因频率，再分别应用 Shannon 信息指数和 Nei 指数计算种群的遗传多样性。结果表明，Nei 指数和 Shannon 指数计算的大仓鼠各种群的遗传多样性的大小顺序基本一致，但 Shannon 指数更为敏感，说明应用 Shannon 信息指数计算遗传多样性也是可行的。Nei^[41]认为，关于多态位点比率的定义有些武断，Nei 指数较多态位点比率更加适合于测定基因的变异。本研究发现，多态位点比率的趋势与 Shannon 信息指数更类似，而且也比较敏感，对于反映种群遗传变异也是可以的。

致谢 本工作作为国家自然科学基金重点项目(批准号: 39730090)和中国科学院重大资助项目(批准号: KSCX2-1-03, KZ951-B1-106)。

参 考 文 献

1 Wauters L A, Hutchinson Y. The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Proc R Soc Lond B*, 1994, 255: 107 - 111

2 Lawton J H. Range, population abundance and conservation. *Trends in Evolution and Ecology*, 1993, 8: 409 - 413

3 Hoffmann A A, Blows M W. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Evolution and Ecology*, 1994, 9: 223 - 227

4 Lesica P, Allendorf F W. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 1995, 9: 753 - 760

5 Eldridge M D B, King J M, Loupis A K. Unprecedented low levels of genetic variation and inbreeding depression in an island population of the black-footed rock-wallaby. *Conservation Biology*, 1999, 13: 531 - 541

6 Tamate H B, Shibata K, Tsuchiya T. Assessment of genetic variations within populations of sika deer in Japan by analysis of randomly amplified polymorphic DNA (RAPD). *Zoological*

Science, 1995, 12: 669 - 673

7 Frankham R. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 1996, 10: 1500 - 1508

8 Parker P G, Whiteman H H. Genetic diversity in fragmented populations of *Clemmys guttata* and *Chrysemys picta marginata* as shown by DNA fingerprinting. *Copeia*, 1993, 3: 841 - 846

9 Daley J G. Population reductions and genetic variability in black-tailed prairie dogs. *Journal of Wildlife Management*, 1992, 56: 212 - 220

10 Wayne R K. Molecular genetics of endangered species. In: Olney P J S, ed. *Creative Conservation Interactive Management of Wild and Captive Animals*. London: Chapman and Hall, 1994. 92 - 117

11 张亚平, 王文, 宿兵, 等. 大熊猫微卫星 DNA 的筛选及其应用. *动物学研究*, 1995, 16: 301 - 306

12 Bonnell M L. Elephant seals: genetic variation and near extinction. *Science*, 1974, 184: 908 - 909

13 Garcia-Ramos G, Kirkpatrick M. Genetic models of adaptation and gene flow in peripheral populations. *Evolution*, 1997, 51: 21~28

14 Kirkpatrick M, Barton N H. Evolution of a species' range. *The American Naturalist*, 1997, 150: 1 - 23

15 Van Rossum F, Vekemans X, Meerts P, et al. Allozyme variation in relation to ecotypic differentiation and population size in marginal populations of *Silene nutans*. *Heredity*, 1997, 78: 552 - 560

16 Kark S, Philip P U, Safriel U N, et al. Conservation priorities for chukar partridge in Israel based on genetic diversity across an ecological gradient. *Conservation Biology*, 1999, 13(3): 542 - 552

17 Lesica P, Allendorf F W. Are small populations of plants worth preserving? *Conservation Biology*, 1992, 6: 135 - 139

18 Petitot R J, Mousadik A E, Pons O. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 1998, 12(4): 844 - 855

19 施立明, 宿兵, 张亚平. 概论. 见: 季维智, 宿兵, 主编. 遗传多样性研究的原理与方法. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1999. 130~136

20 葛颂, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法. 见: 钱迎倩, 马克平, 主编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 123 - 140

21 Avise J C. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. New York: Chapman and Hall, 1994

22 Yi Q M. Polymorphism and genetic relatedness among wild and cultivated rice species determined by Ap-PCR analysis. *Hereditas*, 1995, 122: 135 - 141

23 Tibayrenc M, Neubauer K, Barnabe C, et al. Genetic characterization of parasitic protozoa: parity between random primer DNA typing and multilocus enzyme electrophoresis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 1335 - 1339

24 Wachira F N, Waugh R, Hackett C A, et al. Detection of genetic diversity in tea (*Camellia sinensis*) using RAPD markers. *Genome*, 1995, 38: 201 - 210

25 罗泽岗, 陈卫, 高武, 等. 中国动物志·兽纲. 第六卷. 北京: 科学出版社, 2000. 63 - 75

26 张知彬, 杨荷芳, 王淑卿, 等. 大仓鼠的生态学及控制对策. 见: 张知彬, 王祖望, 主编. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 1998. 1 - 19

27 叶晓堤, 马勇, 冯新建. 华北平原及黄土高原农业鼠害类型及区划. 见: 张知彬, 王祖望, 主编. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 1998. 272 - 284

28 路纪琪, 吕国强, 李新民. 河南啮齿动物志. 郑州: 河南科学技

术出版社, 1997. 1 - 449

29 河北省植保总站, 河北省鼠疫研究所, 张家口地区植保站. 河北鼠类图志. 石家庄: 河北科学技术出版社, 1987. 1 - 120

30 Salah M A, Iciar M. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. Nucleic Acids Research, 1997, 25: 4692 - 4693

31 Williams J G K, Kubeik A R, Livak K J, et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Research, 1990, 18: 6531 - 6535

32 Kongkiatngam P, Waterway M J, Fortin M G, et al. Genetic variation within and between two cultivars of red clover (*Trifolium pratense* L): comparisons of morphological, isozyme and RAPD markers. Euphytica, 1995, 84: 237 - 246

33 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 1992. 1 - 551

34 Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science, 1987, 236: 787 - 792

35 Ehrlich P R, Roughgarden J. The Science of Ecology. New York: Macmillan, 1987

36 廖翔华, 伦照荣. 寄生在中国草鱼、鲤鱼和马口鱼的头槽绦虫的分类和亲缘关系. 科学通报, 1998, 43(10): 1073 - 1076

37 沈曦, 周开亚, 王义权. 中国蝮属蛇类的RAPD分析. 动物学报, 1999, 45(1): 40 - 48

38 Lewontin R C. The apportionment of human diversity. Evol Biol, 1972, 6: 381 - 398

39 Chalmers K J, Waugh R, Sprent J I, et al. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers. Heredity, 1992, 69: 465 - 472

40 魏伟, 王洪新, 胡志昂, 等. 毛乌素沙地柠条群体分子生态学初步研究: RAPD 证据. 生态学报, 1999, 19(1): 16 - 22

41 Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc Natl Acad Sci USA, 1973, 70: 3321 - 3323

(2001-04-11 收稿, 2001-07-02 收修改稿)