

中国麋鹿遗传多样性现状与保护对策*

于长青

(中国林业科学研究院森林保护研究所, 北京 100091)

摘要 通过对麋鹿野生种群的绝灭过程、圈养历史、种群增长及遗传多样性状况的分析研究,认为麋鹿脱离野生种群成为完全的圈养群体约有 100 多年的历史,捕猎和栖息地丧失是其绝灭的根本原因。麋鹿最初引入欧洲时曾经历了严重的近交衰退阶段,目前其耐受近交的能力显著增强。截至 1994 年我国麋鹿已达近 500 只,其遗传变异量约为其野生种群的 70%。在我国重建麋鹿自然种群不仅完全可能,而且也只有如此才能使麋鹿在自然中进化并丰富其受损的遗传多样性。

关键词 麋鹿,种群增长,遗传多样性,近交衰退,有效种群大小,蛋白质多态性。

Status of genetic diversity and conservation strategy of Pere David's deer in China/(Yu Changqing // CHINESE BIODIVERSITY. —1996,4(3):130~134

The paper explores the extinction of wild population, history and population growth in captivity, and the status of genetic diversity for Pere David's deer. The results show that Pere David's deer was extinct in China in the end of 19th century mainly because of hunting and loss of habitat. Inbreeding depression in the viability and sex ratio occurred in the early days since the deer were introduced into Europe. The gathering and releasing of the deer into the vast Woburn Park made the social behavior fully expressed and the population grew rapidly and strengthened the capacity to tolerate inbreeding. Now there are about 500 Pere David's deer in China. The reintroduced Pere David's deer in Dafeng reserve have adapted to the seminatural condition very well both in feeding and reproduction, and the effective population size is about 26 with the loss of heterozygosity about 30% of the wild population. It is suggested that new farms and more natural population experiments have to be established for conserving the genetic diversity of the deer.

Author's address Institute of Forest Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

Key words Pere David's deer (*Elaphurus davidianus*), population growth, genetic diversity, inbreeding depression, effective population size, protein polymorphism

1 关于麋鹿的绝灭和圈养历史

麋鹿为我国特产鹿类,是唐朝特别是汉朝以前的主要狩猎对象^[1-5],也是最早有文字记载的鹿类。唐宋以后有关麋鹿的记载越来越少,表明了其数量的减少,至清朝,麋鹿仅在河北及江苏等有零星的分布^[2,5]。十九世纪末至二十世纪初,对野生麋鹿仍有推测性报道^[6],此期间,我国的圈养麋鹿——南苑麋鹿群也因战乱而绝灭。根据大量古文献记载及大丰半自然状态下麋鹿繁殖季节性性强等特点,推断麋鹿主要分布于我国暖温带和北亚热带季风区的湿地平原地区,其栖息地成为人类历史上的重点农牧业开垦区。可以断言,人类的狩猎和对麋鹿栖息

* 收稿日期:1995-03-15;接受日期:1995-12-29

* 本研究得到中国林科院科学技术基金及中国野生动物保护协会的资助,梁崇歧研究员及陆军、丁玉华、孙大明等给予大力协助,谨此一并致谢

地的侵占是导致野生麋鹿灭绝的根本原因。

麋鹿的圈养至少在周朝即已开始,且为主要圈养鹿种^[1-3],但由于古代直至清朝人类的养鹿水平低下,鹿的圈养必须依靠野生种群来维持。随着野生麋鹿趋于绝灭,至清末便仅剩南苑圈养麋鹿群。因此,本世纪末的南苑麋鹿群基本上包含了我国野生麋鹿的遗传多样性。1865年,Pere Armand David 在北京南苑“发现”麋鹿^[7,8],从此西方各国便千方百计来中国掠取活标本,根据零散的记载^[6,8]统计,至少有 19 只麋鹿运往国外,但这 19 只麋鹿多数死于运输途中或繁殖力丧失,其中仅于 1876 年运往柏林的 1 雄 2 雌繁殖了后代。1894 年北京南苑因洪水冲塌围墙使部分麋鹿散失,1900 年八国联军攻占北京后,南苑的最后一批麋鹿有的被枪杀,有的又流失到国外但去处及数量不详^[8]。这期间,英国第 11 世贝福特公爵从巴黎及柏林等共收集了 18 只麋鹿圈养于乌邦寺公园,至 1944 年种群已达 250 只并开始扩散到国内外其它地区圈养^[9],至 1986 年,麋鹿已被世界五大洲 20 多个国家约 160 个地区圈养,数量总计达 1500~2000 只,其中英国数量最多,约达 900 只,美国约有 40 个地区圈养,总计 250 只以上^[10]。图 1 为根据 Jones^[11]及 Manton^[10]的资料绘制的世界圈养麋鹿增长曲线。由于统计中特别是后期有许多地区的圈养数量没能得到,后期实际数量高于图 1 所示。1986 年以后,世界麋鹿数量再没有人作过统计,但根据上述资料可得出其数量增长的回归方程为: $N = 210.5e^{0.0442t}$ (相关系数 $r = 0.9712$), t 为自二次世界大战结束的 1945 年(在此之前只有乌邦寺圈养,且种群数量极不稳定)所经历的年代数,由此可估算出 1995 年世界麋鹿数量最低应为 1919 只。由于 1985 年以来引入中国的麋鹿种群增长远高于国外圈养麋鹿,因而目前世界麋鹿数量应在 2500 只左右。图 2 为麋鹿再引入中国后的种群增长,其中江苏大丰保护区 1986 年引入 13 雄 26 雌,至 1994 年增至 191 只,处于半自然状态下的围栏内,面积约为 350 hm^2 ,冬季对部分麋鹿(主要是怀孕母鹿)补饲;北京南苑(南海子)自 1985~1987 年分两批共引入 5 雄 33 雌,圈养于面积约为 53 hm^2 的围栏内,至 1994 年已增至约 243 只(包括扩散到其它地区的麋鹿,南苑实际数量约为 149 只)。

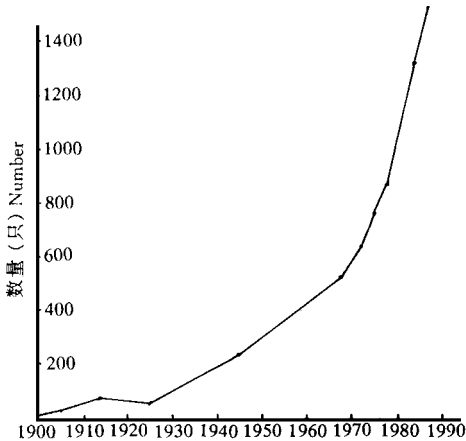


图 1 世界圈养麋鹿种群增长曲线

Fig. 1 World population growth for David's deer from 1900~1986

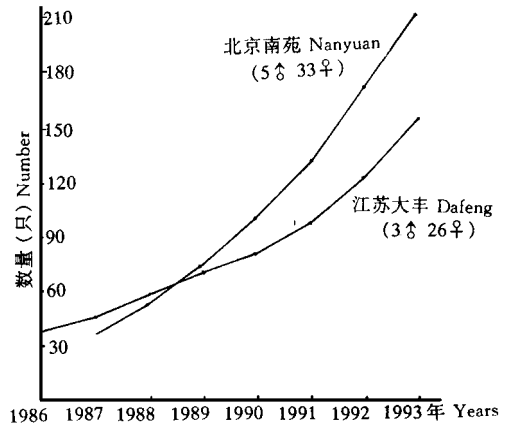


图 2 中国麋鹿(江苏大丰群与北京南苑群)种群增长曲线

Fig. 2 Population growth for David's deer in China

2 麋鹿遗传多样性状况分析

2.1 建群种群

英国乌邦寺公园最初的 18 只麋鹿,性比记载为 8 雄 10 雌^[2],在圈养中至少有 2 只雌性没有参加繁殖^[9,11]。根据我们对江苏大丰麋鹿的研究,麋鹿参繁性比为 1 雄 5 雌,依此比率推算,当时乌邦寺参与交配繁殖的雄性麋鹿应为 2 只左右,即现存麋鹿应是最初约 10 只麋鹿的后裔。

根据对有关文献的分析,在形成乌邦寺公园麋鹿群前,麋鹿在欧洲曾出现过明显的近交衰退迹象,表现在:生命力衰退。在柏林 1876~1894 年繁殖的 18 只麋鹿中,直接源于中国的 3 只麋鹿所繁殖的后代平均寿命为 9.7 岁($n=6$),而由其后代(相当于同胞或半同胞)或亲本与其子代间交配繁殖的后代平均寿命仅为 4.0 岁($n=11$); 性比衰退:初期在欧洲繁殖的 28 只麋鹿,雄、雌性比为 2.5:1,这是由于雄性性染色体的杂合性使其具有生存优势; 柏林动物园曾出现 1 只白化个体,寿命为 5 岁,是来源于中国的 3 只麋鹿的后代所生。1945 年乌邦寺公园开始将麋鹿扩散到其它地区圈养, Foose^[12]认为此期麋鹿的近交系数已达 0.16~0.26。根据仅有的谱系记录并假定乌邦寺公园麋鹿近交系数为“0”, Foose 推算出麋鹿 1977 年的平均近交系数为 0.116。据此,我国再引入前的 1985 年世界麋鹿近交系数至少为 0.2~0.3 之间。

2.2 江苏大丰麋鹿有效种群数量

根据 Reed 的方法^[13],对于后代性比约为 1:1 的麋鹿,其有效种群大小 N_e 可写成公式 $1/N_e = 1/2 N_b L_m l_m + 1/2 N_b L_f l_f$,其中 N_b 为每年繁殖的后代数, L_f 、 L_m 分别为雌、雄麋鹿的平均世代长度, l_f 、 l_m 分别为新产雌、雄后代存活到繁殖年龄并繁殖成功的概率。根据江苏大丰保护区麋鹿的种群参数*, 雌性麋鹿的平均世代长度为 6 岁,存活到 6 岁的概率为 0.8142,达繁殖年龄的雌鹿平均产仔率为 0.7729,因而 $l_f = 0.8142 \times 0.7729 = 0.6293$ 。雄性麋鹿的最适繁殖年龄为 7 岁,参繁麋鹿的性比约为 1 雄 5 雌,因而 $L_m = 7$, $l_m = 1/5 l_f$,于是得出 $N_e = 1.428 N_b$ 。

大丰保护区 1987 年麋鹿产仔 12 只(包括死胎等),1994 年产仔 40 只,其间正好经历了约 1 个世代,因而目前大丰麋鹿有效种群数量为 1987 年和 1994 年的调合平均数,用 \bar{N}_e 表示则为 $1/\bar{N}_e = 1/2(1/(1.428 \times 12) + 1/(1.428 \times 40))$, $\bar{N}_e \doteq 26$,由此算出平均每代近交率为 $1/2\bar{N}_e = 1/(2 \times 26) \doteq 2\%$ 。根据前面的分析及 t 代近交系数公式 $F_t = 1/2 N_e + (1 - 1/2 N_e) F_{t-1}$,目前大丰麋鹿的近交系数为 0.2154 - 0.3135,即大丰麋鹿遗传变异约为其野生种群的 70% 左右,这基本上代表了目前我国麋鹿的遗传多样性现状。

2.3 蛋白质多态性分析

Ryder^[14]曾就 12 只麋鹿的血浆蛋白进行了聚丙烯酰胺凝胶电泳,结果没发现有多态性。

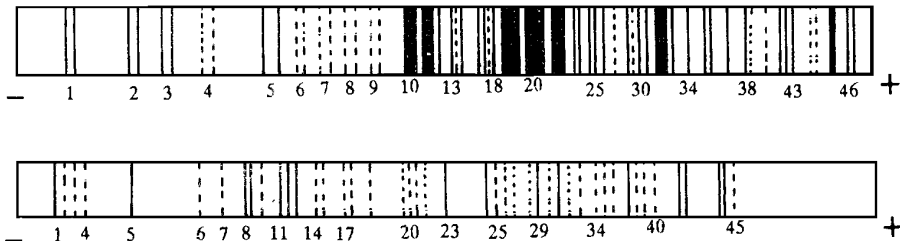


图 3 麋鹿血清(或血浆)蛋白质聚丙烯酰胺凝胶电泳图谱。上:血清 SDS 梯度凝胶(6%~22.5%)电泳;下:血浆等电聚焦电泳(pH3.5~10)

Fig. 3 Polyacrylamide gel electropherogram of serum (or plasma) proteins for Pere David's deer. The above is SDS gradient electrophoresis (serum), the below is isoelectrofocusing (plasma)

* 于长青等. 大丰再引入麋鹿的种群增长与种群管理. 兽类学报, 1996, 待发表

我们用瑞典 LKB 多用电泳仪对 21 只麋鹿(17 雄 4 雌)进行了血浆蛋白聚丙烯酰胺凝胶等电聚焦电泳分析,共分出 45 条谱带(见图 3),没发现有明显的多态性;用国产电泳仪及试剂对 61 只(28 雄 33 雌)成体、亚成体麋鹿进行了血清蛋白 SDS 梯度凝胶平板电泳分析,经多次重复实验,最多可分出 46 条谱带(图 3),但仍没发现有明显的多态性。

上述分析表明,麋鹿由于近交、瓶颈效应及遗传漂失的联合作用,遗传变异已严重降低,成为一个较为纯合的种群。

3 麋鹿的保护前景与保护对策

3.1 在我国建立麋鹿自然种群的可能性

麋鹿再引入的最终目的是建立自我维持的自然种群,但麋鹿是否象有些专家提出的那样已特化和衰退?再引入后能否适应原产地的自然条件?麋鹿为什么没出现有明显的近交衰退?其遗传多样性状况到底如何?对再引入会有什么影响?这一直困扰着中外有关学者。

根据前面的分析,麋鹿最初引入欧洲时确实经历过严重的近交衰退。目前我国麋鹿近交系数已高于 0.2,根据 Soule^[15]的推算,动物近交系数每增加 10%便使整个繁殖能力下降 25%,但目前麋鹿的繁殖力、生存力似乎未受影响,这表明麋鹿经过几次特别是上世纪末本世纪初的遗传狭窄过程,大量稀有有害基因被清除,而由于种群的迅速增长、自由竞争等种群内部调节因素(乌邦寺公园采用的集中散放式圈养使之得以实现),使麋鹿的优良性状得以保持并安然度过“瓶颈”期,从而耐受近交的能力显著增强。目前麋鹿几乎分布于世界各地,引入大丰后便很快适应了当地的自然条件,且在后足长、繁殖力及繁殖季节性等方面表现出比圈养状态下更强的适应性,由北京南苑引入湖北石首市天鹅洲保护区后,同样表现出良好的适应性。这表明在我国重建自然种群完全可能,而且也只有如此,麋鹿才能在自然中进化并丰富其受损的遗传多样性。

3.2 我国麋鹿保护对策

尽管目前麋鹿耐受近交的能力较强,但小种群的遗传漂失效应及近交效应必将进一步严重损害其遗传多样性,甚至导致大量具有重要适应意义的基因漂失,从而使麋鹿因丧失对自然环境变化的适应潜力而衰亡。小规模饲养麋鹿的低繁殖力和低成活率^[16],其原因之一可能就在于此,而社群行为得不到有效表达也是重要原因。因此,保护麋鹿遗传多样性,避免遗传漂失和近交,在今后麋鹿保护工作中具有非常重要的意义。

为了充分利用雄性麋鹿的繁殖潜力,使其遗传多样性得到充分表达,从而保护整个种群的遗传变异,应考虑通过人工授精的研究和应用来提高有效种群数量。另外,单个小种群因灾变因素而灭绝的可能性很大,Whipsnade 的两个麋鹿群中就曾有一种群因恶性卡他热病而全部死亡^[7],因而我国应考虑建立新的散放点,并着手进行建立自然种群的试验研究。北京南苑代表了乌邦寺麋鹿群,大丰麋鹿来源于英国五家动物园,代表非乌邦寺麋鹿群,两者之间的种质交换及学术交流和合作显得非常重要和迫切。

4 总结

十九世纪末的北京南苑麋鹿群是当时野生麋鹿的子遗圈养群体,狩猎和栖息地丧失是野生种群绝灭的根本原因。

最初乌邦寺公园的 18 只麋鹿最多约有 10 只参与繁殖,现生麋鹿实际上是这 10 只的后裔。目前全世界约有麋鹿 2500 只左右,其中我国约达 500 只。

由于近交、瓶颈效应及遗传漂失,麋鹿已成为一个较为纯合的物种。我国目前麋鹿的遗传变异约为其野生种群的 70%左右。

麋鹿最初引进欧洲后曾经历了严重的近交衰退。由于“建群期”大量有害基因被清除,具有适应意义的基因有幸得以维持,最终使麋鹿耐受近交的能力显著增强。在我国重建麋鹿自然种群完全可能。

目前大丰保护区麋鹿有效种群数量约为 26 只。为了保护麋鹿的遗传多样性,应考虑建立新的散放点并进行建立自然种群的试验研究。

参 考 文 献

- 1 刘敦原. 中国古代的鹿类资源及其利用. 中国农史, 1987, 4: 78 ~ 90
- 2 李长培. 中国的麋鹿. 生物学通报, 1985, 5: 10
- 3 林仲凡. 有关鹿及养鹿业的历史考证. 中国农史, 1986, 4: 68 ~ 75
- 4 夏经世. 我国古籍中有关麋的一些记载. 兽类学报, 1986, 6 (4): 267 ~ 272
- 5 谢成侠. 中国古代鹿类的生物学史. 中国农史, 1986, 1: 123 ~ 132
- 6 曹克清、邱莲卿等. 中国麋鹿. 上海: 学林出版社, 1990, 33 ~ 34
- 7 Jones M L, J A Manton. History in captivity. In: Beck B B, C Wemmer (eds.), *Biology and management of an extinct species: the Pere David's deer*. New Jersey: Noyes Publ., 1983, 1 ~ 14
- 8 Dobson J. Pere David and the discovery and early history of *Elaphurus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1951, **121**: 320 ~ 325
- 9 Bedford Duke of, Pere David's deer: the history of the Woburn herd. *Proc. Zool. Soc. London*, 1951, **121**: 327 ~ 333
- 10 Manton J A. 1984 ~ 1986 world register of Pere David's deer.
- 11 博伊德. 乌邦寺的麋鹿群. 大自然, 1983, 2: 14 ~ 15
- 12 Foose T J, E Foose. Demographic and genetic status and management. In: Beck B B, C Wemmer (eds.), *Biology and management of an extinct species: the Pere David's deer*. New Jersey: Noyes Publ., 1983, 133 ~ 186
- 13 Reed J M, P D Doerr, J R Walters. Determining minimum population sizes for birds and mammals. *Wildl. Soc. Bull.*, 1986, **14**: 255 ~ 261
- 14 Ryder O A, P C Brisbin, A T Bowling, E A Wedemeyer. Monitoring genetic variation in endangered species. In: Scudder G, J Raveal (eds.), *Proc. of the 2nd Int. Cong. on Syst. and Evol. Bio.* Pittsburgh: Hunt Inst. Documentation, 1981, 417 ~ 424
- 15 Soule M. Thresholds for survival: Maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soule M, B Wilcox (eds.), *Conservation biology: an evolutionary ecological perspective*. Sunderland: Sinauer Assoc., Inc. Publ., 1980, 151 ~ 169
- 16 Collins L R. The spectrum of captive habitats. In: Beck B B, C Wemmer (eds.), *Biology and management of an extinct species: the Pere David's deer*. New Jersey: Noyes Publ., 1983, 78 ~ 87