

# 脊椎动物线粒体 DNA 的进化遗传学

桂 建 芳

(中国科学院水生生物研究所)

近年来,在分子进化遗传学研究中又产生出一个新的生长点,这就是线粒体 DNA (mtDNA) 的进化遗传学研究。因为 mtDNA 结构简单,与拥有  $4 \times 10^8$  到  $4 \times 10^{11}$  个碱基对的多细胞动物的核基因组相比,比其最小者小 25000 倍;在不同物种间,mtDNA 上的基因成分相对稳定,很少受到序列重排的影响;另一方面,mtDNA 又具有广泛的种内和种间多态性,且为母性遗传,在亲缘关系相近的物种间其进化速度比核基因快,因而它为从分子水平上研究种群遗传学和进化遗传学提供了理想的研究对象<sup>[7,41]</sup>。

## 一、脊椎动物 mtDNA 的结构和基因成分

脊椎动物 mtDNA 是一条环状的双股分子。Anderson 和 Bibb 等先后对人、牛和小鼠的 mtDNA 进行了完整的序列分析。人的 mtDNA 由 16569 个碱基对组成,牛的由 16338 个碱基对组成,小鼠的由 16295 个碱基对组成。在线粒体基因组中,含有 2 个 rRNA 基因 (12 s rRNA 和 16 srRNA), 22 个 tRNA 基因, 13 个 mRNA 基因。已知有 5 个 mRNA 翻译的产物是线粒体电子传递系统中的亚单位,其余 mRNA 也可能翻译了,但其蛋白质产物还未鉴定出来<sup>[9]</sup>。

线粒体基因组中没有居间序列;基因间的间隔序列要么没有,即使存在也仅由 1 到几个核苷酸组成;基因、转录物和产物呈现完全的共线性关系。少数碱基对构成了复制起始区的特有序列,位于编码脯氨酸和苯丙氨酸 tRNA 的

基因之间;这个区域含有一突出结构——D 环,它由与 L 链互补的一小段 DNA 合成,并在这一区域取代了 H 链。D 环既可作为 H 链合成的起始子,又可作为一种方式把取代的 H 链序列显露出来,使它能被一些特异分子所识别(如被 RNA 聚合酶识别,就可作为转录的起始序列)<sup>[9]</sup>。

mtDNA 的复制和转录都不对称。其编码的基因信息不对称地分布在两链之中,在 37 个转录基因中,仅 9 个基因 (8 个 tRNA、1 个 mRNA 基因) 由 L 链编码,其余的都由 H 链编码<sup>[9]</sup>。

## 二、mtDNA 的限制性内切酶分析

mtDNA 的限制性内切酶分析首先是从细胞中分离出纯 mtDNA,然后分别用识别序列不同的限制性内切酶消化处理,切割成大小不同的片段,再通过凝胶电泳将这些片段按分子量大小分离开来,并通过染色或放射自显影技术显示,供分析之用<sup>[23,22]</sup>。

因为 mtDNA 是一密闭的环状分子,所以通过一种内切酶消化产生的片段数等同于 mtDNA 中这种酶的识别位点数。一般来说,“识别 6 个碱基”的酶随 mtDNA 的来源不同可产生 1—8 个片段,而“识别 4 个碱基”的酶可产生多到 20 个或更多的片段。因为片段愈多,愈难通过凝胶电泳分开和识别,故一般采用识别 5 或 6 个碱基的内切酶<sup>[5]</sup>。

mtDNA 限制性内切酶分析的最后一步也是最关键的一步就是统计和分析。一般根据有机体(包括物种、种群、个体等)间共有消化片段

的比例来决定其 mtDNA 的遗传相似性。许多学者已建立了几种统计步骤来将这些粗放的“片段”或“位点”数据转化成 mtDNA 间核苷酸顺序差异 (p) 的定量估算,也有人提出了数据分析的定性方法<sup>[2,32]</sup>。

### 三、mtDNA 的母性遗传

mtDNA 的母性遗传,即 mtDNA 是通过卵细胞质传递给后代,已在脊椎动物中获得了大量的证据。例如,马和驴的 mtDNA 具有不同的限制性内切酶谱带。当雄马和雌驴杂交时,其杂种驴骡表现出驴的 mtDNA 谱带;当公驴和雌马杂交时,其杂种马骡表现出马的 mtDNA 谱带。又如,鸡和鹌鹑的 mtDNA 通过 Hind III 和 Sal I 消化后,具有不同的谱带,当雌鹌鹑与雄鸡杂交时,其杂种的 mtDNA 与鹌鹑相同。这种母性遗传的类似证据在大鼠的种间杂交、爪蟾的种间杂交以及具有不同 mtDNA 谱带的人类婚配后代中都曾报道过<sup>[25,40]</sup>。

为什么 mtDNA 仅通过母性遗传呢? 卵子和精子的显微观察表明,虽然精子中含有线粒体并通过受精进入了卵子,但与卵子中的相比,要少得多;已知小鼠精子大约将 50 个父本 mtDNA 分子带进了卵子,但卵子中含有的 mtDNA 分子大约有  $10^5$  个,约占受精卵中 mtDNA 分子的 99.9% 以上。

最近, Gyllensten 等以两种亲缘关系较远 mtDNA 差异较大但又能产生可育杂种的两种小鼠为母本和父本,进行了多代回交,检测了回交的第六代和第八代杂种的 mtDNA, 发现尽管核中的基因已基本上被父本所取代(分别占 98.4% 和 99.6%), 但细胞质中仍检测不出父本的 mtDNA 分子,回交杂种的 mtDNA 表现出严格的母性遗传<sup>[27]</sup>。

### 四、脊椎动物 mtDNA 的种间转移

脊椎动物 mtDNA 研究中揭示出的一个最有趣的现象之一就是天然物种中 mtDNA 的种间转移。自 1983 年 Ferris 等<sup>[21]</sup>首先在小鼠

(*Mus musculus*) 和家鼠 (*Mus domesticus*) 之间揭示出 mtDNA 的种间流动现象之后,已在家鼠和三音鼠 (*Mus molossius*)、响板鼠 (*Mus castaneus*) 和三音鼠、响板鼠和家鼠<sup>[25]</sup> 以及两栖动物湖蛙 (*Rana ridibunda*) 和池蛙 (*Rana lessonae*)<sup>[30]</sup> 之间都发现了 mtDNA 种间转移现象。

mtDNA 的种间转移是由其母性遗传方式决定的。Ferris 等认为,那些含有家鼠 mtDNA 的小鼠可能就是由于小鼠的雄性个体和家鼠的雌性个体杂交产生的后代,再与小鼠的雄性多代回交后而形成的,因为在这样的杂种中,家鼠的核基因组逐渐被小鼠的核基因组所替换,而家鼠的 mtDNA 仍通过母性遗传被保留了下来<sup>[21]</sup>。这一设想已被前述的 Gyllensten 等在小鼠种间所作的多代回交试验所证实<sup>[25]</sup>。他们的试验不但证实了 mtDNA 的母性遗传,而且说明一个物种的 mtDNA 能在另一物种的核基质中正常发育,即一个物种的 mtDNA 能与另一物种的核协同进化,为自然界天然物种间的转移现象找到了直接证据。

### 五、脊椎动物 mtDNA 的种间变异

广泛的研究表明, mtDNA 的基因组成不但在脊椎动物中而且在整个多细胞动物中均没有任何变异,其基因排列顺序相对稳定,主要转录产物在数量和大小上似乎均相同,已知功能的蛋白质产物也无处不在<sup>[9]</sup>。

脊椎动物 mtDNA 的种间变异主要表现为基因组的大小和碱基组成。如前所述,人、牛和小鼠的 mtDNA 分别由 16569、16338 和 16259 个碱基对组成。在已研究的哺乳动物中,仅家兔的 mtDNA 较大,约由 17300 个碱基对组成,其余几个物种的 mtDNA 都处在  $16500 \pm 200$  个碱基对范围之内<sup>[9]</sup>。近年来,有关鱼类 mtDNA 研究报道很多,大多数鱼类的 mtDNA 都在  $16500 \pm 500$  个碱基对范围之内<sup>[3,10,25,30]</sup>。

另一方面,在一些亲缘关系很近的同属物种之间如爬行类鞭尾蜥属 (*Cnemidophorus*) 的不同物种,在 mtDNA 的大小方面,相差甚

大,处在 17500 到 19200 个碱基对之间<sup>[9]</sup>。

## 六、脊椎动物 mtDNA 的种内多态性

脊椎动物 mtDNA 在种内具有广泛的多态性。据 Avise 等统计,同种哺乳动物个体之间的平均 P 值(估算的核苷酸顺序歧异值)的范围从 0.3% 到 4%,观察到的最大 P 值有时达 10% 以上<sup>[3]</sup>。如在北美的一种地鼠 (*Geomys pinetis*) 中,用 6 种限制性内切酶就从 87 个个体中发现了 23 种不同类型的 mtDNA 形式,其两两之间 P 值的平均数和最高数分别为 2% 和 4.7%<sup>[3]</sup>; Cann 和 Wilson 从 112 个人的 mtDNA 分析中,发现了 14 种可见的长度变异体<sup>[10]</sup>; Horai 和 Matsunaga 用 9 种识别 4 或 5 个寡核苷酸序列的内切酶从 116 个日本人中检测出了 95 种不同类型的 mtDNA 形式<sup>[30]</sup>;在牛中,mtDNA 的种内多态性也很显著<sup>[27,40]</sup>。

迄今已在包括鱼类<sup>[1,25]</sup>、两栖类、爬行类<sup>[26]</sup>和鸟类<sup>[11]</sup>在内的所有脊椎动物中都广泛发现了 mtDNA 的种内多态性,有的甚至表现出很大的长度变异,如六线鞭尾蜥 (*Cnemidophorus sexlineatus*) 中一个种群的 mtDNA 比另一种群的要长 1200 个碱基对<sup>[9]</sup>;弓鳍鱼 (*Amia calva*) 的 mtDNA 大小差异在 16000—16900 个碱基对之间<sup>[22]</sup>;绿雨蛙 (*Hyla cinerea*) 和剥皮雨蛙 (*Hyla gratiosa*) 的大小差异分别在 17500—18400 和 18000—18900 个碱基对之间<sup>[12]</sup>。

值得指出的是,虽然绝大多数脊椎动物个体内的 mtDNA 具有顺序一致性<sup>[3]</sup>,但最近继在牛的个体中发现小规模差异(1—10 个碱基对)的异质性<sup>[27]</sup>之后,又在方格鞭尾蜥 (*Cnemidophorus tessellatus*)、虎鞭尾蜥 (*C. tigris marmoratus*)、食用蛙 (*Rana esculenta*)、绿雨蛙、剥皮雨蛙和弓鳍鱼的个体中发现了大规模差异的异质性<sup>[12]</sup>。

## 七、mtDNA 种间变异和种内多态的遗传基础

造成 mtDNA 种间变异和种内多态的原

因可能主要是碱基替换和小核苷酸片段的添加或缺失<sup>[3,15,27]</sup>。

碱基替换造成多态的证据以 Watanabe 等对牛 mtDNA 多态以及多态位点定位的研究最有说服力。他们在牛 mtDNA 中不仅发现了内切酶 Hind III、Taq I 和 Msp I 的多态类型,而且通过 DNA 克隆和序列分析定出了 mtDNA 多态类型的核苷酸替换位点,这一多态类型是由于牛 mtDNA 的第 10126 位点上的碱基 C 被碱基 T 替换所致<sup>[42]</sup>。

由核苷酸片段的添加或缺失造成 mtDNA 种间变异和种内多态的例证很多,如人群中 mtDNA 的多态可能是由大约 6—14 个碱基对的添加或缺失造成的<sup>[44]</sup>;大猩猩的 mtDNA 与其它灵长类的主要不同之处就在于它缺失了 95 个碱基对的片段<sup>[18]</sup>;方格鞭尾蜥和虎鞭尾蜥中 mtDNA 的长度变异多态主要在于有两个片段明显不同,其中一个高度可变,最长可达 370 个碱基对,并靠近 D 环,多态和异质性常常就是由于这一区域碱基对的添加或缺失所致<sup>[45]</sup>。

## 八、mtDNA 在脊椎动物进化遗传学研究中的动向

近年来,mtDNA 在脊椎动物进化遗传学研究中的动向主要表现在以下几个方面。

(一) 作为分子钟研究亲缘物种间的系统演化 将 mtDNA 作为分子钟来研究亲缘物种间的系统演化是根据种间 mtDNA 比较分析所获得的数据、根据种间 mtDNA 的歧异程度,通过一定的统计分析,来决定物种间的亲缘关系、分歧年代和演化过程等。目前,这一研究在包括人类在内的灵长类<sup>[18,19,28,29]</sup>、小鼠亚属<sup>[20]</sup>、马属<sup>[22]</sup>以及鲑鳟鱼类<sup>[10,25,38,43]</sup>中进展较快。不少学者通过比较人类和黑猩猩、大猩猩、猩猩、长臂猿等现存灵长类 mtDNA 的内切酶图谱及其部分核苷酸顺序,经统计处理,估算出了它们间的分歧年代和演化顺序<sup>[18,19,28,29]</sup>。日本学者 Hasegawa 等认为,长臂猿、猩猩、大猩猩、黑猩猩与人类祖先的分歧时间分别为 13.30

$\pm 1.54$  百万年、 $10.86 \pm 1.24$  百万年、 $3.67 \pm 0.62$  百万年和  $2.68 \pm 0.61$  百万年<sup>[20]</sup>(图 1)。

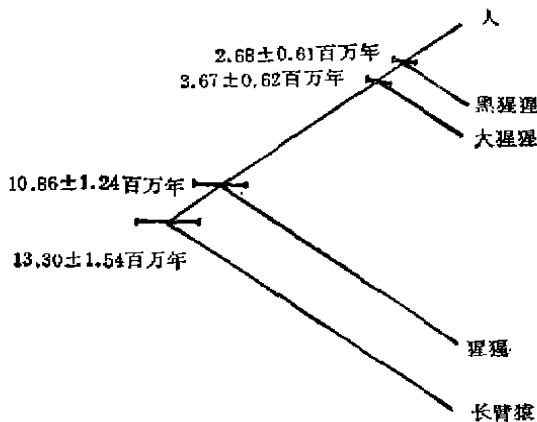


图 1 根据 mtDNA 分子钟绘制的人科进化树,交叉点上的横线示误差范围

**(二) 利用 mtDNA 的种内多态研究母系演化** mtDNA 的母性遗传和种内多态为追踪种内的母系演化提供了良机<sup>[5]</sup>。Horai 和 Matsunaga 用 9 种识别 4 或 5 个寡核苷酸序列的内切酶对来源于 116 位日本人的 mtDNA 进行了比较研究,不但发现了广泛的多态类型,估算出了各个多态类型两两之间的每个核苷酸位点的平均替换频率(0.0026),而且根据各个多态类型间的核苷酸歧异程度绘出了这些人的演化关系。从演化图上可明显看出,这些日本人可分为两大支系,其分歧年代大约发生在 125000 年前<sup>[20]</sup>。最近,俞民澍等对我国汉族、维吾尔族、哈萨克族和回族 4 个群体的 mtDNA 多态现象进行了研究,从分子水平上揭示了这 4 个民族在体质水平上的共性,并发现了较低频率的至今仍保留灵长类动物酶切位点的 mtDNA 祖先类型,为亚洲可能是人类起源的地区之一提供了间接证据<sup>[2]</sup>。无疑,这些研究将能为人类民族的成因以及人类种群遗传学提供更多有价值的信息。

**(三) 研究 mtDNA 的种内多态和地理分布的关系——分子动物地理学** 一些研究表明,mtDNA 的种内多态表现出高度的地理差异<sup>[27]</sup>。从哺乳类、爬行类和鱼类中观察到的结果均表明,mtDNA 不但在种内表现出克隆多

样性,而且遗传关系相近的 mtDNA 克隆在地理上常常是连续的<sup>[5,11,59]</sup>。因而 mtDNA 的内切酶分析为进行动物地理学研究提供了灵敏的方法。

Bermingham 和 Avise 对分布于美国南部 4 种淡水鱼(3 种太阳鱼,1 种弓鳍鱼) mtDNA 的多态性与其地理分布关系的研究为 mtDNA 分子动物地理学研究提供了一个很好的范例。他们发现,不但遗传关系相近的 mtDNA 克隆在地理上是连续的,各个物种内 mtDNA 演化的主要遗传“突破”可以区分不同区域的种群,而且各种间 mtDNA 演化的“突破”地理区域具有很强的一致性。并根据这些结果划出了这些鱼类的三个主要边缘带,其范围与前人通过野外普查和其它资料分析所提出的看法相当一致<sup>[11]</sup>。

**(四) 研究单性脊椎动物的起源** 在脊椎动物中,有近 50 种单性脊椎动物<sup>[23]</sup>。研究表明,单性脊椎动物为杂种起源,即是两性物种通过种间杂交而形成的杂种<sup>[27]</sup>。例如,孤雌生殖的方格鞭尾蜥具有异源二倍体和异源三倍体两个全雌性种群,经形态学比较、核型分析和同工酶分析都表明,二倍体全雌性种群可能是由两性种虎蜥和七色彩条鞭尾蜥 (*C. septemvittatus*) 杂交演化而成,三倍体全雌性种群可能是由方格鞭尾蜥的二倍体卵子与六线鞭尾蜥的精子受精结合而成。Brown 和 Wright 通过分析这些物种 mtDNA 的内切酶图谱,进一步指出虎蜥就是单性方格鞭尾蜥的母本种<sup>[8]</sup>。

Good 和 Wright 将 mtDNA 的内切酶分析与同工酶分析结合在一起,研究了三倍体单性蜥蜴外蛇鞭尾蜥 (*Cnemidophorus exsaguis*) 及其 7 个假定两性亲本种。结果表明,外蛇鞭尾蜥不但含有有助鞭尾蜥 (*C. costatus*)、无饰鞭尾蜥 (*C. inornatus*)、和七色彩条鞭尾蜥的基因组,而且 mtDNA 与有助鞭尾蜥的相同,充分说明外蛇鞭尾蜥不仅是有肋鞭尾蜥、无饰鞭尾蜥和七色彩条鞭尾蜥通过杂交产生的异源三倍体杂种,而且有助鞭尾蜥就是其杂交起始的母性亲本种<sup>[28]</sup>。

(五) 检测自然界的杂交渐渗现象 用 mtDNA 来检测天然物种间的杂交渐渗, 与根植形态、核型或蛋白质的比较来检测相比, 具有两个明显的有利条件, 一是由于 mtDNA 为母性遗传, 故可决定杂交发生的方向; 二是由于 mtDNA 标记的连锁性, 因而提高了区分杂交渐渗与共形性或特征趋同性的能力<sup>[4,24,34]</sup>。

利用 mtDNA 的这些有利因素, Avise 等研究了 9 种北美太阳鱼 mtDNA 的内切酶图谱, 结果表明, 同种配偶缺乏和稀有物种雌性的交配刺激可能是增加种间杂交可能性的重要因素<sup>[4]</sup>; Gyllensten 等将 mtDNA 的内切酶和核基因编码的同功酶分析结合在一起, 研究了美国蒙大拿州一个湖中两个刺喉鲮亚种 (*Salmo clarki lewisi* 和 *Salmo clarki bouvieri*) 的杂种群体, 结果表明, 这一杂种群体是一个随机交配的群体, 两个亚种的雌鱼和雄鱼为此作出了同等的贡献<sup>[24]</sup>。

(六) 追踪特异物种的生活史 美洲鳗 (*Anguilla rostrata*) 和欧洲鳗 (*Anguilla anguilla*) 以其特异的生活史吸引着众多的进化学者。它们的幼鱼时期分别在各自大陆的淡水溪流中度过, 成熟后便开始了长途迁徙, 来到大西洋中部的热带地区, 几乎在一起产卵繁殖。半个世纪以来, 人们一直在争论着一个问题: 它们既然在同一水域繁殖, 其交配是随机的吗? 最近 Avise 等分析了这两种鱼 mtDNA 的内切酶图谱, 发现两种鳗鱼间 mtDNA 的差异非常显著, 具有 3.7% 的顺序差异, 而美洲鳗种群内的 mtDNA 高度一致。因而 Avise 等认为, 尽管两种鳗鱼在一起产卵, 但它们几乎没有发生混合; 而美洲鳗 mtDNA 没有地理差异可能是其特异的生活史引起的, 研究的这些鱼类也许是一次产卵繁殖的幼鱼经大西洋海流而扩散到各地所致<sup>[6,35]</sup>。

大西洋鲑 (*Salmo salar*) 也是一种特异的鱼类, 具有两个种群, 一个为洄游入河产卵种群, 另一个为非入河产卵种群。Birt 等比较了这两个种群 mtDNA 的内切酶图谱, 发现它们间的亲缘关系较近, 分歧的时间可能仅在 1 万

年左右<sup>[13]</sup>。

## 参 考 文 献

- [1] 陈关君等 1984 鲤鱼、鲫鱼肌细胞线粒体 DNA 的  
限制性内切酶酶切图谱比较。遗传学报 11: 141—  
146。
- [2] 俞灵澍等 1987 中国汉、维吾尔、哈萨克和回族群体  
mtDNA 多态性的研究。中国遗传学会编, 中国遗传学  
研究——中国遗传学会第三次代表大会暨学术讨论会  
论文集摘要汇编 13 湖南科学技术出版社。
- [3] Avise, J. C. et al. 1983 Polymorphism of mtDNA  
in populations of higher animals. In: Nei, M.  
and Koehn, R. N. (eds). Evolution of Genes and  
Proteins, Sinauer, Sunderland, 147—164.
- [4] ———— 1984 Hybridization and introgression  
among species of sunfish (*Lepomis*): analysis by  
mtDNA and allozyme markers. *Genetics* 108: 237—  
255.
- [5] ———— 1984 Characterization of mtDNA varia-  
bility in a hybrid swarm between subspecies of bluegill  
sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Evolution* 38: 931—  
941.
- [6] ———— 1986 MtDNA differentiation in north  
atlantic eels: population genetic consequences of an  
unusual life history pattern. *Proc. Natl. Acad. Sci.  
USA*. 83: 4350—4354.
- [7] Avise, J. C. 1986 MtDNA and the evolutionary gene-  
tics of higher animals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.  
(Biol.)*. 312: 325—342.
- [8] Brown, W. M. and J. W. Wright 1979 MtDNA analy-  
ses and the origin and relative age of parthenogenetic  
lizard (genus *Cnemidophorus*). *Science* 203: 1247—  
1249.
- [9] Brown, W. M. 1983 Evolution of animal mtDNA. In:  
Nei, M. and Koehn, R. K. (eds) Evolution of Genes  
and Proteins, Sinauer, Sunderland, 62—68.
- [10] Bery, W. J. and S. D. Ferris 1984 Restriction  
endonuclease analysis of salmonid mtDNA. *Can. J.  
Fish. Aquat. Sci.* 41: 1041—1047.
- [11] Bermingham, E. and J. C. Avise 1986 Molecular  
zoogeography of freshwater fishes in the southeastern  
united states. *Genetics* 113: 939—965.
- [12] Bermingham, E. et al. 1986 Size polymorphism and  
heteroplasmy in the mtDNA of lower vertebrates.  
*J. Hered.* 77: 249—252.
- [13] Birt, T. P. et al. 1986 Analysis of mtDNA in allopa-  
tric anadromous and nonanadromous atlantic salmon,  
*Salmo salar*. *Can. J. Zool.* 64: 118—120.
- [14] Cano, R. L. and A. C. Wilson 1983 Length mutations  
in human mtDNA. *Genetics* 104: 699—711.
- [15] Cann, R. L. et al. 1984 Polymorphic sites and the  
mechanisms of evolution in human mtDNA. *Genetics*  
106: 479—499.
- [16] Densmore, L. D. et al. 1985 Length variation and  
heteroplasmy are frequent in mtDNA from  
parthenogenetic and bisexual lizard (genus *Cnemidop-  
horus*) *Genetics* 110: 689—707.
- [17] Dessauer, H. C. and C. J. Cole 1986 Clonal inheri-

- tance in parthenogenetic whiptail lizard: biochemical evidence. *J. Hered.* 77: 8—12.
- [18] Ferris, S. D. et al. 1981 Evolutionary tree for apes and humans based on cleavage maps of mtDNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 2431—2436.
- [19] ———. 1981 Extensive polymorphism in the mtDNA of apes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 6319—6323.
- [20] Ferris, S. D. et al. 1983 MtDNA evolution in mice. *Genetics* 105: 681—721.
- [21] ———. 1983 Flow of mtDNA across a species boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 2290—2294.
- [22] George, J. R. et al. 1983 MtDNA evolution in the genus *Equus*. *Genetics* 104: s27.
- [23] Good, D. A. and J. W. Wright 1984 Allozymes and the hybrid origin of the parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus exsanguis*. *Experientia* 40: 1012—1014.
- [24] Gyllenstein, U. et al. 1985 Introgression between two cutthroat trout subspecies with substantial karyotypic, nuclear and mtDNA genomic divergence. *Genetics* 111: 905—915.
- [25] ———. 1985 Maternal inheritance of mtDNA during backcrossing of two species of mice. *J. Hered.* 76: 321—324.
- [26] Gyllenstein, U. and A. C. Wilson 1985 MtDNA of salmonids: inter and intraspecific variability detected with restriction enzymes. In: Ryman, N. and Utter, F. (eds), *Population Genetics and its Application to Fisheries Management*. University of Washington press, Seattle, OR. 95—111.
- [27] Hauswirth, W. W. et al. 1984 Polymorphism of mtDNA in pigs based on restriction endonuclease cleavage patterns. *Cell* 37: 100—1007.
- [28] Hasegawa, M. et al. 1984 A new molecular clock of mtDNA and the evolution of hominoids. *Proc. Japan Acad. Sci.* 60(B): 95—98.
- [29] ———. 1985 Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mtDNA. *J. Mol. Evol.* 22: 160—174.
- [30] Horai, S. and E. Matsunaga 1986 MtDNA polymorphism in Japanese. analysis with restriction enzymes of four or five base pair recognition. *Hum. Genet.* 72: 105—117.
- [31] Kessler, L. G. and J. C. Avise 1985 A comparative description of mtDNA differentiation in selected avian and other vertebrate genera. *Mol. Biol. Evol.* 2: 109—125.
- [32] Laansman, R. A. et al. 1981 The use of restriction endonucleases to measure mtDNA sequence relatedness in natural populations. techniques and potential applications. *J. Mol. Evol.* 17: 214—226.
- [33] Lynch, M. 1984 Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographic parthenogenesis. *Quat. Rev. Biol.* 59: 257—290.
- [34] Lamb, T. and J. C. Avise 1986 Directional introgression of mtDNA in a hybrid population of treefrog: the influence of mating behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83: 2526—2530.
- [35] Lewin, R. 1986 MtDNA tracks eels' life histories. *Science* 233: 423.
- [36] Spolsky, C. and T. Uzzell 1984 Natural interspecies transfer of mtDNA in amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 5802—5805.
- [37] Saunders, N. C. et al. 1985 Genetic variation and geographic differentiation in mtDNA of the horseshoe crab, *Limulus polyphemus*. *Genetics* 112: 613—627.
- [38] Thomas, W. K. et al. 1986 MtDNA analysis of pacific salmonid evolution. *Can. J. Zool.* 64: 1058—1064.
- [39] Wright, J. W. et al. 1983 The origin of the parthenogenetic lizard (*Cnemidophorus laredoensis*) inferred from mtDNA analysis. *Herpetologia* 39: 410—416.
- [40] Watanabe, T. et al. 1985 Demonstration of the maternal inheritance of avian mtDNA in chicken-quail hybrid. *J. Exp. Zool.* 236: 245—247.
- [41] Watanabe, T. et al. 1985 Bovine mtDNA polymorphism in restriction endonuclease cleavage patterns and the location of the polymorphic sites. *Biochemical Genetics* 23: 947—957.
- [42] Wilson, G. M. et al. 1985 Intra and interspecific mtDNA sequence divergence in salmon: rainbow, steelhead and cutthroat trouts. *Can. J. Zool.* 63: 2088—2094.
- [43] Wilson, A. C. et al. 1985 Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biol. J. Linn. Soc.* 26: 375—400.