

DOI: 10.13376/j.cblls/2025073

文章编号: 1004-0374(2025)06-0735-12

青藏高原小型兽类遗传与适应性演化研究进展

谷桐桐*, 朱万龙

(云南师范大学生命科学学院, 昆明 650500)

摘要: 青藏高原是全球生物多样性的热点地区, 其小型兽类是揭示高原物种遗传资源及适应性演化机制的重要模型。近年分子遗传学与基因组学的突破性进展, 推动青藏高原小型兽类遗传与进化研究取得了一系列重要的成果和突破。本文系统总结了青藏高原小型兽类代表类群在分类与系统发育、种群扩散和适应性演化方面的研究进展, 这将为深入了解该区域小型兽类的多样性、演化历史以及分子适应机制提供充足的依据。最后, 本文强调了调查青藏高原小型兽类物种/种群多样性的重要性, 并提出了未来与小型兽类多样性保护高度相关的几条研究途径。

关键词: 青藏高原; 小型兽类; 遗传资源; 适应性演化; 系统发育

中图分类号: Q111 **文献标志码:** A

Research advance in the genetics and adaptive evolution of small mammals on the Qinghai-Tibet Plateau

GU Tong-Tong*, ZHU Wan-Long

(School of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China)

Abstract: The Qinghai-Tibet Plateau is a global biodiversity hotspot, and small mammals are important models for revealing the genetic resources and adaptive evolution mechanisms of plateau species. Recent breakthroughs in molecular genetics and genomics have yielded groundbreaking discoveries regarding the genetic architecture and evolutionary adaptations of small mammals inhabiting the Qinghai-Tibet Plateau. This article systematically reviews the research advance of representative taxa of small mammals on the Qinghai-Tibet Plateau in terms of classification and phylogeny, population dispersal, and adaptive evolution. This will provide sufficient basis for a deeper understanding of the diversity, evolutionary history, and molecular adaptation mechanisms of small mammals in the region. Finally, we highlight the priority of investigating species/population diversity among small mammals and suggest several avenues of research that are highly relevant for future small mammal diversity conservation on the Qinghai-Tibet Plateau.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; small mammals; genetic resources; adaptive evolution; phylogeny

青藏高原作为全球海拔最高且生物地理意义深远的高原生态系统^[1,2], 其地理边界南抵喜马拉雅造山带, 北接昆仑-阿尔金-祁连构造系, 东临横断山脉生态廊道, 西达帕米尔-喀喇昆仑地质屏障^[1]。在持续的地质抬升过程中, 该区域形成了高寒缺氧、强紫外线辐射及气候时空异质性显著等极端环境特征, 进而孕育出独特的生物适应性演化模式^[3-7]。同时, 作为欧亚大陆生物多样性热点区域, 青藏高原脊椎动物物种中约28%为特有物种,

其中兽类约占全国兽类总数(694种)的49.4%^[3], 长期吸引着进化生物学家和生物地理学家的广泛关注^[8-12]。

收稿日期: 2025-02-16; 修回日期: 2025-04-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(32160254); 云南省基础研究计划重点项目(202401AS070039); 云南省兴滇英才计划青年学者专项项目(YNWR-QNRC-2019-047)

*通信作者: E-mail: 240041@ynnu.edu.cn

小型兽类是陆地生态系统的关键功能类群，与人类的经济活动、生活和健康等关系密切。我国小型兽类共计 486 种^[13]，占我国兽类总数的 70%。其中，青藏高原小型兽类包含攀鼯目 (Scandentia)、兔形目 (Lagomorpha)、啮齿目 (Rodentia) 以及劳亚食虫目 (Eulipotyphla)^[3]。小型兽类大多世代时间短、繁殖速率高且种群规模较大，通常能在单位时间内积累更多遗传变异，并在自然选择压力下表现出更快的适应性演化速率。相较于大型兽类，这类物种对环境变化的响应速度往往更具优势，是研究物种遗传资源演化及适应性机制的重要模型之一，尤其在短时间尺度生态适应研究中具有不可替代的价值^[14-17]。本文就攀鼯目、兔形目、啮齿目以及劳亚食虫目四个类群分别论述青藏高原小型兽类遗传与进化方面的研究进展，总结小型兽类的分类与系统发育、种群扩散和适应性演化等，并对未来小型兽类的研究趋势进行展望。

1 分类与系统发育

青藏高原作为关键演化热点，现存小型兽类 4 目 14 科 47 属 107 种，其中高原特有种占 6.5%^[3, 18, 19]。传统形态学将兔形目与啮齿目归为近缘类群^[20]，而早期分子系统学支持其与灵长目和攀鼯目关系较近，与啮齿目较远^[21]。Álvarez-Carretero 等^[22]整合基因组数据重建物种级进化树，证实兔形目与啮齿目为姐妹群^[23-25]，其分化与辐射演化出现在白垩纪 - 古近纪界限之后，并且灵长目和攀鼯目的分化较早。因此，青藏高原小型兽类所涉及四个目的系统发育关系已较明确。但是，由于持续发现和描述新的哺乳动物物种^[26-29]，该地区小型兽类的分类与系统发育框架仍存在争议。

青藏高原攀鼯目仅分布 1 科 1 属 1 种，为北树鼯 (*Tupaia belangeri*)。不同研究基于地理分布和形态特征承认的亚种从 3 到 6 个不等^[30-34]，且中国只有 2 个亚种^[35]。2023 年，Ren 等^[36]通过种群基因组学分析，将中国地理区域内的北树鼯分为 4 个亚种，即滇西亚种 (*T. b. chinensis*)、海南亚种 (*T. b. modesta*)、高黎贡山亚种 (*T. b. gaoligongensis*) 和越北亚种 (*T. b. tonquinia*)，此前认为的滇西亚种、滇南亚种 (*T. b. yunalis*) 和瑶山亚种 (*T. b. yaoshanensis*) 在遗传水平上聚集为 1 个亚种。这一研究通过基因组学手段重新厘定了北树鼯的亚种划分，揭示了其种群遗传结构的新格局，为攀鼯目的分类和系统发育研究提供了重要依据，同时也反映了形态特征可

能受到环境或表型可塑性的影响，在分类学研究中表现出一定的局限性。

青藏高原兔形目分布有 2 科 2 属 17 种，其中中国特有种 6 种 (包括 1 种青藏高原特有种)。早期分类体系曾将欧洲野兔 (*Lepus europaeus*)、蒙古兔 (*L. tolai*) 和中亚兔 (*L. tibetanus*) 统归为草兔 (*L. capensis*)。但分子生物学证据发现，不同地区的“草兔”实际上是蒙古兔^[37]和中亚兔^[38, 39]的错误识别^[40]。而分布于中亚和青藏高原地区的中亚亚种 (*L. t. centrasiaticus*)、帕米尔亚种 (*L. t. pamirensis*)、南疆亚种 (*L. t. stoliezkanus*) 和指名亚种 (*L. t. tibetanus*) 均是中亚兔的不同亚种^[41]。灰尾兔 (*L. oiostolus*) 分布于青藏高原，与云南兔 (*L. comus*) 是姊妹种^[40, 42, 43]，形态学支持其分为 7 个亚种^[44, 45]，但目前广泛认可的只有 4 个亚种^[41]。

鼠兔科仅包含一属——鼠兔属 (*Ochotona*)，该属在中国分布有 24 种，中国特有种达 12 种^[19, 46, 47]，是哺乳动物系统学中最复杂的类群之一。随着分子生物学技术的快速发展，尤其近年来测序技术的成熟与普及，基因组学方法在鼠兔的分类厘定和系统发育研究中得到广泛应用，有效弥补了传统形态学分类的局限，厘清属下分类系统的同时促使多个新物种陆续被发现和描述。比如，Lissovsky^[48]通过分子系统学研究支持喜马拉雅鼠兔 (*O. himalayana*) 作为灰鼠兔 (*O. roylei*) 的同物异名，木里鼠兔 (*O. muliensis*) 作为川西鼠兔 (*O. gloveri*) 的同物异名，秦岭太白山的秦岭鼠兔 (*O. syrinx*) 作为独立种。刘少英等^[46]基于形态学和系统发育研究揭示了鼠兔属 1 新亚属 (异耳鼠兔亚属 *Alienauroa* subgen.n.) 和 5 个新物种，即黄龙鼠兔 (*O. huanglongensis*)、扁颅鼠兔 (*O. flatcalvariam*)、大巴山鼠兔 (*O. dabashanensis*)、雅鲁藏布鼠兔 (*O. yarlungensis*) 和邛崃鼠兔 (*O. qionglaiensis*)，并且澄清了高黎贡鼠兔 (*O. gaoligongensis*) 是灰颈鼠兔 (*O. forresti*) 的亚种；此外，藏鼠兔循化亚种 (*O. thibetana xunhuaensis*)、锡金亚种 (*O. thibetana sikimaria*) 均应提升为种。Tang 等^[44]基于基因组水平的系统发育研究确认了狭颅鼠兔 (*O. thomasi*)、邛崃鼠兔、藏鼠兔 (*O. thibetana*)、高原鼠兔 (*O. curzoniae*)、奴布拉鼠兔 (*O. nubrica*)、锡金鼠兔 (*O. sikimaria*) 和间颅鼠兔 (*O. cansus*) 的物种地位，但对部分分类提出了不同观点，比如在基因组水平明确了循化鼠兔是秦岭鼠兔 (*O. syrinx*) 的同物异名以及雅鲁藏布鼠兔的物种地位不成立。这些研究揭示了鼠兔科分类的复杂性，同时也表明了基因组数据在解决分类争议

中的重要性。

青藏高原啮齿目分布有 9 科 35 属 72 种, 其中中国特有种 15 种 (包括 4 种青藏高原特有种)。在分子水平开展分类研究的类群主要有田鼠类^[28, 49-57]、仓鼠类^[58-61]、鼯鼠类^[62-64]、鼯鼠类^[65-70]、跳鼠类^[71, 72]、姬鼠类^[73-76]、巢鼠类^[77, 78]、白腹鼠类^[26, 79-84]、攀鼠类^[85]、家鼠类^[74]、猪尾鼠^[86-89]、大鼠类^[90]和旱獭^[91]等。相较于基于传统形态学的分类修订, 这些研究更进一步厘清了中国啮齿类的分类系统, 解决了很多争议。其中, 涉及青藏高原地区分类澄清的主要成果包括: 田鼠类中将白尾松田鼠 (*Phaiomys leucurus*)、青海松田鼠 (*Lasiopodomys fuscus*)、克氏松田鼠 (*Microtus clarkei*) 均调整到松田鼠属 (*Neodon*); 将根田鼠 (*Microtus oeconomus*)、柴达木根田鼠 (*M. limnophilus*) 调整至东方田鼠属 (*Alexandromys*); 证实林芝松田鼠 (*Neodon linzhiensis*)、墨脱松田鼠 (*N. medogensis*)、聂拉木松田鼠 (*N. nyalamensis*)、南迦巴瓦松田鼠 (*N. namchabarwaensis*)、色季拉松田鼠 (*N. shergylaensis*)、伯舒拉松田鼠 (*N. bershulaensis*)、波密松田鼠 (*N. bomiensis*)、察隅松田鼠 (*N. chayuenis*)、廖氏松田鼠 (*N. liaorui*)、凉山沟牙田鼠 (*Mictomicrutus liangshanensis*)、川西绒鼠 (*Eothenomys tarquinius*)、螺髻山绒鼠 (*E. luojishanensis*)、金阳绒鼠 (*E. jinyangensis*)、美姑绒鼠 (*E. meiguensis*)、石棉绒鼠 (*E. shimianensis*)、滇绒鼠 (*E. eleusis*)、丽江绒鼠 (*E. fidelis*) 和德钦绒鼠 (*E. wardi*) 均为独立种; 将西南绒鼠康定亚种 (*E. custos hintoni*)、中华绒鼠康定亚种 (*E. chinensis tarquinius*) 提升为种; 仓鼠类中将藏仓鼠属 (*Urocricetus*) 从仓鼠属 (*Cricetulus*) 中独立出来, 包含高山仓鼠 (*U. alticola*) 和藏仓鼠 (*U. kamensis*) 两个有效种; 鼯鼠类中高原鼯鼠 (*Eospalax baileyi*)、甘肃鼯鼠 (*E. cansus*) 和木里鼯鼠 (*E. muliensis*) 为独立种; 鼯鼠类中斑点鼯鼠 (*Petaurista marica*)、橙色小鼯鼠 (*P. sybilla*)、灰头小鼯鼠 (*P. caniceps*)、高黎贡比氏鼯鼠 (*Biswamoyopterus gaoligongensis*)、西藏绒毛鼯鼠 (*Eupetaurus tibetensis*)、云南绒毛鼯鼠 (*E. nivamons*) 等为独立种; 跳鼠类中塔里木跳鼠 (*Dipus deasyi*) 为独立种; 姬鼠类中高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*)、中华姬鼠 (*A. draco*)、澜沧江姬鼠 (*A. ilex*)、喜马拉雅姬鼠 (*A. pallipes*) 为独立种; 巢鼠类中四川巢鼠 (*Micromys pygmaeus*) 为独立种; 白腹鼠类中剑纹小社鼠 (*Niviventer gladiusmaculus*)、冯氏白腹鼠 (*N. fengi*) 为独立种; 攀鼠类中美姑攀鼠 (*Vernaya meiguites*)、怒山攀鼠 (*V. nushanensis*)、显

孔攀鼠 (*V. foramena*) 为独立种; 家鼠类中大足鼠 (*Rattus nitidus*) 为独立种。此外, 还有不少物种内部被证明存在亚种分化的情况, 比如喜马拉雅旱獭 (*M. himalayana*) 中指名亚种 (*M. h. himalayana*) 和川西亚种 (*M. h. rubustus*) 的分化^[92], 北社鼠 (*Niviventer confucianus*) 中指名亚种 (*N. c. confucianus*)、华北亚种 (*N. c. luticolor*) 和德钦亚种 (*N. c. deqinensis*) 的分化^[26, 93], 拟家鼠 (*Rattus pyctoris*) 中指名亚种 (*R. p. pyctoris*) 和巴基斯坦亚种 (*R. p. gligitianus*) 的分化^[94], 藏仓鼠中指名亚种 (*U. k. kamensis*)、祁连山亚种 (*U. k. kozlovi*) 和藏南亚种 (*U. k. lama*) 的分化^[58]等。虽然这些研究的结论可能不完全准确, 但对于青藏高原啮齿目的分类与系统发育研究是有益的。

总体而言, 啮齿目仓鼠科 (*Cricetidae*) 的田鼠亚科 (*Arvicolinae*)、鼯鼠科 (*Spalacidae*)、松鼠科 (*Sciuridae*)、刺山鼠科 (*Platacanthomyidae*), 以及鼠科 (*Muridae*) 中的姬鼠属、白腹鼠属、巢鼠属、家鼠属和大鼠属 (*Berylmys*) 等的研究较为深入。但鼯鼠科 (*Sicistidae*)、跳鼠科 (*Dipodidae*)、仓鼠科的仓鼠亚科 (*Cricetinae*)、鼠科的沙鼠亚科 (*Gerbillinae*) 及鼠亚科 (*Murinae*) 的一些分类单元等还有待深入研究^[40]。

青藏高原劳亚食虫目分布有 2 科 9 属 17 种, 其中中国特有种 5 种 (包括 2 种青藏高原特有种)。自 2000 年以来, 分子系统学的快速发展为食虫类系统进化关系的重建提供了重要依据, 并解决了部分分类群分类地位及进化关系的长期争议。在属级水平上, 研究证实了獾科中鼯獾属 (*Neotetracus*)、林獾属 (*Mesechinus*) 和大耳獾属 (*Hemiechinus*) 的独立属级分类地位, 同时恢复了鼯鼠科中须弥鼯鼠属 (*Episoriculus*)、缺齿鼯鼠属 (*Chodsigoa*) 以及异黑齿鼯鼠属 (*Parablarinella*) 的属级有效性^[95-98]。

中国食虫类物种多样性在哺乳动物各目级分类单元中可能是被低估最为严重的类群之一^[40]。近年来的研究表明, 分布在青藏高原的多个属级分类单元中存在隐存种, 包括缺齿鼯鼠属^[86]、蹼足鼯鼠属 (*Nectogale*)^[29]、长尾鼯鼠属 (*Soriculus*)^[99]、高山鼯鼠属 (*Alpiscaptulus*)^[27] 以及麝鼯属 (*Crocidura*)^[100] 等。具体而言, 霍氏缺齿鼯鼠 (*C. hoffmanni*) 被描述为一个新物种^[86]; 蹼足鼯鼠属由两个有效物种组成, 蹼足鼯鼠 (*N. elegans*) 和锡金蹼足鼯鼠 (*N. sikkimensis*)^[29]; 长尾鼯鼠属的墨脱长尾鼯鼠 (*S. medogensis*) 和雪山大爪长尾鼯鼠 (*S. nivatus*) 被描述为新物种^[99]。此外, 在藏东南地区还发现了多个新物种, 如背崩长尾鼯

鼯 (*S. beibengensis*)^[101]、墨脱鼯 (*Alpiscaptulus medogensis*)^[27]、扎达鼯 (*C. zhadaensis*) 和墨脱鼯 (*C. medogensis*)^[100] 等。值得注意的是, 部分分类单元的分类地位得到了重新修订, 比如烟黑缺齿鼯 (*C. furva*) 从云南缺齿鼯的亚种恢复为独立种^[86]; 长尾鼯属分为 3 个物种: 川西长尾鼯 (*S. fusicauda*)、高黎贡长尾鼯 (*S. wangi*) 和德钦长尾鼯 (*S. affinis*)^[102]。这些分类研究的新进展不仅丰富了对青藏高原劳亚食虫目物种多样性的认知, 也揭示了该地区生物多样性保护的成效。然而, 藏东南和喜马拉雅地区作为生物多样性热点区域, 其物种调查仍不充分, 未来研究应进一步加强这些地区的调查与监测工作, 以解决现有分类争议并发现更多隐存种。

2 种群扩散

作为生物演化与扩散的核心枢纽, 青藏高原阶段性隆升过程不仅塑造了独特的生态系统格局, 更成为许多亚洲分类群的避难所和起源中心^[103-107]。目前青藏高原小型兽类起源与扩散研究主要集中在攀鼯目、兔形目以及啮齿目类群^[36, 105, 108, 109]。比如现生树鼯的起源存在 2 种主要的假说: “岛屿起源”假说 (Island origin hypothesis) 和 “大陆起源”假说 (Mainland origin hypothesis)^[110]。国内学者基于 *Cytb*^[111]、*D-loop*^[112] 和 *COI*^[113] 的遗传分析, 系统揭示了北树鼯存在显著的由南向北扩散模式, 为 “岛屿起源”假说提供了分子证据。但在印度、巴基斯坦以及我国云南禄丰发现的一些化石证据更支持树鼯起源于大陆^[114, 115]。中国地理区域内, 不同地理种群的北树鼯已表现出显著的遗传分化^[36], 并且在历史演化过程中通过迁徙、表型可塑性和适应性进化三种策略动态调整其种群生存策略, 其中人类活动可能对种群迁徙产生重要影响。这些发现进一步支持了 “岛屿起源”假说。此外, 基于滇西种群和海南种群的初始分化时间 (1 万年前), 结合二者表型特征变化相似以及海南岛形成时间 (新生代) 早于最早的树鼯化石记录 (始新世中期), 推断海南种群可能是人为从大陆带过去的, 但仍需要加入更多的海岛种群样品加以验证。

现存鼠兔大多数仅分布于青藏高原及其邻近地区, 因此, 青藏高原常被认为是鼠兔的起源和分布中心^[116, 117]。现生鼠兔最后一个共同祖先最早出现在中新世中期^[105], 高原隆升驱动的气候异质性、食物资源梯度分布及迁徙廊道的形成, 构成了鼠兔适应性扩散的多维生态因子。该物种沿 3 条主要路

径完成辐射扩散: 向东进入秦巴山系, 向北拓殖至蒙古高原与西伯利亚, 并借助白令海峡完成跨洲际扩散, 最终在北美大陆形成次生分布区^[105]。

啮齿目动物分布极为广泛, 除南极洲、新西兰和部分海岛以外, 它们遍布世界各地, 可生活于草原、森林、农田、沼泽等多种生态环境中, 也能在人类社会生存。研究表明, 横断山区田鼠亚科的起源与约 900 万年前的两次欧亚大陆北部向横断山系的迁徙事件密切相关。横断山系为这两个支系的祖先提供了避难所, 并在 800 万至 500 万年前, 受喜马拉雅造山运动的驱动, 两大支系经历了快速的适应辐射和进化过程^[108]。其中松田鼠属于 700 万年前起源于青藏高原^[83], 它们和毛足田鼠属 (*Lasiopodomys*) 有共同祖先, 随着青藏高原的隆升, 祖先发生了分化, 毛足松田鼠祖先向干旱的北方扩散, 而松田鼠祖先则逐渐占据寒冷潮湿的高原面; 由于冰期事件和剧烈的气候变化, 松田鼠祖先从青藏高原的中心逐渐向高原周边的区域扩散, 并分化出新的物种。沐远等^[118]根据形态特征研究发现, 绒鼠属在分化过程中, 可能一部分往高海拔区域扩散, 而另一部分向低处延伸逐步迁移。现生的仓鼠起源于青藏高原, 而晚新生代青藏高原隆升引发的气候和环境变化触发了现生仓鼠的物种形成和多样化。青藏高原隆升形成的新环境并没有为仓鼠的祖先提供生态机遇从而引发适应辐射, 仓鼠的多样化过程是非适应辐射^[58]。凸颅鼯鼠属 (*Eospalax*) 部分群体在高海拔适应过程中首先分化出高原鼯鼠 (322 万年前)^[119], 后在气候、植被和海拔的影响下迁移至更加温暖湿润的秦淮以南或向北部黄土高原扩张分化出其他鼯鼠物种。巢鼠属的分化可能受到横断山区山脉隆升和上新世 - 更新世交替期间 (约 240 万年前) 全球气候变化的强烈影响^[77]。他们在近 5 万年以来种群规模出现了明显的扩张, 推测东亚 (韩国、日本和我国东部) 的巢鼠种群可能是近代伴随着农业活动由亚洲北部扩散而来。白腹鼠属 (*Niviventer*) 于 523 万年前起源于青藏高原东南地区^[120], 多次扩散出青藏高原, 一部分种群保留在青藏高原东南缘, 一部分从青藏高原扩散到了四川盆地周边山脉、秦岭和武陵山地区, 还有一些从青藏高原东南缘多次扩散到了东南亚和中国东南部, 有的还北上扩散到了中国北部, 形成了当前的分布格局, 表明 “走出青藏高原” 不仅发生在披毛犀、豹、狐狸、原羊、鼠兔等喜冷动物的进化历史中, 也发生在能够适应温带和热带环境的喜温动物中。此外,

青藏高原也是喜马拉雅旱獭 (*Marmota himalayana*) 的发生中心, 新疆的喜马拉雅旱獭由青藏高原扩散而来^[121]。

3 适应性演化

青藏高原高寒、缺氧、低压、强紫外线辐射及气候时空异质性显著等极端环境特征, 孕育出了独特的生物适应性演化模式^[3-7]。适应性演化是指物种通过自然选择积累有利遗传变异, 从而提升环境适应能力和繁殖优势的过程^[122]。传统研究主要采用候选基因方法, 基因组学技术的应用实现了全基因组水平上的适应性信号检测, 并能从单一基因分析扩展到多基因网络相互作用的系统研究^[122]。青藏高原小型兽类种类丰富、分布广泛, 能够适应从低海拔到高海拔的梯度变化, 表现出显著的表型可塑性, 如低氧耐受、能量代谢调节和繁殖策略优化等, 具有世代周期短、繁殖率高、能够快速响应环境变化、基因组相对较小且易于测序等特性, 是研究物种适应性机制的重要模型之一, 尤其在短时间尺度生态适应研究中具有不可替代的价值^[14-17]。目前青藏高原小型兽类适应性演化研究主要集中在攀鼯目、兔形目以及啮齿目类群^[15, 28, 105, 123-129]。

能量代谢的生理调节是小型兽类应对不同环境温度的重要策略之一^[16]。例如, 王祖望等^[123]率先对高原鼠兔和高原鼯鼠的能量代谢特征进行了开创性研究, 揭示了它们的基础代谢率和热传导率显著高于期望值, 并发现地上活动物种的代谢水平高于地下活动物种, 且季节性变化更为明显。后续研究进一步证实了小型兽类在高寒草甸生态系统物质循环和能量流动中的重要作用, 为理解其生态功能提供了关键数据^[124]。此外, 对北树鼯^[127, 130]、高原鼠兔^[125, 131]和根田鼠^[126]的褐色脂肪组织 (BAT) 结构和非颤抖性产热 (NST) 能力的研究发现, BAT 含量和 NST 能力在寒冷条件下显著提升, 且 BAT 线粒体内膜解偶联蛋白 1 (UCP1) 含量与 NST 能力变化一致。NST 是高原小型兽类冬季维持体温和提高存活率的重要方式, 而光周期和低温协同作用对根田鼠的产热能力具有显著调节作用, 但对高原鼠兔的影响较小。

高原低氧是高原医学和生理学的核心, 其机制研究主要是围绕机体在缺氧环境下构建的一系列复杂代偿反应展开, 这些反应涉及多个生理系统的协同作用, 以实现低氧环境的高效适应^[132]。研究表明, 不同物种通过独特的分子机制演化出各具特

色的低氧适应策略。比如高原鼠兔肺表面活性物质中的同源四聚体血红蛋白显著提高了血液氧合能力^[15], 同时通过下调间隙连接蛋白 40 (Connexin 40, Cx40) 抑制血管收缩信号, 钝化低氧性肺血管收缩反应^[128], 对从低氧环境中获取氧及适应缺氧环境具有重要作用。在分子进化层面, 高原鼯鼠与鼯鼠属 (*Spalax*) 在低氧应答核心基因上表现出趋同进化^[133, 134]: 高原鼯鼠的脾和脑中促红细胞生成素 (EPO) 的表达量较其他组织高^[135], 脂肪组织中肉碱棕榈酰转移酶 1 基因 *CPT-1A* 表达上调^[136], 骨骼肌中在低氧适应调节中起关键作用的低氧诱导因子 1 α 基因 *HIF-1 α* 的 mRNA 表达量也明显高于斯特拉特鲁尔德大鼠 (SD 大鼠)^[137], 并可通过基因组大倒位和内含子变异调控氧敏感基因表达, 显著增强其低氧适应能力^[17]。甘肃鼯鼠和喜马拉雅旱獭的研究发现, 与心血管系统发育和低氧应答相关的基因 (*EPAS1* 和 *COXI*, *Slc25a14* 和 *ψ Aamp*) 均受到正选择^[129]; 并且研究发现, 喜马拉雅旱獭的 *ND5* 基因可作为适应高海拔低氧环境的候选基因^[138]。在物种竞争方面, 黄胸鼠 (*Rattus tanezumi*) 通过 *RTN4* 等碳水化合物代谢基因的适应性演化, 展现出优于褐家鼠 (*R. norvegicus*) 的低氧耐受能力, 这一进化优势使其成功取代了青藏高原边缘的褐家鼠^[139]。此外, 松田鼠的紫外线损伤修复基因 (*RnaseH1*、*EYA2* 和 *DEK*) 受到正选择, 提升了其在强紫外线环境中的生存能力^[28]。这些研究从不同角度揭示了生物适应高原低氧、强紫外环境的多样化分子机制。

免疫、感官、行为适应性的快速演化是高原小型兽类适应极端环境的重要特征。研究表明, 多种高原小型兽类通过基因和行为的适应性进化, 有效应对高原环境的多种胁迫。比如北树鼯的主要组织相容性复合体 (MHC) 位点和免疫球蛋白基因家族表现出较高的核苷酸多样性^[140], 嗅觉相关基因被选择性剔除^[36], 暗示其在环境胁迫下的快速进化; 高原鼠兔通过优化繁殖策略和调整活动节律, 有效应对高原的低温与资源匮乏^[105, 141]; 灰腹鼠 (*Niviventer eha*) 在嗅觉、味觉及抗癌相关基因上呈现强烈选择信号, 进一步提升了其生存能力^[120]。

表 1 对青藏高原小型兽类遗传与进化研究进展进行了简要总结。

4 展望

青藏高原是全球生物多样性的热点地区^[3], 小型兽类在其生态系统的维持中具有至关重要的作

表1 青藏高原小型兽类遗传与进化研究进展

目	研究对象	分类与系统发育	种群扩散	适应性演化
哺乳目	树鼩属	中国地理区域内的北树鼩分为4个亚种 ^[56]	由南向北扩散 ^[11-13] , 支持“岛屿起源”假说, 其中海南种群可能是人为从大陆带过去的 ^[36]	褐色脂肪组织(BAT)含量和非颤抖性产热(NST)能力在寒冷条件下显著提升 ^[127, 130] ; 主要组织相容性复合体(MHC)位点和免疫球蛋白基因家族表现出较高的核苷酸多样性 ^[140] , 嗅觉相关基因被选择性剔除 ^[36]
Scandentia	<i>Tupaia</i>			
兔形目	兔属	中国分布的中亚兔包括4个亚种 ^[41]	/	/
Lagomorpha	<i>Lepus</i>	灰尾兔与云南兔是姊妹种, 广泛认可的有4个亚种 ^[40-43]	/	/
	鼠兔属	新增1新亚属和5个新物种, 澄清高黎贡鼠兔的亚种地位, 藏鼠兔锡金亚种的物种地位 ^[14, 46] ; 确定狭颅鼠兔、藏鼠兔、达尔鼠兔、高原鼠兔、双布拉鼠兔、间颅鼠兔、邛崃鼠兔 ^[4] 及秦岭鼠兔 ^[48] 的物种地位; 澄清雅鲁藏布鼠兔、循化鼠兔 ^[4] 、喜马拉雅鼠兔以及木里鼠兔 ^[48] 都是其他鼠兔的同物异名	沿3条主要路径完成辐射扩散 ^[105]	高原鼠兔基础代谢率和热传导率显著高于期望值, 且季节性变化更为明显 ^[123] ; BAT含量和NST能力在寒冷条件下显著增加 ^[125, 131] ; 肺表面活性物质中的血红蛋白显著提高了血液氧合能力 ^[15] , 下调间隙连接蛋白40(Cx40)抑制血管收缩信号, 钝化低氧性肺血管收缩反应 ^[128] ; 优化繁殖策略和调整活动节律 ^[105, 141]
	<i>Ochotona</i>			
啮齿目	松鼠属	白尾松鼠、青海松鼠、克氏松鼠调整至该属 ^[50, 55] ; 林芝松鼠、墨脱松鼠、聂拉木松鼠、南迦巴瓦松鼠、色季拉松鼠、伯舒拉松鼠、波密松鼠、察隅松鼠、廖氏松鼠为独立种 ^[50, 55]	起源于青藏高原, 随着青藏高原的隆升, 其祖先逐渐占据寒冷潮湿的高原面, 后由于冰期事件和剧烈的气候变化, 从青藏高原的中心逐渐向高原周边的区域扩散 ^[83]	紫外线损伤修复基因 <i>RnaseHI</i> 、 <i>EY42</i> 和 <i>DEK</i> 受到正选择 ^[28]
Rodentia	<i>Neodon</i>			
	沟牙田鼠属	凉山沟牙田鼠为独立种 ^[57]	/	/
	<i>Proedromys</i>			
	东方田鼠属	根田鼠、柴达木根田鼠调整至该属 ^[50, 56]	/	根田鼠BAT含量和NST能力在寒冷条件下显著提升 ^[126]
	<i>Alexandromys</i>			
	绒鼠属	川西绒鼠 ^[49] 、螺髻山绒鼠、金阳绒鼠、美姑绒鼠、石棉绒鼠、云南绒鼠、丽江绒鼠 ^[54] 和德钦绒鼠 ^[50] 均为独立种; 将西南绒鼠康定亚种、中华绒鼠康定亚种提升为种 ^[49]	一部分往高海拔区域扩散, 另一部分向低处延伸逐步迁移 ^[118]	/
	<i>Eothenomys</i>			
	藏仓鼠属	从仓鼠属中独立出来, 包含高山仓鼠和藏仓鼠两个有效种, 藏仓鼠分化为指名亚种、祁连山亚种和藏南亚种 ^[58]	现生仓鼠起源于青藏高原, 晚新生代高原隆升引发的气候和环境变化触发了其物种形成和多样化 ^[58]	/
	<i>Urocrictetus</i>			

表1 青藏高原小型兽类遗传与进化研究进展(续表)

目	研究对象	分类与系统发育	种群扩散	适应性演化
啮鼠属	高原鼯鼠、甘肃鼯鼠和木里鼯鼠为独立种 ^[62-64]	首先分化出高原鼯鼠, 后迁移至秦淮以南或向北部黄土高原扩张分化出其他鼯鼠物种 ^[119]	高原鼯鼠基础代谢率和热传导率显著高于期望值, 且季节性变化更为明显 ^[122] ; 与鼯鼠属在低氧应答核心基因上表现出趋同进化 ^[133, 134] ; 脾和脑促红细胞生成素(EPO)较其他组织表达量高 ^[135] ; 脂肪组织中CPT-1A基因表达上调 ^[136] ; 骨骼肌中HIF-1 α 基因mRNA表达量高 ^[137] ; 基因组结构变异调控氧敏感基因表达 ^[17]	
<i>Eospalax</i>				
鼯鼠属	斑点鼯鼠、橙色小鼯鼠、灰头小鼯鼠为独立种 ^[70]	/	/	甘肃鼯鼠EPASI和COXI基因在缺氧条件下显著高表达 ^[129]
<i>Petaurista</i>				
绒毛鼯鼠属	高黎贡比氏鼯鼠、西藏绒毛鼯鼠、云南绒毛鼯鼠为独立种 ^[68, 69]	/	/	
<i>Eupetaurus</i>				
三趾跳鼠属	塔里木跳鼠为独立种 ^[71, 72]	/	/	
<i>Dipus</i>				
姬鼠属	高山姬鼠、中华姬鼠、澜沧江姬鼠、喜马拉雅姬鼠为独立种 ^[73-76]	/	/	
<i>Apodemus</i>				
巢鼠属	四川巢鼠为独立种 ^[77, 78]	/	受横断山区山脉隆升和上新世-更新世交替期间全球气候变化的强烈影响 ^[77]	
<i>Micromys</i>				
白腹鼠属	剑纹小社鼠、冯氏白腹鼠为独立种 ^[26, 83] ; 北社鼠分化为指名亚种、华北亚种和德钦亚种 ^[26, 93]	起源于青藏高原东南地区, 多次扩散出青藏高原 ^[20]	灰腹鼠在嗅觉、味觉及抗癌相关基因上呈现强烈选择信号 ^[120]	
<i>Niviventer</i>				
滇攀鼠属	美姑攀鼠、怒山攀鼠和显孔攀鼠为独立种 ^[85]	/	/	
<i>Ternaya</i>				
家鼠属	大足鼠为独立种 ^[74] ; 拟家鼠分化为指名亚种和巴基斯坦亚种 ^[94]	/	/	黄胸鼠通过RTN4等碳水化合物代谢基因的适应性演化, 展现出优于褐家鼠的低氧耐受能力 ^[139]
<i>Rattus</i>				
旱獭属	喜马拉雅旱獭分化为川西亚种和指名亚种 ^[92]	新疆的喜马拉雅旱獭由青藏高原扩散而来 ^[121]	喜馬拉雅旱獭 <i>Sic25a14</i> 和 <i>ψAamp</i> 基因在缺氧条件下显著高表达 ^[129] ; <i>ND5</i> 基因可作为适应高海拔低氧环境的候选基因 ^[138]	
<i>Marmota</i>				

表1 青藏高原小型兽类遗传与进化研究进展(续表)

目	研究对象	分类与系统发育	种群扩散	适应性演化
劳亚食虫目 Eulipotyphla	缺齿鼯属 <i>Chodisigoa</i> 蹩足鼯属 <i>Nectogale</i> 长尾鼯属 <i>Soriculus</i> 高山鼯属 <i>Alpiscaptulus</i> 麝属 <i>Crocidura</i> 长尾鼯属 <i>Scaptomyx</i>	烟黑缺齿鼯为独立种 ^[86] 蹩足鼯和锡金蹩足鼯为独立种 ^[29] 墨脱长尾鼯和雪山大爪长尾鼯为独立种 ^[99] 背崩长尾鼯为独立种 ^[100] 墨脱鼯为独立种 ^[27] 扎达麝和墨脱麝为独立种 ^[100] 川西长尾鼯、高黎贡长尾鼯和德钦长尾鼯为独立种 ^[102]	/	/

用,它们通过形态、生理和遗传层面的适应性改变,形成了对极端环境的独特生存策略^[14-17],是研究高原物种遗传资源演化及适应性机制的重要模型之一。近年来,分子遗传学和基因组学研究取得了重大进展,在青藏高原小型兽类的遗传与进化方面取得了丰硕的成果,但仍面临巨大的挑战。

首先,持续发现的新物种/亚种揭示青藏高原小型兽类现有多多样性被显著低估^[27, 28, 46, 100, 101]。一方面是部分类群的样本采集仍然不足,尤其藏东南和喜马拉雅等地区分子采样不足;另一方面,随着基因组学等更好的分类研究技术的出现,曾经被认为只有单一物种的种群,现在则被证实是由几个物种组成的^[14, 28, 61]。因此,如何在广泛采样的基础上综合形态学、生态学和基因组学揭示物种分类和系统发育关系,仍是未来研究的重要方向,有望为该区域小型兽类的多样性提供更全面的了解,而且对濒危物种保护单元的精确分类也至关重要。

其次,青藏高原小型兽类在极端环境下演化出各类特殊的表型。这些表型不仅是物种应对高原严酷环境的关键,也是维持高原生态系统稳定的重要基础。然而,目前对这些表型适应性的形成过程及其遗传基础仍缺乏深入解析。未来研究应从基因组层面揭示这些适应性特征的演化规律,为理解青藏高原动物多样性的形成与维持机制提供新的视角。

再次,全球气候加速变暖和人类活动加剧是引起物种生物特征和多样性格局变化的最重要的因素^[142]。气候变化已经对青藏高原小型兽类分布范围、种群动态和适应机制产生了深远影响^[28, 143]。未来研究应结合长期监测数据和物种分布模型,科学预测小型兽类对气候变化的响应机制。

总之,分子遗传学与基因组学技术的应用为青藏高原小型兽类的遗传与进化研究带来了前所未有的契机,但未来仍需在全方位分子采样、高原环境下的表型适应机制以及对气候变化的响应机制等方面不断突破,为青藏高原小型兽类多样性的长期保护奠定坚实基础。

[参 考 文 献]

- [1] 蒋志刚,李立立,胡一鸣,等. 青藏高原有蹄类动物多样性和特有性: 演化与保护. 生物多样性, 2018, 26: 158-70
- [2] Zhang BP, Chen XD, Li BL, et al. Biodiversity and conservation in the Tibetan Plateau. J Geogr Sci, 2002, 12: 135-43
- [3] 张同作,江峰,徐波,等. 青藏高原濒危兽类保护与管理研究进展. 兽类学报, 2022, 42: 490-507

- [4] Yao T, Pu J, Lu A, et al. Recent glacial retreat and its impact on hydrological processes on the Tibetan Plateau, China, and surrounding regions. *Arct Antarct Alp Res*, 2007, 39: 642-50
- [5] 刘杰, 罗亚皇, 李德铎, 等. 青藏高原及毗邻区植物多样性演化与维持机制: 进展及展望. *生物多样性*, 2017, 25: 163-74
- [6] Wang X, Wang Y, Li Q, et al. Cenozoic vertebrate evolution and paleoenvironment in Tibetan Plateau: progress and prospects. *Gondwana Res*, 2015, 27: 1335-54
- [7] 傅伯杰, 欧阳志云, 施鹏, 等. 青藏高原生态安全屏障状况与保护对策. *中国科学院院刊*, 2021, 36: 1298-306
- [8] Tseng ZJ, Wang X, Slater GJ, et al. Himalayan fossils of the oldest known pantherine establish ancient origin of big cats. *Proc Biol Sci*, 2014, 281: 20132686
- [9] Wang X, Tseng ZJ, Li Q, et al. From 'third pole' to north pole: a Himalayan origin for the arctic fox. *Proc Biol Sci*, 2014, 281: 20140893
- [10] Wang Y, Shen Y, Feng C, et al. Mitogenomic perspectives on the origin of Tibetan loaches and their adaptation to high altitude. *Sci Rep*, 2016, 6: 29690
- [11] Favre A, Michalak I, Chen CH, et al. Out-of-Tibet: the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae). *J Biogeogr*, 2016, 43: 1967-78
- [12] Deng T, Wang X, Wu F, et al. Review: implications of vertebrate fossils for paleo-elevations of the Tibetan Plateau. *Global Planet Change*, 2019, 174: 58-69
- [13] 蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 等. 中国哺乳动物多样性. *生物多样性*, 2017, 25: 886-95
- [14] Tang RX, Wang J, Li YF, et al. Genomics and morphometrics reveal the adaptive evolution of pikas. *Zool Res*, 2022, 43: 813-26
- [15] An Z, Wei L, Xu B, et al. A homotetrameric hemoglobin expressed in alveolar epithelial cells increases blood oxygenation in high-altitude plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Cell Rep*, 2022, 41: 111446
- [16] 王德华, 王祖望. 青藏高原小型哺乳动物的生理生态学研究: 从个体到生态系统. *兽类学报*, 2022, 42: 482-9
- [17] An X, Mao L, Wang Y, et al. Genomic structural variation is associated with hypoxia adaptation in high-altitude zokors. *Nat Ecol Evol*, 2024, 8: 339-51
- [18] 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 等. 中国兽类名录(2021版). *兽类学报*, 2021, 41: 487-501
- [19] Smith AT, 解焱. 中国兽类野外手册[M]. 长沙: 湖南教育出版社, 2009: 270-359
- [20] Novacek MJ, Wyss AR. Higher-level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics*, 1986, 2: 257-87
- [21] Graur D, Duret L, Gouy M. Phylogenetic position of the order Lagomorpha (rabbits, hares and allies). *Nature*, 1996, 379: 333-5
- [22] Álvarez-Carretero S, Tamuri AU, Battini M, et al. A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. *Nature*, 2022, 602: 263-67
- [23] Meng J, Wyss AR. The morphology of *Tribosphenomys* (Rodentiaformes, Mammalia): phylogenetic implications for basal Glires. *J Mamm Evol*, 2001, 8: 1-71
- [24] Meng J, Hu Y, Li C. The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): implications for phylogeny and evolution of Glires. *Bull Am Mus Nat Hist*, 2003, 2003: 1-247
- [25] Asher RJ, Meng J, Wible JR, et al. Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. *Science*, 2005, 307: 1091-4
- [26] Ge D, Lu L, Xia L, et al. Molecular phylogeny, morphological diversity, and systematic revision of a species complex of common wild rat species in China (Rodentia, Murinae). *J Mamm*, 2018, 99: 1350-74
- [27] Chen ZZ, He SW, Hu WH, et al. Morphology and phylogeny of scalopine moles (Eulipotyphla: Talpidae: Scalopini) from the eastern Himalayas, with descriptions of a new genus and species. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2021, 193: 432-44
- [28] Liu S, Zhou C, Meng G, et al. Evolution and diversification of mountain voles (Rodentia: Cricetidae). *Commun Biol*, 2022, 5: 1417
- [29] Fan R, Tang K, Dou L, et al. Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Nectogale* (Mammalia: Eulipotyphla: Soricidae). *Ecol Evol*, 2022, 12: e9404
- [30] Allen GM. The mammals of China and Mongolia [M]. New York: American Museum of Natural History, 1938, 11: 1-620
- [31] 王应祥. 中国树鼩的分类研究. *动物性研究*, 1987, 3: 213-30
- [32] Corbet G, Hill J. The mammals of the Indomalayan region: a systematic review [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992
- [33] Wilson DE, Reeder DM. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference [M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005
- [34] 彭燕章, 叶智彰, 邹如金, 等. 树鼩生物学[M]. 昆明: 云南科技出版社, 1991: 1-35
- [35] Ellerman JR, Morrison-Scott TCS. Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946 [M]. London: British Museum (Natural History), 1951
- [36] Ren Y, Jia T, Zhang H, et al. Population genomics provides insights into the evolution and adaptation of tree shrews (*Tupaia belangeri*) in China. *Integr Zool*, 2023, 18: 45-62
- [37] Robinson T, Matthee C. Phylogeny and evolutionary origins of the Leporidae: a review of cytogenetics, molecular analyses and a supermatrix analysis. *Mammal Rev*, 2005, 35: 231-47
- [38] Heptner V. Systematische und tiergeographische Notizen über einige russische Säuger. *Folia Zool Hydrobiol*, 1934, 6: 17-24
- [39] Bannikov A. Mammals of the Mongolian Peoples' Republic [M]. Massachusetts: Tumblebrook Farm, Inc., 1980
- [40] 余文华, 何锴, 范鹏飞, 等. 中国兽类分类与系统演化研究进展. *兽类学报*, 2021, 41: 502-24
- [41] 张亚平, 范志勇. 大熊猫DNA序列变异及其遗传多样性研究. *中国科学: 生命科学*, 1997, 27: 139-44
- [42] Wu C, Wu J, Bunch TD, et al. Molecular phylogenetics and biogeography of *Lepus* in Eastern Asia based on

- mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, 2005, 37: 45-61
- [43] Alves P, Ferrand N, Suchentrunk F, et al. Ancient introgression of *Lepus timidus* mtDNA into *L. granatensis* and *L. europaeus* in the Iberian Peninsula. *Mol Phylogenet Evol*, 2003, 27: 70-80
- [44] 蔡桂全, 冯祚建. 高原兔 (*Lepus oiostolus*) 亚种补充研究—包括两个新亚种. *兽类学报*, 1982, 2: 167-82
- [45] 高耀亭, 冯祚建. 中国灰尾兔亚种的研究. *动物分类学报*, 1964, 1: 19-30
- [46] 刘少英, 靳伟, 廖锐, 等. 基于 *Cyt b* 基因和形态学的鼠兔属系统发育研究及鼠兔属 1 新亚属 5 新种描述. *兽类学报*, 2017, 37: 1-43
- [47] 蒋志刚, 马勇, 吴毅, 等. 中国哺乳动物多样性. *生物多样性*, 2015, 23: 351-64
- [48] Lissovsky AA. Taxonomic revision of pikas *Ochotona* (Lagomorpha, Mammalia) at the species level. *Mammalia*, 2014, 78: 199-216
- [49] Liu S, Liu Y, Guo P, et al. Phylogeny of oriental voles (Rodentia: Muridae: Arvicolinae): molecular and morphological evidence. *Zool Sci*, 2012, 29: 610-22
- [50] Liu S, Jin W, Liu Y, et al. Taxonomic position of Chinese voles of the tribe Arvicolini and the description of 2 new species from Xizang, China. *J Mamm*, 2017, 98: 166-82
- [51] Zeng T, Jin W, Sun ZY, et al. Taxonomic position of *Eothenomys wardi* (Arvicolinae: Cricetidae) based on morphological and molecular analyses with a detailed description of the species. *Zootaxa*, 2013, 3682: 85-104
- [52] 刘少英, 靳伟, 唐明坤. 中国鼯亚科田鼠族 (Microtini) 分类学研究进展与中国已知种类. *兽类学报*, 2020, 40: 290-301
- [53] 王旭明, 刘明, 赵送萍, 等. 滇绒鼠在四川的分类与分布厘定. *动物学杂志*, 2024, 59: 210-6
- [54] Liu SY, Chen SD, He K, et al. Molecular phylogeny and taxonomy of subgenus *Eothenomys* (Cricetidae: Arvicolinae: *Eothenomys*) with the description of four new species from Sichuan, China. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2019, 186: 569-98
- [55] Liu SY, Sun ZY, Liu Y, et al. A new vole from Xizang, China and the molecular phylogeny of the genus *Neodon* (Cricetidae: Arvicolinae). *Zootaxa*, 2012, 3235: 1-22
- [56] Pavlinov IY, Lissovsky AA. The mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference[M]. Moscow: KMK Scientific Press, 2012
- [57] Liu S, Sun Z, Zeng Z, et al. A new vole (Cricetidae: Arvicolinae: *proedromys*) from the Liangshan Mountains of Sichuan province, China. *J Mamm*, 2007, 88: 1170-8
- [58] 丁励. 仓鼠亚科系统发生及藏仓鼠的进化研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2020
- [59] Lebedev V, Bannikova A, Neumann K, et al. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): description of a new genus and reinstatement of another. *Zootaxa*, 2018, 4387: 331-49
- [60] Romanenko SA, Lebedev VS, Bannikova AA, et al. Karyotypic and molecular evidence supports the endemic Tibetan hamsters as a separate divergent lineage of Cricetinae. *Sci Rep*, 2021, 11: 10557
- [61] Pan X, Wang X, Liu Y, et al. Phylogenomic analyses of hamsters (Cricetinae) inferred from GBS data and mitochondrial genomes. *Mol Phylogenet Evol*, 2025, 202: 108241
- [62] Norris RW, Zhou K, Zhou C, et al. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia). *Mol Phylogenet Evol*, 2004, 31: 972-8
- [63] 周材权, 周开亚. 鼯鼠亚科 (Myospalacinae) 的分子系统学研究[C]. 四川省动物学会第八次会员代表大会暨第九次学术年会论文集, 2004
- [64] Zhang T, Lei ML, Zhou H, et al. Phylogenetic relationships of the zokor genus *Eospalax* (Mammalia, Rodentia, Spalacidae) inferred from whole-genome analyses, with description of a new species endemic to Hengduan Mountains. *Zool Res*, 2022, 43: 331-42
- [65] 李松, 杨君兴, 蒋学龙, 等. 中国巨松鼠 *Ratufa bicolor* (Sciuridae: Ratufinae) 头骨形态的地理学变异. *兽类学报*, 2008, 28: 201-6
- [66] Song LI. A cladistic phylogeny of the Plain long-nosed squirrels (Sciuridae, *Dremomys*) from the mainland of southeastern Asia based on morphological data. *Acta Theriologica Sinica*, 2010, 30: 119-26
- [67] Chang S, Oshida T, Endo H, et al. Ancient hybridization and underestimated species diversity in Asian striped squirrels (genus *Tamiops*): inference from paternal, maternal and biparental markers. *J Zool*, 2011, 285: 128-38
- [68] Jackson SM, Li Q, Wan T, et al. Across the great divide: revision of the genus *Eupetaurus* (Sciuridae: Pteromyini), the woolly flying squirrels of the Himalayan region, with the description of two new species. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2022, 194: 502-26
- [69] Li Q, Li XY, Jackson SM, et al. Discovery and description of a mysterious Asian flying squirrel (Rodentia, Sciuridae, *Biswamoyopterus*) from Mount Gaoligong, southwest China. *ZooKeys*, 2019, 864: 147-60
- [70] Li S, He K, Yu FH, et al. Molecular phylogeny and biogeography of *Petaurista* inferred from the cytochrome b gene, with implications for the taxonomic status of *P. caniceps*, *P. marica* and *P. sybilla*. *PLoS One*, 2013, 8: e70461
- [71] Fan Z, Liu S, Liu Y, et al. Molecular phylogeny and taxonomic reconsideration of the subfamily Zapodinae (Rodentia: Dipodidae), with an emphasis on Chinese species. *Mol Phylogenet Evol*, 2009, 51: 447-53
- [72] Lebedev VS, Bannikova AA, Lu L, et al. Phylogeographical study reveals high genetic diversity in a widespread desert rodent, *Dipus sagitta* (Dipodidae: Rodentia). *Biol J Linn Soc*, 2018, 123: 445-62
- [73] Liu Q, Chen P, He K, et al. Phylogeographic study of *Apodemus ilex* (Rodentia: Muridae) in southwest China. *PLoS One*, 2012, 7: e31453
- [74] Liu SY, He K, Chen SD, et al. How many species of *Apodemus* and *Rattus* occur in China? A survey based on mitochondrial *cytb* and morphological analyses. *Zool Res*,

- 2018, 39: 309-20
- [75] Ge D, Feijó A, Cheng J, et al. Evolutionary history of field mice (Murinae: *Apodemus*), with emphasis on morphological variation among species in China and description of a new species. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2019, 187: 518-34
- [76] Liu X, Wei F, Li M, et al. Molecular phylogeny and taxonomy of wood mice (genus *Apodemus* Kaup, 1829) based on complete mtDNA cytochrome b sequences, with emphasis on Chinese species. *Mol Phylogenet Evol*, 2004, 33: 1-15
- [77] Chen Z, Pei X, Song J, et al. Systematics and evolutionary history of the genus *Micromys* (Mammalia: Rodentia: Muridae). *Mamm Biol*, 2023, 103: 389-403
- [78] 裴泉鑫, 曲滢滢, 张敏, 等. 中国鼠属分类与分布的讨论. *兽类学报*, 2021, 41: 631-40
- [79] 何锴, 蒋学龙. 中国西南地区的“天空之岛”: I系统地理学研究概述. *科学通报*, 2014, 59: 1055-68
- [80] Lu L, Ge D, Chesters D, et al. Molecular phylogeny and the underestimated species diversity of the endemic white-bellied rat (Rodentia: Muridae: *Niviventer*) in Southeast Asia and China. *Zool Scr*, 2015, 44: 475-94
- [81] Zhang B, He K, Wan T, et al. Multi-locus phylogeny using topotype specimens sheds light on the systematics of *Niviventer* (Rodentia, Muridae) in China. *BMC Evol Biol*, 2016, 16: 261
- [82] Ge D, Lu L, Abramov AV, et al. Coalescence models reveal the rise of the white-bellied rat (*Niviventer confucianus*) following the loss of Asian megafauna. *J Mamm Evol*, 2019, 26: 423-34
- [83] Ge D, Feijó A, Abramov AV, et al. Molecular phylogeny and morphological diversity of the *Niviventer fulvescens* species complex with emphasis on species from China. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2021, 191: 528-47
- [84] Li Y, Li Y, Li H, et al. *Niviventer confucianus sacer* (Rodentia, Muridae) is a distinct species based on molecular, karyotyping, and morphological evidence. *Zookeys*, 2020, 959: 137-59
- [85] Zhao S, Wang X, Li BV, et al. Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Vernaya* (Mammalia: Rodentia: Muridae) with the description of two new species. *Ecol Evol*, 2023, 13: e10628
- [86] Chen ZZ, He K, Huang C, et al. Integrative systematic analyses of the genus *Chodsigoa* (Mammalia: Eulipotyphla: Soricidae), with descriptions of new species. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2017, 180: 694-713
- [87] Hu TL, Cheng F, Xu Z, et al. Molecular and morphological evidence for a new species of the genus *Typhlomys* (Rodentia: Platacanthomyidae). *Zool Res*, 2021, 42: 100-7
- [88] Pu YT, Wan T, Fan RH, et al. A new species of the genus *Typhlomys* Milne-Edwards, 1877 (Rodentia: Platacanthomyidae) from Chongqing, China. *Zool Res*, 2022, 43: 413-7
- [89] Cheng F, He K, Chen ZZ, et al. Phylogeny and systematic revision of the genus *Typhlomys* (Rodentia, Platacanthomyidae), with description of a new species. *J Mamm*, 2017, 98: 731-43
- [90] Li H, Kong L, Wang K, et al. Molecular phylogeographic analyses and species delimitations reveal that *Leopoldamys edwardsi* (Rodentia: Muridae) is a species complex. *Integr Zool*, 2019, 14: 494-505
- [91] Yan J, Chen H, Lin G, et al. Genetic evidence for subspecies differentiation of the Himalayan marmot, *Marmota himalayana*, in the Qinghai-Tibet Plateau. *PLoS One*, 2017, 12: e0183375
- [92] 闫京艳, 陈洪舰, 林恭华, 等. 青藏高原喜马拉雅旱獭亚种分化的遗传学证据[C]. 第十三届全国野生动物生态与资源保护学术研讨会暨第六届中国西部动物学学术研讨会论文集摘要集, 2017
- [93] 邓先余, 冯庆, 王应祥. 西南地区社鼠的亚种分化兼二新亚种描述. *动物学研究*, 2000, 21: 375-82
- [94] 谢菲, 万韬, 唐刻意, 等. 中国拟家鼠分类与分布厘订. *兽类学报*, 2022, 42: 270-85
- [95] He K, Li YJ, Brandley MC, et al. A multi-locus phylogeny of *Nectogalini shrews* and influences of the paleoclimate on speciation and evolution. *Mol Phylogenet Evol*, 2010, 56: 734-46
- [96] He K, Chen JH, Gould GC, et al. An estimation of Erinaceidae phylogeny: a combined analysis approach. *PLoS One*, 2012, 7: e39304
- [97] He K, Chen X, Chen P, et al. A new genus of Asiatic short-tailed shrew (Soricidae, *Eulipotyphla*) based on molecular and morphological comparisons. *Zool Res*, 2018, 39: 321-34
- [98] Bannikova AA, Jenkins PD, Solovyeva EN, et al. Who are you, Griselda? A replacement name for a new genus of the Asiatic short-tailed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, Soricidae): molecular and morphological analyses with the discussion of tribal affinities. *ZooKeys*, 2019, 888: 133-58
- [99] Chen Z, Pei X, Hu J, et al. Multilocus phylogeny and morphological analyses illuminate overlooked diversity of *Soriculus* (Mammalia: Eulipotyphla: Soricidae), with descriptions of two new endemic species from the eastern Himalayas. *Zool J Linn Soc-Lond*, 2024, 201: 534-48
- [100] 陈顺德, 杨思雨, 青娇, 等. 中国西藏发现麝鼯属(劳亚食虫目: 鼯鼯科)两新物种. *兽类学报*, 2024, 44: 529-50
- [101] Pei X, Chen Z, Li Q, et al. A new species of the genus *Soriculus* (Soricidae, Eulipotyphla, Mammalia) from Medog in the eastern Himalaya. *ZooKeys*, 2024, 1195: 139-55
- [102] 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 等. 中国兽类名录(2024版). *兽类学报*, 2025, 45: 1-16
- [103] 邓涛, 王晓鸣, 王世骥, 等. 中国新近纪哺乳动物群的演化与青藏高原隆升的关系. *地球科学进展*, 2015, 30: 407-15
- [104] Pisano J, Condamine FL, Lebedev V, et al. Out of Himalaya: the impact of past Asian environmental changes on the evolutionary and biogeographical history of Dipodoidea (Rodentia). *J Biogeogr*, 2015, 42: 856-70
- [105] Wang X, Liang D, Jin W, et al. Out of Tibet: genomic perspectives on the evolutionary history of extant pikas. *Mol Biol Evol*, 2020, 37: 1577-92
- [106] Jia DR, Abbott RJ, Liu TL, et al. Out of the Qinghai-Tibet Plateau: evidence for the origin and dispersal of Eurasian

- temperate plants from a phylogeographic study of *Hippophaë rhamnoides* (Elaeagnaceae). *New Phytol*, 2012, 194: 1123-33
- [107] He J, Lin S, Ding C, et al. Geological and climatic histories likely shaped the origins of terrestrial vertebrates endemic to the Tibetan Plateau. *Global Ecol Biogeogr*, 2021, 30: 1116-28
- [108] Wang X, Liang D, Wang X, et al. Phylogenomics reveals the evolution, biogeography, and diversification history of voles in the Hengduan Mountains. *Commun Biol*, 2022, 5: 1124
- [109] Li Q, Wang X. Into Tibet: an early Pliocene dispersal of fossil zokor (Rodentia: Spalacidae) from Mongolian Plateau to the hinterland of Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2015, 10: e0144993
- [110] Roberts TE, Lanier HC, Sargis EJ, et al. Molecular phylogeny of tree shrews (Mammalia: Scandentia) and the timescale of diversification in Southeast Asia. *Mol Phylogenet Evol*, 2011, 60: 358-72
- [111] 贾婷, 杨晓密, 李宗瀚, 等. 基于细胞色素**b**基因探讨昆明禄劝地区树鼩的分类意义. *动物学杂志*, 2008, 43: 26-33
- [112] 朱万龙, 贾婷, 蔡金红, 等. 云南中缅树鼩线粒体细胞色素**b**和**D-loop**区遗传多样性研究. *生物学杂志*, 2014, 31: 11-4
- [113] 付家豪, 王晓, 朱万龙, 等. 基于细胞色素氧化酶亚基I基因的中缅树鼩地理种群遗传分化. *兽类学报*, 2018, 38: 183-91
- [114] Qiu Z. Fossil tupaiid from the hominoid locality of Lufeng, Yunnan. *Vertebr Palasiat*, 1986, 24: 316-9+28
- [115] Sargis EJ. New views on tree shrews: the role of tupaiids in primate supraordinal relationships. *Evol Anthropol*, 2004, 13: 56-66
- [116] Yang S, Dong H, Lei F. Phylogeography of regional fauna on the Tibetan Plateau: a review. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 789-99
- [117] 邓涛. 青藏高原隆升与哺乳动物演化. *自然杂志*, 2013, 35: 193-9
- [118] 沐远, 朱万龙. 云南省绒鼠属(*Eothenomys*)的形态适应研究. *生物学杂志*, 2015, 32: 14-7+21
- [119] Liu X, Zhang S, Cai Z, et al. Genomic insights into zokors' phylogeny and speciation in China. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2022, 119: e2121819119
- [120] Ge D, Feijó A, Wen Z, et al. Demographic history and genomic response to environmental changes in a rapid radiation of wild rats. *Mol Biol Evol*, 2021, 38: 1905-23
- [121] 赵中石. 新疆旱獭的地理分布. *动物学杂志*, 1982, 22: 23-5
- [122] 魏辅文, 黄广平, 樊惠中, 等. 中国濒危兽类保护基因组学和宏基因组学研究进展与展望. *兽类学报*, 2021, 41: 581-90
- [123] 王祖望, 曾缙祥, 韩永才. 高原鼠兔和中华鼯鼠气体代谢的研究. *动物学报*, 1979, 25: 75-85
- [124] 王祖望, 曾缙祥, 韩永才, 等. 高山草甸生态系—小哺乳动物能量动态的研究I. 高原鼠兔和中华鼯鼠对天然食物的消化率和同化水平的测定. *动物学报*, 1980, 26: 184-95
- [125] 薛华, 何雨昕, 郭子旭, 等. 基于UHPLC-QTOF-MS探讨高原鼠兔棕色脂肪低氧环境代谢分子机制. *重庆医科大学学报*, 2025, 50: 267-74
- [126] 王德华, 王祖望. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策II. 高原鼠兔和根田鼠非颤抖性产热(NST)的季节性变化. *兽类学报*, 1990, 10: 40-53
- [127] Hou DM, Jia T, Wang HJ, et al. Differentially expressed genes analysis of brown adipose tissue during cold acclimation in male tree shrews (*Tupaia belangeri*) based on RNA-Seq. *Pak J Zool*, 2022, 55: 1-10
- [128] 张涓泽, 付林, 邹小艳, 等. 低氧暴露下高原鼠兔肺组织间隙连接蛋白40表达分析. *兽类学报*, 2022, 42: 572
- [129] Bai L, Liu B, Ji C, et al. Hypoxic and cold adaptation insights from the Himalayan marmot genome. *iScience*, 2019, 11: 519-30
- [130] 王慧娟, 贾婷, 朱万龙, 等. 冷驯化下中缅树鼩BAT中主要内分泌信号通路转录组分析. *生物学杂志*, 2022, 39: 45-51
- [131] 王德华, 王祖望. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策I. 高原鼠兔和根田鼠褐色脂肪组织(BAT)重量和显微结构的季节性变化. *兽类学报*, 1989, 9: 176-85
- [132] 马兰, 格日力. 高原鼠兔低氧适应分子机制的研究进展. *生理科学进展*, 2007, 38: 143-46
- [133] Wang Z, Zhang Y. Predicted structural change in erythropoietin of plateau zokors--Adaptation to high altitude. *Gene*, 2012, 501: 206-12
- [134] 邓小弓, 王堃, 张守栋, 等. 利用转录组数据分析高原鼯鼠和裸鼯鼠基因的趋同进化. *兽类学报*, 2014, 34: 129-37
- [135] Wang ZL, Chen Y, Yang J, et al. cDNA cloning and expression of erythropoietin in the plateau zokor (*Myospalax baileyi*) from the Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Sci Bull*, 2012, 57: 997-1006
- [136] 杜波, 胡庆飞, 马凡, 等. 高原鼯鼠肉碱棕榈酰基转移酶基因的进化和表达. *野生动物学报*, 2025, 46: 281-90
- [137] 朱世海. 高原鼯鼠, 高原鼠兔的骨骼肌对低氧环境的适应机制[D]. 西宁: 青海大学, 2009
- [138] 南新营, 李优, 李耀东. 不同海拔喜马拉雅旱獭线粒体基因组比较分析. *野生动物学报*, 2022, 43: 345-53
- [139] Chen Y, Hou G, Jing M, et al. Genomic analysis unveils mechanisms of northward invasion and signatures of plateau adaptation in the Asian house rat. *Mol Ecol*, 2021, 30: 6596-610
- [140] Fan Y, Ye MS, Zhang JY, et al. Chromosomal level assembly and population sequencing of the Chinese tree shrew genome. *Zool Res*, 2019, 40: 506-21
- [141] Yang J, Wang ZL, Zhao XQ, et al. Natural selection and adaptive evolution of leptin in the *ochotona* family driven by the cold environmental stress. *PLoS One*, 2008, 3: e1472
- [142] 杨扬, 陈建国, 宋波, 等. 青藏高原冰缘植物多样性与适应机制研究进展. *科学通报*, 2019, 64: 2856-64
- [143] 蒋志刚. 探索青藏高原生物多样性分布格局与保育途径. *生物多样性*, 2018, 26: 107-10