

DOI: 10.13376/j.cbls/20250130

文章编号: 1004-0374(2025)10-1350-10

基因组时代我国濒危兽类物种界定研究进展

谷桐桐*, 朱万龙

(云南师范大学生命科学学院, 昆明 650500)

摘要: 濒危兽类的保护规划必须基于对物种数量、多样性和特有性的深入理解, 而这一理解只有在科学的分类学框架下才具备实际意义。物种界定作为现代生物学中最具争议的领域之一, 在“物种”概念的定义与应用的各个方面几乎都存在广泛分歧。近年来, 基因组学技术快速发展, 为解析物种多样性及濒危机制提供了前所未有的机遇。中国是世界上哺乳动物数量最多的国家之一, 拥有丰富的兽类资源, 包括大熊猫、白鱀豚、川金丝猴、藏羚羊等特有种和旗舰种。本文系统回顾了基于基因组学手段厘清我国濒危兽类分类争议的研究进展, 重点讨论了代表类群(食肉目、鳞甲目和鲸偶蹄目)在物种界定、演化历史以及遗传现状等方面的成果, 并展望了未来的发展趋势, 以期进一步推动我国濒危兽类多样性保护的发展。

关键词: 濒危兽类; 基因组学; 物种界定; 濒危机制; 多样性保护

中图分类号: Q953 **文献标志码:** A

Research advance on species delimitation of threatened mammals in China in the genomic era

GU Tong-Tong*, ZHU Wan-Long

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

Abstract: The conservation planning for threatened mammals must be based on a deep understanding of species number, diversity and endemism, which only has practical significance within a scientific taxonomic framework. Species delimitation is one of the most congested areas in modern biology, with widespread disagreement about almost every aspect of the definition and implementation of the "species" label. In recent years, the rapid development of genomics technology has provided unprecedented opportunities for analyzing species diversity and endangered mechanisms. China is one of the countries with the largest number of mammals in the world, possessing abundant animal resources, including endemic and flagship species such as Giant panda, Baiji dolphin, Snub-nosed monkey, and Tibetan antelope. This article systematically reviews the research advance on clarifying the classification disputes of threatened mammals in China based on genomics methods, focusing on the achievements of representative taxa (Carnivora, Pholidota, and Cetartidactyla) in species delimitation, evolution history, and genetic status, and looks forward to the future development trends, aiming to promote the conservation of threatened mammal diversity in China.

Key words: threatened mammals; genomics; species delimitation; endangered mechanism; biodiversity conservation

生物多样性是人类生存和发展最为重要的基础, 其中物种多样性在生物多样性中发挥了关键作

用, 保护规划必须基于对物种数量、多样性和特有性的良好理解^[1]。然而, 由于物种的形态学、生态

收稿日期: 2025-01-14; 修回日期: 2025-04-07

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

学和遗传学等特征在不同类群中表现各异, 导致物种定义和界定标准存在差异^[2-4], 并引发众多物种概念的提出与使用^[3, 5, 6]。比如一些进化生物学家将不存在生殖隔离的种群分类为同一物种, 即“生物学物种概念”(biological species)。但是, 生物学物种概念无法适用于无性生殖的生物, 且对于何种程度的“生殖隔离”可以作为不同物种的界定标准, 迄今尚未达成共识^[7]。之后提出的“系谱种”概念(genealogical species)(两个种群只有在“隔离时间足够长, 所有系谱学都一致”时才被认定为物种^[8])和“系统发育种”(phylogenetic species)概念(将“可通过特征状态的独特组合诊断的(有性)种群或(无性)谱系的最小聚集”认定为物种^[9]), 二者分别因为过于严格和过于松弛的性质而受到批判。因此, “什么是物种”“地球上有多少物种”等问题仍是科学界的前沿争论^[10]。为了尽可能准确地界定并保护生物多样性, 越来越多的学者提议将物种概念进行统一。在研究和保护实践中, 几乎所有的物种概念都认可“物种是独立的进化谱系”这一核心观点。

自20世纪以来, 随着人口的迅速增长, 人类经济活动不断加剧, 生物多样性受到了严重的威胁。据报道, 目前物种丧失的速度比自然灭绝速度快出约1 000倍^[11], 全球正面临第6次物种大灭绝的危机^[12, 13]。生物多样性丧失和生态系统退化已成为威胁人类生存与发展的重大风险, 成为21世纪最严峻的挑战之一^[14]。如何发现、识别以及保护物种成为全球范围内亟待解决的紧迫问题。

在全球生态系统中, 兽类是重要的生态功能群体^[15-17]。尽管我国兽类的研究起步较晚^[18], 但20世纪50年代以后, 我国陆生脊椎动物资源调查和利用工作逐步推进, 兽类学研究也取得了长足的发展。从早期的形态分类的厘定到近年来基于分子生物学手段的物种鉴定, 科研人员不断深化对兽类多样性的认识, 许多新的物种陆续被发现和描述^[19-21]。在被发现的同时, 随着保护生物学和生态学研究的兴起, 越来越多的兽类物种被列为国家重点保护对象, 尤其是一些濒危、特有物种的保护研究备受关注。根据《中国生物多样性红色名录》评估, 我国现有哺乳动物中26.4%的物种处于受威胁状态, 25%的特有兽类属于受威胁物种, 受威胁比例最高的目是灵长目、食肉目与鲸偶蹄目^[22]。国家重点保护野生动物名录(2024年)收录的兽类已达736种^[23], 包括大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、白鬃豚(*Lipotes vexillifer*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、藏

羚羊(*Pantholops hodgso*)等特有种和旗舰种的保护成效已成为全球生物多样性治理的重要指标。

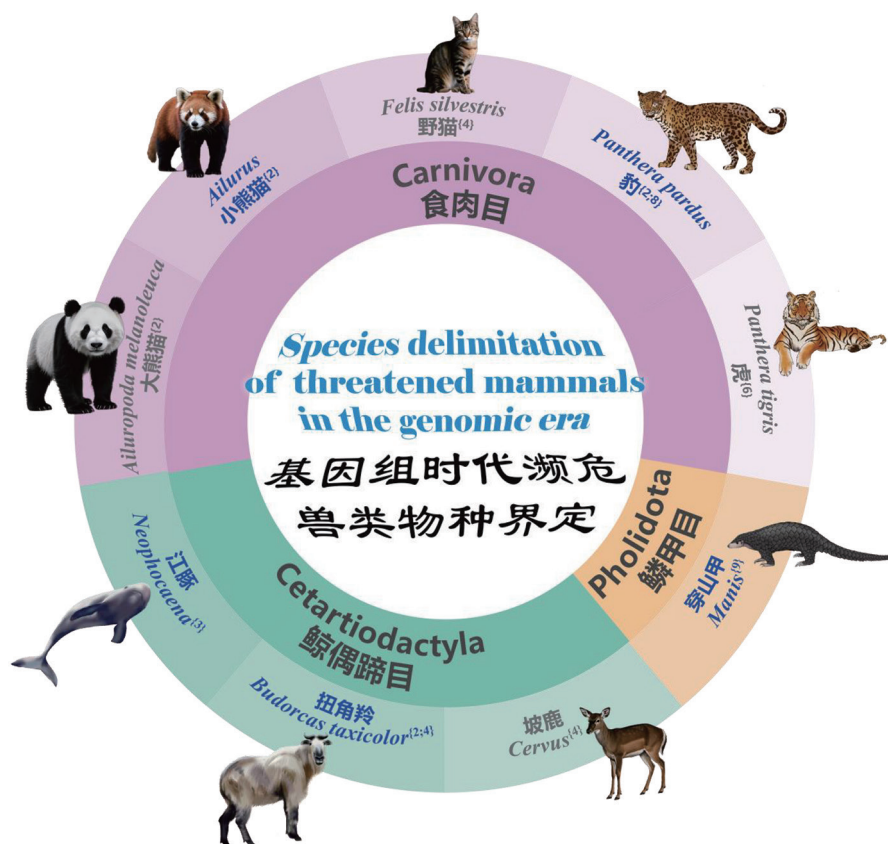
随着基因组学的快速发展, 基于基因组数据的物种多样性和保护研究已成为生物学领域的重要前沿方向^[24, 25]。基因组研究不仅厘清了争议物种的分类地位^[26-30], 还有助于揭示其濒危机制^[30-32], 为制定濒危物种保护策略开辟了新的视角和途径。本文就食肉目、鳞甲目、鲸偶蹄目三个类群分别论述我国濒危兽类物种界定方面的研究进展, 总结物种界定、演化历史以及遗传现状等方面的成果(图1), 并对未来濒危兽类的研究趋势进行展望。

1 食肉目

食肉目(Carnivora)的祖先起源于古近纪的古新世, 最早的化石记录表明其与其他哺乳动物类群分化较早^[33, 34]。至渐新世, 大部分现存的食肉目科已经出现, 并在新生代的多样化过程中保持繁荣, 广泛分布于全球不同生态环境中。现生食肉目包含两大亚目: 猫型亚目(Feliformia)和犬型亚目(Caniformia), 共计11科约280种, 是现生哺乳动物中的第5大目^[35]。在我国, 现存食肉目包括10科64种, 分布范围广泛, 涵盖了森林、草原、荒漠等多种生境, 仅鬣狗科未见分布^[36]。其中46种被列入国家重点保护动物(I级-19种, II级-27种), 6种被列入IUCN红色名录濒危等级, 17种被列入CITES附录I^[37]。

1.1 大熊猫

食肉目在哺乳动物的分类和演化研究中的重要地位, 其中大熊猫为我国的特有种, 被誉为“活化石”, 是世界生物多样性保护的旗舰物种^[21]。传统观点认为, 大熊猫的遗传多样性较低^[38, 39], 但是Wan等^[40]依据毛发颜色和颅齿形态, 将秦岭山系的大熊猫正式命名为秦岭亚种(*A.m.qinlingensis*)。之后Guang等^[41]通过对秦岭亚种和四川亚种(*A.m.melanoleuca*)的群体重测序研究确认了两个亚种间显著的遗传距离, 并且评估了2个亚种的分化时间发生在距今约1.0万~1.2万年前。最近大熊猫大规模的基因组测序研究也证实了该结论^[42]。亚种的分化是大熊猫这一物种遗传多样性的表现, 充分证明了大熊猫对自然环境极强的适应能力和旺盛的生命力, 证明其并不是一个“走向进化尽头”的物种^[43]。虽然大熊猫整体的近交和遗传多样性丧失问题并不严重, 但是秦岭亚种的近交和有害遗传突变的积累最为严重, 圈养大熊猫的近交水平和遗传负荷均低于野生大熊猫^[42], 表明科学的圈养谱系管理措施可



蓝色标识代表物种层面多样性的代表类群，灰色标识代表亚种层面多样性的代表类群，右上角的数字代表物种/亚种的数量，只有豹和扭角羚同时在物种和亚种水平上有广泛分歧，即{物种数;亚种数}。

图1 基因组时代我国濒危兽类物种界定研究中代表类群

以有效地降低近交水平，保护圈养个体良好的遗传进化潜力。因此，将人工繁育的大熊猫个体通过野化训练后，放归到存在灭绝风险的野外小种群内，能够有效补充种群个体，并参与野外小种群繁殖。这是保护野外小种群的重要手段之一。通过多年的努力，我国已成功放归了10只圈养大熊猫到野外，促进了小相岭和岷山南端的大熊猫小种群复壮。

1.2 小熊猫

小熊猫 (*Ailurus fulgens*) 种间的系统演化关系是食肉目研究中的一大难题。小熊猫是喜马拉雅山脉特有的濒危哺乳动物^[44, 45]，基于形态学和地理学上的差异被划分为2个亚种，甚至2个种——喜马拉雅小熊猫 (*A. fulgens*) 和中华小熊猫 (*A. styani*)^[46-48]。然而，由于缺乏遗传学证据，这一分类长期存在争议，直接影响了科学的保护管理。Hu等^[30]获取了小熊猫主要分布区的全基因组、Y染色体、线粒体基因组，结合形态学证据来全面划分物种、亚种和种群。结果发现小熊猫应划分为2个系统发生种，即喜马拉雅小熊猫 (*A. fulgens*) 和中华小熊猫 (*A. styani*)，

两者存在显著的遗传分歧，中华小熊猫经历了2次种群瓶颈和1次大规模的种群扩张，喜马拉雅小熊猫则经历了3次种群瓶颈和1次小规模种群扩张，它们在更新世倒数第二个冰期遭遇严重种群瓶颈后，开始发生分化。雅鲁藏布江最有可能是两个物种分化的地理边界，而不是传统认为的怒江^[49]，这也解释了之前发现的“传统的形态划分特征在地理分布上不完全一致”现象。同时，喜马拉雅小熊猫长期的群体瓶颈严重削弱了其遗传进化潜力，遗传多样性最低，遗传负荷较高^[30]，因此需要更多地关注其进化潜力的保护。

1.3 野猫

青藏高原特有的荒漠猫 (*Felis silvestris bieti*) 是世界上最鲜为人知的猫科动物之一，在IUCN濒危物种红色名录中列为易危，在我国被列为国家一级重点保护野生动物^[50]。它究竟是一个独立物种还是野猫 (*Felis silvestris*) 的一个亚种，以及它是否参与了家猫在东亚的驯化是世界家猫遗传领域的研究热点^[51-54]。近期基因组研究表明荒漠猫应当与分布

在欧洲地区的欧洲野猫 (*F.s.silvestris*)、分布在北非及近东地区的非洲野猫 (*F.s.lybica*)、分布在里海东部中亚地区的亚洲野猫 (*F.s.ornata*) 以及分布在非洲南部的南非野猫 (*F.s.cafra*) 一同被划分为野猫的亚种^[55]。不过由于荒漠猫、亚洲野猫和家猫的分歧时间已有 100 年以上, 该研究也为解决野猫类群的分类学争议提供了另一种可能, 即将所有野猫亚种提升为独立的物种, 从而维持荒漠猫的物种地位^[55]。但这一分类观点的可行性还需要获得所有野猫类群的基因组数据, 在全基因组层面进行深入的分析。此外, 荒漠猫、亚洲野猫和家猫 3 个支系间存在多次杂交事件, 荒漠猫在约 200 万年前至 100 万年前曾经历了一个较小的种群增长, 随后从约 100 万年前开始至数万年前, 其有效种群数量持续下降^[55]。这一发现有助于我们更好地了解家猫的起源、演化以及家猫与野猫之间的遗传关系。

1.4 豹

豹 (*Panthera pardus*) 是唯一仍然广泛分布在非洲和亚洲大陆的大型猫科动物^[56]。豹在我国分布广泛, 至少有 4 个亚种分布, 且华北豹 (*P.p.japonensis*) 是我国独有的亚种^[57]。自 1996 年以来, 其属内物种的分类地位备受关注, 豹究竟是 8 个亚种 (不包括阿拉伯亚种) 还是 9 个亚种分类一直争论不休^[57, 58]。Paijmans 等^[59]首次使用重测序方法对豹进行了全基因组水平的遗传分化研究, 结果发现现代豹清晰地划分为两个分支——非洲豹和亚洲豹, 两者在距今 50~60 万年前就已经分化, 而且分化之后没有再发生大规模杂交。亚洲豹在基因组水平上呈现出杂合度低, 距离隔离性强等特点, 遗传多样性仅为非洲豹的一半。在亚洲的几个豹亚种中, 种群数量越少, 遗传多样性越低, 比如远东豹 (*P.p.orientalis*) 的遗传多样性要比印度豹 (*P.p.fusca*)、爪哇豹 (*P.p.melas*) 都低^[60]。因此, 豹今后被拆分为非洲豹、亚洲豹两个物种是很有可能的。

最近, 郝宇波等^[61]基于全基因组 SNPs 的研究结果进一步确定了 8 个豹亚种, 支持将远东豹与华北豹合并为东亚豹 (*P.p.orientalis*)。东亚豹内部的遗传分化程度显著, 但遗传多样性较低, 密集的人类活动可能是这些遗传分化的主要原因。同时, 西藏南部与尼泊尔接壤地区的豹可能是一个独立的亚种——喜马拉雅豹 (*P.p.ssp.*), 作为一个长期未被发现的独立的遗传支系, 需要加强其种群和遗传多样性保护^[61]。此外, 豹的栖息地受到人类活动的严重影响, 栖息地破碎化对其构成了严重威胁, 急需

加强豹栖息地的保护和恢复, 以及破碎化栖息地之间扩散廊道的建设, 来促进豹种群之间的扩散和基因交流。近年实施的保护措施已显现初步成效, 比如以华北豹核心分布区山西和顺县为例, “生态立县”战略成功调整穿越栖息地的高速公路选址并驳回延伸至豹栖息地的工业项目申请, 构建的“政府-科研-公益”保护机制支撑该地形成全国华北豹关键的种源扩散通道。

1.5 虎

虎 (*Panthera tigris*) 是体型最大的猫科动物, 也是公认的野生动物保护的象征^[21, 62, 63]。我国境内原广泛分布有 5 个虎亚种: 孟加拉虎 (*P.t.tigris*)、印支虎 (*P.t.corbetti*)、东北虎 (*P.t.altacia*)、华南虎 (*P.t.amoyensis*) 以及已灭绝的里海虎 (*P.t.virgata*)^[64, 65]。然而, 自 20 世纪初以来, 栖息地丧失、破碎化和人类干扰使虎的数量急剧缩减, 野生虎种群的保护和恢复面临着极大的挑战^[66]。另一方面, 对虎种群的基因组多样性模式缺乏广泛的共识, 不同学者承认的亚种数量从 2 个到 6 个不等^[63, 67-71], 在一定程度上阻碍了全球将该物种从灭绝边缘恢复的努力^[72, 73]。此外, 更新世晚期的瓶颈 (约 11 万年前) 对检测虎亚种的形态特征提出了挑战^[63, 74, 75], 阐明种内进化的虎需要基因组尺度的分析。Luo 等^[63]通过基因组中的部分多样性位点信息将现存的 5 个亚种增加为 6 个亚种, 其中马来亚虎 (*P.t.jacksoni*) 与亚洲大陆种群不同, 具备独特的遗传特征, 并且亚种间的基因流动非常低, 证实了公认的地理单位^[31]。然而, 早期的线粒体 DNA 研究表明, 圈养华南虎的母系遗传信息存在不明来源的亚种间混杂, 使其分类问题尤为复杂^[63]。直到最近, Sun 等^[76]通过古 DNA 分析发现虎种群间的显著遗传差异, 确认了华南虎亚种的独特性, 进一步揭示了中国西南是一个更新世晚期的庇护所。这些研究解决了数十年来关于虎保护管理单元 (亚种) 划分的争议, 为世界虎的保护和重引进提供了科学依据。

除了虎种群的基因组多样性模式吸引了大多数目光外, 近交衰退和与其他虎亚种的杂交被认为在小型圈养华南虎种群中发生^[77-81]。因此, 华南虎现有遗传变异的基因组景观也引起了重视。比如 Wang 等^[82]对中国主要繁殖动物园收集的华南虎进行了全基因组重测序, 结果发现圈养华南虎与其他虎亚种的遗传混合有限, 其遗传多样性和近交水平略高于苏门答腊虎 (*P.t.sumatrae*)。尽管华南虎基因组中大多数高、中影响的有害突变在杂合状态下可

能被隐性等位基因掩盖,但这些突变在纯合状态下已有效从华南虎种群中清除。基于此,研究人员建议通过将不同基因组谱系的个体进行合并繁殖,以最大限度减少独特和关键遗传变异的进一步丧失^[82]。以上研究为这些极度濒危小熊猫科以及猫科动物的保护提供了理论指导和依据,有望成为继保护大熊猫之后的另一个案例。

2 鳞甲目

鳞甲目(Pholidota)仅包含穿山甲科(Manidae),是自然界中最具魅力、最神秘的类群之一。作为世界上非法贸易最严重的野生哺乳动物^[83-87],所有穿山甲均被列入IUCN濒危物种红色名录并于2020年由我国国家二级保护动物提升至一级^[88]。此前基于形态学和分子遗传学公认的有3属8种^[89-92]:非洲分布有四种非洲穿山甲(*Phataginus*属和*Smutsia*属),即树穿山甲(*P. tricuspis*)、长尾穿山甲(*P. tetradactyla*)、南非穿山甲(*S. temminckii*)和大穿山甲(*S. gigantea*),亚洲分布有四种亚洲穿山甲(*Manis*属),包括中华穿山甲(*M. pentadactyla*)、马来穿山甲(*M. javanica*)、印度穿山甲(*M. crassicaudata*)和菲律宾穿山甲(*M. culionensis*)。中国境内曾广泛分布有2种,即中华穿山甲和马来穿山甲^[93],均被列入IUCN红色名录极度濒危等级及CITES附录I。

最近发现的第九种穿山甲^[27, 94, 95]和其他新发现种群^[95-99]提供的证据表明,之前的研究低估了穿山甲的多样性。具体而言,研究人员最初在对香港海关罚没的穿山甲鳞片的线粒体DNA研究中发现可能存在一个新的穿山甲物种^[100, 101]。然而,后续一直没有该类群报道。直到Gu等^[27]广泛收集了所有已知的穿山甲物种和可能的新物种样品,开展了大规模的群体基因组学分析,结果支持这一新发现的类群是不同于目前已知的所有8个穿山甲物种的新物种。该物种受更新世冰川作用和近期人类活动的影响,经历了两次瓶颈效应,表现为与已知穿山甲物种不同的进化历史。此外,新物种在所有穿山甲物种中呈现出相对较低的遗传多样性、较高的近交水平和有害突变积累,提示其种群数量较少,演化潜力低,与其他穿山甲物种一样面临类似的生存困境。之后Heighton等^[94]和Li等^[95]分别基于全基因组单拷贝直系同源基因和全基因组SNPs、线粒体基因组及头骨形态学得出了类似的结论。这对于保护主义者和政策制定者来说是一个警告,特别是那些关注亚洲穿山甲种群的人^[27]。

3 鲸偶蹄目

鲸偶蹄目(Cetartiodactyla)由原来的植食性偶蹄目(Artiodactyla)和鲸目(Cetacea)组成^[37]。其中79种被列入国家重点保护动物(I级-41种,II级-38种),14种被列入IUCN红色名录濒危等级(濒危-11种,极度濒危-3种),30种被列入CITES附录I。我国对鲸偶蹄目多样化与保护研究主要集中在区域特有的类群,近期的研究初步解析了中国长江及其支流淡水豚类^[102]以及亚洲高原^[32]和热带^[103]有蹄类动物的演化历程。

3.1 江豚

中国水域分布的鲸类共有38种^[21, 104],国内鲸类的多样性研究主要集中在江豚(*Neophocaena*)。江豚是一群小型鲸类动物,传统上,江豚被归为一个单一的物种^[105],包括印太江豚(分布于印度洋沿海及其附近海域)、长江江豚(分布于中国长江流域的淡水环境)和东亚江豚(分布于南海、黄海及日本海的海水环境)3个地理种群。其中长江江豚可能是唯一生活在长江的鲸类动物^[102]。调查显示长江江豚的种群规模约为1000只^[106],每年的数量下降约13.7%^[107]。因此,自2013年以来,它被IUCN认为是极度濒危物种,如果不紧急采取有效的保护措施,它可能最终灭绝^[102]。基因组研究显示,江豚的3个地理种群至少在过去5000年内无基因交流,已完全生殖隔离并显著分化为3个独立物种:长江江豚(*N. asiaeorientalis*)、东亚江豚(*N. sunameri*)和印太江豚(*N. phocaenoides*)^[103],不支持此前的3亚种假说^[105, 108]和2物种假说^[109]。如果长江江豚灭亡,一个物种将彻底消失,并且长江江豚与海洋江豚的显著分化及其独立物种地位的揭示,将进一步凸显长江江豚在长江生物多样性与生态系统保护中的旗舰物种地位和极为特殊的保护重要性。于是《国家重点保护野生动物名录》于2021年将长江江豚由国家二级保护野生动物升为国家一级。长江开始全流域禁渔,随着长江岸线整治、水污染防治等一系列生态行动的推进,长江的水生态保护进入了一个全新阶段。目前,在长江的某些区域,江豚已开始出现恢复性增长。比如,在石首天鹅洲、洪湖新螺两个迁地保护区,江豚的数量已经有100多头。

3.2 扭角羚

扭角羚(*Budorcas taxicolor*)起源于亚洲大陆北部,主要产于我国,但长期以来,随着自然环境的不断恶化和人类活动的持续影响,扭角羚的栖息地

遭到了严重的破坏, 致使扭角羚种群数量急剧下降, 栖息地也逐渐缩小和破碎化, 目前仅存在于喜马拉雅-横断-秦岭地区^[110, 111], 已被我国列为 I 级保护动物, 并收录在 CITES 附录 I 中。基于形态学上的差异和地理分布, 以往的研究提出了 3 种可能的分类学分类: 4 个亚种^[112, 113]; 3 个物种和 2 个亚种^[114]; 4 个物种^[115]。Yang 等^[32]对覆盖现生扭角羚所有亚种的 75 份样品进行全基因组重测序。物种界定最佳模型显著支持 2 个物种的划分, 即喜马拉雅扭角羚 (*B.taxicolor*) 和中华扭角羚 (*B.tibetana*), 并明确了它们的分布边界: 怒江-澜沧江-金沙江, 表明河流在羚牛物种形成过程中发挥着重要的作用。二者约在更新世倒数第二个冰期 (23 万年前) 发生分离, 演化历史明显不同。遗传证据进一步支持喜马拉雅扭角羚分为高黎贡亚种 (*B.t.taxicolor*) 和不丹亚种 (*B.t.whitei*), 地理分界线为雅鲁藏布江; 中华扭角羚可分为秦岭亚种 (*B.t.bedfordi*) 和四川亚种 (*B.t.tibetana*), 地理分界线是嘉陵江, 而不是白龙江, 从而排除了以前仅基于形态学证据提出的 3 种分类学观点。此外, 喜马拉雅扭角羚的遗传多样性整体高于中华扭角羚。相比其他 3 个亚种, 中华扭角羚秦岭亚种的基因组多样性最低, 而连锁不平衡水平、近交水平、有害变异占比最高, 说明秦岭亚种应得到优先的遗传管理与保护。就喜马拉雅扭角羚而言, 不丹亚种基因组多样性较低, 近交水平和有害变异占比较高, 应得到优先保护^[32]。

3.3 坡鹿

坡鹿 (*Rucervus eldii*) 是亚洲热带森林和干旱低地过渡区域的特有有蹄类。这一物种公认包括 3 个亚种——指名亚种 (*R.eldii*) 分布在印度的曼尼普尔, 缅甸亚种 (*R.e.thamin*) 分布在缅甸的德林达依山脉低地, 泰国亚种 (*R.e.siamensis*) 则分布在柬埔寨、老挝、越南、泰国, 以及中国的海南岛^[116]。所有残存的种群现在都很小并受到威胁, 越南和泰国的种群现在被认为已经灭绝^[103]。坡鹿海南种群被视为一个岛屿特有的亚种 *R.e.hainanus*, 还是属于泰国亚种的一个种群的争论已经持续了一个多世纪。为了阐明海南坡鹿的分类地位, Zheng 等^[103]通过全基因组重测序技术对中国海南、老挝和柬埔寨的坡鹿个体开展了保护基因组分析。研究结果显示海南种群与柬埔寨种群分化明显, 在更新世晚期 (2.7 万年前) 彼此分离, 结合海南坡鹿体型和鹿角差异, 说明海南坡鹿 (*R.e.hainanus*) 无论在表型还

是在遗传上均处于特殊的地位, 应当被列为一个独立的亚种。海南种群与柬埔寨种群的有效种群规模在过去的 200 年里均下降到 <200 只, 在过去的 10 代里, 虽然有所增加, 但依然不足 150 只。此外, 与柬埔寨种群相比, 海南种群的遗传多样性较低, 近交水平较高^[103], 提示其长期生存能力堪忧, 需要紧急、协调和科学的遗传管理, 以确保海南特有亚种的长期生存能力。

4 展望

随着基因证据的引入, 尤其是第二代基因组测序技术的兴起, 物种多样性的复杂性得以展现。曾被认为是单一物种的种群, 现在被证实由多个物种组成^[30, 32, 59, 102], 物种内部也发现了新的分类单元 (亚种)^[31, 32, 55, 61, 76, 103]。更令人瞩目的是, 以往未被识别的新物种得以揭示^[27], 基因组数据展现了跨越传统分类障碍的巨大潜力^[1]。然而, 目前物种多样性与保护的基因组学研究仍处于探索阶段, 基础理论和分析手段尚未完全成熟, 未来的发展仍面临巨大挑战。

首先, 由于保护资源是有限的, 通常合理的分类将有助于科学的保护管理^[30]。与传统物种概念相比, 进化生物学家设定的物种识别门槛相对较低, 常被批评为导致“分类膨胀”^[25, 117, 118]。基因组学的引入虽可减少单靠 DNA 条形码或少量分子片段数据导致的界定偏差, 但隐存多样性普遍存在, 仅靠遗传证据难以给出完整解析。因此, 需要整合形态、遗传及生态等多方面数据, 并借助高通量 3D 形态扫描、地理信息系统等新技术, 这将有力推动生物多样性的发现与分类^[119]。

人为活动导致濒危兽类种群严重减少和遗传侵蚀, 从而潜在生存能力不足得到了广泛报道^[97, 120, 121]。因此, 有必要结合古基因组学技术, 探讨遗传多样性的时空变化。此外, 整合遗传、生态和多学科数据集将促进对濒危物种灭绝风险的准确预测, 这可能有利于制定保护策略^[119, 122]。

通过对众多珍稀、濒危物种进行基因组测序和数据存储, 能够为物种保护和研究提供宝贵资源^[123]。目前我国已构建了涵盖大熊猫、朱鹮等物种在内的国家基因库, 但仍有大量物种的遗传信息尚未得到系统记录, 尤其是许多尚未被列入保护名录的特有种类仍然缺乏基因组数据, 可能导致种群状况被低估或未能准确界定物种身份, 进而影响其保护级别的评估。因此, 除了濒危物种的保护外, 未来的研

究应加强包括特有物种在内的基因组学研究,以全面评估我国珍稀兽类的保护需求。

虽然我们正在了解更多物种真正的多样性,但关于新描述的物种,仍然没有大量的信息,这意味着它们通常被列为信息缺失^[124]。这种信息滞后导致新界定类群的保护等级评估和栖息地管理策略远远落后于实际需求。要使这些物种摆脱数据不足的现状,亟须明确它们的分布范围、种群动态、偏好的栖息地类型以及面临的主要威胁。因此,在实践中,研究者应加强与保护实践者的合作,确保最新的分类研究能够及时转化为有效的保护措施,为这些物种提供更精准的管理和保护策略。

总之,基因组技术的应用为濒危兽类多样性与保护研究带来了前所未有的契机,但未来仍需在多样化数据整合、多组学技术引入以及遗传资源数据库建立方面不断突破,最终落实加强与保护实践者的合作,为濒危物种的长期保护奠定坚实基础。

[参 考 文 献]

- [1] Stanton DWG, Frandsen P, Waples RK, et al. More grist for the mill? Species delimitation in the genomic era and its implications for conservation. *Conserv Genet*, 2019, 20: 101-13
- [2] 张德兴. 为什么在物种概念上难以达成共识? 生物多样性, 2016, 24: 1009-13
- [3] 谢平. 浅析物种概念的演变历史. 生物多样性, 2016, 24: 1014-9
- [4] 王则夫, 刘建全. 基因组时代的物种形成研究. *遗传*, 2025, 47: 1-38
- [5] Hong DY. Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiv Sci*, 2016, 24: 979-99
- [6] Liu J. The integrative species concept and species on the speciation way. *Biodiv Sci*, 2016, 24: 1004-8
- [7] Wu CI. The genic view of the process of speciation. *J Evol Biol*, 2001, 14: 851-65
- [8] Avise JC. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxf Surv Evol Biol*, 1990, 7: 45-67
- [9] Wheeler QD. The phylogenetic species concept (sensu Wheeler and Platnick) [M] // *Species Concepts And Phylogenetic Theory: A Debate*. New York, USA: Columbia University Press, 2000: 55-69
- [10] Kennedy D, Norman C. What don't we know? *Science*, 2005, 309: 75-75
- [11] Pimm SL, Raven P. Extinction by numbers. *Nature*, 2000, 403: 843-5
- [12] Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 2011, 471: 51-7
- [13] Wake DB, Vredenburg V. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11466-73
- [14] Rands MR, Adams WM, Bennun L, et al. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science*, 2010, 329: 1298-303
- [15] 高红梅, 顾海峰, 李斌, 等. 青海祁连山地区兽类物种多样性及其分布型. *生态学报*, 2024, 44: 9974-88
- [16] 王善举, 魏建辉. 祁连山珍稀濒危野生动物保护战略研究. *甘肃林业科技*, 2009, 34: 62-5+75
- [17] 王德华, 魏辅文, 张知彬, 等. 中国兽类学四十年的发展及展望. *兽类学报*, 2021, 41: 483-6
- [18] 聂海娟. 秦岭小型兽类物种多样性及空间分布格局研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2024
- [19] 寿振黄. 三十年来我国的兽类学(1934-1964). *动物学杂志*, 1964, 6: 244-5
- [20] 夏武平. 我国五十五年来的兽类学. *动物学杂志*, 1989, 24: 45-9
- [21] 杨光, 田然, 徐士霞. 中国兽类遗传与进化研究进展与展望. *兽类学报*, 2021, 41: 591-603
- [22] Xie Y. Progress and application of IUCN Red List of Threatened Species. *Biodiv Sci*, 2022, 30: 22445
- [23] 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 等. 中国兽类名录 (2024 版). *兽类学报*, 2025, 45: 1
- [24] Shafer AB, Wolf JB, Alves PC, et al. Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends Ecol Evol*, 2015, 30: 78-87
- [25] Dufresnes C, Jablonski D. A genomics revolution in amphibian taxonomy. *Science*, 2022, 377: 1272
- [26] Chai J, Lu CQ, Yi MR, et al. Discovery of a wild, genetically pure Chinese giant salamander creates new conservation opportunities. *Zool Res*, 2022, 43: 469-80
- [27] Gu TT, Wu H, Yang F, et al. Genomic analysis reveals a cryptic pangolin species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2304096120
- [28] Fennessy J, Bidon T, Reuss F, et al. Multi-locus analyses reveal four Giraffe species instead of one. *Curr Biol*, 2016, 26: 2543-9
- [29] Nater A, Mattle-Greminger MP, Nurcahyo A, et al. Morphometric, behavioral, and genomic evidence for a new orangutan species. *Curr Biol*, 2017, 27: 3487-98
- [30] Hu YB, Thapa A, Fan H, et al. Genomic evidence for two phylogenetic species and long-term population bottlenecks in red pandas. *Sci Adv*, 2020, 6: eaax5751
- [31] Liu YC, Sun X, Driscoll C, et al. Genome-wide evolutionary analysis of natural history and adaptation in the world's tigers. *Curr Biol*, 2018, 28: 3840-9
- [32] Yang L, Wei F, Zhan X, et al. Evolutionary conservation genomics reveals recent speciation and local adaptation in threatened Takins. *Mol Biol Evol*, 2022, 39: msac111
- [33] Wang X, Tedford RH. Basicranial anatomy and phylogeny of primitive canids and closely related miacids (Carnivora, Mammalia). *Am Mus Novitates*, 1994, 3092: 1-34
- [34] Wesley-Hunt GD, Flynn JJ. Phylogeny of the Carnivora: basal relationships among the carnivoramorphans, and assessment of the position of 'Miacoidea' relative to Carnivora. *J Syst Palaeontol*, 2005, 3: 1-28
- [35] Nowak RM. Walker's mammals of the world [M]. 5th edition. Baltimore, USA: John Hopkins Press, 1991: 171

- [36] 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
- [37] 魏辅文. 中国兽类分类与分布[M]. 北京: 科学出版社, 2022
- [38] 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
- [39] 宿兵, 何光昕. 大熊猫遗传多样性的蛋白电泳研究. 科学通报, 1994, 8: 742-5
- [40] Wan Q, Wu H, Fang S. A new subspecies of Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) from Shaanxi, China. J Mammal, 2005, 86: 397-402
- [41] Guang X, Lan T, Wan QH, et al. Chromosome-scale genomes provide new insights into subspecies divergence and evolutionary characteristics of the giant panda. Sci Bull, 2021, 66: 2002-13
- [42] Lan T, Yang S, Li H, et al. Large-scale genome sequencing of giant pandas improves the understanding of population structure and future conservation initiatives. Proc Natl Acad Sci USA, 2024, 121: e2406343121
- [43] 魏辅文. 我国濒危哺乳动物保护生物学研究进展. 兽类学报, 2016, 36: 255-69
- [44] Roberts MS, Gittleman JL. *Ailurus fulgens*. Mamm Spec, 1984, 222: 1-8
- [45] Choudhury A. An overview of the status and conservation of the red panda *Ailurus fulgens* in India, with reference to its global status. Oryx, 2001, 35: 250-9
- [46] Thomas O. On the panda of Sze-chuen. Ann Mag Nat Hist, 1902, 10: 251-2
- [47] Pocock RI, Baker ES, Oates EW, et al. The Fauna of British India: including Ceylon and Burma. Nature, 1912, 78: 569
- [48] Glatston AR. Red Panda: Biology and Conservation of the First Panda [M]. Amsterdam, Netherland: Academic Press, 2010
- [49] Wei F, Feng Z, Wang Z, et al. Current distribution, status and conservation of wild red pandas *Ailurus fulgens* in China. Biol Conserv, 1999, 89: 285-91
- [50] Liu K, Han S, Yu H, et al. The evolutionary genetics, taxonomy, and conservation of the Chinese mountain cat. Biodiv Sci, 2022, 30: 22396
- [51] Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Roca AL, et al. The near eastern origin of cat domestication. Science, 2007, 317: 519-23
- [52] Kitchener AC, Würsten CB, Eizirik E, et al. A revised taxonomy of the Felidae: The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN/SSC Cat Specialist Group. Cat News Spec, 2017
- [53] Li G, Davis BW, Eizirik E, et al. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). Genome Res, 2016, 26: 1-11
- [54] Kitchener AC, Rees E. Modelling the dynamic biogeography of the wildcat: implications for taxonomy and conservation. J Zool, 2009, 279: 144-55
- [55] Yu H, Xing YT, Meng H, et al. Genomic evidence for the Chinese mountain cat as a wildcat conspecific (*Felis silvestris bieti*) and its introgression to domestic cats. Sci Adv, 2021, 7: eabg0221
- [56] Sunquist F. Wild Cats of the World [M]. Chicago, USA: The University of Chicago Press, 2002
- [57] Miththapala S, Seidensticker J, O'Brien SJ. Phylogeographic subspecies recognition in leopards (*Panthera pardus*): molecular genetic variation. Conserv Biol, 1996, 10: 1115-32
- [58] Uphyrkina O, Johnson WE, Quigley H, et al. Phylogenetics, genome diversity and origin of modern leopard, *Panthera pardus*. Mol Ecol, 2001, 10: 2617-33
- [59] Pajmans JLA, Barlow A, Becker MS, et al. African and Asian leopards are highly differentiated at the genomic level. Curr Biol, 2021, 31: 1872-82
- [60] Uphyrkina O, Miquelle D, Quigley H, et al. Conservation genetics of the Far Eastern leopard (*Panthera pardus orientalis*). J Hered, 2002, 93: 303-11
- [61] 郝宇波. 中国豹保护基因组学研究[D]. 保定: 河北大学, 2024
- [62] Luo SJ, Johnson WE, O'Brien SJ. Applying molecular genetic tools to tiger conservation. Integr Zool, 2010, 5: 351-62
- [63] Luo SJ, Kim JH, Johnson WE, et al. Phylogeography and genetic ancestry of tigers (*Panthera tigris*). PLoS Biol, 2004, 2: e442
- [64] 邱明江, 张明, 刘务林. 西藏南迦巴瓦峰地区孟加拉虎的初步研究. 兽类学报, 2006, 17: 1
- [65] 石俊松, 田存锋, 许继国, 等. 应用线粒体基因序列分析虎的进化关系. 华南农业大学学报, 2014, 35: 13-7
- [66] Luo SJ, Liu YC, Xu X. Tigers of the world: genomics and conservation. Annu Rev Anim Biosci, 2019, 7: 521-48
- [67] Goodrich J, Lynam A, Miquelle D, et al. *Panthera tigris* [M]. The IUCN red list of threatened species, 2015: 15955
- [68] Mazák V. *Panthera tigris*. Mamm Spec, 1981, 152: 1-8
- [69] Wilting A, Courtiol A, Christiansen P, et al. Planning tiger recovery: understanding intraspecific variation for effective conservation. Sci Adv, 2015, 1: e1400175
- [70] Wikramanayake E, Dinerstein E, Seidensticker J, et al. A landscape-based conservation strategy to double the wild tiger population. Conser Lett, 2011, 4: 219-27
- [71] Walston J, Robinson JG, Bennett EL, et al. Bringing the tiger back from the brink-the six percent solution. PLoS Biol, 2010, 8: e1000485
- [72] Tilson R, Nyhus PJ. Tigers of the world: the science, politics and conservation of *Panthera tigris* [M]. Amsterdam, Netherland: Academic Press, 2009
- [73] Luo SJ, Johnson WE, Martenson J, et al. Subspecies genetic assignments of worldwide captive tigers increase conservation value of captive populations. Curr Biol, 2008, 18: 592-6
- [74] Cho YS, Hu L, Hou H, et al. The tiger genome and comparative analysis with lion and snow leopard genomes. Nat Commun, 2013, 4: 2433
- [75] Xue HR, Yamaguchi N, Driscoll CA, et al. Genetic ancestry of the extinct Javan and Bali tigers. J Hered, 2015, 106: 247-57
- [76] Sun X, Liu YC, Tiunov MP, et al. Ancient DNA reveals genetic admixture in China during tiger evolution. Nat Ecol Evol, 2023, 7: 1914-29

- [77] Tilson R, Traylor-Holzer K, Jiang QM. The decline and impending extinction of the South China tiger. *Oryx*, 1997, 31: 243-52
- [78] Guo J. Tigers in trouble: year of the tiger. *Nature*, 2007, 449: 16-8
- [79] Zhang W, Xu X, Yue B, et al. Sorting out the genetic background of the last surviving South China tigers. *J Hered*, 2019, 110: 641-50
- [80] Keller LF, Waller DM. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17: 230-41
- [81] Hedrick PW, Garcia-Dorado A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue. *Trends Ecol Evol*, 2016, 31: 940-52
- [82] Wang C, Wu DD, Yuan YH, et al. Population genomic analysis provides evidence of the past success and future potential of South China tiger captive conservation. *BMC Biol*, 2023, 21: 64
- [83] Wu SB, Ma GZ, Tang M. The status and conservation of pangolins in China. *TRAFFIC East Asia Newsletter*, 2007
- [84] Challender DWS, Harrop SR, MacMillan DC. Understanding markets to conserve trade-threatened species in CITES. *Biol Conserv*, 2015, 187: 249-59
- [85] Nijmana V, Zhang MX, Shepherd CR. Pangolin trade in the Mong La wildlife market and the role of Myanmar in the smuggling of pangolins into China. *Glob Ecol Conserv*, 2016, 5: 118-26
- [86] Huang XQ, Newman C, Buesching CD, et al. Prosecution records reveal pangolin trading networks in China, 2014-2019. *Zool Res*, 2021, 42: 666-70
- [87] Choo SW, Chong JL, Gaubert P, et al. A collective statement in support of saving pangolins. *Sci Total Environ*, 2022, 824: 153666
- [88] 吴诗宝, 孙建坤, 岑鹏, 等. 国家一级保护动物中华穿山甲的种群现状及保护措施. *生物学通报*, 2023, 58: 9-14
- [89] Gaubert P, Antunes A. Assessing the taxonomic status of the *Palawan pangolin* *Manis culionensis* (Pholidota) using discrete morphological characters. *J Mammal*, 2005, 86: 1068-74
- [90] Gaudin TJ, Emry RJ, Wible JR. The phylogeny of living and extinct pangolins (Mammalia, Pholidota) and associated taxa: a morphology based analysis. *J Mammal Evol*, 2009, 16: 235-305
- [91] Gaubert P. Family Manidae. Hoofed Mammals [M]// Handbook of the Mammals of the World. Wilson DE, Mittermeier RA, eds. Barcelona, Spain: Lynx Edicions, 2011: 82-103
- [92] Gaubert P, Antunes A, Meng H, et al. The complete phylogeny of pangolins scaling up resources for the molecular tracing of the most trafficked mammals on earth. *J Hered*, 2018, 4: 341-59
- [93] 孔玥峤, 李晟, 刘宝权, 等. 2010-2020 年中华穿山甲在中国的发现记录及保护现状. *生物多样性*, 2021, 29: 910
- [94] Heighton SP, Allio R, Muriene J, et al. Pangolin genomes offer key insights and resources for the world's most trafficked wild mammals. *Mol Biol Evol*, 2023, 40: msad190
- [95] Li B, Lan T, Wang Q, et al. Large-scale population genomics of *Malayan pangolins* reveals deep diversification and a new species. 2023. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.08.07.548787v1>
- [96] Nash HC, Wirdateti, Low GW, et al. Conservation genomics reveals possible illegal trade routes and admixture across pangolin lineages in Southeast Asia. *Conserv Genet*, 2018, 19: 1083-95
- [97] Hu JY, Hao ZQ, Frantz L, et al. Genomic consequences of population decline in critically endangered pangolins and their demographic histories. *Natl Sci Rev*, 2020, 7: 798-814
- [98] Wei S, Sun S, Dou H, et al. Influence of Pleistocene climate fluctuations on the demographic history and distribution of the critically endangered Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*). *BMC Zool*, 2022, 7: 50
- [99] Wang Q, Lan T, Li H, et al. Whole-genome resequencing of Chinese pangolins reveals a population structure and provides insights into their conservation. *Commun Biol*, 2022, 5: 821
- [100] Zhang H, Miller MP, Yang F, et al. Molecular tracing of confiscated pangolin scales for conservation and illegal trade monitoring in Southeast Asia. *Glob Ecol Conserv*, 2015, 4: 414-22
- [101] Hu JY, Roos C, Lv X, et al. Molecular genetics supports a potential fifth Asian pangolin species (Mammalia, Pholidota, Manis). *Zool Sci*, 2020, 37: 538-43
- [102] Zhou X, Guang X, Sun D, et al. Population genomics of finless porpoises reveal an incipient cetacean species adapted to freshwater. *Nat Commun*, 2018, 9: 1276
- [103] Zheng C, Chen Q, Wong MHG, et al. Whole-genome analyses reveal the distinct taxonomic status of the Hainan population of endangered *rucervus eldii* and its conservation implications. *Evol Appl*, 2024, 17: e70010
- [104] 杨光, 徐士霞, 陈炳耀, 等. 中国海兽研究进展. *兽类学报*, 2018, 38: 572-85
- [105] Gao A, Zhou K. Growth and reproduction of three populations of finless porpoise, *Neophocaena phocaenoides*. Chinese waters. *Aquat Mamm*, 1993, 19: 3-12
- [106] Zhao X, Jay B, Taylor BL, et al. Abundance and conservation status of the Yangtze finless porpoise in the Yangtze River, China. *Biol Conserv*, 2008, 12: 141
- [107] Mei Z, Zhang X, Huang SL, et al. The Yangtze finless porpoise: on an accelerating path to extinction? *Biol Conserv*, 2014, 172: 117-23
- [108] Gao A. Geographical variation of external measurements and three subspecies of *Neophocaena phocaenoides* in Chinese waters. *Acta Theriol Sin*, 1995, 15: 81-92
- [109] Jefferson TA. Preliminary analysis of geographic variation in cranial morphometrics of the finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides*). *Raffles Bull Zool*, 2002, 10: 3-14
- [110] 曾治高, 钟文勤, 宋延龄, 等. 羚牛生态生物学研究现状. *兽类学报*, 2003, 23: 161-7
- [111] 李明, 蒙世杰, 魏辅文, 等. 羚牛的遗传多样性及其种群遗传结构分析. *兽类学报*, 2003, 23: 10-6
- [112] Ellerman JR, Morrison-Scott TCS. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946 [M]. London, UK:

- British Museum (Natural History), 1951
- [113] Wu J. Study of system and distribution of Chinese Takin (*Budorcas taxicolor Hodgson*, 1850). *Zool Res*, 1986, 7: 167-75
- [114] Richard L. Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum (Natural History). *Nature*, 1914, 94: 363
- [115] Groves C, Grubb P. Ungulate taxonomy [M]. Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press, 2011
- [116] Hussain SA, Angom S. A review on genetic status Eld's deer *ruervus EldII*: with nates on distribution, population status and future perspectives. *Octa J Environ Res*, 2013, 1: 65-76
- [117] Zachos FE. Species splitting puts conservation at risk. *Nature*, 2013, 494: 35
- [118] Zachos FE, Apollonio MB, Rmann EV, et al. Species inflation and taxonomic artefacts-A critical comment on recent trends in mammalian classification. *Mamm Biol*, 2013, 78: 1-6
- [119] Gu TT, Hu JY, Yu L. Evolution and conservation genetics of pangolins. *Integr Zool*, 2024, 19: 426-41
- [120] 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
- [121] Wang P, Burley JT, Liu Y, et al. Genomic consequences of long-term population decline in brown eared pheasant. *Mol Biol Evol*, 2021, 38: 263-73
- [122] Robinson JA, Kyriazis CC, Nigenda-Morales SF, et al. Thecritically endangered vaquita is not doomed to extinction by inbreeding depression. *Science*, 2022, 376: 635-9
- [123] Wei F, Huang G, Guan D, et al. Digital Noah's Ark: last chance to save the endangered species. *Sci China Life Sci*, 2022, 65: 2325-7
- [124] 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