

DOI: 10.5846/stxb201807251594

刘铸, 李博琦, 田新民, 李殿伟, 张隽晟, 金建丽, 王奥男, 王 訢, 李金旭. 东北亚地区鼯鼠科动物分子生态学的研究进展和展望. 生态学报, 2019, 39(19): - .

Liu Z, Li B Q, Tian X M, Li D W, Zhang J S, Jin J L, Wang A N, Wang Z Li J X. Current progress and prospects in the molecular ecology of Soricidae in Northeast Asia. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(19): - .

东北亚地区鼯鼠科动物分子生态学的研究进展和展望

刘 铸^{1,*}, 李博琦¹, 田新民^{1,2}, 李殿伟^{1,2}, 张隽晟¹, 金建丽¹, 王奥男¹, 王 訢¹, 李金旭¹

1 牡丹江师范学院生命科学与技术学院, 牡丹江 157012

2 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040

摘要: 在东北亚地区(中国的东北地区 and 内蒙古东北部、日本、朝鲜半岛、蒙古国、俄罗斯的远东地区)具有较为丰富的鼯鼠科类群。分子生物学方法的快速发展,使东北亚地区鼯鼠科动物分子生态学研究不断深入。本文对鼯鼠科动物的分子系统发育、遗传多样性和分子系统地理学等分子生态学内容进行了综述。并提出鼯鼠科动物分子生态学研究未来发展的 4 点展望:1) 东北亚地区第四纪冰期避难所的研究;2) 同域分布的鼯鼠科动物比较系统地理学研究;3) 中国东北地区鼯鼠科动物在东北亚分布区的系统地理学地位;4) 新型分子标记和分析方法的发展。

关键词: 鼯鼠科;分子生态学;东北亚地区

Current progress and prospects in the molecular ecology of Soricidae in Northeast Asia

LIU Zhu^{1,*}, LI Boqi¹, TIAN Xinmin^{1,2}, LI Dianwei^{1,2}, ZHANG Junsheng¹, JIN Jianli¹, WANG Aonan¹, WANG Zhu¹, LI Jinxu¹

1 College of Life Science and Technology, Mudanjiang Normal University, Mudanjiang 157012, China

2 College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: In Northeast Asia (Northeast China and the northeast of Inner Mongolia, Japan, the Korean Peninsula, Mongolia, and the Russian Far East), there are a wealth of species in the family Soricidae. In Northeast Asia, studies on the molecular ecology of the Soricidae have increased rapidly along with on going advances in molecular biology methods. In this study, we review the molecular phylogeny, genetic diversity, and molecular phylogeography of the Soricidae. Four expectations regarding future developments in the molecular ecology of Soricidae are proposed in this paper: (1) the study of Quaternary glacial refugia in Northeast Asia; (2) study of the comparative phylogeography of Soricidae distributed in the same region; (3) the phylogeographical status of Soricidae in Northeast Asia and Northeast China; and (4) the development of new molecular markers and new analytical methods.

Key Words: Soricidae; molecular ecology; Northeast Asia

鼯鼠科(Soricidae)隶属于鼯形目(Soricomorpha),具有两个亚科,即鼯鼠亚科(Soricinae)和麝鼯亚科

基金项目: 黑龙江省教育厅备案项目(1354ZD004, 1354PT005, 1354PT006);黑龙江省自然科学基金项目(C2017065);牡丹江师范学院项目(PT2018007)

收稿日期: 2018-07-25; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuzhu590@sohu.com

(Crocidae) [1]。在东北亚地区(中国的东北地区 and 内蒙古东北部、日本、朝鲜半岛、蒙古国、俄罗斯的远东地区)地处古北区的东端,通过白令地区与新北区相联系,多岛屿和半岛,具有较为丰富的鼯鼠科类群。鼯鼠亚科在东北亚地区只有鼯鼠属(*Crocidae*)分布,鼯鼠属大部分种类分布在热带和亚热带地区,因此东北亚地区并非其主要分布区,仅具有 7 种:大鼯鼠(*C. lasiura*)、山东小鼯鼠(*C. shantungensis*)、小鼯鼠(*C. suaveolens*)、西伯利亚鼯鼠(*C. sibirica*)、琉球鼯鼠(*C. ori*)、渡濑鼯鼠(*C. watasei*)和日本鼯鼠(*C. dsinezumi*) [1-4]。鼯鼠亚科在东北亚地区有水鼯鼠属(*Neomys*)和鼯鼠属(*Sorex*),鼯鼠亚科分布在亚洲、欧洲和北美洲,即全北界,因此东北亚地区是其重要分布区之一。水鼯鼠属在东北亚地区目前只发现有 1 个物种的分布,即水鼯鼠(*N. fodiens*) [2-6]。鼯鼠属在东北亚地区分布较为丰富,发现具有 13 个物种:大鼯鼠(*S. mirabilis*)、中鼯鼠(*S. caecutiens*)、远东鼯鼠(*S. isodon*)、苔原鼯鼠(*S. tundrensis*)、长爪鼯鼠(*S. unguiculatus*)、栗齿鼯鼠(*S. daphaenodon*)、细鼯鼠(*S. gracillimus*)、扁颅鼯鼠(*S. roboratus*)、姬鼯鼠(*S. minutissimus*)、日本鼯鼠(*S. shinto*)、本州鼯鼠(*S. hosonoi*)、弗兰格尔鼯鼠(*S. portenkoi*)和堪察加鼯鼠(*S. camtschatica*) [2-5, 7-12]。

鼯鼠科动物在东北亚地区具有较高的物种多样性,已有报道已经对该类群的宏观生态学进行了广泛研究 [13, 14]。随着分子生物学研究方法的迅速发展,在一定程度上,促进了东北亚地区鼯鼠科动物分子生态学研究不断深入,尤其是利用 mtDNA (mitochondrial DNA) 片段的研究,使得涉及东北亚地区鼯鼠科动物的分子系统发育、遗传多样性、分子系统地理有了更加科学和深入的理解。分子系统发育、遗传多样性和分子系统地理是分子生态学中最重要的组成部分,现就东北亚地区鼯鼠科动物在这 3 个领域的研究进行概述。

1 分子系统发育

分子系统学(molecular systematics)是在生物系统学(systematic biology)基础上产生的新生学科,生物系统学是研究生物多样性及生物间相互关系的一门科学。20 世纪中期,开始利用蛋白质电泳、DNA 杂交、基因序列差异等分子生物学手段对生物系统关系进行研究,生物系统学开始进入分子系统学阶段。东北亚地区的鼯鼠科动物的属级分化十分明显,因此针对该类群的研究主要集中在属下的系统发育问题。

1.1 水鼯鼠属分子系统发育

水鼯鼠属截止到目前只记录有 3 个物种,在东北亚地区只有水鼯鼠 1 个物种分布,已有分子系统学研究显示其与分布于亚洲南部的南水鼯鼠(*N. anomalus*)具有较近的系统发生关系,而与分布于欧洲南部外高加索地区的外高加索水鼯鼠(*N. teres*)系统发生关系较远 [15]。

1.2 鼯鼠属分子系统发育

鼯鼠属的属内形态特征较为近似,形态学分析进行一些物种区分存在一定难度,因此为了进一步深入分析属内的系统发育关系,大多学者利用线粒体 DNA 序列作为分子标记对鼯鼠属和鼯鼠属进行了分析。鼯鼠属的亚属分化问题一直存在争议,基于形态学研究认为应将鼯鼠属分为 3 个亚属:*Sorex*、*Microsorex* 和 *Otisorex* [16];基于核型分析认为鼯鼠属应分为 3 个亚属:XY₁Y₂性染色体复杂群体(*Sorex araneus-arcticus* group)、新北区群体(*Otisorex*)和除去性染色体复杂外的古北区群体(*Homalurus*) [17];基于同工酶分析和免疫学分析认为鼯鼠属应分为 3 个亚属:*Sorex*、*Otisorex* 和包括特氏鼯鼠(*S. trowbridgii*)在内的未命名亚属 [18, 19]。鉴于这些系统发生分歧,分子系统发育开始利用线粒体 DNA 序列作为分子标记对鼯鼠属进行了分析。Fumagalli 等利用 mtDNA 的细胞色素 b (Cytochrome, Cyt b) 基因较长的片段(1011 bp),对鼯鼠属的亚属分化问题做了较为系统的研究,认为主要分为新北区亚属(*Otisorex*)和古北区亚属(*Sorex*) [20]。该研究在一些物种的地理分布划分上还存在一些问题,例如:将苔原鼯鼠(*S. tundrensis*)归属于新北区物种,实际该物种为全北区物种 [21]。

近些年东北亚地区鼯鼠属物种水平的系统发育关系在逐渐得到关注,确定了一些物种的系统分化地位。Ohdachi 等利用 mtDNA 的 Cyt b 基因较短片段(402 bp)对东亚地区鼯鼠属物种的分子系统发生关系进行了分

析,探讨了文章所包含的 11 个类群的系统发生关系。进一步明确了分布于日本和萨哈林岛的中鼯鼠、日本鼯鼠(*S. shinto*)和 *S. sadonis* 之间的分子系统发生关系,中鼯鼠和日本鼯鼠是具有较近亲缘关系的两个独立物种,分布于日本本州和萨哈林岛的 *S. sadonis* 是日本鼯鼠的一个亚种^[22]。Fumagalli 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因较长的片段(1011 bp),对鼯鼠属的分子系统发生关系进行了分析,探讨了分布于东北亚地区的 5 种鼯鼠(中鼯鼠、远东鼯鼠、苔原鼯鼠、长爪鼯鼠、姬鼯鼠)的分子系统发生关系,发现中鼯鼠与日本鼯鼠存在较近的系统发生关系,长爪鼯鼠与远东鼯鼠存在较近的系统发生关系,苔原鼯鼠与高山鼯鼠(*S. alpinus*)存在较近的系统发生关系,可见该研究未涉及东北亚地分布的其他鼯鼠属物种(大鼯鼠、栗齿鼯鼠、细鼯鼠、扁颅鼯鼠、弗兰格尔鼯鼠和堪察加鼯鼠)^[20]。Ohdachi 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)对鼯鼠属的系统发生关系进行了分析,尽管各个物种的研究样本数较少,但涉及的物种较全,除弗兰格尔鼯鼠和堪察加鼯鼠外,其他在东北亚分布的物种都有分析^[15]。刘铸等在对中国东北地区的鼯鼠科动物进行分类研究时,利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列构建了系统发生树,分析结果与 Ohdachi 等分析结果类似,系统发生树显示大鼯鼠是较为特化的物种,中鼯鼠与日本鼯鼠存在较近的系统发生关系,长爪鼯鼠远东鼯鼠存在较近的系统发生关系,姬鼯鼠与本州鼯鼠(*S. hosonoi*)存在较近的系统发生关系^[9]。

1.3 麝鼯属分子系统发育

麝鼯属的物种由于其种内形态学差异较大,种间形态学区分度不高,导致物种层面的系统发生关系存在很多问题,形态学、同工酶和核型分析在解决该问题显现出一定局限性^[23-26]。近些年随着分子系统发育研究的发展,解决了一些物种层面的系统发生关系存在的问题^[15, 27-29]。Motokawa 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因(402 bp)对东亚分布的 7 个物种进行分析,其中涉及东北亚分布的麝鼯属物种 5 个,系统发生树显示渡濑麝鼯与其他物种存在较为明显的分化,日本麝鼯与大麝鼯存在相对较近的系统发生关系^[30]。Han 利用相同的研究方法明确了韩国济州岛具有日本麝鼯的分布,该研究由于利用片段长度有限(402 bp),表现出臭鼯(*Suncus murinus*)归入麝鼯属分支^[31],这两个报道都存在物种分类上的问题,韩国没有小麝鼯分布,文中的该物种样本应该是山东小麝鼯。Ohdachi 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列对麝鼯属的系统发生关系进行了分析,证实了臭鼯的系统分化在麝鼯属的系统进化支之外;琉球麝鼯与其他东北亚分布的麝鼯属物种存在一定的分化;小麝鼯与西伯利亚麝鼯具有较近的系统发生关系,两者共同的进化分支表现出与山东小麝鼯具有较近的系统发生关系;日本麝鼯表现出了物种的独立分化,与之前的研究较为相似与大麝鼯存在相对较近的系统发生关系;分布于日本琉球岛的特有种渡濑麝鼯与广泛分布于东南亚地区的 *C. horsfieldii* 聚在一个进化支上,Cyt *b* 基因全序列似乎不能够将这两个物种的系统分化关系进行充分说明^[15]。

2 遗传多样性

生物多样性通常包括遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性三个水平。世界自然保护联盟(IUCN)将遗传多样性保护与生态系统多样性保护、物种多样性保护列为全球生物多样性保护的三个优先内容^[32]。遗传多样性(genetic diversity)是物种多样性和生态系统多样性的基础,也是生命进化和物种分化的前提,更是评价自然生物资源的重要依据。鼯鼠科具有如此之高的物种多样性,表明该类群在生态系统中发挥着重要的作用,鼯鼠科动物的遗传多样性研究通常包括种群的遗传多样性丰富程度和种群间或种群内部的遗传结构。

东北亚地区鼯鼠科动物的遗传多样性研究不是十分广泛,主要是由于一些物种在分布上密度很低,样本采集不是十分容易,专门的物种遗传多样性研究需要一定的种群数量,否则没有统计学意义。鼯鼠科分布于东北亚地区的鼯鼠属、麝鼯属、水鼯鼠属物种遗传多样性存在一定差异,鼯鼠属物种和麝鼯属物种遗传多样性丰富程度较高,水鼯鼠属遗传多样性丰富程度较低^[33-42]。水鼯鼠属在东北亚地区只有水鼯鼠 1 个物种分布,在截止到目前未见东北亚分布区水鼯鼠的遗传多样性报道,但具有水鼯鼠在欧洲分布区的遗传多样性报道,利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)作为分子标记,24 个样本仅获得 12 个单倍型^[34]。

2.1 避难所对遗传多样性的影响

动物遗传多样性是对未来不可预测环境变化适应的一种表现,同时遗传多样性又是对该物种经历了不同历史事件的结果。能够影响遗传多样性的历史事件很多,其中在第四纪冰期利用的避难所数量是一个重要因素,通常认为在第四纪冰期利用多避难所的物种遗传多样性要高于利用一个避难所的物种,利用多避难所的物种的遗传结构分化也较为明显。麝属物种小麝由于其在第四纪冰期利用多个避难所,导致目前遗传多样性较高,Dubey 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 较长片段(998 bp)对从欧洲到东北亚地区的小麝 143 个样本进行分析,获得 116 个单倍型^[43]。从欧洲到东北亚地区共形成 7 个进化分支,分布于东北亚地区蒙古的小麝与欧洲东部的小麝,在遗传结构上属于同一进化分支^[44]。鼯属物种姬鼯在第四纪冰期只利用了一个避难所(白令地区),Hope 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 较长片段(561—1140 bp)对分布于全北区的姬鼯遗传多样性进行分析,在 84 个样本中仅获得 37 个单倍型,分布于白令地区两侧的古北区和新北区姬鼯都分布在一个大的进化分支上,未显现明显的遗传分化^[42]。

2.2 地理隔离对遗传多样性的影响

历史的地理隔离事件同样也是影响遗传多样性的重要因素,通常历史的地理隔离事件多发生在物种分布区边缘的岛屿或半岛,使得边缘种群与中心种群出现遗传上的差异,在一定程度上提高了物种的遗传多样性,边缘种群与中心种群会出现遗传结构上的分化。朝鲜半岛是典型的历史地理隔离事件的实例,在第四纪冰期时黄海是陆地,小型哺乳动物可以从中国中部和东北部向朝鲜半岛扩散,第四纪冰期后凭借鸭绿江、长白山和图们江形成地理隔离。Koh 等对来自于韩国的 4 个大麝样本和来自于俄罗斯远东地区 5 个大麝样本,利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)作为分子标记进行分析,发现 8 个单倍型,遗传结构分析显示分布于韩国的大麝与分布于东北亚地区其他地区的大麝存在明显的遗传分化^[35]。Lee 等对来自于东亚的山东小麝 228 个样本进行分析,获得 98 个单倍型,遗传结构分析显示分布于东亚的山东小麝具有 5 个进化分支:广泛分布于东亚大陆上的进化分支;分布于中国台湾岛的进化分支;分布于朝鲜半岛的进化分支;分布于韩国南部的进化分支;分布于韩国济州岛的进化分支^[33]。

2.3 种间的竞争对遗传多样性的影响

在不同的生态群落中,一些物种经历了较好的历史进化成为了优势种,优势种通常遗传多样性较为丰富。在东北亚地区的泰加林中,中鼯在与其它鼯属物种相比处于优势^[9],刘铸等对中国东北地区的大兴安岭种群、小兴安岭种群和长白山种群,共 99 个样本 mtDNA 的 Cyt *b* 全序列进行分析,共获得 81 个单倍型,说明中国东北地区的中鼯整体遗传多样性较高^[38]。Ohdachi 等和 Koh 等在对俄罗斯的萨哈林岛、日本北海道、韩国济州岛等一些岛屿的中鼯研究中,尽管研究样本较少,但从获得的单倍型数量来看,均显示出了较高的遗传多样性^[37, 39-41]。Naitoh 和 Ohdachi 使用微卫星 DNA 标记研究中鼯种群的遗传多样性,也显示中鼯种群具有较高的遗传多样性^[45],具有较高的遗传多样性很可能是中鼯的一个共性特征。从遗传结构分析上来看,中鼯除了一些偏远岛屿由于与大陆隔离的原因,可能会产生进一步遗传分化,例如日本北海道和韩国济州岛。除上述两个岛屿分布的中鼯外,目前掌握的欧亚大陆分布的中鼯没有进一步的遗传结构分化^[37-41]。

2.4 种群扩张对遗传多样性的影响

物种经历了较好的历史种群扩张成为广布种,通常广布种的遗传多样性会高于局域种。中鼯和远东鼯是分布于古北区的广布种,细鼯和长爪鼯是只分布于东北亚地区的局域种。对东北亚地区的这 4 种鼯类群进行遗传多样性分析时发现,中鼯和远东鼯的遗传多样性高于细鼯和长爪鼯^[41]。Naitoh 和 Ohdachi 使用微卫星 DNA 标记研究中鼯和长爪鼯种群的遗传多样性,也显示中鼯种群的遗传多样性高于长爪鼯的遗传多样性,并且发现由于在岛屿上更容易发生遗传漂变,大陆分布长爪鼯种群的遗传多样性高于岛屿上分布的种群^[45]。

3 分子系统地理学

系统地理学 (Phylogeography) 是生物地理学 (Biogeography) 在不断发展过程中形成的一个重要分支。Avice 等首次将该分支研究领域命名为系统地理学,并定义系统地理学是研究物种间及物种内不同类群形成现有分布格局的历史原因和演化过程的一门科学^[46]。传统的系统地理学依赖于表型特征比较的研究可能会由于表型的趋同演化导致错误的结论,而基于分子水平,能够更加准确地界定物种的分布格局,有力地促使分子系统地理学 (Molecular Phylogeography) 形成并发展^[47]。近些年,分子系统地理学已经成为研究热点之一,关于北半球高纬度地区动物类群的报道逐年增加^[48-51]。鼯鼠科在东北亚地区具有如此之高的物种多样性,其分子系统地理学研究得到了关注。鼯鼠科分布于东北亚地区的鼯鼠属、麝鼯属、水鼯鼠属动物在第四纪冰期的各个冰期和间冰期经历有所不同,种群扩张时间不一致,分布区的地理隔离程度存在差异,分布区域的生态类型不同等因素,导致了目前的各个物种的分子系统地理格局。

3.1 第四纪冰期对系统地理格局的影响

第四纪冰期中的多次冰期与间冰期对物种形成、分布区演变、生物系统格局形成产生了重要影响^[52]。冰期时气候变冷,导致鼯鼠科动物的分布区向低纬度和低海拔地区退缩,并在地形复杂的区域形成的适宜栖息地斑块,这些适合鼯鼠科动物度过冰期的地域被称为冰期避难所 (refuge),不同避难所的种群在冰期时常保持隔离状态,从而促进了种群间的遗传分化。间冰期时气温回升,鼯鼠科动物从避难所向高纬度和高海拔地区扩张,即冰期后扩散,为已分化的种群提供了二次融合的机会,进而降低了遗传分化的水平^[53]。由于冰期间冰期的强度和ación不同,对各地域的影响程度存在差异,避难所分布和冰期后扩散的路径不尽相同,以及鼯鼠科动物各物种适应力不同,导致多样化的鼯鼠科动物生物系统格局。

Dubey 等利用 mtDNA 和核 DNA 对小麝鼯欧亚系统地理学进行了分析,研究的范围较广,从欧洲到东北亚地区,但缺少中东和地中海岛屿的样本,研究确定了 7 个大陆的主要明显的谱系,彼此分化的时间推测发生在新世至下更新世。最大的分支来自于从东欧到东北亚蒙古的地理分布 (*C. s. suaveolens*);西欧分支来源于伊比利亚半岛避难所 (*C. s. iculisma*) 和意大利-巴尔干半岛的避难所 (*C. s. mimula*);在东面,存在 3 个明显的系统地理学谱系,一个是来自于土耳其不确定的避难所亚种谱系,一个是分布于高加索山脉西南部谱系 (*C. s. gueldenstaedtii*),一个是分布于高加索山脉东南部谱系 (*C. s. caspica*)^[44]。Dubey 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因较长序列 (998 bp) 进一步对小麝鼯的中东和地中海岛屿的分子系统地理学进行分析,发现分布于塞浦路斯谱系属于稀有的岛屿谱系,在该岛屿从更新世产生该谱系,一直存活到现在。克里特岛,科西嘉岛和梅诺卡 3 个谱系是在全新世时期从中东分别独立引进的谱系。在中东地区由于存在较多山脉的分裂阻隔,形成了明显的 4 个谱系,这 4 个谱系的接触区位于伊朗的中西部^[48]。Lee 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列 (1140 bp) 作为分子标记,分析亚洲东部分布的山东小麝鼯的分子系统地理分化,亚洲东部地区包括 3 个大的谱系,一个是亚洲东部大陆谱系,一个是韩国济州岛谱系,一个是韩国南部岛屿谱系。亚洲东部大陆谱系分有 3 个小的谱系,一个是朝鲜半岛的韩国谱系,一个是中国台湾谱系,再有就是分布于欧亚大陆其他地区的谱系。系统地理学推断朝鲜半岛大部分南部地区包括其岛屿在更新世期间扮演了避难所的重要角色^[33]。Hope 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 较长片段 (561—1140 bp) 对分布于全北区的姬鼯鼠系统地理分化进行分析,其中包括 Dokuchaev 将分布于美国阿拉斯加类群命名的物种阿拉斯加小鼯鼠 (*Sorex yukonicus*)。分析发现阿拉斯加小鼯鼠与广泛分布于欧亚大陆的姬鼯鼠存在较近的亲缘关系,应该是同一物种 (姬鼯鼠)。推测跨越白令陆桥,它们的分布区联系在一起,在更新世无冰区域连接亚洲和北美洲。白令陆桥是冰期的避难所,由于更新世间冰期的海平面上升断裂,当进入更新世冰期时又被连接起来。发现在两边大陆的姬鼯鼠存在较低分化,分布于阿拉斯加的姬鼯鼠与欧洲的姬鼯鼠是姊妹群关系,然而,在欧亚大陆和东北亚沿海地区谱系之间存在最大的分子系统地理学上的分化,但还未达到 2 个物种的分化程度^[42]。Ohdachi 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列 (1140 bp) 作为分子标记,对分布于日本的日本麝鼯进行分子系统地理学进行分析,发现日本麝鼯明显地分

成了 2 个谱系,一个是东部谱系,另一个是西部谱系,两个谱系在遗传上存在明显的分化,然而在日本中部地区并不存在地理和气候的隔离带,推测两个谱系存在较狭窄的共同分布区或不存在接触区^[49]。

3.2 种群历史扩张对系统地理格局的影响

种群历史扩张时间会给动物分子系统地理格局带来重要影响。在以往的东北亚地区分布的鼯鼠科物种分子系统地理学研究中可以分为两种类型,一种类型是物种的各个种群表现出遗传距离和地理距离正相关,另一种类型则表现出物种的各个种群表现出遗传距离和地理距离不相关^[37-42]。Hutchison 和 Templeton 诠释了种群分子系统地理格局的踏石模型 (stepping-stone model),认为在一个物种(种群)的分布区内,遗传距离和地理距离的关系能够很好的说明基因流和遗传漂变在物种的分布区扩张或扩散中的影响。也就是说如果遗传距离和地理距离表现出正相关,那么说明这个物种(种群)占据目前的分布区已经很长一段时间了,这段时间足可以使基因流和遗传漂变达到平衡。如果遗传距离和地理距离表现出无相关,种群扩张距今不是很久远,扩张后很快占据了目前的分布,这段时间还没能够使基因流和遗传漂变达到平衡^[51]。从已有的研究来看,苔原鼯鼠、姬鼯鼠细鼯鼠表现出遗传距离和地理距离明显的正相关^[21,41,42],表现出遗传距离和地理距离的正相关^[41],长爪鼯鼠和中鼯鼠遗传距离和地理距离明显的无相关^[37-41]。对于细鼯鼠和长爪鼯鼠东北亚的特有种来说,细鼯鼠表现出遗传距离和地理距离的正相关,但长爪鼯鼠无此现象,说明细鼯鼠存在于目前的分布区要早于长爪鼯鼠^[41],据对日本北海道两个物种的分子系统地理学显示长爪鼯鼠是一次性进入日本北海道,细鼯鼠至少 3 次进入日本北海道^[41]。对于广布种中鼯鼠来说,分布于现在的分布区要晚于苔原鼯鼠和姬鼯鼠^[41]。中鼯鼠欧亚分布区划分为 3 个分支,一个日本北海道的中鼯鼠构成的小谱系;另一个为韩国济州岛分布的中鼯鼠小谱系,第三个是欧亚大陆分布的中鼯鼠构成的大谱系^[38]。

3.3 地理障碍对系统地理格局的影响

地理障碍的出现是解释物种分布格局成因的前提条件,分布区的地理隔离程度也是动物分子系统地理格局重要的影响因素。尤其是发生在第三纪末期和第四纪中的诸多剧烈的地质事件对现存鼯鼠科动物的分布格局都有很大直接影响。在第四纪冰期时,朝鲜半岛通过当时为陆地的黄海与中国中部和东北部相连,第四纪冰期后凭借鸭绿江、长白山和图们江形成地理隔离。Koh 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)作为分子标记,分析韩国大麝鼯种群与相邻的俄罗斯远东种群之间的分子系统地理分化,发现韩国的大麝鼯和俄罗斯远东地区的大麝鼯为两个谱系,推测韩国的大麝鼯与俄罗斯远东地区的大麝鼯在包括末次冰盛期在内的很长时期都没有进行过遗传交流。目前的测序结果不支持当前认为大麝鼯为单系群的亚种分类理论,支持韩国大麝鼯是 *C. l. thomasi* 亚种的分类理论^[35]。Ohdachi 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)作为分子标记,对分布于中亚和东亚的西伯利亚麝鼯进行分子系统地理学进行分析,发现分布于东北亚蒙古的样本与分布于中亚存在一定的遗传分化,而分布于中亚的西伯利亚麝鼯内部不存在明显的遗传进一步分化^[49]。隔离不仅能使广布种产生地理系统分化,局域种也产生了一些分化,例如日本鼯鼠,在日本佐渡岛分布的日本鼯鼠产生了明显分化,这与佐渡岛的地质分化假说是一致的,在日本四国和本州分布的种群可能已经被隔离了,从而保持着了他们的祖先单倍型^[41]。

3.4 分布区域的生态类型对系统地理格局的影响

分布区域的生态类型同样也是动物分子系统地理格局重要的影响因素。有的物种的分布区的生态类型是多样化的,多样化的生境类型促进动物分子系统地理格局分化,有的物种的分布区的生态类型是单一的,单一的生境类型不利于分子系统地理格局产生分化。水鼯鼠属动物在东北亚地区只有水鼯鼠 1 个物种分布,水鼯鼠是半水生种类,其生境类型较为特殊并且单一。截止到目前未见东北亚分布区水鼯鼠的报道,但具有水鼯鼠在欧洲分布区的分子系统地理学报道,利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)作为分子标记,分析结果显示欧洲分布区的水鼯鼠,除分布于地理上具有较大距离的意大利南部卡拉布里亚(Calabria)和比利牛斯(法国)的两个单倍型与欧洲大陆其他单倍型存在一定的分子系统地理分化,欧洲大陆其他单倍型不存在进一步的分子系统地理分化^[34]。不同的鼯鼠科动物的生境选择是不同的,适应于不同生态类型的动物面对相

同的历史事件产生的分子系统地理格局也是不同的。分布于全北区的广布种苔原鼯鼠,由于其生活在更加干旱的草原和开阔地带,表现出与森林物种不同的分子系统地理学分析结果。Bannikova 等利用 mtDNA 的 Cyt *b* 基因全序列(1140 bp)和部分 CO I (657 bp) 基因序列进行分析,苔原鼯鼠被分成 5 个主要的线粒体 DNA 系统发生谱系。一个谱系是美国阿拉斯加谱系,另外还确定了 4 个古北区谱系:西部谱系(乌拉尔北部,哈萨克斯坦,西西伯利亚西南部),东部谱系(从外贝加尔东部和阿穆尔中部到楚科奇),中部的南部谱系(中西伯利亚,阿尔泰,准噶尔阿拉套山)和中部的北部谱系(北西伯利亚,雅库特中部)。5 个谱系的最近共同祖先在晚更新世。系统发育树种之间较高的遗传分化,表明所观察到的系统地理结构是由历史事件发生的,这些历史事件早于末次盛冰期。认为苔原鼯鼠在寒冷和干旱的情况下更具耐受性,在最后一个冰川的早期寒冷阶段进行了扩张,并且比其他大多数西伯利亚红齿鼯鼠更早地扩散到最近的距离,与森林物种相比,生活在苔原或开放栖息地相关物种的进化历史显示出重要差异^[50]。

4 研究展望

4.1 东北亚地区第四纪冰期避难所的研究

东北亚地区分布的鼯鼠科动物关于第四纪冰期避难所的研究,一直受到学者的关注,但目前只明确了 2 个物种的第四纪冰期东北亚地区的避难所:山东小麝鼯利用朝鲜半岛作为冰期避难所^[33];姬鼯鼠利用白令地区作为冰期避难所^[42]。白令地区和朝鲜半岛是经典的避难所,在东北亚地区是否还存在其他避难所有待探究。古北区和全北区广布物种也可能利用的不是东北亚地区的避难所,但也有可能这个物种利用多个避难所度过第四纪冰期,东北亚地区很可能存在避难所。东北亚地区分布的局域种应该利用的是东北亚地区的避难所。鼯鼠科物种主要是由于采样范围问题,导致大量物种目前还未对其第四纪冰期避难所进行探究,在此方面,未来应该针对不同物种对其主要分布区进行采样,特别是边缘种群进行采样,进一步探究其避难所问题。

4.2 同域分布的鼯鼠科动物比较系统地理学研究

目前多数报道是针对一个物种的分子系统地理学和遗传多样性的报道,然而不同遗传背景和生态习性的同域物种对相同地质历史环境的响应机制如何仍然缺乏研究。东北亚地区由于具有的鼯鼠科动物较为丰富,多数地区存在同域分布的鼯鼠科动物,因此选择模式的研究区域并不困难。然而,非优势物种的采样困难有必然联系。东北亚地区鼯鼠科动物与其他高纬度小型哺乳动物类似,繁殖集中在气候较温暖的几个月,进行连续几窝的繁殖,使得种群数量明显增加,进入深秋由于前一年出生个体死亡,种群数量急剧下降^[54]。尽管不同非优势物种的繁殖期和繁殖数量有所差异,但通常在秋季种群数量较大,采样时间最好集中在秋季进行。采样方法也会影响这些非优势物种样本的获得,铗捕法对于具有较低种群密度的非优势物种来说捕获率较低,建议利用陷阱法和诱管法^[55]。

4.3 中国东北地区鼯鼠科动物在东北亚分布区的系统地理学地位

中国东北地区鼯鼠科物种丰富,刘铸等在对中国东北地区进行鼯鼠科动物调查时,发现中国东北地区鼯鼠科动物包括麝鼯属 2 种:大麝鼯和山东小麝鼯;鼯鼠属 9 种:大鼯鼠、中鼯鼠、远东鼯鼠、苔原鼯鼠、长爪鼯鼠、栗齿鼯鼠、细鼯鼠、扁颅鼯鼠和姬鼯鼠。除此之外,还有水鼯鼠属的水鼯鼠存在^[6,56]。中国东北地区是上述多数物种在东北亚分布区的重要分布区。然而,由于中国东北地区鼯鼠科分类学研究存在相当长的一段空白研究期^[3,8-11],导致整体鼯鼠科生物学研究与东北亚其他国家相比滞后。已有东北亚地区鼯鼠科动物的分子生物学报道多数缺乏中国东北地区物种样本,从地理分布上看,已有的报道主要集中在俄罗斯远东、朝鲜半岛和日本,对中国东北地区呈环绕之势,可见明确中国东北地区鼯鼠科动物在东北亚分布区的系统地理学地位至关重要,是明确东北亚地区鼯鼠科动物分子生物学问题的关键。还有,中国东北地区是上述多数物种在东北亚分布区的最南端分布区,边缘种群是分子生态学研究的重点,尤其对于分子系统地理学来说。中国东北地区是马铁菊头蝠、花鼠和紫貂等哺乳动物的冰期避难所^[57-59],因此,进一步进行中国东北地区鼯鼠科动物分子生态学研究对探索其避难所具有一定意义。

4.4 新型分子标记和分析方法的发展

线粒体 DNA 分子标记在未来的分子生态学研究依旧会发挥着重要作用,特别应用在不方便跨国境采样的分子生物学研究中。利用线粒体 DNA 基因组作为分子标记进行分子生物学研究必将是未来的发展趋势,目前东北亚地区分布的鼯鼠属 7 个物种(大鼯鼠、中鼯鼠、远东鼯鼠、苔原鼯鼠、长爪鼯鼠、细鼯鼠、扁颅鼯鼠)^[60-66],麝鼠属 2 个物种(大麝鼠、山东小麝鼠)^[67, 68],以及水鼯鼠属水鼯鼠^[69],都已进行了线粒体 DNA 基因组报道。鼯鼠科近些年在不断筛选得到微卫星标记(microsatellite DNA, STR),这些引物将有助于利用微卫星作为分子标记开展了一些分子生物学研究^[45, 70-74]。目前诸多核基因位点在不断尝试应用于鼯鼠科动物分子生物学,未来多位点核基因标记也将是分子生物学研究主要发展方向之一。大规模的全基因组或简化基因组等技术不断降低成本,不断提高成熟度和实用性,将可能成为解决鼯鼠科动物分子生态学深层次的问题的良好途径。分子生物学分析方法在线粒体基因分析方面十分适用,在分析核基因的数据显得乏力,有待进一步发展。

参考文献(References):

- [1] Wilson D E, Reeder D A. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005.
- [2] Yudin B S. Nasekomoyadnye Mlekopitayushchie Sibiri (Insectivorous Mammals of Siberia). Novosibirsk: Nauka, 1989.
- [3] Smith A T, 解焱. 兽类野外手册. 陈延熹, 译. 长沙: 湖南教育出版社, 2009.
- [4] 蒋志刚. 哺乳动物多样性及地理分布. 北京: 科学出版社, 2015.
- [5] Hoffmann R S. A review of the systematics and distribution of Chinese red-toothed shrews (Mammalia: Soricinae). Acta Theriologica Sinica, 1987, 7(2): 100-139.
- [6] 王东风. 黑龙江省兽类新记录——水鼯鼠. 野生动物, 1993, (4): 22-23, 25-25.
- [7] 刘洋, 王昊, 刘少英. 苔原鼯鼠(*Sorex tundrensis*)在中国分布的首次证实. 兽类学报, 2010, 30(4): 439-443.
- [8] 刘铸, 杨茜, 解瑞雪, 刘欢, 金志民, 张新鹏. 扁颅鼯鼠(*Sorex roboratus*)在中国分布的证实. 兽类学报, 2016, 36(4): 459-463.
- [9] 刘铸, 张隽晟, 白薇, 刘欢, 解瑞雪, 杨茜, 金志民. 中国东北地区鼯鼠科动物分类与分布. 兽类学报, 2019, 39(1): 8-26.
- [10] 刘铸, 张隽晟, 孙悦欣, 杨茜, 金志民. 我国东北地区发现姬鼯鼠分布. 动物学杂志, 2017, 52(3): 514-520.
- [11] 刘铸, 解瑞雪, 刘欢, 金志民. 黑龙江省横道河子地区发现细鼯鼠(食虫目: 鼯鼠科). 动物学杂志, 2016, 51(3): 487-491.
- [12] 孙悦欣, 周永先, 吴小平, 马广仁. 长白山西南部食虫目初步调查. 动物学杂志, 1994, 29(2): 57-58.
- [13] Dokuchaev N E, Merritt J F, Churchfield S, Hutterer R, Sheftel B I. Reproduction of shrews (*Sorex*) in Siberia//Merritt J F, Churchfield S, Hutterer R, Sheftel B I, eds. Advances in the Biology of Shrews II. New York: Special Publication of the International Society of Shrew Biologists, 2005: 425-438.
- [14] Dokuchaev N E. Ecology of Shrews in North East Asia. Moscow: Nauka, 1990.
- [15] Ohdachi S D, Hasegawa M, Iwasa M A, Vogel P, Oshida T, Lin L K, Abe H. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. Journal of Zoology, 2006, 270(1): 177-191.
- [16] van Zyll de Jong C G. Handbook of Canadian Mammals: Marsupials and Insectivores. Ottawa: National Museum of Natural Sciences, 1983.
- [17] Ivanitskaya E Y. Comparative cytogenetics and systematics of *Sorex*: a cladistic approach//Merritt J F, Kirkland Jr G L, Rose R K, eds. Advances in the Biology of Shrews. Carnegie: Special Publication of Carnegie Museum of Natural History, 1994: 313-323.
- [18] George S B, Sarich V M. Albumin evolution in the Soricinae and its implications for the phylogenetic history of the Soricidae//Merritt J F, Kirkland G L, Rose R K, eds. Advances in the Biology of Shrews. Carnegie: Carnegie Museum of Natural History, 1994: 289-294.
- [19] Wojcik J M, Wolsan M. Evolution of Shrews. Białowieża, Poland: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 1998.
- [20] Fumagalli L, Taberlet P, Stewart D T, Gielly L, Hausser J, Vogel P. Molecular phylogeny and evolution of *Sorex* shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 1999, 11(2): 222-235.
- [21] Hope A G, Waltari E, Fedorov V B, Goropashnaya A V, Talbot S L, Cook J A. Persistence and diversification of the Holarctic shrew, *Sorex tundrensis* (Family Soricidae), in response to climate change. Molecular Ecology, 2011, 20(20): 4346-4370.
- [22] Ohdachi S, Masuda R, Abe H, Adachi J, Dokuchaev N E, Haukisalmi V, Yoshida M C. Phylogeny of Eurasian soricine shrews (Insectivora, Mammalia) inferred from the mitochondrial cytochrome b gene sequences. Zoological Science, 1997, 14(3): 527-532.
- [23] Vogel P, Maddalena T, Schembri P J. Cytotaxonomy of shrews of the genus *Crociodura* from Mediterranean Islands. Vie et Milieu, 1990, 40:

- 124-129.
- [24] Ruedi M. Phylogenetic evolution and biogeography of Southeast Asian shrews (genus *Crocridura*; Soricidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 1996, 58(2): 197-219.
- [25] Ruedi M, Vogel P. Chromosomal evolution and zoogeographic origin of southeast Asian shrews (genus *Crocridura*). *Experientia*, 1995, 51(2): 174-178.
- [26] Motokawa M, Hattori S, Ota H, Hikida T. Geographic variation in the Watase's shrew *Crocridura watasei* (Insectivora, Soricidae) from the Ryukyu Archipelago, Japan. *Mammalia*, 1996, 60(2): 243-254.
- [27] Iwasa M A, Ohdachi S, Han S H, Oh H S, Abe H, Suzuki H. Karyotype and RFLP of the nuclear rDNA of *Crocridura* sp. on Cheju Island, South Korea (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, 2001, 65(4): 451-460.
- [28] Ruedi M, Auberson M, Savolainen V. Biogeography of Sulawesi shrews: testing for their origin with a parametric bootstrap on molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1998, 9(3): 567-571.
- [29] Motokawa M. Reevaluation of the Orii's shrew, *Crocridura dsinezumi* orii Kuroda, 1924 (Insectivora, Soricidae) in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Mammalia*, 1998, 62(2): 259-268.
- [30] Motokawa M, Suzuki H, Harada M, Lin L K, Koyasu K, Oda S I. Phylogenetic relationships among East Asian species of *Crocridura* (Mammalia, Insectivora) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zoological Science*, 2000, 17(4): 497-504.
- [31] Han S H, Iwasa M A, Ohdachi S D, Oh H S, Suzuki H, Tsuchiya K, Abe H. Molecular phylogeny of *Crocridura* shrews in northeastern Asia: A special reference to specimens on Cheju Island, South Korea. *Acta Theriologica*, 2002, 47(4): 369-379.
- [32] 李昂, 葛颂. 植物保护遗传学研究进展. *生物多样性*, 2002, 10(1): 61-71.
- [33] Lee S J, Lee M Y, Lin L K, Lin Y K, Li Y C, Shin E H, Han S H, Min M S, Lee H, Kim K S. Phylogeography of the Asian lesser white-toothed shrew, *Crocridura shantungensis*, in East Asia: role of the Korean Peninsula as refugium for small mammals. *Genetica*, 2018, 146(2): 211-226.
- [34] Castiglia R, Annesi F, Aloise G, Amori G. Mitochondrial DNA reveals different phylogeographic structures in the water shrews *Neomys anomalus* and *N. fodiens* (Insectivora: Soricidae) in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2007, 45(3): 255-262.
- [35] Koh H S, Sheremetieva I, Jo J E, Sin D S, Kim J S, An N H. Genetic divergence of Korean *Crocridura lasiura* from a far-eastern Russian population (Soricomorpha; Mammalia): cytochrome *b* analyses. *Acta Theriologica Sinica*, 2014, 34(4): 381-386.
- [36] Koh H S, Kartavtseva I V, Lee B K, Kweon G H, Yang B G, Heo S W, In S T. A preliminary study on genetic divergence of the Asian lesser white-toothed shrew *Crocridura shantungensis* (Mammalia: Soricomorpha) in mainland Korea, adjacent islands and continental East Asia: cytochrome *b* sequence analysis. *Russian Journal of Theriology*, 2013, 12(2): 71-77.
- [37] Koh H S, Jang K H, In S T, Han E D, Jo J E, Ham E J, Jeong S K, Lee J H, Kim K S, Kweon G H. Genetic distinctness of *Sorex caecutiens hallamontanus* (soricomorpha; mammalia) from jeju island in Korea: cytochrome oxidase I and cytochrome *b* sequence analyses. *Animal Systematics, Evolution and Diversity*, 2012, 28(3): 215-219.
- [38] 刘铸, 柏阳, 王奥男, 杨茜, 金志民, 田新民, 李殿伟. 东北地区中鼯鼠(*Sorex caecutiens*)遗传多样性与分子系统地理学的研究. *兽类学报*, 2019.
- [39] Ohdachi S D, Abe H, Han S H. Phylogenetical positions of *Sorex* sp. (Insectivora, Mammalia) from Cheju Island and *S. caecutiens* from the Korean Peninsula, inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zoological Science*, 2003, 20(1): 91-95.
- [40] Ohdachi S D, Abe H, Oh H S, Han S H. Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in east Asia, with a description of a new subspecies from Cheju Island, Korea. *Mammalian Biology*, 2005, 70(6): 345-358.
- [41] Ohdachi S, Dokuchaev N E, Hasegawa M, Masuda R. Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Molecular Ecology*, 2001, 10(9): 2199-2213.
- [42] Hope A G, Waltari E, Dokuchaev N E, Abramov S, Dupal T, Tsvetkova A, Henttonen H, MacDonald S O, Cook J A. High-latitude diversification within Eurasian least shrews and Alaska tiny shrews (Soricidae). *Journal of Mammalogy*, 2010, 91(5): 1041-1057.
- [43] Dubey S, Cosson J F, Magnanou E, Vohralík V, Benda P, Frynta D, Hutterer R, Vogel V, Vogel P. Mediterranean populations of the lesser white-toothed shrew (*Crocridura suaveolens* group): an unexpected puzzle of Pleistocene survivors and prehistoric introductions. *Molecular Ecology*, 2007, 16(16): 3438-3452.
- [44] Dubey S, Zaitsev M, Cosson J F, Abdulkader A, Vogel P. Pliocene and Pleistocene diversification and multiple refugia in a Eurasian shrew (*Crocridura suaveolens* group). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 38(3): 635-647.
- [45] Naitoh Y, Ohdachi S D. Population genetic structure of *Sorex unguiculatus* and *Sorex caecutiens* (Soricidae, Mammalia) in Hokkaido, based on microsatellite DNA polymorphism. *Ecological Research*, 2006, 21(4): 586-596.
- [46] Avise J C, Arnold J, Ball R M, Bermingham E, Lamb T, Neigel J E, Reeb C A, Saunders N C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 489-522.

- [47] 董路, 张雁云. 鸟类分子系统地理学研究进展. 生态学报, 2011, 31(14): 4082-4093.
- [48] Koch M A, Kiefer C, Ehrich D, Vogel J, Brochmann C, Mummenhoff K. Three times out of Asia Minor: the phylogeography of *Arabis alpina* L. (Brassicaceae). Molecular Ecology, 2006, 15(3): 825-839.
- [49] Ohdachi S D, Iwasa M A, Nesterenko V A, Abe H, Masuda R, Haberl W. Molecular phylogenetics of *Crocidura* shrews (Insectivora) in east and central Asia. Journal of Mammalogy, 2004, 85(3): 396-403.
- [50] Bannikova A A, Dokuchaev N E, Yudina E V, Bobretzov A V, Sheftel B I, Lebedev V S. Holarctic phylogeography of the tundra shrew (*Sorex tundrensis*) based on mitochondrial genes. Biological Journal of the Linnean Society, 2010, 101(3): 721-746.
- [51] Hutchison D W, Templeton A R. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. Evolution, 1999, 53(6): 1898-1914.
- [52] Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 2000, 405(6789): 907-913.
- [53] Willis K J, Bennett K D, Walker D, Lister A M. The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 2004, 359(1442): 221-241.
- [54] Dokuchaev N E. Population ecology of *Sorex* shrews in North-East Siberia. Annales zoologici Fennici, 1989, 26(4): 371-379.
- [55] Churchfield S, Barber J, Quinn C. A new survey method for water shrews (*Neomys fodiens*) using baited tubes. Mammal Review, 2000, 30(3/4): 249-254.
- [56] 刘志涛, 曹雷, 李淑兰, 赵文阁. 水鼯鼠消化道 5-羟色胺阳性细胞的形态与分布. 动物学杂志, 2011, 46(6): 126-129.
- [57] Flanders J, Jones G, Benda P, Dietz C, Zhang S Y, Li G, Sharifi M, Rossiter S J. Phylogeography of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*: contrasting results from mitochondrial and microsatellite data. Molecular Ecology, 2009, 18(2): 306-318.
- [58] Lee M Y, Lisovsky A A, Park S K, Obolenskaya E V, Dokuchaev N E, Zhang Y P, Yu L, Kim Y J, Voloshina I, Myslenkov A, Choi T Y, Min M S, Lee H. Mitochondrial cytochrome *b* sequence variations and population structure of Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*) in Northeastern Asia and population substructure in South Korea. Molecules and Cells, 2008, 26(6): 566-575.
- [59] Li B, Malyarchuk B, Ma Z P, Derenko M, Zhao J P, Zhou X L. Phylogeography of sable (*Martes zibellina* L. 1758) in the southeast portion of its range based on mitochondrial DNA variation: highlighting the evolutionary history of the sable. Acta Theriologica, 2013, 58(2): 139-148.
- [60] Jin Z M, Liu Z, Ma J Z. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of the masked shrew (*Sorex caecutiens*) from China. Mitochondrial DNA Part B, 2017, 2(2): 486-488.
- [61] Liu Z, Tian X M, Jin J L, Jin Z M, Li D W, Zhang J S. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of the slender shrew (*Sorex gracillimus*) from China. Mitochondrial DNA Part B, 2017, 2(2): 642-644.
- [62] Liu Z, Tian X M, Jin Z M, Dong M, Zhang J S, Du J Y. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of the Ussuri shrew (*Sorex mirabilis*) from China. Mitochondrial DNA Part B, 2017, 2(2): 645-647.
- [63] Liu Z, Wang A N, Zhang J S, Yang X, Liu H, Jin Z M. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of flat-skulled shrew (*Sorex roboratus*) from China. Mitochondrial DNA Part B, 2017, 2(1): 369-371.
- [64] Liu Z, Bai W, Wang A N, Tian X M, Li D W. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of the taiga shrew (*Sorex isodon*) from China. Mitochondrial DNA Part B, 2018, 3(1): 466-468.
- [65] Xu C Z, Zhao S, Wu H L, Wu S Y, Zhang Z W, Wang B, Dou H S. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of tundra shrew (*Sorex tundrensis*) from China. Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27(4): 2354-2355.
- [66] Nikaido M, Kawai K, Cao Y, Harada M, Tomita S, Okada N, Hasegawa M. Maximum likelihood analysis of the complete mitochondrial genomes of eutherians and a reevaluation of the phylogeny of bats and insectivores. Journal of Molecular Evolution, 2001, 53(4/5): 508-516.
- [67] Kim H R, Park J K, Cho J Y, Park Y C. Complete mitochondrial genome of an Asian Lesser White-toothed Shrew, *Crocidura shantungensis* (Soricidae). Mitochondrial DNA, 2013, 24(3): 202-204.
- [68] Kim T W, Kim Y K, Oh D J, Park J H, Kim D, Adhikari P, Kim G, Park S M, Lee J W, Jung Y H, Oh H S, Han S H. Complete mitochondrial genome of the Ussuri white-toothed shrew *Crocidura lasiura* (Insectivora, Soricidae). Mitochondrial DNA Part A, 2017, 28(2): 216-217.
- [69] Liu Z T, Zhao W G, Liu P, Li S L, Xu C Z. The complete mitochondrial genome of Eurasian water shrew (*Neomys fodiens*). Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27(4): 2381-2382.
- [70] Balloux F, Ecoffey E, Fumagalli L, Goudet J, Wytenbach A, Hausser J. Microsatellite conservation, polymorphism, and GC content in shrews of the genus *Sorex* (Insectivora, Mammalia). Molecular Biology and Evolution, 1998, 15(4): 473-475.
- [71] Lugon-Moulin N, Brünner H, Wytenbach A, Hausser J, Goudet J. Hierarchical analyses of genetic differentiation in a hybrid zone of *Sorex araneus* (Insectivora: Soricidae). Molecular Ecology, 1999, 8(3): 419-431.
- [72] Wytenbach A, Hausser J. Microsatellites in *Sorex araneus* (Insectivora): highly polymorphic markers for population genetic studies within and between chromosomal races. Hereditas, 1996, 125(2/3): 177-181.

-
- [73] Lugon-Moulin N, Balloux F, Hausser J. Genetic differentiation of common shrew *Sorex araneus* populations among different alpine valleys revealed by microsatellites. *Acta Theriologica*, 2000, 45(S1): 103-117.
- [74] Handley L J L, Perrin N. Y chromosome microsatellite isolation from BAC clones in the greater white - toothed shrew (*Crocidura russula*). *Molecular Ecology Notes*, 2006, 6(1): 276-279.