DOI: 10.5846/stxb201912232763
贾功雪,丁路明,徐尚荣,方有贵,付弘赟,杨其恩.青藏高原牦牛遗传资源保护和利用:问题与展望.生态学报,2020,40(18):6314-6323.
Jia G X, Ding L M, Xu S R, Fang Y G, Fu H Y, Yang Q E.Conservation and utilization of yak genetic resources in Qinghai-Tibet plateau: problems and perspectives.Acta Ecologica Sinica,2020,40(18):6314-6323.

青藏高原牦牛遗传资源保护和利用:问题与展望

贾功雪[1,5],丁路明[2],徐尚荣[3],方有贵[1,5],付弘赟[4],杨其恩[1,5,*]

1 中国科学院西北高原生物研究所,中国科学院高原生物适应与进化重点实验室,西宁　810001
2 兰州大学生命科学学院,草地农业生态系统国家重点实验室,兰州　730000
3 青海省畜牧兽医科学院,西宁　810016
4 青海省畜牧总站,西宁　810008
5 中国科学院西北高原生物研究所,青海省动物生态基因组学重点实验室,西宁　810001

摘要:牦牛是青藏高原牧民生产生活中必不可少的特有家畜,对高原区域社会发展具有不可替代的价值。更为重要的是,作为青藏高原生态系统中的关键物种,牦牛对于高原生态文明建设的重要意义同样不容忽视。近年来,随着牦牛饲养数量增加,草地退化程度加剧,牦牛生产性能也在不断下降,青藏高原原有的土-草-畜循环和草畜平衡被打破,影响了青藏高原生态系统的协调、稳定发展。然而,目前我国的牦牛品种资源划分仍未完全明晰,关于牦牛生产性能退化的原因与提纯复壮的方法途径仍然有待研究。综述了高原生态环境对牦牛分布区域与数量变化的影响,不同地理条件下的牦牛品种划分,我国牦牛品种退化的现状与品种改良的策略与成效,以及牦牛遗传资源的基因组学研究进展,由此提出了针对我国牦牛遗传资源保护与开发利用的问题对策与研究展望。在未来的研究中,应科学评估放牧管理现状,建立牦牛遗传资源保护和利用体系,合理规划畜群结构并制定科学的生产管理措施,确定牦牛在维持草地生态系统稳定性中的作用机制,兼顾草地资源的生产与生态功能,最终实现草畜平衡。这为今后的牦牛科研工作和生产实践提供了重要参考。

关键词:牦牛;品种;遗传多样性;杂交改良;基因组

Conservation and utilization of yak genetic resources in Qinghai-Tibet plateau: problems and perspectives

JIA Gongxue[1,5], DING Luming[2], XU Shangrong[3], FANG Yougui[1,5], FU Hongyun[4], YANG Qi'en[1,5,*]

1 *Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining* 810001, *China*
2 *State Key Laboratory of Grassland Ecology, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou* 730000, *China*
3 *Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Xining* 810016, *China*
4 *Qinghai Animal Husbandry Station, Xining* 810008, *China*
5 *Qinghai Provincial Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001, *China*

Abstract: Yak is the livestock indispensable for people's production and life in Qinghai-Tibetan plateau. It is of irreplaceable significance to regional social development. And more critically, as a key species in the Qinghai-Tibet plateau ecosystem, the importance of yak to the ecological civilization construction on the Qinghai-Tibet plateau should not been neglected. In recent years, with the increased number of domestic yaks raised by herdsmen, grassland degradation is

基金项目:国家重点研发计划(2016YFC0501805);中国科学院战略性先导科技专项(XDA2005010406);青海省重点研发与转化计划(2017-NK-114);中国科学院科技服务网络计划(KFJ-STS-QYZD-113);中国科学院西部之光青年学者
收稿日期:2019-12-23;　　**修订日期**:2020-06-12
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yangqien@nwipb.cas.cn

gradually aggravated and the production performance of yaks is gradually declined in Qinghai-Tibetan plateau. This phenomenon breaks the normal circulation of soil, grass and animal and destroys the herbage-animal balance, which has a strong impact on the stable and harmonic development of ecological system in Qinghai-Tibet plateau. However, identification and classification of Chinese yak genetic resources are still not completed, and it is still to be studied that why the production performance of yak is declined continuously and how to carry out the purification and rejuvenation work. In this paper, we payed attention to the effect of plateau ecological environment on yak distribution area and quantity change, classification of yak breeds under different geographical conditions, current status of yak breed degradation, strategy and effectiveness of breed improvement. Moreover, we discussed advances in genomic research of Chinese yak genetic resources in recent years, to clarify the genomic regulatory mechanism of physiological characteristics of yak. Furthermore, we also put forward our opinions about problems and perspectives in protection and utilization of Chinese yak genetic resources. In future research, we should evaluate the current situation of grazing management scientifically, establish the protection and utilization system of yak genetic resources, optimize livestock structure and control livestock amount, formulate scientific production management measures, illuminate the function of yak in maintaining the stability of grassland ecosystem, synthesize productive and ecological function of grassland resources to achieve the herbage-animal balance. This review provides important reference for scientific research and production practice of yak in the future.

Key Words: yak; breed; genetic diversity; crossbreeding; genome

青藏高原作为地球第三极,具有丰富的生物多样性,是维持生态平衡的重要绿色保障,其天然草地面积约占中国草地的 1/3,是我国主要的畜牧业基地之一[1]。然而低温、低生产力使得高寒草地生态系统非常脆弱,对人类干扰非常敏感[2]。近几十年来,过度放牧使得土壤的碳库、氮库和植被的再生能力不断下降[3],导致青藏高原草地生态系统受到较为严重的破坏,以致出现不同程度的退化[4],从而形成恶性循环。因此,对以牦牛为代表的高原草食家畜进行放牧策略的调整是保护高寒草地生态系统的重要举措之一。

牦牛在生物学分类上属于偶蹄目牛科牛亚科牛属,是唯一起源于青藏高原且在高海拔地区繁衍至今的珍稀牛种。牦牛属于大型反刍动物,体格高大、躯体强健、四肢短粗、被毛厚密,心肺功能发达,采食性能好,抗逆性强,非常适应高原的恶劣环境[5]。作为青藏高原最为重要的畜种,牦牛的肉、乳、皮毛、粪便等均是牧民主要的生活与生产资料来源,是当地牧民生存的最基本条件之一,具有重要的经济生产功能。而作为高寒草地生态系统的重要一环,牦牛对于青藏高原生态安全的重要意义同样不容忽视。绝大多数牦牛生产都是采用传统的放牧方式,放牧过程中的踩踏、啃食等行为直接影响土壤成分以及牧草的生长状态,而超载放牧更会对草地承载力造成不可修复的破坏[6-7]。另一方面,放牧强度过大或过小都会导致野生动物种群的异常增长或下降,因此保持适宜的放牧强度也是维持野生动物种群平衡与青藏高原生态平衡的重要保障[8-9]。

现代牦牛主要包括野牦牛(Wild yak,*Bos mutus*)和家牦牛(Domestic yak,*Bos grunniens*)[10-11],二者拥有共同的祖先——原始牦牛[12]。原始牦牛在第三纪晚期(约 250 万年前)曾广泛分布于欧亚大陆东北部地区,至第四纪早期更新世则多集中在亚洲中北部、西伯利亚东部以及我国华北和内蒙古区域。随着青藏高原的隆起,迁徙至此的原始牦牛逐渐适应了高原的高寒、低氧、干旱的特殊环境,进化为如今的野牦牛。野牦牛主要生活在青藏高原海拔 4000—6000 m 的高山寒漠地带,角大而粗,全身覆有丰厚粗长的黑褐色被毛,背线、嘴唇、眼睑为灰白色或乳白色,体型比家牦牛大得多。野牦牛擅长攀高涉险,性猛机警,适应性强,属于优势型“原生亚种”。家牦牛则是古羌人在旧石器时代(约 1 万年前)由野牦牛饲养驯化而来,体型较小,性情温和,属于退化型“驯化亚种”[13]。

虽然家牦牛与野牦牛的生物学特性相近,生境上也多有重叠,但由于长期缺乏系统的品种选育,家牦牛生产性能出现了明显的下降。尤其随着牦牛养殖数量增加,草地承载能力下降,牧草资源与家畜资源双重退化的压力导致了各地超载放牧的普遍发生。这一恶性循环破坏了青藏高原人-草-畜的生态平衡,严重影响了高

寒草地生态系统的健康发展。因此,想要促进青藏高原退化草地恢复,实现草地生态功能与生产功能的协调,核心举措之一就是针对以牦牛为代表的高原草食家畜进行科学有效的遗传资源管理。通过构建适宜的家畜品种配置、营养补充和高效繁育的均衡生产调控模式,创建青藏高原畜牧业营养均衡生产体系,优化放牧管理,缓解草场压力,选择最适放牧强度,维持或增加草地植被的初级生产力[1],才能够更好地实现草畜营养平衡,充分发挥高寒草地生态系统的长板效应,为青藏高原经济发展和生态文明建设奠定理论和实践基础。

1 牦牛的分布区域与数量变化

1.1 野牦牛的分布区域与数量变化

野牦牛曾广泛分布于青藏高原及周边区域,包括中国西部、印度北部、尼泊尔、不丹、哈萨克斯坦、蒙古、俄罗斯南部等地[14-15]。然而近期资料显示,大部分地区的野牦牛濒临或已经灭绝,除尼泊尔西北部和印度拉达克地区还有极少量分布外,目前幸存的野牦牛绝大多数都生活在中国青藏高原区域。据估测,1995 年全球野牦牛成年个体数量约为 15000 头,其中西藏有 8000—8500 头、青海有 3200—3700 头、新疆有 2000—2500 头[14,16]。尽管随着保护力度的加大,我国可可西里、三江源、羌塘、阿尔金山等自然保护区的野牦牛群体逐渐保持稳定或有所回升,然而野牦牛的整体数量仍呈持续衰退趋势。据世界自然保护联盟(IUCN)濒危物种红色名录调查,2014 年全球野牦牛成年个体数量仅为 7500—9999 头,属于易危(Vulnerable C1)种群[17]。

1.2 家牦牛的分布区域与数量变化

与野牦牛的分布区域基本一致,全世界 95%以上的家牦牛也都集中在中国的青藏高原及周边区域,主要包括青海、西藏、四川、甘肃、新疆、云南等省(自治区)。以青海省与西藏自治区为例,建国后,随着我国社会经济的发展和生产力的恢复,牦牛养殖数量也逐渐增长,由 1959 年的 213 万头和 100 万头攀升至 1989 年的 446 万头和 412 万头。但是由于缺乏对草地资源利用的节制,高原草地退化现象普遍发生,传统放牧模式已经无力承载更多数量的草食家畜,此后的十年内牦牛增长态势逐渐放缓,甚至出现了下降(图 1)。

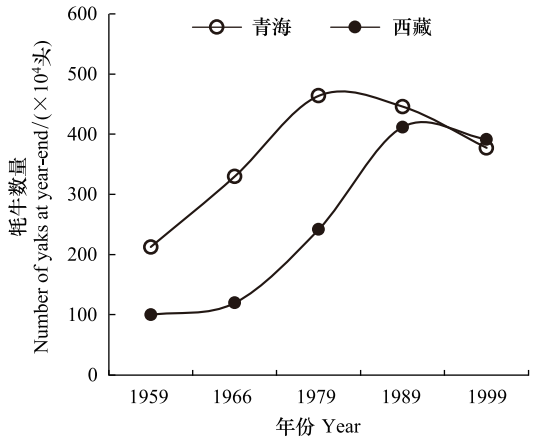

图 1 1959—1999 年以前中国青海省与西藏自治区牦牛数量变化

Fig.1 Dynamic change of yak numbers in Qinghai and Tibet from 1959 to 1999

而进入 21 世纪以来,随着国家对于畜牧产业结构的调整,我国牦牛产业逐步由单纯追求生产规模的增长转向高效率、高质量、精加工的发展模式。牦牛饲养逐步集中于青海、西藏、四川和甘肃四省(自治区)的牧区与半牧区,饲养模式也由传统的游牧向放牧与补饲相结合的方向转变,由数量增长向数量与质量均衡发展转变。据《中国畜牧兽医年鉴(2018)》统计,我国牧区与半牧区 2017 年末牦牛存栏量达到 1346.47 万头,其中青海(456.35 万头)、西藏(372.35 万头)、四川(369.29 万头)和甘肃(122.63 万头)四省(自治区)的牦牛存栏量就占到总数的 98.08%[18]。进一步分析四省(自治区)的牦牛数量变化,可以看到,除西藏牦牛数量还呈现出一定幅度的波动,各省(自治区)的牦牛数量均逐渐趋于稳定(图 2)。

为了进一步剖析生态环境对牦牛养殖的影响,我们统计了青海省 38 个县域单位 2009 年至 2018 年的牦牛存栏量。从区域环境上看,青海省的牦牛群体与植被覆盖类型的分布基本保持一致[19]。以草原和稀树灌木草原为主的青南牧区牦牛数量最多,其次是以草甸和草本沼泽为主的环湖地区和祁连山区也有较多牦牛分布,但以荒漠为主的柴达木盆地和以旱地为主的东部农业区并不适于放牧,牦牛数量也相对较少。从数量变化上看,位于青南牧区的玉树藏族自治州以及海西蒙古族藏族自治州南部牦牛数量逐年大幅攀升;海北、黄南、海南和果洛 4 个中部藏族自治州的牦牛数量基本保持持平或增长后回落的态势;而东部农业区的西宁市、

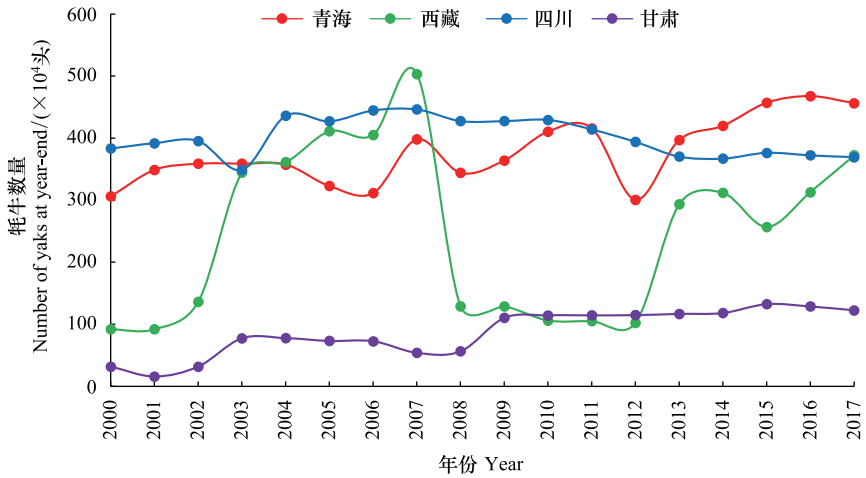

图 2　2000—2017 年青海、西藏、四川和甘肃的牦牛数量增速变化

Fig.2　Dynamic change of yak numbers in Qinghai, Tibet, Sichuan and Gansu from 2000 to 2017

海东市牦牛数量也随市场需求的提升有所增加(图 3)。牦牛数量整体上呈西南多东北少的态势,这可能与青海省畜牧产业结构和生态保护策略的调整有关。

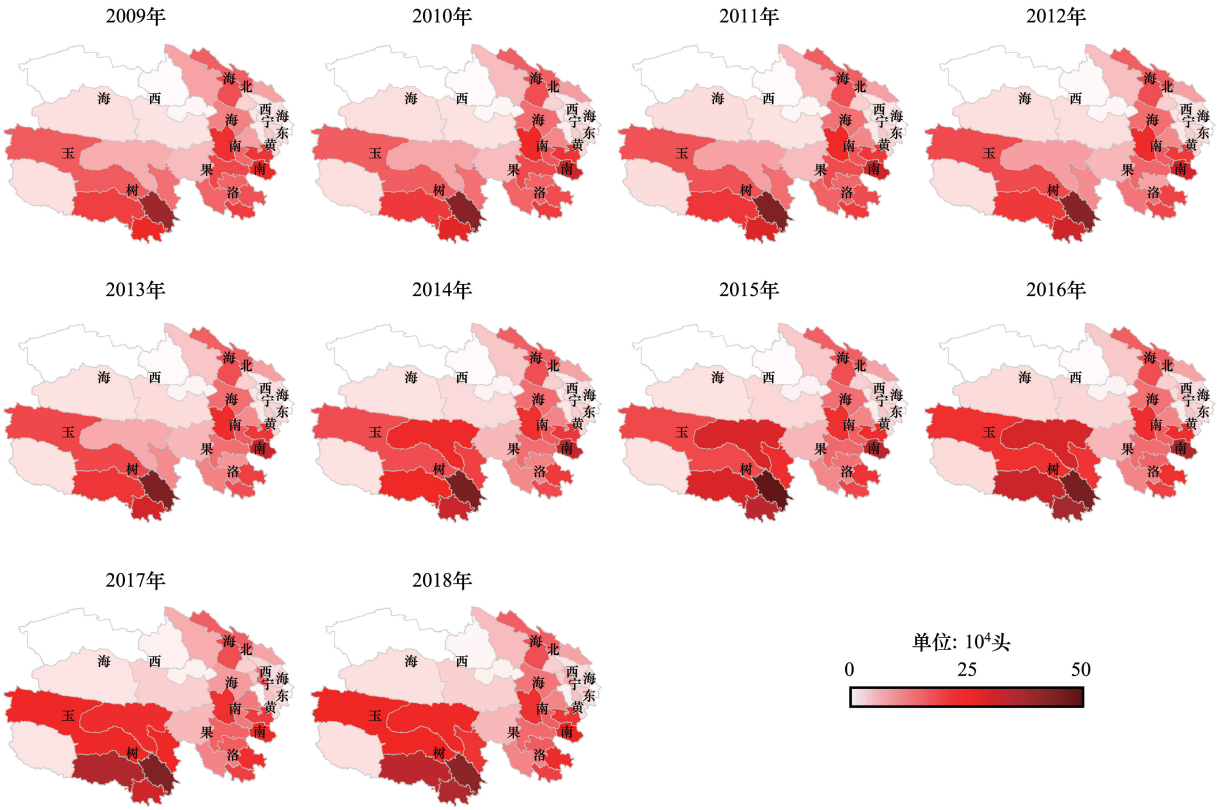

图 3　2009—2018 年青海省各县牦牛数量变化

Fig.3　Dynamic change of yak numbers at county level in Qinghai province from 2009 to 2018

2　牦牛的品种分类

与牦牛饲养规模一致,我国的牦牛物种多样性也居于世界首位。20 世纪 70 年代末至 80 年代初进行的

第一次畜禽种质资源普查共列出了 5 个地方品种(九龙牦牛、青海高原牦牛、天祝白牦牛、麦洼牦牛、西藏高山牦牛)[11]。2006 至 2010 年进行的第二次畜禽遗传资源调查新增了 7 个地方品种(木里牦牛、中甸牦牛、娘亚牦牛、帕里牦牛、斯布牦牛、甘南牦牛、巴州牦牛)和 1 个培育品种(大通牦牛)[20]。此后,国家畜禽遗传资源委员会于 2015 年新增了 1 个地方品种(金川牦牛),2017 年新增了 4 个地方品种(昌台牦牛、类乌齐牦牛、环湖牦牛、雪多牦牛),2019 年新增了 1 个培育品种(阿什旦牦牛)。这些牦牛品种的中心产区分布也与各省的牦牛养殖规模基本相符:青海 5 个、西藏 5 个、四川 5 个、甘肃 2 个、新疆 1 个、云南 1 个(图 4)。由于各个地区的地理条件不同,各地的牦牛品种也在长期演化中形成了自己独有的特色。例如,比一般牦牛多一对肋骨的金川牦牛在肉、奶等生产性能上更为优异[21-22];而最新的培育品种阿什旦牦牛则具有优良的无角性状,因此更适宜现代的舍饲化饲养[23]。

品种	中心产区
地方品种:	
1.天祝白牦牛	甘肃省武威市天祝藏族自治县
2.甘南牦牛	甘肃省甘南藏族自治州
3.麦洼牦牛	四川省阿坝藏族羌族自治州红原县
4.金川牦牛	四川省阿坝藏族羌族自治州金川县
5.昌台牦牛	四川省甘孜藏族自治州白玉县
6.九龙牦牛	四川省甘孜藏族自治州九龙县及康定市
7.木里牦牛	四川省凉山彝族自治州木里藏族自治县
8.中甸牦牛	云南省迪庆藏族自治州香格里拉市
9.西藏高山牦牛	西藏自治区东部高山深谷地区
10.类乌齐牦牛	西藏自治区昌都市类乌齐县
11.娘亚牦牛	西藏自治区那曲市嘉黎县
12.斯布牦牛	西藏自治区拉萨市墨竹工卡县
13.帕里牦牛	西藏自治区日喀则市亚东县帕里镇
14.巴州牦牛	新疆维吾尔自治区巴音郭楞蒙古自治州
15.青海高原牦牛	青海省昆仑山与祁连山交错的高寒地区
16.雪多牦牛	青海省黄南藏族自治州河南蒙古族自治县
17.环湖牦牛	青海省环湖地区半干旱草原和草甸草场
培育品种:	
18.大通牦牛	青海省西宁市大通种牛场
19.阿什旦牦牛	青海省西宁市大通种牛场

图 4 中国主要牦牛地方品种与培育品种分布

Fig.4 Distribution of native breeds and cultivated breeds of Chinese yaks

左侧为中国牦牛品种分布图,橘色序号标注的是第一次畜禽种质资源普查列出的牦牛地方品种,粉色序号标注的是第二次畜禽遗传资源调查新增的牦牛地方品种,红色序号标注的是 2011 年以后新增的牦牛地方品种,黄色序号标注的是牦牛培育品种;右侧为每个牦牛品种对应的中心产区

3 牦牛的品种退化与品种改良

3.1 牦牛的品种退化

由于长期缺乏系统的品种保护,加之牦牛养殖环境普遍较为封闭,缺乏必要的畜种间交流,因此目前我国各地的牦牛资源都存在不同程度的退化现象,主要表现为:繁殖成活率低,犊牛生长缓慢,成年个体体重、胴体重下降,出栏、产犊周期延长等[24-25]。另一方面,随着牦牛养殖数量的增加,过度放牧对天然草场的破坏日益严重,而脆弱的高原生态系统又进一步导致了牦牛生存环境的恶化,影响了牦牛的正常生产。以最早收录的九龙牦牛、青海高原牦牛、麦洼牦牛、西藏高山牦牛 4 个地方品种为例,2000 年左右测量的体重数据均大幅低于 1985 年以前的测量结果,下降幅度在 13%—50%之间,体尺指标也多数呈下降趋势,表明了各牦牛品种均

存在不同程度的退化现象[11,20](图 5)。

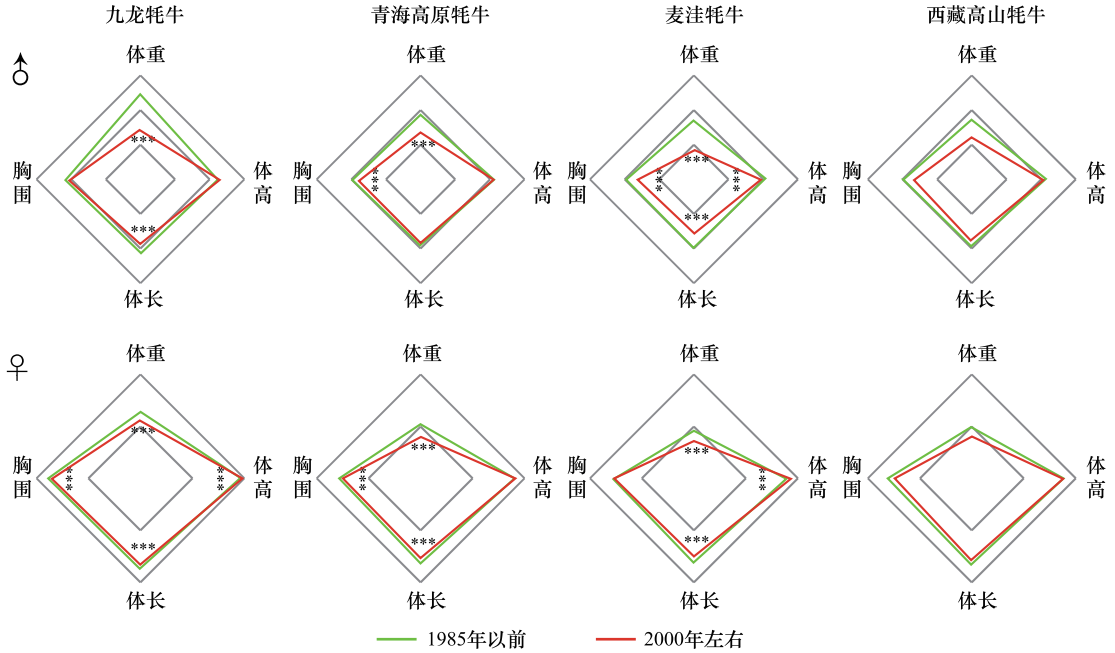

图 5　中国 4 个牦牛品种成年期个体的体重、体尺变化

Fig.5　Changes of body weights and sizes of four Chinese yak breeds at adulthood

图中分别统计了不同年份九龙牦牛、青海高原牦牛、麦洼牦牛和西藏高山牦牛 4 个品种成年期雄性与雌性个体的体重与体尺数据;绿色代表的是 1985 年以前第一次全国畜禽种质资源普查的结果,红色代表的是 2000 年左右第二次全国畜禽遗传资源调查的结果。星号表示两次测定数据间通过 t 检验分析差异显著(＊＊＊$P < 0.001$);西藏高山牦牛测定数据缺乏标准差,故无法进行统计分析

近年来,随着我国对畜禽遗传资源保护的重视,牦牛生产性能下降的趋势得到了一定程度的缓解。2018 年对青海省内 3 个主要牦牛类群的测定结果与 1981 年和 2008 年的两次测定结果进行比较。2008 年的 3 个类群牦牛体重与 1981 年的测定数据相比均大幅降低,下降幅度在 8%—34%之间。而 2018 年的测定数据显示,除高原型与环湖型雄性牦牛体重又进一步下降外,其余各组的体重都得到了不同程度(2%—24%)的恢复[26-27](图 6)。

3.2　牦牛的品种改良

牦牛是一个未经有计划选择和培育的原始畜种,因此相较于其他家养动物更易出现品种退化。因此,对牦牛进行杂交改良与品种选育是防止品种退化、提高生产性能的重要途径[28]。中国拥有悠久的牦牛改良历史,汉朝已有牦牛与其他牛种杂交的记录。目前的牦牛杂交策略主要是使用普通肉牛或野牦牛的雄性个体与母牦牛进行杂交。

肉牛与牦牛杂交获得的杂交优势种被称为犏牛,其生产性能高于普通牦牛,具有较好的经济效益。研究显示,犏牛的各项生产性能均优于同龄牦牛,犏牛体重平均比牦牛增加 50%以上,产奶量是牦牛的 2.5 倍以上,具有明显的杂种优势[29-31]。然而,杂交产生的雄性犏牛不育,雌性犏牛的生育力也大幅下降,虽然级进杂交可使后代生育力逐渐恢复,但其生产性能和适应性又会逐代下降,因此犏牛的规模化生产仍然受到严重制约[32]。

利用野牦牛更好的生物学特性与生态适应性对家牦牛进行提纯、复壮是另一条重要的品种改良手段。研究显示,半野血牦牛的体重、体尺指标与屠宰性能均高于家牦牛,具有较强的杂种优势。然而相较于 1/2 野血牦牛,1/4 野血牦牛的生产性能增长幅度已经出现了下降趋势[33]。随着野牦牛血统的逐渐稀释,杂交后代的生产性能依然会面临退化的境遇。因此,在与野牦牛杂交的基础上,对杂交后代进行系统选育,固定优良性

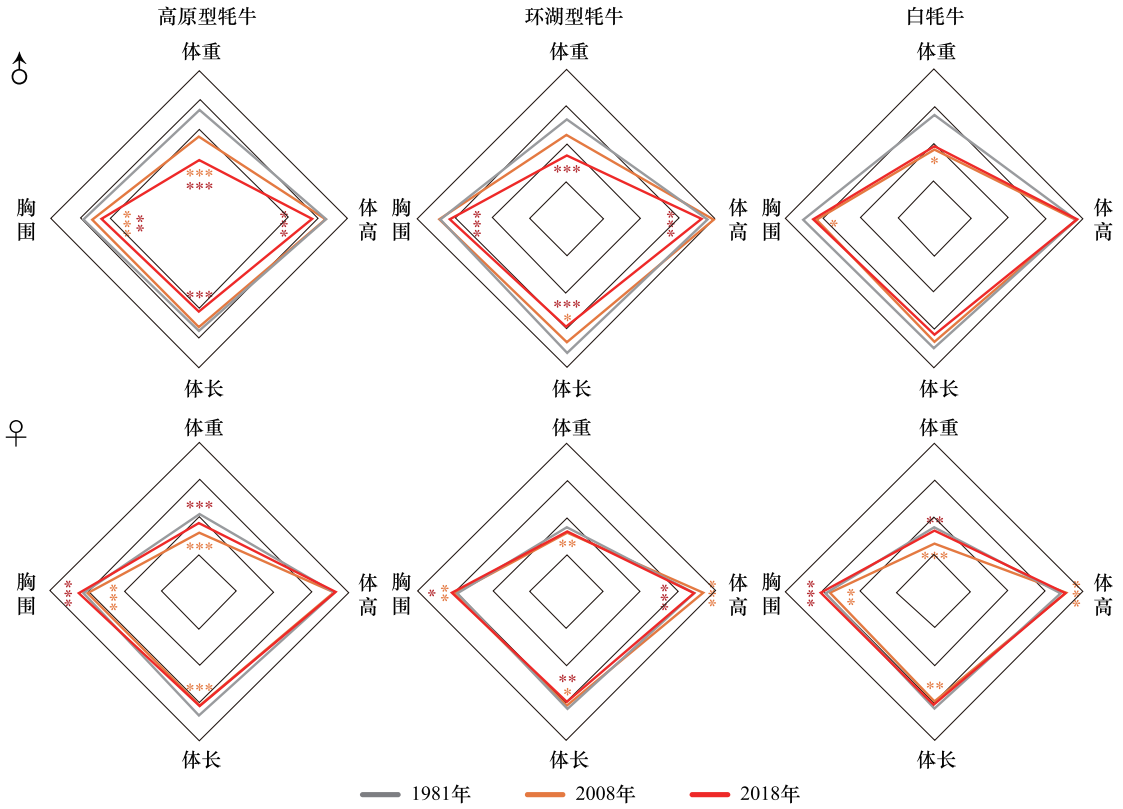

图 6 青海省 3 个牦牛类群成年期体重、体尺变化

Fig.6 Changes of body weights and sizes of the three yak groups at adulthood in Qinghai province

图中分别统计了高原型牦牛、环湖型牦牛和白牦牛 3 个品种成年期雄性与雌性个体不同年份的体重与体尺数据;灰色代表的是 1981 年测定结果,橙色代表的是 2008 年测定结果,红色代表的是 2018 年测定结果;橙色星号表示 1981 年与 2008 年测定数据间通过 t 检验分析差异显著($*P < 0.05$、$**P < 0.01$、$***P < 0.001$),红色星号表示 2008 年与 2018 年测定数据间通过 t 检验分析差异显著($*P < 0.05$、$**P < 0.01$、$***P < 0.001$)

状,获得遗传性能稳定、生产性能与适应性良好的牦牛新品种,是牦牛品种改良的有效途径。青海省大通种牛场和中国农业科学院兰州兽医研究所合作培育的大通牦牛和阿什旦牦牛都是牦牛遗传资源开发利用的成功案例[34-35]。

4 牦牛基因组研究进展

随着分子生物学的发展,越来越多的新技术和手段被应用于牦牛遗传资源的研究与开发利用。早期的工作多围绕 DNA 分子标记展开,所采用的技术包括 RFLP 与 PCR-RFLP 标记技术、微卫星标记、AFLP 标记、DNA 指纹标记、PCR-SSCP 标记、RAPD 标记、SNPs 标记和 mtDNA 标记等,主要用于研究牦牛品种的起源与演化、不同牦牛品种/类群间的分类与亲缘关系以及牦牛重要经济性状功能基因的挖掘[36-37]。

虽然 DNA 分子标记的研究为牦牛的遗传特性研究提供了丰富的信息,但是更多的工作还需要依赖于基因组学手段来开展。家牦牛和野牦牛的线粒体基因组先后于 2007 年和 2009 年测序完成[38-39]。结果显示,家牦牛和野牦牛的线粒体基因组序列长度均为 16322 bp,结构与其他牛种相同,均包括 22 个 tRNA、2 个 rRNA、13 个蛋白编码基因和 1 个 D-loop 区。通过物种聚类分析,研究人员证实家牦牛与野牦牛的线粒体基因组结构最为接近,二者在进化上与美洲野牛相聚后再与瘤牛相聚,最后再与水牛聚为一大类[40]。这与牦牛作为牛亚科中一个独立属的观点相符[41]。

2012 年,Qiu[42]公布的牦牛基因组数据首次将研究上升到了全基因组层面。研究通过对 1 头雌性牦牛基

因组的测序,揭示了牦牛对于高海拔生活的适应性是伴随着能量代谢和低氧适应相关基因的正向选择发生的。随后,该研究小组又通过重测序比较分析了 26 个地区的 13 头野牦牛和 59 头家牦牛全基因组遗传变异图谱,证实了青藏高原的野牦牛驯化在 7300 年前的新石器时代早期已经发生,而且驯化数量在 3600 年前增长了约 6 倍[43]。2018 年,Wu 等[44]通过对青藏高原牦牛与黄牛基因组数据的分析,表明二者间存在显著的基因交流,部分黄牛由牦牛中获得了低氧诱导通路相关基因,而一些黄牛的毛色相关基因则被导入牦牛基因组中。除了对牦牛起源与演化的研究,全基因组测序也被用于发掘牦牛一些重要经济性状的功能基因。梁春年等[45]分别对有角和无角牦牛的基因组进行了解析;Lan 等[46]则比较了不同肋骨数的金川牦牛基因组;E 等[47]分别选择了天祝白牦牛与黑或花色的西藏牦牛进行重测序。研究人员分别筛选出了不同性状相关的候选基因,然而这些基因的功能验证还需要结合后续的分子生物学实验。近年来关于牦牛基因组的主要研究见表 1。基因组数据的不断丰富和合理使用有助于牦牛驯化与品种形成历史的阐明,也能够在此基础上进一步挖掘牦牛生理特性的分子调控机理与关键调控基因,从而更为精准地实现现有品种资源的整合与新型遗传资源的开发利用。

表 1　近年来关于牦牛基因组测序的主要研究进展

Table 1　Recent progress about yak genome research

年份 Years	研究对象 Study subjects	主要发现 Main findings	文献 References
2012	雌性家牦牛 1 头	首次获得牦牛参考基因组,发现牦牛对于高海拔生活的适应性伴随能量代谢和低氧适应相关基因的正向选择发生。	[42]
2014	野牦牛和家牦牛各 3 头	筛选出超过 1000 个可能在驯化中受到强烈人工选择的候选基因组区域,发现家牦牛的连锁不平衡程度高于野牦牛,但二者间的遗传分化程度并不高。	[48]
2015	野牦牛 13 头、家牦牛 59 头	证实青藏高原的野牦牛驯化在 7300 年前的新石器时代早期已经发生,而且驯化数量在 3600 年前增长了约 6 倍。	[43]
2016	有角和无角牦牛各 10 头	发现蛋白的表达差异要比结构差异更易对有角表型产生重要影响。	[45]
2016	野牦牛 14 头、家牦牛 65 头	首次绘制出牦牛的拷贝数变异图谱。	[49]
2018	野牦牛 13 头、家牦牛 59 头	发现家牦牛的有害突变明显高于野牦牛。	[50]
2018	15 根和 14 根肋骨的金川牦牛各 3 头	证实金川牦牛作为一个独立的牦牛种群,驯化程度和选育强度均要高于其他品种。	[46]
2018	牦牛数据来源于 SRA 数据库	发现牦牛与黄牛间存在显著的基因交流,部分黄牛由牦牛中获得了低氧诱导通路相关基因,而一些黄牛的毛色相关基因则被导入牦牛基因组中。	[44]
2019	白牦牛 14 头、黑或花牦牛 15 头	共找到 9 个毛色相关候选基因,主要与环境信息处理、机体代谢等相关。	[47]
2019	高海拔牦牛 15 头、低海拔牦牛 14 头	共找到 21 个海拔相关候选基因,主要与环境信息处理、环境适应等相关。	[51]

5　问题对策与展望

近年来,我国牦牛科研工作取得了长足的进步,尤其是传统育种与分子育种的结合,大大加速了牦牛地方品种资源挖掘和新品种培育的步伐。然而,与其他优良牛种相比,牦牛遗传资源的研究、保护和利用还处于较低水平。虽然牦牛的起源、演化与驯化历史已经较为清晰,但各品种间的亲缘关系较为混乱,仍有大量遗传资源有待开发。

从我国牦牛产业发展的角度来看,目前仍然存在诸多问题需要借助科学研究加以解决:(1)过度放牧引起草地退化,而草地的严重退化又导致牦牛在关键发育时期营养不良、生产性能下降,形成了草地退化-牦牛生产性能退化-超载过牧的恶性循环。因此,必须科学评估放牧管理现状,给出不同区域类型草地的最适载畜量,严禁超载过牧,同时通过生态恢复和生态治理建立退化草地恢复的适应性管理体系。(2)草地生态系统

的退化和科学管理方式的缺失,造成牦牛品种的退化,严重影响生产效率的提升,无法支撑现代生态畜牧业体系的构建。因此,需要建立科学的牦牛遗传资源保护和利用体系,通过本品种选育和杂交改良等技术,加强优良品种培育和良种普及率,进一步挖掘优势生产性状,提高牦牛生产综合水平。(3)牦牛畜群结构和品种结构不合理,部分地区在宗教观念等影响下,基础母畜比例失调,导致畜群总增率、出栏率和商品率过低。因此,需要通过计算草场营养载畜量和牦牛营养需求,合理规划畜群结构并制定科学的生产管理措施,提高单位草地面积的生产效率。(4)牦牛在青藏高原生态系统中的生态地位有待明确。牦牛有别于奶牛、黄牛,它不仅仅是牧民生活和牧区经济发展依赖的生产资料,其另一个更重要的作用是生态调节功能。因此,通过进一步研究确定牦牛在维持草地生态系统稳定性中的作用机制,确定不同草地类型、不同季节适宜的放牧牦牛数量、品种、结构以及管理模式,确保青藏高原草地生态系统人-草-畜的和谐统一、健康发展。(5)牦牛遗传、营养、疾病防治和管理等基础研究滞后,现代化牦牛产业的形成与发展亟待加强。以牦牛为代表的高原畜牧业健康发展是保证高原地区经济生产与生态保护平衡的基石。因此,进一步厘清牦牛资源分布,合理调控饲草供给、牛群结构与生产区域,制定适宜的营养、繁殖策略,保障牛群的健康有序生产,在此基础上对退化草地进行综合治理,才能满足草地资源生产与生态功能的兼顾,从而实现草畜平衡。

牦牛产业的健康发展直接影响青藏高原牧区经济与牧民生活水平的提高,关系到青藏高原的生产功能和生态服务功能的平衡,更关系到青藏高原人-草-畜的生态平衡。因此,进一步加强牦牛学科研究,持续发展草地畜牧业,维持生态平衡,实现人与自然的和谐共处,具有深远的经济、社会与生态意义。

参考文献(References):

[1] 郭应杰, 拉多, 罗黎明, 武俊喜. 放牧对青藏高原草地植被群落影响研究进展. 西藏科技, 2018, (1): 62-64.

[2] Piao S L, Fang J Y, He J S. Variations in vegetation net primary production in the Qinghai-Xizang Plateau, China, from 1982 to 1999. Climatic Change, 2006, 74(1/3): 253-267.

[3] Su Y Z, Zhao H L, Zhang T H, Zhao X Y. Soil properties following cultivation and non-grazing of a semi-arid sandy grassland in northern China. Soil and Tillage Research, 2004, 75(1): 27-36.

[4] Liu S B, Zamanian K, Schleuss P M, Zarebanadkouki M, Kuzyakov Y. Degradation of Tibetan grasslands: consequences for carbon and nutrient cycles. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2018, 252(1): 93-104.

[5] 张容昶. 中国的牦牛. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 1989.

[6] 刘亚军, 张英杰, 刘月琴. 中等放牧强度与围栏封育对草地植被的影响. 黑龙江畜牧兽医, 2009, (23): 67-68.

[7] 潘涛涛, 吴玉宝, 徐长林, 肖红, 柴锦隆, 鱼小军. 模拟条件下藏羊、牦牛践踏和降水对东祁连山高寒草甸地上植被生长的影响. 草原与草坪, 2019, 39(1): 60-68.

[8] 任继周. 放牧与野生动物. 草业科学, 2003, 20(11): 61-62.

[9] 王晓, 侯金, 张晋东, 白文科, 黄金燕, 周世强, 欧阳志云. 同域分布的珍稀野生动物对放牧的行为响应策略. 生态学报, 2018, 38(18): 6484-6492.

[10] Leslie Jr D M, Schaller G B. *Bos grunniens* and *Bos mutus* (Artiodactyla: Bovidae). Mammalian Species, 2009, (836): 1-17.

[11] 中国牛品种志编委会. 中国牛品种志. 上海, 中国: 上海科学技术出版社, 1986.

[12] 钱燕文. 生物史-饲养动物的起源. 北京, 中国: 科学出版社, 1979.

[13] Wiener G, Han J L, Long R J. Origins, domestication and distribution of yak//The Yak. Bangkok: FAO, 2003.

[14] Schaller G B, Liu W L. Distribution, status, and conservation of wild yak *Bos grunniens*. Biological Conservation, 1996, 76(1): 1-8.

[15] Smith A T, Gemma F, Xie Y, Hoffmann R S, Lunde D, MacKinnon J, Wilson D E, Wozencraft W C. A Guide to the Mammals of China. Princeton: Princeton University Press, 2010.

[16] Schaller G B. Wildlife of the Tibetan steppes. Journal of Mammalogy, 2000, 81(3): 908-909.

[17] Buzzard P, Berger J. *Bos Mutus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T2892A101293528. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T2892A101293528.en.

[18] 中国畜牧兽医年鉴编辑委员会. 中国畜牧兽医年鉴 2018. 北京, 中国: 中国农业出版社, 2018.

[19] 代子俊, 赵霞, 李冠稳, 王兴春, 庞龙辉. 2000-2015 年青海省植被覆盖的时空变化特征. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2018, 46(7): 54-65.

[20] 国家畜禽遗传资源委员会. 中国畜禽遗传资源志-牛志. 北京, 中国: 中国农业出版社, 2011.

[21] 杨建梅, 文勇立, 冯正平, 柯明英, 高晓云, 安德科. 金川牦牛胸、腰椎组型变异及其与产肉性能的相关分析. 家畜生态学报, 2015, 36(9): 26-30.

[22] 官久强, 谢荣清, 付如勇, 安德科, 李善蓉, 侯定超, 蒋小兵, 罗晓林. 不同肋骨数金川牦牛产奶量和乳成分分析. 中国奶牛, 2015,

(S2): 17-20.
[23] 王宏博, 梁春年, 阎萍, 武甫德, 张国模, 拉环, 马进寿, 冯宇诚, 王伟, 李生福. 放牧+补饲对无角牦牛育肥效果的研究. 中国牛业科学, 2018, 44(2): 19-21.
[24] 陈辅云. 青海高原型牦牛退化的原因及建议. 养殖与饲料, 2013, (8): 67-68.
[25] 许春喜. 牦牛生产性能低下的原因分析及提高措施. 青海畜牧兽医杂志, 2011, 41(4): 49-50.
[26] 青海省畜禽品种志, 图谱编辑委员会. 青海省畜禽品种志. 西宁: 青海省畜禽品种志, 图谱编辑委员会, 1983.
[27] 《青海省畜禽遗传资源志》编辑委员会. 青海省畜禽遗传资源志. 西宁, 中国: 青海人民出版社, 2013.
[28] 姬秋梅. 中国牦牛品种资源的研究进展. 自然资源学报, 2001, 16(6): 564-570.
[29] 付永, 魏雅萍, 孟茹. 牦牛、犏牛和黄牛生产性能、肉营养品质及风味物质的比较. 动物营养学报, 2013, 25(11): 2734-2740.
[30] 魏雅萍, 徐惊涛, 童子保, 陈生梅, 罗晓林. 青海高寒牧区犏牛挤乳量及乳成分分析. 中国牛业科学, 2008, 34(5): 31-34.
[31] 魏雅萍, 徐惊涛, 王兆龙, 罗晓林, 张惠萍, 李海宁. 青海高寒地区西杂和荷杂犏牛生长发育指标测定. 青海大学学报: 自然科学版, 2009, 27(1): 51-53.
[32] 魏雅萍, 徐惊涛. 青海省犏牛生产与研究现状. 中国牛业科学, 2010, 36(1): 60-62.
[33] 高芳山. 野牦牛杂交复壮家牦牛效果观察. 中国牛业科学, 2007, 33(1): 11-12.
[34] 陆仲磷, 何晓林, 阎萍. 世界上第一个牦牛培育新品种——"大通牦牛"简介. 中国草食动物, 2005, (5): 59-61.
[35] 李晨. 阿什旦牦牛 降生高原. 中国农村科技, 2019, (7): 56-58.
[36] 马志杰, 钟金城, 韩建林, 徐惊涛, 刘仲娜, 白文林. 牦牛分子遗传多样性研究进展. 遗传, 2013, 35(2): 151-160.
[37] 马志杰, 钟金城, 陈智华, 罗晓林. 牦牛 DNA 分子遗传标记的研究. 中国牛业科学, 2006, 32(1): 43-48.
[38] 钟金城, 杨万远, 陈智华, 马志杰. 野牦牛线粒体基因组的结构及其系统进化研究//第十五次全国动物遗传育种学术讨论会论文集. 杨凌: 中国畜牧兽医学会, 2009.
[39] Gu Z L, Zhao X B, Li N, Wu C X. Complete sequence of the yak (*Bos grunniens*) mitochondrial genome and its evolutionary relationship with other ruminants. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2007, 42(1): 248-255.
[40] 钟金城, 柴志欣, 马志杰, 王永, 杨万远, 拉环. 野牦牛线粒体基因组序列测定及其系统进化. 生态学报, 2015, 35(5): 1564-1572.
[41] 马志杰. 牦牛线粒体基因组研究进展. 中国农业大学学报, 2014, 19(3): 154-161.
[42] Qiu Q, Zhang G J, Ma T, Qian W B, Wang J Y, Ye Z Q, Cao C C, Hu Q J, Kim J, Larkin D M, Auvil L, Capitanu B, Ma J, Lewin H A, Qian X J, Lang Y S, Zhou R, Wang L Z, Wang K, Xia J Q, Liao S G, Pan S K, Lu X, Hou H L, Wang Y, Zang X T, Yin Y, Ma H, Zhang J, Wang Z F, Zhang Y M, Zhang D W, Yonezawa T, Hasegawa M, Zhong Y, Liu W B, Zhang Y, Huang Z Y, Zhang S X, Long R J, Yang H M, Wang J, Lenstra J A, Cooper D N, Wu Y, Wang J, Shi P, Wang J, Liu J Q. The yak genome and adaptation to life at high altitude. Nature Genetics, 2012, 44(8): 946-949.
[43] Qiu Q, Wang L Z, Wang K, Yang Y Z, Ma T, Wang Z F, Zhang X, Ni Z Q, Hou F J, Long R J, Abbott R, Lenstra J, Liu J Q. Yak whole-genome resequencing reveals domestication signatures and prehistoric population expansions. Nature Communications, 2015, 6: 10283.
[44] Wu D D, Ding X D, Wang S, Wójcik J M, Zhang Y, Tokarska M, Li Y, Wang M S, Faruque O, Nielsen R, Zhang Q, Zhang Y P. Pervasive introgression facilitated domestication and adaptation in the Bos species complex. Nature Ecology & Evolution, 2018, 2(7): 1139-1145.
[45] Liang C N, Wang L Z, Wu X Y, Wang K, Ding X Z, Wang M C, Chu M, Xie X Y, Qiu Q, Yan P. Genome-wide association study identifies loci for the polled phenotype in yak. PLoS One, 2016, 11(7): e0158642.
[46] Lan D L, Xiong X R, Mipam T D, Fu C X, Li Q, Ai Y, Hou D C, Chai Z X, Zhong J C, Li J. Genetic Diversity, Molecular Phylogeny, and Selection Evidence of Jinchuan Yak Revealed by Whole-Genome Resequencing. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2018, 8(3): 945-952.
[47] E G X, Yang B G, Basang W D, Zhu Y B, An T W, Luo X L. Screening for signatures of selection of Tianzhu white yak using genome-wide re-sequencing. Animal Genetics, 2019, 50(5): 534-538.
[48] Wang K, Hu Q J, Ma H, Wang L Z, Yang Y Z, Luo W C, Qiu Q. Genome-wide variation within and between wild and domestic yak. Molecular Ecology Resources, 2014, 14(4): 794-801.
[49] Zhang X, Wang K, Wang L Z, Yang Y Z, Ni Z Q, Xie X Y, Shao X M, Han J, Wan D S, Qiu Q. Genome-wide patterns of copy number variation in the Chinese yak genome. BMC Genomics, 2016, 17: 379.
[50] Xie X M, Yang Y Z, Ren Q M, Ding X W, Bao P P, Yan B Y, Yan X T, Han J, Yan P, Qiu Q. Accumulation of deleterious mutations in the domestic yak genome. Animal Genetics, 2018, 49(5): 384-392.
[51] E G X, Basang W D, Zhu Y B. Whole-genome analysis identifying candidate genes of altitude adaptive ecological thresholds in yak populations. Journal of Animal Breeding and Genetics, 2019, 136(5): 371-377.