

鼯鼠亚科 *Mysopalacinae* 动物系统学 研究现状与展望

苏军虎^{①②③} Weihong Ji^{①②④} 南志标^③ 刘荣堂^① 王 静^⑤ 徐长林^①

① 甘肃农业大学草业学院 草业生态系统教育部重点实验室 中美草地畜牧业可持续发展研究中心 兰州 730070; ② 甘肃农业大学新西兰梅西大学草地生物多样性研究中心 兰州 730070; ③ 兰州大学草地农业科技学院 草地农业生态系统国家重点实验室 兰州 730020; ④ 新西兰梅西大学 自然科学与数学学院 奥克兰; ⑤ 兰州职业技术学院生物工程系 兰州 730070

摘要: 现生鼯鼠是分布于东亚的一类典型地下啮齿动物, 中国西部是其多个种的模式产地和主要分布区域。该类动物分布广、数量多, 经济和生态意义重大, 有关其控制和管理问题长期存有困扰。有效的物种管理离不开分类及生态学知识, 但学界对该类群的分类地位与系统发育关系等至今仍有争议。随着分子系统学等现代科学技术的发展, 其系统发育和分类地位等产生了许多新的研究结果。本文对近年来鼯鼠现存种系统学方面取得的研究进展进行了梳理, 综述了鼯鼠亚科动物各系统分类的观点及其主要依据, 分析了一些存在的问题, 并就如何进一步分类研究等提出了建议, 旨在促进鼯鼠亚科动物系统分类学研究的发展, 为该类群物种资源合理利用与管理等提供基础资料。

关键词: 鼯鼠亚科; 系统学; 分类; 有效性

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 04-649-10

Review on the Systematics of the Subfamily *Mysopalacinae*

SU Jun-Hu^{①②③} Weihong Ji^{①②④} NAN Zhi-Biao^③ LIU Rong-Tang^① WANG Jing^⑤ XU Chang-Lin^①

① *College of Grassland Science, Key Laboratory of Grassland Ecosystem (Ministry of Education), Sino-U. S. Centers for Grazing Land Ecosystem Sustainability, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070;* ② *Gansu Agricultural University-Massey University Research Centre for Grassland Biodiversity, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070;* ③ *State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China;* ④ *Institute of Natural and Mathematical Sciences, Massey University, Private Bag 102 904 North Shore Mail Centre 0632, Auckland, New Zealand;* ⑤ *College of Biological Engineering, Lanzhou Vocational Technology College, Lanzhou 730070, China*

Abstract: Zokors (*Mysopalacinae*) are a group of subterranean rodent species endemic to East Asia. They naturally inhabit prairie and meadow habitats. These animals play the important ecological roles in the ecosystem they inhabit, as ecosystem engineers that have positive roles in the ecosystem functions and as grassland pests in some areas that contribute towards grassland degradation. Despite the importance of these

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31460566), 中国博士后科学基金项目 (No. 2015M572614), 甘肃省农业科技创新项目 (No. GNCX-2014-27), 国际合作项目 (No. GAMU1401);

第一作者介绍 苏军虎, 男, 博士; 研究方向: 动物生态和草地保护; E-mail: sujh@gsau.edu.cn.

收稿日期: 2015-01-15, 修回日期: 2015-05-11 DOI: 10.13859/j.cjz.201504019

species, their taxonomic status has still been subject to debate and phylogenetic relationships between species of Mysopalacinae are still unclear. This paper reviews the taxonomic studies of Mysopalacinae and proposes future systematic research directions for Mysopalacinae, in order to clarify the phylogenetic relationship between species of Mysopalacinae. Such knowledge is important for management of zokors and other researches.

Key words: Mysopalacinae; Systematics; Classification; Validity

准确的物种分类是人类认知自然及其可持续发展的必要前提,也是生物资源保护与管理利用的基础。鼠类的正确分类对于其危害防治、天敌引进和饲养放归等方面均有重要意义,而追溯其起源、形成和演化等,更是合理保护和利用鼠类资源,开展周期性波动及其综合治理研究的基础。现生鼯鼠是分布于东亚的一类典型地下啮齿动物,终年营地下生活,稳定的环境使其外部特征发生了特化、退化(Nevo 1999, Zhang et al. 2003)。1769年 Laxmann 采集了第一个鼯鼠标本,命名了物种 *Mus myospalax* Laxmann, 1769, 并订立了 *Myospalax* 属。4年后发表了新种阿尔泰鼯鼠 *Myospalax myospalax* Laxmann 1773, 此后相关分类研究获得了长足的发展(Allen 1895)。Pallas (1792) 将发现的 *Mus aspalax* 归于鼯形鼠属 *Spalax* (Musser et al. 2005)。而 Milne-Edwards (1867) 认为 *Myospalax* 和 *Spalax* 不仅牙齿完全不同,眼、耳壳、尾巴、前脚与爪等形态,以及地理分布均不相同。而此后又有分离、并入等变更(如 de Chardin et al. 1931, Allen 1940)。鼯鼠类科名也是几经变更,现用名 Mysopalacinae Lilljeborg, 1866, 因其代表了类似于田鼠科 Arvicolidae 头骨特征和白齿的演化历程而被学界采纳并沿用至今(Zheng 1994)。由于鼯鼠类特有的地下生活方式导致的趋同和平行进化的干扰,形态特征信息量的不足,加之其形态特征的地域、性别、年龄差异以及可能的个体变异,各学者对其系统分类学地位进行了广泛和激烈的争论,而多个种的同域分布更使其分类困难。

鼯鼠亚科动物的系统分类历经了较多混乱,科、属下分类和物种地位等迄今相关论著

观点各异。如 Zheng (1994) 支持鼯鼠科 Siphneidae, 其下为鼯鼠亚科 Mysopalacinae、原鼯鼠亚科 Prosiphneinae 和中鼯鼠亚科 Mesosiphneinae (郑绍华等 2004)。罗泽珣《中国动物志(啮齿目)》(2000) 中将鼯鼠亚科归于仓鼠科 Cricetidae 下,划分 1 个鼯鼠属 *Myospalax* 2 亚属 *Myospalax* 和 *Eospalax*, 两亚属下各分 2 个和 4 个种。Pavlinov 的“Systematics of Recent Mammals”(2003) 中将鼯鼠类归于仓鼠科下。Musser 等在“Mammal Species of the World”(2005) 第三版专著中将鼯鼠类划分在鼠总科 Muroidea 下的鼯形鼠科 Spalacidae。Smith 等所著的《中国兽类野外手册》(2009) 中将鼯鼠类归为鼯鼠亚科,鼯形鼠科,认为有 2 个属 *Myospalax* 和 *Eospalax*, 并将后者更名为中华鼯鼠属。而 Pavlinov 等(2012) 在“The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference” 中又单独成鼯鼠科 Mysopalacidae。

鼯鼠在我国分布广、数量多,经济和生态意义重要,是关注度较高的物种(樊乃昌等 1982, 苏军虎等 2013),我国也几乎囊括了所有现存种和化石种。鉴此很有必要对其进行总结,介绍近年来系统分类的研究进展,呼吁采纳新的观点,利于合作及科学规范相关后续研究。本研究就近年来现存种系统学等方面取得的研究进展进行梳理,分析了一些存在的问题,并就如何进一步分类研究提出了一些建议,以期该类群物种资源合理利用与管理等提供基础资料。

1 鼯鼠亚科的系统学地位

鼯鼠亚科 Mysopalacinae 动物的系统学地位变动较大。由于大多数学者争议鼯鼠类掘土适应导致了趋同进化,而非来自于共同的祖先,结合共同的形态特征等假设和分析,出现了将鼯鼠类归入鼠科 Muridae、仓鼠科、鼯形鼠科等各种观点。鼯鼠亚科先被划入鼠科 (Alston 1876, Thomas 1896),后有相关论著的支持 (Ellerman 1940, 1941, Carleton et al. 1984, Musser 1993, McKenna et al. 1997)。Tullberg (1899) 依据形态特征和地下生活方式等,将鼯鼠和竹鼠等划归于鼯形鼠科。Miller 等 (1918) 将鼯形鼠亚科 Spalacinae 和鼯鼠亚科归于鼯形鼠科 (Allen 1940)。但因其臼齿咀嚼面的三角形交错与田鼠相似,又划归为仓鼠科 (Simpson 1945, Chaline et al. 1977) 等。Zheng (1994, 1997) 依据化石数据和形态等,将现生和灭绝鼯鼠类都独立为鼯鼠科 Siphneidae 或 Mysopalacidae。Gambaryan 等 (2005) 也将其列为单独的鼯鼠科 Mysopalacidae。最近 Pavlionv 等 (2012) 仍支持独立科 Mysopalacidae 的观点,至今意见不一。

Tullberg (1899) 依据臼齿咬合面、头骨和颅骨等形态特征及地下生活方式,将鼯鼠和竹鼠等划归于鼯形鼠科。而一项分子系统学研究指出鼯鼠类应划归仓鼠科 (Michaux et al. 2001), 该研究后来被证实是一个误认标本 T394 的影响 (Norris et al. 2004)。Jansa 等 (2004) 依据光间受体视黄类物质结合蛋白基因 (interphotoreceptor retinoid binding protein gene, *IRBP*)、Norris 等 (2004) 依据线粒体细胞色素 *b* 基因 (*Cyt b*) 均支持将鼯鼠亚科动物隶属于鼯形鼠科。这些分子系统学分析发现: 鼯形鼠亚科 Spalacinae、鼯鼠亚科 Mysopalacinae、竹鼠亚科 Rhizomyinae 和东非鼯鼠亚科 Tachyoryctinae 四类代表了一个单源演化支,位于其他鼠类动物基部,作为已知所有鼠类的辐射形成的一支姐妹群 (Jansa et al. 2004, Norris et al. 2004, Flynn 2009, Jansa et al. 2009)。进一步的假说认为这个演化支是从鼠类

家族的祖先分化而来的 (渐新世中期到末期) (Musser et al. 2005, Smith 等 2009)。而化石臼齿的形态表明,竹鼠亚科和鼯形鼠亚科可能有共同的起源。Mein 等 (2000) 在描述晚中新世非洲种 *Nakalimys* 和 *Harasibomys* 时,将其隶属于竹鼠科 Rhizomyidae 和鼯形鼠科,并记录下了较早的晚中新世土耳其的 *Debruijnina* 化石种,其大约距今 20 百万年 (Ma),这是迄今 4 个亚科中已知最古老的物种,代表了非洲掘土啮齿类的一个祖先。尽管有不同的臼齿冠状轮廓,但鼯鼠类的咬合面和鼯形鼠类的很相似,很可能起源于和 *Debruijnina* 相似的形式。同样竹鼠类的地位也因 *Nakalimys* 存有类似的原因, Musser 等 (2005) 在 “Mammal Species of the World” 第三版专著中依据上述主要观点,支持早在 1899 年 Tullberg 的假说,将鼯形鼠亚科提升为鼯形鼠科 (包含鼯形鼠亚科、鼯鼠亚科、竹鼠亚科和东非鼯鼠亚科),并入鼠总科 Muroidea 下。

国内《啮齿动物学》(第二版)专著中,鉴于高级分类阶元没有很严格的定义,根据《中国动物志》编写总框架规定的亚科级以上的分类阶元名称暂时不做变更,仍将鼯鼠亚科动物隶属仓鼠科 (马勇等 2012)。Lin 等 (2014) 基于转录组数据分析了鼯形鼠科动物中 3 个亚科之间的系统关系,支持了该观点。目前诸多研究均支持鼯鼠亚科动物隶属鼠总科的鼯形鼠科 (Jansa et al. 2004, Norris et al. 2004, Chelomina et al. 2011, Tsvirka et al. 2011)。鼯形鼠科包括所有掘土或营地下生活的鼠类啮齿动物,每个种都具有与地下生活方式相关的特化和极端的形态学、生理学及行为特征 (Begall et al. 2007),而上述 3 或 4 个亚科,以及 2 或 3 个科的划分,也说明了物种间独立起源的现象 (Musser et al. 2005)。但至今对鼯鼠亚科的系统位置认识仍不一致,将鼯鼠亚科划归于鼠科、仓鼠科、鼯形鼠科的不同结果在各论著中均有支持。正如 Musser 等 (2005) 建议鼯鼠亚科动物系统学地位还需要多层次形态数据和分子数

据的支持,更有待进一步完善(马勇等 2012)。

2 鼯鼠亚科动物属的系统学地位

鼯鼠依头骨枕部的形式分三类:凹颅型(已绝灭),如丁氏鼯鼠 *Yangia tingi* Young, 1927; 凸颅型,如中华鼯鼠 *E. fontanieri*; 平颅型,如东北鼯鼠 *M. psilurus*。Zheng (1994, 1997) 认为鼯鼠类的演化经历了从有间顶骨到无间顶骨、从凸枕到凹枕再到平枕、从白齿有根到白齿无根等进化历程。而目前的分类仅集中在头骨和白齿特征上,隐藏和忽略了其他进化历程。按照演化,横向按凸枕、凹枕、平枕分成不同的亚科,纵向按白齿有根或无根分成不同属的分类是否更合理(刘丽萍等 2013)。而现存鼯鼠亚科动物有几个属、亚属?至今存有争议。

自 1769 年 Laxmann 定立了 *Myospalax* 属后,先后建立了鼯鼠亚科 Mysopalacinae (Lilljeborg, 1866),后又定立了与 *Myospalax* Laxmann, 1769 亚属头骨后端突出状不同的 *Eospalax* Allen, 1938 亚属。现存鼯鼠各种都归入 *Myospalax* 属(Lawrence 1991)(当时无中文译名,后译为鼯鼠属),其下含 2 个亚属,凸颅亚属 *Esopalax* 和平颅亚属 *Myospalax* (樊乃昌等 1982, 宋世英 1986)。罗泽珣等在《中国动物志》(2000)中提出应称作平枕亚属和突枕亚属,但仍支持亚属的地位。形态观察发现凸颅型鼯鼠以脑颅枕部隆起显著区别于平颅型鼯鼠。Zheng (1994) 支持凸颅鼯鼠 *Esopalax* 和平颅鼯鼠 *Myospalax* 两个属的地位。Zhou 等(2008)基于 *Cyt b* 和线粒体核糖体 12S rRNA 基因发现,属间序列差异为 12.0% ~ 13.7%,高于属内种间序列差异 7.5% ~ 7.6% (*Myospalax*) 和 7.6% ~ 10.2% (*Eospalax*),支持两个属的系统地位。Smith 等(2009)支持 *Myospalax* 属和 *Eospalax* 属(后者虽被译为中华鼯鼠属,但 1982 年就有凸颅鼯鼠属的译称)。目前,因鼯鼠亚科动物显著的颅骨特征、生物地理学和分子系统学依据等(Zhou et al. 2008, Smith 等 2009),鼯鼠亚科动物包含 2 个属(即凸颅鼯鼠属和平

颅鼯鼠属)的观点获得较多认可。随着学科的发展,后续的研究中有望吸收更多的核基因(组)信息,多基因联合解决属间划分以及分化时间等问题(Su et al. 2014a)。

3 物种的分类地位问题

有关鼯鼠类种的分类地位争议较大。种的地位、同物异名等众说纷纭。具体涉及独立种问题、系统发育关系和演化历史等。

3.1 平颅鼯鼠属物种分类地位

平颅鼯鼠属属内有 2 个还是 3 个种,至今仍有争议。Allen (1940) 将其分为 2 种,阿曼德鼯鼠 *Myospalax armandii* Milne-Edwards, 1867 和阿尔泰鼯鼠 *M. myospalax* Laxmann, 1773。但 Ognev (1947) 发现阿曼德鼯鼠是草原鼯鼠 *M. aspalax* Pallas, 1776 的同物异名。Ellerman 等(1951)将平颅鼯鼠属物种划分为东北鼯鼠 *M. psilurus* Milne-Edwards, 1874 和阿尔泰鼯鼠。Ognev (1947) 将其划分为东北鼯鼠、阿尔泰鼯鼠和草原鼯鼠,Smith 等(2009)支持该观点。罗泽珣等(2000)将其划分为草原鼯鼠和阿尔泰鼯鼠。而 Musser 等(2005)又支持 3 个种的地位,认为 3 个种在形态和染色体数目上都明显不同。Pavlenko 等(2014)基于核型数据、线粒体 DNA 和形态数据分析,对俄罗斯地区的鼯鼠进行了鉴别,发现有草原鼯鼠、东北鼯鼠、阿尔泰鼯鼠和黑龙江鼯鼠 *M. epsilanus* Thomas, 1912 共 4 个物种。但有学者认为 *M. epsilanus* 是东北鼯鼠的黑龙江亚种 *M. p. epsilanus* (Puzachenko et al. 2014)。Lawrence (1991)、Pavlenko (2003) 和 Tsvirka 等(2011)从形态、遗传和核型特征支持东北鼯鼠和黑龙江鼯鼠的独立种地位。也有争议认为,黑龙江鼯鼠是阿尔泰鼯鼠的同物异名(Smith 等 2009)。Puzachenko 等(2014)认为东北鼯鼠由于缺乏采集范围(中国)的样本数据,有关其分类地位仍需订正。

至此, *Myospalax* 属下 3 个独立种,即草原鼯鼠、东北鼯鼠和阿尔泰鼯鼠的观点得到了

较多的认可。后续有望在样本大范围采集的基础上订正 *M. epsilanus* 的分类地位。

3.2 凸颅鼯鼠属物种分类地位

凸颅鼯鼠属物种的分类地位争议较大。就种的分类地位问题有不同的看法。对于罗氏鼯鼠 *E. rothschildi* Thomas, 1911 因其形态特征明显(个体最小,尾毛密,鼻垫呈僧巾毛形)(樊乃昌等 1982),有关其争议较小,由 Allen (1940)更正了分类后,未见有不同的划分。争议较多的是以下几个种的分类地位。

3.2.1 斯氏鼯鼠 *E. smithi* Thomas, 1911 的分类地位 宋世英(1986)认为斯氏鼯鼠可能是秦岭鼯鼠 *E. rufescens* Allen, 1909 的指名亚种或高原亚种的过渡类型。樊乃昌等(1982)将其和甘肃鼯鼠 *E. cansus* Lyon, 1907 等做了比较,支持斯氏鼯鼠独立种地位。此后,罗泽珣(2000)对其分类地位做了确认。何娅等(2012)基于 Cyt *b* 和 12S rRNA 基因的系统学研究支持斯氏鼯鼠独立种的观点。

3.2.2 甘肃鼯鼠 *E. cansus* Lyon, 1907 和中华鼯鼠 *E. fontanieri* Milne-Edwards, 1867 的分类地位 甘肃鼯鼠是 Lyon (1907) 依甘肃临潭标本订名。大多争议甘肃鼯鼠是中华鼯鼠的同物异名或亚种(李保国等 1986, Smith 等 2009)。樊乃昌等(1982)对所搜集的分布于甘肃、宁夏、青海、陕西、四川等地凸颅鼯鼠诸种标本进行了整理,并查看了国内其他地区的大量标本,对甘肃鼯鼠等的分类地位进行了订正。李华(1995)认为分布于中国的 *Eospalax* 属有 6 个种:中华鼯鼠、甘肃鼯鼠、秦岭鼯鼠、高原鼯鼠 *E. baileyi* Thomas, 1911、罗氏鼯鼠及斯氏鼯鼠。李晓晨等(1996)比较了中华鼯鼠和甘肃鼯鼠的形态、生态和地理分布特征等,比较鼯鼠牙齿釉质超微结构(李晓晨等 2001),均支持甘肃鼯鼠和中华鼯鼠是 2 个不同种的观点。我们在研究中发现,甘肃鼯鼠的体格小于中华鼯鼠,且二者头骨顶嵴特征也有显著差别,成年甘肃鼯鼠的头骨顶嵴不合并,并有分开趋势,但中华鼯鼠头骨顶嵴呈平行状。Zhou 等

(2008)基于 Cyt *b* 和 12S rRNA 支持甘肃鼯鼠独立种的观点。苏军虎(2008)基于 Cyt *b*、线粒体控制区(D-loop)和 NADH-脱氢酶亚基 4 基因(*ND4*)也支持甘肃鼯鼠独立种地位。林恭华(2010)依据遗传距离和地理分布信息的分析也支持甘肃鼯鼠独立种的地位。中华鼯鼠的分类意见趋于一致,其主要分布于黄河以东广大黄土高原地区。就甘肃鼯鼠,诸多研究已从形态、生态和生物地理学分布以及分子系统学等均证实了其分类地位,并和中华鼯鼠区分开来。

3.2.3 高原鼯鼠 *E. baileyi* Thomas, 1911 的分类地位 高原鼯鼠分类地位仍存有争议,早期或视为秦岭鼯鼠高原亚种 *E. r. baileyi* Thomas, 1911 (宋世英 1986),或中华鼯鼠四川亚种 *E. f. baileyi* Thomas, 1911 (李保国等 1986)。樊乃昌等(1982)对高原鼯鼠的分类地位进行了订正。依据鼻骨后缘缺刻较浅,二额顶嵴在中线处的分布情况,雄性成年高原鼯鼠个体这些稳定的性状可以被显著的区分出来。但以往的争议主要是受这些特征不同年龄发育阶段的差异,性二型以及同域分布的影响(苏军虎 2008, 鲁庆彬等 2013)。如在海拔 3 000 m 左右的青藏高原边缘,高原鼯鼠和甘肃鼯鼠同域分布(苏军虎 2008, 杨传华等 2012, 赵芳等 2015),外部特征的鉴别困难,人们均以分布区域来划分,而外部特征又易于和中华鼯鼠混淆(苏军虎 2008)。但通过上述的诸多研究(樊乃昌等 1982, 李华 1995, Wu et al. 2007, Zhou et al. 2008, Su et al. 2014b),和同域分布的甘肃鼯鼠分类相比较(杨传华等 2012, 赵芳等 2015),均从形态和分子数据支持了高原鼯鼠分类地位。

3.2.4 秦岭鼯鼠 *E. rufescens* Allen, 1909 分类地位 王廷正等(1997)首次报道了甘肃鼯鼠和秦岭鼯鼠的染色体组型及 C 带带型,发现 2 种鼯鼠在染色体组型及 C 带带型上均有一定差异,认为甘肃鼯鼠、秦岭鼯鼠和中华鼯鼠是 3 个独立种。Wu 等(2007)用目镜测微尺分别

测量和计算 5 个部位毛发的毛髓质指数, 发现甘肃鼯鼠与中华鼯鼠除胡须髓质指数无显著性差异外, 其他部位及各部位综合均有显著差异, 研究结果支持甘肃鼯鼠、高原鼯鼠和秦岭鼯鼠独立种的观点。李华 (1995) 将凸颅鼯鼠亚属 *Eospalax* 分为 6 个种, 认为 *Eospalax* 鼯鼠的二额顶嵴在中线处合并 (斯氏鼯鼠)、二额顶嵴在中线处极靠近 (秦岭鼯鼠、高原鼯鼠)、二额顶嵴在中线处不合并 (中华鼯鼠、甘肃鼯鼠、罗氏鼯鼠) 的分类特征稳定。Su 等 (2013, 2014b) 基于线粒体 *Cyt b*, *D-loop* 和 *ND4* 基因序列的分子数据也支持秦岭鼯鼠独立种的观点。由于秦岭鼯鼠的分布范围较小, 同时又和斯氏鼯鼠有同域分布的区域 (苏军虎 2008), 后续的研究有望结合更多的样本范围和其他鼯鼠物种进一步合理划分。

3.3 系统发育和进化历史问题

系统发育关系是各分类单元之间最重要的联系, 系统发育关系的认识对科学分类具有重要意义。Zheng (1994, 1997) 认为鼯鼠类的演化经历了从有间顶骨到无间顶骨、凸枕到凹枕再到平枕、白齿有根到白齿无根等进化历程, 这为整个系统发育关系的认识奠定了基础。李晓晨等 (1996) 基于化石、地质资料以及现生种特征的对比分析, 建立了 *Eospalax* 的系统演化树, 认为其分化向 3 个方向进行, 罗氏鼯鼠代表向南发展的一支, 以适应亚热带山地森林地区环境; 斯氏鼯鼠和高原鼯鼠代表着向西演化的一支, 以适应高寒环境; 秦岭鼯鼠和甘肃鼯鼠代表向北演化的一支, 以适应黄土高原栖息环境。Su 等 (2014b) 基于线粒体序列分析了甘肃境内 4 个种的系统发育关系, 发现了 2 个进化枝, 推测斯氏鼯鼠和高原鼯鼠代表着向西演化的一支, 秦岭鼯鼠和甘肃鼯鼠代表向北演化的一支, 并探讨了青藏高原隆升和黄土高原演化过程对鼯鼠亚科动物系统发育的影响。种内谱系进化研究中, Tang 等 (2010) 基于线粒体 *Cyt b* 对高原鼯鼠的系统地理学研究发现, 高原鼯鼠在空间上是呈异域分布的, 整个高原

鼯鼠种群分化为青藏高原内部支系 (Clade) 和青藏高原边缘支系。阐明种群的地理分布格局、遗传分化及其相关机制, 可为物种界定、遗传分化提供有力的科学依据 (Hadid et al. 2013)。现有的研究虽进行了部分谱系发育关系等研究 (Tang et al. 2010), 但缺少更全面的物种及其采样范围。鼯鼠亚科动物种间及种内的系统发育模式和分类关系至今也不明了, 后续有望通过广泛而密集的采样, 澄清其系统演化关系。

鼯鼠亚科动物化石界定的最古老的年龄为 11.7 Ma (郑绍华等 2004, 刘丽萍等 2013)。地层中有大量鼯鼠的化石标本, 原鼯鼠 (秦安原鼯鼠 *Prosiphneus qinanensis* Zheng et al. 2004) 生活在大约 11.7 ~ 5.3 Ma 之间 (刘丽萍等 2013), 原鼯鼠类随着中国北方相对温湿的气候环境结束而急剧衰败、消亡, 而适应黄土期相对干旱、寒冷气候环境的无齿根的鼯鼠开始发展 (岳乐平等 1996)。中华鼯鼠化石几乎在黄土剖面各个层位都有, 广泛发现于河北、山西、内蒙古、甘肃及陕西等地的早更新世地层中, 其生存年代至今约 2.45 Ma。甘肃鼯鼠化石发现于榆林黄土层的上部, 其生存年代约 0.8 Ma, 时代为中、晚更新世。李保国等 (1986) 认为 *Eospalax* 鼯鼠的起源中心在秦巴山区, 秦岭是其进行分化的中心 (李晓晨等 1996)。Tang 等 (2013) 比较了高原鼯鼠和甘肃鼯鼠种群历史, 发现具有相同的种群动态模式, 青藏高原倒数第二次冰期对两个物种演化产生了重要的影响。今后, 有望结合分子系统地理学等, 通过密集而全面的采样, 来明确各物种种群的遗传分化、种群历史动态和基因交流情况等, 分析其地理分布模式及其系统发育关系, 追溯其进化历程。结合地史资料, 探讨地质历史事件影响或造成鼯鼠亚科动物种群遗传格局的生物学和环境变化历史过程, 增进对青藏高原隆起和黄土高原发育过程的了解 (Su et al. 2014b)。对于鼯鼠亚科动物物种进化历史的研究, 有助于理解物种的分化、形成以及进化过程, 体现物种划分的进化观点, 对其科学合理分类具有

重要的意义,对青藏高原和黄土高原地区生物多样性形成及其维持机制的诠释和保护策略的制定能提供一定的理论依据。

4 研究展望

长期以来,鼯鼠亚科动物独特的生活方式,地下特定环境等导致的趋同现象等,都给分类带来了困难。准确的物种划分是合理利用和控制其资源的关键,鼯鼠亚科动物系统学近期研究获得了一定的进展,为物种分类等奠定了基础。随着科学的进步,分类学理论和技术的发展,其分类位置也在不断调整,向着更科学、更合理的方向改变。尽管鼯鼠亚科动物个别种的分类地位仍存有较大争议,大部分系统学结果及多数学者的意见渐趋一致,形成主流。后续的研究需要多学科联合,通过广泛而连续的采样,应用分类学理论及相关技术来深入研究。例如除了形态特征外,做核型分析,断定染色体的数据,在此基础上进一步再深入分子系统学研究,避免进一步分类的混乱。另外,由于其独特的生活方式,造成实验室饲养的困难,限制了相关内容的获取,有必要在解决人工饲养的基础上,运用比较形态学、比较胚胎学和发育生物学等方面的研究,进行客观全面的系统发育研究,并结合系统发育基因组学等现代学科的新方法,克服已有的研究层次较低、原始创新较少等问题,澄清鼯鼠亚科动物部分种分类上的混乱,揭示其系统演化关系,阐明鼯鼠起源与分化以及多样性形成机制等重要问题。

致谢 感谢 3 位匿名审稿专家对本文的评阅和指导,感谢俄罗斯科学院西伯利亚分院动物分类与生态研究所 Novikov Eugene 博士的建议和文献查阅等帮助。

参 考 文 献

Allen G M. 1940. The Mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia, Vol. 11. New York: The American Museum of Natural History, 1-620.

- Allen J A, Kerr R. 1895. On the names of mammals given by Kerr in his 'Animal kingdom', published in 1792. Bulletin of the American Museum of Natural History, 7(5): 182-184.
- Alston E R. 1876. 2. On the classification of the Order Glires. Proceedings of the Zoological Society of London, 44(1): 61-98.
- Begall S, Burda H, Schleich C E. 2007. Subterranean Rodents: News from Underground. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 3-9.
- Carleton M D, Musser G G. 1984. Muroid rodents // Anderson S, Jones J K. Orders and Families of Recent Mammals of the World. New York: John Wiley, 289-379.
- Chaline J, Mein P, Petter F. 1977. Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. Mammalia, 41(3): 245-252.
- Chelomina G N, Korablev V P, Pavlenko M V. 2011. Genetic diversity and phylogenetic relationships of the Manchurian zokor *Myospalax psilurus* (Rodentia, Muridae) according to RAPD-PCR analysis. Biology Bulletin, 38(3): 222-230.
- de Chardin T P, Young C C. 1931. Fossil mammals from the late cenozoic of Northern China. Palaeontologia Sinica Series C, 9(1): 18-20.
- Ellerman J R. 1940. The Families and Genera of Living Rodents: Vol. I. London: British Museum of Natural History, 1-689.
- Ellerman J R. 1941. The Families and Genera of Living Rodents: Vol. II. London: British Museum of Natural History, 1-690.
- Ellerman J R, Morrison-Scott T C S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London: British Museum (Natural History), 810.
- Flynn L J. 2009. Chapter 4. The antiquity of Rhizomys and independent acquisition of fossorial traits in subterranean muroids. Bulletin of the American Museum of Natural History, 331(1): 128-156.
- Gambaryan P P, Zherebtsova O V, Platonov V V. 2005. Morphofunctional analysis of the cervical-thoracic region in some burrowing mammals. Russian Journal of Teriology, 4(1): 13-41.
- Hadid Y, Tzur S, Pavliček T, et al. 2013. Possible incipient sympatric ecological speciation in blind mole rats (*Spalax*). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(7): 2587-2592.

- Jansa S A, Weksler M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(1): 256–276.
- Jansa S A, Giarla T C, Lim B K. 2009. The phylogenetic position of the rodent genus *Typhlomys* and the geographic origin of Muroidea. *Journal of Mammalogy*, 90(5): 1083–1094.
- Lawrence M. 1991. A fossil *Myospalax* cranium (Rodentia: Muridae) from Shanxi, China, with observations on zokor relationships. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206: 261–286.
- Lin G H, Wang K, Deng X G, et al. 2014. Transcriptome sequencing and phylogenomic resolution within Spalacidae (Rodentia). *BMC Genomics*, 15: 32.
- McKenna M C, Bell S K. 1997. *Classification of Mammals: Above the Species Level*. New York: Columbia University Press, 1–631.
- Michaux J, Reyes A, Catzeflis F. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 18(11): 2017–2031.
- Miller G S, Gidley J W. 1918. Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 8: 431–448.
- Mein P, Pickford M, Senut B. 2000. Late Miocene micromammals from the Harasib karst deposits, Namibia. Part 2A-Myocricetodontinae, Petromyscinae and Namibimyinae (Rodentia, Gerbillinae). *Communications of the Geological Survey of Namibia*, 12: 391–401.
- Musser G G, Carleton M D. 1993. Family Muridae//Wilson D E, Reeder D M. *Mammal Species of the World*. 2nd ed. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 501–753.
- Musser G G, Carleton M D. 2005. Family Spalacidae//Wilson D E, Reeder D M. *Mammal Species of the World*. 3rd ed. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, 907–922.
- Nevo E. 1999. *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression and Global Convergence*. New York: Oxford University Press.
- Norris R W, Zhou K Y, Zhou C Q, et al. 2004. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(3): 972–978.
- Ognev S I. 1947. *Zveri SSSR I prilzhashchikh stran* [Mammals of the USSR and adjacent countries]. Vol. 5, Rodents. English translation, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1963, 662 pp. Washington, DC: Office of Technical Services.
- Pavlenko M V, Korablev V P. 2003. Genetic differentiation, systematic position and problem of conservation of the Manchurian zokor *Myospalax psilurus* (Rodentia, Myospalacinae) marginal population//The Theriofauna of Russia and Neighboring Areas. *Proceedings of the International Conference. Moscow: Severtsov Institute of Ecology and Evolution*, 51.
- Pavlenko M V, Tsvirka M V, Korablev V P, et al. 2014. Distribution of Zokors (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) in Eastern Russia based on genetic and morphological analysis. *Achievements in the Life Sciences*, 8(2): 89–94, doi: 10.1016/j.als.2015.01.001.
- Pavlinov I A. 2003. *Systematics of Recent Mammals*. Moscow: Moscow University, 85–92.
- Pavlinov I A, Lissovsky A A. 2012. *The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 202–210.
- Puzachenko A Y, Pavlenko M V, Korablev V P, et al. 2014. Karyotype, genetic and morphological variability in North China zokor, *Myospalax psilurus* (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae). *Russian Journal of Theriology*, 13(1): 27–46.
- Simpson G G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1–350.
- Su J H, Wang J, Ji W H, et al. 2013. Complete mitochondrial genome of the Gansu zokor *Eospalax cansus* (Rodentia, Spalacidae). *Mitochondrial DNA*, 24(6): 651–653.
- Su J H, Ji W H, Robyn H, et al. 2014a. Novel microsatellite markers obtained from Gansu zokor (*Eospalax cansus*) and cross-species amplification in Plateau zokor (*Eospalax baileyi*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 57: 128–132.
- Su J H, Ji W H, Wang J, et al. 2014b. Phylogenetic relationships of extant zokors (Myospalacinae) (Rodentia, Spalacidae) inferred

- from mitochondrial DNA sequences. *Mitochondrial DNA*, 25(2): 135–141.
- Tang L Z, Wang L Y, Cai Z Y, et al. 2010. Allopatric divergence and phylogeographic structure of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*), a fossorial rodent endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Biogeography*, 37(4): 657–668.
- Tang L Z, Yu L, Lu W D, et al. 2013. Comparative analyses of past population dynamics between two subterranean zokor species and the response to climate changes. *Turkish Journal of Zoology*, 37(2): 143–148.
- Thomas O. 1896. On the genera of rodents: an attempt to bring up to date the current arrangement of the order. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 64(4): 1012–1028.
- Tsvirka M V, Pavlenko M V, Korablev V P. 2011. Genetic diversity and phylogenetic relationships in the zokor subfamily Mysopalacinae (Rodentia, Muridae) inferred from RAPD-PCR. *Russian Journal of Genetics*, 47(2): 205–215.
- Tullberg T. 1899. Ueber das System der Nagethiere: eine phylogenetische Studie. Uppsala: Akademische Buchdruckerei, 1–514.
- Wu P W, Wang W W, Zhou C Q, et al. 2007. The taxonomic statuses of Gansu zokor (*Myospalax cansus*), Plateau zokor (*M. baileyi*) and Qinling zokor (*M. rufescens*) based on the comparisons of medullary indexes of hairs. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 32(3): 502–504.
- Zhang Y M, Zhang Z B, Liu J K. 2003. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review*, 33(3/4): 284–294.
- Zheng S H. 1994. Classification and evolution of the Siphneidae//Tomida Y, Li C K, Setoguchi T. *Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification*. Tokyo: National Science Museum Monographs, 8: 57–76.
- Zheng S H. 1997. Evolution of the Mesosiphneinae (Siphneidae, Rodentia) and environmental change//Tong Y S, Zhang Y Y, Wu W Y, et al. *Evidence for Evolution-Essays in Honor of Prof. Chungchien Young on the Hundredth Anniversary of His Birth*. Beijing: China Ocean Press, 137–150.
- Zhou C Q, Zhou K Y. 2008. The validity of different zokor species and the genus *Eospalax* inferred from mitochondrial gene sequences. *Integrative Zoology*, 3(4): 290–298.
- 樊乃昌, 施银柱. 1982. 中国鼯鼠 (*Eospalax*) 亚属分类研究. *兽类学报*, 2(2): 183–196.
- 何娅, 周材权, 刘国库, 等. 2012. 斯氏鼯鼠物种地位有效性的探讨. *动物分类学报*, 37(1): 36–43.
- 李保国, 陈服官. 1986. 鼯鼠属 *Eospalax* 亚属的系统发育关系及其物种形成和起源中心的研究. *西北大学学报: 自然科学版*, 16(3): 59–64.
- 李华. 1995. 中国鼯鼠亚科的分类研究. *首都师范大学学报: 自然科学版*, 16(1): 75–80.
- 李晓晨, 王廷正. 1996. 论鼯鼠属 *Eospalax* 亚属的分类及系统演化. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 24(3): 75–78.
- 李晓晨, 李娜, 王冬, 等. 2001. 3种鼯鼠牙齿釉质超微结构的比较. *西北大学学报: 自然科学版*, 31(3): 249–250.
- 林恭华. 2010. 地下啮齿类——甘肃鼯鼠挖掘器官形态适应与种群遗传学分析. 北京: 中国科学院研究生院博士学位论文, 78–80.
- 刘丽萍, 郑绍华, 崔宁, 等. 2013. 甘肃秦安晚中新世—早上新世的化石鼯鼠 (*Myospalacinae*, *Cricetidae*, *Rodentia*) 兼论鼯鼠亚科的分类. *古脊椎动物学报*, 51(3): 211–241.
- 鲁庆彬, 张阳, 周材权. 2013. 甘肃鼯鼠不同地理种群的形态变异分析. *兽类学报*, 33(2): 193–199.
- 罗泽珣, 陈卫, 高武, 等. 2000. 中国动物志: 兽纲 第六卷 啮齿目 (下册) 仓鼠科. 北京: 科学出版社, 148–178.
- 马勇, 杨奇森, 周立志. 2012. 第3章: 啮齿动物分类学与地理分布 // 郑智民, 姜志宽, 陈安国. *啮齿动物学*. 2版. 上海: 上海交通大学出版社, 33–142.
- Smith A T. 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 88–92.
- 宋世英. 1986. 两种鼯鼠的分类订正. *动物世界*, 3(3): 31–39.
- 苏军虎. 2008. 基于分子数据和形态数据的鼯鼠亚科动物系统发育研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 43–55.
- 苏军虎, 刘荣堂, 纪维红, 等. 2013. 我国草地鼠害防治与研究的发展阶段及特征. *草业科学*, 30(7): 1116–1123.
- 王廷正, 朱必才, 陈忠, 等. 1997. 甘肃鼯鼠 (*Myospalax cansus*)、秦岭鼯鼠 (*M. rufescens*) 的染色体组型和C带研究. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 25(增刊): 63–70.

- 杨传华, 都玉蓉, 谢久祥, 等. 2012. 两种鼯鼠内脏器官形态差异及其分类学意义. *兽类学报*, 32(3): 259–265.
- 岳乐平, 薛祥煦, 李传令. 1996. 中国黄土中的仓鼠、鼯鼠化石及在磁性地层中的位置. *西北大学学报: 自然科学版*, 26(6): 51–56.
- 赵芳, 邓小弓, 张同作, 等. 2015. 青藏高原地区塞隆骨资源的分子鉴定和地理分布. *中国中药杂志*, 40(3): 399–403.
- 郑绍华, 张兆群, 崔宁. 2004. 记几种原鼯鼠(啮齿目, 鼯鼠科)及鼯鼠科的起源讨论. *古脊椎动物学报*, 42(4): 297–315.