

黑龙江省南部小飞鼠种群 mtDNA 控制区的遗传结构

田新民 王佳琪 白小珍 刘涵奇 石兰英

牡丹江师范学院生命科学与技术学院 牡丹江 157011

摘要: 小飞鼠 (*Pteromys volans*) 为树栖夜行滑翔类啮齿动物, 受森林采伐与栖息地丧失等因素影响, 其种群数量与分布在不断减少。为增强保护与管理的针对性, 亟需对其种群的遗传变化, 特别是遗传多样性与基因流等种群遗传信息开展进一步评价。本研究在黑龙江省南部的方正、宾县、苇河和穆棱 4 个重点研究区域, 分别采集到 20、26、15 和 27 只小飞鼠个体的毛发样本, 采用 mtDNA 控制区全序列 (1 070 bp) 评估其种群遗传多样性与遗传结构。研究发现, 在 88 个小飞鼠控制区全序列中, 共检测到 155 个变异位点和 67 个单倍型, 单倍型多样性 (H_d) 为 0.992 (0.945 ~ 0.986), 核苷酸多样性 (P_1) 为 1.772% (1.221% ~ 1.974%), 仅单倍型 H_20 为宾县与苇河种群共享, 只有 1 个个体的单倍型有 52 个, 其稀有单倍型高达 77.16% (52/67); 种群之间遗传分化系数 (F_{ST}) 为 0.051 3 ~ 0.135 7 ($P < 0.05$), 基因流 (N_m) 为 3.19 ~ 9.24; 种群之间遗传分化程度与地理距离的 Mantel 检验呈现不显著的正相关 ($r = 0.413$, $P > 0.05$)。结果表明, 小飞鼠种群遗传多样性丰富, 其中, 苇河和穆棱种群最高、宾县种群次之、方正种群最低, 高比例稀有单倍型提示, 未来种群存在遗传多样性下降的风险; 4 个地理种群之间均存在显著的中等水平遗传分化, 距离隔离模型不能有效地解释小飞鼠种群目前遗传格局的形成; 系统进化树与单倍型网络图没有呈现出明显的系统地理格局, 其种群间基因流的限制可能是近期出现的。研究结果提示, 需开展栖息地修复和生态廊道构建, 从而实现该物种的种群增长与扩散。

关键词: 小飞鼠; mtDNA 控制区; 种群遗传结构; 遗传多样性

中图分类号: Q953 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 02-213-11

Population Genetic Structure of *Pteromys volans* in Southern Heilongjiang Province Inferred From mtDNA Control Region Sequences

TIAN Xin-Min WANG Jia-Qi BAI Xiao-Zhen LIU Han-Qi SHI Lan-Ying

College of Life Science and Technology, Mudanjiang Normal University, Mudanjiang 157011, China

Abstract: [Objectives] The Siberian Flying Squirrel *Pteromys volans* is an arboreal, nocturnal, and gliding rodent. It plays an important role in the dispersal of forest seeds and the maintenance of ecosystem balance. In

基金项目 黑龙江省基本科研业务费项目 (No. 1453ZD021), 黑龙江省自然科学基金项目 (No. LH2022C101);

第一作者介绍 田新民, 男, 副教授; 研究方向: 动物分子生态学; E-mail: swxtxm@126.com。

收稿日期: 2024-07-03, 修回日期: 2024-11-14 DOI: 10.13859/j.cjz.202524154 CSTR: 32109.14.cjz.24154

northeast China, the population and distribution of the Siberian Flying Squirrels are decreasing due to deforestation and habitat loss. As an important indicator species for sustainable forest management, it has been listed in the Catalog of Terrestrial wildlife Species with Significant Ecological, Scientific, and Social Value in China. It has also been listed as “Vulnerable (VU)” in the *Red List of China’s Vertebrate*. There is an urgent need to further evaluate genetic changes of the population, especially genetic diversity and gene flow, to enhance the pertinence of conservation and management. **[Methods]** From 2018 to 2023, we collected hair samples from 20, 26, 15 and 27 Siberian Flying Squirrel individuals from four geographical populations (Fangzheng, Bin County, Weihe and Muling) in southern Heilongjiang Province, northeast China, respectively (Fig. 1 and Table 1), and evaluated their genetic diversity and structure based on the complete sequences of mtDNA control region (1 070 bp). **[Results]** The results showed that 155 variation sites and 67 haplotypes were detected in the control region sequence of these 88 individuals. In the populations, the haplotype diversity (H_d) and nucleotide diversity (P_i) were 0.992 (0.945 - 0.986) and 1.772% (1.221% - 1.974%), respectively (Table 2). Only one haplotype (H_20) was shared by two populations (Bin County and Weihe), and there were 52 haplotypes with only one individual, and the proportion of rare haplotypes is 77.16% (52/67) (Figs. 2 and 3). The genetic differentiation coefficient (F_{ST}) and gene flow (N_m) between populations were 0.051 3 - 0.135 7 ($P < 0.05$) and 3.19 - 9.24, respectively (Tables 3 - 5). The Mantel test indicated that genetic and geographic distances were not significantly positively correlated ($r = 0.413$, $P > 0.05$). **[Conclusion]** The genetic diversity of the populations was at a high level, among which the Weihe and Muling populations were the highest, followed by the Bin County population, and the Fangzheng population was the lowest. This may suggest that the Changbai Mountains were the refuge for Siberian Flying Squirrels during the last glacial period. However, the high proportion of rare haplotypes indicated a risk of declining genetic diversity of the Siberian Flying Squirrel population in the future. There were significant moderate levels of genetic differentiation among the four populations, and the distance isolation model could not effectively explain the current population genetic pattern. The phylogenetic tree constructed by maximum likelihood, Bayesian inference method and haplotype network indicated that there was no obvious phylogeographic separation among the four geographic populations (Figs. 2 and 3). This result implies that the geographical barriers between the populations may be recent. It is suggested that conservation efforts for the Siberian Flying Squirrels should be improved, and that habitat restoration and ecological corridor construction should be carried out in the field, to improve gene exchange between individuals and accelerate population restoration.

Key words: *Pteromys volans*; Mitochondrial control region; Population genetic structure; Genetic diversity

小飞鼠 (*Pteromys volans*) 为树栖夜行滑行动物, 其主要分布于欧亚大陆北部的中国、拉脱维亚、爱沙尼亚、芬兰、俄罗斯、蒙古、日本、韩国和朝鲜等国家 (蒋志刚等 2015)。受栖息地丧失与破碎化的影响, 全球许多地区小飞鼠呈现不同的濒危状态, 该物种在拉脱维亚已近乎灭绝, 韩国、爱沙尼亚、芬兰

等国家也将其分别列为濒危 (Endangered, EN)、易危 (Vulnerable, VU)、近危 (Near Threatened, NT) 等级物种 (Lim et al. 2021)。小飞鼠为松鼠科 (Sciuridae) 飞鼠属内唯一在我国分布的物种, 主要分布于东北、华北和西北等北方林区 (蒋志刚等 2015), 作为森林可持续经营的重要指示物种 (Hurme et al. 2008),

被列为国家“三有”动物(国家林业和草原局 2023)、《中国脊椎动物红色名录》易危级(VU)物种(蒋志刚等 2016)。小飞鼠每年仅繁殖一胎,每胎产崽 2~4 只(马逸清 1986),大多数个体仅存活 1~2 年(Hoset et al. 2017)。较弱的繁殖能力使得小飞鼠种群增长缓慢,加剧了其受威胁程度。目前国外在小飞鼠形态、活动区、巢址利用、栖息地选择与管理、遗传多样性与分化以及分子系统进化等领域已开展系列研究(Lampila et al. 2009, Yalkovskaya et al. 2015, Asari et al. 2019, Kim et al. 2019, Lim et al. 2021, Ahtikoski et al. 2023, Kikuchi et al. 2023),国内仅在笼养活动节律、分子标记筛选、分类地位及树洞保温机制等方面进行了初步研究(陈亮 2018, 田新民等 2020, 2022a, b)。

我国东北地区曾受到大量森林采伐和栖息地丧失等因素的影响,导致物种的基因流受阻,许多物种出现近交、种群遗传多样性丧失以及小种群内的有害突变积累等问题,进而面临生存威胁(田新民 2021, Chen et al. 2022, 田新民等 2022a)。小飞鼠作为主要以树洞营巢的典型树栖森林型物种,其种群更易受到栖息地变化的影响(Lim et al. 2021)。近代以来由于东北地区大量的森林采伐,小飞鼠偏好的成熟林营巢栖息地随之减少,野外调查也发现许多林区难以发现其活动踪迹。由于栖息地的丧失和破碎化与种群数量下降,小飞鼠可能面临分布区隔离及基因交流受阻,因此亟待揭示其种群历史动态的遗传变化响应机制,进而提高对小飞鼠种群与栖息地的关注和保护力度。本文基于 mtDNA 控制区全序列分析了黑龙江省南部林区小飞鼠种群遗传结构模式,可为该物种的科学保护与管理提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究地区与样本采集

2018 年与 2019 年 10~12 月,在张广才岭西北部的宾县,以及 2022 年与 2023 年 10~12 月,在张广才岭东北部的方正县、南部的苇河

林业局以及老爷岭南部的穆棱林业局,黑龙江省南部 4 个地区(图 1),采集小飞鼠毛发样本共 88 份(表 1)。4 个研究地间的距离约为 110~250 km。样本采集时,首先在野外寻找小飞鼠的树洞巢,敲击树干发现个体后,采用网捕法在洞口处捕获个体。在个体尾部取 20 根带有毛囊的毛发样本,收集于封口袋内,标号并进行 GPS 定位。在捕获个体尾端剪掉部分毛发标记,避免个体重复采样,最后将个体放归野外。-20 °C 保存样本备用。

1.2 DNA 提取与 PCR 扩增

将 20 根带有毛囊的毛发样本(长约 0.5 cm)用 75%乙醇清洗 2 次除菌,再用蒸馏水清洗 1 次,弃废液后于鼓风干燥箱内 55 °C 干燥。按微量样品基因组 DNA 提取试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]使用说明提取处理后的毛囊样本 DNA。用 ND-1000 紫外分光光度计(赛默飞世尔科技公司,美国)测定 DNA 质量浓度,稀释至 10 mg/L,4 °C 存放备用。

扩增 mtDNA 控制区全序列的引物:上游 5'-GTT CCA CCT TCA ACT CCC AAA-3',下游 5'-CAT TTT CAG TGC TTT GCT TTG AT-3'(田新民等 2022b)。PCR 反应体系为 20.0 μ l: 5 \times 10⁶ U/L Ex *Taq* DNA 聚合酶[宝生物工程(大连)有限公司] 0.1 μ l, 10 \times Buffer 2.0 μ l, 2.5 mmol/L dNTPs 1.6 μ l, 10 μ mol/L 上、下游引物各 0.5 μ l, DNA 模板 15 ng, 超纯水补齐 20 μ l。反应程序为: 94 °C 2 min; 94 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 30 s, 35 个循环; 72 °C 10 min。为了监测污染,在扩增的同时附加一个不含 DNA 的阴性对照。所有的引物合成和双向测序均由生工生物工程(上海)股份有限公司完成。

1.3 数据分析

利用 Clustal X 2.1(Larkin et al. 2007)进行序列比对。用 DnaSP 5.10(Librado et al. 2009)计算种群的变异位点数(S)、单倍型数量(H)、单倍型多样性(H_d)和核苷酸多样性(P_i),并进行中性检验和错配分布分析,判断是否有种

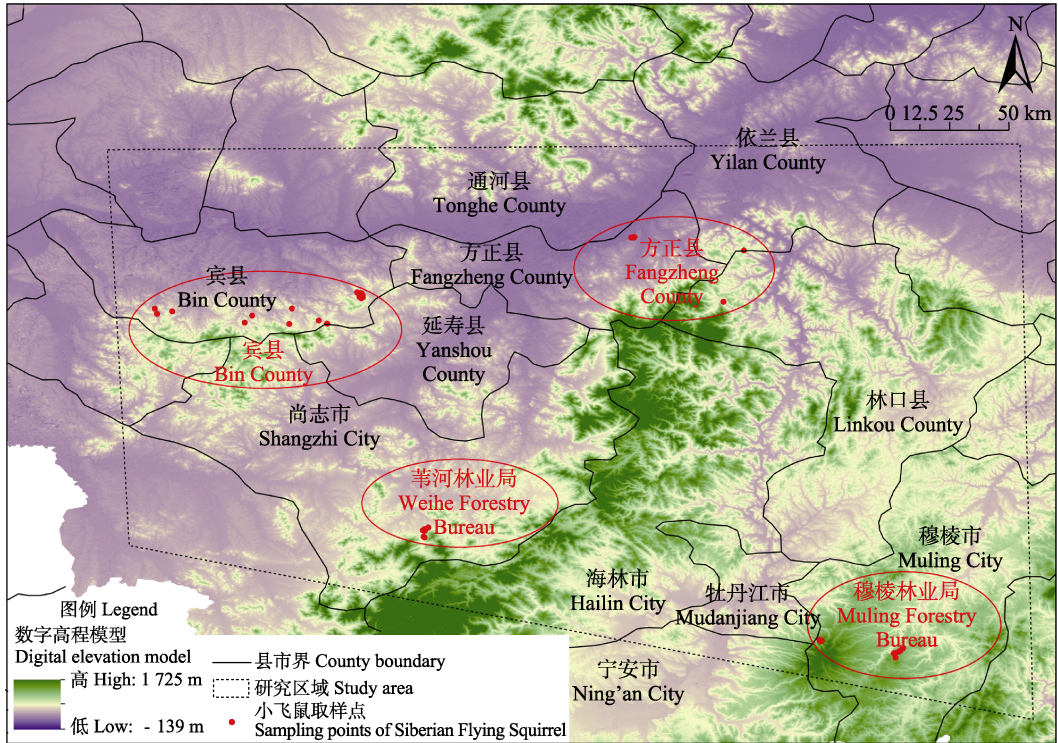


图 1 本研究的采集样点分布图

Fig. 1 Sampling sites of this study

红色圆圈中代表每个地理种群的取样范围。Red circles indicate the sampling area for each geographic population.

表 1 样本采集信息

Table 1 Information about collected samples

研究地区 Study area	种群 Population	地理位置 Geographic location	个体数量 (ind) Number of individual	地理坐标范围 Coordinate range
黑龙江省方正县 Fangzheng County, Heilongjiang	方正 Fangzheng	张广才岭东北部 Northeastern Zhangguangcai Mountains	20	45°40'51" - 45°55'37" N 129°09'03" - 129°34'41" E
黑龙江省宾县 Bin County, Heilongjiang	宾县 Bin County	张广才岭西北部 Northwestern Zhangguangcai Mountains	26	45°30'00" - 46°01'01" N 126°55'01" - 128°19'01" E
黑龙江省苇河林业局 Weihe Forestry Bureau, Heilongjiang	苇河 Weihe	张广才岭南部 Southern Zhangguangcai Mountains	15	44°47'16" - 44°49'34" N 128°21'39" - 128°22'55" E
黑龙江省穆稜林业局 Muling Forestry Bureau, Heilongjiang	穆稜 Muling	老爷岭南部 Southern Laoye Mountains	27	44°19'59" - 44°24'00" N 129°51'54" - 130°10'59" E

群扩张事件发生。

利用 Arlequin 3.11 (Excoffier et al. 2007) 计算种群间的遗传分化系数 (F_{ST}), 根据公式 $N_m = (1 - F_{ST}) / (2F_{ST})$ 计算种群间的基因流 (N_m), 并进行分子变异分析 (analysis of

molecular variance, AMOVA), 进行 1 000 次重排后的显著性检验 (Wright 1965)。利用 GenAlEx 6.0 (Peakall et al. 2006) Mantel 检验分析种群间遗传距离是否与地理距离相关, 遗传距离为 $F_{ST} / (1 - F_{ST})$, 地理距离为种群间的直

线距离, 并进行自然对数转换, 计算相关系数 r , 进行 10 000 次重排后的显著性检验 (Pérez-Espona et al. 2008)。

以海南小飞鼠 (*Hylopetes phayrei*) (GenBank 登录号为 NC026443) 及黑白飞鼠 (*H. alboniger*) (GenBank 登录号为 NC031847) 控制区序列为外群, 利用 MEGA X (Kumar et al. 2018) 确定最佳 DNA 替换模型 (HKY + G + I), 以最大似然法 (maximum likelihood, ML) 构建单倍型系统进化树, 进化树中节点的自举置信水平应用自引导 (Bootstrap) 估计, 循环次数为 1 000 次。同时采用 BEAST 1.6.1 (Drummond et al. 2012), 基于贝叶斯法 (Bayesian inference, BI) 构建系统进化树, 基于马尔科夫链蒙特卡罗 (Markov chain Monte Carlo, MCMC) 法运行 3×10^6 代, 每 100 代抽样一次, 舍弃前 25% 的老化样本, 并用贝叶斯后验概率评估各节点的支持率。仅显示 50% 以上的支持率, 并对进化树进行美化。基于中央链接 (median-joining, MJ) 法在 Network 4.6 (Bandelt et al. 1999) 软件中对定义的单倍型进行网络图构建。

2 结果

2.1 序列变异及遗传多样性

小飞鼠 4 个种群共 88 个样本的控制区全序列均为 1 070 bp, 4 种碱基含量的平均值分别为 A 31.9%、T 30.8%、C 26.1%、G 11.2%, A + T

含量 (62.7%) 明显高于 C + G 含量 (37.3%)。控制区全序列中共检测到变异位点 155 个, 其中简约信息位点 110 个, 单一变异位点 45 个, 转换与颠换的比值为 4.7, 转换高于颠换, 有 7 处位点存在插入和缺失。

在 88 个样本中共获得 67 个单倍型, 方正、宾县、苇河和穆棱 4 个种群分别有 17、15、13 和 23 个单倍型分布。仅单倍型 H₂₀ 为宾县和苇河种群共享, 其余 66 个单倍型分别为各种群所特有。单倍型分布的样本数分别为 1~4 个, 其中分布有 4 和 3 个样本的单倍型各 2 个, 2 个样本的单倍型有 11 个, 其余 52 个单倍型均只有 1 个样本所有, 占单倍型总数的 77.61%。种群遗传多样性参数显示, 4 个小飞鼠种群的单倍型多样性 (H_d) 为 0.945~0.986, 整体为 0.992; 核苷酸多样性 (P_1) 为 1.221%~1.974%, 整体为 1.772%, 其中, 苇河和穆棱种群最高, 宾县种群次之, 方正种群最低 (表 2)。

2.2 遗传分化及系统地理格局

基于控制区全序列 1 070 bp 计算种群间遗传分化系数 (F_{ST} , 表 3), 小飞鼠 4 个地理种群之间均呈现显著的遗传分化 ($P < 0.05$)。其中, 方正与穆棱种群间的 F_{ST} 值最大, 宾县与方正、穆棱种群间的 F_{ST} 值次之, 苇河与宾县、方正、穆棱种群间的 F_{ST} 值最小。分子变异分析 (AMOVA) 的结果显示 (表 4), 8.17% 的分子差异位于种群间, 91.83% 的分子差异位于种群内, 种群间遗传分化极显著

表 2 小飞鼠各地理种群的遗传多样性信息

Table 2 The information on genetic diversity of different geographic population of Siberian Flying Squirrel *Pteromys volans*

种群 Population	样本量 (ind) Number of samples	单倍型多样性 Haplotype diversity	核苷酸多样性 Nucleotide diversity (%)	单倍型个数 Number of haplotype	Tajima's D	Fu's F_s
方正 Fangzheng	20	0.984	1.221	17	- 1.306	- 3.967
宾县 Bin County	26	0.945	1.698	15	- 0.307	1.376
苇河 Weihe	15	0.981	1.974	13	- 0.973	- 0.948
穆棱 Muling	27	0.986	1.907	23	- 1.293	- 4.385
合计 Total	88	0.992	1.772	67	- 1.479	- 33.816

表 3 小飞鼠种群间遗传分化系数 (F_{ST} 值, 对角线下) 及相应的 P 值 (对角线上)

Table 3 Pairwise genetic differentiation coefficient F_{ST} (below diagonal) and corresponding P values (above diagonal) between *Pteromys volans* populations

种群 Population	方正 Fangzheng	宾县 Bin County	苇河 Weihe	穆棱 Muling
方正 Fangzheng		< 0.001	0.018	< 0.001
宾县 Bin County	0.097 5		0.027	< 0.001
苇河 Weihe	0.052 2	0.052 9		0.036
穆棱 Muling	0.135 7	0.077 2	0.051 3	

表 4 小飞鼠种群间的分子变异分析

Table 4 Analysis of molecular variance (AMOVA) among *Pteromys volans* populations

变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	平方和 Sum of squares	变异组分 Variance components	变异百分比 (%) Percentage of variation	固定系数 F_{ST} Fixation index	P 值 <i>P</i> -value
种群间 Among populations	3	83.413	0.845 62	8.17	0.081 7	< 0.001
种群内 Within populations	84	798.155	9.501 85	91.83		
总体 Total	87	881.568	10.347 47	100.00		

($F_{ST} = 0.0817$, $P < 0.001$)。根据 F_{ST} 计算出种群间的基因流 N_m 为 3.19 ~ 9.24, 种群间的基因流均大于 1 (表 5)。Mantel 检验表明, 小飞鼠种群之间遗传分化程度与地理距离呈现不显著的正相关 ($r = 0.413$, $P > 0.05$), 说明距离隔离模型不能有效解释小飞鼠种群目前遗传格局的形成。

以海南小飞鼠和黑白飞鼠为外群, 基于 mtDNA 控制区序列用最大似然法和贝叶斯法构建小飞鼠系统进化树 (图 2)。两种进化树结果相似, 4 个种群之间的单倍型均呈现混杂分布, 表明本研究地区小飞鼠种群内部并未形成明显的系统地理格局。单倍型网络关系图结果与系统进化树类似, 也未显示出明显的系统地理格局, 仅 H_20 为宾县和苇河两种群共享,

其余单倍型均为各地理种群所特有, 大多数单倍型为仅有 1 个样本分布的稀有单倍型 (77.61%) (图 3)。

2.3 种群扩张分析

错配分布图显示, 错配分布几乎呈现双峰型 (图 4), 且 Tajima's D 和 Fu's F_S 检验均不显著 ($P > 0.05$) (表 2), 表明小飞鼠经历了比较复杂的历史, 但未经历明显的数量扩张。

3 讨论

遗传多样性是生物多样性的重要组成部分, 其水平、形成机制和分布格局可揭示物种的起源与进化历程, 是物种适应环境的能力和进化潜力的保证, 也是物种保护工作的基础 (Frankham et al. 2010, 王太等 2017)。单倍型

表 5 小飞鼠种群间的基因流 (N_m , 对角线下) 与地理距离 (单位 km, 对角线上)

Table 5 Gene flow (N_m , below diagonal) and geographical distance (Unit: km, above diagonal) between *Pteromys volans* populations

种群 Population	方正 Fangzheng	宾县 Bin County	苇河 Weihe	穆棱 Muling
方正 Fangzheng		139.8	133.2	183.6
宾县 Bin County	4.63		115.9	253.9
苇河 Weihe	9.08	8.96		147.1
穆棱 Muling	3.19	5.98	9.24	

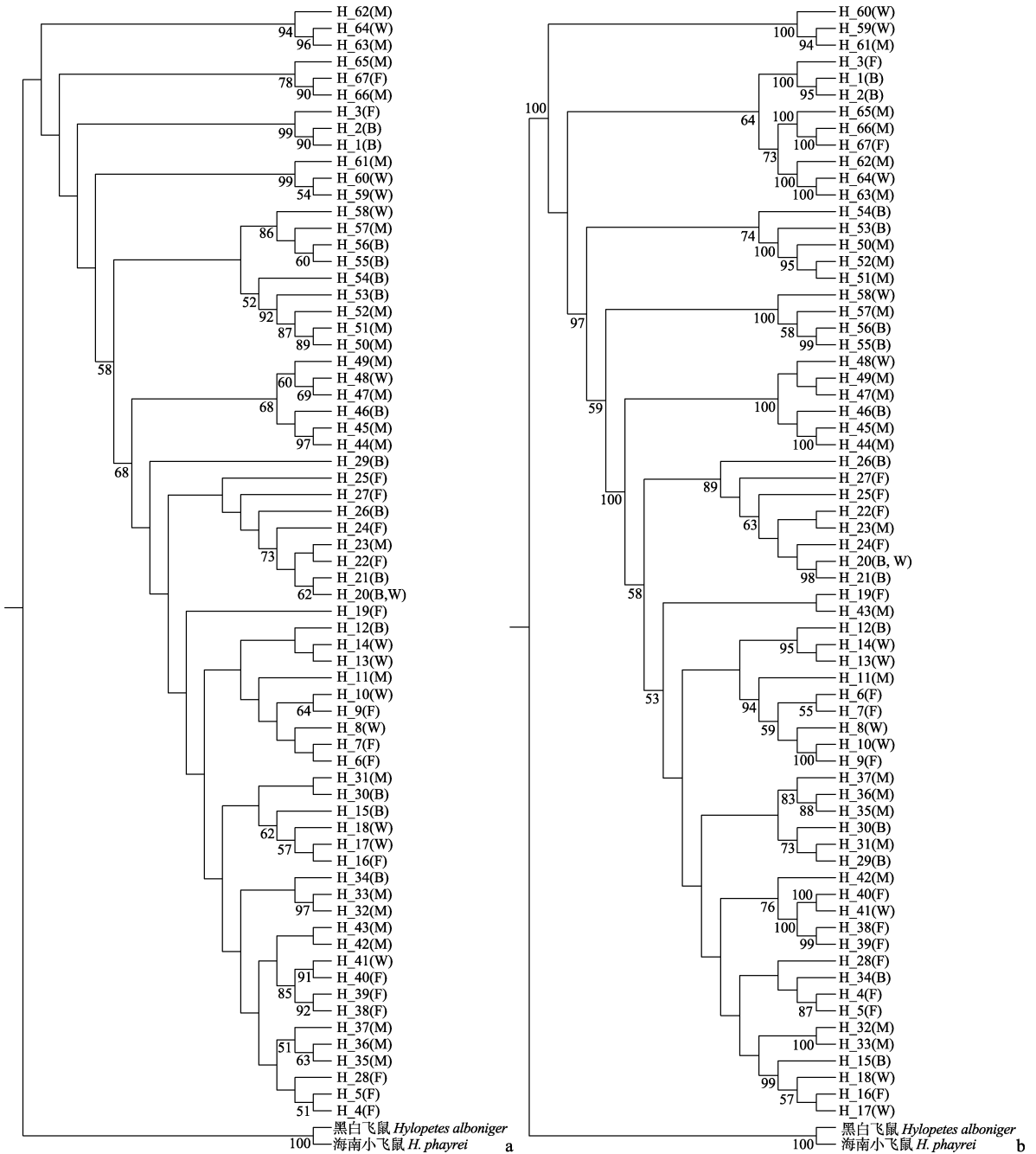


图 2 基于线粒体 DNA 控制区序列单倍型构建的小飞鼠最大似然 (a) 和贝叶斯 (b) 系统进化树

Fig. 2 Maximum likelihood (a) and Bayesian inference (b) phylogenetic trees for Siberian Flying Squirrel *Pteromys volans* based on haplotypes of mtDNA control region

H_1 ~ H_67 为小飞鼠单倍型名称, 单倍型后括号内标注表示此单倍型所属种群的简称: F. 方正种群; B. 宾县种群; W. 苇河种群; M. 穆棱种群。

H_1 to H_67 are haplotype names of Siberian Flying Squirrel, and the letters in parentheses indicate abbreviation of different populations: F. Fangzheng population; B. Bin County population; W. Weihe population; M. Muling population.

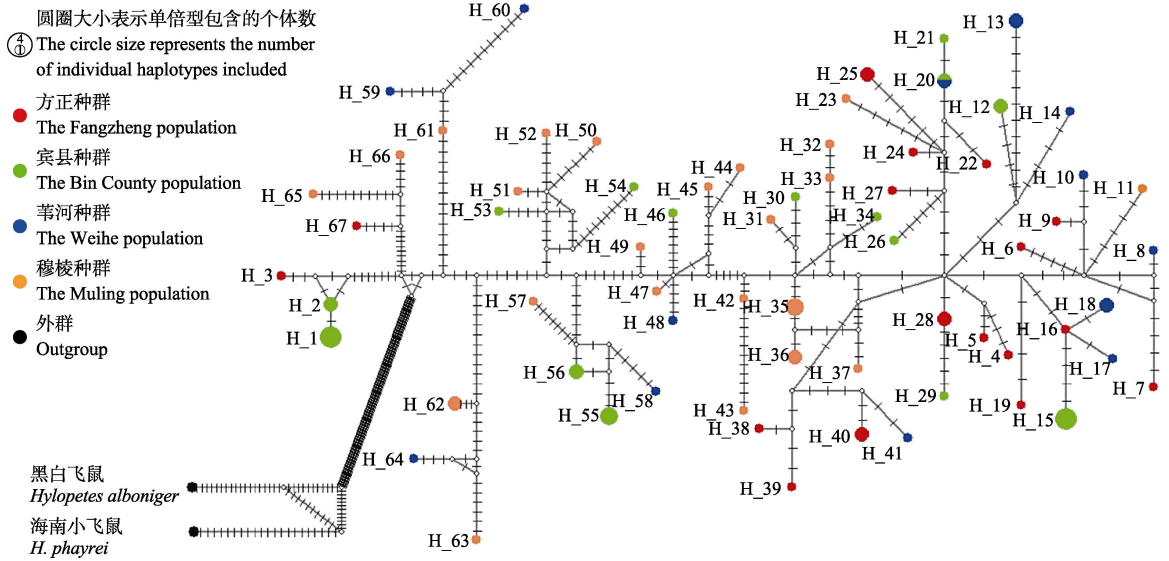


图 3 基于线粒体 DNA 控制区序列构建的小飞鼠单倍型网络图

Fig. 3 Haplotype network for Siberian Flying Squirrel *Pteromys volans* based on mtDNA control region sequences

H_1 ~ H_67 为小飞鼠单倍型名称, 小空心圈表示缺失单倍型, 短线表示突变步数。

H_1 to H_67 are haplotype names of Siberian Flying Squirrel, small hollow circles indicate missing haplotypes, and short bars crossing network branches indicate mutation steps.

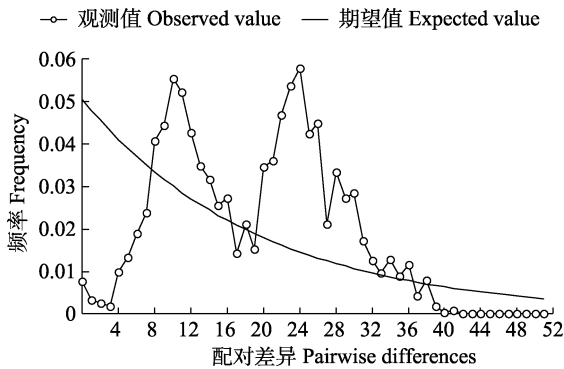


图 4 基于线粒体 DNA 控制区序列的小飞鼠种群错配分布图

Fig. 4 Mismatch distribution for Siberian Flying Squirrel *Pteromys volans* populations based on mtDNA control region sequences

多样性 (H_d) 和核苷酸多样性 (P_i) 是衡量种群 mtDNA 遗传变异程度的重要指标, 其中 P_i 值考虑了单倍型在种群中所占的比例, 在评价遗传多样性时更为精确 (Neigel et al. 1993, 马英等 2019, 田新民等 2022a, 2023)。相比爱

沙尼亚 ($H_d = 0.305$; $P_i = 0.048\%$)、俄罗斯卡累利阿 ($H_d = 0.700$; $P_i = 0.127\%$) 和芬兰 ($H_d = 0.642$; $P_i = 0.156\%$) 小飞鼠种群 mtDNA 控制区结果 (Nummert et al. 2020), 本研究种群的遗传多样性最高 ($H_d = 0.992$; $P_i = 1.772\%$), 种群的高单倍型多样性 ($H_d \geq 0.5$) 和高核苷酸多样性 ($P_i \geq 0.5\%$) (Grant et al. 1998, Yuasa et al. 2007) 也表明黑龙江省南部的小飞鼠种群遗传多样性较为丰富。同时, 分子变异的研究结果显示, 有 91.83% 的变异在种群内部, 仅 8.17% 的变异存在于种群间, 也反映出小飞鼠对环境变化有着良好的适应能力和进化潜力。以往研究认为, 冰期避难所种群的遗传多样性通常高于其他分布区种群 (Lee et al. 2018, 刘铸等 2020)。与国外种群相比, 本研究种群具有明显较高的遗传多样性, 暗示本研究地所处的长白山脉可能为小飞鼠末次冰期避难所。基于 *Cyt b* 基因的研究揭示, 小飞鼠存在 3 个明显的遗传谱系: 远东谱系、欧亚大陆北部谱系和日本北海道谱系 (田新民等 2022a)。与其他

谱系种群相比, 分属远东谱系的中国黑龙江、韩国和俄罗斯滨海边疆区种群均呈现高水平的遗传多样性 (Oshida et al. 2005, 田新民等 2022a)。Oshida 等 (2005) 认为, 在第四纪冰期的欧亚大陆可能有多个小飞鼠避难所, 冰期后小飞鼠扩散到整个欧亚大陆北部, 最后形成了当前的谱系地理格局; 与陆生啮齿动物不同, 树栖小飞鼠的冰期避难所可能与更新世时期森林动态密切相关。中国东北温带针阔混交林植物物种的谱系地理研究表明, 我国东北针阔混交林植物在末次冰盛期可能存在长白山脉及朝鲜半岛、俄罗斯远东地区的一个或多个避难所 (叶俊伟等 2017), 这一发现进一步为当前研究提供了理论支持, 表明远东谱系种群的高遗传多样性可能归因于避难所效应。鉴于黑龙江省南部的小飞鼠种群中大部分单倍型为稀有单倍型, 易受种群波动的影响而存在丢失风险, 造成遗传多样性的下降; 同时小飞鼠为树栖夜行物种, 活动隐蔽, 大众关注度低; 且其粪便为中药五灵脂成分, 还可驯化为宠物饲养, 存在滥捕的可能性, 因此应继续加强对小飞鼠种群的关注度与保护管理。

遗传分化和基因流是评价种群遗传结构的重要指标 (王太等 2017)。遗传分化系数 F_{ST} 值可检验种群间遗传分化的程度, 若 $F_{ST} \leq 0.05$, 表明种群间遗传分化较弱; $0.05 < F_{ST} \leq 0.15$, 表明种群间存在中等水平的遗传分化; $F_{ST} > 0.15$, 则表明种群存在高度遗传分化 (Wright 1978, 高惠等 2020)。 F_{ST} 检验结果显示, 小飞鼠 4 个地理种群之间均存在显著的中等水平的遗传分化。Mantel 检验表明, 小飞鼠种群之间的遗传分化程度与地理距离存在不显著的正相关, 说明距离隔离模型无法完全有效地解释种群目前遗传格局的形成, 也提示进一步开展环境隔离评价的必要性。物种的扩散能力和景观格局是影响种群遗传结构的最重要因素 (Yuasa et al. 2007, Pérez-Espona et al. 2008, 田新民等 2022a)。虽然小飞鼠为滑翔类物种, 但作为小型哺乳动物其扩散能力相对较

弱, 可能更易受到距离和环境隔离的影响 (Asari et al. 2019, Kim et al. 2020, Nummert et al. 2020)。遗传分化系数 F_{ST} 值显示, 方正与宾县种群间, 以及二者与穆棱种群间的遗传分化较大, 方正与宾县种群间地理距离较近 (139.8 km), 而二者与穆棱种群间较远 (183.6 km 和 253.9 km), 也进一步说明种群间遗传分化程度可能受到距离与环境隔离的双重影响。方正和宾县所处林区受多条高速公路、高铁和国道以及方正-尚志农田分布带等阻隔, 其森林栖息地呈现破碎化分布 (田新民等 2022a)。相对苇河和穆棱种群所在的国有林区, 方正和宾县种群区域为地方政府管辖林区, 其所处的张广才岭北部受人类活动影响导致的栖息地破碎化更为严重 (Qi et al. 2021), 可能阻碍小飞鼠种群间的扩散与基因交流。这可能也是苇河和穆棱种群遗传多样性相对较高, 而方正和宾县种群相对较低的主要原因。

种群间呈现显著的遗传分化, 但种群间的基因流 N_m 值均大于 1.0, 其系统进化树与单倍型网络关系图也呈现混杂的单倍型分布格局, 表明虽然小飞鼠 4 个种群间的基因交流受到了限制, 但这种限制可能是近期出现的。现有的种群间隔离格局形成的时间还不够长, 种群间还未达到显著遗传分化的单系群水平。爱沙尼亚、俄罗斯卡累利阿和芬兰的小飞鼠种群间也呈现类似的种群遗传格局 (Nunmert et al. 2020)。小飞鼠作为主要以树洞营巢的典型树栖森林型物种, 其种群更易受到栖息地变化的影响 (Lim et al. 2021)。近代以来, 东北地区受人口增长、森林采伐、农业、道路与城市发展等因素的影响, 小飞鼠偏好的成熟林营巢栖息地随之减少, 野外调查也发现许多林区难以发现其活动踪迹 (田新民 2021)。尽管小飞鼠种群遗传多样性较为丰富, 但种群间显著的遗传分化, 栖息地破碎化、分布区隔离与基因交流受阻以及高比例的稀有单倍型均提示小飞鼠种群存在遗传多样性下降风险。建议尽快开展小飞鼠种群数量、分布格局、栖息地选择与评价

等基础生态学研究, 全面评估该物种的生存状态; 结合景观遗传学方法, 检测种群遗传分化的环境隔离主导因素, 倡导景观友好型林区的建设与发展; 考虑增设人工巢箱、穿越设施及野外放归等人工干预 (Kim et al. 2021, Howard 2022), 进一步改善和提高栖息地适宜性和连通性, 以促进种群的增长和交流, 防止由于遗传分化导致物种遗传多样性和适合度的进一步下降。

参 考 文 献

- Ahtikoski A, Nikula A, Nivala V, et al. 2023. Cost-efficient forest management for safeguarding Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) habitats in Central Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 38(4): 197–207.
- Asari Y, Yanagawa H. 2019. Home range and nest arrangement of the Siberian flying squirrel *Pteromys volans* in an urban edge, northern Japan. *Polish Journal of Ecology*, 67(2): 159–167.
- Bandelt H J, Forster P, Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1): 37–48.
- Chen S Y, Holyoak M, Liu H, et al. 2022. Effects of spatially heterogeneous warming on gut microbiota, nutrition and gene flow of a heat-sensitive ungulate population. *Science of the Total Environment*, 806: 150537.
- Drummond A J, Suchard M A, Xie D, et al. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8): 1969–1973.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2007. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 47–50.
- Frankham R, Ballou J D, Briscoe D A. 2010. *Introduction to Conservation Genetics*. New York: Cambridge University Press, 235–237.
- Grant W A S, Bowen B W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89(5): 415–426.
- Hoset K S, Villers A, Wistbacka R, et al. 2017. Pulsed food resources, but not forest cover, determine lifetime reproductive success in a forest-dwelling rodent. *Journal of Animal Ecology*, 86(5): 1235–1245.
- Howard J M. 2022. Gap crossing in flying squirrels: mitigating movement barriers through landscape management and structural implementation. *Forests*, 13(12): 2027.
- Hurme E, Mönkkönen M, Sippola A L, et al. 2008. Role of the Siberian flying squirrel as an umbrella species for biodiversity in northern boreal forests. *Ecological Indicators*, 8(3): 246–255.
- Kikuchi H, Akasaka T, Asari Y, et al. 2023. Communal nesting behaviour of Siberian flying squirrels during the non-winter season. *Ethology*, 129(10): 499–506.
- Kim J S, Jeon J H, Lee W S, et al. 2019. Morphological characteristics of Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*): Sexual dimorphism and comparison of morphological characteristics in different latitudes. *Journal of Korean Society of Forest Science*, 108(1): 133–137.
- Kim J U, Kim J S, Jeon J H, et al. 2020. Home range estimates and habitat use of Siberian flying squirrels in south Korea. *Animals*, 10(8): 1378.
- Kim K Y, Lim S J, Hong M J, et al. 2021. Artificial nest usage patterns of the endangered Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) released in natural habitat. *Forest Science and Technology*, 17(4): 225–231.
- Kumar S, Stecher G, Li M, et al. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6): 1547–1549.
- Lampila S, Kvist L, Wistbacka R, et al. 2009. Genetic diversity and population differentiation in the endangered Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in a fragmented landscape. *European Journal of Wildlife Research*, 55(4): 397–406.
- Larkin M A, Blackshields G, Brown N P, et al. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21): 2947–2948.
- Lee S J, Lee M Y, Lin L K, et al. 2018. Phylogeography of the Asian lesser white-toothed shrew, *Crocidura shantungensis*, in East Asia: role of the Korean Peninsula as refugium for small mammals. *Genetica*, 146(2): 211–226.
- Librado P, Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11):

- 1451–1452.
- Lim S J, Kim K Y, Kim E K, et al. 2021. Distribution and habitat use of the endangered Siberian flying squirrel *Pteromys volans* (Rodentia: Sciuridae). *Journal of Ecology and Environment*, 45(1): 17.
- Neigel J E, Avise J C. 1993. Application of a random walk model to geographic distributions of animal mitochondrial DNA variation. *Genetics*, 135(4): 1209–1220.
- Nummert G, Aaspõllu A, Kuningas K, et al. 2020. Genetic diversity in Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in its western frontier with a focus on the Estonian population. *Mammal Research*, 65(4): 767–778.
- Oshida T, Abramov A, Yanagawa H, et al. 2005. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia. *Molecular Ecology*, 14(4): 1191–1196.
- Peakall R, Smouse P E. 2006. GenA1Ex 6.0: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1): 288–295.
- Pérez-Espona S, Pérez-Barbería F J, McLeod J E, et al. 2008. Landscape features affect gene flow of Scottish Highland Red Deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Ecology*, 17(4): 981–996.
- Qi J Z, Gu J Y, Ning Y, et al. 2021. Integrated assessments call for establishing a sustainable meta-population of Amur tigers in northeast Asia. *Biological Conservation*, 261: 109250.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19(3): 395–420.
- Wright S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations*, volume 4: Variability Within and Among Natural Populations. Chicago: University of Chicago Press, 84–86.
- Yalkovskaya L E, Bol'shakov V N, Sibiryakov P A, et al. 2015. Phylogeography of the Siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L., 1785) and the history of the formation of the modern species range: new data. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 462(1): 181–184.
- Yuasa T, Nagata J, Hamasaki S, et al. 2007. The impact of habitat fragmentation on genetic structure of the Japanese Sika Deer (*Cervus nippon*) in southern Kantoh, revealed by mitochondrial D-loop sequences. *Ecological Research*, 22(1): 97–106.
- 陈亮. 2018. 树洞保温机制研究: 以大兴安岭北部小飞鼠 (*Pteromys volans*) 越冬树洞为例. 哈尔滨: 东北林业大学博士学位论文.
- 高惠, 乔付杰, 滕丽微, 等. 2020. 马鹿阿拉善亚种遗传多样性和群体结构. *兽类学报*, 40(5): 458–466.
- 国家林业和草原局. 2023. 国家保护的有重要生态、科学、社会价值的陆生野生动物名录. 中国政府网. [2024-09-04]. [EB/OL]. https://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/202307/content_6889361.htm.
- 蒋志刚, 江建平, 王跃招, 等. 2016. 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24(5): 501–551, 615.
- 蒋志刚, 马勇, 吴毅, 等. 2015. 中国哺乳动物多样性及地理分布. 北京: 科学出版社, 276.
- 刘铸, 汪青青, 白薇, 等. 2020. 中国东北地区远东鼯鼠遗传多样性与遗传结构. *应用生态学报*, 31(2): 634–642.
- 马逸清. 1986. 黑龙江省兽类志. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 264–268.
- 马英, 李海龙, 何建, 等. 2019. 喜马拉雅旱獭线粒体 DNA 控制区遗传多样性及系统发育. *兽类学报*, 39(3): 285–294.
- 田新民. 2021. 东北马鹿种群遗传学及遗传分化驱动因素研究. 哈尔滨: 东北林业大学博士学位论文.
- 田新民, 廉明栋, 宋雅祺, 等. 2022a. 黑龙江省张广才岭北部小飞鼠的遗传多样性与种群历史动态. *兽类学报*, 42(4): 398–409.
- 田新民, 沙思彤, 杨孟平, 等. 2020. 光周期对小飞鼠活动节律的影响. *湖北农业科学*, 59(14): 137–140.
- 田新民, 杨孟平, 宋雅祺, 等. 2022b. 小飞鼠卫星位点的筛选及遗传特征分析. *野生动物学报*, 43(2): 379–385.
- 田新民, 张明海. 2023. 基于粪便 DNA 的东北马鹿遗传多样性. *兽类学报*, 43(1): 41–49.
- 王太, 杜岩岩, 杨濯羽, 等. 2017. 基于线粒体控制区的嘉陵裸裂尻鱼种群遗传结构分析. *生态学报*, 37(22): 7741–7749.
- 叶俊伟, 袁永革, 蔡荔, 等. 2017. 中国东北温带针阔混交林植物物种的谱系地理研究进展. *生物多样性*, 25(12): 1339–1349.