

# 中国濒危兽类保护遗传学研究进展与展望

魏辅文\* 马天笑 胡义波

(中国科学院动物研究所, 动物生态与保护生物学院重点实验室, 北京 100101)

**摘要:** 我国是全球生物多样性大国, 拥有包括大熊猫、金丝猴、华南虎、麋鹿、白鱀豚等特有物种和旗舰物种在内的丰富兽类资源。近几十年来, 土地利用模式转变、盗猎、环境污染、气候变化等因素使许多兽类物种面临生存威胁, 导致物种遗传多样性丧失。而遗传多样性是生物多样性的基本组成部分, 决定了物种和种群能否长期生存。保护遗传学作为保护生物学的一大分支学科, 旨在通过遗传学分析探明种群遗传变异和物种濒危的遗传学机制。近40年来, 随着研究手段和技术的不断发展, 我国兽类保护遗传学在遗传多样性和近交水平评估、景观遗传学、生态遗传学和圈养种群遗传管理等方面都取得了重要成果。然而, 未来人类社会的发展可能为濒危兽类带来的威胁依然存在, 高通量测序等新技术的进一步发展则能够帮助我们更加深入地了解濒危物种和种群遗传适应与濒危机制, 从而实现濒危兽类的有效管理与保护。

**关键词:** 保护遗传学; 濒危兽类; 非损伤性遗传取样法; 遗传多样性; 景观遗传学

中图分类号: Q16

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2021)05-0571-10

## Research advances and perspectives of conservation genetics of threatened mammals in China

WEI Fuwen\*, MA Tianxiao, HU Yibo

(CAS Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract:** China is one of the world's mega-diverse countries. There are diverse terrestrial and marine mammals in China, including endemic and flagship species like the giant panda, snub-nosed monkey, South China tiger, Milu, and Baiji. However, habitat loss and fragmentation, poaching, pollution, and climate change imposed direct threats to mammals' survival, which resulted in the genetic diversity loss of species. Genetic diversity is the basic component of biodiversity and affects the long-term survival of species and populations. Therefore, conservation genetics was established as an important branch subject of conservation biology, aiming to investigate the population genetic variation and genetic mechanisms of species endangerment and extinction. With rapid development in research techniques and methods, great progress has been made in China in the past 40 years in the evaluation of genetic diversity and inbreeding, landscape genetics, ecological genetics, and genetic management on threatened mammals. Meanwhile, the threats to mammals' survival caused by human activities still exist. The further development of new techniques, such as high-throughput sequencing, could deepen our understanding of the genetic adaptation and endangerment processes of threatened mammals, and lead to more effective management and conservation.

**Key words:** Conservation genetics; Threatened mammals; Noninvasive genetic sampling; Genetic diversity; Landscape genetics

保护遗传学 (Conservation genetics) 是以评估物种和种群遗传变异、研究物种濒危的遗传学机制为主要内容的学科。研究者通过评估物种和种群的遗传多样性水平和变化趋势、检测遗传结构以及探

明影响基因流的主要因素, 为濒危物种制定行之有效的保护对策。我国是生物多样性最丰富的国家之一, 拥有丰富的兽类资源, 其中包括大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*)、小熊猫 (*Ailurus* spp.)、金

基金项目: 国家自然科学基金创新研究群体项目 (31821001)

作者简介: 魏辅文 (1964-), 男, 博士, 研究员, 中国科学院院士, 主要从事保护生物学研究。

收稿日期: 2020-12-15; 接受日期: 2021-04-26

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: weifw@ioz.ac.cn

丝猴 (*Rhinopithecus* spp.)、虎 (*Panthera tigris*)、藏羚 (*Pantholops hodgsonii*)、白鬃豚 (*Lipotes vexillifer*) 等保护旗舰物种。然而, 伴随我国人口增长和经济高速发展, 栖息地丧失与破碎化、非法捕猎、环境污染等因素威胁着我国兽类的长期生存。我国在 20 世纪末开始开展兽类的保护遗传学研究, 随着取样技术, 尤其是非损伤遗传取样法的引入和广泛使用, 以及数据获取和分析手段的不断发展, 近 40 年来, 我国兽类学保护工作者已经在掌握物种种群遗传特征、探明物种濒危的遗传学机制以及圈养种群的遗传管理等方面取得了一系列重要成果。

### 1 非损伤性遗传取样法

可靠的保护遗传学分析结果需要建立在足够大的遗传样本之上, 因此, 取得大量包含遗传物质的生物样本成为开展保护遗传学研究的前提。传统的取样方法主要为伤害性取样 (destructive sampling) 和非伤害性取样 (nondestructive sampling), 需要通过杀死、伤害动物身体或直接捕获动物进行, 这对于数量稀少、难以接近的濒危兽类来说并不可行。非损伤遗传取样 (noninvasive sampling) 则弥补了传统取样方法的缺陷, 即通过不触及或伤害动物自身的情况下, 收集脱落的毛发、粪便、尿液、食物残渣、鹿角等不同形式的分析样品进行遗传分析 (Taberlet *et al.*, 1999; 李明等, 2001)。非损伤性遗传取样法应用于我国濒危兽类的保护遗传学研究最早可追溯到 20 世纪 90 年代末, 自此, 该方法开始被广泛应用于大熊猫、小熊猫、亚洲黑熊 (*Ursus thibetanus*)、金丝猴、扭角羚 (别称羚牛) (*Budorcas taxicolor*)、藏羚等珍稀濒危物种的保护遗传学研究中 (Zhang, 1996; 魏辅文等, 2001; Zhan *et al.*, 2006, 2009; Zhou *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2007, 2009; 周许伟等, 2015; Du *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2017; 单磊等, 2018)。如魏辅文等 (2001) 提出了分子粪便学并探讨了其应用的可靠性和局限性。Zhan 等 (2006) 利用非损伤性遗传取样法和 DNA 水平上的标志重捕法准确鉴定了四川王朗自然保护区的大熊猫个体, 并估计出该保护区大熊猫种群数量是传统咬节法调查结果的 2 倍之多。Zhang 等 (2007) 对整个现生分布范围内收集的大熊猫组织、血液、皮张和粪便样品进行种群遗传学分析, 发现大熊猫现生种群仍保持较

高的遗传多样性, 研究结果从遗传学角度证明大熊猫并未走到进化尽头。Liu 等 (2009) 基于血液、组织和粪便样品的种群遗传学分析发现, 由于人类活动的强烈影响, 滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 种群被分割为 5 个遗传亚种群。李明等 (2003) 分析来自秦岭、四川和云南 3 个地理单元的扭角羚非损伤性遗传样本后发现几个地理单元间的基因流较低, 存在明显遗传分化, 说明扭角羚具有明显的系统地理分布格局。Hu 等 (2010a, 2010b) 利用粪便及毛发样品对凉山大熊猫种群进行遗传分析, 发现凉山大熊猫遗传多样性处于中等到较高水平, 且大熊猫种群在山系水平存在偏雌扩散现象, 支持了以往小尺度的研究结论。Yang 和 Jiang (2011) 对来自 9 个种群 169 个个体的普氏原羚 (*Procapra przewalskii*) 非损伤性遗传样本进行分析后发现, 该种群经历过严重的历史瓶颈, 有效种群大小下降达 90%。基于粪便样品的分析, Wang 等 (2016) 发现东北虎种群的遗传多样性显著低于孟加拉虎种群。Yang 等 (2019) 比较了北京和内蒙古的两个中华斑羚 (*Naemorhedus griseus*) 种群非损伤性遗传样本后发现, 两个种群存在明显遗传分歧。

### 2 分子标记技术的发展

非损伤性遗传取样法提供了珍贵的研究材料, 而近 10 年来多种分子标记的出现和发展则促进了保护遗传学的发展。从同工酶到高通量单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 标记, 分子标记技术的不断发展使野生动物保护遗传学研究内容得到了极大丰富。较早的基于基因表达型的分子标记, 如同工酶, 存在标记数目有限、多态性位点较少、易受环境影响等缺点。通过聚合酶链式反应 (PCR), 研究者则可利用微量的 DNA 样本实现对特定基因的大量扩增, 基于此技术产生了多种应用广泛的遗传标记类型, 如随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD)、扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP)、单链构象多态性 (single-strand conformation polymorphism, SSCP)、微卫星 (microsatellite DNA) 等。利用这些遗传标记结合非损伤遗传取样法, 能够实现个体鉴定、性别鉴定、亲缘关系识别、遗传多样性评估、种群遗传结构识别、种群遗传变异分布格局与机制分析等种群遗传学和保护遗传学研究目的。如 Lu 等

(2001) 采用限制性片段长度多态性 (restriction fragment length polymorphism, RFLP)、线粒体 DNA 控制区、DNA 指纹和微卫星多种分子标记技术对 3 个大熊猫地理种群进行研究, 发现虽然种群存在下降趋势, 但大熊猫遗传多样性水平仍然较高。Luo 等 (2004) 采用线粒体 DNA 控制区、主要组织相容性复合体基因 (major histocompatibility complex class II, MHC II) 和微卫星标记对 9 个虎亚种的标本进行遗传分析后发现, 虎的遗传多样性水平较低, 现生虎亚种之间存在明显的遗传分化, 最近共同祖先则可以追溯到 7.2 ~ 10.8 万年左右, 与其他豹属物种相比较年轻。

基于 PCR 技术的分子标记中, 微卫星由于具有选择中性、多态性高、共显性等优点, 在保护遗传学领域具有良好的应用前景。近几十年来, 我国学者已为包括大熊猫、小熊猫、金丝猴、梅花鹿 (*Cervus nippon*)、马鹿 (*Cervus elaphus*)、亚洲象 (*Elephas maximus*)、白鱉豚在内的许多种珍稀濒危兽类开发了物种特异的微卫星位点 (张亚平等, 1995; 艳丽等, 2005; Hao *et al.*, 2007; Zhou *et al.*, 2007; 蔡清秀等, 2008; Zheng *et al.*, 2008; 高宏巍等, 2009; Wu *et al.*, 2009a, 2009b), 极大推动了相关物种的保护遗传学研究。如采用非损伤遗传取样和多态性微卫星位点结合分析, 发现大熊猫存在偏雌扩散模式 (Zhan *et al.*, 2007); 利用 16 个微卫星位点检测来自 4 个种群的 122 份梅花鹿样品, 发现种群间存在明显的遗传分化, 因此建议将梅花鹿野生种群划分为 4 个独立的管理单元进行保护和管理 (吴华等, 2008); 利用 9 个微卫星位点结合线粒体 DNA 控制区对小熊猫的遗传结构和种群历史进行检测, 结果显示小熊猫具有较高的遗传多样性, 同时发现人类活动导致邛崃、小相岭和高黎贡种群发生下降 (Hu *et al.*, 2011); 基于多态性微卫星标记的种群遗传分析发现大熊猫可能通过偏雌扩散机制实现近交避免 (Hu *et al.*, 2017); 利用多态性微卫星位点对神农架川金丝猴 (*R. roxellana*) 种群进行遗传分析后发现, 该种群在所有川金丝猴种群中具有最低的遗传多样性水平和较强的遗传漂变效应, 种群经历过严重的瓶颈, 并且瓶颈事件发生时间与人类扩张相一致 (Chang *et al.*, 2012)。

SNP 是指在基因组水平上由单个核苷酸变异引

起的 DNA 序列多态性。经过初期在模式生物研究上的逐步成熟, 随着近年来高通量测序技术的进一步普及, SNP 标记在检测濒危兽类遗传多样性水平、重建种群历史等种群遗传学研究中得到了越来越多的应用 (Zhou *et al.*, 2013, 2018; Bai *et al.*, 2019; Hu *et al.*, 2020)。

### 3 遗传多样性评估

对濒危兽类的有效保护, 首先须掌握该物种及种群的遗传多样性水平和遗传背景, 发掘导致遗传多样性下降的潜在因素, 从而形成有效的保护对策。基于线粒体控制区序列、微卫星以及 SNP 等多种分子标记的分析结果均显示大熊猫仍具有较高水平的遗传多样性 (Lu *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2013; Zhu *et al.*, 2013), 其濒危现状的主要诱因是人类活动造成的栖息地丧失与破碎化。与其它具有中等遗传多样性水平的种群相比 (Hu *et al.*, 2010b; Zhu *et al.*, 2011), 位于大熊猫现生分布区最北缘的秦岭大熊猫种群则具有最低遗传多样性, 并且已经与其它种群产生明显分化, 因此, 现已形成共识, 须将秦岭大熊猫种群作为一个独立单元进行保护与管理 (Lu *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2013; Ma *et al.*, 2018)。线粒体控制区序列标记与微卫星标记分析结果均显示小熊猫具有较高遗传多样性水平 (Hu *et al.*, 2011), 基于全基因组 SNP 的分析结果揭示了小熊猫实际由中华小熊猫 (*A. styani*) 和喜马拉雅小熊猫 (*A. fulgens*) 两个物种组成, 其中后者的遗传多样性较低 (Hu *et al.*, 2020)。在灵长类中, 金丝猴属的川金丝猴具有相对丰富的遗传多样性, 但种群间存在一定差异 (Li *et al.*, 2003; Zhou *et al.*, 2016); 滇金丝猴和缅甸金丝猴 (*R. strykeri*) 则具有较低的遗传多样性 (Liu *et al.*, 2007; Yu *et al.*, 2016; Zhou *et al.*, 2016); 而基于不同分子标记检测到的黔金丝猴 (*R. brelichi*) 遗传多样性水平则存在差异 (Pan *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2012; Yu *et al.*, 2016; Zhou *et al.*, 2016)。虎和雪豹 (*Panthera uncia*) 作为我国濒危大型食肉兽类的代表, 表现出不同的遗传多样性水平特征。Dou 等 (2016) 利用非损伤遗传取样法和微卫星分子标记研究发现, 我国东北虎种群是一个遗传多样性水平较低的小种群, 亟需有效的管理措施提高栖息地景观连通性, 促进其

与相邻种群交流以维持该种群的长期存在; 线粒体控制区序列和微卫星标记的研究结果均显示, 我国雪豹种群具有较高的遗传多样性, 位于青海和甘肃的种群没有发生明显分化, 仍属于一个遗传种群 (张于光等, 2009; 周芸芸等, 2015)。我国现存亚洲象的遗传多样性水平较低, 根据线粒体 DNA 单倍型聚类分属于  $\alpha$  和  $\beta$  两大进化分支, 应将属于  $\beta$  分支的南滚河地理种群独立分为一个保护管理单元 (杨帆和张立, 2012)。鹿科动物的遗传多样性水平存在差异 (李明等, 1998; Lu *et al.*, 2006; 王艳妮等, 2012; Zhu *et al.*, 2018; 高惠等, 2020)。Hu 等 (2019) 比较 5 种鹿科物种的 SNP 标记杂合度发现, 坡鹿 (*Rucervus eldii*)、白唇鹿 (*Rzwalskium albirostris*) 和水鹿 (*Rusa unicorn*) 具有相对较高的观测杂合度和期望杂合度, 而梅花鹿的观测杂合度最低。基于微卫星数据, Du 等 (2016) 比较了 2003 和 2013 两个时期藏羚种群的遗传多样性, 发现虽然经历过历史瓶颈, 藏羚仍保存了较高的遗传多样性, 甚至在近期略有升高, 反映了保护措施的有效性和种群的增长前景。在水生兽类中, 已经功能性灭绝的白鱀豚和我国分布的中华白海豚 (*Sousa chinensis*) 都具有很低的遗传多样性 (Yang *et al.*, 2003; Lin *et al.*, 2012); 江豚 (*Neophocaena spp.*) 不同地理种群的遗传多样性水平存在差异 (Yang *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2010, 2014; Lin *et al.*, 2014)。

在单个或少数物种评估的基础上, 近期我国学者已开始关注大尺度、多物种遗传多样性评估。基于 3 种分子标记的遗传多样性水平荟萃分析, Hu 等 (2021) 评估了我国陆生脊椎动物遗传多样性与系统发育多样性的空间分布格局, 发现我国西南区和华南区的陆生脊椎动物具有较高的遗传多样性, 中国南方部分省份 (海南和广西) 区域具有显著高的系统发育多样性, 反映该区域分布的物种分化时间较早, 是陆生脊椎动物多样性演化的“博物馆”; 而横断山脉区域具有显著低的系统发育多样性, 反映该区域分布的物种分化时间较晚, 是陆生脊椎动物多样性演化的“摇篮”。

总体上, 我国兽类遗传多样性研究仍局限在受到广泛关注的物种, 比如旗舰物种和特有种, 多物种大尺度遗传多样性研究依然非常有限。因此, 未来需要加强对以往关注较少物种的遗传多样性评

估, 并实现大空间尺度和长时间尺度上兽类遗传多样性水平监测, 获取和积累物种及种群遗传学资料, 这将有助于制定和及时调整物种保护策略, 实现对濒危兽类的有效保护。

#### 4 近交

近交 (inbreeding) 即具有亲缘关系的个体之间交配繁殖。近交可能导致个体水平和种群水平的衰退, 如个体成活率、繁殖力以及种群遗传多样性下降, 从而降低物种适应环境变化的潜力, 是导致物种濒危的重要遗传机制之一。许多濒危兽类常以孤立小种群形式存在, 同时还可能经历过严重的历史瓶颈, 这也将加重近交衰退的危害。因此, 评估濒危兽类的近交水平, 探明其近交避免的机制, 是濒危兽类保护遗传学研究的重要科学问题之一。

基于大熊猫繁殖场和父母对的微卫星数据, 发现野生大熊猫具有中等的近交水平, 并通过对多个近交避免机制假说的检验, 发现大熊猫存在基于偏雌扩散的被动近交避免机制 (Hu *et al.*, 2017)。研究者也发现, 野马 (*Equus ferus*)、布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*)、中华白海豚等物种的野生种群都已发生一定水平的近交 (刘刚等, 2011; Wang *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2012)。对于数量稀少、物种长期生存受严重威胁的濒危兽类, 保护者需要建立圈养种群对该物种进行迁地保护。然而, 濒危兽类的圈养种群规模通常较小, 具有比较高的近交风险。研究表明, 我国大熊猫、麋鹿 (*Elaphurus davidianus*) 等珍稀兽类的圈养种群都保持着较低的近交水平 (Jiang *et al.*, 2006; Zeng *et al.*, 2013; Shan *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2018), 但在华南虎 (*P. t. amoyensis*) 圈养种群则发现很高的近交水平, 并已导致了严重的近交衰退现象 (Xu *et al.*, 2007)。

#### 5 从保护遗传学到景观遗传学

伴随人口增长和人类改造自然的能力增强, 森林采伐、毁林开荒、放牧、道路和水库建设等人类活动严重侵蚀野生动物的生存空间, 也带来了一系列遗传学影响。基因流是保证种群健康和长期存在的基本生态过程, 而栖息地丧失和破碎化会直接导致种群数量下降, 不适宜的景观和人工障碍阻碍种群间的基因交流, 增强小种群的遗传漂变效应, 从而使孤立小种群的灭绝风险上升。

近几十年我国经济快速发展, 随之而来的人口

扩张和大型基础设施建设对兽类栖息地及种群维持造成严重干扰。景观遗传学作为近 20 年来兴起的交叉学科,旨在研究景观特征与微进化过程的相互作用 (Mantel *et al.*, 2003),为研究自然因素和人类活动如何影响濒危物种种群生存提供了重要方法和手段。通过景观遗传学分析,研究者能够检测出影响种群基因流的主要障碍,对保护和管理孤立小种群有重要意义。大相岭和小相岭大熊猫种群生活在破碎化程度较高的栖息地当中, Zhu 等 (2011) 发现大渡河是大小相岭大熊猫种群的遗传边界,而公路等人为障碍加重了种群的进一步隔离。虽然秦岭大熊猫栖息地中存在多条主要公路、采伐迹地和居民点等人类干扰,但研究发现这些干扰尚未彻底隔绝斑块种群间的遗传交流,秦岭大熊猫仍然为一个遗传种群 (Ma *et al.*, 2018)。Liu 等 (2009) 发现荒地、高速公路和居民点阻碍了滇金丝猴种群的遗传交流,人类活动造成的栖息地破碎化是该种群形成内部遗传结构的主要原因。生活在青藏高原的普氏原羚是全球最濒危的有蹄类之一,其栖息地被居民点和基础设施分割而变得破碎。通过遗传分析,发现普氏原羚种群按照青海湖东西方向聚为两类,同时还发现哈尔盖南北种群产生了遗传分化,这可能由于普氏原羚难以穿越青藏铁路沿线的钢丝护栏、基因交流受阻导致 (Yu *et al.*, 2017)。塔里木兔 (*Lepus yarkandensis*) 是我国特有的濒危小型兽类,分布于新疆的塔里木盆地,其栖息地被不适宜沙漠分割呈斑块状分布,研究发现连续的栖息地种群间与被沙漠分割的孤立斑块种群间的迁移率存在显著差异 (Wu *et al.*, 2010),反映了沙漠是塔里木兔种群的基因流边界。

除了确定基因流的主要障碍外,景观遗传学分析还能够帮助研究者发现显著影响基因流的景观特征,这一信息将有助于形成科学的管理和保护策略,如设计生态廊道等,从而达到有效保护濒危兽类的目的。Zhu 等 (2010) 比较了欧氏距离以及两种最小代价路径与遗传距离的相关性,发现基于栖息地适宜性的最小代价路径更接近相岭大熊猫的真实扩散路径,反映了栖息地景观特征对大熊猫基因流模式的影响,并建议了 2 条廊道。对可能影响秦岭大熊猫种群基因流的 8 种关键环境因子进行检测后发现,坡向和地形复杂度显著影响种群基因交流,并根据秦岭大熊猫偏好的景观特征设计了 4 条

能够有效促进栖息地斑块之间基因流的生态廊道 (Ma *et al.*, 2018)。对极危物种白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephalus*) 的现生种群进行景观遗传学分析后发现,距离隔离是解释种群遗传变异分布模式的主要因素,同时,不适宜的栖息地和道路也导致斑块种群的遗传分化 (Wang *et al.*, 2017)。Liu 等 (2020) 在对大耳菊头蝠四川亚种 (*Rhinolophus macrotis episcopus*) 种群的地理隔离、环境隔离和感官变异隔离模式分别进行检测后,没有发现遗传变异与环境因子相关,但与声波变异显著相关,揭示了感官系统变异可能是影响蝙蝠物种早期分化的关键因素。

## 6 从保护遗传学到生态遗传学

除栖息地丧失与破碎化以外,全球气候变化也是当前濒危兽类要面临的挑战之一。探明种群遗传特征对历史气候变化的响应机制,能够帮助研究者了解物种特性,预测未来全球气候变化可能对物种和种群造成的影响,从而制定行之有效的保护和管理策略。

研究者发现,古气候变化对塑造兽类现生种群的遗传结构起重要作用。如史文博等 (2010) 比较了皖南山区和大别山区小麂种群的遗传多样性与种群历史,发现皖南种群的遗传多样性明显高于大别山种群,同时,两个种群间的基因流强度存在不对等现象,可能由于长江这一天然地理屏障在晚更新世冰期循环中对物种扩散的阻隔能力变化造成。Ci 等 (2009) 通过分析不同地理种群高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 的线粒体控制区后发现,种群扩张发生在 0.24 ~ 0.03 百万年间,与末次冰盛期前的间冰期时间一致,同时,大冰期造成中部种群完全灭绝,而末次冰期则影响再次定殖的中部种群与周边种群的基因流。Lu 等 (2013) 利用微卫星和线粒体控制区两种分子标记重建的大足鼠耳蝠 (*Myotis pilosus*) 种群历史存在差异,基于线粒体控制区的遗传信息显示大足鼠耳蝠种群具有明显的遗传结构,同时受到更新世冰期的强烈影响,而基于线粒体的分析没有支持这一结果,这种差异可能由种群雄性主导的基因流模式导致。近年来基于全基因组 SNP 标记重建的濒危兽类种群历史也为古气候冰期循环塑造种群遗传结构和基因流模式提供了大量有用案例 (Zhao *et al.*, 2013; Zhou *et al.*, 2013, 2016, 2018; Liu *et al.*, 2018; Zhu *et al.*,

2018; Bai *et al.*, 2019; Hu *et al.*, 2020; 魏辅文等, 2021)。例如, Zhao 等 (2013) 利用成对序列马可夫共祖分析 (pairwise sequentially Markovian coalescent, PSMC) 方法揭示大熊猫 800 万年的种群历史, 发现其种群经历了两次扩张、两次瓶颈以及两次分歧, 这些种群历史动态与古气候变化以及后期人类活动密切相关。然而, 这些研究多关注古地质时期、万年时间尺度以上古气候对兽类种群动态的影响, 要准确预测未来气候变化对兽类种群的潜在遗传影响, 指导具体保护策略和计划, 还需近期的、更精细尺度的种群遗传学研究结果的支持。Zhao 等 (2019) 运用生态和遗传的综合分析方法预测了 2000—2050 年间气候变化和人类活动对滇金丝猴分布和遗传的潜在影响, 发现人类活动和气候变化将对栖息地连接度低的孤立小种群产生很强的负面影响, 未来需要对区域内的放牧、采伐等人类干扰进行控制以有效保护滇金丝猴种群。

总的来说, 与鸟类和两栖爬行动物相比, 这类精细尺度、结合气候变化因素的生态遗传学研究在我国兽类研究中比例还很低。一方面除了大型兽类对环境变化的耐受程度更高, 因此不易产生明显的遗传学信号外; 另一方面, 也由于我国兽类遗传、分布及气候数据积累不足, 导致近期气候变化如何影响兽类种群遗传的研究较难开展。然而, 许多研究表明, 气候变化会强烈影响小型兽类, 如啮齿目、兔形目和翼手目动物的种群分布和生存 (Ge *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2016)。在全球气候变化的背景下, 未来要对濒危兽类进行有效保护, 离不开对物种和种群如何响应历史与当前气候变化的深入研究。

## 7 圈养种群的遗传管理

除就地保护野生种群外, 建立圈养种群进行迁地保护同样是濒危兽类的重要保护形式。圈养种群是濒危物种野生种群的补充基因库, 甚至是已经野外灭绝物种的最后生存机会, 对濒危兽类保护具有重要意义。同时, 因为圈养种群规模通常小而集中, 存在很高的遗传风险, 亟需进行科学的遗传管理以维持种群健康。

科学有效的种群管理需要建立在对圈养种群遗传多样性水平、遗传结构等遗传特征的充分了解之上。多项研究表明, 林麝 (*Moschus berezovskii*) 圈养种群具有较高的遗传多样性, 并且存在明显的遗

传结构 (Guan *et al.*, 2009; Peng *et al.*, 2009; 王豆等, 2019; Fan *et al.*, 2019; Cai *et al.*, 2020), 但由于长时间的封闭式圈养管理, 导致圈养林麝的近交水平在代际间积累, 因此建议改进当前的“轮换交配繁育管理系统”或引入其他种群的野生个体以降低圈养种群近交水平 (Cai *et al.*, 2020)。仅分布于我国的华南虎近年来已被初步判定为野外灭绝, 仅保存了包含 150 个个体的圈养种群。经检测, 该种群的遗传多样性处于中等水平, 具有遗传复壮潜力 (Zhang *et al.*, 2019)。但也有研究者发现该种群存在近交衰退迹象 (Xu *et al.*, 2007), 同时群体还存在来自其他虎亚种的基因渗透现象, 建议将这些杂交个体排除未来的繁育计划 (Xu *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2019)。由于华南虎可能已野外灭绝, 对其圈养种群进行科学的遗传管理对于延续该亚种至关重要。

迁地保护的终极目标是将圈养个体放归野外, 复壮濒危物种的野生种群。考虑到错误的放归计划可能无法达到复壮野生种群的目的, 反而可能引起目标种群的基因混杂和远交衰退, 在制定野放计划和挑选放归个体时, 需要充分考虑候选个体的遗传背景。基于对现生大熊猫圈养种群的大规模遗传分析, Shan 等 (2014) 发现该圈养种群整体保存了很高的遗传多样性和较低的近交水平, 但不同圈养单位种群间存在差异; 考虑到秦岭大熊猫与其他大熊猫种群之间已经产生显著的遗传分化, 建议将秦岭大熊猫作为独立管理单元进行保护管理, 避免秦岭大熊猫圈养种群与四川种群的遗传交流, 并提示在未来的野化放归中需要考虑放归个体的遗传背景, 避免可能产生的远交衰退。野马于 20 世纪 60 年代已在我国灭绝, 后从国外引入个体建立了我国的野马圈养种群, 并已成功放归形成重引入种群。通过比较, 研究者发现圈养种群较重引入种群具有更高的遗传多样性, 同时重引入种群具有较高但有下降趋势的近交水平, 研究者提示在野马的重引入种群管理中需要注意来自家马的基因渗透, 以及在未来的放归项目中考虑放归个体的遗传背景以维持种群健康 (Liu *et al.*, 2014)。

## 8 未来展望

由于早期的资料缺乏以及方法与技术条件限制, 以往我国的自然保护区设计与管理等很少考虑到遗传因素在保证物种和种群长期生存中发挥的基础

作用。近 40 年我国保护遗传学研究进展充分证明了保护物种和种群遗传多样性的重要性与必要性, 并已提供了许多基于实证的遗传保护建议。正在进行当中的国家公园体系建设, 无疑将推动我国濒危兽类就地保护进入新纪元。因此, 我们建议在未来的国家公园规划中, 须充分考虑遗传水平的生物多样性保护, 开展和加强大尺度遗传多样性评估和精细尺度种群与景观遗传学研究, 以指导不同尺度的国家公园规划与具体设计, 加强物种保护和遗传保护两者之间的协调性, 提升我国濒危兽类物种的保护效力。

此外, 随着基因组学技术方法的快速发展, 保护遗传学进入保护基因组学这一新时代。使用保护基因组学方法解决传统的遗传多样性、遗传结构和种群演化历史等问题将成为主流。过去研究近交和性选择等生态学和演化生物学普遍关注的问题, 通常依赖长期野外宏观生态学数据的积累。随着分子生物学技术的快速发展, 宏微观结合方法成为研究这些科学问题的主要手段。对主要研究材料为非损伤性遗传学样品的濒危兽类来说, 基于传统分子标记的保护遗传学研究仍然必不可少, 但保护基因组学的发展将使我们有机会更加深入地理解和解决这些保护遗传学基础问题。

#### 参考文献:

- Bai L, Liu B, Ji C, Zhao S, Liu S, Wang R, Wang W, Yao P, Li X, Fu X, Yu H. 2019. Hypoxic and cold adaptation insights from the Himalayan marmot genome. *iScience*, **11**: 519–530.
- Cai Y, Yang J, Wang J, Yang Y, Fu W, Zheng C, Cheng J, Zeng Y, Zhang Y, Xu L, Ren Y. 2020. Changes in the population genetic structure of captive forest musk deer (*Moschus berezovskii*) with the increasing number of generation under closed breeding conditions. *Animals*, **10** (2): 255.
- Ci H X, Lin G H, Cai Z Y, Tang L Z, Su J P, Liu J Q. 2009. Population history of the plateau pika endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau based on mtDNA sequence data. *Journal of Zoology*, **279** (4): 396–403.
- Chang Z F, Luo M F, Liu Z J, Yang J Y, Xiang Z F, Li M, Vigilant L. 2012. Human influence on the population decline and loss of genetic diversity in a small and isolated population of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Genetica*, **140** (4–6): 105–114.
- Chen L, Bruford M W, Xu S, Zhou K, Yang G. 2010. Microsatellite variation and significant population genetic structure of endangered finless porpoises (*Neophocaena phocaenoides*) in Chinese coastal waters and the Yangtze River. *Marine Biology*, **157** (7): 1453–1462.
- Chen M, Zheng J, Wu M, Ruan R, Zhao Q, Wang D. 2014. Genetic diversity and population structure of the critically endangered Yangtze finless porpoise (*Neophocaena asiaorientalis asiaorientalis*) as revealed by mitochondrial and microsatellite DNA. *International Journal of Molecular Sciences*, **15** (7): 11307–11323.
- Chen L J, Wang G M, Wan X R, Liu W. 2015. Complex and nonlinear effects of weather and density on the demography of small herbivorous mammals. *Basic and Applied Ecology*, **16** (2): 172–179.
- Dou H, Yang H, Feng L, Mou P, Wang T, Ge J. 2016. Estimating the population size and genetic diversity of Amur tigers in Northeast China. *PLoS ONE*, **11** (4): e0154254.
- Du Y R, Zou X Y, Xu Y T, Guo X Y, Li S, Zhang X Z, Su M Y, Ma J B, Guo S C. 2016. Microsatellite loci analysis reveals post-bottleneck recovery of genetic diversity in the Tibetan Antelope. *Scientific Reports*, **6** (1): 1–7.
- Fan J, Zheng X, Wang H, Qi H, Jiang B, Qiao M, Zhou J, Bu S. 2019. Analysis of genetic diversity and population structure in three forest musk deer captive populations with different origins. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, **9** (4): 1037–1044.
- Hao Y L, Liu Z J, Wu H, Ren B P, Wei F W, Li M. 2007. Isolation and characterization of 11 microsatellite loci for the Sichuan snub-nosed monkey, *Rhinopithecus roxellana*. *Conservation Genetics*, **8** (5): 1021–1024.
- Hu Y, Zhan X, Qi D, Wei F. 2010a. Spatial genetic structure and dispersal of giant pandas on a mountain-range scale. *Conservation Genetics*, **11** (6): 2145–2155.
- Hu Y, Qi D, Wang H, Wei F. 2010b. Genetic evidence of recent population contraction in the southernmost population of giant pandas. *Genetica*, **138** (11–12): 1297–1306.
- Hu Y, Guo Y U, Qi D, Zhan X, Wu H U, Bruford M W, Wei F. 2011. Genetic structuring and recent demographic history of red pandas (*Ailurus fulgens*) inferred from microsatellite and mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, **20** (13): 2662–2675.
- Hu Y, Nie Y, Wei W, Ma T, Van Horn R, Zheng X, Swaisgood R R, Zhou Z, Zhou W, Yan L, Zhang Z. 2017. Inbreeding and inbreeding avoidance in wild giant pandas. *Molecular Ecology*, **26** (20): 5793–5806.
- Hu P F, Shao Y C, Xu J P, Wang T J, Li Y Q, Liu H M, Rong M, Su W L, Chen B X, Cui S H, Cui X Z, Yang F H, Tamate H, Xing X M. 2019. Genome-wide study on genetic diversity and phylogeny of five species in the genus *Cervus*. *BMC Genomics*, **20**: 384.
- Hu Y B, Thapa A, Fan H Z, Ma T X, Wu Q, Ma S, Zhang D L, Wang B, Li M, Yan L, Wei F W. 2020. Genomic evidence for two phylogenetic species and long-term population bottlenecks in red pandas. *Science Advances*, **6** (9): 10.
- Hu Y, Fan H, Chen Y, Chang J, Zhan X, Wu H, Zhang B, Wang M, Zhang W, Yang L, Hou X. 2021. Spatial patterns and con-

- ervation of genetic and phylogenetic diversity of wildlife in China. *Science Advances*, **7** (4): eabd5725.
- Ge D Y, Wen Z X, Xia L, Zhang Z Q, Erbajeva M, Huang C M, Yang Q S. 2013. Evolutionary history of lagomorphs in response to global environmental change. *PLoS ONE*, **8** (4): e59668.
- Guan T L, Zeng B, Peng Q K, Yue B S, Zou F D. 2009. Microsatellite analysis of the genetic structure of captive forest musk deer populations and its implication for conservation. *Biochemical Systematics and Ecology*, **37** (3): 166–173.
- Jiang Z G, Li C W, Zeng Y. 2006. Mating system, mating tactics and effective population size in Père David's deer (*Elaphurus davidianus*). *Acta Ecologica Sinica*, (7): 25.
- Li H P, Meng S J, Men Z M, Fu Y X, Zhang Y P. 2003. Genetic diversity and population history of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Genetics*, **164** (1): 269–275.
- Lin W, Chang L, Frère C H, Zhou R, Chen J, Chen X, Wu Y. 2012. Differentiated or not? An assessment of current knowledge of genetic structure of *Sousa chinensis* in China. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **416**: 17–20.
- Lin W, Frere C H, Karczmarski L, Xia J, Gui D, Wu Y. 2014. Phylogeography of the finless porpoise (genus *Neophocaena*): testing the stepwise divergence hypothesis in the northwestern Pacific. *Scientific Reports*, **4**: 6572.
- Liu Z J, Ren B P, Wei F W, Long Y C, Hao Y L, Li M. 2007. Phylogeography and population structure of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*) inferred from mitochondrial control region DNA sequence analysis. *Molecular Ecology*, **16** (16): 3334–3349.
- Liu Z J, Ren B P, Wu R D, Zhao L, Hao Y L, Wang B S, Wei F W, Long Y C, Li M. 2009. The effect of landscape features on population genetic structure in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) implies an anthropogenic genetic discontinuity. *Molecular Ecology*, **18** (18): 3831–3846.
- Liu G, Shafer A B, Zimmermann W, Hu D, Wang W, Chu H, Cao J, Zhao C. 2014. Evaluating the reintroduction project of Przewalski's horse in China using genetic and pedigree data. *Biological Conservation*, **171**: 288–298.
- Liu Y C, Sun X, Driscoll C, Miquelle D G, Xu X, Martelli P, Upphyrkin O, Smith J L, O'Brien S J, Luo S J. 2018. Genome-wide evolutionary analysis of natural history and adaptation in the world's tigers. *Current Biology*, **28** (23): 3840–3849.
- Liu T, Zhang K K, Dai W T, Jin L R, Sun K P, Feng J. 2020. Evolutionary insights into *Rhinolophus episcopus* (Chiroptera, Rhinolophidae) in China: Isolation by distance, environment, or sensory system? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, DOI: 10.1111/jzs.12394.
- Luo Z, Johnson W E, Menotti-Raymond M, Yuhki N, Martenson J S, Mainka S, et al. 2001. Patterns of genetic diversity in remaining giant panda populations. *Conservation Biology*, **15** (6): 1596–1607.
- Lu X P, Wei F W, Li M, Yang G, Liu H. 2006. Genetic diversity among Chinese sika deer (*Cervus nippon*) populations and relationships between Chinese and Japanese sika deer. *Chinese Science Bulletin*, **51** (4): 433–440.
- Lu G J, Lin A Q, Luo J H, Blondel D V, Meiklejohn K A, Sun K P, Feng J. 2013. Phylogeography of the Rickett's big-footed bat, *Myotis pilosus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a novel pattern of genetic structure of bats in China. *BMC Evolutionary Biology*, **13**: 1–11.
- Luo S J, Kim J H, Johnson W E, van der Welt J, Martenson J, Yuhki N, Huang S Q, Zhang Z H, Li G H, Pan W S, Mao A R, O'Brien S J. 2004. Phylogeography and genetic ancestry of tigers (*Panthera tigris*). *PLoS Biology*, **2** (12): 2275–2293.
- Ma T, Hu Y, Russo I R, Nie Y, Yang T, Xiong L, Ma S, Meng T, Han H, Zhang X, Bruford M W. 2018. Walking in a heterogeneous landscape: dispersal, gene flow and conservation implications for the giant panda in the Qinling Mountains. *Evolutionary Applications*, **11** (10): 1859–1872.
- Manel S, Schwartz M K, Luikart G, Taberlet P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18** (4): 189–197.
- Pan H, Shi F, Chang Z, Xiang Z, Sun T, Liu Z, Li M. 2011. Mitochondrial DNA variation analysis suggests extreme low genetic diversity in Guizhou snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus brelichi*). *Chinese Science Bulletin*, **56** (24): 2541–2544.
- Peng H, Liu S, Zou F, Zeng B, Yue B. 2009. Genetic diversity of captive forest musk deer (*Moschus berezovskii*) inferred from the mitochondrial DNA control region. *Animal Genetics*, **40** (1): 65–72.
- Shan L, Hu Y, Zhu L, Yan L, Wang C, Li D, Jin X, Zhang C, Wei F. 2014. Large-scale genetic survey provides insights into the captive management and reintroduction of giant pandas. *Molecular Biology and Evolution*, **31** (10): 2663–2671.
- Taberlet P, Waits L P, Luikart G. 1999. Noninvasive genetic sampling: look before you leap. *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (8): 323–327.
- Wang D, Guo Y, Shi D. 2011. Genetic structure of Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*) populations in Inner Mongolia, China, based on microsatellite analysis. *Conservation Genetics*, **12** (3): 659–667.
- Wang D, Hu Y, Ma T, Nie Y, Xie Y, Wei F. 2016. Noninvasive genetics provides insights into the population size and genetic diversity of an Amur tiger population in China. *Integrative Zoology*, **11** (1): 16–24.
- Wang W, Qiao Y, Li S, Pan W, Yao M. 2017. Low genetic diversity and strong population structure shaped by anthropogenic habitat fragmentation in a critically endangered primate, *Trachypithecus leucocephalus*. *Heredity*, **118** (6): 542–553.
- Wu H, Zhan X J, Guo Y, Zhang Z, Zhu L, Yan L, Li M, Wei F W. 2009a. Isolation and characterization of 12 novel microsatellite loci for the red panda (*Ailurus fulgens*). *Conservation Genetics*, **10**



- (3): 523–525.
- Wu H, Zhan X J, Zhang Z J, Zhu L F, Yan L, Li M, Wei F W. 2009b. Thirty-three microsatellite loci for noninvasive genetic studies of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Conservation Genetics*, **10** (3): 649–652.
- Wu Y, Xia L, Zhang Q, Yang Q. 2010. Habitat fragmentation affects genetic diversity and differentiation of the Yarkand hare. *Conservation Genetics*, **11** (1): 183–194.
- Wu J G. 2016. Detection and attribution of the effects of climate change on bat distributions over the last 50 years. *Climate Change*, **134** (4): 681–696.
- Xu Y C, Fang S G, Li Z K. 2007. Sustainability of the South China tiger: implications of inbreeding depression and introgression. *Conservation Genetics*, **8** (5): 1199–1207.
- Yang G, Ren W, Zhou K, Liu S, Ji G, Yan J, Wang L. 2002. Population genetic structure of finless porpoises, *Neophocaena phocaenoides*, in Chinese waters, inferred from mitochondrial control region sequences. *Marine Mammal Science*, **18** (2): 336–347.
- Yang G, Liu S, Ren W, Zhou K, Wei F. 2003. Mitochondrial control region variability of Baiji and the Yangtze finless porpoises, two sympatric small cetaceans in the Yangtze River. *Acta Theriologica*, **48** (4): 469–483.
- Yang J, Jiang Z. 2011. Genetic diversity, population genetic structure and demographic history of Przewalski's gazelle (*Procapra przewalskii*): implications for conservation. *Conservation Genetics*, **12** (6): 1457–1468.
- Yang M Y, Yang Y Q, Cui D Y, Fickenscher G, Zinner D, Roos C, Brameier M. 2012. Population genetic structure of Guizhou snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus brelichii*) as inferred from mitochondrial control region sequences, and comparison with *R. roxellana* and *R. bieti*. *American Journal of Physical Anthropology*, **147** (1): 1–10.
- Yang J, Zhu G F, Jiang J, Xiang C L, Gao F L, Bao W D. 2019. Non-invasive genetic analysis indicates low population connectivity in vulnerable Chinese gorals: concerns for segregated population management. *Zoological Research*, **40** (5): 439–448.
- Yu L, Wang G D, Ruan J, Chen Y B, Yang C P, Cao X, Wu H, Liu Y H, Du Z L, Wang X P, Yang J. 2016. Genomic analysis of snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus*) identifies genes and processes related to high-altitude adaptation. *Nature Genetics*, **48** (8): 947–952.
- Yu H, Song S Y, Liu J Z, Li S, Zhang L, Wang D J, Luo S J. 2017. Effects of the Qinghai-Tibet railway on the landscape genetics of the endangered Przewalski's gazelle (*Procapra przewalskii*). *Scientific Reports*, **7**: 13.
- Zeng Y, Li C, Zhang L, Zhong Z, Jiang Z. 2013. No correlation between neonatal fitness and heterozygosity in a reintroduced population of Père David's deer. *Current Zoology*, **59** (2): 249–256.
- Zhao S, Zheng P, Dong S, Zhan X, Wu Q, Guo X, Hu Y, He W, Zhang S, Fan W, Zhu L. 2013. Whole-genome sequencing of giant pandas provides insights into demographic history and local adaptation. *Nature Genetics*, **45** (1): 67.
- Zhao X M, Ren B P, Li D Y, Garber P A, Zhu P F, Xiang Z F, Grueterf C C, Liu Z J, Li M. 2019. Climate change, grazing, and collecting accelerate habitat contraction in an endangered primate. *Biological Conservation*, **231**: 88–97.
- Zhan X J, Li M, Zhang Z J, Goossens B, Chen Y P, Wang H J, Bruford M W, Wei F W. 2006. Molecular censusing doubles giant panda population estimate in a key nature reserve. *Current Biology*, **16** (12), R451–452.
- Zhan X J, Zhang Z J, Wu H, Goossens B, Li M, Jiang S W, Bruford M W, Wei F W. 2007. Molecular analysis of dispersal in giant pandas. *Molecular Ecology*, **16** (18): 3792–3800.
- Zhan X J, Tao Y, Li M, Zhang Z J, Goossens B, Chen Y P, Wang H J, Bruford M W, Wei F W. 2009. Accurate population size estimates are vital parameters for conserving the giant panda. *Ursus*, **20** (1): 56–62.
- Zhang Y. 1996. A non-invasive approach to the genetic analysis of Asiatic black bear. *Zoological Research*, **17** (3): 253–258.
- Zhang B, Li M, Zhang Z, Goossens B, Zhu L, Zhang S, Hu J, Bruford M W, Wei F. 2007. Genetic viability and population history of the giant panda, putting an end to the “evolutionary dead end”? *Molecular Biology and Evolution*, **24** (8): 1801–1810.
- Zhang W, Xu X, Yue B, Hou R, Xie J, Zou Z T, Han Y, Shen F, Zhang L, Xie Z, Yuan Y. 2019. Sorting out the genetic background of the last surviving south China tigers. *Journal of Heredity*, **110** (6): 641–650.
- Zheng J S, Liao X L, Tong J G, Du H J, Milinkovitch M C, Wang D. 2008. Development and characterization of polymorphic microsatellite loci in the endangered Yangtze finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*). *Conservation Genetics*, **9** (4): 1007–1009.
- Zhou H, Li D Q, Zhang Y G, Yi X R, Liu Y. 2006. Study on mitochondrial DNA genetic diversity of Tibetan antelope. *Hereditas*, **28** (3): 299–305.
- Zhou H, Li D, Zhang Y, Yang T, Liu Y. 2007. Genetic diversity of microsatellite DNA loci of Tibetan antelope (*Chiru*, *Pantholops hodgsonii*) in Hoh Xil National Nature Reserve, Qinghai, China. *Journal of Genetics and Genomics*, **34** (7): 600–607.
- Zhou X, Sun F, Xu S, Fan G, Zhu K, Liu X, Chen Y, Shi C, Yang Y, Huang Z, Chen J. 2013. Baiji genomes reveal low genetic variability and new insights into secondary aquatic adaptations. *Nature Communications*, **4** (1): 1–6.
- Zhou X, Meng X, Liu Z, Chang J, Wang B, Li M, Wengel P O, Tian S, Wen C, Wang Z, Garber P A. 2016. Population genomics reveals low genetic diversity and adaptation to hypoxia in snub-nosed monkeys. *Molecular Biology and Evolution*, **33** (10): 2670–2681.
- Zhou X, Guang X, Sun D, Xu S, Li M, Seim I, Jie W, Yang L, Zhu Q, Xu J, Gao Q. 2018. Population genomics of finless por-

- poises reveal an incipient cetacean species adapted to freshwater. *Nature Communications*, **9** (1): 1–8.
- Zhu L, Zhan X, Meng T, Zhang S, Wei F. 2010. Landscape features influence gene flow as measured by cost-distance and genetic analyses: a case study for giant pandas in the Daxiangling and Xiaoxiangling Mountains. *BMC Genetics*, **11** (1): 72.
- Zhu L, Zhang S, Gu X, Wei F. 2011. Significant genetic boundaries and spatial dynamics of giant pandas occupying fragmented habitat across southwest China. *Molecular Ecology*, **20** (6): 1122–1132.
- Zhu L, Hu Y, Qi D, Wu H, Zhan X, Zhang Z, Bruford M W, Wang J, Yang X, Gu X, Zhang L. 2013. Genetic consequences of historical anthropogenic and ecological events on giant pandas. *Ecology*, **94** (10): 2346–2357.
- Zhu L, Deng C, Zhao X, Ding J, Huang H, Zhu S, Wang Z, Qin S, Ding Y, Lu G, Yang Z. 2018. Endangered Père David's deer genome provides insights into population recovering. *Evolutionary Applications*, **11** (10): 2040–2053.
- 王豆, 许冠, 王洪永, 何森, 卜书海, 郑雪莉. 2019. 中国圈养林麝卫星 DNA 多样性研究. 兽类学报, **39** (6): 599–607.
- 王艳妮, 鲍毅新, 刘军, 林杰君, 张旭, 郑伟成, 潘成椿. 2012. 基于粪便 DNA 的九龙山黑麝种群的遗传多样性. 兽类学报, **32** (2): 101–109.
- 史文博, 王慧, 朱立峰, 朱琼琼, 韩德民, 常青, 张保卫. 2010. 晚更新世气候波动及长江阻隔对小麝皖南种群和大别山种群遗传分化与基因流模式的影响. 兽类学报, **30** (4): 390–399.
- 刘刚, 胡德夫, 赵莎莎. 2011. 普氏野马遗传多样性研究进展. 干旱区研究, **28** (6): 1051–1056.
- 李明, 王小明, 盛和林, 玉手英利, 增田隆一, 永田纯子, 大泰司纪之. 1998. 马鹿四个亚种的起源和遗传分化研究. 动物学研究, **19** (3): 177–183.
- 李明, 魏辅文, 饶刚, 方盛国, 冯祚建. 2001. 非损伤性取样法在保护遗传学中的应用. 动物学报, **47** (3): 338–342.
- 李明, 蒙世杰, 魏辅文, 王静, 雍严格. 2003. 羚牛的遗传多样性及其种群遗传结构分析. 兽类学报, **23** (1): 10–16.
- 吴华, 胡杰, 万秋红, 方盛国, 刘武华, 章叔岩. 2008. 梅花鹿的微卫星多态性及种群的遗传结构. 兽类学报, **28** (2): 109–116.
- 杨帆, 张立. 2012. 基于线粒体 DNA 的中国亚洲象种群遗传多样性及种群遗传结构. 兽类学报, **32** (2): 90–100.
- 周芸芸, 朵海瑞, 薛亚东, 李迪强, 冯金朝, 张于光. 2015. 雪豹的微卫星 DNA 遗传多样性. 动物学杂志, **50** (2): 161–168.
- 周许伟, 宋景良, 王福有, 夏文军, 乌力吉, 张震寰, 鲍伟东. 2015. 非损伤采样提取 DNA 技术在猫科动物调查中的应用. 兽类学报, **35** (1): 110–118.
- 单磊, 胡义波, 魏辅文. 2018. 粪便 DNA 分析技术在分子生态学研究中的机遇与挑战. 兽类学报, **38** (3): 235–246.
- 张亚平, 王文, 宿兵, 范志勇, 张和民, 何廷美. 1995. 大熊猫微卫星 DNA 的筛选及其应用. 动物学研究, **16** (4): 301–306.
- 张于光, 何丽, 朵海瑞, 李迪强, 金崑. 2009. 基于粪便 DNA 的青海雪豹种群遗传结构初步研究. 兽类学报, **29** (3): 310–315.
- 高宏巍, 王晶, 何俊霞, 陈鲁勇, 孟和. 2009. 利用微卫星标记分析双峰驼进化和遗传多样性. 上海交通大学学报: 农业科学版, (2): 89–95.
- 高惠, 乔付杰, 滕丽微, 李俊乐, 余梦琦, 刘振生. 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.
- 艳丽, 刘志瑾, 魏辅文, 李明. 2005. 一种筛选微卫星位点的改进方法及其在小熊猫微卫星基因文库构建上的应用. 兽类学报, **25** (4): 339–344.
- 蔡清秀, 林柳, 潘文婧, 罗述金, 张立. 2008. 勐养保护区亚洲象微卫星位点筛选及种群遗传多样性分析. 兽类学报, **28** (2): 126–134.
- 魏辅文, 饶刚, 李明, 方盛国, 冯祚建. 2001. 分子粪便学及其应用—可靠性, 局限性和展望. 兽类学报, **21** (2): 143–152.
- 魏辅文, 黄广平, 樊惠中, 胡义波. 2021. 中国濒危兽类保护基因组学和宏基因组学研究进展与展望. 兽类学报, **41** (5): 581–590.