

我国巢鼠属分类和分子系统学分析

刘铸^① 韩美凤^① 高艺^① 赵婧瑜^① 汪青青^①

张春风^② 金志民^① 田新民^① 张隽晟^①

① 牡丹江师范学院生命科学与技术学院 牡丹江 157011; ② 黑龙江农业经济职业学院 牡丹江 157041

摘要: 本研究对 2018 至 2021 年采集的 9 号巢鼠 (*Micromys minutus*) 标本、22 号红耳巢鼠 (*M. erythrotis*) 标本和 19 号待厘定的巢鼠属标本, 进行形态分类和分子系统学分析, 进一步揭示我国巢鼠属的分类和系统分化问题。待厘定的巢鼠属标本形态特征为: 标本体背毛黑棕, 体腹毛基灰色, 毛尖灰白, 体侧毛色具明显区分, 尾背部毛色黑棕, 尾腹部毛色灰棕色; 尾长长于头体长的 120%; 头骨背面观可见颧弓明显弯曲; 颅全长 [18.59 ± 0.48 mm] 和颅基长 [17.43 ± 0.48 mm] 较长, 腭长 [9.35 ± 0.11 mm] 较长, 脑颅高 [7.43 ± 0.06 mm] 较高。待厘定的巢鼠属标本形态特征与巢鼠和红耳巢鼠均存在差异。待厘定巢鼠属标本与巢鼠和红耳巢鼠之间的遗传距离分别为 0.115 和 0.136, 接近于巢鼠与红耳巢鼠之间的遗传距离 (0.126)。利用 *Cyt b* 基因全序列和核基因 *IRBP1*、*RAG1* 和 *RAG2* 序列分别构建的巢鼠属系统发生树均以较高的置信度分化成 3 个进化支, 即巢鼠、红耳巢鼠和待厘定的巢鼠属样本的进化支。形态学和分子系统学分析结果均支持待厘定的巢鼠属标本为独立物种分类单元, 对应于文献记载的巢鼠川西亚种 (*M. m. pygmaeus*)。根据产地、遗传距离和形态分化, 建议将巢鼠川西亚种提升为种, 命名为川西巢鼠 (*M. pygmaeus* comb. nov.)。利用 *Cyt b* 基因全序列构建的巢鼠系统发生树分化成 6 个进化谱系: 日韩谱系、欧洲谱系、俄罗斯新西伯利亚谱系、中国东北和俄罗斯远东谱系、中国安徽谱系和中国台湾谱系。

关键词: 巢鼠属; 分类; 分子系统学

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 06-853-14

Taxonomic and Molecular Phylogenetic Analyses of *Micromys* in China

LIU Zhu^① HAN Mei-Feng^① GAO Yi^① ZHAO Jing-Yu^① WANG Qing-Qing^①
ZHANG Chun-Feng^② JIN Zhi-Min^① TIAN Xin-Min^① ZHANG Jun-Sheng^①

① College of Life Science and Technology, Mudanjiang Normal University, Mudanjiang 157011;

② Heilongjiang Agricultural Economics Vocational College, Mudanjiang 157041, China

Abstract: [Objectives] In order to clarify taxonomy and molecular phylogenetics of *Micromys* in China, this

基金项目 黑龙江省省属高等学校基本科研业务费科研项目 (No. 1452TD008, 1451PT008, 1451TD002), 黑龙江省自然科学基金项目 (No. LH2021C095), 牡丹江师范学院科研项目 (No. GP2022009, QN2021006);

第一作者简介 刘铸, 男, 教授; 研究方向: 动物保护及分子生态学研究; E-mail: liuzhu590@sohu.com.

收稿日期: 2022-12-04, 修回日期: 2023-08-01 DOI: 10.13859/j.cjz.202322306

study analyzed morphological and molecular data of 9 specimens of *M. minutus*, 22 specimens of *M. erythrotis*, and 19 pending specimens of *Micromys* collected between 2018 and 2021. **[Methods]** The morphological characteristics of specimens and skulls were described and measured. Molecular phylogenetic studies include the calculation of genetic distance (the Kimura 2-parameter model) and the construction of phylogenetic trees (maximum likelihood, ML). **[Results]** The morphological characteristics of pending specimens of *Micromys* showed differences from *M. minutus* and *M. erythrotis*. The back of the body is black-brown (Fig. 1). The base of the hair on the abdomen is gray (Fig. 1). The tip of the hair is gray-white (Fig. 1). The color of the hair on the sides of the body is clearly differentiated (Fig. 1), the dorsal surface of the tail is dark brown (Fig. 1) and the ventral surface of the tail is gray-brown (Fig. 1). Tail length is longer than 120% of head and body length (Table 2). The zygomatic arch is clearly curved inward (Fig. 2). Greatest length of the skull and Condylolincisive length (18.59 ± 0.48 mm and 17.43 ± 0.48 mm) is longer (Table 2). Palatal length (9.35 ± 0.11 mm) is longer (Table 2). Braincase height (7.43 ± 0.06 mm) is higher (Table 2). The genetic distances between pending specimens of *Micromys* and *M. minutus* and *M. erythrotis* are 0.115 and 0.136, which are near the genetic distance (0.126) between *M. minutus* and *M. erythrotis*. Based on the complete sequence of the Cyt *b* of mtDNA and nuclear gene sequences (*IRBP1*, *RAG1*, and *RAG2*), two phylogenetic trees were constructed. Samples were clustered into 3 clades in both phylogenetic trees (*M. minutus* clade, *M. erythrotis* clade, and pending specimens of *Micromys* clade) with high confidence (Fig. 4, 5). **[Conclusion]** The results of morphological analyses and the molecular phylogenetics supported that the pending specimens of *Micromys* are an independent species, corresponding to *M. m. pygmaeus* reported in previous studies. Based on the locality, genetic distance, and morphological differentiation, it is suggested that the *M. m. pygmaeus* should be elevated to a species and named *M. pygmaeus* comb. nov.. The samples of *M. minutus* in phylogenetic tree based on the Cyt *b* of mtDNA were clustered into 6 lineages: Japanese and Korean lineage, European lineage, Novosibirsk Russia lineage, Northeast China and Far East Russia lineage, Anhui China lineage, and Taiwan China lineage.

Key words: *Micromys*; Taxonomy; Molecular phylogenetics

巢鼠属 (*Micromys* Dehne, 1841) 隶属于啮齿目 (Rodentia) 鼠科 (Muridae), 是鼠科早期分化的一个分支 (Jing et al. 2015)。巢鼠属动物是鼠科中最小的啮齿动物之一, 尾部可弯曲, 善于在植被的茎区攀爬, 善于用植物茎、叶等编制球形小巢, 悬挂于植物的茎秆上, 该属啮齿动物以其独特筑巢方式得名 (Smith 等 2009)。在欧洲和亚洲广泛分布 (Wilson et al. 2005, Abramov et al. 2009), 具有 17 个亚种 (谭邦杰 1992)。在我国, 巢鼠属广泛分布于除沙漠、荒漠和青藏高原高海拔地区以外的区域 (刘少英等 2019)。

巢鼠属长期以来被认为是单型属, 即巢鼠

(*M. minutus* Pallas, 1771), 模式产地为俄罗斯乌里扬诺夫斯克州伏尔加河左岸。Blyth (1856) 对印度阿萨姆卡西山的标本进行描述, 命名为巢鼠红耳亚种 (*M. minutes erythrotis*)。自 Milne-Edwards 等 (1874) 将采自四川宝兴的标本定名为巢鼠川西亚种 (*M. minutes pygmaeus*) 后, 我国南方采集的标本都归于此亚种。Osgood (1932) 把越南北部沙巴的标本, 改命名为巢鼠红耳亚种, Allen (1940) 对云南、四川和福建的标本进行了分析, 将这些标本归类于巢鼠川西亚种, 并认为其与巢鼠红耳亚种存在明显区别。Anthony (1941) 将缅甸北部和我国云南片马一带的标本归类为巢鼠红耳亚

种。Ellerman 等 (1951) 将巢鼠川西亚种和巢鼠红耳亚种合并为 1 个亚种。寿振黄等 (1958) 于 1953 至 1957 年在东北地区对哺乳动物进行了调查, 认为东北分布的巢鼠为东北亚种 (*M. m. ussuricus*)。彭鸿绶等 (1981) 认为云南片马一带的标本不同于巢鼠川西亚种和巢鼠红耳亚种, 命名为片马亚种 (*M. m. pianmaensis*)。谭邦杰 (1992) 认为, 我国有 3 个亚种, 即东北亚种、川西亚种和台湾亚种 (*M. m. takasagoensis*)。王应祥 (2003) 根据分布地区和形态差异将我国的巢鼠划分出 7 个亚种和 3 个居群: 阿萨姆亚种 (即 *M. m. erythrotis*) 分布于西藏东南部; 片马亚种分布于云南西部; 川西亚种分布于四川、重庆、贵州、广东、广西和福建; 陕西亚种 (*M. m. shenshiensis*) 分布于陕西南部; 台湾亚种分布于台湾; 浙江亚种 (*M. m. zhejiangensis*) 分布于江苏南部、浙江、安徽、湖北; 东北亚种分布于黑龙江、吉林、辽宁和内蒙古; 以及广东居群、华北居群和北疆居群。Abramov 等 (2009) 使用形态学和分子生物学研究方法证实了红耳巢鼠 (*M. m. erythrotis*) 是一个独立的物种。目前红耳巢鼠作为一个独立物种还没有被所有学者接受, 尤其是由于标本数量较少, 未能写入最新版的《世界哺乳动物手册》(*Handbook of the Mammals of the World*) (Wilson et al. 2018), 但在我国多数学者还是接受其作为独立物种的分类地位 (蒋志刚等 2015, 裴泉鑫等 2021, 魏辅文等 2022)。裴泉鑫等 (2021) 在对我国巢鼠属分类与分布研究时, 认为巢鼠主要分布在黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北、陕西、甘肃、新疆、江苏、安徽、浙江、湖南、江西、广东、福建和台湾; 红耳巢鼠主要分布在云南、四川、陕西、湖北、西藏、贵州、重庆、安徽、福建和广西。魏辅文等 (2022) 认为, 我国红耳巢鼠分为 2 个亚种, 川西亚种分布于重庆、贵州、四川、广东、广西和福建, 片马亚种分布于云南 (姚家坪和片马等地)。魏辅文等 (2022) 同时认为, 我国巢鼠也分为 2 个亚种, 乌苏里亚

种 (*M. m. ussuricus*) 分布于黑龙江、吉林、辽宁、河北及内蒙古, 台湾亚种分布于台湾。综上所述, 我国巢鼠的分类问题一直存在较大争议, 有待进一步厘清, 并且最近的资料认为我国西南只有巢鼠属红耳巢鼠 1 个物种存在 (裴泉鑫等 2021, 魏辅文等 2022)。

Yasuda 等 (2005) 进行了巢鼠的分子系统学分析, 该研究涉及我国科研样本甚少, 除我国台湾样本外, 大陆只有来自于四川省成都市的 1 个样本, 并发现该样本与其他巢鼠存在高水平遗传分化, 暗示我国巢鼠属可能还存在另外一个遗传支系。裴泉鑫等 (2021) 对巢鼠属进行分子系统学分析时发现, 来自于 GenBank 两条产地为我国的巢鼠 *Cyt b* 基因序列 (HM217360 和 HM217361) 与巢鼠和红耳巢鼠存在高水平遗传分化, 认为我国巢鼠属多样性可能被低估, 暗示我国巢鼠属可能存在第 3 个物种。

2018 至 2021 年对我国巢鼠属采样, 共获得 50 号标本。其中包括了我国东北地区的巢鼠属 9 号标本, 参考马逸清 (1986) 和裴泉鑫等 (2021) 描述的巢鼠形态特征初步鉴定为巢鼠标本。我们发现我国西南采集的 41 号巢鼠属标本存在形态二型性的情况, 参考 Abramov 等 (2009) 和裴泉鑫等 (2021) 描述红耳巢鼠的形态特征进行鉴定, 其中 22 号为红耳巢鼠标本, 还有 19 号标本为待厘定巢鼠属标本。因此对该批样本进行形态分类和分子系统学分析, 将进一步揭示我国巢鼠属的分类和系统分化问题。

1 材料与方法

1.1 样本采集

样本的采集主要采用陷阱法, 辅以铗捕法。共获得 50 个巢鼠属标本, 标本存放于牡丹江师范学院动植物标本馆, 采集样本的信息和形态学初步分类结果见表 1。

1.2 形态学描述与测量

对野外采集标本进行形态特征描述和测量, 外形测量先称量体重 (MP3002 电子天平, 上海恒平科学仪器有限公司, 精确至 0.1 g),

表 1 本研究采集样本的信息

Table 1 Information of samples collected in this study

采样点 Sample location	采样点地理坐标 Geographic coordinates of sample location	样本编号 Sample No.		
		巢鼠 <i>Micromys minutus</i>	红耳巢鼠 <i>M. erythrotis</i>	待厘定巢鼠属标本(川西巢鼠) Pending specimens of <i>Micromys</i> (<i>M. pygmaeus</i>)
黑龙江省牡丹江地区 Mudanjiang region, Heilongjiang	44°48'44" N, 129°02'04" E	MDJ1 ~ MDJ7		
黑龙江省密山地区 Mishan region, Heilongjiang	45°34'24" N, 131°54'28" E	MS1		
内蒙古自治区满洲里地区 Manzhouli region, Inner Mongolia	48°37'20" N, 117°53'17" E	MZL1		
贵州省毕节地区 Bijie region, Guizhou	26°24'22" N, 105°44'04" E		BJ32、BJ35、BJ37	BJ17、BJ19、BJ26、BJ28、 BJ42、BJ62、BJ83
贵州省安顺地区 Anshun region, Guizhou	26°21'48" N, 105°55'35" E		AS6 ~ AS8、AS10、AS22、 AS23、AS30、AS31、AS33、 AS35、AS49 ~ AS56	AS11
贵州省铜仁地区 Tongren region, Guizhou	27°49'54" N, 108°48'34" E		TR1	
贵州省六盘水地区 Liupanshui region, Guizhou	26°33'10" N, 104°57'18" E			LPS1
云南省大理地区 Dali region, Yunnan	26°12'14" N, 99°95'44" E			DL11、DL34 ~ DL36、 DL42、DL53 ~ DL57

然后测量长度指标(500-196-30 电子数显卡尺, 三丰, 精确至 0.1 mm), 包括头体长、尾长、后足长及耳长, 计算尾长/头体长。11 个头骨测量数据用游标卡尺测量, 精确到 0.01 mm, 包括: 颅全长、颅基长、腭长、眶间宽、脑颅宽、脑颅高、颧宽、上颌臼齿列基长、下颌臼齿列基长、上磨牙宽、切牙孔长 (Abramov et al. 2009)。

1.3 分子生物学实验及数据处理

样本肌肉组织用酚-氯仿法提取基因组 DNA。本研究对 mtDNA 的 *Cyt b* 基因全序列和核基因 (*IRBP1*、*RAG1* 和 *RAG2*) 序列进行 PCR 扩增。PCR 反应体系为 50 μl, 含 200 μmol/L 的 dNTP, 1.5 mmol/L 的 MgCl₂, 4 个基因的引物各 10 pmol/L (Irwin et al. 1991, Rocha et al. 2008, Chaval et al. 2010, Chen et al. 2020), *Taq* DNA 聚合酶 2.5 U (大连宝生物工程有限公司), 模板 DNA 250 ng。扩增程序为, 94 °C 3 min; 94 °C 45 s, 50 ~ 55 °C 50 s, 72 °C 45 s, 30 个循环; 72 °C 7 min, 4 °C 保存。PCR 扩增产物经纯化回收, 送哈尔滨博仕

生物技术有限公司测序。

通过 GenBank 下载巢鼠属的 *Cyt b* 基因全序列 (附录 1) 一并进行分析。基因序列使用 EditSeq (DNASTAR 软件包) 进行序列编辑, 再利用 Clustal W 软件进行序列聚类比对。利用 MEGA 5.05 计算遗传距离 (the Kimura 2-parameter model)。利用长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 作为外群, 用最大似然法 (maximum likelihood, ML) 构建带有 bootstrap 检测值的巢鼠属系统发生树 (Tamura et al. 2011)。

2 结果与分析

2.1 形态学特征和描述

对所采集样本外形 (图 1)、颅骨 (图 2) 进行拍照, 并对测量的外形和颅骨数据进行列表对比分析 (表 2)。形态对比发现, 采集的巢鼠属标本可以分成 3 个形态类群。第一类群是来自于我国东北并被初步判定为巢鼠的 9 号标本 (表 1): 标本体背毛色棕红, 体腹毛基棕灰, 毛尖白色, 体侧毛色有明显区分, 尾背部毛色棕褐, 尾腹部毛色棕黄色 (图 1a); 尾长与头

体长约等长(表 2); 头骨背面观可见颧弓朝内略有弯曲(图 2a); 颅全长和颅基长较短, 腭长较短, 脑颅高较低(表 2)。第二个类群是来自于我国西南并被初步判定为红耳巢鼠的 22 号标本: 标本体背毛色灰棕, 耳部出现赤棕色的异色, 体腹毛基灰色, 毛尖暗黄, 体侧毛色无明显区分, 尾背部毛色黑棕, 尾腹部毛色灰棕(图 1b); 尾长较巢鼠的更长, 约为头体长的 120%(表 2); 头骨背面观可见颧弓平直(图 2b); 颅全长和颅基长居中, 腭长居中, 脑颅高居中(表 2)。第三个类群是来自于我国西南, 待厘定巢鼠属标本 19 号: 标本体背毛黑棕, 体腹毛基灰色, 毛尖灰白, 体侧毛色具明显区分, 尾背部毛色黑棕, 尾腹部毛色灰棕色(图 1c); 尾长较巢鼠更长, 长于头体长的 120%(表 2); 头骨背面观可见颧弓明显弯曲(图 2c); 颅全长和颅基长较长, 腭长较长, 脑颅高较高(表 2)。红耳巢鼠和待厘定巢鼠属标本的尾长存在一定程度的数据重叠(表 2)。颅全长、颅基长、腭长和脑颅高在 3 个类群间存在不同程度的数据重叠(表 2)。

3 个类群与已报道的巢鼠属动物的形态学描述和数据进行对比(表 2), 初步判定为巢鼠

的 9 号标本的毛色描述与巢鼠的历史描述相符(寿振黄等 1958, 马逸清 1986, 裴泉鑫等 2021), 除裴泉鑫等(2021)报道采自安徽的巢鼠标本尾长明显长于其他标本外, 本研究采集的这 9 号标本外形和颅骨数据与巢鼠的历史数据相似(寿振黄等 1958, 马逸清 1986, 裴泉鑫等 2021), 9 号标本经形态学分类为巢鼠。被初步判定为红耳巢鼠的 22 号标本的毛色描述与红耳巢鼠的历史描述相符(Abramov et al. 2009, 裴泉鑫等 2021), 外形和颅骨数据与红耳巢鼠的历史数据相似(Abramov et al. 2009, 裴泉鑫等 2021), 22 号标本经形态学分类为红耳巢鼠。初步判定待厘定巢鼠属 19 号标本的毛色描述与巢鼠川西亚种(*M. m. pygmaeus*)的历史描述相符(Allen 1940, 彭鸿绶等 1981), 外形和颅骨数据与巢鼠川西亚种的历史数据相似(Allen 1940), 19 号标本经形态学分类为巢鼠川西亚种。待厘定巢鼠属标本和红耳巢鼠在贵州的毕节和安顺存在同域分布, 两者既同域分布, 又存在形态差异, 说明已经形成生殖隔离, 待厘定巢鼠属标本的分类阶元应该是物种。形态学特征支持将巢鼠川西亚种提升为物种, 命名为川西巢鼠(*M. pygmaeus* comb. nov.)。在

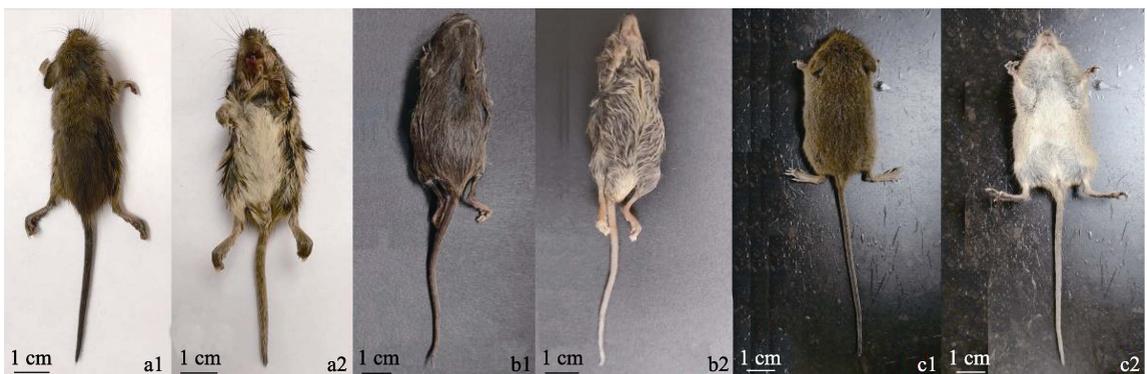


图 1 巢鼠属外形特征

Fig. 1 The shape and characteristics of the *Micromys* species

a1 和 a2 为巢鼠(标本号: HD2019001); b1 和 b2 为红耳巢鼠(标本号: AS2020006); c1 和 c2 为川西巢鼠(标本号: DL2019011)。

a1 and a2 are *M. minutus* (specimen ID: HD2019001); b1 and b2 are *M. erythrotis* (specimen ID: AS2020006); c1 and c2 are *M. pygmaeus* (specimen ID: DL2019011).



图 2 巢鼠、红耳巢鼠及川西巢鼠的头骨

Fig. 2 Skull of *Micromys minutus*, *M. erythrotis* and *M. pygmaeus*

a. 巢鼠(标本号: HD2019001, 颅全长 17.13 mm); b. 红耳巢鼠(标本号: AS2020006, 颅全长 18.19 mm); c. 川西巢鼠(标本号: GZ2018026, 颅全长 18.40 mm)。1. 上颌背面; 2. 上颌腹面; 3. 上下颌齿侧面

a. *M. minutus* (specimen ID: HD2019001, greatest length of skull: 17.13 mm); b. *M. erythrotis* (specimen ID: AS2020006, greatest length of skull: 18.19 mm); c. *M. pygmaeus* (specimen ID: GZ2018026, greatest length of skull: 18.40 mm). 1. Dorsal view of the maxilla; 2. Ventral view of the maxilla; 3. Lateral aspect of tooth of the maxilla

表 2 3 种巢鼠形态学指标及头骨指标测量数据
Table 2 The measurement data of morphological indexes and skull indexes of 3 *Micromys* species

变量 Variables	巢鼠 <i>Micromys minutus</i>				红耳巢鼠 <i>M. erythrotis</i>			川西巢鼠 <i>M. pygmaeus</i>	
	中国东北 n = 9 本研究 This study	n = 177 雄性 Male 寿振黄等 1958	n = 70 雌性 Female 寿振黄等 1958	n = 1 马逸清 1986	中国安徽 Anhui, China n = 4 裴泉鑫等 2021	中国西南 Southwest China n = 22 本研究 This study	中国安徽 Anhui, China n = 4 裴泉鑫等 2021	越南 Vietnam n = 8 Abramov et al. 2009	中国西南 Southwest China n = 19 本研究 This study
体重 Body weight (g)	6.0 ± 0.1 (5.8 ~ 6.2)	7.0 (5.0 ~ 12.0)	7.21 (5.0 ~ 12.0)	7.6	6.8 ± 0.4	5.7 ± 2.2 (3.4 ~ 12.0)	6.5 ± 0.7	7.1 ± 1.2 (4.9 ~ 8.4)	
头体长 Head and body length (mm)	48.4 ± 2.32 (45.4 ~ 51.8)	56.9 (40.0 ~ 65.0)	55.2 (45.0 ~ 72.0)	54.0	55.0 ± 1.9	55.3 ± 5.0 (49.4 ~ 64.3)	55.8 ± 3.3	57.1 ± 2.4 (51.8 ~ 59.7)	63.2 ± 2.7 (60.0 ~ 67.0)
尾长 Tail length (mm)	40.2 ± 3.3 (35.0 ~ 43.6)	50.1 (40.0 ~ 65.0)	51.0 (33.0 ~ 64.0)	41.0	66.5 ± 2.5	65.1 ± 6.8 (53.1 ~ 73.2)	61.8 ± 2.6	70.9 ± 0.7 (69.7 ~ 72.2)	68.3 ± 5.2 (60.0 ~ 75.0)
尾长/头体长 Tail length/head and body length (%)	83.1	88.0	92.4	75.9	118.3	117.7	110.8	124.1	108.1
后足长 Hind feet length (mm)	13.2 ± 1.0 (11.7 ~ 14.4)	14.5 (10.0 ~ 19.0)	11.5 (11.0 ~ 16.0)	13.0	14.9 ± 0.2	14.0 ± 1.0 (12.7 ~ 15.3)	14.0 ± 0.7	14.5 ± 0.6 (13.8 ~ 15.5)	15.4 ± 0.7 (14.0 ~ 16.5)
耳长 Ear length (mm)	7.2 ± 0.8 (5.9 ~ 8.1)	9.1 (7.8 ~ 11.0)	9.3 (8.0 ~ 11.0)	9.0	10.0 ± 0.0	7.5 ± 0.8 (6.2 ~ 8.9)	9.6 ± 0.4	7.7 ± 0.7 (6.2 ~ 8.6)	10.3 ± 0.5
颅全长 Greatest length of skull (mm)	17.53 ± 1.05 (16.81 ~ 19.33)	17.5 (16.0 ~ 18.8)	17.8 (16.4 ~ 19.4)	16.5	17.45 ± 0.51	18.26 ± 0.80 (16.57 ~ 19.36)	17.36 ± 0.09	18.59 ± 0.48 (17.39 ~ 18.99)	18.58 ± 0.51 (17.80 ~ 19.50)
颅基长 Condylolnconcisive length (mm)	16.23 ± 0.95 (15.45 ~ 17.84)	16.6 (15.1 ~ 18.4)	16.9 (15.5 ~ 18.7)	16.5	16.32 ± 0.19	17.24 ± 0.91 (16.51 ~ 18.71)	16.35 ± 0.19	17.43 ± 0.48 (16.74 ~ 17.96)	
腭长 Palatal length (mm)	8.71 ± 0.44 (8.41 ~ 9.47)				8.79 ± 0.22	9.17 ± 0.28 (8.50 ~ 9.48)	8.58 ± 0.10	9.35 ± 0.11 (9.24 ~ 9.58)	9.34 ± 0.28 (8.60 ~ 9.60)

续表 2

变量 Variables	巢鼠 <i>Micromys minutus</i>				红耳巢鼠 <i>M. erythrotis</i>				川西巢鼠 <i>M. pygmaeus</i>			
	中国东北 Northeast China		中国安徽 Anhui, China		中国西南 Southwest China		中国安徽 Anhui, China		中国西南 Southwest China		中国云南、四川、福建 Yunnan, Sichuan, Fujian, China	
<i>n</i> = 9 本研究 This study	<i>n</i> = 177 雄性 Male 寿振黄等 1958	<i>n</i> = 70 雌性 Female 寿振黄等 1958	<i>n</i> = 1 马逸清 1986	<i>n</i> = 4 裴泉鑫等 2021	<i>n</i> = 22 本研究 This study	<i>n</i> = 22 本研究 This study	<i>n</i> = 4 裴泉鑫等 2021	<i>n</i> = 8 Vietnam Abramov et al. 2009	<i>n</i> = 19 本研究 This study	<i>n</i> = 10 Allen 1940		
眶间宽 Interorbital breadth (mm)	3.6 (3.0~3.8)	3.4 (3.0~3.4)	4.0	3.21 ± 0.07	3.36 ± 0.08 (3.21~3.51)	3.36 ± 0.08 (3.21~3.51)	3.20 ± 0.04	3.31 ± 0.17	3.24 ± 0.04 (3.18~3.33)			
脑颅宽 Braincase breadth (mm)	8.88 ± 0.30 (8.52~9.35)			9.19 ± 0.07	9.22 ± 0.22 (9.02~9.88)	9.22 ± 0.22 (9.02~9.88)	9.07 ± 0.03	8.96 ± 0.30	9.20 ± 0.18 (8.78~9.39)			
脑颅高 Braincase height (mm)	7.18 ± 0.29 (6.89~7.65)			7.03 ± 0.11	7.40 ± 0.12 (7.20~7.65)	7.40 ± 0.12 (7.20~7.65)	7.14 ± 0.21	7.05 ± 0.29	7.43 ± 0.06 (7.36~7.57)			
颧宽 Zygomatic width (mm)	8.82 ± 0.24 (8.60~9.23)	8.3 (7.1~9.0)	8.6	9.27 ± 0.13	9.11 ± 0.23 (8.79~9.49)	9.11 ± 0.23 (8.79~9.49)	9.12 ± 0.02	8.78 ± 0.48	9.06 ± 0.10 (8.88~9.18)			9.31 ± 0.38 (8.60~9.70)
上颌臼齿列基长 Upper molar row length (mm)	2.80 ± 0.03 (2.75~2.84)	2.8 (2.5~3.0)		2.99 ± 0.07	2.84 ± 0.08 (2.74~3.07)	2.84 ± 0.08 (2.74~3.07)	2.83 ± 0.02	2.84 ± 0.07	2.98 ± 0.04 (2.94~3.03)			3.01 ± 0.13 (2.70~3.20)
下颌臼齿列基长 Lower molar row length (mm)	2.74 ± 0.06 (2.63~2.79)		3.8	2.88 ± 0.07	2.78 ± 0.07 (2.65~2.95)	2.78 ± 0.07 (2.65~2.95)	2.79 ± 0.03	2.77 ± 0.04	2.84 ± 0.03 (2.78~2.89)			2.90 ± 0.14 (2.60~3.10)
上磨牙宽 (mm) Breadth across upper molars	3.33 ± 0.22 (3.14~3.70)			3.70 ± 0.07	3.55 ± 0.14 (3.33~3.77)	3.55 ± 0.14 (3.33~3.77)	3.57 ± 0.02	3.58 ± 0.19	3.67 ± 0.06 (3.58~3.79)			3.76 ± 0.10 (3.60~3.90)
门齿孔长 (mm) Length of incisive foramina	3.41 ± 0.22 (3.18~3.70)	3.5 (3.3~4.4)		3.63 ± 0.09	3.49 ± 0.19 (2.90~3.71)	3.49 ± 0.19 (2.90~3.71)	3.51 ± 0.03	3.50 ± 0.19	3.58 ± 0.08 (3.45~3.68)			

数据以平均值 ± 标准差 (范围) 表示。Data is represented as Mean ± SD (Range).

野外调查中，在云南大理洱源县只有川西巢鼠分布，拍摄到其巢（图 3），进一步确定待厘定标本属于巢鼠属。



图 3 川西巢鼠的巢（摄于云南省大理市洱源县）

Fig. 3 A nest of *Micromys pygmaeus* (Photo at Eryuan County, Dali City, Yunnan Province)

2.2 分子生物学分析

2.2.1 获得基因序列和遗传距离 本研究分别获得了 50 号巢鼠属标本的 4 种基因的序列。Cyt *b* 基因全序列（1 140 bp），GenBank 序列号 OL473694 ~ OL473724 和 OL660729 ~ OL660747；核基因 *IRBP1* 基因序列（764 bp）GenBank 序列号 OL804394 ~ OL804402、OL804421 和 OL804442 以及 OL804509 ~ OL804527；核基因 *RAG1* 基因序列（864 bp）GenBank 序列号 OL804403 ~ OL804411、OL804465 ~ OL804486 和 OL804528 ~ OL804546；*RAG2* 基因序列（744 bp）GenBank 序列号 OL804412 ~ OL804420、OL804487 ~ OL804508 和 OL944449 ~ OL944467。

利用 Cyt *b* 基因全序列计算川西巢鼠（ $n = 19$ ）、巢鼠（ $n = 9$ ）和红耳巢鼠（ $n = 22$ ）的遗传距离，川西巢鼠与巢鼠和红耳巢鼠之间的遗传距离分别为 0.115 和 0.136，接近于巢鼠与红耳巢鼠之间的遗传距离（0.126），可见川西巢鼠与巢鼠和红耳巢鼠之间遗传距离比较大，分

化较为明显。支持形态学初步分类结果，川西巢鼠与巢鼠和红耳巢鼠间为种间分化，支持川西巢鼠是独立物种。

2.2.2 系统发育关系 基于 Cyt *b* 基因全序列构建巢鼠属最大似然系统发生树（图 4），系统发生树以较高的置信度分化成 3 个进化支，即巢鼠、红耳巢鼠和川西巢鼠的进化支。巢鼠进化支由本研究采集的巢鼠标本与我国安徽和台湾，以及欧洲国家（俄罗斯、英国、德国、瑞士、法国、丹麦、瑞典和芬兰）、韩国、日本的巢鼠样本构成；红耳巢鼠进化支由本研究采集的红耳巢鼠标本与我国安徽和四川以及越南的红耳巢鼠样本构成；川西巢鼠进化支，由本研究采集的川西巢鼠标本与裴泉鑫等（2021）认为存在较特殊分化的 2 个来自于 GenBank 的样本（China 1 和 China 2）以及 2 个来自于我国云南的 GenBank 的样本（China Yunnan 1 和 China Yunnan 2）聚类成。基于核基因 *IRBP1*、*RAG1* 和 *RAG2* 构建的最大似然系统发生树（图 5），也以较高的置信度分为巢鼠、红耳巢鼠和川西巢鼠 3 个进化支。Cyt *b* 基因构建的系统发生树显现出川西巢鼠与红耳巢鼠具有较近的系统发生关系，而核基因的系统发生树显现出川西巢鼠与巢鼠有较近的系统发生关系。系统发生聚类分析获得的结果与形态学初步分类结果和遗传距离结果一致，支持川西巢鼠是巢鼠属一独立物种。

基于 Cyt *b* 基因全序列构建的巢鼠属最大似然系统发生树，在红耳巢鼠进化支上（图 4），2 个来自于我国四川的 GenBank 的样本（China Sichuan 1 和 China Sichuan 2）与其他红耳巢鼠存在较为明显的分化。在川西巢鼠进化支上（图 4），来源于云南与来源于贵州的川西巢鼠存在较为明显的地理遗传分化。在巢鼠的进化支上（图 4），分为 6 个进化谱系：日韩谱系、欧洲谱系、俄罗斯新西伯利亚谱系、中国东北和俄罗斯远东谱系、中国安徽谱系以及中国台湾谱系。

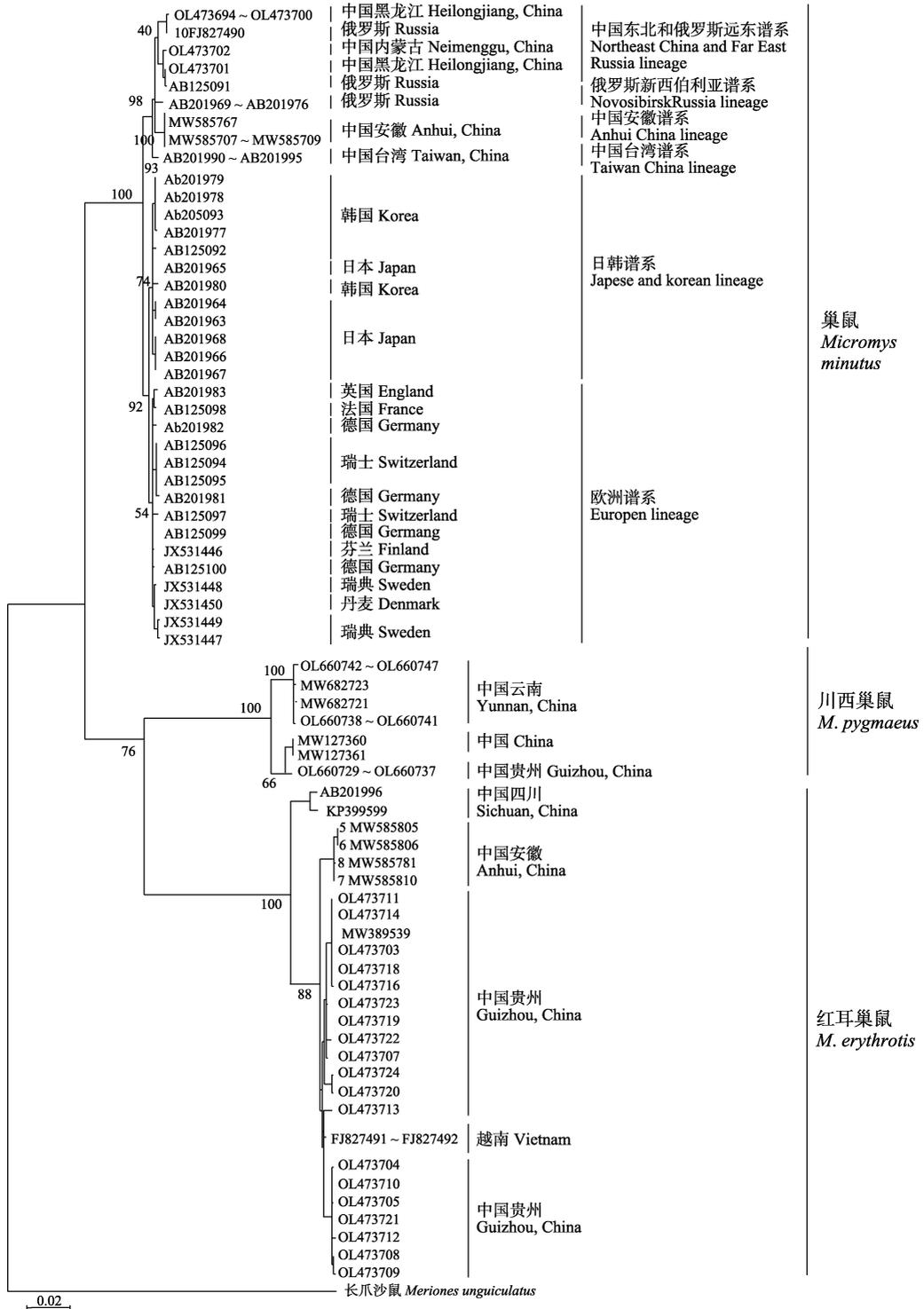


图 4 基于 Cyt b 基因序列构建巢鼠属的最大似然系统发育树

Fig. 4 The maximum likelihood phylogenetic tree of *Micromys* based on the Cyt b gene sequences

节点上的数字为自展重抽样 100 次的支持率, 标尺代表分支长度。

The number on each node is the bootstrap value based on 100 replicates. Scale represents the branch length.

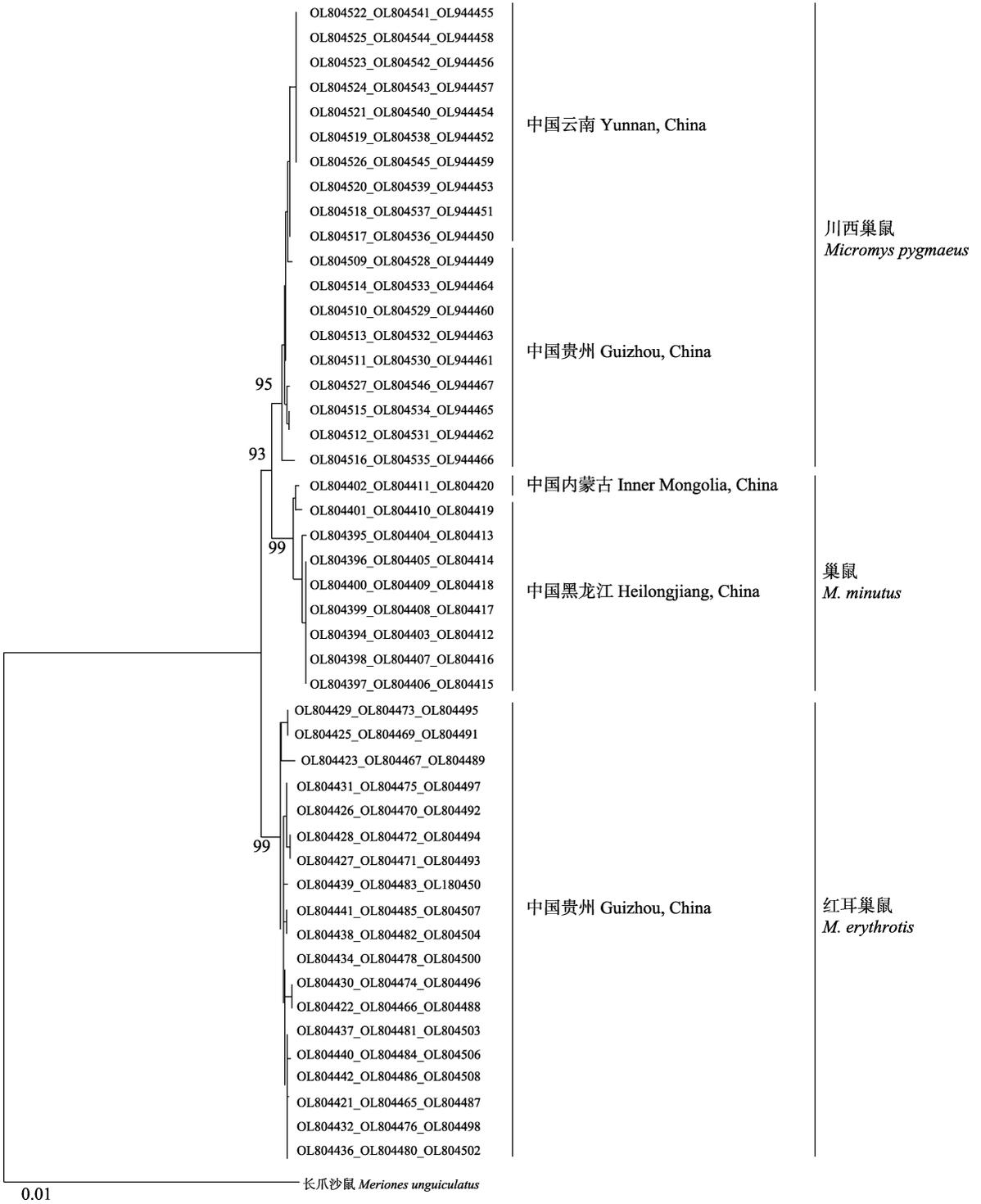


图 5 基于核基因 *IRBP1*、*RAG1* 和 *RAG2* 构建的巢鼠属最大似然系统发育树

Fig. 5 The maximum likelihood phylogenetic tree of *Micromys* based on the *IRBP1*, *RAG1* and *RAG2* genes

节点上的数字为自展重抽样 100 次的支持率，标尺代表分支长度。

The number on each node is the bootstrap value based on 100 replicates. Scale represents the branch length.

3 讨论

3.1 巢鼠属物种分化

川西巢鼠与巢鼠和红耳巢鼠之间的遗传距离分别为 0.115 和 0.136, 接近于巢鼠与红耳巢鼠之间的遗传距离 (0.126)。利用 *Cyt b* 基因全序列计算啮齿动物种间遗传距离是研究分子系统分化的最直接的方法 (王加连等 2012, 刘少英等 2017, Liu et al. 2019)。王加连等 (2012) 计算了我国兔属 (*Lepus*) 物种间的遗传距离, 最大遗传距离 (0.091) 发生在草兔 (*L. capensis*) 与海南兔 (*L. shainanus*) 之间。刘少英等 (2017) 对我国鼠兔属 (*Ochotona*) 的系统分化进行研究, 鼠兔属的亚属间遗传距离 0.128 ~ 0.160 之间, 亚属内部种间遗传距离多数在 0.100 以下。Liu 等 (2019) 对绒鼠属 (*Eothenomys*) 的绒鼠亚属分子系统分化进行分析, 种间遗传距离在 0.039 ~ 0.085 之间。可见本研究 3 个类群间的遗传距离是比较大的, 显现出 3 个类群间具有明显的遗传分化。本研究利用 *Cyt b* 基因全序列和核基因 (*IRBP1*、*RAG1* 和 *RAG2*) 序列分别构建巢鼠属系统发生树, 2 个系统发生树获得了类似的聚类分析结果, 以较高的置信度分化成 3 个进化支, 即巢鼠、红耳巢鼠和川西巢鼠的进化支, 该研究结果与遗传分化结果一致。

裴泉鑫等 (2021) 报道了巢鼠和红耳巢鼠在安徽清凉峰同域分布, 并推测在陕西镇巴县、城固县可能为同域分布。本研究发现, 川西巢鼠和红耳巢鼠在贵州省的毕节与安顺存在同域分布。既存在形态学差异和明显的遗传分化, 又存在同域分布, 推测巢鼠与红耳巢鼠之间以及川西巢鼠与红耳巢鼠之间, 已经形成显著分化, 并存在生殖隔离。鉴于遗传分化和系统发生聚类分析结果, 3 个类群间具有的分化为种间分化, 支持川西巢鼠为物种分类阶元。

本研究川西巢鼠的标本采集于贵州和云南, Allen (1940) 对川西巢鼠 (原巢鼠川西亚种) 进行描述时其标本采集于云南、四川和福建。可见, 川西巢鼠的分布区包括贵州、云南、

四川和福建。根据王应祥 (2003) 对巢鼠川西亚种地理分布的描述, 川西巢鼠的地域分布应该不仅限于此, 在我国重庆、广东和广西也可能有分布。

3.2 巢鼠亚种分化

Yasuda 等 (2005) 对巢鼠的分子系统学分析, 将其分为 4 个进化谱系: 日韩谱系、欧洲谱系、俄罗斯谱系 (俄罗斯新西伯利亚和远东) 和中国台湾谱系。本研究利用 *Cyt b* 基因全序列构建的巢鼠系统发生树, 将其分为 6 个进化谱系: 日韩谱系、欧洲谱系、俄罗斯新西伯利亚谱系、中国东北和俄罗斯远东谱系、中国安徽谱系和中国台湾谱系。本研究发现俄罗斯的远东和新西伯利亚样本间存在分化, 因此本研究将 Yasuda 等 (2005) 的俄罗斯谱系分为了俄罗斯远东谱系和俄罗斯新西伯利亚谱系。

王应祥 (2003) 认为, 我国具有巢鼠 7 个亚种, 其中 2 个亚种已经提升为物种, 即红耳巢鼠和川西巢鼠。本研究的分子系统学分析还涉及其中 3 个亚种: 中国台湾谱系应该是我国巢鼠的台湾亚种; 中国安徽谱系应该是我国巢鼠的浙江亚种; 我国东北的样本与俄罗斯远东聚类为一个谱系, 共同构成了中国东北和俄罗斯远东谱系, 我国东北的样本应该是东北亚种。我国巢鼠谱系分化多样性较高, 本研究的谱系分化支持了我国巢鼠的亚种分化 (王应祥 2003)。

参 考 文 献

- Abramov A V, Meschersky I G, Rozhnov V V. 2009. On the taxonomic status of the Harvest Mouse *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae) from Vietnam. *Zootaxa*, 2199(1): 58–68.
- Allen G M. 1940. Natural History of Central Asia. The Mammals of China and Mongolia. Part II. New York: American Museum of Natural History.
- Anthony H E. 1941. Mammals collected by the Vernay-Cutting Burma expedition. *Field Museum of Natural History, Zoology Series*, 27: 37–123.
- Blyth E. 1856. Report for October meeting, 1855. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 24: 711–723.

- Chaval Y, Herbreteau V, Waengsothorn S, et al. 2010. Revisiting the taxonomy of the Rattini tribe: A phylogeny-based delimitation of species boundaries. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 1–27.
- Chen S D, Qing J, Liu Z, et al. 2020. Multilocus phylogeny and cryptic diversity of white-toothed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, *Crocidura*) in China. *BMC Evolutionary Biology*, 20(1), 1–14.
- Ellerman J R, Morrison-Scott T C S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London: The Trustees of the British Museum.
- Irwin D M, Kocher T D, Wilson A C. 1991. Evolution of the Cytochrome *b* gene of mammals. *Molecular Evolution*, 32(2): 128–144.
- Jing J, Song X, Yan C, et al. 2015. Phylogenetic analyses of the Harvest Mouse, *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae) based on the complete mitogenome sequences. *Biochemical Systematics and Ecology*, 100(62): 121–127.
- Liu S Y, Chen S D, He K, et al. 2019. Molecular phylogeny and taxonomy of subgenus *Eothenomys* (Cricetidae: Arvicolinae: *Eothenomys*) with the description of four new species from Sichuan, China. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 186(2): 569–598.
- Milne-Edwards M H, Milne-Edwards M A. 1874. Recherches Pour Servir à L'histoire Naturelle des Mammifères: Comprenant des Considérations sur la Classification de ces Animaux. Vol. 2. G. Masson.
- Osgood W H. 1932. Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacour Asiatic expeditions. Field Museum of Natural History, Zoological Series, 18: 193–339.
- Pallas P S. 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. St. Petersburg: Kaiserliche Academie der Wissenschaften, 1: 454.
- Rocha L A, Lindeman K C, Rocha C R, et al. 2008. Historical biogeography and speciation in the reef fish genus *Haemulon* (Teleostei: Haemulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(3): 918–928.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, et al. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28: 2731–2739.
- Wilson D E, Mittermeier R A. 2018. Handbook of the Mammals of the World: True Mice and Rats Gerbils and Relatives. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Wilson D E, Reeder D M. 2005. Mammal Species of the World. 3rd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Yasuda S P, Vogel P, Tsuchiya K, et al. 2005. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed Harvest Mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11): 1411–1420.
- 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.
- 刘少英, 靳伟, 廖锐, 等. 2017. 基于 *Cyt b* 基因和形态学的鼠兔属系统发育研究及鼠兔属 1 新亚属 5 新种描述. *兽类学报*, 37(1): 1–43.
- 刘少英, 吴毅. 2019. 中国兽类图鉴. 福建: 海峡书局出版社.
- 马逸清. 1986. 黑龙江省动物志. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社.
- 裴泉鑫, 曲滢滢, 张敏, 等. 2021. 中国巢鼠属分类与分布的讨论. *兽类学报*, 41(6): 631–640.
- 彭鸿绶, 王应祥. 1981. 高黎贡山的兽类新种和新亚种 (一). *兽类学报*, 1(2): 167–175.
- 寿振黄, 夏武平, 彭鸿绶, 等. 1958. 东北兽类调查报告. 北京: 科学出版社.
- Smith A T, 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 谭邦杰. 1992. 哺乳动物分类名录. 北京: 中国医药科技出版社.
- 王加连, 杨光. 2012. 草兔线粒体基因组全序列及其系统发育关系分析 (英文). *兽类学报*, 32(1): 1–11.
- 王应祥. 2003. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 北京: 中国林业出版社.
- 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 等. 2022. 中国兽类分类与分布. 北京: 科学出版社.

附录 1 GenBank 下载巢鼠属的 *Cyt b* 基因序列

Appendix 1 *Cyt b* sequences of *Micromys* downloaded from GenBank

物种 Species	样本采集地 Sampling location	GenBank 登录号 GenBank number	样本编号 Sample number	物种 Species	样本采集地 Sampling location	GenBank 登录号 GenBank number	样本编号 Sample number
巢鼠 <i>M. minutus</i>	中国台湾 Taiwan, China	AB201995	China Taiwan 1	巢鼠 <i>M. minutus</i>	俄罗斯远东 Russian Far East	AB125091	Russia 9
		AB201994	China Taiwan 2			FJ827490	Russia 10
		AB201993	China Taiwan 3		日本 Japan	AB201968	Japan 1
		AB201992	China Taiwan 4			AB201967	Japan 2
		AB201991	China Taiwan 5			AB201966	Japan 3
		AB201990	China Taiwan 6			AB201965	Japan 4
	中国安徽 Anhui, China	MW585807	China Anhui 1			AB201964	Japan 5
		MW585808	China Anhui 2			AB201963	Japan 6
		MW585809	China Anhui 3		丹麦 Denmark	JX531450	Denmark 1
		MW585767	China Anhui 4		瑞典 Sweden	JX531449	Sweden 1
英国 England		AB201983	England 1			JX531448	Sweden 2
德国 Germany		AB201982	Germany 1			JX531447	Sweden 3
		AB201981	Germany 2		芬兰 Finland	JX531446	Finland 1
		AB125100	Germany 3	红耳巢鼠 <i>M. erythrotis</i>	中国四川 Sichuan, China	AB201996	China Sichuan 1
		AB125099	Germany 4			KP399599	China Sichuan 2
法国 France		AB125098	France 1		中国贵州 Guizhou, China	MW389539	China Guizhou 1
瑞士 Switzerland		AB125097	Switzerland 1		中国安徽 Anhui, China	MW585805	China Anhui 5
		AB125096	Switzerland 2			MW585806	China Anhui 6
		AB125095	Switzerland 3			MW585810	China Anhui 7
		AB125094	Switzerland 4			MW585781	China Anhui 8
韩国 Korea		AB201980	Korea 1		越南 Vietnam	FJ827494	Vietnam 1
		AB201979	Korea 2			FJ827493	Vietnam 2
		AB201978	Korea 3			FJ827492	Vietnam 3
		AB201977	Korea 4			FJ827491	Vietnam 4
		AB125093	Korea 5	待厘定巢鼠属 标本 (川西巢鼠) Pending specimens of <i>Micromys</i> (<i>M. pygmaeus</i>)	中国 China	HM217360	China 1
		AB125092	Korea 6			HM217361	China 2
俄罗斯新西伯 利亚 Novosibirsk, Russia		AB201976	Russia 1		中国云南 Yunnan, China	MW682723	China Yunnan 1
		AB201975	Russia 2			MW682721	China Yunnan 2
		AB201974	Russia 3				
		AB201973	Russia 4				
		AB201972	Russia 5				
		AB201971	Russia 6				
		AB201970	Russia 7				
		AB201969	Russia 8				