



研究论文 ORIGINAL PAPERS

中国东北地区大缺齿鼯 指名亚种分子系统地理学研究

张博霖, 梁正阳, 张福莹, 金志民, 张隽晟, 刘 铸*

(牡丹江师范学院生命科学与技术学院, 牡丹江 157011)

稿件运行过程

收稿日期: 2025-09-08

修回日期: 2026-01-17



关键词: 中国东北;

大缺齿鼯;

Cyt b 基因;

分子系统地理学;

遗传结构

Keywords: Northeast China;

Ussuri mole (*Mogera robusta*);

Cyt b gene;

Molecular phylogeography;

Genetic structure

中图分类号: Q959.8

文献标志码: A

文章编号:

2310-1490(2026)-03-0334-06

DOI: 10.12375/ysdwxb.202509003

摘 要

为明确我国大缺齿鼯(*Mogera robusta*)的分子系统地理分化地位,探讨其进化历史事件及分子系统地理学分化与亚种分化的关联性,本研究在黑龙江省和辽宁省补充采集样本13号,结合GenBank数据库已公开的113条遗传数据,对126个大缺齿鼯样本的线粒体*Cyt b*基因全序列进行分析。结果显示:所有样本共鉴定出35个单倍型,核苷酸多态性(π)为0.00217,表明该种群具有一定的遗传多样性水平。系统发育树和中介网络分析显示,所有单倍型构成一个单系群,缺乏与地理分布(中国东北、俄罗斯远东、朝鲜半岛)显著对应的谱系结构。种群历史动态分析表明,大缺齿鼯近期经历了种群扩张。大缺齿鼯指名亚种(*M. r. robusta*)和朝鲜亚种(*M. r. coreana*)在分子水平上未见明显分化。上述结果暗示,大缺齿鼯在第四纪冰期可能利用了一个冰期避难所。本研究结果为深入研究鼯科(Talpidae)动物的系统地理学和进化历史提供了新的数据积累。

Molecular Phylogeography of *Mogera robusta robusta* in Northeast China

ZHANG Bolin, LIANG Zhengyang, ZHANG Fuying,
JIN Zhimin, ZHANG Junsheng, LIU Zhu*

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

基金项目: 牡丹江师范学院科研项目(GP2022009)

第一作者简介: 张博霖(2003—),男,硕士研究生;主要从事动物分子生物学研究。E-mail: zhangbolin@126.com

* 通信作者: 刘铸, E-mail: liuzhu590@sohu.com

Abstract: In order to clarify the molecular phylogeographic differentiation status of Ussuri mole (*Mogera robusta*) in China, and explore its evolutionary history and the relationship between molecular phylogeographic differentiation and sub-species differentiation, and 13 additional samples from Heilongjiang Province and Liaoning Province in China and 113 published genetic data from the GenBank combined with were used as materials, and complete mitochondrial *Cyt b* gene sequence of 126 samples was analyzed. The results showed that 35 haplotypes were identified, and nucleotide polymorphism (π) was 0.002 17, indicating that the population had genetic diversity. The phylogenetic tree and network analysis showed that all haplotypes constituted a monophyletic group and lacked of phylogenetic structure significantly corresponding to geographical distribution (northeast China, the Russia Far East and Korean Peninsula). The population historical dynamic analysis supported that the Ussuri mole had experienced population expansion recently. No significant differentiation was observed between *M. r. robusta* and *M. r. coreana* of the Ussuri mole in the molecular phylogeny. The results suggested that the Ussuri mole utilized one glacial refuge during the Quaternary Ice Age. The findings of this study lay a certain foundation for further research on the phylogeography and evolutionary history of Talpidae.

大缺齿鼯(*Mogera robusta*)隶属于劳亚食虫目(Eulipotyphla)鼯科(Talpidae)缺齿鼯属(*Mogera*),其模式产地为俄罗斯远东地区的符拉迪沃斯托克^[1-2]。该物种的分类地位曾长期存在争议,部分学者认为其是日本鼯(*M. wogura*)的一个亚种^[3-4],而另一部分学者则基于其较大的体型、独特的毛色及听小骨、牙齿、阴茎和肛门腺等形态特征,主张将其视为独立物种^[5-8];近年来,染色体和分子生物学研究结果进一步证实了大缺齿鼯的独立种地位^[9-10]。目前学界普遍认为大缺齿鼯包含2个亚种,即指名亚种(*M. robusta robusta*)和朝鲜亚种(*M. r. coreana*)。其中,指名亚种模式产地为俄罗斯符拉迪沃斯托克,在我国主要分布于黑龙江、吉林和辽宁北部;朝鲜亚种模式产地为韩国首尔,在我国见于辽宁南部、河南和安徽^[11]。

大缺齿鼯的分子系统地理分化已受到学者的广泛关注。Tsuchiya et al.^[12]以线粒体 *Cyt b* 基因部分序列(402 bp)的研究首次表明,韩国与俄罗斯滨海边疆区的大缺齿鼯样本间未形成显著的遗传分化。随后, Koh et al.^[13]利用 12S rRNA 基因部分序列(893 bp)和 *Cyt b* 基因全序列,以及 Kirihara et al.^[14]联合核基因(*A2ab*、*Bmp4*、*Tcf25* 和 *vWf*)与 *Cyt b* 基因全序列的研究,均进一步支持上述区域样本间缺乏明显谱系结构。Zemlemerova et al.^[10]在俄罗斯和韩国进行了大量样本采集,并利用 GenBank 数据库中来自我国辽宁3个样本的序列^[3],以 *Cyt b* 基因全序列为分子标记进行分析,发现我国辽宁样本与俄罗

斯、韩国样本未形成明显的遗传分化。鉴于前期研究中我国大缺齿鼯样本甚少,本研究团队在黑龙江省和辽宁省开展了补充采样工作,结合 GenBank 数据库中已有的分子数据,通过分子系统地理学分析方法,旨在明确我国大缺齿鼯的分子系统地理分化地位,探讨其进化历史事件,并进一步厘清该物种分子系统地理学分化与亚种分化之间的关联。

1 研究方法

1.1 样本采集、DNA 提取与测序

采用陷阱法并辅以夹捕法采集大缺齿鼯样本,所有操作均已通过牡丹江师范学院动物实验伦理委员会审查(批件号:IACUC-MNU-2022-011)。样本采集于我国黑龙江省和辽宁省,采集时间为2022年9月—2024年10月,共采集样本13号。其中,采自黑龙江省横道河子地区的样本7号(ChinaHeilongjiang1 ~ ChinaHeilongjiang7),采自辽宁省新宾地区的样本6号(ChinaLiaoning4 ~ ChinaLiaoning9)。经形态学鉴定,所有样本均为指名亚种。

采用酚-氯仿法从所采标本的肌肉组织中提取基因组 DNA。使用引物 L14724/H15915 扩增 *Cyt b* 基因全序列^[15]。PCR 扩增产物经纯化后,使用原扩增引物进行双向测序。

1.2 序列获取与处理

将本研究采集的13条 *Cyt b* 基因全序列,与从 GenBank 数据库下载的其他地区的113个大缺齿鼯样本的相应序列(附录A)合并,用于后续分析。序

列经 EditSeq (DNASTAR 软件包) 初步编辑后, 使用 CLUSTAL W 软件进行多重序列比对^[16]。

1.3 遗传多样性与种群历史分析

利用 DnaSP 5.10 软件分析序列的多态性, 包括单倍型数量 (number of haplotypes, k)、多态位点数量 (number of polymorphic sites, s)、单倍型多态性 (haplotype diversity, h)、平均核苷酸差异数 (average number of nucleotide differences, i) 和核苷酸多态性 (nucleotide diversity, π)。同时, 计算 Tajima's D 和 Fu's F_s 中性检验统计量并进行显著性检验, 结合种群增减模型 (population growth-decline model), 通过错配分布分析检测种群数量扩张情况^[17]。

1.4 系统发育与网络分析

以日本鼯作为外群, 采用最大似然法 (maximum likelihood, ML), 利用 RAxML 软件构建系统发育树^[18]。分析基于 GAMMA 模型, 并通过 1 000 次自展重复评估分支支持率。此外, 利用 Network10 软件构建单倍型的中介网络图 (median-joining network), 以直观展示单倍型间的进化关系及地理分布格局^[19]。

2 结果

2.1 *Cyt b* 基因的遗传多样性

基于 *Cyt b* 基因全序列 (1 140 bp), 对 126 个大缺齿鼯样本的遗传多样性及种群历史进行分析。结果显示: 序列的 A、T、G、C 四种核苷酸碱基平均含量分别 31.8%、30.7%、13.3%、24.2%, 其中 A 含量最高, G 含量最低; A + T 总含量为 62.5%, 显著高于 G + C 总含量 (37.5%), 该结果符合劳亚食虫目线粒体基因组的一般规律。序列中共检测到 37 个变异位点, 占总位点数 (1 140 bp) 的 3.25%, 其中包括 18 个简约信息位点和 19 个单变异位点。共鉴定出 35 个单倍型, 单倍型多态性为 0.882, 平均核苷酸差异数为 2.462, 核苷酸多态性为 0.002 17。

2.2 系统发育树分析

基于上述鉴定的 35 个单倍型, 利用最大似然法构建了大缺齿鼯单倍型的系统发育树。结果显示, 所有单倍型聚类于一个主要进化支内, 未形成进一步的分支分化。不同地理来源 (中国、俄罗斯、韩国) 的单倍型在该进化支中呈交错分布, 未呈现明显的地理系统性分化, 表明大缺齿鼯的遗传分化与地理分布之间无显著相关性。本研究所采集的中国样本单倍型同样聚类于该主进化支中, 未与其他地区的

单倍型形成明显的遗传分化。从分子系统水平看, 大缺齿鼯指名亚种和朝鲜亚种之间也未观察到显著分化 (图 1)。

2.3 中介网络分析

基于 *Cyt b* 基因全序列构建的中介网络 (图 2) 显示, 大缺齿鼯的单倍型分化格局与系统发育树的拓扑结构一致, 整体仅形成一个单倍型群。该单倍型群的中心为一个核心共享单倍型, 由 32 个俄罗斯样本、2 个韩国样本和 3 个中国样本所共有。该核心单倍型以 1~4 个碱基突变步长呈辐射状与群内其他单倍型相连。网络结构表明, 大缺齿鼯的遗传分化与其地理分布无显著相关性。中国样本与俄罗斯、韩国样本共同分布于核心单倍型的外围分支, 未形成独立的地理分化支系。此外, 大缺齿鼯指名亚种和朝鲜亚种在分子系统层面未表现出显著的遗传分化。

2.4 种群历史动态分析

种群历史动态分析结果显示, Fu's F_s 检验 ($F_s = -29.448, P < 0.05$) 和 Tajima's D 检验 ($D = -1.951 16, P < 0.05$) 均呈显著负值, 表明大缺齿鼯种群的 *Cyt b* 基因序列显著偏离中性进化模式, 推测其可能经历过种群数量的快速扩张事件。此外, 错配分布分析结果显示, 大缺齿鼯的错配分布曲线呈单峰模式 (图 3), 这一特征进一步佐证了该物种曾发生种群扩张的推论。

3 讨论与结论

本研究首次整合了来自中国东北、俄罗斯远东及朝鲜半岛的 126 个大缺齿鼯样本的线粒体 *Cyt b* 基因序列, 综合评估了该物种在研究区域内的遗传结构和进化历史。系统发育与中介网络分析均显示, 所有样本的单倍型聚类为一个单系分支, 表明在当前研究尺度下, 分布于上述三地的大缺齿鼯种群仍保持高度遗传同质性。该物种的分化时间约为 124 万年前, 推测其演化历程经历了第四纪冰期^[14]。长白山山脉是分隔我国东北与朝鲜半岛的天然地理屏障, 大兴安岭和小兴安岭则构成中国东北与俄罗斯远东地区的地理阻隔, 结合遗传分化特征推测, 大缺齿鼯占据当前分布区的时间相对较短, 上述地理屏障尚未充分发挥地理隔离作用, 因此中国东北地区种群与俄罗斯远东、朝鲜半岛种群未形成显著的遗传分化格局。这一研究结论与经历第四纪冰期且依

图1 基于 *Cyt b* 基因序列构建的大缺齿鼯系统发育树Figure 1 Phylogenetic tree of Ussuri mole based on *Cyt b* gene sequences

赖单一冰期避难所的物种,如狼(*Canis lupus*)、貂熊(*Gulo gulo*)、紫貂(*Martes zibellina*)、北松鼠(*Sciurus vulgaris*)和中鼯鼯(*Sorex caecutiens*)的相关研究结果^[20–24]一致。根据 Hutchison 和 Templeton^[25]的种群结构踏石模型(stopping-stone model),若遗传距离和地理距离表现出正相关,则表明该物种(或种群)占据当前分布区的时间跨度足够长,已使基因流和遗传漂变达到动态平衡状态。本研究结果显示,所涉及3个地理区域的大缺齿鼯种群未形成显著的遗传分化,且其遗传分化模式与地理分布无显著相关性。据此推测,该物种占据当前分布区的时间相对较短,基因流与遗传漂变尚未在不同地理种群间塑

造出明显的遗传分化格局。本研究结果与已有相关研究的发现^[12–15]类似。据此推测,大缺齿鼯在第四纪冰期可能依托单一冰期避难所存活,其当前分布范围应是从冰期避难所扩散后所形成的。

中介网络中处于核心位置的共享单倍型为中国东北、俄罗斯及韩国样本所共有。同时,长白山脉纬度相对较低,且已被证实为劳亚食虫目远东鼯鼯(*S. isodon*)和细鼯鼯(*S. gracillimus*)的冰期避难所^[26–27]。综合以上证据进一步推测,长白山脉可能是大缺齿鼯第四纪冰期的避难所,而后扩散到俄罗斯和朝鲜半岛^[10]。然而,必须明确指出,由于本研究所有单倍型聚集于一个未进一步分化的支系,我们

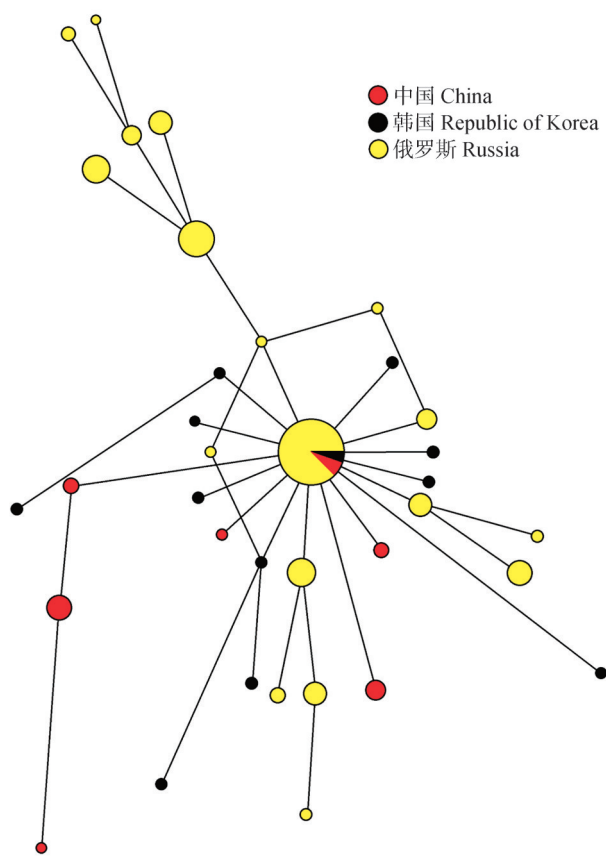


图 2 基于 *Cyt b* 基因的大缺齿鼯单倍型中介网络

Figure 2 Median-joining network of haplotypes of Ussuri mole based on *Cyt b* gene

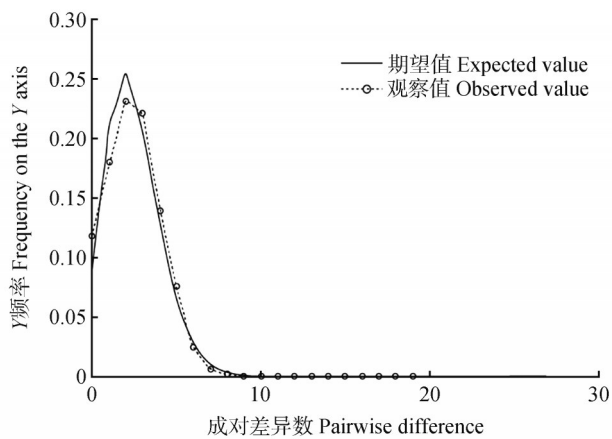


图 3 突然扩张模型下大缺齿鼯的错配分布

Figure 3 Mismatch distribution map of Ussuri mole under the abrupt expansion model

无法基于现有线粒体 *Cyt b* 数据估算出确切的种群扩张时间或不同地理单元的分化时间。因此,这一避难所假说及其与特定冰期事件的耦合关系,仍有待未来通过更多样化的遗传标记、更密集的采样以及物种分布模型等多元证据进一步验证。

前期研究发现,大缺齿鼯指名亚种和朝鲜亚种在形态学特征上存在明显差异,但在分子系统发育层面未检测到二者的明显分化^[10]。本研究也得到相似结论:尽管本研究涉及的地理范围内的大缺齿鼯种群包括上述两个亚种,即中国东北和俄罗斯远东样本归属于指名亚种,韩国样本归属于朝鲜亚种,但分子数据显示两个亚种间未形成进一步的遗传分化。目前关于大缺齿鼯的地理分布格局,尤其是朝鲜亚种的分布范围,仍存在较大争议。Hutterer^[4]认为大缺齿鼯分布于朝鲜半岛、俄罗斯远东和中国东北地区,而魏辅文等^[11]则认为该物种的朝鲜亚种在我国河南和安徽两省亦有分布记录。为验证这一观点,本研究在 GenBank 数据库中下载了除我国东北以外唯一一个采自安徽、并被标注为大缺齿鼯的 *Cyt b* 基因全序列(登录号:MW585758)。序列比对结果显示,该序列并非源自大缺齿鼯,而是属于华南缺齿鼯(*Mogera latouchei*)。这一发现对传统资料中朝鲜亚种在我国河南、安徽的分布记录提出了质疑。基于此,我国河南、安徽两省是否存在大缺齿鼯的自然种群,以及该区域相关类群的分子系统地理地位,均有待进一步的野外采样与分子测序分析予以明确。

综上所述,本研究通过补充中国东北地区的样本,首次从遗传学角度证实了大缺齿鼯在其核心分布区内(中国东北、俄罗斯远东、朝鲜半岛)是一个遗传上连续的群体,缺乏显著的谱系地理结构,并经历了近期的种群扩张。研究结果为探讨该物种的冰期避难所与扩散历史提供了关键数据和新假说,同时也揭示了其当前亚种划分在分子层面的复杂性及分布记录中可能存在的误判,为后续相关研究奠定了基础。

参考文献:

- [1] Nehring A. Über *Mogera robusta* n. sp. und über *Meles* sp. von Wladiwostock in Ost-Sibirien [J]. Sitzungs-berichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1891, 182: 95–108.
- [2] Pomel A. Recherches sur la distribution géographique des carnassiers insectivores [J]. Archives des Sciences Physiques et Naturelles de Genève. 1948, 9: 246–252.
- [3] He K, Shinohara A, Jiang X L, et al. Multilocus phylogeny of talpine moles (Talpini, Talpidae, Eulipotyphla) and its implications for systematics [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 70: 513–521.
- [4] Hutterer R. Order Soricomorpha [M]//Wilson D E, Reeder D A. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press,

- 2005: 306.
- [5] Abe H. Revision of the Asian moles of the genus *Mogera* [J]. The Journal of the Mammalogical Society of Japan, 1995, 20: 51–68.
- [6] Stroganov A U. Systematics of moles (Talpidae) [J]. Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR, 1948, 8: 286–405.
- [7] Okhotina M V. Far Eastern mole and its trapping [M]. Moscow: Nauka, 1966.
- [8] Corbet G B. The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review [M]. London: British Museum (Natural History), 1978.
- [9] Kawada S I, Harada M, Obara Y, et al. Karyosystematic analysis of Japanese talpine moles in the genera *Euroscaptor* and *Mogera* (Insectivora, Talpidae) [J]. Zoological Science, 2001, 18(7): 1003–1010.
- [10] Zemlemerova E, Abramov A, Kryukov A, et al. Genetic and morphologic diversity of the moles (Talpomorpha, Talpidae, *Mogera*) from the continental Far East [J]. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2019, 57(3): 662–678.
- [11] 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 等. 中国兽类分类与分布 [M]. 北京: 科学出版社, 2022: 251.
- Wei Fuwen, Yang Qisen, Wu Yi, et al. Taxonomy and distribution of mammals in China [M]. Beijing: Science Press, 2022: 251.
- [12] Tsuchiya K, Suzuki H, Shinohara A, et al. Molecular phylogeny of East Asian moles inferred from the sequence variation of the mitochondrial cytochrome *b* gene [J]. Genes & Genetic Systems, 2000, 75(1): 17–24.
- [13] Koh H S, Jang K H, Han E D, et al. Lack of genetic divergence between *Mogera wogura coreana* from Korea and *M. w. robusta* from northeastern China and adjacent Russia (Soricomorpha: Mammalia), reexamined from 12S rRNA and cytochrome *b* sequences [J]. Animal Cells and Systems, 2012, 16(5): 408–414.
- [14] Kiriha T, Shinohara A, Tsuchiya K, et al. Spatial and temporal aspects of occurrence of *Mogera* species in the Japanese islands inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences [J]. Zoological Science, 2013, 30(4): 267–281.
- [15] Irwin D M, Kocher T D, Wilson A C. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals [J]. Journal of Molecular Evolution, 1991, 32(2): 128–144.
- [16] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The CLUSTAL_X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. Nucleic Acids Research, 1997, 25(24): 4876–4882.
- [17] Librado P, Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data [J]. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451–1452.
- [18] Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies [J]. Bioinformatics, 2014, 30(9): 1312–1313.
- [19] Bandelt H J, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies [J]. Molecular Biology and Evolution, 1999, 16(1): 37–48.
- [20] Vilà C, Amorim I R, Leonard J A, et al. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus* [J]. Molecular Ecology, 1999, 8(12): 2089–2103.
- [21] Walker C W, Vilà C, Landa A, et al. Genetic variation and population structure in Scandinavian wolverine (*Gulo gulo*) populations [J]. Molecular Ecology, 2001, 10(1): 53–63.
- [22] Li B, Malyarchuk B, Ma Z P, et al. Phylogeography of sable (*Martes zibellina* L. 1758) in the southeast portion of its range based on mitochondrial DNA variation: highlighting the evolutionary history of the sable [J]. Acta Theriologica, 2013, 58(2): 139–148.
- [23] Liu Z, Li B, Ma J Z, et al. Phylogeography and genetic diversity of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in China: implications for the species' postglacial expansion history [J]. Mammalian Biology, 2014, 79(4): 247–253.
- [24] 刘铸, 蒋纹静, 王奥男, 等. 东北地区中鼯鼯遗传多样性与分子系统地理学 [J]. 兽类学报, 2020, 40(3): 249–260.
- Liu Zhu, Jiang Wenjing, Wang Aonan, et al. Genetic diversity and molecular phylogeography of *Sorex caecutiens* in northeast China [J]. Acta Theriologica Sinica, 2020, 40(3): 249–260.
- [25] Hutchison D W, Templeton A R. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability [J]. Evolution, 1999, 53(6): 1898–1914.
- [26] 刘铸, 汪青青, 白薇, 等. 中国东北地区远东鼯鼯遗传多样性与遗传结构 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(2): 634–642.
- Liu Zhu, Wang Qingqing, Bai Wei, et al. Genetic diversity and genetic structure of *Sorex isodon* in northeast China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(2): 634–642.
- [27] 梅秀峰, 蔡赫, 韩美凤, 等. 长爪鼯鼯和细鼯鼯分子系统地理学初步分析 [J]. 兽类学报, 2023, 43(6): 702–709.
- Mei Xiufeng, Cai He, Han Meifeng, et al. Preliminary analysis of the molecular phylogeography of *Sorex unguiculatus* and *Sorex gracillimus* [J]. Acta Theriologica Sinica, 2023, 43(6): 702–709.

附录 Supplementary material

附录 A 源自 GenBank 数据库的大缺齿鼯 *Cyt b* 基因序列

Supplementary A *Cyt b* gene sequences of Ussuri mole derived from GenBank database

<https://dx.doi.org/10.12375/ysdwxb.202509003flA>