

云贵高原银星竹鼠的遗传多样性与遗传结构研究

丁雪梅^{1,2}, 颜岳辉^{1,2}, 刘潮², 王海波², 唐利洲^{2*}

(1. 西南林业大学, 昆明 650224; 2. 曲靖师范学院, 云南高原生物资源保护与利用研究中心, 云南曲靖 655011)

摘要: 作为一类营地下生活的啮齿动物, 银星竹鼠 *Rhizomys pruinosus* 具有较高的食用价值和药用价值, 已成为我国南方地区特种经济动物养殖业的重点发展物种。以核内重组蛋白激活基因 1 (*RAG1*) 的基因片段为分子标记, 采用分子生物学方法, 本研究对来自 12 个采样点的 173 个银星竹鼠个体进行群体遗传分析, 探讨该物种群体遗传多样性和遗传结构。序列多态性分析结果显示, 银星竹鼠 *RAG1* 基因部分序列 848 bp, 共检测出多态性位点 18 个, 其中单突变位点 3 个, 简约信息位点 15 个。遗传多样性分析表明, 173 份样本共统计出 *RAG1* 基因单倍型 11 个, 单倍型多样性为 0.712 ± 0.025 , 核苷酸多样性为 0.00264 ± 0.00371 , 显著低于其他啮齿动物。最大似然法、邻接法和贝叶斯法构建的系统发育树显示, 银星竹鼠群体分化为 3 个分支, 其谱系地理格局出现明显分化。同时, 分子变异分析结果证实, 银星竹鼠种群间的遗传变异极显著高于种群内的, 说明该物种存在显著的遗传结构和遗传分化水平。上述研究结果综合表明, 银星竹鼠群体的遗传多样性水平较低, 遗传分化结构较为显著, 这可能与该物种的地下生活方式、扩散能力弱、山脉河流阻隔作用、地质气候事件等因素有关。本研究结果将为云贵高原地区物种多样性、生物多样性保护提供科学的参考依据。

关键词: 银星竹鼠; 重组激活蛋白基因 1; 遗传多样性; 遗传结构; 云贵高原

中图分类号: Q75; Q959.837 文献标志码: A 文章编号: 1000-7083(2017)06-0657-06

Study on Genetic Diversity and Genetic Structure of *Rhizomys pruinosus*

DING Xuemei^{1,2}, YAN Yuehui^{1,2}, LIU Chao², WANG Haibo², TANG Lizhou^{2*}

(1. Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Center for Yunnan Plateau Biological Resources Protection and Utilization, Qujing Normal University, Qujing, Yunnan Province 655011, China)

Abstract: As a subterranean fossorial rodent, *Rhizomys pruinosus* has high edible and medicinal value and has become an important animal species for the development of special economic animal breeding industry in South China. By using molecular biological methods, this research intends to adopt a molecular marker of nuclear recombination activating gene 1 (*RAG1*) to investigate the population genetics of 173 individuals from 12 sampling sites, as well as the genetic diversity and phylogeographical structure of *R. pruinosus*. Polymorphism analysis of *R. pruinosus RAG1* gene showed that there were 18 polymorphic sites in the total 848 bp, including 3 single mutation sites and 15 parsimony informative sites. The results of genetic diversity analyses discovered that there were 11 haplotypes from 173 individuals' estimation. The haplotype diversity and nucleotide diversity were 0.712 ± 0.025 and 0.00264 ± 0.00371 , respectively, and these were all significantly lower than that from the estimates of other rodents. The phylogenetic trees constructed by the methods of Maximum Likelihood, Neighbor-Joining and the bayesian tree showed that, *R. pruinosus* groups diverged to three clades, indicating that obvious differentiation happened in the phylogeographical pattern of this species. In addition, the results of molecular variance analyses approved that the genetic variation among the populations of *R. pruinosus* was extreme significantly higher than that within populations. This suggested that there were significant differentiation of genetic diversity and genetic structure in total groups of this species. These results comprehensively showed that there were low genetic diversity and remarkable genetic structure in *R. pruinosus* groups, and these were related with the important factors of subterranean life style, weak distribution ability, mountain river barrier and geological events. These findings will provide a scientific basis for the species diversity and biodiversity protection in the Yunnan-Guizhou Plateau.

Keywords: *Rhizomys pruinosus*; recombination activating gene 1; genetic diversity; genetic structure; Yunnan-Guizhou Plateau

收稿日期: 2017-05-23 接受日期: 2017-08-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260087, 31460561)

作者简介: 丁雪梅(1995—), 女, 硕士研究生, 主要从事野生动物多样性及保育研究, E-mail: 13769857574@163.com

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: tanglizhou@163.com

银星竹鼠 *Rhizomys pruinosus*, 又名花白竹鼠、粗毛竹鼠, 隶属啮齿目 Rodentia 鼯形鼠科 Spalacidae 竹鼠亚科 Rhizomyinae 竹鼠属 *Rhizomys*, 为营地下生活的小型哺乳动物, 主要分布于我国华南、西南广大地区以及东南亚等国的竹林和芒草地生境(徐龙辉, 1984; Wilson & Reeder, 2005; Lin *et al.*, 2014; 胡舒展, 2016)。该物种扩散迁移能力较弱, 大多数栖息生境处于海拔 1 000 m 以下, 且必须有主要食物——竹类和芒类植物分布(徐龙辉, 1984; 陈松等, 2000; 卓智龙, 2012)。有关银星竹鼠的基础研究主要涉及其行为学、动物地理学和形态学等, 并已基本探明了该物种的形态特征、分布区域、栖息环境、洞穴结构、行为习性、食性和繁殖特性(黄季琦等, 1957; 张荣祖等, 1958; 徐龙辉, 1984; 卓智龙, 2012)。亦有研究人员对该物种的染色体组型、体内寄生的马尔尼菲青霉菌、生理生化指标及人工驯养等进行了相关研究(徐龙辉, 1984; 李菊裳, 1986; 黄满盈, 陆含华, 1990; 张旋等, 1996; 吴易等, 2004; 罗宏等, 2008; 庄晓晟, 2008; 宋兴超, 2009; 张容芳等, 2011; 张勇等, 2012; 卓智龙, 2012; 陈永军等, 2014; 何国庆等, 2015), 但研究工作尚较为基础。Zhao 等(2013)采用分子生物学方法测定了银星竹鼠的线粒体基因组, 并与盲鼯鼠 *Spalax carmeli* 和高原鼯鼠 *Eospalax baileyi* 进行了比较分析。除此之外, 有关银星竹鼠分子生态学和群体遗传学等的研究工作还未见报道。

银星竹鼠属国家保护的有益的或者有重要经济价值和科学研究价值的陆生野生动物, 已被报道兼有较好的食用价值和药用价值, 成为我国南方地区特种经济动物养殖业的重点发展物种(陈永军等, 2014; 何国庆等, 2015)。目前, 人工驯化养殖和规模化养殖群体的繁殖、病害防控、纯繁保种等都必须掌握群体的遗传背景资料, 否则大量的人工驯养和繁殖容易导致银星竹鼠近交衰退、品种退化、遗传多样性丧失等不良后果, 严重制约养殖业及产业化的持续健康发展。值得重视的是, 近年来, 受到森林砍伐、生境破坏、环境污染及乱捕滥杀等不良因素的综合影响, 野生动物类群的生存状况及物种多样性面临着巨大的挑战, 野生群体的分布范围已明显缩减, 地理种群的个体数量已显著下降, 人类活动干扰的加剧势必对物种的遗传多样性造成不可估量的影响(黄康, 2014; 刘铸, 2014)。

随着分子生物学技术的发展, 已有研究表明线粒体基因属单亲遗传, 而核基因 DNA 为双亲遗传标记, 能够更全面地代表双亲的进化历史和遗传信息, 其中 DNA 重组激活基因 1 (recombination activating gene 1, *RAG1*) 是脊椎动物特异性免疫反应的关键核基因, 已被广泛用于脊椎动物 DNA 水平序列分析和生态学研究(马春艳等, 2012; 袁小爱等, 2012; Schenk *et al.*, 2013), 但在银星竹鼠保护遗传学和分子生态学的研究中还未见报道。综上所述, 本研究拟基于 *RAG1* 基因分析野生银星竹鼠群体的遗传多样性水平和遗传结构, 揭示可能存在的潜在影响因素, 从而为银星竹鼠的物种多样性保护及养殖业的遗传改良和品种选育提供有效的科学依据。

1 材料和方法

1.1 样本采集

173 份样本分别采自云南怒江、大理、保山、德宏、临沧、红河、普洱、西双版纳、玉溪、昭通以及四川雅安、福建龙岩(表 1)。每份样品取肌肉组织约 20 g, 置于 1.5 mL EP 管中, 用 95% 乙醇固定保存, 带回实验室。

1.2 基因组总 DNA 提取、PCR 扩增与测序

采用北京鼎国昌盛生物技术有限责任公司提供的基因组 DNA 提取试剂盒抽提总 DNA。

根据 GenBank 数据库已有银星竹鼠 *RAG1* 基因序列(KC953574.1), 由华大基因公司设计引物进行 PCR 扩增, 引物序列为: *RAG1F* (5'-GACCTG-GAAAGTCCAGTAAAGTCC-3'); *RAG1R* (5'-CTTTTC-GTCATATCCGGTGCCC-3')。反应体系 50 μ L: 1 μ L DNA 模板, 上下游引物各 1 μ L, 25 μ L 2 \times Easy Taq PCR Supermix (TRANSGEN BIOTECH), 22 μ L ddH₂O。反应程序为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 59 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 30 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min, 最后 4 $^{\circ}$ C 保存。扩增产物混合 2 μ L 6 \times Loading buffer 凝胶加样缓冲液在琼脂糖凝胶电泳检测, 凝胶成像系统观察拍照。PCR 扩增产物送昆明硕强生物科技有限公司测序。

1.3 数据分析

利用 Chromas 2.62 (Kyte & Doolittle, 1982)、Seqman (Allex & Shavlik, 1999) 进行同源排序, 并适当手动校对。利用 DnaSP 5.10 (Rozas & Rozas, 1995) 统计序列的保守位点、变异位点、单突变位点、

表 1 银星竹鼠采集样本的地理信息
Table 1 The geographical information of *Rhizomys pruinosus* samples

地点 Site	东经 East longitude	北纬 North latitude	单倍型 Haplotype	样本数 Sample number
云南省大理市祥云县	100°42.701'	25°27.833'	Hap(1, 3, 5, 6)	7
云南省保山市龙陵县	98°40.441'	24°42.416'	Hap(2, 4, 6, 7, 8)	30
云南省德宏州瑞丽市	98°05.172'	24°05.213'	Hap(1, 2, 4, 5, 6, 8)	57
云南省临沧市云县	99°50.593'	24°09.510'	Hap(2, 3)	3
云南省怒江州泸水县	98°53.265'	25°36.210'	Hap(2, 4, 5, 9)	9
云南省普洱市思茅区	100°45.049'	22°40.707'	Hap(2, 4, 6)	17
云南省红河州弥勒县	103°20.801'	23°56.707'	Hap(1, 2, 4, 5, 6)	33
云南省西双版纳勐腊县	101°17.396'	21°17.137'	Hap(1, 2, 4, 11)	9
云南省玉溪市通海县	102°45.990'	24°07.333'	Hap(2)	1
云南省昭通市大关县	103°53.472'	27°44.980'	Hap(2)	1
四川省雅安市荃经县	102°49.796'	29°47.915'	Hap(2)	2
福建省龙岩市新罗区	119°17.793'	26°06.091'	Hap(2)	4

简约信息位点、多态位点数。运行 DnaSP 5.10 分析群体单倍型多样性、核苷酸多样性及其标准差。以 MrModeltest 2.2 (Nylander, 2004) 估计核苷酸最适模型,以 GenBank 数据库下载的褐家鼠 *Rattus norvegicus* (NM053468.1) 作为外群,利用 MEGA 6.0 (Tamura *et al.*, 2013) 和 MrBayes 3.2.5 (Jahner *et al.*, 2015) 分别构建银星竹鼠群体单倍型间的最大似然 (Maximum Likelihood, ML) 树、邻接 (Neighbor-Joining, NJ) 树和贝叶斯 (Bayesian inference, BI) 树。以 GTR + G 为最优模型,对各分支置信度进行重复 10 000 次的自举值检验 (bootstrap) 构建 ML 树,并以距离法 (distance method) 重复 10 000 次构建 NJ 树。构建 BI 树选用最适模型 GTR + G, 运算 1 000 万代,每 100 代取样一次,去掉 (burnin) 运算开始 25% 的不可信区域,直到链的收敛,即分裂频率平均标准差 (the average standard deviation of split frequencies) 小于 0.01 停止运算。用 Tree View 1.6.6 (Weir, 1990) 查看并编辑 BI 树。运行 NETWORK 5.0 (Richards *et al.*, 1996), 利用中连法 (Median-joining Method) 构建银星竹鼠群体单倍型间的网络关系分支图。利用 Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010) 的分子变异分析 (Analysis of molecular variance, AMOVA) (Excoffier *et al.*, 1992) 模块进行群体遗传结构的分析。

2 结果

2.1 序列比对与多样性信息

银星竹鼠 173 份样本的 *RAG1* 基因序列测定结

果显示,获得 *RAG1* 基因部分序列长度 848 bp, 其中保守位点 830 个,变异位点共 18 个,包括单突变位点 3 个,简约信息位点 15 个,无插入、缺失位点。银星竹鼠群体的核苷酸多样性为 0.00264 ± 0.00371 , 173 条序列共检测出单倍型 11 个 (Hap1 ~ Hap11, 登录号: MF318512 ~ MF318522), 单倍型多样性为 0.712 ± 0.025 。

2.2 系统发生关系

系统发生关系的 ML 树、NJ 树、BI 树表明 (图 1), 银星竹鼠群体分化为 3 个地域性分支,即单倍型 Hap1、Hap11 组成第一分支,第二分支为 Hap9, 第三分支由 Hap2 ~ 8 和 Hap10 组成。NJ 树和 BI 树构建了与 ML 树相同的拓扑结构 (未显示)。由中连法构建单倍型间的网络分支图显示出与系统进化树相同的结果,银星竹鼠群体出现明显的地理种群分化 (图 2)。

2.3 群体遗传结构

两类系统进化树的群体遗传结构 AMOVA 分析结果显示 (表 2), 银星竹鼠种群间的遗传变异组分为 1.69020, 种群内的变异组分为 0.27960, 二者占总遗传变异组分的比率分别为 85.81%、14.19%, 固定指数达到 0.85806, 二者差异有高度统计学意义 ($P < 0.001$)。分析结果充分说明,种群间的遗传变异远远高于种群内,即银星竹鼠群体存在极显著的种群遗传结构与高水平的遗传分化。

3 讨论

遗传多样性分析结果表明,基于核基因 *RAG1* 的

表 2 银星竹鼠群体遗传结构 AMOVA 分析
Table 2 AMOVA analysis of genetic structure in *Rhizomys pruinosus* populations

遗传差异来源 Source of variation	遗传变异组分 Variance components	遗传变异率 Percentage of variation	自由度 Degree of freedom	固定指数 Fixation index	显著性检验 Significance test
种群间	1.690 20	85.81	2	0.858 06	$P < 0.000 1$
种群内	0.279 60	14.19	170		

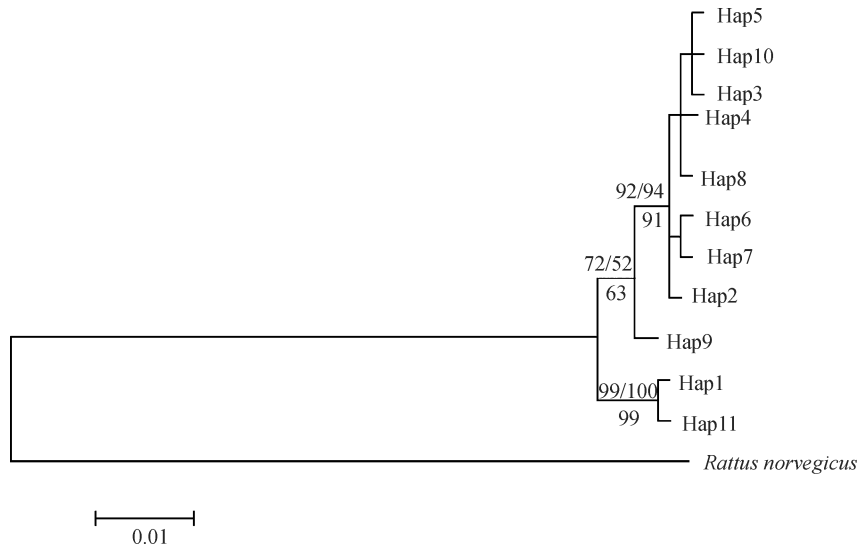


图 1 银星竹鼠群体单倍型间的最大似然树

Fig. 1 The Maximum Likelihood tree of *Rhizomys pruinosus* haplotypes

分支以上的数字分别是邻接树和贝叶斯树的自举值；而最大似然树自举值显示在分支的下面。

The numbers above the branches are the bootstrap values of Neighbor-Joining tree and Bayesian inference tree, respectively; Maximum Likelihood tree bootstrap values are shown under the branches.

银星竹鼠群体单倍型多样性为 0.712 ± 0.025 , 核苷酸多样性为 0.00264 ± 0.00371 。与此同时,云贵高原地区啮齿动物类群的遗传多样性研究结果显示,澜沧江姬鼠 *Apodemus ilex* 群体单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.993、0.021,分别为银星竹鼠群体的 1.39 倍和 7.95 倍(Liu *et al.*,2012)。其次,青藏高原东南缘横断山区相关谱系地理研究结果同样表明,中华姬鼠 *Apodemus draco* 群体的遗传分化明显,单倍型多样性和核苷酸多样性均较高,分别达到 0.989 和 0.0368(Fan *et al.*,2012),为银星竹鼠群体的 1.39 倍和 11.36 倍。而同属地下啮齿动物类群的青藏高原高原鼯鼠和甘肃鼯鼠 *Eospalax cansus* 的遗传多样性则有较大差异,高原鼯鼠群体的单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.964 和 0.053,而甘肃鼯鼠的仅为 0.9532、0.00636(Tang & Hafner, 2010;蔡振媛等,2015)。银星竹鼠群体的核苷酸多样性显著低于地上鼠类(如姬鼠类),亦低于同类地下鼠类(如鼯鼠类)且表现出极显著的谱系地理遗传结构。这种偏低的遗传多样性和明显的谱系格局可能与地下鼠类特殊的生活习性、扩散迁移能力、地质气候历史等密切相关(Tang & Hafner,2010;

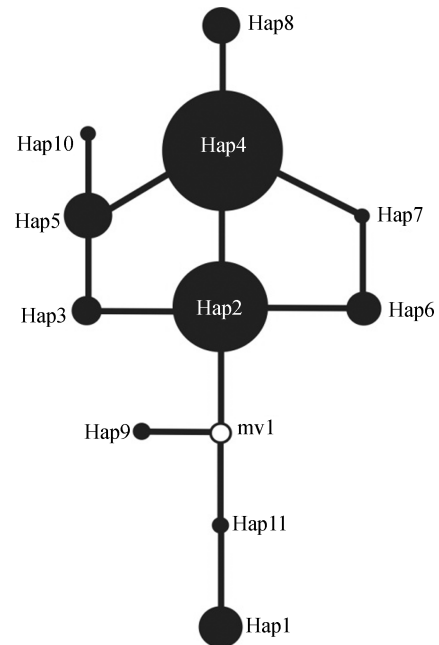


图 2 银星竹鼠群体的单倍型网络图
Fig. 2 The median-joining network relationship of *Rhizomys pruinosus* haplotypes

每个实心圆圈代表一种单倍型；实心圆大小与单倍型频率呈正比；圆圈代表缺失单倍型；每条线代表 1 步突变。
Each solid circle means a haplotype; the size of solid circles is proportional to haplotype frequency; the circle represents missing haplotypes (not sampled or extinct); each line represents one mutation step.

Fan *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2012; 蔡振媛等, 2015)。首先,与其他地下啮齿动物相似,银星竹鼠营地下掘土生活,具有较强的领域性,主要依赖地下洞道系统扩散和寻找食物,扩散迁移能力相对较弱,可能造成其群体内基因交流相对受限,继而出现显著的群体谱系地理分化格局(蔡振媛等,2015;刘丽,2016;苏军虎等,2017)。其次,银星竹鼠的生境为云贵高原地区的高山竹林区和芒草分布区,而此类区域相对地质地貌独特、气候环境多样、山脉河流分布集聚,独特的典型生境特征可能造成其群体内种群间的地理隔离,而隔离生境有可能成为群体显著性遗传结构形成的主要外在因素,这在其他地下啮齿动物类群的相关研究中得到了证实(蔡振媛等,2007,2015;周乐等,2007;方铁,2009;Tang & Hafner, 2010;刘铸,2014;苏军虎等,2017)。最后,已有研究表明,云贵高原及其毗邻地区更新世的气候变化、地质运动及主要冰期事件成为影响该地域动物类群种群爆发、遗传分化、谱系结构和遗传多样性形成的主要原因(Chen *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2012; Yue *et al.*, 2012),这也同样有可能成为银星竹鼠遗传多样性较低和显著性遗传结构产生的重要历史因素,这有待在今后的研究中进一步验证。

总而言之,本研究中的银星竹鼠群体存在显著的谱系地理结构和较低的遗传多样性水平,其成因可能与其地下生物学特征有关,同样有来自地质历史气候事件和地理隔离作用的综合影响。然而,本研究仅用了核基因为标记进行银星竹鼠群体遗传多样性水平、遗传结构及其成因的分析,其分子标记可能存在一定的局限性,可以采取多态性更高和信息量更大的分子标记方法,如微卫星、单核苷酸多态性、简化基因组测序等。因此,今后的研究还需要将多个分子标记相结合,以更广泛的样点覆盖区域,获取更全面的银星竹鼠群体遗传学信息,为其保护遗传学和分子生态学等研究工作的开展及家养群体的遗传改良提供更有效的基础数据。

致谢:本研究受云南省高校云贵高原动植物多样性及生态适应性进化重点实验室、云南省高校云南特境内生菌资源开发与利用科技创新团队的资助,在此一并予以感谢!

参考文献:

蔡振媛,张同作,慈海鑫,等. 2007. 高原鼯鼠线粒体谱系地理学和

- 遗传多样性[J]. 兽类学报, 27(2): 130-137.
- 蔡振媛,张毓,都玉蓉,等. 2015. 基于线粒体控制区的序列变异分析青海东部甘肃鼯鼠遗传多样性[J]. 动物学杂志, 50(3): 337-351.
- 陈松,黄咏健,刘胜利,等. 2000. 银星竹鼠(*Rhizomys pruinosus* Blyth)的生态调查[J]. 生命科学研究, 4(2): 125-128.
- 陈永军,尹红星,许智萍,等. 2014. 云南德宏银星竹鼠人工驯养技术初步研究[J]. 热带农业科技, 37(1): 32-35.
- 方铁. 2009. 论影响云贵高原开发的社会历史因素[J]. 中南民族大学学报(人文社会科学版), 29(3): 49-56.
- 何国庆,向珊珊,宾石玉,等. 2015. 银星竹鼠生长期专用精饲料饲喂效果试验[J]. 饲料与畜牧: 新饲料, (5): 54-56.
- 胡舒展. 2016. 鼯形鼠科的起源、演化与几何形态研究[D]. 四川南充: 西华师范大学.
- 黄季琦,隙仁寿,陈以桑. 1957. 拉氏竹鼠生活习性的初步调查[J]. 动物学杂志, 1(2): 53-55.
- 黄康. 2014. 秦岭川金丝猴种群遗传结构与分子系统地理研究[D]. 西安: 西北大学.
- 黄满盈,陆含华. 1990. 银星竹鼠染色体组型的研究[J]. 广西医科大学学报, 7(1): 77-80.
- 李菊裳,邓卓霖,潘乐泉,等. 1986. 广西银星竹鼠自然带马内青霉菌的真菌学研究报[J]. 中国人兽共患病学报, 2(2): 5-8.
- 刘丽. 2016. 小尺度高原鼯鼠种群遗传多样性和遗传结构研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学.
- 刘铸. 2014. 中国松鼠(*Sciurus vulgaris*)遗传系统分化与遗传多样性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学.
- 罗宏,梁伶,刘栋华,等. 2008. 广西野生银星竹鼠体内寄生马尔尼菲青霉菌微卫星多态性研究[J]. 中国皮肤性病杂志, 22(2): 68-70.
- 马春艳,马凌波,倪勇,等. 2012. 基于 *RAG1* 基因的中国近海 13 种石首鱼科鱼类系统进化关系[J]. 水产学报, 36(1): 9-16.
- 宋兴超,杨福合,邢秀梅,等. 2009. 我国竹鼠资源种类、价值及人工驯养前景[J]. 特种经济动植物, 12(2): 8-10.
- 苏军虎,南志标,张红艳,等. 2017. 基于线粒体 *COI* 序列变异的高原鼯鼠种群遗传分化研究[J]. 生态学报, 37(17): 1-9.
- 吴易,李菊裳,梁伶. 2004. 广西银星竹鼠与人马尔尼菲青霉菌病关系的研究[J]. 中国皮肤性病杂志, 18(4): 196-198.
- 徐龙辉. 1984. 花白竹鼠(*Rhizomys pruinosus*)的生物学研究[J]. 兽类学报, 4(2): 99-105.
- 袁小爱,田东,谷晓明. 2012. 基于核基因 *RAG1* 部分序列探讨菊头蝠科和蹄蝠科的系统发育关系[J]. 四川动物, 31(2): 191-196.
- 张荣祖,杨安峰,张洁. 1958. 云南东南缘兽类动物地理学特征的初步考察[J]. 地理学报, 24(2): 43-57.
- 张容芳,宾石玉,毛红羽,等. 2011. 银星竹鼠血液生理生化指标的测定[J]. 湖南畜牧兽医, 33(5): 6-7.
- 张旋,付永军,陈冠文. 1996. 银星竹鼠人工饲养繁殖研究[J]. 野生动物学报, 18(6): 22-25.
- 张勇,胡永轩,李希清,等. 2012. 银星竹鼠巨噬细胞对马尔尼菲青霉菌分生孢子的吞噬作用的实验研究[J]. 中国人兽共患病学报, 28(1): 51-55.
- 周乐,杨生妹,于智勇,等. 2007. 高原鼠兔四个地理种群的遗传多

- 样性与遗传分化[J]. 兽类学报, 27(3): 221-228.
- 庄晓晟. 2008. GasC 基因在马尔尼菲青霉菌广西野生银星竹鼠寄生株与人感染株的差异表达[D]. 南宁: 广西医科大学.
- 卓智龙. 2012. 银星竹鼠的生物学特性研究[D]. 广西桂林: 广西师范大学.
- Allex CF. 1999. Computational methods for fast and accurate DNA fragment assembly [D]. Madison: University of Wisconsin-Madison; 20-50.
- Chen W, Liu S, Liu Y, *et al.* 2010. Phylogeography of the large white-bellied rat *Niviventer excelsior* suggests the influence of Pleistocene glaciations in the Hengduan Mountains [J]. Zoological Science, 27(6): 487-493.
- Excoffier L, Lischer HE. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows [J]. Molecular Ecology Resources, 10(3): 564-567.
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data [J]. Genetics, 131(2): 479-491.
- Fan Z, Liu S, Liu Y, *et al.* 2012. Phylogeography of the south China field mouse (*Apodemus draco*) on the southeastern Tibetan Plateau reveals high genetic diversity and glacial refugia [J]. PLoS ONE, 7(5): e38184. DOI: 10.1371/journal.pone.0038184.
- Jahner JP, Forster ML, Nice CC, *et al.* 2015. Regional population differentiation in the morphologically diverse, elevationally widespread Nearctic skipper *Polites sabuleti* [J]. Journal of Biogeography, 42(9): 1787-1799.
- Kyte J, Doolittle RF. 1982. A simple method for displaying the hydrophobic character of a protein [J]. Journal of Molecular Biology, 157(1): 105-132.
- Li Z, Yu G, Rao D, *et al.* 2012. Phylogeography and demographic history of *Babina pleuraden* (Anura, Ranidae) in southwestern China [J]. PLoS ONE, 7(3): e34013. DOI: 10.1371/journal.pone.0034013.
- Lin GH, Wang K, Deng XG, *et al.* 2014. Transcriptome sequencing and phylogenomic resolution within Spalacidae (Rodentia) [J]. BMC Genomics, 15(1): 32-41.
- Liu Q, Chen P, He K, *et al.* 2012. Phylogeographic study of *Apodemus illex* (Rodentia; Muridae) in southwest China [J]. PLoS ONE, 7(2): e31453. DOI: 10.1371/journal.pone.0031453.
- Nylander JAA. 2004. Mrmodeltest v2.2. Program distributed by the author[CP]. Uppsala: Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Richards M, Côté-Real H, Forster P, *et al.* 1996. Paleolithic and neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool [J]. American Journal of Human Genetics, 61(1): 247-254.
- Rozas J, Rozas R. 1995. DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating population genetics parameters from DNA sequence data [J]. Computer Applications in the Biosciences Cabios, 11(6): 621-625.
- Schenk JJ, Rowe KC, Steppan SJ. 2013. Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by murid rodents [J]. Systematic Biology, 62(6): 837-864.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, *et al.* 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. Molecular Biology & Evolution, 30(12): 2725-2729.
- Tang LZ, Hafner D. 2010. Allopatric divergence and phylogeographic structure of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*), a fossorial rodent endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Journal of Biogeography, 37(4): 657-668.
- Weir BS. 1990. Statistics in genetics (Book reviews: genetic data analysis. Methods for discrete population genetic data) [J]. Science, 250(4980): 575.
- Wilson DE, Reeder DM. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference [M]. Washington: Smithsonian Books.
- Yue H, Fan Z, Liu S, *et al.* 2012. A mitogenome of the Chevrier's field mouse (*Apodemus chevrieri*) and genetic variations inferred from the cytochrome b gene [J]. DNA and Cell Biology, 31(4): 460-469.
- Zhao F, Zhang T, Su J, *et al.* 2013. Mitochondrial genome of bamboo rat *Rhizomys pruinosus* [J]. Mitochondrial DNA, 25(5): 381-382.