



青藏高原

代表性土著动物

分子进化与适应研究

赵新全 祁得林 杨 洁 主编



科学出版社

www.sciencep.com

青藏高原代表性土著动物 分子进化与适应研究

赵新全 祁得林 杨 洁 主 编

本书由青海省科学技术著作出版资金资助出版

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

新生代印度次大陆与欧亚大陆碰撞的重大地质事件,导致青藏高原隆升而为世界上最年轻、海拔最高和面积最大的高原,其蕴育的特有生物物种及物种独特的进化与适应方式,是生物适应性进化研究的核心区域。本书运用分子生物学手段,探讨裂腹鱼亚科的起源、分化、扩散、分布格局、种间关系和种群结构与青藏高原隆升过程中所经历的水系变迁和古气候环境变化事件的关系;通过构建系统发育树对家牦牛的母系特征、起源驯化历史及牦牛分类学地位进行了系统研究;研究了高原鼠兔、牦牛对青藏高原低氧、寒冷适应的分子生物学机制及适应性功能进化。

本书可为从事生物系统学、分子生物学研究和教学人员及相应专业的研究生提供参考。

图书在版编目(CIP)数据

青藏高原代表性土著动物分子进化与适应研究/赵新全,祁得林,杨洁主编. —北京:科学出版社,2008

ISBN 978-7-03-021832-2

I. 青… II. ①赵…②祁…③杨… III. 青藏高原-动物-进化-研究
IV. Q958. 527

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 062025 号

责任编辑:罗 静 王 静/责任校对:包志虹

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双 青 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008 年 6 月第 一 版 开本:B5 (720×1000)

2008 年 6 月第一次印刷 印张:17 1/4 插页:4

印数:1—1 800 字数:335 000

定价:85.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(双青))

序

新生代印度次大陆与欧亚大陆碰撞的重大地质事件，导致青藏高原逐步隆升成为“世界屋脊”。在高原隆升过程中所产生的地质、地貌变迁和气候环境的变化对栖息于该地区的各种生物的分布、分化、种群结构等产生了深远的影响。与之相适应，高原土著物种在长期的演化过程中逐步形成了一系列形态、细胞、分子水平的适应和调节机制以应对青藏高原的极端环境。正是由于青藏高原如此独特的时空演变过程以及复杂的物种-地理单元和物种-气候环境关系，长期以来高原土著动物的研究受到国内外生物学家的关注。但是，由于种种原因，有关青藏高原土著物种的系统发生、生物地理学、进化、适应等方面的研究相对滞后。

自 2001 年来，中国科学院西北高原生物研究所赵新全研究员领导的研究小组，在中国科学院、国家科学技术部等项目的支持下，通过基因直接测序方法探讨了青藏高原裂腹鱼亚科鱼类的起源、分化、扩散、种间关系、种群结构以及与青藏高原隆升过程中的地质变迁、古气候变化和水系演化的关系；分析了我国野牦牛、家牦牛共 304 个样本的遗传多样性，并对家牦牛的起源驯化历史及牦牛分类学地位进行了系统研究。利用现代分子生物学方法，从能量代谢调节的关键因子——leptin 蛋白、低氧诱导因子-1 α (HIF-1 α)、血管内皮生长因子 (VEGF)、红细胞生成素 (EPO) 入手，探讨了青藏高原代表性土著动物牦牛、高原鼠兔、高原鼯鼠对高原高海拔严寒和缺氧极端环境的生态适应的分子机制，而且能阐明高原土著动物低氧、严寒高原极端环境的分子适应机制，在理论上取得重大进展，为缺氧和代谢相关疾病的基础研究及治疗方面提供依据。他们的研究为进一步探讨青藏高原隆升事件和水系演变积累了科学数据，填补了人类文明进程中有蹄家养动物驯化历史研究的最后空白，对追溯青藏高原地区人类活动、文明史等具有重要价值，同时，也为今后开展青藏高原地区特有动植物生态适应研究开创了新局面，为揭开青藏高原土著动物进化和适应机制的神秘面纱跨出了新的一步。相信此书的出版，定能给读者以启迪，乐为之作序祝贺该书面世。

中国工程院院士



2008 年 5 月

前 言

青藏高原素有“世界屋脊”之称，是世界上海拔最高的一个独特的地理单元，在其逐步隆升的时空演变过程中所形成的独特生态环境、地形地貌和水系格局，蕴育了丰富的特有生物物种并赋予物种独特的进化与适应方式。是生物适应性进化研究的核心区域。

物种的演化进程有着其特殊的历史背景，生物在漫长的演化过程中由于受地球内外各种因素（如地质运动、气候改变等）的影响，其发生、发展的过程必然在遗传上留下印记。在这种假设下，青藏高原现今土著物种的起源、分化、扩散、分布格局、种间关系和种群结构必定受过高原古气候环境、地质变迁事件和水系发育的深刻影响。同时，随着青藏高原的不断隆升，其生态环境也在逐步发生改变，使得现今青藏高原以空气缺氧、气候寒冷、日温差大和太阳辐射强烈等特点而著称于世。其中，严寒和缺氧是高原地区两个重要的限制生态因子，高原土著动物的形态、结构、行为和生理等机能受其严重影响，并在进化过程中对其产生了特殊的适应性。因此，从分子水平上开展高原土著动物的起源、分化、扩散、分布格局、遗传多样性、系统发育关系以及功能基因的研究，不仅能在很大程度上反映出青藏高原在抬升过程中所经历的主要地质变迁和古气候环境变化事件，而且能阐明高原土著动物低氧、严寒高原极端环境的分子适应机制，同时在理论上取得重大进展，为缺氧和代谢相关疾病的基础研究及治疗方面提供理论依据，本书将对青藏高原代表性土著动物系统进化与分子适应机制研究进展进行详细综述。

本书第1章是对青藏高原地质、气候环境特征以及主要代表性土著动物生态特征的描述，第2~7章按物种分章叙述，其中，第2章和第3章是关于高原土著动物起源、系统进化和生物地理学等的研究，第4~7章是关于高原土著动物对青藏高原高寒低氧环境的适应性功能进化的研究。

在本书即将出版之际，我要特别感谢与书稿研究内容有关的合作者及指导者：清华大学医学院的常智杰教授、中国科学院微生物研究所微生物资源前期开发国家重点实验室的金城研究员、中国科学院高原生物适应与进化重点实验室的刘建全、苏建平、张堰铭研究员，感谢他们敏锐的学术思想和超前的创新意识。本研究项目得到国家基础研究规划项目（No 2005CB422005）、中国科学院知识创新工程重要方向项目（KSCX2-SW-106）的支持。清华大学医学院、中国科学院微生物研究所微生物资源前期开发国家重点实验室、中国科学院北海高寒草甸生态系统研究站、中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站、中国科学院高原生物适应与进化重点实验室提供了先进的研究平台和完备的实验条件，在此一并致谢！

赵新全

2008年5月

中国科学院西北高原生物研究所

目 录

序

前言

第一章 青藏高原环境特征以及土著动物适应特征	1
第一节 青藏高原地质变迁和水系演化	1
第二节 青藏高原的气候环境特征	4
第三节 青藏高原土著动物概述	5
第二章 青藏高原裂腹鱼亚科鱼类的系统演化和生物地理学	14
第一节 裂腹鱼亚科鱼类分类、系统发育和生物地理学研究概述	15
第二节 裂腹鱼亚科属间系统发育关系及生物地理学研究	23
第三节 裸裂尻鱼属的系统发育及其隔离事件在进化中的主导作用	39
第四节 黄河裸裂尻鱼的遗传多样性和种群历史结构	53
第三章 牦牛多样性与驯化历史的研究	71
第一节 牦牛遗传多样性、起源驯化及分类学地位研究进展	72
第二节 家牦牛线粒体 DNA 遗传多样性与分类研究	75
第三节 家牦牛的起源与驯化研究	85
第四节 牦牛的分类学地位及起源研究: mtDNA D 环序列的分析	111
第四章 鼠兔对青藏高原高寒环境生态适应机制研究	118
第一节 鼠兔对青藏高原高寒环境的生态适应	118
第二节 高原鼠兔 <i>ob</i> 基因全长 cDNA 克隆及其序列分析	127
第三节 青藏高原高寒环境对鼠兔 leptin 蛋白的适应性功能进化研究	131
第四节 高原鼠兔 <i>ob</i> 基因不同组织表达特征以及不同海拔下高原鼠兔 <i>ob</i> 基因表达特征	144
第五章 高原鼠兔对青藏高原高海拔缺氧环境的生态适应	152
第一节 高海拔低氧环境及动物的低氧应答	152
第二节 高原鼠兔对高海拔低氧环境生理适应特征	158
第三节 低氧诱导因子-1 (HIF-1)	162
第四节 基于 HIF-1 α 基因探讨高原鼠兔的低氧适应机制	164
第五节 血管内皮生长因子 (VEGF)	178
第六节 基于 VEGF 基因探讨高原鼠兔的低氧适应机制	181
第七节 高原鼠兔低氧适应分子机制研究的意义与展望	189

第六章 高原鼯鼠对青藏高原地下低氧环境的生态适应研究·····	192
第一节 高原鼯鼠对高原地下缺氧环境的适应·····	192
第二节 高原鼯鼠 EPO cDNA 克隆及其序列分析 ·····	201
第三节 高原地下生活对高原鼯鼠 EPO 蛋白的适应性功能进化研究 ·····	207
第四节 高原鼯鼠 EPO mRNA 在不同组织间和海拔表达特征·····	213
第七章 家牦牛 HIF-1 α 基因的表达特征及其低氧适应意义 ·····	219
第一节 牦牛低氧适应的生理特征·····	219
第二节 低氧适应动物中 HIF-1 α 的研究进展 ·····	222
第三节 基于 HIF-1 α 基因探讨青海家牦牛的低氧适应机制研究 ·····	224
参考文献·····	238
图版	

第一章 青藏高原环境特征以及土著动物适应特征

新生代印度次大陆与欧亚大陆碰撞的重大地质事件，导致青藏高原隆升而成为“世界屋脊”。与此同时，在其逐步隆升过程中所产生的地质、地貌变迁和气候环境的变化对生活于其中的各种生物的分布、种群结构、生存适应、进化模式等产生了深远的影响。

本章主要通过青藏高原地质变迁和水系演化关系、高原现今气候环境特征，以及主要代表性土著动物的概述，向读者介绍青藏高原独特的环境特征以及主要代表性土著动物的适应特征。

第一节 青藏高原地质变迁和水系演化

青藏高原地貌复杂，江河纵横，咸淡水湖泊棋布，现今高原水系格局的形成，与新生代印度次大陆与欧亚大陆碰撞作用引起的青藏高原隆起、地貌演变及古气候变迁等因素密切相关。研究表明，在漫长的地质时期，青藏地区曾多次经历过广泛的海浸，直到始新世末 37 Ma 前后，印度板块沿雅鲁藏布江缝合线俯冲下插导致冈底斯山脉崛起，特提斯海从藏南全部撤出。在冈底斯山南缘磨拉石带堆积了 2000~4000 m 的沉积，而在喜马拉雅西南麓，老第三纪的穆里组物质主要来源于印度地盾，说明此时喜马拉雅山尚未隆起。青藏高原江河源地区成陆较早，北部昆仑山主脊一带最高海相地层为晚三叠统，南部唐古拉山一带为中侏罗统，它们分别在印支运动和燕山运动中褶皱，并上升成陆。

Klootwijk 等（1985）的研究表明，24 Ma 前后欧亚板块难以再变形缩短消化印度板块的俯冲应力，而转变成造山运动。期间，雄伟的喜马拉雅山首次崛起，淡色花岗岩沿主中央断层侵位，其南麓开始沉积厚达 6000 m 的西瓦利克群堆积。甚至天山南北也不例外，Yin 等（1998）通过库车盆地磁性地层学分析，发现自早期湖相沉积向晚期辫状河流粗碎屑沉积转化的时代发生于约 21~24 Ma，对应于南天山山脉的快速隆升与快速剥蚀事件。中新世中期的喜马拉雅运动表现强烈，唐古拉山和祖尔肯乌拉山西部有中基性火山岩喷发，覆盖在前期形成的夷平面上。早第三纪沉积遭到褶皱断裂，可可西里盆地分裂为楚玛尔河、北麓河、沱沱河、尕斯库勒等规模较小的断陷盆地，并出现一些新的沉降中心。

上新世末，整个青藏地区除喜马拉雅山脉较高外，一般为海拔 1000 m 以下的坦荡低平原。上新世末至第四纪初，才开始强烈的新构造抬升，高原南北边缘

形成巨大的山系,山前堆积了深厚的山麓砾石。在雀莫错等山间盆地,晚第三纪内陆湖相沉积亦因抬升遭到剥蚀,与后期沉积之间存在侵蚀面,而广大湖盆地区较为平静。早更新世高原的强烈隆升使西北气流受到抑制,导致西南季风爆发,气候转向湿润。唐古拉山此时已发育成为长江水系与怒江、澜沧江水系分水岭的雏形。当曲河口经构造变动,岩性组成与当今当曲相似,是早更新世当曲水系也已大体形成的证据。在青藏公路钻孔研究发现,楚玛尔河盆地、沱沱河盆地此期多含淡水藻类,显示当时有湖泊并具有外流性质。

大约 3.6 Ma 开始的青藏运动,使青藏地区主夷平面大幅抬升,高原周边逆冲断层活动强烈,山麓扇砾岩大量堆积。如喜马拉雅山南麓有“巨砾岩”覆盖在细粒沉积的西瓦利克群之上;高原北部有“西域砾岩”、“玉门砾岩”,厚度达 1000 ~ 2000 m 或更厚;川西横断山区发生强大构造运动造成晚第三纪夷平面解体的“横断事件”。高原内外形成一系列拉张断陷盆地,如克什米尔盆地、滇池盆地、昔格达组所在的各个盆地。在青藏运动 B 幕 (2.6 ~ 2.5 Ma),高原平均抬升到 2000 m,黄土开始堆积,显示亚洲季风稳定出现,临夏盆地积石砾岩变形,形成东山古湖。此后大量山麓剥蚀面发育形成,如兰州地区烟洞山山麓剥蚀面。在青藏运动 C 幕 (1.7 Ma) 期间,此前形成的山麓剥蚀面解体,湖相层掀斜,分散的湖泊贯穿成大河,由此开始了青藏高原及外围地区大型水系发育历史,在此期间黄河中游形成两级最老的阶地,金沙江可能也是这时贯通诸昔格达组充填的分散湖盆而成为长江上源的。布曲雁石坪峡谷段的第四级阶地、出峡后的第三级阶地及当曲河口的第三级阶地,都是此间河流下切的产物。在楚玛尔、沱沱河等盆地,沿着盆地长轴流动并与通天河贯通的主干流已经形成。在沱沱河上游,延南北向断裂进行的沟谷溯源侵蚀终于切开祖尔肯乌拉山,使雀莫措盆地成为江源水系的一部分。盆地中的中更新世冰碛亦被切割而成冰碛台地。沱沱河从此出现江塔曲汇口的直角转折。流域北部,柴达木盆地和昆仑山北翼断块下降,西大滩谷地随之为格尔木河所袭夺,而谷地南侧山岭则断块上升为目前的昆仑山主脊,构成江源水系与柴达木盆地水系的分水岭。

在昆黄运动 1.2 Ma 前,因积石峡尚未贯通,中游贯通后的古黄河以湟水河为上游,祁连山为古黄河的发源地,大通河、庄浪河等为古黄河的主要支流,刘家峡水系是古黄河的一支流,但随着高原隆升的不断加强,这一支流发展较快,其源头迅速向高原溯源加长。昆仑—黄河运动开始了黄河上游溯源加长的历史。积石峡以西循化盆地黄河最高阶地 T5 形成于 0.8 Ma 左右,表明 1.2 Ma 的高原隆升导致黄河干流(刘家峡水系)向上游切穿积石峡进入循化盆地。而 0.6 Ma 的高原抬升,使黄河切穿李家峡(李长安等,1998;潘保田等,1996;刘志杰等,2007)。

在昆黄运动约 0.8 ~ 0.6 Ma 期间,高原面抬升到 3000 ~ 3500 m,喜马拉雅

山、西昆仑山等周边高山可达 5000 m 左右, 青藏地区第三阶梯状地貌形成。这次高原抬升造成的降温与称为中更新世剧变的全球性轨道转型导致的降温相耦合, 高原主体全面进入冰冻圈, 青藏高原出现大规模山地冰川, 期间黄河中阶地形成, 如兰州的 T5、T4 以及循化黄河的最高阶地 T5 等。

约 150 ka 左右, 青海共和盆地共和组湖相层褶皱变形, 黄河切穿龙羊峡, 湖水疏干。青海湖水系因日月山上升转为内陆湖, 若尔盖盆地沉积速率剧增。15 万年以来, 龙羊峡地区上升同时被黄河下切, 深达 800~1000 m。此后, 黄河进入兴海盆地, 末次冰期间冰段 (45~25 ka), 兴海—多石峡段黄河连通, 晚更新世末到全新世初期 (11~10 ka), 黄河切开多石峡进入源区, 从此形成现代黄

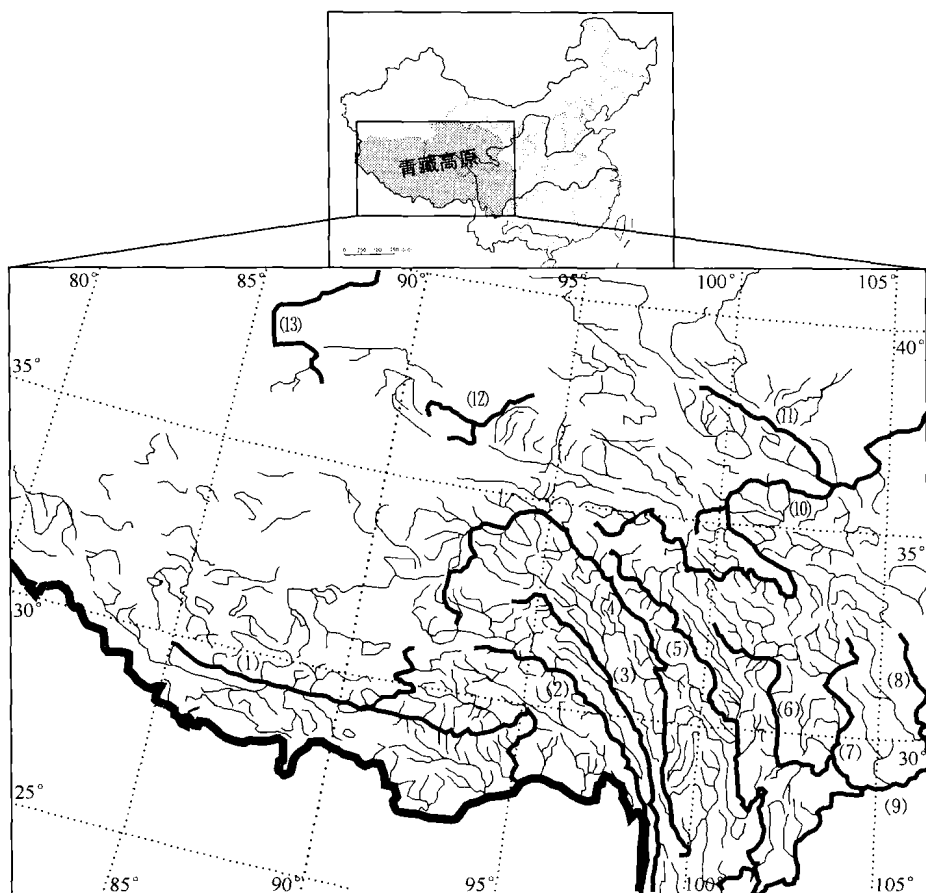


图 1-1 青藏高原主要水系分布图

(1) - (13) 分别代表雅鲁藏布江、怒江、澜沧江、金沙江、雅砻江、大渡河、岷江、嘉陵江、长江、黄河、湟水河、柴达木水系和塔里木水系

河格局。

综上所述,青藏高原水系格局的演化发育,与复杂而又频繁的地质作用下高原隆起、地貌演变,特别是中更新世以来自青藏运动开始的地质学事件密切相关。与此相应,该地区的水系格局从古特提斯海流域密集的河网系统发育形成青藏高原河湖系统,也发生了根本性的变化。现今高原水系不仅包括起源与此的众多外流江河干支流,而且蕴含有许多内流河和众多湖泊(图 1-1)。

第二节 青藏高原的气候环境特征

青藏高原是全球最高大、地形最复杂的高原。平均海拔高度在 4500 m 以上,总面积为 250 万平方公里。高寒、低氧、强紫外线辐射是其最显著的环境特征。独特的气候环境决定了与这种环境相适应的生物类型以及生活方式。而且青藏高原对世界环境的影响也是巨大的,对亚洲、甚至对北半球、南半球的大气环境演变都有极其重要的作用,同时对全球气候变化的响应也是非常敏感的。

大气环流是与地理位置、海陆分布与地貌等有关因素综合作用产生的一种大尺度大气运行的基本状况。青藏高原约占对流层的 $1/3 \sim 1/2$ 的高度,它以强大的热力和地形动力作用,使北起中亚与西伯利亚,南至南亚次大陆与东南亚;东至东亚大陆与阿留申群岛以致日本这样一个广阔范围内的天气和气候都受到影响而发生巨大的变形、改变或生成(张新时, 1978)。受高海拔条件的制约,青藏高原广大区域气温较低,大部分地区最热月气温小于 10°C ,因而只有冬夏两个半年之分。冬半年(10 月中旬至翌年 5 月)地面基本以西伯利亚-蒙古冷高压为气压系统,因而青藏高原冬半年的气候极其严寒、干燥少雨、多大风。夏半年(6~10 月)欧亚大陆强烈增温,形成了深厚广阔的印度低压,使印度洋暖气流从孟加拉湾源源不断地输送至青藏高原,形成明显的夏季风。据徐淑英(1962)的研究,其影响北界一般可达 35°N 左右,表现出青藏高原在夏半年东南部地区被海洋气团所笼罩,而西部及北部地区仍受变性的极地大陆性气团的影响,致使区域雨季短暂,气旋活动频繁。由于高原沟谷纵横,西部植被类型分布各不一致,下垫面性质具有很大的差异性,因而在青藏高原易触发产生由于地区热力差异和动力抬升作用下的对流天气过程,阵性雨、地形雨明显多于平原。气候的变化和地区的分异是与以上的大气环流形势密切联系的,加之青藏高原巨大的山系多呈西北-东南走向,因而气候干湿季、冷暖季变化分明,雨暖同季,春秋季节过渡短暂,干冷季长,温湿季短,以及自东南向西北方向气候愈趋干旱寒冷。

气温的日较差和年较差大,也是本地区气候的重要特征之一。白天接收大量的太阳辐射能,使近地面的气温迅速上升,而夜晚,由于冷却强烈,地面散热快,气温剧烈下降,造成每日温差很大。就全区情况来看,日较差小于年较差,

日较差以冬季 1 月份最大, 约 $13\sim 23^{\circ}\text{C}$, 夏季 7 月份最小, 约 $9\sim 16^{\circ}\text{C}$, 柴达木盆地最大, 东部和东南部河谷地区次之, 而青南高原较小。年较差以柴达木盆地较大, 约在 $26\sim 31^{\circ}\text{C}$ 之间。其余地区在 $19\sim 26^{\circ}\text{C}$ 之间。

青藏高原海拔高, 空气稀薄, 空气密度仅约为东南沿海的 $2/3$, 加之水汽和气溶胶含量少, 空气透明度高, 致使到达地面的太阳直接辐射能量大, 明显大于散射辐射, 在总辐射中, 直接辐射占有很大的比例, 约占年总辐射量的 $55\%\sim 78\%$, 表现为光照充足、辐射强烈。高原上日照时间长, 大部分地区日照时间在 $2500\sim 3600\text{ h}$ 之间, 日照时间的月际分布较为复杂, 主要与当地气候湿润状况、夏季云雨分布及雨季来临迟早等天气状况有关。

青藏高原的降水受青藏高原高压、西风急流、东南季风和西南季风等大气环流系统所控制以及地形的影响, 降水量在我国是比较少的地区, 就整个青藏高原年均降水量来看, 不同地区差异很大, 总的趋势是自雅鲁藏布江河谷的多雨地区向西北逐渐减少。如柴达木盆地西北部的冷湖年平均降水量只有 18 mm , 比塔克拉玛干大沙漠还少; 但在青藏高原南部雅鲁藏布江下游, 却是我国的第二个多雨中心, 如巴昔年卡降水量多达 4500 mm 。年降水量主要集中在夏半年, 雨季和干季分明, 降水多分布在 $6\sim 9$ 月, 约占全年降水的 $80\%\sim 85\%$, 而冷季仅占年降水量的 $15\%\sim 20\%$ 左右, 特别是寒冷季节, 降水量只占全年降水量的 5% 左右。

综上所述, 青藏高原气候环境特征是比较复杂的, 这种复杂而独特的环境特征必将对该区域的各种生物产生深刻的影响。在长期的适应进化过程中, 土著动物形成了各自独特的适应机制来应对这种极端的高原环境, 以满足生存需要。

第三节 青藏高原土著动物概述

青藏高原的生物是全球独一无二的珍稀资源, 这里的动植物资源不仅稀有、脆弱, 而且许多都是地方特有种。其动物资源在中国乃至全世界都具有非常独特的地方和区域特征。正是由于青藏高原独特的环境因子及其动态过程, 使得高原生物的发生、发展及其适应机制形成了特有的规律, 从而为人类揭示青藏高原的历史以及极端环境下生物进化适应的奥秘提供了天然的实验地。下面我们就青藏高原的代表性土著动物——牦牛、裂腹鱼类、鼠兔和高原麝鼠作简要概述。

1 牦牛

牦牛 (*Bos grunniens*) 是唯一能在高海拔地区繁衍而延续至今的稀有牛种, 隶属于偶蹄目 (Artiodactyla) 牛科 (Bovidae) 牛亚科 (Bovinae), 分布于西起帕米尔, 东至岷山, 南至喜马拉雅山南坡, 北抵阿尔泰山麓, 海拔 3000 m 以上

的高原、高山、亚高山寒冷半湿润气候区域,因能充分利用高寒草地牧草资源且对高寒生态条件有着极强的适应性而有“高原之舟”之称。牦牛包括野牦牛和家牦牛两种类型。野牦牛是家牦牛的近祖,在分类学上两者是同属同种的不同亚种,一般认为野牦牛是处于优势型的“原生亚种”,而家牦牛是处于退化型的“驯化亚种”。

1.1 家牦牛

我国是世界上家牦牛数量、品种最多的国家,有家牦牛 1400 多万头,约占世界家牦牛总数的 95% 以上(中国畜禽遗传资源状况编委会, 2004),其中大多数集中在西藏、青海、四川与甘肃四个地区,其余少部分分布于新疆、云南、内蒙古等地区。国外分布情况为:蒙古人民共和国 60 万头,牦牛总数居世界第二位;原苏联中亚各国 14 万头;尼泊尔 6 万头;印度 4 万头;不丹 2 万头。

家牦牛主要分布于海拔 3000 m 以上的地区,其草地类型为高寒草甸(包括高山、亚高山草甸)、高寒沼泽及半沼泽。牧区内年平均气温为 $-3 \sim 3^{\circ}\text{C}$;昼夜温差大于 15°C ;年平均降水量仅有 350~500 mm;年平均相对湿度为 50%~60%;枯草期长,一年中通常只有 4 个月适合牧草生长。呈现海拔高、气温低、牧草生长期短等特点。家牦牛可产奶产肉,可骑可驮,可耕可驾,是唯一产毛绒的牛种,其粪便也是牧区不可缺少的燃料。中国是牦牛的主产国,年生产牦牛肉大约 22.56 万吨,毛 1.3 万吨(其中牦牛绒 0.63 万吨),乳 71.5 万吨,皮 17 万张。牦牛肉质鲜美,具有蛋白质含量高、脂肪含量少及氨基酸种类多等特点。

陆仲磷(1990)对我国 25 个地区牦牛资源材料所提供的体尺、生产性能、毛色、角的有无,特别是体尺指数等进行综合分析后,按产地大范围的生态条件将牦牛分为三大类型:西南高山峡谷区类型、青藏高原区类型、祁连山区类型。蔡立等(1992)根据牦牛的形态和毛色特征、生产性能,并结合产区的地形地貌、草地类型等,把我国牦牛分为横断高山型和青藏高原两大生态类型。现阶段,我国公认的牦牛品种(类群)有 11 个,包括:青海高原型牦牛、环湖型牦牛;甘肃天祝白牦牛、甘南牦牛;西藏嘉黎牦牛、帕里牦牛、斯布牦牛;四川九龙牦牛、麦洼牦牛;新疆巴州牦牛;云南中甸牦牛。其中青海高原型牦牛,四川麦洼牦牛、九龙牦牛,甘肃天祝白牦牛和西藏嘉黎牦牛被列入《中国牛品种志》中。

1.2 野牦牛

野牦牛是被载入濒危物种国际贸易公约(Convention on International Trade in Endangered Species, CITES)附录 I (CITES, 2003)及国际自然及自然资源保护联盟(International Union for Conservation of Nature and Natural Resource, IUCN)的物种,也是我国一级保护野生动物。野牦牛现存数量约

15 000头, 其中 7000~7500 头生活在羌塘野生动物保护区 (Schaller, 1998)。

野牦牛体形笨重、粗壮, 成体雄牛肩高可达 1370 mm, 肩部中央有显著凸起的隆肉, 故站立时显得前高后低。体躯较长, 前躯极发达 (具 14 对肋骨, 而黄牛只有 13 对肋骨)。四肢粗短, 蹄大而宽圆。头形稍狭长, 脸面平直, 鼻唇面小, 耳相对亦小, 颈下无垂肉。乳头两对。头脸、上体和四肢下部的被毛短而致密。体侧下部、肩部、胸腹部及腿部均披长毛, 其长可达 400 mm 以上。尾段长毛形成簇状。通体呈现褐黑色, 仅吻周、嘴唇脸面以及脊背一带呈显为灰白色。老年雄体的脊背往往呈微红色。尾色纯黑。雌、雄均具角, 两性角形相似, 但雄性角要比雌性的显著大而粗。头骨略显狭长。鼻骨宽, 泪骨窄, 其前端沿着额骨的外侧前伸, 并与鼻骨外缘相接。上颌骨的背缘和鼻骨及泪骨相联, 其二侧外缘呈平行, 且其前端宽平, 微分离, 显得粗大。上颌无门齿与犬齿, 臼齿高冠型。下颌犬齿的形态与鹿科动物相仿, 呈门齿型, 紧靠第三门齿。下臼齿窄而具高冠齿, 第一、二枚为 2 齿突组成, 最后一枚下臼齿之后方多一枚较小的后叶, 而成了齿突。

野牦牛是一种典型的高寒动物, 性极耐寒。终年以游荡的方式栖息于人迹罕至的高山大岭、山间盆地、高原草原、高寒荒漠草原等各种环境中, 其分布高度在海拔 4000~5000 m 之间。在气温较高的季节内, 常活动于雪线的下缘。除个别雄性有时常单独生活外, 一般总是雌雄老幼活动在一起, 少则数头, 多的可达百头以上。雄牛 3 岁性成熟, 成体体重可达 1200 kg。入秋以后野牦牛陆续进入交配阶段。雄牛之间争雌现象非常激烈, 性情凶猛好斗, 胜者继续率领配偶一起活动, 败者往往离群或者尾随群体单独活动。孤牛性情更为凶狠, 常会主动攻击在它面前经过的各种对象。年老的野牦牛一旦离群后, 往往独自生活终身。雌牛于每年 6~7 月产仔, 怀孕期约为 240~250 天, 每胎 1 仔。幼仔出生后半个月即可随群体活动, 第二年夏季断奶。野牦牛在高原草原上, 或在荒凉的寒漠地区, 每天大部分时间均在进行摄食, 边食边漫游, 无十分固定的栖居地。在气温高的时候, 野牦牛有到湖泊、溪流淋浴的习惯。在严寒的冬季, 由于植被被冰雪覆盖, 因而经常在较大范围内做短距离的迁移。禾本科和莎草科植物是野牦牛食物的主要组成部分。

野牦牛为青藏高原特有种。历史上, 野牦牛广泛分布于青藏高原及其东部边缘地区。由于人为干扰和过度猎捕, 在过去的一个世纪中, 野牦牛的分布范围和数量都大为减少。现存野牦牛生活在包括青海省、西藏自治区、新疆自治区南部边缘及甘肃省西部边缘海拔高于 4000 m 的高山地区, 而主要分布地为西藏羌塘保护区、青海可可西里保护区及新疆阿尔金山保护区。

野牦牛是珍贵的动物资源, 我国野生动物保护条例已把它划为一类保护动物。野牦牛具有与家牦牛相同的使用价值。而且, 野牦牛和家牦牛的杂交后代具

有很强的杂种优势,因此可以充分利用野牦牛资源,对家牦牛进行提纯复壮,以提高其生产性能,并进一步培育出能适应高寒生态环境、生产性能较高、遗传稳定的新品种。

2 裂腹鱼亚科鱼类

裂腹鱼亚科 (Schizothoracinae) 隶属于鲤形目 (Cypriniformes), 鲤科 (Cyprinidae)。包括 15 属, 全球约有 100 多种 (Mirza, 1991)。根据 2000 年陈毅峰和曹文宣在《中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目, 下卷》裂腹鱼亚科部分中的描述, 在中国, 裂腹鱼亚科鱼类共有 11 属, 计 76 个种和亚种, 占全球裂腹鱼亚科鱼类的 80% 以上 (武云飞和吴翠珍, 1991)。其中, 以裂腹鱼属 (*Schizothorax*) 的种类最多, 占半数以上, 而扁吻鱼属 (*Aspiorhynchus*)、重唇鱼属 (*Diptychus*)、黄河鱼属 (*Chuanchia*)、扁咽齿鱼属 (*Platypharodon*)、尖裸鲤属 (*Oxygymnocypris*) 和高原鱼属 (*Herzensteinia*) 6 个属, 每属仅有 1 个种, 是青藏高原鱼类区系的主体之一, 也是青藏高原水生生物中最具代表性的类群之一。

裂腹鱼亚科一般是中型或小型鱼类。体长, 体形呈略侧扁或近似圆筒状, 腹部圆。口下位、亚下位或端位, 口裂呈横裂、马蹄形或弧形。须两对或完全退化。体鳞大小及排列不规则, 呈退化状; 或全身被有细鳞, 或胸腹部裸露而其他部位被覆细鳞, 或全身裸露而仅有臀鳞及肩带部有少数不规则的大型鳞片, 甚至肩带部分鳞片消失或仅残留痕迹。侧线平直或在体前部略下弯。下咽骨狭窄, 呈弧形或宽阔略呈三角形; 下咽齿通常为 3 行或 2 行, 个别为 4 行或 1 行。齿的顶端尖而钩曲呈匙状或平截呈铲状。腹膜通常为黑色。

裂腹鱼亚科鱼类分布广泛, 整个亚科的分布范围大体在西北以天山山脉、东北以祁连山脉、东以横断山脉、南以喜马拉雅山脉、西南以兴都库什山脉为界的亚洲高原地区。在我国的主要水系如雅鲁藏布江、伊洛瓦底江、怒江、澜沧江、元江、珠江、长江、黄河、印度河、恒河, 以及新疆、西藏、青海和甘肃等地的内陆水体和湖泊中均有分布。

裂腹鱼亚科鱼类极适应于青藏高原水域的生物条件和非生物条件。与青藏高原环境相适应, 裂腹鱼亚科鱼类具有生长期短, 生长速度缓慢, 性成熟年龄迟等典型的生物学特性。裂腹鱼亚科鱼类的生长极其缓慢, 体型较大的种类, 体重达 500g 时至少有 6~9 龄。因种类和生长发育时期不同, 个体雌雄差异有所不同。根据武云飞和吴翠珍 (1991) 对黄河水系和长江水系裂腹鱼亚科鱼类的研究表明, 在裂腹鱼亚科鱼类中, 裂腹鱼属和扁吻鱼属雌雄差异不明显, 而叶须鱼属、裸重鱼属、裸鲤属、裸裂尻鱼属、黄河鱼属和扁咽齿鱼属雌雄差异较为明显, 特别是在繁殖期, 雄鱼臀鳍最后分枝鳍条明显变硬成为两根刺状鳍条, 其末端常呈

钩曲状，而雌鱼则无此性状。裂腹鱼亚科鱼类性成熟的体长、体重因性别而有不同，且达到性成熟的时间也因个体而有所差别。一般而言，雄鱼比雌鱼成熟较早，在体长 12 cm 左右即 3 龄时成熟，而雌鱼则要在 15 cm 左右，即 4 龄时才达到成熟。资料表明，裂腹鱼亚科鱼类的繁殖是在河流、湖泊化冰之后即将开始。在青海省海拔 3000 m 以上的地区，产卵旺季集中于 5、6 月份，低于 3000 m 的地区，大约集中在 4、5 月份，而高于 4000 m 以上的地区其产卵旺季则集中于 6、7 月份。裂腹鱼亚科鱼类的怀卵量也因个体而有所差异，一般来讲，怀卵量随年龄的增长、体长和体重的增加而相应增多，但相对怀卵量的变动不太明显。产卵场位于流水砾石底质的河滩处。鱼卵呈黄色，卵径一般为 1.2~3.0 mm，有毒性。

该亚科鱼类主要以高原河、湖浮游动植物、底栖动物和底栖藻类为食。研究表明，齐口裂腹鱼、硬裂裂腹鱼、长丝裂腹鱼、光唇裂腹鱼、前腹裸裂尻鱼、黄河裸裂尻鱼、极边扁咽齿鱼等主食底栖藻类；澜沧裂腹鱼、裸腹叶须鱼、厚唇裸重唇鱼和骨唇黄河鱼主食底栖无脊椎动物和落入水中的各种陆生昆虫；而花斑裸鲤、扁吻鱼、青海湖裸鲤和斜口裸鲤以浮游动物为主兼食藻类。裂腹鱼亚科鱼类消化器官的结构与它们的摄食习性是相适应的。以底栖藻类为主的鱼类，通常具有下位的口，呈弧形或近似横裂，下颌有锐利的角质前缘，具有刮食砾石石面或着生藻类的功能；而以浮游动植物为主的鱼类不具这种性状。

由于青藏高原特殊的地理环境，分布在高原的裂腹鱼亚科鱼类在长期的进化演变过程中逐步形成了耐高寒、抗缺氧等优良特性，在青藏高原淡水生态系统食物链中具有重要的地位，对维持高原水域生态系统的平衡发挥着不可替代的作用。同时，大多数物种是分布区当地的主要经济鱼类。但是，近年来，由于受栖息地的破坏、繁育环境的改变、水体的污染、引入外来物种和疾病等因素的影响，裂腹鱼亚科鱼类的资源量锐减，有些物种已接近濒临灭绝的地步。

3 高原鼠兔

高原鼠兔 (*Ochotona Curzoniae*) 是一种小型非冬眠的植食性哺乳动物，又称黑唇鼠兔，属兔形目鼠兔科，主要分布于青藏高原及其毗邻的尼泊尔、锡金等地。主要栖居于海拔 3100~5100 m 的高寒草甸、高寒草原地区，喜欢选择滩地、河岸、山麓缓坡等植被低矮的开阔生境，回避灌丛及植被郁闭度高的生境 (樊乃昌, 2001; 苏建平, 2000)，是青藏高原的特有种和关键种，对维护青藏高原生物多样性及生态系统的平衡起到重要作用。其作为关键种的意义在于：它所挖掘的洞穴可以为许多小型鸟类和蜥蜴提供赖以生存的巢穴；对微生境造成干扰，引起植物多样性的增加；同时也是草原上大多数中小型肉食动物和几乎所有猛禽的主要捕食对象 (Smith et al., 1986; Smith, 1988; Smith & Wang, 1991; Smith & Foggin, 1999)。

高原鼠兔外被棕黄色绒毛,雌雄两性在大小上是单一形态,外部生殖器官具有微小的差异(Liang, 1981; Smith et al., 1986, 1988; Smith & Wang, 1991; Wang & Dai, 1990; Dobson et al., 2000)。主要取食禾本科、莎草科及豆科植物,平均每日采食鲜草 77.3 g, 约占其体重的一半(蒋志刚和夏武平, 1985)。

高原鼠兔巢居营家庭式生活,雌雄双方共同承担领域防卫责任,具有驱赶外来非家庭成员的行为(王学高和 Smith, 1988; Smith & Wang, 1991)。高原鼠兔的家庭结构因环境及种群密度的差异而有多种表现形式,其家庭成员一般是由可变数量、可变性比的成体和幼体组成,栖居于通常连续并且比较平坦的草地上,其一系列的洞穴通常是相互连通的。高原鼠兔同一家族的成员之间一般比较友好,但是对于其他家族的成员具有较强攻击性(梁杰荣, 1981; Smith, 1988; Smith & Wang, 1991; Dobson et al., 2000)。

高原鼠兔寿命一般比较短,平均生命为 119.9 天,最长寿命达 957 天(王学高和戴克华, 1989)。高原鼠兔冬季死亡率很高(王学高和 Smith, 1988),第二、三胎后代的死亡率可达 100%。施银柱等(1978)在青海省天峻县快尔玛地区对高原鼠兔的繁殖特性进行了研究,结果表明该地区的高原鼠兔一年繁殖 1~2 次,每窝胎仔数为 1~8 个,偶有 9 个,但部分胚胎在其发育的各阶段有被吸收和死亡的现象,当年出生的雌性不直接参与繁殖。王学高(1991)的研究认为高原鼠兔每胎产仔 1~9 只,平均胎仔数为 4.7 ± 1.3 只,种群性比接近 1/1,雄性稍稍多于雌性。殷宝法等(2003)研究了海北站地区高原鼠兔的繁殖情况,发现高原鼠兔每年繁殖 3~4 次,每窝胎仔数为 1~5 只,偶有 6 只。

高原鼠兔不冬眠,是昼行性动物。高原鼠兔的觅食行为在整个活动时期占据突出地位,用于觅食的时间占整个地面活动时间的 63%~78%(Smith et al., 1986)。魏万红等(1994)的研究发现高原鼠兔的天敌动物主要有香鼬(*Mustela altaica*)、艾虎(*Mustela eversmanni*)和一些鹰类等,因而高原鼠兔在觅食过程中伴随有频繁的警戒行为(Smith et al., 1986),同时使得觅食时间在整个地面活动时间段内占据很大的比例。在利用食物资源等方面,高原鼠兔排它性较弱,因而极易达到相当高的栖居密度(魏万红等, 2000; 樊乃昌, 2001)。通过比较高原鼠兔不同性别间攻击行为的差异发现雄性更具有攻击性,攻击性强的个体,在种群内的优势地位比较明显(魏万红等, 2000)。高原鼠兔的睾丸重与其血清中睾酮含量具有正相关性,睾酮能增加攻击行为的频次和强度(李子魏等, 1998),支持雄性在种群内占据优势地位的结论。

在长期的生物进化过程中,高原鼠兔形成了自己独特的生活方式和适应机制来应对青藏高原严酷的环境压力,产生了明显的对低温和低氧环境的耐受能力,已成为小哺乳动物对青藏高原高寒低氧环境生态适应研究的代表性物种。