

中国跳鼠总科物种的系统分类学研究进展

程继龙¹ 夏霖¹ 温知新¹ 张乾^{1 2} 葛德燕¹ 杨奇森^{1*}

(1 中国科学院动物研究所, 北京 100101) (2 生态环境部环境工程评估中心, 北京 100012)

摘要: 近年来, 随着分子系统学的发展以及荒漠地区物种多样性和分类学研究的深入, 新的隐存种不断被发现, 一些类群的分类地位也发生了变动。中国是世界上跳鼠总科 (Dipodoidea) 物种多样性最高的国家, 通过对中国跳鼠总科物种的分类系统进行重新梳理和研究, 确认跳鼠总科在中国有 3 科 6 亚科 12 属 22 种。证实中国分布有第五种蹶鼠——灰蹶鼠 (*Sicista pseudonapaea*)。五趾跳鼠亚科原属 *Allactaga* 是一个并系群, 应拆分为 *Allactaga*、*Orientalactaga*、*Scarturus* 三个属; 原五趾跳鼠、巨泡五趾跳鼠、巴里坤跳鼠归于 *Orientalactaga* 属, 小五趾跳鼠移入 *Scarturus* 属, 且是一个包含隐存种的种团。大五趾跳鼠在我国仅有文献记载, 其分布存疑。跳鼠亚科原三趾跳鼠努日亚种提升为种——塔里木跳鼠 (*Dipus deasyi*); 而准噶尔羽尾跳鼠 (*Stylodipus sungorus*) 在我国有分布。奇美跳鼠 (*Chimaerodipus auritus*) 是近年来在我国发现并命名的新属新种。

关键词: 跳鼠总科; 系统发育; 分类学

中图分类号: Q959

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2021) 03-0275-09

Review on the systematic taxonomy of Dipodoidea in China

CHENG Jilong¹, XIA Lin¹, WEN Zhixin¹, ZHANG Qian^{1 2}, GE Deyan¹, YANG Qisen^{1*}

(1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China)

(2 Appraisal Center for Environment and Engineering, Ministry of Ecology and Environment, Beijing 100012, China)

Abstract: In recent years, with the development of molecular systematics and the further research on species diversity and taxonomy in desert areas, new cryptic species have been discovered continuously, and the taxonomic status of some taxa has also changed. China has the highest species diversity of Dipodoidea in the world. It has been confirmed that there are 3 families, 6 subfamilies, 12 genera and 22 species in China after taxonomic study of Dipodoidea. We proved that there is a fifth kind of brich mouse in China—Gray Brich Mouse, *Sicista pseudonapaea*. The previous genus *Allactaga* of the Allactaginae is a paraphyly; and it should be divided into three genera, *Allactaga*, *Orientalactaga*, and *Scarturus*. The genus names of Siberian Jerboa, Gobi Jerboa, and Balikun Jerboa were changed to *Orientalactaga*. The Small Five-toed Jerboa changed into the genus *Scarturus*, which was proved as a species group containing cryptic species. The distribution of Great Jerboa in China is doubtful. The previous subspecies *deasyi* of North Three-toed Jerboa was promoted to species status——Tarim Jerboa, *D. deasyi*. The results show that Dzungarian Three-toed Jerboa, *Stylodipus sungorus* is distributed in China. A new genus and species Chimaera Jerboa, *Chimaerodipus auratus*, was named in recent years in China.

Key words: Dipodoidea; Molecular phylogenetics; Taxonomy

跳鼠总科 (Dipodoidea) 隶属于啮齿目 (Rodentia) 鼠形亚目 (Myomorpha), 《世界哺乳动物手册》(Michaux and Shenbrot, 2017) 一书中认为, 跳鼠总科的现生类群包含了 3 科 6 亚科 17 属 54 种, 中国分布有所有 6 个亚科 70% 的属 (Smith 和解焱, 2009)。根据形态特征、栖息地环境及生活习性差异可将其归纳为 3 个生态类型: 蹶鼠类

(Birch mice)、林跳鼠类 (Jumping mice) 和荒漠跳鼠类 (Jerboas)。其中, 蹶鼠类分布于欧亚大陆纬度较高的森林和草原地带, 杂食性, 主要以昆虫和其它无脊椎动物、植物绿色部分、种子或根茎等为食; 林跳鼠类间断分布于北美大陆和中国青藏高原东部及东北部的林地, 主要以昆虫和植物种子为食; 而荒漠跳鼠类主要分布于古北界荒漠半荒漠地

基金项目: 国家自然科学基金青年项目 (31900325)

作者简介: 程继龙 (1990-), 男, 助理研究员, 主要从事荒漠啮齿类系统发育和适应进化研究。

收稿日期: 2021-02-05; 接受日期: 2021-04-07

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

区,食性呈现出多样化,如食虫、食种子、食叶和杂食性 (Smith 和解焱, 2009)。

跳鼠总科物种的分类研究在北美、欧洲、北非地区非常深入,但在亚洲,尤其是一直以来被视为“荒芜之地”的欧亚内陆荒漠带,很多物种的分类甚至分布范围都缺乏系统的研究,尚存不少争议 (Bannikova *et al.*, 2018; Cheng *et al.*, 2018; Cheng *et al.*, 2020; Lebedev *et al.*, 2021)。近年来,随着分子生物学技术的发展,对荒漠地区物种多样性和系统学研究不断深入,一些隐存的新种不断被发现 (Shenbrot *et al.*, 2017),同时,一些类群的分类地位也发生了变动 (Bannikova *et al.*, 2018; Cheng *et al.*, 2018; Cheng *et al.*, 2020)。目前,国内常见的分类体系仍将所有生态型的跳鼠都划为单一的跳鼠科 (Dipodidae) 或划为林跳鼠科 (Zapodidae) 和跳鼠科,对不同类群的系统发育关系、新发现的物种和物种的种内分化都缺乏讨论 (张荣祖, 1997; 王应祥, 2003; Smith 和解焱, 2009; 蒋志刚等, 2015)。因此,对中国跳鼠总科物种的分类系统进行重新梳理、完善和修订是十分必要的。

1 跳鼠总科的研究概况

跳鼠起源于中亚地区中始新世的晓蹶鼠 (*Heosminthus*) 和中华蹶鼠 (*Sinosminthus*), 其早期的多样化在始新世—渐新世的原喜马拉雅或毗邻地区发生 (Pisano *et al.*, 2015)。随着晚渐新世图尔盖海峡的闭合、白令陆桥的形成、中中新世以来全球气候干冷化以及上新世以来的欧亚内陆荒漠化等一系列重大地史事件的出现,蹶鼠和林跳鼠类逐步向北美大陆扩散,荒漠跳鼠类则在古北界荒漠带开始了辐射演化 (Zhang *et al.*, 2013; Pisano *et al.*, 2015)。

最早的跳鼠科概念由德国人提出 (Fischer, 1817), 但当时的跳鼠科 *Dipodum* 物种与现在的跳鼠科大相径庭。*Dipodidae* 一词的首次出现是在 1842 年, 当时认为其包括 *Dipus*、*Allactaga* 和 *Meriones* 三个属 (Waterhouse, 1842), 显然与现在的跳鼠科仍有差别。真正具有现代分类意义的跳鼠科概念在 1904 年才形成, 认为整个跳鼠类群应为一个总科, 下设一科两亚科, 包括蹶鼠亚科 (*Sminthinae*) 和跳鼠亚科 (*Dipodinae*), 首次使用 *Dipodoidea* 作为总科名称 (Weber, 1904)。此后, 跳

鼠总科作为一个独立的单系支被大多数学者所认可 (Wilson and Reeder, 2005; Fabre *et al.*, 2012; Michaux and Shenbrot, 2017), 但是, 在其亚科和属级水平上的系统关系则因研究方法不同而呈现出较大争议 (Lebedev *et al.*, 2013)。在早期的基于形态相似性的传统分类中, 多将跳鼠总科分为林跳鼠科 (包括蹶鼠和林跳鼠) 和跳鼠科 (所有荒漠跳鼠类) (王思博和杨赣源, 1983; 马勇等, 1987; 张荣祖, 1997)。在综合了雄性生殖器官形态、臼齿的冠状结构和听泡解剖结构的特征之后, Shenbrot (1992) 主张将跳鼠总科分为 4 个科: 五趾跳鼠科 (*Allactagidae*), 跳鼠科 (包括心颅跳鼠亚科 *Cardiocraniinae*、梳趾跳鼠亚科 *Paradipodinae* 和跳鼠亚科), 蹶鼠科 (*Sminthidae*) (包括蹶鼠亚科 *Sicistinae* 和长耳跳鼠亚科 *Euchoreutinae*) 和林跳鼠科。但基于染色体数据, Vorontsov 和 Malygina (1973) 提出了不同的看法, 他主张将跳鼠类群分为跳鼠科 (包括心颅跳鼠亚科、长耳跳鼠亚科、五趾跳鼠亚科 *Allactaginae* 和跳鼠亚科)、林跳鼠科和蹶鼠科。Lebedev 等 (2013) 基于 4 个核基因位点重建了跳鼠总科的系统发育关系, 支持了 Vorontsov 和 Malygina (1973) 的观点。因此, 3 科 6 亚科分类体系是目前国际上较为广泛接受的分类观点 (Lebedev *et al.*, 2013; Pisano *et al.*, 2015; Michaux and Shenbrot, 2017)。

2 蹶鼠科的研究概况与分类问题

对蹶鼠科 (*Sicistidae* 或 *Sminthidae*) 名称的使用, 不同学者持不同意见。一些欧美和中国的学者使用 *Sicistidae* (Wilson and Reeder, 2005; Smith 和解焱, 2009; Zhang *et al.*, 2013), 而大部分俄罗斯的学者使用 *Sminthidae* (Shenbrot *et al.*, 2008; Lebedev *et al.*, 2013; Pisano *et al.*, 2015; Michaux and Shenbrot, 2017)。使用 *Sicistidae* 的学者认为, *Sicista* Gray, 1827 的提出时间早于 *Sminthus* Nordmann, 1840, 因此 *Sicista* 是正确的属名; 因为《国际动物命名法规》第 67 条规定: “当两个属合并时, 其各自的模式种保持不变, 新形成的分类单元的有效名称为最早组成分类单元的有效名称”, 那么 *Sicistinae* 或 *Sicistidae* 自然就是有效的亚科名或科名 (Wilson and Reeder, 2005)。使用 *Sminthidae* 的学者则依据《国际动物命名法规》第 40.1 条规定 “当一个命名科级分类单元

的模式属名称被认为是另一个命名属名称的次定同物异名时, 这个被命名的科级分类单元的名称不能仅仅因此而被替换”, 尽管 *Sminthus* 是 *Sicista* 的次定同物异名, 但是 *Sminthinae* Brandt, 1855 却不应该被更新的 *Sicistinae* Allen, 1901 替换 (Lebedev *et al.*, 2013; Michaux and Shenbrot, 2017)。双方意见似乎都符合《国际动物命名法规》。但同样, 基于《国际动物命名法规》第 63 条关于科级分类单元载名模式的规定 “命名科级分类单元的载名模式为模式属; 科级分类单元的名称是基于模式属的”, 模式属 *Sicista* Gray, 1827 符合模式属优先法则, 是蹶鼠属有效的首异名, 因此, 我们接受蹶鼠科使用 *Sicistidae* 作为名称的观点。

蹶鼠属内各物种的外形比较相近, 其分类问题至今未能全部解决。国内对于蹶鼠的研究目前仍停留在野外调查中发现新的分布纪录, 没有进行过系统发育和种下分化的研究 (李思华和王逢桂, 1981; 于湘春等, 1989; 叶生荣和雷刚, 2010; 朴正吉, 2019)。目前较为认可的是, 中国分布有四种蹶鼠: 长尾蹶鼠 (*S. caudata*)、中国蹶鼠 (*S. concolor*)、天山蹶鼠 (*S. tianschanica*)、草原蹶鼠 (*S. subtilis*) (马勇等, 2012; 蒋志刚等, 2015; Michaux and Shenbrot, 2017)。基于 1 个线粒体基因和 10 个核基因构建的系统发育树, Lebedev 等 (2019) 将蹶鼠属分成五个支持率较高的支系——系统发育组 “*betulina*”、“*caucasica*”、“*caudata*”、“*tianschanica*” 和 “*concolor*”。长尾蹶鼠、中国蹶鼠和天山蹶鼠都各成形成一个高度分化的独立支系, 而草原蹶鼠则位于 “*betulina*” 组中。

天山蹶鼠, 过去被作为中国蹶鼠的一个亚种, 其模式产地位于新疆伊犁新源县的和布扎盖戈勒河谷, 主要分布在新疆天山山系的森林、沿河灌丛、亚高山草甸、山地草原 (马勇等, 1987)。整个蹶鼠属演化的系统发育分析显示, 天山蹶鼠位于最基部 (Cserkesz *et al.*, 2019; Lebedev *et al.*, 2019)。Sokolov 和 Kovalskaya (1990) 提出天山蹶鼠有 3 种染色体核型 “*Dzungarian*” ($2n = 34$), 分布在准噶尔阿拉套山、塔尔巴哈台山和萨吾尔山 “*Terskei*” ($2n = 32$), 分布在中天山和北天山 “*Talgar*” ($2n = 32$), 分布在跨伊犁阿拉套、准噶尔阿拉套山南部。Lebedev 等 (2021) 基于线粒体 *Cyt b* 基因、核基因 *BRCA1* 和 *IRBP* 对天山蹶鼠进行了系

统发育和分类研究, 结果表明, 天山蹶鼠是一个包含数个隐存种的种团, 可分为两个大的系统进化支: North 支和 South 支, *Cyt b* 的遗传距离在 13%。属于 North 支的类群在核型上为 “*Dzungarian*” 型, 与 Cserkesz 等 (2019) 描述的新种 *S. zhetysuica* 一致, 证实了该新种的有效性, 其模式产地在哈萨克斯坦的准噶尔阿拉套山 Kokcy 山谷。South 支则包含 4 个 *Cyt b* 遗传距离在 6% ~ 8% 的亚支 (S1 ~ S4)。S1 亚支的基因来自天山蹶鼠正模标本, 因此该亚支为指名类群, 主要分布在东天山; S2 亚支主要分布在北天山和中天山, 为 “*Terskei*” 核型, 描记为新种 *S. terskeica* (Lebedev *et al.*, 2021); S3 亚支主要分布在跨伊犁阿拉套, 为 “*Talgar*” 核型, 描记为新种 *S. talgarica* (Lebedev *et al.*, 2021)。S4 亚支仅有 1 号来自准噶尔阿拉套山东南的样本, 为 “*Talgar*” 核型, 其分类地位有待未来研究。由于 Lebedev 的采样主要位于哈萨克斯坦和吉尔吉斯斯坦境内, 对于我国分布的天山蹶鼠种团物种, 除分布于伊犁河上游最靠近模式产地区域的个体为真正的天山蹶鼠外, 其余地区如塔尔巴哈台山、准噶尔阿拉套山、博罗科努山的 “天山蹶鼠” 皆有待深入研究。

《世界哺乳动物手册》(Michaux and Shenbrot, 2017) 中指出, 分布于阿尔泰山及周边地区的蹶鼠有 3 种: 阿尔泰蹶鼠 (*S. napaea* Hollister, 1912)、灰蹶鼠 (*S. pseudonapaea* Strautman, 1949) 和草原蹶鼠。国内对阿尔泰山的蹶鼠种类未见有报道。Zhang 等 (2013) 报道了 1 号采自新疆白哈巴的蹶鼠样品, 当初鉴定为中国蹶鼠, GenBank 登录号为 JF835107。Cserkesz 等 (2019) 构建的系统发育树中, 该样品与灰蹶鼠聚为一支, 且该支的支持率较高 [ML 树的非参数自举检验值 (BP) 为 88, BI 树贝叶斯后验概率 (PP) 的支持率为 1.0], 他们认为该样品实际应为灰蹶鼠 *S. pseudonapaea*, 是该种在中国分布的新纪录。考虑到中国蹶鼠的分布区域在青藏高原东缘和东北缘, 与阿尔泰山区域有明显的地理阻隔, 因此, 我们同意 Cserkesz 等 (2019) 的观点。至于阿尔泰蹶鼠, 根据其以往采集点, 我们推测阿尔泰蹶鼠应分布在阿尔泰山以北区域, 灰蹶鼠应分布在阿尔泰山南坡区域 (Michaux and Shenbrot, 2017)。

蹶鼠分类中最大的问题是, 蹶鼠的野外种群密

度低、种群数量小，样本难以获得，无论是灰蹶鼠还是阿尔泰蹶鼠，都需要更多的基础调查和野外采样工作，才能对这两个物种的分布以及中国是否还分布有阿尔泰蹶鼠有更明确的认识。

马勇等 (1987) 在新疆木垒县沙漠边缘地区曾采到 1 只疑似新种的蹶鼠，其外形形态在蹶鼠属中比较特殊，已达到种间差异。但是我们近年来在当时的采集地开展过数次采集，都未再发现过，因此该种有待未来的调查研究。

3 五趾跳鼠亚科的研究概况与分类问题

一直以来，五趾跳鼠亚科的现存物种被归为 3 个属：(1) *Allactaga* Cuvier, 1836; (2) *Allactodipus* Kolesnikov, 1937; (3) *Pygeretmus* Gloger, 1841 (Wilson and Reeder, 2005; Shenbrot *et al.*, 2008)。 *Allactaga* 属下设 4 个亚属：(1) *Allactaga*，包括大五趾跳鼠 (*A. major*)、谢氏五趾跳鼠 (*A. severtzovi*)、维氏五趾跳鼠 (*A. vinogradovi*)、小五趾跳鼠 (*A. elater*)、霍氏五趾跳鼠 (*A. hotsoni*)、伊斯法罕五趾跳鼠 (*A. firouzi*)；(2) *Orientallactaga*，包括五趾跳鼠 (*A. sibirica*)、巨泡五趾跳鼠 (*A. bullata*)、巴里坤跳鼠 (*A. balikunica*)；(3) *Paralactaga*，包括约旦五趾跳鼠 (*A. euphratica*)、威廉五趾跳鼠 (*A. williamsi*)；(4) *Scarturus*，包括四趾跳鼠 (*A. tetradactyla*)。然而，通过基于分子标记的亚科内物种系统发育关系的构建，Lebedev 等 (2013) 发现传统的 *Allactaga* 属是一个并系群；大五趾跳鼠 (*A. major*) 和谢氏五趾跳鼠 (*A. severtzovi*) 构成一单系群，仍归入 *Allactaga* 属，与 *Allactodipus* 属互为姐妹群；亚属 *Orientallactaga* 提升为属，因此五趾跳鼠 *Orientallactaga sibirica*、巴里坤跳鼠 *Orientallactaga balikunica* 和巨泡五趾跳鼠 *Orientallactaga bullata* 的属名也相应改变；维氏五趾跳鼠和小五趾跳鼠被归入 *Microallactaga* 属，四趾跳鼠归入 *Scarturus* 属，霍氏五趾跳鼠、约旦五趾跳鼠和威廉五趾跳鼠归入 *Paralactaga* 属。Michaux 和 Shenbrot (2017) 认为，*Paralactaga*、*Scarturus*、*Microallactaga* 应合并为一个属，根据《国际动物命名法规》，*Paralactaga* Young, 1927 为 *Scarturus* Gloger, 1841 的次同物异名，因此 *Scarturus* 提升为属，包括 3 个亚属：*Paralactaga*、*Scarturus*、*Microallactaga*。

大部分的文献资料认为，中国分布有 2 属 6 种

五趾跳鼠亚科的物种 (蒋志刚等, 2015; Michaux and Shenbrot, 2017)，分别是大五趾跳鼠、小五趾跳鼠、五趾跳鼠、巴里坤跳鼠、巨泡五趾跳鼠和小地兔 (*Pygeretmus pumilio*)。然而，最近的分子研究表明，过去的五趾跳鼠和小五趾跳鼠内都存在着隐存种或至少存在一些分化极大的系统发育支 (Bannikova *et al.*, 2018; Cheng *et al.*, 2020)。Bannikova 等 (2018) 通过对小五趾跳鼠几乎全部分布区内样本的谱系地理学研究表明，过去的小五趾跳鼠包含了至少 3 个同域或部分同域分布的隐存种，中国北疆分布有其中的 North 支系和 South 支系。Cheng 等 (2020) 利用整合分类学的方法，通过对五趾跳鼠种团各大分布区、不同亚种的模式产地的采样以及从 GenBank 上获取的样品序列，并结合体型指标、头骨形态指标以及头骨图像照片等形态信息，将其分为 4 个种级水平的系统发育组：Ognevi 组、Altay 组、Bogda 组和 Sibirica 组。

对于大五趾跳鼠，有报道称其在塔城地区有分布 (Smith 和解焱, 2009)，据马勇等在新疆北部的考察记载，他们并没有采到过标本 (马勇等, 1987)；我们近年来在塔城地区也开展过采集，都未再发现过。此外，谢氏五趾跳鼠可能在新疆边境地区也有分布。考虑到大五趾跳鼠与谢氏五趾跳鼠的尾部形态近似，且谢氏五趾跳鼠也比五趾跳鼠体型要大，在没有比过大五趾跳鼠标本的情况下，过去是否将边境地区的谢氏五趾跳鼠错认为大五趾跳鼠也未可知。因此，中国是否分布有大五趾跳鼠、谢氏五趾跳鼠都有待未来的调查研究。

4 跳鼠亚科的研究概况与分类问题

跳鼠亚科广泛分布在古北界荒漠带地区，过去认为其有 5 个现存属 (Wilson and Reeder, 2005; Shenbrot *et al.*, 2008; Michaux and Shenbrot, 2017)。然而，Shenbrot 等 (2017) 描述了一个来自宁夏西吉县的新属新种——奇美跳鼠 (*Chimae-rodipus auritus*)。该新属在系统发育树上与羽尾跳鼠属 (*Stylodipus*) 关系最近 (BP = 100/PP = 1.0)；头骨形态上，听泡膨胀程度更小，脑颅后端特征又与羽尾跳鼠明显不同。根据 Shenbrot (2017) 的描述，单从形态上看，它是所有跳鼠亚科中一个近乎理想的祖先形态，但是其遗传上却是一个相对年轻的类群。此外，从它的整体身体外观看，奇美跳鼠的耳朵前折可盖住眼睛，更像一个五趾跳鼠亚科物

种而不是一个跳鼠亚科物种。这种分子和形态结果之间的差异,一方面可以解释为奇美跳鼠保留了原始的形态特征,另一方面是因为跳鼠亚科的高级阶元中存在大量的平行性特征 (Lebedev *et al.*, 2013)。奇美跳鼠的地理分布范围非常狭窄,仅局限在宁夏西吉县、甘肃会宁县、甘肃静宁县区域 (Shenbrot *et al.*, 2017)。

三趾跳鼠属 (*Dipus*) 广泛分布于亚洲内陆干旱区,是古北区分布范围最大的荒漠啮齿动物 (Cheng *et al.*, 2018)。三趾跳鼠属长期以来一直被认为是一单型属,但这一分类存有一定的问题。Shenbrot 等 (2008) 认为三趾跳鼠在头骨和毛色上的地理变异明显;但是在检视了东亚内陆地区的三趾跳鼠标本后,马勇等 (1987) 认为由于亚种的分布范围广且特征不稳定,形态度量大小和皮毛颜色有显著的季节性和年龄变化,甚至亚种内的变异程度有时候比亚种间还要大。基于系统发育分析和形态数据的分析结果,Cheng 等 (2018) 对 *Dipus* 进行了分类厘定,将亚种 *D. s. deasyi* 提升为种,整个 *Dipus* 被分为两个种,包括 4 个系统发育组: *D. deasyi* (Deasyi 组) 和 *D. sagitta* (Sagitta 组、Sowerbyi 组、Turanicus 组)。鉴于 *Dipus deasyi* 模式产地在新疆塔里木盆地,我们将该物种的中文名称命名为塔里木跳鼠。而新的 *D. sagitta* 内各系统发育组的分类地位有待更多的形态数据和基因组数据加入进行验证。

羽尾跳鼠属内有 3 个物种,分别是蒙古羽尾跳鼠 *Stylodipus andrewsi* Allen, 1925、羽尾跳鼠 *Stylodipus telum* Lichtenstein, 1823 和准噶尔羽尾跳鼠 *Stylodipus sungorus* Sokolov and Shenbrot, 1987 (Michaux and Shenbrot, 2017)。虽然准噶尔羽尾跳鼠的建立时间不长,但是基于 DNA 的分析显示,羽尾跳鼠和准噶尔羽尾跳鼠为姐妹种 (Pisano *et al.*, 2015; Shenbrot *et al.*, 2017)。过去认为,分布在我国内蒙古、甘肃、宁夏等地区的为蒙古羽尾跳鼠,分布在北疆的为羽尾跳鼠 (Smith 和解焱, 2009; 蒋志刚等, 2015)。然而,我们在 2018 年于古尔班通古特沙漠内部抓获的羽尾跳鼠样品中,GenBank 登录号为 MN979747 的样品经建树分析发现其应为准噶尔羽尾跳鼠。《世界哺乳动物手册》(Michaux and Shenbrot, 2017) 中提到,准噶尔羽尾跳鼠分布在蒙古国西南部的准噶尔戈壁和中国新疆东北部,因为动物区系的连续性,新疆准噶尔盆地内部有准噶尔羽尾跳鼠的分布完全有可能。

5 中国跳鼠总科分类名录

通过上述订正,跳鼠总科中国种类在 Wilson 和 Reeder (2005) 基础上,除大五趾跳鼠在我国的分布存疑,其他物种结合最新文献和研究的基础上,对五趾跳鼠亚科物种的属名进行了调整,将三趾跳鼠属中的努日亚种提升为种,增加灰蹶鼠、准噶尔羽尾跳鼠、奇美跳鼠,跳鼠总科在中国有 3 科 6 亚科 12 属 22 种,其分类名录如下。

蹶鼠科 (Sicistidae)

蹶鼠亚科 (Sicistinae)

蹶鼠属 (*Sicista*)

- (1) 天山蹶鼠 *Sicista tianschanica* (Salensky, 1903)
- (2) 中华蹶鼠 *Sicista concolor* (Büchner, 1892)
- (3) 长尾蹶鼠 *Sicista caudata* Thomas, 1907
- (4) 草原蹶鼠 *Sicista subtilis* (Pallas, 1779)
- (5) 灰蹶鼠 *Sicista pseudonapaea* Strautman, 1949

林跳鼠科 (Zapodidae)

林跳鼠亚科 (Zapodinae)

林跳鼠属 (*Eozapus*)

- (6) 四川林跳鼠 *Eozapus setchuanus* Pousargues, 1896

跳鼠科 (Dipodidae)

心颅跳鼠亚科 (Cardiocraniinae)

五趾心颅跳鼠属 (*Cardiocranius*)

- (7) 五趾心颅跳鼠 *Cardiocranium paradoxus* Satunin, 1903
三趾心颅跳鼠属 (*Salpingotus*)
(8) 三趾心颅跳鼠 *Salpingotus kozlovi* Vinogradov, 1922
(9) 肥尾心颅跳鼠 *Salpingotus crassicauda* Vinogradov, 1924
长耳跳鼠亚科 (*Euchoreutinae*)
长耳跳鼠属 (*Euchoreutes*)
(10) 长耳跳鼠 *Euchoreutes naso* Sclater, 1891
五趾跳鼠亚科 (*Allactaginae*)
五趾跳鼠属 (*Allactaga*)
(11) 大五趾跳鼠 *Allactaga major* (Kerr, 1792)
东方五趾跳鼠属 (*Orientallactaga*)
(12) 五趾跳鼠 *Orientallactaga sibirica* (Forster, 1778)
(13) 巨泡五趾跳鼠 *Orientallactaga bullata* (Allen, 1925)
(14) 巴里坤跳鼠 *Orientallactaga balikunica* (Xia and Fang, 1964)
小五趾跳鼠属 (*Scarturus*)
(15) 小五趾跳鼠 *Scarturus elater* (Lichtenstein, 1825)
肥尾跳鼠属 (*Pygeretmus*)
(16) 小地兔 *Pygeretmus pumilio* (Kerr, 1792)
跳鼠亚科 (*Dipodinae*)
三趾跳鼠属 (*Dipus*)
(17) 三趾跳鼠 *Dipus sagitta* (Pallas, 1773)
(18) 塔里木跳鼠 *Dipus deasyi* Barrett-Hamilton, 1900
羽尾跳鼠属 (*Stylodipus*)
(19) 蒙古羽尾跳鼠 *Stylodipus andrewsi* Allen, 1925
(20) 准噶尔羽尾跳鼠 *Stylodipus sungorus* Sokolov & Shenbrot, 1987
(21) 羽尾跳鼠 *Stylodipus telum* (Lichtenstein, 1823)
奇美跳鼠属 (*Chimaerodipus*)
(22) 奇美跳鼠 *Chimaerodipus auratus* Shenbrot et al., 2017

6 中国跳鼠总科的研究展望

尽管中国跳鼠总科分类工作经历了历代学者的努力,取得了不少成就,但是我们对本底资源的调查研究依然非常薄弱,对动物标本的采集和制作远远不够。尤其是边远地区的采集调查,对发现中国物种多样性和修正历史上的分类鉴定错误非常重要。

另一方面,啮齿动物由于其不讨喜的外形以及自然疫源疾病的携带者,给人类的印象往往是负面的;同时,一些常见的啮齿动物如大家鼠,繁殖力

强,种群数量庞大,这些导致研究者对啮齿动物的保护问题几乎少有提及。但是,对于跳鼠,特别是蹶鼠物种而言,其冬季冬眠时间长,夏季繁殖期短,生育能力弱,野外种群数量非常稀少。同时,荒漠跳鼠生境受人为影响改变时,往往对局部种群有极大的威胁。许多馆藏标本的采集地如今都已经变成牧场、农田、工厂、矿场;即使远离城镇几十千米的地方,采集的数量也远远不及历史记载。因此,针对跳鼠重点类群和部分类群的特殊遗传群体的生态保护工作有待重视。

7 中国跳鼠总科物种检索表

1. a. 形似小家鼠;尾较长,约为体长的 1.5 倍,尾端无毛簇;耳小,耳基部不呈管状;后肢长约为前肢长的 2 倍左右;后足具 5 趾,中间 3 趾的蹠骨不愈合,二侧趾正常,后足长小于头体长的 1/3;听泡不膨大;生活于森林、灌丛、草甸等较湿润的地区 2

- b. 头大, 吻短而阔, 眼大, 明显向前向上倾斜; 尾长, 一般超过体长, 尾端多形成有黑白色长毛构成的尾簇, 或在基部因脂肪堆积而肥大; 耳壳大, 基部两侧连接呈管状; 后肢特别发达, 善跳跃, 后肢长约为前肢长的 4~5 倍; 后足长大于头体长的 40%, 蹠骨多愈合成炮骨, 后足的二侧趾退化或缺失; 听泡多有膨大; 生活于各种类型的荒漠、半荒漠、荒漠草原等干旱地区 …… 7 跳鼠科 Dipodidae
2. a. 后肢长较短, 后足长短于颅全长, 不适于跳跃运动; 顶尖骨宽仅为长的 2 倍左右; 腭骨后缘中部突出, 并远超过臼齿后缘之连线, 臼齿咀嚼面具齿突结构; 上门齿黄色无纵沟 …… 3 蹶鼠科 Sicistidae, 蹶鼠亚科 Sicistinae, 蹶鼠属 *Sicista*
- b. 后肢较长, 长后足明显长于颅全长, 适应跳跃运动; 顶尖骨宽为长的 3~4 倍; 腭骨后缘中部略突出, 其位置仅略超过臼齿后缘之连线, 臼齿咀嚼面无齿突结构; 上门齿红色具纵沟 …… 林跳鼠科 Zapodidae, 林跳鼠亚科 Zapodinae, 林跳鼠属 *Eozapus*, 四川林跳鼠 *Eozapus setchuanus* 单型属, 主要分布在青藏高原东北部、东部。
3. a. 体背中脊部有黑色或红褐色条纹; 尾长较短, 仅比体长长 1/3 左右; 毛色从前部浅灰白色过渡到后部的深灰或棕灰色, 条纹两侧具条带状的浅色毛区, 体背两侧的后部有暗纹, 与前部有明显区别; 阴茎头表面均匀地覆盖着小角刺, 阴茎头顶端的褶皱中突出一个角质刺 …… 草原蹶鼠 *Sicista subtilis* 主要分布在新疆北部的塔城地区。
- b. 体背中脊部没有深色条纹; 尾长较长, 尾长为体长的 1.5 倍左右 …… 4
4. a. 阴茎头表面覆盖的小角刺有大有小, 往两侧角刺变大, 阴茎头顶端的褶皱中突出两个非常大的角质刺; 体背毛色一般呈灰色, 后部分偶有棕色 …… 灰蹶鼠 *Sicista pseudonapaea* 主要分布在新疆北部中哈边境附近的阿尔泰山南侧。
- b. 阴茎头只有小型的角质刺, 阴茎头顶端的褶皱中无角质刺; 整个体背毛单色, 以棕黄色或暗黄褐色的较暗色调为主 …… 5
5. a. 尾长超过头体长的 1.6 倍; 背毛亮黄锈色 …… 长尾蹶鼠 *Sicista caudata* 主要分布在东北地区的长白山及临近地区。
- b. 尾长不超过头体长的 1.5 倍 …… 6
6. a. 背毛稻草黄灰色, 胁部较淡, 颈和喉白色 …… 天山蹶鼠 *Sicista tianschanica* 主要分布在新疆的天山山脉。
- b. 背毛暗黄褐色, 夹杂有黑色毛 …… 中国蹶鼠 *Sicista concolor* 主要分布在青藏高原东北部和东部。
7. a. 耳朵极大, 长度约达头体长的一半; 眶间最狭处在额骨中部 …… 长耳跳鼠亚科 Euchoreutinae, 长耳跳鼠属 *Euchoreutes*, 长耳跳鼠 *Euchoreutes naso* 单型属, 主要分布在新疆南部塔里木盆地、东部伊吾地区, 青海柴达木盆地, 甘肃河西走廊, 内蒙古中西部。
- b. 耳朵较小, 其长度仅比头略长或更短; 眶间最狭处在额骨前部, 靠近颧弓的垂直分支处 …… 8
8. a. 体型小, 头体长小于 70 mm, 耳短, 前翻仅到眼; 头骨的乳突十分膨大, 后头宽超过颧宽, 枕骨大孔开口在脑颅骨的腹面, 被听泡环绕 …… 9 心颅跳鼠亚科 Cardiocraniinae
- b. 体型较大, 体长远大于 70 mm, 耳长, 前翻可遮眼或达到或超过鼻端; 头骨的乳突不十分膨大, 后头宽不大于颧宽, 枕骨大孔开口于脑颅骨的后侧面, 不被听泡所环绕 …… 11
9. a. 后足具 5 趾; 上门齿唇面具一条纵沟; 尾长不及头体长的 1.5 倍; 颧弓中部下缘无伸向斜后方的凸起 …… 五趾心颅跳鼠属 *Cardiocranius* 五趾心颅跳鼠 *Cardiocranius paradoxus* 单型属, 分布区狭小, 零星分布在甘肃、新疆北部、宁夏、内蒙古的荒漠地区。
- b. 后足具 3 趾; 上门齿唇面无纵沟; 尾长大约是头体长的 2 倍; 颧弓中部下缘有一个伸向斜后方的凸起 …… 10 三趾心颅跳鼠属 *Salpingotus*
10. a. 尾细长, 大于 100 mm; 尾近基部没有明显肥大; 尾轴全部覆有稠密短毛和稀疏的长毛, 尾端有笔状束毛, 形成毛簇; 颧弓下突较长, 末端尖细, 呈弯刀状 …… 三趾心颅跳鼠 *Salpingotus kozlovi* 分布区极窄, 零星分布于新疆、甘肃、内蒙古的荒漠地区。

- b. 尾较粗短, 小于 100 mm; 尾前半部或 1/3 处具十分肥大的脂肪积聚部位; 尾全部覆有短毛, 仅尾梢较长, 尾端无笔状束毛; 颞弓下突短钝, 不呈弯刀状…………… 肥尾心颅跳鼠 *Salpingotus crassicauda* 分布区极窄, 零星分布于新疆北部、甘肃的少数地区。
11. a. 后肢具 5 趾, 第 1/5 趾短小, 中间 3 趾长; 耳长, 接近等于或长于颅全长; 上门齿向前倾斜, 其唇面不向内弯或弯不到鼻骨先端; 门齿唇面不具纵沟, 舌面无明显的突起…………… 12 五趾跳鼠亚科 Allactaginae
- b. 后肢具 3 趾, 第 1/5 趾完全消失; 耳短, 接近颅全长的一半; 上门齿与上颌骨腹面垂直, 其唇面明显向内弯过鼻骨先端; 门齿唇面具纵沟, 舌面近基部有明显的齿突…………… 17 跳鼠亚科 Dipodinae
12. a. 耳较短, 前翻不达鼻端, 其长不大于 30 mm; 上颌只有 3 枚臼齿, 前臼齿缺失, 未经磨损的第一上臼齿咀嚼面的外侧只有 3 个明显的突起…………… 肥尾跳鼠属 *Pygeretmus* 小地兔 *Pygeretmus pumilio* 主要分布于新疆北部地区。
- b. 耳较长, 向前翻抵达或超出鼻端, 其长大于 30mm; 上颌有 3 枚臼齿, 1 枚前臼齿, 未经磨损的第一上臼齿咀嚼面的外侧有 4 个明显的突起…………… 13
13. a. 小型, 头体长小于 115 mm, 头骨形状相对地短而宽, 颅全长小于 30 mm…………… 小五趾跳鼠属 *Scarturus*, 小五趾跳鼠 *Scarturus elater* 主要分布于新疆北部地区。
- b. 大型, 头体长大于 115 mm, 头骨形状相对地狭长, 颅全长大于 30 mm…………… 14
14. a. 体型较大, 头体长大于 190 mm; 尾长大于 230 mm, 尾部毛簇呈黑白两段…………… 五趾跳鼠属 *Allactaga* 大五趾跳鼠 *Allactaga major* 可能分布于新疆北部塔城地区极靠近中哈边境的区域。
- b. 体型较小, 头体长小于 180 mm; 尾长小于 230 mm, 尾部毛簇呈白黑白三段…………… 15 东方五趾跳鼠属 *Orientalactaga*
15. a. 颅全长大于 35 mm; 后足长一般大于 65 mm; 听泡不膨胀, 两听泡的内前段相距较远, 听泡长为颅基长的 1/5 ~ 1/4 左右; 上门齿向前倾斜的角度较大…………… 五趾跳鼠 *Orientalactaga sibirica* 广泛分布于除新疆南部塔里木盆地之外的广大内陆干旱区。
- b. 颅全长小于 35 mm; 听泡膨胀, 其内前端几相接触; 上门齿不明显前斜…………… 16
16. a. 尾簇末端基部呈现狭窄的黑线…………… 巴里坤跳鼠 *Orientalactaga balikunica* 主要分布于新疆东部的巴里坤、伊吾地区, 甘肃马鬃山地区, 延伸至蒙古国西南部。
- b. 尾簇末端基部呈现宽的白色中线…………… 巨泡五趾跳鼠 *Orientalactaga bullata* 主要分布于内蒙古中西部, 甘肃河西走廊、马鬃山地区, 新疆东部少数地区, 延伸至蒙古国。
17. a. 上门齿唇面珐琅质黄色…………… 18 三趾跳鼠属 *Dipus*
- b. 上门齿唇面珐琅质白色…………… 19
18. a. 体背毛色较深, 呈暗棕褐色到沙棕色; 尾长通常不超过头体长的 140%; 第一上臼齿内外侧各呈现 2 个钝凸角和内外上下 4 个齿叶…………… 三趾跳鼠 *Dipus sagitta* 主要分布于新疆北部、东部, 柴达木盆地北部、东部, 甘肃, 宁夏, 内蒙古, 陕西北部的荒漠区。
- b. 体背毛色较浅, 呈沙土黄色甚至更浅; 尾长通常超过头体长的 140%; 第一上臼齿外侧呈现 3 个钝凸角和内外上下 5 个齿叶…………… 塔里木跳鼠 *Dipus deasyi* 主要分布于新疆南部塔里木盆地, 青海柴达木盆地西部、南部。
19. a. 尾末梢有黑白或棕白色毛簇; 耳朵长, 向前可完全覆盖眼睛, 结束于眼睛前缘到鼻尖的中距离…………… 奇美跳鼠属 *Chimerodipus* 奇美跳鼠 *Chimerodipus auratus* 仅局限分布于宁夏西吉县, 甘肃省会宁县、静宁县区域。
- b. 尾末梢没有黑白或棕白色毛簇; 耳朵短, 向前弯折不完全遮住眼睛…………… 20 羽尾跳鼠属 *Stylodipus*
20. a. 小的上前臼齿存在; 听泡大…………… 蒙古羽尾跳鼠 *Stylodipus andrewsi* 主要分布于内蒙古中部, 甘肃东部, 宁夏, 陕西北部。
- b. 上前臼齿缺失; 听泡小…………… 21

21. a. 后足长通常小于 55 mm; 耳后无白斑或白斑不明显 羽尾跳鼠 *Stylodipus telum* 分布于新疆北部中哈边境区域。
- b. 后足长通常大于 55 mm; 耳后有白斑 准噶尔羽尾跳鼠 *Stylodipus sungorus* 分布于新疆北部、东部。

参考文献:

- Bannikova A, Lebedev V, Dubrovskaya A, Solovyeva E, Moskalenko V, Kryštufek B, Hutterer R, Bykova E, Zhumabekova B, Rogovin K, Shenbrot G. 2018. Genetic evidence for several cryptic species within the *Scarturus elater* species complex (Rodentia: Dipodoidea): when cryptic species are really cryptic. *Biological Journal of the Linnean Society*, **126** (1): 16–39.
- Cheng J L, Xia L, Feijó A, Shenbrot G, Wen Z X, Ge D Y, Lu L, Yang Q S. 2020. Phylogeny, taxonomic reassessment and ‘ecomorph’ relationship of the *Orientallactaga sibirica* complex (Rodentia: Dipodidae: Allactaginae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. DOI: 10.1093/zoolinnean/zlaa/02/5907638
- Cheng J L, Ge D Y, Xia L, Wen Z X, Zhang Q, Lu L, Yang Q S. 2018. Phylogeny and taxonomic reassessment of jerboa, *Dipus* (Rodentia, Dipodinae), in inland Asia. *Zoologica Scripta*, **47** (6): 630–644.
- Cserkesz T, Fulop A, Almerikova S, Kondor T, Laczko L, Sramko G. 2019. Phylogenetic and morphological analysis of birch mice (Genus *Sicista*, Family Sminthidae, Rodentia) in the Kazak Cradle with description of a new species. *Journal of Mammalian Evolution*, **26** (1): 147–163.
- Fabre P H, Hautier L, Dimitrov D, Douzery E J. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, **12** (1): 88.
- Fischerv W. 1817. *Adversarium Zoologorum Fasciculus primus. Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 357–424.
- Lebedev V, Bannikova A, Pages M, Pisano J, Michaux J, Shenbrot G. 2013. Molecular phylogeny and systematics of Dipodoidea: a test of morphology-based hypotheses. *Zoologica Scripta*, **42** (3): 231–249.
- Lebedev V, Rusin M, Zemlemerova E, Matrosova V, Bannikova A, Kovalskaya Y, Tesakov A. 2019. Phylogeny and evolutionary history of birch mice *Sicista* Griffith, 1827 (Sminthidae, Rodentia): Implications from a multigene study. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **57** (3): 695–709.
- Lebedev V, Kovalskaya Y, Solovyeva E, Zemlemerova E, Bannikova A, Rusin M, Matrosova V. 2021. Molecular systematics of the *Sicista tianschanica* species complex: a contribution from historical DNA analysis. *PeerJ*, 9: e10759.
- Michaux J, Shenbrot G. 2017. Family Dipodidae (Jerboas). *Handbook of the Mammals of the World*, 7. *Rodents II*. Barcelona: Lynx Edicions in association with Conservation International and IUCN.
- Pisano J, Condamine F, Lebedev V, Bannikova A, Quere J, Shenbrot G, Pages M, Michaux J. 2015. Out of Himalaya: the impact of past Asian environmental changes on the evolutionary and biogeographical history of Dipodoidea (Rodentia). *Journal of Biogeography*, **42** (5): 856–870.
- Shenbrot G. 1992. A cladistic approach to the analysis of phylogenetic relationships among dipodid rodents (Rodentia; Dipodoidea). *Archives of the Zoological Museum of Moscow State University*, **29**: 176–200.
- Shenbrot G, Sokolov V, Heptner V, Koval'skaya Y. 2008. *Mammals of Russia and adjacent regions: jerboas*. New Delhi: Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd.
- Shenbrot G, Bannikova A, Giraudoux P, Quere J, Raoul F, Lebedev V. 2017. A new recent genus and species of three-toed jerboas (Rodentia: Dipodinae) from China: A living fossil? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **55** (4): 356–368.
- Sokolov V, Kovalskaya Y. 1990. Karyotypes of birch mice (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) in the northern Tien-Shan and Sikhotealin. *Zoologicheskii Zhurnal*, **69**: 152–157.
- Vorontsov N, Malygina N. 1973. Karyological studies in jerboas and birch mice (Dipodoidea, Rodentia, Mammalia). *Caryologia*, **26** (2): 193–212.
- Waterhouse G. 1842. Observations on the Rodentia. *The Annals and Magazine of Natural History; Zoology, Botany, and Geology*, 10: 197–203.
- Weber M. 1904. Die säugetiere. Einführung in die anatomie und systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena: G. Fischer.
- Wilson D, Reeder D. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. JHU Press.
- Zhang Q, Xia L, Kimura Y, Shenbrot G, Zhang Z, Ge D, Yang Q. 2013. Tracing the origin and diversification of Dipodoidea (Order: Rodentia): Evidence from fossil record and molecular phylogeny. *Evolutionary Biology*, **40** (1): 32–44.
- Smith A, 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 马勇, 王逢桂, 金善科, 李思华. 1987. 新疆北部地区啮齿动物的分类和分布. 北京: 科学出版社.
- 马勇, 杨奇森, 周立志. 2012. 啮齿动物分类学与地理分布. 见: 郑智民, 姜志宽, 陈安国 主编. 啮齿动物学. 上海: 上海交通大学出版社.
- 于湘春, 金炳默, 任秀学, 柳华洙. 1989. 延边地区林区首次发现的中国蹶鼠. 延边医学院学报, (2): 138.
- 王思博, 杨赣源. 1983. 新疆啮齿动物志. 乌鲁木齐: 新疆人民出版社.
- 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.
- 叶生荣, 雷刚. 2010. 新疆呼图壁县发现天山蹶鼠. 地方病通报, **25** (1): 24.
- 李思华, 王逢桂. 1981. 草原蹶鼠 *Sicista subtilis* Pallas 在我国首次发现. 动物分类学报, (4): 354.
- 朴正吉. 2019. 温顺的长尾蹶鼠. 森林与人类 (5): 94–99.
- 张荣祖. 1997. 中国哺乳动物分布. 北京: 中国林业出版社.
- 蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建. 2015. 中国哺乳动物多样性及地理分布. 北京: 科学出版社.