



反刍家畜高海拔低氧适应性性状的鉴定研究 现状与展望

万星, 刘雅婧, 黄家辉, 吕锋骅*

中国农业大学动物科学技术学院, 北京 100193

* 联系人, E-mail: lvfenghua@cau.edu.cn

收稿日期: 2023-01-21; 接受日期: 2023-04-06; 网络版发表日期: 2023-06-12

国家重点研发计划(批准号: 2021YFD1200900)和国家自然科学基金(批准号: 31972527, 32061133010, U21A20246)资助

摘要 适应性性状是指生物体为应对某种环境所演化出的特定表型性状。在高海拔环境条件下, 氧气成为影响生物生存的最主要环境因子。世居高原的生物(牦牛)在长期的演化过程中, 生物体演化出适应于高海拔低氧的适应性性状。与人类生产、生活密切相关的反刍家畜(绵羊、山羊、牛)在短期内(约3000~5000年)同样适应了高海拔低氧环境, 并形成适应性性状。本文综述了反刍家畜高海拔低氧适应性的性状以及各性状的鉴定方法, 比较了传统与基于信息技术的高通量鉴定方法, 并展望了精准适应性表型鉴定方法下的高海拔低氧适应性性状遗传机制解析, 以期对未来高海拔地区品种改良和品种选育奠定基础。

关键词 反刍家畜, 高海拔低氧适应性, 性状, 鉴定方法

生物为适应不同生态环境演化出与各生态环境相匹配的表型性状。低氧是高海拔地区的关键环境因素, 与温度、光照、降水等气候因子共同塑造了不同的区域环境, 并对分布于高海拔地区的物种形成了自然选择压力, 导致物种适应性表型的形成。高海拔环境对脊椎动物适应性最主要的影响是氧分压的下降导致有氧代谢速率的变化, 改变了有机体的氧气内稳态^[1,2]。

高海拔地区的反刍家畜为当地居民提供重要的生活和生产物资。其在低氧、低温、食物匮乏和强紫外线辐射等极端环境中生存。长期自然选择作用下, 高海拔家畜在表型、生理、代谢等方面演化出适应性特征, 如绵羊(*Ovis aries*)体型大小变化、牛的代谢速率

变化、初生羔羊肺循环变化等^[3~5]。近年基于基因组、转录组等组学技术, 通过比较不同海拔群体的基因组构成和转录表达差异, 鉴定到大量高海拔适应性相关的候选基因, 其中最显著的是HIF通路相关基因^[2]。由于适应性性状的复杂性, 尤其是对大家畜(绵羊、猪、牛等), 定量测定适应性性状和构建遗传资源群体的困难, 阻碍对其相关表型性状的获取, 甚至由于组学数据获取的便利性, 忽略了对高海拔环境相关适应性性状的精确鉴定。

随着研究的深入, 发现仅利用组学方法提出的科学假说难以给出合理解释, 导致目前高海拔适应性机制大部分认识仍停留在科学假说水平。因此, 如何进

引用格式: 万星, 刘雅婧, 黄家辉, 等. 反刍家畜高海拔低氧适应性性状的鉴定研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 964–980
Wan X, Liu Y J, Huang J H, et al. Identification methods for high-altitude adaptation of phenotypes in ruminant livestock: status and prospect (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2023, 53: 964–980, doi: 10.1360/SSV-2022-0291

一步验证适应的机制, 阐述高海拔低氧适应性演化规律是当务之急. 长期生存于高海拔环境的哺乳动物相较于其低海拔同类群体, 在呼吸系统(respiratory)、心血管(cardiovascular)和代谢(metabolism)方面表现出一系列适应性表型特征. 尽管在不同物种间, 甚至不同种群间高海拔适应性表型呈现差异, 如相比安第斯山脉人群, 西藏人群有更高的静通气量(resting ventilation)、更高的缺氧性通气反应(hypoxic ventilatory response)等^[6], 但哺乳动物应对低氧环境的适应有相似的响应模式, 即改变与氧气递送和氧气代谢相关特征^[1,2,7]. 自然选择作用下, 任何与氧气递送和氧气代谢相关特征的微小适应性在足够长的时间尺度下都有可能被固定, 并成为群体的优势成分. 因此如何精确地鉴定表型性状将成为解析适应性、追溯适应性机制演化规律的关键. 本文以反刍家畜为例, 围绕氧气吸入、转运和代谢过程中主要的步骤——肺通气量(pulmonary ventilation)、肺部氧气扩散(pulmonary O₂ diffusion)、氧气循环(circulatory O₂ delivery)、氧气向组织扩散(tissue O₂ diffusion)和线粒体氧利用(mitochondrial O₂ utilization)——综述与之相关的适应性性状, 以期为后续研究提供参考.

1 反刍家畜高海拔低氧适应性性状定义

高海拔地区相较于平原地区气候更恶劣, 具有低氧、低温、强紫外线等极端环境特点, 对动物生存具有极大挑战^[6,8]. 气压降低导致吸入氧气张力和氧气利用率下降是高海拔动物缺氧的主要原因. 通常将海拔大于2500 m以上的地区定义为高海拔地区, 世界范围内主要包括青藏高原、南美安第斯高原和东非高原. 高海拔低氧适应又称低氧习服, 指生物暴露在高海拔、低压、低氧环境下, 缺氧症状逐渐减轻甚至消失的过程. 以青藏高原为例, 约3600~4500年前, 人类定居青藏高原后开始利用家养动物, 以反刍家畜为主的家养动物逐渐替代野生动物, 成为主要的生活和生产物质^[9]. 反刍家畜经过长时间的高原习服, 形态、生理生化指标等性状都出现了不同程度的改变以适应高海拔低氧环境, 主要体现在两个方面^[10]: (i) 降低总代谢率; (ii) 提高氧供应, 其涉及的性状主要与氧气摄入、运输以及代谢有关, 包括肺部容积增加、通气量上升、血液流量变化、心率变化、独特的肠道微生物群

落构成以及基础代谢率改变等(图1).

适应于高海拔低氧环境的反刍家畜因其表型可塑性、遗传背景和群体历史差异演化出不同的适应机制与不同的适应性表型特征, 尤其是分布于青藏高原的牦牛(*Bos grunniens*). 牦牛的驯化祖先野牦牛(*Bos mutus*)长期生存于青藏高原^[11], 人类到达高原后驯化了野牦牛; 而山羊(*Capra hircus*)、绵羊和牛(*Bos taurus*)均是在低海拔地区驯化后, 随着人类的迁徙扩散至高海拔地区^[12~14](图2), 二者适应时间尺度上存在显著差异, 可能形成不同的适应性特征.

1.1 绵羊和山羊高海拔低氧适应性性状

绵羊和山羊是最早随人类上高原的家养动物, 约7000年前从驯化中心扩散至亚洲东部和非洲, 并逐渐随着人类定居高原^[12,15]. 对西藏腹地及青藏高原边缘地区考古点发掘, 发现了大量的绵羊和山羊骨骼, 首次将人类及反刍家畜定居西藏的时间推定在约3600年前^[16], 随后的遗传学研究结果与考古学的证据高度吻合^[17]. 在约3000年的时间内, 绵羊和山羊逐渐演化出适应高海拔环境的性状, 主要体现在组织解剖学、生理生化和肠道微生物构成等方面(表1).

(1) 形态学和代谢适应性性状. 关于羊形态学和代谢性状如何适应高海拔环境的研究较少, 仅有的关于形态学方面的报道来自于王玉萍^[49], 但该研究提出体重、体长、体高较小是适应高海拔环境的假设与牦牛等研究不符, 也与贝格曼法则(Bergmann's rule)不一致. 高海拔地区除低氧限制因素外, 也面临着低温、大风等环境所导致的失温, 而大体型相对小体型更有利于维持体温. 所以体型特征是否与适应性相关还有待于进一步验证.

羊是否存在代谢途径的性状适应高海拔环境还未见报道. 代谢速率的变化改变对氧气的需求, 同时也会改变能量的需求与产热. 高海拔环境的羊体内是否存在代谢速率降低、氧气需求降低与能量需求之间平衡的问题有待深入研究.

(2) 组织解剖学表型性状. 羊适应高海拔环境组织学特征体现在两个方面, 第一是以肺为主的呼吸系统, 通过提高氧气的供给适应高海拔. 通过比较生活在海拔4500 m的藏绵羊和平原地区的小尾寒羊肺泡特征, 发现藏绵羊的肺泡更小更多, 肺泡隔厚度较厚^[22,50], 且生活在高海拔的藏绵羊肺弹性纤维更粗^[51], 藏羊的肺

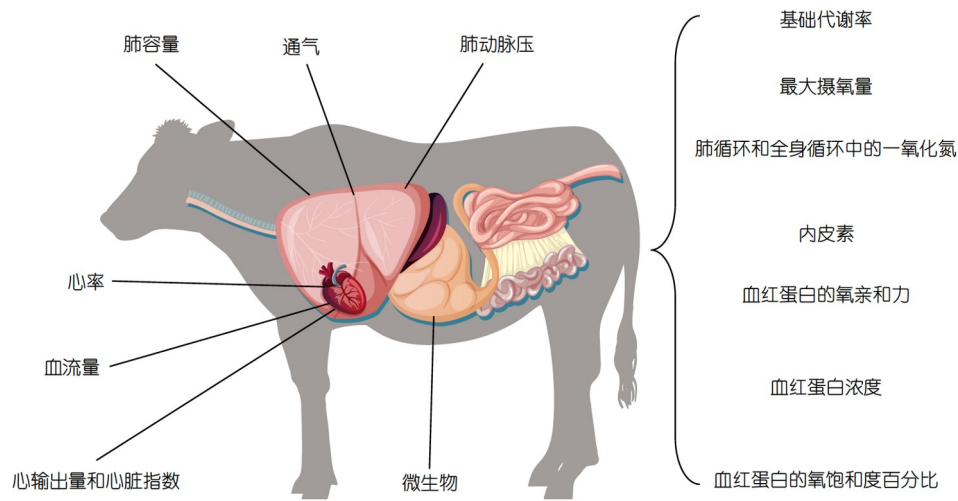


图 1 反刍家畜高海拔适应性的潜在机制

Figure 1 Potential mechanisms of high-altitude adaptation in ruminants

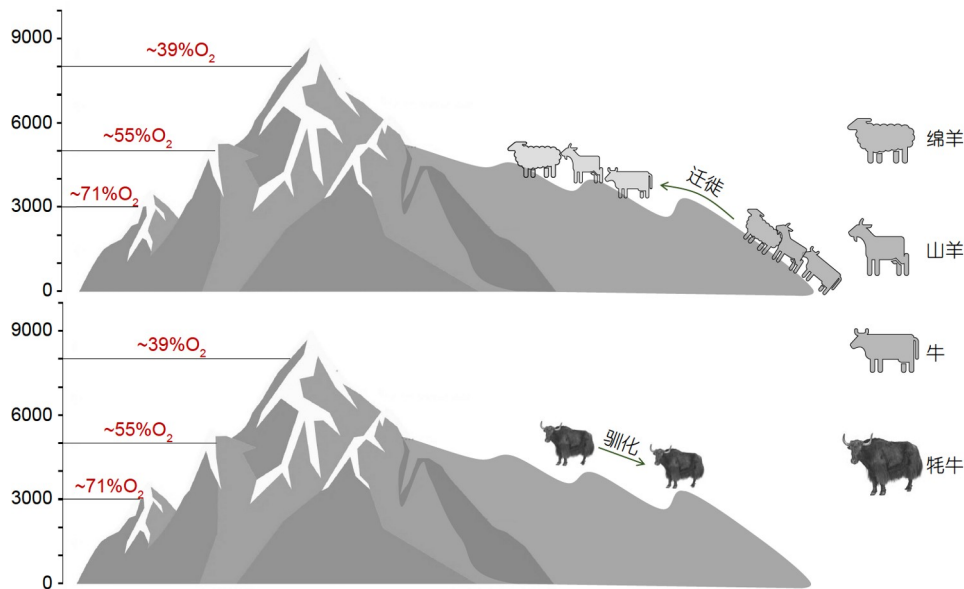


图 2 高海拔不同反刍家畜来源

Figure 2 Different sources of domesticated ruminant animals at high altitudes

脏背膜厚度和终末细支气管的平滑肌厚度显著大于小尾寒羊^[20]。上述特征与其他高原哺乳适应性性状一致, 通过改变肺通气量和肺部氧气扩散效率提高氧气供给, 补偿氧分压降低引起的氧气不足^[52,53]。第二是以心脏为主的血液运输系统, 通过提升血液运输能力和毛细血管与组织间的氧气交换能力, 增加氧气量, 补偿氧气不足。这方面仅有的研究来自对藏羊心肌及其传

导系的观察, 随着海拔高度上升, 藏羊的心肌毛细血管密度^[54]和窦房结体积增大^[55]。

(3) 生理表型性状。人类和高原模式生物(如鹿鼠(*Peromyscus maniculatus*))研究表明, 生理性状的变化可能是适应高海拔环境的最主要途径^[56]。生理性状的变化贯穿氧气连续运输传递过程, 且适应性性状存在种间和种内多样性, 比如生活在不同高原的人群演化出

表 1 反刍家畜高海拔低氧适应性性状
Table 1 Phenotypes adapted to high-altitude environments in ruminant livestock

物种	形态学性状	组织解剖学性状					生理生化表型性状	肠道微生物	参考文献
		心脏	肺	睾丸	脑	皮肤			
高原地区羊	—	心室厚度, 心肌的收缩能力, 心脏重与体重比	单位面积内肺泡数, 肺泡面积, 单位面积内肺泡的面积, 肺泡隔的厚度, 肺泡隔内毛细血管, I 型肺泡, 气管, 肺动脉	睾丸动脉血管	脑动脉特征	—	红细胞数, 血红蛋白含量, 红细胞压积, 血液蛋白, 血浆黏度, 纤维蛋白原, 红细胞聚集指数, 卡松黏度, 肌红蛋白, 一氧化氮	热原体纲, 普氏菌属	[18~35]
牦牛	体型大, 较厚的皮毛, 较短的舌头和更大的舌突	主动脉瓣, 半月瓣结, 心肌层中毛细血管, 心脏重与体重比	单位面积内肺泡数, 肺泡面积, 单位面积内肺泡的面积, 肺泡隔的厚度, 肺泡隔内毛细血管, I 型肺泡, 气管, 肺动脉, 肺重与体重比	睾丸动脉血管	—	汗腺功能缺失	红细胞数, 血红蛋白含量, 红细胞压积, 血红蛋白氧亲和力, 心肌和骨骼肌Mb含量	热原体纲, 普氏菌属	[18,23,32~48]

了不同的生理机制适应高海拔低氧环境^[57]. 对不同海拔绵羊群体的研究也发现三个类似可能的生理变化机制.

(i) 单位体积血液增加携带氧气能力. 高海拔地区的绵羊相较平原地区的绵羊平均红细胞容积、平均红细胞血红蛋白含量显著升高^[21,58~60], 海拔高度对放牧绵羊群体的白细胞和血红蛋白含量有显著影响^[60].

(ii) 改变血液中的成分或其浓度. 一氧化氮从肺内皮细胞产生, 通过血液循环系统扩散并进入平滑肌细胞, 激活可溶性鸟苷酸环化酶(soluble guanylyl cyclase, sGC), 产生3',5'-环磷酸(cyclic guanosine monophosphate, cGMP), 促进血管舒张, 增加氧气的递送^[61]. 在藏绵羊群体中发现, 使用诱导性一氧化氮合酶抑制药物能够诱导生活在海拔3750 m的藏绵羊内源性一氧化氮释放增加, 从而调节血压^[62]; 慢性缺氧会使绵羊脑动脉中的神经性一氧化氮合酶丰度下降^[19], 这可能与机体避免在低氧环境中大脑血压过高相关. 此外有报道指出, 血型与高原低氧环境适应性相关, 绵羊有HbA, HbB, HbC三种血红蛋白, 随着海拔上升, HbA频率在群体内上升, 暴露在急性缺氧环境, 还会导致HbA转换为HbC, 将HbA和HbB血型的绵羊分别暴露在平原和低氧环境中, HbA型绵羊在低氧环境中的氧亲和力更强, 这表明HbA可能更好地保持血液中的氧饱和度, 从而提高缺氧耐受力^[63]. 低氧环境诱导大鼠血清素(serotonin)水平上升, 调控肺动脉收缩, 可能造成肺动脉高压, 而世居高海拔的绵羊, 长期低氧环境并不诱

导绵羊体内血清素上升, 不会导致其产生肺动脉高压, 说明这可能是一种缺氧拮抗机制^[64,65]. 研究表明, 绵羊低氧适应受到外周化学感受器的调控, 如去掉颈动脉窦神经后绵羊不能在缺氧条件下生存^[66].

(iii) 血液动力学性状促进氧气的递送与扩散. 在哺乳动物研究中发现, 高原类群在缺氧条件下的有氧运动能力高于低海拔类群, 最大O₂消耗率(maximal rate of O₂ consumption, VO_{2max})^[67], 血液、骨骼肌和肺氧弥散量^[1,67], 最大心输出量(cardiac output)^[68], 血氧亲和力^[69]等方面有显著改善. 但以羊作为研究对象的报道极少, Anand等人^[70]在对反刍家畜研究中比较了高海拔、低海拔群体, 以及高低海拔杂交群体间的血液动力学特征(如右心房压、肺动脉压、肺动脉楔压、心输出量、心率、肺动脉阻力), 结果未发现高低海拔群体间存在显著的血液动力学差异; 而在藏绵羊控制实验中发现一氧化氮影响肺动脉、心输出量、肺血管阻力等血液动力学性状^[71].

任何一项生理性状的改变都会引起与其互作的其他因子变化, 如红细胞数量增加和血红蛋白浓度上升可能会引起血栓等症状, 因此必须有相应调节机制, 使各种变化协调平衡. 尽管已鉴定出大量与高海拔适应性相关的生理生化因子, 但仍有可能存在未被鉴定到的相关因子.

1.2 牦牛和牛高海拔适应性性状

牛是最重要的大型反刍家畜, 驯化后扩散至世界

三大主要高原, 牦牛是青藏高原特有物种, 主要分布在青藏高原及周边地区。牦牛和牛在适应高海拔演化过程具有显著时间尺度差异, 因此也形成了不同的高海拔适应性性状, 主要体现为牦牛演化出特有的表型性状、组织解剖特性、肠道微生物特征及代谢特征, 以应对高海拔缺氧环境(表1)。牛扩散至高原的时间有地区差异, 约公元前3000年扩散至埃塞俄比亚高原^[72], 约1500~1700年扩散至安第斯高原和青藏高原^[14,73], 其短期的适应机制主要体现在右心室肥厚, 通常导致右心室肥厚的原因是肺动脉高压。牛对低氧敏感, 可能的原因是肺动脉内侧平滑肌较发达^[74], 发生肺动脉高压, 右心衰竭等高山病概率高^[75], 而牦牛则演化出薄壁肺动脉的性状。故本文将牦牛和牛低氧适应性的性状作比较总结。

(1) 形态学适应性性状。青藏高原的牦牛演化出了特异的表型特征, 如更大的体型、更厚的被毛和皮肤、较短的舌头和更大的舌突^[44,76~78]。类似特征在其他极端环境的动物中也出现, 如极寒环境中的北极熊, 演化出了更大的体型和独特的皮肤、毛结构, 以减少热量的散失^[79]。牦牛短的舌头和更大的舌突可能与其取食环境相关^[78]。且牦牛肋骨数有14对或者15对, 比牛的肋骨数更多, 这使牦牛的胸部容积更大, 利于心肺发育^[80]。对牦牛是否已演化出独特的形态学性状适应高海拔环境需要更深入地研究, 牛是否演化或被选择出形态学性状适应高海拔这一问题还未见报道。

(2) 组织解剖学表型性状。牦牛在多个组织解剖学特征方面表现出对高海拔低氧环境的适应能力。首先, 皮肤中具有汗腺组织的特化结构, 但汗腺功能缺失^[76]。其结构可以减少能量损耗, 从而降低能量代谢需求。其次表现在牦牛的呼吸系统, 扩大通气量以增加氧气供应。为了能够快速响应高原环境变化, 高海拔牦牛气管更短更粗, 以保证呼吸频率较快且呼吸阻力更小。此外, 其肺体积较大, 肺动脉的结构也演化为薄壁且平滑肌更少, 以减轻肺血管缺氧时的收缩反应^[46]。肺泡是肺气体交换的基本单位, 构成牦牛血气屏障的I型肺泡形态凹陷且具有空泡状结构, 并且牦牛的血气屏障厚度也低于平原黄牛^[81], 这种较薄的血气屏障结构能够缩短气体交换距离, 降低气体流动阻力, 利于提高肺氧弥散量。循环系统也演化出独特能力, 表现在以心脏为主的血液运输过程。牦牛心脏体积和重量均大于黄牛, 血管也较丰富^[82]。平原黄牛暴露在

低氧环境下表现为右心室肥厚, 而牦牛则没有变化。此外, 牦牛浦肯野纤维密度很高, 说明其内阻较低, 传导速度更快^[45,83]。平原黄牛具有不同于牦牛的适应性组织解剖特征, 目前已知性状如颈动脉体增大^[84], 但暂未有其他文献报道牛适应高原的组织解剖学特征。由于牛在高海拔地区发生高山病概率较高, 故目前组织解剖学的研究大多针对牛在患高山病后的病理症状, 如右心增厚、心肌细胞肿大等症状^[85]。

(3) 生理和代谢表型性状。牦牛在其血液循环和代谢等方面的多个生理生化性状呈现独特性, 可能与高海拔适应性相关。对牦牛25项血液生化指标的分析发现, 高海拔较低海拔牦牛乳酸脱氢酶、谷丙转氨酶活性升高, 甘油三酯浓度降低, 提示高海拔牦牛基础代谢率较高, 利用血脂效率较高^[38]。高海拔黄牛具有不同于牦牛的适应性性状, 印度喜马拉雅高海拔地区牛的肺动脉压高于低海拔牛, 促进氧气供给, 但持续肺动脉高压可能引发机体病理反应^[70,86]。而高原安格斯牛群中可能存在一种拮抗机制, 抑制红细胞含量升高可防止黏性阻力增加, 从而防止发生肺动脉高压^[47]。埃塞俄比亚和安第斯山脉高原地区娟姗牛和荷斯坦奶牛群体中的研究中同样未发现肺动脉高血压现状, 而是通过提高红细胞数量和血红蛋白含量的独特路径适应高海拔环境^[87,88]。牦牛肺动脉压在高低海拔群体间保持一致^[86], 使用血管舒张药物乙酰胆碱能显著降低黄牛的肺动脉压, 但对牦牛无影响^[46], 综合组织解剖学的性状表明, 牦牛可能演化出了抑制肺动脉高压的机制。

高海拔条件下(4250 m)秘鲁黄牛心脏的线粒体数量相较平原地区黄牛增加40%^[89], 这一性状是否与高海拔低氧适应性相关还有待深入研究。利用多组学方法检测不同海拔娟姗牛代谢物和生化指标特征, 发现氨基酸代谢和鞘脂代谢可能与娟姗牛高海拔适应相关^[90]。

1.3 肠道微生物性状

在漫长的演化历史中, 人类与肠道微生物形成了一种密切的共生关系, 这种关系对于人类的健康至关重要^[91]。在研究模式生物果蝇时发现, 肠道微生物群落与宿主基因组之间的互作会影响宿主的适应性, 并改变种群动态^[92]。反刍家畜具有独特的消化系统, 其瘤胃包含复杂的微生物群落, 以细菌为主, 还包括真

菌、产甲烷菌和原生动物的^[32], 在食物消化、代谢、免疫等方面发挥重要的作用^[93]. 反刍家畜肠道微生物与其环境适应性是否相关还处于研究的初期, 在牦牛和藏绵羊的研究中发现肠道微生物构成在物种间保守, 具有趋同的适应性演化特征, 如微生物群落的构成与挥发性脂肪酸产生和吸收相关^[35]; 对藏羚羊(*Pantholops hodgsonii*)、藏野驴(*Equus kiang*)和藏羊肠道微生物的研究发现了相似的结果^[34], 即高海拔食草动物具有相似的肠道微生物组成和相似的功能, 表明肠道微生物群可能在这些物种适应高海拔低氧环境中发挥了作用. 藏绵羊和藏山羊两个物种的肠道微生物在与挥发性脂肪酸合成相关的细菌和与纤维降解相关的真菌构成上存在显著差异, 且藏山羊的瘤胃总挥发性脂肪酸(total volatile fatty acid, TVFA)、乙酸和丁酸显著高于藏绵羊, 说明藏山羊可能更好地适应高海拔极端环境^[94].

目前研究仅发现高原反刍家畜具有独特的微生物群落结构, 微生物群落与季节因素相关性小, 与食物组成相关性较大^[48,95,96]. 由于微生物和宿主适应环境存在复杂的互作机制, 研究尚不能证明是特定的微生物群落结构帮助高原反刍家畜适应低氧环境还是由低氧环境塑造了微生物群落特征.

综上所述, 目前对反刍家畜高海拔适应性性状的鉴定和研究工作相较于人类或高原模式生物均处于较低水平. 在任何一个物种中均未开展过系统的表型性状鉴定研究, 可能的原因是: (i) 缺乏足够的重视, 以青藏高原为代表的高原地区由于自然环境的限制长期处于传统的放牧模式, 缺乏品种改良和育种的需求, 导致对高原反刍家畜表型性状特征不够重视; (ii) 高原环境开展表型鉴定缺乏相应科技人员, 高海拔地区科技水平相对滞后, 从事相关方面的科研工作者较少; (iii) 高原环境开展表型鉴定所需的设备不足, 许多表型测定设备存在条件限制, 尤其是灵敏的光电设备, 高海拔环境气压变化可能影响设备使用.

2 反刍家畜高海拔低氧适应性性状的鉴定方法

已有研究表明, 世居或短时暴露高海拔环境的哺乳动物和鸟类主要依靠改变氧气连续运输传递过程以适应低氧环境^[97,98], 包括通气、肺部 O_2 扩散、循环、

组织 O_2 运输和线粒体 O_2 利用等几个步骤. 研究表明, 这些变化可能通过表型可塑性完成, 也可能具有遗传基础^[56]. 高海拔低氧适应性性状是复合性状, 包括多个单一性状, 从外表形态结构、生理到代谢. 但对家畜的高海拔适应性研究受到技术和认知的限制, 大部分仅针对单一或少数性状进行测量及分析. 对适应性表型性状的研究滞后于组学数据驱动的遗传机制解析, 阻碍了解析反刍家畜如何适应长期/短期高海拔低氧环境. 在人类和模式动物的研究中, 已有较为明确的高海拔低氧适应性表型性状和相应的测定方法^[56], 但缺乏适合于高海拔反刍家畜应用的设备和场景.

针对体型、体尺等性状, 图像识别和人工智能技术的发展驱动了视觉成像技术或高光谱成像技术等智能检测设备的开发, 已在舍饲或特定群体中开展高通量表型性状的鉴定^[99,100]. 相比传统方法, 新的鉴定方法具有高通量、高精度的优势(图3), 但是目前很多方法受到成本和应用场景限制, 仅能针对特定性状在指定群内中使用. 因此, 亟待研发更多的设备和方法, 扩展高通量、高精度表型性状鉴定范围. 目前未见报道能用于高原反刍家畜生理和代谢性状测定的高通量测定方法.

2.1 形态学性状鉴定方法

对于反刍家畜形态学的测定, 过去常常采用直接测量法, 使用测杖、软尺等工具靠近动物后获得相应体尺数据^[101], 但是动物体表毛发容易造成干扰, 对高原绵羊和牦牛等毛发较长较密的对象进行测量时尤为明显. 另外人工测量结果也受到动物体型、固定方式、参与测量人员个体差异等因素影响, 导致测量误差较大、数据获取效率低. 随着技术革新, 目前已经有报道利用图像信息间接测量动物体尺, 如基于机器视觉对野外的黑色牦牛进行体重和体尺估测, 并发现线性回归模型预测体重准确性最高, 平均误差6.24%^[102]; 利用三维点云数据对奶牛体尺进行测量, 平均误差为2.73%^[103].

当前常用的方法还有双目立体视觉技术, 其基本原理是利用两个摄像机分别从不同角度获取物体的图像, 通过比较这两个图像中对应点的像素差异, 可以计算出每个像素点在三维空间中的位置. 该过程涉及到相机标定、图像特征提取和匹配、视差计算以及三维重建等步骤. 在完成相机标定和图像特征提取与匹配

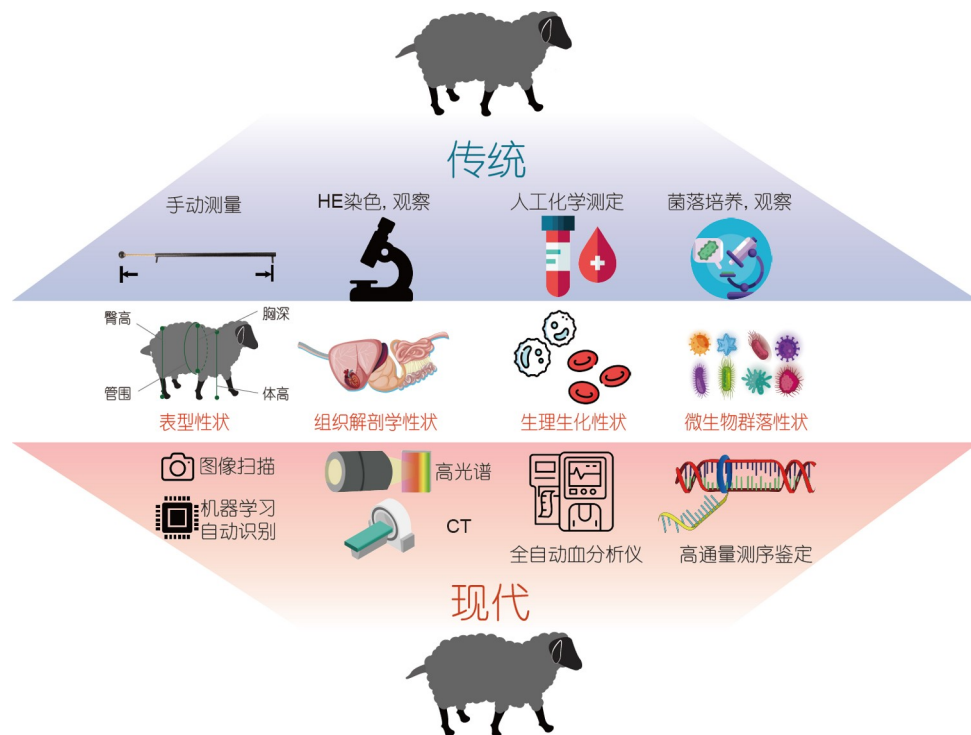


图 3 反刍家畜高海拔低氧适应性性状鉴定方法分类
Figure 3 Classification of identification methods for hypoxia adaptation traits in ruminant livestock at high altitudes

后, 以SAD(sum of absolute differences)等图像匹配算法计算不同机位对应特征点的像素坐标之差, 评估两个图像块的相似度^[104]. SGBM(semi-global block matching)算法是较SAD更优化的方法, 具有速度快、立体匹配效果好的特征, 可以作用于实时视频流, 但对噪声敏感, 且内存消耗较大^[105]. 利用视差计算得到的三维坐标点进行三角剖分等算法处理, 生成三维点云或网格模型, 实现对场景的三维重建, 并为后续的应用提供基础数据.

在实际应用中, 还面临着许多挑战, 如光照变化、遮挡、纹理不明显等问题, 需要通过优化算法、增加约束条件等手段来解决. 此外, 也有一些新的双目立体视觉技术, 如基于深度学习中卷积神经网络(convolutional neural network, CNN)的立体匹配方法, 例如PSMNet, DispNet, LiteFlowNet2等通过深度学习算法自动学习特征, 提高匹配精度和鲁棒性^[106-111]. 对于高海拔地区以放牧为主的反刍家畜的研究面临着更复杂的挑战, 需要解决复杂多变的识别背景、设备、动物保定、设备在极端环境中稳定性等问题. 因此除了在算法等方面优化, 也需要在应用场景方面进行优化研究.

2.2 生理性状鉴定方法

当生物暴露在低氧环境下, 生理系统快速响应, 激活外周化学感受器, 调控呼吸系统、血液循环系统等多个性状, 从而维持机体内稳态的稳定性(图4).

(1) 呼吸系统. 发生缺氧通气后, 机体气体交换效率往往会下降, 肺泡-动脉氧分压差(A-aDO₂)可以表示其效率变化^[112,113], 差值越低代表气体交换效率越高. 这项指标目前采用多重惰性气体消除技术(multiple inert gas elimination technique, MIGET)或动脉血气分析(arterial blood gas, ABG)技术进行测量. 最近一项研究利用MIGET发现, 与生活在海平面的猎狐狗相比, 模拟生活在3800 m海拔高度的猎狐狗的A-aDO₂更低, 代表其肺部气体交换效率提高. 使用血气分析对西藏本地居民与平原汉族居民进行比较, 西藏居民在运动时通气量和A-aDO₂都低于平原居民. 但MIGET需要使用气相色谱仪(gas chromatograph, GC)测量惰性气体气压, 耗时且繁琐, 而ABG作为一种侵入式分析手段, 同样不利于高海拔反刍家畜的测量. 2020年, MediPines公司研发出一种非侵入式气体交换分析方法, 该方法

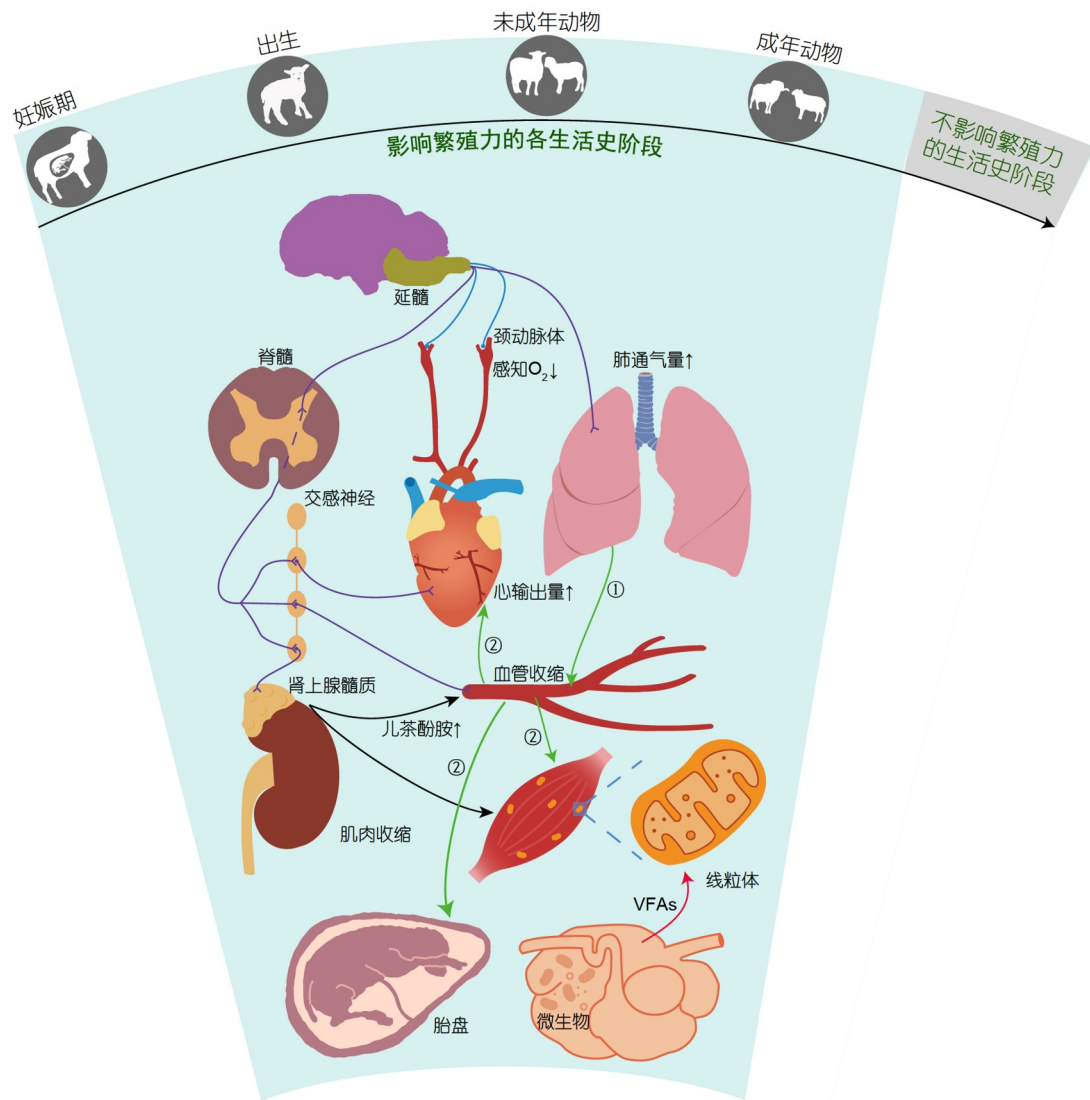


图 4 低氧条件下生理系统调控示意图. 低氧条件主要影响呼吸、循环、神经系统, 以及瘤胃中微生物和繁殖相关性状. 颈动脉体感知氧气下降后, 通过传入神经(蓝色线条)向延髓发出信号, 延髓中的呼吸中枢通过传出神经(紫色线条)提高肺通气量, 同时呼吸中枢调节交感神经提高心输出量, 并使大部分器官血管收缩. 同时还导致肾上腺髓质中儿茶酚胺(黑色箭头)分泌增加, 进一步收缩肌肉、血管. 肺部通气量提高后, 氧气(绿色箭头)通过肺氧弥散、血液循环, 最终供细胞线粒体进行有氧呼吸, 同时氧气减少还会影响胎儿存活率. 瘤胃微生物在低氧环境同宿主共同进化, 挥发性脂肪酸生成量提高, 有助于宿主抵抗低氧极端环境

Figure 4 Regulation of physiological systems in hypoxic conditions. Hypoxic conditions primarily affect the respiratory, circulatory, and nervous systems, ruminal microbes, and reproduction-related traits. When the oxygen level in the blood drops, the carotid body detects the change and transmits signals to the medulla through afferent neurons (blue lines). The medulla's respiratory center responds by increasing pulmonary ventilation through the efferent neurons (purple lines) and modulating sympathetic nerves to enhance the cardiac output and induce vasoconstriction in various tissues. These actions trigger the secretion of catecholamines (black arrows) in the adrenal medulla, leading to further muscle and blood vessel constriction. The increase in pulmonary ventilation facilitates the diffusion of oxygen (green arrow) through the lungs and bloodstream, ultimately making it available to cellular mitochondria for aerobic respiration. Notably, reduced oxygen levels can also affect fetal survival. In low-oxygen environments, ruminal microbes coevolve with the host to increase the production of volatile fatty acids (VFAs). These VFAs help the host adapt to the hypoxic environment

在急性缺氧环境以及慢性肺病患者暴露在高海拔环境下均有效, 且与传统的A-aDO₂方法有很好的相关性 ($r^2=0.72$)^[114,115]. 此外, 通过热稀释法使用Swan-Ganz导

管也能较好地测定相关性状, 如测定藏羊从海平面到4500 m海拔时肺动脉压、肺毛细血管楔压、等气动力学数据的变化^[116].

(2) 血液循环系统。早期关于血液循环系统的测定通常采用电泳法对血红蛋白分型^[63], 用沙利氏比色法和氰化高铁法测量血红蛋白数^[117,118]。当前对家畜血液循环指标的测定主要依赖于全自动血细胞分析仪^[119], 相较传统方法, 全自动血细胞分析仪测量结果快速、准确。此外, 生理生化性状的适应性可能是一个动态过程, 因此实时监测相关指标有重大意义。超声成像、激光扫描共聚焦显微镜等为实现动态监测提供了方法, 如利用激光扫描共聚焦显微镜观察了高海拔状态下离体肺动脉平滑肌细胞 Ca^{2+} 离子浓度的变化^[65], 使用超声成像观测了胎羊动脉的血流速度变化^[120]。

随着现代医学技术的不断发展, 已经能精确并动态测量人类的生理生化相关性状。然而, 与人不同, 高原反刍家畜具有身体庞大、群居散养、保定困难等特点, 因此通常需要在麻醉下进行侵入式测量, 这可能会导致一定的误差, 并影响动物的生产性能。近年来, 针对人类开发了一系列无创非侵入式测量呼吸和血液循环系统相关指标的方法, 这些方法不仅准确度高, 而且对患者无任何伤害。然而, 对于反刍家畜, 还需要进一步开发无创式动态测量方法, 例如可穿戴式电子设备^[121], 以便更准确地测量它们的生理生化相关性状。

(3) 代谢性状的测定。适应高海拔低氧环境的氧气连续运输传递过程的变化与氧气的代谢和代谢底物紧密相关^[1,122,123], 如高海拔人群有更高的碳水化合物代谢速率对应升高的糖原和葡萄糖转运蛋白(glucose transporter)水平, 在适应高海拔低氧环境的过程中重构了组织代谢特征, 改变了血液代谢水平。代谢过程及产物浓度变化可能影响心输出量或肌肉中毛细血管丰度, 从而促进氧气的传输速率。在反刍家畜中是否存在类似机制尚不明确, 但已发现高海拔藏羊的心肌、脾脏、肾脏以及骨骼肌中线粒体嵴的数量大于小尾寒羊的对应组织^[124]。

代谢水平涉及多个变量, 如脂质代谢相关的酶活性(3-羟酰辅酶A脱氢酶)^[125], 提高心输出量相关的代谢物(儿茶酚胺)^[126]。在组学发展前, 代谢性状的鉴定方法主要针对具体蛋白、脂质物设计实验, 利用酶标仪或分子生物学的方法定性、定量分析。蛋白质、代谢和脂质组学技术的发展为高通量、精准地进行代谢表型鉴定提供了途径, 如发现世居高海拔人群肌肉代谢酶含量普遍下降^[127]、夏尔巴人肌肉能量相关的代谢物变化(肌肉肌酸激酶下调)^[128]。上述组学鉴定方法

是以质谱成像技术为基础, 基本原理利用溶剂提取待测物(如甲醇/氯仿有机溶剂萃取代谢物), 待测物可以直接通过电喷雾技术-质谱法(electrospray ionization mass spectrometry, ESI-MS)、基质辅助激光解吸电离-质谱法(matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry, MALDI-MS)或串联质谱(tandem mass spectrometry, MS/MS)等多种技术方法进行分析^[75,76], 获得不同代谢物的定性与定量结果。尽管高通量的组学方法能够快速、准确获取大量的数据, 但同时也产生很多“噪声”数据, 因此如何从中有效地鉴别、分析和利用, 并筛选出与高海拔低氧适应性相关的性状, 需要综合遗传学、血液循环系统等数据和结果, 以及更加精细的实验设计, 如红细胞是高原低氧环境适应性的关键因子, 在调节氧气运输中发挥重要作用, 利用组学技术对代谢表型性状进行靶向鉴定有助于对红细胞功能的认识^[123]。

2.3 肠道微生物鉴定方法

肠道微生物对于反刍家畜尤其重要。已有研究指出反刍家畜瘤胃微生物通过增加挥发性脂肪酸补偿高海拔地区反刍家畜的代谢, 可能促进其适应高海拔低氧环境^[35], 但缺少多群体、多类群研究结果的支持。从反刍家畜瘤胃所发挥的功能, 我们推定瘤胃微生物在高海拔低氧适应中发挥作用, 并具有独特特征。

肠道微生物群落的鉴定方法随着测序技术的发展逐渐形成了高通量、高精度的方法体系。从最初的对粪便或肠道内容物处理后进行染色显微镜观察获得单一或者少数几类微生物群体构成, 发展到可以采用16S rRNA、18S rRNA、ITS区域、宏基因组测序、病毒组测序和宏转录组等技术对肠道微生物进行鉴定和分析。基本的流程包括样本的获取、测序和数据分析三个步骤。样本从动物粪便或者肠道内容物获取, 可采用屠宰^[129]、肠道瘻管法^[130]或者口腔导管法^[131]等方法。高通量测序因研究的目的差异出现了三种代表性的技术: (i) 利用二代测序技术进行建库测序, 初代方法利用16S rRNA和18S rRNA序列在微生物中高度保守但某些区段又呈现多态性的特性, 对某一段高度可变区序列进行PCR扩增应用于物种鉴定, 该方法利用16S rRNA表征细菌群落^[132], 16S rRNA, 18S rRNA和28S rRNA的转录间隔序列ITS对真菌进行分子鉴定^[133]; (ii) 基于二代测序技术的宏基因组方法测定样

本中全部微生物, 其流程可以概括为样品采集和储存、核酸提取、宏基因组文库制备、质量控制和数据分析^[130,134,135]; (iii) 基于二代测序技术的宏转录组方法鉴定微生物群落中活跃菌种的组成以及活性基因的表达情况, 实现了微生物群落与功能的整合, 可发现多样本间由于理化等指标的差异, 时空上不同微生物群落间活跃成分组成的差异^[136], 对于解析功能及微生物和宿主的互动具有重要意义. 宏转录组的测定方法与宏基因组类似, 唯一区别在于RNA的分离和宿主RNA污染的去除, 在完成宿主RNA污染的去除后, 其建库和测序的流程与宏基因组类似.

尽管肠道微生物鉴定的高通量方法比较成熟, 但对于肠道微生物群落与反刍家畜高海拔适应性关系的研究仍处于初期. 由于微生物群体易受环境、食物、年龄、取样部位等因素的影响, 因此对于肠道微生物群落与反刍家畜高海拔适应性关系的研究应在实验控制条件下展开, 如同园实验(common garden experiment).

3 未来发展趋势与展望

反刍家畜随着海拔的变化会出现不同的低氧适应性性状^[51], 并且不同物种适应低氧机制可能存在不同^[137,138], 这表明生物对高海拔低氧环境的适应存在复杂的机制, 涉及到形态学、生理生化、微生物等多因素调控. 因此, 如何精准、高通量地鉴定表型性状, 并将表型数据、多组学数据和遗传学方法整合, 是解析高海拔适应性机制关键. 例如, 通过整合多组学的数据与表型性状特征, 利用第三代测序与单细胞转录组技术发现, 牦牛相比黄牛演化出一种独特的肺细胞亚群, 该细胞亚群可能是世居高原的动物与近代从平原迁徙至高原定居的动物在高海拔低氧适应的本质区别之一^[139].

发展符合反刍家畜适应性性状表型鉴定的高通量方法并建立适应高海拔低氧环境应用场景是未来研究重点. 当前反刍家畜表型性状高通量鉴定方法和仪器通常以人类或模式生物作为参考, 将方法和设备不做任何改进移植到反刍家畜, 可能导致精度和通量下降.

以最基本的表型识别系统为例, 大量的人群表型数据支持模型训练能提高表型鉴定精度与速度, 而高海拔地区绵羊、牦牛的表型数据极少. 因此要开展针对性的工作, 围绕一个特定物种/群体、特定性状进行“全生命周期”的研究(图4).

当前反刍家畜高原低海拔适应性的研究工作主要围绕着自然分区群体展开, 极少设计控制实验. 适应性表型性状多样性和环境的复杂性干扰对因果关系的解析. 分子辅助育种、分子设计育种、表观遗传修饰育种均以因果变异作为基础. 尽管大数据驱动科学范式可能实现因果变异解析, 但当前控制实验依然是解析适应性性状与高海拔低氧环境因果关系的必要方法.

组织水平的多组学研究是鉴定适应性性状的关键. 哺乳动物对低氧环境的响应与氧气运输和代谢过程相关, 呈现出组织特异的组织学、生理和代谢特征^[125,140,141]. 以组织学、生理和代谢特征为基础, 整合空间转录组和单细胞基因组的信息, 可揭示动物体内的特定组织在高原低氧环境下的响应模式与分子调控机制.

系统地解析性状与环境因子的关系. 高海拔适应性是物种对高海拔环境综合因素的适应, 氧气含量是最重要的限制因素之一, 此外还包括紫外线辐射、温度、风、降水等环境压力. 因此, 整合高通量的表型性状特征和环境因子, 在精细的实验条件下量化环境因子与表型性状的关系, 精准地定义环境适应性性状, 从而验证是否存在适应性性状改变的环境临界值.

开发对表型大数据挖掘的方法, 构建适合表型与多组学方法整合的研究体系, 解析适应性性状的遗传调控机制. 目前已在基因组和基因表达层面开展了广泛的研究, 发现很多与高原适应性相关的候选基因, 但因果突变或明确的调控模式依然是空白, 这可能与适应性的复杂性相关, 可能与多个遗传调控层面受多个基因作用相关. 利用表型组、基因组和信息技术解析复杂的适应性遗传机制依然是亟需开展的研究内容, 清晰的遗传调控机制是高效利用现代遗传学方法培育高海拔低氧环境适应性反刍家畜品种的基础.

参考文献

- 1 Storz J F, Scott G R. Life ascending: mechanism and process in physiological adaptation to high-altitude hypoxia. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2019, 50: 503–526

- 2 Beall C M. Adaptation to high altitude: phenotypes and genotypes. [Annu Rev Anthropol](#), 2014, 43: 251–272
- 3 Edea Z, Dadi H, Dessie T, et al. Genomic signatures of high-altitude adaptation in Ethiopian sheep populations. [Genes Genom](#), 2019, 41: 973–981
- 4 Han X T, Xie A Y, Bi X C, et al. Effects of altitude, ambient temperature and solar radiation on fasting heat production in yellow cattle (*Bos taurus*). [Br J Nutr](#), 2003, 89: 399–407
- 5 Herrera E A, Pulgar V M, Riquelme R A, et al. High-altitude chronic hypoxia during gestation and after birth modifies cardiovascular responses in newborn sheep. [Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol](#), 2007, 292: R2234–R2240
- 6 Beall C M. Two routes to functional adaptation: Tibetan and Andean high-altitude natives. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2007, 104: 8655–8660
- 7 McClelland G B, Scott G R. Evolved mechanisms of aerobic performance and hypoxia resistance in high-altitude natives. [Annu Rev Physiol](#), 2019, 81: 561–583
- 8 Wu T, Kayser B. High altitude adaptation in Tibetans. [High Alt Med Biol](#), 2006, 7: 193–208
- 9 Ren L L. A study on animal exploitation strategies from the late Neolithic to Bronze Age in northeastern Tibetan Plateau and its surrounding areas, China (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Lanzhou: Lanzhou University, 2017 [任乐乐. 青藏高原东北部及其周边地区新石器晚期至青铜时代先民利用动物资源的策略研究. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2017]
- 10 Friedrich J, Wiener P. Selection signatures for high-altitude adaptation in ruminants. [Anim Genet](#), 2020, 51: 157–165
- 11 Qiu Q, Wang L, Wang K, et al. Yak whole-genome resequencing reveals domestication signatures and prehistoric population expansions. [Nat Commun](#), 2015, 6: 10283
- 12 Lv F H, Cao Y H, Liu G J, et al. Whole-genome resequencing of worldwide wild and domestic sheep elucidates genetic diversity, introgression, and agronomically important loci. [Mol Biol Evol](#), 2022, 39: msab353
- 13 Zheng Z, Wang X, Li M, et al. The origin of domestication genes in goats. [Sci Adv](#), 2020, 6: eaaz5216
- 14 Chen N, Cai Y, Chen Q, et al. Whole-genome resequencing reveals world-wide ancestry and adaptive introgression events of domesticated cattle in East Asia. [Nat Commun](#), 2018, 9: 2337
- 15 Muigai A W T, Hanotte O. The origin of African sheep: archaeological and genetic perspectives. [Afr Archaeol Rev](#), 2013, 30: 39–50
- 16 Chen F H, Dong G H, Zhang D J, et al. Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 B.P. [Science](#), 2015, 347: 248–250
- 17 Hu X J, Yang J, Xie X L, et al. The genome landscape of Tibetan sheep reveals adaptive introgression from argali and the history of early human settlements on the Qinghai-Tibetan Plateau. [Mol Biol Evol](#), 2019, 36: 283–303
- 18 Sun H M. Observation and Comparison of Morphology of Testis Arteries in Tibetan Sheep and Yaks (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018 [孙红梅. 藏羊和牦牛睾丸动脉血管形态学的观察和比较. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学, 2018]
- 19 Mbaku E M, Zhang L, Pearce W J, et al. Chronic hypoxia alters the function of NOS nerves in cerebral arteries of near-term fetal and adult sheep. [J Appl Physiol](#), 2003, 94: 724–732
- 20 Zhang C. The cardiopulmonary structures and Plateau adaptation of the Tibetan sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Lanzhou: Northwest Minzu University, 2020 [张晨. 藏羊心肺结构特点及其高原适应性研究. 硕士学位论文. 兰州: 西北民族大学, 2020]
- 21 Wei C, Wang H, Liu G, et al. Genome-wide analysis reveals adaptation to high altitudes in Tibetan sheep. [Sci Rep](#), 2016, 6: 26770
- 22 Jia R L. Comparative histomorphology of the lungs of migratory small tailed Han sheep and Tibetan sheep (in Chinese). [Sichuan Anim Vet Sci](#), 2001, 28: 25–27 [贾荣莉. 移居高原小尾寒羊与藏羊肺组织形态学比较研究. [四川畜牧兽医](#), 2001, 28: 25–27]
- 23 De J, Sun K X, Luo Q, et al. Physiological characteristics and molecular genetics study of Tibetan sheep, goats and yak adaptation to highland (in Chinese). [J Domest Anim Eco](#), 2022, 43: 1–7 [德吉, 孙珂欣, 罗琪, 等. 藏羊和牦牛的生理特征及高原适应性分子遗传学研究进展. [家畜生态学报](#), 2022, 43: 1–7]
- 24 Jia M L. Histological structure and characteristics of the lungs of Tibetan sheep in the highlands (in Chinese). [Chin Vet Sci](#), 1997, 2: 43–44 [贾荣莉. 高原藏羊肺组织学结构及特点. [中国兽医科技](#), 1997, 2: 43–44]
- 25 Jiang J C, Ga M R Z, He M L. A comparison on several hematologic values of yaks on Tibet plateau at different altitudes (in Chinese). [Acta Vet et Zoo Sin](#), 1991, 22: 20–26 [江家椿, 嘎玛仁增, 何玛丽. 不同海拔高度西藏高原牦牛若干血液生理常值的比较. [畜牧兽医学报](#), 1991, 22: 20–26]
- 26 Li F L. Determination of 8 blood biochemical indexes in Tibetan sheep of alpine type (in Chinese). [Chin J Vet Med](#), 2011, 47: 31–32 [李凤兰.

- 高原型藏羊8项血液生化指标的测定. 中国兽医杂志, 2011, 47: 31–32]
- 27 Li X Y, Yang S L, Ma L, et al. Blood physiological characteristics of hypoxic adaptation in Tibetan sheep (in Chinese). *Heilongjiang Anim Sci Vet Med*, 2016, 1: 12–15 [李孝仪, 杨舒黎, 马黎, 等. 西藏绵羊低氧适应的血液生理学特性研究. 黑龙江畜牧兽医, 2016, 1: 12–15]
 - 28 Sun X P, Liu J B, Yuan C, et al. Analysis of high-altitude adaptability and production performance of Tibetan sheep (in Chinese). *Today Anim Husb Vet*, 2018, 34: 50–52 [孙晓萍, 刘建斌, 袁超, 等. 藏绵羊高海拔适应性及生产性能分析. 今日畜牧兽医, 2018, 34: 50–52]
 - 29 Wu Y J, Dan Z L S, Yi X D J, et al. Analysis of blood biochemical indexes of Tibetan northwest cashmere goats (in Chinese). *China Herbivore Sci*, 2016, 36: 65–67 [吴玉江, 旦增洛桑, 益西多吉, 等. 藏西北绒山羊血液生化指标分析. 中国草食动物科学, 2016, 36: 65–67]
 - 30 Zhang Y H. Blood physiological characterization of hypoxic adaptation in Tibetan sheep (in Chinese). *Gansu Anim Husb Vet Med*, 2016, 46: 100–101 [张玉海. 藏羊低氧适应的血液生理学特性分析. 甘肃畜牧兽医, 2016, 46: 100–101]
 - 31 Zhu H. The study of casting method and architecture of cerebral vascular in Tan sheep and Tibetan sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2012 [朱辉. 滩羊与藏羊脑静脉系统塑模构建及研究. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学, 2012]
 - 32 Fouts D E, Szpakowski S, Purushe J, et al. Next generation sequencing to define prokaryotic and fungal diversity in the bovine rumen. *PLoS ONE*, 2012, 7: e48289
 - 33 Lenfant C. High altitude adaptation in mammals. *Am Zool*, 1973, 13: 447–456
 - 34 Ma Y, Ma S, Chang L, et al. Gut microbiota adaptation to high altitude in indigenous animals. *Biochem Biophys Res Commun*, 2019, 516: 120–126
 - 35 Zhang Z, Xu D, Wang L, et al. Convergent evolution of rumen microbiomes in high-altitude mammals. *Curr Biol*, 2016, 26: 1873–1879
 - 36 Chen Q S, Feng X, Jiang S C. Structural study on Plateau adaptability of yak lung (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2006, 39: 2107–2113 [陈秋生, 冯霞, 姜生成. 牦牛肺脏高原适应性的结构研究. 中国农业科学, 2006, 2107–2113]
 - 37 Feng Q J, Wu W S, He Z J, et al. The research progress of yak hypoxia adaption (in Chinese). *China Cattle Sci*, 2015, 41: 58–61 [冯秋菊, 吴伟生, 何正军, 等. 牦牛低氧适应的研究进展. 中国牛业科学, 2015, 41: 58–61]
 - 38 Lei L, Bao P J, Wu X Y, et al. Comparison study of blood biochemical indicators of yak at different altitudes (in Chinese). *China Anim Husb Vet Med*, 2018, 45: 3160–3166 [雷蕾, 包鹏甲, 吴晓云, 等. 不同海拔地区牦牛血液生化指标的比较研究. 中国畜牧兽医, 2018, 45: 3160–3166]
 - 39 Ren W W, Liang C N, Zhang Z Y, et al. Determination and analysis of blood biochemical indexes of Tibet yak (in Chinese). *China Cattle Sci*, 2021, 47: 10–12+60 [任稳稳, 梁春年, 张振宇, 等. 西藏牦牛血液生化指标测定分析. 中国牛业科学, 2021, 47: 10–12+60]
 - 40 Wei Q, Yu H X, Zhang Q W, et al. Observation and comparison of alveolar tissue structure in highland yaks (in Chinese). *Heilongjiang Anim Sci Vet Med*, 2011, 47–49 [魏青, 俞红贤, 张勤文, 等. 高原牦牛肺泡组织结构的观察和比较. 黑龙江畜牧兽医, 2011, 47–49]
 - 41 Yang C, Ding X Z, Qian J L, et al. Research progress on adaptation on the histology and anatomy in yak (*Bos grunniens*) in Qinghai-Tibetan Plateau (in Chinese). *Chin J Anim Sci*, 2017, 53: 18–24 [杨超, 丁学智, 钱娇玲, 等. 牦牛适应青藏高原环境的组织解剖学研究进展. 中国畜牧杂志, 2017, 53: 18–24]
 - 42 Shao B P. Morphology mechanism of cranial nerves in yak adapts to ecological environment of Qinghai-Tibetan Plateau (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Lanzhou: Lanzhou University, 2008 [邵宝平. 牦牛脑神经对青藏高原生态环境适应的形态学机制. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2008]
 - 43 Zhou J X. Segmentation structural organization features of the intrapulmonary artery of yak and comparative study of pulmonary artery with cattle (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2014 [周金星. 牦牛肺内肺动脉段结构组织特点及其与黄牛肺动脉比较研究. 博士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学, 2014]
 - 44 Ayalew W, Chu M, Liang C, et al. Adaptation mechanisms of yak (*Bos grunniens*) to high-altitude environmental stress. *Animals*, 2021, 11: 2344
 - 45 Duan D, Yu S, Cui Y, et al. Morphological study of the atrioventricular conduction system and Purkinje fibers in yak. *J Morphol*, 2017, 278: 975–986
 - 46 Durmowicz A G, Hofmeister S, Kadyraliev T K, et al. Functional and structural adaptation of the yak pulmonary circulation to residence at high altitude. *J Appl Physiol*, 1993, 74: 2276–2285
 - 47 Gulick A K, Garry F B, Holt T N, et al. Angus calves born and raised at high altitude adapt to hypobaric hypoxia by increasing alveolar ventilation rate but not hematocrit. *J Anim Sci*, 2016, 94: 4167–4171
 - 48 Guo N, Wu Q, Shi F, et al. Seasonal dynamics of diet-gut microbiota interaction in adaptation of yaks to life at high altitude. *NPJ Biofilms*

- [Microbiomes](#), 2021, 7: 38
- 49 Wang Y P. Analysis of the crossbreeding effect between Euler type Tibetan sheep and small-tailed cold sheep (in Chinese). *China Anim Husb Vet Med Dig*, 2012, 28: 57–58 [王玉萍. 欧拉型藏羊与小尾寒羊杂交效果分析. *中国畜牧兽医文摘*, 2012, 28: 57–58]
- 50 Yu H X. Morphometric indicators of lung tissue in Tibetan sheep and their relationship with plateau hypoxia (in Chinese). *Chin Vet Sci*, 1999, 4: 15–16 [俞红贤. 藏羊肺组织形态测量指标及其与高原低氧的关系. *中国兽医科技*, 1999, 4: 15–16]
- 51 Zhao P, Li S, He Z, et al. Physiology and proteomic basis of lung adaptation to high-altitude hypoxia in Tibetan sheep. [Animals](#), 2022, 12: 2134
- 52 Brutsaert T. Why are high altitude natives so strong at high altitude? Nature vs. nurture: genetic factors vs. growth and development. In: Roach R, Hackett P, Wagner P, eds. *Hypoxia. Advances in Experimental Medicine and Biology*. Boston: Springer, 2016. 101–112
- 53 Pearson O P, Pearson A K. A stereological analysis of the ultrastructure of the lungs of wild mice living at low and high altitude. [J Morphol](#), 1976, 150: 359–368
- 54 Wen Y, Li S, Zhao F, et al. Changes in the mitochondrial dynamics and functions together with the mRNA/miRNA network in the heart tissue contribute to hypoxia adaptation in Tibetan sheep. [Animals](#), 2022, 12: 583
- 55 Zhang C, Liu S R, Wang X J, et al. Morphological characteristics of cardiac conduction system in Tibetan sheep (in Chinese). *Acta Agric Boreali-Occident Sin* 2020, 29: 182–188 [张晨, 刘斯汝, 王宣敬, 等. 藏羊心脏传导系结构形态学研究. *西北农业学报*, 2020, 29: 182–188]
- 56 Gilbert-Kawai E T, Milledge J S, Grocott M P W, et al. King of the mountains: Tibetan and Sherpa physiological adaptations for life at high altitude. [Physiology](#), 2014, 29: 388–402
- 57 Beall C M. Andean, Tibetan, and Ethiopian patterns of adaptation to high-altitude hypoxia. [Integr Comp Biol](#), 2006, 46: 18–24
- 58 Zhou M, Chen M, Wu W, et al. Analysis of physiological and biochemical indexes of white Suffolk Sheep, white-Tibetan sheep and Tibetan sheep. *Anim Husb Feed Sci*, 2016, 8: 128–133
- 59 Zhang Y, Xue X, Liu Y, et al. Genome-wide comparative analyses reveal selection signatures underlying adaptation and production in Tibetan and Poll Dorset sheep. [Sci Rep](#), 2021, 11: 2466
- 60 Barsila S R, Bhatt K, Devkota B, et al. Haematological changes in transhumant Baruwal sheep (*Ovis aries*) grazing in the western Himalayan mountains in Nepal. [Pastoralism](#), 2020, 10: 1
- 61 Beall C M, Laskowski D, Erzurum S C. Nitric oxide in adaptation to altitude. [Free Radic Biol Med](#), 2012, 52: 1123–1134
- 62 Koizumi T, Ruan Z, Sakai A, et al. Contribution of nitric oxide to adaptation of Tibetan sheep to high altitude. [Respir Physiol Neurobiol](#), 2004, 140: 189–196
- 63 Dawson T J, Evans J V. Effect hypoxia on oxygen transport in sheep with different hemoglobin types. [Am J Physiol](#), 1966, 210: 1021–1025
- 64 MacLean M R, Sweeney G, Baird M, et al. 5-Hydroxytryptamine receptors mediating vasoconstriction in pulmonary arteries from control and pulmonary hypertensive rats. [Br J Pharmacol](#), 1996, 119: 917–930
- 65 Papamatheakis D G, Vemulakonda S, Blood Q, et al. Preservation of serotonin-mediated contractility in adult sheep pulmonary arteries following long-term high-altitude hypoxia. [High Alt Med Biol](#), 2011, 12: 253–264
- 66 Lahiri S, Edelman N H, Cherniack N S, et al. Role of carotid chemoreflex in respiratory acclimatization to hypoxemia in goat and sheep. [Respir Physiol](#), 1981, 46: 367–382
- 67 Dawson N J, Lyons S A, Henry D A, et al. Effects of chronic hypoxia on diaphragm function in deer mice native to high altitude. [Acta Physiol](#), 2018, 223: e13030
- 68 Tate K B, Ivy C M, Velotta J P, et al. Circulatory mechanisms underlying adaptive increases in thermogenic capacity in high-altitude deer mice. [J Exp Biol](#), 2017, 220: 3616–3620
- 69 Signore A V, Yang Y Z, Yang Q Y, et al. Adaptive changes in hemoglobin function in high-altitude Tibetan canids were derived via gene conversion and introgression. *Mol Biol Evol*, 2019, 36: 2227–2237
- 70 Anand I, Heath D, Williams D, et al. The pulmonary circulation of some domestic animals at high altitude. [Int J Biometeorol](#), 1988, 32: 56–64
- 71 Ruan Z, Koizumi T, Sakai A, et al. Endogenous nitric oxide and pulmonary circulation response to hypoxia in high-altitude adapted Tibetan sheep. [Eur J Appl Physiol](#), 2004, 93: 190–195
- 72 Boivin N, Crowther A, Helm R, et al. East Africa and Madagascar in the Indian Ocean world. [J World Prehist](#), 2013, 26: 213–281
- 73 Harden C P. Human impacts on headwater fluvial systems in the northern and central Andes. [Geomorphology](#), 2006, 79: 249–263
- 74 Tucker A, McMurtry I F, Reeves J T, et al. Lung vascular smooth muscle as a determinant of pulmonary hypertension at high altitude. [Am J Physiol](#), 1975, 228: 762–767

- 75 Neary J M, Gould D H, Garry F B, et al. An investigation into beef calf mortality on five high-altitude ranches that selected sires with low pulmonary arterial pressures for over 20 years. *J Vet Diagn Invest*, 2013, 25: 210–218
- 76 Wiener G, Han J, Long R. The Yak. Bangkok: FAO Regional Office for Asia and the Pacific, 2003
- 77 Joshi A, Thompson J N. Trade-offs and the evolution of host specialization. *Evol Ecol*, 1995, 9: 82–92
- 78 Shao B, Long R, Ding Y, et al. Morphological adaptations of yak (*Bos grunniens*) tongue to the foraging environment of the Qinghai-Tibetan Plateau. *J Anim Sci*, 2010, 88: 2594–2603
- 79 Liu S, Lorenzen E D, Fumagalli M, et al. Population genomics reveal recent speciation and rapid evolutionary adaptation in polar bears. *Cell*, 2014, 157: 785–794
- 80 Lan D, Xiong X, Mipam T D, et al. Genetic diversity, molecular phylogeny, and selection evidence of Jinchuan yak revealed by whole-genome resequencing. *GB*, 2018, 8: 945–952
- 81 Meban C. Thickness of the air-blood barriers in vertebrate lungs. *J Anat*, 1980, 131: 299–307
- 82 Cui G, Lu T C, Li H A, et al. Anatomical characteristics of the heart and lungs of the yak (in Chinese). *China Yak*, 1991, 2: 29–30+64 [崔刚, 陆天才, 李洪安, 等. 牦牛心肺的解剖学特点. *中国牦牛*, 1991, 2: 29–30+64]
- 83 Boyden P A. Purkinje physiology and pathophysiology. *J Interv Card Electrophysiol*, 2018, 52: 255–262
- 84 Heath D, Smith P, Fitch R, et al. Comparative pathology of the enlarged carotid body. *J Comp Pathol*, 1985, 95: 259–271
- 85 Wang S X. Effects of supplementation with N-carbamylglutamate on pulmonary hypertension in holstein heifers in Tibet (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Beijing: China Agriculture University, 2019 [王书祥. 饲喂N-羧基谷氨酸对高原奶牛肺动脉高压的影响研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学, 2019]
- 86 Anand I S, Harris E, Ferrari R, et al. Pulmonary haemodynamics of the yak, cattle, and cross breeds at high altitude. *Thorax*, 1986, 41: 696–700
- 87 Claxton J R, Ortiz P. Haematological parameters in brown Swiss and Holstein cattle at high altitude. *Trop Anim Health Prod*, 1996, 28: 112–116
- 88 Wuletaw Z, Wurzinger M, Holt T, et al. Assessment of physiological adaptation of indigenous and crossbred cattle to hypoxic environment in Ethiopia. *Livest Sci*, 2011, 138: 96–104
- 89 Ou L C, Tenney S M. Properties of mitochondria from hearts of cattle acclimatized to high altitude. *Respir Physiol*, 1970, 8: 151–159
- 90 Kong Z, Li B, Zhou C, et al. Comparative analysis of metabolic differences of Jersey cattle in different high-altitude areas. *Front Vet Sci*, 2021, 8: 713913
- 91 Hooper L V, Macpherson A J. Immune adaptations that maintain homeostasis with the intestinal microbiota. *Nat Rev Immunol*, 2010, 10: 159–169
- 92 Rudman S M, Greenblum S, Hughes R C, et al. Microbiome composition shapes rapid genomic adaptation of *Drosophila melanogaster*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 20025–20032
- 93 Chen C, Yin Y, Li H, et al. Ruminant-specific genes identified using high-quality genome data and their roles in rumen evolution. *Sci Bull*, 2022, 67: 825–835
- 94 Langda S, Zhang C, Zhang K, et al. Diversity and composition of rumen bacteria, fungi, and protozoa in goats and sheep living in the same high-altitude pasture. *Animals*, 2020, 10: 186
- 95 Wang X, Zhang Z, Li B, et al. Depicting fecal microbiota characteristic in yak, cattle, yak-cattle hybrid and Tibetan sheep in different eco-regions of Qinghai-Tibetan Plateau. *Microbiol Spectr*, 2022, 10: e00021-22
- 96 Li Q, Tu Y, Ma T, et al. Effects of two feeding patterns on growth performance, rumen fermentation parameters, and bacterial community composition in yak calves. *Microorganisms*, 2023, 11: 576
- 97 Nikel K E, Shanishchara N K, Ivy C M, et al. Effects of hypoxia at different life stages on locomotory muscle phenotype in deer mice native to high altitudes. *Comp Biochem Physiol Part B Biochem Mol Biol*, 2018, 224: 98–104
- 98 Storz J F, Scott G R, Chevion Z A. Phenotypic plasticity and genetic adaptation to high-altitude hypoxia in vertebrates. *J Exp Biol*, 2010, 213: 4125–4136
- 99 Lei Y, Hu X J, Jiang M L, et al. Research progress on application of hyperspectral imaging technology in meat quality of livestock and poultry (in Chinese). *J Food Saf Qual*, 2021, 12: 8404–8411 [雷裕, 胡新军, 蒋茂林, 等. 高光谱成像技术应用于畜禽肉品质研究进展. *食品安全质量检测学报*, 2021, 12: 8404–8411]
- 100 Qin J, Liu Z H, Zhao C, et al. Application of Machine Vision Technology in Livestock and Poultry (in Chinese). *Agric Eng*, 2021, 11: 27–33 [秦箐, 刘志红, 赵存, 等. 机器视觉技术在畜牧业中的应用. *农业工程*, 2021, 11: 27–33]

- 101 Wang Y Z, Sun L. “Luxi Yellow Cattle Identification Standard” has been implemented for five years with remarkable results (in Chinese). *China Cattle Sci*, 1990, 1: 51–52 [王曰政, 孙玲. 《鲁西黄牛鉴定标准》实施五年来效果显著. *黄牛杂志*, 1990, 1: 51–52]
- 102 Sun Z J. Yak weight estimation methods based on machine vision (in Chinese). Dissertation for Master’s Degree. Xining: Qinghai University, 2020 [孙子杰. 基于机器视觉的牦牛体重估测. 硕士学位论文. 西宁: 青海大学, 2020]
- 103 Wang Y. Body Size Measurement of Dairy Cows Based On 3D Point Cloud Data (in Chinese). Dissertation for Master’s Degree. Zhengzhou: North China University of Water Resources and Electric Power, 2022 [王宇. 基于三维点云数据的奶牛体尺测量研究. 硕士学位论文. 郑州: 华北水利水电大学, 2022]
- 104 Bleyer M, Rhemann C, Rother C. Patchmatch stereo-stereo matching with slanted support windows. In: *Proceedings of British Machine Vision Conference (BMVC)*. London. 2011
- 105 Hirschmuller H. Accurate and efficient stereo processing by semi-global matching and mutual information. In: *Proceedings of the 2005 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*. San Diego: IEEE, 2005. 807–814
- 106 Žbontar J, LeCun Y. Stereo matching by training a convolutional neural network to compare image patches. *J Mach Learn Res*, 2016, 17: 2287–2318
- 107 Yang G, Manela J, Happold M, et al. Hierarchical deep stereo matching on high-resolution images. In: *Proceedings of the 2019 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*. Long Beach: IEEE, 2019. 5510–5519
- 108 Gidaris S, Komodakis N. Detect, replace, refine: deep structured prediction for pixel wise labeling. In: *Proceedings of the 2017 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*. Honolulu, HI, USA: IEEE, 2017. 7187–7196
- 109 Chang J R, Chen Y S. Pyramid stereo matching network. In: *Proceedings of the 2017 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*. Salt Lake City: IEEE, 2018. 5410–5418
- 110 Pang J, Sun W, Ren J S, et al. Cascade residual learning: a two-stage convolutional neural network for stereo matching. In: *Proceedings of the 2017 IEEE Conference on Computer Vision Workshops (ICCVW)*. Venice: IEEE, 2017. 878–886
- 111 Hui T W, Tang X, Loy C C. LiteFlowNet: a lightweight convolutional neural network for optical flow estimation. In: *Proceedings of the 2017 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*. Salt Lake City: IEEE, 2018. 8981–8989
- 112 Hsia C C W, Johnson Jr R L, McDonough P, et al. Residence at 3,800-m altitude for 5 mo in growing dogs enhances lung diffusing capacity for oxygen that persists at least 2.5 years. *J Appl Physiol*, 2007, 102: 1448–1455
- 113 Zhuang J, Droma T, Sutton J R, et al. Smaller alveolar-arterial O₂ gradients in Tibetan than Han residents of Lhasa (3658 m). *Respir Physiol*, 1996, 103: 75–82
- 114 Champigneulle B, Reinhard L, Mademilov M, et al. Validation of noninvasive assessment of pulmonary gas exchange in patients with chronic obstructive pulmonary disease during initial exposure to high altitude. *J Clin Med*, 2023, 12: 795
- 115 Prisk G K, West J B. Non-invasive measurement of pulmonary gas exchange efficiency: the oxygen deficit. *Front Physiol*, 2021, 12: 757857
- 116 Ishizaki T, Sakai A, Koizumi T, et al. Blunted effect of the Kv channel inhibitor on pulmonary circulation in Tibetan sheep: A model for studying hypoxia and pulmonary artery pressure regulation. *Respirology*, 2004, 9: 125–129
- 117 Zhang C J, Zhang W X, Zhang G L, et al. Haemoglobin polymorphish and effect of altitude above SEQ level in Tibetan sheep (in Chinese). *Acta Vet et Zoo Sin*, 1988, S1: 109–113 [张才骏, 张武学, 张更利, 等. 藏羊的血红蛋白多态性及海拔高度的影响. *畜牧兽医学报*, 1988, S1: 109–113]
- 118 Xiong Y S, Gong J H, Xiong Y F, et al. Analysis of hemoglobin results by two methods (in Chinese). *J Gannan Med Univ*, 1998, 1: 89–90 [熊以树, 龚建华, 熊衍峰, 等. 两种方法检测血红蛋白结果分析. *赣南医学院学报*, 1998, 1: 89–90]
- 119 Ma X, Jia C, Fu D, et al. Analysis of hematological traits in polled yak by genome-wide association studies using individual SNPs and haplotypes. *Genes*, 2019, 10: 463
- 120 Poudel R, McMillen I C, Dunn S L, et al. Impact of chronic hypoxemia on blood flow to the brain, heart, and adrenal gland in the late-gestation IUGR sheep fetus. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 2015, 308: R151–R162
- 121 Zhang H, Shen M X, Lu M Z, et al. Design of wearable electrocardiogram monitoring system for pig (in Chinese). *J Nanjing Agric Univ*, 2016, 39: 872–879 [张宏, 沈明霞, 陆明洲, 等. 穿戴式猪用心电监测系统设计. *南京农业大学学报*, 2016, 39: 872–879]
- 122 O’Brien K A, Simonson T S, Murray A J. Metabolic adaptation to high altitude. *Curr Opin Endocrine Metab Res*, 2020, 11: 33–41
- 123 D’Alessandro A, Nemkov T, Sun K, et al. AltitudeOmics: red blood cell metabolic adaptation to high altitude hypoxia. *J Proteome Res*, 2016, 15: 3883–3895

- 124 Wang G, He Y, Luo Y. Expression of *OPA1* and *Mic60* genes and their association with mitochondrial cristae morphology in Tibetan sheep. *Cell Tissue Res*, 2019, 376: 273–279
- 125 Cheviron Z A, Bachman G C, Connaty A D, et al. Regulatory changes contribute to the adaptive enhancement of thermogenic capacity in high-altitude deer mice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 8635–8640
- 126 Scott A L, Prankevicius N A, Nurse C A, et al. Regulation of catecholamine release from the adrenal medulla is altered in deer mice (*Peromyscus maniculatus*) native to high altitudes. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 2019, 317: R407–R417
- 127 Chicco A J, Le C H, Gnaiger E, et al. Adaptive remodeling of skeletal muscle energy metabolism in high-altitude hypoxia: Lessons from AltitudeOmics. *J Biol Chem*, 2018, 293: 6659–6671
- 128 Horscroft J A, Kotwica A O, Laner V, et al. Metabolic basis to Sherpa altitude adaptation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 6382–6387
- 129 Li H, Yu Q, Li T, et al. Rumen microbiome and metabolome of Tibetan sheep (*Ovis aries*) reflect animal age and nutritional requirement. *Front Vet Sci*, 2020, 7: 609
- 130 Dai X, Zhu Y, Luo Y, et al. Metagenomic insights into the fibrolytic microbiome in yak rumen. *PLoS ONE*, 2012, 7: e40430
- 131 Shen J S, Chai Z, Song L J, et al. Insertion depth of oral stomach tubes may affect the fermentation parameters of ruminal fluid collected in dairy cows. *J Dairy Sci*, 2012, 95: 5978–5984
- 132 Johnson J S, Spakowicz D J, Hong B Y, et al. Evaluation of 16S rRNA gene sequencing for species and strain-level microbiome analysis. *Nat Commun*, 2019, 10: 5029
- 133 Nilsson R H, Anslan S, Bahram M, et al. Mycobiome diversity: high-throughput sequencing and identification of fungi. *Nat Rev Microbiol*, 2019, 17: 95–109
- 134 Jünemann S, Kleinbölting N, Jaenicke S, et al. Bioinformatics for NGS-based metagenomics and the application to biogas research. *J Biotechnol*, 2017, 261: 10–23
- 135 Xie F, Jin W, Si H, et al. An integrated gene catalog and over 10,000 metagenome-assembled genomes from the gastrointestinal microbiome of ruminants. *Microbiome*, 2021, 9: 137
- 136 Shakya M, Lo C C, Chain P S G. Advances and challenges in metatranscriptomic analysis. *Front Genet*, 2019, 10: 904
- 137 Llanos A J, Ebensperger G, Herrera E A, et al. The heme oxygenase-carbon monoxide system in the regulation of cardiorespiratory function at high altitude. *Respir Physiol Neurobiol*, 2012, 184: 186–191
- 138 Chang R, Yang Y Z, Ma Q S, et al. Comparison on left ventricular contractility between Tibetan antelope and Tibetan sheep (in Chinese). *Chin J Pathol* 2010, 26: 1498–1502 [常荣, 杨应忠, 马祁生, 等. 藏羚羊和藏系绵羊左心室收缩功能的比较研究. 中国病理生理杂志, 2010, 26: 1498–1502]
- 139 Neary J M, Garry F, Holt T, et al. Pulmonary arterial pressures, arterial blood-gas tensions, and serum biochemistry of beef calves born and raised at high altitude. *Open Acc Anim Physiol*, 2013, 5: 1–8
- 140 Wilsterman K, Cheviron Z A. Fetal growth, high altitude, and evolutionary adaptation: a new perspective. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 2021, 321: R279–R294
- 141 Stacey B S, Hoiland R L, Caldwell H G, et al. Lifelong exposure to high-altitude hypoxia in humans is associated with improved redox homeostasis and structural-functional adaptations of the neurovascular unit. *J Physiol*, 2023, 601: 1095–1120

Identification methods for high-altitude adaptation of phenotypes in ruminant livestock: status and prospect

WAN Xing, LIU YaJing, HUANG JiaHui & LYU FengHua

College of Animal Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Adaptive traits refer to the developmental patterns evolved in organisms to cope with a specific environment. At high altitudes, oxygen is the most important environmental factor affecting the survival of organisms. The long-term evolutionary history shows that organisms (e.g., yak) have developed distinct phenotypes in high-altitude environments. Moreover, domestic ruminants, such as sheep, goats, and cattle, have played an essential role in providing permanent occupation to humans living in high-altitude regions and have also adapted to the high-altitude environment in a short period (~3000–5000 years). This review summarizes the high-altitude adaptation of phenotypes in ruminant livestock and the identification methods for each trait and compares the traditional and modern high-throughput identification methods. This review will outline future studies on accurate and high-throughput identification methods for high-altitude adaptation of phenotypes, thereby guiding researchers in adaptation evolution and breeding.

ruminant livestock, adaptation to high altitudes, trait, identification method

doi: [10.1360/SSV-2022-0291](https://doi.org/10.1360/SSV-2022-0291)