

董路,张雁云. 鸟类分子系统地理学研究进展. 生态学报 2011, 31(14): 4082-4093.

Dong L, Zhang Y Y. Theoretical backgrounds and recent advances in avian molecular phylogeography. Acta Ecologica Sinica 2011, 31(14): 4082-4093.

鸟类分子系统地理学研究进展

董 路,张雁云*

(北京师范大学生命科学学院,生物多样性与生态工程教育部重点实验室,北京 100875)

摘要:分子系统地理学是当代生物地理学的重要分支,是以分子生物学方法重建种内和种上水平的系统发育关系,阐释进化历史,并通过分析近缘生物类群的系统发育关系与其空间和时间分布格局间的相关性构建生物区系历史的研究,是分子生物学与生物地理学结合的产物。中性进化学说和溯祖理论分析的建立,以及线粒体 DNA 和微卫星标记等分子遗传标记的应用,为分子系统地理学研究的开展提供了理论和实践基础。近年来,分子系统地理方法在鸟类学研究中的应用揭示了许多不同于传统认知的发现,为准确而深入的了解鸟类分子系统地理格局的差异和不同类群的起源中心提供了新颖的证据。目前的研究多从隔离分化说和扩散说的角度对鸟类分子系统地理格局的成因进行分析,而迁徙行为不同对鸟类系统地理格局的影响为成因的解释提供了新的角度。结合区域特点的比较分子系统地理研究,在更广泛的地域和更多类群中开展研究是我国鸟类分子系统地理研究的方向。展望了第二代测序技术对分子生态生物地理研究潜在的促进作用。

关键词:分子系统地理; 鸟类; 隔离分化; 扩散; 迁徙

Theoretical backgrounds and recent advances in avian molecular phylogeography

DONG Lu, ZHANG Yanyun*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Molecular phylogeography is an important sub-discipline of biogeography, which utilizes the molecular biological techniques to reconstruct the phylogenies of organisms at intra-species and inter-species levels, thus trace the evolutionary history and understand the historical nature of the biota. The neutral and coalescent theories provide theoretical framework for the phylogeographic studies. Mitochondrial DNA and microsatellites are most broadly used genetic markers. Recent advance has been made for birds in Europe and North America. These studies have revealed that the various spatial distribution patterns and the centers of origin in the species-specific level, and identified different phylogeographic patterns either as the result of vicariance or dispersal. Moreover, differentiation on the migration behaviors between avian species has been recognized as the considerable factor in influencing the phylogeographic patterns. Compared with these two regions, avian phylogeography in China is newly started and more comparative phylogeographic studies are required for different geographical regions and species. Meantime, the usage of next-generation sequencing methods will potentially accelerate our understanding of avian phylogeography in the near future.

Key Words: phylogeography; bird; vicariance; dispersal; migration

生物地理学是关于生物分布以及分布格局成因的学科,研究内容主要是描述生物的现分布格局并探究这种分布格局的形成过程^[1]。对生物分布格局成因的研究,依时空尺度可将其分为两支^[2]: 其一是从大尺度上

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30970377); 国家十一五科技支撑资助项目(2008BAC39B05); 中央高校基本科研业务费专项资金资助

收稿日期:2010-05-13; 修订日期:2010-09-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangyy@bnu.edu.cn

考虑进化的影响,认为“历史上存在过,但现今已经消失的因子”决定了物种分布的格局,注重内在的生物进化关系与古地质和古环境事件的共同影响,为历史生物地理学(historical biogeography)。另一支从小尺度上考虑生态因子的影响,研究“现存自然因素”对物种分布格局的作用,认为地区间气候和生态条件的差异与物种生存的差异性需求导致了物种分布的差异,注重外在的环境要素,属于生态生物地理学(ecological biogeography)^[3]。因此,对每个分类阶元的适当界定是开展生物地理学研究的基础,而传统的依赖于表型特征比较的研究可能会由于表型的趋同演化导致错误的结论^[4]。随着分子生物学理论和技术在生物地理研究中的应用,建立了分子系统地理学的理论框架,可以准确的阐释各分类阶元之间的进化关系,为生物地理学研究提供更加可信的科学结论。

1 分子生物学和生物地理学结合的理论基础

20 世纪以来,分子生物学的兴起和发展大大促进了对物种间进化关系的研究,为生物地理学提供了更为精确的研究方法。与传统的形态学和生理学研究方法相比,分子生物学具有如下优点:首先,生物体的 DNA 由 4 种碱基(腺嘌呤、鸟嘌呤、胸腺嘧啶、胞嘧啶)组成^[5],因此在理论上可作为通用信息比较所有生物之间的进化关系;其次,DNA 的变异具有一定的规律,因而能用数学模型来描述这种变异并比较生物间亲缘关系的远近^[6];第三,生物基因组包含了海量的 DNA,信息量远大于传统方法,足以用来进行系统发育分析^[1]。

1.1 分子遗传标记的发展

分子遗传标记包括蛋白质标记和 DNA 分子标记。分子生物学发展的早期,限制性内切酶和等位酶电泳是了解生物类群间遗传差异的主要方法^[7]。随着聚合酶链式反应技术(polymerase chain reaction, PCR)的发明和测序技术的发展,快速获得大量的生物体遗传信息成为可能。但是,以全基因组来分析生物类群的进化历史仍然是不现实的。如鸟类的基因组约有 10 亿个碱基对^[8],而哺乳动物的基因组则有 30 亿个碱基对^[9],以了解物种系统地理格局为目的的进化分析显然不需使用如此海量的信息。因此,选择一些特殊的 DNA 片段或基因作为进化分析的遗传标记成为要解决的首要问题^[1]。

最先被重视的分子标记是动物的线粒体 DNA^[10]和植物的叶绿体 DNA^[11]。这两种 DNA 在细胞中独立于核基因而存在,多为母系遗传,拷贝数较多,便于提取和扩增,具有世代传递中不发生重组、基因组长度及组织结构保守而一级结构变异明显等特点,遗传变异信息量丰富,遗传背景清晰,可为后续分析提供良好的基础,被认为是研究动植物谱系发生与进化历史的有力工具^[12-13]。

微卫星又称简单重复序列(simple sequence repeat, SSR),是指一串以 1 至 5 个碱基为重复单元的 DNA 序列,重复单元数目的差异形成了微卫星的多态性,DNA 复制时的滑动很可能是产生这种差异的原因^[14]。微卫星具有突变速率快、多态性高等特性,以及片段小、易操作、共显性等优点,被广泛应用于动物种群的遗传多样性、种群遗传结构、分子生态学和保护遗传学研究^[15-16]。

此外,随着多种动物的全基因组图谱的完成,系统发育研究开始向多基因复合分析的方向发展。如: Hackett 等^[17]利用 19 个分子标记对 169 种鸟类进行了基因组水平的系统发育分析,改变了一些传统形态分类的认识,发现雀形目(Passeriformes)与鸚形目(Psittaciformes)具有姐妹群关系,并解答了一些类群在分类地位上的争议,如红鹤目(Phoenicopteriformes)和鸕鷀目(Podicipediformes)的近缘关系。Li 等^[18]利用 20 个核基因位点对画眉 *Garrulax canorus* 和台湾画眉 *Garrulax taewanus* 的进化历史进行了研究,发现这两个物种在 150 万年前发生初步分化后仍有持续的基因流,直到约 50 万年前因为台湾海峡的隔离效应才基本停止。

1.2 中性进化学说

Kimura^[19]与 King 和 Jukes^[20]提出了分子进化的中性学说,也称中性突变随机漂变假说。该学说认为,生物在分子水平上的进化来自于事实上没有适合效应的突变(即中性突变)的随机固定,突变引入了新的等位基因,而随机漂变决定了该等位基因是消失还是在种群中固定^[21]。具体而言,中性学说包括以下观点:核苷酸的替换率等于中性突变率(即总突变率乘以中性突变所占的比例);种内遗传变异和种间遗传分化均为选择中性或近中性,是中性进化同一过程的两个阶段;功能相同或相近的分子在进化速率上大体一致,而功能较

重要的基因的中性突变率较低,进化速率比次要的分子慢。目前功能重要性和进化速率之间的负相关是一个普遍现象,如果是自然选择在分子水平上驱动了进化过程,则功能重要性应与分子进化速率成正比^[6]。

20 世纪 60 年代初期,随着蛋白质序列测定技术的发展,发现不同物种间同种蛋白质的序列差异大致与物种的分化时间成正比,Zuckerlandl 和 Pauling^[22]在此基础上提出了分子钟假说,认为遗传分子的进化速率随时间或世代保持恒定。中性进化理论的提出充实了分子钟的概念。如果物种间相同遗传分子的中性突变率恒定,并且物种的世代时间在历史上没有发生过根本性的改变(因为世代时间会影响基因变化积累的速度),则两个生物体间的遗传差异应该和它们从一个共同祖先开始分化到现在的总时间成正比。虽然近年来对分子钟的可靠性,尤其针对系统发育分析中常用的线粒体 DNA 是否存在严格的分子钟提出了质疑^[23],如进化速率在不同类群和不同分子标记上并不保持一致导致分子钟失准,有效种群数量对进化速率的影响等。但分子钟在重建系统发育关系和解决生物地理问题上仍具有重要的价值:第一,分子钟应被看作氨基酸或核苷酸突变的随机性导致的随机钟,在核苷酸或氨基酸置换的马尔可夫模型中,置换事件的时间间隔遵循指数分布;第二,分子钟允许不同的遗传分子具有其自身固有的进化速率,并不是在基因组水平上一成不变的;第三,分子钟的速率恒定性未必对所有物种适用,很可能只存在于某些类群中^[6]。此外,利用化石证据在系统发育树上对分子钟进行全面校准,能够提高分子钟的精确度,并了解相同遗传标记在不同类群之间分子钟的差异^[24]。

1.3 溯祖理论

溯祖分析的理论工作由 Kingman^[25]完成。他提出,假设从符合 Wright-Fisher 模型的种群中任取 1 个等位基因上的 n 个序列,则一定能回溯到他们的共同祖先(most recent common ancestor, MRCA)。当 n 个序列中的任意两个样本追溯到其最近共同祖先时,即称之为一次“溯祖事件”; n 个序列回溯到一个共同祖先的过程称为“溯祖过程”。溯祖理论的基本要点包含 3 个方面^[26]:第一,可以通过对一个等位基因的回溯构建基因树,推测祖先序列,并能将这一过程扩展到多个等位基因,从而构建个体间基因族的谱系关系。第二,在一个选择中性且种群数量有限的群体中,谱系结构是随机形成的,并不依赖于物种的繁殖机制。第三,溯祖模型中突变的影响独立于谱系结构。溯祖理论已在进化生物学和谱系生物地理学研究中得到了充分应用,主要体现在对现存种群共同祖先生存年代(Time of MRCA, TMRCA)以及历史上种群间基因流频率和强度的估计,以推断物种形成和种群分化等进化事件发生的历史时间^[27]。

1.4 分子系统地理学的建立

Avise 等^[10]首先提出了分子系统地理学的概念,是以分子生物学方法重建种内和种上水平的系统发育关系,阐释其进化历史,并通过分析近缘生物类群的系统发育关系与其空间和时间分布格局之间的相关性构建生物区系的历史,是分子生物学与生物地理学结合的产物^[28]。分子系统地理学的理论框架源于以下 3 个假说^[4]:第一,大多数物种都是由多个地理种群组成的,这些地理种群在系统发育树上占有不同的分支,这种分支显示的地理格局即系统发育的地理结构;第二,具有系统地理种群结构的物种在历史发展中发生过扩散,占据了一定的分布区,并在整个分布区内不存在基因交流的障碍;第三,基因流的中断导致系统发育结构中单系群的出现。分子系统地理学研究方法如下:首先,通过分子标记获得所研究生物类群的遗传信息;而后根据分子标记的特点选择相应的分析方法构建生物类群的系统发育树,利用分子钟和溯祖分析推测祖先种群的分化时间,与板块构造变化或冰期-间冰期等古地质、古气候事件发生的时间进行比较;进而结合物种的地理分布状况探讨其地理格局的形成机制,追溯和揭示物种的进化历程。

利用分子数据重建系统发育树以描述物种间、群体间乃至个体间的谱系关系是分子系统地理学的核心内容。重建系统树的方法可大致分为两类,一类是基于遗传距离的算术聚类方法,一类是基于性状的最优搜索方法^[6]。前者主要包括邻接法(Neighbor joining, NJ)和不加权算术平均对组法(Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, UPGMA),这两种方法通过数据的聚类得到一棵树作为真实树的最佳估计。后者主要包括最大简约法(Maximum parsimony, MP),最大似然法(Maximum likelihood, ML)和贝叶斯法。MP

法通过搜寻所需性状变化数目最小(即树分值最小)的树获得真实树的最佳估计; ML 法利用树的对数似然值估测树与数据的配合程度, 对数似然值最高的树即为最大似然树; 而贝叶斯方法则通过搜寻给定数据树中后验概率最大的树作为最佳估计^[6]。

2 鸟类分子系统地理学的研究进展

鸟类是脊椎动物中被关注最多的类群^[29]。首先, 鸟类具有与人类近似的视觉和听觉, 并具有求偶炫耀, 占区鸣唱等特点鲜明的行为, 易于从中发现科学问题。其次, 鸟类多在白昼活动, 活动范围集中在陆地和水边, 便于研究者进行科学观察。再者, 鸟纲物种间的形态特征变异较大, 且是动物中分类与分布信息了解的最为全面的类群, 为分子系统地理研究提供了丰富的资料。近年来, 分子系统地理研究的开展显著促进了对鸟类物种分布格局及形成机制的理解。

2.1 系统演化关系——从系统进化的角度理解鸟类的分布格局

由于相似的生态环境会导致物种趋同进化, 仅用传统的形态分类学标准可能会对物种的分类地位鉴定错误, 进而影响对物种分布格局成因的正确认识。分子系统地理研究为鸟类物种分类地位的确定提供了从物种水平到系统发育水平的直接证据, 从而可以更加准确地描述鸟类的物种分布格局^[4]。

在分子系统发育水平上对物种分类地位的研究, 为探讨近缘类群分布格局的成因奠定了基础。分布于青藏高原的地山雀 *Pseudopodoces humilis* 因其黯淡的羽色特征和长并弯曲的喙型曾被长期归为鸦科(Corvidae) 地鸦属(*Podoces*) , 但以线粒体细胞色素 b(*cyt b*) 和核基因 *c-myc* 为分子标记联合构建的系统发育树表明, 此物种应归入山雀科(Paridae) , 是山雀科中唯一生活在草原生境的物种, 拓展了对山雀科适应进化的认识^[30]。Cibois 等^[31]以多个线粒体基因构建的系统发育关系发现, 白腹凤鹛 *Erpornis zantholeuca* 不属于画眉科, 而与鸦科鸟类的关系较近。Nyari 等^[32]利用线粒体和核基因内含子对扇尾鹟科(Rhipiduridae) 的系统发育分析表明, 黄腹扇尾鹟 *Rhipidura hypoxantha* 与仙鹟 *Stenostira scita*、方尾鹟 *Culicicapa ceylonensis* 和凤头鹟属 *Elminia* 的亲缘关系较近, 应归入仙鹟科(Stenostiridae) 。这些结论都拓展了对传统鸟类生物地理格局的认识。

此外, 对分布区广泛、亚种众多的复合种进行分子系统研究可揭示出隐种的存在。金眶鹟莺种组 *Seicercus burkii* complex 和冠纹柳莺种组 *Phylloscopus reguloides* complex 都是广布于我国南方及东南亚地区的小型鸣禽, 种组内的形态差异较小。Martens 等^[33]通过鸣声比较和回放实验, 提出金眶鹟莺种组可分为多个独立的物种, 并提出了一个仅分布于四川峨眉山的种——峨眉鹟莺 *Seicercus omeiensis*; Pakert 等^[34]通过 *cyt b* 的分子系统发育分析, 确证金眶鹟莺种组由 7 个单系群组成, 均可作为独立的物种, 其中 6 个种与白眶鹟莺 *Seicercus affinis* 的亲缘关系较近, 分化时间约在 500 万年以前; 而原认为属于金眶鹟莺种组的灰头鹟莺 *Seicercus xanthoschistos* 则与白斑尾柳莺 *Phylloscopus davisoni* 的亲缘关系较近。Olson 等^[35]利用线粒体基因与核基因的复合分子标记对柳莺属 *Phylloscopus* 的系统发育关系进行了梳理, 发现冠纹柳莺的 7 个亚种形成了显著分化的 3 个单系群, 且与地理分布相对应, 应为 3 个独立的物种, 并随后得到了鸣声分析的支持^[36]。对复合种的重新厘定和隐种的发现增加了局部地区的物种多样性和特有种数量, 且独立出来的物种常具有明显的祖征和独特的可比较的衍征, 为了解该类群的生物地理历史提供了丰富的材料^[37]。

种上分类阶元的分子系统发育分析能够对近缘类群间的进化历史进行更加准确的估计, 从而能够真实的反映生物类群的地理分布格局。长尾山雀属 *Aegithalos* 共包括 7 个物种, 其中银喉长尾山雀 *A. caudatus* 的分布区横贯古北界, 亚种最多; 红头长尾山雀的分布区较小, 自我国台湾岛至尼泊尔也分化有多个亚种。其他 5 种都分布于我国西部和喜马拉雅以南的山地, 分布区相对狭窄。线粒体 DNA 和核基因的联合系统发育分析表明, 红头长尾山雀 *A. concinnus* 的种下遗传分化程度(4.3% 至 5.9%) 远高于银喉长尾山雀(0.4%, 除分布于我国华北的长江亚种 *A. c. glaucogularis* 以外)。这种遗传分化程度与分布区面积相反的地理格局, 可能与红头长尾山雀祖先类群的多次隔离以及银喉长尾山雀在冰期后快速扩散有关^[38]。而银脸长尾山雀 *A. fuliginosus*、黑眉长尾山雀 *A. bonvaloti* 和棕额长尾山雀 *A. iouschistos* 在地理上从东南至西北呈替代式分布, 形态差异较大, 但种间遗传分化程度很低(0.5% 至 1%), 可能是冰期避难所效应导致小种群的形态发生

了快速进化^[38]。鹟类是我国鸟类的特色类群,因其种类繁多,形态和生态习性多样,在经典分类上的争议较多^[39]。近年来,利用多种分子标记对画眉科的系统发育关系开展了多个独立研究,澄清了一些类群的亲缘关系^[40-42]。这些研究达成的主要共识包括:鹟类不属于画眉科,而是与分布于美洲的莺雀科(Vireonidae)亲缘关系更近;雀鹟属 *Alcippe*、噪鹟属 *Garrulax*、穗鹟属 *Stachyris*、凤鹟属 *Yuhina* 和鸦雀类(包括红嘴鸦雀属 *Conostoma* 和鸦雀属 *Paradoxornis*) 的单系性均不成立,揭示出画眉科鸟类在形态与生态上的相似性与进化关系的远近并不完全一致;林莺属 *Sylvia*、绣眼鸟科(Zosteropidae) 和山鹟 *Rhopophilus pekinensis* 应归入画眉科,其中林莺为莺科(Sylviidae) 的模式属,广泛分布于古北界和北非,若此分类变动得到更多证据的支持,必将导致对莺科与画眉科生物地理分布格局的重新认识。

2.2 起源中心

历史生物地理学中对于物种分布格局的成因有两种解释^[43],即扩散学说和隔离分化学说。前者认为祖先物种(祖种)通过跨越障碍到达新的分布区后进化为不同的物种,其核心理论是物种及物种类群存在特定的起源中心。Darwin^[43]首先提出了起源中心的概念,认为各物种仅在一个地方产生,通过扩散到达现有的分布区;而对于一类物种而言(如同属或同科物种),存在一个祖先物种(祖种),其他物种均是由这个祖种扩散到其它地区后逐级衍生而来,祖种所生活的地理区域则是此类物种的起源中心。此后,Matthew^[44]根据哺乳类化石和现生种群的分布特点,提出了起源中心的一般模型,确立起源中心和扩散作为历史生物地理学的基本分析模式。随着板块构造学说得到普遍认同和系统发育学的建立,Croizat^[45]提出大陆上物种间断分布的格局是祖先类群分布区内一系列隔离分化事件导致的,而不是物种自一个起源中心连续扩散的结果,并对起源中心的存在提出了质疑。但是,隔离分化学说不能否认祖先类群的分布区仍是通过扩散建立起来的^[46]。无论扩散发生在障碍出现以前或以后,都是产生隔离的前提,而这样的隔离又为物种分化和新物种的形成创造了基本条件^[47]。因此,物种的现存分布格局是由扩散、隔离分化与灭绝过程在时空尺度上交替发生的综合作用所造就的,可以把祖先类群扩散前所分布的地理区域称为该类群的起源中心^[48]。

分子系统地理学研究为确定鸟类物种以及高级阶元的起源中心提供了丰富的证据。雀形目鸟类占鸟类物种数量的一半以上^[49],广布于各个地理区系,在形态、行为和生活史上都存在广泛变异,仅依赖骨骼和肌肉等形态学特征难以确定其起源中心。Barker等^[50]利用核基因分子标记构建了雀形目鸟类在科级水平的系统发育关系,发现仅分布于新西兰的刺鹟科(Acanthisittidae)是雀形目的基干类群,且分布于华莱士线以南的雀形目类群大都位于系统发育树的基部,提出了雀形目起源于冈瓦纳古陆的假说,认为雀形目的分布格局是自南半球向北半球扩散形成的。

对于环形分布的鸟类而言,地理种群的连续分布和形态特征的梯度变异,使得起源中心的确定比较困难^[1]。Irwin^[51]利用线粒体控制区序列和微卫星构建了环青藏高原分布的暗绿柳莺 *Phylloscopus trochiloides* 的系统发育树,确定这种柳莺起源于青藏高原南部,从青藏高原的东西两侧分别向北扩散,且扩散过程中的性选择作用使得交会于西伯利亚的东西两支在鸣声上产生了显著分化,形成了生殖隔离。为环形种的进化历史研究提供了极好的范例。

岛屿上鸟类物种多样性的起源也是历史生物地理学关注的重要问题之一。王鹟科(Monarchinae)在泛太平洋岛屿上及澳大利亚都有分布。传统的岛屿生物地理学理论认为这种分布格局是大陆-岛屿间逐级扩散的产物。但是基于线粒体DNA与核基因的分子系统地理研究表明,该地区的王鹟科物种单独起源于新几内亚,是短期内扩散至各海岛并快速适应进化的产物,不符合岛屿生物地理学理论中的脚踏石模型,且澳大利亚的大陆种群是近期从邻近岛屿扩散而来,并不是该类群的起源中心,从而揭示了岛屿成为鸟类物种多样性起源地的可能性^[52]。

2.3 鸟类系统地理格局的成因

鸟类分布格局的具体成因多从隔离分化说和扩散说的角度提出。隔离分化的证据主要包括古气候因子的影响(如冰期的避难所效应)和新生地理障碍的隔离(如山脉隆起,海平面上升阻断陆桥等),扩散的证据主

要来源于岛屿生物地理学研究。此外, 迁徙行为的差异也可能导致鸟类物种的同域分化, 进而改变原有的物种分布格局^[53]。

2.3.1 第四纪冰期的影响

第四纪冰期—间冰期等古气候变化对物种形成、分布区演变及现遗传格局的形成产生了重要影响^[54]。冰期时气候变冷, 导致鸟类的适宜栖息地向低纬度和低海拔地区退缩, 并在地形复杂的区域形成适宜栖息地斑块, 这些适合鸟类度过冰期的地域被称为冰期避难所, 不同避难所内的种群在冰期时常保持隔离状态, 从而促进了种群间的遗传分化。间冰期时年均温回升, 适宜栖息地的分布范围向高纬度和高海拔地区扩张, 避难所中的子遗种群也随之向外扩张, 即冰期后扩散, 为已分化的种群提供了二次融合的机会, 从而降低了遗传分化的水平^[13]。由于冰期—间冰期的强度和不同, 对各地域的影响程度不同, 避难所分布和冰期后扩散的路径不尽相同, 以及各物种适应环境能力的差异, 导致这个反复发生的“隔离—扩散”过程塑造了多样化的系统地理格局^[55]。

画眉和灰眶雀鹛 *Alcippe morrisonia* 同属于画眉科鸟类, 现存分布区大致重叠, 分子系统地理的研究结果揭示, 中国大陆的画眉种群在更新世冰期存在多个避难所并发生了一定的遗传分化, 而间冰期各地理种群的快速扩张导致了广泛的基因流, 降低了种群间的遗传分化水平, 表现为多个地理种群具有共享单倍型且一个地理种群内包含多个进化支, 形成了具有遗传分化但缺乏地理界限的系统地理格局^[56]。而同域分布的灰眶雀鹛具有明显的遗传分化, 不同的进化支占据了独特的地理分布区, 分化时间可追溯到约 1000 万年以前的中新世晚期, 更新世冰期只对东部种群的种群数量变化有影响, 表现出显著的系统地理结构^[57]。白鹡鸰 *Motacilla alba* 和黄鹡鸰 *Motacilla flava* 是广布于古北界的近缘物种, 均有多个亚种并存在明显的羽色变异。基于线粒体 DNA 构建的系统发育关系发现, 白鹡鸰中各地理种群间均有共享单倍型, 亚种间遗传分化程度较低, 这种格局应是末次最大冰期 (last glacial maximum, LGM) 时避难所的隔离效应与冰期后快速扩散综合导致的^[58]; 而黄鹡鸰的地理种群不仅形成了 3 个没有共享单倍型的进化支, 且分别与白鹡鸰和黄头鹡鸰 *Motacilla citreola* 构成并系, 已达到物种水平的分化, 更新世冰期—间冰期的交替出现只影响了进化支内各地理种群的种群数量, 并未改变各进化支之间的隔离演化状态^[59]。

2.3.2 新生地理障碍的影响

新障碍的出现是隔离分化假说解释物种分布格局成因的前提条件。剧烈的地质事件大都发生在第三纪以前 (如古陆的解体等), 对鸟类分布格局的影响也大都体现在属级以上水平。例如, 线粒体基因组水平的分析揭示了平胸总目 (Ratitae) 起源于冈瓦纳古陆, 分化于白垩纪晚期的进化历史, 现存于各大陆的平胸总目鸟类的分化时间与冈瓦纳古陆的解体时间一致^[60]。全球性分布的鸽形目 (Columbiformes) 在属级水平上表现出南半球分化程度高, 北半球分化程度低的特点, Pereira 等^[61] 发现这种格局是由于鸽形目起源于冈瓦纳古陆, 并随古陆解体而发生分化导致的, 进而通过第三纪时自南向北的适应辐射形成了现存的 3 个主要进化支。

第四纪发生的地质事件对现存鸟类分布格局的影响更为直接。如青藏高原和南美安第斯山脉的隆起对大多数鸟类形成了难以逾越的屏障, 促进了物种的环形分布^[51] 和东西隔离分布格局的形成^[62]。海平面上升导致陆桥断裂以及大陆性岛屿的形成对留鸟以及迁徙能力较弱的鸟类构成了地理障碍, 如白令地区曾是连接亚洲与北美动物区系的重要陆桥^[63], 更新世间冰期气温的升高导致海平面上升, 淹没了陆桥, 阻断了两个大陆间同种动物的基因交流。分子系统地理分析已证实雷鸟属 *Lagopus* 和长尾山雀科 (Aegithalidae) 的间断分布都与白令陆桥的消失有关^[38, 64]。台湾海峡在更新世的周期性出现^[65] 为台湾岛和大陆的一些物种提供了隔离演化的机会, 如在海峡两岸间断分布的画眉和黑眉拟啄木鸟 *Megalaima oorti* 在线粒体 DNA 上的分化都达到了物种水平^[66-67]。分布在中南半岛和大巽他群岛的鹇属 *Lophura* 和鹇属 *Copsychus* 在更新世发生的快速适应辐射, 也与南海大陆架在间冰期被海水周期性淹没所导致的隔离分化有关^[68-69]。此外, 河道的改变也会导致种群的隔离状态发生改变, 导致种及亚种间的隔离或融合^[70]。如亚马逊河下游河道较宽且比较稳定, 而上游河道由于安第斯山在更新世的持续隆起经常改道, 斯氏翼雀 *Xiphorhynchus spixii* 和蓝冠娇鹛 *Pipra*

coronata 在下游两岸的地理种群间都表现出显著的遗传分化,而上游两岸的地理种群间遗传分化程度较小,符合河流隔离假说的预期^[71-72]。

2.3.3 岛屿的影响

鸟类在岛屿上分布格局的成因一直是生物地理学的研究热点^[73],尤其是热带岛屿间的海洋对一些鸟类的扩散具有明显的隔离作用,建群常是由偶然的扩散事件引发的,因此通过比较岛屿形成的时间和鸟类在岛屿上建群的时间可以确定由祖种到现存种群的扩散路线,为扩散说提供了大量实证^[74]。灰胸绣眼鸟 *Zosterops lateralis* 是分布于澳大利亚东岸、塔斯马尼亚岛及新西兰各岛的留鸟,线粒体 DNA 和微卫星的结合分析揭示了其在澳洲大陆东部自北向南扩散至塔斯马尼亚岛后,又多次向东扩散至新西兰的路线,并与澳洲大陆向东扩散而来的种群在诺福克岛会合,形成了环形分布的地理格局^[75]。蚋鹟 *Chasiempis sandwichensis* 是夏威夷群岛的特有鸟类,与夏威夷以西的果鹟属 *Pomarea* 和王鹟属 *Monarcha* 的亲缘关系较近,VanderWerf 等^[76] 的研究表明,各岛的蚋鹟种群都形成了一个单系群,且各群在岛上的建群时间远晚于岛屿形成的时间,自西向东逐步扩散,符合扩散分化的“脚踏石”模型。

2.3.4 迁徙行为的影响

迁徙与否是鸟类重要的生活史特征,环境的变化可能导致一个物种在短期内获得或失去迁徙能力^[77],这种生活史特征的分化可能会导致同一个物种或类群分化为不同的进化支。如分布在非洲和亚洲的蜂虎属 *Merops* 可分为两个单系群,其中一支均为分布在非洲的留鸟,另一支则包括非洲和亚洲的迁徙种类以及亚洲的留鸟。根据系统发育树的基干类群推测,蜂虎属起源于非洲,因此迁徙能力的获得可能是导致这两个近缘类群分化的主要原因^[78]。姬鹟属 *Ficedula* 在东南亚地区有很高的物种多样性,Outlaw Voelker^[79] 梳理了姬鹟属的系统发育关系与迁徙能力间的关系,发现姬鹟属中迁徙的物种(除白眉姬鹟 *Ficedula zanthopygia* 和黄眉姬鹟 *Ficedula narcissina* 以外)都仅分布于大陆,而分布于岛屿的物种多为留鸟,且成种时间早于迁徙的种类,因此迁徙能力的获得也许是导致姬鹟属现存物种分布格局形成的主要因素。橙腹拟鹟 *Icterus galbula* 和黑背拟鹟 *Icterus abeillei* 是分布在北美的姐妹种,前者进行长距离迁徙(>2000 km),而后者以短距离迁徙为主(约300 km),两个物种的越冬区存在部分重叠。以核基因为遗传标记的溯祖分析表明^[80] 橙腹拟鹟是基干类群,成种时间早于黑背拟鹟,推测某些环境因素的改变导致迁徙能力的消失可能是促使黑背拟鹟从祖先种群中分化出来的原因。

近来,以黑顶林莺 *Sylvia atricapilla* 为模式种开展的研究为评价迁徙对物种分化及生物地理分布格局的影响提供了直接证据^[81]。繁殖于德国南部的黑顶林莺存在两条迁徙路线,分别是向西南方迁徙的传统路线,和半个世纪前出现并随着越冬地人为投食增加而逐步壮大的西北迁徙路线,且不同迁徙路线的种群在同一繁殖地存在选型交配的倾向^[53]。以微卫星为分子标记的研究发现^[82],繁殖地相同而迁徙路线不同的种群在50a里已积累了一定的遗传分化,显著大于繁殖地不同而迁徙路线相同的种群间遗传距离,提示两条迁徙路线上的种群具有演化为独立物种的潜力。

3 展望

3.1 区域性比较分子系统地理学研究

目前,鸟类分子系统地理学研究还处于积累基础资料阶段,主要关注于各级分类单元系统发育关系的构建,对生物地理分布格局及成因进行的规律性总结较少,已有工作多限于北美和欧洲^[4]。世界其他地区的地质历史与欧美并不相同,如青藏高原的隆起显著改变了东亚、中亚和南亚的气候与环境^[83],安第斯山的持续隆起和周期性的海侵是引起南美亚马逊地区地形和植被变化的主导因子^[84-85],而对欧美地区影响较大的更新世冰川避难所效应在亚热带和热带地区并不显著^[86]。因此,结合各地区的地质和气候历史解释分子系统地理学的研究成果,通过比较分子系统地理学研究,进行规律性的总结,是进一步了解各地区鸟类分布格局成因的关键^[55]。

3.2 我国鸟类分子系统地理研究的方向

中国具有复杂的地质气候历史,青藏高原的隆起不仅形成了独特的高原动物区系^[87],还引发了西北干旱

区和东亚季风区的形成^[88];更新世冰期对南北地区的影响存在差异,北方鸟类多因冰期的避难所效应发生了隔离分化^[89],而海南岛和台湾岛在冰期与大陆的周期性连接为岛屿种群和大陆种群的基因交流提供了客观条件^[18,69]。长江和黄河等主要水系在更新世发生过不同程度的溯源侵蚀和改道^[90-91],也会对鸟类的分布格局产生影响。中国的鸟类多样性非常丰富,约占世界鸟类总数的10%^[92],并包含两个动物地理界(古北界和东洋界)中广泛的生态类群,必然会对这些地质气候变化产生各自的响应方式,从而经历不同的进化历史,形成多样的生物地理格局。然而,目前我国的鸟类分子系统地理学研究在研究区域上多集中于青藏高原^[93-97],在研究类群上多集中在鸡形目^[89,98-101]和鹑类^[42,57,67,102],对其他地区和其他类群的鸟类分子系统地理学研究亟待开展,以更加全面的了解我国鸟类分布格局的成因及各类群进化历史的异同。

3.3 利用第二代测序技术开展分子生态生物地理研究

现有的分子系统地理学研究大都关注于历史生物地理学问题,很少涉及生态生物地理学问题,这与中性分子标记在解释功能进化时的失效有关。生态生物地理学研究可以更精细的定位环境变化与种群(或个体)表型变异之间的关系,对于解释现存物种的分布格局具有启发性意义,如近缘物种的垂直分布梯度和同域分布,以及生活史特征(如迁徙行为、婚配制度等)对分布格局的影响等。已有的一些生态种化(ecological speciation)研究都是通过以中性分子标记的系统发育树与形态和栖息地特征的相关关系进行间接推测而来^[103],缺乏将表型与基因型对应起来的直接证据。随着第二代测序方法(next generation sequencing, NGS)的爆发式发展^[104],以及鸟纲中两个模式物种——非雀形目的家鸡 *Gallus gallus*^[105]和雀形目的斑胸草雀 *Taeniopygia guttata*^[8]全基因组测序的完成,使得高效、准确、经济的获得鸟类个体的基因组信息成为可能。通过比较鸟类个体之间、种群之间和物种之间功能基因组的差异,将为解决生态生物地理学问题提供可行的途径和方法论基础。

References:

- [1] Cox C B, Moore P D. Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach. 7th ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2005.
- [2] Posadas P, Crisci J V, Katinas L. Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, 2006, 66(3): 389-403.
- [3] Nelson G, Platnick N I, Song D X. Biogeography. *Chinese Journal of Zoology*, 1990, 26(5): 50-53.
- [4] Avise J C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- [5] Watson J D, Crick F H C. A structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature*, 1953, 171(4356): 737-738.
- [6] Yang Z H. Computational Molecular Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- [7] Avise J C, Lansman R A, Shade R O. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. I. Population structure and evolution in the genus *Peromyscus*. *Genetics*, 1979, 92(1): 279-295.
- [8] Warren W C, Clayton D F, Ellegren H, Arnold A P, Hillier L W, Küstner A, Searle S, White S, Vilella A J, Fairley S, Heger A, Kong L, Ponting C P, Jarvis E D, Mello C V, Minx P, Lovell P, Velho T A F, Ferris M, Balakrishnan C N, Sinha S, Blatti C, London S E, Li Y, Lin Y C, George J, Sweedler J, Southey B, Gunaratne P, Watson M, Nam K, Backström N, Smeds L, Nabholz B, Itoh Y, Whitney O, Pfenning A R, Howard J, Völcker M, Skinner B M, Griffin D K, Ye L, McLaren W M, Flicek P, Quesada V, Velasco G, Lopez-Otin C, Puente X S, Olender T, Lancet D, Smit A F A, Hubley R, Konkel M K, Walker J A, Batzer M A, Gu W J, Pollock D D, Chen L, Cheng Z, Eichler E E, Stapley J, Slate J, Ekblom R, Birkhead T, Burke T, Burt D, Scharff C, Adam I, Richard H, Sultan M, Soldatov A, Lehrach H, Edwards S V, Yang S P, Li X C, Graves T, Fulton L, Nelson J, Chinwalla A, Hou S F, Mardis E R, Wilson R K. The genome of a songbird. *Nature*, 2010, 464(7289): 757-762.
- [9] Elsik C G, Tellam R L, Worley K C. The genome sequence of taurine cattle: a window to ruminant biology and evolution. *Science*, 2009, 324(5926): 522-528.
- [10] Avise J C, Arnold J, Martin Ball R, Bermingham E, Lamb T, Neigel J E, Reeb C A, Saunders N C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18(1): 489-522.
- [11] Olmstead R G, Palmer J D. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany*, 1994, 81(9): 1205-1224.
- [12] Wang J, Li M, Wei F, Liu D, Meng S, Feng Z. Molecular phylogeography and applications. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2001, 26(4):

- 431–439.
- [13] Taberlet P, Fumagalli L, WustSaucy A G, Cosson J F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 1998, 7(4): 453–464.
- [14] Ellegren H. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews Genetics*, 2004, 5(6): 435–445.
- [15] Yan L N, Zhang D X. Effects of sample size on various genetic diversity measures in population genetic study with microsatellite DNA markers. *Acta Zoologica Sinica*, 2004, 50(2): 279–290.
- [16] Hansson B, Bensch S, Hasselquist D, Åkesson M. Microsatellite diversity predicts recruitment of sibling great reed warblers. *Proceedings of the Royal Society of London. Proceedings of the Royal Series B: Biological Sciences*, 2001, 268(1473): 1287–1291.
- [17] Hackett S J, Kimball R T, Reddy S, Bowie R C K, Braun E L, Braun M J, Chojnowski J L, Cox W A, Han K L, Harshman J, Huddleston C J, Marks B D, Miglia K J, Moore W S, Sheldon F H, Steadman D W, Witt C C, Yuri T. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 2008, 320(5884): 1763–1768.
- [18] Li J W, Yeung C K L, Tsai P, Lin R C, Yeh C F, Yao C T, Han L X, Huang L M, Ding P, Wang Q S, Li S H. Rejecting strictly allopatric speciation on a continental island: prolonged postdivergence gene flow between Taiwan (*Leucodioptron taewanus*, Passeriformes Timaliidae) and Chinese (*L. canorum canorum*) hwameis. *Molecular Ecology*, 2010, 19(3): 494–507.
- [19] Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 1968, 217(5129): 624–626.
- [20] King J L, Jukes T H. Non-darwinian evolution. *Science*, 1969, 164(881): 788–798.
- [21] Hartl D L, Clark A G. *Principles of Population Genetics*. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2007.
- [22] Zuckerkandl E, Pauling L. Evolutionary divergence and convergence in proteins // Bryson V, Vogel H J, eds. *Evolving Genes and Proteins*. New York: Academic Press, 1965: 97–166.
- [23] Pereira S L, Baker A J. A mitogenomic timescale for birds detects variable phylogenetic rates of molecular evolution and refutes the standard molecular clock. *Molecular Biology and Evolution*, 2006, 23(9): 1731–1740.
- [24] Weir J T, Schluter D. Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, 2008, 17(10): 2321–2328.
- [25] Kingman J F C. The coalescent. *Stochastic processes and their applications*, 1982, 13(3): 235–248.
- [26] Kingman J F C. Origins of the coalescent: 1974–1982. *Genetics*, 2000, 156(4): 1461–1463.
- [27] Fu Y X, Li W H. Coalescing into the 21st century: an overview and prospects of coalescent theory. *Theoretical Population Biology*, 1999, 56(1): 1–10.
- [28] Avise J C. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 2009, 36(1): 3–15.
- [29] Mayr E. The Contributions of Ornithology to Biology. *BioScience*, 1984, 34(4): 250–255.
- [30] James H F, Ericson P G P, Slikas B, Lei F M, Gill F B, Olson S L. *Pseudopodoces humilis*, a misclassified terrestrial tit (Paridae) of the Tibetan Plateau: evolutionary consequences of shifting adaptive zones. *Ibis*, 2003, 145(2): 185–202.
- [31] Cibois A, Kalyakin M V, Lian-Xian H, Pasquet E. Molecular phylogenetics of babblers (Timaliidae): reevaluation of the genera *Yuhina* and *Stachyris*. *Journal of Avian Biology*, 2002, 33(4): 380–390.
- [32] Nyári Á S, Benz B W, Jönsson K A, Fjeldså J, Moyle R G. Phylogenetic relationships of fantails (Aves: Rhipiduridae). *Zoologica Scripta*, 2009, 38(6): 553–561.
- [33] Martens J, Eck S, Packert M, Sun Y. The Golden-spectacled Warbler *Seicercus burkii*—a species swarm (Aves: Passeriformes: Sylviidae). Part 1. *Zoologische Abhandlungen-staatliches Museum Fur Tierkunde in Dresden*, 1999, 50: 281–327.
- [34] Päckert M, Martens J, Sun Y H, Veith M. The radiation of the *Seicercus burkii* complex and its congeners (Aves: Sylviidae): molecular genetics and bioacoustics. *Organisms Diversity and Evolution*, 2004, 4(4): 341–364.
- [35] Olsson U, Alström P, Ericson P G P, Sundberg P. Non-monophyletic taxa and cryptic species—Evidence from a molecular phylogeny of leaf-warblers (*Phylloscopus*, Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2005, 36(2): 261–276.
- [36] Päckert M, Martens J, Severinghaus L L. The Taiwan Firecrest (*Regulus goodfellowi*) belongs to the Goldcrest assemblage (*Regulus regulus*): evidence from mitochondrial DNA and the territorial song of the Regulidae. *Journal of Ornithology*, 2009, 150(1): 205–220.
- [37] Bickford D, Lohman D J L, Sodhi N S, Ng P K L, Meier R, Winker K, Ingram K K, Das I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(3): 148–155.
- [38] Päckert M, Martens J, Sun Y H. Phylogeny of long-tailed tits and allies inferred from mitochondrial and nuclear markers (Aves: Passeriformes, Aegithalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 55(3): 952–967.
- [39] Cheng T H. *A Synopsis of the Avifauna of China*. Beijing: Science Press 1987.
- [40] Cibois A. Mitochondrial DNA phylogeny of babblers (Timaliidae). *The Auk*, 2003, 120(1): 35–54.
- [41] Alström P, Olsson U, Rasmussen P C, Yao C T, Ericson P G P, Sundberg P. Morphological, vocal and genetic divergence in the *Cettia*

- acanthizoides complex (Aves: Cettiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2007, 149(3): 437-452.
- [42] Luo X, Qu Y H, Han L X, Li S H, Lei F M. A phylogenetic analysis of laughingthrushes (Timaliidae: *Garrulax*) and allies based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Zoologica Scripta*, 2008, 38(1): 9-22.
- [43] Darwin C. *The Origin of Species*. London: Murray, 1859.
- [44] Matthew W D. *Climate and Evolution*. New York: Academy of Sciences, 1915.
- [45] Croizat L, Nelson G, Rosen D E. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 1974, 23(2): 265-287.
- [46] Wiley E O. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1988, 19(1): 513-542.
- [47] Chen Y Y, Liu H Z. Advances of biogeography. *Bulletin of Biology*, 1995, 30(6): 1-4.
- [48] Keppel G, Lowe A J, Possingham H P. Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: influences of dispersal, vicariance and extinction. *Journal of Biogeography*, 2009, 36(6): 1035-1054.
- [49] Sibley C G, Monroe B Jr. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. USA: Yale University Press, 1990.
- [50] Barker F K, Barrowclough G F, Groth J G. A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 269(1488): 295-308.
- [51] Irwin D E, Bensch S, Price T D. Speciation in a ring. *Nature*, 2001, 409(6818): 333-337.
- [52] Filardi C E, Moyle R G. Single origin of a pan-Pacific bird group and upstream colonization of Australasia. *Nature*, 2005, 438(7065): 216-219.
- [53] Bearhop S, Fiedler W, Furness R W, Votier S C, Waldron S, Newton J, Bowen G J, Berthold P, Farnsworth F. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science*, 2005, 310(5747): 502-504.
- [54] Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 2000, 405(6789): 907-913.
- [55] Zink R M, Pavlova A, Drovetski S, Rohwer S. Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species. *Journal of Ornithology*, 2008, 149(3): 399-413.
- [56] Li S H, Yeung C K L, Feinstein J, Han L X, Le M H, Wang C X, Ding P. Sailing through the Late Pleistocene: unusual historical demography of an East Asian endemic, the Chinese Hwamei (*Leucodiotron canorum canorum*), during the last glacial period. *Molecular Ecology*, 2009, 18(4): 622-633.
- [57] Song G, Qu Y H, Yin Z H, Li S, Liu N F, Lei F M. Phylogeography of the *Alcippe morrisonia* (Aves: Timaliidae): long population history beyond late Pleistocene glaciations. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9(1): 143-143.
- [58] Pavlova A, Zink R M, Rohwer S, Koblik E A, Red'kin Y A, Fadeev I V, Nesterov E V. Mitochondrial DNA and plumage evolution in the white wagtail *Motacilla alba*. *Journal of Avian Biology*, 2005, 36(4): 322-336.
- [59] Pavlova A, Zink R M, Drovetski S V, Red'kin Y, Rohwer S. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: Species limits and population history. *Auk*, 2003, 120(3): 744-758.
- [60] Cooper A, Lalueza-Fox C, Anderson S, Rambaut A, Austin J, Ward R. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature*, 2001, 409(6821): 704-707.
- [61] Pereira S L, Johnson K P, Clayton D H, Baker A J. Mitochondrial and nuclear DNA sequences support a Cretaceous origin of Columbiformes and a dispersal-driven radiation in the Paleogene. *Systematic Biology*, 2007, 56(4): 656-672.
- [62] Milá B, Wayne R K, Fitze P, Smith T B. Divergence with gene flow and fine-scale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorhynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird. *Molecular Ecology*, 2009, 18(14): 2979-2995.
- [63] Elias S A, Short S K, Nelson C H, Birks H H. Life and times of the Bering land bridge. *Nature*, 1996, 382(6586): 60-63.
- [64] Holder K, Montgomerie R, Friesen V L. A test of the glacial refugium hypothesis using patterns of mitochondrial and nuclear DNA sequence variation in rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Evolution*, 1999, 53(6): 1936-1950.
- [65] Voris H K. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography*, 2001, 27(5): 1153-1167.
- [66] Feinstein J, Yang X J, Li S H. Molecular systematics and historical biogeography of the Black-browed Barbet species complex (*Megalaima oorti*). *Ibis*, 2008, 150(1): 40-49.
- [67] Li S H, Li J W, Han L X, Yao C T, Shi H T, Lei F M, Yen C. Species delimitation in the Hwamei *Garrulax canorus*. *Ibis*, 2006, 148(4): 698-706.
- [68] Randi E, Lucchini V, Hennache A, Kimball R T, Braun E L, Ligon J D. Evolution of the mitochondrial DNA control region and cytochrome *b* genes and the inference of phylogenetic relationships in the avian genus *Lophura* (Galliformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, 19(2): 187-201.
- [69] Sheldon F H, Lohman D J, Lim H C, Zou F S, Goodman S M, Prawiradilaga D M, Winker K, Braile T M, Moyle R G. Phylogeography of the magpie-robin species complex (Aves: Turdidae: *Copsychus*) reveals a Philippine species, an interesting isolating barrier and unusual dispersal

- patterns in the Indian Ocean and Southeast Asia. *Journal of Biogeography*, 2009, 36(6): 1070–1083.
- [70] Moritz C, Patton J L, Schneider C J, Smith T B. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31(1): 533–563.
- [71] Aleixo A. Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution*, 2004, 58(6): 1303–1317.
- [72] Cheviron Z A, Hackett S J, Capparella A P. Complex evolutionary history of a Neotropical lowland forest bird (*Lepidothrix coronata*) and its implications for historical hypotheses of the origin of Neotropical avian diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2005, 36(2): 338–357.
- [73] MacArthur R H, Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [74] Grant P R. Reconstructing the evolution of birds on islands: 100 years of research. *Oikos*, 2001, 92(3): 385–403.
- [75] Clegg S M, Degnan S M, Kikkawa J, Moritz C, Estoup A, Owens I P F. Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(12): 8127–8132.
- [76] VanderWerf E A, Young L C, Yeung N W, Carlon D B. Stepping stone speciation in Hawaii's flycatchers: molecular divergence supports new island endemics within the elepaio. *Conservation Genetics*, 2010, 11(4): 1283–1298.
- [77] Gill F B. *Ornithology*. 2nd ed. New York: WH Freeman, 1995.
- [78] Marks B D, Weckstein J D, Moyle R G. Molecular phylogenetics of the bee-eaters (Aves: Meropidae) based on nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, 45(1): 23–32.
- [79] Outlaw D C, Voelker G. Pliocene climatic change in insular Southeast Asia as an engine of diversification in *Ficedula* flycatchers. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(4): 739–752.
- [80] Kondo B, Peters J L, Rosensteel B B, Omland K E. Coalescent analyses of multiple loci support a new route to speciation in birds. *Evolution*, 2008, 62(5): 1182–1191.
- [81] Irwin D E. Speciation: New Migratory Direction Provides Route toward Divergence. *Current Biology*, 2009, 19(24): 1111–1113.
- [82] Rolshausen G, Segelbacher G, Hobson K A, Schaefer H M. Contemporary evolution of reproductive isolation and phenotypic divergence in sympatry along a migratory divide. *Current Biology*, 2009, 19(24): 2097–2101.
- [83] An Z S, Kutzbach J E, Prell W L, Porter S C. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since Late Miocene times. *Nature*, 2001, 411(6833): 62–66.
- [84] Lovejoy N R, Bermingham E, Martin A P. Marine incursion into South America. *Nature*, 1998, 396(6710): 421–422.
- [85] Campbell K E Jr, Heizler M, Frailey C D, Romero-Pittman L, Prothero D R. Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon Basin. *Geology*, 2001, 29(7): 595.
- [86] Connor E F. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Ecology and Evolution*, 1986, 1(6): 165–168.
- [87] Zhang R Z. *Zoogeography of China*. Beijing: Science Press, 1999.
- [88] Zhang D F, Fengquan L, Jianmin B. Eco-environmental effects of the Qinghai-Tibet Plateau uplift during the Quaternary in China. *Environmental Geology*, 2000, 39(12): 1352–1358.
- [89] Huang Z H, Liu N F, Luo S X, Long J. Phylogeography of rusty-necklaced partridge (*Alectoris magna*) in northwestern China. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, 43(2): 379–385.
- [90] Cheng J, Tian M Z, Zhang X J. The Yellow River in its source area captured the branches of the Yangtze River. *Earth Science Frontiers*, 2007, 14(1): 251–256.
- [91] Ren X M, Yang D Y, Han Z Y. Terrace evidence of river system change in the upper reaches of Changjiang River. *Quaternary Sciences*, 2006, 26(3): 413–420.
- [92] Zheng G M. *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of the World*. Beijing: Science Press, 2002.
- [93] Qu Y H, Ericson P G P, Lei F M, Li S H. Postglacial colonization of the Tibetan plateau inferred from the matrilineal genetic structure of the endemic red-necked snow finch, *Pyrgilauda ruficollis*. *Molecular Ecology*, 2005, 14(6): 1767–1781.
- [94] An B, Zhang L X, Browne S, Liu N F, Ruan L Z, Song S. Phylogeography of Tibetan snowcock (*Tetraogallus tibetanus*) in Qinghai-Tibetan Plateau. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 50(3): 526–533.
- [95] Huang Z H, Liu N F, Xiao Y A, Cheng Y L, Mei W F, Wen L Y, Zhang L X, Yu X P. Phylogenetic relationships of four endemic genera of the Phasianidae in China based on mitochondrial DNA control-region genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 53(2): 378–383.
- [96] Qu Y, Lei F, Zhang R, Lu X. Comparative phylogeography of five avian species: implications for Pleistocene evolutionary history in the Qinghai-Tibetan plateau. *Molecular Ecology*, 2009, 19(2): 338–351.
- [97] Qu Y H, Lei F M. Comparative phylogeography of two endemic birds of the Tibetan plateau, the white-rumped snow finch (*Onychostruthus*

- taczanowskii*) and the Hume's ground tit (*Pseudopodoces humilis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 51(2): 312-326.
- [98] Qu J Y, Liu N F, Bao X K, Wang X L. Phylogeography of the ring-necked pheasant (*Phasianus colchicus*) in China. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 52(1): 125-132.
- [99] Zhan X J, Zhang Z W. Molecular phylogeny of avian genus *Syrnaticus* based on the mitochondrial cytochrome *b* gene and control region. *Zoological Science*, 2005, 22(4): 427-435.
- [100] Huang Z H, Liu N F, Liang W, Zhang Y Y, Liao X J, Ruan L Z, Yang Z S. Phylogeography of Chinese bamboo partridge, *Bambusicola thoracica thoracica* (Aves: Galliformes) in south China: inference from mitochondrial DNA control-region sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 56(1): 273-280.
- [101] Bao X K, Liu N F, Qu J Y, Wang X L, An B, Wen L Y, Song S. The phylogenetic position and speciation dynamics of the genus *Perdix* (Phasianidae, Galliformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 56(2): 840-847.
- [102] Zhang S X, Yang L, Yang X J, Yang J X. Molecular phylogeny of the yuhinas (Sylviidae: *Yuhina*): a paraphyletic group of babblers including *Zosterops* and Philippine *Stachyris*. *Journal of Ornithology*, 2007, 148(4): 417-426.
- [103] Ryan P G, Bloomer P, Moloney C L, Grant T J, Delpont W. Ecological speciation in South Atlantic island finches. *Science*, 2007, 315(5817): 1420.
- [104] Syed F, Grunewald H, Caruccio N. Next-generation sequencing library preparation: simultaneous fragmentation and tagging using in vitro transposition. *Nature Methods*, 2009, 6(11): 1-2.
- [105] Wallis J W, Aerts J, Groenen M A M, Crooijmans R P M A, Layman D, Graves T A, Scheer D E, Kremitzki C, Fedele M J, Mudd N K, Cardenas M, Higginbotham J, Carter J, McGrane R, Gaige T, Mead K, Walker J, Albracht D, Davito J, Yang S P, Leong S, Chinwalla A, Sekhon M, Wylie K, Dodgson J, Romanov M N, Cheng H, de Jong P J, Osoegawa K, Nefedov M, Zhang H B, McPherson J D, Krzywinski M, Schein J, Hillier L, Mardis E R, Wilson R K, Warren W C. A physical map of the chicken genome. *Nature*, 2004, 432(7018): 761-764.

参考文献:

- [3] Nelson G, Platnick N I, 宋大祥. 生物地理学. *动物学杂志*, 1990, 26(5): 50-53.
- [12] 王静, 李明, 魏辅文, 刘定震, 蒙世杰, 冯祚建. 分子系统地理学及其应用. *动物分类学报*, 2001, 26(4): 431-439.
- [15] 闫路娜, 张德兴. 种群微卫星 DNA 分析中样本量对各种遗传多样性度量指标的影响. *动物学报*, 2004, 50(2): 279-290.
- [47] 陈宜瑜, 刘焕章. 生物地理学的新进展. *生物学通报*, 1995, 30(6): 1-4.
- [87] 张荣祖. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 1999.
- [90] 程捷, 田明中, 张绪教. 黄河源区黄河袭夺长江水系之初探. *地学前缘*, 2007, 14(1): 251-256.
- [91] 任雪梅, 杨达源, 韩志勇. 长江上游水系变迁的河流阶地证据. *第四纪研究*, 2006, 26(3): 413-420.
- [92] 郑光美. 世界鸟类分类与分布名录. 北京: 科学出版社, 2002.