欧亚大陆广布物种的谱系地理研究: 现状与发展趋势

袁娟娟^{*}, 叶瑱^{*}, 卜文俊^{*}

南开大学生命科学学院, 天津 300071

^{*} 联系人, E-mail: yezhen1987331@nankai.edu.cn; wenjunbu@nankai.edu.cn

收稿日期: 2019-07-28; 接受日期: 2019-08-07; 网络版发表日期: 2019-09-04

国家自然科学基金重点项目(批准号: 31430079)、国家自然科学基金面上项目(批准号: 31972872)和国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(批准号: 31820103013)资助

摘要 广布物种的地理分布范围涉及欧亚大陆地区, 主要分为4种模式: 全球分布模式、全北区分布模式、欧亚大陆中高纬度分布模式以及欧亚大陆中低纬度分布模式. 通过比较近年来欧亚大陆广布种的谱系地理学的研究结果, 总结得出三种谱系地理格局: (i) “单一组分”格局; (ii) “东-西组分”格局; (iii) “边域组分”格局. 本研究分析了欧亚大陆广布种的谱系地理格局形成的成因, 主要包括以下三个方面: (i) 物种本身较强的环境耐受力 and 扩散能力, 以及受到人类的贸易、运输、驯养活动的影响; (ii) 东-西相异的更新世冰期气候和内陆干旱带来的影响: 欧洲在冰期期间大部分区域被冰盖覆盖, 物种退到避难所, 间冰期物种从避难所向适宜生存的区域扩张, 扩张时间大致在末次冰盛期后; 亚洲大部分地区的冰期气候相对较为温和, 尤其是亚洲东部并没有被大范围冰川覆盖, 冰期对这些地区生物的分布格局影响相对较小; 此外, 由于更新世青藏高原的快速隆升及亚洲夏季风的增强, 促进了欧亚大陆内陆干旱带的形成, 从而起到长期生态隔离的作用; (iii) 边域种化的影响: 种群扩散至分布边缘新环境, 由于地理或新环境隔离, 遗传漂变在小的隔离种群中固定下来, 种群间产生遗传分化. 通过分析欧亚大陆广布物种在相同地理、地质历史事件下的应对机制的独特性与一致性规律, 有助于深入了解广布种在欧亚大陆的地理种群演化及种系发生的形成机制, 能够更好地总结、完善整个欧亚大陆生物物种的谱系地理格局的多样性和普遍规律. 最后, 从大规模核基因组标记的应用和基于物种的生活史特征的预测谱系地理学两个方面对欧亚大陆广布物种的谱系地理学研究提出了展望.

关键词 欧亚大陆, 广布种, 谱系地理格局, 冰期, 干旱带

欧亚大陆(Eurasia)为欧洲和亚洲连成的全球最大的大陆, 又称亚欧大陆. 在二叠纪, 乌拉尔洋(Ural Ocean)的最终闭合形成了南北走向的乌拉尔褶皱, 欧亚大陆连为一体^[1]. 欧亚大陆地形复杂、地貌多样, 经

度上跨越11个时区, 纬度上跨越了北半球几乎所有的气候带和自然带. 始新世(55~40 Ma)期间, 印度和欧亚板块的相撞造成青藏高原和周围山脉的隆升, 使得欧亚大陆内部远离海洋. 渐新世(34~24 Ma)以来, 青

引用格式: 袁娟娟, 叶瑱, 卜文俊. 欧亚大陆广布物种的谱系地理研究: 现状与发展趋势. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1155–1164
Yuan J J, Ye Z, Bu W J. Phylogeography of widespread species in Eurasia: Current progress and future prospects (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 1155–1164, doi: 10.1360/SSV-2019-0163

藏高原的持续抬升导致亚洲季风系统的形成, 同时伴随着类特提斯海(Paratethyan)的海退, 欧亚大陆内部的大气循环改变, 降水减少, 开始出现干旱化^[2,3]. 中新世中期以来(约20 Ma), 全球气候逐渐变冷. 第四纪(约2.58 Ma)以来, 伴随着青藏高原的快速隆升, 亚洲地区大量的造山活动使得喜马拉雅和天山山脉不断抬升, 地质和地形的演变增强了亚洲夏季季风, 同时阻挡了来自印度洋的暖湿气流流向内陆, 亚洲季风区降水总体增多, 而欧亚大陆内陆降水减少导致干旱区不断扩大^[4~11](图1). 持续发育的干旱化起到了生态隔离的作用, 例如, Melville等人^[12]对沙蜥属(*Phrynocephalus*)的研究以及Shi等人^[13]对正钐蜥属(*Mesobuthus*)的研究表明欧亚大陆内部逐步加强的干旱化造成了物种的多样化.

北半球第四纪冰期开始于更新世早期(约2.7 Ma)^[14], 随着全球气候变冷, 冰盖从北极发育, 并逐渐扩大, 向南压迫, 当区域气候变得不再适物种生存需要时, 物种会退缩至能够提供适宜环境的有限空间内度过冰期, 这些地方称为冰期避难所(refuge)^[15,16]. 在冰期期间, 大的冰盖覆盖了欧亚大陆的西北部, 很多欧洲物种的研究已经证实, 欧洲的冰期避难所主要存在于欧洲南部的3个半岛: 伊比利亚半岛、意大利半岛和巴尔干半岛^[17~21]; 相比较欧洲, 越来越多的证据支持东亚地区存在众多的生物避难所, 如横断山脉、秦岭、太行山、长白山、日本胃山等^[21~24], 这是由于东亚地区冰期气候温和, 仅形成局部冰川^[25~28]; 此外, 东亚地区尤其是中国地形复杂, 有众多的高山和峡谷, 缓冲了剧烈的气候波动, 减轻了冰期气候对生物的影响,

为物种原地存留提供了潜在的长期稳定的生境^[29~31].

谱系地理学(phylogeography)是探究物种不同地理种群内、种群间以及近缘种间谱系地理格局的历史演化及其形成机制的学科^[32~34]. 谱系地理学方法的应用对解释第三纪以来(特别是第四纪冰期)气候剧烈变化和地质事件对欧亚生物地理分布、进化历史和遗传结构等方面的影响提出了很多新的见解^[35~41]. 欧洲和东亚地区的研究总结出了一些规律: 欧洲在末次冰盛期(Last Glacial Maximum, LGM)间大部分区域被冰盖覆盖, 由于冰期与间冰期的气候波动, 冰盖的反复进退对原地区保留种群产生的瓶颈作用和冰期后物种回迁产生的奠基者效应使得物种的遗传结构具有与冰川发育与消退相对应的分布格局^[19,42~44], 种群历史动态基本符合LGM冰期后扩张模式^[17]; 而东亚地区温和的冰期气候对本地区的生物的谱系格局影响相对较小, 许多种类在近十几年持续处于较稳定的种群状态, 并没有明显的冰期影响下的种群谱系地理格局^[45~47], 从种群扩张时间上看, 很多种群扩张时间发生在LGM之前^[37,48,49].

目前较多的谱系地理研究主要侧重于分布在欧洲或东亚的地区性生物物种, 对于欧亚大陆洲际间广布种的谱系地理研究相对较少. 广布物种由于存在大范围分布的地理种群, 可以反映出较大地理时空尺度下的地质历史、气候环境等因素对物种演化格局的影响, 是目前谱系地理学研究领域的前沿和热点之一. 欧亚大陆具备了较大的地理时空尺度下东-西相异的冰期气候和多个区域性独特复杂的地理环境, 因此对于

图1 欧亚大陆地形变化图(图片来源: <http://www.scotese.com/>)

Figure 1 Topographic changes in Eurasia (picture source: <http://www.scotese.com/>)

欧亚大陆分布的广布种进行研究, 可以更为清晰地了解欧亚不同地理区域的地质气候历史对于单一物种谱系格局的影响, 可以更好地揭示不同生境对同一物种不同地理种群的影响, 进而更深入地了解环境变化对生物分布与适应性的深远影响^[50,51].

按照物种的地理分布范围, 涉及欧亚大陆广布种的分布模式主要分为4类: (i) 全球分布模式; (ii) 全北区的分布模式; (iii) 欧亚大陆中高纬度的分布模式; (iv) 欧亚大陆中低纬度的分布模式. 本文通过分析比较这4种分布模式的研究结果, 总结共有的谱系地理式样, 并分析其形成的历史地质与气候等因素, 将有助于加深对欧亚大陆广布物种的分布格局及其成因的理解.

1 谱系分化的式样与机制

1.1 全球分布模式

全球分布模式的物种在欧亚大陆广泛分布, 但分布范围还涉及到非洲、南北美洲以及新西兰等地区. 目前的研究显示, 全球分布模式的物种中的欧亚大陆种群多数都存在较浅的谱系地理结构, 即欧亚大陆存在着较浅的东-西分化, 分化时间大约在中新世晚期至更新世之间. 全球分布模式物种一般来说对环境有着高的耐受力^[52], 该分布模式可能源于物种本身具有很强的扩散能力或者受到人类的贸易、运输、驯养活动的影响^[35,53,54].

Tabata等人^[52]对欧亚和非洲141只家山羊(*Capra hircus*)的线粒体单倍型分析表明, 线粒体的主单倍型在大多数国家都占主导地位, 且主单倍型的邻接树虽然高度分化, 但是没有清晰的地理差异, 其中两个主单倍型的分化时间在更新世(约0.01 Ma), 欧亚之间仅有浅的东-西分化的谱系结构.

对欧亚大陆家鼠(*Mus musculus*)963个体的19个微卫星标记的分析显示, 物种的地理起源和遗传组成具有良好的一致性, 欧亚大陆呈现浅的东-西分化的谱系结构, 且伊朗高原的种群遗传多样性高, 推测伊朗高原是家鼠的谱系地理的热点地区, 形成了家鼠的中东地区扩散中心^[53].

对于长沫蝉(*Philaenus spumarius*)的线粒体和核基因的分子标记分析发现, 其欧亚大陆的种群呈现出浅的东-西分化的谱系地理结构, 分化时间在更新世

(约0.5 Ma), 可能受到更新世中晚期的气候波动的影响, 冰期后种群从伊比利亚和高加索地区发生扩张^[55].

1.2 全北区的分布模式

全北区分布模式的物种在欧亚大陆广泛分布, 但分布范围还涉及北美大陆. 欧亚与北美的物种通过白令陆桥历史上发生过多次的扩散事件, 本文只关注欧亚大陆的种群内的谱系地理格局. 全北区的谱系地理结构主要分为两类: (i) 欧亚大陆内部的东-西分化格局; (ii) 欧亚大陆物种分布边缘地区检测到两个或多个支系, 物种仅表现出局部的谱系地理格局. 这两类谱系地理结构的物种分化时间均发生在更新世的中晚期, 种群历史动态都受到了更新世冰期的影响.

红背鼯(*Myodes rutilus*)分布于全北区的高纬度地区, 全世界存在多个亚种. Kohli等人^[56]利用多位点分子标记的方法表明, 红背鼯形成三个良好的线粒体谱系结构正好对应全北区的西部、中部和东部地区, 分化时间在更新世(约0.1 Ma). 欧亚大陆的东-西支系都是末次盛冰期之前发生的种群的扩张, 种群历史动态和现在的地理分布格局受到了冰期与间冰期循环的影响.

舞毒蛾(*Lymantria dispar*)是对森林最具破坏力的昆虫之一, 原生于欧亚大陆, 近期入侵到北美大陆. Wu等人^[57]对1738个体的微卫星和线粒体分子标记的分析发现, 舞毒蛾存在亚洲大陆、日本、欧洲和北美4个支系, 其原因可能是更新世环境导致温带地区森林的扩张和收缩, 从而使种群产生了遗传分化. 欧亚大陆东-西支系的分化时间在更新世(约0.37 Ma), 且欧洲的支系发生深度分化, 说明舞毒蛾在欧洲有着较长的演化历史, 并不是近期从亚洲迁移过去的.

欧刺柏(*Juniperus communis*)主要分布在欧亚大陆和阿拉斯加地区. Hantemirova等人^[58]利用叶绿体基因发现欧刺柏的阿尔卑斯、北欧、高加索西部和西伯利亚种群形成大的谱系支系, 亚洲中部、喜马拉雅、剩余的欧洲种群形成分布边缘的支系. 错配分布分析(mismatch distribution analysis)显示的欧刺柏大的谱系支系种群经历了近期扩张, 推测是更新世冰期时, 欧刺柏在高纬度地区存在很多小的避难所, 冰期后发生拓殖作用, 而其他支系种群大小维持稳定状态.

大斑啄木鸟(*Dendrocopos major*)的线粒体基因显示其欧亚大陆北部种群形成大的谱系支系, 中国中南

部和伊朗-阿塞拜疆形成两个边缘的小的谱系支系。欧亚大陆北部的支系种群在LGM之后经历了快速的扩张, 与其他种群检测到基因流。此种谱系结构可能是由于第四纪冰期导致的避难地效应及对不同的生境的适应^[59,60]。

1.3 欧亚大陆中高纬度(40°N~80°N)的分布模式

欧亚大陆中高纬度地区包括欧洲中北部地区、西伯利亚地区、俄罗斯远东地区、中国、蒙古北部地区。欧亚大陆北部山脉众多、地理环境较复杂, 与其他分布模式的物种相比, 欧亚大陆中高纬度地区的物种更加适应寒冷气候, 分布更靠近北极冰原^[58]。此地区的物种主要有3种谱系地理格局: (i) 种群间无明显的谱系地理结构; (ii) 种群间呈东-西分化的谱系地理格局; (iii) 一些物种类似于全北区分布模式物种, 其欧亚大陆分布边缘地区检测到两个或多个支系, 仅表现出局部的谱系地理格局。欧亚大陆中高纬度的分布模式形成较为复杂的谱系格局可能由于物种受到更新世冰期-间冰期循环的影响, 冰期时不同的避难地中形成了隔离谱系, 间冰期时种群扩张, 来自不同的避难地的种群产生不同程度的基因交流, 从而产生不同的谱系地理格局。

欧亚大陆广布种黑点鳅(*Cobitis melanoleuca*)种群间由于具有广泛的形态变异, 其物种的同一性问题一直有所争议, Perdices等人^[61]对黑点鳅种群的谱系地理研究显示种群具有较低的遗传变异, 并没有显示出谱系地理结构, 在分子水平证明了物种的同一性, 推测种群在1.0 Ma左右从东亚地区通过西伯利亚长距离扩散至欧洲地区。

河狸(*Castor fiber*)目前有8个亚种, 栖息于寒温带和亚寒带森林河流沿岸。Durka等人^[62]利用线粒体控制区片段显示8个亚种的遗传分化程度低, 分成东西两个支系, 其中3个亚种形成东部的支系, 5个亚种形成西部的支系。河狸东-西分化时间在更新世(0.11 Ma), 可能是欧亚大陆的主要河流减弱了欧亚大陆种群间的基因流。

普通朱雀(*Carpodacus erythrinus*)主要栖息于海拔1000 m以上的针叶林和针阔叶混交林及其林缘地带。Hung等人^[63]对普通朱雀的线粒体基因用UPGMA(unweighted pair-group method with arithmetic means)聚类分析显示, 分布边缘的高加索、欧亚大陆中西部、欧

亚大陆东北部的三个遗传支系间的基因流较弱, 可能处于物种分化的早期阶段, 仅欧亚大陆的中西部和东北部的种群在LGM之后经历了种群扩张。

松鸡(*Tetrao urogallus*)栖息于落叶松、云杉、红松和冷杉的针叶林带, 共有12个亚种。Duriez等人^[64]利用线粒体控制区序列的研究发现, 比利牛斯山和坎塔布里亚的种群形成一个支系, 其他的种群形成一个支系。这种支系分化可能是因冰期时, 种群分别进入西部和东部的避难地产生隔离的种群, 间冰期时种群扩张形成现在的分布格局。

1.4 欧亚大陆中低纬度地区分布模式(1°N~50°N)

欧亚大陆中低纬度地区主要包括欧洲的大部分地区、中亚、东亚及俄罗斯的南部地区。欧亚大陆中低纬度环境与气候复杂, 沿海地区气候温润, 而内陆中心地区气候干旱, 山地与平原交错分布。欧亚大陆中低纬度地区物种有两种谱系地理结构: (i) 大多物种表现出深度的东-西分化的谱系地理格局, 这种完全的谱系分化显示出长期的种群隔离状态, 且分化时间早, 通常为第四纪的早期到中期, 隔离带多是中亚-蒙新干旱区, 该东-西分化的格局主要是由于第四纪冰期气候的异质性造成的; (ii) 少数物种如褐头山雀(*Parus montanus*)等的欧亚大陆分布边缘地区检测到两个或多个支系, 物种表现出局部的谱系地理结构。

Krehenwinkel等人^[65]利用微卫星、线粒体标记和形态数据对横纹金蛛(*Argiope bruennichi*)的研究发现, 欧洲与东亚间存在深度分歧, 且在LGM时期欧洲适宜生境区明显减少, 但是东亚的适宜生境大部分没有被影响, 说明东亚是该物种的一个较大的冰期避难所。遗传结构分析显示欧洲的单倍型可能来自于东亚地区的种群的拓殖。

喜鹊(*Pica pica*)是常见的欧亚大陆广布种, 目前有11个亚种, Zhang等人^[36]和Song等人^[66]使用线粒体和核基因标记对喜鹊的谱系地理学研究发现, 欧洲和新疆种群形成西部支系, 东亚种群为东部分支, 两个支系分歧时间在更新世早期(约2.3 Ma), 推测可能是因为中亚蒙古地区的干旱区扩张, 隔离了两个谱系支系的基因交流, 最终导致了谱系的分化。种群历史动态分析显示东部和西部两个支系的种群, 均在冰期后发生了扩张。

大型蚤(*Daphnia magna*)多生活于水草繁茂的富

营养型小水域中, Fields等人^[67,68]对其使用核基因的 SNPs(single nucleotide polymorphism)和线粒体全基因组数据进行分析表明, 大型蚤具有欧亚大陆深度的东-西分化的谱系地理格局, 种群历史动态分析显示欧洲的种群在LGM之后发生了快速的种群的扩张。

褐头山雀共有14个亚种, Salzburger等人^[69]利用线粒体的 $cytb$ 基因发现欧亚大陆北部的种群缺少地理屏障, 形成一个大的谱系支系, 而中国的新疆、西北和西南地区的种群各自独立形成小的谱系支系, 推测此谱系地理结构可能是由于LGM后褐头山雀从不同的避难发生拓殖作用。

2 总结

物种本身的特性、人类活动的影响、历史地质气候事件和遗传漂变是影响欧亚大陆广布种谱系地理结构的重要因素。欧亚大陆广布种分布模式主要分为4类: (i) 全球分布模式; (ii) 全北区分布模式; (iii) 欧亚大陆中高纬度分布模式; (iv) 欧亚大陆中低纬度分布模式。4种分布模式主要存在3种谱系地理格局: (i) “单一组分”格局, 即欧亚大陆种群没有明显的谱系地理结构, 原因可能是由于一些物种对环境有着很强的环境耐受性和扩散能力, 可以扩散并适应多种生境, 种群间的基因交流比较频繁^[52,53]; 此外, 与人类经济生活相关的类群在种群进化过程中受到人类的驯养行为或经济贸易活动的影响, 其谱系地理结构可能受到了人类行为的影响^[35,52,54]。(ii) “东-西组分”格局, 即欧亚大陆种群为东-西深度分化的谱系地理结构, 这种完全的遗传分化显示出长期的种群隔离的状态, 分化时间在中新世的晚期到更新世的中期之间^[36,56,68,70]。更新世冰期循环是决定欧亚大陆物种的历史动态和种群遗传结构的最重要的因素^[19,71]。在更新世早期大部分物种灭绝, 冰期过后剩余物种从避难所发生拓殖作用^[65]。欧洲的避难所集中在欧洲南部和中东部的山脉, 东亚地区在第四纪冰期仅形成有限的冰川覆盖^[72], 加上中国南方地区分布有众多的高山和峡谷, 缓冲了剧烈的气候波动, 为动物原地存留提供了长期稳定的生境^[30]。此外, 欧亚大陆内陆的干旱化对其谱系地理结构有着一定的影响, 但是干旱化的遗传信号被最近的更新世冰期循环改变甚至清除^[73]。欧亚大陆内陆干旱环境出现始于晚渐新世(27~24 Ma)。更新世(2.5 Ma)以

来, 青藏高原的快速隆升和生长导致亚洲夏季风和冬季风的增强, 同时阻挡了来自印度洋的暖湿气流流向内陆, 亚洲内陆干旱化因此形成^[2]。第四纪北半球冰盖发育, 冰期和间冰期进行周期性交替, 造成荒漠的扩张和退缩而形成地理分隔, 从而起到长期生态隔离的作用^[10,50]。(iii) “边域组分”格局, 即欧亚大陆种群中心地区形成一个大的支系, 而边缘地区检测到两个或多个支系, 仅表现出局部的谱系地理格局。“边域组分”这种谱系格局形成可能是因为: 一些小的种群扩散到边缘地区的新环境, 由于地理或环境隔障与中心种群基因交流变少, 同时新环境对其有着强烈的选择作用, 促进种群产生遗传分化, 遗传漂变发生在小的隔离种群更容易固定下来, 从而产生“边域组分”的谱系地理格局^[74,75]。

3 展望

欧亚大陆具有丰富的地貌和复杂的冰期历史, 是探讨动植物区系形成和种群演化历史的天然实验室。目前的研究已经初步探讨了欧亚大陆广布物种的分布格局及形成机制, 对种群扩张事件及种群分化时间进行了推测。结合目前的谱系地理学发展的现状, 今后的发展方向主要包括以下两个方面。

3.1 大规模核基因组标记的应用

以上的研究多数是基于细胞器DNA(cpDNA(chloroplast DNA)或mtDNA(mitochondrial DNA))和核基因的小片段序列揭示欧亚大陆广布物种的谱系地理结构、分化时间及种群历史动态, 仅少数研究使用了微卫星和SNPs的核基因的数据。线粒体和叶绿体基因组只相当于一个基因座, 其所包含的遗传信息通常不能够完全代表双亲的进化历史, 只能提供一种独立的基因树框架, 很难真实重现复杂的生物进化历史。而核基因可以来自不同的染色体, 为物种提供多种独立证据。因此不同遗传背景、进化速率的分子标记所反映的遗传深度不同, 共同使用不同来源的分子标记可以提高溯祖方法的效率^[76]。目前的谱系地理研究分化时间的估计主要是基于细胞器基因, 单个位点标记的谱系分化时间的估计是基于简单的分子钟模型, 不完全谱系分选会影响时间估计的准确性。因此, 综合利用来自多个基因座信息是未来谱系地理学发展的方向^[77]。

高通量测序技术的发展为核基因标记的大量开发提供便利, 目前高通量测序技术已经应用在全基因组重测序、全基因组*de novo*测序、转录组测序、宏基因组测序、简化基因组测序等方面^[78], 从而获得大量的核基因标记, 可以对基因组非连锁位点的遗传分化进行分析, 筛选可能存在的适应性分化位点^[79]. 对于模式生物或少数具有基因组信息的类群, 可以直接方便地分离足够数量的SNP位点. 对于缺少基因组信息的其他类群来说, 主要有两个方法: 通过转录组序列信息选取合适的SNP位点; 通过简化基因组技术(如RAD-seq(restriction-site associated DNA sequence), GBS(genotyping by sequencing)等)来获取大量的SNP位点. 但是由于核基因来自于父母的两套基因组, 可能有不同的迁移历史, 不同的基因座位之间因此会出现重组、不同区域突变率差异大, 受选择压力也不尽相同, 这些因素会干扰不同谱系间溯祖过程的正确重建^[33], 但是核基因的多位点的分析仍然可以提供更多的遗传信息. 随着二代测序技术成本的不断降低, 会获得越来越多的物种的全基因组数据. 此外, 基于多位点的数据, 使用多阶ABC(approximate Bayesian computation)等方法, 可使用核基因对种群分化时间进行估计, 与基于分子钟估计的谱系分化时间相结合, 可以对欧亚大陆广布种的种群分化时间进行精确估计. 同时, 可以构建种群起源、扩张、瓶颈、隔离事件及迁移路线, 分析欧亚大陆种群动态和分化历史与地质气候变化之间的关系^[80]. 大规模核基因组数据的挖掘、大数据的分析以及多方法的运用, 使谱系地理学研究也逐步由定性的现象描述进入到解释区系格局形成机制的定量研究, 这也是谱系地理学发展的趋势^[81].

3.2 基于物种的生活史特征的预测谱系地理学

比较谱系地理学(comparative phylogeography)对

多个物种进行比较研究, 可以了解共同地质历史事件对它们种群进化历史的影响, 识别进化特殊地区, 从而为群落结构形成提供历史视角, 在解决进化问题上有重要的作用, 是近年来谱系地理学研究的热点^[33,34]. Avise等人^[34]认为, 需要开发基于特征(traits)的系统发育研究方法, 并将其整合到谱系地理学的研究中, 以促进谱系地理学的发展. Espindola等人^[82]引入了一种监督机器学习(supervised machine-learning)方法, 它将比较谱系地理学的方法与数据库中的气候、分布数据整合在一起, 运用机器学习的框架去预测未取样生物隐藏的多样性. 具体方法是以地理空间数据作为预测变量, 使用现有的比较谱系地理的数据集作为训练数据集以构建分类器, 该分类器可用在各种监督机器学习中, 运用随机森林(random forests, RF)等方法对未取样、无遗传数据的类群进行遗传变异的预测^[82]. 这种基于物种的特征的预测谱系地理学(predictive phylogeography)可以量化种群的遗传结构, 是未来的研究热点. 目前的预测谱系地理学的研究在分类学上受到一定的限制, 如区域性鸟类和区域性的无脊椎动物. 但是, 模型选择和物种特异性模拟可以检验整个生态系统和作出物种特异性预测, 同时综合性研究的积累以及预测方法的优化都促进了比较谱系地理学的发展^[83,84]. Sullivan等人^[84]将饮食、生命扩散阶段、扩散模式等功能特征作为预测变量, 以便将生活史明确地整合到预测谱系地理学中, 从而可以提高RF的预测能力. 广布种的研究中, 样品的采集是一个很大的挑战, 运用预测谱系地理学的方法可以对多个物种进行比较谱系地理学的研究, 利用多个物种的遗传结构的比较, 可以更好地验证地质事件或环境变化对生物的影响, 从而探讨造成一致性分化的原因^[32], 在生物保护和生物入侵等方面都有着重要的意义.

参考文献

- 1 Li X J. Systematic Study on the Insects of Conophyminae from Eurasia (Orthoptera: Acridoidea) (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Baoding: Hebei University, 2008 [李新江. 欧亚大陆裸蝗亚科昆虫系统学研究(直翅目: 蝗总科). 博士学位论文. 保定: 河北大学, 2008]
- 2 Favre A, Päckert M, Pauls S U, et al. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. *Biol Rev*, 2015, 90: 236–253
- 3 Lu H, Wang X, Wang X, et al. Formation and evolution of Gobi Desert in central and eastern Asia. *Earth-Sci Rev*, 2019, 194: 251–263
- 4 Chen M, Wang R, Yang L, et al. Development of East Asian summer monsoon environments in the late Miocene: Radiolarian evidence from Site

- 1143 of ODP Leg 184. *Mar Geol*, 2003, 201: 169–177
- 5 Wan S, Li A, Clift P D, et al. Development of the East Asian summer monsoon: Evidence from the sediment record in the South China Sea since 8.5 Ma. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleocol*, 2006, 241: 139–159
 - 6 Miao Y, Herrmann M, Wu F, et al. What controlled Mid-Late Miocene long-term aridification in Central Asia? — Global cooling or Tibetan Plateau uplift: A review. *Earth-Sci Rev*, 2012, 112: 155–172
 - 7 Fortelius M, Eronen J, Jernvall J et al. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evol Ecol Res*, 2002, 4: 1005–1016
 - 8 Fortelius M, Eronen J, Liu L, et al. Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleocol*, 2006, 238: 219–227
 - 9 Flower B P, Kennett J P. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleocol*, 1994, 108: 537–555
 - 10 Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 2001, 292: 686–693
 - 11 Yin A. Cenozoic tectonic evolution of Asia: A preliminary synthesis. *Tectonophysics*, 2010, 488: 293–325
 - 12 Melville J, Hale J, Mantziou G, et al. Historical biogeography, phylogenetic relationships and intraspecific diversity of agamid lizards in the Central Asian deserts of Kazakhstan and Uzbekistan. *Mol Phylogenets Evol*, 2009, 53: 99–112
 - 13 Shi C M, Ji Y J, Liu L, et al. Impact of climate changes from Middle Miocene onwards on evolutionary diversification in Eurasia: Insights from the mesobuthid scorpions. *Mol Ecol*, 2013, 22: 1700–1716
 - 14 Raymo M E. The initiation of Northern Hemisphere glaciation. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 1994, 22: 353–383
 - 15 Bennett K D, Provan J. What do we mean by “refugia”? *Quat Sci Rev*, 2008, 27: 2449–2455
 - 16 Birks H J B, Willis K J. Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecol Divers*, 2008, 1: 147–160
 - 17 Taberlet P, Fumagalli L, Wust-saucy A, et al. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol Ecol*, 1998, 7: 453–464
 - 18 Hewitt G. Post-glacial re-colonization of European Biota. *Biol J Linnean Soc*, 1999, 68: 87–112
 - 19 Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 2000, 405: 907–913
 - 20 Schmitt T. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Front Zool*, 2007, 4: 11
 - 21 Schmitt T, Varga Z. Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? *Front Zool*, 2012, 9: 22
 - 22 Milne R I, Abbott R J. The origin and evolution of tertiary relict floras. *Adv Bot Res*, 2002, 38: 281–314
 - 23 Ian Milne R. Northern hemisphere plant disjunctions: A window on tertiary land bridges and climate change? *Ann Bot*, 2006, 98: 465–472
 - 24 Tao X Y. Genetic Diversity and Phylogeographic Study of the Endangered Species *Platycrater argute* (Hydrangeaceae) Endemic to the Sino-Japanese Region (in Chinese). Dissertation for Master’s Degree. Hangzhou: Zhejiang University, 2008 [陶晓瑜. 东亚特有濒危植物蛛网萼的遗传多样性与亲缘地理学研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学, 2008]
 - 25 Clark P U, Mix A C. Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. *Quat Sci Rev*, 2002, 21: 1–7
 - 26 Dyke A S, Andrews J T, Clark P U, et al. The laurentide and innuitian ice sheets during the Last Glacial Maximum. *Quat Sci Rev*, 2002, 21: 9–31
 - 27 Svendsen J I, Alexanderson H, Astakhov V I, et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quat Sci Rev*, 2004, 23: 1229–1271
 - 28 Allen J R M, Hickler T, Singarayer J S, et al. Last glacial vegetation of northern Eurasia. *Quat Sci Rev*, 2010, 29: 2604–2618
 - 29 Hu Z J, Zhang Y L, Liu L S, et al. Review on refugia and their identification methods (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2013, 32: 3397–3406 [胡忠俊, 张懿铨, 刘林山, 等. 生物避难所及其识别方法综述. 生态学杂志, 2013, 32: 3397–3406]
 - 30 Qiu Y X, Lu Q X, Zhang Y H, et al. Phylogeography of East Asia’s Tertiary relict plants: Current progress and future prospects (in Chinese). *Bio Sci*, 2017, 25: 136–146 [邱英雄, 鹿启祥, 张永华, 等. 东亚第三纪孑遗植物的亲缘地理学: 现状与趋势. 生物多样性, 2017, 25: 136–146]
 - 31 López-Pujol J, Zhang F M, Sun H Q, et al. Centres of plant endemism in China: Places for survival or for speciation? *J Biogeogr*, 2011, 38: 1267–1280
 - 32 Avise J C. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge: Harvard University Press, 2000
 - 33 Avise J C. *Phylogeography: Retrospect and prospect*. *J Biogeogr*, 2009, 36: 3–15
 - 34 Avise J C, Bowen B W, Ayala F J. In the light of evolution X: Comparative phylogeography. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 7957–7961
 - 35 Larson G, Dobney K, Albarella U, et al. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science*, 2005, 307: 1618–1621

- 36 Zhang R, Song G, Qu Y, et al. Comparative phylogeography of two widespread magpies: Importance of habitat preference and breeding behavior on genetic structure in China. *Mol Phylogenets Evol*, 2012, 65: 562–572
- 37 Wang W, McKay B D, Dai C, et al. Glacial expansion and diversification of an East Asian montane bird, the green-backed tit (*Parus monticolus*). *J Biogeogr*, 2012, 40: 1156–1169
- 38 Lei F M. Global endemism needs spatial integration. *Science*, 2012, 335: 284–285
- 39 Hou Z, Li S. Tethyan changes shaped aquatic diversification. *Biol Rev*, 2018, 93: 874–896
- 40 Qi X S, Chen C, Comes H P, et al. Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae). *New Phytol*, 2012, 196: 617–630
- 41 Cao Y N, Comes H P, Sakaguchi S, et al. Evolution of East Asia's Arcto-tertiary relict *Euptelea* (Eupteleaceae) shaped by late Neogene vicariance and Quaternary climate change. *BMC Evol Biol*, 2016, 16: 66
- 42 Hewitt G. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol J Linnean Soc*, 1996, 58: 247–276
- 43 Habel J C, Schmitt T, Müller P. The fourth paradigm pattern of post-glacial range expansion of European terrestrial species: The phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyriinae, Lepidoptera). *J Biogeogr*, 2005, 32: 1489–1497
- 44 Provan J, Bennett K D. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 564–571
- 45 Porretta D, Mastrantonio V, Bellini R, et al. Glacial history of a modern invader: Phylogeography and species distribution modelling of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*. *PLoS ONE*, 2012, 7: e44515
- 46 Shi M M, Michalski S G, Welk E, et al. Phylogeography of a widespread Asian subtropical tree: Genetic east-west differentiation and climate envelope modelling suggest multiple glacial refugia. *J Biogeogr*, 2014, 41: 1710–1720
- 47 Zhu G P, Ye Z, Du J, et al. Range wide molecular data and niche modeling revealed the Pleistocene history of a global invader (*Halyomorpha halys*). *Sci Rep*, 2016, 6: 23192
- 48 Dai C, Zhao N, Wang W, et al. Profound climatic effects on two East Asian black-throated tits (Ave: Aegithalidae), revealed by ecological niche models and phylogeographic analysis. *PLoS ONE*, 2011, 6: e29329
- 49 Ye Z, Zhu G, Chen P, et al. Molecular data and ecological niche modelling reveal the Pleistocene history of a semi-aquatic bug (*Microvelia douglasi douglasi*) in East Asia. *Mol Ecol*, 2014, 23: 3080–3096
- 50 Zhang R Y. Comparative Phylogeography of Six Widespread Passerine Birds Across Eurasia (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Beijing: Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, 2013 [张瑞莹. 欧亚大陆六种广布鸟类比较谱系生物地理学研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院动物所, 2013]
- 51 Carstens B C, Knowles L L. Estimating species phylogeny from gene-tree probabilities despite incomplete lineage sorting: An example from *Melanoplus grasshoppers*. *Systatic Biol*, 2007, 56: 400–411
- 52 Tabata R, Kawaguchi F, Sasazaki S, et al. The Eurasian Steppe is an important goat propagation route: A phylogeographic analysis using mitochondrial DNA and Y-chromosome sequences of Kazakhstani goats. *Anim Sci J*, 2018, 90: 317–322
- 53 Hardouin E A, Orth A, Teschke M, et al. Eurasian house mouse (*Mus musculus* L.) differentiation at microsatellite loci identifies the Iranian plateau as a phylogeographic hotspot. *BMC Evol Biol*, 2015, 15: 26
- 54 Cornille A, Salcedo A, Kryvokhyzha D, et al. Genomic signature of successful colonization of Eurasia by the allopolyploid shepherd's purse (*Capsella bursa-pastoris*). *Mol Ecol*, 2016, 25: 616–629
- 55 Rodrigues A S B, Silva S E, Marabuto E, et al. New mitochondrial and nuclear evidences support recent demographic expansion and an atypical phylogeographic pattern in the spittlebug *Philaenus spumarius* (Hemiptera, Aphrophoridae). *PLoS ONE*, 2014, 9: e98375
- 56 Kohli B A, Fedorov V B, Waltari E, et al. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): Testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts. *J Biogeogr*, 2015, 42: 377–389
- 57 Wu Y, Molongoski J J, Winograd D F, et al. Genetic structure, admixture and invasion success in a Holarctic defoliator, the gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lepidoptera: Erebidiae). *Mol Ecol*, 2015, 24: 1275–1291
- 58 Hantemirova E V, Heinze B, Knyazeva S G, et al. A new Eurasian phylogeographical paradigm? Limited contribution of southern populations to the recolonization of high latitude populations in *Juniperus communis* L. (Cupressaceae). *J Biogeogr*, 2017, 44: 271–282
- 59 Zink R M, Drovetski S V, Rohwer S. Phylogeographic patterns in the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* across Eurasia. *J Avian Biol*, 2002, 33: 175–178
- 60 Perktas U, Barrowclough G F, Groth J G. Phylogeography and species limits in the green woodpecker complex (Aves: Picidae): Multiple

- Pleistocene refugia and range expansion across Europe and the Near East. *Biol J Linnean Soc*, 2011, 104: 710–723
- 61 Perdices A, Vasil'eva E, Vasil'ev V. From Asia to Europe across Siberia: Phylogeography of the Siberian spined loach (Teleostei, Cobitidae). *Zool Scr*, 2015, 44: 29–40
 - 62 Durka W, Babik W, Ducroz J F, et al. Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L.. *Mol Ecol*, 2005, 14: 3843–3856
 - 63 Hung C M, Drovetski S V, Zink R M. Recent allopatric divergence and niche evolution in a widespread Palearctic bird, the common rosefinch (*Carpodacus erythrinus*). *Mol Phylogenets Evol*, 2013, 66: 103–111
 - 64 Duriez O, Sachet J M, Ménoni E, et al. Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: What is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian mounts? *Conserv Genet*, 2007, 8: 513–526
 - 65 Krehenwinkel H, Graze M, Rödder D, et al. A phylogeographical survey of a highly dispersive spider reveals eastern Asia as a major glacial refugium for Palaearctic fauna. *J Biogeogr*, 2016, 43: 1583–1594
 - 66 Song G, Zhang R, Alström P, et al. Complete taxon sampling of the avian genus *Pica* (magpies) reveals ancient relictual populations and synchronous Late-Pleistocene demographic expansion across the Northern Hemisphere. *J Avian Biol*, 2018, 49: jav-01612
 - 67 Fields P D, Reisser C, Dukić M, et al. Genes mirror geography in *Daphnia magna*. *Mol Ecol*, 2015, 24: 4521–4536
 - 68 Fields P D, Obbard D J, McTaggart S J, et al. Mitogenome phylogeographic analysis of a planktonic crustacean. *Mol Phylogenets Evol*, 2018, 129: 138–148
 - 69 Salzburger W, Martens J, Nazarenko A A, et al. Phylogeography of the Eurasian Willow Tit (*Parus montanus*) based on DNA sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Mol Phylogenets Evol*, 2002, 24: 26–34
 - 70 Marmi J, López-Giráldez F, Macdonald D W, et al. Mitochondrial DNA reveals a strong phylogeographic structure in the badger across Eurasia. *Mol Ecol*, 2006, 15: 1007–1020
 - 71 Hewitt G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil Trans R Soc Lond B*, 2004, 359: 183–195
 - 72 Qian H. Spatial pattern of vascular plant diversity in North America north of Mexico and its floristic relationship with Eurasia. *Ann Bot*, 1999, 83: 271–283
 - 73 Zink R M, Klicka J, Barber B R. The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Phil Trans R Soc Lond B*, 2004, 359: 215–220
 - 74 Coyne J A, Orr H A. Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, 2004
 - 75 Turelli M, Barton N H, Coyne J A. Theory and speciation. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 330–343
 - 76 Edwards S V, Beerli P. Perspective: Gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. *Evolution*, 2000, 54: 1839–1854
 - 77 Garrick R C, Bonatelli I A S, Hyseni C, et al. The evolution of phylogeographic data sets. *Mol Ecol*, 2015, 24: 1164–1171
 - 78 Zhai X Z. SNP Mapping and Population Genetic Analyses for 13 Chinese Indigenous Chicken Breeds Using RAD Sequencing (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University, 2014 [翟正晓. 基于RAD简化基因组测序技术的13种中国地方优良鸡品种SNPs多态性图谱构建及群体遗传学分析. 硕士学位论文. 上海: 上海交通大学, 2014]
 - 79 Arnold B, Corbett-Detig R B, Hartl D, et al. RAD seq underestimates diversity and introduces genealogical biases due to nonrandom haplotype sampling. *Mol Ecol*, 2013, 22: 3179–3190
 - 80 Carstens B C, Brennan R S, Chua V, et al. Model selection as a tool for phylogeographic inference: An example from the willow *Salix melanopsis*. *Mol Ecol*, 2013, 22: 4014–4028
 - 81 Sun H, Deng T, Chen Y S, et al. Current research and development trends in floristic geography (in Chinese). *Bio Sci*, 2017, 25: 111–122 [孙航, 邓涛, 陈永生. 植物区系地理研究现状及发展趋势. 生物多样性, 2017, 25: 111–122]
 - 82 Espíndola A, Ruffley M, Smith M L, et al. Identifying cryptic diversity with predictive phylogeography. *Proc R Soc B*, 2016, 283: 20161529
 - 83 López-Urbe M M, Jha S, Soro A. A trait-based approach to predict population genetic structure in bees. *Mol Ecol*, 2019, 28: 1919–1929
 - 84 Sullivan J, Smith M L, Espíndola A, et al. Integrating life history traits into predictive phylogeography. *Mol Ecol*, 2019, 28: 2062–2073

Phylogeography of widespread species in Eurasia: Current progress and future prospects

YUAN JuanJuan, YE Zhen & BU WenJun

College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

The geographical distribution patterns of the widespread species in Eurasia are classified into four major categories: global distribution, holarctic distribution, mid-high latitude Eurasian distribution, and mid-low latitude Eurasian distribution patterns. By comparing the results of recent phylogeographic studies on the widespread species in Eurasia, we have outlined three phylogeographic patterns: (i) “single-component,” (ii) “east-west component,” and (iii) “peripatric component” patterns. The present study summarizes the factors that potentially influence the phylogeographic patterns of the widespread species in Eurasia. These factors include the following: (i) the relatively high environmental tolerance and dispersal ability of the species as well as the influence of human trade, transportation, and domestication activities; (ii) the east-west diverging Pleistocene glacial climate and the inland arid belt: during glaciation, most regions of Europe were covered with ice sheets; therefore, the species retreated to refuge areas and during the interglacial periods, they recolonized to suitable areas, which facilitated survival after the Last Glacial Maximum. The glacial climates in most parts of Asia were relatively mild, particularly in east Asia, which was less extensively glaciated, as a result of which the glacial period had a relatively low impact on the distribution patterns of species in such areas. In addition, the rapid uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau during the Pleistocene and the intensification of the Asian summer monsoon have promoted the formation of the inland arid belt of Eurasia, resulting in long-term ecological isolation. Lastly, (iii) the influence of peripatric speciation: populations disperse to the new marginal environment. Due to geographic or environmental isolation, genetic drift is fixed in small isolated populations, resulting in genetic differentiation among populations. Analyzing the unique and consistent response mechanisms of the widespread species in Eurasia under similar geographical and geological histories would facilitate our understanding of the mechanisms underlying the establishment of geographical populations of the widely distributed species in Eurasia. In addition, this will summarize and identify appropriate diversities and universal principles influencing the phylogeographical patterns of the Eurasian species. Finally, the present study reveals prospective research directions in phylogeography on the widespread species in Eurasia based on large-scale nuclear genome markers and the integration of life history traits into predictive phylogeography.

Eurasia, widespread species, phylogeographic patterns, glacial period, arid belt

doi: [10.1360/SSV-2019-0163](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0163)