

生物冰期避难所与冰期后的重新扩散

沈 浪¹, 陈小勇^{1,2,*}, 李媛媛¹

(1. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; 2. 教育部城市与环境开放实验室, 上海 200062)

摘要:冰期(尤其是更新世冰期)对当今生物的空间分布格局和遗传结构产生了深远影响,研究生物冰期避难所对于了解不同生物区系间的关系、物种形成以及生物多样性保护具有十分重要的意义。生物冰期避难所的确定最初是根据特有种的分布、化石、孢粉等证据推测而来,分子遗传标记为冰期生物避难所以及冰期后重新扩散路线的研究提供了有力的工具。本文以北美和欧洲为例,介绍了分子遗传标记在生物避难所以及冰期后再扩散路线研究中的应用和一些结论。我国存在许多东西走向的大山,减缓了冰期时低温对生物的影响,为许多生物提供了避难场所,但我国有关研究开展得很少。最后,对我国该领域提出了应优先开展的研究方向。

关键词:冰期避难所; 冰期后再扩散; 分子系统地理学; 分子标记

Glacial Refugia and Postglacial Recolonization Patterns of Organisms

SHEN Lang¹, CHEN Xiao-Yong^{1,2,*}, LI Yuan-Yuan (1. *Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062*; 2. *Urban and Environmental Open Laboratory, The Ministry of Education, Shanghai 200062*). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1983~1990.

Abstract:Glaciations especially the Pleistocene glaciations have important effects on the patterns of spatial distribution and genetic structure of organisms. Glacial refugia is the area where plants and animals could survive the severity climate and physical condition during glaciations, in particular the last glaciation. Studies on the glacial refugia and postglacial recolonization patterns can help reveal the relationship of different flora and fauna, understand speciation, and improve biodiversity conservation. In recent years, there are increasing interests on the glacial refugia because of the following reasons: First, glacial refugia is the source of postglacial redistribution, so studying glacial refugia and postglacial recolonization pattern can help to reveal the history and structure of different populations. Secondly, isolation between glacial refugia provides a very important mechanism leading to the development of new species or subspecies (speciation). Finally, glacial refugia are usually key regions for long-term maintenance of biodiversity and sites needing prior conservation because of their abundant biodiversity.

Usually, glacial refugia are identified according to the endemism of flora and fauna based on the hypothesis that isolation between glacial refugia will lead to speciation especially with low recolonization ability. It is also obtained from some other indirect evidences, such as palynology, paleoclimatology, palaeobotany and fossils. Recently, molecular markers, in particular SSR, RFLP (or PCR-RFLP) and allozyme markers, have proved powerful in identifying the refugia and tracking the colonization route. More organelle genome (mtDNA and cpDNA) markers are used because the organelle genome is in maternal or paternal inheritance without recombination while nuclear markers are too complex and are

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070143);上海市重点学科建设项目的部分内容。

英文摘要承 Dr. Tsang Po Keung Eric 审阅并修改,谨此致谢。

* **通讯作者** Author for correspondence E-mail: Xychens@hotmail.com.

收稿日期: 2002-07-01 **万方数据** **日期:** 2001-12-01

作者简介: 沈 浪(1977~),男,江西人,硕士。主要从事植物种群生态和分子生态学研究。E-mail: sslang@sohu.com

affected by too many factors. As a consequence the initial geographical structure is probably retained longer for organelle genome than for nuclear genome markers.

At present, studies on glacial refugium and postglacial recolonization using molecular genetic markers are mostly focus on the species of Northern America and Europe. Many studies revealed that the Bering Sea region, high-altitude zone of North Pole, the southern Appalachian Mountains and the southern Rocks Range are the main refugia for flora and fauna of North America. Poke milkweed (*Asclepias exaltata*), *Dryas integrifolia*, *Microtus longicaudus*, and Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) are the species representing four types of glacial refugia and recolonization routes in Northern America. In Europe, the three southern peninsulas, i. e. Iberian, Italian and Balkan, are three important refugia for terrestrial flora and fauna during Pleistocene glaciation. Three broad patterns are evident for terrestrial species in Europe, and the grasshopper (*Chorthippus parallelus*), the hedgehog (*Erinaceus europeus/concolor*) and the brown bear (*Ursus arctos*) may serve as paradigms as Hewitt (2000) indicated. The refugia and recolonization routes of aquatic species, especially freshwater fishes are distinctly different from those of terrestrial creatures. The area of Danube middle and backward positions is usually thought of glacial refugia of freshwater fishes. When Pleistocene glaciations ended, the populations of the freshwater fishes in Danube recolonized to the north of Europe through Danube or other newly formed temporary rivers.

During Pleistocene glaciations, China provided some key refugia for relict rare species because of its complex topography and many huge mountains of west-east direction. However, few studies have been done to identify the refugia. Due to the influences of human activity, many potential glacial refugium areas, that had high biodiversity before, now are facing destructive threat. It is urgent to pay attention to the glacial refugia. We propose the following researches should be carried out in priority: (1) studies on glacial refugia and recolonization routes of typical relict species, and (2) roles of key areas, such as the Crossing Ranges, the Southern Mountain Ranges, and the border area of Hunan, Hubei and Chongqing, during Pleistocene glaciations.

Key words: glacial refugium; postglacial recolonization; molecular phylogeography; molecular marker
文章编号:1000-0933(2002)11-1983-08 中图分类号:Q945 文献标识码:A

20 世纪生物学最大的发展之一是后半叶分子生物学的兴起,不仅使该学科成为生命科学的带头学科,同时向其他学科渗透,为其他学科提供了新的研究方法和手段,使其他学科得到快速发展。分子生物学在生态学、生物地理学的应用,为一些难题的解决提供了新途径,其中一个重要方面就是物种扩散的研究^[1]。物种种群的扩散、迁移是种群生态学的一个核心问题,而历史时期物种迁移、扩散对于了解种群现在的格局和扩散有着重要意义^[2],当前的一个热点就是研究第四纪冰期对现今生物种群遗传结构及其地理分布的影响,因为这与物种的起源、扩散以及生物多样性的保护有着十分密切的关系。本文主要就利用分子遗传标记揭示生物冰期避难所的研究进行综述,以期对我国该方向的研究以及生物多样性的有效保护有所参考。

1 生物冰期避难所与冰期后重新分布的研究意义

在地球的演化过程中,温度经常发生着较大的波动。温度较低的时期,在高纬地区常会有大陆冰原形成,在高海拔山区形成山地冰川,冰期的气候物理条件对生物的分布和扩散产生了很大影响。对现代生物类群影响较大的是第四纪冰期,这一时期大致有 4 次冰期,其中最近一次冰期的影响最大,发生在大约 65 000~10 000 年前:北美洲为威斯康星冰期,欧洲为武木冰期,我国为大理冰期^[3]。冰期盛时,亚洲的北部、欧洲和北美洲的大部分地区都为巨大的冰原所覆盖,地球表面物理与气候条件发生显著的改变,导致生物在分布格局和种群大小方面产生较大的变化,主要是向赤道方向迁移和压缩;另一方面,由于海平面下降,连接西伯利亚东北和北美西北部的白令海峡露出海面,成为环北太平洋动植物交流的通道,使

得不同区系的物种发生联系。随着冰川的消退和温度的回升,幸存生物的分布范围开始扩展并重新扩散^[4]。生物避难所就是在冰期,特别是最近一次冰期中,动植物逃避冰期恶劣气候相对集中的地点,对它们的研究以及冰期后生物的再扩散、分布过程引起了研究者广泛的兴趣,主要有以下几方面的原因。

(1)生物避难所是生物在冰期逃避劫难的场所,也是冰期后物种重新分布的起点,研究冰期避难所及冰期结束后物种的迁移路线,可以揭示不同地区物种之间的关系。生物冰期避难所有两种类型,一种是位于冰原附近,由于受地形等的影响,冰原呈指状或犬牙状向赤道方向推进,在冰川前沿之间存在着未被冰川覆盖的区域,成为容纳生物的“口袋”,这类即所谓的温带生物避难所。另一类是热带避难所,冰期温度下降,许多生物向赤道方向迁移,避开恶劣的气候条件。关于这两类避难所在冰期及其后物种的迁移、扩散中所起的作用有不同的见解^[5]。

(2)生物避难所是新种或新亚种产生的一个重要机制。无论是温带避难所,还是热带避难所,由于空间的隔离,加速同一物种不同种群间的分化,从而可以导致新种或新亚种的快速形成,即所谓的物种形成的“冰川避难所假说”(glacial refugium hypothesis)^[6]。但冰期避难所引起物种形成,还是亚种形成有些争议。Mengel^[7]认为更新世冰川的反复形成与消融使得物种的不同种群空间分离,即形成异域种群,最终导致新种产生。这已被许多研究者认可,尤其是关于脊椎动物的新种形成^[8]。而最近 Klicka & Zink^[9]则认为,冰期引起分布在不同避难所中的同一物种的种群之间的分化被夸大了,冰期避难所只能导致种内亚种分化,还不足以形成新种。不管怎样,冰期避难所加速了物种的不同种群之间的分化,为新种或新亚种的形成提供了条件。

(3)生物避难所在生物多样性保护中起着特殊的作用。生物避难所由于其独特的地理条件特别适合物种的生存,即使是处在间冰期,这里仍然具有丰富的生物多样性,成为生物多样性的热点地区。但同时生物避难所内生物资源丰富,成为人们加以利用的焦点。生物避难所的确定可以为生物多样性保护重点区域的划分提供依据,对于生物多样性的有效保护具有十分重要的意义。

2 生物冰期避难所的研究方法

生物避难所的确定最初是根据动植物区系特点(主要是特有种的分布)进行的,这种推断是建立在生物避难所之间的隔离,可以导致新种或新亚种形成的假设上,尤其是一些迁移能力较弱的物种。后来较多的是根据孢粉学、古气候学、古植物学和化石等遗迹的发现推断得来。如 Pielou^[4]根据大量的孢粉学和地理学证据推断出多个北极和北美动植物区系在冰期的避难所,例如白令地区、格林兰西南部地区、班克斯岛和皮里兰岛等^[4]。除了这几个位于高纬度地区的避难所之外,根据孢粉学与古植物学证据,Warner 等^[11]认为夏洛特女王岛与北美大陆之间的赫克特海峡也是一个避难所,Rogerson 则认为格兰特和乔治亚班克斯向大西洋伸出的大陆架部分在更新世冰期时因海平面下降而成为陆地,这也是北极动植物区系在冰期的一个避难所^[12]。孢粉分析表明,挪威云杉(*Picea abies*)在更新世的最后一次冰期时可能退缩到两个避难所,一个在俄罗斯西部,另外一个位于欧洲东南部山区^[13]。

但是能够说明问题的孢粉或化石证据往往很难找到,不能明确某个地点是否就是生物避难所,尤其是在缺少化石证据的地方。另外,有些证据之间甚至是相互矛盾,例如关于亚马逊热带生物避难所,以前认为亚马逊地区的特有生物现象主要是由于冰期带来的干旱使得萨王纳取代热带雨林,热带雨林生物残存在山区几个避难所中,那里的条件相对湿润些。但花粉证据表明并非如此,可能是由于间冰期海平面升高,使得这个区域变成了岛屿或半岛状生境片断的结果^[14,15]。以夏洛特女王岛来说,虽然从特有种和化石来看是个避难所,但地质证据(如大量的漂砾、冰斗和冰蚀条纹等)表明在威斯康星冰期时这里发育了冰原。另一方面,单独由化石资料来确定最终的迁移范围比较困难。比如,由于种间竞争,冰期后的北极植物可能会被已经定殖的温带植物排斥,也有可能因为种群显著的减小降低它们适应新栖息地的能力^[16]。因而,需要其它类型的证据、方法和技术以更好地研究生物冰期避难所及其在冰期后的再扩散路线。

近年来迅速发展起来的分子生物学技术为这方面的研究提供了十分有效的工具,以前许多由孢粉或化石等间接证据得出的结论得到证实或者修改。例如,鲑鱼(*Coregonus* sp.)在冰期后重新分布于丹麦的迁移路线最初认为有两条,第一条路线是由波罗的海分布到丹麦,而另一条路线是经过易北河系扩散至丹

麦。Hansen 等^[17]通过对 mtDNA 与微卫星数据的分析,认为现今分布于丹麦的鲑鱼在冰期后只可能是通过易比河系重新扩散至丹麦,沿波罗的海扩散路线则被排除。

常用于研究的分子方法有 RFLP(或 PCR-RFLP)、SSRs、AFLP 和等位酶技术等^[2,18]。最初采用等位酶技术较多,目前更多的是直接检测 DNA 变异。在种群水平上直接检测 DNA 变异时主要是细胞器基因组,这是因为核基因组结构过于复杂,影响因素过多。细胞器基因组(主要包括叶绿体基因组和线粒体基因组)具有单亲遗传的特点,即在有性繁殖时不发生重组和交换,而是进行无性传递,因而第四纪冰期对生物遗传结构的影响得以保留下来,特别适合于冰期种群历史和迁移路线研究^[2]。

动物中常用 mtDNA 作为分子标记^[19],动物 mtDNA 具有相对较快的碱基置换率^[20],在计算变异-漂移平衡时只是用核基因组进行分析所需有效种群大小的 25%,这使得动物 mtDNA 在研究种群遗传结构时特别有效,从而有助于建立各种种群间的谱系关系^[21]。根据 mtDNA 变异可以了解种群遗传分布格局,再结合化石、古动物学和古地质学等证据从而确定某一动物在冰期的避难所,进而可以推测其在冰期结束后如何扩散到今天的分布区。例如,根据夏洛特女王岛、温哥华岛和大不列颠哥伦比亚海岸地区黑熊(*Ursus americanus*)的一个高度分化的线粒体单倍型系统可以推出,在威斯康星冰期时黑熊有部分种群在夏洛特女王岛附近的一个避难所幸存下来^[22]。

植物中叶绿体和线粒体都具有 DNA,但是多数 cpDNA 和 mtDNA 核苷酸置换率较低,因而最初认为植物细胞器基因组在种群水平遗传变异的研究中没有应用价值^[23, 24]。随着对 cpDNA 结构的研究不断深入,发现在一些特殊的非编码区域内存在相对较高的核苷酸置换率,适合于种群遗传结构方面的研究^[23]。植物的 mtDNA 在种群遗传结构研究方面也具有与 cpDNA 相当的应用价值,并在苏格兰松(*Pinus sylvestris*)^[25]、甜菜(*Beta vulgaris* ssp. *maritima*)^[26]、软松(*Pinus flexilis*)^[27]等植物中得到应用。但植物中应用较多的还是以 cpDNA 作为分子遗传标记。

表 1 冰期避难所研究中常用的一些分子标记比较
Table 1 Some molecular markers used in glacial refugium studies

分子标记 Molecular marker	缩写 Acronym	优点 Advantage	缺点 Disadvantage
等位酶/同工酶	—	共显性,廉价、快速,通用性强	需新鲜样品,位点数有限且随机性不太强
限制性片断长度多态性	RFLP	共显性,通用性强	需较多样品量,且常需使用带放射自显影标记探针,较贵
聚合酶链式反应-RFLP	PCR-RFLP, CAPS	共显性,通用性强,样品量少	多位点基因和伪基因也能被扩增,影响等位基因的区分和频率计算,较贵
微卫星或简单重复序列	SSRs	共显性,多态性高	引物通用性差,每个物种设计引物时耗钱耗时
随机扩增多态性	RAPD	廉价、快速,通用性强	重复性差
扩增片断长度多态性	AFLP	通用性、重复性强	费用高,有时需用放射性标记

3 生物冰期避难所及冰期后再扩散研究进展

目前采用分子遗传标记进行生物冰期避难所及冰期后再扩散方面的研究主要集中在北美洲和欧洲地区,其他地区的研究很少^①。因此,这里主要介绍北美和欧洲地区的有关研究。

3.1 北美生物冰期避难所

更新世冰期和间冰期时气候变化频繁,冰川不断进退消融以及由此引起的海平面的升降对北美洲动植物地理空间分布格局和种群遗传结构具有重大的影响。更新世末期北美大陆发育的劳伦泰德与科迪拉让冰原更是产生了直接的影响。白令地区、北极高纬地区、阿巴拉契亚山脉南部和洛基山脉南部等冰原周围地区对于北美动植物是比较重要的避难所。各物种由于生态习性与扩散能力不同,同时受到地理环境条

①沈浪,陈小勇. 生物冰期避难所与冰期后的重新分布 中国生态学会学会通讯(特刊),2000 105

件的制约,形成了不同的再扩散路线与分布格局。仙女木(*Dryas integrifolia*)、马利筋(*Asclepias exaltata*)、长尾田鼠(*Microtus longicaudus*)和北极茴鱼(*Thymallus arcticus*)是几种比较典型的物种。

Tremblay & Schoen^[28]运用 PCR-RFLP 技术分析了仙女木的 cpDNA,结合化石、孢粉等资料,发现仙女木的冰期避难所主要是白令地区和北极高纬地区,但这两个避难所在冰期结束后所起的作用是不同的,白令避难所是现今北极大部分地区、落基山脉以及北美西北部大陆架部分仙女木的主要扩散源。北极高纬地区虽然也是重要的避难地区,但在仙女木冰期后重新扩散中的作用不大。与仙女木具有相似扩散模式的是紫虎耳草(*Saxifraga oppositifolia*),它是一种广泛分布于北极地区的多年生草本植物,cpDNA 分析表明,紫虎耳草在最后一次冰期时的避难所位于白令地区西部,冰期结束后紫虎耳草自白令避难所从东、西两个方向重新扩散至整个北极地区^[29]。

长尾田鼠反映的是另一种格局,mtDNA 细胞色素 b 基因的测序分析表明,长尾田鼠种群分为 3 个亚枝,亚枝内部的 mtDNA 单倍型相异程度较小,亚枝间相差较大,这是因为长尾田鼠在冰期时存活于几个相互隔离的避难所,包括白令地区、落基山脉南部和北太平洋沿岸避难所。随着劳伦泰德和科迪拉让冰原的消退,避难所内幸存的长尾田鼠种群沿着 3 条路线重新扩散到北美地区^[30]。

阿巴拉契亚山脉南部由于独特的地理和气候条件,成为北美许多动植物的冰期避难所。Broyles^[31]以等位酶为标记研究了北美地区 19 个马利筋的种群遗传结构,发现位于阿巴拉契亚山脉南部即冰期避难所内的种群比位于北美洲北部的种群具有明显更高的等位酶多态位点,从南到北、从东到西等位酶多样性呈线性降低。阿巴拉契亚山脉南部种群中的 19 个低频等位基因,在北部种群中没有被检测到,而 7 个较常见的等位基因在频率上则表现出渐变群式的变化格局。反映了马利筋从阿巴拉契亚山脉南部避难所重新扩散至北方地区时受到的瓶颈效应与奠基者效应影响。这种扩散模式与仙女木和紫虎耳草不同,马利筋在冰期时的主要避难所是阿巴拉契亚山脉南部。北美鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)也是这种格局,cpDNA 的 RFLP 分析表明,阿巴拉契亚山脉南部是其两个相对独立的避难所之一,另一个避难所位于佛罗里达中部地区^[32]。

水生生物的避难所与陆生生物有所不同,通常认为高纬地区的淡水鱼类存在以下几个避难所:白令地区、那哈尼、布鲁克斯山脉北坡、艾伯塔西南部、密苏里避难所。地质学证据表明,在威斯康星冰期时,这里存在未被冰覆盖的水域,多数淡水生物是在这些避难所中躲过劫难的。

Redenbach & Taylor^[33]采用 mtDNA 测序和 RFLP 分析研究了北极茴鱼的避难所与迁移格局,结果表明白令地区是北极茴鱼在更新世冰期时最大的一个避难所,现今分布于不列颠哥伦比亚地区的北极茴鱼的扩散源是白令避难所,而南方蒙大拿种群在 mtDNA 酶切单倍型频率和 mtDNA 序列特征方面明显不同于北方种群,它们是从位于更南部的避难所扩散而来,这个避难所可能是位于密苏里河上游,这里是密苏里避难所的一部分,或者位于艾伯塔西南部^[33]。北美五大湖区域的大眼 鲈(*Stizostedion vitreum*)在威斯康星冰期有 3 个避难所:密苏里、密西西比和亚特兰大。冰期结束后,在这 3 个避难所里的大眼 鲈种群重新扩散至五大湖区。现今 mtDNA 单倍型的地理分布格局,反映出冰期避难所的隔离与冰期后的再分布路线对五大湖区大眼 鲈种群遗传结构的影响^[34]。

3.2 欧洲生物冰期避难所

欧洲南部的 3 个半岛:伊比利亚、意大利和巴尔干半岛,以及高加索地区是欧洲陆生动植物在更新世冰期中十分重要的几个避难地点。尽管不同物种具有不同的遗传分布格局和冰期后的重分布路线,Hewitt 将陆生生物的归为 3 种模式,代表物种为欧洲草蝗(*Chorthippus parallelus*)、刺猬(*Erinaceus*)和棕熊(*Ursus arctos*)^[35]。

根据 DNA 分析结果,欧洲草蝗可以划分为 5 个主要的地理区域类型^[36]。分布于北欧的基因组单倍型多样性相当低,而且与巴尔干地区的单倍型相似,这表明分布于北欧地区的欧洲草蝗是在冰期后从巴尔干避难所扩展到现今区域。土耳其、希腊、意大利和西班牙则各自具有部分特定的单倍型,说明在更新世冰期欧洲草蝗有两大扩散源,这些地区存活下来,这些避难所内的种群在冰期结束后没能扩展到欧洲的其它地区。桤木和欧洲水青冈具有与欧洲草蝗相似的分布格局^[37]。

西欧刺猬(*E. europaeus*)与分布于东欧的同胞种(*E. concolor*)呈邻域分布,等位酶和细胞色素 b 基因测序分析表明这两个物种间发生了相当大的分化^[38],它们是明显不同的进化支,并且在几百万年前(可能是在第四纪的开端时)就已经分开。从南到北,基因组单倍型可以分为 3 种格局,另外在土耳其和以色列还有一条进化支。这种分布格局不同于草原蝗虫,3 个不同的避难所都是欧洲北部地区刺猬的扩散源。栎属^[37]与刺猬的格局很类似,栎属植物的叶绿体单倍型存在一个东西方向的渐变梯度^[39,40,41],属于同一进化系统的 cpDNA 单倍型存在于大致相同的地理区域,揭示出它们在冰期后是从 3 个不同的冰期避难所(巴尔干半岛、伊比利亚半岛和意大利半岛)迁移的。

棕熊曾经广泛分布于欧洲,由于受人类的影响,如今在西欧只分布在少数几个相互隔离的地区,在北欧斯堪的纳维亚、东欧和俄罗斯还分布有较大种群。棕熊的 mtDNA 控制区域存在东部与西部两个谱系,反映了来自两个不同的冰期避难所:高加索地区和伊比利亚半岛。冰期后以避难所为种源地重新分布于欧洲的大部分地区^[42]。在地鼠和水鼠中可以发现与棕熊相似的避难和扩散格局^[43]。

由于栖息环境与生态习性显著不同,水生生物(特别是淡水鱼类)与陆生动植物的冰期避难所及其冰期后的重分布路线和种群遗传格局有着明显差异。多瑙河是欧洲南北向的大河,中下游地区通常被认为是该水系鱼类的冰期避难所,冰期结束后多瑙河避难所内的种群沿着多瑙河以及冰期后形成的湖泊或暂时性河流向欧洲北部重新扩散分布^[44]。

但圆鳍雅罗鱼(*Leuciscus cephalus*)表现为不同的格局,圆鳍雅罗鱼是一种广泛分布于欧洲的淡水鱼类,Durand 等^[45]发现圆鳍雅罗鱼存在 4 种高度分化的 mtDNA 单倍体系统。这 4 种系统呈现明显的异域分布,表明圆鳍雅罗鱼具有 4 种地理分布格局。反映了在更新世冰期欧洲地区的冰原面积达到最大时,大部分地区的圆鳍雅罗鱼都灭绝了,只在以下 4 个避难所存活下来:巴尔干半岛接近亚得里亚海的部分、希腊东部、多瑙河南部水系、黑海和里海的周边地区。而处在东部的 2 个避难所是圆鳍雅罗鱼冰期后重新扩散分布于中欧和北欧的主要迁移源。圆鳍雅罗鱼的迁移有两条路线,一条路线是从多瑙河避难所向外扩散,经历了两个步骤,在里斯-武木间冰期,圆鳍雅罗鱼扩散至西欧的莱茵河-罗纳河-卢瓦尔河水系,在此渡过最后一个冰期后,全新世时再分布至加伦河、英国和德国境内的水系。另一条迁移路线只经历了一个阶段,当最后一次冰期结束时,黑海和里海周边的避难所内的圆鳍雅罗鱼种群逐渐分布到波罗的海沿岸地区直至奥得河,最后东西两条迁移路线在易北河交汇。鲑鱼等洄游性鱼类的格局有所不同,对大西洋沿岸水系与多瑙河水系的棕色鲑鱼(*Salmo trutta*)研究表明,它们属于不同的谱系组,分布于大西洋沿岸水系与多瑙河水系的棕色鲑鱼种群在冰期后存在不同的起源地^[46]。

4 结语

第四纪冰期北半球有 3 个主要的大陆冰川中心:欧洲的斯的纳维亚大陆冰原、北美的劳伦泰德和格陵兰大陆冰原、亚洲的西伯利亚大陆冰原。在我国的西部高山和青藏高原发生过多次山地冰川是一致公认的,对于我国东部有无冰川或较大规模的冰川存在很多争论,然而当时全球温度总体上约比现今低 8~12℃,冰期的气候物理条件对动植物的影响是普遍存在的^[3]。

我国由于复杂的地形条件,并且存在许多东西走向的大山,减轻了冰期气候对生物的影响,应当存在许多冰期避难所,但有关研究还处于初始阶段,基本上是根据特有种或子遗物种的分布来判断的。如王献溥和刘玉凯^[47]认为在我国的滇西高山峡谷地区、粤桂湘赣南岭山地和湘川鄂边境地区受第四纪冰川的影响不大,存在很多的子遗种(例如滇金丝猴、水杉、羚牛、鹅掌楸、福建柏等),是重要的避难所。这些结论只是根据一些间接的证据或资料推测得来,还没有使用更加直接有效的方法、技术加以确认。

由于人类活动的影响,许多在历史上生物多样性程度较高的生物冰期避难所地区受到破坏,生物多样性显著降低,甚至有被彻底破坏的威胁。因此加强冰期避难所的研究十分迫切,不仅有利于生物多样性的保护,而且可以揭示物种起源和进化关系。根据我国的情况,笔者认为应尽快开展以下两个方面的研究:(1)典型子遗物种避难所及其后的再扩散、分布路线;(2)关键地区(如横断山脉、南岭山地、湘鄂川边境地区等)在第四纪冰期时的作用。

参考文献

- [1] Snow, A A and Parker P G. What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. *Ecology*, 1998, **79**: 361~382.
- [2] Newton A C, Allnot T R, Gillies A C H, *et al.* Molecular phylogeography, intraspecific variation and conservation of tree species. *Trends in Ecol. & Evol.*, 1999, **14**:140~145.
- [3] Yang H R(杨怀仁). Quaternary geology(in Chinese). Beijing:China Higher Education Press, 1987.
- [4] Pielou E C. After the Ice Age. University of Chicago Press, Chicago. 1991.
- [5] Willis K J and Whittaker R J. The refugial debate. *Science*, 2000, **287**: 1406~1407.
- [6] 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.
- [7] Mengel R M. The probable history of species formation in some northern wood warblers (Parulidae). *Living Bird*, 1964, **3**:9~43.
- [8] Avise J C, and Walker D. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc. Royal Soc. London(B). Biol. Sci.*, 1998, **265**: 457~463.
- [9] Klicka J, and Zink R M. The impotence of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 1997, **277**: 1666~1669.
- [10] Widmer A and Lexer C. Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity. *TREE*, 2001, **16**(6): 267~269.
- [11] Warner B G, Mathewes R W and Clague J J. Ice-free conditions on the Queen Charlotte Islands British Columbia, at the height of late Wisconsin glaciation. *Science*, 1982, **218**:675~677.
- [12] Rogerson R J. Geological evolution. In: R. G. South ed, *Biogeography and ecology of the island of Newfoundland*. Junk, The Hague, The Netherlands. 1983, 5~35.
- [13] Huntley B and Birks H J B. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0~13000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge, 1983.
- [14] Colinvaux P A, de Oliveira, P E and Bush M B. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Sci. Rev.*, 2000, **19**: 141~169.
- [15] Colinvaux P A, de Oliveria P E, Moreno J E. *et al.* A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science*, 1996, **274**: 85~88.
- [16] Given D V and Soper J H. The Arctic-Alpine Element of the Vascular Flora at Lake Superior publications in Botany. no. 10, National Museums of Canada, Ottawa, 1981.
- [17] Hansen M M, Mensberg K L D and Berg S. Postglacial recolonization patterns and genetic relationships among whitefish (*Coregous* sp.) populations in Denmark, inferred from mitochondrial DNA and microsatellite markers. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**:239~252.
- [18] Avise J C. Molecular markers, natural history and evolution. New York: Chapman & Hall, 1994.
- [19] Avise J C. Ten unorthodox perspectives on evolution prompted by comparative population genetic findings on mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Genetics*, 1991, **25**:45~69.
- [20] Brown W M, George Jr and Wilson A C. Rapid evolution of mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Aca. Sci., USA*, 1979, **76**:1967~1971.
- [21] Avise J C. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**:371~379.
- [22] Byun S A, Koop B F and Reimchen T E. North American black bear mtDNA phylogeography: implications for morphology and the Haida Gwaii glacial refugium controversy. *Evolution*, 1997, **51**:1647~1653.
- [23] Schaal B A *et al.* Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**:465~474.
- [24] Wolfe W H L and Sharp P M. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial chloroplast and nuclear DNA. *Proc. Natl. Aca. Sci., USA*, 1987, **84**:9054~9058.
- [25] Sinclair W T, Morman J D and Ennos R A. The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western

- Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**:83~88.
- [26] Desplanque B, Viard F, Bernard J, *et al.* The linkage disequilibrium between chloroplast DNA and mitochondrial DNA haplotypes in *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (L.): the usefulness of both genomes for population genetics studies. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**:141~154.
- [27] Mitton J B, Kreiser, B R and Latta R G. Glacial refugia of Limber pine (*Pinus flexilis* James) inferred from the population structure of mitochondrial DNA. *Mol. Ecol.*, 2000, **9**:91~97.
- [28] Tremblay N O and Schoen D J. Molecular phylogeography of *Dryas integrifolia*: glacial refugia and postglacial recolonization. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**:1187~1198.
- [29] Abbott J R, Smith C L, Milne I R, *et al.* Molecular analysis of plant migration and refugia in the Arctic. *Science*, 2000, **289**:1343~1346.
- [30] Conroy C J and Cook J A. Phylogeography of a post-glacial colonizer: *Microtus longicaudus* (Rodentia: Muridae). *Mol. Ecol.*, 2000, **9**:165~175.
- [31] Broyles S B. Postglacial migration and the loss of allozyme variation in Northern population of *Asclepias exaltata* (Asclepiadaceae). *Am. J. Bot.*, 1998, **85**(9):1091~1097.
- [32] Swell M M, Parks C R and Chase M W. Intraspecific chloroplast DNA variation and biogeography of north American *Liriodendron* L. (Magnoliaceae). *Evolution*, 1996, **50**: 1147~1154.
- [33] Redenbach Z and Taylor E B. Zoogeographical implications of variation in mitochondrial DNA of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*). *Mol. Ecol.*, 1999, **8**:23~35.
- [34] Stepien C A and Faber J E. Population genetics structure, phylogeography and spawning philopatry in walleye (*Stizostedion vitreum*) from mitochondrial DNA control region sequences. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**:1757~1769.
- [35] Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 2000, **405**: 907~913.
- [36] Cooper S J B, Ibrahim K M and Hewitt G M. Postglacial expansion and subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Mol. Ecol.*, 1995, **4**: 49~60.
- [37] Hewitt G M. Post-glacial recolonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1999, **68**: 87~112.
- [38] Santucci F, Emerson B and Hewitt G M. Mitochondrial DNA phylogeography of European hedgehog. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**:1163~1172.
- [39] Petit R J, Kremer A and Wagner D B. Geographic structure of chloroplast DNA polymorphisms in European oaks. *Theor. & Appl. Genetics*, 1993, **87**:122~128.
- [40] Ferris C, *et al.* Native oak chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Mol. Ecol.*, 1993, **2**:337~344.
- [41] Dumolin-Lapegue S, *et al.* Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics*, 1997, **146**:1475~1487.
- [42] Taberlet P and Bouvet J. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. *Proc. Royal Soc. London(B)*, 1994, **255**:195~200.
- [43] Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A G, *et al.* Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.*, 1998, **7**: 453~464.
- [44] Banarescu P M. Principaux traits de la zoogeographie des eaux douces. *Comptes Rendus de la Societe de Biogeographie*, 1992, **67**: 133~154.
- [45] Durand J D, Persat H and Bouvet Y. Phylogeography and postglacial dispersion of the chub (*Leuciscus cephalus*) in Europe. *Mol. Ecol.*, 1999, **8**: 989~997.
- [46] Bernatchez L and Osinov A. Genetic diversity of trout (*Genus salmo*) from its most eastern range based on mitochondrial DNA and nuclear gene variation. *Mol. Ecol.*, 1995, **4**: 17~26.
- [47] Wang X P (王献溥), Liu Y K (刘玉凯). *Theory and practice of biodiversity in Chinese*. Beijing: China Environmental Science Press, 1994.