#### DOI: 10.5846/stxb201606031072

叶俊伟,张阳,王晓娟.中国亚热带地区阔叶林植物的谱系地理历史.生态学报,2017,37(17):5894-5904. Ye J W, Zhang Y, Wang X J.Phylogeographic history of broad-leaved forest plants in subtropical China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(17):5894-5904.

# 中国亚热带地区阔叶林植物的谱系地理历史

叶俊伟<sup>1,2</sup>,张 阳<sup>1</sup>,王晓娟<sup>1,\*</sup>

1上海科技馆,上海自然博物馆自然史研究中心,上海 2001272 华东师范大学生命科学学院,上海城市化生态过程与生态恢复重点实验室,上海 200062

**摘要:**中国亚热带地区因丰富的植物物种多样性备受生物地理学研究关注,丰富的多样性与中新世以来的地质气候变化密切相 关。谱系地理学已成为探讨植物分布模式和遗传格局受地质气候变化影响的主要手段。总结了该地区阔叶林植物对中新世以 来地质气候变化的响应模式和种群分化的历史成因。在中新世和上新世时,由于全球变冷、青藏高原抬升和亚洲内陆干旱,阔 叶林植物被迫向南退缩,形成不同的谱系。同时,亚洲季风的增强为遗传多样性的增加提供了良好的环境。在更新世冰期和间 冰期时,大部分落叶阔叶林和常绿阔叶林植物在多个避难所间存在长期隔离,不同的避难所种群各自经历局部地区的收缩和扩 张。长期的隔离使不同谱系间进一步分化,形成高水平的遗传多样性和遗传分化。少部分植物在冰期时向南退缩,并在间冰期 时明显向北扩张。最后,就分化时间的准确估计和探究遗传格局背后的机制两方面展望了未来的研究趋势。 关键词:中新世:中国亚热带;谱系分化;遗传多样性;种群历史

## Phylogeographic history of broad-leaved forest plants in subtropical China

YE Junwei<sup>1, 2</sup>, ZHANG Yang<sup>1</sup>, WANG Xiaojuan<sup>1,\*</sup>

1 Natural History Research Center of Shanghai Natural History Museum, Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200127, China

2 Shanghai Key Laboratory of Urbanization & Ecological Restoration, School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Abstract: Subtropical China has drawn considerable attention for biogeography studies because of its high plant species diversity, which has been closely related to geo-climate changes since the Miocene. Phylogeography has become the main method for studying the influence of geo-climate changes on the distribution and genetic structure of plants. In this paper, we review the response patterns to geo-climatic changes since the Miocene and the historical causes of population-level genetic differentiation of broad-leaved forest plants in this region. During the Miocene and Pliocene, broad-leaved forest plants were forced to contract southward and form different lineages because of global cooling, the Qinghai-Tibet Plateau uplift, and Asian interior aridity. Meanwhile, the escalation of Asian monsoons provided suitable environment for diversification. During the glacial and interglacial ages in the Pleistocene, both deciduous and evergreen broad-leaved forests plants mainly underwent long-term isolation in multiple separated refugia. Different refugia populations respectively experienced localized contractions and expansions. Long-term isolation caused further divergence of different lineages, resulting in high genetic diversity and high differentiation. Few plants experienced southward contraction in glacial ages and obvious northward expansion in the interglacial ages. Finally, we speculate on the directions of future research based on accurate divergence time estimations and on mechanisms underlying the genetic structure.

Key Words: Miocene; subtropical China; lineage divergence; genetic diversity; population history

收稿日期:2016-06-03; 网络出版日期:2017-04-24

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金项目(31600301);上海科技馆引进人才项目

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangxj@sstm.org.cn

现代北半球温带植物区系的地理分布和遗传格局等受新生代以来地质事件和气候变化的深刻影响<sup>[1-4]</sup>。 北半球温带植物区系中物种多样性最高的是东亚中国-日本植物区系,物种数约是面积和环境相似北美东部 植物区系的两倍<sup>[5]</sup>。中国-日本植物区系的核心部分为中国亚热带地区,即秦岭-淮河(34°N)与南部热带 (22°N以南)之间的区域<sup>[6]</sup>。该地区作为世界生物多样性的热点地区,既是中新世和上新世时演化谱系在更 新世时重要的避难所,也是植物丰富度和特有性程度极高的地区<sup>[7-9]</sup>。亚热带地区丰富的植物物种多样性与 中新世以来复杂的地质气候历史密切相关。

中新世以来东亚主要经历的地质气候变化有全球变冷、青藏高原抬升以及亚洲季风和亚洲内陆干旱的形 成和增强,给植物的分布和演化带来了巨大的影响。第一,全球气温在 17—15 Ma(million years ago, 百万年 前)经历气候适宜期,小幅度变冷持续到上新世早期,气温的持续下降迫使植物向南退缩。在渐新世晚期和 中新世时高纬度地区连续分布的混交中生林即向南退缩,在亚洲东部、北美东部、北美西部、亚洲西部和欧洲 的东南部避难,形成第三纪孑遗植物区系<sup>[2]</sup>。在上新世轻微回升后,北半球冰期(3.6-2.4 Ma)将东亚的气候 变成"冰窖"[10-11],进入更新世。更新世时最典型特征为冰期和间冰期的周期性交替,这种交替极大的影响了 植物的分布<sup>[1,3]</sup>。在冰期时,植物向南退缩或向低海拔地区迁移,在间冰期时,植物向北扩张或向高海拔地区 迁移。其中,末次冰盛期(23000—18000年前)对植物分布区的影响最大[1,3,12]。第二,多项证据表明,青藏高 原自早中新世以来经历了 4 次抬升(22、10、3.6、1.1—0.6 Ma)<sup>[13-16]</sup>。作为海拔最高、地域最广的高原,青藏高 原是植物分区的自然边界和地理隔离的主要因素[17],同时也是中国西高东低三级阶梯地形形成的重要原因, 自西向东复杂的地形结构使植物的分布在经度上存在明显差异<sup>[18]</sup>。尽管 Renner<sup>[19]</sup>通过地质构造学、同位 素、化石和气候模拟证据的收集,对青藏高原抬升的时间及青藏高原在地质和气候带来的影响有了新的认识, 但无论哪种观点都认为青藏高原的隆起对植物分布和演化有着重要影响。第三,亚洲季风在渐新世和中新世 交界时(25-22 Ma)形成,在15-13、8 Ma 和 3 Ma 时增强<sup>[20-22]</sup>,在更新世时逐渐增强<sup>[23-24]</sup>。夏季季风给亚热 带地区带来了足够的降雨,改变了中新世前干旱的气候条件,对遗传多样性增加有重要的影响<sup>[25]</sup>。亚热带西 部地区(约105°E以西的高原地区)主要受印度季风影响,东部主要受太平洋季风影响,季风的不同可能与东 西部不同的地形一起,使西部地区的植物物种多样性比东部的低<sup>[26]</sup>。第四,亚洲内陆干旱在渐新世和中新世 交界时(26-22 Ma)开始,在15-13,8-7,3.5、2.6、0.9-0.8、0.5 Ma时增强<sup>[21, 27-28]</sup>。与全球变冷一起,亚洲 内陆干旱也是植物分布区向南退缩的重要驱动力<sup>[29]</sup>,还可能作为气候屏障,阻碍干旱带南北地区植物的基因 交流,触发东亚第三纪孑遗植物区系南北两个亚区的形成<sup>[30-31]</sup>。

通过地质气候变化对植物进化历史影响的研究,可更好地理解该地区丰富植物物种多样性的起源和维持 机制。近年来,谱系地理学是主要的研究方法,其重点是研究种内或近缘种内基因谱系的空间格局及其形成 过程,可探讨生物类群对地质气候变化的响应模式,理解生物类群地理分布和种群分化的历史成因<sup>[32-33]</sup>。在 2011年,Qiu等<sup>[26]</sup>对中国-日本植物区系中的谱系地理研究进行了综述。在亚热带地区,通过落叶阔叶林植 物银杏(*Cinkgo biloba*)、八角莲(*Dysosma versipellis*)和常绿阔叶林植物西藏红豆杉(*Taxus vallichiana*)、伞花木 (*Eurycorymbus cavaleriei*)等的研究,指出该地区阔叶林历史主要受更新世冰期间冰期的影响,响应模式主要是 局部地区高低海拔的迁移。自 2011年以来,有更多的研究阐述了地质气候变化对亚热带地区阔叶林植物进 化历史的影响,已呈现较清晰的谱系地理历史模式。以下两方面内容需要进一步总结,以便全面了解该地区 阔叶林植物的进化历史。一方面是更新时前地质气候变化对阔叶林植物分布区和谱系分化的影响,很多植物 的共祖时间可追溯到中新世,则其进化历史不仅仅受更新世冰期间冰期交替的影响,还受到中新世和上新世 时地质气候变化的影响。另一方面是南退北进模式对遗传格局的重要性,在更新世间冰期或冰期后,并不是 所有植物都在避难所周边经历局部扩张(localized expansion),少部分植物存在明显的向北分布区扩张(range expansion)<sup>[34-35]</sup>。

总结近几年的谱系地理研究,在中新世和上新世时,由于全球变冷、青藏高原抬升以及亚洲内陆干旱的形成和增强,阔叶林植物的分布区向南退缩,在不同区域间形成不同的谱系,形成分化。在更新世冰期间冰期的

交替过程中,阔叶林植物主要经历局部地区的收缩和扩张,在多个避难所中存在长期隔离,不同谱系进一步分化,形成单系群,形成较高的遗传多样性和遗传分化。少部分植物经历明显的向北分布区扩张,南北走向的山脉为扩张路线。因此,本文将首先介绍中新世和上新世地质气候变化对阔叶林植物分布区和谱系分化的影响。然后,分别探讨落叶阔叶林和常绿阔叶林植物如何响应更新世冰期和间冰期的交替。最后,从分化时间的准确估计和探讨遗传格局背后机制两个方面展望未来的研究趋势。

#### 1 中新世和上新世时地质气候变化对阔叶林植物分布区和谱系分化的影响

中新世和上新世是亚热带地区植物分布区变化和不同谱系形成的重要时期<sup>[2]</sup>。青藏高原抬升是中新世 以来重要的地质事件,不仅改变了地形,还可能与亚洲内陆干旱和亚洲季风的形成与增强相关。亚洲内陆干 旱与全球变冷一起,迫使阔叶林分布区向南退缩到亚热带地区,并触发不同谱系的形成。与此同时,亚洲季风 为亚热带地区带来了足够的降雨,提供了有利的环境,是遗传多样性增加的重要驱动力<sup>[25]</sup>。

首先,中新世时地质气候变化迫使阔叶林植物向南退缩。在谱系地理研究中,主要是使用叶绿体基因,通 过化石校准点估测分化时间,从而建立进化历史与历史事件的相关性。如 Kou 等[25]使用叶绿体基因估算青 钱柳(Cyclocarya paliurus)共祖时间在中新世中期(16.69 Ma),表明气候适宜期(17-15 Ma)后的全球变冷可 能迫使青钱柳从高纬度地区向南退缩到亚热带地区。Zhang 等<sup>[30]</sup>使用叶绿体基因对光叶水青冈(Fagus lucida)和水青冈(F. longipetiolata)的谱系地理结构进行了比较,认为两种植物的起源时间大约是 6.36 Ma,正 好与全球变冷和亚洲内陆干旱增强的时间相一致,全球温度的骤降和亚洲内陆干旱的增强可能迫使两种植物 向南迁移[37]。其次,中新世和上新世时地质结构变化触发了物种或种内不同谱系的形成。青藏高原在中新 世间断性的抬升就是典型的地质事件,抬升的山脉不仅使植物在地理分布上形成差异,同时也可阻碍物种内 的基因交流,遗传结构和遗传多样性也会随之改变<sup>[38-40]</sup>。如水青树(Tetracentron sinense)、蓖子三尖杉 (Cephalotaxus oliveri)、青冈(Cyclobalanopsis glauca)的谱系分化时间分别为 9.6 Ma<sup>[41]</sup>、9.15 Ma<sup>[42]</sup>和 9.07 Ma<sup>[43]</sup>,这些可能都与青藏高原在上述时间的地质结构改变相关。同样,发生在上新世的青藏高原抬升与三 叶崖爬藤(Tetrastigma hemsleyanum)的隔离事件<sup>[44]</sup>及珙桐(Davidia involucrata)西部谱系(四川盆地西部)的 分化相关[45]。同时,亚洲季风的形成和增强给中新世前干旱的亚热带地区带来了足够的降雨(现在年降雨量 大于 1000 mm),为植物的生存和等位基因多样化提供了适宜的环境<sup>[25,36]</sup>。水分是植物生长的必要条件,影 响了环境温度的调节和植物的扩散,从而影响植物的进化历史。如水龙骨科瓦韦属(Lepisorus)植物在15 Ma 左右经历了分化和首次扩张事件<sup>[46]</sup>,青钱柳则在 9.6 Ma 和 3.6 Ma 时有两次等位基因多样化增加的阶段<sup>[25]</sup>, 均与亚洲季风增强的时间高度一致。

## 2 更新世时气候变化对阔叶林植物遗传结构的影响

在更新世时,亚热带地区虽没有大面积冰盖,冰期间冰期的交替同样使气候产生了巨大变化。如末次冰 盛期时,气温比现在低 4—6℃,降雨量低 400—600 mm<sup>[47-48]</sup>,这些变化对植物的遗传结构产生了深刻影响。 通过化石孢粉数据可对植被分布模式进行重建,在末次冰盛期时,常绿阔叶林向南退缩至中国华南的沿海地 区(24°N 以南),冰期后明显向北扩张至现在的纬度,南部的常绿阔叶林(24°N 以南)被热带森林替代。同 时,向北扩张的常绿阔叶林迫使落叶阔叶林向高海拔或者更高纬度的地区迁移<sup>[49-51]</sup>。

基于以上化石孢粉数据对植被分布的模拟,常绿阔叶林和落叶阔叶林植物有不同的遗传预期。对于落叶 阔叶林植物,在冰期和间冰期时,持续的长期隔离使其保持了较高的种群间遗传多样性和遗传分化,种群内的 遗传多样性会因遗传漂变而逐渐降低;高水平遗传分化使不同的谱系分布于不同地理区域中,二次接触时在 不同谱系间会形成接触带。常绿阔叶林植物则会保留向北扩张的遗传信号。南方避难所种群因更长的进化 历史,会有更多的古老和私有等位基因及更高的遗传多样性。冰期后扩张种群往往由避难所种群的子集构 成,因此有更低的遗传多样性和更多的衍生等位基因。除此之外,在扩张的方向上,连续的奠基者效应会使种 群内遗传多样性逐渐降低<sup>[1,3]</sup>。

2.1 落叶阔叶林植物的谱系地理历史

自 2011 年以来,越来越多的研究揭示了更新世时落叶阔叶林植物在多个避难所内原地(in situ)避难的 模式[26]。在冰期间冰期的气候波动中,隔离的冰期避难所种群在避难所周边经历周期性的收缩和扩张,由于 漂变的随机作用和瓶颈效应,种群内部的遗传多样性逐渐降低,种群间有限的基因流提高了种群间遗传分化 和遗传多样性[52]。因此,多个避难所假说预期低的种群内遗传多样性、高的种群间遗传多样性和高的遗传分 化。在以往的谱系地理研究中,遗传多样性模式与多个避难所假说的预期一致。首先,在叶绿体基因中,13 个落叶阔叶林植物的种群内遗传多样性(within-population gene diversity, h<sub>s</sub>)的平均值(h<sub>s</sub>=0.180)比总遗传多 样性(total gene diversity,  $h_{\rm T}$ )的平均值( $h_{\rm T}$  = 0.782)小的多(表 1),总的遗传多样性( $h_{\rm T}$  = 0.782)也比 Petit 等 $^{[60]}$ 汇编的 170 种植物的平均值( $h_{
m T}$ =0.670)高。此模式可能也反映了该地区植物有较长演化时间 $^{[61]}$ ,因为 在这13种植物中,很多是第三纪孑遗植物。在核微卫星标记中,种群内遗传多样性(observed heterozygosity,  $H_0$ )同样比总的遗传多样性(total genetic diversity,  $H_T$ )小,如珙桐(Davidia involucrata)( $H_0 = 0.373$ ,  $H_T =$  $(0.747)^{[45]}$ 和瘦椒树(Tapiscia sinensis)( $H_0 = 0.513$ ,  $H_T = 0.816$ )<sup>[59]</sup>。野核桃(Juglans cathayensis)为一个特例, 种群内遗传多样性( $H_0$ =0.682)与总的遗传多样性( $H_r$ =0.782)相似,可能是有效的花粉基因流(风媒)阻碍 了不同避难所种群间的分化[57]。其次,遗传分化模式也符合多个避难所假说的预期。12个落叶阔叶林植物 叶绿体基因遗传分化(inter-population differentiation,  $G_{sT}$ )的平均值( $G_{sT}$  = 0.799)比 Petit 等<sup>[60]</sup>中的( $G_{sT}$  = 0.637)高。微卫星标记中的遗传分化(inter-population differentiation,  $F_{st}$ )同样很高, 如珙桐( $F_{st}$ =0.239)<sup>[45]</sup>和 瘦椒树(Fsr=0.373)<sup>[59]</sup>。当然,除了多个避难所相互隔离外,植物间不同的生活史特征,如雌雄异株的繁殖系 统<sup>[62-63]</sup>及有限的花粉和种子扩张能力<sup>[64]</sup>等,也会有助于高水平遗传分化的保持。

多个避难所假说认为局部扩张是间冰期时主要的种群动态历史[41,54,65-66]。然而,近期研究发现部分植 物经历了明显的分布区扩张。如木质藤本大血藤(Sargentodoxa cuneata),分布在海拔 130-2400 m 的林缘灌 丛中,浆果由鸟传播<sup>[67]</sup>。Tian 等<sup>[34]</sup>认为大血藤丰富的生境和有效的扩散方式使其在更新世时经历了多次分 布区扩张。首先,叶绿体单倍型的错配分析表明种群在 95.98 ka(thousand years ago,千年前)经历了一次扩 张,可能由末次间冰期时(75—100 ka)温暖湿润的气候触发。第三纪孑遗林冠树种青檀(Pteroceltis tatarinowii)也在该时期(90 ka)经历了向北扩张<sup>[56]</sup>。其次,大血藤大多数叶绿体单倍型起源于 0.63—1.2 Ma, 表明气候过渡期(mid-Pleistocene transition, 0.8—1.2 Ma)后冰期时的恶劣气候可能迫使分布区向南退缩, 为冰 期后分化和向北扩张提供了大量的机会。祖先单倍型(H5)周围星状(star-like)的单倍型网络图也支持气候 过渡期后的扩张事件。最后,多个避难所模式在亚热带地区已普遍存在。但是,多个避难所间却共享着相同 或密切相关的单倍型、如大血藤中的 H5, Gao 等<sup>[68]</sup>中的单倍型 H14 和 H18, Qiu 等<sup>[66]</sup>中的单倍型 H8, Lei 等<sup>[54]</sup>中的单倍型 H4,Zhang 等<sup>[36]</sup>中的单倍型 J 等。在相互隔离的避难所中有祖先单倍型共享的现象看似相 悖,但存在两种可能的解释:长距离扩散和不完全的谱系分选。前者需要稀有的长距离扩散事件发生多次,是 一个可能性很低的情景。不完全的谱系分选则是更有可能的解释,这种情景下,祖先种群必然在破碎化前广 布于亚热带地区,祖先种群的扩张事件不可避免。多个避难所模式在大血藤中同样适用(私有单倍型 H12、 H18、H19分别分布在亚热带地区东部、西北和西南部),估测的共祖时间(1.18 Ma)显示大血藤祖先种群的扩 张事件可能发生在更新世中期。所以,大血藤在更新世中期后经历了多次分布区扩张事件,3条可能的扩张 线路为武夷山-天目山、南岭-罗霄山脉-九岭山-大别山、南岭西部-云贵高原/南岭西部-三峡地区-秦岭[34]。因 此,亚热带落叶阔叶林植物的分布区扩张可能被低估了。

2.2 常绿阔叶林植物的谱系地理历史

在谱系地理研究中,与基于化石孢粉数据的植被重建不同,亚热带地区的常绿阔叶林植物在更新世冰期时并没有完全退到南方避难所(24°N以南)中,而是在预期南方避难所的北方(24°—33°N)存在多个"隐形避难所",即多个避难所模式<sup>[26,69]</sup>。如葡萄科攀援藤本三叶崖爬藤,Wang等<sup>[44]</sup>通过遗传数据和潜在分布区

速传多样性         進传多样性         進传多件           物种         Genetic diversity         進传分化           Species $h_{T}/(H_T)$ $h_S/(H_0)$ $N_{T}(F_{ST})$ $G_{ST}$ K香树 Playcarya strohilacea         0.962         0.231         0.862*         0.762           米心水青冈 Fagus engleriana         0.659         0.112         0.862*         0.762           米心水青冈 Fagus engleriana         0.659         0.112         0.865*         0.831           秋心水青冈 Fagus engleriana         0.659         0.112         0.865*         0.831           秋山 Alaycarya strohilacea         0.659         0.112         0.865*         0.831           桃白 Laycarya strohilacea         0.659         0.112         0.865*         0.833           花白 Alacatarianiani         0.749         0.102         0.897*         0.865           青檀 Pleroceltis tatarinouit         0.711         0.081         0.938*         0.833           曹核 M Jugans cathayensis         0.772         0.066         0.948         0.63           Fit M Querus acutistima         0.772         0.066         0.948         0.924           from Norticetantron sinense         0.931         0.194         0.924         0.925	遗传分化 ic differentiation T) G <sub>ST</sub> 0.762 0.831	共祖时间 (95%置信区间,Ma) Coalescence time (95% HPD, Ma) NC	标记 Markers	推测的避难所 Putative refugia	文献 Beferences
Species $h_{T'}(H_T)$ $h_{S'}(H_0)$ $N_{ST}(F_{ST})$ $G_{ST}$ $\ell T = M P larycarya strobilacea         0.962         0.231         0.862         0.762           \ell T = M P larycarya strobilacea         0.962         0.112         0.865         0.831           \ell T = M P larycarya strobilacea         0.962         0.112         0.855         0.831           \ell T = M P larycarya strobilacea         0.659         0.112         0.855         0.831           \ell T = M P larycarya strobilacea         0.650         0.112         0.855         0.831           \ell T = M P larycarya strobilacea         0.749         0.102         0.855         0.831           \ell T = M P larycaria         0.749         0.102         0.855         0.865         0.865           \ell T = M P larycaria         0.711         0.083         0.136         0.865         0.865           \ell T = M P larycaria         0.771         0.082         0.938         0.838         0.63           \ell T = M P larycaria         0.772         0.662         0.948         0.924           \ell T = M P larycaria         0.782         0.066         0.945         0.924           \ell T = M P laracentron sinense         0.931         0.945<$	rr) G <sub>ST</sub> 0.762 0.831	Coalescence time (95% HPD, Ma) NC	Markers	Putative refugia	References
化香树 Playcarya strobilacea     0.962     0.231     0.862*     0.762       米心水青冈 Fagus engleriana     0.659     0.112     0.855     0.831       杜鹃花 Rhododendron sinsii     0.749     0.102     0.897*     0.865       青檀 Pheroceltis tatarinouti     0.711     0.08     0.938*     0.838       野核桃 Juglans cathayensis     0.771     0.08     0.938*     0.838       所根 Querus acutissima     0.771     0.08     0.938*     0.838       南核桃 Juglans cathayensis     0.771     0.08     0.938*     0.838       原林 Querus acutissima     0.7720     (0.682)     (0.11)     -       市林 Playensina     0.7720     (0.682)     (0.11)     -       水市 Mark Querus acutissima     0.7720     (0.682)     (0.11)     -       水青松 Latarinouti     0.772     0.066     0.948     0.924       水青 M Cyclocarya paliurus     0.875     0.066     0.948     0.924       水青 M Tetracentron sinense     0.931     0.194     0.945*     0.792       水青 M Feurs Inneitolata     0.931     0.194     0.926     0.795       水青 M Feurs Inneitolata     0.927     0.056     0.936	0.762	NC			
米心水青冈 Fague engleriana     0.659     0.112     0.855     0.831       杜鹃花 Rhododendron sinsii     0.749     0.102     0.897*     0.865       青檀 Pteroceltis tatarinouii     0.71     0.08     0.938*     0.838       曹核桃 Juglans cathayensis     0.71     0.08     0.938*     0.838       F核桃 Juglans cathayensis     0.771     0.08     0.938*     0.838       F核桃 Juglans cathayensis     0.771     0.08     0.938*     0.838       市核桃 Quercus acutissima     0.771     0.682     0.111     -       市核柳 Cyclocarya paliturus     0.791     0.67     0.689     0.63       市林 Tetracentron sinense     0.931     0.194     0.924       光青树 Tetracentron sinense     0.931     0.194     0.924       光卡太青冈 Fogue lucida     0.887     0.262     0.795       光青冈 Fogue lucida     0.931     0.194     0.795	0.831 *		cpDNA	云贵高原,秦岭山脉,庐山,湖南省通道侗族自治县	[53]
杜鹃花 Rhododendron simsii     0.749     0.102     0.897*     0.865       青檀 Peroceltis tatarinoucii     (0.203)     (0.181)     (0.236)     -       曹核桃 Juglans cathayensis     0.71     0.08     0.938*     0.838       野核桃 Juglans cathayensis     0.71     0.08     0.938*     0.838       野核桃 Juglans cathayensis     0.796     0     NC     NC       市核 Quercus acutissima     0.791     0.652     (0.11)     -       青钱柳 Cyclocarya paliurus     0.875     0.066     0.948     0.924       水青树 Tetracentron sinense     0.931     0.194     0.945*     0.705       水青冈 Tetracentron sinense     0.931     0.194     0.945*     0.705       水青冈 Tetracentron sinense     0.931     0.194     0.945*     0.705	*	NC	cpDNA	多个(>5)	[54]
(0.203)       (0.181)       (0.236)       -         青檀 Peroceltis tatarinoucii       0.71       0.08       0.938*       0.838         野核桃 Juglans cathayensis       0.796       0       NC       NC       NC         麻栎 Quercus acutissima       0.791       0.682)       (0.11)       -         麻栎 Quercus acutissima       0.791       0.67       0.689       0.63         常枝 Quercus acutissima       0.791       0.67       0.689       0.63         常枝 Quercus acutissima       0.791       0.67       0.689       0.63         常枝 Dyelocarya paliurus       0.875       0.066       0.948       0.924         水青树 Tetracentron sinense       0.631       0.194       0.945*       0.792         水青冈 Fegus lucida       0.887       0.262       0.792       0.795         水青冈 Facus loncineriolata       0.921       0.06       0.926       0.936	200.0	NC	$_{\rm cpDNA}$	我个	[ 55 ]
青檀 Peroceltis tatarinoucii         0.71         0.08         0.938*         0.838           野核桃 Juglans cathayensis         0.796         0         NC         NC         NC           麻栎 Quercus acutissima         0.791         0.682)         (0.11)         -           市核柳 Cyclocarya paliturus         0.791         0.67         0.689         0.63           市核柳 Cyclocarya paliturus         0.791         0.67         0.689         0.63           水青树 Tetracentron sinense         0.875         0.066         0.948         0.924           水青树 Tetracentron sinense         0.631         0.194         0.924         0.792           水青 N Tetracentron sinense         0.931         0.194         0.945*         0.792           水青 N Tetracentron sinense         0.931         0.194         0.945*         0.792           水青 N Faus Ionrinetiolata         0.927         0.05         0.936         0.795		I	AFLP		
野桜桃 Juglans cathayensis 0.796 0 NC NC NC K (0.782) (0.682) (0.11) - (0.782) (0.11) - (0.782) (0.59) (0.59) (0.53) (0.11) - (0.58) (0.59) (0.53) (0.59) (0.53) (0.59) (0.53) (0.54) (0.52) (0.54) (0.52) (0.948) (0.924) (0.54) (0.52) (0.948) (0.924) (0.924) (0.948) (0.924) (0.925) (0.936) (0.936) (0.926) (0.926) (0.936) (0.936) (0.936) (0.926) (0.93	* 0.838	NC	cpDNA	云贵高原东部,南岭山脉,武夷山脉	[ 56 ]
(0.782)     (0.682)     (0.11)       麻栎 Quercus acutissima     0.791     0.67     0.689     0.63       青钱柳 Cyclocarya paliurus     0.875     0.066     0.948     0.924       水青树 Tetracentron sinense     0.684     0.623     0.098     0.087       光叶 水青冈 Fagus lucida     0.931     0.194     0.945*     0.792       光市 水青冈 Fagus lucida     0.887     0.262     0.795     0.705       水青冈 Fagus lucida     0.927     0.06     0.926     0.936	NC	NC	cpDNA	多个(>9)	[ 57 ]
麻栎 Quercus acutissima 0.791 0.67 0.689 0.63 青後柳 Cyclocarya paliurus 0.875 0.066 0.948 0.924 水青树 Tetracentron sinense 0.684 0.623 0.098 0.087 水青河 Fagus lunciae 0.931 0.194 0.945* 0.792 光叶水青冈 Fagus luncida 0.887 0.262 0.79 0.705 水青河 Fagus loncinetiolata 0.927 0.06 0.926 0.936			nSSRs		
青钱柳 Cyclocarya paliurus     0.875     0.066     0.948     0.924       水青树 Tetracentron sinense     0.684     0.623     0.098     0.087       光叶水青冈 Fagus lucida     0.931     0.194     0.945*     0.792       光背 Fagus lucida     0.887     0.262     0.792     0.705	0.63	NC	cpDNA	中国中部(秦岭、大别山、大别山脉),云贵高原	[58]
0.684         0.623         0.098         0.087           水青树 Tetracentron sinense         0.931         0.194         0.945*         0.792           光叶 水青凤 Fagus lucida         0.887         0.262         0.795         0.705           水青 [X] Fagus lucida         0.927         0.06         0.936         0.936	0.924	16.69 (8.42-27.86)	cpDNA	<b>我</b> 个	[25]
$\chi$ 青树 Tetracentron sinense 0.931 0.194 $0.945^*$ 0.792 光叶水青冈 Fagus lucida $0.887$ $0.262$ $0.79$ $0.705$ 水青冈 Fagus longinatia $0.927$ $0.06$ $0.926$ $0.936$	0.087	NC	nDNA		
光叶水青冈 Fagus lucida 0.887 0.262 0.79 0.705 水青冈 Fagus longingetiolata 0.927 0.06 0.926 0.936	* 0.792	9.6 (2.2–27)	cpDNA	云南,大娄山脉,峨眉山,武陵山	[41]
水青冈 Faeus Ioneinetiolata 0.927 0.06 0.926 0.936	0.705	6.36 (2.29-13.25)	cpDNA	多个	[36]
	0.936				
珙桐 Davidia involucrata 0.893 0.215 0.913 <sup>*</sup> 0.765	* 0.765	4.81 (3.43—6.34)	cpDNA	中国西北部(峨眉山),中国中部(三峡地区)	[45]
(0.747) $(0.373)$ $(0.239)$ -	- ()	I	nSSRs		
大血藤 Sargentodoxa cuneata 0.564 0.269 0.603 0.63	0.63	3.99 (2.86—9.29)	cpDNA	南岭,武夷山,罗霄山南部	[34]
瘦椒树 Tapiscia sinensis 0.896 0.083 0.946 <sup>*</sup> 0.907	* 0.907	1.33 (1.02—1.74)	cpDNA	云贵高原,中国中部	[ 59 ]
		I	nSSRe	5	

### 5898

37 卷

http://www.ecologica.cn

模表明其在末次冰盛期时有多个避难所。首先,种群内遗传多样性在研究区域内平均分布,没有随纬度的增加而降低,并不支持向北扩张假说<sup>[3,70]</sup>,错配分析也没发现冰期后扩张信号。其次,明显的谱系地理结构(叶绿体基因:*N*<sub>sT</sub>=0.846 > *G*<sub>sT</sub>=0.803,*P* < 0.05;核微卫星:*R*<sub>sT</sub>=0.336 > permuted *R*<sub>sT</sub>,*P* < 0.01)和地理隔离(isolation by distance)的缺失表明严重的"岛屿化"现象,即种群间遗传分化主要由突变/漂变引起的,而不是由基因流的减少/缺失造成<sup>[71]</sup>,不同"岛屿"的种群存在长期隔离,在原地产生分化。第三,叶绿体基因和核微卫星在西北、华中以及华南和华东谱系间相似的谱系地理隔离(phylogeographic break)也支持多个避难所模式。最后,虽然生态位模型显示末次冰盛期时的分布区减少了约 10%,片段化也更严重,但适宜的生境仍遍布整个分布区。因此,三叶崖爬藤对冰期间冰期气候变化的响应符合多个避难所模式。虽然化石孢粉证据强调南方避难所的重要性<sup>[72-73]</sup>,但越来越多谱系地理研究发现中高纬度地区的北方存在冰期避难所,揭示了北方避难所在冰期后群落动态中扮演着很重要的作用,如鄂报春(*Primula obconica*)<sup>[74]</sup>,蓖子三尖杉<sup>[42]</sup>,栲(*Castanopsis fargesii*)<sup>[75]</sup>,青冈<sup>[43]</sup>等(表 2)。

在揭示常绿阔叶林植物符合多个避难所模式的同时,在部分植物中也发现了南方大型避难所,避难所种 群在冰期后经历明显的向北扩张,如优势种甜槠(Castanopsis eyrei)<sup>[35]</sup>和檵木(Loropetalum chinense)<sup>[76]</sup>。在甜 槠中,生态位模型显示末次冰盛期时主要分布在华南地区一条适宜的生境带中(约24°N),与现在分布存在有 限的重叠,该生境带可能为南方大型避难所。核微卫星数据揭示了分布区西部和东部存在两个基因库(gene pool),基因库中的遗传多样性都随着纬度的增加而显著降低,表明现生种群是由两个南方避难所中的种群向 北扩张形成。在两个基因库中还存在明显的亚结构,表明存在多个"避难所中的避难所"[82],不同区域中都 有叶绿体私有单倍型分布也支持了多个避难所模式。在檵木中,南岭地区同样是冰期南方避难所,种群经两 条路线向北扩张<sup>[76]</sup>。首先,生态位模型预测檵木在末次冰盛期时适宜的生境位于华南和西南地区,与古时候 的植被分布模拟相一致<sup>[49-51]</sup>。南岭地区更高的遗传多样性、单倍型多样性和私有单倍型同样与南退北进模 式的遗传预期一致<sup>[1,3]</sup>,表明了南岭地区为末次冰盛期时檵木的南方避难所。南岭地区有很高的地形异质 性,保持了极高的物种多样性和特有性<sup>[9]</sup>。因此,南岭地区受更新世冰期的影响很小,是常绿阔叶林重要的 避难所。在末次冰盛期后,错配分析和 BSP(bayesian skyline plot)分析进一步表明檵木种群在 10.6 ka 时经历 了扩张。根据古老/衍生单倍型和遗传多样性分布,南岭-武夷山和南岭-雪峰山-罗霄山脉为两条可能的扩 张路线。当然,与甜褚一致,檵木在24°N以北也存在多个避难所(三峡地区,大巴山和重庆省)。因此,常绿 阔叶林的谱系地理历史为:冰期时,部分植物可退缩到南方大型避难所中生存,同时,北方复杂的地形和微环 境可提供"隐形避难所",供残存的种群原地避难;在间冰期时,避难所中的种群经历局部扩张或分布区扩张。

总结以上的研究,常绿阔叶林植物的谱系地理历史与利用化石孢粉预测的植被分布模式并不一致,而是 与落叶阔叶林植物一致,在亚热带地区的各大山脉中存在多个避难所,如横断和大雪山脉、云贵高原、南岭和 华中地区山脉等等。这些地区同时扮演古老谱系"博物馆"和新物种形成"摇篮"的角色<sup>[83]</sup>,在冰期和间冰期 的交替过程中较小的气候波动有利于保持较高的植物物种多样性<sup>[84]</sup>。这些山脉同样可以作为谱系地理隔 离,阻碍不同谱系间的基因流,使植物主要通过局部地区高低海拔的迁移来度过冰期间冰期的交替,促进了不 同遗传谱系间的进一步分化,形成高的遗传多样和遗传分化。部分植物经历了明显的向北分布区扩张,南北 方向的山脉为扩散的廊道。在落叶阔叶林植物中,Tian 等<sup>[34]</sup>认为大血藤经历了多次分布区扩张的原因是丰 富的生境(海拔 300—2600 m)和有效的种子扩散方式(以鸟传播)。而在常绿树种檵木和甜褚中,两者都为分 布海拔较低(海拔上限<1500 米)的优势种,种子也并没有有效的扩散方式(以重力传播)。因此,尚不能总结 出一般规律,需要更多研究来总结经历明显向北扩张事件植物的生态学特征。

3 展望

首先,虽然已有部分研究中植物的共祖时间可追溯到中新世和上新世,但仍相对较少,且分化时间估测基本是基于叶绿体基因。叶绿体基因为母系遗传的单基因座遗传标记,只可代表随机溯祖过程中的一次,不完

	X								
	Table 2   Genetic	diversity , ge	表 2 常绿阔 metic differentia	I叶林植物谱系J tion, coalescen	地理研究的遗 ce time and r	传多样性,遗传分化,共补 efugia in phylogeography	目时间和避难所 studies of ever	green broad-leaved forest plants	
物种		遗传。 Genetic	多样性 diversity	遗传分 Genetic diffe	·化 rentiation	共祖时间 (95%置信区间, Ma)	标记	推测的避难所	文献
Species		$h_{ m T}/(H_{ m T})$	$h_{\rm S}/(H_0)$	$N_{ m ST}(F_{ m ST})$	$G_{ m ST}$	Coalescence time (95% HPD, Ma)	Markers	Putative refugia	References
栲 Castanopsis fargesii		0.973	0.27	0.831 *	0.722	1	cpSSRs	金个	[ 75 ]
檵木 Loropetalum chinense		0.767	0.267	0.705	NC	NC	cpDNA	南岭,三峡地区,大巴山	[ 76 ]
		(0.263)	(0.201)	0.226	I	I	AFLP		
马缨杜鹃 Rhododendron del	avayi var. delavayi	0.626	0.548	0.125 *	0.114	NC	$\operatorname{cpDNA}$	云贵高原西部	[ 77 ]
		0.506	0.427	0.261	0.152	NC	NDNA		
甜梢 Castanopsis eyrei		0.842	0.245	0.729 *	0.709	NC	cpDNA	<b>老</b> 个	[35]
		(0.88)	(0.8)	(0.097)	NC	I	nSSRs		
鄂根春 Primulaobconica		0.988	0.179	0.976 *	0.819	NC	cpDNA	老个	[74]
		0.994	0.571	0.844 *	0.425	Ι	nDNA		
马蹄香 Saruma henryi		0.862	0.238	0.758 *	0.724	NC	$\operatorname{cpDNA}$	秦岭,大巴山东部,云贵高原东南部	[ 28 ]
		0.939	0.182	$0.9^{*}$	0.811		cpSSRs		
蓖子三尖杉 Cephalotaxus o.	iveri	0.719	0.255	$0.771$ $^{*}$	0.642	17.73	$\operatorname{cpDNA}$	宜昌,壶瓶山	[42]
青冈 Cyclobalanopsis glauca		0.92	0.274	0.702 *	0.682	9.07 (5.16-13.32)	$\operatorname{cpDNA}$	中国中部,中国东部	[43]
三叶崖爬藤 Tetrastigmahen.	sleyanum	0.951	0.195	$0.851 \ ^{*}$	0.795	5.07 (1.78-8.56)	$\operatorname{cpDNA}$	4 个	[44]
		(0.705)	(0.451)	(0.403)	I		nSSRs		
华山松 Pinus armandii		0.692	0.157	$0.860^{*}$	0.773	5.2 (2.58-9.09)	cpDNA	云贵高原,大巴山脉东部,横断山地区	[ 46 ]
		0.886	0.239	0.79	0.73	NC	mtDNA		
多星韭 Allium wallichii		0.941	0.213	$0.906^{*}$	0.778	3.12 (1.83-4.78)	cpDNA	横断山区	[ 80 ]
		0.919	0.231	$0.848$ $^{*}$	0.755	4.13 (2.93-5.65)	hDNA		
卵叶报春 Primula ovalifolia		0.987	0.213	0.936 *	0.784	2.44 (0.33-555)	epDNA	四川宝兴-洪雅,湖南桑植	[81]
cpSSRs:叶绿体微卫星	. chloroplast microsat	tellites, AFLP	: 扩播片段长度	多态 amplified fi	agment length	polymorphism;其他同表 ]	Ó		

5900

37 卷

http://www.ecologica.cn

全的谱系分选会影响分化时间估测<sup>[85]</sup>。核基因则储存了更多的遗传信息,如核微卫星可提供相互独立的多位点分析,高度的多态性可精确推断种群的分化时间和分化历史<sup>[86]</sup>。随着测序技术的发展,多位点的核单拷贝基因或全基因组信息也将更多的应用于谱系地理研究。同时,相应的多基因座溯祖理论(multi-locus coalescent theory)必须要建立起来,以解决多个基因座间不同的突变速率和迁移历史及基因重组等问题<sup>[87]</sup>。

其次,亚热带地区阔叶林植物对历史地质气候变化的响应模式已较清晰,但不同谱系间的显著分化和有限的基因流是因为地理隔离还是在不同环境中已形成适应性分化尚不清晰。生态分化种群间基因流的下降会提高中性标记的分化<sup>[88]</sup>,使得其与不同环境之间的差别存在显著的相关性,即适应隔离(isolation by adaptation)<sup>[89]</sup>。要全面了解生态适应需要掌握两方面信息:形成适应性分化的特征和环境因子的相对重要性<sup>[90]</sup>。交互移植实验可判断适应性分化的强度,推测适应性分化的特征和环境选择因子。通过实验植物在不同生活史阶段的性状表达和适合度之间的相关性可推测形成适应的性状,通过环境因子和基因型相对性能之间的相关性可推测可能的选择因子<sup>[91-92]</sup>。在未来的谱系地理工作中,探寻谱系地理格局背后的遗传机制也是一个发展方向。

#### 参考文献(References):

- [1] Hewitt G M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 2000, 405(6789): 907-913.
- [2] Hewitt G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 2004, 359(1442): 183-195.
- [3] Tiffney B H, Manchester S R. The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. International Journal of Plant Sciences, 2001, 162(S6): S3-S17.
- [4] Ian Milne R. Northern Hemisphere plant disjunctions: a window on tertiary land bridges and climate change? Annals of Botany, 2006, 98(3): 465-472.
- [5] Qian H, Ricklefs R E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. Nature, 2000, 407(6801): 180-182.
- [6] Wu Z Y, Wu S G. A proposal for a new floristic kingdom (realm)-the E. Asiatic kingdom, its delimitation and characteristics // Zhang A L, Wu S G, Eds. Proceedings of the First International Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants. Beijing: China Higher Education Press, 1996.
- [7] Axelrod D I, Al-Shehbaz I, Raven P H. History of the modern flora of China. // Zhang A L, Wu S G, Eds. Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants. New York: Springer, 1996.
- [8] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, DaFonseca G A B, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 2000, 403 (6772): 853-858.
- [9] 应俊生. 中国种子植物物种多样性及其分布格局. 生物多样性, 2001, 9(4): 393-398.
- [10] Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. Science, 2001, 292 (5517): 686-693.
- [11] Mudelsee M, Bickert T, Lear C H, Lohmann G. Cenozoic climate changes: A review based on time series analysis of marine benthic δ<sup>18</sup>O records. Reviews of Geophysics, 2014, 52(3): 333-374.
- [12] Hewitt G M. Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society, 1999, 68(1-2): 87-112.
- [13] Li J J, Wen S X, Zhang Q S, Wang F B, Zheng B X, Li B Y. A discussion on the period, amplitude and type of the uplift of the Qinghai-Xizang plateau. Scientia Sinica, 1979, 22(11): 1314-1328.
- [14] Zhou S Z, Wang X L, Wang J, Xu L B. A preliminary study on timing of the oldest Pleistocene glaciation in Qinghai-Tibetan Plateau. Quaternary International, 2006, 154-155: 44-51.
- [15] Mulch A, Chamberlain C P. Earth science: The rise and growth of Tibet. Nature, 2006, 439(7077): 670-671.
- [16] Harrison T M, Copeland P, Kidd W S, Yin A. Raising tibet. Science, 1992, 255(5052): 1663-1670.
- [17] 中国科学院中国植被图编辑委员会. 中华人民共和国植被图(1:100万). 北京: 地质出版社, 2007.
- [18] 金建华, 廖文波, 王伯荪, 彭少麟. 新生代全球变化与中国古植物区系的演变. 广西植物, 2003, 23(3):217-225.
- [19] Renner S S. Available data point to a 4-km-high Tibetan Plateau by 40Ma, but 100 molecular-clock papers have linked supposed recent uplift to young node ages. Journal of Biogeography, 2016, 43(8): 1479-1487.
- [20] Sun X J, Wang P X. How old is the Asian monsoon system? -Palaeobotanical records from China. Palaeogeography, Palaeoclimatology,

Palaeoecology, 2005, 222(3-4): 181-222.

- [21] 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.
- [22] Guo Z T, Ruddiman W F, Hao Q Z, Wu H B, Qiao Y S, Zhu R X, Peng S Z, Wei J J, Yuan B Y, Liu T S. Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China. Nature, 2002, 416(6877): 159-163.
- [23] Kukla G, An Z S. Loess stratigraphy in Central China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1989, 72: 203-225.
- [24] An Z S, Liu T, Lu Y C, Porter S C, Kukla G, Wu X H, Hua Y M. The long-term paleomonsoon variation recorded by the loess-paleosol sequence in Central China. Quaternary International, 1990, 7-8: 91-95.
- [25] Kou Y X, Cheng S M, Tian S, Li B, Fan D M, Chen Y J, Soltis D E, Soltis P S, Zhang Z Y. The antiquity of *Cyclocarya paliurus* (Juglandaceae) provides new insights into the evolution of relict plants in subtropical China since the late Early Miocene. Journal of Biogeography, 2016, 43(2): 351-360.
- [26] Qiu Y X, Fu C X, Comes H P. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2011, 59(1): 225-244.
- [27] Zhang Y B, Sun D H, Li Z J, Wang F, Wang X, Li B F, Guo F, Wu S. Cenozoic record of aeolian sediment accumulation and aridification from Lanzhou, China, driven by Tibetan Plateau uplift and global climate. Global and Planetary Change, 2014, 120: 1-15.
- [28] Sun J M, Ye J, Wu W Y, Ni X J, Bi S D, Zhang Z Q, Liu W M, Meng J. Late Oligocene-Miocene mid-latitude aridification and wind patterns in the Asian interior. Geology, 2010, 38(6): 515-518.
- [29] Dao K Q, Chen J L, Jin P H, Dong C, Yang Y, Xu X H, Wu J Y, Xie S P, Lin Z C, Sun B N, A New Material of Lindera (Lauraceae) of the Late Pliocene from Tengchong, Yunnan and the Genus' Biogeography Significance. Acta Geologica Sinica-English Edition, 2013, 87(3): 690-706.
- [30] Donoghue M J, Bell C D, Li J H. Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. International Journal of Plant Sciences, 2001, 162(S6); S41-S52.
- [31] Milne R I, Abbott R J. The origin and evolution of Tertiary relict floras. Advances in Botanical Research, 2002, 38: 281-314.
- [32] Avise J C, Arnold J, Ball R M, 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: 489-522.
- [33] Avise J C. Phylogeography: the History and Formation of Species. Harvard : Harvard University Press, 2000.
- [34] Zhang Z Y, Wu R, Wang Q, Zhang Z R, López-Pujol J, Fan D M, Li D Z. Comparative phylogeography of two sympatric beeches in subtropical China: Species-specific geographic mosaic of lineages. Ecology and Evolution, 2013, 3(13): 4461-4472.
- [35] Denk T, Grimm G W. The biogeographic history of beech trees. Review of Palaeobotany and Palynology, 2009, 158(1/2): 83-100.
- [36] Liu J Q, Gao T G, Chen Z D, Lu A M. Molecular phylogeny and biogeography of the Qinghai-Tibet Plateau endemic Nannoglottis (Asteraceae).
   Molecular Phylogenetics and Evolution, 2002, 23(3): 307-325.
- [37] Gao Y D, Zhang Y, Gao X F, Zhu Z M. Pleistocene glaciations, demographic expansion and subsequent isolation promoted morphological heterogeneity: A phylogeographic study of the alpine *Rosa sericea* complex (Rosaceae). Scientific Reports, 2015, 5: 11698.
- [38] Li M J, Tan J B, Xie D F, Huang D Q, Gao Y D, He X J. Revisiting the evolutionary events in Allium subgenus Cyathophora (Amaryllidaceae): Insights into the effect of the Hengduan Mountains Region (HMR) uplift and Quaternary climatic fluctuations to the environmental changes in the Qinghai-Tibet Plateau. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2015, 94: 802-813.
- [39] Sun Y X, Moore M J, Yue L L, Feng T, Chu H J, Chen S T, Ji Y H, Wang H C, Li J Q. Chloroplast phylogeography of the East Asian Arcto-Tertiary relict *Tetracentron sinense* (Trochodendraceae). Journal of Biogeography, 2014, 41(9): 1721-1732.
- [40] Wang C B, Wang T, Su Y J. Phylogeography of *Cephalotaxus oliveri* (Cephalotaxaceae) in relation to habitat heterogeneity, physical barriers and the uplift of the Yungui Plateau. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 80; 205-216.
- [41] Xu J, Deng M, Jiang X L, Westwood M, Song Y G, Turkington R. Phylogeography of *Quercus glauca* (Fagaceae), a dominant tree of East Asian subtropical evergreen forests, based on threechloroplast DNA interspace sequences. Tree Genetics & Genomes, 2015, 11: 805-805.
- [42] Wang Y H, Jiang W M, Comes H P, Hu F S, Qiu Y X, Fu C X. Molecular phylogeography and ecological niche modelling of a widespread herbaceous climber, *Tetrastigma hemsleyanum* (Vitaceae): insights into Plio-Pleistocene range dynamics of evergreen forest in subtropical China. New Phytologist, 2015, 206(2): 852-867.
- [43] Ma Q, Du Y J, Chen N, Zhang L Y, Li J H, Fu C X. Phylogeography of *Davidia involucrata* (Davidiaceae) Inferred from cp DNA Haplotypes and nSSR Data. Systematic Botany, 2015, 40(3): 769-810.
- [44] Wang L, Schneider H, Zhang X C, Xiang Q P. The rise of the Himalaya enforced the diversification of SE Asian ferms by altering the monsoon regimes. BMC Plant Biology, 2012, 12: 210-210.
- [45] Sun X J, Chen Y S. Palynological records of the last 11,000 years in China. Quaternary Science Reviews, 1991, 10(6): 537-544.

- [46] Zhou Y W, Qiu G Q, Guo D X. Changes of permafrost in China during Quaternary // Liu T S Ed. Quaternary Geology and Environment in China. Beijing, China; Science Press. 1991: 86-94.
- [47] Yu G, Chen X, Ni J, Cheddadi R, Guiot J, Han H, Harrison S P, Huang C, Ke M, Kong Z, Li S, Li W, Liew P, Liu G, Liu J, Liu Q, Liu K B, Prentice I C, Qui W, Ren G, Song C, Sugita S, Sun X, Tang L, Van Campo E, Xia Y, Xu Q, Yan S, Yang X, Zhao J, Zheng Z. Palaeovegetation of China: a pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. Journal of Biogeography, 2000, 27(3): 635-664.
- [48] Harrison S P, Yu G, Takahara H, Prentice I C. Palaeovegetation (Communications arising): diversity of temperate plants in east Asia. Nature, 2001, 413(6852): 129-130.
- [49] Ni J, Yu G, Harrison S P, Prentice I C. Palaeovegetation in China during the late Quaternary: Biome reconstructions based on a global scheme of plant functional types. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2010, 289(1/4): 44-61.
- [50] Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. New York: Columbia University Press, 1987.
- [51] Petit R J, Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Salvini D, Vendramin G G. Invited review: Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. Molecular Ecology, 2005, 14(3): 689-701.
- [52] Huang S, Chiang Y C, Schaal B A, Chou C H, Chiang T Y. Organelle DNA phylogeography of Cycas taitungensis, a relict species in Taiwan. Molecular Ecology, 2001, 10(11): 2669-2681.
- [53] Zhang J J, Li Z Z, Fritsch P W, Tian H, Yang A H, Yao X H. Phylogeography and genetic structure of a Tertiary relict tree species, *Tapiscia sinensis* (Tapisciaceae): Implications for conservation. Annals of Botany, 2015, 116(5): 727-737.
- [54] Bai W N, Wang W T, Zhang D Y. Contrasts between the phylogeographic patterns of chloroplast and nuclear DNA highlight a role for pollenmediated gene flow in preventing population divergence in an East Asian temperate tree. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 81: 37-48.
- [55] Rendell S, Ennos R A. Chloroplast DNA diversity of the dioecious European tree *Ilex aquifolium* L. (English holly). Molecular Ecology, 2003, 12 (10): 2681-2688.
- [56] Wang J, Gao P X, Kang M, Lowe A J, Huang H W. Refugia within refugia: the case study of a canopy tree (*Eurycorymbus cavaleriei*) in subtropical China. Journal of Biogeography, 2009, 36(11): 2156-2164.
- [57] Yao X H, Ye Q G, Kang M, Huang H W. Microsatellite analysis reveals interpopulation differentiation and gene flow in the endangered tree *Changiostyrax dolichocarpa* (Styracaceae) with fragmented distribution in central China. New Phytologist, 2007, 176(2): 472-480.
- [58] Gong W, Chen C, Dobeš C, Fu C X, Koch M A. Phylogeography of a living fossil: Pleistocene glaciations forced *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) into two refuge areas in China with limited subsequent postglacial expansion. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008, 48(3): 1094-1105.
- [59] Qiu Y X, Guan B C, Fu C X, Comes H P. Did glacials and/or interglacials promote allopatric incipient speciation in East Asian temperate plants? Phylogeographic and coalescent analyses on refugial isolation and divergence in *Dysosmaversipellis*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2009, 51 (2): 281-293.
- [60] Lei M, Wang Q, Wu Z J, López-Pujol J, Li D Z, Zhang Z Y. Molecular phylogeography of Fagus engleriana (Fagaceae) in subtropical China: limited admixture among multiple refugia. Tree Genetics & Genomes, 2012, 8(6): 1203-1212.
- [61] Chen Z D, Tatemi S. Lardizabalaceae. // Wu CY, Ed. Flora of China, vol. 6. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2001.
- [62] Tian S, Lei S Q, Wan H, Deng L L, Bo L, Meng Q L, Soltis D E, Soltis P S, Fan D M, Zhang Z Y. Repeated range expansions and inter-/ postglacial recolonization routes of *Sargentodoxa cuneata* (Oliv.) Rehd. et Wils. (Lardizabalaceae) in subtropical China revealed by chloroplast phylogeography. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2015, 85: 238-246.
- [63] Li X H, Shao J W, Lu C, Zhang X P, Qiu Y X. Chloroplast phylogeography of a temperate tree Pteroceltis tatarinowii (Ulmaceae) in China. Journal of Systematics and Evolution, 2012, 50(4): 325-333.
- [64] Gao L M, Möller M, Zhang X M, Hollingsworth M L, Liu J, Mill R R, Gibby M, Li D Z. High variation and strong phylogeographic pattern among cpDNA haplotypes in *Taxus wallichiana* (Taxaceae) in China and North Vietnam. Molecular Ecology, 2007, 16(22): 4684-4698.
- [65] Chen S C, Zhang L, Zeng J, Shi F, Yang H, Mao Y R, Fu C X. Geographic variation of chloroplast DNA in *Platycarya strobilacea* (Juglandaceae). Journal of Systematics and Evolution, 2012, 50(4): 374-385.
- [66] Li Y, Yan H F, Ge X J. Phylogeographic analysis and environmental niche modeling of widespread shrub Rhododendron simsii in China reveals multiple glacial refugia during the last glacial maximum. Journal of Systematics and Evolution, 2012, 50(4): 362-373.
- [67] Zhang X W, Li Y, Liu C Y, Xia T, Zhang Q, Fang Y M. Phylogeography of the temperate tree species *Quercus acutissima* in China: Inferences from chloroplast DNA variations. Biochemical Systematics and Ecology, 2015, 63: 190-197.
- [68] Liu J Q, Sun Y S, Ge X J, Gao L M, Qiu Y X. Phylogeographic studies of plants in China: advances in the past and directions in the future. Journal of Systematics and Evolution, 2012, 50(4): 267-275.
- [69] Hewitt G M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biological Journal of the Linnean Society, 1996,

58(3): 247-276.

- [70] Conner J K, Hartl D L. A Primer of Ecological Genetics. MA, USA: Sinauer Associates, 2004.
- [71] Hu F S, Hampe A, Petit R J. Paleoecology meets genetics: deciphering past vegetational dynamics. Frontiers in Ecology and the Environment, 2009, 7(7): 371-379.
- [72] Gavin D G, Fitzpatrick M C, Gugger P F, Heath K D, Rodríguez-Sánchez F, Dobrowski S Z, Hampe A, Hu F S, Ashcroft M B, Bartlein P J, Blois J L, Carstens B C, Davis E B, de Lafontaine G, Edwards M E, Fernandez M, Henne P D, Herring E M, Holden Z A, Kong W S, Liu J, Magri D, Matzke N J, McGlone M S, Saltré F. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. New Phytologist, 2014, 204(1): 37-54.
- [73] Yan H F, Zhang C Y, Wang F Y, Hu C M, Ge X J, Hao G. Population expanding with the phalanx model and lineages split by environmental heterogeneity: a case study of *Primula obconica* in subtropical China. PLoS One, 2012, 7(9): e41315.
- [74] Sun Y, Hu H Q, Huang H W, Vargas-Mendoza C F. Chloroplast diversity and population differentiation of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae): a dominant tree species in evergreen broad-leaved forest of subtropical China. Tree Genetics & Genomes, 2014, 10(6): 1531-1539.
- [75] Shi M M, Michalski S G, Welk E, Chen X Y, Durka W. Phylogeography of a widespread Asian subtropical tree: genetic east-west differentiation and climate envelope modelling suggest multiple glacial refugia. Journal of Biogeography, 2014, 41(9): 1710-1720.
- [76] Gong W, Liu W Z, Gu L, Kaneko S, Koch M A, Zhang D X. From glacial refugia to wide distribution range: demographic expansion of *Loropetalum chinense* (Hamamelidaceae) in Chinese subtropical evergreen broadleaved forest. Organisms Diversity & Evolution, 2015, 16(1): 23-38.
- [77] Gómez A, Lunt D H. Refugia within Refugia: Patterns of Phylogeographic Concordance in the Iberian Peninsula. Netherlands: Springer, 2007.
- [78] Sharma A, Poudel R C, Li A R, Xu J C, Guan K Y. Genetic diversity of *Rhododendron delavayi* var. *delavayi* (C. B. Clarke) Ridley inferred from nuclear and chloroplast DNA: implications for the conservation of fragmented populations. Plant Systematics and Evolution, 2014, 300(8): 1853-1866.
- [79] Zhou T H, Li S, Qian Z Q, Su H L, Huang Z H, Guo Z G, Dai P F, Liu Z L, Zhao G F. Strong phylogeographic pattern of cp DNA variation reveals multiple glacial refugia for Saruma henryi Oliv. (Aristolochiaceae), an endangered herb endemic to China. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2010, 57(1): 176-188.
- [80] Liu L, Hao Z Z, Liu Y Y, Wei X X, Cun Y Z, Wang X Q. Phylogeography of *Pinus armandii* and its relatives: heterogeneous contributions of geography and climate changes to the genetic differentiation and diversification of Chinese white pines. PLoS One, 2014, 9(1): e85920.
- [81] Huang D Q, Li Q Q, Zhou C J, Zhou S D, He X J. Intraspecific differentiation of *Allium wallichii* (Amaryllidaceae) inferred from chloroplast DNA and internal transcribed spacer fragments. Journal of Systematics and Evolution, 2014, 52(3): 341-354.
- [82] Xie X F, Yan H F, Wang F Y, Ge X J, Hu C M, Hao G. Chloroplast DNA phylogeography of *Primula ovalifolia* in central and adjacent southwestern China: Past gradual expansion and geographical isolation. Journal of Systematics and Evolution, 2012, 50(4): 284-294.
- [83] López-Pujol J, Zhang F M, Sun H Q, Ying T S, Ge S. Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? Journal of Biogeography, 2011, 38(7): 1267-1280.
- [84] Feng G, Mao L F, Sandel B, Swenson N G, Svenning J C. High plant endemism in China is partially linked to reduced glacial-interglacial climate change. Journal of Biogeography, 2015, 43(1): 145-154.
- [85] Garrick R C, Bonatelli I A S, Hyseni C, Morales A, Pelletier T A, Perez M F, Rice E, Satler J D, Symula R E, Thomé M T C, Carstens B C. The evolution of phylogeographic data sets. Molecular Ecology, 2015, 24(6): 1164-1171.
- [86] Hedrick P W. Perspective: Highly variable loci and their interpretation in evolution and conservation. Evolution, 1999, 53(2): 313-318.
- [87] 白伟宁,张大勇.植物亲缘地理学的研究现状与发展趋势.生命科学,2014,(2):125-137.
- [88] Wright S. Evolution in Mendelian populations. Genetics, 1931, 16(2): 97-159.
- [89] Nosil P, Egan S P, Funk D J. Heterogeneous genomic differentiation between walking-stick ecotypes: "Isolation by adaptation" and multiple roles for divergent selection. Evolution, 2008, 62(2): 316-336.
- [90] Maccoll A D C. The ecological causes of evolution. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(10): 514-522.
- [91] Kawecki T J, Ebert D. Conceptual issues in local adaptation. Ecology Letters, 2004, 7(12): 1225-1241.
- [92] Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T. Gene flow and local adaptation in trees. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2007, 38: 595-619.