•综述•

中国东北温带针阔混交林植物物种的谱系地理研究进展

叶俊伟 袁永革 蔡 荔 王晓娟*

(上海科技馆, 上海自然博物馆自然史研究中心, 上海 200127)

摘要: 中国东北温带针阔混交林是暖温带植被与寒温带植被的交错区, 是研究第四纪气候变化对遗传格局影响的关键区域。古植被重建研究显示, 在末次冰盛期时, 针阔混交林向南退缩至25°–30° N之间。然而, 谱系地理研究则表明针阔混交林植物在末次冰盛期时可在35° N以北的一个或多个避难所中原地存活。长白山和朝鲜半岛是针阔混交林植物最重要的两个避难所, 在其他区域还可能存在着多个避难所, 最北可达小兴安岭和俄罗斯远东地区。在避难所种群间冰期或冰期后发生扩张的过程中, 形成了复杂的遗传多样性分布模式。单个避难所向北扩张的种群历史并不一定导致种群内遗传多样性随纬度升高而显著降低。在多个避难所模式下, 种群内遗传多样性一般呈均匀分布。以往研究揭示了第四纪, 尤其是末次冰盛期对针阔混交林植物进化历史的影响, 但仍主要是乔木成分, 且集中于单一物种。因此, 东北和南方地区近缘种或姊妹种的适应性进化比较及针阔混交林的群落构建机制检验是未来研究的两个发展趋势。

关键词: 针阔混交林; 第四纪; 避难所; 遗传多样性; 生态位模型

Research progress of phylogeographic studies of plant species in temperate coniferous and broadleaf mixed forests in Northeastern China

Junwei Ye, Yongge Yuan, Li Cai, Xiaojuan Wang*

Shanghai Science & Technology Museum, Natural History Research Center for Shanghai Natural History Museum, Shanghai 200127

Abstract: The temperate coniferous and broadleaf mixed forest (TCBMF) in Northeastern China is the contact zone between southern warm-temperate forests and northern cool-temperate forests, and is a key region for studying the influence of Quaternary climate changes on genetic patterns. Vegetation reconstructions have shown the TCBMF has retreated southward to 25°–30° N during the last glacial maximum (LGM). However, phylogeographic studies indicated plants of TCBMF could have survived in one refugium or multiple refugia at 35° N during the LGM. The Mt. Changbai and Korean Peninsula are the two most important refugia for the TCBMF, and other refugia may also exist, of which the northernmost ones would reach the Xiaoxing'an Range and Russian Far East. The interglacial or postglacial expansion from refugia resulted in complicated distribution patterns with respect to genetic diversity. The northward population expansion from one southern refugium does not necessarily cause a significant decrease in inter-population genetic diversity as latitude increases. Inter-population genetic diversity always shows a uniform distribution in plants which have multiple refugia. Although previous studies have shown the influence of the quaternary, especially the LGM, on the evolutionary history of plants in the TCBMF, these studies have concentrated on tree species and mainly focused on one species. Therefore, adaptive evolution of closely-related species or sibling species between Northeast and South China, and the mechanisms driving community assembly are two directions for future studies.

Key words: coniferous and broadleaf mixed forest; Quaternary; refugia; genetic diversity; ecological niche modeling

收稿日期: 2017-10-12; 接受日期: 2017-12-04

基金项目: 国家自然科学基金(31600301, 41601518)、上海市浦东新区科技发展基金博士后资助资金项目和上海科技馆引进人才项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangxj@sstm.org.cn

中国是北半球植物物种多样性最高的地区,与同纬度面积相当的欧洲和美国相比,物种丰富度比率大致为3:2:1 (Axelrod et al, 1996; Qian & Ricklefs, 1999)。极高的物种多样性与复杂的地质气候历史及多样的地形和气候条件密切相关(Qian & Ricklefs, 2000)。在自南向北连续完整的不同气候条件下,中国形成了自热带到寒温带连续完整的植被类型(应俊生, 2001)。在中国东北地区存在较大空间范围的暖温带至寒温带的过渡带,这种气候特征驱动着南部的暖温带植被与北部的寒温带植被发生交错,尤其是寒温带特征的针叶树与暖温带特征的阔叶树混合成林(群落),即温带针阔混交林(吴征镒, 1980; 中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)。在北纬40°–60°N间的欧洲和北美东部也存在与中国东北地区环境条件相似、面积相近的温带针阔混交林(Lapola et al, 2008)。

温带针阔混交林是特殊气候驱动之下形成的植被生态交错区,是一个温性湿润的特殊植被类型(Lapola et al, 2008)。由于其处于两种气候类型的交界面,无论气候变暖还是变冷,该区域的植物群落均会发生灵敏反应,是生物多样性对气候响应的敏感区域。在第三纪早中期时,气候较温暖湿润,自中新世中期后,全球气温持续下降,进入第四纪后气候波动最为明显(Zachos et al, 2001)。第四纪冰期和间冰期的频繁交替使温带植物反复不断地发生迁移、扩张和收缩等,极大影响了其生存、扩散和演化等过程(Hewitt, 1996, 2000)。中国东北温带针阔混交林区域虽然没有形成明显的冰盖,在冰期和间冰期中也经历了明显而又清晰的南北迁移过程(Yu et al, 2000; Harrison et al, 2001; Ni et al, 2010),是研究第四纪气候变化对植物遗传格局影响的关键区域。

自Aizawa等(2007)首次报道针阔混交林针叶树种鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)的谱系地理历史后,针阔混交林中不同生活型植物的进化历史相继被报道(表1, 图1)。虽然Qiu等(2011)和Liu等(2012)对中国及周边地区植物在第四纪气候变化影响下的种群结构、避难所、分化历史和种群动态等进行了详细的综述,但均只包含了有限的东北温带针阔混交林植物案例。鉴于针阔混交林的特殊性,且以往研究可归纳出普遍规律,我们对该区域的谱系地理工

作进行了总结。首先,我们将介绍东北针阔混交林的分布特征及其受到第四纪气候变化的影响,然后从避难所和遗传多样性分布两个方面归纳以往的谱系地理学工作,最后对未来针阔混交林植物物种的谱系地理研究发展趋势进行了展望。

1 东北针阔混交林与第四纪冰期

1.1 东北针阔混交林的分布及特征

中国温带针阔混交林位于中国东部植被连续分布带的北端,是本区域的地带性植被。该地区主要山脉包括了小兴安岭和长白山等。由于该区域地处欧亚大陆东缘,濒临日本海,所以深受海洋性气候的影响,水热条件适宜,植物种类丰富,形成独特的长白山植物区系(吴征镒, 1980)。丰富的林木资源在19世纪末和20世纪初曾遭到沙俄帝国和日本帝国主义的掠夺性开发,许多针阔混交林地变为次生阔叶林、灌丛、草地或农田。自新中国成立至21世纪初,东北的国有林是国内木材产业最主要的供给来源,随后供给来源有序地向南迁移,东北森林的保护和恢复取得了显著成效(杨超等, 2017)。

东北温带针阔混交林主要是由红松(*Pinus koraiensis*)为主构成的混交林,组成种类丰富。在阔叶树种中,很多属于第三纪孑遗植物,如核桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等。加上大量的藤本植物,如软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)、五味子(*Schisandra chinensis*)和山葡萄(*Vitis amurensis*)等,增加了针阔混交林的南方(亚热带)特色。另一方面,针阔混交林中还有很多北方寒温带针叶树种,如云杉(*Picea asperata*)、冷杉(*Abies fabri*)和落叶松(*Larix gmelinii*)等,随着纬度的增加,寒温带植物成分增多(周以良, 1997)。针阔混交林南北方植物交错的特征与第四纪冰川的作用密切相关。

1.2 第四纪的影响

第四纪约始于2.6 Ma (百万年前),最显著的特征是冰期和间冰期的周期性交替。冰期时,温带植物幸存于低纬度或低海拔区域,在间冰期时,植物开始向北扩张或向高海拔迁移(Hewitt, 1996, 1999)。在冰期时,北方欧洲和西伯利亚的植物东移和南下,甚至有一些极地植物区系成分仍保存在东北的高山地带中,增加了针阔混交林的寒温带特色;在

表1 中国东北温带针阔混交林植物物种谱系地理研究中的遗传信息和推测的避难所

Table 1 Genetic information and putative refugia in phylogeographic studies of plant species in temperate coniferous and broadleaf mixed forest in northeastern China															
物种 Species	生活型 Life form	遗传标记 Genetic marker	遗传多样性 Genetic diversity		遗传分化 Genetic differentiation		地理隔离模式 Isolation by distance	遗传多样性随 纬度升高降低 Genetic diversity decrease with latitude increase		生态位模型 Ecological niche modeling	推测的避难所 Putative refugia	文献 Reference			
			$h_T/(H_T)$	$h_S/(H_S)$	N_{ST}	$G_{ST}/(F_{ST})$		否	No						
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	乔木 Tree	cpDNA, SCG	0.450	NC	NC	NC	否	No	否	No	小兴安岭、长白山和朝鲜半岛 Xiaoxing'an range, CM and KP	Bao et al, 2015			
松属4种 <i>Pinus</i> spp.	乔木 Tree	cpDNA, SCG	0.562	0.199	0.745*	0.645	NC	NC	否	No	长白山、中亚和欧洲 CM, Central Asia and Europe	Ren et al, 2012			
臭冷杉和杉松 <i>Abies nephrolepis</i> and <i>A. holophylla</i>	乔木 Tree	cpDNA	0.535	0.069	0.968*	0.871	NC	NC	否	No	长白山 CM	Jiang et al, 2011			
色木槭 <i>Acer mono</i>	乔木 Tree	cpDNA, nSSRs	NC	(0.785)	NC	NC	NC	是	Yes	是	Yes	长白山、朝鲜半岛 CM, KP	Guo et al, 2014		
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	乔木 Tree	nSSRs	(0.563)	(0.564)	–	(0.011)	否	No	是	Yes	否	No	整个东北地区 Whole northeast China region	Hu et al, 2008	
核桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	乔木 Tree	nSSRs	NC	(0.770)	–	NC	否	No	否	No	是	Yes	东北地区西南缘、长白山、朝鲜 半岛 Southwestern margin of northeast China region, CM, KP	Wang et al, 2016b	
黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	乔木 Tree	cpDNA	0.270	0.260	0.382	0.452	NC	否	No	否	No	否	No	长白山、朝鲜半岛 CM, KP	王丽君等, 2014
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	乔木 Tree	cpDNA, nSSRs	0.753 (0.746)	0.089 (0.746)	0.870	0.865 (0.020)	NC	是	Yes	是	Yes	长白山、朝鲜半岛、俄罗斯远东 地区、帽儿山 CM, KP, Russian Far East, Mao'ershan	Zeng et al, 2015		
刺五加 <i>Eleutherococcus senticosus</i> ¹	灌木 Shrub	cpDNA	NC	0.835	0.151	0.278	否	No	否	No	是	Yes	华北、长白山、小兴安岭 North China, CM, Xiaoxing'an range	Wang et al, 2016a	
软枣猕猴桃 <i>Actinidia arguta</i>	藤本 Climber	cpDNA	0.114	0.131	0.025	0.035	NC	否	No	是	Yes	山东半岛、朝鲜半岛 Shandong Peninsular, KP	Ye et al, 2017b		
五味子 <i>Schisandra chinensis</i>	藤本 Climber	cpDNA, nSSRs	0.494 (0.750)	0.315 (0.740)	0.323	0.311 (0.150)	否	No	否	No	是	Yes	小兴安岭、长白山和朝鲜半岛 Xiaoxing'an range, CM and KP	张泽坤, 2014 ^②	
大叶柴胡 <i>Bupleurum longiradiatum</i>	草本 Herb	cpDNA	0.932	0.685	NC	NC	NC	否	No	否	No	否	No	长白山 CM	Zhao et al, 2013

h_S : 种群内遗传多样性; h_T : 遗传多样性; H_E : 期望杂合度; H_T : 遗传多样性; G_{ST}/F_{ST} : 基于单倍型/等位基因频率的遗传分化; N_{ST} : 基于单倍型频率和相似度的遗传分化; *表示遗传分化系数 N_{ST} 显著高于 G_{ST} ; NC: 没有计算; - 无法做出估计; nSSRs: 核卫星; cpDNA: 叶绿体基因; SCG: 核单拷贝基因; CM: 长白山; KP: 朝鲜半岛; ¹刺五加已修订为*Acanthopanax senticosus*, h_S , Within-population gene diversity; h_T , Total gene diversity; H_E , Expected heterozygosity; H_T , Total genetic diversity; G_{ST}/F_{ST} , Inter-population differentiation based on haplotype/allele frequency; N_{ST} , Inter-population differentiation taking into similarities between haplotypes; N_{ST} is significantly higher than G_{ST} ; NC, Not calculated; - Cannot be estimated; nSSRs, Nuclear microsatellites; cpDNA, Chloroplast DNA; SCG, Single-copy nuclear gene; CM, Changbai Mt.; KP, Korean Peninsula; ²*Eleutherococcus senticosus* has been modified to *Acanthopanax senticosus*.

图1 中国东北温带针阔混交林(蓝色区域)植物谱系地理研究(表1)中的采样点分布

Fig. 1 Distribution of sampled locations in phylogeographic studies (Table 1) of temperate coniferous and broadleaf mixed forest (blue region) plants in Northeast China

间冰期时,南方暖温带植物北扩,增添了亚热带特色(吴征镒, 1980)。在末次盛冰期(last glacial maximum, LGM, 约26,000–19,000年前)时,北美、亚洲和欧洲覆盖了巨大的冰盖,全球气温达最低值(Clark & McCabe, 2009)。LGM被认为是对北半球温带植物分布和分化影响最大的阶段(Hewitt, 1996, 2000; Qiu et al, 2011)。虽然东北地区没有明显的大冰盖,变冷变干的气候变化也使得针阔混交林显著向南退缩。基于化石孢粉数据对植被的重建结果显示,东北地区在LGM时变为干旱草原和苔原,该区域的针阔混交林则明显向南退缩至中国大陆25°–30° N之间,东海陆桥至日本南部也有一条狭长的针阔混交林分布带,最北可至约35° N左右,在冰期后,针阔混交林明显向北扩张至现在的分布区(Yu et al, 2000; Harrison et al, 2001; Ni et al, 2010)。

在第四纪冰期时,由于海平面下降,渤海湾以

及中国东部沿海陆地裸露,许多岛屿也连接成为大陆,在中国东南部形成了未被冰川覆盖的广袤完整大陆,成为中新世中期演化古老支系的重要避难所(Axelrod et al, 1996)。一些南北走向的山脉为植物南迁北扩提供了廊道,东北各大山脉地区的微生境也可为植物提供“微型避难所”(microrefugia) (Ashcroft, 2010)。因此,东北针阔混交林拥有丰富的植物区系组成,植物种类繁多,仅维管束植物就有1,900多种,常见的木本植物有150余种,该地区的生物多样性分别是北美和欧洲相似针阔混交林区域的4倍和2倍(周以良, 1997)。

2 东北针阔混交林植物物种的谱系地理研究进展

谱系地理学(phylogeography)重点研究种内或近缘种内基因谱系(gene genealogy)的空间格局及其

形成过程,可追溯种群的进化历史,探讨生物类群对历史地质气候变化的响应,理解现有生物类群地理分布格局及种群分化的历史成因(Avise, 2000; Hickerson et al, 2010)。在过去的10年中,大量研究揭示了针阔混交林中的针叶树种、阔叶乔木、阔叶灌木、藤本和草本植物物种的谱系地理历史(表1, 图1),报道了第四纪冰期,尤其是末次冰盛期,对植物种群结构、遗传多样性、遗传分化和种群历史等的影响(图2)。

2.1 单个避难所vs.多个避难所

避难所在第四纪冰期和间冰期的交替中为植物提供存活繁衍的生境,在间冰期或冰期后成为种群扩张重要的“源”(Keppel et al, 2012)。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(Provan & Bennett, 2008)。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(Hewitt, 1996),基因谱系也常常嵌套在避难所种群的基因谱系中(Cartens et al, 2005)。因此,基于这些预期,分子遗传数据可准确推测可能的避难所位置。除遗传数据外,生态位模型(ecological niche modeling)是基于生态位保守理论,通过物种的出现点数据以及现在与过去的气候数据,模拟物种潜在适应生境的空间变化(Nogués-Bravo, 2009)。对LGM时潜在分布区的模拟可作为独立于遗传数据之外的证据,推测可能的避难所位置(Keppel et al, 2012)。结合遗传数据和生态位模型两方面的证据,部分研究认为针阔混交林的植物在长白山存在单个避难所(Bai et al, 2010),另外一些研究认为除了长白山之外,在朝鲜半岛、小兴安岭或远东地区等区域也存在冰期避难所(图2, Zeng et al, 2015; Bao et al, 2015)。

图2 中国东北温带针阔混交林(蓝色区域)植物的与扩张路线。避难所图标大小与扩张路线线条的粗细与以往研究(表1)中相关推论的数量成正比

Fig. 2 Refugia and expansion routes of temperate coniferous and broadleaf mixed forest (blue region) plants in Northeast China. Refugia area size and expansion route line thickness are proportional to the number of related inference in previous studies (Table 1).

2.1.1 单个避难所

在针叶植物中,对云杉属(*Picea*)、松属(*Pinus*)和冷杉属(*Abies*)不同植物物种的谱系地理研究显示,长白山是针阔混交林植物单个重要的冰期避难所。在东北亚广布的鱼鳞云杉中,Aizawa等(2007)通过叶绿体和线粒体数据,发现日本本州和北海道间存在明显的遗传间断,南北部不同的遗传成分是中国东北地区种群分别经由朝鲜半岛和库页岛的扩散形成的。不过东北地区有限的取样种群限制了对避难所位置的推测,冰期避难所位置可能位于长白山地区。Ren等(2012)选择了东北地区亲缘关系较近的4种松属植物,包括2个广布种樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)和赤松(*P. densiflora*),以及2个狭域分布的长白松(*P. funebris*)和兴凯湖松(*P. takahasii*)。叶绿体、线粒体和核单拷贝数据都表明樟子松和赤松间存在明显分化,核单拷贝数据的近贝叶斯估算(approximate Bayesian computation, ABC)表明两个种分化后分别在19万年和11万年前经历了扩张。虽然扩张时间与LGM时间不吻合,但与亚洲山脉最大冰期(约80万至20万年前)的时间相吻合(Zheng et al, 2002)。樟子松和赤松的冰期避难所分别位于中亚和欧洲及长白山地区(Ren et al, 2012)。长白山作为重要的避难所,使得赤松在冰期后扩张过程中,与樟子松杂交形成长白松和兴凯湖松(Ren et al, 2012)。在主要分布于长白山和小兴安岭的臭冷杉(*Abies nephrolepis*)和杉松(*A. holophylla*)中,Jiang等(2011)发现叶绿体和线粒体的私有单倍型均分布于长白山,说明长白山是重要的冰期避难所。

在被子植物中,对阔叶树种核桃楸和草本植物大叶柴胡(*Bupleurum longiradiatum*)的研究也发现了长白山是一个重要的冰期避难所。核桃楸是东北针阔混交林的三大硬阔叶树种(核桃楸、黄檗和水曲柳)之一,向南可分布到华北地区至秦岭。Bai等(2010)使用叶绿体和核微卫星对核桃楸33个种群进行了谱系地理学研究,发现两套分子证据均显示其在华北和东北地区的种群是两个独特的遗传群组,表明核桃楸祖先种群在经历破碎化后,在两个隔离的避难所中存活,华北地区种群的避难所位于太行和秦岭山脉,东北地区种群的则在长白山。大叶柴胡为多年生草本,分布于秦岭及周围地区种群的花为紫色,分布于东北和华东地区种群的花为黄色。在东北,长白山种群不仅有古老和私有的叶绿体单

倍型,还有很高的遗传多样性,新衍生的单倍型则分布在北部边缘种群中,说明长白山是大叶柴胡东北种群的一个主要的冰期避难所(Zhao et al, 2013)。

2.1.2 多个避难所

首先,长白山和朝鲜半岛是两个重要的避难所,对东北温带针阔混交林间冰期或冰期后的群落重建起到了重要作用。色木槭(*Acer mono*)几乎在中国-日本植物区系(Sino-Japanese Floristic Region)的所有亚区中都有分布,是研究第四纪气候变化对进化历史影响的理想材料(Liu et al, 2014; Guo et al, 2014)。Liu等(2014)根据核微卫星数据遗传多样性的分布情况,推测长白山是冰期避难所,Guo等(2014)增加了朝鲜半岛的取样,并在核微卫星基础上辅助以叶绿体基因和生态位模型证据,发现除长白山外,朝鲜半岛也是色木槭向北扩张的重要冰期避难所。在黄檗中,王丽君等(2014)根据叶绿体和核糖体ITS基因单倍型的分布,也推测长白山及其南部的朝鲜半岛可为黄檗在冰期提供合适的生境。

此后,在东北针阔混交林最北部的小兴安岭和远东地区,对不同生活型植物的研究也发现了冰期避难所(张泽坤, 2014^①; Bao et al, 2015; Zeng et al, 2015; Wang et al, 2016a)。红松是东北最主要的针叶树种,以红松为主的针阔混交林是该地区植被最主要的特征。为探测长白山和朝鲜半岛外的避难所,Bao等(2015)使用叶绿体和核单拷贝基因研究了红松的谱系地理历史。近贝叶斯估算显示长白山和朝鲜半岛群组与小兴安岭群组在LGM之前(0.4 Ma)分化,表明在LGM时,小兴安岭也是红松的冰期避难所之一(Bao et al, 2015)。与红松类似,在藤本植物五味子中,小兴安岭群组与其他群组间的分化时间在LGM前(4万年前),表明小兴安岭是LGM时重要的避难所(张泽坤, 2014^①)。在林下灌木刺五加(*Acanthopanax senticosus*)中,Wang等(2016a)同样发现小兴安岭是可能的避难所之一,因为该地区种群的遗传多样性较高,且有私有叶绿体单倍型分布。在阔叶树种蒙古栎(*Quercus mongolica*)中,Zeng等(2015)发现了最北的避难所位于远东地区。除核微卫星显示长白山北部的帽儿山(MR)种群单独为一群组外,叶绿体基因和核微卫星均将蒙古栎种群分为4组,

① 张泽坤 (2014) 北五味子亲缘地理学研究. 硕士学位论文. 北京师范大学, 北京.

大致分布于小兴安岭、长白山、朝鲜半岛和远东地区, 近贝叶斯估算显示后3个遗传群组在1.38 Ma时分化, 小兴安岭群组则由远东群组分化而来, 表明长白山、朝鲜半岛和远东地区为蒙古栎的3个避难所。帽儿山种群不仅单独成为一个群组, 且与其他群组间的遗传关系较远, 表明帽儿山种群是蒙古栎的微型避难所(Zeng et al, 2015)。除小兴安岭和远东地区外, 在华北地区(Wang et al, 2016a)、东北地区西南缘(Wang et al, 2016b)、山东半岛(Ye et al, 2018)也发现了针阔混交林植物小型的冰期避难所。

相比于古植被重建中南退北进的进化历史, 谱系地理研究表明针阔混交林在第四纪冰期时是原地(*in situ*)避难的。无论在单个避难所和多个避难所模式中, 长白山都是东北针阔混交林最重要的避难所(图2)。在长白山地区, 第四纪冰期时的冰川只在海拔2,000 m以上的地方出现(Zhang et al, 2008), 2,000 m以下丰富的植被类型给不同种类植物的保存提供了适宜的条件(Zheng et al, 2001)。长白山的纬度最低处约为40° N, 而古植被重建则认为在LGM时, 大陆针阔混交林最北约达30° N, 东海陆桥至日本地区针阔混交林最北约达35° N (Yu et al, 2000; Harrison et al, 2001; Ni et al, 2010), 说明利用化石孢粉数据对古植被重建的不确定性。不仅在东北针阔混交林区, 在华北暖温带落叶阔叶林区和亚热带常绿阔叶林区等也存在类似情况, 植物往往在古植被模拟下不适宜的区域存在多个冰期避难所(Chen et al, 2008; 叶俊伟等, 2017)。生态位模型也有类似的不足, 由于气候数据在时间和空间上精度的限制, 无法精确衡量气候变异和复杂地形中微环境的影响(Gavin et al, 2014)。生态位模型可准确推测LGM时长白山、朝鲜半岛、渤海和黄海陆桥等地区的共有的物种冰期适宜生境(Guo et al, 2014; Wang et al, 2016a, b)。更多种内私有微型避难所的推测必须依靠分子遗传数据, 这就要求在分布区范围内充足的取样(Liu et al, 2012)。

2.2 遗传多样性分布

在间冰期或冰期后温带植物向北快速扩张的过程中, 由于连续的奠基者效应或瓶颈效应, 种群内遗传多样性会沿着扩张方向逐渐降低(Excoffier & Ray, 2008; Waters et al, 2013)。因此, 种群内遗传多样性随纬度升高显著降低的模式常常被用来检

测植物是否经历了向北的分布区扩张(Qiu et al, 2011; Liu et al, 2012; 叶俊伟等, 2017)。在东北针阔混交林中, Guo等(2014)和Liu等(2014)发现了色木槭的种群内遗传多样性和等位基因丰富度均随纬度升高显著下降, 结合LGM时潜在分布区的模拟, 表明东北地区的色木槭种群是南方避难所种群向北扩张形成的。在另一种硬阔叶树种水曲柳中, Hu等(2008)也发现种群内遗传多样性与纬度呈明显的负相关, 可能是由冰期和间冰期过程中不断的南退北扩过程导致。在软枣猕猴桃和大叶柴胡的研究中, 避难所均位于分布区的南部, 但叶绿体单倍型多样性并不随着纬度升高下降(Zhao et al, 2013; Ye et al, 2018)。在软枣猕猴桃中, 20个种群中有15个种群都固定了同一个叶绿体单倍型, 有限的遗传变异信息量阻碍了“南高北低”(southern rich-northern purity)遗传多样性分布模式的检验(Provan & Bennett, 2008), 需要通过更多的遗传变异进一步验证(Ye et al, 2018)。在大叶柴胡中, 可能是由于长距离的种子传播(风媒)将避难所种群中的遗传变异有效地扩散到北部种群中, 再加上世代周期较短, LGM后世代数较多, 使得遗传多样性均匀分布(Zhao et al, 2013)。

种群内遗传多样性是否随纬度升高而显著降低的模式与植物的扩张速度也有关系。若植物向北扩张的速度较慢, 逐步扩张的前锋种群会保存大量避难所种群的遗传变异(Ibrahim et al, 1996), 使遗传多样性并不随着纬度升高显著降低, 而是均匀分布(Widmer & Lexer, 2001)。在北美, 这种遗传多样性均匀分布的模式已被大量报道(Jaramillo-Correa et al, 2009)。在东北针阔混交林中, Wang等(2016b)首次报道了核桃楸也符合该模式。在生态位模型中, LGM时长白山以北没有适合核桃楸生存的生境, 表明北方的种群是由长白山避难所种群扩张而来。然而, 核微卫星的种群内遗传多样性、等位基因丰富度和私有等位基因丰富度与纬度都不存在显著的负相关, 与“南高北低”的预期相悖(Provan & Bennett, 2008)。核桃楸种子因重力传播使其扩张的速度较慢, 同时由于花粉是由风媒传播, 较大的花粉基因流会进一步降低扩张种群和源种群间的分化, 导致扩张过程中的遗传格局并不符合一般预期(Excoffier & Ray, 2008; Waters et al, 2013)。缓慢扩张和高水平基因流的共同作用使得快速扩张中应形成

的地理隔离模式(isolation by distance, IBD)在核桃楸种群中也不存在(Lafontaine et al, 2013)。最后, 分布区扩张前锋种群瓶颈效应的消失进一步验证了核桃楸独特的扩张模式(Wang et al, 2016b)。

遗传多样性均匀分布的格局也有可能是多个避难所种群间较高的基因流导致(Provan & Bennett, 2008)。在红松中, 近贝叶斯估算表明小兴安岭及长白山和朝鲜半岛是两个LGM避难所, 大量的基因流使得遗传多样性在分布区内均匀分布, 且不存在地理隔离模式, 避难所种群间共享的叶绿体和核单拷贝基因单倍型是进一步的证据(Bao et al, 2015)。在刺五加和五味子中, 多个避难所的存在也形成了相似的遗传格局, 大量的基因流也使得种内的遗传分化水平较低(张泽坤, 2014^①; Wang et al, 2016a)。若北方避难所对间冰期或冰期后扩张的贡献较小, 遗传多样性的分布还是会符合“南高北低”的预期(Zeng et al, 2015)。

相比于中国南部, 东北的植物物种多样性更低(应俊生, 2001; López-Pujol et al, 2011), 受到第四纪冰期的影响更严重(Qian & Ricklefs, 2000), 遗传多样性也通常比南部的低(Guo et al, 2014)。常用的叶绿体标记突变速率较低(Wolfe et al, 1987), 得到的单倍型往往较少, 如核桃楸(1个)(Bai et al, 2010)、色木槭(4个)(Guo et al, 2014)、黄檗(4个)(王丽君等, 2014)、红松(4个)(Bao et al, 2015)等。单个基因座的遗传信息也无法准确推测植物的种群历史(白伟宁和张大勇, 2014)。多位点的核基因(如单拷贝基因和微卫星等)能提供更多的遗传信息, 通过贝叶斯或近似贝叶斯估算可对不同种群分化历史情景进行比较, 通过后验概率选择更可能的分化历史情景, 并计算分化时间或者基因流等信息(白伟宁和张大勇, 2014)。虽然东北地区没有明显的地质活动或地理屏障, 在第四纪气候变化的影响下, 遗传多样性分布仍呈现复杂多样的模式(Zeng et al, 2015; Wang et al, 2016b)。因此, 为揭示针阔混交林复杂的进化历史, 今后的谱系地理研究应采用多位点的核基因分析。

3 总结与展望

第四纪冰期, 尤其是末次冰盛期, 对东北针阔

混交林植物的分布产生了深刻的影响。基于化石孢粉的植被重建显示, 针阔混交林在末次冰盛期时向南退缩至25°–30° N之间。然而, 谱系地理研究表明一些针阔混交林植物在末次冰盛期时, 可在35° N以北的一个或多个避难所中原地存活。长白山和朝鲜半岛是针阔混交林植物最重要的两个避难所, 在其他区域还可能多个避难所, 如华北地区、东北地区西南缘和山东半岛等, 最北可达小兴安岭和远东地区。在间冰期或冰期后种群扩张的过程中, 形成了复杂的遗传多样性分布模式。单个避难所向北扩张的种群历史并不一定导致遗传多样性的纬度递减效应(如核桃楸)。在多个避难所模式下, 遗传多样性一般都呈均匀分布, 当北部的避难所对间冰期或冰期后扩张的贡献足够小的话, 遗传多样性仍会随着纬度升高而显著降低(如蒙古栎)。因此, 作为暖温带植被与寒温带植被的交错区, 东北温带针阔混交林在第四纪, 尤其是末次冰盛期的气候变化下, 经历了复杂的进化历史。

不过, 以往谱系地理研究集中于针阔混交林中的乔木成分, 其他生活型(灌木、草本、藤本)的研究较少, 且主要是单一物种的进化历史。在针阔混交林中, 很多成分在南方存在近缘种或姊妹种, 如核桃楸和野核桃(*J. cathayensis*), 黄檗和川黄檗(*P. chinense*), 千金榆(*Carpinus cordata*)和川黔千金榆(*C. fangiana*)、兰邯千金榆(*C. rankanensis*)等。由于东北地区与南方的环境条件存在明显差异, 这些近缘种或姊妹种为适应性分化比较提供了很好的材料。虽然谱系地理研究中常使用的是中性标记, 在去除地理隔离模式的影响后, 通过检测是否存在环境隔离(isolation by environment, IBE)或适应隔离(isolation by adaptation, IBA)效应, 是研究植物是否存在适应性分化较为简便的方法(Bai et al, 2016)。虽然不能揭示形成适应性分化的功能基因, 但存在显著分化的基因谱系分布模式可作为判断可能适应方向的依据, 提高功能基因筛选的准确性和效率。

同时, 东北温带针阔混交林对第四纪气候变化最为敏感, 植物在“慢退–快进”的过程中重新构建植物群落(郭希的等, 2014), 是研究生物多样性形成和维持机制的理想区域。植物物种的形成和扩散是理解群落构建必不可少的环节, 进化历史和系统发育生物学(如物种间谱系关系等信息)已引入到群落构建和生物多样性的研究中(Cavender-Bares et al,

① 张泽坤 (2014) 北五味子亲缘地理学研究. 硕士学位论文. 北京师范大学, 北京.

2009)。现有植物物种谱系地理研究中的遗传格局虽为群落形成和进化过程提供了很好的线索和素材,但仍缺少群落水平的谱系地理研究。将来可通过多阶贝叶斯(hierarchical ABC)方法,基于群落水平的遗传数据,研究植物物种迁移和分化的时空模式,以期回答群落生态学中关于群落构建理论(如中性假说和生态位理论等)和生物地理学中关于扩散与地理隔离的争论,精确定义群落构建模型。

综上,在东北温带针阔混交林未来的谱系地理学研究中,东北与南方地区近缘种间的适应性进化比较或针阔混交林的群落构建机制检验是值得进一步拓展和加强的发展方向。

致谢: 感谢三位审稿专家提的重要意见与建议。

参考文献

- Aizawa M, Yoshimaru H, Saito H, Katsuki T, Kawahara T, Kitamura K, Shi F, Kaji M (2007) Phylogeography of a northeast Asian spruce, *Picea jezoensis*, inferred from genetic variation observed in organelle DNA markers. *Molecular Ecology*, 16, 3393–3405.
- Ashcroft MB (2010) Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, 37, 1407–1413.
- Avice JC (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Axelrod DI, Al-Shehbaz I, Raven PH (1996) History of the modern flora of China. In: *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants* (eds Zhang A, Wu SG). China Higher Education Press/Springer-Verlag Press, Beijing.
- Bai WN, Liao WJ, Zhang DY (2010) Nuclear and chloroplast DNA phylogeography reveal two refuge areas with asymmetrical gene flow in a temperate walnut tree from East Asia. *New Phytologist*, 188, 892–901.
- Bai WN, Zhang DY (2014) Current status and future direction in plant phylogeography. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 125–137. (in Chinese with English abstract) [白伟宁, 张大勇 (2014) 植物亲缘地理学的研究现状与发展趋势. *生命科学*, 26, 125–137.]
- Bai WN, Wang WT, Zhang DY (2016) Phylogeographic breaks within Asian butternuts indicate the existence of a phylogeographic divide in East Asia. *New Phytologist*, 209, 1757–1772.
- Bao L, Ayijiamali K, Bai WN, Chen RZ, Wang TM, Wang HF, Ge JP (2015) Contributions of multiple refugia during the last glacial period to current mainland populations of Korean pine (*Pinus koraiensis*). *Scientific Reports*, 5, 18608.
- Cartens BC, Brunsfeld SJ, Demboski JR, Good JM, Sullivan J (2005) Investigating the evolutionary history of the pacific northwest mesic forest ecosystem: hypothesis testing within a comparative phylogeographic framework. *Evolution*, 59, 1639–1652.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PV, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chen KM, Abbott RJ, Milne RI, Tian XM, Liu JQ (2008) Phylogeography of *Pinus tabulaeformis* Carr. (Pinaceae), a dominant species of coniferous forest in northern China. *Molecular Ecology*, 17, 4276–4288.
- Clark PU, McCabe AM (2009) The Last Glacial Maximum. *Science*, 325, 710–714.
- Excoffier L, Ray N (2008) Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 347–351.
- Gavin DG, Fitzpatrick MC, Gugger PF, Heath KD, Francisco RS, Dobrowski SZ, Hampe A, Sheng HF, Ashcroft MB, Bartlein PJ (2014) Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204, 37–54.
- Guo XD, Wang HF, Bao L, Bai WN, Ge JP (2014) Asymmetric pattern of climate oscillations and the origin of biodiversity. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 50, 622–628. (in Chinese with English abstract) [郭希的, 王红芳, 鲍蕾, 白伟宁, 葛剑平 (2014) 冰期非对称气候变化模式与生物多样性的形成机制. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 50, 622–628.]
- Guo XD, Wang HF, Bao L, Wang TM, Bai WN, Ye JW, Ge JP (2014) Evolutionary history of a widespread tree species *Acer mono* in East Asia. *Ecology and Evolution*, 4, 4332–4345.
- Harrison SP, Yu G, Takahara H, Prentice IC (2001) Palaeovegetation (Communications arising): diversity of temperate plants in East Asia. *Nature*, 413, 129–130.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247–276.
- Hewitt GM (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 87–112.
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913.
- Hickerson MJ, Carstens BC, Cavender-bares J, Crandall KA, Graham CH, Johnson JB, Rissler L, Victoriano PF, Yoder AD (2010) Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avice, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 291–301.
- Hu LJ, Uchiyama K, Shen HL, Saito Y, Tsuda Y, Ide Y (2008) Nuclear DNA microsatellites reveal genetic variation but a lack of phylogeographical structure in an endangered species, *Fraxinus mandshurica*, across North-east China. *Annals of Botany*, 102, 195–205.

- Ibrahim KM, Nichols GM, Hewitt GM (1996) Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, 77, 282–291.
- Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Khasa DP, Bousquet J (2009) Inferring the past from the present phylogeographic structure of North American forest trees: seeing the forest for the genes. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 286–307.
- Jiang ZY, Peng YL, Hu XX, Zhou YF, Liu JQ (2011) Cytoplasmic DNA variation in and genetic delimitation of *Abies nephrolepis* and *Abies holophylla* in northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 1555–1561.
- Keppel G, Niel KPV, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 393–404.
- Lafontaine GD, Ducousso A, Lefèvre S, Magnanou E, Petit RJ (2013) Stronger spatial genetic structure in recolonized areas than in refugia in the European beech. *Molecular Ecology*, 22, 4397–4412.
- Lapola DM, Oyama MD, Nobre CA, Sampaio G (2008) A new world natural vegetation map for global change studies. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias*, 80, 397–408.
- Liu CP, Tsuda Y, Shen HL, Hu LJ, Saito Y, Ide Y (2014) Genetic structure and hierarchical population divergence history of *Acer mono* var. *mono* in south and northeast China. *PLoS ONE*, 9, e87187.
- Liu JQ, Sun YS, Ge XJ, Gao LM, Qiu YX (2012) Phylogeographic studies of plants in China: advances in the past and directions in the future. *Journal of Systematics and Evolution*, 50, 267–275.
- López-Pujol J, Zhang FM, Sun HQ, Ying TS, Ge S (2011) Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38, 1267–1280.
- Ni J, Yu G, Harrison SP, Prentice IC (2010) Palaeovegetation in China during the late Quaternary: biome reconstructions based on a global scheme of plant functional types. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 289, 44–61.
- Nogués-Bravo D (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 521–531.
- Provan J, Bennett KD (2008) Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 564–571.
- Qian H, Ricklefs RE (1999) A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *The American Naturalist*, 154, 160–181.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407, 180–182.
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) 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*, 59, 225–244.
- Ren GP, Abbott RJ, Zhou YF, Zhang LR, Peng YL, Liu JQ (2012) Genetic divergence, range expansion and possible homoploid hybrid speciation among pine species in North-east China. *Heredity*, 108, 552–562.
- Wu ZY (1980) Chinese Vegetation. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2007) Vegetation Map of China and Its Geographic Pattern. Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007) 中国植被及其地理格局. 地质出版社, 北京.]
- Wang LJ, Bao L, Wang HF, Ge JP (2014) Study on the genetic diversity of *Phyllodendron amurense*. *China Sciencepaper*, 9, 1397–1401. (in Chinese with English abstract) [王丽君, 鲍蕾, 王红芳, 葛剑平 (2014) 黄檗遗传多样性研究. 中国科技论文, 9, 1397–1401.]
- Wang SH, Bao L, Wang TM, Wang HF, Ge JP (2016a) Contrasting genetic patterns between two coexisting *Eleutherococcus* species in northern China. *Ecology and Evolution*, 6, 3311–3324.
- Wang WT, Xu B, Zhang DY, Bai WN (2016b) Phylogeography of postglacial range expansion in *Juglans mandshurica* (Juglandaceae) reveals no evidence of bottleneck, loss of genetic diversity, or isolation by distance in the leading-edge populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 102, 255–264.
- Waters JM, Fraser CI, Hewitt GM (2013) Founder takes all: density-dependent processes structure biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 78–85.
- Widmer A, Lexer C (2001) Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 267–269.
- Wolfe KH, Li WH, Sharp PM (1987) Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 84, 9054–9058.
- Yang C, Cheng BD, Xie Y, Song WM (2017) Development stage and spatiotemporal evolution of China's timber industry. *Journal of Natural Resources*, 32, 235–244. (in Chinese with English abstract) [杨超, 程宝栋, 谢屹, 宋维明 (2017) 中国木材产业发展的阶段识别及时空分异特征. 自然资源学报, 32, 235–244.]
- Ye JW, Zhang Y, Wang XJ (2017) Phylogeographic history of broad-leaved forest plants in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 5894–5904. (in Chinese with English abstract) [叶俊伟, 张阳, 王晓娟 (2017) 中国亚热带地区

- 阔叶林植物的谱系地理历史. 生态学报, 37, 5894–5904.]
- Ye JW, Jiang T, Wang HF, Wang TM, Bao L, Ge JP (2018) Repeated expansions and fragmentations linked to Pleistocene climate changes shaped the genetic structure of a woody climber, *Actinidia arguta* (Actinidiaceae). Botany, 2018, 96, 19–31.
- Ying TS (2001) Species diversity and distribution pattern of seed plants in China. Biodiversity Science, 9, 393–398. (in Chinese with English abstract) [应俊生 (2001) 中国种子植物物种多样性及其分布格局. 生物多样性, 9, 393–398.]
- Yu G, Chen X, Ni J, Cheddadi R, Guiot J, Han H, Harrison SP, Huang C, Ke M, Kong Z (2000) Palaeovegetation of China: a pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. Journal of Biogeography, 27, 635–664.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. Science, 292, 686–693.
- Zeng YF, Wang WT, Liao WJ, Wang HF, Zhang DY (2015) Multiple glacial refugia for cool-temperate deciduous trees in northern East Asia: the Mongolian oak as a case study. Molecular Ecology, 56, 584–591.
- Zhang W, Niu YB, Yan L, Cui ZJ, Liu CC, Mu KH (2008) Late Pleistocene glaciation of the Changbai Mountains in northeastern China. Chinese Science Bulletin, 53, 2672–2684.
- Zhao C, Wang CB, Ma XG, Liang QL, He XJ (2013) Phylogeographic analysis of a temperate-deciduous forest restricted plant (*Bupleurum longiradiatum* Turcz.) reveals two refuge areas in China with subsequent refugial isolation promoting speciation. Molecular Phylogenetics and Evolution, 68, 628–643.
- Zheng BX, Xu QQ, Shen YP (2002) The relationship between climate change and Quaternary glacial cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau: review and speculation. Quaternary International, 97/98, 93–101.
- Zheng YJ, Xiao XM, Guo ZW, Howard TE (2001) A county-level analysis of the spatial distribution of forest resources in China. Journal of Forest Planning, 7, 69–78.
- Zhou YL (1997) Vegetation Geography in Northeast China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周以良 (1997) 中国东北植被地理. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 邱英雄 责任编辑: 时意专)