



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

中国 33 种雀形目鸟类遗传多样性分布格局研究

作者姓名: _____ 常勇斌 _____

指导教师: _____ 雷富民 研究员 中国科学院动物研究所 _____

学位类别: _____ 理学博士 _____

学科专业: _____ 动物学 _____

培养单位: _____ 中国科学院动物研究所 _____

2022 年 6 月

**Distribution pattern of genetic diversity of 33 passerine species
in China**

**A dissertation submitted to
University of Chinese Academy of Sciences
in partial fulfillment of the requirement
for the degree of
Doctor of Philosophy
in Zoology**

By

Chang Yongbin

Supervisor: Professor Lei Fumin

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences

June 2022

中国科学院大学
研究生学位论文原创性声明

本人郑重声明：所提交的学位论文是本人在导师的指导下独立进行研究工作所取得的成果。尽我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的研究成果。对论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体，均已在文中以明确方式标明或致谢。

作者签名：

日期：2022.6.1

中国科学院大学
学位论文授权使用声明

本人完全了解并同意遵守中国科学院有关保存和使用学位论文的规定，即中国科学院有权保留送交学位论文的副本，允许该论文被查阅，可以按照学术研究公开原则和保护知识产权的原则公布该论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存、汇编本学位论文。

涉密及延迟公开的学位论文在解密或延迟期后适用本声明。

作者签名：

日期：2022.6.1

导师签名：

日期：2022.6.1

摘要

遗传多样性 (Genetic diversity) 是生物多样性的三个维度之一, 是地球上各种生命的基础。了解遗传多样性的分布格局及其形成机制是近十年来生物多样性研究的新热点。中国疆域辽阔, 南北跨度大, 温度带从南海的热带到中国东北的寒温带, 而且有全世界海拔最高面积最大的高原区-青藏高原, 具有极高的气候多样性和生境多样性。全球 35 个生物多样性热点地区, 分布在中国的就有 4 个, 包括喜马拉雅、西南山地、印缅和中亚山地等生物多样性热点地区, 这也使得中国成为世界上生物多样性最高的国家之一。中国的鸟类物种多样性最高的区域主要在中国的西部, 包括西南山地和青藏高原东南部。西南山地复杂的地质历史和地形地貌为多种生物提供了避难所, 造就了其作为多种生物类群的起源和分化中心。

本研究以中国雀形目鸟类为研究对象, 探讨中国以及西南山地这两个地理尺度上的, 遗传多样性的分布格局, 对比其是否与物种多样性的分布格局有差异。并且通过研究遗传多样性分布格局与环境变量之间的关系, 找到影响遗传多样性分布格局的关键因子。以期从遗传多样性的角度解释生物多样性分布格局的形成机制。

我们对中国分布的 33 种雀形目鸟类, 共计 298 个采集点的四个线粒体基因 (CYTB、ND2、COI 和 Control Region) 数据进行收集整理, 计算了遗传多样性的两个指标: 核苷酸多样性 (Nucleotide diversity) 和单倍型多样性 (Haplotype diversity)。采用栅格法和插值法分析得到遗传多样性的分布格局。并利用回归分析模拟遗传多样性沿着纬度、经度、海拔梯度的变化格局。采用斯皮尔曼相关性分析和模型筛选分析来探究影响遗传多样性分布格局的关键因子。

中国雀形目鸟类的四个线粒体基因的遗传多样性格局虽然有一定的差异, 但都有相同的热点区域。热点区域主要分布在中国的西南山地, 包括横断山区、青藏高原东南部以及云南南部等区域。遗传多样性沿着纬度梯度、经度梯度、海拔梯度都有明显的变化格局。沿着纬度梯度的南高北低, 经度梯度的西高东低, 海

拔梯度的升高格局。这与遗传多样性热点区域的分布相一致。遗传多样性热点区域主要分布在中国西南部的高海拔区域，包括青藏高原和西南山地。四个基因遗传多样性分布格局的驱动因子虽然也有差异，对于核苷酸多样性，主要的影响因子有 BIO1、BIO4、BIO12、NDVI、EVI、Latitude、altMean 等；对单倍型多样性来说，主要有 BIO1、BIO12、altMean、HII、Longitude、Latitude。但综合这两个指标来看，影响中国遗传多样性分布格局的关键因子包括温度、降水、植被、地形、人类影响等。

西南山地雀形目鸟类的核苷酸多样性分布热点区域主要在横断山区南部、云南南部和青藏高原东缘。但是单倍型多样性的热点区域就要比核苷酸多样性大的多，几乎广泛分布在横断山区、青藏高原等区域。在西南山地，核苷酸多样性沿着纬度梯度的格局与中国部分相比变化不大，但是单倍型多样性的纬度梯度格局明显要减弱了许多。核苷酸多样性和单倍型多样性沿着经度梯度的格局依然比较明显，有明显的西低东高的格局。可能这跟西南山地复杂的地形有关。核苷酸多样性和单倍型多样性沿着海拔梯度的格局依然比较明显，有随着海拔升高而升高的格局。影响核苷酸多样性分布格局的因子有 BIO4、BIO15、NDVI、Longitude、HII 等；影响单倍型多样性分布格局的关键因子有 BIO15、HII、altRange、Longitude 等。所以对西南山地雀形目鸟类遗传多样性分布格局起关键作用的因子有温度、降水、植被、地形、人类影响等。

关键词：遗传多样性，分布格局，西南山地，雀形目，生境异质性

Abstract

Genetic diversity is one of the three dimensions of biodiversity and is fundamental to various organisms on earth. Understanding the distribution pattern of genetic diversity and its driving forces has been an important topic in biodiversity research since the last decade. China has a vast territory, spanning from north to south, ranging from the tropics of the South China Sea to the cold temperate zones of northeast China, and with the highest and largest plateau area in the world - the Qinghai-Tibet Plateau, which has extremely high climatic diversity and habitat diversity. Four of the world's 35 biodiversity hotspots are located in China, including the Himalayas, the Mountains of Southwest China, the Indo-Burma and the Central Asian mountains hotspots, making China one of the most biodiverse countries in the world. The most rich avifauna of China are mainly in the western part of the country, including the Mountains of Southwest China and the southeastern Qinghai-Tibet Plateau. The complex geological history and topography of the Mountains of Southwest China provide refugia for amounts of organisms, acting as the center of origin and divergence for many species.

In this study, we investigated the distribution patterns of genetic diversity and its driving factors of passerines in China and Mountains of Southwest China. Trying to find the difference of distribution patterns of genetic diversity and species diversity. We also investigated the relationship between genetic diversity distribution patterns and environmental variables to find the key factors affecting genetic diversity distribution patterns. Trying to explain the formation mechanism of biodiversity distribution pattern from the perspective of genetic diversity.

We collected four mitochondrial genetic data (CYTB, ND2, COI and Control Region) from a total of 298 sampling sites for 33 species of passerines distributed in China, we calculated the two indices of genetic diversity: Nucleotide diversity (π) and Haplotype diversity (Hd). The distribution patterns of genetic diversity were analyzed by Raster and Interpolation methods. Regression models were used to test the variation patterns of genetic diversity along latitudinal, longitudinal and elevational gradients. Spearman

correlation analysis and model selection analysis were used to explore the driving factors in shaping the pattern of genetic diversity.

Although the genetic diversity patterns of the four mitochondrial genes of Chinese Passerines were not entirely consistent, they all share the same hotspot regions. The hotspot regions are mainly distributed in the Mountainous of Southwest China, including the Hengduan Mountains, southeastern Qinghai-Tibet Plateau, and southern Yunnan. Genetic diversity has a clear pattern of variation along latitudinal gradients, longitudinal gradients, and elevational gradients. The pattern of high south and low north along the latitudinal gradient, high west and low east along the longitudinal gradient, and increased along elevation gradient. This is consistent with the distribution of genetic diversity hotspot areas. The genetic diversity hotspot regions are mainly distributed in the high-altitude regions of southwestern China, including the Qinghai-Tibet Plateau and the Mountains of Southwest China. The driving factors of the distribution pattern of genetic diversity of the four genes also differed though, for nucleotide diversity, the main influencing factors were BIO1, BIO4, BIO12, NDVI, EVI, Latitude, altMean, etc.; for haplotype diversity, the main influencing factors were BIO1, BIO12, altMean, HII, Longitude, Latitude. In summary, the key factors affecting the distribution pattern of genetic diversity in China include temperature, precipitation, vegetation, topography, and human influence.

The hotspots of nucleotide diversity distribution of Mountains of Southwest China are mainly in the southern part of the Hengduan Mountains, southern Yunnan and the eastern edge of the Tibetan Plateau. While the hotspots of haplotype diversity are much larger than nucleotide diversity, which are almost widely distributed in the Hengduan Mountains and the Qinghai-Tibet Plateau. In the Mountains of Southwest China, nucleotide diversity has increased pattern from south to north along the latitudinal gradient, but the latitudinal gradient pattern of haplotype diversity was obviously much weaker. The patterns of nucleotide diversity and haplotype diversity along the longitudinal gradient are still obvious, with a clear decrease pattern from west to east.

This may be related to the complex topography of the southwestern mountains. Nucleotide diversity and haplotype diversity increased obviously along the elevational gradient. The factors affecting the distribution pattern of nucleotide diversity include BIO4, BIO15, NDVI, Longitude, HII, etc.; the key factors affecting the distribution pattern of haplotype diversity include BIO15, HII, altRange, Longitude, etc. In summary, the factors that play a key role in the distribution pattern of genetic diversity of passerines in the Mountains of Southwest China are also temperature, precipitation, vegetation, topography, and human influence.

Key Words: Genetic diversity, Distribution pattern, Mountains of Southwest China, Passerine, Environmental heterogeneity

目 录

第 1 章 引 言.....	1
1.1 遗传多样性的研究历史.....	1
1.2 遗传多样性格局的研究进展.....	4
1.2.1 遗传多样性的主要分布格局.....	4
1.2.2 遗传多样性与物种多样性的关系.....	4
1.2.3 遗传多样性格局的主要影响因子.....	5
1.3 生物多样性研究中的经典假说.....	6
1.4 西南山地生物多样性研究进展.....	7
1.5 本文要研究的科学问题.....	8
第 2 章 中国雀形目鸟类遗传多样性分布格局.....	9
2.1 引言.....	9
2.2 材料与方法.....	9
2.2.1 数据来源.....	9
2.2.2 组织 DNA 提取及目标基因片段扩增.....	10
2.2.3 遗传多样性值计算.....	11
2.2.4 分布格局分析.....	12
2.2.5 环境变量提取.....	12
2.2.6 相关性因子分析.....	12
2.3 结果.....	14
2.3.1 遗传多样性分布格局.....	14
2.3.2 梯度变化格局.....	16
2.3.3 驱动因子分析结果.....	20
2.4 讨论.....	22
第 3 章 西南山地雀形目鸟类遗传多样性分布格局.....	25
3.1 引言.....	25
3.2 材料与方法.....	26

3.2.1 研究区域.....	26
3.2.2 数据来源.....	26
3.2.3 组织 DNA 提取及目标基因片段扩增.....	27
3.2.4 遗传多样性值计算.....	28
3.2.5 分布格局分析.....	28
3.2.6 环境变量提取.....	28
3.2.7 相关性因子分析.....	29
3.3 结果.....	29
3.3.1 遗传多样性分布格局.....	30
3.3.2 梯度变化格局.....	31
3.3.3 驱动因子分析结果.....	35
3.4 讨论.....	36
第 4 章 结论与展望.....	39
4.1 结论.....	39
4.2 展望.....	40
参考文献.....	43
附录.....	53
致谢.....	68
作者简历及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果.....	93
研究生学位论文承诺及完成修订保证书.....	95

第1章 引言

1.1 遗传多样性的研究历史

生物多样性由遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性三个层次组成。遗传多样性是指生物体内决定性状的遗传因子及其组合的多样性(平晓鸽 和 魏辅文, 2021)。遗传多样性作为生物多样性的基础元素,对地球上生物多样性的维持起着至关重要的作用(Heywood and Watson, 1995)。遗传多样性被定义为量化一个种群内遗传变异性大小的测量方法(Fischer, 1930)。它是一个种群进化潜力的定量指标,有助于种群对空间和时间变化的适应性(Wei et al., 2018)。核苷酸多样性和单倍型多样性是描述种群遗传多态性的两个指数。核苷酸多样性被定义为两个随机选择的等位基因之间不同核苷酸位点的数量,而单倍型多样性代表两个随机抽样的等位基因不同的概率(Nei, 1987; Nei and Li, 1979)。

尽管对物种多样性和生态群落复杂性的研究有很多报道,但遗传多样性(Genetic Diversity, GD)的研究相对较少。遗传多样性的定义主要集中在种群水平上,以往的研究主要是针对个别或几个物种的种群遗传多样性的分析与研究(Leigh et al., 2021; Xu et al., 2018; Miller et al., 2010)。遗传多样性较多的作为谱系地理学的一个重要参考指标,可以反映出某一地理种群或者亚种的进化潜力,以及是否经历过冰期导致的扩散或者重引入,反映了种群历史上是否经历过扩张或者收缩(Zenger et al., 2003; Hewitt, 2000)。

对某一区域的多个物种进行整合定量研究具有很大的挑战性,这主要缘于缺乏足够的遗传数据。近年来,受益于公共数据库中有海量基因序列积累和大数据统计分析方法的发展,使得基于大数据开展研究成为可能,现在已经成为生态学和生物地理学的研究热点(Leigh et al., 2021; Blanchet et al., 2017; Miraldo et al., 2016)。

自从 Miraldo 里程碑式的研究以后,遗传多样性研究进入 meta-analysis 时期(Leigh et al., 2021; Miraldo et al., 2016)。Millette 等对全球多种动物类群,包括鸟类、鱼类、昆虫、兽类的 COI 基因数据进行分析发现,人类影响对遗传多

样性的影响，在不同的动物类群中是不同的而且受到研究尺度的影响，而且这种影响非常微弱并且不显著 (Millette et al., 2020)。Manel 等对于全球海洋和淡水鱼类 COI 的数据进行研究发现，鱼类遗传多样性与物种多样性的相关性很弱，但是受到不同区域的地理或者地质环境影响 (Manel et al., 2020)。Theodoridis 等对于全球兽类的 CYTB 和 COI 数据进行研究，发现遗传多样性与物种多样性有较强的相关性，并且发现了快速的气候变化对遗传多样性的消极影响，以及降水变化对遗传多样性的积极影响，揭示了进化历史和气候稳定对于遗传多样性格局形成的决定性作用 (Theodoridis et al., 2020)。De Kort 等人对于全球动物和植物的遗传多样性格局进行了比较研究，发现植物的遗传多样性要比动物低很多，生活史特征对遗传多样性格局影响较大，并且发现遗传多样性的纬度梯度格局并不明显 (De Kort et al., 2021)。Li 等对于全球兽类 MHC2 基因进行研究发现，MHC 基因的遗传多样性有明显的纬度梯度格局 (Li et al., 2021)。Lino 等对于全球兽类遗传多样性的研究发现，遗传多样性受到栖息地减少和片段化的影响 (Lino et al., 2019)。

在国外的其他区域尺度的研究也如雨后春笋般涌现，北美洲鸟类、兽类、两栖类受到城市化和人类干扰的影响 (Schmidt et al., 2021b; Schmidt et al., 2020a)。基于南北美洲所有脊椎动物类群微卫星数据的研究发现，不同动物类群的等位基因数目有差异，特别是哺乳动物类群的明显小于鱼类、两栖类、爬行类和鸟类，在同一类群内部的不同阶元之间 (属或者科级) 也发现了显著的不同 (Lawrence et al., 2019)。Lawrence 等对南北美洲脊椎动物类群遗传多样性物种多样性与种群多样性之间的关系研究发现，遗传多样性格局与物种多样性或者种群多样性格局并非一致，没有明显的纬度梯度格局 (Lawrence and Fraser, 2020)。

有关中国的遗传多样性分布格局近年来也开始出现，如 Hu 等人对中国的脊椎动物类群遗传多样性进行了评估发现，遗传多样性和谱系多样性物种丰富度只兼有较强的相关性。特别是在中国南方和西南山地的遗传多样性最高 (Hu et al., 2021)。Deng 等人对中国的植物遗传多样性格局进行了研究，发现单倍型多样性更能反映出物种的进化历史，可以预测出物种在冰期的避难所 (Deng et al., 2019)，

Yu 等对青藏高原的植物遗传多样性研究发现，除了较高物种多样性的横断山区遗传多样性高以外，在青藏高原高原面上的物种丰富度相对不高的地区，也发现了较高的遗传多样性热点区域，建议在进行物种保护的时候，也要参考遗传多样性的指标 (Yu et al., 2019)。一项对于阿尔卑斯山的植物物种多样性与遗传多样性的相关研究发现，物种丰富度的高低分布与遗传多样性的高低分布并非完全一致 (Taberlet et al., 2012)。

欧洲的科学家基于陆生脊椎动物的数据，开展了遗传多样性在全球尺度的分布模式及影响因素 (Miraldo et al., 2016; Pereira, 2016)。对于中南欧及阿尔卑斯山地区的植物多物种的遗传多样性研究，发现遗传多样性分布格局并非与物种多样性分布格局完全一致 (Taberlet et al., 2012)。对青藏高原植物遗传多样性格局研究也发现了这种规律，在物种多样性较低的高原面上，反而也具有较高的遗传多样性 (Yu et al., 2019)。另外，针对中国大陆地区，基于植物和动物的多物种遗传多样性分析研究表明，中国南方以及西南地区是线粒体基因遗传多样性和谱系多样性最高的地区 (Hu et al., 2021; Deng et al., 2019)。

自从 Miraldo 等对全球哺乳类和两栖类的遗传多样性格局研究后 (Miraldo et al., 2016)，作为从不同角度描述自然多态性的指标，生物多样性的核心问题之一是遗传多样性和物种多样性在分布格局上是否一致，它们是否受到了相似的驱动因素影响。一项全球尺度的陆生哺乳动物和两栖动物研究表明，GD 的纬度梯度与物种多样性相似 (Miraldo et al., 2016)，揭开了遗传多样性格局研究的热潮。先后有多个研究从全球尺度探讨遗传多样性的分布格局。Gratton 等对于全球哺乳类两栖类 CYTB 数据，在考虑了地理距离的情况下进行重新分析发现，哺乳动物的遗传多样性格局并非像 Miraldo 等的研究结果那样是热带高两极低的格局，而是呈现一种从北极到南极单调递增的格局，而两栖类的格局与 Miraldo 的研究一致 (Gratton et al., 2017)。

Schmid 等人开展了鸟类、兽类的遗传多样性受到城市化影响的研究，关于遗传多样性跟物种多样性的 (Schmidt et al., 2020b)，以及城市化影响两栖类的 (Schmidt and Garroway, 2020)，北美两栖类遗传多样性和物种丰富度的决定因子 (Schmidt et al., 2021b)，气候变化影响遗传多样性对物种保育提供指导

(Gaitan-Espitia and Hobday, 2021), 中性基因遗传多样性对保护遗传学的影响 (Teixeira and Huber, 2021), 北美哺乳动物基因组遗传多样性和物种丰富度格局比较 (Schmidt et al., 2021a)。也有多位学者发表了遗传多样性相关研究的综述文章, 基因组时代的遗传多样性对物种保护的影响 (Coates et al., 2018), 宏遗传学的研究进展 (Blanchet et al., 2017), 关于遗传多样性格局的研究现状以及未来发展趋势 (Leigh et al., 2021)。这些研究多是从全球或者大洲这样较大的地理尺度上去探究遗传多样性的分布格局, 还鲜有研究从比较小的尺度来进行探索。

1.2 遗传多样性格局的研究进展

1.2.1 遗传多样性的主要分布格局

赤道地区的生物多样性最高, 向两级递减, 是生物多样性研究中最经典的纬度梯度格局。这种梯度格局在陆地和海洋生态系统, 动植物类群中广泛存在, 并占据着主导位置 (Pereira, 2016; Adams and Hadly, 2013; Hillebrand, 2004; Hawkins and BA, 2001)。这种纬度梯度格局在近年来的遗传多样性格局研究中得到了充分验证 (Li et al., 2021; Lawrence and Fraser, 2020; Gratton et al., 2017; Pereira, 2016)。

基于物种的多样性数据, 全球有 35 个生物多样性热点区域, 仅仅占地球 2.5% 的陆地面积, 却拥有一半以上的特有植物物种, 和 43% 的特有鸟类、哺乳类、爬行类和两栖类物种 (Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000)。当然也有研究发现, 遗传多样性的热点区域也并非全部分布在热带地区, 也可能分布在冰期的避难所区域 (Petit et al., 2003)。除了生物多样性热点区域以外, 也可能存在遗传多样性较高的热点区域 (Yu et al., 2019)。

1.2.2 遗传多样性与物种多样性的关系

一般认为, 遗传多样性与物种多样性有较高的相关关系, 物种多样性越高的地区遗传多样性越高 (Vellend, 2005; Vellend and Geber, 2005)。遗传多样性只与物种多样性的差别在于一个是种下的, 即种群间的差异, 一个是种上的, 即物种之间的差异。本质上都是由相同的过程促进的, 包括进化速率, 进化时间以及生态限制等因素 (Schmidt et al., 2021b)。

作为从不同层面描述生物多样性的指标,探讨遗传多样性特征的核心问题之一就是其与物种多样性在分布格局上是否一致?遗传多样性和物种多样性的时空分布是否受到了相似的驱动因素影响?在对全球尺度的陆生哺乳动物和两栖动物研究表明,遗传多样性的纬度梯度与物种多样性相似(Miraldo et al., 2016)。也有一些研究发现了两种生物多样性维度之间的不一致性(Deng et al., 2019; Taberlet et al., 2012)。在局部尺度,有关遗传多样性分布格局的研究较少,但最近对青藏高原植物的研究发现,遗传多样性格局与物种多样性的分布存在部分不一致(Yu et al., 2019)。上述的研究表明,遗传多样性与物种多样性之间的关系相当复杂,同时也与研究的空间尺度和目标群体密切相关。

对南北美洲脊椎动物微卫星数据的研究发现,高纬度区域的物种丰富度和遗传多样性都较高(Lawrence and Fraser, 2020)。而 Miraldo 等对全球哺乳动物和两栖类的线粒体基因遗传多样性格局研究发现,热带地区的遗传多样性更高(Miraldo et al., 2016)。Yu 等对青藏高原的植物研究发现,除了传统的物种丰富度较高的区域的遗传多样性较高以外,在物种丰富度相对较低的区域,也有较高的遗传多样性(Yu et al., 2019)。对阿尔卑斯山高山植物种群的研究发现,遗传多样性与物种多样性没有明显的相关关系,所以在考虑物种保护时,应该考虑遗传多样性(Taberlet et al., 2012)。核基因遗传多样性与种群丰富度物种丰富度没有一致性关系(Lawrence and Fraser, 2020)。

不同基因类型的遗传多样性与物种多样性的关系也有差异。比如线粒体基因的遗传多样性格局往往与物种多样性一致,对适应性基因的研究也相同。但是核基因和基因组的等位基因丰度却与物种多样性的分布格局有较大的差异(Leigh et al., 2021)。

1.2.3 遗传多样性格局的主要影响因子

影响遗传多样性格局的主要影响因子包括温度降水等非生物因子,也包括物种的生态特征等生物因子,以及人类活动,包括城市化和土地利用等,不同的生物类的影响因子也可能有明显的不同。

Manel 等发现海洋鱼类受遗传多样性主要受温度影响,而淡水鱼类主要受区域性影响。Schmidt 等就发现两栖类的遗传多样性与哺乳动物和鸟类就有明显的

不同 (Schmidt et al., 2021b)。基因组的遗传多样性 (Ellegren and Galtier, 2016)。人类活动影响物种的遗传多样性 (Almeida-Rocha et al., 2020; Miraldo et al., 2016), 包括土地利用 (Vellend, 2004)、城市化 (Schmidt et al., 2020a)。

物种的生物学特性, 包括生态特征、体型大小、繁殖数量等对遗传多样性的影响。陆生脊椎动物的遗传多样性和物种丰度的关系变化很大, 谱系多样性是遗传多样性的最佳预测因子 (Theodoridis et al., 2020)。遗传多样性随着气候快速变化而降低, 随着年降水量的变化性而增长。环境能源可用性对遗传多样性和物种丰富度有积极影响 (Marshall and Camp, 2006)。陆生脊椎动物 线粒体基因的遗传多样性和谱系多样性和物种丰度有正相关关系 (Hu et al. 2021)。气候因子对核基因遗传多样性有积极影响。海拔和人类密度对线粒体基因遗传多样性有负影响。全球淡水生物下游遗传多样性可能是由偏性扩散和上游拓殖产生的 (Paz-Vinas et al. 2015)。全球兽类遗传多样性受到生活史和生态特征影响, 而不是保育程度 (Brüniche-Olsen et al., 2018)。北美兽类中性核基因与物种丰富度有负相关关系, 它们都受到环境承载能力的影响 (Schmidt et al 2020b)。环境能源可用性对遗传多样性和物种丰富度有积极影响。中性遗传多样性应该和基因组多样性以及进化潜力正相关, 濒危动物的遗传多样性和进化潜力应该较低 (Marshall and Camp 2006)。

1.3 生物多样性研究中的经典假说

有关生物多样性研究的假说有几十种, 没有一种假说能够占据主导作用或者单独解释生物多样性形成的机制 (Rahbek and Graves, 2001)。多是有几种假说共同解释。本文选取以下几种比较经典的假说进行详细阐述。

避难所假说最初由 Haffer (1969) 对于亚马逊雨林的鸟类研究中提出 (Haffer, 1969), 后来被广泛应用于解释物种遗传多样性和物种多样性的形成机制, 在不同的生物类群中得到了验证 (Rocha and Kaefer, 2019)。冰期的避难所为物种提供了躲避冰期严苛环境的机会, 与其他避难地的物种隔离, 从而进化积累不同的突变, 分化成亚种或者种, 从而增加了生物多样性。避难所也是遗传多样性的热点区域 (Petit et al., 2003)。

能量假说,即能量越丰富的地区,生物多样性越高。能量包括生产力、气温、降水、蒸腾作用等水热条件(Kerr, 2001)。反映生产力的主要指标主要有植被均一化指数 NDVI (normalized difference vegetation index) 和增强型植被指数 EVI (enhanced vegetation index)。

生境类型越复杂的地区,生态位越丰富,生物多样性越高(Shmida and Wilson, 1985)。复杂的地形地貌,可以形成多样化的小气候,高山生态系统提供了多样性的海拔和温度带,在一较小的区域内就可以提供多样化的垂直生态系统,从而为物种的生存提供所需要的各种生境类型(Coblentz and Riitters, 2004)。

生态位保守性假说认为,生物在热带地区生物多样性较高,是由于物种起源于热带,比温带地区物种要丰度,物种不容易扩散到温带,是因为物种适应了热带的气候。物种有维持其祖先生态位的趋势,在其祖先物种分布的地区不断积累物种的多样性,从而使物种丰富度越来越高(Wiens and Graham, 2005; Wiens and Donoghue, 2004)。

物种泵假说认为不同的物种多样化的速率不同,从而使得不同地区和生物类群的物种丰富度有差异,物种多样化速率越高的地区,物种丰富度越高。从生物进化的角度揭示了物种多样性分布格局的形成机制(Fjeldså et al., 2012; Moritz et al., 2000)。

拓殖频率假说认为物种的拓殖频率与物种多样性有较高的相关性,一个地区的物种拓殖频率越高,则物种丰富度越高,拓殖频率越低,则物种丰富度越低(Wu et al., 2014)。

1.4 西南山地生物多样性研究进展

中国地域辽阔,地理环境复杂,具有多种多样的生态系统(Zhang, 1999)。其中西南山地(MSC)是全球 35 个生物多样性热点地区之一,蕴藏着丰富的动植物资源(Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000)。该地区垂直变化剧烈、景观复杂程度高,是很多物种在冰期时的避难地(Lei et al., 2015; He and Jiang, 2014)。作为物种多样性的摇篮和起源中心(Sun et al., 2017),是中国自然保护区最多最集中的地区(Li and Pimm, 2016)。

西南山地地形, 青藏高原隆升导致西南山地形成了很多天空岛。加上大江大河例如金沙江、岷江、澜沧江等大河流, 对物种的分化, 从而使物种多样性升高。高山峡谷又形成了很多为型避难所, 加上隔离作用, 促进了多样性的升高。微环境微气候, 以及高山峡谷增加了物种可利用面积。山地从而比低海拔地区提供了更多的生态类型, 提供了更高的生境异质性。

西南山地分布的鸟类约有 939 种, 约占中国鸟类种类的 64%, 是中国鸟类物种丰富度最高的地区(Wu et al., 2017)。已有研究也发现此地区是几个鸟类类群, 如画眉类、山雀类等的起源和分化中心(Cai et al., 2020; Cai et al., 2018), 也是雉科鸟类物种形成的热点地区(Cai et al., 2018)。在种群层面, 谱系地理学相关研究也发现了地理环境对多种鸟类类群分化的重要影响(Lei et al., 2015; Reddy and Moyle, 2011)。以上研究都表明与这些高原或者山脉毗邻的低海拔地区的遗传多样性更高, 种群结构更加复杂(Cheng et al., 2021)。然而对于西南山地鸟类的遗传多样性分布格局及其驱动因子还不甚明晰。

1.5 本文要研究的科学问题

遗传多样性作为生物多样性的维度之一, 与物种多样性具有密切的关系, 是物种生存和适应进化的基础, 但是我们对物种多样性格局与遗传多样性格局的相关性了解的很少, 尤其对喜马拉雅-西南山地全球生物多样性热点地区的鸟类遗传多样性格局的了解几乎为空白。

综上所述, 我们可以看出, 遗传多样性的时空分布格局并不是物种多样性分布格局简单一致或相反, 两者之间的关系相当复杂, 同时, 遗传多样性分布格局的驱动因素和形成过程可能也存在尺度效应和类群特异性。因此, 本研究以雀形目鸟类为研究对象, 从中国和西南山地两个地理尺度去开展研究, 探讨如下几个科学问题。

- 1) 遗传多样性的纬度、经度以及海梯度格局如何?
- 2) 遗传多样性分布格局是否与物种丰富度格局一致?
- 3) 影响遗传多样性分布格局的环境因子有哪些?

第 2 章 中国 33 种雀形目鸟类遗传多样性分布格局

2.1 引言

中国疆域辽阔，南北跨度大，温度带从南海的热带到中国东北的寒温带。而且有全世界海拔最高面积最大的高原区-青藏高原，具有极高的气候多样性和生境多样性（张荣祖，1999）。中国动物地理区划复杂，横跨古北界、中日界和东洋界，是多物种的交汇地带，可进一步划分为 7 个动物地理区，包括东北区、华北区、蒙新区、青藏区、西南区、华中区和华南区（Holt et al., 2013; 张荣祖，1999）。全球 35 个生物多样性热点地区，分布在中国的就有 4 个，包括喜马拉雅、西南山地、印缅和中亚山地等生物多样性热点地区，这也使得中国成为世界上生物多样性最高的国家之一（Mittermeier et al., 2011）。

中国的鸟类物种也特别丰富，分布有 1445 种鸟类，约占全球鸟类物种数的百分之十三，是鸟类物种丰富度最高的国家之一（郑光美，2017）。中国的鸟类物种多样性格局与中国动物地理区划类似，鸟类物种多样性最高的区域主要在中国的西部，包括西南山地和青藏高原东南部（Cai et al., 2021）。

Hu 等探讨了中国脊椎动物遗传多样性的分布格局，包括兽类、鸟类、爬行类和两栖类，也发现了遗传多样性与物种多样性以及谱系多样性的相关作用，与物种多样性的分布格局类似，中国的西南山地和华南是中国遗传多样性最高的区域。这也是第一篇从遗传多样性角度，揭示中国生物多样性的开创性研究（Hu et al., 2021）。我们收集整理了更多的研究数据，并且集中在鸟类类群上去研究。期望从遗传多样性的角度探讨中国鸟类多样性的分布格局，为更全面揭示中国鸟类生物地理格局提供证据，为中国的鸟类保护提供支持。

2.2 材料与方法

2.2.1 数据来源

我们共获得了 33 种雀形目鸟类的分子数据（包括 CYTB, ND2, COI, CR 四个基因）：2386 条 CYTB 序列，来自 33 个物种的 298 个采样点种群；1523 条

ND2 序列，来自 15 个物种的 173 个采样点种群；639 条 COI 序列，来自 8 个物种的 86 个采样点种群；684 条 CR 序列，来自 9 个物种的 80 个采样点种群（表 2.1，附表 2 和 3）。

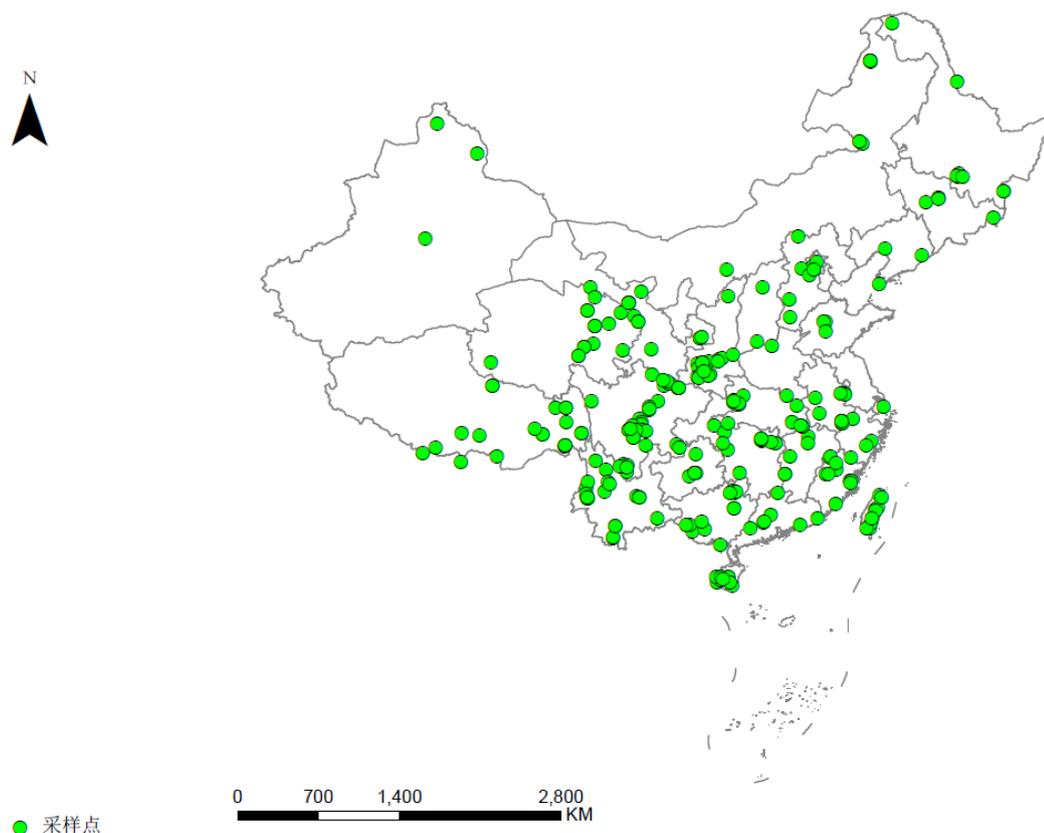


图 2.1 中国 33 种雀形目鸟类采样点分布

Figure 2.1 Distribution of sampling sites of 33 passerine species in China

2.2.2 组织 DNA 提取及目标基因片段扩增

除了下载网上公共数据库的序列数据之外，本研究还对 8 个物种 81 个体进行了 DNA 提取和的目标序列扩增。组织 DNA 提取采用 Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit 试剂盒（德国 Qiagen 公司），引物序列参考的是鸟类 CYTB 基因通用引物，L14827/H16065（Pasquet et al., 2002），在华大基因合成。测序在华大基因完成。

PCR 步骤，PCR 使用的是全式金 TransStart KD Plus DNA Polymerase 试剂盒，反应体系为 25uL，包括 1uLDNA 溶液做模板，加入 1uLDNA 聚合酶，正反向引物各 0.5uL，全式金 mix 溶液 12.5uL，灭菌去离子水 9.5uL。PCR 反应条件

为：预变性 95°C 5 分钟，后接 40 个循环（95°C 40 秒，45°C 退火 1 分钟，72°C 2 分钟），72°C 延伸 6 分钟，10°C 冷却保存。PCR 产物进行琼脂糖凝胶电泳检测，检测合格后送往华大基因公司进行纯化和双向测序。

表 2.1 中国 33 种雀形目鸟类样本统计

Table 2.1 The statistics of samples of 33 passerine species we used in China

	CYTB	ND2	COI	CR
sequences	2386	1523	639	684
species	33	15	8	9
sites	298	173	86	80
cells	143	94	60	57

表注：本研究中每个基因的物种数，采样点个数，序列条数，以及分布点覆盖的地理栅格数。

Table note: The numbers of species, sampling sites, sequences and distributed grid cells of each gene.

测序获得的原始序列使用 DNASTar Lasergene 7.1 SeqMan (Burland, 2000) 进行测序峰图的检查和拼接。拼接完成后导出为 fast 文件存储，与从 GenBank 中下载的数据整理在一个 fast 文件中，在 Mega 软件中使用 muscle 方法进行比对，并且保存后用于后续计算遗传多样性。

2.2.3 遗传多样性值计算

我们使用 Mega 6.0 (Tamura et al., 2013) 分别对四个基因的序列进行了比对。我们对于每一条序列根据其原始采集信息进行了经纬度信息核验，以保证每条数据都具有准备的地理位置信息，以备后续分析。对于一个采样点的同一个物种的种群，我们用 DNASP 5.10 (Librado and Rozas, 2009) 计算了核苷酸多样性 (nucleotide diversity, 缩写为 π) 和单倍型多样性 (haplotype diversity, 缩写为 Hd)。在计算过程中，我们排除了采样点种群中小于 3 个的个体，以满足 DNASP 对最小采样点种群的要求。

2.2.4 分布格局分析

我们将研究区域按照 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 的栅格进行划分, 基于已经获得的采样点的核苷酸多样性和单倍型多样性的值, 我们在 ArcGIS10.0 (ESRI, Redlands, CA, USA) 中计算每一个栅格内的均值。举例来说, 如果一个栅格内存在两个或者两个以上的采样点种群, 我们计算这些采样点的 π 和 Hd 的均值, 从而获得每一个栅格唯一的 π 和 Hd 值。同时由于我们的数据分布不连续, 我们采用克里金插值法 (Kriging Method) (Oliver and Webster, 1990), 将这些栅格数据的值进行插值化处理, 从而得到一个连续分布的遗传多样性分布格局。分析是在 ArcGIS 软件中的中完成, 详细步骤如下: ArcToolbox \rightarrow Spatial analyst Tools \rightarrow Interpolation \rightarrow Kriging。

2.2.5 环境变量提取

为了探讨遗传多样性和环境变量之间的关系, 我们从 WorldClim 数据库 (<http://www.worldclim.org/>) 中下载了 19 个气候因子和海拔的图层, 从中国科学院计算机网络信息中心的地理空间数据云数据库 (<http://www.gscloud.cn>) 中下载了植被指数图层, 包括植被均一化指数 NDVI (normalized difference vegetation index) 和增强型植被指数 EVI (enhanced vegetation index)。人类干扰指数从 Socioeconomic Datand Applications Center (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/wildareas/>) 下载得到。最后将经度和纬度也作为环境变量, 共计得到 25 个环境变量用于后续分析。我们分别用采样点和 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 度的经纬度栅格分别提取所对应的环境变量均值进行分析。其中 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 栅格数据提取了每一个栅格的海拔变幅 (altitude range, 缩写为 altRange) 代表反映环境异质性的一个变量。从而在后续的栅格数据分析中包括了 26 个环境因子 (见附表 1)。

2.2.6 相关性因子分析

由于环境因子之间的相关作用, 如果对所有因子进行相关性分析和最佳模型选择的话, 会非常混乱。不利于找到影响遗传多样性的关键因子。所以我们进一步对这 26 个因子进行了筛选。首先对因子数据进行 Pearson 相关性分析, 当两个因子之间的 Pearson 指数大于 0.8 时, 我们认为其有强烈的相关性, 并且参考

已有的研究 (Cai et al., 2021; Fan et al., 2019; Wu et al., 2013), 保留了年均温 (BIO1)、年降水 (BIO12) 等这些在生物多样性研究中较常用的环境因子。

表 2.2 相关性分析和最佳解释变量模型筛选所用的 12 个环境变量

Table 2.2 Twelve environmental variables for correlation analysis and model selection (best explanatory variables)

因子	CODE	英文全称
年均温	BIO1	Annual Mean Temperature
温度季节性	BIO4	Temperature Seasonality
温度年范围	BIO7	Temperature Annual Range
年降水	BIO12	Annual Precipitation
降水季节性	BIO15	Precipitation Seasonality
平均海拔	altMean	Mean Altitude of each grid cell
海拔变幅	altRange	Altitude Range of each grid cell
植被均一化指数	NDVI	Normalized Difference Vegetation Index
增强型植被指数	EVI	Enhanced Vegetation Index
人类干扰因子	HII	Human Influence Index
纬度	Latitude	Mean Latitude of each grid cell
经度	Longitude	Mean longitude of each grid cell

Spearman 相关性分析用来检测遗传多样性与环境变量之间的相关关系, 分析在 SPSS 18.0 (SPSS, IL, USA) 中完成。最终我们筛选出了如下 12 个因子进行后续分析 (表 2.2)。为了避免空间自相关性对相关环境变量的影响, 我们进一步在 SAM4.0 中对数据进行了相关性分析, 并且在考虑空间自相关作用的影响下进

行了最佳解释变量模型筛选,以期筛选出能够解释遗传多样性分布格局的最佳因子组合。

为了探究遗传多样性的地理变化格局,我们对核苷酸多样性和单倍型多样性在纬度、经度、海拔进行了回归分析,包括局部加权回归 (locally weighted regression (LOESS)) 和最小二乘法回归 (Ordinary least-squares (OLS) linear regression)。回归分析在 R 包 ggplot2 (Wickham, 2016) 中完成并且进行了分析结果可视化。

2.3 结果

我们对 8 物种 91 个体的 CYTB 序列进行测序,从 GenBank 中下载了 26 个物种 2295 个个体的 CYTB 序列,以及 15 个物种 1523 个个体的 ND2 序列,8 个物种 639 个个体的 COI 序列,9 个物种 684 个个体的 CR 序列。最后建成一个包含 33 个雀形目鸟类物种的数据集 (附表 2),用于遗传多样性分布格局及其驱动因子分析。

2.3.1 遗传多样性分布格局

我们分别得到了四个线粒体基因的核苷酸多样性与单倍型多样性的分布格局 (图 2.2),包括栅格的分布格局和插值化的连续分布格局结果,同时为了更好地识别出遗传多样性热点区域,我们将高核苷酸多样性 ($\pi \geq 0.005$) 和高单倍型多样性 ($Hd \geq 0.9$) 的栅格标记为红色,其他栅格标记为蓝色 (图 2.3)。

由于四个线粒体基因数据的分布点并非完全一致,以及四个线粒体基因本身的变异位点可能就存在着差异,所以四个基因的核苷酸多样性分布格局有比较大的不同。CYTB 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在青藏高原东南部、青藏高原东北部、秦岭、云南南部以及中国南方山区。ND2 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在云南南部、武陵山以及南方丘陵山区。COI 基因的核苷酸多样热点区域主要分布在青藏高原东部。CR 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在青藏高原东部、东南部以及横断山区南部和台湾岛。

四个基因的单倍型多样性热点区域明显要比核苷酸多样性热点区域要多,且分布更加广。CYTB 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原 (包括高

原面和边缘地区广泛分布)、横断山区 (包括三江并流区和四川盆地西缘山区)、长江中下游山区、中国南方山区、台湾岛。

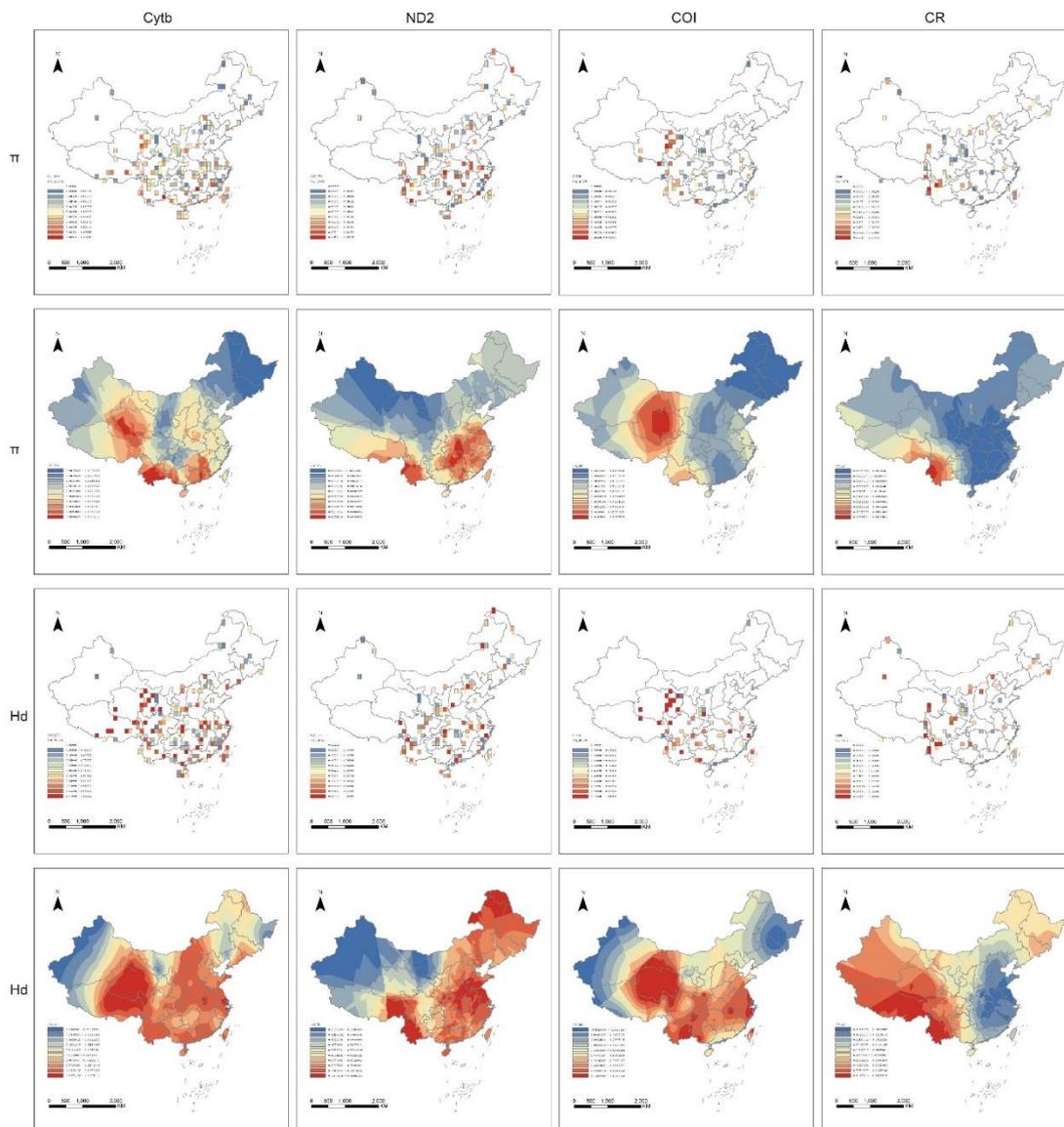


图 2.2 中国 33 种雀形目鸟类遗传多样性分布格局

Figure 2.2 Genetic diversity patterns of 33 passerine species in China

从左到右依次为 CYTB、ND2、COI、CR。从上到下依次是核苷酸多样性分布格局 (栅格结果)、核苷酸多样性分布格局 (连续插值结果)、单倍型多样性分布格局 (栅格结果)、单倍型多样性格局 (连续插值结果)。细节见附图 2-9。

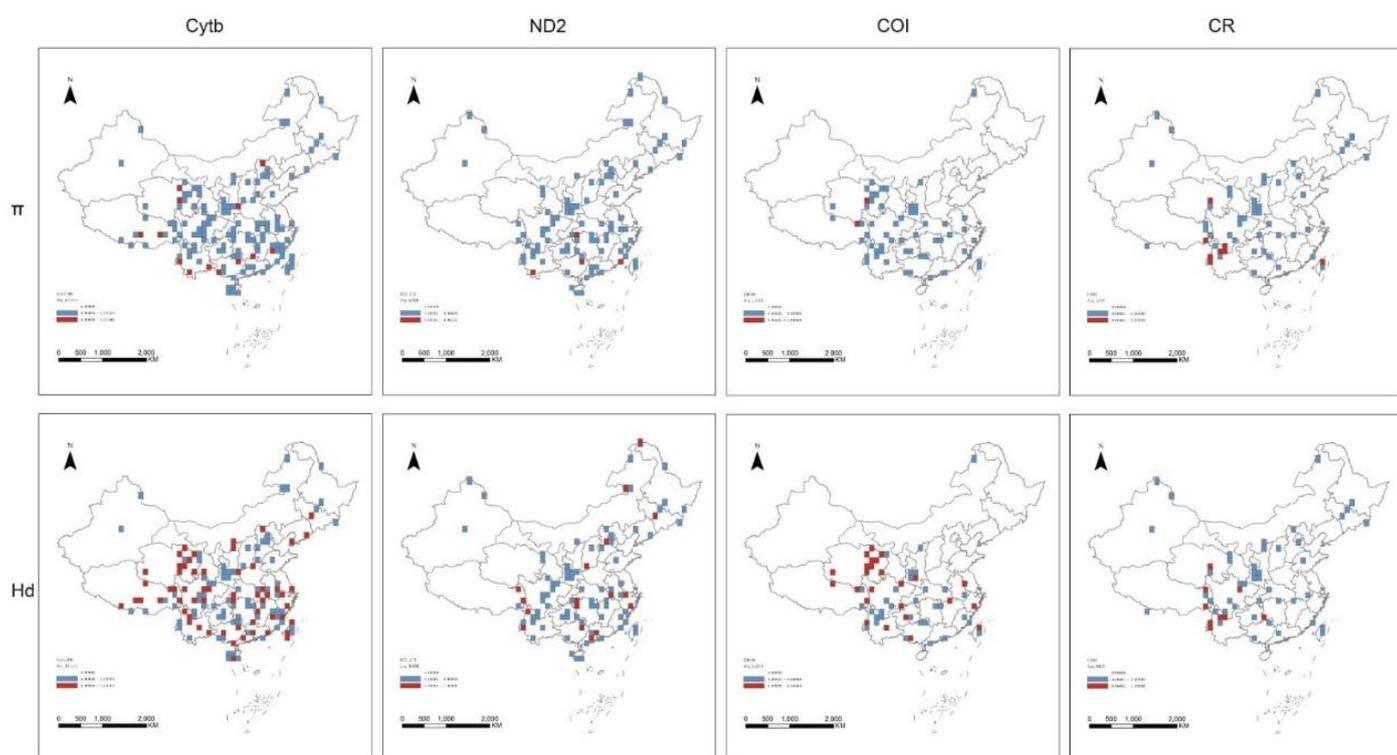
From left to right, CYTB, ND2, COI, CR. From top to bottom, nucleotide diversity pattern by grid cells, nucleotide diversity pattern in continuous interpolation, haplotype diversity by grid cells, and haplotype diversity pattern in continuous interpolation. Details in the supplementary figures 2-9.

ND2 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原东南部、横断山区南部、武陵山区东北部、南方山区、长江下游山区。COI 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原东北部和东南部、云贵高原、秦岭。CR 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原东南部、横断山区南部。

图 2.3 中国四个基因的遗传多样性分布格局（经纬度栅格）

Figure 2.3 Four genes' genetic diversity patterns (grid cells) of China

四列小图从左到右依次是 CYTB, ND2, COI, CR。两行小图，上：核苷酸多样性分布格局，下：单倍型多样性。红色栅格 ($\pi > 0.005$, $Hd > 0.9$)，蓝色栅格 ($\pi \leq 0.005$, $Hd \leq 0.9$)。



From left to right: CYTB, ND2, COI, CR. Top: Nucleotide diversity pattern; bottom: Haplotype diversity pattern. Red cells ($\pi > 0.005$, $Hd > 0.9$), blue cells ($\pi \leq 0.005$, $Hd \leq 0.9$).

2.3.2 梯度变化格局

我们对遗传多样性格局在经度、纬度以及海拔方向的梯度变异进行了两种回归分析：线性回归和局部加权回归。线性回归的结果比较简单，可以反映出遗传多样性的简单变化规律。比如 CYTB、ND2、CR 基因的核苷酸多样性有明显的纬度梯度格局，南高北低。而 COI 基因的核苷酸多样性纬度梯度格局不明显。但是四个基因的单倍型多样性的纬度梯度格局比较一致，都是南高北低的格局。沿

着经度梯度，CYTB、COI、CR 基因的核苷酸多样性都呈现出西高东低的格局。只有 ND2 的核苷酸多样性是西低东高的格局。

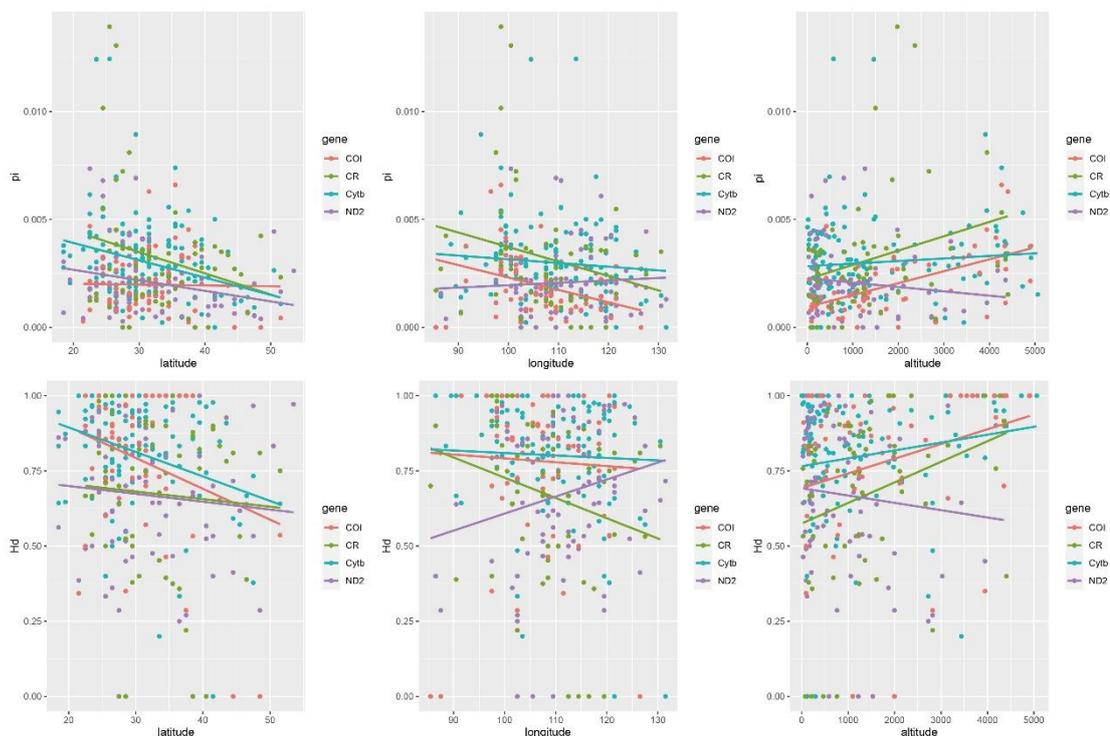


图 2.4 中国雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性沿着纬度、经度、海拔梯度的变化格局（最小二乘法回归）

Figure 2.4 Four mitochondrial genes' genetic diversity variation pattern of passerine birds in China, along latitudinal, longitudinal, and altitudinal gradients (Ordinary least-squares linear regression)

四个基因的单倍型多样性格局与核苷酸多样性格局结果一致，也是 CYTB、COI、CR 三个基因西高东低，ND2 的单倍型多样性西低东高。沿着海拔梯度，CYTB 的核苷酸多样性有一个微弱的沿着海拔升高而升高的格局，但几乎不明显。ND2 基因的核苷酸多样性有沿着海拔升高而降低的格局。而 COI 基因和 CR 基因的核苷酸多样性有明显的随着海拔梯度升高而升高的格局。单倍型多样性沿着海拔梯度的变化格局就比较明显了，其中 CYTB、COI、CR 基因的单倍型多样性都有明显的随着海拔升高而升高的格局，而 ND2 基因的单倍型多样性变化格局与核苷酸多样性变化格局一致，也是随着海拔升高而降低（图 2.4）。

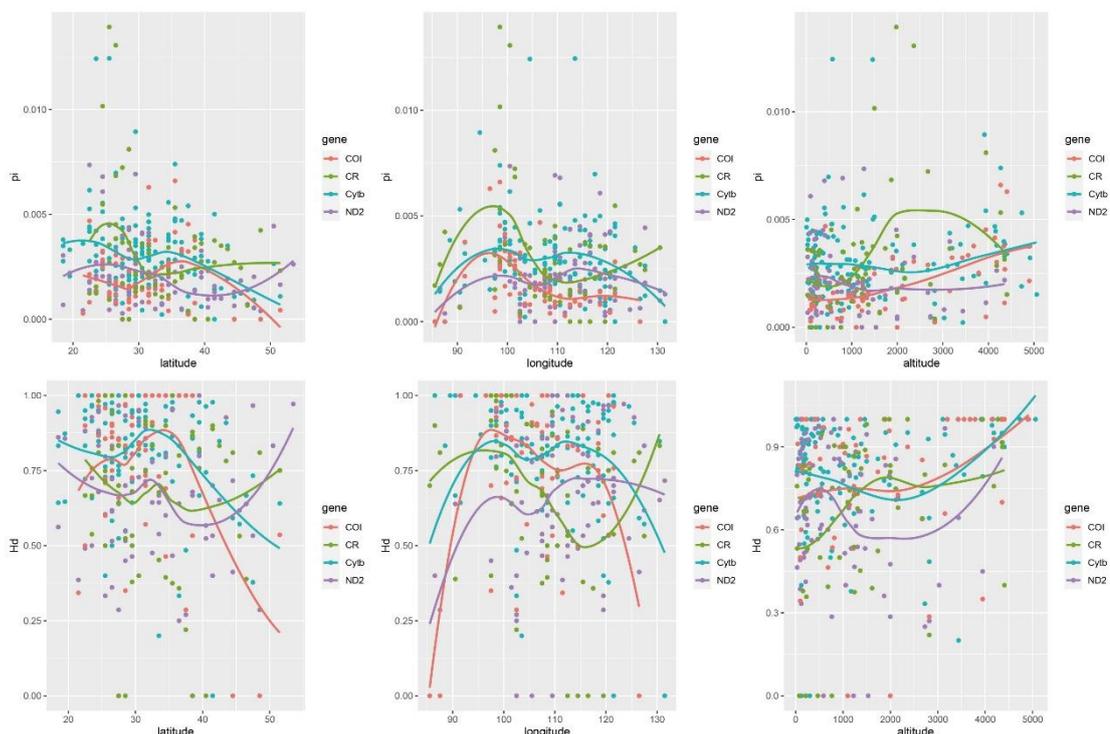


图 2.5 中国雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性沿着纬度、经度、海拔梯度的变化格局（局部加权回归曲线）

Figure 2.5 Four mitochondrial genes' genetic diversity variation pattern of passerine birds in China, along latitudinal, longitudinal, and altitudinal gradients (locally weighted regression, loess)

但是实际的遗传多样性格局可能并非线性变化的，所以我们也采用了局部加权回归模型，来寻找遗传多样性变化的细节。对于核苷酸多样性来说，沿着纬度梯度，存在南高北低的整体格局，但是变化并非单调递减，而是由微弱的递减和递增交替进行。核苷酸多样性沿着纬度梯度的变化格局，四个基因的差别较大。CYTB 基因的变化曲线是升-降-升-降的格局，有两个波峰，分别在 22°N 和 34°N，波谷在 30°N 附近。ND2 的变化曲线是升-降-升的格局，有一个波峰在 25°N 附近，有一个波谷在 40°N 附近。COI 基因的变化曲线是降-升-降的格局，在 28°N 附近有一个波谷，在 36°N 附近有一个波峰。CR 基因的变化曲线是升-降-升格局，在 26°N 附近有一个波峰，在 32°N 附近有一个波谷（图 2.5）。

核苷酸多样性沿着经度梯度的变化格局也是比较复杂,其中CYTB、ND2和COI基因的变化格局一致,从西向东,有着升-降-升-降的格局,三个基因的变化曲线分别存在两个波峰一个波谷,CYTB的波峰在 98°E 和 113°E 附近,波谷在 105°E 附近。ND2的两个波峰在 99°E 和 114°E 附近,波谷在 107°E 附近。COI基因的两个波峰分别在 96°E 和 119°E 附近,波谷在 113°E 附近。CR基因的变化格局是升-降-升,即存在一个波峰一个波谷,波峰在 97°E 附近,波谷在 112°E 附近(图2.5)。

四个基因核苷酸多样性沿着海拔梯度的变化格局也存在差异。其中CYTB基因沿着海拔梯度的升高呈现的是一个降-升的格局,在海拔2500米左右核苷酸多样性较低。ND2基因的变化曲线比较复杂,是升-降-升的格局,在海拔约300米处存在一个小的波峰,在海拔1300米附近存在一个小的波谷。COI基因的变化曲线比较简单,呈现一个沿着海拔梯度单调递增的曲线格局。CR基因的变化格局也比较有意思,呈现降-升-降的格局,在海拔500米处存在一个小的波谷,在海拔2000米到3000米处,存在一个比较大的波峰(图2.5)。

四个基因单倍型多样性的沿着纬度梯度变化曲线也比较复杂。CYTB基因的单倍型多样性变化呈现一个降-升-降的格局,在 28°N 附近存在一个波谷,在 32°N 附近有一个波峰,随着 32°N 一直向北单调递减的趋势比较明显。ND2和CR基因的变化曲线相似,呈现“W”型,即降-升-降-升的格局。ND2的两个波谷在 28°N 和 40°N 附近,波峰在 32°N 附近。CR基因的两个波谷在 30°N 和 38°N 附近,波峰在 34°N 附近。COI的变化曲线比较特殊,基本上呈现一个“M”型的变化趋势,即升-降-升-降的格局,一个小的波峰在 26°N 和一个大的波峰在 34°N 附近,波谷在 28°N 附近(图2.5)。

沿着经度梯度的变化格局,CYTB、ND2和COI三个基因的变化曲线都成仙“M”形,即沿着经度梯度从西向东呈现升-降-升的格局。分别存在两个波峰一个波谷。其中CYTB基因的两个波峰在 98°E 和 112°E 附近,波谷在 105°E 附近。ND2基因的两个波谷在 99°E 和 114°E 附近,波谷在 105° 附近。COI的两个波峰在 97°E 和 106°E 附近,波谷在 110°E 附近。CR基因的变化曲线呈现升-降-升的格局,即在 96°E 附近存在一个波峰,在 115°E 附近存在一个波谷(图2.5)。

单倍型多样性沿着海拔梯度的变化格局, 其中 CYTB 基因呈现一个降-升的格局, 变化曲线在海拔 2100 米左右有一个波谷。ND2 基因的变化曲线呈现升-降-升的格局, 在海拔 500 米左右有一个波峰, 在海拔 1500 米到 2500 米存在一个比较长的波谷期。COI 基因的变化曲线呈现升-降-升的格局, 在海拔 1200 米左右有一个小的波谷, 在海拔 2000 米附近有一个小的波峰。CR 基因的变化曲线也是呈现升-降-升的格局, 在海拔 2000 米左右有一个波峰, 在海拔 2700 米左右有一个波谷 (图 2.5)。

2.3.3 驱动因子分析结果

与 CYTB 基因的核苷酸多样性具有显著相关的因子有 BIO4 (-0.245**), BIO7 (-0.224**), Latitude (-0.247**), 单倍型多样性有显著相关的因子有 altMean (0.188*)。与 ND2 基因的核苷酸多样性具有显著相关的因子有 BIO1 (0.260*), BIO12 (0.289**), NDVI (0.289**), EVI (-0.210*), Latitude (-0.259*)。没有因子与 ND2 基因的单倍型多样性有显著相关性。与 COI 基因的核苷酸多样性有显著相关的因子有 BIO1 (-0.334**), BIO12 (-0.297*), BIO15 (0.289*), altMean (0.534**), NDVI (-0.289*), HII (-0.426**), Longitude (-0.412**)。与 COI 基因的单倍型多样性有显著相关的因子有 BIO1 (-0.282*), altMean (0.386**), HII (-0.371**), Longitude (-0.256*)。与 CR 基因的核苷酸多样性有显著相关的因子有 altMean (0.335*)。与 CR 基因的单倍型多样性有显著相关的因子有 altMean (0.369**), HII (-0.345**), Longitude (-0.329*) (表 2.3)。

最佳解释因子模型筛选结果显示, CYTB 的核苷酸多样性的最佳解释因子有 NDVI 和 latitude, 单倍型多样性的最佳解释因子有 BIO4、altMean、HII、longitude、latitude。ND2 基因的最佳解释因子仅有 NDVI, 单倍型多样性的最佳揭示因子有 BIO12、NDVI、longitude。COI 基因核苷酸多样性的最佳解释因子有 BIO1、BIO4、altRange, 单倍型多样性的最佳解释因子有 BIO1、BIO12、BIO15、altRange、NDVI、Latitude。CR 基因核苷酸多样性的最佳解释因子有 EVI 和 Latitude, 单倍型多样性的最佳解释因子仅有 EVI (表 2.4)。

表 2.3 中国雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性与环境因子的斯皮尔曼相关性

Table 2.3 Spearman correlation of genetic diversity and environmental variables, four mitochondrial genes of passerine birds from China

China	π	Hd
Cytb	BIO4(-0.245**)	altMean(0.188*)
	BIO7(-0.224**)	
	Latitude(-0.247**)	
ND2	BIO1(0.260*)	No significant correlated variables
	BIO12(0.289**)	
	NDVI(0.289**)	
	EVI(-0.210*)	
	Latitude(-0.259*)	
COI	BIO1(-0.334**)	BIO1(-0.282*)
	BIO12(-0.297*)	altMean(0.386**)
	BIO15(0.289*)	HII(-0.371**)
	altMean(0.534**)	Longitude(-0.256*)
	NDVI(-0.289*)	
	HII(-0.426**)	
CR	altMean(0.335*)	altMean(0.369**)
		HII(-0.345**)
		Longitude(-0.329*)

表注: **. P<0.01, 极显著; * P<0.05, 显著。

Table note: **. P<0.01, very significant; * P<0.05, significant.

表 2.4 中国雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性的最佳解释环境因子模型筛选结果

Table 2.4 Model selection results of four mitochondrial genes' genetic diversity of passerine birds from China, the best explanatory environmental variables

China	π	Hd
Cytb	NDVI, latitude	BIO4, altMean, HII, Longitude, Latitude
ND2	NDVI	BIO12, NDVI, Longitude
COI	BIO1, BIO4, altRange	BIO1, BIO12, BIO15, altRange, NDVI, Latitude
CR	EVI, Latitude	EVI

2.4 讨论

中国鸟类物种多样性格局研究发现, 中国的西南部中国雀形目鸟类物种多样性最丰富的地区, 包括东喜马拉雅、横断山区、云南西南部、秦岭南部 (Cai et al., 2021; Wang et al., 2020)。本地区鸟类物种多样性最高的原因可能是极高的植物物种多样性和稳定的冰期-间冰期气候 (为物种提供了很多避难所) (Wang et al., 2020)。Cai 等的研究同时发现了谱系多样性格局的一个分界线, 以萨尔温江-湄公河-珠江为分界线 (Salween - Mekong - Pearl River Divide), 其西南地区具有系统发育分散、进化距离短(MRDs)的高丰富度, 而东北地区 (如横断山脉 - 秦岭以南山地) 具有系统发育集聚进化距离长, 表明无论热带保守性假说或多样化速率假说都无法单独来解析目前多样性格局的形成动因。但是, 分别针对两大丰富度热点地区而言, 热带保守性假说能更好地解释分界线西南热点的形成动因, 而多样化速率假说则能更好地解释分界线东北热点的形成动因 (Cai et al., 2021)。

刘澈等的研究也发现,中国鸟类物种丰富度有一定的维度梯度格局,与鸟类物种丰富度关系最密切的因子有年降水、年均温、EVI等,符合能量相关假说(环境热量假说和生产力假说)(刘澈等,2014)。

对中国脊椎动物遗传多样性分布格局的研究也发现了与物种多样性分布格局类似的结果,即中国的西南部和南部是遗传多样性以及谱系多样性最高的区域。同时也发现了温度和降水相关因子(主要是年均温和年降水)与遗传多样性的正相关作用,以及海拔和人口密度对遗传多样性的消极影响(Hu et al., 2021)。Deng等对中国植物遗传多样性格局的研究也发现,中国植物遗传多样性分布热点区域主要在中国的西南部,包括云南、四川、贵州、重庆等区域;以及青藏高原东北部的青海、甘肃,新疆的阿勒泰山和准格尔盆地等区域(Deng et al., 2019)。

我们的研究结果与已有的对于鸟类物种多样性和脊椎动物遗传多样性的研究结果有较高的一致性,即都发现了中国的西南山区是遗传多样性最高的区域。植物遗传多样性也有这个发现。中国的西南部也正是山脉地区最丰富的区域。全球陆地有35个生物多样性热点,其中山脉地区容纳了一半的生物多样性热点地区,包含了77%的特有植物,43%的脊椎动物和80%的受威胁两栖动物(Marchese, 2015),也由此引起了人们的广泛关注,并发现其在驱动生物多样性形成过程中同时扮演了摇篮、走廊和避难所等多种角色(Perrigo et al., 2020; Rahbek et al., 2019)。山脉的隆起对物种分化具有明显的促进作用,它可能会通过山脉抬升后形成的地形异质性和气候异质性生境而其作用(Hughes and Atchison, 2015)。喜马拉雅山脉阻碍了南北方物种区系成分的交流,而横断山脉则是古北界和中南半岛生物区系的交流通道(Wu et al., 2017)。同时我们也发现这些区域与中国动物地理区划的分界线有比较高的契合度,在动物地理区划分界的地方,生境异质性往往较高(张荣祖, 1999)。高核苷酸多样性和单倍型多样性的栅格多分布在山脉区域,比如西南山地和秦岭等。

这也一定程度上反映了遗传多样性和生境异质性的相关性。在除西南山地以外的其他区域,特别是中国东部和东北部区域,纬度梯度格局明显,呈现出从南向北递减的格局。反映了环境越单一的地区越符合全球化的格局,格局越简单;而环境越复杂的区域,格局越复杂。沿着纬度和经度的梯度变化格局,也一定程

度反映了生境异质性对遗传多样性的影响，几个比较突出的纬度或者经度点，对应的多是山脉所在的位置。

对于驱动因子的研究，我们也发现了有温度、降水、植被指数、海拔等的强烈相关作用。尽管影响遗传多样性的环境变量在四个基因中有所差异，但总体看来，对于核苷酸多样性来说，最主要的影响因子是 BIO1、BIO4、BIO12、NDVI、EVI、Latitude、altMean 等；对于单倍型多样性来说，起主要影响作用的环境变量是 BIO1、BIO12、altMean、HII、Longitude、Latitude。所以并不是单一因子的作用而是多种环境因子包括温度、降水、地形、人类影响等的综合作用。在中国区域范围内上，我们发现遗传多样性的分布热点在西南山地-横断山区与我国雀形目鸟类的物种多样性及谱系多样性热点格局一致，暗示着影响物种多样性格局形成的驱动因子可能也对种群分化与遗传多样性起到影响作用(Cai et al., 2021)。

Cai 等对中国雀形目鸟类物种丰富度、地理分布格局、谱系多样性格局及其环境影响因素、进化历史影响因素等进行了系统的比较分析，并通过路径分析重点验证了热带保守性假说 (tropical conservatism hypothesis) 和多样化速率假说 (diversification rate hypothesis) (Cai et al., 2021)。综上，我们认为中国雀形目鸟类遗传多样性的分布格局，并不能够用单一假说来解释，而是符合生物多样性研究中的能量假说、气候稳定性假说、避难所假说、生境异质性假说。

第3章 西南山地 27 种雀形目鸟类遗传多样性分布格局

3.1 引言

西南山地是全球 35 个生物多样性热点之一，拥有极高的生物多样性（Mittermeier et al., 2011）。西南山地包含了多个山脉或者山系：横断山区、秦岭、大巴山、云贵高原、武陵山区以及青藏高原的东南缘（Wu et al., 2017; Wu et al., 2013; 张荣祖, 1999）。

西南山地是中国鸟类物种多样性最高的区域，分布有 939 种鸟类，约占中国鸟类物种数量的 64%（Wu et al., 2017）。Wu 等对西南山地鸟类多样性分布格局研究发现，广布种鸟类物种丰富度在横断山区南部和云贵高原最高，而特有种鸟类丰富度最高的区域要偏北一些，延伸到四川盆地西部的山区。四川西部的山脉可能是古北界和东洋界物种交流的生物多样性廊道（Wu et al., 2017）。已有研究也发现在横断山区，鸟类物种丰富度在中海拔（800-1800m）最高，这种格局可能与气候以及能量相关因子关系密切（吴永杰 等, 2017; Wu et al., 2013）。Yu 等对青藏高原植物的遗传多样性研究发现，除传统的生物多样性热点区域，青藏高原东南部和横断山区是遗传多样性热点区域以外，在青藏高原腹地的高原面上，有着较低的物种多样性的区域，也存在着遗传多样性的热点区域（Yu et al., 2019）。

我们在第二章内容中对中国的雀形目鸟类遗传多样性分布格局进行了研究，与 Hu 等人的研究结果有一致性，都发现了中国的西南山地是中国鸟类遗传多样性最高的区域。同时我们也检验了遗传多样性格局沿着纬度梯度和海拔梯度的变化格局。那么在西南山地内部，这种格局有没有规律呢。尺度缩小以后，在纬度梯度格局，以及海拔梯度格局等的验证上是不是有差异。对局地尺度（local）的研究，更加能够反映生物多样性热点的生物多样性格局，特别是像西南山地这样地质环境非常复杂的区域，有其特殊性（Lei, 2012）。已有研究对横断山区鸟类物种多样性研究就发现这种特殊性（Wu et al., 2017; Wu et al., 2014; Wu et al., 2013）。那么从遗传多样性的角度，是否能够发现类似的规律，为全面揭示西南山地这个生物多样性热点区域生物多样性如此高的提供证据。

3.2 材料与方法

3.2.1 研究区域

参考已有的研究 (Wu et al., 2017), 将我们的研究区域划定在 20-36° N, 以及 96-112° E 的矩形区域。包括了西南山地的大部分以及周边的区域(图 3.1)。

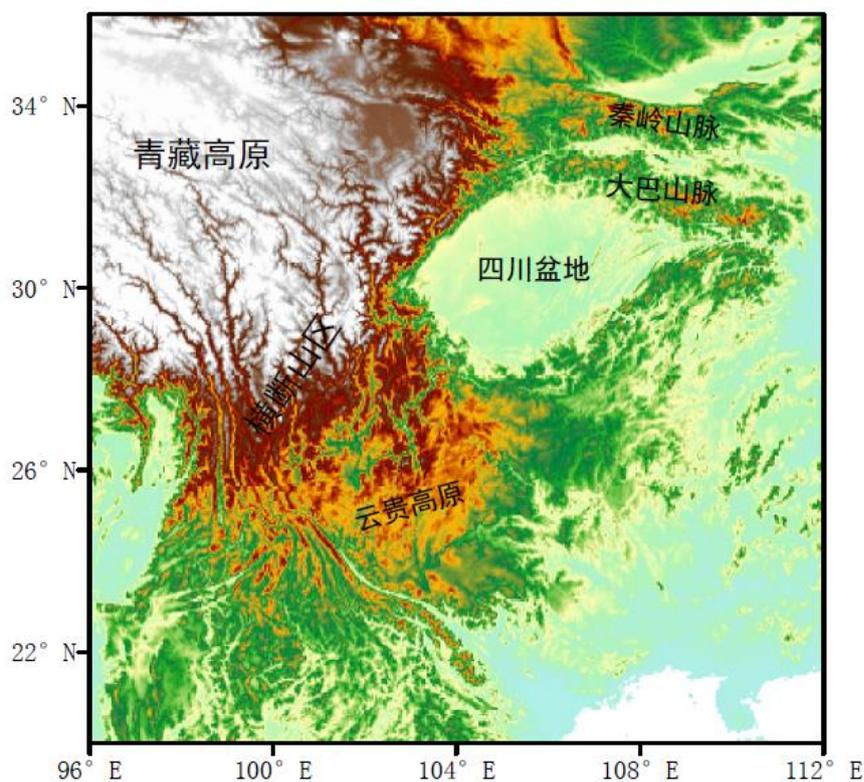


图 3.1 西南山地研究区域

Figure 3.1 Study area of Mountains of Southwest China

3.2.2 数据来源

研究数据主要来自西南山地以及附近区域的鸟类谱系地理学研究, 我们收集了这些已经上传到 GenBank 的 DNA 序列, 并且对 4 个物种在该区域内的地理种群进行了 DNA 提取及扩增测序, 共得到 51 条新序列 (GenBank 序列号: OL906330-OL906380)。我们最终在西南山地共获得了 27 种雀形目鸟类的序列, 其中 CYTB 的数据有 27 种, 150 个采样点, 1156 条序列。其中 ND2 有 14 个物种, 83 个采样点的 665 个个体的序列。COI 有 7 个物种 58 个采样点的 443 个个体序列。Control region 有 7 个物种, 47 个采样点的 345 个个体序列 (表 3.1)。

表 3.1 西南山地雀形目鸟类数据统计

Table 3.1 The stats of samples we used in Mountains of Southwest China

MSC	CYTB	ND2	COI	CR
n sequences	1156	665	443	345
n sp	27	14	7	7
n sites	150	83	58	47
n cells	58	40	35	29

表注: 本研究中每个基因的物种数, 采样点个数, 序列条数, 以及分布点覆盖的地理栅格数。

Table note: The numbers of species, sampling sites, sequences and distributed grid cells of each gene.

3.2.3 组织 DNA 提取及目标基因片段扩增

除了下载网上公共数据库的序列数据之外, 本研究还对 5 个物种 52 个个体进行了 DNA 提取和的目标序列扩增。组织 DNA 提取采用 Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit 试剂盒 (德国 Qiagen 公司), 引物序列参考的是鸟类 CYTB 基因通用引物, L14827/H16065 (Pasquet et al., 2002), 在华大基因合成。测序在华大基因完成。

PCR 步骤, PCR 使用的是全式金 TransStart KD Plus DNA Polymerase 试剂盒, 反应体系为 25 μ L, 包括 1 μ L DNA 溶液做模板, 加入 1 μ L DNA 聚合酶, 正反向引物各 0.5 μ L, 全式金 mix 溶液 12.5 μ L, 灭菌去离子水 9.5 μ L。PCR 反应条件为: 预变性 95 $^{\circ}$ C 5 分钟, 后接 40 个循环 (95 $^{\circ}$ C 40 秒, 45 $^{\circ}$ C 退火 1 分钟, 72 $^{\circ}$ C 2 分钟), 72 $^{\circ}$ C 延伸 6 分钟, 10 $^{\circ}$ C 冷却保存。PCR 产物进行琼脂糖凝胶电泳检测, 检测合格后送往华大基因公司进行纯化和双向测序。

测序获得的原始序列使用 DNASTar Lasergene 7.1 SeqMan (Burland, 2000) 进行测序峰图的检查和拼接。拼接完成后导出为 fast 文件存储, 与从 GenBank 中下载的数据整理在一个 fast 文件中, 在 Mega 软件中使用 muscle 方法进行比对, 并且保存后用于后续计算遗传多样性。

3.2.4 遗传多样性值计算

我们使用 Mega 6.0 (Tamura et al., 2013) 分别对四个基因的序列进行了比对。我们对于每一条序列根据其原始采集信息进行了经纬度信息核验, 以保证每条数据都具有准备的地理位置信息, 以备后续分析。对于一个采样点的同一个物种的种群, 我们用 DNASP 5.10 (Librado and Rozas, 2009) 计算了核苷酸多样性 (nucleotide diversity, 缩写为 π) 和单倍型多样性 (haplotype diversity, 缩写为 Hd)。在计算过程中, 我们排除了采样点种群中小于 3 个的个体, 以满足 DNASP 对最小采样点种群的要求。

3.2.5 分布格局分析

我们将研究区域按照 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 的栅格进行划分, 基于已经获得的采样点的核苷酸多样性和单倍型多样性的值, 我们在 ArcGIS10.0 (ESRI, Redlands, CA, USA) 中计算每一个栅格内的均值。举例来说, 如果一个栅格内存在两个或者两个以上的采样点种群, 我们计算这些采样点的 π 和 Hd 的均值, 从而获得每一个栅格唯一的 π 和 Hd 值。同时由于我们的数据分布不连续, 我们采用克里金插值法 (Kriging Method) (Oliver and Webster, 1990), 将这些栅格数据的值进行插值化处理, 从而得到一个连续分布的遗传多样性分布格局。分析是在 ArcGIS 软件中的中完成, 详细步骤如下: ArcToolbox \rightarrow Spatial analyst Tools \rightarrow Interpolation \rightarrow Kriging。

3.2.6 环境变量提取

为了探讨遗传多样性和环境变量之间的关系, 我们从 WorldClim 数据库 (<http://www.worldclim.org/>) 中下载了 19 个气候因子和海拔的图层, 从中国科学院计算机网络信息中心的地理空间数据云数据库 (<http://www.gscloud.cn>) 中下载了植被指数图层, 包括植被均一化指数 NDVI (normalized difference vegetation index) 和增强型植被指数 EVI (enhanced vegetation index)。人类干扰指数从 Socioeconomic Data and Applications Center (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/wildareas/>) 下载得到。最后将经度和纬度也作为环境变量, 共计得到 25 个环境变量用于后续分析。我们分别用采样点和 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 度的经纬度栅格分别提取所对应的环境变量均值进行分析。其中 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 栅格数

据提取了每一个栅格的海拔变幅 (altitude range, 缩写为 altRange) 代表反映环境异质性的一个变量。从而在后续的栅格数据的分析中包括了 26 个环境因子(见附表 1)。

3.2.7 相关性因子分析

由于环境因子之间的相关作用, 如果对所有因子进行相关性分析和最佳模型选择的话, 会非常混乱。不利于找到影响遗传多样性的关键因子。所以我们进一步对这 26 个因子进行了筛选。首先对因子数据进行 Pearson 相关性分析, 当两个因子之间的 Pearson 指数大于 0.8 时, 我们认为其有强烈的相关性, 并且参考已有的研究(Wu et al., 2013; Fan et al., 2019; Cai et al., 2021), 保留了年均温(BIO1)、年降水 (BIO12) 等这些在生物多样性研究中较常用的环境因子。Spearman 相关性分析用来检测遗传多样性与环境变量之间的相关关系, 分析在 SPSS 18.0 (SPSS, IL, USA) 中完成。最终我们筛选出了如下 12 个因子进行后续分析。

为了避免空间自相关性对相关环境变量的影响, 我们进一步在 SAM4.0 中对数据进行了相关性分析, 并且在考虑空间自相关作用的影响下进行了最佳解释变量模型筛选, 以期筛选出能够解释遗传多样性分布格局的最佳因子组合。

为了探究遗传多样性的地理变化格局, 我们对核苷酸多样性和单倍型多样性在纬度、经度、海拔进行了回归分析, 包括局部加权回归 (locally weighted regression (LOESS)) 和最小二乘法回归 (Ordinary least-squares (OLS) linear regression)。回归分析在 R 包 ggplot2 (Wickham, 2016) 中完成并且进行了分析结果可视化。

3.3 结果

我们分别得到了四个线粒体基因的核苷酸多样性与单倍型多样性的分布格局 (图 3.2), 包括栅格的分布格局和插值化的连续分布格局结果, 同时为了更好地识别出遗传多样性热点区域, 我们将高核苷酸多样性 ($\pi \geq 0.005$) 和高单倍型多样性 ($Hd \geq 0.9$) 的栅格标记为红色, 其他栅格标记为蓝色 (图 3.3)。在谱系地理学或者种群遗传学研究中, 种群的核苷酸多样性大于 0.005 就被认为是具有较高的进化潜力, 单倍型多样性大于 0.9, 就说明种群的分化潜力较高。

3.3.1 遗传多样性分布格局

四个基因的核苷酸多样性分布格局差异较大。CYTB 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在青藏高原东部、秦岭、云南南部以及广东。ND2 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在云南南部、武陵山以及南方丘陵山区。COI 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在青藏高原东部。CR 基因的核苷酸多样性热点区域主要分布在青藏高原东部、东南部以及横断山区南部。

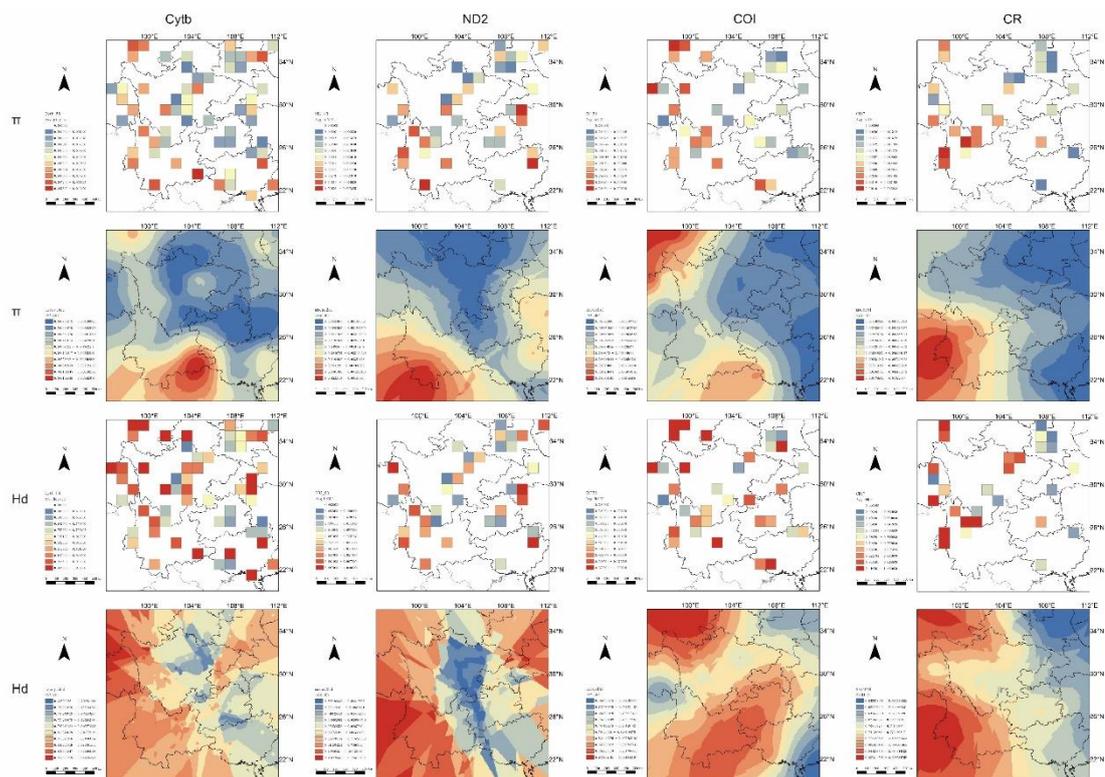


图 3.2 四个基因的遗传多样性分布格局

Figure 3.2 Four genes' genetic diversity patterns

从左到右依次是 CYTB, ND2, COI, CR。从上到下依次是 核苷酸多样性分布格局（栅格结果），核苷酸多样性分布格局（连续插值结果），单倍型多样性分布格局（栅格结果），单倍型多样性格局（连续插值结果）。细节见附图 10-17。

From left to right, CYTB, ND2, COI, CR. From top to bottom, nucleotide diversity pattern by grid cells, nucleotide diversity pattern by continuous interpolation, haplotype diversity by grid cells, haplotype diversity pattern by continuous interpolation. Details in supplementary figures 10-17.

四个基因的单倍型多样性热点区域明显要比核苷酸多样性热点区域要多，且分布更加广。CYTB 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原（包括高

原面和边缘地区广泛分布)、横断山区(包括三江并流区和四川盆地西缘山区)、秦岭、武陵山、中国南方山区。ND2 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原东南部、横断山区南部、武陵山区。COI 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原东北部和东南部、云贵高原、秦岭。CR 基因的单倍型多样性热点区域主要分布在青藏高原东南部、横断山区南部。

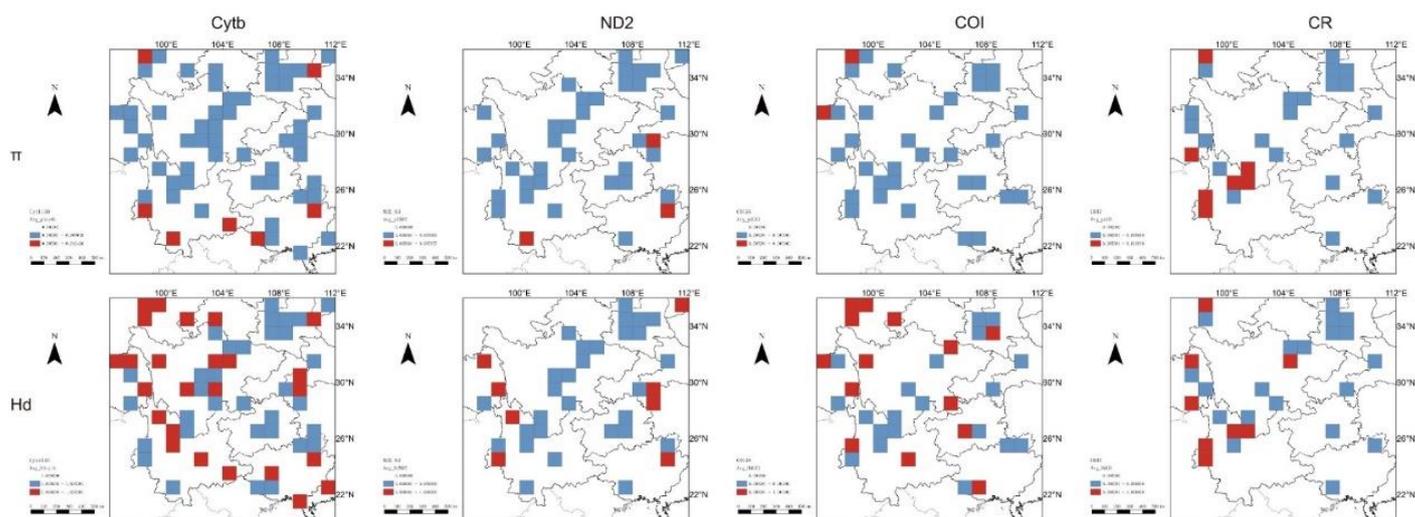


图 3.3 西南山地四个基因的遗传多样性分布格局(经纬度栅格)

Figure 3.3 Four genes' genetic diversity patterns (grid cells) of Mountains of Southwest

China

四列小图从左到右依次是 CYTB, ND2, COI, CR。 两行小图, 上: 核苷酸多样性分布格局, 下: 单倍型多样性。红色栅格 ($\pi > 0.005$, $Hd > 0.9$), 蓝色栅格 ($\pi \leq 0.005$, $Hd \leq 0.9$)。

From left to right: CYTB, ND2, COI, CR. Top: Nucleotide diversity pattern; bottom: Haplotype diversity pattern.

3.3.2 梯度变化格局

我们对遗传多样性格局在经度、纬度以及海拔方向的梯度变异进行了两种回归分析: 线性回归和局部加权回归。线性回归的结果比较简单, 可以反映出遗传多样性的简单变化规律。比如 CYTB、ND2、CR 基因的核苷酸多样性有明显的纬度梯度格局, 南高北低。而 COI 基因的核苷酸多样性随着纬度的升高, 由南向北有上升的趋势。四个基因的单倍型多样性的纬度梯度格局差异也较大, CYTB 和 ND2 基因的单倍型多样性沿着纬度梯度没有明显的格局, 而 COI 基因的单倍

型多样性沿着纬度梯度的升高有比较明显的上升格局，CR 基因的单倍型多样性沿着纬度梯度的升高有明显的南高北低格局。沿着经度梯度，四个基因的核苷酸多样性都呈现出西高东低的格局。四个基因的单倍型多样性格局与核苷酸多样性格局结果一致，也都是呈现西高东低的格局。沿着海拔梯度，CYTB 的核苷酸多样性有一个微弱的沿着海拔升高而升高的格局，但几乎不明显。ND2 基因的核苷酸多样性沿着海拔梯度有一个微弱的降低的格局。而 COI 基因和 CR 基因的核苷酸多样性有明显的随着海拔梯度升高而升高的格局。单倍型多样性沿着海拔梯度的变化格局就比较明显了，四个基因的单倍型多样性都有明显的随着海拔升高而升高的格局（图 3.4）。

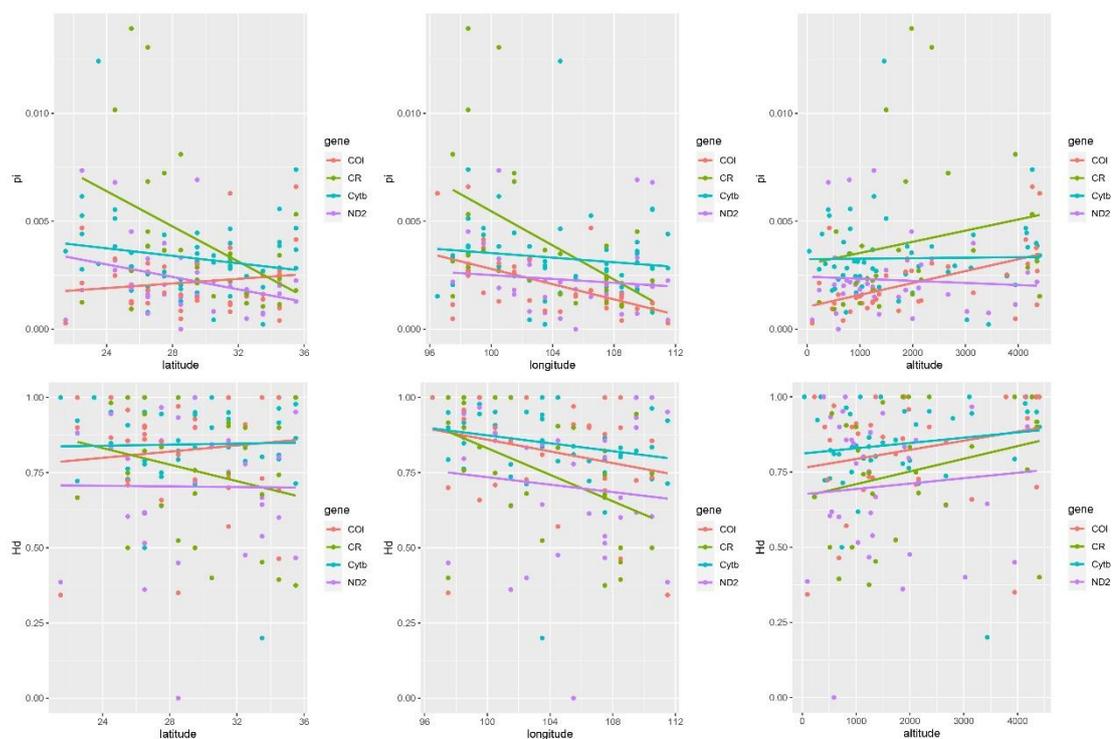


图 3.4 西南山地雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性沿着纬度、经度、海拔梯度的变化格局（最小二乘法回归）

Figure 3.4 Four mitochondrial genes' genetic diversity variation pattern of passerine birds in Mountains of Southwest China, along latitudinal, longitudinal, altitudinal gradients (Ordinary least-squares linear regression)

但是实际的遗传多样性格局可能并非线性变化的，所以我们也采用了局部加权回归模型，来寻找遗传多样性变化的细节。对于核苷酸多样性来说，沿着纬度梯度，存在南高北低的整体格局，但是变化并非单调递减，而是由微弱的递减和递增交替进行。核苷酸多样性沿着纬度梯度的变化格局，四个基因的差别较大。

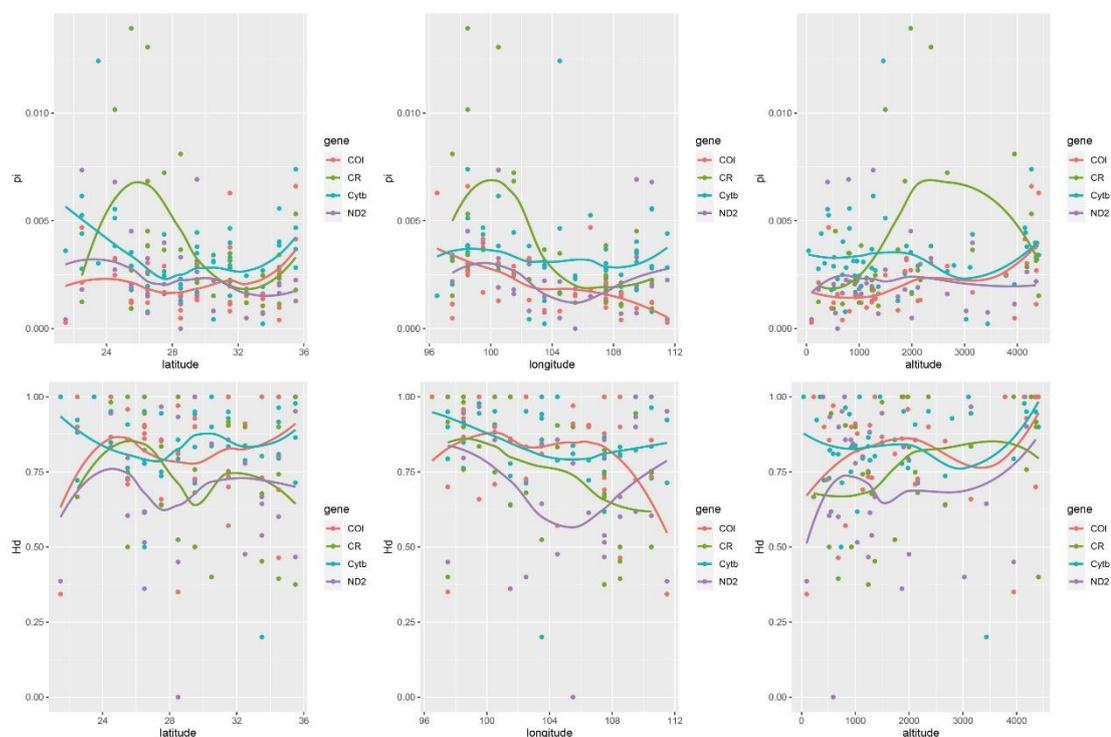


图 3.5 西南山地雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性沿着纬度、经度、海拔梯度的变化格局（局部加权回归曲线）

Figure 3.5 Four mitochondrial genes' genetic diversity variation pattern of passerine birds in Mountains of Southwest China, along latitudinal, longitudinal, altitudinal gradients (locally weighted regression, loess)

CYTB 基因的变化曲线是降-升-降-升的格局，有两个波谷，分别在 27.5°N 和 32.5°N 附近，波峰在 30°N 附近。ND2 的变化曲线是升-降-升-降-升的格局，两个波峰分别在 22°N 和 30°N 附近，两个波谷分别在 27.5°N 和 34°N 附近。COI 基因的变化曲线是升-降-升-降-升的格局，两个波峰分别在 24°N 和 31.5°N 附近，两个波谷分别在 28°N 和 31.5°N 附近。CR 基因的变化曲线是升-降-升格局，在 26°N 附近有一个波峰，在 33°N 附近有一个波谷（图 3.5）。

核苷酸多样性沿着经度梯度的变化格局也是比较复杂, 其中 CYTB 基因的核苷酸多样性沿着经度梯度有微弱的升-降-升-降-升格局, 在 99° E 和 106° E 附近分别有一个波峰, 在 102.5° E 和 108.5° E 附近分别有一个波谷。ND2 基因的核苷酸多样性沿着经度梯度的格局是升-降-升-降的格局, 在 99.5° E 处有一个波峰, 在 105.5° E 处有一个波谷。COI 基因的核苷酸多样性沿着经度梯度自西向东基本呈现一个单调递减的格局。CR 基因的核苷酸多样性沿着经度梯度自西向东, 呈现升-降-升的格局, 在 101° E 附近有一个大的波峰, 在 106° - 108° E 之间是一个比较长的波谷 (图 3.5)。

四个基因核苷酸多样性沿着海拔梯度的变化格局也存在差异。其中 CYTB 基因沿着海拔梯度的升高呈现的是一个降-升-降-升的格局, 在海拔 500 米和 3000 米左右分别存在一个波谷。ND2 基因的变化曲线比较复杂, 是升-降-升-降的格局, 在海拔约 700 米和 2000 米处分别存在一个波峰, 在海拔 1500 米处存在一个小的波谷。COI 基因的变化曲线呈现降-升-降-升的格局, 总体上是沿着海拔梯度螺旋上升的格局。CR 基因的变化格局也比较有意思, 呈现降-升-降的格局, 在海拔 500 米处存在一个小的波谷, 在海拔 2000 米到 3000 米处, 存在一个比较大的波峰, 然后随着海拔的升高核苷酸多样性降低 (图 3.5)。

四个基因单倍型多样性的沿着纬度梯度的变化曲线也比较复杂。CYTB 基因的单倍型多样性变化呈现一个降-升-降-升的格局, 在 27.5° N 和 33° N 附近分别存在一个波谷, 在 30.5° N 附近有一个波峰。ND2 和 CR 基因的变化曲线相似, 呈现“M”型, 即升-降-升-降的格局。ND2 基因单倍型多样性沿着纬度梯度变化曲线的两个波谷分别在 25° N 和 32° N 附近, 波谷在 27.5° N 附近。CR 基因单倍型多样性的两个波峰在 26° N 和 32° N 附近, 波谷在 29.5° N 附近。COI 基因的变化曲线比较复杂, 呈现升-降-升-降-升的格局, 一个小的波峰在 26° N 和一个大的波峰在 34° N 附近, 波谷在 28° N 附近 (图 3.5)。

沿着经度梯度, CYTB 和 ND2 基因的单倍型多样性自西向东都呈现降-升的格局, CYTB 基因在 106° E 附近有一个波谷, ND2 基因在 105.5° 附近有一个波谷。COI 基因的变化曲线自西向东呈现升-降-升-降的格局, 在 101° E 和 106° E 附近存分别存在一个波峰, 在 103° E 附近存在一个波谷。CR 基因的变化曲线

呈现升降得格局，尽在 99° E 附近有一个小的波峰，然后就一直螺旋下降（图 3.5）。

单倍型多样性沿着海拔梯度的变化也比较复杂，其中 CYTB 基因呈现一个降-升-降-升的格局，变化曲线分别在海拔 1000 米和 3000 米左右有一个波谷，在海拔 2000 米左右有一个波峰。ND2 基因的变化曲线呈现升-降-升-降-升的格局，在海拔 800 米和 2000 米左右分别有一个波峰，在海拔 1600 米到 2700 米左右分别存在一个波谷。COI 基因的变化曲线呈现升-降-升的格局，在海拔 2000 米左右有一个波峰，在海拔 3400 米附近有一个波谷。CR 基因的变化曲线呈现降-升-降的格局，在海拔 800 米左右有一个小的波谷，在海拔 3500 米左右有一个波峰（图 3.5）。

3.3.3 驱动因子分析结果

在西南山地，与 CYTB 基因的核苷酸多样性和单倍型多样性具有显著相关的因子相同，都只有 BIO15（相关系数分别是 0.279*和 0.271*）。没有因子与 ND2 基因的核苷酸多样性或者单倍型多样性有显著相关性。与 COI 基因的核苷酸多样性有显著相关的因子有 BIO15 (0.453**)、altMean (0.498**)、NDVI (-0.366*)、HII (-0.422*)、Longitude (-0.509**)。与 COI 基因的单倍型多样性有显著相关的因子仅有 HII (-0.335*)。与 CR 基因的核苷酸多样性有显著相关的因子有 BIO4(-0.548**)、BIO7(-0.454*)、BIO15(0.369*)、altMean(0.394*)、HII(-0.393*)、Longitude(-0.547**)。与 CR 基因的单倍型多样性有显著相关的因子有 BIO4(-0.424*)、HII(-0.405*)、Longitude(-0.515**)（表 3.2）。

最佳解释因子模型筛选结果显示，CYTB 的核苷酸多样性的最佳解释因子有 NDVI、HII 和 Longitude，单倍型多样性的最佳解释因子有 BIO15 和 altRange。ND2 基因的最佳解释因子仅有 EVI，单倍型多样性的最佳解释因子仅有 BIO15。COI 基因核苷酸多样性的最佳解释因子有 BIO4、NDVI 和 Longitude，单倍型多样性的最佳解释因子有 BIO12、altMean、altRange 和 EVI。CR 基因核苷酸多样性的最佳解释因子有 BIO1、BIO4、altMean。单倍型多样性的最佳解释因子有 EVI 和 Longitude（表 3.3）。

表 3.2 西南山地雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性与环境因子的斯皮尔曼相关性。

Table 3.2 Spearman correlation of genetic diversity and environmental variables, four mitochondrial genes of passerine birds from Mountains of Southwest China.

MSC	π	Hd
CYTB	BIO15(0.279*)	BIO15(0.271*)
ND2	No significant correlated variables	No significant correlated variables
COI	BIO15(0.453**) altMean(0.498**) NDVI(-0.366*) HII(-0.422*) Longitude(-0.509**)	HII(-0.335*)
CR	BIO4(-0.548**) BIO7(-0.454*) BIO15(0.369*) altMean(0.394*) HII(-0.393*) Longitude(-0.547**) Latitude(-0.382*)	BIO4(-0.424*) HII(-0.405*) Longitude(-0.515**)

表注: **. $P < 0.01$, 极显著; * $P < 0.05$, 显著。

Table note: **. $P < 0.01$, very significant; * $P < 0.05$, significant.

3.4 讨论

Wu 等对西南山地鸟类的物种多样性格局研究发现, 广布种鸟类物种丰富度在横断山区南部和云贵高原最高, 而特有种鸟类丰富度最高的区域要偏北一些, 延伸到四川盆地西部的山区。四川西部的山脉可能是古北界和东洋界物种交流的

生物多样性廊道 (Wu et al., 2017)。已有研究也发现在横断山区, 鸟类物种丰富度在中海拔 (800-1800 m) 最高, 这种格局可能与气候以及能量相关因子关系密切 (吴永杰 等, 2017; Wu et al., 2013)。

表 3.3 西南山地中国雀形目鸟类四个线粒体基因遗传多样性的最佳解释环境因子模型筛选结果。

Table 3.3 Model selection results of four mitochondrial genes' genetic diversity of passerine birds from Mountains of Southwest China, the best explanatory environmental variables.

MSC	π	Hd
CYTB	NDVI, HII, Longitude	BIO15, altRange
ND2	EVI	BIO15
COI	BIO4, NDVI, Longitude	BIO12, altMean, altRange, EVI
CR	BIO1, BIO4, altMean, HII	EVI, Longitude

西南山地复杂的地质地貌也孕育了很多个动物类群, 是物种的分化和起源中心 (Xing and Ree, 2017; Lei et al., 2015)。包括鸟类、兽类、两栖爬行类等多种动物类群, 在这个区域发生了分化 (Wan et al., 2021)。大江大河形成了多个种群或者物种分化界限, 例如大雪山脉、三江并流区、湄公河-萨尔温江等典型分界线 (Cai et al., 2021; Zhao et al., 2019; Zhang et al., 2017; Wang et al., 2013)。正是由于西南山地这种复杂的地形地貌, 为很多生物在冰期或者间冰期提供了避难所, 在进化历史上具有重要的保护作用 (He and Jiang, 2014)。

西南山地雀形目鸟类的核苷酸多样性分布热点区域主要在横断山区南部、云南南部和青藏高原东缘。这与 Wu 等对西南山地鸟类物种丰富度格局研究的结果有相同之处 (Wu et al., 2017)。但是单倍型多样性的热点区域就要比核苷酸多样性大的多, 几乎广泛分布在横断山区、青藏高原等区域。单倍型多样性反映了物种进化的潜力, 西南山地作为物种的分化中心以及避难地, 为高的单倍型多样性提供了温床 (Lei et al., 2015)。将遗传多样性栅格分布进行二值化处理之后 (图

3.3), 我们发现 CYTB 高核苷酸多样性的栅格 7 个中有 5 个都分布在华南动物地理亚区, 这种遗传多样性的特点可能与动物地理区划有一定的相关性。

Yu 等对青藏高原植物的遗传多样性研究发现, 除传统的生物多样性热点区域, 青藏高原东南部和横断山区是遗传多样性热点区域以外, 在青藏高原腹地的高原面上, 有着较低的物种多样性的区域, 也存在着遗传多样性的热点区域 (Yu et al., 2019)。我们的研究也支持 Yu 的推论, 即除了传统的生物多样性热点区域拥有较高的遗传多样性 (主要是核苷酸多样性) 外, 在物种多样性相对较低的高原地区, 也存在着较高的遗传多样性区域 (在我们的结果中主要是单倍型多样性)。

我们在第二章中探讨了遗传多样性的纬度梯度、经度梯度和海拔梯度格局。就发现了比较明显的梯度格局。当我们的研究区域进一步缩小, 集中到西南山地这个多山区域以后, 发现纬度梯度格局要变弱了许多。在西南山地, 核苷酸多样性沿着纬度梯度的格局与中国部分相比变化不大, 但是单倍型多样性的纬度梯度格局明显要减弱了许多。核苷酸多样性和单倍型多样性沿着经度梯度的格局依然比较明显, 有明显的西低东高的格局。可能这跟西南山地复杂的地形有关。核苷酸多样性和单倍型多样性沿着海拔梯度的格局依然比较明显, 有随着海拔升高而升高的格局。

对于驱动因子的研究, 我们也发现了有温度、降水、植被指数、海拔等的强烈相关作用。尽管影响遗传多样性的环境变量在四个基因中有所差异, 但总体看来, 对于核苷酸多样性来说, 最主要的影响因子是 BIO4、BIO15、NDVI、Longitude、HII 等; 对于单倍型多样性来说, 起主要影响作用的环境变量是 BIO15、HII、altRange、Longitude。所以并不是单一因子的作用而是多种环境因子包括温度、降水、地形等等的综合作用。

西南山地雀形目鸟类遗传多样性的分布格局, 并不能够用单一假说来解释, 而是符合生物多样性研究中的能量假说、气候稳定性假说、避难地假说、生境异质性假说。

第4章 结论与展望

4.1 结论

本研究通过对多个物种的大量遗传序列整合分析,发现中国的雀形目鸟类遗传多样性分布格局与已有的物种丰富度格局研究有比较高的一致性,即在生物多样性热点区域,有较高的遗传多样性。例如中国的西南山地区域,主要包括横断山区、青藏高原东南部、云南南部等区域。核苷酸多样性和单倍型多样性的分布格局有一定的差异,所以在讨论遗传多样性分布格局时,有必要考虑这两个指标。遗传多样性在纬度、经度、海拔梯度上,都有比较明显的格局。与大尺度的研究相契合,但在如西南山地这样的小的地理尺度上,这种纬度梯度格局变得没那么明显了。所以在研究遗传多样性热点分布格局时,也应考虑像西南山地这样的生物多样性热点区域的特殊性 (Lei, 2012)。

遗传多样性格局的影响因子,在核苷酸多样性和单倍型多样性之间存在差异,在研究尺度上(中国/西南山地)也存在着差异。在核苷酸多样性和单倍型多样性上的影响因子都包括温度和降水相关,但是影响核苷酸多样性的关键因子还有植被指数,而影响单倍型多样性的有海拔变幅等因子。中国和西南山地的影响因子也有不同的部分,比如说中国的主要影响因子包含了纬度和海拔,而西南山地的关键影响因子则包含了海拔变幅。但不论是中国还是西南山地,核苷酸多样性抑或是单倍型多样性的影响因子,都包含多种相同类型的环境变量,例如温度、降水、植被、地形、人类影响等相关因子。这与前人对于物种多样性格局和遗传多样性格局研究的发现有一致性,对于中国雀形目鸟类和西南山地鸟类物种多样性的研究也都发现温度、降水等的综合影响 (Cai et al., 2021; Wu et al., 2017)。对其他脊椎动物遗传多样性的分布格局也发现了温度、降水、海拔、人类干扰等因子的综合影响作用 (Hu et al., 2021)。

中国地域辽阔,具有复杂的地理环境,特别是在像西南山地这样复杂的区域,纬度梯度或经度梯度假说不能够很好地解释这种格局,反而是海拔或者海拔变幅等等这些代表了环境异质性的因子,具有更强的解释力,从而支持生境异质性假

说, 该假说更能够解释遗传多样性的分布格局。在除西南山地以外的区域, 特别是中国东部和东北部区域, 纬度梯度格局明显, 呈现从南向北递减的格局, 反映了环境越单一的地区越符合全球化的格局, 格局越简单; 而环境越复杂的区域, 格局越复杂。我们的研究也发现影响遗传多样性分布格局的环境因子与影响物种多样性的环境因子有相似的情形, 并非单一因子影响, 而是受到多因子的综合影响, 包括降水、植被、人类影响以及地理环境等等, 综合影响了遗传多样性和物种多样性的分布格局。

综上所述, 多种因子共同作用了遗传多样性格局的形成, 与遗传多样性分布格局相关性较高的因子有温度、降水、海拔、植被。这些因子分别对应了能量假说、水分假说、生产力假说、避难地假说和生境异质性假说。可见, 没有哪一种假说占据主导作用, 而需要多因子综合分析的科学解释。

4.2 展望

我们的研究数据点虽然已经是同类研究中分布点最密集以及最详实的, 但客观来说, 样点覆盖栅格的还远远不够。我们得到的遗传多样性分布格局可能与鸟类的实际遗传多样性分布格局有一定误差, 特别是我们的数据只包含了 33 种雀形目鸟类, 而本地区有 900 多种鸟类。未来我们会收集到更多的鸟类物种, 以及随着调查点的增加, 得到更多覆盖点的数据。我们可以更新这些阶段性的研究成果, 从而得出更接近于真实的鸟类遗传多样性分布格局。

我们对于中国雀形目鸟类遗传多样性的研究结果与物种丰富度格局有较高的一致性, 比如核苷酸多样格局南高北低, 热点区在横断山南部区域。但是沿着四川盆地西部却没有明显的如物种丰富度那样的廊道效应。但是发现了秦岭地区有核苷酸多样性高的栅格, 也许是因为我们的采样密度依然不够, 没有完全覆盖整个四川盆地以及北部的岷山区域, 后续研究中我们希望引入更多的线粒体基因片段的数据, 或将这些数据整合在一起, 相信能够更好地反应本地区的遗传多样性分布格局。

同时对于鸟类几个比较大的类群，例如雀形目鸟类与鸡形目鸟类等的对比，或者是鸟类与其他脊椎动物类群之的对比，遗传多样性分布格局及成因有无共同点，以期从遗传多样性分布格局的角度，为中国生物多样性保护提出建议。

我们的研究中虽然也对遗传多样性与物种多样性分布格局做了对比，但只是停留在研究结果的对比上。在分析过程中没有将同一物种或者同一栅格内的遗传多样性以及物种多样性指数进行对比分析，未来我们会将这两个数据集进行收集整理标准化，从而进行标准化分析，以探讨这两者之间的内在联系。也会引入谱系多样性（*phylogenetic diversity*）的指标，进行综合分析。

在驱动因子分析时，我们进行了相关性分析和最佳解释因子模型筛选，得到的是直观的因子结果。对于不同因子所代表的驱动力，以及不同因子对应的假说，我们仍需要进行比如结构方程模型或者 *path analysis* 等的分析将其结果可视化标准化，从而更加准确的解释遗传多样性格局背后的驱动机制。

参考文献

- 刘澈, 郑成洋, 张腾, 曾发旭, 王逸然. 中国鸟类物种丰富度的地理格局及其与环境因子的关系 [J]. 北京大学学报: 自然科学版, 2014, 50(3): 429-438.
- 平晓鸽, 魏辅文. 为什么要保护生物多样性? [J]. 环境教育, 2021, 6): 2.
- 吴永杰, 雷富民, 冉江洪, 何兴成, Dubay SG, Reeve AH, Alstrom P, 周华明, 和梅香, 雍凡. 贡嘎山东坡的鸟类多样性和区系 [J]. 四川动物, 2017, 36(6): 15.
- 张荣祖. 中国动物地理区划 [M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录 [M]. 北京: 科学出版社, 2017.
- Adams RI, Hadly EA. Genetic diversity within vertebrate species is greater at lower latitudes [J]. *Evolutionary Ecology*, 2013, 27(1): 133-143.
- Almeida-Rocha JM, Soares L, Andrade ER, Gaiotto FA, Cazetta E. The impact of anthropogenic disturbances on the genetic diversity of terrestrial species: A global meta-analysis [J]. *Mol Ecol*, 2020, 29(24): 4812-4822.
- Blanchet S, Prunier JG, De Kort H. Time to Go Bigger: Emerging Patterns in Macrogenetics [J]. *Trends in Genetics*, 2017, 33(9): 579-580.
- Burland TG. DNASTAR's Lasergene sequence analysis software [M]//Misener S, Krawetz S A. *Methods in Molecular Biology*. Totowa, NJ; Humana Press. 2000: 71-91.
- Cai TL, Fjeldsa J, Wu YJ, Shao SM, Chen YH, Quan Q, Li XH, Song G, Qu YH, Qiao GX, Lei FM. What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? [J]. *Journal of Biogeography*, 2018, 45(3): 640-651.
- Cai TL, Quan Q, Song G, Wu Y, J., Wen ZX, Zhang CL, Qu YH, Qiao GX, Lei FM. Ecological and evolutionary constraints on regional avifauna of passerines in China [J]. *Current Zoology*, 2021, 67(4): 431-440.
- Cai TL, Shao SM, Kennedy JD, Alstrom P, Moyle RG, Qu YH, Lei FM, Fjelds J. The role of evolutionary time, diversification rates and dispersal in determining the global diversity of a large radiation of passerine birds [J]. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(7): 1612-1625.

- Cheng YL, Miller MJ, Zhang DZ, Xiong Y, Hao Y, Jia CX, Cai TL, Li SH, Johansson US, Liu Y, Chang YB, Song G, Qu YH, Lei FM. Parallel genomic responses to historical climate change and high elevation in East Asian songbirds [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, 118(50): e2023918118.
- Coates DJ, Byrne M, Moritz C. Genetic Diversity and Conservation Units: Dealing With the Species-Population Continuum in the Age of Genomics [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2018, 6(1-13).
- Coblentz DD, Riitters KH. Topographic controls on the regional-scale biodiversity of the southwestern USA [J]. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(7): 1125-1138.
- De Kort H, Prunier JG, Ducatez S, Honnay O, Baguette M, Stevens VM, Blanchet S. Life history, climate and biogeography interactively affect worldwide genetic diversity of plant and animal populations [J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 516.
- Deng T, Abbott RJ, Li WQ, Sun H, Volis S. Genetic diversity hotspots and refugia identified by mapping multi-plant species haplotype diversity in China [J]. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2019,
- Ellegren H, Galtier N. Determinants of genetic diversity [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17(7): 422-433.
- Fan LQ, Cai TL, Xiong Y, Song G, Lei FM. Bergmann's rule and Allen's rule in two passerine birds in China [J]. *Avian Research*, 2019, 10(1): 34.
- Fischer RA. *The Genetical Theory of Natural Selection* [M]. Oxford University Press, 1930.
- Fjeldså J, Bowie RC, Rahbek C. The role of mountain ranges in the diversification of birds [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43(249-265).
- Gaitan-Espitia JD, Hobday AJ. Evolutionary principles and genetic considerations for guiding conservation interventions under climate change [J]. *Globale Change Biology*, 2021, 27(3): 475-488.
- Gratton P, Marta S, Bocksberger G, Winter M, Keil P, Trucchi E, Kuhl H. Which Latitudinal Gradients for Genetic Diversity? [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2017, 32(10): 724-726.
- Haffer J. Speciation in amazonian forest birds [J]. *Science*, 1969, 165(3889): 131-137.

- Hawkins, BA. Ecology's oldest pattern? [J]. *Trend Ecol Evolut*, 2001,
- He K, Jiang XL. Sky islands of southwest China. I: an overview of phylogeographic patterns [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(7): 585-597.
- Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages [J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 907-913.
- Heywood VH, Watson RT. Global biodiversity assessment. [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- Hillebrand H. On the generality of the latitudinal diversity gradient [J]. *Am Nat*, 2004, 163(2): 192-211.
- Holt B, Lessard JP, Borregaard MK, Fritz SA, Araujo MB, Dimitrov D, Fabre PH, Graham CH, Graves GR, Jonsson KA, Nogues-Bravo D, Wang ZH, Whittaker RJ, Fjeldsa J, Rahbek C. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World [J]. *Science*, 2013, 339(6115): 74-78.
- Hu YB, Fan HZ, Chen YH, Chang J, Zhan XJ, Wu H, Zhang BW, Wang M, Zhang WY, Yang L, Hou X, Shen X, Pan T, Wu W, Li J, Hu HH, Wei FW. Spatial patterns and conservation of genetic and phylogenetic diversity of wildlife in China [J]. *Science Advances*, 2021, 7(4): eabd5725.
- Hughes CE, Atchison GW. The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains [J]. *New Phytologist*, 2015, 207(2): 275-282.
- Kerr J. Global biodiversity patterns: from description to understanding [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(8): 424-425.
- Lawrence ER, Benavente JN, Matte JM, Marin K, Wells ZRR, Bernos TA, Krasteva N, Habrich A, Nessel GA, Koumrouyan RA, Fraser DJ. Geo-referenced population-specific microsatellite data across American continents, the MacroPopGen Database [J]. *Sci Data*, 2019, 6(1): 14.
- Lawrence ER, Fraser DJ. Latitudinal biodiversity gradients at three levels: Linking species richness, population richness and genetic diversity [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(5): 770-788.
- Lei FM. Global Endemism Needs Spatial Integration [J]. *Science*, 2012, 335(6066): 284-285.

- Lei FM, Qu YH, Song G, Alstrom P, Fjeldsa J. The potential drivers in forming avian biodiversity hotspots in the East Himalaya Mountains of Southwest China [J]. *Integrative Zoology*, 2015, 10(2): 171-181.
- Leigh DM, van Rees CB, Millette KL, Breed MF, Schmidt C, Bertola LD, Hand BK, Hunter ME, Jensen EL, Kershaw F, Liggins L, Luikart G, Manel S, Mergeay J, Miller JM, Segelbacher G, Hoban S, Paz-Vinas I. Opportunities and challenges of macrogenetic studies [J]. *Nature Review Genetics*, 2021, 22(12): 791-807.
- Li BBV, Pimm SL. China's endemic vertebrates sheltering under the protective umbrella of the giant panda [J]. *Conservation Biology*, 2016, 30(2): 329-339.
- Li YM, Wang SQ, Cheng CY, Zhang JQ, Wang SP, Hou XL, Liu X, Yang XJ, Li XP. Latitudinal gradients in genetic diversity and natural selection at a highly adaptive gene in terrestrial mammals [J]. *Ecography*, 2021, 44(2): 206-218.
- Librado P, Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data [J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(11): 1451-1452.
- Lino A, Fonseca C, Rojas D, Fischer E, Pereira MJR. A meta-analysis of the effects of habitat loss and fragmentation on genetic diversity in mammals [J]. *Mammalian Biology*, 2019, 94(69-76).
- Manel S, Guerin PE, Mouillot D, Blanchet S, Velez L, Albouy C, Pellissier L. Global determinants of freshwater and marine fish genetic diversity [J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 692.
- Marchese C. Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept [J]. *GLOBAL ecology and conservation*, 2015, 3(74): 297-309.
- Miller MJ, Bermingham E, Klicka J, Escalante P, Winker K. Neotropical birds show a humped distribution of within-population genetic diversity along a latitudinal transect [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(5): 576-586.
- Millette KL, Fugere V, Debysse C, Greiner A, Chain FJJ, Gonzalez A. No consistent effects of humans on animal genetic diversity worldwide [J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(1): 55-67.
- Miraldo A, Li S, Borregaard MK, Florez-Rodriguez A, Gopalakrishnan S, Rizvanovic M, Wang Z, Rahbek C, Marske KA, Nogues-Bravo D. An Anthropocene map of genetic diversity [J]. *Science*, 2016, 353(6307): 1532-1535.

- Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brook TM, Gascon C. Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots [M]. Beilin, Heidelberg: Springer, 2011.
- Moritz C, Patton J, Schneider C, Smith T. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31(1): 533-563.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, 2000, 403(6772): 853-858.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. [M]. New York: Colombia University Press, 1987.
- Nei M, Li WH. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1979, 76(10): 5269-5273.
- Oliver MA, Webster R. Kriging: a method of interpolation for geographical information systems [J]. *International Journal of Geographical Information Systems*, 1990, 4(3): 313-332.
- Pasquet E, Cibois A, Baillon F, Erard C. What are African monarchs (Aves, Passeriformes)? A phylogenetic analysis of mitochondrial genes [J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2002, 325(2): 107-118.
- Pereira HM. A latitudinal gradient for genetic diversity [J]. *Science*, 2016, 353(6307): 1494-1495.
- Perrigo A, Hoorn C, Antonelli A. Why mountains matter for biodiversity [J]. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(2): 315-325.
- Petit R, Aguinagalde I, de Beaulieu JL, Bittkau C, Brewer S, Cheddadi R, Ennos R, Fineschi S, Grivet D, Lascoux M, Mohanty A, Muller-Starck G, Demesure-Musch B, Palme A, Martin JP, Rendell S, Vendramin GG. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity [J]. *Science*, 2003, 300(5625): 1563-1565.
- Rahbek C, Borregaard MK, Antonelli A, Colwell RK, Holt BG, Nogues-Bravo D, Rasmussen CMO, Richardson K, Rosing MT, Whittaker RJ, Fjeldsa J. Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes [J]. *Science*, 2019, 365(6458): 1114-1119.
- Rahbek C, Graves GR. Multiscale assessment of patterns of avian species richness [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(8): 4534-4539.

- Reddy S, Moyle RG. Systematics of the scimitar babblers (*Pomatorhinus*: Timaliidae): phylogeny, biogeography, and species-limits of four species complexes [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, 102(4): 846-869.
- Rocha DGd, Kaefer IL. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia? [J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(7): 4302-4309.
- Schmidt C, Domaratzki M, Kinnunen RP, Bowman J, Garroway CJ. Continent-wide effects of urbanization on bird and mammal genetic diversity [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2020a, 287(1920): 20192497.
- Schmidt C, Dray S, Garroway CJ. Genetic and species-level biodiversity patterns are linked by demography and ecological opportunity [J]. *Evolution*, 2021a,
- Schmidt C, Dray S, Garroway CJ. Genetic and species-level biodiversity patterns are linked by demography and ecological opportunity [J]. *bioRxiv*, 2020b, 2020.2006.2003.132092.
- Schmidt C, Garroway CJ. Inconsistent effects of urbanization on amphibian genetic diversity [J]. *bioRxiv*, 2020, 2020.2008.2016.253104.
- Schmidt C, Munshi-South J, Garroway CJ. Determinants of genetic diversity and species richness of North American amphibians [J]. *bioRxiv*, 2021b, 2021.2001.2004.425301.
- Shmida A, Wilson MV. Biological determinants of species diversity [J]. *Journal of Biogeography*, 1985, 1-20.
- Sun H, Zhang J, Deng T, Boufford DE. Origins and evolution of plant diversity in the Hengduan Mountains, China [J]. *Plant diversity*, 2017, 39(4): 161-166.
- Taberlet P, Zimmermann NE, Englisch T, Tribsch A, Holderegger R, Alvarez N, Niklfeld H, Coldea G, Mirek Z, Moilanen A, Ahlmer W, Marsan PA, Bona E, Bovio M, Choler P, Cieslak E, Colli L, Cristea V, Dalmas JP, Frajman B, Garraud L, Gaudeul M, Gielly L, Gutermann W, Jogan N, Kagalo AA, Korbecka G, Kupfer P, Lequette B, Letz DR, Manel S, Mansion G, Marhold K, Martini F, Negrini R, Nino F, Paun O, Pellecchia M, Perico G, Piekos-Mirkowa H, Prosser F, Puscas M, Ronikier M, Scheuerer M, Schneeweiss GM, Schonswetter P, Schrott-Ehrendorfer L, Schupfer F, Selvaggi A, Steinmann K, Thiel-Egenter C, van Loo M, Winkler M, Wohlgemuth T, Wraber T, Gugerli F, Consortium I. Genetic diversity in widespread species is

- not congruent with species richness in alpine plant communities [J]. *Ecology Letters*, 2012, 15(12): 1439-1448.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipinski A, Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30(12): 2725-2729.
- Teixeira JC, Huber CD. The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(10): e2015096118.
- Theodoridis S, Fordham DA, Brown SC, Li S, Rahbek C, Nogues-Bravo D. Evolutionary history and past climate change shape the distribution of genetic diversity in terrestrial mammals [J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 2557.
- Vellend M. Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs [J]. *Ecology*, 2004, 85(11): 3043-3055.
- Vellend M. Species diversity and genetic diversity: Parallel processes and correlated patterns [J]. *American Naturalist*, 2005, 166(2): 199-215.
- Vellend M, Geber MA. Connections between species diversity and genetic diversity [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(7): 767-781.
- Wan T, Oaks JR, Jiang XL, Huang HT, Knowles LL. Differences in Quaternary co-divergence reveals community-wide diversification in the mountains of southwest China varied among species [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2021, 288(1942): 20202567.
- Wang N, Lingfeng, Yang X, Si X, Feng G. High plant species richness and stable climate lead to richer but phylogenetically and functionally clustered avifaunas [J]. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(9): 1945-1954.
- Wang WJ, McKay BD, Dai CY, Zhao N, Zhang RY, Qu YH, Song G, Li SH, Liang W, Yang XJ, Pasquet E, Lei FM. Glacial expansion and diversification of an East Asian montane bird, the green-backed tit (*Parus monticolus*) [J]. *Journal of Biogeography*, 2013, 40(6): 1156-1169.

- Wei XZ, Bao DC, Meng HJ, Jang MX. Pattern and drivers of species genetic diversity correlation in natural forest tree communities across a biodiversity hotspot [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2018, 11(5): 761-770.
- Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* [M]. Springer-Verlag New York, 2016.
- Wiens JJ, Donoghue MJ. Historical biogeography, ecology and species richness [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(12): 639-644.
- Wiens JJ, Graham CH. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2005, 36(519-539).
- Wu YJ, Colwell RK, Han NJ, Zhang RY, Wang WJ, Quan Q, Zhang CL, Song G, Qu YH, Lei FM. Understanding historical and current patterns of species richness of babblers along a 5000-m subtropical elevational gradient [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(11): 1167-1176.
- Wu YJ, Colwell RK, Rahbek C, Zhang CL, Quan Q, Wang CK, Lei FM. Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains [J]. *Journal of Biogeography*, 2013, 40(12): 2310-2323.
- Wu YJ, DuBay SG, Colwell RK, Ran JH, Lei FM. Mobile hotspots and refugia of avian diversity in the mountains of south-west China under past and contemporary global climate change [J]. *Journal of Biogeography*, 2017, 44(3): 615-626.
- Xing YW, Ree RH. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): E3444-E3451.
- Xu HG, Cao MC, Wang Z, Wu Y, Cao Y, Wu J, Le ZF, Cui P, Ding H, Xu WG, Peng H, Jiang JP, Wu YH, Jiang XL, Zhang ZY, Rao DQ, Li JQ, Lei FM, Xia NH, Han LX, Cao W, Wu JY, Xia X, Li YM. Low ecological representation in the protected area network of China [J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(12): 6290-6298.
- Yu HB, Favre A, Sui XH, Chen Z, Qi W, Xie GW. Mapping the genetic patterns of plants in the region of the Qinghai-Tibet Plateau: Implications for conservation strategies [J]. *Diversity and Distributions*, 2019, 25(2): 310-324.

- Zenger K, Richardson B, Vachot-Griffin AM. A rapid population expansion retains genetic diversity within European rabbits in Australia [J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12(3): 789-794.
- Zhang DZ, Song G, Gao B, Cheng YL, Qu YH, Wu SY, Shao SM, Wu YJ, Alstrom P, Lei FM. Genomic differentiation and patterns of gene flow between two long-tailed tit species (*Aegithalos*) [J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(23): 87.
- Zhang RZ. *China Animal Geography* [M]. Beijing: Science Press, 1999.
- Zhao M, Chang YB, Kimball RT, Zhao J, Lei FM, Qu YH. Pleistocene glaciation explains the disjunct distribution of the Chestnut-vented Nuthatch (*Aves*, *Sittidae*) [J]. *Zoologica Scripta*, 2019, 48(1): 33-45.

附录

附表 1 本研究所用的 26 个环境变量

Supplementary Table 1 Twenty-six environmental variables used in this research

Code	Environmental variables	环境因子
BIO1	Annual Mean Temperature	年均温
BIO2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))	平均日较差
BIO3	Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)	等温性
BIO4	Temperature Seasonality (standard deviation *100)	温度季节性
BIO5	Max Temperature of Warmest Month	最暖月的最高温
BIO6	Min Temperature of Coldest Month	最冷月的最低温
BIO7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)	气温年范围
BIO8	Mean Temperature of Wettest Quarter	最湿季均温
BIO9	Mean Temperature of Driest Quarter	最干季均温
BIO10	Mean Temperature of Warmest Quarter	最暖季均温
BIO11	Mean Temperature of Coldest Quarter	最冷季均温
BIO12	Annual Precipitation	年降水
BIO13	Precipitation of Wettest Month	最湿月降水
BIO14	Precipitation of Driest Month	最干月降水
BIO15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	降水季节性变动
BIO16	Precipitation of Wettest Quarter	最湿季降水
BIO17	Precipitation of Driest Quarter	最干季降水
BIO18	Precipitation of Warmest Quarter	最暖月降水
BIO19	Precipitation of Coldest Quarter	最冷月降水
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index	植被均一化指数
EVI	Enhanced Vegetation Index	增强型植被指数
HII	Human Influence Index	人类干扰因子
altMean	Mean altitude of grid cell	平均海拔
Latitude		纬度
Longitude		经度
altRange	altitude range value of grid cell	海拔变幅

附表 2 中国 33 种雀形目鸟类数据详细信息

Supplementary Table 2 The details of 33 passerine species of China

序号	物种拉丁名	物种中文名	样点数量 CYTB	序列条数 CYTB	样点数量 ND2	序列条数 ND2	样点数量 COI	序列条数 COI	样点数量 CR	序列条数 CR	数据来源
1	<i>Aegithalos bonvalotis</i>	黑眉长尾山雀	3	21	3	21	/	/	/	/	(Wang et al., 2014)
2	<i>Aegithalos caudatus</i>	银喉长尾山雀	13	87	13	87	/	/	/	/	(Song et al., 2016a)
3	<i>Aegithalos concinnus</i>	红头长尾山雀	18	160	18	160	18	160	/	/	(Dai et al., 2011)
4	<i>Aegithalos fuliginosus</i>	银脸长尾山雀	4	29	4	29	/	/	/	/	(Wang et al., 2014)
5	<i>Alcippe morrisonia</i>	灰眶雀鹛	19	139	/	/	/	/	/	/	(Song et al., 2009)
6	<i>Cyanopica cyanus</i>	灰喜鹊	11	119	11	109	/	/	11	109	(Zhang et al., 2012)
7	<i>Garrulax canorus</i>	画眉	9	153	9	153	/	/	/	/	(Li et al., 2009)
8	<i>Garrulax chinensis</i>	黑喉噪鹛	7	44	7	44	/	/	/	/	(Wu et al., 2012)
9	<i>Garrulax elliotii</i>	橙翅噪鹛	8	65	8	65	8	65	8	65	(Qu et al., 2012)
10	<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	白腰雪雀	10	52	/	/	10	42	/	/	(Qu and Lei, 2009)
11	<i>Paradoxornis webbianus</i>	棕头鸦雀	19	215	19	208	/	/	/	/	(Qu et al., 2012)
12	<i>Parus monticolus</i>	绿背山雀	18	128	18	128	18	128	18	127	(Wang et al., 2013)
13	<i>Poecile palustris</i>	沼泽山雀	10	97	10	96	/	/	/	/	(Song et al., 2016b)
14	<i>Periparus ater</i>	煤山雀	3	10	/	/	/	/	/	/	This study
15	<i>Phylloscopus pulcher</i>	橙斑翅柳莺	6	26	/	/	/	/	/	/	(Packert et al., 2014)
16	<i>Pica serica</i>	喜鹊	12	136	12	136	/	/	12	136	(Zhang et al., 2012)
17	<i>Promatorhinus ruficollis</i>	棕颈钩嘴鹛	11	54	10	49	/	/	/	/	(Dong et al., 2014)
18	<i>Pseudopodoces humilis</i>	地山雀	5	27	/	/	5	16	/	/	(Qu and Lei, 2009)

附表 2 中国 33 种雀形目鸟类数据详细信息 (续表)

Supplementary Table 2 The details of 33 passerine species of China (continued)

序号	物种拉丁名	物种中文名	样点数 量 CYTB	序列条 数 CYTB	样点数量 ND2	序列 条数 ND2	样点数 量 COI	序列 条数 COI	样点数 量 CR	序列条 数 CR	数据来源
19	<i>Pycnonotus sinensis</i>	白头鹎	32	247	/	/	/	/	/	/	(Song et al., 2013)
20	<i>Seicercus affinis</i>	白眶鹟莺	1	5	/	/	/	/	/	/	This study
21	<i>Seicercus omeiensis</i>	峨眉鹟莺	2	13	/	/	/	/	/	/	This study
22	<i>Seicercus tephrocephalus</i>	灰冠鹟莺	4	15	/	/	/	/	/	/	This study
23	<i>Seicercus valentini</i>	比氏鹟莺	1	9	/	/	/	/	/	/	This study
24	<i>Spizixos semitorques</i>	领雀嘴鹎	13	112	/	/	/	/	7	69	(Gao et al., 2011)
25	<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	红头穗鹛	16	157	/	/	11	115	/	/	(Liu et al., 2012)
26	<i>Parus minor</i>	大山雀	17	108	21	150	14	98	16	120	(Song et al.,2020)
27	<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	棕颈雪雀	10	41	/	/	/	/	4	19	(Qu et al.,2005)
28	<i>Seicercus poliogenys</i>	灰脸鹟莺	1	11	/	/	/	/	/	/	This study
29	<i>Seicercus burkii</i>	金眶鹟莺	1	10	/	/	/	/	/	/	This study
30	<i>Seicercus whistleri</i>	韦氏鹟莺	3	18	/	/	/	/	/	/	This study
31	<i>Poecile montanus</i>	褐头山雀	6	49	/	/	/	/	/	/	(Song et al., 2016b)
32	<i>Pica pica</i>	欧亚喜鹊	2	14	/	/	/	/	2	14	(Zhang et al., 2012)
33	<i>Parus major</i>	欧亚大山雀	2	15	/	/	/	/	2	15	(Song et al.,2020)
		合计	287	2308	163	1435	84	624	76	645	

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Aegithalos bonvalotis</i>	27.1135	101.7245	2037	4	Yanbian	MSC
<i>Aegithalos bonvalotis</i>	28.563	97.084	1771	12	Chayu	MSC
<i>Aegithalos bonvalotis</i>	30.37	102.811	1018	5	Baoxing	MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	35.436	111.9794	1832	7	Lishan	MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	34.003	107.3288	2094	5	Taibai	MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	33.5875	107.5494	1235	6	Yangxian	MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	30.0698	118.5747	180	10	JX	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	37.8387	102.0125	2315	3	XYH	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	38.5753	102.9846	1383	4	MQ	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	45.4056	127.6842	519	10	SZ	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	44.4124	131.1534	583	5	SFH	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	50.233	127.5073	130	4	HH	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	51.2345	120.8086	713	10	MDG	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	47.0083	120.1495	1068	10	ARS	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	44.0709	126.0854	308	7	ZJ	OUT MSC
<i>Aegithalos caudatus</i>	39.929	116.102	99	6	BJ	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	25.59	98.73	2541	9	Dahaoping	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	26.96	101.83	3056	9	Miyi	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	24.97	102.62	2242	3	Kungming	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	26.42	106.67	1127	19	Guiyang	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	25.37	110.06	180	14	Guilin	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	31.57	110.14	837	15	Shengnongjia	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	32.42	105.84	724	8	Guangyuan	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	34	107.78	3241	15	Haoping	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	28.59	105.7	299	3	Chishui	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	32.7	105.21	1150	4	Wenxian	MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	30.2	118.54	339	14	Jixi (JX)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	26.9	118.14	186	9	Jianou (JO)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	31.86	114.3	147	12	Dongzhai (DZ)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	32.07	118.79	8	10	Nanjing (NJ)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	28.85	120.85	41	5	Xianju (XJ)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	28.92	112.3	34	4	Pingjiang (PJ)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	28.69	113.39	148	4	Yuanjiang (YJ)	OUT MSC
<i>Aegithalos concinnus</i>	29.13	115.97	21	3	Wuxiu (WuX)	OUT MSC
<i>Aegithalos fuliginosus</i>	32.592	104.736	1567	7	Qingchuan	MSC
<i>Aegithalos fuliginosus</i>	33.309	103.807	2300	10	Jiuzhaigou	MSC
<i>Aegithalos fuliginosus</i>	33.596	107.768	1189	8	Foping	MSC
<i>Aegithalos fuliginosus</i>	33.9	107.9667	1760	4	Zhouzhi	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	22.47093	106.9572	239	6	Longzhou	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	32.73053	105.1118	958	11	Wenxian	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	30.10833	103.0151	981	9	Yaan	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	22.90903	106.7547	269	3	Daxin	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	27.23631	101.5877	2064	4	Zemulong	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	26.64723	110.6164	1322	4	Wugang	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	24.82872	98.76743	2172	10	Ziran	MSC

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息 (续表)

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China (continued)

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Alcippe morrisonia</i>	24.9751	98.7301	2054	9	Dahaoping	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	27.1	101.55	2517	10	Yanbian	MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	26.53075	117.2932	836	10	Longxishan	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	27.66667	117.6333	1091	5	Jiayang	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	18.74379	108.8434	950	8	Jianfengling	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	18.9057	109.6801	860	10	Wuzhishan	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	19.09749	109.1779	953	8	Bawangling	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	19.17724	109.7432	776	10	Limushan	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	22.72529	120.75	1640	5	Pingtung	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	23.02823	120.7952	1047	4	Kaohsiung	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	24.02137	121.1252	981	7	Nantou	OUT MSC
<i>Alcippe morrisonia</i>	27.75192	117.6822	1040	6	Sangang	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	34.26667	108.9833	423	11	Xi'an	MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	35.61667	107.5333	1179	9	Qingyang	MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	40.01667	116.3833	40	10	Beijing, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	27.68333	119.2833	529	7	Wuyi mountain, Fujian, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	38.03333	114.4833	78	8	Shijiazhuang, Hebei, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	45.23333	127.5833	276	8	Shangzhi, Heilongjiang, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	29.86667	115.5167	17	14	Wuxue, Hubei, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	28.83333	112.35	30	14	Yuanjiang, Hunan, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	42.95	130.3333	106	12	Huichun, Jilin, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	37.83333	102.0167	2418	13	Qilian mountain, Gansu, China	OUT MSC
<i>Cyanopica cyanus</i>	36.66667	117.3	119	13	Jinan, Shandong, China	OUT MSC
<i>Garrulax canorus</i>	22.00296	100.7705	552	8	Jinghong	MSC
<i>Garrulax canorus</i>	27.94954	107.1869	866	8	Suiyang	MSC
<i>Garrulax canorus</i>	30.90208	103.5928	677	10	Qianchengshan	MSC
<i>Garrulax canorus</i>	28.26581	109.6933	194	10	Jishou	MSC
<i>Garrulax canorus</i>	33.52606	107.9859	931	19	Changan	MSC
<i>Garrulax canorus</i>	30.73627	116.8244	26	34	Huaining and Dongzhi Counties, Anhui Province	OUT MSC
<i>Garrulax canorus</i>	24.48248	118.0845	2	16	Xiamen City, Fujian Province	OUT MSC
<i>Garrulax canorus</i>	23.68424	113.0506	13	18	Qinyuan and Luofu Counties, Guangdong Province	OUT MSC
<i>Garrulax canorus</i>	30.34984	119.4242	1299	30	Xitianmushan, Zhejiang Province	OUT MSC
<i>Garrulax chinensis</i>	22.82804	100.9653	1301	5	Puer	MSC
<i>Garrulax chinensis</i>	24.13309	110.1849	792	4	Jinxiu	MSC
<i>Garrulax chinensis</i>	25.23725	110.1753	154	7	Guilin	MSC
<i>Garrulax chinensis</i>	24.88315	102.8315	1930	10	Kunming	MSC
<i>Garrulax chinensis</i>	24.79529	98.79565	2069	5	Gaoligong	MSC
<i>Garrulax chinensis</i>	19.16686	108.8712	68	8	Datian, Hainan, China	OUT MSC

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息 (续表)

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China (continued)

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Garrulax elliotii</i>	25.34	100.13	2057	11	Dali	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	31.5	104.27	640	7	Beichuan	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	34	107.78	3241	3	Taibaishan	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	27.48	99.42	3353	14	Zhongdian	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	31.11	97.1	4140	5	Changdu	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	31.46	110.28	2505	5	Shennongjia	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	29.98	102.98	634	6	Yaan	MSC
<i>Garrulax elliotii</i>	29.4	98.32	4876	14	Mangkang	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	35.26	99.26	3960	10	Xinghai	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	35.07	98.52	4260	5	Huashixia	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	31.54	99.12	3920	4	Manigange	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	29.4	98.32	4884	3	Mangkang	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	34.87	101.53	3617	4	Henan	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	31.12	96.3	4587	3	Leiwuqi	MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	38.8	99.03	3650	5	qilian	OUT MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	32.54	91.42	4600	6	tanggula	OUT MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	36.45	99.36	3315	6	heimah	OUT MSC
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	37.37	98.77	3500	6	tianjun	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	33.22472	107.5414	474	13	Yangxian	MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	33.72767	107.4196	1155	19	Taibaixian	MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	34.08962	107.7069	1253	10	Haoping	MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	31.57344	110.1368	697	24	Shennongjia	MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	32.42582	105.8413	543	15	Guangyuan	MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	26.58325	107.131	1013	12	Guiding	MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	28.69943	113.3998	127	5	Pingjiang	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	28.93139	112.2944	53	5	Yuanjiang	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	29.87944	115.3811	15	15	Yangxin	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	26.5566	114.1776	692	4	Jinggangshan	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	28.52198	120.4549	505	6	Taizhou	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	28.68687	115.9325	25	5	Nanchang	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	28.80936	113.0613	41	8	Miluo	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	30.04714	118.5312	159	21	Jixi	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	36.72112	117.141	36	18	Jinan	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	39.96436	115.4347	1279	3	Xiaolongmen	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	40.17591	116.3936	39	10	Xiaotangshan	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	41.10617	121.9224	3	5	Panjin	OUT MSC
<i>Paradoxornis webbianus</i>	45.27112	127.4977	252	17	Shangzhi	OUT MSC

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息 (续表)

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China (continued)

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Parus major</i>	48.1	87.099	664	7	Chonghuer, Xinjiang, China	OUT MSC
<i>Parus major</i>	51.2525	120.7774	680	8	Muoerdaoga, Inner Mongolia, China	OUT MSC
<i>Parus minor</i>	26.86001	100.2259	2380	7	Lijiang	MSC
<i>Parus minor</i>	33.52606	107.9859	931	9	Foping	MSC
<i>Parus minor</i>	22.63805	107.9003	103	3	Chongzuo	MSC
<i>Parus minor</i>	25.98578	98.81706	2031	6	Gaoligong	MSC
<i>Parus minor</i>	26.68632	101.8525	1900	3	Yanbian	MSC
<i>Parus minor</i>	25.23725	110.1753	154	4	Guilin	MSC
<i>Parus minor</i>	26.58054	107.1354	996	6	Guiding	MSC
<i>Parus minor</i>	29.61789	102.1713	1260	3	Luding	MSC
<i>Parus minor</i>	23.1694	112.5344	391	3	Dinghushan, Guangdong, China	OUT MSC
<i>Parus minor</i>	29.0097	112.2698	30	8	Yuanjiang, Hunan, China	OUT MSC
<i>Parus minor</i>	30.1963	118.541	339	10	Jixi, Anhui, China	OUT MSC
<i>Parus palustris</i>	44.06128	126.0794	237	13	Zuojia	OUT MSC
<i>Parus palustris</i>	40.72967	124.7779	290	8	Kuandian	OUT MSC
<i>Parus palustris</i>	51.25431	120.7787	696	9	Mordoga	OUT MSC
<i>Parus palustris</i>	47.17555	119.937	999	6	Arshan	OUT MSC
<i>Parus palustris</i>	39.9028	116.4012	58	10	Beijing	OUT MSC
<i>Periparus ater</i>	29.57483	101.9893	3111	3	Gongashan	MSC
<i>Periparus ater</i>	31.14459	103.5775	1840	4	Dujiangyan	MSC
<i>Periparus ater</i>	32.84299	104.9668	3135	3	Wenxian	MSC
<i>Phylloscopus intermedius</i>	30.03134	109.7228	1200	5	Xuanen	MSC
<i>Phylloscopus omeiensis</i>	29.60422	102.0647	2136	5	Hailuogou	MSC
<i>Phylloscopus omeiensis</i>	33.1	107.4333	2140	8	Foping	MSC
<i>Phylloscopus pulcher</i>	29.59203	103.1028	1162	7	WawuShan	MSC
<i>Phylloscopus pulcher</i>	33.95399	107.7623	3593	3	TaibaiShan	MSC
<i>Phylloscopus pulcher</i>	34.94151	103.7645	3442	3	LianhuaShan	MSC
<i>Phylloscopus pulcher</i>	29.5229	103.3373	2724	6	OmeiShan	MSC
<i>Phylloscopus pulcher</i>	25.98642	100.382	2729	4	JizuShan	MSC
<i>Phylloscopus pulcher</i>	37.02614	102.4258	2442	3	Bei Shan, Chingshiling Reserve	OUT MSC
<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	31.34068	110.4131	1300	4	Badong	MSC
<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	28.47111	97.02808	1509	3	Linzhi	MSC
<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	28.56247	97.08408	2254	3	Chayu	MSC
<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	28.7	109.3333	1050	5	Baojing	MSC
<i>Phylloscopus valentini</i>	29.57666	102.0008	2987	9	Hailuogou	MSC
<i>Pica pica</i>	35.61667	107.5333	1179	16	Qingyang	MSC
<i>Pica pica</i>	25.83333	100.5167	1686	8	Yangbi	MSC
<i>Pica pica</i>	33.13333	107.3333	470	7	Yangxian	MSC

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息 (续表)

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China (continued)

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Pica pica</i>	27.11742	101.2988	2258	4	Yanbian	MSC
<i>Pica pica</i>	41.71902	86.17536	945	5	Ku'erle, Xinjiang, China	OUT MSC
<i>Pica pica</i>	46.5	90.21667	1150	9	Qinghe, Xinjiang, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	39.53333	116.0667	29	16	Beijing, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	26.03333	119.1833	108	11	Fuzhou, Fujian, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	29.86667	115.5167	17	16	Wuxue, Hubei, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	43.78333	125.0833	200	11	Changchun, Jilin, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	38.81667	112.4167	1969	12	Dalian, Liaoning, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	39.88333	109.6	1415	10	Ordos, Inner Mongolia, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	36.08333	117.3	223	15	Jinan, Shandong, China	OUT MSC
<i>Pica serica</i>	41.86667	115.1833	1444	10	Taibusiqi, Inner Mongolia, China	OUT MSC
<i>Poecile montanus</i>	37.83676	102.0123	2319	9	Wuwei	OUT MSC
<i>Poecile montanus</i>	36.68575	102.7369	2285	4	Liancheng	OUT MSC
<i>Poecile montanus</i>	39.9028	116.4012	51	11	Beijing	OUT MSC
<i>Poecile montanus</i>	47.17555	119.937	1065	4	Arshan	OUT MSC
<i>Poecile montanus</i>	51.25431	120.7787	827	12	Mordoga	OUT MSC
<i>Poecile montanus</i>	53.06144	122.4562	538	9	Mohe	OUT MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	22.01166	100.796	555	3	Xishuangbanna	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	23.40338	104.2141	1258	5	Wenshan	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	24.13309	110.1849	792	3	Jinxiu	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	24.88315	102.8315	1930	5	Kunming	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	25.13632	98.71624	2315	5	Gaoligongshan	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	29.46021	109.439	478	5	Longshan	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	22.82804	100.9653	1301	4	Puer	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	29.05462	102.3586	1754	5	Liziping	MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	23.0498	112.4598	17	3	Zhaoqing, Guangdong	OUT MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	31.73652	116.5164	76	7	Liuan, Anhui	OUT MSC
<i>Promatorhinus ruficollis</i>	18.50768	110.0332	10	9	Lingshui, Hainan	OUT MSC
<i>Pseudopodoces humilis</i>	34.55	98.11	4182	4	Maduo	MSC
<i>Pseudopodoces humilis</i>	38.23	99.35	3280	4	yeniugou	OUT MSC
<i>Pseudopodoces humilis</i>	34.12	91.3	5062	3	tiuotuohe	OUT MSC
<i>Pseudopodoces humilis</i>	36.45	99.36	3562	5	heimah	OUT MSC
<i>Pseudopodoces humilis</i>	37.22	101.38	3575	5	haibei	OUT MSC
<i>Pseudopodoces humilis</i>	36.56	100.44	3655	6	qinghaihu	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	25.28	110.28	154	8	Guilin	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	21.47	109.12	17	3	Beihai	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	33.22	107.55	470	4	Yangxian	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	34.17	108.95	470	8	Changan	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	25.28	110.37	172	15	Yaoshan	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	22.72	111.47	56	13	Luoding	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	23.17	107.68	150	5	Longan	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	31.02	103.62	1082	7	Dujiangyan	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	32.43	105.9	612	9	Guangyuan	MSC

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息 (续表)

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China (continued)

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Pycnonotus sinensis</i>	31.45	110.12	1629	11	Shennongjia	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	34.57	110.08	343	8	Huayin	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	35.73	107.68	1380	11	Qingyang	MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	22.67	120.48	16	3	Pingdong	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	28.99	112.27	27	9	yuanjiang	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	29.88	115.38	21	3	Huangshi	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	39.01	121.45	9	10	Dalian	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	36.93	114.52	66	4	Xingtai	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	35.14	113.12	105	10	Jiaozuo	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	31.21	115.04	39	3	Macheng	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	30.15	114.69	247	3	Ezhou	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	27.79	114.52	88	4	Yichun	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	31.94	118.81	30	9	Nanjing	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	31.15	121.8	44	7	Shanghai	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	26.08	119.3	22	13	Fuzhou	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	23.45	116.67	13	8	Chaoan	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	22.95	115.32	9	4	Haifeng	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	19.18	109.74	733	11	Limushan	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	19.1	108.81	58	5	Datian	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	19.1	109.18	995	4	Bawangling	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	18.72	109.87	939	5	Diaoluoshan	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	25.05	121.5	11	21	Taibei	OUT MSC
<i>Pycnonotus sinensis</i>	40.32	116.62	74	9	Beijing	OUT MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	30.12	97.12	4360	5	Bangda	MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	31.11	97.1	4140	4	Changdu	MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	34.55	98.11	4182	5	Maduo	MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	35.07	98.52	4260	5	Huashixia	MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	29.1884	90.3705	4500	3	langkazi	OUT MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	36.45	99.36	3315	5	heimah	OUT MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	37.37	98.77	3500	4	tianjun	OUT MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	32.54	91.42	4600	3	tanggulashan	OUT MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	28.36	86.9999	4800	3	dingri	OUT MSC
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	29.41	89.02	4500	4	nanmulin	OUT MSC
<i>Seicercus burkii</i>	29.31378	95.318	1274	10	motuo	OUT MSC
<i>Seicercus poliogenys</i>	29.31378	95.318	1274	11	motuo	OUT MSC
<i>Seicercus whistleri</i>	29.64944	94.71639	3790	6	lulang	OUT MSC
<i>Seicercus whistleri</i>	27.81667	91.75	2600	8	cuona	OUT MSC
<i>Seicercus whistleri</i>	27.38333	88.96667	2730	4	yadong	OUT MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	32.42903	105.9013	566	5	Guangyuan	MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	29.59	102.59	2016	9	Yaan	MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	32.94382	104.6834	920	9	Wenxian	MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	26.58471	107.2343	999	10	Guiding	MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	34.08962	107.7069	1253	4	Xishuangbanna	MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	31.40989	110.5551	951	11	Shennongjia	MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	33.19	108.2	815	21	Foping	MSC

附表 3 中国 33 种雀形目鸟类样本采集点信息 (续表)

Supplementary Table 3 Details of Sampling sites of 33 passerine species of China (continued)

species	latitude	longitude	alt	n	Locality	Region
<i>Spizixos semitorques</i>	30.07087	118.5957	264	9	AHJX	OUT MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	27.33191	118.1205	156	5	FJ	OUT MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	28.93139	112.2944	53	8	HNYJ	OUT MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	32.03	118.46	19	4	JSNJ	OUT MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	26.54401	114.1473	898	12	JXJGS	OUT MSC
<i>Spizixos semitorques</i>	24.91571	121.6739	370	5	TAIPEI	OUT MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	22.92	106.48	696	5	Guangxi	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	27.02813	101.8464	2430	5	Miyi	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	26.6	107.15	1090	16	Guiding	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	31.57	110.14	837	12	Hubei	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	28.36	105.94	546	18	Chishui	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	24.93	98.77	2058	15	Yunnan	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	29.05462	102.3586	1754	4	Shimian	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	25.2	109.87	281	15	Guilin	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	29.64481	102.124	1634	3	Luding	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	28.56	97.08	2127	4	Chayu	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	33.53	107.83	1259	18	Shaanxi	MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	25.21	113.6	578	4	Guangdong	OUT MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	30.19	118.55	545	5	Anhui	OUT MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	26.57	117.52	1000	7	Fujian	OUT MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	18.99	109.33	458	13	Hainan	OUT MSC
<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	23.46	120.9	2102	13	Taiwan	OUT MSC

附表 4 26 个环境因子的皮尔森相关系数

Supplementary Table 4 Pearson's correlations between 26 environmental variables

	BI O1	BI O2	BI O3	BI O4	BI O5	BI O6	BI O7	BI O8	BI O9	BI O10	BI O11	BI O12	BI O13	BI O14	BI O15	BI O16	BI O17	BI O18	BI O19	BI O20	N D VI	EV I	HII	alt alt	Ra ng e	clo ngi tud e	cla titu de	
BI O1	1																											
BI O2		1																										
BI O3			1																									
BI O4				1																								
BI O5					1																							
BI O6						1																						
BI O7							1																					
BI O8								1																				
BI O9									1																			
BI O10										1																		
BI O11											1																	
BI O12												1																
BI O13													1															
BI O14														1														
BI O15															1													
BI O16																1												
BI O17																	1											
BI O18																		1										
BI O19																			1									
BI O20																				1								
BI O21																					1							
BI O22																						1						
BI O23																							1					
BI O24																								1				
BI O25																									1			
BI O26																										1		

附表 4 26 个环境因子的皮尔森相关系数 (续表)

Supplementary Table 4 Pearson's correlations between 26 environmental variables (continued)

	BI O1	BI O2	BI O3	BI O4	BI O5	BI O6	BI O7	BI O8	BI O9	BI O10	BI O11	BI O12	BI O13	BI O14	BI O15	BI O16	BI O17	BI O18	BI O19	BI O20	N D VI	EV I	HII	alt Ra ng e	clo ngi tud e	cla titu de
BI O1 1	.97 0* *	-.7 01 **	0.0 08 3	-.5 50 **	.80 0* *	.98 5* *	-.8 41 **	.88 8* *	.99 7* *	.84 8* *		.85 9* *	.86 9* *	.58 3* *	-.3 41 **	.88 6* *	.60 9* *	.86 9* *	.60 6* *	.80 9* *	-.7 91 **	.61 5* *	-.7 91 **	-.29 29 6	.38 7* *	-.8 50 **
BI O1 2	.82 9* *	-.7 09 **	0.1 07 5	-.4 87 **	.66 7* *	.86 6* *	-.7 83 **	.72 7* *	.86 9* *	.71 6* *	.85 9* *		.93 8* *	.78 6* *	-.5 22 **	.95 1* *	.82 0* *	.90 7* *	.81 5* *	.74 6* *	-.9 18 **	.41 1* *	-.6 94 **	-.85 85 3	.42 0* *	-.8 34 **
BI O1 3	.79 9* *	-.5 95 **	0.0 82 2	-.6 32 **	.57 3* *	.84 6* *	-.8 58 **	.67 3* *	.87 6* *	.63 6* *	.86 9* *	.93 8* *		.60 5* *	0.2 88 7	.99 2* *	.65 3* *	.97 0* *	.65 4* *	.68 9* *	-.8 72 **	.40 3* *	-.6 00 **	-.51 51 6	.17 17 5	-.8 61 **
BI O1 4	.63 8* *	-.6 63 **	0.0 63 1	-.3 91 **	.63 7* *	.63 6* *	-.4 02 **	.59 6* *	.61 1* *	.64 8* *	.58 3* *	.78 6* *	.60 5* *		-.7 88 **	.60 9* *	.99 1* *	.50 2* *	.98 8* *	.53 3* *	-.6 83 **	.28 5* *	-.6 42 **	-.4 19 **	.61 5* *	-.5 86 **
BI O1 5	-.4 76 **	.68 1* *	.67 4* *	-.3 23 *	-.6 32 **	-.4 40 **	0.0 52 6	-.5 30 **	-.3 43 **	-.6 11 **	-.3 41 **	-.5 22 **	0.2 33 7	-.7 88 **		0.2 53 7	-.7 66 **	.47 22 6	-.7 39 **	-.5 20 **	.46 4* *	-.3 69 **	.65 1* *	.36 5* *	-.7 96 **	.84 77 5

附表 4 26 个环境因子的皮尔森相关系数 (续表)

Supplementary Table 4 Pearson's correlations between 26 environmental variables (continued)

	BI O1	BI O2	BI O3	BI O4	BI O5	BI O6	BI O7	BI O8	BI O9	BI O0	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	BI O1	N D VI	EV I	III	alt e	clo ngi tud e	cla titu de		
			0.0																									
BI O1 6	.81 3* *	-.5 98 **	.95 84 1	-.6 53 **	.58 0* *	.86 1* *	-.8 76 **	.68 4* *	.89 4* *	.64 4* *	.88 6* *	.95 1* *	.99 2* *	.60 9* *	.53 48 7				.65 7* *	.98 3* *	.65 8* *	.69 9* *	-.8 92 **	.39 8* *	-.6 06 **	0.0 78 23	18 31 3	-.8 83 **
BI O1 7	.65 3* *	-.6 61 **	-.3 52 **	.11 80 8	.63 1* *	.65 5* *	-.4 43 **	.59 9* *	.63 7* *	.64 9* *	.60 9* *	.82 0* *	.65 3* *	.99 1* *	-.7 66 **				.65 7* *	.55 2* *	.99 5* *	.54 2* *	-.7 02 **		-.6 43 **	-.3 93 **	.59 0* *	-.6 22 **
BI O1 8	.77 3* *	-.5 41 **	.79 81 9	-.7 21 **	.50 9* *	.83 3* *	-.9 08 **	.64 1* *	.87 2* *	.58 1* *	.86 9* *	.90 7* *	.97 0* *	.50 2* *	.47 22 6				.98 3* *	.55 2* *	.55 3* *	.64 3* *	-.8 48 **	.37 0* *	-.5 37 **	0.0 51 9	0.1 84 2	-.8 82 **
BI O1 9	.64 7* *	-.6 37 **	-.3 29 *	.22 49 5	.62 0* *	.64 8* *	-.4 42 **	.59 3* *	.63 9* *	.63 8* *	.60 6* *	.81 5* *	.65 4* *	.98 8* *	-.7 39 **				.65 8* *	.99 5* *	.55 3* *	.52 6* *	-.6 98 **		-.6 30 **	-.3 95 **	.58 4* *	-.6 29 **
N D VI	.83 8* *	-.7 11 **	.56 10 4	0.2 47 29	.78 5* *	.82 7* *	-.5 60 **	.80 6* *	.78 6* *	.80 7* *	.80 9* *	.74 6* *	.68 9* *	.53 3* *	-.5 20 **				.69 9* *	.54 2* *	.64 3* *	.52 6* *	-.7 81 **	.63 5* *	-.7 98 **	0.0 08 8	.56 13 *	-.5 11 **

附表 4 26 个环境因子的皮尔森相关系数 (续表)

Supplementary Table 4 Pearson's correlations between 26 environmental variables (continued)

	BI O1	BI O2	BI O3	BI O4	BI O5	BI O6	BI O7	BI O8	BI O9	BI O10	BI O11	BI O12	BI O13	BI O14	BI O15	BI O16	BI O17	BI O18	BI O19	BI O20	N D VI	EV I	HII	alt e	clo ngi tud e	cla titu de		
			0.0																					0.0				
EV I	-.7 41 **	.61 7* *	.43 84 6	.50 6* *	-.5 69 **	-.7 88 **	.74 7* *	-.6 33 **	-.7 95 **	-.6 14 **	-.7 91 **	-.9 18 **	-.8 72 **	-.6 83 **	.46 4* *	-.8 92 **	-.7 02 **	-.8 48 **	-.6 98 **	-.7 81 **				-.2 60 *	.60 1* *	16 38 8	-.2 87 *	.74 6* *
				0.1			0.2																					
HII	.73 6* *	-.6 92 **	-.4 82 **	.34 49 2	.82 8* *	.66 4* *	.27 88 2	.81 9* *	.58 4* *	.82 6* *	.61 5* *	.41 1* *	.40 3* *		-.3 69 **	.39 8* *		.37 29 2*		.63 5* *	-.2 60 *			-.8 38 **	0.2 24 48	.66 3* *	10 95 2	
				0.0																								
alt	-.9 12 **	.88 0* *	.57 1* *	.64 76 9	-.9 88 **	-.8 55 **	.38 5* *	-.9 70 **	-.7 80 **	-.9 88 **	-.7 91 **	-.6 94 **	-.6 00 **	-.6 42 **	.65 1* *	-.6 06 **	-.6 43 **	-.5 37 **	-.6 30 **	-.7 98 **	.60 1* *		-.8 38 **		.34 6* *	-.8 11 **	.42 8* *	
alt Ra ng e		0.1 85 2	0.2 10 4	0.1 53 1		0.2 43 6	0.0 16 1		0.2 51 2		0.2 29 6	0.1 85 3	0.0 51 6		-.4 36 *	0.0 78 23	-.3 43 **	-.3 43 9	-.3 08 **	0.0 16 8	0.0 16 8			-.8 34 *		-.3 70 **	0.2 45 7	
lon git ud e	.57 2* *	-.7 39 **	-.7 98 **	.46 7* *	.78 7* *	.49 0* *	0.0 39 8	.69 3* *	.38 3* *	.75 9* *	.38 7* *	.42 0* *	0.2 17 5		-.7 18 3	0.2 31 3		0.1 25 2		.58 4* *	.56 2* *	-.2 87 *		.66 3* **	-.8 11 **	-.3 70 **	0.0 64 15	

附表 5 中国 33 种雀形目鸟类遗传多样性相关因子的模型筛选结果

Supplementary Table 5 Environmental variables model selection results of genetic diversity of 33 passerine species in China

China	Model	Variables	nVars	r ²	Cond.Num.	AICc	Delta AICc	L(gi x)	AICc wi
CYTBpi	Mod#4080	8,12	2	0.111	2.036	-1394.54	0	1	0.009
CYTBHd	Mod#3005	2, 6, 10, 11,12	5	0.213	8.766	-42.871	0	1	0.012
ND2pi	Mod#4065	8	1	0.096	1	-956.788	0	1	0.011
ND2Hd	Mod#3823	4, 8,11	3	0.154	3.138	-5.115	0	1	0.011
COIpi	Mod#963	1, 2, 7	3	0.437	2.233	-638.332	0	1	0.017
COIHd	Mod#1620	1, 4, 5, 7, 8,12	6	0.486	6.974	-13.376	0	1	0.026
CRpi	Mod#4088	9,12,13, 14,15	5	0.999	1627.282	-1008.03	0	1	1
CRHd	Mod#4081	9,13, 14,15	4	1.016	1452.761	-396.069	0	1	0.839

表注：解释变量：Variable #1: BIO1, Variable #2: BIO4, Variable #3: BIO7, Variable #4: BIO12, Variable #5: BIO15, Variable #6: altMean, Variable #7: altRange, Variable #8: NDVI, Variable #9: EVI, Variable #10: HII, Variable #11: longitude, Variable #12: latitude, Variable #13: Predicted by Filters, Variable #14: Residuals of Filters, Variable #15: Spatial Filter n° 1. 变量 13,14,15 为生成变量，在数据存在空间自相关作用时考虑。

Table note: Explanatory variables are: Variable #1: BIO1, Variable #2: BIO4, Variable #3: BIO7, Variable #4: BIO12, Variable #5: BIO15, Variable #6: altMean, Variable #7: altRange, Variable #8: NDVI, Variable #9: EVI, Variable #10: HII, Variable #11: longitude, Variable #12: latitude, Variable #13: Predicted by Filters, Variable #14: Residuals of Filters, Variable #15: Spatial Filter n° 1. Variables 13,14 and 15 are considered when spatial autocorrelation exists.

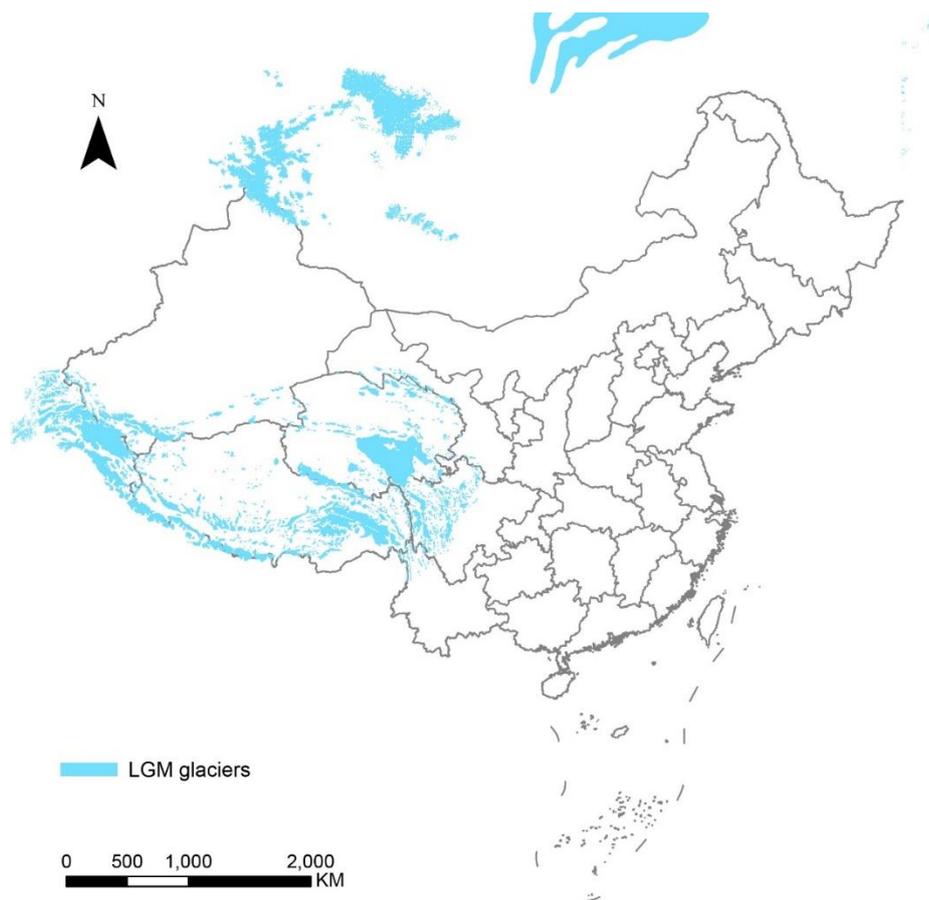
附表 6 西南山地 27 种雀形目鸟类遗传多样性相关因子的模型筛选结果

Supplementary Table 6 Environmental variables model selection results of genetic diversity of 27 passerine species in Mountains of Southwest China

MSC	Model	Variables	nVars	r ²	Cond.Num.	AICc	Delta AICc	L(gi x)	AICc wi
CYTBpi	Mod#4075	8, 10, 11,13, 14,15, 16, 17	8	0.994	1649.393	-930.373	0	1	0.761
CYTBHd	Mod#3906	5, 7	2	0.148	1.484	-52.985	0	1	0.029
ND2pi	Mod#4081	9	1	0.145	1	-398.996	0	1	0.016
ND2Hd	Mod#3841	5	1	0.018	1	-1.437	0	1	0.011
COIpi	Mod#3055	2, 8, 11,13, 14,15	6	0.999	1818.62	-782.04	0	1	1
COIHd	Mod#3732	4, 6, 7, 9	4	0.466	5.82	-27.874	0	1	0.062
CRpi	Mod#956	1, 2, 6,13, 14,15 10	7	0.99	1877.326	-406.446	0	1	1
CRHd	Mod#4086	9, 11,13, 14,15	5	1	003 1620.879	-174.055	0	1	1

表注：解释变量：Variable #1: BIO1, Variable #2: BIO4, Variable #3: BIO7, Variable #4: BIO12, Variable #5: BIO15, Variable #6: altMean, Variable #7: altRange, Variable #8: NDVI, Variable #9: EVI, Variable #10: HII, Variable #11: longitude, Variable #12: latitude, Variable #13: Predicted by Filters, Variable #14: Residuals of Filters, Variable #15: Spatial Filter n° 1. 变量 13,14,15 为生成变量，在数据存在空间自相关作用时考虑。

Table note: Explanatory variables are: Variable #1: BIO1, Variable #2: BIO4, Variable #3: BIO7, Variable #4: BIO12, Variable #5: BIO15, Variable #6: altMean, Variable #7: altRange, Variable #8: NDVI, Variable #9: EVI, Variable #10: HII, Variable #11: longitude, Variable #12: latitude, Variable #13: Predicted by Filters, Variable #14: Residuals of Filters, Variable #15: Spatial Filter n° 1. Variables 13,14 and 15 are considered when spatial autocorrelation exists.

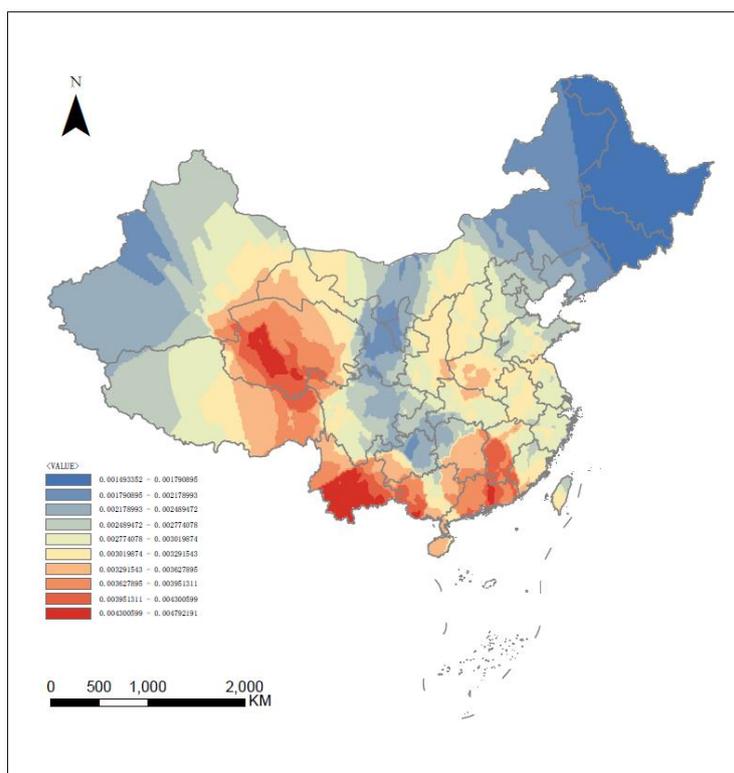
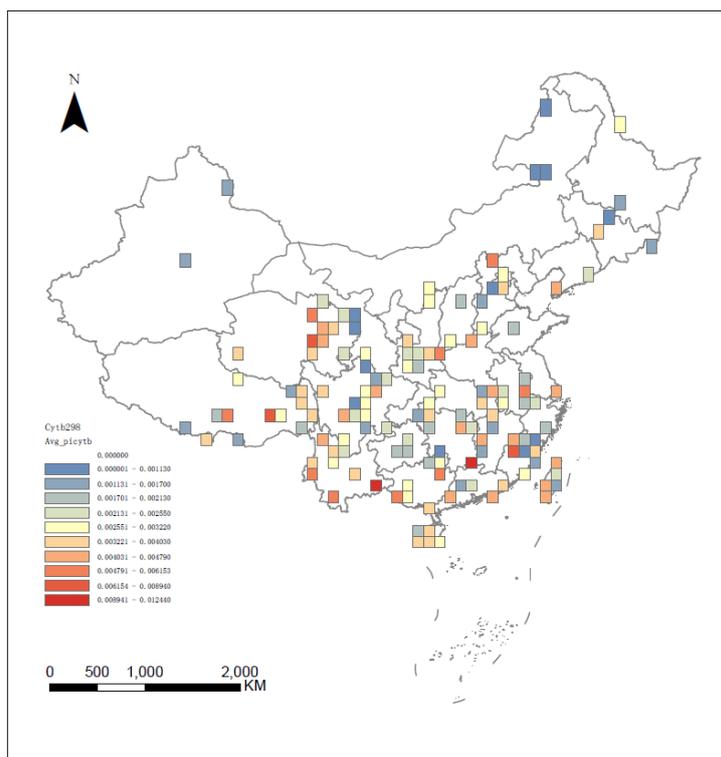


附图 1 末次最大冰期冰川（蓝色）在中国的分布

Supplementary Figure 1 LGM glaciers (blue) distributed in China

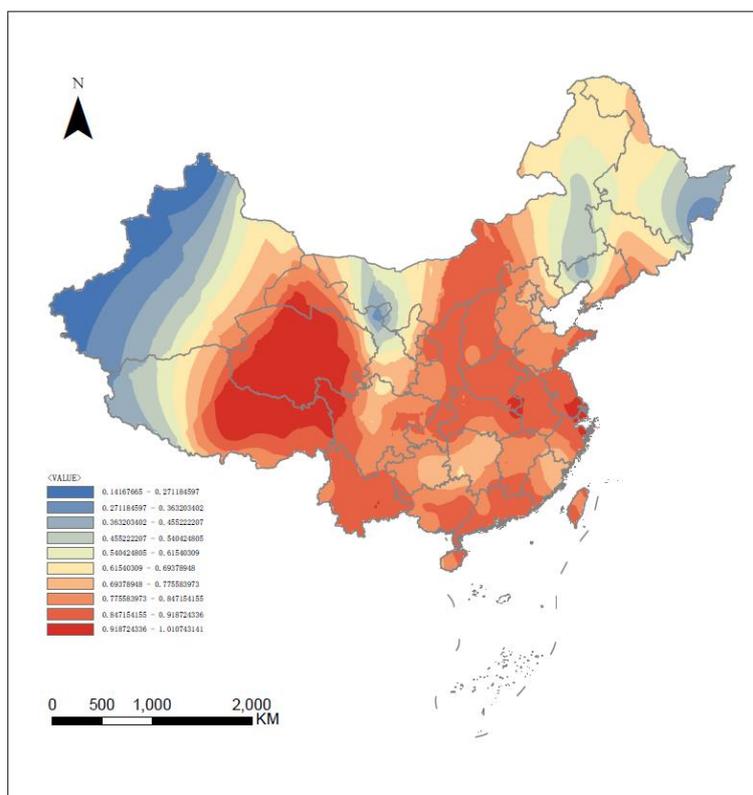
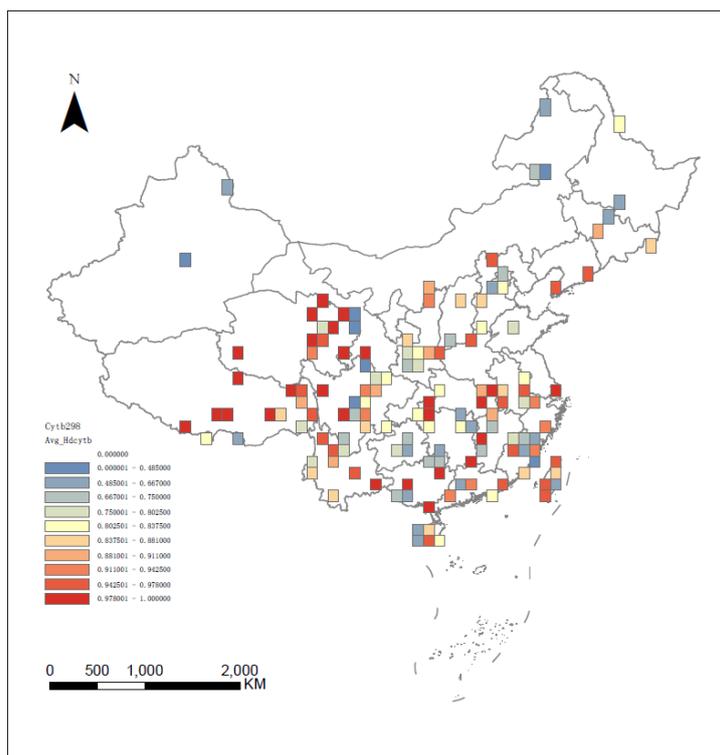
冰川图层从网站 <https://crc806db.uni-koeln.de/layer/show/6> 下载。

Glaciers layer was downloaded from <https://crc806db.uni-koeln.de/layer/show/6>.



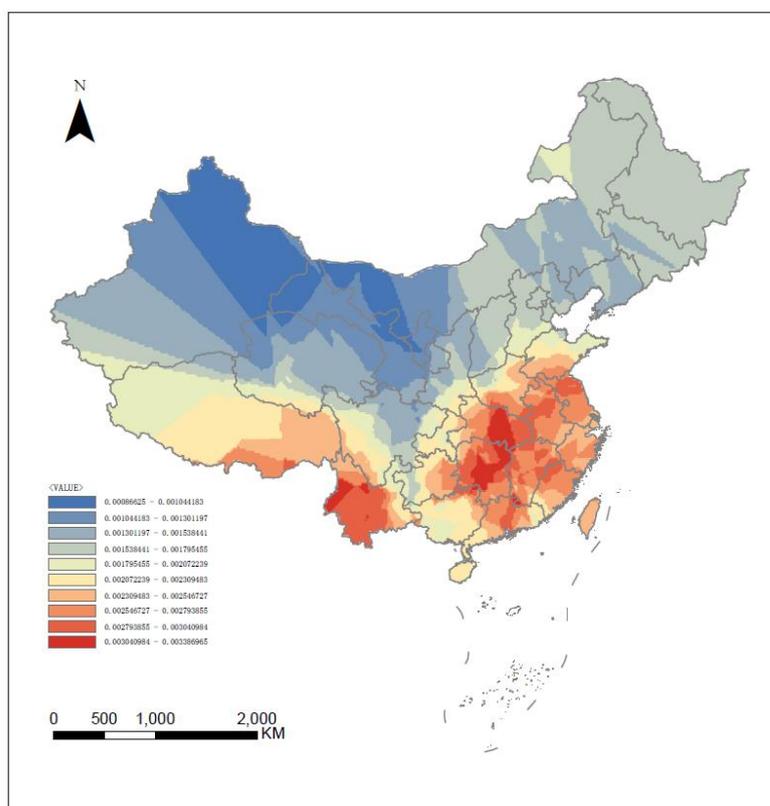
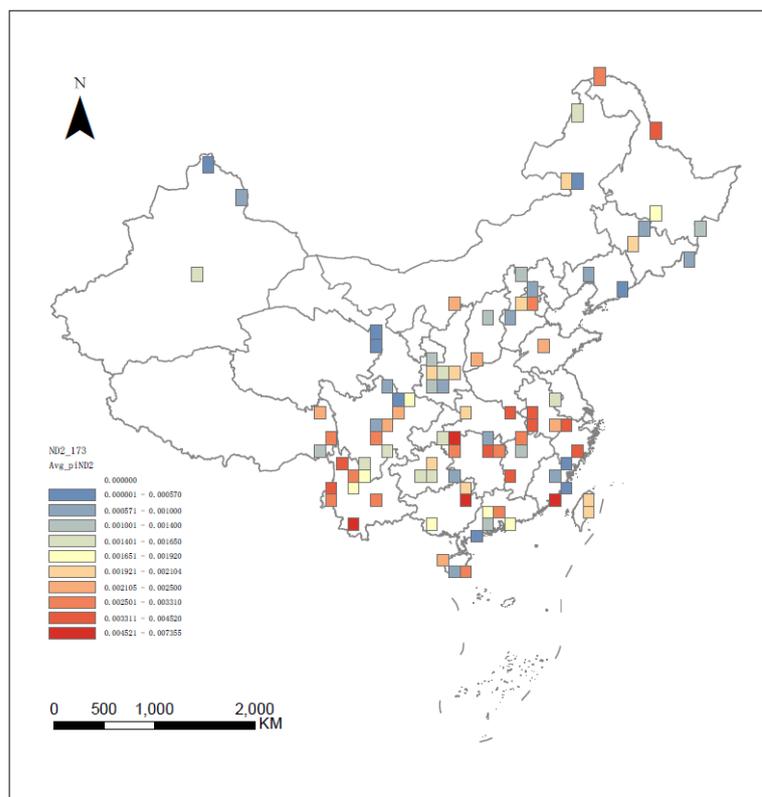
附图 2 中国 33 种雀形目鸟类 CYTB 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 2 CYTB's nucleotide diversity patterns of 33 passerine species in China



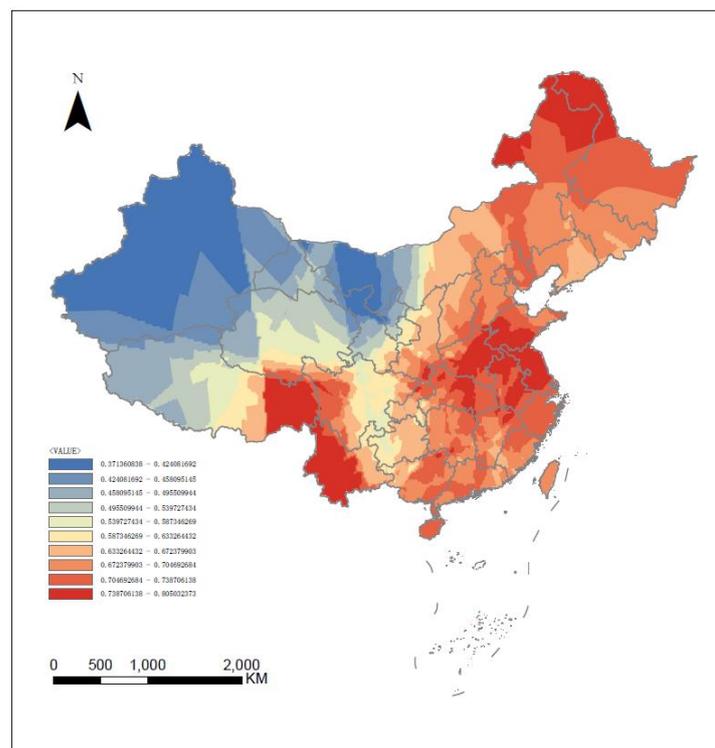
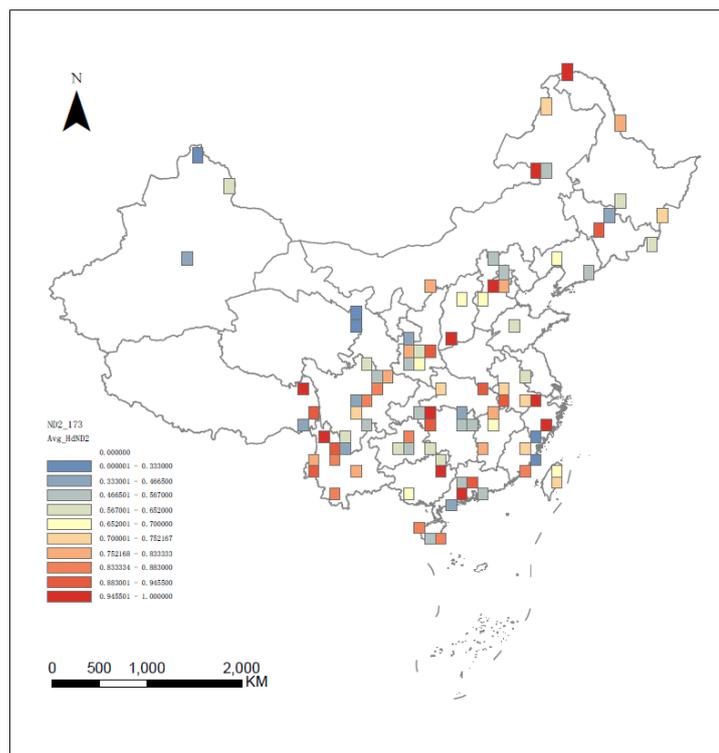
附图 3 中国 33 种雀形目鸟类 CYTB 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 3 CYTB's haplotype diversity patterns of 33 passerine species in China



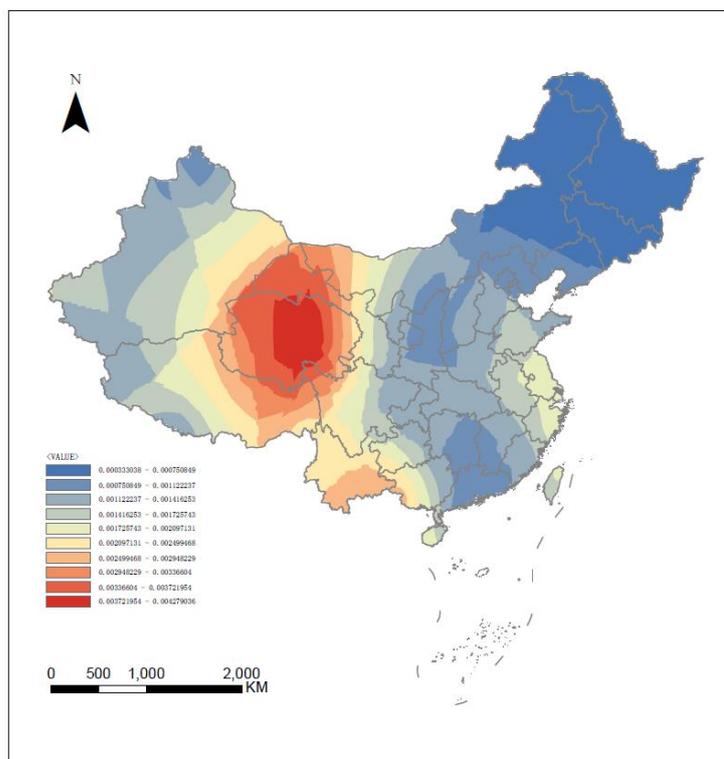
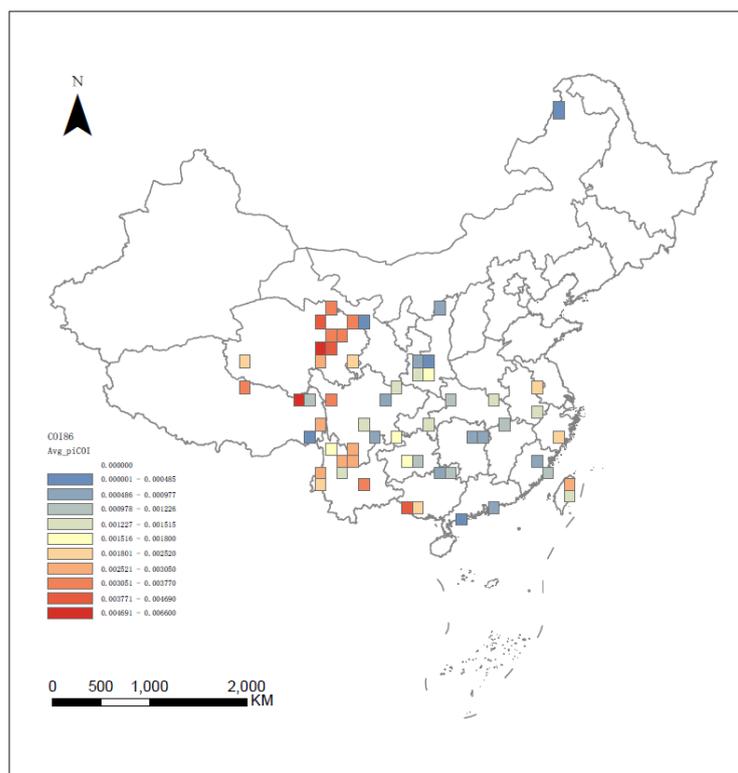
附图 4 中国 33 种雀形目鸟类 ND2 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 4 ND2's nucleotide diversity patterns of 33 passerine species in China



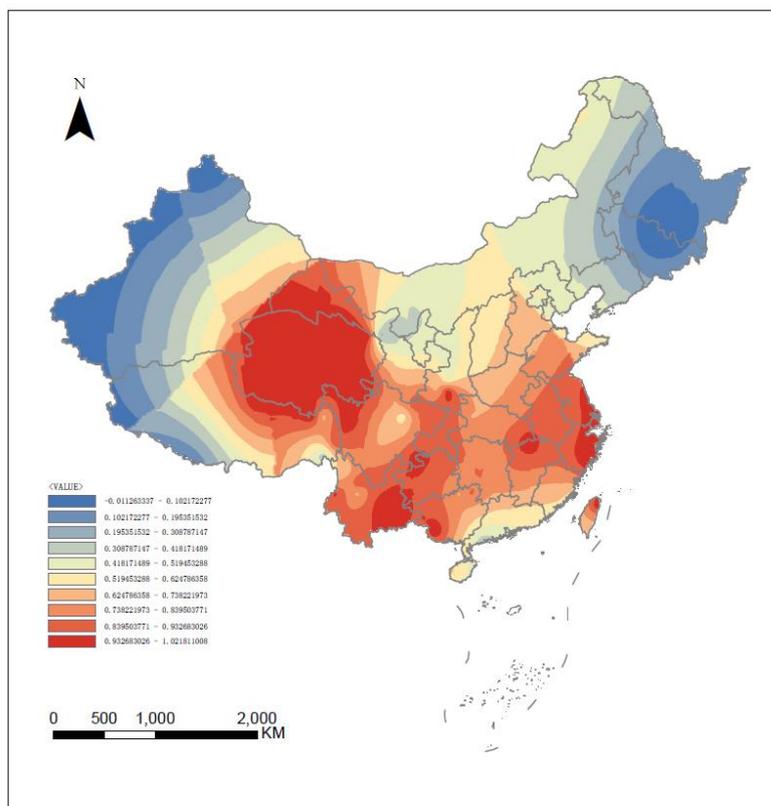
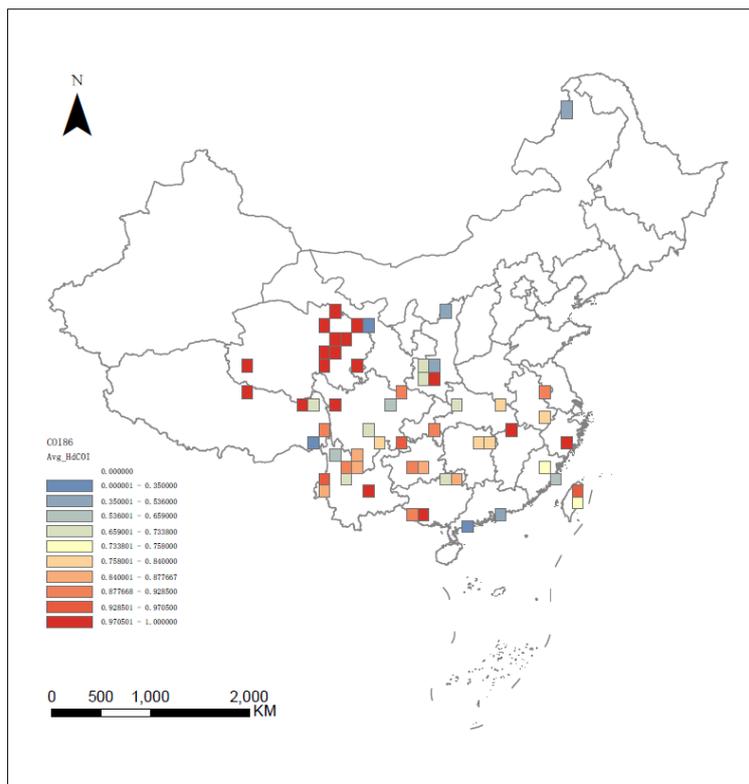
附图 5 中国 33 种雀形目鸟类 ND2 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 5 ND2's haplotype diversity patterns of 33 passerine species in China



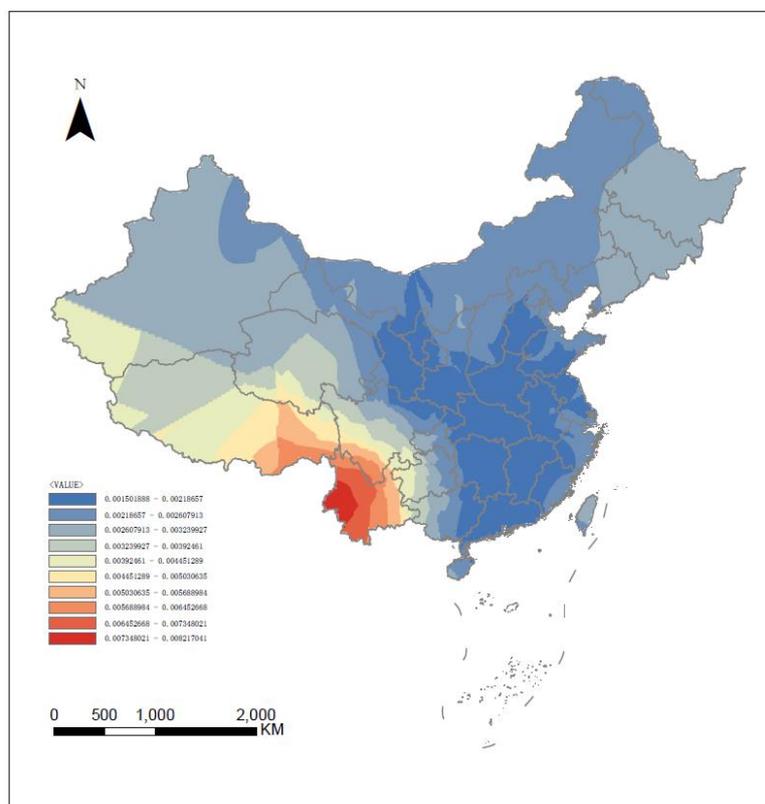
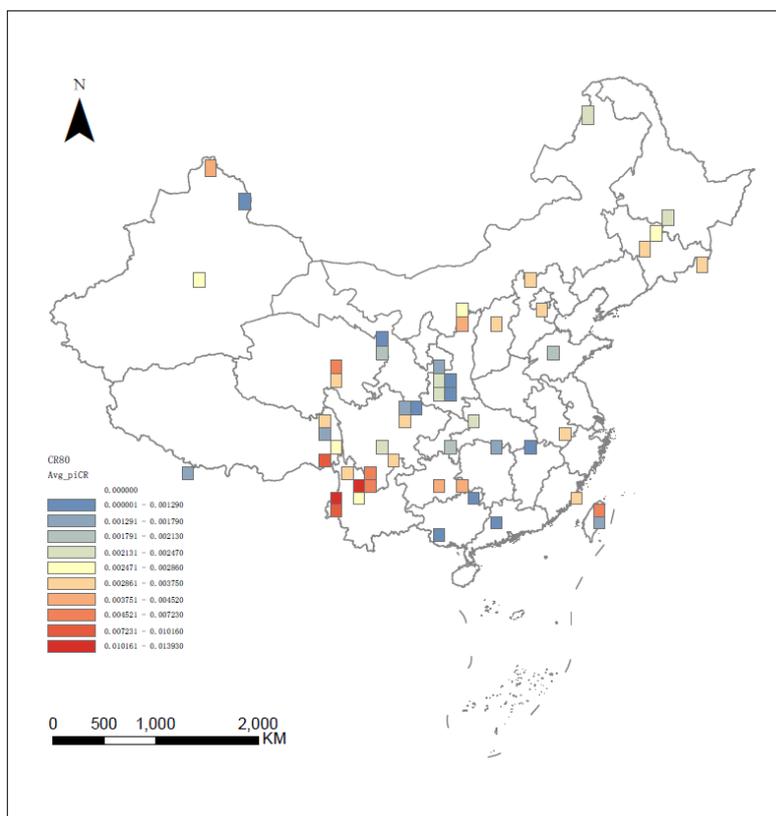
附图 6 中国 33 种雀形目鸟类 COI 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 6 COI's nucleotide diversity patterns of 33 passerine species in China



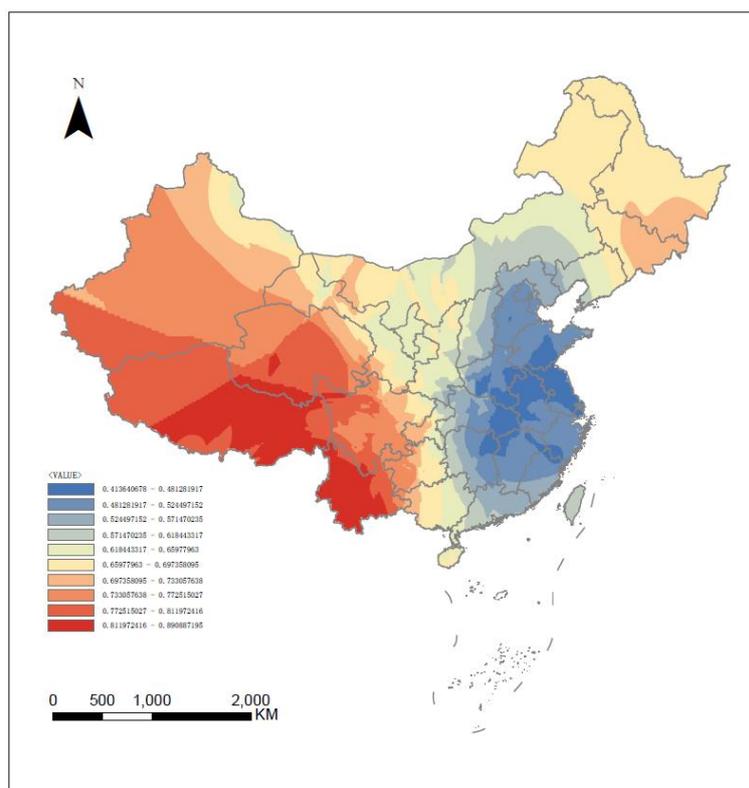
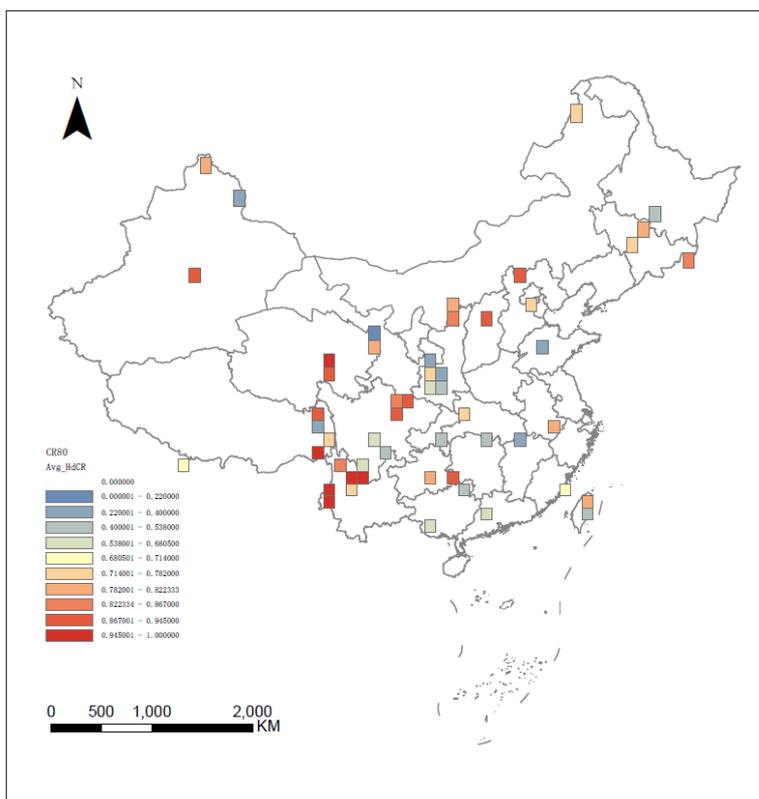
附图 7 中国 33 种雀形目鸟类 COI 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 7 COI's haplotype diversity patterns of 33 passerine species in China



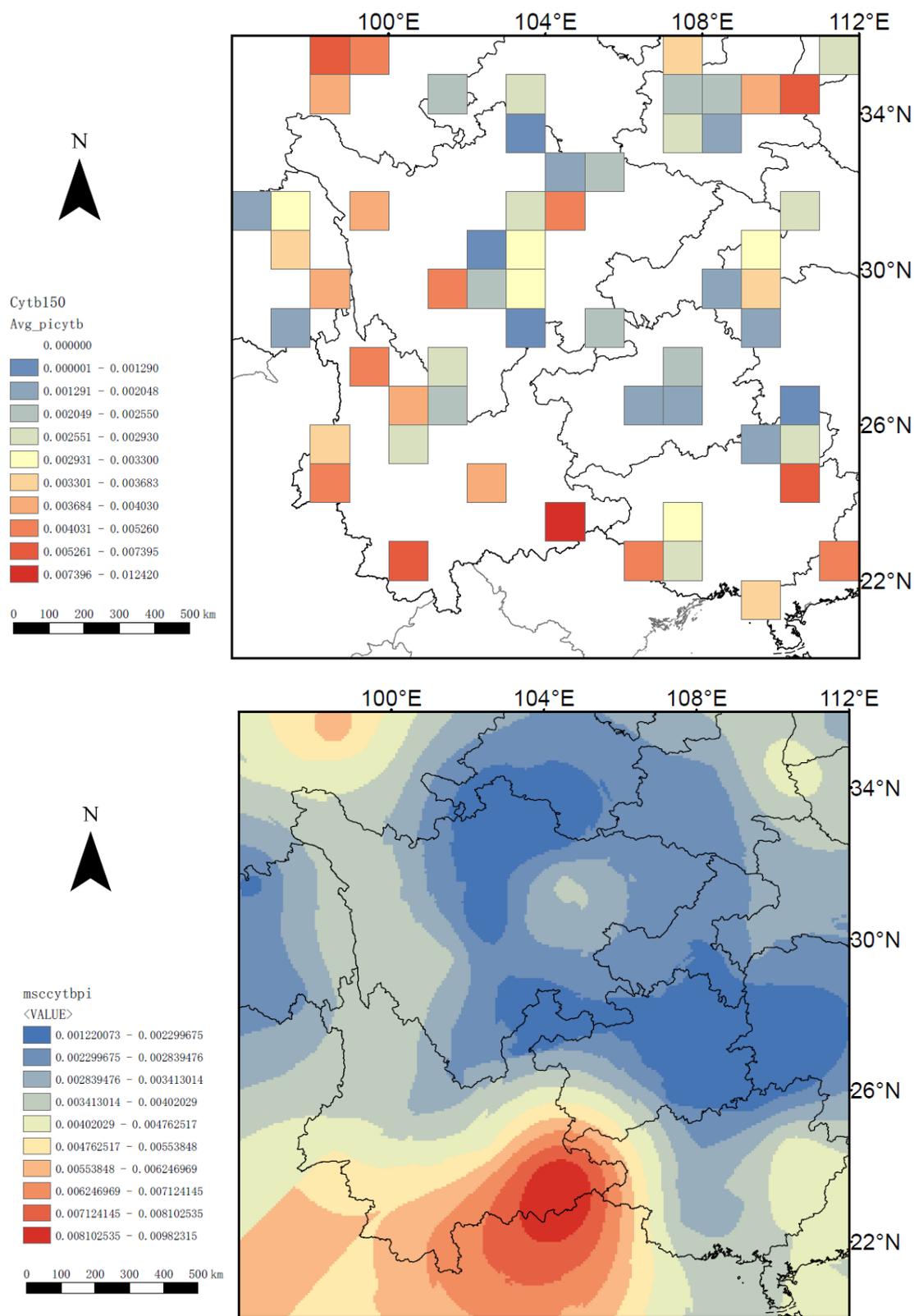
附图 8 中国 33 种雀形目鸟类 CR 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 8 CR's nucleotide diversity patterns of 33 passerine species in China



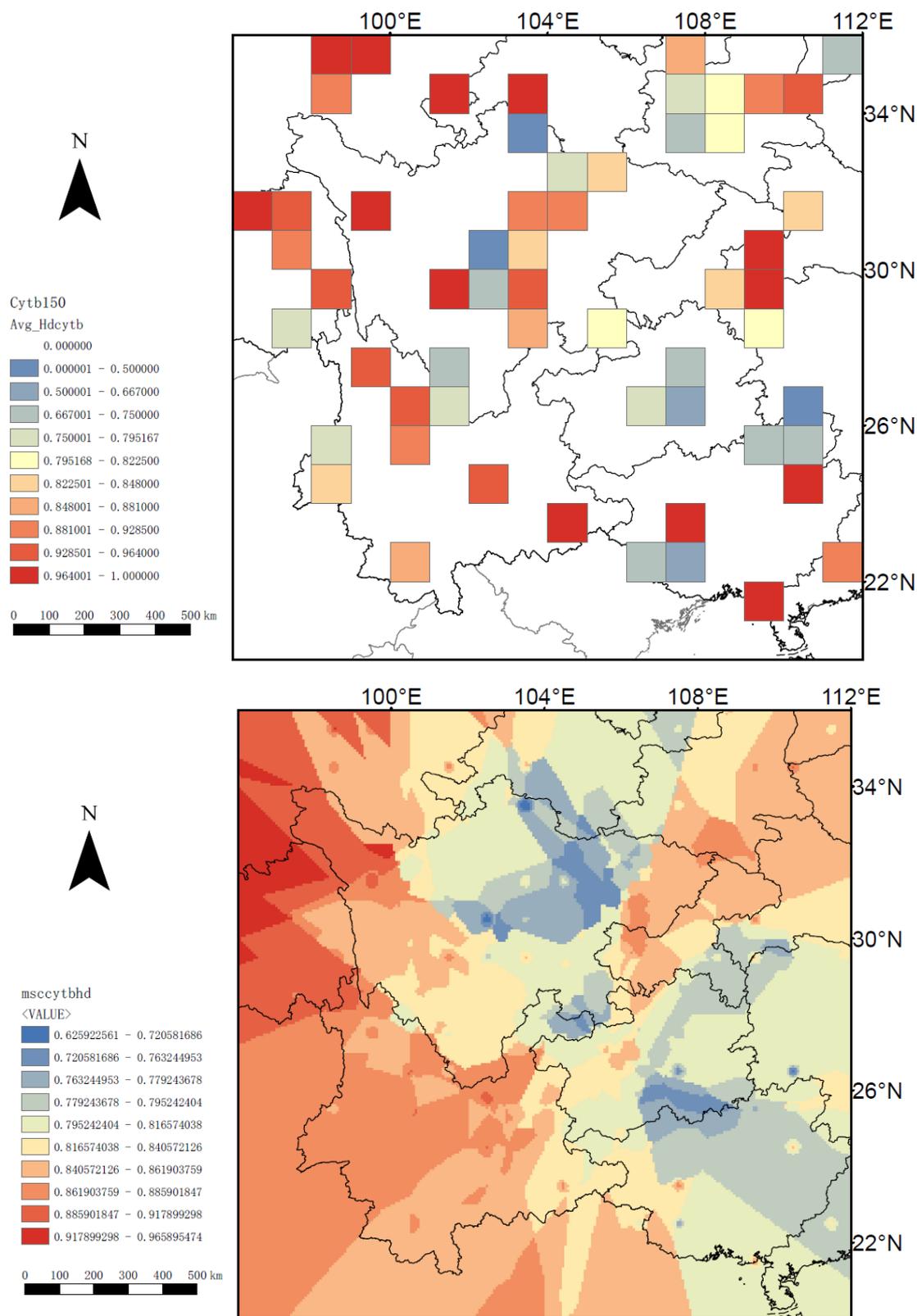
附图 9 中国 33 种雀形目鸟类 CR 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 9 CR's haplotype diversity patterns of 33 passerine species in China



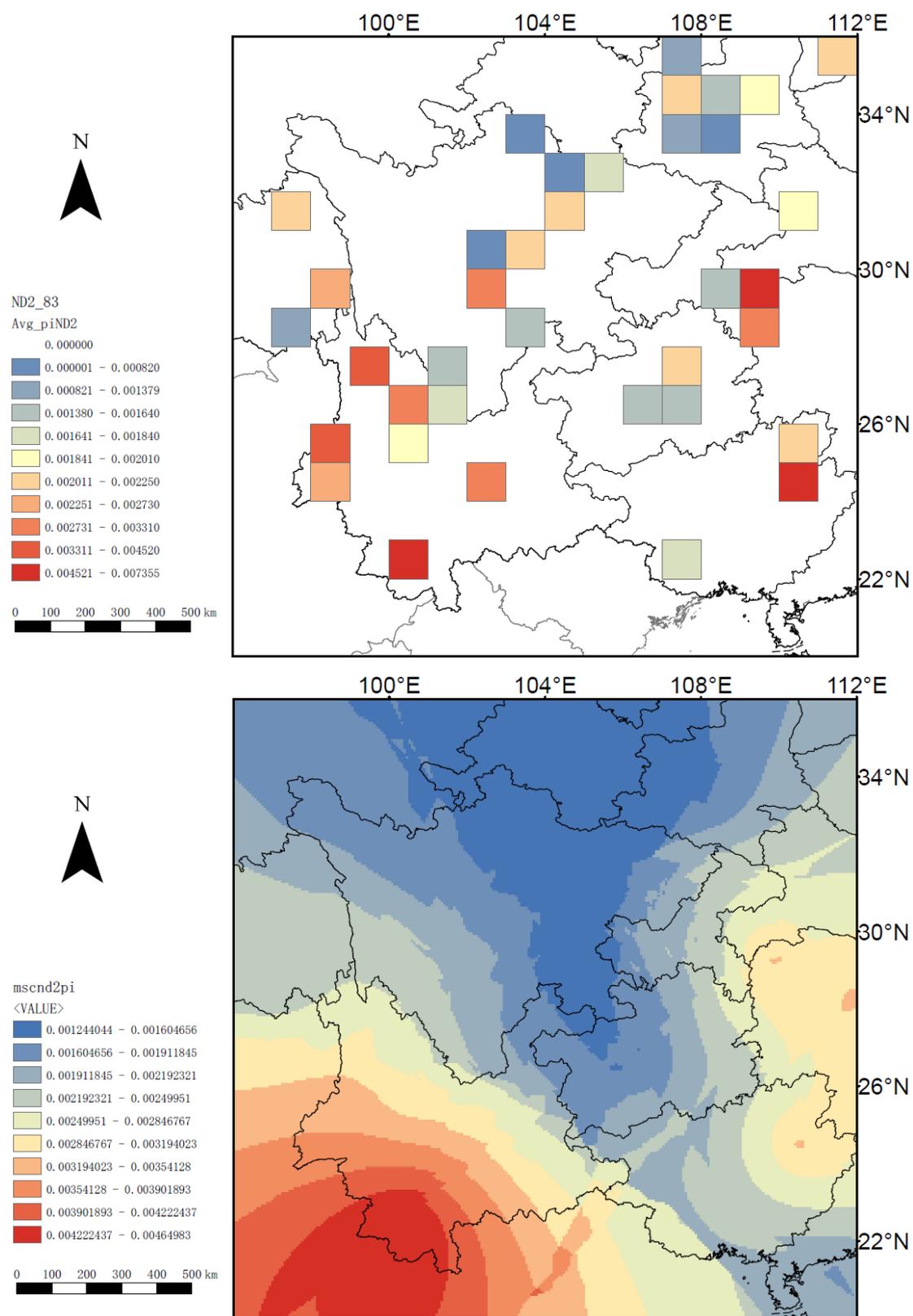
附图 10 西南山地 27 种雀形目鸟类 CYTB 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 10 CYTB's nucleotide diversity patterns of 27 passerine species in MSC



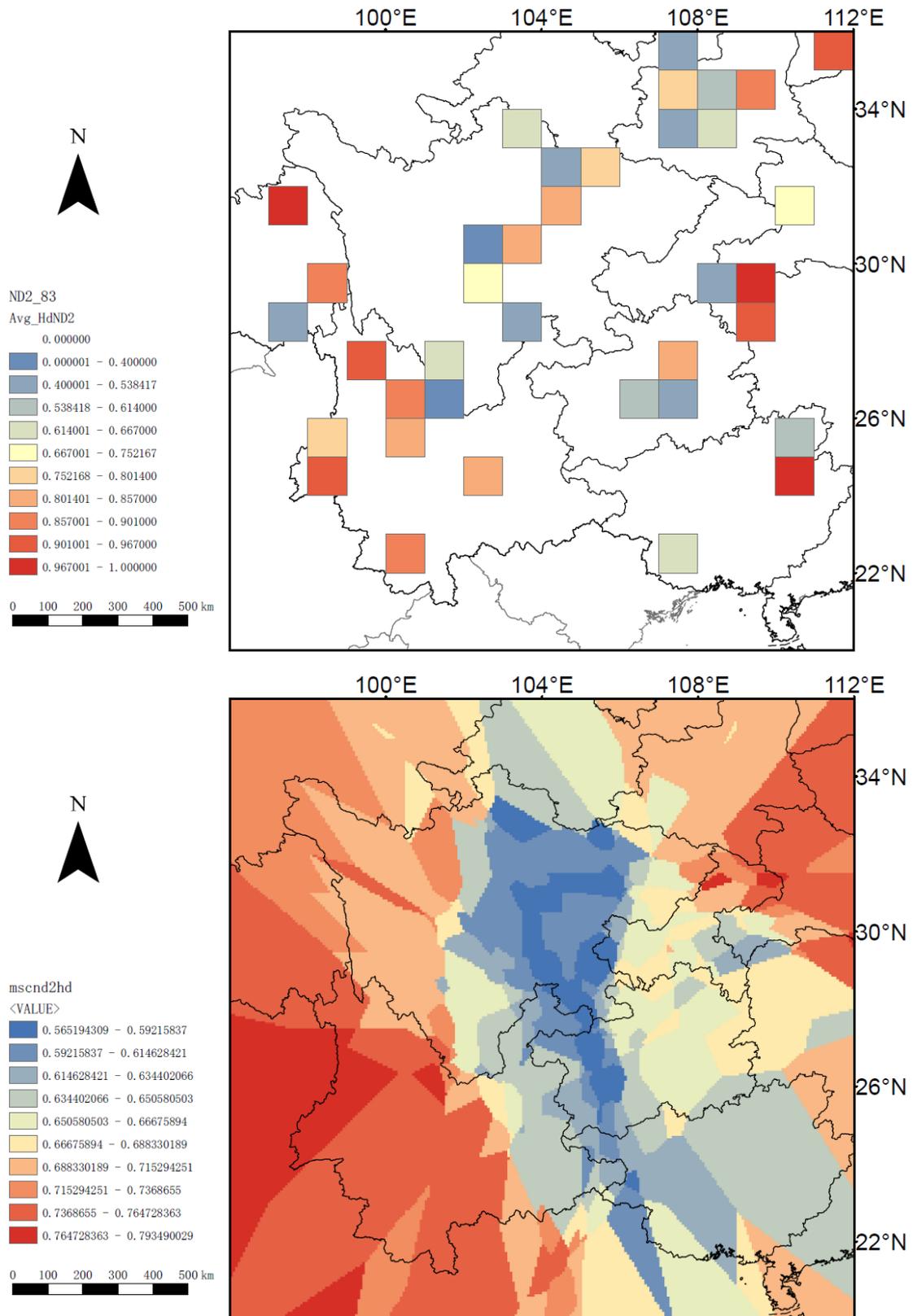
附图 11 西南山地 27 种雀形目鸟类 CYTB 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 11 CYTB's haplotype diversity patterns of 27 passerine species in MSC



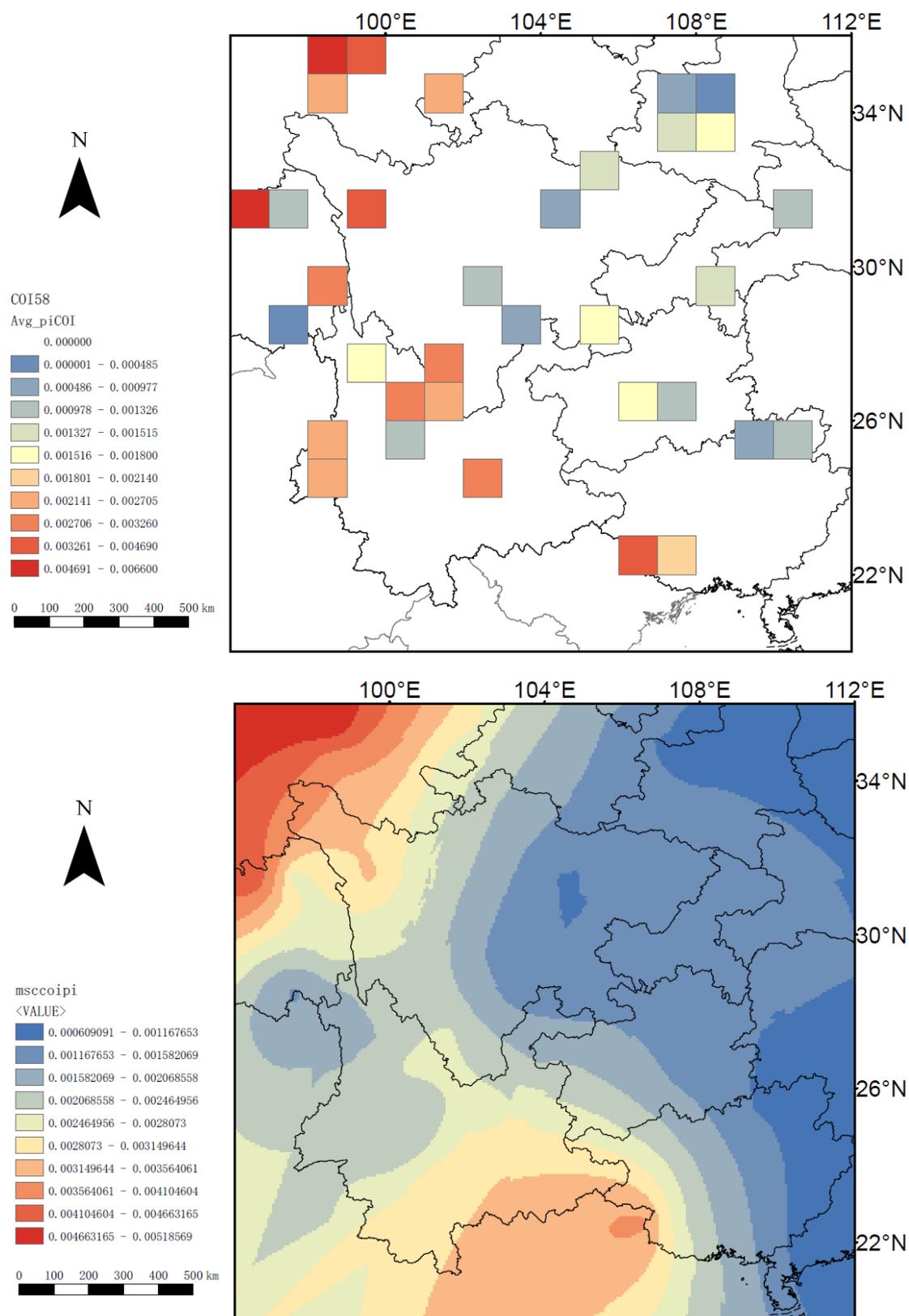
附图 12 西南山地 27 种雀形目鸟类 ND2 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 12 ND2's nucleotide diversity patterns of 27 passerine species in MSC



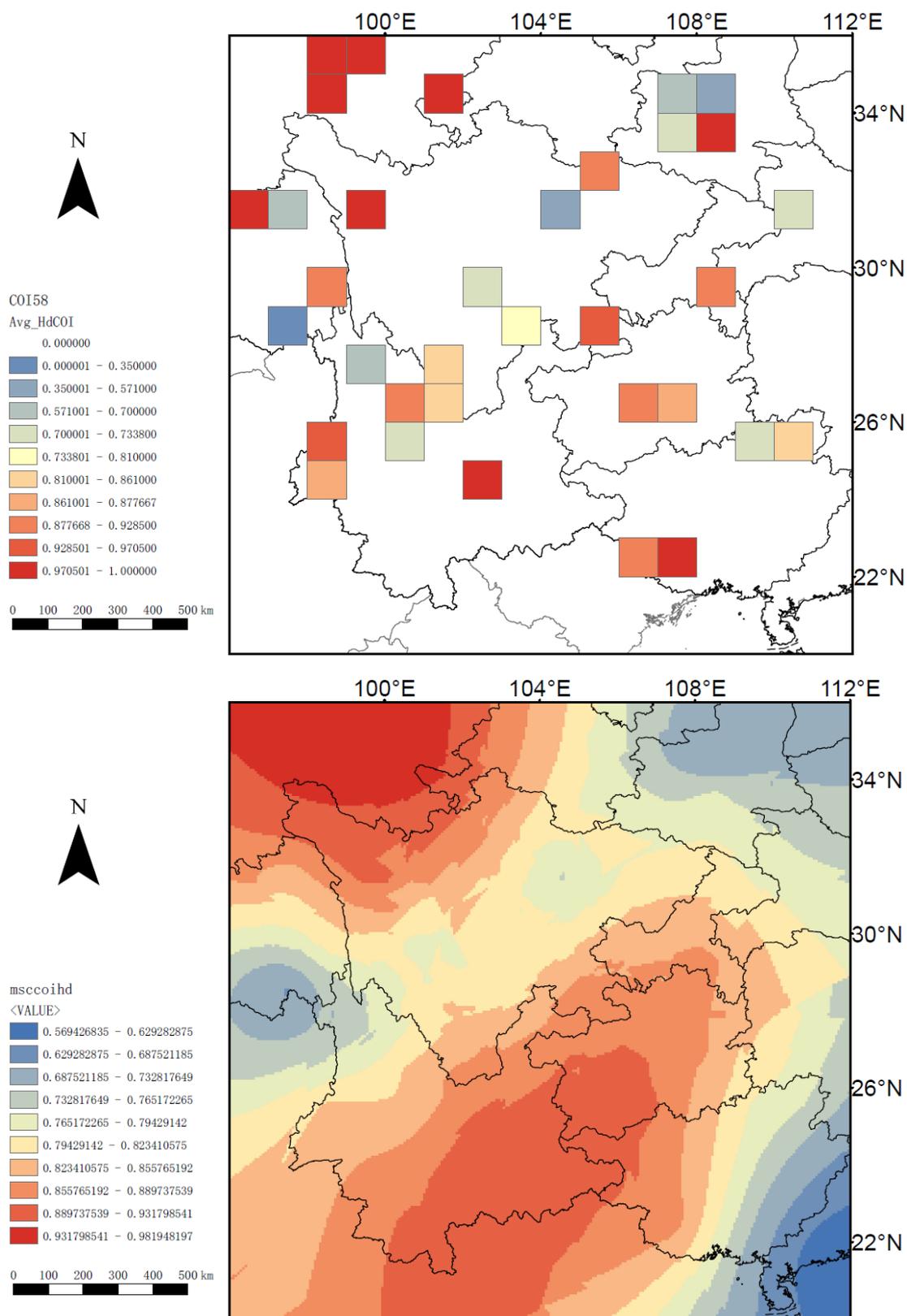
附图 13 西南山地 27 种雀形目鸟类 ND2 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 13 ND2's haplotype diversity patterns of 27 passerine species in MSC



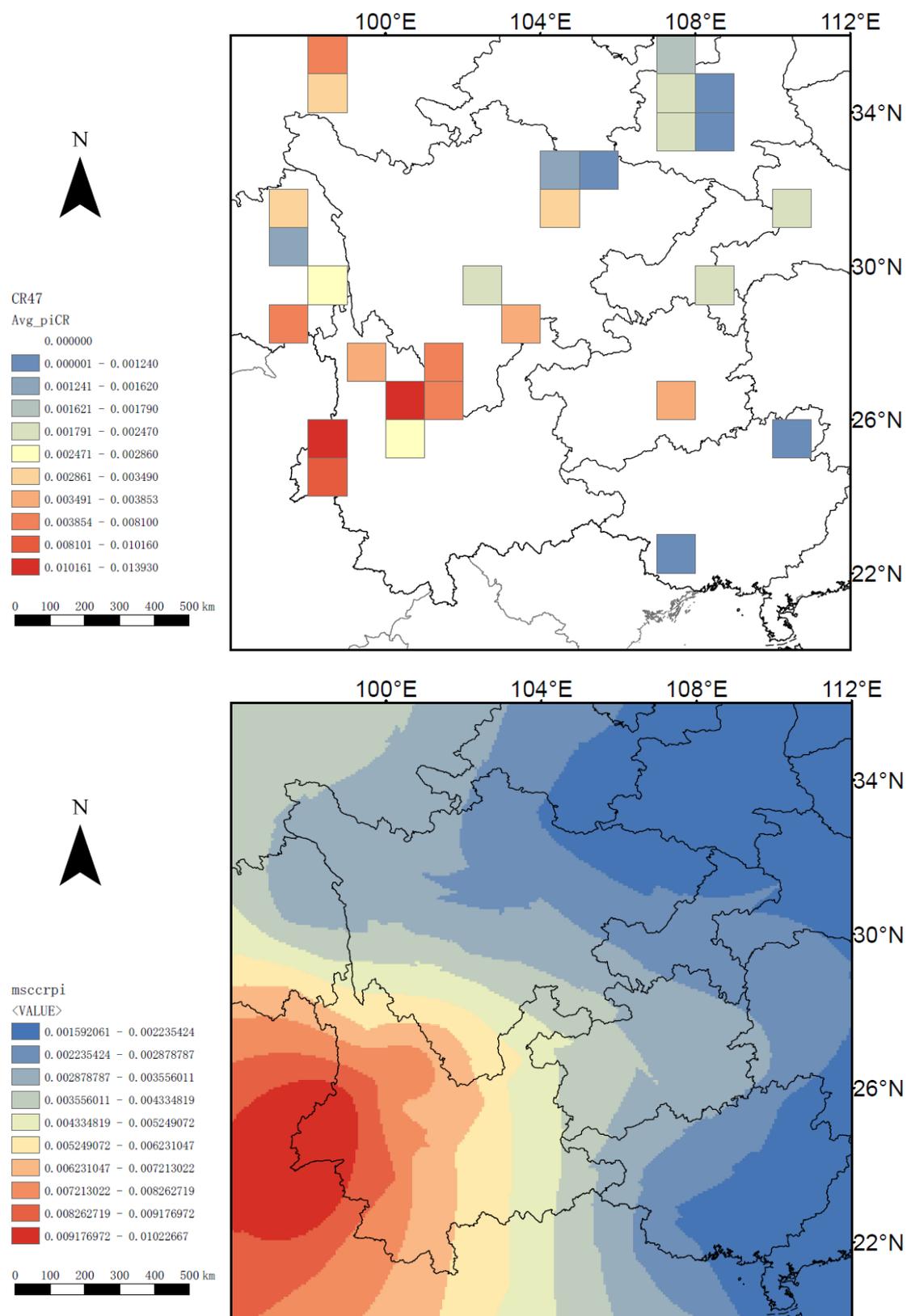
附图 14 西南山地 27 种雀形目鸟类 COI 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 14 COI's nucleotide diversity patterns of 27 passerine species in MSC



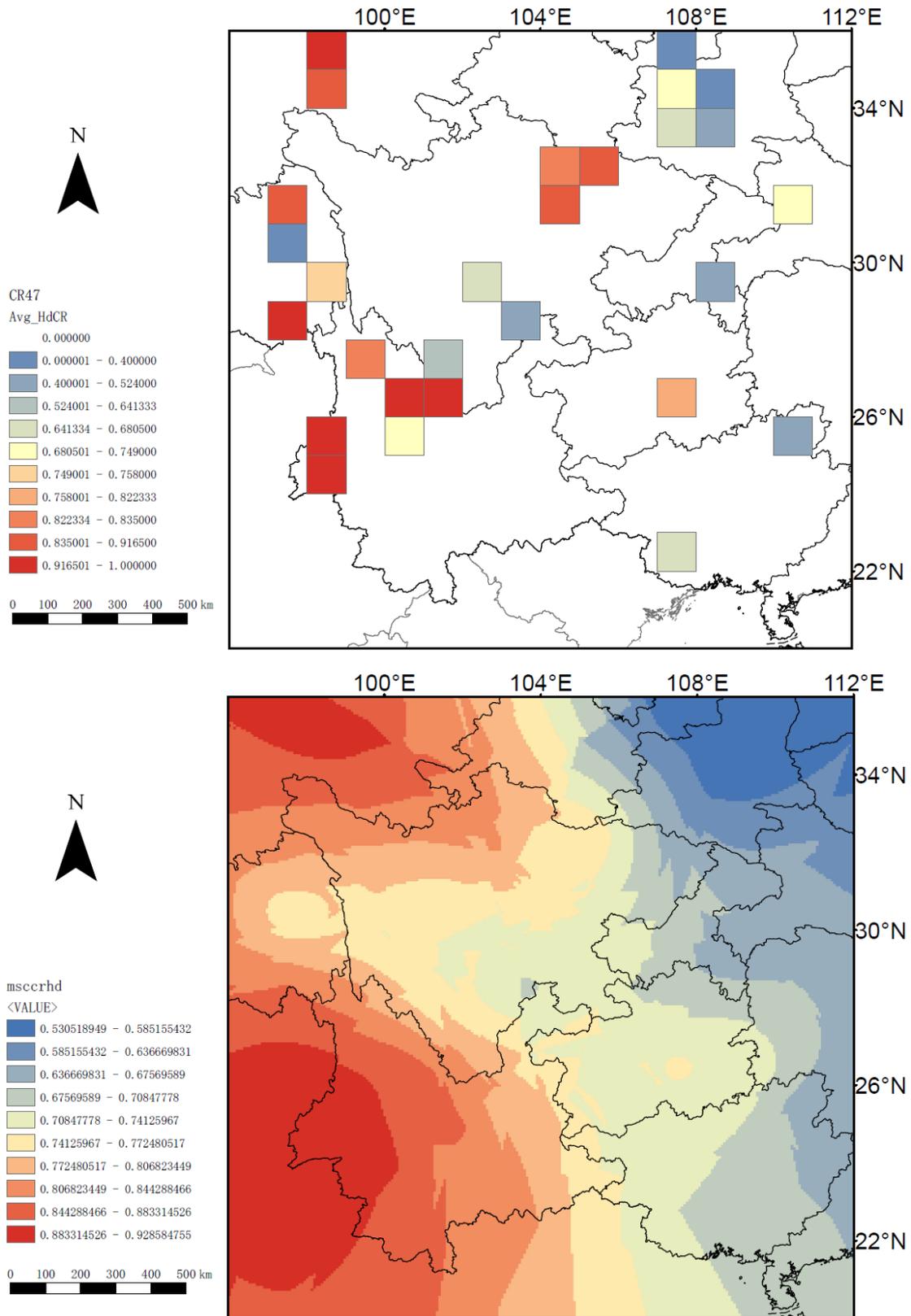
附图 15 西南山地 27 种雀形目鸟类 COI 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 15 COI's haplotype diversity patterns of 27 passerine species in MSC



附图 16 西南山地 27 种雀形目鸟类 CR 基因核苷酸多样性分布格局

Supplementary Figure 16 CR's nucleotide diversity patterns of 27 passerine species in MSC



附图 17 西南山地 27 种雀形目鸟类 CR 基因单倍型多样性分布格局

Supplementary Figure 17 CR's haplotype diversity patterns of 27 passerine species in MSC

致 谢

感谢我的导师雷富民研究员，给了我这个宝贵的机会攻读博士学位。雷老师为人和蔼可亲，平易近人，对待工作一丝不苟，时常深夜十一点我都回宿舍的时候他还在办公室工作，令我非常惭愧。雷老师的工作态度是我需要一直学习的。雷老师对待学生宽容仁慈，用心良苦，因材施教。组里学生人才济济，对待优秀的学生他就放手让学生自由探索，全力支持。而对待像我这样又笨又懒的学生，雷老师就是时常督促，循循善诱，耐心指导。从阅读文献到科研思路，谆谆教诲，不辞辛苦。如今要毕业了，我没有做出像样的工作，愧对雷老师的培养和指导。雷老师对学生也是体贴入微，十分关心，有一次春节期间我请他帮我修改文章，通过修改记录我知道他其实大年初二就帮我修改好了，可是直到初七假期结束，才返回给我修改意见，为的就是让我能够安心的在家度过春节，令我十分感动。总之我是对敬爱的雷老师感激万分，而又愧对老师对我的指导。只期望未来的工作中能够努力为社会做出一点点贡献。再次感谢雷老师的指导和帮助！您辛苦了！

感谢宋刚老师六年来对我的指导和帮助。从野外出差、课题设计、论文发表以及毕业找工作，在工作学习生活的方方面面，给我无私的帮助。宋师兄毫无老师架子，一直以一个师兄的身份与我们打成一片，在我修改论文最艰难的阶段，不辞辛苦地帮助我一点一点地修改，在我博士都要读不下去的时候，开导我，使我能够有信心坚持下去。感谢李晓兵老师的关心和帮助，李老师作为我们研究组的大管家，对待学生从来都是无微不至，日常出差和生活中的难事，李老师每次都能够又快又好地帮我们解决，让我们没有后顾之忧。感谢贾陈喜老师的指导与帮助，贾老师风趣幽默，对待工作一丝不苟，十分严谨。跟贾老师一起出差是最开心收获最大的，不管是野外出差工作的技能还是科学研究方法，贾老师都是毫无保留地教给我们。感谢屈延华老师对课题设计和论文撰写中的指导与帮助，屈老师思路敏捷，学术造诣深厚，每次跟屈老师讨论都受益匪浅，屈老师修改我的文章也是面面俱到，知道我论文修改时间紧张，甚至停下手头工作花一整天时间修改我一篇这么小的论文，真的令我十分感动。感谢尹祚华老师的指导和帮助，尹老师虽然已经退休，但是野外出差每次都是不辞劳苦，耐心教会我做标本，也时常关心我的工作生活。感谢林海燕老师的关心和帮助，林老师像一个知心的大

姐姐和我们分享美食，并且在我为课题文章抑郁困惑的时候，耐心开导并且带我去吃大餐，帮助我渡过了读博最困难的那段时间，真的十分感激。

感谢鸟类学教研组诸位师兄师姐师弟师妹的陪伴与帮助。包括张德志、程亚林、蔡天龙等师兄，朱筱佳、邵施苗、范丽卿、陈秀敏、季妍竹等师姐，吴允、熊鹰、范平、姜志永、陈逸林、张凯、吕泓锐等师弟，赵敏、潘白云、郝艳、余惠响、王欢、王婧、党静、夏欢、焦小璐、于欣、吴蕾、唐诗雨、张梦茹等师妹。有幸与你们相遇，感恩，祝福大家前程似锦。

感谢研究生部的李明老师、郭红杰老师、张潇冉老师、李静老师、杨培燕老师、史芳磊老师在我就读期间的指导和帮助。感谢进化室刘莹静老师在我博士入学和就读期间的帮助。

感谢我的硕士导师杨奇森研究员、葛德燕副研究员的指导与帮助，时常关心我的课题进展和未来工作，给我提供了很多的宝贵建议并且帮我介绍工作。感谢吕雪师姐、程继龙同学、杨方园、Brawin Kumar、温知新师兄、杜元宝师兄的关心和帮助。

感谢好友刘洋、张庆勋、秦耀光在北京陪伴我这么多年，我们一起度过了非常快乐的时光，如今你们都已经博士毕业走上工作岗位，是我学习的榜样。感谢虽然已经毕业但在日常生活中仍然经常关心帮助我的邓可师兄、李欣欣师兄、赵慧峰师兄、杨晗师姐。感谢我的同学王明强、何亮、娄树磊、杜聪聪的陪伴和帮助。

感谢我的哥哥嫂子，在我外出求学这么多年对父母的照顾，帮我分担家庭的责任。感谢我的父母，对我永远只有关心和无条件地支持，我外出求学十几年没有尽到儿子的义务，希望以后努力工作，报答养育之恩！

2022 年 6 月

作者简介及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果

作者简介:

1989年10月出生于河南省郑州市。

2009年9月—2013年7月,在山东农业大学动物科技学院获得学士学位。

2013年9月—2016年7月,在河北大学生命科学学院获得硕士学位。

2016年9月—至今,在中国科学院动物研究所攻读博士学位。

已发表(或正式接收)的学术论文:

Chang YB, Song G, Zhang DZ, Jia CX, Fan P, Hao Y, Ji YZ, Lei FM. Distribution pattern and driving factors of genetic diversity of passerine birds in the Mountains of Southwest China. *Avian Research* (accepted).

Cheng YL, Miller MJ, Zhang DZ, Xiong Y, Hao Y, Jia CX, Cai TL, Li SH, Johansson US, Liu Y, **Chang YB**, Song G, Qu YH and Lei FM. Parallel genomic responses to historical climate change and high elevation in East Asian songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.2021;118(50): e2023918118.

Fan P, Fjeldsa J, Liu X, Dong YF, **Chang YB**, Qu YH, Song G and Lei FM. An approach for estimating haplotype diversity from sequences with unequal lengths. *Methods in Ecology and Evolution*.2021;12(9): 1658-1667.

Xiong Y, Fan LQ, Hao Y, Cheng YL, **Chang YB**, Wang J, Lin HY, Song G, Qu YH and Lei FM. Physiological and genetic convergence supports hypoxia resistance in high-altitude songbirds. *PloS Genetics*.2020;16(12).

Li JD, Song G, Liu NF, **Chang YB** and Bao XK. Deep south-north genetic divergence in Godlewski's bunting (*Emberiza godlewskii*) related to uplift of the Qinghai-Tibet Plateau and habitat preferences. *BMC Evolutionary Biology*.2019;19.

Zhao M, **Chang YB**, Kimball RT, Zhao J, Lei FM and Qu YH. Pleistocene glaciation explains the disjunct distribution of the Chestnut-vented Nuthatch (Aves, Sittidae). *Zoologica Scripta*.2019;48(1): 33-45.

Lv X, Cheng JL, Meng Y, **Chang YB**, Xia L, Wen ZX, Ge DY, Liu SY and Yang QS. Disjunct distribution and distinct intraspecific diversification of *Eothenomys melanogaster* in South China. *BMC Evolutionary Biology*.2018;18(1): 50.

常勇斌,贾陈喜,宋刚,雷富民. 西藏错那县发现藏南猕猴. *动物学杂志*.2018;53(02): 243-248.

Ge DY, Lu L, Cheng JY, Xia L, **Chang YB**, Wen ZX, Lv X, Du YB, Liu QY and Yang QS. An endemic rat species complex is evidence of moderate environmental changes in the terrestrial biodiversity centre of China through the late Quaternary. *Scientific Reports*.2017;7: 46127.

Wen ZX, Wu Y, Ge DY, Cheng JL, **Chang YB**, Yang ZS, Xia L and Yang QS. Heterogeneous distributional responses to climate warming: evidence from rodents along a subtropical elevational gradient. *BMC Ecology*.2017;17.

常勇斌,杨奇森,温知新,夏霖,吕雪,程继龙, Lissovsky AA,侯建华,葛德燕. 间颅鼠兔的种群遗传结构和历史演化动态. *兽类学报*.2016;36(04): 373-387.

参加的研究项目及获奖情况:

中华人民共和国科学技术部科技基础性工作专项, 藏东南动物资源综合考察和重要类群资源评估

中华人民共和国科学技术部科技基础性工作专项, 武陵山生物多样性综合考察
第二次青藏高原综合科学考察研究子课题, 喜马拉雅、西天山鸟类多样性格局解析

研究生学位论文承诺及完成修订保证书

学位论文题目：中国 33 种雀形目鸟类遗传多样性分布格局研究

攻读学位：理学博士

答辩通过时间：2022.5.30

答辩委员会主席：王海涛

承诺书

本人接受答辩委员意见与建议，已经将该学位论文进行了修订和完善，并经过指导教师审核通过。同时作出如下承诺：

- 1、按照老师要求，在毕业后尽快将论文结果正式发表（保密除外）；
- 2、不侵犯它人知识产权，不损害动物研究所知识产权；
- 3、发表相关论文需经导师批准。

保证人签字：常勇斌

指导教师签字：雷富民

2022 年 6 月