



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

# 博士学位论文

陆生脊椎动物遗传多样性格局及其对保护生物学的启示

作者姓名: 范平

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: 基因组学

培养单位: 中国科学院动物研究所

2022 年 6 月



**Patterns of genetic diversity in terrestrial vertebrates and  
their implications for conservation biology**

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

**By**

**Fan Ping**

**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：所呈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：范平  
日期：2022.5.31

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：范平  
日期：2022.5.31

导师签名：雷睿  
日期：2022.5.31



## 摘要

目前,人类活动造成的全球气候变暖和栖息地破碎化等现象已经成为生物多样性面临的重要威胁。了解生物多样性的空间格局对生物多样性保护和生态信息的解释具有重要意义。遗传多样性作为生物多样性在分子层面的表现形式,不仅反映了物种的谱系分化程度和种群动态,还代表了物种对环境变化响应能力。然而,生物多样性分布格局及其成因的研究较多集中在生态系统和物种层面。虽然已有一些研究以核苷酸多样性为指标报道了遗传多样性的纬度分布格局,但是单倍型多样性作为在保护遗传学中具有巨大应用潜力的单倍型信息的直接表征,其分布格局和形成机制,与核苷酸多样性是否存在差异尚不清楚。在本研究中,我们基于理论探讨提出了不等长 DNA 序列的单倍型多样性计算方法;基于该方法,我们以陆生脊椎动物(鸟类、哺乳类和两栖类)为研究对象,整合比较了单倍型多样性和核苷酸多样性在纬度带和物种水平的分布格局,并结合气候环境和物种特征数据探讨了二者驱动机制的异同。此外,我们还尝试分析了遗传多样性和物种多样性的内在联系,以揭示生物多样性不同维度之间的关联性,从而加深人们对生物多样性形成过程的理解,以便更好地为生物多样性保护策略的制定提供参考。本论文主要包括以下四部分研究内容:(1)单倍型多样性计算的新方法及基于此方法的全球单倍型多样性分布格局;(2)单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局的形成动因比较;(3)种群分化是遗传多样性和物种多样性的桥梁;(4)遗传多样性和物种分布面积的关系。

传统遗传多样性的计算方法依赖于同源区域长度一致的 DNA 序列。然而公共数据库中的大量基因序列的长度是不一致的,这为遗传多样性尤其是单倍型多样性的定量评估带来了极大的挑战。我们基于理论推导研发了一种利用核苷酸多样性来计算单倍型多样性的方法。模拟分析表明我们的方法对于不同重叠长度的序列具有可靠的评估性能。作为一个应用示例,我们以鸟类、哺乳类和两栖类为研究对象,探讨了单倍型多样性的分布格局。结果表明脊椎动物单倍型多样性的分布格局在南北半球间存在差异。

为了探讨物种水平的遗传多样性格局的影响因素，我们以鸟类、哺乳类和两栖类为研究对象，整合比较了物种水平单倍型多样性和核苷酸多样性，进一步验证了气候稳定性假说、生境异质性假说和生产力假说，并探讨了物种特征（如食性和迁徙活动）对遗传多样性的影响。结果表明解释物种丰富度的假说对核苷酸多样性具有很好的解释效力。此外，物种水平的遗传多样性分布格局在不同的研究指标间存在差异。陆生脊椎动物共享相似极向递减的核苷酸多样性格局，而单倍型多样性仅在两栖类中存在极向递减的规律。这种指标间格局的差异与更新世以来气候变化速率在指标间的影响相对应，即恒温动物（鸟类和哺乳类）单倍型多样性并未受到更新世以来气候变化的影响。

我们以种群分化为中间变量搭建了遗传多样性和物种丰富度之间理论模型。为了验证模型的可靠性，我们以数据质量较好的南北美洲 855 种陆生脊椎动物（鸟类、哺乳类和两栖类）为研究对象，通过结构方程模型分析遗传多样性、种群分化和物种丰富度之间的内在联系。结果表明遗传多样性和物种丰富度之间并不存在直接的关联，即物种分化是遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁。此外，我们的研究结果表明人类影响和种群间的地理距离对种群分化程度具有重要影响。这些结果加深了我们对种群分化的影响机制的理解，并为跨生物多样性不同维度（如遗传多样性和物种丰富度）理解生物多样性形成的普遍规律和过程提供了理论框架。

为了探讨遗传多样性和物种分布面积之间的关系，整合比较了单倍型多样性-物种分布面积和核苷酸多样性物种分布面积之间的关系，并尝试探讨了环境变量的影响作用。结果显示，单倍型多样性-物种分布面积在鸟类、哺乳类和两栖类种存在相对一致的正相关关系；而核苷酸多样性在两栖类中随着物种分布面积的增大而增加。此外，我们研究发现气候条件因子能够同时调节物种分布面积和遗传多样性的变化，进而塑造其独特的遗传多样性-物种分布面积格局。

总体来讲，我们发现：（1）单倍型多样性作为不等长 DNA 序列的遗传多样性的表征，具有较高的精确度和稳定性；（2）物种适应性特征能够缓和环境变化对遗传多样性的影响，进而形成类群间的遗传差异，即遗传多样性的分布格局是物种适应能力和气候环境变化之间博弈的结果；（3）陆生脊椎动物（如鸟类、哺



乳类和两栖类)种群分化和物种丰富度的形成是遗传变异从量变(分子水平)到质变(种群/物种水平)的过程,即物种分化是遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁;(4)遗传多样性-物种分布区面积之间的关系存在指标差异,这种差异暗示单倍型多样性由于面积减少而导致的物种濒危程度评估工作中具有重要的应用潜力,提醒我们在遗传多样性研究当中不应忽略不同指标间的差异和其所反映的意义。

**关键词:** 生物多样性, 单倍型多样性, 核苷酸多样性, 种群分化, 遗传多样性-物种分布面积关系



## Abstract

The current global climate warming and habitat loss as well as habitat fragmentation due to human activities are the leading causes of today's biodiversity crisis. The knowledge of spatial patterns of biodiversity is of great importance for biodiversity conservation and interpreting ecological information. Genetic diversity, as one of the important dimensions of biodiversity at molecular level, reflecting not only the species lineage information and population dynamics, but also the species' ability to respond to potential risks caused by environmental changes. However, current studies refer to the distribution patterns of biodiversity are concentrated at species and ecosystem levels. Previous studies made attempts to report the pattern of genetic diversity using the metric of nucleotide diversity, the pattern and drive of haplotype diversity and whether a difference exists between haplotype diversity and nucleotide diversity remain unclear. In this study, we develop a new method in estimating haplotype diversity from sequences with unequal lengths based on theoretical derivation. Subsequently, we integrated haplotype diversity and nucleotide diversity to explore the patterns of genetic diversity in terrestrial vertebrates (i.e., birds, mammals and amphibians), and we integrated environmental data and species traits to fully understand their roles in the build-up and maintaining of haplotype diversity and nucleotide diversity, and compared the similarities and differences between the drivers for haplotype diversity and nucleotide diversity. Furthermore, we attempt to analyze the inherently associated between genetic diversity and species richness to well understand the mechanisms that shape biodiversity and conservation biology. This study contains four topics as follows: (1) The extend method of haplotype diversity and its distribution pattern; (2) The patterns and drivers of haplotype-nucleotide diversity at species level; (3) Population diversity, a bridge between genetic diversity and species richness; (4) Genetic diversity-species range size relationship

Traditional calculation of genetic diversity depends on sequences of equal length. However, many homologous sequences downloaded from online repositories vary in length, posing a significant challenge to quantify the genetic diversity, especially haplotype diversity. We developed a new approach independent of sequence length by applying the same parameters used in calculating nucleotide diversity to estimate

haplotype diversity. We compared this novel approach with the calculations by the program DNAsp, and we used simulation data from terrestrial vertebrates (birds, mammals, and amphibians) to validate the method's performance. We further applied this approach to explore the global latitudinal gradients of haplotype diversity in amphibians, mammals, and birds, and compared the results by traditional methods. The haplotype diversity calculated by our novel approach is consistent with the results from DNAsp. The simulations showed that our approach is robust and has a good estimating performance for sequence data with unequal lengths. Our approach is capable of estimating haplotype diversity with unequal intraspecific sequence lengths. In contrast to patterns based on traditional methods, we observed different latitudinal patterns of haplotype diversity between the northern and southern hemispheres for terrestrial vertebrates, which is consistent with the updated pattern of nucleotide diversity for mammals. The present work contributes to the development of more precise quantification methods, which may be broadly applied to assessing biogeographical patterns of genetic diversity.

To explore the genetic diversity pattern at species level, we integrated haplotype-nucleotide diversity to reveal the genetic diversity pattern and their possible interpretation for birds, mammals and amphibians. We tested whether the hypotheses (i.e., climatic stability hypothesis, habitat heterogeneity hypothesis, and productivity hypothesis) used to explain the species richness could account for the variation of genetic diversity, and examined the impact of species traits on genetic diversity. Comparatively, nucleotide diversity are more aligned with poleward decreasing rule. Specifically, there is a consistent latitudinal pattern of nucleotide diversity among various terrestrial vertebrate groups and the tropical and temperate regions had relatively higher nucleotide than other regions. However, we observed the similar poleward decreasing pattern of haplotype diversity in amphibians. Haplotype diversity does not exist large variation along latitudinal gradients in birds and mammals. This variance has correspondences with the effect of climate change velocity on different genetic diversity metrics, indicating that the haplotype diversity pattern of homeothermic animals (birds and mammals) have not been heavily impacted by the climate change velocity since Pleistocene glaciation. Therefore, climatic factors and species' traits co-shape the distribution pattern of genetic diversity.

To explore the relationship between genetic diversity and species richness. The population divergence (PD) is thus suggested as the intermediaries between the two dimensions due to its importance in lineage differentiation and speciation. Here we investigated this intermediaries principle based on 855 New World terrestrial vertebrate species data and piecewise structural equation models (PSEMs) methods. The direct relationship between these two biodiversity dimensions was not supported by the current results. The direct relationship from genetic diversity to population divergence, and from population divergence to species richness are supported by our results, which further support the hypothesis that the population divergence act as an intermediary between genetic diversity and species richness. In addition, we found that the geographical distance between populations and human activities had a major effect on PD that to some extent explained the variation in PD. These results improve our general understanding of the drivers of PD at taxonomic-wide scales and provide a holistic framework for understanding the universal mechanisms that shape biodiversity across dimensions.

To explore the genetic diversity-species area size relationship of birds, mammals, and amphibian. We integrated haplotype diversity and nucleotide diversity to figure out the relationship of genetic diversity-species area and the role of environmental factors in shaping this relationship. Results reveal a relatively consistent haplotype diversity-species area relationship among birds, mammals, and amphibians in that haplotype diversity increases along with their species distribution range. However, nucleotide diversity-species area relationship displays a hump-shaped pattern for birds and mammals, but a positive trend in amphibians. These together indicating haplotype diversity has significant potential for using genetic diversity to access the threatened status of species refer to range size decreasing. In addition, our results suggest that environmental conditions (climate and geographic variation) can act as an intermediary between the species range and genetic diversity, which may provide a foundation for interpreting the genetic diversity-species range size relationship.

In conclusion, our study based on different sections reveal (1) haplotype diversity, as a representation of genetic diversity deriving from the sequences with unequal lengths, has high accuracy and stability; (2) Species adaptive traits would moderate the impact of environmental change on genetic diversity, indicating the genetic diversity pattern is the result of the trade-off between species adaptive ability and environmental changing;

(3) The formation of population divergence and species richness in terrestrial invertebrates (birds, mammals, and amphibians) are the quantitative (molecular level) and qualitative (population and species levels) changes of genetic variance, which means population divergence is the bridge between genetic diversity and species richness; (4) Discrepancies between haplotype diversity-species area relationship and nucleotide diversity-species area relationship, which indicating haplotype diversity has significant potential for using genetic diversity to access the threatened status of species refer to range size decreasing, which remind us that genetic diversity studies should not ignore the difference in biological meaning of genetic diversity metrics.

**Key Words:** Biodiversity, Haplotype diversity, Nucleotide diversity, Population divergence, Genetic diversity-species range size relationship

## 缩略词表

英文缩写	英文全称	中文名称
AP	Annual precipitation	年降水
APR	Annual precipitation range	年降水范围
AT	Annual temperature	年均温
ATR	Annual temperature range	年均温范围
CCV	Climate change velocity	气候变化速率
COI	Cytochrome oxidase I	细胞色素氧化酶 I
CYTB	Cytochrome B	细胞色素 B
D	Geographical distance between sequences	序列间地理距离
DP	Geographical distance between populations	种群间地理距离
ET	Evolutionary time	演化时间
GD	Genetic diversity	遗传多样性
HII	Human influence index	人类影响因子
PD	Population divergence	种群分化
SP	Precipitation seasonality	降水季节性
SR	Species richness	物种丰富度
ST	Temperature seasonality	温度季节性





目 录

第 1 章 引言.....	1
1.1 生物多样性.....	1
1.2 遗传多样性.....	6
1.2.1 遗传多样性的定义及重要性.....	6
1.2.2 遗传多样性的度量指标.....	8
1.3 遗传多样性在保护生物学中的应用.....	10
1.3.1 保护生物学的概念.....	10
1.3.2 濒危物种评估.....	11
1.3.3 遗传多样性在保护生物学中的应用及当前面临的质疑.....	11
1.4 鸟类、哺乳类和两栖类概述.....	13
1.5 本文关注的科学问题.....	15
第 2 章 单倍型多样性计算的新方法及单倍型多样性分布格局.....	16
2.1 研究背景.....	16
2.2 单倍型多样性计算新方法推导及其适用性评估.....	18
2.2.1 单倍型多样性计算新方法的理论推导.....	18
2.2.2 单倍型多样性和核苷酸多样性关系.....	20
2.2.3 单倍型多样性方法评估.....	20
2.3 结果.....	23
2.3.1 新方法在等长 DNA 序列中估算性能.....	23
2.3.2 新方法在不等长 DNA 序列中的估算性能.....	23
2.3.3 单倍型多样性纬度梯度格局.....	25
2.4 讨论.....	30
2.4.1 单倍型多样性计算新方法及其优缺点.....	30
2.4.2 背景依赖的核苷酸-单倍型多样性关系.....	30
2.4.3 纬度梯度遗传多样性格局及其启示.....	31

<b>第 3 章 单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局的形成动因比较</b> .....	33
3.1 研究背景.....	33
3.2 材料与方法.....	34
3.2.1 DNA 序列获取.....	34
3.2.2 遗传多样性的计算和可视化.....	35
3.2.3 气候、人类影响以及物种特征数据的获取.....	35
3.2.4 物种水平遗传多样性和纬度之间的关系.....	36
3.2.5 气候稳定性、初级生产力以及景观丰富度对遗传多样性的影响.....	36
3.2.6 物种食性和迁徙状态对遗传多样性的影响.....	37
3.2.7 气候、人类影响以及物种特征对遗传多样性的相对贡献率.....	37
3.3 结果.....	37
3.3.1 物种水平遗传多样性纬度梯度格局.....	37
3.3.2 气候变化速率、净生产力和景观丰富度对遗传多样性的影响.....	42
3.3.3 食性和迁徙状态对遗传多样性的影响.....	50
3.3.4 气候、人类影响以及物种特征对遗传多样性的相对贡献率.....	50
3.4 讨论.....	53
<b>第 4 章 种群分化：遗传多样性和物种多样性的桥梁</b> .....	58
4.1 研究背景.....	58
4.2 材料与方法.....	61
4.2.1 数据收集.....	61
4.2.2 种群分化、遗传多样性和潜在物种丰富度估算.....	61
4.2.3 物种演化时间估算.....	65
4.2.4 人类影响、种间地理距离以及环境数据的提取.....	66
4.2.5 模型评估及影响种群分化因素分析.....	66
4.3 结果.....	70
4.3.1 遗传多样性、种群分化、物种丰富度概述.....	70
4.3.2 气候和人类影响因子、种群间地理距离对种群分化程度的影响.....	72
4.3.3 遗传多样性、种群分化、物种丰富度之间的关系.....	74
4.4 讨论.....	75

第 5 章 遗传多样性和物种分布面积的关系 .....	81
5.1 研究背景 .....	81
5.2 材料与方法 .....	82
5.2.1 序列数据 .....	82
5.2.2 物种分布面积的计算和研究物种筛选 .....	83
5.2.3 序列比对及遗传多样性计算 .....	84
5.2.4 物种分布面积对遗传多样性的影响 .....	84
5.2.5 气候数据和人类影响数据的提取 .....	84
5.2.6 统计分析 .....	85
5.3 结果 .....	86
5.3.1 鸟类、哺乳类、两栖类样本特征及遗传多样性概述 .....	86
5.3.2 遗传多样性-物种分布面积关系 .....	89
5.3.3 环境和人类活动影响因子调控遗传多样性-物种分布面积关系 .....	92
5.4 讨论 .....	96
第 6 章 结论和展望 .....	98
6.1 主要结论 .....	98
6.2 本研究的创新性 .....	100
6.3 本研究的不足之处 .....	101
6.4 展望 .....	102
参考文献 .....	105
致 谢 .....	117
作者简历及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果 .....	119
研究生学位论文承诺及完成修订保证书 .....	121



## 第1章 引言

### 1.1 生物多样性

1916年, Harris 在研究特定区域包含的植物丰度时首次使用了生物多样性 (Biodiversity 或 Biological Diversity) 一词 (Harris, 1916)。目前被广泛接受的生物多样性定义是动物、植物、微生物等生物和其生存环境所形成的生态复合体及其涉及的相关生态过程的综合, 是生命系统最基本的特征之一 (马克平, 1993)。生物多样性依据生命实体群的特征可分为三种不同的层次, 即生态系统多样性、物种多样性和遗传多样性 (马克平, 1993)。生态系统多样性用来描述生物群落、无机环境及其间涉及的相关生态过程的多样性。生态系统多样性主要探讨生物群落的变化, 主要包括群落的组成、群落的结构和群落的动态 (如群落的初生演替和次生演替以及群落的波动)。物种多样性是生物多样性在物种水平的描述形式, 主要在系统学和分类学界定下描述一定区域内的物种状况。其主要研究内容为物种多样性的形成、演化以及维持机制。通过研究可以了解不同区域物种多样性格局、特有种分布格局以及物种濒危程度, 进而在物种水平为制定有效的生物多样性 (特别是濒危物种) 保护策略提供理论支撑。目前研究物种多样性的常用指标可分为三类:  $\alpha$ 多样性、 $\beta$ 多样性、 $\gamma$ 多样性。 $\alpha$ 多样性用来计算一定区域均匀生境下物种的数目, 也称为生境内多样性 (within-habitat diversity);  $\beta$ 多样性用来描述不同生境群落间物种多样性组成的相似度或物种多样性沿着环境梯度的变化率也称为生境间物种多样性 (between-habitat diversity);  $\gamma$ 多样性用来描述一定区域内的物种数目, 也可称为区域多样性 (regional diversity)。遗传多样性是生物多样性形成的分子基础, 用来描述生物所携带的遗传信息的变化程度。广义的遗传多样性通常指地球上所有生物个体所携带的遗传信息的总和。狭义的遗传多样性主要指生物种内基因的变异程度 (Miradlo et al., 2016), 包括种内同种群和不同种群间的遗传变异。任何一个物种所有个体的遗传信息组成该物种的基因库 (Gene Pool), 因此, 遗传多样性可被看作是描述物种基因库多样性的指标。通常而言, 一个物种包含的遗传变异越丰富, 该物种对于环境变化的潜在适应能力

越强。

尽管生物多样性在生态系统水平、物种水平和遗传水平都有其详细的定义，但生物多样性的研究主要聚焦于物种及种上水平，且普遍以物种丰富度（即不同物种数目的总和）作为生物多样性的指标。现有的研究表明以物种丰富度表征的生物多样性的时空分布格局并不均一，物种丰富度的多元格局及其多样化的驱动机制已经被广泛的研究和揭示。如 Rosenzweig 发现一定区域内物种丰富度随着区域面积的增大而增加（Rosenzweig, 1995），这种区域物种丰富度和区域降水量呈现出正相关关系（Gaston, 2000）。在海拔尺度上，物种多样性随着海拔的升高呈现出递减趋势（Gaston, 2000）。但随着研究类群的增多和研究区域的扩展，物种丰富度随着海拔升高而呈现出另外两种不同的变化趋势，（1）单调递增趋势，物种丰富度随着海拔的升高而逐渐升高，并在高海拔地区达到峰值。然而这种模式仅在海拔较低的热带和亚热带地区比较常见，如热带和亚热带低海拔地区常见的一些鸟类和哺乳类（Ah - Peng et al., 2007; Naniwadekar and Vasudevan, 2006）。（2）中峰模式，物种丰富度地区在中海拔地区最高，即物种丰富度随着海拔的升高先递增后递减。该模式依据其物种丰富度峰值所处海拔的不同可细分为偏前锋模式（物种丰富度峰值处于中低海拔）和偏后峰模式（物种丰富度峰值处于中高海拔）。中峰模式在小型哺乳类和鸟类中比较常见，如横断山区的鸟类属于偏前锋模式（Wu et al., 2013），菲律宾 Luzon 山的小型哺乳类属于偏后峰模式（Ricklefs, 2007）。在现今揭示的众多物种丰富度格局当中，物种丰富度的海拔梯度格局是众多相关研究中发现的一致性最强的宏观生态学格局之一。

物种丰富度的纬度梯度的格局表明物种丰富度呈现出极向递减的趋势，即随着海拔的升高，物种丰富度逐渐递减。自从 Darwin 和 Wallace 在 19 世纪描述了这一现象后，在不同动物类群以及不同区域验证该现象并探讨其形成机制成为了众多学者研究的热点（Willig et al., 2003）。尽管学者们对物种丰富度纬度梯度格局及其成因进行了充分的探讨，仍然没有任何一个假说能够充分解释物种丰富度纬度梯度格局的成因（Lawrence and Fraser, 2020; Mittelbach et al., 2007）。Willig 等（2003）将前人提出的近 30 多个解释物种丰富度纬度梯度格局的假说进行了深入分析，总结归纳出六种不同的类型：（1）生产力假说；（2）地域面积

假说；(3) 气候稳定性假说；(4) 进化速率假说；(5) 几何限制假说；(6) 生境异质性假说。生产力假说源于物种丰富度-能量之间的关系，表明低纬度地区能够获得大量的太阳辐射，进而能够提高该地区的生物量的产出以维持较高的物种丰富度 (Gillman et al., 2015)。地域面积假说指出一个地区的面积越大，其物种多样性越高，即物种多样性和地域面积呈正相关关系 (Rosenzweig, 1995)。气候稳定性假说认为一个区域内部气候越稳定，该区域内部物种多样性越高 (Rohde, 1992)。气候稳定性依据不同的时间尺度可分为历史气候稳定性和现今气候稳定性。一般而言，现今气候稳定性涉及的时间跨度远远小于历史气候稳定性。正是由于这一时间差异，现今气候稳定性更适合用来描述短期内气候环境的变化对生物分布范围的影响，而历史气候稳定性如更新世以来的气候稳定性由于气候变化的长期累积效应，能够在漫长的演化过程中对不同适应能力的物种进行选择并可以在不同区域的同一物种间形成地理隔离 (如第四纪冰川在北半球的循环往复)，进而导致种群分化和物种形成 (Lei et al., 2014)。进化速率假说指出在相同的时间尺度下，进化速率高的地区能够积累更多的遗传变异，进而在该地区积累更多的物种 (Mittelbach et al., 2007)。如低纬度地区物种具有较短的世代时间，在较高温度的影响下能够通过代谢等生化途径增加突变率，以提高该地区的进化速率，进而提高成种事件的发生概率，导致低纬度地区拥有较高的物种丰富度。然而一些研究表明进化速率在热带和温带地区并没有统计学上显著的差异，因此并不能解释纬度梯度的物种丰富度格局 (Marin and Hedges, 2016)。如一项关于全球雀形目鸟类多样化速率研究发现，雀形目鸟类的多样化速率较高的区域位于亚洲北部、美洲南部和东西部、岛屿地区 (Jetz et al., 2012)，热带地区并没有较高的多样化速率，因此该假说并不能解释雀形目鸟类纬度梯度的物种丰富度格局。几何限制假说又称为中域效应假说 (mid-domain effect hypothesis)，该假说认为物种多样性在空间的分布格局的不均一性并不一定是生物学过程导致的 (Willig et al., 2003)。由于物种只能在其分布区内存活，因此其活动范围严格受到分布范围的限制，且物种多数集中在其分布范围的中心点，导致中心区域的物种丰富度较高现象的产生 (Colwell and Lees, 2000)。然而该假说存在一定的局限性，对于分布区不连续和狭域分布的物种解释力度不强，并且不能够解释单调递减的物种多

样性梯度格局 (Wu et al., 2013; Hawkins et al., 2003)。

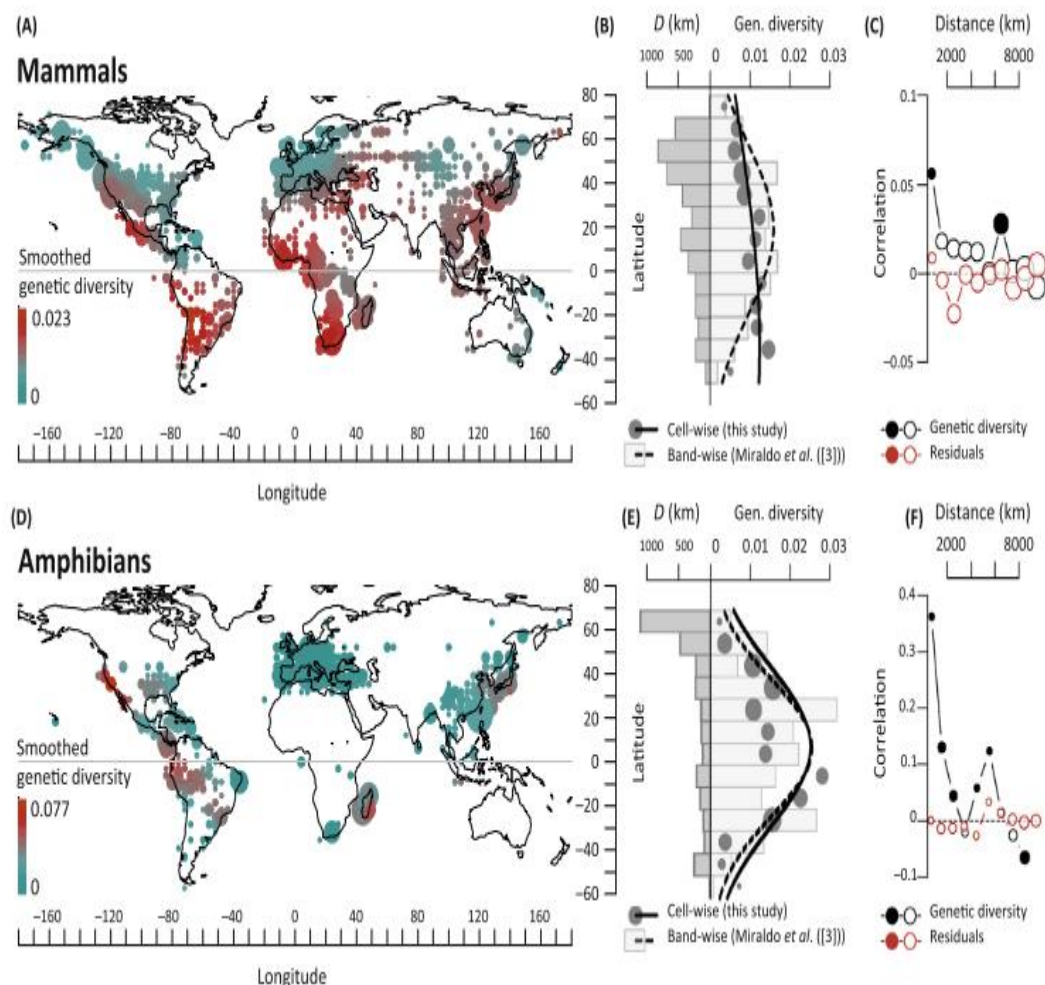


图 1.1 哺乳动物和两栖动物基于 CYTB 基因的遗传多样性分布格局 (Gratton et al., 2017)

Figure 1.1 Global distribution of Cytochrome b diversity in mammals and amphibians (Gratton et al., 2017)

颜色梯度显示等面积网格中每个网格的细胞色素 b 基因表征的核苷酸多样性, 该模型使用高斯平滑样条, 校正了同种序列之间的平均距离 (D)。

Colour gradients show cytochrome b nucleotide diversity per cell of an equal-area grid predicted by generalised additive models (GAMs) with Gaussian smoothing splines for latitude and longitude and controlling for average distance between conspecific sequences (D).



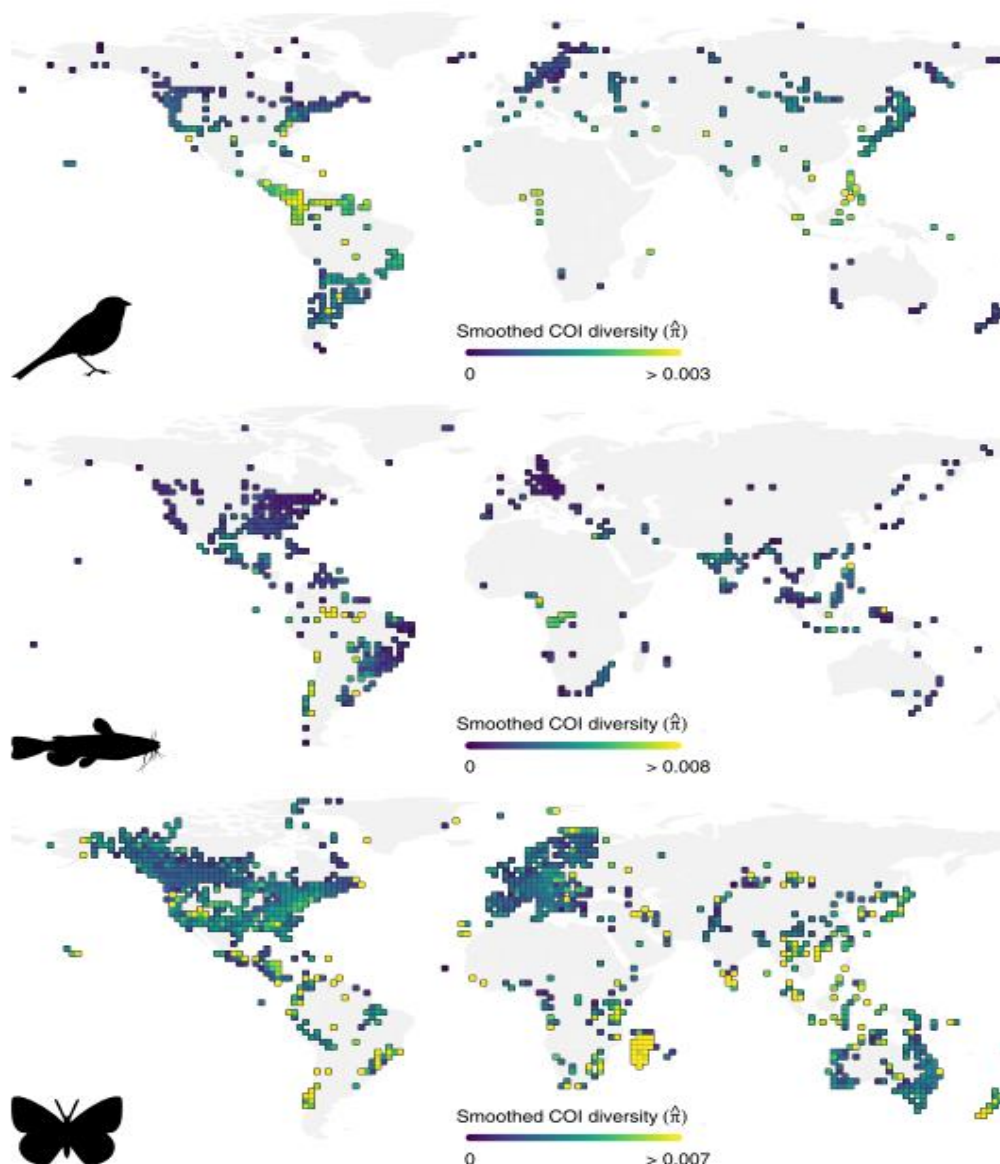


图 1.2 鸟类、鱼类和昆虫基于 COI 基因的遗传多样性分布格局 (Millette et al., 2019)

Figure 1.2 Spatial variation in COI nucleotide diversity of birds, inland and coastal bony fishes, insects and mammals (Millette et al., 2019)

尽管关于生物多样性的研究积累了大量且丰富的研究成果,但多数生物多样性的研究工作聚焦于物种丰富度,大尺度遗传多样性相关的研究工作在近 5 年内才逐渐得到关注 (Bruniche-Olsen et al., 2021; Fan et al., 2021; Manel et al., 2020; Miraldo et al., 2016)。2016 年, Miraldo 等人整合了美国国立生物技术信息中心 (NCBI) 和生命条码数据系统 (BOLD) 中的线粒体基因的数据,采用栅格和纬

度带的方法探究了哺乳动物和两栖动物的遗传多样性的全球分布格局,发现遗传多样性的分布格局存在由热带地区向极地递减的规律 (Miraldo et al., 2016)。随后, Gratton 等 (2017) 考虑了序列间的空间自相关效应重新分析了 Miraldo 等 (2016) 的数据,发现哺乳动物和两栖动物遗传多样性的纬度梯度格局并不相似,哺乳动物遗传多样性格局在南半球并未随着纬度的升高而递减 (图 1.1),并推测这种不同的格局可能与物种本身的热调节机制和扩散能力相关 (Gratton et al., 2017)。Millette 等 (2019) 采用 COI 基因序列,揭示了鸟类、鱼类和昆虫遗传多样性格局均存在着纬度梯度的格局 (图 1.2)。随着数据的进一步积累,众多学者也从不同土地利用强度区域的遗传多样性格局进行了探讨。Miraldo 等 (2016) 发现对于哺乳动物和两栖动物而言,不同土地利用强度的区域 (城区、村落、农田、牧场、森林和野地),遗传多样性的大小与人类对该区域的影响程度成反比。然而 Millette 等 (2019) 通过对哺乳动物、鸟类、水生生物和昆虫的研究表明,人口密度以及土地利用强度对于全球线粒体遗传多样性没有显著的影响,并且人类活动对于遗传多样性的影响方向和程度具有类群的差异性 (Millette et al., 2019)。由此看来,遗传多样性在土地利用强度不同的地区的分布格局仍需进一步验证。

## 1.2 遗传多样性

### 1.2.1 遗传多样性的定义及重要性

遗传多样性的定义有狭义和广义之分,本文主要采用遗传多样性的狭义定义,即遗传多样性是用来衡量同一物种或群体内部不同个体间 DNA 序列的变异数目 (Romiguier et al., 2014)。我们观测到的遗传多样性实质上是群体或物种内部遗传变异的产生和丢失之间均衡的结果 (Ellegren and Galtier, 2016)。遗传变异的产生、丢失和发生主要涉及四个不同的生物学过程:(1) 基因突变;(2) 遗传漂变;(3) 基因流;(4) 自然选择。基因突变指基因在结构上发生碱基对组成或排列顺序的改变,其重要变异方式是 DNA 分子中碱基对的增添、缺失或替换。通常情况下,不论是真核生物或原核生物的突变,都具有随机性、低频性和可逆性

等共同特征。遗传漂变指在群体内部由于不同基因型个体产生子代个体数目不同引起基因频率的随机波动的现象。遗传漂变在种群漫长的演化历史中均有发生，但遗传漂变对小种群的影响较大。如一个相对较小的种群中存在 A、B 两个不同的等位基因，由于 A 基因在世代繁衍过程中的子代个体数目很少，则该种群中 A 等位基因的频率会出现显著的下降甚至消失，相反 B 基因在群体中的等位基因频率则会升高。基因流指在群体遗传学中，某些基因从一个种群到另一个种群的转移行为，进而导致种群基因频率发生改变。该过程发生于个体在不同种群间的迁徙过程或者花粉（配子）的传播过程。自然选择一词最早由 Charles Darwin 和 Alfred Russel Wallace 于 1858 年提出，其核心是物竞天择、适者生存，即自然选择的结果是淘汰掉不适应环境的生物个体。现代生物进化理论认为自然选择选择的并不是适应环境的个体而是群体内部适应环境的基因或基因型，造成群体内部基因型及其频率的改变。这四种不同的生物学过程贯穿整个种群演化历程，共同决定了现有物种遗传多样性 (Ellegren and Galtier, 2016)。例如，以上四个过程引起的有效种群大小 (effective population size) 的波动对遗传多样性具有重要的影响。因为种群大小是影响遗传多样性的主要因素之一，如果一个物种具有较大且稳定的种群大小，其群体内部的基因型及其频率会出现轻微的波动，因此有利于长时间维持较高遗传多样性 (Leffler et al., 2012)。

遗传多样性不仅是生物多样性在分子层面的描述 (Robert, 1994)，而且为生物进化提供原材料。遗传多样性代表了物种对于新的环境变化的潜在适应能力，这种适应能力的获得不仅来源于新产生的与环境变化相适应的突变，而且来源于已有的突变 (Barrett and Schluter, 2008)。相较于新的突变而言，已有的突变如果适应新的环境，能够直接通过选择的作用增加群体内部携带该突变的基因型频率来适应环境，因此已有突变对于环境变化的响应速度要远快于新的突变响应环境的速度 (Wolf et al., 2010)。然而，这种遗传机制对于环境适应的成功与否在很大程度上受到种群大小的制约，因为遗传漂变在小种群中的作用比较明显，而自然选择在大种群中的作用比较明显 (Lynch et al., 2016)。两个或多个不同的隔离种群由于种间基因流的减少引起种间遗传差异的增大，随着差异程度的增加极有可能在种群间产生生殖隔离进而分化成多个不同的物种，这是物种丰富度产生

的基础 (Shafer and Wolf, 2013; Wolf et al., 2010)。依据种群间的隔离因素的差异, 隔离成种可分为两种不同的类型: (1) 地理隔离成种, 即由于地理因素如山川河流的阻隔造成隔离进而产生生殖隔离的成种现象; (2) 生态隔离成种, 由于生态因素如气候因素造成隔离进而产生生殖隔离的成种现象, 通常和物种对于环境的适应性相关 (Shafer and Wolf, 2013)。其中, 生态隔离成种是自然界中较为普遍的现象 (Shafer and Wolf, 2013)。不管哪种类型的隔离成种, 其本质是不同隔离群间的遗传多样性 (或遗传变异) 不断增大的过程, 如生态隔离成种与适应性遗传多样性密切相关 (Holderegger et al., 2006), 地理隔离成种则与基于中性基因的遗传多样性 (或非适应遗传多样性) 密切相关 (Holderegger et al., 2006), 因此遗传多样性是物种在漫长演化历史过程中不断演化、适应和存活的基础。

遗传多样性不仅在上述种群和物种水平上具有重要意义, 而且对群落乃至整个生态系统具有重要的影响。决定某些生态性状相关基因所表征的遗传多样性在一定程度上可以直接影响群落和生态系统的形成过程, 如编码植物单宁酸的基因的多样性, 不仅会影响植物叶孔周边微生物群落的组成, 而且能够调节植物的呼吸作用和光合作用来影响整个生态系统的营养循环过程 (Bailey, 2010)。

### 1.2.2 遗传多样性的度量指标

遗传多样性主要用来衡量同一物种或群体内部不同个体间 DNA 序列的变异程度。遗传多样性还可以衡量同一个体内的遗传变异程度。动物体内的 DNA 主要有两种, 线粒体 DNA 和核 DNA。根据线粒体 DNA 和核 DNA 的区别, 遗传多样性的度量指标可分为以下两种:

#### 1.2.2.1 线粒体遗传多样性的度量指标

线粒体基因一般为环状, 双链 DNA 分子, 由 37 个基因组成, 其中 24 个基因涉及线粒体 DNA 的翻译, 其余 13 个基因涉及到细胞的修复与 ATP 的生成 (图 1.3)。单基因拷贝, 母性遗传, 通常为中性基因, 很少涉及到选择和适应, 没有基因重组现象 (Stewart and Chinnery, 2015; Galtier et al., 2009)。依据此特点, 线粒体基因常用的遗传多样性指标主要有三种: 核苷酸多样性 (Nucleotide

diversity)、单倍型多样性 (Haplotype diversity) 和单倍型丰富度 (Haplotype richness)。

1) 核苷酸多样性:

$$\pi = \frac{1}{\binom{n}{2}} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n k_{ij} \quad \dots (1.1)$$

其中,  $k_{ij}$  是序列  $i$  和序列  $j$  之间的每位点的核苷酸的平均差异数目,  $\binom{n}{2}$  配对比较的总数目。

2) 单倍型多样性: 群体内两个随机选取的单倍型是不同的概率, 可通过公式 1.2 计算 (Nei and Tajima, 1981)

$$h = \frac{N}{N-1} (1 - \sum_i x_k^2) \quad \dots (1.2)$$

其中,  $x_k$  是样本中对应单倍型  $k$  的频率,  $N$  是样本大小。

3) 单倍型丰富度: 群体内部不同单倍型的数目。

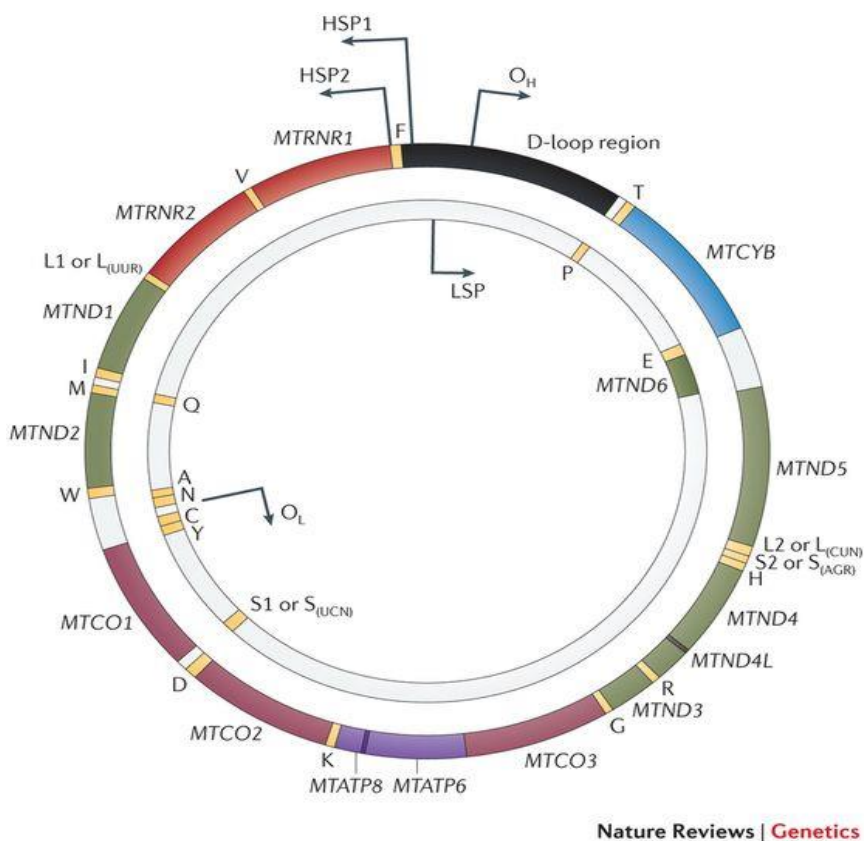


图 1.3 线粒体基因 (Stewart and Chinnery, 2015)

Figure 1.3 Mitochondria gene (Stewart and Chinnery, 2015)

### 1.2.2.2 核基因遗传多样性度量指标

与线粒体基因不同的是核基因为双拷贝（分别来自父本和母本），存在基因重组的现象（转座、交叉互换）。这都会给遗传多样性的计算带来挑战，因此线粒体基因的指标并不完全适用于核基因。对于核基因的遗传多样性，常见的遗传多样性指标有（Hughes et al., 2008）：

- 1) 等位基因多样性（Allelic diversity）：群体中每个等位基因的平均数量和相对频率的组合。
- 2) 等位基因丰富度（Allelic richness）：每个基因位点上等位基因的平均数量。
- 3) 基因型丰富度（Genotypic richness）：对应线粒体基因中的单倍型丰富度的一种指标，含义为一个种群中基因型的数量。基因型丰富度可以通过分子标记来测量单倍型的数量。
- 4) 杂合异质性（Heterozygosity）：与线粒体单倍型多样性类似，指携带两个不同等位基因的基因座所占的平均比例。
- 5) 遗传差异系数（Coefficient of genetic variance）：由性状均值校正的遗传差异，与遗传差异不同的是，遗传差异系数不受性状均值的影响，是表型性状遗传多样性的最佳度量指标之一。

## 1.3 遗传多样性在保护生物学中的应用

### 1.3.1 保护生物学的概念

保护生物学（Conservation Biology）旨在通过研究动物、植物多样性分布格局及其形成机制来解决动物、植物在环境变化下生存危机的综合性、多学科交叉的学科（蒋志刚 等, 1997; Soulé, 1987）。保护生物学有三个主要的研究目标：

（1）记录和厘清生物多样性分布格局；（2）探讨人类活动、气候变化遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性的影响机制；（3）制定可操作且经济的方法来防止物种灭绝事件的发生、维持物种的遗传多样性、恢复濒危物种的种群大小、保护生物群落及其生态学功能的完整性（Primack et al., 2014）。

### 1.3.2 濒危物种评估

保护生物学的最终目的是采取适当的手段和措施来避免生物多样性的丧失。不同的物种对于环境变化的响应机制和适应能力具有显著差异，在现今对生物多样性形成机制认知和经济条件的限制下，有必要对物种濒危程度进行划分以确定物种保护的优先级别，进而在人类影响和气候环境快速变化的大背景下，更好利用有限的资源达到最大的生物多样性保护效果。为此，世界自然保护联盟（International Union for Conservation of Nature, IUCN）制定了《物种红色名录濒危等级和标准》供研究人员和动植物保护人员在评估物种濒危程度时参考借鉴（IUCN, 2012）。世界自然保护联盟将已评估的物种划分为七个主要的等级（IUCN, 2012），以表示该物种的濒危状况，分别为灭绝（EX）、野外灭绝（EW）、极危（CR）、濒危（EN）、易危（VU）、近危（NT）、无危（LC）。这些等级的判断标准主要有种群数量及其变化趋势、种群内部具有繁殖能力的个体数量、物种分布区面积及其在分布区实际占有面积等。不难看出物种濒危等级划分判断的标准主要可分为两类（1）物种分布区面积类，即物种分布区及其实际占有面积；（2）种群大小类，即种群大小及其变化趋势。因此对于濒危物种的保护策略不仅应该恢复和增加该种群数量，而且应该关注保护策略实施过程中物种分布区及其实际占有生境面积和类型是否增加。

### 1.3.3 遗传多样性在保护生物学中的应用及当前面临的质疑

目前，人类活动已经成为全球生物多样性的最大的威胁（Teixeira and Huber, 2021）。据不完全统计，每年大约有 11,000 到 58,000 个物种灭绝（Dirzo et al., 2014），其主要原因是自然资源和土地的过度开采和利用、贸易等人为因素引入的外来物种的威胁、环境污染以及全球气候变暖等（Pimm et al., 2014; III et al., 2000）。在过去的 30 多年里，保护生物学不仅着力于维持和恢复濒危物种的种群大小和栖息地面积，而且开始着力于保护物种蕴藏在 DNA 序列中的遗传信息的多样性，并因此催生了一门新的学科——保护遗传学（Conservation Genetics）（Hedrick and Miller, 1992）。遗传多样性对物种在多变环境中存活具有重要的意义，它决定着个体的适合度及其在整个种群中的多元性（Banks et al., 2013）。因

此, 遗传多样性可以预测物种在人类活动造成的气候环境快速变化的场景下的存活能力。例如, 全球气候变化造成物种分布范围的变化能够降低种内的遗传多样性, 物种在其分布范围的边缘地带重复出现奠基者效应 (Founder effect), 使得种群大小不断减小 (Pauls et al., 2013; Bálint et al., 2011)。遗传多样性不仅对物种水平的生物多样性保护具有指导意义, 而且对生态系统的保护至关重要。较高的遗传多样性能够通过增强生态系统的能量和营养流动来提高初级生产力, 使生态系统维持高的抗干扰和恢复能力 (Cook et al., 2011; Crutsinger et al., 2006; Stachowicz, 2004)。如增加大叶藻 (*Zostera marina*) 的基因多样性能够促进其栖息地所处的生态系统在极端气候条件下的抗干扰能力 (Reusch et al., 2005)。因此, 将遗传多样性纳入生态系统监控和保护指标, 有助于更好的了解和保护生态系统多样性 (Geijzenborffer et al., 2016)。

综上所述, 遗传多样性在生物多样性的三个不同层次上对生物多样性的保护均具有重要的理论意义。尽管如此, 世界自然保护联盟在制定《物种红色名录濒危等级和标准》时并未将遗传多样性纳入物种濒危程度评估的范畴内 (IUCN, 2012)。此外, 在物种丰富度和濒危物种保护的优先保护区域的选择及保护策略的制定过程中很少涉及遗传多样性这一指标 (Pimm et al., 2014; Rivers et al., 2014)。第四届世界自然保护大会期间提出遗传多样性应当和生态系统退化程度、生态功能一起作为评估生态系统濒危程度标准 (Rodriguez et al., 2011)。因此, 种内遗传多样性在全球生态系统濒危程度评估具有潜在的应用价值, 同时对全球生物多样性优先保护区的设立具有指导意义。中性遗传多样性在理论上和有效种群大小呈现出一定的正相关关系 (Kimura, 1983; Tajima, 1983)。例如, Hung 等人 2014 年研究表明, 人类的过度捕杀引起旅鸽种群数量极度波动造成了旅鸽种群无法维持较高的遗传多样性, 进而加速了旅鸽种群的灭绝 (Hung et al., 2018; Hung et al., 2014)。Willoughby 等人的研究表明, 濒危物种相较于非濒危物种而言有着较低的遗传多样性 (Willoughby et al., 2015)。这些研究验证了遗传多样性的高低与有效种群大小之间存在的正相关关系, 这为遗传多样性在濒危物种评估方面的应用带来了曙光。然而, Guevara 等人的研究发现马达加斯加狐猴的有效种群大小在人类涉足马达加斯加后明显降低, 但马达加斯加狐猴却保持着较高



的杂合异质度 (Guevara et al., 2021)。长脚秧鸡种群大小显著降低, 但遗传多样性并未降低 (Fourcade et al., 2019)。随着遗传数据的不断累积和保护遗传学研究的不断深入, 上述互相矛盾的结果已经被证实并不是生物界中的特殊现象 (Teixeira and Huber, 2021; Zoonomia, 2020)。遗传多样性在保护生物学尤其是濒危物种评估上的应用前景引起了学界的质疑 (Teixeira and Huber, 2021)。然而上述质疑基于种群大小和遗传多样性的关系, 物种分布面积作为物种濒危程度评估的重要指标之一, 其与遗传多样性的关系仍然有待进一步讨论。

#### 1.4 鸟类、哺乳类和两栖类概述

鸟类是地球上种类最丰富的脊椎动物之一 (Prum et al., 2015)。鸟类属于单起源物种, 其共同祖先可以追溯至晚二叠纪出现主龙形下纲 (Archosauromorpha) (Xu et al., 2014), 截至目前, 鸟类已经演化出 40 目, 总计 10, 000 多个不同的物种, 其分布范围几乎覆盖了地球上所有的生境类型, 为了适应多样的生存条件, 鸟类演化出了高度多元化的形态特征 (Prum et al., 2015), 产生了多种不同的生态类群, 如鸣禽、涉禽、猛禽、陆禽、游禽和攀禽等。

研究表明, 现生鸟类起源于冈瓦纳大陆西部, 随后沿着两条不同的路线扩张到世界各地: (1) 在早第三纪 (6500-2300 万年以前), 部分现生鸟类祖先沿着横贯南极的廊道由冈瓦纳大陆西路首先扩张到南美, 随后扩张至澳大利亚和新西兰 (Claramunt and Cracraft, 2015); (2) 在始新世 (5300-3650 万年以前) 早期, 部分现生鸟类祖先沿连接南北美以及格陵兰岛和欧洲的陆桥向外扩张。在鸟类不断的扩张和分化的过程中, 其净多样化速率 (Net diversity rate) 和地球上冰期和间冰期的循环往复的气候史呈现出高度的相关性, 暗示着气候环境的变化是鸟类分布地扩张和新种形成的主要影响因素, 这其中伴随着鸟类遗传信息不断累积以及遗传分化不断加深的过程。因此, 探讨鸟类现生遗传多样性格局及其影响机制, 对理解恒温卵生动物遗传多样性的形成机制及其对气候环境变化的响应的至关重要。

哺乳类是地球上形态结构最高等, 生理机能最完善的动物类群 (刘凌云 和 郑光美, 2009)。哺乳动物的起源存在两种不同的假说, 部分科学家认为哺乳动

物出现的时间要晚于恐龙灭绝的时间，另一部分科学家认为哺乳动物在白垩纪（1.45 亿-6500 万年前）之前就已经出现，并和恐龙共同存活了较长的时间。截至目前，哺乳动物分为 29 目包括 5400 多个不同的物种（刘凌云 和 郑光美，2009）。哺乳动物能够适应各种各样的环境，其生活方式多样如陆栖、水栖、穴居和飞翔等。哺乳动物最突出的特征是胎生哺乳，能够在陆地上进行繁衍。相较于鸟类而言，具有高度发达的神经系统和感觉器官，能够完成复杂的生理和行为活动以适应多变的气候环境。此外，哺乳动物能够通过口腔咀嚼和消化系统充分吸收营养物种，且能够保持体温恒定，减少了对气候环境的依赖程度（刘凌云 和 郑光美，2009）。

与鸟类类似，历史气候的波动对现生哺乳类种群的遗传分化起着重要的作用。如线粒体序列研究表明高原鼠兔种群扩张与末次冰盛期前的间冰期时间相吻合，更新世冰期时该物种避难地的种群在冰层退却后与周边种群产生基因流丰富了该物种的遗传结构（Ci et al., 2009）。这种历史气候环境的波动对小型哺乳类的种群分布及其存活极为重要（魏辅文 等，2021）。对于大型哺乳类而言，除了历史气候的波动对种群的影响外，人类世以来的人为活动也是造成其有效种群大小波动的原因，如大熊猫近期的种群变化主要原因是近千年来人类活动导致的（Zhao et al., 2013）。相较于鸟类而言，哺乳类的活动及扩散能力较弱（Sandel et al., 2011），比较分析鸟类和哺乳类遗传多样性不仅能够综合了解恒温动物遗传多样性格局形成的普遍机制，对从动物类群水平理解扩散能力和遗传多样性之间的关系具有潜在价值。

两栖类动物是地球上最低等的四足动物（Tetrapods）。两栖动物起源于泥盆纪晚期（距今 3.7 亿-3.5 亿年），属于总鳍鱼类（Crossopterygii）的后代。两栖动物是首次登陆的脊椎动物，因此被认为是脊椎动物发展史上由水生到陆生过渡的典型类群（刘凌云 和 郑光美，2009）。现生两栖动物包括 3 个目共计 8435 个不同的物种（<https://amphibiaweb.org/amphibian/speciesnums.html>）。两栖动物的体温不恒定，属于变温动物，因此对外界环境的温度依赖性较高，在相同的气候波动幅度下，两栖类经历的选择压要强于鸟类和哺乳类。不仅如此，两栖类的扩散能力较哺乳动物和鸟类而言要弱很多。整合两栖类、鸟类和哺乳类遗传多样性分布

及其驱动因素,不仅能够了解恒温动物和变温动物在遗传水平对全球气候变化的响应是否存在异同,而且能够进一步了解扩散能力对遗传多样性的影响。

### 1.5 本文关注的科学问题

陆生脊椎动物主要分为四大类,鸟类、哺乳类,两栖类和爬行类。爬行动物相较于其他陆生脊椎动物类群而言,其 DNA 数据的积累程度较差。因此本研究主要以鸟类、哺乳类和两栖类为研究对象,基于全球线粒体基因数据库,分析比较不同动物类群遗传多样性分布格局,并结合气候和物种特征数据,探讨遗传多样性分布格局的形成机制。本论文主要包括四个部分:(1)单倍型多样性计算的新方法及基于此方法的单倍型多样性分布格局;(2)单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局的形成动因比较;(3)种群分化是遗传多样性和物种多样性的桥梁;(4)遗传多样性和物种分布面积的关系。通过对这四个部分的研究,我们旨在回答一下几个重要的科学问题:

(1) 能否基于不等长 DNA 序列估算单倍型多样性?

(2) 物种水平遗传多样性格局与局域尺度遗传多样性格局是否存在差异?解释物种丰富度的假说对遗传多样性是否适用?如不适用,其原因是什么?

(3) 物种特征如食性和迁徙状态对遗传多样性是否有影响?如有,其和气候因子是如何塑造遗传多样性格局的?

(4) 生物多样性不同层次水平如遗传多样性和物种丰富度之间均存在纬度梯度格局,二者的内在联系是什么?能否诠释现有物种丰富度解释假说对遗传多样性的解释效力?

(5) 物种濒危程度评估的依据为种群大小和物种分布面积,目前遗传多样性和种群大小之间存在不一致性的关系已经成为遗传多样性在物种濒危程度评估中的巨大障碍。从物种分布面积的角度出发,遗传多样性-物种分布面积之间的关系如何?遗传多样性-物种分布面积之间的关系是否存在指标间的差异?其对物种濒危程度评估以及生物多样性保护策略的制定有何启示?

## 第 2 章 单倍型多样性计算的新方法及单倍型多样性分布格局

### 2.1 研究背景

单倍型数据中包含基因谱系演化的历史信息,解析单倍型信息中蕴含的种群历史动态、基因流、选择和杂交在不同尺度上随环境的进化结果,对于了解生物多样性尤其是遗传多样性的成因及其保护至关重要 (Leitwein et al., 2020)。然而,现有的大尺度遗传多样性的研究工作仅关注核苷酸多样性 (Nucleotide diversity) (Manel et al., 2020; Theodoridis et al., 2020; Miraldo et al., 2016),遗传多样性中直接描述单倍型信息的指标如单倍型多样性 (Haplotype diversity) 却完全被忽视 (Fan et al., 2021)。这一情况的出现主要是因为传统遗传多样性的计算方法依赖样本 DNA 序列间的重叠区域,然而公用数据库如美国国家生物技术信息中心 (GenBank, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 和生命数据条码系统 (BOLD, <http://www.boldsystems.org/>) 中的大多数序列数据由于其研究目的以及测序技术的局限, DNA 序列间的重叠区域是不一致的 (Fan et al., 2021; Miraldo et al., 2016)。这为大数据时代挖掘 DNA 序列数据中的遗传信息带来了严重的挑战。按照传统的计算方法评估遗传多样性,首先需要对种内的序列数据进行比对裁切出所有序列的重叠区域。然而由于不同序列间重叠长度不一致 (后称,不等长 DNA 序列, 见图 2.1), 这会导致大量信息位点的丢失。2016 年, Miraldo 等人开发了一种新的核苷酸计算方法, 利用共有区域长度不一致的 DNA 序列数据来估算物种的核苷酸多样性, 并探讨了核苷酸多样性的纬度分布格局 (Miraldo et al., 2016)。尽管, 该方法在后续的 5 年内得到了普遍的使用, 但尚未有研究对该方法量化的核苷酸多样性的稳定性和精确性进行评估。此外, 单倍型多样性作为遗传多样性的常用指标之一 (Goodall-Copestake et al., 2012; Nei and Tajima, 1981; Nei and Li, 1979) 和生物多样性的保护重要参考 (Leitwein et al. 2020), 由于公用数据库中序列数据及现有单倍型多样性计算方法的限制, 尚未在宏观遗传学和保护遗传学种得到广泛的应用。

核苷酸多样性描述了不同单倍型之间碱基差异数目, 因此核苷酸多样性和单倍型多样性之间必然存在着某种数学联系。Goodall-Copestake 等 (2012) 使用 23

个不同物种的 COI 评估了其核苷酸多样性和单倍型多样性并构建了二者之间的数学模型，其研究表明，核苷酸多样性和单倍型多样性之间的关系为  $\pi = 0.008h^2$  (Goodall-Copestake et al., 2012)，表明单倍型多样性和核苷酸多样性确实可以通过一定的数学关系进行转化。然而，这一数学关系的适用性仍然有待探讨，我们无法保证随着样本量的增大，该函数关系是否保持稳定。其次，构建核苷酸多样性和单倍型多样性关系数学模型的前提是已知单倍型多样性和核苷酸多样性。然而，NCBI 和 BOLD 上储存的大多数数据为不等长 DNA 序列，基于现有方法我们仅能近似估算核苷酸多样性，因此该方法在这里是不可用的。

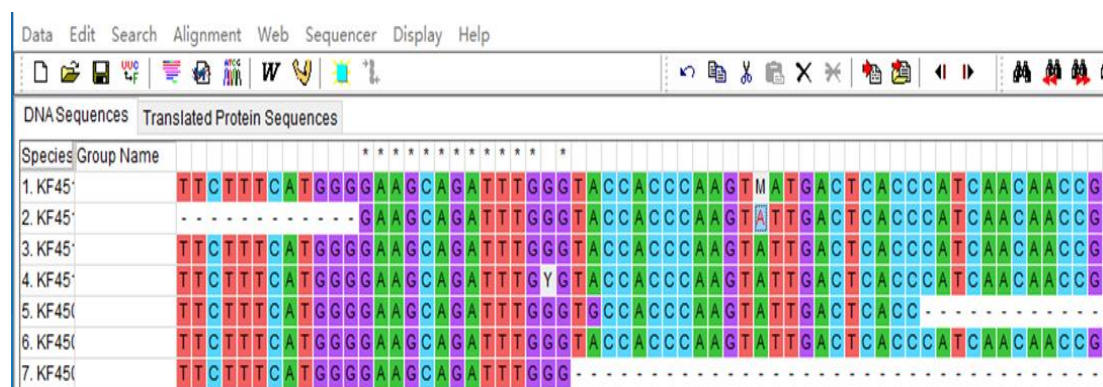


图 2.1 公用数据库序列重叠情况示例

Figure 2.1 An example of the sequence overlap in online database

本研究旨在解决现有单倍型多样性计算方法不能量化不等长 DNA 序列单倍型多样性的缺点，并评估量化不等长 DNA 序列的遗传多样性指标的评估性能，以为大数据时代遗传多样性的分析提供稳健的衡量指标，进而推动单倍型信息在保护遗传学当中的应用。我们比较分析了单倍型多样性和核苷酸多样性的定义及其计算方法，通过数学推导提出了以配对比较的核苷酸多样性的结果为参数计算单倍型多样性的新方法，基于仿真模拟对不等长 DNA 序列计算单倍型多样性和核苷酸多样性的方法的计算性能进行了评估。结果显示在处理不等长 DNA 序列时，单倍型多样性计算结果的精确度和稳定性要显著优于核苷酸多样性，表明单倍型多样性更适于处理不等长的 DNA 序列数据。基于该方法，我们以鸟类、哺乳类和两栖类为研究对象，测试了单倍型多样性的纬度分布规律，发现单倍型多样性在南北半球间的递减趋势存在差异，且鸟类、哺乳类和两栖类的单倍型多样性在南北半球递减规律相反。

## 2.2 单倍型多样性计算新方法推导及其适用性评估

### 2.2.1 单倍型多样性计算新方法的理论推导

单倍型多样性 (Haplotype diversity,  $h$ ) 指在群体内部随机选两个不同的个体携带不同单倍型的概率。根据定义其计算方法如公式 2.1:

$$h = \frac{n}{n-1} (1 - \sum_i p_i^2) \quad \dots (2.1)$$

其中  $p_i$  为样本中第  $i$  个单倍型所占的频率,  $n$  为样本量大小。

核苷酸多样性 (Nucleotide diversity,  $\pi$ ) 指群体内部随机两个个体其 DNA 序列每位点核苷酸差异的平均数目, 根据定义其计算方法如公式 2.2:

$$\pi = \sum_{ij} x_i x_j k_{ij} \quad \dots (2.2)$$

其中  $x_i$  为样本中第  $i$  类序列所占的频率,  $k_{ij}$  为第  $i$  类序列和第  $j$  类序列间平均每位点的核苷酸差异数目。在实际应用中, 样本量  $n$  通常较小, 因此核苷酸多样性可以由公式 2.3 得到无偏估计:

$$\pi = \frac{n}{n-1} \sum_{ij} x_i x_j k_{ij} \quad \dots (2.3)$$

根据定义, 不难看出公式 2.2 和公式 2.3 中的第  $i$  类序列等同于公式 2.1 中的第  $i$  个单倍型, 因此核苷酸多样性的计算公式可以等价转化为

$$\pi = \frac{n}{n-1} \sum_{ij} p_i p_j k_{ij} \quad \dots (2.4)$$

对于两两配对的随机取样, 每次取样结果可以产生两种不同的情况:

$$k_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{序列 } i \text{ 和序列 } j \text{ 属于同一单倍型} \\ \neq 0 & \text{序列 } i \text{ 和序列 } j \text{ 属于不同单倍型} \end{cases}$$

其中,  $k_{ii} = 0$ , 公式 2.4 可以简化为:

$$\pi = \frac{n}{n-1} \sum_{i \neq j} p_i p_j k_{ij} \quad \dots (2.5)$$

或

$$\pi = \sum_{i \neq j} P_{ij} k_{ij} \quad \dots (2.6)$$

其中,  $P_{ij}$  表示随机选取的两条序列分别属于单倍型  $i$  和单倍型  $j$ , 即  $P_{ij} = p_i p_j$ 。

根据单倍型定义的公式，其非简化算法可以表示成

$$h = \frac{n}{n-1} \sum_{i \neq j} p_i p_j \quad \dots (2.7)$$

或

$$h = \sum_{i \neq j} P_{ij} \quad \dots (2.8)$$

比较分析公式 2.5 和公式 2.7 (或公式 2.6 和公式 2.8)，二者的主要区别在于  $k_{ij}$ 。因此，只要抵消掉  $k_{ij}$ ，就可以在理论上将核苷酸多样性的计算公式转化成单倍型多样性的计算公式。而  $k_{ij}$  在随机取样中存在两种不同的情况， $k_{ij} = 0$  或  $k_{ij} \neq 0$ ，为了抵消掉  $k_{ij}$ ，我们定义一个新的参数  $\widehat{D}_{ij}$  来表示随机取样中选取的两个条序列是否为同一个单倍型，如果随机选取的两条序列为同一个单倍型则  $\widehat{D}_{ij}=1$ ，反之  $\widehat{D}_{ij}=0$ ：

$$\widehat{D}_{ij} = \begin{cases} 1 & k_{ij} \neq 0 & i \neq j \\ 0 & k_{ij} = 0 & i = j \end{cases}$$

这里我们用  $\widehat{D}_{ij}$  来替换公式 2.5 和公式 2.6 中的  $k_{ij}$ ，就可以将核苷酸多样性的计算公式转化为单倍型多样性的计算公式：

$$h = \frac{n}{n-1} \sum_{i \neq j} p_i p_j \widehat{D}_{ij} \quad \dots (2.9)$$

或

$$h = \sum_{i \neq j} P_{ij} \widehat{D}_{ij} \quad \dots (2.10)$$

在公式 2.9 和公式 2.10 中  $p_i$  为群体内部单倍型  $i$  所占的频率，属于两两配对取样中的简便计算。在不知道群体内部各单倍型及其频率的情况下，我们可以采取穷举法来表示，则公式 2.9 和公式 2.10 可表示为

$$h = \frac{M_{k_{ij}>0}}{\binom{n}{2}} \quad \dots (2.11)$$

其中,  $k_{ij}$  为第  $i$  条序列和第  $j$  条序列间平均每位点的核苷酸差异数目,  $M_{k_{ij}>0}$  为所有随机取样中  $k_{ij} > 0$  情况出现次数之和,  $\binom{n}{2}$  为两两配对取样的总数目。

### 2.2.2 单倍型多样性和核苷酸多样性关系

依据上述推导, 我们在理论上使用核苷酸多样性计算公式中的参数描述了单倍型多样性, 这为探讨二者之间的理论关系提供了便利。考虑到前人研究表明核苷酸多样性和单倍型多样性之间存在正相关关系 (Goodall-Copestake et al., 2012)。因此我们假定  $\pi = kh$ , 根据公式 2.11 和公式 2.3 不难得出:

$$k = \frac{Sum_{k_{ij}>0}}{M_{k_{ij}>0}} \quad \dots (2.12)$$

其中  $k_{ij}$  为第  $i$  条序列和第  $j$  条序列间平均每位点的核苷酸差异数目,  $Sum_{k_{ij}>0}$  为所有  $k_{ij} > 0$  的每位点核苷酸差异数目之和,  $M_{k_{ij}>0}$  为所有随机取样中  $k_{ij} > 0$  情况出现次数之和,  $\binom{n}{2}$  为两两配对取样的总数目。

### 2.2.3 单倍型多样性方法评估

#### 2.2.3.1 等长 DNA 序列

为了评估我们提出的单倍型多样性计算方法能否达到传统方法的计算性能, 我们使用 951 物种 (两栖类 COI 基因序列涉及 97 个物种, CYTB 基因序列涉及 87 个物种; 鸟类 COI 基因序列涉及 242 个物种, CYTB 基因序列涉及 79 个物种; 哺乳类 COI 基因序列涉及 244 个物种, CYTB 基因序列涉及 201 个物种) 的等长 DNA 序列, 基于 R 语言编写了实现公式 2.11 的代码来计算单倍型多样性, 并将其结果与 DNAsp V5 计算出来的结果进行对比。在计算之前, 我们使用 MUSCLE 采取默认参数对所选取的序列进行了比对, 随后使用 Mann-Whitney U 检验对公式 2.11 和 DNAsp V5 的计算结果进行了差异性分析。

#### 2.2.3.2 不等长 DNA 序列

公用数据库中大多数种内 DNA 数据为不等长 DNA 序列, 对于这种数据,



我们采取 Miradlo 等人 (2016) 计算核苷酸多样性时采取的策略, 将公式 2.11 中  $k_{ij}$  替换成  $K_{ij}/m_{ij}$  得到公式 2.13, 其中  $K_{ij}$  为第  $i$  条序列和第  $j$  条序列间的核苷酸差异数目,  $m_{ij}$  为第  $i$  条序列和第  $j$  条序列间重叠区域的长度。

$$h = \frac{M_{K_{ij}/m_{ij}>0}}{\binom{n}{2}} \quad \dots (2.13)$$

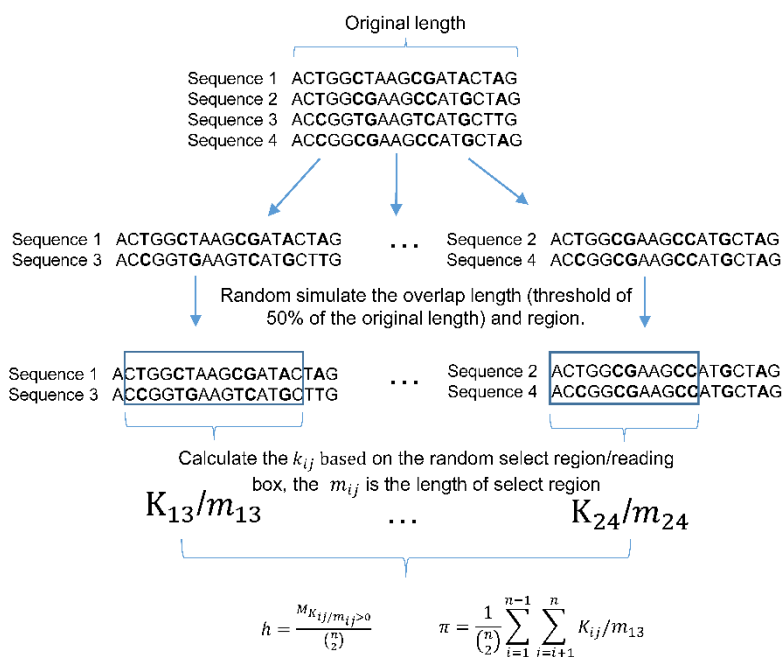


图 2.2 基于等长 DNA 数据的“随机长度模拟”分析流程

Figure 2.2 Demonstration of the “Random Length Analysis” for genetic diversity using equal length sequences

图中蓝色框表示配对比较中模拟的两两配对序列的重叠区域。

The blue box indicates simulation of the overlap region of each pairwise comparison of sequences.

为了衡量公式 2.13 对不等长 DNA 序列数据的估算性能, 我们首先使用公式 2.11 计算了 2.2.1 中 951 个物种的单倍型多样性。基于不等长 DNA 序列随机选取的两条序列重叠区域是不一致的实际情况, 我们使用等长的 DNA 序列对于任意两两配对的 DNA 序列片段进行随机重叠区域仿真模拟。为了不流失过多的位点信息, 我们人为设定其重叠区域不低于该物种 DNA 序列原始长度的 50% (见图 2.2)。对于每一个物种该过程重复 100 次以判断计算结果是否稳定。为了对模

拟结果进行评估，我们计算了各物种每一次模拟结果的相对误差 (2.14)，并且以相对误差的均值衡量计算结果的精确度，以相对误差的标准差来衡量计算结果的稳定性。此外，我们还使用该仿真过程评估了从不等长 DNA 序列计算核苷酸多样性方法估算性能，并与单倍型多样性进行了比较。

$$R_i = \frac{|e_i - e_0|}{e_0} \quad \dots (2.14)$$

其中， $e_i$  是第  $i$  次模拟的遗传多样性估计值， $e_0$  是等长 DNA 数据计算的遗传多样性估计值。

为了探究 DNA 序列上碱基缺失程度对遗传多样性估计值的影响，同时为了验证我们的方法能否适用于人类 DNA 数据的基因，我们使用智人 (*Homo sapiens*) 的 COX3 和 D-loop 基因分别设定其重叠区域不低于该物种 DNA 序列原始长度的 50%，60%，70%，80%，90% 重复进行了上述随机序列长度分析。不同缺失程度间遗传多样性估计是否存在差异使用 R 语言中的“*clinfun*”包 (Seshan, 2015) 中的 Kruskal-Wallis 检验 (KW-test) 进行分析。

### 2.2.3.3 单倍型多样性纬度梯度格局

作为一个应用示例，我们使用该方法探讨了陆生脊椎动物单倍型多样性纬度梯度规律，并比较了其核苷酸多样性纬度梯度规律。我们使用 Miradlo 等 (2016) 和 Gratton 等 (2017) 的方法分别从 NCBI 和 BOLD 数据库中下载了鸟类、哺乳类、两栖类线粒体 DNA 序列数据。获得了线粒体基因数据库，其中 1) 134,498 条 CYTB 基因序列；2) 73,809 条 COI 序列，然而只有 51.6% 的序列数据都标注有原始的地理信息。而标注地理信息的序列分为标注原始经纬度信息和标注地名两种不同形式，因此我们使用地理信息配准 (Geocode) 方法将地名转化为对应的经纬度信息。最终获取了 96,530 带有经纬度序列的基因数据，包含 3,911 种鸟类，2,263 种哺乳动物和 1,628 种两栖动物，占原始序列数据的 46.3%。为了确保该序列来自于物种的自然分布区，我们去除了地理位置落在该物种分布区外的序列数据，对于迁徙种我们仅考虑其繁殖分布区。鸟类的分布区下载于 BirdLife 网站 (<http://datazone.birdlife.org/species/requestdis/>)，哺乳类和两栖类分布区下载于 IUCN 网站 (<http://www.iucnredlist.org>)。我们使用 MUSCLE 对每一

物种的 DNA 序列进行了比对, 随后使用 10 个纬度带对序列数据进行了划分, 各纬度带的遗传多样性数据计算为落入该纬度带所有物种遗传多样性的均值。为了增加计算结果的准确性, 我们首先排除了各纬度带各物种序列数目小于 5 的个体, 随后排除了两两配对比较中重叠区域小于两条序列中较长序列 50% 的配对比较结果。我们使用 Beta 线性回归分别对单倍型多样性和核苷酸多样性与纬度之间的关系进行拟合, 考虑到先前报道遗传多样性有着纬度梯度递减的格局, 我们使用二元回归模型对数据分明别对鸟类、哺乳类、两栖类 COI 基因和 CYTB 基因所表征的单倍型多样性和核苷酸多样性与纬度之间的关系进行检验。为了消除空间自相关的影响, 我们使用 Geosphere 包计算了各纬度带内各物种序列间地理距离的均值并作为权重引入方程。

## 2.3 结果

### 2.3.1 新方法在等长 DNA 序列中估算性能

Mann-Whitney U 检验表明, 我们新方法估计的单倍型多样性数值和 DNAsp V5 一致 (鸟类 COI 基因,  $W = 20402$ ,  $P = 1$ ; 鸟类 CYTB 基因,  $W = 2245$ ,  $P = 1$ ; 哺乳类 COI 基因,  $W = 22898$ ,  $P = 1$ ; 哺乳类 CYTB 基因,  $W = 13612$ ,  $P = 1$ ; 两栖类 COI 基因,  $W = 2888$ ,  $P = 1$ ; 两栖类 CYTB 基因,  $W = 3362.5$ ,  $P = 1$ )。表明新方法和传统方法对单倍型多样性的估计值没有差别 (图 2.3)。

### 2.3.2 新方法在不等长 DNA 序列中的估算性能

基于 951 个物种随机长度模拟结果的 Mann-Whitney U 检验表明对于不等长 DNA 序列数据而言, 除了鸟类 CYTB 基因以外的脊椎动物中单倍型多样性估计值的精确性要显著高于核苷酸多样性 (鸟类 COI,  $W = 33649$ ,  $P < 0.05$ ; 鸟类 CYTB,  $W = 3377$ ,  $P = 0.372$ ; 哺乳类 COI,  $W = 36598$ ,  $P < 0.001$ ; 哺乳类 CYTB,  $W = 29711$ ,  $P < 0.001$ ; 两栖类 COI,  $W = 5674$ ,  $P < 0.05$ ; 两栖类 CYTB,  $W = 4871$ ,  $P < 0.01$ )。Mann-Whitney U 检验表明除了鸟类 CYTB 基因 ( $W = 3572$ ,  $P = 0.116$ ) 和两栖类 (两栖类 COI,  $W = 5215$ ,  $P = 0.19$ ; 两栖类 CYTB,  $W = 4317$ ,  $P = 0.289$ ) 以外, 其余动物类群单倍型多样性计算的结果的稳定性要显著高于核苷酸多样性 (鸟类 COI,  $W = 34824$ ,  $P < 0.001$ ; 哺乳类 COI,  $W = 34356$ ,

$P < 0.01$ ; 哺乳类 CYTB,  $W = 26307$ ,  $P < 0.001$ )。此外我们还计算了各动物类群遗传多样性的均值, 其结果表明不等长 DNA 序列中估计的单倍型多样性的数值不管是精确度还是稳定性均高于核苷酸多样性 (图 2.4)。序列缺失程度对遗传多样性影响的结果表明, 核苷酸多样性随着缺失程度的降低其估计值的精确度并未显著增加 (图 2.5, B, D), 相反单倍型多样性估计值的精确度随着序列缺失程度的降低而升高 (图 2.5, A, C)。

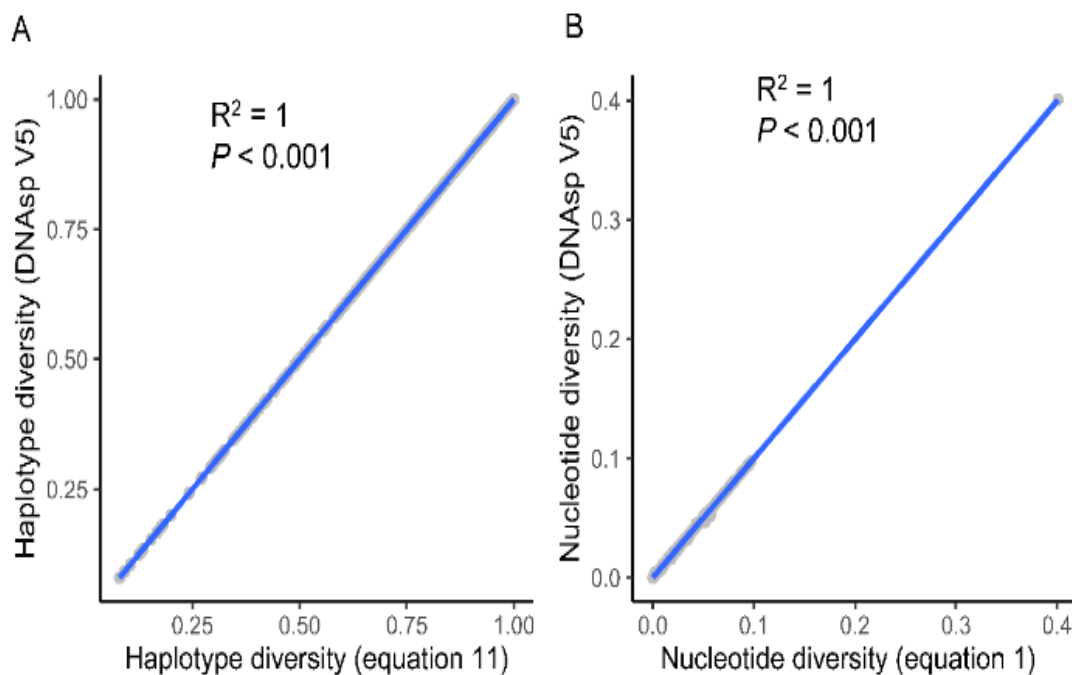


图 2.3 传统方法和新方法基于等长 DNA 序列计算的遗传多样性相关性

**Figure 2.3 Correlation between the genetic diversity calculates by different methods for the data with equal intraspecific sequence lengths**

单倍型多样性使用公式 2.11 计算, 核苷酸多样性使用公式 2.1 计算, 二者的传统计算数值均来自 DNAsp V5 的计算结果。散点图表示了基于新方法 (x 轴) 和传统方法 (y 轴) 估计的各遗传多样性计算指标之间的相关性, 其中蓝色线条为二者之间的线性拟合曲线。

Haplotype diversity (A) was calculated by equation 2.11 and DNAsp V5; nucleotide diversity (B) was calculated by equation 2.1 and DNAsp V5 using the data with equal intraspecific sequence lengths. The scatter plot shows (A) that there were no differences between our method (equation 2.11) and the existing method (results from DNAsp V5).

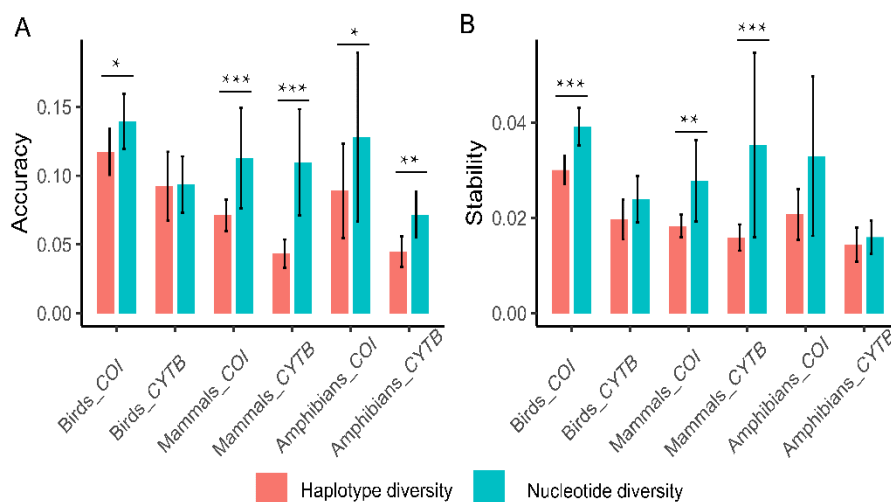


图 2.4 基于不等长 DNA 序列估算单倍型多样性和核苷酸多样性的精确度和稳定性比较

Figure 2.4 The accuracy (A) and stability (B) of  $h$  and  $\pi$  based on unequal sequence lengths

各动物类群的遗传多样性各指标估计值的稳定性为其各物种计算结果相对的标准差；精确度为其各物种计算结果相对误差的均值。误差线表示为 95% 的置信区间。

Stability of each class, presented as a column diagram, was estimated by the average value of the standard deviation of the relative error for each species; accuracy, presented as a column diagram, was estimated by the average value of the mean of the relative error of each species. Error bar denotes 95% confidence interval.

### 2.3.3 单倍型多样性纬度梯度格局

基于新方法，我们发现单倍型多样性存在显著的纬度梯度格局。Beta 回归表明所有的动物类群单倍型多样性和核苷酸多样性与纬度之间的回归方程均存在显著负相关的二次项系数（表 2.1），表明单倍型多样性和核苷酸多样性均存在纬度梯度递减的规律。鸟类遗传多样性纬度梯度格局在 COI 和 CYTB 基因中并不存在明显的差异，其中核苷酸多样性沿着纬度梯度几乎严格递减，然而单倍型多样性的递减趋势在南北半球之间存在明显的差异（图 2.6 和图 2.7），其在北半球递减趋势相较南半球递减趋势要缓和（南急北缓，图 2.6, A；图 2.7, A）。哺乳类和两栖类的单倍型多样性（COI 和 CYTB）递减趋势在南北半球之间同样存在差异，但南半球递减趋势相较于北半球递减趋势缓和（南缓北急，图 2.6, C, E；图 2.7, C, E）。两栖类 CYTB 基因表征的核苷酸多样性格局与单倍型多样性格

局在南北半球的递减规律一致即南缓北急（图 2.7, E, F），A，然而 COI 基因表征的核苷酸多样性格局则于在南北半球间不存在显著差异（图 2.6, E, F）。

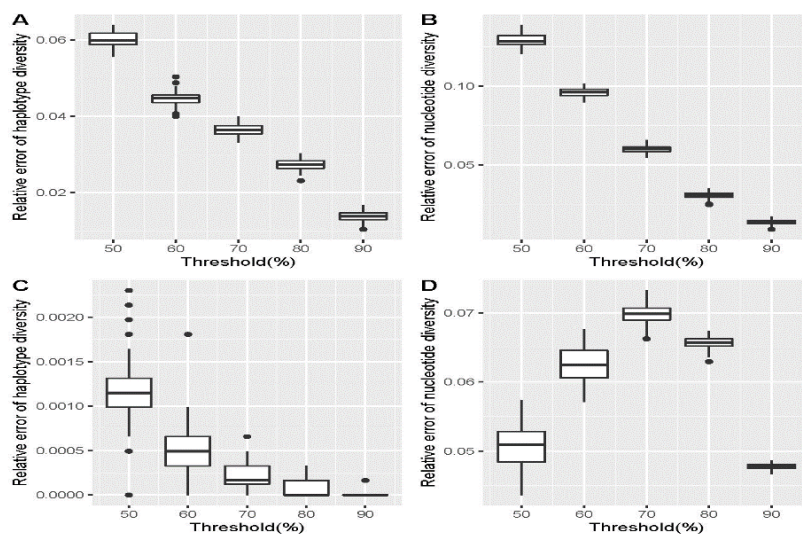


图 2.5 基于智人 COX3 基因和 D-loop 基因评估的 DNA 序列碱基缺失程度对遗传多样性估计值的影响

**Figure 2.5 Effect of nucleotide sites deletion ratio on estimated genetic diversity in *Homo sapiens* for COX3 (A: haplotype diversity (h), B: nucleotide diversity ( $\pi$ )) and D-loop (C: haplotype diversity, D: nucleotide diversity)**

箱线图展示了每一重叠阈值（x 轴）下遗传多样性各指标（y 轴）估计值的相对误差。KW 检验表明在序列间不同重叠阈值处理时，COX3 基因（h: KW-test,  $X^2 = 479.08$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ;  $\pi$ : KW-test,  $X^2 = 479.04$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ）和 D-loop 基因的遗传多样性估计值的相对误差均具有统计学上显著的差异；此外，JT 检验表明单倍型多样性估计值的相对误差在 COX3 基因（ $JT_{statistic} = 0.5$ ,  $P = 0.0001$ ）和 D-loop 基因（ $JT_{statistic} = 50811$ ,  $P = 0.001$ ）中均随着重叠阈值的增加而降低。

The boxplots show for each overlap threshold (x-axis) the relative error of estimated genetic diversity value (y-axis). Relative error differs among different thresholds in *Homo sapiens* for COX3 (h: KW-test,  $X^2 = 479.08$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ;  $\pi$ : KW-test,  $X^2 = 479.04$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ) and D-loop (h: KW-test,  $X^2 = 448.7$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ;  $\pi$ : KW-test,  $X^2 = 392.23$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ). Furthermore, Jonckheere-Terpstra tests show that there is a decrease trend of relative error of haplotype diversity as the threshold move from 50% to 90% in both COX3 (JT-test,  $JT_{statistic} = 0.5$ ,  $P = 0.0001$ ) and D-loop (JT-test,  $JT_{statistic} = 50811$ ,  $P = 0.001$ ).

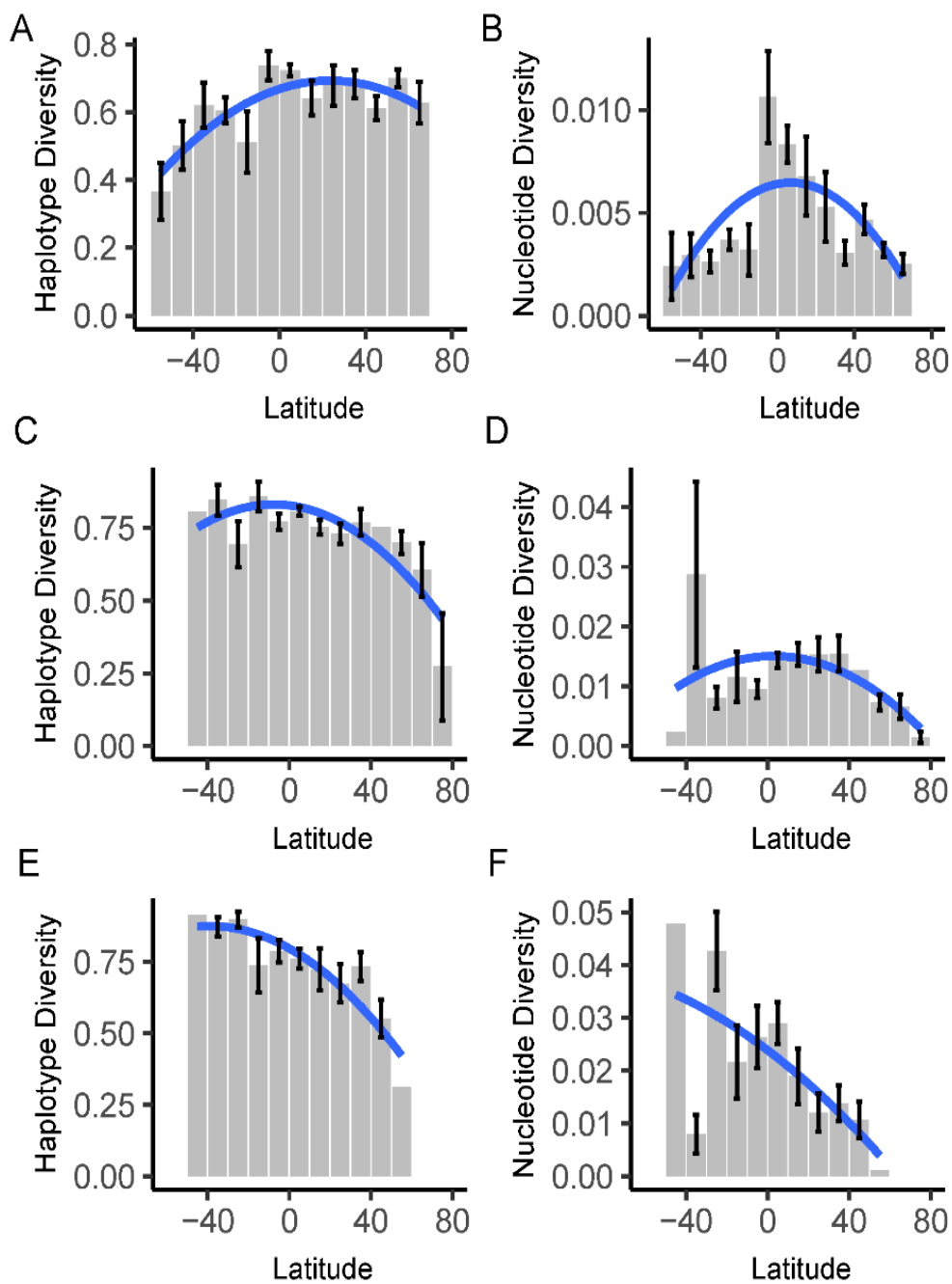


图 2.6 基于 COI 基因的鸟类 ( $h$ : A,  $\pi$ : B)、哺乳类 ( $h$ : C,  $\pi$ : D) 和两栖类 ( $h$ : E,  $\pi$ : F) 遗传多样性纬度梯度格局

Figure 2.6 Distribution of genetic diversity for COI across latitudes for birds ( $h$ : A,  $\pi$ : B), mammals ( $h$ : C,  $\pi$ : D), and amphibians ( $h$ : E,  $\pi$ : F)

图中的蓝线为 Beta 回归模型的拟合结果。

The regression lines (blue lines) represent the predictions of the beta regression model.

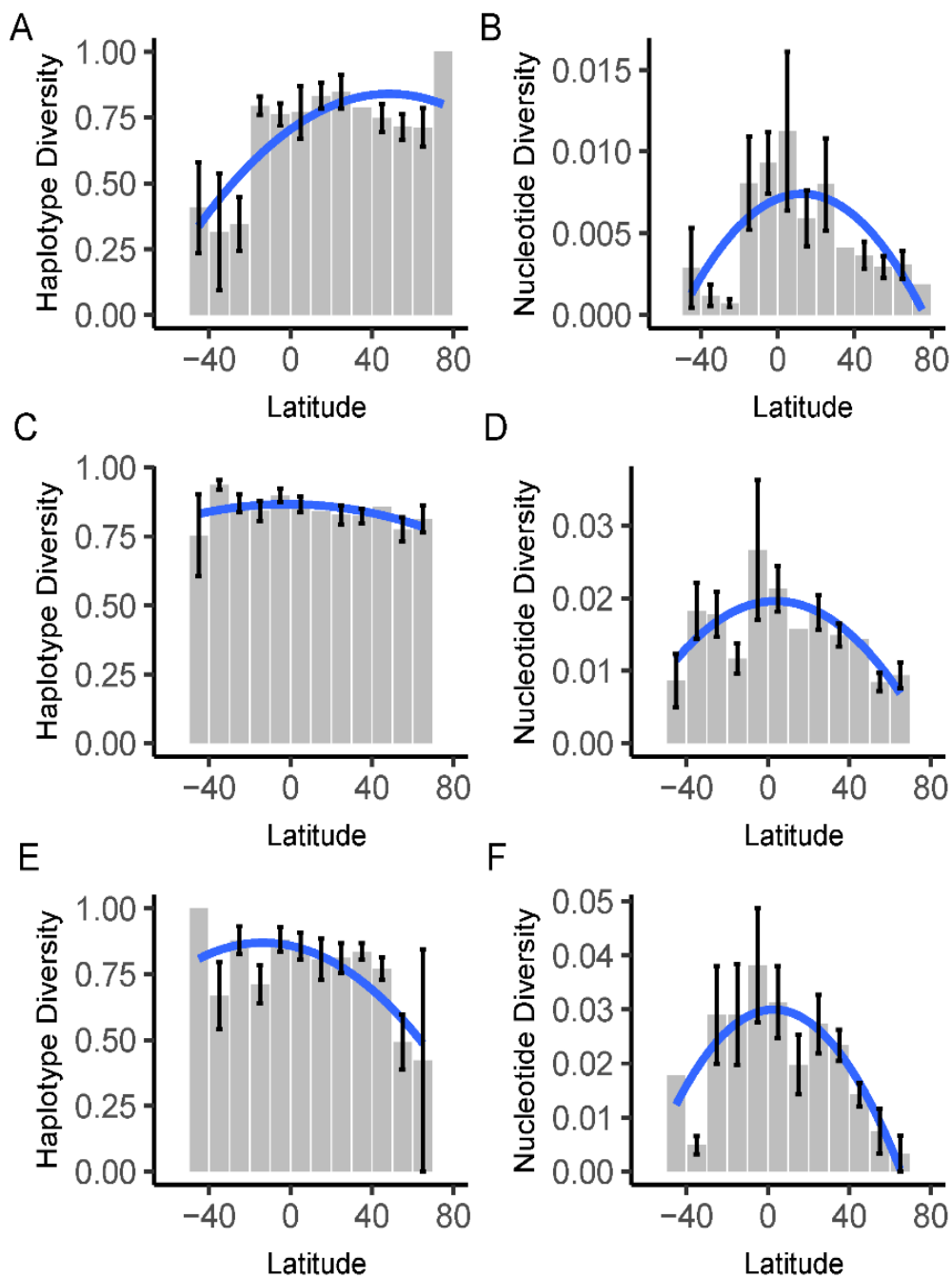


图 2.7 基于 CYTB 基因的鸟类 ( $h$ : A,  $\pi$ : B)、哺乳类 ( $h$ : C,  $\pi$ : D) 和两栖类 ( $h$ : E,  $\pi$ : F) 遗传多样性纬度梯度格局

Figure 2.7 Distribution of genetic diversity for CYTB across latitudes for birds ( $h$ : A,  $\pi$ : B), mammals ( $h$ : C,  $\pi$ : D), and amphibians ( $h$ : E,  $\pi$ : F)

图中的蓝线为 Beta 回归模型的拟合结果。

The regression lines (blue lines) represent the predictions of the beta regression model.



表 2.1 基于 Beta 回归模型的遗传多样性和纬度之间的关系

Table 2.1 Beta regression model for genetic diversity and latitude

	Locus	Haplotype diversity			Nucleotide diversity		
		pseudo R <sup>2</sup>	$\beta_1$	$\beta_2$	Pseudo R <sup>2</sup>	$\beta_1$	$\beta_2$
<b>Birds</b>	COI	0.7073	-3.51e-03***	-1.81e-04***	0.4743	2.48e-04***	-2.88e-05***
<b>Mammals</b>	COI	0.6767	8.58e-03***	-1.79e-04***	0.3397	4.48e-04***	-5.38e-05***
<b>Amphibians</b>	COI	0.8417	-2.05e-02***	-1.85e-04***	0.4906	-6.31e-03***	-5.19e-06***
<b>Birds</b>	CYTB	0.2271	2.26e-02***	-4.65e-04***	0.4863	9.64e-04***	-5.36e-05***
<b>Mammals</b>	CYTB	0.159	1.99e-03***	-1.58e-04***	0.5599	7.25e-04***	-6.83e-05***
<b>Amphibians</b>	CYTB	0.4143	-9.07e-03***	-3.11e-04***	0.6814	-7.66e-05***	-1.21e-04***

表注:  $\beta_2$ : 二次项回归系数;  $\beta_1$ : 一次项回归系数; \*\*\*  $P < 0.001$ 。

Table note:  $\beta_2$ : Coefficient of quadratic term;  $\beta_1$ : Coefficient of primary term; \*\*\*  $P < 0.05$ .

## 2.4 讨论

### 2.4.1 单倍型多样性计算新方法及其优缺点

遗传多样性是生物多样性的基础维度 (Robert, 1994)。过去 5 年间, 宏观遗传多样性特别是核苷酸多样性的研究逐渐成为生物多样性研究的热点领域。然而, 单倍型多样性作为单倍型信息的直接表征, 对理解生物多样性成因及其保护策略的制定具有重要借鉴意义却在研究中被忽视。本研究依据配对比较的核苷酸差异提出一种新的单倍型多样性计算方法, 该方法能够从不等长的 DNA 序列中估算单倍型多样性, 弥补了现有方法不能从不等长 DNA 序列中估算单倍型多样性的缺陷, 为大数据时代多指标探讨遗传多样性时空分布格局提供了新的方法。同时我们的研究表明, DNA 序列上碱基位点片段的缺失对核苷酸多样性和单倍型多样性的估计值均有影响, 且核苷酸多样性随着缺失程度的降低其估计值的精确度并未显著增加, 相反单倍型多样性估计值的精确度随着序列缺失程度的降低而设升高。因此, 碱基位点的缺失程度和核苷酸多样性估算精确度之间并不存在负相关关系 (图 2.5, D), 表明现有大尺度核苷酸多样性研究 (Li et al., 2020; Manel et al., 2020; Theodoridis et al., 2020; Gratton et al., 2017; Miraldo et al., 2016) 可能由于序列缺失造成结果的偏差, 其结果有待进一步更新和探讨。本研究结果不仅纠正了前人对单倍型多样性不能从不等长 DNA 序列中估计的认知 (Miraldo et al., 2016), 而且发现单倍型多样性是从不等长 DNA 序列中估算遗传多样性的理想指标。此外, 我们随机长度模拟是配对比较的 DNA 序列共有区域的平均覆盖度为 74.90%, 而现有数据库中的序列共有区域的平均覆盖度为 94.37%, 提示从现有数据库中估计单倍型多样性是更加准确和稳定的。然而, 与现有从不等长 DNA 序列中估计核苷酸多样性的方法一样 (Miraldo et al., 2016), 获取所有配对比较的核苷酸差异数目是比较耗时的 (Tajima, 1993), 这也是该方法的缺点之一。因此未来的研究应该对该方法进行优化, 以减少其计算耗时, 提高工作效率。

### 2.4.2 背景依赖的核苷酸-单倍型多样性关系

本研究提出的单倍型多样性计算新方法与核苷酸多样性计算使用了相同的

参数，为探讨核苷酸-单倍型多样性的理论关系提供了便利。基于我们的数学模型 ( $\pi = kh$ )， $k$ 并不是一个恒定值，其随着样本大小以及序列间的差异而波动，因此核苷酸-单倍型多样性之间并不存在线性关系，而是随着样本序列间的差异而变化，因此核苷酸-单倍型多样性之间是背景依赖的可变关系。该理论结果与 Godall-Copestake 等人 (2012) 结果完全不同，表明其研究结果可能是其特定数据集下的结果，这在一定程度上证明了我们在研究背景中的推断，即 Godall-Copestake 等 (2012) 报告的遗传多样性关系会随着样本量的变化而变化。背景依赖的核苷酸-单倍型多样性关系为目前研究观测到不一致的单倍型多样性和核苷酸多样性变化的趋势 (正相关或负相关) 提供了理论基础 (Song et al., 2013; Wang et al., 2013; Zhang et al., 2012; Bird et al., 2007)。我们观测到单倍型多样性和核苷酸多样性在南北半球间不一致的纬度变化格局进一步验证了核苷酸-单倍型多样性之间存在背景依赖的关系。前人的研究表明，高的单倍型多样性和低的核苷酸多样性可能是近期种群分化的信号 (Garg and Mishra, 2018; Song et al., 2014)，因此 $k$ 可能能够用来描述种群分化程度，小的 $k$ 值意味着种群在近期可能产生可分化，然而其具体的判断标准仍需进一步研究。

### 2.4.3 纬度梯度遗传多样性格局及其启示

Miradlo 等 (2016) 首次报告了遗传多样性纬度梯度格局，他们以核苷酸多样性为指标，表明核苷酸多样性随着纬度的升高而降低。Gratton 等 (2017) 则认为遗传多样性也存在空间自相关现象，并结合具体数据更新了核苷酸多样性的纬度梯度格局，更新后的核苷酸多样性格局在南北半球之间存在差异，哺乳类中南半球的递减趋势较北半球要缓。与 Gratton 等人的研究不同的是，两栖类单倍型多样性的纬度梯度格局与哺乳类是一致的；但鸟类的单倍型多样性纬度梯度格局与哺乳类或两栖类相反 (图 2.6, A, C, E; 图 2.7, A, C, E)。单倍型多样性纬度梯度格局在南北半球间的差异可能反应了自然选择强度在不同单倍型之间的差异 (Camus et al., 2017) 和不同动物类群扩散能力的差异 (Gratton et al., 2017)。南半球陆地面积较北半球小且海洋表面温度更加稳定 (Hong et al., 2019; Fordham et al., 2017)，自然选择强度较北半球小，使得物种能够维持遗传多样性

的稳定（如两栖类和哺乳类）。北半球鸟类在全球气候变暖的背景下经历了分布区的北扩（Virkkala and Lehikoinen, 2017），表明北半球鸟类物种单倍型的分布对气候环境变化相对敏感，分布区域靠南的物种北扩的个体与北部区域群体发生了单倍型的重组，这在一定程度上解释了北半球较高的单倍型多样性格局。与单倍型多样性纬度梯度格局不一致的是，鸟类和哺乳类核苷酸多样性纬度梯度格局在南北半球间的递减趋势类似，表明遗传多样性格局在指标间存在差异。因此，整合单倍型多样性和核苷酸多样性探讨遗传多样性格局及其形成机制，对全面理解生物多样性在分子层面的驱动机制至关重要。

综上，本研究提出了一种新的单倍型多样性计算方法，该方法能够从不等长的 DNA 序列中估算单倍型多样性，弥补了现有方法不能从不等长 DNA 序列中估算单倍型多样性的缺陷，且具有较高的精确度和稳定性，为大数据时代多指标探讨遗传多样性时空分布格局提供了新的方法。

## 第3章 单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局的形成动因比较

### 3.1 研究背景

现有研究表明,物种丰富度和遗传多样性均存在一定程度的纬度梯度递减规律 (Fan et al., 2021; Miraldo et al., 2016), 表明遗传多样性和物种丰富度之间可能存在着类似的驱动机制。针对物种多样性格局的形成动因, 提出了多种科学假说, 如 (1) 生产力假说; (2) 地域面积假说; (3) 气候稳定性假说; (4) 进化速率假说; (5) 几何限制假说; (6) 生境异质性假说。尽管 Lawrence 和 Fraser (2020) 通过理论分析, 认为这些假说能够同时解释物种丰富度和遗传多样性, 然而, 在实际分析中仅气候稳定性假说在哺乳类核苷酸多样性驱动机制中得到了证实 (Theodoridis et al., 2020), 其他假说是否适用于遗传多样性格局仍有待探讨。此外, 一些生物因素如物种迁徙状态和食性特征也会影响遗传多样性 (Willoughby et al., 2017; Eo et al., 2011; Orban et al., 2008)。Orban 等人对人类和猩猩的研究证实了食性与遗传多样性变化相关 (Orban et al., 2008)。Willoughby 等人研究表明, 与非迁徙物种相比, 迁徙的哺乳类、两栖类、鱼类一般拥有较低的遗传多样性, 但迁徙鸟类却具有较高的遗传多样性 (Willoughby et al., 2017)。一般来讲, 扩散能力较强的物种临近种群间发生基因流的可能性越大, 这种基因的融合会弱化遗传差异。而鸟类与其他类群的遗传多样性的差异的成因仍有待于探讨。

单倍型信息为探讨物种演化过程中的种群动态、基因流和自然选择等与生物多样性保护相关的课题提供了重要数据基础 (Leitwein et al., 2020)。单倍型多样性是单倍型信息的重要表征, 描述了不同区域或不同种群内部单倍型由于隔离或自然选择的特殊组合 (Leitwein et al., 2020; Nei and Tajima, 1981), 因此, 对单倍型多样性分布格局及其形成动因的探讨, 能够为生物多样性保护策略的制定提供借鉴。然而, 现有的研究大多集中于核苷酸多样性, 单倍型多样性作为遗传多样性研究的常用指标之一, 对生物多样性保护至关重要却被忽视。目前关于单倍

型多样性表征的遗传多样性分布格局和物种丰富度格局是否具有一致性的格局；遗传多样性格局在物种层面的形成机制是否存在指标间的差异等问题尚不清楚。

本研究中，我们以鸟类、哺乳类、两栖类为研究对象，整合物种水平的单倍型多样性和核苷酸多样性数据，绘制了物种水平的全球遗传多样性分布图，并比较探讨了气候稳定性假说、生境异质性假说和生产力假说能否解释单倍型多样性和核苷酸多样性格局。此外，我们分析了食性和迁徙行为与遗传多样性之间的关系。结果表明生境异质性假说和生产力假说对所有动物类群都具有解释力度。而气候稳定性假说在不同动物类群间的适用性存在差异。与前人研究相反，我们发现迁徙鸟类具有较低的遗传多样性，这与前人在哺乳类、两栖类、爬行类中的研究结论相一致，表明迁徙行为对陆生脊椎动物遗传多样性可能存在一致的影响机制。

## 3.2 材料与方法

### 3.2.1 DNA 序列获取

我们使用 Miradlo 等（2016）和 Gratton 等（2017）的方法分别从 NCBI 和 BOLD 数据库中下载了鸟类、哺乳类、两栖类线粒体 DNA 序列数据。我们获得了线粒体基因数据库，其中：1) 134,498 条 CYTB 基因序列；2) 73,809 条 COI 序列，然而只有 51.6% 的序列数据都标注有原始的地理信息。而标注地理信息的序列由分为标注原始经纬度信息和标注地名两种不同形式，因此我们使用地理信息配准（Geocode）方法将地名转化为对应的经纬度信息。最终获取了 96,530 条带有经纬度序列的基因数据，包含 3,911 种鸟类，2,263 种哺乳动物和 1,628 种两栖动物占原始序列数据的 46.3%。为了确保该序列来自于物种的自然分布区，我们去除了地理位置落在该物种分布区外的序列数据，对于迁徙种我们仅考虑其繁殖分布区。鸟类的分布区下载于 BirdLife 网站（<http://datazone.birdlife.org/species/requestdis/>），哺乳类和两栖类分布区下载于 IUCN 网站（<http://www.iucnredlist.org/>）。

### 3.2.2 遗传多样性的计算和可视化

我们使用 MUSCLE v3.8.31 对各物种的 DNA 序列进行了比对，随后我们使用单倍型多样性和核苷酸多样性作为遗传多样性的指标进行后续分析。为了保证遗传多样性评估结果的稳定性和精确性，我们排除了序列条数少于 5 的物种计算结果 (Miraldo et al., 2016)。单倍型多样性采用公式 3.1 (Fan et al., 2021) 进行计算，核苷酸多样性采用公式 3.2 (Miraldo et al., 2016) 进行计算：

$$h = \frac{M_{\frac{k_{ij}}{m_{ij}} > 0}}{\binom{n}{2}} \quad \dots (3.1)$$

$$\pi = \frac{1}{\binom{n}{2}} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \frac{k_{ij}}{m_{ij}} \quad \dots (3.2)$$

其中  $K_{ij}$  是序列  $i$  和序列  $j$  之间共有区域的核苷酸差异数目， $m_{ij}$  是序列  $i$  和序列  $j$  之间共有区域的长度。 $M_{K_{ij}/m_{ij} > 0}$  是配对比较中  $K_{ij}/m_{ij} > 0$  的数目， $\binom{n}{2}$  为样本配对比较的总数。

遗传多样性的可视化采用 Moritz 等 (2017) 的方法分别绘制单倍型多样性和核苷酸多样性在全球分布的 2D 图。我们首先研究将物种的繁殖区的地图转化成 0.1 大小的栅格 (Moritz et al., 2017)，随后将每一个栅格重新赋值为该物种单倍型多样性和核苷酸多样性的数值，最后每个栅格对应的单倍型多样性和核苷酸多样性的大小分别计算为该指标在该栅格的平均数值来表征遗传多样性在物种水平的全球分布图。

### 3.2.3 气候、人类影响以及物种特征数据的获取

气候图层下载自世界气候网站 (Hijmans et al., 2005)，人类影响因子数据下载自 NASA 社会经济数据和应用中心网站 (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/wildareas/>)。随后使用 R 语言中的“raster”包中的“extract”函数依据物种的分布图提取了各物种人类影响因子 (HII)、年均温 (AT)、温度季节性 (ST)、年降水 (AP)、降水季节性 (SP)、更新世以来的气候变化速率 (CCV) (Sandel et al., 2011) 和初级生产力 (NPP) (Haberl et al.,

2007)。我们使用景观丰富度作为生境异质性的表征，景观丰富度指数计算为该物种样本点来源的不同景观数目和，该数据使用 30 秒分辨率的全球景观覆盖图 (Iwao et al., 2011) 依据各物种的序列经纬度点在 ACRGIS 提取并统计。

我们以食性和迁徙状态作为物种特征的指代。物种的食性数据下载自 EltonTraits1.0 数据库 (Wilman et al., 2014)。该数据库对每一物种的食物组成进行赋分，如果某类型的食物组成大于 60%，则认为该物种以此类食物为主，否则该物种为杂食性。依据这一判断准则，鸟类食性分为 5 类 (1) 种子和植物性食物；(2) 浆果和花蜜；(3) 无脊椎动物；(4) 脊椎动物；(5) 杂食性。为了方便比较，我们依据该数据库的赋分原则将哺乳类的食性按照鸟类的 5 种食性进行了分类。一般情况下而言，迁徙物种的分布图可分为繁殖区和非繁殖区。据此，我们根据物种分布图特征对物种的迁徙状态进行确认，把分布图有繁殖区和非繁殖区划分的物种认定为迁徙种，反之则为非迁徙种。

### 3.2.4 物种水平遗传多样性和纬度之间的关系

我们使用两种方法来探讨物种水平遗传多样性和纬度之间的关系。(1) 基于遗传多样性全球分布 2-D 图，我们绘制了每个纬度遗传多样性的均值及其 95% 的置信区间图；(2) 我们依据物种分布区计算了每个物种分布区中心点的纬度来代表该物种在纬度上的分布特征 (Zheng et al., 2019)，随后绘制了“beta”回归模型分别探讨了各物种单倍型多样性和核苷酸多样性和纬度绝对值之间的关系。为了消除遗传多样性中 0 值的影响，遗传多样性各指标的数值使用  $(y \times (n-1) + 0.5)/n$  公式进行转换，其中  $n$  为样本大小 (Ferrari and Cribari-Neto, 2004)。

### 3.2.5 气候稳定性、初级生产力以及景观丰富度对遗传多样性的影响

我们使用 R 语言中的线性回归模型分别对各物种的遗传多样性和更新世以来的气候变化速率和初级生产力之间的关系进行拟合，以探讨气候稳定性假说和生产力假说能否解释遗传多样性的变异程度。我们以 Jonckheere-Terpstra 检验 (JT-test) 景观丰富度和遗传多样性的关系，分别检验了单倍型多样性和核苷酸多样性与景观丰富度之间是否存在正相关关系。JT-tests 检验使用 R 语言中的



“*clinfun*”包 (Seshan, 2015)。

### 3.2.6 物种食性和迁徙状态对遗传多样性的影响

物种食性和迁徙状态与遗传多样性的关系使用 Kruskal-Wallis 检验(KW-test) 和 Jonckheere -Terpstra 检验 (JT-test)。我们分别检验了单倍型多样性和核苷酸多样性在不同的食性/迁徙状态中是否存在显著差异。KW 和 JT-tests 检验使用 R 语言中的“*clinfun*”包 (Seshan, 2015)。由于 EltonTraits1.0 数据库仅提供了鸟类和哺乳类的食性数据。基于数据的可用性,我们仅对鸟类和哺乳类食性和遗传多样性的关系进行探讨。根据我们对迁徙物种的界定方式及数据库中的物种信息,研究对象中的迁徙物种不包含两栖类,哺乳类仅 1 个迁徙物种,因此我们仅分析了鸟类迁徙状态对遗传多样性的影响。

### 3.2.7 气候、人类影响以及物种特征对遗传多样性的相对贡献率

为了检验气候、人类影响以及物种特征(迁徙状态和食性)对遗传多样的相对贡献率,我们使用了分层回归分析的方法,分别探讨了 HII, CCV, AT, AP, ST, SP 物种食性和迁徙状态对核苷酸多样性和单倍型多样性的独立效应 (IE)。该分析在 R 语言“*hier.part*”包中实现 (Walsh and Nally, 2013)。该分析在鸟类、哺乳类和两栖类的 COI 基因和 CYTB 基因所表征的单倍型多样性和核苷酸多样性中独立进行。我们对所有可能的回归进行了拟合,并估计了完整模型解释的总方差和每个因素的 IE。为了检验物种的差异是否会对分析结果带来影响,我们随机排除单个物种重复上述分析 100 次以获得 100 个不同因素 IE 的估计值,来计算各因子近似标准差以衡量物种差异对结果带来的影响。

## 3.3 结果

### 3.3.1 物种水平遗传多样性纬度梯度格局

经过地理信息配准,我们最终获得了 96,530 条带有地理信息的线粒体 DNA 序列,涵盖从 GenBank 和 BOLD 数据库中获取的总序列的 46.3%。基于这些序

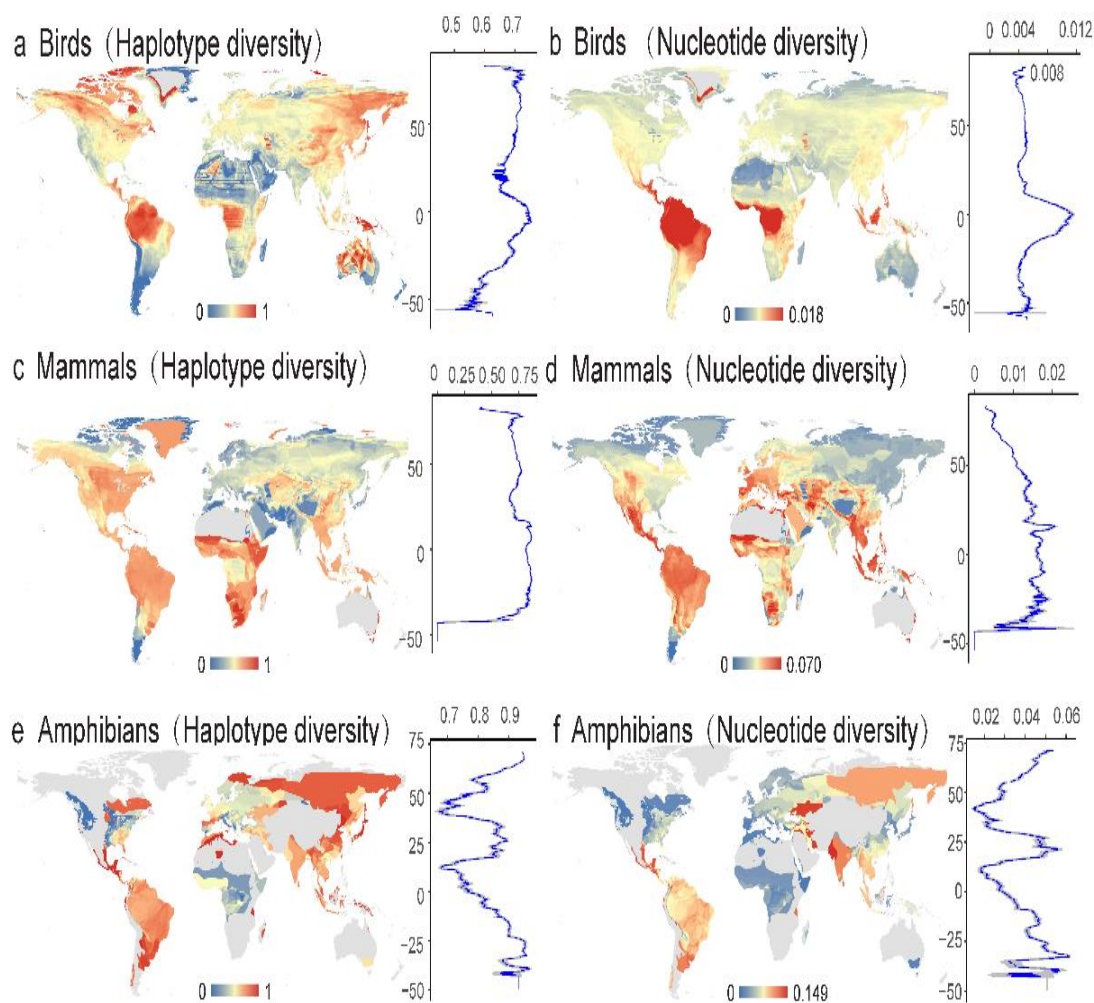


图 3.1 基于 COI 基因绘制的鸟类 (a, b) 哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 物种水平遗传多样性 (GD) 分布格局

**Figure 3.1 Distribution of intraspecific genetic diversity (GD) at the species level in COI, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)**

各物种样本量不少于 5。每一像素点表示为该点所分布物种遗传多样性的均值，暖色表示遗传多样性较高。热图右边的蓝色曲线展示了物种水平遗传多样性的纬度分布格局；灰色的阴影部分表示相同纬度下所有像素点的遗传多样性 95% 的置信区间。

GD represents for the species (sequences number  $\geq 5$ ). Heat maps show the per-pixel value of the mean for GD. Warmer colours denote higher values. Blue lines to the right of heat maps show the latitudinal distribution of GD calculated as the mean value of GD in the pixels at the same latitude; the grey shaded areas are 95% confidence intervals around the GD for each latitude.

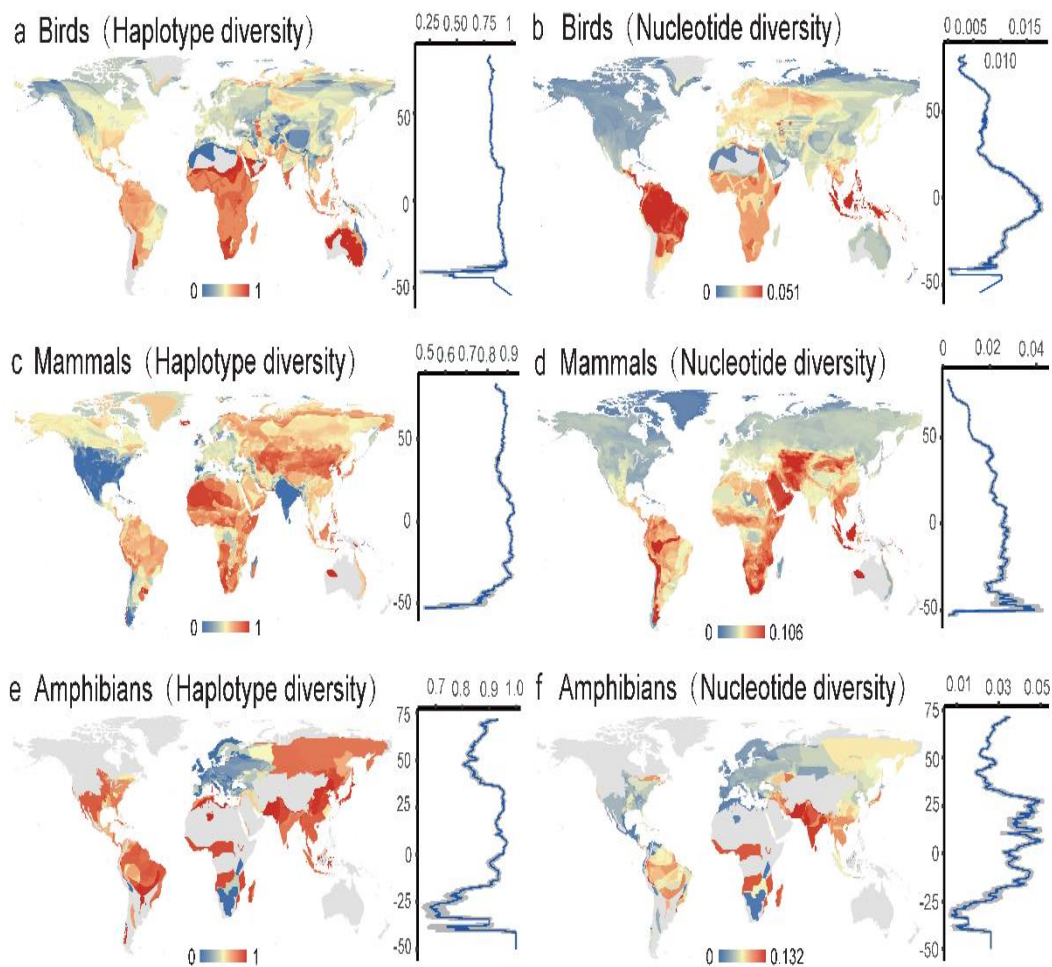


图 3.2 基于 CYTB 基因绘制的鸟类 (a, b) 哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 物种水平遗传多样性 (GD) 分布格局

Figure 3.2 Distribution of intraspecific genetic diversity (GD) at the species level in CYTB, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

各物种样本量不少于 5。每一像素点表示为该点所分布物种遗传多样性的均值，暖色表示遗传多样性较高。热图右边的蓝色曲线展示了物种水平遗传多样性的纬度分布格局；灰色的阴影部分表示相同纬度下所有像素点的遗传多样性 95% 的置信区间。

GD represents for the species (sequences number  $\geq 5$ ). Heat maps show the per-pixel value of the mean for GD. Warmer colours denote higher values. Blue lines to the right of heat maps show the latitudinal distribution of GD calculated as the mean value of GD in the pixels at the same latitude; the grey shaded areas are 95% confidence intervals around the GD for each latitude.

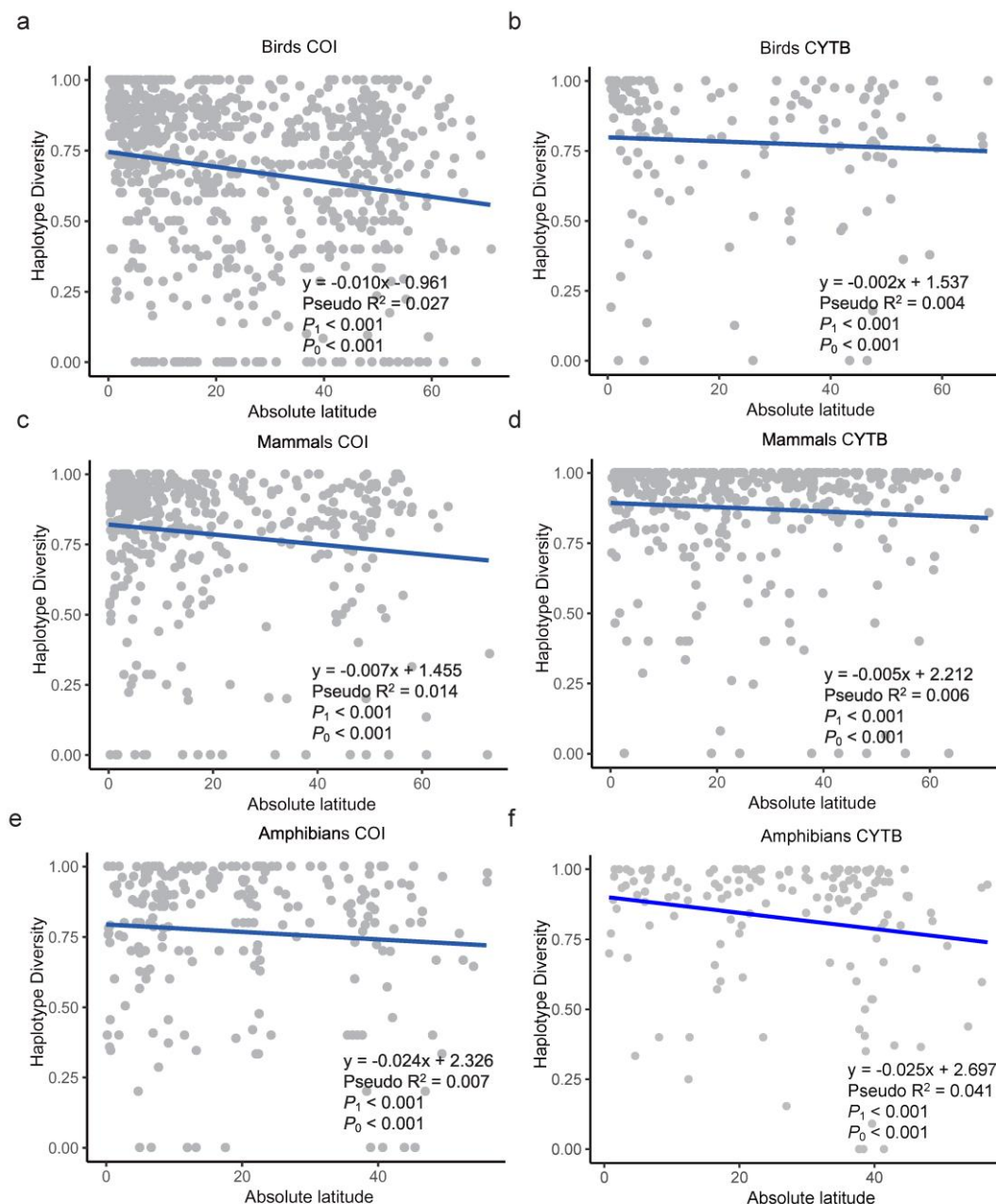


图 3.3 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 单倍型多样性和物种分布中心点纬度绝对值之间的关系

Figure 3.3 Relationship between latitude and haplotype diversity at the species level, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

图中展示了 Beta 拟合曲线的回归方程, 伪  $R^2$  方以及每个回归系数的显著性。

For each regression we show the equation, the pseudo  $R^2$  value and the significance level ( $P$  value) for each term of the equation.

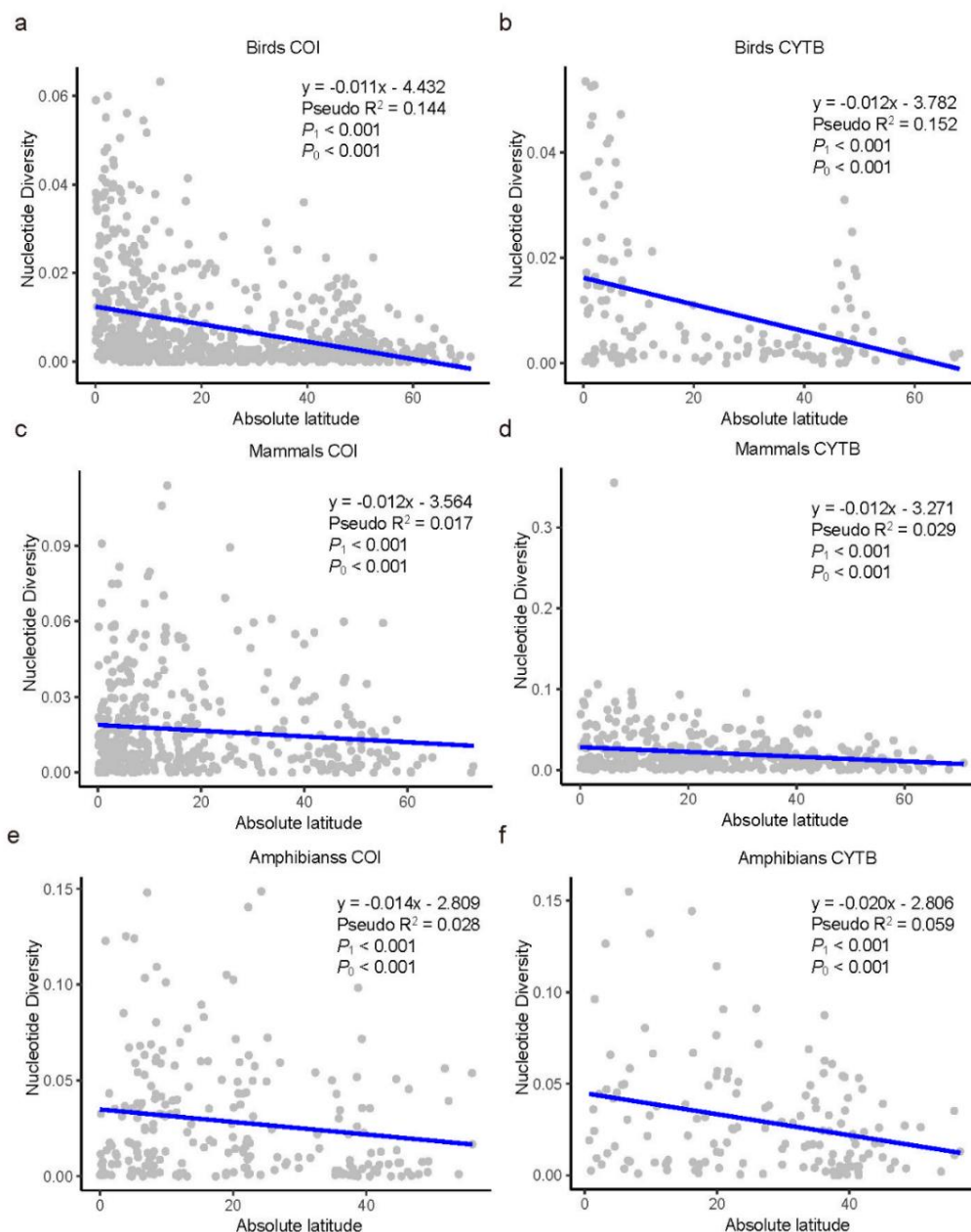


图 3.4 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 核苷酸多样性和物种分布中心经纬度绝对值之间的关系

Figure 3.4 Relationship between latitude and nucleotide diversity at the species level, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

图中展示了 Beta 拟合曲线的回归方程, 伪  $R^2$  方以及每个回归系数的显著性。

For each regression we show the equation, the pseudo  $R^2$  value and the significance level ( $P$  value) for each term of the equation.

列数据, 我们的结果表明在物种水平上, 单倍型多样性和核苷酸多样性存在不一致的纬度梯度格局。在鸟类、哺乳类和两栖类中, 物种水平的核苷酸多样性在热带和温带地区较高, 而其他地区则具有较低的核苷酸多样性 (图 3.1, b, d, f; 图 3.2, b, d, f)。而单倍型多样性纬度梯度格局则在恒温动物 (鸟类和哺乳类, 图 3.1, a, c; 图 3.2, a, c) 和变温动物 (两栖类, 图 3.1, e; 图 3.2, e) 之间出现不一致的格局。除鸟类 COI 基因表征的单倍型多样性外, 在鸟类和哺乳类中, 单倍型多样性随着纬度的升高并未出现较大幅度的变化; 而两栖类单倍型多样性则与其核苷酸多样性纬度梯度格局类似 (图 3.1, e, f; 图 3.2, e, f), 单倍型多样性随着纬度的升高而逐渐递减。此外, 这种差异还体现在遗传多样性和物种纬度绝对值关系的分析中 (图 3.3 和图 3.4)。尽管所有动物类群的遗传多样性随着纬度梯度的线性回归方程都具有统计学上显著性 ( $P < 0.05$  视为显著), 但核苷酸多样性与物种纬度绝对值的模型的拟合  $R^2$  显著高于单倍型多样性与物种纬度绝对值的模型的拟合  $R^2$  (威尔逊秩和检验,  $W=4, P < 0.05$ )。

### 3.3.2 气候变化速率、净生产力和景观丰富度对遗传多样性的影响

综合比较 COI 和 CYTB 基因的结果, 对于气候变化速率而言, 我们发现陆生脊椎动物核苷酸多样性随着气候变化速率的升高而显著降低 (图 3.5; 鸟类 COI,  $R^2 = 0.055, P < 0.001$ ; 鸟类 CYTB,  $R^2 = 0.064, P < 0.001$ ; 哺乳类 COI,  $R^2 = 0.05, P < 0.001$ ; 哺乳类 CYTB,  $R^2 = 0.05, P < 0.001$ ; 两栖类 CYTB,  $R^2 = 0.081, P < 0.001$ )。单倍型多样性在两栖类中随着气候变化速率的升高而显著降低 (图 3.6; 两栖类 COI,  $R^2 = 0.062, P < 0.001$ ), 然而在哺乳类和鸟类中单倍型多样性和气候变化速率的关系并不显著 (图 3.6; 鸟类 COI,  $R^2 = 0.002, P = 0.222$ ; 鸟类 CYTB,  $R^2 = 0.001, P = 0.705$ ; 哺乳类 COI,  $R^2 = 0.005, P = 0.175$ ; 哺乳类 CYTB,  $R^2 = 0.003, P = 0.306$ )。对于净生产力而言, 陆生脊椎动物核苷酸多样性随着初级生产力的升高而显著升高 (图 3.7; 鸟类 COI,  $R^2 = 0.168, P < 0.001$ ; 鸟类 CYTB,  $R^2 = 0.264, P < 0.001$ ; 哺乳类 COI,  $R^2 = 0.079, P < 0.001$ ; 哺乳类 CYTB,  $R^2 = 0.019, P < 0.05$ ; 两栖类 COI,  $R^2 = 0.045, P < 0.01$ ; 两栖类 CYTB,  $R^2 = 0.067, P < 0.01$ )。单倍型多样性和初级生产力之间存在指标间的差异, COI

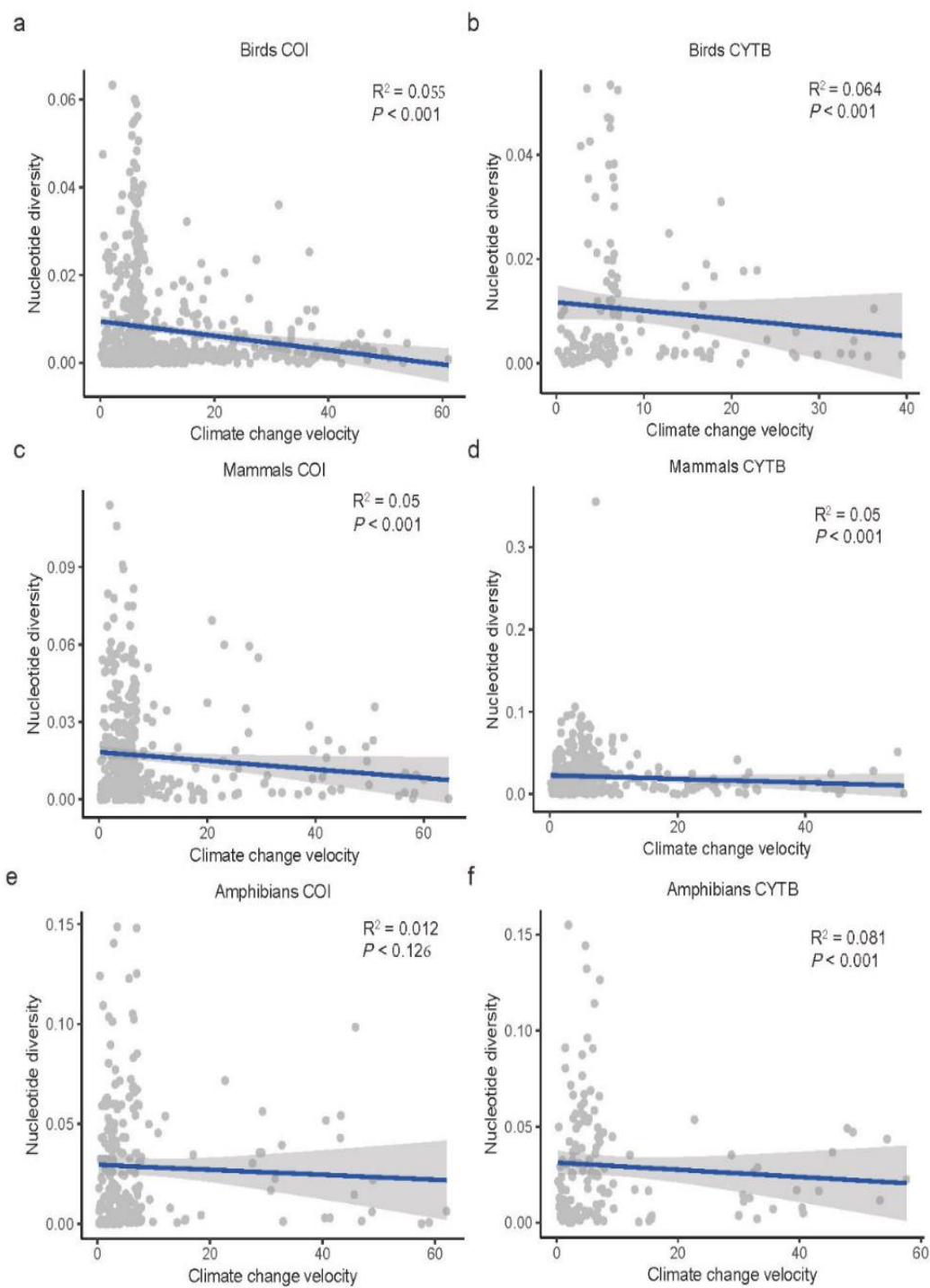


图 3.5 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 核苷酸多样性和气候变化速率之间的关系

Figure 3.5 Relationship between nucleotide diversity and climate change velocity, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

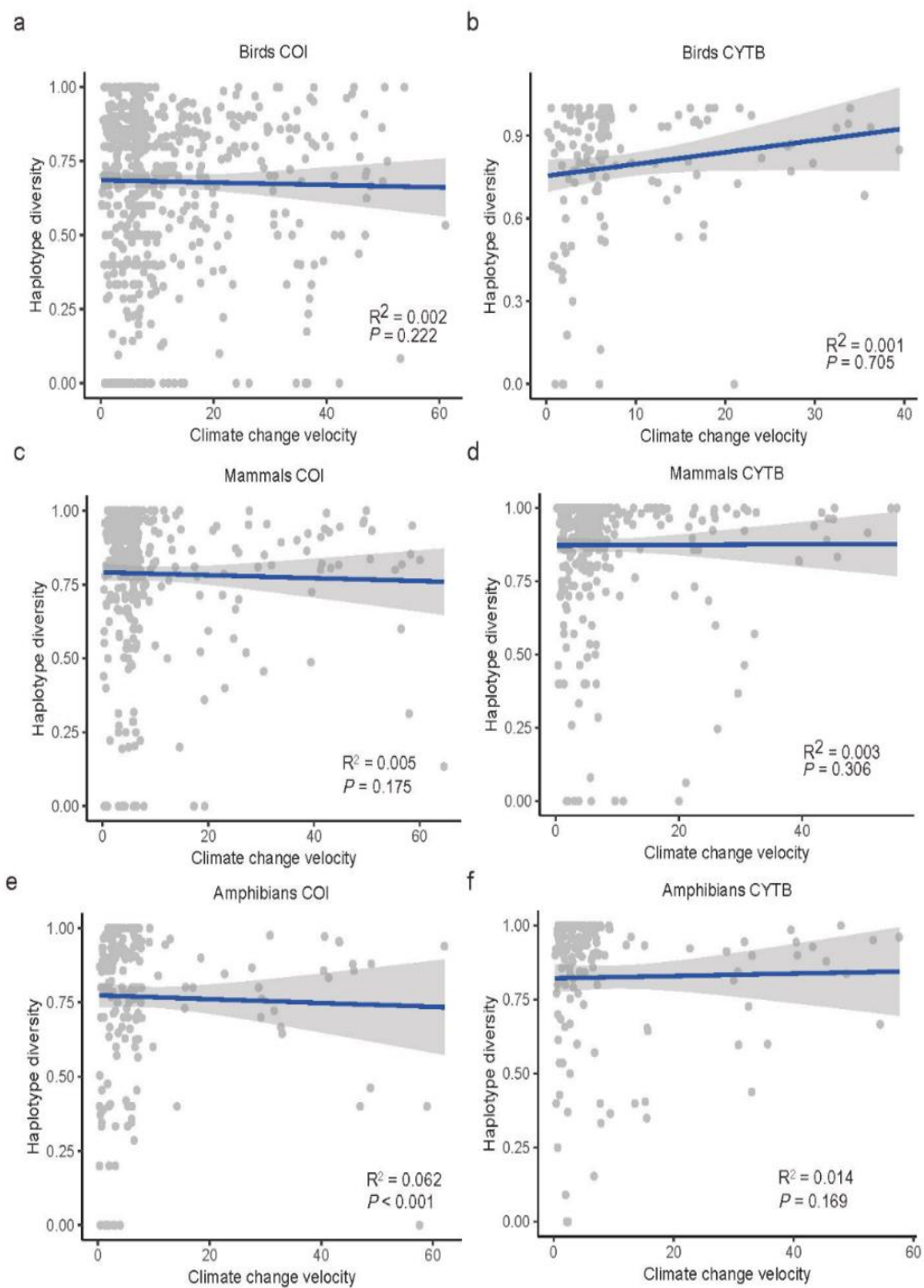


图 3.6 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 单倍型多样性和气候变化速率之间的关系

Figure 3.6 Relationship between haplotype diversity and climate change velocity, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)



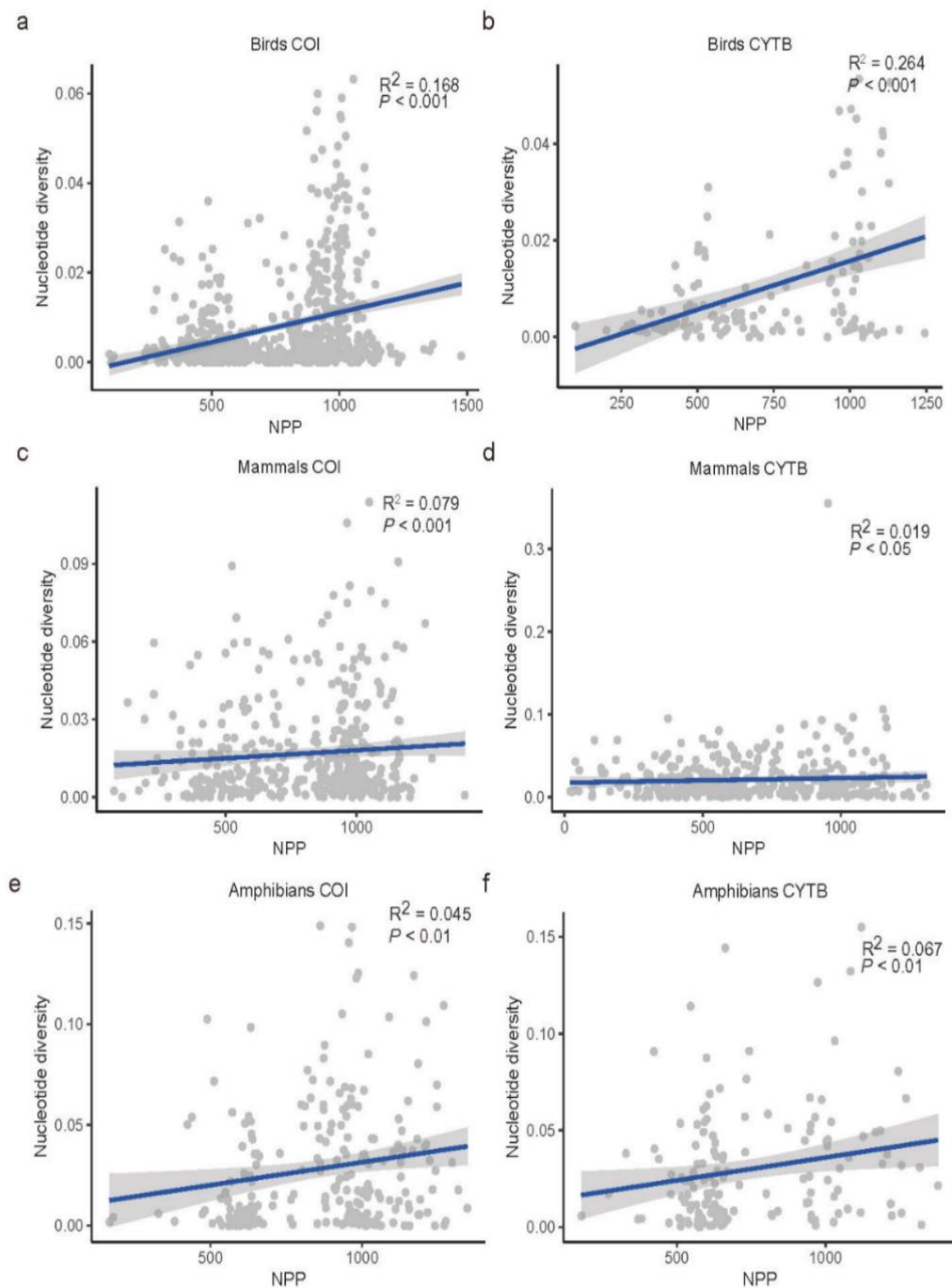


图 3.7 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 核苷酸多样性和初级生产力之间的关系

Figure 3.7 Relationship between nucleotide diversity and net primary production (NPP), for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

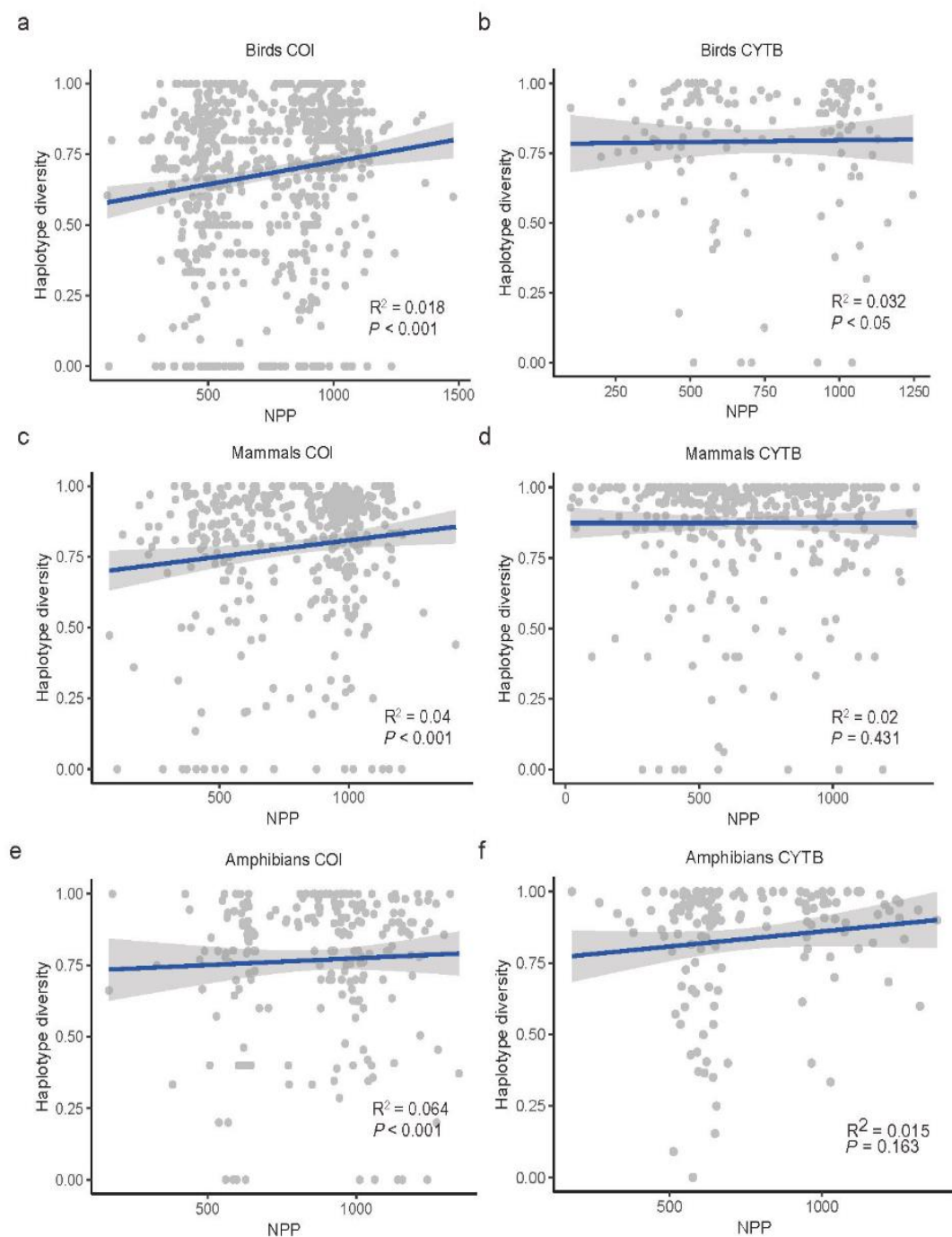


图 3.8 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 单倍型多样性和初级生产力之间的关系

Figure 3.8 Relationship between haplotype diversity and net primary production (NPP), for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

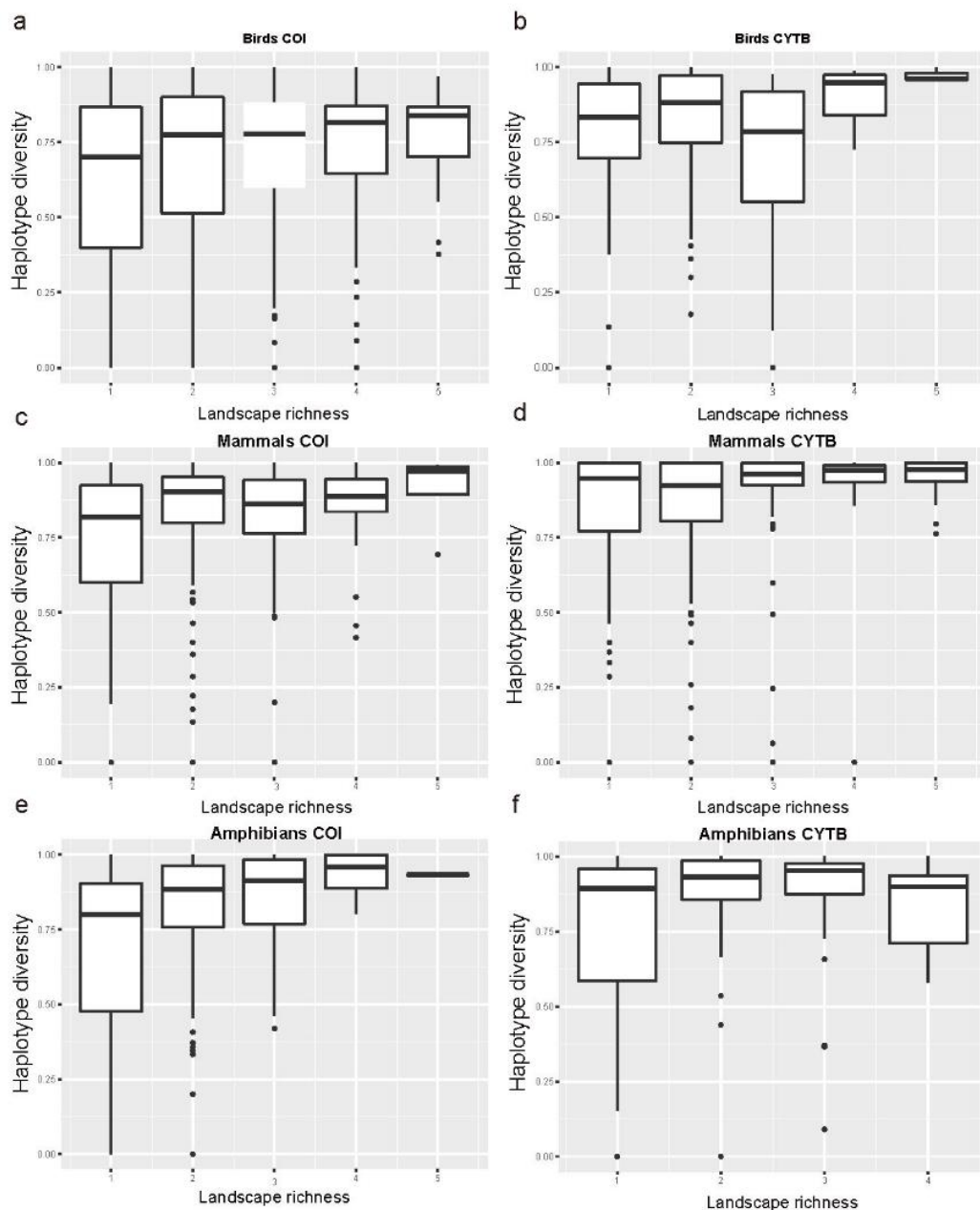


图 3.9 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 核苷酸多样性和景观丰富度之间的关系

Figure 3.9 Relationship between landscape richness and haplotype diversity, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

二者之间的统计检验结果参见表 3.1 和表 3.2。

The statistical test corresponding to this figure are shown in Table3.1 and Table3.2.

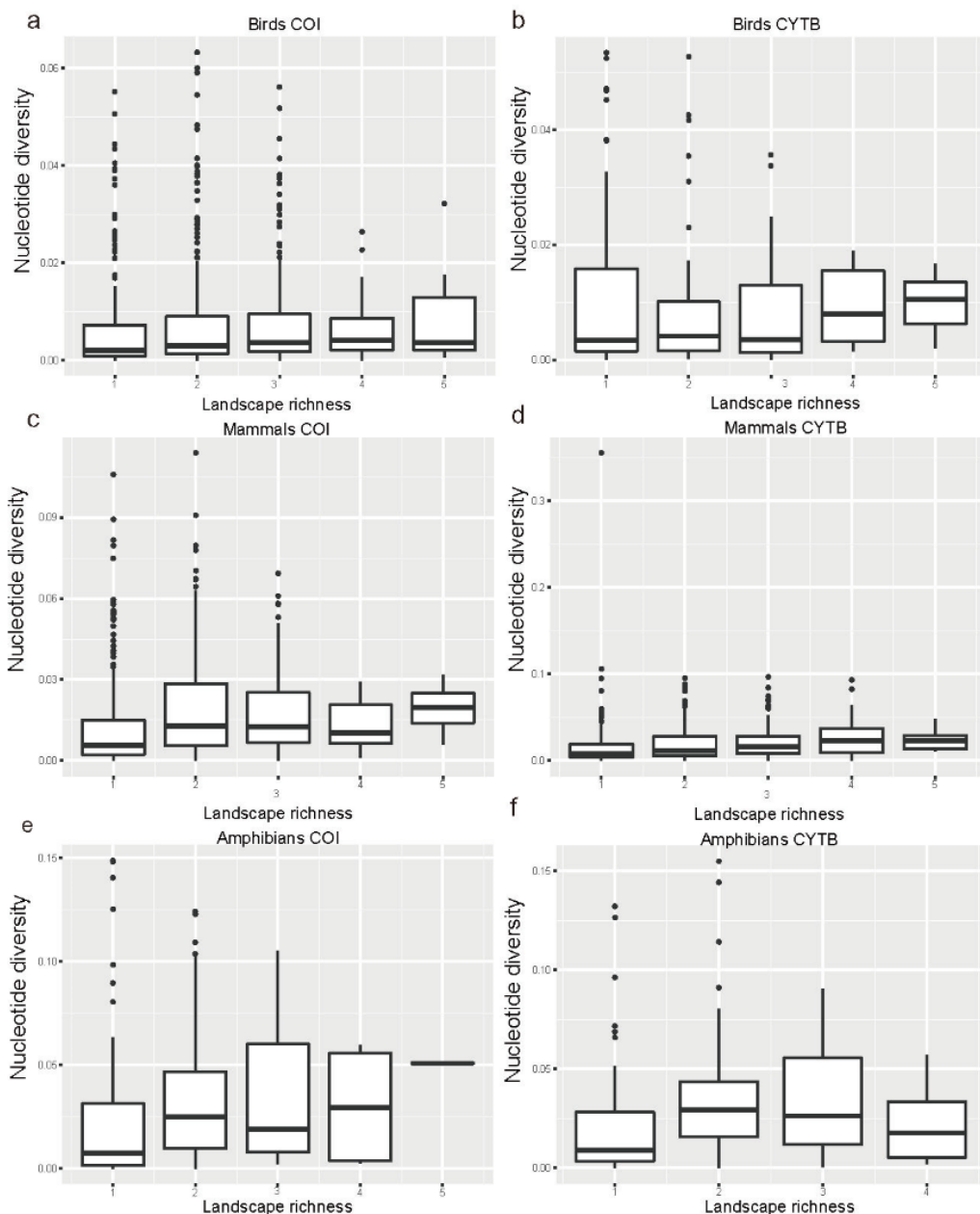


图 3.10 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 单倍型多样性和景观丰富度之间的关系

Figure 3.10 Relationship between landscape richness and nucleotide diversity, for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

二者之间的统计检验结果参见表 3.1 和表 3.2。

The statistical test corresponding to this figure are shown in Table3.1 and Table3.2 .

表 3.1 基于 KW 检验的遗传多样性和景观丰富度之间关系的结果

Table 3.1 Relationship between genetic diversity and landscape richness at the species level:  
the result of KW-test

	locus	Genetic diversity	$\chi^2$	df	P-value
<b>Birds</b>	COI	Nucleotide diversity	10.442	4	< 0.05
<b>Mammals</b>	COI	Nucleotide diversity	33.503	4	< 0.001
<b>Amphibians</b>	COI	Nucleotide diversity	25.24	4	< 0.001
<b>Birds</b>	COI	Haplotype diversity	8.853	4	0.06
<b>Mammals</b>	COI	Haplotype diversity	23.9	4	< 0.001
<b>Amphibians</b>	COI	Haplotype richness	15.359	4	< 0.01
<b>Birds</b>	CYTB	Nucleotide diversity	1.919	4	0.751
<b>Mammals</b>	CYTB	Nucleotide diversity	26.417	4	< 0.001
<b>Amphibians</b>	CYTB	Nucleotide diversity	14.13	3	< 0.01
<b>Birds</b>	CYTB	Haplotype diversity	11.393	4	< 0.05
<b>Mammals</b>	CYTB	Haplotype diversity	10.455	4	< 0.05
<b>Amphibians</b>	CYTB	Haplotype richness	8.778	3	< 0.05

表 3.2 基于 JT 检验的遗传多样性和景观丰富度之间关系的结果

Table 3.2 Relationship between genetic diversity and landscape richness at the species level:  
the result of JT-test

	locus	Genetic diversity	<i>JT</i> statistic	P-value
<b>Birds</b>	COI	Nucleotide diversity	118771	< 0.01
<b>Mammals</b>	COI	Nucleotide diversity	45181	< 0.01
<b>Amphibians</b>	COI	Nucleotide diversity	11218	< 0.01
<b>Birds</b>	COI	Haplotype diversity	116785	< 0.01
<b>Mammals</b>	COI	Haplotype diversity	43578	< 0.01
<b>Amphibians</b>	COI	Haplotype richness	10790	< 0.01
<b>Birds</b>	CYTB	Nucleotide diversity	3772	0.356
<b>Mammals</b>	CYTB	Nucleotide diversity	44056	< 0.01
<b>Amphibians</b>	CYTB	Nucleotide diversity	5365.5	< 0.01
<b>Birds</b>	CYTB	Haplotype diversity	3922.5	0.183
<b>Mammals</b>	CYTB	Haplotype diversity	40216	< 0.05
<b>Amphibians</b>	CYTB	Haplotype richness	5133.5	< 0.05

基因表征的单倍型多样性随着初级生产力的升高而显著升高(图 3.8; 鸟类 COI,  $R^2 = 0.018$ ,  $P < 0.001$ ; 哺乳类 COI,  $R^2 = 0.004$ ,  $P < 0.001$ ; 两栖类 COI,  $R^2 = 0.064$ ,  $P < 0.001$ ), 而 CYTB 基因表征的单倍型多样性仅在鸟类中存在这种关系(图 3.8; 鸟类 CYTB,  $R^2 = 0.032$ ,  $P < 0.05$ )。对于景观丰富度而言, 我们发现 COI 基因表征的单倍型多样性和核苷多样性在不同的景观数目之间均存在显著差异, 且随着景观数目的增多而升高(图 3.9; 表 3.1 和表 3.2); CYTB 基因表征的单倍型多样性和核苷酸多样性仅在哺乳类和两栖类中随着景观丰富度的升高而升高(图 3.10; 表 3.1 和表 3.2), 但在鸟类中单倍型多样性和核苷酸多样性与景观丰富度之间的关系并不存在统计学上的显著性(图 3.10; 表 3.1 和表 3.2)。

### 3.3.3 食性和迁徙状态对遗传多样性的影响

结果表明, 鸟类和哺乳类单倍型多样性(图 3.11; 鸟类 COI,  $X^2 = 16.13$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.01$ ; 鸟类 CYTB,  $X^2 = 11.983$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.05$ ; 哺乳类 COI,  $X^2 = 27.215$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.001$ )和核苷酸多样性在不同食性中存在显著差异(图 3.12; 鸟类 COI,  $X^2 = 28.134$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.001$ ; 鸟类 CYTB,  $X^2 = 10.314$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.05$ ; 哺乳类 COI,  $X^2 = 9.943$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.05$ ; 哺乳类 CYTB,  $X^2 = 22.265$ ,  $df=4$ ,  $P < 0.001$ ), 表明食性是影响遗传多样性的重要因素。遗传多样性和迁徙状态的分析结果表明鸟类 COI 基因表征的单倍型多样性(图 3.13;  $X^2=5.6863$ ,  $df=1$ ,  $P=0.017$ )和核苷酸多样性(图 3.13;  $X^2=29.022$ ,  $df=1$ ,  $P=0.001$ ) 在迁徙种和非迁徙种中存在显著不同。此外, 迁徙鸟类与非迁徙鸟类相比拥有较低的核苷酸多样性(图 3.13;  $JT_{ststistic}=90658$ ,  $P=0.001$ )和单倍型多样性(图 3.13;  $JT_{ststistic}=81256$ ,  $P=0.01$ )。

### 3.3.4 气候、人类影响以及物种特征对遗传多样性的相对贡献率

分层回归分析表明物种特征和气候以及人类因子共同塑造了陆生脊椎动物的核苷酸多样性(表 3.3)和单倍型多样性(表 3.4)格局。

食性(36.761%)和年降水(28.838%)对鸟类 COI 基因表征的单倍型多样性变异贡献率较高(独立效应>20%); 食性(38.387%)对鸟类 CYTB 基因表征

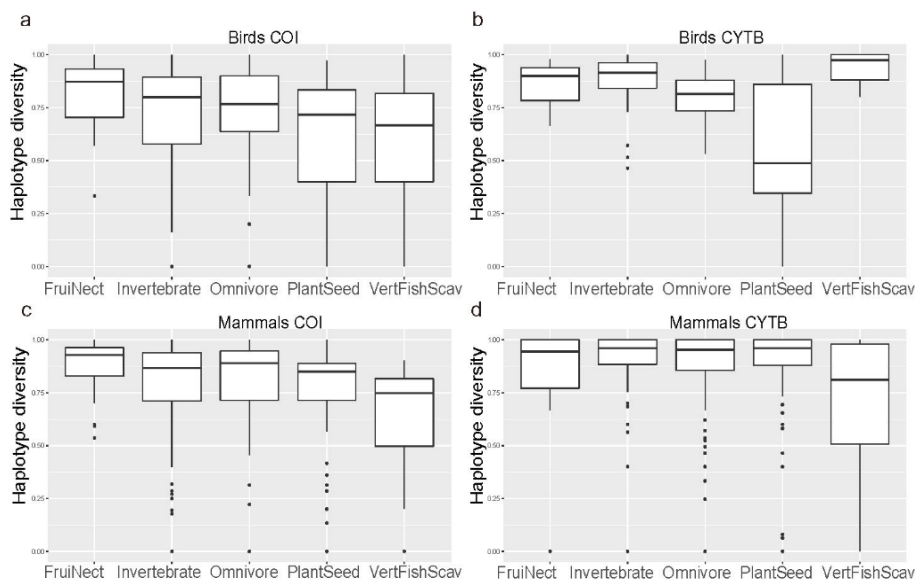


图 3.11 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 单倍型多样性在不同食性中的分布格局

Figure 3.11 Distribution of haplotype diversity among each species' diet for birds (a, b) and mammals (c, d)

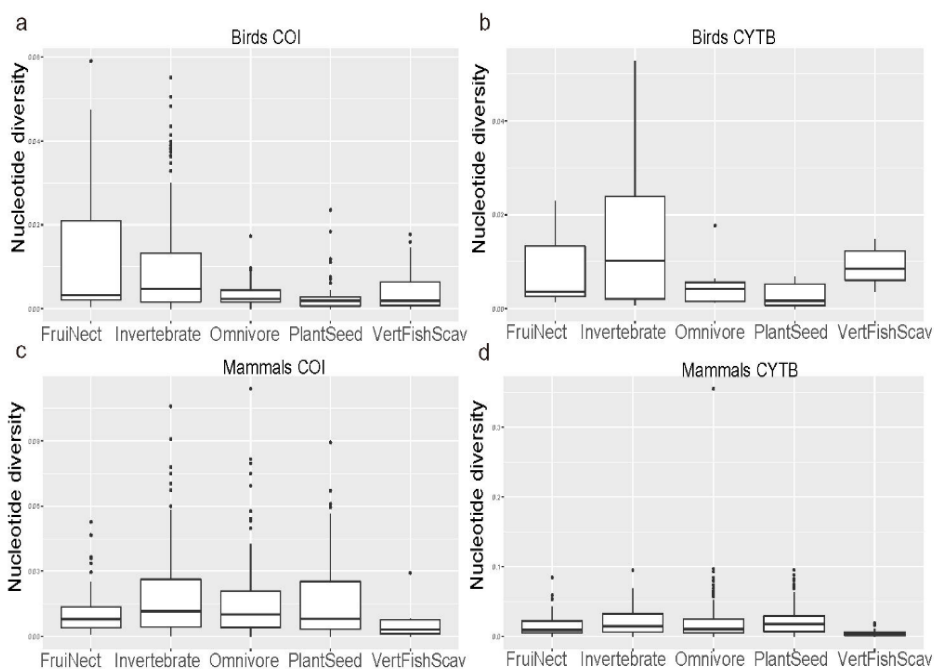


图 3.12 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 核苷酸多样性在不同食性中的分布格局

Figure 3.12 Distribution of nucleotide diversity among each species' diet for birds (a, b) and mammals (c, d)

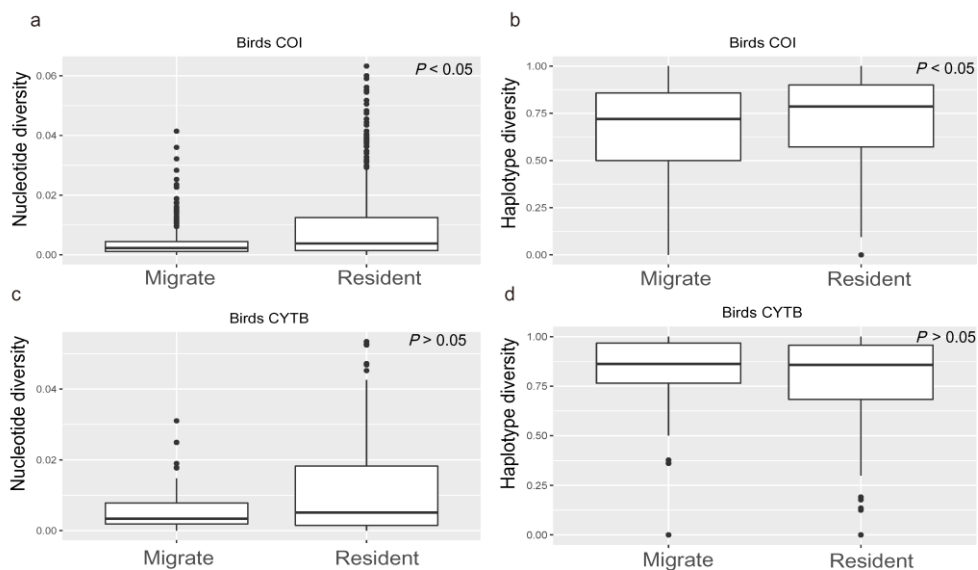


图 3.13 鸟类不同迁徙状态下 COI 基因和 CYTB 基因对应的遗传多样性（核苷酸多样性和单倍型多样性）分布格局

Figure 3.13 Relationship between genetic diversity and migratory status for birds based on COI (a nucleotide diversity, b haplotype diversity) and CYTB (c nucleotide diversity, d haplotype diversity)

的单倍型多样性变异贡献率较高。年均温（24.010%）和食性（40.997%）对哺乳类 COI 基因表征的单倍型多样性变异贡献率较高；年均温（31.549%）和食性（28.184%）对哺乳类 CYTB 基因表征的单倍型多样性变异贡献率较高。年均温（64.073%）对两栖类 COI 基因表征的单倍型多样性变异贡献率较高；年降水（39.747%）和降水季节性（20.414%）对两栖类 CYTB 基因表征的单倍型多样性变异贡献率较高。

食性（35.793%）和人类影响因子（21.316%）对鸟类 COI 基因表征的核苷酸多样性变异贡献率较高(独立效应>20%);年均温(22.521%)、年降水(21.297%)和食性（25.132%）对鸟类 CYTB 基因表征的核苷酸多样性变异贡献率较高。年均温（35.570%）和温度季节性（22.623%）对哺乳类 COI 基因表征的核苷酸多样性变异贡献率较高；年均温（29.556%）和人类影响因子（36.576%）对哺乳类 CYTB 基因表征的核苷酸多样性变异贡献率较高。年均温（42.623%）和温度季节性（20.217%）对两栖类 COI 基因表征的核苷酸多样性变异贡献率较高；年均



温 (23.548%) 和年降水 (42.513%) 对两栖类 CYTB 基因表征的核苷酸多样性变异贡献率较高。

### 3.4 讨论

本研究整合单倍型多样性和核苷酸多样性探讨了全球鸟类、哺乳类和两栖类遗传多样性分布格局及其可能的形成机制。研究发现,物种水平的遗传多样性分布格局在不同的遗传多样性指标间存在差异。相较于单倍型多样性而言,核苷酸多样性更符合极向递减规律。具体而言,陆生脊椎动物共享相似的核苷酸多样性格局;而单倍型多样性仅在两栖类中存在极向递减的规律,对于鸟类和哺乳类而言,单倍型多样性分布格局随着纬度的升高并未出现较大幅度的变化。这种指标间格局的差异与更新世以来气候变化速率在指标间的影响相对应,即恒温动物(鸟类和哺乳类)单倍型多样性并未受到更新世以来气候变化的影响。此外,物种特征(如食性)和气候因子(降水和温度)对遗传多样性变异程度均有重要作用。因此物种水平遗传多样性格局的形成是物种特征和气候变化共同作用的结果。

尽管我们发现核苷酸多样性和单倍型多样性分布格局在鸟类和哺乳类中存在明显差异,但解释物种丰富度格局的生产力假说(图 3.7 和图 3.8)和生境异质性假说(图 3.9 和图 3.10;表 3.1 和表 3.2)对陆生脊椎动物的单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局仍具有解释效力,表明生物多样性成因具有普遍性。该结果符合我们的预期:(1)在高生产力的地区,充足的能量供给可以更有效的避免竞争排斥现象的产生(Evan and Jarman, 1999; Janzen, 1967),能够使得更多的物种及个体存活,因此可以增加群落中新物种的数量(Gotelli and Graves, 1996);并且生产力的增加能够增加种群的抗干扰能力(DeAngelis, 1995; Huston, 1979),降低物种灭绝的风险,维持了一个地区较高的物种丰富度。不难看出高生产力增加物种丰富度的本质原因是维持了较大的种群大小且避免了种间竞争,这为遗传变异的累积提供了保障。尽管突变发生的可能性较小,但在物种漫长的演化进程中,较大的种群基数以及较小的种间竞争能够增加种群内部突变产生的数目,进而有助于遗传多样性的升高。(2)生境类型的增加不仅能够增加物种的数目,而

表 3.3 分层回归分析展示的各因子对各动物类群核苷酸多样性变异程度的解释力

**Table 3.3 The percentage of the explained variance of nucleotide diversity accounted for by each explanatory variable calculated by hierarchical partitioning at the species level**

Variables	Nucleotide diversity					
	Birds (%)		Mammals (%)		Amphibians (%)	
	COI	CYTB	COI	CYTB	COI	CYTB
AT	8.423 (0.013)	<b>22.521 (0.071)</b>	<b>37.570 (0.068)</b>	<b>29.556 (0.055)</b>	<b>42.623 (0.095)</b>	<b>23.548 (0.090)</b>
AP	15.591 (0.013)	<b>21.297 (0.114)</b>	15.395 (0.047)	6.298 (0.026)	19.431 (0.111)	<b>42.513 (0.167)</b>
PS	2.853 (0.014)	2.879 (0.018)	2.807 (0.010)	1.565 (0.005)	8.775 (0.079)	15.062 (0.116)
TS	8.217 (0.006)	16.011 (0.050)	<b>22.623 (0.031)</b>	19.473 (0.034)	<b>20.217 (0.061)</b>	16.170 (0.039)
HII	<b>21.316 (0.032)</b>	4.576 (0.049)	15.198 (0.092)	<b>36.576 (0.078)</b>	3.316 (0.053)	1.019 (0.016)
CCV	2.583 (0.003)	1.714 (0.012)	8.778 (0.035)	5.547 (0.020)	5.636 (0.021)	1.688 (0.005)
DIET	<b>35.793 (0.029)</b>	<b>25.132 (0.220)</b>	-2.369 (0.031)	0.983 (0.007)		
MIGRATE	5.224 (0.007)	5.132 (0.026)				

表注：加粗的数字表明对变异的解释程度大于 20%。AT，年均温；ST，温度季节性； AP，年降水； SP，降水季节性； HII，人类影响因子，CCV，气候变化速率，DIET，物种食性； MIGRATE，物种迁徙状态。括号中的数字为 100 次随机分层回归得到的独立效应（IE）的标准差。

Table note: Bold values indicate the percentage of the explained variance large than 20%. Annual mean temperature (AT), Temperature seasonality (TS), Annual Precipitation (AP), Precipitation seasonality (PS), Human influence index (HII), Climate change velocity (CCV), Species diets (DIET), and Migrate status (MIGRATE). Values in parentheses mean the standard deviation of the explained variance (IE) estimated by the 100 times random hierarchical regressions.

表 3.4 分层回归分析展示的各因子对各动物类群单倍型多样性变异程度的解释力

Table 3.4 The percentage of the explained variance of haplotype diversity accounted for by each explanatory variable calculated by hierarchical partitioning at the species level

Variables	Haplotype diversity					
	Birds (%)		Mammals (%)		Amphibians (%)	
	COI	CYTB	COI	CYTB	COI	CYTB
AT	7.307 (0.013)	5.700 (0.065)	<b>24.010 (0.112)</b>	<b>31.549 (0.116)</b>	<b>64.073 (0.082)</b>	18.331 (0.113)
AP	<b>28.838 (0.014)</b>	11.732 (0.187)	5.823 (0.022)	1.908 (0.016)	3.978 (0.076)	<b>39.747 (0.147)</b>
PS	2.308 (0.005)	15.776 (0.196)	2.313 (0.020)	1.910 (0.042)	6.832 (0.079)	<b>20.414 (0.105)</b>
TS	12.051 (0.015)	5.556 (0.060)	10.719 (0.045)	19.334 (0.077)	19.601 (0.030)	14.147(0.068)
HII	5.803 (0.020)	8.355 (0.146)	12.591 (0.095)	15.807 (0.141)	3.038 (0.047)	2.799(0.047)
CCV	2.993 (0.004)	10.360 (0.062)	3.547 (0.032)	1.305(0.020)	2.478 (0.014)	4.560 (0.045)
DIET	<b>36.761 (0.035)</b>	<b>38.387 (0.464)</b>	<b>40.997 (0.107)</b>	<b>28.184(0.251)</b>		
MIGRATE	2.938 (0.009)	4.134 (0.069)				

表注：加粗的数字表明对变异的解释程度大于 20%。AT，年均温；ST，温度季节性； AP，年降水； SP，降水季节性； HII，人类影响因子，CCV，气候变化速率，DIET，物种食性； MIGRATE，物种迁徙状态。括号中的数字为 100 次随机分层回归得到的独立效应（IE）的标准差。

Table note: Bold values indicate the percentage of the explained variance large than 20%. Annual mean temperature (AT), Temperature seasonality (TS), Annual Precipitation (AP), Precipitation seasonality (PS), Human influence index (HII), Climate change velocity (CCV), Species diets (DIET), and Migrate status (MIGRATE). Values in parentheses mean the standard deviation of the explained variance (IE) estimated by the 100 times random hierarchical regressions.

且能够增加个体的数目，因为能够在多生境中存活的个体通常具有较高的适应能力。此外物种可能通过适应不同的生境来减缓种间的竞争程度（Cramer and Willig, 2004），避免了物种因为竞争导致个体数目的减少；因此生境异质性假说能够通过与其与生产力假说类似的机制来维持较高的物种丰富度和遗传多样性。

然而，并非所有解释物种丰富度分布的假说都能够用来诠释遗传多样性分布格局，如气候稳定性假说。我们的研究结果表明气候稳定性假说并不能解释恒温动物（鸟类和哺乳类）单倍型多样性的变异，但对二者的核苷酸多样性具有解释效力。有趣的是，气候稳定性假说对两栖类（变温动物）单倍型多样性和核苷酸多样性均具有解释效力。考虑到核苷酸多样性的定义，不难看出其描述了碱基突变的累积程度，而处于稳定的历史气候条件下的物种具有较高的成种速率（Pulido-Santacruz and Weir, 2016; Pyron, 2014），而物种的形成是遗传突变从量变到质变的过程，稳定的气候有助于遗传突变的产生和累积。此外气候稳定的区域一般位于低纬度地区，这些地区拥有较多古老的物种，因此在较长演化时间和稳定的气候条件共同作用下能够塑造出该区域较高的核苷酸多样性格局。相较于两栖类而言，鸟类和哺乳类拥有调节体温的能力，能够降低气候条件的波动带来的影响。对气候环境的变化首先体现在个体上，因为个体携带的特定单倍型反映了其对不同气候条件的适应能力（Sillero et al., 2020; Camus et al., 2017）。如线粒体基因的频率随着外界气候环境变化存在可塑性（Sillero et al., 2020; Camus et al., 2017），从而驱动单倍型多样性的变化。在气候变化的场景下，恒温动物能够通过其自身的体温调节能力降低外界气温变化对其种群内部单倍型频率产生的影响，因此单倍型多样性受到气候变化因素影响较小。相反，变温动物由于没有体温调节能力，在相同的气候波动下，其受到的自然选择压力要高于恒温动物，因此单倍型多样性在气候波动比较大的高纬度地区呈现递减趋势。

遗传多样性格局的形成是气候条件和物种特性共同作用的结果，除了上述提到的体温调节能力能够缓和气候变化对单倍型多样性格局的影响外，分层回归分析结果表明气候因子如（如，年均温、年降水等）和物种食性以及迁徙状态均对遗传多样性有重要影响。气候因子不仅决定着物种的分布格局，还与成种速率高度相关（Wiens et al., 2013）。对于遗传多样性而言，只有存活个体携带的突变信息才对物种的基因库起作用，而物种

的存活和演化是其自身的适应能力和环境之间共同作用的结果 (Zhang et al., 2014)。面对多变的气候环境,物种除了依靠自身的体温调节能力抵抗外界影响外,还可以转移或迁徙到避难地以避免极端气候条件的影响 (Lei et al., 2014; Qu et al., 2014; McCafferya and Maxell, 2010; Phillimore et al., 2010)。鸟类和哺乳类拥有较高的扩散能力,更容易扩散到气候稳定的区域以躲避不利环境,如鸟类在全球气候变暖影响下物种的分布区向北扩展 (Virkkala and Lehikoinen, 2017)。在这一过程中,种群内的单倍型信息会发生重组。低纬度形成的单倍型由于气候环境的变化向北扩散,提高了高纬度地区的单倍型信息,因此,鸟类和哺乳类中单倍型多样性下呈现出较弱的纬度梯度格局。由于物种扩散而带来的基因流,能够降低个体间的遗传差异,因此当低纬度个体迁移到高纬度后,并不会对高纬度地区核苷酸多样性产生较多的影响。扩散能力可导致物种的遗传多样性降低,迁徙鸟类拥有较低的遗传多样性就是一个典型的例证 (图 3.13)。综上所述,物种特征能够缓和环境变化对遗传多样性的影响,进而形成类群间的遗传差异。因此遗传多样性的分布格局是物种适应能力和气候环境变化共同作用的博弈结果。

我们的研究发现,不同的遗传多样性指标表征的遗传多样性格局在不同类群间存在差异,这与遗传多样性指标的生物学意义密切相关。因此,为了全面了解遗传多样性的成因,有必要整合多个指标对遗传多样性进行比较分析。此外,物种多样性的影响因素与遗传多样性的影响因素具有共性和差异。因此,后续研究有必要关注生物多样性不同层次水平之间的关系,以全面揭示生物多样性的成因,进而为生物多样性的保护工作提供更为有效的指导。

## 第 4 章 种群分化：遗传多样性和物种多样性的桥梁

### 4.1 研究背景

生物多样性的纬度梯度格局是自然界普遍存在的规律 (Lawrence and Fraser, 2020; Li et al., 2020; Gratton et al., 2017; Miraldo et al., 2016; Mittelbach et al., 2007)。目前, 生物多样性的纬度梯度格局在物种多样性水平 (Mittelbach et al., 2007) 和遗传多样性水平 (Fan et al., 2021; Li et al., 2020; Gratton et al., 2017; Miraldo et al., 2016) 分别有独立的报道。尽管 Lawrence 和 Fraser (2020) 对可能共同影响物种丰富度和遗传多样性的机制和假说进行了综述, 暗示生物多样性不同维度之间存在一致的驱动因子 (Lawrence and Fraser, 2020), 但二者之间的内在关系有待深入探讨。遗传多样性和物种多样性作为生物多样性的两个不同维度, 厘清二者之间的内在关系有助于全面理解生物多样性的起源和驱动机制, 以便为生物多样性保护提供借鉴。

以往的研究表明种群分化也存在纬度梯度递减的规律, 种群分化在物种形成机制和生物多样性形成过程中具有重要意义。种群分化是物种形成的主要途径之一, 其描述了遗传变异在种群间的差异程度。因此, 种群分化程度具有连接生物多样性和物种多样性的巨大潜力。基于此我们认为种群分化搭建起了遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁 (见模型 1, 图 4.1, a)。物种形成是生物多样性产生的必要条件, 也是进化生物学的核心内容 (Coyne and Orr, 2004)。种群间遗传水平上形成差异是物种形成的起点 (Eo et al., 2008; Coyne and Orr, 2004)。种群分化 (Population divergence) 程度与谱系分化和物种形成初期相对应, 随着种群间分化程度的加深有可能形成新的物种, 以增加未来的物种丰富度 (Eo et al., 2008; Martin and MCKay, 2004)。种群的分化程度通常体现在由基因突变或基因重组引起的种间 DNA 序列的差异上 (Nei and Li, 1979)。在种群分化的过程中, 突变产生的遗传变异在理论上不仅有助于遗传多样性的提高, 而且能够加深存在地理隔离或生态隔离物种的种群分化程度。基因突变和基因重组对于存在地

理或生态隔离的种群之间的影响随着演化时间的推进逐渐增大,这种累积效应可进一步增加隔离种群间产生的生殖隔离程度,进而分化成两个不同的物种 (Gulick, 1888),从而增加一个区域的物种多样性。物种的扩散能力能够在一定程度上打破地理上的隔离障碍,进而在种群间产生基因流以减少种间的遗传差异 (Claramunt et al., 2012)。种群分化可促进生物多样性的形成,然而通过分化形成的两个物种能否促进一个地区的生物多样性,还取决于分化后形成的物种与该地区的物种能否共存 (Germain et al., 2018)。有研究表明遗传多样性和物种丰富度之间存在着统计学上显著的相关性 (Theodoridis et al., 2020),表明二者之间可能存在着直接的相关关系,因此我们对模型 1 进行补充矫正,得到模型 2 (图 4.1, b)。

种群分化被认为是自然种群经历的自然选择和基因流共同作用下的权衡 (Camacho et al., 2013; Lenormand, 2002; Slatkin, 1987)。尽管自然选择对种群分化的重要作用已经得到了广泛的研究 (Camacho et al., 2013; Schluter, 2000),然而种群分化和环境因子之间的关系仍然有待探讨。人类活动和气候环境因子 (如,温度和降水)造成的生境片段化,和地理和生态隔离是影响种群遗传分化的主要因素 (Theodoridis et al., 2020; Moritz et al., 2017; Wiens et al., 2013)。这些因素在不同的地理区域之间的差异可能导致了不同的分布格局。如在热带稳定的气候环境,高而有效的能量供给维持了较高的代谢率,有助于种群结构的产生 (Moritz et al., 2017);在温带和高纬度地区,快速的气候环境变化 (Sandel et al., 2011)造成的种群扩张和收缩是这些地区种群地理格局种间分化的重要影响因素 (Li et al., 2016; Lei et al., 2014)。物种的扩散能力和体温调节能力能够增加物种抵抗和躲避不利环境的干扰能力,从而在快速变化的气候环境或隔离条件中保持原有种群的稳定性。不同的动物类群,如鸟类、哺乳类、两栖类的扩散能力和体温调节能力是有差异的。如鸟类和哺乳类是恒温动物,两栖类是变温动物,温度变化对两栖类的影响要大于鸟类和哺乳类;相较于鸟类和哺乳类,两栖类活动能力较弱 (Sandel et al., 2011),迁移到其他地方,躲避不利气候条件干扰的能力相对较弱。假定物种的扩散能力和体温调节能力能够影响种群分化,那么我们可以不同的动物类群间看到相同的影响因子 (如温度和人类活动)具有不同的

影响机制。

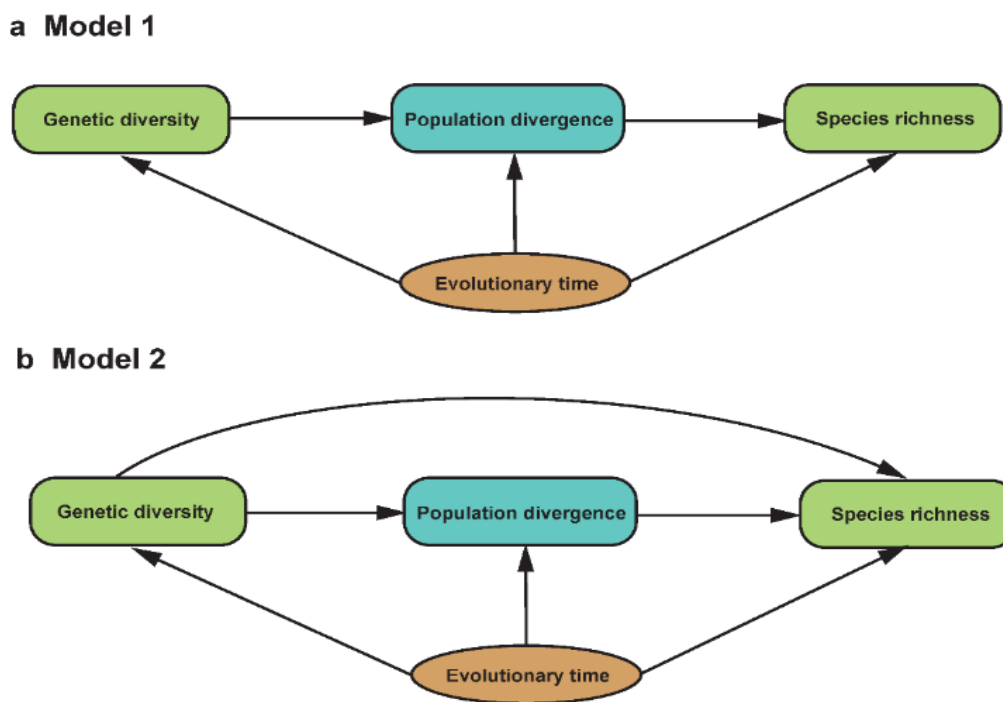


图 4.1 PSEM 模型中检测的遗传多样性、种群分化、物种丰富度与演化时间之间的关系

**Figure 4.1 Models that are tested by PSEM models, of the relationship among genetic diversity, population divergence, and species richness overtime during evolution**

黑色箭头表明两种不同因素之间的关系。a, 模型 1, 遗传多样性和物种丰富度之间不存在直接相关关系; b, 基于 Theodoridis 等 (2020) 的研究结果推测遗传多样性和物种丰富度之间存在直接相关关系。

The black arrow indicates the relationship between the two factors. a, Model 1: genetic diversity and species richness without direct correlation. b, Model 2: species richness is directly associated with genetic diversity as speculated by Theodoridis et al. (2020) study.

在本研究中, 我们收集整理了南北美洲的鸟类、哺乳类和两栖类线粒体 COI 基因和 CYTB 基因, 来检验上述连接遗传多样性和物种多样性的模型 1 和模型 2 的有效性。我们选择 COI 和 CYTB 基因主要是因为这两个线粒体基因是用来进行物种鉴定和系统发育学研究的主要分子标记, 并在过去的 30 年里南北美洲积累了最为丰富的可用数据。此外, 我们还进一步探讨了人类活动和气候环境变化



在种群分化过程中的作用。

## 4.2 材料与方法

### 4.2.1 数据收集

新大陆（即南北美洲）的陆生脊椎动物是谱系地理学研究中最早且最完善的类群，其物种分布区跨越大多数环境梯度，是进行大尺度类群间比较分析的理想区域（Moritz et al., 2017）。我们依据 3.2.1 DNA 序列获取中的方法收集整理了新大陆陆生脊椎动物线粒体 COI 和 CYTB 基因数据库。考虑到部分研究仅上传原始研究样本中的特定的单倍型序列（Paz-Vinas et al., 2021），我们查阅了这类序列对应的原始文献（或附件）中的各单倍型与样本信息对应表，以保证研究材料来源于初始样本（表 4.1）。随后我们使用 MUSCLE v3.8.31 对各物种的基因序列进行了比对。

### 4.2.2 种群分化、遗传多样性和潜在物种丰富度估算

种群分化是用来衡量同一物种不同种群之间是否存在遗传差异的指标（Garg and Mishra, 2018; Song et al., 2014; Avise, 2000），其常用的指标由固定系数（FST）和基因差异系数（GST），这两种指标均由种内单倍型及其频率信息来计算（Mehta et al., 2019）。然而现有公用数据库中的 DNA 序列大多数是不等长的，没有方法统计样本内部的单倍型及其频率信息（Miraldo et al., 2016）。因此，我们使用种群间的净核苷酸差异数目（ $\pi_{xy(net)}$ ）来表示种群分化程度。

$$\pi_{xy(net)} = \pi_{xy} - 0.5(\pi_x + \pi_y) \quad \dots (4.1)$$

其中， $\pi_x$  为种群  $x$  的核苷酸多样性， $\pi_y$  为种群  $y$  的核苷酸多样性； $\pi_{xy}$  种群  $x$  和种群  $y$  整体的核苷酸多样性。

由于公用数据库中各物种的 DNA 序列不等长，因此各种群以及整体的遗传多样性均采用下列公式进行计算

$$\pi = \frac{1}{\binom{n}{2}} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \frac{K_{ij}}{m_{ij}} \quad \dots (4.2)$$

其中  $K_{ij}$  是序列  $i$  和序列  $j$  之间共有区域的核苷酸差异数目,  $m_{ij}$  是序列  $i$  和序列  $j$  之间共有区域的长度,  $\binom{n}{2}$  为样本配对比较的总数。

表 4.1 研究物种中涉及仅上传单倍型序列的文章信息表

**Table 4.1 Information about species that include sequences that only represent haplotypes sequenced from a population**

<b>Animals groups</b>	<b>Species name</b>	<b>References</b>
	<i>Anaxyrus americanus</i>	Mol. Phylogenet. Evol. 38 (1), 250-260 (2006)
<b>Amphibians</b>	<i>Craugastor crassidigitus</i>	Unpublished
	<i>Craugastor fitzingeri</i>	Unpublished
	<i>Haplospiza unicolor</i>	Mol. Phylogenet. Evol. 61 (2), 521-533 (2011)
	<i>Haplospiza unicolor</i>	Mol Ecol Resour 15 (4), 921-931 (2015)
<b>Birds</b>	<i>Haplospiza unicolor</i>	PLoS ONE 4 (2), E4379 (2009)
	<i>Haplospiza unicolor</i>	PLoS ONE 6 (12), E28543 (2011)
	<i>Dicrostonyx groenlandicus</i>	Hereditas 130 (3), 301-307 (1999)
	<i>Martes pennanti</i>	BMC Ecol. 11 (1), 10 (2011)
	<i>Neotoma magister</i>	Unpublished
<b>Mammals</b>	<i>Odocoileus virginianus</i>	Unpublished
	<i>Rangifer tarandus</i>	J. Mammal. 86 (3), 495-505 (2005)
	<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	Conserv. Genet. 14 (6), 1233-1241 (2013)
	<i>Ursus arctos</i>	Unpublished

每个种群内部样本点的数目以及种群内 DNA 序列条数会对遗传多样性的评估带来巨大偏差 (Paz-Vinas et al., 2021)。考虑到每个物种序列条数的限制, 为了降低这种偏差, 同时避免丢失过多的信息, 我们将每个物种以其采样范围的纬

度中点将该物种分为高、低海拔两个种群，并以这两个种群间的净核苷酸差异数目作为种群分化指数。通过将物种划分为高低海拔两个种群，可以使各类群各物种高低海拔种群间样本数目和采样点数目的比值范围为 0.880-1.470（表 4.2-表 4.3，哺乳动物 COI 基因除外），进而弱化种间的样本数目和采样点的数目差异从而最大程度避免由于种间采样点和样本数目之间差异过大结果带来的偏差。在计算物种分化指数的同时，我们还使用公式 4.2 计算了各物种的核苷酸多样性作为遗传多样性的表征。

表 4.2 各种群及其下各采样地理点的序列数目的均值及其 10%-90%分位范围

Table 4.2 The 10%-90% quantile range and the mean value of the number of sequences sampled (spatial) sites and the number of sequences per population

Animal group	Gene	The number of sequence per site		The number of sequences per population	
		10%-90% quantile range	Mean	10%-90% quantile range	Mean
<b>Birds</b>	COI	[1.000,2.267]	1.524	[2.000,9.000]	5.076
	CYTB	[1.125,6.333]	2.705	[2.500,19.800]	10.262
<b>Mammals</b>	COI	[1.250,6.566]	3.429	[3.500,73.800]	32.361
	CYTB	[1.000,6.000]	3.121	[3.000,43.500]	19.351
<b>Amphibians</b>	COI	[1.000,5.600]	2.641	[2.500,19.550]	8.615
	CYTB	[1.000,4.470]	2.591	[2.150,31.400]	13.824

我们计算了特定物种的多样性指数 ( $SR_{species}$ ) 作为物种多样性的潜在或近似表征。 $SR_{species}$  计算为与该物种分布区重叠的最大物种数目，其刻画了物种与其他物种共存的能力。我们使用该方法描述物种多样性主要基于以下原因：(1) 如前所述，由于各物种 DNA 序列条数的限制，我们不能够保证在不丢失信息的和造成估计偏差的前提下将物种划分为更多的种群，因此不能够使用特定的区域

Table 4.3 各物种高低纬度种群采样地理点及序列数目比值的均值及其 10%-90%分位范围

Table 4.3 The 10 - 90% quantile range and the mean value of the ratio for the number of sampled (spatial) sites and the number of sequences between high and low populations.

Animal group	Gene	The ratio for the number of the sampled site		The ratio for the number of sequences	
		10%-90% quantile range	Mean	10%-90% quantile range	Mean
<b>Birds</b>	COI	[0.400,3.000]	1.412	[0.403,2.750]	1.470
	CYTB	[0.370,2.000]	1.115	[0.346,2.690]	1.603
<b>Mammals</b>	COI	[0.333,4.044]	3.040	[0.194,6.425]	3.736
	CYTB	[0.381,2.000]	1.350	[0.282,2.250]	1.723
<b>Amphibians</b>	COI	[0.500,2.050]	1.248	[0.363,2.350]	1.277
	CYTB	[0.288,1.500]	0.880	[0.320,2.048]	1.096

进行遗传多样性、种群分化指数的估计；(2) 种群分化和遗传多样性指数是依据物种水平的，为了进行整合性分析，我们需要在物种水平上近似估计物种丰富度；(3) 特定物种的 $SR_{species}$ 与该物种分布范围内物种丰富度最大值高度相关（图4.2）。

#### 4.2.3 物种演化时间估算

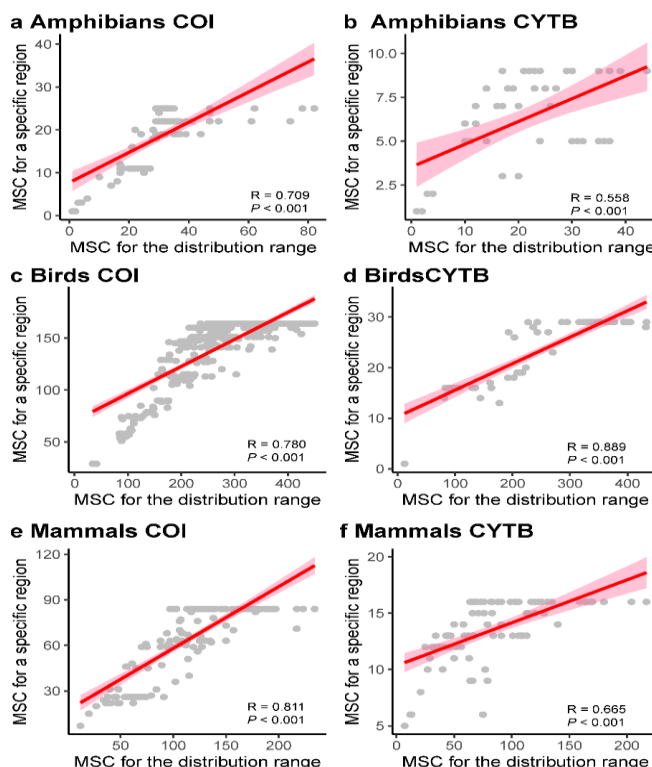


图 4.2 两栖类 (a,b)、鸟类 (c,d) 和哺乳类 (e,f) 物种分布区内最大共存物种数目和该物种在特定区域内最大共存物种数目之间的关系

**Figure 4.2 Relationship between the maximum species co-occurrence (MSC) for the distribution range and the maximum species co-occurrence (MSC) specific region in amphibians (a, b), birds (c, d), and mammals (e, f)**

图中红线及红色的阴影区域表示回归拟合曲线及其置信区间。

The red line and light red-shaded region indicate the regression fits and their confidence interval.

为了估算各物种的演化时间，我们随机下载了 100 棵鸟类 (Jetz et al., 2012)、

哺乳类 (Upham et al., 2019) 和两栖类 (Jetz and Pyron, 2018) 带有演化时间的系统发育树。依据每棵系统发育树分别统计了各物种与其亲缘关系最近的姊妹种最近共同祖先的时间作为该物种演化时间的表征。最后各物种的演化时间 (ET) 计算为 100 棵树中提取的该物种演化时间的均值。为了数据的正态性, 在后续的分析中对演化时间均进行了对数转化。

#### 4.2.4 人类影响、种间地理距离以及环境数据的提取

气候图层下载自世界气候网站 (Hijmans et al., 2005), 人类影响因子数据下载自 NASA 社会经济数据和应用中心网站 (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/wildareas/>)。我们使用 R 语言中的 “raster” 包中的 “extract” 函数依据物种的繁殖地的分布图提取了各物种人类影响因子 (HII)、年均温 (AT)、温度季节性 (ST)、年降水 (AP)、降水季节性 (SP)、更新世以来的气候变化速率 (CCV) (Sandel et al., 2011) 和初级生产力 (NPP) (Haberl et al., 2007)。我们计算了各物种 AT、ST、AP、SP、CCV、NPP 和 HII 的均值作为该物种的环境数据用于下游分析。考虑到气温和降水生态位影响物种分布的重要因素, 我们还计算了 AT 和 AP 数据 95% 的范围 (年均温范围, ATR; 年降水范围, APR) 作为该物种的生态幅 (Moritz et al., 2017)。种群间的地理距离是影响种群间分化的重要因素之一, 因此我们还计算了种群间的地理距离 (DP) 来探讨种群间地理距离对种群分化的影响, 种群间的地理距离计算为物种高、低海拔种群的纬度和经度中点所确定的经纬度之间的距离, 该距离使用 Geosphere 包计算。

#### 4.2.5 模型评估及影响种群分化因素分析

我们利用结构方程模型分别使用鸟类、哺乳类和两栖类的 CYTB 和 COI 基因对模型 1 和模型 2 (图 4.1) 中描述的遗传多样性、种群分化和物种丰富度之间的关系进行检验, 结构方程模型使用 R 语言中 piecewiseSEM 包进行分析 (Lefcheck and Freckleton, 2015)。

多元回归分析用来确定解释种群分化 ( $\pi_{xy(net)}$ ) 的最优模型。为了降低回归

表 4.4 新世界鸟类九个预测变量之间的皮尔森相关性

Table 4.4 Pearson correlation between all nine variables for birds in New World

	AT	AP	ATR	APR	HII	NPP	CCV	ET	DP
<b>COI</b>									
<b>AT</b>	-								
<b>AP</b>	0.745	-							
<b>ATR</b>	-0.068	0.099	-						
<b>APR</b>	0.196	0.567	0.652	-					
<b>HII</b>	0.205	0.028	0.271	0.361	-				
<b>NPP</b>	<b>0.852</b>	<b>0.912</b>	0.145	0.439	0.170	-			
<b>CCV</b>	-0.699	-0.473	-0.105	-0.265	-0.169	-0.517	-		
<b>ET</b>	0.212	0.145	-0.223	-0.137	-0.121	0.130	-0.099	-	
<b>DP</b>	-0.082	-0.151	-0.205	-0.325	-0.223	-0.137	0.134	0.167	-
<b>CYTB</b>									
<b>AT</b>									
<b>AP</b>	0.789								
<b>ATR</b>	-0.075	-0.289							
<b>APR</b>	0.177	0.137	0.786						
<b>HII</b>	0.187	-0.217	0.545	0.448					
<b>NPP</b>	<b>0.880</b>	<b>0.928</b>	-0.194	0.176	-0.026				
<b>CCV</b>	-0.452	-0.450	-0.256	-0.314	0.053	-0.418			
<b>ET</b>	0.375	0.462	-0.264	0.125	-0.140	0.436	-0.239		
<b>DP</b>	-0.307	-0.270	-0.294	-0.323	-0.198	-0.209	0.433	-0.062	

表注：AT，年均温；AP，年降水；ATR，年均温范围；APR，年降水范围；HII，人类影响因子；NPP，净初级生产力；CCV，气候变化速率；ET，物种演化时间；DP，种群间地理距离；加粗的数字表明两因子间高度相关（Pearson's  $|r| > 0.8$ ）。

Table note: AT, annual temperature; AP, annual precipitation; ATR, annual temperature range; APR, annual precipitation range; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity, ET, evolutionary time of each species and DP, geographical distance between populations; Bold values indicate high correlation (Pearson's  $|r| > 0.8$ ).

表 4.5 新世界哺乳类九个预测变量之间的皮尔森相关性

Table 4.5 Pearson correlation between all nine variables for mammals in New World

	AT	AP	ATR	APR	HII	NPP	CCV	ET	DP
<b>COI</b>									
AT									
AP	<b>0.834</b>								
ATR	-0.029	0.106							
APR	0.126	0.300	0.941						
HII	0.135	-0.086	0.450	0.434					
NPP	<b>0.863</b>	<b>0.948</b>	0.196	0.382	0.114				
CCV	-0.701	-0.596	-0.161	-0.280	-0.068	-0.614			
ET	0.220	0.227	-0.095	-0.093	-0.026	0.207	0.024		
DP	0.033	-0.033	-0.243	-0.264	-0.097	-0.048	0.066	0.083	
<b>CYTB</b>									
AT									
AP	0.706								
ATR	0.033	-0.150							
APR	0.196	0.230	0.765						
HII	0.422	0.093	0.365	0.369					
NPP	0.771	<b>0.881</b>	-0.077	0.278	0.320				
CCV	-0.423	-0.260	-0.307	-0.395	-0.030	-0.286			
ET	0.104	0.232	0.027	-0.020	-0.010	0.171	0.057		
DP	-0.178	-0.013	-0.372	-0.312	-0.277	-0.035	0.286	0.043	

表注：AT，年均温；AP，年降水；ATR，年均温范围；APR，年降水范围；HII，人类影响因子；NPP，净初级生产力；CCV，气候变化速率；ET，物种演化时间；DP，种群间地理距离；加粗的数字表明两因子间高度相关（Pearson's  $|r| > 0.8$ ）。

Table note: AT, annual temperature; AP, annual precipitation; ATR, annual temperature range; APR, annual precipitation range; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity, ET, evolutionary time of each species and DP, geographical distance between populations; Bold values indicate high correlation (Pearson's  $|r| > 0.8$ ).



表 4.6 新世界两栖类九个预测变量之间的皮尔森相关性

Table 4.6 Pearson correlation between all nine variables for amphibians in New World

	AT	AP	ATR	APR	HII	NPP	CCV	ET	DP
<b>COI</b>									
AT									
AP	0.621								
ATR	-0.229	0.026							
APR	0.117	0.569	0.635						
HII	-0.454	-0.331	-0.001	0.010					
NPP	<b>0.815</b>	0.741	0.025	0.419	-0.271				
CCV	-0.624	-0.499	-0.132	-0.303	0.298	-0.664			
ET	0.206	0.214	-0.006	0.115	-0.075	0.270	-0.030		
DP	0.008	-0.321	-0.261	-0.381	-0.148	-0.217	0.255	0.106	
<b>CYTB</b>									
AT									
AP	0.638								
ATR	-0.383	0.071							
APR	0.113	0.664	0.463						
HII	-0.585	-0.334	0.196	0.130					
NPP	<b>0.808</b>	<b>0.804</b>	-0.128	0.422	-0.350				
CCV	-0.427	-0.435	-0.218	-0.410	0.354	-0.516			
ET	0.180	0.026	-0.303	-0.215	-0.150	0.008	0.144		
DP	0.300	-0.022	-0.392	-0.317	-0.200	0.065	0.119	0.063	

表注：AT，年均温；AP，年降水；ATR，年均温范围；APR，年降水范围；HII，人类影响因子；NPP，净初级生产力；CCV，气候变化速率；ET，物种演化时间；DP，种群间地理距离；加粗的数字表明两因子间高度相关（Pearson's  $|r| > 0.8$ ）。

Table note: AT, annual temperature; AP, annual precipitation; ATR, annual temperature range; APR, annual precipitation range; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity, ET, evolutionary time of each species and DP, geographical distance between populations; Bold values indicate high correlation (Pearson's  $|r| > 0.8$ ).

分析中自变量的共线性，我们首先对 AT, AP, ATR, APR, CCV, HII, DP, NPP 进行相关性检验并去除了相关性大于 0.8 的变量（表 4.4-表 4.6）。为了确定每个因子的相对贡献程度，对于多元回归模型，我们计算了每一个可能的回归模型的赤池信息准则即 AICc 值。基于此我们计算了各因子的 Akaike 权重和作为该因子在模型中的相对重要权重。各因子 Akaike 权重和的计算方式为统计出现该因子的所有多元回归模型中该因子的 Akaike 数值之和（Symonds and Moussalli, 2010）。

### 4.3 结果

#### 4.3.1 遗传多样性、种群分化、物种丰富度概述

表 4.7 各动物类群遗传多样性（GD）、种群分化指数（PD）和物种丰富度（SR）概述

**Table 4.7 The summary of genetic diversity (GD), population divergence (PD), and species richness (SR)**

	Gene Locus	Species number	GD	PD	SR
Birds	COI	437	0.009±0.015	0.006±0.012	144.199±29.339
	CYTB	67	0.012±0.014	0.012±0.014	24.156±6.525
Mammals	COI	178	0.018±0.018	0.015±0.025	65.276±23.407
	CYTB	92	0.023±0.020	0.010±0.013	13.47±2.668
Amphibians	COI	100	0.040±0.040	0.023±0.030	18.531±6.909
	CYTB	55	0.038±0.038	0.019±0.029	6.283±2.582

经过地理信息配准和种群划分之后，我们共获得分布于新大陆（南北美洲）的 DNA 序列 25,093 条，包含 885 个物种，其中鸟类 COI 基因涉及 437 个物种，鸟类 CYTB 基因涉及 67 个物种；哺乳类 COI 基因涉及 178 个物种，哺乳类 CYTB 基因涉及 92 个物种；两栖类 COI 基因涉及 100 个物种，两栖类 CYTB 基因涉及 55 个物种（表 4.7）。基于这些数据，我们发现鸟类 COI 基因的遗传多样性为 0.009 ± 0.015；种群分化程度为 0.006 ± 0.012；潜在物种丰富度为 144.199 ± 29.339

表 4.8 各动物类群遗传多样性 (GD)、种群分化指数 (PD) 和物种丰富度 (SR) 之间的皮尔森相关性

Table 4.8 Pearson correlation among genetic diversity (GD), population divergence (PD), and species richness (SR)

Animal group	Gene		GD	PD	SR
Amphibians	COI	GD			
		PD	<b>0.503</b>		
		SR	0.179	<b>0.207</b>	
	CYTB	GD			
		PD	<b>0.665</b>		
		SR	<b>0.448</b>	<b>0.429</b>	
Birds	COI	GD			
		PD	<b>0.489</b>		
		SR	<b>0.164</b>	<b>0.187</b>	
	CYTB	GD			
		PD	<b>0.811</b>		
		SR	<b>0.519</b>	<b>0.514</b>	
Mammals	COI	GD			
		PD	<b>0.684</b>		
		SR	<b>0.156</b>	<b>0.178</b>	
	CYTB	GD			
		PD	<b>0.457</b>		
		SR	0.195	<b>0.223</b>	
All	COI	GD			
		PD	<b>0.539</b>		
		SR	<b>0.164</b>	<b>0.188</b>	
	CYTB	GD			
		PD	<b>0.627</b>		
		SR	<b>0.365</b>	<b>0.361</b>	-

表注：表中加粗的数字表明二者之间的关系具有统计学上的显著性。

Table note: All the Pearson's correlation coefficients that were significant at the 0.05 level are bolded.

(表 4.7); 鸟类 CYTB 基因的遗传多样性为  $0.012 \pm 0.014$ ; 种群分化程度为  $0.0006 \pm 0.009$ ; 潜在物种丰富度为  $24.156 \pm 6.525$  (表 4.7); 哺乳类 COI 基因的遗传多样性为  $0.018 \pm 0.018$ ; 种群分化程度为  $0.015 \pm 0.025$ ; 潜在物种丰富度为  $65.276 \pm 23.407$  (表 4.7); 哺乳类 CYTB 基因的遗传多样性为  $0.023 \pm 0.020$ ; 种群分化程度为  $0.010 \pm 0.013$ ; 潜在物种丰富度为  $13.47 \pm 2.668$

(表 4.7); 两栖类 COI 基因的遗传多样性为  $0.040 \pm 0.040$ ; 种群分化程度为  $0.023 \pm 0.030$ ; 潜在物种丰富度为  $18.531 \pm 6.909$  (表 4.7); 两栖类 CYTB 基因的遗传多样性为  $0.038 \pm 0.038$ ; 种群分化程度为  $0.019 \pm 0.029$ ; 潜在物种丰富度为  $6.283 \pm 2.582$  (表 4.7)。遗传多样性、种群分化和物种丰富度之间的皮尔森相关性检验表明, 除了两栖类 COI 基因和哺乳类 CYTB 基因的遗传多样性和物种丰富度之间不存在统计学上显著相的关关系外, 遗传多样性、种群分化和物种丰富度两两之间均存在统计学上显著相的关关系(表 4.8)。整体上看, COI 基因和 CYTB 基因描述的遗传多样性均与对应物种的物种丰富度存在显著的相关关系 (COI,  $R = 0.164$ ,  $P < 0.001$ ; CYTB,  $R = 0.365$ ,  $P < 0.001$ ; 表 4.8)。

#### 4.3.2 气候和人类影响因子、种群间地理距离对种群分化程度的影响

多元回归分析表明年均温(AP), 气候变化速率(CCV), 年均温范围(ATR), 年降水范围 (APR), 人类影响因子 (HII), 演化时间 (ET) 和种群间地理距离 (DP) 对陆生脊椎动物种群分化程度均具有重要的影响。对鸟类 COI 基因而言, AP, APR 和 DP 作为预测因子对种群分化程度的影响具有统计学上的显著性; 对鸟类 CYTB 基因而言, AP 和 ET 作为预测因子对种群分化程度的影响具有统计学上的显著性 (表 4.9)。对哺乳 COI 基因而言, HII, CCV 和 DP 作为预测因子对种群分化程度的影响具有统计学上的显著性; 对哺乳类 CYTB 基因而言, CCV、ET 和 DP 作为预测因子对种群分化程度的影响具有统计学上的显著性 (表 4.9)。对两栖类 COI 基因而言, AP, HII 和 DP 作为预测因子对种群分化程度的影响具有统计学上的显著性; 对两栖类 CYTB 基因而言, ATR, APR 和 DP 作为预测因子对种群分化程度的影响具有统计学上的显著性 (表 4.9)。尽管这七个预测因子对种群分化程度的影响在不同的动物类群中存在差异, 我们发现种间地理距离, 除了在鸟类 CYTB 表征的种群分化的分析结果中不显著外, 其余动物类群的种间分化程度均受到种间地理距离显著影响且其回归系数为正。有趣的是, 尽管人类影响因子对种群分化程度的影响在基因间存在差异, 但我们发现在 COI 基因中, 人类影响因子在哺乳类和两栖类中检测到与种群分化程度显著相关且其回归系数为正。此外, 基于多元回归 Akaike 权重和的分析结果进一步支持了人类

影响和种间地理距离对种群分化程度存在促进作用（表 4.10）。

表 4.9 各动物类群解释种群分化程度的最佳多元回归模型。

**Table 4.9 The best multiple variables regression with different variables to analyze the population divergence for different animal groups**

<b>Animal group</b>	<b>Gene</b>	<b>Independent variables</b>	<b>Radj<sup>2</sup></b>	<b>AIC<sub>c</sub></b>	<b>P</b>
<b>Birds</b>	COI	<b>AP (+) + APR(-) + DP (+)</b>	0.1206	-1763.172	< 0.001
	CYTB	<b>AP (+) + APR (-) + ET(+)</b>	0.296	-360.810	< 0.001
<b>Mammals</b>	COI	<b>HII (+) + CCV(-) + DP (+)</b>	0.192	-797.499	< 0.001
	CYTB	<b>CCV (-) + ET(+)</b> + DP(+)	0.266	-551.832	< 0.01
<b>Amphibians</b>	COI	<b>AP (+) + HII (+) + CCV (-) + DP (+)</b>	0.211	-368.503	< 0.001
	CYTB	<b>ATR (-) + APR (+) + DP(+)</b>	0.413	-217.48	< 0.001

表注：AT，年均温；AP，年降水；ATR，年均温范围；APR，年降水范围；HII，人类影响因子；NPP，净初级生产力；CCV，气候变化速率；ET，物种演化时间；DP，种群间地理距离；加粗的数字表示该因子的回归系数具有统计学上的显著性。

Table note: AT, annual temperature; AP, annual precipitation; ATR, annual temperature range; APR, annual precipitation range; HII, human influence index, CCV, climate change velocity, DP, geographical distance between populations, and ET, evolutionary time of each species. Bold variables are the parameters for each multiple variables regressions that were significant at  $P < 0.05$ .

表 4.10 基于多元回归模型计算的各因子 Akaike 权重和

Table 4.10 The sum of Akaike weights (SAW) of each explanatory variable in multivariate models for different animal groups

Variables	Birds		Mammals		Amphibians	
	COI	CYTB	COI	CYTB	COI	CYTB
AT	0.444			0.277	0.262	0.262
AP	<b>0.844</b>	<b>0.865</b>	0.291	0.272	0.610	<b>0.617</b>
ATR	0.367	0.313	0.263	0.436	0.612	0.520
APR	<b>0.664</b>	<b>0.572</b>		0.284	<b>0.647</b>	<b>0.721</b>
HII	0.474	0.231	<b>0.943</b>	0.252	<b>0.706</b>	0.412
CCV	0.363	0.275	0.940	<b>0.974</b>	0.527	0.216
ET	0.264	<b>0.735</b>	<b>0.956</b>	<b>0.829</b>	0.409	0.237
DP	<b>1</b>	0.354	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0.905</b>	<b>0.992</b>

表注：AT，年均温； AP，年降水； ATR，年均温范围； APR，年降水范围； HII，人类影响因子； NPP，净初级生产力； CCV，气候变化速率； ET，物种演化时间； DP，种群间地理距离；加粗的数字表示各动物类群相对重要的前三个因子。

Table note: AT, annual temperature; AP, annual precipitation; ATR, annual temperature range; APR, annual precipitation range; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity, ET, evolutionary time of each species and DP, geographical distance between populations; Bold numbers are the top three of the relative importance of variables for each animal group.

### 4.3.3 遗传多样性、种群分化、物种丰富度之间的关系

我们使用结构方程模型分别验证了模型 1：种群分化是遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁（图 4.1，a）；模型 2：遗传多样性、种群分化和物种丰富度两两之间存在直接相关性。结构方程模型结果表明模型 1 在 CYTB 和 COI 基因中都得到了较好的支持（图 4.3；表 4.11）。因为模型 2 属于饱和模型，没有办法对模型 2 和模型 1 进行比较，但我们注意到模型 2 中从遗传多样性到物种丰富度之间的路径系数并不存在统计学上的显著性（图 4.4）。然而，COI 基因和 CYTB 基因描述的遗传多样性与物种的物种丰富度存在显著的相关关系（COI,  $R = 0.164$ ,  $P < 0.001$ ; CYTB,  $R = 0.365$ ,  $P < 0.001$ ；各物种的详细检验参数见表 4.8）。这些结

果表明，遗传多样性和物种丰富度之间并不存在显著的直接相关关系，即模型 1 能够较好的描述三者之间的内在关系。通过检验模型 1 的标准回归系数，我们发现在对鸟类、哺乳类和两栖类而言，遗传多样性到种群分化指数之间的路径系数在统计学上具有显著性，表明遗传多样性对种群分化程度具有直接的影响作用；种群分化到物种丰富度之间的路径系数在鸟类 COI 基因和 CYTB 基因、哺乳类 COI 基因和 CYTB 基因、两栖类 CYTB 基因中均存在统计学上的显著性。这些结果表明，种群分化在遗传多样性和物种丰富度之间起到了桥梁作用。此外，我们发现演化时间到遗传多样性之间的路径系数在哺乳类 COI 基因和 CYTB 基因、两栖类 COI 基因中均具有统计学上的显著性，表明遗传多样性和演化时间之间存在正相关关系。

#### 4.4 讨论

在该研究中，我们首先基于可用的分子标记的鸟类、哺乳类和两栖类的 COI 和 CYTB 基因统计比较了各动物类群遗传多样性、种群分化和物种丰富度。结果显示遗传多样性、种群分化和物种丰富度两两之间存在统计学上显著的相关关系。然而结构方程模型结果表明遗传多样性和物种丰富度并不直接相关，表明陆生脊椎动物（如鸟类、哺乳类和两栖类）中物种分化作为遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁将生物多样性分子水平和物种水平连接在一起。此外，研究结果表明人类影响和种群间的地理距离对种群分化程度具有重要影响。这些结果为跨生物多样性不同维度（如遗传多样性和物种丰富度）理解生物多样性形成的普遍机制和过程提供了参考。

我们的结果表明种群间地理距离和人类影响因子是影响种群分化过程的重要因素，进一步确认了隔离效应对物种形成的重要作用 (Toth et al., 2019; Mayr, 2013; Coyne and Orr, 2004)。种群间的地理距离与种群分化指数在鸟类、哺乳类和两栖类中均具有统计学上显著的正相关关系 (表 4.9)，表明地理隔离能够促进种群间的分化程度。地理隔离能够降低隔离种群间相互交配繁殖的概率，阻碍了种群间基因流的产生，有助于种群分化程度的加深 (Schluter and Conte, 2009)。

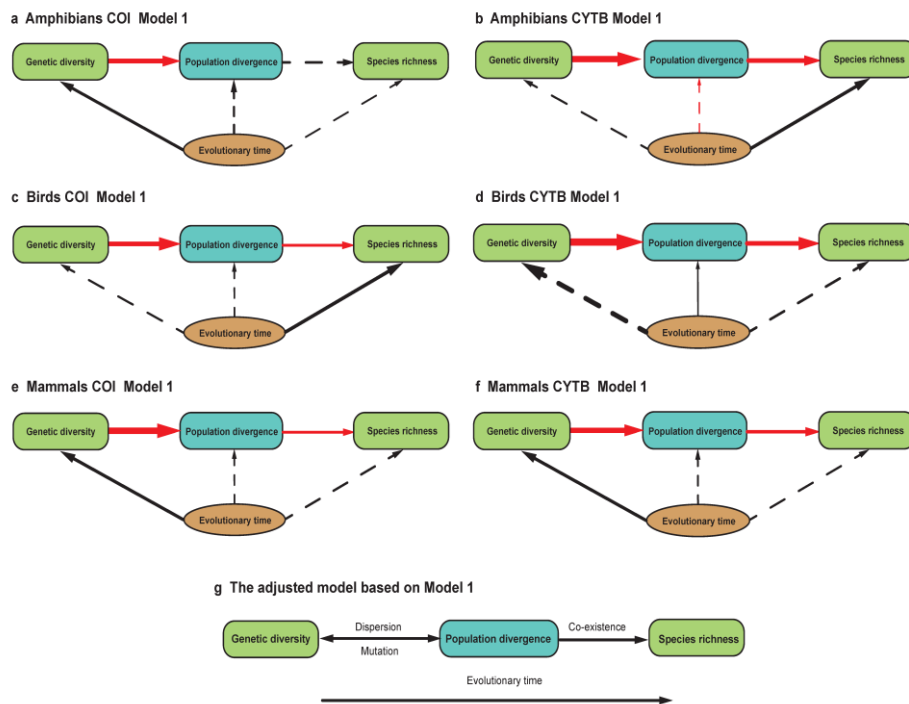


图 4.3 两栖类 (a,b)、鸟类 (c,d) 和哺乳类 (e,f) 模型 1 的 PSEM 检验结果及基于多元回归模型调整的理论模型 (g)

Figure 4.3 The PSEM results of Model 1 in amphibians (a, b), birds (c, d), and mammals (e, f); the adjusted model (g) based on multivariate analysis of population divergence and the results of PSEM

红色实线箭头表明在所有动物类群中共享的显著相关方向，黑色实线/虚线箭头表明类群特有的显著/不显著的相关方向。a-f 中实现的粗细与标准化路径系数范围 (0.015-0.865) 相对应。在调整的理论模型 (g) 中,双向箭头表明扩散能力和突变速率能同时影响遗传多样性和种群分化。该图表明种群分化是两栖类、鸟类和哺乳类遗传多样性和物种丰富度之间的媒介。

Red solid line arrows are used to indicate shared significant correlations among all models, whereas Black solid/dashed arrows indicate model-specific correlations with significant / non-significant directions. The line width (in a to f) is proportional to the strength of the effect and the width of the line corresponding to the number range (0.015-0.865) of the standardized path coefficient. In the adjusted model (g), the two-way arrow indicates that dispersion (dispersal ability) and mutation are capable to affect both genetic diversity and population divergence.



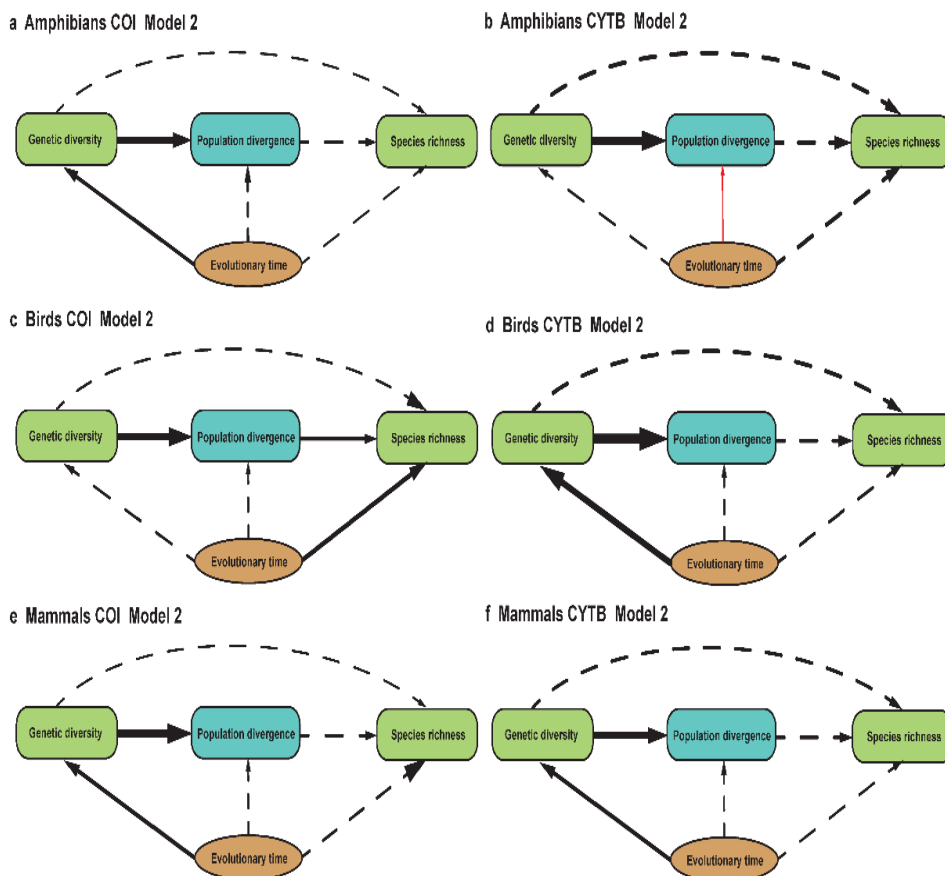


图 4.4 两栖类 (a,b)、鸟类 (c,d) 和哺乳类 (e,f) 模型 2 的 PSEM 检验结果

**Figure 4.4. The PSEM results of Model 2 in amphibians (a, b), birds (c, d), and mammals (e, f)**

红色实线箭头表明在所有动物类群中共享的显著相关方向，黑色实线/虚线箭头表明类群特有的显著/不显著的相关方向。a-f 中实现的粗细与标准化路径系数范围 (0.015-0.865) 相对应。该图表明两栖类、鸟类和哺乳类遗传多样性和物种丰富度之间不存在统计学上显著的直接相关关系。

Black solid/dashed arrows indicate correlations with significant / non-significant directions. The line width is proportional to the strength of the effect and the width of the line corresponding to the number range (0.015-0.865) of the standardized path coefficient. This figure shows that the direct association between genetic diversity and species richness is not supported in amphibians, birds, and mammals.

表 4.11 模型 1 和模型 2 的结构方程模型 (PSEM) 检验结果

Table 4.11 Summary of Piecewise Structural Equation Model (PSEM) results across taxa groups

<b>COI</b>					
Taxa	Models	<i>d. f.</i>	<i>C</i>	<i>P</i>	<i>AICc</i>
<b>Amphibians</b>	Model 1	2	0.722	0.697	26.007
	Model 2*	0	0	1	27.805
<b>Birds</b>	Model 1	2	3.513	0.173	26.411
	Model 2*	0	0	1	24.912
<b>Mammals</b>	Model 1	2	0.787	0.675	24.465
	Model 2*	0	0	1	25.926
<b>CYTB</b>					
Taxa	Models	<i>d. f.</i>	<i>C</i>	<i>P</i>	<i>AICc</i>
<b>Amphibians</b>	Model 1	2	4.064	0.131	34.517
	Model 2*	0	0	1	32.667
<b>Birds</b>	Model 1	2	1.954	0.377	30.798
	Model 2*	0	0	1	31.610
<b>Mammals</b>	Model 1	2	2.575	0.276	28.455
	Model 2*	0	0	1	28.160

表注：表中 *d. f.* 为自由度，*C* 为 *C* 统计值，*P* 为各 *d-sep* 检验的显著性 ( $P > 0.05$  表明模型拟合效果较好)，*AICc* 为经过小样本量校正后的赤池信息准则。\* 模型 2 为饱和模型，故  $C = 0$ ， $df = 0$ ， $P = 1$ 。

Table note: In the table, *d. f.* denotes the degree of freedom, *C* denotes *C* statistic, *P* denotes *P*-values for each *d-sep* test (note that *P*-values  $> 0.05$  indicate proper model fit), *AICc* denotes Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes. \* Since the model 2 is the saturated model,  $C = 0$ ,  $df = 0$ ,  $P = 1$ .

除了地理隔离外，人类活动造成的生境片段化也能够造成种群间的隔离效应。尽管我们关于人类活动对种群分化程度的影响对基因的选择比较敏感，但在两栖类和哺乳类 COI 基因中均检测出人类活动影响因子对种群分化程度具有促进作用。随着人类影响程度的加深，具有较高移动能力的类群能够通过较强的扩散能力来降低这种影响。如鸟类的较高的扩散能力（Claramunt et al., 2012; Sandel et al., 2011）有助于其跨越人为造成的障碍或举家迁徙至适宜生境（Virkkala and Lehikoinen, 2017）来维持其种群完整性。在这种情况下，鸟类能够采取更有效的措施来通过其扩散能力来躲避人类的干扰。相较于鸟类而言，哺乳类和两栖类活动能力较低，限制了在人类干扰下维持其种群稳定的能力，因此人类活动对哺乳类和两栖类种群分化程度影响较大。人类活动对鸟类、哺乳类和两栖类种群分化程度影响的差异性，提示我们在生物多样性保护策略制定过程中，应充分关注扩散力相对较弱的物种。

前人的研究推测种群分化对未来物种丰富度具有促进作用，因为在动物（Eo et al., 2008; Martin and MCKay, 2004）和植物中发现种群分化程度存在与物种丰富度类似的纬度梯度格局（Eo et al., 2008）。该推测强调了种群分化对潜在物种丰富度之间的作用，我们的结果验证了这一推测（图 4.3）。遗传多样性和物种丰富度之间存在统计学上显著的相关性在哺乳类中已经得到证实（Theodoridis et al., 2020），这与我们在鸟类、哺乳类和两栖类观测到的结果一致（表 4.8）。我们并没有观察到遗传多样性和物种丰富度之间存在直接的关系（图 4.3 和图 4.4），然而，遗传多样性与种群分化之间存在直接的相关关系。这一结果与种群分化与物种丰富度之间存在直接的相关关系相结合，不仅表明种群分化在生物多样性形成过程至关重要，而且为跨维度来理解生物多样性的成因提供了框架。如前所述，人类活动和地形造成的隔离效应能够通过降低种群间的基因流来促进种群分化。相反，扩散能力能够降低隔离效应对种群的影响，进而降低种间的遗传差异（Claramunt et al., 2012）。此外，考虑到我们使用的物种丰富度指标为潜在物种丰富度，虽然其与特定区域内物种共存物种的最大数目高度相关，但在自然界中，物种的共存能力（Germain et al., 2018）是一定区域潜在物种丰富度到实际观测到的物种丰富度转化的关键。然而由于数据可用性的限制，我们的模型并没有涉

及扩散能力和共存能力，因此该模型仍需未来的研究进一步完善。从理论上，扩散和共存能力能分别影响遗传多样性到种群分化以及从种群分化到物种丰富度形成的过程。此外，物种演化时间和遗传多样性有直接的相关性（图 4.3），因为遗传多样性是生物多样性的基础层次，直接与突变位点的在时间的累积相关（Theodoridis et al., 2020）。从某种程度上看，种群分化和物种丰富度的形成是遗传变异从量变（分子水平）到质变（种群/物种水平）的过程。因此我们提出以下假设：（1）突变率，演化时间以及其他有助于促进遗传变异累积的因素为种群分化提供了基础材料；（2）扩散能力能够降低由于地理或人为因素造成的种群隔离的影响，进而通过调控基因流来影响种群分化程度；（3）随着演化时间的推进，种群分化程度不断加深而形成新的物种，有助于物种丰富度的形成。基于上述讨论，我们在理论上优化了我们的模型，通过将扩散和共存能力加入我们的模型（图 4.3, g），以在理论上加深我们对不同维度生物多样性之间内在关系的理解。根据该模型不难理解气候稳定性假说和演化时间假说在遗传多样性水平（Theodoridis et al., 2020）和物种丰富度水平（Mittelbach et al., 2007; Dynesius and Jansson, 2000）均起作用，因为区域内稳定的气候和较长的演化时间能够促进遗传变异的累积，有助于种群分化的形成从而增加该区域的物种数目。

本研究中，我们提出了一个包含三个重要过程的框架，通过种群分化作为桥梁将遗传多样性和物种丰富度连接在一起，为理解生物多样性不同维度之间的关系提供了思路，同时为跨维度来理解生物多样性的普遍成因提供了可能。然而该框架并没有涉及生物多样性的另一水平——生态系统多样性。因此未来研究应该将生态多样性纳入考虑范围。随着遗传和群落数据的不断累积，全面理解生物多样性成因及其各维度之间的内在关系迎来了新的机遇，也为气候变化下生物多样性的高效保护提供了可能。

## 第5章 遗传多样性和物种分布面积的关系

### 5.1 研究背景

气候环境变化和人类活动造成的栖息地的丧失和片段化是影响物种分布面积大小的重要因素,也是生物多样性面临的重要威胁(Newbold et al., 2015; Fahrig, 2003; III et al., 2000)。尽管生物多样性与分布面积之间的关系在物种层面已经被充分研究,并提出了多种量化关系。然而,遗传多样性,作为生物多样性最基础的维度代表着物种对未来气候环境变化的潜在适应能力(Ellegren and Galtier, 2016; Romiguier et al., 2014),却被忽视。世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)制定的《物种红色名录濒危等级和标准》中物种的分布面积是评估物种濒危程度的重要标准之一(IUCN, 2012)。因此,了解遗传多样性和物种分布面积之间的关系,不仅有助于从面积角度理解生物多样性的成因,也能够为制定有效的生物多样性的保护策略和濒危物种评估在遗传层面提供借鉴。

2019年樊海英等人首次报道遗传多样性和种面积之间的关系(Fan et al., 2019),其结果表明在鸟类中随着种面积的增加遗传多样性快速升高到一定水平后趋于稳定。考虑到现有遗传多样性研究结果在不同的动物类群(Fan et al., 2021; Gratton et al., 2017)和遗传多样性指标之间(Fan et al., 2021)存在明显差异,其他动物类群如哺乳类和两栖类中遗传多样性和物种分布面积之间的关系尚不清楚,不同遗传多样性和物种分布面积之间关系是否存在指标差异(如单倍型多样性/核苷酸多样性-物种分布区面积之间关系)仍有待探讨。核苷酸多样性,定义为两个随机取样的个体间每核苷酸位点差异的碱基数目(Tajima, 1993),代表了遗传变异在漫长的演化时期的累积程度。单倍型多样性,定义为两个随机取样的个体不共享同一个单倍型的概率,反应了特定单倍型的组和,其较多描述了种群基因型及其频率在短期内发生的变化(Leitwein et al., 2020; Pauls et al., 2013)。如果蝇线粒体基因的频率随着外界气候环境变化存在可塑性(Camus et al., 2017)。

通过比较分析单倍型多样性-物种分布区面积和核苷酸多样性-物种分布区面积之间的关系能够整合长期和短期演化历史来全面理解遗传多样性-物种分布面积之间的关系及其成因。

气候条件是决定物种分布区面积的主要原因之一。换言之，物种现有的分布区面积大小在本质上是气候条件适合且物种能到达的区域的面积的集合。影响核苷酸多样性和单倍型多样性大小的因素在本质上是通过对物种内部单倍型及其频率而实现的 (Fan et al., 2021)。一般而言物种内部的单倍型组合主要通过地理或生态隔离塑造 (Li et al., 2016; Zhang et al., 2012)，此外单倍型频率的大小还和局部气候环境限制相关 (Sillero et al., 2020; Camus et al., 2017)，如单倍型及其频率会随着全球气候变暖的增加或下降。因此，气候环境的变化是导致遗传多样性变化的原因之一，如历史的气候环境变化和哺乳动物核苷酸多样性的变化显著相关 (Theodoridis et al., 2020)。既然气候环境的变化能够同时影响遗传多样性和单倍型多样性，因此我们提出假设:遗传多样性和物种分布面积之间不存在直接联系，气候条件是二者之间的媒介，特别是单倍型多样性物种面积之间的媒介。

为了获得遗传多样性和物种分布面积之间的关系，我们使用单倍型多样性和核苷酸多样性作为遗传多样性的指标分别探讨了单倍型多样性-物种分布面积和核苷酸多样性-物种分布面积之间的关系。通过整合遗传和气候环境数据，我们旨在探讨以下三个问题 (1) 不同遗传多样性指标表征的遗传多样性-物种面积之间关系是否一致? (2) 鸟类、哺乳类、两栖类的遗传多样性-物种面积之间的关系是否一致? (3) 环境变量如何塑造遗传多样性-物种面积之间的关系?

## 5.2 材料与方法

### 5.2.1 序列数据

COI 基因是物种鉴定，种群遗传以及谱系地理学常用的基因片段，在过去的 30 多年里，积累了大量的数据 (Hu et al., 2021; Moritz et al., 2017; Ramadan and Baeshen, 2012)。因此本研究使用鸟类、哺乳类和两栖类 COI 序列为研究对

象，序列数据的获取参见“3.2.1 DNA 序列获取”一节。

### 5.2.2 物种分布面积的计算和研究物种筛选

物种的分布面积基于物种的分布图进行估算。其中，鸟类的分布区下载于 BirdLife 网站 (<http://datazone.birdlife.org/species/requestdis/>)，哺乳类和两栖类分布区下载于 IUCN 网站 (<http://www.iucnredlist.org/>)。在计算面积之前我们排除了各物种面积区域标注“可能存在”、“重新引入”、“流浪地”的多边形区块。随后将各物种分布区转化成大小为 385.9km\*385.9km 的栅格图层，统计各物种所占栅格数目多少 ( $Grids_{total}$ ) 作为物种分布面积。我们将物种的分布图转化为 385km\*385km 的原因有，(1) IUCN 的分布图是物种可能分布生境集合，其是物种分布区的近似估计 (Herkt et al., 2017; Meyer et al., 2015); (2) 我们依据地理信息匹配的序列经纬度与该物种原始经纬度之间存在地理误差。其中 71.04% 的序列的地理信息配准的误差小于 400km，如一个物种的采样点只有 1 个，那么其样本点可能来源于 400km\*400km 范围内的任意一个地方。(3) 我们将物种分布区转化为 385.9km\*385.9km 栅格，不仅因为其与 400km 相近，更因为其是遗产多样性研究中普遍使用栅格尺度 (Theodoridis et al., 2020; Miraldo et al., 2016)。(4) 栅格转化后的面积与原始面积高度相关 (两栖类,  $R = 0.966$ ,  $P < 0.001$ ; 鸟类,  $R = 0.816$ ,  $P < 0.001$ ; 哺乳类,  $R = 0.926$ ,  $P < 0.001$ )，对分析结果不会产生影响。(5) 通过这一步操作方便进行下一步数据质控。为了数据的正态性，我们对物种分布面积大小 ( $Grids_{total}$ ) 进行了均方根转化，并用于下游的数据分析。

考虑到早期的研究并不能确保数据具有代表性，如樊海英等 (2019) 的研究并未对研究的物种进行数据代表性质控，如一个物种的地理分布范围很大，其采样的地理范围却很小，有可能造成结果的低估。因此，我们使用了严格的筛选过程以确保我们的样本具有代表性。首先我们各物种的序列数据投射到该物种 385.9km\*385.9km 的栅格分布区中，统计有序列落入的栅格数目  $Grids_{sample}$ ，并计算了样本覆盖度指数  $Grids_{sample} / Grids_{total}$ ，对于样本覆盖度指数小于 0.5 的物种进行了排除，即保证我们所研究的物种其采样地理范围至少覆盖该物种地理分布

区的 50%的面积。

### 5.2.3 序列比对及遗传多样性计算

我们使用 MUSCLE v3.8.31 对每一物种的 DNA 序列进行了比对，随后使用单倍型多样性和核苷酸多样性作为遗传多样性的指标。为了保证遗传多样性评估结果的稳定性和精确性，排除了序列条数少于 5 的结果 (Miraldo et al., 2016)。单倍型多样性采用公式 4.1 (Fan et al., 2021) 进行计算，核苷酸多样性采用公式 4.2 (Miraldo et al., 2016) 进行计算。

### 5.2.4 物种分布面积对遗传多样性的影响

我们使用 LOESS 回归分别对鸟类、哺乳类和两栖类物种分布面积与单倍型多样性和核苷酸多样性关系进行了曲线拟合。为了降低不同面积之间物种数目差异对遗传多样性-物种分布面积关系之间的影响，我们以转化后的单位面积为基准，计算了落入各整数面积范围内不同物种遗传多样性的均值。随后依据 LOESS 回归的结果使用线性方程分别对鸟类、哺乳类和两栖类单倍型多样性-物种分布面积和核苷酸多样性物种分布面积之间的关系进行拟合。为了消除序列间空间自相关的影响 (Gratton et al., 2017)，使用 Geosphere 包计算了各物种序列间地理距离的均值 (D) 并作为权重引入方程。

### 5.2.5 气候数据和人类影响数据的提取

气候图层下载自世界气候网站 (Hijmans et al., 2005)，人类影响因子数据下载自 NASA 社会经济数据和应用中心网站 (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/wildareas/>)。随后我们使用 R 语言中的“raster”包中的“extract”函数，依据物种繁殖地的分布图提取了各物种人类影响因子(HII)、年均温 (AT)、温度季节性 (ST)、年降水 (AP)、降水季节性 (SP)、更新世以来的气候变化速率 (CCV) (Sandel et al., 2011) 和初级生产力 (NPP) (Haberl et al., 2007)。我们计算了各物种 AT、ST、AP、SP、CCV、NPP 和 HII 的均值作为该物种的环境数据用于后续的分析。



## 5.2.6 统计分析

表 5.1 鸟类五个环境因子，人类影响因子以及净初级生产力之间的皮尔森相关性

Table 5.1 Pearson correlation between all five environmental, human activities, and net primary productive production variables for birds

	Range size	AT	AP	SP	ST	HII	NPP	CCV
Range size								
AT	-0.482							
AP	-0.459	<b>0.820</b>						
SP	0.150	0.166	-0.083					
ST	0.550	<b>-0.961</b>	<b>-0.837</b>	-0.067				
HII	-0.199	-0.035	-0.160	0.128	0.102			
NPP	-0.473	<b>0.837</b>	<b>0.942</b>	-0.100	<b>-0.863</b>	-0.065		
CCV	0.305	-0.599	-0.478	-0.477	0.638	0.037	-0.468	

表注：Range Size, 物种分布面积；AT, 年均温；AP, 年降水；SP, 降水季节性；ST, 温度季节性；HII, 人类影响因子；NPP, 净初级生产力；CCV, 气候变化速率。加粗的数字表明两因子间高度相关 (Pearson's  $|r| > 0.8$ )。

Table note: Range size, the distribution range size of species; AT, annual temperature; AP, annual precipitation; SP, precipitation seasonality; ST, temperature seasonality; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity; Bold values indicate high correlation (Pearson's  $|r| > 0.8$ ).

我们使用多元回归分析探讨了气候因子、人类影响因子和物种分布面积对遗传多样性的影响。为了降低回归分析中自变量的共线性，我们首先对 AT, AP, ST, SP, CCV, HII, NPP 和物种分布面积进行相关性检验并去除了相关性大于 0.8 的变量 (表 5.1-表 5.3)。利用结构方程模型分别对鸟类、哺乳类和两栖类遗传多样性和分布面积之间的媒介这一假设关系进行检验 (即环境和人类因子分别和遗传多样性与物种分布面积大小相关)，同时我们还检验了物种分布面积大小和遗传多样性之间是否存在直接的相关关系。结构方程模型使用 R 语言中 piecewiseSEM 包进行分析 (Lefcheck and Freckleton, 2015)。

表 5.2 哺乳类五个环境因子，人类影响因子以及净初级生产力之间的皮尔森相关性

Table 5.2 Pearson correlation between all five environmental, human activities, and net primary productive production variables for mammals

	Range size	AT	AP	SP	ST	HII	NPP	CCV
Range size								
AT	-0.361							
AP	-0.360	<b>0.809</b>						
SP	-0.097	0.244	-0.113					
ST	0.385	<b>-0.967</b>	<b>-0.851</b>	-0.146				
HII	-0.250	0.111	-0.102	0.329	-0.034			
NPP	-0.387	<b>0.824</b>	<b>0.947</b>	-0.084	<b>-0.881</b>	-0.028		
CCV	0.298	-0.643	-0.542	-0.457	0.655	-0.066	-0.527	

表注：Range Size, 物种分布面积；AT, 年均温；AP, 年降水；SP, 降水季节性；ST, 温度季节性；HII, 人类影响因子；NPP, 净初级生产力；CCV, 气候变化速率。加粗的数字表明两因子间高度相关 (Pearson's  $|r| > 0.8$ )。

Table note: Range size, the distribution range size of species; AT, annual temperature; AP, annual precipitation; SP, precipitation seasonality; ST, temperature seasonality; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity; Bold values indicate high correlation (Pearson's  $|r| > 0.8$ ).

### 5.3 结果

#### 5.3.1 鸟类、哺乳类、两栖类样本特征及遗传多样性概述

经过地理信息配准，共获得 55,608 条 DNA 序列，其中包含 3584 种鸟类，1166 种哺乳类和 1082 种两栖类。大部分序列来自东亚、西欧及南北美洲(图 5.1, a, b, c)。数据库中两栖类物种的数目比鸟类和哺乳类少(图 5.1, a, b, c)。种内序列间的地理距离和物种分布面积显著正相关，表明各物种的采样点在其分布区内分布较为分散(表 5.4)。种内序列间的地理距离的最小值大于 0，说明对于任一物种而言其样本来源于多个地区(图 5.2)。此外结合我们对物种删选的准则  $\text{Grids}_{\text{sample}}/\text{Grid}_{\text{total}} > 0.5$ ，我们的样本的覆盖度至少为其分布区面积的 50%。综

表 5.3 两栖类五个环境因子, 人类影响因子以及净初级生产力之间的皮尔森相关性

Table 5.3 Pearson correlation between all five environmental, human activities, and net primary productive production variables for amphibians

	Range size	AT	AP	SP	ST	HII	NPP	CCV
Range size								
AT	0.086							
AP	-0.261	0.633						
SP	0.049	0.351	0.052					
ST	0.189	<b>-0.852</b>	-0.722	-0.317				
HII	-0.219	-0.452	-0.506	-0.126	0.469			
NPP	-0.271	0.737	<b>0.828</b>	0.091	<b>-0.828</b>	-0.444		
CCV	0.264	-0.452	-0.474	-0.620	0.658	0.326	-0.527	

表注: Range Size, 物种分布面积; AT, 年均温; AP, 年降水; SP, 降水季节性; ST, 温度季节性; HII, 人类影响因子; NPP, 净初级生产力; CCV, 气候变化速率。加粗的数字表明两因子间高度相关 (Pearson's  $|r| > 0.8$ )。

Table note: Range size, the distribution range size of species; AT, annual temperature; AP, annual precipitation; SP, precipitation seasonality; ST, temperature seasonality; HII, human influence index, and NPP, net primary production, CCV, climate change velocity; Bold values indicate high correlation (Pearson's  $|r| > 0.8$ ).

表 5.4 物种内部配对序列间地理距离均值与物种分布面积之间的皮尔森相关性

Table 5.4 The Pearson's correlation coefficients between species range sizes and the average geographic distance (D) between two pairs of sequences

Animal group	Correlation between species range size and D
Birds	0.721***
Mammals	0.669***
Amphibians	0.634***

表注: \*\*\* $P < 0.001$ 。

Table note: \*\*\* $P < 0.001$ .

合上述结果,表明我们的研究物种具有足够的代表性,能够有效避免狭域采样对大面积物种遗传多样性的低估。基于这些数据,发现鸟类整体的核苷酸多样性为  $0.008 \pm 0.011$ ; 哺乳类整体的核苷酸多样性为  $0.017 \pm 0.016$ ; 两栖类整体的核苷酸多样性为  $0.029 \pm 0.032$ 。鸟类整体的单倍型多样性为  $0.699 \pm 0.264$ ; 哺乳类整体的单倍型多样性为  $0.844 \pm 0.159$ ; 两栖类类整体的单倍型多样性为  $0.792 \pm 0.215$ 。鸟类、哺乳类、两栖类核苷酸多样性 ( $X^2 = 231.87, df = 2, P < 0.001$ ) 和单倍型多样性 ( $X^2 = 96.981, df = 2, P < 0.001$ ) 之间在显著的差异 (图 5.1, d, e), 这在一定程度上验证了划分动物类群探讨遗传多样性-物种分布面积之间关系的重要性。

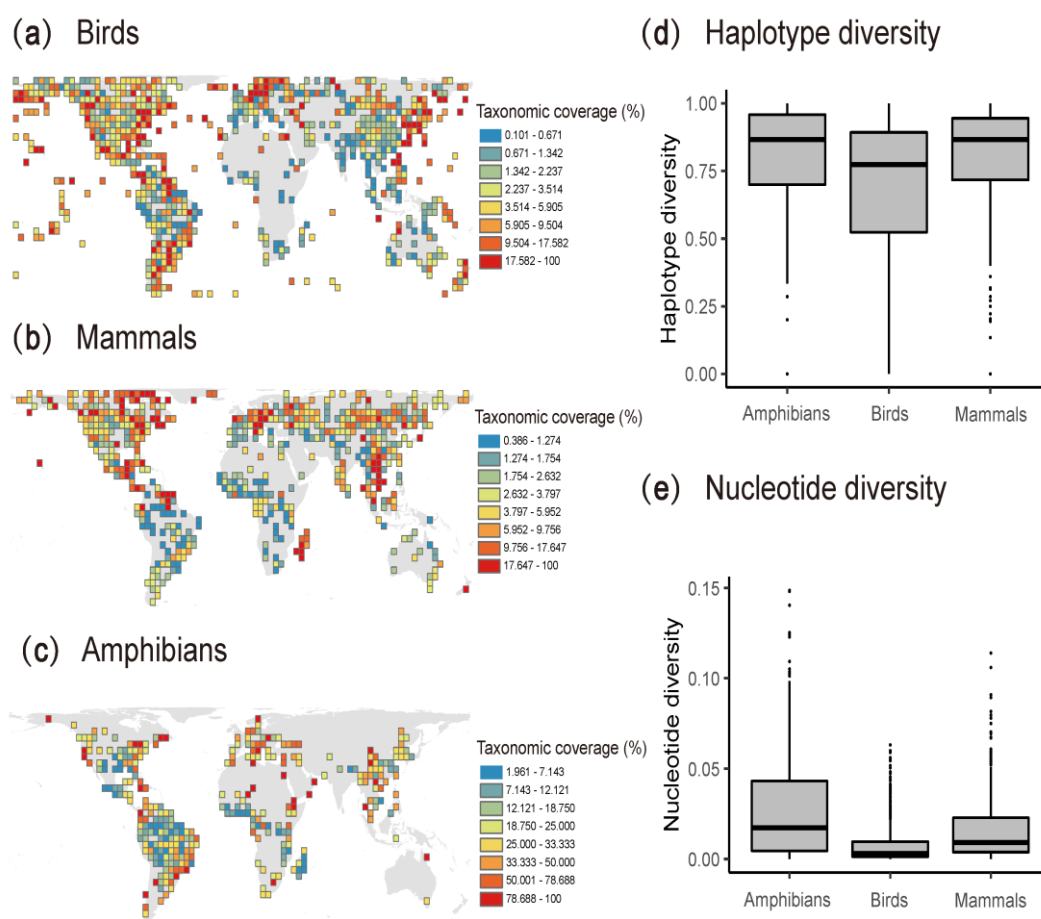


图 5.1 各动物类群样本覆盖度及遗传多样性概述

Figure 5.1 Summary of taxonomic coverage and genetic diversity among the groups of terrestrial vertebrates used in this study

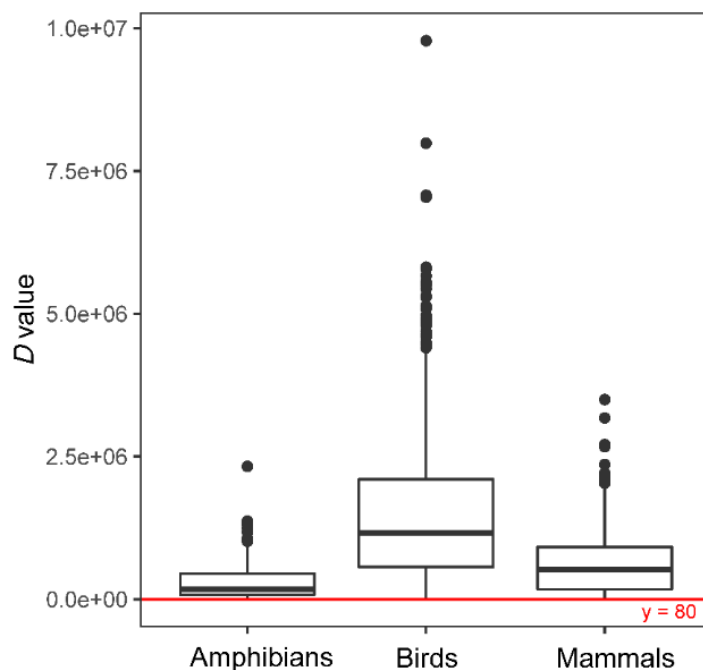


图 5.2 陆生脊椎动物序列间地理距离 (D) 概述

Figure 5.2 General description of D value among the terrestrial vertebrates

红线标注了物种内序列间地理距离的最小值。

The red line corresponds to the minimum value of D vaules.

### 5.3.2 遗传多样性-物种分布面积关系

结果表明,单倍型多样性在哺乳类(图 5.3, c;  $R^2 = 0.585$ ,  $P < 0.001$ )和两栖类(图 5.3, e;  $R^2 = 0.779$ ,  $P < 0.001$ )中随着物种分布面积的升高而显著增加,然而在鸟类中该结果并不具有统计学上的显著性(图 5.3, a;  $R^2 = 0.038$ ,  $P = 0.318$ )。核苷酸多样性在鸟类(图 5.3, b;  $R^2 = 0.481$ ,  $P < 0.001$ )和哺乳类(图 5.3, d;  $R^2 = 0.704$ ,  $P < 0.001$ )中随着物种分布面积的升高先增加至一定的数值,随后趋于减少,然而在两栖类中核苷酸多样性随着物种分布面积的增加呈现出曲线增加的趋势(图 5.3, f;  $R^2 = 0.710$ ,  $P < 0.05$ )。上述结果在 LOESS 回归分析中也得到了验证(图 5.4)。在两栖类中我们发现,其单倍型多样性-物种分布面积关系和核苷酸多样性-物种分布面积之间的关系类似,均随着物种分布面积的增加而显著升高。

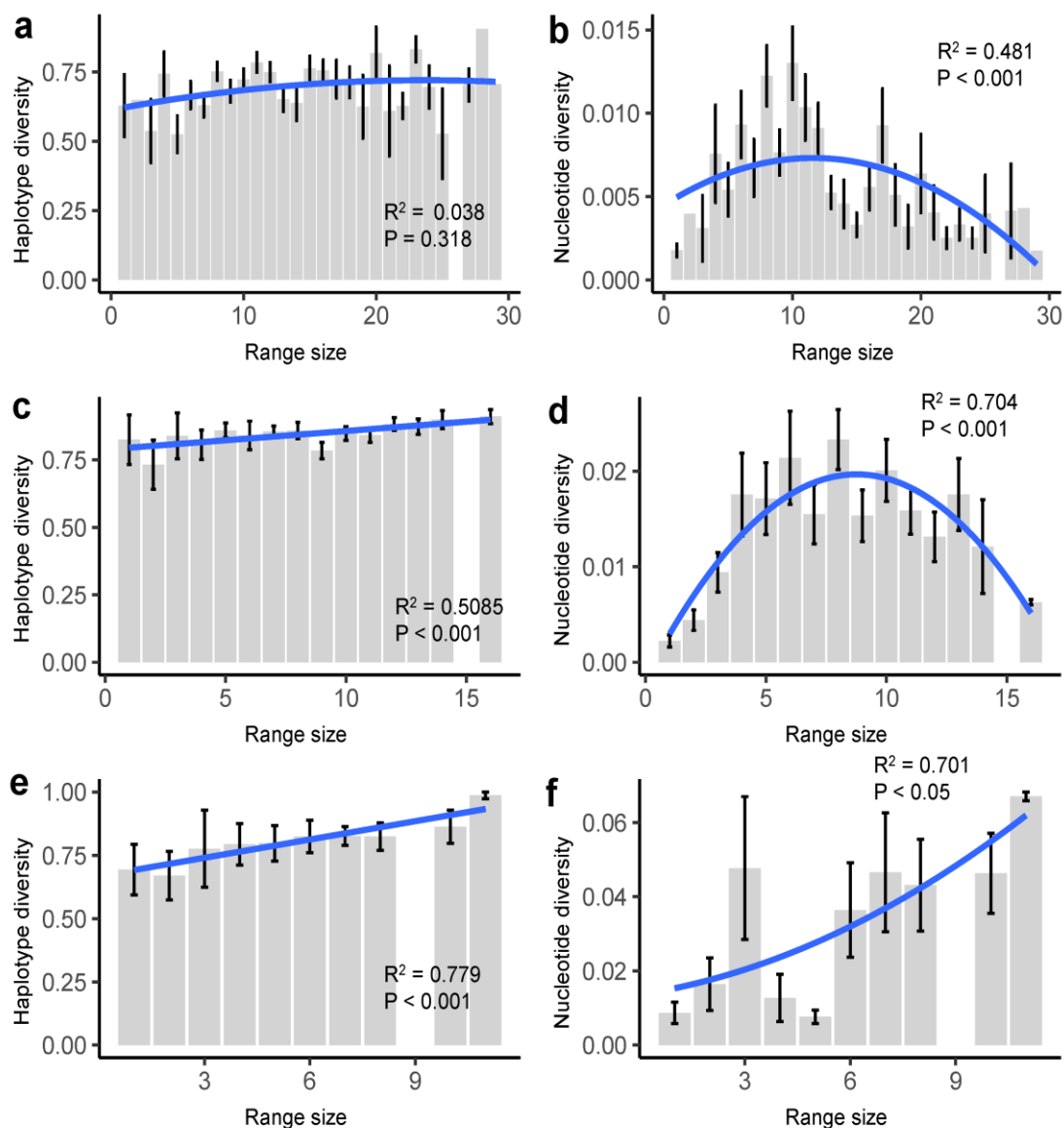


图 5.3 鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 遗传多样性和物种分布面积之间关系

Figure 5.3 Relationship between genetic diversity and species range sizes for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)

柱形图展示了遗传多样性 (y 轴) 和物种分布面积 (x 轴) 之间的关系。图中蓝线为 beta 回归模型拟合的曲线。

The histogram plots show genetic diversity (y-axis) plotted against the species range size (x-axis). Regressions represent linear regression beta models.

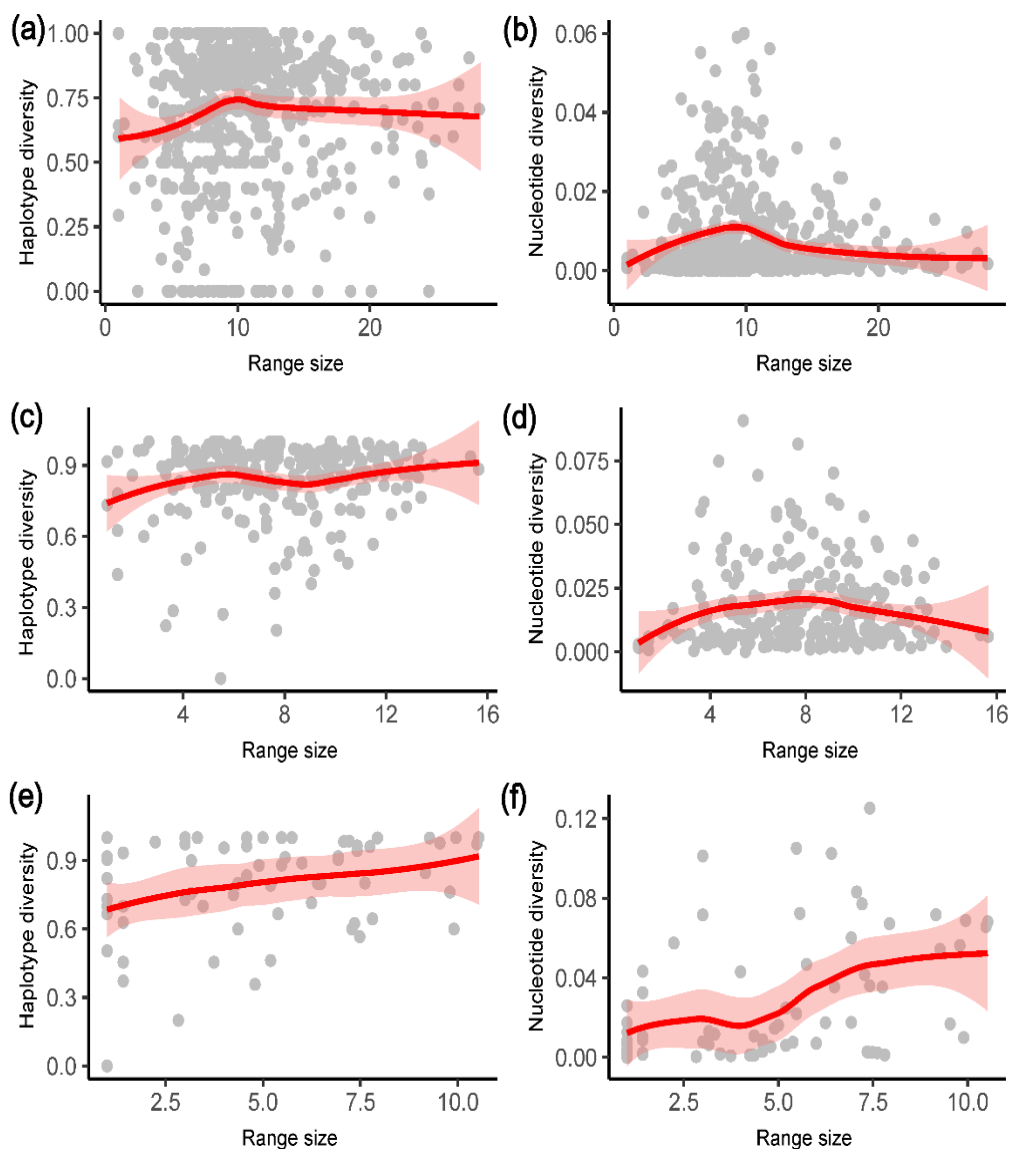


图 5.4 基于 LOESS 回归的鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 遗传多样性和物种分布面积之间关系

**Figure 5.4 Relationship between genetic diversity and range sizes for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f) based on LOESS regression**

散点图展示了遗传多样性 (y 轴) 和均方根转化的物种分布面积 (x 轴) 之间的关系。图中红线为 LOESS 回归拟合的光滑回归曲线及其置信区间。

The scatterplots show genetic diversity (y-axis) plotted against the species range size (x-axis). The red line and light red-shaded region indicate the smooth regression (loess) fits and their confidence interval.

### 5.3.3 环境和人类活动影响因子调控遗传多样性-物种分布面积关系

多元回归分析表明年均温 (AT)、年降水 (AP)、温度季节性 (ST)、降水季节性 (SP)、人类影响因子 (HII) 和物种分布面积对陆生脊椎动物遗传多样性变异程度具有重要的影响。对鸟类单倍型多样性而言, 物种分布面积作为预测因子对单倍型多样性变异程度的影响具有统计学上的显著性 (表 5.5); 对鸟类核苷酸多样性而言, AT 作为预测因子对核苷酸多样性变异程度的影响具有统计学上的显著性 (表 5.5)。对哺乳类单倍型多样性而言, AT 物种分布面积作为预测因子对单倍型多样性变异程度的影响具有统计学上的显著性 (表 5.5); 对哺乳类核苷酸多样性而言, AT 作为预测因子对核苷酸多样性变异程度的影响具有统计学上的显著性 (表 5.5)。对两栖类单倍型多样性而言, 物种分布面积作为预测因子对单倍型多样性变异程度的影响具有统计学上的显著性 (表 5.5); 对两栖类核苷酸多样性而言, AP、SP、HII 和物种分布面积作为预测因子对核苷酸多样性变异程度的影响具有统计学上的显著性 (表 5.5)。尽管预测因子在不同的动物类群中存在差异, 我们发现物种分布面积对陆生脊椎动物单倍型多样性均具有促进作用 (回归方程中物种分布面积的回归系数为正且具有统计学上显著性)。AT 对鸟类和哺乳类核苷酸多样性具有显著的促进作用 (回归方程中 AT 的回归系数为正且具有统计学上显著性)。尽管物种分布面积对单倍型多样性具有重要影响, 然而路径方程分析结果表明, 在大多数研究案例中, 遗传多样性和物种分布面积之间的路径系数并不显著 ( $\pi_{birds}$ ,  $\beta = 0.07$ ,  $P > 0.05$ ;  $\pi_{mammals}$ ,  $\beta = 0.07$ ,  $P > 0.05$ ;  $h_{mammals}$ ,  $\beta = 0.11$ ,  $P > 0.05$ ;  $h_{amphibians}$ ,  $\beta = 0.27$ ,  $P > 0.05$ ), 表明遗传多样性和物种分布面积之间并不存在直接的相关关系 (图 5.5)。例如, 对于哺乳类而言, 分布面积较大的物种其分布范围内整体的 AT 较低, 进而造成遗传多样性的降低 (图 5.5); 对鸟类而言, 物种分布面积和 HII 之间具有负的路径系数, 但 HII 和核苷酸多样性之间居于负的路径系数, 据此我们推测人类影响越大, 鸟类核苷酸多样性和物种分布面积越小 (图 5.5)。基于上述结果, 不难推测, AT 和 HII 等因子能够作为中间变量介导遗传多样性和物种分布面积之间的关系。



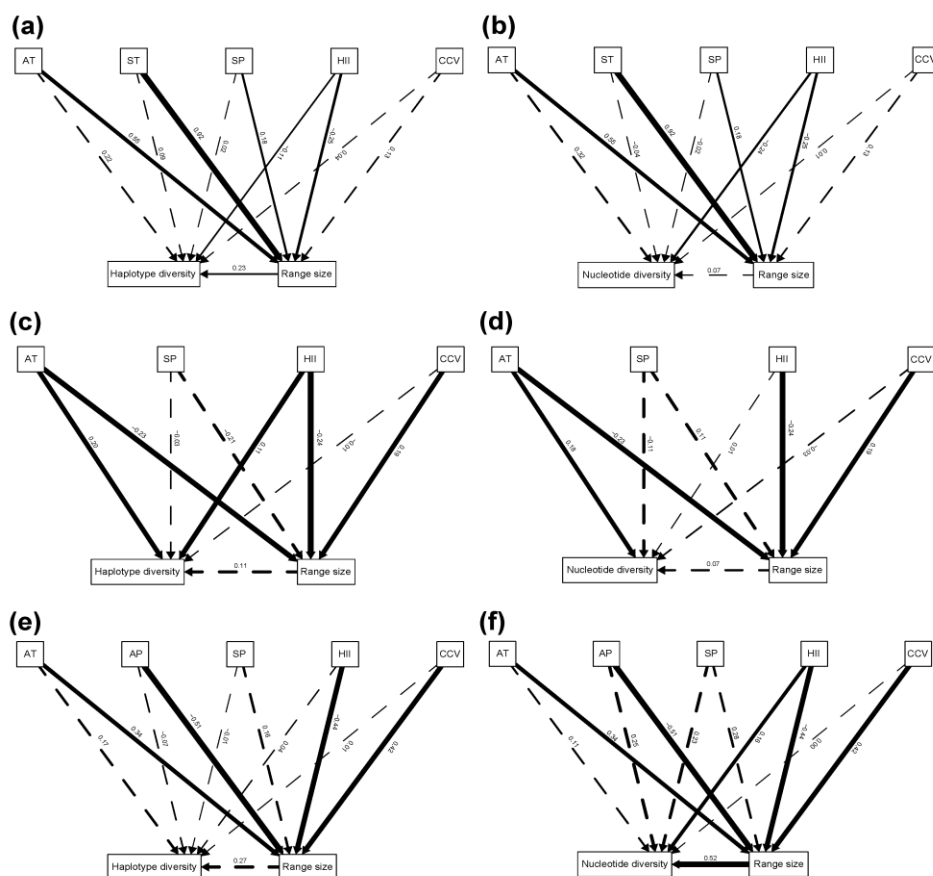


图 5.5 结构方程模型展示的气候和人类影响因子对鸟类 (a, b)、哺乳类 (c, d) 和两栖类 (e, f) 的遗传多样性-物种分布面积关系的重要影响

**Figure 5.5 Result of structural equation modeling showing the relative effect of climate variables and human influence index on the genetic diversity-area relationship for birds (a, b), mammals (c, d), and amphibians (e, f)**

图中检测的因子有 AT, 年均温; AP, 年降水; SP, 降水季节性; ST, 温度季节性; HII, 人类影响因子; NPP, 净初级生产力; CCV, 气候变化速率。实线和虚线分别表示显著和不显著的路径系数; 线上的数字表示标准路径系数, 线的宽度和影响的大小正相关。

Tested variables were annual mean temperature (AT), annual precipitation (AP), precipitation seasonality (SP), climate change velocity (CCV), net primary production (NPP), and human influence index (HII). Significant paths are indicated by solid lines, dashed lines indicate nonsignificance. Numbers along the arrows represent standardized path coefficients. The line width is proportional to the strength of the effect.

表 5.5 各动物类群解释遗传多样性的最佳多元回归模型

Table 5.5 The best multiple variables regression with different variables to analysis the genetic diversity for different animal groups

Animal group	Genetic diversity	AT	AP	ST	SP	CCV	HII	Range size	Radj2	AIC <sub>c</sub>	P
<b>Birds</b>	Haplotype diversity	3.446					-62.765	<b>134.686</b>	0.049	54.986	< 0.001
	Nucleotide diversity	<b>0.440</b>			-0.626			1.541	0.113	-3471.344	< 0.001
<b>Mammals</b>	Haplotype diversity	<b>3.238</b>						<b>92.680</b>	0.035	-219.550	< 0.05
	Nucleotide diversity	<b>0.320</b>			-1.002				0.028	-1385.944	< 0.001
<b>Amphibians</b>	Haplotype diversity							<b>222.609</b>	0.073	-16.970	< 0.05
	Nucleotide diversity		<b>0.154</b>		<b>4.270</b>		<b>12.600</b>	<b>60.645</b>	0.256	-285.167	< 0.001

表注：Range Size, 物种分布面积；AT, 年均温；AP, 年降水；SP, 降水季节性；ST, 温度季节性；HII, 人类影响因子；NPP, 净初级生产力；CCV, 气候候变化速率。加粗的数字表示该因子的回归系数具有统计学上的显著性。所有的回归系数均扩大了一万倍。

Table note: species range size (range size), annual mean temperature (AT), temperature seasonality (ST), annual precipitation (AP), precipitation seasonality (SP), climate change velocity (CCV), net primary production (NPP), Human Influence Index (HII). Bold numbers are the parameters for each multiple variables regressions that were significant at  $P < 0.05$ . All the coefficients for each variable shown in the table are expanded 10,000X.

表 5.6 基于多元回归模型计算的各因子 Akaike 权重和

Table 5.6 The sum of Akaike weights (SAW) of each explanatory variable in multivariate models for different animal groups

Variables	Birds		Mammals		Amphibians	
	Haplotype diversity	Nucleotide diversity	Haplotype diversity	Nucleotide diversity	Haplotype diversity	Nucleotide diversity
AT	<b>0.532 (+)</b>	<b>0.885 (+)</b>	<b>0.931(+)</b>	<b>0.942 (+)</b>	0.085 (+)	0.144 (+)
AP					<b>0.265 (-)</b>	0.495 (+)
ST	0.397 (+)	0.170 (-)				
SP	0.274 (+)	<b>0.552 (-)</b>	0.356 (-)	<b>0.570 (-)</b>	0.246 (-)	<b>0.634 (+)</b>
HII	<b>0.999 (-)</b>	0.000 (-)	<b>0.515 (-)</b>	0.000 (+)	0.248 (+)	<b>0.582 (+)</b>
CCV	0.289 (+)	0.000 (+)	0.153 (-)	0.000 (-)	<b>0.254 (+)</b>	0.315 (+)
Range size	<b>0.988 (+)</b>	<b>0.490 (+)</b>	<b>0.716 (+)</b>	<b>0.358 (+)</b>	<b>0.831 (+)</b>	<b>0.996 (+)</b>

表注：Range Size, 物种分布面积；AT, 年均温；AP, 年降水；SP, 降水季节性；ST, 温度季节性；HII, 人类影响因子；NPP, 净初级生产力；CCV, 气候变化速率。括号表中正 (+) 负 (-) 号表示该因子与遗传多样性的变异程度正相关和负相关。加粗的数字表示各动物类群相对重要的前三个因子。

Table note: annual mean temperature (AT), annual precipitation (AP), temperature seasonality (ST), precipitation seasonality (SP), climate change velocity (CCV), Human Influence Index (HII), and Range size, the square root transform of species range size. Plus (+) and minus (-) signs after each explanatory variable indicate positive and negative association respectively between the explanatory variable and genetic diversity based on the model which contain all predictor variables. Bold numbers are the top three of the relative importance of variables for each animal group

## 5.4 讨论

本研究揭示了鸟类、哺乳类和两栖类中存在相对一致的单倍型多样性-物种分布面积关系（图 5.3 和图 5.4）。这种一致的正相关关系提示单倍型多样性可能是评估物种分布面积变化对遗传多样性的影响的理想指标。在鸟类和哺乳类中，核苷酸多样性随着物种分布面积的增大先升高到一定数值后呈现递减趋势的“单峰”关系，但在两栖类中，核苷酸多样性-物种分布面积之间的关系与两栖类单倍型多样性-物种分布面积之间的关系类似，即随着物种分布面积的增大而增大。物种的分布面积与其分布中心的纬度呈正相关。尽管遗传多样性-物种分布面积的关系存在指标差异，但我们仍然观察到较为类似的遗传多样性-物种分布面积关系如两栖类和哺乳类的单倍型多样性-物种分布面积关系；鸟类和哺乳类核苷酸多样性-物种分布面积关系，表明了遗传多样性物种分布面积关系在陆生脊椎动物中可能存在类似的驱动机制。

遗传多样性-物种分布面积受到物种演化历史，种群大小，环境变化以及现今地形变化等因素的共同影响，因此其形成原因是复杂的。给定种群的遗传多样性受有效种群大小和突变速率的共同影响（Leitwein et al., 2020）。分布面积较大的物种通常比分布面积较小的物种拥有更大的繁殖种群大小（Willig et al., 2003; Rosenzweig, 1995）。此外，物种分布区内的气候条件（如，温度和初级生产力）能够为种群提供适宜的繁衍和生存环境，较高的温度能够维持高的遗传突变速率（Mittelbach et al., 2007）。因此较大的种群面积能够维持更大的种群存活，进而有助于遗传变异的发生（Doyle et al., 2015; DeWoody and Avise, 2000），如两栖类的单倍型/核苷酸多样性多样性-物种分布面积关系，以及鸟类和哺乳类单倍型多样性-物种分布面积关系。对于鸟类和哺乳类而言，其分布面积较大的物种通常位于北部或北极地区，这些地区的物种在演化过程中经历了较大的自然选择压力（Bajc et al., 2011; Zink et al., 2006; Hewitt, 2004; Liukkonen-Anttila et al., 2002），这在一定程度上解释了大面积物种核苷酸多样性呈现出下降趋势的现象。分布区位于北部或北极的物种经历了更新世冰期循环往复的影响，大多数种群的有效种群大小呈现出冰期后扩张的格局（Bajc et al., 2011; Zink et al., 2006; Hewitt, 2004; Liukkonen-Anttila et al., 2002），这种有效种群大小的变化与分布面积大的物种拥有较高

的单倍型多样性和较低的核苷酸多样性相契合,因为高的单倍型多样性和低的核苷酸多样性是种群近期扩张的信号 (Fan et al., 2021; Garg and Mishra, 2018; Avise, 2000)。

物种分布面积是物种适应能力与环境变化相互作用的结果 (Sillero et al., 2020; Slatyer et al., 2013)。环境的改变 (包括地形和气候) 能够造成物种内部单倍型及其频率的变化 (Camus et al., 2017; Balanyá et al., 2006; Umina et al., 2005), 进而造成遗传多样性的变化。因此, 气候条件 (如温度和降水) 的变化在引起物种分布区收缩和扩张的同时能够造成遗传多样性的变化 (Paz-Vinas et al., 2013; Blanchet et al., 2010; Olivieri et al., 2008)。气候条件能够充当媒介作用来同时调节物种分布面积和遗传多样性的变化, 进而塑造其独特的遗传多样性-物种分布面积格局。如结构方程模型结果显示, 多数动物类群中物种分布面积和遗传多样性之间不存在直接的关系 (图 5.5, b-e), 这在一定程度上验证了我们的推论, 即遗传多样性和物种分布面积之间不存在直接联系, 遗传多样性和物种分布面积之间的联系由气候因子调节。

单倍型多样性-物种分布面积呈现出线性正相关关系, 表明单倍型多样性在评估由于物种栖息地丢失或片段化造成的物种濒危程度上具有潜在的应用价值, 且对与之相关的生物多样性保护策略中具有重要借鉴意义。此外, 我们的研究结果表明单倍型多样性-物种分布面积关系和核苷酸多样性物种分布面积关系在哺乳类和鸟类中存在不一致的格局。因此整合多指标遗传多样性参数进行比较分析, 有助于我们全面揭示遗传多样性的形成机制。

## 第 6 章 结论和展望

本论文通过理论推导提出了单倍型多样性计算的新方法，弥补了现有单倍型多样性计算方法不能从不等长 DNA 序列中估算单倍型多样性的不足。在此基础上，我们系统地探讨了单倍型多样纬度梯度分布格局，整合比较了单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局及其影响机制。发现解释物种丰富度的假说并不能完全适用于对遗传多样性的解析。为了探讨遗传多样性和物种丰富度成因之间的共性和区别，我们以种群分化为桥梁搭建起了遗传多样性和物种丰富度之间的关联，并得到了一些重要结论，为更加深入理解生物多样性的形成过程提供了新的视野。此外我们基于现有数据，探讨了遗传多样性和物种分布面积之间的关系，为遗传多样性在以物种分布面积为基准的物种濒危程度评估的工作提供了借鉴。但是由于数据以及研究方法的局限，本研究还有许多不足之处，期待着在后续的研究工作中加以完善和优化。

### 6.1 主要结论

(1) 单倍型多样性更适宜用来评估不等长 DNA 序列的遗传多样性。

本研究结果表明，在处理不等长 DNA 序列时，单倍型多样性计算结果的精确度和稳定性要显著优于核苷酸多样性，表明单倍型多样性与核苷酸多样性相比，更适于处理不等长的 DNA 序列数据。基于该方法，我们发现单倍型多样性在南北半球间的递减趋势存在差异，且鸟类与哺乳类和两栖类的单倍型多样性在南北半球递减规律相反。单倍型多样性在南北半球间分布格局的差异可能反应了自然选择强度在不同单倍型之间的差异 (Camus et al., 2017) 和不同动物类群扩散能力的差异 (Gratton et al., 2017)。

(2) 背景依赖的核苷酸-单倍型多样性关系。

基于我们的数学模型 ( $\pi = kh$ )， $k$ 并不是一个恒定值，它随着样本大小以及序列间的差异而波动，因此核苷酸-单倍型多样性之间的并不存在线性关系，而是随着样本序列间的差异而变化，因此核苷酸-单倍型多样性之间是背景依赖的可变关系。该结果与 Godall-Copestake 等人 (2012) 结果完全不同，表明其研究

结果可能是特定数据集下的产物。该结果为目前研究观测到不一致的单倍型多样性和核苷酸多样性变化的趋势（正相关或负相关）提供了理论基础（Song et al., 2013; Wang et al., 2013; Zhang et al., 2012; Bird et al., 2007）。

（3）单倍型多样性与核苷酸多样性分布格局的不同是气候因子和物种特征相互作用的结果。

物种水平的遗传多样性分布格局在不同的研究指标间存在差异。相较于单倍型多样性而言，核苷酸多样性更符合极向递减规律。具体而言，陆生脊椎动物共享相似的核苷酸多样性格局即核苷酸多样性存在极向递减的规律；而单倍型多样性仅在两栖类中存在极向递减的规律，对于鸟类和哺乳类而言，单倍型多样性分布格局随着纬度的升高并未出现较大幅度的变化。这种指标间格局的差异与更新世以来气候变化速率在指标间的影响相对应，即恒温动物（鸟类和哺乳类）单倍型多样性并未受到更新世以来气候变化的影响。因此，气候变化和物种特征共同驱动了物种水平遗传多样性格局。

（4）种群分化是遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁。

本研究表明遗传多样性和物种丰富度之间的并不存在直接的相关关系。物种分化作为遗传多样性和物种丰富度之间的桥梁将生物多样性分子水平和物种水平连接在一起。此外，我们的研究结果表明人类影响和种群间的地理距离对种群分化程度具有重要影响。其中，人类对种群分化的影响程度随着物种的扩散能力相关。如人类活动并未对扩散能力较强的物种的种群分化产生影响，可能是由于扩散能力高的物种能够通过其迁移能力减缓人为活动的干扰。

（5）遗传多样性-物种分布面积关系存在指标差异，提示单倍型多样性是评估生境片段化等因素导致的物种分布面积缩小对物种遗传多样性的影响的理想指标。

本研究揭示了遗传多样性-物种分布面积关系存在指标差异。单倍型多样性-物种分布面积在鸟类、哺乳类和两栖类中存在相对一致正相关关系。在鸟类和哺乳类中核苷酸多样性随着物种分布面积的增大先升高到一定值后呈现递减趋势的“驼峰”关系，但在两栖类中核苷酸多样性-物种分布面积之间的关系与两栖类单倍型多样性-物种分布面积之间的关系类似随着物种分布面积的增大而增大的。指标间的差异暗示单倍型多样性是从分布面积角度出发评估物种是否濒危的理想指标。

(6) 遗传多样性-物种分布面积关系是物种适应能力与环境变化相互作用的结果。

在鸟类、哺乳类和两栖类中我们观察到遗传多样性和物种分布面积之间的路径系数并不显著,表明遗传多样性和物种分布面积之间并不存在直接的相关关系。气候因子在影响物种分布面积的同时能影响遗传多样性。因此气候条件可能充当媒介通过同时调节物种分布面积和遗传多样性的变化,进而塑造其独特的遗传多样性-物种分布面积格局。

## 6.2 本研究的创新性

(1) 提出了新的单倍型多样性计算方法,弥补了现有方法不能从不等长 DNA 序列中估计单倍型多样性的不足。

在本研究提出新的单倍型多样性估计方法之前,学界普遍认为从不等长 DNA 序列计算单倍型多样性是不可行的 (Miraldo et al., 2016)。本研究打破了前人的认知,弥补了现有单倍型多样性计算方法不能应用于不等长 DNA 序列的不足。同时我们通过仿真模拟,对于不等长的 DNA 序列,不仅可以估算单倍型多样性,而且其估算精确度和稳定性要优于目前普遍使用的核苷酸多样性,因此单倍型多样性更适合作为不等长 DNA 序列的遗传多样性指标。

(2) 对遗传多样性格局进行了多指标的整合比较分析,揭示了遗传多样性和物种丰富度解释假说之间的异同及其原因。

以前大尺度遗传多样性的分布格局的研究仅关注核苷酸多样性分布格局及其成因。本研究整合分析了单倍型多样性和核苷酸多样性分布格局及其驱动机制,不仅单独验证了解释物种丰富度的假说如气候稳定性假说、生境异质性假说以及生产力假说等对各动物类群不同遗传多样性指标的解释效力,而且还检验了物种特征(如,食性以及迁徙状态)对遗传多样性的影响。因此本研究不仅揭示了个动物类群物种水平的遗传多样性分布格局,还揭示了各假说对不同遗传多样性指标的解释效力,证明了遗传多样性分布格局的形成是环境条件和物种适应性互作的结果。

(3) 搭建起了遗传多样性和物种丰富度关系的理论框架,为跨维度理解生物多样性成因提供了可能。



以前研究仅在理论上探讨了遗传多样性多样性和物种丰富度之间的关系以及其可能存在的共同解释。本研究以种群分化为媒介构建起遗传多样性和物种丰富度之间的理论框架，并通过整合洲际尺度鸟类、哺乳类、两栖类的遗传数据对该框架进行了检验。该框架为跨维度理解生物多样性形成机制提供了可能，有助于我们理解生物多样性从分子水平到物种水平的形成机制，从而更全面、更准确了解生物多样性的形成过程，更有效的指导生物多样性保护的保护工作。

(4) 采用了更为严格的数据筛选方式，增加了遗传多样性-物种分布面积之间关系的准确度。

前人在探讨鸟类遗传多样性-物种分布面积之间关系时，仅对各物种样本量进行了质控 (Fan et al., 2019)，忽视了采样点在分布区的分布情况。因此，在其报告的遗传多样性物种分布面积之间的关系中分布范围比较大的物种遗传多样性趋于稳定可能时由于其样本覆盖度不足造成的。例如，物种分布面积大，但其样本点来自分布区内的一小块区域，就会由于样本代表性不足造成对遗传多样性低估。本研究加大了数据质控力度，使得每物种的采样范围至少为该物种分布区的一半。基于此数据，我们发现了单倍型多样性-物种分布面积和核苷酸多样性物种分布面积在类群内和类群间的差异。同时，该研究表明单倍型多样性评估生境片段化等因素导致的物种分布面积缩小对物种遗传多样性的潜在影响的理想指标。

### 6.3 本研究的不足之处

(1) DNA 序列不等长，部分物种的核苷酸多样性评估可能存在较大误差。

本研究结果表明，随着 DNA 系列缺失程度的加深，单倍型多样性的估算误差逐渐减少，但核苷酸多样性的估算误差存在波动的情况，即较小程度的缺失也能给核苷酸多样性的估算带来较大的误差。因此在该研究中核苷酸多样性的分布格局可能存在一定程度的误差。但这对本研究的结果有影响不大，因为①我们比较重要的结果都是基于单倍型多样性为指标发现的。②核苷酸多样性的估算误差也是学界可以接受的，因为这不仅是本研究中涉及核苷酸多样性分析的缺陷，目前已发表的宏观遗传多样性研究工作也存在同样不足 (Li et al., 2020; Manel et

al., 2020; Theodoridis et al., 2020; Millette et al., 2019; Gratton et al., 2017; Miraldo et al., 2016)。

(2) 结构方程中并未涉及物种扩散和共存能力。

在结构方程中, 尽管我们探讨了遗传多样性、种群分化和物种丰富度之间的关系, 但从理论上讲物种扩散能力和共存能力对该框架的不同过程有着中要影响。由于数据可用性的限制, 我们并未将其纳入分析范围之内。不过我们在讨论中依据二者对遗传多样性、种群分化和物种丰富度的可能影响, 从理论上校正了我们的框架模型。因此该模型仍有待后期进一步完善。

## 6.4 展望

(1) 探讨遗传多样性格局及其形成机制需要整合遗传多样性的多种指标进行比较分析。

我们的研究表明, 遗传多样性的分布格局在其表征指标间存在差异(Fan et al., 2021), 而这种差异与该指标所对应的生物学意义相对应。以核苷酸多样性和单倍型多样性而言, 核苷酸多样性描述了物种内部遗传变异在碱基水平的平均累积程度, 其形成的原因势必和物种演化历史和外部环境稳定性相关。而单倍型多样性则反映了独特基因型由于地理或生态隔离所形成的特定组合, 其形成过程较多反映了物种对当前生态或地理环境的响应。因相同的外界因子如气候稳定性对二者有不同影响, 这要求我们在探讨遗传多样性分布格局时, 结合遗传多样性多种指标进行分析, 从而对遗传多样性的形成过程有更加全面的理解。

(2) 整合比较生物多样性不同水平的分布格局, 综合探讨生物多样性形成及其维持机制。

我们的研究借用种群分化这一生物学过程构建并验证了遗传多样性到物种丰富度之间的理论框架。这种框架只包含了遗传多样性、物种多样性这两种不同的生物多样性水平, 并没有涉及生物多样性的另一水平——生态系统多样性。实际上, 生态系统多样性作为生物多样性的最高水平层次, 理解生物多样性不同维度对其中包含的物种间、物种和外界环境之间的关系对整个区域生物多样性的维持至关重要。因此, 在未来的研究当中, 需要整合生态系统数据对生物多样性各个维度之间的关系进行系统分析和探讨, 只有理解了生物多样性从分子水平到物

种水平乃至生态系统水平之间的关系,才有可能对生物多样性的形成过程进行系统建模,为生物多样性的保护工作提供更好的借鉴作用,以维护人类共同的绿水青山。

(3) 遗传多样性的研究工作需要整合基因组等遗传数据更深层次的分析。

目前大尺度遗传多样性的研究工作较多关注部分线粒体基因片段。线粒体基因是中性或近中性的,而适应性基因对气候环境变化的响应速度较快,我们不能在较短时间尺度上探讨气候变化对遗传多样性的影响。因此未来的研究还应该整合基因组数据来探讨适应性遗传多样性对环境的响应机制。尽管适应性遗传多样性对气候环境的响应由于物种的适应能力的不同可能产生更加多元化的结果,但其对制定物种特异性的高效保护措施至关重要,不仅可以缩短物种处于濒危状态的时间,还可以节省在生物多样性保护过程中所产生的经济成本。



## 参考文献

- 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 保护生物学[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1997.
- 刘凌云, 郑光美. 普通动物学(第四版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- 马克平. 试论生物多样性的概念[J]. 生物多样性, 1993, 1(1): 20-22.
- 魏辅文, 马天笑, 胡义波. 中国濒危兽类保护遗传学研究进展与展望[J]. 兽类学报, 2021, 41(5): 571-580.
- Ah - Peng C, Chuah - Petiot M, Descamps - Julien B, Bardat J, Stamenoff P, Strasberg D. Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion[J]. Diversity and Distributions, 2007, 13(5): 654-662.
- Avice JC. Phylogeography, the history and formation of species[M]. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000.
- Bailey JK. From genes to ecosystems: a genetic basis to ecosystem services[J]. Population Ecology, 2010, 53(1): 47-52.
- Bajc M, Cas M, Ballian D, Kunovac S, Zubic G, Grubescic M, Zhelev P, Paule L, Grebenc T, Kraigher H. Genetic differentiation of the Western Capercaillie highlights the importance of South-eastern Europe for understanding the species phylogeography[J]. PLoS ONE, 2011, 6(8): e23602.
- Balanyá J, Oller JM, Huey RB, Gilchrist GW, Serra L. Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*[J]. Science, 2006, 313(5794): 1773-1775.
- Bálint M, Domisch S, Engelhardt CHM, Haase P, Lehrian S, Sauer J, Theissing K, Pauls SU, Nowak C. Cryptic biodiversity loss linked to global climate change[J]. Nature Climate Change, 2011, 1(6): 313-318.
- Banks SC, Cary GJ, Smith AL, Davies ID, Driscoll DA, Gill AM, Lindenmayer DB, Peakall R. How does ecological disturbance influence genetic diversity?[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2013, 28(11): 670-679.
- Barrett RD, Schluter D. Adaptation from standing genetic variation[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23(1): 38-44.
- Bird CE, Holland BS, Bowen BW, Toonen RJ. Contrasting phylogeography in three endemic Hawaiian limpets (*Cellana spp.*) with similar life histories[J]. Molecular Ecology, 2007, 16(15): 3173-3186.
- Blanchet S, Rey O, Etienne R, Lek S, Loo de Gr. Species-specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies[J]. Evolutionary Applications, 2010, 3(3): 291-304.
- Bruniche-Olsen A, Kellner KF, Belant JL, DeWoody JA. Life-history traits and habitat availability

- shape genomic diversity in birds: implications for conservation[J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2021, 288(1961): 20211441.
- Camacho C, Canal D, Potti J. Nonrandom dispersal drives phenotypic divergence within a bird population[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(14): 4841–4848
- Camus MF, Wolff JN, Sgrò CM, Dowling DK. Experimental support that natural selection has shaped the latitudinal distribution of mitochondrial haplotypes in Australian *Drosophila melanogaster*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, 34(10): 2600-2612.
- Ci HX, Lin GH, Cai ZY, Tang LZ, Su JP, Liu JQ. Population history of the plateau pika endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau based on mtDNA sequence data[J]. *Journal of Zoology*, 2009, 279(4): 396-403.
- Claramunt S, Cracraft J. A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds[J]. *Science Advances*, 2015, 1: e1501005
- Claramunt S, Derryberry EP, Renssen JV, Jr., Brumfield RT. High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds[J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2012, 279(1733): 1567-1574.
- Colwell RK, Lees DC. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15: 70-76.
- Cook BD, Kennard MJ, Real K, Pusey BJ, Hughes JM. Landscape genetic analysis of the tropical freshwater fish *Mogurnda mogurnda* (Eleotridae) in a monsoonal river basin: importance of hydrographic factors and population history[J]. *Freshwater Biology*, 2011, 56(5): 812-827.
- Coyne JA, Orr HA. *Speciation*[M]. Sunderland, Massachusetts U.S.A.: Sinauer Associates, Inc., 2004.
- Cramer MJ, Willig MR. Habitat heterogeneity, species diversity and null models[J]. *Oikos*, 2004, 108(2): 209-218.
- Crutsinger GM, Collins MD, Fordyce JA, Gompert Z, Nice CC, Sanders NJ. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process[J]. *Science*, 2006, 313: 966-968.
- DeAngelis DL. *Relationships between the energetics of species and large-scale species richness*[M]. New York: Springer, 1995.
- DeWoody JA, Avise JC. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals[J]. *Journal of Fish Biology*, 2000, 56(3): 461-473.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. Defaunation in the anthropocene[J]. *Science*, 2014, 345: 401-406.
- Doyle JM, Hacking CC, Willoughby JR, Sundaram M, DeWoody JA. Mammalian genetic diversity as a function of habitat, body size, trophic class, and conservation status[J]. *Journal of Mammalogy*, 2015, 96(3): 564-572.
- Dynesius M, Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations[J]. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(16): 9115-9120.
- Ellegren H, Galtier N. Determinants of genetic diversity[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17(7): 422-433.
- Eo SH, Wares JP, Carroll JP. Population divergence in plant species reflects latitudinal biodiversity gradients[J]. *Biological Letters*, 2008, 4(4): 382-384.
- Eo SH, Doyle JM, DeWoody JA. Genetic diversity in birds is associated with body mass and habitat type[J]. *Journal of Zoology*, 2011, 283(3): 220-226.
- Evan MC, Jarman PJ. Diets and feeding selectivities of bridled naitail wallabies and black-striped wallabies[J]. *Wildlife Research*, 1999, 26(1): 1-19.
- Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34(1): 487-515.
- Fan H, Zhang Q, Rao J, Cao J, Lu X. Genetic diversity–area relationships across bird species[J]. *The American Naturalist*, 2019, 194: 736–740.
- Fan P, Fjeldså J, Liu X, Dong Y, Chang Y, Qu Y, Song G, Lei F. An approach for estimating haplotype diversity from sequences with unequal lengths[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2021, 12: 1658–1667.
- Ferrari S, Cribari-Neto F. Beta regression for modelling rates and proportions[J]. *Journal of Applied Statistics*, 2004, 31(7): 799-815.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1943, 12(1): 42-58.
- Fordham DA, Saltr e F, Haythorne S, Wigley TML, Otto-Bliesner BL, Chan KC, Brook BW. PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales[J]. *Ecography*, 2017, 40(11): 1348-1358.
- Fourcade Y, Richardson DS, Secondi J. No evidence for a loss of genetic diversity despite a strong decline in size of a European population of the Corncrake *Crex crex*[J]. *Bird Conservation International*, 2019, 30(2): 260-266.
- Galtier N, Nabholz B, Glemin S, Hurst GD. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal[J]. *Molecular Ecology*, 2009, 18(22): 4541-4550.
- Garg RK, Mishra V. Molecular insights into the genetic and haplotype diversity among four populations of *Catla catla* from Madhya Pradesh revealed through mtDNA *cyto b* gene sequences[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2018, 16(1): 169-174.
- Gaston KJ. Global pattern in biodiversity[J]. *Nature*, 2000, 405: 220-227.
- Geijzendorffer IR, Regan EC, Pereira HM, Brotons L, Brummitt N, Gavish Y, Haase P, Martin CS, Mihoub J-B, Secades C, Schmeller DS, Stoll S, Wetzel FT, Walters M, Cadotte M. Bridging the gap between biodiversity data and policy reporting needs: An essential biodiversity variables perspective[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2016, 53(5): 1341-1350.
- Germain RM, Williams JL, Schluter D, Angert AL. Moving character displacement beyond

characters using contemporary coexistence theory[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2018, 33(2): 74-84.

Gillman LN, Wright SD, Cusens J, McBride PD, Malhi Y, Whittaker RJ. Latitude, productivity and species richness[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(1): 107-117.

Gleick PH, Adams RM, Amasino RM, Anders E, Anderson DJ, Anderson WW, Anselin LE, Arroyo MK, Asfaw B, Ayala FJ, Bax A, Bebbington AJ, Bell G, Bennett MVL, Bennetzen JL, Berenbaum MR, Berlin OB, Bjorkman PJ, Blackburn E, Blamont JE, Botchan MR, Boyer JS, Boyle EA, Branton D, Briggs SP, Briggs WR, Brill WJ, Britten RJ, Broecker WS, Brown JH, Brown PO, Brunger AT, Cairns J, Canfield DE, Carpenter SR, Carrington JC, Cashmore AR, Castilla JC, Cazenave A, Chapin FS, Ciechanover AJ, Clapham DE, Clark WC, Clayton RN, Coe MD, Conwell EM, Cowling EB, Cowling RM, Cox CS, Croteau RB, Crothers DM, Crutzen PJ, Daily GC, Dalrymple GB, Dangel JL, Darst SA, Davies DR, Davis MB, De Camilli PV, Dean C, Defries RS, Deisenhofer J, Delmer DP, Delong EF, Derosier DJ, Diener TO, Dirzo R, Dixon JE, Donoghue MJ, Doolittle RF, Dunne T, Ehrlich PR, Eisenstadt SN, Eisner T, Emanuel KA, Englander SW, Ernst WG, Falkowski PG, Feher G, Ferejohn JA, Fersht A, Fischer EH, Fischer R, Flannery KV, Frank J, Frey PA, Fridovich I, Frieden C, Futuyma DJ, Gardner WR, Garrett CJR, Gilbert W, Goldberg RB, Goodenough WH, Goodman CS, Goodman M, Greengard P, Hake S, Hammel G, Hanson S, Harrison SC, Hart SR, Hartl DL, Haselkorn R, Hawkes K, Hayes JM, Hille B, Hokfelt T, House JS, Hout M, Hunten DM, Izquierdo IA, Jagendorf AT, Janzen DH, Jeanloz R, Jencks CS, Jury WA, Kaback HR, Kailath T, Kay P, Kay SA, Kennedy D, Kerr A, Kessler RC, Khush GS, Kieffer SW, Kirch PV, Kirk K, Kivelson MG, Klinman JP, Klug A, Knopoff L, Kornberg H, Kutzbach JE, Lagarias JC, Lambeck K, Landy A, Langmuir CH, Larkins BA, Le Pichon XT, Lenski RE, Leopold EB, Levin SA, Levitt M, Likens GE, Lippincott-Schwartz J, Lorand L, Lovejoy CO, Lynch M, Mabogunje AL, Malone TF, Manabe S, Marcus J, Massey DS, McWilliams JC, Medina E, Melosh HJ, Meltzer DJ, Michener CD, Miles EL, Mooney HA, Moore PB, Morel FMM, Mosley-Thompson ES, Moss B, Munk WH, Myers N, Nair GB, Nathans J, Nester EW, Nicoll RA, Novick RP, O'Connell JF, Olsen PE, Opdyke ND, Oster GF, Ostrom E, Pace NR, Paine RT, Palmiter RD, Pedlosky J, Petsko GA, Pettengill GH, Philander SG, Piperno DR, Pollard TD, Price PB, Reichard PA, Reskin BF, Ricklefs RE, Rivest RL, Roberts JD, Romney AK, Rossmann MG, Russell DW, Rutter WJ, Sabloff JA, Sagdeev RZ, Sahlins MD, Salmond A, Sanes JR, Schekman R, Schellnhuber J, Schindler DW, Schmitt J, Schneider SH, Schramm VL, Sederoff RR, Shatz CJ, Sherman F, Sidman RL, Sieh K, Simons EL, Singer BH, Singer MF, Skyrms B, Sleep NH, Smith BD, Snyder SH, Sokal RR, Spencer CS, Steitz TA, Strier KB, Suudhof TC, Taylor SS, Terborgh J, Thomas DH, Thompson LG, Jian RTT, Turner MG, Uyeda S, Valentine JW, Valentine JS, Van Etten JL, Van Holde KE, Vaughan M, Verba S, Von Hippel PH, Wake DB, Walker A, Walker JE, Watson EB, Watson PJ, Weigel D, Wessler SR, West-Eberhard MJ, White TD, Wilson WJ, Wolfenden RV, Wood JA, Woodwell GM, Wright HE,



- Wu C, Wunsch C, Zoback ML. Climate change and the Integrity of Science[J]. *Science*, 2010, 328(5979): 689-690.
- Goodall-Copestake WP, Tarling GA, Murphy EJ. On the comparison of population-level estimates of haplotype and nucleotide diversity: a case study using the gene *cox1* in animals[J]. *Heredity* (Edinb), 2012, 109(1): 50-56.
- Gotelli NJ, Graves GR. Null models in ecology[M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1996.
- 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.
- Guevara EE, Webster TH, Lawler RR, Bradley BJ, Greene LK, Ranaivonasy J, Ratsirarson J, Harris A, Liu Y, Murali S, Raveendran M, Hughes DST, Muzny DM, Yoder AD, Worley KC, Rogers J. Comparative genomic analysis of sifakas (*Propithecus*) reveals selection for folivory and high heterozygosity despite endangered status[J]. *Science Advances*, 2021, 7(17).
- Gulick JT. Divergent evolution through cumulative segregation[J]. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology.*, 1888, 20(120): 189-274.
- Haberl H, Erb KH, Krausmann F, Gaube V, Bondeau A, Plutzer C, Gingrich S, Lucht W, Fischer-Kowalski M. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104: 12942-12947.
- Harris, J. Arthur. The Variable Desert[J]. *The Scientific Monthly*, 2016, 3 (1): 41-50.
- Hawkins BA, Porter EE, Diniz JAF. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds[J]. *Ecology*, 2003, 84(6): 1608-1623.
- Hedrick PW, Miller PS. Conservation genetics: Techniques and fundamentals[J]. *Ecological Applications*, 1992, 2(1): 30-46.
- Herkt KMB, Skidmore AK, Fahr J. Macroecological conclusions based on IUCN expert maps: A call for caution[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26: 930-941.
- Hewitt GM. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2004, 359(1442): 183-195.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas[J]. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(15): 1965-1978.
- Holderegger R, Kamm U, Gugerli F. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics[J]. *Landscape Ecology*, 2006, 21(6): 797-807.
- Hong B, Rabassa J, Uchida M, Hong Y, Peng H, Ding H, Guo Q, Yao H. Response and feedback of the Indian summer monsoon and the Southern Westerly Winds to a temperature contrast between the hemispheres during the last glacial-interglacial transitional period[J]. *Earth-Science Reviews*, 2019, 197: 102917.

- Hu Y, Fan H, Chen Y, Chang J, Zhan X, Wu H, Zhang B, Wang M, Zhang W, Yang L, Hou X, Shen X, Pan T, Wu W, Li J, Hu H, Wei F. Spatial patterns and conservation of genetic and phylogenetic diversity of wildlife in China[J]. *Science Advances*, 2021, 7: eabd5725.
- Hughes AR, Inouye BD, Johnson MT, Underwood N, Vellend M. Ecological consequences of genetic diversity[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(6): 609-623.
- Hung C-M, Zink RM, Li S-H. Can genomic variation explain the extinction of the passenger pigeon?[J]. *Journal of Avian Biology*, 2018, 49(8): e01858.
- Hung C-M, Shaner P-JL, Zink RM, Liu W-C, Chu T-C, Huange W-S, Li S-H. Drastic population fluctuations explain the rapid extinction of the passenger pigeon[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111: 10636-10641.
- Huston MA. A general hypothesis of species diversity[J]. *The American Naturalist*, 1979, 113(1): 81-101.
- III FSC, Zavaleta ES, Valerie T. Eviner, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S. Consequences of changing biodiversity[J]. *Nature*, 2000, 405: 234-242.
- IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1 Second edition[M]. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012.
- Iwao K, Nasahara KN, Kinoshita T, Yamagata Y, Patton D, Tsuchida S. Creation of new global land cover map with map integration[J]. *Journal of Geographic Information System*, 2011, 3(02): 160-165.
- Janzen DH. Why mountain passes are higher in the tropics[J]. *American Naturalist*, 1967, 101(919): 233-249.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO. The global diversity of birds in space and time[J]. *Nature*, 2012, 491(7424): 444-448.
- Jetz W, Pyron RA. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(5): 850-858.
- Kimura M. The neutral theory of molecular evolution[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1983.
- 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: 770-788.
- Lefcheck JS, Freckleton R. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, 7(5): 573-579.
- Leffler EM, Bullaughey K, Matute DR, Meyer WK, Segurel L, Venkat A, Andolfatto P, Przeworski M. Revisiting an old riddle: what determines genetic diversity levels within species?[J]. *PLoS Biology*, 2012, 10(9): e1001388.

- Lei F, Qu Y, Song G. Species diversification and phylogeographical patterns of birds in response to the uplift of the Qinghai-Tibet Plateau and Quaternary glaciations[J]. *Current Zoology*, 2014, 60(2): 149-161.
- Leitwein M, Duranton M, Rougemont Q, Gagnaire PA, Bernatchez L. Using haplotype information for conservation genomics[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35(3): 245-258.
- Lenormand T. Gene flow and the limits to natural selection[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(4): 183-189.
- Li XL, Dong F, Lei FM, Alstrom P, Zhang RY, Odeen A, Fjeldsa J, Ericson PGP, Zou FS, Yang XJ. Shaped by uneven Pleistocene climate: mitochondrial phylogeographic pattern and population history of white wagtail *Motacilla alba* (Aves: Passeriformes)[J]. *Journal of Avian Biology*, 2016, 47(2): 263-274.
- Li Y, Wang S, Cheng C, Zhang J, Wang S, Hou X, Liu X, Yang X, Li X. Latitudinal gradients in genetic diversity and natural selection at a highly adaptive gene in terrestrial mammals[J]. *Ecography*, 2020.
- Liukkonen-Anttila T, Uimaniemi L, Orell M, Lumme J. Mitochondrial DNA variation and the phylogeography of the grey partridge (*Perdix perdix*) in Europe: from Pleistocene history to present day populations[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15(6): 971-982.
- Lynch M, Ackerman MS, Gout JF, Long H, Sung W, Thomas WK, Foster PL. Genetic drift, selection and the evolution of the mutation rate[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17(11): 704-714.
- 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.
- Marin J, Hedges SB. Time best explains global variation in species richness of amphibians, birds and mammals[J]. *Journal of Biogeography*, 2016, 43(6): 1069-1079.
- Martin AR, Karczewski KJ, Kerminen S, Kurki MI, Sarin AP, Artomov M, Eriksson JG, Esko T, Genovese G, Havulinna AS, Kaprio J, Konradi A, Koranyi L, Kostareva A, Mannikko M, Metspalu A, Perola M, Prasad RB, Raitakari O, Rotar O, Salomaa V, Groop L, Palotie A, Neale BM, Ripatti S, Pirinen M, Daly MJ. Haplotype sharing provides insights into fine-scale population history and disease in Finland[J]. *American Journal of Human Genetics*, 2018, 102(5): 760-775.
- Martin PR, MCKay JK. Latitudinal variation in genetic divergence of populations and the potential for future speciation[J]. *Evolution*, 2004, 58(5): 938-945.
- Mayr E. *Animal species and evolution*[M]. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2013.
- McCaffery RM, Maxell BA. Decreased winter severity increases viability of a montane frog population[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(19): 8644-8649.
- Mehta RS, Feder AF, Boca SM, Rosenberg NA. The relationship between haplotype-based  $F_{ST}$  and haplotype length[J]. *Genetics*, 2019, 213(1): 281-295.
- Meyer C, Kreft H, Guralnick R, Jetz W. Global priorities for an effective information basis of

- biodiversity distributions[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 8221.
- Millette KL, Fugere V, Debyser C, Greiner A, Chain FJJ, Gonzalez A. No consistent effects of humans on animal genetic diversity worldwide[J]. *Ecology Letters*, 2019, 23: 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.
- Mittelbach GG, Schemsk DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(4): 315-331.
- Moritz C, Smith BT, Seeholzer GF, Harvey MG, Cuervo AM, Brumfield RT. A latitudinal phylogeographic diversity gradient in birds[J]. *PLoS Biology*, 2017, 15(4): e2001073.
- Naniwadekar R, Vasudevan K. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India[J]. *Journal of Biogeography*, 2006, 34(5): 842-853.
- Nei M, Li W-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1979, 76(10): 5269-5273.
- Nei M, Tajima F. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases[J]. *Genetics*, 1981, 97: 145-163.
- Newbold T, Hudson LN, Hill SL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Borger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Diaz S, Echeverria-Londono S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison ML, Alhousseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DL, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HR, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JP, Purvis A. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity[J]. *Nature*, 2015, 520(7545): 45-50.
- Olivieri GL, Sousa V, Chikhi L, Radespiel U. From genetic diversity and structure to conservation: Genetic signature of recent population declines in three mouse lemur species (*Microcebus* spp.)[J]. *Biological Conservation*, 2008, 141(5): 1257-1271.
- Orban L, Somel M, Creely H, Franz H, Mueller U, Lachmann M, Khaitovich P, Pääbo S. Human and chimpanzee gene expression differences replicated in mice fed different diets[J]. *PLoS ONE*, 2008, 3(1): e1504.
- Pauls SU, Nowak C, Balint M, Pfenninger M. The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species[J]. *Molecular Ecology*, 2013, 22(4): 925-946.
- Paz-Vinas I, Comte L, Chevalier M, Dubut V, Veyssiere C, Grenouillet G, Loot G, Blanchet S. Combining genetic and demographic data for prioritizing conservation actions: insights from a threatened fish species[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(8): 2696-2710.

- Paz-Vinas I, Jensen EL, Bertola LD, Breed MF, Hand BK, Hunter ME, Kershaw F, Leigh DM, Luikart G, Mergeay J, Miller JM, Van Rees CB, Segelbacher G, Hoban S. Macrogenetic studies must not ignore limitations of genetic markers and scale[J]. *Ecology Letters*, 2021.
- Phillimore AB, Hadfield JD, Jones OR, Smithers RJ. Differences in spawning date between populations of common frog reveal local adaptation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(18): 8292-8297.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM, Sexton JO. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection[J]. *Science*, 2014, 344(6187): 987-990.
- Primack RB, 马克平, 蒋志刚. 保护生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2014.
- Prum RO, Berv JS, Dornburg A, Field DJ, Townsend JP, Lemmon EM, Lemmon AR. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing[J]. *Nature*, 2015, 526(7574): 569-573.
- Pulido-Santacruz P, Weir JT. Extinction as a driver of avian latitudinal diversity gradients[J]. *Evolution & Development*, 2016, 70(4): 860-872.
- Pyron RA. Temperate extinction in squamate reptiles and the roots of latitudinal diversity gradients[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(10): 1126-1134.
- Qu YH, Ericson PGP, Quan Q, Song G, Zhang RY, Gao B, Lei FM. Long-term isolation and stability explain high genetic diversity in the Eastern Himalaya[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(3): 705-720.
- Ramadan H, Baeshen N. Biological identifications through DNA barcodes[M]. 2012.
- Reusch TBH, Ehlers A, Hammerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(8): 2826-2831.
- Ricklefs RE. Estimating diversification rates from phylogenetic information[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 601-610.
- Rivers MC, Brummitt NA, Nic Lughadha E, Meagher TR. Do species conservation assessments capture genetic diversity?[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2014, 2: 81-87.
- Robert MM. Biological diversity: differences between land and sea[J]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 1994, 343: 105-111.
- Rodriguez JP, Rodriguez-Clark KM, Baillie JE, Ash N, Benson J, Boucher T, Brown C, Burgess ND, Collen B, Jennings M, Keith DA, Nicholson E, Revenga C, Reyers B, Rouget M, Smith T, Spalding M, Taber A, Walpole M, Zager I, Zamin T. Establishing IUCN Red List criteria for threatened ecosystems[J]. *Conservation Biology*, 2011, 25(1): 21-29.
- Rohde K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause[J]. *Oikos*, 1992, 65(3): 514-527.
- Romiguier J, Gayral P, Ballenghien M, Bernard A, Cahais V, Chenuil A, Chiari Y, Dernet R, Duret

- L, Faivre N, Loire E, Lourenco JM, Nabholz B, Roux C, Tsagkogeorga G, Weber AA, Weinert LA, Belkhir K, Bierne N, Glemin S, Galtier N. Comparative population genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity[J]. *Nature*, 2014, 515(7526): 261-263.
- Rosenzweig ML. Species diversity in space and time[M]. New York: Cambridge University Press, 1995.
- Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning JC. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism[J]. *Science*, 2011, 334(6056): 660-664.
- Schluter D, Conte GL. Genetics and ecological speciation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106: 9955-9962.
- Schluter D. The ecology of adaptive radiation[M]. Oxford, UK: Oxford University Press, 2000.
- Seshan VE. Clinical trial design and data analysis functions[CP]. R Package version 1.0.15, 2015, <https://CRAN.R-project.org/package=clinfun>.
- Shafer AB, Wolf JB. Widespread evidence for incipient ecological speciation: a meta-analysis of isolation-by-ecology[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 940-950.
- Sillero N, Huey RB, Gilchrist G, Rissler L, Pascual M. Distribution modelling of an introduced species: do adaptive genetic markers affect potential range?[J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2020, 287(1935): 20201791.
- Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations[J]. *Science*, 1987, 236(4803): 787-792.
- Slatyer RA, Hirst M, Sexton JP. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(8): 1104-1114.
- Song G, Yu LJ, Gao B, Zhang RY, Qu YH, Lambert DM, Li S, Zhou TL, Lei FM. Gene flow maintains genetic diversity and colonization potential in recently range-expanded populations of an Oriental bird, the Light-vented Bulbul (*Pycnonotus sinensis*, Aves: Pycnonotidae)[J]. *Diversity and Distributions*, 2013, 19(10): 1248-1262.
- Song J, Hou F, Zhang X, Yue B, Song Z. Mitochondrial genetic diversity and population structure of a vulnerable freshwater fish, rock carp (*Procypris rabaudi*) in upper Yangtze River drainage[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2014, 55: 1-9.
- Soulé ME. Conservation biology: the science of scarcity and diversity, Sunderland, Massachusetts[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1987, 35: 1092-1094.
- Stachowicz AR, Haas J. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101: 8998-9002.
- Stewart JB, Chinnery PF. The dynamics of mitochondrial DNA heteroplasmy: implications for human health and disease[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2015, 16(9): 530-542.
- Symonds MRE, Moussalli A. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion[J]. *Behavioral Ecology*

- and *Sociobiology*, 2010, 65: 13–21.
- Tajima F. Statistical analysis of DNA polymorphism[J]. *The Japanese Journal of genetics*, 1993, 68: 567-595.
- Tajima F. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations[J]. *Genetics*, 1983, 105: 437-460.
- 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).
- 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.
- Toth EG, Tremblay F, Housset JM, Bergeron Y, Carcaillet C. Geographic isolation and climatic variability contribute to genetic differentiation in fragmented populations of the long-lived subalpine conifer *Pinus cembra* L. in the western Alps[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2019, 19(1): 190.
- Umina PA, Weeks AR, Kearney MR, McKechnie SW, Hoffmann AA. A rapid shift in a classic clinal pattern in *Drosophila* reflecting climate change[J]. *Science*, 2005, 308(5722): 691-693.
- Upham NS, Esselstyn JA, Jetz W. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation[J]. *PLoS Biology*, 2019, 17(12): e3000494.
- Virkkala R, Lehikoinen A. Birds on the move in the face of climate change: High species turnover in northern Europe[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(20): 8201-8209.
- Walsh C, Nally RM. hier.part: Hierarchical Partitioning[CP]. R Package version 1.0.-4, 2013, <https://CRAN.R-project.org/package=hier.part>.
- 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.
- Wiens JJ, Kozak KH, Silva N. Diversity and niche evolution along aridity gradients in north american lizards (phrynosomatidae)[J]. *Evolution*, 2013, 67(6): 1715-1728.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34(1): 273-309.
- Willoughby JR, Sundaram M, Wijayawardena BK, Lamb MC, Kimble SJA, Ji Y, Fernandez NB, Antonides JD, Marra NJ, DeWoody JA. Biome and migratory behaviour significantly influence vertebrate genetic diversity[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2017, 121(2): 446–457.
- Willoughby JR, Sundaram M, Wijayawardena BK, Kimble SJA, Ji Y, Fernandez NB, Antonides JD, Lamb MC, Marra NJ, DeWoody JA. The reduction of genetic diversity in threatened vertebrates and new recommendations regarding IUCN conservation rankings[J]. *Biological*

- Conservation, 2015, 191: 495-503.
- Wilman H, Jonathan B, Jennifer S, Carolina d, la, Rosa, Marcelo M, Rivadeneira, Walter J. EltonTraits 1.0: Species level foraging attributes of the world's birds and mammals[J]. Ecology, 2014, 95(7): 2027.
- Wolf JB, Lindell J, Backstrom N. Speciation genetics: current status and evolving approaches[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences, 2010, 365(1547): 1717-1733.
- 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.
- Xu X, Zhou Z, Dudley R, Mackem S, Chuong CM, Erickson GM, Varricchio DJ. An integrative approach to understanding bird origins[J]. Science, 2014, 346(6215): 1253293.
- Zhang RY, Song G, Qu YH, Alstrom P, Ramos R, Xing XY, Ericson PGP, Fjeldsa J, Wang HT, Yang XJ, Kristin A, Shestopalov AM, Choe JC, Lei FM. Comparative phylogeography of two widespread magpies: Importance of habitat preference and breeding behavior on genetic structure in China[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2012, 65(2): 562-572.
- Zhang YJ, Yang JH, Shi QS, Zheng LL, Liu J, Zhou H, Zhang H, Qu LH. Rapid birth-and-death evolution of imprinted snoRNAs in the Prader-Willi syndrome locus: implications for neural development in Euarchontoglires[J]. PLoS ONE, 2014, 9(6): e100329.
- Zhao S, Zheng P, Dong S, Zhan X, Wu Q, Guo X, Hu Y, He W, Zhang S, Wei Fan, Zhu L, Li D, Zhang X, Chen Q, Zhang H, Zhang Z, Jin X, Zhang J, Yang H, Wang J, Wang J, Wei F. Whole-genome sequencing of giant pandas provides insights into demographic history and local adaptation[J]. Nature Genetics, 2013, 45(1): 67-71.
- Zheng J, Zhao X, Morris H, Jansen S. Phylogeny best explains latitudinal patterns of xylem tissue fractions for woody angiosperm species across China[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 556.
- Zink RM, Drovetski SV, Rohwer S. Selective neutrality of mitochondrial ND2 sequences, phylogeography and species limits in *Sitta europaea*[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 40(3): 679-686.
- Zoonomia C. A comparative genomics multitool for scientific discovery and conservation[J]. Nature, 2020, 587(7833): 240-245.



## 致 谢

相逢不过匆匆，回首花开六度。漫漫求学路，至此落笔为终。目之所及，皆为过往，心之所向，素履以往，生如逆旅，亦是行人。初来动物所，总觉来日方长，奈何时光不复，倏忽间已到毕业季。别离之际，自是感慨万千。

桃李不言，下自成蹊。求学之路，必然少不了恩师的传道授业。首先要感谢我的导师雷富民研究员。感谢他六年来对我的悉心指导与鞭策，使我在迷茫与无助找到前行的道；感谢他给我提供的科研平台，使我可以充分发挥自己的长处，不断提高自己的技能；感谢他带我认识和走进科学研究的天地，让我养成了严谨求实的研究理念和迎难而上敢于拼搏的斗志。雷老师亦师亦友，在科研遇到瓶颈甚至他人的怀疑时，他就像长辈那样对我充满信心并帮我出谋划策。犹记得 2019 年 4 月份雷老师帮我组织的和其他专家的一次交流会，听取了我的报告后，与会专家多数怀疑我使用的方法。会后我如同霜打的茄子，感觉做什么都提不起精神，是雷老师的鼓励和支持使我走出了困境。在他的鼓励 and 指导下我不断优化分析，用数据结果打消与会专家的质疑。非常感谢雷老师为我们提供了一个相对宽松和自由的学术氛围，尤其讨论组内老师学术问题时轻松愉悦的场景，完全像是朋友之间的畅所欲言。六年间，雷老师渊博的知识，严谨的求学态度，高瞻远瞩的学术视角，无一不时刻感染着我。其次要感谢我的合作导师 Jon Fjeldså 教授，自雷老师给我提供去丹麦歌本哈根大学自然历史博物馆访学机会的时刻起，Fjeldså 教授为我申请去哥本哈根大学访问提供各种材料，同时在我去哥本哈根大学访问时，在学习和生活中给予了各种帮助使我在海外体会到了家的温馨。如果没有 Fjeldså 教授，我不可能在宏观遗传多样性研究方面取得如此迅速的进步。我还要感谢宋刚副研究员教会我使用各种生物地理学软件以及对我课题的指导和帮助，同时感谢屈延华研究员、乔慧捷副研究员、杨奇森研究员和刘宣研究员和陕西师范大学的董亚非教授，感谢他们在我的课题遇到困难时对我的指导和帮助，并不厌其烦的一遍遍帮我修改论文，使得我的论文写作能力不断进步。同时感谢尹祚华老师和贾陈喜研究员，在他们的带领下，我领略了野外科考所具有的独特魅力，并学会了标本采集与制作等科考技能。

人生乐在遇知音。感谢我的好朋友，是你们让我体会到和志趣相投的人所作的每一件事都值得回味。感谢蔡天龙师兄、常勇斌师兄、温知新师兄、赵敏师姐、季妍竹师姐和郝艳师姐对我的指导和帮助，从我刚进组的无知和迷茫，一点点教会我实验和数据分析的技巧。同时感谢邵施苗、管玉艳、陈秀敏、熊鹰、潘白云、余惠响、吴允、姜志永、焦小璐、于欣、王欢、张凯、吴蕾、唐诗雨、张梦茹、李志博、吕泓锐等师兄师姐师弟师妹们的付出与陪伴，让寂寥无趣的实验室充满了欢声笑语。

因无惊天地之伟才，故恳恳以逐梦，感谢一直不曾放弃的自己，即便胜利还在目不可及处，但心中有光，不断前行。感谢在人生道路上陪伴我的家人们，是他们对我关系和鼓励，帮助与支持让我走到现在。最后我还要特别感谢李苗苗博士的包容、理解、关心和鼓励，日升而出，夜深放归，给无数个从研究所、食堂，宿舍楼三点一线的日子平添了一份诗意与祥和。

感激之情，溢于言表，凡此种种，铭记于心。聚散有时，未来可期。一程山水一华年，愿此去回首仍是少年。

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:

1994年02月出生于陕西省咸阳市。

2012年09月——2016年06月，在陕西师范大学生命科学学院获得学士学位；

2018年03月——2019年03月，在歌本哈根大学自然历史博物馆访问；

2016年09月——2022年06月，在中国科学院动物研究所攻读博士学位。

### 获奖情况:

2017年07月 中国科学院大学“三好学生”

2020年08月 中国青年鸟类学家研讨会暨第十六届翠鸟论坛“银翠鸟奖”

2021年06月 中国科学院大学“三好学生标兵”

2021年07月 朱李月华优秀博士生奖学金

2022年04月 中国科学院大学优秀毕业生

### 已发表（或正式接受）的学术论文:

Fan P, Fjeldså J, Liu X, Dong Y, Chang Y, Qu Y, Song G, and Lei F. An approach for estimating haplotype diversity from sequences with unequal lengths[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2021, 12:1658–1667



### 研究生学位论文承诺及完成修订保证书

学位论文题目：陆生脊椎动物遗传多样性格局及其对保护生物学的启示

攻读学位：理学博士

答辩通过时间：2022年5月23日

答辩委员会主席：陈宜瑜 研究员

#### 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、不侵犯他人知识产权，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：范平

指导教师签字：雷席己

2022年6月

